

Néguentropie, information et vivant

Un cadre pour les systèmes entropiques en biologie

Hugues Genvrin

Texte de 2013 — version révisée, octobre 2026

Résumé

Ce texte reprend une réflexion de 2013 sur les systèmes entropiques en biologie, liée à la notion de néguentropie informationnelle développée dans les *Applications de la théorie du grain*. L'idée de départ est que la néguentropie physique d'un organisme se décompose en une néguentropie *calculée*, mobilisée par les procédures qu'il réalise, et une néguentropie *potentielle*, qui reste en réserve. Nous donnons à cette décomposition un sens précis. La néguentropie est définie comme une distance à l'équilibre, l'entropie relative ; la conversion entre information et thermodynamique est justifiée par les travaux de Szilard, Brillouin et Landauer, et par l'expression de l'énergie libre hors équilibre ; la décomposition résulte de la règle de chaînage de l'entropie relative. Nous reformulons ensuite les notions de niveau métabolique, relaxation, déplétion, saturation et frustration dans le cadre de la thermodynamique des systèmes ouverts, en distinguant stocks et flux. Des ordres de grandeur montrent que la néguentropie calculée est infime devant les flux thermodynamiques d'un organisme. La dernière partie présente les questions relatives à l'évolution comme des perspectives.

« Puisque, comme l'a montré Hobbes, penser, c'est calculer... »

LEIBNIZ

Table des matières

1	Entropie et néguentropie	2
1.1	L'entropie d'une distribution	2
1.2	La néguentropie comme distance à l'équilibre	2
2	De l'information à la thermodynamique	2
2.1	La machine de Szilard	3
2.2	Le principe de Landauer	3
2.3	L'énergie libre hors équilibre	3
3	Néguentropie calculée et néguentropie potentielle	4
3.1	Degrés de liberté calculatoires	4
3.2	Le calcul	4
3.3	Marge sur capacités	5
4	Les systèmes ouverts : stocks et flux	5
4.1	Le bilan d'entropie	5
4.2	Les états du système	5
5	Ordres de grandeur	6

6 Perspectives : évolution et émergence	7
6.1 L'adaptation	7
6.2 L'émergence	7
6.3 La complexité de la cellule	7
6.4 Questions ouvertes	8
Conclusion	8

1 Entropie et néguentropie

1.1 L'entropie d'une distribution

On décrit un système par l'ensemble fini Ω de ses micro-états et par une distribution de probabilité $p = (p_\omega)_{\omega \in \Omega}$ sur cet ensemble. Son entropie de Gibbs est

$$S(p) = -k_B \sum_{\omega \in \Omega} p_\omega \ln p_\omega,$$

et son entropie de Shannon, mesurée en bits, est $H(p) = -\sum p_\omega \log_2 p_\omega$. Les deux ne diffèrent que par l'unité :

$$S = (k_B \ln 2) H, \quad 1 \text{ bit} \longleftrightarrow k_B \ln 2 \approx 9,57 \times 10^{-24} \text{ J K}^{-1}.$$

L'entropie est maximale, égale à $S_{\max} = k_B \ln |\Omega|$, pour la distribution uniforme, et nulle quand le micro-état est connu avec certitude.

1.2 La néguentropie comme distance à l'équilibre

Définition 1.1 (Entropie relative). L'entropie relative, ou divergence de Kullback–Leibler, de p par rapport à une distribution de référence q est

$$D(p \parallel q) = \sum_{\omega} p_\omega \ln \frac{p_\omega}{q_\omega}.$$

Elle est positive ou nulle, et nulle si et seulement si $p = q$.

Définition 1.2 (Néguentropie physique). La néguentropie d'un système dans l'état p , par rapport à son état d'équilibre $p^{\text{éq}}$, est

$$\mathcal{J}(p) = k_B D(p \parallel p^{\text{éq}}) \geq 0.$$

Pour un système isolé, l'équilibre est la distribution uniforme, et l'on retrouve la définition de Brillouin :

$$\mathcal{J} = k_B D(p \parallel \text{uniforme}) = S_{\max} - S(p).$$

Remarque 1.3. La version de 2013 posait que l'entropie et la néguentropie « ont même valeur absolue », c'est-à-dire $\mathcal{J} = -S$. Cette convention ne convient pas : l'entropie étant positive, la néguentropie serait toujours négative, et elle ne mesurerait pas l'écart à l'équilibre. Avec la définition ci-dessus, la néguentropie est nulle à l'équilibre, positive hors équilibre, et elle s'additionne sur des sous-systèmes indépendants. Un organisme mort, ramené à l'équilibre avec son milieu, a une néguentropie nulle.

2 De l'information à la thermodynamique

La version de 2013 convertissait directement néguentropie thermodynamique et néguentropie calculée. Cette conversion est légitime ; cette section en donne les fondements.

2.1 La machine de Szilard

Une seule molécule de gaz est enfermée dans une boîte en contact avec un thermostat à la température T . On insère une cloison au milieu et l'on *observe* de quel côté se trouve la molécule : on acquiert un bit d'information. On laisse alors la molécule pousser la cloison, utilisée comme piston, jusqu'à occuper toute la boîte. La détente isotherme de $V/2$ à V fournit le travail

$$W = \int_{V/2}^V \frac{k_B T}{V'} dV' = k_B T \ln 2.$$

Szilard (1929) en conclut qu'un bit d'information permet d'extraire au plus $k_B T \ln 2$ de travail d'un thermostat, et donc qu'il « vaut » $k_B \ln 2$ d'entropie.

2.2 Le principe de Landauer

Théorème 2.1 (Landauer, 1961). *Effacer un bit d'information, c'est-à-dire ramener une mémoire à deux états à un état fixé quel que soit son contenu initial, dissipe dans le milieu une chaleur au moins égale à*

$$Q \geq k_B T \ln 2.$$

À 37°C ($T = 310\text{ K}$), cela fait $3,0 \times 10^{-21}$ J par bit. Bennett (1982) en a tiré la résolution du paradoxe du démon de Maxwell : le démon peut acquérir de l'information sans coût, mais il doit tôt ou tard effacer sa mémoire, et cet effacement compense exactement le gain. Il a aussi montré que ce n'est pas le calcul qui coûte, mais l'effacement : un calcul logiquement réversible peut, en principe, se faire sans dissipation. La borne de Landauer a été vérifiée expérimentalement par Bérut et ses collaborateurs en 2012.

2.3 L'énergie libre hors équilibre

Le résultat suivant fournit la conversion générale entre néguentropie et énergie utilisable.

Théorème 2.2. *Soit un système en contact avec un thermostat à la température T , de micro-états d'énergies E_ω , et d'état d'équilibre $p_\omega^{\text{eq}} = e^{-E_\omega/k_B T}/Z$. On définit l'énergie libre d'un état quelconque p par $F(p) = \sum_\omega p_\omega E_\omega - T S(p)$. Alors*

$$F(p) - F^{\text{eq}} = k_B T D(p \| p^{\text{eq}}) = T \mathcal{J}(p).$$

Démonstration. De $p_\omega^{\text{eq}} = e^{-E_\omega/k_B T}/Z$, on tire $E_\omega = -k_B T (\ln p_\omega^{\text{eq}} + \ln Z)$. Donc

$$F(p) = -k_B T \sum_\omega p_\omega \ln p_\omega^{\text{eq}} - k_B T \ln Z + k_B T \sum_\omega p_\omega \ln p_\omega = F^{\text{eq}} + k_B T \sum_\omega p_\omega \ln \frac{p_\omega}{p_\omega^{\text{eq}}},$$

avec $F^{\text{eq}} = -k_B T \ln Z$. □

Corollaire 2.3. *Le travail maximal que l'on peut extraire d'un système en le laissant revenir à l'équilibre au contact du thermostat est $T \mathcal{J}$, soit $k_B T \ln 2$ par bit de néguentropie.*

C'est la justification de la conversion : la néguentropie, mesurée en bits, et l'énergie libre disponible ne diffèrent que par le facteur $k_B T \ln 2$. Brillouin résumait cette équivalence dans son « principe de néguentropie de l'information » (1956), et Schrödinger avait déjà écrit en 1944 qu'un organisme « se nourrit d'entropie négative ».

3 Néguentropie calculée et néguentropie potentielle

3.1 Degrés de liberté calculatoires

Les procédures qu'un organisme réalise (signalisation, régulation de l'expression des gènes, réponses motrices) ne mobilisent qu'une partie de ses degrés de liberté. On décompose donc l'état microscopique en deux parties :

$$\omega = (y, z),$$

où y désigne les variables *calculatoires*, celles que les procédures lisent et modifient, et z toutes les autres. On note p_Y la loi de y et $p_{Z|y}$ la loi de z sachant y , et de même pour l'équilibre.

Théorème 3.1 (Décomposition de la néguentropie).

$$\mathcal{J} = \underbrace{k_B D(p_Y \| p_Y^{\text{eq}})}_{\mathcal{J}_{\text{calc}}} + \underbrace{k_B \sum_y p_Y(y) D(p_{Z|y} \| p_{Z|y}^{\text{eq}})}_{\mathcal{J}_{\text{pot}}}, \quad \mathcal{J}_{\text{calc}} \geq 0, \quad \mathcal{J}_{\text{pot}} \geq 0.$$

Démonstration. C'est la règle de chaînage de l'entropie relative. On écrit $p_{y,z} = p_Y(y) p_{Z|y}(z)$, de même pour l'équilibre, et

$$\ln \frac{p_{y,z}}{p_{y,z}^{\text{eq}}} = \ln \frac{p_Y(y)}{p_Y^{\text{eq}}(y)} + \ln \frac{p_{Z|y}(z)}{p_{Z|y}^{\text{eq}}(z)}.$$

On prend l'espérance sous p . Les deux termes sont positifs, comme toute entropie relative. $\square$

Définition 3.2. On appelle *néguentropie calculée* $\mathcal{J}_{\text{calc}}$ la part de la néguentropie portée par les variables calculatoires, et *néguentropie potentielle* $\mathcal{J}_{\text{pot}}$ le reste : l'ordre des autres degrés de liberté, qui n'est pas mobilisé par les procédures.

On retrouve exactement le schéma de 2013 : la néguentropie physique est la somme d'une néguentropie liée au calcul et d'une néguentropie potentielle, qui forme un « résidu informationnel ». En particulier $\mathcal{J}_{\text{calc}} \leq \mathcal{J}$: un organisme ne peut pas calculer plus d'ordre qu'il n'en possède.

Remarque 3.3 (Le rôle de l'information mutuelle). Si l'équilibre est sans corrélation entre y et z , c'est-à-dire $p_{y,z}^{\text{eq}} = p_Y^{\text{eq}}(y) p_Z^{\text{eq}}(z)$, la néguentropie potentielle s'écrit

$$\mathcal{J}_{\text{pot}} = k_B D(p_Z \| p_Z^{\text{eq}}) + k_B I(Y; Z),$$

où $I(Y; Z)$ est l'information mutuelle entre les deux parties. Une partie de l'ordre « potentiel » est donc faite de corrélations entre les variables calculatoires et le reste de l'organisme : c'est la part qu'un calcul peut mobiliser en lisant z à travers y .

3.2 Le calcul

La définition de 2013 imposait à la suite des néguentropies calculées d'être croissante et de valoir $\mathcal{J}_m$ au début et à la fin ; une telle suite est constante. L'idée était sans doute celle d'une mobilisation puis d'un retour.

Définition 3.4 (Calcul). Un *calcul* est une évolution $t \mapsto \mathcal{J}_{\text{calc}}(t)$ sur un intervalle $[0, \theta]$, entre un *input* à la date 0 et un *output* à la date θ , telle que

$$\mathcal{J}_{\text{calc}}(0) = \mathcal{J}_{\text{calc}}(\theta) = \mathcal{J}_m,$$

croissante sur $[0, \tau]$ puis décroissante sur $[\tau, \theta]$, pour un instant τ intermédiaire. L'*amplitude* du calcul est $\mathcal{J}_{\text{calc}}(\tau) - \mathcal{J}_m$.

D'après le principe de Landauer, le retour au niveau $\mathcal{J}_m$ efface l'information mobilisée et ne retient que celle qui est inscrite dans l'output ; il dissipe au moins T fois la néguentropie effacée. La néguentropie mobilisée par le calcul est fournie par la néguentropie potentielle ou par l'extérieur.

3.3 Marge sur capacités

Soit $W_{i,o}$ le nombre de séquences de complexes qui fournissent l'output o à partir de l'input i . Plutôt que $\tau_{\text{cap}} = 1 - 1/W_{i,o}$, qui est arbitraire, on mesure la capacité en bits :

$$C_{i,o} = \log_2 W_{i,o}.$$

C'est le nombre de bits de choix dont dispose le système pour atteindre l'output : il vaut 0 quand une seule voie existe, et chaque doublement du nombre de voies ajoute un bit. Cette mesure est cohérente avec tout le reste du cadre ; elle mesure la redondance, donc la robustesse, d'une fonction biologique.

4 Les systèmes ouverts : stocks et flux

4.1 Le bilan d'entropie

Un organisme est un système ouvert, qui échange matière et énergie avec son milieu. D'après Prigogine, la variation de son entropie se décompose en

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \sigma, \quad \sigma \geq 0,$$

où $d_e S/dt$ est le flux d'entropie échangé avec le milieu, de signe quelconque, et σ le taux de production d'entropie interne, toujours positif d'après le second principe.

Définition 4.1 (État stationnaire). Un système est dans un *état stationnaire hors d'équilibre* si $dS/dt = 0$ avec $\sigma > 0$: toute l'entropie produite est exportée, $d_e S/dt = -\sigma$.

Un organisme vivant au repos est, en première approximation, dans un tel état. Sa néguentropie est un *stock*, maintenu constant par un *flux* : le métabolisme est le processus qui produit de l'entropie et l'exporte vers le milieu, sous forme de chaleur et de déchets.

Remarque 4.2. La version de 2013 parlait de « néguentropie métabolique » comme d'un niveau. Il est utile de distinguer le niveau, qui est un stock mesuré en J K^{-1} ou en bits, et le métabolisme qui le maintient, qui est un flux mesuré en $\text{J K}^{-1} \text{s}^{-1}$ ou en bits par seconde.

4.2 Les états du système

Les définitions de 2013 prennent alors une forme précise.

Définition 4.3. — Le *niveau métabolique* $\mathcal{J}_m$ est la néguentropie de l'état stationnaire non stimulé.

- Le système est en *déplétion* si $\mathcal{J} < \mathcal{J}_m$.
- Le système *relaxe* si, après une perturbation, $\mathcal{J}(t)$ revient vers $\mathcal{J}_m$. Le temps caractéristique de ce retour mesure sa résilience.
- Le système est *saturé* si $\mathcal{J}$ atteint la valeur maximale $\mathcal{J}_{\max}$ que permettent ses contraintes physiques.
- Le système est *frustré* si la néguentropie calculée ne peut pas atteindre la valeur requise par une procédure, bien que la néguentropie potentielle soit suffisante, parce que le flux de conversion de $\mathcal{J}_{\text{pot}}$ en $\mathcal{J}_{\text{calc}}$ est limité : $d\mathcal{J}_{\text{calc}}/dt \leq r_{\max}$. L'image du supplice de Tantale convient : la ressource est là, mais inaccessible au rythme voulu.
- La *mort* est le retour à l'équilibre avec le milieu : $\mathcal{J} \rightarrow 0$.

Définition 4.4 (Marge naturelle). La *marge naturelle* est $\Delta_{\text{nat}} = \mathcal{J} - \mathcal{J}_m$, et le *taux de marge*

$$\tau_{\text{nat}} = \frac{\mathcal{J} - \mathcal{J}_m}{\mathcal{J}_{\max} - \mathcal{J}_m}.$$

Il est négatif en déplétion (au plus bas, $-\mathcal{J}_m/(\mathcal{J}_{\max} - \mathcal{J}_m)$ quand $\mathcal{J} = 0$), nul au niveau métabolique et égal à 1 à saturation.

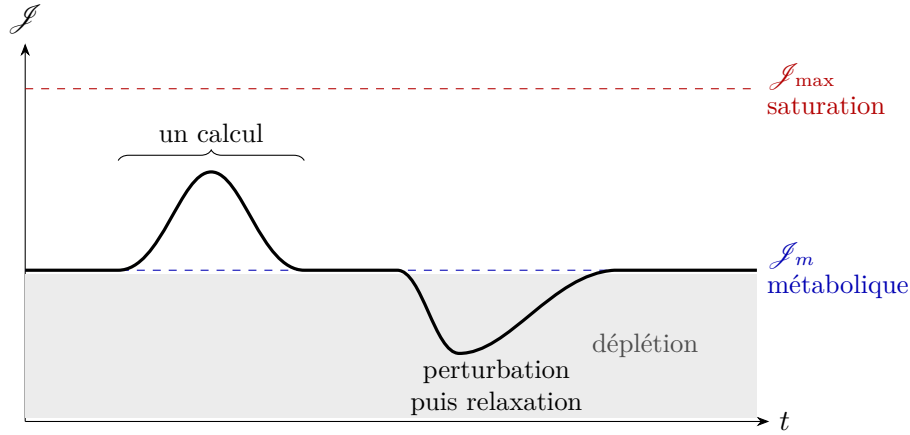


FIGURE 1 – Évolution schématique de la néguentropie d'un organisme : un calcul mobilise temporairement de la néguentropie au-dessus du niveau métabolique ; une perturbation fait passer le système en déplétion, puis il relaxe vers $\mathcal{J}_m$.

5 Ordres de grandeur

Grandeur	Valeur	Équivalent
Entropie d'un bit	$k_B \ln 2 = 9,6 \times 10^{-24} \text{ J K}^{-1}$	
Coût minimal d'effacement à 310 K	$k_B T \ln 2 = 3,0 \times 10^{-21} \text{ J}$	
Information du génome humain	$\approx 1,2 \times 10^{10} \text{ bits}$	$\approx 1,2 \times 10^{-13} \text{ J K}^{-1}$
Entropie exportée par un humain au repos	$100 \text{ W}/310 \text{ K} \approx 0,32 \text{ J K}^{-1} \text{ s}^{-1}$	$\approx 3 \times 10^{22} \text{ bits/s}$
Hydrolyse d'un ATP en milieu cellulaire	$\approx 50 \text{ kJ/mol}$	$\approx 19 k_B T$

Deux conclusions s'en dégagent.

- La néguentropie « informationnelle » au sens étroit, celle du génome par exemple, est infime devant les flux thermodynamiques : le corps humain exporte en moins d’une picoseconde l’équivalent entropique de tout son génome. La néguentropie calculée n’est qu’une très petite partie de la néguentropie physique, et l’essentiel de celle-ci est, au sens de ce texte, potentiel ou consacré à l’entretien de la structure.
- Les calculs biologiques sont coûteux, mais pas démesurément. La traduction d’un acide aminé consomme environ 4 ATP, soit environ $80 k_B T$, pour fixer un choix parmi 20 acides aminés, soit $\log_2 20 \approx 4,3$ bits, dont le coût minimal de Landauer est d’environ $3 k_B T$. Le rendement est faible, mais il n’est qu’à un ordre de grandeur et demi de la borne physique, et le surcoût sert en partie à la fidélité de la copie.

6 Perspectives : évolution et émergence

Les idées de 2013 sur l’évolution sont présentées ici comme des questions ouvertes. Pour les rendre quantitatives, il faut préciser sur quelle distribution porte l’entropie d’une espèce.

6.1 L’adaptation

Lewontin définit l’adaptation comme « un problème posé par la nature et une solution que lui apporte l’organisme ». Dans le cadre de la section 3, une mesure naturelle de l’adaptation est l’information mutuelle $I(G; E)$ entre le génotype G et l’environnement E : elle mesure à quel point le génotype « sait » quelque chose de l’environnement. Kimura (1961) a estimé la quantité d’information génétique que la sélection naturelle peut accumuler par génération ; Brooks et Wiley (*Evolution as Entropy*, 1986) ont tenté une lecture entropique de la spéciation. Ces travaux sont un point de départ pour les hypothèses suivantes, qui restent à démontrer :

- la scission d’une espèce en sous-espèces adaptées à des niches différentes augmente l’information mutuelle entre génotypes et environnements, ce qui correspondrait à un « principe néguentropique » de la spéciation ;
- l’extinction traduit l’impossibilité, pour une espèce, de maintenir une information mutuelle suffisante avec un environnement qui change trop vite : c’est un problème de capabilité, au sens de la section 3.3.

6.2 L’émergence

Samuel Alexander écrivait en 1920 que la qualité supérieure « émerge du niveau inférieur d’existence et y plonge ses racines, mais elle en émerge et n’appartient pas à ce niveau, conférant à son propriétaire un nouvel ordre existant avec ses lois propres de comportement ». La décomposition du théorème 3.1 en donne une lecture modeste : un niveau d’organisation peut être défini par un choix de variables y , et l’ordre propre à ce niveau est la néguentropie qu’elles portent.

6.3 La complexité de la cellule

La complexité croissante de la cellule se lit dans la taille de ses réseaux métaboliques. La reconstruction Recon 1 du métabolisme humain (Duarte et al., 2007) compte 3311 réactions et 2766 métabolites ; la version Recon3D (2018) en compte nettement plus. Les étapes de son émergence sont résumées ci-dessous (Ga : milliards d’années) ; les datations anciennes restent débattues.

Événement	Il y a (Ga)	Après le Big Bang
Big Bang	13,8	0
Nucléosynthèse primordiale		quelques minutes
Émission du rayonnement fossile		380 000 ans
Formation de la Terre	4,5	9,3 Ga
Premières traces de vie, procaryotes	3,5 à 3,8	10 Ga
Photosynthèse oxygénique (cyanobactéries)	au moins 2,7	11,1 Ga
Grande oxygénation de l'atmosphère	2,4	11,4 Ga
Premiers eucaryotes	environ 2	11,8 Ga

Les bactéries et les archées, deux grands groupes de procaryotes, se sont séparées très tôt ; les cyanobactéries sont des bactéries. Le statut des virus comme êtres vivants reste discuté.

6.4 Questions ouvertes

Hobbes a écrit que penser, c'est calculer ; mais la réciproque est-elle vraie ? Un ordinateur calcule sans penser. Un système de particules qui suit la distribution de Boltzmann ne calcule pas au sens de ce texte : aucune variable n'y porte une information sur un environnement qu'elle utiliserait. Cela suggère que le critère du vivant n'est pas l'ordre, ni même le calcul, mais l'usage de l'information sur le milieu pour maintenir sa propre néguentropie. On peut se demander, à l'inverse, si l'individu pris dans une foule perd une part de sa capacité à calculer, au sens où ses variables se corréleraient à celles du groupe plus qu'à celles du milieu.

Enfin, l'analyse par von Uexküll des expériences de Spemann évoque la « tonalité » d'un organe, qui fait penser aux phénomènes de résonance. C'est une piste à explorer, en gardant à l'esprit que le cadre présenté ici est discret.

Conclusion

L'intuition de 2013 est confirmée et précisée :

- la conversion entre néguentropie et information est justifiée : 1 bit vaut $k_B \ln 2$ d'entropie et, au plus, $k_B T \ln 2$ de travail ;
- la décomposition de la néguentropie physique en néguentropie calculée et néguentropie potentielle est exacte, dès qu'on choisit les variables calculatoires ;
- les notions de niveau métabolique, relaxation, déplétion, saturation et frustration prennent un sens précis dans la thermodynamique des systèmes ouverts, à condition de distinguer le stock de néguentropie et le flux métabolique qui l'entretient ;
- la néguentropie calculée est quantitativement très petite devant la néguentropie physique.

La partie sur l'évolution demande encore un modèle explicite pour devenir démonstrative.

Références

- [1] L. Szilard, « Über die Entropieverminderung in einem thermodynamischen System bei Eingriffen intelligenter Wesen », *Zeitschrift für Physik* 53, 1929.
- [2] E. Schrödinger, *What is Life ?*, Cambridge University Press, 1944 ; trad. fr. *Qu'est-ce que la vie ?*
- [3] L. Brillouin, *Science and Information Theory*, Academic Press, 1956.

- [4] R. Landauer, « Irreversibility and heat generation in the computing process », *IBM Journal of Research and Development* 5, 1961.
- [5] C. H. Bennett, « The thermodynamics of computation — a review », *International Journal of Theoretical Physics* 21, 1982.
- [6] A. Bérut et al., « Experimental verification of Landauer's principle linking information and thermodynamics », *Nature* 483, 2012.
- [7] I. Prigogine, *Introduction à la thermodynamique des processus irréversibles*, Dunod, 1968.
- [8] M. Kimura, « Natural selection as the process of accumulating genetic information in adaptive evolution », *Genetical Research* 2, 1961.
- [9] D. R. Brooks, E. O. Wiley, *Evolution as Entropy*, University of Chicago Press, 1986.
- [10] N. C. Duarte et al., « Global reconstruction of the human metabolic network based on genomic and bibliomic data », *PNAS* 104, 2007.
- [11] S. Alexander, *Space, Time and Deity*, Macmillan, 1920.
- [12] J. von Uexküll, *Mondes animaux et monde humain*, trad. fr.
- [13] G. W. Leibniz, *De arte combinatoria*, 1666.
- [14] H. Genvrin, *Applications de la théorie du grain*.