

Néguentropie, information et vivant

Un cadre pour les systèmes entropiques en biologie

Hugues Genvrin

D'après un texte de 2013 — octobre 2026

Plan

La question

Entropie et néguentropie

De l'information à la thermodynamique

Néguentropie calculée et potentielle

Systèmes ouverts : stocks et flux

Ordres de grandeur

Perspectives : évolution et émergence

Conclusion

La question

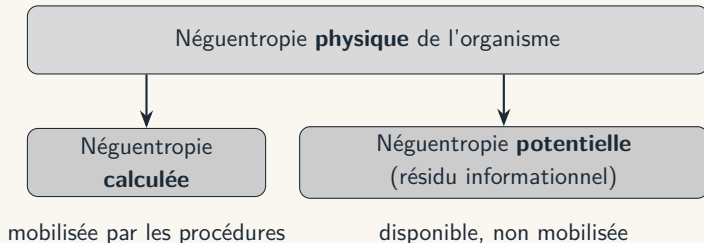
Un organisme qui calcule

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

- Un organisme réalise sans cesse des **procédures** : signalisation, régulation des gènes, réponses motrices.
- Ces procédures consomment de l'ordre, c'est-à-dire de la **néguentropie**.
- Mais elles n'utilisent pas tout l'ordre dont dispose l'organisme.

Question

Comment relier l'ordre *calculé* par les procédures à l'ordre *physique* de l'organisme ?



Ce qui restait à justifier

1. Une **définition** précise de la néguentropie.
2. La **conversion** entre néguentropie thermodynamique et information.
3. Une **décomposition** exacte en parties calculée et potentielle.

Entropie et néguentropie

L'entropie d'une distribution

Un système a un ensemble fini Ω de micro-états, décrit par une distribution $p = (p_\omega)$.

Entropie de Gibbs

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

Entropie de Shannon

$$H(p) = - \sum_{\omega} p_{\omega} \log_2 p_{\omega} \text{ (bits)}$$

Une seule et même grandeur, deux unités

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

- Maximum $S_{\max} = k_B \ln |\Omega|$ pour la distribution uniforme.
- Minimum 0 quand le micro-état est connu avec certitude.

La néguentropie : une distance à l'équilibre

Entropie relative (Kullback–Leibler)

$$D(p \parallel q) = \sum_{\omega} p_{\omega} \ln \frac{p_{\omega}}{q_{\omega}} \geq 0, \quad \text{nulle si et seulement si } p = q.$$

Néguentropie physique

$$\mathcal{J}(p) = k_B D(p \parallel p^{\text{eq}})$$

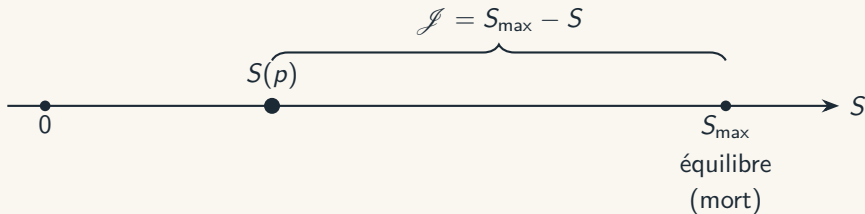
- Système isolé : l'équilibre est uniforme, et l'on retrouve Brillouin :

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

- $\mathcal{J} = 0$ à l'équilibre, $\mathcal{J} > 0$ hors équilibre, additive sur des sous-systèmes indépendants.

Pourquoi pas $\mathcal{J} = -S$?

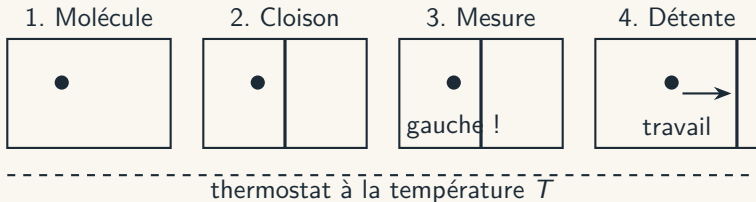
- La version de 2013 posait que l'entropie et la néguentropie « ont même valeur absolue ».
- Mais l'entropie est positive : la néguentropie serait alors toujours **négative**.
- Elle ne mesurerait pas l'écart à l'équilibre, qui est ce qui compte pour le vivant.



Avec $\mathcal{J} = S_{\max} - S$, un organisme mort, revenu à l'équilibre avec son milieu, a une néguentropie **nulle**.

De l'information à la thermodynamique

La machine de Szilard (1929)



Bilan

La détente isotherme de $V/2$ à V fournit

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

Un bit d'information permet d'extraire **au plus $k_B T \ln 2$** de travail d'un thermostat.

Le principe de Landauer (1961)

Théorème

Effacer un bit d'information dissipe dans le milieu une chaleur

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

- À 37 °C : $k_B T \ln 2 \approx 3,0 \times 10^{-21}$ J par bit.
- **Bennett (1982)** : ce n'est pas le calcul qui coûte, c'est l'effacement. Un calcul réversible peut, en principe, ne rien dissiper.
- Résolution du **démon de Maxwell** : il mesure gratuitement, mais doit tôt ou tard effacer sa mémoire, ce qui compense son gain.
- **Vérification expérimentale** : Bérut et al., *Nature*, 2012.

L'énergie libre hors équilibre

Système au contact d'un thermostat, équilibre $p_\omega^{\text{éq}} = e^{-E_\omega/k_B T}/Z$, énergie libre $F(p) = \sum p_\omega E_\omega - T S(p)$.

Théorème

$$F(p) - F^{\text{éq}} = k_B T D(p \parallel p^{\text{éq}}) = T \mathcal{J}(p)$$

Démonstration. De $E_\omega = -k_B T (\ln p_\omega^{\text{éq}} + \ln Z)$:

$$F(p) = -k_B T \sum p_\omega \ln p_\omega^{\text{éq}} - k_B T \ln Z + k_B T \sum p_\omega \ln p_\omega = F^{\text{éq}} + k_B T \sum p_\omega \ln \frac{p_\omega}{p_\omega^{\text{éq}}}.$$

Corollaire

Le travail maximal extractable d'un système, en le laissant revenir à l'équilibre, vaut $T \mathcal{J}$:
soit $k_B T \ln 2$ par bit de néguentropie.

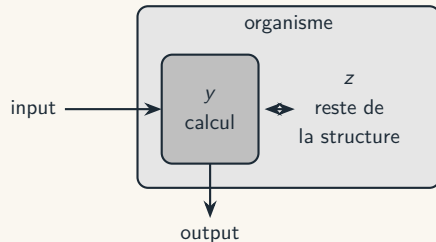
1 bit	en entropie	$k_B \ln 2 = 9,6 \times 10^{-24} \text{ J K}^{-1}$
	en énergie libre à 310 K	$k_B T \ln 2 = 3,0 \times 10^{-21} \text{ J}$
	en ATP	$\approx \frac{1}{28} \text{ d'ATP}$

- Brillouin (1956) : *principe de néguentropie de l'information*.
- Schrödinger (1944) : l'organisme « se nourrit d'entropie négative ».

Néguentropie calculée et potentielle

On sépare l'état microscopique en deux parties : $\omega = (y, z)$.

- y : variables **calculatoires**, lues et modifiées par les procédures (expression des gènes, signalisation...)
- z : tous les autres degrés de liberté



Théorème

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

Démonstration (règle de chaînage) : avec $p_{y,z} = p_Y(y) p_{Z|y}(z)$,

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

puis on prend l'espérance sous p . Chaque terme est une entropie relative, donc positif.

Conséquence

$\mathcal{J}_{\text{calc}} \leq \mathcal{J}$: un organisme ne peut pas calculer plus d'ordre qu'il n'en possède.

Le rôle de l'information mutuelle

Si l'équilibre est sans corrélation entre y et z : $p_{y,z}^{\text{éq}} = p_Y^{\text{éq}}(y) p_Z^{\text{éq}}(z)$, alors

$$\mathcal{J}_{\text{pot}} = k_B D(p_Z \parallel p_Z^{\text{éq}}) + k_B I(Y; Z).$$



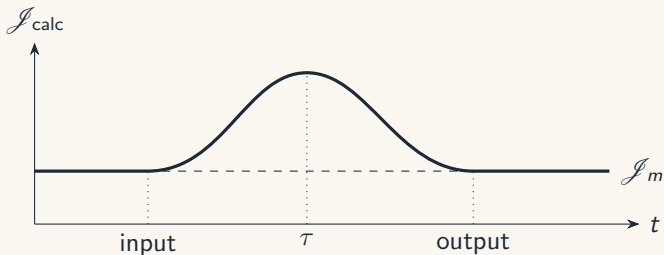
Une partie du « résidu potentiel » est faite de **corrélations** entre les variables calculatoires et le reste de l'organisme : c'est la part qu'un calcul peut mobiliser en lisant z à travers y .

La définition de 2013

$\mathcal{J}(0) = \mathcal{J}(\theta) = \mathcal{J}_m$ avec une suite *croissante* : elle est forcément **constante**.

Définition corrigée

Un calcul est une évolution $t \mapsto \mathcal{J}_{\text{calc}}(t)$ sur $[0, \theta]$, avec $\mathcal{J}_{\text{calc}}(0) = \mathcal{J}_{\text{calc}}(\theta) = \mathcal{J}_m$, **croissante** sur $[0, \tau]$ puis **décroissante** sur $[\tau, \theta]$.



Le coût d'un calcul et la capacité

Coût

Le retour au niveau $\mathcal{I}_m$ efface l'information mobilisée, sauf celle inscrite dans l'output. D'après Landauer, il dissipe au moins T fois la néguentropie effacée.

Capacité, mesurée en bits

$W_{i,o}$ = nombre de séquences de complexes menant de l'input i à l'output o .

$$C_{i,o} = \log_2 W_{i,o} \quad (\text{au lieu de } 1 - 1/W_{i,o})$$

Voies possibles $W_{i,o}$	1	2	8	1024
Capacité $C_{i,o}$	0 bit	1 bit	3 bits	10 bits

La capacité mesure la **redondance**, donc la robustesse, d'une fonction biologique.

Systèmes ouverts : stocks et flux

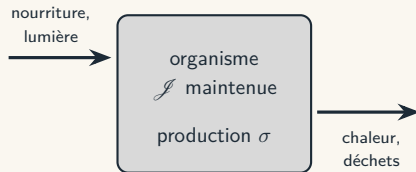
Le bilan d'entropie de Prigogine

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

- σ : production d'entropie interne (second principe)
- $d_e S/dt$: échange avec le milieu, de signe quelconque

État stationnaire hors d'équilibre

$dS/dt = 0$ avec $\sigma > 0$: toute l'entropie produite est exportée, $d_e S/dt = -\sigma$.



Distinguer le stock et le flux

Stock

La néguentropie $\mathcal{J}$, l'écart à l'équilibre.

Unités : J K^{-1} ou bits.

Flux

Le métabolisme, qui produit et exporte l'entropie.

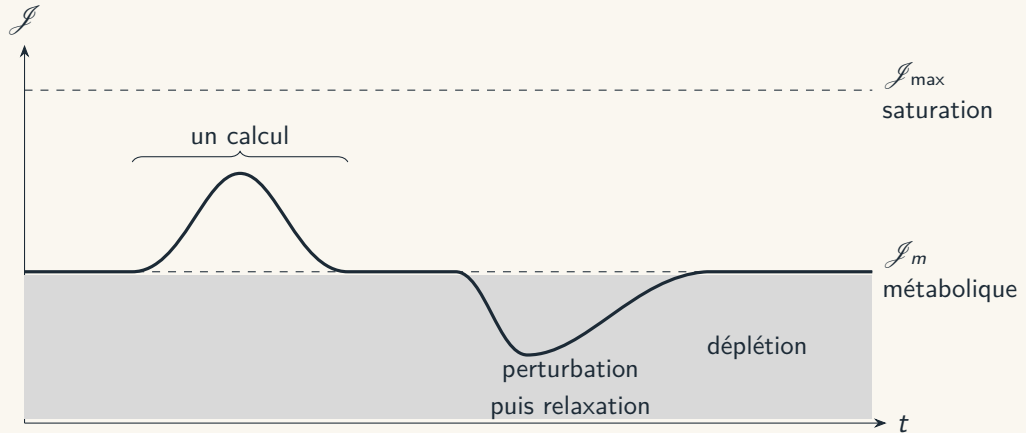
Unités : $\text{J K}^{-1} \text{s}^{-1}$ ou bits/s.

- Un organisme vivant au repos est un **état stationnaire hors d'équilibre** : son stock est constant parce qu'un flux l'entretient.
- La « néguentropie métabolique » de 2013 désigne le *niveau* $\mathcal{J}_m$ de cet état ; le métabolisme est le *flux* qui le maintient.
- Schrödinger (1944) : l'organisme « se nourrit d'entropie négative ».

Les états du système

État	Définition
Niveau métabolique	$\mathcal{I}_m$: néguentropie de l'état stationnaire non stimulé
Déplétion	$\mathcal{I} < \mathcal{I}_m$
Relaxation	retour de $\mathcal{I}(t)$ vers $\mathcal{I}_m$ après une perturbation ; son temps caractéristique mesure la résilience
Saturation	$\mathcal{I} = \mathcal{I}_{\max}$, maximum permis par les contraintes physiques
Frustration	$\mathcal{I}_{\text{calc}}$ n'atteint pas la valeur requise malgré une $\mathcal{I}_{\text{pot}}$ suffisante, car $d\mathcal{I}_{\text{calc}}/dt \leq r_{\max}$
Mort	retour à l'équilibre avec le milieu : $\mathcal{I} \rightarrow 0$

Évolution de la néguentropie



Marge naturelle et frustration

Marge naturelle

$$\Delta_{\text{nat}} = \mathcal{J} - \mathcal{J}_m, \quad \tau_{\text{nat}} = \frac{\mathcal{J} - \mathcal{J}_m}{\mathcal{J}_{\text{max}} - \mathcal{J}_m}$$

- $\tau_{\text{nat}} < 0$: déplétion ; $\tau_{\text{nat}} = 0$: niveau métabolique ; $\tau_{\text{nat}} = 1$: saturation.

Frustration : le supplice de Tantale

La ressource est là, mais inaccessible au rythme voulu :

$$\mathcal{J}_{\text{pot}} \text{ suffisante,} \quad \frac{d\mathcal{J}_{\text{calc}}}{dt} \leq r_{\text{max}}.$$

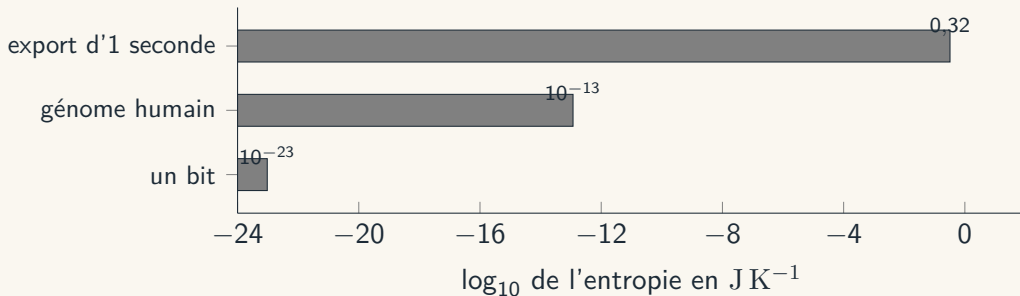
Des apports extérieurs peuvent forcer la relaxation. Des frustrations trop fréquentes, comme des relaxations excessives, pourraient caractériser des états pathologiques.

Ordres de grandeur

Quelques chiffres

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	$\approx 50 \text{ kJ/mol}$	$\approx 19 k_B T$

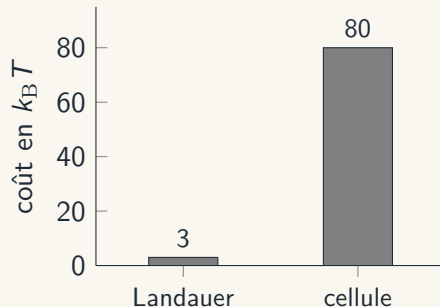
L'information pèse peu face aux flux



- Le corps humain exporte en moins d'une picoseconde l'équivalent entropique de tout son génome.
- La néguentropie calculée n'est qu'une infime partie de la néguentropie physique : le « résidu » de 2013 est massif.

Le coût d'un calcul biologique : la traduction

- Ajouter un acide aminé à une protéine coûte environ **4 ATP**, soit $\approx 80 k_B T$.
- Information fixée : un choix parmi 20, soit $\log_2 20 \approx 4,3$ bits.
- Coût minimal de Landauer :
 $4,3 \times k_B T \ln 2 \approx 3 k_B T$.



Lecture

Un facteur ≈ 27 seulement, soit environ un ordre de grandeur et demi au-dessus de la borne physique ; le surcoût sert en partie à la **fidélité** de la copie.

Perspectives : évolution et émergence

L'adaptation comme information

« L'adaptation correspond à un problème posé par la nature et à une solution que lui apporte l'organisme. »
— Lewontin

Une mesure naturelle

L'information mutuelle $I(G; E)$ entre le génotype G et l'environnement E .

Hypothèses à démontrer :

- La **scission** d'une espèce en sous-espèces adaptées à des niches différentes augmente $I(G; E)$: un « principe néguentropique » de la spéciation.
- L'**extinction** traduit l'impossibilité de maintenir une information mutuelle suffisante avec un milieu qui change trop vite : un problème de capacité.

Travaux à prolonger : Kimura (1961), Brooks et Wiley, *Evolution as Entropy* (1986).

« 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. »
— S. Alexander, 1920

Une lecture modeste

Un niveau d'organisation est défini par un choix de variables y ; l'ordre propre à ce niveau est la néguentropie qu'elles portent, $\mathcal{I}_{\text{calc}}$.

La complexité de la cellule

Événement	Il y a (Ga)	Après le Big Bang
Big Bang	13,8	0
Nucléosynthèse primordiale		quelques minutes
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	2,4	11,4 Ga
Premiers eucaryotes	environ 2	11,8 Ga

- Métabolisme humain : Recon 1 (2007) compte 3 311 réactions et 2 766 métabolites ; Recon3D (2018) davantage.
- Datations anciennes débattues ; statut vivant des virus discuté.

Questions ouvertes

- **Calculer, est-ce penser ?** Hobbes : penser, c'est calculer. Mais un ordinateur calcule sans penser.
- **Ordre ou usage de l'ordre ?** Un gaz à l'équilibre de Boltzmann ne calcule pas : aucune de ses variables ne porte d'information sur un milieu qu'elle utiliserait.

Une piste

Le critère du vivant ne serait pas l'ordre, ni même le calcul, mais l'**usage de l'information sur le milieu** pour maintenir sa propre néguentropie.

- **L'individu dans la foule** perd-il une part de sa capacité à calculer, ses variables se corrélant au groupe plus qu'au milieu ?
- **La « tonalité » d'un organe** (von Uexküll, d'après Spemann) : une piste vers la résonance, dans un cadre qui reste discret.

Conclusion

1. La néguentropie est une **distance à l'équilibre** : $\mathcal{J} = k_B D(p \parallel p^{\text{éq}}) = S_{\text{max}} - S$ pour un système isolé.
2. La conversion est justifiée : **1 bit** = $k_B \ln 2$ d'entropie, et au plus $k_B T \ln 2$ de travail, car $F - F^{\text{éq}} = T \mathcal{J}$.
3. La décomposition est **exacte** : $\mathcal{J} = \mathcal{J}_{\text{calc}} + \mathcal{J}_{\text{pot}}$, deux termes positifs, dès qu'on choisit les variables calculatoires.
4. Le schéma métabolique prend sens en distinguant **stock et flux** (Prigogine, Schrödinger).
5. La néguentropie calculée est **infime** devant la néguentropie physique.
6. L'évolution reste un champ de **perspectives**, à modéliser.

- L. Szilard, « Über die Entropieverminderung in einem thermodynamischen System bei Eingriffen intelligenter Wesen », *Z. Physik* 53, 1929.
- E. Schrödinger, *What is Life ?*, Cambridge University Press, 1944.
- L. Brillouin, *Science and Information Theory*, Academic Press, 1956.
- R. Landauer, « Irreversibility and heat generation in the computing process », *IBM J. Res. Dev.* 5, 1961.
- C. H. Bennett, « The thermodynamics of computation — a review », *Int. J. Theor. Phys.* 21, 1982.
- A. Bérut et al., « Experimental verification of Landauer's principle linking information and thermodynamics », *Nature* 483, 2012.
- I. Prigogine, *Introduction à la thermodynamique des processus irréversibles*, Dunod, 1968.

- M. Kimura, « Natural selection as the process of accumulating genetic information in adaptive evolution », *Genet. Res.* 2, 1961.
- D. R. Brooks, E. O. Wiley, *Evolution as Entropy*, University of Chicago Press, 1986.
- N. C. Duarte et al., « Global reconstruction of the human metabolic network based on genomic and bibliomic data », *PNAS* 104, 2007.
- S. Alexander, *Space, Time and Deity*, Macmillan, 1920.
- J. von Uexküll, *Mondes animaux et monde humain*.
- G. W. Leibniz, *De arte combinatoria*, 1666.
- H. Genvrin, *Applications de la théorie du grain*.