

Évolution de l'entropie et de la néguentropie en biologie = evolution of entropy and negentropy in biology

Autor(en): **Lenk, Rudolf / Crespi, Pierre / Greppin, Hubert**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Archives des sciences et compte rendu des séances de la Société**

Band (Jahr): **40 (1987)**

Heft 3: **Archives des Sciences**

PDF erstellt am: **08.08.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-740324>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

**EVOLUTION DE L'ENTROPIE
ET DE LA NÉGUENTROPIE EN BIOLOGIE**
(Evolution of entropy and negentropy in biology)

PAR

Rudolf LENK, Pierre CRESPI et Hubert GREPPIN *

SUMMARY

A living system exhibits a decrease of internal entropy during its development. This is implied not only by 'macroscopic', but also by 'microscopic' reasons, such as the existence of 'dissipative structures', the genetic mechanism of the morphogenesis, the molecular structure and the evolution of the molecular configuration and conformation in the living system. The entropy changes (configuration and energy) in some biological and medical applications can also be studied by NMR.

1. INTRODUCTION

Contrairement à la situation en physique classique, où l'évolution de l'entropie est gouvernée par le Second Principe de la thermodynamique, en biologie nous sommes souvent confrontés à une situation apparemment différente. Ceci est déterminé par le caractère irréversible du processus vivant, avec une certaine évolution de l'organisation et de l'ordre s'achevant par la sénescence et la disparition. Le problème de l'entropie en biologie a été abordé par Prigogine [1, 2] qui a introduit la notion de production minimale d'entropie et les structures 'dissipatives', caractéristiques des systèmes ouverts, s'auto-organisant.

La thermodynamique a bien établi qu'un système 'isolé' manifeste une tendance obligatoire vers l'augmentation de son entropie, durant son passage vers un état d'équilibre. La démonstration a pu être établie à partir d'un système thermodynamique à deux composantes ('modes') (voir § 22 dans [3]). Dans ce cas, la production totale d'entropie σ_{AB} est déterminée par

$$\sigma_{AB} = \dot{U}_A (T_A - T_B)/T_A T_B \quad (1)$$

* Laboratoire de Physiologie Végétale, Pavillon des Isotopes de l'Université, CH-1211 Genève 4.

où \dot{U}_A est la variation de l'énergie interne et T_A , T_B sont les températures des modes 'A' et 'B'. On peut facilement vérifier que pour $T_A > T_B$ ou $T_A < T_B$ on a toujours $\sigma > 0$.

Cette démonstration est valable seulement pour les systèmes thermodynamiques 'isolés'. En biologie, les systèmes vivants sont 'ouverts'. C'est-à-dire qu'ils peuvent échanger de l'énergie et de la matière avec leur environnement; par ailleurs ils sont loin de l'équilibre. Par conséquent, la variation totale d'entropie dS est déterminée par la somme

$$dS = d_iS + d_eS \quad (2)$$

où d_iS est la production interne d'entropie et d_eS est le flux d'entropie externe. Généralement, d_eS peut être positif ou négatif et par conséquent, on a $dS < 0$ ou $dS > 0$.

En physique, la création de néguentropie peut être réalisée par la transformation du rayonnement 'incohérent' en rayonnement 'cohérent', par exemple dans un laser [4]. Comme on le sait, à l'entrée de celui-ci, le rayonnement possède une bande spectrale large (= entropie élevée), tandis qu'à la sortie on obtient une bande spectrale étroite (= entropie réduite) (voir la figure 1).

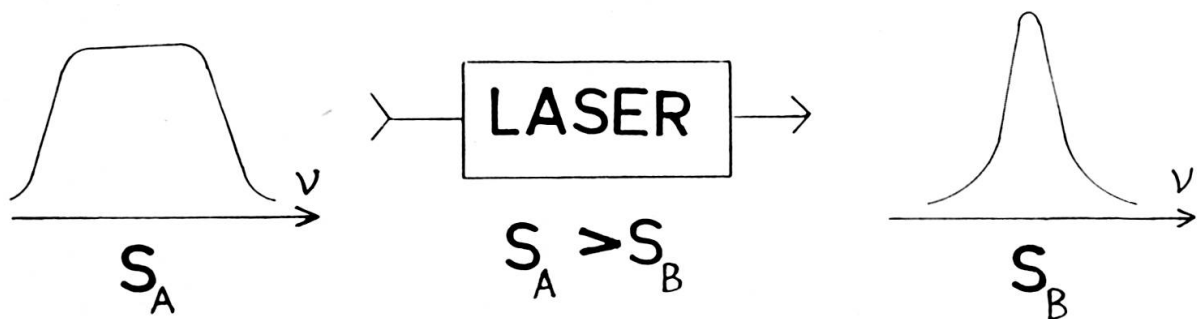


FIG. 1.

Le laser peut servir comme un modèle pour la création de la néguentropie. Le rayonnement à l'entrée, caractérisé par une bande spectrale large est 'incohérent', tandis que le rayonnement à la sortie est 'cohérent', avec une bande spectrale étroite. Par conséquent, la différence des entropies ($S_B - S_A$) est négative.

La cristallisation à partir d'une solution liquide saturée représente aussi un exemple de néguentropie dans un système chimique.

Compte tenu du Troisième Principe, l'entropie de tout corps cristallisé a une valeur finie, à la température du zéro absolu, valeur qui peut être nulle dans un certain nombre de cas. Le fait qu'un certain nombre de corps ait effectivement une entropie nulle, au zéro absolu, confirme que l'ordre absolu peut régner dans les cristaux.

2. L'ENTROPIE, L'INFORMATION ET L'ORDRE

2.1 Aspects 'microscopiques'

La définition des systèmes ouverts ne peut pas expliquer complètement l'évolution de l'entropie lors du développement (code génétique). Puisque la vie a un fondement 'microscopique' et moléculaire plutôt que 'macroscopique', il faut faire appel à la description de la structure moléculaire et utiliser la notion de probabilité. Selon la définition de Boltzmann, l'entropie statistique obéit à la formule

$$S = k \ln W \quad (3)$$

où k est la constante de Boltzmann et W est le nombre total des 'micro-états' dans le système étudié. En utilisant la notion de probabilité, la relation entre la théorie de l'information et la thermodynamique est déterminée par la formule de Wiener-Shannon [5]

$$S = -k \sum_j p_j \ln p_j \quad (4)$$

où p_j est la probabilité d'occupation de l'état microscopique 'j' (voir aussi la figure 2).

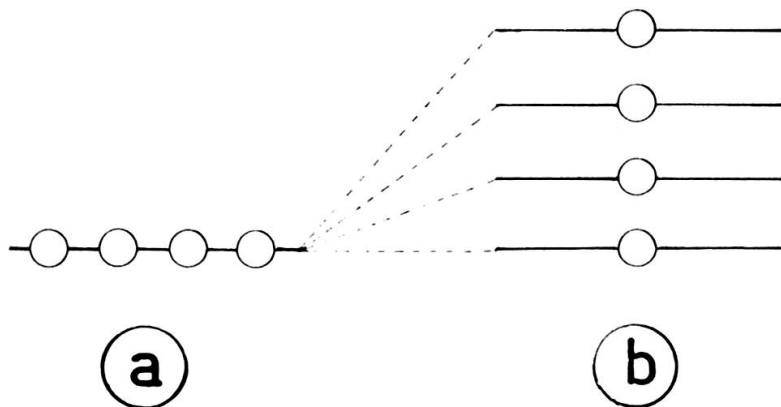


FIG. 2.

Représentation schématique de la distribution des particules sur les niveaux quantiques, avec les entropies statistiques différentes: a) $W = 1$; $S = 0$. b) $W = 4$; $S = k \ln 4$.

Une perte d'information peut être décrite formellement par une augmentation d'entropie. L'application de la théorie de l'information à la biologie a pour but d'estimer les quantités d'information contenues dans les organismes, comme mesure de

leur complexité [6]. On peut montrer que l'étude du vivant demande l'introduction de la 'néguentropie' S_n . Ceci est déterminé par les relations (3) et (4) avec le signe opposé, par exemple $S_n = -k \ln W$.

2.2 Structures 'dissipatives'

Les structures dissipatives sont des états stationnaires de non-équilibre [1, 2]. Dans ce cas il y a diminution de la production locale d'entropie, compensée par le flux d'entropie $d_e S$. Par conséquent, on observe une diminution globale de l'entropie du système, ce qui se traduit par l'apparition d'une structure organisée. Cette dernière, contrairement aux structures cristallines, est essentiellement dynamique, puisqu'elle existe tant que se maintient un état stationnaire de non-équilibre, caractérisé par un flux de chaleur conjugué à un gradient de température et par un flux de la matière (= phénomène de convection).

L'application générale des structures dissipatives se retrouve dans plusieurs domaines. Par exemple en chimie, on connaît des réactions dans lesquelles le couplage et la diffusion des réactants peut aboutir à un état stationnaire avec une 'brisure de symétrie'. On obtient ainsi une distribution ordonnée dans l'espace, constituant un cas de structure dissipative. Dans certaines conditions on peut observer des variations cycliques de concentrations (oscillations chimiques [1]).

Ces structures apparaissent aujourd'hui comme proche de ce qui est observé dans les organismes vivants. Il est bien connu qu'elles possèdent une efficacité accrue dans la production et l'élimination d'entropie dans l'environnement. Les oscillations en fonction du temps que l'on peut observer dans ce type de système, peuvent servir à l'appréhension de la nature physico-chimique des rythmes biologiques [7].

L'étude des structures dissipatives démontre une dépendance très étroite entre structure et fonction, et la capacité d'auto-organisation et de 'morphogénèse' de ces systèmes simples (ordre issu du hasard).

2.3 Le vivant et la théorie d'information

On peut considérer le vivant comme un système transformateur d'énergie composé d'unités structurales et fonctionnelles, capable de stocker et de produire l'information nécessaire pour se maintenir, croître ou se multiplier dans un environnement donné, source d'énergie de matière et de signaux.

La théorie de l'information demande encore de nombreux développements pour une application satisfaisante à la biologie. Dans la cellule, ce qu'on appelle information, peut avoir des supports de nature variée et d'importance hiérarchique différente: DNA, RNA, protéines, macromolécules et molécules organiques diverses, structures cellulaires et sub-cellulaires. Il y a donc différents types de stockage, de production et de circulation d'information qui échappent à la théorie physico-mathématique de l'information. Elle ne donne qu'une idée grossière de la complexité structurale des

molécules dont le degré de distribution des atomes, éloignés du hasard, serait la capacité d'informer, et dont l'entropie structurale serait la mesure. La formule de Shannon peut donner une idée du degré de différenciation (expression de l'action du code génétique et de l'environnement) acquis par les cellules.

2.4 Entropies configurationnelle et énergétique

Supposons que la probabilité (population) de l'état 'j' est définie par la distribution de Boltzmann

$$p_j = W_j \exp(-\beta E_j) \quad (5)$$

où W_j est le nombre des configurations (micro-états) d'énergie E_j et $\beta = 1/kT$.

En utilisant la formule (4), la contribution à l'entropie de l'état 'j' est donné par

$$S_j = -k \ln W_j + k\beta E_j = S_n + S_e \quad (6)$$

où S_n est la contribution 'néguentropique'

$$S_n = -k \ln W_j \quad (7)$$

et S_e est la contribution 'énergétique'

$$S_e = k \beta E_j \quad (8)$$

Notons que la contribution néguentropique a souvent le caractère configurationnel. Dans ce cas, l'information est déterminée par la configuration moléculaire du système étudié, elle est donc plutôt structurale et 'statique'. Par contre, la contribution énergétique est donnée par la dynamique brownienne du système et est essentiellement dépendante de la température.

La plus simple démonstration de l'origine de la néguentropie configurationnelle peut être fournie par l'analyse de la morphogénèse d'une structure particulière, à partir de N éléments indépendants. A l'origine, l'ensemble de N éléments indépendants est caractérisé par le nombre des micro-états: $W_N = N!$, tandis qu'après la morphogénèse, la structure finale a $W_f = 1$. Par conséquent, le changement d'entropie pour ce processus prend la forme

$$\Delta S = S_f - S_N = k (\ln 1 - \ln N!) = -k \ln N! \quad (9)$$

Il est clair que ce processus conduit à la création de néguentropie.

Le concept d'entropie configurationnelle est surtout utilisé dans le domaine des polymères [8]. Par exemple, le caoutchouc étiré possède une entropie inférieure à celle du même polymère au repos. Dans ce cas, l'allongement de la chaîne du polymère conduit à la décroissance de l'entropie configurationnelle, compte tenu de la diminu-

tion du nombre des microétats. L'entropie configurationnelle d'une chaîne macromoléculaire est donnée par la formule

$$S = (3k/2) [\ln(3/2\pi zb^2) - d^2/zb^2] \quad (10)$$

où z = nombre des monomères, b = longueur des monomères et d = vecteur entre le premier et le dernier monomère. Pour le cas de l'élongation extrême, $d = zb$.

L'autre aspect de cette entropie concerne l'ordre (alignement) moléculaire. Selon Maier et Saupe [9], le paramètre d'ordre est défini dans le cas d'alignement uniaxial par

$$A = Y(\vartheta) = (3\cos^2 \vartheta - 1)/2 \quad (11)$$

où ϑ est l'angle de l'orientation de l'axe moléculaire par rapport à l'axe z du système laboratoire.

La moyenne du paramètre de l'ordre $\langle A \rangle$ est donnée par la relation suivante

$$\langle A \rangle = \langle Y(\vartheta) \rangle = \int_{-\pi/2}^{\pi/2} Y(\vartheta)p(\vartheta) \sin\vartheta \, d\vartheta \quad (12)$$

où $p(\vartheta)$ est la distribution statistique des axes des molécules individuelles.

L'entropie de l'alignement est déterminée par [10]

$$S_A = - (k/m) (aA^2/2 - bA^3/3 + cA^4/4) \quad (13)$$

où a , b et c sont les fonctions des variables thermodynamiques.

Le signe négatif dans l'expression (13) démontre que l'entropie d'alignement S_A est en réalité une néguentropie.

Un autre modèle pour la néguentropie en biologie est le 'démon' de Maxwell-Szilard [11]. Dans ce modèle, on imagine deux 'chambres' identiques, 'A' et 'B', séparées par une vanne. Si cette vanne est ouverte, les molécules de gaz se déplacent d'une chambre à l'autre et la répartition moyenne dans les chambres est identique. En utilisant la formule (4) on obtient une valeur d'entropie, $S_{AB} = k*0.668$. Ensuite, un dispositif informatisé laisse passer les molécules à partir de la chambre 'B' vers 'A' et empêche le déplacement dans le sens contraire. Il est évident que la répartition des molécules dans les deux chambres est modifiée ($p_A > p_B$). On obtient ainsi une augmentation d'ordre et une réduction d'entropie. La figure 3 montre la variation d'entropie 'réduite', S/k , en fonction de la probabilité de l'occu-

pation de la chambre 'A', p_A . Il est évident que cette fonction est maximale pour $p_A = p_B = 0.5$. Finalement pour $p_A = 1$, $S/k = 0$.

Sur le plan des applications, on peut observer par la RMN [12-14] des phénomènes d'alignements moléculaires dans des solutions d'enzymes ou sur d'autres molécules (DNA, cellulose), ainsi que dans les assemblages de cellules (cals de tissus, feuilles etc.). Ainsi il est possible d'estimer, au moins qualitativement la variation d'entropie configurationnelle de ces systèmes.

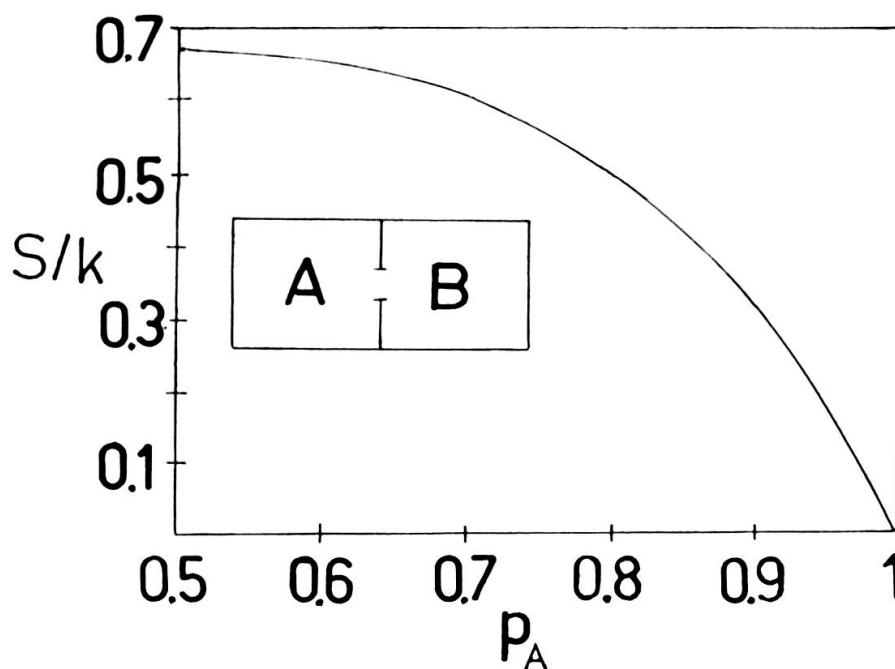


FIG. 3.

Variation de l'entropie réduite, S/k , en fonction de la probabilité d'occupation p_A , déterminée par la relation $S/k = -p_A \ln p_A - p_B \ln p_B$.

Dans l'eau parfaitement alignée ($CaSO_4 \cdot 2H_2O$), la raie spectrale est redoublée au maximum (= doublet de Pake [15]). Dans l'eau cellulaire, il y a réduction du facteur de redoublement de la raie, en raison de la distribution statistique des axes moléculaires (le rapport $\Delta/22G$ est une approximation de $\langle A \rangle$; Δ est la séparation de raies du doublet en Gauss). En biologie il y a fréquemment une superposition des doublets, le système étant hétérogène donne un spectre RMN composé [14].

En principe, il est possible d'extraire approximativement les paramètres RMN à l'aide de la méthode de 'de-Paking', élaboré par Sternin *et al.* [16].

Dans une solution aqueuse d'enzymes et en conditions constantes, on observe [14] pendant quelques jours des fluctuations de l'entropie configurationnelle. Dans ce cas, les molécules d'eau, sous l'influence des protéines, tendent à s'aligner, l'ordre augmente, puis il y a une évolution périodique de cet ordre pour revenir à un plus

grand désordre après quelques jours. L'alignement des protons, observable dans l'eau, est de 3 à 4 ordres de grandeur inférieur à celui du gypse. Il est plus élevé dans une feuille que dans une culture de tissu [13]. Dans celle-ci, il fluctue selon l'âge et le conditionnement de la culture. La différenciation et l'organisation sont liées à l'évolution de l'entropie configurationnelle. Une feuille d'épinard, tuée à l'eau chaude a son entropie de configuration considérablement augmentée [12, 17]. La création d'alignement moléculaire est importante pour la cellule: mise en place de frontières, barrières et séparations de phases (compartimentation), développement d'anisotropies, surfaces d'action pour les effecteurs, l'interaction à distance et la coopérativité, etc. Ils représentent une partie de l'organisation cellulaire et de l'ordre moléculaire [18].

Les échanges de protons entre les divers acides aminés des protéines [19] ainsi qu'avec l'eau, le mouvement et le changement de conformité incessant de celles-ci, jouent un rôle important dans l'organisation d'alignement, dans ce réseau thermodynamique qu'est la cellule. Etant donné la microhétérogénéité physique et chimique du système cellulaire, mettant en jeu, par exemple, des macromolécules qui sont le jouet de forces antagoniques, des liaisons mettant en jeu des énergies de valeurs différentes, des groupements chimiques n'étant pas sensibles aux mêmes paramètres de l'environnement interne, le système est sans cesse en évolution: l'entropie configurationnelle et énergétique, l'énergie libre et l'enthalpie présentent des fluctuations dont la contribution varie selon le lieu et le temps.

L'entropie énergétique S_e est déterminée par les contributions dynamiques des molécules. La dynamique moléculaire dans les solutions de protéines peut être décrite par les composantes suivantes de caractère brownien: rotation rapide et translation des molécules de l'eau, échange chimique de protons, rotation restreinte des segments des polymères, mouvement coopératif des chaînes de polymères; toutes ces dynamiques peuvent être décrites respectivement par les temps de corrélation suivants: τ_c , τ_e , τ_r et τ_{co} . Dans les systèmes thermodynamiques, la contribution la plus importante est la rotation rapide et la translation, lesquelles sont mesurables par le temps de relaxation spin-réseau T_1 . En utilisant le concept de l'entropie statistique (voir l'expression (4)) et la distribution de Boltzmann, nous avons démontré [20] que l'entropie énergétique (= entropie des fluctuations) est liée au temps de corrélation τ_c par une formule simple

$$S_e = S_{fl} = C/\tau_c \quad (14)$$

où C est une constante.

Généralement il n'existe pas une relation générale entre l'entropie configurationnelle et l'entropie énergétique [18], bien qu'habituellement elle varie de conserve.

3. L'ENTROPIE ET LE DÉVELOPPEMENT BIOLOGIQUE

La variation d'entropie en biologie est déterminée par plusieurs raisons 'macroscopiques' et 'microscopiques'. Tout d'abord, les êtres vivants sont, sur le plan de la thermodynamique, des systèmes ouverts et la morphogénèse, par la différenciation cellulaire et organique ainsi que par l'organisation progressive et hiérarchisée, conduit automatiquement à l'augmentation de l'ordre et à la diminution d'entropie (situation qui est inversée lors de la sénescence et la mort, ou lors de l'anéantissement par un prédateur). Elle a aussi pour effet d'augmenter l'entropie du milieu externe.

3.1 *Etudes d'entropie par la relaxation en RMN*

La Résonance Magnétique Nucléaire (RMN), en régime pulsé, peut servir de moyen spectroscopique pour la mesure d'entropie [12, 17, 20-22]. En utilisant l'éq. (14), on peut démontrer que l'entropie de fluctuation (énergétique) S_{fl} est liée au temps de relaxation spin-réseau $T1$ (aux températures ambiantes) par une relation simple

$$S_{fl} \propto (T1)^m \quad (15)$$

où l'exposant m est déterminé par le caractère de la dynamique brownienne du système étudié, dans le cas de la rotation, on a $m = 1$ et pour la translation et la vibration, m peut avoir des valeurs entre 2 et 3 [22].

3.2 *'Transitions physiologiques'*

Les transformations physiologiques et morphologiques conduisent souvent au changement de l'état du système (différenciation tissulaire, stade du développement, etc.). Un exemple frappant de changement est la cancérisation. Cette transition entre le tissu normal et le tissu cancéreux peut être, dans de nombreux cas, mesurée par la RMN [22]. En utilisant la formule (15), le passage de la phase 'A' à la phase 'B' est caractérisé par le rapport des entropies suivant

$$S_A/S_B = (T1_A/T1_B)^m \quad (16)$$

Compte tenu des résultats expérimentaux de Damadian [23], dans la plupart des cas observés, le temps de relaxation spin-réseau s'est toujours montré supérieur dans le tissu cancéreux. Nous en concluons que celui-ci est plus entropique que le tissu normal [21, 22]. Par exemple dans un cancer de la peau, on a mesuré que l'entropie avait augmenté d'un facteur 2.88. Généralement, cette augmentation, en comparaison de l'état normal, est impliquée par la moindre organisation et différenciation, allant jusqu'à un certain désordre structural, conséquence des modifications et perturbations de la régulation physiologique (interaction protéines-eau-ions).

Un autre exemple est l'effet de la contamination par le bacille du choléra [24]. Dans ce cas, on a trouvé que les temps de relaxation du système aqueux dans les tissus intoxiqués sont supérieurs à ceux du tissu normal. Cela signifie que la présence de la toxine du choléra perturbe le fonctionnement cellulaire et implique l'augmentation d'entropie que l'on mesure par les modifications de l'interaction importante des protéines avec les molécules d'eau, correspondant à cette pathologie.

Examinons quelques exemples de transitions physiologiques en biologie végétale. Ainsi, l'étude de Grange *et al.* [25] décrit l'évolution du temps de relaxation T_1 , des protons de l'eau cellulaire, dans les graines de Haricot (*Phaseolus vulgaris* L.) au cours de la maturation. Deux semaines après la floraison de la plante, on peut observer une fluctuation rapide (4 jours) de T_1 qui passe de 360 ms à 900 ms, puis revient rapidement (4 jours) à des valeurs basses (déshydratation progressive de la graine). L'augmentation d'entropie, pendant la transition, correspond à une période de forte élongation cellulaire et de synthèses diverses intenses (DNA, réticulum endoplasmique, protéines etc.).

Un problème important du développement des plantes est le mécanisme de l'induction florale, lequel n'est pas encore bien connu [26, 27]. La RMN nous donne la possibilité d'évaluer le changement d'entropie, accompagnant ce phénomène, en utilisant la relation (16). Généralement, la stabilité biologique et les changements d'états physiologiques sont liés au mode de fluctuation des différentes catégories de mouvements aléatoires. Dans ce contexte nous avons introduit la notion de 'biodynamique' [17, 21]. Ce domaine étudie l'influence de la dynamique moléculaire sur le mécanisme physiologique du vivant.

Compte tenu de l'évolution de l'entropie relative (diminution de S interne), on peut conclure que d'une manière générale l'état final 'floral' est plus ordonné et structuré avec une dynamique moléculaire plus restreinte, compte tenu de la création des 'liaisons de pontage', que l'état 'végétatif'. Ce dernier est caractérisé par une densité des niveaux d'énergie supérieure à celle de l'état floral [12, 17]. En utilisant la formule (4), on voit que l'état 'végétatif' est plus entropique que l'état 'floral'. Sur le plan de la RMN cela se produit par un élargissement des raies spectrales et par le raccourcissement des temps de relaxation spin-spin et spin-réseau. Par exemple dans le cas particulier de l'induction florale [17, 20], l'interprétation des résultats donne le rapport des entropies $S_A/S_B = 2.23$.

Il apparaît que la modification d'entropie pendant la différenciation et le développement est déterminée non seulement par l'existence de structures dissipatives (= systèmes ouverts loin de l'équilibre thermodynamique), mais aussi par des modifications profondes de la structure et de l'organisation moléculaire des systèmes cellulaires. Nos résultats [17, 28] ont montré que la diffusion dans les feuilles d'épinard est plus restreinte dans l'état 'floral' que dans l'état 'végétatif' qui le précède dans le développement. D'autre part, les examens en microscopie électronique des mem-

branes cellulaires ont montré que l'induction florale provoque une modification importante du plasmalemma de la feuille [29] qui est plus épais et plus riche en stérols.

La décroissance de l'entropie au cours du développement existe aussi en biologie animale. Hazlewood *et al.* [30] ont observé que les temps de relaxation nucléaire, dans le système aqueux des cellules musculaires (rat), décroissent avec l'âge de l'animal. L'interprétation de ces résultats montre qu'entre 10 et 40 jours de développement après la naissance, il y a décroissance de l'entropie, avec un rapport $S_A/S_B = 2.77$.

La RMN apparaît donc comme une méthode particulièrement efficace pour l'étude biophysique du développement et des transitions de phase. Ajoutons que pour rendre compte de la variation des temps de relaxation ou des largeurs de la raie spectrale, il est nécessaire, dans le cas de l'eau, de considérer que celle-ci est fortement structurée dans la cellule et traduit l'action des macromolécules et des membranes. D'autre part, elle est sensible à des interactions à distance. L'hypothèse de 'l'association-induction', développée par Ling [31], fonde de nombreuses caractéristiques des phénomènes vivants sur les propriétés interactives particulières de l'eau et des protéines. Cette hypothèse met en relief la structure d'ensemble de la cellule, régulée par la fixation d'effecteurs à des sites spécifiques et en outre le déroulement autocatalytique des processus physiologiques.

4. CONCLUSIONS

L'irréversibilité constitue une propriété fondamentale du vivant. L'observation de l'évolution graduelle des cellules et des êtres vivants conduit à la définition de la 'flèche de temps' qui montre la nécessité de la disparition du vivant, que ce soit par le lien écologique trophique ou par la sénescence (fondement génétique).

La vie est à la fois un phénomène 'microscopique' et 'macroscopique', avec un primat pour celui-là. Par conséquent, les raisons pour la décroissance momentanée d'entropie (néguentropie), pendant le développement, sont probablement les suivantes:

a) L'augmentation de la diversité et de l'ordre moléculaire (différenciation, complexité, organisation) due à la morphogénèse (expression progressive du programme génétique en fonction des signaux et contraintes de l'environnement).

b) Les changements configurationnels et conformationnels des macromolécules et des membranes [29].

c) Le renforcement des champs biologiques, suite aux effets de a) et b) par l'intermédiaire des molécules d'eau et des ions (structure en réseaux dynamiques, pseudopolymères instantanés, coopérativité à distance).

d) La création et l'évolution de structures dissipatives.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] GLANSDORF, P. & I. PRIGOGINE (1971). *Structure, stabilité et les fluctuations*. Masson, Paris.
- [2] PRIGOGINE, I., G. NICOLIS & A. BABLOYANZ (1972). *Physics Today* 25, 23.
- [3] DE GROOT, S. R. (1952). *Thermodynamics of irreversible processes*. North Holland, Paris.
- [4] KASTLER, A. (1977). *Radiation and Entropy. Coherence and Negentropy*. In: Synergetics — A Workshop (H. Haken, ed.). Springer, Berlin, p. 18.
- [5] WIENER, N. (1948). *Cybernetics*. John Wiley & Sons. New York.
- [6] GATLIN, L. L. (1972). *Information theory and the living system*. Columbia University Press, New York.
- [7] CHANCE, B., E. K. PYE, A. GHOSH, B. HESS (1973). *Biological and biochemical oscillations*. Academic Press, New York.
- [8] EDWARDS, S. F. & K. F. FREED (1969). *J. Phys.* A2, 145.
- [9] MAIER, W. & A. SAUPE (1960). *Z. Naturf.* 15a, 287.
- [10] HESS, S. (1975). *Z. Naturf.* 30a, 728.
- [11] SZILARD, L. (1929). *Z. Phys.* 53, 840.
- [12] LENK, R., M. BONZON, P. DESCOUTS & H. GREPPIN (1979). *Saussurea* (Genève) 10, 11.
- [13] LENK, R., M. BONZON & H. GREPPIN (1980). *Chem. Phys. Letters* 76, 175.
- [14] LENK, R., C. QUEIROZ-CLARET, O. QUEIROZ & H. GREPPIN (1982). *Chem. Phys. Letters* 92, 187.
- [15] PAKE, G. E. (1948). *Phys. Rev.* 16, 327.
- [16] STERNIN, E., M. BLOOM & L. MCKAY (1983). *J. Magn. Reson.* 55, 274.
- [17] LENK, R., M. BONZON & H. GREPPIN (1981). *Z. Pflanzenphysiol.* 101, 107.
- [18] TONNELAT, J. (1978). *Thermodynamique et biologie*. Tome II. Malvine SA, Paris.
- [19] WOODWARD, C., I. SIMON & E. TUCHSEN (1982). *Mol. & Cel. Biochem.* 48, 135.
- [20] LENK, R. (1979). *Chem. Phys. Letters* 62, 399.
- [21] — (1984). *Progr. Nucl. Med.* 8, 55.
- [22] — (1986). *Fluctuations, diffusion and spin relaxation*. Elsevier, Amsterdam.
- [23] DAMADIAN, R., K. ZANER, D. HOR, T. DiMAIO (1974). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 71, 1471.
- [24] UDALL, J. N., L. A. ALVAREZ & C. F. HAZLEWOOD (1975). *Physiol. Chem. Phys.* 7, 533.
- [25] GRANGE, A., A. DUPANLOUP & G. BÉNÉ (1980). *C.R. Acad. Sci. (Paris)*. 291, 307.
- [26] GREPPIN, H. (1975). *Saussurea* (Genève) 6, 245.
- [27] GREPPIN, H., G. AUDERSET, M. BONZON, R. DEGLI AGOSTI & C. PENEL (1986). *Saussurea* (Genève) 17, 71.
- [28] LENK, R., P. CRESPI & H. GREPPIN. Résultats non publiés.
- [29] AUDERSET, G., A. S. SANDELIUS, C. PENEL, A. BRIGHTMAN, H. GREPPIN & D. J. MORRÉ (1986). *Physiol. Plant.* 68, 1.
- [30] HAZLEWOOD, C. F., B. L. NICHOLS & D. C. CHANG (1971). *John Hopkins Med. J.* 128, 117.
- [31] LING, G. N. & M. TUCKER (1980). *J. Natl. Cancer Inst.* 64, 1199.