

1 - Complexité, émergence, information et causalité dans les systèmes biologiques

par Jacques Ricard

(L'article qui suit est une version très légèrement modifiée d'un texte publié par ailleurs)

La science classique, c'est-à-dire l'ensemble des activités scientifiques qui se sont développées depuis Descartes et ont vu leur apogée au XIX^e et au début du XX^e siècles, repose, me semble-t-il, sur trois principes fondamentaux:

- la recherche de la simplicité derrière une réalité apparemment complexe;
- une approche réductionniste des phénomènes de la nature;
- la conviction que la compréhension du réel, dans la mesure où il nous est accessible, repose sur une chaîne linéaire de causes et d'effets.

Je voudrais d'abord, pour illustrer ces points, citer un passage du "Discours de la Méthode" où Descartes [1] propose quelques préceptes qu'il estime nécessaires à la conduite de la pensée rationnelle. "Le second de diviser chacune des difficultés que j'examinerais, en autant de parcelles qu'il se pourrait, et qu'il serait requis pour les mieux résoudre. Le troisième, de conduire par ordre mes pensées, en commençant par les objets les plus simples et les plus aisés à connaître, pour monter peu à peu, comme par degrés, jusques à la connaissance des plus composés Ces longues chaînes de raisons, toutes simples et faciles, dont les géomètres ont coutume de se servir, pour parvenir à leurs plus difficiles démonstrations, m'avaient donné occasion de m'imaginer que toutes les choses, qui peuvent tomber sous la connaissance des hommes, s'entre-suivent en même façon et que, pourvu seulement qu'on s'abstienne d'en recevoir aucune pour vraie qu'il ne le soit, et qu'on garde toujours l'ordre qu'il faut pour les déduire les unes des autres, il n'y en peut avoir de si éloignées auxquelles enfin on ne parvienne, ni de si cachées qu'on ne découvre". Cette longue citation illustre parfaitement les trois idées qui me semblent fonder la Science classique.

Toutefois, au cours des quinze ou vingt dernières années, quelques chercheurs sont arrivés à l'idée que le complexe n'est pas réductible au simple, que les "longues chaînes de raisons", dont parle Descartes, ne sont pas aussi évidentes qu'on aurait pu le penser, qu'il existe sans doute des lois générales de la complexité et des caractéristiques communes à tous les systèmes complexes [2-7].

Dans cet exposé, je voudrais évoquer, plus spécifiquement, quatre questions:

- la question de la définition de la complexité et de l'émergence;
- les principales caractéristiques de systèmes dynamiques complexes;
- la nature et les caractéristiques de l'information des systèmes dynamiques complexes;
- l'apport des études actuelles sur la complexité à quelques questions très générales d'intérêt philosophique.

1 Réduction, intégration et complexité

Considérons un système XY, constitué par l'association de deux sous-systèmes X et Y. Supposons qu'il soit possible de définir des fonctions, $H(X,Y)$, $H(X)$ et $H(Y)$ qui expriment le nombre de degrés de liberté, ou la richesse potentielle, du système et de ses composants. Si

$$H(X,Y) = H(X) + H(Y) \quad (1)$$

alors, les propriétés du système XY peuvent être réduites à celles de ses composants X et Y. XY n'est donc pas véritablement un système, mais simplement un ensemble résultant de l'union de deux sous-ensembles. L'équation (1) définit donc un processus de *réduction*. Si par contre

$$H(X,Y) < H(X) + H(Y) \quad (2)$$

le système XY possède une richesse potentielle (ou un nombre de degrés de liberté) plus faible que celle de ses deux composants X et Y. XY est un véritable système présentant un phénomène *d'intégration* dont l'importance est exprimée par la différence entre les deux membres de l'inégalité (2). Il n'est donc pas possible de réduire les propriétés du système à celle de ses composants. Si enfin

$$H(X,Y) > H(X) + H(Y) \quad (3)$$

alors XY possède plus de richesse potentielle (ou de degrés de liberté) que l'ensemble de ses deux composants X et Y. C'est donc un vrai système, mais qui possède des propriétés *émergentes* par rapport à celles de ses composants. Ce système est défini comme *complexe*. Les notions de complexité et d'émergence sont des notions anciennes, dans l'histoire de la philosophie, mais ce n'est que récemment qu'il est devenu possible de leur donner un contenu physique.

2 Principales caractéristiques des systèmes dynamiques complexes

Les systèmes complexes, et particulièrement les systèmes biologiques, possèdent, en général, plusieurs caractéristiques importantes.

- Les systèmes dynamiques complexes renferment une certaine information et sont capables de moduler cette information en fonction de signaux émanant du milieu extérieur.
- Le comportement dynamique du système peut être décrit par ses propriétés dynamiques locales, qui expriment le comportement dynamique de ses éléments, et par ses propriétés collectives, caractéristiques du système pris dans sa globalité.
- Le système possède, en général, une organisation floue. Il n'est ni strictement organisé, ni totalement désorganisé.
- D'un point de vue thermodynamique, un système complexe est, en général, un système ouvert. Il échange de la matière et de l'énergie avec le milieu environnant et n'est donc pas à l'état d'équilibre
- Un système complexe possède une histoire. Son état actuel dépend de ses états antérieurs. Ainsi qu'on le verra ultérieurement, une telle situation réintroduit en Biologie la notion de flèche du temps.
- Un système complexe présente, en général, des effets non-linéaires. Ces effets non-linéaires doivent se traduire par des phénomènes d'émergence et de seuil.

Il est maintenant classique d'aborder l'étude de ces problèmes sur des systèmes biologiques très compliqués, comme le cerveau. Je crois qu'il est plus utile, au contraire, de s'intéresser à des systèmes beaucoup plus simples en apparence, mais qui présentent, toutefois, les caractéristiques essentielles de la complexité. Les réseaux biologiques, et en particulier les réseaux métaboliques, possèdent en général cette propriété. De plus, la notion de réseau transgresse les barrières, établies par la biologie classique, entre ses sous-disciplines. C'est ainsi que les réseaux métaboliques expriment la dynamique des réactions chimiques au sein de la cellule, les réseaux neuronaux décrivent les connexions et la transmission de signaux entre neurones, et les réseaux de type prédateur-proie règlent la dynamique des populations animales. Pourtant, il est tentant de penser que la dynamique de ces réseaux, de nature très différente, répond à des lois communes. Dans ce qui suit, je limiterai mon intérêt à l'étude des réseaux métaboliques, en insistant particulièrement sur l'information de ces systèmes, qui est probablement la caractéristique la plus importante des phénomènes complexes. De plus, cette notion d'information renouvelle la vision classique qu'ont les biologistes moléculaires de l'idée même d'information biologique.

3 Réseaux métaboliques, complexité et information

3.1 La notion de réseau

Un réseau est un graphe constitué par un certain nombre de noeuds connectés les uns aux autres selon certaines règles. De manière très schématique, il existe trois classes de réseaux: les réseaux aléatoires, où les noeuds sont évidemment connectés de manière aléatoire; les réseaux réguliers, où les noeuds sont liés selon certaines règles topologiques strictes; enfin des réseaux ont une organisation située à mi-chemin entre celles décrites dans ces situations extrêmes, et possèdent donc une organisation floue [8-14]. Selon le mode de représentation adoptée, les noeuds de ces réseaux peuvent correspondre à des métabolites, ou à des réactions enzymatiques.

Dans le cas de réseaux aléatoires, chaque noeud est connecté à un certain nombre d'autres noeuds. Si l'on appelle $p(k)$ la probabilité de choisir au hasard un noeud connecté à k autres noeuds, cette probabilité varie en fonction de k selon une loi de Poisson. Le degré de connexion d'un réseau, et particulièrement d'un réseau aléatoire, est caractérisé par un paramètre que l'on appelle le *diamètre* du réseau. Le trajet le plus court séparant deux noeuds, peut comporter un petit, ou un grand, nombre d'étapes. On appelle diamètre du réseau le nombre moyen d'étapes de ces trajets les plus courts, pour toutes les paires possibles de noeuds. Il est évident que si l'on augmente le nombre de noeuds d'un réseau aléatoire, on augmente aussi son diamètre.

L'analyse des séquences de génomes d'organismes variés permet, grâce à la consultation de banques de données, de savoir quels sont les enzymes présents chez ces organismes. Connaissant la fonction de chacun de ces enzymes, on peut ainsi reconstituer les réseaux métaboliques qui se déroulent effectivement chez ces systèmes vivants. On a pu ainsi établir que les réseaux métaboliques ne sont pas aléatoires. En effet, on peut observer que le diamètre de ces réseaux est remarquablement constant le long de l'arbre phylogénétique, quel que soit le degré d'évolution de l'organisme considéré. Il n'y a qu'un seul moyen d'expliquer ce résultat. C'est d'admettre que le degré de connexion des noeuds augmente en parallèle avec le nombre de ces noeuds. Au cours de l'évolution, les voies métaboliques sont de plus en plus nombreuses et comportent un nombre de plus en plus élevé de réactions chimiques. Le degré de connexion de ces voies augmente ainsi parallèlement au nombre d'étapes des réseaux. De plus, la densité des connexions varie au sein même de chaque réseau. Certains noeuds sont fortement connectés alors que d'autres le sont très peu. Chez les organismes les plus primitifs, le réseau métabolique est assez proche d'un graphe aléatoire. Ce réseau se complexifie et acquiert une organisation floue chez des organismes plus évolués [11].

3.2 L'information des réseaux métaboliques

Pour un grand nombre de biologistes moléculaires, l'information d'une cellule se trouve toute entière codée dans une séquence spatiale de signaux chimiques présents chez certaines

macromolécules biologiques: acides désoxyribonucléiques (ADN), acides ribonucléiques (ARN) et protéines. La vision optimiste, et erronée, associée à cette idée est que la connaissance complète d'un génome et de ses produits d'expression, ARN et protéines, devrait être suffisante pour reconstituer l'ensemble des propriétés de l'organisme correspondant. C'est cette idée, largement répandue dans les revues scientifiques et les médias, qui est à la base du projet de recherche ambitieux de déchiffrement complet de la séquence du génome d'organismes variés, et notamment de l'homme. Il est clair que cette vision de l'information biologique n'est que métaphorique. La théorie de l'information, telle qu'elle a été formulée par Shannon [15-18], permet de définir quantitativement cette notion d'information biologique dans un contexte particulier, celui de la transmission d'un message. Il est toutefois possible de formuler ce même concept d'information dans un contexte différent, celui d'organisation. Considérons deux variables discrètes. La première, X, possède un certain nombre de valeurs finies, x_i . La deuxième, Y, a, elle aussi, des valeurs discontinues différentes, y_j . Si l'on associe X à Y, c'est-à-dire les valeurs x_i à y_j , il est possible de calculer la probabilité d'occurrence des états $x_i y_j$ à partir des probabilités d'occurrence $P(x_i)$ et $P(y_j)$. Si ces événements sont indépendants, on a alors

$$p(x_i, y_j) = p(x_i) p(y_j), \quad (4)$$

mais si ces événements sont statistiquement corrélés

$$p(x_i, y_j) = p(x_i) p(y_j/x_i) = p(y_j) p(x_i/y_j) \quad (5)$$

Cette dernière relation est due à Bayes et exprime une probabilité composée, ou jointe, à partir de l'une des probabilités conditionnelles, $P(x_i/y_j)$ ou $P(y_j/x_i)$.

L'idée de base de la théorie de Shannon consiste à associer la notion d'information à celle d'incertitude. Un message renferme d'autant plus d'information qu'il présente de risques d'erreur. Il est donc nécessaire de définir une fonction permettant de quantifier ce risque d'erreur, ou ce degré d'incertitude, si l'on veut formuler une expression quantitative de la notion d'information. Une telle fonction doit satisfaire à deux axiomes: un axiome de monotonie et un axiome d'additivité. Par monotonie, on exprime l'idée que l'incertitude (et donc l'information) est d'autant plus grande que le nombre d'états, x_i et y_j , pris par les variables X et Y, est plus grand. Par additivité, on entend que l'incertitude des paires XY doit être égale à la somme des incertitudes de X et de Y, si ces variables discrètes sont indépendantes. La fonction d'une probabilité P_i qui satisfait à ces deux conditions est

$$f_i = -\log(1/p_i) \quad (6)$$

La fonction d'incertitude moyenne correspondante, H, est donc

$$H = - \sum_i p_i \log_2 p_i \quad (7)$$

On peut ainsi définir les fonctions d'incertitude individuelles moyennes de X et de Y

$$H(X) = - \sum_i p(x_i) \log_2 p(x_i) \quad (8)$$

$$H(Y) = - \sum_j p(y_j) \log_2 p(y_j)$$

appelées aussi entropies de Shannon. Pour des raisons de commodité, que je n'ai pas le temps de discuter, on convient d'utiliser des logarithmes de base deux. On peut aussi définir une incertitude moyenne jointe, ou entropie jointe

$$H(X,Y) = - \sum_i \sum_j p(x_i, y_j) \log_2 p(x_i, y_j) \quad (9)$$

On voit que si la relation (4) est satisfaite

$$H(X,Y) = H(X) + H(Y) \quad (10)$$

Grâce à la théorie de Shannon, les fonctions $H(X,Y)$, $H(X)$ et $H(Y)$ des relations (1)-(3) prennent un sens mathématique précis, celui de fonctions d'incertitude moyenne [17].

Si les variables discrètes sont corrélées et si

$$\sum_i p(x_i) = \sum_j p(y_j) = \sum_i \sum_j p(x_i, y_j) = 1 \quad (11)$$

alors on peut démontrer que

$$H(X,Y) \leq H(X) + H(Y) \quad (12)$$

Cette relation exprime le principe de sub-additivité qui est au centre de la théorie de la communication, telle qu'elle a été formulée par Shannon. La différence entre les deux membres de l'expression (12) définit l'information, $I(X:Y)$, du système

$$I(X:Y) = H(X) + H(Y) - H(X,Y) \quad (13)$$

et le principe de sub-additivité implique que cette grandeur ne peut être que positive ou nulle. Au sens de Shannon, la notion d'information est donc liée à la notion de corrélation, ou plutôt de

covariance, entre des variables discrètes. Ceci implique qu'il n'y a d'information, dans un segment d'ADN, que si celui-ci est exprimé. De même, la séquence d'acides aminés d'une protéine ne renferme pas, contrairement à ce que l'on voit souvent dans la littérature, d'information. Le principe de sub-additivité n'est fondé que lorsque les relations (11) sont satisfaites, ce qui est bien le cas pour un processus de communication, comme l'implique la théorie de Shannon. Ainsi que cela a été précisé plus haut, la notion d'information peut aussi être formulée dans un contexte différent, celui d'organisation. C'est précisément ce qu'expriment les relations (1) - (3). Dans ce nouveau contexte, toutefois, le principe de sub-additivité peut ne pas s'appliquer, car la relation (11) peut ne pas être satisfaite. C'est précisément ce qui se passe pour des réseaux enzymatiques. En effet, si des noeuds ne sont associés ni à la variable X, ni à la variable Y, alors les expressions (11) sont toutes inférieures à l'unité et l'on peut trouver des conditions pour lesquelles

$$H(X,Y) > H(X) + H(Y) \tag{14}$$

Le réseau se comporte alors comme un système complexe, c'est-à-dire présentant des phénomènes d'émergence. Je reviendrai ultérieurement sur ce point. L'information, définie à partir de l'expression (13), prend alors le signe moins. On peut ainsi considérer l'information comme la part d'entropie qu'il faut ajouter à l'entropie jointe, ou déduire de celle-ci, pour obtenir la somme des entropies individuelles. D'une manière générale, on peut alors définir l'information comme la capacité qu'ont certains systèmes d'associer de manière spécifique des propriétés particulières, des symboles, des molécules, ou des groupes de molécules et d'engendrer ainsi des fonctions de nature diverse comme la communication de messages, l'émission de signaux, la catalyse etc.

On peut obtenir des réseaux complexes, c'est-à-dire présentant des phénomènes d'émergence, à partir de systèmes enzymatiques apparemment très peu compliqués. De plus, si l'on accepte l'idée que le principe de sub-additivité puisse ne pas s'appliquer, on peut généraliser les principes généraux de la théorie de Shannon à des grandeurs qui ne sont pas en corrélation statistique, mais qui expriment une interaction physique entre deux phénomènes. Considérons, pour illustrer cette idée, le réseau métabolique le plus simple que l'on puisse imaginer, une réaction enzymatique isolée. Un enzyme E fixe deux substrats AX et B au niveau d'une région particulière de sa surface, le centre actif. Il catalyse la réaction chimique correspondant au transfert de X de AX vers B (Figure 1).

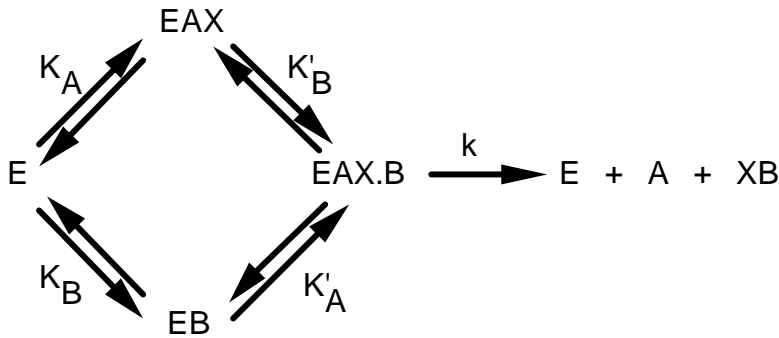


Figure 1 Une réaction enzymatique simple à deux substrats

Si la constante de vitesse catalytique k est très faible, on peut considérer que le système est à l'état de pseudo-équilibre. Dans ce schéma, on peut calculer la probabilité pour l'enzyme de fixer soit AX, soit B, soit AX et B. Ici, il n'y a pas de corrélation entre deux grandeurs qui, à l'état de pseudo-équilibre, possèdent chacune une valeur fixe. Par contre, la fixation de AX sur l'enzyme peut interagir avec la fixation de B, et réciproquement. On peut donc définir et calculer les incertitudes individuelles, ainsi que l'incertitude jointe

$$\begin{aligned}
 H(\text{AX}) &= -\log_2 p(\text{AX}) \\
 H(\text{B}) &= -\log_2 p(\text{B}) \\
 H(\text{AX,B}) &= -\log_2 p(\text{AX,B})
 \end{aligned}
 \tag{15}$$

On peut ainsi montrer que si

$$p(\text{AX/B}) = p(\text{AX}) \tag{16}$$

le réseau ne renferme aucune information. Si

$$p(\text{AX/B}) > p(\text{AX}) \tag{17}$$

l'information du système est positive. Par contre, si

$$p(\text{AX/B}) < p(\text{AX}) \tag{18}$$

le réseau a une information négative. En fait, ce sont les valeurs des constantes d'équilibre K_{AX} et K'_{AX} , K_{B} et K'_{B} qui définissent les situations décrites par les expressions (16), (17) et (18). Si $K_{\text{AX}} = K'_{\text{AX}}$ et $K_{\text{B}} = K'_{\text{B}}$, la relation (16) est satisfaite et le réseau ne possède pas d'information. Si $K'_{\text{AX}} > K_{\text{AX}}$ et $K'_{\text{B}} > K_{\text{B}}$, on se trouve dans le cas décrit par la relation (17), le principe de sub-additivité s'applique et l'information du système est positive. Si, à l'inverse, $K_{\text{AX}} > K'_{\text{AX}}$ et $K_{\text{B}} > K'_{\text{B}}$, on est dans le cas correspondant à la relation (18). Le réseau possède une information négative et

est déjà, bien que fort peu compliqué, un système complexe. L'extension de la notion d'entropie à deux événements en interaction physique conduit à se demander si cette nouvelle définition de l'entropie permet bien d'exprimer quantitativement la notion intuitive d'information. Il est évident que lorsque l'occupation d'un sous-site de l'enzyme par un substrat rend plus facile, ou plus difficile, l'occupation de l'autre sous-site par un autre substrat, cela revient à dire qu'une information est bien transférée d'un sous-site de l'enzyme à l'autre. Les notions d'entropie définies par les relations (15) permettent donc bien d'exprimer, par le truchement de l'équation (13), cette notion intuitive d'information qui se propage au sein de la molécule d'enzyme.

Dans la situation que j'ai décrite jusque là, on considérait que la réaction enzymatique se déroulait au voisinage de l'état d'équilibre. Si maintenant on éloigne de plus en plus le système de son état d'équilibre, en augmentant la valeur de la constante catalytique k , les valeurs de $p(AX)$, $p(B)$ et $p(AX,B)$ varient d'une manière telle que l'information du système devient négative et prend des valeurs de plus en plus faibles (c'est-à-dire des valeurs dont le module est de plus en plus grand). Ceci se produit même lorsque le système, à l'état d'équilibre, ne possède aucune information. Le réseau acquiert donc des propriétés émergentes qui sont entièrement dues au déroulement de la réaction en dehors de l'équilibre thermodynamique. C'est le flux de matière traversant le réseau qui est à l'origine de son information négative. Ce qui est vrai pour une réaction enzymatique isolée, est évidemment vrai pour l'ensemble des réactions enzymatiques de la cellule, connectées les une aux autres en un réseau métabolique.

Une autre propriété intéressante des réseaux, que je voudrais brièvement évoquer, est qu'ils peuvent posséder une histoire. Leur comportement dynamique peut, en effet, dépendre, non pas uniquement de la valeur prise par une variable, mais de son sens de variation. Ceci implique que le système, pour une même valeur de cette variable, aura des comportements différents selon que cette valeur aura été atteinte au terme d'une augmentation, ou d'une diminution. Le réseau présente un phénomène d'hystérésis, et est ainsi capable de "percevoir", non plus uniquement l'intensité d'un signal, mais le sens de variation de cette intensité. Le système fonctionne ainsi comme une sorte d'organe des sens élémentaire. Un tel comportement requiert que le réseau soit hors de l'état d'équilibre et que les équations qui décrivent son comportement soient non-linéaires.

4 Retour sur la définition de la notion de complexité

Il existe dans la littérature scientifique de nombreuses définitions différentes de la notion de complexité [19]. Chacune de ces définitions possède évidemment sa cohérence interne mais n'a, le plus souvent, pas de relation claire avec ce que le sens commun englobe sous le terme de complexité. Or, pour être satisfaisante, une définition du concept de complexité doit satisfaire à

deux exigences: posséder une cohérence interne dans un cadre formel rigoureusement défini; être compatible avec la signification du terme même de complexité, tel qu'il est utilisé dans le langage courant. L'exemple, évoqué plus haut, d'une réaction enzymatique fournit précisément un contexte permettant une telle réflexion.

Si l'on considère que les divers états macroscopiques, par lesquels passe un enzyme au cours de la réaction qu'il catalyse, sont distribués d'une manière telle que les états les plus improbables, et donc les plus riches en information, renferment le plus d'énergie potentielle, l'émergence d'information dans un système complexe est équivalente à une émergence d'énergie. Ainsi, dans l'exemple de la réaction enzymatique considérée plus haut, si $K_A > K'_A$ et $K_B > K'_B$, le complexe EAXB se situera à un niveau énergétique plus élevé que si $K_A < K'_A$ et $K_B < K'_B$. La thermodynamique permet de montrer que plus le niveau énergétique de EAXB est élevé et plus la constante catalytique, k , de la réaction sera grande. En d'autres termes, plus le système enzymatique de la Figure 1 sera complexe, et plus l'enzyme sera un catalyseur efficace. L'accroissement de la valeur de la constante catalytique (lorsque $K_A > K'_A$ et $K_B > K'_B$) peut donc être considéré comme une propriété émergente du système.

D'une manière plus générale, si l'on considère un réseau multimoléculaire correspondant à un processus de fixation-désorption de deux ligands x et y sur les n sites d'une protéine, un enzyme par exemple, le réseau correspondant possèdera quatre types de noeuds. Un (ou des) noeud(s) pour lequel(lesquels) la protéine n'aura fixé ni x , ni y , des noeuds, appelés primaires, pour lesquels la protéine n'aura fixé que des molécules de ligand x ou de ligand y , et enfin des noeuds secondaires pour lesquels la protéine aura fixé des molécules de x et de y . Un tel système multimoléculaire sera défini comme complexe si l'ensemble des niveaux énergétiques des noeuds secondaires, comparé à celui des noeuds primaires, sera suffisamment élevé pour que le sens de l'inégalité définissant la relation de sub-additivité soit inversé. Un tel système possèdera des propriétés émergentes par rapport à celles des sous-systèmes qui le constituent.

5 Implications philosophiques

Je voudrais maintenant évoquer brièvement quelques problèmes généraux dont l'étude est renouvelée par les recherches actuelles portant sur les systèmes complexes: la nature de l'information biologique, la distinction qui doit être faite entre complexité et complication, la possibilité d'appréhender le réel par le déchiffrement de "longues chaînes linéaires de raisons", le problème de la flèche du temps.

Il est clair qu'il n'est pas satisfaisant d'identifier l'information d'une cellule vivante à son information génétique. L'ensemble de l'information du réseau métabolique se superpose, en effet, à l'information potentiellement contenue dans l'ADN, de telle sorte que l'information globale d'une cellule est certainement beaucoup plus grande que sa seule information génétique. Dans cette nouvelle perspective, la notion même d'information est changée. Elle n'apparaît plus comme simplement liée à des phénomènes de communication, mais est aussi en relation avec l'organisation aléatoire, stricte, ou floue d'un système, par exemple d'un réseau métabolique. Elle ne peut plus être identifiée uniquement à une séquence spatiale de motifs chimiques dans une macromolécule.

L'émergence et la complexité, définies par la non-application du principe de sub-additivité, se distinguent radicalement de la notion intuitive de complication. Un système apparemment non compliqué peut être très complexe et, inversement, un système compliqué, constitué d'un grand nombre d'éléments, peut ne pas l'être. De plus, les notions d'intégration et d'émergence sont directement liées à la notion d'information et à son signe.

La réduction de la réalité à des séquences linéaires de causes et d'effets (les "chaînes de raisons" de Descartes) apparaît comme hautement simplificatrice. La notion de système, définie par la relation (2) ou (3), et dont le degré d'intégration ou d'émergence correspond à la quantité d'information, ne peut être comprise par la seule analyse de "chaînes de raison".

Un autre problème, dont l'étude est renouvelée par les recherches sur la complexité, est celui de la flèche du temps. De nombreux physiciens considèrent que la notion de flèche du temps, telle qu'elle a été longuement discutée par Bergson par exemple, n'est qu'une sorte d'illusion statistique. Une image permet de comprendre cette idée. Si l'on considère une goutte d'encre introduite en un point précis d'un milieu aqueux, les molécules d'encre vont diffuser jusqu'à occuper la totalité du volume disponible. Si l'on filme ce processus et que l'on projette le film à l'envers, on observe le regroupement des molécules d'encre en un point précis de l'espace, ce qui est évidemment contraire au sens commun. Mais si l'on avait la possibilité de filmer *une* molécule d'encre et que l'on puisse projeter, à nouveau, le film à l'envers, on ne serait choqué en rien. La notion de flèche du temps n'aurait donc de sens qu'au niveau statistique, au niveau de très nombreuses populations de molécules. Ce que suggèrent les études sur la dynamique des réseaux complexes est que cette conclusion n'est, peut-être, pas vraie. On peut, en effet, faire une expérience de pensée où un tel réseau est constitué par un petit nombre de nœuds et de molécules et présente, tout de même, une histoire, c'est-à-dire les phénomènes d'hystérésis évoqués plus haut. Un tel système idéal, regroupant un petit nombre de molécules, serait tout de même capable de percevoir le sens de variation d'un signal, donc la flèche du temps.

REFERENCES

- 1 DESCARTES R. (1992) Discours de la Méthode. Flammarion, Paris.
- 2 GALLAGHER R. and APPENZELLER T. (1999) Beyond Reductionism. Science 284, 79.
- 3 GOLDENFELD N. and KADANOFF L.P. (1999) Simple lessons from complexity. Science 284, 87-89.
- 4 WHITESIDES G. M. and ISMAGILOV R.F. (1999) Complexity in Chemistry. Science 284, 89-92.
- 5 HATWELL L.H. , HOPFIELD J.J., LEIBLER S. and MURRAY A.W. (1999) From molecular to modular cell biology. Nature 402 (sup.), C47-C52.
- 6 SETHNA J.P., DAHMEN K.A. and MYERS C. R. (2001) Crackling noise. Nature 410, 241-250.
- 7 RICARD J. (1999) Biological Complexity and the Dynamics of Life Processes. Elsevier.
- 8 STROGATZ S.H. (2001) Exploring complex networks. Nature 410, 268-276.
- 9 WATTS D.J. and STROGATZ S. H. (1998) Collective dynamics of 'small-world' networks. Nature 393, 440-442.
- 10 ALBERT R., JEONG H. and BARABASI A.L. (2000) Error and attack tolerance of complex networks. Nature 406, 378-381.
- 11 JEONG H., TOMBOR B., ALBERT R., OLTAVI Z.N. and BARABASI A.L. (2000) The large-scale organization of metabolic networks. Nature 407, 651-654.
- 12 FELL D.E. and WAGNER A. (2000) The small-world of metabolism. Nature Biotechnology 18, 1121-1122.
- 13 ALBERT R. and BARABASI A.L. (2002) Statistical mechanics of complex networks. Rev. Mod. Phys. 74, 47-97.
- 14 BARABASI A. L., ALBERT R., JEONG H. (1999) Mean-field theory for scale-free random networks. Physica A 272, 173-187.

15 SHANNON C.E.(1948) A mathematical theory of communication. Bell System Technical Journal 27, 379-423, 623-656.

16 SHANNON C.E. (1949) The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press.

17 YOKEY H.P. (1992) Information Theory and Molecular Biology. Cambridge University Press.

18 ADAMI C. (1998) Introduction to Artificial Life. Springer Verlag.

19 HORGAN J. (1995) From complexity to perplexity. Scientific American, June, 104-109.