LECTURE CHIMIQUE DU MÉTABOLISME : PERSPECTIVES POUR LA VILLE

PENSER LE MÉTABOLISME

01

CAHIERS DE LA CHAIRE VILLE MÉTABOLISME

RAPHAËL PLASSON
& LUDOVIC JULLIEN

Les *Cahiers de la Chaire Ville Métabolisme* réunissent les notes publiées au fil de l'eau par les chercheur.ses de la *Chaire Ville Métabolisme – Université PSL* (2024-2026). Ils donnent à lire un dialogue interdisciplinaire autour des enjeux liés à l'étude des villes, à leur inscription dans des écosystèmes et à la place qu'y occupe le vivant, et entendent contribuer à l'élaboration de réponses face aux transformations urbaines contemporaines.

Raphaël Plasson est maître de conférences à l'université d'Avignon. Il explore les principes chimiques de l'auto-organisation du vivant. Ludovic Jullien est professeur à Sorbonne Université et à l'École normale supérieure. Il travaille sur la chimie du vivant et sur les systèmes hors équilibre.

Si le métabolisme désigne couramment l'ensemble des réactions chimiques qui permettent aux organismes de se maintenir en vie, cette définition masque une réalité plus complexe : les systèmes vivants ne convergent pas vers un état d'équilibre statique, mais maintiennent leur intégrité dans des états stationnaires hors équilibre, consommant continûment de l'énergie et des matières premières. Or, bien que cette propriété soit centrale en biologie, elle reste cependant largement absente du répertoire canonique de la chimie, qui privilégie les systèmes fermés. Cette note, mobilisant les apports récents de la chimie des systèmes et de l'analyse des réseaux métaboliques, explicite les principes chimiques à l'œuvre dans le métabolisme — sources d'énergie, cycles couplés, autocatalyse, transitions de réseau — avant d'examiner comment ils éclairent la notion de Ville Métabolisme. L'enjeu est double : mieux comprendre d'une part ce qui fait la singularité du vivant et en tirer d'autre part des enseignements opérationnels pour penser les flux qui structurent les milieux urbains contemporains.

LA SINGULARITÉ CHIMIQUE DU VIVANT

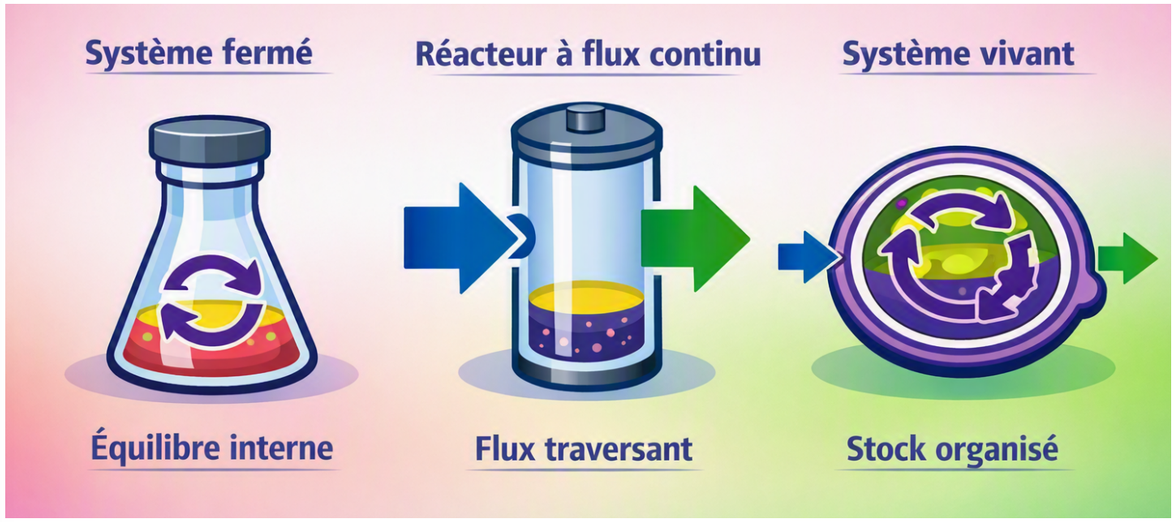
Pendant plus de trois siècles, la chimie a élargi son champ d'investigation, passant de l'analyse des substances naturelles à la synthèse de molécules de plus en plus complexes. Au tournant du XXIe siècle, la « chimie des systèmes » est venue prolonger ce parcours. Il ne s'agit désormais plus seulement de fabriquer un type de molécules, mais d'examiner comment des ensembles de molécules engagées dans des réactions produisent des comportements collectifs[1]. Cette trajectoire épistémologique a une conséquence directe sur la façon dont la chimie peut appréhender le métabolisme[2].

Une cellule vivante présente ainsi une phénoménologie déroutante pour un chimiste. En premier lieu, sa composition est singulière. Alors qu'un mélange chimique classique contient, tout au plus, quelques dizaines de composants, le cytoplasme, portion de la cellule entre le noyau et la membrane, en contient plus d'un million, présents en nombres s'étalant sur dix ordres de grandeur (d'un représentant unique pour l'ADN à 10^{11} pour certains ions). Cette diversité moléculaire n'y repose pas tant sur la variété des structures chimiques que sur la séquence d'enchaînement d'un petit nombre de monomères assemblés en polymères, un principe singulier qui fournit facilement des cycles réactifs impliquant polymérisations et dépolymérisations, permettant à des accélérateurs de réactions chimiques régulés (catalyseurs enzymatiques) de gouverner la réactivité. En second lieu, la répartition spatiale des constituants de la cellule est hétérogène : compartiments délimités par des bicouches lipidiques, agrégats de biomolécules, petites molécules libres. Que ce soit au travers des prismes de la composition, des concentrations, ou de la distribution spatiale, rien ne ressemble, dans un manuel de chimie, à ce tableau.
La rupture la plus forte concerne cependant la dynamique (*Figure 1*). Il existe en chimie deux idéaux-types. Le premier est le système fermé, qui évolue sans échange de matière jusqu'à atteindre son état d'équilibre qu'aucun processus (mouvements moléculaires et interactions et réactions entre molécules) n'est en mesure de faire varier ; le système « meurt » après avoir atteint son état ultime par épuisement progressif de ses voies d'évolution. Le second est le système ouvert à flux continu, très utilisé dans l'industrie, où la quantité de matière présente est du même ordre que ce qui la traverse à l'échelle de temps de la réaction.

À l'état stationnaire, chaque transformation chimique d'un composé en un autre y est exactement compensée par la transformation inverse, du second composé vers le premier. Cependant, cet état contraint par les flux d'entrée et de sortie (système de passage) peut notablement différer de celui de l'état d'équilibre. Tout système vivant se distingue fortement de ces deux extrêmes. C'est un système ouvert mais dont les échanges sont sélectifs et régulés. Par ailleurs, contrairement au réacteur industriel, il maintient une quantité de matière organisée très largement supérieure à ce qui entre ou sort pendant la durée de ses réactions. Les flux qui le traversent agissent comme une perturbation relativement faible qui détermine le maintien de son organisation et de son état

1. Ludlow, R. Frederick, et Otto, Sijbren. 2008. « Systems Chemistry ». Chemical Society Reviews, vol. 37-1, p. 101-108. Voir aussi Ruiz-Mirazo, Kepa, Briones, Carlos, et Escosura, Andrés de la. 2014. « Prebiotic Systems Chemistry: New Perspectives for the Origins of Life », Chemical Reviews, vol. 114-1, p. 285-366.

2. La notion de « métabolisme » inscrit à l'échelle moléculaire et au sein d'une cellule la notion de « réseau » omniprésente dans les systèmes vivants. Au-delà des molécules, les cellules, les individus et les espèces constituent autant de nœuds en mouvements, interactions et réactions étudiés en biologie ou en écologie.



↑ *Figure 1 : Le métabolisme comme architecture de transferts de matière.*

La chimie offre ici deux archétypes. Le premier est le système fermé (gauche), dans lequel une quantité fixe de matière évolue sans aucun échange de matière avec l'extérieur jusqu'à atteindre l'état d'équilibre thermodynamique. Le second est le système ouvert à flux continu (droite) où un réacteur est alimenté en permanence par un flux entrant de réactifs et vidangé par un flux sortant de produits, la matière transitant à travers son volume interne. La quantité de matière présente dans le réacteur est du même ordre de grandeur que celle qui le traverse pendant le temps caractéristique des réactions chimiques. Autrement dit, le système « interne » est petit devant le flux qui le traverse : c'est un système de passage. Comme le système ouvert, un système vivant échange de la matière avec son environnement.

Néanmoins, il maintient une quantité considérable de matière organisée en son sein — membranes, organites, macromolécules, pools métaboliques intermédiaires —, très largement supérieure à ce qui entre ou sort pendant le temps caractéristique de ses réactions. En d'autres termes, le système vivant n'est pas un conduit, c'est un édifice. Les flux de matière qui le traversent — nutriments entrants, déchets sortants — sont limités et ajustés non pas pour maximiser un rendement de conversion, mais pour entretenir activement cet édifice interne dans un état stationnaire hors équilibre. La matière n'est pas simplement transformée en passant ; elle est intégrée, recyclée et structurée, participant ainsi à la construction et à la perpétuelle reconstruction du système lui-même.



↑ *Figure 2 : Voies métaboliques Kegg de la bactérie E. coli K-12 MG1655.*

*E. coli K-12 MG1655 est une souche spécifique d'*Escherichia coli*, bactérie non pathogène, couramment utilisée en laboratoire. C'est l'un des organismes les mieux caractérisés au monde – son génome a été entièrement séquencé dès 1997 – et son métabolisme central sert de référence pour comparer les réseaux métaboliques entre espèces. La carte Kegg (Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes) de cet organisme montre l'ensemble de ses voies métaboliques reliées entre elles, formant un réseau dense de centaines de réactions connectées par des cycles et des points de branchement.*

APPLICATIONS URBAINES :
Les enseignements du métabolisme vivant ouvrent plusieurs pistes opérationnelles. Premièrement, l'identification des cycles élémentaires et des flux de matière et d'énergie qui structurent une ville permettrait de cartographier son métabolisme à l'image des cartes de voies métaboliques utilisées en biologie. Cette cartographie aiderait à repérer goulots, fuites et dépendances critiques. Deuxièmement, le concept de transition de percolation invite à évaluer les effets de connectivité : à partir de quel seuil de liaisons entre quartiers, entre réseaux d'échange, un système urbain acquiert-il de nouvelles capacités globales ? Troisièmement, la distinction stock/flux fournit un cadre pour évaluer la part de l'activité urbaine relevant du recyclage interne versus l'apport de ressources nouvelles. Enfin, la logique d'émergence par exploration aléatoire suggère de privilégier l'expérimentation et la sélection par le réel plutôt que la planification exhaustive — à condition d'accompagner cette démarche de garanties d'expérimentation réversible, de protection des populations et d'évaluation démocratique, les échecs urbains ayant des coûts humains et territoriaux inégalement répartis.

hors-équilibre (homéostasie). Pour rester vivant, il ne faut converger ni vers l'équilibre ni vers la perte d'identité, mais trouver un entre-deux.

ENTRETENIR UNE ORGANISATION PLUTÔT QUE FABRIQUER UN PRODUIT

Après la Seconde Guerre mondiale, la chimie préparative s'est concentrée sur les synthèses constituées de séquences de réactions structurées en ligne amenant des molécules élémentaires à se transformer en produits plus compliqués : produire des composés purs (produits) avec un rendement optimal est devenu l'objectif principal. Même en chimie dite verte soucieuse de la préservation de l'environnement, l'introduction supplémentaire de réactions de dégradation qui aboutiraient à refermer la séquence linéaire de réactions de synthèse pour former un cycle reste un objectif inhabituel.

Dans les cellules vivantes, les réseaux de réactions sont structurés non pas en lignes, mais précisément en cycles de matière — (dé)polymérisation d'aminoacides ou de sucres par exemple — qui assurent que les briques élémentaires ne sont pas consommées mais réemployées (*Figure 2*). La distinction entre stock interne — la matière structurée — et flux traversant est centrale : les flux entretiennent le stock tandis que, le stock conditionne les possibilités de transformation. Cette distinction, familière en économie circulaire, trouve ici un fondement chimique précis. Dans la cellule vivante, toutes les espèces sont simultanément présentes à l'état stationnaire et à des concentrations significatives : il est ainsi difficile de distinguer le « réactif » du « produit ». Une cellule n'obéissant donc pas à la logique de la chimie synthétique ne doit pas être comparée à un réacteur visant un rendement maximal pour un produit fini donné. Sa logique n'est pas de fabriquer, mais d'entretenir. La matière y circule à l'intérieur bien plus rapidement qu'elle n'y entre ou qu'elle n'en sort : l'essentiel de l'activité chimique consiste à transformer ce qui est déjà présent et non pas à traiter ce qui arrive.

DEUX CIRCULATIONS INSÉPARABLES : MATIÈRE ET ÉNERGIE

Un métabolisme est aussi, indissociablement, une architecture de transferts d'énergie. Sans apport continu d'énergie, aucun système ne peut se maintenir hors équilibre : il relaxerait vers l'équilibre, comme un ressort qui se détend. Dans le vivant, bien que cette énergie prenne plusieurs formes — lumière, gradients thermiques, afflux chimique —, elle joue toujours le même rôle : empêcher le système de rejoindre l'équilibre en imposant des contraintes qui « frustrent » cinétiquement sa relaxation[3].

Ce mécanisme repose sur deux éléments-clés. Le premier est le cycle dit « futile » : la matière vivante regorge de tels cycles qui ramènent un composé à son état initial après une série d'étapes consommatrices d'énergie. Ces cycles, qualifiés de futiles parce qu'ils semblent ne rien produire alors même qu'ils coûtent, jouent en réalité un rôle crucial de régulation cinétique : ils alimentent le métabolisme à partir de sources externes de matière et d'énergie, empêchant le métabolisme cellulaire d'atteindre l'état d'équilibre vis-à-vis de certaines réactions. Le deuxième élément est le couplage entre réactions : une réaction spontanée (« motrice ») peut fournir l'énergie nécessaire à une réaction non spontanée (« réceptrice »). L'hydrolyse de l'ATP (la monnaie moléculaire d'échange énergétique) illustre ce principe, par la possibilité d'être couplée chimiquement

3. Sur le concept de frustration thermodynamique empêchant la relaxation vers l'équilibre, voir Jullien, Ludovic, et al. 2003. « Two-site molecules as a road for engineering complexity in chemical systems ». The Journal of Physical Chemistry B, vol. 107-36, p. 9905-9917.

4. Ibid.

à une transformation défavorable. Ce couplage ne se réduit cependant pas à rendre favorable au bilan ce qui ne l'était pas de façon isolée : il impose aussi une hiérarchie cinétique. Pour que le transfert d'énergie soit effectif, la réaction motrice doit être suffisamment rapide comparée à la réaction réceptrice, faute de quoi l'énergie se dissipe en chaleur sans rien alimenter d'utile[4].

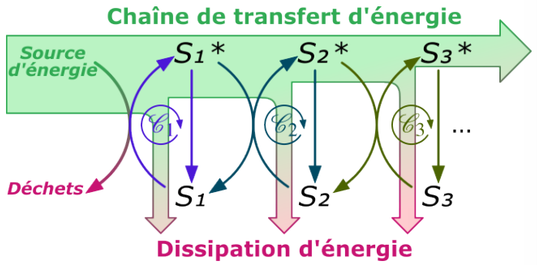
Ces deux éléments s'imbriquent en une « chaîne de transferts d'énergie » (*Figure 3*) : une source active un cycle primaire hors équilibre, qui promeut des cycles secondaires, propageant l'énergie à travers tout le réseau[5]. La photosynthèse en est l'illustration paradigmatique : l'énergie lumineuse promeut la séparation de charges dans un photosystème alimentant une cascade de réactions qui aboutissent à la synthèse de sucres. Le rendement énergétique global — de la lumière au glucose — est de l'ordre de celui des cellules photovoltaïques, ce qui, pour un système biologique non « conçu », constitue une performance remarquable.

Cet exemple souligne à nouveau un point essentiel : le métabolisme n'est pas une simple addition de réactions isolées dont le but serait d'obtenir un produit comme dans une usine chimique, mais une architecture de processus couplés où l'énergie circule de module en module.

RÉSEAUX, ÉMERGENCE ET CHANGEMENTS DE RÉGIME

Bien qu'une intuition commune veuille que les systèmes vivants soient le produit d'une ingénierie optimisée, la réalité est plus dérangeante car les métabolismes émergent par exploration aléatoire bien plus que par conception. Le vivant procède par essais et erreurs, et non par planification, dans le cadre d'une évolution darwinienne.

L'autocatalyse — transformation chimique où un produit catalyse sa propre formation[6] — est un ingrédient fondamental des comportements dynamiques complexes : instabilités, boucles de rétroaction, oscillations[7]… Deux mécanismes types ont été identifiés : l'autocatalyse à matrice (*templated autocatalysis*), comme la réplication de l'ADN, et l'autocatalyse de réseau (*network autocatalysis*), où aucun composé ne catalyse directement sa propre formation, mais où l'ensemble du réseau catalyse collectivement sa perpétuation. Formalisé sous le nom d'« hypercycle[8] », ce mécanisme a été invoqué pour expliquer l'émergence de réseaux auto-entretenus. La modélisation *in silico* montre que des réseaux métaboliques fonctionnels peuvent apparaître par croissance progressive des connexions lorsque la distribution des réactions, des catalyses, des ressources et des contraintes cinétiques est favorable (*Figure 4*). Cette croissance qui n'est pas continue franchit des seuils critiques : (i) la transition de percolation : des sous-réseaux disjoints fusionnent soudain en composantes connectées, permettant au réseau de véhiculer l'énergie d'un bout à l'autre ; (ii) la transition fonctionnelle : au-delà d'un seuil de connectivité, le réseau acquiert des capacités globales inexistantes au niveau des réactions individuelles ; (iii) la transition de stabilité dynamique : davantage de connexions font émerger états stables, oscillations ou régimes chaotiques[9]. Il existe par ailleurs des seuils de survi : en deçà d'un certain nombre de connexions et de cycles, un métabolisme ne peut se maintenir seul, une exigence confirmée par l'étude des organismes minimaux[10].
Le métabolisme est un réseau cinétiquement contrôlé : les mêmes nutriments et sources d'énergie peuvent conduire à des destins différents selon les vitesses relatives des processus[11]. Par ailleurs, mobilisant le contrôle de l'expression génétique, il s'adapte de façon autonome. Ainsi, les psychrophiles basculent d'un régime à un autre quand la température baisse[12] tandis que les tardigrades suspendent leur métabolisme sans mourir et que les graines, pour leur part, restent dormantes pendant des décennies jusqu'à leur imbibition[13].



5. Le Saux, Thomas, Plasson, Raphaël, et Jullien, Ludovic. 2014. « Energy propagation throughout chemical networks ». Chemical Communications, vol. 50-47, p. 6189-6195.

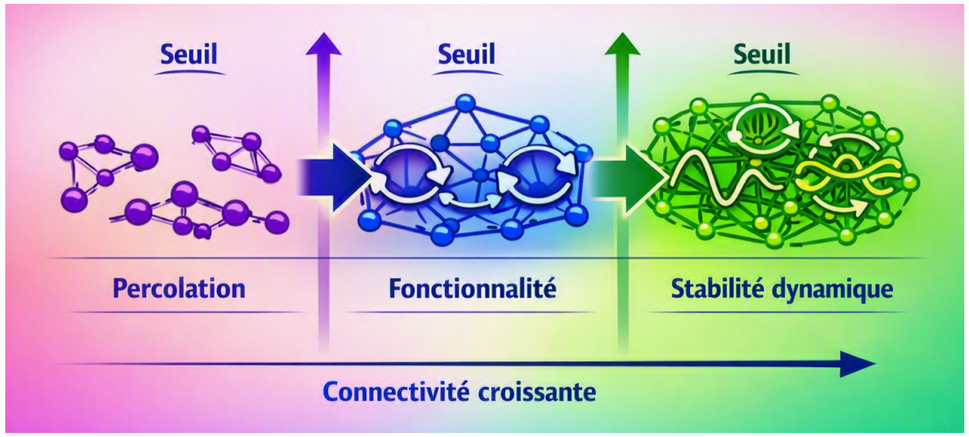
6. Plasson, Raphaël, et al. 2011. « Autocatalyses ». The Journal of Physical Chemistry A, vol. 115-28, p. 8073-8085.

7. Plasson, Raphaël, et Rondelez, Yannick. 2013. « Synthetic Biochemical Dynamic Circuits ». Multiscale Analysis and Nonlinear Dynamics, dirigé par Misha Z. Pesenson, p. 113-145. New York : Wiley-VCH.

8. Eigen, Manfred, et Schuster, Peter. 1979. The Hypercycle, a Principle of Natural Self-Organization. Berlin : Springer.

9. Nicolis, Grégoire, et Prigogine, Ilya. 1977. Self-Organization in Nonequilibrium Systems: From Dissipative Structures to Order through Fluctuations. New York : Wiley.

10. Breuer, Marian, et al. 2019. « Essential metabolism for a minimal cell ». eLife, vol. 8, art. e36842.



↑ *Figure 4 : Un métabolisme émerge progressivement d'explorations aléatoires.*

Un réseau chimique commence à s'auto-entretenir sans intervention extérieure au-delà d'un certain seuil de connectivité. Le métabolisme résultant n'est donc pas « conçu » de toutes pièces ; il émerge de l'accumulation aléatoire de connexions entre réactions. Cette logique d'émergence est compatible avec la modélisation in silico*, qui montre que des réseaux métaboliques fonctionnels peuvent apparaître par croissance progressive du nombre de liens entre composés agissant comme les nœuds du réseau.*

Les métabolismes possèdent une profondeur historique — produit d'une succession de transitions évolutives — et sont filtrés par la sélection naturelle, qui ne conduit pas à une efficacité maximale mais à des solutions suffisamment viables et reproductibles, soumises aux compromis et à la contingence.

CE QUE L'ANALOGIE CHANGE POUR LA LECTURE DE LA VILLE

La ville, à l'instar d'un organisme vivant, peut être lue comme un ensemble connecté à un système de flux qui la traversent pour la maintenir hors équilibre. Cette analogie est cependant heuristique et non pas identitaire : il ne s'agit pas de naturaliser la ville, mais de disposer d'un langage commun pour penser les flux, les seuils et les régulations urbaines. Chaque principe biologique doit être assorti d'une (ou de plusieurs) question(s) opérationnelle(s).

Stock et flux. Une ville maintient une quantité immense de matière interne, tels que bâtiments, infrastructures, véhicules, populations, *a priori* largement supérieure aux flux journaliers qui la traversent. Le recyclage de la matière déjà présente (rénovation, réutilisation) devrait être plus important que l'apport de ressources nouvelles. Question : quelle part de la matière active provient actuellement/pourrait provenir du recyclage interne plutôt que de l'importation ? Le ratio flux de matière/matière interne actuel est-il optimisable ?

Chaîne de transferts d'énergie. Du soleil aux panneaux photovoltaïques, du gaz aux centrales, de l'électricité aux usages finaux, la ville pourrait reproduire l'architecture des réseaux métaboliques cellulaires grâce à des processus couplés (par exemple, la chaleur récupérée d'un processus industriel alimentant le chauffage d'un quartier). Question : quels flux urbains permettent actuellement/permettraient d'en activer un autre ?

← *Figure 3 : Le métabolisme comme architecture de transferts d'énergie.*

Une source d'énergie externe active et maintient hors équilibre chimique les concentrations d'un premier sous-ensemble de réactifs de sorte à créer un état S1 dont la relaxation spontanée et continue vers l'état d'équilibre S1 donne lieu à l'émergence d'un cycle réactionnel dissipatif primaire C1. L'état activé S1* constitue une source secondaire potentielle d'énergie libre. Grâce au couplage, il peut amener un second sous-ensemble de réactifs dans un état hors équilibre S2*, entraînant un transfert d'énergie libre vers un cycle secondaire C2 greffé sur le cycle primaire. Tant que les contraintes thermodynamiques et cinétiques relatives au couplage et au transfert d'énergie libre sont respectées, d'autres greffages de cycles réactionnels peuvent se produire, propageant ainsi l'énergie à travers tout le métabolisme.*

11. Jullien, Ludovic, Proust, Anna, et Le Menn, Jean-Christophe. 1998. « Kinetic control in Chemistry ». Journal of Chemical Education, vol. 75-2, p. 194.

12. S. D'Amico et al. 2006. « Metabolic transition in psychrophilic microorganisms », EMBO Reports, vol. 7, p. 385.

13. Schuster, Jenny, et VanBuren, Robert. 2026. « Desiccation tolerance mechanisms in the green lineage and beyond », New Phytologist, https://doi.org/10.1111/nph.71466.

ANCRAGE DANS LA VILLE MÉTABOLISME

La notion de « Ville Métabolisme » suggère que la ville peut être lue comme un système de flux d'énergie et de matière se maintenant hors d'un état d'équilibre. Les principes chimiques décrits ici fournissent un cadre théorique pour en préciser les contours. Une ville, tout comme une cellule, consomme des ressources, les transforme par des processus couplés, rejette des déchets et dissipe de l'énergie. Elle possède ses propres cycles qui structurent l'ensemble. La chaîne de transferts d'énergie, du soleil aux panneaux photovoltaïques, du gaz aux centrales, de l'électricité aux usages finaux, reproduit à une autre échelle l'architecture des réseaux métaboliques cellulaires. Les transitions qualitatives — percolation, fonctionnalité, stabilité — offrent des outils pour identifier les seuils critiques au-delà desquels un métabolisme urbain change de nature : moment où un réseau de transport devient suffisamment dense pour reconfigurer les mobilités, où la densité d'échanges dépasse un point de bascule rendant possible l'émergence de nouvelles fonctions urbaines. La thèse centrale est qu'un métabolisme n'est pas seulement un ensemble de flux entrants et sortants, mais l'entretien, par ces flux, d'une organisation matérielle persistante, dynamique et hors équilibre, définition applicable à la cellule comme à la ville.

Cycles. La ville possède des cycles — eau, matériaux, énergie — qui structurent l'ensemble. Question : tous les processus se déroulant dans la ville sont-ils/peuvent-ils être engagés dans des cycles ? Parmi ceux-ci, l'optimisation du flux énergétique est-elle possible ? Enfin, quels sont les cycles qui donnent lieu à une « autocatalyse », cela afin d'identifier des cercles vertueux et des cercles vicieux ?

Transitions et connectivité. Les transitions qualitatives offrent des outils pour identifier les seuils critiques au-delà desquels un métabolisme urbain change de nature (par exemple, un stade au-delà duquel un réseau de transport devient suffisamment dense pour reconfigurer les mobilités). Question : quels indicateurs permettraient d'identifier un tel basculement ?

Émergence par exploration. La logique d'émergence suggère de privilégier l'expérimentation sur la planification exhaustive. Cependant, quand l'expérimentation n'est pas numérique, la ville n'est pas un laboratoire neutre : les échecs ont des coûts inégalement répartis. Il faut donc associer cette logique à l'expérimentation réversible et à l'évaluation démocratique. Question : qui ou quoi sélectionne les formes urbaines et selon quels critères ? Il est toutefois des limites à l'analogie.

Il convient ainsi de souligner, en conclusion, que si la chimie décrit les conditions de maintien d'un système, elle ne détermine pas si ce système est juste, désirable ou soutenable. Les critères de « survie » ou de « fitness » d'une ville ne sont pas fixés par les lois de la nature : ils sont normatifs et politiques. Quoique n'interdisant pas l'introduction d'indicateurs pertinents et précis, ils introduisent une difficulté. Les critères de croissance économique, de santé des habitants, de justice sociale, d'autonomie matérielle, par exemple, sont ainsi contestables et potentiellement contradictoires. Une ville peut être résiliente pour certains groupes et invivable pour d'autres.

CHIFFRES-CLÉS

— Plus d'un million de constituants différents dans une cellule, en nombres s'étalant sur 10 ordres de grandeur ;
— L'organisme vivant : système ouvert à échanges sélectifs, stock interne très largement supérieur aux flux traversants ;
— Trois types de transitions critiques dans les réseaux métaboliques : percolation, fonctionnalité, stabilité dynamique ;
— La matière circule à l'intérieur du système bien plus rapidement qu'elle n'y entre ou n'en sort.

BIBLIOGRAPHIE :

Breuer, Marian, *et al*. 2019. « Essential metabolism for a minimal cell ». *eLife*, vol. 8, art. e36842. https://doi.org/10.7554/eLife.36842.

D'Amico S. *et al*. 2006. « Metabolic transition in psychrophilic microorganisms », *EMBO Reports*, vol. 7, p. 385. https://doi.org/10.1038/sj.embor.7400662

Eigen, Manfred, et Schuster, Peter. 1979. *The Hypercycle, a Principle of Natural Self-Organization*. Berlin : Springer.

Jullien, Ludovic, *et al*. 2003. « Two-site molecules as a road for engineering complexity in chemical systems ». *The Journal of Physical Chemistry B,* vol. 107-36, p. 9905-9917. https://doi.org/10.1021/jp030335d

Le Saux, Thomas, Plasson, Raphaël, et Jullien, Ludovic. 2014. « Energy propagation throughout chemical networks ». *Chemical Communications*, vol. 50-47, p. 6189-6195. https://doi.org/10.1039/c4cc00392f

Ludlow, R. Frederick, et Otto, Sijbren. 2008. « Systems Chemistry ». *Chemical Society Reviews*, vol. 37-1, p. 101-108. https://doi.org/10.1039/b611921m

Nicolis, Grégoire, et Prigogine, Ilya. 1977. *Self-Organization in Nonequilibrium Systems: From Dissipative Structures to Order through Fluctuations*. New York : Wiley.

Plasson, Raphaël, *et al*. 2011. « Autocatalyses ». *The Journal of Physical Chemistry A*, vol. 115-28, p. 8073-8085. https://doi.org/10.1021/jp110079p

Plasson, Raphaël, et Rondelez, Yannick. 2013. « Synthetic Biochemical Dynamic Circuits ». *Multiscale Analysis and Nonlinear Dynamics*, dirigé par Misha Z. Pesenson, p. 113-145. New York : Wiley-VCH.

Ruiz-Mirazo, Kepa, Briones, Carlos, et Escosura, Andrés de la. 2014. « Prebiotic Systems Chemistry: New Perspectives for the Origins of Life », *Chemical Reviews*, vol. 114-1, p. 285-366. https://doi.org/10.1021/cr2004844.

Schuster, Jenny, et VanBuren, Robert. 2026. « Desiccation tolerance mechanisms in the green lineage and beyond », *New Phytologist*, https://doi.org/10.1111/nph.71466.

01

PSL UNIVERSITÉ PARIS

CHAIRE VILLE MÉTABOLISME

À l'initiative de
Avec le soutien de

PCA-STREAM
PCA-STREAM, GROUPAMA IMMOBILIER, ARTELIA

Octobre 2026