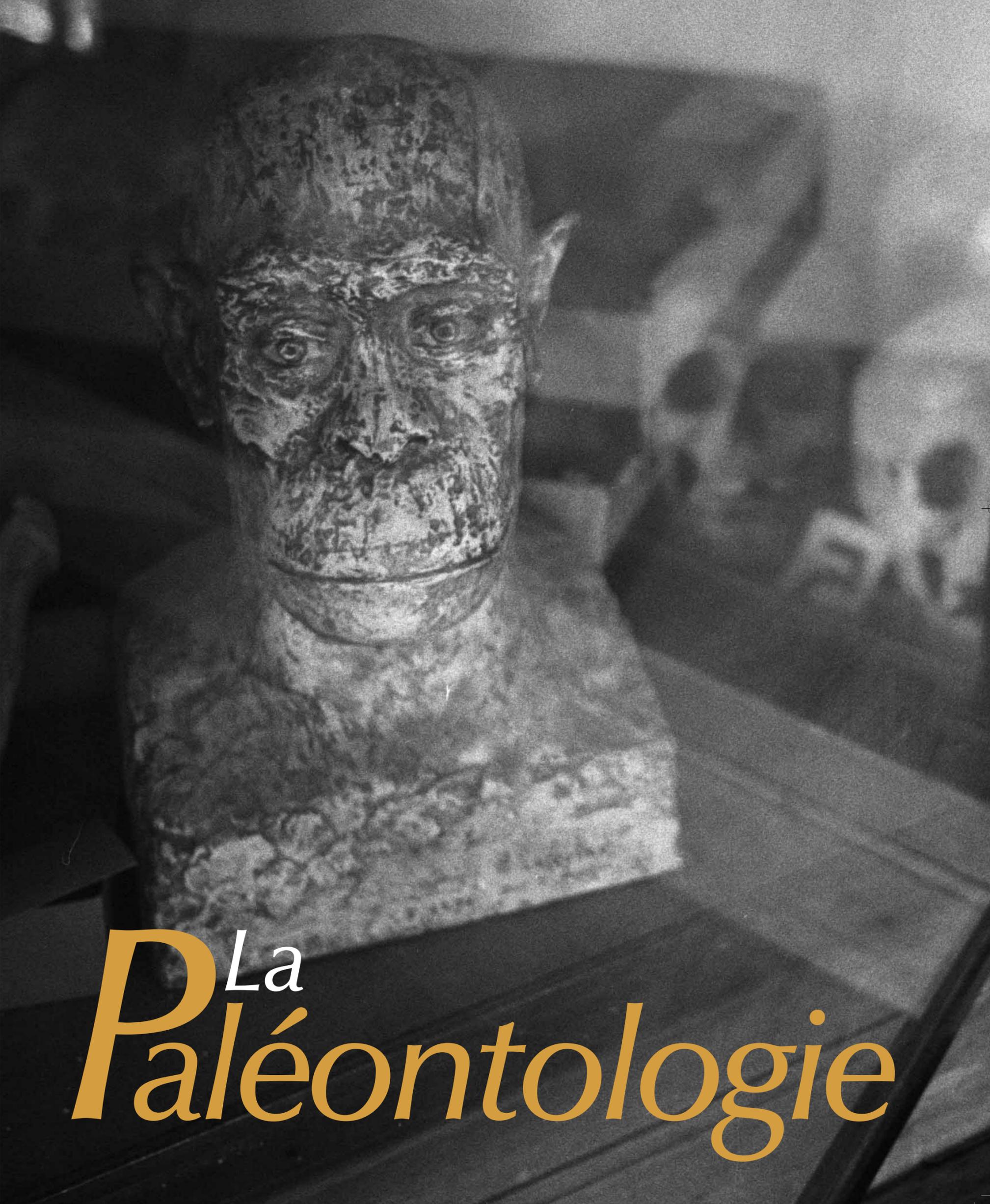


la lettre n° 13 / automne 2004
de l'Académie des sciences



La
Paléontologie

Sommaire

Éditorial

Biologie cellulaire et biologie du développement en France

Nicole Le Douarin

page 2

Dossier

La préhistoire, champ d'étude pluridisciplinaire

Henry de Lumley

page 3

Le bouquet des ancêtres

Yves Coppens

page 5

A la découverte des plus anciens hominidés dans le désert du Djourab au Nord Tchad

Michel Brunet

page 7

Orrorin tugenensis, un hominidé du Miocène

Brigitte Senut

page 9

La question de la diversité des hominidés

Tim White

page 12

Développement embryonnaire et évolution

Entretien avec Anne Dambricourt Malassé

Par Paul Caro

page 14

Questions d'actualité

Les miARNs, de petits êtres touche-à-tout

Gaëll Mainguy

page 16

Mathématiques et Finance

Emmanuel Gobet, Gilles Pagès, Marc Yor

page 17

La vie des séances

L'informatique quantique : défis et perspectives

Philippe Grangier

page 20

Éditorial

La sortie prochaine du rapport de l'Académie sur la biologie cellulaire et la biologie du développement me conduit à livrer ici quelques réflexions sur ces disciplines, leur importance dans les sciences du vivant, leur origine et leur évolution, ainsi que leur futur dans notre pays.

La cellule est l'unité du vivant. Elle est la base de tous les organismes unicellulaires ou multicellulaires. Ces derniers, animaux, champignons ou végétaux, sont tous issus d'une cellule originelle, fondatrice et totipotente, l'œuf qui résulte lui-même de la coalescence de deux cellules sexuelles porteuses du patrimoine héréditaire de leurs ascendants. C'est dire le caractère central des études portant sur la cellule et sur les mécanismes qui sous-tendent la genèse d'un organisme à partir de l'œuf fécondé. La biologie cellulaire et la biologie du déve-

Cette théorie était fondée sur la notion formulée par Rudolf Virchow qui excluait définitivement la génération spontanée : « Là où apparaît une cellule, il doit y avoir eu une autre cellule auparavant, tout comme un animal ne peut venir de rien d'autre que d'un animal et une plante de rien d'autre que d'une plante ».

Sans s'éloigner des extraordinaires progrès liés à l'essor des techniques morphologiques, l'étude de la cellule a bénéficié dans la seconde moitié du ^{xx}e siècle des apports de la biochimie, de la biologie moléculaire, de la génétique et de la biologie du développement.

La France a tenu une place de premier plan en biologie moléculaire notamment grâce aux chercheurs de l'Institut Pasteur, le Prix Nobel attribué à André Lwoff, Jacques Monod et François Jacob en atteste. Il fut suivi par des travaux de haut niveau, par exemple à l'IGBMC fondé et dirigé par Pierre Chambon à Strasbourg. En biologie du développement, des travaux classiques ont été réalisés par les trois écoles d'Étienne Wolff, d'Alfred Jost, de Louis Gallien et de leurs continuateurs. Les plus marquants sont la

naires et adultes des mammifères. Il a trouvé son origine en Grande-Bretagne grâce à la longue tradition de ce pays pour l'étude de la reproduction des mammifères, puis aux États-Unis qui se caractérisent par une rapidité remarquable de réaction aux idées et aux voies nouvelles de recherche. En France, il ne s'est implanté et ne s'est généralisé qu'avec un grand retard.

Signalons enfin un autre domaine, celui de la biologie moléculaire et de la biologie du développement du monde végétal. Il s'est lui aussi développé en France tardivement par rapport à d'autres pays en Europe et aux États-Unis.

Les deux dernières décennies du ^{xx}e siècle ont été marquées en France par un effort de formation de jeunes chercheurs. Le stage post-doctoral à l'étranger est devenu une obligation quasi-incontournable pour tout jeune docteur dont l'ambition est de faire une carrière dans la recherche. Des bourses ont été consenties pour faciliter les départs mais combien de ces jeunes

Biologie cellulaire et biologie du développement en France

lèvement occupent dès lors une place particulière dans les sciences du vivant car rien ne peut être compris des mécanismes fondamentaux de la vie qui n'ait un rapport étroit avec le fonctionnement de la cellule et des relations que celle-ci établit avec son environnement.

Les cellules issues de la division de l'œuf interagissent et échangent des signaux déterminants dans la construction des organismes pluricellulaires. Celle-ci, dictée par les informations codées dans l'ADN du noyau, se déroule de génération en génération selon un plan immuable qui assure la production du semblable par le semblable.

La biologie cellulaire, est née au ^{xix}e siècle avec la théorie cellulaire proposée par Matthias Schleiden pour les végétaux en 1838 et par Theodor Schwann pour les animaux en 1839.



par Nicole Le Douarin

Secrétaire perpétuelle de l'Académie des sciences, professeur honoraire au Collège de France.

démonstration du rôle des hormones au cours du développement embryonnaire. Plus récemment, les recherches sur les lignages cellulaires chez l'embryon d'oiseau ont particulièrement connu et connaissent encore un succès considérable (voir *Milestones in Developmental Biology*, Nature, numéro spécial, 2004).

Des travaux fondateurs sur le cycle cellulaire ont été également réalisés par des équipes françaises notamment celles de Pierre Guerrier, Michel Dorée et René Picard.

Plus récemment, l'équipe de Strasbourg, dirigée par Jules Hoffmann, a ouvert une voie originale de recherche dans le domaine de l'immunité innée grâce à des travaux sur le développement des cellules sanguines chez les insectes.

Cependant dans la seconde moitié du ^{xx}e siècle, notre pays est resté à l'écart de plusieurs domaines qui se sont révélés extrêmement importants en biologie du Développement. En effet ça n'est que tardivement que des équipes françaises, d'ailleurs de bonne qualité, ont commencé à travailler sur les liens complexes entre gènes en embryogenèse en utilisant les modèles de la drosophile et du nématode.

Un autre chantier a révélé les potentialités exceptionnelles dont il est porteur : celui des cellules souches embryon-

restent exilés malgré eux et donnent à leur pays d'accueil les fruits les meilleurs de leurs talents. Il est nécessaire que cette action positive soit suivie d'une politique d'intégration des chercheurs désireux de revenir en France. Elle n'a pas été mise en œuvre. L'opinion publique a pu récemment juger des effets négatifs d'une politique dépourvue de continuité, fluctuante et bien peu efficace pour la recherche, aboutissant à un gâchis de talents et d'argent.

Malgré ces handicaps, des centres de recherches et des chercheurs bien formés sont déjà présents sur le terrain en France et des potentialités considérables doivent permettre de participer valablement à l'effort de recherche international dans les domaines clés que sont la biologie cellulaire et la biologie du développement.

L'enjeu est entre les mains des décideurs. J'espère qu'ils ont entendu le message que leur ont envoyé les chercheurs. Les voies de recherche montrées dans le rapport de l'Académie des sciences sont claires et déboucheront non seulement sur des connaissances indispensables à la compréhension du vivant, mais aussi sur de nouvelles thérapies. C'est en accord avec sa vocation que notre compagnie se doit d'éclairer le futur ■

La préhistoire, champ d'étude pluridisciplinaire

Par Henry de Lumley¹

Le récent Colloque « Climats, Cultures et Sociétés aux Temps Préhistoriques »² (de l'apparition des hominidés jusqu'au Néolithique) a montré comment les études préhistoriques se sont complètement transformées au cours des vingt dernières années par l'utilisation de toutes sortes de technologies modernes empruntées à d'autres disciplines scientifiques. Le métier de préhistorien est aujourd'hui un métier très différent de ce qu'il était il y a quelques décennies. Autrefois les préhistoriens ramassaient de beaux objets, des objets qui étaient des témoignages des hommes fossiles, on disait même à une époque des hommes antédiluviens. Les notions scientifiques sont apparues avec Marcellin Boule, qui a fondé l'Institut de Paléontologie humaine à Paris. On a essayé de replacer l'évolution culturelle dans le cadre de la stratigraphie du Quaternaire. Mais aujourd'hui, on peut parler des sciences préhistoriques car la préhistoire est au carrefour de très nombreuses disciplines, sciences de la Terre, sciences physiques, sciences de la Vie, sciences humaines.

L'un des problèmes les plus importants que rencontrent les préhistoriens est la datation des sites. Désormais ils peuvent utiliser toute sortes de méthodes physiques. La mesure des rapports isotopiques comme la méthode bien connue du carbone 14, mais aussi, l'uranium-thorium, le potassium-argon, la thermoluminescence, la résonance électronique de spin ... ou même la datation par les acides aminés.

L'étude des sédiments est particulièrement importante car elle permet de reconstituer un climat et de le relier aux comportements et à l'organisation des groupes humains. La géochimie isotopique permet d'avoir une bonne idée des climats qui correspondent à un niveau de fouilles, en particulier par l'analyse de l'oxygène 16, de l'oxygène 18, du carbone 12, du carbone 13, par exemple dans les coquilles des mollusques terrestres ou dans les planchers stalagmitiques des cavernes. La magnétocintigraphie et la susceptibilité magnétique, sont utiles pour découvrir les foyers en place.

¹ Correspondant de l'Académie des sciences, directeur du laboratoire de préhistoire du Muséum national d'histoire naturelle.

² Colloque inter-académique organisé par l'Académie des inscriptions et belles lettres et l'Académie des sciences, du 13 au 16 septembre 2004 à l'Institut de France

La paléontologie classique apporte beaucoup par l'étude des faunes. Elle permet de reconnaître la diversité des espèces qui vivaient autour des sites préhistoriques. Dans le cadre de l'évolution des espèces, la biochronologie apporte des données sur la paléoclimatologie : si on trouve beaucoup de rennes, le climat était plus froid, si on trouve du cerf ou du daim, le climat était plus tempéré. On observe ainsi la succession des climats sur un site donné. A Tautavel on peut mettre en évidence des niveaux datés à 700 000 ans par l'uranium-thorium ou par la résonance électronique de spin qui correspondent à un climat froid où il y a beaucoup de rennes et puis quelque temps après, à 400 000-500 000 ans, on observe un climat tempéré avec du cerf et du daim. C'est de l'archéo-zoologie. Autrefois les paléontologues ne ramassaient que les beaux os entiers, les mandibules complètes, mais aujourd'hui, on s'intéresse à de petits fragments d'os, à de petits os cassés, aux petites stries, aux petites encoches, car l'étude des marques sur les os nous apporte des informations sur

les techniques de dépouillage, sur les techniques de mises en quartier, sur les techniques de boucherie, sur les techniques de décharnage, de dépeçage, la recherche de la moelle, la fracturation des os longs, des os à moelle. La paléontologie avec toutes ses disciplines fournit une banque de données pour comprendre le comportement des hommes préhistoriques. La paléobotanique apporte aussi beaucoup de choses, par la détermination des pollens, des charbons de bois, des graines. La paléo-anthropologie, étudie des restes humains, l'évolution des espèces. La paléopathologie met en évidence les os fracturés, les maladies osseuses des hommes préhistoriques.

Le préhistorien classique est toujours présent. Il étudie les outils, la culture matérielle. Cette discipline a fait beaucoup de progrès par l'approfondissement des connaissances sur la technologie, la typologie des outillages préhistoriques. L'expérimentation a permis de savoir ce qui était possible ou ce qui était naturel, ce qui était lié à l'uti-

lisation. On a pu aller plus loin avec l'archéo-pétrographie. On détermine la nature des roches, pour connaître leur origine, leur source géographique. On peut ainsi découvrir la dimension d'un territoire parcouru par les hommes préhistoriques. Par exemple, pour les sites très anciens, datant de deux à un million d'années, les hommes n'allaient pas au-delà de 5 km pour se procurer leurs outils. Pour un site comme celui des grottes de la Caune de l'Arago qui date de 400 000 ans, ou au Lazaret à Tautavel qui date de 150 000 ans, les gens vivaient sur un territoire de 30 km de rayon. Au Paléolithique supérieur, vers 15 000 ans, les territoires sont beaucoup plus vastes, et à cette époque il y a déjà des échanges à longue distance. L'archéo-pétrographie fait appel bien sûr à la pétrographie mais aussi à la géochimie, par l'analyse des inclusions, des impuretés, des éléments traces. Le préhistorien exploite aussi la tracéologie, c'est-à-dire qu'il observe les traces d'usure sur le tranchant des outils, les micro-stries qui ne sont pas visibles à l'œil nu, qui ne sont même pas visibles parfois avec une loupe binoculaire, mais que l'on peut observer avec un microscope électronique à balayage. Bien sûr on ne peut pas mettre un gros biface dans la chambre du microscope mais on

Dossier

fait des empreintes et on les examine. Maintenant, il y a des microscopes qui ont de grandes chambres, 12 cm de diamètre, cela évite lorsque l'on peut observer l'objet lui-même, d'avoir des artefacts dus au moulage. L'étude des micro-polis permet de dire sur quelle matière a fonctionné l'outil, si c'était sur de la viande, sur du cuir, sur du bois, sur de la pierre.

La recherche préhistorique a fait de grands progrès grâce à la mise en commun, à l'interaction de toutes ces disciplines. On peut dire que la préhistoire est une enquête de détective où toutes ces techniques ne sont pas juxtaposées, mais sont étroitement imbriquées. Par exemple dans la grotte du Lazaret à Nice il y a un foyer et à côté de ce foyer à 80 m il y a un tas d'ossements. Les prélèvements ont montré que sur le sol d'occupation il n'y a pas de matière organique. Par contre, il y a un fort pourcentage de matière organique autour

conjunctif, les os sont fracturés pour la moelle, les crânes pour la cervelle, et les hommes mangeaient cette viande crue. Par contre autour du foyer, qui est à quelques mètres, il y a beaucoup de composés aromatiques de type benzénique, ce qui indique la présence de graisses brûlées. C'est un endroit, où ils ne mangeaient pas la viande car on ne trouve pas de déchets. Ils devaient fumer la viande qui dans l'opération perdait sa graisse. C'est l'exemple d'une enquête détective qui réussit parce que l'on arrive à déterminer ces graisses en faisant appel aux technologies modernes utilisées par les chimistes comme la spectrométrie RMN et la spectrométrie de masse.

Les géologues en faisant des carottages dans les dépôts profonds des océans et dans les glaces de l'Arctique arrivent à suivre l'histoire de la température mais aussi la composition de l'atmosphère. Ce Colloque est au rendez-vous du pro-

Est-ce que l'évolution des climats, les variations des températures et des paysages a eu une influence sur l'évolution morphologique de l'homme ? Certains pensent que oui, d'autres pensent que non, moi personnellement, je pense qu'elle a sans doute eu une influence, mais qui a dû être assez faible.

Est-ce que l'évolution des climats, des paysages a eu une influence sur l'évolution culturelle de l'homme ? Sur les grandes étapes de l'aventure culturelle ? Moi je ne le pense pas, très peu en tout cas, le cerveau de l'homme lui a permis de concevoir des outils qui s'inscrivent dans un schéma opératoire en fonction d'un projet. L'homme a domestiqué le feu, peut-être en raison d'une contrainte climatique. Les hommes qui étaient à la limite des zones tempérées nord de la planète vers 400-450 000 ans ont voulu pénétrer dans les zones tempérées froides et on ne peut pas survivre dans les zones tempérées froides si on n'a pas le feu. L'art apparaît vers 400 000 ans. Les pointes lancéolées sont des bifaces, pièces magnifiques, bien symétriques. Elles ne sont pas forcément fonctionnelles, c'est une création qui est liée à l'émergence de la pensée symbolique ou à l'émergence du sens de l'harmonie. En tout cas, cela n'est pas forcément lié au climat.

Par contre l'évolution des climats, l'évolution des paysages, ont eu une très grande influence sur le peuplement des territoires, sur les grandes migrations, ou plutôt, sur le front d'homination progressif de la planète. Les hommes ont par diffusion envahi des territoires mais ils ne pouvaient pas atteindre l'Angleterre tant que la Manche existait : il fallait que la mer soit plus basse de 102 mètres pour pouvoir y aller à pied. Entre 10 000 et 5 000 ans les hommes étaient présents au Sahara parce qu'il était devenu humide et que les troupeaux de grands herbivores le peuplaient. Cela dépend bien du climat. Dans l'évolution humaine je ne vois pas trop de grands événements cataclysmiques qui aient pu modifier les choses. Il se peut qu'il y ait eu des catastrophes naturelles régionales mais cela ne peut avoir eu d'influence sur les grandes étapes majeures de l'évolution culturelle.

Il est évident que le climat a une influence sur le comportement des hommes, sur l'organisation de l'habitat, sur le mode de vie. Quand on vit dans un pays tropical on n'a pas besoin de construire des maisons confortables, mais ceux qui se sont installés il y a 40 000 ans sur le sol gelé permanent dans la grande plaine russe ou en Ukraine ont été obligés de construire des habitats confortables et même de fabriquer des vêtements, chauds et agréables, qu'ils

cousaient. La froidure a eu une influence très importante sur les technologies et les comportements.

Lors de sa session sur les premiers hominidés le Colloque a bien montré que les préhistoriens, les paléontologues, sont des gens passionnés. Il n'y a pas beaucoup de fossiles et chaque découvreur veut valoriser le sien. Mais chacun d'eux recherche avant tout la vérité. On a plusieurs candidats pour le titre de « premier homme ». Le plus ancien semble être *Sahelanthropus tchadensis* qui a été trouvé par Michel Brunet au Tchad, et qui date, d'après le stade d'évolution de la faune qui accompagne ce crâne, de 7 millions d'années. C'est un bon candidat, mais il faut encore le reconstituer pour que tout le monde soit d'accord. Les découvreurs y travaillent. Il y a un débat pour savoir quelle est la place de ce crâne dans l'évolution humaine. Est-ce un hominidé ou un ancêtre des hominidés ? En tout cas, il est très primitif, il a une capacité crânienne voisine de celle des chimpanzés, mais il a beaucoup de caractères qui annoncent déjà un hominidé, et on peut dire que l'on n'est pas loin de la « grande divergence ». Il y a *Orrorin tugenensis* trouvé par Brigitte Senut au Kenya dans des terrains datant de 6 millions d'années. Il n'y a pas de crâne, malheureusement, mais on a un fémur et il a des caractères d'hominidé. Les découvreurs affirment qu'il s'agit d'un primate bipède, mais certains estiment qu'il faut étudier la cassure pour voir si le périoste est assez épais pour une station debout. C'est cela la recherche, c'est la discussion. Il y a aussi *Ardipithecus ramidus* qui date de 4,5 millions d'années et *Ardipithecus ramidus kadabba*, qui date lui aussi de 6 millions d'années, mais il n'y a pas grand chose. On a l'impression d'un petit bonhomme de 80 cm de haut qui marchait debout, mais qui était aussi quasiment arboricole. Lequel d'entre eux est le plus ancien hominidé ? Entre les découvreurs c'est une compétition passionnée et constructive.

Il y a des sites préhistoriques dans le monde entier. Si on fait une carte de la Terre en y pointant les sites préhistoriques, on voit qu'il y en a beaucoup dans les zones de forte population. Celles-ci abritent en effet beaucoup d'archéologues, de préhistoriens, d'amateurs, par exemple en Europe, la Ligurie. Dans des régions comme l'Éthiopie, on trouve beaucoup de sites parce qu'il y a des missions qui viennent d'Amérique, d'Europe, du Japon, qui font des prospections intensives dans des zones localisées, mais il y a encore beaucoup de terrains vierges et les perspectives de la recherche préhistorique dans le monde sont immenses ■



Institut de Paléontologie humaine, département des sciences préhistoriques du Muséum national d'histoire naturelle.

du tas d'ossements et un fort pourcentage de matière organique autour du foyer. Si l'on essaie de savoir de quel type de matière organique il s'agit, on s'aperçoit qu'autour du tas d'ossements, il n'y a que des composés aliphatiques, c'est-à-dire des graisses qui n'ont pas été brûlées. C'est un tas d'ossements qui comporte beaucoup d'os fracturés, les mandibules sont cassées pour le tissu

grès des sciences et on peut désormais exploiter toutes ces méthodes pour comprendre la dynamique des interactions entre l'homme et son environnement.

Pour apprécier l'importance de la variation des climats dans le contexte préhistorique, il faut examiner quatre points fondamentaux :

Le bouquet des ancêtres

Par Yves Coppens¹

Dans la nature actuelle Bonobos et Chimpanzés sont incontestablement les animaux qui nous sont les plus proches ; dès lors il est certain que nous partageons avec eux, des ancêtres communs.

Comme tous les primates sont tropicaux, et que Bonobos et Chimpanzés sont africains, il y a toutes les chances pour que ces ancêtres communs aient été tropicaux et africains.

La proximité morphologique, génétique,

moléculaire, éthologique – autrement dit la distance – entre ces cousins et nous, permet en outre de situer aux environs de dix millions d'années le grand embranchement.

Cette tranche de dix millions d'années va voir se succéder, du côté homininés (le nôtre), deux grands épisodes, que l'on appellera de manière simple, préhumains et humains, de dix millions à un million d'années pour le premier, de trois millions d'années à nos jours pour le second, les derniers des premiers ayant été contemporains des premiers des seconds, je veux dire les derniers préhumains ayant été contemporains des premiers humains.

Nous ne nous occuperons ici que du premier épisode, celui des préhumains. Il est merveilleusement illustré par une quinzaine d'acteurs, provenant d'Afrique centrale, orientale et australe, Tchad, Ethiopie, Kenya, Tanzanie, Malawi, Afrique du Sud.

Les voici :

<i>Paranthropus robustus</i>	Afrique du Sud, 1,8 - 1,5 m.a
<i>Zinjanthropus boisei</i>	Ethiopie, Kenya, Tanzanie, Malawi, 2,3-1,4 m.a
<i>Australopithecus garhi</i>	Ethiopie, 2,5 m.a
<i>Zinjanthropus aethiopicus</i>	Ethiopie - Kenya, 2,8 - 2,3 m.a
<i>Australopithecus africanus</i>	Afrique du Sud, 3 - 2 m.a
<i>Australopithecus bahrelghazali</i> , Abel	Tchad, 3,5 - 3 m.a
<i>Kenyanthropus platyops</i>	Kenya, 3,5 m.a
<i>Australopithecus sp.</i> , « Little foot »	Afrique du Sud, 4 - 3,5 m.a
<i>Australopithecus anamensis</i>	Ethiopie - Kenya, 4 - 3,2 m.a
<i>Australopithecus afarensis</i> , Lucy	Ethiopie, 3,9 - 3,2 m.a
<i>Ardipithecus ramidus</i> et <i>Ardipithecus kadabba</i>	Ethiopie, 4,4 - 5,8 m.a
<i>Orrorin tugenensis</i>	Kenya, 6 m.a
<i>Sahelanthropus tchadensis</i> , Toumaï	Tchad, 7 m.a
<i>Samburupithecus kiptalami</i>	Kenya, 9,5 m.a

Au fur et à mesure de l'annonce de leurs découvertes, les publics et même, dans une certaine mesure, les milieux scientifiques se sont inquiétés. Il y en avait trop. Les journaux ont inévitablement titré, à chaque nouveau préhu main, que tout était bouleversé et qu'il fallait tout revoir.

Je voudrais, à ce sujet, faire une première remarque : pour qui a étudié, aux mêmes époques, l'histoire des proboscidiens, celle des suidés, celle des équidés, celle des bovidés, cette belle diversité est la norme. La sous-famille des homininés, la nôtre, se diversifie tout simplement en bouquet comme le firent les familles ou sous-familles des vertébrés cités. Cette créativité de notre histoire d'alors est celle que nous pouvions espérer découvrir.

On est évidemment loin des déclarations d'une certaine époque, qui faisaient des australopithèques que l'on appelait robustes et des australopithèques que l'on appelait graciles les mâles et les femelles du seul et unique préhumain grand ancêtre de l'Homme.

L'unicité actuelle du genre humain *Homo* et de l'espèce humaine, *Homo sapiens*, fait plus problème que les quinze préhumains qui nous occupent ici.

Pour tenter de comprendre le bouquet des quinze préhumains dans leur ensemble, nous allons rechercher parmi leurs traits, les tendances évolutives qu'ils partagent pour y déceler les quelques radiations lisibles, et en particulier celles pouvant être retenues dans la filiation du genre *Homo*.

1- Tous les préhumains sont tropicaux sans exception. Tous les préhumains sont africains sans exception.

2- Tous les préhumains sont debout avec : le port lisible sur le crâne, le raccourcissement du basicrâne, la position du foramen magnum et sur le squelette appendiculaire, la morphologie du bassin en pression, la morphologie du fémur et son orientation, les cambrures de la colonne vertébrale.

3- La locomotion des plus anciens est double : bipède et arboricole

C'est l'étude de Lucy, *Australopithecus afarensis*, la première, qui a révélé cette double locomotion avec l'articulation du genou, l'articulation de la cheville qui montre une certaine instabilité, à la différence de la nôtre. De plus l'articulation de l'épaule, l'articulation du coude, l'articulation du poignet révèlent une certaine stabilité, à la différence de la nôtre, le tout allant avec un pied plat à abduction de l'*hallux* et une main aux phalanges courbes. *Australopithecus afarensis* d'Ethiopie, du Kenya, de Tanzanie, a entre trois et quatre millions d'années.

Les mêmes observations pour *Ardipithecus ramidus* et *Ardipithecus kadabba*, d'Ethiopie de (4,4 à 5,8 millions d'années) et pour *Orrorin tugenensis*, du Kenya (de 6 millions d'années).

4- La tendance de ces préhumains est donc, du moins en ce qui concerne ceux qui annoncent *Homo*, d'abandonner la double locomotion bipède et arboricole au profit de la locomotion bipède exclusive.

Les australopithèques robustes, le *Zinjanthropus* en Afrique de l'Est, (1,4 - 2,8 millions d'années) et le *Paranthropus* en Afrique du Sud (1,5 - 1,8 millions d'années) plus lourds que leurs prédécesseurs, montrent les mêmes tendances. *Australopithecus africanus* d'Afrique du Sud (2 - 3 millions d'années) aussi, dans une certaine mesure, car ses

¹ Membre de l'Académie des sciences, professeur au Collège de France



Institut de Paléontologie humaine, département des sciences préhistoriques du Muséum national d'histoire naturelle.

membres supérieurs demeurent arboricoles mais ses membres inférieurs, pas. Mais ; *Australopithecus anamensis*, surtout Kenya et peut-être Ethiopie (4 à 3 millions d'années) dont on en a juste ce qu'il faut, présente une extrémité distale d'humérus, une extrémité proximale de tibia. Or chez lui le coude apparaît instable, très moderne, bien différent de celui de Lucy et typique de quelqu'un qui ne s'en sert plus pour grimper. Le genou apparaît, en revanche, très stable, bien différent de celui de Lucy et typique de quelqu'un qui n'a plus que la bipédie comme mode de locomotion.

5- Regardons le crâne : l'encéphale qui l'habite et dont il induit la croissance, grandit, du plus ancien au moins ancien, sans exception, il grandit en volume. *Sahelanthropus tchadensis*, ou Toumaï, (Tchad, 7 millions d'années/300 cc), *Australopithecus afarensis* (Ethiopie, Kenya, Tanzanie, 3 à 4 millions d'années/350 à 400 cc), *Australopithecus africanus* (Afrique du Sud, 2 à 3 millions d'années/440 à 500 cc), *Zinjanthropus boisei* (Ethiopie, Kenya, Tanzanie, Malawi 1.4 – 2.3 millions d'années/530 – 550 cc). Mais il se complique aussi en dessins

des circonvolutions (qui donc augmentent leurs surfaces), dessins des vaisseaux de la circulation méningée (dure-mérienne)

6- Voyons la face : Celle-ci a, chez certains, tendance à réduire son prognathisme, à passer d'un profil prognathe à un profil orthognathe plus humain. *Australopithecus afarensis* (Ethiopie, Kenya, Tanzanie, 3 à 4 millions d'années) et *Australopithecus africanus* (Afrique du Sud, 2 à 3 millions d'années) ont tendance à réduire leur prognathisme encore fort, en devenant : *Zinjanthropus aethiopicus* et *Zinjanthropus boisei* (Ethiopie, Kenya, Tanzanie, Malawi 1.4 – 2.8 millions) et *Paranthropus robustus* (Afrique du Sud, 1.5 – 1.8 millions d'années).

Mais certains préhumains ont réduit cette projection plus tôt et de manière tout de suite efficace : citons *Australopithecus bahrelghazali*, ou Abel du Tchad, 3 à 3,5 millions d'années, dont la mandibule montre un raccourcissement, en même temps qu'une belle verticalité de la symphyse, et une molarisation des prémolaires.

Citons aussi *Kenyanthropus platyops* (Kenya, 3,5 millions d'années), à la face moyenne, sous les os du nez, particulièrement plate.

7- Les dents. Nous nous contenterons de décrire deux tendances prenant en compte la taille des dents jugales et l'épaisseur de l'émail dentaire. En ce qui concerne la taille, deux tendances se lisent : la tendance à la réduction des dents de la joue et la tendance inverse (à l'augmentation de la taille de ces dents).

Les dents de *Sahelanthropus tchadensis* (du Tchad, 7 millions d'années), ne sont pas grandes pour leur âge. Celles d'*Ardipithecus* (Ethiopie, 4,4 à 5,8 millions d'années) ne sont pas fortes non plus. Les dents post-canines d'*Orrorin tugenensis* (Kenya, 6 millions d'années) sont, elles, notoirement petites. Celles de *Kenyanthropus platyops* (Kenya, 3,5 millions d'années) aussi. Les prémolaires et molaires d'*Australopithecus afarensis*, *Zinjanthropus aethiopicus* et *Zinjanthropus boisei* (4 à 1.4 millions d'années) montrent au contraire une augmentation spectaculaire de ces 20 dents, de fortes à extrêmement fortes. *Australopithecus africanus*, *Paranthropus robustus* illustrent une augmentation à peu près comparable, bien qu'un peu plus réduite. Mais *Samburupithecus kiptalami* (Kenya, 9 millions et demi d'années). *Australopithecus* Little Foot (Afrique du Sud, 4 millions d'années), *Australopithecus anamensis* (Kenya, Ethiopie, 3,5 millions d'années), *Australopithecus bahrelghazali*, Abel, (Tchad, 3 - 3,5 millions d'années), *Australopithecus garhi* (Ethiopie, 2,5 millions d'années), ont aussi de fortes dents jugales.

Quant à l'épaisseur du ruban d'émail, il est fort chez tous ces préhumains du *Samburupithecus kiptalami* (Kenya, 9,5 millions d'années), à *Zinjanthropus boisei* (Ethiopie, du Kenya, de Tanzanie, et du Malawi, 1.4 – 2.3 millions d'années). Mais il ne l'est pas chez *Ardipithecus ramidus* et *Ardipithecus kadabba* (Ethiopie, 4,4 à 5,8 millions d'années)

En résumé, les préhumains sont tropicaux, africains, debout. Ils semblent avoir été arboricoles en même temps que bipèdes avant d'adopter une bipédie exclusive. Ils ont tous un encéphale qui augmente en volume et complexité et ont tous tendance à réduire la projection de leur face, mais plus ou moins vite. Certains ont tendance à réduire la taille de leurs dents de la joue ; d'autres ont une tendance inverse. Enfin, tous, sauf un genre et ses deux espèces, ont un ruban d'émail épais.

Rappelons que le genre *Homo* est tropical, africain, debout, bipède, à gros cerveau, à face plate, à prémolaires et

molaires petites, à ruban d'émail épais.

Compte tenu de tous ces caractères, quelle phylogénie serions-nous tentés de proposer ?

Nous n'attachons à rien *Samburupithecus kiptalami*, représenté pour le moment par un demi maxillaire. Nous n'attachons pas plus à quoi que ce soit *Sahelanthropus tchadensis*. *Ardipithecus*, avec ses deux espèces, paraît trop spécialisé, debout avec une denture de frugivore, pour être rattaché à une descendance connue.

Orrorin et *Kenyanthropus* pourraient par contre être reliés, l'un bon bipède, l'autre très orthognathe.

Je pense aussi à une filiation *Australopithecus afarensis* – *Zinjanthropus aethiopicus* – *Zinjanthropus boisei*, longue de 3 millions d'années et à une filiation sud-africaine aussi longue Little foot – *Australopithecus africanus* – *Paranthropus robustus*, la seconde pouvant d'ailleurs peut-être se brancher sur la première très tôt, vers 4 à 5 millions d'années.

Si j'ai d'ailleurs conservé, contre vents et marées, les genres *Zinjanthropus* et *Paranthropus*, c'est parce que je pense qu'ils représentent les aboutissements de deux adaptations comparables mais pas semblables, indépendantes et parallèles au même assèchement de l'Afrique tropicale à partir de 3 millions d'années, assèchement responsable aussi de l'émergence du genre *Homo*, que j'ai mise en évidence en 1975 et appelée l'événement de l'*Homo* (Homo event).

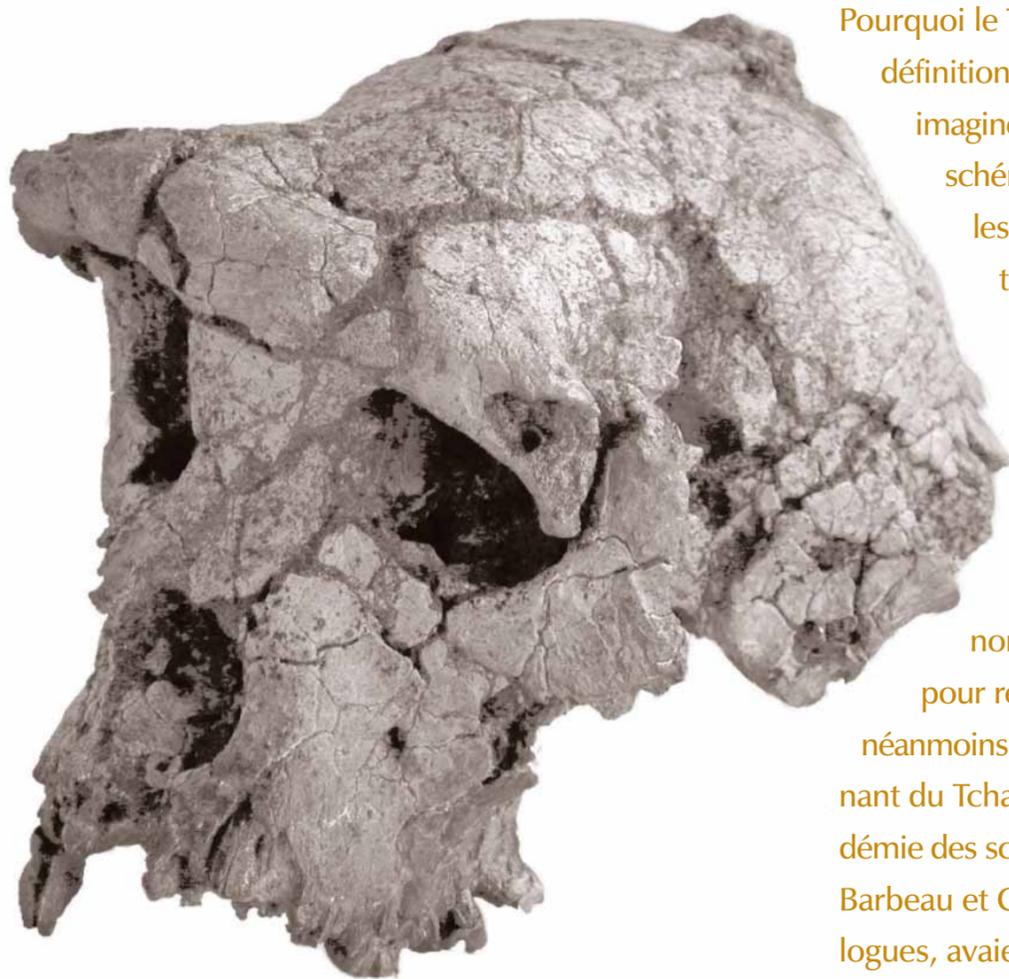
Un phylum *Australopithecus anamensis*, *Australopithecus garhi*, bipède exclusif depuis 4 millions d'années, petit cerveau, grosses dents et outillages, pourrait être suggéré, avec ou sans descendance.

Enfin, *Australopithecus bahrelghazali*, très avancé pour son âge géologique et qui n'est peut-être pas un *Australopithecus*, pourrait être dessiné à part. Au lieu du vivier de 15 préhumains, nous nous retrouvons ainsi avec un bouquet de 7 à 8 inflorescences.

Enfin, la grande tendance de cette grande période est sans ambiguïté une tendance à l'ouverture du paysage.

On a beau parler de morceaux de forêts, de savanes boisées, de forêts galeries, il s'agit chaque fois de mosaïques – ce qui veut dire un peu couvert un peu ouvert... Et cette mosaïque en l'occurrence évolue bel et bien vers de moins en moins couvert, de plus en plus ouvert. Le préhumain n'a jamais été un habitant de la forêt dense, quant à l'humain, sa bipédie, son crâne, son cerveau, ses dents signent un être de la savane claire, la savane à acacias et hautes herbes. Et nous venons de voir l'acheminement anatomique de l'adaptation de ces préhumains vers cette ouverture du milieu qui a fait l'homme ■

A la découverte des plus anciens hominidés dans le désert du Djourab au Nord Tchad



Sahelanthropus tchadensis,
mieux connu sous le nom
de Toumaï (ce qui signifie
« espoir de vie » en goran)



Par Michel Brunet ¹

¹ Professeur à l'université de Poitiers.

Pourquoi le Tchad ? En science on fait des hypothèses et par définition, on les teste. L'East Side Story, le paléo scénario imaginé par Yves Coppens était une hypothèse. Dans ce schéma, les hominidés étaient à l'est dans la savane et les paléontologues aussi, et il n'y avait personne qui travaillait à l'ouest ! Quand j'ai imaginé, avec un collègue anglais, David Pilbeam, professeur à Harvard University, d'aller à l'ouest, j'ai interrogé beaucoup de géologues français qui avaient travaillé soit en Afrique Centrale soit en Afrique de l'Ouest. Ils avaient cherché de l'eau dans ces zones sub-sahéliennes et ils avaient fait de nombreuses observations. Mais, ils n'étaient pas là pour rechercher des fossiles. Il y avait des informations néanmoins puisque la première publication de fossiles provenant du Tchad a été faite dans les Comptes Rendus de l'Académie des sciences en 1959 et elle a été co-signée par Abadie, Barbeau et Coppens. Les deux premiers auteurs, hydrogéologues, avaient trouvé des fossiles qu'ils avaient transmis au Muséum. D'ailleurs Yves Coppens a travaillé quelques années (1960-65) au Tchad. Puis Camille Arambourg, âgé, lui a proposé de le remplacer sur les terrains de fouille à l'est de l'Afrique ; il a donc abandonné le Tchad.

Nous avions un certain nombre d'indices pour aller à l'ouest, et notamment au Tchad, mais dans les années 1980 la situation politique ne le permettait pas. Donc je suis allé au Cameroun. J'y ai trouvé plein de choses, des mammifères anciens mais pas de primates ou d'anthropoïdes ! Mais, cela m'a permis d'établir des contacts avec des Tchadiens et finalement j'ai obtenu un permis de recherche pour aller au

nord Tchad. En novembre 1994, la voie était officiellement libre pour travailler au nord du 16° parallèle. Mais, le désert est grand, où aller ? J'ai rencontré à N'Djaména un hydrogéologue qui travaillait dans le désert et qui y avait vu un fossile, une grande mâchoire avec des dents. Pour la retrouver, il fallait aller au nord à Kouba Olanga et demander l'assistance de son guide. Arrivés sur place après deux jours et demi de piste, il nous

a fallu conduire quelques tractations pour engager le guide. Celui-ci a été capable, en pleine nuit, de retrouver l'objet qui s'est révélé être, à la lueur des phares, une mâchoire inférieure de rhinocéros. A partir de là, on avait un point, on a trouvé des sites, une bonne dizaine la première année. On les appelle les sites de l'Est (par rapport à la piste). Il est apparu que la faune découverte aurait pu être trouvée à l'Omo dans l'est

africain. Des faunes de trois millions, trois millions et demi d'années, très riches. La ressemblance avec l'Afrique orientale pouvait laisser espérer la découverte d'hominidés. C'était une bonne piste, il fallait donc monter une équipe. Toutefois, le désert est un peu inhospitalier, on a une fenêtre climatique de quatre mois à partir de la mi-octobre jusqu'au début mars. Avant, cela dépend de la saison des pluies, s'il a trop plu on ne peut pas monter vers le nord parce que la piste est trop boueuse, et après mars, il fait beaucoup trop chaud... Travailler dans le désert, sur le plan humain c'est une bonne formation, cela rend humble et modeste...

L'année suivante, on a trouvé d'autres sites et dans l'un d'eux, un matin, on a découvert une mâchoire et, cela paraissait incroyable, c'était une mandibule d'Australopithèque! Le premier Australopithèque mis au jour à l'ouest de la Rift Valley et à 2500 km à l'ouest! On l'a appelé Abel en mémoire d'un collègue décédé en mission au Cameroun. Cette histoire est une histoire humaine dans tous les sens du terme. Je suis parti à la recherche d'hominidés anciens d'abord en Asie (Afghanistan) dès 1976. Quand je regarde en arrière, en 2004, de ce groupe afghan, je suis le seul rescapé à poursuivre encore cette quête de notre origine. Si l'on veut comprendre notre histoire, il faut des fossiles. Et bien sûr, on n'a pas assez de fossiles! Et, bien sûr ils sont déformés! Mais il faut aller les chercher ces fossiles, ce qui conduit certains « paléanthropologues de salon » à nous considérer comme des « chiens de chasse entraînés »!!!

La première fenêtre ouverte sur notre histoire ancienne, à nous les hommes, en Afrique l'a été par Raymond Dart en 1925, première découverte d'un Australopithèque en Afrique du Sud. En 2004, Ron Clarke est en train de dégager à Sterkfontein un squelette complet, c'est à dire qu'après presque 80 ans on continue toujours à trouver des fossiles extraordinaires. J'ai commencé au Tchad

avec mon équipe il y a 10 ans et durant ce temps on a trouvé à peu près 600 sites fossilifères et on a fait une échelle de temps qui n'est pas complète, mais qui s'étend entre 3 millions d'années et 7 millions d'années. Nous avons ouvert en 1995 en Afrique centrale la troisième fenêtre de notre histoire en Afrique, et en 2002 nous avons mis au jour *Saehlanthropus tchadensis*, mieux connu sous le nom de Toumaï (ce qui signifie « espoir de vie » en goran) qui est le plus ancien hominidé connu, même si certains veulent encore en douter à l'heure actuelle. Le site où nous l'avons trouvé est à peu près à 200 km à l'Ouest de celui d'Abel. Nous avons des sites sur à peu près 300 km d'est en ouest. Nous sommes clairement dans le bassin du paléo lac Tchad. Au nord, nous avons le massif du Tibesti et le massif de l'Ennedi, les vents dominants viennent du nord-est et balayent la région que nous explorons. Laquelle est en dépression, les Tchadiens l'appellent « les pays bas ». Cette partie du bassin est plus basse que le niveau de l'actuel lac Tchad et entre les deux il y a un déversoir, une vallée qui s'appelle le Bahr el Ghazal (la vallée aux gazelles). De là le nom scientifique donné à Abel : *Australopithecus bahrelghazali*. De cette région nous avons aujourd'hui plus de 10000 spécimens de vertébrés fossiles déterminés.

Les géologues de notre équipe la Mission Paléanthropologique Franco-Tchadienne (MPFT) ont montré que depuis au moins 7 millions d'années le bassin du paléo lac Tchad se caractérise par une succession de périodes humides, avec un grand lac Tchad, et de périodes sèches qui peuvent aller jusqu'au désert, ce qui est le cas actuellement. Le dernier grand lac Tchad, que l'on appelle le « Méga Tchad », a existé aux alentours de 5000 ans. Ce lac avait une superficie de 400 000 km². L'actuel fait 5000 km². Il y a 5 ans il en faisait 25000. C'est très fluctuant parce que c'est très plat, il n'y a pas de profondeur. Il y eu des paléo lacs Tchad successifs. Il y a 7 millions d'années l'environnement de Toumaï abritait une faune très abondante et variée. Avec ce que l'on connaît sur le plan de la géologie et de la sédimentologie, on imagine un espace entre bord de l'eau, que ce soit une rivière ou un lac, et désert, car on a des sables éoliens. Je vois cela plus comme le delta de l'Okavango actuel au Botswana, relativement plat. Les successions sédimentologiques sont aisées à observer, il y a des sables éoliens qui indiquent les périodes désertiques, au dessus il y a des grès péri-lacustres, ce sont eux qui nous livrent les fossiles, et enfin des diatomites qui témoignent de la présence d'un lac. Entre le Tibesti et l'Ennedi les vents du Nord Est constituent une soufflerie gigantesque, tout est plat, les seuls déni-

velés sont les dunes, elles sont poussées par le vent, elles voguent sur les sédiments du paléo lac Tchad et ce vent,

il érode, il arrache, et il tourne les pages successives de l'un des premiers chapitres de notre histoire, à nous les humains. Et avec mon équipe la MPFT, on doit essayer d'être là au bon moment, au moment où il tourne une page qui est écrite. Bien sûr, les pages ne sont pas toutes écrites!

Toumaï est un pré-humain. Pendant longtemps l'homme a cru qu'il n'avait pas d'histoire parce que l'on était créationniste. On a fini par croire à l'homme fossile, mais il n'y a pas si longtemps que ça! Quand on a trouvé les premiers, en Belgique en 1825, on les a mis dans des tiroirs et oubliés. On a cru en l'homme fossile après la découverte de l'homme de Néanderthal dans les années 1850. L'humanité a compris qu'elle avait une histoire. Donc, elle s'est cherché un ancêtre. Il allait de soi qu'il devait être beau et intelligent, avec un crâne cérébral développé. Or en 1925, on trouve l'enfant de Taung, capacité cérébrale inférieure à 500 cc. Les grands savants anglais ont dit au pauvre Dart, c'est un chimpanzé, ou un gorille; exactement ce que l'on dit de Toumaï! Au début on a trouvé un grade évolutif qui était le grade *Homo*, quand on a trouvé un autre grade évolutif, celui de l'australopithèque, on n'étaient pas prêts! Et immédiatement on a dit: c'est un grand singe! On vient de faire un autre pas, on a trouvé autre chose, un nouveau grade, ni *Homo*, ni australopithèque, complètement différent des deux autres, mais cela ne court-



Fouilles sur le site de Toumaï, par la MPFT.

circuite pas pour autant les australopithèques. C'est cela que nous avons vraiment beaucoup de mal à faire comprendre à certains collègues.

Aujourd'hui, c'est Toumaï le tchadien qui est le plus ancien, hier c'était *Orrorin* le kényan, avant hier c'était *Ardipithecus* l'éthiopien, demain ce sera un autre. Il faut qu'il y en ait un autre! Avec mon équipe nous travaillons dans des niveaux encore plus anciens... Il y a un couloir naturel à prospecter à travers le Soudan, mais c'est trop difficile à l'heure actuelle. Nous avons ouvert, avec mon équipe, un champ d'investigation absolument énorme. Par exemple, je vais remonter bientôt vers la Libye. En fait c'est une quête sans fin, il est certain que l'on ne saura jamais tout, mais, c'est justement cela qui est excitant... merveilleux...

Nous avons avec les tchadiens (Université et CNAR de N'Djaména) une collaboration de recherche scientifique mais aussi une collaboration de formation à l'université de Poitiers, il y a maintenant un labo de recherche et d'enseignement en paléontologie à l'université de N'Djaména. Parallèlement, avec le service de coopération de l'Ambassade de France, nous avons construit un local pour abriter les collections et pour s'occuper de celles-ci nous avons formé un mouleur-préparateur de fossiles dans mon laboratoire à Poitiers. Toumaï a été trouvé par Ahounta, un jeune étudiant de N'Djaména, le meilleur chasseur de fossiles de mon équipe, il a fait une maîtrise es sciences à Poitiers et il est aujourd'hui en DESS de communication scientifique à l'université de Strasbourg. Il sera le premier journaliste scientifique tchadien et nous avons l'ambition de construire à côté du bâtiment des collections, un local qui sera un Musée de l'Évolution et là ce jeune tchadien pourra faire des expositions et vulgariser auprès des écoles et du grand public. Je tiens beaucoup aux divers axes (Recherche, Formation, Conservation des collections) de cette collaboration avec nos partenaires Tchadiens ■

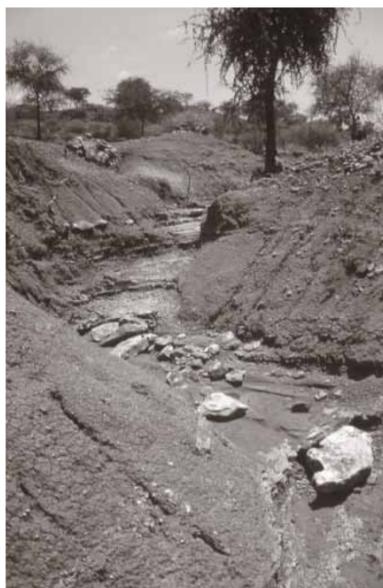
Orrorin tugenensis, un hominidé du Miocène



Par **Brigitte Senut**¹

La découverte

Depuis 1998, la « Kenya Palaeontology Expedition », étudie, dans le cadre d'une collaboration avec les Community Museums of Kenya (CMK), la région des collines Tugen près du lac Baringo et plus spécialement la formation de Lukeino, vieille de 6 millions d'années. A l'automne 2000, en revenant vers notre camp au Kenya, après une prospection dans les niveaux du Miocène inférieur des volcans du Karamoja en Ouganda, nous avons été bloqués pendant trois jours à la frontière ougando-kényane, suite à des soucis mécaniques. Mais durant ce temps nos ouvriers ont commencé à travailler et le chef de l'équipe, M. Kipatalam Cheboi, a trouvé, en notre absence, sur un gisement que nous n'avions pas encore étudié, le site de Kapsomin, deux fragments (droit et gauche postérieurs) d'une même mâchoire. Quand nous sommes arrivés d'Ouganda, Martin Pickford et moi sommes partis directement sur le lieu de la découverte, situé dans une ravine. En descendant vers cette dernière, Martin a trouvé plusieurs morceaux d'un fémur, puis le lendemain, je trouvais un humérus un peu plus bas dans la ravine. C'est en dégageant ce dernier avec mon jeune collègue, Dominique Gommery, que celui-ci mettait au jour, sous l'humérus, un autre fémur dont la morphologie est similaire au premier. Ce sont deux fémurs gauche ce qui indique qu'il



Ravine de Kapsomin où fut trouvée la plus grande partie du matériel attribué à *Orrorin tugenensis*.

y avait au moins deux individus. Au cours de la mission 2000, nos ouvriers ont également récolté des dents isolées, ainsi qu'une phalange de la main sur le site de Kapcheberek et Martin Pickford un autre fragment de fémur sur celui d'Aragai. Depuis cette date, grâce aux missions annuelles nous disposons d'une vingtaine de pièces, ce qui est peu, mais pas si mal. Nous avons trouvé la partie antérieure de la mâchoire, d'autres dents isolées et un peu plus d'os du squelette, notamment une phalange terminale de pouce, ce qui est très intéressant pour l'étude de la préhension.

La formation de Lukeino est connue depuis très longtemps. Elle occupe un grand bassin de 50 km sur 30, juste au nord de l'Équateur. Mon collègue Martin Pickford, avec qui je co-dirige l'équipe, a, pour sa thèse, cartographié la région dans les années soixante-dix. En 1974, il avait trouvé une dent d'hominidé dans cette même formation de Lukeino sur le site de Cheboi, distant de près de trois km de Kapsomin. Cette dent a fait couler beaucoup d'encre : elle a été attribuée aux australopithèques, puis à un homi-

nidé indéterminé, et même à un grand singe... Le malheur de cette molaire est qu'elle fut découverte l'année de la découverte de Lucy ! Elle n'a pas fait la même carrière que le squelette de Lucy forcément ! Mais c'est cette trouvaille ancienne qui a guidé notre choix de donner la priorité à l'étude des couches âgées de 6 millions d'années. Nous avons travaillé avec une équipe japonaise pour établir les datations, effectuées par la méthode au K/Ar et complétées par le paléomagnétisme. Dans la partie basse de la formation il y a une inversion magnétique qui a pu être calée sur l'échelle internationale de polarité géomagnétique confirmant ainsi les âges estimés par la faune et par la méthode au potassium-argon. C'est à dire une date pour les niveaux inférieurs de 6,1 millions d'années et pour la partie supérieure de la formation de 5,7. Les hominidés sont présents à la base au milieu et au sommet de la séquence.

Un des fémurs d'*Orrorin* porte des traces de crocs, elles ne sont probablement pas dues à un crocodile car l'empreinte des marques n'est pas homogène. On pouvait identifier des marques de taille et de forme différentes, plus vraisemblablement dues à un carnivore. Nous avons émis l'hypothèse que c'était une forme de grand félin comme le léopard, parce que les trois fémurs que nous avons trouvés sont endommagés au même endroit. En effet, quand il chasse, le léopard attrape les parties facilement détachables, il vise le niveau de la hanche, il découpe la jambe. En général, il tire sa proie dans un arbre, il la laisse boucaner un peu et puis après il la mange à sa guise. On a trouvé les dents d'un *Felidae*, que l'on peut rapporter aujourd'hui au genre *Dinofelis*. Juste en haut de la ravine de Kapsomin, était présente une falaise de basalte, intra sédimentaire et qui a été datée elle aussi. Du haut de son arbre, ce léopard a dû laisser tomber les morceaux d'*Orrorin* à un moment ou à un autre. Des pièces sont tombées dans l'eau, mais cette eau étant très alcaline, (il y a des sources chaudes à proximité), il s'est formé une fine pellicule de calcaire sur ces os. C'est le cas du fémur qui a été parfaitement préservé ; alors que la mandibule, probablement tombée sur le sol, s'est desséchée au soleil, ce qui a formé les nombreuses craquelures qui recouvrent le spécimen.

Les faunes et l'évolution climatique

Les changements dans les faunes apparaissent liés aux variations des ceintures climatiques. Lorsque les calottes gla-

Kapcharar : rameau de feuilles fossiles découvert à Kapcharar dans la Formation de Lukeino.



¹ Maître de conférences, Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'histoire naturelle

ciaires se mettent en place, on trouve dans le désert de Namibie, sur lequel nous travaillons aussi, un changement fondamental dans les faunes. On le retrouve en Afrique orientale autour de 16 millions d'années environ (Miocène inférieur – Miocène moyen). A cette époque, il y a un forcing de la calotte glaciaire antarctique avec les grands courants froids du Benguela qui remontent la côte, avec ses phénomènes d'upwelling et les systèmes de vents continentaux depuis les escarpements de la côte de l'Afrique, qui vont assécher les terres et être donc à l'origine du désert de Namibie. Ce type de changement se retrouve en Afrique orientale autour de 16 à 15 millions d'années. On a aujourd'hui daté par biochronologie les plus anciens dépôts éoliens de Namibie de 16 millions d'années. Quand les glaces de la calotte antarctique recouvraient la plupart du continent il y a eu vraisemblablement un déplacement des ceintures éco-climatiques vers le nord. Aux alentours de 12-13 millions d'années, on trouve, en Eurasie, beaucoup de grands singes, animaux adaptés aux climats tropicaux. La chaleur des tropiques étant située plus au nord, il n'est donc pas surprenant que ces animaux se déplacent vers ces nouvelles régions géographiques. Avec la mise en place de la calotte glaciaire arctique, les mêmes ceintures éco-climatiques reviennent plus au sud et c'est au même

humides, le climat est devenu plus tempéré avec des saisons bien tranchées. Et c'est à la suite de ce refroidissement au nord que le changement faunique est important et qu'apparaît *Orrorin* à 6 millions d'années. C'est passionnant parce que l'on se rend compte que les hominidés ont probablement répondu aux changements d'environnement, conséquences des changements climatiques. Je suis sûre que l'on trouvera plus de nouvelles espèces, probablement aux alentours de 8 millions d'années et certainement moins bipèdes. On a deux changements majeurs, aux environs de 15-16 millions d'années, puis aux alentours de 8-10 millions d'années qui ont probablement des répercussions sur les faunes. Aujourd'hui, la courbe des fluctuations des variations des températures des eaux océaniques du Miocène peut être globalement mise en parallèle avec nos résultats concernant les faunes terrestres, que ce soit en Afrique orientale ou en Afrique australe.

La bipédie

Orrorin offre les premières traces tangibles d'une marche sur deux pattes. Si elle est plus proche de celle de l'homme que de celle des australopithèques, elle n'est toutefois pas complètement humaine. Il y a certaines insertions musculaires qui sont proches de celles de l'homme sans être identiques

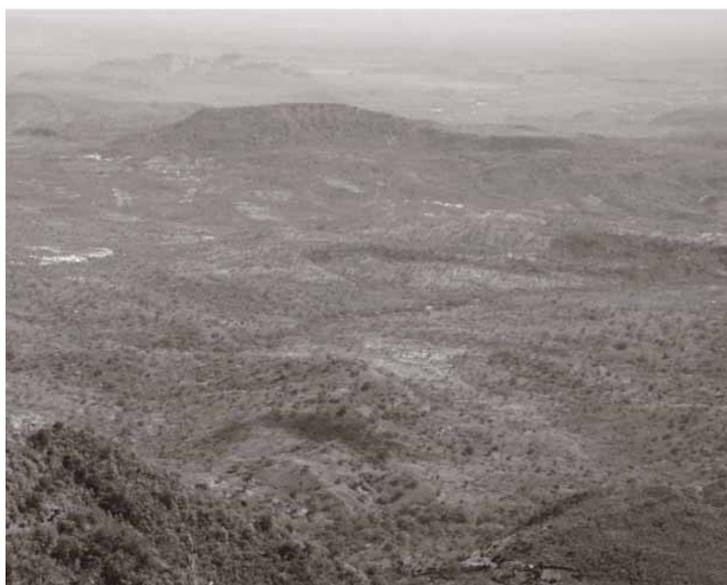
pas un caractère isolé chez Lucy, c'est un caractère du groupe des australopithèques d'avoir un petit trochanter orienté vers l'arrière. Ce qui montre bien que les muscles fessiers ont une position légèrement différente en liaison avec une morphologie du bassin et de l'articulation fémoro-iliaque qui est probablement aussi distincte, et donc une posture différente.

Les australopithèques sont une branche d'hominidés différente

Lorsque j'ai émis l'hypothèse, il y a plus de 20 ans, que les australopithèques pouvaient ne pas être des ancêtres directs des humains, j'ai été traitée d'hérétique. Je passe ma vie dans le Miocène et quand on étudie les grands singes de cette période, on observe leur très forte diversité en Afrique jusqu'à environ 13-12 millions d'années. Après, ils deviennent un petit peu plus rares, mais avec le changement climatique, il doit y avoir déjà un problème d'environnement. Admettre que d'un seul coup il n'y a plus qu'une seule lignée qui passerait par *Orrorin*, l'australopithèque jusqu'à l'homme. Je crois que c'est complètement anti-biologique. Quand on considère la diversité des faunes, des cochons, des éléphants, des primates en particulier, il semble difficile d'accepter que notre ancêtre soit le seul à échapper à cette diversité. Je crois qu'on peut avoir deux lignées parallèles. Aux alentours de 4-3 millions d'années, on a déjà deux voies un peu différentes. C'est *Orrorin* qui donne la clef: on trouve chez lui deux mâchoires à petites dents, assez humaines, et un squelette déjà de bipède, mais grand. Chez les australopithèques, on a des mâchoires à dents très grandes, mais un petit squelette. On se trouve, ainsi, dans une opposition d'adaptation: d'un côté des êtres microdentes à petites dents, squelette plutôt grand et de l'autre côté, des mégadentes à grandes dents, et à petit squelette. Si Lucy était l'intermédiaire entre *Orrorin* et l'homme, comme l'ont proposé certains collègues, cela voudrait dire que l'on passe d'un système à petites dents/grand squelette à un système à grandes dents/petit squelette pour revenir à un système à petites dents/grand squelette! Ce serait un aller-retour évolutif dans un contexte fonctionnel, au niveau de la mastication, et au niveau locomoteur. Je crois que la biologie et l'évolution n'aiment pas trop ces allers-retours! Quand une structure est vraiment bien spécialisée, on a du mal à concevoir un retour à un système plus antérieur pour revenir ensuite à un système spécialisé. C'est ce qui nous a guidé pour placer *Orrorin* dans notre phylogénie: une bipédie qui va annoncer une bipédie plus humaine, mais il n'est pas nécessaire de passer par Lucy et les australopithèques pour aller vers la bipédie actuelle.

Nous n'avons pas trouvé de crâne d'*Orrorin*, mais le type de dépôt ne s'y prête pas vraiment, quoique cette année on a découvert quand même un crâne d'hippopotame en place, en 99 un crâne de rhinocéros, avec un crâne de cochon et un massacre d'antilope. Donc, on peut espérer. Pour le moment nous n'avons trouvé dans une des ravines principales de Kapsomin, qui a livré 90 % du matériel, que des dents isolées et les fragments de mâchoires. Nous sommes arrivés à remonter les séries dentaires car nous avons pu mettre en contact les dents grâce aux facettes d'usure interstitielles. On a reconstitué la série dentaire supérieure, mais surtout nous avons trouvé la symphyse mandibulaire. Elle se replace sur la partie gauche de la mandibule, le contact n'est pas très bon encore mais je pense que l'on va trouver encore un peu de matériel. Cette mandibule n'a pas du tout un aspect d'australopithèque à région antérieure fuyante; au contraire, la région antérieure est très droite et l'incisive isolée que nous avons trouvée ensuite, qui n'appartient pas à la mandibule, possède aussi une racine très droite. Or si ces pièces appartenaient à un chimpanzé, comme certains veulent le croire, la morphologie serait différente. Chez le chimpanzé, la partie antérieure de la mandibule est inclinée vers l'avant et les incisives sont fortement inclinées vers l'avant (elles sont proclives); leurs usures se font en oblique et leurs couronnes sont spatulées. Tandis que chez *Orrorin*, la partie antérieure de la mandibule est complètement verticale, les incisives ne sont pas du tout spatulées, et leur usure se fait bout à bout ce qui donne un schéma beaucoup plus proche de celui des hominidés ultérieurs, disons plus moderne que celui des australopithèques.

Je crois vraiment qu'il y a eu une diversification des groupements d'hominidés; cela me paraît biologiquement impensable autrement quand on constate la diversité des faunes. Par ailleurs je pense qu'il y a des lignées qui se sont éteintes. On a quelquefois des lacunes de plusieurs millions d'années entre deux types d'individus. Malheureusement pour *Orrorin* on ne connaît qu'une vingtaine de pièces; mais pour les premiers australopithèques trouvés dès 1924, il y en a des centaines aujourd'hui. Nous avons commencé nos travaux kenyans en 1998, nous n'avons donc pas la distance du temps. Dans 80 ans, nous aurons certainement plus de matériel! Mais l'étude parallèle des environnements est fondamentale. Il y a eu probablement des adaptations à différents milieux et j'ai du mal à imaginer qu'une seule et même espèce ait rempli toutes les niches écologiques. Dans un même milieu, on peut avoir deux ou trois espèces de cercopithèques selon le niveau



Vue générale des affleurements fossilifères à la base des collines Tugen.

moment, vers 8-10 millions d'années environ que l'on observe de nouveaux changements dans la faune, notamment dans le sud de l'Eurasie, en France, en Hongrie, en Inde, au Pakistan, d'où les grands singes vont disparaître. Le seul endroit où ils survivent aujourd'hui c'est à Sumatra, à Bornéo, en Thaïlande, trois régions qui conservent des climats tropicaux chauds et humides. D'une alternance de saisons sèches et de saisons

aux siennes, mais qui sont beaucoup plus proches des siennes que de celles des chimpanzés. Chez l'homme, le petit trochanter qui va recevoir une partie du muscle fessier est orienté vers l'intérieur; c'est également le cas chez *Orrorin*. Chez les australopithèques, il est postérieur, et pas seulement chez Lucy. On retrouve ce caractère chez les australopithèques d'Afrique du Sud et d'autres australopithèques, ce n'est donc

Restes d'*Orrorin tugenensis* connus en 2000.

où l'on se place. Dans certaines régions du Congo et du Rwanda on trouve gorilles et chimpanzés ensemble. Dans le miocène inférieur de l'Ouganda, on constate la présence conjointe des Ougandapithèques et des Proconsuls. Il y a probablement une diversité aussi chez les hominidés bien ce derniers restent des êtres rares. Sur les 15000 pièces récoltées en quelques années nous n'avons trouvé qu'une vingtaine de spécimens seulement d'hominidés.

Aujourd'hui, les chercheurs n'ont prospecté qu'une superficie très limitée de l'Afrique et il est fondamental que les matériels du Tchad et de l'Ethiopie soient là, car ils confirment l'idée d'une histoire panafricaine depuis 6 millions d'années. Cela veut dire aussi qu'il peut y avoir eu d'autres hominidés à d'autres endroits de l'Afrique à cette date, mais peut-être aussi bien avant. Nos découvertes au

Kenya de pièces proches de formes « chimpanzés » vers 12,5 MA et d'une forme « gorillidée » à 6 millions d'années suggèrent que la divergence des grands singes et l'homme pourrait être bien plus ancienne. Toutefois, je pense que notre histoire, celle de notre super-famille des hominoïdes, est panafricaine depuis 20 millions d'années, comme



Fouilles à Kapsomin.

nous l'avons montré, notamment avec les découvertes d'Afrique du Sud, qui indiquent que les grands singes étaient largement diversifiés en Afrique vers 18 Ma. Mais une grande partie de l'Afrique est couverte de forêt dense, il est extrêmement difficile d'y mettre en évidence des sédiments; nous ne possédons donc que très peu de données aujourd'hui sur ces régions. Il y a à l'évidence du travail à faire pour nos jeunes!

L'importance des squelettes

On a du mal à faire tomber les mythes. Depuis très longtemps en paléontologie, on base toutes les études phylogénétiques sur les dents et les crânes, les parties nobles. Or, en fait, quand on travaille sur les rhinocéros par exemple, si l'on ne tient pas compte du squelette, il est difficile de faire de la systématique et donc de la phylogénie. Chez les

primates, c'est pareil. Pour les primates actuels, on a besoin souvent d'avoir le squelette pour compléter les données dentaires, or bizarrement pour tous les hominidés fossiles on n'a utilisé que les dents! Et quand on a le squelette on n'en tient pas compte! Si on considère les hominoïdes du Miocène supérieur, je pense qu'à taille ou poids équivalents, ils mangeaient plus ou moins la même chose dans des milieux proches. Il y a ceux qui sont restés inféodés à l'arbre, qui s'y sont nourris directement et ceux qui sont allés chercher plus loin mais toujours dans un même système de végétation. Ils ont mangé pratiquement les mêmes choses mais la manière de les atteindre était différente. D'où le peu de changement au niveau dentaire et l'aspect fondamental de ce squelette qui devient un squelette allongé avec un genou humain, un humérus humain. C'est une autre idée de l'évolution, une idée qui se discute évidemment. Il me semble que c'est important parce que dans tout le Miocène, on tient compte des données du squelette et que chez les Primates actuels le squelette locomoteur est celui qui est le plus diversifié au sein des Mammifères. On ne peut pas admettre que le squelette soit important jusqu'au Miocène mais que, après, il n'y ait plus que les dents et le crâne! C'est très dogmatique et très anthropocentrique!

Beaucoup de collègues n'ont pas cru à la découverte d'*Orrorin* dans le Miocène supérieur parce que ce n'était pas concevable pour beaucoup que l'on trouve des hominidés antérieurs au Pliocène. La critique se manifeste d'abord parce que le chercheur n'est pas un aventurier dans ses idées, il aime bien suivre... Moi, je crois que la science n'avance que par la discussion. Aujourd'hui, surtout dans nos domaines, on est tombé dans un système de pensée qui est devenu très dogmatique. Il faut qu'une idée soit diffusée dans les media comme l'idée à retenir, or je crois que c'est tuer notre diversité culturelle scientifique. *Orrorin* montre que si l'on a des hominidés bipèdes vieux de 6 millions d'années, il faut chercher la dichotomie avec les grands singes bien avant et certains molécularistes n'apprécient pas cette proposition parce qu'ils évaluent la dichotomie entre 4 et 6 millions d'années, peut-être. De plus, *Orrorin* évoluait dans une forêt et non pas dans une savane... Nous avons tout faux! Puis, un peu après, Tim White a annoncé la découverte d'*Ardipithecus ramidus kadabba*, et cela a donné un peu plus de crédibilité, et puis il y a eu Toumaï. Dans cette fourchette 7-6 millions d'années, on a des hominoïdes intéressants et c'est très dynamique pour notre recherche, car on sait aujourd'hui que la dichotomie grands singes-hommes doit être encore plus ancienne... ■





La question de la diversité des hominidés

par **Tim White** ^{1&2}

Il y a plusieurs raisons, plusieurs causes, qui expliquent la diversité des mammifères. Elles ont été explorées depuis longtemps par les biologistes évolutionnistes. Ce que nous voyons dans la nature aujourd'hui pour les mammifères rend compte de l'évolution de leur diversité sans qu'il soit besoin de faire appel à des mécanismes particuliers. Cependant, je suis fondamentalement en désaccord avec l'idée que les premiers hominidés montrent une grande diversité. Bien que le Professeur Coppens et d'autres soutiennent qu'il y a beaucoup d'espèces, jusqu'à 15, si on

les examine de près leur nombre commence à décroître très vite. Par exemple, les deux australopithèques primitifs *anamensis* et *afarensis* sont membres de la même lignée évolutive. Ils s'inscrivent dans un ordre chronologique et leurs noms d'espèce sont simplement des constructions que nous employons pour communiquer le fait que le plus ancien est plus primitif et le plus récent plus évolué. La vraie question n'est pas « combien de noms pouvons nous donner à ces fossiles » mais plutôt « combien de lignées biologiques sont représentées par les fossiles que nous avons trouvés » ?

Faire des coupes temporelles

La meilleure manière de répondre à cette question n'est pas de considérer en bloc six millions d'années d'évolution des hominidés mais plutôt d'imaginer

que nous pouvons faire des coupes dans le temps à une période donnée. Combien d'espèces d'hominidés pouvons-nous observer pour chacune de ces coupes ? On peut retourner en arrière vers le Pliocène, que l'on connaît très bien, c'est l'époque où vivait Lucy. Lucy appartient à une espèce et quelques-uns pensent qu'il y avait une seconde lignée contemporaine. Cela ferait deux espèces. Cela n'est pas une bien grande diversité, deux espèces contemporaines ! Si nous essayons de couper à une autre période temporelle, il y a un million d'années, que trouvons-nous ? Il y a des hominidés en Europe, en Asie jusqu'en Indonésie et en Afrique jusqu'à Cape Town. Ils représentent une unique lignée en évolution, il n'y a pas de lignées différentes dans chaque partie du globe. Si l'on considère les humains modernes, on peut voir des différences autour du monde. Mais nous savons que nous

appartenons tous à une lignée unique bien que nous soyons très dispersés et géographiquement variables. Les hominidés n'ont jamais montré la diversité de lignées que nous voyons chez les chauve-souris, ou les rats, ou les ours, ou les grands carnivores, ou les oiseaux et beaucoup d'autres groupes animaux.

La diversité maximale

Nous n'avons jamais été très divers au niveau des espèces. La diversité maximale semble s'être produite il y a environ deux millions d'années. Alors, il a pu exister quatre lignées différentes en évolution en Afrique. L'une de celles-ci doit être celle de nos ancêtres. C'est à dire l'*Homo erectus* (ou *Homo ergaster*) primitif. Le meilleur représentant de cette espèce est un squelette appelé « Turkana boy », un garçon mort il y a 1,7 million d'années. A l'époque où il est

¹ Professeur, University of California, Berkeley.
² Tim White et son équipe ont découvert en 1992 les restes, datés de 4,4 millions d'années, de l'Ardipithèque [*Ardipithecus ramidus*] en Ethiopie et plus récemment (2001) la variété « kadabba » qui date de 5,2 à 5,8 millions d'années.

mort un autre hominidé vivait dans l'Est africain. Il avait d'énormes dents spécialisées dans la mastication et on l'appelle *Australopithecus boisei*. Il y avait une autre espèce à peu près contemporaine en Afrique du Sud, *Australopithecus robustus*. Les deux australopithèques semblent être des parents proches mais en fait ils appartiennent à deux lignées différentes et notre ancêtre *Homo erectus* à une troisième. Il y en a peut-être une quatrième, une petite créature nommée *Homo habilis*. Il aurait pu persister après avoir été la source d'*Homo erectus*.

Cette diversité maximale des espèces d'hominidés n'a duré que trois ou quatre cent mille ans. Elle est probablement l'une des conséquences de la glaciation de l'hémisphère nord qui a débuté il y a environ 2,5 millions d'années et elle provient de différenciations dans la lignée de l'*Australopithecus afarensis*. L'une des formes engendrées s'est spécialisée dans la mastication et s'est adaptée à des nourritures qui exigeaient d'être fortement mâchées, le cerveau n'a pas pris de volume, les dents et la face se sont agrandies. Une autre forme est probablement celle du porteur de culture, celui qui a commencé à fabriquer des objets en pierre vers 2,6-2,7 millions d'années. Cette créature a inventé la technologie au lieu de se fabriquer de grandes dents. Il y a de plus en plus de preuves que cet ancêtre mangeait de gros mammifères à une échelle que l'on ne retrouve chez aucun autre primate, occupant ainsi une niche écologique très élargie par rapport à celles des premières formes d'hominidés. Ces espèces primitives d'hominidés se sont diversifiés d'une manière adaptative et elles ont évoluées sur le plan anatomique et sur le plan des comportements, ce que nous retrouvons aujourd'hui sous la forme de dents fossiles, de crânes et d'objets. Quand la glaciation du Pléistocène a commencé ses cycles de 100 000 ans, il y a 900 000 ans, les super masticateurs *Australopithecus robustus* et *boisei* se sont éteints. Notre lignée s'était déjà à ce moment là répandue géographiquement pour occuper des habitats très différents.

Les hommes de Neandertal

Quelque chose de nouveau s'est produit en Europe il y a environ 500 000 ans, lié en apparence à une glaciation de l'hémisphère nord. Des hominidés, les Néandertaliens, apparaissent en Espagne et on trouve leurs dernières traces en Espagne et au Portugal il y a 32 000 ans. Ils ont duré longtemps, ils étaient très bien adaptés, mais apparemment spécialisés sur le plan anatomique et sur le plan du comportement aux conditions des régions péri médi-

terranéennes. Je crois que les Néandertaliens ont évolué à partir d'une population avancée d'*Homo erectus*. Les meilleurs échantillons biologiques ont été trouvés dans la Sima de los Huesos au nord de l'Espagne et ce sont des Néandertaliens primitifs qui n'ont pas encore complètement évolués. La forme de leurs corps est effectivement comme celle d'*Homo erectus* (ou comme celle des hommes modernes si l'on préfère) en termes de taille et de proportions. Leur évolution ultérieure donnera un corps trapu et un crâne spécialisé. Nous avons assez de fossiles maintenant pour être capable de montrer comment les Néandertaliens ont évolué, avec leur crâne très particulier, vers les individus trouvés dans les sites classiques comme La Ferrassie ou la Chapelle aux Saints et finalement jusqu'aux derniers qui vivaient encore il y a 35 000 ans. Il est bien possible qu'ils aient été éliminés par l'expansion de l'*Homo sapiens*. La distribution de la population néandertalienne s'étend de l'Irak au Portugal. Et c'est dans ce dernier pays que l'on trouve les plus jeunes Néandertaliens qui peuvent aussi être vus comme les derniers survivants au bout de la péninsule européenne. C'étaient des créatures cultivées avec un grand cerveau, tout à fait comme nous, et leur survie à l'extrémité de l'Europe est bien le schéma que l'on peut prédire si une population en expansion d'hommes modernes, comme l'indique l'anatomie et la génétique, s'est emparée de plus en plus des terrains de parcours des Néandertaliens. Les hommes étaient certainement meilleurs dans l'exploitation des ressources et il n'est pas certain qu'il s'agisse d'une extinction abrupte ou violente, juste de la disparition des derniers individus.

Tout à fait un Darwiniste...

Au sein de la communauté paléoanthropologique, il y a un certain nombre de gens qui sont des déterministes environnementaux. Ils attribuent tous les événements évolutionnistes connus à des facteurs physiques. Je pense plutôt que l'évolution est un processus biologique. Que serait-il arrivé si les hominidés du Miocène supérieur, comme *Sahelanthropus*, avaient continué à exister dans un monde physique inchangé, si le climat global n'avait pas connu ces épisodes de refroidissement et de réchauffement ? Je pense que ces primates auraient évolué de toutes

façons. Pas de la même manière parce qu'ils n'auraient pas eu à subir les contraintes des restrictions et expansions de la forêt tropicale en Afrique. Il est même très possible qu'ils aient évolués en humains sans qu'il y ait de changements du tout dans les paramètres climatiques globaux. Après tout la surface de la Terre est un lieu très divers avec ou sans hominidés. Je suis tout à fait un Darwiniste. Je pense vraiment que la génétique moléculaire et la sélection naturelle sous-tendent l'évolution. L'ADN s'exprime lui-même sous la forme de l'organisme. Cet organisme est soumis à la sélection naturelle et celle-ci en retour peut changer les gènes. Les gènes de l'*Australopithecus* ne sont pas éteints, ils sont modifiés, ils sont grandement modifiés, mais ils sont en nous. L'une des choses qui rend les humains si intéressants à étudier est qu'ils ont créé des changements dans les conditions environnementales qui leur ont permis d'étendre leur domaine d'une manière radicale. Alors, comme l'a en partie remarqué Darwin, la technologie réagit en retour, via la sélection naturelle, sur la biologie humaine durant l'évolution humaine. C'est vraiment une créature intéressante qui a émergé au Pléistocène mais elle a émergé selon les principes établis par Darwin.

On a besoin de plus de fossiles

Dans quelle mesure l'évolution humaine suit-elle la trajectoire d'un équilibre ponctué comme l'ont suggéré pour beaucoup d'espèces les travaux de Niles Eldredge et Stephen Jay Gould ? Ou, est-ce une évolution graduelle ? Pour répondre à ces questions il faut examiner les collections de fossiles. Mais encore faut-il que ces collections soient suffisamment complètes en terme d'échantillonnage. Cela est possible pour des espèces comme les trilobites ou les porcs fossiles et bien d'autres. Le test couvre maintenant assez d'espèces pour indiquer que ce que Eldredge et Gould ont proposé est en général vrai. Mais j'ai toujours souligné que les humains pouvaient être l'exception à la règle. Les collections de fossiles humains ne sont pas assez complètes pour permettre de juger. De quelle vitesse d'évolution traitons-nous ? Est-ce qu'il y a de longues périodes de stabilité suivies de changements rapides ? Nous pourrions être en train de recueillir des données dans ce sens juste maintenant entre *Ardipithecus*

et *Australopithecus*. *Ardipithecus (ramidus)* est daté d'environ 4,4 millions d'années et *anamensis* est daté d'environ 4,1 et ce sont des organismes très différents, d'un point de vue biologique. Est-ce que nous avons là le résultat d'une évolution en deux à trois cent mille ans en Afrique de l'Est ? Ou, est-ce que ramidus est une sorte de résidu, une espèce vestige ? On ne peut pas savoir, il faut plus de fossiles !

L'ensemble des collections de fossiles d'hominidés pour les dernières six millions d'années contient plus d'un millier d'individus, mais beaucoup ne sont représentés que par une seule dent. Dans notre propre site, l'Awash moyen en Ethiopie, nous avons travaillé sur 6 million d'années d'évolution humaine. Nous avons trouvé 13 000 vertébrés fossiles catalogués, il y a de tout depuis les chauves-souris arboricoles jusqu'aux éléphants. Mais il y a seulement 213 fossiles d'hominidés dans cette collection. Donc les hominidés sont des mammifères très rares. Cependant, jusqu'à présent, nous avons échoué à découvrir quoi que ce soit du côté des grands singes. A ce jour, nous n'avons aucun représentant en 5 millions d'années d'un chimpanzé. En fait, il serait beaucoup plus important de trouver les lignées de cet animal que celles des hominidés ! La meilleure chose que nous pouvons faire pour comprendre l'évolution du chimpanzé est d'observer son anatomie moderne et son comportement et penser qu'ils sont le produit de 6 millions d'années d'évolution. Si nous essayons de suivre la piste fossile des chimpanzés dans le temps nous ne trouvons pas une seule dent isolée...

Il y a 15 millions d'années, il y avait une belle diversité de grands singes en Europe et en Asie, peut-être 20 ou 30 espèces ! C'était la « planète des singes ». Il n'y avait pas alors d'hominidés et juste quelques rares petits singes. A l'époque de Lucy, il y a 3 millions d'années, ce n'était plus la planète des singes. Le monde moderne d'aujourd'hui est la planète des « grands singes à peu près éteints » à l'exception de celui qui se tient debout... Les grands singes du Miocène sont presque éteints mais les hommes et les petits singes se portent bien... Nous voulons savoir pourquoi et comment ceci est arrivé. C'est pourquoi le Professeur Clark Howell et moi-même avons conçue, et focalisée sur la paléontologie, la « Researching Hominid Origins Initiative » (RHOI) un consortium international qui a le soutien de la NSF. Nous travaillons étroitement avec beaucoup de chercheurs, en France et ailleurs, pour explorer les habitats, et leurs occupants, du Miocène supérieur, période qui a été si critique pour l'origine de la famille des hominidés ■

Question :

Vous étudiez la morphogenèse de la base craniofaciale humaine pour la comparer à celle des hominidés fossiles. Quel est l'intérêt de cette approche ?

Il s'agit de comprendre directement l'origine des différences de formes entre les fossiles et les espèces contemporaines, que ce soient des petits singes, des grands singes ou nous-mêmes. La plupart des fossiles sont des fragments adultes et le stade adulte est l'aboutissement d'une morphogenèse, d'une croissance. Si les formes adultes sont différentes, c'est que la croissance est modifiée. Il s'agit de repérer les vecteurs de croissance, de les comparer, de situer leur émergence dans le temps grâce aux fossiles. Une fois les morphogenèses reconstituées, on peut commencer à poser des questions. Qu'est-ce qui a pu se produire au cours de la morphogenèse pour conduire aux modifications observées ? L'idée est de pouvoir bien identifier les mécanismes qui rendent compte des différences de formes au stade adulte.

Est-ce que la bipédie apparaît clairement dans la structure de la base du crâne ?

La bipédie au sens de bipédie permanente, oui, elle en est la conséquence. Notre bipédie, celle de l'homme moderne, est très particulière si on la compare aux autres formes de bipédie connues chez les espèces actuelles de primates. Elle est déjà bien visible quand l'enfant commence à se déplacer et elle se traduit, à la base du crâne, par la conservation de vecteurs de croissance identifiés dès la période embryonnaire. C'est cela qui est important car c'est unique, cela ne se voit actuellement que chez l'homme. La base du crâne à la naissance, est marquée par un angle qui rend compte de la position de la colonne cervicale par rapport au plancher de la boîte crânienne. Cette partie de la base est formée par le sphénoïde, au milieu du crâne, et par le basi-occipital, qui est contigu et postérieur. C'est lui qui forme la partie antérieure du trou occipital par lequel passe la moelle épinière. L'angle est visible entre le sphénoïde et le basi-occipital. Tous les primates ont un angle, mais il est différent entre les groupes. Il se ferme des plus anciens vers les plus récents. Par ailleurs, il n'existe pas lorsque ces deux territoires cartilagineux se forment, c'est à dire chez l'embryon, on parle de planum basal et de chondrocrâne (crâne cartilagineux). Le sphénoïde est à l'apex d'une très vieille

structure embryonnaire, la corde dorsale qui définit les chordés et qui rend compte de la segmentation du corps, avec les vertèbres. Il correspond donc au territoire le plus antérieur, le basi-occipital est en position postérieure et déjà dans la partie chordale, ou segmentée. Chez tous les chordés, homme compris, ce sont donc les premiers tissus de soutien et ils sont dans le même plan, alignés selon l'axe de la corde dorsale.

L'origine de l'angle est l'histoire de l'embryogenèse, ceci est fondamental car l'angulation se produit au terme de la période embryonnaire, 8 semaines après la fécondation. On voit se mettre en place une dynamique que l'on identifie par des vecteurs de croissance ; ces vecteurs

modifie car les trajectoires de flexion s'arrêtent très vite à la naissance. Elles s'inversent. La base du crâne entre en extension ce qui correspond à un équilibre de quadrupède, ils conservent l'aptitude à la bipédie mais elle reste occasionnelle. Dans les archives paléontologiques, on retrouve de nombreuses espèces fossiles qui ont la même morphogenèse que le chimpanzé ou le gorille, et parmi ces espèces se trouvent nos ancêtres qui sont aussi ceux des premiers hominidés. Ceux-ci se caractérisent par une amplitude de flexion de la base plus importante que celle d'un grand singe, qu'il soit actuel ou fossile. Il s'agit d'une nouvelle morphogenèse embryonnaire, d'une nouvelle organisation de l'organisme le long de la corde. Ainsi non seulement les plus

la base du crâne. Nous savons qu'il existe un gradient céphalocaudal au cours du développement, la différenciation débute au pôle céphalique, elle se poursuit à hauteur des épaules, puis jusqu'au bassin. Tant que l'amplitude de flexion ne change pas, et c'est ce que l'on voit chez les grands singes depuis vingt millions d'années, il n'apparaît pas de changement du plan d'organisation, c'est véritablement tout l'axe céphalocaudal qui est concerné. La mémoire génétique de cette organisation s'est maintenue stable dans ces espèces. Quand a-t-elle évolué ? Cela va dépendre de la reconstitution du sphénoïde de Toumaï, *Sahelanthropus tchadensis*. Il serait normal de trouver des fossiles africains de 6 à 7 millions d'années qui auraient la morphogenèse du chondrocrâne des

Développement & embryonnaire évolution

Entretien avec Anne Dambricourt Malassé¹

par Paul Caro²



persistent jusqu'au stade adulte chez nous, chez *sapiens*. Chez les autres espèces, ils s'interrompent. Vu de profil, le sphénoïde se déforme selon une rotation antéro-postérieure, le basi-occipital descend en restant plan, puis il se redresse. C'est ce double mouvement qui positionne la colonne cervicale et forme l'angle. Plus la rotation est importante plus la verticalité s'impose. Ces mouvements sont liés à ceux de la portion céphalique du tube neural sus-jacent, qui se développe en suivant un enroulement ventro-dorsal, l'axe étant précisément l'apex de la corde. C'est cela l'origine de l'équilibre du corps en bipédie permanente, cette dynamique à la limite de la corde qui reste permanente après la naissance et jusqu'au stade adulte.

Les espèces actuelles comme le chimpanzé et le gorille, peuvent avoir un équilibre bipède, surtout chez le jeune, mais ils diffèrent de l'homme sur deux points au moins ; le degré de plicature est moins prononcé et l'équilibre locomoteur se

vieux hominidés sont plus fléchis, mais ce qui va rendre compte de la position de la zone cervicale plus verticalisée, c'est la conservation des vecteurs jusqu'au stade adulte. Ce processus apparaît donc bien avant l'homme moderne. Les premiers fossiles découverts montrant une rotation du sphénoïde plus importante qu'un grand singe, accompagnée de l'acquisition d'une verticalité d'origine embryonnaire et, enfin, suivie de la conservation des vecteurs, correspondent aux australopithèques. La plus vieille base a 4,4 millions d'années, elle a été trouvée par l'équipe de Tim White dans un environnement forestier et baptisée *Ardipithecus*.

La rotation des éléments de la base du crâne (sphénoïde et basioccipital) chez l'embryon humain est comme un caractère qui émerge et sépare l'homme des grands singes ?

Oui, c'est une dichotomie. La première partie du squelette qui se forme est donc

grands singes, mais on peut s'attendre à trouver aussi un chondrocrâne plus fléchi. Cependant, un crâne d'hominidé n'est possible qu'à la suite d'une évolution de la morphogenèse embryonnaire commune aux grands singes. A ce stade très précoce de l'embryogenèse, on comprend qu'il y ait nécessairement un remodelage et un repositionnement des différents tissus qui environnent le sphénoïde, ainsi que des effets en cascades selon le gradient céphalo-caudal. Tout le squelette est changé.

Donc, vous pensez que l'embryogenèse est la clef de la compréhension des mécanismes de l'évolution des caractères physiologiques ?

Dans notre phylum, oui. Je ne généralise pas, mais pour comprendre les origines de l'homme moderne, des premiers hommes, des hominidés au sens de la bipédie permanente, c'est absolument incontournable, on ne peut pas faire l'économie de l'étude du développement embryonnaire. Au delà de

¹ Chargée de recherche au CNRS, Institut de Paléontologie humaine, Muséum national d'histoire naturelle
² Correspondant de l'Académie des sciences, directeur honoraire de recherche au CNRS

l'embryogenèse, l'ontogenèse est la croissance jusqu'à l'âge adulte. Son étude était une approche classique au début du xx^e siècle, elle a donné lieu à la notion d'hétérochronie du développement et à la fameuse théorie de la « foetalisation » de l'anatomiste hollandais Louis Bolk (1866-1930). Ce savant a introduit l'idée de la conservation des caractères apparus très tôt lors de la période intra-utérine, après la naissance et jusqu'au stade adulte. Ces conceptions sont, aujourd'hui, plus facilement observables chez les batraciens, les espèces qui subissent une métamorphose. On parle de néoténie qui ne s'explique que par des mutations concernant le développement de l'embryon. Pour les mammifères et donc les primates, c'est plus complexe. On doit reconnaître une évolution de l'embryo-

La bipédie en flexion continue assure l'équilibre locomoteur humain, la marche, mais aussi, sans doute, la course ?

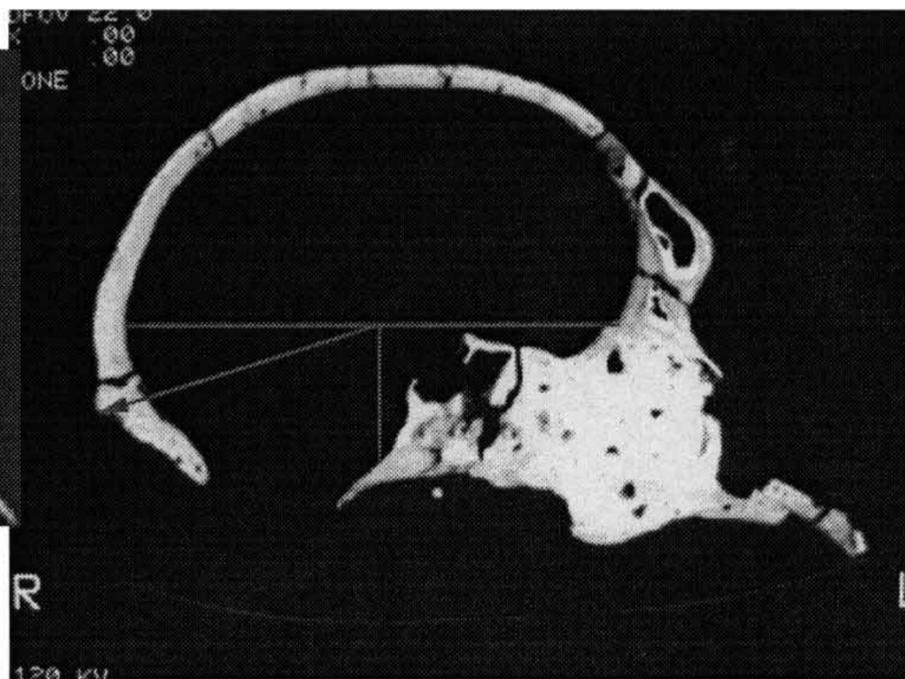
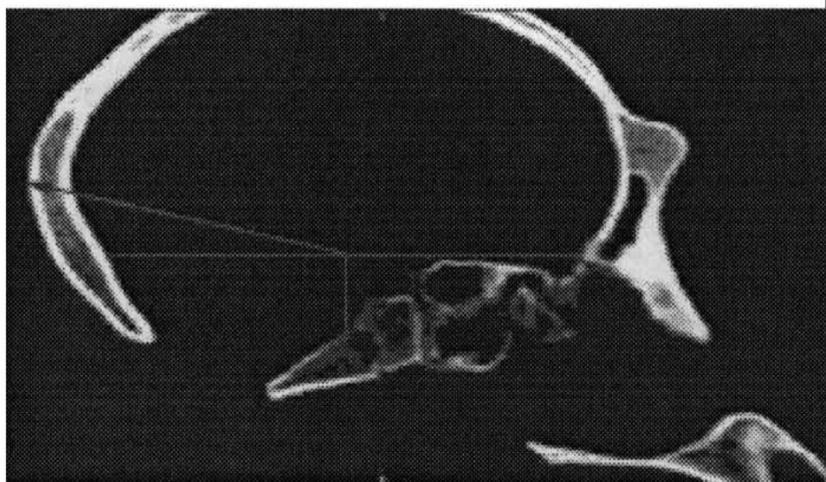
Les proportions des membres inférieurs et supérieurs ne sont pas les mêmes chez l'homme et chez les australopithèques, ils n'ont pas la même façon de se déplacer au sol. Donc, il existe des bipédies permanentes et non pas une bipédie permanente. Les études sur le squelette locomoteur ont bien montré qu'il existe différentes façons d'être bipède. Avec les hominidés apparaît cette dynamique en flexion permanente et elle a continué d'évoluer. Avec l'apparition de l'homme, la base est plus fléchie, la face est plus courte, le cerveau plus compliqué, et c'est la marche avec l'enjambée qui apparaît. La course peut être

elle est modifiée. C'est une discontinuité, l'équilibre ponctué tel que Niles Eldredge et Stephen Jay Gould l'ont défini. Dans la perspective des 60 millions d'années qui est l'âge de notre phylum, on observe d'abord des prosimiens qui ont une base très longue et très peu fléchie, des mandibules très longues. Cette organisation existe toujours. A 40 millions d'années on parle de petits singes, la base est plus fléchie, le cerveau s'est compliqué, on observe à nouveau une très grande diversité d'espèces en Afrique en Asie en Amérique. Mais pendant 20 millions d'années elle ne modifie pas son amplitude. Et voilà que l'on découvre de nouvelles mandibules, ce sont celles des grands singes, en Afrique et en Eurasie. Encore une fois la base est réorganisée au delà de la rotation des petits singes. On l'avait observé

brés. La segmentation du corps est sous leur contrôle. Cela explique le squelette de Lucy ou celui de Little Foot, complètement restructurés. Cela n'est donc possible qu'au cours du développement de l'embryon et parce qu'il existe des gènes précoces.

Pensez vous que le climat a pu influencer l'apparition de la bipédie ?

C'est la grande question. Les paléontologues assurent que le milieu était arboré, que les premiers hominidés vivaient encore dans les arbres. Alors comment justifier l'émergence de la réorganisation complète de l'embryogenèse des grands singes ? Si nous savions l'origine des grands singes ou des petits singes, nous aurions des éléments de réponse. Il s'agit d'un



Comparaison entre un crâne adulte de chimpanzé (gauche) et d'australopitèque, montrant les différences de position des éléments de la base par rapport à un plan de référence commun : inion en position haute ou basse (flèche) selon l'importance de la rotation du sphénoïde (donnée par la hauteur).

genèse il y a 5-6 millions d'années quand apparaissent de nouvelles formes.

La dynamique du développement crânien et la dynamique du développement facial sont-elles en compétition ?

En principe, il n'y a pas de compétition, car ce sont des systèmes intégrés précisément où les éléments sont corrélés. Mais, c'est la question posée par les problèmes de croissance rencontrés en orthopédie dento-maxillo-faciale. L'orthopédie a révélé précisément que la morphogenèse de la face est tributaire de la flexion de la base. Mais il peut se produire des pertes de l'occlusion, elles ont révélé le rôle du sphénoïde. Celui est complexe dans le détail, il est formé de deux unités. Si elles se désolidarisent très tôt, alors que l'amplitude globale de rotation est la même, cela peut provoquer des déséquilibres. Il est plus juste de concevoir des phénomènes de régulation propres à un système intégré.

un avantage, pour fuir ou pour chasser... La course par enjambée est propre à l'homme, le chimpanzé ne court pas... ou alors il s'appuie sur ses quatre membres.

L'apparition de la bipédie correspond selon vous à une modification du plan morphogénétique. S'agit-il d'une fluctuation brusque (d'un saut) ou d'une apparition lente et graduelle ?

Je n'ai pas d'*a priori*, ce sont les faits qui importent, qu'il faut comprendre. Il existe beaucoup de mandibules, c'est l'os fossile le plus fréquent. Regarder la mandibule, c'est regarder l'amplitude de rotation embryonnaire. La mandibule est stable comme la base. Quand elle devient différente, c'est dans le sens d'une rotation plus importante. Si on examine l'émergence des hominidés par rapport à celles des grands singes et des petits singes, on comprend que l'échelle du temps est importante et on voit qu'il n'existe pas de tendance, l'apparition est soudaine. Soit la rotation est fixée, soit

une première fois, on l'observe une deuxième fois. Et puis à nouveau, rien pendant 15 millions d'années jusqu'à l'émergence des hominidés, une nouvelle mutation avec les mêmes effets. Et à partir de ce stade au lieu de voir une très grande stabilité, les mutations s'accroissent. Six millions d'années, (ou plus...), la base fléchit donc et elle reste fléchie ; vers 2 à 1,8 millions d'années, apparaissent les Paranthropes et les hommes : tous les deux ont un sphénoïde plus tourné encore, mais différemment. Le Paranthrope disparaît, l'homme va rester et les premiers *sapiens* surgissent, vers 160 000 ans. Ainsi *Homo sapiens* a dans son génome, le potentiel évolutif qui nous vient des hominidés qui nous ont précédé. Et les dentistes quelquefois posent la question aux paléontologues... Du point de vue de la génétique, il n'existe pas non plus de contradiction, les gènes dits « architectes » contrôlent le développement embryonnaire et ont une activité qui suit le gradient céphalo-caudal, ils sont très anciens, bien connus chez les inverté-

phénomène considérable, et très rare, d'une nouvelle rotation du sphénoïde, d'un remodelage des épaules, des pieds, des mains, alors que ces êtres restent arboricoles face à une raréfaction du couvert forestier. Les grands singes existaient aussi en Asie, Ramapithèques, Sivapithèques, 10 millions d'années auparavant, en milieu ouvert. En fait le grand singe peut s'adapter à de tels milieux. L'équilibre avec l'environnement est évident, mais il me paraît tout aussi fondamental de prendre conscience des logiques internes qui régulent la morphogenèse des êtres vivants et que le placenta est aussi un milieu où l'évolution se déroule. Quant à la nécessité d'une rapide évolution du système nerveux central, alors si lente et si rare, je ne sais pas. Mais elle est notre condition et nous voyons bien que les conséquences sont planétaires, comme les grandes phases climatiques. Peut-être est-ce alors une question d'échelle de temps, car ces fluctuations aussi ont une logique dans le temps. Ceci entraîne de nouvelles questions ■

Par Gaëll Mainguy¹

Messagers, traducteurs, guides d'épissages, les ARNs exercent généralement des fonctions permettant l'expression des gènes. Une classe à part de ces molécules s'est cependant vue recrutée pour limiter, réprimer, réduire au silence, en un mot censurer l'expression de certains. Chez les plantes, les animaux et les champignons, lors d'une accumulation d'ARN double brin (ARNdb), celui-ci est fragmenté en petits ARNs d'une vingtaine de nucléotides, les siARNs (*silencing* ARN) ou ARNs censeurs, qui, en retour, permettent l'inactivation spécifique du gène de l'ARNdb correspondant. Cette censure par l'ARN (ARN *silencing*) est un mécanisme eukaryote de défense du génome contre les parasites moléculaires tels que les transposons et les virus. En première approximation, la séquence des siARN n'est pas importante, seule la taille est contrainte. D'un point de vue pratique, il est aisé de synthétiser des siARNs artificiels contre une séquence d'intérêt, et de fait, la censure par l'ARN est devenue une stratégie expérimentale de choix pour inactiver un gène chez presque tous les eukaryotes (à l'exception notable de la levure de bière chez qui l'ensemble de la machinerie est absente). Convenablement dessinés, les siARN agissent très spécifiquement, à la différence des antiviraux ou anticancéreux classiques qui affectent les cellules saines à des degrés divers, il n'est donc pas étonnant que cette technologie soit aussi courtisée par les groupes pharmaceutiques. Un décor ainsi planté, animé de petits ARNs guerriers en lutte contre des envahisseurs double brins, semble peu propice à une utilisation pacifique et constructive de ces mécanismes. Et pourtant, plantes et animaux recèlent des centaines de petits ARNs non codants endogènes, dont l'importance physiologique bien qu'à peine entrevue semble considérable.

L'histoire commence avec des vers élégants qui ne peuvent plus se métamorphoser. Plusieurs mutants, isolés au début des années 80 dans le laboratoire de Bob Horvitz, présentent un phénotype hétérochronique, c'est-à-dire des changements relatifs dans la sé-

Les miARNs, de petits êtres touche-à-tout

quence des étapes du développement. Au moment de la métamorphose, seules les gonades mûrissent, les cellules somatiques restent de type larvaire. Deux de ces gènes hétérochroniques, *lin-4* et *let-7* sont des micro-ARNs (miARNs), respectivement de 22 et 21 nt de long, qui assurent chacun une transition entre deux stades de développement en bloquant la traduction de leurs

chez toutes les plantes terrestres étudiées et la séquence complémentaire de l'une de ses cibles ne diffère que d'un nucléotide entre les mousses et les plantes à fleurs.

La voie de biosynthèse des miARNs est très conservée et, bien que dans le détail le thème présente des variations ici et là, elle utilise la même machinerie que

en aval de la région codante. L'une des principales différences entre plantes et animaux réside dans cette étape de reconnaissance. Chez les plantes, en effet, les séquences cibles identifiées sont quasiment complémentaires des miARNs (c'est cette contrainte qui permet un tel degré de conservation), les ARNm maintenant partiellement double brin sont dégradés comme dans le cas des ARN censeurs. Ce mécanisme semble en revanche marginal chez les animaux où la reconnaissance, largement dictée par l'énergie libre des huit premiers nucléotides, entraîne un blocage de la traduction sans affecter l'abondance de l'ARNm cible. Clivage ou blocage, le principe d'appariement permet aux miARNs d'exercer une censure hautement spécifique, chaque miARN pouvant agir sur un ensemble d'ARNms distincts, bien qu'un même ARNm puisse, le cas échéant, être reconnu par plusieurs miARNs. La complémentarité entre miARNs et ARNm cibles rend l'analyse plus aisée chez les plantes, et, chez *Arabidopsis*, la censure localisée dans certains tissus de facteurs de transcription est nécessaire au développement de l'embryon, à la morphogenèse de la feuille, de la fleur et à la transition florale. Chez les animaux, bien que les données soient plus fragmentaires, plusieurs miARNs ont été impliqués dans la prolifération, la différenciation et l'apoptose, ce qui conduit à penser qu'un usage régulé et parcimonieux de la censure, en permettant de contrôler l'expression de gènes dans le temps et dans l'espace, est un composant essentiel du système d'exploitation du génome.



Wandjinas. Site de Kimberley, Australie. Avec l'aimable autorisation de la fondation Bradshaw.

gènes cibles. Il faudra attendre 20 ans pour que ce mécanisme passe de curiosité du monde souterrain au rang de révolution. Abondance et conservation sont les deux mamelles de cette promotion. D'une part, plusieurs centaines de miARNs ont été identifiées chez les plantes et les animaux et d'autre part une séquence peut être conservée au sein d'un large taxon. Ainsi *let-7* est présent chez les animaux triploblastiques et *let-7* contrôle aussi la métamorphose chez la *Drosophile*, en relayant cette fois la réponse hormonale à l'ecdysone. Le cas de *mir-166* est encore plus remarquable puisque ce miARN a été identifié

celle qui génère les siARNs. En particulier les miARNs et siARNs matures sont produits par la même enzyme, Dicer, mais à partir de précurseurs présentant une structure caractéristique en épingle à cheveux et non de duplex double brins parfaits (apanage des siARNs). Cette différence porte à conséquence puisque la séquence finale effectrice du petit ARN n'est parfaitement déterminée que dans le cas des miARNs. Après synthèse, les miARNs sont incorporés dans un complexe nucléoprotéique, RISC (RNA-induced silencing complex), où ils reconnaissent leurs ARNm cibles, en s'appariant avec des séquences similaires

Le syndrome de l'iceberg

En marge de ces mécanismes d'action post-transcriptionnels les petits ARNs, exercent leur talent dans un autre domaine, la reconnaissance de l'ADN. Dans le cas de la censure transcriptionnelle, des siARN endogènes (et probablement aussi miARNs) induisent l'arrêt de la transcription, qui s'accompagne d'une méthylation des régions promotrices ciblées et d'un remodelage de la chromatine. Le choix de la séquence dont l'expression est censurée, est déterminé par un siARN qui induit la méthylation de la séquence cible. Cette RdDM (RNA-directed DNA methylation) est un processus extraordinairement spéci-

¹ PhD, Hubrecht Laboratorium, Utrecht

Mathématiques & Finance

fique, limité à la région identique entre ARN et ADN. Essentiellement documentée chez *Arabidopsis*, elle vient d'être mise en évidence dans des cellules humaines. Chez la levure *S. Pombe*, des siARNs endogènes induisent le remodelage de la chromatine sans recours à la méthylation de l'ADN, une différence de taille puisque dans ce cas la formation de l'hétérochromatine se propage sur plusieurs kilobases le long des chromosomes. Par ailleurs, des siARNs guident aussi les réarrangements chromosomiques programmés chez le Cilié *Tetrahymena*. Terminons ce petit tour doublement exotique des organismes et des processus, en soulignant que différents organismes comme les nématodes et les Tuniciers, utilisent d'autres petits ARNs de 22 nucléotides (ARN SL) comme guides pour couper correctement leurs pré-messagers polycistroniques en autant d'ARNm.

D'après une étude basée sur le fait que la structure en épingle à cheveux des précurseurs des miARNs est conservée et donc aisément détectable par bioinformatique, le nombre de miARNs chez les animaux a été estimé à environ 1 % des gènes prédits, soit environ 250 chez les Mammifères. Avec la découverte récente de 40 miARNs concentrés dans une région d'à peine 40 kilobases, il est probable que ces chiffres soient sous-estimés. De plus, chez le nématode d'autres petits ARNs de ~22 nt (*tncRNA*, *tiny non coding RNA*) sont produits via Dicer, mais à partir de précurseurs ne présentant pas de structure en épingle à cheveux ce qui laisse présager d'un monde beaucoup plus vaste. La cartographie s'annonce ardue puisque les miARNs représentent à peine 4 % des petits ARNs clonés chez *Arabidopsis*...

Censeurs, architectes, gardiens du temps, contrôleurs de génome, de petits ARNs, en servant de guide à des complexes enzymatiques pour dégrader, modifier ou inhiber la fonction d'acide nucléiques homologues, fournissent une clef d'identification précieuse, véritable code barre qui permet d'atteindre un degré de spécificité et de robustesse dont les facteurs protéiques sont envieux. En suivant Mattick du côté de la couche cachée de la régulation génique, à l'heure où les protéomes humain et murin paraissent bien semblables, il est temps de s'intéresser à l'influence des variations de cette architecture régulatrice. Au delà des différents mécanismes de synthèse, il semble bien que nous assistions à l'émergence de tous côtés d'une classe fonctionnelle inattendue, encore insoupçonnée il y a quelques années, celle des petites unités de régulations, les régulons ■

Pour les références : voir sur le site de l'Académie des sciences : www.academie-sciences.fr

La grande importance prise dans l'industrie bancaire et les métiers de l'assurance, depuis le début des années 90, par l'utilisation des mathématiques, et plus particulièrement de la théorie des probabilités a suggéré aux auteurs de présenter ici quelques unes de ces interactions entre Mathématiques et Finance et leurs répercussions au niveau de la recherche et la formation en France dans ces domaines.

Par Emmanuel Gobet¹, Gilles Pagès², Marc Yor³

Un peu d'histoire

Les origines de la mathématisation de la finance moderne remontent à la thèse de Louis Bachelier [Bac00], intitulée *Théorie de la spéculation* et soutenue à la Sorbonne en 1900. Ces travaux marquent la naissance d'une part des processus stochastiques à temps continu en probabilités, et d'autre part des stratégies à temps continu pour la couverture de risque en finance. Du côté mathématique, sa thèse influença grandement les recherches de A.N. Kolmogorov sur les processus à temps continu dans les années 20 et ceux de K. Itô, père du calcul stochastique, dans les années 50. En revanche, du côté finance, son approche fut oubliée pendant près de trois quarts de siècle, jusqu'en 1973 avec les travaux de Black, Scholes et Merton⁴ [BS73] [Mer73].

Revenons à cette époque des années 70 pour mieux cerner le contexte. À ce moment-là, émerge la volonté politique de déréglementer les marchés financiers, rendant ainsi volatiles les taux d'intérêt et instables les taux de change. Dans cet environnement dérégulé, les entreprises industrielles et commerciales sont soumises à des risques accrus, liés par exemple aux taux de change très variables : cette situation est inconfortable, tout particulièrement lorsque recettes et dépenses sont libellées dans des monnaies différentes (disons Dollar et Euro). Pour les aider et plus généralement pour permettre aux compagnies d'assurance et aux banques de couvrir ces nouveaux risques, ont été créés des marchés organisés, les autorisant à intervenir massivement pour échanger des produits assurant contre les variations des taux de change par exemple. C'est la naissance de nouveaux instruments financiers, dits produits dérivés. L'option d'achat (ou *Call*) est le prototype de ces produits financiers et reste aujourd'hui l'un des instruments des plus utilisés : dans l'exemple précédent, elle protège l'entreprise contre la hausse du taux de change Euro/Dollar. L'option d'achat qu'elle va acquérir aujourd'hui, va lui conférer le droit (mais pas l'obligation) d'acheter 1 Dollar à K Euros (*le prix d'exercice* ou *strike K* est une caractéristique fixe du contrat) à la date future T fixée (appelée *maturité* ou *échéance*). Si le taux de change en question vaut S_t à la date t , cette assurance revient pour elle à percevoir un montant $\max(S_T - K, 0)$ Euros à maturité.

Deux questions se sont posées aux intervenants de ces marchés : quel est le prix de tel contrat optionnel et quelle attitude adopter lorsqu'on a vendu un tel produit et ainsi endossé le risque – hausse du dollar contre l'euro à maturité – à la place de l'acheteur ? Si Bachelier avait établi dès 1900 dans sa thèse la connexion entre le prix de ce type d'instruments financiers et des calculs probabilistes associés à certains processus stochastiques, la question de la couverture du risque n'a été vraiment résolue qu'avec les travaux de Black, Scholes et Merton en 1973. À l'époque, l'idée de diversification du risque est déjà dans

l'air du temps, grâce aux travaux pionniers de Markovitz⁵ en 1952 sur l'optimisation de portefeuille : il propose une diversification du risque statique, fondée sur le nombre d'actifs. La problématique est encore différente en assurance de sinistres : la diversification s'appuie sur le nombre d'assurés. Le point de vue novateur de Black, Scholes et Merton, qui constitue encore aujourd'hui la clé de voûte de la finance moderne, consiste à diversifier le risque *sur le temps* (entre aujourd'hui et la maturité), c'est-à-dire à mettre en œuvre une stratégie d'investissement dynamique. Pour le *Call* sur le taux de change, cela se réalise en achetant ou en vendant des Dollars à chaque instant. Le miracle est complet lorsque Black, Scholes et Merton aboutissent à l'existence d'une stratégie dynamique optimale, qui supprime tous les risques possibles dans tous les scénarios de marché.

Ce pas de géant a rendu possible l'explosion de ces nouveaux marchés sous forme organisée. Le premier d'entre eux s'ouvre à Chicago en 1973 (le CBOT, Chicago Board of Trade), suivi rapidement par bien d'autres, aux États-Unis d'abord (Philadelphie,...), puis partout. La France emboîte le pas et crée le MATIF en 1985 (MARCHé à Terme International de France) puis le MONEP en 1987 (Marché des Options NÉgociables de Paris). Les progrès technologiques (informatique, communications...) et théoriques (mathématiques) ont aussi largement favorisé ces développements spectaculaires, comme nous allons maintenant le montrer.

Le monde de Black, Scholes et Merton

Pour formaliser la notion de couverture dynamique, conservons l'exemple du taux de change. Le vendeur reçoit de l'acheteur la prime C_0 (le prix du produit dérivé), qu'il va investir au cours du temps en dollars. Plus précisément, il en achète une quantité δ_t à chaque instant t , le reste étant non investi (nous supposons ici pour simplifier le raisonnement que le taux d'intérêt, qui rémunère l'argent non investi, c'est-à-dire les liquidités en euro, est nul). Aucun apport extérieur d'argent ne doit intervenir dans sa gestion dynamique : on dira que son portefeuille est autofinancé. Si sa valeur au cours du temps est $(V_t)_{0 \leq t \leq T}$, alors sa variation infinitésimale doit satisfaire

$$V_{t+dt} - V_t = \delta_t (S_{t+dt} - S_t) \quad (1)$$

avec la contrainte d'obtenir à maturité ce à quoi il s'est engagé auprès de l'acheteur, à savoir :

¹ Professeur à l'École polytechnique, CMAP, UMR 7641 CNRS.

² Professeur à l'université Pierre et Marie Curie, co-responsable de la thématique "Probabilités & Finance".

³ Membre de l'Académie des sciences, professeur à l'université Pierre et Marie Curie.

⁴ Pour cela les deux derniers ont reçu le Prix Nobel d'Économie en 1997 (Black est mort en 1995).

⁵ Prix Nobel d'Économie en 1990.

Questions d'actualité

$$V_T = \max(S_T - K, 0). \quad (2)$$

Arrivé à ce point de l'analyse, il devient important de préciser le modèle stochastique d'évolution du taux de change $(S_t)_{t \geq 0}$. Sans perdre en généralité, il est assez naturel de décomposer son rendement instantané comme la superposition d'une tendance locale et d'un bruit. Samuelson (1960), puis Black, Scholes et Merton (1973) proposent une modélisation de ce dernier à l'aide d'un mouvement brownien $(W_t)_{t \geq 0}$, ce qui conduit à une dynamique infinitésimale du type

$$\frac{S_{t+dt} - S_t}{S_t} = \mu_t dt + \sigma(W_{t+dt} - W_t). \quad (3)$$

L'amplitude locale du bruit est donnée par le paramètre $\sigma \neq 0$, appelée *volatilité*.

L'idée d'introduire le mouvement brownien pour modéliser l'aléa dans les cours de bourse remonte en fait aux travaux de Bachelier en 1900. Ce processus permet de rendre compte de manière simple de propriétés attendues, comme l'indépendance des accroissements ou l'invariance par changement d'échelle. Enfin, son comportement trajectorien est très similaire à celui observé en pratique (voir Fig. 1).

En fait, la justification rigoureuse des écritures infinitésimales (1) et (3) n'est pas simple, puisque $(W_t)_{t \geq 0}$ n'est pas à variation bornée, mais seulement à variation quadratique finie. Le calcul stochastique développé dans les années 50 par K. Itô permet de résoudre ces questions techniques. Un calcul différentiel peut aussi être développé, avec pour base la formule de l'Itô : pour toute fonction f suffisamment régulière, on a $f(t+dt, S_{t+dt}) - f(t, S_t) = \partial_t f(t, S_t) dt + \partial_x f(t, S_t)(S_{t+dt} - S_t) + \frac{1}{2} \sigma^2 S_t^2 \partial_x^2 f(t, S_t) dt$.

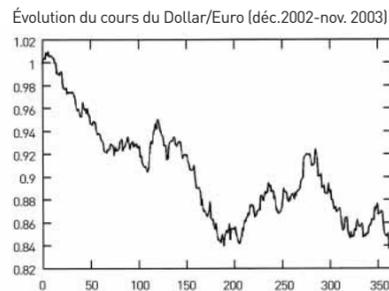
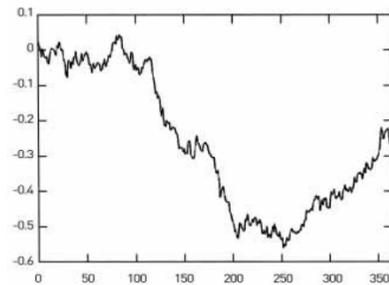


Fig. 1 Simulation de trajectoire brownienne (en haut) et évolution du taux de change Dollar/Euro (en bas) : plus que des ressemblances, comme un air de famille...

La présence d'un terme supplémentaire faisant apparaître la dérivée seconde de f provient de la variation quadratique finie du mouvement brownien. C'est en quelque sorte la marque de fabrique du calcul différentiel stochastique puisque cette dérivée seconde n'intervient pas dans le calcul différentiel ordinaire.

À l'aide de ces outils mathématiques, Black, Scholes et Merton résolvent le problème de couverture de l'option d'achat. En effet, si la valeur du portefeuille associée s'écrit $V_t = C(t, S_t)$, alors en identifiant les équations (1), (2) et (4), on a nécessairement d'une part $\delta_t = \partial_x C(t, S_t)$ et d'autre part $\partial_t C(t, x) + \frac{1}{2} \sigma^2 x^2 \partial_x^2 C(t, x) = 0, C(T, x) = \max(x - K, 0)$. Cette dernière équation aux dérivées partielles se ramène par changement de variables à l'équation de la chaleur dont la solution, bien connue depuis longtemps, est explicite : on obtient ainsi la célèbre formule de Black & Scholes utilisée dans toutes les salles de marché du monde, donnant la valeur $V_0 = C(0, S_0)$ de l'option aujourd'hui. Il est alors remarquable qu'avec la stratégie ci-dessus, le vendeur de l'option parvienne dans tous les scénarii de marché à générer la cible aléatoire $\max(S_T - K, 0)$. Il est aussi surprenant de constater que le prix ne dépende du modèle (3) que par l'intermédiaire de la volatilité σ , et non du rendement local $(\mu_t)_{t \geq 0}$.

Reste enfin à comprendre pourquoi le prix de l'option est unique. L'hypothèse d'absence d'opportunité d'arbitrage, fondamentale en finance, va donner la réponse à ce problème : cette hypothèse exprime qu'il n'est pas possible de gagner de l'argent à coup sûr à partir d'un investissement nul. Ainsi pour l'option d'achat évoquée précédemment, si son prix était $V_0 > V_0$, il suffirait de ven-

[Encadré 2]. Formule de Black & Scholes

Le prix de l'option d'achat de maturité T et de prix d'exercice K est donné par la fonction

$$\begin{cases} C(t, x) = x \mathcal{N}[d_1(x/K, t)] - K \mathcal{N}[d_0(x/K, t)], \\ d_0(y, t) = \frac{1}{\sigma \sqrt{T-t}} \log n(y) - \frac{1}{2} \sigma \sqrt{T-t}, \\ d_1(y, t) = d_0(y) + \sigma \sqrt{T-t} \end{cases}$$

où \mathcal{N} est la fonction de répartition de la loi normale, centrée réduite. La stratégie de couverture associée est donnée à l'instant t par la proportion $\delta_t = C'_x(t, S_t) = \mathcal{N}[d_1(S_t/K, t)]$ de l'actif risqué.

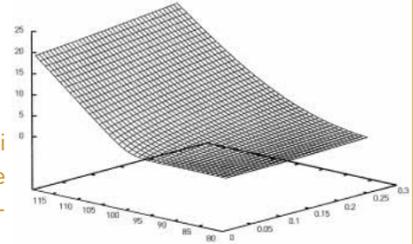


Fig. 2 La surface de prix en fonction de x et $T-t$

dre un tel contrat, puis, avec la prime, de suivre la stratégie $(\delta_t = \partial_x C(t, S_t))_{0 \leq t \leq T}$ pour finalement générer à coup sûr un profit $V_0 - V_0 > 0$ à partir de rien. Un raisonnement analogue vaut pour $V_0 < V_0$, ce qui montre finalement qu'il y a un prix unique, équitable. Pour cette raison la stratégie δ_t est appelée stratégie δ -neutre.

Signalons pour terminer que le prix V_0 peut s'écrire aussi sous forme d'espérance mathématique, en utilisant la formule de Feynman-Kac liant la solution de l'équation de la chaleur et le mouvement brownien. Cette mise sous forme d'espérance de la valeur de la prime a ouvert la voie à de nombreux calculs explicites dans le cadre du modèle de Black & Scholes, mettant en évidence l'efficacité du calcul stochastique.

La pratique des marchés

La démarche décrite dans la section précédente, fondée sur la construction d'un portefeuille dynamique $(\delta_t)_{t \in [0, T]}$ simulant ou répliquant la valeur de l'option à sa maturité, à savoir $\max(S_T - K, 0)$ est au cœur de la modélisation en finance. On montre que ce type de situation se retrouve dans une classe beaucoup plus générale de modèles appelés marchés complets. Pour autant, on pourrait en première analyse s'interroger sur l'intérêt même de cette démarche : à quoi bon déployer tant d'efforts pour établir une formule donnant la valeur d'un contrat d'option à chaque instant de son existence, alors qu'il existe un marché négociable dont la raison d'être est précisément de fixer cette valeur par le jeu de l'offre et de la demande ? La réponse se cache en fait dans l'approche adoptée pour établir la formule. En effet, sans entrer dans le détail du fonctionnement d'un tel marché, il est clair qu'il existe à la maturité des gestionnaires (ou contreparties) des contrats d'option, qui *in fine* vont se trouver en face des détenteurs d'options et devront leur livrer la fameuse *cible stochastique* $\max(S_T - K, 0)$ Euros (lorsque $S_T > K$ évidemment). Or que vont faire ces gestionnaires entre la date à

laquelle ils ont encaissé la prime (en ayant vendu un contrat d'option) et sa maturité T ? Ils vont tout naturellement gérer en δ -neutre au fil du temps un portefeuille autofinancé constitué de δ_t actifs risqués S à chaque instant t afin de disposer de façon certaine (donc sans risque) de la cible stochastique $\max(S_T - K, 0)$ Euros à la maturité : on parle aussi de portefeuille de couverture. (On fait abstraction ici des coûts de transaction qui constituent la rémunération des acteurs du marché.) Ils s'appuient pour ce faire sur la formule explicite donnant δ_t dans le modèle de Black & Scholes (cf. encadré 2) La formule précise importe peu ici, en revanche le point essentiel est la présence du paramètre de volatilité σ . Ce paramètre n'est pas observable instantanément sur le marché, il faut donc l'en "extraire" par une voie ou une autre. L'une, naturelle mais ignorée par les financiers, est d'estimer σ statistiquement à partir de l'observation des cours. Cela a sûrement à voir avec leur culture. Mais pas seulement : en fait les financiers ont beaucoup plus confiance dans le marché que dans le modèle. Forts de cette conviction, ils *inversent* le problème. La formule de Black & Scholes donnant le prix de l'option d'achat est (cf. encadré 2) fonction de paramètres connus à l'instant $t - i.e. t, S_t, K, T -$ et d'un paramètre inconnu : la volatilité σ . On vérifie sans peine que la formule de Black & Scholes est une fonction strictement croissante et continue de σ , bijective sur l'ensemble des valeurs *a priori* possibles de l'option. Les gestionnaires utilisent alors le prix de marché pour extraire numériquement la volatilité implicite, unique solution à l'instant t de l'équation $C(t, S_t, T, K, \sigma_{impl}) = \text{Prime cotée}(t, K, T)$ (pour une cotation de l'actif S_t). Si le modèle de la dynamique de l'action était adéquat, σ_{impl} vaudrait toujours σ au fil du temps, pour tous les prix d'exercice K . En pratique, il n'en est rien : la volatilité implicite varie non seulement avec le temps t , mais aussi selon les prix d'exercice K ! Ce phénomène est connu sous le nom de *smile* de volatilité, la courbe

$$K \mapsto \sigma_{impl}(t, K)$$

ayant dans certaines configurations de

marchés la forme vaguement parabolique d'un sourire (voir la Fig. 3).

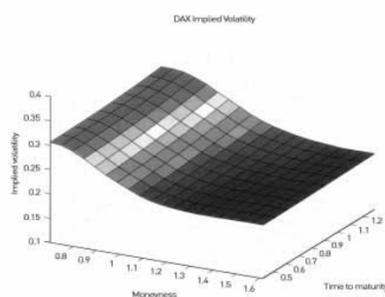


Fig. 3 Surface de volatilité en fonction de K/S_0 et $T-t$.

Une fois extraite $\sigma_{\text{impl}}(t, K)$ du prix de marché par inversion numérique de la formule de Black & Scholes, le gestionnaire ayant vendu des options va ajuster son portefeuille de couverture en acquérant de l'actif sous-jacent sur le marché, pour chacune des options de sous-jacent S , de prix d'exercice K et de maturité T dont il est contrepartie, exactement $\delta_t(S, \sigma_{\text{impl}}(t, K))$ actifs risqués.

Vu sous cet angle, on constate qu'un marché d'options négociables est donc un marché de la volatilité de l'actif sous-jacent à l'option. On observe là le comportement très pragmatique des agents face à l'inadéquation d'un modèle, plébiscité par ailleurs dès sa naissance pour sa maniabilité calculatoire. Dans un premier temps divers travaux ont confirmé le caractère qualitativement robuste du modèle de Black & Scholes : si le paramètre de volatilité σ est non plus constant mais aléatoire tout en restant compris entre deux bornes σ_{min} et σ_{max} , alors les modèles de Black & Scholes de paramètres σ_{min} et σ_{max} encadrent les primes d'options du modèle général [KJPS98]. Mais de telles considérations qualitatives ne pouvaient satisfaire longtemps des utilisateurs que le krach de 1987 puis la crise asiatique de 1997 avaient rendu à chaque fois plus sensibles aux risques inhérents à la gestion des produits dérivés. L'idée a donc germé de mettre en place des modèles plus riches en paramètres, essentiellement en considérant la volatilité σ non plus comme un paramètre déterministe, mais comme un processus aléatoire lui-même régi par un certain nombre de paramètres (voir plus bas). Les financiers entreprennent ensuite de caler – ils préfèrent l'anglicisme *calibrer* – sur les prix de marchés les plus liquides en tirant partie du plus grand nombre de degrés de liberté du modèle. Cela se fait généralement *via la nappe de volatilité implicite* $(K, T) \rightarrow \sigma_{\text{impl}}(t, K, T)$ (juxtapositions de smiles de volatilité pour les maturités présentes dans le portefeuille), toujours par inversion de la formule de Black & Scholes : on détermine ainsi les paramètres du modèle "enrichi" permettant de reproduire au mieux cette nappe. C'est une façon de caler les para-

mètres à partir des primes d'option cotées sur le marché dans un univers compatible avec l'intuition et le mode de communication des praticiens, essentiellement fondés sur la volatilité. Une fois ces paramètres déterminés, il ne reste plus qu'à calculer les couvertures attachées aux options contenues dans le portefeuille et, si nécessaire, les prix d'options non cotées, généralement exotiques (voir plus bas). Il est alors également possible de se projeter plus avant dans l'avenir en calculant par simulation informatique ou par des méthodes d'équations aux dérivées partielles, la structure probabiliste du portefeuille, dans une semaine ou dans un mois, notamment la probabilité de sortir d'une certaine épure fixée à l'avance : c'est l'objet de la *value at risk* (calcul de risque) [ADEH99].

Pour enrichir le modèle de dynamique de l'actif risqué, tout l'arsenal probabiliste est appelé à la rescousse : ajout d'une composante de sauts à la dynamique de l'actif, dépendance de la volatilité en la valeur de l'actif ($\sigma = \sigma(S_t)$), modélisation de la dynamique de la volatilité par un processus de diffusion plus ou moins décorrélé du mouvement brownien W qui régit le cours de l'actif, adjonction de sauts au processus de volatilité, etc. L'escalade semble sans fin et sans espoir de fin. À ceci près que si le calage d'un modèle est d'autant plus aisé qu'il dépend de nombreux paramètres, sa stabilité est, elle, inversement proportionnelle à ce foisonnement. Une règle que certains apprennent à leurs dépens lorsque d'un jour à l'autre, les paramètres de calage de la nappe de volatilité varient du tout au tout, entamant quelque peu la confiance en le modèle.

Jusqu'à maintenant, par souci de simplicité nous nous sommes cantonnés au cas très particulier d'une option d'achat sur un actif risqué (ne distribuant pas de dividende). Si ce cadre est historiquement celui qui a vu naître la théorie, il n'est aujourd'hui qu'un exemple parmi d'autres – particulièrement simple – de produit dérivé. En concomitance avec les options d'achat sont nées les options de vente (*Put*), puis diverses combinaisons des deux (*options spread, saddle, straddle, butterfly,...*) bientôt rejointes par d'innombrables droits conditionnels dépendant non plus seulement de la valeur de l'actif risqué à la maturité mais de toute sa trajectoire de cotations entre 0 et T : citons pour mémoire l'option (d'achat) asiatique qui n'est autre qu'une option d'achat sur la moyenne $\frac{1}{T} \int_0^T S_t dt$ des cours entre 0 et T , les options barrière(s), sans regret, les cliquets, digitales, etc. Après des années d'euphorie technologique qui ont assuré le bonheur des virtuoses du mouvement brownien

et de leurs étudiants, cette déferlante d'*options exotiques* semble se tarir quelque peu depuis le milieu des années 90, l'estimation et la gestion du risque (*value at risk*, etc) prenant peu à peu le pas sur la complicité aussi féconde qu'inattendue entre probabilistes et commerciaux en produits dérivés. Signalons que ces options exotiques ne donnent généralement pas lieu à un marché négociable, mais plutôt à des transactions de gré à gré, y compris en direction des particuliers à travers les grands réseaux de banques de détail.

Si la nature des produits dérivés varie (presque) à l'infini, celle des supports (ou sous-jacents) de ces produits n'est pas en reste, chacun d'entre eux introduisant une spécificité plus ou moins importante dans l'approche générale. Aux taux de change, sont venus se joindre les actions (versant des dividendes), les indices boursiers, les contrats *futures*⁶ sur les matières premières. Terminons cette énumération avec une mention toute particulière pour les produits dérivés sur obligations et taux d'intérêt dont l'actif sous-jacent commun est en quelque sorte la courbe des taux aux diverses échéances. Il s'agit d'un domaine d'une importance économique capitale de par les volumes qui s'y échangent et d'une grande complexité en termes de modélisation puisqu'il s'agit de rendre compte des variations non pas d'une action ou d'un panier d'actions mais bien d'un (quasi-) continuum de taux d'intérêt (à 1 jour, 1 mois, 3 mois, 1 an, 3 ans, ..., 30 ans) variant aléatoirement entre eux et dans le temps, de façon plus ou moins corrélée : une sorte de processus aléatoire à valeurs dans un espace de fonctions. Parmi les domaines ayant émergé ou en développement, citons notamment les questions liées à l'optimisation de portefeuille, aux coûts de transaction, aux *hedge funds*, Récemment le risque de crédit ou risque de défaut et les différents produits associés ont pris une importance déterminante : il s'agit de se protéger contre le risque associé à des obligations – non paiement des coupons, perte du capital – émises par une entreprise susceptible de faire faillite.

Autre "variable qualitative" propre au monde des options, l'étendue des droits d'exercice ; jusqu'ici nous avons évoqué les contrats dits *européens* accordant à leur détenteur le droit de recevoir à la date T un flux monétaire égal à $\max(S_T - K, 0)$. Si ce droit est étendu à tout l'intervalle de temps $[0, T]$, c'est-à-dire si l'on peut exercer une et une seule

fois à une date t de son choix le droit de recevoir $\max(S_t - K, 0)$, on parle alors d'option américaine. Il s'agit là d'un problème dit d'arrêt optimal induisant pour le détenteur du contrat une prise de décision en environnement aléatoire. La plupart des marchés organisés d'options sur actions, indices ou taux d'intérêt traitent des options américaines.

Développements mathématiques

Le développement des marchés de produits dérivés dans les années 70 et 80, mais aussi les crises qui les ont secouées à plusieurs reprises ont puissamment contribué à l'épanouissement et au développement de diverses branches des mathématiques appliquées, et en premier lieu des probabilités et du calcul stochastique ; le fait le plus marquant à ce jour reste sans doute le basculement brutal du mouvement brownien, de la formule d'Itô et des équations différentielles stochastiques du cénacle des probabilistes les plus purs... aux amphis des écoles de commerce ! L'exemple n'est pas unique mais, à l'époque récente, il est particulièrement spectaculaire. Une autre spécificité notable est liée à la nature même des marchés financiers ; activité humaine menée dans l'urgence, en permanente mutation, la modélisation y tient une place à la fois centrale et volatile : ce qui est vrai aujourd'hui peut ne plus l'être demain. Le mathématicien, par nature avide de problèmes, peut y trouver son compte : tout financier est avide de solutions ! Mais l'un et l'autre ne sont pas à l'abri parfois de quelques désillusions car là où le mathématicien s'attachera avant tout à une résolution rigoureuse et exhaustive du problème posé, le financier privilégiera la calculabilité (formules explicites, performances numériques, ...) seule à même de préserver sa réactivité lors de transactions délicates (unité de temps : la seconde).

Les domaines où l'interaction avec la finance a été la plus forte sont clairement les probabilités : calcul stochastique et mouvement brownien dans un premier temps, notamment lors de l'émergence des options exotiques. Puis, peu à peu, la complexité croissante des produits, l'escalade des modèles, la multiplication des indicateurs à calculer pour cerner le risque, ont conduit à des situations où les calculs explicites doivent au moins partiellement céder le pas à des méthodes numériques. Deux grandes familles de méthodes sont disponibles, l'analyse numérique et les probabilités numériques. Chacune de ces deux disciplines peut se résumer en un mot ou presque : équations aux dérivées partielles pour l'une, méthode de Monte Carlo pour l'autre (calcul d'une

⁶ Contrats à terme négociables autrefois très en vogue sur le MATIF parisien jusqu'au milieu des années 90 et aujourd'hui négociés à Francfort (BUND) et à Londres (LIFFE).

Questions d'actualité

moyenne par simulation informatique massive de scénarii aléatoires). Si l'analyse numérique, pilier historique des mathématiques appliquées en France, a trouvé là une nouvelle source de problèmes où mettre en œuvre des méthodes à l'efficacité souvent éprouvée, il est clair que les probabilités numériques ont connu avec la finance un essor sans précédent, notamment en ce qui concerne les méthodes de discrétisation de processus (sous l'impulsion de Talay à l'INRIA). La plupart des grands domaines des probabilités sont mis à contribution, jusques et y compris le calcul de Malliavin, venu récemment y jouer un rôle important, et à certains égards inattendu. D'autres champs des probabilités ont connu un véritable bain de jouvence comme toute la théorie de l'arrêt optimal *via* les options américaines, ou l'optimisation, omniprésente de la couverture moyenne-variance à la Föllmer-Sondermann aux innombrables algorithmes de calibration. Le développement des probabilités numériques et de la simulation ne s'est pas fait au détriment d'aspects plus théoriques puisque depuis quelques années, les processus à sauts, plus communément associés aux problèmes de file d'attente et de réseaux, sont aujourd'hui eux aussi utilisés massivement en modélisation financière, généralement dans leurs aspects les plus sophistiqués (*processus de Lévy*). Enfin, comme c'est souvent le cas dans ce type d'interaction, la modélisation financière en retour a fait émerger des problématiques nouvelles qui se développent de façon essentiellement autonome au sein des probabilités : c'est notamment le cas de questions soulevées par la généralisation de la notion d'arbitrage, soit à des espaces de processus de plus en plus généraux, soit à des modélisations plus réalistes des activités de marché (prise en compte de fourchettes d'achat-vente sur les cotations, bornes diverses sur les marges d'action des gestionnaires, etc).

Formation

En France, le développement des mathématiques financières dans les années 80 a eu un impact fort en termes de formation en mathématiques appliquées, essentiellement en probabilités, sous l'impulsion initiale de Nicolas Bouleau, Nicole El Karoui, Laure Elie, ainsi que de Hélyette Geman, Jean Jacod, Monique Jeanblanc, Damien Lambertson, Bernard Lapeyre entre autres⁷. Dès la fin des années 80, les premiers cours de calcul stochastique orientés vers la finance sont créés, notamment à l'École Nationale des Ponts et Chaussées. Les universités ne sont pas en reste, notamment sur le campus de Jussieu, et, à la même époque, s'ouvrent des cursus spécialisés en Finance au sein des DEA probabilistes de Paris 6 et de Paris 7. Le succès est foudroyant et ne se dément pas : la

première promotion de la filière *Probabilités & Finance* du DEA de Probabilités de Paris 6 comptait cinq diplômés en 1991, celle de 2003 plus de 80. Une dynamique similaire est observée à Paris 7. Aujourd'hui, rien qu'en Ile-de-France, et en se cantonnant spécifiquement à des formations de 3^e cycle universitaire, trois autres formations orientées vers les mathématiques financières se sont développées avec succès : les DEA *Mathématiques Appliquées aux Sciences Économiques* de Paris 9 et *Analyse & Systèmes aléatoires* à Marne-la-Vallée, le DESS *Ingénierie financière* à Évry-Val-d'Essonne. Toutes font bénéficier les étudiants des points forts reconnus de leurs équipes de recherche locales (modélisation, calcul stochastique, probabilités numériques, économétrie, statistique,...). On peut évaluer à plus de 150 les étudiants diplômés chaque année par ces seules formations franciliennes. Du côté des écoles d'ingénieurs, outre l'École Polytechnique, l'ENPC, l'ENSAE ou Sup'Aéro, très en pointe dans ce domaine, de nombreuses filières spécialisées en mathématiques financières fleurissent et l'on peut ainsi évaluer à environ 15 % la proportion de polytechniciens accédant chaque année aux métiers de la Finance *via* leurs compétences mathématiques. L'impact des mathématiques financières s'observe aussi au sein de filières non prioritairement mathématiques. Notamment dans les programmes de formations plus anciennes couronnant généralement des études en Économie ou en gestion (DEA *Banques & Finance* à Paris 1, 203 à Paris 9, les formations d'actuariat comme celle de Lyon 2 ou de l'ENSAE,...) ou dans celui d'écoles de commerce comme HEC ou l'ESSEC. À des degrés divers, parfois élevés, parfois plus utilitaires, les mathématiques (pour la Finance s'entend...) y prennent une place significative.

En conclusion, signalons que l'on observe de plus en plus d'étudiants de second cycle qui poursuivent – voire parfois qui s'échinent à poursuivre – des études de mathématiques dans l'unique but d'accéder ainsi aux métiers de la Finance. Que l'on s'en réjouisse ou qu'on le déplore, le calcul stochastique et, par extension, les probabilités et les mathématiques appliquées sont devenues la voie d'accès de la filière scientifique aux métiers de la finance de marché. À l'heure actuelle, c'est une auto-route, l'avenir dira ce qu'il en est ■

L'un des objectifs de ce texte est de faciliter la compréhension des exposés qui seront faits à l'Académie des sciences lors de la journée du 1^{er} février 2005, consacrée à ce sujet.

Pour les références : voir sur le site de l'Académie des sciences : www.academie-sciences.fr

La vie des séances

L'information quantique : défis et perspectives

Par Philippe Grangier¹

L'information quantique est basée sur un concept apparu au cours des 20 dernières années, qui a en un certain sens un caractère assez révolutionnaire : on peut en utilisant la physique quantique concevoir de nouvelles façons de calculer et de communiquer, dont les "règles du jeu" ne sont plus celles que l'on connaît classiquement. Il en résulte par exemple de nouvelles méthodes de cryptographie dont la sécurité s'appuie sur les bases même de la physique, et de nouvelles méthodes de calculs qui peuvent être exponentiellement plus efficaces. Ces nouvelles idées conduisent à de nouveaux algorithmes, et aussi à de nouvelles architectures de calcul, qui sont basées sur des "portes logiques quantiques" sans équivalents classiques. Un but central des recherches en cours est de découvrir les lois et les techniques permettant de manipuler ces objets, sans perdre leur "cohérence quantique", qui est à l'origine de leurs capacités accrues de traitement de l'information.

Une des raisons du dynamisme actuel de l'information quantique est son caractère très interdisciplinaire. En effet, la rencontre entre la théorie de l'information et la mécanique quantique – qui constitue le cœur de "l'information quantique" – conduit à l'apparition d'un langage nouveau, commun aux algorithmiciens, aux informaticiens, et aux physiciens de nombreuses disciplines (physique du solide, physique atomique et moléculaire, optique quantique...). De plus, les lois quantiques régissant le comportement des nano-objets, les nano-sciences se trouvent être le domaine privilégié d'application de ces concepts.

Il existe actuellement deux domaines principaux d'application de ces concepts quantiques, dont les problématiques et les stades d'avancement sont différents :

1- *la cryptographie quantique*, dont le principe est de transmettre une "clé secrète" indéchiffrable en utilisant les propriétés quantiques de la lumière. Ce domaine a progressé rapidement au cours des dix dernières années, et la question actuelle est celle de l'intégration de protocoles quantiques dans une infrastructure globale de gestion de la confidentialité.

2- *le calcul quantique*, basé sur des opérations logiques effectuées sur des systèmes quantiques à deux états, les "bits quantiques" ou "qubits". Les idées les plus prometteuses pour réaliser une telle "ingénierie quantique" sont activement explorées expérimentalement, et sont basées sur la manipulation d'objets quantiques individuels (photons, atomes, ions, spins, boîtes quantiques...), ou de nanocircuits



la lettre n° 13 / automne 2004
de l'Académie des sciences

Publication de l'Académie des sciences

23, quai de Conti 75006 PARIS
Tel : 01 44 41 43 68
Fax : 01 44 41 43 84
[http : www.academie-sciences.fr](http://www.academie-sciences.fr)

Directeur de publication :
Nicole Le Douarin

Directoire :
Nicole Le Douarin
Jean Dercourt

Rédacteur en chef :
Jean-Didier Vincent

Secrétariat général de rédaction :
Marie-Christine Brisson

Conception graphique
Direction artistique
Nicolas Guilbert

Photographies :
p.p. 1, 4, 6, 12, 20 photos N. Guilbert
pp. 2, 3, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 18, 19
photos [DR].

Les photographies des pages 1, 4, 6, 12 & 20 ont été faites au Muséum national d'histoire naturelle, Département de Préhistoire.

Comité de rédaction :
Jean-François Bach, Roger Balian,
Jack Blachère, Édouard Brézin,
Pierre Buser, Paul Caro,
Jules Hoffmann, Alain Poupou, Pierre
Potier, Erich Spitz,
Jean-Christophe Yoccoz

Photogravure & impression :
Edipro/Printreference™
01 41 40 49 00

n° de C.P. : 0108 B 06337

quantiques (jonctions Josephson). A terme il devrait devenir possible d'assembler des tels objets à grande échelle, et plusieurs approches ont été proposées. On peut ainsi remarquer qu'un effort très important de nano-fabrication a été lancé, en collaboration entre des équipes australiennes et américaines, avec l'objectif de détecter et de contrôler des ions implantés individuellement dans une matrice de silicium.

A l'heure actuelle, il est très difficile de prédire si l'ordinateur quantique calculera un jour, et si oui s'il ressemblera à ce que l'on peut imaginer aujourd'hui, ou fera appel à des technologies auxquelles personne n'a encore songé. Il semble néanmoins établi que les concepts sur lesquels il repose, en particulier la notion d'intrication quantique, changent profondément notre vision des principes fondamentaux de la mécanique quantique, et donnent accès à des idées physiques et à des perspectives d'applications radicalement nouvelles ■

⁷ La liste n'est pas exhaustive et nous nous excusons auprès de ceux que nous ne citons pas.