

des mitochondries ? Il est vraisemblable que, lorsque les cellules eucaryotes ont acquis leurs mitochondries, certaines activités des peroxy-somes, par exemple le métabolisme de certains acides gras, étaient devenues tellement vitales que la sélection naturelle ne les a pas éliminés. C'est pourquoi on trouve aujourd'hui peroxy-somes et mitochondries ensemble dans la plupart des eucaryotes.

Les plastides sont d'autres organites issus d'endosymbiontes ; les principaux représentants en sont les chloroplastes, ces organites verts assurant la photosynthèse des algues unicellulaires et des végétaux pluricellulaires. Les plastides dérivent de cyanobactéries, les procaryotes responsables de la crise de l'oxygène. Ils ont probablement été adoptés comme endosymbiontes après les mitochondries. Les avantages sélectifs qui ont favorisé l'adoption d'endosymbiontes photosynthétiques sont évidents : des cellules qui, auparavant, avaient eu besoin d'un approvisionnement régulier en substances nutritives se contentaient désormais d'air, d'eau, de quelques minéraux solubles et de lumière. En réalité, on a la preuve que l'acquisition de plastides par des cellules eucaryotes a eu lieu indépendamment au moins trois fois, ce qui a donné naissance aux algues vertes, aux algues rouges et aux algues brunes. Les membres du premier groupe ont donné les végétaux pluricellulaires.

De la prison à l'esclavage

Ce qui fut d'abord une trêve fragile devint bientôt un esclavage progressif des endosymbiontes prisonniers de leurs hôtes phagocytaires. Cet asservissement fut accompli par le transfert de la plupart des gènes des endosymbiontes dans le noyau de la cellule hôte. En soi, la capture de gènes par un noyau n'est pas extraordinaire. Quand on introduit des gènes étrangers dans le cytoplasme d'une cellule (comme dans les expériences de biotechnologie), ils pénètrent dans le noyau et y fonctionnent : ils se répliquent au cours de la division cellu-



3. QUATRE ORGANITES sont visibles dans une cellule de feuille de tabac. Les deux chloroplastes (à gauche et en bas) et la mitochondrie (au centre, à droite) sont issus d'endosymbiontes procaryotes. Le peroxy-some (au centre), qui contient une volumineuse inclusion cristalline, sans doute constituée d'une enzyme, la catalase, pourrait provenir également d'un endosymbionte.

laire et s'expriment sous la forme des protéines correspondantes. Toutefois, la migration de gènes d'endosymbiontes vers le noyau est étonnante, car elle semble avoir soulevé plus de difficultés qu'elle n'en a résolues. Une fois les gènes transférés, les protéines qu'ils codaient ont commencé à être synthétisées dans le cytoplasme de la cellule hôte, où s'élaborent tous les produits des gènes nucléaires. Ces molécules ont dû migrer à l'intérieur de l'endosymbionte pour être utiles. Ce scénario, en apparence improbable, a non seulement résisté aux aléas de l'évolution, mais s'est même révélé si avantageux que tous les endosymbiontes qui avaient conservé des copies des gènes transférés finirent par disparaître.

Aujourd'hui, les mitochondries, les plastides et les peroxy-somes acquièrent leurs protéines du cytoplasme environnant avec l'aide de structures de transport complexes localisées dans leurs membranes. Ces structures reconnaissent des portions de protéines nouvellement synthétisées comme des « étiquettes » spécifiques de chaque organite. La machinerie de transport permet alors aux molécules concernées de traverser la membrane avec l'aide d'énergie et de protéines spécialisées, qui ont reçu le nom suggestif de chaperons. Ces systèmes de transport qui font pénétrer dans les organites des protéines synthétisées à l'extérieur

sont peut-être issus de systèmes servant à la sécrétion des protéines, qui étaient présents originellement dans les membranes des endosymbiontes. Alors la polarité des systèmes a dû être inversée, dirigée désormais de l'extérieur vers l'intérieur.

L'adoption d'endosymbiontes a certainement joué un rôle essentiel dans la naissance des eucaryotes. Toutefois l'événement clé, celui qui a requis beaucoup plus d'innovations évolutives, a été le mécanisme long et mystérieux qui a rendu ces acquisitions possibles : la lente transformation, pendant un milliard d'années ou plus, d'un ancêtre procaryote en un

gros microbe phagocytaire doté de la plupart des attributs des cellules eucaryotes modernes. La science commence à lever le voile qui entoure cette transformation prodigieuse sans laquelle une bonne part du monde vivant, dont l'homme, n'existerait pas.

Christian de DUVE a partagé le prix Nobel de physiologie ou de médecine, en 1974, avec Albert Claude et George Palade pour « leurs découvertes concernant l'organisation structurale et fonctionnelle des cellules ». Il est professeur émérite de biochimie à l'Université de Louvain et à l'Université Rockefeller, à New York. En Belgique, il a fondé l'*International Institute of Cellular and Molecular Pathology* (ICP).

Christian de DUVE, *Les microcorpuscules de la cellule vivante*, in *Pour la Science*, n° 69, juillet 1983.

Christian de DUVE, *Une visite guidée de la cellule vivante*, De Boeck-Wesmael, Bruxelles, 1987 ; collection « L'Univers des Sciences », éditions *Pour la Science*, diffusion Belin, Paris, 1987.

T. CAVALIER-SMITH, *The Origin of Eukaryote and Archaeobacterial Cells*, in *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 503, pp. 17-54, juillet 1987.

Christian de DUVE, *Construire une cellule : Essai sur la nature et l'origine de la vie*, De Boeck-Wesmael, Bruxelles, 1990 ; InterÉditions, Paris, 1990.

Christian de DUVE, *Poussière de vie : Une histoire du vivant*, Éditions Fayard, Paris, 1996.

Trop Monopoly pour être honnête ?

IAN STEWART

En dépit de sa complexité apparente, le Monopoly est un jeu équitable.

Tout le monde a déjà joué au Monopoly. Cependant, peu de personnes ont déjà songé à sa mathématisation. Au début des années 1900, le mathématicien russe Andreï Andreïevitch Markov inventa une théorie des probabilités et la probabilité de tomber sur une case donnée au Monopoly peut être décrite par des outils mathématiques nommés chaînes de Markov. Je passerai sous silence la plus grande partie du travail de Markov et je ne rappellerai pas toutes les règles du Monopoly, mais j'essayerai de vous convaincre qu'après un certain temps,

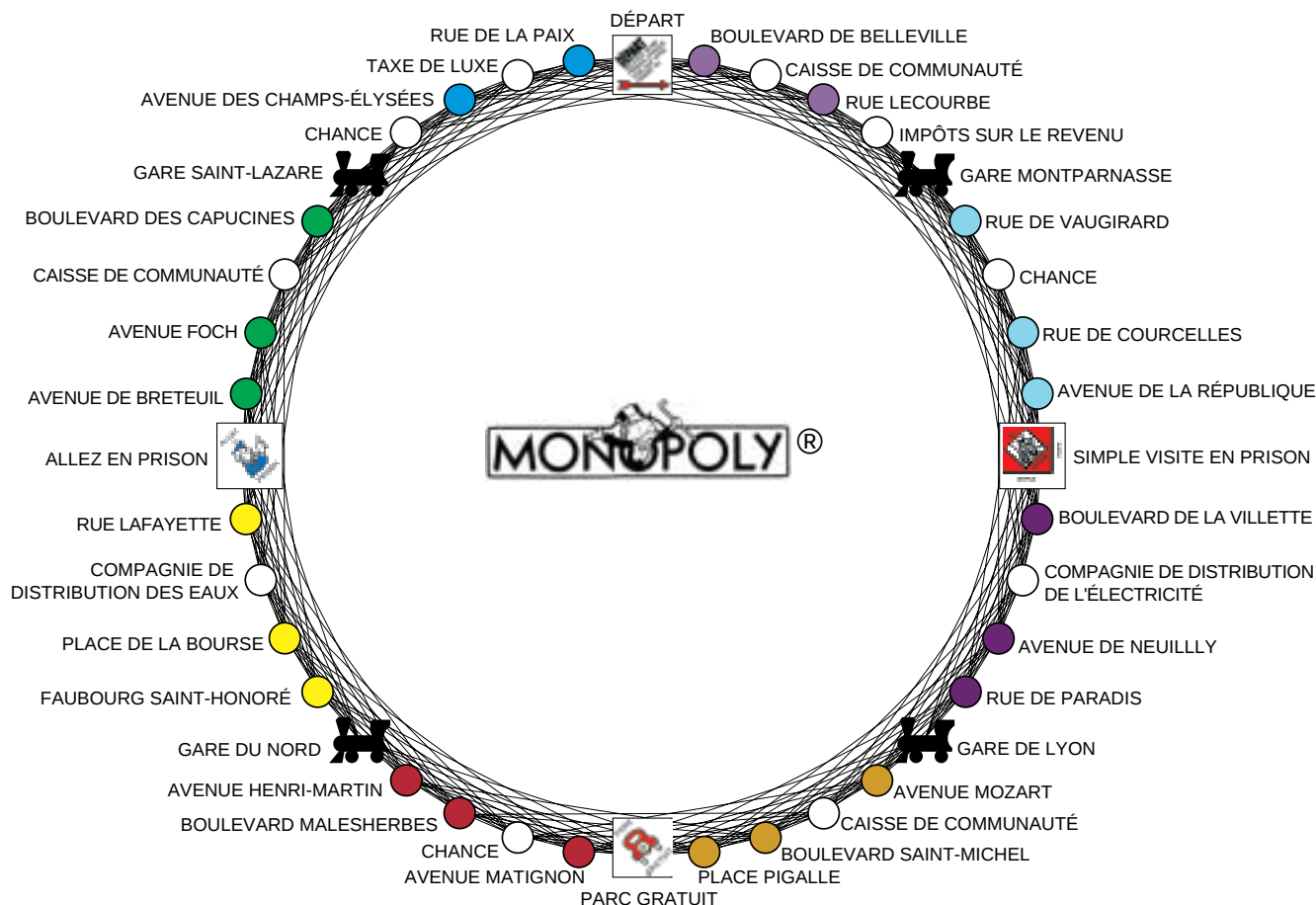
les probabilités de tomber sur n'importe quelle case du plateau de jeu sont égales.

En début de partie, les joueurs sont sur la case «Départ». Ils lancent à tour de rôle une paire de dés dont la somme des points détermine de combien de cases un joueur avance autour du plateau de jeu. Un joueur qui tire un double rejoue.

Certains totaux, tel 7, sont plus probables que d'autres. Parmi les 36 possibilités équiprobables, il existe six manières de réaliser un 7 ($1 + 6$, $2 + 5$, $3 + 4$, $4 + 3$, $5 + 2$, $6 + 1$). De sorte que la probabilité d'obtenir 7 est $6/36$, soit

$1/6$. Puis viennent 6 et 8, dont la probabilité de sortie est pour chacun $5/36$; puis 5 et 9, de probabilité $1/9$. On a une chance sur 12 de réaliser un total de 4 et 10, une chance sur 18 de réaliser 3 et 11, et enfin une chance sur 36 de réaliser 2 et 12 (il n'y a qu'une manière de réaliser ces totaux : $1 + 1$ et $6 + 6$). Sur un grand nombre de parties, le joueur qui commence atterrira le plus souvent sur la septième case, une case «Chance». Il doit alors tirer une carte du paquet «Chance» et se conformer aux instructions qui y figurent. S'il n'obtient pas 7, il arrivera plus probablement, de part et d'autre de la case 7, sur «rue de Vaugirard» ou «rue de Courcelles». Le premier joueur a donc une excellente chance de s'approprier l'un de ces terrains. S'il en achète un, il diminue la probabilité que les autres joueurs puissent acheter quelque chose à leur premier jet de dés.

C'est sans doute pourquoi les concepteurs du jeu ont placé des propriétés bon marché près du départ et celles qui sont onéreuses, mais lucratives, «avenue des Champs-Élysées» et «rue de la Paix», loin du départ : si au début, les probabilités de tomber sur des cases données sont différentes, on espère assister, après plusieurs jets de dés, à un nivellement des probabilités. Pour étudier ce niveau-



1. LA REPRÉSENTATION MATHÉMATIQUE d'un plateau de jeu de Monopoly est un cercle où chaque case est liée aux six suivantes.

La matrice magique de Markov

Soit M , la matrice de transition entre deux états de distribution des probabilités. Si la distribution des probabilités à un moment du jeu est donnée par une colonne de 40 nombres, la distribution des probabilités après un jet de dé est donnée par le produit de la matrice M par cette colonne. Nous calculerons tout d'abord un ensemble de 40 nombres nommés valeurs propres de M . Un nombre m est une valeur propre de M si l'on peut écrire une colonne de 40 nombres, nommée vecteur propre, telle que si l'on multiplie la matrice M à cette colonne, on retrouve la colonne initiale multipliée par le nombre m . Comme cette matrice possède une structure particulière (voir la figure 3), on peut effectuer sa multiplication avec la colonne sans connaître l'algèbre ! Écrivons chaque nombre de la colonne sur les 40 cases de la représentation mathématique du jeu. La multiplication de la matrice par la colonne est obtenue en séparant chaque nombre en six parties égales que l'on place parmi les six cases suivantes. Le problème est que les valeurs propres ne sont pas nécessairement des réels compris entre 0 et 1 : elles peuvent être des nombres complexes, de la forme $a + ib$, avec $i^2 = -1$.

Lorsque les 40 valeurs propres sont déterminées, il ne reste qu'à trouver la plus grande (en module, en raison du caractère complexe de certaines valeurs propres). La dis-

tribution des probabilités sera alors approchée d'autant plus que l'on voudra par le vecteur propre correspondant «normalisé», c'est-à-dire tel que la somme de ses composantes soit égale à 1, comme toute probabilité qui se respecte. Il suffit pour cela de diviser chaque composante par la somme de toutes les autres.

En raison des symétries de la matrice, il est relativement aisé de déterminer les valeurs propres, et donc les vecteurs propres. Un de ces vecteurs propres a toutes ses composantes égales à $1/40$: quelle est la valeur propre associée ? Supposons que nous partions de cette distribution des probabilités : la probabilité de tomber sur n'importe quelle case du plateau de jeu est égale à $1/40$. Pour chaque case, partageons alors $1/40$ en 6 parties égales, soit $1/240$, et plaçons $1/240$ sur les six cases suivantes. Chaque case recevra alors exactement six contributions égales dont la somme sera $6 \times 1/240$, soit $1/40$. La valeur propre associée est donc égale à 1. Je n'explicitai pas les 39 autres valeurs propres, dont les expressions sont superbes (du moins pour le mathématicien !). Hormis la valeur propre égale à 1, la deuxième valeur propre dans l'ordre décroissant est égale à $0,964\dots$, de sorte que 1 est celle de plus grand module et son vecteur propre représente l'état à long terme de la distribution des probabilités.

ment, nous allons simplifier le problème. Au lieu de considérer le jet simultané des deux dés, nous imaginerons que les dés sont lancés l'un après l'autre. Chaque joueur jette donc les dés en deux coups : un coup fantôme, pour lequel il ne tient pas compte de la case où il atterrit, et un coup réel. De surcroît, nous représenterons le plateau de jeu comme un cercle (voir la figure 1).

Par commodité, numérotions les cases de 0 à 39, la case 40 coïncidant avec la case 0, la case «Départ». Nous considérerons ces nombres comme des

entiers modulo 40 : tout entier supérieur à 39 est remplacé par le reste de la division de cet entier par 40. Imaginons à présent un unique joueur qui effectue des jets successifs d'un dé unique et se qui se déplace en conséquence. Quelle est alors la probabilité de tomber sur une case donnée après un nombre donné de jets ? Pour chaque case, on espère que, lorsque le nombre de jets croît, cette probabilité s'approche de $1/40$. En d'autres termes, les événements «atterrir sur une case du plateau de jeu» devraient devenir équiprobables.

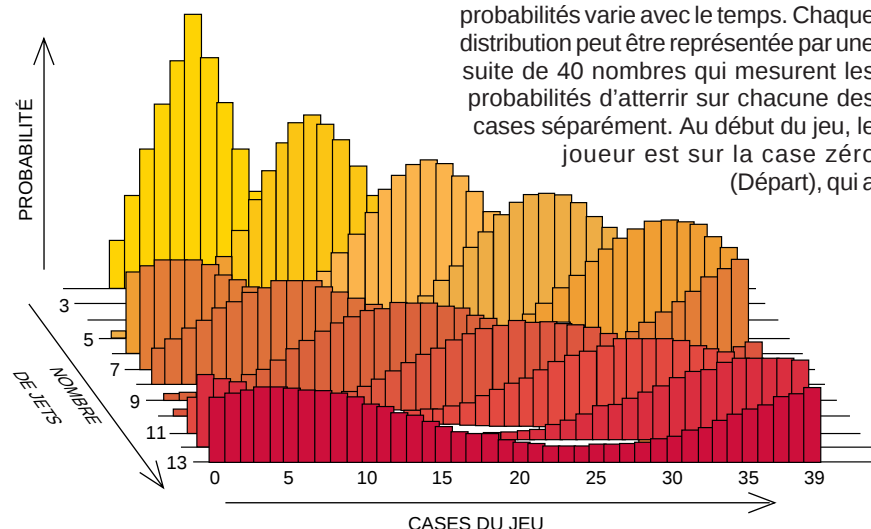
Étudions comment la distribution des probabilités varie avec le temps. Chaque distribution peut être représentée par une suite de 40 nombres qui mesurent les probabilités d'atterrir sur chacune des cases séparément. Au début du jeu, le joueur est sur la case zéro (Départ), qui a

donc la probabilité 1. La distribution des probabilités est donc 1 pour la case «Départ», puis des zéros pour les 39 cases suivantes. Après un premier jet fantôme, la distribution devient 0, $1/6$, $1/6$, $1/6$, $1/6$, $1/6$, 0, ..., 0 : la probabilité d'atterrir sur les cases numérotées de 1 à 6 est égale à $1/6$, et les autres cases sont inaccessibles.

LA RÉPARTITION DES PROBABILITÉS

Notez que la probabilité totale 1, d'abord concentrée sur la case 0, s'est répartie en six parties égales, sur les cases 1 à 6. C'est le mécanisme général : après chaque jet de dé, la probabilité de tomber sur chaque case est divisée en six parties égales, qui sont distribuées aux six cases qui la suivent. Ainsi, au deuxième jet, la probabilité de $1/6$ de la case 1 est redistribuée comme suit : 0, 0, $1/36$, $1/36$, $1/36$, $1/36$, $1/36$, $1/36$, 0, ..., 0. Les probabilités de $1/6$ des cases 2 à 6 sont de même redistribuées, après décalage d'une case à chaque étape.

Finalement, on ajoute sur chaque case les redistributions des cases précédentes. Par exemple, la case 6 reçoit $1/36$ de chacune des cases 1 à 5 et 0 de la dernière, d'où un total de $5/36$. La distribution après le deuxième jet de dé est : 0, 0, $1/36$, $2/36$, $3/36$, $4/36$, $5/36$, $6/36$, $5/36$, $4/36$, $3/36$, $2/36$, $1/36$, 0, ..., 0. Nous retrouvons là notre évaluation initiale pour un jet à deux dés. Poursuivons avec le troi-



2. L'évolution de la répartition de probabilité sur les 40 cases du jeu est représenté au cours de 13 jets de dé. La hauteur de chaque rectangle indique la probabilité d'atterrir sur la case correspondante.

	0	1	2	3	...	39
0	0	1/6	1/6	1/6	1/6	1/6
1	0	0	1/6	1/6	1/6	1/6
2	0	0	0	1/6	1/6	1/6
...	...	...	...	...	...	...
32	0	...	0	1/6	1/6	1/6
33	0	...	0	1/6	1/6	1/6
34	1/6	0	...	0	1/6	1/6
35	1/6	1/6	0	...	0	1/6
36	1/6	1/6	1/6	0	...	0
37	1/6	1/6	1/6	1/6	0	...
38	1/6	1/6	1/6	1/6	1/6	0
39	1/6	1/6	1/6	1/6	1/6	1/6

3. LA MATRICE DE MARKOV permet de calculer la transition de la distribution des probabilités, provoquée par un jet de dé.

sième jet (fantôme). Nous multiplions chaque probabilité par 1/6 et plaçons ces produits sur les 6 cases suivantes. Puis, sur chaque case, nous ajoutons les nombres acquis et obtenons la distribution des probabilités après 3 jets de dé.

Il est aisé d'écrire un programme informatique qui calcule l'évolution de la distribution des probabilités. Les résultats sont représentés sur la figure 2 ; au fond est représentée la distribution triangulaire du deuxième jet. À chaque jet, le graphe se déplace de un pas dans la figure. On observe que le pic de probabilité se déplace de plusieurs cases vers la droite à chaque jet. En moyenne, il se déplace de la moyenne arithmétique des nombres 1, 2, 3, 4, 5, 6, soit trois cases et demie. Si l'on poursuit la simulation, on observe que la forme triangulaire s'arrondit et s'élargit. Finalement, le pic s'estompe et toutes les probabilités sont à peu près égales. Pourquoi une telle évolution ?

Pour l'expliquer, utilisons la théorie de Markov, qui fournit une méthode systématique pour suivre l'évolution des probabilités. Commençons par écrire la matrice de transition entre deux états. Cette matrice, M , est un tableau carré de 40 lignes et 40 colonnes, chacune numérotée de 0 à 39. À l'intersection de la ligne l et de la colonne c , on écrit la probabilité de se déplacer, en un jet de dé, de la case l à la case c . C'est donc 1/6 si $c = l + 1, l + 2, \dots, l + 6$, et zéro autrement (voir la figure 3). Ensuite, un calcul technique effectué sur la matrice (voir l'encadré) permet de calculer l'évolution de la distribution des probabilités. Le résultat montre qu'après de nombreux jets, la probabilité pour chaque case approche bien 1/40.

Ainsi, avec l'aide discrète de Markov, pouvons-nous prouver qu'un jeu aussi compliqué que le Monopoly est équitable. Bien sûr, le premier joueur conserve un léger avantage atténué par la finitude de son compte en banque.

Ravitaillement en vol

Photos: Xavier Ferrer et Adolfo de Sostoa
Texte: Xavier Ferrer



Pour aspirer le nectar des fleurs qui les nourrissent, les colibris volent sur place : leurs ailes battent de haut en bas et d'avant en arrière, traçant une sorte de huit horizontal. Ces oiseaux, dont on connaît environ 320 espèces, ont développé leurs capacités de vol au détriment des autres modes de locomotion : ils sont incapables de marcher, même sur quelques centimètres.

Leur métabolisme consomme beaucoup d'énergie et d'oxygène comparativement à leur poids : selon les espèces, le rythme cardiaque de ces oiseaux varie entre 500 et 1 300 pulsations par minute. Outre le nectar, ils dévorent aussi des insectes, qu'ils peuvent même happer en vol à l'aide de leur langue. La nuit, ils économisent de l'énergie en tombant dans une sorte de léthargie : leur température corporelle chute et leur rythme cardiaque passe à 40 pulsations par minute.

Les fleurs ne nourrissent pas gratuitement les colibris : elles leur confient leur pollen afin qu'ils le répandent et assurent leur reproduction. Les fleurs adaptées à cette pollinisation sont de couleur rouge ou jaune vif : la coloration rouge est particulièrement repérable par les colibris. Elles fleurissent librement et abondamment, sans feuilles ni brindilles gênantes. Leur nectar, au plus profond de la fleur, n'est accessible qu'aux oiseaux à long bec. Les étamines et le pistil sont situés de telle manière que le pollen est déposé sur la tête, la gorge ou le bec de l'oiseau, et facilement recueilli ensuite par la fleur.

La fleur papilionacée du flamboyant (*Erythrina crista-galli*), un arbre de la famille des légumineuses, attire ainsi des colibris, ici un oiseau-mouche cuivré (*Myiodynastes chrysus*). Cet arbre pousse dans une grande partie de l'Amérique du Sud, principalement dans des zones ouvertes très humides, parfois inondées, et dans la forêt galerie.

Nous avons mis cinq heures pour réaliser ces clichés, dans un bosquet de flamboyants en fleurs qui occupait une dépression, en Uruguay. Nous avons utilisé un téléobjectif de 300 millimètres et un flash : la vitesse à laquelle l'oiseau bat des ailes requiert une grande vitesse d'obturation, donc beaucoup de lumière.