

Il n'y a pas de mystère du profit, il n'y a qu'une invisibilisation du travail exploité

Païkan Marcaggi

Les deuxièmes rencontres inter-Atécopol¹ se sont tenues à Toulouse du 1^{er} au 3 juillet 2025 sous la forme d'une conférence ouverte au public intitulée « [Réparer le futur – Réflexions et expériences depuis l'écologie politique](#) ». À cette occasion, nous avons organisé une table ronde intitulée « Interroger l'écologie politique avec Marx » animée par Dominique Ami et Jean-Marie Harribey (économistes), Capucine Mouroux (doctorante en sociologie) et moi-même. Je suis neurobiologiste de formation et je mène en parallèle des recherches en économie marxiste et l'enseigne à l'université Aix-Marseille. Notre table ronde s'est structurée en trois exposés : « Travail et valeur : l'apport de la conception marxiste » par moi-même, « Panorama des écomarxismes aujourd'hui » par Capucine Mouroux, et « Pourquoi les concepts de valeur et de travail ne font pas consensus chez les écomarxistes » par Jean-Marie Harribey.

La première partie visait à rappeler que, malgré l'hégémonie académique et médiatique de l'économie néoclassique, la conception radicalement différente héritée de l'œuvre de Karl Marx reste valide. C'était en quelque sorte une initiation à l'économie marxiste destinée à une audience de non-spécialistes, engagés dans la cause de l'écologie, et qui perçoit bien que le capitalisme est au cœur du problème.

L'enjeu est de taille car, si Marx a raison, nous ne pouvons pas « réparer le futur » sans « du passé faire table rase ». Entendons sans rompre radicalement avec le capitalisme. Or justement, jusqu'à preuve du contraire, Marx avait raison. C'était l'enseignement à retenir de l'exposé que je restitue ici.

Qu'entendons-nous par capitalisme ? Il faut définir clairement ce terme, car pour l'éviter il y a eu un grand nombre de formulations : (néo) libéralisme, système culturel actuel, société de consommation, système monde moderne, superstructure, capitalisme global, capitalisme industriel, sphère économique toute-puissante, régime moderne, front de modernisation, binôme salariat-consommation, économie-monde mercantile... Et j'en oublie. Ce florilège révèle peut-être une gêne, en tous cas un flou qu'illustre le succès de la notion du terme « mégamachine » proposé par Lewis Mumford². Pourtant, le travail colossal de Karl Marx aurait dû prémunir de ce flou. Marx aboutit en effet à une définition confondante de simplicité. Cette définition tient en une formule, le circuit du capital : $A - M - A'$.

Dans cette formule, nous avons deux symboles : M pour marchandise et A pour argent. Dans une société marchande qui utilise l'argent pour l'échange de marchandises, il y a deux modes possibles circulation des marchandises.

¹ Les « Atécopols », pour Ateliers d'écologie politique sont des collectifs d'académiques de toutes disciplines qui ont émergé dans plusieurs villes de France (le premier à Toulouse en 2018) avec la volonté réfléchir aux stratégie de résistance ou de lutte face aux bouleversements écologiques en cours et à venir.

² Mumford L. (1973-1974). *Le Mythe de la machine*, tomes 1 et 2, Paris, Fayard.

1) Un mode non capitaliste : $M - A - M'$

Cette circulation se fonde sur la satisfaction de besoins. Un individu vend une marchandise M pour obtenir une somme d'argent A qui lui sert à acheter une autre marchandise M' dont il a besoin. Par exemple, un maraîcher vend ses légumes, il obtient de l'argent lui permettant d'acheter de la farine dont il a besoin pour satisfaire ses besoins en pain.

2) Un mode capitaliste : $A - M - A'$

Cette circulation se fonde sur l'accroissement d'un capital. Un capitaliste investit de l'argent A pour acheter des marchandises M dans le but d'obtenir une somme d'argent A' plus importante que A . Par exemple, un capitaliste investit de l'argent dans une exploitation maraîchère et tire un bénéfice de la vente des légumes. Cette circulation capitaliste crée de la valeur quand A' est plus grand que A . La différence $A' - A$ est appelée **plus-value**.

Nous sommes dans une société marchande capitaliste. Le passage de A à A' peut se reboucler : le capitaliste peut à nouveau acheter une quantité de M , la transporter, la stocker ou la transformer, pour la revendre, et ainsi de suite. Il s'agit d'un circuit dans le sens d'un cycle qui se reboucle. (Notons que le circuit non capitaliste ne se reboucle pas aussi facilement parce que M' est qualitativement différent de M .) On peut donner une représentation mathématique de ce cycle sous la forme d'une suite. Au n^{e} cycle, le capitaliste perçoit une somme d'argent correspondant à son capital investi A_{n-1} auquel s'ajoute une plus-value PL_{n-1} :

$$A_n = A_{n-1} + PL_{n-1}$$

L'économie croit. À chaque cycle, une nouvelle plus-value s'ajoute au capital total. On en déduit qu'au cycle n , le capital A_n est égal à un investissement initial (capital A_0) auquel s'additionne la somme des plus-values réalisées cycle après cycle :

$$A_n = A_0 + \sum_{i=0}^{n-1} PL_i$$

On comprend qu'au bout d'un moment, l'investissement initial est proportionnellement négligeable et que finalement, le capital n'est aujourd'hui rien d'autre que de la plus-value qui s'est accumulée, permettant au capital de se valoriser cycle après cycle, dans le mode d'échange que permet le circuit du capital qui se reboucle sans fin.

Dans ce qui vient d'être dit, il y a une difficulté. La plus-value est un concept auquel la vie courante ne nous familiarise pas. Le profit est un terme plus courant et dont chacun perçoit le sens. Eh bien, à l'échelle globale, la plus-value totale est égale au profit total. Elle peut donc s'exprimer en monnaie. Mais à l'échelle d'un secteur de production ou d'une firme, les profits, qui sont les bénéfices réalisés en argent par le capitaliste, ne correspondent pas nécessairement à la plus-value qui est une part de la valeur réelle supplémentaire créée dans ce secteur ou cette firme.

Mais qu'est-ce donc que cette valeur réelle ? Nous l'appellerons « valeur », et c'est un concept bien obscur dans l'économie néoclassique dominante, si bien que dans l'« Économie pour les nuls » de Michel Musolino³ figure un paragraphe intitulé « le trou noir de la valeur » :

C'était sans doute une question trop métaphysique que celle de la valeur ; les économistes l'ont laissé tomber comme une vieille chaussette. L'économie reste donc « Une science qui connaît le prix de tout et la valeur de rien » selon l'expression heureuse d'Oscar Wilde. L'idée des classiques, de Smith à Marx, selon laquelle le travail serait la source unique de toute valeur a été abandonnée autant pour des raisons politiques que techniques. Politiquement, parce que cela mettait l'économie dans une disposition d'esprit trop favorable aux « travailleurs ».

Nous sommes d'accord. L'auteur poursuit :

Techniquement, et c'est beaucoup plus grave, cette théorie s'est révélée être une véritable impasse. Aucun économiste marxiste n'a en effet réussi à opérer le passage de la valeur-travail au prix malgré la sophistication extrême des outils mis en œuvre.

Eh bien non ! Voilà qui n'est plus chose vraie, notamment après la longue discussion qui a traversé tout le XX^e siècle, conclue par les travaux de Laure Van Bambeke (2013, 2021)⁴ et ceux récents d'Ankri et Marcaggi (2022, 2023)⁵, je vais revenir dessus. Enfin, l'auteur conclut :

[...] On s'en tient donc toujours à l'approche utilitariste et subjective de la valeur utilité.

C'est en effet ce qui différencie les conceptions néoclassiques et marxistes. En économie néoclassique, la valeur est notion subjective. C'est l'utilité subjective pour l'agent économique qui détermine la valeur marchande. En économie marxiste, la valeur est une notion objective. Pourquoi ? Parce que cette valeur se déduit objectivement de l'ensemble des flux réels de marchandises (le terme marchandise définissant tout ce qui est produit avec

³ Musolino M. (2007), *Économie pour les nuls*, Éditions First.

⁴ Laure van Bambeke V. (2009), "[The 21st century's solution to the old transformation problem](#)"; Laure van Bambeke V. (2013) *Les méandres de la transformation des valeurs en prix de production*, Paris, L'Harmattan ; Laure van Bambeke V. (2021), *La valeur du travail humain, Essai sur la refondation de l'expression monétaire de la valeur-travail*, Paris, L'Harmattan. Recension de ce dernier livre et petite histoire de la longue discussion sur la transformation dans Harribey J.-M., « La théorie de la valeur-travail à nouveau reformulée par Vincent Laure Van Bambeke », *Revue d'histoire de la pensée économique*, n° 14, 2, p. 285-299.

5

Ankri N., Marcaggi P. (2022) "[From Marx's fundamental equalities to the solving of the transformation problem - Coherence of Marx's law of value](#)"; Ankri N., Marcaggi P. (2023) "[Both invariant principles implied by Marx's law of value are necessary and sufficient to solve the transformation problem through Morishima's formalism](#)".

l'intention d'être vendu sur le marché : un bien de consommation, une machine de production, un service, etc.).

L'économie marxiste permet d'accéder à l'objectivité de la valeur en distinguant deux notions : celles de valeur d'usage et de valeur d'échange. Alors que la valeur d'usage désigne l'utilité concrète d'un bien, ce qui le rend apte à satisfaire un besoin humain, la valeur d'échange désigne ce qui rend un bien apte à circuler socialement comme marchandise. La valeur d'échange peut aussi être appelée valeur marchande, ou tout simplement valeur.

Pour illustrer l'objectivité de la valeur en économie marxiste, considérons une représentation de l'économie capitaliste prise dans son entièreté, constituée de n branches de production (chaque branche produit un type de marchandise). Pour être vendues, les marchandises doivent correspondre à des demandes du marché, autrement dit des branches de production. Chaque branche investit donc, pour son fonctionnement, dans une palette de marchandises parmi les n marchandises produites.

Branche 1	utilise des marchandises M_i	produit la marchandise M_1
Branche 2	utilise des marchandises M_i	produit la marchandise M_2
Branche 3	utilise des marchandises M_i	produit la marchandise M_3
...		
Branche n	utilise des marchandises M_i	produit la marchandise M_n

Les marchandises M_1, M_2, \dots, M_n sont vendues pour leur usage dans le système de production, c'est donc cet usage que détermine leur valeur d'échange. Par ailleurs, leurs valeurs se déduisent objectivement de l'ensemble des flux réels de marchandises qui est conditionné par les besoins et les moyens des différentes branches. On a, pour tout i une réduction de la valeur d'usage de M_i à sa valeur d'échange.

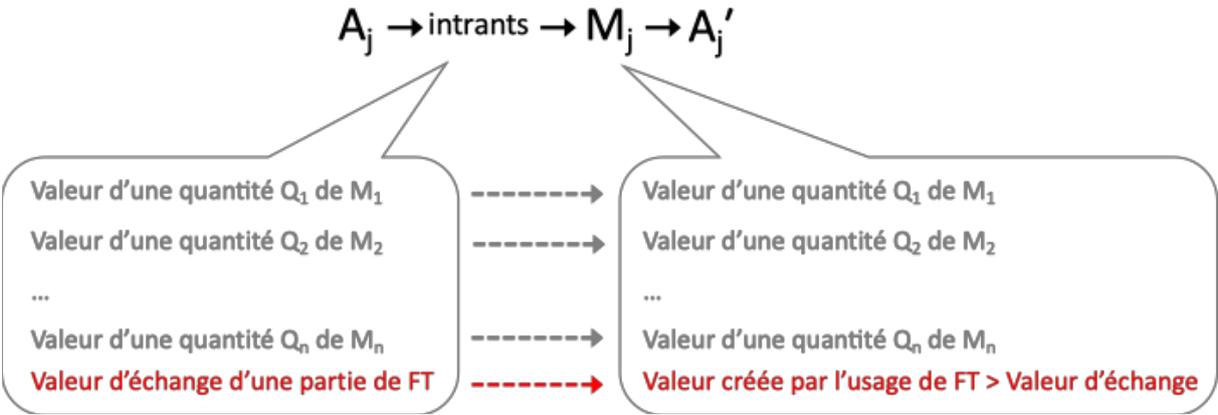
Mais, sur ce marché, il existe une marchandise différente de toutes les autres, une marchandise particulière : la force de travail (notée FT pour l'ensemble de l'économie). La force de travail est la capacité de travail pour un temps donné ou tâche donnée et qui se vend pour un salaire ou une rémunération à la tâche. Il faut donc ajouter la marchandise FT à la représentation précédente :

Branche 1	utilise des marchandises M_i et une partie de FT	produit la marchandise M_1
Branche 2	utilise des marchandises M_i et une partie de FT	produit la marchandise M_2
Branche 3	utilise des marchandises M_i et une partie de FT	produit la marchandise M_3
...		
Branche n	utilise des marchandises M_i et une partie de FT	produit la marchandise M_n
FT	utilise des marchandises M_i	

La marchandise FT a pour usage de produire des marchandises. Comme pour les autres marchandises, c'est cette valeur d'usage qui transmet de la valeur au marché. Mais FT n'est pas produite par le marché. De ce fait, contrairement aux autres marchandises, sa valeur sur le marché (sa valeur d'échange, les salaires) n'est pas déterminée par l'équilibre des flux de valeur dans ce même marché. Autrement dit :

Valeur d'échange de FT \neq Valeur créée par l'usage de FT

Si l'on reprend le circuit du capital à l'échelle d'une branche (disons la branche j qui produit la marchandise M_j), on arrive à cette représentation :



Les « intrants » désignent les marchandises utilisées pour la production de M_j . Dans la branche j, la production consiste à convertir les intrants en la marchandise M_j . **Marx postule que la valeur se conserve, elle ne se crée pas par magie.** Donc la valeur de M_j est la somme des valeurs d'intrants. La création de valeur par le processus de production tient au fait qu'une des marchandises, FT, crée une valeur supérieure à sa valeur d'échange. C'est la théorie de la valeur de Marx :

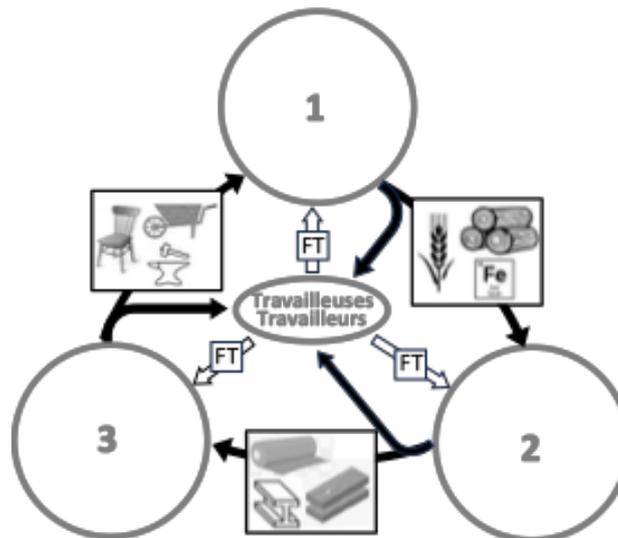
Toute valeur marchande créée au sein l'économie capitaliste globale est une captation de la valeur créée par un travail humain socialement nécessaire.

La conséquence de cette théorie est que c'est la différence entre ce que crée la FT et sa valeur d'échange, ce que Marx a appelé la valeur d'un **surtravail**, qui correspond au profit

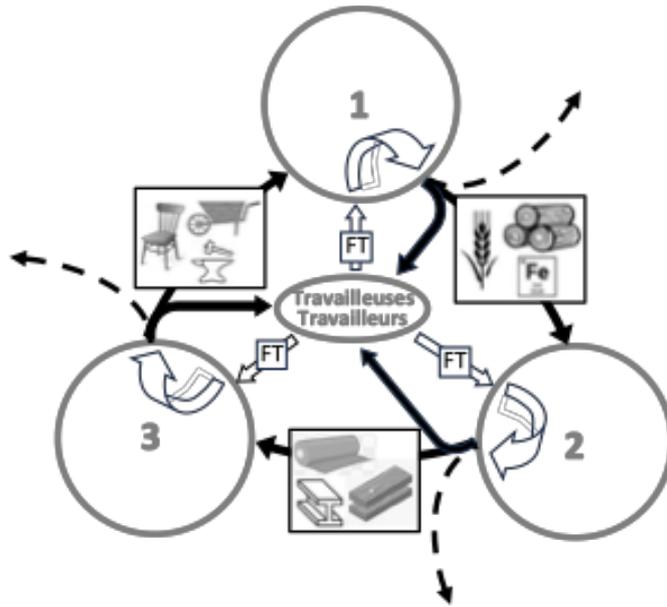
global dans une économie capitaliste. C'est ce surtravail qui permet la croissance et l'accumulation du capital. On a :

Surtravail → Profit global → Croissance et accumulation

Pour se représenter cette théorie concrètement, il suffit d'imaginer une économie simplifiée à trois sphères de production. La sphère 1 produit des matières premières (minerais de fer, bois, aliments, etc.), la sphère 2 produit des matières premières transformées (fer, planches, tissus, aliments transformés, etc.), la sphère 3 produit des marchandises sophistiquées (vêtements, biens de consommations, outils, machines, etc.). Chaque sphère utilise des marchandises produites par les autres sphères, ainsi que la marchandise particulière produite par les travailleuses et les travailleurs qu'est la force de travail (FT). Les travailleuses et les travailleurs participent également au flux des marchandises en consommant une partie de celles-ci. Toutes ces marchandises circulent donc dans l'économie globale selon des flux qui ne peuvent que s'équilibrer en fonction des besoins et des moyens des sphères de production et des consommateurs. Or, ces marchandises étant de natures différentes, la comparaison de ces flux n'est possible que parce que le marché établit des rapports mesurables entre les marchandises, mesurables en valeurs. Dans le schéma qui suit, je représente ces flux en valeur par des épaisseurs de flèche qui s'équilibre. Par exemple, le flux entrant dans la sphère 1 (somme d'une flèche noire et d'une flèche blanche) est égal au flux sortant (somme de deux flèches noires).



Dans un tel système, il n'y a pas de création de valeur. Pour rendre compte de la création de valeur par l'économie capitaliste, la proposition de Marx est que la force de travail n'a pas sa valeur d'échange déterminée par son usage. L'usage du travail dans les sphères de production permet la production d'un surplus dont la valeur est la plus-value.



Dans cette nouvelle représentation, le surplus est représenté par des flèches en pointillés. Dans les sphères de production, l'élargissement de la flèche blanche représente l'exploitation du travail productif. Cette exploitation se fait selon un taux d'exploitation qui est le rapport entre la plus-value et la valeur de la force de travail (autrement dit, les salaires). Ce rapport est un rapport de classes exprimé par celui entre le salaire horaire et la plus-value prélevée, le salaire horaire étant négocié indépendamment de la valeur produite et tendant à s'homogénéiser dans un marché de libre concurrence non faussée.

Jusque-là, la théorie de la valeur de Marx ne semble pas donner à la valeur un sens mystérieux. Mais le problème posé par le concept de valeur tel qu'il vient d'être décrit est ce paradoxe :

Si le profit vient du surtravail, pourquoi les capitalistes s'évertuent-ils à moderniser l'organisation de la production et à remplacer le travail humain par les machines ?

Pour illustrer ce problème, représentons deux branches de production dont l'une est plus modernisée et investit donc davantage dans des machines que dans des salaires. Les deux branches investissent le même capital total K d'une valeur de 100 unités monétaires. Seulement, l'une consacre 50 % de ce capital au paiement des salaires, alors que l'autre n'en consacre que 10 % :

	Capital total investi (K)	K moyens de production	K salaires			
Branche de production 1	100	50	50			
Branche de production 2	100	90	10			

Pour un taux d'exploitation de 100 %, c'est-à-dire en ne payant la force de travail (sa valeur d'échange) que la moitié de ce que crée son usage, les branches réalisent des plus-values et donc des profits différents, comme l'illustre le tableau qui suit :

	Capital total investi (K)	K moyens de production	K salaires	Plus-value	Valeur de la production	Taux de profit (en valeur)
Branche de production 1	100	50	50	50	150	50%
Branche de production 2	100	90	10	10	110	10%

La théorie de la valeur de Marx peut donc sembler être incompatible avec la réalité du marché capitaliste où non seulement les taux de profits ont tendance à être homogènes (dans une économie où les capitaux sont libres de circuler, ils ne peuvent qu'être attirés par les secteurs les plus profitables, à l'équilibre du marché les branches réalisent nécessairement des taux de profit similaires), mais en plus les entreprises tendent à se moderniser (et donc à réduire leur part de capital dédiée aux salaires) précisément pour augmenter leurs profits.

Marx a résolu ce paradoxe apparent en concevant la coexistence de systèmes en prix et en valeur non superposables : certaines marchandises sont vendues au-dessus de leur valeur, d'autre en dessous de leur valeur. La transformation désigne l'opération permettant de passer d'un système en valeur à un système en prix. Jusqu'à récemment, la transformation a été considérée comme un problème mathématique irrésolvable. En 2009, Vincent Laure van Bambeke a ouvert la voie vers une solution sans toutefois parvenir à sa résolution mathématique stricte. Nos travaux récents apportent enfin cette résolution (Ankri et Marcaggi 2022 ; 2023). Pour l'illustrer, je vais prendre le cas d'une économie à trois branches dont l'une des branches, la branche 3, serait entièrement robotisée, elle n'emploierait aucun humain (imaginons qu'elle utilise des droïdes).

	Capital total investi (K)	K énergie	K moyens de production	K salaires	Plus-value	Valeur de la production	Taux de profit (en valeur)
Br 1 (Energie)	20	1	16	3	3	23	15,00%
Br 2 (Moyens de production)	150,05	12,50	12,50	125,04	125,04	275,09	83,33%
Br 3 (Biens de consommation)	179,95	8,57	171,38	0	0	179,95	0
Total	350	22,07	199,89	128,04	128,04	478,04	36,58%

Selon la théorie de la valeur de Marx, la branche 3 ne crée aucune plus-value, elle ne devrait donc réaliser aucun profit comme l'illustre le tableau. C'est donc une situation qui paraît inconciliable avec la réalité d'un marché permettant la libre circulation des capitaux. Quel capitaliste investirait son capital dans la branche 3 si elle ne génère aucun profit ?

Or Marx nous dit ceci : la valeur totale des marchandises est la même chose que leur prix total, mais en considérant les marchandises une à une, leur prix moyen n'a pas de raison de correspondre à leur valeur, il peut être supérieur ou inférieur. Marx introduit donc une

distinction fondamentale entre la valeur d'une marchandise et ce qu'il nomme son prix de production. Dès lors, des systèmes en prix et en valeur peuvent coexister. Le passage de l'un à l'autre ne devant dépendre que de coefficients permettant, pour une marchandise donnée de convertir sa valeur en prix. Ces coefficients sont appelés coefficients de transformation.

Ainsi, dans le cas de ce tableau, l'algorithme fourni par Ankri et Marcaggi (2022) permet de déterminer les coefficients de transformation $x_1= 1,0991$, $x_2= 0,8640$ et $x_3= 1,1953$ qui s'appliquent aux valeurs des marchandises 1, 2 et 3, respectivement. Si l'on considère le coefficient x_1 par exemple, il doit s'appliquer à la valeur de la marchandise 1 (l'énergie) que l'on retrouve dans la première ligne des « valeurs de la production » (sixième colonne), mais aussi aux valeurs de la deuxième colonne qui fait figurer l'utilisation de l'énergie par les différentes branches de production (surligné dans le tableau qui suit).

Système en valeur

	Capital total investi (K)	K énergie	K moyens de production	K salaires	Plus-value	Valeur de la production	Taux de profit (en valeur)
Br 1 (Energie)	20	1	16	3	3	23	15,00%
Br 2 (Moyens de production)	150,05	12,50	12,50	125,04	125,04	275,09	83,33%
Br 3 (Biens de consommation)	179,95	8,57	171,38	0	0	179,95	0
Total	350	22,07	199,89	128,04	128,04	478,04	36,58%



Coefficients de transformation $x_1 = 1,0991$ $x_2 = 0,8640$ $x_3 = 1,1953$
(algorithme dans Ankri et Marcaggi (2022))

Système en prix

	Capital total investi (K)	K énergie	K moyens de production	K salaires	Profit	Prix de la production	Taux de profit
Br 1	18,51	1,10	13,82	3,59	6,77	25,28	36,58%
Br 2	174,01	13,74	10,80	149,46	63,66	237,66	36,58%
Br 3	157,49	9,42	148,07	0	57,61	215,10	36,58%
Total	350	24,26	172,69	153,05	128,04	478,04	

Cette opération mathématique⁶ révèle que, comme Karl Marx en avait eu la clairvoyance, il suffit que certaines marchandises soient vendues à un prix de production au-dessus de leur valeur (marchandises 1 et 3) et d'autres à un prix en dessous (marchandise 2) pour que la théorie de la valeur s'applique, sans pour autant que les branches de production réalisent des taux de profits différents. La branche 3, qui ne génère aucune plus-value, réalise cependant un profit par aspiration de la plus-value de la branche 2. L'aspiration de plus-value est un phénomène général qui aujourd'hui est particulièrement pertinent pour comprendre au moins trois choses : l'exploitation des pays du Sud Global qui donne lieu à un « échange inégal » ; le

⁶ Dans le cas général, les coefficients de transformation peuvent être calculés par un algorithme détaillé dans [Ankri et Marcaggi \(2022\)](#) qui détermine aussi des répartitions des capitaux entre branches de productions compatibles avec la satisfaction des besoins sociaux solvables. Dans le cas particulier d'une économie à trois branches telle que celle donnée en exemple, le taux de profit peut aussi être calculé directement par calcul matriciel à partir des coefficients sociotechniques, les coefficients de transformation en sont déduits ([Ankri et Marcaggi, 2023](#)).

paroxysme du capital financier qui capte une rente du seul fait de sa position dominante, créant une nouvelle illusion, la rente semblant sortir de la fécondité du capital alors qu'elle qu'une fraction de la plus-value globale (Marx désignait ce phénomène le « fétichisme de l'argent ») ; et la critique de la croyance en une commensurabilité entre la valeur des marchandises et la valeur d'usage de la nature irréductible à toute quantification monétaire, sinon par sa marchandisation.

Cette transformation des valeurs en prix de production, qui est détaillée dans Ankri et Marcaggi (2022), est une opération qui peut s'appliquer à n'importe quelle configuration économique capitaliste. Sa validité mathématique est générale. La théorie de la valeur de Marx est donc parfaitement cohérente. Elle n'est pas une « impasse » comme le prétend Michel Musolino. À charge aux économistes néoclassiques de prouver le contraire. En attendant, force est de constater que si l'économie marxiste est à ce point écartée de l'enseignement des « sciences économique », c'est pour des raisons politiques.

En effet, la théorie de la valeur de Marx nous dit que la création de valeur en régime capitaliste ne vient que du travail exploité. Autrement dit, le capitalisme amène inéluctablement à au moins deux classes sociales, l'une exploitant l'autre. Alors ? Peut-on faire fléchir ce système ? Attention à l'idée qu'il suffirait de s'en extraire par l'action individuelle ! Le capitalisme ne fléchit pas, il traverse les crises et les guerres le nourrissent. Il faut donc le combattre. Mais se pose le problème des armes, si bien posé par Simone Weil (1934) dans « Réflexions sur les causes de la liberté et de l'oppression sociale » :

Les armes, elles aussi, donnent naissance à un privilège du jour où d'une part elles sont assez puissantes pour rendre impossible toute défense d'hommes désarmés contre des hommes armés, et où d'autre part leur maniement est devenu assez perfectionné et par suite assez difficile pour exiger un long apprentissage et une pratique continuelle. Car dès lors les travailleurs sont impuissants à se défendre, au lieu que les guerriers, tout en se trouvant dans l'impossibilité de produire, peuvent toujours s'emparer par les armes des fruits du travail d'autrui ; ainsi les travailleurs sont à la merci des guerriers, et non inversement.

Les Ateliers d'écologie politique sentent bien que Marx est nécessaire à la réflexion. Il y a une urgence écologique, oui. Mais Karl Marx nous fait voir que l'exploitation du travail est au cœur du problème et il est permis de douter qu'il sera possible d'échapper à la catastrophe écologique tant que le régime capitaliste règne. Par conséquent, l'écomarxisme ne peut se limiter à être une refondation du marxisme qui intégrerait les questions d'écologie. Il doit surtout être une refondation d'une l'écologie politique qui place la question de l'exploitation du travail au centre.

Païkan Marcaggi est chercheur CNRS dans l'unité de Neurobiologie des Canaux Ioniques et de la Synapse – INSERM – Université d'Aix-Marseille et dans l'unité Structure et Instabilité des Génomes – Muséum National d'Histoire Naturelle – INSERM – CNRS – Sorbonne Université, Paris.