

# GÉNÉTIQUE ÉVOLUTIVE ET THÉORIE DES JEUX

Extraits du polycopié de : **Isabelle OLIVIERI**  
Institut des Sciences de l'Evolution  
Université Montpellier II  
34095 Montpellier cedex 5

et

**Pierre-Henri GOUYON**  
Evolution et Systématique des Végétaux  
Université Paris-Sud, Bât. 362  
91405 Orsay cedex

## INTRODUCTION

La théorie des jeux, sous sa forme actuelle, a été fondée en 1953 par Von Neumann & Morgenstern dans le but de modéliser le fonctionnement de certains systèmes économiques. Cette théorie suppose l'existence de règles régissant un jeu et de joueurs, jouant si possible avec les mêmes règles et cherchant à maximiser leur gain individuel. Les règles permettent de déterminer le gain de chacun en fonction de ce qu'il a joué et de ce que l'autre (ou les autres) a (ont) joué. Pour ce faire, chaque joueur va devoir définir une **stratégie**, c'est-à-dire un ensemble de décisions **a priori** sur la façon dont il conduira le jeu. Cette stratégie est choisie en fonction de ce que le joueur sait de la stratégie que va choisir l'autre, d'après la règle du jeu ou de toute autre information.

Cette formalisation s'applique particulièrement bien à l'étude des mécanismes de l'évolution. Les informations génétiques sont portées par des individus qui les reproduisent. Entre différentes informations, celle qui est la mieux reproduite va envahir le milieu de sorte que le "gain" pour un gène est clairement défini par le nombre de copies de lui-même (*fitness* ou valeur sélective) qui existeront à la génération suivante. Les gènes qui existent aujourd'hui, après quelques milliards d'années d'évolution sont ceux, et uniquement ceux qui, au cours des temps, ont "réussi": ceux qui avaient la meilleure stratégie possible. Il s'agit bien d'une stratégie au sens ci-dessus, puisque le génotype d'un individu est déterminé à sa conception, avant qu'il ne joue, avant qu'il ne puisse connaître la stratégie adoptée par les autres. On peut donc tenter de comprendre toute une série de traits en cherchant à en aborder la compréhension en terme de stratégie.

## 1) Rappels sur la théorie des jeux

a. Les jeux à somme nulle: la règle du minimax. Ces jeux sont les moins intéressants pour le généticien mais ils permettent d'aborder la notion de stratégie stable. Dans un jeu à somme nulle, le gain d'un joueur correspond à une perte équivalente de l'autre. La matrice du jeu donne toujours, par convention, le gain du joueur 1; le terme de ligne  $i$  et de colonne  $j$  ( $a_{ij}$ ) donne le gain du joueur 1 quand il joue la stratégie  $i$  et que le joueur 2 joue la stratégie  $j$  (le gain du joueur 2 est alors  $-a_{ij}$ ). Dans un tel jeu, il existe une règle de décision qui est la règle du minimax. L'idée est que, ne sachant pas ce que va jouer l'autre, chaque joueur va juger la valeur de chaque coup qu'il peut jouer par le résultat obtenu si l'autre joueur joue au mieux. Par exemple, le joueur 1 ne va regarder de chaque ligne  $i$  que le résultat minimum  $\text{Min}(a_{ij})$ . Il choisira alors la ligne  $i$  qui maximise cette valeur, c'est-à-dire que le joueur 1 doit choisir la ligne  $i$  déterminant le  $\text{Max}_i(\text{Min}_j(a_{ij}))$ . A l'opposé, le joueur 2 doit choisir le  $\text{Min}_j(\text{Max}_i(a_{ij}))$ . Si ces deux valeurs sont égales, le jeu est stable, c'est-à-dire que **toute déviation unilatérale de stratégie est perdante**. Les trois matrices ci-dessous représentent deux cas de jeu instable (1 et 2) et un cas de jeu stable (3).

Matrice 1	Matrice 2	Matrice 3
+9 +9 <b>-1</b> +9	+9 +9 <b>-1</b> -1	+9 +9 +9 <b>-1</b>
+7 +7 +7 -2	+7 +7 <b>-2</b> +7	+7 +7 -2 <b>-2</b>
<b>+2</b> +2 +2 +1	<b>+2</b> +2 +2 +1	<b>+2</b> +2 +2 +1
+3 -8 <b>-8</b> -8	+3 -8 <b>-8</b> -8	+3 -8 -8 <b>-8</b>

Dans les trois cas, le joueur 1 doit jouer la troisième ligne (max des min) alors que le joueur 2 doit jouer respectivement les colonnes 3, 3 et 4. Remarquons que la matrice 1 est instable du point de vue des deux joueurs (chacun des deux peut y gagner à changer unilatéralement de stratégie) alors que la 2 n'est instable que du point de vue du joueur 2.

b. Les jeux à somme non nulle sont plus près des cas biologiques. Les différents organismes acquièrent des ressources, et ceci constitue un apport positif au départ. Il va ensuite s'agir pour chacun de se les attribuer. Dans de tels jeux, il est nécessaire de donner, dans le cas général, pour chaque couple de stratégies  $(i,j)$ , le gain du joueur 1 et celui du joueur 2. On peut se passer de cette double matrice dans le cas où les deux joueurs disposent exactement des mêmes stratégies. Dans ce cas, par symétrie, les gains du joueur 2 sont aussi connus. Ici encore, on donne conventionnellement les gains du joueur 1. Ces jeux aboutissent à différents résultats qui peuvent être illustrés par des exemples.

Dans le **jeu du conducteur fou (chicken game)**, deux files de voiture roulant en sens inverse doivent passer un goulet d'étranglement. La matrice du jeu s'écrit par exemple de la façon suivante:

	S'arrêter	Passer
S'arrêter	0	-1
Passer	+1	-10

Une fois qu'une des deux files a forcé le passage, les joueurs adverses ne peuvent pas retourner la situation; il y a deux équilibres (victoire des joueurs 1 ou victoire des joueurs 2, et

toute déviation unilatérale de stratégie est bien perdante), aucune coopération n'est gagnante. Ce jeu illustre la possibilité d'équilibres multiples.

Dans le **dilemme du prisonnier**, qui se joue à deux joueurs, chacun a le choix entre nier un crime et avouer:

- si les deux avouent avoir commis le crime, ils sont légèrement condamnés (par exemple un an de prison: gain=-1);
- si les joueurs nient tous les deux, ils sont libérés (gain=0).
- si l'un nie et l'autre avoue, celui qui a avoué est libéré et récompensé (gain=+1), alors que celui qui a nié est lourdement condamné (20 ans: gain=-20).

La matrice du jeu est la suivante:

	Avouer	Nier
Avouer	-1	+1
Nier	-20	0

Dans ce jeu, la seule stratégie évolutivement stable est d'avouer. Cette stratégie ne maximise pas le gain total (ni donc celle de chaque joueur, puisqu'ils ont, à l'équilibre, la même stratégie). Ce gain est même négatif. Ce jeu montre donc que le système n'optimise pas son ensemble, et illustre la différence entre **stratégie stable** (ou "équilibre de Nash") et **stratégie optimale** (ou "optimum de Pareto").

Il existe cependant dans ce jeu une stratégie stable, qui peut permettre de parvenir à l'optimum. Elle suppose que les deux joueurs jouent un nombre infini de fois ensemble. Dans ce cas, on peut montrer (Maynard Smith, 1982, p.202-203) que la stratégie qui consiste à commencer par avouer, puis, aux cours des parties suivantes jouer le même coup que l'adversaire la fois précédente (stratégie du "tit-for-tat", ou "oeil-pour-oeil, dent-pour-dent), peut être gagnante.

## 2) Applications à la génétique évolutive

L'application à la génétique évolutive de cette théorie a d'abord été proposée par Lewontin (1961) mais est l'oeuvre de Maynard-Smith (1982). Ces travaux permettent de répondre à des questions très diverses autour d'un concept central, défini en 1973 par Maynard-Smith & Price: le concept de **stratégie évolutivement stable** (en abrégé, en français comme en anglais: **ESS**). Une stratégie est dite évolutivement stable si elle se détermine elle-même comme optimale pour l'individu. En d'autres termes, une stratégie  $s^*$  est une ESS si, lorsque toute la population a adopté cette stratégie, aucune stratégie déviante ne peut envahir la population.

On ne va alors s'intéresser qu'aux cas où l'une des stratégies est rare. Cela correspond aux recherches de protection de polymorphisme en génétique des populations: on fait tendre la fréquence de l'un des allèles vers zéro, et on voit si sa fréquence augmente au cours des générations suivantes. Si c'est le cas, cela signifie qu'il ne peut disparaître lorsqu'il est rare, on dit qu'il est "protégé". Cela signifie aussi qu'il augmente en fréquence après être apparu par mutation ou migration.

Si on appelle  $G(i,j)$  le gain apporté par la stratégie  $i$  lorsqu'elle rencontre la stratégie  $j$ , la définition de l'ESS devient:

Pour tout  $s$  différent de  $s^*$ ,  $s^*$  est une ESS si l'une des deux conditions suivantes est réalisée:

(1)  $G(s,s^*) < G(s^*,s^*)$

ou

(2)  $G(s,s^*) = G(s^*,s^*)$  et  $G(s^*,s) > G(s,s)$ .

La première condition signifie que, dans une population ayant adopté la stratégie  $s^*$ , toute stratégie rare déviante  $s$  est perdante (en effet, les seules confrontations sont alors de type  $s,s^*$  et  $s^*,s^*$ ).

La deuxième condition signifie que

- la stratégie  $s$  considérée est telle qu'elle est équivalente à la stratégie  $s^*$  lorsque  $s$  est en fréquence rare; le choix de la stratégie est alors "neutre",  $s$  peut en particulier disparaître par dérive, puisque aucune force ne tend à faire augmenter sa fréquence dans la population;
- la stratégie  $s^*$  est meilleure que la stratégie  $s$  lorsque  $s^*$  est rare, c'est-à-dire que  $s^*$  est "protégée". Ceci signifie que si la fréquence de  $s$  augmente dans la population, alors  $s^*$  est favorisé, au détriment de  $s$ .

Lorsque l'ensemble des gains possibles est une fonction d'une variable de stratégie continue  $s$ , la recherche d'une ESS ne peut plus être que locale, c'est-à-dire qu'on ne va se poser la question que pour des stratégies appartenant au voisinage de  $s^*$ . La première condition pour que  $s^*$  soit une ESS (locale) devient:

**condition (1):**

$dG(s,s^*)/ds = 0$  au point  $s=s^*$  ( $G(s,s^*)$  est un extremum quand  $s=s^*$ )

et

$d^2G(s,s^*)/ds^2 < 0$  au point  $s=s^*$  ( $G(s,s^*)$  est un maximum local quand  $s=s^*$ ).

En ce qui concerne la deuxième condition, elle s'écrit en modèle discret:

$$G(s,s^*) = G(s^*,s^*) \text{ et } G(s^*,s) > G(s,s)$$

c'est-à-dire, pour tout  $s$  appartenant au voisinage de  $s^*$ :

$$dG(s,s^*)/ds = 0,$$

et

$$G(s^*,s)/G(s,s) > 1.$$

Or, lorsque  $s=s^*$ ,  $G(s^*,s)/G(s,s) = 1$ . Au point  $s=s^*$ , la fonction  $G(s^*,s)/G(s,s)$  atteint donc un minimum. Donc sa dérivée s'annule, et sa dérivée seconde est positive au point  $s=s^*$ . La condition s'écrit donc:

**condition (2):**

$dG(s,s^*)/ds = 0$  pour tout  $s$  au voisinage de  $s^*$ ,

$dG((s^*,s)/G(s,s))/ds = 0$  au point  $s=s^*$ ,

et

$d^2(G(s^*,s)/G(s,s))/ds^2 > 0$  au point  $s=s^*$ .

Il est utile de distinguer les stratégies pures (un seul phénotype possible par individu) des stratégies mixtes (deux ou plusieurs phénotypes par individu). Dans ce dernier cas, la stratégie est alors définie par la probabilité de choisir tel ou tel phénotype. Dans le cas des stratégies de type variable continue, il n'est pas toujours aisé de faire la différence, comme on le verra plus loin. Il existe un théorème, le **théorème de Bishop-Cannings** (1978), qui permet de calculer la valeur des probabilités de chaque phénotype, définissant une stratégie mixte. Ce théorème est le suivant:

Si  $I$  est une stratégie mixte évolutivement stable qui comprend les stratégies pures  $A, B, \dots, C, \dots$ , alors  $G(A, I) = G(B, I) = \dots = G(C, I) = G(I, I)$ .

Ceci signifie que dans les populations constituées en majorité d'individus de type  $I$ , toutes les stratégies se valent.

La démonstration de ce théorème est la suivante. Supposons qu'une stratégie  $A$  contenue dans  $I$  soit telle que  $G(A, I) < G(I, I)$ . Soit  $p$  la probabilité de jouer  $A$  dans la stratégie  $I$ .  $(1-p)$  est donc la probabilité de jouer autre chose que  $A$  dans la stratégie  $I$ . Soit  $X$  l'ensemble des réponses ne contenant pas  $A$ ,  $X$  est une stratégie mixte qui ne contient pas  $A$ . On a alors

$$\begin{aligned} G(I, I) &= p.G(A, I) + (1-p).G(X, I), \\ &< p.G(I, I) + (1-p).G(X, I). \end{aligned}$$

$$G(I, I) < G(X, I)$$

On voit que  $G(A, I) < G(I, I)$  implique  $G(I, I) < G(X, I)$ . Ceci implique que  $I$  n'est pas une ESS, ce qui est contraire à l'hypothèse de départ. De même, comme  $I$  est une ESS, par définition on ne peut avoir  $G(A, I) > G(I, I)$ . Donc, pour toute stratégie  $A$  contenue dans  $I$ , on a  $G(A, I) = G(I, I)$ .

Nous verrons plus loin que ce théorème ne s'applique que dans une population infinie où une stratégie déviante n'a pas d'effet sur son propre environnement.

Quelques exemples nous permettront à présent à illustrer l'intérêt de cette approche.

### a. Comportement animal

On considère une population dont les individus cherchent à acquérir une certaine ressource de valeur unitaire  $R$  (en termes de valeur reproductive), dans laquelle chaque individu peut adopter l'une des stratégies  $F$  (Faucon) ou  $C$  (Colombe).  $F$  est une stratégie agressive et risquée, tandis que  $C$  est une stratégie de repli, non agressive et sans risque. Le résultat du jeu peut être résumé en une matrice de gains par individu à la suite du jeu. Un "faucon" rencontrant un "faucon" a une probabilité  $1/2$  de gagner la ressource de valeur  $R$ , et une probabilité  $1/2$  de perdre; dans ce dernier cas, on suppose alors qu'il perd une quantité équivalente à  $P$  (en unités de ressources). S'il rencontre une colombe, il gagne la ressource, sans coût. Si un individu "colombe" rencontre un autre individu "colombe", ils partagent cette ressource (gain= $R/2$  pour chacun), et cela ne leur coûte rien. Si une "colombe rencontre un "faucon", elle s'enfuit, et ne perd ni ne gagne rien. Précisons bien qu'il ne s'agit pas de décrire des interactions entre de vrais faucons et de vraies colombes. Ces termes décrivent des comportements adoptés par des individus de la même population, de la même espèce.

La matrice des gains est donc la suivante:

	F	C
F	$(R-P)/2$	$R$
C	$0$	$R/2$

Après un ou plusieurs jeux contre des opposants tirés au hasard dans la population, une nouvelle génération est produite. On suppose que chaque stratégie se reproduit telle quelle, et que chaque individu produit un nombre de descendants proportionnel aux gains accumulés.

Rappelons que la stratégie évolutivement stable est définie ainsi:

$s^*$  est une ESS si, pour tout  $s$  différent de  $s^*$ ,

$$G(s^*, s^*) > G(s, s^*)$$

ou

$$G(s^*, s^*) = G(s, s^*) \text{ et } G(s, s) < G(s^*, s).$$

La stratégie "Colombe" ne peut être une ESS, car on a toujours

$$G(C, C) < G(F, C).$$

La stratégie "Faucon" est une ESS si

$$G(F, F) > G(C, F), \text{ c'est-à-dire } (R-P)/2 > R/2, \text{ ou } R > P$$

ou

$$G(F, F) = G(C, F) \text{ et } G(C, C) < G(F, C),$$

c'est-à-dire  $R=P$  (et  $R/2 < R$ , ce qui est toujours vrai).

On voit que, bien qu'optimale pour la population, la stratégie C n'est jamais stable (en présence de C, F gagne), mais que F n'est stable que si  $R > P$ . Ainsi, si la ressource est supérieure ou même égale au risque occasionné par un essai de son acquisition par la force, la stratégie d'agression est l'ESS. Si en revanche, la ressource vaut moins que le coût possible de son acquisition, ni F, ni C, ne sont des stratégies évolutivement stables. Ainsi, les individus "Colombe" seront avantagés dans les populations contenant beaucoup d'individus "Faucon", et les individus "Faucon" seront avantagés dans les populations contenant beaucoup d'individus "Colombe". Un polymorphisme sera maintenu, sous l'action d'une sélection fréquence-dépendante. On peut calculer quelle est la fréquence d'équilibre  $q_e$  de F: cette fréquence doit être telle que les gains moyens de F et C,  $G(F)$  et  $G(C)$ , sont égaux entre eux:

$$G(F) = q.G(F,F) + (1-q).G(F,C) = q.(R-P)/2 + (1-q).R$$

$$G(C) = q.G(C,F) + (1-q).G(C,C) = q.O + (1-q).R/2.$$

L'équilibre s'obtient pour  $q=q_e$  tel que

$$q_e.(R-P)/2 + (1-q_e).R = (1-q_e).R/2.$$

c'est-à-dire:  **$q_e = R/P$**

La population est donc constituée d'individus de type "Faucon" en fréquence  $R/P$  ( $R < P$ ) et d'individus de type "Colombe" en fréquence  $1-R/P$ .

Imaginons à présent qu'il existe des individus qui adoptent la stratégie F avec une probabilité  $x$  et la stratégie C avec une probabilité  $(1-x)$ . Existe-t-il une valeur de  $x$  telle que cette stratégie *mixte* soit une ESS ? Le théorème de Bishop-Cannings vu précédemment permet de calculer la valeur des probabilités  $x$  et  $(1-x)$  avec lesquelles un individu ayant adopté une stratégie mixte doit jouer "faucon" et "colombe". Supposons qu'il existe une stratégie mixte  $I_x$  telle que  $G(F, I_x) = G(C, I_x)$ :

$$x.G(F,F) + (1-x).G(F,C) = x.G(C,F) + (1-x).G(C,C)$$

Ce calcul est le même que précédemment, lorsque l'on cherchait les fréquences d'équilibre des deux stratégies pures: si la stratégie  $I_x$  est une ESS, alors  $x=R/P$ . On voit que, si  $R > P$ ,  $x$  est supérieur à 1, ce qui est impossible: dans ce cas encore, la stratégie "Faucon" est une ESS. Si  $R < P$ , il faut vérifier que  $I_x$  est bien tel que, pour tout J contenant F ou C ou les deux,

$$G(I_x, I_x) > G(J, I_x),$$

ou

$$G(I_x, I_x) = G(J, I_x) \text{ et } G(I_x, J) > G(J, J)$$

Bien que les stratégies F et C soient de type "discret",  $x$  est une variable continue. On peut donc utiliser la définition d'une ESS donnée précédemment (condition (2)), appliquée à la stratégie mixte telle que  $x^*=R/P$ . On pourra vérifier que

$$d(G(x, R/P)/dx = 0 \text{ pour tout } x,$$

et que

$d(G(R/P,x)/G(x,x))/dx$  est du signe de  $-(x.P-R).(x.P-R)$ , et s'annule donc pour  $x=R/P$  et pour  $x=(R/P)$ . Comme  $R < P$  (sinon, F serait une ESS),  $R/P$  est plus petit que  $(R/P)$ . La dérivée est donc négative pour  $x < R/P$  et  $x > (R/P)$ , et positive entre  $R/P$  et  $(R/P)$ . Le point  $R/P$  est donc bien un minimum, donc la dérivée seconde  $d^2(G(R/P,x)/G(x,x))/dx^2$  est positive au voisinage de  $R/P$ .

On a donc démontré que la stratégie I contenant les stratégies "faucon" et "colombe" en probabilités  $R/P$  et  $1-R/P$  est bien une ESS locale. Ainsi, à partir de règles très simples et déterministes, il est possible que l'ESS soit une stratégie mixte, probabilisée. Notons que la stratégie optimale pour l'espèce C n'est jamais atteinte.

Il pourrait exister une autre stratégie, la stratégie dite "bourgeois", qui consisterait à se comporter en "faucon" si l'on considère être arrivé le premier (et donc comme propriétaire de la ressource ou du territoire), et en "colombe" si l'on arrive en second. Lorsque deux individus au hasard se rencontrent, la probabilité pour l'un d'être arrivé le premier vaut  $1/2$  quelque soit son comportement, ce qui permet de calculer l'espérance des gains de chacun (matrice de jeux ci-dessous). Ainsi, si deux "bourgeois" se rencontrent, ils ne se battent pas, et se comportent comme un "faucon" et une "colombe", ou une "colombe" et un "faucon". Le gain d'un bourgeois face à un autre bourgeois vaut donc  $R.(1/2) + 0.(1/2)$ , soit  $R/2$ . Si un bourgeois rencontre une colombe, il s'estime propriétaire et joue donc faucon dans un cas sur 2 (gain= $R$ ), et colombe dans un cas sur 2 (gain= $R/2$ ). De même, si un bourgeois rencontre un faucon, il joue faucon dans un cas sur 2 (gain= $(R-P)/2$ ), et colombe dans un cas sur 2 (gain= $0$ ). Si un faucon rencontre un bourgeois, celui-ci joue faucon dans un cas sur 2 (gain= $(R-P)/2$ ) et colombe dans un cas sur 2 (gain= $R$ ). Si une colombe rencontre un bourgeois, celui-ci se comporte en faucon une fois sur deux (gain= $0$ ), et en colombe une fois sur 2 (gain= $R/2$ ). La matrice de jeu est alors de la forme:

	F	C	B
F	$(R-P)/2$	R	$3R/4 - P/4$
C	0	$R/2$	$R/4$
B	$(R-P)/4$	$3R/4$	$R/2$

On pourra vérifier que la seule différence entre la stratégie "bourgeois" B et une stratégie mixte J ( $x=1/2$ ), réside au niveau des confrontations entre "bourgeois" (gain= $R/2$  alors qu'une confrontation J-J donnerait un gain de  $(3R-P)/4$ ). On peut montrer que si  $R > P$ , alors l'ESS est la stratégie "faucon". Si  $R < P$ , l'ESS est la stratégie "bourgeois". Cette stratégie est meilleure que toute stratégie mixte, en particulier la stratégie I ( $x=R/P$ ).

On connaît plusieurs exemples d'espèces dans lesquelles une stratégie de type "Bourgeois" est fixée. C'est le cas chez plusieurs Primates, les "ressources" étant dans ce cas les femelles (Bachmann & Kummer 1980). Un exemple très démonstratif est celui d'un papillon, *Pararge aegeria*. Davies (1978) a montré que chez cette espèce de sous-bois, l'appropriement d'un cône de lumière doit apporter un gain important de valeur sélective pour les mâles, car il attire les femelles vierges. Davies a pu montrer que lorsqu'un papillon est arrivé le premier dans un cône, les papillons mâles éventuels qui s'approchent du cône sont pourchassés très rapidement, et les papillons étrangers n'insistent pas. Si on met en place une expérimentation telle que deux papillons mâles pensent posséder le cône (en capturant le premier arrivé et en le cachant jusqu'à l'arrivée d'un second - qui croit alors être arrivé le premier-), la chasse à l'autre papillon dure très longtemps, car chacun des deux s'estime propriétaire.



b. Evolution du sex-ratio (Hamilton 1967, 1980)

On appelle sex-ratio d'une descendance la proportion de mâles (nombre de mâles, relativement au nombre total de descendants), produits par une femelle. Le sex-ratio optimal d'une population serait d'être constituée de beaucoup de femelles et de quelques mâles, en nombre juste suffisant pour féconder les femelles.

Cette stratégie est de toute évidence instable, car tout génotype mutant produisant dans sa descendance plus de mâles que les autres sera favorisé, puisque les descendants mâles transmettent plus leurs gènes que les descendants femelles. En effet, chaque mâle pouvant féconder plusieurs femelles, une information génétique contenue dans un mâle se transmettra plus que si elle se trouvait dans une femelle.

Soit  $X^*$  le sex-ratio moyen par descendance dans la population ( $X^*$  mâles et  $(1-X^*)$  femelles par descendance, à un facteur multiplicatif près), qu'on suppose de taille infinie. Le sex-ratio moyen de la population vaut également  $X^*$ . Soit  $X$  le sex-ratio de la descendance d'une femelle déviante. Il y a  $(1-X^*)$  femelles à féconder par mâle dans la population, et chacun des descendants mâles de la femelle déviante est en compétition avec  $X^*$  mâles pour féconder ces femelles. On suppose qu'il suffit de quelques mâles pour féconder toutes les femelles, si bien que la reproduction de chaque descendant femelle de la femelle déviante est indépendante du sex-ratio. Le nombre de petits-enfants,  $W(X, X^*)$  de la femelle déviante vaut (à un facteur multiplicatif près):

$$W(X, X^*) = (1-X^*) \cdot X/X^* + (1-X)$$

Afin de calculer la valeur de  $X^*$  qui maximise  $W(X, X^*)$  au point  $X=X^*$ , on calcule la dérivée de  $W(X, X^*)$  par rapport à  $X$ :

$$dW(X, X^*)/dX = (1-X^*)/X^* - 1$$

Cette dérivée s'annule pour tout  $X$ , dès que  $X^*=1/2$ . Cette stratégie est une ESS, car (condition (2)):

$$\begin{aligned} d(W(1/2, X)/W(X, X))/dX &= d((1/4X(1-X))/dX \\ &= -(1-2X)/(4 \cdot (X(1-X))^2) \end{aligned}$$

cette dérivée s'annule bien en  $X=1/2$ , et ce point représente un minimum.

Ainsi, dans une population panmictique de taille infinie, l'ESS du sex-ratio est de produire moitié de mâles, moitié de femelles. Cette stratégie est la seule qui permette l'égalité des valeurs sélectives des mâles et des femelles. La valeur sélective totale d'une population ayant cette stratégie est inférieure à celle d'une population à l'optimum, mais c'est celle qui sera fixée.

Cependant, dans le cas des populations structurées de telle sorte que les croisements se font entre apparentés (Hamilton 1967, 1980, Taylor & Bulmer 1980, Bulmer 1986), il est possible de rapprocher de l'optimum, comme on va le voir ci-après.

Dans une population infinie, il peut arriver que la reproduction se fasse dans des unités de petite taille. Par exemple, quelques femelles non apparentées (issues de la population dans son ensemble) arrivent et pondent des oeufs dans le site (une larve d'insecte pour un parasitoïde, une figue pour un hyménoptère agaonide pollinisateur...). Dans ce site, les descendants mâles issus des oeufs fécondent les descendants femelles présents, lesquelles quittent ensuite le site à la recherche d'autres sites de ponte. La stratégie évolutivement stable du sex-ratio de la descendance doit être encore cherchée à l'échelle de l'ensemble, mais cette fois la stratégie déviante  $x$  influe sur son environnement local.

Considérons une sous-unité de reproduction fondée par un nombre fini  $N$  de femelles ayant adopté la stratégie  $X^*$ ; on suppose que le nombre descendants par femelle est très grand. Le nombre de petits-enfants d'une femelle déviante ayant adopté la stratégie  $X$  est la somme du nombre d'enfants de ses fils et de ses filles, respectivement:

$$W(X, X^*) = \frac{X}{X + (N-1)X^*} [(N-1)(1-X^*) + (1-X)] + (1-X),$$

$$= 1 - 2X + NX/(X + (N-1)X^*)$$

dont la dérivée par rapport à  $X$  vaut:

$$dW(X, X^*)/dX = -2 + N(N-1)X^*/(X + (N-1)X^*)^2.$$

Lorsque  $X=X^*$ , cette dérivée vaut  $-2 + (N-1)/NX^*$  et s'annule pour

$$X = X^* = (N-1)/2N.$$

On retrouve le fait que lorsque  $N$  tend vers l'infini,  $X^*$  tend vers  $1/2$ . Si  $N$  est de taille finie,  $X^*$  est inférieur à  $1/2$ : la taille finie de l'unité de reproduction diminue la proportion de mâles que doivent produire les femelles dans leur descendance. Ceci se comprend en considérant la notion de valeur sélective "inclusive" (= apportée par les apparentés): plus le nombre  $N$  de fondatrices est petit, plus les descendants femelles d'une fondatrice donnée ont une probabilité élevée d'être fécondés par leurs frères, qui leur seront apparentés, et transmettront donc aussi une partie des gènes de la fondatrice considérée. En particulier, lorsque  $N$  tend vers 1,  $X^*$  tend vers 0 (le nombre de mâles peut alors devenir limitant).

Notons ici que, bien que l'ESS soit une stratégie mixte ( $X^*=(N-1)/2N$ ), le théorème de Bishop-Cannings ne s'applique pas lorsque  $N$  est de taille finie: on n'a pas l'égalité des valeurs  $W(X, X^*)$  et  $W(X^*, X^*)$  pour tout stratégie rare déviante  $X$ . Ceci provient du fait qu'une stratégie déviante  $X$ , même rare, représente au minimum une fraction  $1/N$  de la sous-unité de reproduction, et qu'on ne peut plus négliger son action sur la valeur des autres stratégies et sur sa propre valeur. On est dans un cas de "LMC" ("local mate competition"), ou compétition locale pour l'accouplement, dans lequel, du fait de l'interaction entre apparentés, les règles du jeu se trouvent modifiées.

## CONCLUSION

Le processus de sélection naturelle a conduit l'**information génétique** à produire des organismes qui **la** reproduisent; cette information génétique (génotype) détermine alors l'ensemble des potentialités (phénotypes) d'un organisme donné, dans l'ensemble des milieux possibles. Cet ensemble de potentialités est fixé a priori, on peut donc, par analogie avec le langage de la théorie des jeux (Von Neumann & Morgenstern, 1953, p. 44), parler de **stratégie** (ensemble de règles, ou "décisions", fixées a priori par le joueur).

Il ne faut pas confondre cette stratégie avec l'ensemble des règles du jeu lui-même, ces dernières correspondant aux contraintes "externes" du système (contraintes du système génétique, du milieu, ...). Dans ce jeu, le gain est le nombre de copies de l'information génétique, c'est ce qu'on appelle la valeur sélective. La **stratégie optimale d'un génotype est la stratégie qui maximise son gain** (pour un ensemble de règles donné), **c'est-à-dire sa valeur sélective** (définie dans un environnement donné). Contrairement à ce qui se passe dans la plupart des jeux, les règles de celui-ci évoluent en même temps que les stratégies. Cependant, on les considère généralement fixées.

De la même façon que dans un jeu, il n'existe pas toujours de stratégie optimale en soi: la stratégie sélectionnée dépend en général de la stratégie adoptée par les autres joueurs (ce qui correspond souvent à un cas de sélection fréquence-dépendante). Il peut alors exister une **stratégie évolutivement stable (ESS)** (Maynard Smith, 1982), c'est-à-dire une stratégie telle que, si tous les individus d'une population l'adoptent, aucun mutant rare ayant une stratégie différente ne peut envahir la population sous l'effet de la sélection. La stratégie doit donc se définir dans le cadre de la population, puisque la stratégie optimale (au sens de celle qui est sélectionnée) de chaque individu dépend du reste de la population.

Maynard Smith (1982) distingue le concept d'ESS de celui d'une population dans un "**état évolutivement stable**". L'état évolutivement stable peut être obtenu lorsque la population est constituée de façon stable d'une ou de plusieurs stratégies (plusieurs génotypes). **Chaque stratégie peut elle-même être pure** (un seul phénotype par génotype, quelles que soient les conditions) **ou mixte** (deux ou plusieurs phénotypes produits par le même génotype, selon le milieu ou selon une certaine loi de probabilité).

**Dans le cas où il n'y a qu'une seule stratégie stable (donc un seul génotype) celle-ci est une stratégie évolutivement stable (ESS).**

Par exemple, l'ESS pourrait être d'avoir le phénotype 1 avec une probabilité  $P$ , et le phénotype 2 avec une probabilité  $1-P$ . On parle alors d'ESS mixte. Il est possible qu'une population constituée de  $P$  individus toujours 1 et  $1-P$  individus toujours 2 soit dans un état polymorphe évolutivement stable. Mais les deux situations (stratégie mixte et mélange de stratégies pures) ne sont pas toujours équivalentes.

Les modèles développés ici ne mettent en jeu que des phénotypes. On suppose que l'hérédité est mendélienne et qu'il n'y a pas de contraintes sur le déterminisme génétique (pas de superdominance, pas de distorsion de ségrégation à la méiose, gènes nucléaires et non cytoplasmiques). Dans ces conditions, ces modèles sont très robustes vis-à-vis du déterminisme génétique des caractères impliqués (nombre de gènes, dominance, épistasie...). Ils permettent de déterminer les stratégies évolutivement stables, étant donné un ensemble de contraintes génétiques (composition de la population) et physiologiques (courbes de

compensation entre caractères). Ces contraintes "internes" déterminent quelles sont les stratégies possibles. Ces stratégies peuvent être mixtes (plusieurs phénotypes par génotype), ou pures (un seul phénotype par génotype), ou être constituées d'un mélange de stratégies (plusieurs génotypes). Ces modèles constituent donc un outil très puissant pour comprendre l'évolution (ils proposent une mesure de la valeur sélective), et ont des applications pratiques dans d'autres domaines.

## REFERENCES

- BACHMANN, C. & KUMMER, H. (1980). Male assessment of female choice in hamadryas baboons. *Behav. ecol. Sociobiol.* 6, 315-321.
- BISHOP, D.T. & CANNINGS, C. (1978). A generalised war of attrition. *J. theor. Biol.* 70, 85-124.
- BULMER, M. (1986). Sex-ratio in geographically structured populations. *Trends Ecol. Evol.*, 1, 35-38.
- HAMILTON, W.D. (1967). Extraordinary sex-ratios. *Science*, 156, 477-188.
- HAMILTON, W.D. (1980). On the evolution of sex. *Oikos*, 35, 282- 290.
- HAMILTON, W.D. & MAY, R.M. (1977). Dispersal in stable habitats. *Nature*, 269, 578-581.
- LEWONTIN, R.C. (1961). Evolution and the theory of games. *J. Theor. Biol.*, 1, 382-403.
- MAYNARD SMITH, J. (1982). *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge.p.
- MAYNARD SMITH, J., PRICE, G.R. (1973). The logic of animal conflict. *Nature*, 246, 15-18.
- TAYLOR, P.D. & BULMER, M.G. (1980). Local mate competition and the sex ratio. *J. Theor. Biol.*, 86, 409-419.
- Von NEUMANN, J. & MORGENSTERN, O. (1953). *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press, Princeton.