

Biologie Mathématique et Modélisation

Introduction à la théorie des jeux

Sandrine CHARLES - scharles@biomserv.univ-lyon1.fr

Table des matières

1	Introduction	3
1.1	Le jeu Faucon/Colombe	7
1.2	La notion d'ESS	8
1.3	La notion de gain	10
2	Formalisation par les systèmes dynamiques	13
2.1	Les équations du réplicateur	13
2.2	Retour sur le jeu Faucon/Colombe : cas où $T = 0$	15
2.3	Le jeu Faucon/Colombe : cas où $T \neq 0$	16
2.4	Définition d'une ESS	16
3	Le dilemme du prisonnier	18
3.1	Introduction	18
3.2	Formalisation	18
3.3	Les équations du réplicateur	19

4	Le jeu Roc-Ciseau-Papier	20
4.1	Les équations du réplicateur	21
4.1.1	Les points d'équilibre	22
4.1.2	Etude de la stabilité locale	22
4.1.3	Existence de centres autour de $(1/3, 1/3)$	23
4.2	Portrait de phase	25
4.3	Les effets d'une perturbation	26
5	Des exemples célèbres	29
5.1	Le jeu Faucon-Colombe-Retaliator	29
5.1.1	Hypothèse 1	30
5.1.2	Hypothèse 2	33
5.2	La guerre des sexes	34
5.2.1	Guerre des sexes chez une fourmi	34
5.2.2	Chez l'Homme	34
5.2.3	Modélisation de la guerre des sexes	35
5.2.4	Retour au cas général	36
5.2.5	Les équations du réplicateur	37
5.3	Le modèle de Lotka-Volterra	42
6	Un dernier exemple	44
7	Annexe	45
	Bibliographie	46



FIGURE 1 – John von Neumann

1 Introduction

La théorie des jeux, sous sa forme actuelle, a été fondée en 1944 par Von Neumann¹ et Morgenstern² dans le but de modéliser le fonctionnement de certains systèmes économiques. Cette théorie suppose l'existence : (i) de règles régissant un jeu, (ii) 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.

Un des buts de la théorie des jeux est créer des modèles mathématiques simples qui synthétisent tous les éléments essentiels à la description des interactions. Les solutions

1. John von Neumann (né János Lajos Neumann) (28 décembre 1903, 8 février 1957) est le père de la théorie des jeux ; il a publié *Theory of games and economic behavior* avec Oskar Morgenstern en 1944. Von Neumann a conçu l'architecture de von Neumann utilisée dans tous les ordinateurs modernes et a étudié les automates cellulaires afin de construire les premiers exemples d'automates auto-reproductibles (cf le jeu de la vie).

2. Oskar Morgenstern (Görlitz 1902, Princeton 1977), mathématicien et économiste américain d'origine allemande. il est, avec John von Neumann, le fondateur de la théorie des jeux.

de ces modèles permettent de décrire les issues possibles d'un jeu. Ces modèles visent à terme à mieux comprendre les phénomènes sociaux ou biologiques sous-jacents.

Voici quelques exemples auxquels s'est intéressée la théorie des jeux :

Économie Le marchandage entre acheteur et vendeur.

Science Politique et Relations Internationales La compétition électorale entre les candidats à la présidentielle.

Droit La compétition entre le défendeur et la partie adverse

Biologie Le rapport entre la longueur de la trompe d'une abeille et la longueur du pistil d'une fleur.

L'entité de base de la théorie des jeux est donc le *joueur*. Un joueur peut être interprété comme un individu seul ou un groupe d'individus prenant une décision (adoptant une stratégie, adoptant un comportement). Une fois l'ensemble des joueurs défini, on peut distinguer deux types de modèles :

- Les jeux *non coopératifs*, dont les éléments de base sont les actions des joueurs individuels. Ils modélisent les interactions dans lesquelles les joueurs sont libres de choisir leurs actions, et dans lesquelles un joueur rationnel va chercher à maximiser son propre bien-être. Ce sont donc des modèles de situations d'interaction entre joueurs libres dans leurs choix et poursuivant des objectifs propres et indépendants.
- Les jeux *coopératifs*, basés sur les actions conjointes d'un groupe de joueurs.

Mais on peut également distinguer :

- Le jeu *simultané*, modèle d'une situation dans laquelle chaque joueur choisit son plan d'action complet une fois pour toutes au début du jeu. Les choix de tous les joueurs sont donc simultanés. Ainsi, au moment de faire son choix, le joueur n'est pas informé des choix des autres.
- Le jeu *séquentiel*, qui spécifie le déroulement exact du jeu ; chaque joueur considère son plan d'action non seulement au début du jeu mais aussi chaque fois qu'il doit

effectivement prendre une décision pendant le déroulement du jeu.

En général, on représente les jeux simultanés sous forme d'un tableau, qu'on appelle la *forme normale* du jeu. Les jeux séquentiels sont en général représentés par un arbre du jeu, la *forme extensive*, qui permet une représentation très riche de toute l'information sur le déroulement du jeu.

Dans ce cours, on s'intéressera plus particulièrement aux jeux non coopératifs simultanés.



FIGURE 2 – John Nash

En 1951, John Nash³, introduit une nouvelle propriété d'équilibre pour les jeux non coopératifs. Ainsi, si aucun joueur n'a intérêt à changer individuellement sa stratégie en connaissant les stratégies choisies par les autres joueurs, alors le vecteur des stratégies est appelé un ***équilibre de Nash***. Autrement dit, l'équilibre de Nash prévoit la stabilité d'une

3. John Forbes Nash Jr (né le 13 juin 1928) est un mathématicien qui a travaillé sur la théorie des jeux et la géométrie différentielle. À l'aube d'une carrière mathématique prometteuse, John Nash a commencé à souffrir de schizophrénie paranoïaque. Il a appris à vivre avec cette maladie seulement vingt-cinq ans plus tard. Son mémoire de thèse, soutenu en 1950, sur *Les jeux non coopératifs* détaillait déjà la définition et les propriétés de ce qui allait par la suite s'appeler **l'équilibre de Nash** et lui valoir, quarante-quatre années plus tard, le prix Nobel d'économie.

interaction vis-à-vis des déviations possibles par rapport aux stratégies individuelles. Un équilibre de Nash est donc un état stable dont aucun joueur n'a intérêt à dévier, même sachant les stratégies jouées par les autres joueurs.

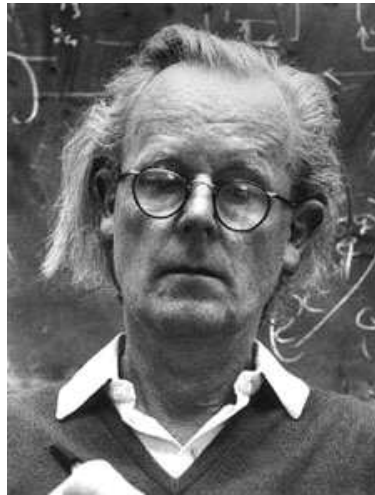


FIGURE 3 – John Maynard Smith

C'est John Maynard Smith⁴ dans un article daté de 1974, qui, le premier, introduit le concept de théorie des jeux en biologie, plus précisément en biologie évolutive⁵. J. Maynard Smith partait de l'observation de nombreux animaux, comme par exemple les crabes violonistes qui se battent pour un terrier, et pour lesquels la majorité des rencontres s'achèvent sans blessures alors qu'ils ont la capacité de se tuer. Quelle peut être la valeur

4. John Maynard Smith (6 janvier 1920, 19 avril 2004) est un biologiste de l'évolution et un généticien britannique. Pendant la Seconde Guerre mondiale, Maynard Smith est ingénieur en aéronautique. Il s'intéresse par la suite à la génétique. En 1958, il publie *The Theory Of Evolution*. Maynard Smith poursuit ses recherches en théorie des jeux et en évolution durant les années 70. Lauréat de la Royal Medal en 1997, il développe une théorie mathématique pour décrire les évolutions des êtres sur le plan sexuel et comment la reproduction interagit avec l'évolution. Ses recherches sont condensées dans *The Evolution of Sex*. En 2003, il publie son dernier ouvrage *Animals Signals* (avec David Harper) consacré à la communication entre les êtres vivants. John Maynard Smith est mort d'un cancer du poumon en 2004.

5. Maynard Smith, J. (1974) The theory of games and the evolution of animal conflicts. *J. Theor. Biol.* 47 : 209-21.

sélective de ces comportements de simulation ? Est-ce que les animaux ne joueraient pas ? Le biologiste anglais eût l'idée de poser le problème en utilisant la théorie des jeux ; c'est ainsi que naquit le Jeu Faucon/Colombe.

On doit également à J. Maynard Smith le concept d'ESS, ou Stratégie Evolutivement Stable⁶.

1.1 Le jeu Faucon/Colombe

Ce jeu permet de rechercher la stratégie optimale dans une situation de compétition. J. Maynard Smith considère qu'il n'y a que deux stratégies de jeux parmi les animaux en compétition :

- La stratégie F "*Faucon*" (méchant, *Hawk* en anglais) qui consiste à se battre jusqu'au bout, c'est-à-dire la victoire ou la mort (éventuellement une blessure grave invalidante)
- la stratégie C "*Colombe*" (gentil, *Dove* en anglais) qui limite les risques et s'échappe avant une blessure.

On s'intéresse donc à la dynamique de populations animales constituées d'une certaine proportion de F et d'une certaine proportion de C . Pour cela, on définit plusieurs paramètres :

- Le gain $G > 0$ correspond à ce qui est gagné lors d'un combat.
- Le coût $C > 0$ dû aux blessures lors des combats.
- Les pertes de temps $T > 0$; par exemple lorsque deux individus jouant la stratégie colombe se rencontrent, ils vont chercher à s'intimider mutuellement.

$$G, C, T \in \mathbb{R}.$$

On définit ensuite la matrice des gains qui va permettre de décrire, pour chaque interaction entre F et C , l'espérance de gain des individus à l'issue d'une rencontre.

6. Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge. Maynard Smith, J., Price, G.R. (1973). The logic of animal conflict. *Nature*, 246, 15-18.

Soit $\mathbf{A} = [a_{ij}]_{i,j \in [1,\omega]}$, avec ω le nombre total de stratégies (ici $\omega = 2$). Le terme a_{ij} donne l'espérance de gain d'un individu adoptant la stratégie i et jouant contre un individu adoptant la stratégie j .

Supposons ici que la stratégie 1 correspond au Faucon et la stratégie 2 à la Colombe :

- $a_{11} = a(F, F) = G/2 - C/2$: le gain total d'une victoire est gagné soit par l'un soit par l'autre (on divise par 2), et le coût est également partagé.
- $a_{12} = a(F, C) = G$: le faucon l'emporte toujours sur la colombe et sans combat.
- $a_{21} = a(C, F) = 0$: la colombe perd systématiquement face au faucon
- $a_{22} = a(C, C) = G/2 - T/2$: l'une des deux colombes gagne, sans combattre, mais toutes les deux auront perdu du temps à essayer de gagner.

Finalement, on a :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \frac{G-C}{2} & G \\ 0 & \frac{G-T}{2} \end{pmatrix}$$

Le paramètre T est souvent pris égal à 0.

Dans ce jeu Faucon/Colombe, on pourrait penser que les méchants triomphent toujours, mais une population constituée uniquement de faucons n'est pas nécessairement viable, car l'espérance moyenne de gain (F, F) peut être négative (si $G < C$). De fait, seule une stratégie mixte est stable d'un point de vue évolutif : on parle d'ESS.

1.2 La notion d'ESS

L'idée consiste à dire qu'une population est stable d'un point de vue évolutif, si elle est à l'abri d'une invasion par des minorités. Ainsi, une stratégie est évolutivement stable s'il n'y a aucune stratégie mutante qui donne une meilleure fitness (au sens de Darwin) aux individus qui l'adoptent.

Définition 1.1. Soit W_A la fitness darwinienne. Elle est définie comme le produit $V_A f_A$, avec V_A la probabilité pour un porteur de l'allèle A de survivre jusqu'à l'âge adulte, et f_A le nombre moyen de descendants de chaque survivant. On appelle aussi f_A la fitness

absolue.

Si l'on revient au jeu Faucon/Colombe, on cherche donc à montrer l'existence d'une ESS. Pour cela, nous allons mettre en évidence la possibilité d'existence d'une stratégie mixte.

Définition 1.2. Une *stratégie pure* d'un joueur i est un plan d'actions qui prescrit une action de ce joueur chaque fois qu'il est susceptible de jouer. On note S_i l'ensemble des stratégies pures du joueur i et par $s_i \in S_i$ une stratégie pure de ce joueur.

Définition 1.3. Une *stratégie mixte* d'un joueur i est une mesure de probabilité p_i définie sur S_i . On note P_i l'ensemble des stratégies mixtes du joueur i . $p_i \in P_i$ correspond à une stratégie mixte du joueur i .

Considérons une population composée d'une proportion $x(t)$ d'individus jouant la stratégie F et d'une proportion $y(t) = 1 - x(t)$ d'individus jouant la stratégie C . Nous allons nous intéresser à l'évolution au cours du temps de la dynamique de cette population et plus particulièrement au devenir des proportions $x(t)$ et $y(t)$.

Recherchons d'abord les gains moyens des individus selon leur stratégie :

– Pour un individu jouant F :

$$S(F) = xa(F, F) + ya(F, C)$$

$$S(F) = x\left(\frac{G-C}{2}\right) + yG$$

– Pour un individu jouant C :

$$S(C) = xa(C, F) + ya(C, C)$$

$$S(C) = x \times 0 + y\left(\frac{G-T}{2}\right)$$

Si $S(F) > S(C)$ alors il vaut mieux être F car le gain est plus élevé, et vive versa. Il y aura donc équilibre si $S(F) = S(C)$. En prenant comme variable x , on cherche la valeur de x telle que $S(F) = S(C)$:

$$\begin{aligned} x\left(\frac{G-C}{2}\right) + yG &= y\left(\frac{G-T}{2}\right) \\ x\left(\frac{G-C}{2}\right) + (1-x)G &= (1-x)\left(\frac{G-T}{2}\right) \\ \frac{G}{2}x - \frac{C}{2}x + G - Gx &= \frac{G}{2} - \frac{C}{2} - \frac{G}{2}x + \frac{T}{2}x \\ x\left(\frac{C+T}{2}\right) &= \frac{G+T}{2} \\ x^* &= \frac{G+T}{C+T} \end{aligned}$$

On obtient alors $y^* = 1 - x^* = \frac{C-G}{C+T}$. Reste encore à vérifier que $0 < x < 1$ puisque l'on travaille avec des proportions. Sachant que $G, C, T > 0$ on a immédiatement $x > 0$. Par contre :

$$x < 1 \Rightarrow G + T < C + T \Rightarrow G < C$$

Nous avons donc montrer, sous la condition $G < C$, qu'il existe un équilibre, *i.e.*, une stratégie mixte x^* . Par contre on ne sait rien de la stabilité de cet équilibre.

Si $G \geq C$ que se passe-t-il ?

Si $G \geq C$, alors $G + T \geq C + T$, donc $x^* \geq 1$. Or x étant une proportion, il ne peut être supérieur à 1, donc $x^* = 1$ et par conséquent $y^* = 0$. L'équilibre devient un stratégie pure : tous les individus sont "F".

Comment aborder cette même question sous un angle plus général qui permettrait notamment d'étudier la stabilité du point d'équilibre ?

1.3 La notion de gain

Définition 1.4. Soient N stratégies pures dénotées $s_1, s_2, \dots, s_N$ associées aux probabilités $p_1, p_2, \dots, p_N$. On a $\forall i, p_i \geq 0$ et $\sum_{i=1}^N p_i = 1$.

Une **stratégie mixte** est un point p dans le **simplex** :

$$\mathcal{S}_N = \{p = (p_1, \dots, p_N) \in \mathbb{R}^N : p_i \geq 0, \sum_{i=1}^N p_i = 1\}$$

- Les coins du simplex sont les vecteurs unité $\vec{e}_i$ dont la i^e coordonnée est égale à 1, les autres nulles.
- L'intérieur du simplex est une stratégie *complètement* mixte telle que $\forall i, p_i > 0$.

Définition 1.5. Un jeu sous forme normale est caractérisé par une **matrice de gain** $\mathbf{A} = [a_{ij}]$ de dimension $N \times N$, a_{ij} étant le gain d'un joueur utilisant la stratégie S_i contre un joueur utilisant la stratégie S_j .

Dans le cas où $N = 2$, on a :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$$

Soit $P = (x, 1-x)^T$, le "*vecteur population*", dont les coordonnées sont les proportions respectives de chacune des stratégies. Les vecteurs $(1, 0)$ et $(0, 1)$ représentent respectivement un individu adoptant la stratégie pure 1, et un individu adoptant la stratégie pure 2. On définit alors deux types de gain :

- Δ_i le gain moyen de la stratégie i :

$$\Delta_1 = \begin{pmatrix} 1 & 0 \end{pmatrix} \mathbf{A} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix}$$

$$\Delta_2 = \begin{pmatrix} 0 & 1 \end{pmatrix} \mathbf{A} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix}$$

- Δ le gain moyen dans la population :

$$\Delta = \begin{pmatrix} x & 1-x \end{pmatrix} \mathbf{A} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix}$$

Revenons au jeu Faucon/Colombe.

Quel est le lien entre $S(F), S(C), \Delta_i, \Delta$?

On a d'abord :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{FF} & a_{FC} \\ a_{CF} & a_{CC} \end{pmatrix}$$

Ensuite, on se rappelle que :

$$S(F) = xa_{FF} + (1-x)a_{FC}$$

$$S(C) = xa_{CF} + (1-x)a_{CC}$$

On calcule ensuite :

$$\begin{aligned} \mathbf{A} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} &= \begin{pmatrix} a_{FF} & a_{FC} \\ a_{CF} & a_{CC} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} \\ \mathbf{A} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} &= \begin{pmatrix} xa_{FF} + (1-x)a_{FC} \\ xa_{CF} + (1-x)a_{CC} \end{pmatrix} \\ \mathbf{A} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} &= \begin{pmatrix} S(F) \\ S(C) \end{pmatrix} \end{aligned}$$

Donc :

$$\begin{aligned} \begin{pmatrix} 1 & 0 \end{pmatrix} \mathbf{A} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} &= S(F) = \Delta_F \\ \begin{pmatrix} 0 & 1 \end{pmatrix} \mathbf{A} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} &= S(C) = \Delta_C \end{aligned}$$

Par ailleurs, Δ étant le gain moyen d'un individu de la population, qu'il joue F ou C , on peut écrire :

$$\Delta = x\Delta_F + (1-x)\Delta_C$$

Soit :

$$\begin{aligned} \Delta &= \begin{pmatrix} x & 1-x \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \Delta_F \\ \Delta_C \end{pmatrix} \\ \Delta &= \begin{pmatrix} x & 1-x \end{pmatrix} \mathbf{A} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} \end{aligned}$$

D'un point de vue pratique, on retiendra :

$$\mathbf{A} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \Delta_1 \\ \Delta_2 \end{pmatrix}$$

$$\Delta = \begin{pmatrix} x & 1-x \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \Delta_1 \\ \Delta_2 \end{pmatrix}$$

2 Formalisation par les systèmes dynamiques

2.1 Les équations du réplicateur



FIGURE 4 – Karl Sigmund

C'est à Joseph Hofbauer et Karl Sigmund⁷ que l'on doit le concept d'équations du réplicateur. Même si elles furent introduites par Taylor et Jonker (1978)⁸, c'est Schuster et Sigmund qui inventent ce terme (1973)⁹.

7. HOFBAUER, J. et SIGMUND, K. (1998). *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge : Cambridge University Press. 323p.

J. Hofbauer (né en 1956) : <http://homepage.univie.ac.at/Josef.Hofbauer/>.

K. Sigmund (né en 1945) : <http://homepage.univie.ac.at/Karl.Sigmund/>.

8. Taylor P. D., Jonker L. Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Mathematical Biosciences*, 40 :145-156, 1978.

9. Schuster, P.; Sigmund, K. Replicator dynamics. *J Theor Biol* 1983, 100, 533-538.

La notion de stabilité évolutive, qui est celle qui nous intéresse, repose en fait sur la notion de dynamique implicite que l'on peut modéliser sur le simplexe $\mathcal{S}_N$.

Plaçons-nous dans le cas général d'une population constituée de N stratégies S_i en proportion x_i . Soit f_i la fitness de la stratégie S_i : elle dépend de l'état de la population que l'on peut noter $X(t)$. Si la population est grande et que les générations sont chevauchantes, alors on peut supposer que $X(t)$ évolue dans le simplexe $\mathcal{S}_N$ comme une fonction différentielle de t .

La quantité $\dot{x}_i/x_i$ pour S_i est une mesure de son succès évolutif puisque ce rapport représente le taux d'accroissement relatif de la proportion x_i . Selon un raisonnement darwiniste, on peut écrire que :

$$\frac{\dot{x}_i}{x_i} = \text{fitness de } S_i - \text{fitness moyenne}$$

Ce qui conduit à :

$$\dot{x}_i = x_i(f_i(X) - \bar{f}(X)) \quad \forall i = 1, N$$

On appelle ces équations *les équations du répliqueur*. Reste maintenant à définir la fonction f qui dans le cas linéaire s'écrit sous la forme :

$$f_i(X) = (\mathbf{A}X)_i$$

avec $(\mathbf{A}X)_i$ la i^e ligne de la matrice $\mathbf{A}X$. Ainsi :

$$\bar{f}(X) = X^T \mathbf{A}X$$

D'où :

$$\dot{x}_i = x_i((\mathbf{A}X)_i - X^T \mathbf{A}X)$$

Ce qui revient finalement à écrire, dans le cas d'un jeu à deux stratégies :

$$\dot{x} = x(\Delta_1 - \Delta)$$

avec toujours la relation $y = 1 - x$. Ainsi :

- Si $\Delta_1 > \Delta$, alors $\dot{x} > 0$, *i.e.*, que les individus ont intérêt à jouer la stratégie 1, puisque $x(t)$ est croissante.
- Si $\Delta_1 < \Delta$, alors $\dot{x} < 0$, et les individus auront intérêt à jouer la stratégie 2.
- Enfin, si $\Delta_1 = \Delta$, alors $\dot{x} = 0$, on est à l'équilibre.

On se retrouve avec deux équations différentielles ordinaires couplées :

$$\begin{cases} \dot{x} = x(\Delta_1 - \Delta) \\ \dot{y} = y(\Delta_2 - \Delta) \end{cases}$$

mais qui ne forment en fait qu'une seule équation puisque $\dot{y} = -\dot{x}$.

2.2 Retour sur le jeu Faucon/Colombe : cas où $T = 0$

Ecrivons les équations du réplicateur :

$$\dot{x} = x(\Delta_F - \Delta)$$

$$\Delta_F = \begin{pmatrix} 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{G-C}{2} & G \\ 0 & \frac{G}{2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix}$$

$$\Delta_F = \begin{pmatrix} 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x\frac{G-C}{2} + G(1-x) \\ (1-x)\frac{G}{2} \end{pmatrix} = \frac{G-C}{2}x + G(1-x)$$

$$\Delta = \begin{pmatrix} x & 1-x \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x\frac{G-C}{2} + G(1-x) \\ (1-x)\frac{G}{2} \end{pmatrix}$$

$$\Delta = \frac{G-C}{2}x^2 + Gx(1-x) + \frac{G}{2}(1-x)^2$$

Après quelques lignes de calculs on arrive à :

$$\Delta_F - \Delta = \frac{1}{2}(1-x)(G-Cx)$$

Soit :

$$\dot{x} = \frac{x}{2}(1-x)(G-Cx)$$

On a ramené le problème à la résolution d'une équation différentielle ordinaire d'ordre 1.

- Recherche des points d'équilibre.

$$\dot{x} = 0 \Leftrightarrow x_1^* = 0 \quad x_2^* = 1 \quad x_3^* = \frac{G}{C}$$

- Etude de la stabilité lorsque $G < C$. Le terme $\frac{x}{2}(1-x)$ est > 0 pour $x \in]0, 1[$. Ainsi, puisque $G < C$, alors $\dot{x} > 0$ pour $x < \frac{G}{C}$.

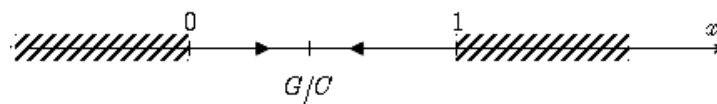


FIGURE 5 – Portrait de phase du jeu Faucon/Colombe lorsque $G < C$.

- Etude de la stabilité lorsque $G \geq C$. Le terme $\frac{x}{2}(1-x)$ est > 0 pour $x \in]0, 1[$. Par contre, comme $\frac{G}{C} > 1$, $\dot{x}$ reste > 0 sur tout l'intervalle $[0, 1]$.

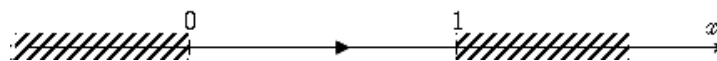


FIGURE 6 – Portrait de phase du jeu Faucon/Colombe lorsque $G > C$.

2.3 Le jeu Faucon/Colombe : cas où $T \neq 0$

A faire à la maison...

2.4 Définition d'une ESS

On rappelle que p est une stratégie dans le simplexe :

$$\mathcal{S}_N = \{p = (p_1, \dots, p_N) \in \mathbb{R}^N : p_i \geq 0, \sum_{i=1}^N p_i = 1\}$$

Soit $\mathbf{A} = (a_{ij})$ la matrice de gain d'un jeu donné. Alors, la quantité $(\mathbf{A}p)_i$ représente le gain moyen de la stratégie i .

De manière générale, le gain d'une stratégie q contre une stratégie p sera égal à $p^T \mathbf{A}q$.

On sait par ailleurs que tout jeu sous forme normale admet au moins un équilibre de Nash.

Définition 2.1. Une stratégie p^* est un **équilibre de Nash** si et seulement si :

$$p^T \mathbf{A} p^* \leq p^{*T} \mathbf{A} p^*$$

On dira que c'est un équilibre de Nash **strict** si et seulement si :

$$p^T \mathbf{A} p^* < p^{*T} \mathbf{A} p^*$$

Ce qui revient à écrire qu'une stratégie j est un **équilibre de Nash strict** ssi :

$$\forall i = 1, N \quad a_{ij} < a_{jj}$$

Autrement dit, la stratégie j fait mieux contre elle-même que contre n'importe quelle autre stratégie ; la stratégie j ne peut pas être envahie par une autre stratégie.

Pour dire qu'une stratégie est une ESS, il faut rajouter à la condition de l'équilibre de Nash strict, une condition d'équilibre.

Définition 2.2. Une stratégie p^* est une **ESS** si et seulement si c'est un équilibre de Nash strict et si :

$$p^{*T} \mathbf{A} p > p^T \mathbf{A} p$$

Ceci revient à dire qu'une stratégie j est une **ESS** si et seulement si c'est un équilibre de Nash strict et si :

$$\forall i = 1, N \quad a_{ji} > a_{ii}$$

Autrement dit, la stratégie j envahit toutes les autres.

Retour sur le jeu Faucon/Colombe.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \frac{G-C}{2} & G \\ 0 & \frac{G}{2} \end{pmatrix}$$

Question : F est-elle une ESS ?

1. $a_{FF} = \frac{G-C}{2}$ et $a_{CF} = 0$. Donc F est un équilibre de Nash strict ssi $\frac{G-C}{2} > 0$, autrement dit ssi $G > C$.
2. $a_{FC} = G > a_{CC} = \frac{G}{2}$, donc si $G > C$ la stratégie pure F est une ESS.

3 Le dilemme du prisonnier

3.1 Introduction



Deux individus (Calvin et Hobbes) sont arrêtés par la police suite à un vol à main armée et sont enfermés dans deux cellules séparées sans possibilité de communication. Chaque individu est interrogé séparément et il a le choix entre nier avoir commis le vol (stratégie N) ou dénoncer son complice comme seul responsable (stratégie D). Nous avons donc un jeu *non-coopératif* avec $n = 2$ joueurs (Calvin et Hobbes).

Les gains des individus (connus par eux, comme les autres éléments du jeu) représentent leur situation, qui résulte des années de prison auxquelles ils sont condamnés en fonction de leur déposition ; ils sont par ailleurs négativement liés avec les années :

- Si Calvin et Hobbes dénoncent tous les deux, ils sont condamnés à 8 ans de prison.
- S'ils nient tous les deux, ils auront une année de prison du fait d'absence de preuves contre l'un ou l'autre.
- Si un seul dénonce, il est relâché en récompense de sa coopération, tandis que l'autre est condamné à 10 ans de prison.

Nous pouvons donc représenter le jeu sous sa forme normale. La première coordonnée de chaque couple correspond au gain du joueur en ligne, ici Calvin.

	Hobbes N	Hobbes D
Calvin N	$(-1, -1)$	$(-10, 0)$
Calvin D	$(0, -10)$	$(-8, -8)$

TABLE 1 – Forme normale du jeu de Calvin et Hobbes

3.2 Formalisation

Le jeu du dilemme du prisonnier a été inventé par deux mathématiciens en 1950, Merrill Flood et Melvin Dresher. Il sera formalisé et publié par Albert W. Tucker.

La matrice de gain, pour le joueur en ligne jouant les stratégies N ou D , s'écrit formellement sous la forme suivante :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} R & S \\ T & P \end{pmatrix}$$

- Si les deux prisonniers nient, ils reçoivent une récompense R (pour "*Reward*" en anglais).
- Si les deux prisonniers dénoncent, ils sont punis et reçoivent un gain P (pour "*Punishment*" en anglais). A ce stade, il paraît logique de considérer que $R > P$.
- Si le premier joueur nie tandis que l'autre dénonce, le premier joueur se fait "pigeonner" ; il reçoit le gain S (pour "*Sucker*" en anglais). On aura logiquement $R > P > S$.
- Enfin, si le premier joueur dénonce tandis que l'autre nie, alors il obtient un gain T (pour "*temptation*" en anglais). Dans ce cas, on a $T > R > P > S$.

3.3 Les équations du réplicateur

Soit x la probabilité que Calvin ou Hobbes adopte la stratégie N .

$$\mathbf{A} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} Rx + S(1-x) \\ Tx + P(1-x) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \Delta_N \\ \Delta_D \end{pmatrix}$$

$$\begin{aligned} \Delta &= x\Delta_N + (1-x)\Delta_D \\ &= Rx^2 + Sx(1-x) + Tx(1-x) + P(1-x)^2 \\ &= Rx^2 + (S+T)x(1-x) + P(1-x)^2 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x[\Delta_N - \Delta] \\ &= x[Rx + S(1-x) - (Rx^2 + (S+T)x(1-x) + P(1-x)^2)] \\ &= x[Rx(1-x) + S(1-x) - (S+T)x(1-x) - P(1-x)^2] \\ &= x(1-x)[Rx + S - (S+T)x - P(1-x)] \end{aligned}$$

Les points d'équilibre sont :

$$x_1^* = 0 \quad x_2^* = 1 \quad x_3^* = \frac{P-S}{R-S-T+P}$$

Il faut vérifier que l'on a $0 < x_3^* < 1$.

$$x_3^* > 0 \Leftrightarrow R + P > T + S$$

$$x_3^* < 1 \Leftrightarrow R > T$$

Or, d'après les hypothèses formulées au départ, on a $T > R$, donc x_3^* ne peut pas être une solution. Ainsi, seuls deux points d'équilibre sont possible : les stratégies pures N et D . La quantité $x(1-x)$ est > 0 entre 0 et 1. Par contre, le signe de $Rx + S - (S+T)x - P(1-x)$ change selon que $R + P > T + S$ ou que $R + P < T + S$.

- Si $R + P > T + S$, alors $x_3^* > 1$ et $Rx + S - (S+T)x - P(1-x) > 0$ si $x > x_3^*$.
- Si $R + P < T + S$, alors $x_3^* < 0$ et $Rx + S - (S+T)x - P(1-x) < 0$ si $x > x_3^*$.

Dans les deux cas, on a le portrait de phase suivant :



FIGURE 7 – Portrait de phase pour le dilemme du prisonnier.

4 Le jeu Roc-Ciseau-Papier

Il s'agit d'un jeu à trois joueurs pouvant adopter trois stratégies :

1. La stratégie Roc, notée R .
2. La stratégie Ciseaux, notée C .
3. La stratégie Papier, notée P .

Les gains possibles sont :

- $+1$ s'il y a victoire.
- 0 en cas d'égalité.
- -1 en cas d'échec.

La matrice de gain est la suivante :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & -1 \\ -1 & 0 & 1 \\ 1 & -1 & 0 \end{pmatrix}$$

Dans ce jeu, un Roc l'emporte sur un Ciseau car le roc peut briser le ciseau, mais le Roc perd contre le Papier car celui-ci peut l'envelopper. Le Ciseau gagne contre le papier car il peut le découper. Lorsque deux stratégies identiques se rencontrent il y a égalité.

4.1 Les équations du réplicateur

Soient x_1 la probabilité de jouer R , x_2 la probabilité de jouer C et x_3 la probabilité de jouer P .

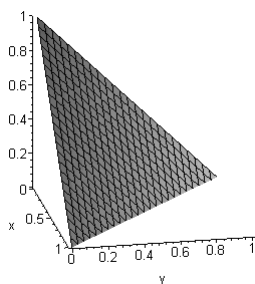
$$\mathbf{A} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_2 - x_3 \\ x_3 - x_1 \\ x_1 - x_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \Delta_R \\ \Delta_C \\ \Delta_P \end{pmatrix}$$

$$\Delta = x_1\Delta_R + x_2\Delta_C + x_3\Delta_P$$

$$\Delta = x_1(x_2 - x_3) + x_2(x_3 - x_1) + x_3(x_1 - x_2) = 0$$

D'où le système d'équations :

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(x_2 - x_3) \\ \dot{x}_2 = x_2(x_3 - x_1) \\ \dot{x}_3 = x_3(x_1 - x_2) \end{cases}$$



On vérifie que $\dot{x}_1 + \dot{x}_2 + \dot{x}_3 = 0$ car $x_1 + x_2 + x_3 = 1$. Une conséquence de cette égalité est que la dynamique est restreinte au triangle hachuré sur la figure ci-contre. On la représentera donc entièrement contenue dans ce triangle. On peut également remarquer que le domaine délimité par le triangle est *positivement invariant*, ce qui signifie que toute trajectoire initiée dans le triangle y restera.

Ainsi, on peut ramener notre système de trois équations dans $\mathbb{R}^2$:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(x_2 - 1 + x_1 + x_2) \\ \dot{x}_2 = x_2(1 - x_1 - x_2 - x_1) \end{cases}$$

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(-1 + x_1 + 2x_2) \\ \dot{x}_2 = x_2(1 - x_2 - 2x_1) \end{cases}$$

4.1.1 Les points d'équilibre

$$\dot{x}_1 = 0 \Leftrightarrow x_1 = 0 \quad \text{ou} \quad x_1 + 2x_2 = 1$$

Si $x_1 = 0$, alors $\dot{x}_2 = x_2(1 - x_2)$, d'où $x_2 = 0$ ou $x_2 = 1$. On obtient ainsi deux points d'équilibre $(0, 0)$, correspondant à la stratégie pure P ($x_3 = 1$), ou $(0, 1)$ correspondant à la stratégie pure C ($x_3 = 0$).

$$\dot{x}_2 = 0 \Leftrightarrow x_2 = 0 \quad \text{ou} \quad x_2 + 2x_1 = 1$$

Si $x_2 = 0$, alors $\dot{x}_1 = x_1(1 - x_1)$, d'où $x_1 = 0$ ou $x_1 = 1$. On obtient ainsi un autre point d'équilibre $(1, 0)$ correspondant à la stratégie pure R .

Reste à étudier la solution du système :

$$\begin{cases} x_1 + 2x_2 = 1 \\ x_2 + 2x_1 = 1 \end{cases}$$

qui conduit à un quatrième point d'équilibre $(1/3, 1/3)$, soit $(1/3, 1/3, 1/3)$ en dimension 3 ; ce point correspond à une stratégie mixte avec des proportions égales des trois stratégies pures.

4.1.2 Etude de la stabilité locale

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} -1 + 2x_1 + 2x_2 - 2 & 2x_1 \\ -2x_2 & 1 + 2x_1 - 2x_2 - 2 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{J}_{(0,0)} = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$$

Le point d'équilibre $(0, 0)$ est donc un point selle.

$$\mathbf{J}_{(1,0)} = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

Le point d'équilibre $(1, 0)$ est donc un point selle.

$$\mathbf{J}_{(0,1)} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ -2 & -1 \end{pmatrix}$$

Le point d'équilibre $(0, 1)$ est donc un point selle.

$$\mathbf{J}_{(1/3,1/3)} = \begin{pmatrix} 1/3 & 2/3 \\ -2/3 & -1/3 \end{pmatrix}$$

On a $\det \mathbf{J} = 1/3 > 0$ et $\text{tr} \mathbf{J} = 0$. La linéarisation prévoit donc des centres au point d'équilibre $(1/3, 1/3)$.

4.1.3 Existence de centres autour de $(1/3, 1/3)$

On peut proposer la fonction $H(x_1, x_2, x_3) = x_1 x_2 x_3$ comme fonction intégrale première :

$$\frac{dH}{dt} = \frac{\partial H}{\partial x_1} \dot{x}_1 + \frac{\partial H}{\partial x_2} \dot{x}_2 + \frac{\partial H}{\partial x_3} \dot{x}_3$$

$$\frac{dH}{dt} = x_2 x_3 \dot{x}_1 + x_1 x_2 \dot{x}_2 + x_1 x_3 \dot{x}_3$$

$$\frac{dH}{dt} = x_2 x_3 x_1 (x_2 - x_3) + x_1 x_3 x_2 (x_3 - x_1) + x_1 x_2 x_3 (x_1 - x_2)$$

$$\frac{dH}{dt} = 0$$

Par conséquent, la fonction H est bien une intégrale première pour notre système. Reste à montrer que les courbes de niveaux d'équation $H = \text{cste}$ sont des courbes qui se referment autour du point $(1/3, 1/3)$. Pour cela, on se place dans $\mathbb{R}^2$:

$$H(x_1, x_2) = x_1 x_2 (1 - x_1 - x_2)$$

On utilise alors le développement en série de Taylor à l'ordre 2 (quadratique) de la fonction $H(x_1, x_2)$ au voisinage du point $(1/3, 1/3)$ pour montrer que la fonction admet un

extremum local en ce point :

$$\begin{aligned}
 H(x_1, x_2) - H(1/3, 1/3) = & \\
 & \frac{\partial H}{\partial x_1} \Big|_{(1/3, 1/3)} (x_1 - 1/3) + \frac{\partial H}{\partial x_2} \Big|_{(1/3, 1/3)} (x_2 - 1/3) \\
 & + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 H}{\partial x_1^2} \Big|_{(1/3, 1/3)} (x_1 - 1/3)^2 + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 H}{\partial x_2^2} \Big|_{(1/3, 1/3)} (x_2 - 1/3)^2 + \frac{\partial^2 H}{\partial x_1 \partial x_2} \Big|_{(1/3, 1/3)} (x_1 - 1/3)(x_2 - 1/3)
 \end{aligned}$$

On calcule les différents termes de cette expression. D'abord les termes d'ordre 1.

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial H}{\partial x_1} = x_2 - 2x_1x_2 - x_2^2 & \hookrightarrow \frac{\partial H}{\partial x_1} \Big|_{(1/3, 1/3)} = 0 \\
 \frac{\partial H}{\partial x_2} = x_1 - 2x_1x_2 - x_1^2 & \hookrightarrow \frac{\partial H}{\partial x_2} \Big|_{(1/3, 1/3)} = 0
 \end{aligned}$$

Puis les termes d'ordre 2.

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial^2 H}{\partial x_1^2} = -2x_2 & \hookrightarrow \frac{\partial^2 H}{\partial x_1^2} \Big|_{(1/3, 1/3)} = -2/3 \\
 \frac{\partial^2 H}{\partial x_2^2} = -2x_1 & \hookrightarrow \frac{\partial^2 H}{\partial x_2^2} \Big|_{(1/3, 1/3)} = -2/3 \\
 \frac{\partial^2 H}{\partial x_1 \partial x_2} = 1 - 2x_1 - 2x_2 & \hookrightarrow \frac{\partial^2 H}{\partial x_1 \partial x_2} \Big|_{(1/3, 1/3)} = -1/3
 \end{aligned}$$

Finalement, il vient :

$$\begin{aligned}
 H(x_1, x_2) - H(1/3, 1/3) & \simeq -\frac{1}{3}(x_1 - 1/3)^2 - \frac{1}{3}(x_2 - 1/3)^2 - \frac{1}{3}(x_1 - 1/3)(x_2 - 1/3) \\
 H(x_1, x_2) - H(1/3, 1/3) & \simeq -\frac{1}{3}(x_1 - 1/3)^2 \left[1 + \frac{x_2 - 1/3}{x_1 - 1/3} + \left(\frac{x_2 - 1/3}{x_1 - 1/3} \right)^2 \right]
 \end{aligned}$$

En posant $u = \frac{x_2 - 1/3}{x_1 - 1/3}$, il vient :

$$H(x_1, x_2) - H(1/3, 1/3) \simeq -\frac{1}{3}(x_1 - 1/3)^2 [1 + u + u^2]$$

$H(x_1, x_2) - H(1/3, 1/3)$ est donc du signe opposé à $1 + u + u^2$. C'est un polynôme de degré 2 dont le discriminant vaut $\Delta = -3 < 0$; $1 + u + u^2$ est donc une quantité > 0 , impliquant $H(x_1, x_2) - H(1/3, 1/3) < 0$: la fonction H admet un maximum local au point $(1/3, 1/3)$. On peut en déduire que les courbes $H(x_1, x_2) = \text{Cste}$ se referment autour de $(1/3, 1/3)$, donc que l'on a des centres autour de $(1/3, 1/3)$.

4.2 Portrait de phase

On se place dans le triangle dont les sommets correspondent aux stratégies pures. On déduit le sens de variation de la dynamique sur les côtés du triangle en utilisant les équations en dimension 3.

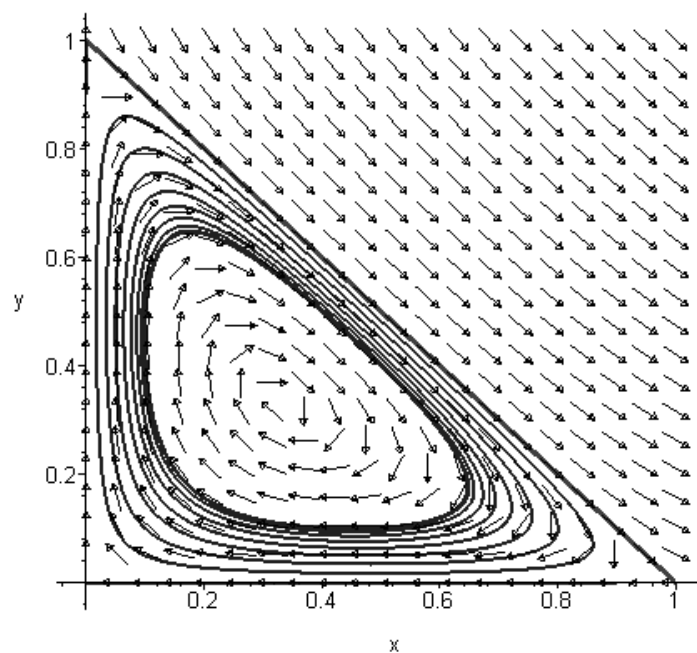


FIGURE 8 – Portrait de phase du jeu Roc-Ciseau-Papier.

- Sur l'axe x_1 , on a $x_2 = 0$ et $\dot{x}_1 = -x_1x_3$. Donc $\dot{x}_1 < 0$: on circule dans le sens des x_1 décroissants.
- Sur l'axe x_2 , on a $x_1 = 0$ et $\dot{x}_2 = x_2x_3$. Donc $\dot{x}_2 > 0$: on circule dans le sens des x_2 croissants.
- Sur l'axe $x_1 + x_2 = 1$, on a $x_3 = 0$, $\dot{x}_1 = x_1x_2 > 0$ et $\dot{x}_2 = -x_1x_2 < 0$. Donc les vecteurs vitesse sont orientés sud-est.

4.3 Les effets d'une perturbation

On s'intéresse maintenant aux effets d'une petite perturbation sur les trajectoires du jeu Roc-Ciseau-papier. La matrice de gain est la suivante :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 + \epsilon & -1 \\ -1 & 0 & 1 + \epsilon \\ 1 + \epsilon & -1 & 0 \end{pmatrix}$$

avec $\epsilon \in \mathbb{R}$. Par exemple, si $\epsilon > 0$, on gagne plus qu'on ne perd.

Les gains moyens des différentes stratégies pures deviennent :

$$\begin{pmatrix} \Delta_R \\ \Delta_C \\ \Delta_P \end{pmatrix} = \mathbf{A} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (1 + \epsilon)x_2 - x_3 \\ -x_1 + (1 + \epsilon)x_3 \\ (1 + \epsilon)x_1 - x_2 \end{pmatrix}$$

Le gain moyen dans la population s'écrit :

$$\Delta = x_1\Delta_R + x_2\Delta_C + x_3\Delta_P$$

soit

$$\Delta = \epsilon(x_1x_2 + x_2x_3 + x_1x_3) = \epsilon\sigma$$

avec $\sigma = x_1x_2 + x_2x_3 + x_1x_3$. Ainsi :

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1[(1 + \epsilon)x_2 - x_3 - \epsilon\sigma] \\ \dot{x}_2 = x_2[-x_1 + (1 + \epsilon)x_3 - \epsilon\sigma] \\ \dot{x}_3 = x_3[(1 + \epsilon)x_1 - x_2 - \epsilon\sigma] \end{cases}$$

Les points d'équilibre sont les mêmes que précédemment : $(1, 0, 0)$, $(0, 1, 0)$, $(0, 0, 1)$ et $(1/3, 1/3, 1/3)$. On vérifie aisément que les stratégies pures correspondent à des points selle en dimension 2.

Par contre, pour comprendre ce qu'il se passe en $(1/3, 1/3, 1/3)$, on utilise une fonction de Lyapunov. Soit $V(x_1, x_2, x_3) = x_1x_2x_3$. On vérifie sur la figure ci-dessous que cette fonction admet un maximum dans l'intérieur strict du simplex. Il faudra veiller, avant de conclure, à inverser les conclusions du théorème de Lyapunov. Comme nous l'avons vu

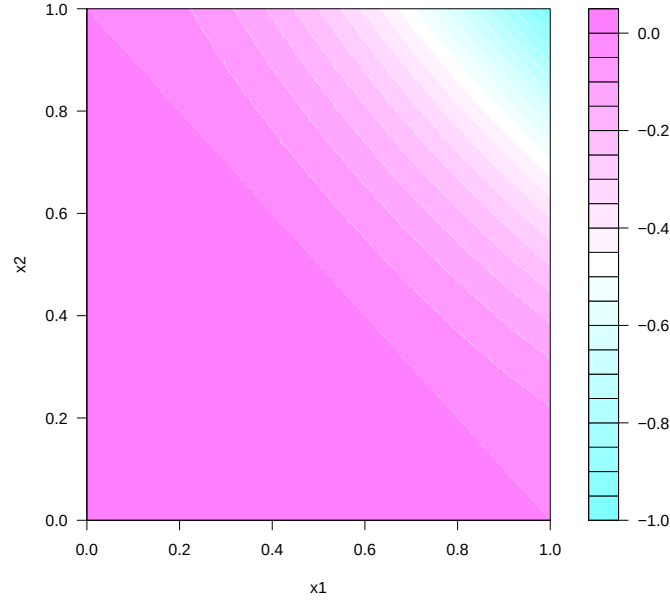


FIGURE 9 – Courbes de niveau de la fonction $V(x_1, x_2, x_3)$ avec $x_1 + x_2 + x_3 = 1$

dans le paragraphe précédent, lorsque $\epsilon = 0$, la fonction $V(x_1, x_2, x_3)$ est une intégrale première pour le système considéré.

$$\frac{dV}{dt} = x_2 x_3 \dot{x}_1 + x_1 x_2 \dot{x}_2 + x_1 x_2 \dot{x}_3$$

$$\frac{dV}{dt} = V(x_1, x_2, x_3)[x_2 - x_3 + \epsilon x_2 - x_1 + x_3 + \epsilon x_2 + x_1 - x_2 + \epsilon x_1 - 3\epsilon\sigma]$$

$$\frac{dV}{dt} = V(x_1, x_2, x_3)[\epsilon(x_1 + x_2 + x_3) - 3\epsilon\sigma]$$

$$\frac{dV}{dt} = \epsilon V(x_1, x_2, x_3)(1 - 3\sigma)$$

Commençons par chercher le signe de $1 - 3\sigma$, au moins localement au voisinage de $(1/3, 1/3, 1/3)$, sachant que l'on se restreint au triangle $x_1 + x_2 + x_3 = 1$.

$$\sigma(x_1, x_2, x_3) = x_1 x_2 + x_2 x_3 + x_1 x_3$$

$$\sigma(x_1, x_2) = x_1 x_2 + x_2(1 - x_1 - x_2) + x_1(1 - x_1 - x_2)$$

$$\sigma(x_1, x_2) = x_1 + x_2 - x_1^2 - x_2^2 - x_1 x_2$$

Pour trouver le signe au voisinage de $(1/3, 1/3)$, on utilise un développement en série de

Taylor à l'ordre 2 :

$$\begin{aligned}\frac{\partial \sigma}{\partial x_1} &= 1 - 2x_1 - x_2 & \hookrightarrow & \left. \frac{\partial \sigma}{\partial x_1} \right|_{(1/3, 1/3)} = 0 \\ \frac{\partial \sigma}{\partial x_2} &= 1 - x_1 - 2x_2 & \hookrightarrow & \left. \frac{\partial \sigma}{\partial x_2} \right|_{(1/3, 1/3)} = 0 \\ \frac{\partial^2 \sigma}{\partial x_1^2} &= -2 \\ \frac{\partial^2 \sigma}{\partial x_2^2} &= -2 \\ \frac{\partial^2 \sigma}{\partial x_1 \partial x_2} &= -1\end{aligned}$$

$$\sigma(x_1, x_2) - \sigma(1/3, 1/3, 1/3) \simeq -(x_1 - 1/3)^2 - (x_2 - 1/3)^2 - (x_1 - 1/3)(x_2 - 1/3)$$

$$\sigma(x_1, x_2) - \sigma(1/3, 1/3, 1/3) \simeq -(x_1 - 1/3)^2 [1 + u + u^2]$$

avec $u = \frac{x_2 - 1/3}{x_1 - 1/3}$. On sait que $1 + u + u^2 > 0$, donc $\sigma(x_1, x_2) - \sigma(1/3, 1/3) < 0$. Or $\sigma(1/3, 1/3) = 1/3$, ce qui permet d'écrire $\sigma < 1/3$, d'où $1 - 3\sigma > 0$. Par conséquent, on en déduit que, localement au voisinage du point $(1/3, 1/3)$:

$$- \dot{V} > 0 \text{ si } \epsilon > 0$$

$$- \dot{V} < 0 \text{ si } \epsilon < 0$$

Avant de conclure quant à la stabilité du point $(1/3, 1/3, 1/3)$, comme nous l'avons dit plus haut, il nous faut déterminer si $V(x_1, x_2, x_3)$ admet un minimum ou un maximum en $(1/3, 1/3, 1/3)$. En effet, d'après le théorème de Lyapunov, on peut conclure à la stabilité asymptotique si $\dot{V} < 0$, à condition que la fonction V admette un minimum au point d'intérêt. Ici, le point d'intérêt est le point $(1/3, 1/3, 1/3)$; pour déterminer la nature de l'extremum de $V(x_1, x_2, x_3)$ en ce point, on utilise un développement en séries de Taylor à l'ordre de la fonction $V(x_1, x_2, x_3)$ au voisinage du point $(1/3, 1/3, 1/3)$. Pour cela, on se ramène d'abord dans $\mathbb{R}^2$.

$$V(x_1, x_2) = x_1 x_2 (1 - x_1 - x_2)$$

$$V(x_1, x_2) = x_1 x_2 - x_1^2 x_2 - x_1 x_2^2$$

On calcule ensuite les termes du développement en séries de Taylor :

$$\begin{aligned}\frac{\partial V}{\partial x_1} &= x_2 - 2x_1x_2 - x_2^2 \quad \hookrightarrow \quad \frac{\partial V}{\partial x_1} \Big|_{(1/3, 1/3, 1/3)} = 0 \\ \frac{\partial V}{\partial x_2} &= x_1 - x_1^2 - 2x_1x_2 \quad \hookrightarrow \quad \frac{\partial V}{\partial x_2} \Big|_{(1/3, 1/3, 1/3)} = 0 \\ \frac{\partial^2 V}{\partial x_1^2} &= -2x_2 \quad \hookrightarrow \quad \frac{\partial^2 V}{\partial x_1^2} \Big|_{(1/3, 1/3, 1/3)} = -2/3 \\ \frac{\partial^2 V}{\partial x_2^2} &= -2x_1 \quad \hookrightarrow \quad \frac{\partial^2 V}{\partial x_2^2} \Big|_{(1/3, 1/3, 1/3)} = -2/3 \\ \frac{\partial^2 V}{\partial x_1 \partial x_2} &= 1 - 2x_1 - 2x_2 \quad \hookrightarrow \quad \frac{\partial^2 V}{\partial x_1 \partial x_2} \Big|_{(1/3, 1/3, 1/3)} = -1/3\end{aligned}$$

On obtient donc l'approximation suivante :

$$\begin{aligned}V(x_1, x_2) - V(1/3, 1/3, 1/3) &\simeq -1/3(x_1 - 1/3)^2 - 1/3(x_1 - 1/3)^2 - 1/3(x_1 - 1/3)(x_2 - 1/3) \\ V(x_1, x_2) - V(1/3, 1/3, 1/3) &\simeq -1/3(x_1 - 1/3)^2(1 + u + u^2)\end{aligned}$$

avec $u = \frac{x_2 - 1/3}{x_1 - 1/3}$. On sait que $1 + u + u^2 > 0$, donc $V(x_1, x_2) - V(1/3, 1/3, 1/3)$. On en déduit que $V(x_1, x_2)$ admet un maximum local au point $(1/3, 1/3)$. On peut en conclure par conséquent que :

- Si $\epsilon > 0$, alors $\dot{V} > 0$, et donc $(1/3, 1/3, 1/3)$ est asymptotiquement stable.
- Si $\epsilon < 0$, alors $\dot{V} < 0$, et donc $(1/3, 1/3, 1/3)$ est instable.

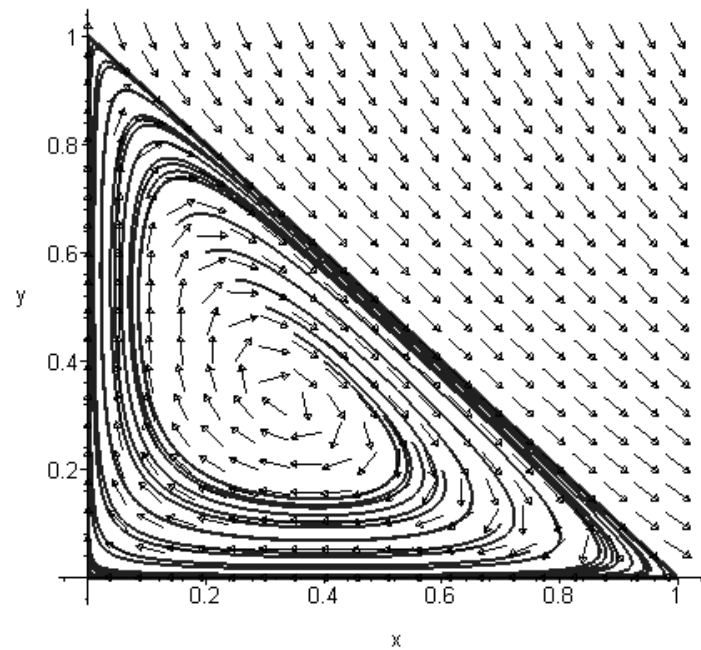
On a finalement affaire à une **bifurcation de Hopf dégénérée**, puisqu'on a vu précédemment qu'on avait des centres à la valeur de bifurcation $\epsilon^* = 0$.

5 Des exemples célèbres

5.1 Le jeu Faucon-Colombe-Retaliator

On revient ici sur le jeu Faucon-Colombe auquel on ajoute une troisième stratégie, le "*Retaliator*" ("*retaliatory measures*" en anglais signifie **mesures de représailles**). Cette nouvelle stratégie, désignée par R est définie de la façon suivante : les individus R se comportent comme des F lorsqu'ils rencontrent des F , et se comportent comme des C lorsqu'ils rencontrent des C .

Il faut ensuite se donner une hypothèse quant à ce qu'il se passe lorsque deux individus R se rencontrent. On peut émettre deux hypothèses, plausibles biologiquement :

FIGURE 10 – Portrait de phase du jeu RCP perturbé avec $\epsilon = -0.5$

1. Deux individus R qui se rencontrent se comportent comme deux colombes.
2. Deux individus R qui se rencontrent se comportent à 50% comme des Faucons et à 50% comme des colombes.

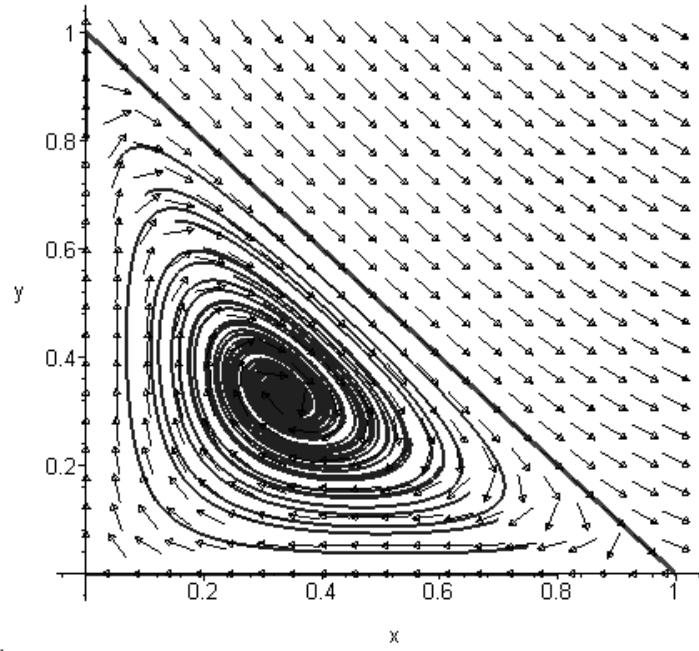
5.1.1 Hypothèse 1

La matrice de gain est la suivante :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \frac{G-C}{2} & G & \frac{G-C}{2} \\ 0 & \frac{G}{2} & \frac{G}{2} \\ \frac{G-C}{2} & \frac{G}{2} & \frac{G}{2} \end{pmatrix}$$

On pose $v = \frac{G}{2}$ et $u = \frac{C}{2}$. La matrice de gain devient :

$$\begin{pmatrix} v-u & 2v & v-u \\ 0 & v & v \\ v-u & v & v \end{pmatrix}$$

FIGURE 11 – Portrait de phase du jeu RCP perturbé avec $\epsilon = 0.5$

Soient x , y et z les proportions des stratégies F , C et R respectivement. Soit $\begin{pmatrix} x & y & z \end{pmatrix}^T$ le vecteur des proportions.

$$\mathbf{A} \cdot \mathbf{X} = \begin{pmatrix} \Delta_F \\ \Delta_C \\ \Delta_R \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (v-u)(x+z) + 2vy \\ vy + vz \\ (v-u)x + vy + vz \end{pmatrix}$$

Le gain moyen dans la population s'écrit :

$$\Delta = x\Delta_F + y\Delta_C + z\Delta_R$$

$$\Delta = (v-u)(x^2 + xz) + 2vxy + vy^2 + vyz + (v-u)xz + vyz + vz^2$$

$$\Delta = v(x^2 + 2xy + 2xz + 2yz + y^2 + z^2) - ux^2 - 2uxz$$

$$\Delta = v - ux(x + 2z)$$

car $x^2 + 2xy + 2xz + 2yz + y^2 + z^2 = (x + y + z)^2 = 1$. Les équations du réplicateur sont alors les suivantes :

$$\begin{cases} \dot{x} = x((v - u)(x + z) + 2vy - v + ux(x + 2z)) \\ \dot{y} = y(vy + vz - v + ux(x + 2z)) \\ \dot{z} = z((v - u)x + vy + vz - v + ux(x + 2z)) \end{cases}$$

On peut vérifier que $\dot{x} + \dot{y} + \dot{z} = 0$. On passe ensuite dans $\mathbb{R}^2$, en utilisant la relation $z = 1 - x - y$. On obtient le système suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = x(-u + 2ux + (v + u)y - ux(x + 2y)) \\ \dot{y} = xy(2u - v - ux - 2uy) \end{cases}$$

x est en facteur dans les deux équations ce qui signifie que la droite $x = 0$ est "point d'équilibre" : $(0, 1)$ est point d'équilibre. $(1, 0)$ est aussi un point d'équilibre. Et on vérifie que $(\frac{v}{u}, 1 - \frac{v}{u})$ est un point d'équilibre non trivial, ce qui conduit à étudier deux cas :

1. Si $u > v$, alors $(\frac{v}{u}, 1 - \frac{v}{u})$ est un point d'équilibre possible du point de vue du jeu.
2. Si $u < v$, on ne s'intéresse pas à ce point.

La matrice jacobienne s'écrit :

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} -u + 4ux + (v + u)y - 3ux^2 - 4uxy & (v + u)x - 2ux^2 \\ (2u - v)y - 2uxy - 2uy^2 & (2u - v)x - ux^2 - 4uxy \end{pmatrix}$$

Sur la droite de points d'équilibre :

$$\mathbf{J}_{(0,y)} = \begin{pmatrix} -u + (v + u)y & 0 \\ (2u - v)y - 2uy^2 & 0 \end{pmatrix}$$

Ainsi, pour tous les points d'équilibre de la droite $x = 0$, on a $\det = 0$; ce sont des points non hyperboliques.

$$\mathbf{J}_{(1,0)} = \begin{pmatrix} 0 & v - u \\ 0 & u - v \end{pmatrix}$$

Le point d'équilibre $(1, 0)$ est également non hyperbolique.

$$\mathbf{J}^* = \mathbf{J}_{(\frac{v}{u}, 1 - \frac{v}{u})} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{v}{u}(u - v) \\ \frac{v}{u}(v - u) & \frac{2v}{u}(v - u) \end{pmatrix}$$

Ainsi, on obtient :

$$\det(\mathbf{J}^*) = \frac{v^2}{u^2}(u - v)^2$$

$$\text{tr}(\mathbf{J}^*) = \frac{2v}{u}(v - u)$$

$$\Delta(\mathbf{J}^*) = 0$$

On en conclut donc que, lorsqu'il existe dans le simplex, *i.e.*, pour $u > v$, le point d'équilibre non trivial $(\frac{v}{u}, 1 - \frac{v}{u})$ est une ***noeud dégénéré asymptotiquement stable***.

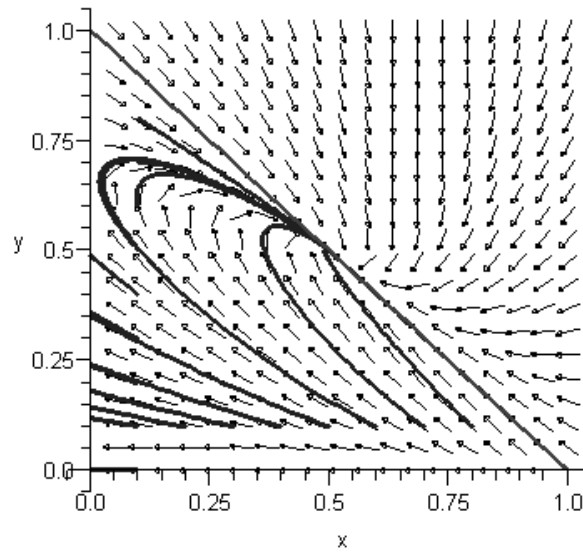


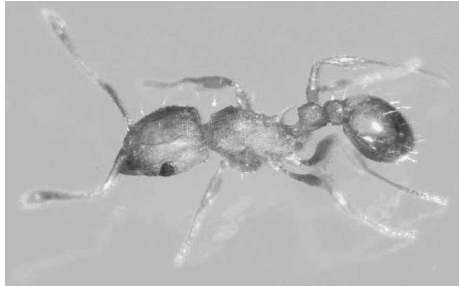
FIGURE 12 – Portrait de phase du jeu Faucon-Colombe-Retaliator - Hypothèse 1 avec $u > v$.

5.1.2 Hypothèse 2

Voir en Annexe.

5.2 La guerre des sexes

5.2.1 Guerre des sexes chez une fourmi



Une équipe de chercheurs de l'INRA, du CNRS et de l'IRD, en collaboration avec l'Université suisse de Lausanne, a mis en évidence chez une espèce de fourmi, *Wasmannia auropunctata*, un système de reproduction particulier et unique dans le monde animal : les reines et les mâles sont chacun issus d'une reproduction clonale.

Seules les ouvrières sont issues de la reproduction sexuée des reines et des mâles, mais ces ouvrières sont stériles. Un modèle où la compétition entre mâle et femelle pour la transmission de leurs gènes d'une génération à l'autre a été optimisé !¹⁰

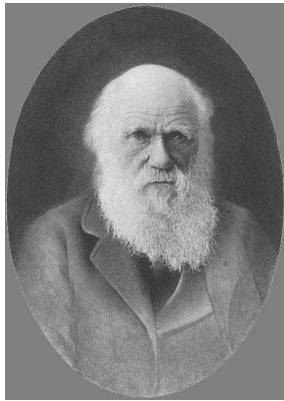
5.2.2 Chez l'Homme

La "guerre des sexes" a été inventée par Charles Darwin lui-même, dans son ouvrage consacré à la sélection sexuelle (Darwin 1871)¹¹. Le naturaliste anglais a le premier mis en évidence la compétition des femelles et des mâles pour l'accès au partenaire du sexe opposé, donc à la reproduction.

Le sexe est au coeur de l'évolution et la reproduction sexuée, par les processus de mélange et de transmission d'allèles des gènes, engendre une variabilité qui augmente les chances de survie d'une espèce dans un environnement dominé par la compétition.

10. <http://www2.cnrs.fr/presse/communiqu/713.htm>. Fournier *et al.* Clonal reproduction by males and females in the little fire ant. *Nature*, 435(7046), 30 June 2005.

11. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Londres, John Murray, 2 volumes, 1871.



Les variations de caractères ou de comportements sélectionnées par le biais de la sexualité, dans le cadre d'une guerre des sexes opposant la **stratégie mâle** de compétition pour contrôler les génitrices à la **stratégie femelle** de choix du meilleur géniteur, sont celles qui aident l'individu à trouver le partenaire génétiquement optimal et/ou à élever sa progéniture avec succès.

FIGURE 13 – C. Darwin (1803-1873)

Ainsi, pour l'homme, la sélection sexuelle aurait retenu les caractères et les comportements de nos ancêtres chasseurs-cueilleurs qui trouvaient le plus de plaisir dans le sexe et éprouvait le plus de satisfaction à élever leurs enfants, gages d'une descendance nombreuse et bien portante.

5.2.3 Modélisation de la guerre des sexes

On s'intéresse ici au conflit entre mâles et femelles au sujet du partage des tâches dans l'investissement parental. On suppose que dans la population il y a deux types de mâles, et deux types de femelles :

1. Les mâles M_1 coureurs de jupon ou **infidèles** ("philanderer" en anglais), et les mâles M_2 **fidèles** ("faithful" en anglais). Soient x_1 et x_2 les proportions relatives de mâles M_1 et M_2 : $x_1 + x_2 = 1$.
2. Les femelles F_1 saintes nitouches ou **timides** ("coy" en anglais), et les femelles légères ou faciles ("fast" en anglais). Soient y_1 et y_2 les proportions relatives de femelles F_1 et F_2 : $y_1 + y_2 = 1$.

On suppose que le fait d'élever avec succès sa progéniture augmente la fitness des deux parents d'un facteur G . L'investissement parental à un coût $-C$, qui est entièrement supporté par les femelles si les mâles désertent (fuient leurs responsabilités) ; sinon, ce coût est partagé équitablement entre les deux parents. Enfin, une longue période d'engagement

mutuel a un coût $-E$ pour chacun des deux parents.

Dans le cas présent, le jeu considéré est *asymétrique*, dans le sens où le gain d'un mâle contre une femelle n'est pas égal à celui d'une femelle contre un mâle, quelles que soient les stratégies adoptées. Ainsi, nous aurons deux matrices de jeu à écrire : on parle de *jeu à deux matrices* ("bi-matrix games" en anglais).

Soit $\mathbf{A}$ la matrice de gain des mâles contre les femelles, et $\mathbf{B}$ celle femelles contre les mâles. Si un mâle fidèle s'accouple avec une femelle timide, son gain est de $G - C/2 - E$ pour chacun. Un mâle fidèle et une femelle facile qui s'accouplent vont éviter le coût d'engagement et avoir tous les deux un gain égal à $G - C/2$. Par contre un mâle infidèle qui rencontre une femelle rapide aura un gain de G , tandis que la femelle aura un gain de $G - C$; la femelle supporte tout le coût d'investissement parental. Enfin, si un mâle infidèle rencontre une femelle timide, il ne se passera rien et le gain des deux parents sera égal à 0. Ainsi :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & G \\ G - \frac{C}{2} - E & G - \frac{C}{2} \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} 0 & G - \frac{C}{2} - E \\ G - C & G - \frac{C}{2} \end{pmatrix}$$

avec $G, C, E > 0$.

5.2.4 Retour au cas général

Soient les matrices de gain suivantes :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} \\ b_{21} & b_{22} \end{pmatrix}$$

Les gains des différentes stratégies sont alors donnés par les équations suivantes. Attention, les mâles jouent contre les femelles (y), et les femelles jouent contre les mâles (x) :

$$\begin{pmatrix} \Delta_{M_1} \\ \Delta_{M_2} \end{pmatrix} = \mathbf{A} \begin{pmatrix} y_1 \\ 1 - y_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11}y_1 + a_{12}(1 - y_1) \\ a_{21}y_1 + a_{22}(1 - y_1) \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} \Delta_{F_1} \\ \Delta_{F_2} \end{pmatrix} = \mathbf{B} \begin{pmatrix} x_1 \\ 1 - x_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b_{11}x_1 + b_{12}(1 - x_1) \\ b_{21}x_1 + b_{22}(1 - x_1) \end{pmatrix}$$

Pour chercher un équilibre non trivial, on égalise les gains :

$$\Delta_{M_1} = \Delta_{M_2}$$

$$\Delta_{F_1} = \Delta_{F_2}$$

L'égalité $\Delta_{M_1} = \Delta_{M_2}$ conduit à :

$$y_1^* = \frac{a_{22} - a_{12}}{(a_{11} + a_{22}) - (a_{12} + a_{21})} \text{ et } y_2^* = 1 - y_1^*$$

L'égalité $\Delta_{F_1} = \Delta_{F_2}$ conduit à :

$$x_1^* = \frac{b_{22} - b_{12}}{(b_{11} + b_{22}) - (b_{12} + b_{21})} \text{ et } x_2^* = 1 - x_1^*$$

Application à la guerre des sexes

$$y_1^* = \frac{G - \frac{C}{2} - G}{G - \frac{C}{2} - G - G + \frac{C}{2} + E}$$

$$y_1^* = \frac{C}{2(G - E)}$$

La condition pour que y_1^* soit > 0 est $G > E$. La condition pour que y_1^* soit < 1 est $2G > C + 2E$: les coûts ne doivent pas être trop forts par rapport au gain G .

$$x_1^* = \frac{G - \frac{C}{2} - G + \frac{C}{2} + E}{G - \frac{C}{2} - G + \frac{C}{2} + E - G + C}$$

$$x_1^* = \frac{E}{E + C - G}$$

La condition pour que x_1^* soit > 0 est $G < E + C$. La condition pour que x_1^* soit < 1 est $G < C$. Au final, il faut que les quatre conditions soient réunies pour avoir un équilibre non trivial dans le simplexe.

5.2.5 Les équations du réplicateur

Par mesure de simplicité, on change le nom des variables : x_1 devient x et y_1 devient y . La difficulté ici est de bien prendre en compte le fait qu'on a deux populations (mâles

et femelles) et que donc les mâles (x) jouent contre des femelles (y) et inversement.

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left[\begin{pmatrix} 1 & 0 \end{pmatrix} \mathbf{A} \begin{pmatrix} y \\ 1-y \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} x & 1-x \end{pmatrix} \mathbf{A} \begin{pmatrix} y \\ 1-y \end{pmatrix} \right] \\ \dot{y} &= y \left[\begin{pmatrix} 1 & 0 \end{pmatrix} \mathbf{B} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} y & 1-y \end{pmatrix} \mathbf{B} \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} \right] \end{aligned}$$

Proposition 5.1. *On ne change pas la dynamique du système si on rajoute une constante à une colonne de $\mathbf{A}$ et/ou $\mathbf{B}$.*

Démonstration. Soit $\mathbf{A}$ la matrice de gain que l'on transforme comme suit :

$$\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} + \delta \\ a_{21} & a_{22} + \delta \end{pmatrix}$$

Les gains des stratégies mâles sont donnés par :

$$\begin{pmatrix} \Delta_{M_1} \\ \Delta_{M_2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} + \delta \\ a_{21} & a_{22} + \delta \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y \\ 1-y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11}y + a_{12}(1-y) + \delta(1-y) \\ a_{21}y + a_{22}(1-y) + \delta(1-y) \end{pmatrix}$$

Le gain moyen s'écrit :

$$\begin{aligned} \Delta_M &= x\Delta_{M_1} + (1-x)\Delta_{M_2} \\ \Delta_M &= x(a_{11}y + a_{12}(1-y) + \delta(1-y)) + (1-x)(a_{21}y + a_{22}(1-y) + \delta(1-y)) \\ \Delta_M &= a_{11}xy + (a_{12} + \delta)x(1-y) + a_{21}(1-x)y + (a_{22} + \delta)(1-x)(1-y) \end{aligned}$$

Ainsi, l'équation en x s'écrit :

$$\dot{x} = x[\Delta_{M_1} - \Delta_M]$$

D'après les calculs précédents, il vient :

$$\begin{aligned} \Delta_{M_1} - \Delta_M &= a_{11}y + a_{12}(1-y) + \delta(1-y) - a_{11}xy \\ &\quad - (a_{12} + \delta)x(1-y) - a_{21}(1-x)y - (a_{22} + \delta)(1-x)(1-y) \\ \Delta_{M_1} - \Delta_M &= a_{11}y + a_{12}(1-y) - a_{11}xy - a_{12}x(1-y) - a_{21}(1-x)y - a_{22}(1-x)(1-y) \\ &\quad + \delta(1-y) - \delta x(1-y) - \delta(1-x)(1-y) \end{aligned}$$

On voit clairement que les termes en δ s'annulent, conduisant à une équation de $\dot{x}$ indépendante de δ . □

La conséquence de cette proposition est que l'on pourra donc toujours s'arranger pour rendre A et B diagonales :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & \alpha_{12} \\ \alpha_{21} & 0 \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} 0 & \beta_{12} \\ \beta_{21} & 0 \end{pmatrix}$$

$$\text{avec } \begin{cases} \alpha_{12} = a_{12} - a_{22} \\ \alpha_{21} = a_{21} - a_{11} \end{cases} \quad \text{et} \quad \begin{cases} \beta_{12} = b_{12} - b_{22} \\ \beta_{21} = b_{21} - b_{11} \end{cases}.$$

On en déduit $\Delta_{M_1} = \alpha_{12}(1 - y)$ et $\Delta = \alpha_{12}x(1 - y) + \alpha_{21}y(1 - x)$. Ainsi, le système dynamique devient :

$$\begin{cases} \dot{x} = x(1 - x)[\alpha_{12} - (\alpha_{12} + \alpha_{21})y] \\ \dot{y} = y(1 - y)[\beta_{12} - (\beta_{12} + \beta_{21})x] \end{cases}$$

Le portrait de phase peut être dessiné dans le plan (x, y) et plus précisément dans le carré de côté 1. D'après les équations précédentes, on voit que les quatre coins du carré sont des points d'équilibre, avec toujours notre point d'équilibre non trivial, ici $(x^* = \frac{\alpha_{12}}{\alpha_{12} + \alpha_{21}}, y^* = \frac{\beta_{12}}{\beta_{12} + \beta_{21}})$.

Application à la guerre des sexes.

Par analogie, on trouve :

$$\begin{cases} \alpha_{12} = \frac{C}{2} \\ \alpha_{21} = G - E - \frac{C}{2} \end{cases} \quad \begin{cases} \beta_{12} = -E \\ \beta_{21} = G - C \end{cases}$$

On retrouve le point d'équilibre non trivial $(\frac{C}{2(G-E)}, \frac{E}{E+C-G})$, avec les quatre conditions $G > E$, $G < C$, $2G > C + 2E$ et $G < E + C$. Par exemple, la combinaison $G = 4$, $C = 5$ et $E = 1$ convient.

Qu'en est-il de la stabilité des points d'équilibre ? Calculons la matrice Jacobienne :

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} (1 - 2x)[\alpha_{12} - (\alpha_{12} + \alpha_{21})y] & -x(1 - x)(\alpha_{12} + \alpha_{21}) \\ -y(1 - y)(\beta_{12} + \beta_{21}) & (1 - 2y)[\beta_{12} - (\beta_{12} + \beta_{21})x] \end{pmatrix}$$

Soit dans le cas de la guerre des sexes :

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} (1 - 2x)[\frac{C}{2} - (G - E)y] & -x(1 - x)(G - E) \\ -y(1 - y)(G - C - E) & (1 - 2y)[-E - (G - C - E)x] \end{pmatrix}$$

$$\begin{aligned}
\mathbf{J}_{(0,0)} &= \begin{pmatrix} \frac{C}{2} & 0 \\ 0 & -E \end{pmatrix} \quad \text{il s'agit d'un point selle.} \\
\mathbf{J}_{(1,0)} &= \begin{pmatrix} -\frac{C}{2} & 0 \\ 0 & C - G \end{pmatrix} \quad \text{il s'agit d'un point selle car } G < C. \\
\mathbf{J}_{(0,1)} &= \begin{pmatrix} \frac{C}{2} - G + E & 0 \\ 0 & E \end{pmatrix} \quad \text{il s'agit d'un point selle car } 2G < C + 2E. \\
\mathbf{J}_{(1,1)} &= \begin{pmatrix} G - E - \frac{C}{2} & 0 \\ 0 & G - C \end{pmatrix} \quad \text{il s'agit d'un point selle.} \\
\mathbf{J}^* &= \begin{pmatrix} 0 & -\frac{C}{4} \frac{2G-2E-C}{G-E} \\ \frac{E(C-G)}{E+C-G} & 0 \end{pmatrix}
\end{aligned}$$

Pour le dernier point d'équilibre, non trivial, on a :

$$\begin{aligned}
\det(\mathbf{J}^*) &= \frac{EC}{4} \frac{(C-G)(2G-2E-C)}{(G-E)(E+C-G)} > 0 \\
\text{tr}(\mathbf{J}^*) &= 0
\end{aligned}$$

La linéarisation prévoit des centres au point d'équilibre non trivial. Pour démontrer que l'on conserve ces centres, il nous faut trouver une intégrale première :

$$\begin{aligned}
\frac{dy}{dx} &= \frac{y(1-y)[\beta_{12} - (\beta_{12} + \beta_{21})y]}{x(1-x)[\alpha_{12} - (\alpha_{12} + \alpha_{21})y]} \\
\frac{dx[\beta_{12} - (\beta_{12} + \beta_{21})x]}{x(1-x)} &= \frac{dy[\alpha_{12} - (\alpha_{12} + \alpha_{21})y]}{y(1-y)} \\
\beta_{12} \frac{dx}{x(1-x)} - (\beta_{12} + \beta_{21}) \frac{dx}{1-x} &= \alpha_{12} \frac{dy}{y(1-y)} - (\alpha_{12} + \alpha_{21}) \frac{dy}{1-y}
\end{aligned}$$

On a par ailleurs :

$$\frac{1}{x(1-x)} = \frac{1}{x} + \frac{1}{1-x}$$

Ce qui conduit à

$$\beta_{12} \frac{dx}{x} - \beta_{21} \frac{dx}{1-x} = \alpha_{12} \frac{dy}{y} - \alpha_{21} \frac{dy}{1-y}$$

Cette expression s'intègre comme suit :

$$\beta_{12} \ln |x| + \beta_{21} \ln |1-x| = \alpha_{12} \ln |y| + \alpha_{21} \ln |1-y|$$

Ce qui conduit à considérer comme intégrale première la fonction $H(x, y)$ définie par :

$$H(x, y) = \beta_{12} \ln |x| + \beta_{21} \ln |1-x| - \alpha_{12} \ln |y| - \alpha_{21} \ln |1-y|$$

On vérifie d'abord qu'il s'agit d'une intégrale première, c'est-à-dire que $\frac{dH}{dt} = 0$.

$$\begin{aligned}\frac{\partial H}{\partial x} &= \frac{\beta_{12}}{x} - \frac{\beta_{21}}{1-x} \hookrightarrow \frac{\partial H}{\partial x} \Big|_{(x^*, y^*)} = 0 \\ \frac{\partial H}{\partial y} &= -\frac{\alpha_{12}}{y} + \frac{\alpha_{21}}{1-y} \hookrightarrow \frac{\partial H}{\partial y} \Big|_{(x^*, y^*)} = 0\end{aligned}$$

Donc, on a bien $\frac{dH}{dT} = \frac{\partial H}{\partial x} \frac{dx}{dT} + \frac{\partial H}{\partial y} \frac{dy}{dT} = 0$.

On vérifie ensuite que $H(x, y)$ admet un extremum au point (x^*, y^*) .

$$\begin{aligned}\frac{\partial^2 H}{\partial x^2} &= -\frac{\beta_{12}}{x^2} - \frac{\beta_{21}}{(1-x)^2} \\ \frac{\partial^2 H}{\partial y^2} &= \frac{\alpha_{12}}{y^2} + \frac{\alpha_{21}}{(1-y)^2} \\ \frac{\partial^2 H}{\partial x \partial y} &= 0\end{aligned}$$

Si on applique cela au cas de la guerre des sexes, on obtient :

$$\begin{aligned}\frac{\partial^2 H}{\partial x^2} &= \frac{E}{x^2} + \frac{C-G}{(1-x)^2} > 0 \\ \frac{\partial^2 H}{\partial y^2} &= \frac{C}{2y^2} + \frac{2G-2E-C}{2(1-y)^2} > 0 \\ \frac{\partial^2 H}{\partial x \partial y} &= 0\end{aligned}$$

Par conséquent :

$$H(x, y) - H(x^*, y^*) = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 H}{\partial x^2} \Big|_{(x^*, y^*)} (x - x^*)^2 + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 H}{\partial y^2} \Big|_{(x^*, y^*)} (y - y^*)^2 > 0$$

La fonction $H(x, y)$ admet donc un minimum au point d'équilibre (x^*, y^*) . Les courbes de niveau de la fonction se referment localement autour de ce point : on a donc bien des centres.

Remarque : si les quatre conditions permettant au point d'équilibre non trivial d'exister dans le simplexe ne sont pas vérifiées toutes les quatre, alors la dynamique converge vers le point $(1, 1)$, qui correspond à une population dans laquelle tous les mâles seraient infidèles et toutes les femelles seraient timides.

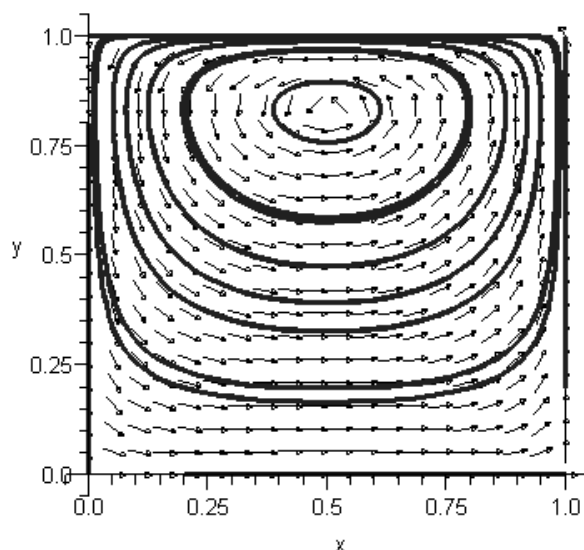


FIGURE 14 – Portrait de phase du modèle de la Guerre des Sexes.

5.3 Le modèle de Lotka-Volterra

Le modèle de Lotka-Volterra décrit la dynamique de population en interaction selon les équations suivantes :

$$\dot{y}_i = y_i \left(r_i + \sum_{j=1}^{n-1} a'_{ij} y_j \right) \quad \forall i = 1, n-1$$

Chaque population a une croissance de type logistique avec un taux de croissance intrinsèque r_i et une capacité limite égale à $1/a'_{ij}$. Les termes d'interactions sont de type I en $y_i y - j$.

Proposition 5.2. *Le système de Lotka-Volterra de $(n-1)$ équations est équivalent au système de n équations suivant :*

$$\dot{x}_i = x_i ((\mathbf{A} \cdot \mathbf{X})_i - \mathbf{X}^T \cdot \mathbf{A} \cdot \mathbf{X}) \quad \forall i = 1, n$$

avec $\mathbf{A} = (a_{ij})_{i,j \in [1,n]}$, $r_i = a_{in} - a_{nn}$ et $a'_{ij} = a_{ij} - a_{nj}$.

Démonstration. On pose $y_n = 1$ et $x_i = \frac{y-i}{\sum_{j=1}^n y_j} \quad \forall i = 1, n$.

A tout vecteur $Y = (y_i)_{i=1,n} \in \{Y \in \mathbb{R}_+^n / y_n = 1\}$ correspond un vecteur $X = (x_i)_{i=1,n} \in \mathcal{S}_N = \{X \in \mathbb{R}^n : x_i \geq 0, \sum_{i=1}^n x_i = 1\}$. $\square$

A finir...

6 Un dernier exemple

Comme annoncé, mon dernier exemple sera tiré de la biologie. Il existe une espèce de poissons dont les mâles peuvent être de deux types physiologiquement différents. Ceux du premier type deviennent adultes à l'âge de sept ans alors que ceux du second type le sont à l'âge de deux ans.

Les comportements de ces deux types sont également différents. Ceux du second type choisissent le moment où un mâle du premier type s'apprête à féconder des oeufs pour les féconder à sa place alors que ceux du premier type s'occupent des oeufs qu'ils ont fécondés jusqu'à éclosion puis de la progéniture qui en est issue. Le mâle du premier type, lorsqu'il est pris de vitesse par un mâle du second type s'occupe tout de même des oeufs et de la progéniture de l'autre, permettant ainsi aux mâles du second type de transmettre leurs gènes et de perpétuer l'espèce.

La théorie des jeux permet d'expliquer comment les deux espèces peuvent continuer à coexister. Les acteurs du jeu sont les poissons et on suppose qu'ils ont la possibilité de choisir le type dont ils font partie. Leur but est de maximiser leur progéniture. Si tous les autres sont du premier type il est clair qu'il vaut mieux être du second car il sera facile de trouver quelqu'un à qui confier sa progéniture alors que si tout le monde est du second type, il est préférable d'être du premier car il devient trop difficile, voire impossible, de s'assurer, une descendance.

L'équilibre d'un tel jeu en terme de proportion de chaque type est conforme aux proportions réellement observées. Tout se passe donc comme si la nature choisissait pour ces poissons le type dont ils font partie au mieux de leurs intérêts (ou des intérêts de la nature) en terme de reproduction de l'espèce.

Finir l'aspect modélisation.

7 Annexe

La théorie des jeux est utilisée en biologie moléculaire pour décrire et expliquer des interactions complexes entre des agents biologiques. Nous proposons une approche par les «réseaux de jeux» (Delaplace et al. 2004) dans laquelle les joueurs incarnent des agents moléculaires (gènes, protéines, enzymes) et les jeux, des interactions entre ces agents.

A finir

Références

- [1] Karl Sigmund Joseph Hofbauer. *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press, 1998.