



Jeux dynamiques en ecologie du comportement

Frédéric Marie Hamelin

► To cite this version:

Frédéric Marie Hamelin. Jeux dynamiques en ecologie du comportement. domain_other. Université Nice Sophia Antipolis, 2007. Français. NNT: . tel-00297995

HAL Id: tel-00297995

<https://theses.hal.science/tel-00297995>

Submitted on 16 Jul 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ DE NICE - SOPHIA ANTIPOLIS – UFR SCIENCES
École Doctorale
Sciences et Technologies de l'Information et de la Communication

THÈSE

pour obtenir le titre de

Docteur ès Sciences

de l'UNIVERSITÉ DE NICE - SOPHIA ANTIPOLIS

Spécialité: Automatique, Traitement du signal et des images

Intitulée:

Jeux dynamiques en écologie du comportement

Présentée par

Frédéric HAMELIN

Soutenue publiquement le 4 juillet 2007 devant le jury suivant :

Jacques VAN ALPHEN	Pr., Université de Leyde	Rapporteur
Pierre BERNHARD	Pr., Université de Nice - Sophia Antipolis	Directeur
Pierre CARDALIAGUET	Pr., Université de Bretagne Occidentale	Rapporteur
Michel DE LARA	Pr., École Nationale des Ponts et Chaussées	Rapporteur
François HOULLIER	Directeur Scientifique PPV, INRA	Examineur
Claude LOBRY	Pr., Université de Nice - Sophia Antipolis	Président
Éric WAJNBERG	Directeur de Recherches INRA	Directeur

À mes parents.

Remerciements

Avant toute chose, je tiens à remercier la vie d'avoir mis sur mon chemin un certain Pierre Bernhard, dit PB.

Passons sur l'homme de science. Quand bien même m'appartiendrait-il de dire tout son talent, toute sa culture, que vous m'en verriez bien en peine. Tout juste puis-je faire état de sa redoutable efficacité. Bien malgré lui, car il a su élever la pédagogie au rang d'art, oral et gestuel notamment, PB le savant laisse bien souvent l'observateur sur le bord du chemin. Celui-ci se prend alors à contempler la trajectoire du bolide, son aisance à se mouvoir en terrain inconnu. Ce qui sauve le malheureux est qu'il n'a, lui, que cela à faire de ses journées que de tenter de combler son retard. Encore faut-il qu'il ait eu la présence d'esprit de se saisir de quelques notes, magiques (vraiment), au passage.

L'homme tout court m'a donné une grande leçon. Je ne saurais compter le nombre de fois où je suis entré dans son bureau dépité, résigné, près à rendre mon tablier. Chaque fois j'en suis ressorti la fleur au fusil, près à soulever des montagnes. Quant aux aspects non lisses de ma personnalité, PB n'a permis qu'ils ne s'expriment qu'afin de mieux les canaliser et que ne surgisse de cette interaction que du positif. Or cette alchimie s'inscrit bel et bien dans le réel : on avance, quel que soit le terrain. A mon tour de tenter de diffuser autour de moi tant d'énergie, d'enthousiasme, d'humour, d'attention. Si un jour un apprenti je dois former, qu'il soit chercheur ou tourneur, je tacherai d'être aussi bon.

Sans l'intervention d'Éric Wajnberg, cette rencontre n'aurait sans doute jamais eu lieu. Éric a eu l'initiative et la clairvoyance de soumettre à PB des questions qui relevaient par essence de son domaine de prédilection, l'optimisation et les jeux dynamiques, et qui pourtant traitent de l'écologie et de l'évolution du comportement animal, à des fins agronomiques. Ce sujet m'a particulièrement plu, à un moment où je cherchais à donner du sens à ma vie professionnelle.

Outre m'avoir confié un sujet en or, Éric m'a apporté un soutien indéfectible et une grande liberté de mouvement, quels que furent ses desseins propres. J'ai donc pu suivre la voie qui m'a semblé la bonne sur l'instant, pour le meilleur et pour le pire. Le meilleur, c'est que je serai jugé sur la trajectoire que j'ai moi voulu suivre, non sans contrôle en amont. Le "pire", c'est une frustration commune, à l'issue de cette thèse, de n'avoir plus mis à profit la capacité expérimentale dont nous disposions. Éric m'a néanmoins donné les moyens d'observer en toute liberté, sans pression, le comportement de minuscules insectes qu'il connaît par cœur et manipule à sa guise. On mesure au travers de ses prouesses techniques le travail de naturaliste qu'il lui a fallu accomplir ; l'on ne peut alors que s'incliner devant la dimension théorique qu'il sait en donner. Je lui en suis très reconnaissant.

A ce propos, il me faut dire ici toute la gratitude qui est la mienne envers Christine Curty. Il est frappant de constater à quel point ces insectes n'ont plus aucun secret pour Christine.

J'ai beaucoup appris, notamment la patience, le savoir observer, à ses côtés.

Revenons aux mathématiques. Travailler avec Philippe Nain fut à la fois un plaisir, un honneur et un défi. En effet, il est lui aussi d'une efficacité redoutable et j'ai bien peiné avant d'avancer une idée que PB ou PN n'aient déjà dégainée, ce par emails interposés, en plein mois d'août. C'est en effet lorsque j'aurais cru pouvoir me mettre en vacances que j'ai réalisé qu'il s'agit précisément de la période de l'année au cours de laquelle ces Messieurs évoluent sans handicap ; l'étudiant est alors tout juste bon à compter les points, mais quel match !

La venue de Shaiju fut un véritable bol d'air, tant sur le plan mathématique qu'humain. Pendant toute la durée de son séjour nous avons constitué une véritable équipe et son départ pour l'Australie intervint bien trop tôt à mon goût. Ce n'est, je l'espère, que partie remise.

L'assistance logistique de Viviane Rosello est un luxe de prévenance auquel je me suis accoutumé, et qui me manque déjà.

De même, l'aide de David Charamel, en tant qu'organisateur de colloques, s'est avérée extrêmement précieuse.

Je suis gré à mes chefs d'avoir pensé à Minus van Baalen, Michel De Lara et Jean-Sébastien Pierre pour constituer un comité de thèse. Ils ne s'y sont pas trompés. Ce comité n'a pas été avare de son temps et de critiques pertinentes, constructives et non complaisantes. Merci à tous.

Mes chefs, toujours eux, m'ont réitéré leur confiance en demandant à Jacques van Alphen, Pierre Cardaliaguet et Michel De Lara de rédiger un rapport sur cette thèse. Je remercie Jacques d'avoir accepté de se plonger dans des mathématiques souterraines et francophones, Pierre et Michel d'avoir bien voulu lire mon patois sans trop m'en tenir rigueur. Claude Lobry, qui officia en tant que président, m'a à son tour fait l'honneur de rejoindre le jury, suivi de près par François Houllier. Merci à tous.

À mon sens, la seule façon de remercier toutes les bonnes âmes, trop nombreuses pour apparaître ici chacune nommément, qui m'ont aidé d'une façon ou d'une autre durant ces trois années, est d'agir de sorte à me reconnaître moi aussi parmi les bonnes âmes que mentionneront les mémoires qui suivront celui-ci. Merci à vous.

Enfin, merci à Ivar Ekeland et Mark Lewis de me permettre de continuer l'aventure.

“je ne prétends ni n’ai jamais prétendu être de la confidence secrète de la Nature. Elle a des voies obscures et cachées que je n’ai jamais entrepris de pénétrer; je lui avais seulement offert un petit secours de géométrie au sujet de la réfraction, si elle en eût eu besoin. Mais puisque vous m’assurez, Monsieur, qu’elle peut faire ses affaires sans cela et qu’elle se contente de la marche que M. Descartes lui a prescrite, je vous abandonne de bon cœur ma prétendue conquête de physique, et il me suffit que vous me laissiez en possession de mon problème de géométrie tout pur et in abstracto, par le moyen duquel on peut trouver la route d’un mobile qui passe par deux milieux différents et qui cherche d’achever son mouvement le plus tôt qu’il pourra.”

Pierre de Fermat, 21 mai 1662, à Claude Clerselier, un cartésien.

Table des matières

Introduction	13
1 Concepts et outils	17
1.1 Sur les jeux d'évolution	18
1.2 Quelques éléments de commande optimale	25
1.3 Sur les jeux différentiels, avec un accent singulier	35
2 Jeux de cueillette	45
2.1 Synopsis	46
2.2 De l'optimalité d'une cueillette	48
2.3 Un modèle de cueillette	50
2.4 Un jeu de cueillette sans interférence	54
2.5 Un jeu de cueillette avec interférence	63
2.6 Un jeu différentiel de sélection de ressources	69
3 Le superparasitisme tel un jeu différentiel	93
3.1 Entrée en jeu	95
3.2 Modèle	97
3.3 Énoncé du jeu	100
3.4 Une reformulation du jeu	102
3.5 Un équilibre en stratégies pures	105
3.6 Discussion	112
Conclusion et perspectives	115
A Une cueillette discrète	117
B Les aléas d'une cueillette	121
C Une guerre d'usure à temps d'arrêt aléatoire	125
D Sur la sélection optimale de ressources en temps limité	129
Bibliographie	144

Introduction

“optimisation models are certainly misleading if they lead people to think that animals consciously optimise their fitness [...] But there is no reason why the models should be so interpreted. An analogy with physical theory should make this point clear. When calculating the path of a ray of light between two points, A and B, after reflection or refraction, it is sometimes convenient to make use of the fact that the light follows that path which minimises the time taken to reach B. It is a simple consequence of the laws of physics that it should be so; no-one supposes that the ray of light setting out from A calculates the quickest route to B. Similarly, it can be a simple consequence of the laws of population genetics that, at equilibrium, certain quantities are maximised. If so, it is simplest to find the equilibrium state by performing the maximisation. Nothing is implied about intention.”

John Maynard-Smith, 1982, [102].

Rien, en biologie, n’a de sens, si ce n’est à la lueur de l’évolution¹. À cet égard, l’écologie du comportement [90] s’attache à donner un “sens” au comportement animal, ou à répondre à la question ‘dans quelle mesure le phénotype observé résulte-t-il du processus de sélection naturelle?’. Si vraiment l’information génétique contenue dans chaque individu est seule susceptible de subsister au travers de ce processus [60], le comportement a vraisemblablement été façonné de sorte que l’individu soit particulièrement apte à installer son patrimoine génétique au sein de la génération suivante. Une façon de procéder est de reproduire ses gènes soi-même. Nous lui ferons correspondre un certain *succès reproducteur*. Une autre consiste à favoriser, ou pour le moins ne pas affecter, de par son action, le succès reproducteur d’un individu avec qui on partage quelque information génétique. Il s’agit donc, pour qui interprète le comportement animal, de tenir compte de ce *succès reproducteur augmenté* [69].

Car il n’est pas rare, dans la Nature, que le succès reproducteur d’un individu dépende du comportement de ses congénères. L’exemple flagrant, auquel la théorie des jeux doit sa pre-

1. d’après Theodosius Dobzhansky [46].

mière apparition explicite² en biologie, est celui du rapport des sexes au sein d'une population. Un génotype qui produirait un rapport des sexes biaisé en faveur des mâles se répandrait dans une population caractérisée par un biais en faveur des femelles, car il se copierait plus souvent. La réciproque étant vraie, un rapport des sexes non-biaisé est l'unique dénouement stable au regard de l'Évolution. Maynard-Smith et Price [103, 102] ont formalisé ce concept d'*équilibre évolutivement stable* comme un raffinement de l'équilibre de Nash [113]. Taylor et Jonker ont, quant à eux, apporté une pierre de taille à l'édifice ; il s'agit d'un système d'équations différentielles ordinaires, associé à un jeu sous-jacent, plus connu sous le nom de *dynamique des répliqueurs* [142]. Ils montrent notamment que tout équilibre évolutivement stable correspond à un point asymptotiquement stable de la dynamique associée.

Aussi, apparaissent dans la Nature des jeux à composante dynamique. Par exemple, l'article [45] pose la question de la pertinence de la structure géométrique créée par une mineuse de feuille en termes de chemin optimal pour se soustraire aux attaques répétées de son ennemi naturel. Selon ses auteurs, cette situation possède une forte ressemblance avec le jeu de la princesse et du monstre, introduit par Isaacs [82], dans lequel la princesse cherche à échapper au monstre. Un tel jeu de poursuite-évasion est dit à somme nulle car le poursuivant veut maximiser la probabilité de capturer sa cible, lorsque celle ci cherche à la minimiser.

Sont aussi présents dans la Nature des jeux à somme non-nulle, ou dans lesquels les intérêts des uns et des autres ne convergent certes pas, mais ne sont pas pour autant totalement antagonistes. Un cas particulier, d'envergure, concerne les jeux entre individus apparentés. Dans sa thèse [42], Day se consacre précisément aux jeux dynamiques entre apparentés. Ses résultats mathématiques sont illustrés par le jeu auquel se livrent des plantes, disons annuelles. Dans ce jeu, les ressources acquises par photosynthèse sont pour tout ou partie allouées à la croissance en quête de luminosité, tandis que le reste revient à la reproduction. De nouveau, il s'agit bien d'un jeu dynamique car un individu qui se contenterait d'allouer ses ressources à la reproduction pendant que ses congénères se permettraient, eux, de tout miser sur la croissance, se verrait privé de lumière sous peu, donc se trouverait en incapacité de se reproduire par la suite. D'un autre côté, la croissance en elle même n'est en rien favorisée par la sélection. La question se pose donc d'une politique évolutivement stable d'allocation dynamique des ressources [53]. Il se trouve que cette politique est du type *bang-bang* : investir uniquement dans la croissance pendant les n^* premiers mois, pour ensuite tout investir dans la reproduction. L'instant de commutation n^* décroît lorsque le coefficient d'apparentement des individus croît.

Or il se s'agit pas d'exemples isolés. Il est frappant de constater le nombre de jeux dynamiques qui se révèlent détenir leur part de pertinence en écologie du comportement [77, 78, 87, 99, 40, 93, 94, 8, 3, 7, 104, 110, 1, 2, 122, 114]. Ainsi, contrairement à ce que son titre, *aguicheur*, peut laisser croire, ce document ne prétend à aucune originalité pour ce qui

2. explicite à ceci près que la théorie des jeux apparaît en 1944 suite aux travaux de von Neumann et Morgenstern [157]. Or cette interprétation de la parité des sexes est souvent attribuée à Fisher, 1930 [54]. En outre, l'auteur de [25] met l'accent sur le fait que Darwin, dans une première édition de l'ouvrage [41], paru en 1871, avait déjà tout dit.

est de l'introduction de ce concept mathématique en biologie. Pour autant, la théorie des jeux dynamiques ne semble pas s'être considérablement alimentée des problématiques issues de la biologie jusqu'à présent. Notons tout de même que les jeux différentiels³ se ne font pas si rares en biologie [150, 111, 83, 97, 4, 128, 43, 44, 163], comparativement à leurs cousins discrets.

Venons en à l'objet de cette thèse. La théorie de la cueillette optimale fait science l'art de de s'approprier les ressources qu'offre un environnement donné. Ce peuvent être de la nourriture, des partenaires sexuels ou, cas qui nous intéressera tout particulièrement, des hôtes à parasiter. Sur de nombreux théâtres écologiques, ces ressources sont distribuées sous forme d'*agrégats* de qualité variable, épars dans l'environnement. Dans cette situation, la théorie se veut proposer une stratégie optimale de gestion du temps consacré à chaque agrégat, selon sa qualité et sous quelque incertitude, dûe au fait que les agrégats soient découverts au gré du hasard. Le résultat classique de cette théorie est le théorème dit 'de la valeur marginale' de Charnov [29], sur lequel nous nous appuierons, de tout notre poids, dans ce manuscrit.

Nous sommes tout particulièrement intéressés par les insectes dits *parasitoïdes*, et, plus spécifiquement encore, par ceux que l'on nomme *oophages*, car ils parasitent les œufs d'une espèce hôte. Les parasitoïdes sont affublés d'un tel suffixe pour les distinguer des parasites ordinaires, qui eux, évitent, en général, de tuer leur hôte. Ainsi, quand les hôtes en question se trouvent être des ravageurs de culture, les parasitoïdes apparaissent tels de précieux auxiliaires pour la lutte biologique contre les insectes phytophages. Par exemple, *Trichogramma brassicae* attaque la pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis*, lorsque *Trissolcus basalis* s'en prend à *Nezara viridula*, une punaise verte qui sévit sur plusieurs cultures du bassin méditerranéen.

Des traits propres aux parasitoïdes nous incitent à développer quelque peu la théorie de la cueillette. D'une part, leur courte espérance de vie (quelques jours, typiquement) et, par conséquent, le nombre relativement faible d'agrégats visités au cours de leur existence, nous a conduit, lors de précédents travaux, à traiter de l'influence de cet horizon temporel sur la politique de cueillette optimale classique, stationnaire. Nos résultats théoriques furent étayés par des expériences de laboratoire avec *Anaphes victus*, un parasitoïde du charançon de la carotte *Listronotus oregonensis* (cf. article [159]). D'autre part, quand ces insectes sont relâchés, en grand nombre⁴, sur le terrain, ils entrent en compétition pour l'accès aux hôtes, ce qui influe (i) sur le temps qu'ils passent sur chaque agrégat donc sur leur vitesse de dispersion et (ii) sur le taux de parasitisme dont souffrent les agrégats, ou l'efficacité du programme de lutte biologique. Ces deux variables (temps de résidence sur l'agrégat, degré d'exploitation de l'agrégat) ne sont pas nécessairement trivialement corrélées dans la mesure où se produit, lorsque cohabitent plusieurs insectes sur un agrégat, un phénomène d'*interférence* : leur rythme d'attaque d'hôtes individuel est amoindri de par la présence de compétiteurs. Nous traiterons de ce type de compétition par la suite. En outre, il existe un autre phénomène, communément observé, dit de *superparasitisme* : ces insectes parasitent des hôtes qui ont déjà été attaqués par

3. on appelle *jeu différentiel* [82] un jeu dans lequel la dynamique est décrite par une équation différentielle, par opposition à une équation aux différences, où le temps, enfin ce qui régit l'avant et l'après, est discrétisé.

4. de 200 à 400 000 parasitoïdes à l'hectare et par saison, lors de lâchers inondatifs (cf. www.biotop.fr).

leurs congénères, aux dépens de ces derniers. Or l'évolution les a dotés de moyens sensoriels et cognitifs qui leur permettent de moduler ce trait de comportement. Notre objectif est de proposer une stratégie de modulation du superparasitisme qui serait pertinente au regard de l'évolution, ce en situation de compétition pour la conquête d'hôtes agrégés. Puisque le superparasitisme consiste précisément à s'en prendre au succès reproducteur de ses semblables, nous sommes face à un jeu. De surcroît, puisque l'état de l'agrégat, en termes d'hôtes sains et parasités, évolue au cours du temps, ce jeu a une composante dynamique.

Ce jeu de superparasitisme, dynamique, fera l'objet du chapitre 3. Auparavant, il nous aura fallu, *via* le chapitre 2, nous emparer de la théorie de la cueillette et de différents modes de compétition intra-spécifique. Commençons, au travers du chapitre 1, par nous familiariser avec les concepts et outils qui nous accompagneront au fil des pages de ce manuscrit.

Chapitre 1

Concepts et outils

Contenu du chapitre

1.1	Sur les jeux d'évolution	18
1.1.1	Sur le concept d'équilibre évolutivement stable	18
1.1.2	Relation avec la théorie des jeux classique	20
1.1.3	Une analyse plus approfondie du cas linéaire fini	21
1.1.4	Sur la stabilité de la dynamique des réplicateurs	23
1.2	Quelques éléments de commande optimale	25
1.2.1	Un bref survol historique	26
1.2.2	Une famille de problèmes	27
1.2.3	Principe de programmation dynamique	28
1.2.4	L'approche Hamilton-Jacobi-Bellman	29
1.2.5	Relation avec l'approche de Pontryagin et synthèse non régulière . . .	32
1.2.6	Une note succincte sur les problèmes à temps d'arrêt libre	34
1.3	Sur les jeux différentiels, avec un accent singulier	35
1.3.1	Un cas de découplage des équations d'Isaacs : une solution bi-singulière	37
1.3.2	Des stratégies mixtes à la bilinéarité	39
1.3.3	Un exemple inspiré de l'Écologie du comportement	39

1.1 Sur les jeux d'évolution

Cette section se veut introduire la théorie des jeux depuis la problématique présentée en Introduction. Il en découle naturellement le concept d'équilibre évolutivement stable (ESS), concept clé des jeux d'évolution. Aussi ferons-nous le lien avec la théorie des jeux classique, non sans introduire ses principaux concepts. Aux questions

- qu'est-ce qu'un équilibre de Nash ?
- qu'est-ce qu'un équilibre en stratégies mixtes ?
- peut-on vraiment imaginer que les individus soient rationnels au point d'agir selon une subtile distribution de probabilité ?

nous répondrons, respectivement,

- la condition de stabilité au premier ordre d'un ESS (aucun trait mutant ne peut isolément obtenir meilleur succès) est équivalente à requérir un équilibre de Nash (symétrique) ;
- une mixture de traits dont la distribution, au sein de la population, est stable au regard de l'évolution (par opposition à une population caractérisée par un trait unique) ;
- aucune rationalité n'est requise, cette distribution fut sculptée par sélection naturelle.

Certes, nous nous plaçons d'emblée dans le cadre quelque peu restreint des jeux d'évolution, en biologie. Toutefois, les hypothèses biologiques sous-jacentes nous semblent d'une pertinence dont ne peut se vanter la théorie classique (mixture de traits au sein d'une population et sélection naturelle *versus* action gouvernée par quelque distribution de probabilité et rationalité). Nous aurons néanmoins besoin de nous servir d'équilibres de Nash asymétriques et de stratégies mixtes au sens classique par la suite, mais cette introduction nous semble présenter plus de sens pour qui se préoccupe de biologie.

La présentation qui suit s'inspire éhontément de l'article [15].

1.1.1 Sur le concept d'équilibre évolutivement stable

Admettons que les *traits*, ou *phénotypes* ou *stratégies pures* appartiennent à un espace métrique compact X . Nous distinguerons les cas suivants :

- X est fini (le cas *fini*), $X = \{x_1, x_2, \dots, x_n\}$,
- X est un segment $[a, b] \subset \mathbb{R}$,
- X est un sous-ensemble compact de $\mathbb{R}^n$.

Dans cette section, les lettres x et y désigneront des éléments de X . Soit $\Delta(X)$ l'ensemble des mesures de probabilité sur X . Dans le cas fini, il pourra aussi être désigné par Δ_n , qui est alors compact. Dans tous les cas, en topologie faible, $\Delta(X)$ est compact et l'espérance mathématique continue à l'égard de la loi de probabilité. Nous utiliserons les lettres p et q pour désigner des éléments de $\Delta(X)$.

Une population se caractérise par la distribution $p \in \Delta(X)$ qui gouverne les traits de ses individus. Nous n'aurons nul besoin de distinguer si chaque individu, à chaque décision, choisit un élément de A avec probabilité $p(A)$ (la population

est alors *monomorphe*: ses membres usent d'une *stratégie mixte commune* p), ou si chacun se voit distribué une stratégie pure selon la loi p , qui représente alors la *distribution des traits au sein de la population, cette fois polymorphe*. En d'autres termes, pour tout sous-ensemble $A \subset X$, $p(A)$ peut être vue soit comme la probabilité que tout animal d'une population monomorphe adopte un des comportements x de l'ensemble A , soit comme la proportion des animaux d'une population polymorphe dont le phénotype appartient à A . Ainsi, dans ce dernier cas, $p(A)$ est aussi la probabilité qu'un animal de la population pris "au hasard" (selon une loi uniforme) ait un phénotype qui appartienne à A .

Soit $G : X \times \Delta(X) \rightarrow \mathbb{R}$ conjointement continue (en topologie faible pour son second argument). L'interprétation en est le succès reproducteur d'un individu de trait x^1 dans une population caractérisée par p .

Un cas particulier intéressant, dénommé ci-après le *cas linéaire*, se produit lorsque G s'obtient d'après une fonction $H : X \times X \rightarrow \mathbb{R}$ qui donne le paiement $H(x, y)$ qu'un animal de trait x obtient lorsque mis en présence d'un animal de trait y . Soit $G(x, p)$ le paiement espéré lorsque l'on joue x dans une population caractérisée par p :

$$G(x, p) = \int_X H(x, y) dp(y). \quad (1.1)$$

Ainsi les fonctions G et F ci-dessous seront-elles linéaires en leur second argument. Ce ne sera cependant pas nécessaire pour certains des résultats qui seront présentés.

Le succès reproducteur d'une petite sous-population qui adopte une stratégie mixte q au sein d'une population caractérisée par p est

$$F(q, p) = \int_X G(x, p) dq(x).$$

Soit $\delta_x \in \Delta(X)$ la mesure de Dirac en x . On a donc $G(x, p) = F(\delta_x, p)$.

Définition 1.1 Pour tout $p \in \Delta_n$, on définit la multiapplication $\mathbb{R}(p)$ par

$$\mathbb{R}(p) = \{q \in \Delta_n \mid F(q, p) = \max_{r \in \Delta_n} F(r, p)\}.$$

La définition la plus parlante du concept d'équilibre évolutivement stable (ESS) est la suivante [102]:

Définition 1.2 La distribution $p \in \Delta(X)$ est dite être un ESS s'il existe un $\varepsilon_0 > 0$ tel que pour tout $\varepsilon < \varepsilon_0$ positif, on ait:

$$\forall q \neq p, \quad F(p, (1 - \varepsilon)p + \varepsilon q) > F(q, (1 - \varepsilon)p + \varepsilon q).$$

Autrement dit, un trait mutant q qui représente une fraction ε d'une population caractérisée par p ne peut s'y répandre car son succès reproducteur n'atteint pas celui du trait résident

1. il s'agit plus exactement du succès reproducteur du trait lui même. Les jeux d'évolution mettent en concurrence des traits dont les individus ne sont que les jetons.

p . La linéarité suffit à ce que coïncident cette définition et celle proposée par Maynard Smith et Price [103] :

Théorème 1.3 *Si F est linéaire en son second argument, la Définition 1.2 est équivalente à la définition ci-dessous.*

Définition 1.4 *La distribution $p \in \Delta(X)$ est dite être un ESS si*

1.

$$\forall q \in \Delta(X), \quad F(q,p) \leq F(p,p), \quad (1.2)$$

2.

$$\forall q \in \mathbb{R}(p) \setminus \{p\}, \quad F(q,q) < F(p,q). \quad (1.3)$$

1.1.2 Relation avec la théorie des jeux classique

Considérons un jeu à deux joueurs, dénommés ci-après **1** et **2**. Chacun choisit sa décision, disons q_1 et q_2 , respectivement, dans $\Delta(X)$, et souhaite maximiser sa fonction de paiement, respectivement :

$$\begin{aligned} J_1(q_1, q_2) &= F(q_1, q_2), \\ J_2(q_1, q_2) &= F(q_2, q_1). \end{aligned}$$

Définition 1.5 *Soit un jeu à deux joueurs : pour $i = 1, 2$,*

$$J_i : Q_1 \times Q_2 \rightarrow \mathbb{R} : (q_1, q_2) \mapsto J_i(q_1, q_2).$$

On appelle équilibre de Cournot-Nash, ou simplement équilibre de Nash, une paire $(q_1^, q_2^*) \in Q_1 \times Q_2$ telle que,*

$$\begin{aligned} \forall q_1 \in Q_1, \quad J_1(q_1^*, q_2^*) &\geq J_1(q_1, q_2^*), \\ \forall q_2 \in Q_2, \quad J_2(q_1^*, q_2^*) &\geq J_2(q_1^*, q_2). \end{aligned}$$

Vient alors la proposition suivante :

Proposition 1.6

- *La condition (1.2) de la Définition 1.4 équivaut à requérir que (p, p) soit un équilibre de Nash du jeu ci-dessus. Par conséquent, tout p satisfaisant cette condition sera appelé point de Nash.*
- *Si (p, p) est un équilibre de Nash strict, p est un ESS.*

Plus précisément, un équilibre de Nash strict et symétrique est donné par la condition (1.2) de la définition 1.4, dans laquelle l'inégalité devient une stricte inégalité. Si tel est le cas, la condition (1.3) est immédiatement satisfaite.

De par un théorème de von Neumann [157, proposition (17:D) p. 161], il vient, dans le cas fini, et étendu dès les années cinquante au cas infini², le **théorème d'égalisation** :

2. La preuve de von Neumann s'applique aux jeux à somme nulle, ou lorsque le jeu peut être formulé de la sorte: $J_1(q_1, q_2) = -J_2(q_1, q_2)$. Son extension à l'équilibre de Nash peut-être trouvée dans [91].

Théorème 1.7 *Soit p un ESS. Dès lors,*

1. $\forall x \in X, G(x, p) \leq F(p, p)$,
2. *soit $N = \{x \in X \mid G(x, p) < F(p, p)\}$. On a $p(N) = 0$.*

Chaque trait présent dans la population, peut, à l'équilibre, espérer un succès reproducteur égal aux autres. Cet élément surprenant³ en théorie des jeux classique est somme toute plus intuitif en jeux d'évolution, de par l'aspect mécanique de la stabilité recherchée⁴.

Enfin, une preuve très similaire à (mais qui diffère légèrement de) celle de l'existence d'un équilibre de Nash conduit au théorème suivant, qui s'applique ici :

Théorème 1.8 *Soit P un espace compact, $F : P \times P \rightarrow \mathbb{R}$ une fonction continue et concave en son premier argument. Alors il existe au moins un $p \in P$ qui satisfasse la condition (1.2) de la Définition 1.4.*

1.1.3 Une analyse plus approfondie du cas linéaire fini

Dans le cas linéaire fini, le problème est entièrement défini par la matrice $A = (a_{ij})$ avec $a_{ij} = H(x_i, x_j)$, tel que

$$G(x_i, p) = (Ap)_i, \quad F(q, p) = \langle q, Ap \rangle = q^t Ap.$$

Reformulons le Théorème 1.7 dans ce contexte. À cette fin, introduisons la notation $\mathbf{1}$ pour désigner un vecteur (de dimension adéquate) dont les éléments sont unitaires. La notation $u < v$ signifiera que le vecteur $v - u$, v et u vecteurs de même dimension, a toutes ses coordonnées strictement positives.

Viennent les résultats plus ou moins classiques suivants :

Théorème 1.9

1. *Si p est un point de Nash, il existe $\alpha = F(p, p)$ et une partition des coordonnées dans $\mathbb{R}^n$ telle que, à un réordonnement des coordonnées près, on ait*

$$p = \begin{pmatrix} p_1 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad Ap = \begin{pmatrix} \mathbf{1}\alpha \\ h \end{pmatrix}, \quad (1.4)$$

h un vecteur de dimension adéquate dont toutes les coordonnées sont inférieures à α . Soit n_1 la dimension de p_1 . Soit

$$A = \begin{pmatrix} A_{11} & A_{10} \\ A_{01} & A_{00} \end{pmatrix}$$

la partition de A adaptée à la décomposition de p , et $B_1 = (1/2)(A_{11} + A_{11}^t)$ la partie symétrique de A_{11} .

3. du fait qu'il faille agir selon les paiements de son adversaire, et non des siens, de sorte à les égaliser quoiqu'il fasse.

4. c'est aussi le "premier principe" de Wardrop, découvert dans l'étude des choix d'itinéraire par les usagers du réseau routier [164].

2. Si p est un point de Nash, une condition suffisante pour qu'il soit un ESS, c'est à dire pour que la condition (1.3) soit satisfaite, est que la restriction de la forme quadratique $\mathbb{R}^{n_1} \rightarrow \mathbb{R} : u \mapsto \langle u, B_1 u \rangle$ au sous-espace de $\mathbb{R}^{n_1}$ orthogonal au vecteur $\mathbb{1}$ de cet espace, soit définie négative.
3. Soit p un point de Nash, et sa décomposition comme ci-dessus. Supposons qu'à un réordonnement près des coordonnées de p_1 , celui-ci puisse s'écrire

$$p_1 = \begin{pmatrix} p_2 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Soit aussi

$$A_{11} = \begin{pmatrix} A_{22} & A_{20} \\ A_{02} & A_{00} \end{pmatrix}$$

la partition adaptée de A_{11} (avec une surcharge de notation sans conséquence pour A_{00}), et B_2 la partie symétrique de A_{22} .

Une condition nécessaire pour que p soit un ESS est que la restriction de la forme quadratique $u \mapsto \langle u, B_2 u \rangle$ au sous-espace de $\mathbb{R}^{n_2}$ orthogonal au vecteur $\mathbb{1}$ soit définie négative.

Si p_1 n'a pas de coordonnée nulle, la condition de l'affirmation 2 est nécessaire et suffisante.

Preuve :

1. L'affirmation 1 du théorème est une reformulation du Théorème d'égalisation 1.7.
2. La démonstration des affirmations semblables 2 et 3 s'appuie sur le résultat suivant :

Lemme 1.10 Si p est un point de Nash, soit p_1 et A_{11} définis dans le théorème, la condition (1.3) est équivalente à

$$\forall q_1 \neq p_1 \in \Delta_{n_1}, \quad \langle q_1 - p_1, B_1(q_1 - p_1) \rangle < 0. \quad (1.5)$$

Démonstration du lemme D'après (1.4), $\mathbb{R}(p)$ est exactement le simplexe du sous-espace de $\mathbb{R}^n$ contenant p_1 . Les vecteurs de $\mathbb{R}(p)$ sont exactement tous les vecteurs de la forme

$$q = \begin{pmatrix} q_1 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad q_1 \in \Delta_{n_1}.$$

La condition (1.3) s'écrit

$$\forall q_1 \neq p_1 \in \Delta_{n_1}, \quad \langle q_1 - p_1, A_{11}q_1 \rangle < 0.$$

Par ailleurs, par définition de $\mathbb{R}$, $\langle q_1 - p_1, A_{11}p_1 \rangle = 0$. On peut donc soustraire le membre de gauche de cette dernière égalité à celui de l'inégalité précédente, pour obtenir

$$\forall q_1 \neq p_1 \in \Delta_{n_1}, \quad \langle q_1 - p_1, A_{11}(q_1 - p_1) \rangle < 0.$$

Il suffit alors de remarquer que, pour tout u , $\langle u, A_{11}u \rangle = \langle u, B_1u \rangle$ pour obtenir le lemme. Revenons à la démonstration de l'affirmation 2 du théorème. Puisque p_1 et q_1 appartiennent tous les deux au simplexe, leur différence est orthogonale au vecteur $\mathbf{1}$. Donc si la restriction de la forme quadratique engendrée par B_1 à ce sous espace est négative définie, on aura bien (1.5).

3. La condition ci-dessus est trop forte en ce que la restriction de p_1 et q_1 au simplexe fait que leurs différences n'engendrent pas tout l'espace orthogonal à $\mathbf{1}$ si p_1 est sur le bord du simplexe, c'est à dire s'il a des coordonnées nulles. Dans ce cas, on prend un sous ensemble de l'espace engendré par ces différences en se restreignant aux q_1 qui ont les mêmes coordonnées nulles que p_1 . Ayant pris un sous-ensemble strict, nous n'avons plus qu'une condition nécessaire.

Si p_1 a toutes ses coordonnées non nulles, il est à l'intérieur du simplexe de $\mathbb{R}^{n_1}$. Les différences $q_1 - p_1$, $q_1 \in \Delta_{n_1}$ engendrent donc tout $\mathbb{R}^{n_1}$. La condition (1.5) est donc aussi nécessaire.

Remarque 1 Soit B une matrice symétrique de type $m \times m$. Soit $\mathcal{V}$ un sous-espace de dimension ℓ de $\mathbb{R}^m$. Soit Q une matrice de type $m \times \ell$ dont l'image est $\mathcal{V}$. La condition que la restriction de la forme quadratique $u \mapsto \langle u, Bu \rangle$ à $\mathcal{V}$ soit négative définie peut s'écrire $Q^t B Q < 0$.

Pour appliquer cette remarque au sous-espace $\mathbf{1}^\perp$ de $\mathbb{R}^n$, on peut par exemple prendre pour matrice Q la matrice obtenue en supprimant l'une quelconque des colonnes du projecteur orthogonal $P = I - (1/n)\mathbf{1}\mathbf{1}^t$. On garde ainsi $n-1$ vecteurs linéairement indépendants engendrant le sous-espace $\mathbf{1}^\perp$.

□

Un autre corollaire immédiat est que le nombre d'ESS est borné par n . Plus précisément,

Corollaire 1.11 *S'il existe un ESS dans l'intérieur relatif d'une face de Δ , il n'y en a aucun autre dans cette face, et dans cet énoncé Δ_n est lui même une face de dimension $n-1$. Par conséquent, s'il existe un ESS dans l'intérieur relatif de Δ_n , c'est l'unique ESS.*

1.1.4 Sur la stabilité de la dynamique des répicateurs

Certains auteurs [151, 152] définissent un ESS (dans le cas fini) tel un point stable p de la dynamique des répicateurs

$$\dot{q}_i = q_i[G(x_i, q) - F(q, q)]. \quad (1.6)$$

Remarquons qu'une première conséquence à cela est que :

$$q_i(t) = q_i(0) \exp \left(\int_0^t [G(x_i, q(s)) - F(q(s), q(s))] ds \right)$$

de sorte que si tous les $q_i(0)$ sont non-nuls, ils le resteront au cours des temps évolutifs, et *vice-versa* (pas d'apparition de nouveau trait ou mutation). De plus, on voit que $\sum_i \dot{q}_i = \sum_i q_i G(x_i, q) - (\sum_i q_i) F(q, q) = (1 - \sum_i q_i) F(q, q) = 0$, de sorte que l'hyperplan $\{q \mid \sum_i q_i = 1\}$ est invariant. La conclusion à ces deux remarques est la suivante :

Proposition 1.12 *La dynamique des réplicateurs préserve*

- $\Delta(X)$, de même que son intérieur,
- les faces de $\Delta(X)$, de même que leurs intérieurs relatifs.

Il est bien connu⁵ que dans le cas linéaire fini, la relation entre ces deux définitions, pour un seul concept, se situe dans le théorème suivant.

Théorème 1.13 *Dans le cas linéaire fini, tout point asymptotiquement stable de la dynamique (1.6) est un point de Nash. Tout ESS est un point localement⁶ asymptotiquement stable de la dynamique (1.6), et son bassin d'attraction contient l'intérieur relatif de la face de plus petite dimension de $\Delta(X)$ sur laquelle il repose.*

Remarquons cependant que dans le cas infini (un continuum de traits) la situation est bien plus complexe et reste un problème ouvert [36, 37, 129]. En effet, l'équation d'évolution qui vivait dans $\mathbb{R}^n$ vit alors dans un espace de mesures, de sorte que la définition du terme stabilité dépende de la topologie choisie (et la fonction de Lyapunov utilisée ici n'est pas continue en topologie faible, ou naturelle).

Deux cas particuliers de ce théorème sont les suivants :

Corollaire 1.14 *Dans le cas linéaire fini,*

- Si un ESS est un point intérieur de $\Delta(X)$, celui ci est globalement stable dans l'intérieur de $\Delta(X)$, pour la dynamique (1.6).
- Toute stratégie pure, qu'elle constitue un ESS ou non, est un équilibre de la dynamique (1.6). Le théorème ci-dessus n'implique rien de plus pour les ESS en stratégies pures.

Preuve :

Pour prouver le caractère nécessairement Nash d'un point asymptotiquement stable de la dynamique (1.6), admettons que p ne soit pas un point de Nash (cf. Proposition 1.6). Ainsi existerait-il un voisinage $\mathcal{V}$ de p et un $\delta > 0$ tels que :

$$\forall q \in \mathcal{V}, G(x_k, q) - F(q, q) \geq \delta.$$

Si $q(t) \rightarrow p$, alors il existe un t_0 tel que $\forall t > t_0, q(t) \in \mathcal{V}$. Mais alors

$$q_k(t) = q_k(t_0) \exp \left(\int_{t_0}^t [G(x_k, q(s)) - F(q(s), q(s))] ds \right) > q_k(t_0) e^{\delta(t-t_0)} \rightarrow \infty,$$

ce qui constitue un paradoxe.

⁵. consulter [127] par exemple pour une analyse bien plus détaillée.

⁶. relativement à la face à laquelle nous nous référons.

Pour ce qui concerne le caractère suffisant qu'à un ESS pour être localement asymptotiquement stable pour la dynamique (1.6), nous restreindrons notre attention au sous-espace $\mathbb{R}^{n_2}$ de l'affirmation 3 du Théorème 1.9, où toutes les coordonnées de p sont strictement positives, et plus loin à $\Delta := \Delta_{n_2}$. Considérons la fonction de Lyapunov

$$V(q) = \sum_{i=1}^{n_2} p_i \ln \frac{p_i}{q_i}.$$

Elle est nulle en p . Aussi peut-elle s'écrire $V(q) = -\sum_i p_i \ln(q_i/p_i)$ et de par le fait que $\ln x < x - 1$, tant que $x \neq 0$, $V(q) > -\sum_i p_i(q_i/p_i - 1) = 0$ dès que $\Delta \ni q \neq p$. Donc sa restriction à Δ est en effet une fonction de Lyapunov valide. Ainsi, vient, sur une trajectoire de (1.6),

$$\frac{dV(q(t))}{dt} = -\sum_{i=1}^{n_2} p_i [G(x_i, q) - F(q, q)] = -F(p, q) + F(q, q)$$

qui est par hypothèse négatif sur Δ_{n_2} , puisque c'est un sous-espace de Δ_{n_1} , l'ensemble des meilleures réponses contre p .

□

Il se trouve que l'on peut aller plus loin via le théorème suivant (dont nous ne détaillerons cependant pas la preuve, laquelle s'appuie sur la compacité).

Définition 1.15 Une stratégie $p \in \Delta_n$ est appelée localement supérieure s'il existe un voisinage $\mathcal{N}$ de p dans Δ_n tel que, pour tout $q \in \mathcal{N}$, $q \neq p$, $F(q, q) < F(p, q)$.

Théorème 1.16 Dans le cas linéaire fini, p constitue un ESS si et seulement si elle est localement supérieure.

Corollaire 1.17 Dans le cas linéaire fini, le bassin d'attraction d'un ESS contient un voisinage dans Δ_n de l'intérieur relatif de la face de plus petite dimension de Δ_n sur laquelle cet ESS repose.

1.2 Quelques éléments de commande optimale

Cette section s'inspire, parfois éhontément, de Bernhard [10] ainsi que des notes de cours de Bonnans et Rouchon [21]. Il s'agit d'étudier une famille de problèmes de commande optimale qui est paramétrée par ξ , la condition initiale sur l'état x . Nous définirons la notion de *valeur* du problème et montrerons qu'elle est, en un sens généralisé, solution d'une équation aux dérivées partielles en la variable x , dite équation de Hamilton-Jacobi-Bellman (HJB). La commande optimale s'obtient par minimisation d'un dénommé *Hamiltonien*, dans lequel intervient le gradient de la *fonction valeur*.

La présentation que nous en faisons ici est largement heuristique, et a surtout pour but de préciser la position relative des outils que nous utiliserons. Elle fait donc l'impasse sur plusieurs difficultés techniques que nous aurons à traiter soigneusement dans la suite.

1.2.1 Un bref survol historique

La commande optimale traite des problèmes d'optimisation d'un *critère*, dont la valeur dépend d'une trajectoire sur laquelle on peut dans une certaine mesure influencer. Il s'agit donc de calcul des variations.

Héron d'Alexandrie avait déjà remarqué que le chemin suivi par la lumière via réflexion sur un miroir plan est minimum. Toutefois, c'est en 1657 que Fermat énonce son célèbre principe de temps minimum pour la lumière. Aussi découvre-t-il, en 1661, qu'il rend compte de la loi de la réfraction de Descartes, pourvu que l'on adopte, contre le maître⁷ (et contre Newton), une vitesse de propagation *inversement* proportionnelle à l'indice du milieu. Apparaît ensuite la notion de dérivée, ou “fluxions” d'après Newton (vers 1669), tandis qu'en parallèle, Leibniz en développe sa propre notion. Après les travaux précurseurs de Newton sur le calcul des variations, ce sujet va, sous l'emprise des frères Bernoulli, évoluer très vite. On leur doit le célèbre problème de la Brachistochrone [140], posé en 1696. Dans la lignée de Johann Bernoulli, Euler s'affirmera tel le véritable fondateur du calcul des variations ; l'équation qui porte son nom est publiée en 1736. Vient alors Lagrange, qui introduit la notion de variation, précise le principe de moindre action énoncé par Maupertuis⁸ en 1744, et applique le tout à la mécanique.

Au 19^{ième} siècle, la mécanique et la théorie de la lumière restent les motivations de Poisson puis d'Hamilton, qui développe le principe d'action stationnaire sous sa forme moderne. Les premiers résultats sur la théorie de la seconde variation proviennent de Jacobi, en 1837, qui introduit la notion de point conjugué et les conditions suffisantes d'optimalité locales. Dans les années 70, Weierstrass, conscient que ces conditions ne prévalent que pour des variations faibles, introduit alors les notions de champ de trajectoires et de variation forte. Apparaît alors sa condition suffisante d'optimalité, ou le fait que le Hamiltonien soit minimisé en tout point du champ. À la fin du 19^{ième} siècle et au début du 20^{ième}, apparaît le problème de Bolza, ou l'ancêtre de la commande optimale. Quant à Carathéodory, il formalise la forme Hamiltonienne des conditions suffisantes. Dans les années 50, Bellman et Isaacs développent indépendamment (bien qu'évoluant tous deux au sein de la Rand Corporation) une forme moderne de la théorie d'Hamilton-Jacobi-Carathéodory [117], que l'on retiendra sous le nom de *programmation dynamique*. Parallèlement, se poursuivent des travaux sur les conditions nécessaires, tant en France (Contensou), qu'aux USA (Breakwell) et en URSS où Pontryagin introduit le principe du maximum, traduit en anglais en 1962 [121]. Plus proches de nous, au début des années 80, Crandall et P.-L. Lions [35] introduisent la notion de solution de viscosité, qui permet de donner un caractère nécessaire à l'équation de Hamilton-Jacobi-Bellman.

7. ou plutôt contre ses disciples, car Descartes mourut quelques années auparavant.

8. Notons au passage que c'est Maupertuis que caricature Voltaire dans *Candide* et non Leibniz [49]. Aussi le terme “panglossien” est-il utilisé en biologie de l'évolution pour désigner un raisonnement qui sous-entend quelque intentionnalité ou finalité de la part du processus de sélection naturelle.

1.2.2 Une famille de problèmes

Considérons la classe de problèmes de commande optimale suivante. Adoptons la notation $\dot{x}(t) := dx(t)/dt$. Admettons que la *dynamique* de notre variable d'état $x \in \mathbb{R}^n$ soit régie par une équation différentielle que l'on contrôle, dans une certaine mesure, via la variable de décision $u \in \mathcal{U}$, $\mathcal{U}$ compact :

$$\dot{x}(t) = f(x(t), u(t)), \quad x(0) = \xi. \quad (1.7)$$

Appelons $\mathcal{U}$ l'ensemble des commandes admissibles, ou l'ensemble des $t \mapsto u(t) \in \mathcal{U}$ mesurables. Remarquons tout d'abord que le temps t n'intervient pas explicitement ; on dit que la dynamique est *stationnaire*. Il s'agit en fait d'une variable indépendante, d'un repère. Si le *temps* (ou la date, l'heure, dorénavant en italique) devait intervenir en tant que tel, nous en ferions une composante supplémentaire du vecteur x et, afin d'éviter toute confusion, nommerions s la variable indépendante, caractérisée par $dt/ds = 1$.

Admettons que la trajectoire puisse rencontrer un obstacle $\mathcal{O} \subset \mathcal{R}^n$, sous-ensemble fermé de l'espace d'état. Soit $\mathcal{C} = \partial\mathcal{O}$ une variété supposée différentiable qui décrit le bord de $\mathcal{O}$. Ajoutons que $\mathcal{C}$ sépare localement, en chacun de ses points, l'espace en deux demi-espaces, l'un intérieur, l'autre extérieur, à $\mathcal{O}$. Aussi, soit T le temps auquel cet évènement se produit,

$$T := \inf\{t \mid x(t) \in \mathcal{O}\}, \quad (1.8)$$

s'il se produit, sinon T vaudra par définition $+\infty$. Typiquement, pourvu que l'on ait au préalable fait du *temps* une composante de l'état, cet obstacle peut prendre la forme d'un horizon temporel, auquel cas on n'y échappe pas.

Notre objectif sera de maximiser le critère suivant :

$$J(\xi, u(\cdot)) = \int_0^T L(x(t), u(t)) e^{-\alpha t} dt + K(x(T)) e^{-\alpha T}, \quad (1.9)$$

où $x(\cdot)$ satisfait (1.7) et $\alpha > 0$ est le coefficient d'*actualisation*⁹. Quant à K , il s'agit de la composante du paiement qui ne dépend que d'un éventuel état terminal (en cas de rencontre avec l'obstacle), à ceci près que ce *paiement terminal* est actualisé au temps 0. En complément, L , ou le *paiement courant*, est la composante du paiement global qui rend compte de la trajectoire suivie. Remarquons de nouveau que L et K sont stationnaires. Toutefois, la variable temps t intervient dans les facteurs de décomptes paramétrés par α . Néanmoins, nous nous apprêtons à montrer que l'on peut tout de même qualifier ce problème de stationnaire en ce sens que t n'y jouera bientôt plus aucun rôle¹⁰. Nous ferons toujours l'hypothèse que f et L doivent être lipschitziennes, ainsi que bornée en ce qui concerne L . En outre, on suppose que

9. en Économie, ce facteur de décompte intervient pour modéliser le fait qu'un paiement obtenu de suite vaut plus que le même paiement perçu, disons, un an après (taux d'intérêt, inflation, ...). Aussi se trouve-t-il qu'un coefficient d'actualisation strictement positif permet de donner une valeur finie au critère si l'on ne rencontre aucun obstacle, ce qui facilite l'analyse mathématique.

10. du fait de la nature exponentielle du décompte, qui nous délivre de toute mémoire.

f satisfait une condition de croissance idoine pour assurer l'existence d'une solution globale à l'équation différentielle (1.7). Ces hypothèses assurent que la dynamique (1.7) admet, pour une commande $u(\cdot)$ donnée, une solution unique et que le terme intégral du critère (1.9) est bien défini, pourvu que T soit fini (auquel cas $x(T) \in \mathcal{O}$) ou que $\alpha > 0$.

Appelons *valeur* du problème la quantité suivante :

$$V(\xi) = \sup_{u(\cdot) \in \mathcal{U}} J(\xi, u(\cdot)). \quad (1.10)$$

Aussi dirons-nous que tout

$$u^*(\cdot) \in \arg \max_{u(\cdot) \in \mathcal{U}} J(\xi, u(\cdot))$$

est une commande optimale, solution du problème énoncé par les équations (1.7), (1.8), (1.9) et (1.10); appelons le P_ξ .

L'idée est ensuite de travailler sur la valeur du problème telle une fonction de ξ , l'état initial. Appelons donc V la *fonction valeur*.

1.2.3 Principe de programmation dynamique

Ainsi, commençons par faire varier la condition initiale le long d'une trajectoire optimale.

Principe d'optimalité : *à partir de tout point d'une trajectoire optimale, le chemin restant à parcourir est optimal pour le problème sous-jacent initialisé en ce point.*

Ce qui se traduit en le théorème suivant.

Théorème 1.18 *Pour la famille de problèmes (P_ξ) , le principe de programmation dynamique s'énonce comme suit :*

$$\begin{cases} \forall \xi \notin \mathcal{O}, \forall \tau \in (0, T), & V(\xi) = \sup_{u(\cdot) \in \mathcal{U}} \left\{ \int_0^\tau L(x(t), u(t)) e^{-\alpha t} dt + e^{-\alpha \tau} V(x(\tau)) \right\}, \\ \forall \xi \in \mathcal{O}, & V(\xi) = K(\xi). \end{cases} \quad (1.11)$$

Soulignons que T dépend à la fois de ξ et de la commande $u(\cdot)$ considérée.

Preuve :

Écrivons : $\forall \xi \notin \mathcal{O}, \forall \tau \in (0, T)$,

$$\begin{aligned} J(\xi, u(\cdot)) &= \int_0^\tau L(x(t), u(t)) e^{-\alpha t} dt + \int_\tau^T L(x(t), u(t)) e^{-\alpha t} dt + e^{-\alpha T} K(x(T)), \\ &= \int_0^\tau L(x(t), u(t)) e^{-\alpha t} dt \\ &\quad + e^{-\alpha \tau} \left(\int_0^{T-\tau} L(x(t+\tau), u(t+\tau)) e^{-\alpha t} dt + e^{-\alpha(T-\tau)} K(x((T-\tau)+\tau)) \right), \\ &= \int_0^\tau L(x(t), u(t)) e^{-\alpha t} dt + e^{-\alpha \tau} J(x(\tau), u(\cdot + \tau)), \\ &\leq \int_0^\tau L(x(t), u(t)) e^{-\alpha t} dt + e^{-\alpha \tau} V(x(\tau)). \end{aligned}$$

D'où $\forall \xi \notin \mathcal{O}, \forall \tau \in (0, T)$,

$$V(\xi) := \sup_{u(\cdot) \in \mathcal{U}} J(x, u(\cdot)) \leq \sup_{u(\cdot) \in \mathcal{U}} \left\{ \int_0^\tau L(x(t), u(t)) e^{-\alpha t} dt + e^{-\alpha \tau} V(x(\tau)) \right\} =: \Lambda(\xi).$$

Afin d'établir l'inégalité inverse, introduisons $\hat{u}(t)$, une solution ε -optimale de l'équation (1.11). Soit $\hat{x}(t)$ la trajectoire associée. On a

$$\Lambda(\xi) \leq \int_0^\tau L(\hat{x}(t), \hat{u}(t)) e^{-\alpha t} dt + e^{-\alpha \tau} V(\hat{x}(\tau)) + \varepsilon.$$

Aussi, soit $\check{u}(t)$ une solution admissible ε -optimale du problème P_ξ . On a $\forall \tau \in (0, T)$,

$$\begin{aligned} e^{-\alpha \tau} V(\hat{x}(\tau)) - \varepsilon &\leq \int_0^T L(\check{x}(t), \check{u}(t)) e^{-\alpha(t+\tau)} dt + e^{-\alpha(T+\tau)} K(x(T)) \\ &= \int_\tau^{T+\tau} L(\check{x}(t-\tau), \check{u}(t-\tau)) e^{-\alpha t} dt + e^{-\alpha(T+\tau)} K(x(T)). \end{aligned}$$

Dès lors, introduisons la commande $\tilde{u}(t)$, définie comme suit : $\forall \tau \in (0, T)$,

$$\tilde{u}(t) = \begin{cases} \hat{u}(t) & \text{si } t \in (0, \tau] \\ \check{u}(t) & \text{si } t \in (\tau, T) \end{cases}$$

et soit $\tilde{x}(t)$ l'état associé. Il vient $\forall \xi \notin \mathcal{O}, \forall \tau \in (0, T)$,

$$\Lambda(\xi) \leq \int_0^{T+\tau} L(\tilde{x}(t), \tilde{u}(t)) e^{-\alpha t} dt + e^{-\alpha(T+\tau)} K(x(T+\tau)) + 2\varepsilon = V(\xi) + 2\varepsilon.$$

Puisque ε peut être pris arbitrairement petit, cela entraîne $\forall \xi \notin \mathcal{O}, \forall \tau \in (0, T), V(\xi) = \Lambda(\xi)$.

□

Soulignons que de par le caractère exponentiel du facteur de décompte, la valeur ne dépend aucunement de l'instant (ou du *temps*) initial. C'est la clé de la preuve ci-dessus.

Aussi, nous voyons que, quelle que soit la position du curseur temporel $\tau \in (0, T)$, la somme des paiements courants depuis l'instant initial et de la valeur en le point atteint en τ est invariante (égale à la valeur du problème), pourvu que l'on se déplace, durant le laps de temps τ , sur une trajectoire optimale. Si tel n'est pas le cas, cette somme ne peut qu'être décroissante en τ car on est d'autant plus susceptible de s'être égaré du chemin de l'optimalité que τ est grand.

1.2.4 L'approche Hamilton-Jacobi-Bellman

Appelons la dite somme H :

$$H(\xi, u(\cdot), \tau) = \int_0^\tau L(x(t), u(t)) e^{-\alpha t} dt + e^{-\alpha \tau} V(x(\tau)),$$

où $x(\cdot)$ satisfait (1.7). D'après le raisonnement précédent, on a

$$\frac{\partial}{\partial \tau} H(\xi, u(\cdot), \tau) \leq 0 \quad (\text{avec égalité pour } u^*(\cdot)).$$

Pourvu que V soit différentiable, il vient, en tout point d'une trajectoire donnée par un certain ξ et une certaine commande $u(\cdot)$, la relation suivante :

$$L(x, u) - \alpha V(x) + \langle \nabla V(x), f(x, u) \rangle \leq 0 \quad (\text{avec égalité pour } u^*(\cdot)). \quad (1.12)$$

Cette relation est vraie sur toute trajectoire optimale, quel que soit ξ . Ainsi, dans toute région de l'espace d'état où le champ décrit par les trajectoires optimales est régulier, cette relation est vraie pour tout x .

Notons au passage que nous nous sommes délestés des dépendances en temps. À chaque état x , nous sommes à présent à même de faire correspondre une *décision* $u \in \mathbf{U}$; appelons cette application ϕ . Dans le jargon des automaticiens, $u = \phi(x)$ est une politique dite en *boucle fermée*, ou de *rétroaction*, sur l'état. Autrement dit, la commande optimale ne dépendra plus de notre repère temporel t , telle la commande en *boucle ouverte* $u(t) \in \mathcal{U}$, mais simplement de l'état courant x .

Ainsi la relation (1.12) permet-elle une *synthèse* de la commande optimale en boucle fermée d'après un champ régulier de trajectoires optimales obtenues en boucle-ouverte.

Introduisons le *Hamiltonien* $\mathcal{H} : \mathbb{R}^n \times \mathbf{U} \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$,

$$\mathcal{H}(x, u, \lambda) := L(x, u) + \langle \lambda, f(x, u) \rangle. \quad (1.13)$$

On appellera *équation de Hamilton-Jacobi-Bellman (HJB)* (associée à la famille de problèmes (P_ξ)) l'équation aux dérivées partielles non linéaire du premier ordre

$$\begin{cases} \forall x \notin \mathcal{O}, & \alpha V(x) = \sup_{u \in \mathbf{U}} \mathcal{H}(x, u, \nabla V(x)), \\ \forall x \in \mathcal{O}, & V(x) = K(x). \end{cases} \quad (1.14)$$

où $\mathcal{H}$ est donné par l'équation (1.13) et dans laquelle l'inconnue est V . Toutefois, V peut se révéler non différentiable. Afin de donner un sens à cette équation, il existe la notion de *solution de viscosité* [6], que nous ne détaillerons pas ici¹¹. Aussi, V n'est pas nécessairement continue sur $\mathcal{C}$, auquel cas se pose de nouveau la question du sens des conditions aux limites.

Afin de faciliter l'analyse qui suit et se veut heuristique, admettons que V soit en tout point différentiable ainsi que continue sur $\mathcal{C}$.

Comment procède-t-on pour résoudre une équation telle (1.14)?

Tout d'abord, appelons λ le gradient de la fonction valeur :

$$\lambda(x) = \nabla V(x).$$

11. par la suite, nous nous intéresserons plus particulièrement à des jeux différentiels et verrons qu'il y a d'autres haies à franchir dans ce cadre avant de pouvoir espérer les résoudre d'un trait via l'approche HJB.

Ensuite, définissons l'application suivante :

$$\varphi : (x, \lambda) \mapsto \arg \max_{u \in \mathcal{U}} \mathcal{H}(x, u, \lambda),$$

à supposer que le maximum soit atteint en un point unique, ce que nous ferons pour nous simplifier la vie. Nous éludons aussi le problème épineux de l'admissibilité de la rétroaction $u = \varphi(x, \lambda(x))$. Vient alors la relation suivante,

$$0 = \alpha V(x) - \mathcal{H}(x, \varphi(x, \lambda(x)), \lambda(x)) =: F(x, \lambda(x)).$$

Comme ceci est vrai pour tout $x \notin \mathcal{O}$, on a, dans l'ouvert complémentaire de $\mathcal{O}$, $\forall i \in \{1, 2, \dots, n\}$ et en supposant V deux fois dérivable

$$\begin{aligned} 0 = \frac{\partial F(x, \lambda(x))}{\partial x_i} &= \frac{\partial F(x, \lambda)}{\partial x_i} + \frac{\partial F(x, \lambda)}{\partial \lambda_i} \frac{\partial \lambda_i(x)}{\partial x_i} + \frac{\partial F(x, \lambda)}{\partial \lambda_{-i}} \frac{\partial \lambda_{-i}(x)}{\partial x_i}, \\ &= \frac{\partial F(x, \lambda)}{\partial x_i} + \frac{\partial F(x, \lambda)}{\partial \lambda_i} \frac{\partial^2 V}{\partial x_i \partial x_i} + \frac{\partial F(x, \lambda)}{\partial \lambda_{-i}} \frac{\partial^2 V}{\partial x_i \partial x_{-i}}. \end{aligned}$$

où $-i$ désigne, non sans abus de notation, que cela vaut pour chaque indice autre que i .

Soit $x(s)$ une fonction dérivable telle que

$$\frac{dx_i}{ds} = \frac{\partial F}{\partial \lambda_i}(x(s), \lambda(s)). \quad (1.15)$$

Il vient

$$\begin{aligned} 0 &= \frac{\partial F}{\partial x_i} + \frac{\partial}{\partial x_i} \left(\frac{\partial V}{\partial x_i} \frac{dx_i}{ds} + \frac{\partial V}{\partial x_{-i}} \frac{dx_{-i}}{ds} \right) \\ &= \frac{\partial F}{\partial x_i} + \frac{\partial}{\partial x_i} \frac{dV}{ds} = \frac{\partial F}{\partial x_i} + \frac{d}{ds} \frac{\partial V}{\partial x_i} \\ &= \frac{\partial F}{\partial x_i} + \frac{d\lambda_i}{ds}. \end{aligned}$$

D'où

$$\frac{d\lambda_i}{ds} = -\frac{\partial F}{\partial x_i}(x(s), \lambda(s)). \quad (1.16)$$

Les courbes $x(s)$ données par les équations (1.15) et (1.16) sont dites *caractéristiques de F* [26]. Si l'on dispose d'une variété limite et des conditions associées, intégrer ces équations différentielles permet de reconstruire V , du moins pourvu que le champ obtenu recouvre tout l'espace de façon univoque. La loi de rétroaction sur l'état optimale découle de la fonction valeur V . Enfin, remarquons que, dans ce cadre, les courbes caractéristiques ont la vertu de correspondre aux trajectoires optimales.

Revenons sur les conditions aux limites. Pour faire simple, plaçons nous sur le bord de l'obstacle $\mathcal{O}$, dont nous dirons qu'il s'agit d'une variété de dimension $n-1$ décrite par $\mathcal{C}(x) = 0$. Du côté intérieur à $\mathcal{O}$, la fonction valeur est connue (on a $V(x) = K(x)$) donc son gradient ne fait aucun mystère. Nous sommes intéressés par obtenir son gradient côté extérieur car il s'agit de la valeur de λ à la limite. Quelque information nous est déjà donnée par la relation

suivante. Soient ∇V^- et ∇V^+ les gradients de la fonction valeur de part et d'autre du bord de l'obstacle. Imaginons que l'on se déplace précisément sur cette variété; soit $x(\tau)$ une courbe tracée sur $\mathcal{C}$ et $x'(\tau) = dx(\tau)/d\tau$. Il vient,

$$\begin{aligned} \frac{d}{d\tau} V(x(\tau)) &= \langle \nabla V^-(x(\tau)), x'(\tau) \rangle, \\ &= \langle \nabla V^+(x(\tau)), x'(\tau) \rangle. \end{aligned}$$

Ainsi savons-nous que **la différence des gradients est normale à la variété qui les délimite**: en désignant par $T_{\mathcal{C}}$ l'hyperplan tangent à $\mathcal{C}$ en x ,

$$\forall x' \in T_{\mathcal{C}}, \quad \langle \nabla V^+(x) - \nabla V^-(x), x' \rangle = 0.$$

Sur la variété terminale, la relation ci-dessus se traduit alors comme suit :

$$\forall x \in \mathcal{C}, \quad \lambda(x) = \nabla K(x) + \kappa \nabla \mathcal{C}(x),$$

où κ est un scalaire qu'il nous faut déterminer. D'après l'équation (1.14), on sait que, de par l'admise continuité, on a $\sup_{u \in U} \mathcal{H}(x, u, \lambda) = \alpha K(x, u\lambda)$ sur la variété considérée. Cela clôt en général la question.

1.2.5 Relation avec l'approche de Pontryagin et synthèse non régulière

Dans cette section, nous nous proposons d'énoncer le *principe du maximum de Pontryagin* [121] dans le cadre du problème P_{ξ} , sans pour autant le démontrer. Toutefois, forts d'avoir auparavant dégagé la substance de l'approche HJB, sensée résoudre ce même problème, nous tenterons ici de clarifier ce qui lie ces deux approches et quelles sont leurs limites respectives. Ou, devrait-on dire, leurs pertinences respectives, complémentaires. Posons

$$L(t, x, u) := L(x, u)e^{-\alpha t} \quad \text{et} \quad K(t, x) := K(x)e^{-\alpha t}.$$

Afin de nous ramener à la présentation usuelle pour qui s'apprête à recourir au *principe du maximum*, écrivons le critère (1.9) ainsi :

$$J(\xi, u(\cdot)) = \int_0^T L(t, x(t), u(t)) dt + K(T, x(T)).$$

Aussi, soit $\mu \in \mathbb{R}^n$ l'*adjoint* de Pontryagin et définissons le Hamiltonien comme suit :

$$H(t, x, u, \mu) := L(t, x, u) + \langle \mu, f(x, u) \rangle.$$

Théorème 1.19 (Principe du maximum) *Dans le problème P_{ξ} , si une politique $u^*(\cdot)$ qui engendre une trajectoire $x^*(\cdot)$ (et qui atteint $\mathcal{C}$) est optimale, alors il existe une trajectoire*

adjointe $\mu(\cdot)$ continue donnée par

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = +\nabla_{\mu} H(t, u^*, x, \mu), \quad x(0) = \xi, \quad x(T) \in \mathcal{C}, \\ \dot{\mu} = -\nabla_x H(t, u^*, x, \mu), \quad \mu(T) = \nabla_x K + \nu, \\ \text{où } \nu \text{ est une normale à } \mathcal{C} \text{ en } x(T) \text{ telle que :} \\ H(T, x, u^*, \mu) = -\partial K / \partial t. \\ \text{et où } u^* \text{ satisfait :} \\ \left\{ \begin{array}{l} \forall t \in [0, T] \text{ où } u^*(\cdot) \text{ est continue,} \\ H(t, u^*, x^*, \mu) = \max_{u \in U} H(t, u, x^*, \mu). \end{array} \right. \end{array} \right.$$

Admettons, tout comme nous l'avons fait pour clore la section précédente, que $\mathcal{C}$ soit une variété de dimension $n - 1$. On a $\nu = \beta \nabla \mathcal{C}$ où β est donné par $H(T, x, u^*, \mu) = -\partial K / \partial t$. Ainsi, s'il on pose $\mu = \lambda e^{-\alpha t}$ et $\beta = \kappa e^{-\alpha T}$ le système d'équations différentielles ci-dessus concorde avec les équations caractéristiques de la précédente section (t n'apparaît de nouveau plus de façon explicite), à ceci près qu'y intervient maintenant un certain u^* . Dans l'approche HJB, ce u^* est a priori (comme il se doit) construit par l'application φ de sorte à maximiser le Hamiltonien. Ici, il maximise le Hamiltonien a posteriori, comme si nous avions déterminé les équations caractéristiques de l'équation HJB en prenant u telle une constante, pour ensuite s'apercevoir qu'il s'agissait d'une rétroaction sur l'état et lui faire maximiser le Hamiltonien au fil de ces courbes. Cependant, c'est précisément ce qu'autorise le lemme de l'enveloppe, outil de base en optimisation :

Lemme 1.20 (lemme de l'enveloppe) *Soit*

$$\bar{G}(x) = \max_{u \in U} G(x, u) \quad \text{et} \quad \psi : x \mapsto \arg \max_{u \in U} G(x, u).$$

Alors, si ψ est un singleton et si $\partial G(x, u) / \partial x$ est conjointement continue en (x, u) [14], on a :

$$\frac{d\bar{G}}{dx}(x) = \frac{\partial G}{\partial x}(x, u) \Big|_{u=\psi(x)}.$$

Preuve :

La preuve de ce résultat est assez technique. Une intuition peut être donnée sous les hypothèses excessivement fortes (i) que le max soit atteint en un point intérieur à U et (ii) que ψ soit dérivable, auquel cas on a :

$$\frac{d\bar{G}}{dx}(x) = \frac{dG}{dx}(x, \psi(x)) = \frac{\partial G}{\partial u}(x, u) \Big|_{u=\psi(x)} \frac{d\psi}{dx}(x) + \frac{\partial G}{\partial x}(x, u) \Big|_{u=\psi(x)} = \frac{\partial G}{\partial x}(x, u) \Big|_{u=\psi(x)}.$$

□

Pour finir, soulignons que :

- le principe du maximum ne donne que des conditions nécessaires d'optimalité. En effet, il peut se passer que, le long de la trajectoire optimale, le Hamiltonien soit indépendant

de la commande de sorte qu'aucune information ne perce quant à la commande effectivement optimale. On parle alors d'**arc singulier**. Il existe néanmoins une parade, cf. [21].

- le théorème de Pontryagin concerne une trajectoire isolée et ne nécessite nullement de connaître la valeur du problème dans son voisinage,
- aussi délivre-t-il une politique en boucle ouverte.
- à partir de chaque point d'une variété limite donnée, il est possible de reconstruire le champ de trajectoires optimal *via* les courbes de Pontryagin.
- notons que le long de chaque trajectoire, l'adjoint est par construction continu¹².
- donc pourvu que ce champ soit régulier, tenter une synthèse de la commande optimale en boucle fermée peut s'avérer fructueux.
- ainsi la relation vue plus haut, qui lie l'adjoint de Pontryagin au gradient de la fonction valeur, n'est-elle valable qu'au sein d'un champ régulier de trajectoires optimales.
- si la fonction $x \mapsto f(x, u)$ présente une discontinuité, le principe du maximum ne s'applique pas (nous verrons que telle situation est inhérente aux jeux différentiels) car elle induit une discontinuité sur l'adjoint.
- **pour franchir (en temps retrograde) ces éventuelles discontinuités, nous céderons à une technique de synthèse *via* les courbes de Pontryagin, depuis la variété terminale. Chaque fois qu'une telle discontinuité apparaîtra, il nous faudra en premier lieu la caractériser explicitement, pour en faire notre nouvelle variété terminale. Les conditions aux bords seront quant à elles empruntées aux conditions de raccordement de l'approche HJB (la différence des gradients est normale à la variété).**

Mais avant de passer aux jeux différentiels, disons quelques mots au sujet des problèmes à temps d'arrêt libre, puisqu'il en sera question par la suite.

1.2.6 Une note succincte sur les problèmes à temps d'arrêt libre

Conservons notre dynamique (1.7) mais considérons à présent le critère suivant :

$$J(\xi, u(\cdot), \theta) = \int_0^\theta L(x(t), u(t)) e^{-\alpha t} dt + K(x(\theta)) e^{-\alpha \theta}, \quad (1.17)$$

où θ sera dorénavant une variable de décision. Nul obstacle n'entrave notre route ; il s'agit ici de mettre un terme à la dynamique au moment opportun.

Appelons *valeur* du problème la quantité suivante :

$$V(\xi) = \sup_{(u(\cdot) \in \mathcal{U}, \theta \geq 0)} J(\xi, u(\cdot), \theta). \quad (1.18)$$

12. C'est la forme que prend dans le théorème de Pontryagin la condition de raccordement d'Erdmann-Weierstrass.

Aussi dirons-nous que toute paire

$$(u^*(\cdot), \theta^*) \in \arg \sup_{(u(\cdot) \in \mathcal{U}, \theta \geq 0)} J(\xi, u(\cdot), \theta)$$

est une solution du problème énoncé par les équations (1.7), (1.17) et (1.18); appelons le Q_ξ .

Théorème 1.21 *Pour la famille de problèmes (Q_ξ) , le principe de programmation dynamique s'énonce comme suit: $\forall \tau > 0$,*

$$V(\xi) = \sup_{(u(\cdot) \in \mathcal{U}, \theta \geq 0)} \left[\int_0^{\tau \wedge \theta} L(x(t), u(t)) e^{-\alpha t} dt + \begin{cases} e^{-\alpha \tau} V(x(\tau)) & \text{si } \tau < \theta, \\ e^{-\alpha \theta} K(x(\theta)) & \text{sinon.} \end{cases} \right]. \quad (1.19)$$

L'équation de Hamilton-Jacobi-Bellman qui en résulte est dite inéquation variationnelle, par analogie avec les problèmes de contact en mécanique :

$$\forall x \in \mathbb{R}^n, \quad \min[\alpha V(x) - \sup_{u \in \mathcal{U}} H(x, u, \nabla V(x)), V(x) - K(x)] = 0.$$

Quant au principe du maximum de Pontryagin, il reste inchangé, à ceci près qu'il faut au préalable caractériser la variété $\mathcal{C}$ sur laquelle s'arrêter. On sait que θ^* est tel que

$$\frac{\partial J}{\partial \theta}(\xi, u(\cdot), \theta^*) = 0,$$

pourvu que J soit différentiable le long de la trajectoire optimale, ce que nous admettrons ici. Une condition nécessaire pour s'arrêter est que

$$\alpha K(x) = L(x, u) + \langle \nabla K(x), f(x, u) \rangle.$$

Par conséquent, il est clair qu'une fois la variété terminale $\mathcal{C}$ obtenue d'après la relation ci-dessus (cela nécessite de caractériser, au cas par cas, la commande finale), il suffit d'appliquer le principe du maximum (Théorème (1.19)) en prenant ν nul (c'est la particularité associée au temps d'arrêt libre).

1.3 Sur les jeux différentiels, avec un accent singulier

Les résultats de cette section font l'objet de l'article [64].

Typiquement, on appelle *jeu différentiel* [82, 22] à deux joueurs le problème suivant, où la dynamique est bi-commandée et dans lequel chacun des protagonistes a son intérêt propre.

On considère la dynamique suivante :

$$\dot{x} = f(x, u, v), \quad x(0) = \xi. \quad (1.20)$$

Admettons que les commandes u et v appartiennent aux compacts $\mathcal{U}$ et $\mathcal{V}$ respectivement. Aussi avons-nous besoin que les commandes $u(\cdot) \in \mathcal{U}$ (resp. $v(\cdot) \in \mathcal{V}$), l'ensemble des fonctions mesurables de $\mathbb{R}$ vers $\mathcal{U}$ (resp. $\mathcal{V}$).

Posons :

$$T = \inf\{t \mid x(t) \in \mathcal{O}\}, \quad (1.21)$$

où $\mathcal{O} \subset \mathcal{R}^n$ est un sous-ensemble fermé de l'espace d'état.

Chaque joueur a pour objectif de maximiser son critère propre et est indifférent à celui de l'autre : pour chaque $i \in \{1, 2\}$,

$$J_i(\xi, u(\cdot), v(\cdot)) = \int_0^T \ell_i(x(t), u(t), v(t)) dt + K_i(x(T)), \quad (1.22)$$

où $x(\cdot)$ est donné par (1.20). Les fonctions f et ℓ_i sont supposées satisfaire les propriétés de régularité et de croissance standard, qui garantissent l'existence et l'unicité des trajectoires et des paiements engendrés.

Notre concept de solution est l'équilibre de Nash (cf. Définition 1.5), en stratégies de rétroaction sur l'état. Afin de manipuler ce type de stratégie, nous étendons le formalisme proposé par Bernhard [11, 12] aux jeux à somme non-nulle. Appelons $\phi(x)$ et $\psi(x)$ les stratégies des joueurs 1 et 2 respectivement ; ce sont des applications de $\mathbb{R}^n$ vers $\mathbf{U}$ et $\mathbf{V}$, respectivement. Pourvu que (1.20) ait une solution unique, nous adopterons comme notation $J_1(\xi, \phi, v(\cdot))$ pour signifier le paiement qu'obtient le joueur 1 s'il rétroagit sur l'état selon $u(t) = \phi(x(t))$ face à un compagnon de jeu qui adopte une loi de commande en boucle ouverte $v(t)$.

Toujours selon le formalisme de Bernhard [12], nous nous proposons d'exhiber une paire d'applications (ϕ^*, ψ^*) telle que, d'une part, l'équation (1.20) prise avec $u = \phi^*(x)$ et $v = \psi^*(x)$ ait une unique solution pour tout ξ (nous dirons que $J_i(\xi, \phi^*, \psi^*)$ est bien défini) ; aussi faut-il que $J_1(\xi, u(\cdot), \psi^*)$ et $J_2(\xi, \phi^*, v(\cdot))$ soient bien définis pour toute commande $u(\cdot) \in \mathcal{U}$ et $v(\cdot) \in \mathcal{V}$, respectivement. D'autre part, la paire (ϕ^*, ψ^*) se doit de satisfaire la paire d'inégalités de Nash suivante : si pour tout ξ , on a

$$\begin{cases} \forall u(\cdot) \in \mathcal{U}, J_1(\xi, u(\cdot), \psi^*) \leq J_1(\xi, \phi^*, \psi^*), \\ \forall v(\cdot) \in \mathcal{V}, J_2(\xi, \phi^*, v(\cdot)) \leq J_2(\xi, \phi^*, \psi^*), \end{cases}$$

alors la paire (ϕ^*, ψ^*) constitue un équilibre de Nash sur toute paire d'ensembles de stratégies de rétroaction sur l'état qui contient (ϕ^*, ψ^*) et satisfait les axiomes d'admissibilité de Bernhard [12]. Appelons V_i la *fonction valeur associée au joueur i* : pour $i = 1, 2$,

$$V_i(\xi) = J_i(\xi, \phi^*, \psi^*). \quad (1.23)$$

D'après la Section 1.2.4, nous savons que chaque stratégie de rétroaction se construit selon l'une des équations HJB suivantes : ϕ^* découle de

$$\begin{cases} \forall x \in \mathcal{O}, V_1(x) = K_1(x) \quad \text{et} \quad \forall x \notin \mathcal{O}, \\ 0 = \max_{u \in \mathbf{U}} \{ \langle \nabla V_1(x), f(x, u, \psi^*(x)) \rangle + \ell_1(x, u, \psi^*(x)) \} \end{cases}, \quad (1.24)$$

et ψ^* provient de

$$\begin{cases} \forall x \in \mathcal{O}, V_2(x) = K_2(x) \quad \text{et} \quad \forall x \notin \mathcal{O}, \\ 0 = \max_{v \in \mathbf{V}} \{ \langle \nabla V_2(x), f(x, \phi^*(x), v) \rangle + \ell_2(x, \phi^*(x), v) \} \end{cases}. \quad (1.25)$$

Cependant, il est clair que l'on n'obtient pas l'une sans avoir l'autre : nous sommes face à deux équations HJB couplées, que nous appellerons équations d'Isaacs¹³. Or aucune théorie des caractéristiques n'est disponible, en général, dans une telle situation, pas plus qu'un quelconque théorème d'existence.

Néanmoins, montrons qu'il est possible de découpler ces équations sous quelques hypothèses que nous nous apprêtons à énoncer.

Le mécanisme de découplage des équations d'Isaacs ne sera pas sans rappeler le théorème d'égalisation de la théorie des jeux classique et nous verrons que son interprétation la plus pertinente fait appel à la notion de stratégie mixte en jeux différentiels, laquelle notion n'aura alors plus rien à envier à celle des jeux statiques.

1.3.1 Un cas de découplage des équations d'Isaacs : une solution bi-singulière

Supposons que u et v soient scalaires et que f ainsi que les ℓ_i soient affines en u et v , de sorte que nous puissions écrire, pour $i = 1, 2$,

$$\begin{aligned} f(x, u, v) &= A(x) + B(x)u + C(x)v + D(x)uv, \\ \ell_i(x, u, v) &= p_i(x) + q_i(x)u + r_i(x)v + s_i(x)uv. \end{aligned} \quad (1.26)$$

Posons, pour $i = 1, 2$,

$$\lambda_i(x) = \nabla V_i(x),$$

où V_i est définie en (1.23), ainsi que

$$H_i(x, \lambda_i, u, v) = \langle \lambda_i(x), f(x, u, v) \rangle + \ell_i(x, u, v),$$

sans oublier

$$\sigma_1(x, \lambda_1, v) = \partial H_1(x, \lambda_1, u, v) / \partial u \quad \text{et} \quad \sigma_2(x, \lambda_2, u) = \partial H_2(x, \lambda_2, u, v) / \partial v.$$

Dès lors, exprimons les Hamiltoniens comme suit :

$$H_1(x, \lambda_1, u, v) = \rho_1(x, \lambda_1, v) + \sigma_1(x, \lambda_1, v)u;$$

il en va de même pour H_2 . Ainsi v intervient-elle linéairement dans ρ_1 et σ_1 , de même que u dans ρ_2 et σ_2 . Par la suite, nous omettrons la plupart du temps les dépendances en x ; ce pour plus de lisibilité.

Introduisons, en vue d'un usage ultérieur, les conditions suivantes, pour $i = 1, 2$, chacune desquelles pourra ou non se voir satisfaite par la suite :

$$\left| \begin{array}{l} \text{C1.i : } \langle \lambda_i, A \rangle + p_i \neq 0 \\ \text{C3.i : } \langle \lambda_i, C \rangle + r_i \neq 0 \end{array} \right| \quad \left| \begin{array}{l} \text{C2.i : } \langle \lambda_i, B \rangle + q_i \neq 0 \\ \text{C4.i : } \langle \lambda_i, D \rangle + s_i \neq 0 \end{array} \right| \quad (1.27)$$

13. c'est cependant à Case que l'on doit leur apparition dans les jeux à non-nulle [27].

Nous sommes intéressés par une solution *bi-singulière* ou, selon l'interprétation à venir en termes de théorie des jeux classique, qui consiste en un équilibre en stratégies mixtes.

Autrement dit, nous sommes intéressés par une solution dans laquelle H_1 et H_2 sont singuliers en u et v , respectivement. C'est-à-dire que v annule H_1 quelque soit u , de même que u annule H_2 quelque soit v ; d'où le découplage. Par conséquent, les égalités $\rho_1 = \sigma_1 = \rho_2 = \sigma_2 = 0$ doivent se voir satisfaites. D'après les équations (1.26), cela se traduit en

$$\begin{aligned}\rho_1 &= \langle \lambda_1, A \rangle + p_1 + (\langle \lambda_1, C \rangle + r_1)v = 0, \\ \sigma_1 &= \langle \lambda_1, B \rangle + q_1 + (\langle \lambda_1, D \rangle + s_1)v = 0.\end{aligned}$$

Il en va de même pour ρ_2 et σ_2 , *mutatis mutandis*. Ces deux paires d'équations ont chacune une solution v , respectivement u , si et seulement si chacun des deux déterminants suivants, pour $i = 1, 2$, est nul :

$$\zeta_i(x, \lambda_i) = (\langle \lambda_i, A \rangle + p_i)(\langle \lambda_i, D \rangle + s_i) - (\langle \lambda_i, B \rangle + q_i)(\langle \lambda_i, C \rangle + r_i) = 0. \quad (1.28)$$

Admettons que les conditions C4.i, $i = 1, 2$, soient satisfaites. Alors nos deux protagonistes peuvent jouer $u = \phi^*(x) = \hat{\phi}(x, \lambda_2(x))$ et $v = \psi^*(x) = \hat{\psi}(x, \lambda_1(x))$ tels que :

$$\hat{\psi}(x, \lambda_1) = -\frac{\langle \lambda_1, B \rangle + q_1}{\langle \lambda_1, D \rangle + s_1}, \quad \hat{\phi}(x, \lambda_2) = -\frac{\langle \lambda_2, C \rangle + r_2}{\langle \lambda_2, D \rangle + s_2}. \quad (1.29)$$

Si tel n'est pas le cas, disons que C4.1 est violée, alors l'équation $\zeta_i = 0$ implique que C2.i ou C3.i l'est aussi. S'il s'agit de C3.i, il n'existe pas de solution singulière dans notre problème. Sinon, on peut prendre pour applications

$$\hat{\psi}(x, \lambda_1) = -\frac{\langle \lambda_1, A \rangle + p_1}{\langle \lambda_1, C \rangle + r_1}, \quad \hat{\phi}(x, \lambda_2) = -\frac{\langle \lambda_2, A \rangle + p_2}{\langle \lambda_2, B \rangle + q_2},$$

lesquelles coïncident avec les précédentes, pour peu qu'elles soient définies.

Dès lors, les équations d'Isaacs (1.24) et (1.25) se découpent pour donner les deux équations aux dérivées partielles (EDP) suivantes : pour $i = 1, 2$,

$$\begin{cases} \forall x \in \mathcal{O}, & V_i(x) = K_i(x), \\ \forall x \notin \mathcal{O}, & \zeta_i(x, \nabla V_i(x)) = 0. \end{cases} \quad (1.30)$$

Remarquons au travers de l'équation (1.28) que si x est scalaire, alors chaque "adjoint" $\lambda_i = \nabla V_i$ est solution d'une équation de degré deux, tout au plus. Sinon, on peut tenter de résoudre ces EDP via leurs courbes caractéristiques [26] $x_1(s)$ et $x_2(s)$ ¹⁴ obtenues d'après

$$\frac{dx_i}{ds} = \nabla_{\lambda_i} \zeta_i, \quad \frac{d\lambda_i}{ds} = -\nabla_x \zeta_i.$$

Notons que **les courbes caractéristiques n'ont ici aucune raison de coïncider avec les trajectoires du jeu.**

14. l'indice désigne un champ de courbes caractéristiques, et non une coordonnée.

Une fois les adjoints candidats obtenus, il reste à s'assurer que l'une des conditions C3.i ou C4.i est satisfaite, de sorte que l'on puisse déterminer une paire de stratégies en équilibre. Si tel est le cas, encore faut-il vérifier qu'elles soient admissibles : c.à.d.

- qu'elles prennent bien leurs valeurs dans U et V respectivement
- et qu'elles soient suffisamment régulières pour que l'on ait les propriétés d'existence et d'unicité portant sur l'équation (1.20).

Si tel est toujours le cas, il s'agit bel et bien d'un équilibre de Nash en rétroaction sur l'état.

1.3.2 Des stratégies mixtes à la bilinéarité

Admettons à présent que les décisions des joueurs sont $u, v \in \{0, 1\}$. Écrivons $f_{uv}(x) = f(x, u, v)$ et la dynamique s'écrit alors

$$\begin{aligned} \dot{x} = (1-u)(1-v)f_{00}(x) &+ (1-u)v f_{01}(x) \\ &+ u(1-v)f_{10}(x) + uv f_{11}(x). \end{aligned} \quad (1.31)$$

Aussi, écrivons $\ell_{uv}^i(x) = \ell^i(x, u, v)$; ℓ peut alors s'exprimer ainsi :

$$\begin{aligned} \ell^i(x, u, v) = (1-v)(1-u)\ell_{00}^i(x) &+ (1-u)v \ell_{01}^i \\ &+ u(1-v)\ell_{10}^i + uv \ell_{11}^i(x). \end{aligned}$$

Tout comme Elliott, Kalton et Markus [50] ainsi que, dans une certaine mesure, Krasovskii et Subbotin [89], nous identifierons le concept de stratégie mixte¹⁵ en théorie des jeux classique avec celui de commande relâchée selon Warga [165]. Dans un cadre dynamique, ce peut être vu tel la limite d'un va-et-vient très haute fréquence entre les deux commandes (pures) autorisées, pourvu qu'il soit spécifié que les deux processus ne puissent être synchronisés. Ainsi soient u et $v \in [0, 1]$ les espérances mathématiques de u et v respectivement (la linéarité nous autorise à prendre l'espérance sur les décisions plutôt que sur f et les ℓ_i).

La relation entre ces notations et les précédentes (1.26) est donnée par

$$\left| \begin{array}{l} A = f_{00}, \\ B = f_{10} - f_{00}, \\ C = f_{01} - f_{00}, \\ D = f_{11} - f_{10} - f_{01} + f_{00}, \end{array} \right. \quad \text{et pour } i = 1, 2 \quad \left| \begin{array}{l} p_i = \ell_{00}^i, \\ q_i = \ell_{10}^i - \ell_{00}^i, \\ r_i = \ell_{01}^i - \ell_{00}^i, \\ s_i = \ell_{11}^i - \ell_{10}^i - \ell_{01}^i + \ell_{00}^i. \end{array} \right.$$

1.3.3 Un exemple inspiré de l'Écologie du comportement

Investir du temps, de l'énergie et prendre des risques pour nourrir un jeune a un coût en terme de succès reproducteur. En effet, partir à la recherche de nourriture spécifiquement destinée au jeune est susceptible de mettre en jeu la survie (risque de prédation) et donc la reproduction future de l'animal. Aussi le temps investi auprès du jeune est-il autant de temps

15. qui fait intervenir le hasard à chaque décision afin de se rendre imprédictible, mais pas n'importe comment.

que l'on aurait pu investir en recherche de nouveaux partenaires, et accroître ainsi son succès reproducteur. Chez les espèces dans lesquelles les deux parents contribuent aux soins parentaux (la plupart des oiseaux) il y donc un conflit d'intérêt entre le mâle et la femelle ; chacun apprécierait que l'autre se chargeât des soins parentaux [33, 80]. Aussi serait-il intéressant de comprendre pour quelle raison la charge repose parfois sur un seul des partenaires, en l'occurrence la femelle chez la plupart des mammifères et des arthropodes, tandis que la situation est inversée parmi quelques espèces de poissons.

Cette situation est traitée telle un jeu différentiel à somme non nulle dans l'article [52]. Ses auteurs sont intéressés par un équilibre de Nash symétrique dans un jeu symétrique¹⁶ (rien, hormis cette appellation, ne distingue le mâle de la femelle). De plus, dans ce modèle une absence totale de soin n'affecte pas le bien-être du jeune, qui est invariant le cas échéant. Enfin, l'horizon temporel de leur jeu est fixe et correspond à la fin de la saison de reproduction. Il en résulte que les parents devraient fournir un effort croissant tout au long de la saison.

Bien qu'il soit effectivement pertinent, du point de vue de la biologie, de considérer une limite temporelle à ce jeu, notre ambition se restreint ici à fournir un exemple aussi simple que possible de découplage d'équations d'Isaacs *stationnaires*¹⁷. Ainsi considérerons-nous que le jeu se termine lorsque le développement du jeune atteint un certain stade. Nous avons à l'esprit un oisillon pour lequel deux dénouements sont possibles : soit ses parents lui ont accordé assez d'attention pour qu'il devienne apte au vol, soit il est condamné.

Admettons que les deux parents aient initialement investi dans la production d'un jeune et que son bien-être initial, disons son poids, est $x(0) = \xi > 0$. Si aucun parent ne s'occupe du jeune, son bien-être x décroît à une vitesse $\delta(x) > 0$. Prendre soin du jeune requiert un effort dont le coût en terme de succès reproducteur est de $\epsilon(x) > 0$ par unité de temps, pour chaque parent. Néanmoins, nous admettons que les parents puissent se distinguer par leur aptitude à accroître le bien-être du jeune, $\alpha_i(x)$. Admettons que $\forall x, \alpha_1(x) > \alpha_2(x) > 0$. Si les deux parents s'occupent pleinement du jeune, son bien-être croît à une vitesse $\gamma(x)$ telle que $\forall x, \gamma(x) > \alpha_1(x)$. Les fonctions $\alpha_1(\cdot)$, $\alpha_2(\cdot)$, $\gamma(\cdot)$, $\delta(\cdot)$ et $\epsilon(\cdot)$ sont toutes admises être de classe C^1 . Le jeu ne peut prendre fin que dans deux situations :

- soit $x = 0$ et le jeune meurt par manque de soin,
- soit $x = \Xi > \xi$ et son bien-être atteint un niveau suffisant pour lui permettre de voler de ses propres ailes.

Enfin, attribuons un paiement défavorable $\mathcal{N}$ (par exemple zéro) aux parents si le jeu s'éternise.

Ainsi avons-nous $\mathcal{O} = \{0, \Xi\}$, $x \in (0, \Xi)$, $u, v \in [0, 1]$, pour $i = 1, 2$, $K_i(x) = x(T)$ et

$$\left| \begin{array}{l} f_{00}(x) = -\delta(x), \\ f_{01}(x) = \alpha_2(x), \\ f_{10}(x) = \alpha_1(x), \\ f_{11}(x) = \gamma(x), \end{array} \right| \left| \begin{array}{l} \ell_{00}^1(x) = 0, \\ \ell_{01}^1(x) = 0, \\ \ell_{10}^1(x) = -\epsilon(x), \\ \ell_{11}^1(x) = -\epsilon(x), \end{array} \right| \left| \begin{array}{l} \ell_{00}^2(x) = 0, \\ \ell_{01}^2(x) = -\epsilon(x), \\ \ell_{10}^2(x) = 0, \\ \ell_{11}^2(x) = -\epsilon(x). \end{array} \right|$$

16. si l'on se restreint à la recherche d'un équilibre de Nash symétrique dans un jeu possédant une certaine symétrie, il est possible d'accoupler les équations d'Isaacs car elles deviennent en quelque sorte jumelles.

17. Néanmoins, tout jeu peut-être maquillé comme stationnaire *via* une augmentation de l'état par le temps.

Il vient¹⁸ :

$$\left| \begin{array}{l} A = -\delta \\ B = \alpha_1 + \delta, \\ C = \alpha_2 + \delta, \\ D = \gamma - \alpha_1 - \alpha_2 - \delta, \end{array} \right| \quad \left| \begin{array}{l} p_1 = 0, \\ q_1 = -\epsilon, \\ r_1 = 0, \\ s_1 = 0, \end{array} \right| \quad \left| \begin{array}{l} p_2 = 0, \\ q_2 = 0, \\ r_2 = -\epsilon, \\ s_2 = 0. \end{array} \right|$$

Puisque $\forall i \in \{1,2\}, p_i s_i - q_i r_i = 0$, $\zeta_1 = 0$ et $\zeta_2 = 0$ (cf. équation 1.28) donnent respectivement

$$\lambda_1 = \frac{(\alpha_2 + \delta)\epsilon}{\gamma\delta + \alpha_1\alpha_2} \quad \text{et} \quad \lambda_2 = \frac{(\alpha_1 + \delta)\epsilon}{\gamma\delta + \alpha_1\alpha_2}.$$

D'où, d'après l'équation (1.29),

$$\psi^*(x) = \frac{\delta(x)}{\alpha_2(x) + \delta(x)} \quad \text{et} \quad \phi^*(x) = \frac{\delta(x)}{\alpha_1(x) + \delta(x)}. \quad (1.32)$$

Ces commandes sont bien admissibles, comprises entre 0 et 1. En outre, elles ne dépendent pas de ϵ . Néanmoins, on s'attend à ce qu'aucun ne fournisse quelque effort pour un coût ϵ suffisamment élevé. Déterminons donc dans quelles circonstances désertir le nid serait optimal, disons pour le joueur 1.

Tout d'abord, remarquons que $f(x, u, \psi^*) \geq 0$ (d'après (1.26), ou (1.31)) avec égalité exclusivement pour $u = 0$. Par conséquent, la trajectoire gouvernée par $(u(\cdot), \psi^*)$ ne peut atteindre $x = 0$. Admettons que $u(\cdot)$ est telle que le jeu se termine en $x(T) = \Xi$. Il vient

$$J_1(\xi, u(\cdot), \psi^*) = x(T) - \int_0^T \epsilon(x(t))u(t)dt.$$

Aussi, la dynamique prise avec $v = \psi^*(x)$ peut être écrite

$$dx = \left[(\alpha_1 + \delta) + \frac{\delta}{\alpha_2 + \delta}(\gamma - \alpha_1 - \alpha_2 - \delta) \right] u dt,$$

de sorte que l'on obtient après changement de variable

$$J_1(\xi, u(\cdot), \psi^*) = \Xi - \int_{\xi}^{\Xi} \frac{(\alpha_2 + \delta)\epsilon}{\gamma\delta + \alpha_1\alpha_2} dx.$$

On constate que ψ^* égalise le paiement du joueur 1 face à toute commande qui fait que le jeu ait une fin.

Revenons à notre oisillon ; le joueur 1 choisira de désertir le nid plutôt que de jouer (ϕ^*, ψ^*) si

$$\mathcal{N} \geq \Xi - \int_{\xi}^{\Xi} \frac{(\alpha_2 + \delta)\epsilon}{\gamma\delta + \alpha_1\alpha_2} dx, \quad (1.33)$$

où $\mathcal{N}$ fut défini comme le paiement que reçoivent les joueurs si le jeu s'éternise. Nous obtenons par symétrie, mutatis mutandis, la règle de désertion du joueur 2. Remarquons que si ϕ^* et ψ^* ne dépendent pas de α_2 et α_1 respectivement, la décision de désertir ou non en dépend, elle, bel et bien. Si personne ne déserte, l'équilibre de Nash ici considéré consiste, pour chaque parent, à investir l'effort qui, si fourni seul, *stabilise* ($\dot{x} = f(x, \phi^*, 0) = f(x, 0, \psi^*) = 0$) le bien-être du jeune. Ainsi, à l'équilibre de Nash ici considéré, sa trajectoire atteint-elle Ξ (on a $\dot{x} = f(x, \phi^*, \psi^*) > 0$).

18. nous omettons parfois les dépendances en x dans un souci de lisibilité.

Implications biologiques

Tout d'abord, remarquons que c'est le parent le plus apte à accroître le bien-être du jeune qui en fait le moins en définitive (cf. équation 1.32).

Supposons, afin d'alléger l'analyse qui suit, que $\delta, \alpha_1, \alpha_2, \gamma, \epsilon$ soient des constantes indépendantes de x . Posons en outre $\mathcal{N} = 0$.

D'une part, on constate que jouer (ϕ^*, ψ^*) ne peut qu'être préférable à s'occuper seul du jeune. En effet, si on, disons le joueur 1, décide se s'occuper seul du jeune, il s'agit pour lui de réaliser :

$$\int_0^T [(\delta + \alpha_1)u(t) - \delta]dt = \Xi - \xi, \quad \implies \quad (\delta + \alpha_1) \int_0^T u(t) dt = \Xi - \xi + \delta T.$$

Son paiement est donc

$$J_1 = \Xi - \frac{\epsilon}{\delta + \alpha_1}(\Xi - \xi + \delta T),$$

lequel est décroissant en T . Ainsi devrait-il s'évertuer à minimiser T , ou fournir le plein effort $u = 1$ jusqu'à ce que le jeune atteigne maturité. Appelons le paiement qui en résulte $\pi_1 := J_1(\xi, 1, 0)$. Si son partenaire joue ψ^* , il obtient un paiement $\pi_2 := J_1(\xi, 1, \psi^*)$, forcément meilleur que s'il n'avait pu compter que sur lui-même : $\pi_2 > \pi_1$. Or, face à ψ^* , par égalisation, il aurait tout aussi bien pu jouer ϕ^* , il aurait obtenu le même paiement π_2 . Ainsi être en couple et jouer Nash est bien toujours préférable à se retrouver seul.

D'autre part, la règle de désertion du joueur 1 (1.34) devient

$$Z_1 := \frac{(\alpha_2 + \delta)\epsilon}{\gamma\delta + \alpha_1\alpha_2} \leq \frac{\Xi}{\Xi - \xi}. \quad (1.34)$$

Ainsi la propension à désertir est-elle bien croissante en ϵ . Puisque $\alpha_2 < \alpha_1$, il s'en suit que le joueur 2, moins doué, aura une plus grande propension à désertir que le joueur 1. Ainsi la question suivante se pose-t-elle : ne pourrait-il pas, afin de prévenir la désertion de son partenaire, faire une meilleure offre ? Il se trouve que non, puisqu'il fournit précisément l'effort le plus grand qu'il puisse fournir s'il tient à ce que son partenaire participe. Puisque cet effort stabilise le bien-être du jeune quel que soit son niveau de développement x , un effort strictement plus grand pour tout x amènerait le jeune à maturité en temps fini de par la seule action d'un parent. Temps certes fini, mais illimité par quelque horizon temporel dans ce premier modèle. Nous travaillons actuellement sur un modèle à horizon fini, plus pertinent.

Notre objectif est maintenant de déterminer comment varie cette propension à désertir selon l'aptitude α_2 du partenaire. Puisque le résultat de l'action conjointe des deux parents dépend tout de même de leurs aptitudes propres, posons

$$\gamma := \alpha_1 + \alpha_2 + \delta + \sigma,$$

où $\delta + \sigma$ est le gain commun que l'on obtient à allier ses efforts (nous verrons que cet effet de synergie sera caractérisé par le paramètre nouvellement introduit σ). Vient

$$\frac{\partial Z_1}{\partial \alpha_2} = \frac{\epsilon\delta\sigma}{(\delta\gamma + \alpha_1\alpha_2)^2}.$$

Ainsi l'aspect qualitatif que prend la propension à désertir telle une fonction de l'aptitude α_2 du partenaire est-il caractérisé par le signe de σ :

- si $\sigma < 0$, la propension à désertir décroît quand l'aptitude du partenaire croît ; un partenaire de moindre aptitude fournira certes plus d'efforts, mais pas assez pour compenser son handicap face à d'autres partenaires potentiels plus doués.
- si $\sigma = 0$, la propension à désertir est insensible à l'aptitude du partenaire ; prendre $\gamma = \alpha_1 + \alpha_2 + \delta$ découple les contributions de chacun des parents à l'accroissement du bien être du jeune, auquel cas, à l'équilibre de Nash ici considéré, la contribution du partenaire est $\psi^*(\delta + \alpha_2) = \delta$, indépendante de son aptitude α_2 .
- si $\sigma > 0$, la propension à désertir décroît quand l'aptitude du partenaire décroît ; cette fois le gain que l'on obtient à allier ses efforts est tel que l'on préfère un partenaire de moindre aptitude mais plus souvent présent au foyer à un partenaire plus efficace mais toujours en vadrouille.

S'il fallait une moralité à cette fable, nous retiendrions qu'un lourdaud peut bel et bien passer pour galant, *via* un effet de synergie. Serait-ce une explication plausible du paradoxe du handicap¹⁹ ?

19. le fait que les femelles préfèrent les paons à long appendice caudal, les cerfs à bois proéminents, les crabes violonistes *etc.* Fisher [54] y vut le résultat d'un processus emballé et Zahavi [167] un signal honnête (*sensu* [85]), car coûteux, de bonne aptitude à la reproduction. On parle de nos jours de processus de Fisher-Zahavi [88].

Chapitre 2

Jeux de cueillette

Contenu du chapitre

2.1	Synopsis	46
2.2	De l'optimalité d'une cueillette	48
2.3	Un modèle de cueillette	50
2.3.1	Une cueillette hasardeuse	50
2.3.2	Une propriété cueillie du modèle	51
2.3.3	Implication en terme d'optimalité	52
2.4	Un jeu de cueillette sans interférence	54
2.4.1	Un premier pas	56
2.4.2	Une digression sur la cueillette en groupe	57
2.4.3	Une multitude de cueilleurs indépendants	58
2.4.4	Une remarque subsidiaire sur la fréquentation des agrégats	61
2.4.5	En conclusion	63
2.5	Un jeu de cueillette avec interférence	63
2.5.1	Modèle	64
2.5.2	Le jeu	65
2.5.3	Discussion	67
2.6	Un jeu différentiel de sélection de ressources	69
2.6.1	Cueillette optimale : l'ingrate unification	70
2.6.2	Le jeu synchrone	73
2.6.3	Le jeu asynchrone déterministe	81
2.6.4	Le jeu asynchrone stochastique	85
2.6.5	Conclusion	89
2.6.6	Discussion et perspectives	90

Parmi toutes les facettes que présente l'Écologie du comportement (la sélection sexuelle, les soins parentaux, le comportement social, les signaux et communication, etc.) il en est une qui nous intéressera tout particulièrement ; il s'agit de la *cueillette*, ou l'art de s'approprier les ressources qu'offre un environnement donné. Ce peuvent être de la nourriture, des hôtes, ou même des partenaires sexuels, de sorte que 'papillonner' aurait pu être une bonne traduction pour 'foraging' [139]. Notons que sur de nombreuses scènes écologiques, ces ressources sont distribuées en *agrégats* de *qualité* variable dans l'environnement. Quand il s'agit d'hôtes ou de partenaires sexuels, le lien avec le succès reproducteur est immédiat. S'il est question de ressources vitales, il faut alors mentionner qu'à la reproduction, est nécessaire la survie. De l'efficacité à s'approvisionner en nourriture dépend la survie, parfois de façon critique. Or chez de nombreuses espèces, c'est principalement la survie qui conditionne la reproduction [76, 79].

Typiquement, la théorie de la cueillette s'intéresse à la gestion qu'un animal fait de son temps, composé de phases de recherche et d'exploitation d'agrégats de ressources. Prenons l'exemple désormais classique [158] du cueilleur de champignons, illustré en Figure 2.1. Supposons que notre cueilleur ait découvert un bosquet des plus abondants. Dans un premier temps, la cueillette bat son plein et il en jouit pleinement. Puis, inévitablement, le stock de champignons vient à s'amoinrir. Son rythme de cueillette, dès lors moins captivant, l'amène à considérer l'opportunité d'un départ. Faut-il s'en aller de suite en quête d'un bosquet meilleur ? Faut-il, au contraire, honorer plus encore tel présent de la Nature ? Nul ne sait combien de temps se sera écoulé avant que l'on n'ait découvert un nouveau bosquet, et quelle sera alors sa qualité.

2.1 Synopsis

Cette question fut initialement posée par des précurseurs tels que MacArthur [96, 51] et nous verrons en Section 2.2 comment Charnov [29] y répond. Pour résumer, Charnov fait du temps de découverte du prochain agrégat ainsi que de sa qualité des variables aléatoires (indépendantes) de distributions données, invariante au cours des temps évolutifs et écologiques. Il s'agit de déterminer une politique stationnaire qui alloue un temps donné à un agrégat de qualité donnée. Ceci afin de maximiser la quantité espérée de ressource acquise sur le temps investi espéré, qui comprend à la fois le temps voyage inter-agrégat et le temps alloué à l'agrégat découvert, selon sa qualité.

Pour autant, le cueilleur n'est la plupart du temps pas seul à convoiter ces ressources. Or le fait que l'on puisse être amené à partager sa découverte avec des concurrents éventuels constitue vraisemblablement un élément à prendre en compte dans une stratégie de cueillette. Il s'agit par conséquent de résoudre un jeu. **Ceci est l'objet de de la suite de ce chapitre et constitue notre contribution (cf. articles [13, 65, 67]).**

Au préalable (Section 2.3), nous introduisons un modèle de cueillette intra-agrégat plus explicite que celui qui a été présenté au travers de notre description de l'approche de Charnov (Section 2.2). Ce modèle nous suivra tout au long de ce manuscrit. Initialement conçu pour

un joueur, il sera rapidement étendu à plusieurs joueurs et sera l'objet de variations selon l'aspect que prendra la compétition, jusqu'à sa forme ultime : le superparasitisme, que nous aborderons au Chapitre 3.

Nous avons à l'esprit un environnement dans lequel une multitude de cueilleurs indépendants évolue librement en quête d'une ressource distribuée sous forme d'agrégats épars dans l'environnement. Nous prenons le point de vue d'un cueilleur qui exploite un agrégat susceptible d'accueillir d'autres cueilleurs selon un processus de Poisson.

En premier lieu (Section 2.4), la compétition intervient uniquement de par le fait que la ressource s'épuise à une vitesse d'autant plus grande que le nombre de cueilleurs présents sur l'agrégat est grand. Le rôle qu'a tenu l'espérance de la qualité d'un agrégat dans la politique initiale (à un joueur) de Charnov (Section 2.2), couplée à notre modèle plus explicite (Section 2.3), c'est cette fois l'espérance de 'la qualité d'un agrégat *sur* le nombre total de visiteurs qu'il aura compté' qui le joue. Cependant, cette dernière quantité dépend elle-même de la politique optimale, sauf sous certaines hypothèses, qui détiennent nous semble-t-il leur part de pertinence pour des animaux qui cueillent en groupe. Ceci fait l'objet d'une digression, Section 2.4.2. Ainsi caractérisons-nous la perte d'efficacité *per capita* due au fait d'être en groupe plutôt que seul, sans qu'aucun avantage ne soit pris en compte par ailleurs. Cette dernière se révèle d'autant plus faible que les phases de recherches sont courtes par rapport au phases d'exploitation, tant au plan local (temporalité intra-agrégat) que global (temporalité inter-agrégats). De retour au problème initial (Section 2.4.3), qui considère une multitude de cueilleurs indépendants, nous tentons d'obtenir une forme close de l'espérance de 'la qualité d'un agrégat *sur* le nombre de visiteurs total qu'il aura compté'. Nous l'obtenons, mais sans qu'elle ne nous permette d'obtenir quelque prédiction visible à l'œil nu. On s'assure cependant numériquement que ce modèle constitue bien une suite logique du modèle initial de Charnov. Enfin, nous montrons que la fréquentation des agrégats qui en résulte, telle une fonction de leur qualité, n'est pas homogène mais biaisée en faveur des agrégats de qualité moindre (un agrégat de qualité double n'accueille pas deux fois plus de cueilleurs), ce qui semble aller dans le sens des observations.

Dans un second temps (Section 2.5), nous introduisons de l'*interférence* dans le modèle, c.à.d. le fait que le rythme de cueillette se voie amoindri par la présence de compétiteurs. Le jeu se traduit alors en une séquence de *guerre d'usures* [102] à temps d'arrêt aléatoire (ici provoqué par l'arrivée éventuelle d'un nouveau joueur). Ce jeu élémentaire se trouve résolu en Annexe C. Sous quelque condition qui s'avère vérifiée de par notre modèle de cueillette, la solution est indépendante de la distribution de probabilité du temps d'arrêt. Par conséquent, la solution du jeu de cueillette asynchrone (avec arrivées Poissonniennes), exprimée telle une stratégie en boucle-fermée sur le nombre de cueilleurs présents, coïncide avec celle du jeu synchrone, bien connu de la littérature [135]. Enfin, nous discutons de la pertinence biologique du modèle, en particulier au sujet de la variabilité génétique en terme de susceptibilité à l'interférence qui fut observée chez les femelles parasitoïdes *Trissolcus basalis*, par les auteurs de l'article [161].

Enfin (Section 2.6), nous oublions cet aspect particulier de la compétition qu'est l'interfé-

rence, pour nous focaliser sur une autre réalité : le fait que bien souvent, les ressources sont, au sein de l'agrégat, de profitabilité variable, et qu'il s'agit ainsi d'inclure dans le modèle une politique de sélection des ressources, en plus de celle de gestion du temps. **Premièrement (Section 2.6.1), nous “revisitons” le problème classique de sélection de ressources qui s'adresse à un cueilleur isolé (non assujetti à compétition).** En résulte une politique de type tout-ou-rien : une ressource devrait être soit systématiquement rejetée, soit systématiquement acceptée. Or cette règle apparaît plus être une exception puisque des préférences dites partielles sont communément observée chez de nombreuses espèces. Ainsi surgit la question de la robustesse de ce modèle quant à l'incertitude sur le temps dont on dispose pour jouir de l'agrégat avant qu'un événement perturbateur ne se produise. Nous entendons par là quelque événement qui affecterait le gain de notre cueilleur au regard de ce qu'il obtiendrait en disposant des ressources de l'agrégat aussi longtemps qu'il le souhaite. Par exemple, la présence soudaine d'un prédateur ne lui laisserait d'autre choix que la fuite. De même, l'arrivée innopinée d'un conspécifique le priverait sans nul doute de bonnes ressources, qu'il aurait pu tenter de s'approprier auparavant, quitte à consacrer plus de temps à leur sélection parmi d'autres, moins intéressantes. Par la prise en compte de la survenue potentiellement imminente d'un événement perturbateur, nous montrons que la politique tout-ou-rien classique ne prévaut plus. Qualitativement, la stratégie de cueillette optimale est proche de, mais moins gourmande que, la politique qui résulte du jeu dans lequel les cueilleurs sont en compétition directe pour ces ressources (que nous aurons revisité lui aussi). Elle consiste à se focaliser sur la meilleure ressource jusqu'à ce son abondance ait décliné à niveau donné, en deçà duquel il s'agit d'accepter toute ressource valable, bonne ou moins bonne. **Ceci aura constitué notre contribution (cf. article [66]).**

2.2 De l'optimalité d'une cueillette

Nous désignerons par $q \in \mathbb{R}^+$ la qualité, l'abondance, d'un *agrégat* ; il s'agit d'une quantité de ressource. Faisons de la qualité du prochain agrégat à découvrir une variable aléatoire q de distribution cumulée $\mathcal{Q}$. Aussi, faisons du temps θ qui se sera écoulé en recherche d'un nouvel agrégat une variable aléatoire de distribution connue, d'espérance $\bar{\theta}$. L'hypothèse sous jacente est que les distributions spatiale et qualitative des agrégats sont stationnaires. En d'autres termes, il n'y a pas d'épuisement de la ressource à l'échelle de l'environnement mais seulement à l'échelle locale, celle de l'agrégat,

- soit parce que l'action de notre cueilleur seul est négligeable,
- soit, lorsque l'on sera amené à considérer une population de cueilleurs, parce que l'on peut faire l'hypothèse d'un processus de renouvellement *ad hoc* de la ressource.

Aussi, au travers du fait que l'on considère ces v.a. indépendantes, on suppose qu'il n'y a aucune corrélation entre la qualité d'un agrégat et son degré d'isolement dans l'environnement. Bien sûr, ce sont des raccourcis de modélisation et ils constituent le socle des résultats à venir.

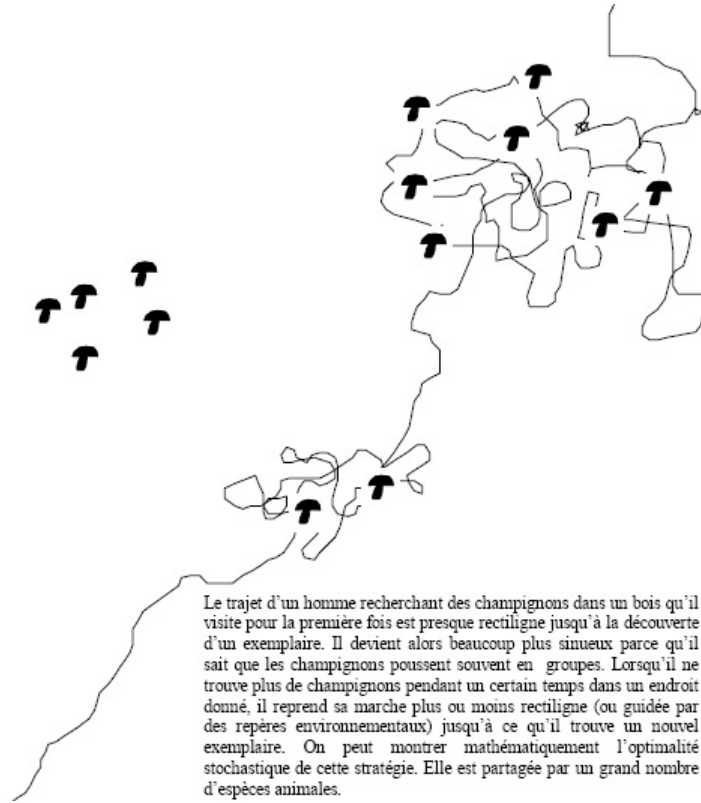


FIG. 2.1 – D'après l'article [9].

Soit $\mathcal{R}(q, t)$ la quantité de ressource obtenue au bout d'un temps t consacré à l'exploitation d'un agrégat de qualité q . Cette application se caractérise par les propriétés suivantes :

- $\forall q : \mathcal{R}(q, 0) = 0$.
- $\forall q : \lim_{t \rightarrow \infty} \mathcal{R}(q, t) = q$.
- $\forall q : t \mapsto \mathcal{R}(q, t)$ est continue, strictement croissante et strictement concave.

Le fait que $\mathcal{R}$ soit bornée par $\{0, q\}$ et croissante en t relève du bon sens. Qu'elle soit continue va de soi, dès lors que l'on admet que la ressource vit dans un continuum. Ce peut être le cas s'il s'agit d'un liquide. Sinon, c'est une métaphore d'autant plus acceptable que la ressource est égrainée. Quant à la concavité, elle capture le cœur du problème, ou **le fait que le rythme de cueillette décroît au fur et à mesure que la ressource s'épuise**.

On admet que l'animal peut percevoir q et adapter son temps de résidence $t(q)$ en conséquence. L'objectif est de trouver un équilibre en terme de temps consacré à chaque agrégat, selon sa qualité. Charnov introduit donc l'idée de maximiser le rapport 'quantité de ressource acquise' sur 'temps investi', appelons le γ :

$$\gamma^* = \max_{t(\cdot)} \gamma, \quad \text{où} \quad \gamma = \frac{\mathbb{E} \mathcal{R}(q, t(q))}{\theta + \mathbb{E} t(q)}. \quad (2.1)$$

Vient le théorème fondamental de la théorie de la cueillette optimale :

Théorème 2.1 (Charnov) *le t optimal est donné tel une fonction de q selon la règle suivante :*

- si $\frac{\partial \mathcal{R}}{\partial t}(q, 0) \leq \gamma^*$, alors $t^* = 0$.
- sinon, t^* est donné par $\frac{\partial \mathcal{R}}{\partial t}(q, t^*) = \gamma^*$,

où γ^* est obtenu en remplaçant t^* dans (2.1).

Preuve: Appelons $D\gamma$ la dérivée de Gâteaux par rapport à la fonction $t(\cdot)$ de γ dans (2.1). L'inégalité d'Euler donne, pour tout δt tel que $t^* + \delta t$ soit admissible,

$$D\gamma \cdot \delta t = \frac{1}{\bar{\theta} + \mathbb{E} t^*} \int_{\mathbb{R}^+} \left[\frac{\partial \mathcal{R}}{\partial t}(q, t^*) - \gamma^* \right] \delta t(q) d\mathcal{Q}(q) \leq 0.$$

L'incrément δt peut prendre n'importe quel signe si t^* est strictement positif, mais il doit être positif si t^* est nul. D'où le résultat.

Autrement dit, il est optimal de quitter un agrégat lorsque le rythme de cueillette $d\mathcal{R}(q, t)/dt$ tombe à γ^* , le meilleur rapport 'quantité de ressource acquise' sur 'temps investi' que l'on est en droit d'espérer de cet environnement ; γ^* reflète ainsi la bonté de la Nature. **Notons que le cueilleur n'a en somme nul besoin de percevoir la qualité de l'agrégat pour se comporter de façon optimale, pourvu qu'il soit à même de percevoir son rythme de cueillette, auquel cas il lui suffit de s'y fier pour décider quand partir** (il n'a plus à décider plus combien de temps allouer à l'agrégat dès qu'il en connaît la qualité, à supposer qu'il la connaisse).

2.3 Un modèle de cueillette

Cette section se propose d'illustrer le théorème fondamental de la cueillette optimale à la lueur d'un modèle plus explicite sur la dynamique de ressource intra-agrégat. Il s'agit d'une approximation continue de la théorie discrète présentée en Annexe A, dans laquelle **l'agrégat est supposé exploré de façon aléatoire par le cueilleur**. On suppose toujours que la ressource peut être vue telle un continuum.

2.3.1 Une cueillette hasardeuse

Introduisons une densité surfacique (ou volumique) de ressource D^1 . Deux constantes de temps entrent dans le modèle :

- α : le temps de sondage, ou le temps requis pour explorer une unité d'aire susceptible de contenir une quantité D de ressource, pourvu qu'elle n'ait déjà été visitée.
- h : le temps de manipulation, ou le supplément de temps nécessaire à l'exploitation effective d'une ressource.

1. Par la suite, nous admettrons que l'unité d'aire est choisie telle que $D = 1$; on aurait pu faire de α le temps requis pour sonder une unité de ressource, c'eût été équivalent.

Admettons qu'une proportion x de l'agrégat soit productive, de telle sorte que l'aire da produise une quantité $d\mathcal{R} = xDda$ de ressource, et que le temps nécessaire pour se l'approprier soit $dt = \alpha da + xDhda$. Nous obtenons

$$\dot{\mathcal{R}} = \frac{xD}{\alpha + xDh} =: r(x), \quad (2.2)$$

ce qui n'est pas sans rappeler l'équation de Holling [74].

2.3.2 Une propriété cueillie du modèle

Dans un premier temps, nous ne retiendrons de la Section 2.3.1 que le fait que **le rythme de cueillette ne dépend que de la proportion de ressources disponibles** (et non de quelque valeur absolue p) : $\dot{\mathcal{R}}$ est supposé donné par une fonction $r(x)$ connue continue, strictement croissante et concave.

Soit $p(t)$ la quantité de ressource offerte par l'agrégat au temps t et posons $x(t) := p(t)/q$. On a la dynamique d'accumulation de ressource $\dot{\mathcal{R}} = r(x)$, initialisée en $\mathcal{R}(0) = 0$. Ceci revient à exprimer la dynamique de la ressource intra-agrégat ainsi :

$$\dot{p} = q\dot{x} = -\dot{\mathcal{R}} = -r(x), \quad x(0) = 1. \quad (2.3)$$

Introduisons la solution $\chi(t)$ de l'équation différentielle :

$$\dot{\chi} = -r(\chi), \quad \chi(0) = 1. \quad (2.4)$$

Théorème 2.2 *Les équations (2.3) et (2.4) donnent*

$$x(t) = \chi(t/q), \quad \text{d'où} \quad \mathcal{R}(q, t) = q \left[1 - \chi\left(\frac{t}{q}\right) \right]. \quad (2.5)$$

Afin d'illustrer le caractère homogène de $\mathcal{R}$, ou le fait que $\mathcal{R}(\lambda q, \lambda t) = \lambda \mathcal{R}(q, t)$, imaginons que le cueilleur découvre un agrégat déjà entamé par un prédécesseur. La dynamique reste (2.2), mais est cette fois initialisée à $x(0) = x^0 < 1$. La quantité de ressource collectée au bout d'un temps t est alors $\mathcal{R}(q, t, x^0) = p(0) - p(t) = q[x^0 - x(t)]$. La Figure 2.2 présente comment construire graphiquement $\mathcal{R}$ à partir d'un graphe réduit indépendant de q et $p(0)$.

Autrement dit, le temps nécessaire pour passer d'une proportion des ressources disponible à une autre est proportionnel à la qualité de l'agrégat.

Ceci étant dit, nous admettrons dans cette section que

- l'on ne rencontre jamais (tel évènement est très rare) un congénère sur un agrégat,
- et que tous ceux qui convoitent cette ressource adoptent la même règle de départ,

de sorte que deux types d'agrégats soient présents dans l'environnement, ceux qui ne demandent qu'à être découverts, tels que $x(0) = 1$, et les autres, déjà exploités, ou tels que $\forall q, \dot{\mathcal{R}}(q, 0) = \gamma^*$, inintéressants. En effet, Charnov préconise le départ lorsque $\dot{\mathcal{R}} = \gamma^*$.

qualité espérée des agrégats est équivalent à diviser par n le temps de découverte moyen. Par conséquent, les agrégats devraient être exploités à un niveau moindre dans un *monde bon* [32], où la ressource est abondante, par comparaison à un monde mauvais, dans lequel la ressource se ferait rare.

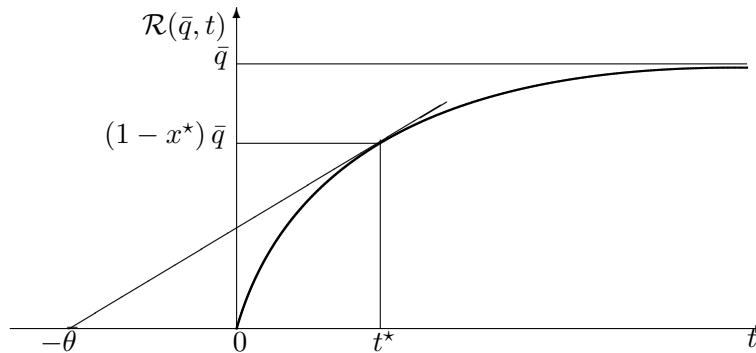


FIG. 2.3 – Une construction graphique de γ^* : c'est la pente de la droite tangente à $\mathcal{R}(\bar{q}, t)$ qui passe par le point $(-\bar{\theta}, 0)$.

Aussi, dans notre modèle, **seule $\bar{q}$, en somme, se révèle pertinente** ; il suffit de connaître $\bar{q}$, le moment d'ordre 1 de la distribution $\mathcal{Q}$ de la variable aléatoire q par opposition à $\mathcal{Q}$ elle-même, pour se comporter de façon optimale. Ainsi notre modèle prévaut toujours si la ressource est stationnaire au sens faible ; autrement dit, si seuls les moments d'ordre 1 des distributions qualitatives et spatiales² des agrégats restent invariants au cours du temps.

Un point-fixe

On peut aussi voir γ^* tel un point fixe solution de l'équation

$$\gamma^* = \frac{1 - \chi(r^{-1}(\gamma^*))}{\bar{\theta}/\bar{q} + r^{-1}(\gamma^*)}. \quad (2.10)$$

La stricte concavité de la fonction $\mathcal{R}$ et la construction géométrique vue plus haut suffisent à prouver l'affirmation suivante.

Proposition 2.3 *La fonction*

$$\Phi(\gamma) = \frac{1 - \chi(r^{-1}(\gamma))}{\bar{\theta}/\bar{q} + r^{-1}(\gamma)},$$

a un unique point fixe, qui est l'argument du maximum de Φ et son unique point critique.

2. En toute rigueur, c'est l'espérance du temps de découverte qui doit rester stationnaire.

Preuve :

Nous avons vu que n'importe quel maximum local de Φ délivre un point fixe. Or un calcul direct de dérivée montre qu'il n'y en a qu'un. $\square$

Une solution explicite

Faisons à présent usage de la forme particulière de la fonction r , telle qu'introduite par l'équation (2.2). Vient la réciproque de la fonction χ , introduite en (2.4) :

$$\chi^{-1}(x) = h(1 - x) - \alpha \ln(x). \quad (2.11)$$

D'après l'équation (2.9), on a

$$\gamma^* = \max_{x \in [0,1]} \frac{1 - x}{\bar{\theta}/\bar{q} + \chi^{-1}(x)}.$$

D'où, par optimisation en x ou, c'est équivalent, *via* le point-fixe $\gamma^* = r(x^*)$,

$$x^* = -1 / W_{-1} \left(-e^{-(1+y)} \right), \quad (2.12)$$

avec $y = \bar{\theta}/(\alpha\bar{q})$ et W_{-1} la branche “non-principale” de la fonction W de Lambert telle que définie dans l'article [34]. Il s'agit de la réciproque multivaluée de l'application $w \mapsto we^w$. On sait que la branche dite non-principale contient la solution pertinente car $x^* \in [0,1]$.

Soit $z := 1/(1+y) = \alpha\bar{q}/(\alpha\bar{q} + \bar{\theta})$. **Nous voyons que x^* ne dépend que de z . Comme $\alpha\bar{q}$ est le temps nécessaire pour parcourir un agrégat de bout en bout de façon systématique, on peut interpréter z tel un rapport cyclique³. Notons au passage que x^* ne dépend pas du temps de manipulation h . Toutefois, il se retrouvera pris en compte dans γ^* , donné par $\gamma^* = r(x^*)$. L'application $z \mapsto x^*$ est représentée Figure 2.4. Comme escompté, on s'attend, à la lueur du modèle, à ce que dans un monde mauvais (z petit) le taux d'exploitation des agrégats de ressource soit plus fort que dans un monde meilleur (z grand). Dans cette dernière situation le cueilleur est plus difficile à satisfaire et il exige un rythme de cueillette soutenu.**

2.4 Un jeu de cueillette sans interférence

Dans cette section, nous nous focalisons toujours sur un cueilleur, mais qui évolue cette fois dans un environnement dans lequel il arrive fréquemment que l'on se retrouve entre congénères pour partager un bon agrégat.

Admettons que $n \in \mathbb{N}^*$ cueilleurs, **identiques** en terme de capacité à prélever de la ressource, soient présents sur un même agrégat. Nous n'aurons pas besoin de savoir quand

3. Le rapport cyclique d'un signal périodique binaire est le temps à l'état haut sur la période. L'état haut correspond ici à disposer d'un agrégat quand l'état bas correspond à être en phase de recherche.

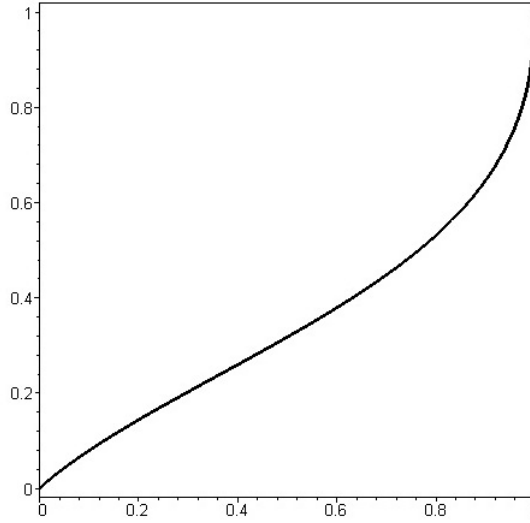


FIG. 2.4 – L 'application $z \mapsto x^*$, où x^* est le taux d'exploitation optimal des agrégats dans un environnement caractérisé par un rapport 'phase d'exploitation' sur 'durée d'un cycle exploitation-recherche' z .

chacun est arrivé précisément. Pour le moment, nous ignorons toute source d'interférence parmi nos cueilleurs. Par conséquent, le seul élément nouveau est que la ressource s'épuise d'autant plus rapidement que l'on est nombreux ; tant que n reste invariant, on a la dynamique

$$\dot{p} = q\dot{x} = -nr(x). \quad (2.13)$$

Ainsi le départ d'un cueilleur n'a-t-il pour seul effet que de ralentir l'épuisement de la ressource ; le rythme de cueillette ne peut donc qu'être strictement décroissant. De plus, **les cueilleurs partagent le même environnement, donc ont γ^* en commun**. Ils partiront donc tous lorsque le rythme de cueillette individuel aura atteint γ^* , quelles qu'aient été leurs dates d'arrivée respectives. En ce sens, le jeu est résolu. Reste néanmoins à déterminer γ^* dans ce nouveau contexte, ou comment le côtoiement de congénères se répercute sur la politique optimale de gestion du temps.

D'après le Théorème 2.1 de Charnov, ceci se traduit par le fait que γ^* est solution de l'équation de point fixe

$$\gamma^* = \frac{\mathbb{E} \mathcal{R}^*}{\bar{\theta} + \mathbb{E} t^*}, \quad (2.14)$$

où $\mathcal{R}^*$ est la quantité de ressource acquise par le cueilleur focal et t^* son temps de résidence s'il adopte comme stratégie 'partir lorsque le rythme de cueillette tombe à γ^* ', la stratégie qu'emploie le reste de la population. Or toujours d'après le puissant théorème de Charnov, il se trouve que γ^* est aussi solution du problème qui consiste à maximiser, en γ^* , le terme de droite de l'égalité ci dessus.

Notre objectif est dans un premier temps de donner une forme plus explicite du terme de

droite de l'équation (2.14), puis nous traiterons le problème d'optimisation adjoint :

$$\gamma^* = \max_{\gamma^* \in \mathbb{R}^+} \frac{\mathbb{E} \mathcal{R}^*}{\bar{\theta} + \mathbb{E} t^*}. \quad (2.15)$$

2.4.1 Un premier pas

Considérons une séquence S_n , certes, arbitraire, mais qui fait néanmoins état d'une possible succession d'arrivées de n cueilleurs sur un agrégat initialement intact ($x(0) = 1$). Tous partent lorsque le rythme de cueillette $r(x)$ tombe à γ^* , ou, c'est équivalent, lorsque la proportion de ressources disponible tombe à x^* . Ainsi la quantité de ressource prélevée $q(1 - x^*)$ ne dépend-elle pas de la séquence d'arrivée, pas plus qu'elle ne dépend du nombre de cueilleurs n qui auront rejoint l'agrégat avant qu'il ne soit plus d'aucun intérêt.

Posons $\Delta_n = \{\delta_1, \delta_2, \dots, \delta_n\}$ où les δ_i sont les durées pendant lesquelles ils se comptent au nombre de i^4 . Remarquons déjà (cette relation prend un sens plus bas) que puisqu'à i la ressource s'épuise i fois plus rapidement (équation 2.13), s'ils étaient tous arrivés au temps zéro ils auraient mis un temps

$$t^{\natural}(n) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n i \delta_i$$

pour exploiter l'agrégat jusqu'à x^* et s'en aller.

Le cueilleur arrivé $j^{\text{ième}}$ est lui resté un temps

$$t^*(n, j) = \sum_{i=j}^n \delta_i.$$

Gardons figée cette séquence. Après tout, il aurait pu tout aussi bien (avec probabilité $1/n$) arriver premier ou dernier. Sachant que cette séquence allait se réaliser, mais ne sachant pas quel rang il obtiendrait, combien de temps pouvait-il espérer jouir de l'agrégat ? Réponse :

$$\mathbb{E}_j t^*(n, j) = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n t^*(n, j) = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \sum_{i=j}^n \delta_i = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n i \delta_i = t^{\natural}(n),$$

soit exactement le temps qu'il serait resté si tous étaient arrivés en même temps. On constate donc que le temps de résidence espéré ne dépend nullement de la distribution des séquences d'arrivées possibles en elle-même, mais uniquement de celle du nombre de cueilleurs qui vont se partager l'agrégat. Or on sait d'après les équations (2.5) et (2.13) que $t^{\natural}(n) = q\chi^{-1}(x^*)/n$. Aussi, par symétrie, à nombre de visiteurs n fixé, chacun peut espérer obtenir une part égale $q(1 - x^*)/n$ de l'agrégat. Soit n une variable aléatoire qui compte le nombre d'arrivées Poissonniennes qui auront eu lieu sur l'agrégat avant que la proportion de ressources disponible ne tombe à x^* . Ainsi l'équation de point fixe (2.14) devient :

$$\gamma^* = r(x^*) = \frac{\mathbb{E} \frac{q}{n} (1 - x^*)}{\bar{\theta} + \mathbb{E} \frac{q}{n} \chi^{-1}(x^*)}. \quad (2.16)$$

4. c.à.d. les temps inter-arrivées plus le temps qui sépare la dernière arrivée du départ commun.

Notons que les variables aléatoires $\mathbf{q}$ et $\mathbf{n}$ sont sans nul doute corrélées, car les agrégats qui offrent plus de ressource sont susceptibles d'accueillir un plus grand nombre de cueilleurs, de par le fait qu'il faille plus de temps pour y réduire la proportion de ressources à x^* . De surcroît, la distribution de probabilité du nombre de cueilleurs $\mathbf{n}$ qui auront profité de l'agrégat dépend très vraisemblablement de leur stratégie commune, qui se résume en un certain x^* . Introduisons $\mathbb{E}^*$ dans le sens où nous considérerons l'espérance à l'optimal, ou plus exactement dans un scénario conforme à l'optimal, c'est à dire dans lequel les cueilleurs quittent les agrégats lorsque la proportion de ressources disponible tombe à un certain x^* . Posons $\rho(x) := \mathbb{E}^*(\mathbf{q}/\mathbf{n})$; la réalisation de la variable aléatoire $\mathbf{n}$ dépend du seuil x considéré. L'équation (2.16) s'écrit alors

$$\gamma^* = r(x^*) = \frac{1 - x^*}{\bar{\theta}/\rho(x^*) + \chi^{-1}(x^*)}. \quad (2.17)$$

Le problème adjoint (2.15) s'exprime alors comme suit :

$$\gamma^* = \max_{x \in [0,1]} \gamma(x), \quad \text{avec} \quad \gamma(x) = \frac{1 - x}{\bar{\theta}/\rho(x) + \chi^{-1}(x)}. \quad (2.18)$$

Aussi simple soit cette expression, cela reste un résultat partiel tant que nous ne savons pas donner une forme explicite de $\rho(x)$.

2.4.2 Une digression sur la cueillette en groupe

Cette section constitue une petite digression sur la cueillette en groupe. Considérons un groupe de m individus allant d'agrégat en agrégat; en d'autres termes, la distance inter-agrégat est supposée être trop importante pour que le groupe puisse s'attaquer à plusieurs agrégats à la fois. Dans ce modèle, l'information est partagée [56], de sorte que quand un agrégat est découvert par un membre du groupe, les autres le rejoignent séquentiellement. De plus, supposons que les membres du groupe se dispersent dans un rayon qui permet à chacun de rejoindre l'individu dont il est le plus éloigné dans un délai suffisamment court; c'est à dire que si un agrégat, même très pauvre, est découvert par un autre membre du groupe, on doit être à même d'en retirer une part non nulle avant qu'il ne soit plus d'aucun intérêt pour quiconque et que le groupe ne reparte. Notons que x^* , la proportion de ressources en deçà de laquelle il est optimal de s'en aller, est pour le moment une variable indéterminée. Ce modèle est, certes, quelque peu alambiqué, mais il nous paraît néanmoins détenir sa part de pertinence écologique.

Ces hypothèses font que $\mathbf{n}$ se réalise en m indépendamment de $\mathbf{q}$ et x^* ($\mathbf{n}$ est alors déterministe). Par conséquent, l'équation (2.18) se résout graphiquement exactement de la même façon qu'auparavant (équation (2.9) et Figure 2.3), à ceci près qu'il faut à présent substituer $\bar{q}$ par $\bar{q}/m$ (ou bien $\bar{\theta}$ par $m\bar{\theta}$).

À l'évidence, une cueillette en groupe ne peut, pour l'individu, être plus fructueuse qu'une démarche solitaire, pourvu que cela ne procure aucun avantage particulier [31]. Notons à titre d'exemple que si le temps de découverte espéré était divisé par m , alors on atteindrait

une efficacité équivalente. Oublions telle possibilité et adoptons la notation γ_m^* pour désigner le rythme de cueillette individuel dans un groupe de m cueilleurs à l'équilibre évolutif. Que peut-on dire du rapport γ_1^*/γ_m^* ?

Nous ferons usage de la forme particulière de la fonction r , telle qu'introduite par l'équation (2.2). Il s'en suit que l'application $x^* : m \mapsto x^*(m)$ est donnée par l'équation (2.12), où l'on substitue y par $m\bar{\theta}/(\alpha\bar{q})$ (conservons y pour désigner $\bar{\theta}/(\alpha\bar{q})$). Sachant que $\gamma^* = r(x^*)$, l'application $\gamma_m^* : m \mapsto r(x^*(m))$ s'obtient aisément. Posons $\omega = \alpha/h$ et il vient

$$\ell(m) := \gamma_1^*/\gamma_m^* = \left[1 - \omega W_{-1} \left(-e^{-(1+my)}\right)\right] / \left[1 - \omega W_{-1} \left(-e^{-(1+y)}\right)\right],$$

où $y = \bar{\theta}/(\alpha\bar{q})$ et W_{-1} la branche “non-principale” de la fonction W de Lambert telle que définie dans l'article [34]. Il s'agit de la réciproque multivaluée de l'application $w \mapsto we^w$. On sait que la branche dite non-principale contient la solution pertinente car $x^* \in [0,1]$. De plus, on sait que

$$\begin{aligned} W'(x) &= \frac{1}{(1+W(x)) \exp W(x)}, \\ &= \frac{W(x)}{x(1+W(x))}, \quad \text{si } x \neq 0. \end{aligned}$$

Soient $\kappa = \omega / [1 - \omega W_{-1}(-e^{-(1+y)})]$ et $\ell(m) := d\ell(m)/dm$; il vient

$$\ell'(m) = y\kappa W_{-1} \left(-e^{-(1+my)}\right) / \left[1 + W_{-1} \left(-e^{-(1+my)}\right)\right] > 0.$$

Aussi, soit $\ell''(m) := d^2\ell(m)/dm^2$. Nous obtenons :

$$\ell''(m) = -y^2\kappa W_{-1} \left(-e^{-(1+my)}\right) / \left[1 + W_{-1} \left(-e^{-(1+my)}\right)\right]^3 < 0.$$

D'où $\ell(m)$ strictement croissante et concave. De plus, remarquons que

- $\lim_{m \rightarrow \infty} \ell(m) = \infty$, que
- $\lim_{m \rightarrow \infty} \ell'(m) = \kappa y$
- et que $\ell''(m)$ croît très rapidement vers zéro.

Par conséquent, $\ell(m)$ peut être approximée par une fonction affine de pente κy ; soit $\tilde{\ell}(m) := (1 - \kappa y) + m\kappa y$. Plutôt que d'interpréter la dépendance de $\tilde{\ell}$ en y , introduisons une variable qui présente du sens : le “rapport cyclique” $z = 1/(1+y)$, ou la qualité de l'environnement comprise entre zéro et un. La Figure 2.5 caractérise de façon approximative la perte d'efficacité individuelle qui résulte de la compétition. Nous voyons que même dans un monde mauvais, cette perte peut s'avérer relativement faible, ce d'autant plus que le temps de manipulation est grand par rapport au temps de sondage.

2.4.3 Une multitude de cueilleurs indépendants

Revenons au problème initial, dans lequel nous considérons une multitude de cueilleurs indépendants évoluant librement dans l'environnement. Focalisons nous sur l'un d'entre eux.

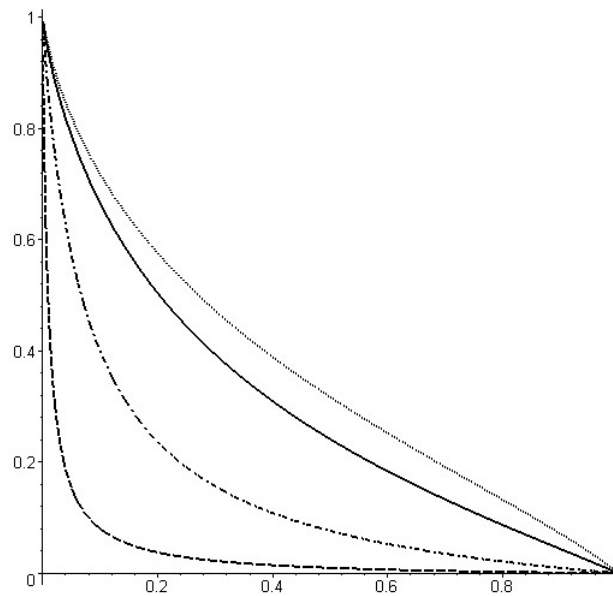


FIG. 2.5 – L'application $z \mapsto \kappa y$, où κy est la pente de la droite qui approxime l'application $m \mapsto \gamma_1^*/\gamma_m^*$, qui, a taille de groupe m donnée, caractérise la perte d'efficacité individuelle due au fait d'être en groupe plutôt que seul. Quant à z , il s'agit du rapport 'phase d'exploitation' sur 'durée d'un cycle exploitation-recherche' inter-agrégat. Nous avons pris, de gauche à droite, $\omega = \alpha/h = \{0.01, 0.1, 1, 100\}$; il s'agit à l'inverse d'un rapport 'temps de recherche' sur 'temps d'exploitation', mais intra-agrégat cette fois.

Admettons que les arrivées successives sur un agrégat correspondent à un processus de Poisson d'intensité $\lambda > 0$. Ceci implique que les temps inter-arrivées successifs forment une séquence $\{w_n\}$ de variables aléatoires mutuellement indépendantes, exponentiellement distribuées et d'espérance $1/\lambda$.

Puisque $\rho = \mathbb{E}^*(\mathbf{q}/\mathbf{n}) = \mathbb{E}_{\mathbf{q}}\mathbb{E}^*(\mathbf{q}/\mathbf{n}|\mathbf{q}) = \mathbb{E}_{\mathbf{q}}\mathbf{q}\mathbb{E}^*(1/\mathbf{n}|\mathbf{q})$, nous admettrons dans un premier temps que la qualité de l'agrégat $\mathbf{q}$ est figée égale à un certain q . Soit ζ_1 le temps que resterait un cueilleur seul sur un agrégat de qualité q si personne ne l'y rejoignait entre-temps :

$$\zeta_1 := q\chi^{-1}(x^*), \quad \text{d'après l'équation (2.7).} \quad (2.19)$$

Afin de procéder à une optimisation en x de γ tel que donné par l'équation (2.18), nous souhaitons maintenant obtenir une forme explicite de l'application $\zeta_1 \mapsto \mathbb{E}^*(1/\mathbf{n}|\mathbf{q})$.

À l'arrivée d'un premier intrus, le temps maximal (si personne ne vient à nouveau troubler le festin) pour atteindre x^* est divisé par deux (la ressource s'épuise deux fois plus vite, d'après (2.13)). Plus généralement, lors de la $k^{\text{ième}}$ arrivée, le temps maximal à parcourir se voit divisé par $k/(k-1)$. Notre but est d'exprimer la distribution cumulée de $\mathbf{n}$, le nombre maximal de cueilleurs qui auront visité l'agrégat avant qu'il ne soit plus d'aucun intérêt pour quiconque. Plus précisément, nous comptons donner une forme explicite de cette distribution telle une fonction de ζ_1 , puis nous en déduirons $\mathbb{E}^*(1/\mathbf{n})$.

Une façon de formuler le problème est la suivante : redéfinissons ζ_k tel l'effort restant à fournir en “cueilleur-heure”⁵ quand le $k^{\text{ième}}$ cueilleur fait son apparition. On a

$$\zeta_{k+1} = \zeta_k - kw_k, \quad k \geq 1.$$

Remarquons que l'application $k \rightarrow \zeta_k$ est non-croissante. Par conséquent, la réalisation de la variable aléatoire $\mathbf{n}$ se caractérise par $\zeta_{n+1} \leq 0 < \zeta_n$.

On a

$$\begin{aligned} P(n > M) &= P(\zeta_2 > 0, \dots, \zeta_{M+1} > 0), \\ &= P(\zeta_1 > w_1 + 2w_2 + \dots + Mw_M). \end{aligned}$$

Cela revient à trouver la loi de distribution de $\sum_{m=1}^M mw_m$. Comme la densité de probabilité d'une somme de variables aléatoires indépendantes est donnée par le produit de convolution de leurs densités de probabilité, on peut l'obtenir telle la transformée inverse du produit des transformées de Laplace-Stieltjes (TLS) de chaque densité de probabilité. C'est l'objet de l'Annexe B. On obtient

$$\mathbb{E}^*(1/\mathbf{n}|\mathbf{q}) = 1 - \sum_{l=1}^{\infty} \left(1 - e^{-\lambda\zeta_1/l}\right) e^{-l} \frac{l^{l-1}}{l!}.$$

D'où

$$\rho = \mathbb{E}^*(\mathbf{q}/\mathbf{n}) = \bar{q} - \sum_{l=1}^{\infty} \left[\left(\bar{q} - \int_0^{\infty} e^{-\lambda\zeta_1/l} q d\mathcal{Q}(q) \right) e^{-l} \frac{l^{l-1}}{l!} \right].$$

5. le temps qu'il faudrait à un cueilleur seul pour exploiter l'agrégat jusqu'à ce qu'il n'y reste qu'une proportion x^* de ressources.

Faisons maintenant usage de la forme particulière de $\chi^{-1}(x)$ donnée par l'équation (2.11), ce qui donne $\zeta_1 = q[h(1-x) - \alpha \ln(x)]$. Comme la TLS de $q(dQ(q)/dq)$ est la dérivée de la TLS de $-dQ(q)/dq$, on obtient :

$$\int_0^\infty e^{-\lambda \zeta_1/l} q dQ(q) = -\mathcal{L}'(\hat{p}),$$

avec $\hat{p}(x) = \lambda[h(1-x) - \alpha \ln(x)]/l$, où $\mathcal{L}(p)$ est la TLS de q et $\mathcal{L}'(p) = d\mathcal{L}(p)/dp$.

D'où

$$\rho(x) = \bar{q} - \sum_{l=1}^{\infty} \left\{ [\bar{q} + \mathcal{L}'(\hat{p}(x))] e^{-l} \frac{l^{l-1}}{l!} \right\}. \quad (2.20)$$

Bien que nous ayons à présent une expression explicite de $\rho(x)$ donc de $\gamma(x)$ (telle que définie en (2.18)), cela ne nous permet pas pour autant d'obtenir une forme close pour $x^* = \arg \max_x \gamma(x)$. Cependant, il est possible de l'obtenir numériquement, tel qu'illustré en Figure 2.6. **Conformément à l'esprit du modèle initial de Charnov à un joueur, les agrégats devraient se voir d'autant plus exploités que le monde est mauvais, cette fois en terme de pression (corrélée à λ , l'intensité du processus d'arrivées aléatoires de Poisson) liée à la présence de compétiteurs dans l'environnement.**

2.4.4 Une remarque subsidiaire sur la fréquentation des agrégats

Inévitablement, la question du nombre de cueilleurs qu'un agrégat peut espérer accueillir en fonction de sa qualité nous renvoie vers un autre concept central en théorie de la cueillette : la 'distribution libre idéale' [86, 17, 38]. Il s'agit d'un modèle qui postule⁶ que la distribution spatiale des cueilleurs correspond à un Équilibre de Nash. En d'autres termes, dans une telle configuration, aucun cueilleur ne peut, unilatéralement, améliorer son rythme de cueillette en se "télétransportant" instantanément sur l'agrégat de son choix. Par conséquent, ce modèle implique une égalisation permanente des rythmes de cueillette individuels, pourvu que les cueilleurs soient identiques en terme d'aptitude à la cueillette.

Notons que certains auteurs [39] ont récemment proposé un formalisme convaincant au travers duquel on peut affirmer que la distribution idéale libre constitue bien un équilibre évolutivement stable, sous certaines hypothèses. Par exemple, dans un environnement à deux agrégats, pérenne, sans épuisement local de la ressource, la stratégie évolutivement stable s'exprime en terme de proportion du temps de cueillette délibérément consacrée à chaque agrégat, selon sa qualité. Toutefois, dans notre cadre (agrégats éphémères découverts au gré du hasard), la pertinence de la notion de distribution libre idéale semble incertaine.

Remarquons cependant qu'une propriété de notre modèle (équation (2.5)) est qu'une distribution homogène et synchrone des cueilleurs sur les agrégats produit une égalisation permanente de leur rythme de cueillette. En d'autres termes, si le nombre de cueilleurs sur chaque

6. de même que l'on est en droit de postuler que la lumière choisit le chemin le plus court, obtenir une prédiction et la comparer aux observations ; ceci sans pour autant faire quelque hypothèse sur un processus cognitif sous-jacent, *a fortiori* sur quelque intention qui l'animerait.

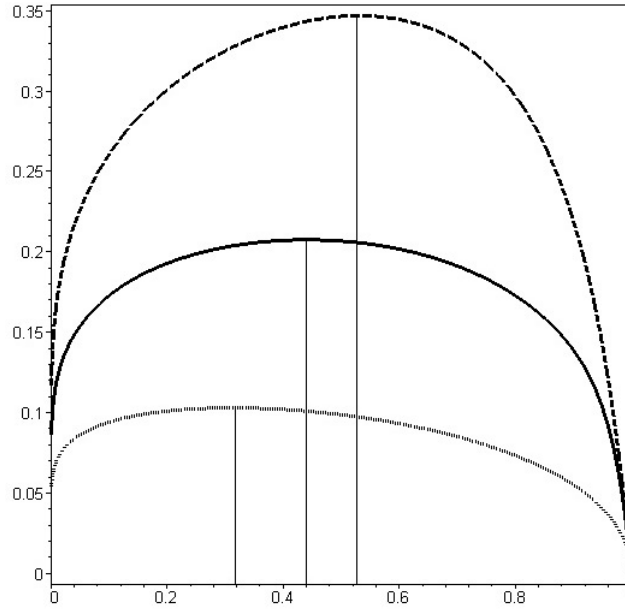


FIG. 2.6 – La fonction $\gamma(x)$ (définie en (2.18), du “succès reproducteur” par unité de temps), pour différentes intensités λ du processus d’arrivées aléatoires de Poisson. Nous avons pris α tel l’unité de temps, $h = \alpha$, un unique (déterministe) $q = 200$ unités de ressource, $\bar{\theta} = 50\alpha$ et $L = 100$ pour l’approximation numérique, telle que suggérée en Annexe B. Nous avons pris, de haut en bas, $\lambda = \{0, 0.05, 0.5\}$. Pour $\lambda \sim 0$, le temps inter-arrivée espéré est infini, donc nous avons pris $\forall x, \mathbb{E}(1/n) = 1$. $\lambda = 0.05$ correspond à une intensité raisonnable, ou un temps inter-arrivée espéré de 20α . Quant à $\lambda = 0.5$, cela correspond à une extrême intensité, ou un temps inter-arrivée espéré de 2α .

agrégat est proportionnel à sa qualité et si, une fois repartie ainsi, la population, comme un seul cueilleur, laisse libre cours à l’exploitation à un instant précis⁷, alors le rythme de cueillette de chaque individu s’en voit égalisé puisque la ressource présente sur chaque agrégat s’épuise alors à une vitesse commune. Encore faut-il imaginer que ce processus se réitère sans cesse de par un renouvellement *ad hoc* de la ressource.

Comparons cette distribution à la distribution anarchique considérée dans la Section 2.4.3. L’Annexe B nous donne l’application $\zeta_1 \mapsto \mathbb{E}^*n$, ou le nombre de cueilleurs qu’un agrégat peut espérer accueillir en fonction de sa qualité (x^* est à présent figé donc ζ_1 proportionnel à q , d’après l’équation (2.19)) :

$$\mathbb{E}^*n = 1 + \sum_{l=1}^{\infty} \left(1 - e^{-\lambda\zeta_1/l}\right) e^{-l} \frac{l^{l-1}}{(l-1)!}.$$

7. les cueillettes sont synchronisées.

On peut aisément montrer que l'application $\zeta_1 \mapsto \mathbb{E}^*n$ est strictement croissante et concave de sorte que les bons agrégats soient moins fréquentés qu'une "distribution libre idéale" ne l'aurait voulu. Cette déviation ('under-matching rule') est de coutume lorsqu'est traitée la question de la robustesse de la distribution libre idéale classique à des écarts d'envergure sur ses hypothèses de départ, tels un temps de voyage inter-agrégat non négligeable [18]. Ici, c'est juste l'anarchie, ou le fait qu'une multitude de cueilleurs indépendants se répartit sur les agrégats au gré du hasard, qui joue ce rôle vis à vis d'une distribution utopique. Néanmoins, notons que cette "sous-fréquentation" (relative à la distribution idéale libre) des bons agrégats est communément observée chez de nombreuses espèces [141] et que notre modèle⁸ en rend compte.

2.4.5 En conclusion

De cette section, nous retiendrons qu'obtenir une forme explicite de γ^* (cf. équation (2.18)), le meilleur rapport 'quantité de ressource acquise' sur 'temps investi' que l'on est en droit d'espérer dans cet environnement, une fois l'équilibre évolutivement stable connu tel une fonction implicite en γ^* , est une tâche ardue sinon désespérée. Nous l'avons néanmoins obtenue (en reportant (2.20) dans (2.18)) dans le cadre de ce modèle très simple. Cela ne donne lieu à aucune incohérence ; le résultat obtenu est des plus intuitifs. Par conséquent, γ^* sera à l'avenir pris tel un paramètre du modèle, certes difficilement quantifiable, mais dont l'interprétation (il reflète la qualité de l'environnement) pourra toutefois donner lieu à quelque prédiction qualitative.

2.5 Un jeu de cueillette avec interférence

Jusqu'ici, la compétition prenait pour seuls aspects un partage et un épuisement plus rapide des ressources locales. À présent, nous souhaitons prendre en compte l'*interférence* [148, 155], ou le fait que le rythme de cueillette se voit affecté par la présence de congénères ; soit parce que l'accès aux ressources se fait *via* des interactions physiques, de caractère belliqueux ou non, soit parce qu'il s'agit au contraire d'éviter tout contact avec ses congénères. Ainsi l'interférence est-elle susceptible de monter en puissance lorsque la ressource se fait rare. Par conséquent, le départ d'un congénère déclenche un saut du rythme de cueillette. De ce fait, une stratégie type Charnov, qui consiste à se fier uniquement à son rythme de cueillette pour décider quand partir, ne serait pas stable face à un mutant qui attendrait le départ des "Charnoviens" pour s'emplir la panse et partir une fois le rythme de cueillette retombé à γ^* (sans espoir, cette fois, de remonter).

Selon Sjerps et Haccou [136, 135], ce jeu se traduit par une *guerre d'usure* [102], ou des stratégies mixtes (qui font intervenir le hasard, mais pas n'importe comment)

8. modèle basé sur le fait les agrégats sont découverts au gré du hasard et dans lequel la seule décision consiste à choisir combien de temps y consacrer.

en terme de *temps de persistance*. Plus précisément, il s'agit de (laisser le hasard) choisir un temps au delà duquel, si aucun autre joueur ne s'est décidé à s'en aller, alors on s'en va. D'où le nom de “guerre d'usure”. À chaque départ, on réitère ce processus jusqu'à ce qu'il ne reste plus qu'un joueur, qui, lui, part au seuil de Charnov. Dans l'article [135], le nombre de joueurs est fixé au départ et va décroissant. Dans cette section, nous nous proposons d'augmenter ce jeu par la prise en compte de la possible survenue de nouveaux joueurs, afin de savoir dans quelle mesure le résultat de [135] y serait robuste.

2.5.1 Modèle

Admettons que $N \in \mathbb{N}^*$ cueilleurs identiques (donc qui partagent un même γ^*) arrivent tour à tour sur un agrégat. Admettons que l'arrivée d'un cueilleur sur l'agrégat soit un évènement Poissonnien. Soit $S = \{t_1, t_2, \dots, t_N\}$ la séquence des temps d'arrivée correspondante et $n(t)$ le nombre de cueilleurs présents au temps t .

Rappelons que x désigne la quantité de ressource disponible sur la quantité initiale q , dite qualité de l'agrégat.

Soit $m \in \mathbb{R}^+$ un paramètre qui mesure l'intensité de l'interférence entre les cueilleurs. Par convention, $m = 0$ correspond à la situation sans interférence de la Section 2.4. Soit $r(x, n, m)$ une fonction connue telle que

- $\forall n, m : x \mapsto r(x, n, m)$ est continue, strictement croissante et concave.
- $\forall x, m : n \mapsto r(x, n, m)$ est strictement décroissante si $m > 0$ et invariante sinon.
- $\forall x, n : m \mapsto r(x, n, m)$ est strictement décroissante si $n > 1$ et invariante sinon.

Par exemple, pour se fixer les idées, nous pourrions prendre :

$$r(x, n, m) = \frac{x}{\alpha x^{-m(n-1)} + xh} . \quad (2.21)$$

Toutefois, nous n'aurons pas à en faire usage.

Soit $\mathcal{R}_i(d_i, d_{-i}, S)$, $i \in \{0, 1, \dots, N\}$, la quantité de ressource accumulée par le cueilleur i après être resté une durée d_i , où d_{-i} correspond à l'ensemble des durées associées aux autres joueurs $\{d_j, j \neq i\}$, qui sans nul doute affecte $\mathcal{R}_i$. Elle est supposée donnée par (cf. Section 2.3) :

$$\mathcal{R}_i(d_i, d_{-i}, S) = \int_{t_i}^{t_i + d_i} r(x(t), n(t), m) dt . \quad (2.22)$$

Aussi la dynamique qui porte sur les ressources de l'agrégat est-elle donnée par :

$$\dot{p} = q\dot{x} = -nr(x, n, m) , \quad x(0) = x^0 .$$

Inspirés des travaux de McNamara, Houston et Collins [106], nous considérerons un critère équivalent à celui de la Section 2.2 (équation (2.1)), qui a l'avantage d'être additif, au prix d'être implicite en γ^* :

$$J_i(d_i, d_{-i}, S) = \mathcal{R}_i(d_i, d_{-i}, S) - (\bar{\theta} + d_i)\gamma^* , \quad (2.23)$$

Dorénavant γ^* sera vu tel un paramètre qui reflète la qualité de l'environnement. Il peut être interprété tel le coût du temps en termes d'opportunités manquées dans cet environnement. Le prendre en compte permet de ne pas s'éterniser sur un agrégat qui n'en vaut plus la peine, lorsqu'il y en a tant d'autres à saisir.

2.5.2 Le jeu

Nous sommes intéressés par un équilibre en stratégies mixtes, ou dans lequel les temps de départ des cueilleurs sont aléatoires, mais de distribution non anodine, Nash-optimale. Nous dénotons par $\mathcal{P}_i$ ⁹ la distribution cumulée des d_i , pour chacun des joueurs. L'indice $-i$ désignera tous les joueurs excepté le cueilleur i . Le critère 2.23 devient :

$$G_i(\mathcal{P}_i, \mathcal{P}_{-i}) = \mathbb{E} J_i(d_i, d_{-i}, S). \quad (2.24)$$

Les stratégies $\mathcal{P}_i$ sont supposées causales.

Définissons une *étape* comme une durée aléatoire au cours de laquelle le nombre de cueilleurs n présents sur l'agrégat reste constant. Le numéro de l'étape est indicé par $k \in \mathbb{N}$; par convention, $k = 0$ indique l'étape à laquelle le cueilleur focal est arrivé sur l'agrégat. Puisqu'il existe un seuil $x^* = r^{-1}(\gamma^*)$ (d'après (2.6)) en deçà duquel l'agrégat n'est plus d'aucun intérêt pour quiconque¹⁰, l'horizon $K \in \mathbb{N}$ et le nombre total de joueurs $N \in \mathbb{N}$ sont donc finis, mais inconnus *a priori*.

Définissons l'état au début de l'étape k :

$$\xi^k = \begin{pmatrix} x^k \\ n^k \end{pmatrix},$$

où x est la proportion de ressource disponible et n le nombre de cueilleurs présents.

À chaque étape, chaque joueur parmi les n^k se voit attribuer un temps de persistance $d_i^k \in \mathbb{R}^+$. Plus précisément, cela signifie que si l'étape n'est toujours pas terminée après ce délai alors le cueilleur i quitte l'agrégat et son horizon (le nombre d'étapes qu'il aura vu se succéder) est $K_i = k$. Aussi, admettons que l'éventualité de mesure nulle pour laquelle tous les d_i^k seraient égaux mette fin à l'étape. Autrement dit, si un tel scénario se produit, tous les joueurs sont invités à rejouer. Ceci dans le but de faire en sorte que tout agrégat visité soit pleinement exploité (jusqu'à x^*).

Introduisons la variable aléatoire :

$$a^k = \begin{cases} 1 & \text{si une arrivée mit fin à l'étape } k, \\ -1 & \text{si un départ mit fin à l'étape } k, \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

9. elle résultera des stratégies de rétroaction sur l'état mixtes, dites *stratégies comportementales* en théorie des jeux sous forme extensive.

10. nous avons vu en Section 2.3 que x^* est proportion de ressources que laisse un cueilleur seul sur l'agrégat.

Elle dépend certes des stratégies des joueurs, mais comme les arrivées sont Poissonniennes et que les stratégies forment par construction un processus Markovien en l'état ξ , alors le processus qui engendre les a_k est lui-même Markovien en ξ .

Soit δ^k la durée de l'étape k et

$$\kappa_i^k = \begin{cases} 0 & \text{si } d_i^k = \delta^k \text{ et } \max d_{-i}^k > d_i^k \\ 1 & \text{sinon} \end{cases}.$$

Autrement dit, $\kappa_i^k = 1$ si le cueilleur i survit à l'étape courante. Vient la dynamique suivante :

$$\begin{cases} x^{k+1} = x^k - \Delta(x^k, n^k, \delta^k) =: \Lambda(x^k, n^k, \delta^k) \\ n^{k+1} = n^k + a^k \end{cases},$$

où $\Delta(x, n, \delta)$ est la proportion de ressource prélevée par n cueilleurs pendant un temps δ en partant d'une proportion x . On suppose cette fonction connue ; son expression est analogue à (2.22). Elle est par conséquent supposée jouir des propriétés suivantes : $\forall x, n$,

- $\Delta(x, n, 0) = 0$,
- $\delta \mapsto \Delta(x, n, \delta)$ est strictement croissante et concave,
- $\lim_{\delta \rightarrow \infty} \Delta(x, n, \delta) = 1 - x$.

Chaque critère (équation (2.24)) s'exprime comme suit :

$$G_i(\mathcal{P}_i, \mathcal{P}_{-i}) = \mathbb{E}_{\xi^0} \mathcal{G}_i(\xi^0, \mathcal{P}_i, \mathcal{P}_{-i}),$$

où

$$\mathcal{G}_i(\xi^0, \mathcal{P}_i, \mathcal{P}_{-i}) := \mathbb{E} \left\{ \sum_{k=0}^{K_i} L(\xi^k, \delta^k) \right\}, \quad (2.25)$$

avec

$$L(\xi, \delta) = L(x, n, \delta) = \frac{q}{n} \Delta(x, n, \delta) - \gamma^* \delta.$$

En ce qui concerne L , il s'agit de la part de ressource qui revient au cueilleur i , à laquelle on retranche coût associé au temps, converti en ressource. Quant à $\mathcal{G}_i$, précisons pour plus de clarté que les $\mathcal{P}_i$ transparaissent dans la séquence des $\{\delta_k\}$.

D'après les hypothèses faites sur Δ , on obtient : $\forall x, n$,

- $L(x, n, 0) = 0$,
- $\delta \mapsto L(x, n, \delta)$ concave,
- $\lim_{\delta \rightarrow \infty} L(x, n, \delta) = -\infty$.

Afin de résoudre le jeu dont les paiements sont donnés par l'équation (2.25) par programmation dynamique, introduisons la fonction $V_i^k(\xi)$, ou le paiement futur Nash-optimal espéré lorsque l'on débute l'étape k dans l'état ξ . Vient l'équation d'Isaacs [82, 5] (c'est l'équivalent en temps discret de la paire (1.24) et (1.25) de la Section 1.3.1) :

$$V_i^k(\xi^k) = \mathbb{E}^* \left[L(\xi^k, \delta^k) + \kappa_i^k V_i^{k+1}(\Lambda(\xi^k, \delta^k), n^k + a^k) \right] \quad \forall k \leq K_i, \quad (2.26)$$

où $\mathbb{E}^*$ correspond à l'espérance à l'équilibre de Nash. Puisque ce jeu est de toute évidence stationnaire, V_i ne dépend pas du numéro de l'étape k et l'équation (2.26) devient l'équation implicite suivante :

$$V_i(x, n) = \mathbb{E}^* [L(x, n, \delta) + \kappa_i V_i(\Lambda(x, n, \delta), n + a)] \quad \forall x > x^*. \quad (2.27)$$

Par conséquent, la stratégie Nash-optimale en boucle fermée s'obtient en résolvant le jeu restreint à une étape. De surcroît, il s'agit d'une *guerre d'usure à temps d'arrêt aléatoire* telle que définie en Annexe C. En effet, le jeu restreint à une étape peut être énoncé comme suit. Adoptons les notations suivantes, relaxées de x , à présent condition initiale. Soient $V_i(\delta, n) := V_i(\Lambda(x, n, \delta), n)$ et $L(\delta, n) := L(x, n, \delta)$. Le terme entre crochets de l'équation (2.27) se traduit en la fonction d'utilité du jeu restreint à une étape suivante :

$$U_i(d_i, d_{-i}, \delta) = L(\delta, n) + \begin{cases} 0 & \text{si } d_i = \delta \text{ et } \max d_{-i} > d_i \quad (\kappa_i = 0) \\ V_i(\delta, n) & \text{si } d_i = \delta \text{ et } \max d_{-i} = d_i \quad (\kappa_i = 1) \\ V_i(\delta, n + 1) & \text{si } \delta < \min\{d_i, d_{-i}\} \quad (\kappa_i = 1) \\ V_i(\delta, n - 1) & \text{sinon} \quad (\kappa_i = 1) \end{cases}.$$

Soit $\check{d}$ tel que $\Lambda(x, n, \check{d}) := x^*$. C'est le temps au bout duquel, un cueilleur n'a plus intérêt à rester, même seul, sur l'agrégat. On a donc $V_i(\check{d}, \cdot) = 0$. Soit $\hat{d} := \arg \max_d L(d, n)$. ($\hat{d}$ et $\check{d}$ dépendent tous deux de x et de n). Par conséquent, $\forall n, \forall d > \hat{d}$, $L'(d, n) < 0$ (où $L'(d, n) = dL(d, n)/dd$). De plus, si aucun départ ne se produit, la fonction L de l'étape suivante décroît d'entrée de jeu. Donc le $\hat{d}$ suivant est nul et d'après l'Annexe C, la valeur de l'étape suivante est donc nulle. D'où, si $\delta \in [\hat{d}, \check{d}]$, $V_i(\delta, n) = V_i(\delta, n + 1) = 0$. Enfin, nous montrons en Annexe C que la valeur du jeu est, tout comme dans la guerre d'usure classique, égale à $L(\hat{d}, n)$. Par conséquent

$$V_i(d, n - 1) = \max_{\delta} L(\Lambda(x, n, d), n - 1, \delta) =: W(d, n).$$

Il découle de l'Annexe C que :

Théorème 2.4 *L'équilibre de Nash du jeu (2.24) est obtenu pour des fonctions de répartition P^* données par*

$$P^*(d, n) = \begin{cases} 0 & \forall d < \hat{d} \\ 1 - \exp\left(-\frac{1}{n-1} \int_{\hat{d}}^d h(b, n) db\right) & \forall d \in [\hat{d}, \check{d}] \quad , \quad \text{avec} \quad h(d, n) = -\frac{L'(d, n)}{W(d, n)} \\ 1 & \forall d \geq \check{d} \end{cases}$$

Ainsi la solution du jeu de cueillette asynchrone, exprimée telle une stratégie en boucle fermée sur n , le nombre de cueilleurs présents, coïncide avec celle du jeu synchrone introduit par l'article [135].

2.5.3 Discussion

De l'impact d'une guerre d'usure sur les temps de résidence

Une question à laquelle le modèle ne répond pas est : l'interférence, qui, nous le savons à présent, engendre une guerre d'usure, implique-t-elle que le temps de résidence espéré sur

l'agrégat soit supérieur à celui qu'un cueilleur seul y aurait consacré? On ne peut trancher de façon générale. S'il est un fait bien établi, c'est que la guerre d'usure conduit à rester plus longtemps que le 'temps de Charnov', ici $\hat{d}$. Or ce temps lui-même dépend déjà de façon complexe du modèle d'interférence sous jacent, par exemple l'équation (2.21). De plus, la *durée espérée* $\bar{v}$ de la guerre d'usure qui s'en suit dépend elle aussi fortement du modèle considéré. Au passage, nous avons (pour deux joueurs afin d'alléger les équations) :

$$\mathbb{E} d =: \bar{d} = \int_{\hat{d}}^{\check{d}} b h(b, 2) \exp \left(- \int_{\hat{d}}^b h(c, 2) dc \right) db + \check{d} \exp \left(- \int_{\hat{d}}^{\check{d}} h(b, 2) db \right),$$

Après intégration par parties, on obtient

$$\bar{v} = \int_{\hat{d}}^{\check{d}} \exp \left(- \int_{\hat{d}}^b h(c, 2) dc \right) db,$$

où $\bar{d} = \hat{d} + \bar{v}$. À titre d'exemple (ou plutôt de contre-exemple anticipé), il est clair que si l'interférence est telle que le rythme de cueillette soit nul, on a $\hat{d} = 0$, $\check{d} = \infty$ et $h = \gamma^*/w$ (car $L(2, d) = -\gamma^*d$ et avec $\forall d, W(d, 2) = w$ (la valeur de l'agrégat), une constante non-nulle¹¹). Vient $\bar{v} = w/\gamma^*$. Par conséquent, si telle interférence est insurmontable (γ^* très grand), $\bar{d}$ tend vers zéro. De ce fait, on ne peut dire en toute généralité que l'interférence, ou une guerre d'usure, implique des temps de résidence plus longs. **L'éventualité d'une guerre d'usure éclair est à envisager.**

À cet égard, l'article [59]¹² ne réfute pas, comme il le lui semble, le modèle théorique qui conclut à une guerre d'usure. Au contraire, cette contribution expérimentale nous semble aller dans le sens du modèle de guerre d'usure proposé. En effet, plus grand est le nombre de cueilleurs (des guêpes parasitoïdes), plus grande est leur tendance à partir, du moins d'entrée jeu (dans les quinze premières minutes de l'expérience). Après cette phase initiale, on n'observe cependant pas de différence flagrante dans les tendances qu'ont les guêpes à quitter l'agrégat, qu'elle soient seules ou non. Toutefois, le jeu auquel se livrent ces guêpes contient une composante que nous ne prenons pas en compte, pour l'instant (superparasitisme).

Sur une éventuelle implication en terme de Génétique des populations

Jusqu'à présent, nous nous référons aux stratégies mixtes dans leur sens classique : un temps de persistance stochastique de distribution cumulée P^* . Par construction de l'équilibre de Nash, P^* égalise les paiements de l'adversaire sur le support de ses stratégies mixtes.

Remarquons que dans une guerre d'usure, la valeur du jeu est celle que l'on aurait obtenue sans y participer. Pourtant, l'équilibre de Nash en stratégies mixtes fait que l'on joue.

11. avec le modèle de la Section 2.3, on a $w = q\{(1 - x^*) - \gamma^*[(1 - x^*)h - \alpha \ln(x^*)]\}$, où $x^* = r^{-1}(\gamma^*)$, cf. équations (2.2) et (2.11) notamment. Prenons pour paramètres $\zeta = \gamma^*h$ ainsi que $\omega = \alpha/h$ et il vient $w = q\{(1 - \zeta) + \zeta\omega[\ln(\zeta\omega/(1 - \zeta)) - 1]\}$.

12. article qui part du principe qu'une guerre d'usure implique des temps de résidence plus longs que le temps que l'on consacrerait seul à l'agrégat, observe le contraire et en déduit que le modèle de guerre d'usure est réfuté chez cette espèce (*Pachycrepoideus vindemmiae*).

Pourquoi faudrait-il donc que l'on joue à ce jeu si le paiement espéré n'est pas meilleur que la valeur que l'on se garantit en n'y jouant pas ? À la lueur de la théorie des jeux d'évolution, la réponse n'est pas dénuée de sens : afin de prévenir la prolifération d'un trait mutant, particulièrement joueur. Autrement dit, un mutant désobéissant à la convention Charnovienne de ne pas jouer n'aurait aucun mal, de par son gain de ressource, à envahir la population conventionnelle. Notons en retour qu'adopter une telle stratégie, qui semble évolutivement stable, n'impose pas de coût supplémentaire puisque la valeur du jeu reste la même.

En outre, la théorie des jeux d'évolution propose une interprétation alternative des stratégies mixtes. Plutôt que de considérer une population monomorphe dans laquelle une stratégie stochastique commune est adoptée, on peut, de façon équivalente, considérer une population polymorphe dans laquelle des stratégies pures sont distribuées selon P^* . Puisque P^* est égalisante, tous les individus au sein de cette population peuvent espérer le même succès.

Dans une population au sein de laquelle les individus sont sujets à des rencontres propices aux guerres d'usure, cela correspond à distribuer, selon P^* , un temps de persistance fixe à chacun. Autrement dit, on est en droit de s'attendre à une variabilité intra-spécifique en terme de capacité à résister à l'interférence. En effet, dans ce type d'interaction, l'interférence est vue telle une perturbation et non telle une variable de décision, par opposition aux modèles de type 'faucon-colombe' par exemple [102, 48, 47]. L'interférence affecte également tous les acteurs du jeu.

À cet égard, il est intéressant de constater que l'article [161] rend compte de **"l'existence d'une variabilité génétique intra-spécifique, significative, en terme de susceptibilité à l'interférence"**, agissant sur le temps que ces guêpes parasitoïdes (là encore), s'approprient à investir. De plus, ne fut relevée aucune différence en terme d'agressivité parmi les compétitrices (données non publiées). Par conséquent, ces interactions intra-spécifiques semblent être gouvernées par des jeux de type guerre d'usure plutôt que faucon-colombe.

Cependant, le lien avec de supposés génotypes déterminant le seuil de migration [115] reste quelque peu prématuré, ne serait-ce que d'un point de vue mathématique puisque la stabilité de l'équation des réplicateurs [73] reste à établir dans le cas d'une guerre d'usure. En effet, l'éventuelle convergence de la dynamique des réplicateurs dans un espace de dimension infinie (un continuum de traits) est une question ouverte [36, 37, 129].

2.6 Un jeu différentiel de sélection de ressources

Jusqu'à présent, nous avons restreint l'art de la cueillette à une gestion subtile du temps consacré à chaque agrégat de ressource, d'après le modèle initial de Charnov [29]. Toutefois, une bonne cueillette ne se limite pas à cela ; il faut aussi décider de quelles ressources s'approvisionner. Quelles sont celles qui valent la peine que l'on y consacre un temps si précieux ? À nouveau, ce fut à Charnov d'apporter un premier élément de réponse [28]. Son modèle origi-

nal considère une ressource plurielle qui varie à la fois en profitabilité et en abondance, mais est cette fois distribuée dans l'espace de façon régulière et homogène (ce qui contraste avec le modèle que nous avons développé jusqu'ici, dans lequel la ressource se présente sous forme singulière et agrégée). Ces deux piliers de la théorie de la cueillette optimale (cf. Figure 2.7) furent donc basés sur des hypothèses quelque peu distantes. MacNamara, Houston et Webb [107] se chargèrent quant à eux de la pose du tablier.



FIG. 2.7 – Le logo de la conférence de l'International Society for Behavioural Ecology, Tours, 2006. Il fait référence aux deux modèles [29, 28] sur lesquels la théorie de la cueillette optimale s'est construite.

2.6.1 Cueillette optimale : l'ingrate unification

Il est bien connu [28, 79] qu'un cueilleur se doit d'accepter une ressource i si sa valeur (énergétique) e_i vaut le temps requis pour se la procurer h_i . Comme précédemment (équation (2.23)), nous faisons de γ^* le taux de conversion du temps en ressource [106]. Par conséquent, il s'agit d'accepter la ressource i si et seulement si $\gamma^* \leq e_i/h_i$. Appelons *profitabilité* de la ressource i le rapport e_i/h_i . Posons aussi

$$\delta_i := e_i - \gamma^* h_i. \quad (2.28)$$

Une fois la politique optimale obtenue telle une fonction de γ^* , on peut obtenir γ^* et de ce fait la composition du menu optimal ; ceci est détaillé dans l'article [107], dans lequel les auteurs présentent un algorithme qui converge vers la solution.

Toutefois, en guise de transition et afin d'introduire notre approche de résolution tant qu'elle ne concerne qu'un seul joueur, redémontrons ce résultat (notre approche se situe non loin de celle de l'auteur de [112]).

Soit x le vecteur d'état : il contient les proportions $x_i \in [0,1]$ de chaque type de ressource présent sur l'agrégat. Aussi, soit u le vecteur de décision : il contient les propensions¹³ $u_i \in [0,1]$

13. ou *taux d'acceptation* ou *probabilité d'accepter*, c'est équivalent.

à accepter chaque type de ressource disponible. Enfin, posons $\dot{x} := dx/dt$, où t est le temps de résidence sur l'agrégat.

Une simple extension du modèle de la Section 2.3 (équations (2.2) et (2.3)) donne :

$$\forall i \in \{1, \dots, N\}, \quad q\dot{x}_i = -\frac{u_i x_i}{\alpha + \sum_{j=1}^N u_j x_j h_j}, \quad x_i(0) = x_i^0; \quad \sum_{i=1}^N x_i^0 = 1. \quad (2.29)$$

De même qu'auparavant (comme en (2.23)), nous introduisons le critère suivant (à maximiser) :

$$J(x^0, u(\cdot), t^*) = \int_0^{t^*} L(x(t), u(t)) dt \quad \text{avec} \quad L(x, u) = -\sum_{j=1}^N e_j q \dot{x}_j - \gamma^*, \quad (2.30)$$

où t^* est le temps final, libre.

Nous affirmons le résultat suivant :

Théorème 2.5 *La politique optimale dans le problème énoncé par les équations (2.29) et (2.30) est donnée par*

$$\begin{aligned} & - \forall t \in [0, t^*], \text{ prendre } u_i = \begin{cases} 1 & \text{si } \gamma^* < e_i/h_i \\ \text{arbitraire dans } [0, 1] & \text{si } \gamma^* = e_i/h_i \\ 0 & \text{si } \gamma^* > e_i/h_i \end{cases} \\ & - \text{et partir dès que } \sum_{j=1}^N u_j x_j (e_j - \gamma^* h_j) - \gamma^* \alpha \leq 0. \end{aligned}$$

Preuve :

Soit s tel que $dt = qDds$ avec $D := \alpha + \sum_{j=1}^N h_j u_j x_j$. Soit $\dot{x} := dx/ds$. La dynamique (2.29) devient la fonction $f(x, u)$ suivante :

$$\dot{x}_i = -u_i x_i, \quad x_i(0) = x_i^0.$$

Le critère (2.30) peut donc être exprimé comme suit :

$$\mathcal{J}(x^0, u(\cdot), s^*) := J(x^0, u(\cdot), t(s^*)) / q = \int_0^{s^*} \mathcal{L}(x(s), u(s)) ds \quad \text{avec} \quad \mathcal{L}(x, u) = \sum_{j=1}^N u_j x_j e_j - \gamma^* D.$$

Puisque $\partial \mathcal{J}(x^0, u(\cdot), s) / \partial s = \mathcal{L}(x(s), u(s))$, une condition nécessaire pour s'arrêter est que $\mathcal{L}(x, u)$ s'annule. D'où l'affirmation du théorème quant à la règle de départ. Notons que cela correspond à la règle de départ de Charnov.

Soit λ le vecteur adjoint de l'état x . On obtient le Hamiltonien suivant :

$$\mathcal{H}(\lambda, x, u) = \mathcal{L}(x, u) + \langle \lambda, f(x, u) \rangle = \sum_{j=1}^N (\delta_j - \lambda_j) u_j x_j - \alpha \gamma^*,$$

où δ_i est donné par l'équation (2.28).

Selon le principe du maximum de Pontryagin [121], si une politique $u^*(\cdot)$ engendre une trajectoire $x^*(\cdot)$, *optimale*, alors il existe une trajectoire adjointe $\lambda(\cdot)$ continue telle que

$$\begin{cases} \dot{\lambda} = -\nabla_x \mathcal{H}(\lambda, x^*(\cdot), u^*(\cdot)) \\ \lambda(s^*) = 0 \\ \mathcal{H}(\lambda(s^*), x(s^*), u(s^*)) = 0 \\ \left| \begin{array}{l} \forall s \in [0, s^*] \text{ où } u^*(\cdot) \text{ est continue,} \\ \mathcal{H}(\lambda(s), x^*(s), u^*(s)) = \max_{u \in [0,1]^n} \mathcal{H}(\lambda(s), x^*(s), u) \end{array} \right. \end{cases} \quad . \quad (2.31)$$

La dernière des conditions ci-dessus se traduit en la fonction de commutation suivante :

$$\sigma_i := \partial \mathcal{H} / \partial u_i = (\delta_i - \lambda_i) x_i ,$$

qui correspond à la politique optimale, dite *bang-bang*, suivante :

$$u_i^* = \begin{cases} 1 & \text{si } \sigma_i > 0 \\ 0 & \text{si } \sigma_i < 0 \end{cases} .$$

Le cas singulier $\sigma_i = 0$ rend le cueilleur indifférent à la ressource i ; il peut l'accepter comme la rejeter, cela satisfait les conditions d'optimalité.

On a aussi :

$$\dot{\lambda}_i = -\partial \mathcal{H} / \partial x_i = -(\delta_i - \lambda_i) u_i , \quad \lambda_i(s^*) = 0 .$$

D'où $\dot{\sigma}_i = 0$. Par conséquent, le signe de σ_i est invariant, et la politique optimale est ainsi :

$$\forall t \in [0, t^*] , \quad u_i = \begin{cases} 1 & \text{si } \gamma^* < e_i/h_i \\ \text{arbitraire dans } [0,1] & \text{si } \gamma^* = e_i/h_i \\ 0 & \text{si } \gamma^* > e_i/h_i \end{cases} .$$

□

Comme mentionné par les auteurs de [107], la raison pour laquelle l'auteur de [112] obtient un résultat autre est qu'il considère (en toute conscience), tel une contrainte, un temps de résidence fixe¹⁴. Notons que dans ce modèle, **seul le cas non générique $\gamma^* = e_i/h_i$ donne lieu à des préférences partielles [105] : c'est-à-dire que certains types de ressources peuvent être tantôt acceptés, tantôt rejetés (ici indifféremment), c'est optimal.**

Autrement dit, ce modèle prétend qu'un type de ressource donné devrait être systématiquement accepté ou systématiquement rejeté, pourvu que la qualité de l'environnement (ici représentée par γ^*) soit stationnaire. Or il semble qu'il s'agisse plutôt de l'exception qui confirme la règle car des préférences partielles sont communément observées chez de nombreuses espèces [130, 131]. Toutefois, cette prédiction repose sur le fait que le temps disponible pour

14. C'est l'objet de l'Annexe D.

profiter pleinement de l'agrégat est laissé à la seule volonté du cueilleur. En effet, l'Annexe D montre qu'à l'extrême opposé, si le temps dont on dispose est arbitrairement réduit, la politique optimale donne alors lieu à des préférences partielles.

Ainsi la question de la robustesse de ce modèle à une incertitude concernant le temps dont on dispose pour profiter pleinement de l'agrégat se pose-t-elle. En d'autres termes, ce temps n'est, en général, ni arbitrairement figé, ni laissé à la seule volonté du cueilleur, mais est susceptible de se voir écourté par un évènement perturbateur, tel la présence soudaine d'un prédateur aux abords de l'agrégat. Aussi l'arrivée inopinée d'un congénère change-t-elle la donne car s'en suit une situation de compétition pour les meilleures ressources. Commençons par éclaircir ce point.

2.6.2 Le jeu synchrone

Les auteurs de l'article [75] argumentent que lorsqu'un "grand nombre" de cueilleurs se disputent une ressource plurielle, la politique évolutivement stable consiste à maximiser son rythme d'acquisition, disons, d'énergie, à chaque instant. Il s'agit donc en premier lieu de **se focaliser sur la meilleure ressource, ou être sélectif**. Puis, dès lors que cela améliore le rythme d'acquisition d'énergie, d'être **opportuniste ou accepter toute ressource qui vient à sa portée**¹⁵. Aussi, les articles [112, 153] relèvent que pour un nombre de cueilleurs relativement faible, il s'agit de commuter "plus tôt" vers un régime opportuniste. De plus, leurs deux approches mettent en évidence une convergence des instants de commutation vers ceux qui correspondent à une maximisation du rythme d'acquisition d'énergie lorsque le nombre de cueilleurs va croissant. Dans cette section, notre but est d'identifier clairement l'équilibre évolutivement stable *via* une approche similaire à celle de l'auteur de [112], à ceci près que nous ne figurons, ni le temps de résidence, ni l'état final, de l'agrégat.

D'après la Section 2.6.1, nous restreignons maintenant la gamme des ressources considérée à celles qu'un cueilleur seul inclurait dans son régime alimentaire et ne considérons dorénavant que deux types de ressources : $\forall i \in \{1,2\}, \delta_i = e_i - \gamma^* h_i \geq 0$ (les ressources rejetées lorsque l'on est seul et dispose de tout son temps devraient *a fortiori* être rejetées en compétition). Posons aussi

$$\zeta := e_1 h_2 - e_2 h_1 \geq 0, \quad (2.32)$$

puisque $e_2/h_2 \leq e_1/h_1$ par hypothèse.

Tout comme l'auteur de [112], nous recherchons la politique optimale contre une stratégie présumée communément adoptée par le reste de la population. Si cette dernière est la meilleure réponse à elle-même, alors elle constitue un équilibre évolutivement stable.

Dans un premier temps, nous ferons l'hypothèse que les autres membres de la population sont toujours opportunistes et mettrons en évidence que contre de tels joueurs, la stratégie optimale est, dans un premier temps, d'être sélectif, pour

15. l'auteur de [70] mentionne aussi l'opportunité d'une telle stratégie en compétition.

ensuite commuter à l'opportunisme. Afin de construire une variété de commutation dans l'espace d'état, on fera usage d'une technique de synthèse régulière (cf. Section 1.2.5). Dans un second temps, nous supposerons que cette stratégie qui consiste à commuter de sélectivité vers opportunisme est adoptée par le reste de la population. Dans un souci de cohérence, nous nous devons d'autoriser la politique adverse à rétroagir sur l'état. Ceci, en retour, induit des discontinuités et autres particularités qu'il nous faudra prendre en compte afin de montrer que la meilleure réponse à cette stratégie est elle-même. Tout au long de notre raisonnement, nous nous référerons à la Figure 2.8, qui représente l'espace d'état (x_1, x_2) .

Soit n le nombre de cueilleurs en compétition sur l'agrégat. Soit u la variable de décision du cueilleur focal, ou sa propension à accepter la ressource 2 (la ressource 1, plus profitable selon (2.32), doit, cela va de soi, toujours être acceptée). Aussi, soit v la variable de décision adverse.

Soit $D(u) := \alpha + h_1 x_1 + u h_2 x_2$. La dynamique (2.29) prise avec 2 (et non plus N) types de ressources et étendue à n joueurs se traduit comme suit :

$$\begin{cases} q\dot{x}_1 = -x_1/D(u) - (n-1)x_1/D(v), & x_1(0) = x_1^0 \\ q\dot{x}_2 = -u x_2/D(u) - v(n-1)x_2/D(v), & x_2(0) = x_2^0 \end{cases} \quad (2.33)$$

Le critère du joueur focal est quant à lui inchangé par rapport à (2.30) :

$$J(x^0, u(\cdot), t^*) = \int_0^{t^*} L(x(t), u(t)) dt \quad \text{avec} \quad L(x, u) = e_1 x_1/D(u) + u e_2 x_2/D(u) - \gamma^* \quad (2.34)$$

où $x(\cdot)$ satisfait (2.33) et où t^* est un temps final libre. En effet, nous nous focalisons sur l'un des n joueurs, n'importe lequel d'entre eux, ils sont supposés identiques ; le critère de chaque autre joueur est tout à fait analogue. Le joueur focal agit sur u . Les $n-1$ autres joueurs sont supposés adopter une stratégie commune qui résulte en la décision $v(\cdot)$. C'est au travers de la dynamique (2.33) qu'ils influent sur le paiement du joueur focal.

Nous affirmons le résultat suivant (voir Figure 2.8) :

Théorème 2.6 *L'unique équilibre de Nash pur et symétrique en rétroaction sur l'état du jeu énoncé par les équations (2.33) et (2.34) correspond à :*

- jouer $\begin{cases} u = 0 \text{ tant que } S(x) \leq 0 \\ u = 1 \text{ tant que } S(x) > 0 \end{cases}$, où $S(x)$ est donné par l'équation (2.46)
- et quitter le jeu dès que $\delta_1 x_1 + \delta_2 x_2 - \gamma^* \alpha \leq 0$.

Preuve :

Posons s tel que $dt =: qD(u)ds$. Adoptons la notation $\dot{x} := dx/ds$. La dynamique (2.33) devient la fonction $f(x, u)$ suivante :

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1(1 + (n-1)D(u)/D(v)), & x_1(0) = x_1^0 \\ \dot{x}_2 = -x_2(u + v(n-1)D(u)/D(v)), & x_2(0) = x_2^0 \end{cases} \quad (2.35)$$

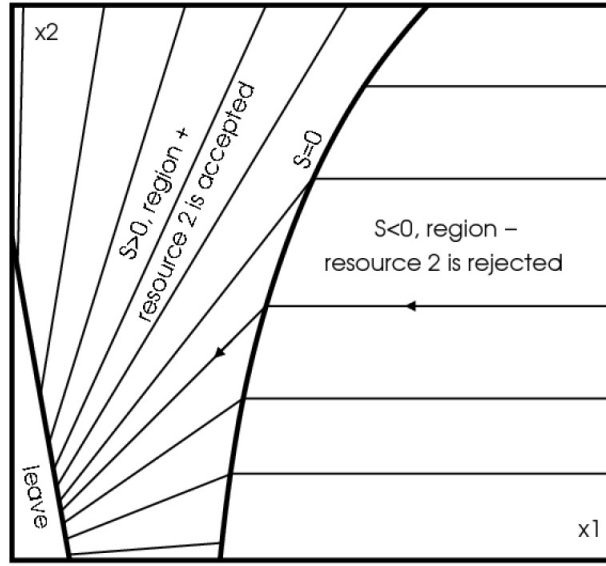


FIG. 2.8 – Le champ de trajectoires Nash-optimal dans l'espace d'état (x_1, x_2) des proportions de ressources 1 et 2.

Aussi, le critère (2.34) peut dès lors être exprimé comme suit. Soit

$$\mathcal{J}(x^0, u(\cdot), s^*) := J(x^0, u(\cdot), t(s^*)) / q = \int_0^{s^*} \mathcal{L}(x(s), u(s)) ds,$$

avec $\mathcal{L}(x, u) = e_1 x_1 + u e_2 x_2 - \gamma^* D(u)$.

On a clairement $\partial \mathcal{J} / \partial s^* = \mathcal{L}(x(s^*), u(s^*)) = 0$. Par conséquent, le variété terminale est donné par $\mathcal{L}(x, \cdot) = 0$; cela correspond à la règle de départ de Charnov. Le segment incliné sur la gauche de la Figure 2.8 représente cette variété terminale (après que l'on eut connu le $u(s^*)$ optimal).

Soit λ le vecteur adjoint associé à l'état x , gouverné par (2.35). On obtient le Hamiltonien suivant :

$$\begin{aligned} \mathcal{H}(\lambda, x, u) = & e_1 x_1 + u e_2 x_2 - \gamma^* D(u) - \lambda_1 x_1 (1 + (n-1) D(u) / D(v)) \\ & - \lambda_2 x_2 (u + v(n-1) D(u) / D(v)). \end{aligned} \quad (2.36)$$

D'après le principe du maximum de Pontryagin¹⁶, de par le fait que le Hamiltonien est affine en u , la politique optimale est bang-bang, régie par la fonction de commutation suivante :

$$\sigma = [\delta_2 - \lambda_1(n-1)h_2 x_1 / D(v) - \lambda_2(1 + v(n-1)h_2 x_2 / D(v))] x_2. \quad (2.37)$$

16. tant que la stratégie adverse est Lipschitz continue, ici constante, en x .

Viennent les équations adjointes (cf. Section 1.2.5) :

$$\begin{aligned}\dot{\lambda}_1 &= \lambda_1[(1 + (n-1)D(u)/D(v)) + (n-1)h_1x_1(1/D(v) - D(u)/D(v)^2)] + \\ &\quad \lambda_2v(n-1)h_1x_2(1/D(v) - D(u)/D(v)^2) - \delta_1, \quad \lambda_1(s^*) = 0. \\ \dot{\lambda}_2 &= \lambda_2[(u + v(n-1)D(u)/D(v)) + v(n-1)h_2x_2(u/D(v) - vD(u)/D(v)^2)] + \\ &\quad \lambda_1(n-1)h_2x_1(u/D(v) - vD(u)/D(v)^2) - u\delta_2, \quad \lambda_2(s^*) = 0.\end{aligned}\tag{2.38}$$

Il apparaît que $u^*(s^*) = 1$ car $\sigma(s^*) = \delta_2x_2 \geq 0$ par hypothèse (l'adjoint final est nul, selon le principe du maximum, en (2.31)).

Tout comme dans [112], nous admettrons dans un premier temps que la stratégie adverse est d'être opportuniste ($v = 1$). La politique optimale s'obtient donc *via* intégration rétrograde des équations adjointes vues plus haut, prises avec $v = 1$. Tant que σ reste positif (en temps rétrograde), l'optimal est d'être opportuniste. Donc si tel scénario tient jusqu'à l'instant initial, être opportuniste de bout en bout constitue un équilibre évolutivement stable. Si par contre σ change de signe au cours de l'intégration rétrograde, être sélectif devient subitement optimal face à des opportunistes, du moins localement. Par symétrie entre les cueilleurs, si un tel point de commutation apparaît, alors il prévaut pour quiconque est présent sur l'agrégat. Le cas échéant, il nous faudra dans un second temps considérer que v commute à zéro (en temps rétrograde) et qu'il en reste ainsi jusqu'à l'instant initial $s = 0$. Cependant, un préalable à toute réitération (en temps rétrograde) de ce processus est qu'être sélectif soit optimal face à une stratégie adverse tout aussi sélective.

Soit $(\hat{s}, \hat{x})$ le premier (en temps rétrograde) point de commutation, s'il en est un, ou $(0, x(0))$ sinon. Par delà ce point, être opportuniste est optimal jusqu'au temps final s^* . L'exposant + désignera la région de l'espace d'état correspondante. Nous postulons que, dans la région +, l'équilibre de Nash est donné par $u = v = 1$. Ainsi, soit $D^+ := D(1) = \alpha + h_1x_1 + h_2x_2$. On a, d'après (2.35) et (2.38), $\forall s \in (\hat{s}, s^*)$, $\forall i \in \{1, 2\}$,

$$\dot{x}_i = -nx_i, \quad x_i(s^*) =: x_i^* \quad \text{et} \quad \dot{\lambda}_i^+ = n\lambda_i^+ - \delta_i, \quad \lambda_i^+(s^*) = 0.$$

Aussi, nous obtenons d'après (2.37) :

$$\sigma^+ = [\delta_2 - \lambda_1^+(n-1)h_2x_1/D^+ - \lambda_2^+(1 + (n-1)h_2x_2/D^+)]x_2\tag{2.39}$$

et, d'après (2.36),

$$\mathcal{H}^+ = e_1x_1 + e_2x_2 - \gamma^*D^+ - \lambda_1^+x_1n - \lambda_2^+x_2n.\tag{2.40}$$

Il vient $\forall s \in (\hat{s}, s^*)$, $\forall i \in \{1, 2\}$,

$$x_i(s) = x_i^*e^{n(s^*-s)} \quad \text{et} \quad \lambda_i^+(s) = \delta_i \left(1 - e^{-n(s^*-s)}\right) / n.\tag{2.41}$$

Par conséquent,

$$\lambda_1^+(s) = \delta_1(1 - x_1^*/x_1)/n \geq 0.\tag{2.42}$$

De plus, on remarque d'après l'équation (2.41) que $\forall s \in (\hat{s}, s^*)$, $x_1^*/x_1 = x_2^*/x_2$ donc que x_1/x_2 est invariant pour tout $s \in [\hat{s}, s^*]$ (cette propriété résulte de notre hypothèse d'exploration aléatoire de l'agrégat et c'est la raison pour laquelle dans la Figure 2.8, le champ de trajectoires Nash-optimal est radial). De surcroît, sachant que le Hamiltonien reste constant tout au long de la trajectoire suivie, donc, d'après le principe du maximum (2.31), qu'il est nul pour tout x , nous obtenons, d'après (2.40) et (2.42), $\forall s \in (\hat{s}, s^*)$, $\forall i \in \{1, 2\}$,

$$x_i^*/x_i = \frac{\gamma^* \alpha}{x_1 \delta_1 + x_2 \delta_2}. \quad (2.43)$$

D'où l'affirmation du théorème quant à la règle de départ.

Aussi, d'après (2.42), il se trouve que la fonction de commutation (2.39) peut être réécrite comme suit :

$$\sigma^+ = [(e_2 - \lambda_2^+)(\alpha + h_1 x_1) - (e_1 - \lambda_1^+)h_2 x_1] x_2 / D^+.$$

Admettons qu'il y ait un point de commutation $(\hat{s}, \hat{x})$ par définition tel que $\sigma^+(\hat{s}) = 0$ ¹⁷. Vérifions que commuter u reste optimal si v commute aussi en ce point. L'exposant $-$ désignera la région de l'espace d'état où nous conjecturons que l'équilibre de Nash est donné par $u = v = 0$. Ainsi, soit $D^- := D(0) = \alpha + h_1 x_1$. Vient la fonction de commutation de la zone $-$:

$$\sigma^-(\hat{s}) = [\delta_2 - \lambda_1^-(\hat{s})(n-1)h_2 \hat{x}_1 / D^-(\hat{s}) - \lambda_2^-(\hat{s})] \hat{x}_2.$$

Aussi, on a $\mathcal{H}^-(\hat{s}) = e_1 \hat{x}_1 - \gamma^* D^-(\hat{s}) - \lambda_1^-(\hat{s}) \hat{x}_1 n$.

Remarquons que l'instant $\hat{s}$ dépend de la trajectoire considérée, de sorte que $x(\hat{s})$ décrit une variété de commutation $S(x) = 0$ (la courbe symbolique de la Figure 2.8). Par conséquent, $\lambda_1^-(\hat{s})$ et $\lambda_2^-(\hat{s})$ doivent satisfaire le système d'équation ci-dessous (la différence des vecteurs adjoint est une normale à la variété [11], cf. Section 1.2.4):

$$\begin{pmatrix} \lambda_1^-(\hat{s}) \\ \lambda_2^-(\hat{s}) \\ -\mathcal{H}^-(\hat{s}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_1^+(\hat{s}) \\ \lambda_2^+(\hat{s}) \\ -\mathcal{H}^+(\hat{s}) \end{pmatrix} + \kappa \begin{pmatrix} \partial S(\hat{s}) / \partial x_1 \\ \partial S(\hat{s}) / \partial x_2 \\ \partial S(\hat{s}) / \partial s \end{pmatrix}, \quad (2.44)$$

où κ est un scalaire à déterminer et S toute fonction qui caractérise la variété $\sigma^+ = 0$ dans le plan (x_1, x_2) . En effet, les équations (2.42) et (2.43) montrent clairement que σ^+ peut être exprimée telle une fonction de x_1 et x_2 seuls (nulle dépendance en s). On a bien $\partial S / \partial s = 0$ (S ne dépend que de x). Par conséquent, $\mathcal{H}^-(\hat{s}) = \mathcal{H}^+(\hat{s}) = 0$ et il vient $\lambda_1^-(\hat{s}) = [e_1 \hat{x}_1 - \gamma^* D^-] / \hat{x}_1 n$. Ainsi $\lambda_1^-(\hat{s}) - \lambda_1^+(\hat{s}) = (\delta_1 x_1^* - \gamma^* \alpha) / (\hat{x}_1 n) \leq 0$ car $\mathcal{L}(s^*) = \delta_1 x_1^* + \delta_2 x_2^* - \gamma^* \alpha = 0$.

De plus, de par le fait que $\mathcal{H}^-(\hat{s}) = 0$, $\sigma^-(\hat{s})$ peut être réécrite comme suit :

$$\sigma^-(\hat{s}) = [(e_2 - \lambda_2^-(\hat{s}))(\alpha + h_1 \hat{x}_1) - (e_1 - \lambda_1^-(\hat{s}))h_2 \hat{x}_1] x_2 / D^-(\hat{s}).$$

17. l'argument $\hat{s}$ apparaît pour signifier que nous nous plaçons sur un point de commutation.

De par le fait que $\sigma^+(\hat{s}) = 0$, il vient

$$\sigma^-(\hat{s}) = \kappa \left(\frac{\partial S(\hat{s})}{\partial x_1} h_2 \hat{x}_1 - \frac{\partial S(\hat{s})}{\partial x_2} (\alpha + h_1 \hat{x}_1) \right) \hat{x}_2 / D^-(\hat{s})$$

et on a

$$\sigma^-(\hat{s}) = [\lambda_1^-(\hat{s}) - \lambda_1^+(\hat{s})] \left(h_2 \hat{x}_1 - (\alpha + h_1 \hat{x}_1) \frac{\partial S(\hat{s})}{\partial x_2} \Big/ \frac{\partial S(\hat{s})}{\partial x_1} \right) \hat{x}_2 / D^-(\hat{s}). \quad (2.45)$$

Introduisons la fonction implicite $\hat{x}_1 = \xi(\hat{x}_2)$ afin de décrire la variété de commutation. Ainsi, l'équation (2.45) se lit aussi :

$$\sigma^-(\hat{s}) = [\lambda_1^-(\hat{s}) - \lambda_1^+(\hat{s})] \left(h_2 \hat{x}_1 + (\alpha + h_1 \hat{x}_1) \frac{d\xi(\hat{x}_2)}{dx_2} \right) x_2 / D^-(\hat{s}).$$

Posons $S(x_1, x_2) := n(x_1 \delta_1 + x_2 \delta_2) D^+ \sigma^+ / x_2$; S peut être exprimée comme suit :

$$\left| \begin{array}{l} S(x_1, x_2) = a(x_2)x_1^2 + b(x_2)x_1 + c(x_2) \text{ ou } S(x_1, x_2) = d(x_1)x_2 + e(x_1), \text{ où} \\ \left| \begin{array}{l} a := -(n-1)\delta_1\zeta \leq 0 \\ c := x_2\delta_2h/\delta_1 + \delta_2\gamma^*\alpha^2 \geq 0 \\ d := -fx_1 + \delta_2h/\delta_1 = \delta_2(ax_1 + h)/\delta_1 \\ e := -ax_1^2 + (g+h)x_1 + \delta_2\gamma\alpha^2 \end{array} \right. , \left| \begin{array}{l} b := -fx_2 - g + h \text{ avec :} \\ f := -\delta_2a/\delta_1 \geq 0 \\ g := \zeta\gamma^*\alpha \geq 0 \\ h := \alpha\delta_1(e_2n - \delta_2) \geq 0 \end{array} \right. \end{array} \right. \quad (2.46)$$

D'où $\xi(x_2) = (-b - \sqrt{b^2 - 4ac}) / 2a$. On a

$$\frac{d\xi(x_2)}{dx_2} = -\frac{d}{2a\xi(x_2) + b} = \frac{\delta_2}{\delta_1} \frac{a\xi(x_2) + h}{2a\xi(x_2) + b} = -\frac{\delta_2}{2\delta_1} \left(1 + \frac{b-2h}{\sqrt{b^2-4ac}} \right).$$

Puisque $b - 2h \leq 0$, il vient

$$\frac{d\xi(x_2)}{dx_2} = -\frac{\delta_2}{2\delta_1} \left(1 - \sqrt{\frac{(b-2h)^2}{b^2-4ac}} \right) = -\frac{\delta_2}{2\delta_1} \left(1 - \sqrt{1 + \frac{\iota}{b^2-4ac}} \right) \geq 0$$

car $\iota = 4[ac - h(b-h)] = 4n\zeta\gamma^{*2}\alpha^2\delta_1h_2 \geq 0$. D'où $\forall x_2, d\xi(x_2)/dx_2 \geq 0$ (cela justifie l'orientation de la courbe de la Figure 2.8). Par conséquent, $\sigma^-(\hat{s}) \leq 0$.

Tant que u reste nul en temps rétrograde depuis $\hat{s}$, on a

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -nx_1, & x_1(\hat{s}) =: \hat{x}_1 \\ \dot{x}_2 = 0, & x_2(\hat{s}) =: \hat{x}_2 \end{cases},$$

et $\sigma^- = [(e_2 - \lambda_2^-)(\alpha + h_1 x_1) - (e_1 - \lambda_1^-)h_2 x_1] x_2 / D^-$, avec

$$\begin{cases} \dot{\lambda}_1^- = n\lambda_1^- - \delta_1, & \lambda_1^-(\hat{s}) = [e_1 \hat{x}_1 - \gamma^* D^-(\hat{s})] / \hat{x}_1 n \\ \dot{\lambda}_2^- = 0, & \lambda_2^-(\hat{s}) \text{ indéterminé} \end{cases}.$$

Ainsi, toujours en temps rétrograde depuis $\hat{s}$ avec $u = v = 0$, on a

$$\begin{cases} x_1(s) = \hat{x}_1 e^{n(\hat{s}-s)} \\ x_2(s) = \hat{x}_2 \end{cases} \quad \text{et} \quad \begin{cases} \lambda_1^-(s) = (e_1 x_1 - \gamma^* D^-)/x_1 n \\ \lambda_2^-(s) = \lambda_2^-(\hat{s}) \end{cases}.$$

Introduisons $y(x_1) := e_1 h_2 (n-1) x_1 / [n(\alpha + h_1 x_1)]$. Il vient $\sigma^- - \sigma^-(\hat{s}) = y(\hat{x}_1) - y(x_1)$. Or il est clair que $y(x_1)$ est croissante. D'où $\forall s \in [0, \hat{s}]$, $\sigma^- \leq 0$. Il y a donc au plus une commutation.

Enfin, il est nécessaire de vérifier que si le cueilleur focal ne devient pas subitement opportuniste dès que la variété de commutation est atteinte, l'état néanmoins transperce la dite variété, et pénètre dans la région où être opportuniste est Nash-optimal ; auquel cas il a eut tort de ne pas commuter. Il s'agit de la “*condition de perméabilité*” [11]¹⁸.

À cette fin, soit $\nu = (-1, d\xi/dx_2)$ un vecteur normal à la variété de commutation pointant vers la même direction que les trajectoires sortantes. On a

$$\langle \nu, f(x, 1, 1) \rangle = \left(x_1 - x_2 \frac{d\xi}{dx_2} \right) > 0.$$

Nous calculons

$$\langle \nu, f(x, 0, 1) \rangle = x_1 + (n-1) \frac{\alpha + h_1 x_1}{\alpha + h_1 x_1 + h_2 x_2} \left(x_1 - x_2 \frac{d\xi}{dx_2} \right),$$

qui, de par l'inégalité précédente, est clairement positif. Donc la condition de perméabilité est bien satisfaite.

Par conséquent, l'équilibre évolutivement stable consiste soit à être opportuniste de bout en bout, soit à être sélectif dans un premier temps, pour ensuite s'adonner à l'opportunisme.

□

Caractérisons à présent la variété de commutation. Puisque dans la zone $-$, x_2 est invariant, on a $\hat{x}_2 = 1 - x_1^0$, donc $\hat{x}_1 = \xi(1 - x_1^0)$. La Figure 2.9 représente la variété de commutation pour plusieurs valeurs de e_2 , dans l'espace d'état (x_1, x_2) . On constate que $\hat{x}_1$ est quasiment indépendant de $\hat{x}_2$. Autrement dit, ce que nous avons représenté tel une courbe en Figure 2.8 apparaît donc plus proche d'une ligne au long de laquelle x_1 est constant.

La Figure 2.10 représente l'application $n \mapsto \hat{x}_1$. On constate que plus grand est le nombre de cueilleurs présents sur l'agrégat, plus proche est l'équilibre évolutivement stable d'une myope maximisation du rythme d'acquisition d'énergie.

Conclusion partielle

Nous résultats concordent avec ceux de l'article [112], obtenus *via* une approche similaire (bien que cet auteur ignore les discontinuités qui portent sur les variables adjointes, cf. équa-

18. Cependant, il s'agit ici d'un jeu à somme non-nulle, et on ne peut conclure comme dans [11] que les variables adjointes sont continues.

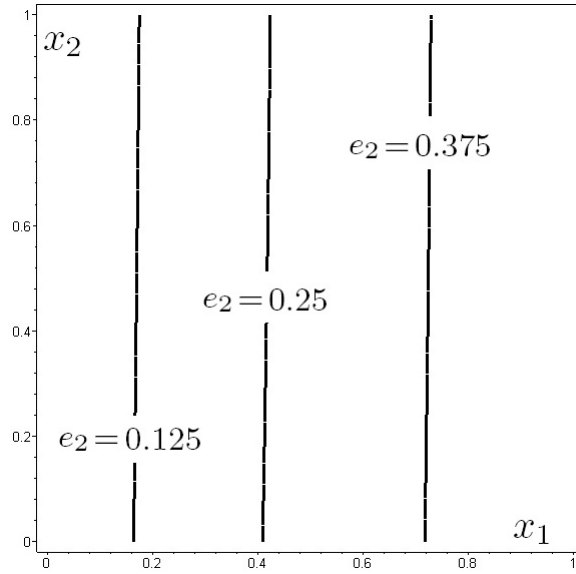


FIG. 2.9 – La variété de commutation pour différentes valeurs de e_2 dans le plan (x_1, x_2) . Nous avons pris $n = 2$, $e_1 = 1$, $\alpha = 1$, $h_1 = h_2 = 1$, $\gamma^* = 0.1$ et de gauche à droite, $e_2 = \{0.125, 0.25, 0.375\}$.

tion (2.44)). Notre apport tient au fait que nous ne considérons ni le temps de résidence ni l'état final comme étant figés *a priori*. Cela nous permet d'analyser la sensibilité du point de commutation aux conditions initiales et notre modèle révèle¹⁹ qu'il en est quasiment indépendant. Qualitativement, l'équilibre évolutivement stable est donc proche d'une myope maximisation du rythme d'acquisition d'énergie, une politique qui consiste à se faire sélectif jusqu'à ce que la meilleure ressource tombe à un certain seuil (quelle que soit l'abondance de la seconde ressource par ailleurs), au delà duquel l'opportunisme est de rigueur. Cependant, le seuil correspondant à une stratégie myope reste une borne inférieure ; à titre d'exemple, on s'en rapproche d'autant que le nombre de cueilleurs en compétition est grand. De surcroît, ces résultats s'accordent aussi avec ceux des articles [75, 153], obtenus par des approches quelque peu différentes.

Puisque la stratégie de sélection de ressources d'un cueilleur isolé (non assujéti à compétition) se distingue qualitativement de la politique évolutivement stable en compétition, se pose maintenant la question de savoir 'que doit faire un cueilleur seul si la probabilité de se retrouver d'un instant à l'autre en situation de compétition est non-négligeable?'

¹⁹. comparativement à [112], puisque l'auteur de l'article [153] observe aussi que le point de commutation est presque indépendant des rapports de proies en présence.

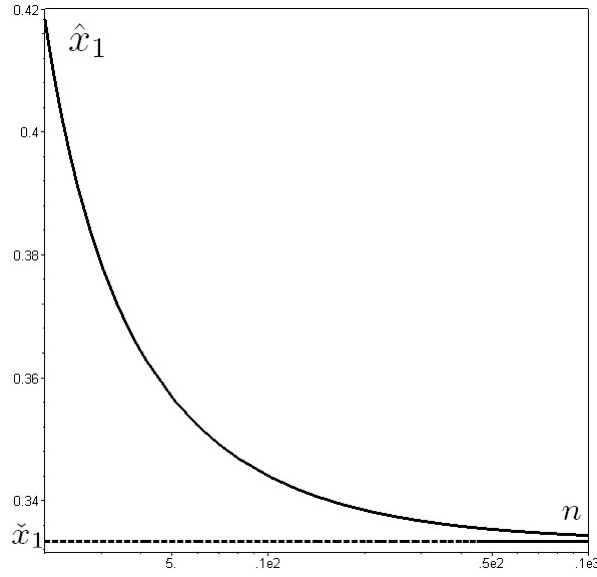


FIG. 2.10 – L'application $n \mapsto \hat{x}_1$. Nous avons pris $e_2 = 0.25$, $x_1^0 = 0.5$, $n \in [2, 100]$. Les autres paramètres sont inchangés à l'égard la Figure 2.9. L'axe horizontal est une échelle logarithmique. La ligne pointillée représente $\tilde{x}_1$ ou le seuil de commutation associé à une myope maximisation du rythme d'acquisition d'énergie ; en effet, cela consiste à être sélectif tant que x_1 reste supérieur à $\tilde{x}_1 := e_2\alpha/\zeta$, un seuil indépendant de x_2 .

2.6.3 Le jeu asynchrone déterministe

Telle une approche préliminaire, cette section traite d'un jeu asynchrone à deux cueilleurs, dans lequel le temps inter-arrivées t_a est admis déterministe. Ce peut être pertinent dans le cadre d'une cueillette en groupe avec 'partage d'information' [56], si l'on admet que le cueilleur qui repère l'agrégat en premier dispose d'un temps, sinon prévisible à la microseconde près, de distribution étroite, pour tirer partie de sa découverte.

Une fois le second cueilleur sur les lieux, l'équilibre évolutivement stable ne dépend que de l'état de l'agrégat x , tel qu'établi en Section 2.6.2. Reste à déterminer la stratégie qu'il convient d'adopter avant que l'importun n'entre en jeu.

Nous affirmons le résultat suivant (cf. Figure 2.11) :

Théorème 2.7 *Dans le problème à temps inter-arrivée t_a déterministe, la stratégie optimale pour le premier cueilleur avant l'entrée en jeu du second est :*

- toute politique qui mène à $S(x) = 0$ au temps $t = t_a$, pourvu que cela soit faisable (auquel cas il existe une infinité de trajectoires optimales).
- sinon, il s'agit, tout au long de la trajectoire, de prendre $u = 0$, respectivement $u = 1$, si cela correspond à $S(x) < 0$, respectivement $S(x) > 0$, au temps $t = t_a$.

Preuve :

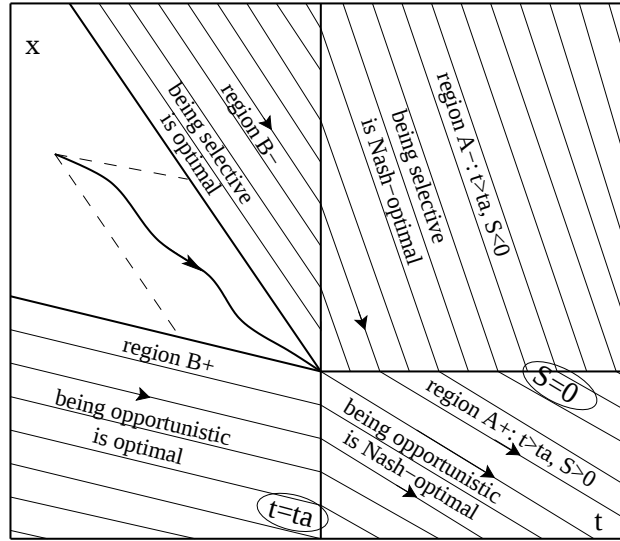


FIG. 2.11 – Ce graphique représente le champ de trajectoires optimal dans l'espace d'état (t, x) . Les régions B (before) et A (after) correspondent respectivement à $t < t_a$ et $t \geq t_a$ (ou, c'est équivalent, à $n = 1$ et $n = 2$). Les signes $-$ et $+$ désignent respectivement qu'être strictement sélectif ou strictement opportuniste est (Nash-)optimal dans la région considérée. Les trajectoires optimales sont, symboliquement, tracées linéairement. La droite verticale représente la variété $t = t_a$. Celle qui est horizontale dans la région A représente la variété de commutation donnée par $S(x) = 0$. La trajectoire curviligne dans la région blanche (ou non hachurée de trajectoires "linéaires") reflète le fait que toute trajectoire qui se maintient dans cette région est optimale.

Puisqu'il nous faut à présent considérer explicitement la variable temps t , faisons en une variable d'état. La dynamique (2.35) s'étend donc comme suit, avec $n \in \{1, 2\}$:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1[1 + (n-1)D(u)/D(v)], & x_1(0) = x_1^0, \\ \dot{x}_2 = -x_2[u + v(n-1)D(u)/D(v)], & x_2(0) = x_2^0 = 1 - x_1^0, \\ \dot{t} = D(u), & t(0) = 0. \end{cases}$$

Dorénavant, nous nous référerons à la Figure 2.11 pour illustrer notre raisonnement ; insistons sur le fait que ce n'est qu'un croquis qui ne prétend qu'à une valeur symbolique. Dans la région A (définie par $t \geq t_a$), le champ de trajectoires Nash-optimal est parfaitement connu, d'après la Section 2.6.2, puisqu'il correspond à situation de compétition directe que nous avons traité pour toute condition initiale ; l'équilibre évolutivement stable ne dépend que du signe de $S(x)$. Reste à déterminer le champ de trajectoires optimal dans la région B.

Afin d'alléger nos notations, posons μ et H tels le vecteur adjoint et le Hamiltonien associés

aux trajectoires de la région B (la partie du jeu dans laquelle le premier cueilleur est encore seul), respectivement. Relier μ à λ se fait *via* les conditions de transversalité relatives à la variété $t = t_a$ (voire sa restriction à l'intersection avec la variété de commutation donnée par $S(x) = 0$). Puisque le plan $t = t_a$ est parallèle au sous-espace des x , il est par conséquent transparent pour cette variable d'état (une normale à $t = t_a$ a une composante en x nulle). Ainsi la seule discontinuité possible sur les vecteurs adjoints concerne les coordonnées associées à t , disons μ_3 et λ_3 (sauf sur l'intersection des deux variétés). Par conséquent, toujours d'après la condition de raccordement de la Section 1.2.4, cette courbe unidimensionnelle mise à part, on obtient la relation suivante :

$$\begin{pmatrix} \mu_1(s_a) \\ \mu_2(s_a) \\ \mu_3(s_a) \\ -H(s_a) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_1(s_a) \\ \lambda_2(s_a) \\ \lambda_3(s_a) = 0 \\ -\mathcal{H}(s_a) = 0 \end{pmatrix} + \nu \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix},$$

où ν est un scalaire à déterminer et s_a est tel que $t(s_a) = t_a$. Pour être exhaustif, la condition de transversalité associée à la courbe donnée par l'intersection des deux variétés est la suivante, mais nous n'aurons pas à en faire usage :

$$\begin{pmatrix} \mu_1(s_a) \\ \mu_2(s_a) \\ \mu_3(s_a) \\ -H(s_a) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_1(s_a) \\ \lambda_2(s_a) \\ \lambda_3(s_a) \\ -\mathcal{H}(s_a) \end{pmatrix} + \tilde{\kappa} \begin{pmatrix} \partial S(s_a)/\partial x_1 \\ \partial S(s_a)/\partial x_2 \\ \partial S(s_a)/\partial t = 0 \\ \partial S(s_a)/\partial s = 0 \end{pmatrix} + \tilde{\nu} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Puisque, dans la région B , avant l'arrivée du second cueilleur, $n = 1$, on a

$$H(x, u, v) = \mathcal{L}(x, u, v) - \mu_1 x_1 - \mu_2 u x_2 + \mu_3 D(u).$$

Soit $\varsigma = \partial H / \partial u = (\delta_2 - \mu_2 + h_2 \mu_3) x_2$. Le fait que $H(s_a) = \mathcal{H}(s_a) = 0$ donne

$$\mu_3(s_a) = \nu = -\frac{\mu_1 x_1(s_a) + \mu_2 u x_2(s_a)}{\alpha + h_1 x_1(s_a) + u h_2 x_2(s_a)}.$$

Ainsi $\varsigma(s_a) = \sigma(s_a)$, défini en (2.37) : la discontinuité sur la variable adjointe associée à t maintient précisément continue la fonction de commutation. De surcroît, on a

$$\begin{cases} \dot{\mu}_1 = -\partial H / \partial x_1 = \delta_1 - \mu_1 + h_1 \mu_3, & \mu_1(s_a) = \lambda_1(s_a) \\ \dot{\mu}_2 = -\partial H / \partial x_2 = -u(\delta_2 - \mu_2 + h_2 \mu_3), & \mu_2(s_a) = \lambda_2(s_a) \\ \dot{\mu}_3 = -\partial H / \partial t = 0, & \mu_3(s_a) = \nu \end{cases},$$

et ainsi $\dot{\varsigma} = 0$. À l'aide des quatre schémas de la Figure 2.12, évoquons à présent la géométrie possible des champs de trajectoires. Car être opportuniste ($u = 1$) n'affecte pas autant la ressource de meilleure qualité qu'être sélectif ($u = 0$) au cours d'un même laps de temps, le quatrième quadrant représente un scénario impossible. Si être sélectif jusqu'à l'arrivée du

second cueilleur mène à $S(x(s_a)) < 0$ (deuxième quadrant), c'est optimal. Aussi, si être opportuniste implique $S(x(s_a)) > 0$ (premier quadrant), c'est optimal. Sinon (troisième quadrant), la politique optimale est telle que $S(x(s_a)) = 0$. De plus, puisque $d\xi/dx_2 \geq 0$, le scénario du troisième quadrant, si l'on considère la ligne pointillée telle la variété de commutation, ne peut se produire. De ce fait, il n'y a aucun état antérieur à t_a au travers duquel les trajectoires des deux champs extrémaux se faufleraient. Au contraire, il y a bien un vide (une région non recouverte par nos champs extrémaux) entre les zones + et - de la région B en Figure 2.11.

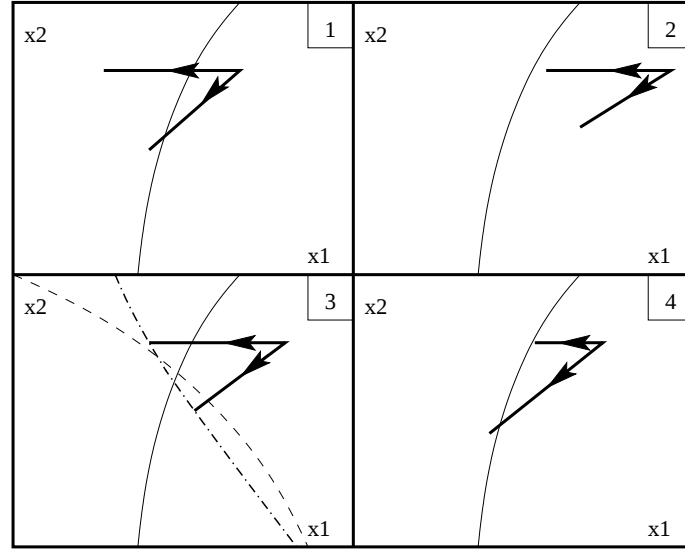


FIG. 2.12 – Chaque quadrant représente un plan (x_1, x_2) . Les flèches correspondent à de possibles trajectoires. Les courbes pleines représentent la variété de commutation $S(x) = 0$. L'horizon temporel est le même pour toutes les trajectoires représentées : 'être sélectif' et 'être opportuniste'.

L'Annexe D donne le temps nécessaire pour aller d'un point à un autre de l'espace d'état (x_1, x_2) (car cela ne dépend pas du chemin suivi), *via* la même dynamique, prise avec $n = 1$. On obtient donc le lieu des tous les points que l'on peut atteindre en un temps t_a depuis un point donné (x_1^0, x_2^0) (la variété représentée par un trait mixte dans le troisième quadrant de la Figure 2.12 contient le dit lieu). Plus précisément, cette variété correspond à l'application

$$x_1 \mapsto x_2^0 - [t_a - \alpha \ln(x_1^0/x_1) - (x_1^0 - x_1)h_1]/h_2,$$

à l'évidence décroissante monotone. Ainsi, pour chaque condition initiale, il existe un unique point $(\hat{x}_1, \hat{x}_2)$ tel que $S(\hat{x}_1, \hat{x}_2) = 0$ au temps t_a (il s'agit de l'intersection des deux variétés). Par conséquent, toute trajectoire qui reste dans le vide doit atteindre ce point et renvoie donc le même paiement. Enfin, puisqu'aucune trajectoire ne peut pénétrer l'un des deux champs extrémaux, toute trajectoire qui se maintient dans le vide et atteint la variété de commutation au temps $t = t_a$ est optimale.

□

2.6.4 Le jeu asynchrone stochastique

Reste à savoir quelle est la politique de cueillette optimale lorsqu'il y a un risque de se retrouver subitement en compétition pour les ressources ; autrement dit, si le temps inter-arrivées de nos cueilleurs est aléatoire.

Tout comme dans la section précédente, une fois l'importun entré en jeu, la politique optimale ne dépend plus que de l'état courant x telle que détaillée en Section 2.6.2. Par conséquent, le paiement Nash-optimal futur $V_2(x)$ est connu. Reste à déterminer la stratégie à adopter avant l'entrée en jeu éventuelle d'un concurrent.

Remarquons que traiter le cas particulier dans lequel $\forall x, V_2(x) = 0$ correspond à résoudre un problème de cueillette à temps d'arrêt aléatoire, provoqué par exemple par la soudaine présence d'un prédateur aux abords de l'agrégat.

Faisons de cette éventuelle perturbation une variable de Poisson d'intensité π . Pour autant, le temps a toujours un coût (en terme d'occasions manquées) de γ^* à l'unité. Ainsi le cueilleur reste incité à quitter l'agrégat en quête d'opportunités meilleures.

Soit t^* le temps que le cueilleur s'apprête à passer sur l'agrégat s'il n'est interrompu et ϵ un temps d'arrêt aléatoire, exponentiellement distribué d'espérance $1/\pi$.

Notre dynamique est la suivante :

$$\begin{cases} q\dot{x}_1 = -x_1/D(u), & x_1(0) = x_1^0 \\ q\dot{x}_2 = -ux_2/D(u), & x_2(0) = x_2^0 \end{cases} \quad (2.47)$$

Aussi, notre critère est le suivant :

$$G(x^0, u(\cdot), t^*) = \mathbb{E} \left[\int_0^{\epsilon \wedge t^*} L(x(t), u(t)) dt + \begin{cases} V_2(x(\epsilon)) & \text{si } \epsilon < t^* \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \right], \quad (2.48)$$

avec $L(x, u) = e_1 x_1/D(u) + u e_2 x_2/D(u) - \gamma^*$.

Nous affirmons le résultat suivant :

Théorème 2.8 *La politique optimale dans le problème à temps inter-arrivée stochastique énoncé par les équations (2.47) et (2.48) est bang-bang et ne compte pas plus d'une commutation, qui le cas échéant se fait de $u = 0$ vers $u = 1$ et est antérieure à la rencontre de la variété $S(x) = 0$. La politique de départ reste celle énoncée dans le théorème 2.6 : quitter le jeu dès que $\delta_1 x_1 + \delta_2 x_2 - \gamma^* \alpha \leq 0$.*

Preuve :

De par le fait que $P(\epsilon > t^*) = e^{-\pi t^*}$, on a :

$$G(x^0, u(\cdot), t^*) = \mathbb{E}_{\epsilon < t^*} \left[\int_0^\epsilon L(x, u) dt + V_2(x) \right] + e^{-\pi t^*} \int_0^{t^*} L(x, u) dt$$

$$\begin{aligned}
&= \int_0^{t^*} \left[\left(\int_0^\epsilon L(x,u) dt \right) + V_2(x) \right] \pi e^{-\pi\epsilon} d\epsilon + e^{-\pi t^*} \int_0^{t^*} L(x,u) dt, \\
&= \int_0^{t^*} L(x,u) \left(\int_t^{t^*} \pi e^{-\pi\epsilon} d\epsilon \right) dt + \int_0^{t^*} V_2(x) \pi e^{-\pi\epsilon} d\epsilon + e^{-\pi t^*} \int_0^{t^*} L(x,u) dt, \\
&= \int_0^{t^*} [L(x,u) + \pi V_2(x)] e^{-\pi t} dt.
\end{aligned}$$

Introduisons la fonction $f(x,u)$ suivante, dynamique équivalente à (2.47) :

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1, & x_1(0) = x_1^0 \\ \dot{x}_2 = -ux_2, & x_2(0) = x_2^0 \end{cases},$$

notre critère s'exprime comme suit :

$$G(x^0, u(\cdot), t(s^*)) = q \int_0^{s^*} \mathcal{L}(x,u) e^{-\pi t(s)} ds, \quad \mathcal{L}(x,u) = \delta_1 x_1 + u \delta_2 x_2 - \gamma^* \alpha + \pi V_2(x) D(u),$$

avec $t(s) := \alpha s + h_1(x_1^0 - x_1) + h_2(x_2^0 - x_2)$ (cf. Annexe D) et $t(s^*) := t^*$.

Cependant, considérons le critère suivant, équivalent :

$$\mathcal{G}(x^0, u(\cdot), s^*) = e^{\pi(h_1 x_1^0 + h_2 x_2^0)} G(x^0, u(\cdot), t(s^*)) / q = \int_0^{s^*} \mathcal{L}(x,u) e^{-\pi(\alpha s - h_1 x_1 - h_2 x_2)} ds.$$

Notre problème à temps d'arrêt stochastique est ainsi équivalent au problème déterministe ci-dessus. Notre problème formulé de la sorte, on voit que le temps de départ optimal est tel que $\mathcal{L}$ soit nul. Puisque V_2 est nul au delà de la variété $\delta_1 x_1 + \delta_2 x_2 - \gamma^* \alpha = 0$, cette dernière est la variété terminale correspondant à notre problème.

Aussi, introduisons la *fonction valeur* V , ou le paiement futur (Nash-)optimal, solution de l'équation de Hamilton-Jacobi-Bellman suivante :

$$\begin{cases} \forall x, V(x, s^*) = 0 & \text{et} & \forall (x, s < s^*), \\ -\partial V(x, s) / \partial s = \max_u [\langle \nabla_x V(x, s), f(x, u) \rangle + \mathcal{L}(x, u) e^{-\pi(\alpha s - h_1 x_1 - h_2 x_2)}] \end{cases}.$$

Soit $V(x, s) =: e^{-\pi(\alpha s - h_1 x_1 - h_2 x_2)} \mathcal{V}(x)$, $\forall i \in \{1, 2\}$, $\mu_i := \partial \mathcal{V} / \partial x_i$ et $V(x) := \mathcal{V}(x) - V_2(x)$; V est ainsi solution de l'équation de Hamilton-Jacobi-Bellman stationnaire suivante :

$$\begin{cases} \forall (x | \mathcal{L}(x, \cdot) \leq 0), V(x) = 0 & \text{et} & \forall (x | \mathcal{L}(x, \cdot) > 0), \\ \alpha \pi V(x) = \max_u [x_1(\delta_1 - \pi h_1 V(x) - \mu_1) + u x_2(\delta_2 - \pi h_2 V(x) - \mu_2) - \gamma^* \alpha] \end{cases}. \quad (2.49)$$

Remarquons que $\mathcal{V}(x)$ est en effet la valeur optimale associée à notre critère G . Par conséquent $V(x)$ est non-négative.

Puisque le terme entre crochets dans l'équation de HJB ci-dessus (2.49) est affine en u , la stratégie optimale ne peut qu'être bang-bang. Introduisons la fonction de commutation $\sigma =$

$\delta_2 - \pi h_2 V(x) - \mu_2$. Nous conjecturons qu'intervient, au plus, une commutation. L'exposant $+$ désignera la région de l'espace d'état qui se trouve par delà le point de commutation, où nous postulons que le contrôle optimal est $u = 1$. Ainsi soit $D^+ := D(1) = \alpha + h_1 x_1 + h_2 x_2$.

On a $\forall i \in \{1, 2\}$, $\mu_i^+(s^*) = 0$. Vient $\sigma^+(s^*) = \delta_2 \geq 0$, par hypothèse, d'où $u(s^*) = 1$. Ainsi, juste avant que l'on s'en aille, la politique optimale est d'être opportuniste : accepter toute ressource qui vient à sa portée.

L'équation de Hamilton-Jacobi-Bellman (2.49) impose que $\forall (x | \mathcal{L} > 0)$ dans la région $+$,

$$\pi D^+ V^+(x) = x_1(\delta_1 - \mu_1^+) + x_2(\delta_2 - \mu_2^+) - \gamma^* \alpha.$$

Soit $\forall i \in \{1, 2\}$, $\nu_i := \partial V / \partial x_i = \mu_i - \lambda_i$, car $\lambda_i = \partial V_2 / \partial x_i$.

D'après la théorie classique des caractéristiques [26], on a $\forall i \in \{1, 2\}$,

$$\dot{\mu}_i^+ = \pi D^+ \nu_i^+ - (\delta_i - \pi h_i V^+(x) - \mu_i^+), \quad \mu_i^+(\hat{s}) = \hat{\mu}_i.$$

Vient ainsi $\dot{\sigma}^+ = \pi h_2 (x_1 \nu_1^+ + x_2 \nu_2^+) - \dot{\mu}_2^+ = \pi h_2 x_1 \nu_1^+ - \pi D^- \nu_2^+ + \sigma^+$.

Il s'agit à présent de montrer que si σ^+ devient nul (en temps rétrograde), commuter u à zéro reste optimal jusqu'au retour au temps initial. L'exposant $-$ désignera la région de l'espace d'état où notre conjecture est que le contrôle optimal est $u = 0$. Ainsi soit $D^- := D(0) = \alpha + h_1 x_1$.

Dans cette région, l'équation de Hamilton-Jacobi-Bellman impose $\forall x$,

$$\pi D^- V^-(x) = x_1(\delta_1 - \mu_1^-) - \gamma^* \alpha. \quad (2.50)$$

via la théorie des caractéristiques, nous obtenons :

$$\begin{cases} \dot{\mu}_1^- = \pi D^- \nu_1^- - (\delta_1 - \pi h_1 V^-(x) - \mu_1^-), & \mu_1^-(\hat{s}) = \hat{\mu}_1 \\ \dot{\mu}_2^- = \pi D^- \nu_2^-, & \mu_2^-(\hat{s}) = \hat{\mu}_2 \end{cases},$$

où $\hat{s}$ est le temps auquel la variété de commutation est atteinte.

Vient ainsi $\dot{\sigma}^- := \pi h_2 x_1 \nu_1^- - \dot{\mu}_2^- = \pi h_2 x_1 \nu_1^- - \pi D^- \nu_2^-$. D'où, sur la variété de commutation, $\dot{\sigma}^-(\hat{s}) = \dot{\sigma}^+(\hat{s}) \geq 0$.

D'après l'équation (2.50), on a :

$$\begin{aligned} \dot{\mu}_1 &= \pi D^- \nu_1^- - (\alpha \pi V^-(x) + \gamma^* \alpha) / x_1 \\ &= \pi D^- \mu_1^- - [(\alpha \pi V^-(x) + \gamma^* \alpha) / x_1 + \pi D^- \lambda_1]. \end{aligned}$$

Soit $\Theta(x) := [(\alpha \pi V^-(x) + \gamma^* \alpha) / x_1 + \pi D^- \lambda_1] \geq 0$,

$$\chi(s, \hat{s}) := \exp \left(\pi \int_{\hat{s}}^s D^- d\ell \right) = e^{\pi[t(s) - t(\hat{s})]},$$

et

$$\phi(s, \hat{s}) := \alpha \pi \int_s^{\hat{s}} \Theta(x) \chi(s, \ell) d\ell \geq 0,$$

car il est clair depuis la Section 2.6.2 que $\forall x, \lambda_1(x) \geq 0$.

On a $\forall s \in [0, \hat{s}]$,

$$\begin{cases} \mu_1^-(s) = \hat{\mu}_1 \chi(s, \hat{s}) + \phi(s, \hat{s}) \\ \mu_2^-(s) = \hat{\mu}_2 \chi(s, \hat{s}) \end{cases}.$$

Soit $\psi(x_1) := \pi h_2 x_1 \hat{\mu}_1^- - \pi D^- \hat{\mu}_2^- = \pi(h_2 \hat{\mu}_1 - h_1 \hat{\mu}_2) x_1 - \pi \alpha \hat{\mu}_2$ et il vient

$$\hat{\sigma}^- = \psi(x_1) \chi(s, \hat{s}) + \phi(s, \hat{s}) \pi h_2 x_1.$$

Puisque $\psi(\hat{x}_1) = \hat{\sigma}^-(\hat{s}) \geq 0$, $(h_2 \hat{\mu}_1 - h_1 \hat{\mu}_2)$ est clairement positif. Ainsi $\psi(x_1)$ est décroissante. Par conséquent, $\hat{\sigma}^-$ reste positive dans la région $-$. Sans surprise, la trajectoire générée par $u = 0$ depuis (en temps rétrograde) la variété de commutation fait que σ^- reste négative jusqu'au temps initial. La stratégie optimale est donc bang-bang et compte au plus une commutation. D'où l'affirmation du théorème.

□

Une digression sur le problème a temps d'arrêt aléatoire

Tentons à présent de caractériser numériquement la variété de commutation, en prenant toutefois $\forall x, V_2(x) = 0$. Cela correspond à résoudre le problème à temps d'arrêt aléatoire, dont nous verrons qu'il n'est pas dénué d'information quant au jeu asynchrone stochastique.

Par intégration rétrograde du champ de trajectoires avec $u = 1$, il vient

$$\mathcal{V}^+(x) = \Delta B_1(\beta) - \gamma^* \alpha B_0(\beta),$$

avec $\Delta := \delta_1 x_1 + \delta_2 x_2$, $\beta := \pi(h_1 x_1 + h_2 x_2)$ et la fonction B_n définie comme suit, $n \in \mathbb{N}$:

$$B_n(\beta) := \int_0^{s^*} e^{-(n+\pi\alpha)s - \beta(1-e^{-s})} ds.$$

Une intégration par partie donne

$$\begin{cases} B_1(\beta) = (1 - z_0(\beta) - \pi\alpha B_0(\beta))/b \\ B_2(\beta) = (1 - z_1(\beta) - (1 + \pi\alpha)B_1(\beta))/\beta \end{cases},$$

avec $z_n(\beta) := e^{-(n+\pi\alpha)s^* - \beta(1-e^{-s^*})}$.

De par la forme explicite de s^{*20} ou en remarquant que s^* maximise $\mathcal{G}$ et de par le lemme de l'enveloppe, il vient

$$\forall i \in \{1, 2\}, \quad \mu_i^+ = \delta_i B_1(\beta) - \Delta \pi h_i (B_1(\beta) - B_2(\beta)) + \gamma^* \alpha \pi h_i (B_0(\beta) - B_1(\beta)).$$

20. puisque s^* est le temps qui nous sépare de l'instant de départ tel une fonction de l'état courant, on a $s^* = -\ln(\gamma^* \alpha / \Delta)$, cf. équation (2.43) et la dynamique 2.47 prise avec $u = 1$.

Puisque $\sigma^+ := \delta_2 - \pi h_2 \mathcal{V}^+ - \mu_2^+$, il vient

$$\begin{aligned}\sigma^+ &= \delta_2 - \delta_2 B_1(\beta) - \Delta \pi h_2 B_2(\beta) + \gamma^* \alpha \pi h_2 B_1(\beta) \\ &= (\delta_2 - \Delta \pi h_2 (1 - z_1(\beta)) / \beta) - (\delta_2 - (1 + \pi \alpha) \Delta \pi h_2 / \beta - \gamma^* \alpha \pi h_2) B_1(\beta).\end{aligned}$$

La variété de commutation est donnée par $\sigma^+(x) = 0$. La Figure 2.13 représente la variété de commutation pour différentes valeurs de π .

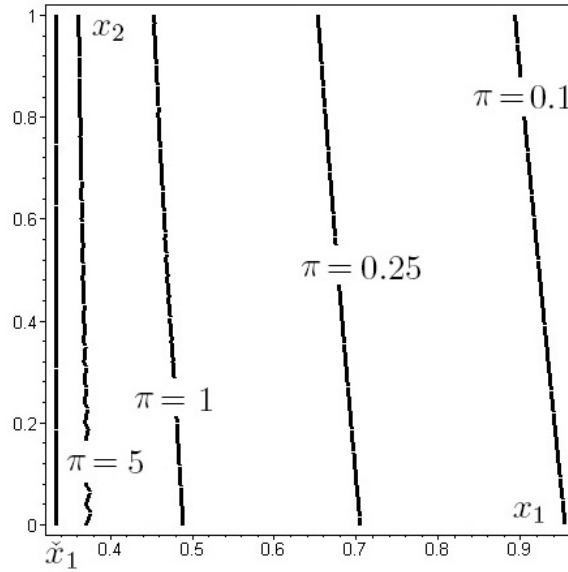


FIG. 2.13 – La variété de commutation dans le plan (x_1, x_2) pour différentes valeurs de π ; de droite à gauche, $\pi = \{0.1, 0.25, 1, 5\}$, avec $\alpha = 1$, $h_1 = 1$, $h_2 = 1$, $e_1 = 1$, $e_2 = 0.25$ et $\gamma^* = 0.1$. La borne de gauche correspond au seuil de maximisation du rythme d’acquisition d’énergie donné par $\tilde{x}_1 = e_2 \alpha / \zeta$.

Implications quant au jeu initial

Il est clair que la variété de commutation pertinente pour le jeu stochastique asynchrone est bornée par celle du jeu synchrone caractérisée en Section 2.6.2, car cela correspond à être interrompu avec probabilité un ou intensité de Poisson infinie. Aussi, il est vraisemblable que, qualitativement, la politique optimale soit équivalente à celle du problème à temps d’arrêt aléatoire, c’est à dire commuter lorsque x_1 atteint un certain seuil, gouverné par l’intensité du processus de Poisson.

2.6.5 Conclusion

L’objectif était de caractériser l’équilibre évolutivement stable supposé déterminer le comportement de cueilleurs en compétition pour une ressource plurielle distribuée sous forme

d'agrégats dans l'environnement, à la fois en terme de politique de sélection dynamique de ressources et de stratégie de départ.

En premier lieu, nous avons reformulé le problème classique [107] que rencontre un cueilleur isolé, *via* une approche similaire à celle de l'auteur de [112], à ceci près que nous laissons au protagoniste la liberté de quitter l'agrégat courant quand il le souhaite. En chemin, nous avons aussi résolu le problème à temps d'arrêt sujet à contrainte, de nature déterministe ou stochastique.

Ensuite, nous avons résolu un jeu de cueillette dans lequel n cueilleurs se disputent deux types de ressources, l'une étant plus convoitée que l'autre. Le jeu différentiel qui en résulte donne lieu à des stratégies de rétroaction sur l'état discontinues, construites par une technique de synthèse classique, ce qui requiert de manipuler les discontinuités sur les variables adjointes avec précaution. Il en ressort que l'équilibre évolutivement stable se caractérise par une stratégie bang-bang qui compte au plus une commutation. Ce résultat concorde avec les modèles antérieurs [75, 112, 153] et est plus précis à plusieurs égards.

Cependant, il n'en restait pas moins un vide qualitatif entre la politique optimale d'un cueilleur isolé et celle qu'il convient d'adopter en situation de compétition. Ainsi vint la question de savoir quelle devrait être la stratégie d'un cueilleur seul, s'il est possible qu'à tout moment un intrus entre en jeu.

Telle une approche préliminaire, nous nous sommes intéressés au problème qui se pose à un cueilleur seul, sachant qu'il dispose d'un temps déterministe pour en profiter avant qu'un intrus n'entre en jeu. En émergent des préférences partielles, ou un résultat qualitativement différent du modèle classique, qui met en scène un cueilleur isolé.

Enfin, nous avons résolu ce même problème en considérant cette fois un délai inter-arrivée stochastique, ou faisant de l'entrée en jeu éventuelle d'un compétiteur une variable de Poisson. Nous montrons que la politique optimale recouvre, par balayage de l'intensité de Poisson, le vide qui séparaient les politiques extrémales trouvées précédemment.

Ainsi, quand la politique classique de sélection dynamique des ressources stipule qu'un cueilleur seul devrait adopter une règle de sélection invariante tout au long de l'exploitation de l'agrégat (cf. Section 2.6.1), **nous montrons qu'il suffit d'introduire dans le modèle quelque incertitude sur le temps dont on dispose pour obtenir une prédiction qualitativement différente**. Plus précisément, si l'on considère non négligeable le risque qu'un événement perturbateur ne se produise (par exemple l'entrée en jeu d'un concurrent) et mette ainsi fin au temps dont on dispose pour profiter pleinement (seul) de l'agrégat, alors la politique optimale s'en voit changée: il faut, avant toute chose, prendre le temps de manger son pain blanc. Ensuite, lorsque ce luxe devient trop coûteux en temps, compte-tenu de l'incertitude sur le temps dont on dispose, tout type de ressource valable est bon à prendre.

2.6.6 Discussion et perspectives

Nos résultats reposent sur l'hypothèse que les cueilleurs sont identiques en termes d'aptitude à trouver puis exploiter la ressource et des valeurs relatives qu'ils attribuent aux ressources

à l'égard des autres ressources et de leur environnement. Le jeu est symétrique en ce sens. Cependant, la théorie de la cueillette s'est, au cours des dernières années, bien plus focalisée sur l'état (par exemple physiologique) de l'animal [79]. Ainsi la question se pose-t-elle de savoir dans quelle mesure nos résultats seraient robustes à des différences pertinentes sur l'état des cueilleurs, telles que

- l'aptitude à la compétition, qui peut être corrélée à la taille de l'animal [109, 108],
- le niveau de satiété ou les réserves corporelles, qui peuvent par exemple influencer sur les valeurs relatives des ressources comparativement à d'autres activités, telles que trouver un partenaire sexuel,
- le temps passé loin du nid, qui agit sur le "coût du temps",
- ou simplement l'espérance de vie de l'animal [159] ou un horizon temporel.

De surcroît, l'information sur l'état de l'adversaire pourrait se révéler insuffisante dans certains cas. Certes, sans symétrie les cueilleurs ne commuteraient ni ne partiraient simultanément, mais nous conjecturons que les prédictions qualitatives du modèle sont robustes en ce sens qu'il s'agirait toujours de commuter puis de partir selon la règle de Charnov. Autrement dit, il nous semble que la compétition impose le caractère bang-bang de la politique de sélection dynamique des ressources. À la lueur des différents modèles traités ici, on voit difficilement comment une politique qui consisterait à accepter la ressource de moindre qualité avec une propension continûment croissante pourrait être optimale en situation de compétition.

De plus, dans notre modèle, l'efficacité de chaque cueilleur à se fournir en ressource n'est pas affectée par la présence de ses adversaires ; nous ignorons toute interférence. Tout comme quand la ressource est singulière (cf. Section 2.4), tant qu'interférence il n'y a pas, l'équilibre évolutivement stable est pur, en particulier en terme de stratégie de départ d'agrégat. Nous conjecturons qu'introduire de l'interférence dans le modèle provoquerait une guerre d'usure, ou des instants de départ aléatoires, mais n'affecterait qualitativement pas la politique de sélection de ressource. Plus précisément, nous conjecturons qu'une guerre d'usure intervient après que les cueilleurs aient commuté à un régime opportuniste. Toutefois, cela nous semble vraisemblable tant que l'intensité de l'interférence ne dépend pas de la politique d'acceptation de ressources. Si tel est le cas, c.à.d. si l'interférence se fait plus intense lorsque les joueurs se focalisent sur la meilleure ressource²¹, la question est ouverte.

Certes la dernière, la question de la pertinence de ce modèle vis-à-vis de la vie réelle n'est pourtant pas la moindre. Une étude de terrain dans le désert du Negev en Israël [72] fut réalisée sur des bouquetins de Nubie *Capra nubiana*, qui, d'après les auteurs, se disputent activement les ressources. Une observation indirecte basée sur les "densités d'abandon" [23] tend à montrer que les bouquetins "sélectionnent les plantes de meilleures qualité jusqu'à ce qu'un certain seuil soit atteint, en deça duquel ils passent à un mode de cueillette opportuniste". Aussi, une interprétation similaire semble rendre compte d'observations faites sur des rats

21. les articles [109, 108] relèvent l'évidence empirique d'un comportement d'évitement de toute interaction négative en compétition.

kangourous *Dipodomys merriami* s'approvisionnant sur un même agrégat, en Arizona [24]. Comme le remarquent les auteurs de l'article [71], la dynamique de sélection des ressources est rarement directement observée²². Néanmoins, **les auteurs de l'article [116] ont observé, au cours d'expériences de laboratoire avec le poisson cichlidé *Haplochromis piceatus* (un prédateur rompu à la cueillette en groupe), une commutation dans leur dynamique de sélection de ressources, qu'ils soient seuls ou par paire. Cependant, le point de commutation se produisit pour une plus grande densité de la ressource préférée lors de cueillettes par paires que lors de cueillettes solitaires. À la lueur de notre modèle, un classement inverse des points de commutation aurait été attendu. En effet, si l'incertitude à l'égard du temps disponible pour profiter pleinement d'un agrégat conduit un cueilleur seul à se focaliser tout d'abord sur la première ressource, telle sélectivité est supposée être exacerbée, ou pour le moins inaffectée, en situation de compétition. Notre modèle se révèle donc réfutable et semble bien l'être chez cette espèce.** De surcoût, les pigeons, qui eux aussi picorent en groupe en conditions naturelles, se sont aussi révélés être plus "difficiles" seuls qu'en présence de compétiteurs. Plus précisément, les auteurs de [120, 119] ont observés que les pigeons commutent plus tôt vers un régime opportuniste en situation de compétition. Il se pourrait que l'interférence soit à l'origine de ce phénomène. Afin d'éclaircir ce point et ainsi mieux apprécier la pertinence éventuelle d'une telle dynamique de sélection de ressources en situation de compétition, il serait intéressant de développer une analyse théorique plus poussée, par la prise en compte d'un phénomène d'interférence assujetti à la politique de sélection des ressources.

Toutefois, plutôt que d'étendre plus encore ce modèle général (nous avons vu qu'il concerne aussi bien des bouquetins que des poissons ou encore des oiseaux), nous nous focaliserons par la suite sur un vaste ensemble d'espèces où la sélection des ressources prend une forme particulière : les insectes parasitoïdes.

22. toutefois, cet article se réfère à un autre type de dynamique, de nature physiologique et ne traite ni de la dynamique des ressources ni de compétition.

Chapitre 3

Le superparasitisme tel un jeu différentiel

Contenu du chapitre

3.1	Entrée en jeu	95
3.2	Modèle	97
3.2.1	Hypothèses brutes	97
3.2.2	Retour sur certaines hypothèses	98
3.2.3	Dynamique	99
3.3	Énoncé du jeu	100
3.3.1	Sur le coût du temps	100
3.3.2	Stratégies et paiements	101
3.4	Une reformulation du jeu	102
3.5	Un équilibre en stratégies pures	105
3.5.1	Aux limites du superparasitisme	106
3.5.2	Retour rapide	109
3.6	Discussion	112



FIG. 3.1 – *Les belliqueuses Trissolcus basalis sur une oöplaque de la ravageuse punaise verte Nezara Viridula (photo de Stefano Colazza, Università di Palermo).*

Ce modèle fait l'objet de l'article [68].

Parmi toutes les espèces d'insectes que compte le monde du vivant, il est celles que l'on qualifie collectivement de *parasitoïdes* [58]. Libres dans leur vie adulte, ces insectes se reproduisent *via* un hôte qui n'y survivra pas (par opposition aux parasites ordinaires). Apprécies pour leur rôle d'auxiliaires de lutte biologique contre les ravageurs phytophages [162], les parasitoïdes sont aussi courtisées par les théoriciens notamment de par le fait que leur comportement de recherche de ressources (hôtes) soit étroitement lié à leur succès reproducteur [160].

Un phénomène communément observé chez ces espèces est le *superparasitisme* [137], ou le fait qu'une femelle pondre dans un hôte préalablement parasité par l'une de ses semblables. Chez les espèces dites *solitaires*, seul un jeune parasitoïde est susceptible d'émerger de l'hôte ; la compétition pré-imaginale au sein de l'hôte ne fait aucun quartier.

Un tel comportement affecte, tant au niveau de la production que sur le terrain¹, la rentabilité d'un programme de lutte biologique car l'efficacité des auxiliaires à se reproduire, ou attaquer des hôtes, s'en voit, au niveau global de la population, décrue. Ainsi, par delà son intérêt scientifique propre, la question des tenants et aboutissants qui font que ces insectes se parasitent les uns les autres comporte, en arrière-plan, une motivation des plus pragmatiques.

Ce phénomène de superparasitisme fut de prime abord interprété tel une conséquence

1. Les jeunes-pousses des biotechnologies telles Biotop (Sophia-Antipolis) élèvent des parasitoïdes par milliards tout au long de l'année. Les innovations scientifiques et techniques qui ont rendu possible de relâcher ces auxiliaires dans une courte fenêtre temporelle au printemps reposent sur la maîtrise de leur mise en diapause artificielle et de sa levée. Cependant, le rendement de production est lourdement affecté par l'interférence due à la compétition intraspécifique, superparasitisme inclu. De surcroît, il est clair que lors de lâchers inondatifs (300 000 parasitoïdes à l'hectare) cette compétition reprend toute son ampleur, au grand désarroi de l'agronome.

malencontreuse de l'incapacité qu'auraient eu les parasitoïdes à distinguer un hôte sain d'un hôte fraîchement parasité ; ce fut l'objet de quelque controverse [143]. Aujourd'hui, il est établi que la plupart de ces espèces ont la faculté de discerner un hôte sain d'un hôte parasité, le plus souvent *via* une phéromone de marquage [124, 137]. De surcroît, les individus de certaines espèces reconnaissent même leur propre signature chimique parmi les hôtes attaqués [81]. En outre, il arrive qu'ils soient aptes à faire correspondre un lien de parenté à une marque chimique [101, 146, 92]. De par l'existence d'une telle capacité de discrimination, il est plus que plausible que la décision consistant à attaquer ou non un hôte déjà parasité fut assujettie à de fortes pressions de sélection. À cet égard, van Alphen et Visser [143] étayent, sur des bases tant empiriques que théoriques, l'idée que la décision d'avoir recours ou non au superparasitisme puisse dépendre des circonstances, selon une stratégie qui optimise le succès reproducteur de l'insecte. Une interprétation alternative (qui ne sera pas l'objet de notre modèle) serait que le superparasitisme soit contrôlé par une entité virale [149, 123, 55].

Les espèces *synovigéniques* mûrissent des œufs continûment au fil de leur existence lorsque celles dites *proovigéniques* émergent avec une charge finie et non renouvelable d'œufs. Chaque œuf a donc un coût, explicite s'il s'agit d'une dépense physiologique nécessaire au renouvellement de la charge en œufs, ou implicite en cas de limitation. La spécificité des parasitoïdes en terme de cueillette est qu'en plus de lui consacrer du temps, la ressource de moindre qualité exige que l'on lui concède un œuf. Au travers de paramètres tels que le taux de maturation des œufs (ou la charge initiale dont on dispose) ainsi que divers facteurs environnementaux, est traitée la question du compromis optimal entre les opportunités actuelles et futures, sujettes à l'incertitude. Typiquement, les modèles prennent pour variable d'état l'âge et la charge en œufs de l'insecte et le laissent évoluer dans un environnement stochastique en termes de survie et d'opportunités futures. Le principe de programmation dynamique se charge ensuite d'exhiber la politique d'oviposition optimale, telle une fonction de l'état [84, 98, 125, 166] ; parfois même est-elle validée *via* un protocole expérimental des plus élégants [126]. Sans qu'ils n'aient nécessairement une composante dynamique, les articles [30, 133, 57, 118] traitent eux aussi le superparasitisme tel un problème de sélection d'hôtes qui s'adresse à un parasitoïde isolé, sans prendre en compte le fait qu'il puisse être superparasité à son tour par la suite. Ainsi les politiques qui en résultent prolongent-elles celles de la théorie classique de la cueillette. Notons qu'elles sont susceptibles de stabiliser la dynamique des populations hôtes-parasites [132, 16, 145].

3.1 Entrée en jeu

Toutefois, car une femelle qui parasite un hôte sain est susceptible de voir sa propre descendance mise en péril par ses congénères, une telle situation est clairement un jeu. Un jeu de Stackelberg² [134], en l'essence, puisque les hôtes que l'on parasite sont susceptibles

2. jeu "meneur-suiveur", ou le suiveur prend connaissance de ce qu'a joué le meneur avant de jouer.

de se voir réattaqués dans une mesure qui dépend de l'état de l'agrégat lorsqu'on le quitte (compétition indirecte). Aussi, il se peut que plusieurs femelles se trouvent simultanément en compétition (dite directe) sur un même agrégat d'hôtes³ [161, 59], auquel cas le concept de solution approprié est l'équilibre de Nash. En outre, puisque l'état de l'agrégat d'hôtes évolue au cours du temps, ces femelles se retrouvent aussitôt impliquées dans un jeu dynamique. Se posent alors deux questions que l'on ne peut découpler :

- Est-il judicieux d'attaquer un hôte parasité? Étant admis que les femelles explorent l'agrégat de façon aléatoire, il faut un certain temps pour repérer un hôte sain parmi ceux qui ne le sont plus. D'un autre côté, un hôte sain reste la ressource de meilleure qualité. On s'attendrait donc à ce que les femelles rejettent les hôtes parasités dans un premier temps, afin de se focaliser sur la compétition pour les hôtes sains.
- Faut-il partir en quête d'un agrégat meilleur? D'autres opportunités sont à saisir dans l'environnement. Il convient donc de ne pas passer un temps infini à chercher le dernier hôte viable subsistant sur l'agrégat. D'un autre côté, plus on exploite cette source d'hôtes, moins on la rend profitable pour ses adversaires, donc plus on atténue la perte due au superparasitisme susceptible de se produire après son départ.

À ces égards, les auteurs de [147] se focalisent sur une stratégie d'oviposition fonction

- de l'état de l'hôte (le nombre d'attaques qu'il a subi)
- du nombre de congénères présents aux alentours et de leur stratégie, ou la probabilité de se voir superparasité par la suite, ou la valeur espérée de l'hôte,
- et du coût associé à chaque œuf investi,

sans pour autant traiter la question de savoir quand quitter l'agrégat d'hôtes. Aussi, Mangel [100] se demande à quel point de son existence devrait-on commencer à attaquer des hôtes déjà parasités ; il considère un environnement dans lequel des hôtes distribués de façon homogène et régulière sont attaqués par une *population* de parasitoïdes, en horizon fini. Quant aux auteurs de [156], ils se posent la question de savoir quand plusieurs femelles présentes sur un même agrégat devraient-elles commuter au superparasitisme. Le temps d'arrêt dépend certes de la politique d'oviposition des femelles, mais n'en reste pas moins arbitrairement fixé par le théorème fondamental de la cueillette optimale [29], qui ne prend pas en compte **une spécificité propre au superparasitisme : un hôte parasité n'est jamais définitivement acquis, pour quiconque présent sur l'agrégat** (il y a donc tout à gagner et à ne pas perdre à voir ses congénères s'en aller). À la lueur des jeux de cueillette avec interférence, on suspecte donc qu'apparaisse de nouveau un polymorphisme en terme de temps de départ de l'agrégat. Or le modèle de [156] admet d'entrée de jeu que les femelles quittent ensemble l'agrégat.

À l'inverse, les auteurs de [62] se focalisent sur les stratégies de départ et admettent que les femelles parasitoïdes sont myopes quant à leur politique d'oviposition. Plus précisément, ces auteurs admettent que la stratégie d'oviposition maximise un gain instantané et non le nombre de descendants espéré *in fine*. De plus, ce gain instantané se base sur l'état courant

3. une ooplaque lorsqu'il s'agit de parasitoïdes oophages, ou qui s'attaquent aux œufs de l'espèce hôte.

des ressources, sans se soucier du fait que l'hôte est susceptible d'être de nouveau attaqué par la suite, selon l'ESS lui même. Il en découle une loi de commutation qui ne dépend que de l'état courant de l'agrégat, quoiqu'il se passe, et peut donc être figée *a priori*. Telle hypothèse, dont l'acceptabilité demande à être appuyée, simplifie considérablement le jeu, ce qui permet à ces auteurs de le traiter tel une guerre d'usure en information imparfaite sur l'état [135, 61].

Tout comme nos prédécesseurs, notre objectif est de mettre une jour la stratégie d'oviposition et de départ d'agrégat que la sélection naturelle serait susceptible d'avoir façonné à destination de parasitoïdes en compétition la conquête d'hôtes agrégés. Mais contrairement à eux, nous ne figurons ni la stratégie d'oviposition ni la politique de départ d'entrée de jeu, car elles sont, selon toute vraisemblance, couplées. Pour se faire, cependant, il nous faut simplifier à outrance le modèle sur d'autres aspects ; ceci est détaillé et argumenté en Section 3.2. La Section 3.3 énonce le jeu et suggère une solution, qui, pourvu qu'elle soit pertinente, peut être retrouvée *via* une formulation du jeu en des termes plus usuels, introduite en Section 3.4. Enfin, la Section 3.5 traite de l'existence d'un équilibre en stratégies pures.

3.2 Modèle

Notre modèle repose sur les hypothèses qui suivent. Certaines d'entre elles feront l'objet de plus de discussion par la suite.

3.2.1 Hypothèses brutes

- (i) Il s'agit de femelles parasitoïdes solitaires : un hôte engendre au plus un jeune parasitoïde.
- (ii) Elles sont illimitées en œufs ; aucun coût n'y est associé.
- (iii) Elles n'ont aucun lien de parenté : notre mesure de succès reproducteur est donc simplement le nombre de descendants espéré.
- (iv) Elles explorent l'agrégat d'hôtes de façon aléatoire, et non systématique.
- (v) Aucune interférence n'est considérée.
- (vi) On considère un jeu à deux joueurs : deux femelles au plus peuvent se trouver simultanément présentes sur l'agrégat d'hôtes.
- (vii) Ces deux femelles se présentent simultanément sur un agrégat vierge de tout parasitisme.
- (viii) Nous admettons que l'agrégat ne comptera aucune visite supplémentaire.
- (ix) Un hôte peut être attaqué au plus une fois par chaque femelle.
- (x) La probabilité qu'un acte de superparasitisme se révèle fructueux, ou que le jeune qui émergera de l'hôte provienne de la seconde attaque, est une constante $\pi \leq 1/2$.
- (xi) Chaque femelle distingue quatre catégories d'hôtes :
 - les hôtes sains,
 - les hôtes uniquement parasités par elle-même,
 - les hôtes uniquement parasités par une autre,
 - les autres parasités par elle-même et par une autre.

3.2.2 Retour sur certaines hypothèses

- (ii) Nous sommes intéressés par des parasitoïdes limités en temps et non en œufs bien que cette dichotomie soit quelque peu abusive ; l'article de van Baalen [144] donne un aperçu de l'ampleur de la question. Certes, la charge en œufs n'est pas anodine lorsque l'on se préoccupe de stratégies d'oviposition. De plus, un coût d'oviposition fixe (tel que le coût physiologique du renouvellement en œufs par unité) pourrait aisément être incorporé dans le modèle. Cependant, cela consiste à inclure dans le modèle un autre paramètre difficilement quantifiable, après γ^* , le coût du temps à l'unité. Ainsi reportons-nous l'apport d'une telle amélioration au modèle à un second temps, une fois que lumière aura été faite sur le jeu qui ne compte qu'une limitation en temps.

- (vii) Certes peu probable, l'hypothèse d'arrivée simultanée des femelles nous permet néanmoins de traiter un jeu dans lequel **les protagonistes font face à des situations identiques ; l'état initial de l'agrégat, puisque vierge de tout parasitisme, est perçu de la même façon par chacune des femelles**. Nous traiterons le cas asymétrique dans un second temps, pourvu que ce jeu, idéal du point de vue de la symétrie, puisse être pleinement élucidé.

- (ix) Aussi, la limite sur le nombre d'attaques que peut subir un hôte de la part de chaque femelle est un raccourci de modélisation qui nous permet de travailler en information parfaite. À l'extrême opposé, les auteurs de l'article [62] ne mettent aucune limite au nombre d'attaques que peut subir un hôte, passant dans un camp puis dans l'autre sans que sa viabilité ne soit remise en cause. Ainsi ces auteurs traitent-ils le jeu en information imparfaite. Soulignons que c'est sans doute la plus lourde de conséquence des hypothèses qui distinguent ces deux modèles.
 Aussi, bien que se superparasiter soi-même puisse être une stratégie recevable en compétition, son efficacité serait, dans notre modèle, biaisée, car non contents de limiter le nombre d'attaques par hôte, nous ne considérons aucun coût autre que le temps à l'oviposition ; ainsi suffirait-il de pondre deux œufs dans chaque hôte rencontré pour se mettre à l'abri de tout superparasitisme.
 À ces égards, **notre modèle est sans doute trop rigide mais n'en capture pas moins la composante essentielle du superparasitisme, tel que comparé à la prédation : le fait qu'une ressource n'est jamais acquise avec certitude**.

- (x) Nous faisons de la probabilité qu'un acte de superparasitisme se révèle fructueux une constante. Pourtant, le temps écoulé depuis la première oviposition est susceptible d'influer sur le dénouement de la lutte pré-imaginale ; la première larve domine le plus souvent la seconde mais la situation peut aussi s'inverser car il arrive qu'elle soit plus vulnérable dans un stade plus avancé de son développement. Néanmoins, les échelles de

temps qui correspondent au développement et au temps de résidence sur l'agrégat ne sont pas du même ordre, donc peuvent être découplées. Ainsi, si l'on néglige le développement, un demi semble être une valeur pertinente en compétition directe. Autorisons cependant un éventuel avantage au premier arrivé ($\pi \leq 1/2$) afin de procéder à une analyse de sensibilité à ce paramètre par la suite. Permettre $\pi \geq 1/2$ pourrait se révéler source d'artéfact dans notre modèle. En effet, notre limite arbitraire d'une attaque par hôte par femelle pourrait, selon les scénarii que l'on considère, conduire à ce que la valeur espérée d'un hôte sain devienne alors plus faible que la valeur, déterministe, d'un hôte déjà parasité.

3.2.3 Dynamique

Réintroduisons les deux paramètres suivants (une description détaillée du modèle original se trouve en Section 2.3) :

- $\alpha > 0$: le temps nécessaire pour aller d'un hôte à l'autre et sonder ce dernier,
- $h > 0$: le temps d'oviposition ou le temps requis pour pondre dans un hôte.

Soit x un vecteur qui contient les proportions $x_i \in [0,1]$, $\sum_i x_i = 1$, de chaque type de ressource disponible sur l'agrégat :

- x_0 : proportion d'hôtes sains,
- x_1 : proportion d'hôtes parasités uniquement par la femelle 1,
- x_2 : proportion d'hôtes parasités uniquement par la femelle 2,
- x_3 : proportion d'hôtes superparasités.

Adoptons à nouveau la notation $\dot{x} := dx/dt$, où t représente le temps de résidence sur l'agrégat. Soient $u, v \in [0,1]$ les taux d'acceptation d'hôtes parasités associés à chaque femelle. En un sens, ces variables de décision représentent la propension au superparasitisme de chaque femelle.

Certes, les femelles sont contraintes d'arriver au même instant sur l'agrégat, mais elles n'en sont pas moins libres de le quitter à tout moment (pourquoi et comment est-on incité à s'en aller est détaillé en Section 3.3.1). Soit $y = (y_1, y_2)$ un vecteur qui contient deux variables booléennes qui attestent ou non de la présence de chaque femelle sur l'agrégat ; pour $i = 1, 2$, $y_i = 0$ est dit être un état puits car une fois mis à 0, il ne peut revenir à 1.

Non éloignée des modèles précédents, la dynamique qui résulte de l'hypothèse d'exploration aléatoire de l'agrégat est la suivante : posons

$$\left| \begin{array}{l} D_1 := \alpha + h(x_0 + ux_2) \\ D_2 := \alpha + h(x_0 + vx_1) \end{array} \right|, \quad \left| \begin{array}{l} \phi_{01} := y_1 x_0 / D_1 \\ \phi_{02} := y_2 x_0 / D_2 \end{array} \right|, \quad \left| \begin{array}{l} \phi_{13} := vy_2 x_1 / D_2 \\ \phi_{23} := uy_1 x_2 / D_1 \end{array} \right|. \quad (3.1)$$

Une simple extension du modèle de la Section 2.3 (équation (2.2)) donne :

$$\begin{cases} q\dot{x}_0 = -\phi_{01} - \phi_{02}, & x_0(0) = 1, \\ q\dot{x}_1 = +\phi_{01} - \phi_{13}, & x_1(0) = 0, \\ q\dot{x}_2 = +\phi_{02} - \phi_{23}, & x_2(0) = 0, \\ q\dot{x}_3 = +\phi_{13} + \phi_{23}, & x_3(0) = 0. \end{cases} \quad (3.2)$$

Notons que x_3 est donnée par $x_3 = 1 - x_0 - x_1 - x_2$ et c'est pourquoi elle n'apparaîtra dorénavant plus.

Comparaison avec l'article [62]. Aussi, remarquons que cette dynamique ne peut être formellement reliée à celle de l'article [62], qui ne prend pas explicitement en compte le temps d'oviposition. Certes, notre dynamique est similaire à celle employée par les auteurs de [62] si nous prenons $h = 0$. Cependant, dans notre modèle, prendre $h = 0$ annule l'effet de dilution qui veut que la vulnérabilité d'un hôte sain soit moindre lorsque la femelle est prête à accepter tout type d'hôte, parasité ou non. Les auteurs de l'article [62] capturent cette composante de la dynamique sans introduire de paramètre relatif au temps d'oviposition en atténuant la probabilité qu'a un hôte sain de subir une attaque, par unité de temps, lorsque les femelles se contentent aussi d'hôtes parasités. Toutefois, cette probabilité est admise constante donc indépendante du rapport des hôtes (sains et parasités) en présence, bien qu'il sera vraisemblablement amené à s'inverser. Autrement dit, cet effet de dilution, nul au départ, est sensé croître tandis que les hôtes sains se voient de moins en moins nombreux, au profit des hôtes parasités ; ce n'est pourtant pas le cas dans le modèle de [62]. Ainsi garderons-nous la dynamique ci-dessus, en dépit du fait qu'il nous sera impossible de comparer minutieusement nos résultats par la suite. En effet, nous avons vu que l'une de nos hypothèses (limitation du nombre d'attaques par hôte) se différencie déjà de celles émises dans l'article [62].

3.3 Énoncé du jeu

3.3.1 Sur le coût du temps

Tout comme dans les modèles de cueillette vus précédemment, nous considérerons que le temps a un coût $\gamma^* > 0$ à l'unité, en terme d'opportunités manquées. Ceci afin d'éviter de s'éterniser sur un agrégat bien entamé, alors qu'il y en a tant d'autres à découvrir dans les environs. Car trouver un hôte admissible prend d'autant plus de temps que cette ressource se fait rare, partir en quête d'un agrégat meilleur devient de plus en plus tentant à mesure que l'on exploite celui-ci, en dépit d'un temps de recherche inter-agrégat incertain. Selon le théorème de Charnov, il convient d'abandonner l'agrégat lorsque le rythme de cueillette tombe à γ^* , le meilleur rapport 'ressources acquises' sur 'temps investi' qu'un cueilleur peut espérer de cet environnement ; en ce sens γ^* en reflète la qualité.

3.3.2 Stratégies et paiements

Considérons le jeu à somme non-nulle suivant,

$$\begin{aligned} J_1(\psi_1, \psi_2) &= \int_0^{t_1} (\phi_{01} + \pi\phi_{23} - \gamma^*)dt - \int_0^{t_2} \pi\phi_{13}dt, \\ J_2(\psi_1, \psi_2) &= \int_0^{t_2} (\phi_{02} + \pi\phi_{13} - \gamma^*)dt - \int_0^{t_1} \pi\phi_{23}dt, \end{aligned} \quad (3.3)$$

assujetti aux équations (3.1), (3.2), avec $u(t) = \psi_1(x(t), y(t))$ et $v(t) = \psi_2(x(t), y(t))$. Quant à t_1 , il s'agit du temps de résidence de la femelle 1, qu'elle contrôle. Aussi J_1 est-il le paiement de la femelle 1 : le nombre de descendants qu'elle peut espérer obtenir de cet agrégat⁴, auquel on retranche un coût proportionnel au temps investi, qui s'exprime en terme de succès reproducteur optimal espéré dans cet environnement. L'indice 2 correspond à la femelle 2, *mutatis mutandis*. Chaque paiement dépend des stratégies ψ_i de rétroaction sur l'état adoptées par les joueurs. Notons que puisque les protagonistes sont admis identiques et pénètrent dans l'arène simultanément, nous dirons que le jeu est symétrique en ce sens que $J_1(\psi_1, \psi_2) = J_2(\psi_2, \psi_1)$. Par convention, l'indice $-i$ désignera l'adversaire du joueur i . Soulignons que les ψ_i sont des applications qui font correspondre les $(x_0, x_i, x_{-i}, y_{-i})$ aux décisions de chaque joueur, à la fois en terme de départ (t_i) et d'oviposition (u, v).

Enfin seul

Commençons par les $\psi_i(x, 0)$ (le zéro signifie $y_{-i} = 0$: pas d'autre femelle, la femelle i est seule), puisqu'ils sont donnés par la théorie classique de sélection des ressources (cf. Section 2.6.1). En effet, l'adversaire parti, on est seul sur un agrégat qui contient deux types de ressources potentielles : des hôtes sains et d'autres parasités uniquement par l'ex-adversaire, respectivement x_0 et x_{-i} .

Précisons le lien avec la Section 2.6.1 : un hôte sain vaut, *a priori*, 1 unité de succès reproducteur (un descendant, $e_1 = 1$) alors qu'un hôte uniquement parasité par la femelle 2 vaut π (un demi descendant par exemple, $e_2 = \pi$). Le temps de manipulation est supposé le même qu'il s'agisse d'un hôte sain ou parasité ($h_1 = h_2 = h$).

Selon la théorie classique de la cueillette (cf. Section 2.6.1), deux scénarios sont envisageables :

- soit $\pi < \gamma^*h$ et la stratégie optimale consiste à rejeter les hôtes parasités,
- soit $\pi \geq \gamma^*h$ et il convient alors de les accepter.

4. Il s'agit de la somme des hôtes parasités, durant le temps t_1 qu'elle sera restée sur l'agrégat, fois la probabilité (1, *a priori*, pour les hôtes sains, et π pour les hôtes parasités uniquement par la femelle 2) qu'une telle attaque se révèle fructueuse. Somme à laquelle on retranche une autre somme, qui correspond aux actes de superparasitisme auxquels se sera livrée la femelle 2 durant un temps t_2 .

Dans chacune de ces situations, le temps de départ optimal est donné par le théorème de Charnov. Soit

$$r(x_0, z) := \frac{\gamma^* \alpha}{(1 - \gamma^* h)x_0 + (\pi - \gamma^* h)z},$$

- si $\pi < \gamma^* h$ (seuls les hôtes sains sont attaqués) alors il s'agit de partir quand $r(x_0, 0) \geq 1$,
- sinon s'en aller quand $r(x_0, x_{-i}) \geq 1$ est optimal. De plus, on peut dans ce cas montrer que $r(x_0, x_{-i})x_{-i}$ est la proportion d'hôtes uniquement parasités par la femelle $-i$ qui échappe au superparasitisme à la suite de son départ.

Dorénavant, nous admettons que $\pi > \gamma^* h$ car on peut montrer que dans le cas contraire, un hôte parasité ne devrait, en compétition, jamais être accepté (le contraire aurait été surprenant).

Retour au jeu

À présent, il s'agit de déterminer une paire de $\psi_i(x, 1)$ qui constitue un équilibre de Nash du jeu énoncé par (3.1), (3.2) et (3.3). Tout comme nous avons procédé en Section 2.6.2, nous recherchons la meilleure réponse face à une stratégie adverse donnée. S'il apparaît que la meilleure réponse à l'adversaire consiste à employer sa propre stratégie, on est alors en présence d'un équilibre de Nash strict et symétrique dont nous savons qu'il a sa part de pertinence dans les jeux d'évolution.

Admettons que la femelle 2 adopte une politique $\psi_2^*(x, 1)$ qui consiste à

- jouer $v = 1$ (attaquer tout hôte admissible rencontré)
- et partir quand $r(x_0, x_2) \geq 1$.

Autrement dit, admettons que la femelle 2 se prépare à attendre patiemment le départ de la femelle focale à moins que $r(x_0, x_2) \geq 1$: si elle, la femelle 2, part, son adversaire la suit sans plus attendre. Ainsi ne craint-elle aucun superparasitisme après son départ ; la perte associée est nulle.

Afin d'illustrer le raisonnement qui suit, nous nous référerons à la Figure 3.2. L'idée est la suivante : si la meilleure réponse face à un adversaire qui joue ψ_2^* conduit à un superparasitisme mutuel ($u = v = 1$, notons que $u = v$ maintient $x_1 = x_2$ tout au long de la trajectoire suivie) pour enfin s'en aller lorsque l'on atteint l'intersection des variétés $r(x_0, x_1) = 1$ et $r(x_0, x_2) = 1$ (les femelles partent ainsi simultanément) alors ce scénario correspond bien à une confrontation ψ_1^* versus ψ_2^* et la paire (ψ_1^*, ψ_2^*) constitue un équilibre de Nash symétrique.

3.4 Une reformulation du jeu

Considérons la politique de la femelle 2 figée à ψ_2^* . Du point de vue de la femelle 1, il s'agit alors de résoudre un problème de commande optimale, d'où la reformulation qui suit. Formulons le critère à maximiser à la fois en t^* et en u ainsi :

$$J(x^0, u(\cdot), t^*) = \int_0^{t^*} L(x(t), u(t), v) dt + K(x(t^*)) \quad \text{avec} \quad L = \phi_{01} + \pi(\phi_{23} - \phi_{13}) - \gamma^*, \quad (3.4)$$

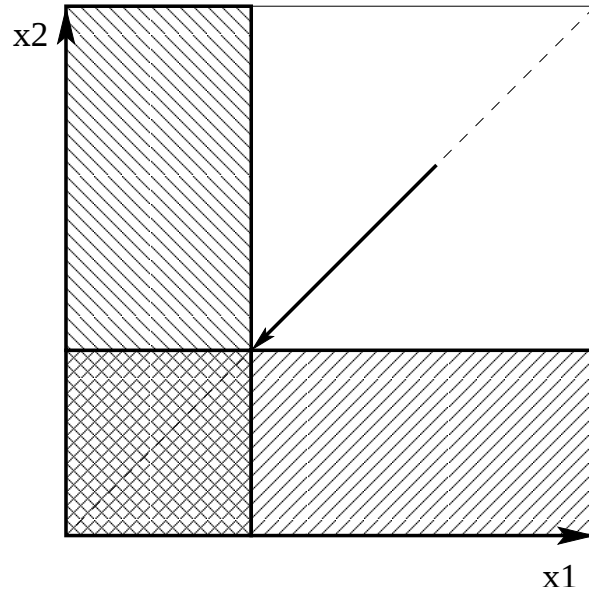


FIG. 3.2 – Ce croquis représente l'espace d'état (x_1, x_2) . Les lignes verticales et horizontales décrivent respectivement les variétés $r(x_0, x_1) = 1$ et $r(x_0, x_2) = 1$. Les régions hachurées correspondent, respectivement, à $r(x_0, x_1) \geq 1$ et $r(x_0, x_2) \geq 1$. La flèche représente la projection de la fin de trajectoire associée au scénario considéré dans le corps de ce document.

où v est en fait figée à 1, t^* est un temps d'arrêt libre tel que

$$t^* \leq \inf\{t \mid r(x_0(t), x_2(t)) \geq 1\}$$

et

$$K(x) := \begin{cases} qk(x) & \text{si } r(x_0, x_1) < 1 \text{ et } r(x_0, x_2) < 1, \\ 0 & \text{sinon,} \end{cases} \quad (3.5)$$

avec $k(x) := -\pi x_1[1 - r(x_0, x_1)]$. Quant au paiement terminal K , il représente la perte due au superparasitisme susceptible de se produire après avoir quitté l'agrégat ($qk(x)$ est une perte calculée *via* le théorème de Charnov, cf. Section 3.3.2, §'Enfin seul').

Par définition de ψ_2^* , la femelle 2 reste présente jusqu'au départ de la femelle 1 (puisque'elle ne s'autorise à partir que lorsque cela conduit la femelle 1 à s'en aller elle aussi). Ainsi y_2 reste constant, égal à 1, tout au long de la trajectoire suivie. Cette variable d'état est donc obsolète; c'est la raison pour laquelle elle n'apparaît dorénavant plus.

De plus, il se trouve que le nombre de paramètres peut être réduit si l'on pose: $\zeta = \gamma^* h$ et $\omega = \alpha/h$ (c'est équivalent à prendre h comme unité de temps). Aussi, soient

$$\mathcal{D}_1 = D_1/h = \omega + x_0 + ux_2, \quad \mathcal{D}_2 = D_2/h = \omega + x_0 + vx_1 \quad (3.6)$$

et leur rapport $R := \mathcal{D}_1/\mathcal{D}_2$. De plus, soient $s(t)$ une fonction croissante telle que $dt =: qh\mathcal{D}_1 ds$,

$\dot{x} := dx/ds$,

$$\begin{cases} \varphi_{01} := x_0, & \varphi_{13} := vx_1R, \\ \varphi_{02} := x_0R, & \varphi_{23} := ux_2, \end{cases} \quad (3.7)$$

et la dynamique (3.2) devient la fonction $f(x, u, v)$ suivante :

$$\begin{cases} \dot{x}_0 = -\varphi_{01} - \varphi_{02}, & x_0(0) = 1, \\ \dot{x}_1 = +\varphi_{01} - \varphi_{13}, & x_1(0) = 0, \\ \dot{x}_2 = +\varphi_{02} - \varphi_{23}, & x_2(0) = 0, \\ \dot{x}_3 = +\varphi_{13} + \varphi_{23}, & x_3(0) = 0. \end{cases} \quad (3.8)$$

Soit $\delta := x_1 - x_2$. On a

$$\dot{\delta} = \omega(ux_2 - vx_1)/\mathcal{D}_2, \quad \delta(0) = 0. \quad (3.9)$$

Ainsi, de par le fait que $\delta(0) = 0$ et $v = 1$, **le plan bissecteur se révèle être une barrière dans ce problème ; c'est-à-dire que la trajectoire évolue dans la partie de l'espace d'état donnée par $x_1 \leq x_2$ et se maintient dans le plan bissecteur $x_1 = x_2$ si $u = 1$ tout du long.** Par conséquent, la discontinuité de $K(x)$ (pas celle de son gradient) aurait pu être ignorée dans l'énoncé du critère (3.4). Toutefois, cela aurait pu être mal interprété, d'où la formulation non ambiguë en équation (3.4).

Le critère (3.4) peut dorénavant s'exprimer ainsi :

$$\mathcal{J}(x^0, u(\cdot), s^*) = J(x^0, u(\cdot), t(s^*)) / q = \int_0^{s^*} \mathcal{L}(x, u, v) ds + \mathcal{K}(x(s^*)), \quad s^* \leq \inf\{s \mid r(x_0, x_2) \geq 1\}, \quad (3.10)$$

où $\mathcal{L} = \varphi_{01} + \pi(\varphi_{23} - \varphi_{13}) - \zeta \mathcal{D}_1$ et $\mathcal{K}(x) := \min\{0, k(x)\}$.

Soit λ le vecteur adjoint de l'état x de l'agrégat. Vient le Hamiltonien

$$\begin{aligned} \mathcal{H}(\lambda, x, u) &:= \mathcal{L}(x, u, v) + \langle \lambda, f(x, u, v) \rangle, \\ &= -x_0\lambda_0(1 + R) + \lambda_1(x_0 - vx_1R) + \lambda_2(x_0R - ux_2) \\ &\quad + x_0 + \pi(ux_2 - vx_1R) - \zeta \mathcal{D}_1. \end{aligned} \quad (3.11)$$

Selon le principe du maximum de Pontryagin [121], si une politique $u^*(\cdot)$ qui engendre une trajectoire $x^*(\cdot)$ est optimale, alors il existe une trajectoire adjointe continue $\lambda(\cdot)$ telle que

$$\begin{cases} \dot{\lambda} = -\nabla_x \mathcal{H}(\lambda, u^*, x^*), \\ \lambda(s^*) = \nabla_x \mathcal{K}(x(s^*)), \\ \mathcal{H}(\lambda(s^*), x^*(s^*), u(s^*)) = 0, \\ \left| \begin{array}{l} \forall s \in [0, s^*] \text{ où } u^*(\cdot) \text{ est continue,} \\ \mathcal{H}(\lambda(s), x^*(s), u^*(s)) = \max_{u \in [0, 1]} \mathcal{H}(\lambda(s), x^*(s), u). \end{array} \right. \end{cases} \quad (3.12)$$

Comme le Hamiltonien (3.11) est affine en u , la dernière condition ci-dessus se traduit en la fonction de commutation $\sigma := \partial \mathcal{H} / \partial u$ suivante :

$$\sigma = [-\lambda_0 x_0 - \lambda_1 v x_1 + \lambda_2 (x_0 - \mathcal{D}_2) + \pi(\mathcal{D}_2 - v x_1) - \zeta \mathcal{D}_2] x_2 / \mathcal{D}_2 \quad (3.13)$$

et la politique “bang-bang” associée :

$$u^* = \begin{cases} 1 & \text{si } \sigma > 0 \\ \text{tout } u \in [0,1] & \text{si } \sigma = 0 \\ 0 & \text{si } \sigma < 0 \end{cases} . \quad (3.14)$$

Le cas singulier $\sigma = 0$ rend le paiement de la femelle focale indifférent à son choix d’attaquer ou non un hôte uniquement parasité par son adversaire.

On a $\forall i \in \{0,1,2\}$, $\dot{\lambda}_i = -\partial\mathcal{H}/\partial x_i$, d’où les équations adjointes :

$$\begin{aligned} \dot{\lambda}_0 &= \lambda_0[1 + R + x_0(1 - R)/\mathcal{D}_2] \\ &\quad - \lambda_1[1 - vx_1(1 - R)/\mathcal{D}_2] - \lambda_2[R + x_0(1 - R)/\mathcal{D}_2] \\ &\quad + \pi vx_1(1 - R)/\mathcal{D}_2 - (1 - \zeta) , \\ \dot{\lambda}_1 &= -\lambda_0 vx_0 R/\mathcal{D}_2 + \lambda_1 vR(1 - vx_1/\mathcal{D}_2) + \lambda_2 vx_0 R/\mathcal{D}_2 \\ &\quad + \pi vR(1 - vx_1/\mathcal{D}_2) , \\ \dot{\lambda}_2 &= [\lambda_0 x_0/\mathcal{D}_2 + \lambda_1 vx_1/\mathcal{D}_2 + \lambda_2(1 - x_0/\mathcal{D}_2) - \pi(1 - vx_1/\mathcal{D}_2) + \zeta]u . \end{aligned} \quad (3.15)$$

Remarquons que $u = v = 1$ maintient tout au long de la trajectoire suivie $x_1 = x_2$; par conséquent on a aussi $\mathcal{D}_1 = \mathcal{D}_2$ (définis en (3.6)), ou encore $R = 1$. Une telle symétrie simplifie considérablement la dynamique et les équations adjointes.

En effet, admettons que $u = v = 1$ et que $x_1 = x_2 =: \xi$. Soient $\mathcal{D} := \omega + x_0 + \xi$, $\Lambda := \lambda_1 + \lambda_2$ et $\varsigma := \sigma/\xi$. D’après (3.7), (3.8), (3.11) et (3.13), viennent la dynamique, le Hamiltonien et la fonction de commutation suivants,

$$\begin{cases} \dot{x}_0 = -2x_0 , & x_0(s^*) =: x_0^* \\ \dot{\xi} = x_0 - \xi , & \xi(s^*) =: \xi^* \end{cases} , \quad (3.16)$$

$$\mathcal{H} = -2x_0\lambda_0 + \Lambda(x_0 - \xi) + x_0 - \zeta\mathcal{D} , \quad (3.17)$$

$$\varsigma = [-\lambda_0 x_0 - \Lambda\xi - \lambda_2\omega + \pi(\omega + x_0) - \zeta\mathcal{D}]/\mathcal{D} , \quad (3.18)$$

ainsi que les équations adjointes que voici, d’après (3.15) :

$$\begin{cases} \dot{\lambda}_0 = 2\lambda_0 - \Lambda - (1 - \zeta) \\ \dot{\Lambda} = (\Lambda + \zeta) \\ \dot{\lambda}_2 = -\varsigma \end{cases} . \quad (3.19)$$

Tout comme nous l’avons fait en Section 2.6.2, notre objectif est ici de nous appuyer sur cette symétrie pour intégrer analytiquement les équations adjointes.

3.5 Un équilibre en stratégies pures

En quête d’un équilibre de Nash symétrique, notre objectif est de confronter la trajectoire donnée par $u = v = 1$ et qui se termine sur la variété $r(x_0, x_1) = 1$ aux conditions nécessaires

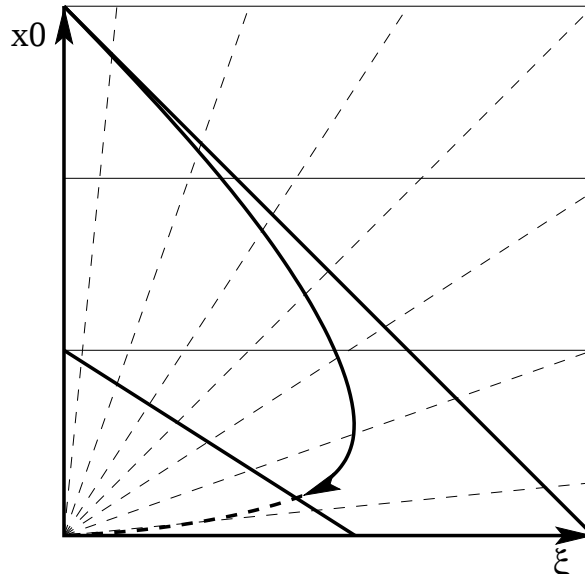


FIG. 3.3 – Ce croquis représente la projection du plan bissecteur $x_1 = x_2$ sur le plan (ξ, x_0) , où ξ dénote soit x_1 , soit x_2 . La diagonale correspond au bord de l'espace d'état, ou la ligne $x_0 + 2\xi = 1$. L'autre oblique représente la variété terminale $r(x_0, \xi) = 1$. La courbe correspond typiquement au chemin suivi quand la dynamique est gouvernée par la paire $(u = 1, v = 1)$. Elle trouve son origine en le point $(x_0 = 1, \xi = 0)$ et se dirige vers $(0, 0)$. La ligne horizontale basse correspond à $x_0 = \zeta\omega/(1 - \zeta)$. Celle du haut représente la variété $x_0 = \omega\pi/(1 - \pi)$.

d'optimalité de Pontryagin, cf. équation (3.12). Nous restreindrons donc notre champ d'investigation au plan bissecteur $x_1 = x_2 =: \xi$. Nous nous référerons à la variété $r(x_0, \xi) = 1$ (une ligne) pour désigner l'intersection des plans $x_1 = x_2$ et $r(x_0, x_1) = 1$, cf. Figure 3.3.

Un préliminaire requis à l'intégration rétrograde des équations adjointes est de caractériser leurs conditions aux limites, ou la variété sur laquelle doit-on s'arrêter.

3.5.1 Aux limites du superparasitisme

Sur la variété terminale

Puisque $\mathcal{K}(x)$ (cf. équation (3.10)) n'est, sur la variété $r(x_0, x_1) = 1$, pas différentiable, la seule information dont nous disposons sur l'adjoint final est qu'il appartient au sous-différentiel correspondant, cf. equation (3.12). Ainsi aucune expression explicite du Hamiltonien sur la variété en question ne nous permet-elle de déterminer sous quelles éventuelles conditions pourrait-il s'y annuler, tel que requis par l'équation (3.12). Cependant, peut-être peut-on montrer qu'il ne peut être nul ailleurs.

Soit H un Hamiltonien final candidat en tout point de l'espace d'état restreint à $x_1 \leq x_2$

et $r(x_0, x_1) < 1$:

$$H(x, u, v) := \mathcal{L}(x, u, v) + \langle \nabla k(x), f(x, u, v) \rangle.$$

De même, posons $\mu := \nabla k$. On a

$$\begin{cases} \mu_0 = \partial k(x)/\partial x_0 = -\pi x_1(1 - \zeta)r^2/(\zeta\omega) < 0 \\ \mu_1 = \partial k(x)/\partial x_1 = -\pi x_1(\pi - \zeta)r^2/(\zeta\omega) - (1 - r)\pi < 0 \\ \mu_2 = \partial k(x)/\partial x_2 = 0 \end{cases}.$$

Admettons que la dynamique soit gouvernée par la paire $(u = 1, v = 1)$. La trajectoire se maintient donc dans le plan bissecteur $x_1 = x_2 =: \xi$. Ainsi la Figure 3.3 appuiera-t-elle le raisonnement qui suit.

Soit ς la fonction de commutation associée à H . Substituer les λ_i par les μ_i dans les équations (3.17) et (3.18) donne :

$$H(x, 1, 1) = -2\mu_0 x_0 + \mu_1(x_0 - \xi) + \mathcal{L}(x, 1, 1),$$

et $\tilde{\varsigma} = \pi - \zeta > 0$. Ainsi, si une trajectoire gouvernée par $u = v = 1$ devait se terminer, dans le plan bissecteur, avant d'atteindre la variété $r(x_0, \xi) = 1$ (puis que l'on ne peut s'aventurer plus loin), alors, au voisinage de l'état final, jouer $u = 1$ contre $v = 1$ satisferait bien les conditions nécessaire de Pontryagin, cf. équation (3.12).

Focalisons nous tout d'abord sur la limite de H , disons $\tilde{H}$, au voisinage de la variété $r(x_0, \xi) = 1$. On a

$$\tilde{H}(x, 1, 1) = \left(\frac{(1 - \pi)\pi x_0}{\pi - \zeta} \left[1 - \frac{1 - \zeta}{\zeta\omega} x_0 \right] \right) > 0,$$

puisque les relations $x_0 = \zeta\omega/(1 - \zeta)$ et $r(x_0, \xi) = 1$ ne peuvent être simultanément vraies sous cette dynamique.

Il vient

$$\left\langle \begin{pmatrix} x_0 \\ \xi \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \partial H(x, 1, 1)/\partial x_0 \\ \partial H(x, 1, 1)/\partial \xi \end{pmatrix} \right\rangle = x_0[1 - (\pi - \zeta)] + \xi(\pi - \zeta) > 0.$$

D'où, par continuité (le long du champ radial de la Figure 3.3), pour tout x hors de la région du plan bissecteur où $r(x_0, \xi) < 1$, $H(x, 1, 1) > 0$.

Ainsi partir avant d'atteindre la variété $r(x_0, \xi) = 1$ ne peut être optimal. Puisque $H(x, 1, 1)$ n'est rien d'autre que $\partial \mathcal{J}(\cdot, 1, s^*)/\partial s^*$, il s'agit bien d'attendre que $r(x_0, \xi) = 1$ pour s'en aller (on ne peut aller plus loin) ; ceci pourvu que la trajectoire optimale se maintienne effectivement dans le plan bissecteur, ce que nous vérifierons dans un second temps (cf. Section 3.5.2).

Comparaison avec l'article [62]. Remarque : par conséquent, si les femelles étaient, comme dans l'article [62], admises maximiser le paiement courant L , elle commuteraient au superparasitisme dès que x_0 passerait en deça de $\omega\pi/(1 - \pi)$. Or puisque $\pi > \zeta$, la trajectoire franchirait la variété $x_0 = \omega\pi/(1 - \pi)$ avant d'atteindre $r(x_0, \xi) = 1$. Par conséquent, dans notre modèle où le nombre d'attaques par hôte est limité, des femelles qui maximiseraient ce gain éphémère seraient supposées partir simultanément, à un instant déterministe.

De plus, puisque $\tilde{H}(x,1,1)$ est, de même que $\tilde{\zeta}$, strictement positif, par continuité, il le reste à tout le moins dans au voisinage de la variété $r(x_0, \xi) = 1$. Cette affirmation est, à l'égard du problème sous-jacent, pertinente dans la restriction de l'espace d'état donnée par $x_1 \leq x_2$ et $r(x_0, x_1) \leq 1$.

En outre, dans la région du plan bissecteur où $\mathcal{K} = 0$, on a $\partial \mathcal{J}(\cdot, 1, s^*) / \partial s^* = \mathcal{L}(x, 1, 1) < 0$. En effet, puisqu'un superparasitisme mutuel, le long d'une trajectoire symétrique, résulte en une pure perte de temps (tel que comparé à une situation dans laquelle personne ne superparasiterait son semblable), $\mathcal{L}(x, 1, 1)$ est inférieur à $\mathcal{L}(x, 0, 0)$, négatif sous la variété $x_0 = \omega\pi/(1 - \pi)$, cf. Figure 3.3. Ainsi, par continuité, $\mathcal{L}(x, 1, 1) < 0$ au voisinage de $r(x_0, \xi) = 1$. Cette affirmation est, à l'égard du problème sous-jacent, pertinente dans la restriction de l'espace d'état donnée par $r(x_0, x_1) > 1$ et $r(x_0, x_2) \leq 1$.

En résumé, les deux dernières affirmations impliquent que depuis n'importe quel point qui se situe non loin de la ligne $r(x_0, \xi) = 1$, le plan $r(x_0, x_1) = 1$ est une variété terminale du problème sous-jacent. Ainsi pouvons-nous donc substituer le paiement terminal $\mathcal{K}$ par la contrainte qui veut que l'état final appartienne à la variété $r(x_0, x_1) = 1$.

Sur les conditions aux limites

Soit $\mathcal{M} = 0$, $\mathcal{M} := x_0(1 - \zeta) + x_1(\pi - \zeta) - \zeta\omega$, notre variété terminale ($\mathcal{M} = 0$ équivaut à $r(x_0, x_1) = 1$). Cela se traduit en $\lambda(s^*) = \nabla \mathcal{K}(x(s^*)) + \kappa \nabla \mathcal{M}(x(s^*))$, avec s^* redéfini tel que $s^* := \inf\{s \mid \mathcal{M}(x(s)) = 0\}$. On a donc

$$\begin{pmatrix} \lambda_0 \\ \lambda_1 \\ \lambda_2 \end{pmatrix} = \kappa \begin{pmatrix} \partial \mathcal{M} / \partial x_0 = 1 - \zeta \\ \partial \mathcal{M} / \partial x_1 = \pi - \zeta \\ \partial \mathcal{M} / \partial x_2 = 0 \end{pmatrix},$$

où κ est un scalaire. Choisissons κ tel que $\mathcal{H}(\lambda, x, 1) = 0$, comme requis par l'équation (3.12) ($\mathcal{H}$ donné par l'équation (3.17)). Il vient $\kappa = \mathcal{L}(x, 1, 1) / [2(1 - \zeta)x_0 - (\pi - \zeta)(x_0 - \xi)]$. Pouvons-nous affirmer que la fonction du commutation σ est bel et bien positive lorsque $w = 1$?

Se servir du fait que $r(x_0, \xi) = 1$ nous permet d'exprimer σ telle une fonction de x_0 uniquement (plus de ξ). Soit $\Sigma = \varsigma[\zeta\omega + (1 - \pi)x_0](\pi - \zeta)\mathcal{D}$ une fonction qui caractérise le signe de σ sur la variété terminale. On a $\Sigma = ax_0^2 + bx_0 + c$ avec $a = (1 - \pi)(\pi^2 - 2\zeta\pi + \zeta)$, $b = \omega(1 - \pi)(\pi^2 - 3\zeta\pi + \zeta^2)$ et $c = \zeta\omega^2\pi(\pi - \zeta)$. Puisque le x_0 final n'est pas encore connu (puisque $r(x_0, \xi) = 1$, nous savons au moins que $x_0 \in [0, \zeta\omega/(1 - \zeta)]$), notre objectif est de déterminer une *borne inférieure* $\bar{\pi}$ telle que $\forall \pi \in [\bar{\pi}, 1/2]$, $\forall x_0 \in [0, \zeta\omega/(1 - \zeta)]$, $\sigma \geq 0$. Cela consiste à résoudre $\Delta(\pi) := b^2 - 4ac = 0$. Cependant, $\Delta(\pi) = 0$ est une équation de degré cinq dont nous n'attendons aucune forme close de $\bar{\pi}$. Néanmoins, on remarque aisément que $\bar{\pi}$ ne dépend pas de ω et ne dépend donc que de ζ . D'après la Figure 3.4, σ est sans nul doute positive dans la majeure partie de l'espace des paramètres, et potentiellement négative pour les petits $(\pi - \zeta)/\zeta$.

En résumé, jouer $u = 1$ contre $v = 1$ lorsque l'on s'apprête à partir sur la variété $r(x_0, \xi) = 1$ est optimal dans la majeure partie de l'espace des paramètres (ω, ζ, π) . La région qui reste

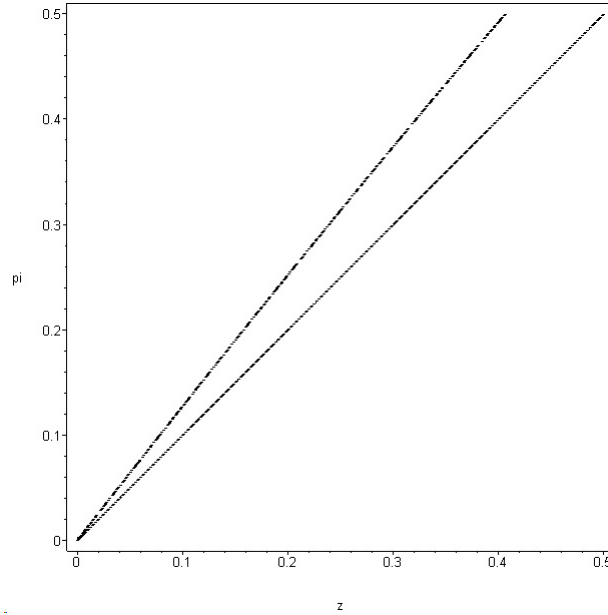


FIG. 3.4 – *Ce graphe représente les variétés $\pi = \bar{\pi}$ et $\pi = \zeta$ dans le plan (ζ, π) . Puisqu'il est admis que $\pi - \zeta \geq 0$, l'espace des paramètres se réduit au triangle supérieur. La région d'incertitude est celle du milieu.*

incertaine (du fait de l'absence de connaissance sur le x_0 final) est représentée en Figure 3.4.

3.5.2 Retour rapide

Notre objectif est d'intégrer les équations adjointes (3.19) en temps rétrograde depuis tout point de la variété terminale $r(x_0, \xi) = 1$. Ceci afin de confronter la stratégie qui consiste à jouer $u = 1$ contre $v = 1$ aux conditions nécessaires d'optimalité de Pontryagin.

Nous avons vu en Section 3.5.1 que $\sigma(s^*)$ est positif dans la majeure partie de l'espace des paramètres. Toutefois, y subsiste une région incertaine. Dans un premier temps, nous admettons que $\sigma(s^*) \geq 0$. Aller plus loin sous cette hypothèse est susceptible de nous permettre de repousser les limites de la “terra incognita” de l'espace des paramètres (si tant est que nous récupérons de l'information sur le x_0 final, cf. Section 3.5.1). Ainsi la paire $(u = 1, v = 1)$ restera-t-elle figée lors de l'intégration des équations adjointes, du moins aussi longtemps que σ restera positive.

En effet, si σ passe (en temps rétrograde) dans le négatif, alors il est optimal pour la femelle focale de commuter au superparasitisme contre une adversaire qui elle attaquerait tous les hôtes admissibles sans distinction, quel que soit l'état de l'agrégat x . Mais, s'il en est ainsi, il nous faudra admettre que l'adversaire puisse aussi commuter par rétroaction sur l'état. Or ceci induit une discontinuité endogène dans la dynamique, qui à son tour provoque un saut de l'adjoint que l'on ne peut caractériser sans connaître, ne serait-ce que localement, la forme de la variété de commutation. Or cela nécessite de s'aventurer hors du plan bissecteur

et, à titre de comparasion avec la Section 2.6.2, la symétrie qui rend ici concevable d'intégrer analytiquement les équations adjointes est duale et ne repose non plus uniquement sur les commandes mais aussi sur les variables d'état x_1 et x_2 . Ainsi sommes-nous cloîtrés dans le plan bissecteur, donc en incapacité de faire face à un changement de signe de la fonction de commutation. Néanmoins, cela ne signifie pas que cette approche soit nécessairement stérile en terme d'information sur la solution du jeu, comme nous allons le voir.

Tant que la fonction de commutation σ reste positive, on a, selon l'équation (3.16), la dynamique suivante :

$$\begin{cases} x_0(s) = x_0^* e^{2(s^*-s)} \\ \xi(s) = (x_0^* + \xi^*) e^{(s^*-s)} - x_0(s) \end{cases} .$$

Ainsi le rapport $\rho := \sqrt{x_0}/(x_0 + \xi)$ est-il, sous cette dynamique, invariant.

Les équations (3.16), (3.18) et (3.19) donnent

$$\dot{\varsigma} = \varsigma + (1 - 2\pi)x_0/\mathcal{D}, \quad \varsigma(s^*) =: \varsigma^*. \quad (3.20)$$

On voit donc que, si $\pi = 1/2$, ς garde le signe de ς^* , admis positif dans cette section. Aucune commutation ne se produit pour $\pi = 1/2$. De surcroît, soulignons que puisque σ est strictement positif, ce résultat est robuste ; il reste vrai au moins pour quelque valeur de π qui se situe non loin de $1/2$, sur sa gauche.

Soit $z := x_0 + \xi$. De par le fait que $\dot{z} = -z$ et que $x_0/z^2 = x_0^*/z^{*2} = \rho^2$, on s'assure aisément que l'expression suivante est bien solution de l'équation différentielle (3.20) :

$$\varsigma = \varsigma^* \frac{z^*}{z} - (1 - 2\pi) \frac{x_0^*}{zz^*} \left[\frac{z^2 - z^{*2}}{2} - \omega(z - z^*) + \omega^2 \ln \left(\frac{\omega + z}{\omega + z^*} \right) \right], \quad (3.21)$$

où ς^* est donné par la Section 3.5.1, §'Sur les conditions aux limites'. Il s'en suit, de par le fait que la dynamique laisse ρ invariant et que $r(x_0^*, \xi^*) = 1$, que ς s'exprime telle une fonction de l'état courant x uniquement. Ainsi nous est-il possible de caractériser la variété de commutation dans l'espace d'état restreint au plan bissecteur tel qu'illustré en Figure 3.5.2. Notre conjecture est que le scénario Nash-optimal, depuis le point initial ($\xi = 0, x_0 = 1$), consiste

- à suivre, avec $u = v = 0$, le bord de l'espace d'état (donné par $x_0 + 2\xi = 1$) jusqu'à son éventuelle intersection avec la variété de commutation,
- pour ensuite prendre $u = v = 1$ jusqu'à rencontrer la variété terminale $r(x_0, \xi) = 1$, où nos femelles sont invitées à s'en aller.

Toutefois, pour π proche de $1/2$, aucune variété de commutation n'apparaît dans l'espace d'état donc, comme prouvé précédemment, la trajectoire du jeu est donnée par $u = v = 1$ dès le point initial et ce jusqu'à la variété terminale.

Enfin, puisque, pour $\pi = 1/2$, la trajectoire est lisse et invariante en ρ , le x_0 final s'exprime tel une fonction des paramètres du modèle. Par conséquent, il est maintenant possible de caractériser avec précision la région de validité du scénario associé (par opposition à la Figure 3.4, qui ne donnait qu'une enveloppe basse). D'après la Figure 3.6, nous observons en effet que

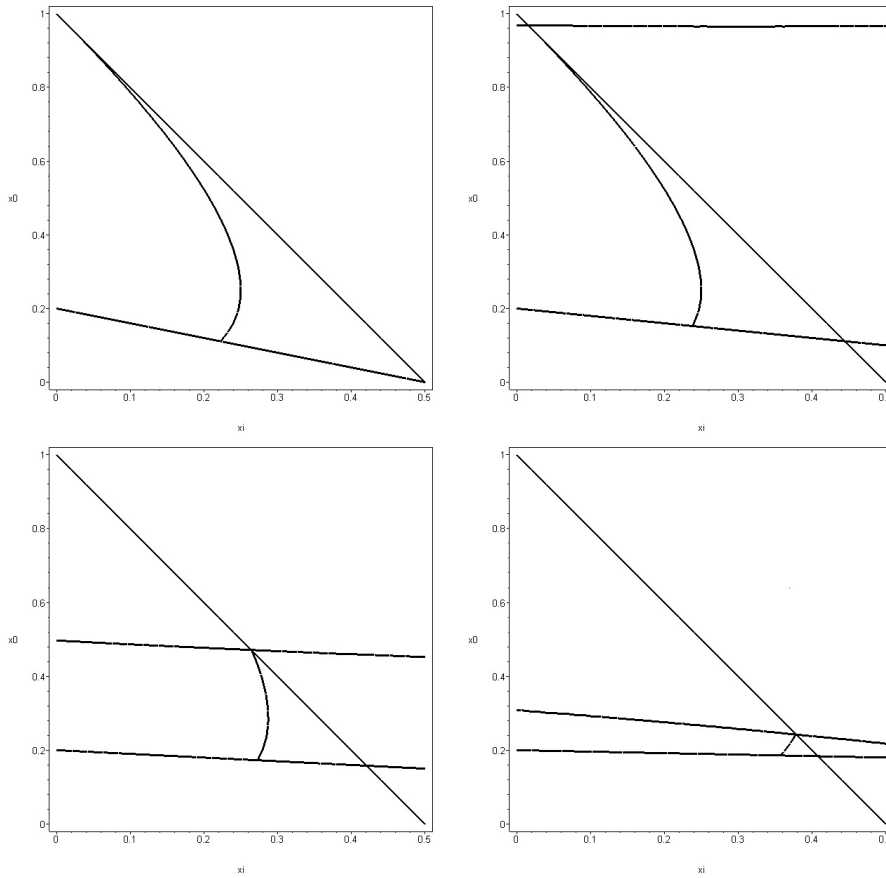


FIG. 3.5 – Ce graphe représente les variétés de commutation au sein du plan bissecteur (ξ, x_0) pour plusieurs valeurs de π ; de gauche à droite et de haut en bas, $\pi = \{1/2, 1/3, 1/4, 1/5\}$. Nous avons pris $\omega = 1$ et $\zeta = 1/6$. Sont aussi représentés, la limite de l'espace d'état, ou la droite donnée par $x_0 + 2\xi = 1$, les variétés terminales données par $r(x_0^*, \xi^*) = 1$ et les (fin de) trajectoires (courbes) qui nous semblent pertinentes.

ce résultat prévaut certes pour $\zeta \leq 0.4$ (comme précédemment indiqué en Figure 3.4), mais aussi dans une approximative moitié de la région auparavant incertaine de la Figure 3.4.

Reste à savoir que se passe-t-il à droite de la séparatrice en Figure 3.6. Notons que cette courbe décrit la variété sur laquelle, au sein de l'espace des paramètres, restreint à $\pi = 1/2$, $\zeta(s^*) = 0$. D'après l'équation (3.20), il est clair que dans ce cas la fonction de commutation est nulle tout au long de la trajectoire. Ce n'est pas anodin dans la mesure où cela correspond à une trajectoire bi-singulière, cf. Section 1.3. Autrement dit, il se peut qu'au delà de cette frontière résident des équilibres en stratégies d'oviposition mixtes.

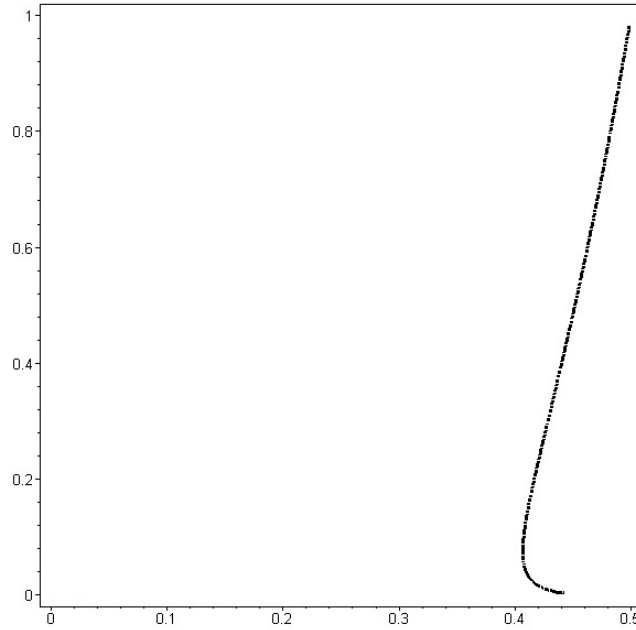


FIG. 3.6 – Ce graphe représente, dans l'espace des paramètres (ζ, ω) , la séparatrice où la fonction de commutation, à l'instant final, prise avec $u = v = 1$, change de signe. À gauche, la fonction de commutation est positive. Rappelons que $\zeta = \gamma^*h$ est le coût du temps à l'unité et $\omega = \alpha/h$ est le temps nécessaire pour sonder un hôte (déterminer s'il est parasité ou non), si l'on prend pour unité de temps le temps de manipulation h d'un hôte (oviposition).

3.6 Discussion

Nous avons traité le superparasitisme tel un jeu différentiel et montré que réside, dans la majeure partie de l'espace des paramètres, un équilibre de Nash symétrique en stratégies pures, qui est l'objet de cette discussion. Du moins ce résultat ne fait-il aucun doute lorsque π , ou la probabilité que le superparasitisme se révèle fructueux, est proche de $1/2$, sa borne supérieure. De surcroît, ce cas particulier nous semble le plus pertinent ; pour les raisons détaillées en Section 3.2, un taux de succès du superparasitisme de $1/2$ semble être une valeur honnête en compétition directe.

Cependant, si pour quelque raison biologique cette probabilité devait être considérée significativement inférieure à $1/2$, il est très vraisemblable (car non dénué de sens) que la stratégie mentionnée plus haut soit en effet solution du jeu. Elle consiste à rejeter les hôtes parasités jusqu'à ce que les hôtes sains ne représentent plus qu'une certaine proportion, au deçà de laquelle tout hôte admissible est accepté. Pour autant, cette stratégie ne correspond pas à une stratégie myope en terme d'oviposition ; elle résulte d'un compromis entre les enjeux à court terme (compétition pour les hôtes sains) et une anticipation à plus long terme car (i) le temps a un coût (en terme d'opportunités manquées) et (ii) il s'agit de prendre en compte le

superparasitisme susceptible de se produire une fois que l'on aura quitté l'agrégat.

Pour bien comprendre, revenons sur le cas dans lequel le superparasitisme échoue une fois sur deux. L'équilibre évolutivement stable consiste à accepter tout hôte admissible d'entrée de jeu. Typiquement, un raisonnement myope aurait préconisé le rejet des hôtes parasités dans un premier temps, afin de se focaliser sur les hôtes sains, tant qu'ils ne sont guère difficiles à se procurer. Tentons de formuler une explication. Puisque le temps a un certain coût et que les hôtes parasités ne sont après tout pas si mauvais, ils seront bons à prendre dans un second temps. **Pourquoi donc rejeter un hôte pour l'accepter ensuite? Pour ne concéder aucune avance (éphémère) à l'adversaire? Est-ce vraiment judicieux? C'est précisément la question qui anime ce jeu différentiel.**

Une stratégie non myope émergeait déjà du jeu différentiel de sélection de ressources donc cette solution n'est pas si surprenante à première vue. Cependant, la nouveauté propre au jeu de superparasitisme tient au fait que ce résultat prévaut quelles que soient les valeurs des paramètres, même si les enjeux à court terme semblent *a priori* prévaloir sur les considérations à plus long terme. Notre interprétation repose sur une composante qui ne faisait pas partie du jeu de sélection de ressources : la valeur espérée de la ressource de meilleure qualité (les hôtes sains) dépend de l'ESS lui-même.

Par conséquent, si l'équilibre évolutif veut que les hôtes sains soient attaqués pour la plupart d'entre eux (par exemple si γ^* ou α proches de zéro), leur valeur espérée n'est guère plus grande que celle d'un hôte parasité et être sélectif ne présente plus beaucoup d'intérêt. D'un autre côté, si le taux de succès du superparasitisme est significativement plus faible que $1/2$, la valeur espérée d'un hôte sain en est d'autant plus grande ; dans ce cas rejeter les hôtes parasités dans un premier temps n'est pas dénué de sens.

En résumé, quand π est proche de un demi, quelles que soient les valeurs des paramètres, l'écart entre la valeur espérée d'un hôte sain (qui dépend de l'ESS) et celle d'un hôte parasité, n'est, à l'équilibre, jamais assez significative pour cela vaille la peine d'être sélectif. Capturer un tel point-fixe est précisément ce que permet l'étude d'un jeu dynamique.

Ainsi notre modèle montre-t-il qu'une stratégie d'oviposition myope (telle qu'adoptée par [62] dans un contexte différent) peut n'être ni la meilleure, ni la plus simple, des approximations possibles. Cependant, pour π significativement inférieure à un demi, la politique d'oviposition à l'équilibre est qualitativement proche de la stratégie myope, puisque cela consiste aussi à commuter au superparasitisme au cours du jeu, lorsque la proportion d'hôtes sains passe sous un certain seuil.

De plus, notre modèle montre que le superparasitisme n'implique pas nécessairement de guerre d'usure (en référence à l'article [62]), ou des temps de départ aléatoires. Certes, les dynamiques des deux modèles sont différentes. Néanmoins, elles sont qualitativement semblables à un raffinement de l'effet de dilution près (cf. Section 3.2.3). De plus, nous avons montré en Section 3.5.1 que si la stratégie d'oviposition était figée telle myope dans notre modèle, cela ne changerait rien au fait que les temps de départ seraient déterministes. Par conséquent, il

semble que la différence la plus pertinente entre les deux modèles repose sur le fait que nous limitons, pour les besoins de l'analyse mathématique, le nombre d'attaques par hôte, contrairement aux auteurs de [62]. De fait, dans leur modèle, l'intérêt de rester seul sur l'agrégat est plus grand, puisque tout hôte perdu par superparasitisme peut être repris ; d'où la guerre d'usure qui s'en suit. Néanmoins, admettons que $\pi = 1/2$; attaquer un hôte déjà parasité par chacun des joueurs fait que la probabilité que cet hôte donne un descendant à la femelle focale est de $2/3$, d'où un gain de $1/6$. Par conséquent, si $1/6 < \zeta < 1/2$ (bon environnement), une troisième attaque n'est pas judicieuse et notre modèle prévaut.

Revenons à la vie réelle. Visser [154] a mené des expériences de laboratoire avec *Leptopilina heterotoma* et *Asora Tabida*, après avoir prédit une commutation au superparasitisme et un temps de départ commun, déterministe. Bien qu'il ait observé en continu les femelles en compétition sur un agrégat d'hôtes, la question de leur commutation en terme de stratégie d'oviposition ne fut traitée ; les hôtes furent disséqués pour y compter le nombre d'œufs présents, *in fine*. En effet, procéder à des statistiques sur la dynamique d'oviposition lorsque plusieurs femelles sont simultanément présentes sur un même agrégat semble herculéen. En ce qui concerne les temps de départ, cependant, les auteurs de [161] et [59] ont observé un polymorphisme au sein de la population ; autrement dit, leurs observations semblent à première vue corroborer le modèle de [62], qui prédit une guerre d'usure, ou un équilibre mixte. Cependant, dans ces deux expériences, les espèces de parasitoïdes (*Trissolcus basalis* et *Pachycrepoideus vindemmiae*) furent précisément choisies pour leur caractère belliqueux ; or nous savons depuis la Section 2.5 que l'interférence à elle seule justifie une guerre d'usure [135], ou un équilibre mixte. Il serait donc pertinent de conduire des expérimentations avec une espèce pacifique car **on est en droit de se demander si le polymorphisme observé résulte de l'interférence ou du phénomène de superparasitisme *per se*, qui serait lui aussi susceptible de conduire à une guerre d'usure, selon les auteurs de l'article [62].**

Enfin, il nous reste à :

- aller plus loin dans l'exploration de la région qui reste inconnue et où il est plausible que surgissent des stratégies d'oviposition mixtes, cf. fin de la Section 3.5.2.
- résoudre le jeu asynchrone ou asymétrique ; qu'advient-il de ce jeu lorsque $x_1(0) \neq x_2(0)$?

Les présents résultats sont-ils robustes à une légère asymétrie ?

Traiter ces questions requiert d'aller au delà du plan bissecteur $x_1 = x_2$. Ce n'était pas l'ambition de ce travail qui se voulait dans un premier temps tirer pleine partie de la symétrie $x_1 = x_2$. Une analyse plus avancée est donc nécessaire afin de mieux comprendre les tenants et aboutissants du jeu de superparasitisme.

Conclusion et perspectives

L'heure n'est pas à dresser quelque conclusion définitive. En effet, trop de points restent en suspens en ce qui concerne le jeu du superparasitisme, notre motivation initiale.

D'une part, subsiste une "terra-incognita" dans le cas *synchrone-symétrique* (les femelles attaquent l'agrégat simultanément, lorsqu'il est vierge de tout parasitisme, donc font face à une situation symétrique), cf. Figure 3.6. Chercher à comprendre ce qui peut bien se passer dans cette impénétrable région nous a amené à considérer l'éventualité de trajectoires bi-singulières qui se trouvent découpler les équations d'Isaacs et résulter de la pertinence des stratégies mixtes en jeux différentiels, cf. Section 1.3. Aussi avons-nous illustré ce résultat par un jeu sur la ligne qui traite de l'émergence d'une certaine forme de coopération dans des dilemmes sociaux qui apparaissent notamment chez les couples d'oiseaux avec jeunes. En effet, le jeu du superparasitisme se déroule quant à lui dans un irréductible espace d'état de dimension 3 (cf. Section 3.2.3) et ne fut donc susceptible de fournir un simple exemple. Qui veut enquêter sur l'existence possible d'un champ de trajectoires bi-singulier dans ce jeu doit alors étudier un champ de caractéristiques dont nous savons qu'il ne correspond pas au champ optimal. De plus, dans la zone de l'espace d'état qu'il veut bien recouvrir, ce champ se trouve ne pas être univoque, ni particulièrement élégant. Du moins est-ce ce que nous croyons savoir à l'heure actuelle. La question de l'existence éventuelle d'un champ bi-singulier dans le jeu de superparasitisme (stratégies d'oviposition mixtes dynamiques?) ou répondre à la question 'adopter une propension continûment croissante à superparasiter en situation de compétition directe présente-t-il du sens?' est une perspective qui nous motive particulièrement.

Ceci n'est pas sans lien avec la question de savoir si le résultat qui correspond à la partie explorée de l'espace des paramètres (cf. Figure 3.6) pourrait être validé expérimentalement. Une prédiction quelque peu inattendue (mais néanmoins intelligible) du modèle qui fait l'objet du Chapitre 3, est qu'un hôte parasité ne devrait, en situation de compétition directe, jamais être rejeté. Quelques très préliminaires (et peu répliquées) observations sur des trichogrammes⁵, qui ne sont pas belliqueux, tendent au contraire à révéler qu'il existe une phase première au cours de laquelle les hôtes parasités sont le plus souvent rejetés, avant d'être volontiers acceptés. Notre modèle pourrait donc bien se voir réfuté chez cette espèce. Il s'agit à présent

5. il s'agit plus précisément de *Trichogramma cacoeciae*, choisie pour sa transparence, face à *Trichogramma brassicae*. En effet, afin d'être à mêmes de distinguer aisément chaque femelle, nous leur faisons absorber du miel, miel qui contient pour l'une un colorant rouge.

d'élaborer un protocole expérimental qui permettrait de rendre compte de cette éventuelle commutation, *via* la statistique. Un point encourageant est qu'il n'est pas si difficile de faire en sorte que les femelles attaquent l'agrégat de façon (quasi-)synchrone ; un cache perforé à l'endroit où se trouve l'agrégat d'hôtes sur la boîte de Petri catalyse la venue des femelles, car seul ce lieu de l'arène est éclairé. Une fois nos deux protagonistes en posture d'oviposition, le cache est retiré, et le jeu commence.

Annexe A

Une cueillette discrète

Est ici considéré un modèle dans lequel la ressource se présente sous forme discrète.

Soit $q \in \mathbb{N}$ la quantité de ressource qu'offre l'agrégat. Dans ce modèle, à chaque élément de ressource correspond un emplacement, qui reste inoccupé, tel une alvéole d'abeille vidée de son miel, après passage du cueilleur. Ce dernier est supposé sonder ce gâteau de cire au gré du hasard. Puisqu'il s'agit d'une remarque non anodine, insistons sur le fait qu'il ne l'explore pas de façon systématique. Par conséquent, on peut admettre que la distribution spatiale des ressources reste homogène au cours du temps. À mesure que le temps passe, inévitablement, le cueilleur sonde de plus en plus fréquemment des alvéoles qui se trouvent être vides. Par conséquent, son rythme de cueillette décroît, ce qui l'amène à considérer l'opportunité de partir. Ce serait vraisemblablement perdre un temps précieux que de s'obstiner à vouloir s'emparer de la dernière alvéole non vide.

Ainsi, la variable de décision est le temps t de résidence sur l'agrégat. Aussi, introduisons

- α , dit le temps de sondage, qui correspond au temps nécessaire pour passer d'une alvéole à l'autre et sonder cette dernière, c'est-à-dire se rendre compte si elle est vide ou non.
- h , le temps de manipulation, ou le temps requis pour s'emparer de la ressource.

Soient

- t_k : le temps auquel le $k^{\text{ième}}$ élément de ressource est trouvé. Il est donc acquis au temps $t_k + h$.
- p_k la quantité de ressource restant à disposition sur l'agrégat *après* que le $k^{\text{ième}}$ élément soit retiré, i.e. $p_k = q - k$, $p_0 = q$.
- $x_k = p_k/q$ la proportion de ressource disponible.

Nous sommes intéressés par caractériser la loi des t_k .

Toutes les α unités de temps, le cueilleur sonde une nouvelle alvéole, éventuellement vide. Pour un $t = t_k + h + \ell\alpha$ donné, l'événement $t_{k+1} = t$ équivaut à dire que toutes les alvéoles explorées aux temps $t_k + h + \alpha, t_k + h + 2\alpha, \dots, t_k + h + (\ell - 1)\alpha$ étaient vides, jusqu'à celle trouvée au temps $t_k + h + \ell\alpha$. Pendant tout ce temps, x n'a pas évolué donc si l'on admet que

ces événements¹ étaient indépendants, la probabilité d'occurrence d'une telle séquence est

$$P_{k,\ell} = (1 - x_k)^{\ell-1} x_k. \quad (\text{A.1})$$

Donc le t_{k+1} espéré est donné par

$$\mathbb{E}(t_{k+1} - t_k - h) = \sum_{\ell=1}^{\infty} (1 - x_k)^{\ell-1} x_k \ell \alpha = \frac{\alpha}{x_k}.$$

D'où

$$\mathbb{E}(t_{k+1} - t_k) = \frac{\alpha + x_k h}{x_k}.$$

Dès lors, $\mathcal{R}$, ou la quantité espérée de ressource accumulée en un temps t , s'obtient comme suit. On sait que $P\{t_{k+1} - t_k - h = \ell\alpha\} =: P_{k,\ell} = (1 - x_k)^{\ell-1} x_k$ (équation (A.1)). La loi complète des t_n se calcule donc ainsi. Soit $P_k^n := P\{t_n = k\alpha + (n-1)h\}$, ou la probabilité que k tentatives soient nécessaires pour mettre à jour n éléments de ressource; autrement dit, la probabilité que $t_0 + (t_1 - t_0 - h) + \dots + (t_n - t_{n-1} - h) = k\alpha$. La fonction caractéristique d'une somme de variables aléatoires indépendantes est le produit de leurs fonctions caractéristiques. Soit par conséquent,

$$\hat{P}_k(z) = \sum_{\ell=1}^{\infty} P_{k,\ell} z^{-\ell} \frac{x_k}{z - (1 - x_k)}.$$

La fonction caractéristique de t_n est donc

$$\begin{aligned} \hat{P}^n(z) &= \hat{P}_0(z) \hat{P}_1(z) \cdots \hat{P}_{n-1}(z), \\ &= \frac{x_0 x_1 \dots x_{n-1}}{[z - (1 - x_0)][z - (1 - x_1)] \dots [z - (1 - x_{n-1})]}. \end{aligned}$$

Si l'on prend maintenant $x_0 = 1$ et $x_\ell = 1 - \ell/q$, il vient

$$\hat{P}^n(z) = \frac{(1 - \frac{1}{q})(1 - \frac{2}{q}) \cdots (1 - \frac{n-1}{q})}{z(z - \frac{1}{q}) \cdots (z - \frac{n-1}{q})}. \quad (\text{A.2})$$

Reste, afin d'obtenir la probabilité $P_k^n = P\{t_n = k\alpha + (n-1)h\}$ recherchée, à développer cette fraction rationnelle en puissances de z^{-1} . On procède à une décomposition en éléments simples dont on développe chaque élément. Si l'on pose

$$\hat{P}^n(z) = \sum_{m=0}^{n-1} \frac{a_m^n}{z - \frac{m}{q}},$$

il vient, pour tout $n \leq q$,

$$a_m^n = (-1)^{n-m-1} \frac{(q-1)!}{(q-n)! m! (n-m-1)!} = (-1)^{n-m-1} \binom{q-1}{n-1} \binom{n-1}{m},$$

1. ou plutôt $\ell - 1$ non-événements puis un événement : une trouvaille.

et le développement donne, toujours pour tout $n \leq q$:

$$P_k^n = \sum_{m=0}^{n-1} a_m^n \left(\frac{m}{q} \right)^{k-1}, \quad (\text{A.3})$$

avec pour convention $0^0 = 1$ (inutile en pratique, car pour $k > 1$, le seul cas intéressant, le terme $m = 0$ peut clairement être omis).

On peut montrer directement que les formules ci-dessus jouissent des propriétés désirées. C'est à dire que pour tout $n \leq q$ fixé, les P_k^n sont nuls si $k < n$, et somment à un :

$$\forall k < n, P_k^n = 0, \quad \text{et} \quad \sum_{k=n}^{k=\infty} P_k^n = 1.$$

Enfin, soit $k_n = \text{Int}[(t - nh)/\alpha]$. La recolte espérée est

$$\mathcal{R}(q, t) = \sum_{n \leq q} n P_{k_n}^n.$$

Annexe B

Les aléas d'une cueillette

Soient $w_1, \dots, w_n$ des variables aléatoires mutuellement indépendantes de loi de probabilité commune $P(w_j < x) = 1 - \exp(-\lambda x)$. Notre objectif est de déterminer la loi de distribution de $\sum_{m=1}^M mw_m$.

Posons $Y_k := w_1 + 2w_2 + \dots + kw_k$. La transformée de Laplace-Stieltjes (TLS) de Y_k est donnée par

$$f_k(s) := \mathbb{E}(e^{-sY_k}) = \prod_{j=1}^k \frac{\lambda}{\lambda + js}.$$

Appelons $g_k(t)$ la densité de probabilité de Y_k , nommément, $g_k(t) = dP(Y_k < t)/dt$. La fonction $g_k(t)$ peut être obtenue telle l'inverse de $f_k(s)$. Cela donne

$$g_k(t) = \frac{1}{2\pi i} \int_{\gamma-i\infty}^{\gamma+i\infty} e^{st} f_k(s) ds,$$

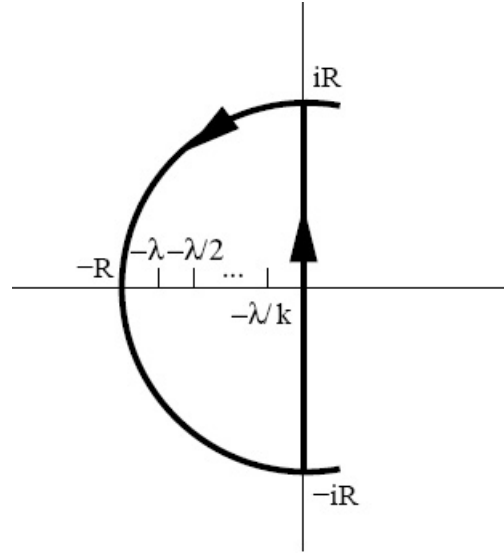
où γ peut être n'importe quel réel tel que la droite $s = \gamma$ soit à droite de toutes les singularités de $f_k(s)$ [138]. La fonction $f_k(s)$ a seulement k pôles simples, situés aux points $s = -\lambda/j$ pour $j = 1, \dots, k$. Nous pouvons par conséquent prendre $\gamma = 0$.

La procédure habituelle pour calculer l'intégrale complexe $\int_{-i\infty}^{i\infty} e^{st} f_k(s) ds$ consiste dans un premier temps à considérer l'intégrale complexe $I(R) := \int_{C_R} e^{st} f_k(s) ds$, où C_R est le contour défini par le demi-cercle sur la gauche du plan complexe centré à $s = 0$ de rayon R , et la droite $[-iR, iR]$ sur l'axe des imaginaires (voir la figure B.1). R peut être n'importe quel réel tel que $R > 1/\lambda$, de telle sorte que tous les pôles de $f_k(s)$ soient à l'intérieur du contour C_R . Par application du théorème des résidus nous voyons que

$$I(R) = 2\pi i \sum_{l=1}^k \text{Residue}(e^{st} f_k(s); s = -\lambda/l).$$

Puisque le résidu de la fonction $e^{st} f_k(s)$ en $s = -\lambda/l$ est égal à $e^{-\lambda t/l} (\lambda/l) \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq l}}^k l/(l-j)$, nous obtenons

$$I(R) = 2\pi i \sum_{l=1}^k e^{-\lambda t/l} \frac{\lambda}{l} \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq l}}^k \frac{l}{l-j}. \quad (\text{B.1})$$

FIG. B.1 – Le contour C_R

Jusqu'à présent, nous avons montré que

$$\begin{aligned}
 g_k(t) &= \frac{1}{2\pi i} \lim_{R \rightarrow \infty} \int_{-iR}^{iR} e^{st} f_k(s) ds, \\
 &= \frac{1}{2\pi i} \lim_{R \rightarrow \infty} I_R - \frac{1}{2\pi i} \lim_{R \rightarrow \infty} \int_{\Gamma_R} e^{st} f_k(s) ds, \\
 &= \sum_{l=1}^k e^{-\lambda t/l} \frac{\lambda}{l} \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq l}}^k \frac{l}{l-j} - \frac{1}{2\pi i} \lim_{R \rightarrow \infty} \int_{\Gamma_R} e^{st} f_k(s) ds,
 \end{aligned}$$

en utilisant (B.1), où $\Gamma_R = C_R - [-iR, iR]$.

On peut trouver des constantes $K > 0$ et $a > 0$ telles que $|f_k(s)| < K/R^a$ quand $s = Re^{i\theta}$ pour R suffisamment grand¹, de telle sorte que l'intégrale dans l'équation ci-dessus disparaisse quand $R \rightarrow \infty$ [138, Theorem 7.4].

En fin de compte, la densité de probabilité $g_k(s)$ de la variable aléatoire Y_k est donné par

$$g_k(t) = \sum_{l=1}^k e^{-\lambda t/l} \frac{\lambda}{l} \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq l}}^k \frac{l}{l-j}. \quad (\text{B.2})$$

Revenons maintenant au problème initial. Définissons (avec $\zeta > 0$)

$$n = \inf\{k \geq 1 : \zeta - (w_1 + 2w_2 + \dots + kw_k) \leq 0\},$$

ou de façon équivalente

$$n = \inf\{k \geq 1 : \zeta - Y_k \leq 0\}.$$

1. ceci est toujours vrai si l'on peut exprimer f_k ainsi: $f_k(s) = P(s)/Q(s)$, avec P et Q des polynômes tels que le degré de P soit strictement inférieur à celui de Q .

Nous sommes intéressés par $\mathbb{E}(1/n)$. On a

$$\begin{aligned} P(n > M) &= P(\zeta - Y_1 > 0, \dots, \zeta - Y_M > 0), \\ &= P(Y_1 < \zeta, \dots, Y_M < \zeta), \\ &= P(Y_M < \zeta). \end{aligned} \quad (\text{B.3})$$

Puisque $P(n = M) = P(n > M - 1) - P(n > M)$, nous voyons (équation (B.3)) que pour $M \geq 2$,

$$\begin{aligned} P(n = M) &= P(Y_{M-1} < \zeta) - P(Y_M < \zeta) \\ &= \int_0^\zeta g_{M-1}(t) dt - \int_0^\zeta g_M(t) dt \\ &= \sum_{l=1}^{M-1} \left(1 - e^{-\lambda\zeta/l}\right) \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq l}}^{M-1} \frac{l}{l-j} - \sum_{l=1}^M \left(1 - e^{-\lambda\zeta/l}\right) \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq l}}^M \frac{l}{l-j} \end{aligned} \quad (\text{B.4})$$

où la dernière égalité résulte de (B.2).

Le terme de droite de l'équation (B.4) peut être réduit à

$$P(n = M) = \sum_{l=1}^M \left(1 - e^{-\lambda\zeta/l}\right) (-1)^{M-1-l} \frac{M}{(M-l)!} \frac{l^{M-2}}{(l-1)!}, \quad (\text{B.5})$$

pour $M \geq 2$. Reste à déterminer $P(n = 1)$. Clairement,

$$P(n = 1) = P(Y_1 > \zeta) = e^{-\lambda\zeta}. \quad (\text{B.6})$$

Par conséquent,

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(1/n) &= \sum_{M=1}^{\infty} \frac{1}{M} P(n = M) \\ &= 1 + \sum_{M=1}^{\infty} \sum_{l=1}^M \left(1 - e^{-\lambda\zeta/l}\right) (-1)^{M-1-l} \frac{1}{(M-l)!} \frac{l^{M-2}}{(l-1)!} \\ &= 1 + \sum_{l=1}^{\infty} \left(1 - e^{-\lambda\zeta/l}\right) \frac{1}{(l-1)!} \sum_{M=l}^{\infty} (-1)^{M-1-l} \frac{l^{M-2}}{(M-l)!} \\ &= 1 - \sum_{l=1}^{\infty} \left(1 - e^{-\lambda\zeta/l}\right) e^{-l} \frac{l^{l-1}}{l!}. \end{aligned} \quad (\text{B.7})$$

Au travers d'une démarche similaire, nous obtenons aussi

$$\mathbb{E}(n) = 1 + \sum_{l=1}^{\infty} \left(1 - e^{-\lambda\zeta/l}\right) e^{-l} \frac{l^{l-1}}{l-1!}. \quad (\text{B.8})$$

En pratique

Une façon d'éviter le calcul de la série infinie dans l'équation (B.7) (ou aussi celle de l'équation (B.8)) est de séparer la série en deux morceaux : $\sum_{l=1}^L (1 - e^{-\lambda\zeta/l}) e^{-l} l^{l-1} / l!$ et $\sum_{l>L} (1 - e^{-\lambda\zeta/l}) e^{-l} l^{l-1} / l!$ pour quelque arbitraire, quoique prudemment choisi, entier $L > 1$. La première série (finie) peut être évaluée sans aucun problème pour des valeurs modérées de L et la seconde peut être approximée via la formule de Stirling, tel qu'il est fait ci-dessous. En effet, si nous employons l'approximation standard $l! \sim \sqrt{2\pi l} l^l e^{-l}$, il s'en suit que

$$\sum_{l>L} \left(1 - e^{-\lambda\zeta/l}\right) e^{-l} \frac{l^{l-1}}{l!} \sim 1 - \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \sum_{l>L} \left(1 - e^{-\lambda\zeta/l}\right) l^{-3/2}.$$

Nous pouvons approximer plus encore la série infinie $\sum_{l>L} (1 - e^{-\lambda\zeta/l}) l^{-3/2}$ par l'intégrale $\int_L^\infty (1 - e^{-\lambda\zeta/x}) x^{-3/2} dx$, ce qui donne

$$\sum_{l>L} \left(1 - e^{-\lambda\zeta/l}\right) l^{-3/2} \sim \frac{2}{\sqrt{L}} - \sqrt{\frac{\pi}{\lambda\zeta}} \operatorname{erf} \left(\sqrt{\frac{\lambda\zeta}{L}} \right),$$

où la fonction erreur erf est définie par $\operatorname{erf} := 2/\sqrt{\pi} \int_0^x e^{-t^2} dt$.

Annexe C

Une guerre d'usure à temps d'arrêt aléatoire

Considérons le jeu à somme non-nulle suivant:

- n joueurs,
- le joueur i choisit $x_i \in \mathbb{R}^+$,
- ϵ , le temps d'arrêt, est une variable aléatoire indépendante des décisions des joueurs,
- le critère du joueur i est le suivant, où x_{-i} signifie $\{x_j\}, j \neq i$:

$$U_i(x_i, x_{-i}, \epsilon) = \begin{cases} L_i(x_i) & \text{si } x_i \leq \min\{x_{-i}, \epsilon\} \text{ et } \max x_{-i} > x_i \\ D_i(x_i) & \text{si } x_i \leq \min\{x_{-i}, \epsilon\} \text{ et } \max x_{-i} = x_i \\ E_i(\epsilon) & \text{si } \epsilon < \min\{x_i, x_{-i}\} \\ W_i(\min x_{-i}) & \text{sinon} \end{cases}.$$

Ce jeu repose sur les hypothèses suivantes: $\forall i$,

- $\exists! \hat{x} = \arg \max_x L_i(x)$, $\hat{x}$ est le même pour tous les L_i .
- L_i est strictement décroissante pour tout $x > \hat{x}$.
- $W_i(x) > D_i(x) \geq E_i(x) \geq L_i(x) \forall x \in [\hat{x}, \tilde{x})$.
- soit $\tilde{x}$ tel que $\forall x \geq \tilde{x}, L_i(x) = W_i(x)$, s'il existe,
- sinon $\tilde{x} = \infty$.

Nous sommes intéressés par un équilibre de Nash en stratégies mixtes, avec $P_i(x)$ la distribution cumulée des décisions du joueur i . Nous affirmons le théorème suivant :

Théorème C.1 *L'ensemble des stratégies (mixtes) à l'équilibre de Nash doit satisfaire les propriétés suivantes :*

- la densité de probabilité des décisions est continue sur $[\hat{x}, \tilde{x})$ et nulle partout ailleurs mais peut exhiber une pondération de Dirac en $\tilde{x}$.
- Soit

$$h_i(x) = - \left\{ \frac{P'_\epsilon(x)}{1 - P_\epsilon(x)} \frac{E_i(x) - L_i(x)}{W_i(x) - L_i(x)} + \frac{L'_i(x)}{W_i(x) - L_i(x)} \right\},$$

–

$$H_i^*(x) = 1 - e^{-\int_{\hat{x}}^x h_i(y) dy} \quad \forall x \in [\hat{x}, \tilde{x}],$$

– et

$$\mathcal{H}_i(x) := \frac{\prod_{k=1}^n [1 - H_k^*(x)]^{\frac{1}{n-1}}}{1 - H_i}.$$

– L'unique équilibre de Nash est donné par : $\forall i$,

$$P_i^*(x) = \begin{cases} 0 & \forall x < \hat{x} \\ 1 - \mathcal{H}_i(x) & \forall x \in [\hat{x}, \tilde{x}) \\ 1 & \forall x \geq \tilde{x} \end{cases}.$$

Preuve Les hypothèses faites plus haut impliquent que tous les joueurs partagent un *spectre*, ou support de stratégies mixtes, commun, $[\hat{x}, \tilde{x}]$. Soient P_i , H_i et P_ϵ les distributions cumulées de x_i , $\min x_{-i}$ et ϵ , respectivement. Les fonctions de paiement sont donc données par : $\forall i$,

$$G_i(x, H_i, P_\epsilon) = \int_{y \in [\hat{x}, \tilde{x}]} \int_{z \in [\hat{x}, \infty)} U_i(x, y, z) dP_\epsilon(z) dH_i(y),$$

$$\begin{aligned} G_i(x, H_i, P_\epsilon) &= \int_{y \in [\hat{x}, x)} \left[\int_{z \in [\hat{x}, y)} E_i(z) dP_\epsilon(z) + \int_{z \in [y, \infty)} W_i(y) dP_\epsilon(z) \right] dH_i(y) + \\ &\quad \int_{y \in [x, \tilde{x}]} \left[\int_{z \in [\hat{x}, x)} E_i(z) dP_\epsilon(z) + \int_{z \in [x, \infty)} L_i(x) dP_\epsilon(z) \right] dH_i(y). \end{aligned}$$

Puisque la stratégie de Nash est égalisante sur le spectre de chaque adversaire, dans tout ensemble ouvert Ω de $[\hat{x}, \tilde{x}]$, on doit avoir

$$\frac{\partial}{\partial x} G_i(x, H_i^*, P_\epsilon) = 0 \quad \forall x \in \Omega.$$

Par dérivation de $G_i(x, H_i, P_\epsilon)$, nous obtenons

$$\begin{aligned} 0 &= [E_i(x) - L_i(x)][1 - H_i^*(x)]P'_\epsilon(x) + \\ &\quad [1 - P_\epsilon(x)] \{L'_i(x)[1 - H_i^*(x)] - [W_i(x) - L_i(x)]H_i^{*\prime}(x)\}. \end{aligned}$$

D'où

$$H_i^*(x) = 1 - e^{-\int_{\hat{x}}^x h_i(y) dy} \quad \forall x \in [\hat{x}, \tilde{x}],$$

avec

$$h_i(x) = - \left\{ \frac{P'_\epsilon(x)}{1 - P_\epsilon(x)} \frac{E_i(x) - L_i(x)}{W_i(x) - L_i(x)} + \frac{L'_i(x)}{W_i(x) - L_i(x)} \right\}.$$

En conséquence, les stratégies de Nash sont données par : $\forall i$,

$$1 - H_i^*(x) = \prod_{j \neq i} [1 - P_j^*(x)],$$

où les H_i^* sont connus.

Cela implique

$$\prod_i [1 - H_i^*(x)] = \prod_i [1 - P_i^*(x)]^{n-1}.$$

Par conséquent,

$$P_i^*(x) = 1 - \frac{\prod_{k=1}^n [1 - H_k^*(x)]^{\frac{1}{n-1}}}{1 - H_i} =: 1 - \mathcal{H}_i(x) \quad \forall x \in [\hat{x}, \check{x}].$$

D'où l'unique équilibre de Nash : $\forall i$,

$$P_i^*(x) = \begin{cases} 0 & \forall x < \hat{x} \\ 1 - \mathcal{H}_i(x) & \forall x \in [\hat{x}, \check{x}] \\ 1 & \forall x \geq \check{x} \end{cases}.$$

Un atome de probabilité prend obligatoirement place en $\check{x}$. En effet, l'équilibre de Nash requiert $G_i(x, H_i^*, P_\epsilon) = G_i^* \forall x \in [\hat{x}, \check{x}]$, où G_i^* est la valeur du jeu. Jusqu'à présent, nous avons implicitement admis que les H_i étaient continus sur $[\hat{x}, \check{x}]$. En effet, posons $\tilde{x} \in [\hat{x}, \check{x}]$ et supposons maintenant qu'il y ait un point de discontinuité d'amplitude j (pour "jump"). Comme le veut la convention, P_i est cadlag. Si $\tilde{x} < \check{x}$, on a $\lim_{x \downarrow \tilde{x}} G_i(x) - G_i(\tilde{x}) = j(1 - P_\epsilon(\tilde{x})(W_i(\tilde{x}) - L_i(\tilde{x})))^1$, par conséquent une pondération de Dirac est impossible en tout $\tilde{x} < \check{x}$. Ainsi, si un saut intervient dans H_i en $\tilde{x}$, on a $\lim_{x \uparrow \tilde{x}} G_i(x) - G_i(\tilde{x}) = j(1 - P_\epsilon(\tilde{x})(L_i(\tilde{x}) - D_i(\tilde{x}))) = 0$ par définition de $\check{x}$. D'où un saut possible en $\check{x}$. Pour finir, il est clair que, d'après les hypothèses faites sur les L_i , on a $\forall x \notin [\hat{x}, \check{x}], G_i(x, H_i^*, P_\epsilon) \leq G_i^*$, puisque $G_i^* = L_i(\hat{x})$.

D'où, pourvu que le jeu soit symétrique,

$$P^*(x) = \begin{cases} 0 & \forall x < \hat{x} \\ 1 - e^{-\frac{1}{n-1} \int_{\hat{x}}^x h(y) dy} & \forall x \in [\hat{x}, \check{x}] \\ 1 & \forall x \geq \check{x} \end{cases}.$$

Remarquons pour finir que, si $\forall x \in [\hat{x}, \check{x}]$, on a $P_\epsilon(x) = 0$, la solution ci-dessus coïncide avec la solution classique de Bishop, Cannings, Haigh et Maynard Smith [63, 19, 20].

1. si l'égalité (D pour draw) est prise en compte, dans le cas où tous les joueurs auraient un Dirac en $\check{x}$, $L_i(\check{x})$ serait simplement remplacée par une combinaison convexe de $L_i(\check{x})$ et $D_i(\check{x})$.

Annexe D

Sur la sélection optimale de ressources en temps limité

Dans le corps de la Section 2.6, nous laissons la liberté au cueilleur de s'en aller quand il le souhaite, sachant que le temps à un coût γ^* (disons en énergie manquée) à l'unité. Cette section constitue une digression sur le problème de la sélection des ressources en temps limité, tel qu'introduit par certains auteurs [112, 95], qui mentionnent une cueillette intertidale, ou qui s'effectue entre deux marées. Notre dynamique intra-agrégat est plus proche de celle de l'auteur de [112]¹, qui argumente qu'il existe une région de l'espace d'état où apparaissent des *préférences partielles*, c'est-à-dire que certains types de ressources peuvent être tantôt acceptés, tantôt rejetés, parfois indifféremment, c'est optimal (cf. Section 2.6.1). Éprouvons cette affirmation.

Bien que la question ici posée soit autre, la dynamique intra-agrégat est inchangée. Puisque nous considérerons que l'environnement offre deux types de ressources, nous utiliserons les notations de la Section 2.6.2. Ainsi nous admettrons que la ressource 1 est plus profitable que la ressource 2, soit $e_1/h_1 \geq e_2/h_2$.

Nous affirmons le résultat suivant, illustré en figure D.1 :

Théorème D.1 *Dans le problème à temps d'arrêt contraint énoncé par les équations (D.1) et (D.2) qui apparaissent ci-après, la politique optimale s'exprime comme suit. Soit $\hat{x}_1 = e_2\alpha/\zeta$.*

- *Toute stratégie qui mène à $x_1(T) = \hat{x}_1$, pourvu que cela soit faisable. Si tel est le cas, il existe une infinité de trajectoires optimales, qui conduisent toutes au point $(\hat{x}_1, \hat{x}_2)$, où $\hat{x}_2$ est donné par l'équation (D.3).*
- *Si non, il s'agit, tout au long de la trajectoire, de prendre $u = 0$, respectivement $u = 1$, si cela correspond à $x_1(T) > e_2\alpha/\zeta$, respectivement $x_1(T) < e_2\alpha/\zeta$.*

Preuve :

Comme nous l'avions annoncé en Section 1.2.2, nous ferons de l'horizon temporel $t = T$

1. La dynamique de [95] est, elle, vraiment stochastique, car elle permet la réalisation d'"une série noire" qui amènerait le cueilleur à "devenir d'autant plus sélectif que le temps de cueillette restant s'écoule".

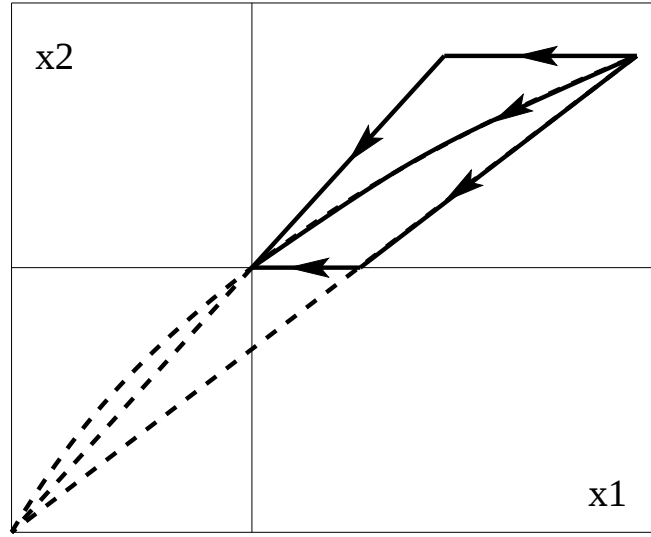


FIG. D.1 – Trois des trajectoires optimales dans le plan (x_1, x_2) : “cueillir la ressource de moindre qualité avec une propension constante”, “commuter d’un régime sélectif à un régime opportuniste” et vice versa. L’intersection des lignes verticales et horizontales représente le point $(\hat{x}_1, \hat{x}_2)$.

une variété terminale de l’espace d’état *via* une augmentation de l’état par le *temps*. Nous considérons la dynamique $f(x, u)$ la suivante :

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1, & x_1(0) = x_1^0 \\ \dot{x}_2 = -ux_2, & x_2(0) = x_2^0 = 1 - x_1^0 \\ \dot{t} = D(u), & t(0) = 0 \end{cases} \quad (D.1)$$

Notre critère est :

$$\mathcal{J}(x_1^0, T) = \mathcal{K}(x(T)) \quad \text{avec} \quad \mathcal{K}(x) := e_1(x_1^0 - x_1) + e_2(x_2^0 - x_2) \quad (D.2)$$

et où T est un temps d’arrêt fixé, un paramètre.

Soit S le s final, c.à.d. tel que $t(S) = T$. Soit λ le vecteur adjoint. Vient le hamiltonien :

$$\mathcal{H}(\lambda, x, u) = \langle \lambda, f(x, u) \rangle = -\lambda_1 x_1 - \lambda_2 u x_2 + \lambda_3 D(u).$$

Selon le principe du maximum de Pontryagin, si une politique $u^*(\cdot)$ qui génère une trajectoire $x^*(\cdot)$ est optimale, alors il existe une trajectoire adjointe continue $\lambda(\cdot)$ telle que

$$\begin{cases} \dot{\lambda} = -\nabla_x \mathcal{H}(\lambda, u^*, x^*) \\ \lambda(s^*) = \nabla_x \mathcal{K}(x^*) + v \\ \mathcal{H}(\lambda(s^*), x(s^*), u(s^*)) = 0 \\ \left| \begin{array}{l} \forall s \in [0, s^*] \text{ où } u^*(\cdot) \text{ est continue,} \\ \mathcal{H}(\lambda(s), x^*(s), u^*(s)) = \max_{u \in [0, 1]} \mathcal{H}(\lambda(s), x^*(s), u) \end{array} \right. \end{cases},$$

où $\mathbf{v}$ est un vecteur normal à la variété terminale. Puisque cette dernière est le plan $t = T$, la seule compante non nulle de $\mathbf{v}$ est celle en t , disons ν . On a

$$\begin{cases} \dot{\lambda}_1 = -\partial\mathcal{H}/\partial x_1 = \lambda_1 - \lambda_3 h_1, & \lambda_1(S) = \partial\mathcal{K}/\partial x_1 = -e_1 \\ \dot{\lambda}_2 = -\partial\mathcal{H}/\partial x_2 = u(\lambda_2 - \lambda_3 h_2), & \lambda_2(S) = \partial\mathcal{K}/\partial x_2 = -e_2 \\ \dot{\lambda}_3 = -\partial\mathcal{H}/\partial t = 0, & \lambda_3(S) = \partial\mathcal{K}/\partial t + \nu = \nu \end{cases}.$$

La dernière des conditions ci-dessus se traduit en la fonction de commutation suivante :

$$\sigma = \partial\mathcal{H}/\partial u = x_2(\lambda_3 h_2 - \lambda_2).$$

Puisque S est libre, la valeur finale du hamiltonien est nulle, et il vient

$$\forall s, \lambda_3(s) = \nu = -\frac{e_1 x_1(S) + u e_2 x_2(S)}{\alpha + h_1 x_1(S) + h_2 x_2(S)}.$$

Ainsi,

$$\sigma(S) = x_2(S) \left(\frac{e_2 \alpha + x_1(S)(e_2 h_1 - e_1 h_2)}{\alpha + h_1 x_1(S) + h_2 x_2(S)} \right).$$

Aussi, on voit aisément que $\forall s, \dot{\sigma} = 0$. D'où : soit $\hat{x}_1 = e_2 \alpha / \zeta$,

$$\begin{cases} \text{si } x_1(S) > \hat{x}_1 \text{ alors } \forall s, \sigma < 0 \Rightarrow u^* = 0 \\ \text{si } x_1(S) = \hat{x}_1 \text{ alors } \forall s, \sigma = 0 \Rightarrow u^* \in [0,1] \\ \text{si } x_1(S) < \hat{x}_1 \text{ alors } \forall s, \sigma > 0 \Rightarrow u^* = 1 \end{cases}.$$

À l'aide des quatres schémas de la figure D.2, évoquons à présent la géométrie possible des champs de trajectoires. Si être opportuniste laisse une proportion de ressource 1 moindre que $\hat{x}_1$ (premier quadrant), c'est optimal. À l'inverse, si être sélectif laisse une proportion de ressource de meilleure qualité plus grande que $\hat{x}_1$ (deuxième quadrant), c'est optimal. Sinon, (troisième quadrant), la politique optimale est telle que la proportion de ressource 1 soit égale à $\hat{x}_1$ au temps final. Car il est clair qu'être opportuniste n'affecte pas autant la ressource de meilleure qualité qu'être sélectif au cours d'un même laps de temps, le quatrième quadrant représente un scénario impossible.

Cependant, le principe du maximum de Pontryagin ne fournit que des conditions nécessaires ; cela ne prouve pas que *toute* politique qui conduit à $x_1(S) = \hat{x}_1$ soit optimale.

Néanmoins, on voit aisément que

$$\forall u, s, t(s) = \alpha s + [x_1^0 - x_1(s)]h_1 + [x_2^0 - x_2(s)]h_2,$$

et que $S = \ln(x_1^0/\hat{x}_1)$. Par conséquent, il existe un unique $x_2(S)$ tel que $x_1(S) = \hat{x}_1$. Plus précisément, $x_2(S) =: \hat{x}_2$ est tel que

$$T = \alpha \ln(x_1^0/\hat{x}_1) + [x_1^0 - \hat{x}_1]h_1 + [x_2^0 - \hat{x}_2]h_2. \quad (\text{D.3})$$

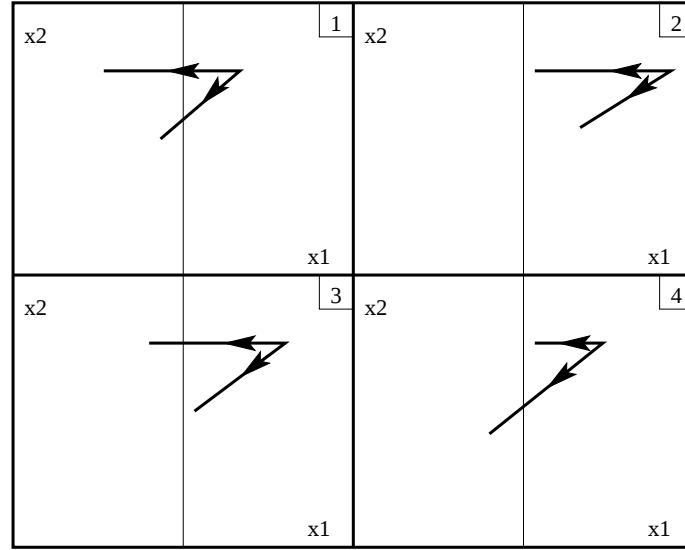


FIG. D.2 – Chaque cadran représente un plan (x_1, x_2) , chaque ligne verticale la variété $x_1 = \hat{x}_1$. L'horizon temporel est le même pour toutes les trajectoires représentées : 'être sélectif' et 'être opportuniste'.

Cependant, cela n'implique pas que la trajectoire optimale soit unique puisque le temps nécessaire pour aller d'un point (x_1, x_2) à un autre ne dépend point du chemin suivi. Par conséquent, toute stratégie qui mène à $x_1(S) = \hat{x}_1$ est optimale. La figure D.1 représente quelques unes des trajectoires optimales possibles.

□

Aussi, la figure D.3 représente les différentes régions de l'espace des paramètres (x_1^0, T) associées à chaque politique : être sélectif, opportuniste et faire usage de "préférences partielles". Plus précisément, la variété qui sépare la région 'selective' de celle dénommée 'partial preferences' est donnée par l'application :

$$x_1^0 \mapsto \alpha \ln(x_1^0/\hat{x}_1) + [x_1^0 - \hat{x}_1]h_1,$$

car $x_2^0 = \hat{x}_2$ sur cette frontière. L'autre est donnée par

$$x_1^0 \mapsto \alpha \ln(x_1^0/\hat{x}_1) + (x_1^0 - \hat{x}_1)[h_1 + h_2 x_2^0/x_1^0],$$

car sur cette variété, $x_1^0/x_2^0 = \hat{x}_1/\hat{x}_2$.

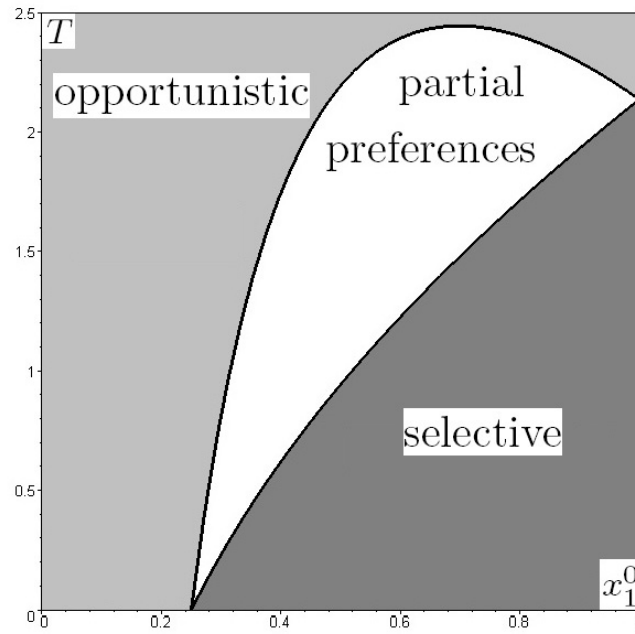


FIG. D.3 – Les différentes régions de l'espace des paramètres (x_1^0, T) . Nous avons pris $\alpha = 1$, $e_1 = 1$, $e_2 = 1$, $h_1 = 1$ et $h_2 = 5$. Rappelons que x_1^0 est la proportion initiale que représentent les ressources les plus profitables parmi celles qui le sont moins, au sein de l'agrégat. T est l'horizon temporel du jeu.

Bibliographie

- [1] S.H. Alonzo. State-dependent habitat selection games between predators and prey: the importance of behavioural interactions and expected lifetime reproductive success. *Evolutionary Ecology Research*, 4:759–778, 2002.
- [2] S.H. Alonzo, P.V. Switzer, and M. Mangel. Ecological games in space and time: The distribution and abundance of antarctic krill and penguins. *Ecology*, 84:1598–1607, 2003.
- [3] S.H. Alonzo and R.R. Warner. Dynamic games and field experiments examining intra and intersexual conflict: Explaining counterintuitive mating behavior in a mediterranean wrasse, *Symphodus ocellatus*. *Behavioural Ecology*, 11:56–70, 2000.
- [4] P.L. Antonelli and J.M. Skowronski. Differential offensive-defensive games between plants and herbivores. *Mathematical Medicine and Biology*, 3:319–340, 1986.
- [5] T. Başar and G.J. Olsder. *Dynamic Noncooperative Game Theory*. SIAM Series in Classics in Applied Mathematics, Philadelphia, 1999.
- [6] M. Bardi and I. Capuzzo-Dolcetta. *Optimal control and viscosity solutions of Hamilton-Jacobi-Bellman equations*. Systems and Control: Foundations and Applications. Birkhäuser, 1997.
- [7] Z. Barta and L.-A. Giraldeau. Daily patterns of optimal producer and scrounger use under predation hazard: A state-dependent dynamic game analysis. *The American Naturalist*, 155:570–582, 2000.
- [8] P.A. Bednekoff. Mutualism among safe, selfish sentinels: A dynamic game. *The American Naturalist*, 150:373–392, 1997.
- [9] S. Benhamou. L’optimisation du comportement dans un environnement stochastique. *Revue d’Écologie*, 48:175–198, 1993.
- [10] P. Bernhard. *Commande optimale, décentralisation et jeux dynamiques*. Dunod, 1976.
- [11] P. Bernhard. Singular surfaces in differential games, an introduction. In P. Hagedorn, H.W. Knobloch, and G.J. Olsder, editors, *Lecture notes in information and control sciences*, volume 3. Springer Verlag, Berlin, 1977.
- [12] P. Bernhard. *Contribution à l’étude des jeux différentiels à deux joueurs, somme nulle et information parfaite*. Thèse d’État, Université Paris VI, 1979.
- [13] P. Bernhard, F. Hamelin, and É. Wajnberg. Competition in optimal foraging. In *Proceedings of the Eleventh International Symposium on Dynamic Games and Applications of the ISDG*, Ventana Canyon, Arizona, USA, 2004.

- [14] P. Bernhard and A. Rapaport. On a theorem of danskin with an application to a theorem of von neumann-sion. *Nonlinear Analysis, Theory Methods and Applications*, 24:1163–1181, 1995.
- [15] P. Bernhard and A.J. Shaiju. Evolutionarily stable strategies and dynamics. tutorial, example, and open problems. In *Proceedings of the Fifth International ISDG Workshop*, Segovia, Spain, 2005.
- [16] C. Bernstein. Host-parasitoid models: the story of a successful failure. In M.E. Hochberg and A.R. Ives, editors, *Parasitoid Population Biology*, pages 41–57. Princeton University Press, 2000.
- [17] C. Bernstein, P. Auger, and J.C. Poggiale. Predator migration decisions, the ideal free distribution and predator-prey dynamics. *The American Naturalist*, 153:267–281, 1999.
- [18] C. Bernstein, A. Kacelnik, and Krebs J.R. Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment ii: the influence of travel costs and structure of the environment. *Journal of Animal Ecology*, 60:205–225, 1991.
- [19] D.T. Bishop and C. Cannings. A generalized war of attrition. *Journal of Theoretical Biology*, 70:85–124, 1978.
- [20] D.T. Bishop, C. Cannings, and J. Maynard Smith. The war of attrition with random rewards. *Journal of Theoretical Biology*, 74:377–388, 1978.
- [21] F. Bonnans and P. Rouchon. Analyse et commande de systèmes dynamiques. Notes de cours, École Polytechnique, 2003.
- [22] M.H. Breitner. The genesis of differential games in light of isaacs’ contributions. *Journal of Optimization Theory and Applications*, 124:523–559, 2005.
- [23] J.S. Brown. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22:37–47, 1988.
- [24] J.S. Brown and W.A. Mitchell. Diet selection on depletable resources. *Oikos*, 54:33–43, 1989.
- [25] M. Bulmer. *Theoretical Evolutionary Ecology*. Sinauer Associates Inc, 1994.
- [26] C. Carathéodory. *Calculus of variations and partial differential equations of the first order*. Holden-Day, 1965.
- [27] J.H. Case. Toward a theory of many player differential games. *SIAM Journal on Control*, 7:179–197, 1969.
- [28] E.L. Charnov. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *The American Naturalist*, 110:141–151, 1976.
- [29] E.L. Charnov. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9:129–136, 1976.
- [30] E.L. Charnov and D.W. Stephens. On the evolution of host selection in solitary parasitoids. *The American Naturalist*, 132:707–722, 1988.
- [31] C.W. Clark and M. Mangel. The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology*, 30:45–75, 1986.

- [32] C.W. Clark and M. Mangel. *Dynamic state variable models in Ecology, methods and applications*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, New York, USA, 2000.
- [33] T.H. Clutton-Brock. *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, 1991.
- [34] R.M. Corless, G.H. Gonnet, D.E.G. Hare, D.J. Jeffrey, and D.E. Knuth. On the lambert w function. *Advances in Computational Mathematics*, 5:329–359, 1996.
- [35] M.G. Crandall and P.-L. Lions. Viscosity solutions of hamilton jacobi equations. *Bulletin of the American Mathematical Society*, 27:1–42, 1983.
- [36] R. Cressman. Stability of the replicator equation with continuous strategy space. *Mathematical Social Sciences*, 50:127–147, 2005.
- [37] R. Cressman and J. Hofbauer. Measure dynamics on a one-dimensional trait space: theoretical foundations for adaptive dynamics. *Theoretical Population Biology*, 67:47–59, 2005.
- [38] R. Cressman and V. Křivan. Migration dynamics for the ideal free distribution. *The American Naturalist*, 168:384–397, 2006.
- [39] R. Cressman, V. Křivan, and J. Garay. Ideal free distributions, evolutionary games and population dynamics in multiple species environments. *The American Naturalist*, 164:473–489, 2004.
- [40] P.H. Crowley, S.E. Travers, M.C. Linton, S.L. Cohn, A. Sih, and R. Craig Sargent. Mate density, predation risk, and the seasonal sequence of mate choices: A dynamic game. *The American Naturalist*, 137:567–596, 1991.
- [41] C. Darwin. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London, 1874.
- [42] T. Day. *Dynamic Evolutionary Games Between Relatives*. PhD thesis, Queen’s University, Kingston, Ontario, Canada., 1998.
- [43] T. Day and P.D. Taylor. Hamilton’s rule meets the hamiltonian - kin selection on dynamic characters. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 264:639–644, 1997.
- [44] T. Day and P.D. Taylor. A generalization of pontryagin’s maximum principle for dynamic evolutionary games among relatives. *Theoretical Population Biology*, 57:339–356, 2000.
- [45] I. Djemai, R. Mayhöfer, and J. Casas. Geometrical games in a host-parasitoid system. *The American Naturalist*, 156:257–265, 2000.
- [46] T. Dobzhansky. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *The American Biology Teacher*, 35:125–129, 1973.
- [47] M. Doebeli and C. Hauert. Models of cooperation based on the prisoner’s dilemma and the snowdrift game. *Ecology Letters*, 8:748–766, 2005.
- [48] F. Dubois and L.-A. Giraldeau. The forager’s dilemma: food sharing and food defense as risk-sensitive foraging options. *The American Naturalist*, 162:768–779, 2003.
- [49] I. Ekeland. *Le meilleur des mondes possibles*. Le Seuil, 2000.

- [50] J.R. Elliott, N.J. Kalton, and L. Markus. Saddle points for linear differential games. *SIAM Journal on Control*, 11:100–112, 1973.
- [51] J.M. Emlen. The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*, 100:611–617, 1966.
- [52] C.-O. Ewald, J.M. McNamara, and A.I. Houston. Parental care as a differential game : a dynamic extension of the houston-davis game. *Applied Mathematics and Computation*, 2007. à paraître.
- [53] S.D. Falster and M. Westoby. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution*, 18:337–343, 2003.
- [54] R.A. Fisher. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, 1930.
- [55] S. Gandon, A. Rivero, and J. Varaldi. Superparasitism evolution: adaptation or manipulation? *The American Naturalist*, 167:1–22, 2006.
- [56] L.-A. Giraldeau and G. Beauchamp. Food exploitation: searching for the optimal joining policy. *Trends in Ecology and Evolution*, 14:102–106, 1999.
- [57] O. Glaizot and R. Arditi. Optimal inspection time in foraging strategies: a model for superparasitism in insect parasitoids. *Netherlands Journal of Zoology*, 48:121–144, 1998.
- [58] H.C.J. Godfray. *Parasitoids Behavioural and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 1994.
- [59] M. Goubault, Y. Outreman, D. Poinso, and Cortesero A.M. Patch exploitation strategies of parasitic wasps under intraspecific competition. *Behavioral Ecology*, 16:693–701, 2005.
- [60] P.H. Gouyon, J.P. Henry., and J. Arnould. *Les avatars du gène : théorie néodarwinienne de l'évolution*. Belin, Paris., 1997.
- [61] P. Haccou and O. Glaizot. The ess in an asymmetric generalised war of attrition with mistakes in role perception. *Journal of Theoretical Biology*, 214:329–349, 2002.
- [62] P. Haccou, O. Glaizot, and C. Cannings. Patch leaving strategies and superparasitism: an asymmetric generalized war of attrition. *Journal of Theoretical Biology*, 225:77–89, 2003.
- [63] J. Haigh and C. Cannings. The n-person war of attrition. *Acta Applicandae Mathematicae*, 14:59–74, 1989.
- [64] F. Hamelin and P. Bernhard. Uncoupling isaacs equations in two player nonzero-sum differential games. parental conflict over care as an example. *Submitted to Automatica*, 2007.
- [65] F. Hamelin, P. Bernhard, P. Nain, and É. Wajnberg. Foraging under competition: evolutionarily stable patch-leaving strategies with random arrival times. 1. scramble competition. In S. Jørgensen, M. Quincampoix, and T.L. Vincent, editors, *Advances in dynamic game theory*, volume 9 of *Annals of the ISDG*, pages 327–348. Birkhäuser, 2007.

- [66] F. Hamelin, P. Bernhard, A.J. Shaiju, and É. Wajnberg. Diet selection as a differential foraging game. *SIAM Journal on Control and Optimization*, 2007. in press.
- [67] F. Hamelin, P. Bernhard, A.J. Shaiju, and É. Wajnberg. Foraging under competition: evolutionarily stable patch-leaving strategies with random arrival times. 2. interference competition. In S. Jørgensen, M. Quincampoix, and T.L. Vincent, editors, *Advances in dynamic game theory*, volume 9 of *Annals of the ISDG*, pages 349–365. Birkhäuser, 2007.
- [68] F. Hamelin, P. Bernhard, and É. Wajnberg. Superparasitism as a differential game. *Submitted to Theoretical Population Biology*, 2007. in revision.
- [69] W. D. Hamilton. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7:1–52, 1964.
- [70] R. Heller. On optimal diet in a patchy environment. *Theoretical Population Biology*, 17:201–214, 1980.
- [71] H. Hirvonen and E. Ranta. Within-bout dynamics of diet choice. *Behavioral Ecology*, 7:494–500, 1996.
- [72] V. Hochman and B.P. Kotler. Effects of food quality, diet preference and water on patch use by nubian ibex. *Oikos*, 112:547–554, 2006.
- [73] J. Hofbauer and K. Sigmund. *Evolutionary games and Population Dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1998.
- [74] C.S. Holling. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91:385–398, 1959.
- [75] R.D. Holt and B.P. Kotler. Short-term apparent competition. *The American Naturalist*, 130:412–430, 1987.
- [76] A.I. Houston, C.W. Clark, J.M. McNamara, and M. Mangel. Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. *Nature*, 332:29–34, 1988.
- [77] A.I. Houston and J.M. McNamara. Singing to attract a mate: a stochastic dynamic game. *Journal of Theoretical Biology*, 129:57–68, 1987.
- [78] A.I. Houston and J.M. McNamara. Fighting for food: a dynamic version of the hawk-dove game. *Evolutionary Ecology*, 2:51–54, 1988.
- [79] A.I. Houston and J.M. McNamara. *Models of adaptive behavior: an approach based on state*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1999.
- [80] A.I. Houston, T. Székely, and J.M. McNamara. Conflict between parents over care. *Trends in Ecology and Evolution*, 20:33–38, 2005.
- [81] S.F. Hubbard, G. Marris, A. Reynolds, and G.W. Rowe. Adaptive patterns in the avoidance of superparasitism by solitary parasitic wasps. *Journal of Animal Ecology*, 56:387–401, 1987.
- [82] R. Isaacs. *Differential games*. John Wiley, 1965.
- [83] Y. Iwasa and F.J. Odendaal. A theory on the temporal pattern of operational sex ratio: The active-inactive model. *Ecology*, 65:886–893, 1984.

- [84] Y. Iwasa, Y. Suzuki, and H. Matsuda. Theory of oviposition strategy of parasitoids. i. effect of mortality and limited egg number. *Theoretical Population Biology*, 26:205–227, 1984.
- [85] R. Johnstone. The evolution of animal signals. In J. Krebs and N. Davies, editors, *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, pages 155–178. Blackwell, 1997.
- [86] A. Kacelnik, J.R. Krebs, and C. Bernstein. The ideal free distribution and predator-prey populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 7:50–55, 1992.
- [87] V. Kaitala, K. Lindstroem, and E. Ranta. Foraging, vigilance and risk of predation in birds: a dynamic game study of ess. *Journal of Theoretical Biology*, 138:329–345, 1989.
- [88] H. Kokko, M.D. Jennions, and R. Brooks. Unifying and testing models of sexual selection. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 37:43–66, 2006.
- [89] N.N. Krasovskii and A.I. Subbotin. *Game-theoretical control problems*. Springer Series in Soviet Mathematics, Springer-Verlag, New York, 1988.
- [90] J.R. Krebs and N.B. Davies. *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford, UK, 1997.
- [91] H.W. Kuhn. *Contribution to the theory of games*, volume 24 of *Annals in Mathematics Studies*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 1950.
- [92] A. Lizé, D. Carval, A.M. Cortesero, S. Fournet, and D. Poinso. Kin discrimination and altruism in the larvae of a solitary insect. *Proceedings of the Royal Society - B*, 273:2381–2386, 2006.
- [93] J.R. Lucas and R.D. Howard. On alternative reproductive tactics in anurans: Dynamic games with density and frequency dependence. *The American Naturalist*, 146:365–397, 1995.
- [94] J.R. Lucas, R.D. Howard, and J.G. Palmer. Callers and satellites: Chorus behaviour in anurans as a stochastic dynamic game. *Animal Behaviour*, 51:501–518, 1996.
- [95] J.R. Lucas and P. Schmid-Hempel. Diet choice in patches: time-constraint and state-space solutions. *Journal of Theoretical Biology*, 131:307–332, 1988.
- [96] R.H. MacArthur and E.R. Pianka. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100:603–609, 1966.
- [97] A. Mäkelä. Differential games in evolutionary theory: height growth strategies of trees. *Theoretical Population Biology*, 27:239–267, 1985.
- [98] M. Mangel. Evolution of host selection in parasitoids: does the state of the parasitoid matter? *The American Naturalist*, 133:688–705, 1989.
- [99] M. Mangel. A dynamic habitat selection game. *Mathematical Biosciences*, 100:241–248, 1990.
- [100] M. Mangel. Descriptions of superparasitism by optimal foraging theory, evolutionary stable strategies and quantitative genetics. *Evolutionary Ecology*, 6:152–169, 1992.
- [101] G.C. Marris, S.F. Hubbard, and C. Scrimgeour. The perception of genetic similarity by the solitary parthenogenetic parasitoid *Venturia canescens*, and its effects on the

- occurrence of superparasitism. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 58:165–174, 1996.
- [102] J. Maynard Smith. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1982.
- [103] J. Maynard Smith and G.R. Price. The logic of animal conflict. *Nature*, 246:15–18, 1973.
- [104] S.J. McCauley, S.S. Bouchard, B.J. Farina, K. Isvaran, S. Quader, D.W. Wood, and C.M. St. Mary. Energetic dynamics and anuran breeding phenology: insights from a dynamic game. *Behavioral Ecology*, 11:429–436, 2000.
- [105] J.M. McNamara and A.I. Houston. Partial preferences and foraging. *Animal Behaviour*, 35:1084–1099, 1987.
- [106] J.M. McNamara, A.I. Houston, and E.J. Collins. Optimality models in behavioural biology. *SIAM Review*, 43:413–466, 2001.
- [107] J.M. McNamara, A.I. Houston, and J.N. Webb. Combining prey choice and patch use - what does rate-maximising predict? *Journal of Theoretical Biology*, 164:219–238, 1993.
- [108] V.N. Mikheev and J. Wanzenböck. Satiation-dependent, intra-cohort variations in prey size selection of young roach (*Rutilus rutilus*). *Oecologia*, 121:499–505, 1999.
- [109] M. Milinski. Optimal foraging: the influence of intraspecific competition on diet selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11:109–115, 1982.
- [110] E.J. Milner-Gulland. A dynamic game model for the decision to join an aggregation. *Ecological Modelling*, 145:85–99, 2001.
- [111] M. Mirmirani and G. Oster. Competition, kin selection, and evolutionary stable strategies. *Theoretical Population Biology*, 13:304–339, 1978.
- [112] W.A. Mitchell. An optimal control theory of diet selection: the effects of resource depletion and exploitative competition. *Oikos*, 58:16–24, 1990.
- [113] J. Nash. *Non-cooperative Games*. PhD thesis, Princeton University, 1950.
- [114] E.G. Noonburg, L.A. Newman, M.A. Lewis, R. Crabtree, and A. Potapov. Sequential decision-making in a variable environment: Modeling elk movement in yellowstone national park as a dynamic game. *Theoretical Population Biology*, 71:182–195, 2007.
- [115] G.A. Parker and R.A. Stuart. Animal behaviour as a strategy optimizer: evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *The American Naturalist*, 110:1055–1076, 1976.
- [116] L.M. Peijnenburg and F. Galis. Aspects of prey preference in *Haplochromis piceatus*. *Annales du Musée Royal d’Afrique Centrale, Sciences Zoologiques*, 257:85–88, 1989.
- [117] H.J. Pesch and R. Bulirsch. The maximum principle, bellman’s equation and carathéodory’s work. *Journal of Optimization Theory and Applications*, 17:203–229, 1992.
- [118] M. Plantegenest, Y. Outreman, M. Goubault, and É. Wajnberg. Parasitoids flip a coin before deciding to superparasitize. *Journal of Animal Ecology*, 73:802–806, 2004.
- [119] C.M.S. Plowright and F. Landry. A direct effect of competition on food choice by pigeons. *Behavioural Processes*, 50:59–64, 2000.

- [120] C.M.S. Plowright and D. Redmond. The effect of competition on choice by pigeons: foraging rate, resource availability and learning. *Behavioural Processes*, 38:277–285, 1996.
- [121] L.S. Pontryagin, V.G. Boltayanskii, R.V. Gamkrelidze, and E.F. Mishchenko. *The mathematical theory of optimal processes*. John Wiley, 1962. translated from Russian.
- [122] S.A. Rands, G. Colishaw, R.A. Pettifort, J.M. Rowcliffe, and R.A. Johnstone. Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature*, 423:432–434, 2003.
- [123] K.T. Reynolds and I.C.W. Hardy. Superparasitism: a non-adaptive strategy? *Trends in Ecology and Evolution*, 19:347–348, 2004.
- [124] B.D. Roitberg and M. Mangel. On the evolutionary ecology of marking pheromones. *Evolutionary Ecology*, 2:289–315, 1988.
- [125] B.D. Roitberg, M. Mangel, R.G. Lalonde, C.A. Roitberg, J.J.M. van Alphen, and L. Vet. Seasonal dynamic shifts in patch exploitation by parasitic wasps. *Behavioural Ecology*, 3:156–165, 1992.
- [126] B.D. Roitberg, J. Sircom, C.A. Roitberg, J.J.M. van Alphen, and M. Mangel. Life expectancy and reproduction. *Nature*, 364:108, 1993.
- [127] L. Samuelson. *Evolutionary games and equilibrium selection*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts, USA, 1997.
- [128] A. Sasaki and Y. Iwasa. Optimal growth schedule of pathogens within a host: switching between lytic and latent cycles. *Theoretical Population Biology*, 39:221–239, 1991.
- [129] A.J. Shaiju and P. Bernhard. Evolutionarily stable strategies: Two nontrivial examples and a theorem. In *Proceedings of the 12th International Symposium on Dynamic Games and Applications*, Sophia Antipolis, France, 2006.
- [130] A. Sih. Effects of ecological interactions on foraging diets: Competition, predation risk, parasitism and prey behaviour. In R.N. Hughes, editor, *Diet Selection: an Interdisciplinary Approach to Foraging Behaviour*, pages 182–211. Blackwell Scientific, Oxford, 1993.
- [131] A. Sih and B. Christensen. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour*, 61:379–390, 2001.
- [132] É. Sirot and V. Křivan. Adaptive superparasitism and host-parasitoid dynamics. *Bulletin of Mathematical Biology*, 59:23–41, 1997.
- [133] É. Sirot, H. Ploye, and C. Bernstein. State dependent superparasitism in a solitary parasitoid: egg load and survival. *Behavioural Ecology*, 8:226–232, 1997.
- [134] M. Sjerps and P. Haccou. Information determines the optimal clutch sizes of competing insects: Stackelberg versus nash equilibrium. *Journal of Theoretical Biology*, 163:473–483, 1993.
- [135] M. Sjerps and P. Haccou. Effects of competition on optimal patch leaving: a war of attrition. *Theoretical Population Biology*, 3:300–318, 1994.

- [136] M. Sjerps and P. Haccou. A war of attrition between larvae on the same host plant: stay and starve or leave and be eaten? *Evolutionary Ecology*, 8:269–287, 1994.
- [137] D.C. Speirs, T.N. Sherratt, and S.F. Hubbard. Parasitoids diets: does superparasitism pay? *Trends in Ecology and Evolution*, 6:22–25, 1991.
- [138] M.R. Spiegel. *Shaum's outline of theory and problems of Laplace transforms*. Shaum's Outline Series, McGraw-Hill Book Company, New York, USA, 1965.
- [139] D.W. Stephens and J.R. Krebs. *Foraging theory*. Monographs in Behaviour and Ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 1986.
- [140] H.J. Sussmann and J.C. Willems. 300 years of optimal control: from the brachystochrone to the maximum principle. *IEEE Control Systems Magazine*, 17:32–44, 1997.
- [141] W.J. Sutherland. *From individual behavior to Population Ecology*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, New York, USA, 1996.
- [142] P.D. Taylor and L.B. Jonker. Evolutionarily stable strategies and game dynamics. *Mathematical Biosciences*, 40:145–156, 1978.
- [143] J.J.M. van Alphen and M.E. Visser. Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 35:59–79, 1990.
- [144] M. van Baalen. The evolution of parasitoid egg load. In M.E. Hochberg and A.R. Ives, editors, *Parasitoid Population Biology*, pages 103–120. Princeton University Press, 2000.
- [145] M. van Baalen, V. Křivan, P.C.J. van Rijn, and M. Sabelis. Alternative food, switching predators, and the persistence of predator-prey systems. *The American Naturalist*, 157:512–524, 2001.
- [146] J. van Baaren and G. Boivin. Genotypic and kin discrimination in a solitary hymenopterous parasitoid: Implications for speciation. *Evolutionary Ecology*, 12:523–534, 1998.
- [147] N. van der Hoeven and L. Hemerik. Superparasitism as an ess: to reject or not to reject, that is the question. *Journal of Theoretical Biology*, 146:467–482, 1990.
- [148] J. van der Meer and B.J. Ens. Models of interference and their consequences for the spatial distribution of ideal and free predators. *Journal of Animal Ecology*, 66:846–858, 1997.
- [149] J. Varaldi, P. Fouillet, M. Ravallec, M. Lopez-Ferber, M. Boulétreau, and F. Fleury. Infectious behavior in a parasitoid. *Science*, 302:1930, 2003.
- [150] T.L. Vincent. Environmental adaptation by annual plants. In P. Hagedorn, H.W. Knobloch, and G.J. Olsder, editors, *Differential games and applications*, volume 3. Springer Verlag, Berlin, 1977.
- [151] T.L. Vincent. Evolutionary games. *Journal of Optimization Theory and Applications*, 46:605–312, 1985.
- [152] T.L. Vincent and M.E. Fisher. Evolutionary stable strategies in differential and differences equations models. *Evolutionary Ecology*, 2:321–337, 1988.
- [153] M.E. Visser. Prey selection by predators depleting a patch: an ess model. *Netherlands Journal of Zoology*, 41:63–79, 1991.

- [154] M.E. Visser. *Foraging decisions under patch depletion. An ESS approach to superparasitism in solitary parasitoids*. PhD thesis, Universiteit Leiden, Netherlands, 1992.
- [155] M.E. Visser, H.T. Jones, and G. , Driessen. Interference among insect parasitoids: a multi-patch experiment. *Journal of Animal Ecology*, 68:108–120, 1999.
- [156] M.E. Visser, J.J.M. van Alphen, and L. Hemerik. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: an ess model. *Journal of Animal Ecology*, 61:93–101, 1992.
- [157] J. von Neumann and O. Morgenstern. *The theory of games and economic behaviour*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 1944.
- [158] É. Wajnberg. Comment les insectes parasites gèrent-ils leur temps? *Antennae*, 9:5–10, 2002.
- [159] É. Wajnberg, P. Bernhard, F. Hamelin, and G. Boivin. Optimal patch-time allocation for time-limited foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60:1–10, 2006.
- [160] É. Wajnberg, C. Bernstein, and J.J.M. van Alphen, editors. *Behavioural Ecology of Insect Parasitoids - From theoretical approaches to field applications*. Blackwell, 2007.
- [161] É. Wajnberg, C. Curty, and S. Colazza. Genetic variation in the mechanisms of direct mutual interference in a parasitic wasp: consequences in terms of patch-time allocation. *Journal of Animal Ecology*, 73:1179–1189, 2004.
- [162] É. Wajnberg and S.A. Hassan. *Biological Control with Egg Parasitoids*. CAB International, 1994.
- [163] J.Y. Wakano. Evolution of extraordinary female-biased sex ratios: The optimal schedule of sex ratio in local mate competition. *Journal of Theoretical Biology*, 237:193–202, 2005.
- [164] J.G. Wardrop. Some theoretical aspects of road traffic research. In *Proceedings, Institute of Civil Engineers*, London, 1952.
- [165] J. Warga. Functions of relaxed controls. *SIAM Journal on Control*, 5:628–641, 1967.
- [166] W.W. Weisser and A.I. Houston. Host discrimination in parasitic wasps: when is it advantageous? *Functional Ecology*, 7:27–29, 1993.
- [167] A. Zahavi. Mate selection - a selection for the handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53:205–214, 1975.

JEUX DYNAMIQUES EN ÉCOLOGIE DU COMPORTEMENT

Cette thèse puise sa motivation d'un jeu qui apparaît chez les insectes dits *parasitoïdes*, qui, dans le cadre d'une compétition sans merci pour la conquête d'hôtes via lesquels se reproduire, s'en prennent directement à la descendance de leurs semblables. Il s'agit de *superparasitisme*. Bien souvent, les hôtes se présentent sous forme d'agrégats épars dans l'environnement. Ainsi le cadre spatio-temporel de ce jeu est-il celui de l'agrégat. Agrégat dont la composition, en termes d'hôtes sains et parasités, évolue au cours du jeu, d'où son caractère dynamique.

En premier lieu, nous présentons ce que sont les jeux dynamiques au travers d'un résultat original qui traite du découplage des *équations d'Isaacs* dans les jeux différentiels à deux joueurs et somme non-nulle. Il se trouve illustré par un exemple à propos du conflit que crée la question des *soins parentaux* chez les espèces bi-parentales.

Dans un second temps, nous revisitons la théorie classique de la cueillette optimale, que nous étendons à la prise en compte d'une multitude de joueurs. Se succèdent alors, lorsque la compétition se fait vive, des épisodes de *guerre d'usure*, entrecoupés parfois de quelque trêve.

Vient enfin l'étude du superparasitisme tel un jeu différentiel. Nous montrons notamment que le superparasitisme n'implique cette fois pas nécessairement de guerre d'usure. Cela ouvre des perspectives tant au plan mathématique (singularités en jeux différentiels à somme non-nulle) que biologique (expériences de laboratoire).

Mots Clefs: Jeux dynamiques, Jeux d'évolution, Écologie du comportement, Théorie de la cueillette, Superparasitisme.

DYNAMIC GAMES IN BEHAVIORAL ECOLOGY

This thesis is inspired from a game occurring among insect *parasitoids*, which, competing for hosts via which they can reproduce, attack the progeny of their fellows. One refers to *superparasitism*. In many species, hosts are patchily distributed in the environment. The spatiotemporal framework of this game is thus that of the patch. Patch whose composition, in terms of healthy and parasitized hosts, evolves during the game, hence its dynamic component.

First, we introduce dynamic games through an original result which deals with uncoupling *Isaacs equations* in two-player nonzero-sum differential games. It is illustrated by an example which addresses the conflict over *parental care* in biparental species.

Second, we revisit classical optimal foraging theory, which we extend to a game-theoretical framework. Arises a sequence of *war of attrition*, sometimes separated by respite periods.

Finally, we address superparasitism as a differential game and it turns out that, this time, superparasitism does not necessarily lead to a war of attrition. It opens prospects both on the mathematical (singularities in nonzero-sum differential games) and biological sides (laboratory experiments).

Keywords: Dynamic games, Evolutionary games, Behavioural Ecology, Foraging theory, Superparasitism.