

Université de Montréal

De la théorie des jeux à l'exobiologie : l'émergence de  
la coopération comme phénomène critique

par

**Alexandre Champagne-Ruel**

Département de physique  
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de  
Maître ès sciences (M.Sc.)  
en Physique

Orientation Astrophysique

31 août 2020





# Université de Montréal

Faculté des arts et des sciences

---

Ce mémoire intitulé

## De la théorie des jeux à l'exobiologie : l'émergence de la coopération comme phénomène critique

présenté par

**Alexandre Champagne-Ruel**

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

*René Doyon*

---

(président-rapporteur)

*Paul Charbonneau*

---

(directeur de recherche)

*Björn Benneke*

---

(membre du jury)



## Résumé

---

L'émergence de la complexité, et de la vie en particulier, demeure l'une des énigmes les plus complexes pour la science moderne. Des travaux récents ont souligné la pertinence d'un apport de la physique statistique et de la théorie des phénomènes critiques — et en particulier de la théorie des phénomènes à criticalité auto-régulée — relativement à ces champs d'intérêt, tout autant que du rôle des phénomènes de coopération biochimique dans les premiers instants du vivant. La description des mécanismes par lesquels la vie a pu apparaître est par ailleurs d'un intérêt pratique pour l'astrophysique, puisque notre compréhension de ceux-ci module la manière dont l'analyse de biosignatures s'effectue dans le cadre de la recherche de la vie ailleurs dans l'Univers. L'analyse proposée ici porte sur un modèle en théorie des jeux permettant d'étudier les phénomènes de coopération — implémenté dans un contexte spatial servant à émuler la dynamique d'un système ayant pu voir apparaître la vie. Une analyse de l'espace des paramètres du modèle révèle que celui-ci affiche des phénomènes de transition de phase et d'auto-organisation de structures spatiales, ces éléments se révélant des adjuvants à l'émergence de la coopération entre joueurs a priori égoïstes, dans un contexte qui à prime abord n'est pas d'emblée favorable à l'apparition de comportements coopératifs. Les résultats obtenus ici semblent supporter que la coopération biochimique puisse apparaître via un phénomène de transition de phase et que le modèle sous-jacent de dilemme du prisonnier itéré sur réseau présenté ici agit comme un système à criticalité autorégulée.

**Mots-clés :** complexité, origine de la vie, criticalité auto-régulée, physique statistique, phénomènes critiques, coopération, dilemme du prisonnier, transition de phase.



# Abstract

---

The emergence of complexity, and of life more specifically, is still one of the most intractable conundrums for modern science. Recent work emphasized the relevance of statistical physics and critical phenomena theory's contribution to those questions — especially of self-organized criticality theory — just as much as the role of biochemical cooperation in life's first moments. Moreover, the description of the mechanisms by which life could have appeared is of particular interest for astrophysics, because our comprehension of those mechanisms influences how biosignatures are analyzed in the context of the search for life elsewhere in the Universe. The analysis presented here concerns a model in game theory that allows to study cooperation phenomena — implemented in spatial context as to emulate the dynamics of a system in which life could have appeared. An analysis of the model's parameter space reveals that it displays phase transition and self-organization of spatial structures phenomenon, those elements being adjuvants to the emergence of cooperation between a priori egoist players, in a context that is initially not favorable to the emergence of cooperative behavior. The results obtained here thus seem to support the idea that both biochemical cooperation can emerge through phase transition phenomena, and that the underlying lattice iterated prisoner's dilemma model used here behaves like a self-organized critical system.

**Keywords :** complexity, origin of life, self-organized criticality, statistical physics, critical phenomenon, cooperation, prisoner's dilemma, phase transition.



# Table des matières

---

<b>Résumé</b> .....	5
<b>Abstract</b> .....	7
<b>Liste des tableaux</b> .....	13
<b>Table des figures</b> .....	15
<b>Liste des sigles et abbréviations</b> .....	19
<b>Notation</b> .....	21
<b>Remerciements</b> .....	23
<b>Introduction</b> .....	27
<b>Chapitre 1. Éléments théoriques</b> .....	31
1.1. Origine de la vie et exobiologie .....	32
1.1.1. Le problème de l'origine de la vie .....	32
1.1.2. Théories sur l'origine de la vie .....	32
1.1.3. Le seuil critique du taux d'erreur de Eigen .....	37
1.2. Théorie des jeux .....	38
1.2.1. Dilemme du prisonnier .....	40
1.2.2. Coopération .....	42
1.2.3. Dilemme itéré et coopération-réciprocité .....	43
1.2.4. Applications .....	46
1.2.5. Spatialité .....	50
1.3. Physique statistique hors équilibre .....	54
1.3.1. Éléments de physique statistique relatifs aux systèmes critiques .....	54
1.3.2. Criticalité auto-régulée .....	60
<b>Chapitre 2. Description de l'écosystème virtuel</b> .....	63

2.1. Grille et populations .....	63
2.2. Temporalité et dynamique .....	64
2.3. Taux d'erreur .....	65
2.4. Matrices de pointage .....	66
<b>Chapitre 3. Dynamique évolutive et complexité .....</b>	<b>69</b>
3.1. Grilles et fractions de population .....	69
3.2. Dimension fractale de la répartition spatiale des joueurs .....	72
3.3. Indice de stationnarité .....	74
3.4. Analyse intégrée des métriques .....	75
3.5. Influence des divers paramètres du modèle .....	77
3.5.1. Longueur $M$ des parties .....	77
3.5.2. Fractions initiales $f_i$ des populations .....	81
3.5.3. Durée $T$ des simulations .....	81
3.5.4. Inverse du taux d'erreur $p$ et longueur $M$ des parties .....	83
3.5.5. Spatialité .....	84
3.6. Éléments type d'un système complexe .....	85
3.6.1. Points critiques .....	85
3.6.2. Attracteurs .....	87
3.6.3. Dimension fractale .....	87
3.6.4. Propriétés émergentes .....	87
3.6.5. Simulation utilisant des matrices de pointage .....	88
<b>Chapitre 4. Émergence de la coopération .....</b>	<b>91</b>
4.1. Héritabilité du taux d'erreur .....	92
4.2. Mutations dans le taux d'erreur .....	95
4.3. Distribution du taux d'erreur et spéciation sympatrique .....	100
<b>Conclusion .....</b>	<b>107</b>
Coopération et universalité .....	107
Avenues de recherche .....	108



<b>Références bibliographiques</b> .....	111
<b>Annexe A. Données supplémentaires</b> .....	117
A.1. Grilles et métriques associées aux simulations du chapitre 3.....	117



## Liste des tableaux

---

1.1	Tableau de pointage définissant le dilemme du prisonnier (PD) .....	42
2.1	Pointage moyen pour des parties d'IPD échantillonné sur $10^4$ parties, pour des taux d'erreurs variables .....	67



## Table des figures

---

1.1	Schématisation d'un ensemble RAF .....	34
1.2	Chiralité effective d'un système prébiotique et magnétisation d'un matériau ferromagnétique dans le modèle d'Ising .....	36
1.3	Classification des interactions sociales en biologie .....	39
1.4	Pointages obtenus par deux joueurs de stratégies différentes s'affrontant au dilemme du prisonnier itéré .....	47
1.5	Pointages obtenus par deux joueurs de même stratégie s'affrontant au dilemme du prisonnier itéré .....	48
1.6	Grille 2D utilisée dans le cadre de l'IPD sur réseau .....	51
1.7	Voisinage de Moore .....	52
1.8	Formation de ALLC métastable dans un environnement de ALLD .....	53
1.9	Système ferromagnétique simulé à l'aide du modèle d'Ising .....	55
1.10	Magnétisation moyenne $m(T,H)$ d'un système ferromagnétique telle que calculée analytiquement à l'aide du modèle d'Ising en une dimension .....	57
1.11	Distributions de la fréquence d'occurrence selon le pic de puissance maximale des évènements d'éruptions solaires .....	61
2.1	Grille sur laquelle les agents sont distribués dans le contexte de l'IPD sur réseau	64
2.2	Dynamique des populations dans le modèle d'IPD sur réseau .....	65
3.1	Itérations successives du modèle pour un affrontement entre ALLC et ALLD ....	70
3.2	Itération successives du modèle pour un affrontement entre TFT, ALLC, ALLD et RND .....	71
3.3	Équations de Lotka-Volterra et dynamique prédateur-proie .....	72
3.4	Calcul de la dimension fractale d'un regroupement produit par agrégation via la méthode des boîtes .....	73

3.5	Régression linéaire utilisée pour le calcul de la dimension fractale d'un regroupement produit par agrégation via la méthode des boîtes .....	74
3.6	Évolution de la dimension fractale de la répartition de trois stratégies sur la grille de la simulation.....	74
3.7	Combinaison des métriques d'analyse .....	76
3.8	Influence de la longueur des parties sur le déroulement et la dynamique des simulations .....	78
3.9	Structure filamentaire de ALLD à très fort taux d'erreur.....	80
3.10	Évolution des populations et grilles finales de simulations menant à un attracteurs dans l'espace des populations finales .....	82
3.11	Attracteur dans l'espace des populations finales .....	83
3.12	Métriques des simulations reflétant les phénomènes de transitions de phases .....	86
3.13	Phénomène d'invasion par TFT .....	88
3.14	Structure résultante de la propagation d'avalanches dans le modèle « Tas-de-sable »	89
4.1	Évolution des populations pour des simulations sans héritabilité du taux d'erreur avec taux d'erreur initial uniforme de $p = 0.45$ .....	93
4.2	Évolution des populations et grilles finales pour des simulations sans héritabilité du taux d'erreur avec taux d'erreur initial distribué aléatoirement .....	94
4.3	Évolution des populations et grilles finales pour des simulations avec héritabilité du taux d'erreur et taux d'erreur initial distribué aléatoirement .....	96
4.4	Évolution des populations pour des simulations avec héritabilité et mutations du taux d'erreur pour $u = 10^{-3}$ et taux d'erreur initial uniforme de $p = 0.45$ .....	98
4.5	Évolutions des populations et grilles finales pour des simulations avec héritabilité et mutations du taux d'erreur pour $u = 10^{-3}$ et taux d'erreur initial distribué aléatoirement .....	99
4.6	Évolution des populations pour des simulations avec héritabilité et mutations du taux d'erreur pour $u = 10^{-2}$ et taux d'erreur initial uniforme de $p = 0.45$ .....	101
4.7	Évolution des populations et grilles finales pour des simulations avec héritabilité et mutations du taux d'erreur pour $u = 10^{-2}$ et taux d'erreur initial distribué aléatoirement .....	102

4.8	Évolution des populations pour des simulations avec héritabilité et mutations du taux d'erreur pour $u = 10^{-1}$ et taux d'erreur initial uniforme de $p = 0.45$ .....	103
4.9	Évolution des populations pour des simulations avec héritabilité et mutations du taux d'erreur pour $u = 10^{-1}$ et taux d'erreur initial distribué aléatoirement.....	104
4.10	Évolution des populations et grilles finales pour des simulations avec héritabilité du taux d'erreur et taux d'erreur initial distribué aléatoirement.....	105
4.11	Distribution des taux d'erreurs finaux pour des simulations avec héritabilité et taux d'erreur initial distribué aléatoirement.....	105
A.1	Métriques d'analyse (plage d'erreur étendue).....	118
A.2	Grilles finales (parties de longueur $M = 20$ , plage d'erreur étendue).....	119
A.3	Grilles finales (parties de longueur $M = 200$ , plage d'erreur étendue).....	120
A.4	Grilles finales (parties de longueur $M = 2000$ , plage d'erreur étendue).....	121
A.5	Évolution des populations (parties de longueur $M = 20$ , plage d'erreur étendue).	122
A.6	Évolution des populations (parties de longueur $M = 200$ , plage d'erreur étendue)	123
A.7	Évolution des populations (parties de longueur $M = 2000$ , plage d'erreur étendue)	124
A.8	Métriques d'analyse (plage d'erreur restreinte).....	125
A.9	Grilles finales (parties de longueur $M = 20$ , plage d'erreur restreinte).....	126
A.10	Grilles finales (parties de longueur $M = 200$ , plage d'erreur restreinte).....	127
A.11	Grilles finales (parties de longueur $M = 2000$ , plage d'erreur restreinte).....	128
A.12	Évolution des populations (parties de longueur $M = 20$ , plage d'erreur restreinte)	129
A.13	Évolution des populations (parties de longueur $M = 200$ , plage d'erreur restreinte)	130
A.14	Évolution des populations (parties de longueur $M = 2000$ , plage d'erreur restreinte).....	131
A.15	Équilibration des simulations.....	132
A.16	Grilles finales des simulations reflétant l'influence du taux d'erreur.....	133
A.17	Dynamique des populations des simulations reflétant l'influence du taux d'erreur	134
A.18	Grilles finales des simulations reflétant l'influence de la spatialité.....	135
A.19	Simulations effectuées avec matrice de pointage, pour une grande plage de taux d'erreur.....	136

A.20	Simulations effectuées sans matrices de pointage pour la même grande plage de taux d'erreur .....	137
A.21	Grilles associées aux simulations effectuées avec matrices de pointage pour une plage de hauts taux d'erreurs plus restreinte .....	138
A.22	Grilles associées aux simulations effectuées <i>sans</i> matrices de pointage pour une plage de hauts taux d'erreurs plus restreinte .....	139
A.23	Simulations effectuées avec matrice de pointage, à nouveau pour une plage plus restreinte à très haut taux d'erreur.....	140
A.24	Simulations sans matrices de pointage pour une plage plus restreinte à très haut taux d'erreur ( $p \in [10^{-1}, 0.5]$ ).....	141



## Liste des sigles et abbréviations

---

SOC	Criticalité auto-régulée, de l'anglais <i>Self-Organized Criticality</i>
PD	Dilemme du prisonnier, de l'anglais <i>Prisoner's Dilemma</i>
IPD	Dilemme du prisonnier itéré, de l'anglais <i>Iterated Prisoner's Dilemma</i>
TFT	Stratégie « oeil-pour-oeil », de l'anglais <i>Tit-For-Tat</i>
ALLC	Stratégie de coopération inconditionnelle, de l'anglais <i>Always Cooperate</i>
ALLD	Stratégie de défection inconditionnelle, de l'anglais <i>Always Defect</i>
RND	Stratégie aléatoire, de l'anglais <i>Random</i>
GTFT	Stratégie « oeil-pour-oeil généreuse », de l'anglais <i>Generous Tit-For-Tat</i>
WSLS	Stratégie « Gagne-reste, perd-change », de l'anglais <i>Win-Stay, Lose-Shift</i>



# Notation

---

## Paramètres des simulations

$L$	Largeur de la grille
$S$	Ensemble des stratégies s'affrontant dans la simulation
$f$	Fractions de populations pour chaque stratégie
$T$	Nombre d'itérations du modèle
$M$	Nombre de coups des parties d'IPD
$p$	Taux d'erreur des agents
$u$	Probabilité de mutation du taux d'erreur

## Métriques d'analyse

$d$	Dimension fractale de la répartition des stratégies sur la grille
$n$	Indice de stationnarité



## Remerciements

---

Ces dernières années, j'ai rencontré tant de personnes m'ayant marqué, inspiré, fait rire, réfléchir, et surtout fait cheminer tant sur le plan académique que personnel. Je tiens tout particulièrement à remercier les personnes suivantes.

Ysaël Desage, Catherine Dubé, Jean-Michel Cauchy-Delli Gatti, Mona Dernayka – avec qui j'ai effectué cette traversée du désert que constitue un bac en physique. Merci pour votre bonne humeur, votre sens de l'humour contagieux, votre détermination et votre perspicacité qui ont donné toute la couleur à cette aventure. Lili-Margot, qui m'a encouragé sans relâche et m'a aidé à passer à travers tant d'épreuves, ta bonne humeur me sera toujours irremplaçable. Virginie Dubé, qui m'a permis de découvrir un autre monde, qui m'a tant écouté, compris, guidé durant ces années. Cynthia Galipeau, qui me ramène les pieds sur Terre à chaque fois que je m'en éloigne un peu trop. Christian Thibeault, qui m'a fait découvrir le sens du travail, merci pour ta bonne humeur inébranlable et tes valeurs en or. Caroline Piaulet, avec qui chaque discussion est absolument lumineuse, tu es une inépuisable source d'inspiration. Merci à Raphaël Hardy, Carter Rhea, Théophile Bégin et Guillaume Lenoir-Craig, vous êtes des collègues et amis extraordinaires qui me manquez beaucoup ! Merci Benoit Tremblay, te côtoyer (bien trop brièvement) au GRPS a été des plus agréables. Merci Marion, qui est d'une sagesse infinie, notre amitié m'est des plus précieuses. Et merci Audrey, qui a été là dans les moments les plus difficiles, ta curiosité intellectuelle et ta détermination sont uniques.

Merci enfin à mes parents – qui ont toujours su réunir les conditions favorables, m'ont permis d'explorer tant de choses, m'ont toujours laissé le choix. J'ai la plus grande des chances.

Et évidemment, merci tout particulièrement Paul, pour avoir accepté qu'un étudiant avec un parcours atypique se plonge dans un sujet d'une telle profondeur. Ta vivacité intellectuelle est inépuisable et m'étonne encore après toutes ces années. Merci pour ta patience dans les moments creux. Tu es un guide irremplaçables pour tous tes étudiants !



*I have a friend who's an artist and he's sometimes taken a view which I don't agree with very well. He'll hold up a flower and say, "Look how beautiful it is," and I'll agree, I think. And he says – "you see, I as an artist can see how beautiful this is, but you as a scientist, oh, take this all apart and it becomes a dull thing." And I think that he's kind of nutty. First of all, the beauty that he sees is available to other people and to me, too, I believe, although I might not be quite as refined aesthetically as he is; but I can appreciate the beauty of a flower. At the same time I see much more about the flower than he sees. I can imagine the cells in there, the complicated actions inside which also have a beauty. I mean it's not just beauty at this dimension of one centimeter, there is also beauty at a smaller dimension, the inner structure. Also the processes, the fact that the colors in the flower evolved in order to attract insects to pollinate it is interesting – it means that insects can see the color. It adds a question : Does this aesthetic sense also exist in the lower forms ? Why is it aesthetic ? All kinds of interesting questions which shows that a science knowledge only adds to the excitement and mystery and the awe of a flower. It only adds ; I don't understand how it subtracts.*

– Richard Feynman, *The Pleasure of Finding Things Out*





# Introduction

---

La question de l'émergence de la complexité dans l'Univers est probablement l'une des énigmes les plus fascinantes à laquelle la science puisse s'intéresser, tout en étant également l'une des plus ardues à démystifier. La question même de ce qu'est la complexité échappe toujours à une définition formelle en bonne et due forme ; du même souffle on pourrait être tentés d'affirmer qu'il est instinctivement possible de *reconnaître* d'emblée la complexité lorsqu'elle se manifeste. Alors que la physique statistique affirme que la tendance inévitable d'un système serait à tendre vers l'équilibre, comment expliquer adéquatement, toujours avec des lois physiques, que des systèmes planétaires prennent forme, que la vie apparaisse, que des écosystèmes évoluent de manière ininterrompue selon un cadre darwinien ? Cette interrogation laissée en suspend a donné lieu à plusieurs réflexions dans l'histoire récente de la physique (Schrödinger, 1944; Prigogine et Stengers, 1985; Kauffman, 1993; Reeves, 2014; Chaisson, 2002).

Cette question tout à fait théorique peut paraître éthérée à première vue mais a néanmoins de profondes conséquences sur la vision du monde que conçoit la physique. Que l'on pense à la caractérisation de la chimie des atmosphères exoplanétaires qui sera permise par le télescope spatial James Webb prochainement, nos théories sur la manière dont des systèmes dits dotés de complexité se forment influencent le cadre théorique de nos recherches. Alors que la science a postulé nombre d'hypothèses quant à l'apparition de la vie de manière plus spécifique – pensons à « l'étang chaud » darwinien autant qu'aux nombreuses itérations successives des expériences de Miller et Urey visant à recréer la vie en laboratoire à partir de composés inorganiques – d'autres sont d'avis que la physique moderne a un rôle fondamental à jouer relativement à l'élaboration d'une théorie unifiée de l'émergence du vivant, et de la complexité de manière générale (Walker, 2017; Ruelle, 2017).

Une certaine compréhension de la manière dont les systèmes peuvent transitionner vers une plus grande complexité a émergé dans les dernières décennies. Ces transitions, comprises et analysées comme des transitions de phase en physique statistique, comporteraient un certain nombre de caractéristiques bien précises et les systèmes dans lesquels

elles se manifestent montreraient notamment un ajustement autonome et spontané des conditions favorables à ces mêmes transitions, qu'on pourrait dans un contexte physique qualifier de transitions « majeures » de la matière. Autrement dit ces systèmes, qualifiés de systèmes à criticalité auto-régulée (SOC), se dirigeraient spontanément vers leurs états critiques, précisément où ces phénomènes apparaissent (Bak, 1999; Goldenfeld et Woese, 2011).

Spécifiquement et dans le cas qui nous occupe ici, la vie serait comprise comme un type bien précis de transition de phase dont l'on pourrait procéder à l'analyse à l'aide des outils de la physique statistique (Walker, 2010; Mathis *et al.*, 2017; Sole, 2018; Daniels *et al.*, 2018). La recherche notamment du paramètre d'ordre central à l'apparition de structures vivantes organisées est l'une des premières questions auxquelles ces théories doivent apporter une réponse satisfaisante, et de démontrer la manière par laquelle la matière inorganique en vient à se structurer adéquatement et sans intervention extérieures au système est un autre impératif explicatif auquel doivent se soustraire ces théories.

De manière tout à fait pragmatique la recherche d'exoplanètes bat son plein depuis les dernières années (Seager, 2010) et plus de 4000 exoplanètes ont été répertoriées dont une quarantaine en zone habitable à ce jour (Seager, 2020). Le procédé canonique dans la recherche de biosignatures atmosphériques vise à détecter une atmosphère dite hors équilibre thermochimique « rédox » (*thermochemical redox equilibrium* – « rédox » faisant ici référence aux processus de réduction et d'oxydation) (Lederberg, 1965; Lovelock, 1965). La vie sur Terre faisant usage de cette *chimie rédox* – à la différence du non-vivant – cette dernière constitue en d'autres mots la marque de la matière organique telle qu'on la connaît. Par exemple, dans l'atmosphère terrestre, l'oxygène (une espèce chimique hautement oxydée) et le méthane (une espèce hautement réduite) sont hors équilibre par plusieurs ordres de grandeur.

Or l'un des problèmes avec cette approche « descendante » (*top down*) typique des recherches d'exoplanètes actuelles est la forte probabilité de faux positifs. Le contexte global de l'atmosphère étudiée doit être pris en compte, ce qui complexifie évidemment le processus, simple aux premiers abords, de déterminer la mesure dans laquelle l'atmosphère visée est réellement hors équilibre thermochimique en raison d'une potentielle présence biologique ou si elle est causée par d'autres facteurs externes (Seager, 2012).

Si cette approche descendante typique des travaux actuels en astronomie porte certainement fruit, il n'est pas interdit de penser qu'une approche « ascendante » (*bottom up*) y soit complémentaire. Dans le cadre précis de cet objectif que de trouver une planète habitable, la compréhension et l'élaboration de modèles selon lesquelles l'apparition de la vie serait un type particulier de transition de phase pourrait éventuellement mener à un certain nombre de conséquences théoriques. La présence d'attracteurs dans l'espace de phase de simulations

modélisant l'apparition de la vie, entre autres, pourrait signifier que l'on doit chercher leur corrélat dans un contexte d'analyse de biosignatures. Si la vie tend à produire certains mécanismes, certaines structures physiques et non pas d'autres, alors cela pourrait restreindre le domaine possible de recherche de ces mêmes structures dans l'analyse des spectres d'atmosphères exoplanétaires.

Si traditionnellement l'explication de l'origine du vivant a été déléguée surtout aux biologistes, l'on peut penser que la physique récente tend à montrer qu'elle peut y apporter une contribution significative et complémentaire, et en bénéficier en retour en ce qui a trait à la recherche d'exoplanètes. Outre la pure pertinence théorique de développer un modèle de l'apparition du vivant, c'est donc dans un contexte astrobiologique bien précis, celui de la recherche de la vie ailleurs dans l'Univers, qu'apparaît pertinente l'analyse de modèles sur l'origine de la vie qui sera présentée dans les pages qui suivent.

L'analyse présentée ici concerne un système évolutif basé sur le modèle du dilemme du prisonnier itéré (IPD). Le « dilemme du prisonnier » a été utilisé comme base d'analyse dans de nombreux domaines en ayant comme objectif de comprendre comment la coopération peut émerger de manière spontanée entre des acteurs obéissant à une logique rationnelle et égoïste, autant en biochimie qu'en écologie ou en science économique (Axelrod, 2006; Nowak, 2006). En lien avec les théories de l'émergence de la vie, il s'agit de tenter de comprendre comment un réseau moléculaire peut en venir à une agglomération structurée et à terme auto-reproductrice – autrement dit comment la *coopération de réseaux biochimique* peut émerger – ce qui en fait un parfait sujet d'étude pour un système évolutif basé sur l'IPD. En partant de règles simples, on cherche à voir si un système basé d'un grand nombre d'individus adoptant des stratégies variables peut en venir à afficher cet aspect de « complexité coopérative » qui serait la marque première de l'apparition de la vie. Un tel type de système peut par ailleurs être analysé avec les outils traditionnels de la physique statistique propres aux transitions de phase, ce qui en fait le pont communicatif parfait entre l'aspect biologique propres aux théories de l'émergence de la vie et la physique statistique dont l'objet est d'abord et avant tout les systèmes prébiotiques. Le modèle d'IPD présenté ici est en outre idéal pour observer l'apparition de phénomènes à criticalité auto-régulée, et à caractériser leurs propriétés le cas échéant.

L'analyse présentée dans ce document est divisée comme suit : le chapitre qui suit servira de base théorique pour la suite, en rappelant au lecteur les notions pertinentes de biochimie, de théorie des jeux, de physique statistique et de théorie des systèmes critiques. Au chapitre suivant, une description suivra de l'environnement virtuel constituant l'objet de la

présente analyse : les notions de dilemme du prisonnier, de structures physiques de l'environnement virtuel, ainsi que les divers paramètres des simulations y seront présentées. Par la suite, seront présentées les diverses métriques calculées à partir du système et permettant sa caractérisation physique, et l'exploration de l'espace des paramètres qui a été effectuée. Finalement, une analyse de la possibilité de l'émergence de comportements coopératifs entre joueurs égoïstes et agissant selon des stratégies définies d'avance sera exposée en suivant le fil conducteur de la criticalité auto-régulée afin de voir dans quelle mesure notre modèle peut en arriver à expliquer l'apparition spontanée de tels comportements dans la nature.

# Chapitre 1

---

## Éléments théoriques

L'origine de la vie demeure l'un des mystères les plus insondables qu'a pu étudier la science au cours de l'histoire et en appelle donc à une explication détaillée. Corrélativement, la recherche de la vie ailleurs dans l'Univers n'a toujours pas abouti, plusieurs facteurs pouvant expliquer ce constat : les cibles – autrement dit les systèmes exoplanétaires analysés par les astronomes – ne sont possiblement simplement pas les bonnes, les biosignatures recherchées ne sont peut-être pas adéquates, ou bien la résolution de nos appareils de recherche nous empêche de cerner avec une précision suffisante les éléments qui nous renseignerait sur la présence de la vie ailleurs dans l'Univers (Walker, 2017). Or une meilleure compréhension des mécanismes par lesquels la vie peut apparaître nous renseignerait à tout le moins sur les manifestations physiques dont il faut chercher la présence ; ainsi une description adéquate de l'émergence du vivant s'inscrit pleinement dans la perspective globale de sa recherche ailleurs dans l'Univers, et pourrait contribuer significativement à son avancement.

L'objectif de la présente analyse est donc de tenter de fournir certains éléments de réponse au questionnement théorique de l'apparition de la vie. Le fil conducteur en est le suivant : la théorie des jeux nous permet de modéliser l'un des éléments centraux d'une description adéquate et exhaustive de l'apparition de la vie, soit l'élément de coopération biochimique – la physique statistique nous procure les outils nécessaire pour expliquer *l'émergence* de cette coopération et la *transition* du non-vivant au vivant – et la criticalité auto-régulée est une théorie physique qui décrit un mécanisme par lequel les conditions favorables de cette émergence ont pu se déployer sans intervention extérieure et de manière tout à fait spontanée, toujours en concordance avec les principes de la thermodynamique.

Quatre thèmes devront donc être exposés brièvement au lecteur dans les pages qui suivent afin que l'élaboration et l'explicitation des détails de ce fil conducteur soient limpides. Dans un premier temps, une description du problème précis de l'émergence du vivant précédera un recensement des différentes théories et avenues possibles élaborées pour en rendre compte. Le lecteur sera ensuite familiarisé avec les concepts de théorie des jeux nécessaires à une

description du dilemme du prisonnier – formalisation modélisant le problème de la coopération entre deux joueurs – puis avec les différentes ramifications théoriques d’importance s’y rattachant. S’ensuivra un rappel des notions de physique statistique essentielles à la compréhension des systèmes critiques, puis un exposé de la théorie de la criticalité auto-régulée qui se veut une tentative d’explication de l’ajustement des paramètres physiques d’un système *vers* un état critique – ajustement qui précisément serait générateur de ce qu’on considère comme l’apparition de structures complexes organisées dans la nature.

## 1.1. Origine de la vie et exobiologie

### 1.1.1. Le problème de l’origine de la vie

Le peu de progrès effectué dans le cadre des recherches sur l’origine de la vie peut possiblement s’expliquer par le fait qu’une part importante des travaux y étant consacrés ont cherché à comprendre comment, dans l’histoire évolutive de la Terre, le vivant a pu apparaître. Or la reconstitution de cette histoire évolutive ne se fait évidemment pas aisément et plusieurs éléments manquent pour pouvoir se faire une idée fidèle des processus qui y étaient à l’oeuvre à l’époque où la vie est apparue. Les multiples itérations de l’expérience de Miller et de Urey (Miller et Urey, 1959; Rode, 1999), depuis la proposition par Oparin et Haldane au début du siècle dernier (Oparin, 1924; Haldane, 1929) de l’idée d’une « soupe primordiale » d’acides aminés ayant pu servir de substrat à l’apparition de la vie – en conjonction avec un apport d’énergie externe (sources géothermales, radiation solaire, etc.) – n’ont en ce sens toujours pas porté fruit de manière satisfaisante – autrement dit, si l’on a réussi à produire *certain*s acides aminés *in vitro* à partir de composés inorganiques, la reproduction de la vie en tant que telle n’est toujours pas une entreprise que l’on peut couronner de succès.

Deux éléments peuvent dès lors nous en apprendre davantage au sujet de l’émergence de la vie : la recherche de nouveaux exemples qui suppléeraient à nos connaissances existantes – la découverte récente des archéobactéries en est un exemple – ou la création du vivant de manière expérimentale en réunissant les éléments de ce qui avait permis son apparition précédemment sur Terre. L’analyse présentée ici est du deuxième type, et adopte la voie expérimentale des simulations numériques en tentant de cerner ce qui serait un *universel* non seulement dans l’apparition de la vie sur Terre mais de toute forme de vie possible – ainsi, les résultats présentés ici seraient donc en principe généralisables et également applicables à la recherche de formes de vie extra-terrestres.

### 1.1.2. Théories sur l’origine de la vie

Les théories modernes approchant le problème de l’apparition de la vie peuvent être divisées en deux sous-groupes : les théories d’origine (bio)chimiques et les théories partant

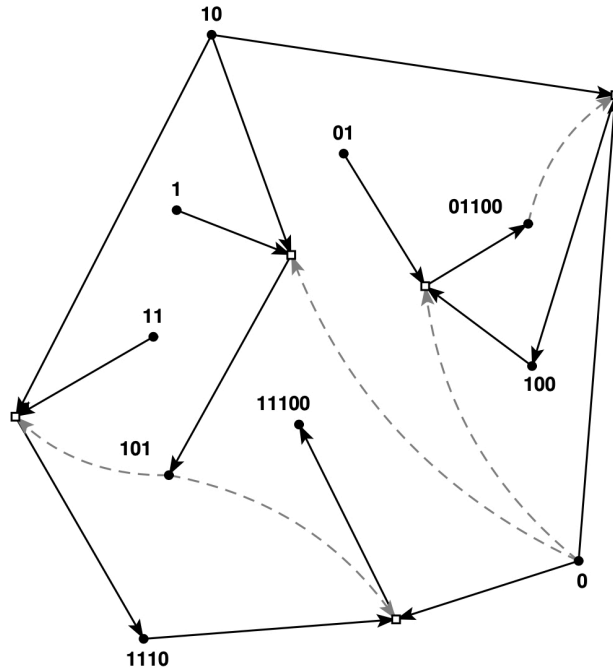
plutôt de principes physiques. Des premières, soit les théories biochimiques, l'on peut distinguer deux classes particulièrement importantes : les théories génétiques, et les théories qui considèrent que le vivant aurait émergé à partir de réseaux coopératifs.

Les théories génétiques considèrent que la caractéristique fondamentale du vivant serait qu'elle soit un *processus* par lequel l'information est transmise ; expliquer son émergence en revient donc à décrire adéquatement la succession de supports matériels ayant permis cette propagation d'information. Dans la classe des théories génétiques l'on retrouve notamment la théorie dite de « monde ARN », qui est en fait un parapluie désignant tous les modèles qui font le postulat d'une molécule organique *plus ancienne* que l'ADN ayant précédé cette dernière avant de lui donner suite (Neveu *et al.*, 2013). Celles-ci sont toutefois parfois quelque peu difficiles à défendre puisque l'ARN est difficile à synthétiser dans des conditions s'approchant de ce qu'on pense avoir engendré la vie, et est par ailleurs instable dans un milieu aqueux de manière générale. Certaines autres difficultés sont notamment rattachées à ces théories – comme certaines contraintes liées au taux d'erreur rendant impossible l'hérédité de l'information, et qui seraient encore mal comprises, ou de rendre compte de la présence de complexité biologique dans la mesure où l'évolution correspondrait à une « simple » transmission d'information qui pourrait tout à fait s'effectuer via les plus simples entités répliquatrices.

L'élaboration par Kauffman (1993) de la théorie selon laquelle le vivant aurait émergé à la manière de réseaux coopératifs (« self-organization of autocatalytic sets ») marque un deuxième jalon dans l'élaboration d'hypothèses biologiques relatives à l'apparition du vivant. Correspondant à l'idée selon laquelle un réseau de polymères pourrait se cristalliser si un nombre suffisant de catalyseur est présent, la théorie de Kauffman a fait l'objet d'une formalisation en bonne et due forme par Hordijk et Steel plus récemment – le formalisme RAF (qui porte sur des ensembles qualifiés de *reflexively autocatalytic food-generated* – voir Figure 1.1) – et qui solutionnerait un certain nombre de problèmes y était rattachés initialement (Hordijk et Steel, 2004; Steel, 2000).

Si ces deux classes de théories font autorité en biochimie, un certain nombre de théories complémentaires partant de principes physiques ont également fait leur apparition dans les dernières années. Trois d'entre elles sont particulièrement d'importance, la vie étant selon le cas comprise tour à tour comme métabolisme, comme conséquence de la thermodynamique ou encore comme phénomène critique.

L'on peut faire remonter à Schrödinger (1944) les réflexions physiques sur la vie considérée comme métabolisme ; cette dernière constituant une généralisation de la théorie des ensembles autocatalytiques mentionnée précédemment. Dans le cadre d'une théorie de la vie comme métabolisme, l'on appliquerait toutefois le formalisme mathématique propre à cette théorie non à des chaînes de polymères, mais plutôt de manière élargie au métabolisme entier d'un organisme – certains travaux aillant d'ailleurs étudié l'idée à l'égard de bactéries telles



**Figure 1.1.** Considérant un ensemble de réactions chimiques catalysées, on en désigne un sous-ensemble  $R$  comme « autocatalytiquement réflexif » (RA, pour *Reflexively autocatalytic*) si chaque réaction  $y$  prenant place est catalysée par au moins une molécule impliquée dans les réactions chimiques de  $R$ , et « générée via ses constituants » (F, pour *Food-generated*) si chaque réactif est de  $R$  peut être construit à partir d'un sous-ensemble  $F$  de constituants par applications successives de  $R$ . L'ensemble  $R$  est par suite autocatalytiquement réflexif *et* généré par ses constituants s'il est simultanément RA et F. Ci-dessus, un exemple d'ensemble RAF généré via un modèle de polymère binaire, où les monomères sont de types « 0 » et « 1 ». L'ensemble de constituants  $F = \{0,1,01,10,11\}$ . Les molécules sont indiquées par des points noirs et les réactions par des boîtes blanches. Les flèches pleines correspondent quant à elles aux réactifs et produits, et les flèches pointillées indiquent la catalyse. Tiré de [Hordijk et al. \(2012\)](#), cité dans [Walker \(2017\)](#).

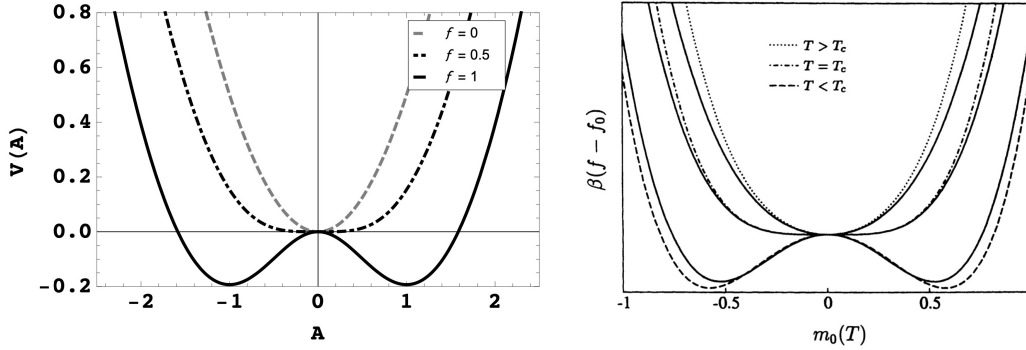
*E. Coli*. Cette formalisation de l'apparition de la vie s'approche notamment du concept biophysique de transduction – i.e. du transport moléculaire de l'énergie – et au final l'une des fonctions de la vie serait de libérer un stress thermodynamique emprisonné dans la géothermie par le refroidissement initial terrestre, et la biosphère serait conséquemment vue comme une excroissance de la géosphère de la Terre. De manière empirique, si la biosphère serait donc une excroissance de la géosphère alors *l'interface* entre ces deux couches serait un objet d'analyse d'intérêt ; c'est précisément la raison pour laquelle la découverte de sources hydrothermales, puis la proposition en 1988 par Wächtershäuser que ces dernières auraient pu servir d'environnement propice à la l'apparition de la vie, constituent un argument pouvant appuyer ces hypothèses.



La deuxième classe de théories physique d'importance ayant proposé une explication pour l'émergence de la vie remonte quant à elle à la fin des années 1970 avec la proposition par Prigogine que la vie serait une structure dissipative hors d'équilibre thermodynamique (Nicolis et Prigogine, 1977) ; d'une *définition* de la vie l'on est progressivement passés à une hypothèse sur son *apparition*, et où la vie serait considérée comme une structure organisée reproductrice et autorépliquative qui maximiserait l'entropie. England, notamment, a donné suite à ces idées il y a peu ; cette maximisation de l'entropie serait précisément le moteur de la formation et de l'évolution subséquente de la vie, et l'autoréplication étant forcément un processus irréversible – i.e. l'on peut observer une cellule se diviser mais l'inverse ne se produit jamais – une augmentation de l'entropie en découle nécessairement (England, 2013). Or cette dernière serait alors favorisée spécifiquement en raison de l'entropie en découlant, et England a montré, à l'aide d'une théorie des micro-états, qu'il existe une relation entre le taux de réplication et le taux de mortalité dans un système évolutif en fonction d'une certaine température. Dans ce contexte, il est toutefois à nouveau difficile d'expliquer l'émergence de structures complexes car une telle théorie du vivant comme structure dissipative semble à première vue favoriser la présence des réplicateurs apparaissant et disparaissant le plus rapidement – ce qui évidemment n'aide en rien l'apparition éventuelle de formes de vie s'étendant au-delà du domaine unicellulaire.

La vie et sa complexification peuvent enfin être considérées, toujours d'un point de vue physique, comme le résultat d'un *phénomène critique* ; l'on peut penser au *dictum* popularisé par la Santa Fe Institute dans les dernières décennies – « life at the edge of chaos » – et qui a donné suite à tout un éventail de travaux considérant que la vie serait reliée aux concepts de transition de phase et de brisure de symétrie de la physique statistique. L'on peut citer les travaux de Walker (2010) notamment, qui considère que la chiralité des molécules organiques constituerait le paramètre d'ordre associé à la transition de phase caractérisant le passage du non-vivant au vivant et où le paramètre de contrôle serait la fidélité des réactions enzymatiques, à la manière de la brisure de symétrie observée dans un système ferromagnétique où le passage en-deçà d'une certaine température fige le système dans l'une ou l'autre de ses configurations magnétiques (c.f. Figure 1.2). Les travaux de Nowak (2006) vont dans le même sens, à cela près que la fidélité de réplication tient ici le rôle de paramètre d'ordre, tandis que Mathis *et al.* (2017) explore plutôt la quantité d'information échangée à travers le système.

Si ces trois théories physiques sur l'émergence de la vie partent de principes *connus* de la physique moderne, l'on peut également observer que certains travaux font le postulat que l'émergence de la vie dépendrait plutôt de *nouvelles* connaissances et lois physiques voulant exploiter les similarités entre l'entropie de Boltzmann et celle de Shannon, par exemple ; c'est notamment le cas des familles de théories rattachées à la théorie de l'information et à celles faisant l'hypothèse que la vie découlerait de « constructeurs programmables ». Pour



**Figure 1.2.** Gauche : chiralité effective d’un système prébiotique, lorsque cette chiralité est considérée comme un potentiel effectif de l’asymétrie nette du système, en fonction d’un paramètre de contrôle  $f$  décrivant la fidélité des réactions enzymatiques. Lorsque la température dépasse un seuil critique, la chiralité du système est détruite – ce qu’on observe relativement aux courbes  $f < 1$ . Au-delà de ce seuil, le système se fige via une transition de phase dans l’une ou l’autre des configurations chirales, ce qui permettrait d’expliquer que la vie sur Terre n’est caractérisée que par *l’une* de ces chiralités (« gauchère » pour les acides aminés, et « droitère » pour les sucres d’ARN et d’ADN) – désignée comme « homochiralité de la vie », tandis que la matière prébiotique peut présenter l’une ou l’autre de celles-ci. Droite : énergie libre réduite par spin en fonction de la magnétisation moyenne par spin lorsque le champ externe est nul, dans le modèle d’Ising d’un matériau ferromagnétique et extraite via la théorie du champ moléculaire (*Mean Field Theory*, courbe pleine) et celle de Landau (courbe pointillée). Trois températures sont présentées relativement à la température critique du système, à laquelle le système se fige par transition de phase dans l’une ou l’autre de ses configurations. À gauche, Walker montre ainsi la similitude entre la brisure de symétrie relative à l’homochiralité de la vie dans un système prébiotique et celle liée à la magnétisation d’un système ferromagnétique via une transition de phase – toutes deux pouvant être ainsi analysées sous l’angle de la physique statistique des systèmes critiques. Tirées de Walker (2017) et Christensen et Moloney (2005).

les premières, la conceptualisation d’une *hiérarchie de l’information* faisant écho à ce qu’il est commun d’appeler les « transition majeures de l’évolution » (Szathmáry et Smith, 1995) expliquerait la complexification progressive du vivant, tandis que pour les secondes l’on part plutôt de l’idée de « constructabilité » élaborée par von Neumann – et elle-même conceptualisée à partir de l’idée de « machine universelle » de Turing – pour concevoir la vie davantage du point de vue d’entités ayant la possibilité de « construire » d’autres entités de plus grande complexité que qu’une simple copie d’information. Dans cette optique, la tâche prochaine de la physique serait de réconcilier les nouvelles connaissances rattachées à ces théories à l’édifice conceptuel existant de la physique – de la même manière que l’avènement de la mécanique quantique en a appelé à une réinterprétation d’un certain nombre de connaissances physiques prises précédemment pour des lois définitives.

Si un certain nombre de théories physiques ont pu être élaborées au cours des dernières années concernant l’apparition du vivant, l’on peut noter que l’un des thèmes récurrents

en est la *recherche d'un paramètre d'ordre* pour expliquer ce passage du prébiotique au vivant. Or l'une des difficultés avec la présence d'un paramètre d'ordre pour expliquer cette transition vient du fait que traditionnellement, les systèmes statistiques critiques sont *ajustés* par un agent extérieur – l'on peut reprendre à ce sujet la température dans un système ferromagnétique, par exemple. Dans le cas de l'apparition de la vie et des propositions diverses de paramètres d'ordre s'y rattachant il est difficile de voir de quelle manière un agent causal extérieur aurait pu avoir une quelconque influence, que l'on pense au taux d'erreur proposé par Nowak par exemple. C'est précisément à ce questionnement que prétend répondre la théorie de la criticalité auto-régulée. Celle-ci sera ainsi exposée dans les pages qui suivent.

### 1.1.3. Le seuil critique du taux d'erreur de Eigen

L'on a mis l'accent, dans ce qui précède, sur la recherche d'un paramètre d'ordre dans le cadre de certaines classes de théories physiques sur l'apparition de la vie. Si ce paramètre d'ordre correspond bel et bien au taux d'erreur de réplication, ainsi qu'en font l'hypothèse certains travaux, alors il en pertient de discuter de ce que la biologie considère comme le *seuil critique* de ce taux d'erreur dont Eigen (1971) a fait le postulat il y a un demi-siècle.

Dans la mesure où l'on accepte une hypothèse telle celles du type de « monde ARN » exposées précédemment, et qui sont effectivement parmi les théories les plus susceptibles d'expliquer l'émergence du vivant, alors on se retrouve face à un certain nombre de difficultés reliées à la *fidélité* de reproduction de l'information, ainsi qu'à plusieurs contraintes liées à la *quantité* d'information encodée. Si les théories de monde ARN présentent un intérêt particulier pour plusieurs raisons, il s'avère que la réplication de l'ARN est sujette à des erreurs de réplication de manière beaucoup plus marquée que la réplication de l'ADN. Cela non seulement impose d'emblée une contrainte sur la longueur des chaînes de polymères produites et ainsi sur la quantité d'information y étant emmagasinée mais aussi – l'ARN ayant le double rôle fonctionnel de catalyseur et de matériel d'encodage de l'information (Kruger *et al.*, 1982) – engendre ce qui a été désigné comme le « paradoxe d'Eigen » selon lequel le mécanisme évolutif même permettant d'améliorer la fidélité de réplication requière une complexité d'emblée hors de portée pour un système répliatif basé sur l'ARN. Si les ribozymes, dont la découverte par Gilbert (1986) a été l'une des pierres d'assise de l'élaboration du cadre théorique des modèles de monde ARN, ne requièrent l'assemblage que de  $10^2$  nucléotides – ce qui est à la portée d'un processus répliatif basé sur l'ARN – l'on peut donc se demander ce qui a autorisé le saut évolutif vers les premiers virus ARN, composés quant à eux de  $10^3$  ou  $10^4$  nucléotides (Holmes, 2009).

Les prédictions théoriques du seuil critique mènent à un taux de mutation  $\mu$  par nucléotide par mutation de  $\mu_c \approx 1/\nu$ , où  $\nu$  est la longueur de la séquence (Solé *et al.*, 2006). La théorie prédit qu'au-delà de  $\mu_c$ , l'information génomique est perdue et la population entre dans une

phase de dérive caractéristique de cette « catastrophe » informationnelle (Eigen, 1971) – évènement désigné comme une transition de phase (Eigen *et al.*, 2007; Solé *et al.*, 1996). Par ailleurs, les expériences faites en laboratoire corroborent ce phénomène de taux d’erreur critique ; l’augmentation de la mutagenèse de cultures cellulaires a permis de démontrer que les virus ne pouvaient y survivre, du moins *in vitro* (Crotty *et al.*, 2001; Loeb *et al.*, 1999).

Si certaines avenues théoriques possibles ont été proposées pour solutionner le paradoxe, comme celle d’une relaxation du seuil critique de réplication découlant de la conformation, i.e. de la structure secondaire, des structures d’ARN, on peut envisager que l’interprétation de l’apparition de la vie comme phénomène critique proposée par la physique – et donc la compréhension de cette « transition majeur de l’évolution » comme transition de phase – pourrait permettre d’expliquer de quelle manière ce saut qualitatif (et quantitatif!) a pu s’effectuer. Le corollaire même d’une interprétation en termes de phénomène critique d’un phénomène étant d’expliquer certaines propriétés dites « émergentes », il serait plausible que *l’émergence* de l’évolution basée sur les structures d’ARN découle d’un tel phénomène. Or dans le cadre d’une telle transition, le concept de *coopération* pourrait s’avérer être l’une des clés théoriques permettant d’explicitier la mécanique précise par laquelle une telle transition de phase a pu être engendrée, ainsi l’on se doit d’exposer certaines notions essentielles de théorie des jeux essentielles à la compréhension de ce qui suit.

## 1.2. Théorie des jeux

La question de la coopération fait partie de ces énigmes ancestrales qui ont fasciné les penseurs depuis des siècles ; l’on n’a qu’à se rappeler le dilemme fondamental en histoire de la philosophie ayant farouchement opposé une vision de l’homme comme être fondamentalement *bon* à l’homme dont « l’état de nature » égoïste serait d’emblée prédominant chez un penseur tel que Hobbes. Tout aussi passionnantes puissent avoir été ces joutes intellectuelles pour l’historien de la pensée, il demeure que la question demeure entière : n’étant évidemment pas restreinte à une seule volonté d’explication de la nature humaine, comment peut-on expliquer que des entités présumées rationnelles par la vision moderne de la science – que l’on pense ici tant au monde microscopique, à l’interaction d’individus en écologie qu’à la configuration des échanges économiques entre entités corporatives – puisse en venir à faire montre d’un comportement coopératif ?

La coopération a depuis longtemps été un objet d’étude en biologie. Depuis les travaux de Hamilton au milieu des années 1960, l’on classifie les comportement sociaux impliquant deux individus en fonction de l’avantage adaptatif qu’un tel comportement leur procure chacun (Figure 1.3). On qualifie un comportement de *mutualiste* s’il bénéficie, toujours en terme d’avantage adaptatif, aux deux individus concernés. Si au contraire le comportement

		<i>Effect on recipient</i>	
		+	-
<i>Effect on actor</i>	+	Mutualism	Selfishness
	-	Altruism	Spite

**Figure 1.3.** Classification des comportement sociaux en biologie. Une interaction entre deux individus peut être soit mutualiste si ceux-ci bénéficient tous deux de l'interaction, altruiste ou égoïste si seul l'un d'eux s'en trouve gagnant, ou revancharde si les deux individus y sont perdants. Tant les comportements mutualistes qu'altruistes peuvent être qualifiés de coopératifs. Tiré de [Hamilton \(1964\)](#), cité dans [Kliman \(2016\)](#).

ne bénéficie qu'à l'un des deux individus, on désignera le comportement soit comme *altruiste* si l'initiateur du comportement est perdant – ou *égoïste* s'il y est gagnant. Enfin, si les deux individus se voient pénalisés par leur interaction on désignera le comportement comme *revancharde*

La *coopération* est quant à elle décrite typiquement dans un contexte biologique comme un comportement qui bénéficie à un autre individu que l'auteur de ce comportement. Selon cette définition, tant le mutualisme que l'altruisme sont des comportements coopératifs. Or si la coopération existe dans tous les règnes du vivant, elle a néanmoins suscité bon nombre de débats quant à savoir ce qui expliquerait son apparition, sa propagation et sa persistance dans une population donnée. Plusieurs explications ont été proposées par le passé – que l'on pense à celles qui font l'hypothèse que la coopération au niveau de l'individu biologique correspondrait en fait à un gain au niveau du génotype tandis que d'autres ont théorisé que le gain net apparaissait en fait au niveau du groupe (*group selection*) ([Kliman, 2016](#)).

En termes de modèles, la biologie a notamment proposé que le partage de gènes pouvait expliquer qu'un comportement ne bénéficiant pas à son auteur soit néanmoins favorisé par sélection naturelle ; des individus d'une *même espèce* pouvant alors faire montre de comportements coopératifs dans la mesure où le génotype, partagé dans une large mesure par tous les individus impliqués, en sortirait avantagé. Popularisées notamment par Dawkins il y a quelques décennies ([Dawkins, 1976](#)), ces notions peinent toutefois à expliquer tout l'éventail de comportements coopératifs dans la nature – notamment la coopération entre *espèces différentes*.

Une deuxième proposition d'importance faite par la biologie en ce qui a trait à l'explication de comportements coopératifs est liée à *réciprocité* des comportements coopératifs. Cette explication n'exige pas de faire l'hypothèse que la sélection naturelle opère à un autre niveau que l'individu, et a par ailleurs été observée maintes fois en contexte naturel. La réciprocité apparaît lorsque les individus entrent en *interaction répétée*, auquel cas l'une des stratégies les plus payantes consiste pour un individu à agir de la même manière que son adversaire l'a fait lors de l'interaction précédente – stratégie à laquelle qu'on aura l'occasion

d'étudier en détail dans ce qui suit.

L'apparition de la vie a logiquement nécessité une certaine forme de coopération entre des entités distinctes. Les assemblages multicellulaires d'une infinie complexité que l'on peut aujourd'hui répertorier dans le monde animal ont jadis nécessité qu'au minimum deux entités distinctes en viennent à coopérer, que cette coopération ait été favorisée par sélection naturelle, puis que ce processus se soit répété d'innombrables fois dans l'histoire évolutive du vivant. Or dans le contexte d'une analyse de l'apparition de la vie, un certain nombre de modèles et théories biologiques peinent à expliquer comment la coopération peut *émerger* à partir d'un nombre restreint d'entités biochimiques simples. Les modèles posant que la sélection s'effectue à d'autres niveaux que l'individu (e.g. au niveau du gène ou du groupe) semblent *de facto* exclus; en l'absence de génome ou de population d'envergure partageant un même génotype, difficile d'appliquer ces modèles à un contexte prébiotique. Le concept de réciprocité ne partage toutefois pas ces contraintes. On n'a qu'à donner l'exemple de la théorie endosymbiotique, hypothèse canonique en science biologique sur l'origine notamment des mitochondries qui a été popularisée par Margulis il y a quelques décennies (Sagan, 1967) – selon laquelle plusieurs des organelles des eukaryotes auraient autrefois existé de manière indépendante en tant que procaryotes. L'assemblage ultérieur de ces entités au départ distinctes constitue de fait un exemple notoire de coopération dans l'histoire évolutive du vivant, qui dans le cadre d'analyse du dilemme du prisonnier (PD) appliqué au monde organique pourrait être qualifié de mutualisme.

L'on peut dès lors également très bien imaginer que quelques répliqueurs simples, à la limite du vivant, et ne comportant aucun génome en bonne et due forme, fassent preuve de comportements qui bénéficient potentiellement à d'autres qu'eux-mêmes, que ces comportements soient réciproques, et conséquemment qu'ils soient favorisés par sélection naturelle. Ce cadre explicatif des comportements coopératifs émergeant de la simple réciprocité sera adopté dans la présente analyse, et certaines notions de théorie des jeux permettant de formaliser cette analyse seront présentées dans les pages qui suivent.

### 1.2.1. Dilemme du prisonnier

Cette volonté d'expliquer le phénomène de coopération dans son ensemble de manière logique et indépendamment du type de système ou des individualités le sous-tendant est la motivation première derrière le modèle mathématique que l'on désigne sous le nom de « dilemme du prisonnier ». L'exposition classique en est la suivante : l'on suppose que deux malfrats se fassent prendre en plein délit. Sitôt mis en arrestation, ils sont isolés *et ne peuvent procéder à l'échange d'information de quelque manière que ce soit* – on parle ainsi de *jeux à information dite incomplète* puisque chaque agent n'a aucune connaissance de la

stratégie de l'autre joueur. Or pour régler leur sort une proposition leur est alors faite : en dénonçant leur confrère et en collaborant avec les autorités, ils accèdent à une réduction de leur peine. Les deux protagonistes se prononcent alors sur le choix qui leur est offert de manière indépendante – situation que l'on peut résumer par une *matrice de pointage* telle celle présentée au **Tableau 1.1**. L'on y schématise la situation rationnelle venant d'être décrite, les deux choix possibles s'offrant aux agents ainsi que les quatre états finaux en résultant selon la définition traditionnelle du modèle. D'abord, si les deux malfrats *coopèrent ensemble* (C), autrement dit qu'ils gardent le silence et de se dénoncent pas mutuellement aux autorités, chacun obtiennent un pointage que l'on pourrait qualifier d'intermédiaire de trois points. S'il leur prend par contre de *faire défection* tous les deux et, conséquemment, se dénoncent mutuellement, alors ils obtiennent un pointage médiocre d'un point chacun. Toutefois, si leur décision est asymétrique et que l'un des joueurs fait défection à son partenaire (autrement dit qu'il le dénonce) *alors que son alter-ego coopère (i.e. garde le silence)* alors le plus scélérat des deux (soit celui ayant dénoncé son « confrère » !) empoche un pointage maximal établi ici à cinq points tandis que son compatriote lésé dans l'aventure n'en obtient aucun. Ainsi donc est défini le modèle, censé représenter le dilemme entre d'adoption par des agents rationnels d'un comportement de coopération profitant de manière acceptable à l'ensemble des agents d'un groupe d'une part, et celle d'un comportement purement égoïste de tentative d'exploitation d'autrui *sans connaître d'avance la stratégie adoptée par ceux-ci* qui présente une possibilité de bénéfice net pour celui qui tente d'exploiter (i.e., qui fait défection à l'adversaire dans le cas du PD) tout comme une possibilité de pénalité mutuelle si les deux agents tentent mutuellement de s'exploiter. En l'absence d'information sur ce qui constitue la stratégie de l'adversaire, il est en outre logique – dans la mesure où lui est attribuée une probabilité équiprobable de coopérer autant que de faire défection – de faire défection soi-même (et d'obtenir ainsi en moyenne trois points) que de coopérer (et de n'obtenir qu'un point et demie) ; d'où précisément la difficulté théorique d'expliquer l'émergence spontanée d'un comportement coopératif dans la nature.

Une manière de formaliser et généraliser ce qui vient d'être énoncé est présentée au **Tableau 1.1** (droite) : l'on fait l'hypothèse qu'un joueur qui coopère obtient  $R$  points (pour *reward payoff*) si son adversaire coopère aussi mais obtient plutôt  $S$  points (pour *sucker's payoff*) si ce dernier lui fait défection, puis qu'on suppose également qu'il obtient  $T$  points (pour *temptation payoff*) s'il fait défection à l'adversaire tandis que ce dernier veut coopérer, ou  $P$  points (pour *punishment payoff*) si les deux se font mutuellement défection. Dans ce contexte, le dilemme du prisonnier satisfait à l'inégalité  $T > R > P > S$ .



	<b>C</b>	<b>D</b>
<b>C</b>	3	0
<b>D</b>	5	1

	<b>C</b>	<b>D</b>
<b>C</b>	$R$	$S$
<b>D</b>	$T$	$P$

**Tableau 1.1.** Tableau de pointage définissant le dilemme du prisonnier (PD), qui est une formalisation mathématique du problème de coopération mutuelle. Deux malfrats peuvent soit coopérer (C) entre eux et garder le silence face aux autorités ou faire défection (D) – le pointage indiqué est celui obtenu par le joueur adoptant la stratégie dans la colonne de gauche. Si les deux coopèrent, ils obtiennent un score intermédiaire chacun, mais qui est maximal lorsque la moyenne des joueurs est prise dans son ensemble, tandis que si l’un coopère alors que son adversaire lui fait défection, l’un des joueurs obtient un pointage maximal et l’autre un pointage nul – dont la moyenne est inférieure à celle d’une coopération mutuelle. Finalement, si les deux joueurs font chacun défection, ils obtiennent un pointage non nul, mais néanmoins minimal. Le PD appartient à la catégorie des jeux dits à information incomplète puisque chacun des agents effectue son choix sans connaître d’avance la stratégie de l’adversaire. La table de gauche fournit les valeurs traditionnellement utilisées dans le contexte du PD tandis que la table de droite en fournit la formalisation, selon laquelle on peut définir le PD comme étant un jeu où  $T > R > P > S$ .

## 1.2.2. Coopération

Le point d’importance auquel le lecteur devra porter une attention toute particulière ici est qu’en dépit d’un anthropomorphisme naïf évident dans l’exposé traditionnel du dilemme du prisonnier ce dernier ne présuppose en aucun cas une quelconque rationalité des agents au sens où nous l’entendons de manière usuelle. Autrement dit, la « coopération » dont il est question ici ne s’applique pas seulement à deux entités corporatives, à deux êtres humains ou même à deux individus issus d’un même milieu écologique ; la logique dont le PD fait l’analyse peut se transposer jusqu’à l’infiniment petit, et ne requière en aucun cas la présence d’un processus décisionnel conscient ou même d’un agent doué d’aptitudes sensorielles quelconques. Le dilemme du prisonnier peut très bien s’appliquer au cas minimal où deux cellules auraient la possibilité de favoriser leur présence mutuelle ou de tenter de s’assimiler l’une l’autre, et même au cas *minimal* où deux molécules pourraient être soit *catalyseuses* l’une de l’autre ou bien agir de manière à défavoriser leur présence mutuelle. Évidemment, dans ce contexte, le mot de « coopération » revêt une signification bien particulière. Il ne faut donc pas lui attribuer la signification d’habitude comprise comme étant celle d’une décision consciente et prise en étant le résultat d’un processus délibératif, mais d’une *conséquence logique* de la possibilité pour un agent, une entité quelconque, de favoriser la présence d’un autre agent, d’une autre entité. Dans ce contexte, le dilemme du prisonnier peut donc s’appliquer de manière justifiée à l’étude d’une gamme étendue de processus physiques, et c’est relativement à l’un de ces processus physiques précis – celui du



passage du non vivant au vivant, de la matière prébiotique à un assemblage dit biologique – que l’analyse présentée ici fera usage du cadre d’analyse que nous permet d’élaborer de modèle du dilemme du prisonnier tiré de la théorie des jeux.

### 1.2.3. Dilemme itéré et coopération-réciprocité

Il est impossible d’aborder l’étude du dilemme du prisonnier sans discuter des travaux d’Axelrod (1984, 2006), qui ont marqué un tournant majeur dans l’analyse du phénomène. Si on a décrit plus haut le dilemme en tant que tel, les choix s’offrant aux joueurs, les conséquences possibles et le cadre général du jeu dans lequel s’inscrit sa dynamique, on peut à bon droit se demander s’il existe une *résolution* possible. Autrement dit, étant donné le cadre et la structure fixe du jeu, existe-t-il une stratégie qualifiée d’*optimale* et qui produirait invariablement le pointage maximal peu importe la stratégie adoptée par l’autre joueur ? Or ce fut précisément ce questionnement qui motiva Axelrod à organiser un tournoi opposant diverses stratégies au dilemme du prisonnier, ce dernier en appelant à la créativité de chercheurs provenant de disciplines aussi diverses que la psychologie, l’économie, la science politique, les mathématiques et la sociologie. De fait, le dilemme du prisonnier ne prend évidemment pleinement sens que dans la mesure d’une interaction *répétée* entre les protagonistes ; c’est ainsi que l’on définit donc le concept de *stratégie* qu’adopte chacun des joueurs, i.e. il s’agit donc d’un ensemble de règles prédéfini qui dicte à l’agent de quelle manière se comporter face à son adversaire – c’est-à-dire s’il doit coopérer ou non, et suivant quels critères le cas échéant. Et une interaction *répétée* au dilemme du prisonnier est quant à elle désignée comme le dilemme du prisonnier *itéré* (IPD) dans ce cadre.

L’un des points d’importance pour que cette représentation du dilemme de coopération mutuelle *itérée* ait du sens consiste à ce que le pointage obtenu par une coopération puis une défection en alternance soit *inférieur* à celui obtenu par une coopération mutuelle. Dans la matrice présentée au [Tableau 1.1](#) (gauche), qui présente la matrice canonique du PD, cela signifie autrement dit que le score intermédiaire obtenu par une volonté de coopération mutuelle des deux joueurs (i.e. trois points) soit *supérieur* au score obtenu si les deux joueurs s’exploitaient mutuellement en alternance (i.e. cinq points sur deux parties, donc en moyenne deux points et demie par partie) – ce qu’on peut formaliser par  $2R > T + S$ . De cette manière, on s’assure qu’il soit impossible pour les deux joueurs d’éviter le dilemme de la coopération mutuelle en s’entendant à prime abord sur une stratégie où, présentés à répétition au dilemme, ils décideraient de s’exploiter tour à tour pour obtenir un pointage supérieur à celui d’une coopération mutuelle. Or de la manière dont la matrice de pointage est définie dans le PD, le choix de faire défection est le plus avantageux *dans la mesure où l’autre joueur décide de coopérer* (mais alors le pointage résultant devient asymétrique), tandis que le choix

de coopérer l'est légèrement moins si les deux adoptent cette stratégie en même temps, mais *le pointage du groupe dans son ensemble* y est supérieur.

Certaines des stratégies d'importance sont définies comme suit. L'on peut d'abord concevoir que deux des stratégies les plus simples seront celles selon lesquelles le joueur coopère de manière inconditionnelle avec l'autre joueur, ou bien lui fait défection de manière inconditionnelle – celles-ci sont respectivement notées ALLC et ALLD dans ce qui suit. Une autre stratégie tout à fait triviale qu'il est possible d'inclure dans l'analyse du dilemme du prisonnier est celle d'un comportement tout-à-fait aléatoire. Pour un tel joueur, chacun des coups sera effectué au hasard de manière indépendante d'un tour à l'autre et, tout comme ALLC et ALLD, sera également indépendant des coups de l'adversaire.

Une quatrième stratégie dont l'on peut exposer le détail, et qui de fait fut soumise au tournoi organisé par Axelrod, est désignée par le nom de *Tit-for-Tat* (TFT) – que l'on peut traduire en français par le vocable de « oeil-pour-oeil ». *Tit-for-Tat* est la stratégie *la plus simple* que l'on puisse concevoir dont le comportement est en partie fonction du comportement de l'adversaire – i.e. une stratégie dite « réactive » ; dans le cadre du dilemme du prisonnier itéré, TFT commence par coopérer avec son adversaire, et poursuit cette coopération *tant et aussi longtemps que l'adversaire coopère*. Dès l'instant où le joueur opposé fait défection face à Tit-for-Tat, ce dernier fait défection également, mais se remet aussitôt à coopérer dès que son adversaire fait de même.

TFT a ceci de particulier que depuis sa soumission à la toute première itération du tournoi d'Axelrod par Anatol Rapoport, alors professeur de psychologie à l'Université de Toronto mais s'étant également intéressé à la modélisation mathématique de tout un éventail de phénomènes et de comportements sociaux, aucune stratégie n'a pu obtenir un score moyen supérieur de manière générale. Les tournois d'Axelrod étant formulés de manière à opposer tour-à-tour tout l'éventail de stratégies soumises les unes aux autres à répétition puis à calculer leur pointage moyen, il en a résulté que c'est TFT qui s'avéra être la stratégie optimale face au plus grand nombre d'adversaires possibles – autrement dit qu'il s'agit de la stratégie la plus *polyvalente* lorsque confrontée à des adversaires adoptant une variété de stratégies différentes. Évidemment, en prenant le cas trivial d'une joute d'IPD opposant TFT à ALLD, on peut immédiatement concevoir que si au premier tour TFT coopère et que ALLD fait défection, puis qu'à chaque tour suivant chacun fait défection jusqu'à ce que la partie prenne fin, il s'ensuit qu'ALLD possédera un léger avantage sur TFT en raison même de cette asymétrie des coups au premier tour. Mais on peut ensuite observer de manière tout à fait triviale qu'ALLD jouant contre lui-même n'obtiendra qu'un pointage médiocre – tandis que TFT jouant contre TFT coopérera à tout coup durant la partie, et donc obtiendra un pointage moyen bien supérieur. C'est donc à l'égard de cette moyenne des pointages que TFT possède un avantage, et aucune autre stratégie imaginée depuis sa soumission au tournoi

d’Axelrod n’a pu obtenir de résultat supérieur – ceci, même dans la mesure où le succès de TFT aura été connu d’avance lors des tournois ultérieurs.

Quelques autres propriétés particulières caractérisent également TFT, et celles-ci ont été analysées dans le détail et avec grande minutie dans les travaux d’Axelrod (2006). Mais une nous intéresse de manière toute particulière ici : *TFT constitue notamment la stratégie réactive la plus simple qu’il est possible d’encoder au dilemme du prisonnier itéré* – possiblement à l’exception de sa contrepartie qui ferait défection au premier tour, et adopterait ensuite une stratégie identique à l’adversaire, par exemple, mais comme pour ALLD il est trivial de voir en quoi cette stratégie serait évidemment moins profitable de manière générale que TFT. De fait, Axelrod avait judicieusement noté que la longueur des stratégies, ou plus précisément des programmes informatiques encodant ces stratégies, n’était en rien corrélé à leur succès global. Il demeure toutefois évidemment d’un intérêt tout particulier de noter que la stratégie réactive la plus simple est aussi la stratégie optimale face à une gamme variée d’adversaires.

Plusieurs autres stratégies peuvent évidemment être élaborées dans le cadre du dilemme du prisonnier ; on se contentera ici d’en décrire quelques unes. On peut notamment définir une autre stratégie réactive qu’on peut qualifier de « oeil-pour-oeil généreux » (*Generous Tit-For-Tat* – GTFT) qui agit tout comme TFT à ceci près qu’elle « pardonne » une certaine fraction des défections de l’adversaire – disons un tiers – en coopérant de nouveau. GTFT a l’avantage de *corriger les erreurs* qui pourraient être introduites dans la dynamique du jeu : si deux joueurs TFT se rencontrent mais que l’un d’eux « commet une erreur » (i.e. fait défection alors que l’adversaire coopère) alors les deux joueurs tombent dans un cercle vicieux de défection mutuelle jusqu’à la prochaine erreur commise. Or GTFT peut *corriger* ce comportement en permettant une coopération alors que l’adversaire lui fait défection.

Une autre stratégie qui a l’avantage de pouvoir corriger des erreurs qui seraient introduites dans le système est désignée comme « gagne-reste, perd-change » (*Win-Stay, Lose-Shift* – WLS). Son comportement est différent des autres stratégies et ne comporte aucune composante réactive ; WLS décide du prochain coup à jouer en fonction de son propre pointage au tour précédent – si celui-ci est profitable il persiste à jouer le même coup qu’au tour précédent, tandis qu’il passe de la coopération à la défection (ou inversement) si son pointage est défavorable.

Finalement, l’on peut définir une stratégie aléatoire (RND – pour *random*) qui joue tous ses coups au hasard. N’étant ni réactive, ni correctrice d’erreur on peut d’emblée lui présumer un succès limité. Il est toutefois éclairant d’introduire à certains moments une telle stratégie dans le système comme analogue d’un « bruit » stochastique inhérent à ce dernier, ou simplement pour simuler des agents dysfonctionnels. De plus, dans la mesure où un grand nombre d’erreurs est introduit dans le système l’ensemble des stratégies se trouvera à tendre vers le comportement représenté par RND.

Dans le cadre de l'analyse présentée ici, quatre stratégies ont été retenues lors des simulations : ALLC, ALLD, TFT et RND. Il s'agit notamment des stratégies les plus simples à encoder, ainsi on peut présumer que si un joueur en venait à adopter spontanément une stratégie et que son comportement émergeait spontanément de variations mutationnelles – telles que les théories de la vie le présument – alors ces stratégies seraient les premières à être échantillonnées par un processus de sélection naturelle. Il n'est évidemment pas exclu que des variations de ces stratégies puissent avoir eu un impact dans les systèmes prébiotiques mais puisque l'objet de la présente analyse consiste à analyser l'émergence de la coopération prébiotique l'on peut présumer que les constituants les plus simples ont statistiquement été les premiers à pouvoir émerger de manière naturelle, agissant ainsi comme catalyseur pour la construction de structures et/ou de processus chimiques plus élaborés. Empiriquement, le succès remporté par TFT est également un aspect auquel il faut apporter une attention particulière ; si lors des tournois d'Axelrod TFT a su prendre le dessus de manière générale sur l'ensemble de ses adversaires – cela même alors que les concepteurs des stratégies participantes lors des tournois ultérieurs furent par la suite mis au courant de son succès – cela suggère que pour expliquer la coopération il n'est nullement nécessaire d'avoir recours à des stratégies possédant des processus décisionnels poussés, et que celle-ci pourrait très bien avoir effectivement émergé en usant des composantes biochimiques les plus simples.

On présente pour le bénéfice du lecteur le détail de confrontations entre TFT, ALLC, ALLD et RND à la [Figure 1.4](#), puis entre ces mêmes stratégies lorsque confrontées à leurs semblables à la [Figure 1.5](#). De manière générale, lorsque les deux joueurs adoptent des stratégies différentes les couples TFT-ALLC performant bien, tandis que ALLD remporte facilement les parties d'IPD lorsqu'il joue contre ALLC et RND. Lorsque deux stratégies identiques s'affrontent, TFT et ALLC performant encore très bien, et cette fois ALLD obtient un pointage beaucoup plus bas.

#### 1.2.4. Applications

Le cadre d'analyse fourni par le dilemme du prisonnier a été mis en relation et analysé face à des thèmes aussi variés que la théorie des réseaux ([Ebel et Bornholdt, 2002](#)), la théorie du chaos ([Nowak et Sigmund, 1993](#)), les systèmes complexes ([Sigmund, 2001](#)), la percolation ([Yang et Yang, 2019](#)), la sélection multi-niveaux ([Traulsen et Nowak, 2006](#)), les réseaux neuronaux ([Chellapilla et Fogel, 1999](#)), les algorithmes génétiques ([Yao et Darwen, 2000](#)), l'apprentissage machine ([Sandholm et Crites, 1996](#)), les réseaux à invariance d'échelle ([Thibert-Plante et Parrott, 2007](#)) ou les automates cellulaires ([Fort et Viola, 2005](#)). Dans l'analyse présentée ici, l'on suivra le fil d'analyse consistant à appliquer le cadre conceptuel du dilemme du prisonnier au problème de l'origine de la vie, et donc du passage du monde

	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	60
<b>TFT</b>	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	
<b>ALLC</b>	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	
	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	60

	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	19
<b>TFT</b>	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	
<b>ALLD</b>	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	
	5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	24

	0	5	3	0	5	3	3	3	0	5	0	1	1	5	3	0	5	0	5	3	52
<b>TFT</b>	C	D	C	C	D	C	C	C	C	D	C	D	D	D	C	C	D	C	D	C	
<b>RND</b>	D	C	C	D	C	C	C	C	D	C	D	D	D	C	C	D	C	D	C	C	
	5	0	3	5	0	3	3	3	5	0	5	1	1	0	3	5	0	5	0	3	50

	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>ALLC</b>	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	
<b>ALLD</b>	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	
	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	100

	3	0	0	3	3	0	3	0	3	0	3	0	0	0	0	3	3	0	3	3	30
<b>ALLC</b>	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	
<b>RND</b>	C	D	D	C	C	D	C	D	C	D	C	D	D	D	D	C	C	D	C	C	
	3	5	5	3	3	5	3	5	3	5	3	5	5	5	5	3	3	5	3	3	80

	5	5	5	1	1	5	1	1	1	5	1	5	5	5	1	1	5	1	5	5	64
<b>ALLD</b>	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	
<b>RND</b>	C	C	C	D	D	C	D	D	D	C	D	C	C	C	D	D	C	D	C	C	
	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	9

**Figure 1.4.** Affrontement au dilemme du prisonnier itéré comportant  $M = 20$  coups entre les stratégies TFT, ALLC, ALLD et RND affrontant une stratégie différente. Chaque coup où un joueur coopère est identifié en vert, tandis que lorsque ce joueur fait défection le coup est identifié en rouge. Le pointage obtenu par chaque joueur pour chacun des tours est indiqué dans les rangées de haut et du bas de chaque encart, et le total obtenu pour chacun des joueurs à l'issue de la partie d'IPD est noté à la dernière colonne. De manière générale, TFT et ALLC performant bien ensemble, et ALLD remporte facilement contre ALLC et RND.

	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	60
<b>TFT</b>	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	
<b>TFT</b>	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	
	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	60

	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	60
<b>ALLC</b>	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	
<b>ALLC</b>	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	
	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	60

	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	20
<b>ALLD</b>	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	
<b>ALLD</b>	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	20

	1	1	3	3	5	1	5	3	0	3	5	0	1	0	3	0	5	1	1	5	46
<b>RND</b>	D	D	C	C	D	D	D	C	C	C	D	C	D	C	C	C	D	D	D	D	
<b>RND</b>	D	D	C	C	C	D	C	C	D	C	C	D	D	D	C	D	C	D	D	C	
	1	1	3	3	0	1	0	3	5	3	0	5	1	5	3	5	0	1	1	0	41

**Figure 1.5.** Affrontement au dilemme du prisonnier itéré comportant  $M = 20$  coups entre les stratégies TFT, ALLC, ALLD et RND s'affrontant elles-mêmes. TFT et ALLC performent ici très bien, tandis qu'ALLD obtient un pointage beaucoup plus bas.

prébiotique à la matière dite organique, et auquel un certain nombre de physiciens et de biologistes se sont penchés dans les dernières décennies.

La question de la coopération a émergé à répétition dans les structures théoriques élaborées pour tenter de rendre compte de l'émergence du vivant – et ce de plusieurs manières. Suivant la catégorisation décrite par Walker (2017) exposée précédemment, l'on est à même de constater que le concept de coopération joue un rôle prépondérant dans les diverses tentatives d'explication d'apparition du vivant.

L'on peut rappeler d'après ce qui a été vu précédemment que deux types de théories biochimiques ont été avancées pour rendre compte de l'origine de la vie : les théories génétiques et celles de réseaux coopératifs. Les théories dites de monde ARN, du premier type, considèrent la vie comme une transmission d'information. L'on peut dès lors faire l'hypothèse que la coopération a pu être centrale relativement à trois processus biochimiques, soit entre

les polymérase et les brins modèles d'ARN, entre les composantes d'un ensemble autocatalytique et entre les brins d'ARN entre eux lors de l'assemblage d'un catalyseur (Higgs et Lehman, 2015).

Dans le cadre de la théorie des ensembles autocatalytiques élaborée par Kauffman (1986, 1993) il est trivial de voir que si celle-ci considère la vie précisément comme étant constituée de réseaux coopératifs la question de la coopération elle-même y occupe certainement une place prépondérante.

En ce qui a trait aux théories physiques de l'émergence de la vie exposées précédemment – celles de la vie comme métabolisme, celles comprenant le biologique comme une conséquence de la thermodynamique ainsi que celles considérant le vivant comme un phénomène critique, il est peut-être plus difficile de voir immédiatement la place conceptuelle que la coopération y occupe. Rappelons toutefois d'emblée que les théories physiques concernant l'apparition du vivant ne sont pas élaborées en opposition aux théories biochimiques mais ont pour objectif de prolonger, de *complémenter* ces dernières – ainsi à titre d'exemple en adoptant le point de vue que la vie soit une conséquence de la thermodynamique l'on n'exclut nullement que le processus biochimique lui-même à l'oeuvre *en concordance* avec les lois de la thermodynamique soit issu d'une coopération entre brins d'ARN.

Plusieurs travaux ont par ailleurs été publiés sur des thématiques connexes ou reliant d'une manière précise apparition du vivant et coopération. On peut citer à ce sujet les travaux de Mizuuchi et Ichihashi (2018) qui, à l'aide de modèles de réplication artificielle ont montré que la compartimentation issue d'une sélection de groupe pouvait servir d'adjuvant pour la stabilité de réplicateurs face à des entités parasites ou exploitatrices. Toujours à la frontière entre le vivant et le non vivant, certains biologistes se sont penché sur le rôle de la coopération relativement au comportement des virus et bactéries et ont pu démontrer que sous certaines conditions ces derniers étaient confrontés à des situations pouvant être modélisées par une matrice de pointage satisfaisant aux axiomes du dilemme du prisonnier (Damore et Gore, 2012; Frick et Schuster, 2003; Turner et Chao, 1999). Des phénomènes de coopération sophistiqués ont pu être observés à maintes reprises, notamment chez les mycobactéries. Par exemple, des « attaques de groupe » de *Myxococcus xanthus* ont été décrites, requérant la production coordonnée d'enzymes digestives, visant à dégrader d'autres microbes, par plusieurs individus simultanément. Par ailleurs, dans des conditions adverses de carence nutritionnelle les individus *Myxococcus xanthus* se regroupent en agrégats par centaines de milliers pour former des corps capables de résister au stress en redistribuant les ressources inexploitées et en provoquant la mort cellulaire programmée d'une fraction importante d'individus (Dworkin, 1996; Wireman et Dworkin, 1977; Kliman, 2016).



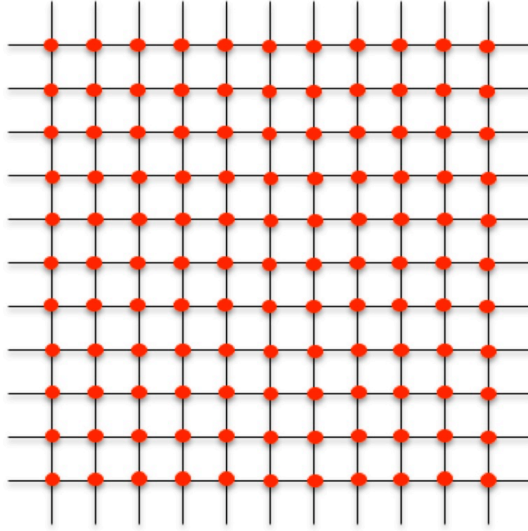
Si le dilemme du prisonnier peut facilement se présenter et se comprendre de manière tout à fait anthropocentrique tel qu'exposé précédemment, et que l'on puisse concevoir que *individu capable de raisonnement* soit en mesure d'effectuer un choix délibéré dans un cadre écologique, par exemple, on voit qu'il n'est absolument pas *nécessaire* que le joueur soit rationnel, dans la mesure où il puisse simplement s'agir d'une entité capable d'encoder de l'information (une stratégie, un choix) et qu'elle soit en mesure de *performer* ce choix de manière physique dans son environnement, viz. plus spécifiquement face à l'autre joueur. Un virus satisfait à ces conditions, tout aussi bien qu'un brin d'ARN ou même qu'une simple molécule chimique abiotique. Si l'on conçoit la structure chimique comme un emmagasinage d'information, pouvant éventuellement être sujette – ou non – à une certaine réplication, alors il est tout à fait possible d'étendre le domaine d'analyse du dilemme du prisonnier à la question de l'origine de la vie, ce qui a non seulement été fait de manière détaillée et convaincante dans la littérature scientifique tant en physique qu'en biochimie jusqu'à maintenant, mais qui sera également et conséquemment pris comme présumé au cadre d'analyse du travail présenté ici.

### 1.2.5. Spatialité

L'une des thématiques d'importance ayant été traitée dans la littérature relativement au dilemme du prisonnier concerne son implémentation dans un contexte spatial. De fait, l'on peut concevoir que s'il est ici question d'origine de la vie, les agents dont il est question seront inscrits dans un environnement physique, un médium, un substrat quelconque – cette fameuse « soupe primordiale » dont parlait Darwin, et remise au goût du jour par Oparin et Haldane, puis ayant été l'objet de recherche des itérations successives de l'expérience conçue à l'origine par Miller et Urey. On s'attend donc à ce qu'une description adéquate du passage du non vivant au vivant intègre cet élément de spatialité parce qu'il s'agit d'un prérequis pour la validité des explications ; or il s'avère que cet élément de spatialité lui-même favorise *justement* le déploiement de comportements complexes et structurés du modèle, comme on le verra dans les chapitres qui viennent.

Les travaux de [Mizuuchi et Ichihashi \(2018\)](#) ont été mentionnés ci-haut dans le cadre de recherches connexes au dilemme du prisonnier et à l'apparition du vivant ; cet intérêt envers la formation de structures spatiales coordonnées de la part de joueurs du dilemme du prisonnier a de manière générale été étudiée à maintes reprises ([Lindgren et Nordahl, 1994](#); [Nowak \*et al.\*, 1994](#); [Nowak et May, 1993](#); [Szabó et Tóke, 1998](#); [Szabó \*et al.\*, 2005](#)). La question notamment de la compartimentation ([Takeuchi et Hogeweg, 2009, 2012](#)) semble en être une d'importance dans la thématique générale de la spatialité. Celle-ci réfère à la séparation des réplicateurs en des compartiments – « proto-cellules » – pouvant se multiplier et être détruits en fonction des réplicateurs qui y sont présents. Incidemment,



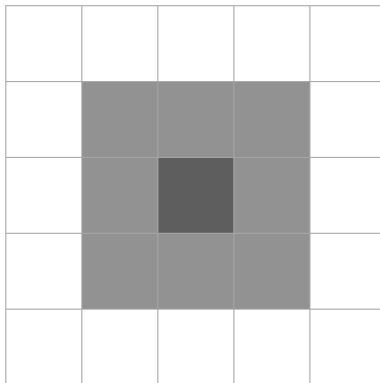


**Figure 1.6.** Grille 2D utilisée dans une implémentation typique du dilemme du prisonnier dans sa version spatiale. Les agents sont distribués à chacun des sites présents à l’intersection des droites horizontales et verticales.

en biochimie il appert que le phénomène de séparation de phase – analogue des processus de compartimentation étudiés à l’aide des outils de la physique – prend une part décisive dans le processus explicatif de l’apparition du vivant (Ladouceur *et al.*, 2020; Weber et Brangwynne, 2015).

Un certain nombre de processus se déployant dans le cadre d’un dilemme du prisonnier implémenté dans un environnement spatial peuvent être d’emblée notés. Les simulations entreprises ici ont été effectuées de manière analogue à ce qui a été amplement étudié dans la littérature sur l’IPD dans sa version spatiale, i.e. une implémentation ayant recours à une grille 2D (Figure 1.6) sur laquelle sont distribués des agents à chacun des sites selon les paramètres de la simulation. À chaque itération du modèle, chaque agent affrontera ses plus proches voisins tour à tour, et la simulation progressera de manière évolutive en attribuant à chaque agent au tour suivant la stratégie ayant obtenu le pointage moyen le plus élevé parmi les joueurs présents dans ce voisinage. La distribution spatiale des stratégies évoluera ainsi de manière dynamique sur la grille, tout comme celle de la fréquence des stratégies.

Afin de définir ce que constitue le « voisinage » d’un agent, quelques choix s’offrent à nous. On a dans le cadre de cette analyse opté pour le voisinage dit « de Moore » – c’est à dire que les « plus proches voisins » d’un agent correspondent aux huit joueurs entourant ce dernier sur la grille utilisée (Figure 1.7). Cette représentation du voisinage a été utilisée à maintes reprises dans les simulations d’IPD sur réseau et constitue un élément relativement



**Figure 1.7.** Voisinage de Moore, décrivant les plus proches voisins d’un joueur qui affronteront ce dernier à chaque itération temporelle de la simulation. Le joueur central (au centre) est entouré de huit voisins (gris pâle), qui constituent le voisinage de ce dernier lors des interactions au dilemme du prisonnier.

standard dans la littérature scientifique qui y est consacrée (Nowak, 2006; Fort et Viola, 2005; Fu *et al.*, 2010; Ifti *et al.*, 2004).

Si l’élément de spatialité apparaît d’emblée être une condition *sine qua non* pour qu’une tentative d’explication de l’apparition de la vie soit complète, l’on a mentionné précédemment que ce même élément spatial était de fait l’un des éléments qui précisément favorisait l’apparition de comportements complexes du modèle, et notamment la formation de structures organisées. L’un des exemples les plus évidents de cet impact de la spatialité dans le déroulement de simulation d’IPD est la survie de formations spatiales composées de certaines stratégies spécifiques qui sans cet apport de la spatialité se verraient rapidement évacuées de la simulation. Par exemple, des agents adoptant une stratégie de coopération inconditionnelle (ALLC) apparaissent invariablement inférieurs, dans le cadre du dilemme du prisonnier itéré, face à ceux adoptant la stratégie de défection inconditionnelle (ALLD) – les premiers n’obtenant aucun point tandis que les seconds obtiennent le pointage maximal (Tableau 1.1). Une simulation opposant chaque agent de la grille à tous les autres agents du système – l’analogie de cette « soupe primordiale darwinienne » qui aurait pu engendrer la vie – ou encore, ce qui est plus simple mais aboutit aux mêmes résultats, une simulation où le voisinage d’un agent est pris de manière aléatoire sur la grille au lieu d’être constitué des agents les plus proches dans la métrique de la grille – mène donc invariablement à un anéantissement complet des populations d’agents suivant la stratégie ALLC lorsque mis en présence d’une population d’agents adoptant la stratégie ALLD. Or lorsqu’un voisinage basé sur la distance physique sur grille – tel le voisinage de Moore et qui représenterait une certaine sédimentation des relations physiques entre joueurs, par exemple une interaction basée sur de faibles mouvements thermiques dans le système – est introduit, l’on observe que de

8	8	8	8	8	8	8
8	12	16	20	16	12	8
8	16	15	15	15	16	8
8	20	15	24	15	20	8
8	16	15	15	15	16	8
8	12	16	20	16	12	8
8	8	8	8	8	8	8

**Figure 1.8.** Formation de ALLC (au centre, en vert) métastable dans un environnement de ALLD (en rouge). Le joueur central, entouré de ALLC, obtient le maximum de points dans le contexte d’une coopération mutuelle face à tous ses opposants (soit trois points, à huit reprises). Les joueurs entourant ce dernier, adoptant tous la stratégie ALLC également, obtiennent un pointage intermédiaire car confrontés autant à ALLC qu’à ALLD ; ils conservent toutefois tous leur stratégie puisque leur voisin le plus « performant » demeure le joueur ALLC central. Les joueurs ALLD, en périphérie du domaine, obtiennent un pointage inférieur à celui du joueur central puisqu’ils sont confrontés soit à un mélange de ALLC et ALLD, soit uniquement à d’autres joueurs ALLD.

manière inattendue des formations spatiales de ALLC peuvent survivre dans un bassin composé de ALLD. On peut voir de quelle manière ce résultat est une conséquence du voisinage en considérant la [Figure 1.8](#), schématisant le pointage obtenu après une partie du dilemme du prisonnier entre chaque agent et les autres joueurs présents dans un voisinage de Moore, et où la stratégie ALLC est représentée en vert et la stratégie ALLD en rouge. Comme les défecteurs obtiennent un pointage médiocre entre eux, il s’ensuit qu’une formation de ALLC obtient un pointage tout a fait acceptable dans la mesure où ALLC joue contre ALLC – ainsi l’un des joueurs, au centre de la formation de joueurs ALLC, obtient le pointage coopératif maximal lors de toutes ses parties (i.e. trois points, à huit reprises), et l’on voit qu’au tour suivant si l’on assigne aux joueurs la stratégie présente dans leur voisinage ayant obtenu le meilleur pointage ALLC pourra persister.

On a donc ici l’une des conséquences importantes de base de l’introduction de la spatialité dans le dilemme du prisonnier : des coopérateurs, normalement inférieurs lorsqu’opposés à des défecteurs, peuvent *survivre entre eux* dans la mesure où ils sont structurés en une formation spatiale précise, ce que n’autoriserait pas une simulation sans dimension spatiale ou une simulation où le voisinage d’un joueur est pris de manière aléatoire sur la grille. On peut donc concevoir que le comportement de *coopération permise par la spatialité* a des conséquences

dont la portée théorique est importante : si une entité prébiotique en venait à s'adjoindre spatialement à un groupement d'entités prébiotiques, que toutes ces entités catalysaient les réactions chimiques favorisant leur présence, alors un pourrait obtenir ainsi le germe d'un agencement autocatalytique stable, et dont un environnement évolutif stochastique pourrait favoriser l'apparition.

Un corollaire de cette constatation est le suivant : en tentant d'expliquer l'apparition de la complexité, n'y a-t-il pas apparente contradiction si le point de départ consiste en réalité à simuler l'interaction des agents, des *entités les plus simples*? Le mécanisme par lequel la coopération dans un contexte spatial apparaît pourrait suggérer le contraire, s'il est observé qu'au final, les structures coopératives en viennent à se complexifier – *émergent* spontanément des interactions individuelles – et particulièrement, dans le cas qui nous occupe, à manifester certaines propriétés typiques de ce que l'on s'attendrait à observer dans le cadre de l'apparition de la vie.

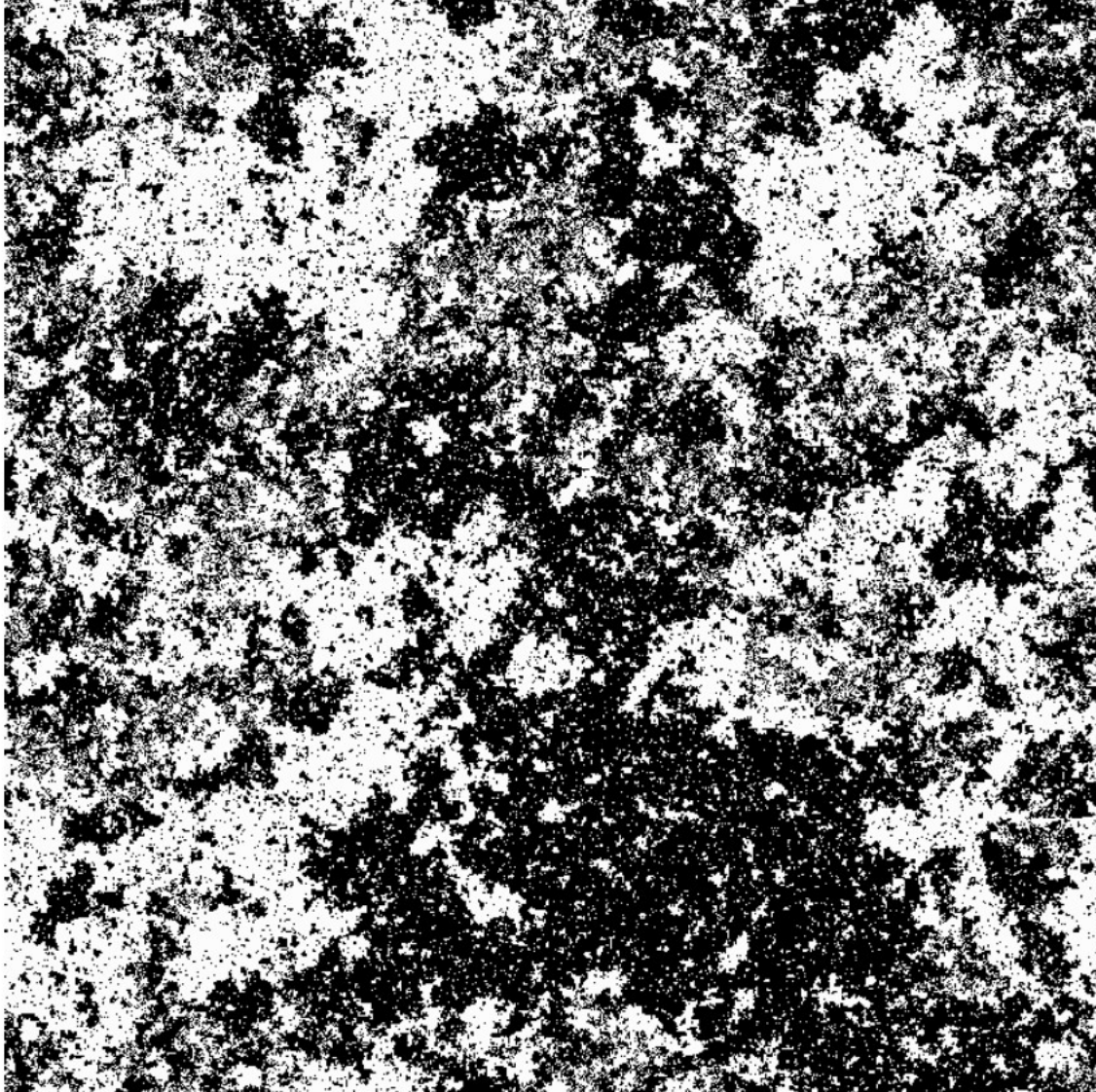
### 1.3. Physique statistique hors équilibre

S'il est possible d'interpréter l'apparition de la vie comme une instantiation particulière d'une transition de phase, c'est la physique statistique qui pourra nous fournir les outils permettant d'en tirer toutes les conclusions, d'en analyser toutes les facettes. On présente donc ici au lecteur un rappel de notions de physique statistique qui seront cruciales pour la suite des choses ; d'abord, celles reliées aux systèmes critiques de manière générale comme la notion de paramètre d'ordre, celle d'attracteur ou encore celle d'espace de phase, puis on s'attardera à la théorie de la criticalité auto-régulée, qui est une explication de la manière dont certains systèmes critiques peuvent se diriger *spontanément* vers leurs points critiques, via une autorégulation de leur paramètre d'ordre, sans intervention extérieure aucune.

#### 1.3.1. Éléments de physique statistique relatifs aux systèmes critiques

Si l'eau subit une transition abrupte à sa température de fusion, certains systèmes physiques dits *critiques* subissent plutôt des transitions de phase dites *continues*. Et si l'eau ne se trouve pas dans deux états simultanément – elle passe évidemment abruptement de l'état liquide à l'état solide, par exemple – on ne peut en dire autant des systèmes critiques. À leur point critique, ces systèmes font montre de comportements particuliers qu'on décrira en détail dans ce qui suit, et sont caractérisés par des fluctuations *à toute échelle* (Figure 1.9), ne pouvant se décider à adopter l'un ou l'autre de leurs états. À la Figure 1.9 par exemple, les domaines de magnétisation pour un signe donné présentent une distribution de taille qui va d'un seul élément à une structure fractale dont la longueur est comparable à la dimension linéaire du domaine. Les éléments d'analyse présentés ici ont





**Figure 1.9.** Système ferromagnétique simulé à l'aide du modèle d'Ising, historiquement l'un des modèles phares étudiés dans le développement de la théorie de renormalisation des groupes qui constitue le socle conceptuel sur lequel est basé l'analyse moderne des systèmes critiques en physique statistique. Les sites blancs correspondent aux spins  $-1$  tandis que les sites noirs correspondent aux spins  $+1$ . Tiré de [Sethna \(2006\)](#).

l'avantage d'être fondamentalement indépendants du système étudié, ainsi ils peuvent tout à fait être appliqués à un grand nombre de système physique – et notamment au système d'IPD sur réseau analysé dans ce qui suit ([Sethna, 2006](#)).

### Phase et paramètre d'ordre

La manière la plus *générale* de distinguer deux phases de la matière consiste à examiner les symétries d'un système. Loin de se restreindre aux trois phases habituellement citées – les

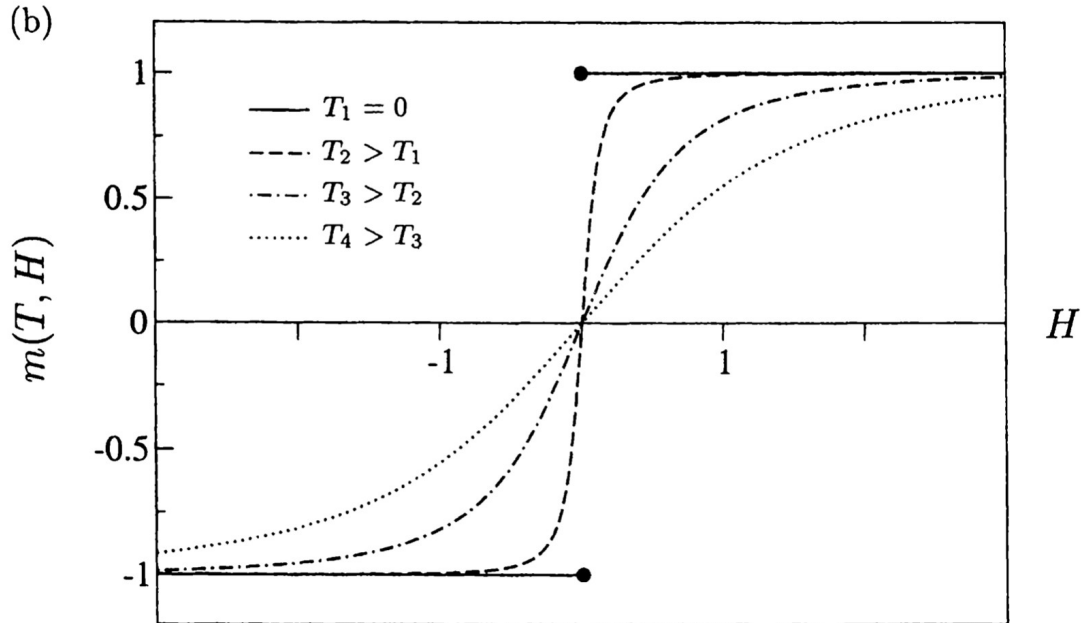
phases liquides, solides et gazeuses – l’on peut dénombrer des centaines de phases différentes dans la nature. En examinant par exemple un système composé de molécules d’eau, l’on observe que d’une part dans sa phase solide l’eau possède une symétrie rotationnelle discrète dans l’organisation spatiale de ses molécules, tandis que dans sa phase liquide ne possède pas une telle symétrie. Par contre, l’arrangement désordonné des molécules d’eau *dans son ensemble* possède une symétrie complète tant rotationnelle que translationnelle – autrement dit, l’agencement des molécules liquide reste *en moyenne* inchangé suite à de telles transformations. Si les différentes phases ne diffèrent toutefois pas *toujours* en raison d’une disparité dans leurs symétries ; on peut toutefois affirmer que si deux systèmes présentent un ensemble différent alors ils sont conséquemment dans un état différent.

De manière naïve, on pourrait définir le paramètre d’ordre comme la « quantité d’importance » de ces systèmes. Par exemple, la magnétisation est le paramètre d’ordre d’un système ferromagnétique, et la densité est celui d’un système liquide ou gazeux. Si l’objet d’analyse de certaines sous-disciplines de la physique correspond à l’interaction microscopique d’un système, la physique *statistique*, elle, s’intéresse au comportement global, macroscopique résultant de ces interactions. Et ces interactions microscopiques – par exemple l’interaction interatomique dans le système ferromagnétique, et dont le détail est peu pertinent à l’analyse macroscopique – peuvent se résumer par une quantité globale propre au système pris dans son ensemble – la magnétisation (c.f. [Figure 1.10](#)). On peut également parler du *champ* d’un paramètre d’ordre : si un matériau brise sa symétrie rotationnelle et devient magnétique, l’on peut alors décrire un *champ magnétique*  $\mathbf{M}(\mathbf{x})$  qui dépend de la position spatiale.

Il est important de mentionner que le paramètre d’ordre résulte d’un *choix* – il peut tout à fait exister plusieurs paramètres d’ordre pour un même système. Reprenant notre exemple d’un aimant, si le champ  $\mathbf{M}$ , dans  $\mathbb{S}^2$ , est un choix judicieux pour étudier la magnétisation à basse température alors que les spins sont tous alignés, à haute température alors que la magnétisation tend vers zéro et que les spins sont orientés de manière largement aléatoire il est beaucoup plus approprié de considérer le champ  $\mathbf{M}$  comme un vecteur de longueur variable dans  $\mathbb{R}^3$ .

## Point critique, longueur de corrélation et fractales

Si une phase caractérise *dans son ensemble* un système à partir de ses propriétés microscopiques, et qu’un paramètre d’ordre est une quantité décrivant l’une des propriétés d’importance de ce système, un point critique peut quant à lui être décrit comme un endroit dans l’espace des paramètres du système où les fonctions de corrélation décroîtront en termes de lois de puissance à longue distance, signifiant qu’il y a présence de corrélations à *toutes échelles spatiales* – un compromis entre les corrélations à échelle spatiale courte telles celles d’un état non magnétisé d’un matériau ferromagnétique par exemple, et les corrélations à



**Figure 1.10.** Magnétisation moyenne  $m(T, H)$  d'un système ferromagnétique telle que calculée analytiquement à l'aide du modèle d'Ising en une dimension, en fonction de la température  $T$  et du champ externe  $H$ , pour quatre valeurs de la température. À haute température, un champ  $H$  fort est requis pour aligner les spins (e.g. courbe T4) tandis qu'à basse température (courbe T1) l'alignement est beaucoup plus important. Tiré de [Christensen et Moloney \(2005\)](#).

échelle spatiale de portée infinie typiques d'un état ordonné où un système ferromagnétique démontre une magnétisation claire (c.f. [Figure 1.9](#), ci-haut). À une température critique  $T_c$ , notre système ferromagnétique décrit plutôt une structure fractale, sorte de mélange des états de spin magnétisés et non magnétisés. Un ensemble est corrélativement décrit comme fractal lorsque sa frontière possède une dimension – la dimension de Hausdorff – non entière. Les changements internes typiquement associés à l'état critique d'un système se font par ailleurs souvent via des processus *d'avalanche* : catastrophes soudaines menant à la réorganisation entière d'un système, le déclenchement d'avalanches fait souvent suite à un changement imperceptible par rapport à la taille globale du système mais qui perturbe un état stationnaire suite à un phénomène d'accumulation d'énergie.

Il a été mentionné précédemment que les techniques d'analyse présentées ici ont l'avantage de pouvoir d'appliquer à un large spectre de systèmes possibles. Cette propriété, appelée *universalité*, est une caractéristique que peuvent posséder deux systèmes pouvant être complètement différents au niveau microscopique tout en manifestant un comportement structurellement similaire au niveau macroscopique. Un système critique est par ailleurs caractérisé par un ensemble « d'exposants critiques » qui décrivent son comportement proche de ses transitions de phase, et chaque système à l'intérieur d'un même ensemble appelé « classe

d'universalité » est présumé posséder les mêmes exposants critiques que tous les autres systèmes présents dans la même classe (Binney, 2002). Par exemple, puisque la susceptibilité, la chaleur massique que les longueurs de corrélation font montre d'un comportement similaire (et des mêmes exposants critiques caractérisant leurs lois) aux points critiques par rapport à la magnétisation d'un système ferromagnétique, on les caractérise dans la même classe d'universalité. On peut mentionner notamment la susceptibilité par spin dans le modèle d'Ising (Christensen et Moloney, 2005), dont le comportement proche de la température critique dépend de l'exposant critique  $\gamma$  et qui obéit à la relation suivante :

$$\chi(T,0) \propto |T - T_C|^{-\gamma} \quad \text{à } T \rightarrow T_C \quad (1.3.1)$$

Le modèle d'Ising, mentionné brièvement ci-haut et étant une représentation relativement fidèle du comportement d'un matériau ferromagnétique, appartient par ailleurs lui aussi à cette même classe – ainsi les résultats obtenus grâce au modèle théorique peuvent être directement applicables à tout système physique réel appartenant à cette dernière.

Si certains systèmes peuvent être dirigés vers ces points critiques par une intervention extérieure, une sous-classe particulière de systèmes le font *en l'absence totale d'intervention extérieure* et se dirigent spontanément vers leurs états critiques. Désignés comme systèmes à « criticalité auto-régulée », ils génèrent de manière spontanée ces fluctuations mentionnées précédemment typiques des phénomènes critiques décrits plus haut. On examinera en détail cette classe spéciale de systèmes plus loin.

## Invariance d'échelle et propriétés émergentes

Une autre caractéristique des transitions de phase continues typiques des systèmes critiques est l'invariance d'échelle. Toujours à la Figure 1.9, l'on peut remarquer que les irrégularités apparentes du système d'Ising n'ont pas de longueur caractéristique ; ces structures fractales sont autrement dit *invariantes par rapport à un changement d'échelle spatiale*. Beaucoup de systèmes critiques sont caractérisés par cette invariance d'échelle – les phénomènes de percolation en sont en bon exemple, tout autant que ceux d'avalanches, comme ceux typiques des systèmes ferromagnétiques.

Cette propriété d'invariance d'échelle nous permet par ailleurs d'introduire le concept de propriété émergente : en prenant l'exemple d'une marche aléatoire – soit d'une succession de pas pris dans des directions aléatoires sur une grille – l'on peut montrer que la somme partielle de ces fluctuations est génératrice de fractales, et donc d'invariance d'échelle. On peut aussi montrer, par ailleurs, que la distance entre le point de départ du marcheur et son point d'arrivée suit une distribution de probabilité qui obéit à l'équation de diffusion. Ces deux caractéristiques *émergent* d'une suite d'interactions microscopiques, et sont donc des *propriétés émergentes* du système étudié. Ces propriétés sont, tout comme les lois régissant



les différents systèmes d'une même classe d'universalité, indépendantes de l'implémentation physique du système – et elles sont conséquemment tout aussi *universelles* que ces dernières.

## Espace de phase, ergodicité et attracteur

Afin de représenter l'état d'un système, on peut situer ce dernier dans un *espace de phase* – représentation  $M$ -dimensionnelle d'un ensemble de ses variables, ce qui permet par ailleurs d'en analyser l'évolution. L'espace de phase d'un système peut tout aussi bien décrire ses propriétés microscopiques (e.g. la position de chacun de ses constituants) que macroscopiques (e.g. le diagramme pression-volume). Or évidemment, pour les systèmes étudiés en physique statistique et comprenant un grand nombre de particules ce dernier type est beaucoup plus approprié ; l'on pourra ainsi inscrire notamment l'emplacement – i.e. l'état – d'un système dans une représentation 2D ou 3D selon le cas, et également y décrire la trajectoire que peut subir le système lors d'un intervalle de temps donné (transition de phase, périodicité, etc.)

On peut dès lors se servir du concept de phase pour décrire l'ergodicité : *dans un système ergodique, la trajectoire de presque tous les points de l'espace de phase passera de manière arbitrairement proche de tous les autres points de l'espace satisfaisant à une certaine valeur de l'énergie*. Autrement dit, les moyennes que l'on peut dériver d'un système par dimension temporelle sont égales aux moyennes dérivées de plusieurs instantiation de ces systèmes. Ce théorème de la physique statistique est important dans la mesure où l'on peut se servir de manière totalement équivalente de l'échantillonnage d'un grand nombre d'instanciations d'un système (dans la mesure où les paramètres de ces dernières sont identiques) ou de l'échantillonnage d'un seul système examiné durant un intervalle de temps très long. La portée pratique de ce constat est évidemment d'une grande utilité dans un contexte de simulations numériques, où il est parfois impossible de simuler un système sur une échelle temporelle de grande magnitude.

Un phénomène important à décrire ici, toujours à l'aide du concept d'espace de phase, est celui *d'attracteur* : on désigne un point ou une région de l'espace de phase d'un système comme attracteur dans la mesure où le système se stabilisera dans un *sous-ensemble restreint* de l'espace de phase, possiblement suite à l'intervention d'une force extérieure. Par exemple, un pendule auquel on applique une résistance se stabilisera dans l'espace de phase caractérisé par une vitesse nulle et un angle de zéro. Cela dit, il existe des attracteurs beaucoup plus élaborés qu'un tel point fixe – un système pouvant osciller entre deux ou plusieurs états de manière cyclique, tout en décrivant une trajectoire plus ou moins élaborée dans l'espace de phase, ou bien encore aboutir dans un « cycle limite » – trajectoire fermée à laquelle le système peut aboutir suite à une longue convergence temporelle. On aura l'occasion de voir dans ce qui suit l'application de tels concepts, qui se révèlent essentiels dans l'analyse de

systèmes statistiques comme celui que l'on se propose d'étudier dans le cadre de la présente analyse.

### 1.3.2. Criticalité auto-régulée

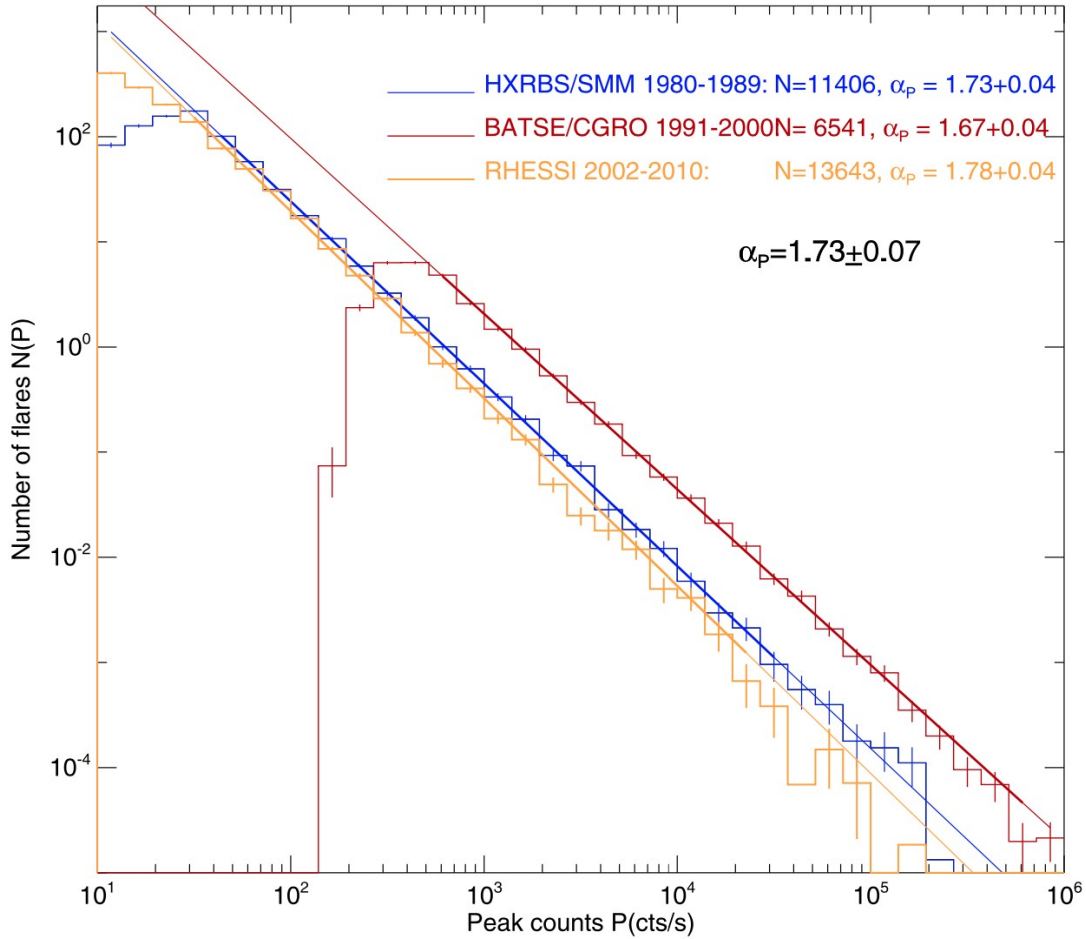
On a mentionné à quelques reprises, au fil de ce qui précède, la difficulté que présente l'application des concepts de criticalité à l'émergence de la vie; si le paramètre d'ordre d'un système critique se doit d'être *ajusté* par une intervention extérieure pour exhiber une transition d'une phase à une autre, qu'est-ce qui en est l'agent causal dans le phénomène d'apparition de la vie?

La théorie de la criticalité auto-régulée apporte déjà une réponse à ce genre de questionnement pour toute une gamme de systèmes observés dans la nature. Élaborée par Bak il y a une trentaine d'années pour tenter de rendre compte de l'émergence de la complexité dans la nature (Bak *et al.*, 1987; Kadanoff *et al.*, 1989), la théorie de la criticalité auto-régulée permet d'expliquer le comportement particulier d'une vaste gamme de systèmes physiques allant des avalanches caractérisant les tas de sable à l'embouteillage automobile, en passant par les dynamiques écologiques, les éruptions solaires ou les aléas du système économique (Charbonneau, 2017).

La définition générale d'un système à criticalité auto-régulée en est que *les points critiques de ce dernier en sont également des attracteurs de sa dynamique interne*. Cette simple constatation a des conséquences énormes sur la dynamique du système et explique par le fait même que le système se dirige de manière tout à fait spontanée vers ses états critiques. Trois composantes d'importance caractérisent les systèmes à criticalité auto-régulée : la présence de lois de puissance et d'invariance d'échelle, de phénomènes d'avalanches, et de « bruit  $1/f$  » ( $1/f$  noise, ou *pink noise*).

L'on peut partir de l'observation empirique que plusieurs distributions naturelles suivent une loi de puissance – la distribution de l'énergie dans un tremblement de terre ou dans une éruption solaire (Figure 1.11), les fluctuations dans la vitesse d'un pulsar, les fluctuations du système économique – d'une forme telle  $N(s) = s^{-\tau}$  avec  $\tau > 0$ , où  $N$  correspondrait au nombre de tremblements de terre d'énergie  $s$ . On dit de ces phénomènes qu'ils sont également à invariance d'échelle et que, comme on l'a vu précédemment, aucune caractéristique spécifique n'apparaît à une échelle particulière du système. Une autre façon de caractériser ces systèmes est de dire que tous les événements suivent la même logique peu importe leur taille, i.e. qu'il n'y a pas de « taille caractéristique » pour les événements d'un système donné.

Ces systèmes, pour lesquels la distribution de certaines caractéristiques ou événements suivent une loi de puissance, présentent une deuxième particularité : leur dynamique interne s'effectue par des processus d'avalanche, soit des événements de grande envergure qui font suite à une longue période transitoire. L'évolution vers ces événements catastrophiques mène



**Figure 1.11.** Distributions de la fréquence d’occurrence selon le pic de puissance maximale des événements d’éruptions solaires répertoriés à l’aide de trois instruments – SMM/HXRBS (1980–1989), CGRO/BATSE (1991–2000), and RHESSI (2002–2010) – auxquelles sont ajustées les lois de puissance correspondantes. Tiré de [Aschwanden \(2011\)](#). Voir [Aschwanden et al. \(2016\)](#) pour une revue de la littérature correspondante sur les phénomènes SOC en astrophysique.

également à une reconfiguration importante ou complète du système, et l’une de leurs caractéristiques premières est leur imprédictibilité – i.e. qu’il soit impossible de prévoir d’avance le déclenchement d’un événement précis.

Une troisième particularité que présentent les systèmes à autorégulation critique est la présence d’un signal multipériodique désigné comme « bruit  $1/f$  » – observé tant de la part de la lumière des quasars que dans la dynamique de l’embouteillage automobile – et qui est donc une superposition d’une multitude de bandes de fréquences dont l’intensité est fonction inverse de leur fréquences respectives.

La théorie de la criticalité autoréglée remet en question le principe tacite voulant que les reconfigurations importantes d'un système ne puissent provenir que d'interventions extérieures importantes – e.g. que les extinctions de masse proviennent uniquement d'impacts de météorites, que les chutes du système économique proviennent de chocs importants de l'offre ou de la demande – et font plutôt le postulat que dans les systèmes à autorégulation critique c'est *l'accumulation lente et graduelle d'énergie* qui mène à de rapides changements intermittents et apériodiques sous forme de décharge soudaine.

Il est intéressant de noter que relativement à ces systèmes, toute tentative de contrôle ou de régulation des événements d'envergure est vouée à l'échec – ce qu'on peut notamment observer dans les phénomènes de congestion de la circulation automobile. Ces états critiques catastrophiques, de toutes tailles, constitueraient en réalité *l'état optimal pouvant être atteint de manière dynamique*, et autrement dit correspondrait à la réponse naturelle du problème de flux d'énergie dans les systèmes physiques.

On peut donc voir que dans la mesure où les systèmes prébiotiques manifesteraient les caractéristiques notées ci-dessus, alors on peut penser que – comme pour tout l'éventail de systèmes à criticalité auto-réglée recensé dans la nature – de manière spontanée ces systèmes se dirigeraient d'emblée vers un état critique, ce qui permettrait de penser que la vie soit effectivement issue d'une transition de phase dans ces systèmes. La coopération moléculaire présentée précédemment pourrait favoriser le développement d'une dynamique propice au développement de ces états critiques en permettant le déploiement spatial de structures stables favorisant à leur tour la survie de ces mêmes entités. C'est ce fil d'analyse que l'on suivra et que l'on tentera de modéliser à l'aide d'un écosystème évolutif artificiel implémentant le dilemme du prisonnier itéré sur réseau – écosystème que l'on décrit dans ce qui suit.

# Chapitre 2

---

## Description de l'écosystème virtuel

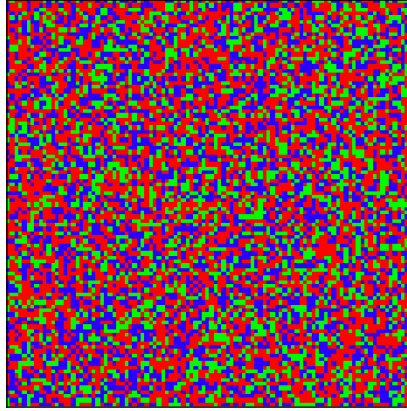
Les simulations étudiées ici suivent toutes le même déroulement général : un certain nombre d'agents adoptant diverses stratégies relatives au dilemme du prisonnier itéré sont placés sur une grille et s'affrontent à répétition avec les agents présents dans un certain voisinage, tel que décrit au [chapitre 1](#) relativement à l'IPD sur réseau. Au tour suivant, les perdants adoptant ensuite la stratégie du joueur de leur propre voisinage ayant obtenu le plus grand pointage moyen lors des affrontements. Un certain nombre de paramètres peuvent être contrôlés dans ce contexte relativement aux parties d'IPD elles-mêmes tout autant que concernant la simulation dans son ensemble.

Les stratégies présentées ici sont *prédéterminées* : l'on utilisera des joueurs qui adhèrent aux stratégies TFT, ALLC, ALLD et RND présentées au [chapitre 1](#). L'analogie biologique de ces stratégies pourrait, par exemple, correspondre à différentes espèces de chaînes autocatalytiques à laquelle aboutissent les différents agrégats de molécules organiques. Ainsi, on étudie ici la possible coopération *entre* les diverses espèces de ces chaînes – qui peuvent soit coopérer entre elles ou se nuire mutuellement ; l'un des objectifs étant de déterminer si une coopération *spontanée* peut émerger entre ces entités qui n'ont a priori aucune motivation intrinsèque à favoriser la présence des autres espèces que la leur.

### 2.1. Grille et populations

L'environnement dans lequel évoluent les joueurs est constitué d'une grille virtuelle de côtés égaux et dont la taille a été fixée à  $L = 100$  sites de côté pour l'ensemble des simulations effectuées. Les frontières ont été définies périodiques pour n'introduire aucun biais spatial relatif aux frontières de la simulation.

Pour chaque simulation on définit un ensemble  $S$  de stratégies choisies parmi celles détaillées précédemment dans le cadre du dilemme du prisonnier. Chaque population d'une stratégie donnée se voit alors attribuer au choix une fraction  $f_i$  de la population totale de



**Figure 2.1.** Grille constituant l’environnement virtuel dans lequel les populations d’agents évoluent. Les différentes stratégies, initialement distribuées de manière aléatoire sur la grille, sont ici représentées de couleurs différentes : TFT en bleu, ALLC en vert et ALLD en rouge.

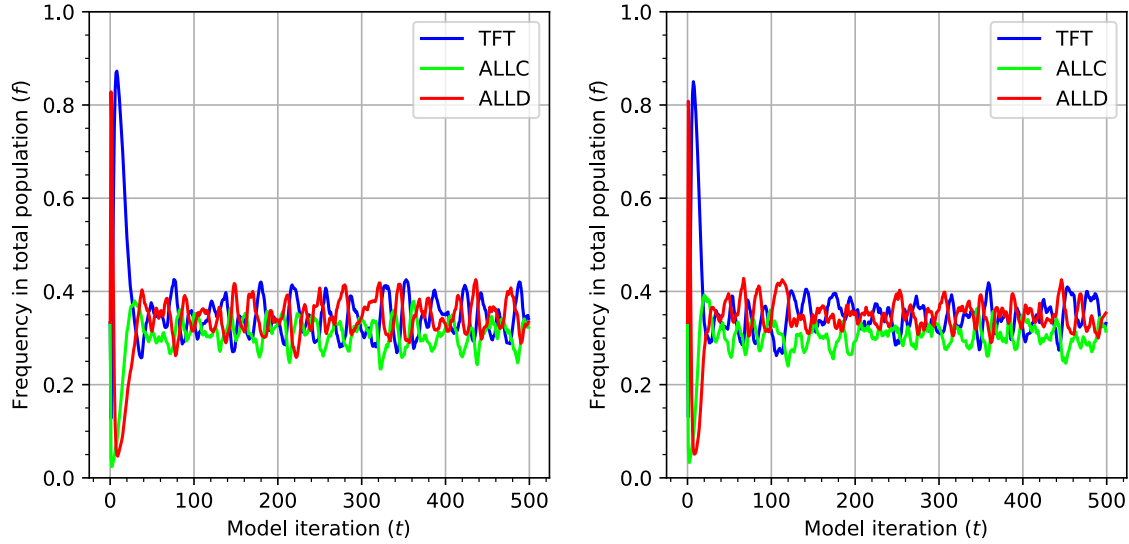
départ et les agents correspondants sont distribués sur la grille en conséquence. La simulation peut alors débuter.

## 2.2. Temporalité et dynamique

Deux éléments temporels guident la simulation. D’abord, la longueur  $T$  des simulations est définie. À chaque itération, les joueurs affrontent tous les opposants présents dans un certain voisinage bordant leur propre emplacement. Dans le cas qui nous occupe, le voisinage dit « de Moore » à été choisi afin de représenter l’interaction physique entre plus proches voisins ; il s’agit simplement d’opposer chacun des joueurs à ses huit plus proches voisins (Figure 1.7).

Chaque agent présent sur la grille se voit donc affronter huit opposants au dilemme du prisonnier itéré, dans lequel le dilemme de prisonnier lui-même est répété  $M$  fois, ce qui en constitue le deuxième élément temporel caractérisant la simulation. Pour chaque affrontement entre deux joueurs, les agents peuvent coopérer avec l’adversaire ou lui faire défection  $M$  fois selon la stratégie qui leur est propre (c.f. Figure 1.4 et Figure 1.5 du chapitre 1), et le pointage de chaque joueur est calculé à l’issue de ces  $M$  itérations du dilemme.

À l’issue de ces  $M$  répétitions du dilemme du prisonnier, la somme des pointages respectifs est effectuée, et le vainqueur est déterminé au terme du processus, en s’assurant d’effectuer la comparaison des pointages de manière non déterministe afin d’éviter l’introduction d’un biais spatial. Par exemple, si deux joueurs dans le voisinage d’un joueur central obtiennent le même pointage, il est essentiel de déterminer de manière aléatoire le vainqueur puisque si ce processus suivait une logique linéaire (e.g. partant séquentiellement du coin supérieur gauche de la grille pour se terminer au coin inférieur droit), un biais propre à la logique de



**Figure 2.2.** Évolution des populations de trois stratégies du modèle (TFT, ALLC et ALLD) sur une durée totale simulée de  $T = 500$  itérations temporelles, les populations de départ ayant été définies égales. Les parties d’IPD sont disputées sur  $M = 20$  coups à travers une grille de largeur  $L = 100$ . Le taux d’erreur est de  $p = 10^{-1}$ , les deux simulations ne différant que par leur condition initiale (i.e. la répartition aléatoire initiale des joueurs).

l’algorithme utilisé serait alors introduit dans les résultats obtenus. Par ailleurs, si le meilleur des voisins obtient le même pointage que le joueur central du voisinage, ce dernier conserve simplement sa stratégie antérieure. Le décompte des vainqueurs est ensuite fait sur toute la grille, les stratégies des joueurs mises à jour en conséquence, et le tour suivant est lancé. La population relative des différentes stratégies évolue ainsi durant la durée  $T$  qui caractérise la simulation (Figure 2.2). Des valeurs de  $M = 20$  à  $M = 2000$  coups ont ici été utilisées afin de bien échantillonner l’impact de parties d’IPD qui représenteraient une interaction prolongée entre les joueurs, et les simulations se sont déroulées sur des durées allant jusqu’à  $T = 1000$  itérations temporelles, la plupart d’entre elles aboutissant à un état stationnaire avant cet intervalle. Les deux encarts représentent deux simulations distinctes, qui ne diffèrent que par la condition initiale – i.e. la distribution aléatoire initiale des agents sur la grille. Après une phase transitoire initiale qui dure quelques itérations et où les fractions de population évoluent très rapidement, l’on observe une relaxation de la condition initiale suivie d’un équilibre stationnaire des populations de stratégies pour toute la durée des simulations.

### 2.3. Taux d’erreur

Afin de représenter l’imperfection inhérente à la situation physique simulée, un taux d’erreur est défini pour l’ensemble des joueurs. Chacun suit donc sa stratégie lui dictant de coopérer ou de faire défection le cas échéant, mais se « trompe » systématiquement avec une

probabilité  $p$ . Cette probabilité peut être commune à tous les joueurs de la grille ou varier d'un individu à l'autre. Elle peut également rester stable tout au long de la simulation, être sujette à des variations représentant le mécanisme physique de mutation, ou participer d'un processus d'hérédité – i.e. le joueur perdant adoptant le taux d'erreur du vainqueur. Dans la présente analyse, des taux d'erreur allant de  $p = 10^{-6}$  à  $p = 0.5$  (i.e. chaque joueur se trompe une fois sur deux) ont été explorés. L'on peut par ailleurs estimer que le nombre d'erreurs commises lors d'une partie d'IPD de longueur  $M$  sera en moyenne de  $pM$  pour chaque joueur. Ainsi, on peut imaginer qu'une stratégie coopérative et réactive, mais qui ne peut corriger ses erreurs (e.g. TFT), entrera dans un cycle de défection mutuelle à la première erreur commise en jouant contre elle-même, et sera en général désavantagée lorsque la probabilité d'erreur devient importante et que le nombre d'erreurs commises par partie augmente pour chaque joueur (i.e.  $pM \gg 1$ ). Inversement, toujours en jouant contre lui-même TFT sera gagnant lorsque le taux d'erreur diminue (i.e.  $pM \ll 1$ ). De manière générale, les coopérateurs jouant ensemble (TFT contre ALLC, par exemple) gagneront à évoluer dans un environnement caractérisé par un faible taux d'erreur.

Pour avoir un aperçu de l'évolution spatiale des stratégies les animations pour deux simulations sont disponibles aux adresses suivantes :

Simulation 1 : <http://www.astro.umontreal.ca/~alexandre/msc/sim1.mp4>

Simulation 2 : <http://www.astro.umontreal.ca/~alexandre/msc/sim2.mp4>

Ces simulations ont été effectuées pendant  $T = 1000$  itérations sur des réseaux de largeur  $L = 100$ , avec trois stratégies (TFT, ALLC et ALLD) initialement de populations égales jouant des parties d'IPD de  $M = 100$  coups, et pour des taux d'erreur de  $p = 2.64 \times 10^{-2}$  et  $p = 4 \times 10^{-1}$  respectivement qui représentent un échantillon de valeurs menant à des dynamiques évolutives tout à fait différentes. Dans la première des deux simulations l'on atteint un équilibre statique avec formation de structures spatiales tandis que dans la deuxième la simulation atteint plutôt un équilibre dynamique.

## 2.4. Matrices de pointage

Certaines simulations ont été effectuées en remplaçant le calcul détaillé de chacune des parties individuelles d'IPD par des matrices de pointage prédéterminées afin de voir l'impact d'une limite statistique aux résultats. L'échantillonnage de  $10^4$  parties d'IPD a été effectué pour chacune des combinaisons possibles d'affrontement de stratégies (TFT-TFT, TFT-ALLC, ..., ALLD-ALLC, ALLD-ALLD) en le pointage moyen obtenu a été enregistré. Ce processus a été répété pour diverses valeurs du taux d'erreur des joueurs, et le pointage



$$p = 10^{-6}$$

	TFT	ALLC	ALLD
TFT	3.00	3.00	0.95
ALLC	3.00	3.00	0.00
ALLD	1.20	5.00	1.00

$$p = 10^{-3}$$

	TFT	ALLC	ALLD
TFT	3.00	3.00	0.95
ALLC	3.00	3.00	0.00
ALLD	1.20	4.90	1.00

$$p = 10^{-1}$$

	TFT	ALLC	ALLD
TFT	2.05	2.70	1.15
ALLC	2.70	3.20	0.35
ALLD	2.20	3.85	1.70

**Tableau 2.1.** Pointage moyen obtenu par un joueur adoptant la stratégie identifiée dans la colonne de gauche lorsque ce dernier affronte un joueur adoptant la stratégie correspondante dans la rangée du haut, pour différents taux d’erreur ( $p \in \{10^{-6}, 10^{-3}, 10^{-1}\}$ ), échantillonné sur  $10^4$  parties d’IPD. Identifié en vert les pointages qui *bénéficient* d’une augmentation du taux d’erreur, et en rouge ceux qui s’en trouvent *pénalisés*. De manière générale, TFT performe moins bien à mesure que le taux d’erreur augmente, tandis qu’ALLC et ALLD sont avantagés.

moyen a conséquemment ensuite été utilisé pour déterminer, sans devoir les jouer au long, le vainqueur de chacune des parties. Pour la plupart des simulations effectuées suivant ce processus un échantillonnage de  $10^4$  parties d’IPD a été effectué pour chaque combinaison stratégie-stratégie possible et ce, pour chacun des taux d’erreur explorés mentionnés ci-haut. On présente au [Tableau 2.1](#) de telles matrices de pointages, pour des taux d’erreur de  $p \in \{10^{-6}, 10^{-3}, 10^{-1}\}$ . Y sont identifiés les pointages qui bénéficient d’une augmentation du taux d’erreur (en vert) et ceux qui y sont désavantagés (en rouge). De manière générale, TFT est désavantagé lorsque le taux d’erreur augmente – conséquence de son incapacité à « corriger les erreurs » mentionnée précédemment (voir [sous-section 1.2.2](#)) – tandis qu’autant ALLC qu’ALLD bénéficient de cette augmentation du taux d’erreur.

Il est important de spécifier que les valeurs présentées au [Tableau 2.1](#) dépendent directement de la matrice de pointage choisie pour émuler le dilemme du prisonnier. Dans

le cas présent, c'est la matrice dite « canonique » qui a été choisie (Tableau 1.1, gauche); or tout autre choix de matrice pour représenter le PD mènerait inévitablement à d'autres matrices de pointage précalculées au Tableau 2.1.

On peut maintenant revenir brièvement à la discussion précédente (section 2.3) où l'on a analysé la signification de la valeur du produit  $pM$  du taux d'erreur et de la longueur des parties. En observant attentivement le Tableau 2.1, on peut voir que plusieurs pointages moyens sont modifiés lorsque le taux d'erreur change. En prenant l'exemple de parties d'IPD de  $M = 20$  coups, le produit  $pM$  pour les trois tables présentées est de  $pM = 2 \times 10^{-5}$  pour la table du haut (où  $p = 10^{-6}$ ),  $pM = 2 \times 10^{-2}$  pour celle du centre ( $p = 10^{-3}$ ) et  $pM = 2$  pour celle du bas ( $p = 10^{-1}$ ). On peut ainsi voir que, comme ce qu'on avait prédit à la section 2.3, la stratégie TFT est *désavantagée* à haut taux d'erreur ( $pM \gg 1$ ) en jouant contre des coopérateurs – surtout lorsqu'elle s'affronte elle-même (et obtient ainsi un pointage moyen de 2.05) – mais fait par contre un peu mieux contre ALLD (pointage moyen de 1.15). ALLD, de son côté, s'en tire de mieux en mieux à mesure que le taux d'erreur augmente en s'affrontant lui-même ou en affrontant TFT. Ces tendances générales seront importantes pour la suite des choses, puisqu'on verra effectivement qu'à haut taux d'erreur ( $p > 10^{-1}$ ) l'avantage de ALLD est manifeste – ce qui *a priori* semble poser problème pour l'émergence de la coopération.

# Chapitre 3

---

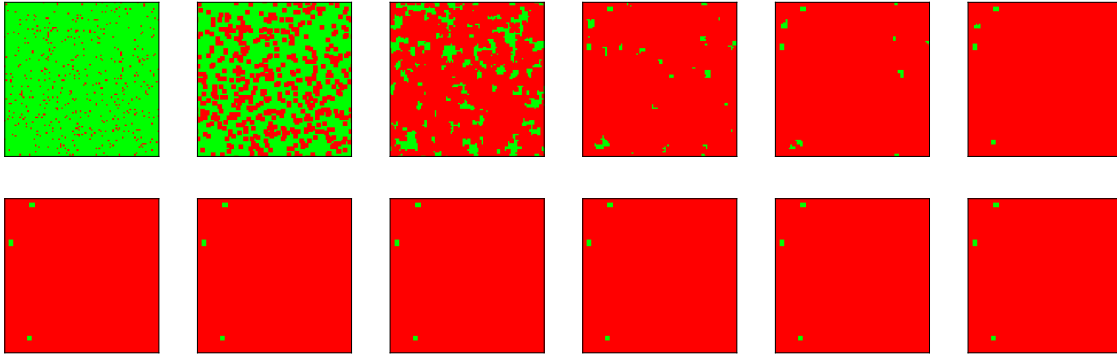
## Dynamique évolutive et complexité

Une fois les simulations lancées, on peut analyser leur comportement de plusieurs manières. La répartition spatiale des stratégies sur la grille ainsi que les fractions de populations vues au Chapitre précédent (c.f. [Figure 2.2](#)) constituent autant un paramètre fixé au départ qu'une métrique dont on peut observer la dynamique spatiotemporelle. Il est aussi possible de calculer plusieurs autres métriques d'importance en analysant cette dynamique temporelle; on a ici fait le choix d'observer les changements dans la dimension fractale calculée d'après la répartition de chaque population sur la grille, et on a également établi une mesure de la stationnarité des simulations représentant la quantité de changement dans les diverses stratégies au fil du temps. En superposant ces divers résultats sur un graphe de la temporalité d'une simulation, ou encore en analysant leur variation par rapport à divers paramètres d'une simulation donnée, on peut se faire une représentation du comportement global du système. Par ailleurs, ces diverses métriques permettent de vérifier dans quelle mesure l'on retrouve certains éléments type des systèmes dits complexes, ce qui est l'un des objectifs centraux de la présente analyse. Pour le résultat détaillé des simulations utilisées dans les sections qui suivent, le lecteur pourra se référer à la [section A.1](#).

### 3.1. Grilles et fractions de population

Les premières caractéristiques du système dont l'on peut observer l'évolution sont la répartition physique des stratégies et les fractions de populations correspondantes. En laissant se dérouler l'évolution des populations d'agent on observe un certain nombre de caractéristiques non triviales qu'on expose dans ce qui suit.

Une des simulations les plus simples que l'on peut effectuer à l'aide du modèle comporte une population de ALLC qui s'oppose à une population de ALLD, et dont les fractions de populations de départ sont réglées à  $f_i = \{0.95, 0.05\}$ . En itérant sur cette condition initiale simple, on peut observer le phénomène attendu d'une invasion rapide de ALLD sur la grille en quelques itérations seulement du modèle ([Figure 3.1](#)) – invasion qu'on peut définir comme



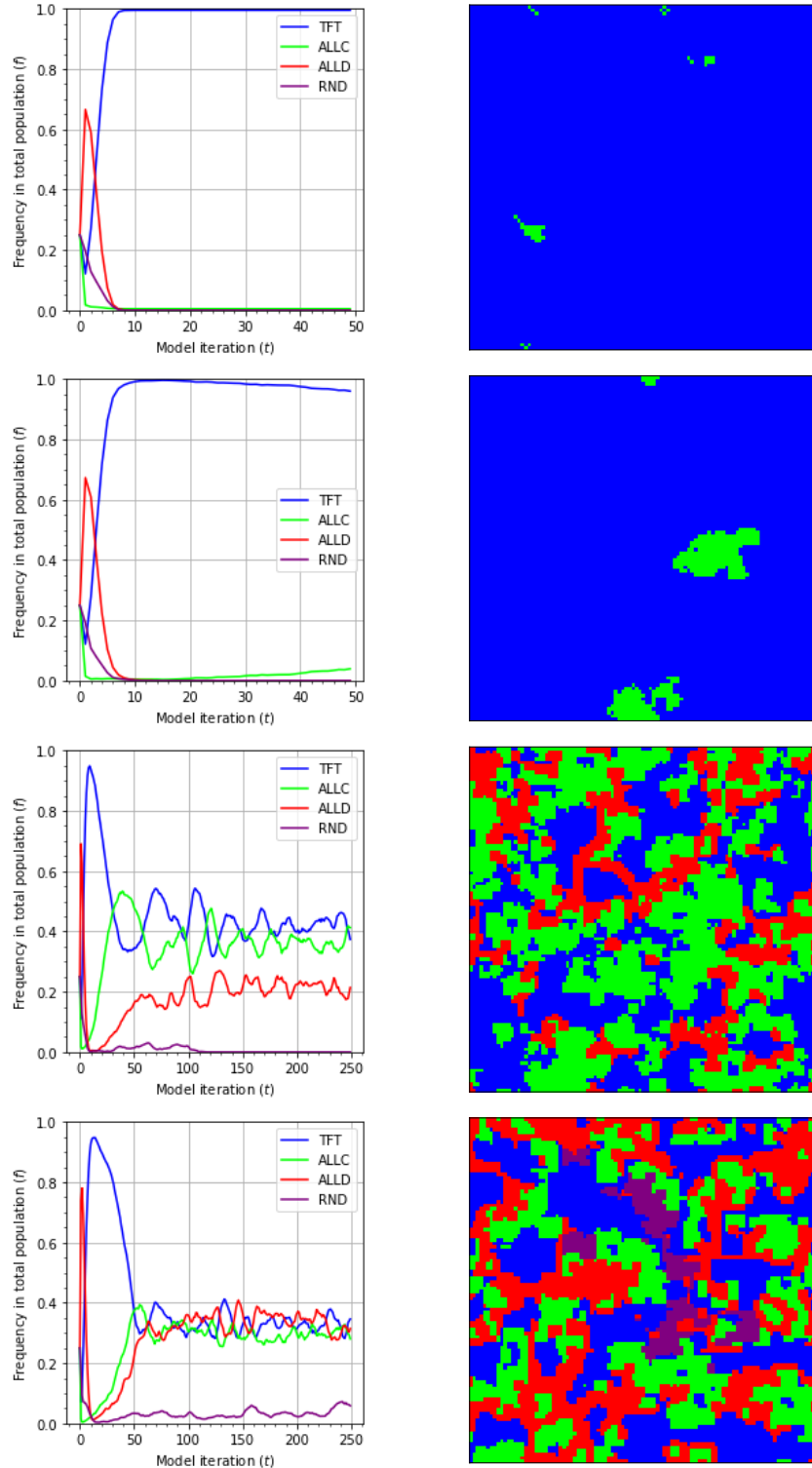
**Figure 3.1.** Itérations successives du modèle pour un affrontement entre ALLC (vert) et ALLD (rouge), comportant une fraction de population initiale ALLC :ALLD de  $f_i = \{0.95, 0.05\}$ . Puisque le taux d’erreur est nul, la simulation demeure figée à l’itération présentée au dernier encart (en bas, à droite).

une expansion quadratique rapide d’une espèce jusqu’à saturation du domaine (Fu *et al.*, 2010), les défecteurs ayant un avantage évident sur les coopérateurs lorsque confrontés uns à uns.

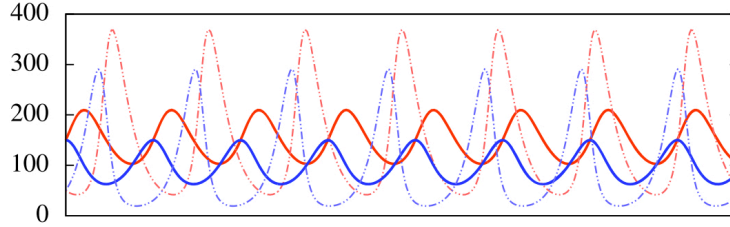
Il est toutefois intéressant de noter que des formations de ALLC peuvent néanmoins survivre dans une « mer » de ALLD (Figure 3.1, séquence du bas) lorsque ceux-ci sont regroupés ensemble en certains types de formations spatiales. Par ailleurs, l’introduction d’un taux d’erreur – même très faible – avantage directement ALLC puisque ce dernier ne se retrouve dès lors plus systématiquement avec un pointage nul contre ALLD à tout coup, autant lorsque c’est ALLC qui commet l’erreur (et fait défection contre ALLC – obtenant ainsi un point supplémentaire) que lorsque c’est ALLD qui se trompe (accordant ainsi à ALLC trois points de plus).

En progressant vers des simulations un peu plus élaborées, on peut inclure les stratégies TFT et RND en plus des coopérateurs et défecteurs inconditionnels vus précédemment. Puis, en lançant quelques simulations du modèle avec des populations réparties de manière égale (i.e.  $f_i = 0.25 \forall i$ ) on obtient les dynamiques spatiales ainsi que l’évolution des populations présentées à la Figure 3.2 pour divers taux d’erreur des agents allant de  $p = 0$  à  $p = 10^{-1}$ .

On peut donc à nouveau obtenir des phénomènes d’invasion (Figure 3.2, premier encadré), mais également des répartitions spatiales plus complexes dont la dimension fractale est différente de la dimension topologique, et qui produisent ainsi un certain nombre de structures non triviales (deuxième, troisième et quatrième encadrés). Ces formations de structures sont dans ce cas-ci accompagnées de variations plus ou moins cycliques des fractions de populations (Figure 3.2, bas) – les populations de ALLD et ALLC agissant un peu à la manière d’un système prédateur-proie typiquement modélisé en biologie à l’aide des équations de



**Figure 3.2.** Itération successive et grilles finales du modèle pour un affrontement entre TFT (bleu), ALLC (vert), ALLD (rouge) et RND (violet) avec fractions de populations initiales de  $f_i = 0.25 \forall i$ , pour divers taux d'erreur de  $p = 0$  (encart du haut),  $p = 10^{-3}$ ,  $p = 10^{-2}$  et  $p = 10^{-1}$  (encart du bas).



**Figure 3.3.** Dynamique prédateur-proie, modélisée à l’aide des équations de Lotka-Volterra. Une augmentation dans la population de la proie (en bleu, ligne pleine) mène ensuite à une augmentation de celle des prédateurs (en rouge). La population de proies diminue ensuite, ce qui en retour cause une diminution de celle des prédateurs et le cycle recommence. Tiré de Song *et al.* (2015).

Lotka-Volterra (Figure 3.3), où l’augmentation de la population de ALLC mène ensuite de manière générale à l’augmentation de celle de ALLD, ce qui est par la suite suivi du processus inverse – ou à l’extinction complète de certaines stratégies, notamment celle de la stratégie RND qui est invariablement et rapidement évacuée du domaine de par la piètre qualité des coups choisis.

## 3.2. Dimension fractale de la répartition spatiale des joueurs

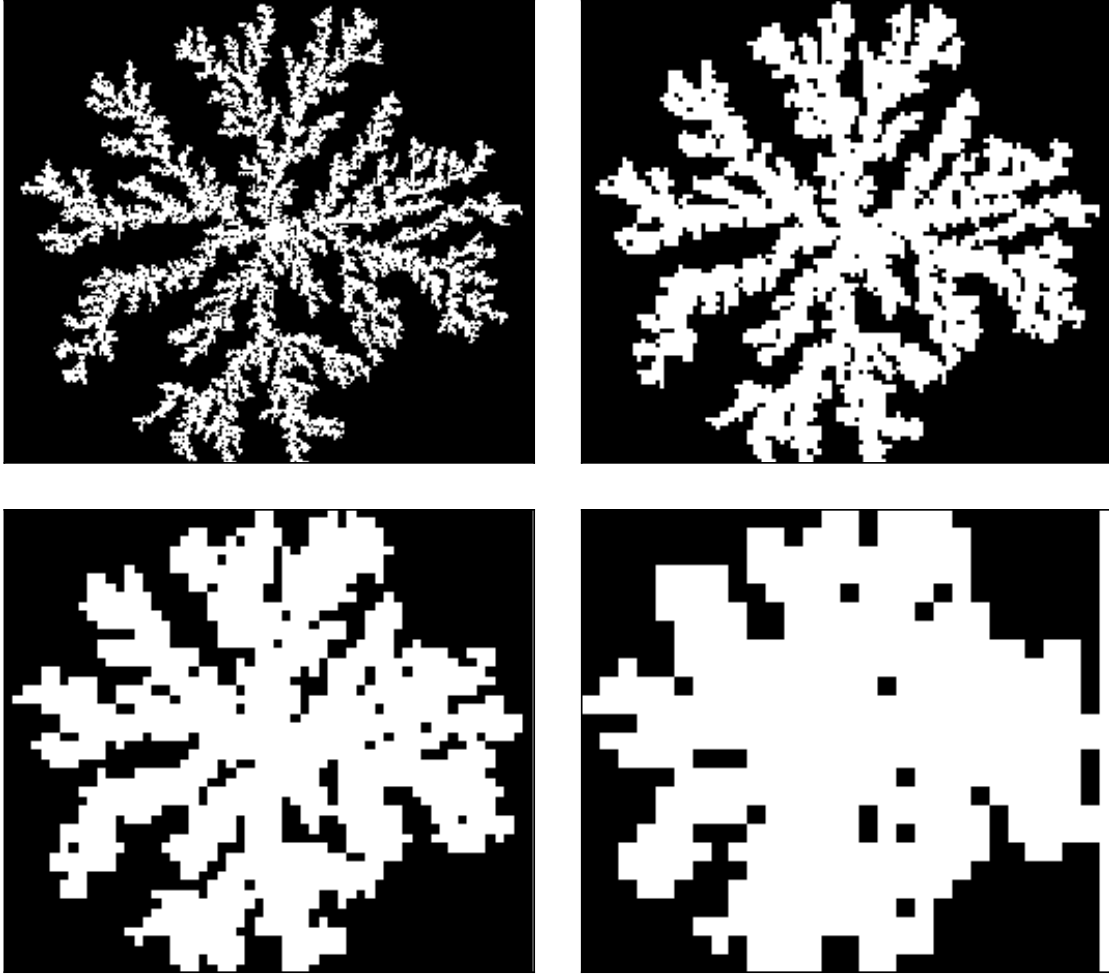
L’une des caractéristiques d’un système critique est de produire des structures spatiales fractales. On a donc calculé, à partir de la répartition spatiales des stratégies sur la grille, la dimension fractale que forment respectivement ces répartitions. La méthode de calcul utilisée est celle dite de décompte « par boîtes » permettant de calculer la dimension de Minkowski-Bouligand, et donc d’approximer la dimension fractale de l’ensemble. En superposant une série de tuiles (2D) ou de boîtes (3D) de grandeur variable sur la structure et en comptant le nombre de tuiles ou boîtes requis à chaque fois pour complètement recouvrir la structure, on peut obtenir avec une bonne précision la dimension fractale de l’ensemble en question (Falconer, 2014). Avec  $m$  la largeur des boîtes utilisées, et définissant  $r \equiv 1/M$  comme l’échelle de mesure correspondante, le décompte  $N$  de boîtes requis pour recouvrir une structure de dimension  $d$  obéit à :

$$N(r) \propto r^d \tag{3.2.1}$$

ainsi, en prenant le logarithme de l’Équation 3.2.1 on peut montrer que la dimension fractale  $d$  calculée s’obtient via

$$d = \frac{\log N(r)}{\log r} \tag{3.2.2}$$

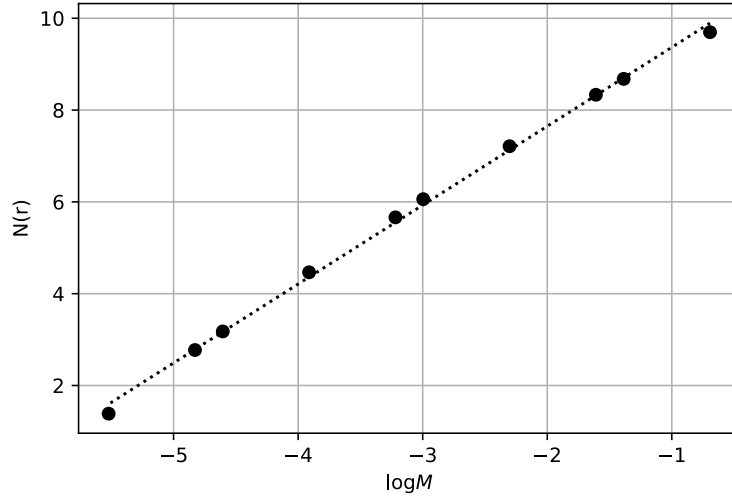
i.e. la pente de la droite montrée à la Figure 3.5.



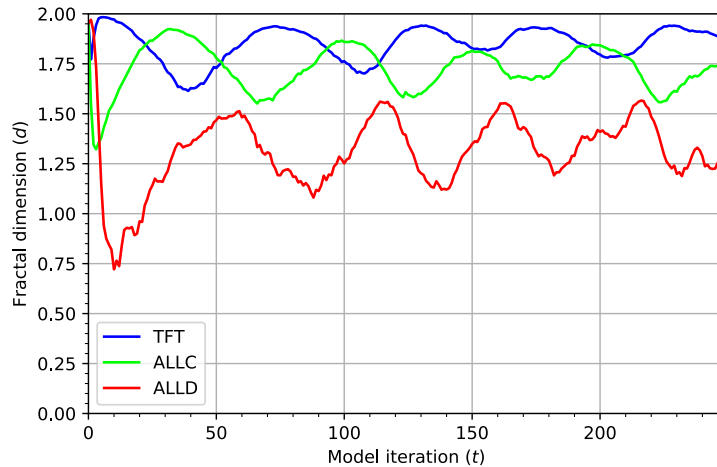
**Figure 3.4.** Calcul de la dimension fractale d'un regroupement produit par agrégation (*diffusion-limited aggregation cluster*) via la méthode des boîtes. On superpose sur le domaine étudié un nombre de tuiles de largeur  $M$  croissante puis on effectue de décompte du nombre de tuiles requis pour recouvrir entièrement le domaine. La dimension peut ensuite être déduite par régression linéaire sur ce décompte (Figure 3.5).

L'algorithme conçu ici a été validé à l'aide de structures fractales dont la dimension est connue, comme un regroupement produit par agrégation (*diffusion-limited aggregation cluster*, Figure 3.5) (Charbonneau, 2017).

L'algorithme de calcul établi, on peut l'appliquer sur la structure spatiale formée par chacune des populations pour des moments définis de la simulation, ce qui nous permet de suivre l'évolution de la dimension fractale pour chaque stratégie pour chaque itération du modèle (Figure 3.6)



**Figure 3.5.** Régression linéaire utilisée dans le calcul de la dimension fractale d'un regroupement produit par agrégation (*diffusion-limited aggregation cluster*) via la méthode des boîtes. La dimension de l'agrégat correspond à la pente la courbe décrite par l'Équation 3.2.2.



**Figure 3.6.** Évolution de la dimension fractale de la répartition de trois stratégies sur la grille d'une simulation semblable à celles présentées à la Figure 3.2, ici avec taux d'erreur de  $p = 5 \times 10^{-4}$ . La dimension fractale de ALLD est inférieure à celle de TFT et ALLC, conséquence de la tendance des joueurs ALLD à se regrouper en structures « filamenteuses » davantage, comme on le verra plus loin (Figure 3.8 et suivantes).

### 3.3. Indice de stationnarité

En observant la Figure 3.2, on peut noter que certaines simulations aboutissent à un état stationnaire *statique* (premier encart) tandis que d'autres entrent plutôt dans des états stationnaires *dynamiques* caractérisés par des variations allant d'une certaine cyclicité à un



comportement qui semble beaucoup plus aléatoire. On peut vouloir mesurer cette *stationnarité* des états auxquels aboutissent les simulations en définissant un *indice* de stationnarité. En prenant cinq instantanés de la grille, chacun distancé de  $\delta = 50$  itérations l'un de l'autre en comptant à rebours à partir de l'état final de la grille, et en comptant le nombre de sites où les agents qui y sont situés changent de stratégie, on peut prendre la moyenne de ce décompte comme un indicateur de la stationnarité finale de la simulation. On peut donc définir l'indice de stationnarité  $n$  calculé à partir de  $c$  instantanés distancés de  $\delta$  itérations comme :

$$n = \frac{\sum_{i=1}^c \Delta(T - \delta i, T - \delta(i - 1))}{cL^2} \quad (3.3.1)$$

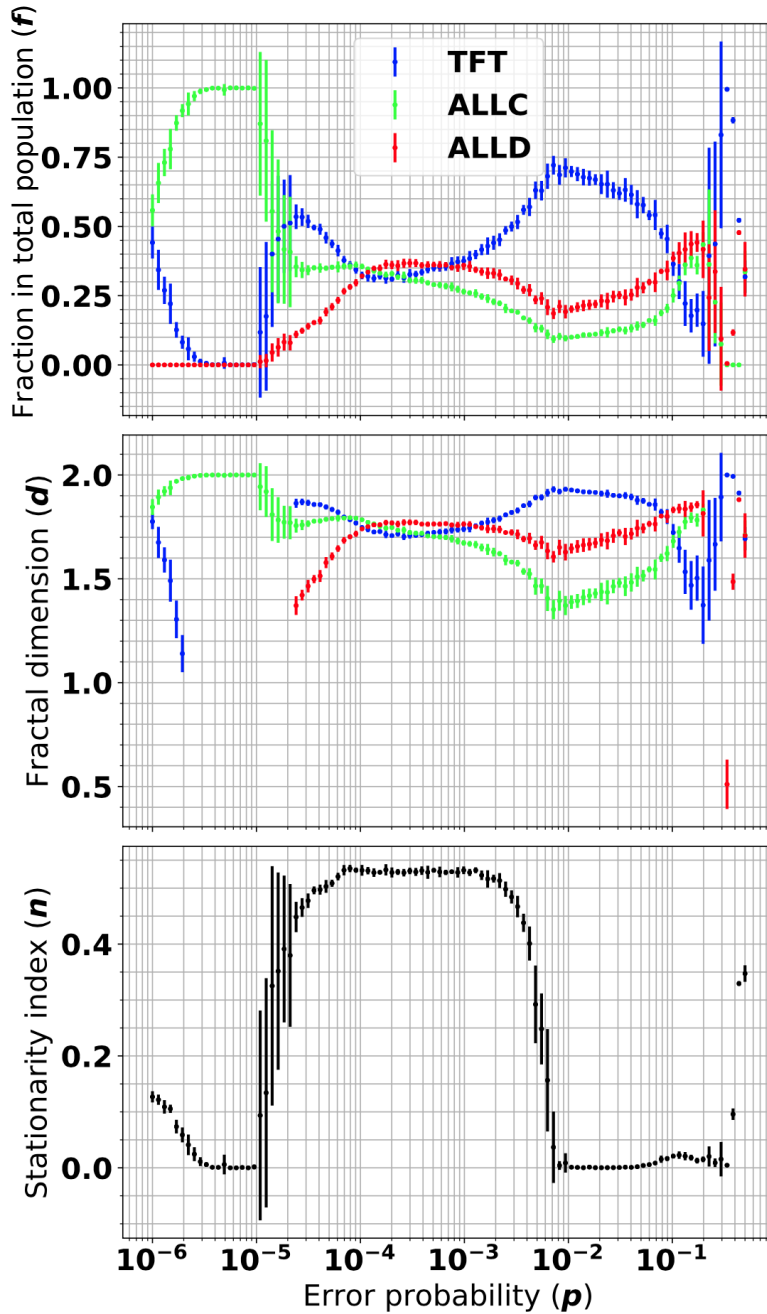
où  $\Delta(T - \delta i, T - \delta(i - 1))$  correspond au nombre de sites sur la grille de la simulation où l'agent y correspondant a changé de stratégie entre l'itération  $T - \delta i$  et l'itération  $T - \delta(i - 1)$  du modèle.

Par exemple, pour une simulation dont la durée totale est de  $T = 500$  itérations, on calcule le nombre de changements de stratégie entre l'itération  $t = 500$  et l'itération  $t = 500 - 50$ , puis entre l'itération  $t = 500 - 50$  et l'itération  $t = 500 - 100$ , etc., et ainsi de suite pour cinq couples d'instantanés, puis on prend la moyenne comme indice de stationnarité de la simulation, normalisée en fonction du nombre total de sites sur la grille. On obtient donc une mesure du changement dans les derniers instants de la simulation, ce qui permet de nous renseigner sur la présence d'états de stationnarité statiques ou dynamiques, notamment. Par exemple, les deux simulations au bas de la [Figure 3.2](#) ont de tels indices de stationnarité de  $n = 0.67$  et  $n = 0.58$ , respectivement.

### 3.4. Analyse intégrée des métriques

On a présenté un certain nombre de métriques qu'il est possible de dériver des simulations effectuées ; évolution des populations, dimension fractale et indice de stationnarité. On peut maintenant vouloir combiner ces différentes métriques afin de voir s'il y a corrélation ou non entre elles, et obtenir ainsi une image globale plus révélatrice du comportement général des systèmes étudiés. On présente une telle intégration des trois métriques mentionnées à la [Figure 3.7](#) pour une plage de taux d'erreur similaire à ce qui a été vu précédemment.

En observant la [Figure 3.7](#), on observe un certain nombre d'éléments notés précédemment : domination des coopérateurs à très faible taux d'erreur et avantage pour TFT à taux d'erreur intermédiaire (graphe du haut), ce qui est corrélé avec une variation de la dimension fractale (graphe du centre) de manière assez précise. On note également la présence de plusieurs transition abruptes ou discontinues à fort taux d'erreur. On peut par ailleurs voir (graphe du bas) que l'indice de stationnarité est non nul à très faible taux d'erreur, reflétant le fait, noté précédemment, que les simulations ne se sont pas rendues à l'équilibre. À taux d'erreur intermédiaire, la marque des équilibres dynamiques entre les trois stratégies



**Figure 3.7.** Combinaison des différentes métriques dérivées des simulations pour la même plage de taux d’erreur que celle utilisée précédemment, avec une grille de largeur  $L = 100$ , des parties d’IPD de  $M = 20$  coups dans le cadre de simulations de  $T = 500$  itérations. On a successivement les fractions de populations (haut), la dimension fractale (centre) et l’indice de stationnarité (bas) pour des simulations opposant TFT, ALLC et ALLD. On peut d’emblée voir une corrélation évidente entre les différentes métriques, reconnaître les tendances notées aux sections précédentes et distinguer clairement les différentes transitions dans l’espace du taux d’erreur.

se traduit en un indice de stationnarité maximal à  $n \sim 2/3$  (i.e. statistiquement, le joueur sur un site précis a autant de chance de changer vers l'une des deux autres stratégies que de conserver la sienne) tandis qu'à très fort taux d'erreur les simulations deviennent pratiquement toutes statiques, avec un indice de stationnarité nul ou très proche de zéro – sauf pour les toutes dernières simulations à taux d'erreur très proche de la valeur maximale.

On peut aussi noter qu'en dépit d'un haut taux d'erreur, des structures spatiales – voir par exemple [Figure 3.8](#), plus loin) parviennent à apparaître de manière stable (faible indice de stationnarité). Cette *résilience* de certaines stratégies à fort taux d'erreur est donc permise précisément par l'aspect de spatialité introduit dans la simulation, ce qui est déjà un indice de l'impact important de cette caractéristique du modèle qui sera analysée plus en détail à la [section 3.5](#).

On voit donc qu'il y a bel et bien corrélation entre les métriques dérivées du système d'une part, et d'autre part que les transitions observées de manière qualitatives dans les sections précédentes sont manifestes lorsqu'analysées en combinant les trois métriques.

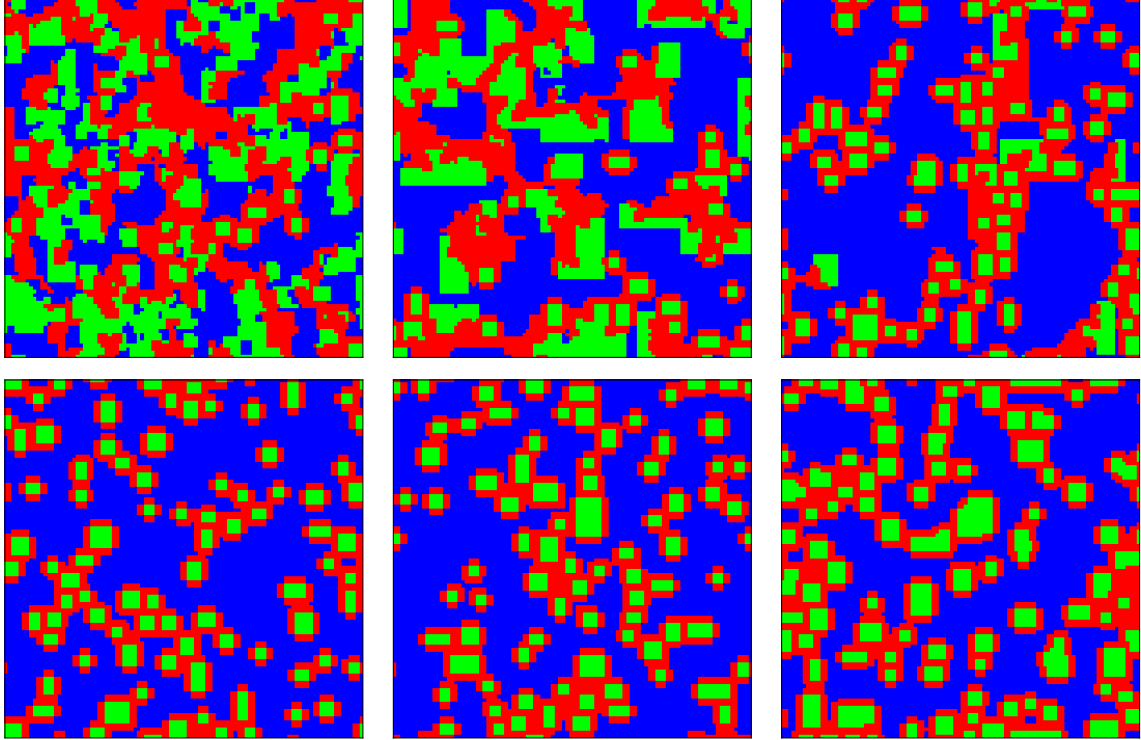
## 3.5. Influence des divers paramètres du modèle

Les différents paramètres de la simulation ont un impact de magnitude variable sur le déroulement de la dynamique et sur l'issue finale de la simulation. On présentera ici l'effet de la longueur des parties, de la fraction initiale des populations, la longueur des simulations, la relation entre l'inverse du taux d'erreur et la longueur des parties (i.e.  $1/p$  par rapport à  $M$ ) et l'impact de la présence ou non de l'élément de spatialité dans les simulations (i.e. que l'affrontement entre les agents s'effectue selon le voisinage de Moore ou non).

On s'attardera ensuite à une analyse intégrée des différentes métriques, i.e. ce que l'observation simultanée des différentes valeurs calculées peut nous apprendre sur le comportement dynamique du système et sur la corrélation (ou l'absence de corrélation) entre ces dernières.

### 3.5.1. Longueur $M$ des parties

L'impact de la longueur  $M$  des parties d'IPD a été analysé relativement à des simulations comprenant des longueurs de parties de  $M = 20$  itérations du dilemme du prisonnier jusqu'à des longueurs de parties de  $M = 2000$  itérations. L'effet d'une durée aléatoire des parties a également été étudié. Étant donné la nature du dilemme du prisonnier itéré, on peut s'attendre à ce que la longueur des parties ait un impact significatif sur l'issue de la simulation ; d'une part puisque celle-ci comporte une stratégie avec « mémoire » des coups de l'adversaire (TFT) dont le comportement dépend de la stratégie adoptée par l'autre joueur, et d'autre part puisque la majorité des simulations ont été effectuées avec des taux d'erreur non nuls ( $p > 0$ ), ainsi la longueur des parties influence le nombre de coups où un joueur peut en moyenne se tromper.



**Figure 3.8.** Influence de la longueur des parties sur le déroulement et la dynamique des simulations. Les grilles présentées sont celles résultant après 250 itérations du modèle. Les simulations effectuées ici comportent toutes un taux d'erreur de  $p = 10^{-1}$  et sont réglées à des longueurs de parties d'IPD de  $M = \{20,50,200,500,1000,2000\}$  coups. TFT est représenté en bleu, ALLC en vert et ALLD en rouge.

On présente à la [Figure 3.8](#) un exemple type de l'influence significative que peut avoir la longueur des parties sur l'état final d'une simulation, une fois les 250 itérations complétées. Les six simulations présentées comportent respectivement des longueurs de parties de  $M = \{20,50,200,500,1000,2000\}$  coups d'IPD pour des taux d'erreur de  $p = 10^{-1}$ . On peut voir que non seulement les fractions relatives de populations sont affectées, mais également les structures spatiales formées diffèrent grandement entre les simulations. Alors que les simulations à nombre de coups plus restreint se déploient selon des structures spatiales plus homogènes, les formations résultantes à plus grand nombre de coup d'IPD sont davantage structurées en domaines aux frontières précises.

Il s'avère que la longueur des parties d'IPD a un profond impact sur le déroulement des simulations. Afin de prendre la mesure de cet impact l'on peut tirer avantage des différentes métriques extraites des simulations qui ont été présentées à la [section 3.4](#), et en particulier à la [Figure 3.7](#). Dans ce qui suit deux séries de résultats seront analysées : d'abord, une première où le taux d'erreur des simulations couvre une plage étendue ( $p \in [10^{-6}, 0.5]$ ), puis une deuxième où l'on se concentre sur une plage à haut taux d'erreur ( $p \in [10^{-1}, 0.5]$ ).

D’abord, on peut s’attarder aux fractions de populations, dimensions fractales et indices de stationnarité pour une grande plage de taux d’erreurs ( $p \in [10^{-6}, 0.5]$ ) avec des parties d’IPD de  $M = \{20, 50, 200, 500, 1000, 2000\}$ , tout comme aux grilles finales et évolution des populations pour les simulations avec longueurs de parties d’IPD de  $M = 20$ ,  $M = 200$  et  $M = 2000$  coups – et ce, pour des simulations qui se sont déroulées sur  $T = 500$  itérations et ont opposé les stratégies TFT, ALLC et ALLD sur une grille de largeur  $L = 100$ . On répète ensuite l’analyse pour une plage de hauts taux d’erreur plus restreinte ( $p \in [10^{-1}, 0.5]$ ) où les transitions entre fractions de populations sont beaucoup plus fréquentes.

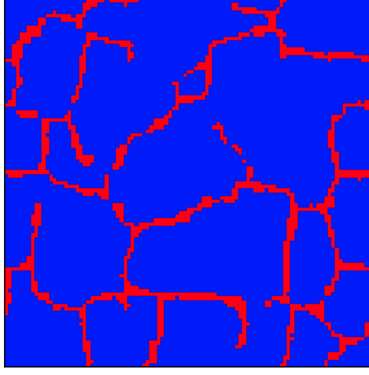
On peut de ce fait distinguer de manière générale trois régimes : un premier à plus faible taux d’erreur et basse stationnarité, un régime à taux d’erreur intermédiaire où la stationnarité demeure proche de la valeur maximale, et un troisième régime à fort taux d’erreur où la stationnarité redevient basse (c.f. [Figure 3.7](#), encart du bas). Dans le premier régime, de manière générale on observe une domination des coopérateurs, tandis que dans le régime à fort taux d’erreur TFT et ALLD dominant tour à tour. Dans le régime intermédiaire on peut cette fois noter la coexistence des trois stratégies. En augmentant la longueur des parties d’IPD on peut observer une modification de la dynamique dans le régime intermédiaire – où TFT semble dominer l’écosystème à plus forte raison à mesure que les parties d’IPD deviennent de plus en plus longues.

Par ailleurs, en analysant les grilles correspondant à des parties d’IPD de  $M = 20$  coups, on peut y distinguer clairement les mêmes régimes : à faible taux d’erreur les coopérateurs dominant, tandis que par la suite les trois stratégies coexistent. À fort taux d’erreur, plusieurs transitions brusques caractérisent le troisième régime, et TFT et ALLD dominant tour à tour les simulations lorsque le taux d’erreur est proche du maximum ( $p = 0.5$ ).

On peut répéter le processus d’analyse, cette fois avec des parties d’IPD de  $M = 200$  coups. Trois caractéristiques importantes en ressortent : l’augmentation de la longueur des parties d’IPD produit cette translation des régimes vers des taux d’erreur plus bas mentionnée précédemment, et on observe aussi l’apparition de structures plus définies dans le régime intermédiaire – des îlots de ALLC survivent dans une mer de TFT, entourés d’une ceinture de ALLD (c.f. [Figure 3.8](#), encarts du bas). On voit également apparaître des filaments de ALLD à très fort taux d’erreur ([Figure 3.9](#)).

Enfin, dans une nouvelle série de simulations similaires, toujours avec une grille de  $L = 100$  unités de largeur et opposant TFT, ALLC et ALLD sur des simulations de  $T = 500$  itérations, on y remarque à nouveau cette translation de la démarcation des différents régimes déjà notée précédemment, de même qu’un agrandissement des domaines créés par ALLC à fort taux d’erreur.

On peut poursuivre l’analyse avec l’évolution des populations associée à ces mêmes simulations. Dans les simulations effectuées avec des longueurs de parties d’IPD de  $M = 20$  coups, on peut distinguer les mêmes trois régimes qu’on a identifié plus tôt, soit un régime à



**Figure 3.9.** Structures de ALLD apparaissant à très fort taux d’erreur, sur des parties d’IPD de  $M = 200$  coups après 250 itérations du modèle. Le taux d’erreur est de  $p = 4 \times 10^{-1}$  pour cette simulation.

faible taux d’erreur, un régime intermédiaire où les trois stratégies cohabitent et un régime à très fort taux d’erreur où plusieurs transitions prennent place. La transition entre ces régimes se fait de manière abrupte, de même que les multiples transitions présentes dans le régime à fort taux d’erreur.

En utilisant ensuite des simulations comportant des parties d’IPD de  $M = 200$  coups, toujours sur une grille de  $L = 100$  unités de côté et opposant TFT, ALLC et ALLD sur  $M = 500$  itérations, on remarque à nouveau cette translation vers des taux d’erreur plus faibles des différents régimes, ainsi qu’une plus grande stabilisation de l’évolution des populations à très fort taux d’erreur.

Enfin, on peut analyser l’évolution des populations pour des simulations effectuées avec des parties d’IPD de  $M = 2000$  coups, toujours pour un large spectre de taux d’erreurs ( $p \in [10^{-6}, 0.5]$ ). On y note à nouveau la translation des régimes vers des taux d’erreurs plus bas, mais également une stabilisation de la dynamique des populations pour une plage de taux d’erreur beaucoup plus étendue dans le régime intermédiaire.

Puisque le troisième régime mentionné précédemment – à très fort taux d’erreur – comporte beaucoup de transitions dans un court intervalle de taux d’erreur, il est instructif d’analyser plus en profondeur cet espace des paramètres. On répète ainsi le processus pour une plage d’erreur plus restreinte ( $p \in [10^{-1}, 0.5]$ ).

On y note une domination générale de TFT (proche de  $p = 10^{-1}$ ) et de ALLD (proche du taux d’erreur maximal de  $p = 0.5$ ), et une transition entre  $M = 50$  et  $M = 200$  relativement à la stationnarité des simulations proche de  $M = 10^{-1}$ . Les transitions sont également moins abruptes à mesure que la durée des parties d’IPD s’allonge de manière générale.

Comme précédemment, on peut analyser les grilles associées aux simulations effectuées avec des longueurs de parties d’IPD de  $M \in \{20, 200, 2000\}$ , toujours pour l’intervalle restreint à fort taux d’erreur de  $p \in [10^{-1}, 0.5]$ . On observe que la toute dernière transition, entre des

simulations où TFT domine la grille et celles où c'est ALLD qui envahit le domaine, se fait de manière plus graduelle à mesure que l'on passe de  $M = 20$ . On note également l'apparition très marquée de ces îlots de ALLC mentionnée précédemment à  $M = 200$ , et leur agrandissement à  $M = 2000$ ).

Finalement, en analysant l'évolution des populations de ces simulations on y voit à nouveau la translation des régimes vers des taux d'erreur plus bas à mesure que les parties d'IPD s'allongent, et la stabilisation de la dynamique des populations lorsqu'on passe de  $M = 20$  à  $M = 200$ . En utilisant des parties d'IPD de  $M = 2000$  coups, on observe clairement la transition entre une domination de TFT à fort taux d'erreur vers une domination de ALLD lorsqu'on s'approche de la valeur maximale du taux d'erreur.

### 3.5.2. Fractions initiales $f_i$ des populations

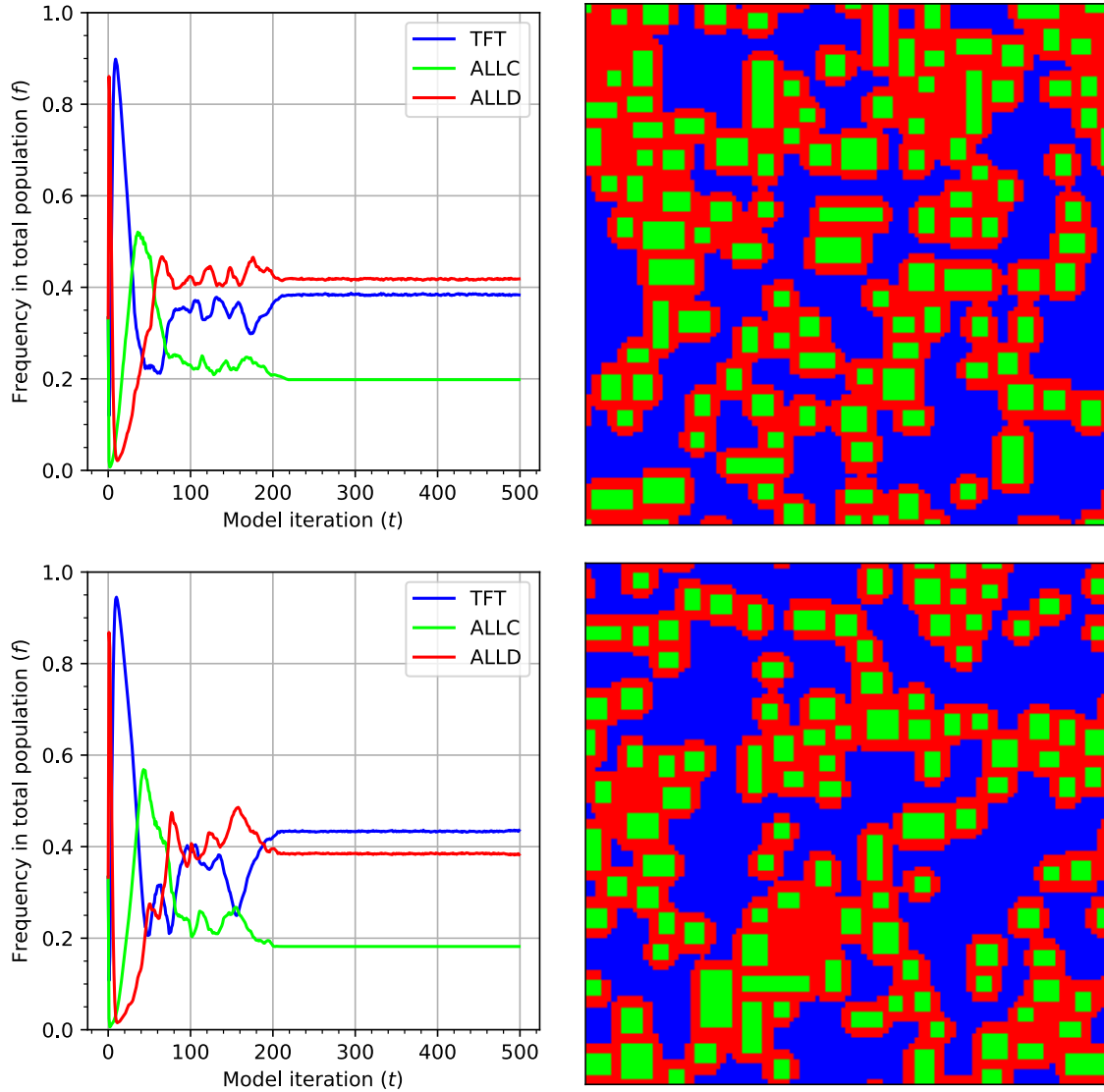
La dynamique du système présenté ici est évidemment non-linéaire : l'interaction entre agents est d'emblée beaucoup plus complexe que si l'on avait fait usage, par exemple, d'une simple loi probabiliste déterminant l'issue des parties, et l'ajout de l'élément de spatialité complexifie encore davantage ces interactions.

Par exemple, on a noté précédemment la formation de certaines structures spatiales en « domaines » avec frontières définies (Figure 3.8). On peut analyser l'impact qu'ont à cet effet les fractions de populations initiales de deux manières. D'abord, en répétant un grand nombre de fois une simulation telle celle présentée à la Figure 3.10, tout en changeant la séquence de nombres aléatoires sur laquelle est basée l'introduction d'erreurs dans le jeu, on observe que les fractions de population finales suivent une trajectoire dans l'espace de phase qui les mène toutes vers un attracteur des fractions finales de population (Figure 3.11), et dont les fractions individuelles de populations ne correspondent plus du tout aux fractions initiales de population, et ce de manière répétée et reproductible.

Une deuxième manière de vérifier l'impact des fractions initiales de populations est de faire varier  $f_i$  à répétition, et d'observer la corrélation (ou l'absence de corrélation) entre les fractions initiales et finales de populations. Cette analyse sera présentée en détail au Chapitre suivant.

### 3.5.3. Durée $T$ des simulations

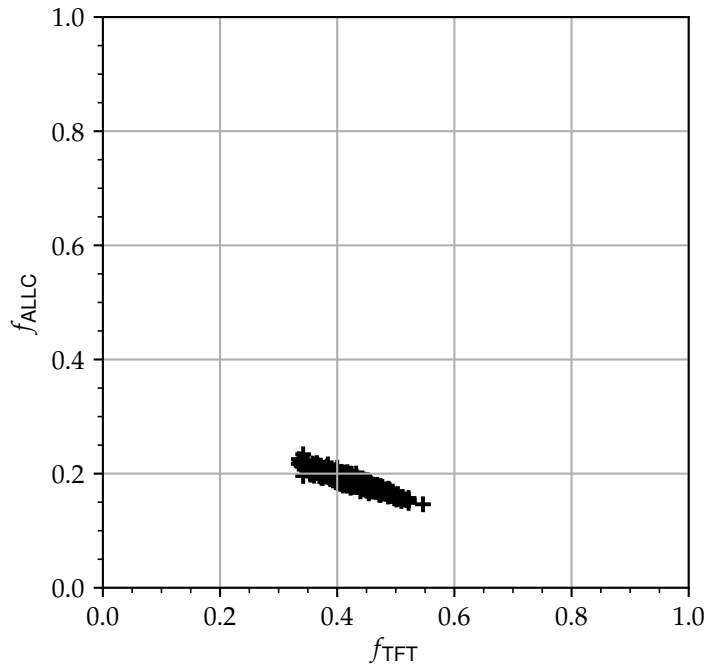
Il peut paraître évident que la durée  $T$  des simulations ait un impact sur leur état final mais il demeure pertinent d'analyser cet élément et de comprendre les mécanismes dynamiques qui provoquent ces différences. On peut prendre à titre d'exemples les simulations effectuées pour divers taux d'erreur. Une série de simulations a été effectuée



**Figure 3.10.** Évolution des populations et grilles finales pour deux simulations effectuées à haut taux d’erreur ( $p = 2 \times 10^{-1}$ ) avec des parties d’IPD de longueur  $M = 200$  sur  $T = 500$  itérations, pour des populations de TFT, ALLC et ALLD de départ égales. Ces simulations diffèrent de par la séquence de nombres aléatoires utilisée pour contrôler les erreurs introduites dans le jeu. Les fractions de populations se stabilisent à répétition en des valeurs définies et très proches d’une simulation à l’autre. Simultanément, on voit apparaître des formations spatiales avec domaines bien définis au niveau physique.

comportant les stratégies TFT, ALLC et ALLD avec des populations de départ égales, pour divers taux d’erreur. On peut voir un certain nombre de comportements distincts qui montrent l’importance de la durée de la simulation dans le cadre de l’analyse effectuée. Par exemple, à très faible taux d’erreur on note une domination rapide de TFT suivie invariablement d’une dérive lente vers ALLC – dans la mesure où ALLC est encore présent dans le système et n’a pas été exterminé. La rapidité avec laquelle cette dérive s’effectue





**Figure 3.11.** Fractions de population finales pour les stratégies TFT et ALLC, pour 500 simulations effectuées à haut taux d’erreur ( $p = 2 \times 10^{-1}$ ) avec des parties d’IPD de longueur  $M = 200$  sur  $T = 500$  itérations, pour des populations de TFT, ALLC et ALLD de départ égales – seules les conditions initiales (i.e. répartition aléatoire des stratégies) change d’une simulation à l’autre. On voit que les fractions finales de populations se dirigent vers un attracteur dans l’espace de phase des populations qui est relativement bien défini.

dépend du taux d’erreur; on peut constater que pour les toutes premières simulations celle-ci s’effectue très lentement et n’est pas complétée vu la longueur finie des simulations. On se retrouve donc avec certaines simulations que l’on peut qualifier « d’équilibrées » (dont les fractions de populations ne varient plus ou presque plus) et d’autres qui n’ont pas encore atteint l’équilibre, ou qui sont dans un état d’équilibre dynamique ou suivent un comportement caractérisé de variations stochastique. Ceci montre donc l’importance durant l’analyse effectuée de s’assurer que la longueur des parties est suffisante pour analyser le comportement dynamique des simulations – que celles-ci aient atteint un équilibre statique, dynamique, une périodicité, etc. lorsqu’applicable.

### 3.5.4. Inverse du taux d’erreur $p$ et longueur $M$ des parties

L’influence de la longueur des parties, notée précédemment, est évidemment importante. Or un paramètre avec lequel cette longueur est inévitablement en relation est le taux d’erreur – ou plus précisément l’inverse du taux d’erreur. En supposant que la probabilité qu’un joueur

se trompe de coup par rapport à sa stratégie avec une probabilité  $p$ , on peut supposer qu'il se trompera en moyenne une fois par partie si la longueur de cette dernière est de  $M = 1/p$ . On voit donc qu'il existe une relation logique entre les deux paramètres, ce qui pourrait éventuellement se traduire de manière dynamique dans le comportement du système.

On peut à ce titre analyser une série de simulations à nouveau pour des taux d'erreur variables où s'affrontent TFT, ALLC et ALLD. La longueur des simulations est de  $T = 500$ . On observe d'emblée – comme le lecteur l'aura effectivement noté d'après les analyses précédentes – que le taux d'erreur joue un rôle prépondérant dans la dynamique du système. À très faible taux d'erreur ALLC en vient à dominer, tandis qu'à taux d'erreur intermédiaire on se trouve tour à tour en équilibre dynamique entre les trois stratégies avec une certaine domination de TFT, puis en domination des défecteurs à très fort taux d'erreur. On a donc passage entre plusieurs « états » du système, plusieurs transitions plus ou moins abruptes, qui sont donc dépendantes du taux d'erreur des joueurs. L'inverse du taux d'erreur pour des parties de  $T = 500$  itérations temporelles correspond à  $p = 2 \times 10^{-3}$ , ce qui correspond effectivement à un endroit dans l'espace du taux d'erreur où se produit un changement qualitatif – l'on passe alors d'équilibres dynamiques à un domaine d'équilibres statiques. Le paramètre du taux d'erreur des agents affiche conséquemment un impact significatif tant sur le comportement dynamique du système que sur les transitions y prenant place.

### 3.5.5. Spatialité

Le dernier facteur ayant une influence marquée sur les simulations de manière générale est l'élément de spatialité introduit dans les affrontements via le voisinage de Moore. Il est relativement facile de démontrer que cet élément a un profond impact sur le déroulement des simulations en comparant les simulations vues précédemment et effectuées en faisant usage du voisinage de Moore avec une série de simulations où ce voisinage est constitué du même nombre de sites, mais cette fois choisis de manière aléatoire sur la grille.

À l'issue de ces simulations, la majorité des résultats obtenus précédemment ne se retrouvent plus dans le cadre de simulations effectuées sans la structure spatiale utilisée jusqu'à maintenant. Si on peut toujours déceler une certaine transition graduelle entre les simulations effectuées à très faible taux d'erreur et celles comportant un taux d'erreur plus élevé, on ne peut toutefois plus déceler quelque structure physique que ce soit ni repérer les transitions qui s'étaient manifestées dans les séries de simulations des sections précédentes. La spatialité est donc un facteur déterminant dans le type et la dynamique des structures, tout comme dans le déroulement général des simulations du modèle.

## 3.6. Éléments type d'un système complexe

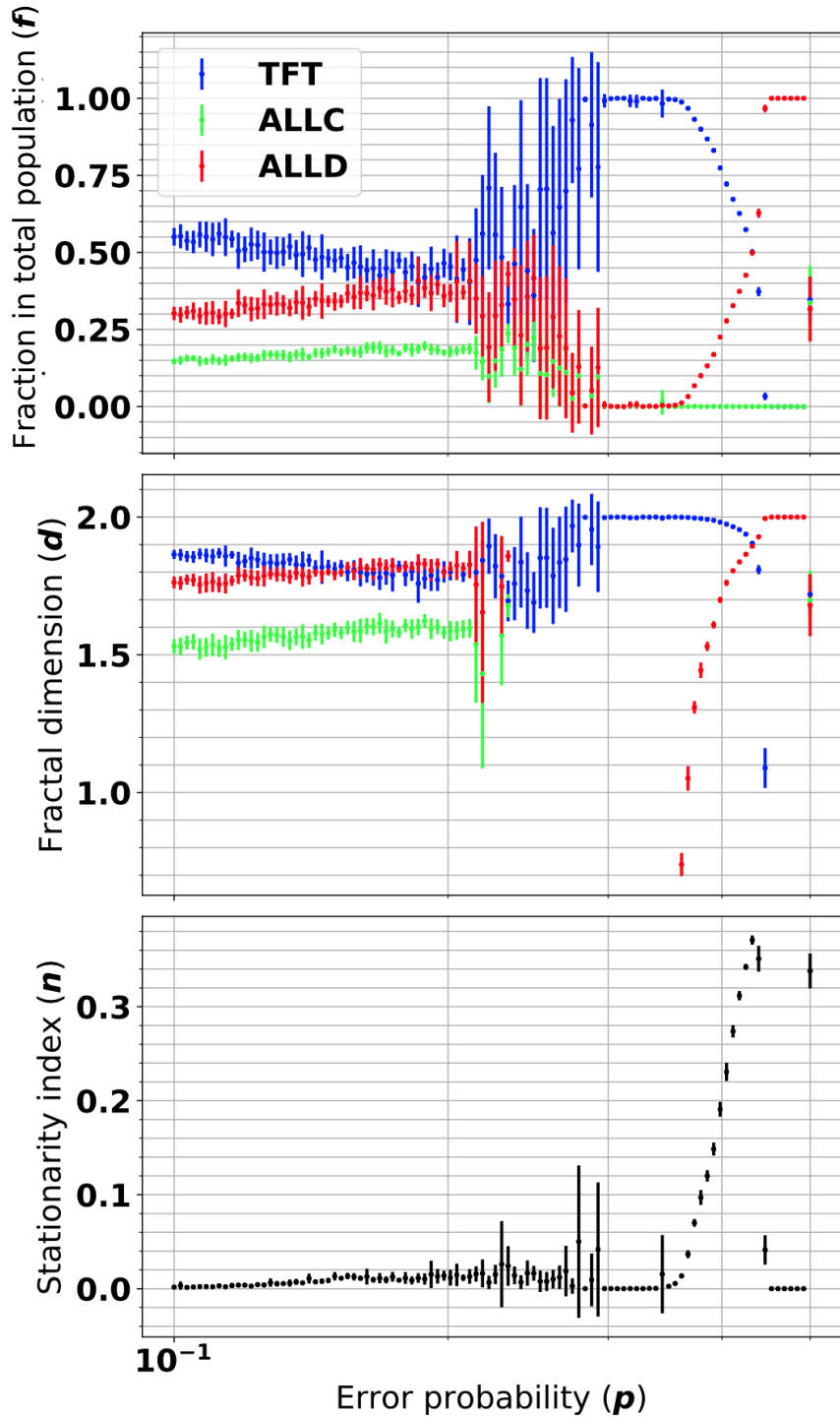
On a noté précédemment plusieurs éléments dans le comportement du modèle étudié, et un fil conducteur relie un certain nombre d'entre eux. Les systèmes dits « complexes » se manifestent de manière générale par la présence de points critiques où il y a discontinuité dans les trajectoires de l'espace de phase, par la présence d'attracteurs dans cet espace, par l'inégalité entre la dimension fractale et la dimension topologique de leurs propriétés physiques et par des propriétés dites *émergentes*. L'objectif de ce qui suit est de conclure que le modèle étudié appartient bel et bien au domaine constitué de ces systèmes qualifiés de complexes.

### 3.6.1. Points critiques

Tel que vu précédemment, le point critique d'un système correspond à un endroit dans l'espace de phase où le système présente une transition abrupte, une instabilité, et où la variation des métriques le caractérisant se fait de manière discontinue. Ces transitions sont corrélées, en physique statistique, avec le phénomène de transition de phase (Sethna, 2006). Prenant l'exemple de la percolation, si on distribue des particules *non conductrices* sur dans un certain espace, puis que l'on ajoute progressivement des particules *conductrices*, la distribution du plus grand agrégat formé par les particules conductrices en fonction de la probabilité avec laquelle un certain site comporte une substance conductrice passera rapidement d'une probabilité nulle à une valeur maximale. On peut y observer une transition abrupte de la taille du plus grand agrégat au point critique du système, alors que ce dernier devient soudainement conducteur dans son ensemble.

De la même manière, on observe ce comportement discontinu dans le système que modélise nos simulations. On peut à ce titre analyser à nouveau les fractions de populations, dimension fractale et indice de stationnarité, cette fois sur l'échelle plus réduite qui correspond à la plage de haut taux d'erreur  $p \in [10^{-1}, 0.5]$  – en considérant à chaque fois la valeur moyenne des métriques correspondantes pour un échantillon de vingt simulations (Figure 3.12).

On peut voir qu'il existe au moins quatre transitions dont la dérivée de la moyenne ou de l'écart-type est discontinue ou varie très rapidement. Ces transitions abruptes correspondent, tel que vu précédemment, à des changements tout aussi marqués de la dynamique du système. Du point de vue de la physique statistique, ces points critiques dans le modèle étudié sont donc indistinctes d'une transition de phase classique et peuvent conséquemment être analysées comme tel.



**Figure 3.12.** Fractions de populations, dimension fractale et indice de stationnarité pour une plage d'erreur plus réduite ( $p \in [10^{-1}, 0.5]$ ) qu'à la [Figure 3.7](#). Les courbes correspondent aux moyennes sur vingt simulations pour chaque point échantillonné et les barres d'erreur correspondent à l'écart-type associé à cette moyenne.

### 3.6.2. Attracteurs

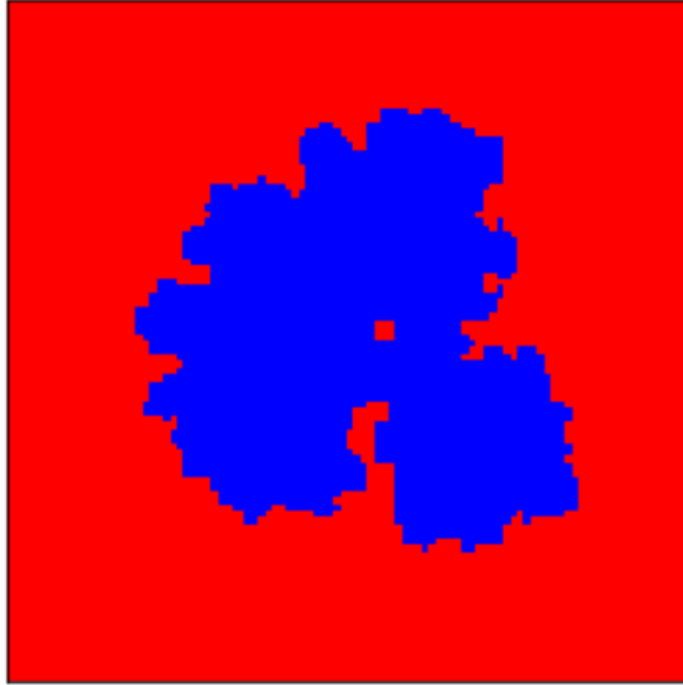
On a déjà noté dans les résultats précédents la présence d'attracteurs dans l'espace des populations. Les résultats tout juste présentés à la section précédente montrent à cet effet que plusieurs sections de l'espace du taux d'erreur correspondent à des régions où les fractions de populations varient très peu d'une simulation à une autre. Autrement dit, l'écart-type entre plusieurs simulations effectuées en prenant pour base de départ des paramètres identiques aboutissent à certaines valeurs finales des fractions de populations dont l'écart-type est très petit. Ceci constitue, à nouveau, la marque de la présence d'attracteurs. Finalement, on peut noter à nouveau en se référant aux résultats précédents que la présence de structures spatiales récurrentes d'une simulation à l'autre constitue tout autant un phénomène d'attractions dans la structure physique des représentations spatiales. Que des coopérateurs aboutissent en formations aux domaines bien définis, par exemple, constitue l'un de ces attracteurs.

### 3.6.3. Dimension fractale

De la même manière, on a déjà également noté la présence d'une dimension fractale différente de la dimension topologique des structures physiques dans les résultats précédents. Les procédés menant à des structures fractales sont typiques des systèmes caractérisés par une invariance d'échelle, dont les systèmes critiques sont un générateur bien connu (Bak, 1999), et il est trivial de constater que le modèle étudié ici présente le même type de formations. On peut à ce sujet présenter un autre exemple type de phénomène d'invasion constaté lors des simulations effectuées avec le modèle ; à la Figure 3.13 on présente un instantané de l'une de ces invasions. On remarque que celle-ci ne se fait pas de manière linéaire mais présente plutôt des aspérités à ses frontières, non sans rappeler celles typiques de processus d'avalanches bien connus dans les modèles à criticalité auto-régulée comme celui du modèle « Tas-de-sable » (c.f. Figure 3.14) ou de phénomènes naturels générateurs de structures fractales tels l'érosion côtière (Mandelbrot, 2006; Sornette, 2004; Turcotte, 2007).

### 3.6.4. Propriétés émergentes

On parle de propriétés émergentes lorsque le comportement collectif ou global résultant de l'interaction d'un grand nombre de parties individuelles d'un système échappe à la prédiction et ne se réduit pas à la simple addition des comportements singuliers ou microscopiques des constituants du système (Sethna, 2006). On observe effectivement ce genre de comportement dans le système étudié de par la nature des stratégies en place. Notamment, les agents ayant comme stratégie TFT possèdent une « mémoire » de l'état du système relativement aux parties d'IPD, et ne jouent pas une simple stratégie fixée d'avance et prédéterminée à la manière de ALLC ou ALLD – ce qui réfère à cet aspect de stratégie « réactive » caractérisant TFT décrit précédemment (sous-section 1.2.3). Cette mémoire du système contribue à son

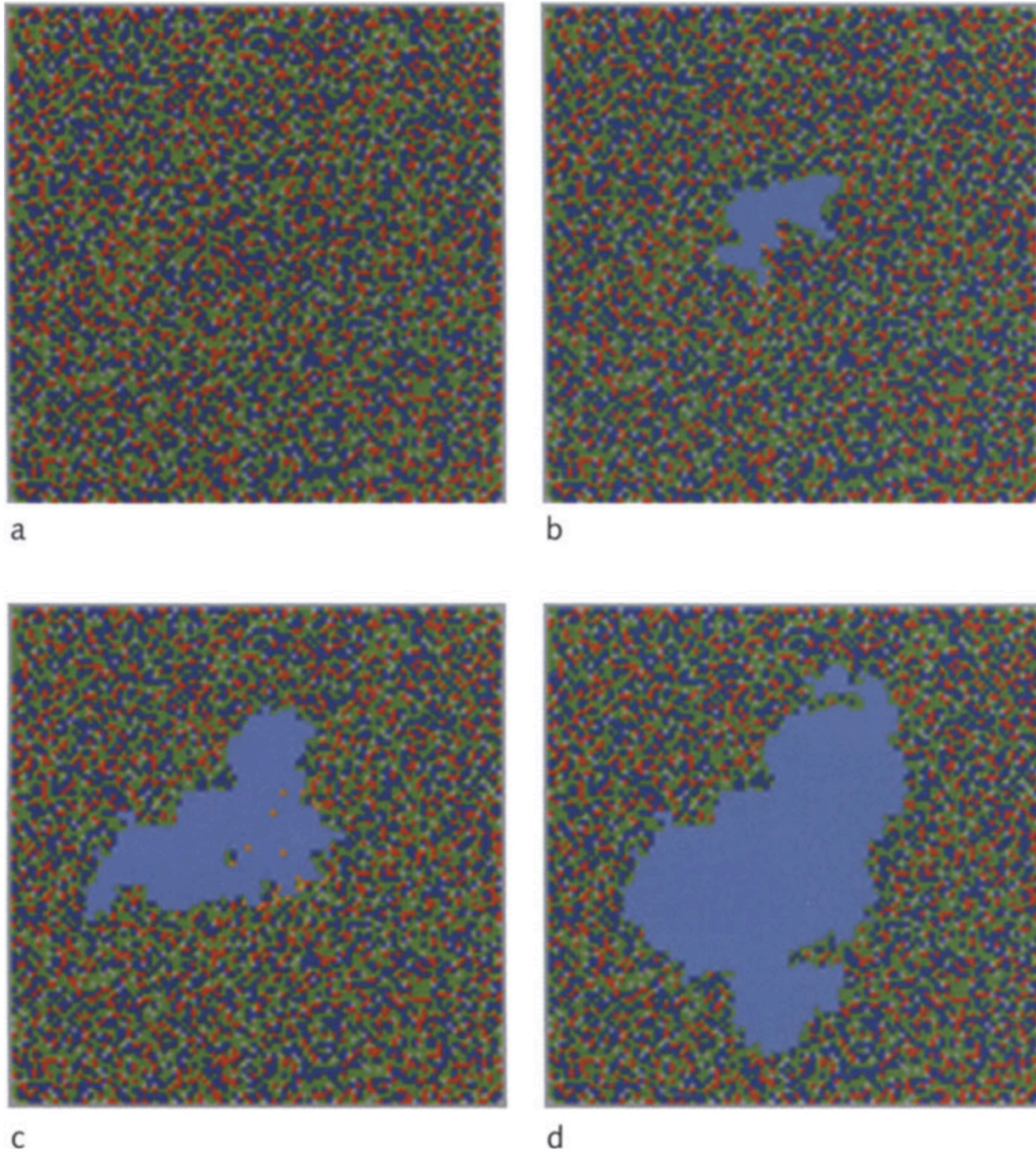


**Figure 3.13.** Phénomène d’invasion observé lors de simulations effectuées avec le modèle pour une simulation opposant TFT à ALLD, avec mutation du taux d’erreur (présentée plus loin au [chapitre 4](#)). On note le contour atypique du domaine central, qui rappelle le contour des phénomènes d’avalanches typiques de certains modèles SOC (voir [Figure 3.14](#)).

imprévisibilité puisqu’il est impossible de réduire le comportement de TFT à une simple moyenne statistique, dans la mesure où ses adversaires – et donc sa propre stratégie – ne sont pas définis d’avance et dépendent directement de l’état du système au temps précédent. Il est éclairant de contraster les simulations effectuées avec ce comportement dynamique de TFT par rapport à des simulations effectuées en utilisant des matrices de pointage prédéfinies en échantillonnant un grand nombre de parties d’IPD – objet de la section suivante.

### 3.6.5. Simulation utilisant des matrices de pointage

Une manière alternative de procéder aux simulations avec le modèle étudié fait usage de matrices de pointage prédéfinies et calculées d’avance pour chaque combinaison d’affrontement possible, en échantillonnant pour une certaine plage de taux d’erreurs. Il est donc possible de remplacer le calcul des parties d’IPD effectué au long par un pointage prédéfini. Dans l’analyse qui suit, les matrices de pointage correspondent aux valeurs moyennes obtenues en échantillonnant  $10^4$  parties d’IPD pour toute combinaison possible d’affrontement et pour une plage discrétisée d’erreur possible de  $p \in [10^{-6}, 0.5]$ .



**Figure 3.14.** Structure résultante de la propagation d’avalanches dans le modèle « Tas-de-sable ». Les points bleu clair indiquent des sites ayant basculé au moins une fois dans le processus. Ces phénomènes d’avalanche sont typiques des modèles à criticité auto-réglée. Tiré de [Bak \(1999\)](#).

On analyse ici deux séries de simulations : une à large champ pour  $p \in [10^{-6}, 0.5]$  et une autre où on se concentre sur la partie « critique » comportant davantage de transitions à  $p \in [10^{-1}, 0.5]$ .

Pour les simulations à large champ ( $p \in [10^{-6}, 0.5]$ ), on voit que le comportement global est sensiblement modifié dès lors qu’on introduit les matrices de pointages. On ne retrouve plus les mêmes transitions relativement au paramètre du taux d’erreur, la dynamique des



simulations étant tout à fait différente – ce que révèlent la dimension fractale et l'indice de stationnarité qui demeurent beaucoup plus élevés dans les simulations avec matrices lorsque le taux d'erreur est faible ( $p < 10^{-2}$ ). Les simulations ne stabilisent plus lorsqu'effectuées avec des matrices de score, sauf à très fort taux d'erreur, contrairement aux simulations correspondantes effectuées en calculant les parties d'IPD au long.

Si on se concentre sur les grilles de la partie critique, on voit que la suite de formations spatiales obtenues est tout aussi différente. Si l'allure générale des transitions reste plus ou moins la même (domination des coopérateurs – résurgence de TFT – domination de ALLC à taux d'erreur maximal) on voit immédiatement que les simulations effectuées avec l'une ou l'autre des méthodes ne mène plus aux mêmes structures physiques.

En observant la variation des métriques en fonction de taux d'erreur, toujours dans la partie critique du taux d'erreur, on voit que les simulations effectuées avec matrices de pointage présentent une variabilité dans leurs résultats qui excède significativement celle des simulations effectuées sans matrices. L'écart-type des populations finales des simulations avec matrices est beaucoup plus élevé, et donc d'une simulation à une autre la valeur des populations finales varie davantage. Enfin, la dynamique des transitions est sensiblement modifiée ; on ne retrouve plus les mêmes passages d'un état à un autre de manière générale.

Le fait que les simulations effectuées en usant de matrices de pointage, basées sur la moyenne des résultats de l'IPD pour un très grand nombre de parties, soit caractérisé par une aussi grande variation lors des parties individuelles résultantes signifie qu'il n'existe en quelque sorte pas de théorème central limite permettant de quantifier la distribution des résultats ; irréductibles à un pur processus statistique (ou stochastique), les simulations ici aboutissent à des comportements complexes qui reflètent souvent peu les conditions de départ (e.g. si l'on compare les fractions finales de populations aux fractions initiales) et dont le trajet dans l'espace de phase – par exemple celui des fractions de populations ou de la dimension fractale – est hautement dépendant à la fois des conditions initiales mais aussi de la dynamique ultérieure de la simulation. À la manière d'un écosystème naturel dont les espèces peuvent suivre des variations cycliques ou dont certaines souches peuvent n'apparaître qu'après que d'autres espèces aient dominé le système, le modèle présenté ici – même restreint à seulement trois stratégies – présente ce genre de phénomène où les interactions autant entre coopérateurs et défecteurs, ou même celles entre différents coopérateurs (i.e. TFT et ALLC) suivent une dynamique écologique complexe, une stratégie servant parfois, par exemple, de condition pour l'émergence d'une autre stratégie ou pour la formation de structures spatiales non sans rappeler les notions de parasitisme et de mutualisme. Cela établi, on peut vouloir se demander si la coopération peut émerger spontanément dans un environnement hostile ou peu favorable aux premiers abords ; et de quelle manière un tel processus peut-il prendre place. Ce questionnement est l'objet du Chapitre qui suit.



## Chapitre 4

---

### Émergence de la coopération

On a vu dans ce qui précède (c.f. [Figure 3.12](#)) qu'à fort taux d'erreur, on observe une domination des défecteurs ( $p \in [0.4, 0.5]$ ) et qu'à mesure que le taux d'erreur diminue, TFT parvient à s'imposer durablement ( $p \in [0.2, 0.4]$ ) et forme de manière concomitante certaines formations spatiales du type de ce qui est observé à la [Figure 3.10](#).

On peut supposer que dans un cadre évolutif tel celui permettant l'apparition de la vie, l'émergence d'un processus répliatif serait d'abord caractérisé par une reproduction moins fiable puis progresserait vers une reproduction de plus grande fiabilité; on peut dans ce contexte se demander si le passage d'un domaine tel celui observé à  $p \in [0.4, 0.5]$  et dominé par des entités non coopératives pourrait faire progressivement *et naturellement* faire place à un cadre, tel celui caractérisant le domaine où  $p \in [0.2, 0.4]$  dans lequel une forme de coopération en vient à dominer.

Si les simulations effectuées précédemment comportent déjà un certain aspect évolutif via l'héritabilité des stratégies (i.e. un joueur perdant adopte la stratégie dans son voisinage ayant obtenu le pointage le plus élevé) on peut se demander quel impact aurait l'introduction de certains éléments évolutifs additionnels sur la dynamique de la simulation. C'est ce qu'on se propose de faire dans ce qui suit.

Le phénomène d'évolution en biologie repose principalement sur trois éléments majeurs : sélection, hérédité, et variabilité. Tel que mentionné ci-haut, le remplacement d'une stratégie obtenant un pointage plus bas par une stratégie obtenant un pointage plus élevé à chaque itération du modèle représente déjà une implémentation des éléments de sélection et d'hérédité. Or on peut pousser l'analogie biologique plus loin en introduisant d'une part une *sélection et une hérédité du taux d'erreur* tout à fait analogue à la sélection et l'hérédité des stratégies, mais également en ajoutant au processus évolutif des simulations un élément variabilité par l'introduction d'une *mutation* de ce taux d'erreur. On représente ainsi de manière simple le fait qu'une molécule biologique pourrait transmettre à sa descendance un avantage adaptatif

dont elle a elle-même pu hériter, et l’on peut penser que le taux d’erreur est l’un des paramètres ayant eu une influence cruciale dans les premiers instants de ce passage du non-vivant au vivant.

De fait, l’un des points d’importance relatifs au taux d’erreur dans le cadre du problème de l’émergence du vivant est le *seuil critique* du taux d’erreur vu au [chapitre 1](#) conceptualisé par Eigen et selon lequel un taux d’erreur supérieur à ce seuil détruit la capacité de transmission de l’information entre répliqueurs dans un système évolutif. Autrement dit, lorsque le taux d’erreur dépasse une certaine valeur critique, la fidélité de la transmission est affectée d’une manière telle que le processus de réplication ne peut plus opérer. Relativement aux simulations présentées ici, on a vu qu’en-deçà d’un certain seuil de taux d’erreur la coopération peut s’établir – TFT et ALLC pouvant alors persister même en présence d’individus non coopératifs tels ALLD. Il est possible que cette capacité au comportement coopératif de subsister dans les simulations présentées ici soit le reflet de ce seuil critique du taux d’erreur qui caractérise les systèmes biologiques. Il s’agit donc de voir, dans le cadre de la présente analyse, si le système peut *de lui-même* abaisser le taux d’erreur en-deçà de ce seuil, permettant ainsi un comportement coopératif stable.

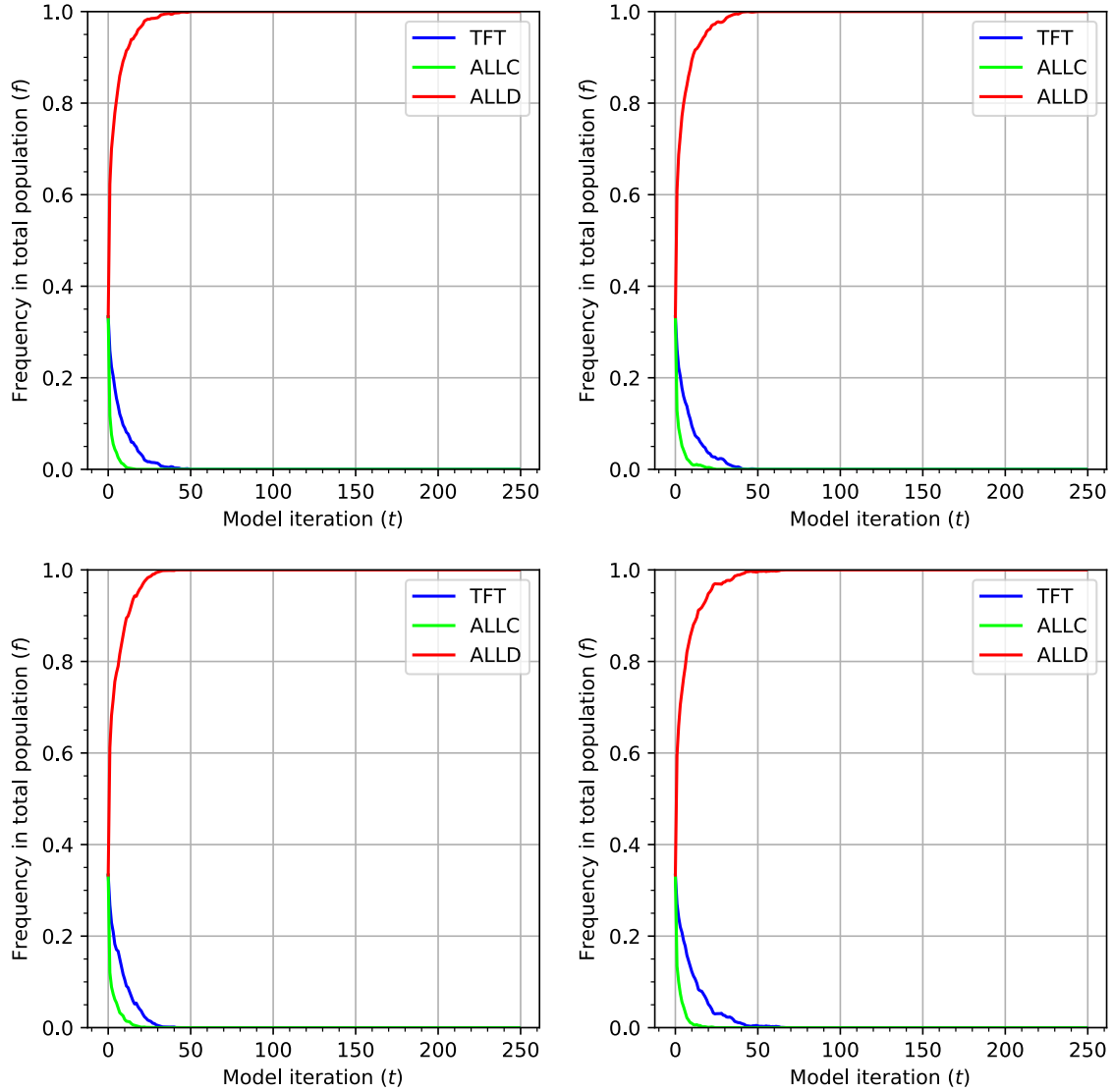
On va donc dans ce qui suit annexer à la réplication de la stratégie gagnante à ses plus proches voisins une hérédité du taux d’erreur, et introduire un phénomène de mutation s’appliquant à tous les joueurs du système à chaque itération du modèle.

## 4.1. Héritabilité du taux d’erreur

À chaque itération du modèle, le décompte du pointage est fait entre chaque joueur présent sur la grille et ses plus proches voisins. Ce joueur adopte alors la stratégie du joueur dans son voisinage ayant obtenu le plus haut pointage. Afin d’examiner les conséquences d’une *héritabilité du taux d’erreur* l’on peut faire hériter à notre joueur non seulement la stratégie du joueur ayant obtenu le plus haut pointage, mais également son *taux d’erreur*.

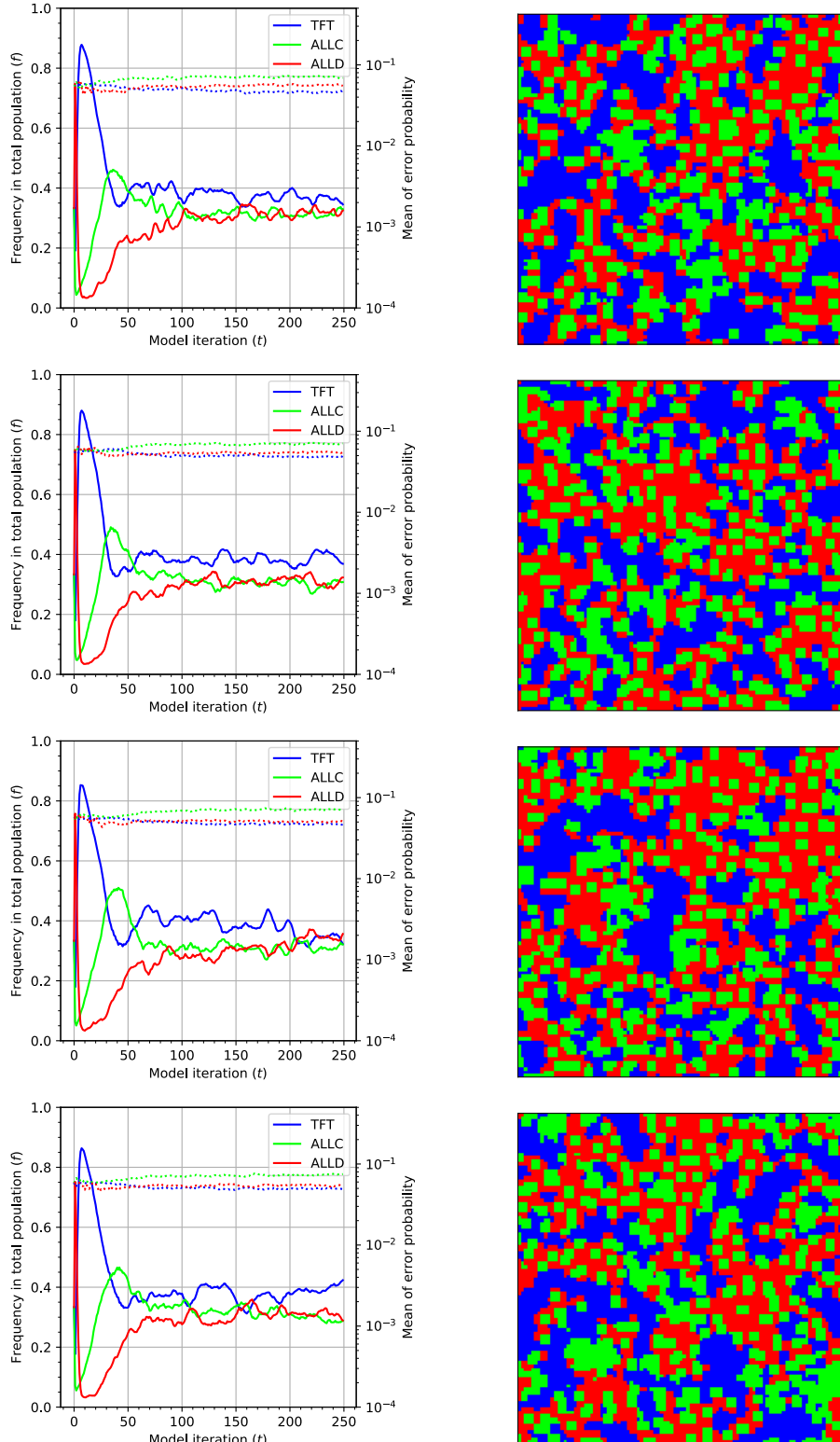
Dans ce qui suit on présente des échantillons de simulations toujours effectuées sur des grilles de largeur  $L = 100$  avec trois stratégies (TFT, ALLC et ALLD) de populations initiales égales et une longueur de parties d’IPD de  $M = 20$ . On présente d’abord aux [Figure 4.1](#) et [4.2](#) un échantillon de simulations de condition initiale différente *sans* cette hérédité du taux d’erreur. À la [Figure 4.1](#), on établit d’abord un taux d’erreur initial uniforme pour tous les joueurs de  $p = 0.45$  – ce qui, si on se réfère à la [Figure A.8](#) (premier encart, coin supérieur gauche) constitue un domaine de prédilection quant au succès de ALLD. Tel qu’on s’y attend, on observe à la [Figure 4.1](#) qu’ALLD prend rapidement le dessus dans cette configuration des simulations, et élimine rapidement tant TFT que ALLC.

On peut vouloir voir l’effet qu’aurait une configuration aléatoire des taux d’erreur initiaux sur la simulation. À cet effet, on montre à la [Figure 4.2](#) une autre série de



**Figure 4.1.** Évolution des populations pour des simulations de condition initiale différente opposant des populations initiales identiques de TFT, ALLC et ALLD sur des parties d’IPD de  $M = 20$  coups pour  $T = 250$  itérations du modèle, avec un taux d’erreur initial uniforme de  $p = 0.45$  pour tous les joueurs.

simulations de condition initiale différente pour des paramètres identiques à ceux utilisés pour la [Figure 4.1](#) mais cette fois en posant des taux d’erreurs initiaux pris aléatoirement dans une distribution logarithmiquement uniforme dans l’intervalle  $p \in [10^{-4}, 0.5]$ . Cette fois la domination de ALLD n’est plus aussi claire – les populations des trois stratégies formant un mélange à peu près homogène en termes de fractions de populations (et à l’échelle de la grille, mais non pas localement) – et l’on retrouve la formation de structures spatiales de ALLC vues au [chapitre 3](#) dans les grilles finales des simulations ([Figure 4.2](#)).



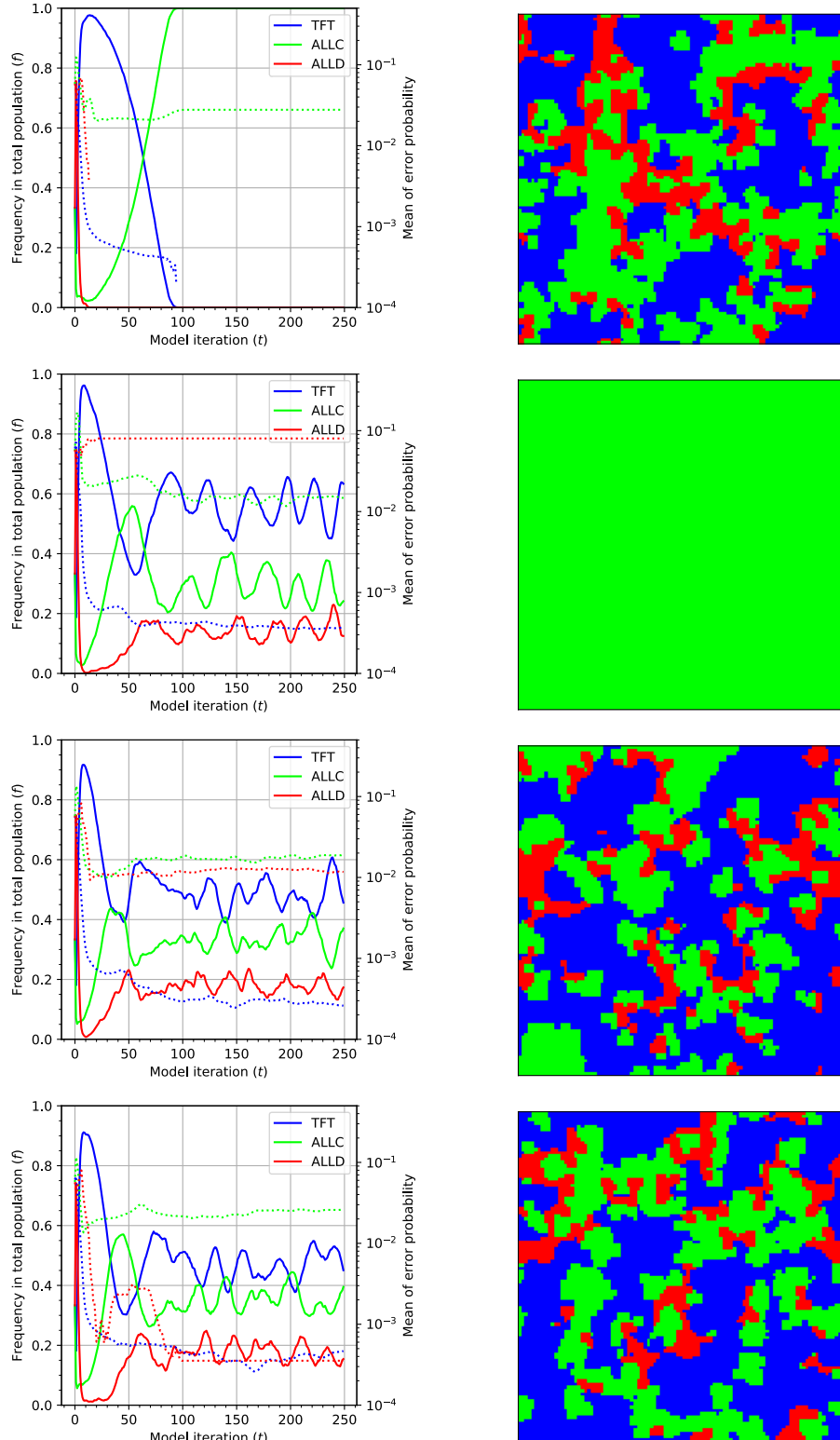
**Figure 4.2.** Évolution des populations et grilles finales pour des simulations de condition initiale différente opposant des populations initiales identiques de TFT, ALLC et ALLD sur des parties d'IPD de  $M = 20$  coups pour  $T = 250$  itérations du modèle, avec un taux d'erreur initial aléatoire distribué de manière logarithmiquement uniforme pour tous les joueurs, dans l'intervalle  $p \in [10^{-4}, 0.5]$ . On indique la moyenne du taux d'erreur pour chaque stratégie en trait pointillé.

On présente ensuite à la [Figure 4.3](#) l'évolution des populations pour des simulations de condition initiale différente identiques aux simulations de la [Figure 4.2](#), mais cette fois en ajoutant l'élément d'héritabilité du taux d'erreur décrit plus haut. Avec un taux d'erreur aléatoire, à la [Figure 4.3](#), on remarque que les coopérateurs obtiennent désormais un avantage significatif par rapport aux simulations *sans* héritabilité du taux d'erreur ([Figure 4.2](#)). L'héritabilité semble donc, à première vue, favoriser la coopération dans le contexte de simulations d'IPD sur réseau, et engendrer de profondes modifications de la dynamique du système – par exemple l'apparition de structures spatiales complètement nouvelles ou l'invasion de nouvelles stratégies précédemment défavorisées comme ALLD tel qu'on le verra plus loin ([Figure 4.3](#)).

## 4.2. Mutations dans le taux d'erreur

Dans le cadre des simulations avec héritabilité du taux d'erreur, on fait hériter aux joueurs obtenant un pointage défavorable tant la stratégie que le taux d'erreur du joueurs ayant obtenu le plus haut pointage dans leur voisinage. On peut prolonger l'introduction d'éléments structurels de la théorie biologique de l'évolution en introduisant cette fois une composante de *mutation* des taux d'erreurs. Lors des simulations avec taux d'erreurs aléatoires présentées à la [section 4.1](#), on a tiré ces taux d'erreurs initiaux à partir d'une distribution logarithmique uniforme au début de la simulation avec des valeurs comprises dans l'intervalle  $p \in [10^{-4}, 0.5]$ . Pour introduire le phénomène de mutation dans les simulations on peut définir une certaine probabilité de mutation  $u$ . Un joueur adoptant la stratégie adverse à la fin d'une itération du modèle subira conséquemment une « mutation » de son taux d'erreur selon cette probabilité  $u$ , auquel cas il adoptera non pas le taux d'erreur du joueur adverse mais obtiendra un *nouveau* taux d'erreur indépendant de celui-ci, et qui sera plutôt tiré à nouveau de la distribution logarithmique uniforme mentionnée plus tôt.

On présente aux [Figure 4.4](#) et [4.5](#) deux nouvelles séries de simulations de condition initiale différente introduisant cet élément de mutation, en posant ici  $u = 10^{-3}$ . Autrement dit, à chaque fois qu'un joueur se doit d'adopter la stratégie de l'un de ses voisins au terme d'une itération du modèle, il subira une « mutation » et obtiendra un nouveau taux d'erreur aléatoire, toujours dans l'intervalle  $p \in [10^{-4}, 0.5]$ , avec une probabilité de  $u = 10^{-3}$  – ce qui, sur une grille de largeur  $L = 100$  et comprenant ainsi  $10^4$  sites, correspond à un maximum de dix mutations par itération du modèle. Ainsi, on peut noter que la probabilité avec laquelle le joueur adoptera simplement le taux d'erreur du joueur gagnant devient alors  $P = 1 - u$  – et donc, l'héritabilité décroît de manière inversement proportionnelle au taux de mutation (même si ici – i.e. pour  $u = 10^{-3}$ , la « simple » héritabilité du taux d'erreur est pour l'instant largement plus probable que sa mutation).

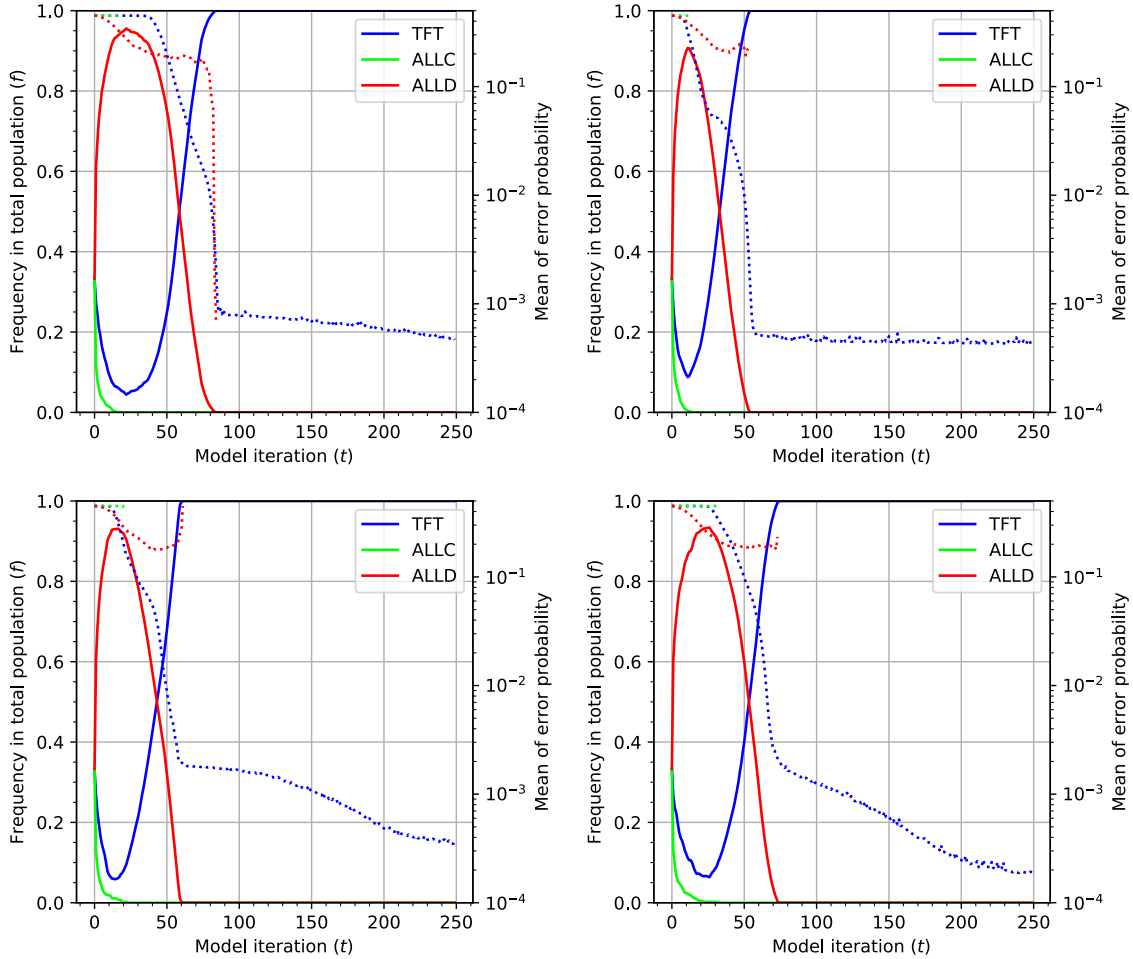


**Figure 4.3.** Évolution des populations et grilles finales pour des simulations de condition initiale différente opposant des populations initiales identiques de TFT, ALLC et ALLD sur des parties d'IPD de  $M = 20$  coups pour  $T = 250$  itérations du modèle, avec un taux d'erreur aléatoire initial distribué de manière logarithmiquement uniforme pour tous les joueurs, dans l'intervalle  $p \in [10^{-4}, 0.5]$ . On indique la moyenne du taux d'erreur pour chaque stratégie en trait pointillé. On a ici ajouté l'héritabilité du taux d'erreur (voir texte).

En observant les [Figure 4.4](#) et [4.5](#), qui introduisent ce phénomène de mutation du taux d’erreur – et qu’on peut directement comparer à la [Figure 4.3](#) qui présente des simulations de même configuration mais *sans* phénomène de mutation (mais toujours avec hérabilité) – on peut voir que la dynamique des simulations commence à changer de manière significative. À la [Figure 4.4](#), on note le phénomène intéressant d’une invasion rapide de ALLD dans les premiers instants de la simulation (ce qui s’approche du comportement pour les mêmes simulations sans mutation), mais qui est dans ce cas suivi d’un revirement de situation soudain et rapide alors que TFT reprend le dessus et finit par envahir tout le réseau, éliminant ainsi ALLD. L’effet de l’introduction des mutations est moins marqué à la [Figure 4.5](#) – bien que l’on puisse tout de même noter une légère augmentation de la population de TFT de manière générale.

Aux [Figure 4.4](#) et [4.5](#), on affiche également en trait pointillé la moyenne, pour chaque stratégie, du taux d’erreur selon l’évolution de la simulation. Ces moyennes du taux d’erreur variaient peu en l’absence d’hérabilité (les variations résultant uniquement de celles des populations, et seulement dans le cas où le taux d’erreur n’était *pas* uniforme – i.e. distribué aléatoirement au début de la simulation) mais ont commencé à subir d’importantes variations avec l’introduction de l’hérabilité, dans le cadre de simulations avec taux d’erreur initial aléatoire ([Figure 4.3](#)). On note toutefois que les plus grandes variations dans ces moyennes du taux d’erreur se produisent clairement lorsque le phénomène de mutation est introduit ([Figure 4.4](#) et suivantes). Ainsi, le taux d’erreur ne varie maintenant plus du seul fait des variations de populations mais subit une *propagation* dans les populations des différentes stratégies. Toujours à la [Figure 4.4](#), on peut aussi remarquer que quelques instants avant deux des quatre extinctions de ALLD le taux d’erreur diminue très rapidement ; ceci se comprend lorsqu’on se rappelle qu’ALLD obtient plus de points que TFT lorsqu’ils se confrontent – ainsi les joueurs ALLD qui adhèrent de manière plus stricte à leur stratégie sont ceux qui survivront également le plus longtemps dans un environnement où TFT domine.

On peut ensuite vouloir étudier l’effet d’une *augmentation* du taux de mutation sur le système. On présente à cet effet aux [Figure 4.6-4.7](#) et [4.8-4.9](#) l’analogie des simulations présentées précédemment – soit avec des taux d’erreur initiaux uniformes de  $p = 0.45$  ou distribués aléatoirement – mais en posant cette fois respectivement  $u = 10^{-2}$  et  $u = 10^{-1}$ . On note immédiatement que cet avantage que semblait procurer le phénomène de mutation s’accroît de manière importante, TFT envahissant le réseau très rapidement – mais toujours après un gain initial de ALLD – et faisant parfois preuve de clémence face à ALLC ([Figure 4.7](#), trois derniers encarts). Les populations d’ALLC survivent en général plus longtemps dans la mesure où elles comportent des individus avec des taux d’erreur plus faibles (ce qu’un taux d’erreur distribué aléatoirement permet) tandis que lorsque le taux d’erreur est uniforme et élevé ALLC disparaît rapidement. Ceci se comprend dans la mesure où ALLC a avantage à

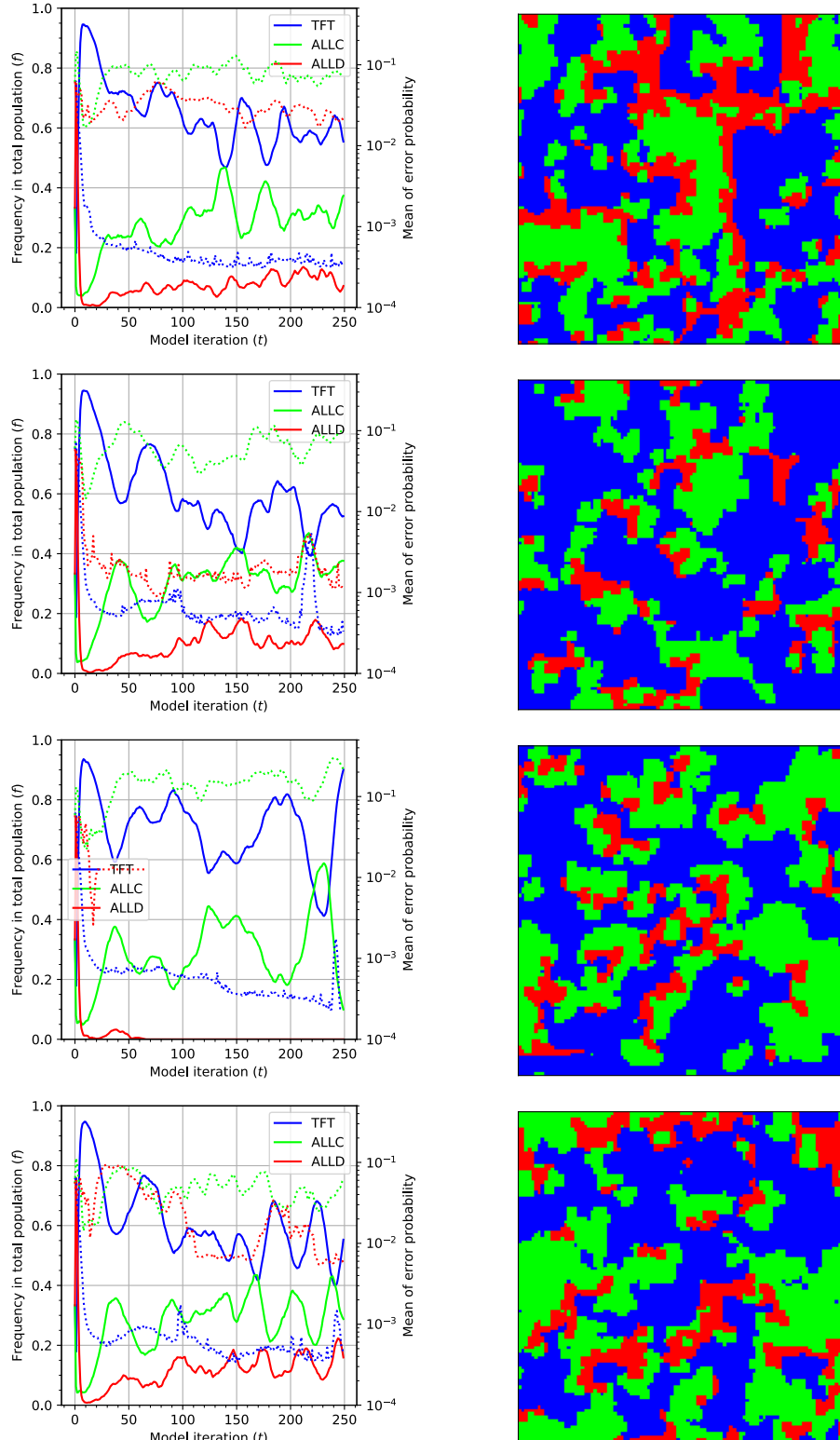


**Figure 4.4.** Évolution des populations pour des simulations de condition initiale différente opposant des populations initiales identiques de TFT, ALLC et ALLD sur des parties d’IPD de  $M = 20$  coups pour  $T = 250$  itérations du modèle, avec un taux d’erreur initial uniforme de  $p = 0.45$  pour tous les joueurs. On indique la moyenne du taux d’erreur pour chaque stratégie en trait pointillé. On a ici ajouté l’héritabilité du taux d’erreur *et* introduit des mutations avec une probabilité de  $u = 10^{-3}$  (voir texte).

collaborer avec le joueur dominant – i.e. TFT – et il y parvient dans une plus grande mesure lorsque son taux d’erreur est faible.

Lorsque TFT parvient à éliminer toutes les autres stratégies du système (Figure 4.6, premier encart de la Figure 4.7 et Figure 4.8), on observe un phénomène intéressant : il joue alors contre lui-même, et l’apport continu de mutations dans le système lui permet de diminuer encore davantage son taux d’erreur. Or cette diminution semble se stabiliser autour un peu plus bas que  $10^{-3}$  – ce qui est *à la fois* plus haut que la borne inférieure des mutations ( $10^{-4}$ ) et plus bas que la moyenne de la distribution aléatoire de laquelle les taux d’erreurs sujets à mutation sont tirés. En effectuant un grand nombre de tirages dans cette distribution uniforme logarithmiquement (e.g.  $10^6$  tirages) on obtient une moyenne de





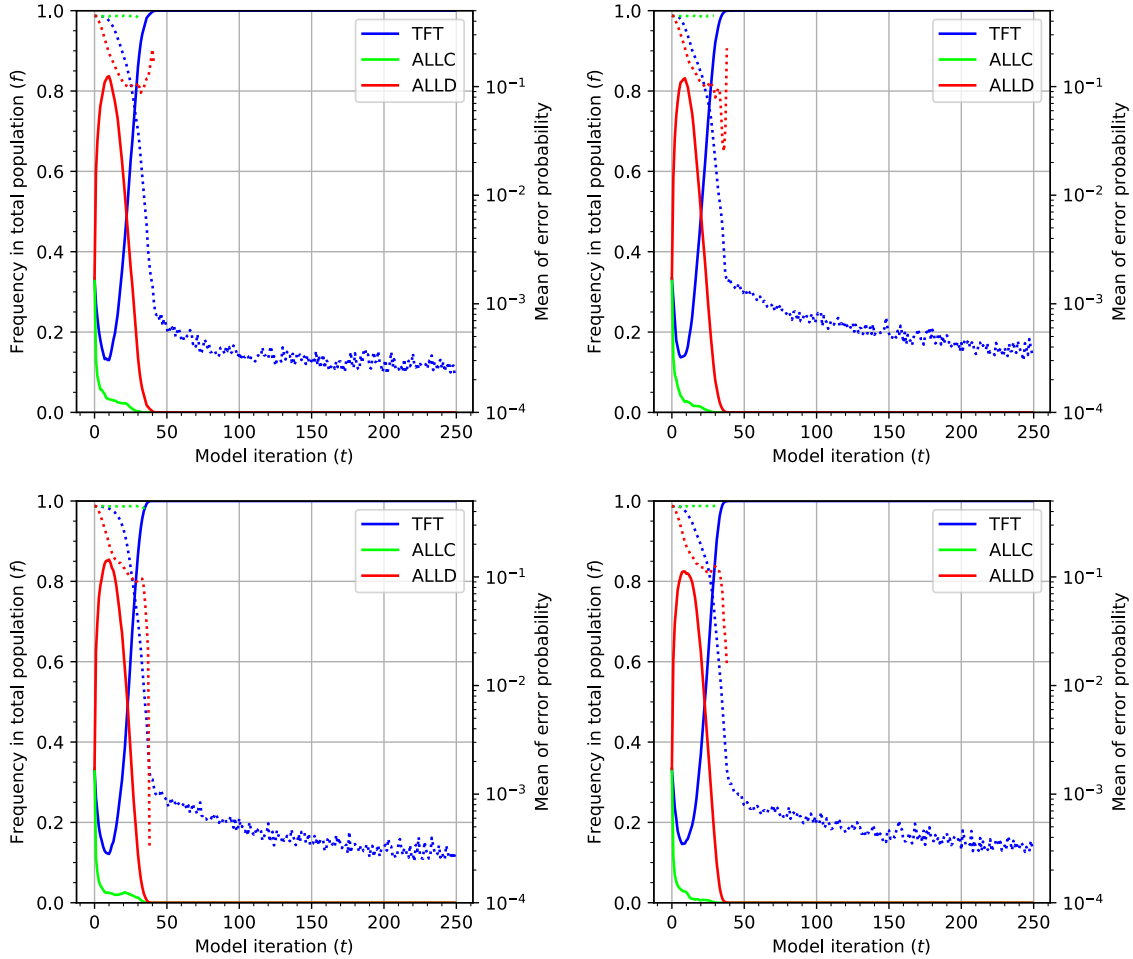
**Figure 4.5.** Évolution des populations et grilles finales pour des simulations de condition initiale différente opposant des populations initiales identiques de TFT, ALLC et ALLD sur des parties d'IPD de  $M = 20$  coups pour  $T = 250$  itérations du modèle, avec un taux d'erreur initial aléatoire distribué de manière logarithmiquement uniforme pour tous les joueurs, dans l'intervalle  $p \in [10^{-4}, 0.5]$ . On indique la moyenne du taux d'erreur pour chaque stratégie en trait pointillé. On a ici ajouté l'héritabilité du taux d'erreur *et* introduit des mutations avec une probabilité de  $u = 10^{-3}$  (voir texte).

$\sim 5.88 \times 10^{-2}$ . Or la moyenne du taux d’erreur des populations de TFT dans les simulations présentées aux [Figure 4.6-4.7](#) et [4.8-4.9](#) se situe en-deçà de cette valeur *et continue de diminuer* avant de se stabiliser. On peut donc conclure que de bas taux d’erreur constituent effectivement un avantage adaptatif pour TFT, ce qui se traduit par une sélection des individus présentant ces bas taux d’erreur à l’issue des joutes d’IPD, faisant ainsi diminuer la moyenne au fil des itérations du modèle. Cette stabilisation du taux d’erreur à une valeur supérieure à celle de la borne inférieure de la distribution ( $10^{-4}$ ) émane donc du fait que l’apport en mutations *demeure continu* durant tout le déroulement de la simulation – ainsi même si la population de TFT comporte en moyenne un taux d’erreur très bas, il peut néanmoins toujours y apparaître des mutations « délétères » où des individus se retrouvent avec des taux d’erreur plus hauts, ce qui agit alors comme contrepoids (et tire la moyenne vers le haut) au phénomène de sélection (qui tire la moyenne vers le bas). S’il existe un taux d’erreur critique « minimal » permettant aux stratégies collaboratrices de dominer le système, il existe alors également un taux d’erreur critique « maximal » au-delà duquel l’apport de mutations devient néfaste pour une telle population – toute erreur de TFT ou de ALLC (lorsqu’ils jouent ensemble ou contre eux-mêmes) étant elle-même nuisible à la collaboration mutuelle entre leurs joueurs.

### 4.3. Distribution du taux d’erreur et spéciation sympatrique

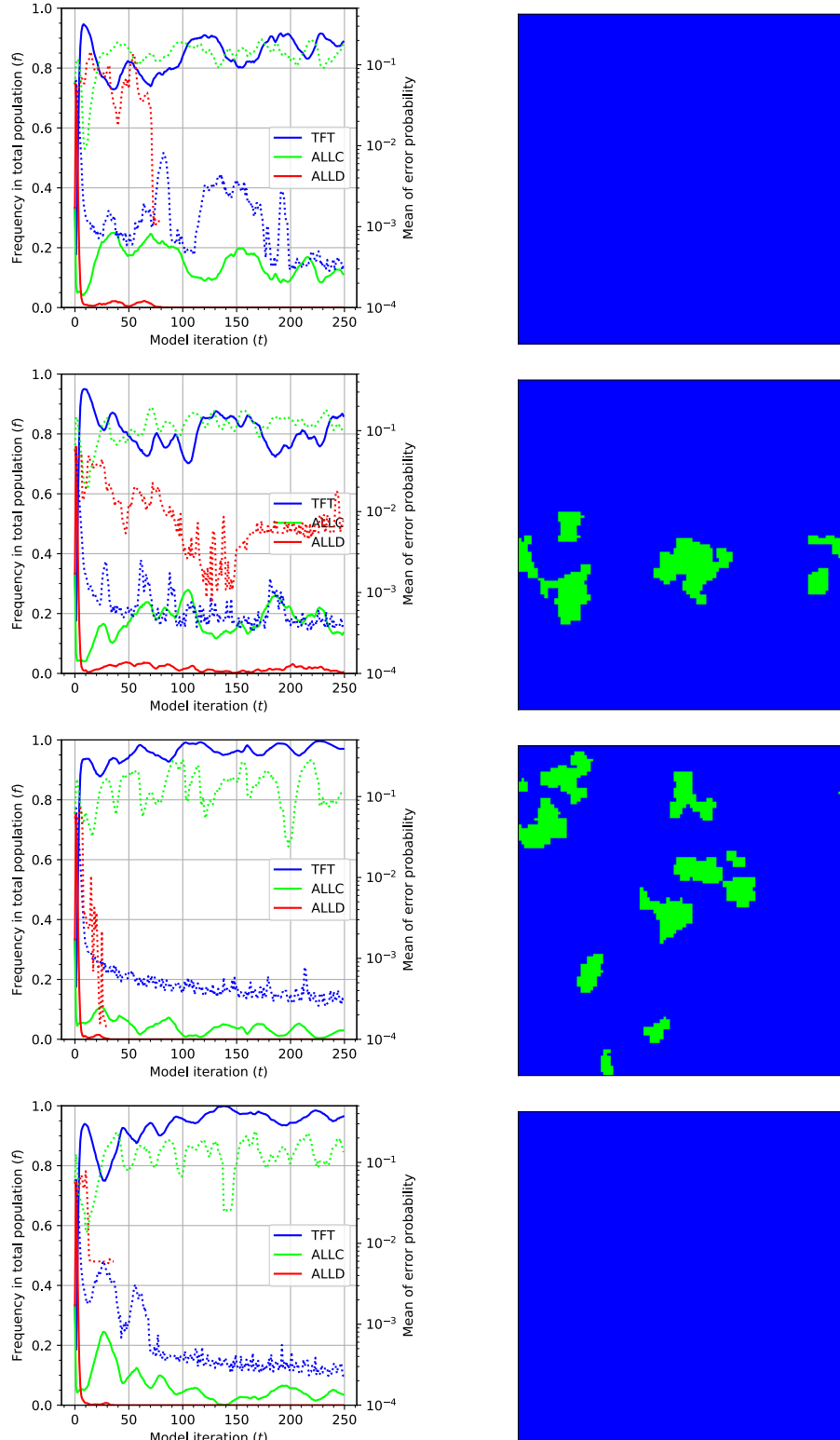
Plusieurs phénomènes de spéciation peuvent être décrits en biologie. Par exemple, la *spéciation allopatrique* se produit lorsque deux groupes d’individus *séparés géographiquement* et descendant d’une même stratégie subissent des modifications génétiques suffisantes pour former désormais deux stratégies distinctes. La spéciation *sympatrique*, quant à elle, se produit lorsque ces deux groupes d’individus occupent le même écosystème, mais que leur *niches écologiques* diffèrent – par exemple s’ils deviennent prédateurs d’espèces différentes ([Mayr, 1997](#)).

On peut à ce sujet observer ce qui se produit dans une simulation comprenant toujours des éléments d’hérédité, mais pour lesquelles les parties d’IPD comportent davantage de coups. On présente ainsi à la [Figure 4.10](#) l’évolution des populations et la grille finale pour une simulation opposant des populations initiales identiques de TFT, ALLC et ALLD sur des parties d’IPD de  $M = 1000$  coups pour  $T = 250$  itérations du modèle, avec un taux d’erreur aléatoire initial toujours distribué de manière logarithmiquement uniforme pour tous les joueurs, dans l’intervalle  $p \in [10^{-4}, 0.5]$ . Le taux d’erreur est ici héritable mais ne fait pas l’objet de mutations. À la [Figure 4.11](#) suivante, on présente cette fois la fonction de densité de probabilité des taux d’erreur finaux des trois stratégies. Deux choses peuvent être

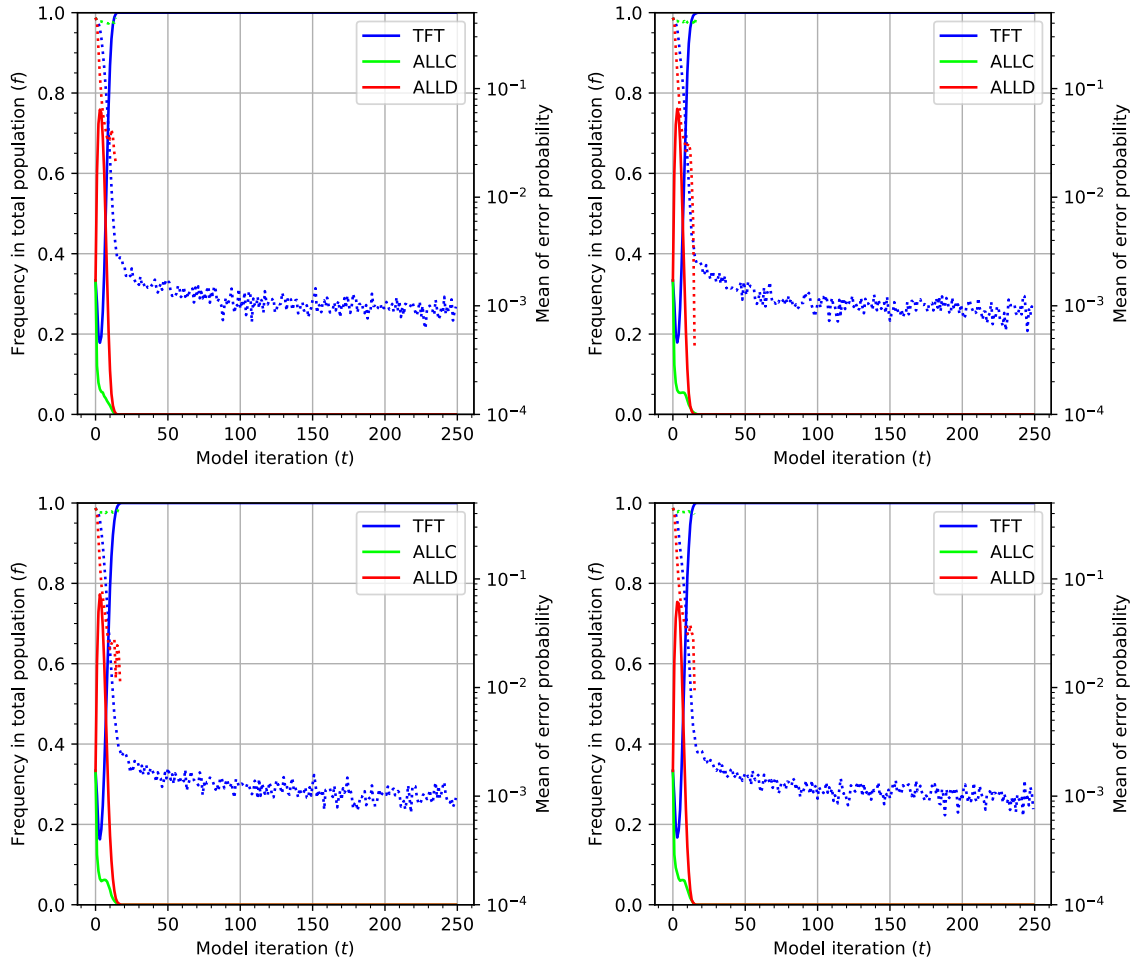


**Figure 4.6.** Évolution des populations pour des simulations de condition initiale différente opposant des populations initiales identiques de TFT, ALLC et ALLD sur des parties d’IPD de  $M = 20$  coups pour  $T = 250$  itérations du modèle, avec un taux d’erreur initial uniforme de  $p = 0.45$  pour tous les joueurs. On indique la moyenne du taux d’erreur pour chaque stratégie en trait pointillé. On a ici ajouté l’héritabilité du taux d’erreur *et* introduit des mutations avec une probabilité de  $u = 10^{-2}$  (voir texte).

notées par rapport à cette distribution : d’abord, on observe que la distribution des taux d’erreur diffère grandement d’une stratégie à l’autre. Spécifiquement, dans le cas de ALLD on remarque que plusieurs individus ont conservé un fort taux d’erreur ( $10^{-2}$  à  $10^{-1}$ ) tandis que le reste de la population d’ALLD a plutôt adopté un taux d’erreur bien inférieur (autour de  $10^{-4}$ ). Or aucun individu jouant la stratégie ALLD ne comporte de taux d’erreur entre  $10^{-3}$  et  $10^{-2}$ . Ces deux groupes distincts de ALLD sont également distribués différemment sur la grille (Figure 4.10 – en rouge et jaune); les individus à taux d’erreur plus grand (en rouge) se regroupent aux frontières des îlots de ALLC et ainsi jouent à la fois contre TFT et ALLC, tandis que les joueurs ALLD de taux d’erreur plus faible (en jaune) sont surtout présents à l’intérieur des domaines de ALLC et jouent peu contre TFT. Ceci se

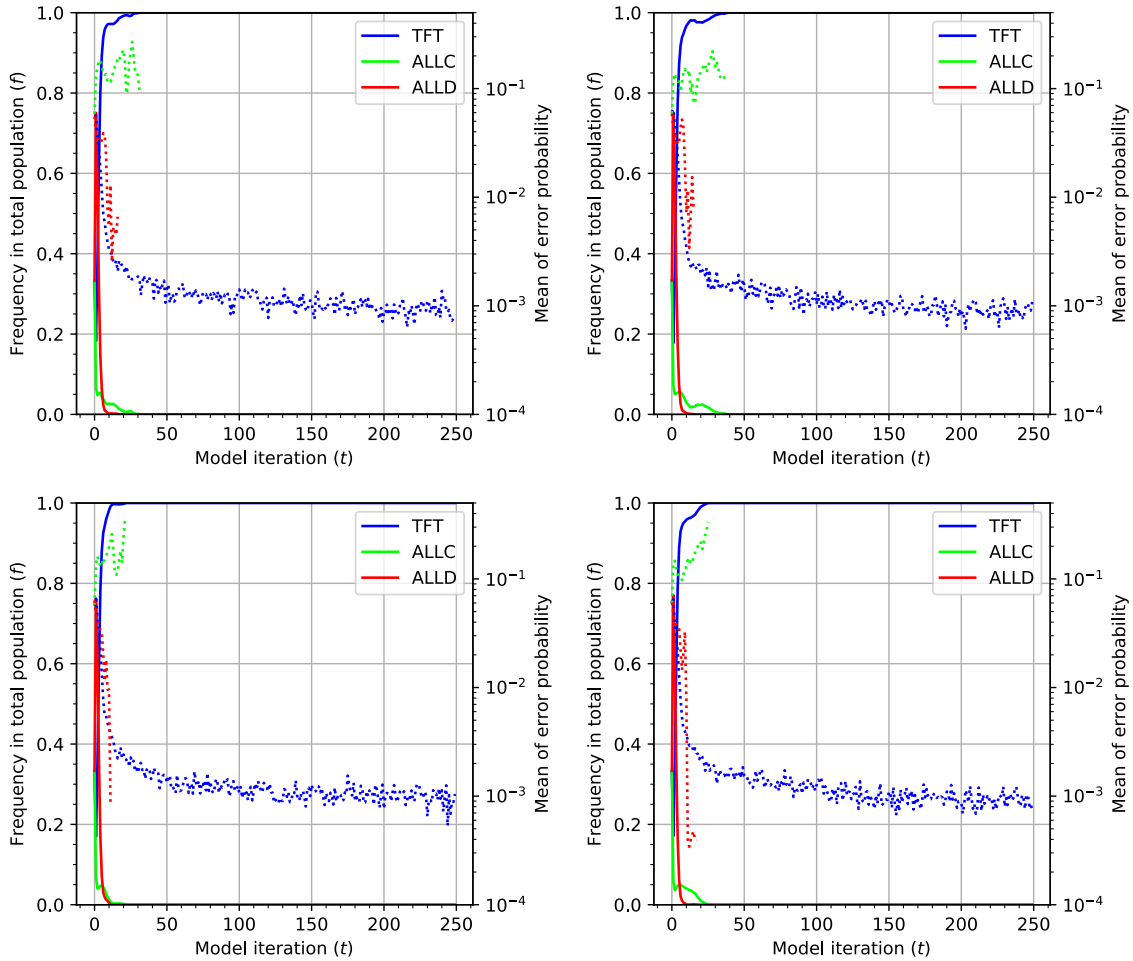


**Figure 4.7.** Évolution des populations et grilles finales pour des simulations de condition initiale différente opposant des populations initiales identiques de TFT, ALLC et ALLD sur des parties d'IPD de  $M = 20$  coups pour  $T = 250$  itérations du modèle, avec un taux d'erreur initial aléatoire distribué de manière logarithmiquement uniforme pour tous les joueurs, dans l'intervalle  $p \in [10^{-4}, 0.5]$ . On indique la moyenne du taux d'erreur pour chaque stratégie en trait pointillé. On a ici ajouté l'héritabilité du taux d'erreur *et* introduit des mutations avec une probabilité de  $u = 10^{-2}$  (voir texte).



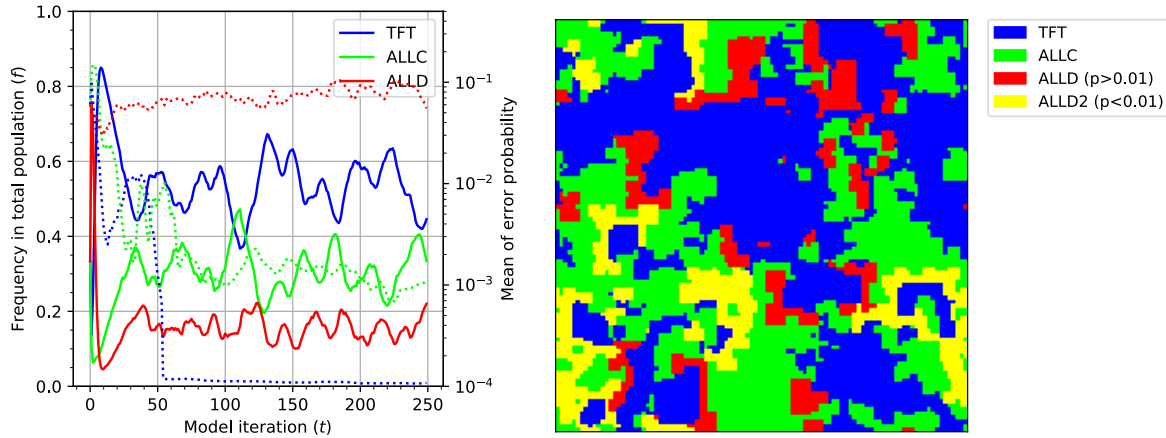
**Figure 4.8.** Évolution des populations pour des simulations de condition initiale différente opposant des populations initiales identiques de TFT, ALLC et ALLD sur des parties d’IPD de  $M = 20$  coups pour  $T = 250$  itérations du modèle, avec un taux d’erreur initial uniforme de  $p = 0.45$  pour tous les joueurs. On indique la moyenne du taux d’erreur pour chaque stratégie en trait pointillé. On a ici ajouté l’héritabilité du taux d’erreur *et* introduit des mutations avec une probabilité de  $u = 10^{-1}$  (voir texte).

comprend effectivement dans la mesure où lorsqu’ALLD adhère de manière plus stricte à sa stratégie (via un taux d’erreur plus faible), il est plus performant contre ALLC. Par contre, en jouant contre TFT un joueur ALLD qui commet quelques erreurs de plus n’a pas le même avantage (puisque TFT *réplique*) – ainsi le léger avantage de ALLD contre TFT demeure de manière générale, mais subit moins l’influence des taux d’erreurs possiblement plus hauts résultant de l’attribution d’origine comprise dans  $p \in [10^{-4}, 0.5]$ . On peut donc voir qu’une telle simulation a effectivement produit deux « espèces » de ALLD – possédant chacune leur propre niche écologique, i.e. possédant une « proie » distincte – via un phénomène de spéciation sympatrique tel que décrit plus haut.

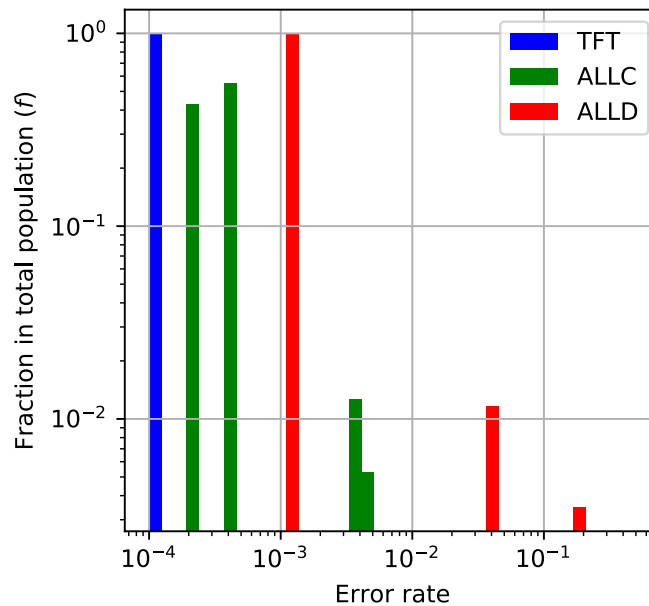


**Figure 4.9.** Évolution des populations pour des simulations de condition initiale différente opposant des populations initiales identiques de TFT, ALLC et ALLD sur des parties d’IPD de  $M = 20$  coups pour  $T = 250$  itérations du modèle, avec un taux d’erreur initial aléatoire distribué de manière logarithmiquement uniforme pour tous les joueurs, dans l’intervalle  $p \in [10^{-4}, 0.5]$ . On indique la moyenne du taux d’erreur pour chaque stratégie en trait pointillé. On a ici ajouté l’héritabilité du taux d’erreur *et* introduit des mutations avec une probabilité de  $u = 10^{-1}$  (voir texte).

Une deuxième caractéristique qui ressort des [Figure 4.10-4.11](#) est la présence d’une grande proportion de joueurs vers la limite inférieure des taux d’erreur attribués ( $10^{-4}$ ). Le taux d’erreur final des populations de TFT (et des autres stratégies, quoique dans une moindre mesure) résultant de simulations avec héritabilité est donc « optimisé » par le processus de sélection, dans les limites imposées par l’apport continu de mutations aléatoires. Si cette diminution du taux d’erreur fait suite au phénomène d’héritabilité dans le modèle d’IPD présenté ici, le corrélat biologique serait conséquemment de dire que la vie, et plus généralement la complexité, résulterait d’une accumulation diachronique d’erreurs, ou plus généralement de l’apport de variabilité dans un système évolutif.



**Figure 4.10.** Évolution des populations et grilles finales pour une simulation opposant des populations initiales identiques de TFT, ALLC et ALLD sur des parties d’IPD de  $M = 1000$  coups pour  $T = 250$  itérations du modèle, avec un taux d’erreur aléatoire initial distribué de manière logarithmiquement uniforme pour tous les joueurs, dans l’intervalle  $p \in [10^{-4}, 0.5]$ . On indique la moyenne du taux d’erreur pour chaque stratégie en trait pointillé. Le taux d’erreur est ici héritable mais ne fait pas l’objet de mutation. On a séparé la population de ALLD en joueurs à plus fort taux d’erreur (en rouge) et plus faible taux d’erreur (en jaune), ce qui est un exemple de spéciation sympatrique (voir texte).



**Figure 4.11.** Distributions des taux d’erreurs de TFT (bleu), ALLC (vert) et ALLD (rouge) pour une simulation opposant des populations initiales identiques de TFT, ALLC et ALLD sur des parties d’IPD de  $M = 1000$  coups pour  $T = 250$  itérations du modèle, avec un taux d’erreur initial aléatoire distribué de manière logarithmiquement uniforme pour tous les joueurs, dans l’intervalle  $p \in [10^{-4}, 0.5]$ . Le taux d’erreur est ici héritable mais ne fait pas l’objet de mutations.





# Conclusion

---

## Coopération et universalité

Un leitmotiv revenant souvent dans les travaux de Sara I. Walker sur l'origine du vivant et la place que la physique a à jouer dans l'élaboration de théories la concernant est que ces théories doivent être capables de cerner *ce qui est vraiment universel* dans leur définition de la vie, et dans leur caractérisation des mécanismes ayant permis son apparition notamment sur Terre, mais permettant *aussi* son apparition ailleurs dans l'Univers (Walker, 2017). Notre conceptualisation de ce qu'est le vivant est forcément anthropocentrique, ainsi il est primordial de cerner ce qui, dans la *structure* des interactions biochimiques – et non *uniquement* dans les propriétés spécifiques de la matière organique telle qu'on la connaît – permet ce passage spontané de la matière inerte à des ensembles capables d'organisation structurée, de réplication, d'évolution.

La coopération a fort longtemps été étudiée dans des domaines aussi divers que l'économie ou la psychologie sociale, mais son application au domaine biochimique demeure récente. La complexité de l'énigme que constitue l'apparition de la vie demeure un obstacle à d'éventuelles avancées majeures, ainsi chaque élément, chaque bloc de l'édifice conceptuel que constituerait une théorie unifiée de l'émergence du vivant doit être étudié avec soin. Il est possible que le postulat selon lequel l'émergence de la vie pourrait être comprise en terme d'une transition de phase dont la conséquence serait de permettre l'avènement de la coopération biochimique soit précisément l'un de ces blocs. Dans le contexte d'une théorie telle celle des ensembles autocatalytiques comme celle élaborée par Kauffman, l'on peut penser que ces ensembles auraient pu se constituer dans un espace avec une certaine étendue spatiale telle que le réseau caractérisant les simulations effectuées ici en seraient l'analogie ; les stratégies présentées ici pourraient en outre se révéler être des attracteurs dans l'espace des configurations moléculaires possibles de ces ensembles, ainsi ces différentes stratégies correspondraient à différents types de réseaux autocatalytiques – la simplicité d'encodage physique des stratégies proposées ici pour fins de simulation étant un argument en faveur de cette proposition. Dans la mesure où ces molécules, qu'on présume prenant possiblement part à des ensembles autocatalytiques, pourraient être possiblement des catalyseuses l'une de l'autre – ou plutôt

nuire aux réactions dont elles sont le produit – le dilemme du prisonnier apparaît comme un cadre d’analyse tout à fait légitime pour représenter la *structure* des interactions entre ces dernières. La dilemme du prisonnier itéré sur réseau, lui, ne fait qu’étendre dans le temps et l’espace cette interaction entre les constituants, et l’on peut penser que la longueur des parties des simulations présentées ici pourrait correspondre au degré d’agitation thermique, ou à la possible sédimentation du système, ayant comme effet de prolonger ou au contraire de raccourcir leur interaction.

## Avenues de recherche

De fait le comportement des simulations présentées ici se révèle être d’une étonnante diversité. De la formation de structures organisées rappelant bon nombre de structures naturelles fractales, aux comportements caractérisés de distributions en lois de puissances jusqu’à la dynamique prédateur-proie – plusieurs éléments connus et typiques de systèmes naturels s’y retrouvent. Or beaucoup de ces systèmes peuvent être désignés comme des systèmes à criticalité auto-régulée. S’il est difficile de prouver hors de tout doute que le système étudié ici appartient à cette classe d’universalité, plusieurs indices le suggèrent tout de même.

Beaucoup d’avenues d’exploration possible sont ouvertes en ce qui a trait au modèle présenté ici. Le rôle de la compartimentation faisant déjà l’objet de plusieurs travaux dans le cadre des études sur l’origine de la vie, il serait évidemment probant de faire une analyse plus détaillée de l’aspect de *formation de structures* observé dans les simulations générées par le modèle. La présence de phénomènes d’avalanche doit également être étudiée ; les variations brusques de bon nombre de métriques observées ici suggèrent que la présence d’avalanche typique des systèmes SOC est tout à fait possible. Le phénomène de mutation doit également être approfondi ; tel que décrit plus haut les stratégies présentées ici étaient toutes *encodées d’avance* – or il serait tout à fait approprié de d’étudier dans quelle mesure et sans encodage préalable celles-ci peuvent émerger spontanément. Un réseau de Hopfield ([Hopfield, 1982](#)), par exemple, pourrait servir de substrat virtuel générique permettant d’étudier la convergence vers l’attracteur *informationnel* que constituerait une stratégie spécifique. Dans ce contexte, il serait possible d’ajuster finement la magnitude des mutations et – à la différence de remplacements complets de stratégies ou des taux d’erreur – d’appliquer de légères variations pouvant représenter plus adéquatement ce qui se produit dans la nature.

De manière plus générale, si le système développé se comporte réellement comme un système à criticalité auto-régulée – et manifestant des phénomènes transitifs brusques à la manière d’avalanches, des distributions en loi de puissance et des structures spatiales fractales – alors la vie pourrait ainsi être comprise comme étant *elle-même* possiblement un phénomène SOC. Les conséquences de tels résultats seraient d’une ampleur significative, tout modèle SOC de la même classe d’universalité pourrait alors permettre d’une manière

indirecte d'étudier les mécanismes par lesquels le vivant peut apparaître. Si l'une des fonctions premières d'un système SOC est de dissiper l'énergie, la vie pourrait alors, dans un tel contexte être comprise comme la réponse de la Nature au problème du flux d'énergie lui-même – fournissant ainsi une explication exhaustive au questionnement de l'origine de la complexité naturelle.

On a tenté de montrer que le modèle d'IPD sur réseau développé ici pouvait non seulement manifester bon nombre de comportements typiques de ce qu'on désigne comme la « complexité naturelle ». Les répercussions pratiques de l'inclusion d'un tel modèle et de ses résultats dans une théorie sur l'apparition du vivant devront également être étudiées. Si la coopération peut apparaître spontanément et avec « facilité » une fois mis ensemble dans le même système un substrat capable d'encoder de l'information, un processus sélectif, et des phénomènes d'héritabilité et de variabilité, alors il est tout à fait possible que la vie découlant d'une telle coopération biochimique puisse tout autant apparaître avec facilité ailleurs dans l'Univers. De plus, si la vie s'organise autour d'attracteurs tel ceux rencontrée dans les résultats présentés ici, alors des conclusions concernant sa recherche peuvent déjà possiblement en être tirées. Ainsi, si la formation de la vie est sous-tendue par des concepts d'attracteurs et procède par des changements brusques – par exemple, via des phénomènes d'avalanches – menant plus ou moins aux mêmes types de structures d'organisation, alors il serait corrélativement possible de reconnaître dans les biosignatures elles-mêmes des exoplanètes sous notre observation des attracteurs similaires qui seraient alors le reflet de ceux modélisés par des modèles tels celui présenté ici.



## Références bibliographiques

---

- ASCHWANDEN, M. J. (2011). The State of Self-organized Criticality of the Sun During the Last Three Solar Cycles. I. Observations. *Solar Physics*, 274(1-2):99–117.
- ASCHWANDEN, M. J., CROSBY, N. B., DIMITROPOULOU, M., GEORGOULIS, M. K., HERGARTEN, S., MCATEER, J., MILOVANOV, A. V., MINESHIGE, S., MORALES, L., NISHIZUKA, N., PRUESSNER, G., SANCHEZ, R., SHARMA, A. S., STRUGAREK, A. et URITSKY, V. (2016). 25 Years of Self-Organized Criticality : Solar and Astrophysics. *Space Science Reviews*, 198(1):47–166.
- AXELROD, R. (1984). *The Evolution of Cooperation*. Basic Books, New York.
- AXELROD, R. M. (2006). *The Evolution of Cooperation*. Basic Books, New York, rev. édition.
- BAK, P. (1999). *How Nature Works : The Science of Self-Organized Criticality*. Copernicus, New York, 1. softcover printing édition.
- BAK, P., TANG, C. et WIESENFELD, K. (1987). Self-organized criticality : An explanation of the 1/f noise. *Physical Review Letters*, 59(4):381–384.
- BINNEY, J. J. (2002). *The Theory of Critical Phenomena : An Introduction to the Renormalization Group*. Clarendon, Oxford.
- CHAISSON, E. J. (2002). *Cosmic Evolution - the Rise of Complexity in Nature*.
- CHARBONNEAU, P. (2017). *Natural Complexity : A Modeling Handbook*. Princeton University Press.
- CHELLAPILLA, K. et FOGEL, D. B. (1999). Evolution, neural networks, games, and intelligence. *Proceedings of the IEEE*, 87(9):1471–1496.
- CHRISTENSEN, K. et MOLONEY, N. R. (2005). *Complexity and Criticality*. Imperial College Press, London.
- CROTTY, S., CAMERON, C. E. et ANDINO, R. (2001). RNA virus error catastrophe : Direct molecular test by using ribavirin. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(12):6895–6900.
- DAMORE, J. A. et GORE, J. (2012). Understanding microbial cooperation. *Journal of Theoretical Biology*, 299:31–41.
- DANIELS, B. C., KIM, H., MOORE, D., ZHOU, S., SMITH, H. B., KARAS, B., KAUFFMAN,

- S. A. et WALKER, S. I. (2018). Criticality Distinguishes the Ensemble of Biological Regulatory Networks. *Physical Review Letters*, 121(13):138102.
- DAWKINS, C. R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford.
- DWORKIN, M. (1996). Recent advances in the social and developmental biology of the myxobacteria. *Microbiological Reviews*, 60(1):70–102.
- EBEL, H. et BORNHOLDT, S. (2002). Coevolutionary games on networks. *Physical Review E*, 66(5):056118.
- EIGEN, M. (1971). Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. *Die Naturwissenschaften*, 58(10):465–523.
- EIGEN, M., MCCASKILL, J. et SCHUSTER, P. (2007). The Molecular Quasi-Species. In *Advances in Chemical Physics*, pages 149–263. John Wiley & Sons, Ltd.
- ENGLAND, J. L. (2013). Statistical physics of self-replication. *The Journal of Chemical Physics*, 139(12):121923.
- FALCONER, K. J. (2014). *Fractal Geometry : Mathematical Foundations and Applications*.
- FORT, H. et VIOLA, S. (2005). Spatial patterns and scale freedom in Prisoner’s Dilemma cellular automata with Pavlovian strategies. *Journal of Statistical Mechanics : Theory and Experiment*, 2005(01):P01010.
- FRICK, T. et SCHUSTER, S. (2003). An example of the prisoner’s dilemma in biochemistry. *Naturwissenschaften*, 90(7):327–331.
- FU, F., NOWAK, M. A. et HAUERT, C. (2010). Invasion and expansion of cooperators in lattice populations : Prisoner’s dilemma vs. snowdrift games. *Journal of Theoretical Biology*, 266(3):358–366.
- GILBERT, W. (1986). Origin of life : The RNA world. *Nature*, 319(6055):618–618.
- GOLDENFELD, N. et WOESE, C. (2011). Life is Physics : Evolution as a Collective Phenomenon Far From Equilibrium. *Annual Review of Condensed Matter Physics*, 2(1):375–399.
- HALDANE, J. (1929). The origin of life, *rationalist annual* (reprinted in Haldane, JBS, *science and life*, with an introduction by Maynard Smith, J (1968)).
- HAMILTON, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1):1–16.
- HIGGS, P. G. et LEHMAN, N. (2015). The RNA World : Molecular cooperation at the origins of life. *Nature Reviews Genetics*, 16(1):7–17.
- HOLMES, E. C. (2009). *The Evolution and Emergence of RNA Viruses*. Oxford University Press.
- HOPFIELD, J. J. (1982). Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 79(8):2554–2558.
- HORDIJK, W. et STEEL, M. (2004). Detecting autocatalytic, self-sustaining sets in chemical reaction systems. *Journal of Theoretical Biology*, 227(4):451–461.

- HORDIJK, W., STEEL, M. et KAUFFMAN, S. (2012). The Structure of Autocatalytic Sets : Evolvability, Enablement, and Emergence. *arXiv :1205.0584 [q-bio]*.
- IFTI, M., KILLINGBACK, T. et DOEBELI, M. (2004). Effects of neighbourhood size and connectivity on the spatial Continuous Prisoner’s Dilemma. *Journal of Theoretical Biology*, 231(1):97–106.
- KADANOFF, L. P., NAGEL, S. R., WU, L. et ZHOU, S.-m. (1989). Scaling and universality in avalanches. *Physical Review A*, 39(12):6524–6537.
- KAUFFMAN, S. A. (1986). Autocatalytic sets of proteins. *Journal of Theoretical Biology*, 119(1):1–24.
- KAUFFMAN, S. A. (1993). *The Origins of Order : Self-Organization and Selection in Evolution*.
- KLIMAN, R. M. (2016). *Encyclopedia of Evolutionary Biology*.
- KRUGER, K., GRABOWSKI, P. J., ZAUG, A. J., SANDS, J., GOTTSCHLING, D. E. et CECH, T. R. (1982). Self-splicing RNA : Autoexcision and autocyclization of the ribosomal RNA intervening sequence of tetrahymena. *Cell*, 31(1):147–157.
- LADOUCEUR, A.-M., PARMAR, B. S., BIEDZINSKI, S., WALL, J., TOPE, S. G., COHN, D., KIM, A., SOUBRY, N., REYES-LAMOTHE, R. et WEBER, S. C. (2020). Clusters of bacterial RNA polymerase are biomolecular condensates that assemble through liquid–liquid phase separation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(31):18540–18549.
- LEDERBERG, J. (1965). Signs of Life : Criterion-System of Exobiology. *Nature*, 207(4992):9–13.
- LINDGREN, K. et NORDAHL, M. G. (1994). Evolutionary dynamics of spatial games. *Physica D : Nonlinear Phenomena*, 75(1):292–309.
- LOEB, L. A., ESSIGMANN, J. M., KAZAZI, F., ZHANG, J., ROSE, K. D. et MULLINS, J. I. (1999). Lethal mutagenesis of HIV with mutagenic nucleoside analogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(4):1492–1497.
- LOVELOCK, J. E. (1965). A Physical Basis for Life Detection Experiments. *Nature*, 207(4997):568–570.
- MANDELBROT, B. (2006). *The Fractal Geometry of Nature*. W.H. Freeman and Company, New York.
- MATHIS, C., BHATTACHARYA, T. et WALKER, S. I. (2017). The Emergence of Life as a First-Order Phase Transition. *Astrobiology*, 17(3):266–276.
- MAYR, E. (1997). *Evolution and the Diversity of Life : Selected Essays*. Harvard University Press.
- MILLER, S. L. et UREY, H. C. (1959). Organic Compound Synthes on the Primitive Eart : Several questions about the origin of life have been answered, but much remains to be studied. *Science*, 130(3370):245–251.

- MIZUUCHI, R. et ICHIHASHI, N. (2018). Sustainable replication and coevolution of cooperative RNAs in an artificial cell-like system. *Nature Ecology & Evolution*, 2(10):1654.
- NEVEU, M., KIM, H.-J. et BENNER, S. A. (2013). The “Strong” RNA World Hypothesis : Fifty Years Old. *Astrobiology*, 13(4):391–403.
- NICOLIS, G. et PRIGOGINE, I. (1977). *Self-Organization in Nonequilibrium Systems : From Dissipative Structures to Order through Fluctuations*. Wiley, New York.
- NOWAK, M. et SIGMUND, K. (1993). Chaos and the evolution of cooperation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90(11):5091–5094.
- NOWAK, M. A. (2006). *Evolutionary Dynamics : Exploring the Equations of Life*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- NOWAK, M. A., BONHOEFFER, S. et MAY, R. M. (1994). More spatial games. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 04(01):33–56.
- NOWAK, M. A. et MAY, R. M. (1993). The spatial dilemmas of evolution. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 03(01):35–78.
- OPARIN, A. (1924). Proiskhozhdeniz zhiznii [The origin of life], moscow, moskovkii rabochii. English translation in JD bernal. *The origin of life*.
- PRIGOGINE, I. et STENGERS, I. (1985). *Order Out of Chaos : Man’s New Dialogue with Nature*. Flamingo.
- REEVES, H. (2014). *Patience dans l’azur : l’évolution cosmique*.
- RODE, B. M. (1999). Peptides and the origin of life. *Peptides*, 20(6):773–786.
- RUELLE, D. (2017). The origin of life seen from the point of view of non-equilibrium statistical mechanics. *arXiv preprint*.
- SAGAN, L. (1967). On the origin of mitosing cells. *Journal of theoretical biology*, 14(3):225–IN6.
- SANDHOLM, T. W. et CRITES, R. H. (1996). Multiagent reinforcement learning in the Iterated Prisoner’s Dilemma. *Biosystems*, 37(1-2):147–166.
- SCHRÖDINGER, E. (1944). What is life.
- SEAGER, S. (2010). *Exoplanet Atmospheres : Physical Processes*. Princeton University Press, New Jersey.
- SEAGER, S. (2012). Searches for Habitable Exoplanets. In IMPEY, C., LUNINE, J. et FUNES, J., éditeurs : *Frontiers of Astrobiology*, pages 231–249. Cambridge University Press, Cambridge.
- SEAGER, S. (2020). Sara Seager - homepage. <https://www.saraseager.com/>.
- SETHNA, J. P. (2006). *Entropy, Order Parameters, and Complexity*. Clarendon Press.
- SIGMUND, K. (2001). Complex adaptive systems and the evolution of reciprocation. In *AIP Conference Proceedings*, volume 574, pages 29–37, Granada (Spain). AIP.
- SOLE, R. (2018). *Viruses as Complex Adaptive Systems*. Primers in Complex Systems. Princeton University Press, Princeton, NJ.



- SOLÉ, R. V., MANRUBIA, S. C., LUQUE, B., DELGADO, J. et BASCOMPTE, J. (1996). Phase transitions and complex systems : Simple, nonlinear models capture complex systems at the edge of chaos. *Complexity*, 1(4):13–26.
- SOLÉ, R. V., SARDANYÉS, J., DÍEZ, J. et MAS, A. (2006). Information catastrophe in RNA viruses through replication thresholds. *Journal of Theoretical Biology*, 240(3):353–359.
- SONG, Y., GOKHALE, C. S., PAKKOU, A., SCHULENBURG, H. et TRAUlsen, A. (2015). Host-parasite coevolution in populations of constant and variable size. *BMC Evolutionary Biology*, 15(1).
- SORNETTE, D. (2004). *Critical Phenomena in Natural Sciences : Chaos, Fractals, Selforganization and Disorder : Concepts and Tools*, volume 37.
- STEEL, M. (2000). The emergence of a self-catalysing structure in abstract origin-of-life models. *Applied Mathematics Letters*, 13(3):91–95.
- SZABÓ, G. et TÓKE, C. (1998). Evolutionary prisoner’s dilemma game on a square lattice. *Physical Review E*, 58(1):69–73.
- SZABÓ, G., VUKOV, J. et SZOLNOKI, A. (2005). Phase diagrams for an evolutionary prisoner’s dilemma game on two-dimensional lattices. *Physical Review E*, 72(4):047107.
- SZATHMÁRY, E. et SMITH, J. M. (1995). The major evolutionary transitions. *Nature*, 374(6519):227.
- TAKEUCHI, N. et HOGEWEG, P. (2009). Multilevel Selection in Models of Prebiotic Evolution II : A Direct Comparison of Compartmentalization and Spatial Self-Organization. *PLoS Computational Biology*, 5(10):e1000542.
- TAKEUCHI, N. et HOGEWEG, P. (2012). Evolutionary dynamics of RNA-like replicator systems : A bioinformatic approach to the origin of life. *Physics of Life Reviews*, 9(3):219–263.
- THIBERT-PLANTE, X. et PARROTT, L. (2007). Prisoner’s dilemma and clusters on small-world networks. *Complexity*, 12(6):22–36.
- TRAULSEN, A. et NOWAK, M. A. (2006). Evolution of cooperation by multilevel selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(29):10952–10955.
- TURCOTTE, D. L. (2007). *Fractals and Chaos in Geology and Geophysics*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. ; New York.
- TURNER, P. E. et CHAO, L. (1999). Prisoner’s dilemma in an RNA virus. *Nature*, 398(6726):441–443.
- WALKER, S. I. (2010). *Theoretical Models for the Emergence of Biomolecular Homochirality*. Ph.D., Dartmouth College.
- WALKER, S. I. (2017). Origins of Life : A Problem for Physics. *Reports on Progress in Physics*.
- WEBER, S. C. et BRANGWYNNE, C. P. (2015). Inverse size scaling of the nucleolus by a concentration-dependent phase transition. *Current biology : CB*, 25(5):641–646.

- WIREMAN, J. W. et DWORKIN, M. (1977). Developmentally induced autolysis during fruiting body formation by *Myxococcus xanthus*. *Journal of Bacteriology*, 129(2):798–802.
- YANG, H.-X. et YANG, J. (2019). Cooperation percolation in spatial evolutionary games. *EPL (Europhysics Letters)*, 124(6):60005.
- YAO, X. et DARWEN, P. (2000). Genetic algorithms and evolutionary games. In BARNETT, W. A., CHIARELLA, C., KEEN, S., MARKS, R. et SCHNABL, H., éditeurs : *Commerce, Complexity, and Evolution*, pages 313–334. Cambridge University Press, Cambridge.

# Annexe A

---

## Données supplémentaires

### A.1. Grilles et métriques associées aux simulations du chapitre 3

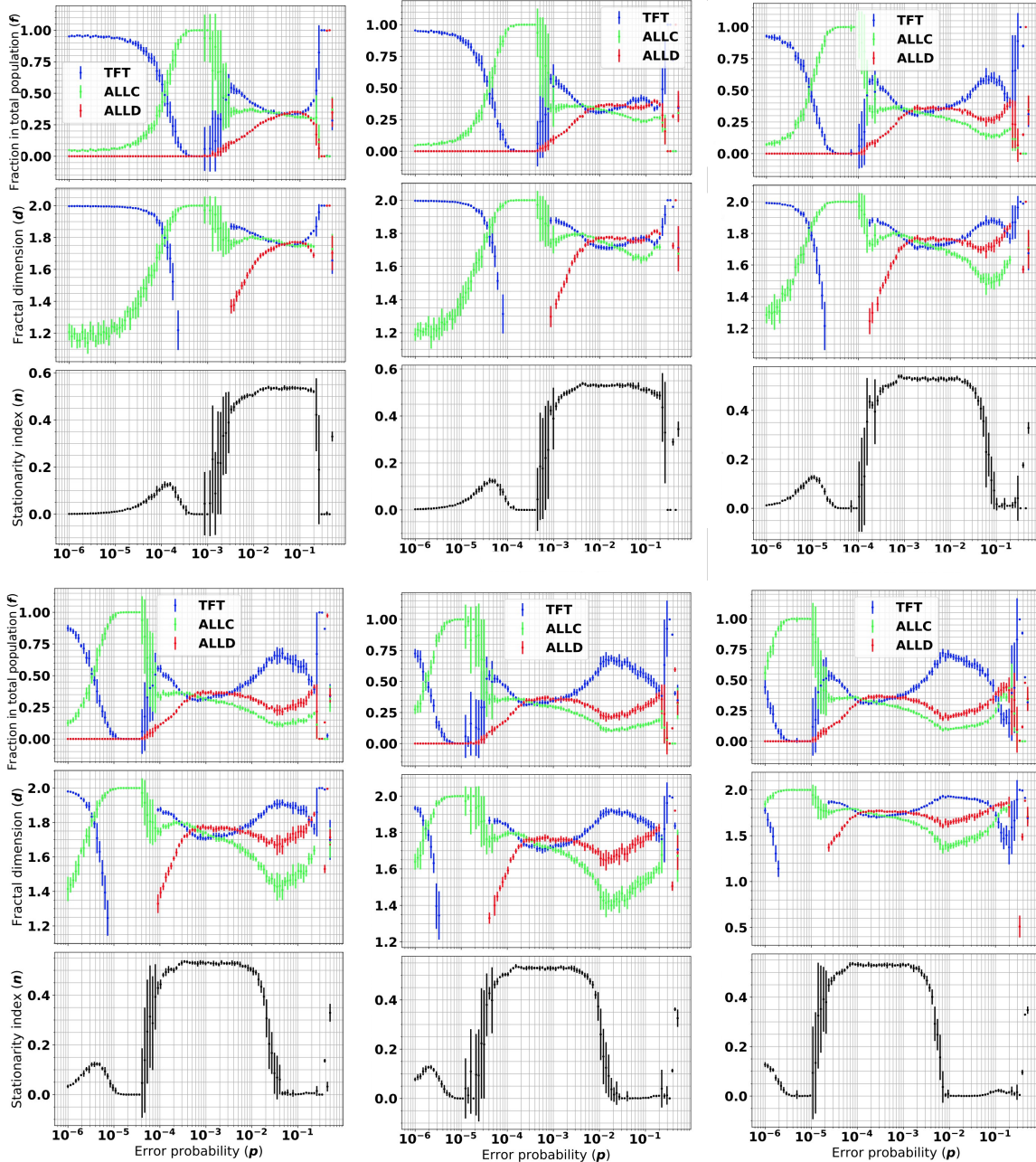
L'analyse du modèle présenté dans les pages qui précèdent a été effectuée à partir d'un grand nombre d'itérations de simulations numériques. On présente dans ce qui suit le détail de ces simulations.

La [Figure A.1](#) présente les diverses métriques introduites au [chapitre 3](#) pour une grande plage de taux d'erreur, le tout répété pour différentes longueurs de parties. Les [Figure A.2-A.4](#) montrent les grilles finales en fonction de taux d'erreur de ces simulations pour trois longueurs de parties différentes, et les [Figure A.5-A.7](#) en montrent l'évolution des populations.

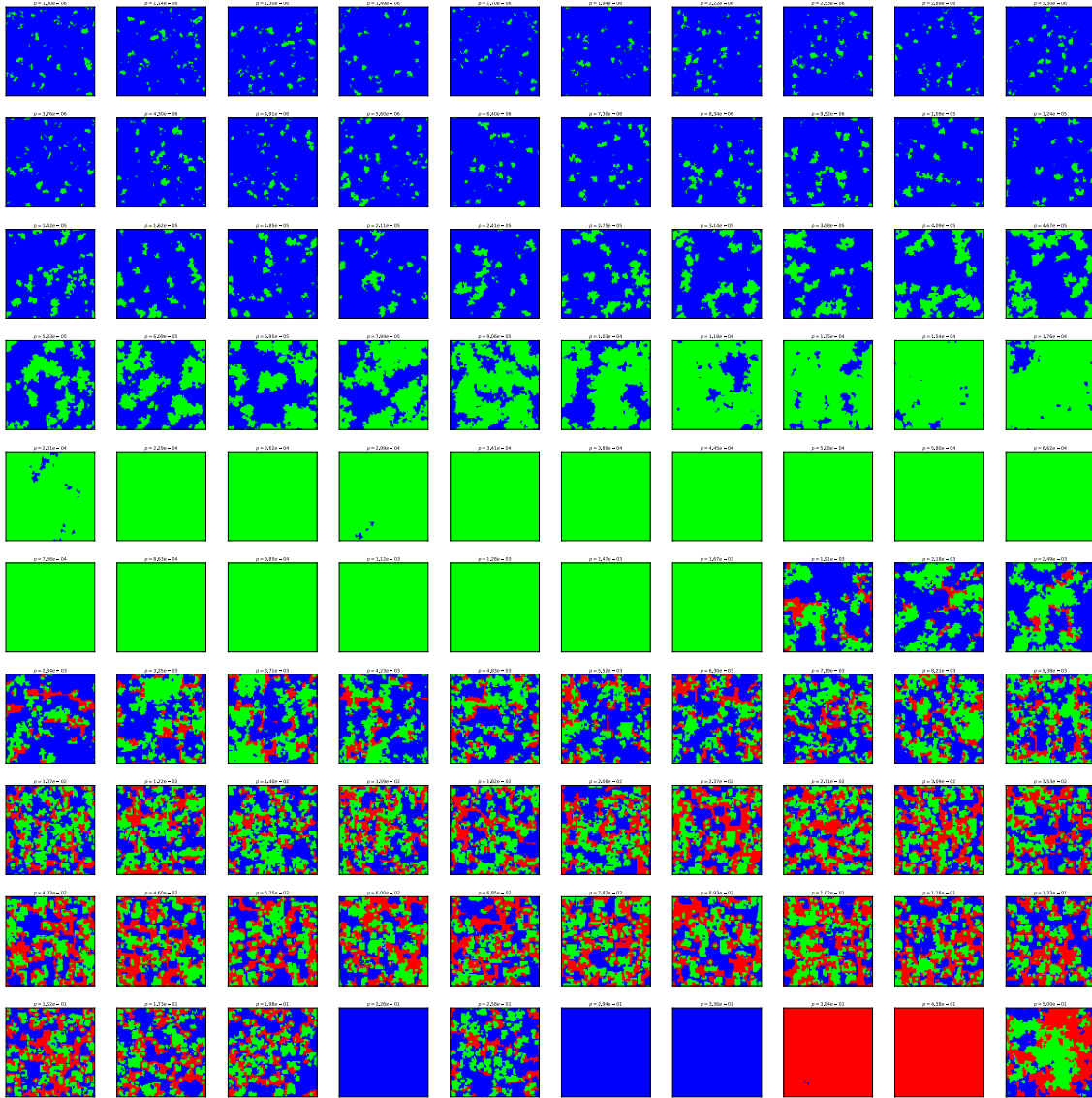
De manière similaire, la [Figure A.8](#) présente les métriques associées à des simulations couvrant une plage de taux d'erreurs élevés plus restreinte ; les [Figure A.9-A.11](#) en montrant les grilles finales et les [Figure A.12-A.14](#) en montrant l'évolution des populations.

À la [Figure A.15](#) on peut ensuite observer l'apparition d'un phénomène d'équilibration tel que décrit au [chapitre 3](#), tandis que les [Figure A.16-A.17](#) et [A.18](#) montrent respectivement l'influence du taux d'erreur sur la dynamique évolutive et celle de la spatialité.

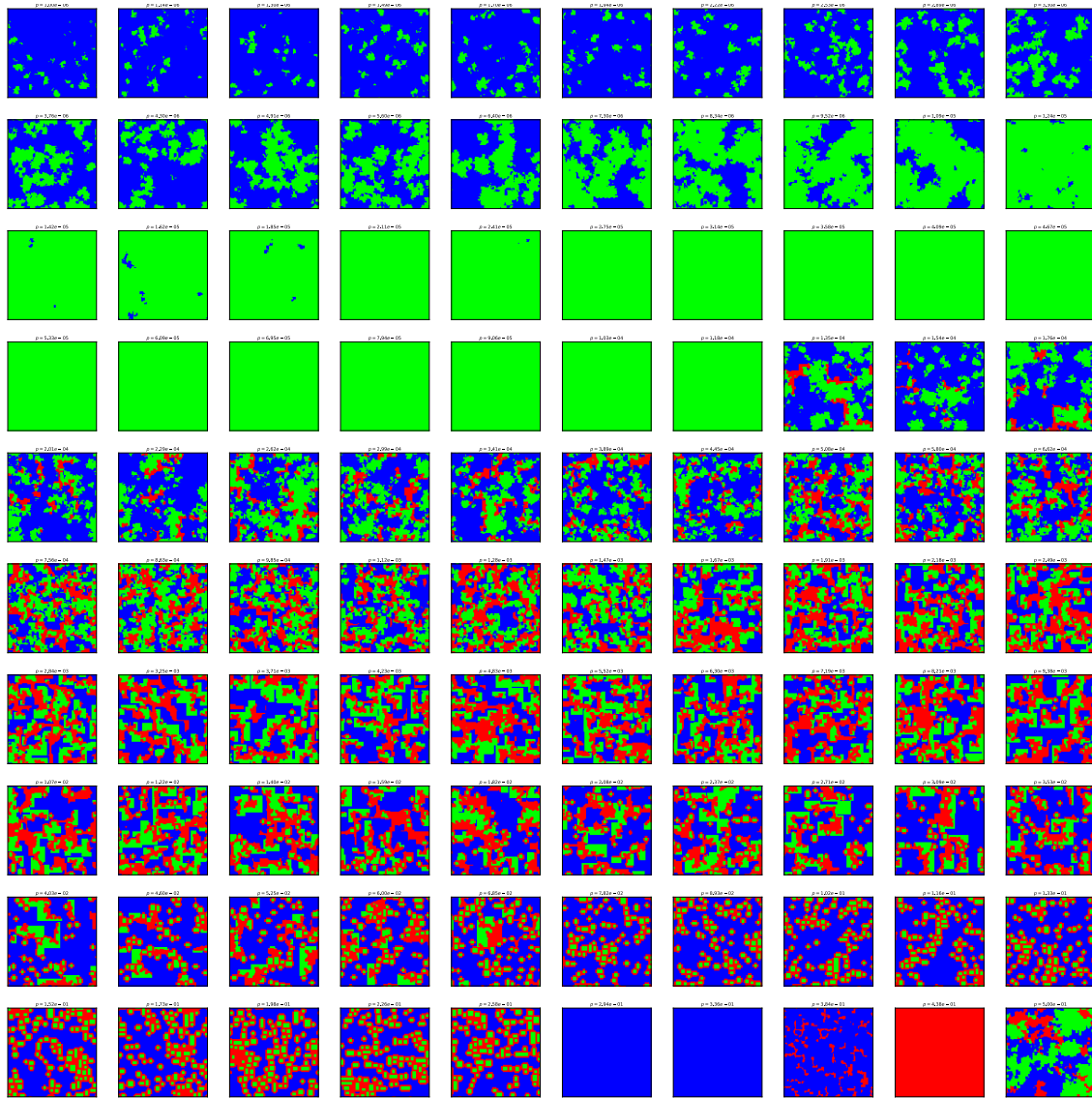
Finalement, les [Figure A.19-A.24](#) reprennent une partie des simulations précédentes, cette fois à l'aide de matrices de pointage afin d'en évaluer l'impact sur le déroulement des simulations.



**Figure A.1. Métriques d'analyse (plage d'erreur étendue)** Fractions de populations, dimensions fractales et indice de stationnarité pour différents ensembles de simulations effectuées avec des parties d'IPD de longueur variable ( $M = \{20, 50, 200, 500, 1000, 2000\}$ ) et pour une grande plage de taux d'erreur ( $p \in [10^{-6}, 0.5]$ ). Chaque point représente la moyenne de ces valeurs pour dix simulations, avec  $T = 500$ . On utilise toujours une grille de côté  $L = 100$  sur laquelle est distribuée trois stratégies (TFT, ALLC, ALLD) avec des fractions de populations de départ égales. Le taux d'erreur varie en abscisse. En observant la stationnarité on peut distinguer de manière générale trois régimes en fonction du taux d'erreur : un premier régime à faible taux d'erreur où la stationnarité est faible, un régime intermédiaire où celle-ci approche la valeur maximale, et un troisième à fort taux d'erreur où la stationnarité redevient faible. L'augmentation de la longueur des parties d'IPD cause une translation de ces régimes vers des taux d'erreur de plus en plus faibles, et affecte peu la distribution finale des fractions de populations dans le premier et le troisième régime. À régime intermédiaire, on note une augmentation des populations de TFT à mesure que les parties d'IPD deviennent plus longues. On montre aux Figures suivantes les grilles finales (Figure A.2-A.4) et évolutions des populations (Figure A.2-A.4) pour les différents taux d'erreur présentés ici, pour les simulations effectuées avec des longueurs de parties d'IPD de  $M = 20, 200, 2000$ .

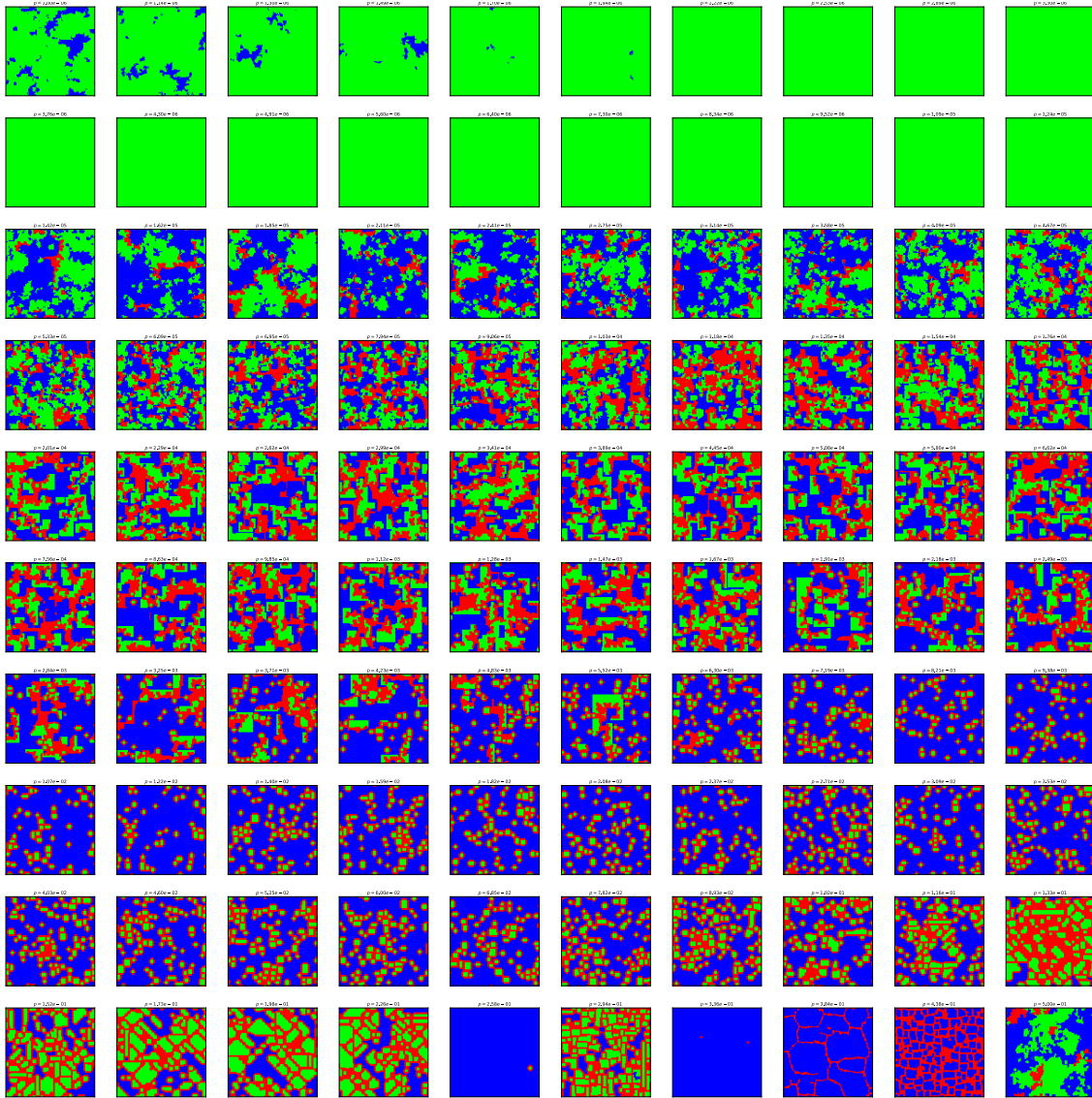


**Figure A.2. Grilles finales (parties de longueur  $M = 20$ , plage d'erreur étendue)**  
 Grilles finales pour des simulations effectuées avec des parties d'IPD de longueur  $M = 20$ , pour des taux d'erreur de  $p \in [10^{-6}, 0.5]$  qui augmentent exponentiellement vers la droite et vers le bas. On utilise toujours une grille de côté  $L = 100$  sur laquelle est distribuée trois stratégies (TFT, ALLC, ALLD) avec des fractions de populations de départ égales. On distingue clairement les trois régimes identifiés précédemment à la [Figure A.1](#) à faible taux d'erreur et faible stationnarité (six premières rangées, dominance des coopérateurs), taux d'erreur intermédiaire et indice de stationnarité élevé (trois rangées suivantes, coexistence des trois stratégies), et fort taux d'erreur et indice de stationnarité faible à nouveau (dernière rangée, variations rapides de l'issue des simulations en fonction du taux d'erreur).

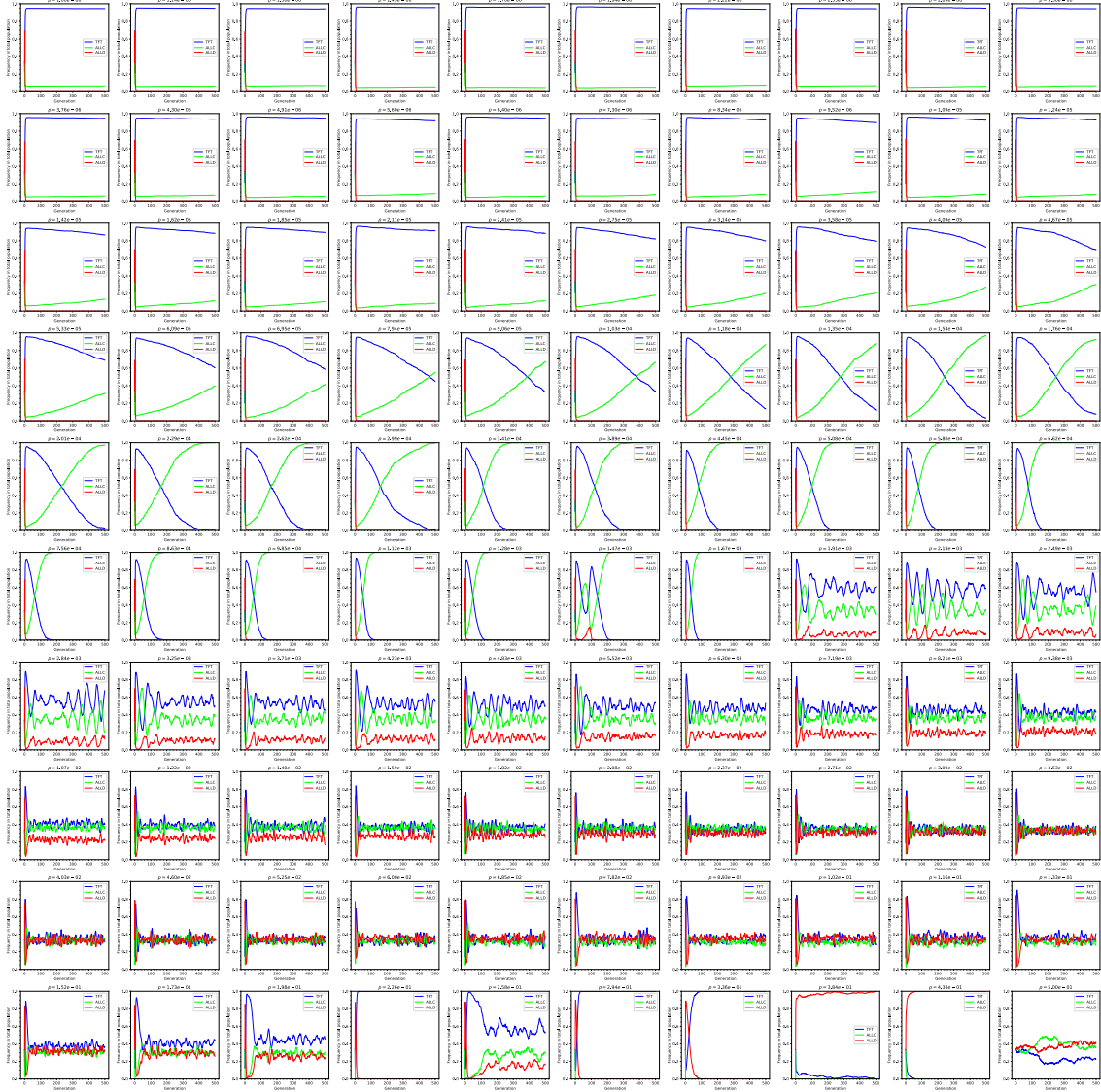


**Figure A.3. Grilles finales (parties de longueur  $M = 200$ , plage d'erreur étendue)**  
 Grilles finales pour des simulations effectuées avec des parties d'IPD de longueur  $M = 200$ , pour des taux d'erreur de  $p \in [10^{-6}, 0.5]$  qui augmentent exponentiellement vers la droite et vers le bas. On retrouve à nouveau les trois régimes identifiés aux [Figure A.1-A.2](#), mais à des taux d'erreur généralement plus bas (i.e. correspondant à une translation vers le haut de la démarcation entre les deux premiers régimes sur la Figure). On note également l'apparition d'îlots de coopérateurs (ALLC) entourés d'une ceinture de défauteurs (ALLD) à l'extrémité inférieure du second régime, ainsi que celle de filaments de défauteurs dans le troisième régime (troisième simulation en partant du coin inférieur droit).



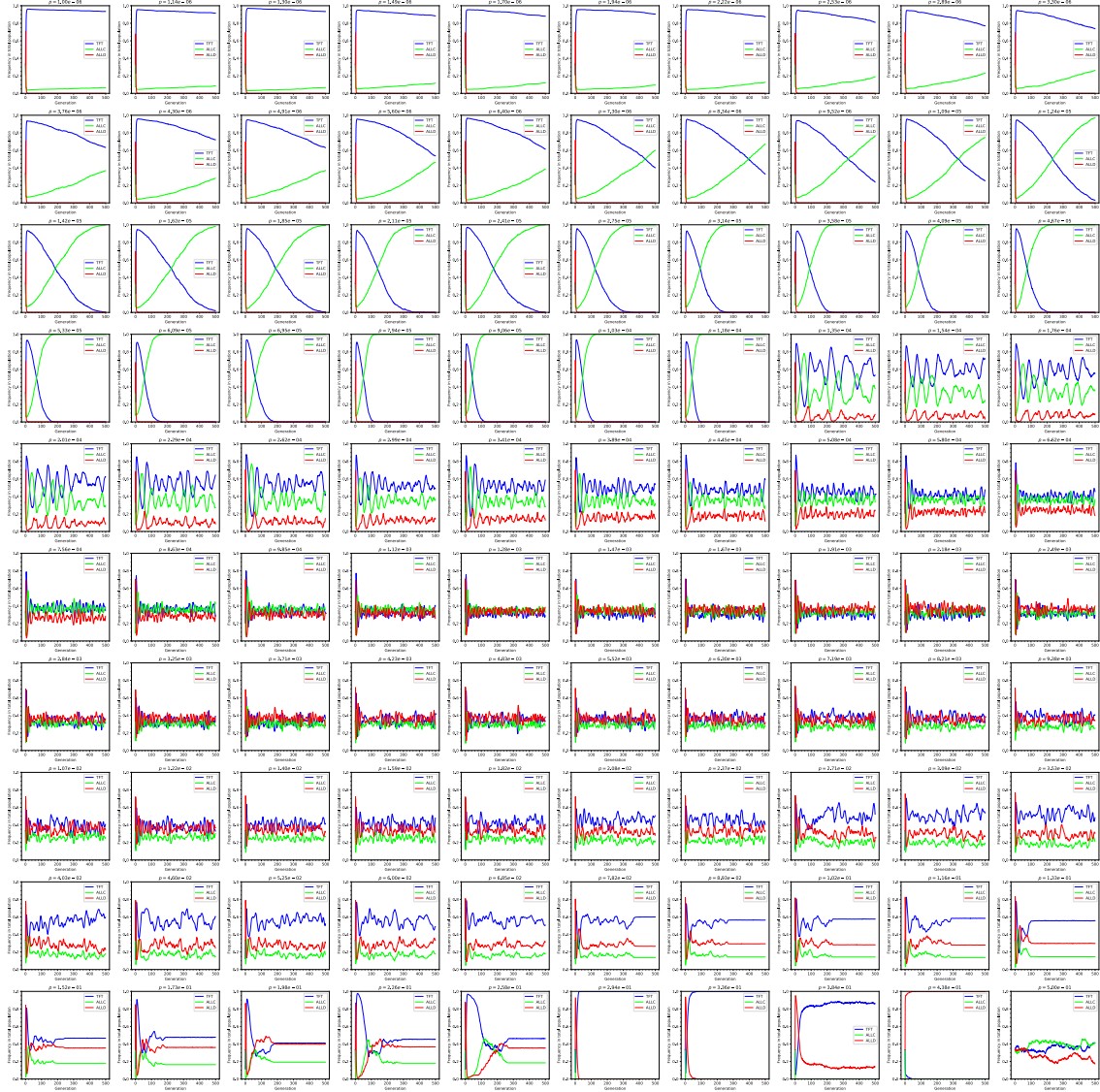


**Figure A.4. Grilles finales (parties de longueur  $M = 2000$ , plage d'erreur étendue)**  
 Grilles finales pour des simulations effectuées avec des parties d'IPD de longueur  $M = 2000$ , pour des taux d'erreur de  $p \in [10^{-6}, 0.5]$  qui augmentent exponentiellement vers la droite et vers le bas. À nouveau, on note une translation des régimes vers le haut similaire à ce qui avait été noté à la [Figure A.3](#). À l'extrémité inférieure du deuxième régime (avant-dernière rangée à partir du bas et moitié gauche de la dernière rangée) on note également une expansion importante des domaines de coopérateurs.

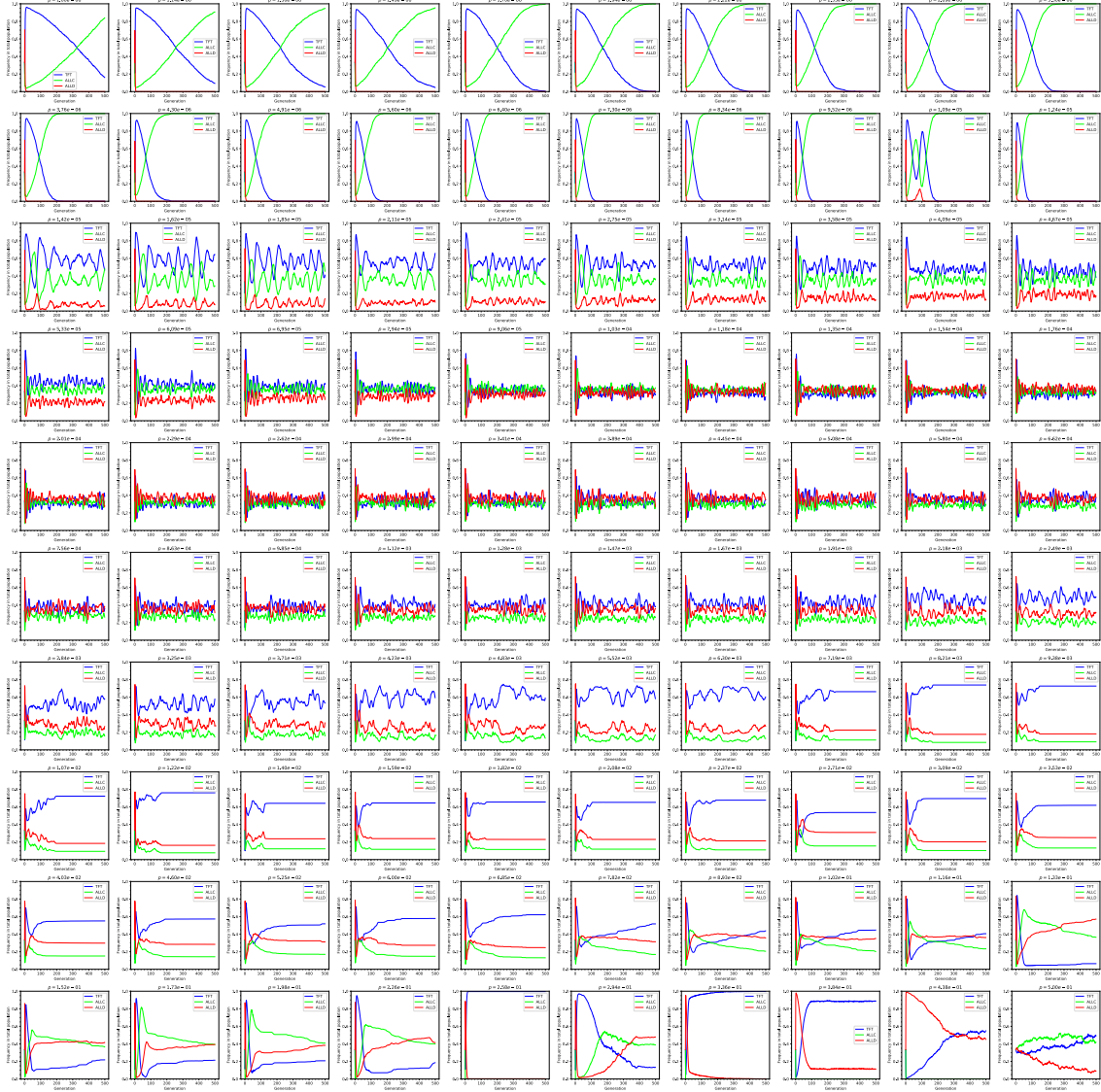


**Figure A.5. Évolution des populations (parties de longueur  $M = 20$ , plage d'erreur étendue)** Évolution des populations pour des simulations correspondant aux grilles présentées à la **Figure A.2** et effectuées avec des parties d'IPD de longueur  $M = 20$ , pour des taux d'erreur de  $p \in [10^{-6}, 0.5]$  qui augmentent exponentiellement vers la droite et vers le bas. On y distingue à nouveau les trois régimes selon le taux d'erreur. À bas taux d'erreur (six premières rangées) la stationnarité est faible est les coopérateurs dominant. À taux d'erreur intermédiaire (trois rangées suivantes) la stationnarité demeure élevée et les trois stratégies coexistent. Finalement, à fort taux d'erreur (dernière rangée) l'on observe une grande variabilité dans la dynamique des simulations.

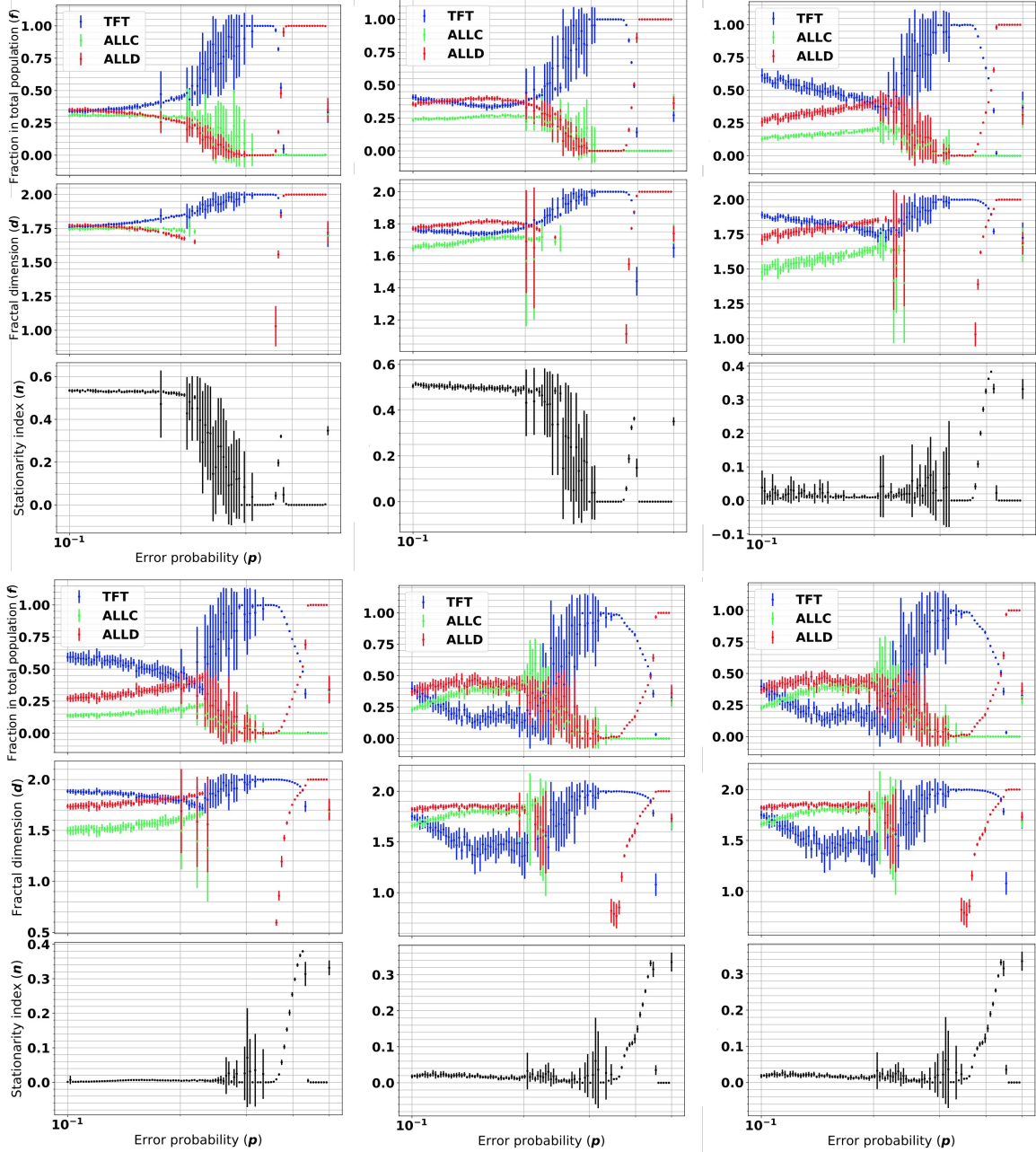




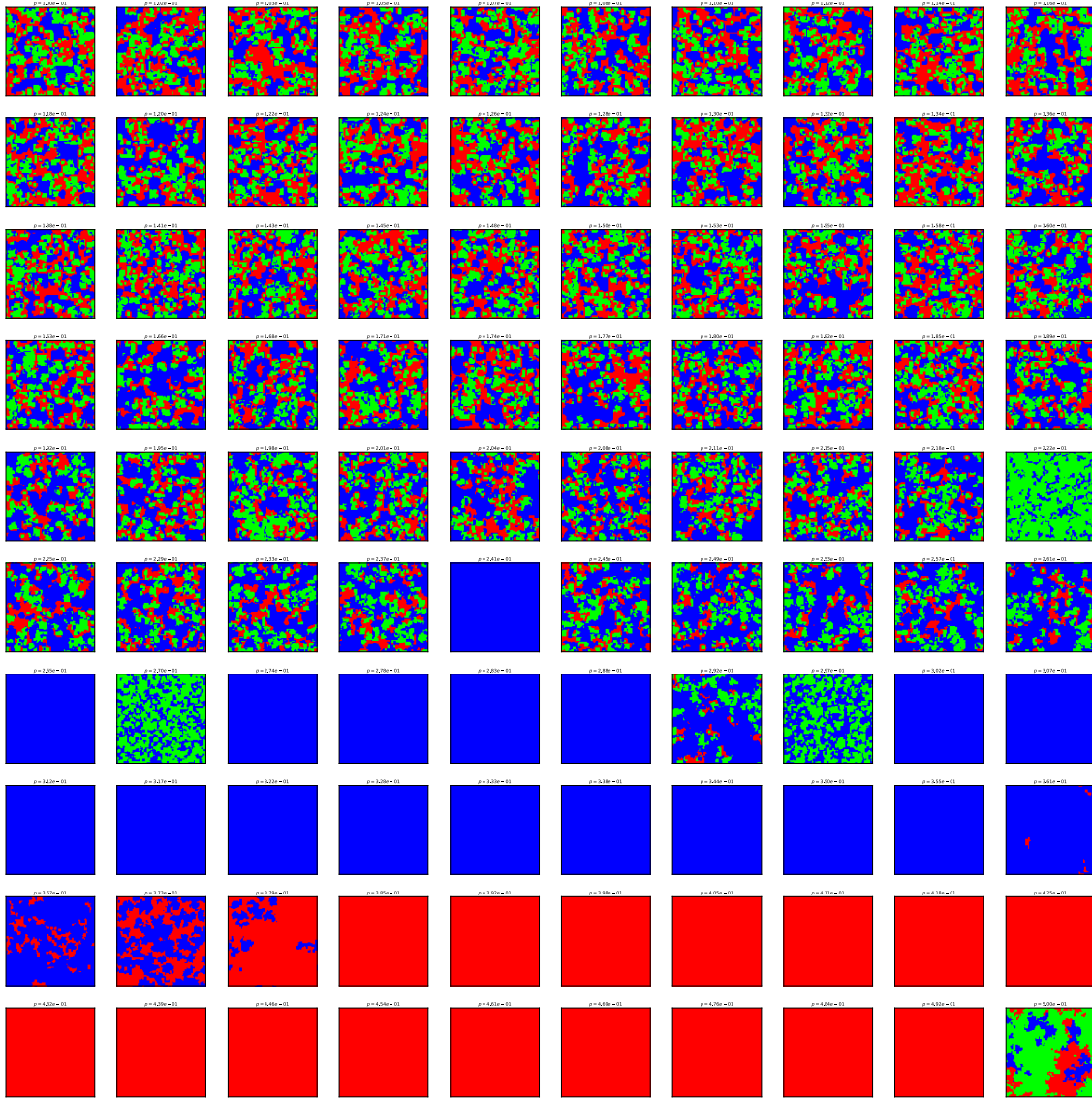
**Figure A.6.** Évolution des populations (parties de longueur  $M = 200$ , plage d'erreur étendue) Évolution des populations pour des simulations correspondant aux grilles présentées à la [Figure A.3](#) et effectuées avec des parties d'IPD de longueur  $M = 200$ , pour des taux d'erreur de  $p \in [10^{-6}, 0.5]$  qui augmentent exponentiellement vers la droite et vers le bas. On observe à nouveau cette translation vers le haut des frontières entre les régimes, notées à la [Figure A.3](#).



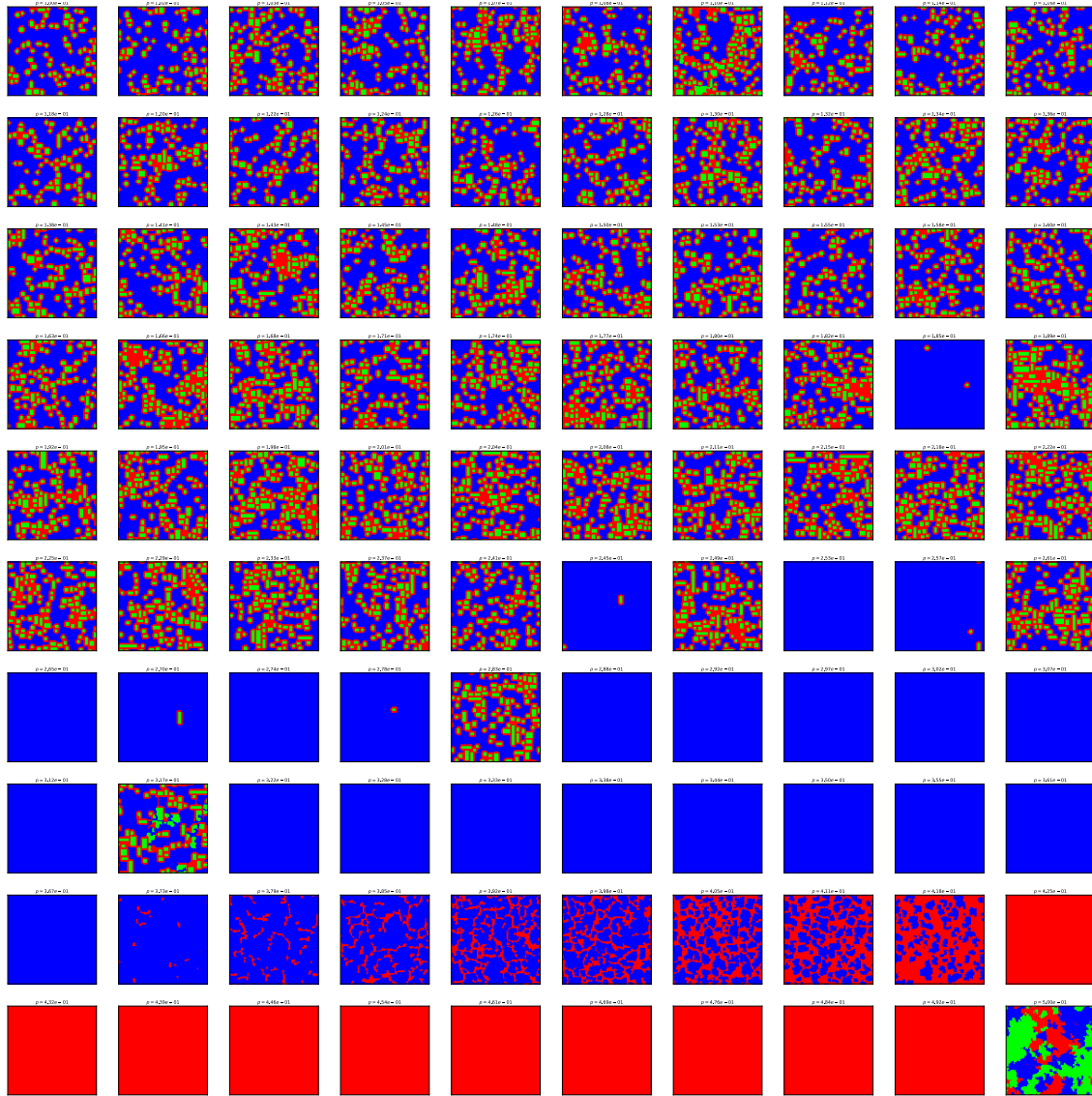
**Figure A.7. Évolution des populations (parties de longueur  $M = 2000$ , plage d'erreur étendue)** Évolution des populations pour des simulations correspondant aux grilles présentées à la [Figure A.4](#) et effectuées avec des parties d'IPD de longueur  $M = 2000$ , pour des taux d'erreur de  $p \in [10^{-6}, 0.5]$  qui augmentent exponentiellement vers la droite et vers le bas. Les régimes ont été traduits encore davantage par rapport à ceux de la [Figure A.6](#).



**Figure A.8. Métriques d'analyse (plage d'erreur restreinte)** Fractions de populations, dimensions fractales et indice de stationnarité pour différents ensembles de simulations effectuées avec des parties d'IPD de longueur variable ( $M = \{20, 50, 200, 500, 1000, 2000\}$ ) et pour une plage à haut taux d'erreur plus restreinte ( $p \in [10^{-1}, 0.5]$ ). Chaque point représente la moyenne de ces valeurs pour dix simulations, avec  $T = 500$ . On utilise toujours une grille de côté  $L = 100$  sur laquelle est distribuée trois stratégies (TFT, ALLC, ALLD) avec des fractions de populations de départ égales. Le taux d'erreur varie en abscisse. À toutes les longueurs de parties d'IPD on observe plusieurs transitions plus ou moins abruptes dans les fractions de populations. Aux deux premiers encarts à partir du coin supérieur gauche ( $M = 20$  et  $M = 50$ ) la stationnarité demeure presque maximale de manière continue jusqu'à de forts taux d'erreur. À mesure que l'on augmente la longueur des parties d'IPD la stationnarité diminue, sauf pour quelques simulations très proches du taux d'erreur maximal. On remarque également que TFT et ALLD se disputent la première place au niveau des fractions de populations – ALLC ayant surtout (mais pas exclusivement) du succès proche du taux d'erreur maximal. On montre aux Figures suivantes les grilles finales (Figure A.9-A.11) et évolutions des populations (Figure A.9-A.11) pour les différents taux d'erreur présentés ici, pour les simulations effectuées avec des longueurs de parties d'IPD de  $M = 20, 200, 2000$ .

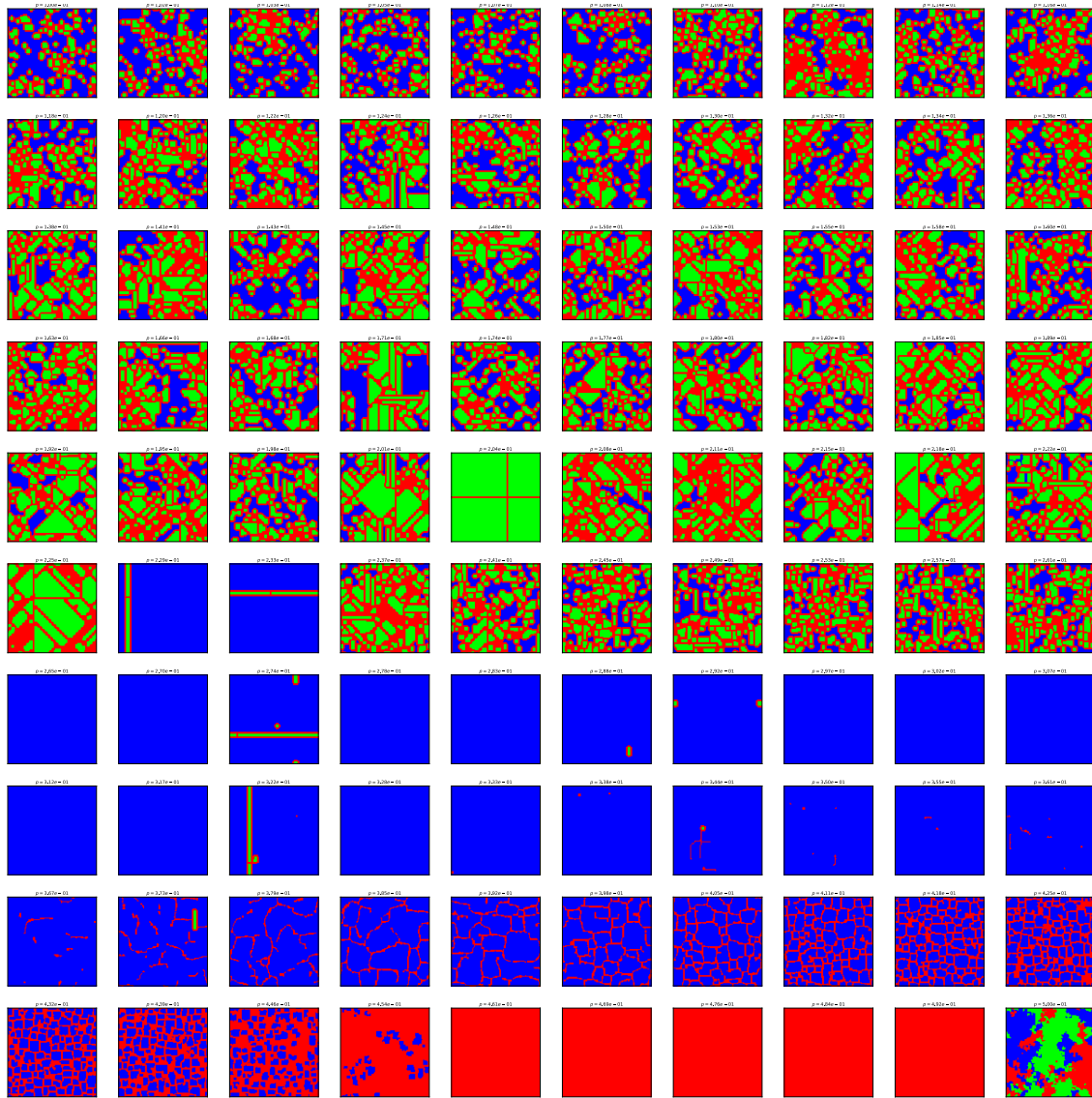


**Figure A.9. Grilles finales (parties de longueur  $M = 20$ , plage d'erreur restreinte)**  
 Grilles finales pour des simulations effectuées avec des parties d'IPD de longueur  $M = 20$ , pour des taux d'erreur de  $p \in [10^{-1}, 0.5]$  qui augmentent exponentiellement vers la droite et vers le bas. On utilise toujours une grille de côté  $L = 100$  sur laquelle est distribuée trois stratégies (TFT, ALLC, ALLD) avec des fractions de populations de départ égales. On y distingue la fin du deuxième régime intermédiaire à indice de stationnarité élevé (moitié supérieure de la Figure) et le troisième régime proche du taux d'erreur maximal (moitié inférieure) – où TFT et ALLC se disputent la première place.

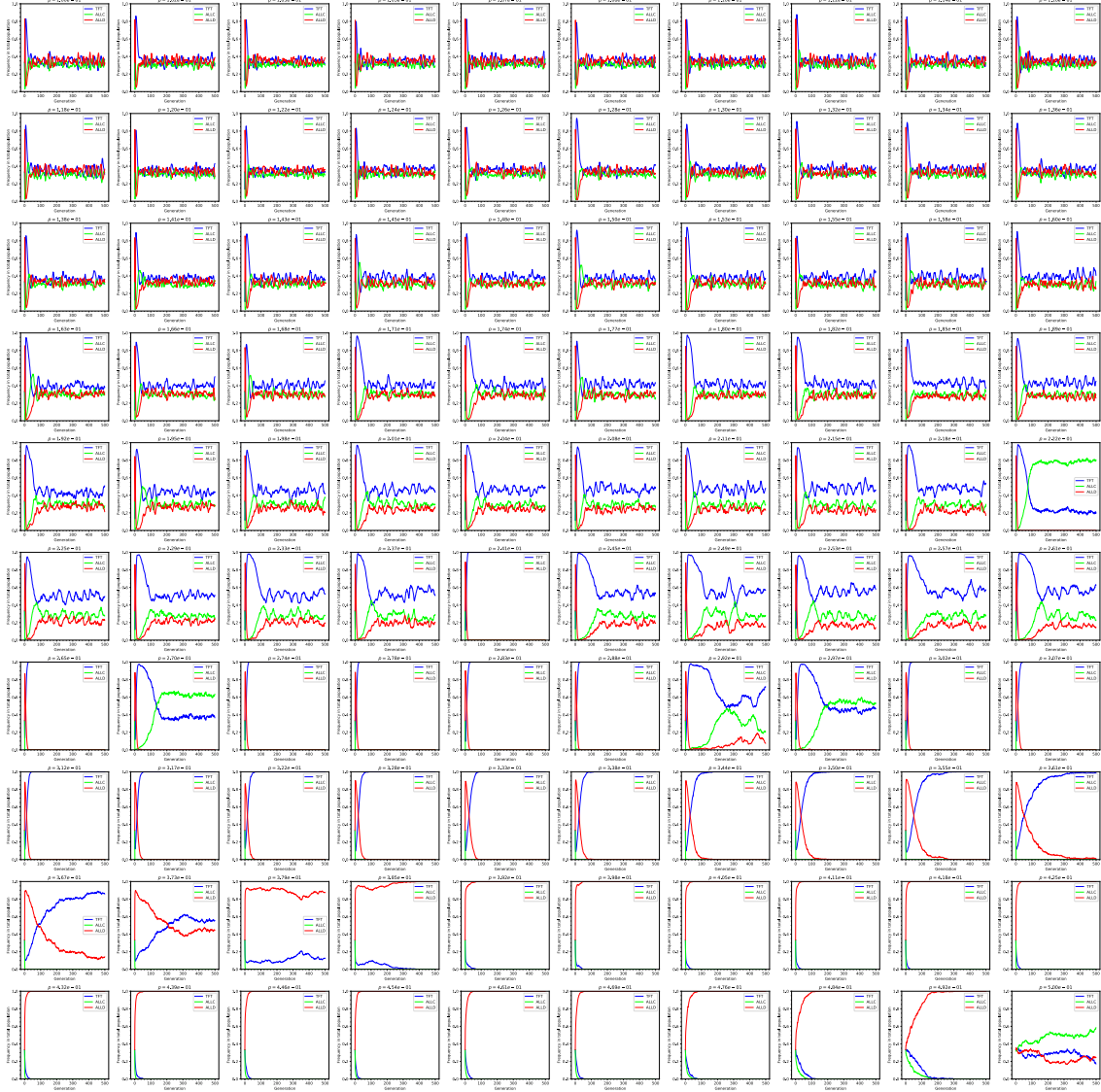


**Figure A.10. Grilles finales (parties de longeur  $M = 200$ , plage d'erreur restreinte)** Grilles finales pour des simulations effectuées avec des parties d'IPD de longeur  $M = 200$ , pour des taux d'erreur de  $p \in [10^{-1}, 0.5]$  qui augmentent exponentiellement vers la droite et vers le bas. On utilise toujours une grille de côté  $L = 100$  sur laquelle est distribuée trois stratégies (TFT, ALLC, ALLD) avec des fractions de populations de départ égales. On y distingue ici aussi la fin du deuxième régime intermédiaire à indice de stationnarité élevé (moitié supérieure de la Figure) et le troisième régime proche du taux d'erreur maximal (moitié inférieure) – où TFT et ALLC se disputent la première place. On observe l'apparition de domaines de coopérateurs dans le régime intermédiaire – îlots d'ALLC entourés de ALLD – et la création de structures filamentaires de ALLD proche du taux d'erreur maximal (avant-dernière rangée en partant du haut) lors de la transition d'une domination de TFT vers celle de ALLD.

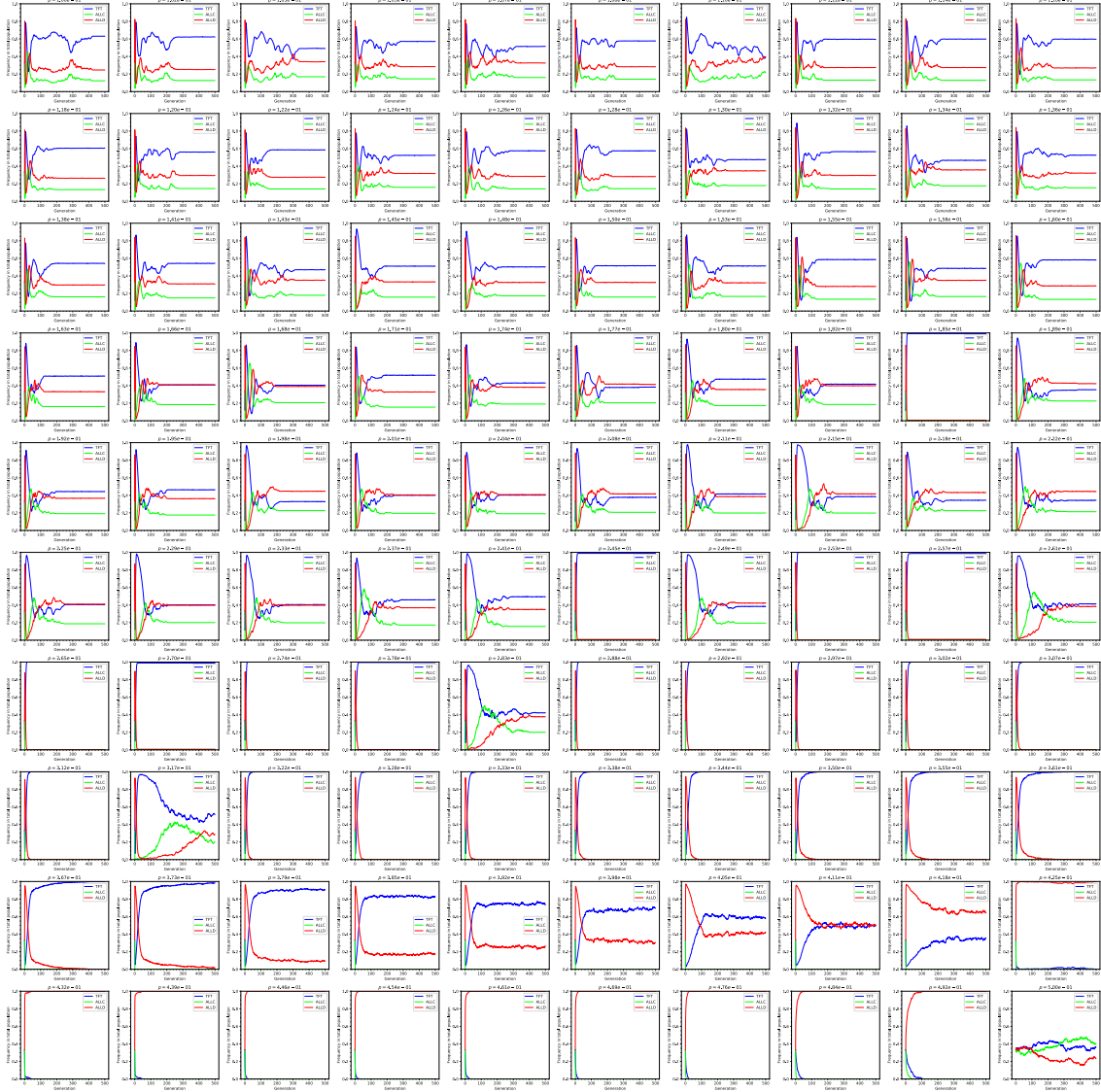




**Figure A.11. Grilles finales (parties de longueur  $M = 2000$ , plage d'erreur res-  
treinte)** Grilles finales pour des simulations effectuées avec des parties d'IPD de longueur  $M = 2000$ , pour des taux d'erreur de  $p \in [10^{-1}, 0.5]$  qui augmentent exponentiellement vers la droite et vers le bas. On utilise toujours une grille de côté  $L = 100$  sur laquelle est distribuée trois stratégies (TFT, ALLC, ALLD) avec des fractions de populations de départ égales. On distingue les deux régimes identifiés précédemment aux [Figure A.9](#) et [A.10](#) avec cette fois une augmentation nette de la superficie des îlots de ALLC.

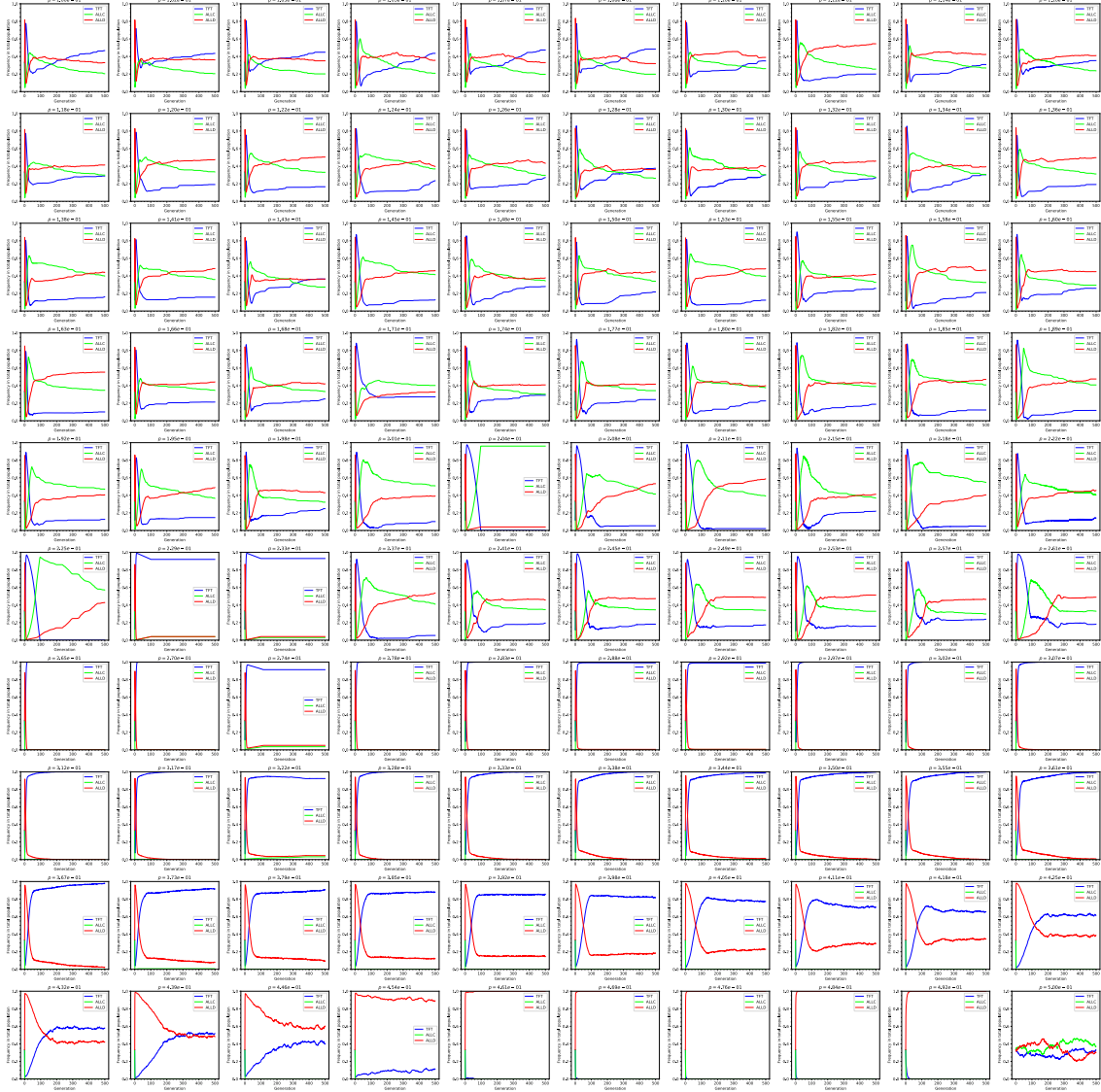


**Figure A.12. Évolution des populations (parties de longueur  $M = 20$ , plage d'erreur restreinte)** Évolution des populations pour des simulations effectuées avec des parties d'IPD de longueur  $M = 20$ , pour des taux d'erreur de  $p \in [10^{-1}, 0.5]$  qui augmentent exponentiellement vers la droite et vers le bas. La transition entre le régime intermédiaire noté à la [Figure A.8](#) et le régime proche du taux d'erreur maximal se fait d'abord graduellement (section supérieure de la Figure) puis de manière brusque à la septième rangée de simulations.

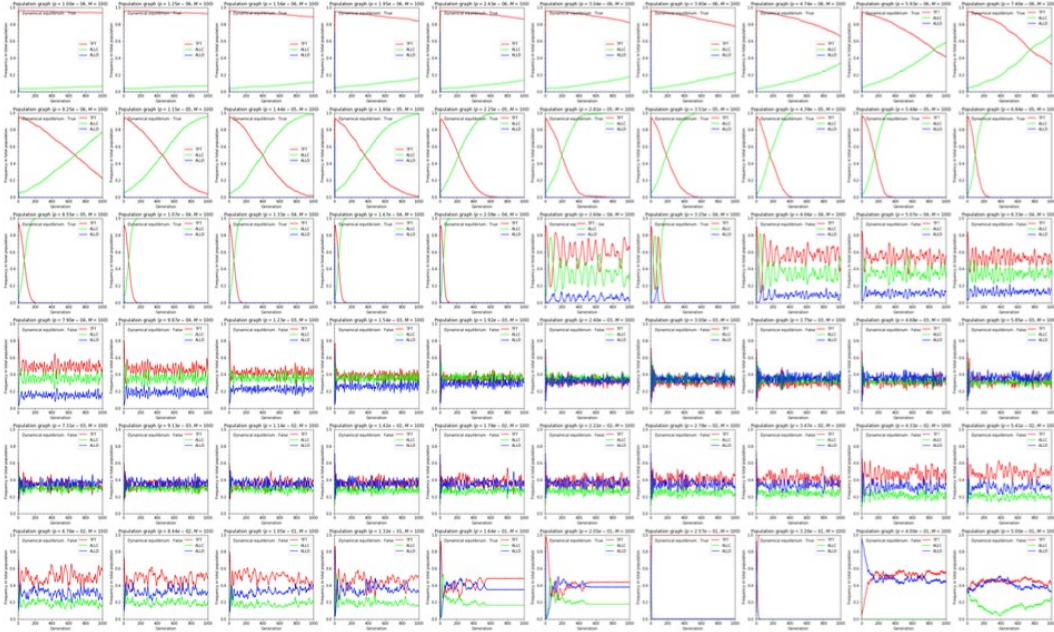


**Figure A.13. Évolution des populations (parties de longueur  $M = 200$ , plage d'erreur restreinte)** Évolution des populations pour des simulations effectuées avec des parties d'IPD de longueur  $M = 200$ , pour des taux d'erreur de  $p \in [10^{-1}, 0.5]$  qui augmentent exponentiellement vers la droite et vers le bas. La transition entre le régime intermédiaire noté à la [Figure A.8](#) et le régime proche du taux d'erreur maximal est toujours visible entre la moitié supérieure et la moitié inférieure de la Figure, mais cette fois on peut clairement observer une stabilisation de la dynamique des populations dans le régime intermédiaire.

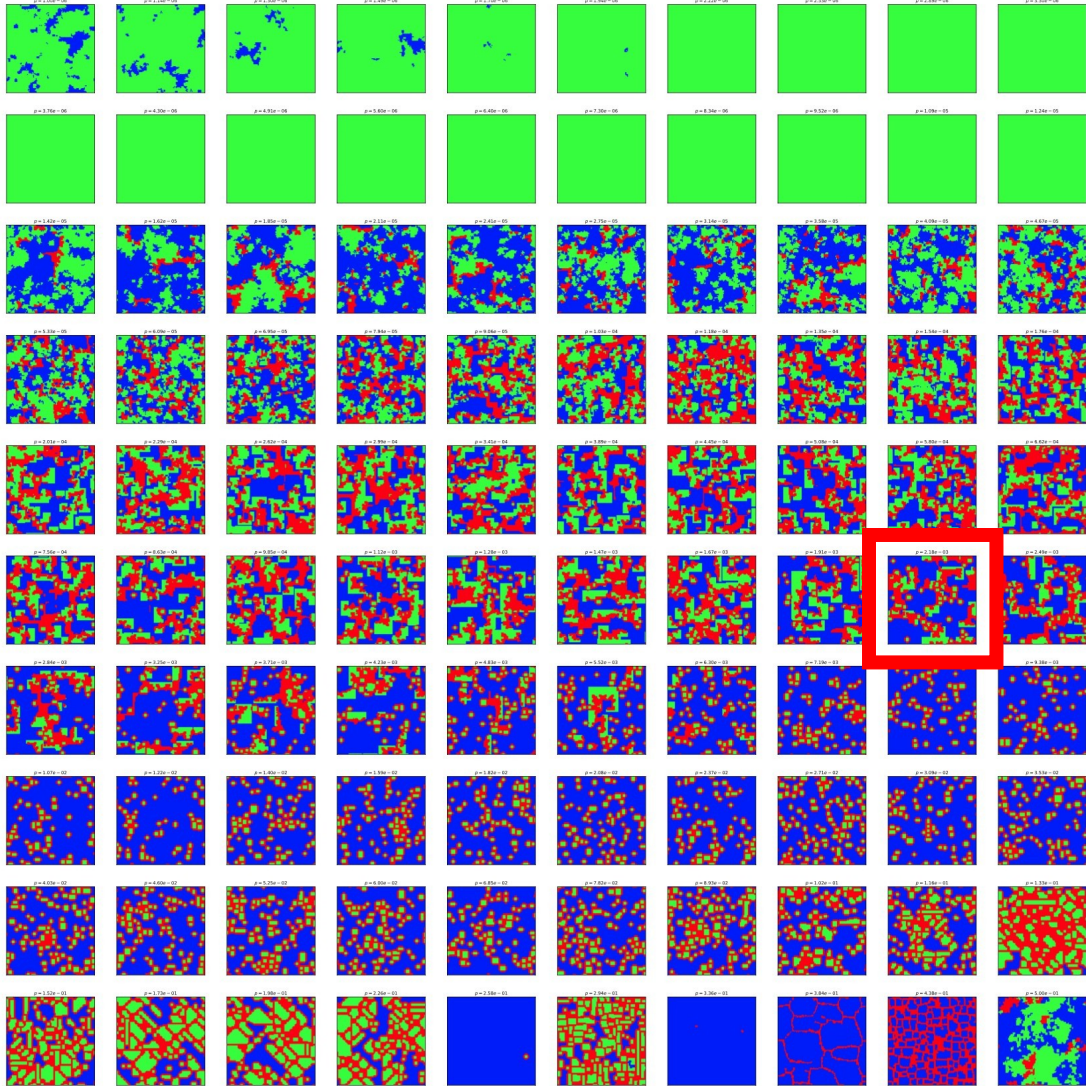




**Figure A.14. Évolution des populations (parties de longueur  $M = 2000$ , plage d'erreur restreinte)** Évolution des populations pour des simulations effectuées avec des parties d'IPD de longueur  $M = 2000$ , pour des taux d'erreur de  $p \in [10^{-1}, 0.5]$  qui augmentent exponentiellement vers la droite et vers le bas. La transition entre le régime intermédiaire noté à la [Figure A.8](#) et le régime proche du taux d'erreur maximal est toujours bien visible. On observe toutefois un comportement de dérive des populations dans le régime intermédiaire par rapport aux simulations effectuées à  $M = 20$  et  $M = 200$ .



**Figure A.15.** Simulations effectuées avec TFT, ALLC et ALLD pour divers taux d'erreur allant de  $p = 10^{-6}$  à  $p = 0.5$  pour  $T = 1000$  itérations du modèle. On note plusieurs comportements dynamiques; dérive lente à très faible taux d'erreur, équilibres dynamiques des populations ou quasi-périodicité à taux d'erreur intermédiaire et comportement presque chaotique à très haut taux d'erreur. Les simulations à très faible taux d'erreur n'ont pas toutes atteint un état stable ou métastable, i.e. la dérive de TFT vers ALLC n'est pas complétée pour la longueur de simulations choisie.

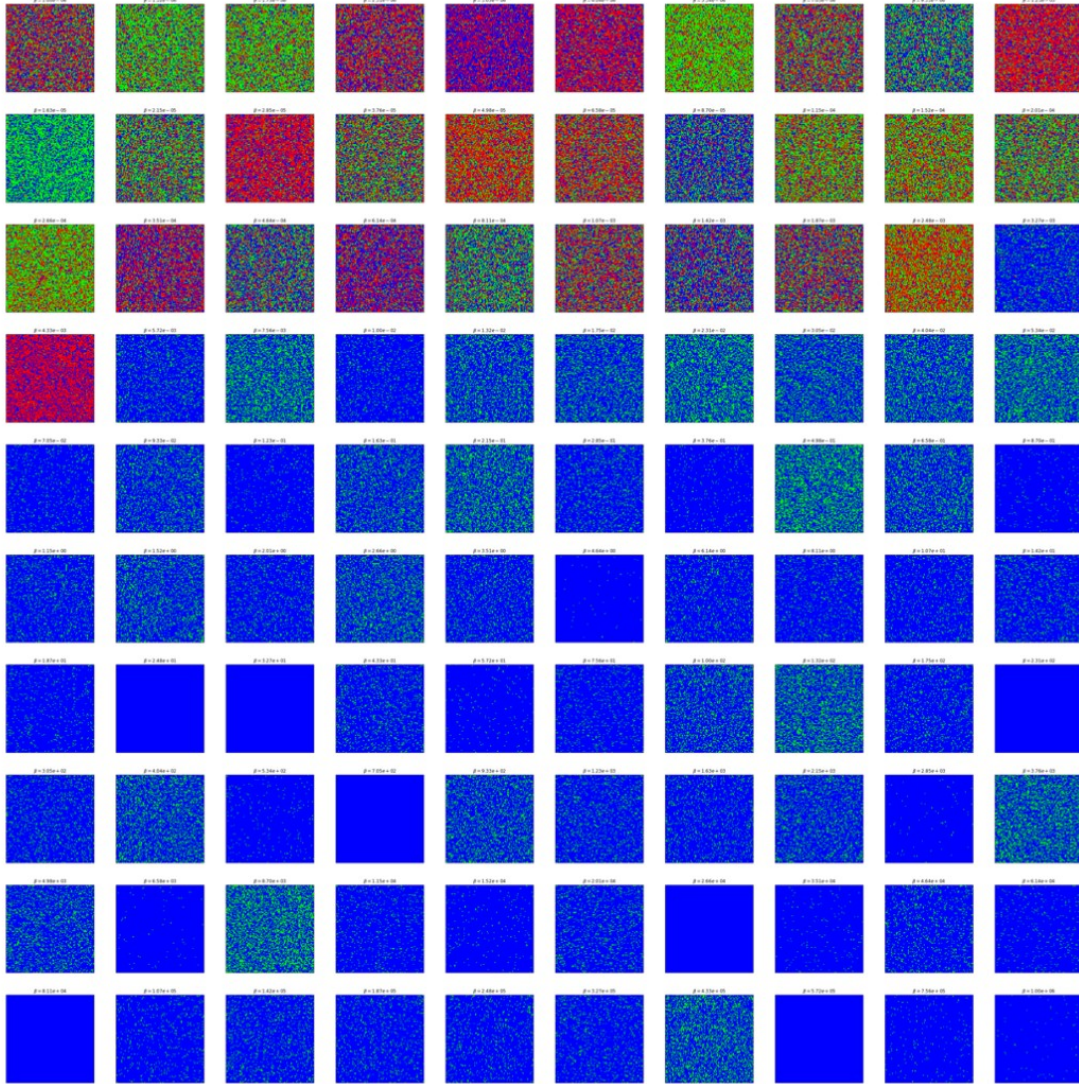


**Figure A.16.** Grilles correspondant à une série de simulations entre TFT, ALLC et ALLD pour des taux d'erreur variables allant de  $p = 10^{-6}$  à  $p = 0.5$ , avec des simulations étendues sur  $T = 500$  itérations et pour des parties d'IPD de  $M = 20$  coups. Le taux d'erreur est minimal en haut à droite et augmente de gauche à droite, et de haut en bas de manière exponentielle. On note d'une part que le taux d'erreur affiche un profond impact quant au déroulement des simulations, leur dynamique et le type de formations spatiales en résultant, mais aussi que l'endroit où la longueur des parties correspond à *l'inverse* du taux d'erreur (i.e.  $p = 2 \times 10^{-3}$ ) correspond à l'une des transitions entre ces domaines de comportements (encadré rouge). Voir [Figure A.17](#) pour les fractions de populations correspondantes.

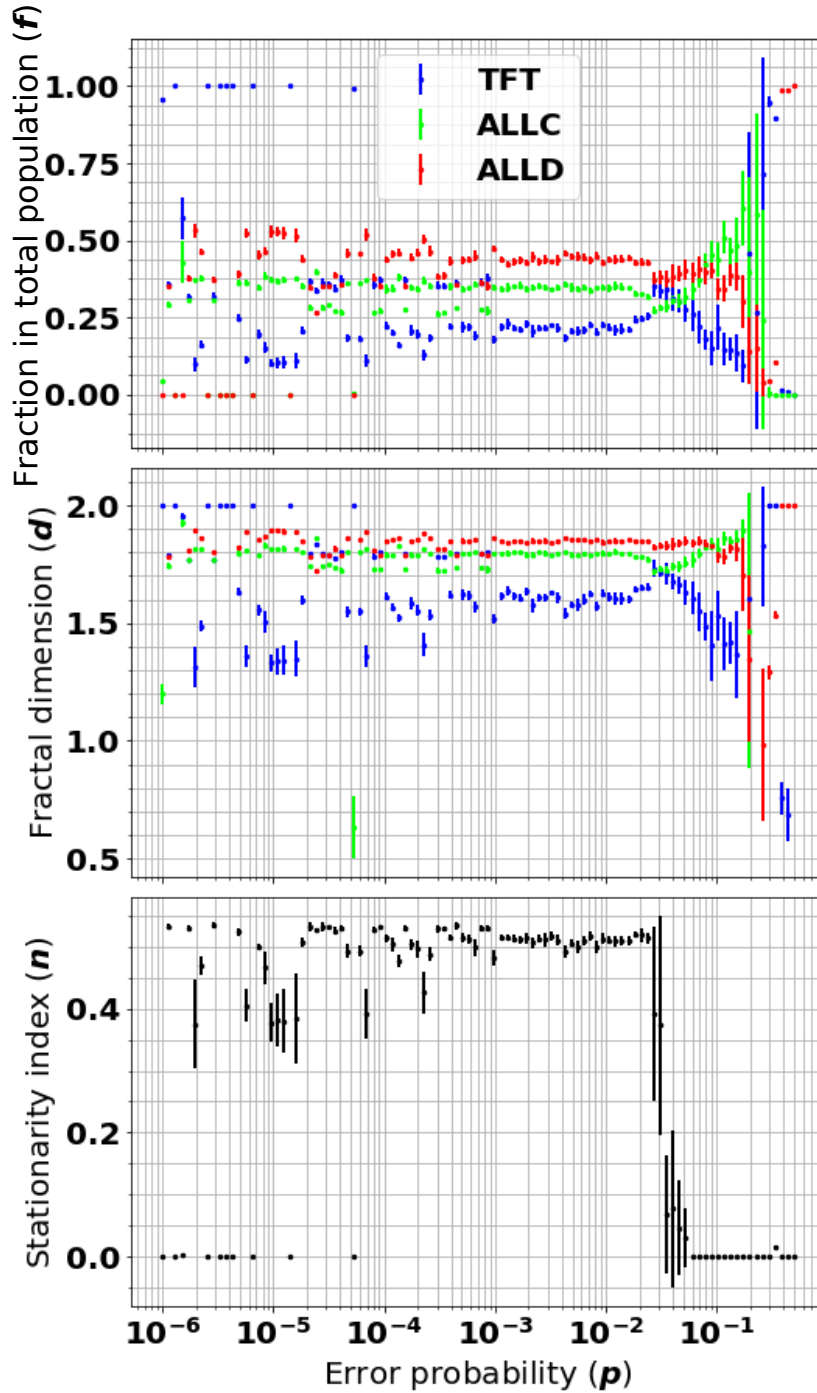




**Figure A.17.** Dynamique des fractions de populations correspondant à la série de simulations entre TFT, ALLC et ALLD présentée à la [Figure A.16](#) pour des taux d'erreur variables allant de  $p = 10^{-6}$  à  $p = 0.5$ , avec des simulations étendues sur  $T = 500$  itérations. On distingue à nouveau plusieurs régimes du système entrecoupés de transitions plus ou moins abruptes – dont celle se produisant à l'inverse du taux d'erreur ( $p = 2 \times 10^{-3}$ , encadré rouge).

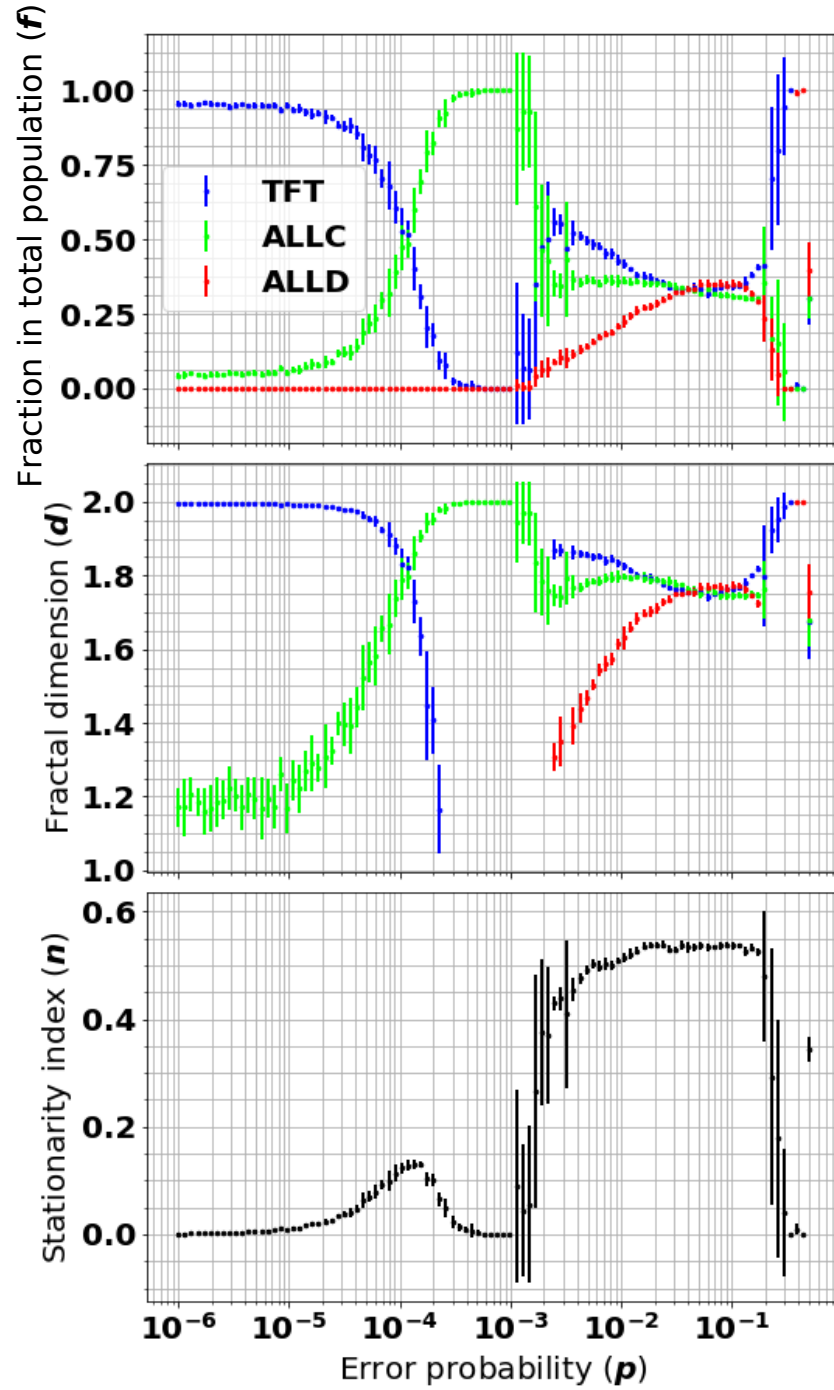


**Figure A.18.** Série de simulations reprenant les mêmes paramètres que lors des analyses précédentes, mais avec un voisinage pris de manière aléatoire sur la grille au lieu du voisinage de Moore (c.f. [Figure 1.7](#)) utilisé jusqu'à maintenant. La représentation des stratégies suit le même code de couleur que précédemment : TFT en bleu, ALLD en vert, et ALLC en rouge. On note l'absence de structure physique, et si l'on peut tout de même voir une certaine progression des populations en fonction du taux d'erreur on n'est plus en mesure d'y distinguer aucune des transitions marquées et rapides identifiées jusqu'à présent dans les autres séries de simulations du même genre.

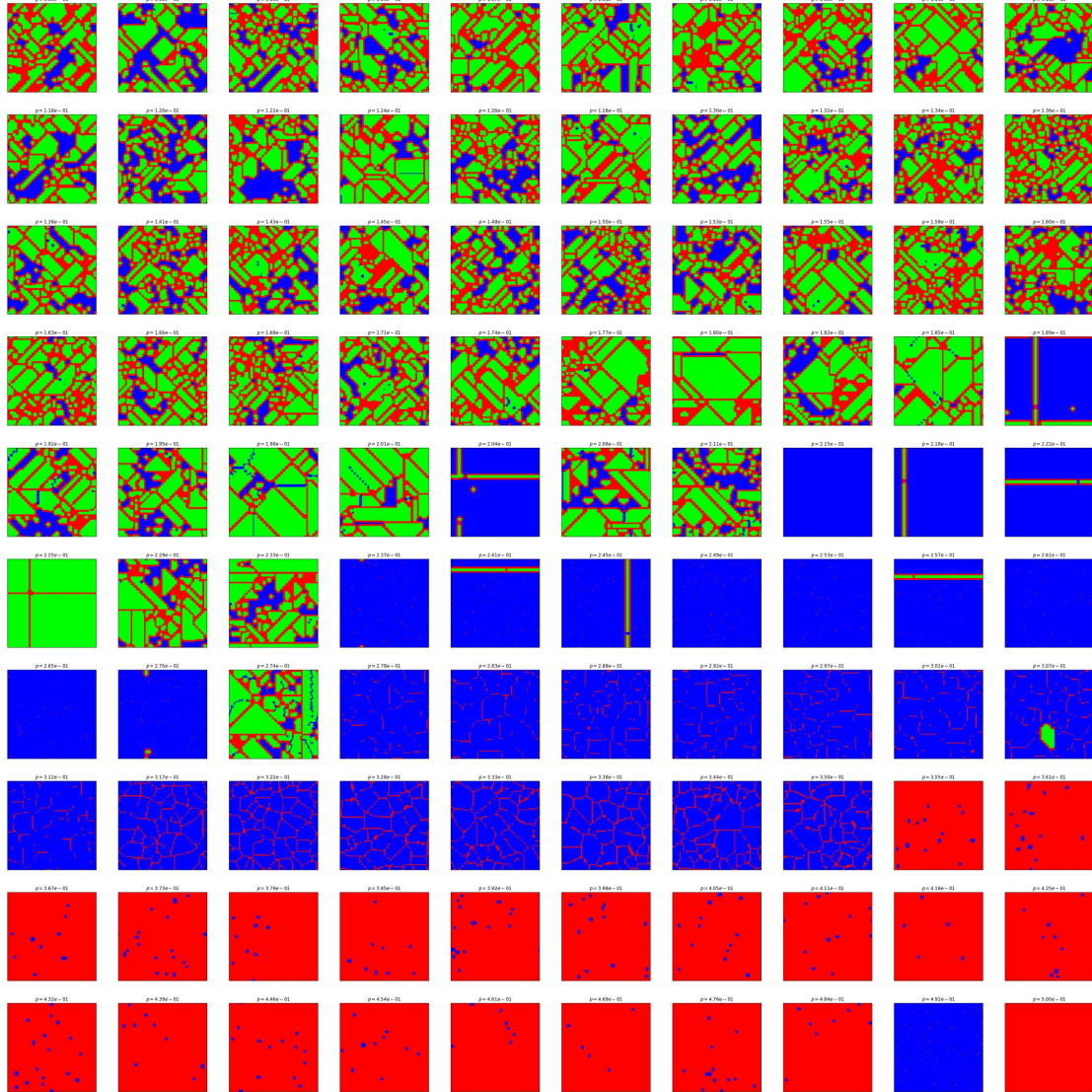


**Figure A.19.** Simulations effectuées avec matrice de pointage, pour une grande plage de taux d'erreur et avec des parties d'IPD de  $M = 100$  coups. On présente ici les mêmes métriques intégrées vues précédemment – fractions de populations, dimension fractale et indice de stationnarité. La dynamique est complètement différente lorsque le comportement des agents est tiré d'une moyenne statistique emmagasinée dans les matrices de pointage par rapport à un déroulement des parties calculé au long (Figure A.20).



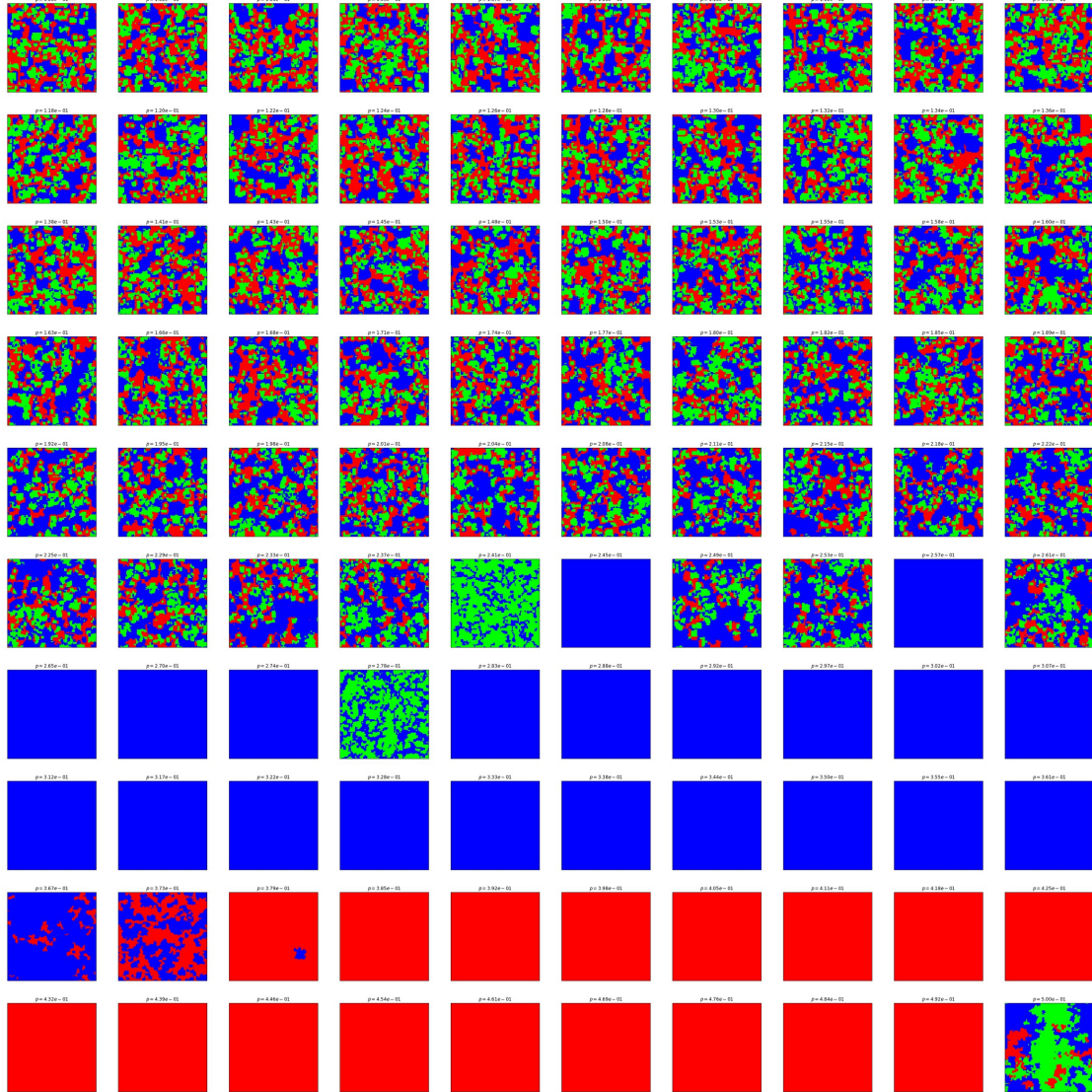


**Figure A.20.** Simulations effectuées sans matrices de pointage pour la même grande plage de taux d'erreur et avec des parties d'IPD de  $M = 100$  coups que ce qui est affiché à la Figure A.19.

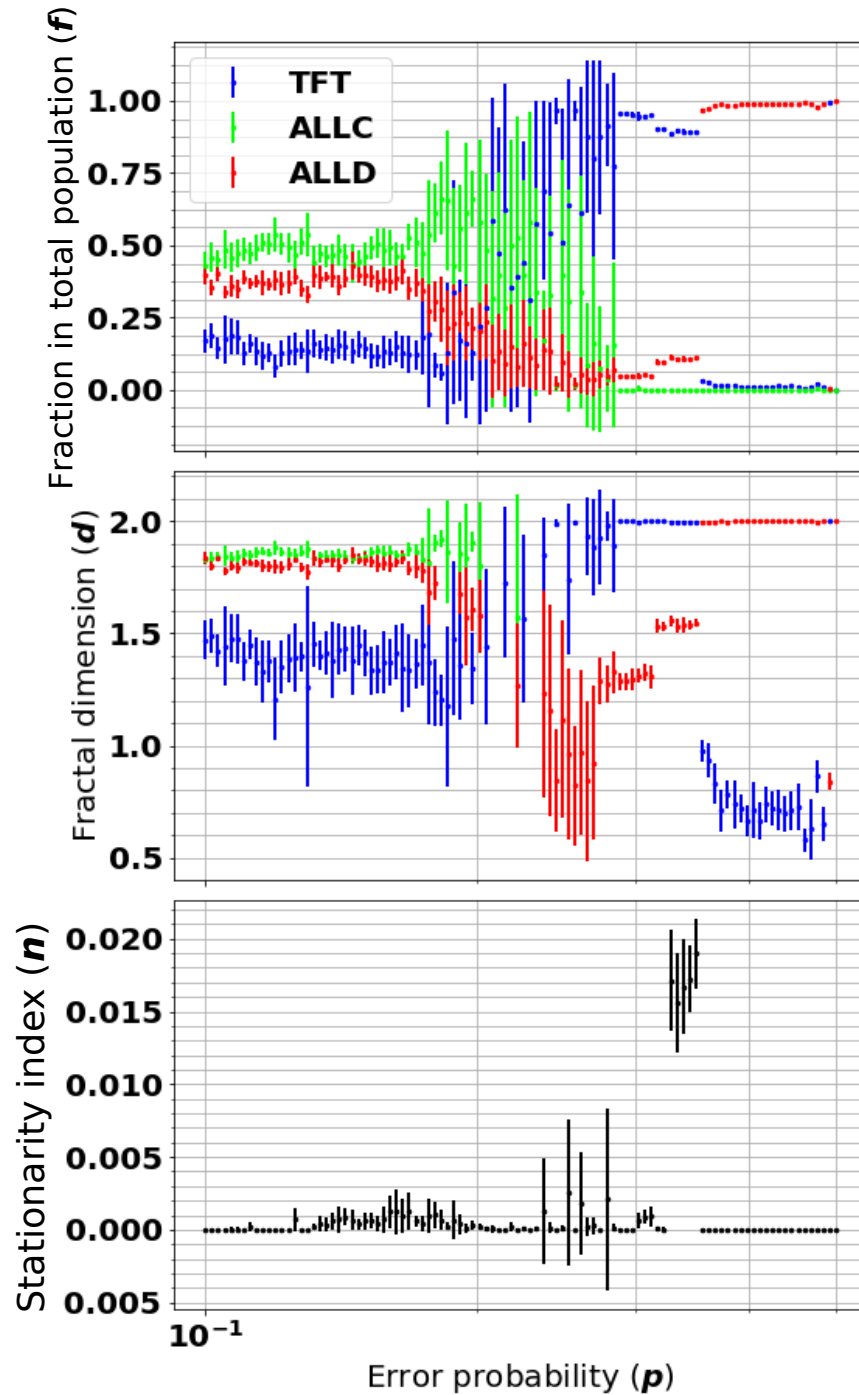


**Figure A.21.** Grilles associées aux simulations effectuées avec matrices de pointage pour une plage de hauts taux d’erreurs plus restreinte ( $p \in [10^{-1}, 0.5]$ ). On présente ici les grilles associées à l’état final des simulations pour des valeurs de  $p$  progressant de manière exponentielle. Les matrices de pointage modifient non seulement l’emplacement et la dynamique des transitions par rapport au paramètre de taux d’erreur, mais également le type de structure spatiale résultant des simulations. Les grilles associées aux simulations effectuées sans matrice de pointage sont présentées à la [Figure A.22](#).

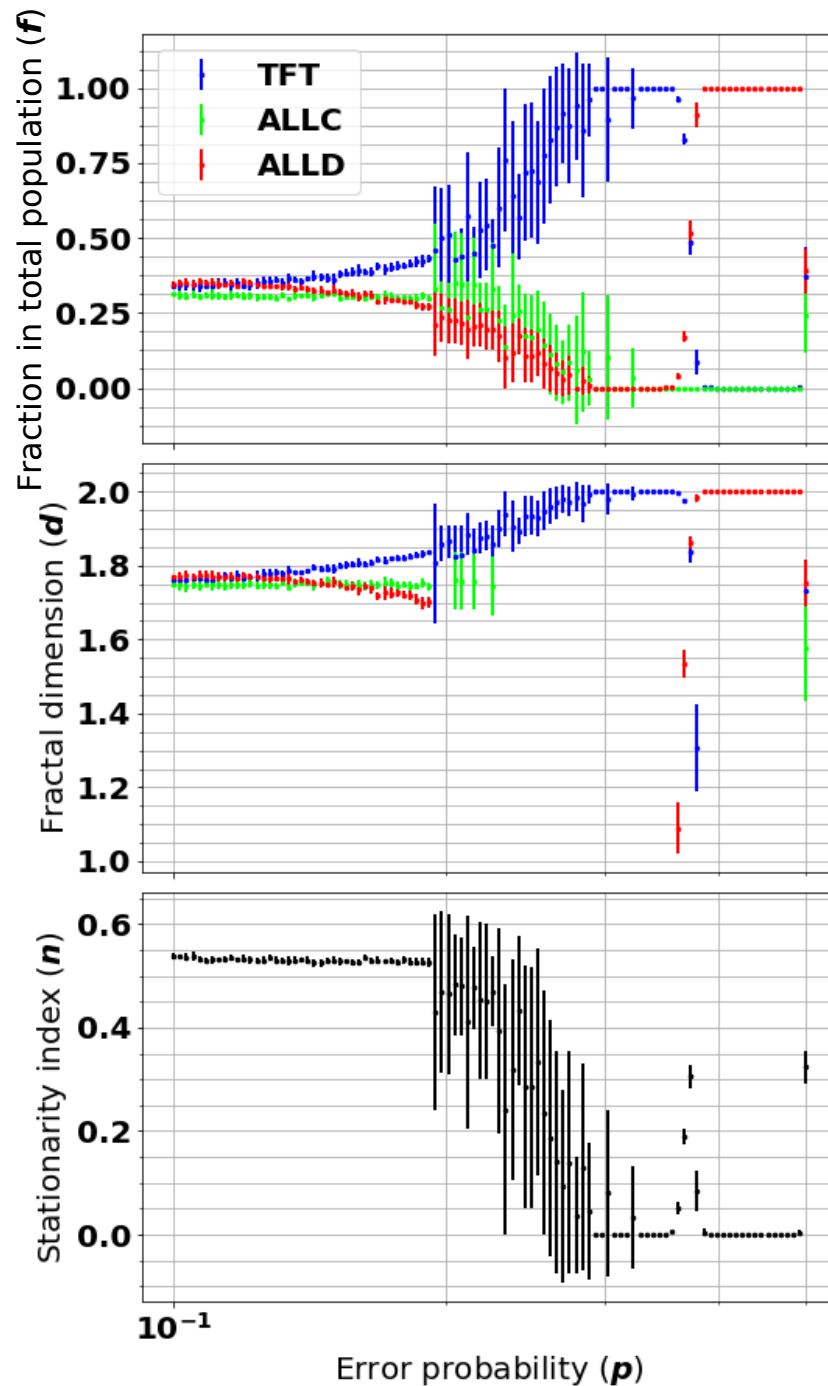




**Figure A.22.** Grilles associées aux simulations effectuées *sans* matrices de pointage pour une plage de hauts taux d'erreurs plus restreinte ( $p \in [10^{-1}, 0.5]$ ). Les grilles associées aux simulations effectuées sans matrice de pointage sont présentées à la [Figure A.21](#).



**Figure A.23.** Simulations effectuées avec matrice de pointage, à nouveau pour une plage plus restreinte à très haut taux d'erreur ( $p \in [10^{-1}, 0.5]$ ). On présente ici les métriques calculées à partir de l'état final des simulations. On voit à nouveau clairement l'impact des matrices de pointage sur la dynamique des transitions entre les différents états du système et ce, tant pour les fractions de populations, la dimension fractale que l'indice de stationnarité. Les simulations correspondantes effectuées *sans* matrices de pointage sont montrées à la [Figure A.24](#).



**Figure A.24.** Simulations sans matrices de pointage pour une plage plus restreinte à très haut taux d’erreur ( $p \in [10^{-1}, 0.5]$ ). Les simulations correspondantes effectuées *avec* matrices de pointage sont montrées à la [Figure A.23](#).