

Expérience : chez les virus, les premiers signes d'un calcul stratégique

AUX RACINES DE LA COOPÉRATION

MARTIN A. NOWAK

KARL SIGMUND

MARTIN A. NOWAK travaille à l'Institute for Advanced Study à Princeton, aux Etats-Unis. **KARL SIGMUND**, travaille à l'Institut international pour l'analyse appliquée des systèmes, à Laxenburg (Autriche), et à l'Institut de mathématiques de l'université de Vienne.

Paru dans la revue *Nature* (398, 367, 1999), ce texte a été traduit par Philippe Brenier.

Dans les décisions politiques, les affaires, ou simplement les choix de la vie quotidienne, faut-il agir pour le bien collectif ou préférer l'attitude égoïste ? Le « dilemme du prisonnier », ce paradoxe classique de la théorie des jeux, vient de trouver pour la première fois son application dans l'univers des micro-organismes.

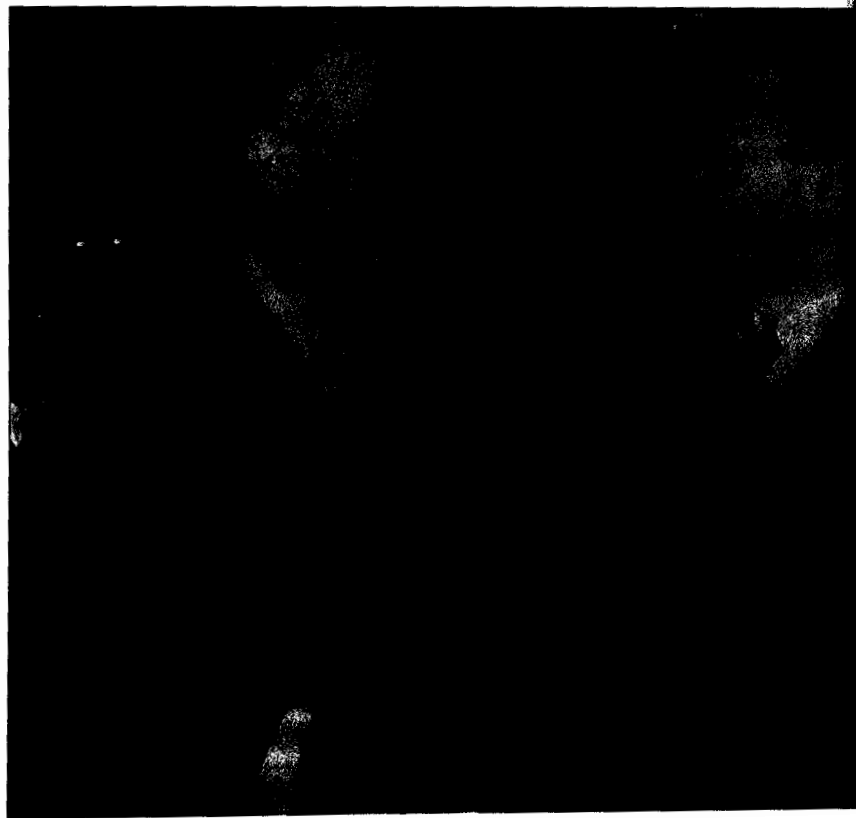
Il n'y a guère qu'une cinquantaine d'années que les spécialistes de la théorie des jeux ont inventé le « dilemme du prisonnier ». Aujourd'hui, on a du mal à imaginer comment les moralistes, les penseurs politiques ou les biologistes de l'évolution ont pu s'en passer^(1,2,3). Comme on va le voir, ce n'est pas exactement un jeu. Deux individus, A et B, sont placés devant l'alternative suivante : coopérer ou ne pas coopérer (voir l'encadré « Le dilemme du prisonnier »). Aucun des deux ne connaît à l'avance le choix de l'autre. S'ils coopèrent tous les deux, ils reçoivent une récompense R plus importante que la punition P qui leur est infligée si aucun des deux ne coopère. Si l'un des deux ne coopère pas, alors que l'autre coopère, il reçoit une prime T (la tentation), supérieure à R , et celui qui a coopéré reçoit une prime S , inférieure à P . On a donc $T > R > P > S$. Un raisonnement simple montre qu'il est plus avantageux pour chaque joueur de ne pas coopérer (dans la mesure où aucun des deux ne connaît à l'avance le choix de l'autre). Mettons-nous du côté de A : si B coopère, A a tout intérêt à ne pas coopérer car $T > R$; si B ne coopère pas, encore une fois, A préférera ne pas coopérer car $P > S$. Il est probable que notre joueur B raisonnera de la même façon. Ainsi A et B recevront tous deux la prime P car ils choisiront par défiance et par prudence de ne pas coopérer. Ce n'est pourtant pas — du point de vue collectif — la meilleure stratégie car s'ils avaient tous deux opté pour la coopération, ils auraient reçu une récompense R supérieure à la prime P .

Illustrant parfaitement le conflit entre

rationnel, et pour tester les comportements humains. En 1981, Robert Axelrod et William Hamilton de l'université du Michigan l'appliquent pour la première fois à l'apparition de la coopération dans les sociétés biologiques⁽⁴⁾. A l'aide de simulations sur ordinateur ils montrent l'émergence de conduites de coopération au sein de populations artificielles, et proposent une quantité d'exemples biologiques où le dilemme du prisonnier peut s'appliquer. Par la suite, les recherches utilisant des simulations vont se multiplier, mais les données

expérimentales resteront bien pauvres ! On cite toujours les mêmes observations : cris d'alarme lancés par les singes ceropithèques, poissons « guppy » assurant la surveillance à l'égard des prédateurs, chauves-souris nourrissant leurs congénères affamés... Mais il est toujours difficile de savoir si les conditions du dilemme du prisonnier sont réunies⁽⁵⁾ et ce, pour une raison inhérente à l'application de la théorie des jeux à l'évolution. En effet, les primes et récompenses T , R , P et S correspondent dans ce cas à des niveaux d'adaptation au sens darwinien du terme, bien difficiles à mesurer pour des singes cachés dans les broussailles, des poissons s'aventurant loin de leur banc, ou des chauves-souris accrochées au plafond des grottes.

Adaptation et virulence. Une étude publiée récemment dans la revue *Nature* a pris pour cible des entités biologiques d'une très grande simplicité :



(1) R.Q. Trivers, *Rev. Biol.*, 46, 35, 1971.
 (2) R. Axelrod, *The Evolution of cooperation*, Penguin, London, 1989.
 (3) K. Sigmund, *Games of life*, Penguin, London, 1995.
 (4) R. Axelrod et W.D. Hamilton, *Science*, 211, 1390, 1981.
 (5) L.A. Dugatkin, *Cooperation Among Animals : an Evolutionary Perspective*, Oxford University Press, 1997.
 (6) P.E. Turner et L. Chao, *Nature*, 398, 441, 1999.
 (7) R. Sugden, *The Economics of Rights, Cooperation and Welfare*, Blackwell, Oxford, 1986.
 (8) P.E. Turner et L. Chao, *Genetics*, 150, 523, 1998.
 (9)

quelques brins d'ARN seulement — qui dépendent entièrement d'une cellule bactérienne pour se répliquer⁽⁶⁾.

Avec les phages, le travail expérimental devient possible. Pour se multiplier dans la bactérie qu'il infecte, chaque phage a en effet besoin de synthétiser des protéines. Paul Turner et Lin Chao de l'université du Maryland ont astucieusement comparé le niveau d'adaptation (la virulence, mesurée grâce à un marqueur génétique) du mutant $\Phi H2$, lequel fabrique ces protéines en moins grande quantité que la souche sauvage $\Phi 6$. En d'autres termes, le phage $\Phi H2$ adopte une stratégie de non-coopération alors que $\Phi 6$, lui, coopère. Leurs résultats tiennent dans une matrice à deux lignes et deux colonnes. Dans une cellule infectée par $\Phi 6$, le niveau d'adaptation de $\Phi H2$ (noté T) mesuré est de 1,99, si celui du coopérant $\Phi 6$ (noté R) est fixé à 1 par convention. L'adaptation d'un $\Phi H2$ dans une cellule infectée par $\Phi H2$ vaut $P = 0,83$, et celle d'un phage $\Phi 6$ dans ce même type de cellule est $S = 0,65$. Autrement dit, mieux vaut être un phage non-coopérant...

Pourquoi la forme dominante est-elle le brave virus coopérant et non son paresseux cousin ?

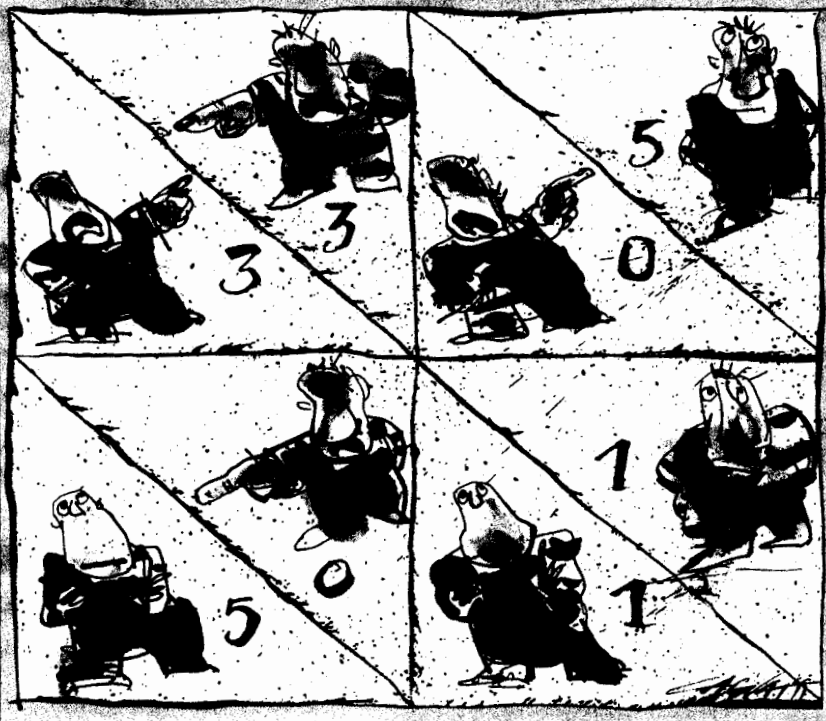
Notez que $T > R > P > S$: nous sommes exactement dans les conditions du dilemme du prisonnier.

Il existe des situations fort comparables dans lesquelles le choix de ne pas coopérer n'est pas le plus payant. Supposons par exemple que deux voitures, dont la vôtre, sont bloquées par des congères⁽⁷⁾. Coopérer signifie sortir et commencer à dégager le passage à la pelle. Si l'autre conducteur s'y emploie, vous augmentez votre « récompense » en ne coopérant pas c'est-à-dire en restant au chaud dans votre voiture. Donc T est classiquement plus grand que R. Mais si l'autre conducteur ne fait rien, vous avez intérêt à sortir et à dégager la route. Cela ne vaut-il pas mieux que de passer la nuit dans la voiture et dans le froid ? Autrement dit, mieux vaut coopérer, si l'autre ne coopère pas. En fait, dans cet exemple, S est plus grand que P : nous sortons des conditions du dilemme du prisonnier.

La stratégie qui l'emporte. Mais revenons à nos virus. Les puristes de la théorie des jeux pourront toujours

Deux maltrés armés, les armes à la main, devant une bombe qui explosera dans quelques secondes si l'un d'eux ne coopère pas. Si tous deux se passent la bombe, en théorie des jeux, ils recevront une peine minimale de un an (aute de preuves). S'ils se dénoncent mutuellement (ne coopèrent pas en théorie des jeux), ils recevront d'une peine de trois ans. Mais si un seul dénonce l'autre, il

sera acquitté en récompense, tandis que son complice sera puni sous les verrous pendant cinq ans. Confronté à ce dilemme, tout maltré raisonnel préférera dénoncer son complice au cas où ses voisins et son complice se tuent, il échappera de trois ans s'il parle). De ce fait, la solution la plus souhaitable pour tous, fondée sur la coopération, ne sera pas retenue.



ergoter que la matrice obtenue pour les phages $\Phi H2$ et $\Phi 6$ ne satisfait pas à la condition $2R > T + S$. Cette condition vient habituellement compléter la définition du dilemme du prisonnier, afin d'exclure la manœuvre qui consisterait pour l'un des joueurs à coopérer et pour l'autre à s'abstenir, les deux partageant ensuite leur gain global. Avec les phages, cette attitude n'est pas à craindre, car elle suppose une capacité de raisonnement dont ils sont à l'évidence dépourvus. Une autre objection consiste à observer que les phages parasitant une cellule ne sont pas seulement deux, contexte normal du dilemme. Là encore, c'est sans importance. Ce qui compte, c'est que, quel que soit le rapport entre phages coopérants et non coopérants dans une bactérie, la stratégie de non-coopération l'emporte. Nécessairement, les non-coopérants se multiplieront plus vite, nuisant à l'adaptation moyenne globale.

En toute logique ils devraient prendre le dessus, or ce n'est pas le cas. Pourquoi la forme dominante est-elle le brave $\Phi 6$ coopérant et non son pares-

seux cousin $\Phi H2$? On ne sait pas grand-chose de l'écologie du $\Phi 6$ et l'on ignore même quel est son hôte bactérien naturel. Mais l'origine du non-coopérant $\Phi H2$ nous fournit un indice. En effet, le mutant $\Phi H2$ n'apparaît que lorsque le taux d'infection est important⁽⁸⁾, c'est-à-dire lorsque chaque bactérie hôte est envahie par de nombreux phages. Dans ces circonstances, un phage a toutes chances de se trouver dans la cellule hôte avec des phages d'un autre clone, et il est alors payant de les exploiter. A l'inverse, si le taux d'infection est faible, tous les phages sont probablement des parents proches, membres du même clone, et l'exploitation serait à terme se nuire à soi-même.

Les phages sont-ils les plus simples des joueurs possibles à s'exercer au dilemme du prisonnier ? La question passionnera sans doute les spécialistes de l'origine de la vie car il n'est pas impossible que, voici quelques milliards d'années, de simples molécules se soient également trouvées dans les conditions de ce jeu⁽⁹⁾.

M.A.N. et K.S. ■