

# Biologie et Modélisation

## Modèles matriciels

C. Lopes, avec la contribution de M. Bailly-Béchet, S. Mousset  
et S. Charles

Université Claude Bernard Lyon I – France

# Table des matières

Rappels d'algèbre linéaire

Retour sur la suite de Fibonacci

Des modèles matriciels en dynamique des populations

Des modèles probabilistes : les chaînes de Markov

# Table des matières

Rappels d'algèbre linéaire

Retour sur la suite de Fibonacci

Des modèles matriciels en dynamique des populations

Des modèles probabilistes : les chaînes de Markov

## Matrice $\leftrightarrow$ Tableau

**A** une matrice de  $m$  lignes et  $n$  colonnes.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{1,1} & \cdots & a_{1,c} & \cdots & a_{1,n} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ a_{l,1} & \cdots & a_{l,c} & \cdots & a_{l,n} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ a_{m,1} & \cdots & a_{m,c} & \cdots & a_{m,n} \end{pmatrix}$$

où les  $a_{l,c}$  sont des réels (éventuellement des complexes).

# Matrice $\leftrightarrow$ Application linéaire

$$\mathbf{A} : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^m$$

$$\mathbf{X} = \begin{pmatrix} x_1 \\ \vdots \\ x_j \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix} \mapsto \mathbf{Y} = \begin{pmatrix} y_1 \\ \vdots \\ y_i \\ \vdots \\ y_m \end{pmatrix}$$

## Somme de matrices

**A** et **B** ont les mêmes dimensions.

$$\mathbf{A} + \mathbf{B} = \begin{pmatrix} a_{1,1} + b_{1,1} & \cdots & a_{1,c} + b_{1,c} & \cdots & b_{1,n} + b_{1,n} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ a_{l,1} + b_{l,1} & \cdots & a_{l,c} + b_{l,c} & \cdots & a_{l,n} + b_{l,n} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ a_{m,1} + b_{m,1} & \cdots & a_{m,c} + b_{m,c} & \cdots & a_{m,n} + b_{m,n} \end{pmatrix}$$

## Produit par un scalaire $\lambda$

$$\forall \lambda \in \mathbb{R}, \quad \lambda \mathbf{A} = \begin{pmatrix} \lambda a_{1,1} & \cdots & \lambda a_{1,c} & \cdots & \lambda a_{1,n} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ \lambda a_{l,1} & \cdots & \lambda a_{l,c} & \cdots & \lambda a_{l,n} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ \lambda a_{m,1} & \cdots & \lambda a_{m,c} & \cdots & \lambda a_{m,n} \end{pmatrix}$$

## Produit matriciel ordinaire

**A** matrice  $m$  lignes et  $n$  colonnes et **B** matrice  $n$  lignes et  $p$  colonnes.

$$\mathbf{A} \times \mathbf{B} = \begin{pmatrix} ab_{1,1} & \cdots & ab_{1,c} & \cdots & ab_{1,p} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ ab_{l,1} & \cdots & ab_{l,c} & \cdots & ab_{l,p} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ ab_{n,1} & \cdots & ab_{n,c} & \cdots & ab_{n,p} \end{pmatrix}$$

$$\text{avec } ab_{l,c} = \sum_{i=1}^n a_{l,i} b_{i,c}$$



## Valeurs propres d'une matrice carrée

Soit  $\mathbf{A}$  une matrice carrée  $n \times n$ .

$\lambda \neq 0$  est une valeur propre de  $\mathbf{A} \Leftrightarrow \exists \mathbf{X} \in \mathbb{R}^n$ , t.q.  $\left\{ \right.$

On dit alors que  $\mathbf{X}$  est un vecteur propre de  $\mathbf{A}$  associé à la valeur propre  $\lambda$ .

Ces vecteurs propres sont définis à la multiplication par une constante près : si  $\mathbf{X}$  est un vecteur propre,  $k\mathbf{X}$  en est un aussi  $\forall k \in \mathbb{R}$ .

Exemples sous 

```
A <- matrix(data=c(1,2,2,1), byrow=FALSE, ncol=2)
```

```
A
```

```
      [,1] [,2]
[1,]    1    2
[2,]    2    1
```

```
eigen(A)
```


```
eigen() decomposition
```

```
$values
```


```
[1] 3 -1
```

```
$vectors
```

```
      [,1]      [,2]
[1,] 0.7071068 -0.7071068
[2,] 0.7071068  0.7071068
```

- ▶ La matrice **A** a deux valeurs propres
- ▶ Des vecteurs propres associés sont
- ▶ Par défaut,  donne des vecteurs propres *normés*.

Exemples sous 

Sous , le produit matriciel se code `%*%`.

```

valp <- eigen(A)[["values"]]
vecp <- eigen(A)[["vectors"]]
valp[1]
[1] 3
vecp[,1]
[1] 0.7071068 0.7071068
A %*% vecp[,1]
      [,1]
[1,] 2.12132
[2,] 2.12132
valp[1] * vecp[,1]
[1] 2.12132 2.12132

valp[2]
[1] -1
vecp[,2]
[1] -0.7071068 0.7071068
A %*% vecp[,2]
      [,1]
[1,] 0.7071068
[2,] -0.7071068
valp[2] * vecp[,2]
[1] 0.7071068 -0.7071068

```

## Propriétés des matrices carrées

- ▶ Une matrice carrée  $n \times n$  admet au plus  $n$  valeurs propres réelles distinctes.
- ▶ Un changement de repère dans la *base des vecteurs propres* permet d'écrire  $\mathbf{A}$  sous forme diagonale.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} A_{1,1} & \cdots & a_{1,c} & \cdots & a_{1,n} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ a_{l,1} & \cdots & a_{l,c} & \cdots & a_{l,n} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ a_{n,1} & \cdots & a_{n,c} & \cdots & a_{n,n} \end{pmatrix} \rightarrow \mathbf{D} = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \lambda_j & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & \lambda_n \end{pmatrix}$$

# Table des matières

Rappels d'algèbre linéaire

**Retour sur la suite de Fibonacci**

Des modèles matriciels en dynamique des populations

Des modèles probabilistes : les chaînes de Markov

# La suite de Fibonacci

## Écriture matricielle

On note  $\begin{pmatrix} a_n \\ j_n \end{pmatrix}$  les effectifs de la population à la génération  $n$ .

À la génération  $n + 1$ , il y a

- ▶  $a_n + j_n$  lapins adultes.
- ▶  $a_n$  nouveaux jeunes lapins.

On a donc :

$$\begin{pmatrix} a_{n+1} \\ j_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \quad \\ \quad \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} a_n \\ j_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \quad \\ \quad \end{pmatrix}$$

Avec 

```
(X0 <- matrix(data=c(0,1), ncol=1))
```

```
[1,] [,1]
[2,] 0
      1
```

```
(F <- matrix(data=c(1,1,1,0), nrow=2, byrow=FALSE))
```

```
[1,] [,1] [,2]
[2,] 1 1 0
```

```
powmat <- function(mat,n) {
  m <- dim(mat)[1]
  if (n == 0) {
    return(diag(x=1, nrow=m, ncol=m))
  } else {
    return(mat %*% powmat(mat, n-1) )
  }
}
```

```
F %*% X0
```

```
[1,] [,1]
[2,] 1
      0
```

```
powmat(F,2) %*% X0
```

```
[1,] [,1]
[2,] 1
      1
```

```
powmat(F,3) %*% X0
```

```
[1,] [,1]
[2,] 2
      1
```

```
powmat(F,6) %*% X0
```

```
[1,] [,1]
[2,] 8
      5
```

## Valeurs propres et vecteurs propres

```
eigen(F)
```

```
eigen() decomposition
$values
[1]  1.618034 -0.618034

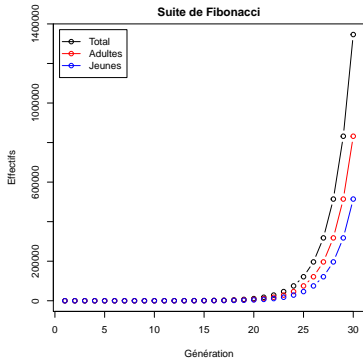
$vectors
      [,1]      [,2]
[1,] -0.8506508  0.5257311
[2,] -0.5257311 -0.8506508

(1+sqrt(5))/2
[1] 1.618034
```

- ▶ La première valeur propre est  $\frac{1 + \sqrt{5}}{2}$
- ▶ Un vecteur propre associé (on arrondit) est  $\begin{pmatrix} 0.851 \\ 0.526 \end{pmatrix}$ .



# Évolution des effectifs



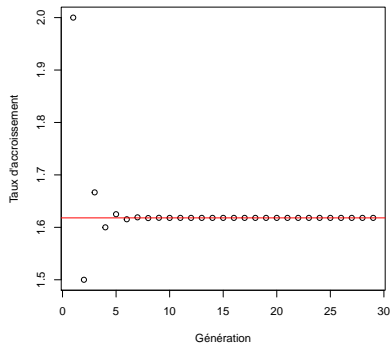
```

adults <- numeric(30)
youngs <- numeric(30)
for (i in 1:30) {
  eff <- powmat(F,i) %%% X0
  adults[i] <- eff[1,1]
  youngs[i] <- eff[2,1]
}
plot(1:30, adults+youngs, xlab="Génération",
     ylab="Effectifs", main="Suite de Fibonacci",
     type="b")
points(1:30, adults, col="red", type="b")
points(1:30, youngs, col="blue", type="b")
legend("topleft", legend=c("Total", "Adultes",
                           "Jeunes"), pch=1, lty=1,
      col=c("black", "red", "blue"),inset=0.02)

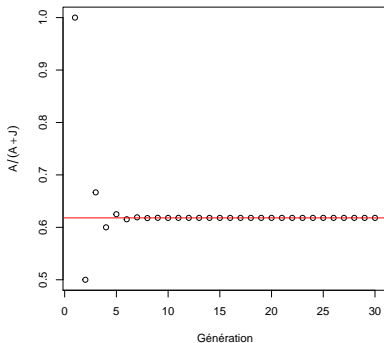
```

## Taux d'accroissement et structure de la population

Le taux d'accroissement converge vers



La proportion d'adultes converge vers



## Propriétés des modèles matriciels

Soit  $\mathbf{A}$  une matrice  $n \times n$  et une suite de type

$$\mathbf{X}_k = \mathbf{A}^k \mathbf{X}_0$$

- ▶ Le taux d'accroissement de  $\mathbf{X}_k$  converge vers la première valeur propre de  $\mathbf{A}$ .
- ▶ La direction de  $\mathbf{X}_k$  converge vers la direction du vecteur propre associé à la première valeur propre.

Sous réserve que la matrice soit diagonalisable au départ.

# Table des matières

Rappels d'algèbre linéaire

Retour sur la suite de Fibonacci

**Des modèles matriciels en dynamique des populations**

Des modèles probabilistes : les chaînes de Markov

## Les modèles matriciels de Leslie

Modèles de dynamique des populations :

- ▶ Populations structurées en classes d'âge (*cf* Fibonacci)
- ▶ Pour chaque classes
  - ▶ un taux de fécondité.
  - ▶ un taux de survie.

Les taux de survie / fécondité sont obtenus grâce à des tables de vie (données expérimentales).

## Un exemple : l'écureuil gris.



$\hat{\text{Age}}$	Survie $P_i$	Fécondité $m_i$	$f_i = P_0 m_i$
0	0.25		
1	0.46	1.28	0.32
2	0.77	2.28	0.57
3	0.65	2.28	0.57
4	0.67	2.28	0.57
5	0.64	2.28	0.57
6	0.88	2.28	0.57
7 et +		2.28	0.57

Modèle avec 7 classes d'âge.

On peut schématiser le cycle de vie des écureuils par le diagramme ci-dessous.

# Matrice de Leslie

La matrice de Leslie a la forme générale



## Matrice de Leslie

Éventuellement (possibilité de survie de la dernière classe d'âge)

## Application aux écureuils gris

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 0.32 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 \\ 0.46 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.77 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.65 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.67 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.64 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.88 & 0 \end{pmatrix}$$

Avec 

```
Mec <- matrix( data=c( 0.32, 0.57, 0.57, 0.57, 0.57, 0.57, 0.57, 0.46, 0, 0,
0, 0, 0, 0, 0, 0.77, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0.65, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0.67, 0,
0, 0, 0, 0.64, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0.88, 0), nrow=7, byrow=TRUE)
```

```
Mec
```

```
      [,1] [,2] [,3] [,4] [,5] [,6] [,7]
[1,] 0.32 0.57 0.57 0.57 0.57 0.57 0.57
[2,] 0.46 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00
[3,] 0.00 0.77 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00
[4,] 0.00 0.00 0.65 0.00 0.00 0.00 0.00
[5,] 0.00 0.00 0.00 0.67 0.00 0.00 0.00
[6,] 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.64 0.00
[7,] 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.88 0.00
```

Avec `eigen(Mec)``eigen() decomposition``$values`

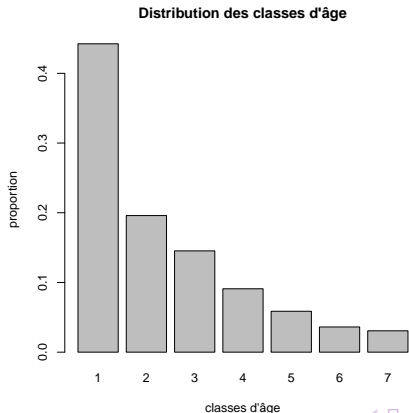
```
[1] 1.04+0.00i 0.34+0.51i 0.34-0.51i -0.16+0.58i -0.16-0.58i -0.54+0.25i
[7] -0.54-0.25i
```

`$vectors`

```
      [,1]      [,2]      [,3]      [,4]      [,5]      [,6]
[1,] 0.853+0i 0.31-0.13i 0.31+0.13i 0.02-0.32i 0.02+0.32i -0.27-0.14i
[2,] 0.378+0i 0.05-0.25i 0.05+0.25i -0.24+0.05i -0.24-0.05i 0.14+0.19i
[3,] 0.280+0i -0.23-0.22i -0.23+0.22i 0.14+0.27i 0.14-0.27i -0.06-0.30i
[4,] 0.175+0i -0.33+0.07i -0.33-0.07i 0.24-0.23i 0.24+0.23i -0.08+0.32i
[5,] 0.113+0i -0.14+0.34i -0.14-0.34i -0.32-0.19i -0.32+0.19i 0.24+0.29i
[6,] 0.070+0i 0.22+0.32i 0.22-0.32i -0.11+0.38i -0.11-0.38i -0.36+0.17i
[7,] 0.059+0i 0.56+0.00i 0.56+0.00i 0.58+0.00i 0.58+0.00i 0.59+0.00i
      [,7]
[1,] -0.27+0.14i
[2,] 0.14-0.19i
[3,] -0.06+0.30i
[4,] -0.08-0.32i
[5,] 0.24+0.29i
[6,] -0.36-0.17i
[7,] 0.59+0.00i
```

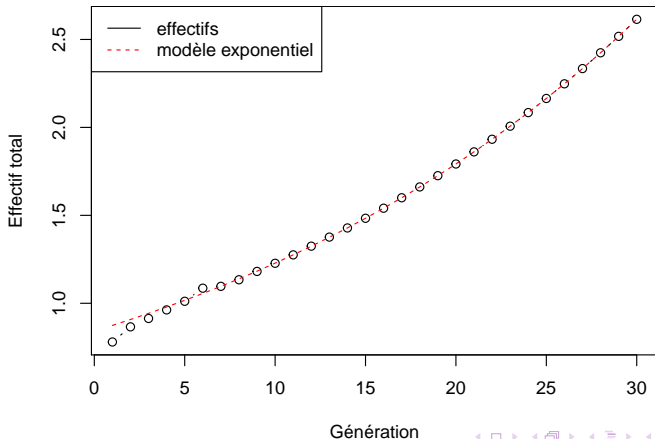
## Structuration en classes d'âges

La distribution stable en classes d'âges est indiquée par le premier vecteur propre.



## Taux d'accroissement

La dynamique de la population converge vers un taux de croissance donnée par la première valeur propre 1.04.



## Autres modèles matriciels

Exemple de la cardère sauvage (voir TD).

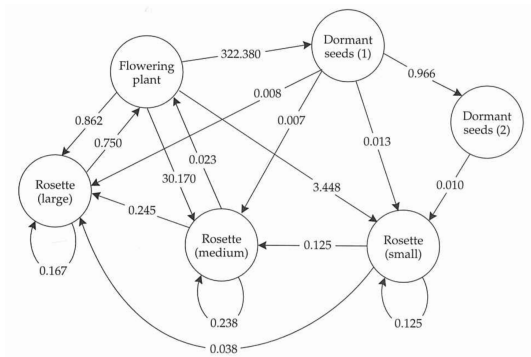


diagramme : Gotelli 1998 d'après Caswell 1989.

dessin : La Hulotte

# Table des matières

Rappels d'algèbre linéaire

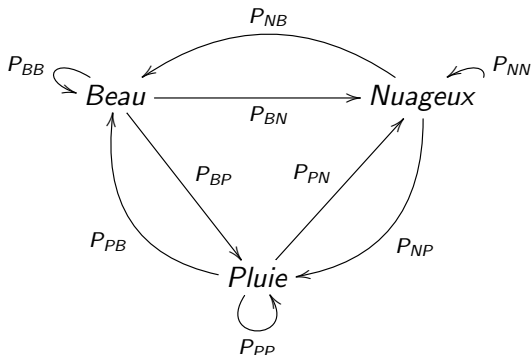
Retour sur la suite de Fibonacci

Des modèles matriciels en dynamique des populations

Des modèles probabilistes : les chaînes de Markov



## Exemple : un modèle simpliste de prédiction météo



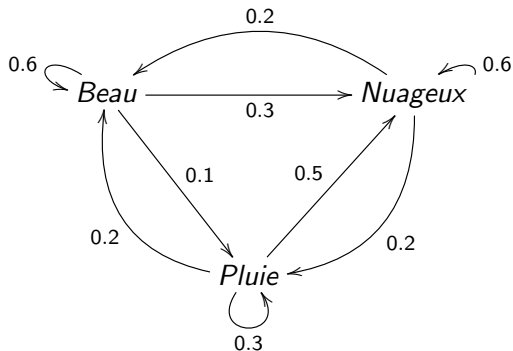
Par construction

## Matrice de transition

$$M = \begin{pmatrix} & & \\ & & \\ & & \end{pmatrix}$$

Exemple

$$M = \begin{pmatrix} & & \\ & & \\ & & \end{pmatrix}$$



## Prévisions pour les jours à venir

Le 13 mai 2009, le temps est pluvieux sur Lyon.

```
Met <- matrix(data=c(0.6, 0.2, 0.2, 0.3, 0.6, 0.5, 0.1, 0.2, 0.3), ncol=3,  
byrow=TRUE)  
colnames(Met) <- c("beau", "nuageux", "pluie")  
rownames(Met) <- c("beau", "nuageux", "pluie")  
temps0 <- matrix(data=c(0,0,1), ncol=1)  
rownames(temps0) <- c("beau", "nuageux", "pluie")
```

Prévision du 14  
mai

```
Met %*% temps0
```

```
[,1]  
beau    0.2  
nuageux 0.5  
pluie   0.3
```

Prévision du 15  
mai

```
m<-powmat(Met,2)  
m %*% temps0
```

```
[,1]  
beau    0.28  
nuageux 0.51  
pluie   0.21
```

Prévision du 16  
mai

```
m<-powmat(Met,3)  
m %*% temps0
```

```
[,1]  
beau    0.31  
nuageux 0.49  
pluie   0.19
```

Prévision du 17  
mai

```
m<-powmat(Met,4)  
m %*% temps0
```

```
[,1]  
beau    0.32  
nuageux 0.49  
pluie   0.19
```

## État stable du modèle

Le modèle est probabiliste

$$\Rightarrow \left\{ \begin{array}{l} \lambda_1 = 1 \\ \forall t \sum \mathbf{X}_t = p_{B,t} + p_{N,t} + p_{P,t} = 1 \\ \lim_{n \rightarrow \infty} \mathbf{Met}^n \mathbf{X}_0 = \begin{pmatrix} p_B \\ p_N \\ p_P \end{pmatrix} \end{array} \right.$$

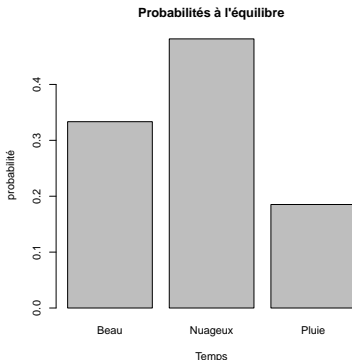
où  $\lambda_1$  est la première valeur propre de  $\mathbf{Met}$  et  $\begin{pmatrix} p_B \\ p_N \\ p_P \end{pmatrix}$  est un vecteur propre de  $\mathbf{Met}$  associé à la valeur propre 1 tel que  $p_B + p_N + p_P = 1$ .

## Exemple avec

```
eigen(Met)

eigen() decomposition
$values
[1] 1.0 0.4 0.1

$vectors
  [,1] [,2] [,3]
[1,] -0.54 -0.80 3.1e-16
[2,] -0.78 0.53 -7.1e-01
[3,] -0.30 0.27 7.1e-01
```



```
eigen(Met)[["vectors"]][,1]/sum(eigen(Met)[["vectors"]][,1])

[1] 0.33 0.48 0.19
```

## Généralités sur les chaînes de Markov

Chaînes de Markov :

- ▶ Modèles probabilistes.
- ▶ États discrets.
- ▶ Les probabilités de transition entre états au temps  $t$  ne dépend que de l'état au temps  $t$ .

Propriétés :

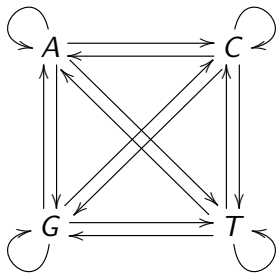
- ▶ On peut écrire une matrice de transition.
- ▶ Première valeur propre = 1.
- ▶ Probabilités à l'équilibre indiquées par le premier vecteur propre.

## Chaînes de Markov en biologie

Un exemple en évolution moléculaire.

Les processus de Markov sont utilisés dans de nombreux modèles biologiques.

Diagramme de mutations



- ▶ Les flèches représentent les taux de mutation.
- ▶ Conclusion : La composition en bases du génome est directement influencée par les taux de mutation, elle est indiquée par le premier vecteur propre de la matrice de transition du modèle.

## Ce qu'il faut retenir sur les modèles matriciels

- ▶ Équivalence diagramme  $\leftrightarrow$  matrice.
- ▶ Convergence du taux de croissance vers la première valeur propre de la matrice.
- ▶ Convergence de la distribution à l'équilibre vers le premier vecteur propre de la matrice.