Biologie et Modélisation

Modèles matriciels

M. Bailly-Bechet, très largement inspiré de S. Mousset

Université Claude Bernard Lyon I – France

Document disponible à :
`http://pbil.univ-lyon1.fr/members/mbailly`

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

$\mathbf{A}$ 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

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

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

$$= \begin{pmatrix} a_{1,1}x_1 + \ldots + a_{1,c}x_c + \ldots + a_{1,n}x_n \\ \vdots \\ a_{i,1}x_1 + \ldots + a_{i,c}x_c + \ldots + a_{i,n}x_n \\ \vdots \\ a_{m,1}x_1 + \ldots + a_{m,c}x_c + \ldots + a_{m,n}x_n \end{pmatrix}$$

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 λ

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

Produit matriciel ordinaire

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

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

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

Valeurs propres d'une matrice carrée

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

$$\lambda \neq 0 \text{ est une valeur propre de } \mathbf{A} \Leftrightarrow \exists \mathbf{X} \in \mathbb{R}^n, \text{ t.q. } \begin{cases} \mathbf{X} \neq \mathbf{0} \\ \mathbf{A} \times \mathbf{X} = \lambda \mathbf{X} \end{cases}$$

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

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

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

 eigen(A)

$values
[1]  3 -1

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

- La matrice **A** a deux valeurs propres 3 et -1.
- Des vecteurs propres associés sont $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ et $\begin{pmatrix} -1 \\ 1 \end{pmatrix}$.
- Par défaut, R donne des vecteurs propres *normés*.

Exemples sous R

Sous R, 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 **A** sous forme diagonale.

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

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 :

$$\begin{pmatrix} a_{n+1} \\ j_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} a_n \\ j_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_n + j_n \\ a_n \end{pmatrix}$$

Avec R

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

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

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

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

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

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

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

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

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

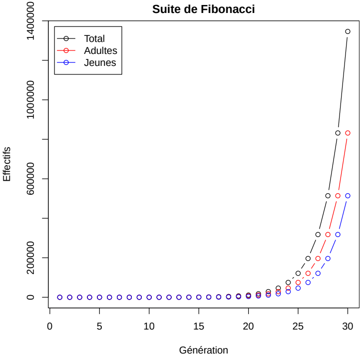
```
     [,1]
[1,]    8
[2,]    5
```

Valeurs propres et vecteurs propres

```
eigen(F)

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

Évolution des effectifs

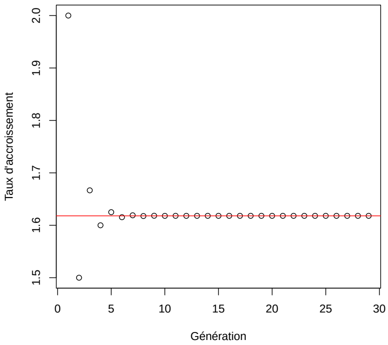


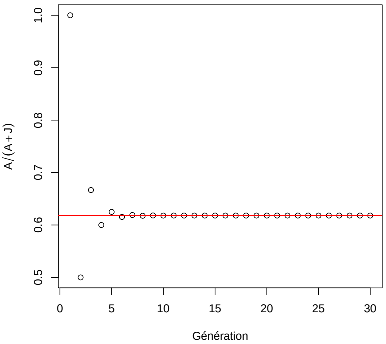

```
adults <- numeric(30)
youngs <- numeric(30)
for (i in 1:30) {
  eff <- powmat(F,i) %*% X0
  adults[i] <- eff[1,1]
  youngs[i] <- eff[2,1]
}
plot(1:30, adults+youngs, xlab="Génération",
ylab="Effectifs", main="Suite de Fibonacci",
type="b")
points(1:30, adults, col="red", type="b")
points(1:30, youngs, 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 $\dfrac{1+\sqrt{5}}{2}$.

La proportion d'adultes converge vers $\dfrac{0.851}{0.851+0.526} = 0.62.$





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 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.

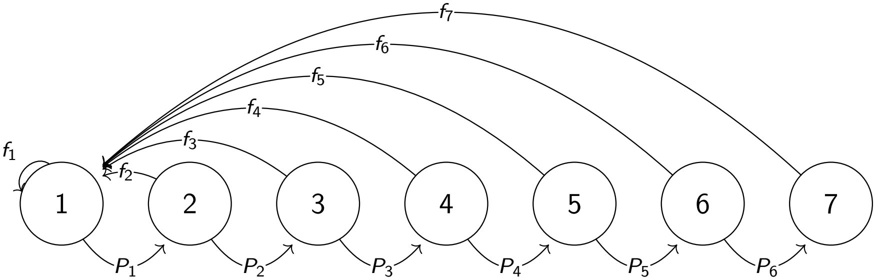
Les taux de survie / fécondité sont obtenus grâce à des tables de vie (données expérimentales).

Un exemple : l'écureuil gris.

Âge	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

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} f_1 & \cdots & \cdots & f_i & \cdots & \cdots & f_n \\ P_1 & 0 & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & P_2 & \ddots & & & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & & & \vdots \\ \vdots & & \ddots & P_i & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & \cdots & \cdots & 0 & P_{n-1} & 0 \end{pmatrix}$$

Matrice de Leslie

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

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} f_1 & \cdots & \cdots & f_i & \cdots & \cdots & f_n \\ P_1 & 0 & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & P_2 & \ddots & & & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & & & \vdots \\ \vdots & & \ddots & P_i & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & \ddots & 0 & 0 \\ 0 & \cdots & \cdots & \cdots & 0 & P_{n-1} & P_n \end{pmatrix}$$

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 R

```
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, 0.65, 0, 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
```

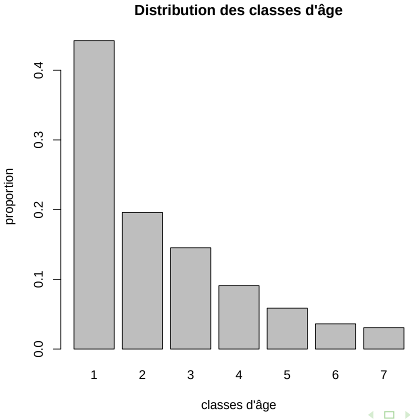
```
     [,1] [,2] [,3] [,4] [,5] [,6] [,7]
[1,] 0.32 0.57 0.57 0.57 0.57 0.57 0.57
[2,] 0.46 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00
[3,] 0.00 0.77 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00
[4,] 0.00 0.00 0.65 0.00 0.00 0.00 0.00
[5,] 0.00 0.00 0.00 0.67 0.00 0.00 0.00
[6,] 0.00 0.00 0.00 0.00 0.64 0.00 0.00
[7,] 0.00 0.00 0.00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

Avec R

```
 eigen(Mec)

$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
```

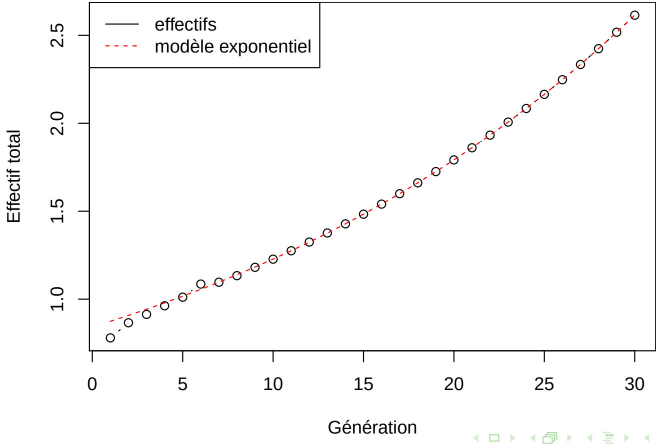
Structuration en classes d'âges

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 (voire TD).

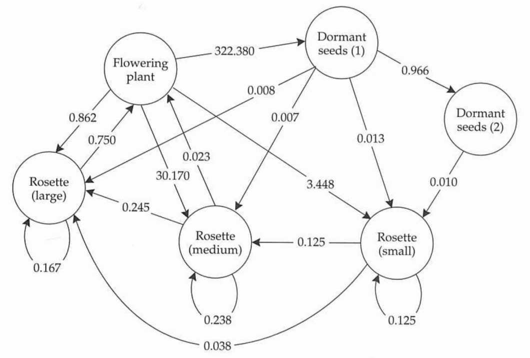


diagramme : Gotelli 1998 d'après Caswell 1989.
dessin : La Hulotte

Table des matières

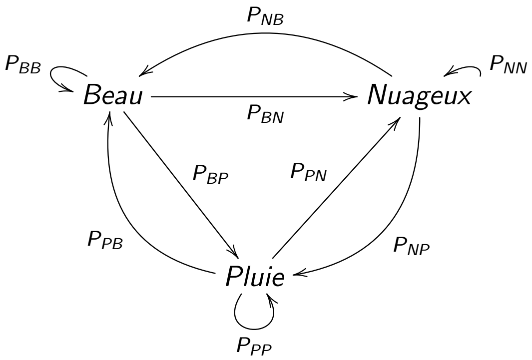
Rappels d'algèbre linéaire

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

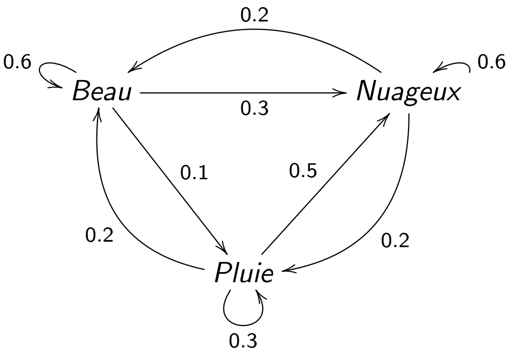
$$P_{BB} = 1 - P_{BN} - P_{BP}$$
$$P_{NN} = 1 - P_{NP} - P_{NB}$$
$$P_{PP} = 1 - P_{PB} - P_{PN}$$

Matrice de transition

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} P_{BB} & P_{NB} & P_{PB} \\ P_{BN} & P_{NN} & P_{PN} \\ P_{BP} & P_{NP} & P_{PP} \end{pmatrix}$$

Exemple

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 0.6 & 0.2 & 0.2 \\ 0.3 & 0.6 & 0.5 \\ 0.1 & 0.2 & 0.3 \end{pmatrix}$$



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

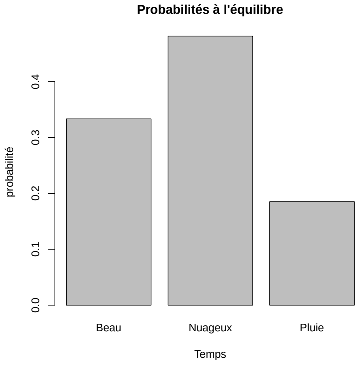
Le modèle est probabiliste

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

où λ_1 est la première valeur propre de **Met** et $\begin{pmatrix} p_B \\ p_N \\ p_P \end{pmatrix}$ est un vecteur propre de **Met** associé à la valeur propre 1 tel que $p_B + p_N + p_P = 1$.

Exemple avec R

```
eigen(Met)

$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 :

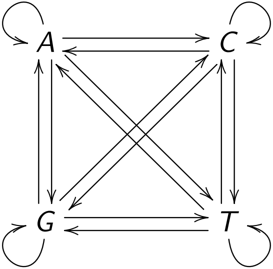
- On peut écrire une matrice de transition.
- Première valeur propre $= 1$.
- Probabilités à l'équilibre indiquées par le premier vecteur propre.

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 indiqué 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.