

# UH Maths: Algèbre linéaire

## Modèles matriciels

M. Bailly-Bechet, inspiré de S. Mousset

Université Nice Sophia Antipolis

EPU – GB3

# Table des matières

Matrices, définitions et opérations

Vecteurs propres, valeurs propres, diagonalisation

Applications biologiques

# Table des matières

Matrices, définitions et opérations

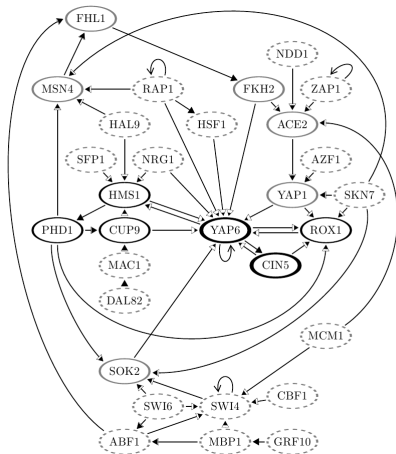
Vecteurs propres, valeurs propres, diagonalisation

Applications biologiques

# Intérêts

- ▶ Un outil puissant pour effectuer en parallèle des calculs répétitifs, quand on traite de gros jeux de données ;
- ▶ Un outil indispensable en modélisation, quand on traite des systèmes complexes

## Exemple de système complexe : un réseau génétique



- ▶ Sommet = gène
- ▶ Arête = le gène source agit comme facteur de transcription sur le gène cible
- ▶ Arêtes dirigées

Qui agit sur SOK2? Et sur qui agit-il?

## Autre exemple : cycle de vie de la cardère sauvage

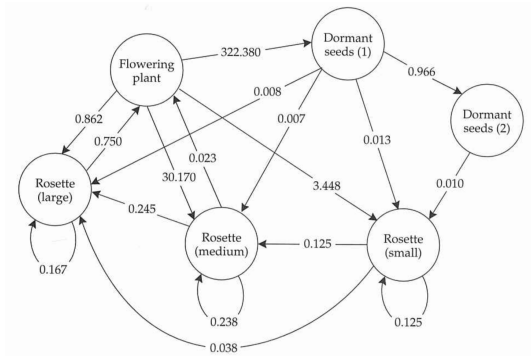


diagramme : Gotelli 1998 d'après Caswell 1989.  
dessin : La Hulotte

## 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).

## Somme de matrices

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

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

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



## Produit par un scalaire $\lambda$

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

# Transposition

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

## A vous!

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 3 & 4 & 5 \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & -2 \\ -3 & 4 & -5 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{A} + \mathbf{B} = \begin{pmatrix} & & \\ & & \\ & & \end{pmatrix} \quad 3\mathbf{A} = \begin{pmatrix} & & \\ & & \\ & & \end{pmatrix} \quad {}^t\mathbf{B} = \begin{pmatrix} & & \\ & & \\ & & \end{pmatrix}$$

## A vous!

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 3 & 4 & 5 \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & -2 \\ -3 & 4 & -5 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{A} + \mathbf{B} = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 0 \\ 0 & 8 & 0 \end{pmatrix} \quad 3\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 3 & 6 \\ 9 & 12 & 15 \end{pmatrix} \quad {}^t\mathbf{B} = \begin{pmatrix} 1 & -3 \\ 0 & 4 \\ -2 & -5 \end{pmatrix}$$

## Produit matriciel

Le nombre de colonnes de **A** est égal au nombre de lignes de **B**.  
La matrice résultante a le même nombre de lignes que **A** et le même nombre de colonnes que **B**.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a & b & c \\ d & e & f \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ \gamma & \delta \\ \epsilon & \theta \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{AB} = \begin{pmatrix} ? & ? \\ ? & ? \end{pmatrix}$$

## Produit matriciel

Le nombre de colonnes de **A** est égal au nombre de lignes de **B**.  
La matrice résultante a le même nombre de lignes que **A** et le même nombre de colonnes que **B**.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a & b & c \\ d & e & f \end{pmatrix} \qquad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ \gamma & \delta \\ \epsilon & \theta \end{pmatrix}$$
$$\mathbf{AB} = \begin{pmatrix} a\alpha + & ? \\ ? & ? \end{pmatrix}$$

## Produit matriciel

Le nombre de colonnes de **A** est égal au nombre de lignes de **B**.  
La matrice résultante a le même nombre de lignes que **A** et le même nombre de colonnes que **B**.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a & b & c \\ d & e & f \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ \gamma & \delta \\ \epsilon & \theta \end{pmatrix}$$
$$\mathbf{AB} = \begin{pmatrix} a\alpha + b\gamma & ? \\ ? & ? \end{pmatrix}$$

## Produit matriciel

Le nombre de colonnes de **A** est égal au nombre de lignes de **B**.  
La matrice résultante a le même nombre de lignes que **A** et le même nombre de colonnes que **B**.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a & b & c \\ d & e & f \end{pmatrix} \qquad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ \gamma & \delta \\ \epsilon & \theta \end{pmatrix}$$
$$\mathbf{AB} = \begin{pmatrix} a\alpha + b\gamma + c\epsilon & ? \\ ? & ? \end{pmatrix}$$



## Produit matriciel

Le nombre de colonnes de **A** est égal au nombre de lignes de **B**.  
La matrice résultante a le même nombre de lignes que **A** et le même nombre de colonnes que **B**.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a & b & c \\ d & e & f \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ \gamma & \delta \\ \epsilon & \theta \end{pmatrix}$$
$$\mathbf{AB} = \begin{pmatrix} a\alpha + b\gamma + c\epsilon & ? \\ ? & ? \end{pmatrix}$$

## Produit matriciel

Le nombre de colonnes de **A** est égal au nombre de lignes de **B**.  
La matrice résultante a le même nombre de lignes que **A** et le même nombre de colonnes que **B**.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a & b & c \\ d & e & f \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ \gamma & \delta \\ \epsilon & \theta \end{pmatrix}$$
$$\mathbf{AB} = \begin{pmatrix} a\alpha + b\gamma + c\epsilon & a\beta + b\delta + c\theta \\ ? & ? \end{pmatrix}$$

## Produit matriciel

Le nombre de colonnes de **A** est égal au nombre de lignes de **B**.  
La matrice résultante a le même nombre de lignes que **A** et le même nombre de colonnes que **B**.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a & b & c \\ d & e & f \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ \gamma & \delta \\ \epsilon & \theta \end{pmatrix}$$
$$\mathbf{AB} = \begin{pmatrix} a\alpha + b\gamma + c\epsilon & a\beta + b\delta + c\theta \\ d\alpha + e\gamma + f\epsilon & ? \end{pmatrix}$$

## Produit matriciel

Le nombre de colonnes de **A** est égal au nombre de lignes de **B**.  
La matrice résultante a le même nombre de lignes que **A** et le même nombre de colonnes que **B**.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a & b & c \\ d & e & f \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ \gamma & \delta \\ \epsilon & \theta \end{pmatrix}$$
$$\mathbf{AB} = \begin{pmatrix} a\alpha + b\gamma + c\epsilon & a\beta + b\delta + c\theta \\ d\alpha + e\gamma + f\epsilon & d\beta + e\delta + f\theta \end{pmatrix}$$

## Produit matriciel – formule générale

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

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

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

# A vous !

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 3 & 4 & 5 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ -3 & 4 \\ 2 & -1 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{AB} = \begin{pmatrix} & \\ & \end{pmatrix}$$

# A vous !

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 3 & 4 & 5 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ -3 & 4 \\ 2 & -1 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{AB} = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 1 & 11 \end{pmatrix}$$

## Conséquence : non commutativité

- ▶ Dans le cas général : une matrice à  $m$  lignes et  $n$  colonnes peut être multipliée par une matrice à  $n$  lignes et  $k$  colonnes, mais l'opération ne fonctionne pas dans l'autre sens, sauf si  $k = m$ .
- ▶ Même si  $k = m$ ,  $\mathbf{AB} \neq \mathbf{BA}$  : essayez avec les matrices de l'exemple précédent !
- ▶ Et même si  $m = n = k$  : calculez  $\mathbf{AB}$  et  $\mathbf{BA}$  avec

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 4 \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} 1 & -1 \\ -2 & 1 \end{pmatrix}$$



## Conséquence : non commutativité

$$\begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 3 & 4 & 5 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ -3 & 4 \\ 2 & -1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 1 & 11 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ -3 & 4 \\ 2 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 3 & 4 & 5 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} ? & ? & ? \\ ? & ? & ? \\ ? & ? & ? \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & -1 \\ -2 & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -3 & 1 \\ -5 & 1 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} 1 & -1 \\ -2 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -2 & -2 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$$

# Matrice $\leftrightarrow$ Application linéaire

$$\mathbf{A} : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^m$$
$$\mathbf{X} = \begin{pmatrix} x_1 \\ \vdots \\ x_i \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix} \mapsto \mathbf{Y} = \begin{pmatrix} y_1 \\ \vdots \\ y_i \\ \vdots \\ y_m \end{pmatrix}$$
$$\mathbf{Y} = \mathbf{AX}$$

## Matrice $\leftrightarrow$ Application linéaire

$$\begin{pmatrix} y_1 \\ \vdots \\ y_i \\ \vdots \\ y_m \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{1,1} & \cdots & a_{1,c} & \cdots & a_{1,n} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ a_{i,1} & \cdots & a_{i,c} & \cdots & a_{i,n} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ a_{m,1} & \cdots & a_{m,c} & \cdots & a_{m,n} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ \vdots \\ x_i \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix}$$
$$= \begin{pmatrix} a_{1,1}x_1 + \dots + a_{1,c}x_c + \dots + a_{1,n}x_n \\ \vdots \\ a_{i,1}x_1 + \dots + a_{i,c}x_c + \dots + a_{i,n}x_n \\ \vdots \\ a_{m,1}x_1 + \dots + a_{m,c}x_c + \dots + a_{m,n}x_n \end{pmatrix}$$

## Exemple et interprétation géométrique

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 3 & 4 & 5 \end{pmatrix} \quad \mathbf{x} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad \mathbf{u} = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix} \quad \mathbf{v} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{Ax} = \begin{pmatrix} \phantom{0} \\ \phantom{0} \\ \phantom{0} \end{pmatrix} \quad \mathbf{Au} = \begin{pmatrix} \phantom{0} \\ \phantom{0} \\ \phantom{0} \end{pmatrix} \quad \mathbf{Av} = \begin{pmatrix} \phantom{0} \\ \phantom{0} \\ \phantom{0} \end{pmatrix}$$

## Exemple et interprétation géométrique

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 3 & 4 & 5 \end{pmatrix} \quad \mathbf{x} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad \mathbf{u} = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix} \quad \mathbf{v} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{Ax} = \begin{pmatrix} 0 \\ 3 \end{pmatrix} \quad \mathbf{Au} = \begin{pmatrix} 1 \\ 4 \end{pmatrix} \quad \mathbf{Av} = \begin{pmatrix} 2 \\ 5 \end{pmatrix}$$

## Interprétation du produit de deux matrices

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 3 & 4 & 5 \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ -3 & 4 \\ 2 & -1 \end{pmatrix} \quad \mathbf{C} = \mathbf{AB} \quad \mathbf{x} = \begin{pmatrix} 1 \\ 2 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{BX} = \begin{pmatrix} \phantom{0} \\ \phantom{0} \\ \phantom{0} \end{pmatrix} \quad \mathbf{A}(\mathbf{BX}) = \begin{pmatrix} \phantom{0} \\ \phantom{0} \end{pmatrix} \quad \mathbf{CX} = \begin{pmatrix} \phantom{0} \\ \phantom{0} \end{pmatrix}$$

## Interprétation du produit de deux matrices

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 3 & 4 & 5 \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ -3 & 4 \\ 2 & -1 \end{pmatrix} \quad \mathbf{C} = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 1 & 11 \end{pmatrix} \quad \mathbf{x} = \begin{pmatrix} 1 \\ 2 \end{pmatrix}$$
$$\mathbf{Bx} = \begin{pmatrix} 1 \\ 5 \\ 0 \end{pmatrix} \quad \mathbf{A(Bx)} = \begin{pmatrix} 5 \\ 23 \end{pmatrix} \quad \mathbf{Cx} = \begin{pmatrix} 5 \\ 23 \end{pmatrix}$$

Le produit de deux matrices est l'application consistant en la composition des deux applications correspondantes.

## Matrices carrées

- ▶ Une matrice carrée est une matrice qui a le même nombre de lignes et de colonnes
- ▶ Elle correspond donc à une application linéaire qui renvoie un vecteur dans le même espace que son espace de départ (si la matrice ne contient que des réels)
- ▶ C'est très utile en modélisation, quand une matrice représente la dynamique d'un système étudié (temporelle ou spatiale), où on mesure les mêmes variables à différents moments ou endroits.



## Matrices carrées particulières

Matrice triangulaire (supérieure)    Matrice symétrique

$$\mathbf{T} = \begin{pmatrix} a_{1,1} & \cdots & a_{1,k} & \cdots & a_{1,n} \\ 0 & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & a_{k,k} & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & a_{n,n} \end{pmatrix} \quad \mathbf{S} = \begin{pmatrix} a_{1,1} & a_{1,k} & \cdots & \cdots & a_{1,n} \\ a_{1,k} & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & a_{k,k} & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & a_{n-1,n} \\ a_{1,n} & \cdots & \cdots & a_{n-1,n} & a_{n,n} \end{pmatrix}$$

## Matrices carrées particulières

Matrice diagonale

$$\mathbf{D} = \begin{pmatrix} a_{1,1} & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & a_{k,k} & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & a_{n,n} \end{pmatrix}$$

Matrice identité

$$\mathbf{I} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & 1 & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

## Propriétés

Une matrice diagonale ne “mélange” pas les composantes du vecteur d’entrée :

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 2 & 0 \\ 0 & 0 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x \\ 2y \\ 3z \end{pmatrix}$$

La matrice identité renvoie exactement le vecteur pris en entrée :

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix}$$

## Propriétés

Une matrice diagonale ne “mélange” pas les composantes du vecteur d’entrée :

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 2 & 0 \\ 0 & 0 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x \\ 2y \\ 3z \end{pmatrix}$$

La matrice identité renvoie exactement le vecteur pris en entrée :

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix}$$

## Inverse d'une matrice

L'inverse d'une matrice  $\mathbf{A}$  est la matrice  $\mathbf{A}^{-1}$  telle que :

$$\mathbf{A}^{-1}\mathbf{A} = \mathbf{I}$$

Cette matrice est forcément de même dimension que  $\mathbf{A}$ . Elle représente la transformation inverse de l'application linéaire représentée par  $\mathbf{A}$ , au sens où

$$\mathbf{A}^{-1}(\mathbf{A}\mathbf{X}) = (\mathbf{A}^{-1}\mathbf{A})\mathbf{X} = \mathbf{I}\mathbf{X} = \mathbf{X}$$

Calculez l'inverse de la matrice  $\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 4 \end{pmatrix}$

## Inverse d'une matrice

$$\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$$

$$a + 3b = 1$$

$$-2b = -2$$

$$2a + 4b = 0$$

$$-2d = 1$$

$$c + 3d = 0$$

$$a = -2$$

$$\mathbf{A}^{-1} = \begin{pmatrix} -2 & 1 \\ \frac{3}{2} & -\frac{1}{2} \end{pmatrix}$$

$$2c + 4d = 1$$

$$c = \frac{3}{2}$$

Propriété intéressante : vous pouvez vérifier que  $\mathbf{A}\mathbf{A}^{-1} = \mathbf{I}$ , ce qui a géométriquement du sens :  $\mathbf{A}$  est l'inverse de  $\mathbf{A}^{-1}$

# Déterminant

Le déterminant d'une matrice carrée permet de savoir si la matrice admet un inverse. En dimension 2, le déterminant se calcule ainsi :

$$\det \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} = ad - bc$$

En dimension supérieure, il existe d'autres formules et règles générales pour calculer ce déterminant (règle de Sarrus en dimension 3, méthode des cofacteurs...).

**Une matrice admet un inverse si son déterminant est non nul.**

## Exemple de déterminant nul

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 6 \end{pmatrix} \quad \det(\mathbf{A}) = 1 \times 6 - 3 \times 2 = 0$$

Géométriquement, qu'est-ce que cela veut dire ? On peut le comprendre en regardant la transformation des vecteurs

$$\begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}, \text{ et } \begin{pmatrix} 2 \\ 0 \end{pmatrix}.$$



## Exemple de déterminant nul

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 6 \end{pmatrix} \quad \det(\mathbf{A}) = 1 \times 6 - 3 \times 2 = 0$$

$$\mathbf{A} \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ 3 \end{pmatrix} \quad \mathbf{A} \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 \\ 6 \end{pmatrix} \quad \mathbf{A} \begin{pmatrix} 2 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 \\ 6 \end{pmatrix}$$

On ne peut pas inverser  $\mathbf{A}$ , car le vecteur  $\begin{pmatrix} 2 \\ 6 \end{pmatrix}$  est l'image de deux vecteurs différents par  $\mathbf{A}$ .

## Interprétation géométrique du déterminant nul

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 6 \end{pmatrix} \quad \det(\mathbf{A}) = 1 \times 6 - 3 \times 2 = 0$$

En regardant de plus près, on voit que la deuxième ligne de  $\mathbf{A}$  vaut 3 fois la première, donc que les vecteurs images par  $\mathbf{A}$  seront des vecteurs dont la deuxième composante vaut 3 fois la première, *i.e.* seront situés sur une droite dans le plan. L'image du plan par  $\mathbf{A}$  est donc une droite, d'où le fait que plusieurs vecteurs antécédents aient la même image et donc que l'on ne puisse pas inverser  $\mathbf{A}$ .

## Interprétation géométrique du déterminant nul en dimension $n$

En dimension supérieure  $n$ , on a le même raisonnement : un déterminant nul indique que l'image de l'espace de départ ( $\mathbb{R}^n$ ) est un espace de dimension inférieure, donc que plusieurs vecteurs de l'espace de départ ont la même image et que l'application n'est pas inversible.

## Inversion de matrice en dimension 2

On a la formule générale :

$$\mathbf{A}^{-1} = \frac{1}{\det A} \text{cof}({}^t\mathbf{A})$$

avec  $\text{cof}({}^t\mathbf{A})$  la matrice adjointe ou co-matrice de  $\mathbf{A}$ . En dimension 2, avec  $\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ , on a :

$$\text{cof}({}^t\mathbf{A}) = \begin{pmatrix} d & -b \\ -c & a \end{pmatrix}$$

## Inversion de matrice et résolution de système linéaire

On peut écrire un système linéaire d'équations à  $n$  inconnues sous forme matricielle :

$$\mathbf{AX} = \mathbf{Y},$$

avec  $\mathbf{A}$  une matrice  $n \times n$  et  $\mathbf{X}$  et  $\mathbf{Y}$  deux vecteurs à  $n$  composantes,  $\mathbf{X}$  étant l'inconnue et  $\mathbf{Y}$  un vecteur connu. L'inversion de matrice permet de résoudre le système de la manière suivante :

$$\mathbf{A}^{-1}\mathbf{AX} = \mathbf{A}^{-1}\mathbf{Y} \rightarrow \mathbf{X} = \mathbf{A}^{-1}\mathbf{Y}$$

# A vous !

Résoudre

$$\mathbf{Y} = \mathbf{A}\mathbf{X}$$

avec

$$\mathbf{Y} = \begin{pmatrix} 2 \\ 1 \end{pmatrix} \quad \mathbf{A} = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 4 \end{pmatrix}$$

## A vous !

Résoudre

$$\mathbf{Y} = \mathbf{A}\mathbf{X}$$

avec

$$\mathbf{Y} = \begin{pmatrix} 2 \\ 1 \end{pmatrix} \quad \mathbf{A} = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 4 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{A}^{-1} = \frac{1}{\det A} \text{cof}({}^t\mathbf{A}) = \frac{1}{-2} \begin{pmatrix} 4 & -2 \\ -3 & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -2 & 1 \\ \frac{3}{2} & -\frac{1}{2} \end{pmatrix}$$

$$\begin{aligned} \mathbf{X} &= \mathbf{A}^{-1}\mathbf{Y} \\ &= \begin{pmatrix} -2 & 1 \\ \frac{3}{2} & -\frac{1}{2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 2 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -3 \\ \frac{5}{2} \end{pmatrix} \end{aligned}$$

# Table des matières

Matrices, définitions et opérations

**Vecteurs propres, valeurs propres, diagonalisation**

Applications biologiques



## Valeurs propres d'une matrice carrée

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

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

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  $\forall k \in \mathbb{R}$  : les vecteurs propres représentent les directions de l'espace selon lesquelles l'application représentée par la matrice ne fait que multiplier la taille des vecteurs par la valeur propre correspondante, sans changer leur orientation.

## Calcul des valeurs propres

Si  $\mathbf{X}$  est un vecteur propre, alors :

$$(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) \mathbf{X} = 0$$

Toutes les images des vecteurs proportionnels  $\mathbf{X}$  par l'application  $(\mathbf{A} - \lambda)$  valent donc 0, donc  $\mathbf{A} - \lambda$  n'est pas inversible et

$$\det(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) = 0$$

Sur une matrice  $2 \times 2$  :

$$\det \begin{pmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{pmatrix} = 0 \Rightarrow \begin{aligned} (a - \lambda)(d - \lambda) - bc &= 0 \\ \lambda^2 - (a + d)\lambda + ad - bc &= 0 \end{aligned}$$

On doit donc résoudre une équation du second degré en  $\lambda$ .

## Calcul des vecteurs propres

On a trouvé une valeur propre  $\lambda$ . On va pouvoir calculer l'équation que doit respecter le vecteur propre correspondant  $\mathbf{X}$  en reprenant la définition :

$$(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) \mathbf{X} = 0$$

L'application donnera toujours une équation (ou un système d'équations pour les matrices de taille supérieure ou égale à 3), jamais un unique vecteur. C'est à partir de l'équation obtenue qu'on choisit un vecteur propre, typiquement en fixant une des composantes à une valeur simple comme 1.

## À vous

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} -1 & 2 \\ -3 & 4 \end{pmatrix}$$

## À vous

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} -1 & 2 \\ -3 & 4 \end{pmatrix}$$

$$\det \begin{pmatrix} -1 - \lambda & 2 \\ -3 & 4 - \lambda \end{pmatrix} = 0$$

$$(-1 - \lambda)(4 - \lambda) + 6 = 0$$

$$\lambda^2 - 3\lambda + 2 = 0$$

$$\Delta = 3^2 - 4 \times 1 \times 2 = 1 \quad \lambda = \frac{3 \pm \sqrt{1}}{2} \quad \begin{cases} \lambda_1 = 1 \\ \lambda_2 = 2 \end{cases}$$

## À vous

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} -1 & 2 \\ -3 & 4 \end{pmatrix}$$

$$(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) \mathbf{X} = 0$$

$$\lambda = 1$$

$$\begin{pmatrix} -2 & 2 \\ -3 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} = 0$$

$$-2x_1 + 2x_2 = 0$$

$$x_1 = x_2$$

$$\text{Vecteur propre : } \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$$

$$\lambda = 2$$

$$\begin{pmatrix} -3 & 2 \\ -3 & 2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} = 0$$

$$-3x_1 + 2x_2 = 0$$

$$x_1 = \frac{2}{3}x_2$$

$$\text{Vecteur propre : } \begin{pmatrix} 2 \\ 3 \end{pmatrix}$$

## Changement de base

Prenons le vecteur  $\mathbf{X} = \begin{pmatrix} 10 \\ 13 \end{pmatrix}$ . Ses coordonnées sont une façon raccourcie d'écrire que ce vecteur vaut  $10 \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} + 13 \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}$ , où  $\begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}$  et  $\begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}$  sont les *vecteurs de base* de l'espace à deux dimensions. On pourrait vouloir écrire ce même vecteur en le décomposant sur une **autre base**. Il aurait alors d'**autres coordonnées** dans cette nouvelle base.

Un exemple simple : si on choisit comme base  $\begin{pmatrix} 2 \\ 0 \end{pmatrix}$  et  $\begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}$ , alors on voit que les nouvelles coordonnées de  $\mathbf{X}$  sont  $\begin{pmatrix} 5 \\ 13 \end{pmatrix}$ .

## Écriture des coordonnées dans la base des vecteurs propres

Calculez les nouvelles coordonnées du vecteur  $\mathbf{x} = \begin{pmatrix} 10 \\ 13 \end{pmatrix}$  si on prend comme base les deux vecteurs propres de la matrice précédente,  $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$  et  $\begin{pmatrix} 2 \\ 3 \end{pmatrix}$ .



## Écriture des coordonnées dans la base des vecteurs propres

Calculez les **nouvelles coordonnées** du vecteur  $\mathbf{x} = \begin{pmatrix} 10 \\ 13 \end{pmatrix}$  si on prend comme base les deux vecteurs propres de la matrice précédente,  $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$  et  $\begin{pmatrix} 2 \\ 3 \end{pmatrix}$ .

$$\begin{pmatrix} 10 \\ 13 \end{pmatrix} = y_1 \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix} + y_2 \begin{pmatrix} 2 \\ 3 \end{pmatrix}$$

$$\begin{cases} y_1 + 2y_2 = 10 \\ y_1 + 3y_2 = 13 \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} y_1 = 4 \\ y_1 = 3 \end{cases}$$

$$\mathbf{x} = 4 \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix} + 3 \begin{pmatrix} 2 \\ 3 \end{pmatrix}$$

## Intérêt de l'écriture dans la base des vecteurs propres

La matrice  $\mathbf{A}$  est écrite  $\begin{pmatrix} -1 & 2 \\ -3 & 4 \end{pmatrix}$  dans la base  $\left( \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} \right)$ .

Mais dans la base des vecteurs propres, son écriture est beaucoup plus simple :

$$\mathbf{A}_{vp} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}$$

En effet, dans la base des vecteurs propres, par définition, chaque composante ne voit que sa taille changer quand on applique la transformation représentée par ces matrices, par une valeur qui est la valeur propre.

## Diagonalisation

- ▶ 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.

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

## A vous

Vérifiez que la transformation de  $\mathbf{X} = \begin{pmatrix} 10 \\ 13 \end{pmatrix}$  donne bien le même résultat,

- ▶ si vous appliquez  $\mathbf{A}$  dans le référentiel de départ
- ▶ si vous appliquez  $\mathbf{A}_{vp}$  dans le référentiel des vecteurs propres.

## Much Ado About Nothing ?

Pourquoi se placer dans la base des vecteurs propres, avec les calculs que cela implique ?

Imaginons que l'on veuille appliquer  $\mathbf{A}$  non pas une fois, mais  $n$  fois. On peut calculer l'application équivalente avec le produit  $\mathbf{A} \times \mathbf{A} \times \dots \times \mathbf{A} = \mathbf{A}^n$ , mais ce calcul va être long.

Si on se place dans la base des vecteurs propres, le même calcul donne  $\mathbf{A}_{vp} \times \mathbf{A}_{vp} \times \dots \times \mathbf{A}_{vp} = \mathbf{A}_{vp}^n = \begin{pmatrix} \lambda_1^n & 0 \\ 0 & \lambda_2^n \end{pmatrix}$ , car  $\mathbf{A}_{vp}$  est une matrice diagonale !

# Table des matières

Matrices, définitions et opérations

Vecteurs propres, valeurs propres, diagonalisation

**Applications biologiques**

## Un modèle historique : la suite de Fibonacci (*Liber albaci*, 1228)

Fibonacci modélise l'évolution de l'effectif d'une population de lapins avec les hypothèses suivantes :

- ▶ Un couple de lapin adultes produit chaque mois un couple de jeunes lapins.
- ▶ Un couple de jeunes lapins est adulte après deux mois.
- ▶ Les lapins ne meurent jamais – en latin ca fait *cuniculi nunquam morientur*

## Un modèle historique : la suite de Fibonacci (*Liber albaci*, 1228)

Chaque mois, l'effectif des lapins comprend :

- ▶ Les couples de lapins qui étaient présents le mois précédent.
- ▶ Les nouveaux-nés qui descendent des couples de lapins adultes. Les lapins adultes sont tous-ceux qui étaient présents deux mois auparavant.

La suite de Fibonacci, qui calcule la population totale de lapins à la génération  $n$ , s'écrit donc :

$$u_n = u_{n-1} + u_{n-2}$$



# 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 :

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

## À vous

Calculez les valeurs propres et vecteurs propres de cette matrice.

## À vous

Calculez les valeurs propres et vecteurs propres de cette matrice.

$$\lambda^2 - \lambda - 1 = 0 \rightarrow \lambda = \frac{1 \pm \sqrt{5}}{2}$$

On ne regarde que la valeur propre positive (l'autre n'a pas de sens biologique !)

$$\begin{pmatrix} 1 - \frac{1+\sqrt{5}}{2} & 1 \\ 1 & \frac{1+\sqrt{5}}{2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_n \\ j_n \end{pmatrix} = 0 \rightarrow a_n - \frac{1 + \sqrt{5}}{2} j_n = 0$$

$\begin{pmatrix} \frac{1+\sqrt{5}}{2} \\ 1 \end{pmatrix}$  est un vecteur propre correspondant à la valeur propre  $\frac{1+\sqrt{5}}{2}$ .

## Interprétation biologique

En écrivant cette matrice dans la base des vecteurs propres, et en réécrivant le vecteur de population de départ dans cette base, on obtient une équation du type :

$$\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{1+\sqrt{5}}{2} & 0 \\ 0 & \frac{1-\sqrt{5}}{2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix}$$

Si on applique  $t$  fois cette transformation, pour déduire la population au temps  $t$  à partir de celle au temps 0, on a :

$$\begin{pmatrix} x_t \\ y_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^t & 0 \\ 0 & \left(\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right)^t \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^t x_0 \\ \left(\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right)^t y_0 \end{pmatrix}$$

## Convergence aux temps longs

Au bout d'un grand nombre d'applications de la matrice, c-à-d. d'un temps long, la population :

- ▶ sera alignée avec le vecteur propre correspondant à la valeur propre dominante, *i.e* la plus grande valeur propre ;
- ▶ sera multipliée à chaque pas de temps par  $\frac{1+\sqrt{5}}{2}$  ;
- ▶ sera donc structurée, en terme des variables de départ, selon les coefficients du premier vecteur propre ; ici on aura

$$\frac{1}{1+\frac{1+\sqrt{5}}{2}} = 0.38 \text{ jeunes pour } \frac{\frac{1+\sqrt{5}}{2}}{1+\frac{1+\sqrt{5}}{2}} = 0.62 \text{ jeunes.}$$

## 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.

## Population structurée en âges

Les modèles matriciels permettent d'étudier des populations structurées, par exemple en âge (mais pas que).

Prenons par exemple des rongeurs ayant un cycle de reproduction de 3 ans, et considérons les femelles. Les femelles de un an sont nommées *juvéniles*, celles de deux ans *préadultes*, celles de 3 ans *adultes*. On suppose que chaque femelle *préadulte* donne en moyenne naissance à 6 femelles, et chaque *adulte* à 10 femelles. Cependant, seul un rongeur sur deux survit à la première année et 40% à la deuxième.

Mettez en équation l'énoncé précédent, sous forme de système puis sous forme matricielle, pour calculer la population au temps  $t + 1$  à partir de la population au temps  $t$ .

## Fécondité, survie et matrice de Leslie

On obtient le système suivant :

$$\begin{cases} j_{t+1} &= 6p_t + 10a_t \\ p_{t+1} &= 0.5j_t \\ a_{t+1} &= 0.4p_t \end{cases}$$

qu'on peut écrire sous forme matricielle :

$$\mathbf{N}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 & 6 & 10 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix} \mathbf{N}_t$$

avec  $\mathbf{N}_t = \begin{pmatrix} j_t \\ p_t \\ a_t \end{pmatrix}$



## Vecteurs propres et valeurs propres

On peut calculer, pour la matrice précédente, deux valeurs propres  $\lambda_1 = -1$  et  $\lambda_2 = 2$ ; pour la valeur propre *dominante*  $\lambda_2 = 2$ , un

vecteur propre est  $\begin{pmatrix} 100 \\ 25 \\ 5 \end{pmatrix}$ .

On en déduit donc que, dans cet exemple, après quelques fluctuations initiales, la population de rongeurs croîtra finalement d'un facteur 2 par an (puisque une application de la matrice correspond à un an) et que la population sera structurée avec :

- ▶  $\frac{100}{130} = 76.9\%$  de juvéniles,
- ▶  $\frac{25}{130} = 19.2\%$  de préadultes,
- ▶  $\frac{5}{130} = 3.9\%$  d'adultes.

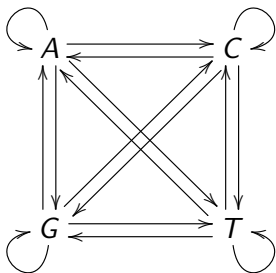
## Modèles probabilistes de Markov

Si on veut étudier non plus le nombre d'individus dans différentes catégories, mais la probabilité pour un unique individu d'être dans différentes états, avec des transitions elles-mêmes probabilistes, on se trouve en présence d'un modèle de Markov, ou chaîne de Markov :

- ▶ Modèles probabilistes.
- ▶ États discrets.
- ▶ Les probabilités de transition entre états au temps  $t$  ne dépend que de l'état au temps  $t$ .
- ▶ À un modèle à  $n$  états correspond une matrice de transition à  $n \times n$  dimensions, contenant des probabilités de transition, dont la somme des colonnes vaut 1.

## Évolution moléculaire

Les processus de Markov sont utilisés dans de nombreux modèles biologiques. Prenons ici l'exemple d'un génome et supposons que l'on peut écrire ce diagramme de mutations :



Les flèches représentent les taux de mutation, *i.e* la probabilité de passer d'une base à l'autre.

## Interprétation biologique des valeurs propres et vecteurs propres de la chaîne de Markov

- ▶ La première valeur propre vaut toujours  $= 1$  ; pour prendre un parallèle avec la dynamique de population, parce que la somme des probabilités des états ne peut ni croître ni décroître et doit rester égale à 1.
- ▶ Les probabilités à l'équilibre sont indiquées par le premier vecteur propre, comme pour la dynamique de population.
- ▶ Dans le cas du problème d'évolution moléculaire, il est facile de mesurer la composition en nucléotides d'un génome, mais très difficile d'estimer les taux de mutation lors d'expériences ; le modèle permet de relier les deux et donc d'inférer les taux à partir de la composition observée.