Workshop 4-3

超発展編
様々な応用(マルコフ行列・分集団モデル・生命表反応解析(LTRE)など)

マルコフ行列

高田　壮則(北海道大学)

第１１章　（有限）マルコフ行列理論の応用

特殊な行列：確率行列（マルコフ行列）

例 1 $\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$　　例 3 $\begin{pmatrix} 1 & c \\ 0 & 1-c \end{pmatrix}$　　例 4 $\begin{pmatrix} 1-c_2 & c_1 \\ c_2 & 1-c_1 \end{pmatrix}$

列和	1	1	1	1	1	1

マルコフ行列の定義：非負かつ列和（あるいは行和）が全て１

i 行 j 列の要素の意味：　状態 j から状態 i への推移確率

列和の意味：　状態 j からすべての状態への推移確率　＝　1

具体例：植生変化、土地利用、群集行列モデル

マルコフ行列の性質

（１）固有値１をもつ
（２）その固有値は最大固有値である（倍率＝１）
（３）それに属する左固有ベクトルは

$$\boldsymbol{v} = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$$

増えも減りもしない
（繁殖があれば事情は変わる。
生き物の特徴）

例３、例４がこれにあたる（個体群行列にはそういう場合がなかった）

例３　札幌市とそれ以外の道内の人口（札幌への移住のみ、移住率一定 c） $\begin{pmatrix} 1 & c \\ 0 & 1-c \end{pmatrix}$

例４　札幌市とそれ以外の道内の人口（札幌への移住とそれ以外への移住、移住率一定 c_1， c_2） $\begin{pmatrix} 1-c_2 & c_1 \\ c_2 & 1-c_1 \end{pmatrix}$

生存の条件付き推移確率(1)

推移確率　$P_i,\ G_i$　　i 列の和は生育段階　i　の生存率になる

$$
\mathbf{U} = \begin{pmatrix} G_1 & 0 & 0 & 0 \\ P_1 & G_2 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & G_3 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & G_4 \end{pmatrix}
$$

列和（生存率）　$G_1+P_1 \quad G_2+P_2 \quad G_3+P_3 \quad G_4$

列和で割ると

$$
\mathbf{U'} = \begin{pmatrix} \frac{G_1}{G_1+P_1} & 0 & 0 & 0 \\ \frac{P_1}{G_1+P_1} & \frac{G_2}{G_2+P_2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{P_2}{G_2+P_2} & \frac{G_3}{G_3+P_3} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{P_3}{G_3+P_3} & \frac{G_4}{G_4} \end{pmatrix}
$$

列和　$1 \quad 1 \quad 1 \quad 1$

このことは、「必ず次の生育段階に行けるわけじゃない」ことを意味している。

＊ 成長や滞留の確率だけが取り出されているので、生存の効果を除いた行列になっている。列和がすべて1であることが特徴。このような行列はマルコフ行列。

生存の条件付き推移確率(2)

具体的には？

$$\mathbf{U} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 \end{pmatrix} \xrightarrow{\text{列和で割ると}} \mathbf{U}' = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0.2/0.9 & 0 \\ 0 & 0.7/0.9 & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0.2222 & 0 \\ 0 & 0.7777 & 1 \end{pmatrix}$$

列和（生存率）　0.5　0.9　0.2

1　1　1

＊ 成長や滞留の確率だけが取り出されているので、生存の効果を除いた行列になっている。列和がすべて1であることが特徴。このような行列はマルコフ行列。

生存の条件付き推移確率(3)

齢構成モデルだとどうなる？

$$\mathbf{U} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & G_4 \end{pmatrix}$$

列和
（生存率）

$$\begin{pmatrix} P_1 & P_2 & P_3 & G_4 \end{pmatrix}$$

列和で
割ると

$$\mathbf{U}' = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 1 \end{pmatrix}$$

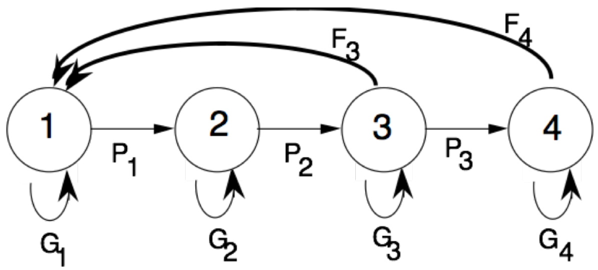
$$1 \quad 1 \quad 1 \quad 1$$

このことは、「人は皆生きていれば、必ず（確率１で）歳をとる」ことを意味している。

もう一つのマルコフ行列
（天国も考えた推移行列）

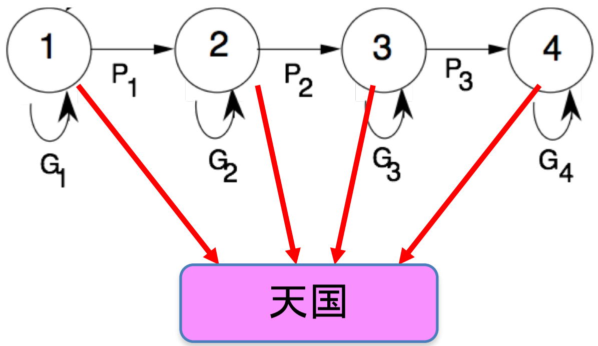
繁殖

元の個体群行列



$$\begin{pmatrix} G_1 & 0 & F_3 & F_4 \\ P_1 & G_2 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & G_3 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & G_4 \end{pmatrix}$$

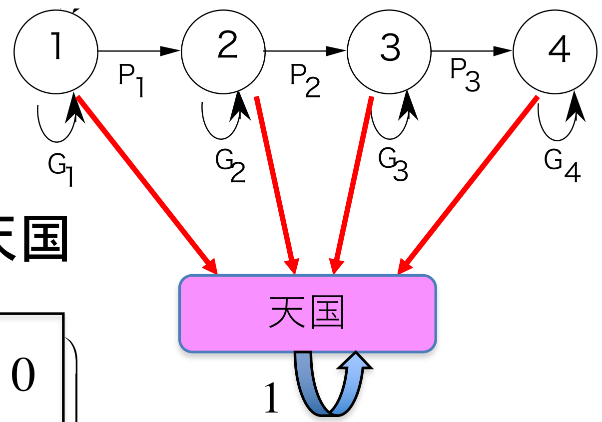
繁殖抜き
天国付加



$$\begin{pmatrix} ? & ? & 0 & 0 \\ ? & ? & ? & ? \\ ? & ? & ? & ? \\ ? & ? & ? & ? \end{pmatrix}$$

どうなるのだろう？

もう一つのマルコフ行列
(天国も考えた推移行列)



$$\begin{array}{cc}
 & \begin{array}{ccccc} & & & & \text{天国} \end{array} \\
\mathbf{P} = \begin{array}{c} \\ \\ \\ \\ \text{天国} \end{array} & \begin{pmatrix} G_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ P_1 & G_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & G_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & G_4 & 0 \\ 1-P_1-G_1 & 1-P_2-G_2 & 1-P_3-G_3 & 1-G_4 & 1 \end{pmatrix}
\end{array}$$

列和 = 1

繁殖の項（赤字）がゼロになっていることに注意.
また、最大固有値は１、左固有ベクトルは(1,1,1,1..)

エンレイソウ
（天国も考えた推移行列）

エンレイソウマーク

元の個体群行列

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 5.13 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{P} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 & 0 \\ 0.549 & 0.336 & 0.12 & 0.019 & 1 \end{pmatrix}$$

列和 $= 1$

繁殖の項（１行目）がゼロになっていることに注意.
また、最大固有値は１、左固有ベクトルは(1,1,1,1..)

天国を考えたマルコフ行列

天国を考えた推移行列は必ず次の形になる

$$\mathbf{P} = \left(\begin{array}{c|c} \mathbf{U} & \mathbf{0} \\ \hline \mathbf{M} & \underbrace{\mathbf{E}} \end{array}\right)$$

U = transient matrix　正方行列

M = mortality matrix　正方行列じゃない

E = identity matrix　１行１列（地獄も考えると２行２列）

吸収状態に吸い込まれる行列

吸収状態という
（複数あるかも）

二度と戻って
こないから

$$\mathbf{P} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 & 0 \\ 0 & 1-0.2-0.7 & 1-0.2 & 1 \end{pmatrix}$$

＊　何回も掛け算してみよう！

マルコフ行列のベキ乗の意味（一乗）

当初は 「j -> I の推移確率」と習った。

時刻０で段階１に１個体 $\mathbf{x}_0 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \Rightarrow \mathbf{x}_1 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 & 0 \\ 1-0.5 & 1-0.2-0.7 & 1-0.2 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0.5 \\ 0 \\ 0.5 \end{pmatrix}$

時刻０で段階２に１個体 $\mathbf{x}_0 = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \Rightarrow \mathbf{x}_1 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 & 0 \\ 1-0.5 & 1-0.2-0.7 & 1-0.2 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0.2 \\ 0.7 \\ 0.1 \end{pmatrix}$

時刻０で段階３に１個体 $\mathbf{x}_0 = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix} \Rightarrow \mathbf{x}_1 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 & 0 \\ 1-0.5 & 1-0.2-0.7 & 1-0.2 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0.2 \\ 0.8 \end{pmatrix}$

段階 j の一個体が一時刻後にどのように分身するか？
答：マルコフ行列の j 列目
つまり、それらをすべての j でまとめたものがマルコフ行列。

マルコフ行列のベキ乗の意味（二乗）

時刻０で段階１に１個体　$\mathbf{x}_0 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \Rightarrow \mathbf{x}_2 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 & 0 \\ 1-0.5 & 1-0.2-0.7 & 1-0.2 & 1 \end{pmatrix}^2 \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0.1 \\ 0.35 \\ 0.55 \end{pmatrix}$

時刻０で段階２に１個体　$\mathbf{x}_0 = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \Rightarrow \mathbf{x}_2 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 & 0 \\ 1-0.5 & 1-0.2-0.7 & 1-0.2 & 1 \end{pmatrix}^2 \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0.04 \\ 0.28 \\ 0.68 \end{pmatrix}$

段階 j の一個体が二時刻後にどのように分身するか？
それをすべての j でまとめたものがマルコフ行列の二乗。

$$\mathbf{P}^2 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.1 & 0.04 & 0 & 0 \\ 0.35 & 0.28 & 0.04 & 0 \\ 0.55 & 0.68 & 0.96 & 1 \end{pmatrix}$$

マルコフ行列のベキ乗の意味（t 乗）

$$\mathbf{P}^t = \begin{pmatrix} & \mathbf{U}^t & & 0 \\ & & & 0 \\ & & & \vdots \\ * & * & * & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \nu_{11,t} & \nu_{12,t} & \nu_{13,t} & 0 \\ \nu_{21,t} & \nu_{22,t} & & 0 \\ & & \ddots & \vdots \\ & & & 1 \end{pmatrix}$$

天国に行く確率

段階 j の一個体が t 時刻後に段階 i に到達する確率。
それをすべての j でまとめたものがマルコフ行列の t 乗。

$$\mathbf{P}^{\infty} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \end{pmatrix}$$

無限時間が過ぎると、当然すべての個体は天国へ
U^t は零行列に。

可約行列 (reducible matrix)
既約(irreducible)ではないもの

Again

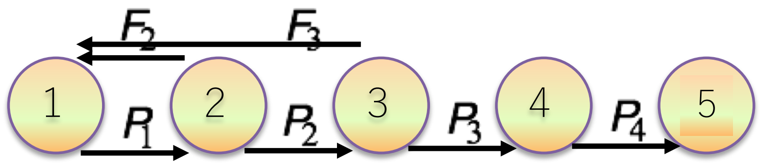
＊可約とは、生育段階の並び替えによって、行列が次の形にできること

$$\begin{pmatrix} \mathbf{A} & \mathbf{0} \\ \mathbf{C} & \mathbf{B} \end{pmatrix} \qquad \mathbf{0} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$$

Ａ、Ｂは正方行列
0はそうとは限らない

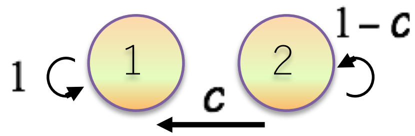
この二段階から
他に行けない

例１：成長後期に繁殖を行わない場合



$$ex.\ 1 \quad \left(\begin{array}{ccc|cc} 0 & F_2 & F_3 & 0 & 0 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & P_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_4 & 0 \end{array}\right)$$

例２：二つの生息地間での移出入が一方向的な場合



$$ex.\ 2 \quad \begin{pmatrix} 1 & c \\ 0 & 1-c \end{pmatrix}$$

既約(irreducible)の生物学的意味：
どの生育段階から出発しても有限回のタイム
ステップの間にすべての生育段階を通過できること。

マルコフ行列の既約性

$\mathbf{P}^t$ の(i, j)要素の意味： ある状態 j から状態 i へ t ステップ後に到達する確率

＊到達可能性：ある状態 j から状態 i への t ステップ後に到達する確率が正

もし、どんな t に対してもゼロなら到達不可能
もし、ある t に対して正なら到達可能

相互に到達可能な場合もあるし、一方通行もある。

すべての状態が相互に到達可能なら、それらは「既約」であるという。

天国ありの場合の推移行列（繁殖抜き）は既約ではない？？？

一時的な状態
間の推移

$$\mathbf{P}^{\infty} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \end{pmatrix}$$

吸収状態

エンレイソウの場合(1)
(天国も考えた推移行列)

$$\mathbf{P} = \left(\begin{array}{c|c} \mathbf{U} & \mathbf{0} \\ \hline \mathbf{M} & \mathbf{E} \end{array}\right)$$

吸収状態に吸い込まれる行列

U = transient matrix
M = mortality matrix
E = identity matrix

吸収状態という
(複数あるかも)

二度と戻ってこないから

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 5.13 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 \end{pmatrix}$$

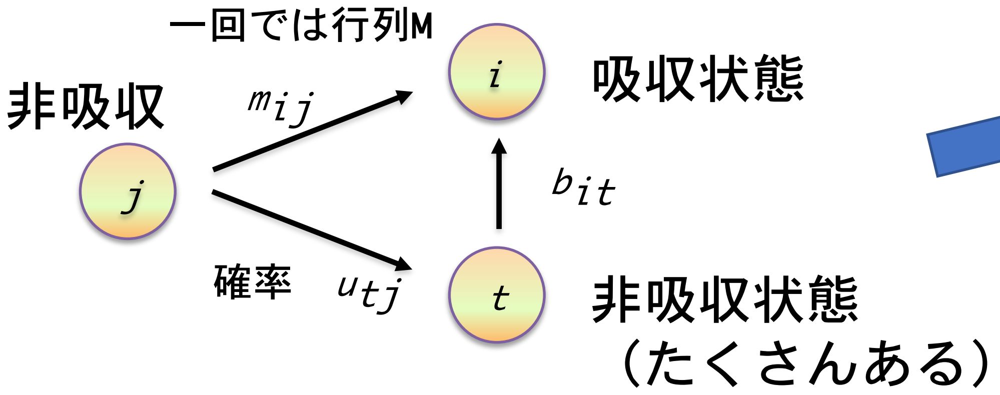
$$\mathbf{P} = \left(\begin{array}{cccc|c} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 & 0 \\ \hline 0.549 & 0.336 & 0.12 & 0.019 & 1 \end{array}\right)$$

U

M

吸収状態（天国）を除いた行列Uからわかること(1)

非吸収状態 j から吸収状態 i （死亡）に**何回かで**到達する確率を b_{ij} とする。一回で到達する場合と少なくとも一回は非吸収を通る場合がある。



$$b_{ij} = m_{ij} + \sum_t b_{it} u_{tj}$$

$$\mathbf{B} = \mathbf{M} + \mathbf{BU}$$

$$\mathbf{B} = \mathbf{M}(\mathbf{E} - \mathbf{U})^{-1}$$

注：正方行列じゃない

この行列 $(\mathbf{E} - \mathbf{U})^{-1}$ を、基本行列(fundamental matrix) N と呼ぶ。この意味はあとで。

エンレイソウの場合(２)
(天国も考えた推移行列)

U

$$\mathbf{P} = \left(\begin{array}{cccc|c} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 & 0 \\ \hline 0.549 & 0.336 & 0.12 & 0.019 & 1 \end{array}\right)$$

M

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 5.13 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{B} = \mathbf{M}(\mathbf{E} - \mathbf{U})^{-1}$$

$$= \begin{pmatrix} 0.549 & 0.336 & 0.12 & 0.019 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1-0 & 0 & 0 & 0 \\ -0.451 & 1-0.643 & 0 & 0 \\ 0 & -0.021 & 1-0.8 & 0 \\ 0 & 0 & -0.08 & 1-0.981 \end{pmatrix}^{-1}$$

$$= (1,\ 1,\ 1,\ 1)$$

非吸収状態 j から吸収状態（死亡）に何回かで到達する確率は
どの状態からも１（生き物の行列なら当然）

エンレイソウの場合(３)
ちょっと一工夫

繁殖段階も吸収状態にしてみよう！

$$\mathbf{P} = \left(\begin{array}{ccc|cc} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & 0.08 & 1 & 0 \\ 0.549 & 0.336 & 0.12 & 0 & 1 \end{array}\right)$$

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 5.13 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{B} = \mathbf{M}(\mathbf{E} - \mathbf{U})^{-1}$$

$$= \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0.08 \\ 0.549 & 0.336 & 0.12 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ -0.451 & 1-0.643 & 0 \\ 0 & -0.021 & 1-0.8 \end{pmatrix}^{-1}$$

$$= \begin{pmatrix} 0.011 & 0.024 & 0.4 \\ 0.989 & 0.976 & 0.6 \end{pmatrix}$$

実生から吸収状態（繁殖）に到達する確率は 0.011,
一枚葉から吸収状態（繁殖）に到達する確率は 0.024
三枚葉から吸収状態（繁殖）に到達する確率は 0.4

生存の条件付き推移確率(1)

Again

推移確率　P_i, G_i　　i 列の和は生育段階　i　の生存率になる

$$
\begin{array}{rc}
\mathbf{U} = & \begin{pmatrix} G_1 & 0 & 0 & 0 \\ P_1 & G_2 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & G_3 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & G_4 \end{pmatrix} \\
\text{列和（生存率）} & \begin{matrix} G_1+P_1 & G_2+P_2 & G_3+P_3 & G_4 \end{matrix}
\end{array}
$$

列和で割ると

$$
\begin{array}{rc}
\mathbf{U'} = & \begin{pmatrix} \frac{G_1}{G_1+P_1} & 0 & 0 & 0 \\ \frac{P_1}{G_1+P_1} & \frac{G_2}{G_2+P_2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{P_2}{G_2+P_2} & \frac{G_3}{G_3+P_3} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{P_3}{G_3+P_3} & \frac{G_4}{G_4} \end{pmatrix} \\
\text{列和} & \begin{matrix} 1 & 1 & 1 & 1 \end{matrix}
\end{array}
$$

このことは、「必ず次の生育段階に行けるわけじゃない」ことを意味している。

＊ 成長や滞留の確率だけが取り出されているので、生存の効果を除いた行列になっている。列和がすべて1であることが特徴。このような行列はマルコフ行列。

エンレイソウの場合(４)
生存の条件付きマルコフだと？

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 5.13 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 \end{pmatrix}$$

生存の
条件付き

$$\begin{array}{cccc} \left(\begin{matrix} \frac{G_1}{G_1+P_1} & 0 & 0 & 0 \\ \frac{P_1}{G_1+P_1} & \frac{G_2}{G_2+P_2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{P_2}{G_2+P_2} & \frac{G_3}{G_3+P_3} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{P_3}{G_3+P_3} & \frac{G_4}{G_4} \end{matrix}\right) \\ \begin{matrix} 1 & \quad 1 & \quad 1 & \quad 1 \end{matrix} \end{array}$$

U

$$\mathbf{P} = \left(\begin{array}{ccc|c} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0.968 & 0 & 0 \\ 0 & 0.032 & 0.909 & 0 \\ \hline 0 & 0 & 0.091 & 1 \end{array}\right)$$

M

$$\mathbf{B} = \mathbf{M}(\mathbf{E} - \mathbf{U})^{-1}$$

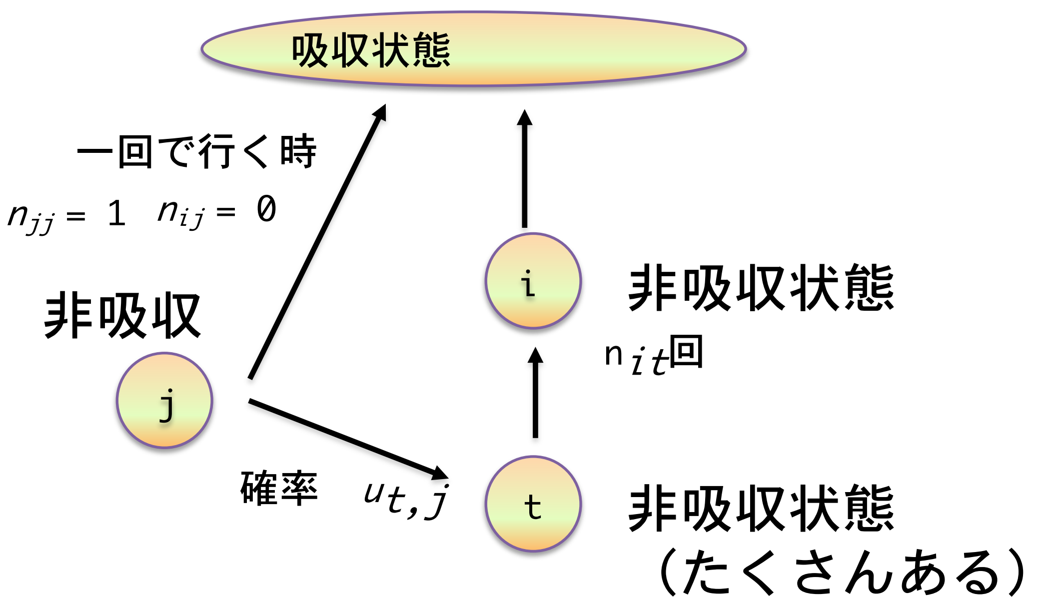
$$= (0 \quad 0 \quad 0.091)\begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ -1 & 1 - 0.968 & 0 \\ 0 & -0.032 & 1 - 0.909 \end{pmatrix}^{-1}$$

$$= (1 \quad 1 \quad 1)$$

どの状態からでも、生き残っていれば必ず開花には至りつく。

吸収状態（天国）を除いた行列Uからわかること(2)

非吸収状態 j から吸収状態（死亡）に到達するまでに
非吸収状態 i を訪問する平均回数を n_{ij} とする。



$$n_{ij}=\delta_{ij}+\sum_t n_{it}u_{tj}$$

δ_{ij}: クロネッカーのデルタ

$$\mathbf{N}=\mathbf{E}+\mathbf{NU}$$

$$\mathbf{N}=(\mathbf{E}-\mathbf{U})^{-1}$$

基本行列（前にあった！）

$$\mathrm{e} = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$$

エンレイソウの場合(５)（天国も考えた推移行列）

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 5.13 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 \end{pmatrix}$$

基本行列（平均訪問回数）

$$\mathbf{N} = (\mathbf{E} - \mathbf{U})^{-1}$$

$$= \begin{pmatrix} 1-0 & 0 & 0 & 0 \\ -0.451 & 1-0.643 & 0 & 0 \\ 0 & -0.021 & 1-0.8 & 0 \\ 0 & 0 & -0.08 & 1-0.981 \end{pmatrix}^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1.26 & 2.8 & 0 & 0 \\ 0.13 & 0.29 & 5 & 0 \\ 0.56 & 1.24 & 21.1 & 52.6 \end{pmatrix}$$

生涯で平均0.56 x 5.13 の
実生を産出することが分かる。

列和を求めると　$\mathbf{e}^T\mathbf{N} = (2.95, 4.33, 26.1, 52.6)$

死ぬまでの訪問回数だから、
列和は平均余命と同じ（注：一年の差）

比較

生育段階		平均余命（年）
実生	SD	2.0
幼植物一枚葉	1 L	3.3
幼植物三枚葉	3 L	25.1
開花	F	51.6

エンレイソウの場合(４)
生存の条件付きマルコフだと？

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 5.13 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 \end{pmatrix}$$

生存の
条件付き

$$\begin{array}{cccc} \left(\begin{array}{cccc} \frac{G_1}{G_1+P_1} & 0 & 0 & 0 \\ \frac{P_1}{G_1+P_1} & \frac{G_2}{G_2+P_2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{P_2}{G_2+P_2} & \frac{G_3}{G_3+P_3} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{P_3}{G_3+P_3} & \frac{G_4}{G_4} \end{array}\right) \\ \begin{array}{cccc} 1 & 1 & 1 & 1 \end{array} \end{array}$$

$$\mathbf{P} = \left(\begin{array}{ccc|c} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0.968 & 0 & 0 \\ 0 & 0.032 & 0.909 & 0 \\ \hline 0 & 0 & 0.091 & 1 \end{array}\right)$$

U

M

基本行列（平均訪問回数）

$$\mathbf{N} = (\mathbf{E} - \mathbf{U})^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 1-1 & 1-0.968 & 0 \\ 0 & -0.032 & 1-0.909 \end{pmatrix}^{-1}$$

$$= \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 31.6 & 31.6 & 0 \\ 11 & 11 & 11 \end{pmatrix}$$

繁殖するまでの訪問回数だから、
列和$\mathbf{e}^T\mathbf{N}$は「繁殖するまでの平均年数」
実生からは、1+31.6+11 ＝ 43.6年

まとめ

- 個体群行列を変形すると、天国行きの確率や生存の条件付き確率を利用したマルコフ行列を作成することができる。

- 「t時刻後にどのように分身するか？（到達確率）」をまとめた表がマルコフ行列の t 乗

- マルコフ行列の吸収状態（死亡や繁殖）をうまく利用すると、から「吸収状態に何回かで到達する確率」や「吸収状態に到達するまでの非吸収状態状態を訪問する平均回数」が求められる。

- 列和の公式 $\mathbf{e}^{T}\mathbf{N}$

講義のテーマ：個体群行列から導かれる情報の豊富さ

Thank you for your attention

二大テーマ　老化・一回繁殖

土地利用・繁殖価の一般化

$\dfrac{f}{1-S_{MM}}$ の生物学的意味

マルコフの基本行列（N)＝ $\begin{pmatrix} \dfrac{1}{1-S_{JJ}} & 0 \\ \dfrac{S_{MJ}}{(1-S_{MM})(1-S_{JJ})} & \dfrac{1}{1-S_{MM}} \end{pmatrix}$

一年目　成熟個体 → 産出種子数の期待値　f

$\downarrow S_{MM}$

二年目　成熟個体 → 産出種子数の期待値　$f\,S_{MM}$

$\downarrow S_{MM}$

三年目　成熟個体 → 産出種子数の期待値　$f\,S_{MM}^2$

$\downarrow S_{MM}$

生涯の産出種子数期待値　$f + f\,S_{MM} + f\,S_{MM}^2 + \cdots = \dfrac{f}{1-S_{MM}}$