

「特集 生態学における統計モデリング」について

久保 拓弥[†] (オーガナイザー)

この特集は「統計数理」の読者のみなさんに、生態学の統計モデリングなどにも興味をもってもらえれば—といった意図で編まれたものです。生態学は生物個体の行動や生物集団の構造・動態ならびに生物たちをとりまく環境との相互作用を明らかにする、生物学の一分野です。生物集団の動態と物質循環の組み合わせが生態系(ecosystem)であり、ヒトという生物集団とその活動もそのシステムの一部です。「人類による介入」が地球生態系に与える長期的な帰結は予測困難ですが、たとえば局所的な生態系を保護してみたり破壊してみた場合の短期的な挙動ならば—「それほどまとはずれではない」見とおしが得られないかな—ぐらいのことを頭の片すみにおきつつ、調査・実験・解析を試行錯誤してみるのが生態学研究である、と言えなくもありません。

近年の統計モデリング環境とそれをデータに対応づける手段の発展は、生態学の研究にも影響をおよぼしています。昨年出版されたアメリカ生態学会(ESA)の学会誌“Ecology”百周年記念号に掲載された、この分野を俯瞰する論文“Some directions in ecological theory”(Kendall 2015)では生態学の理論検証における統計モデリングの役割が強調されています。すなわち、かつては観察されたパターンと定性的な性質の関連づけに終始していた理論的な研究は、実測されたデータにもとづいて生態学的過程を説明する仮説を定量的に検証できるようになった—これは統計モデルを使って現象を理解するという方法論が、今後ますます重要になるという指摘にほかなりません。

この「生態学における統計モデリング」特集は、統計モデリングの重要性が高まりつつある時代の流れの中で、生態学の研究を進めている若手の執筆者たちによるデータ解析の解説記事を集成しました。以下に各論文について簡単に紹介します。

最初の二篇は、生物集団動態と物質循環という生態学の基盤となる過程を、状態空間モデルを利用して解析する研究です。深谷論文は動的サイト占有モデルの解説で、これはいろいろな種(species)からなる局所的な生物集団と、その局所集団ネットワークの時間変化を解明する研究です。このような研究においては、調査者の分類誤差(例：本当はA種なのに誤ってB種と記録)などさまざまな「誤測定」の効果を考慮した統計モデルづくりが重要であり、ネットワークの動態を左右するパラメーターの推定に影響があると指摘されています。調査したいことの動機・調査デザイン・モデリングをいかに対応づけるべきか議論されています。次の仁科論文では森林生態系のリターの分解過程の統計モデルの改善にとりくんでいます。リターとは森林の地表に堆積する枯葉など「植物の死骸」であり、地球生態系の炭素循環の重要なコンポーネントです。従来の研究ではリター分解速度一定の単純な過程モデルが使われてきたのですが、仁科論文では柔軟なモデル作りが可能となるベイズ統計モデルの特性をいかして、多数の調査地におけるリター分解の過程を統一的に説明する手法を説明しています。

次の二篇は水産資源解析に関するものです。生態学の特集で漁業の維持・発展についての研究が登場する理由は、岡村・市野川論文に書かれているとおり、魚という動物集団の時間変化をモデル化する過程は個体群動態(population dynamics)の研究であり、いわば「応用生態学」と

[†]北海道大学 地球環境科学研究院：〒060-0810 札幌市北区北10西5

しての側面ももつからです。ここではバイアスのある漁業データをうまく利用しながら、経済学的・社会的視点も考慮した予測による資源評価のさまざまな方法が説明されます。つづく市野川・岡村論文ではマサバの資源量と漁獲努力との関係を明らかにするべく、状態空間モデルを使って長期データを解析し、シミュレーションによって最適な漁業管理の方策を模索するわぐみを提案しています。

「食う-食われる関係の食物ピラミッド」として中等教育の教科書にも登場する概念を、現実に観察される生態系に適合するように一般化した食物網(food web)は「いかにも生態学」らしい概念であり、これをあつかう統計モデルについて検討するのが角谷・長田・瀧本論文です。ある食物網をモデル化する有向グラフを仮定したときに、生物種ごとに異なる安定同位体比をうまく説明できるような「食べられるものの貢献」の大きさを推定します。これによって水中生態系における食う-食われるネットワークの詳細が明らかになります。

機械学習の発展の成果は、生態学のデータ解析にも徐々に恩恵をもたらしつつあります。望月・村上論文では衛星リモートセンシングで得られた画像データにもとづいて、地表の植物の地図—植生図を作るための機械学習の利用法が紹介されます。生態学では、ドローンなどによって取得される高精度リモートセンシングデータの活用が重要になりつつあり—これまで「ビッグデータ」とはあまり縁のなかった—この分野においても大規模データの機械学習活用の発展を予感させる内容です。

最後の中川・久保論文は医療統計学・社会科学の分野で発展してきたメタ解析の手法を、生態学研究に活用するための総説です。どの学問分野においても、メタ解析の動機は多数の一次研究を統合することによる「効果」の把握です。ただし、生態学・進化生物学のメタ解析が独特であるのは、歴史性すなわち種分化時刻に依存する相関を考慮するところです。解析対象となる生物種たちは共通祖先から分岐したものであり、たがいに独立ではないので、その系統関係も考慮して統計モデルを作ります。

生態学の研究対象はまったく多彩なものであり、今回とりあげた内容はそのごく一部にすぎません。生物の個体・集団・生態系のさまざまな研究を深めるにあたって、統計モデリングや機械学習には大きなポテンシャルがあると期待されています。この特集で示されている生態学研究者の統計モデリングのさまざまな工夫、そこに何かおもしろさを発見していただければ、たいへんうれしく思います。

最後に、この特集「生態学における統計モデリング」の編集・査読には多くのかたに尽力していただきました。記して感謝します。

参 考 文 献

Kendall, B. E. (2015). Some directions in ecological theory, *Ecology*, **96**(12), 3117–3125.

動的サイト占有モデル

—状態の不確実性を考慮したサイト占有動態の統計的推測

深谷 肇[†]

(受付 2015 年 7 月 23 日; 改訂 2016 年 1 月 4 日; 採択 3 月 1 日)

要 旨

生態学研究で行われる種々のサイト占有状態の調査では分類誤差が発生することがあり、サイト占有状態の観測は不確実性を伴う。このような占有状態の不確実性を無視することは、一般的に、関心のあるサイト占有状態そのものとサイト占有動態を駆動する生態学的過程の推測にバイアスをもたらすことになるため、分類誤差はデータの収集とその解析の過程において適切に考慮されることが重要である。本稿では、分類誤差を考慮してサイト占有動態の統計的推測を行う動的サイト占有モデルと、それを一般化した枠組みである多状態動的サイト占有モデルについて、その動機や適合する調査デザイン、およびモデルの定式化についてその概要を示す。また様々な生態学的問題に適用できる多状態動的サイト占有モデルの 1 つの例として、固着性生物の観察で生じる特定の観測誤差を考慮した群集動態モデルを紹介し、固着性生物群集動態の推測において動的サイト占有モデルを用いることの利点を述べる。

キーワード：階層モデル、隠れマルコフモデル、生態学、不完全な発見、Pollock のロバストデザイン。

1. はじめに

生態学では、ある生息地における種の分布や繁殖状況を明らかにするために、複数の調査地(サイト)を設けてその占有状態(個体の在不在や繁殖の有無など)の調査が行われることがある。このような調査の対象となる生物は、哺乳類や鳥類、昆虫などの無脊椎動物から植物まで様々であり、占有状態の調査方法もまた、調査員による目視やカメラトラップなどの自動記録装置、糞や足あとなどの形跡の確認まで多様である。同じように、サイトの定義も研究ごとに異なり、数キロメートル四方の地理的区画から局所的な微小生息地まで、様々なものがある。

野外における観測はしばしば不完全であり、このようなサイト占有状態の観測データには観測誤差が含まれることが多い。例えば、占有されているサイトにおいてその種の個体が発見されない、繁殖が行われているサイトにおいて繁殖を示す証拠が見つからない、といった観測結果が得られることがある。こうした観測誤差はサイト占有状態を示す証拠の検出に関する誤り、あるいは占有状態の分類に関する誤りであるので、検出誤差や分類誤差と呼ばれる。このような観測誤差はサイトの生態学的状態に不確実性をもたらし、背後にある生態学的な規則や過程に関する推測の精度や偏りに影響する。そのためサイト占有調査における観測誤差は、もとより野外調査においてその頻度が最小化されることが望ましいものの、推測の過程においてもま

[†] 統計数理研究所：〒 190-8562 東京都立川市緑町 10-3

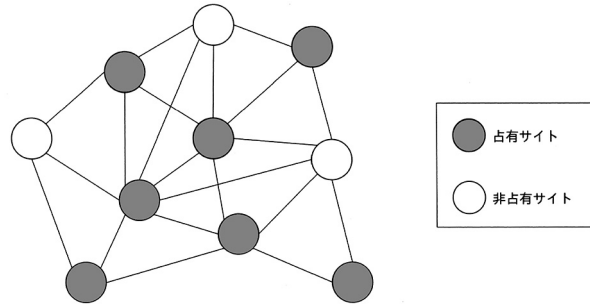


図 1. メタ個体群の概念図。メタ個体群は、個体の分散(移出入)によって連結した局所個体群(同種個体の局所集団)の集合である。局所個体群が成立する空間をサイトやパッチと呼ぶ。サイトの占有状態は局所的な「絶滅」と他のサイトからの「住み着き(個体の移入)」によって変化する。これらの過程により駆動されるメタ個体群全体のダイナミクスがメタ個体群動態である(Hanski, 1998)。この図では明示していないが、実際のメタ個体群では、個々のサイトの面積や空間配置などの要因がその動態に本質的な影響を及ぼす。

た適切に考慮される必要がある(このような観測誤差の生じる理由が、観測者の技量不足にあるとは限らない。根本にあるのは、調査時の気象やサイトの立地条件、調査努力量によっては完全な野外観測を達成することが難しいという事実である)。

生態学においては、このような分類誤差を考慮してサイト占有状態の推測を行うための統計モデルがサイト占有モデルと呼ばれており、2000年代以降様々なモデルの開発と体系化が進んできている(MacKenzie et al., 2006; Royle and Dorazio, 2008; Kéry and Schaub, 2012; Bailey et al., 2014; Kéry and Royle, 2016)。本稿では、サイト占有モデルの中でも特に、占有状態の観測時系列に適合した統計モデルである動的サイト占有モデルとその拡張について概説する。これらのモデルは、いずれも隠れマルコフモデルと呼ばれる時系列モデルの特殊な例と見ることができ、様々な生態学的問題に適用可能な、有用な枠組みである。これ以降の本稿の構成は以下のとおりである。2節では、個体の発見・非発見データの時系列からサイトの占有状態(占有・非占有)とその動態を推測する動的サイト占有モデルについて説明する。3節では動的サイト占有モデルの拡張である多状態動的サイト占有モデルを扱い、サイト占有状態と観測のカテゴリの数が2より多い場合のモデリングについて説明する。4節では、多状態動的サイト占有モデルの1つの応用として観測誤差を考慮した固着性生物群集動態の推測に関して説明し、最後に5節でまとめを行う。

2. 動的サイト占有モデル

2.1 動機・調査デザイン・データ

動的サイト占有モデルは、野外におけるメタ個体群動態(Hanski, 1998; 図1)あるいは複数サイトにおける占有動態を推測するための統計モデルである。特定の種のメタ個体群動態を理解する上で重要な変数として、サイト占有率や局所住み着き確率、局所絶滅確率などが挙げられる。これを明らかにするためには、複数のサイト(生物学的に自然に定義される場合と、操作上の単位として任意に設定される場合がある; MacKenzie et al. 2006を参照されたい)において、対象種によるサイトの占有を継続的に調査する必要がある。ところで、すでに述べたように、野外では生息個体を全て確実に観察できるとは限らないのが野生生物の生態調査の難しいところである。サイト占有調査の文脈で言えば、実際にはサイトが占有されていても、特定の調査で

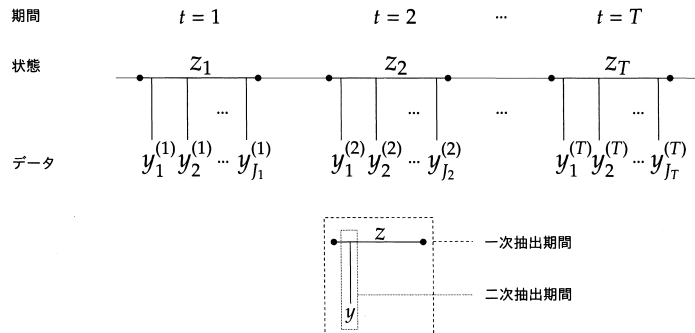


図 2. Pollock のロバストデザイン. 時間について入れ子状の調査デザインとなっており, サイトの占有状態 (z_t) が変化しない期間 (一時抽出期間, または季節と呼ばれる) の間に独立な調査が反復される. 住み着きや絶滅のためにサイトの占有状態は時間変化するが, そのような変化は異なる季節の間で生じると仮定される. 簡単のため, サイトの添字 (i) を省略した.

はたまたま対象種の個体が発見されず, 種のサイト占有が確認されない場合が起こりうる. このような場合, 観測される不在データには, サイトが占有されていなかったために生じたものと, 占有されていたが個体が発見されなかったために生じたものの 2 種類が混ざっていることになる. 後者の不在データは「偽物」であるため, このような検出誤差は偽陰性誤差 (false negative error) と呼ばれる. 偽陰性誤差が存在する場合には, 当然見かけ上のサイト占有率は実際のそれよりも低くなり, また, そのことを考慮しないメタ個体群動態のパラメータ推定はときに大きなバイアスを生じることが知られている (Moilanen, 2002). つまり野外調査の観測過程が不完全であるために, 関心のある生態学的過程 (メタ個体群動態) の推測が容易ではないのである.

このような偽陰性誤差の問題を考慮して, メタ個体群動態に関するパラメータの適切な推測を目指した統計モデルが MacKenzie et al. (2003) による動的サイト占有モデルである. このモデルは, 占有状態が一定とみなせる特定の短期間におけるメタ個体群のサイト占有率を, 偽陰性誤差を考慮して推定するサイト占有モデル (MacKenzie et al., 2002; Tyre et al., 2003 も参照) の一般化として提案された. サイト占有モデルとは異なり, 動的サイト占有モデルでは局所個体群の占有状態の時間変化がモデル化され, したがってパラメータとして局所住み着き確率と局所絶滅確率が推定される.

動的サイト占有モデルでは, メタ個体群デザインと Pollock のロバストデザインと呼ばれる, 2 つの調査デザインの組み合わせが前提となっている. メタ個体群デザインとは, メタ個体群 (図 1) をサンプリングすることの比喩であり, 研究対象の生息域に独立な調査サイトを複数設置して個体群の空間的な反復を確保し, 各サイトで複数回の調査を行うことで時間的な反復を得る調査デザインである (Kéry and Schaub, 2012). ただしここでの「メタ個体群」は操作的な概念であり, 実際にはサイトの集合が生態学的な実体としてのメタ個体群とはならない場合も起こりうることに注意されたい. 一方で Pollock のロバストデザイン (Pollock, 1982) は, 時間軸に沿って入れ子状に調査が反復される調査デザインである (図 2). ロバストデザインによる階層的なサンプリングは, データから個体の発見確率を推定するために非常に重要である (e.g., Dail and Madsen, 2013; Knappe and Korner-Nievergelt, 2015).

データは以下のように取得される (図 2). 調査サイトを合計 I 箇所設定し, 合計 T 期間に渡る各サイトの占有状態の変化に関心があるとする. ここで, 各期間 t ($t = 1, \dots, T$) の内でサイ

トの占有状態は一定であり、一方で隣り合う期間の間隔は占有状態の変化が生じるのに十分な時間スケールであるとする。各期間 t の間に、それぞれのサイト i ($i = 1, \dots, I$) で独立な占有状態調査が合計 J_{it} 回行われる(つまり、調査は占有状態の変化が生じない短い期間内に反復して実施される)。こうして、サイト i ($i = 1, \dots, I$)、期間 t ($t = 1, \dots, T$)、調査 j ($j = 1, \dots, J_{it}$) のそれぞれにつき、個体の発見の有無を表す 2 値データ $y_j^{(it)}$ が観測されることになる。個体の発見を $y = 1$ 、非発見を $y = 0$ と表す。動的サイト占有モデルの目標は、この発見データの配列から不完全な発見(偽陰性誤差)を考慮してサイト占有率や局所住み着き確率、局所絶滅確率などに関する推測を行うことである。

モデルの説明に進む前に、サイト占有モデルに関連する用語について少し整理しておく。上記の期間 t と調査 j はそれぞれ、一次抽出期間(primary sampling period)と二次抽出期間(secondary sampling period)と呼ばれることがある(MacKenzie et al., 2003; 図 2)。また、MacKenzie et al. (2006) は一次抽出期間を「季節(season)」と定義し、複数の季節を扱う動的サイト占有モデルを多季節サイト占有モデル、1 季節のみを扱うサイト占有モデルを 1 季節サイト占有モデルとそれぞれ呼んでいる。占有モデルでは、「季節」の長さが研究の対象や状況によって異なることに注意されたい。例えば、数週間ほどの短い期間に研究が行われる場合には、「季節」が繁殖期などの生態学的な意味を持つことがあるが、1 年おきの調査が行われている場合などはその限りではない(MacKenzie et al., 2006)。

2.2 モデルと推測

ここでは Royle and Kéry (2007) に倣って、基本的な動的サイト占有モデル(MacKenzie et al., 2003)の状態空間表現(階層表現とも呼ばれる)を与える。状態空間表現は、状態変数と呼ばれる直接的には観測されない潜在確率変数を用いて、

- 状態変数の初期分布に関するモデル
- 状態変数の時間発展を表すシステムモデル
- 状態変数に依存した観測データの確率分布を表す観測モデル

の組み合わせによって観測時系列の生成過程を表すものである(Royle and Dorazio, 2008; Kéry and Schaub, 2012; 深谷, 2016)。以下で説明されるように、動的サイト占有モデルの状態変数は各期間における各サイトの占有状態である。状態空間表現を用いた Royle and Kéry (2007) とは対照的に、MacKenzie et al. (2003) では状態変数を明示せずに動的サイト占有モデルが説明されている。Royle and Kéry (2007) と MacKenzie et al. (2003) はどちらも、基本的に同じ動的サイト占有モデルを説明したものであるが、生態学的過程と観測過程をはっきり区別して表す状態空間表現を用いた方が、モデルで仮定されるデータ生成過程を直感的に理解しやすいように思われる。システムのモデルと観測のモデルを区別して表すことは、それぞれの要素の柔軟な拡張を考える上でも有用である(Royle and Dorazio, 2008; Kéry and Schaub, 2012; Kéry and Royle, 2016)。

直接的には観測されない状態変数として、サイト i ($i = 1, \dots, I$)、期間 t ($t = 1, \dots, T$) におけるサイトの占有状態を導入し、これを z_{it} と表す。 $z = 1$ は種によるサイトの占有を、 $z = 0$ は非占有(種の不在)を表す。占有状態の時間変化は、種の局所住み着きと局所絶滅によって生じる。非占有サイト i において期間 t から $t+1$ の間に新たに住み着きが生じる確率 $\Pr(z_{i,t+1} = 1 | z_{it} = 0)$ を局所住み着き確率と定義し、 γ_t と表す。また、占有サイトで局所絶滅が生じる確率 $\Pr(z_{i,t+1} = 0 | z_{it} = 1)$ を局所絶滅確率と定義し、これを ϵ_t と表す。MacKenzie et al. (2003) は局所絶滅確率をモデルパラメータとしているが、以下では Royle and Kéry (2007) に倣い、局所絶滅確率の関数としてサイトの「生存確率」 $\Pr(z_{i,t+1} = 1 | z_{it} = 1) = 1 - \epsilon_t$ を定義

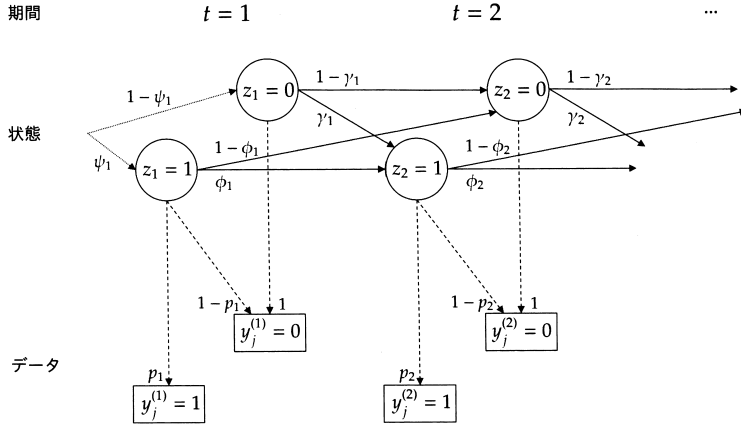


図 3. 2 状態の動的サイト占有モデル. 点線の矢印は初期分布モデル(式(2.1)), 実線の矢印はシステムモデル(式(2.2)), 破線の矢印は観測モデル(式(2.3))をそれぞれ表す. 矢印のそばの値は各過程の条件付き確率である. 簡単のため, サイトの添字 (i) を省略した.

し, これを ϕ_t とおいて説明する. 期間 t にサイト i が占有されていた場合に, 1 回の調査あたり少なくとも 1 個体が発見される確率 $\Pr(y_j^{(it)} = 1 | z_{it} = 1)$ を発見確率と定義し, これを p_t と表す. また, $t = 1$ においてサイトが占有されている確率 $\Pr(z_{i1} = 1)$ を初期占有確率として ψ_1 とする. これらの要素を用いて, 動的サイト占有モデルは以下のように表される (図 3).

初期分布. サイト $i = 1, \dots, I$ の初期占有状態 z_{i1} はそれぞれ独立に, 初期占有確率 ψ_1 をパラメータとしたベルヌーイ分布に従う.

$$(2.1) \quad z_{i1} \sim \text{Bernoulli}(\psi_1)$$

システムモデル. 期間 $t = 2, \dots, T$ における各サイトの占有状態 z_{it} は, 1 つ前の期間の占有状態 $z_{i,t-1}$ に条件付けられたベルヌーイ分布に従う.

$$(2.2) \quad z_{it} \sim \text{Bernoulli}(z_{i,t-1}\phi_{t-1} + [1 - z_{i,t-1}]\gamma_{t-1})$$

つまり期間 $t > 1$ におけるサイト i の占有確率は, 前の期間にサイトが占有 ($z_{i,t-1} = 1$) されていればサイトの生存確率 ϕ_{t-1} に等しく, またサイトが占有されていなければ ($z_{i,t-1} = 0$) 局所住み着き確率 γ_{t-1} に等しい. 各サイト, 各期間の占有状態は独立にこの条件付き分布に従うと仮定される.

観測モデル. サイト $i = 1, \dots, I$, 期間 $t = 1, \dots, T$, 調査 $j = 1, \dots, J_{it}$ の発見データ $y_j^{(it)}$ は, 状態変数である占有状態 z_{it} の条件付きベルヌーイ分布に従う.

$$(2.3) \quad y_j^{(it)} \sim \text{Bernoulli}(z_{it}p_t)$$

つまり, サイトが占有されていれば ($z_{it} = 1$) 占有が確認される確率は発見確率 p_t に等しく, サイトが占有されていなければ ($z_{it} = 0$) 占有が確認される確率は 0 である. このような定式化によって偽陰性誤差がモデル化されていることが理解されよう (図 3). 一方で, 偽陽性誤差 (false positive error; 非占有サイトで個体が検出されること) はないと仮定されている. 偽陽性誤差は, 次節で説明される多状態動的サイト占有モデルの枠組みで扱われている. z_{it} を所与として, 発見データ $y_j^{(it)}$ は互いに独立と仮定される. なお, ここで仮定するモデルは発見確率が j によら

ないため、観測モデルを二項分布 $\sum_j y_j^{(it)} \sim \text{Binomial}(J_{it}, z_{it} p_t)$ としてもよい。

このように表される動的サイト占有モデルには、初期占有確率 ψ_1 、各期間のサイト「生存確率」 $\{\phi_t\}_{t=1}^{T-1}$ 、局所住み着き確率 $\{\gamma_t\}_{t=1}^{T-1}$ および発見確率 $\{p_t\}_{t=1}^T$ がパラメータとして含まれている。データからパラメータの値を推定するためのアプローチは2つある。1つはモデルの尤度を最大化するパラメータを特定する最尤推定である (MacKenzie et al., 2003)。もう1つのアプローチは、パラメータに対して事前分布を指定し、パラメータと状態変数の事後分布を求めるベイズ推定である。上記の動的サイト占有モデルでは各パラメータに対してベータ分布を指定すれば未知変数の全条件付き分布が明示的に求まるため、ギブスサンプリングによる事後分布からの効率的なサンプリングが実現できる (Royle and Kéry, 2007)。

上記の動的サイト占有モデルでは、生存確率、局所住み着き確率、発見確率の季節変化が仮定されているが、季節変化の他にも、これらのパラメータの変動は様々な形でモデル化できる (MacKenzie et al., 2003, 2006; Royle and Kéry, 2007)。パラメータの変動性は共変量を用いてモデル化されることが多い。つまり、パラメータを測定された共変量の関数として表現し、両者の関連を推定する。例えばサイト i 、期間 t に測定された共変量 x_{it} によってサイトと期間による生存確率の変動を説明する場合、ロジットリンク関数を用いて以下のようにモデル化することが多い。

$$(2.4) \quad \text{logit}(\phi_{it}) = \log(\phi_{it}/[1 - \phi_{it}]) = a + bx_{it}$$

a は生存確率の(ロジット軸上での)切片、 b は傾きのパラメータである。共変量としてはサイトと期間の組み合わせごとに測定された量 (x_{it}) の他にも、サイトごと (x_i)、期間ごと (x_t) に測定された量や調査ごとに測定された量 ($x_j^{(it)}$) がそれぞれ利用されることがある (調査ごとに測定された共変量は j に依存するため、発見確率の変動を説明するために用いられる)。共変量を用いることなくパラメータの確率的なサイト間変動をモデル化する方法として、サイトランダム効果の導入が考えられる (Royle and Kéry, 2007)。

$$(2.5) \quad \text{logit}(\phi_{it}) = a_t + u_i$$

$$(2.6) \quad u_i \sim \text{Normal}(0, \sigma_\phi^2)$$

a_t は期間ごとの生存確率の水準を定めるパラメータ、 u_i は平均 0、分散 σ_ϕ^2 の正規分布に従う生存確率のサイトランダム効果である。このようなランダム効果を含む動的サイト占有モデルの推定には、一般的にベイズ推定のアプローチが取られる (MacKenzie et al., 2006; Royle and Kéry, 2007)。メタ個体群では、局所個体群の占有動態が近傍サイトからの移入 (レスキュー効果; Brown and Kodric-Brown, 1977) の影響を受けると考えられ、パラメータ (ϕ, γ) には近傍サイトの占有状態に依存した空間変動性の存在が予想される。このようなパラメータの空間相関のモデル化の例は Risk et al. (2011), Bled et al. (2011a, 2011b), Yackulic et al. (2012), Sutherland et al. (2014) などを参照されたい。

MacKenzie et al. (2003) では、偽陰性誤差を考慮した動的サイト占有モデルの推定値と偽陰性誤差を考慮しない素朴な推定値が比較されている。ニシアメリカフクロウの亜種 (*Strix occidentalis caurina*) を対象としたデータの例では、推定された発見確率が 0.38–0.59 (モデル平均推定値) 程度の状況において、局所住み着き確率と局所絶滅確率に関する上記 2 種類の推定値の間に、最も大きなもので確率軸上で 0.14 の違いが報告されている (AIC 最良モデルとの比較; MacKenzie et al. (2003) の Table 2 を参照されたい)。素朴な推定値と比べると、動的サイト占有モデルによる動態パラメータの推定値は概して値が小さく、偽陰性誤差を考慮しない推測ではサイト (この例ではフクロウの縄張り) 利用の回転率が過大評価される傾向が見られている (MacKenzie et

al., 2003).

動的サイト占有モデルは統計モデルとして、捕獲再捕獲法のモデル(特に個体の一時的な移出入を考慮した捕獲再捕獲法モデル; Kendall et al., 1997)と類似性がある。また、より一般的には、動的サイト占有モデルは隠れマルコフモデル(離散的な状態変数が仮定された状態空間モデル; Zucchini and MacDonald, 2009)の1つである。状態変数が2値であり偽陰性誤差がモデル化されていること、メタ個体群デザインのために複数のサイトの時系列が同時にモデル化されていること、Pollockのロバストデザインのために期間内に複数のデータがありうることなどが動的サイト占有モデルの特徴である。

3. 複数の状態カテゴリ・観測カテゴリへの拡張

3.1 動機・調査デザイン・データ

前節では、偽陰性の観測誤差を考慮した動的サイト占有モデルについて説明した。野外生態調査で偽陰性の検出誤差を完全になくすことは難しいため、サイト占有動態のバイアスの少ない推定値を得るという観点からは、動的サイト占有モデルの適用と、それを可能とする調査デザインを採用することが望ましい。一方で、種の確実な判別が難しい場合などには偽陽性の検出誤差が発生することがある。例えば対象種がサイトを占有していないにも関わらず、別の類似種を対象種と誤判別してしまうなどの理由で、観測された在データに「偽物」が混ざるような場合である。偽陽性誤差は一般的に、偽陰性誤差よりも頻度は低いと考えられるが、これもまたサイト占有率やサイト占有動態の推定に深刻なバイアスをもたらす要因となることが知られている(Royle and Link, 2006; McClintock et al., 2010a; Miller et al., 2011)。

また、研究の目的によっては、サイトの占有状態に関してより詳細な分類に関心がある場合もあるだろう。例えばサイトの占有・非占有に加えて占有個体(群)の繁殖の有無に関心があり、サイトが占有されていて繁殖が行われている、サイトは占有されているが繁殖は行われていない、サイトは占有されていない、の3状態が調べられるような場合である(Nichols et al., 2007; Martin et al., 2009)。あるいは、個体群の大きさなどに関連した離散的な指標に関心がある場合なども考えられよう(Royle and Link, 2005; Fiske et al., 2014)。このような場合には、観測されるデータが発見・非発見の2値よりも多くのカテゴリに分類されることが一般的であり、また背後にある状態も占有・非占有という2値ではなく、3つ以上のカテゴリのどれかに属すると考えることが自然である。

以下では動的サイト占有モデルの拡張(MacKenzie et al., 2009; Miller et al., 2013)を説明する。動的サイト占有モデルでは仮定される状態のカテゴリと観測のカテゴリの数がどちらも2つ(0か1)であったが、以下で説明されるモデルではこれらの片方、または両方が3つ以上のカテゴリから構成される。このようなモデルクラスをここでは多状態動的サイト占有モデル(multistate dynamic site occupancy model)と呼ぶことにする。多状態動的サイト占有モデルでは占有状態の不確実性を考慮してサイト占有動態が推測され、サイト占有調査データに関する広範な問題を統一的に取扱うことができる。実際に多状態動的サイト占有モデルの適用範囲は多岐にわたり、偽陰性誤差だけでなく偽陽性誤差も考慮したメタ個体群動態パラメータの推定バイアスの補正(Miller et al., 2013)、繁殖状況や個体数指標などによって表される個体群動態の推測(MacKenzie et al., 2009; Martin et al., 2009; Fiske et al., 2014)のほか、生息地の状況と個体群動態を同時に考慮した推測(MacKenzie et al., 2011; Miller et al., 2012; Martin et al., 2010)や感染症の動態の推測(McClintock et al., 2010b; Conn and Cooch, 2009も参照)、複数種からなる群集動態の推測(Miller et al., 2012; Fukaya and Royle, 2013; Yackulic et al., 2014)など様々である。

動的サイト占有モデルと同様に、多状態動的サイト占有モデルでは基本的にメタ個体群デザ

インと Pollock のロバストデザインを組み合わせた調査デザインを前提とする．すなわち，サイト i ($i = 1, \dots, I$)，期間 t ($t = 1, \dots, T$)，調査 j ($j = 1, \dots, J_{it}$) のそれぞれに，サイト占有状態に関する合計で $M \geq 2$ カテゴリのデータ $y_j^{(it)} \in \{1, \dots, M\}$ が得られているとする．前節とは異なり，観測されるデータは 2 値に限られないことに注意されたい．ある期間 t の間に占有状態は変化しないが，期間 $t-1$ や $t+1$ では占有状態が異なる場合があり，調査は状態の変化がないと考えられる期間に反復して行われることは動的サイト占有モデルの仮定と同じである (図 2)．多状態動的サイト占有モデルの目標は，このサイト占有状態データの配列から，占有状態の観測の不確実性を考慮してサイトの占有状態およびその推移確率に関する推測を行うことである．

3.2 モデルと推測

ここでは，多状態動的サイト占有モデルの一般的な状態空間表現を与える．前節と同様，直接的には観測されない状態変数としてサイト i ($i = 1, \dots, I$)，期間 t ($t = 1, \dots, T$) におけるサイトの占有状態を表す変数を導入し，これを z_{it} と表す．サイト占有状態には合計で $N \geq 2$ 個のカテゴリの存在を仮定する ($z_{it} \in \{1, \dots, N\}$)．観測データと同じく，状態も 2 値に限られないことに注意されたい．占有状態の時間変化は，一般的な推移確率によって表現される．期間 t に状態 k であったサイトが期間 $t+1$ で状態 l となる確率を $p_{lk}^{(t)} = \Pr(z_{i,t+1} = l | z_{it} = k)$ とする．各期間の推移確率を N 行 N 列の行列としてまとめて \mathbf{P}_t ($t = 1, \dots, T-1$) とすると，これは期間 t の推移確率行列を構成する．

$$(3.1) \quad \mathbf{P}_t = \begin{pmatrix} p_{11}^{(t)} & p_{12}^{(t)} & \cdots & p_{1N}^{(t)} \\ p_{21}^{(t)} & p_{22}^{(t)} & \cdots & p_{2N}^{(t)} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{N1}^{(t)} & p_{N2}^{(t)} & \cdots & p_{NN}^{(t)} \end{pmatrix}$$

一方で観測データの変動は，サイト占有状態に依存した条件付き確率分布によって表現される．サイト i ，期間 t の占有状態が $z_{it} = n$ であった場合に，観測データ $y_j^{(it)} = m$ が得られる確率を $q_{mn}^{(t)} = \Pr(y_j^{(it)} = m | z_{it} = n)$ と表す．各期間の観測確率を M 行 N 列の行列としてまとめたものを \mathbf{Q}_t ($t = 1, \dots, T$) とすると，これは期間 t の観測確率行列となる．

$$(3.2) \quad \mathbf{Q}_t = \begin{pmatrix} q_{11}^{(t)} & q_{12}^{(t)} & \cdots & q_{1N}^{(t)} \\ q_{21}^{(t)} & q_{22}^{(t)} & \cdots & q_{2N}^{(t)} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ q_{M1}^{(t)} & q_{M2}^{(t)} & \cdots & q_{MN}^{(t)} \end{pmatrix}$$

\mathbf{P}_t と \mathbf{Q}_t は，各列の要素の和が 1 となる確率行列であることに注意されたい．また， $t=1$ においてサイトの占有状態が n である確率を $\psi_n = \Pr(z_{i1} = n)$ とし，これをまとめた初期占有確率ベクトルを $\boldsymbol{\Psi}_1 = (\psi_1, \dots, \psi_N)$ とする．これらの要素を用いて，多状態動的サイト占有モデルは以下のように表現される．

初期分布．以下では，試行回数が 1 の多項分布をカテゴリカル分布 (categorical distribution) とよぶ．サイト $i = 1, \dots, I$ の初期占有状態 z_{i1} はそれぞれ独立に，初期占有確率 $\boldsymbol{\Psi}_1$ をパラメータとしたカテゴリカル分布に従う．

$$(3.3) \quad z_{i1} \sim \text{Categorical}(\boldsymbol{\Psi}_1)$$

システムモデル． $t = 2, \dots, T$ における各サイトの占有状態 z_{it} は，1 つ前の期間の占有状態

$z_{i,t-1}$ に条件付けられたカテゴリカル分布に従う確率変数である。

$$(3.4) \quad z_{it} \sim \text{Categorical}(\mathbf{P}_{t-1}(z_{i,t-1}))$$

ここで $\mathbf{P}_t(n)$ は推移確率行列 \mathbf{P}_t の n 列目のベクトル $(p_{1n}^{(t)}, \dots, p_{Nn}^{(t)})$ である。各サイト、各期間の占有状態は独立にこの条件付き分布に従うと仮定される。

観測モデル。サイト $i = 1, \dots, I$, 期間 $t = 1, \dots, T$, 調査 $j = 1, \dots, J_{it}$ の観測データ $y_j^{(it)}$ は、状態変数である占有状態 z_{it} の条件付きカテゴリカル分布に従う。

$$(3.5) \quad y_j^{(it)} \sim \text{Categorical}(\mathbf{Q}_t(z_{it}))$$

ここで $\mathbf{Q}_t(n)$ は観測確率行列 \mathbf{Q}_t の n 列目のベクトル $(q_{1n}^{(t)}, \dots, q_{Mn}^{(t)})$ である。 z_{it} を所与として、発見データ $y_j^{(it)}$ は互いに独立であることが仮定される。

このように、2つ以上のカテゴリに分類される占有状態および観測データを扱うために、多状態動的サイト占有モデルではベルヌーイ分布の代わりにカテゴリカル分布が用いられる。多状態動的サイト占有モデルのパラメータ推定および共変量の導入などの拡張に関しては、動的サイト占有モデルと同様に考えることができる (MacKenzie et al., 2009)。ただし、上記の一般的な多状態動的サイト占有モデルはカテゴリ数の増加に伴って推移確率行列や観測確率行列が大きくなるため、モデルに含まれるパラメータの数が多くなる。扱われる具体的な問題に応じて、推移確率行列あるいは観測確率行列、またはその両方に制約が置かれることも少なくない。観測過程が「階層的」であると考えられる場合、すなわち上位のカテゴリ(サイト占有かつ繁殖成功など)の観測結果は占有状態が下位のカテゴリ(サイト非占有など)の場合には生じないような状況が仮定される場合には、観測行列が三角行列に制約されることがある。例えば(1:非占有, 2:占有, 3:占有かつ繁殖あり)という3つの占有状態に対して、観測カテゴリが(1:個体を発見せず, 2:個体を発見, 3:個体を発見して繁殖の証拠も発見)に分けられるとき、以下のような観測行列が考えられる (MacKenzie et al., 2009)。

$$(3.6) \quad \mathbf{Q}_t = \begin{pmatrix} 1 & q_{12}^{(t)} & q_{13}^{(t)} \\ 0 & q_{22}^{(t)} & q_{23}^{(t)} \\ 0 & 0 & q_{33}^{(t)} \end{pmatrix}$$

これは個体の発見と繁殖の確認に関して、偽陰性の検出誤差を仮定していることに相当する。一般的に3行3列の観測確率行列に含まれる自由パラメータの数は6つであるが、この形に制約された場合は3つとなる。

また、推移確率行列や観測確率行列のいくつかの要素が条件付き確率の積の形で与えられることがある。例えば式(3.6)の観測確率行列は以下のようにも表すことができる (Nichols et al., 2007; MacKenzie et al., 2009)。

$$(3.7) \quad \mathbf{Q}_t = \begin{pmatrix} 1 & 1 - q_2^{(t)} & 1 - q_3^{(t)} \\ 0 & q_2^{(t)} & q_3^{(t)}(1 - r^{(t)}) \\ 0 & 0 & q_3^{(t)}r^{(t)} \end{pmatrix}$$

ここで $q_n^{(t)}$, $n = 2, 3$ は状態が n のときに個体が発見される確率、 $r^{(t)}$ は状態3(繁殖が行われている)サイトで個体が発見された際に、同時に繁殖も確認される確率である。つまりこの形では個体の発見確率と繁殖の確認確率が区別されており、階層的な観測過程に関するより明示的な情報が得られる表現となっている。

Miller et al. (2013)は偽陽性誤差を考慮した多状態動的サイト占有モデルを提案している。このモデルはここで説明されたものより一般的なものであり、複数の観測確率行列を導入して、

異なる種類の観測データを同時に扱う。

以上、占有状態の不確実性を考慮し、サイト占有動態に関する広範な問題に適用可能な多状態動的サイト占有モデルの一般的な状態空間表現を見てきた。捕獲再捕獲法で multievent model と呼ばれている統計モデル (Pradel, 2005) は、多状態動的サイト占有モデルと類似性が高い。動的サイト占有モデルと同様に、多状態動的サイト占有モデルもまた隠れマルコフモデルの特殊な例である (Fiske et al., 2014)。多状態動的サイト占有モデルの1つの具体例として、次節では観測誤差を考慮した固着性生物群集動態の推測について紹介する。

4. 観測誤差を考慮した固着性生物群集動態の推測

4.1 動機・調査デザイン・データ

推移確率行列は、土壌や岩礁などの基盤に定着して生活する固着性生物群集 (例えば草本やサンゴなど) のサイト占有動態と、その結果生じる各種の相対優占度 (群集全体の生物量に対して各種が占める割合) の動態を要約するパラメータとして、群集生態学研究において推測の対象となってきた (例えば Tanner et al., 1994; Wootton, 2001; Hill et al., 2004; Tsujino et al., 2010)。群集動態の文脈における推移確率とは、種や分類群といった、群集を構成する要素の間で起こるサイト占有状態の推移しやすさを表したものであり、これを明らかにすることで群集構成種の相対優占度の時間変化の過程やその帰結を考察できる。以下で詳しく説明されるように、ここで想定されるサイトとは、空間的な広がり非常に小さい、生息地の一部分である。野外では利用可能な空間の全てが固着性生物に占有されるとは限らないため、生態学的状態の集合には生物だけでなく「空き地」という状態が含まれることが普通である。また、特定の種の出現頻度が低いためにその種に関する状態の推移がほとんど観察されない場合や、多種多様な種が出現する中で種の同定自体がそもそも難しいような場合には、複数の種を (例えば機能や形態が類似したもの同士で) グループにまとめることが多い。したがって実証研究においては、いくつかの種、種のグループ、および空き地などから構成された「生物群集」の動態が推移確率行列を用いてモデル化される。

野外群集の推移確率を推定するにはどうすればよいだろうか。固着性生物は場所を変えずに生息することから、推移確率が一定と考えられる空間領域 (対象種や環境に依存するが、例えば数十センチメートル～数メートル四方) に占有状態を調査する微小な領域 (例えば半径数ミリメートル) である固定調査点を複数設置し、各点の占有状態の経時的な観測によって推移の頻度を調べればよいはずである (図 4(A))。いま n_{lk} を、ある時点で占有状態が k であり、次の時点には状態 l に推移した調査点の数とすると、推移確率の素朴な推定量として

$$(4.1) \quad \hat{p}_{lk} = \frac{n_{lk}}{\sum_s n_{sk}}$$

を考えることができる。これは状態 k から始まる推移に関する単純な多項分布モデルの最尤推定量に相当する (Spencer and Susko, 2005)。

この推定量は固定された調査点が毎度正確に調査されている場合には妥当であるが、そうではない場合には推移確率の偏った推定量となる (Conway-Cranos and Doak, 2011; Fukaya and Royle, 2013)。つまり、調査を行うべき位置とは異なる場所を誤って観測してしまうと、調査点上で生じた実際の状態の推移を観測していないことになるため、推移確率は正しく推定されないのである。言うまでもなく、調査点上の占有状態の観測には細心の注意が払われるべきであるが、それでも野外調査においては固定された調査点の、その正しい位置を正確に捉えて再調査することが難しいことも少なくない (図 4(B))。その場合、観測される生態学的状態の中には、実際に調査点を占有している生態学的状態とは異なったものが含まれてしまう可能性がある。

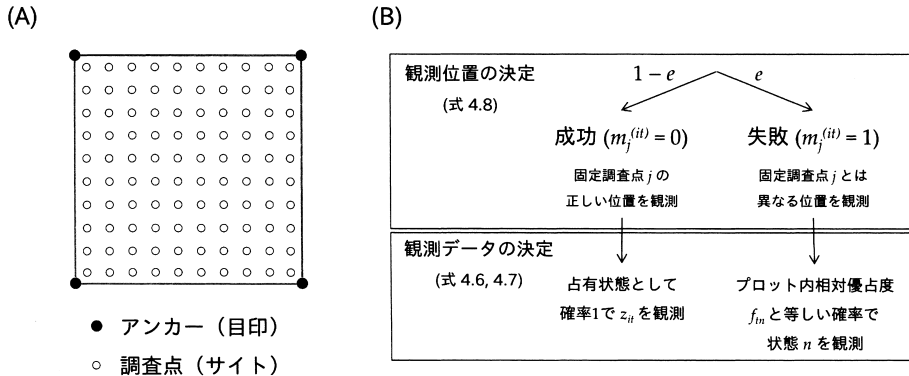


図 4. (A) 推移確率を推定するための固着性生物群集動態の調査デザイン。岩礁などの基盤上に、占有状態を調査する微小な領域を固定調査点(サイト)として多数設置する。調査点は固定されたアンカーなどを目印とした調査領域の内側に設置される。調査点を内包するような調査対象の空間領域をプロットと呼ぶ。各調査点は、アンカーを目印として調査点の位置を示す観測器具などを用いて、その位置を特定してから観測される。(B) Fukaya and Royle (2013) のモデルで仮定される階層的な観測過程。

このような観測誤差は、固定調査点が小さく、また固定調査点の観測を行うための器具の精度があまり高くないことにその一因がある。特に対象となる生物が小さい場合などには、観測位置のわずかなずれが観測結果に大きな影響を及ぼしかねない(Conway-Cranos and Doak, 2011)。

こうした状況では、観測誤差の発生機構が考慮された統計モデルを用いて推移確率を推定する必要があるだろう。固着性生物群集動態研究の文脈でこのアイデアを最初に提案し、実用的な枠組みを提示したのは Conway-Cranos and Doak (2011) である。この研究では観測誤差率を新しいパラメータとして含む多項分布モデルの拡張を考え、観測誤差を考慮した推移確率の最尤推定法が提案された。

ところで、この新しい推定量と素朴な推定量(式(4.1))は、どちらも集約された推移頻度データ n_{ij} に基づいたものであり、データがどの調査点の観測から得られたものであるかは考慮されない。これとは異なるアプローチとして、個々の調査点で生じる占有動態と観測過程をモデル化することによって、データの得られた調査点の情報を捨てることなく観測誤差を考慮した推移確率の推定を行うこともできるはずである。このようなアイデアに基づき、多状態動的サイト占有モデルの枠組みを用いてバイアスの少ない推移確率の推定を目指したモデルを提案したのが Fukaya and Royle (2013) である。以下ではこのモデルについて説明する。

これまでと同様、想定される調査デザインはメタ個体群デザインと Pollock のロバストデザインの組み合わせである。推移確率を推定するために固定調査点(サイト)を多数設置することから(図 4(A))、データはメタ個体群デザインで得られた占有動態データと形式的に同じ構造を持つ。つまり固着性生物群集調査の文脈では、個々の固定調査点がメタ個体群研究におけるサイト(局所個体群)に対応し、調査点の集合がメタ個体群に対応する。ただし、ここでの関心は群集の局所的な動態にあることを考えると、「メタ個体群デザイン」という呼び方に生態学的に適切な意味はない。固着性生物群集の調査において、調査点は格子状に規則正しく配置されることが多いようであるが、無作為に配置されていても構わない。全ての固定調査点を包含する調査対象となる空間領域を、以下ではプロットと呼ぶ(図 4(A))。

サイト i ($i = 1, \dots, I$)、期間 t ($t = 1, \dots, T$)、調査 j ($j = 1, \dots, J_{it}$) のそれぞれについて、サ

イト占有状態に関する合計で $N \geq 2$ カテゴリーのデータ $y_j^{(it)} \in \{1, 2, \dots, N\}$ が得られているとする. 先に述べたように, $y_j^{(it)}$ はサイトを占有する生態学的状態の1つであり, それは特定の種, 種のグループ, または「空き地」のどれかである(状態の集合の1例を挙げると, [種 A, 種 B, 種 C-E のグループ, 空き地] のようになる). またサイトの占有状態 z_{it} もこれらの生態学的状態のいずれかであり, したがって占有状態のカテゴリの数は観測と同じ N である.

4.2 モデルと推測

このモデルでは, 占有状態の観測について「成功」と「失敗」の2種類が考慮される(図4(B)). 観測の成功とは観測者が固定調査点の正しい位置を観測できた場合に相当し, その場合はサイトを占有している生態学的状態が確率1で観測されると仮定される. 一方で観測の失敗とは, 観測者が誤った位置で占有状態の観測を行ってしまった場合に相当し, この場合はプロットにおける各状態の相対優占度に等しい確率でどれか1つの状態が観測されると仮定される. 1回の観測あたりに観測が失敗する確率(観測誤差率)を e とし, これが時間的・空間的に一定であると仮定すれば, 式(3.2)に対応する各期間の観測確率行列は以下のように表される.

$$(4.2) \quad Q_t = \begin{pmatrix} (1-e) + ef_{t1} & ef_{t1} & \dots & ef_{t1} \\ ef_{t2} & (1-e) + ef_{t2} & \dots & ef_{t2} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ ef_{tN} & ef_{tN} & \dots & (1-e) + ef_{tN} \end{pmatrix}$$

ここで f_{tn} は期間 t における状態 n のプロット内相対優占度 ($0 \leq f_{tn} \leq 1, \sum_m f_{tm} = 1$) である. つまり $z_{it} = n$ である場合に n 以外の状態 m が観測される確率は, 観測に失敗して, かつ m が観測される確率 ef_{tm} に等しく, 一方 n が観測される確率は観測が成功する確率 $(1-e)$ と観測に失敗して n を観測する確率 ef_{tn} の和に等しい.

一方で, 推移確率行列については時間的に一定であるという仮定が置かれる. したがって, 式(3.1)に対応する各期間の推移確率行列は以下ようになる.

$$(4.3) \quad P_t = P = \begin{pmatrix} p_{11} & p_{12} & \dots & p_{1N} \\ p_{21} & p_{22} & \dots & p_{2N} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{N1} & p_{N2} & \dots & p_{NN} \end{pmatrix}$$

前節で与えられた多状態動的サイト占有モデルの一般的な状態空間表現((3.3)–(3.5)式)において, 以上の推移確率行列と観測確率行列を用いれば Fukaya and Royle (2013)で提案された群集動態モデルが得られる. 実際には, この論文で与えられた状態空間表現は若干異なり, 各観測における誤差の有無を表す補助的な指示変数(m)が導入されている. この補助変数を導入することで, 階層的な観測過程(観測位置の決定と, それに続く観測データの決定; 図4(B))がより明示的に表現されるとともに, このモデルを階層ベイズモデルとして定式化した際に全ての未知変数についてのギブスサンプリングを構成できる. 以下ではこの補助変数を含む形でのモデルの状態空間表現を与え, さらに Fukaya and Royle (2013)に倣い, パラメータに事前分布を設定して階層ベイズモデルとして表現する. フリーのMCMCソフトウェアであるJAGSを用いてこのモデルを当てはめるためのモデルスクリプトを図5に示す.

初期分布. サイト $i = 1, \dots, I$ の初期占有状態 z_{i1} はそれぞれ独立に, 初期占有確率 Ψ_1 をパラメータとしたカテゴリカル分布に従う.

$$(4.4) \quad z_{i1} \sim \text{Categorical}(\Psi_1)$$

```

model {
  ## 初期分布およびシステムモデル
  for (i in 1:I) {
    z[i, 1] ~ dcat(Psi_1[]) # (4.4)式

    for (t in 2:T) {
      z[i, t] ~ dcat(P[, z[i, t-1]]) # (4.5)式
    }
  }

  ## 観測モデル
  for (t in 1:T) {
    for (n in 1:N) {
      f[t, n] <- sum(z[, t] == n) / I # (4.9)式
    }
    for (i in 1:I) {
      for (j in 1:J[i, t]) {
        m[i, t, j] ~ dbern(e) # (4.8)式
        for (n in 1:N) {
          # q[i, t, j, ]: 観測確率ベクトル
          q[i, t, j, n] <-
            ((1 - m[i, t, j]) * equals(z[i, t], n)
            + m[i, t, j] * f[t, n])
        }
        y[i, t, j] ~ dcat(q[i, t, j, ]) # (4.6, 4.7)式
      }
    }
  }

  ## 事前分布の指定
  e ~ dbeta(1, 1) # (4.10)式
  for (n in 1:N) {
    P[1:N, n] ~ ddirch(v1N) # (4.11)式
  }
  Psi_1[1:N] ~ ddirch(v1N) # (4.12)式
}

```

図 5. 観測誤差を考慮した群集動態モデルの JAGS コード.

システムモデル. $t = 2, \dots, T$ における各サイトの占有状態 z_{it} は, 1 つ前の期間の占有状態 $z_{i,t-1}$ に条件付けられたカテゴリカル分布に従う確率変数である.

$$(4.5) \quad z_{it} \sim \text{Categorical}(\mathbf{P}(z_{i,t-1}))$$

$\mathbf{P}(n)$ は推移確率行列 \mathbf{P} の n 列目のベクトルである. 各サイト, 各期間の占有状態は独立にこの条件付き分布に従うと仮定される.

観測モデル. $\mathbf{f}_t = (f_{t1}, \dots, f_{tN})$ を期間 t における状態のプロット内相対優占度ベクトル, $m_j^{(it)}$ を, $m = 0$ が観測の成功を, $m = 1$ が観測の失敗を表す補助変数とする. サイト $i = 1, \dots, I$, 期間 $t = 1, \dots, T$, 調査 $j = 1, \dots, J_{it}$ の観測データ $y_j^{(it)}$ は, サイト占有状態 z_{it} および潜在変数 $m_j^{(it)}$, 相対優占度 \mathbf{f}_t の条件付きカテゴリカル分布に従う.

$$(4.6) \quad y_j^{(it)} \sim \text{Categorical}(\mathbf{1}'_N(z_{it})) \quad \text{when } m_j^{(it)} = 0$$

$$(4.7) \quad y_j^{(it)} \sim \text{Categorical}(\mathbf{f}_t) \quad \text{when } m_j^{(it)} = 1$$

$\mathbf{1}'_N(n)$ は n 番目の要素が 1, それ以外は 0 からなる長さ N のベクトルである. 観測誤差の有無 $m_j^{(it)}$ は, 調査ごとに独立に誤差率 e のベルヌーイ分布に従うと仮定される.

$$(4.8) \quad m_j^{(it)} \sim \text{Bernoulli}(e)$$

また、各期間 t の相対優占度 $f_{tn}, n = 1, \dots, N$ は導出パラメータとして、 z_{it} の実現値から以下のように計算される。

$$(4.9) \quad f_{tn} = \frac{\sum_{i=1}^I I(z_{it} = n)}{I}$$

ここで $I(z = n)$ は $z = n$ の場合に 1、それ以外で 0 となる指示関数である。

事前分布の指定. このモデルのパラメータ (e, \mathbf{P}, Ψ_1) に対する事前分布は任意に指定できるが、以下の(無情報)事前分布を用いることでギブスサンプリングに必要な全条件付き分布を明示的に求めることができる。

$$(4.10) \quad e \sim \text{Beta}(1, 1)$$

$$(4.11) \quad \mathbf{P}(n) \sim \text{Dirichlet}(\mathbf{1}_N), n = 1, \dots, N$$

$$(4.12) \quad \Psi_1 \sim \text{Dirichlet}(\mathbf{1}_N)$$

$\mathbf{1}_N$ は要素が全て 1 からなる長さ N のベクトルである。

Fukaya and Royle (2013) では $I = 200, T = 10, N = 5$ という条件のもと、いくつかの e の値における推移確率の推定バイアスがシミュレーションによって評価されている(推定バイアスは、 \mathbf{P} の事後分布の spatial median を点推定値として評価された)。この条件のもとでは、観測誤差を考慮しない素朴な推定量(4.1)は $e > 0$ の場合にバイアスを生じるが、Conway-Cranos and Doak (2011) と Fukaya and Royle (2013) の方法ではバイアスが大きく改善され、例えば $e \leq 0.45$ といった状況ではバイアスがほとんどないことが示されている。また同じシミュレーションの中で、少なくとも推移確率行列と観測誤差率が一定という条件のもとでは、Pollock のロバストデザインが成立しない状況(つまり全ての i, t について反復となる観測がなされておらず、 $J_{it} = 1$ である)においても観測誤差率 e が推定可能であり、反復調査のデータがなくとも推移確率のバイアスの少ない推定値が得られることが確かめられている(Fukaya and Royle, 2013)。

固着性生物の群集動態を多状態動的サイト占有モデルを用いてモデル化することの利点として、各調査点における占有状態が明示的に考慮されることによって、群集構造に依存した過程を柔軟にモデル化できることが挙げられる。観測過程のモデル化において式(4.9)を用いることはその1つの例といえる。ところで相対優占度 f_{tn} に関する式(4.9)の仮定は、プロット内における各生態学的状態の空間的な分布がランダムなモザイクであることが暗に仮定されていることになるが、そのような仮定はあまり現実的ではない。なぜなら固着性生物の空間分布はしばしば集中的なパターンを示すからである(群集の空間パターンがランダムであるという仮定は、Conway-Cranos and Doak (2011) の方法でも観測誤差の影響を考慮するために置かれている)。Fukaya and Royle (2013) の枠組みでこのような空間パターンの影響を考慮するための方法として、各調査点の空間的位置に関する情報を導入し、局所的な相対優占度をモデル化することが考えられる(この場合、相対優占度ベクトルはサイト i に依存する)。具体的な方法として例えば、相対優占度の推定においてプロット内の全ての調査点を等しく用いるのではなく、近傍の調査点のみを用いたモデル化(Bled et al., 2011a, 2011b; Yackulic et al., 2012)が考えられる。 A_i と a_i をそれぞれサイト i の近傍と定義されたサイトの添字集合とその数として、局所相対優占度は以下のように推定される。

$$(4.13) \quad f_{itn} = \frac{\sum_{j \in A_i} I(z_{jt} = n)}{a_i}$$

距離に応じた適当な重み付けを考えることもできるだろう。 \mathbf{x}_i をサイト i の空間座標、 $K(\bullet)$ を

距離に依存した重みを与える関数として、局所相対優占度は以下のように推定される。

$$(4.14) \quad f_{itn} = \frac{\sum_{j=1}^I K(\|\mathbf{x}_j - \mathbf{x}_i\|) I(z_{jt} = n)}{\sum_{k=1}^N \sum_{j=1}^I K(\|\mathbf{x}_j - \mathbf{x}_i\|) I(z_{jt} = k)}$$

このように推定される局所的な群集構造は、観測過程のみならず生態的過程（つまりサイト占有動態）とも関連付けることができる (Bled et al., 2011a, 2011b; Risk et al., 2011)。

5. 終わりに

本稿では、メタ個体群デザインおよび Pollock のロバストデザインを用いて得られたサイト占有状態の時系列に適合する動的サイト占有モデルと、その一般化である多状態動的サイト占有モデルについて概説した。これらの枠組みは、関心のある生態学的動態に加えて観測過程を同時にモデル化することにより、観測の不完全性に由来するサイト占有状態の不確実性を考慮した推測を実現するものである。偽陰性検出誤差のような観測の不完全性がある場合、これを無視したパラメータの推定は大きくバイアスしてしまうことがあり、占有状態とその動態に関する偏りの少ない推測を行うためにはこれらの統計的枠組みを用いることが望ましい。動的サイト占有モデル（特に多状態動的サイト占有モデル）は潜在的に様々な問題に適用可能な枠組みであり、広い範囲の生態学研究でその有効な応用を考えることができると考えられる (Bailey et al., 2014)。

長期的な観測に大きなコストがかかりがちな生態学研究では珍しくないことであるが、動的サイト占有モデルが当てはめられるデータは、時系列データとしては非常に短いことが多い。期間の数が 10 よりも少ない適用例も多く (例えば MacKenzie et al., 2003)、長期研究の場合でも、期間の数が例えば 30 を超えるものはほとんどないと思われる。つまり多くの適用例で、動的サイト占有モデルの動態パラメータの推定はメタ個体群デザインによる空間的な反復によって達成されていると言える。そのため動的サイト占有モデルは、統計モデルとしては時系列モデルである隠れマルコフモデル (Zucchini and MacDonald, 2009) と等価であるが、状況としては、医学統計分野などに見られる複数の被験者を対象に反復測定されたデータ (経時データ) の解析 (藤越, 2009; 船渡川・船渡川, 2015) により近いものがある。経時データでは、被験者数がある程度多くても時点数は限られていることが少なくない (船渡川・船渡川, 2015)。また、多状態モデルにおいては、観測の次元や仮定される状態の次元も基本的には高くなく、これまでの適用例では多くの場合で 10 次元を超すことはないようである。そのため、多状態動的サイト占有モデルのほとんどは一般的な隠れマルコフモデルとしては単純なものであり、状態の次元の増加に伴うパラメータ数や尤度の計算負荷の劇的な増加といった本質的な推定の難しさ (Zucchini and MacDonald, 2009) はほとんどない。

しかしながら、生態学研究の感覚からすると、動的サイト占有モデルで要求されるデータの量は必ずしも少なくない。モデルが単純でも、情報が限られた状況では状態変数を仮定するサイト占有モデルのパラメータ推定は不安定になりがちである (Moreno and Lele, 2010; Welsh et al., 2013)。また、サイト占有モデルでは観測誤差の生じる頻度に関する情報を収集できるような調査計画が不可欠であり、ロバストデザインに基づく反復調査はこれを保証するために非常に重要である。反復を取らない場合と比べると調査にかかるコストは増大してしまうものの、観測誤差を考慮した推測を行うためにはその実施が推奨される。反復調査は必ずしも全ての期間とサイトで等しく行う必要はなく、部分的な実施によっても観測誤差率の推定に役立つが、関心のあるパラメータの変動を識別するためには実施する時間と場所に関して注意深い検討が必要だろう。

反復調査に限らず、動的サイト占有モデルの適用を考える場合にはモデルの仮定に適合するデータを野外で取得するために考慮すべき点を研究の計画段階で認識しておくことが重要である。本稿ではこのことについて具体的には取り上げなかったが、サイト占有状態の調査デザインに関する主要な問題として調査地の設定 (MacKenzie and Royle, 2005; MacKenzie et al., 2006; Efford and Dawson, 2012), 反復調査に関する注意 (MacKenzie and Royle, 2005; MacKenzie et al., 2006; Kendall and White, 2009), 必要な調査努力や最適な努力量の配分 (MacKenzie and Royle, 2005; MacKenzie et al., 2006; Bailey et al., 2007; Guillera-Arroita et al., 2010; Guillera-Arroita and Lahoz-Monfort, 2012; McKann et al., 2013) などが議論されている。

データ収集の要求は大きいものの、観測誤差を考慮して生態的過程の信頼性の高い推測を実現できることは動的サイト占有モデルの大きな利点である。最尤法によって動的サイト占有モデルを当てはめるソフトウェアとして、PRESENCE (<http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html>), MARK (White and Burnham, 1999), E-SURGE (Choquet et al., 2009), R のパッケージとして unmarked (Fiske and Chandler, 2011) などが公開されている (Gimenez et al., 2014)。JAGS (Plummer, 2003) や WinBUGS (Lunn et al., 2000) などのソフトウェアは、モデルの状態空間表現をほぼそのままの形で記述したスクリプト (JAGS コードや BUGS コードなどと呼ばれる) を用意することで、動的サイト占有モデルのベイズ推定 (MCMC による事後分布推定) を行うことができる。ベイズ的なアプローチによる動的サイト占有モデルの当てはめについては Royle and Kéry (2007), Royle and Dorazio (2008), Kéry and Schaub (2012) などを参照されたい。

動的サイト占有モデルは複数のサイトの占有状態とその動態に関する推測を行うための統計モデルであるが、同様のモデルは複数の標識個体の離散時系列データを生じる捕獲再捕獲法でも用いられる。実際、サイト占有状態の推測と標識個体の状態の推測の間には密接な関連があり、動的サイト占有モデルにおいて「サイト」を「個体」に置きかえれば、類似したシステムモデルと観測モデルによって種々の捕獲再捕獲法データの変動が表現される。Royle and Dorazio (2008) や Kéry and Schaub (2012) は状態空間表現を用いて両者の類似性を理解するのに適した文献である。

謝 辞

小泉逸郎氏, 船渡川伊久子氏, 比嘉基紀氏, 持橋大地氏および匿名の査読者より原稿に対する有益な助言をいただいた。本研究は JSPS 科研費 15K18617, 15H04418 の助成を受けて行われた。

参 考 文 献

- Bailey, L. L., Hines, J. E., Nichols, J. D. and MacKenzie, D. I. (2007). Sampling design trade-offs in occupancy studies with imperfect detection: Examples and software, *Ecological Applications*, **17**, 281–290.
- Bailey, L. L., MacKenzie, D. I. and Nichols, J. D. (2014). Advances and applications of occupancy models, *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 1269–1279.
- Bled, F., Royle, J. A. and Cam, E. (2011a). Assessing hypotheses about nesting site occupancy dynamics, *Ecology*, **92**, 938–951.
- Bled, F., Royle, J. A. and Cam, E. (2011b). Hierarchical modeling of an invasive spread: The Eurasian Collared-Dove *Streptopelia decaocto* in the United States, *Ecological Applications*, **21**, 290–302.

- Brown, J. H. and Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction, *Ecology*, **58**, 445–449.
- Choquet, R., Rouan, L. and Pradel, R. (2009). Program E-SURGE: A software application for fitting multievent models, *Modeling Demographic Processes in Marked Populations* (eds. D. L. Thomson, E. G. Cooch and M. J. Conroy), 845–865, Springer, New York.
- Conn, P. B. and Cooch, E. G. (2009). Multistate capture-recapture analysis under imperfect state observation: An application to disease models, *Journal of Applied Ecology*, **46**, 486–492.
- Conway-Cranos, L. L. and Doak, D. F. (2011). Sampling errors create bias in Markov models for community dynamics: The problem and a method for its solution, *Oecologia*, **167**, 199–207.
- Dail, D. and Madsen, L. (2013). Estimating open population site occupancy from presence-absence data lacking the robust design, *Biometrics*, **69**, 146–156.
- Efford, M. G. and Dawson, D. K. (2012). Occupancy in continuous habitat, *Ecosphere*, **3**, p.32.
- Fiske, I. J. and Chandler, R. B. (2011). Unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance, *Journal of Statistical Software*, **43**, 1–23.
- Fiske, I. J., Royle, J. A. and Gross, K. (2014). Inference for finite-sample trajectories in dynamic multi-state site-occupancy models using hidden Markov model smoothing, *Environmental and Ecological Statistics*, **21**, 313–328.
- 藤越康祝 (2009). 『経時データ解析の数理』, 朝倉書店, 東京.
- 深谷肇一 (2016). 状態空間モデルによる時系列解析とその生態学への応用, 日本生態学会誌, **66**(2) (印刷中).
- Fukaya, K. and Royle, J. A. (2013). Markov models for community dynamics allowing for observation error, *Ecology*, **94**, 2670–2677.
- 船渡川 伊久子, 船渡川 隆 (2015). 『経時データ解析』, 朝倉書店, 東京.
- Gimenez, O., Blanc, L., Besnard, A., Pradel, R., Doherty, P. F., Marboutin, E. and Choquet, R. (2014). Fitting occupancy models with E-SURGE: Hidden Markov modelling of presence-absence data, *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 592–597.
- Guillera-Arroita, G. and Lahoz-Monfort, J. J. (2012). Designing studies to detect differences in species occupancy: Power analysis under imperfect detection, *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 860–869.
- Guillera-Arroita, G., Ridout, M. S. and Morgan, B. J. T. (2010). Design of occupancy studies with imperfect detection, *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 131–139.
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics, *Nature*, **396**, 41–49.
- Hill, M. F., Witman, J. D. and Caswell, H. (2004). Markov chain analysis of succession in a rocky subtidal community, *American Naturalist*, **164**, E46–61.
- Kendall, W. L. and White, G. C. (2009). A cautionary note on substituting spatial subunits for repeated temporal sampling in studies of site occupancy, *Journal of Applied Ecology*, **46**, 1182–1188.
- Kendall, W. L., Nichols, J. D. and Hines, J. E. (1997). Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock’s robust design, *Ecology*, **78**, 563–578.
- Kéry, M. and Royle, J. A. (2016). *Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of Distribution, Abundance and Species Richness in R and BUGS, Volume 1: Prelude and Static Models*, Academic Press, Massachusetts.
- Kéry, M. and Schaub, M. (2012). *Bayesian Population Analysis Using WinBUGS: A Hierarchical Perspective*, Academic Press, Massachusetts.
- Knape, J. and Korner-Nievergelt, F. (2015). Estimates from non-replicated population surveys rely on critical assumptions, *Methods in Ecology and Evolution*, **6**, 298–306.
- Lunn, D. J., Thomas, A., Best, N. and Spiegelhalter, D. (2000). WinBUGS — A Bayesian modelling framework: Concepts, structure, and extensibility, *Statistics and Computing*, **10**, 325–337.

- MacKenzie, D. I. and Royle, J. A. (2005). Designing occupancy studies: General advice and allocating survey effort, *Journal of Applied Ecology*, **42**, 1105–1114.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, J. A. and Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one, *Ecology*, **83**, 2248–2255.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Hines, J. E., Knutson, M. G. and Franklin, A. B. (2003). Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly, *Ecology*, **84**, 2200–2207.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L. and Hines, J. E. (2006). *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*, Academic Press, Massachusetts.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Seamans, M. E. and Gutiérrez, R. J. (2009). Modeling species occurrence dynamics with multiple states and imperfect detection, *Ecology*, **90**, 823–835.
- MacKenzie, D. I., Bailey, L. L., Hines, J. E. and Nichols, J. D. (2011). An integrated model of habitat and species occurrence dynamics, *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 612–622.
- Martin, J., McIntyre, C. L., Hines, J. E., Nichols, J. D., Schmutz, J. A. and MacCluskie, M. C. (2009). Dynamic multistate site occupancy models to evaluate hypotheses relevant to conservation of Golden Eagles in Denali National Park, Alaska, *Biological Conservation*, **142**, 2726–2731.
- Martin, J., Chamaillé-Jammes, S., Nichols, J. D., Fritz, H., Hines, J. E., Fonnesebeck, C. J., MacKenzie, D. I. and Bailey, L. L. (2010). Simultaneous modeling of habitat suitability, occupancy, and relative abundance: African elephants in Zimbabwe, *Ecological Applications*, **20**, 1173–1182.
- McClintock, B. T., Bailey, L. L., Pollock, K. H. and Simons, T. R. (2010a). Unmodeled observation error induces bias when inferring patterns and dynamics of species occurrence via aural detections, *Ecology*, **91**, 2446–2454.
- McClintock, B. T., Nichols, J. D., Bailey, L. L., MacKenzie, D. I., Kendall, W. L. and Franklin, A. B. (2010b). Seeking a second opinion: Uncertainty in disease ecology, *Ecology Letters*, **13**, 659–674.
- McKann, P. C., Gray, B. R. and Thogmartin, W. E. (2013). Small sample bias in dynamic occupancy models, *Journal of Wildlife Management*, **77**, 172–180.
- Miller, D. A., Nichols, J. D., McClintock, B. T., Grant, E. H. C. and Bailey, L. L. (2011). Improving occupancy estimation when two types of observational error occur: Non-detection and species misidentification, *Ecology*, **92**, 1422–1428.
- Miller, D. A. W., Brehme, C. S., Hines, J. E., Nichols, J. D. and Fisher, R. N. (2012). Joint estimation of habitat dynamics and species interactions: Disturbance reduces co-occurrence of non-native predators with an endangered toad, *Journal of Animal Ecology*, **81**, 1288–1297.
- Miller, D. A. W., Nichols, J. D., Gude, J. A., Rich, L. N., Podruzny, K. M., Hines, J. E. and Mitchell, M. S. (2013). Determining occurrence dynamics when false positives occur: Estimating the range dynamics of wolves from public survey data, *PLoS ONE*, **8**, e65808.
- Moilanen, A. (2002). Implications of empirical data quality to metapopulation model parameter estimation and application, *Oikos*, **96**, 516–530.
- Moreno, M. and Lele, S. R. (2010). Improved estimation of site occupancy using penalized likelihood, *Ecology*, **91**, 341–346.
- Nichols, J. D., Hines, J. E., MacKenzie, D. I., Seamans, M. and Gutiérrez, R. J. (2007). Occupancy estimation and modeling with multiple states and state uncertainty, *Ecology*, **88**, 1395–1400.
- Plummer, M. (2003). JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling, *Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing (DSC 2003)* (eds. K. Hornik, F. Leisch and A. Zeileis), Technische Universität Wien, Austria.
- Pollock, K. H. (1982). A capture-recapture design robust to unequal probability of capture, *Journal of*

- Wildlife Management*, **46**, 752–757.
- Pradel, R. (2005). Multievent: An extension of multistate capture-recapture models to uncertain states, *Biometrics*, **61**, 442–447.
- Risk, B. B., de Valpine, P. and Beissinger, S. R. (2011). A robust-design formulation of the incidence function model of metapopulation dynamics applied to two species of rails, *Ecology*, **92**, 462–474.
- Royle, J. A. and Dorazio, R. M. (2008). *Hierarchical Modeling and Inference in Ecology: The Analysis of Data from Populations, Metapopulations and Communities*, Academic Press, New York.
- Royle, J. A. and Kéry, M. (2007). A Bayesian state-space formulation of dynamic occupancy models, *Ecology*, **88**, 1813–1823.
- Royle, J. A. and Link, W. A. (2005). A general class of multinomial mixture models for anuran calling survey data, *Ecology*, **86**, 2505–2512.
- Royle, J. A. and Link, W. A. (2006). Generalized site occupancy models allowing for false positive and false negative errors, *Ecology*, **87**, 835–841.
- Spencer, M. and Susko, E. (2005). Continuous-time Markov models for species interactions, *Ecology*, **86**, 3272–3278.
- Sutherland, C. S., Elston, D. A. and Lambin, X. (2014). A demographic, spatially explicit patch occupancy model of metapopulation dynamics and persistence, *Ecology*, **95**, 3149–3160.
- Tanner, J. E., Hughes, T. P. and Connell, J. H. (1994). Species coexistence, keystone species, and succession: A sensitivity analysis, *Ecology*, **75**, 2204–2219.
- Tsujino, M., Hori, M., Okuda, T., Nakaoka, M., Yamamoto, T. and Noda, T. (2010). Distance decay of community dynamics in rocky intertidal sessile assemblages evaluated by transition matrix models, *Population Ecology*, **52**, 171–180.
- Tyre, A. J., Tenhumberg, B., Field, S. A., Niejalke, D., Parris, K. and Possingham, H. P. (2003). Improving precision and reducing bias in biological surveys: Estimating false-negative error rates, *Ecological Applications*, **13**, 1790–1801.
- Welsh, A. H., Lindenmayer, D. B. and Donnelly, C. F. (2013). Fitting and interpreting occupancy models, *PLoS ONE*, **8**, e52015.
- White, G. C. and Burnham, K. P. (1999). Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals, *Bird Study*, **46**, S120–S139.
- Wootton, J. T. (2001). Prediction in complex communities: Analysis of empirically derived Markov models, *Ecology*, **82**, 580–598.
- Yackulic, C. B., Reid, J., Davis, R., Hines, J. E., Nichols, J. D. and Forsman, E. (2012). Neighborhood and habitat effects on vital rates: Expansion of the Barred Owl in the Oregon Coast Ranges, *Ecology*, **93**, 1953–1966.
- Yackulic, C. B., Reid, J., Nichols, J. D., Hines, J. E., Davis, R. and Forsman, E. (2014). The roles of competition and habitat in the dynamics of populations and species distributions, *Ecology*, **95**, 265–279.
- Zucchini, W. and MacDonald, I. L. (2009). *Hidden Markov Models for Time Series: An Introduction Using R*, CRC Press, New York.

Dynamic Site Occupancy Models: Statistical Inference of Site Occupancy Dynamics Accounting for State Uncertainty

Keiichi Fukaya

The Institute of Statistical Mathematics

In various ecological surveys of site occupancy, observation of occupying state is typically uncertain because of classification error. Since ignoring such a state uncertainty in general induces bias in the inference of the occupying state and the ecological processes of occupancy dynamics, classification errors need to be taken into account properly in the processes of data collection and analyses. This paper outlines the dynamic site occupancy model as a statistical model for the inference of site occupancy dynamics that account for classification error and the multistate dynamic site occupancy model as a generalization of the dynamic site occupancy model, in terms of motivations, required census design and model formulation. As an example of the multistate dynamic site occupancy model, which can potentially be applied to various ecological problems, I also present a statistical model for community dynamics that accounts for an observation error that can occur in the observation of sessile organisms and note some merits of using a dynamic site occupancy modeling framework in the inference of sessile community dynamics.

多変量状態空間モデルを用いたリター分解実験の ためのパラメータ推定

仁科 一哉[†]

(受付 2015 年 6 月 30 日 ; 改訂 2016 年 1 月 18 日 ; 採択 3 月 1 日)

要 旨

自然生態系において落枝落葉(リター)の分解のプロセスは、光合成による一次生産と同様に、生態系全体の短期的・長期的な炭素収支を決める重要な生態系プロセスである。生態学における研究では、リターバッグ法と呼ばれる野外培養法によって、リターの分解速度の観測を行ってきた。本研究では LIDET と呼ばれる北アメリカを中心にして行われた複数サイトのリター分解実験の結果を用いて、リター分解速度定数およびその環境応答を推定するモデルを提案する。リター分解の時系列データに対して多変量状態空間モデルを構築し、MCMC によるパラメータ推定を行った。用いたデータは 26 の異なるサイトから得られたものであり、各サイト内に繰り返し数が 4 つある時系列データである。採取時間間隔は数カ月毎から各年とサイトにより様々であった。本研究では、落葉広葉樹のサトウカエデと、常緑針葉樹のアメリカネズコの観測結果に対して、同じモデルを導入してパラメータ推定を行った。気温応答の樹種間差異は殆ど見られなかったが、降雨応答に関してはアメリカネズコの方が少降雨時においても、高い分解活性を示す傾向にあった。また観測データでは十分に観測できない、リター分解の季節変動を推定することが可能になった。生態学研究としてはサンプルサイズが大きい部類に入るが、利用したデータはバラつきが大きくかつノイズであるため、いくつかのサイトでは状態空間モデルの導入によってはじめて速度論的な推定および定量的な環境応答が可能となった。またサンプルサイズが小さいサイトにおいても、ランダム効果を用いてサイト間の情報を縮約させることによって、妥当な推定を行うことができた。

キーワード：状態空間モデル、リター分解、生態系炭素循環、欠損値、階層ベイズモデル、縮約推定。

1. はじめに

陸域生態系の炭素循環において、植物の光合成による炭素同化は大気-陸面の CO₂ 収支を決める上で極めて重要な要素である。一方で、近年の生態系炭素循環モデルによる複数モデル相互比較実験の将来予測では、生態系の炭素収支について、光合成による炭素固定(第一次生産)よりも、光合成生産物のその後の動態、つまり枯死や落葉後の分解過程、により大きな予測の不確実性を含むことが明らかになってきている(e.g., Friend et al., 2014; Nishina et al., 2014)。陸域生態系の有機物分解は、その炭素賦存量の大きさから大気 CO₂ 収支予測の精度向上において非常に重要であると同時に、生態系内の窒素やその他の栄養塩の循環を制御して生態系の

[†] 国立環境研究所 地域環境研究センター：〒 305-8506 茨城県つくば市小野川 16-2

次生産にも影響を与えるため (e.g., Handa et al., 2014), 定量的把握を行うことが非常に重要なプロセスである。

生態学(特に生態系生態学と呼ばれる分野)では、古くからリターバッグ法と呼ばれる方法で、様々な植物や環境において落枝落葉などの植物遺体(リター)の分解速度の推定を試みてきた (Bocock and Gilbert, 1957; Wider and Lang, 1982; Berg and McLaugherty., 2004). この方法は、未分解リターをナイロン製などのメッシュで作成された袋に入れた後、それを対象フィールドの土壤表層やリター層に埋め戻して放置し、定期的にその袋を採取してバッグ内の残存リター重量や炭素含量などを測定し、そこで得られる観測値の時系列変化を観察する方法である。なお、リターバッグは半年から数年にわたって野外設置し、数カ月から各年で継続的に設置したサンプルを回収して分析する方法が一般的である。

リターバッグ法の観測結果や、そこから得られるパラメータは、陸域生態系炭素循環モデルや IPCC の将来気候予測にも使われる Earth system model (ESM) と呼ばれるモデルなどのリター分解のプロセスに利用されている (e.g., Potter et al., 1993; Bonan et al., 2013; Wieder et al., 2014). しかしながら、観測データの解析に使われるリター分解を記述する統計モデルは、強い定常状態を仮定して、簡単な定式化で済ませることが多い。リター分解の統計モデルは、リター分解を一次反応式として取扱い、下記のようなモデルを想定して指数関数でフィッティングする事が殆どである。

$$(1.1) \quad \frac{d\text{Mass}}{dt} = -k\text{Mass}$$

ここで、Mass はリターバッグ内の残存重量であり、 k は分解速度定数(時間⁻¹)と定義される。この分解速度定数の推定値をそのまま、あるいは参考値として、ESM や陸域生態系炭素循環モデルの中で利用される。また、この分解定数を様々な樹種や環境条件中において求めることによって、分解機能の生態学的な特性を把握することが、既存の生態学研究では一般的な研究アプローチとなっている (e.g., Berg and McLaugherty, 2004; 大園, 2008)。

リターバッグ法で得られる時系列データは、理想的には単調減少傾向を示し、指数関数でフィッティングしても、見かけ上妥当にあてはまっている研究例が多い。それでもなお、このモデルではいくつかの弱点がある。リター分解は主として微生物による働きによるものであるが、生化学的な酵素活性の温度依存性など、設置期間内の環境要因の変動が考慮されていない。特に短い野外設置期間である場合は、結果の解釈に注意が必要である。例えば、半年間の野外リター分解試験を日本の森林で行った場合を考える。リターバッグを7月に設置して定期的に回収した場合、後半は分解活性が落ちることが考えられるが、これが見かけ上の漸近的減少を示す可能性がある。当然、リターの野外設置時期を半年ずらした場合には、設置期間の後半が高温になるため異なる分解速度定数 k が得られる事になる。この場合において、分解速度定数 k の定量的意義付けは非常に難しい。単純に設置期間の平均あるいは積算気温で k の変動を説明することは出来ないだろう。また乾燥条件も微生物活性に影響するため、時期に関わらず分解速度が一定というのは仮定が強すぎる。同じように複数年にまたがるサンプル設置を行った場合の重量変化に対しての、指数関数のあてはめには注意が必要であろう。一方で、多くの生態系炭素循環モデルにあるリター分解サブモデルでは、下記のように、温度や時間変化を伴う定式化が一般的である (e.g., Potter et al., 1993)。

$$(1.2) \quad \frac{d\text{Mass}}{dt} = -kf(\text{温度})f(\text{水分})\text{Mass}$$

ここで $f(\text{温度})$, $f(\text{水分})$ はそれぞれ温度と水分条件の分解応答関数である。先に示した指数関数のフィッティングでは問題となるようなケースでも、この定式化では季節変動の表現が可

能になり、より詳細なデータの解釈や定量的な情報を与えることができると考えられる。しかしながら、リターバッグで得られる観測値は、多くの場合サンプリングの時間間隔が不等であったり、時系列に対するサンプルサイズが十分でない。また野外観測のバラつきを推定するために繰り返しがあるため複数時系列データになる。このようなリター分解試験データに対して、生態学では十分な統計モデルが提案されていないのが現状である。

そこで本研究では、状態空間モデルを用いて、生態系モデルのリター分解で用いられているような環境要因の時間・空間変動を考慮したモデルを構築し、観測値を活かしたリター分解モデルのパラメータ推定を行う方法を提案する。統計モデルとしては欠損値ありの時系列データとして取り扱った。また複数の時系列データが利用できるために、多変量状態空間モデルを構築して、リター分解の定量的、速度論的評価を試みる。本研究で用いたリター残存重量の時系列データは、アメリカで広域的に行われた Long-term intersite decomposition experiment team (LIDET: Harmon, 2013) のデータベースを活用した。本研究では特に落葉広葉樹と常緑針葉樹について着目して、それぞれに同一モデルを適用して種間のパラメータ比較を行う。針葉樹と広葉樹のリターは物理的・理化学的性質の差異から大きく分解速度が異なることが知られているが(e.g., Prescott et al., 2000; Cornwell et al., 2008), 分解の環境応答特性の違いはあまり言及されてこなかった。より詳細なリター分解特性の把握に対して、状態空間モデルの枠組みが有用であることを本研究で示す。

2. 材料と方法

2.1 リターバッグ実験のデータ

アメリカで行われた LIDET (Harmon, 2013) のデータを使用した。LIDET は米国内の研究機関、大学による共同プロジェクトであり、1992 年から 2002 年の間にかけて、共通のプロトコルを用いて北米各地でリターバッグ試験を行ったものである(表 1)。このデータベースには、27 の異なるサイトにおける、約 30 種の樹木や草本の葉と根のリターバッグ試験結果が掲載されている。具体的には、それらのリターバッグの重量残存量の時系列データ、およびその理化学的な項目が掲載されている。なお反復のために各サイトには 4 つの異なるリターバッグ設置場所を設けてあり、それぞれ独立のブロックのサンプルとして扱われている。

本研究では、北米に一般的なカエデ科の落葉広葉樹である サトウカエデ *Acer Saccharinum* (以下 ACSA) とヒノキ科の常緑針葉樹であるアメリカネズコ *Thuja plicata* (以下 THPL) を扱う。この 2 つの樹種については、スタンダード試料として各地の実験サイトに同一リターサンプルを配布したものを設置培養している(よって本来はこの 2 つの樹種の自然生息域でないサイトにおいても分解実験が行われている)。リター設置期間は、試験サイトによって異なり、最短で 3 から 4 年で、最長で 10 年となっている。データ採取間隔は、温度の高い熱帯では 3 ヶ月から半年とし、それ以外では 1 年おきにサンプリングを行っている。それぞれの樹種についての葉リター残存重量の時系列データを図 1 と図 2 に示す。

本データベースには、リター分解に関するデータの他に各サイトの 30 年平均の月毎の平均気温と降雨量が報告されている。本来は設置期間中の観測データの利用が望ましいが、本研究では 30 年平均の各月データを、リターバッグの設置年数に従って繰り返し使用した。本研究で使用した気温、降雨データを図 3 に示す。

LIDET データベースの中で、異常値として報告されている値や、初期値を大きく超えるような値が報告されている場合には、すべて欠損値として扱った。また、気象データとして降雨量が報告されていない一つのサイトについては今回は取り扱わなかった。よって本研究で扱う全サイト数は 26 となった。

表 1. 本研究で利用した LIDET 実験サイトの基本情報.

Site ID	Site name	Location	緯度 [°]	傾度 [°]	標高 [m]	年平均気温 [°C]	年降水量 [mm]	実蒸発散量 [mm]
1	AND	Oregon	44	122	500	8.6	2309	761
2	ARC	Alaska	68	149	760	-7.0	327	284
3	BCI	Panama	9	79	30	25.6	2692	1368
4	BNZ	Alaska	64	148	300	-5.0	403	360
5	BSF	California	38	105	1300	14.4	1244	753
6	CDR	Minnesota	45	93	230	5.5	823	733
7	CPR	Colorado	40	104	1650	8.9	440	430
8	CWT	North Carolina	35	83	700	12.5	1906	1173
9	GSF	Puerto Rico	17	65	80	26.3	508	502
10	HBR	New Hampshire	43	71	300	5.0	1396	712
11	HFR	Massachusetts	42	72	335	7.1	1152	851
12	JRN	New Mexico	32	106	1410	14.6	298	292
13	JUN	Alaska	58	134	100	4.4	2878	495
14	KBS	Michigan	42	85	288	9.0	811	706
15	KNZ	Kansas	39	96	366	12.8	791	747
16	LBS	Costa Rica	10	83	35	25.0	4099	1699
17	LUQ	Puerto Rico	18	65	350	23.0	3363	1234
18	LVW	Colorado	40	105	3160	1.6	1096	851
19	MTV	Costa Rica	10	84	1550	17.7	2685	1084
20	NIN	South Carolina	33	79	2	18.1	1491	1206
21	NLK	Wisconsin	46	89	500	4.4	677	649
22	NWT	Colorado	40	105	3650	-3.7	1249	647
23	OLY	Washington	47	123	150	10.0	1531	794
24	SEV	New Mexico	34	106	1572	16.0	254	252
25	UFL	Florida	29	82	35	21.0	1238	1166
26	VCR	Virginia	37	75	0	15.0	1138	993

2.2 統計モデル

リター分解は一次反応式として定義した。温度と水分条件が微生物活性に大きく影響を与え、分解速度を制御することが知られている。よって、本研究では気温と降雨量の分解速度定数への制限関数として、これらの環境要因の効果を導入した。

残存リター重量は月次時系列データであり、観測のない月のデータはすべて欠損値として扱った。

まず、尤度を定める観測モデルと状態モデルを以下のように定義した。モデルの記述は Gelman (2004) らの記法に従った。

$$(2.1) \quad Mo_{[0,i,n]} \sim N(Mt_{[0,i,n]}, \sigma_{obs0})$$

$$(2.2) \quad Mo_{[t,i,n]} \sim N(Mt_{[t,i,n]}, \sigma_{obs})$$

$$(2.3) \quad Mt_{[t,i,n]} \sim N(Mt_{[t-1,i,n]} \exp[-ke^{k_{site[i]}} ft_{[t-1,i]} fp_{[t-1,t-2,i]}], \sigma_{ps})$$

ここで t, i, n はそれぞれ、設置月からの経過した月数、 i はサイトの識別 ID、 n はサイト内の繰り返し数を示す。Mo は観測されたりター残存重量を示し、 $Mo_{[0,i,n]}$ は初期値を示している。一方で、 Mt は真の重量を示す。 $N(\mu, \sigma)$ は平均 μ 、標準偏差 σ の正規分布を表す。 σ_{obs} は

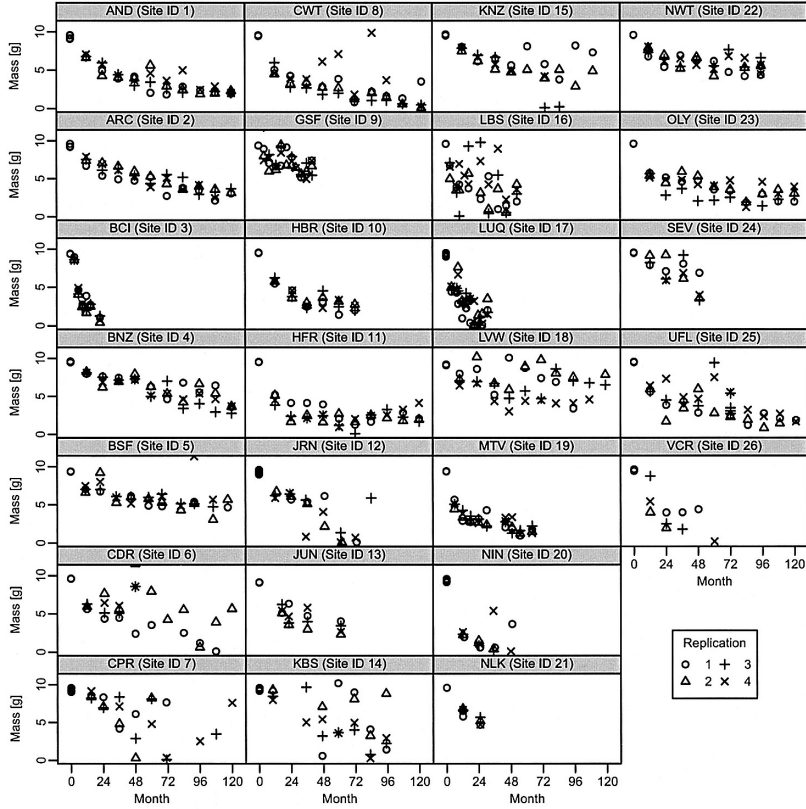


図 1. 各サイトにおける ACSA (サトウカエデ)リターの残存重量の経時変化.

観測誤差を表す標準偏差を示し, σ_{ps} はプロセス誤差を示す標準偏差である. k は分解速度定数 (month^{-1})を示し, $ksite_i$ は分解速度定数のサイトランダム効果である. $ft_{[t-1,i]}$ と $fp_{[t-1,t-2,i]}$ はそれぞれ温度と降雨量の制限関数であり, 本研究では以下のように定義した.

$$(2.4) \quad ft_{[t,i]} = \exp \left[\frac{(\mathbf{T}_{[t,i]} - 30) \log(Q_{10})}{10} \right]$$

温度制限関数は, 改変した van't Hoff 式を利用した. ここで \mathbf{T} は各サイトの月平均気温であり, Q_{10} ($Q_{10} > 1$) は温度依存性を決めるパラメータで, 10°C 上昇した時に, 分解速度が何倍になるかを示している. 生態系モデルにおける分解速度の温度依存性に関する定式化については, この他には化学反応の温度依存性を扱うアレニウスの定式化 ($\exp \left[-\frac{E_a}{R(\mathbf{T}+273.15)} \right]$; E_a は活性化エネルギー, R は気体定数)を用いることもあるが(Davidson and Janssens, 2006; Davidson et al., 2006), van't Hoff 式などの指数関数による定式化は経験的に当てはまりがよく, 多くの生態系モデルで使用される関数系の為に本研究ではこちらを採用した.

次に降雨量制限関数を定義する.

$$(2.5) \quad fp_{[t,i]} = \{1 - \exp[-c(1-d)\mathbf{P}_{[t,i]}\}]^{-1/d}$$

本関数は降雨量に対して 0 から 1 の値を取る曲線を示すが(式は von Bertalanffy の式を利用

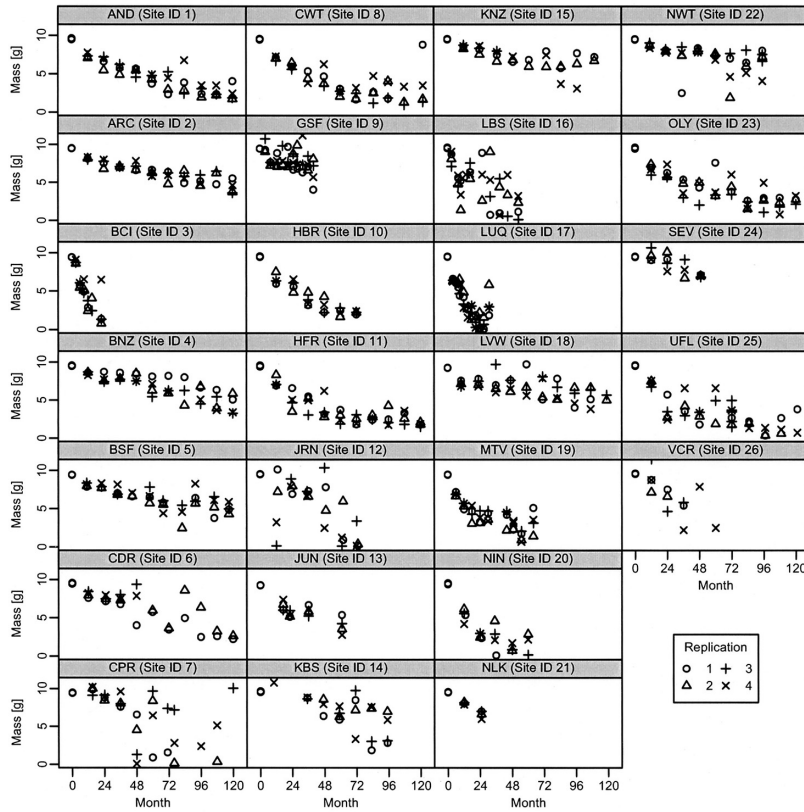


図 2. 各サイトにおける THPL(アメリカネズコ)リターの残存重量の経時変化.

した), ここでパラメータ c, d はそれぞれ降雨応答の曲線のシェイプを決める. 本関数は $[0, 1)$ の値を通る単調増加の非線形式であり, 降雨が 0 mm の時に値が 0 となり分解を全く抑制するように働く. 分解の降雨量応答の定式化に関しては, 同じような特徴を示すミカエリスメンテン式の様な有理関数が使われる事が多いが(e.g., Raich and Potter, 1995; Hararuk and Luo, 2014), 本モデルで採用した関数の方が立ち上がりの形状の自由度が高いために, このような定式化を行った.

分解速度定数 k に対してはサイト間のバラつきを考慮するために, 下記のようにランダム効果を導入した.

$$(2.6) \quad k_{\text{site}[i]} \sim N(0, \sigma_{id})$$

分解速度定数 k のサイト間のばらつきは, 例えば, 土壌の窒素などの栄養塩などに由来する温度や降雨量条件によらない分解速度のサイト間差を表わすと考えられる.

各パラメータの事前分布は表 2 にまとめた. 個々の事前分布には一様分布 U (上限, 下限) を利用した. 各パラメータの上限, 下限は経験的に十分に大きな値を取っているが, 幾つかのパラメータに関してはエキスパートジャッジによって決めた.

以上より事後分布は下記のように定義される.

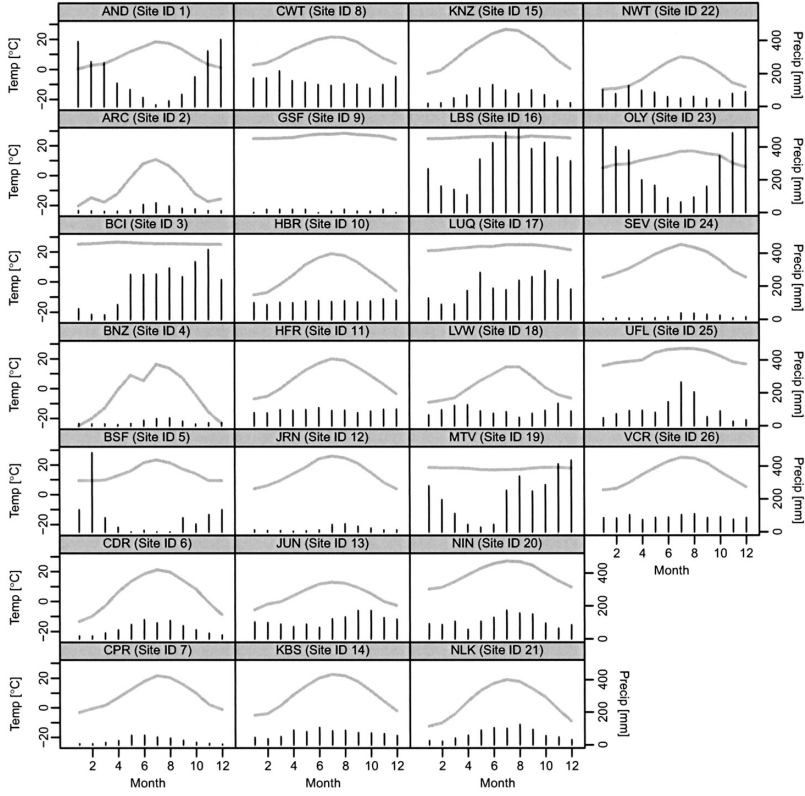


図 3. LIDET 試験地における月平均気温と月降雨量。折れ線が月平均気温を示し(左軸)，棒グラフは月降雨量を示す(右軸)。

$$\begin{aligned}
 (2.7) \quad p(\boldsymbol{\theta}, \sigma_{obs_0}, \sigma_{obs}, \sigma_{ps}, Mt | Mo, T, P) &\propto \prod_{t \geq 1} \prod_i \prod_n N(Mo_{[t,i,n]} | Mt_{[t,i,n]}, \sigma_{obs}) \\
 &\times \prod_i \prod_n N(Mt_{[0,i,n]} | Mo_{[0,i,n]}, \sigma_{obs_0}) \\
 &\times \prod_{t \geq 1} \prod_i \prod_n N(Mt_{[t,i,n]} | Mt_{[t-1,i,n]}, \sigma_{ps}, \boldsymbol{\theta}) \\
 &\times \prod_i N(k_{site[i]} | 0, \sigma_{id}) \\
 &\times U(\sigma_{obs_0}) U(\sigma_{obs}) U(\sigma_{ps}) U(\sigma_{id}) U(k) U(Q_{10}) U(c) U(d)
 \end{aligned}$$

$\boldsymbol{\theta}$ はパラメータベクトルを示す(ここでは $\boldsymbol{\theta} = \{k, Q_{10}, c, d\}$)。

事後分布のサンプリングには，WinBUGS ver. 1.4.3 (Spiegelhalter et al., 1996; Lunn et al., 2000) を使ってマルコフ連鎖モンテカルロ法により行った。サンプリング条件は，独立したチェーン数が 3 つ，試行回数を 50000 とし，サンプリングした前半の半分を棄却した。その内，自己相関を防ぐために 10 ステップ毎にサンプリングを行って事後分布とした。

3. 結果と考察

3.1 状態空間モデルの推定結果とその種間差

ACSA, THPLともに全てのパラメータにおいて、チェーン間の分散の比である \hat{R} (Gelman and Rubin, 1992)が1.05以下であり、収束したと判断した。

いずれの樹種においても推移に伴うプロセス誤差 σ_{ps} よりも、観測誤差 σ_{obs} の方が大きくなっている(表2)。しかしながら、両樹種共にプロセス誤差も無視できないほどの大きさを示している。 σ_{ps} から得られる単純な計算では95%の信用区間で、10年後(120ヶ月後)にはACSAで ± 6.0 gであり、THPLで ± 4.5 gと推定される。各サイトの繰り返し間における差は大体この概算値と比較できるが、実際には分解が早いサイトで数年で0g付近になった場合にはこのモデルから推定された概算は一致しない。

次に分解速度定数を比較すると、ACSAの k はTHPLに比べて事後平均値が2倍程度であり、高い分解速度定数を示した(表2)。針葉樹であるACSAのリターは、リグニンなどの難分解性の物質が多く、窒素含有量が低い(Harmon, 2013)。一方で、落葉広葉樹であるACSAは、リグニン含量が低く、窒素含有量が高いために、微生物にとって利用しやすい性質を持っている。こうした理化学的な性質の違いが分解係数の差に反映されていると考えられる。ランダム効果から求められた各サイト毎の分解速度定数を示すと(図4)、 σ_{id} で推定結果で示されているように、ACSAではサイト間の差異が大きく、分解速度定数は最大で6倍の開きがあるのに対して、THPLではサイト間差は3倍程度であった。この分解速度定数のサイト間のバラつきは気温や降雨量によって説明できなかった変動である。

分解速度への気温に対する依存性を表す Q_{10} には樹種間差は認められなかった(表2, 図5上)。 Q_{10} は将来の気温上昇による生態系に蓄積された炭素の分解促進の程度を定量的に評価する指標として注目されているが、野外で行われるリターバッグ分解試験では直接的にこのパラメータを推定する統計モデルが無かったこともあり、月平均気温(あるいは地温)に対する Q_{10} として比較可能な文献値は見当たらなかった。しかしFierer et al. (2005)の24樹種のリターの室内培養実験の結果にある範囲(2.0から3.4)の間には、推定された結果は95%C.I.まで含めて内包されていた。よって推定結果は妥当であると考えられる。

降雨量応答のパラメータ(c, d)に関しては、わずかながら種間差が認められた(表2, 図5下)。ACSAでは重み付き降雨量が300mmを超えたところで、ほぼ飽和するのに対し、THPLでは200mm付近である。特により乾燥した範囲(100mm以下)では、樹種間の差は顕著で、THPLは低降雨時にも分解が抑制されにくい。この差は葉リターの形態的な特徴が関係している可能性がある。THPLリターは鱗片状の針葉で、薄い広葉のACSAよりもリターそのものの水分保

表2. 各樹種におけるパラメータの事後推定結果。

	ACSA		\hat{R}	THPL	
	Priors	Mean (95% CI)		Mean (95% CI)	\hat{R}
k	U(0, 1)	0.17 (0.10–0.30)	1.01	0.10 (0.06–0.17)	1.02
Q_{10}	U(1, 10)	2.3 (1.6–3.2)	1.00	2.3 (1.7–3.5)	1.01
c	U(0.01, 0.5)	0.08 (0.01–0.39)	1.03	0.13 (0.01–0.45)	1.01
d	U(0.01, 1)	0.44 (0.04–0.85)	1.02	0.49 (0.04–0.83)	1.00
σ_{obs_0}	U(0, 2)	0.029 (0.002–0.082)	1.00	0.023 (0.001 – 0.070)	1.00
σ_{obs}	U(0, 2)	0.31 (0.18–0.49)	1.00	0.27 (0.16–0.41)	1.00
σ_{ps}	U(0, 2)	0.54 (0.44 – 0.61)	1.00	0.47 (0.39 – 0.53)	1.00
σ_{id}	U(0, 2)	0.55 (0.35–0.81)	1.01	0.42 (0.24–0.46)	1.02

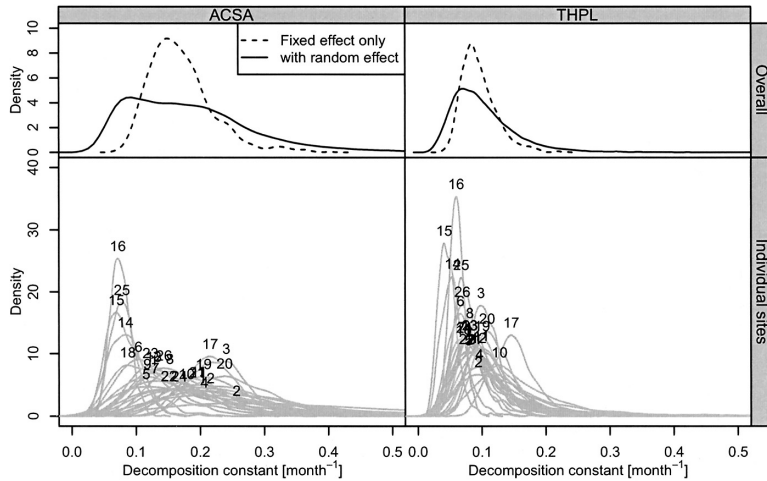


図 4. 各樹種における分解速度定数“ k ”の事後分布. 全体の分解速度定数(上)およびランダム効果を用いたサイト毎の分解速度定数“ $k + k_{site[i]}$ ”(下)の事後推定結果. 上図における実線は“ k ”の、破線は“ $k + k_{site}$ ”の事後分布を示す. 下図の数値はサイト ID を示しており、各密度分布の事後平均値直上に示した.

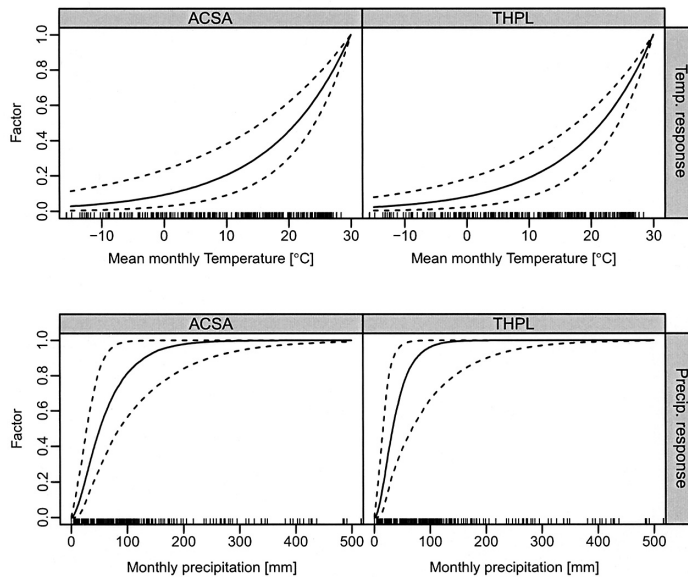


図 5. 気温制限関数(上図)と降雨制限関数(下図)の各樹種における推定結果. 実線は事後平均より求め、点線は 500 回の事後シミュレーションからのサンプリングによる 95%信用区間を示した. ラグは推定に使用したデータを示す. 重み付き降雨に対しては、事後平均を用いて計算した値を示している.

持能が高いことが要因の一つと考えられる.

サイト毎の分解速度定数の事後平均推定値($k + k_{site[i]}$)を比較すると、強い相関が示された(図 6). この関係は、種差を超えた、つまりリターそのものの理化学的性質ではない、温度や

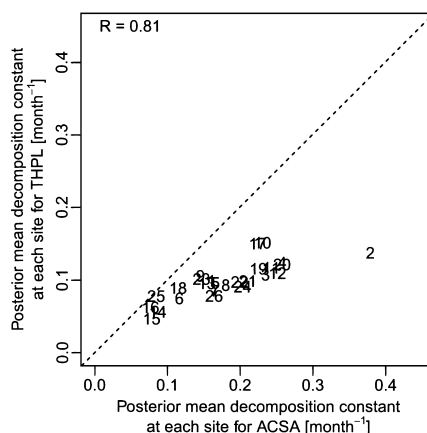


図 6. ACSA と THPL における各サイトの分解速度定数 k の事後平均値の比較. プロットの数値は Site ID を示す. 点線は 1 : 1 のラインを示す.

降雨量以外のリター分解を制御する共通の環境要因が存在することを示していると考えられる。データは掲載しないが、どちらの樹種の分解速度定数も、温度や降雨量および蒸発散量の年間値との間には、弱い相関関係ですら認められなかった。この結果は、温度や降雨の分解への影響を上手く推定していると考えられる。

これ以上の考察は本論文の趣旨から外れるのであまり掘り下げないが、一般的に、リター分解に関わる支配的な制御因子の強さは、気候 > リターの理化学性 > 土壌の生物相と考えられている (Aerts, 1997)。例えば、同じ LIDET データの解析で指数関数を当てはめた分解速度定数の環境因子との比較を行った研究 (e.g., Cusack et al., 2009) では、分解速度定数との温度や降雨量との単純な相関解析に終始していた。ある総説の中では、分解速度定数を求めることは有益な情報をもたらさないとまで言及している (Prescott, 2005)。しかし本研究では、温度と降雨量の主要な気候制御要因を適切に統計モデルに導入したことにより、より一歩進んだ生態学的な意義付けを観測データから抽出できるようになったと考えられる。

一方で、温度、降雨量の 2 つの依存性を正しく評価するには、これらの共変量が十分なレンジを持っていることが必要となる。そのためには本研究で提案したように、複数サイトのデータを上手く活用する必要がある (図 3, 図 5)。同時に、複数サイトデータの利用とランダム効果の利用は、縮約推定量を扱うことになり、特に時系列サンプル数の少ないサイトに関しては、より確からしい推定を可能にしていると考えられる。

最後に、各サイトの分解特性を明らかにするために、得られた事後分布を使って各サイトの各月のターンオーバー速度 (分解速度定数に温度、降雨量制限関数を乗じたもの) を求めた (図 7)。

本推定結果から、各サイトの分解の季節性の定量的把握が可能になった。多くのサイトでは、夏季にあたる 6–8 月にターンオーバー速度が最大となる。一方で、AND (ID 1)、BSF (ID 5) や MTV (ID 20) などにおいては少雨によって (図 3)、この時期にターンオーバー速度が抑制されていた。また熱帯地方にある BCI (ID 3) は雨季と乾季のある熱帯性気候に属するが、季節変動が主に降雨によって引き起こされていることが、本モデルから定量的に推定できている。このように、状態空間モデルを使うことによって不完全な時系列データから、定量的な分解特性を明らかにすることができる。

本研究では、モデルの構造の不確実性を扱うような、複数モデルの提案をしていない。共変

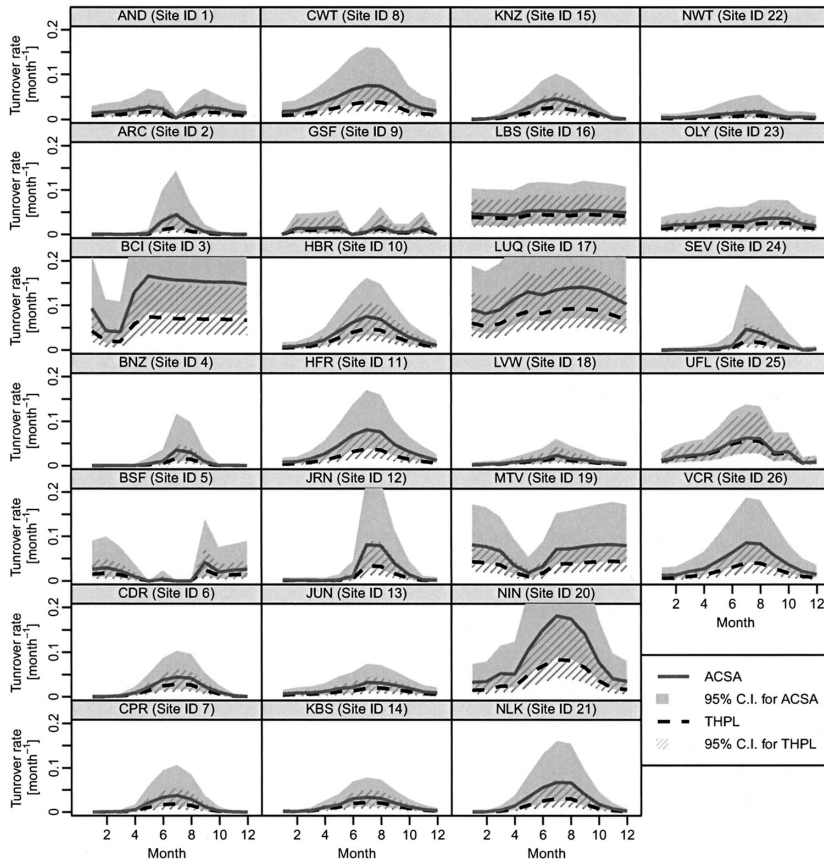


図 7. 事後分布から計算される各サイトの月別のターンオーバー速度 (month^{-1})。灰色実線は ACSA, 黒色点線は THPL の中央値を示し, 灰色の塗りつぶしと斜線塗りつぶしは, それぞれ ACSA, THPL の 95% C.I. を示す。

量の選択のレベルでは, 利用できるデータが存在すれば, 地温や土壤水分などを利用したほうが, よりリター分解に対して直接的な要因を扱うモデルになる。また降雨量応答に関しては, 本モデルの定式化では観測月の降雨が 0 となると分解も停止してしまうが(実際には現場の土壤に水分が保持されている), Hashimoto et al. (2015)では降雨量 P を観測月とその前月との重み付けとして利用する事によって, このような極端な応答を回避する定式化を提案している。他にリター分解モデルの改良として考えられるのは, 下記の式の様に難分解性と易分解性など複数のコンパートメントに分ける, 二項の指数関数を利用したモデルの導入である (e.g., Wider and Lang, 1982; Cusack et al., 2009; Currie et al., 2010)。

$$(3.1) \quad \frac{d\text{Mass}}{dt} = -k_a F_{\text{fast}} - k_b F_{\text{slow}}$$

ここでは $\text{Mass} = F_{\text{fast}} + F_{\text{slow}}$ と定義している。植物遺体はセルロースのような容易に分解される画分 (F_{fast}) と, リグニンと呼ばれる難分解性の物質を主とした画分 (F_{slow}) に化学的に分ける事ができる。これらの割合は樹種によっても大きく異なることが知られている。本研究で構

築した状態空間モデルにおいても、2つの画分を潜在変数として考慮したモデル化を行うことは可能である。しかし、各画分の実測値が無い中で複雑なモデルを当てはめることは、節約の原則に反する。いずれにしても、複数モデルセットの比較を行うにあたっては、時系列データかつ階層ベイズモデルの枠組みで利用できる情報量規準やクロスバリデーションの利用が必要となる。

3.2 リター分解における状態空間モデルの利用とその有用性

生態学では動植物の個体動態研究などに早くから状態空間モデルの適用が試みられてきたが (e.g., Schnute, 1994; Clark and Bjørnstad, 2004), 生態系生態学 (Ecosystem ecology) と呼ばれる物質循環を扱う分野では、本来は定量という観点からも相性が良いにもかかわらず、状態空間モデルの適用例は近年になっても限られている。少なくともリター分解実験データに対して状態空間モデルを適用した論文は、著者の調べた限りでは存在しなかった。単調減少である事が殆どであるリター分解実験データには、状態空間モデルの様な枠組みは不要と思われるのが利用されない一因かもしれない。しかし、動態に影響しない観測誤差と、動態に影響するプロセス誤差を、適切に扱わなければ時系列変動データを定量的に扱うことは難しい (Clark, 2007)。例えば、リターバッグからのリターの意図せぬ脱落、逆にリターバッグへの土壌や現場リターの混入や藻類の繁茂、またはリターバッグを置いた場所が土壌ではなく採取期間中たまたま成長して露出した樹木根の上に位置して分解は進まなかったなど、野外研究では様々な予期せぬトラブルがあり得る。本研究で使用した観測データでも確認できるが (図1, 図2), 明らかに単調減少ではないデータが散見される。多くの研究では、アンサンブル平均した値に対してモデルの適用を行う事が多く、このようなバラつきは自然と隠されてしまう。より定量的にデータを扱うには、すべてのサンプルの多変量の時系列データを扱って、2つの誤差を上手く推定することが重要であると考ええる。また、状態空間モデルがあまり活用されてこなかった他の理由として、時間を離散化することに抵抗があるのかもしれない。一方で、生態系モデルなどは差分方程式で表されているため、状態空間モデルで得られた分解速度定数や環境応答へのパラメータは親和性が高い。加えて、活用できる観測された環境データの時間解像度に応じて、上手くモデル化することが出来るため、離散化にはデメリットよりもメリットの方が大きいと感じている。

多くの生態系モデルにおいては、落葉広葉樹や常緑針葉樹といった機能群で生態系を分類しており (e.g., Potter et al., 1993), 個別の樹種に対するパラメータ設定は、特に広域を扱うモデルでは現実的な問題から設定されない。しかし階層ベイズモデルの枠組みを用いれば、パラメータにランダム効果を導入して階層化をすることにより、グローバルパラメータとして、より包括的な推定値を観測データから直接的に得ることができる。また LIDET には広葉樹種、針葉樹種ともに複数あるが、これらを階層化した統計モデルの構築も可能である。もちろん本研究の両樹種についても、より明示的に統合したモデル化が可能であるし、多種間の分解特性に関わるリターの理化学的性質 (e.g., Kurokawa and Nakashizuka, 2008) を考慮したモデルの構築も考えられる。こうした推定値は、陸域生態系の炭素循環の将来予測に使われるプロセスベースモデルのパラメータとして利用でき、より定量的に観測データの情報を活かすことが出来る方法であると考えられる。

4. おわりに

近年の計算機の実装やアルゴリズムの改良から、より巨大なモデルのデータ同化が可能になっており (e.g., 樋口, 2011), 光合成から植物成長、分解の系を含んだプロセスベースの生態系モ

デルにおいても、大気 CO₂ 濃度や比較的観測が簡単で大規模な衛星データなどを使った逆推定によるパラメータの更新は一般的なものになりつつある (e.g., Saito et al., 2014). しかし、更新できるパラメータ数には限りがあり、生態系のすべてのプロセスに対して一括して行うことは現実的に困難である。一方で、生態学的な研究では野外観測を主とした個別生態系要素のデータの蓄積と公開が一般的になりつつあり、利用できる観測情報が豊富になってきている。しかしながら本研究で使用したデータのように、生態学で取得される野外観測データはサンプルサイズが小さいということに加え、無視できない誤差がそこかしこに紛れ込んでいるデータが多い。このようなデータから定量的で速度論的な情報を推定するには、本研究で提示した様に利用できるデータに合わせたテーラーメイドなデータ統合的な統計モデルが必要であろう。陸域生態系の物質循環研究分野におけるモデル研究と野外観測研究の連携の必要性が叫ばれて久しいが、観測の誤差やプロセスの誤差というものを考慮することが殆ど無い。本研究で示したように、不確実性を考慮してパラメータ推定を行うのに、ベイズ状態空間モデルによるパラメータ推定は非常に有用なツールである。

謝 辞

本特集号の企画者である北海道大学の久保拓弥先生と統計数理研究所の持橋大地先生には、本特集号への執筆の機会を頂いたことに対し、心より感謝を申し上げます。査読者には本稿を改善する有用なコメントを数多く頂いたことに深謝致します。また、統計数理研究所の島谷健一郎先生には、セミナーをはじめとする様々な統計を勉強する機会を提供頂いたことに感謝申し上げます。なお、本研究の一部は、国環研内競争的資金(A)2014 “アジア地域におけるチャンパー観測ネットワークの活用による森林土壌 CO₂ フラックスの定量的評価” の資金によって執り行われた。

参 考 文 献

- Aerts, R. (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship, *Oikos*, **79**, 439–449.
- Berg, B. and McClaugherty, C. (2004). 『森林生態系の落葉分解と腐植形成』(大園享司 訳), シュプリンガー・フェアラーク東京, 東京.
- Bocock, K. L. and Gilbert, O. J. W. (1957). The disappearance of leaf litter under different woodland conditions, *Plant and Soil*, **9**, 179–185.
- Bonan, G. B., Hartman, M. D., Parton, W. J. and Wieder, W. R. (2013). Evaluating litter decomposition in earth system models with long-term litterbag experiments: An example using the Community Land Model version 4 (CLM4), *Global Change Biology*, **19**, 957–974.
- Clark, J. S. (2007). *Models for Ecological Data: An Introduction*, Princeton University Press, Oxford.
- Clark, J. S. and Bjørnstad, O. N. (2004). Population time series: Process variability, observation errors, missing values, lags, and hidden states, *Ecology*, **85**, 3140–3150.
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O. and Queded, H. M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide, *Ecology Letters*, **11**, 1065–1071.
- Currie, W. S., Harmon, M. E., Burke, I. C., Hart, S. C., Parton, W. J. and Silver, W. L. (2010). Cross-biome transplants of plant litter show decomposition models extend to a broader climatic range but lose predictability at the decadal time scale, *Global Change Biology*, **16**, 1744–1761.
- Cusack, D. F., Chou, W. W., Yang, W. H., Harmon, M. E., Seilver, W. L. and The LIDET Team

- (2009). Controls on long-term root and leaf litter decomposition in neotropical forests, *Global Change Biology*, **15**, 1339–1355.
- Davidson, E. A. and Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change, *Nature*, **440**, 1339–1355.
- Davidson, E. A., Janssens, I. A. and Luo, Y. (2006). On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: Moving beyond Q₁₀, *Global Change Biology*, **12**, 154–164.
- Fierer, N., Craine, J. M., McLauchlan, K. and Schimel, J. P. (2005). Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition, *Ecology*, **86**, 320–326.
- Friend, A. D., Lucht, W., Rademacher, T. T., Keribin, R., Betts, R., Cadule, P., et al. (2014). Carbon residence time dominates uncertainty in terrestrial vegetation responses to future climate and atmospheric CO₂, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, 3280–3285.
- Gelman, A. and Rubin, D. B. (1992). Inference from iterative simulation using multiple sequences, *Statistical Science*, **7**, 457–511.
- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S. and Rubin, D. B. (2004). *Bayesian Data Analysis*, 2nd ed., Chapman & Hall/CRC, New York.
- Handa, I. T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M. P., Bruder, A., Butenschoten, O., Chauvet, E., Gessner, M. O., Jabiol, J., Makkonen, M., Malmqvist, B., Peeters, E. T. H. M., Scheu, S., Schmid, B., van Ruijven, J., Vos, V. C. A. and Hättenschwiler, S. (2014). Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes, *Nature*, **509**, 218–221.
- Hararuk, O. and Luo, Y. (2014). Improvement of global litter turnover rate predictions using a Bayesian MCMC approach, *Ecosphere*, **5**, article 163.
- Harmon, M. (2013). LTER Intersite Fine Litter Decomposition Experiment (LIDET), 1990 to 2002, Long-Term Ecological Research, Forest Science Data Bank, Corvallis, Oregon. [Database]. <http://andrewsforest.oregonstate.edu/data/abstract.cfm?dbcode=TD023> (7 May 2015).
- Hashimoto, S., Carvalhais, N., Ito, A., Migliavacca, M., Nishina, K. and Reichstein, M. (2015). Global spatiotemporal distribution of soil respiration modeled using a global database, *Biogeosciences*, **12**, 4121–4132.
- 樋口知之 (2011). 『データ同化入門—次世代のシミュレーション技術—』, 朝倉書店, 東京.
- Kurokawa, H. and Nakashizuka, T. (2008). Leaf herbivory and decomposability in a Malaysian tropical rain forest, *Ecology*, **89**, 2645–2656.
- Lunn, D. J., Thomas, A., Best, N. and Spiegelhalter, D. (2000). WinBUGS—A Bayesian modelling framework: Concepts, structure, and extensibility, *Statistics and Computing*, **10**, 325–337.
- Nishina, K., Ito, A., Beerling, D. J., Cadule, P., Ciais, P., Clark, D. B., et al. (2014). Quantifying uncertainties in soil carbon responses to changes in global mean temperature and precipitation, *Earth System Dynamics*, **5**, 197–209.
- 大園享司 (2008). カナダにおけるリター分解の地域間比較: CIDET プロジェクトの成果と課題, 日本生態学会誌, **58**, 87–101.
- Potter, C. S., Randerson, J. T., Field, C. B., Matson, P. A., Vitousek, P. M., Mooney, H. A. and Klooster, S. A. (1993). Terrestrial ecosystem production: A process model based on global satellite and surface data, *Global Biogeochemical Cycles*, **7**, 811–841.
- Prescott, C. E. (2005). Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know?, *Forest Ecology and Management*, **220**, 66–74.
- Prescott, C. E., Zabek, L. M., Staley, C. L. and Kabzems, R. (2000). Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: Influences of litter type, forest type, and litter mixtures, *Canadian Journal of Forest Research*, **30**, 1742–1750.
- Raich, J. W. and Potter, C. S. (1995). Global patterns of carbon dioxide emissions from soils, *Global Biogeochemical Cycles*, **9**, 23–36.

- Saito, M., Ito, A. and Maksyutov, S. (2014). Optimization of a prognostic biosphere model for terrestrial biomass and atmospheric CO₂ variability, *Geoscientific Model Development*, **7**, 1829–1840.
- Schnute, J. (1994). A general framework for developing sequential fisheries models, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**, 1676–1688.
- Spiegelhalter, D., Thomas, A., Best, N. and Gilks, W. (1996). BUGS: Bayesian Inference Using Gibbs Sampling, Version 0.50, MRC Biostatistics Unit, Cambridge.
- Wider, R. K. and Lang, G. E. (1982). A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags, *Ecology*, **63**, 1636–1642.
- Wieder, W. R., Boehnert, J. and Bonan, G. B. (2014). Evaluating soil biogeochemistry parameterizations in Earth system models with observations, *Global Biogeochemical Cycles*, **28**, 211–222.

Statistical Modeling for Longitudinal Data in Multi-sites Litter-bag Experiment Using Multivariate State-space Model

Kazuya Nishina

Regional Environmental Research Center, National Institute for Environmental Studies

The decomposition of litter in natural ecosystems is an important process as is primary production that occurs through photosynthesis, which together determine the short- and long-term C budgets in terrestrial ecosystems. In the study of ecosystems, the litter-bag method is commonly used to evaluate the rate of litter decomposition for various sites and species while using different types of experimental manipulation and litter. In this study, we used Long-term Inter-site Decomposition Experiment (LIDET) data from a litter-bag experiment database in North America to estimate decomposition constants of two different species, a deciduous, broadleaf species: sugar maple, and an evergreen: conifer, red cedar. We applied a multivariate state-space model to evaluate litter decomposition constants and the responses of environmental factors for leaf litter of these two species. The LIDET database has time-series data of the remaining mass of litter with four replicates from each of 26 different sites. Bayesian estimation of the state space model revealed the differences of litter decomposition constants and litter precipitation responses between the two species, but no obvious difference in the temperature sensitivity parameter Q_{10} was observed. In our model, statistical shrinkage using multi-site time series data enabled the estimation of plausible decomposition constants even in sites with data having small sample sizes.

水産資源学における統計モデリング

岡村 寛[†]・市野川 桃子[†]

(受付 2015 年 7 月 8 日；改訂 12 月 9 日；採択 2016 年 1 月 4 日)

要 旨

水産資源学は、生態学とは異なる側面を持っている。実験が難しく、主要なデータが漁業からのものであるという点で、不確実性が大きく、バイアスの混入もしばしば見られる。そのような問題に対処するため、古くから統計モデルの活用が積極的に進められてきた。水産資源学は、大きく分けて、資源評価と資源管理からなる。資源評価、資源管理で使われる統計モデルの概要を紹介する。生態学と水産資源学で使われる統計モデルには多くの共通点があり、統計モデルを媒介として、水産資源学と生態学の協調・融合が進むことを期待する。

キーワード：漁業，統計モデル，資源評価，資源管理。

1. はじめに

生態学における統計手法の利用は長い歴史を持ち、仮説検定をはじめとする多くの統計手法が使用されてきた。しかし、「統計モデル」という用語が定着し、その利用が生態学の中で進んできたのは最近のことのように思われる。現在広く生態学者に読まれている「データ解析のための統計モデリング入門」(久保, 2012)が出版されたのは2012年のことである。生態学データに対する多くの応用を含む「フィールドデータによる統計モデリングとAIC」(島谷, 2012)も2012年に出版されている。筆者の知る限り、翻訳書として、McCarthyの「生態学のためのベイズ法」(McCarthy, 2009)が2009年に出版されていることを除けば、それ以前に生態学データの解析に統計モデルを利用するというを前面に押し出した和書は存在しなかった。

筆者の専門とする分野は水産資源学と呼ばれている。この分野は生態学(特に、個体群生態学)との親和性が高く、多くの共通するアプローチを持っている。しかし、水産資源学の統計モデルとの接触は、生態学より一歩早かったのではないかと思う。1993年には早くも、「水産資源解析と統計モデル」(松宮 編, 1993)という書籍が出版されている。これは統計学の一般書として、「統計モデル」という用語を前面に出した一般化線形モデルの翻訳本である「統計モデル入門」(ドブソン, 1993)と同じ年である。水産資源学からの例を多く含む「生のデータを料理する」(岸野, 1999)は1999年に初版が発行されている。また、「栽培漁業と統計モデル分析」(北田, 2001)という書籍は2001年に出版されている。これを見ると、日本の水産資源学は生態学より少なくとも10年ぐらい早く統計モデルに関心を寄せていたように思われる。ここで、水産資源学の統計モデリングが生態学のそれより優れていると言いたいわけではない。現在の浸透具合は同じようなものであろう。水産資源学がただ早かっただけである。また、それ以前にも、生態学の分野では、統計モデルの範疇に入ると思われる久野英二博士や林知己夫博士の著作が

[†] 国立研究開発法人水産総合研究センター中央水産研究所 資源管理研究センター：〒236-8648 神奈川県横浜
市金沢区福浦 2-12-4

あるが(久野, 1986; 森林野生動物研究会 編, 1997), 浸透度合い等から考えると, 我が国では一般に1990年代から2000年代にかけて「統計モデル」という考えと用語が各分野に根付いて行ったように思われる. このような傾向は, 世界的にも見られるものである(Hilborn and Walters, 1992; Quinn and Deriso, 1999).

このような統計モデルへの関心は, 水産資源学が新しいものに敏感だったからというわけではなく, 統計学への強い必要性が契機であったと考えられる. 水産資源学の第一人者であるRay Hilborn教授の「overfishing」(ヒルボーン・ヒルボーン, 2015)という本には, 「統計的な解析が必要な時というのは, 正しく実験を行わなかった時だ」という格言が紹介されている. しかし, 水産資源学では実験を行うことはほぼ不可能なのである. 海のものとも山のものともつかない(実際には海のものではあるが...)「生のデータ」を相手にするとき, 統計モデルを利用する以外に手立てはなかったのであろう. 本稿では, 生態学と水産資源学の違いを意識しながら, 水産資源学で発展してきた統計モデル手法と最近の進展について概観したい. 併せて, 筆者らが進めてきた関連する研究成果の紹介を行う. それによって, 水産資源学特有のアプローチが生態学の統計モデリングに有用なことが見出されたり, 水産資源学のそのような問題を解くためには生態学で使っているあの方法を使えば良い, といったような新たな発見が得られたりすることを期待する.

2. 生態学と水産資源学の違い

生態学と水産資源学の大きな違いは, まずデータの質と量であろう. 水産資源学では, 主なデータは漁業から得られる. 漁業では, 一般に非常に大きな個体群から多くの漁獲が得られる. 個体群生態学で使われるデータは通常0, 1, 2, ...のようなカウントデータであるのに対して, 水産資源データは重量のデータであることが多い. そして, 普通, その規模は大きい. また, 漁業データは, 厳密なサンプリングデザインのもとに行われるわけではない. 様々な原因によって, バイアスが混入したり, 欠損が生じたりすることも珍しくない. そのような不確実性の大きい情報から海の中の生物の様子を知ろうと思うと, 何らかの(統計)モデルを使って推測することが肝要になってくる. 生態学の場合, 多くのケースで科学的な計画のもとで調査を行い, それに基づいて個体群の情報を得るとというのが普通であるのに対し, 水産資源学の場合は科学的な調査ではない漁業活動から得られる情報を積極的に使って個体群や漁業の有り様に関する推測を行うというところが大きな違いとなっている.

水産資源学と生態学のもうひとつの大きな違いはその目的である. 生態学は, 生物や個体群, 群集, 動物行動などの生態的役割や進化的意味を知ることが目的とする基礎科学である. しかし, 水産資源学における大きな目的は, どのように魚を効率的に漁獲し, 漁業を維持・発展させようかということであり, 応用的・実学的側面が非常に強い(もちろん, 水産資源学にも基礎的な研究はあるし, 生態学にも応用色の強い分野があるだろうが, 一般的に水産資源学の方が, 応用色が強いということである. 近年, 生態学の方でも保全生態学として, 応用的な研究が進められており, 水産資源学との関連性も高いが, 保護と利用のどちらを重視するかという点で異なる点も多い). したがって, そのような目的に合う手法が必要とされることになる.

さらに, 水産資源学の研究対象は魚ではなく, 魚をとる漁業である. 従って, 漁業の対象である魚を知ることはもちろん必要であるが, 資源管理を導入した場合の漁業者の行動も考えないと管理がうまくいかない場合がある(Ichinokawa et al., 2015). また, 漁業は経済的・文化的活動であるので, 経済学的視点や社会的視点を取り込んで考える必要がある.

水産資源学には, 大きく分けて, 統計モデルが広く活用される2つの細目がある. ひとつは資源評価であり, もうひとつは資源管理である. 資源管理は, 通常, 資源評価結果を受けて行

われる。最初に、資源評価ではどのような統計モデリングが使われるかを概観し、次に資源管理で統計モデルがどのように利用されるかを見て行こう。

3. 水産資源評価の統計モデル

資源評価は、資源の生物学的特性に基づき、資源の現在の状態を推定したり、将来予測を行ったりするものである。ここでは、

- 基礎データの分析(魚の年齢と成長に関する話題と資源量指数(CPUE)の標準化)
- 個体群評価(個体数(資源量)の推定方法)
- その他の関連する話題(よく使用されるコンピュータソフトウェア)

を取り上げる。

3.1 基礎データの分析

水産資源学では、まず魚の年齢情報を集めるのが研究の第一段階となる。個体の年齢が分かると、集団の年齢組成が分かる。年齢組成は、生残率、死亡率、成長率などの情報を得るための基礎となる(田中, 1985)。魚の年齢は、普通、年齢形質(耳石と呼ばれる耳の中の平衡石にできる輪紋が使われることが多い)を使った年齢査定を行うことによって調べられる。

年齢査定では、年齢形質である輪紋が正しく年齢の情報を与えるという前提が必要である。しかし、1年で輪紋が必ず一本形成されるのか、それとも、1年で2本形成されているのか、が問題となることがある。実際に、1年間で輪紋が2本形成される種が知られている。このような前提の確認のために、Okamura and Semba (2009)は、統計モデルを利用した分析法を提唱している。サメの年齢査定では、脊椎骨(または背鰭棘)に形成される縁辺部の形質(透明体か不透明帯か)を観察し、いずれかの形質の出現頻度を月別に評価し、輪紋の形成周期を決定する必要がある。彼らは、形質の違いを二値データとして二項分布を使用し、二項分布の期待値が von Mises 分布の混合分布の関数であると仮定して、周期関数をモデル化した。これは二項分布回帰の拡張となっている。さらに、Okamura et al. (2013)では、輪紋の外縁部の形状ではなく、中心から輪紋までの距離を使う Marginal Increment Analysis と呼ばれる分析法に対して、同様に線形混合モデルと周期関数の組み合わせで解決する方法を提案している。

年齢データと体長データが得られれば、生物の成長の様子をモデル化することができる。生物の成長にはしばしば von Bertalanffy 曲線と呼ばれる成長式が用いられる。これは、

$$(3.1) \quad L_a = L_\infty [1 - \exp(-K(a - a_0))]$$

という式で与えられる(図1)。ここで、 a は年齢で、 L_∞ は漸近体長、 K は成長速度を表す係数、 a_0 は $L_a = 0$ となる年齢である(能勢 他, 1988)。この式は、非線形モデルになっており、解析的にパラメータを推定するのは困難である(漸化式を使って、線形モデル形式に持ち込むことは可能であるが)。そこで、通常は、パラメータ推定のため非線形最小自乗法が使用される。水産資源学では、成長式のみならず、最適な漁獲率などを考える必要があるため、非線形モデルを扱う場面が多い。このようにして、水産資源学者は、早くから非線形最適化の必要性に迫られてきた。

正規分布を仮定した線形回帰モデルの限界という点で、水産資源解析では早くから一般化線形モデル (Generalized Linear Models, GLM) の利用が進められてきた。特に、CPUE 標準化と言われる分野で GLM は積極的に用いられてきた (Maunder and Punt, 2004)。CPUE とは Catch Per Unit Effort の略で、単位努力量あたりの漁獲量のことである。漁獲量 (C) は資源量 (P) と

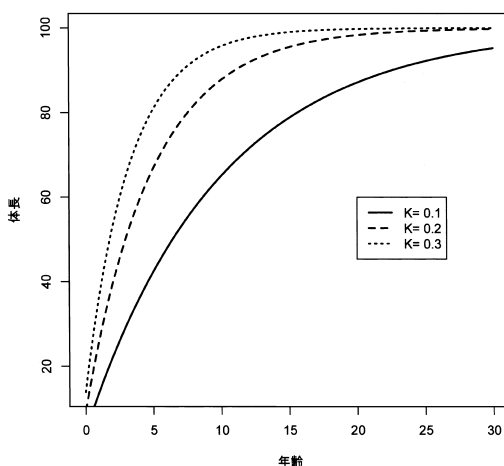


図 1. von Bertalanffy 成長曲線の例. $L_{\infty} = 100$, $a_0 = -0.5$.

努力量 (E) の積に比例するという単純な関係を想定すると, $C = qPE$ が成り立ち, これより $CPUE = C/E = qP$ となり, $CPUE$ は資源量に比例するので, $CPUE$ の変化は個体群の動態 (相対的な変化) を知るための貴重な情報となる. 比例定数である q が毎年一定であれば良いが, 先に述べたように, 漁業はデザインされた実験ではないので, 昨年は西の方で漁獲したが, 今年は東の方で漁獲する傾向にあったなどということがある. また, 環境も変わるし, 漁業を行う時期が異なる場合がある. それ故, 真の資源量の変化傾向を知るためには, 資源の変化以外の変化要因を調整して同一基準のもとでの年の変化を追う必要がある. この調整により真の年効果を取り出そうという試みが $CPUE$ 標準化と呼ばれるものであり, それには通常 GLM が使われる.

$CPUE$ 標準化では, 歴史的に $CPUE$ を応答変数とすることが多かったが, $CPUE$ は負の値をとることはなく, その分布が左右対称の釣鐘型であるとは考えにくい. そこで, 水産資源学では伝統的に $CPUE$ の対数値が正規分布に従うというモデルが使われてきた (Maunder and Punt, 2004). これは実質的に対数正規分布を用いているのと同じである. ところが, ある海域や季節では漁獲量が 0 (これにより $CPUE$ も 0) となることも珍しくない. そのような場合, $CPUE$ に小さな正数を足し込んだものの対数値を使うということが行われてきた. ただ, 0 データの割合が大きい場合は, そのような対応は十分ではない. そこで, 0 の多いデータに対して, 0 と正データをまず二項分布でモデル化し, 正のデータに対して改めて対数正規モデルを利用するというモデルが使われるようになった (Lo et al., 1992). これは, 統計学の方面では hurdle model (Ridout et al., 1998) と呼ばれるものにあたるが (連続値と離散値の違いはあるが, コンセプト的には同じである), 水産資源学ではデルタモデルと呼ばれている. zero-inflated Poisson を扱った Lambert の有名な論文の出版年が 1992 年であるので (Lambert, 1992), 0 データに対する統計モデリングの必要性という認識が早くから水産資源学にあったことが伺える.

$CPUE$ 標準化の際には, 交互作用も含めた多くの要因の検討が必要になるが, 要因の組み合わせによっては欠測になる場合が出てくる. そのような場合に対処するために, 早くからランダム効果モデルもしくは一般化線形混合モデル (Generalized Linear Mixed Models, GLMM) も使われてきた (Cooke, 1997). また, 空間的な密度変化の傾向を知るために一般化加法モデル (Generalized Additive Models, GAM) の利用も比較的早くから見られる (Borchers et al., 1997).

魚の漁獲量データは重量であることが多いが、特に大型の海洋生物のデータでは基本単位は尾数となり、離散的なカウントデータとなる。そのような場合には、ポアソン分布のような離散データを扱う確率分布が使用されるが、水産資源データは変動が大きいいため、過分散を考慮することが多い。そこで、擬似尤度に基づく overdispersed Poisson 分布や負の二項分布が使われてきた。また、そのような場合にも極端に高い割合の 0 データが得られることもあり、zero-inflated モデルの使用例が見られる (Minami et al., 2007, 南・Lennert-Cody, 2013)。Minami et al. (2007) では、平滑化手法として GAM, モデル選択規準として GIC (Generalized Information Criterion, 小西・北川, 2004) を利用している。さらに、0 が多く、極端に高い正値も観測されるような場合に対処するために、負の二項分布と負の二項分布を混合させたモデルの開発がなされている (Okamura et al., 2012a)。このモデルでは、 k 尾の魚を観測した場合、 k の確率分布は、

$$(3.2) \quad Pr(k) = \sum_{r=1}^k \frac{\Gamma(r+\psi)}{r!\Gamma(\psi)} \left(\frac{\psi}{\mu+\psi}\right) \left(1 - \frac{\psi}{\mu+\psi}\right)^r \times \frac{\Gamma(k-r+\theta)}{(k-r)!\Gamma(\theta)} \left(\frac{\theta}{r\eta+\theta}\right)^\theta \left(1 - \frac{\theta}{r\eta+\theta}\right)^{k-r}$$

と書かれる。これは、Thomas (1949) の double Poisson distribution を拡張したもので、動物の群れが平均 r で dispersion parameter ψ の負の二項分布に従い、その群れは $y+1$ ($y=0, 1, \dots$) の個体を有しており、 y は平均 η で dispersion parameter θ の負の二項分布に従うと仮定したものである。このとき、観測される動物の全数を k とすると、上の確率分布が導出される (導出の詳細については、Okamura et al. (2012a) を参照のこと)。

CPUE は資源量の指標であるので、資源の傾向の差により適切な海区分けを行うことが可能であるという考えで、CPUE 標準化と機械学習法の一つである樹形モデルが組み合わされた例も見られる (Ichinokawa and Brodziak, 2010)。

このように、CPUE 標準化と呼ばれる分野では、早くから GLM やその拡張が重要なツールとして使用され、特にマグロ類などの国際水産資源を扱う研究者にとっては、GLM は 1990 年代初頭から馴染み深いものであった。また、同時に CPUE 標準化における変数選択に AIC などの情報量規準 (小西・北川, 2004) が広く使われるようになったのも、1990 年代であり、生態学の中でよく知られた書籍である Burnham and Anderson の「Model Selection and Inference」 (Burnham and Anderson, 1998) が出版される前から、AIC は水産資源学の標準的なツールとなっていた (松宮, 1993, 1999)。AIC の使用が早くから広まったことには、水産資源分野では、かなり多くの要因を持った複数のモデル (変数) 選択を行う場合が多く、多重比較の問題を回避し、妥当なモデルを素早く選ぶ必要があったこと、比較するモデル間に包含関係がなく尤度比検定などの通常の仮説検定手法が使えない状況がしばしばあったこと、といった理由が考えられる。

3.2 個体群評価

CPUE は資源の相対的な変化を知る重要な情報であるが、海の中からどれだけの魚を漁獲して良いかを知るためには、魚の絶対的な資源量とその増殖率を知る必要がある。そこで、漁獲量、努力量、CPUEなどを基礎にして、絶対資源量を知る方法が発展することになった。CPUEを資源量の指標値として、個体群の動態を推定する際、伝統的にプロダクションモデルと呼ばれるモデルが使われてきた。これは、差分方程式で書くと、 N_t を t 年の資源量、 C_t を t 年の漁獲量として、

$$(3.3) \quad N_{t+1} = N_t + rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) - C_t$$

となる (Hilborn and Walters, 1992)。ここで、 r 、 K は内的自然増加率と環境収容量と呼ばれるもので、一定の漁獲率で漁獲していくとすると、資源を環境収容量の半分 (つまり、 $K/2$) に保つ

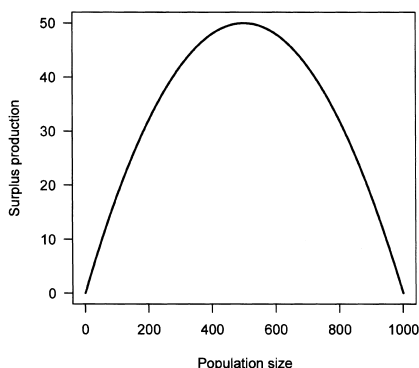


図2. プロダクションモデルの例. $r = 0.2$, $K = 1000$. ここでは, 横軸は資源量 (population size), 縦軸は余剰生産量 (surplus production).

ように獲っていく場合に, 最大の持続的漁獲量 ($rK/4$) が得られる (図2). この最大持続漁獲量を MSY (Maximum Sustainable Yield) と呼び, 水産資源学における最も重要な量のひとつとして知られている. 資源量は直接観測されない, 観測される CPUE は資源量に比例するものと仮定して, $CPUE = qN$ とすると, $\sum (CPUE_t - qN_t)^2$ を最小化することにより, パラメータ r , K を推定することができる. ここでも, 動態モデルは非線形モデルであるので, 基本的にパラメータ推定には非線形最適化が必要になる. かつてコンピュータの計算能力が十分でなかった頃は, 式変形をして線形化することにより線形回帰でパラメータを推定するということが広く行われていたが, 近年は誤差分布を明確に取り扱うようになり, 最尤法やベイズ法を使ってパラメータ推定するのが標準的である (平松, 1992; Hiramatsu et al., 1994; Hilborn and Walters, 1992; Hilborn and Mangel, 1997).

上記では, 漁獲量や CPUE といったひとつのまとめられた情報が使われるが, 年齢情報を利用した資源評価も古くから行われてきた (Hilborn and Walters, 1992). 年齢別の漁獲量があると, 年齢クラスごとの漁獲の様子が分かり, よりきめの細かい評価が可能になる. 魚の死亡は, 漁獲によるものと自然によるもの (環境や人間以外の捕食による死亡) であるとする, 最近年最高齢の漁獲量に, 自然死亡を考慮しながら, 過去の漁獲量を足し戻してやればはじめに漁業に加入 (漁業で獲られる年齢になった年齢群のこと. 1歳から漁獲される場合, 1歳魚の量を加入量と呼ぶ) してきた資源の量を知ることができる. これが, コホート解析や VPA (Virtual Population Analysis) と呼ばれる方法で, 我が国の水産資源評価では標準的に使用されている (図3, 市野川・岡村, 2014). VPA は, 本来, 統計的な方法ではないが, 近年は資源量の変化を CPUE の変化に適合させるチューニング VPA が主流なツールとなっており, その点で統計モデルとなっている. チューニングの仕方にはいくつかの方法があるが, よく使用されるチューニング VPA では統計的な最適化が行われる (市野川・岡村, 2014).

しかし, VPA にはいくつかの問題があることが知られている. VPA は, 通常, 親子関係 (再生産関係) に何も仮定を置かないので, 親子関係に関する情報が得られない. 親子関係は, 最適漁獲量を決定するのに重要であるので, これは不都合なところである. また, VPA は年齢別漁獲尾数が正しいことを前提にしているが, 年齢別漁獲尾数は体長組成と年齢の関係などから推定されるものであり, 不確実性がある. さらに, 過去を遡ることによって推定するため, 過去の資源量推定値は安定するが, 最近の推定値の不確実性はかなり大きくなる (市野川・岡村, 2014). 最後に, VPA のアウトプットから, 親子関係を推定することもなされるが, アウトプットをそ

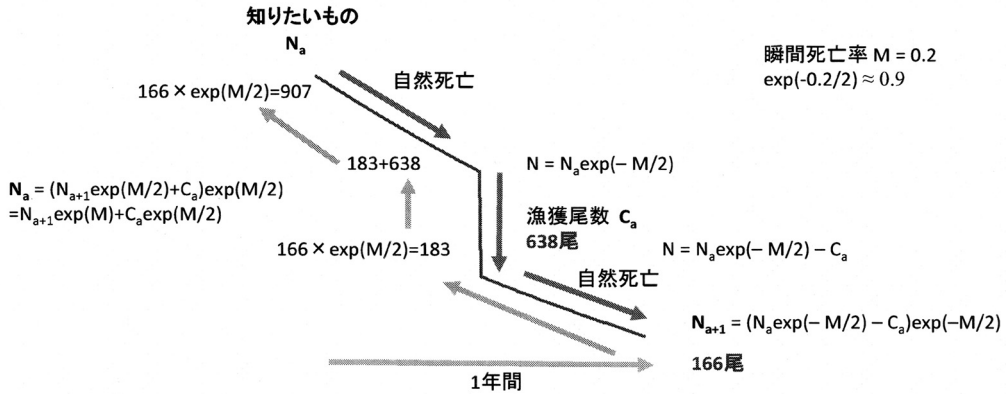


図 3. コホート解析の計算の様子. N_a は a 歳の個体数. 漁獲による死亡と自然死亡を戻してやる(逆にたどる)ことにより, 同じ年級(コホート)の個体数を芋づる式に計算する.

のまま使うことには推定精度を過小推定する問題が生じる (Brooks and Deroba, 2015). そこで, VPA で最近年・最高齢から遡って過去の資源量を推定するのと逆に, 再生産関係を仮定して, 過去の加入から最近年・最高齢までの年齢別個体数を予測するという方法がとられる. このとき, 観測された漁獲量をモデルから得られる年齢別漁獲量の予測値に適合させることによって, 再生産関係のパラメータを推定する. このような方法を Statistical Catch-At-Age (SCAA) 法と言う. さらに, 年齢別漁獲量は, それ自体, 年齢査定による誤差を含み得るので, 年齢別漁獲量をインプットデータとして扱うことは不確実性の過小評価となる. 近年, 国際資源の評価で頻繁に使用される統合モデル (integrated model, Maunder and Punt, 2013) では, 体長別漁獲量データをインプットデータとして使用し, モデル内で年齢の推定を行いながら, 年齢別個体数推定を行う. これにより, 年齢査定に伴う不確実性が自然に評価に取り込まれる. そのための代表的なソフトウェアとして, Stock Synthesis (Methot and Wetzel, 2013) が知られている. Stock Synthesis のような統合モデルでは複数の情報を使用することになり, それぞれの情報の対数尤度を足し合わせることになる. しかし, そのとき, 特にそれぞれのデータが持つ情報が矛盾するような結果を与えるとき, どのような重みで足し合わせるかが重要になる (Maunder and Punt, 2013). Ichinokawa et al. (2014) は, プロファイル尤度を用いて, 最尤推定値に大きく影響を与えているデータを見出だし, モデルの仮定の誤りを発見する方法を提案している.

クジラのような海上に出て呼吸する生物に対しては, 海面に上がってきたところを目視し, その個体数を数えることによって, 個体数推定することが可能である (Buckland et al., 2001). ただし, 海面に浮上したからといって, すべての個体を発見できるわけではなく, 特に観測場所から遠く離れているときは見逃しやすくなってしまふ. そこで, 観測場所から発見位置までの距離を記録し, 距離に対する発見頻度の減少率から発見確率を推定し, 見落とし分を補正して個体数を推定する方法が用いられる. クジラの目視調査にはライントランセクト法と呼ばれる, あらかじめ引かれた調査線上を船で移動し, 発見したクジラの種類と調査船からの距離と角度, その他の情報を記録するという方法が使われる. 発見距離 r と発見角度 θ から調査線に対する横距離 $x = r \sin(\theta)$ を計算すると, 横距離の確率分布は距離 x の発見関数を $g(x)$ として, $g(x) / \int g(x) dx$ と表される. 発見関数 $g(x)$ としては, half-normal モデル $g(x) = \exp(-x^2 / (2\sigma^2))$ や hazard-rate モデル $g(x) = 1 - \exp(-(x/\sigma)^{-b})$ が使われることが多い. 発見関数のパラメータは, 通常, 最尤法を用いて推定される. 通常のライントランセクト法では, $g(0) = 1$ (つまり, 調

査線上にいるクジラは見落とされないのである。しかし、クジラは潜水・浮上を繰り返すので、特に発見が難しい種や長時間潜水する種においては、 $g(0) = 1$ の仮定は満たされない、と考えられる。

$g(0)$ を推定する方法として、ライントランセクト法と標識再捕法を組み合わせる方法が広く使用されている(Buckland et al., 2004)。2人の独立観察者を設けた調査を行うことにより、二重発見かそうでないかのデータも同時に集め、それを標識再捕法によるデータとみなすのである。ライントランセクト法により同時に集められる発見距離の情報は、従来の尤度関数を通して発見関数の形状を推定するのに使用されるが、二重発見のデータは、標識再捕法の再捕成功に対応し、二項分布尤度として、発見距離の尤度に組み合わされる。調査線上で見落としがないなら、調査線上ではどちらの観察者も必ずそこにいるクジラを発見するはずであるが、見落としがあるならばそれは $g(0) < 1$ であることを意味する。南極海のミンククジラ調査では、ミンククジラが大きな群れを形成する場合があります。発見のし易さは群サイズに影響される。しかし、群サイズは群れに接近して確認する必要があるため、独立観察者による目視調査を継続することができない。そこで、クジラには接近しない(そのために、群れサイズの情報は過小報告になりがちである)が、独立観察者による調査を伴う通過方式と、独立観察者による調査を行わないが、発見した群れに接近して群れサイズを記録する接近方式(群れサイズの記録は正確(不偏)に近づくが、発見確率は過大になる可能性がある)を組み合わせた調査が行われた(Okamura et al., 2003, 2005)。このとき、群れサイズのバイアスを補正しながら、発見関数の見落とし(特に調査線上の見落としも含む)も補正するという同時推定が必要になるため、尤度関数は複雑な式になる(距離と未観測の群サイズの周辺化が必要なため、多重積分が必要で、その分、計算が大変になる)。このモデルの開発には10年ほどの年月が費やされ、国際捕鯨委員会ではこのモデルに基づいたミンククジラの資源量推定値が最新のものとして合意されている(岡村, 2012)。

独立観察者が使用されないような状況、特に長時間潜水する鯨類に対しては、 $g(0)$ を推定するために鯨類の潜水・浮上時間の情報を活用する方法の開発がなされた(Okamura et al., 2012b)。ここでは、潜水・浮上のパターンを確率過程としてとらえ、それを発見関数に取り入れることによって $g(0)$ の推定が可能であることが示された(図4)。潜水・浮上パターンが分かっているにもかかわらず、見落としの時に、浮上していたか潜水していたかは分からないので、潜水・浮上パターンは隠れ確率プロセスとなる。結果、船からの距離 (x, y) (x は横距離、 y は前方距離)で発見されるクジラの発見確率は、 (x, y) で浮上している場合(surfacing)と潜水している場合(diving)の条件付確率の和で書かれ、

$$(3.4) \quad P(x, y) = \frac{1}{T} \sum_{i=1}^N \left\{ \int_0^{t_i^s} P(x, y, a, i | \text{surfacing}) da + \int_0^{t_i^d} P(x, y, a, i | \text{diving}) da \right\}$$

となる(Okamura et al., 2012b)。ここで、 i ($i = 1, \dots, N$)は*i*回目の潜水・浮上パターンを表し、 t_i^s は*i*回目のパターンの浮上時間、 t_i^d は*i*回目のパターンの潜水時間、 a はその間のどこで発見または見落としがあったかを示す(潜在)変数である。 T は総潜水・浮上時間で、 $T = \sum_{i=1}^N (t_i^s + t_i^d)$ である。この式の導出の詳細については、Okamura et al. (2012b)を参照のこと。シミュレーションによる検討では、潜水・浮上パターンを考慮しない方法が資源量の大きな過小推定をもたらすのに比して、開発された方法はほぼ不偏な資源量推定値を与え得るということが示された。Okamura et al. (2012b)では、ツチクジラの $g(0)$ 推定とそれによる補正を行った資源量推定値を算出している。さらに、データの離散化と隠れマルコフモデルを使って、同様な推定をする方法も開発された(Borchers et al., 2013)。鯨類資源の個体数推定は、統計モデル的に興味深い多くの話題を含み、統計モデル開発の特にホットな分野の一つとなっている(Buckland et al., 2004)。生態学の統計モデルとの関連が深い分野のひとつである。

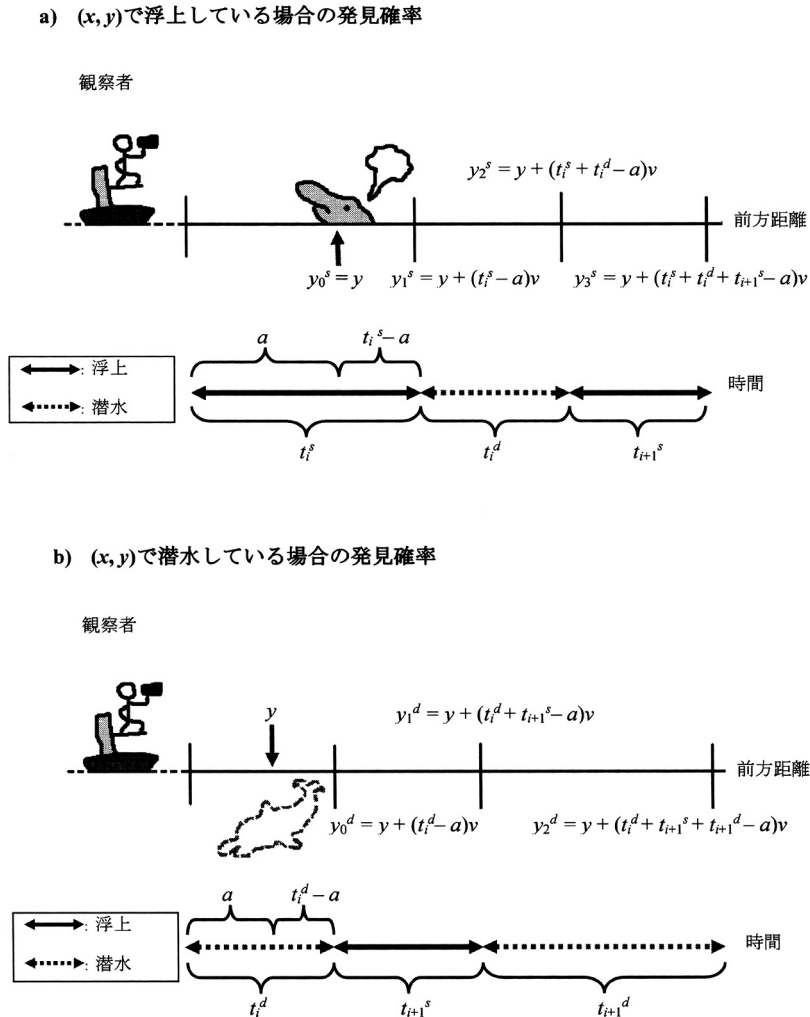


図 4. クジラの潜水・浮上に基づく発見関数モデルの概念図. Okamura et al. (2012b)を一部
 改変.

3.3 その他の関連する話題

水産資源学のモデルは伝統的に多くの推定パラメータを持つものが多い。特に、資源評価モデルでは、様々な情報を取り込み、同時に推定する統合モデルの開発が進められ、それと同時に大量のパラメータを高速に推定するソフトウェアの開発が行われた。AD Model Builder (ADMB: Fournier et al., 2012)は、自動微分を利用することにより、偽ニュートン法より格段に高速で安定したパラメータ推定を可能にした。水産資源学で使用される複雑なモデルのための主要なツールのひとつとなっている。上記の Stock Synthesis も ADMB を利用している (Methot and Wetzell, 2013)。

従来の資源評価モデルでは、観測誤差もしくはプロセス誤差のどちらかが考えられることが普通であったが、近年になって観測誤差とプロセス誤差の両方を考慮する状態空間モデル

(state-space model)の利用が盛んになってきている(Meyer and Millar, 1999). 状態空間モデルの推定には, WinBUGSのようなベイズ推定プログラムが使われることが多かった. しかし, 特に非線形モデルに対しては, 収束させるのが難しく, 計算時間もかかるという問題があった. ADMBの中のADMB-RE(ラプラス近似を用いて周辺尤度を評価する方法を取り入れたもの: Skaug and Fournier, 2006)というオプションを使用することにより, 状態空間モデルを扱うことが可能であり(うまく動いた場合には, WinBUGS等に比して, かなり短時間で計算結果が得られる), 水産資源学ではよく使われている.

Okamura et al. (2012a, 2012b)ではADMBによってプログラムが書かれ, 計算が行われている. Ichinokawa et al. (2015)は, ADMB-REを利用した一般化状態空間モデルを使って, 漁業を休漁とする管理方策の効果を調べるモデルを開発し, 実際に日本のマサバ漁業における休漁方策の効果を定量化した(市野川・岡村, 2016). 最近には, ADMBと似た考えで書かれたTemplate Model Builderと呼ばれるRのパッケージも公開されており, ADMBよりさらに高速で多岐に渡る計算が可能となっている(<https://github.com/kaskr/adcomp>).

統合モデルに見られるように, 近年, 多くの情報を統合する手法の取り入れが積極的に進められ, 複数の独立データからの情報を統合して結論を取り出すメタ分析も早くから水産資源学で取り入れられた(Liermann and Hilborn, 1997). 特に, 増加率や死亡率の推定は重要であるにも関わらず, 不確実性が大きいため, 多くのデータを統合してより精度の高い推定を得ようという試みがなされてきた(Zhou et al., 2012; Thorson et al., 2015).

また, 確率的トピックモデルのひとつであるLatent Dirichlet Allocation(LDA)モデルの利用が群集生態学でも注目されてきている(Valle et al., 2014). これは, 水産資源学では, admixture modelとして知られ, 資源の遺伝的な混合率を調べるために古くから利用されてきた(Pella and Masuda, 2001; 北田, 2001; Kitakado et al., 2006; 持橋, 2015).

4. 水産資源管理の統計モデル

資源評価によって, 資源の個体数や資源量, 増加率や死亡率, 成長率が分かれば, どのぐらいの水産資源を利用することが可能かを予測することができるようになる. 現在の資源量が適切な資源量と比べて大きく, 増加率も十分であれば, もっと多くの資源を利用することが可能であろうし, 逆に, 現在の資源量が適切な資源量と比べて小さく, 増加率が小さければ, 資源を利用するのは控えるのが良からう. では, 「適切な資源量」はどのようにして決まるだろうか. 本章では,

- 加入量あたり漁獲量(YPR)と加入量あたり親魚量(SPR)
- 管理戦略評価(Management Strategy Evaluation)
- 順応的管理(Adaptive Management)

の話題を取り上げる.

4.1 加入量あたり漁獲量(YPR)と加入量あたり親魚量(SPR)

「適切な資源量」としてしばしば使われるのは, 漁業開始前の初期資源量やMSYを与える資源量である(プロダクションモデルでは, 初期資源量は K , MSYを与える資源量は $K/2$ となる). もし漁獲量がMSYになるような漁獲率で資源を利用していけば, その資源から得られる最大の漁獲量を手に入れながら, 資源を維持していくことが可能である. しかし, 現実はそのように簡単にはいかず, 次のような問題が考えられる.

1. 最初の方に述べたように, 水産資源学のデータは, バイアスや不確実性が混入しがちで信

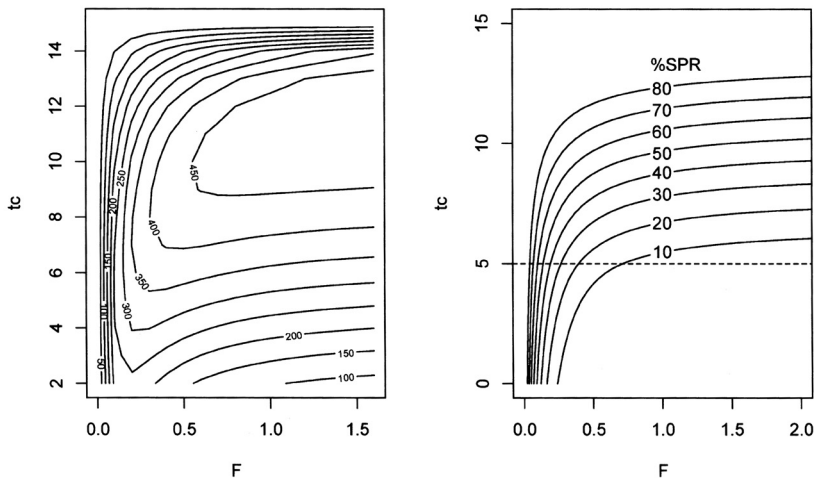


図 5. YPR (左), SPR(右)の例. F は漁獲係数, tc は加入年齢を示す.

頼性が低い場合が多い。

- たとえデータが信頼のおけるものであったとしても、推定が困難な場合もある。水産資源のモデルは非線形モデルであり、データに十分な情報がないと、高精度のパラメータ推定をすることは難しい (Hilborn and Walters, 1992)。
- 推定結果は、推定による不確実性を持つので、それを考慮する必要がある。推定パラメータの点推定値だけを使うと、資源管理に失敗してしまう可能性がある。
- プロダクションモデルのようなモデルを使って資源を評価するとして、そのモデルが正しいという保証はない。個体群動態として年齢別モデルを用いる場合には、親の量に対して子がどのくらい生まれるか、といった再生産関係の仮定が必要となる。再生産関係には、Beverton-Holt や Ricker モデルといったいくつかの形が知られているが、それらのどのモデルを仮定するかによって結果が大きく違うということがよく見られる (Hiramatsu et al., 1994)。

こうした大きな不確実性に直面して、MSY に基づいた管理は不可能とさえ思われる。

そのような不確実性に対処する方策として考えられることは、再生産関係を使わないことである。加入量一定を仮定すると、ある年齢で加入してくる魚をある漁獲率で漁獲したときの漁獲量を計算することができる。漁獲量の曲線は非線形になり、ある加入年齢、ある漁獲率でピークを持つ。従って、そのピークにあたる漁獲率で漁獲を行うことが望ましいことになる。漁獲率を下げる（これは船の数を減らしたり、投網回数を減らしたりする）のが難しい場合は、加入年齢を上げる（これは網目の大きさを大きくするなど実現することができる）ことで、より効率の良い漁業管理を実現できるかもしれない。これは加入量あたり漁獲量 (YPR: Yield Per Recruit) 解析として昔から知られる方法で、90年代になる前までは漁業管理の主要な道具のひとつであった (図 5, 能勢 他, 1988)。YPR は、資源が減って加入量が減少することを想定していないので、魚が大きくなる前に獲ってしまうという成長乱獲の問題を扱っているものと考えられる (松宮, 1996)。しかし、それだけでは資源量を減らしてしまって加入が少なくなる加入乱獲を防ぐことはできない。資源保護の観点からは、加入乱獲の防止がより重要なのである。

そこで、加入量あたりの親魚量のあるレベルに保つ方策が考案された。これを SPR (Spawning Per Recruitment) 管理と呼ぶ(図 5)。不確実性を仮定したシミュレーションで、Beverton-Holt 再生産曲線を仮定しても Ricker 再生産曲線を仮定しても、%SPR(漁業がないときの SPR に対するある漁獲率のもとでの SPR のパーセント比)を 20–60% に保てば MSY に近い状態で管理できるということがシミュレーションで確認された(Clark, 1991)。加入乱獲の問題を解決するものとして、かつ、MSY 推定に依存しない不確実性に頑健な指標として、%SPR は広く使われるようになった(松宮, 1996)。

YPR や SPR は決定論的な解析であり、確率的な不確実性は考慮されない。しかし、YPR, SPR 解析に使用される成長曲線のパラメータや自然死亡係数などは正確な値ではなく、データから推定された推定値であったり、仮定された値であったりする。このような不確実性を扱うために、感度解析やモンテカルロシミュレーション(ノンパラメトリックブートストラップ法やパラメトリックブートストラップ法、もしくは Markov chain Monte Carlo(MCMC)法)が行われる(Quinn and Deriso, 1999)。

4.2 管理戦略評価(Management Strategy Evaluation)

しかし、漁業資源にまつわる不確実性は、再生産関係や MSY の推定だけではない。タラ資源の崩壊の原因のひとつとして、資源評価の誤りが大きく寄与したのではないかとすることはよく知られている(Walters and Maguire, 1996)。幅広い不確実性に対処し得る資源管理方式(適切な漁獲量を決定する手続き)の必要性が高まってきていた。1992 年には、ブラジルのリオで地球サミットが開かれ、環境と開発に関するリオ宣言が出された。「持続的な開発」や「予防原則」という考えが国際的な場で浸透していくようになった。新しい資源管理のあり方についての哲学的土壌は成熟しつつあった。時を同じくして、科学的な側面での大きな転機が 1990 年代に起こった。鯨類の資源管理において、MSY の推定に基づく方法が提案されたが、上に挙げられた幅広い不確実性の問題に直面することになった。そこで、国際捕鯨委員会の科学者たちが考案した方法は、シミュレーションを積極的に利用するものだった。たとえば、再生産関係について考えてみよう。Beverton-Holt 再生産関係と Ricker 再生産関係では、漁獲に対する資源の反応が異なり、将来予測は大きく異なるとする。それならば、その両方に対して、どちらでもうまく対応できるような柔軟な管理方式があれば、それを採用すれば良いとなる。Beverton-Holt 再生産関係式に対して最適な管理方式は、Ricker 再生産式に対しては最適ではなく、むしろ最悪かもしれない。逆に、Ricker 再生産式に対して最適な管理方式は、Beverton-Holt に対して最適ではないのである。それ故、すべてにとって最も良い最適なものを見つけるということは不可能であり、さまざまなトレードオフに対して頑健な管理方式を使うのが良いという発想の転換がなされたわけである。不確実性のもとでは再生産関係だけではないので、その他考えられる様々な不確実性に対するシナリオを作り出し、そのシナリオに基づいてシミュレーションデータを作り出す。シナリオは、様々な現実的な不確実性を考慮し、網羅したものである必要がある。そのような不確実性のもとで、いくつかの管理ルール(漁獲枠決定方式)が試験される。いくつかの管理目標が設定され(管理目標はトレードオフを持ったものである場合が多く、漁獲量の最大化、漁獲量の安定性、資源量の維持、といったことが目的になりやすい)、その管理目標の達成具合で、管理ルールの頑健さが測られる。このような管理ルールの選択・決定方式は管理戦略評価(MSE, Management Strategy Evaluation)と呼ばれ国際社会において標準的な資源管理の道具となってきている(図 6, Punt et al., 2016; Hillary et al., 2016)。シミュレーションモデルによって、データを発生させる際、過去の有効なデータと矛盾がないものである必要がある。それ故、シミュレーションモデルは、過去のデータと矛盾しないものである必要がある(過去のデータと適合させることを、conditioning という)。これは尤度関数を通して行われるの

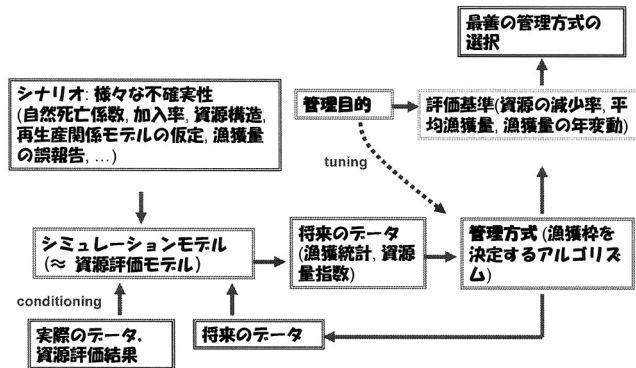


図 6. 管理戦略評価(Management Strategy Evaluation)の概念図.

が普通で、統計学で言う data assimilation に対応するものとなっている。このところで、特に、統計モデル的な考えが活用される場所である。

Okamura et al. (2008) は、Pella-Tomlinson モデルと呼ばれるプロダクションモデルを一般化したモデルを使って、シミュレーションによってイシイルカの漁獲ルールのパフォーマンス評価を行った。増加率や資源量のバイアス、観測誤差がある場合などの不確実性を考慮したシナリオのもとで、シミュレーションが実行された。この論文では、conditioning として、ベイズ法を使った方法を採用している。PBR (Potential Biological Removal, Wade, 1998) と呼ばれる方式を用いれば、不確実性に頑健で効率のよい管理を行えることが示された。市野川 他 (2015) は、プロダクションモデルを用いて、我が国のデータ不足の資源を管理するための漁獲ルールを選択するために、簡易的な MSE を実行した。管理方式は、資源の水準と短期間の資源量指標値の増減に基づいて漁獲枠を決定するというもので、管理目標を達成するために最もうまくいく資源の水準と増減に応じた係数が決定された。

4.3 順応的管理 (Adaptive Management)

管理を行うにあたって、必ずしも十分な情報がない場合もある。たとえば、再生産関係はひどく不確実性が大きく、推定が難しい。正確な推定をしてやるためには、加入や親魚の幅広い範囲の情報が必要となる。情報が十分でないという状況で、わざと漁獲量を上げたり下げたりして、ない部分の情報を得るようにコントロールすることによって資源管理の情報を入れて、より良い管理につなげようという方法を順応的管理 (adaptive management) と呼んでいる (Walters and Martell, 2004)。Adaptive management は、学習による改善を意識した管理方式であり、上記のシミュレーションとその情報に基づく管理は、あるレベルの学習を伴うことを考えると、adaptive management の一種であるとも考えられる (passive adaptive management という。それに対して、実験的に積極的に変更を加える管理を active adaptive management という)。Active adaptive management が我が国やその他の地域で資源管理に積極的に取り入れられた例はほとんどないが、その考え方は重要であり、統計推測が学習であることを考えると、統計モデルとの密接な関わりを持つトピックであるだろう。

5. おわりに

水産資源学は、生態学と目的を異にする部分がある。また、調査よりも漁業からのデータが

主体であったことから、早くから統計モデルの活用の必要性が認識され、実際にその当時の最新の統計手法が積極的に取り入れられてきた。特に、一般化線形モデルや一般化線形混合モデル、MCMC法を使ったベイズ推定は早くから導入されてきたように思う。GLMとMCMCによるベイズ推定は、水産資源解析に大きな変革をもたらし、今では標準的な道具のひとつとなっている。これは生態学でも同じ状況であり(久保, 2012)、統計モデルが両者の共通項のひとつとなっている。

水産資源学の中で重要な課題となっていることのひとつは、生態系全体の評価と管理である。生態系全体を考えると、推定パラメータは多くなり、欠測値も多くなってくる。さらに、時間スケールや空間スケールの異なる種を同時に扱う必要が出てくる。データもモデルもかなりの複雑さを有するだろう。現代の計算能力を持ってしても、相当に大変な作業を強いられることになることが想像される。

そのような生態系全体を考えるという視点の中で、最近では、地球規模の評価がひとつのトレンドとなっている。RAM legacy databaseと呼ばれる資源評価の情報を集めたデータベースが公開され、それを使った地球規模の評価が積極的に進められている(Ricard et al., 2012)。異なるグローバルデータベースとして、FAOによる漁獲量のデータベースもあるが、これを資源状態の指標として扱う場合、多くのバイアスが混入しているものと思われる。一方で、RAMデータベースのような資源評価データはよりバイアスが小さいと考えられるものの、カバーしている種が少なく、また先進国や漁獲量の多い(価値の高い)ものに偏りがちである(つまり、選択バイアスがある)。また、それ自体が推定値であるという問題もある(Thorson et al., 2012; Brooks and Deroba, 2015)。2013年には、Nature誌上で、資源状態の指標として漁獲量をどのように使うかという観点での論争がなされた(Pauly et al., 2013)。この問題に対する、ひとつの有効なアプローチは機械学習であろう。実際、最近になって、統計的機械学習の考えを利用した漁業資源の状態のグローバル評価が進められている(Thorson et al., 2012; Komori et al., 2016)。今後、この分野の研究はますます発展することが期待される。

生態系全体を考えるという視点は重要であるが、それだけで漁業の問題が解決するわけではない。水産資源学の対象は、漁業であり、漁業をどうコントロールするかが最も重要な問題なのである。生態系規模で考えることが重要であるという主張をいくらしたからといって、漁業者が生態系規模の保全に力を入れるとは限らない。生態系を破壊するとは分かっている、生活のために、漁業管理システムの不全のために、やむなく乱獲に加担してしまうということもあり得るだろう。漁業者が資源管理に必要なルールを守り、積極的に取り組むような構造が必要なのである。そのひとつが、漁業者に排他的な占有権を与えることであり、個別漁獲割当制(Individual Quota System)が漁業管理の重要なツールとなってきている。もし全体の漁獲枠を自由に獲ることができれば、一番初めに多く獲ったものが得になる。従って、漁業者は誰よりも早く多く獲ろうとすることになり、生物学的、経済的に乱獲状態に陥ることになる(Clark, 2007)。一方で、個別に漁獲枠が与えられれば、人に先んじて漁獲を行う必要はない。漁業者は利益を上げるために、コストを減らし、より良い(よりよく売れる)魚を漁獲するようになるだろう。しかし、個別漁獲割当制のようなシステムがうまくいくためには、強固な管理システムを構築する必要がある(ヒルボーン・ヒルボーン, 2015)。どのような戦略が良い管理を導くかという検討において、現実を模した統計モデルを利用したシミュレーションによる分析は重要な役割を果たすだろう。また、個別割当制のもとでは、資源量指数の信頼性が落ちるという問題がある。資源評価が正しく行われ、信頼できる情報が得られないと、どのようなシステムが作られても管理はうまくいかないだろう。それ故に、新しい管理システムの下でも、統計モデルの役割はますます重要になるものと思われる。

ある生態学系の学会で、水産資源学と保全生態学の合同シンポジウムが開催された。その中

で、高名な保全生態学者が、「保全生態学と水産資源学の融合はあり得ない」と言ったそうである。これは、経済的な側面に偏重しがちな水産資源学への批判を込めたものでもあったであろう。しかし、保全生態学と水産資源学の融合、協調はあり得るし、今後より密接な交流・協調が必要になるものと思われる。水産資源学の中で保全の問題の重要性は日々増していき、保全を無視した管理は、いずれは消えてなくなることであろう。逆に、適切で持続的な保全のためには、経済や社会の問題を無視することは難しくなってくるであろう。あまりにも極端な意見に基づく行動は、失敗したり、失敗しなくとも、後になって綻びが目立ったりするようになるものである。今後ますますバランスのとれた見方が大切になってくるだろう。そのために、水産資源学と生態学の融合は必要不可欠である。漁獲量の最大化など経済的な側面に傾斜しがちだった水産資源学だが、昨今、さまざまな価値観の重要性が認識されてきている。種の多様性や生態系サービスなどの概念が水産学の中でも重要性を増してきている。生態学と水産学の融合において、統計モデルが今後も、両者の橋渡しとして重要な役割を果たすに違いない。

参 考 文 献

- Borchers, D. L., Buckland, S. T., Priede, I. G. and Ahmadi, S. (1997). Improving the precision of the daily egg production method using generalized additive models, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 2727–2742.
- Borchers, D. L., Zucchini, W., Heide-Jørgensen, M. P., Cañadas, A. and Langrock, R. (2013). Using hidden Markov models to deal with availability bias on line transect surveys, *Biometrics*, **69**, 703–713.
- Brooks, E. N. and Deroba, J. J. (2015). When “data” are not data: The pitfalls of post hoc analyses that use stock assessment model output, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **72**, 634–641.
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L. and Thomas, L. (2001). *Introduction to Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*, Oxford University Press, Oxford.
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L. and Thomas, L. (2004). *Advanced Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*, Oxford University Press, Oxford.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. (1998). *Model Selection and Inference—A Practical Information-Theoretic Approach*—, Springer, New York.
- Clark, C. W. (2007). *The Worldwide Crisis in Fisheries: Economic Models and Human Behavior*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Clark, W. G. (1991). Groundfish exploitation rates based on life history parameters, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **48**, 734–750.
- Cooke, J. G. (1997). A procedure for using catch-effort indices in bluefin tuna assessments, *Collective Volume of Scientific Papers—ICCAT*, **46**, 228–232.
- ドブソン, アネット・J (1990). 『統計モデル入門』(田中 豊, 森川敏彦, 栗原考次 訳), 共立出版, 東京.
- Fournier, D. A., Skaug, H. J., Ancheta, J., Ianelli, J., Magnusson, A., Maunder, M. N., Nielsen, N. and Sibert, J. (2012). AD model builder: Using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models, *Optimization Methods and Software*, **27**, 233–249.
- ヒルボーン, レイ, ヒルボーン, ウルライク (2015). 『乱獲—漁業資源の今とこれから—』(市野川桃子, 岡村 寛 訳), 東海大学出版部, 平塚.
- Hilborn, R. and Mangel, M. (1997). *Ecological Detective—Confronting Models with Data—*, Princeton

- Universiy Press, Princeton.
- Hilborn, R. and Walters, C. J. (1992). *Quantitative Fisheries Stock Assessment*, Chapman and Hall, New York.
- Hillary, R. M., Preece, A. L., Davies, C. R., Kurota, H., Sakai, O., Itoh, T., Parma, A. M., Butterworth, D. S., Ianelli, J. and Branch, T. A. (2016). A scientific alternative to moratoria for rebuilding depleted international tuna stocks, *Fish and Fisheries*, **17**, 469–482.
- 平松一彦 (1992). 最尤法による水産資源の統計学的研究, 遠洋水研報, **29**, 57–114.
- Hiramatsu, K., Matsumiya, Y. and Kitada, S. (1994). Introduction of suitable stock-recruitment relationship by a comparison of statistical models, *Fisheries Science*, **60**, 411–414.
- Ichinokawa, M. and Brodziak, J. (2010). Using adaptive area stratification to standardize catch rates with application to North Pacific swordfish (*Xiphias gladius*), *Fisheries Research*, **106**, 249–260.
- 市野川桃子, 岡村 寛 (2014). VPA を用いた我が国水産資源評価の統計言語 R による統一的検討, 水産海洋研究, **78**, 104–113.
- 市野川桃子, 岡村 寛 (2016). 一般化状態空間モデルで漁業動態を記述する—マサバ努力量管理効果の定量評価, 統計数理, **64**(1), 59–75.
- Ichinokawa, M., Okamura, H. and Takeuchi, Y. (2014). Data conflict caused by model mis-specification of selectivity in anintegrated stock assessment model and its potential effects on stockstatus estimation, *Fisheries Research*, **158**, 147–157.
- Ichinokawa, M., Okamura, H., Watanabe, C., Kawabata, A. and Oozeki, Y. (2015). Effective time closures: Quantifying the conservation benefits of input control for the Pacific chub mackerel fishery, *Ecological Applications*, **25**, 1566–1584.
- 市野川桃子, 岡村 寛, 黒田啓行, 由上龍嗣, 田中寛繁, 柴田泰宙, 大下誠二 (2015). 管理目標の数値化による最適な ABC 算定規則の探索, 日本水産学会誌, **81**, 206–218.
- 岸野洋久 (1999). 『生のデータを料理する—統計科学における調査とモデル化—』, 日本評論社, 東京.
- 北田修一 (2001). 『栽培漁業と統計モデル分析』, 共立出版, 東京.
- Kitakado, T., Kitada, S., Obata, Y. and Kishino, H. (2006). Simultaneous estimation of mixing rates and genetic drift under successive sampling of genetic markers with application to the mud crab (*Scylla paramamosain*) in Japan, *Genetics*, **173**, 2063–2072.
- Komori, O., Eguchi, S., Ikeda, S., Okamura, H., Ichinokawa, M. and Nakayama, S. (2016). An asymmetric logistic regression model for ecological data, *Methods in Ecology and Evolution*, **7**, 249–260.
- 久保拓弥 (2012). 『データ解析のための統計モデリング入門』, 岩波書店, 東京.
- 久野英二 (1986). 『動物の個体群動態研究法 I—個体数推定法—』, 共立出版, 東京.
- 小西貞則, 北川源四郎 (2004). 『情報量規準』, 朝倉書店, 東京.
- Lambert, D. (1992). Zero-inflated Poisson regression, with an application to defects in manufacturing, *Technometrics*, **34**, 1–14.
- Liermann, M. and Hilborn, R. (1997). Depensation in fish stocks: A hierarchic Bayesian meta-analysis, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 1976–1984.
- Lo, N. C., Jacobson, L. D. and Squire, J. L. (1992). Indices of relative abundance for fish spotter data based on delta-lognormal models, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 2515–2526.
- 松宮義春 編 (1993). 『水産資源解析と統計モデル』, 恒星社厚生閣, 東京.
- 松宮義春 (1996). 『水産資源管理概論』, 日本水産資源保護協会, 東京.
- 松宮義春 (1999). 水産資源学における赤池情報量規準の適用, 統計数理, **47**, 277–290.
- Maunder, M. N. and Punt, A. E. (2004). Standardizing catch and effort data: A review of recent approaches, *Fisheries Research*, **70**, 141–159.
- Maunder, M. N. and Punt, A. E. (2013). A review of integrated analysis in fisheries stock assessment, *Fisheries Research*, **142**, 61–74.

- McCarthy, M. A. (2009). 『生態学のためのベイズ法』(野間口眞太郎 訳), 共立出版, 東京.
- Method, R. D. and Wetzel, C. R. (2013). Stock synthesis: A biological and statistical framework for fish stock assessment and fishery management, *Fisheries Research*, **142**, 86–99.
- Meyer, R. and Millar, R. B. (1999). Bugs in bayesian stock assessments, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56**, 1078–1086.
- 南 美穂子, Lennert-Cody, C. E. (2013). ゼロの多いデータの解析：負の2項回帰モデルによる傾向の過大推定, *統計数理*, **61**, 271–287.
- Minami, M., Lennert-Cody, C. E., Gao, W. and Romaán-Verdesoto, M. (2007). Modeling shark bycatch: The zero-inflated negative binomial regression model with smoothing, *Fisheries Research*, **84**, 210–221.
- 持橋大地 (2015). 自然言語処理と統計的グラウンディング・推論, *日本ロボット学会誌*, **33**, 77–81.
- 能勢幸雄, 石井丈夫, 清水 誠 (1988). 『水産資源学』, 東京大学出版会, 東京.
- 岡村 寛 (2012). センチメンタルジャーニー：南氷洋ミンククジラ個体数推定の思い出, *ななつの海から*, **3**, 8–14.
- Okamura, H. and Semba, Y. (2009). A novel statistical method for validating the periodicity of vertebral growth band formation in elasmobranch fishes, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **66**, 771–780.
- Okamura, H., Kitakado, T., Hiramatsu, K. and Mori, M. (2003). Abundance estimation of diving animals by the double-platform line transect method, *Biometrics*, **59**, 512–520.
- Okamura, H., Kitakado, T. and Mori, M. (2005). An improved method for line transect sampling in Antarctic minke whale surveys, *Journal of Cetacean Research and Management*, **7**, 97–106.
- Okamura, H., Iwasaki, T. and Miyashita, T. (2008). Toward sustainable management of small cetacean fisheries around Japan, *Fisheries Science*, **74**, 718–729.
- Okamura, H., Punt, A. E. and Amano, T. (2012a). A generalized model for overdispersed count data, *Population Ecology*, **54**, 467–474.
- Okamura, H., Minamikawa, S., Skaug, H. J. and Kishiro, T. (2012b). Abundance estimation of long-diving animals using line transect methods, *Biometrics*, **68**, 504–513.
- Okamura, H., Punt, A. E., Semba, Y. and Ichinokawa, M. (2013). Marginal increment analysis: A new statistical approach of testing for temporal periodicity in fish age verification, *Journal of Fish Biology*, **82**, 1239–1249.
- Pauly, D., Hilborn, R. and Branch, T. A. (2013). Does catch reflect abundance?, *Nature*, **494**, 303–306.
- Pella, J. and Masuda, M. (2001). Bayesian methods for analysis of stock mixtures from genetic characters, *Fishery Bulletin*, **99**, 151–167.
- Punt, A. E., Butterworth, D. S., de Moor, C. L., de Oliveira, J. A. A. and Haddon, M. (2016). Management strategy evaluation: Best practices, *Fish and Fisheries*, **17**, 303–334.
- Quinn, T. J., II and Deriso, R. B. (1999). *Quantitative Fish Dynamics*, Oxford University Press, New York.
- Ricard, D., Minto, C., Jensen, O. P. and Baum, J. K. (2012). Examining the knowledge base and status of commercially exploited marine species with the RAM Legacy Stock Assessment Database, *Fish and Fisheries*, **13**, 380–398.
- Ridout, M., Demetrio, C. G. B. and Hinde, J. (1998). Models for count data with many zeros, *Proceedings of the XIX International Biometric Conference, Cape Town, South Africa, 14–18 December 1998. International Biometric Society*, 179–192.
- 島谷健一郎 (2012). 『フィールドデータによる統計モデリングとAIC』, 近代科学社, 東京.
- 森林野生動物研究会 編 (1997). 『フィールド必携 森林野生動物の調査—生息数推定法と環境解析—』, 共立出版, 東京.
- Skaug, H. J. and Fournier, D. A. (2006). Automatic approximation of the marginal likelihood in non-

- Gaussian hierarchical models, *Computational Statistics & Data Analysis*, **51**, 699–709.
- 田中昌一 (1985). 『水産資源学総論』, 恒星社厚生閣, 東京.
- Thomas, M. (1949). A generalization of Poisson's binomial limit for use in ecology, *Biometrika*, **36**, 18–25.
- Thorson, J. T., Branch, T. A. and Jensen, O. P. (2012). Using model-based inference to evaluate global fisheries status from landings, location, and life history data, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **69**, 645–655.
- Thorson, J. T., Cope, J. M., Kleisner, K. M., Samhouri, J. F., Shelton, A. O. and Ward, E. J. (2015). Giant's shoulders 15 years later: Lessons, challenges and guidelines in fisheries meta-analysis, *Fish and Fisheries*, **16**, 342–361.
- Valle, D., Baiser, B., Woodall, C. W. and Chazdon, R. (2014). Decomposing biodiversity data using the Latent Dirichlet Allocation model, a probabilistic multivariate statistical method, *Ecology Letters*, **17**, 1591–1601.
- Wade, P. R. (1998). Calculating limits to the allowable human-caused mortality of cetaceans and pinnipeds, *Marine Mammal Science*, **14**, 1–37.
- Walters, C. J. and Maguire, J. (1996). Lessons for stock assessment from the northern cod collapse, *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **6**, 125–137.
- Walters, C. J. and Martell, S. J. D. (2004). *Fisheries Ecology and Management*, Princeton University Press, Princeton.
- Zhou, S., Yin, S., Thorson, J., Smith, T. and Fuller, M. (2012). Linking fishing mortality reference points to life history traits: An empirical study, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **69**, 1292–1301.

Statistical Modelling in Fisheries Science

Hiroshi Okamura and Momoko Ichinokawa

National Research Institute of Fisheries Science

Fisheries science is different from ecology in several ways. Because it is difficult to conduct an experiment in fisheries resource assessment and primary data are from the fishery, there can be a great volume of uncertainty, and estimation results from those data tend to be substantially biased. To cope with such problems, statistical modelling has become one of the main tools in fisheries science and is still an active field of research. Fisheries science is composed of resource assessment and management. We review statistical modellings used in fisheries resource assessment and management. There are many common features between statistical modellings of ecology and fisheries science. We expect that statistical modellings will promote and accelerate cooperation and fusion between ecology and fisheries science.

一般化状態空間モデルで漁業動態を記述する —マサバ努力量管理効果の定量評価

市野川 桃子[†]・岡村 寛[†]

(受付 2015 年 7 月 16 日; 改訂 12 月 7 日; 採択 2016 年 1 月 4 日)

要 旨

シミュレーションモデルを用いて様々な資源管理の方策を評価する management strategy evaluation (MSE) は、水産資源や野生生物の管理を主な目的の一つとする水産資源学や応用生態学において重要なツールとなりつつある。ここでは、マサバの努力量管理の MSE において統計モデルが用いられた一つの研究例を紹介する。この研究は、漁獲努力量(操業日数)と漁獲量の関係を確認率モデルで表し、管理によって獲り控えられた漁獲分が個体群動態を通してその後の資源回復にどれだけ寄与したかをシミュレーションにより評価したものである。結果として、日々の漁獲量と出漁隻数を表す時系列データに潜む自己相関構造と、資源の増減に反応した漁業者の努力量の変化が努力量管理の効果に大きな影響を与えていることが明らかになった。通常の MSE では努力量と漁獲量の関係(漁業動態)が単純な線形関係で表現されることが多いが、本研究の成果は漁業動態を実データに即した統計モデルで表現することの重要性を示している。今後、資源管理の分野の中で統計モデルが積極的に使われ、より実際的な管理方策の評価に繋がることを期待する。

キーワード: 資源管理, 水産資源, 管理方策評価, マサバ, 漁業動態。

1. はじめに: 水産資源学の中での統計モデルの利用

水産資源の管理は水産資源学という一つの学問分野の中で取り扱われるが、野生生物資源を管理するという点で応用生態学の中の一つの分野とも言える。但し、水産資源の管理を目的として行われる解析や研究には三つの特徴的な点がある。

ひとつめは、陸上の生物と違い、管理の対象となる水産生物を目で見て個体数の計数を行うことが困難という点である。この問題に対して、水産資源学の分野では個体群動態モデルを漁業データや調査データにあてはめて個体数を推定する「資源評価」が昔から行われてきた(Hilborn and Walters, 1991; Quinn and Deriso, 1999)。そして、資源評価手法は最尤法の枠組みを取り入れることで1990年代から飛躍的に発展した(Quinn, 2003)。2000年代になると、漁獲量・漁獲物の体長組成・相対資源量指数(対象資源の相対的な資源量を示す指数)といった複数の質の異なるデータから得られる尤度を統合して資源評価を行う統合型資源評価(integrated analysis)が盛んに利用されるようになった(Maunders and Punt, 2013; 市野川 他, 2015b)。統合型資源評価には未だ多くの課題があるものの、個体群動態や漁業データの収集のプロセスをより柔軟に表現でき、それらにまつわる不確実性を資源評価結果の不確実性として定量評価することができる有

[†]水産総合研究センター 中央水産研究所: 〒236-8648 神奈川県横浜市金沢区福浦 2-12-4

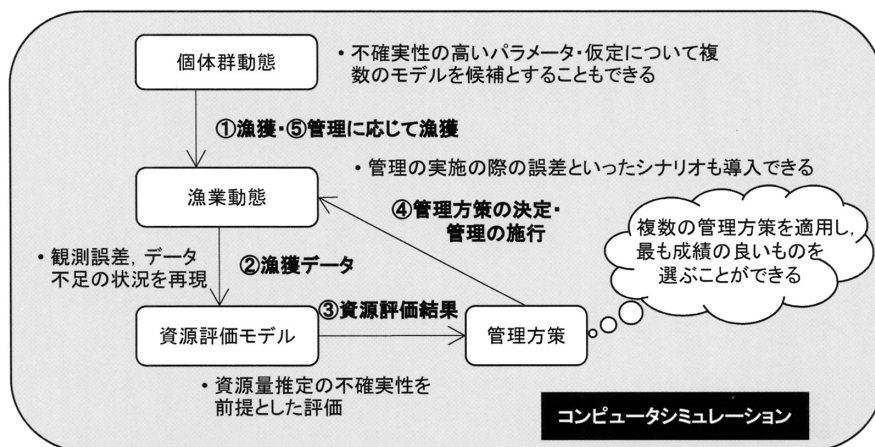


図 1. コンピュータシミュレーションを用いて効果的な管理方策を探索する MSE (Management Strategy Evaluation) の概念図. 漁業資源管理に関わる①～⑤のプロセス全てをコンピュータ内にシミュレーションモデルとして再現し、様々な管理方策を試す. 個体群動態や資源評価、管理の実施について複数のシナリオを用意し、どのシナリオでも平均的にうまく働く管理方策を選ぶことで、不確実性に対して頑健な管理方策を選ぶことができる.

用な手法である. 同様の考え方で個体数推定を行うモデルは個体群生態学の分野でも integrated population model (Schaub and Abadi, 2011) と呼ばれ、利用されるようになっていく.

水産資源学におけるふたつめの特徴は、対象とする生物の豊度に関する情報が漁業を通して得られる (漁業データ) ことが多いという点である. 漁業データの例としては、漁獲量や漁獲物の体長組成、CPUE (catch per unit of effort, 単位努力量あたりの漁獲量) などがある. しかし、科学的に設計された調査や実験と異なり、いつ・どこで漁獲が行われるか、つまり、いつ・どこで漁業データが得られるかは海況・漁業者の行動・社会経済的な要因等に影響される. そのため、漁業データには欠損やサンプル数の偏りの問題が常に付きまとう. この問題に対処するため、水産資源学の分野では比較的早い時期から様々な統計的手法が応用されてきた. 特に、漁業から得られる CPUE データにおけるサンプルサイズの時空間的な偏りを統計的手法によって補正し、相対資源量指数を抽出するプロセスは CPUE 標準化と呼ばれている. 一般化線形モデル・一般化線形混合モデル・一般化加法モデル・機械学習法などの様々な統計学的手法が CPUE 標準化の際に用いられている (Maunder and Punt, 2004). 漁業データ解析や資源評価で用いられる統計解析手法については、本誌でより詳しく総説されている (岡村・市野川, 2016).

本稿では、水産資源管理に向けた研究の中にある三つめの特徴・問題点とそれに対する近年のアプローチ、さらに、その中で統計モデルが効果的に使われた一つの研究例を紹介したい. 三つめの特徴・問題点とは、漁業という産業が関わるため、様々な資源管理方策が提案されたとしても、複数の管理方策を実験的に導入して比較したりすることが難しいという点である. そして、この問題を克服するツールとして、対象とする資源や生態系の動態とそれに対する評価・管理プロセスをシミュレーションモデルとしてコンピュータ上に再現して効果的な管理方策を探索する手法 (management strategy evaluation, MSE, 図 1) が近年注目を浴びている. 現実の世界で複数の管理方策を一つ一つ試すのは不可能でも、コンピュータ上に再現した資源に対してなら何度でも、どのような方策でも、失敗を恐れずに試すことができるのである.

MSEの端緒は持続的な商業捕鯨のための管理方策を探索する目的で国際捕鯨委員会の科学委員会が開発したものである(Punt and Donovan, 2007). 商業捕鯨が再開されていない現在, そこで開発された管理方策は実用に至っていないが, その後, MSEの手法は様々な漁業資源管理で利用されることとなった. MSEが資源管理に実際に貢献した代表的な例としてはミナミマグロの管理が挙げられる. MSEを用いて開発されたミナミマグロの管理方策は10年以上の年月をかけて完成し, 管理に適用され, ミナミマグロ資源の回復に貢献している(Hillary et al., 2015; 黒田 他, 2015). また, 我が国の水産資源管理においても, データ不足のせいで資源量が推定できない資源には, 簡単なMSEを用いて決定された管理方策が適用されている(Ohshimo and Naya, 2014; 市野川 他, 2015a).

MSEは水産資源管理の中で今後より一層重要なツールになっていくと期待されており, 陸上の野生生物管理への応用も提案されている(Bunnefeld et al., 2011). MSEでは, 対象とする資源で既に得られている漁獲データを再現するようにパラメータを調整される(conditioning)ことが多いが, この際に尤度を用いられ, 統計的な手法が使われる. また, 仮定が異なる複数の個体群動態シミュレーション結果を尤度で重みづけして統合するといったことも行われている.

しかし, MSEの中で研究がまだ十分に進んでいない分野がある. それは, 漁獲に対する努力量と漁獲量の関係(漁業動態)のモデル化である. 資源管理は漁獲量の制限だけでなく, 漁獲努力量を制限すること(努力量管理)によっても行われることがある. 具体的には, 禁漁区の設置や漁獲日数の制限などである. このような管理手法の効果をMSEで定量化する場合, 例えば, 漁獲日数の削減がどの程度の漁獲量の削減に繋がるかをモデル化する必要がある. また, 管理の導入や資源の増減によって漁業者の行動が変わり, 努力量が増える可能性がある. 例えば, 資源の増加によって漁業者のモチベーションが上がり, より長い時間操業するようになる, といった行動の変化があるかもしれない. このように, 漁業者の漁獲努力量は資源管理の導入やその他の様々な要因によって変化し, それによって漁獲量も変化する. これらのプロセスをここでは漁業動態と呼ぶことにする. そして, 漁業動態のモデル化は努力量管理の効果をMSEで定量化する場合に重要になってくる(Bunnefeld et al., 2011). しかし, 今まで, 実際の反映した漁業動態がMSEに導入され, その影響が評価された事例はほとんどなかった.

本稿で紹介する研究例は, 統計モデルを用いて実際の漁業動態(特に, 努力量の時間的な分布と漁獲量の関係性)を確率モデルとして明示的に記述し, 漁業動態のモデル化によって漁業管理の有効性がどの程度変わるかを定量化したものである. この例を通して, 今後のMSE研究の中で, 漁業動態を明らかにするために統計モデルを利用すること, そして, 様々な管理方策を定量的に評価することの重要性を示したい.

2. サバの管理と統計モデル: 太平洋マサバ資源に対する休漁管理効果の評価

2.1 背景

水産資源の管理手法には大きく分けて三つのタイプがある(Pope, 2009). 一つは技術的コントロールと呼ばれ, 漁船の大きさや漁具の形状といった魚を漁獲する手法そのものに制限をかける方法である. 二つ目は努力量管理(インプット・コントロール)と呼ばれ, 漁船の操業時間や日数・操業場所等を制限する方法である. 三つ目は漁獲量管理(アウトプット・コントロール)と呼ばれ, 設定された漁獲量以上に漁獲を許さないという方法である. 全ての水揚げ量を逐一把握する必要があることから, 漁獲量管理は資源管理の手法として最もコストがかかる. 一方, 技術的コントロールや努力量管理は比較的实施しやすいという利点があり, 世界や日本で古くから利用されてきた(e.g., Worm et al., 2009; Makino, 2011; Melnychuk et al., 2013). 日本では, 広域に分布し, 漁獲量が多い7魚種(マイワシやマサバ等)を対象として漁獲量管理が

実施されているが、その他の多くの魚種の管理は努力量管理によって実施されている(Makino, 2011)。これは、努力量管理が漁獲量管理に比べて実施しやすく、古くから使われてきた管理手法であるために、利害関係者間で管理方策に関する合意を得やすいことによると思われる。

しかし、努力量管理や技術的コントロールは間接的にしか漁獲量を制限できないため、これらの管理が実際にどのくらいの管理効果を持つかを定量的に評価することが困難という欠点がある。MSEの枠組みの中で努力量管理の効果を定量化しようとする際には、管理の実施によって削減された努力量が実際にどのくらいの漁獲量の削減に結びつくかという漁業動態を明示的にモデル化してやる必要がある。しかし、実際の漁業動態のモデル化は一般に難しい。通常の努力量管理は漁獲日数や操業時間等を制限することによってなされる。しかし、同じやり方で1日操業をしたとしても、資源量や海況・その日の魚の分布といった様々な要因によって1日あたりの漁獲量は変動するだろう。そのため、漁獲日数の1日の削減がどのくらいの漁獲量の削減に繋がるかは、これらの要因を考慮して予測する必要がある。また、管理の導入によって漁業者の行動が変化し、制限された努力量が他の部分の努力量の増加によって補填されてしまうことがある(Salas and Gaertner, 2004; Fulton et al., 2011)。もし、1日分の操業を削減する、としか決められていない場合、削減された1日分を取り戻すため、他の日により長い時間操業するようなことが起きるかもしれない。このような漁業者の行動の変化で有名な例は、禁漁区の設置によって禁漁区周辺の漁獲努力量が増加するような現象である(Kellner et al., 2007; van der Lee et al., 2013)。適切な努力量管理の評価のためには、漁業者の行動の変化を考慮して漁業動態をモデル化する必要がある。このような評価の困難さが原因となり、日本で古くから実施されてきた努力量管理の効果は今まで定量的に評価されることがなかった。また、世界で実施されている漁業管理に目を向けても、漁獲量管理や技術的コントロールといった他の管理方策に比べて努力量管理の有効性はあまり評価されていない(Worm et al., 2009)。

しかし、本研究で紹介するIchinokawa et al. (2015)は、漁業動態を記述した統計モデルと個体群動態モデルを組み合わせることにより、太平洋で漁獲されるマサバ資源(マサバ太平洋系群)に対して実施された努力量管理の効果を定量化することに成功した。マサバ太平洋系群に対する努力量管理は2003年から実施され、投網時刻や投網回数の制限に加え、1日のサバの総水揚げ量が閾値(2000~3000トン)以上あった翌日を臨時の休漁日とすることで操業日数が削減されてきた。本研究が解析の対象とした2003年10月から2009年6月までには、のべ131日が臨時休漁となった。本資源に対する公の管理としては、漁獲枠以上の漁獲を許さない漁獲量管理が1997年から実施されていた。しかし、上限となる漁獲量の総枠は実漁獲量よりもはるかに高く(Swartz and Ishimura, 2014)、漁獲枠が実質的な意味をなしていなかったため、2004年から臨時休漁による努力量管理も併せて導入されたという経緯がある。

では、これらの管理の実施に対してマサバの資源量はどのように変動したのだろうか? 図2に、マサバ太平洋系群の推定資源量(川端 他, 2013)を示した。この推定によると、マサバの資源量は1980年以前に300万トン以上あったが、1980年代に減少し始め、1980年代後半の低い加入尾数(0歳魚の生き残り数)と1990年代の高い漁獲率によって1990年代から2000年代前半に10~20万トンにまで減少した。しかしその後、資源量は増加傾向となった。資源管理の歴史と併せて図2を見ると、漁獲量管理が開始された1997年以降も資源量は低迷したままだったのに対し、努力量管理が開始された2004年以降は資源が回復しており、あたかも努力量管理がマサバ資源を回復させたような印象を受ける。しかし、加入尾数を見ると(図2右)、2004年は特に加入尾数が多い年でもあった。加入尾数は親の量だけでなく、環境条件の自然な変動に大きく左右されるため、2004年以降の資源回復は、2004年にたまたま環境条件が良く、多い加入尾数が得られたことが原因だと見る人もいるかもしれない。

マサバの資源回復が管理のおかげなのか、それとも単なる偶然なのか、科学的に答えること

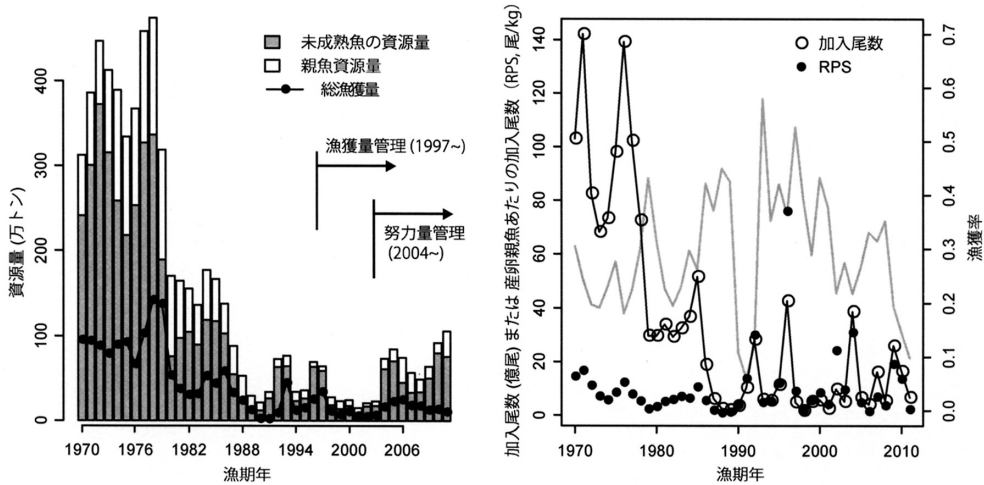


図 2. マサバ太平洋系群の資源量(左)と加入尾数・親魚資源量あたりの加入量(RPS)・漁獲率(右). 漁獲率は灰色の実線で示している. Ichinokawa et al. (2015) の Fig. 2 を改変. ここでの年は漁期年で表し, 例えば 2004 年 7 月から翌年の 6 月までを 2004 年の漁期年としている.

が求められていた. そこで, 臨時休漁を用いたマサバの努力量管理の効果を定量的に評価するため, 次の 2 つの問いに答えることにした.

一つ目は漁業動態に関するもので, 臨時休漁による 1 日分の努力量の削減がどのくらいの漁獲量の削減に繋がるか? という問いである. この問いに答えるため, 努力量管理が実施されていた 2004 年から 2008 年までの日々の漁獲データ(いつサバ操業が行われるか, サバ操業が行われる場合何隻の船が水揚げし, 漁獲量がどのくらいか)を様々な共変量(資源量・月・自己相関構造)で説明する確率モデル(一般化状態空間モデル)を作成した. 特に, 臨時休漁分を補填しようとして休漁日の翌日の努力量や漁獲量が多くなる可能性が指摘されていたため, 共変量の一つに「前日が臨時休漁日であるかどうか」を加え, そのようなことが実際に起こっていたかを統計的に検討できるようにした.

二つ目の問いは, 獲り控えられた漁獲分が実際に資源回復にどの程度貢献したか? という問いである. これは, 漁業動態に加えて個体群動態を同時に考えた場合にどうなるか? という問いでもある. これに答えるため, 前述の解析で作成した確率モデルを用いて臨時休漁によって獲り控えられた漁獲分を予測し, さらに, 個体群動態モデルを用いて獲り控えられた漁獲分がサバの資源量の増加にどのくらい寄与したかを予測した(図 3). この簡易的な MSE を用いて, 臨時休漁を実施した場合としなかった場合で資源量や漁獲率を比較し, 臨時休漁の効果を定量化した. 研究の詳細は Ichinokawa et al. (2015) に原著論文として発表されているので, ここではこの研究における 2 つの重要な成果, (1) 確率モデルによって記述された漁業動態を MSE の中で利用することで努力量管理の効果を定量化できること, (2) 現実のデータに即した漁業動態が一般化状態空間モデルによって記述され, その結果, 特に漁獲量や努力量の自己相関構造と漁業者の行動の変化に関するモデルの違いが管理効果の評価を大きく変えること, の 2 点に絞って内容を紹介したい.

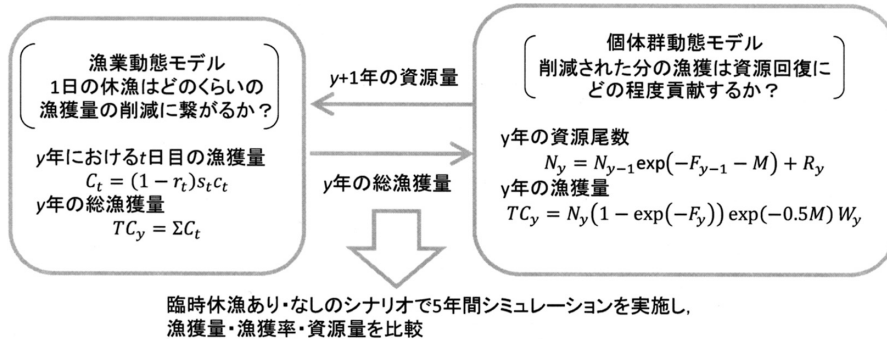


図3. 漁業動態モデルと個体群動態モデルを組み合わせたシミュレーションの概要. 漁業動態モデルは漁獲量を予測するためのモデルで, 実データをもとにパラメータ推定した一般化線形モデルまたは自己相関を考慮した一般化状態空間モデルで記述される. また, ここで示している個体群動態モデルは概要の説明のために単純化したもので, 実際には年齢別モデルを使用している.

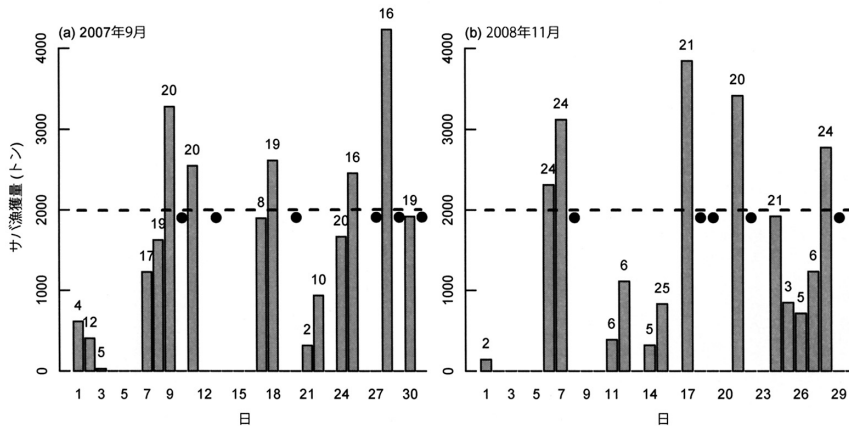


図4. 巻き網漁業によって漁獲されたマサバ太平洋系群の日別の漁獲量(灰色の棒グラフ)とその日の水揚げ隻数(棒グラフ上の数字)の例. 点線は臨時休漁の閾値. Ichinokawa et al. (2015)の Fig. 3を改変.

2.2 漁業動態を記述する統計モデルと個体群動態モデルのカップリング

2.2.1 漁業動態モデル

図4に, 太平洋の三陸沖から銚子沖にかけて漁獲された日別のサバ類漁獲量と水揚げ隻数のデータの例を示した. この図から, 漁獲量の閾値を超えた日の翌日は臨時休漁になるが, 必ずしも臨時休漁になっていない日もあること, 臨時休漁以外でも悪天候や市場休場等の理由により漁獲が全く行われない日もあること, 漁獲がある場合でも日々の漁獲量, 水揚げ隻数は大きく変動していることがわかる. つまり, 日々の漁獲は様々な確率プロセスの組み合わせで成り立っていると考えることができる. ここではそれを以下のように定式化した.

まず, ある t 日において, その日が臨時休漁日となるかどうか? が最初に決められる. そこで, t 日が臨時休漁である場合に 1, そうでない場合に 0 となる確率変数 r_t を考え, それは

表 1. 休漁・漁獲の有無・漁獲量・隻数モデルに導入した共変量.

略語	説明	導入したモデル
<i>cbiom</i>	今年のマサバの資源量 (対数). 資源評価モデル (川端 他, 2013) からの推定値.	休漁・漁獲の有無・漁獲量・隻数モデル
<i>pbiom</i>	昨年マサバの資源量 (対数). 資源評価モデル (川端 他, 2013) からの推定値.	休漁・漁獲の有無・漁獲量・隻数モデル
<i>MON</i>	月 (カテゴリカル変数)	漁獲の有無・漁獲量・隻数モデル
<i>pC</i>	前日が臨時休漁日だった場合に 1, そうでない場合に 0 となるカテゴリカル変数	休漁・漁獲の有無・漁獲量・隻数モデル
<i>pF</i>	前日にサバ漁獲があった場合に 1, そうでない場合に 0 となるカテゴリカル変数	休漁・漁獲の有無・漁獲量・隻数モデル
<i>L</i>	その日の水揚げ隻数	漁獲量モデル
<i>D</i>	臨時休漁となる閾値の漁獲量と前日の漁獲量の差の絶対値を閾値の漁獲量で割ったもの	休漁モデル
<i>ppC</i>	前々日に漁獲量が閾値を超え, かつ, 前日が臨時休漁でない場合に 1, そうでない場合に 0 となるカテゴリカル変数	休漁モデル

$r_t \sim \text{Bernoulli}(q_t)$ に従うとした (休漁モデル). 次に, t 日が臨時休漁でない日でも, 他の要因によってサバ漁獲が行われない場合がある. そこで, その日のサバ漁獲の有無を, サバ漁獲がある場合に 1, ない場合に 0 となる確率変数 $s_t \sim \text{Bernoulli}(u_t)$ によって表現した (漁獲の有無モデル). さらに, 臨時休漁でなく, かつ, サバ漁獲が行われる日の漁獲量 c_t を $c_t \sim \text{Gamma}(\mu_t, \delta)$ とした (漁獲量モデル). これより, ある t 日の漁獲量 C_t は, これらの確率変数の積

$$(2.1) \quad C_t = (1 - r_t)s_t c_t$$

として表現できる.

それぞれの確率変数 r_t, s_t, c_t で用いられるパラメータ q_t, u_t, μ_t は

$$(2.2) \quad f(\theta_t) = \alpha + \beta^T x_t$$

のように, 共変量 x_t とそれらに対する係数パラメータ β と, 切片 α の線形結合として表現した. ここで θ_t はパラメータ q_t, u_t, μ_t のどれかで, f はリンク関数を示す. リンク関数は, q_t, u_t で logit, μ_t で log リンク関数を用いた. パラメータ α, β は漁獲データ (図 4) を用いて最尤法により推定した. それぞれのモデルに導入する共変量は, 今年または去年のマサバの資源量 (*cbiom* または *pbiom*), 月 (*MON*), 前日が臨時休漁である (*pC*), 前日にサバ漁獲がない (*pF*), その日の水揚げ隻数 (*L*), 臨時休漁となる漁獲量と前日の漁獲量の差の絶対値 (*D*), 前々日に漁獲量が閾値を超え, かつ, 前日が臨時休漁でない (*ppC*) を考えた (表 1). *pC* 効果は「臨時休漁の実施を補填するために臨時休漁の翌日の努力量や漁獲量が多くなる可能性」を検討するために導入した共変量である. また, 水揚げ隻数 (*L*) はそれ自体も様々な要因に影響され, 日によって大きく変動する. そこで, t 日の水揚げ隻数も, $L_t - 1 \sim \text{Bin}(NL_t - 1, l_t)$ に従う確率変数として扱った (隻数モデル). ここで, NL_t は, 当該海域でまき網操業の許可を持つ漁船団の総数で, L_t で使われるパラメータ l_t は logit リンク関数を仮定した式 (2.2) により定式化し, 日別の水揚げ隻数データよりパラメータ推定を行った. それぞれの共変量をどのモデルに導入するかについては, それぞれの応答変数の特徴から可能性のある共変量を事前に選択した (表 1). その後,

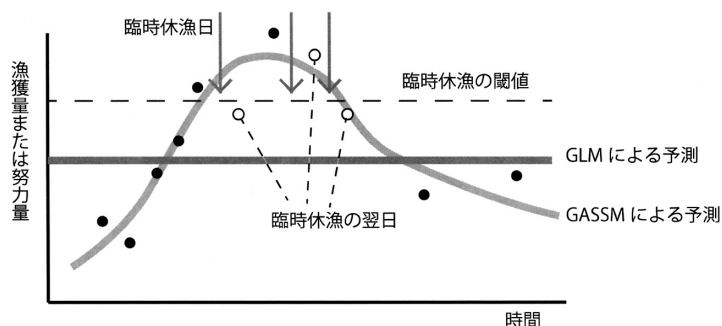


図 5. 時系列データに対する GASSM と GLM の予測の違い. GASSM では自己相関構造を状態変数として推定することができるため, 漁獲データが存在しない臨時休漁日の漁獲量や努力量を高い精度で予測することができる. また, 自己相関を考慮するかどうかによって, 臨時休漁日の翌日の漁獲量・努力量に対する解釈が GASSM と GLM で大きく変わってくる.

bias-corrected Akaike Information Criterion (AICc) を用いて, 累積 Akaike weight が 90% 以上となる候補モデルを用いてモデル平均を行った (Burnham and Anderson, 2002).

但し, 図 4 のデータをよく見ると, 日々の漁獲量や水揚げ隻数の変動は完全にランダムでなく, 漁獲量や水揚げ隻数が多い日が連続して続くような傾向が見受けられた. サバ漁場となる東北沖においては数日~数十日スケールで好漁場が形成されることが知られており, その間には特に漁獲量や出漁隻数が多くなっているものと思われる. そこで, 漁獲量モデルと隻数モデルについては式 (2.2) を式 (2.3) のように拡張することで, 自己相関構造を考慮できるようにした.

$$(2.3) \quad f(\theta_t) = \alpha + \beta^T x_t + y_t, \quad y_t = \rho_1 y_{t-1} + \rho_2 y_{t-2} + \epsilon_t, \quad \epsilon \sim N(0, \sigma^2)$$

ここで y_t は 1 日前 ($t-1$) と 2 日前 ($t-2$) の状態を反映する状態変数となっており, 自己相関係数 ρ_1, ρ_2 が大きいほど前日・前々日の状態の影響を強く受けることを示す. ρ_1, ρ_2 は, y_t が定常状態となるように $|\rho_1| < 1, \rho_1 + \rho_2 < 1, \rho_2 - \rho_1 < 1$ の制約条件をつけた. 式 (2.3) のモデルは, 観測できない状態変数 y_t と共変量に対するパラメータ β を同時に推定するものとなっており, ここでは自己相関を考慮した一般化状態空間モデル (Generalized Autoregressive State Space Model, GASSM) と呼ぶことにする. 一方, 自己相関を考慮しない式 (2.2) は通常的一般化線形モデル (Generalized Linear Model, GLM) に対応する. 時系列データに対するそれぞれのモデルの予測の概念は図 5 に示した.

2.2.2 漁業動態と個体群動態モデルのカップリング

以上より, 個々の漁獲イベントを示す確率モデル (休漁・漁獲の有無・漁獲量・隻数モデル) の積としてまき網船の漁業動態を確率プロセス (式 (2.1)) で記述することができた. 次に, この漁獲プロセスがマサバ個体群にどのような影響をあたえるかを調べるため, 漁業動態と個体群動態モデルをカップリングさせたシミュレーションを行った (図 3). マサバの個体群動態モデルはマサバの資源評価 (川端 他, 2013) で用いられているものと同じ年齢別モデルを用いた (Ichinokawa et al., 2015) が, ここでは年齢構造を含まない単純化した式で概要を説明する.

まず, y 年のマサバの個体数 (N_y) は前年の漁獲による死亡係数 (F_{y-1}) と自然の原因による死亡係数 ($M, 0.4$ を仮定) により減耗する一方で, 新規の加入 R_y を得る (式 (2.4)).

$$(2.4) \quad N_y = N_{y-1} \exp(-F_{y-1} - M) + R_y$$

ここで、漁獲死亡係数 F_y は総漁獲量 (TC_y) を導く下式 (Pope, 1972) を解くことで求められる。

$$(2.5) \quad TC_y = N_y(1 - \exp(-F_y)) \exp(-0.5M)W_y$$

W_y は y 年におけるマサバの平均体重である。 TC_y は年間の総漁獲量であるから、式 (2.1) を用いてランダムに発生させた日々の漁獲量を 1 日目から 365 日目まで積算することで TC_y を決めることができる。つまり、 TC_y が与えられれば F_y が決まり (式 (2.5))、 F_y が決まれば翌年の資源尾数 N_{y+1} を決定できる (式 (2.4))。このように、確率モデルで表された日々の漁獲量の予測値を個体群動態モデルに導入することで、今年の漁獲量の多い・少ないが、翌年の資源尾数にどのくらい影響を与えるかを見積もることができる。さらに、翌年の個体数に年齢別の平均体重を乗じて翌年の資源重量を算出し、それを翌年の漁獲量 (C_t) を予測する際の共変量として用いることで、前年の漁獲量の多い・少ないが、資源量の増減を介して翌年の漁獲量にフィードバックされることとなる。

シミュレーションでは、式 (2.1) から発生させた漁獲量を用いた休漁管理がある場合のシナリオと、式 (2.1) で $r_t \equiv 0$ とした休漁管理がない場合のシナリオの両方を実施した。そして、休漁ありに対する休漁なしの資源量・漁獲量・漁獲率 (資源量に対する漁獲量の比) の比を算出し、それを休漁の実施による管理効果とした。具体的には、漁獲量と漁獲率については、シミュレーションを実施した 2004 年から 2008 年までの平均値の比に、資源量については 2009 年当初の資源量の比に注目した。シミュレーションは休漁あり・なしのシナリオを 1000 回ずつ繰り返した。

2.3 管理効果に影響を与える要因

2.3.1 結果の概要

漁獲の有無モデル、隻数モデル、漁獲量モデルで推定されたパラメータをそれぞれ表 2-4 に示した (休漁モデルの結果は省略した)。ここではモデル平均によって推定されたパラメータに加え、感度分析で用いるため、AICc 最小モデル・AICc 最小モデルに「前日が臨時休漁 (pC)」の効果を加えたモデル・AICc 最小モデルから資源量 ($cbiom$, $pbiom$) の効果を除いたモデルの結果も示した。また、隻数モデルと漁獲量モデルについては、自己相関を考慮しない単純な GLM を用いた場合のモデル平均と AICc 最小モデルの結果も示した。モデル平均から得られたパラメータを用いて臨時休漁のあり・なしでシミュレーションした結果 (ベースケース) を図 6 に、ベースケースの結果に加えて、自己相関構造や資源量の効果を除いたモデルを組み合わせでシミュレーションした感度分析の結果を表 5 にまとめた。

まず、ベースケースにおけるシミュレーションの結果 (図 6) を概説する。漁獲量については、本来なら臨時休漁となる日に漁獲を行うことができるため、休漁なしの場合の 2004-2006 年の漁獲量は休漁ありの場合の漁獲量を上回った (図 6(a))。しかし、最初の 3 年により多く漁獲した分、休漁なしの場合の総資源量は休漁ありの場合に比べて少なくなった (図 6(c))。サバ漁獲日、水揚げ隻数、1 日あたりの漁獲量は総資源量に対して正の関係があると推定された (表 2-4) ため、総資源量の減少は漁獲量・漁獲日数の減少に繋がり、2007-2008 年の休漁なしの漁獲量は休漁ありの漁獲量よりも少なくなった。結果として、2009 年当初の資源量は休漁ありの場合がなしの場合に比べて 1.4 倍と見積もられた (表 5)。つまり、休漁による努力量管理は、5 年間でマサバの資源を 1.4 倍に増やすのに確かに貢献したことが示されたのである。但し、2004-2005 年の総資源量は休漁がなかった場合でも増加していた。つまり、2004-2005 年の総資源量の増加は 2004 年の大きな加入尾数にも依存しており、臨時休漁による管理だけが貢献していたわけではないことも同時に示された。

2.3.2 自己相関構造の影響

以上が結果の概要であるが、様々な統計モデルを試した感度分析により、自己相関を考慮し

表 2. 漁獲の有無モデルで推定された係数と AICc. $\Delta AICc$ は AICc 最小モデルとの AICc の差. 表中の “***” は, モデルに導入されているが推定された係数を省略していることを示す. “-” は, そのモデルに導入されていないか, または, 計算不可であることを示す.

	切片	<i>cbiom</i>	<i>pbiom</i>	<i>pC</i>	<i>pF</i>	<i>MON</i>	AICc	$\Delta AICc$	
GLM									
a1	モデル平均	-2.29	0.47	-0.04	-0.03	-0.38	**	-	-
a2	AICc 最小	-2.33	0.44	-	-	-0.38	**	2592.0	0.00
a3	a2モデルに <i>pC</i> を加えたもの	-2.38	0.45	-	-0.12	-0.37	**	2593.7	1.70
a4	a2モデルから <i>cbiom</i> を除いたもの	0.46	-	-	-	-0.40	**	2607.4	15.37

表 3. 隻数モデルで推定されたパラメータと AICc. $\Delta AICc$ は AICc 最小モデルとの AICc の差. 表中の “***” は, モデルに導入されているが推定された係数を省略していることを示す. “-” は, そのモデルに導入されていないか, または, 計算不可であることを示す.

	切片	<i>cbiom</i>	<i>pbiom</i>	<i>pC</i>	<i>pF</i>	<i>MON</i>	ρ_1	ρ_2	AICc	$\Delta AICc$	
GASSM											
b1	モデル平均	-6.87	0.46	0.45	0.09	-0.02	**	0.35	0.36	-	-
b2	AICc 最小	-7.23	0.52	0.44	-	-	**	0.34	0.35	1308.1	0.00
b3	b2モデルに <i>pC</i> を加えたもの	-7.15	0.52	0.42	0.22	-	**	0.33	0.35	1308.8	0.70
b4	b2モデルから <i>cbiom</i> , <i>pbiom</i> を除いたもの	-1.14	-	-	-	-	**	0.34	0.40	1325.6	17.48
GLM											
b5	モデル平均	-5.00	0.38	0.27	0.70	0.04	**	-	-	-	-
b6	AICc 最小	-4.99	0.38	0.27	0.71	-	**	-	-	8960.3	7652.2

表 4. 漁獲量モデルで推定されたパラメータと AICc. $\Delta AICc$ は AICc 最小モデルとの AICc の差. 表中の “***” は, モデルに導入されているが推定された係数を省略していることを示す. “-” は, そのモデルに導入されていないか, または, 計算不可であることを示す.

	切片	<i>L</i>	<i>cbiom</i>	<i>pbiom</i>	<i>pC</i>	<i>pF</i>	<i>MON</i>	ρ_1	ρ_2	AICc	$\Delta AICc$	
GASSM												
c1	モデル平均	-1.50	1.30	0.59	0.01	0.02	0.06	**	0.89	0.06	-	-
c2	AICc 最小	-1.73	1.30	0.63	-	-	0.10	**	0.89	0.06	8256.0	0.00
c3	c2モデルに <i>pC</i> を加えたもの	-1.71	1.30	0.63	-	0.05	0.09	**	0.88	0.06	8257.9	1.96
c4	c2モデルから <i>cbiom</i> を除いたもの	2.34	1.30	-	-	-	0.10	**	0.90	0.06	8260.3	4.35
GLM												
c5	モデル平均	0.38	1.30	0.38	-	0.50	0.09	**	-	-	-	-
c6	AICc 最小	0.39	1.31	0.38	-	0.52	-	**	-	-	12595.3	4339.3

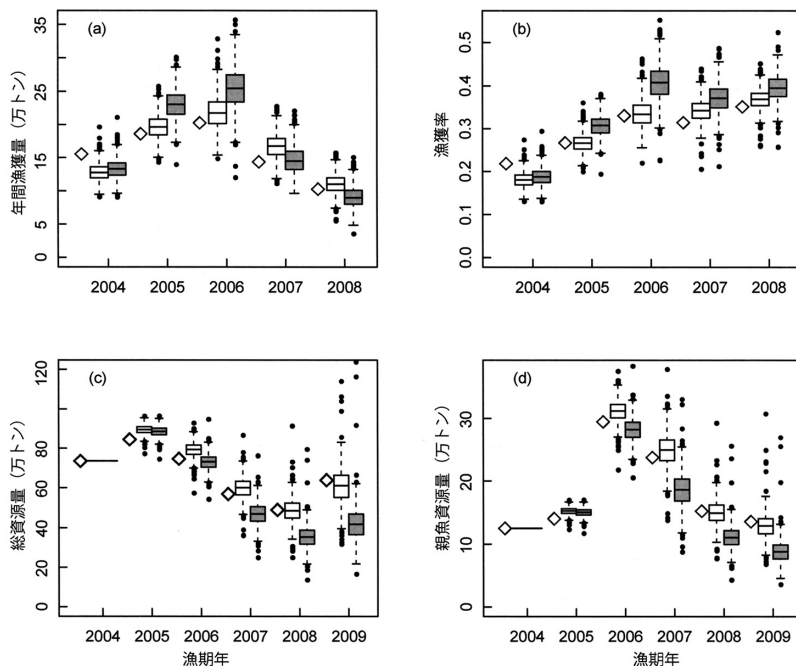


図 6. 休漁あり(白抜き)の箱型図と休漁なし(灰色)の箱型図の場合の年間漁獲量(a), 漁獲率(b), 総資源量(c), 親魚資源量(d)のシミュレーション結果. 白抜きの菱形は2012年の資源評価で推定された実際の値. モデル平均によって推定されたパラメータを用いた(表5, S1)場合の結果. 実際には休漁がなされているので, 白抜きの箱型図と菱形が近いほどシミュレーションが現実を良く表現していることになる. Ichinokawa et al. (2015)のFig. 7を改変.

ない単純なGLMと自己相関を考慮するGASSMとでは管理効果の評価結果が大きく変わることが明らかとなった. 隻数・漁獲量モデルではGLMでのAICc最小モデル(表3のb6, 表4のc6)よりもGASSMでのAICc最小モデル(表3のb2, 表4のc2)でAICcが大幅に小さくなっているため, GASSMはGLMよりもデータをより良く説明できるモデルであるのが明らかである. 実際, モデル平均で推定されたパラメータでランダムに出漁隻数(図7)と漁獲量(図8)を発生させると, GASSMによるモデルのほうが観測値をより良く説明できている.

そしてGLMとGASSMではパラメータの推定値に大きな違いがあった. 隻数・漁獲量モデルで推定された「前日が臨時休漁(pC)」の係数は, GLMでそれぞれ0.70, 0.50(モデル平均)だったのに対し, GASSMでは0.09と0.02(モデル平均)と非常に小さくなったのである. また, GASSMによるAICc最小モデルにはこれらの効果が含まれていない. pC は「臨時休漁の実施を補填するために臨時休漁の翌日の努力量や漁獲量が多くなる可能性」を検討するための共変量であった. そのため, GLMとGASSMで pC に対するパラメータの推定値が大きく異なることは, 休漁の実施に対する補填行動があるかどうかという仮説に対してGLMとGASSMが全く異なる結論を示していることを意味している. 単純なGLMを用いた場合の結論は「臨時休漁の翌日に漁獲量も出漁隻数も大幅に増加する」である一方, GASSMを用いた場合の結論は「そのようなことはないか, 増加したとしてもその程度は小さい」である. 但し, AICcの差から考えると, 後者の仮説の方がより尤もらしい.

表 5. 様々な統計モデルを組み合わせた場合のシミュレーション結果. 「漁獲量の比」, 「漁獲率の比」は, 2004–2008 年の休漁ありの場合の平均漁獲量または平均漁獲率を休漁なしの場合の値で割ったもの. 「資源量の比」は 2009 年当初の休漁ありの場合の資源量を休漁なしの場合の値で割ったもの. 5%, 50%, 95%は, 休漁あり・なしシナリオの各 1000 回ずつの確率的シミュレーションの結果からランダムに 1 組結果を抽出し, その比をとったときのパーセンタイル. モデル平均を組み合わせた結果(S1)と $\Delta AICc$ の合計値が小さい S2, S3 がより尤もらしい結果で, その他のシナリオ(S4–S6)は感度分析や他の管理方策を試すために実施したもの.

Simulation scenarios	$\Delta AICc$ の合計	漁獲量の比			漁獲率の比			資源量の比			臨時休漁の日数		
		5%	50%	95%	5%	50%	95%	5%	50%	95%	5%	50%	95%
S1 モデル平均の結果 (a1, b1, c1)	-	0.96	1.00	1.04	0.81	0.89	1.00	1.01	1.46	2.10	110	124	138
S2 AICc 最小モデルの組み合わせ (pC 効果なし, a2, b2, c2)	0	0.96	1.00	1.04	0.82	0.90	0.99	1.04	1.41	1.94	112	127	142
S3 pC を全てのモデルに入れた (a3, b3, c3)	4.4	0.96	1.00	1.04	0.83	0.91	1.00	1.01	1.37	1.87	112	127	142
S4 c_{biom}, p_{biom} を漁獲の有無・隻数モデルから除いた (a4, b4, c2)	32.9	0.93	0.96	1.00	0.76	0.86	0.97	1.12	1.62	2.42	115	128	141
S5 GLM による AICc 最小モデルの組み合わせ (a2, b6, c6)	20247	0.90	1.00	1.11	0.75	1.00	1.31	0.38	1.02	3.01	106	127	147
S6 臨時休漁を 7% の割合でランダムに実施	-	0.96	1.01	1.05	0.85	0.95	1.06	0.80	1.19	1.77	111	129	148

単純な GLM を用いた場合に GASSM と全く異なる結論が得られたのは何故なのだろうか? それは GLM が時系列データの自己相関構造を考慮できないからである. 観測値に対する GASSM の予測力の高さや GASSM と GLM の間の $AICc$ の差からわかるように, 日々の漁獲量と出漁隻数の時系列データには明らかな自己相関構造があった. そして, 臨時休漁は漁獲量がある閾値を超えた場合(出漁隻数が多く, 漁獲量も多い日)の翌日に実施されることになっている. そのような条件の下で日々の漁獲量や努力量に強い自己相関構造があれば, 臨時休漁の翌日もやはり出漁隻数や漁獲量は多くて当然というのが GASSM による解釈である(図 5). しかしこの自己相関構造を考慮できない GLM では, 「臨時休漁の翌日」の漁獲量・出漁隻数は GLM による期待値よりも常に高いところにあるとなり, pC 効果を過大に見積もる結果となる.

これらの解釈の違いにより, GLM をもとにしたシミュレーションから見積もられた管理効果の大きさは GASSM の結果と大きく異なった(表 5). GASSM をもとにしたシミュレーション結果からは 2009 年当初におけるマサバ資源量は休漁がなかった場合の約 1.4 倍と見積もられたのに対し(表 5, S1), GLM で推定されたパラメータをもとにしたシミュレーションの結果(表 5, S5)では, 休漁ありの場合となしの場合で資源量にほとんど差が見られなかった. これは, 臨時休漁の翌日に大幅に漁獲量と努力量が増えると GLM が予測し, 臨時休漁によって削減された漁獲量がこれによって補填されてしまったためである.

GASSM によるデータの解釈が真実に近いとするなら, 漁獲が多かった翌日を臨時休漁とする管理方策は, 獲り控えの効果が特に大きい日に特定して休漁を実施することになり, ランダムに(または一定間隔で)休漁日を設定するよりも少ない休漁日数で大きな効果を上げる方策と考えることができる. 実際, 本シミュレーションにおいて, 臨時休漁の発生の割合を変えずに休漁日の配置をランダムにした場合(表 5, S6)には, 臨時休漁をベースケースと同程度の日数

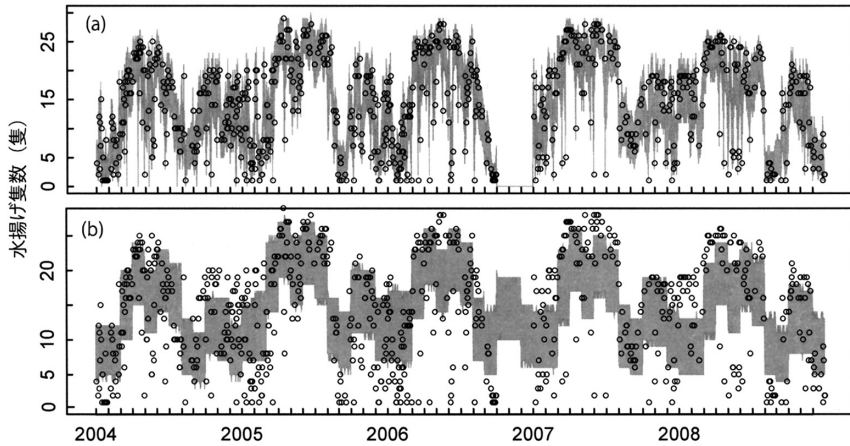


図 7. 2004 年から 2008 年までの日別のサバ水揚げ隻数の観測値(白丸)と隻数モデルによる 1000 回のシミュレーション結果の 90 パーセンタイル(灰色). (a)自己相関を考慮した GASSM をもとにしたシミュレーション結果. (b)自己相関を考慮しない GLM をもとにしたシミュレーション結果. Ichinokawa et al. (2015)の Fig. 6, Fig. C1 を改変.

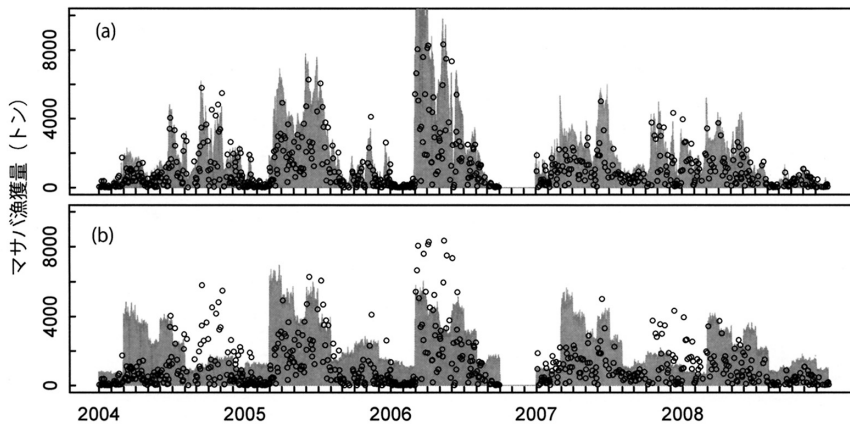


図 8. 2004 年から 2008 年までの日別のマサバ漁獲量の観測値(白丸)と漁獲量モデルによる 1000 回のシミュレーション結果の 90 パーセンタイル(灰色). (a)自己相関を考慮した GASSM をもとにしたシミュレーション結果. (b)自己相関を考慮しない GLM をもとにしたシミュレーション結果. Ichinokawa et al. (2015)の Fig. 6, Fig. C1 を改変.

だけ実施しているにも関わらず、休漁がないときの資源量に対する休漁ありの資源量比が 1.19 と、ベースケースの 1.4 よりも小さかった。

2.3.3 資源量の増減に対する努力量・漁獲量の変化

マサバの努力量管理では、自己相関構造の他にもう一つ、その効果に大きな影響を与えていた要因があった。それはマサバの資源量 ($cbiom$, $pbiom$) の効果である。これらの効果は漁獲の有無モデル(表 2)・隻数モデル(表 3)・漁獲量モデル(表 4)の全てで比較的大きな係数が推定された。漁獲の有無モデルと隻数モデルは、いつ・どのくらいの数の船が出漁するか、といった漁業者の漁獲努力量を示すモデルである。特にこれらのモデルで資源量の係数が正の大きい値

として推定されたことは、マサバの資源量が増えると漁業者の漁獲努力量も増える傾向があることを意味している。

では、このような資源量と漁業者の努力量との関係を見落としてしまった場合、管理効果の評価はどのくらい変わるだろうか？そこで、努力量に関するモデル(漁獲の有無モデルと隻数モデル)に資源量の効果を入れないでパラメータ推定したモデル(表 2, a4; 表 3, b4)を用いて、休漁あり・なしのシミュレーションを行った(表 5, S4)。その結果、2009年当初の資源量は休漁なしの場合の資源量の約 1.6 倍となり、ベースケースで推定された 1.4 倍よりも管理効果が高く見積もられることとなった。資源量の効果を除いたモデルと AICc 最小モデルの AICc の差は 32.9 と大きいので、このシナリオは現実的でない。しかし、管理効果をより高めるための方策を検討する際、このような検討結果が役に立つ。つまり、臨時休漁による管理と同時に、資源量が増加しても出漁隻数や出漁日数が増加しないように上限を設ける管理を取り入れることで、管理効果をより高められることが期待されるのである。

3. まとめ

以上、実際に行われた努力量管理の効果評価の中で、現実に即した漁業動態をモデル化しているかどうかによって管理効果の評価が大きく変わった例を紹介した。特にこの例では、漁獲量や水揚げ隻数の時間的な自己相関構造と、管理の実施による漁獲量の増減が個体群動態を介して翌年の漁業者の努力量に影響を与えるフィードバック構造が管理効果に大きな影響を与えていることが明らかとなった。漁業動態が努力量管理に影響を与える過程は対象とする資源や漁業によって大きく異なるだろうから、本研究の結果を単純に一般化することはできない。管理効果を適切に評価するためには、努力量管理の効果に影響を与え得る漁業動態をそれぞれの資源ごとに漁業データと統計モデルを用いて明らかにしていく必要がある。このような試みを様々な資源で行うことにより、努力量管理が漁業動態を通じて漁獲量・資源量に与える過程をどのような形で一般的にモデル化すればよいか明らかになってくることが期待される。そうすれば、MSE の枠組みの中で努力量管理の効果を定量的に評価することがより一般的になり、今まであまりその効果が評価されてこなかった努力量管理が再度注目されることになるかもしれない。

水産資源の管理手法には、今、様々なものが提案されている(Hilborn and Hilborn, 2012)。特に近年では、漁獲枠を個人や船団に割り当てる個別割り当て方式(individual quota, IQ)が漁獲にかける無駄な投資を抑制し、利益を重視した経済的な漁獲を行うインセンティブを与える管理方式として注目されている。また、移動の少ない底生性の資源の管理においては、地元の漁業者に漁場の排他的な利用権を与える地域漁業権(territorial user rights to fish, TURF)が有効に働くことが多くの事例とともに示された。海洋保護区(marine protected area, MPA)は、生態系や生物多様性の保全という目的に対して有効な手段であることが多くの研究から科学的に証明されており、多くの国で海洋保護区の設置が義務付けられるようになってきている。これらの管理手法は特に近年注目を浴びているものであるが、有効な管理方策というのは管理される資源の目的や特性によって異なる。世界的に有名な水産資源学者アナ・パルマ教授は 2014 年の米国水産学会の招待講演で「資源管理に特効薬はない。常に全ての手札を使って戦え。」というメッセージを發した。このメッセージには、IQ や TURF など、特に有効に働くことが証明された管理方策が近年もてはやされる傾向にあるが、これらの管理手法が全ての資源に通用するわけではないこと、そして、資源の特性に合わせて利用可能な管理方策を全て検討し、最適なものを選択すべきだ、という意味が込められている。本稿で取り上げた休漁を用いた努力量管理は IQ・TURF・MPA などと比べると時代遅れの感があるかもしれない。しかし、比較的広い範囲

を回遊し、散発的に漁場が形成されるマサバの管理においては、漁獲量・努力量の自己相関構造を利用した休漁による管理が効果的に働いたことが本研究によって示された。他の多くの管理手法においても、流行廃りにこだわらず、用いられている管理方策の有効性を統計モデルやMSE等の手法を用いて科学的に評価していくことが重要である。それにより管理方策の手札が増え、将来、より多くの水産・野生生物資源が適切に管理されることに繋がるであろう。

参 考 文 献

- Bunnefeld, N., Hoshino, E. and Milner-Gulland, E. J. (2011). Management strategy evaluation: A powerful tool for conservation?, *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 441–447.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach*, 2nd ed., Springer, New York.
- Fulton, E. A., Smith, A. D. M., Smith, D. C. and van Putten, I. E. (2011). Human behaviour: The key source of uncertainty in fisheries management, *Fish and Fisheries*, **12**, 2–17.
- Hilborn, R. and Hilborn, U. (2012). *Overfishing: What Everyone Needs to Know*, Oxford University Press, Oxford, New York. (市野川桃子, 岡村寛 訳 (2015). 『乱獲—漁業資源の今とこれから』, 東海大学出版部, 神奈川.)
- Hilborn, R. and Walters, C. J. (1991). *Quantitative Fisheries Stocks Assessment: Choice, Dynamics, and Uncertainty*, Chapman and Hall, New York, London.
- Hillary, R. M., Preece, A. L., Davis, C. R., Kurota, H., Sakai, O. and Itoh, T. (2015). A scientific alternative to moratoria for rebuilding depleted international tuna stocks, *Fish and Fisheries* (in press).
- 市野川桃子, 岡村 寛, 黒田啓行, 由上龍嗣, 田中寛繁, 柴田泰宙 (2015a). 管理目標の数値化による最適なABC算定規則の探索, 水産学会誌, **81**, 206–218.
- 市野川桃子, 北門利英, 竹内幸夫 (2015b). 統合型資源評価モデル stock synthesis の検討会を開催, 水産学会誌, **81**, 756–761.
- Ichinokawa, M., Okamura, H., Watanabe, C., Kawabata, A. and Oozeki, Y. (2015). Effective time closures: Quantifying the conservation benefits of input control for the Pacific chub mackerel fishery, *Ecological Applications*, **25**, 1566–1584.
- 川端 淳, 渡邊千夏子, 本田 聡, 久保田洋 (2013). 平成24年度マサバ太平洋系群の資源評価, 平成24年度我が国周辺水域の漁業資源評価 第一分冊(水産庁増殖推進部・水産総合研究センター 編), 133–166, 水産庁増殖推進部・水産総合研究センター, 東京.
- Kellner, J. B., Tetreault, I., Gaines, S. D. and Nisbet, R. M. (2007). Fishing the line near marine reserves in single and multispecies fisheries, *Ecological Applications*, **17**, 1039–1054.
- 黒田啓行, 境 磨, 高橋紀夫, 伊藤智幸 (2015). TACを算定する新しいアプローチ: ミナミマグロの管理方式の開発と運用, 水産海洋研究, **79**, 297–307.
- Makino, M. (2011). *Fisheries Management in Japan: Its Institutional Features and Case Studies*, Springer, Dordrecht, New York.
- Maunder, M. N. and Punt, A. E. (2004). Standardizing catch and effort data: A review of recent approaches, *Fisheries Research*, **70**, 141–159.
- Maunder, M. N. and Punt, A. E. (2013). A review of integrated analysis in fisheries stock assessment, *Fisheries Research*, **142**, 61–74.
- Melnchuk, M. C., Banobi, J. A. and Hilborn, R. (2013). Effects of management tactics on meeting conservation objectives for western north american groundfish fisheries, *Plos One*, **8**.
- Ohshimo, S. and Naya, M. (2014). Management strategy evaluation of fisheries resources in data-poor situations using an operating model based on a production model, *Japan Agricultural Research*

- Quarterly*, **48**, 237–244.
- 岡村 寛, 市野川桃子 (2016). 水産資源学における統計モデリング, *統計数理*, **64**(1), 39–57.
- Pope, J. G. (1972). An investigation into the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis, *Research Bulletin of the International Commission for North Atlantic Fisheries*, **9**, 65–74.
- Pope, J. (2009). Input and output controls: the practice of fishing effort and catch management in responsible fisheries, *A Fishery Manager's Guidebook* (eds. K. L. Cochrane, S. Garcia and Food and Agriculture Organization of the United Nations), 220–252, Wiley-Blackwell, Chichester, West Sussex, Ames, Iowa.
- Punt, A. E. and Donovan, G. P. (2007). Developing management procedures that are robust to uncertainty: Lessons from the International Whaling Commission, *ICES Journal of Marine Science*, **64**, 603–612.
- Quinn, T. J. (2003). Ruminations of the development and future of population dynamics models in fisheries, *Natural Resource Modeling*, **16**, 341–392.
- Quinn, T. J. and Deriso, R. B. (1999). *Quantitative Fish Dynamics*, Oxford University Press, New York.
- Salas, S. and Gaertner, D. (2004). The behavioural dynamics of fishers: Management implications, *Fish and Fisheries*, **5**, 153–167.
- Schaub, M. and Abadi, F. (2011). Integrated population models: A novel analysis framework for deeper insights into population dynamics, *Journal of Ornithology*, **152**, 227–237.
- Swartz, W. and Ishimura, G. (2014). Baseline assessment of total fisheries-related biomass removal from Japan's Exclusive Economic Zones: 1950–2010, *Fisheries Science*, **80**, 643–651.
- van der Lee, A., Gillis, D. M., Comeau, P. and Hurley, P. (2013). Fishing the line: Catch and effort distribution around the seasonal haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) spawning closure on the Scotian Shelf, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **70**, 973–981.
- Worm, B., Hilborn, R., Baum, J. K., Branch, T. A., Collie, J. S. and Costello, C. (2009). Rebuilding global fisheries, *Science*, **325**, 578–585.

Modeling of Fishery Dynamics with Autoregressive State-space Models for Quantifying Management Effectiveness in the Pacific Chub Mackerel Fishery

Momoko Ichinokawa and Hiroshi Okamura

National Research Institute of Fisheries Science, Fisheries Research Agency

Management strategy evaluation (MSE) has increasingly become one of the most important tools for natural resource managements in the applied ecology and fishery sciences. This paper briefly introduces the concept of MSE and then reviews the study in which statistical models describing fishery dynamics work efficiently in MSE. The study quantified management strategy of effort control actually applied to the purse seine fishery catching Pacific chub mackerel, by coupling population dynamics simulation and statistical models based on fishery data. The statistical models, generalized autoregressive state-space models, explicitly describe the relationships among fishing effort, daily catches, and biomass of chub mackerel as stochastic processes. The study revealed two important factors that affect management effectiveness: the autoregressive processes hidden in the daily catch and effort data and the fisher's behavioral change in response to increase of stock biomass. While most MSE applications tend to simplify relationships between fishing effort and catches in a linear manner without consideration of the fisher's behavior, the actual fishery dynamics considering those factors estimated from appropriate statistical models would advance MSE and improve future wildlife and fishery managements.

安定同位体比データをもちいた 補食-被食ネットワークのモデル化

角谷 拓^{1,2}・長田 穰^{3,4}・瀧本 岳⁵

(受付 2015 年 7 月 16 日 ; 改訂 2016 年 3 月 28 日 ; 採択 3 月 31 日)

要 旨

近年, 炭素や窒素, あるいは硫黄の安定同位体比から, 食物網構造を探る試みが盛んに行われている. ある特定の消費者とその餌種だけに注目した場合には, 消費者と餌種の安定同位体比から各餌種の貢献比率を統計的に推定する方法(混合モデル)は既に確立している. しかし, 従来の混合モデルでは食物網の全体構造を定量的に推定できない. 本稿では, 胃内容分析や糞分析, 文献調査等から得られる食物網構成種の中の食う-食われる関係の有無を 0(無い場合)と 1(有る場合)で記述した二値食物網データと, 食物網構成種の安定同位体比データを取得することによって, その食物網における全ての消費者について異なる餌資源の貢献比率を同時に推定することを目的に開発されたベイズ推定モデル IsoWeb を紹介する. 仮想食物網データを用いた IsoWeb の推定精度の検証の結果, IsoWeb は現実的な構造やデータの不確実性をもつ食物網において, 各餌資源の貢献比率を十分な精度で一括して推定できることが示された. また, 安定同位体比データにもとづいた妥当な食物網構造の選択など新たな応用の可能性も示された.

キーワード: 群集生態学, 安定同位体, 食物網, 混合モデル, MixSIR, SIAR.

1. はじめに

生物は個体の成長・維持・繁殖のために外部からエネルギーをとりこむ必要がある. 他の生物を「食う」ことが, そのための典型的な行動である. そのため野外の生態系においては, 多数の生物が食う-食われる関係を通じて, 複雑なネットワークを形成している. このような食う生物(消費者)が食われる生物(餌種)への負の影響を及ぼす方向性をもったネットワーク構造は, 生態学では食物網とよばれる. このネットワークの構造(食物網構造)は, 生態系内のエネルギー流の動態や生態系の安定性に大きな影響を及ぼすことが知られており(Yodzis, 1981; McCann, 2000)その把握・定量化は生態学における重要な関心事となってきた.

しかし, 野外の多様な生物がつくりだす食物網構造はきわめて複雑であり, その詳細な記述には多大な時間と労力を要する. 食物網構成種の中の食う-食われる関係の有無を 0(無い場合)と 1(有る場合)で記述する二値食物網(binary food web)は, 食物網の最も簡便な記述方法として, これまで頻繁にもちいられてきた. 実際, 野外の二値食物網のカタログ(データ集)なども

¹ 国立環境研究所 生物・生態系環境研究センター: 〒305-8506 茨城県つくば市小野川 16-2

² ゲルフ大学 統合生物学部: 50 Stone Rd E, Guelph, ON N1G 2W1 Canada

³ 総合地球環境学研究所: 〒603-8047 京都市北区上賀茂本山 457 番地 4

⁴ 独立行政法人科学技術振興機構, CREST

⁵ 東京大学大学院 農学生命科学研究科: 〒113-8657 東京都文京区弥生 1-1-1

存在している (Cohen, 1978). しかし二値食物網には, ある消費者への異なる餌種の貢献比率 (dietary proportion; ある消費者が複数の餌種をどんな割合で食べ分けているか) などといった定量的な情報が含まれていない.

食物網構造を定量的に記述するために, 従来は, 胃内容物や糞の直接観察による食性解析が行われてきた. しかし近年, 計測技術の進歩・普及により, 炭素や窒素, あるいは硫黄等の安定同位体比から, 食物網構造を探る試みがなされるようになってきた (Post, 2002). 生物の体を構成する炭素や窒素などの元素には, 質量数が異なる安定同位体が存在する. たとえば, 炭素は質量数が 12 と 13 の (中性子の数が異なる) 安定同位体が存在している. これらの安定同位体の組成比は, 生物間で異なる. その主な要因は, 安定同位体の質量の違いに起因する生物体内での取り込み速度や排出速度の違いと, 安定同位体比の異なる餌生物を捕食するためである. したがって, ある消費者と餌種の体組織中の安定同位体比を測定することで, 消費者と餌種の安定同位体比から各餌種の貢献比率を計算することができる. たとえば, 炭素と窒素の 2 つの安定同位体比を用いる場合には, 餌種の数が 3 つ以内であれば, 単純な連立方程式で貢献比率を計算できる. 3 つ以上の餌種を利用する場合でも, 安定同位体混合モデルとよばれる統計的な解析手法を用いて貢献比率の推定が可能である. 混合モデルにはいくつかの種類があり, よく知られているのが, IsoSource という名前前で実装されている手法である (Phillips and Gregg, 2003). この手法は, 数値計算によりすべての可能性を求めて, 貢献比率の確率分布を求めるものである. さらに近年では, ベイズ統計学の枠組みを利用して, IsoSource では考慮できない安定同位体比や濃縮係数 (Trophic enrichment factor) の不確実性を考慮して貢献比率を推定する手法も開発されている (MixSIR: Moore and Semmens, 2008; SIAR: Parnell et al., 2010). しかし, これら既存の方法は, 特定の消費者に注目して餌資源の貢献比率を推定することに特化しているため, 食物網の全体構造の定量化に適していない.

そこで筆者らは, 二値食物網データと安定同位体比データから, 食物網の全体構造を定量的に推定する混合モデル, IsoWeb の開発を行った (Kadoya et al., 2012). IsoWeb は, ある食物網について, 胃内容分析や糞分析, 文献調査等から得られる二値食物網データと, 食物網を構成する生物の安定同位体比データを用いて, その食物網における全ての消費者ごとに餌種の貢献比率を推定するベイズ推定モデルである (図 1). なお, 安定同位体比データは通常, δ 記法とよばれる方法に従って, 標準物質の安定同位体比から 1 を引いた値の千分率に変換して用いる. すなわち炭素同位体比データを例にすると,

$$(1.1) \quad \delta^{13}\text{C} = \left[\left(\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}} \right)_{\text{試料}} / \left(\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}} \right)_{\text{標準物質}} - 1 \right] \times 1000$$

となる. $\delta^{13}\text{C}$ は, 標準物質にくらべて試料中の ^{13}C の比率が高ければ正の値を, 低ければ負の値をとる. したがって, $\delta^{13}\text{C}$ は, 実数値をとるため正規分布をもちいたモデル化が可能になる. 上記の推定モデルもすべてこの δ 記法にもとづいており, これから説明するモデルでも一般に用いられているこの方法を採用する. 以降, 安定同位体比データというときには, 特別に断らない限り δ 記法で算出された値を指す.

従来の混合モデルと IsoWeb との違いを説明するために, 図 2 に挙げる例で考えてみる. すなわち, 対象とする生物種 (図 2 の ①~⑥) それぞれで, 複数の安定同位体試料を取得し, 消費者 ① への各餌の貢献比率 p_{12} および p_{13} を推定する場合を考える. 従来型の混合モデル (SIAR: Parnell et al., 2010) では, 図 2a のように特定の消費者 (たとえば ①) のみに注目する. その上で, 消費者 ① で採取された安定同位体比の値は, 平均 s_1 および分散 σ_1^2 の正規分布に従うと仮定される. さらに, s_1 は以下のように定義される.

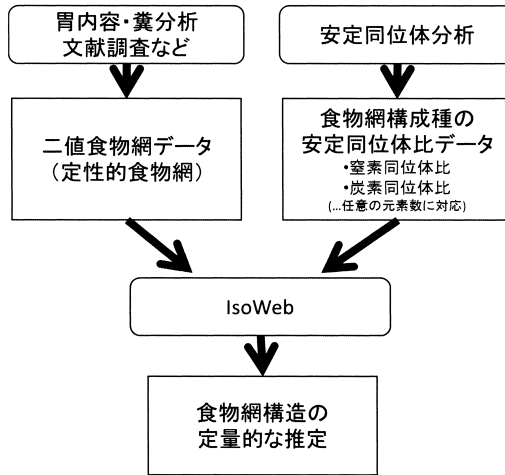


図 1. 食物網構造をバイズ推定する安定同位体混合モデル (IsoWeb) の概要.

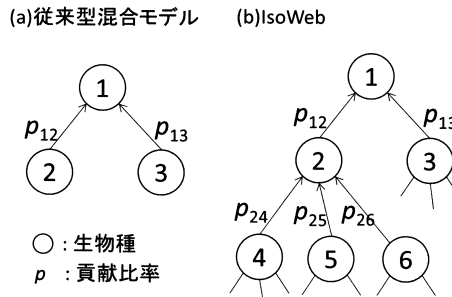


図 2. 従来型混合モデルと IsoWeb とのモデル構造の違い.

$$(1.2) \quad s_1 = p_{12} \times (\text{種 2 の安定同位体比の平均値}) + p_{13} \times (\text{種 3 の安定同位体比の平均値}) + \text{濃縮係数}$$

従来型混合モデルでは、この条件の下で消費者①の安定同位体比を良く説明する貢献比率 p_{12} , p_{13} を推定する。一方、IsoWeb では食物網構造全体を考慮する。すなわち消費者①の餌である種②にとっての餌、種④・種⑤・種⑥を例にあげると(図 2b)、式(1.2)における「種 2 の安定同位体の平均値」は、種④、種⑤および種⑥の安定同位体比および種②への貢献比率 p_{24} , p_{25} , p_{26} の関数になると定義する。すなわち、二値食物網によって与えられる種間関係全体を明示的にモデル化する。

この特徴によって、IsoWeb には従来型のモデルにはない群集データ解析の点での利点がうまれる。本稿では、IsoWeb の構造と実装を解説したうえで、仮想データを用いて様々な条件下でおこなった IsoWeb の推定精度の検証結果を紹介し、IsoWeb が幅広い条件下(食物網サイズや結合度、サンプル数等)で十分に高い精度で貢献比率の推定が可能であることを示す。さらに、IsoWeb の適用例を紹介し、①多数のリンクを一度に推定対象とすることでこれまで定数として与えられることの多かった濃縮係数もデータから推定することが可能になる、②リンクの有無(食う-食われるの関係の有無)に不確実性がある場合には、そのリンクを食物網構造に加える場

合とそうでない場合でデータへのモデルの当てはまりを比較し、リンクの妥当性を評価できる上、③食物網を構成する種のうち一部の種のデータが極端に少ない場合でも、頑強な推定を行うことができるといった、IsoWeb の利点について解説する。

2. IsoWeb の構造

IsoWeb の構造を説明するために、一般に、食物網を構成する種 i が M_i 種類の餌を捕食する状況を考える。種 i において元素 j の同位体比の観察値 X_{ij} は、平均値 s_{ij} 、分散 σ_{ij}^2 の正規分布に従うと仮定される。

$$(2.1) \quad X_{ij} \sim N(s_{ij}, \sigma_{ij}^2)$$

通常、同位体比データは、種ごと・元素ごとに複数のサンプルが得られるので、種・元素・サンプルごとに式(2.1)から得た確率をすべて掛け合わせたものが尤度式となる。ここで、分散 σ_{ij}^2 は、無情報ガンマ分布に従うと仮定し、 s_{ij} は種 i が捕食した餌種の安定同位体比の期待値と餌種の貢献比率の関数として下記のように定義される。

$$(2.2) \quad s_{ij} = \frac{\sum_{m=1}^{M_i} p_{ik_i[m]} Q_{jk_i[m]} (s_{k_i[m]j} + c_{jk_i[m]})}{\sum_{m=1}^{M_i} p_{ik_i[m]} Q_{jk_i[m]}}$$

ここで、 $k_i[m]$ は種 i の m 番目の餌種、IsoWeb の主要な推定対象である $p_{ik_i[m]}$ は、餌種 $k_i[m]$ から種 i への貢献比率である。 $p_{ik_i[m]}$ は貢献比率であるから、 $\sum_{m=1}^{M_i} p_{ik_i[m]} = 1$ を満たす。また、 $Q_{jk_i[m]}$ は餌種 $k_i[m]$ 組織中における元素 j の濃度の実測値、 $s_{k_i[m]j}$ は、餌種 $k_i[m]$ における安定同位体比 j の期待値である。ただし、種 i が基底種(たとえば植物などの独立栄養植物)である場合は、種 i はどの種も捕食しない餌生物の同位体比から得られる情報は無いと考え $s_{ij} = 0$ とする。また、 $c_{jk_i[m]}$ は、餌種 $k_i[m]$ が種 i に捕食された際の、元素 j の濃縮係数で下記のように、平均値 Λ_j 、分散 τ_j^2 の正規分布に従うと仮定される (Post, 2002)。

$$(2.3) \quad c_{jk_i[m]} \sim N(\Lambda_j, \tau_j^2)$$

したがって、尤度関数は推定対象である貢献比率 p および濃縮係数 c の関数となる。既存の混合モデルでは、濃縮比率は定数と仮定されることが多いものの、野外の食物網においては、生態系のタイプや食う-食われる関係ごとに濃縮係数が異なることが知られている (Post, 2002)。そこで、IsoWeb では、濃縮係数を確率変数とし食う-食われる関係ごとに異なる値を取りうると仮定した。ただし、 Λ_j には既存情報からえられた値を与え(例えば、窒素同位体比では 3.4、炭素同位体比では 0.8)、また、分散 τ_j^2 は、無情報の半コーシー分布にしたがうと仮定した (Gelman, 2006)。餌種から種 i への貢献比率は合計 1 となる制約をもつことから、無情報のディリクレ分布を事前分布としてもつと仮定した。

$$(2.4) \quad p_{ik_i[1]}, \dots, p_{ik_i[M_i]} \sim \text{Dirichlet}(\alpha_{i1}, \dots, \alpha_{iM_i})$$

ここで、 α はディリクレ分布のパラメータである。IsoWeb モデル内では $\alpha_{i1} = \dots = \alpha_{iM_i} = 1$ と仮定している。

IsoWeb を実際にデータに適用するためには、MCMC 計算を行うための実装が必要になる。現時点では、IsoWeb は統計言語 R と BUGS コードを用いて実装されており、主要な MCMC 計算ツールである WinBUGS, OpenBUGS あるいは JAGS を用いることで推定計算が実行可能である。統計言語 R の関数として実装された IsoWeb 関数 (以降 IsoWeb()) の概要を付録で説明した (付録 1)。また、IsoWeb() の詳細およびチュートリアル、サンプルコードは、下記のページにおいても公開しているので参照されたい (DOI: 10.13140/RG.2.1.1059.9526)。

3. IsoWeb の推定精度と感度分析

筆者らは、野外データとして現実的と考えられる条件の下での IsoWeb による貢献比率の推定精度を検証するための分析を行った (Kadoya et al., 2012). その概要を図 3 に示す. まず①ニッチモデル (Williams and Martinez, 2000) とよばれるアルゴリズムを用いて多数の現実的かつ異なる種数 (10-30 種) と結合度 (可能なすべての種間相互作用のうち実現されている割合: 0.05-0.3) の二値食物網を構成する. 次に, ②構成された二値食物網の各捕食-被食リンクに貢献比率をランダムに割り振る. ③各捕食-被食リンクに炭素と窒素同位体比の濃縮係数をランダムに割り振る. ここで, 炭素の濃縮係数は $N(0.8, 1.3)$, 窒素の濃縮係数は $N(3.4, 0.98)$ に従うとした (Post, 2002). その上で④生産者に炭素および窒素の安定同位体比を割り振り, 上記の食物網構造に従った上位の消費者の安定同位体比を決めた. ⑤このようにして得られた食物網構造と安定同位体比の真値から, 異なる分散 (炭素・窒素ともに $\sigma_{ij}^2 = 0.1 - 10.0$) とサンプル数 (各種について 5-50 サンプル) を仮定して検証用のデータセットを生成した.

①~⑤の手順に従って合計 1500 個の仮想食物網にもとづいたデータセットを生成し, そのデータと IsoWeb を用いて貢献比率を推定し, 手順②で与えた真値との比較を行った. 比較の際は, 推定された貢献比率と真の貢献比率との間で線形回帰を行い, 傾きを確度の指標 (1.0 に近いほど確度が高い), 決定係数を精度 (1.0 に近いほど精度が高い) の指標として評価に用いた (図 3).

まず, ①~⑤の手順によって生成されたある一つの食物網データセットの推定結果を例として示す (図 4). このデータセットは, 種数 20, 結合度 0.1, サンプル数 10, データ分散 0.1 の条件で生成された (図 4a). この事例からは, IsoWeb によって推定された貢献比率が真値とよく一致していることが読み取れる (図 4b: 傾き 0.973). しかしながら, 推定値の 95% 信用区間は大きく広がっており, これは濃縮係数のリンク間でのばらつきを考慮していることを反映していると考えられる. 濃縮係数についても分散は大きく推定される傾向にある (図 4c, d).

次に, 図 4b で示したような IsoWeb の推定確度および精度がデータセットの生成条件にどのように依存するか調べた感度分析の結果を図 5 に示す. 図 5 からは, IsoWeb は現実的な食物

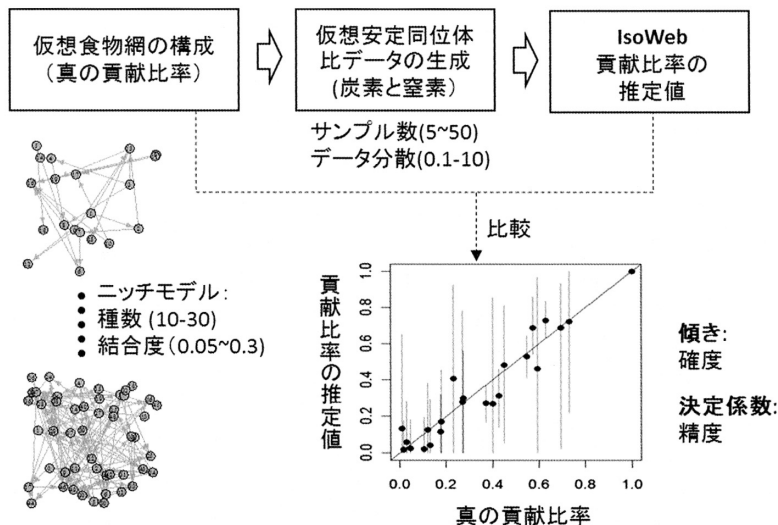


図 3. 仮想食物網データを用いた IsoWeb の推定精度の検証の概念図.

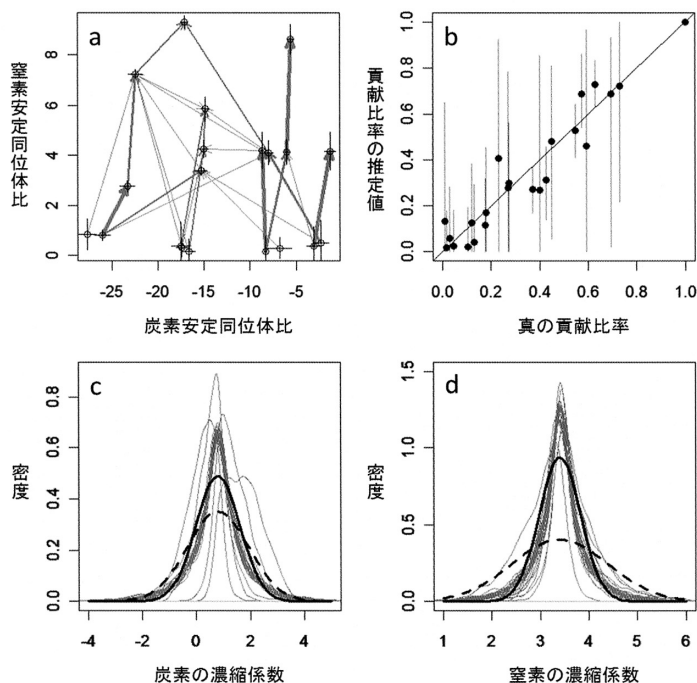


図4. 仮想食物網に IsoWeb を適用した例。仮想食物網データは、種数 20、結合度 0.1、種ごとのサンプル数 10、同位体比データの分散 0.1 という条件で生成された。(a) 仮想食物網の炭素同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$)–窒素同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$) プロット。それぞれの点が種、矢印が食う-食われるの関係を表す。矢印は $\delta^{15}\text{N}$ が低い(栄養段階が低い)ものから高いものへ向かう方向になっている。(b) 推定された貢献比率の平均値と真の貢献比率との比較(傾き 0.973)。エラーバーは 95% 信用区間を示す。(c) 炭素の濃縮係数の事後分布。(d) 窒素の濃縮係数の事後分布。太線は真の分布、太破線は推定された分布を表す。また細線は、各リンクごとの濃縮係数の事後分布を表す。Kadoya et al. (2012) を改変。

網構造とデータ数や不確実性に対して総じて良い推定結果を返すことが読み取れる。ただし、結合度が高くなるにしたがって、推定確度・精度ともに低下する顕著な傾向がみられた。これは、結合度が高くなることで、消費者あたりの餌数が増加するためである。これは問題点というよりも、利用可能なマーカーの種類に限られる(ここでは窒素と炭素の2種類)という条件下で、IsoWeb も含めたすべての混合モデルが持つ特性といえる(Phillips and Gregg, 2003)。また、データの分散の増加にともなって、あるいはサンプル数の減少にともなって推定確度・精度ともにやや低下する傾向がみられた。しかし、それでも、IsoWeb はかなり少ないサンプル数(種あたり 5~10)であっても十分実用的な推定結果を得られることが示されたといえるだろう。

4. IsoWeb による食物網構造の選択

冒頭でも述べたように、食物網構造のわずかな違いが、動態や安定性に大きな影響を及ぼすことがある。したがって、二値食物網の正確な把握が重要な課題になるが、食う-食われる関係を野外で正確に把握することは常に困難が伴う。既存の混合モデルと比べて IsoWeb の顕著な特徴は、対象とする食物網の全体構造を明示的にモデルに組み込む点にあることは先に述べた。

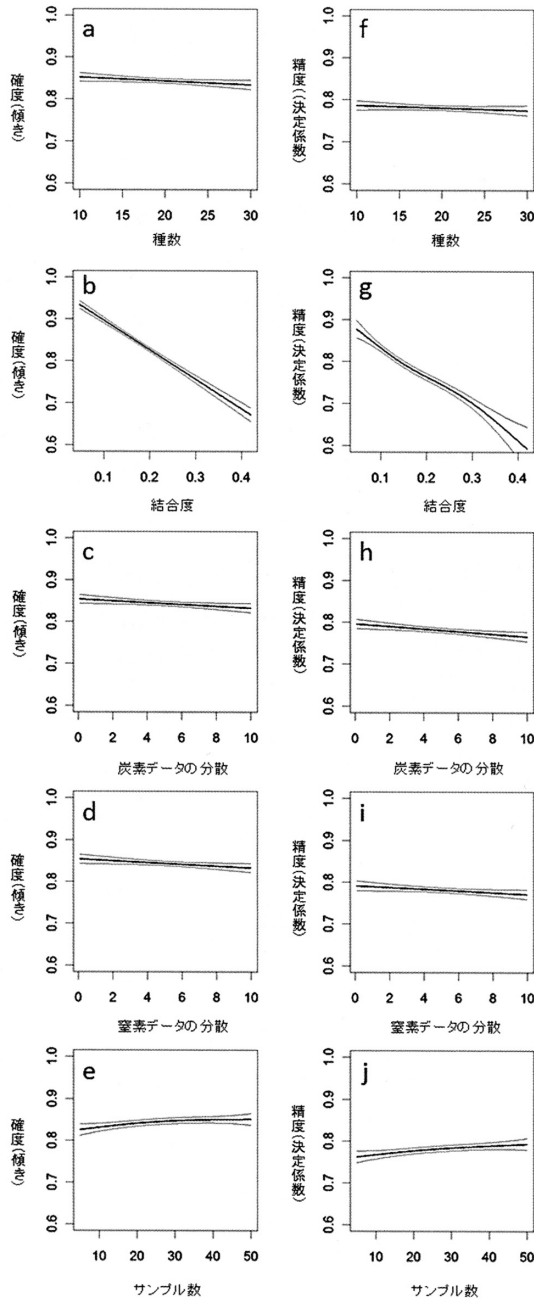


図 5. 食物網およびデータの特徴に対する IsoWeb の推定結果の感度. 貢献比率の推定値(平均値)に対して, 真の貢献比率を回帰し(図 4b を参照), その傾きと決定係数を用いた評価を行っている. 左の列(a-e)は各要因に対する推定の確度(傾き)を表す. また, 右の列(f-j)は, 推定の精度(決定係数)をあらわす. 確度・精度は, 推定値に対して真の値を線形回帰した場合の傾きと決定係数であり, ともに高くなるほど値は 1 に近づく. 破線は, 標準誤差の 2 倍値を表す. Kadoya et al. (2012) を改変.

この特徴を活かすと IsoWeb を、妥当な二値食物網構造の選択に使えるかもしれない。IsoWeb において二値食物網構造はモデル構造を決める情報である(式(2.2))。したがって、ある食う-食われるリンクの存在を仮定する場合としない場合でそれぞれ推定を行い、それぞれのモデルで得られる情報量基準を比較することで、得られた安定同位体データの下でどちらの食物網構造を仮定することが妥当であるかを定めることができるはずである。

Kadoya et al. (2012)は、実行例で用いたケニアの灌木草原の食物網を事例に、樹上系の最上位捕食者であるヤモリが、①下位の捕食者であるクモ類を捕食しない場合と②捕食する場合、さらに③ヤモリが地表性捕食者も含めた可能性のあるすべての種を捕食する場合について、それぞれ二値食物網を構成し、IsoWeb を適用したうえでベイズファクターを用いたモデル比較を行った。その結果、②、③の食物網にくらべて、Pringle and Fox-Dobbs (2008)が用いたオリジナルの二値食物網構造である①が支持されることを示した。ベイズファクターは、IsoWeb のようにパラメータが階層性をもつモデルであっても利用可能な汎用性の高いモデル選択基準である。その一方で、2つのモデル間の事後確率の比(=ベイズファクター)を得るためには、比較したい組み合わせごとに同時に MCMC 計算をする必要があるため、計算時間がかかること、また簡便で汎用的な関数をつくりにくいなどの難点がある。このような実装上の難しさがクリアされ、ここで紹介したような、IsoWeb の応用が野外食物網において広く可能となれば、食物網構造の正確な把握という群集生態学におけるもっとも基本的な要請に応える強力なツールとなるだろう。

5. IsoWeb の適用例

最後に、IsoWeb を活用した最近の研究事例を紹介する。ため池などの淡水生態系では、リターなどのデトリタスに由来するエネルギー流入が食物網の機能や安定性に大きな効果をもつことが知られている(Moore et al., 2004)。デトリタス食者は、難分解性のデトリタスを消費・分解することでデトリタスからのエネルギーを食物網全体へ供給する機能を果たす。さらに、デトリタス食者の種数あるいは機能群数が大きくなるほど、デトリタス分解速度が高くなるという報告もある(Jabiou et al., 2013)。これらの事実を合わせると、デトリタス食者の多様性が高くなるほど、デトリタスの分解効率が上がり、植物プランクトンなどの生食系由来に対するデトリタス由来のエネルギーの貢献が食物網全体に占める割合は高くなる可能性がある。このような、デトリタス食者内での多様性-生態系機能効果の食物網全体へのボトムアップ効果はこれまで実証的に検証されたことはなかった。Fukumori et al. (2016)は、デトリタス食者の種数などの条件がことなる12か所のため池生態系を対象に、安定同位体比と IsoWeb を活用することで、ため池の捕食者に対するデトリタス由来のエネルギーの貢献比率(植物プランクトン由来および付着藻類由来に対する)を定量化し、その貢献比率と各池のデトリタス食者の種数および機能群数との比較を行った。

IsoWeb を用いると、食物網内の各消費者について餌生物の貢献比率が定量化できる(図6)。その上で、リターから由来するリンクとそのリンクの貢献比率を組み合わせることで、それぞれの捕食者についてリター由来のエネルギー比率を得ることができる(図6)。デトリタスの種数の他に、個体数やクロロフィル a 量、リター加入量、池の面積などの共変量も考慮して行った統計解析の結果、デトリタスの種数が高くなるほど、池の捕食者に対するリターの貢献比率が高くなることが示された(図7)。またデトリタスの摂食機能群数を用いた場合にも、同様の関係が見いだされた。本研究は、多様性によって高められた生態系機能の効果が、栄養段階をこえてボトムアップ的に波及することを実証的に示した好例であるといえる。

さらに、食物網の安定性決定メカニズムという観点で見た場合にも重要な示唆を与えるもの

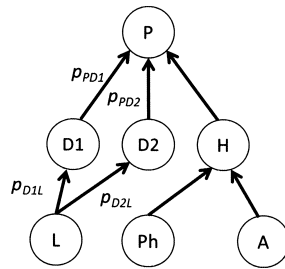


図 6. 食物網内の捕食者に対するリターの貢献割合の計算方法の概念図. 上位捕食者(P)はデトリタス食者(D1, D2)と植食者(H)を捕食している. L はリター, Ph は植物プランクトン, A は付着藻類を表す. このような食物網に, IsoWeb を適用すると含まれるすべての食う-食われる関係について貢献比率 p が推定される. ここで, リター(L)の捕食者(P)への貢献割合を計算するには, $[(p_{PD1} \times p_{D1L}) + (p_{PD2} \times p_{D2L})]$ とすればよい. Fukumori et al. (2016)を改変.

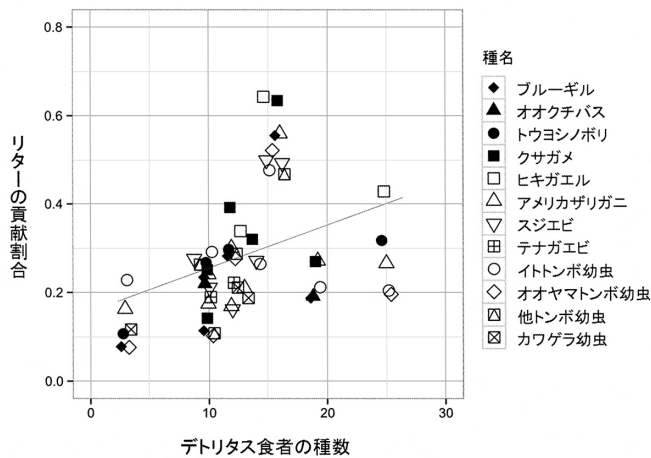


図 7. デトリタス食者の種数と捕食者に対するリターの貢献割合との関係. ベータ回帰(リターの貢献割合 = デトリタス食者の種数 + デトリタス食者の個体数 + デトリタス食者のバイオマス + リター加入量 + クロロフィル a 量 + 池の面積 + ランダム要因: 池・種)の結果, 貢献割合に対してデトリタス食者の種数は有意な正の関係をもっていた. Fukumori et al. (2016)を改変.

である. すなわち, 近年, 食物網の安定性を生み出すメカニズムの一つとして, 一つの食物網の中にエネルギー転流速度の速い系(以降速い系)と遅い系(以降遅い系)の両方が存在し, それらが高次捕食者によって連結されるという構造が重要な役割を果たしていることが指摘されている(Rooney et al., 2006, 2008). これは, 遅い系は, 高次捕食者に提供する平均的な資源量という点では速い系よりも小さいものの, 速い系とは非同期的な動態で安定的に資源を供給することで, 速い系における資源量の大きな変動性を吸収する効果を持つためである. また, 一般に遅い系は速い系に比べて多様な種から構成される可能性があることが指摘されている(Rooney and McCann, 2012) (図 8). 本研究で対象としたデトリタス系は, 典型的な「遅い系」に対応しており, 本研究の結果は上記の, 安定性の維持機構に関する理論的考察の妥当性を強く支持す

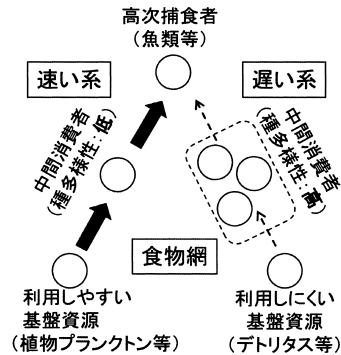


図 8. 食物網内のエネルギー転流の速い系・遅い系と中間消費者の種多様性との関係の概念図。

るものであるといえる。

6. おわりに

本稿では、群集生態学における定量的な食物網構造の把握の重要性の紹介から始めて、安定同位体比と IsoWeb を用いた手法の有効性をみてきた。従来の野外生態系の食物網情報には、①生態系を構成する生物の分類の解像度がしばしば低い、②生態系を構成する生物間の相互作用に関する情報が十分に得られない、③生物間相互作用ネットワークの時系列変化(動態)に関する情報が得られないという、主として技術的・調査労力の限界のために同時に解決することが難しい3つの問題点があった。

たとえば、微小生物群集は、顕微鏡で判別や区別が可能なサイズや形態のグループとして計数せざるを得なかった。しかし、生態系で大きな機能を有し、湖沼や海域の沖の生態系では、しばしば大きな生物量を占めるこれらの微小生物群集中には、資源利用や生活史が大きく異なるものが混在しており、それらをひとまとまりに扱うことは、それらの間の生物間相互作用を無視することになり、生態系中の物質・エネルギー流を規定する重要なプロセスを見落としてしまう可能性がある。また、一つの生物は他の複数の生物と相互作用するのが普通である。そのため生物間相互作用は生態系全体では極めて複雑なものとなり、その把握には多数の胃内容調査や実験系での検証が必要になるなど大きな労力がかかる。さらに、このような労力上の問題から生じる、意味のある機能単位としての生物グループでの時系列データの不足は、本来ダイナミックに変化する生物間相互作用ネットワークである食物網の性質を実際のデータにもとづいて理解することを困難にしてしまう。

近年発展が著しい DNA シーケンス技術は、これまでどうしても果たすことのできなかった上記の問題の解決に道を開く可能性を秘めている。たとえば、DNA シーケンスと種名が記載された DNA データベースを組み合わせることで、食物網を構成する生物の迅速かつ高精度な把握が可能になる。さらに、捕食者の胃内容物に含まれる DNA シーケンス情報を取得することで、これまで胃内容分析が不可能であった微小な生物も含めて、高解像度の食う-食われる関係の情報を得ることが理屈上は可能である。

本解説から明らかかなように(例えば図 1)、上記のように DNA シーケンス技術を用いることで取得された食物網構造は、IsoWeb への入力データのうちの一方である二値食物網を非常に高い質で提供するという役割を果たす。すなわち、DNA シーケンス技術、安定同位体比、IsoWeb を組み合わせることで、定量的な食物網情報をより高精度でより簡便に得られるようになるは

ずである。調査あたりの労力が大幅に削減されれば、時系列データの取得の難しさという問題の解決にも道を開くだろう。定量的な食物網情報が大量に得られる(夢のような)時代がくれば、ネットワーク理論の適用や深化などが今とは全く違ったレベルで進展するだろう。そのような期待は、筆者らが IsoWeb の開発に携わることになった最も大きな動機である。

謝 辞

本稿は角谷と長田がともに責任著者としての役割を担ってまとめたものである。本稿をまとめるにあたり福森香代子博士から有益な助言を受けた。また本研究の実施にあたって、角谷は日本学術振興会より助成を受けた(H25-330, No.26870832, No.15H02380)。長田は科学技術振興機構 CREST より助成を受けた。ここに記して謝意をあらわす。

付録 1 : IsoWeb の実装と実行

IsoWeb を実際にデータに適用するためには、MCMC 計算を行うための実装が必要になる。現時点では、IsoWeb は統計言語 R と BUGS コードを用いて実装されており、主要な MCMC 計算ツールである WinBUGS, OpenBUGS あるいは JAGS を用いることで推定計算が実行可能である。ここでは、統計言語 R の関数として実装された IsoWeb 関数(以降 IsoWeb())の概要について説明する。なお、ここで説明するコードや IsoWeb() の詳細およびチュートリアル、サンプルコードは、下記のページにおいて公開しているので参照されたい(DOI: 10.13140/RG.2.1.1059.9526)。

R 関数 IsoWeb()

統計言語 R に実装された IsoWeb() は、R 上から MCMC 計算ツールを呼び出して安定同位体比および食物網構造などの必要データを渡し、IsoWeb モデルの推定計算を実行させて、推定結果を R 上に出力する関数である。IsoWeb() は下記のような引数(入力データおよびオプション)を持つ。

```
IsoWeb( binary.web, samples, mtef, q, names.list, n.chains, n.iter, n.burnin, n.thin, program,  
        bugs.directory, debug)
```

それぞれの引数については、表 1 に詳しく示した。

この関数を記述したコードを R に読み込んで、IsoWeb() を実行することで IsoWeb の推定計算を R 上で行うことができる。次に、推定計算の実際について説明する。なお、本稿執筆時で IsoWeb() は、R 3.1.0, WinBUGS 1.4.3, OpenBUGS 3.2.2 および JAGS 3.4.0 上での動作を確認している。

IsoWeb() の実行例

次に Pringle and Fox-dobbs (2008) によって得られたケニアの灌木草原の食物網データを事例に IsoWeb() の具体的な実行方法について順をおって説明する。この食物網には、あわせて 7 種群の生産者および樹上性/地表性の捕食者が登場する(Pringle and Fox-Dobbs, 2008, Fig. 3)。また、炭素と窒素の安定同位体比データが得られている。なお、ここで用いた事例用のコードおよびデータは上記の URL から入手することができる。

手順 1. BUGS 実行ツールと R ライブラリのインストール

IsoWeb() を使う前に、この関数が依存している BUGS 実行ツールすなわち、WinBUGS (<http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs/>), OpenBUGS (<http://www.openbugs.info/>) あるいは

JAGS (<http://mcmc-jags.sourceforge.net/>)のいずれかをウェブサイトの説明に従ってコンピューターにインストールする。次に、R上からこれらのツールを呼び出すためのRライブラリ(R2WinBUGS, R2OpenBUGS もしくは R2jags)をRにインストールする。具体的には、Rコンソール上で、

```
> install.package('R2WinBUGS')
> install.package('R2OpenBUGS')
> install.package('R2jags')
```

のようにコマンドを打ち込めばよい。

手順2. データ(binary.web and samples)のセッティング

前節でも説明したように、IsoWebには二値食物網構造と食物網構成種の安定同位体比データを入力する(図1)。二値食物網を表す行列 binary.web は、行が被食者(つまり餌)また列が捕食者に対応する。すなわち、種 i が種 j によって捕食される場合には、 $\text{binary.web}[i, j] = 1$ 、また両者に食う-食われる関係がない場合は $\text{binary.web}[i, j] = 0$ と定義される。たとえば、下記のようにデータを読み込み、binary.web をセットすることができる。

```
> binary.web <- read.csv("binary matrix.csv", header=T)
```

ここで、読み込んだデータに列名がある場合は、header=T というオプションを与える。この列名が IsoWeb の推定結果で種名として使われる。次に、安定同位体比データは、各行に種ごとの安定同位体比データを並べた形式のデータセットを、元素ごとに準備する。その際、種の並びは先に説明した、二値食物網データと一致させる必要があることに注意する。IsoWeb()には元素ごとのデータをリスト形式にまとめて渡す。例えば、最もよく使われる炭素と窒素の組み合わせで安定同位体比データを渡す場合は下記のようになる。

```
> samples <- list(
>   C = read.csv("samples C.csv", header=T, fill=T),
>   N = read.csv("samples N.csv", header=T, fill=T)
> )
```

手順3. 各オプションのセッティング

IsoWeb は、捕食-被食リンクごとに異なる濃縮係数をとることが仮定されている。これらの濃縮係数が従う事前分布の期待値(式(2.3)の Λ_j)を mtef として IsoWeb() に渡す。たとえば、炭素および窒素の安定同位体の濃縮係数としてよく使われる 0.8 と 3.4 (Post, 2002) を期待値として与える場合は次ようになる。ここで、元素の順番は、上の samples でリストした順番と一致する必要があることに注意してほしい。

```
> mtef <- c(0.8, 3.4)
```

IsoWeb は、生物の組織内に含まれる元素の濃度を考慮した推定も可能である(式(2.2))。組織中の濃度を考慮する場合には、元素 j および種 i ごとの実測値を $q[i, j]$ に指定する。考慮しない場合(既定)は、 q のすべての要素に 1 が与えられる。

IsoWeb は種名として binary.web の行名、元素名として samples の要素名を既定値として使用する。別に指定したい場合には names.list で指定する。

表 1. IsoWeb() の引数リスト.

引数名	説明
binary.web	二値食物網行列. 列が捕食者, 行が餌生物に対応する. 両者に食う-食われる関係がある場合, 要素が 3 になる.
samples	安定同位体比データ. 形式は本文を参照.
mtef	濃縮係数の期待値ベクトル. 炭素と窒素の同位体比の組み合わせが使われる場合が多いことを考慮して, 炭素に 0.8, 窒素に 3.4 を与えるのが既定値になっている. $mtef = c(0.8, 3.4)$
q	種ごとの元素の濃度の実測値. 既定では, すべての種について値 1 を与える. $matrix(1, length(mtef), nrow(binary_web))$.
names.list	元素名および種名. データに使用されている変数名を使うのが既定 $list(names(samples), colnames(binary_web))$.
n.chain	初期値を変えた MCMC 計算のレプリケーション数. 既定は 3.
n.iter	MCMC 計算の繰り返し数. 既定は 10000.
n.burnin	MCMC 計算のうち収束前として切り捨てられる前半のサンプル数. 既定は, $floor(n.iter/2)$.
n.thin	MCMC 計算からえられるサンプルの間引き数. 既定は $max(1, floor((n.iter - n.burnin)/1000))$.
program	試用する MCMC 計算ツール "WingBUGS", "OpenBUGS" もしくは "JAGS" を指定する. 既定は "WingBUGS".
bugs.directory	MCMC 計算ツールが置かれたディレクトリへのパス. WinBUGS の場合: "c:/Program Files/WinBUGS14/" OpenBUGS の場合: "c:/Program Files/OpenBUGS/OpenBUGS322" JAGS の場合は不要.

手順 4. IsoWeb() の実行

まず, IsoWeb() が定義されている .R ファイルを読み込む.

```
> source("IsoWeb for R2.3.R")
```

そのうえで, IsoWeb() を実行する. JAGS を使う場合は,

```
> output <- IsoWeb(binary.web, samples, n.chains=3, n.iter=20000, n.burnin=10000, n.thin=10,
program="JAGS")
```

などとする. ここで, $n.chains=3$, $n.iter=10000$, $n.burnin=5000$ and $n.thin=5$ は, MCMC 計算の初期値を変えたレプリケーション数, 各レプリケーションの繰り返し数, 前半の切り捨て数, MCMC からのサンプルの間引き数をそれぞれきめるパラメータである (表 1). WinBUGS もしくは OpenBUGS を使う場合は, bugs.directory にプログラムが置かれているパスを設定する必

要がある。WinBUGS を使う場合を下記に示した。

```
> output <- IsoWeb(binary.web, samples, n.chains=3, n.iter=20000, n.burnin=10000, n.thin=10,
> program="WinBUGS", bugs.directory="c:/Program Files/WinBUGS14/")
```

手順 5. IsoWeb() の推定結果を得る

上記の例では、各 MCMC 計算ツールで得られた推定結果が R オブジェクトとして output に渡される。

```
> output$summaryWeb
```

とすると、パラメータごとに推定結果の概要をまとめた表が出力される。ここで出力される推定パラメータは、 $p[i, j]$ (餌種 i から捕食者 j への貢献比率), $\mu[i, j]$ (元素 i における種 j の安定同位体比の期待値), $\text{prec}[i, j]$ (元素 i の種 j における安定同位体比の分散の逆数), $\text{tef}[i, j, k]$ (種 j が種 k を捕食する場合の元素 i の濃縮係数), $\text{sigma}[i]$ (元素 i の濃縮係数の標準偏差) および deviance である。これらの推定結果は、

```
> plot(output)
```

とすることで、その概要や収束の度合いを視覚的に確認することもできる。

参 考 文 献

- Cohen, J. E. (1978). *Food Webs & Niche Space*, Princeton University Press, Princeton.
- Fukumori, K., Yoshizaki, E., Takamura, N. and Kadoya, T. (2016). Detritivore diversity promotes a relative contribution rate of detritus to the diet of predators in ponds, *Ecosphere*, **7**, e01211.
- Gelman, A. (2006). Prior distributions for variance parameters in hierarchical models (Comment on an article by Browne and Draper), *Bayesian Analysis*, **1**, 515–533.
- Jabiol, J., McKie, B. G., Bruder, A., Bernadet, C., Gessner, M. O. and Chauvet, E. (2013). Trophic complexity enhances ecosystem functioning in an aquatic detritus-based model system, *Journal of Animal Ecology*, **82**, 1042–1051.
- Kadoya, T., Osada, Y. and Takimoto, G. (2012). IsoWeb: A Bayesian isotope mixing model for diet analysis of the whole food web, *Plos One*, **7**, e41057.
- McCann, K. S. (2000). The diversity-stability debate, *Nature*, **405**, 228–233.
- Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., de Ruiter, P. C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N. C., McCann, K. S., Melville, K., Morin, P. J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A. D., Post, D. M., Sabo, J. L., Scow, K. M., Vanni, M. J. and Wall, D. H. (2004). Detritus, trophic dynamics and biodiversity, *Ecology Letters*, **7**, 584–600.
- Moore, J. W. and Semmens, B. X. (2008). Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models, *Ecology Letters*, **11**, 470–480.
- Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S. and Jackson, A. L. (2010). Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation, *Plos One*, **5**, e9672.
- Phillips, D. L. and Gregg, J. W. (2003). Source partitioning using stable isotopes: Coping with too many sources, *Oecologia*, **136**, 261–269.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions, *Ecology*, **83**, 703–718.
- Pringle, R. M. and Fox-Dobbs, K. (2008). Coupling of canopy and understory food webs by ground-dwelling predators, *Ecology Letters*, **11**, 1328–1337.

- Rooney, N. and McCann, K. S. (2012). Integrating food web diversity, structure and stability, *Trends In Ecology & Evolution*, **27**, 40–46.
- Rooney, N., McCann, K., Gellner, G. and Moore, J. C. (2006). Structural asymmetry and the stability of diverse food webs, *Nature*, **442**, 265–269.
- Rooney, N., McCann, K. S. and Moore, J. C. (2008). A landscape theory for food web architecture, *Ecology Letters*, **11**, 867–881.
- Williams, R. J. and Martinez, N. D. (2000). Simple rules yield complex food webs, *Nature*, **404**, 180–183.
- Yodzis, P. (1981). The stability of real ecosystems, *Nature*, **289**, 674–676.

Bayesian Isotope Mixing Model for Quantification of Food–web Structure

Taku Kadoya^{1,2}, Yutaka Osada^{3,4} and Gaku Takimoto⁵

¹Center for Environmental Biology and Ecosystem Studies, National Institute for Environmental Studies

²Department of Integrative Biology, University of Guelph

³Research Institute for Humanity and Nature

⁴Japan Science and Technology Agency

⁵Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo

Quantitative description of food webs provides fundamental information to understand the dynamics of populations, communities, and ecosystems. Recently, stable isotope mixing models have been widely used to quantify dietary proportions of different food resources to a focal consumer. Here we introduce a recently developed mixing model (IsoWeb) that quantifies the structure of a whole food web from stable isotope information of all consumers and resources in the web. Sensitivity analysis using realistic hypothetical food webs suggests that IsoWeb is applicable to a wide variety of food webs differing in the number of species, connectance, sample size, and data variability. Moreover, it is demonstrated that IsoWeb can deal with variation in isotopic fractionation, and can compare the plausibility of different topological candidates for a focal web.

機械学習法を用いた SPOT5/HRG データの 土地被覆分類とその精度比較

望月 翔太¹・村上 拓彦²

(受付 2015 年 7 月 8 日；改訂 2016 年 1 月 17 日；採択 3 月 1 日)

要 旨

近年、植生図作成においてオブジェクトベース画像分類を用いた研究事例が増えてきた。オブジェクトベース画像分類では、オブジェクトの基礎統計量や形状、テクスチャなど多くの特徴量を使用する事ができる。これにより、多次元の特徴空間を持つデータを分類する事が重要な課題となっている。これまで標準的に使用されてきた最尤法や近傍法では、多次元のデータから明らかになるパターンや関係性を特徴付けられないという指摘がある。この時、機械学習による分類が有効視されている。本論では、機械学習方法である CART, Bagging, Boosting, Random Forest, SVM を用いた画像分類を試みた。本研究の対象地は新潟県佐渡市である。2007 年 6 月に取得された SPOT5/HRG データ(パンシャープン画像)を使用した。分類クラスは広葉樹林, スギ林, アカマツ林, 竹林, 水田, 市街地, 道路, 裸地の 8 クラスとした。また、特徴量として、オブジェクトの基礎統計量や形状, テクスチャを含む 4 つのデータセットを用いた。得られた分類画像の精度を比較した結果, Boosting と Random Forest, SVM において高い精度が得られた。最も分類精度が低かった手法は CART だった。異なるデータセットでの分類結果から、使用する特徴量が多次元の場合は、Random Forest と SVM が有効な手法となる。一方、使用する特徴量が少ない場合、Boosting の精度が Random Forest と SVM に勝る。使用可能な特徴量の多さに応じて、どちらの機械学習法を採用するか決める必要がある。

キーワード：衛星リモートセンシング, 土地被覆, 画像分類, オブジェクトベース, 集団学習。

1. はじめに

地図化は衛星リモートセンシングの主要な活用方法の一つである。画像データから、土地被覆毎の分光反射特性に基づき、様々な画像分類手法を適用し、画像データのカテゴリ化を行う。衛星リモートセンシングデータを利用する目的は多様であり、生態系管理のための詳細スケールの植生図作成もあれば、全球スケールの純一次生産量推定のためのマッピングなどもある(村上・望月, 2014)。

現在、日本の土地被覆や植生分布を示した情報として、環境省の第 6, 7 回自然環境保全基礎調査植生調査の結果である 2 万 5 千分の 1 で作成された現存植生図を利用することができる。しかし、作成に要する作業量の膨大さから、作業完了までに長い年月を要し、自然環境の基礎

¹新潟大学大学院 自然科学研究科：〒950-2181 新潟県新潟市西区五十嵐 2 の町 8050

²新潟大学 農学部：〒950-2181 新潟県新潟市西区五十嵐 2 の町 8050

情報としては期待にそぐわないことが指摘されている(日置, 2007). また, マツ枯れのようなマツの大量枯損を引き起こす樹病や自然災害等による植生の変化をこの現存植生図から即時に捉えることは困難である(中川・村上, 2012). そのため, リモートセンシング分野において, 効率的に植生図や土地被覆図を整備する事は, きわめて重要な課題である(Xie et al., 2008). 特に判読が容易な市街地, 農地, 植林地などを中心として, 衛星画像の利用を前提とした植生図の整備手法を導入する事により, 整備の省力化や効率化, および敏速化が期待されている(鎌形他, 2006).

衛星画像から, 植生図や土地被覆図を作成する研究は数多く行われている(鎌形 他, 2006; 長澤, 2006; 伊藤 他, 2007; Xie et al., 2008; Adam et al., 2010). これまで, 最尤法やマルチレベルスライス法, ISODATA 法, k-近傍法など様々な分類手法が使用されてきた. また, 高分解能衛星を用いる事によって, 大区分の植生図作成の効率化が図れる事が報告されている(鎌形, 2006). さらに, 中分解能衛星(ALOS/AVNIR-2)においても, 比較的精度の高い植生図作成が可能である事が指摘されている(長澤, 2006). これらの研究では, 最尤法や再近接法による分類手法が取り入れられているが, 画像分類では, 目的とする分類クラスにより, 最適な分類手法や要求される空間分解能は変化する. つまり, 効率的に植生図や土地被覆図を整備するためには多くのケーススタディを元に情報を体系化する必要がある.

近年, リモートセンシングデータの画像分類において, 画像を構成する画素同士の空間的関係性を重視したオブジェクトベース画像分類を用いた研究事例が増えてきた(Blaschke, 2010). この分類方法では, 画素値の似た隣接し合うピクセル群をひとつの領域(オブジェクト)として区分し, その領域を最小単位として分類を行う. そのため, オブジェクトベース画像分類では, オブジェクトの基礎統計量(領域内における画素値の平均や標準偏差)や領域自体の形状, 画像のきめを表現するテクスチャなど多くの特徴量を使用する事ができる. これにより, 多次元の特徴空間を持つデータを分類する事が重要な課題となっている. 特に, これまで標準的に使用されてきた最尤法や近傍法では, 多次元のデータから明らかになるパターンや関係性を特徴付けられないという指摘がある(Melgani and Bruzzone, 2004). この時, 機械学習による分類が有効視されている(Gislason et al., 2006). 機械学習とは, ある程度の数のサンプルデータ集合を対象に解析を行い, そのデータから有用な規則や判断基準などを抽出する(Mitchell, 1997). 本論では, 複数の結果を統合・組み合わせることで精度を向上させる機械学習方法である集団学習(Opitz and Maclin, 1999)を用いたオブジェクトベース画像分類を試みた. また, 分類精度の比較対象として特徴量の分岐ルールが単純な樹木モデルを使用した. 複数の集団学習方法から画像分類を行い, その精度比較から最適な分類手法を明らかにする事を目的とした. なお, 本論で目的とする分類画像の空間解像度は1ピクセル 2.5m×2.5mという高分解能衛星画像の活用を想定している. 同時に, それぞれの分類手法において, 使用する特徴量(変量)の個数が与える画像分類への影響も評価した.

2. 研究対象地

本研究の対象地は新潟県佐渡市である. 佐渡地域は, 面積 855.26 km², 海岸線延長 280.6 km と日本海側最大級の離島であり, 北には標高 1,172 m の金北山を最高峰とする大佐渡山地, 南には標高 645 m の大地山を中心とした小佐渡丘陵を擁し, これらに挟まれる形で国仲平野が広がっている. 佐渡地域の 74%の面積が森林に覆われており, 主要樹種はコナラ, ミズナラをはじめとする広葉樹が全体の 70%を占め, 針葉樹はスギ, アカマツ, クロマツから成り, 竹林も分布している. 本研究では, 小佐渡地域の中央部に 9 km 四方のエリアを設け, 調査と解析を行った(図 1). このエリアには経塚山(標高:636 m)や女神山(標高:593 m)など小佐渡地域において比

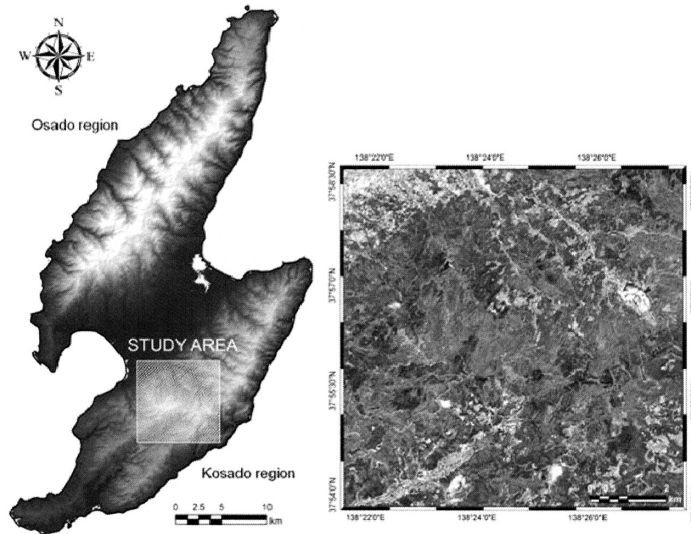


図 1. 研究対象地域。

較的標高の高い山地が含まれる。このエリアでは、コナラ、ミズナラ、ケヤキ等の落葉性広葉樹が大面積を占有している。また、スギやアカマツ、竹林等の針葉樹も分布している。2010年の8月と2011年の11月に36地点の現地調査を行い、周辺の樹種構成や土地被覆に関するサンプル(教師データ)を取得した。

3. 方法

3.1 使用データ

2007年6月に取得されたSPOT5/HRGデータを使用した。SPOT5データは、マルチスペクトル画像(空間分解能10m)と、パンクロマチック画像(空間分解能2.5m)で構成されている。マルチスペクトル画像は、可視緑色域(GREEN)、可視赤色域(RED)、近赤外域(NIR)、短波長赤外域(SWIR)の4バンド構成となっている。本論では、マルチスペクトル画像とパンクロマチック画像を掛け合わせるパンシャープン処理を施し、4バンド構成を有し、空間分解能が2.5mのパンシャープン画像を使用した。また分類精度を検証するため、水土里ネットより提供された簡易オルソフォト(2006年撮影, 空間分解能0.25m)を検証用のデータとして使用した。

3.2 オブジェクトベース画像分類

オブジェクトベース画像分類では、まず領域分割処理によって画素の集合体であるオブジェクトを生成する。本論では、各パラメータをScale Parameter: 20, Shape: 0.3, Compactness: 0.5と設定した。Scale Parameterとは、この値を基準として領域統合の判定を行う閾値であり、各領域内の画素値の標準偏差と領域の形状係数にそれぞれ重み付けを行った上で合計したものである。この値を大きくするほど領域統合の許容範囲が大きくなり、オブジェクトサイズが大きくなる。ShapeとCompactnessは領域統合のパラメータであり、線形から円形までのオブジェクトの形状を決定する。今回設定したScale ParameterとShape, Compactnessの値は、それぞれの土地被覆クラスを区分するために適したオブジェクトサイズになるように設定した。画像分類では、分類に使用する特徴量として、オブジェクトの基礎統計量や形状、テクスチャを含

表 1. 分類に使用した 4 つのデータセット.

データセット I :
オブジェクト内における輝度値の平均値
データセット II :
オブジェクト内における輝度値の平均値と標準偏差、バンド比
データセット III :
オブジェクト内における輝度値の平均値と標準偏差、バンド比
オブジェクト自体の形状
データセット IV :
オブジェクト内における輝度値の平均値と標準偏差、バンド比
オブジェクト自体の形状
画像のきめを表すテクスチャ特徴量

んだ 4 つのデータセットを用意した(表 1). データセット I では, 各オブジェクトの輝度値の平均のみ(特徴量: 4 個)を使用し, データセット II では標準偏差とバンド比を加えた(特徴量: 12 個). データセット III では, オブジェクトの基礎統計量(平均, 標準偏差, バンド比)に加え, オブジェクトの面積や長さ等, オブジェクトの形状を表す指標を採用した(特徴量: 19 個). データセット IV では, オブジェクトの基礎統計量と形状に加え, 画像のキメ細やかさを表すテクスチャ特徴量を採用した(特徴量: 25 個). テクスチャ特徴量には, 近赤外域の単バンド画像に対し, 同時生起行列(Gray Level Co-occurrence Matrix: GLCM, 高木・下田, 1991)を用いた. このように, データセット I から IV にかけて, 使用する特徴量を増加させた. 分類クラスは広葉樹林, スギ林, アカマツ林, 竹林, 水田, 市街地, 道路, 裸地の 8 クラスとした. 精度検証では, 分類結果と検証データから判定効率表を作成し, Kappa 係数(Stehman and Czaplewski, 2003)を求めた. 検証用のデータは, 2006 年に撮影された水土里ネット提供の空中写真と現地取得した樹木の位置情報である. それぞれのクラスに対し, 100 点ずつ検証用サンプルを取得した. 使用ソフトは, Definiens Developer 7.0(Definiens 社, ドイツ)である.

3.3 分類手法: CART

CART は, 決定木学習アルゴリズムの一つであり, 樹木モデルの基礎として広く用いられている. CART 法では, 説明変数を 2 進分岐させ, 2 進木を生成する. その際, 節の分岐の評価基準には尤離度とジニ係数が用いられる. ある基準を元に樹木を発展させ, 1 つの決定木を作成するシンプルなアルゴリズムである(Breiman et al., 1984). 本論では, データセットごとの特徴量の値を分岐条件とし, 各分岐点に対し, 分割する属性を樹木モデル全体のジニ係数の減少を最大にするという規準を採用した. CART による分類は, R2.10.0 の tree 関数を採用した.

3.4 分類手法: Bagging

Bagging は, 与えられたデータセットからブートストラップによって複数の学習データを作成し, そのデータを用いて作成した分類結果を統合・組み合わせる事で精度を向上させる集団学習の一つである(Breiman, 1994). ブートストラップサンプルはそれぞれ独立で, 学習は並列に行うことができる. ブートストラップサンプルは, 与えられたデータの経験分布とその推定量に基づいたリサンプリングにより得られたサンプルである. 複数の結果を組み合わせる事に

より、不安定な学習結果を安定させる事が可能となる。Bagging による分類は、R 2.10.0 のパッケージ ipred を採用した。

3.5 分類手法：Boosting

Boosting は、与えられたデータセットを用いて学習を行い、その学習結果を踏まえて逐次に重みの調整を繰り返すことで複数の学習結果を求め、その結果を統合・組み合わせ、精度を向上させる (Schapire, 1999)。Boosting の特徴として、単に複数の結果を組み合わせるだけでなく、分類精度の弱い学習結果に対し、重みを加える事で不安定な学習結果を安定させる事が挙げられる。Boosting には、重みの初期値の与え方や信頼度の計算と重みの更新方法に違いがある複数のアルゴリズムが提案されている。本論では、AdaBoost というアルゴリズムを使用した。Boosting による分類は、R 2.10.0 のパッケージ ada を採用した。

3.6 分類手法：Random Forest

Random Forest は、2001 年に提案された比較的新しいデータ解析方法である (Breiman, 2001)。基本的には Bagging と概念が似ており、与えられたデータセットからブートストラップサンプリングによって複数の学習データを作成する。両者の違いは、Bagging では全ての変数を用いるが、Random Forest では変数をランダムサンプリングし、そのサブセットを使用する。そのため変数間の相関が発生しやすい高次元のデータ解析に向いており、大量データに対して、効率的に動作する。Random Forest による分類は、R 2.10.0 のパッケージ randomForest を採用した。

3.7 分類手法：SVM

SVM (Vapnik, 1998) は、学習データに対して、2つのクラスを分割するような超平面の中でクラス間のマージンが最大となるような超平面を構成して判別する分類手法である。各クラスの汎化能力が低くならないようにマージンが決定されるため、高精度での分類が可能となる。この手法の利点として、データの特徴の次元が大きくなっても識別精度が良いことや、パラメータの算出が容易である事が挙げられる。SVM による分類は、R 2.10.0 のパッケージ e1071 を採用した。

4. 結果

各データセットと各分類手法における分類精度 (Kappa 係数) を表 2 に示す。まず、最も分類精度が良かった組み合わせは、Random Forest を用いたデータセット II の分類であった (Kappa=0.68)。次いで、データセット II における SVM とデータセット III における Boosting と Random Forest を使用した分類において精度が高かった (Kappa=0.67)。CART を用いた分

表 2. Kappa 係数を用いた分類精度の比較.

	CART	Bagging	Boosting	Random Forest	SVM
データセット I	0.51	0.60	0.63	0.60	0.60
データセット II	0.54	0.60	0.63	0.68	0.67
データセット III	0.56	0.64	0.67	0.67	0.67
データセット IV	0.56	0.61	0.66	0.66	0.67

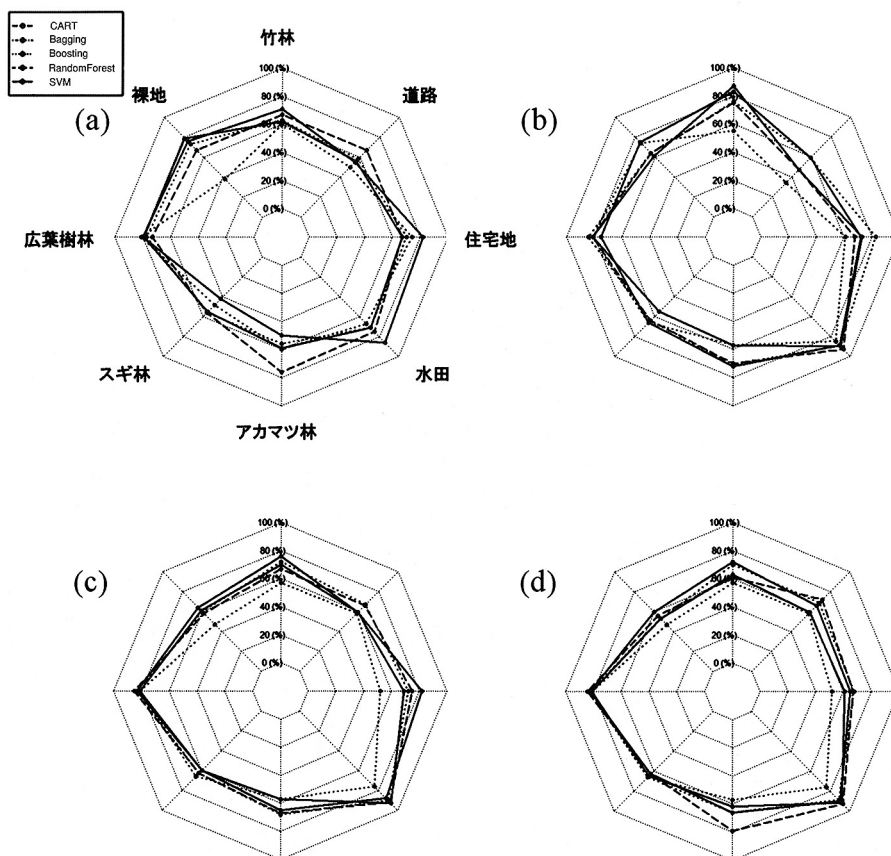


図 2. データセット毎の各分類クラスの信頼度 (User's Accuracy). (a) データセット I, (b) データセット II, (c) データセット III, (d) データセット IV.

類はどのデータセットでも Kappa 統計量が 0.6 以下であった。CART 法は、他の機械学習法に比べ、分類精度が低かった。Bagging は本論の手法間では中程度の精度を示した。

使用した特徴量 (データセット) 間での分類精度の違いは、データセット I とその他のデータセットとの間で顕著だった。分類に使用した特徴量の数が少ないデータセット I では Boosting の精度が良く、オブジェクト内の輝度値の標準偏差とバンド比を加えたデータセット II では Random Forest と SVM の精度が高かった。またオブジェクト形状とテキスト特徴量を加え、多次元の特徴量を使用したデータセット III と IV では、Boosting と Random Forest が同じ精度だった。多次元の特徴量を使用した場合、Boosting と Random Forest, SVM において若干の精度の低下が確認された。分類に使用する特徴量の増加は分類精度の向上には繋がらなかった。

次に、分類クラス毎の信頼度 (User's Accuracy) を図 2 に示す。個々の土地被覆の分類でも、Boosting と Random Forest, SVM の 3 つの手法による結果で精度が高かった。どのデータセットにおいても、広葉樹林と水田は精度良く分類できた。一方、アカマツ林や竹林、住宅域、道路は分類手法間で精度に違いが生じた。特に CART を用いた分類は、精度が悪かった。Boosting と Random Forest, SVM を使用した場合は全体的に精度が向上したが、スギ林やアカマツ林、

表 3. Random Forest を用いたデータセット II の判定効率表.

分類クラス	参照クラス								計	Use's Accuracy
	竹林	裸地	広葉樹林	スギ林	水田	アカマツ林	道路	住宅域		
竹林	67	1	4	3	0	12	0	1	88	0.76
裸地	12	64	3	0	2	0	11	8	100	0.64
広葉樹林	6	0	78	2	0	7	0	0	93	0.84
スギ林	0	0	0	79	0	38	1	6	124	0.64
水田	0	6	0	2	93	0	0	4	105	0.89
アカマツ林	5	0	2	10	0	43	0	1	61	0.70
道路	9	21	13	1	4	0	87	12	147	0.59
住宅域	1	8	0	3	1	0	1	68	82	0.83
計	100	100	100	100	100	100	100	100		
Producer's Accuracy	0.67	0.64	0.78	0.79	0.93	0.43	0.87	0.68		

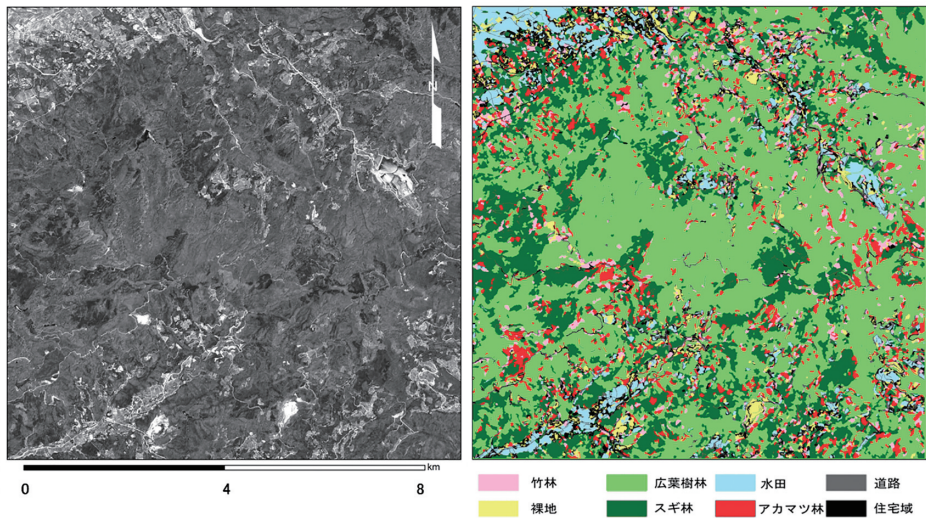


図 3. 各データセットと分類手法を用いた分類画像.

裸地で誤分類が生じた。最も精度の良かった、データセット II における Random Forest を用いた分類の判定効率表を表 3 に、土地被覆分類図を図 3 に示す。判定効率表からも、スギ林とアカマツ林の誤分類が多く確認された。また図 3 から、画像上で確認される樹種間における色調の違いを分類できた事が確認された。

5. 考察

本論は、SPOT5/HRG パンシャープン画像に対するオブジェクトベース画像分類のケースス

タディである。CARTとBagging, Boosting, Random Forest, SVMから得られた分類画像の精度を比較した結果、BoostingとRandom Forest, SVMにおいて高い精度が得られた。最も分類精度が低かった手法はCARTだった。これは、画像分類において機械学習が有効であることを示す。特に、Random Forestでは、アルゴリズムの似ているBaggingより高精度の分類が可能だった。Random ForestとBaggingの違いは、使用する特徴量の決定機構にある。Random Forestでは特徴量をランダムサンプリングするため、変量間に存在する相関の軽減に繋がったと考えられる(Breiman, 2001)。特に、これはデータセット間における精度の違いからも明らかである。使用する特徴量の少ないデータセットIでは、BaggingとRandom Forestの精度は同程度であるが、特徴量が多くなると両者の精度に差が生じた。このことから、多次元の特徴量を画像分類に使用する場合、Random Forestでのランダムサンプリングによる特徴量選択が有効である事が示唆される。

データセット別の分類精度から、データセットIIとIII, IVで精度の高い画像分類が実行できた事がわかる。データセットIIは、オブジェクトの基礎統計量であり、オブジェクト内の平均輝度値やその標準偏差から構成される。また、データセットIIIはオブジェクトの基礎統計量とオブジェクト形状から構成される。つまり、オブジェクトベース画像分類を行う時は、最低限オブジェクトの基礎統計量を使用する必要があると考えられる。オブジェクト内の平均輝度値のみのデータセットIは、4つのデータセット間で最も分類精度が低かった。また、テキスト特徴量を加えたデータセットIVでは、精度の向上は確認されなかった。これは、分類に使用する特徴量が増加したため、変数間の相関などにより適切に分類できなかった事が考えられる。特に、テキスト特徴量の異質性やコントラスト、標準偏差の間で高い相関が確認された。変数をランダムサンプリングするRandom Forestにおいても、使用する変数が多く、さらに相関し合う変数が多い場合、この影響は完全には除去できない事が推察される。さらに、テキスト特徴量の場合、空間分解能 $2.5\text{m} \times 2.5\text{m}$ のSPOTデータでは、空間分解能が粗く、画像のキメを表現するテキストを有効に使用できないことも考えられる。テキスト特徴量を使用する場合は、より高分解能データを用いた画像分類の実験が必要である(小出, 2008)。例えば、小阪 他(2007)では、空間分解能 1m の衛星画像を用いた林分タイプ分類において、テキスト特徴量が分類精度の向上に寄与したことを報告している。そのため、本論で用いた機械学習法を、高分解能衛星に適用することができれば、テキスト特徴量は分類精度の向上に貢献するかもしれない。

各分類クラスの信頼度を評価した結果、アカマツのクラスはスギや広葉樹のクラスと多く誤分類を生じていた。これは、スギの若齢林の示すスペクトル特徴量がアカマツと類似していたこと、アカマツと広葉樹の混交状態にある林分では分類が困難であったことが原因であった。スギの若齢林との誤分類箇所に関しては、SPOTデータよりも高分解能な衛星データを用いた上でのテキスト特徴量など、本研究では使用していない特徴量の検討が必要である(河邑 他, 2005)。広葉樹との混交状態にあるアカマツを抽出するには、適切なオブジェクトを作成することができなかったため、オブジェクトベース画像分類では困難であった。今後は、アカマツ広葉樹混交クラスの設定や分解能のより高い衛星画像での分類、もしくはピクセルベース画像分類との併用を検討する必要がある。さらに落葉期のデータ等も含めた多時期合成画像(小出, 2008)での分類も検討しなければならない。

総合的に判断すると、どのデータセットにおいてもBoostingとRandom Forest, SVMが高い分類精度を示している。このことから、機械学習を用いた画像分類では、これらの手法を用いる必要があるだろう。特に、使用する特徴量が多次元の場合は、Random Forestが有効な手法となる。SVMでは、使用する特徴量が多くなると、精度が低下したため、Random Forestの方が安定した結果を導き出すと考える。一方、使用する特徴量が少ない場合(例えば、データセッ

ト I), Boosting の精度が Random Forest に勝る。これは、両者のアルゴリズムの違いから説明できる。Boosting は、学習結果を踏まえて逐次に重みの調整を繰り返す手法である。そのため、使用する特徴量が少ない場合も、重みの調整により、ある程度 of 分類精度を得る事が可能となる (Schapire, 1999)。Random Forest では、分類精度の弱い学習に対し、Boosting で行われるような重み調整は実行されない。この事が、データセット I における分類精度の違いに繋がったと考えられる。ある程度の特徴量を使用する場合は、変数間の相関が問題になるため、Random Forest が有効になる。つまり、使用可能な特徴量の多さに応じて、どちらの機械学習法を採用するか決める必要がある。また、本論では領域ごとに独立に分類を実行したが、隣り合った領域に存在する空間自己相関の問題を考慮できていない。今後は、Markov Random Field (MRF: Tso and Mather, 1999; Poggi et al., 2005) などを用いて、全体を通じた統一的な問題として画像分類の処理を試みる必要がある。

謝 辞

本研究を行うにあたり、新潟大学農学部の相澤賢太郎氏、小板橋正充氏、中川恭兵氏、長谷川恭大氏には、佐渡の現地調査における地上基準点の取得にご助力いただきました。ここに、厚く謝意を申し上げます。

参 考 文 献

- Adam, E., Mutanga, O. and Rugege, D. (2010). Multispectral and hyperspectral remote sensing for identification and mapping of wetland vegetation: A review, *Wetlands Ecology and Management*, **18**, 281–296.
- Blaschke, T. (2010). Object based image analysis for remote sensing, *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, **65**, 2–16.
- Breiman, L. (1994). Bagging predictors, Technical Report, No.421, Department of Statistics, University of California, Berkeley.
- Breiman, L. (2001). Random forests, *Machine Learning*, **40**, 5–32.
- Breiman, L., Freedman, J. and Olshen, R. (1984). *Classification and Regression Trees*, Chapman & Hall, New York.
- Gislason, P. O., Benediktsson, J. A. and Sveinsson, J. R. (2006). Random forests for land cover classification, *Pattern Recognition Letters*, **27**, 294–300.
- 日置佳之 (2007). 日本全国を網羅する現存植生図の応用面から見た課題, 景観生態学, **11**, 107–112.
- 伊藤史彦, 喜多晃平, 長澤良太, 日野彰彦, 浅井樹, 中島尚子 (2007). 相観植生図作成における ALOS AVNIR-2 画像の利用可能性, 景観生態学, **11**, 125–132.
- 鎌形哲稔, 原慶太郎, 森大, 赤松幸生, 李雲慶, 星野義延 (2006). 高分解能衛星データのオブジェクト指向分類による植生図作成手法の提案, 写真測量とリモートセンシング, **45**, 43–49.
- 河邑眞, 辻野和彦, 辻子裕二 (2005). 森林の樹種に関する高分解能衛星画像特性の分析, 写真測量とリモートセンシング, **44**, 82–90.
- 小出馨 (2008). 植生フェノロジーの変化に着目した多時期衛星データによる林相区分の精度向上と森林の下層植生状態の推定, 写真測量とリモートセンシング, **47**, 4–12.
- 小阪尚子, 秋山侃, 蔡斌, 児島利治 (2007). 高分解能衛星画像のテクスチャ特徴量とスペクトル特徴量を用いたオブジェクト指向型林分タイプ分類, 写真測量とリモートセンシング, **46**, 27–36.
- Melgani, F. and Bruzzone, L. (2004). Classification of hyperspectral remote sensing images with support vector machines, *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, **42**, 1778–1790.
- Mitchell, T. (1997). *Machine Learning*, McGraw-Hill, New York.

- 村上拓彦, 望月翔太 (2014). リモートセンシングによる植生マッピング, *日本生態学会誌*, **64**, 233–242.
- 長澤良太 (2006). デジタル植生図の技術的課題, *景観生態学*, **11**, 15–25.
- 中川恭兵, 村上拓彦 (2012). オブジェクトベース画像分類による森林タイプ分類における分類手法ならびに特徴量選択に関する検討, *新潟大学農学部研究報告*, **65**, 57–65.
- Opitz, D. and Maclin, R. (1999). Popular ensemble methods: An empirical study, *Journal of Artificial Intelligence Research*, **11**, 169–198.
- Poggi, G., Scarpa, G. and Zerubia, J. B. (2005). Supervised segmentation of remote sensing images based on a tree-structured MRF model, *Geoscience and Remote Sensing, IEEE Transactions*, **43**, 1901–1911.
- Schapire, R. E. (1999). A brief introduction to boosting, *Proceedings of the Sixteenth International Joint Conference on Artificial Intelligence*, 1401–1406.
- Stehman, S. V. and Czaplewski, R. L. (2003). Introduction to special issue on map accuracy, *Environmental and Ecological Statistics*, **10**, 301–308.
- 高木幹雄, 下田陽久 (1991). 変換, 『画像解析ハンドブック』, 475–637, 東京大学出版会, 東京.
- Tso, B. C. and Mather, P. M. (1999). Classification of multisource remote sensing imagery using a genetic algorithm and Markov random fields, *Geoscience and Remote Sensing, IEEE Transactions*, **37**, 1255–1260.
- Vapnik, V. (1998). *Statistical Learning Theory*, Wiley, New York.
- Xie, Y., Sha, Z. Y. and Yu, M. (2008). Remote sensing imagery in vegetation mapping: A review, *Journal of Plant Ecology*, **1**, 9–23.

Accuracy Comparison of Machine-learning-based Land-cover Classification Using SPOT5/HRG Data

Shota Mochizuki¹ and Takuhiko Murakami²

¹Graduate School of Science and Technology, Niigata University

²Faculty of Agriculture, Niigata University

Land cover mapping provides basic information for advanced science such as ecological management, biodiversity conservation, forest planning and so on. In remote sensing research, the process of creating an accurate land cover map is an important subject. Recently, there has been growing research interest in object-oriented image classification techniques. Object-oriented image classification consists of multi-dimensional features including object features, and thus requires multi-dimensional image classification approaches. For example, a linear model such as the maximum likelihood method of pixel-based classification cannot characterize the patterns or relations of multi-dimensional data. In multi-dimensional image classification, data mining and ensemble learning have been shown to increase accuracy and flexibility. This study examined the use of the object-oriented image classification by multiple machine learning algorithms for land-cover mapping. We applied four classifiers: Classification and regression tree (CART), Decision tree with Boosting, Decision tree with Bagging, Random Forest, and Support Vector Machine (SVM). The study area was Sado Island in Niigata Prefecture, Japan. Pan-sharpened SPOT/HRG imagery (June 2007) was used and classified into the following eight classes: broad-leaved deciduous forest, Japanese cedar, Japanese red pine, bamboo forest, paddy field, urban area, road, and bare land. We prepared four data sets with object and texture features. The number of features increases from data sets I through IV. As a result, CART was unsuitable for multi-dimensional classification. Random Forest, Decision tree with Boosting and SVM showed high classification accuracies. Furthermore, in the data set with the limited features, Decision tree with Boosting was an accurate classifier. Random Forest and SVM are effective for multi-dimensional image classification such as data sets II and III. Decision tree with Boosting is effective for image classification with limited features such as data set I.

生態学・進化生物学のメタ解析のための統計モデル

中川 震一¹・久保 拓弥²

(受付 2015 年 6 月 30 日；改訂 2016 年 3 月 2 日；採択 3 月 25 日)

要 旨

生態学・進化生物学の分野において、いまやメタ解析は多くの一次研究(primary study)を定量的に統合するもっとも有望な手法となっている。この手法はもともとは医学・社会科学の分野で発展してきたもので、それは固定効果(fixed effects)モデルやランダム効果(random effects)モデルなどの適用から始まった。メタ解析で扱うデータとは効果量の集まりであるが、生態学・進化生物学の分野ではこれらはより不均質(heterogeneous)かつ相互依存的(inter-dependent)であるという特徴を持つので、効果量間の独立を仮定している上にあげた従来のメタ解析モデルでは、うまくあつかえない。生態学・進化生物学分野におけるメタ解析では、一次研究内での効果量の非独立性、あるいは対象となる生物種(species)間の系統学的な近縁性といった非独立性(相関構造)をあつかわなければならないことが多い。これらの非独立性を扱うために提案されたメタ解析の統計モデルを紹介する。系統学的な比較法をくみこんだマルチレベルモデル、すなわち系統学的マルチレベルメタ解析は生態学・進化生物学分野で頻出するデータを解析するのに適している。またメタ解析の不均質性 I^2 とメタ回帰の R^2 の概念についても検討する。メタ解析のモデルは発展しつつあるが、生態学・進化生物学分野ではその利用は進んでいない。この分野の研究者たちに対する実効性のある教育プログラムが必要である。

キーワード：システムティックレビュー、定量的研究、データ統合、階層モデル、混合効果モデル、系統樹。

1. はじめに

Glass が「メタ解析」なる用語を作りだして、この統計学的な技術の現代的な用法を定式化したのは、40 年ほど前のことである(Glass, 1976, 2015)。最初に社会科学・医学の分野で、メタ解析は複数の一次研究(primary study)を偏りなく統合するために活用された(たとえば Egger et al., 2001; Cooper et al., 2009)。生態学・進化生物学の分野では、1990 年代の始めごろからメタ解析の手法が使われるようになった。この分野におけるメタ解析の有望性を予見していた、影響力ある総説 Arnqvist and Wooster (1995)によれば、最初のメタ解析がなされたのは 1991 年ということになる。近年では、生態学・進化生物学におけるメタ解析の書籍が出版されている(たとえば Koricheva et al., 2013; Nakagawa and Poulin, 2012)。とくに“*Handbook of Meta-analysis in Ecology and Evolution*” (Koricheva et al., 2013)は、この分野におけるメタ解析の定着と成熟を示すものといえるだろう。

¹ Evolution & Ecology Research Centre and School of Biological, Earth and Environmental Sciences, University of New South Wales, Sydney, NSW 2052, Australia

² 北海道大学大学院 地球環境研究科：〒060-0810 札幌市北区北 10 条西 5 丁目

そもそも医学・社会科学の分野で発展してきたメタ解析の方法が、生態学・進化生物学のデータ解析には必ずしも適したものではないとしても不思議ではない。この分野に独特な問題の数々が指摘されてきた (Arnqvist and Wooster, 1995; Gurevitch and Hedges, 1999; Nakagawa and Santos, 2012)。医学・社会科学分野での研究とのもっとも顕著なちがいは、これらの分野では「ヒト」という一種類の生物だけをあつかっているのに対して、生態学・進化生物学では幅ひろい生物種・系統を研究対象としているところである。このため、多くの場合、生態学・進化生物学におけるメタ解析を実施するために、不均質さの大きい一次研究をたばねる方法が必要となる。その結果として、この分野では医学・社会科学とは異なる統計モデルが必要とされている。

ここで生態学・進化生物学におけるメタ解析の一例を簡単に紹介してみよう。Cleasby and Nakagawa (2012)は、スズメ目の社会的一夫一妻制の鳥類におけるつがい内・外の父性と年齢の関係について調べている。このような解析によって、オスの齢と「浮気」の関係が明らかになれば、鳥類における社会構造と性淘汰の進化の理解に寄与できるからである。このメタ解析は、キーワード検索で見つけた 1210 篇の解析候補となる一次研究のうち、メタ解析に利用可能な 61 篇を対象とするものであり、スズメ目 35 種・40 集団が含まれている。これらの全 35 種は同じ系統樹上で系統的距離の長短を評価することができ、つまり比較対象となる 35 種のうち 2 種を選んだ場合に、系統的に近い・遠いといった要因を考慮しなくてはならない。また鳥の種ごとに異なるタイプのデータがとられていて、その組み合わせが種ごとに異なるのが特徴である。これらの各一次研究で示された結果のうち、三種類の効果量(オスの齢とつがい内父性の関係、オスの齢とつがい外父性の関係、そして齢による父性の変化)をひとつずつ、それぞれメタ解析している。ここでいう父性とは、巣の中の子供がどのオスの遺伝子を持つかに着目した観測値であり、たとえばつがい内父性であれば、巣の社会的親とは異なる遺伝子をもつ子供の割合(あるいはそういう子供がいるかないか)が使われる。つがい外父性は自分の巣の外で育てられている子供の個数である。また、「齢による父性の変化」とはつがい内交尾しているオスとつがい外交尾をしているオスの齢の差である。このような多数の一次研究で得られた効果量とその分散をまとめて説明できるような統計モデルを構築し、「メタ」な効果量を推定する手法がメタ解析である。

この総説では、生態学・進化生物学で使われているメタ解析の統計モデルの概要を紹介する。最初に、メタ解析の基本となる 2 つのモデルである、固定効果モデルとランダム効果モデルを説明し、その問題点を指摘する。つぎに、生態学・進化生物学の分野で発展してきた、より複雑ではあるが研究対象に適合した統計モデルを紹介する。不均質性の解析とメタ回帰の諸問題について検討し、実装・論文公表バイアス・データの欠測・多変量解析などについてもふれてみたい。

2. 従来から使われていたメタ解析モデル

メタ解析とは、興味の対象となる変数が効果量(effect size)の推定値であり、それぞれの効果量に対応する標本分散の逆数を加重値とする、加重平均の特殊なものである。生態学・進化生物学では、次にあげる 4 種類の効果量がよく使われている (Nakagawa and Santos, 2012; Koricheva and Gurevitch, 2014) :

- (1) 応答の比率：対数をとって $\ln RR$ と書かれる
- (2) 標準化された平均の差：Cohen の d や Hedges の d
- (3) 相関係数：これは Fisher の z 変換をほどこした Zr
- (4) オッズ比：対数をとって $\ln OR$ と書かれる

これらのよく使われる効果量では、一次研究 j ごとに異なる標本分散 σ_j^2 も得られる。たとえば、 n を標本数とすると、 Z_r の標本分散は $1/(n-3)$ である (Nakagawa and Cuthill, 2007; Borenstein, 2009)。メタ解析では固定効果モデルとランダム効果モデルがよく使われているが (Hedges and Olkin, 1985; Hedges and Vevea, 1998)、まずはこれらを生態学・進化生物学の研究に応用してみる、という方向性で話を進めてみよう。

2.1 固定効果モデル

固定効果モデルを数式で書くと以下ようになる：

$$(2.1) \quad \begin{aligned} z_j &= \mu + m_j, \\ m_j &\sim N(0, \sigma_j^2), \end{aligned}$$

ここで z_j は第 j 研究における効果量の値 ($j = 1, \dots, N_{\text{study}}$; N_{study} は研究の個数)、 μ はメタ解析の全平均である。 m_j は一次研究 j におけるサンプリング誤差で、平均ゼロであり、一次研究 j ごとに異なる分散 σ_j^2 となる正規分布にしたがう。前に説明したように σ_j^2 は既知である。このモデルでは、解析対象となる全ての一次研究の真のメタ解析平均が存在すると仮定している。

生態学・進化生物学のメタ解析では、この仮定はほとんどいつもみだされていらない。その理由は、一次研究の実験計画・個体群・生物種・系統などのばらつきが大きすぎるためである。この固定効果モデルはメタ解析の普及初期にはよく使われていたが、その後は使われなくなりつつある (Nakagawa and Poulin, 2012; Mengersen et al., 2013)。医学・社会科学でも同じように減少傾向になっているようだ (Higgins et al., 2009)。しかしながら、メタ解析でとりあげる一次研究の個数が少ないときには、固定効果モデルを使うほうがよいだろう。一次研究の個数 N_{study} が小さいときには、次に説明するランダム効果モデルを使った分散の推定がうまくいかず、その悪影響は他のパラメーターの推定にもおよんでしまうからである (Mengersen et al., 2013)。

2.2 ランダム効果モデル

ランダム効果モデルは次のように書ける：

$$(2.2) \quad \begin{aligned} z_j &= \mu + u_j + m_j, \\ u_j &\sim N(0, \sigma_u^2), \\ m_j &\sim N(0, \sigma_j^2), \end{aligned}$$

式中の z_j は第 j 研究における効果量の値、 μ はメタ解析の全平均、 u_j は一次研究 j に固有な効果であり、これは平均ゼロで一次研究間の分散 σ_u^2 固定モデルの場合と同じく、 m_j は一次研究 j におけるサンプリング誤差であり、一次研究 j ごとに異なる分散 σ_j^2 (これも固定モデルと同じで既知) の正規分布にしたがう。他の記号は固定効果モデルと同じである。この σ_u^2 を推定する方法があり、例えば Hunter-Schmidt 推定量、Hedges 推定量、DerSimonian-Laird 推定量、REML 推定量などであり、ここでは説明しないが、興味のある読者は Sánchez-Meca and Marín-Martínez (2008) などを調べてほしい。

生態学・進化生物学のメタ解析では、このランダム効果モデルが選ばれることが多く (Mengersen et al., 2013)、後述するいろいろな限界があるにもかかわらず、もっともよく使われている。その理由は、メタ解析のランダム効果モデルは、一次研究たちの全般的なトレンド (overall trend, メタ解析全平均) だけでなく、一次研究間の不一致性なども推定可能であり、これらは不均質性 (heterogeneity, 次項で定義する) とよばれている。生態学・進化生物学のメタ解析では、ひとつの研究の中でいろいろな観点から調べるので、全平均だけでなく不均質性の大きさを見積も

ることが必要となる。全般的なトレンドは、この不均質性の大きさに左右されている。

2.3 不均質性の解析

これまで、一次研究が不均質(σ_u^2 が非ゼロ)であるかどうかを調べるために、Cochran (1954)が定義した Q 検定が使われていた。しかしながら、この Q 検定は統計学的な有意性を示すだけで、少なくとも直接的には不均質性の大きさを数値的に示せない。そこで、のちにこの難点を解決するために、0から1までの値をとる I^2 統計量が提案された(Higgins and Thompson, 2002)。この I^2 は以下のように定義される：

$$(2.3) \quad I^2 = \frac{\sigma_u^2}{\sigma_u^2 + \sigma_m^2},$$

$$\sigma_m^2 = \frac{(k-1) \sum \sigma_j^{-1}}{(\sum \sigma_j^{-1})^2 + \sum \sigma_j^{-2}},$$

ここで σ_u^2 は一次研究間の分散、 σ_m^2 は「典型的な」一次研究内の分散であり、研究固有のサンプリング誤差 σ_j^2 を組み合わせて得られる。式(2.3)はHiggins and Thompson (2002)で提案され、 σ_m^2 の定義としてはもっともよく使われているものだが、これとは別の推定量もある(たとえばCheung, 2014)。式(2.3)を見ると、 $(\sigma_u^2 + \sigma_m^2)$ が応答変数(効果量 z_j)の全分散なので、 I^2 は効果の大きさが一次研究ごとに異なることによる、分散の割合であることがわかる。つまり、 I^2 はサンプリング誤差によらない変異だと言える。Higgins et al. (2003)では I^2 推定値の0.25, 0.50, 0.75の区切りが、それぞれ小さい・普通・大きい不均質性に対応すると考えればよいとしている。このような I^2 の基準値はCohenが提案した相関係数と標準化平均の基準値を参考にしたものであり、それは r 値が0.1, 0.3, 0.5そして d 値が0.3, 0.5, 0.8の区切りで、効果が小さい・中くらい・大きいと対応させている(Cohen, 1988)。

この不均質性指数 I^2 を使った解析は、固定効果モデルからの大きな改善である。しかし、このランダム効果モデルには大きな欠点がある。それは、それぞれの一次研究の中の複数の効果量のあいだの非独立性をあつかえない、という点である。このような非独立性、あるいは効果量に関する他の非独立性は、生態学・進化生物学のメタ解析ではよく見られるものである。そこで、ランダム効果モデルよりさらに新しい統計モデルとして、効果量間の非独立性をうまくあつかえるような、マルチレベル(あるいは階層)混合効果モデル(Raudenbush and Bryk, 2002; Gelman and Hill, 2006)が使われるようになってきた。

3. マルチレベルメタ解析

生態学・進化生物学の研究者たちが、マルチレベルメタ解析をするようになったのはごく最近である(ただしLiermann and Hilborn, 1997)。それまでは、以下のような方法で、独立ではない問題に対処もしくは「ないこと」にしていた：

- (1) 独立を仮定する
- (2) それぞれの一次研究内で平均化した対応のある効果量(dependent effect size)を用いる
- (3) ひとつの効果量だけに注目する(たとえばCheung, 2014)

ひとつめは明らかにまちがいであり、第一種の過誤の確率を増大させる。二番目・三番目は必ずしもまちがいではないが、データから言えることが少なくなり検定力も大きく減少する。これにたいして、メタ解析でマルチレベルモデルを使うと、すべての問題をうまく回避できる。生態学・進化生物学のメタ解析で頻繁に扱う非独立性(依存性)に対処できる。これには二種類あ

り、ひとつめはすでに述べたように、それぞれの一次研究内における効果量の非独立性であり、もうひとつは系統的な近縁関係がもたらす非独立性である。前者は他の分野のメタ解析でもとりあつかわれるかもしれないが、後者は生態学・進化生物学のメタ解析だけに見られるものである。

3.1 ひとつの一次研究から得られる複数の効果量

一次研究内で複数の独立ではない効果量がある場合、ランダム効果モデル(式(2.2))を拡張することで簡単なマルチレベルモデルとなる：

$$(3.1) \quad \begin{aligned} z_i &= \mu + u_{j[i]} + m_i, \\ u_j &\sim N(0, \sigma_u^2), \\ m_i &\sim N(0, \sigma_i^2), \end{aligned}$$

ここで z_i は第 j 番目の一次研究における第 i 効果、 μ はメタ解析の全平均、 u_j は第 j 番目の一次研究 ($j = 1, \dots, N_{\text{study}}$) における第 i 効果 ($i = 1, \dots, N_{\text{effect}}$)、すでに説明した固定またはランダム効果モデルの場合と同様に、 m_i は一次研究 i におけるサンプリング誤差であり、平均ゼロかつ既知の標準偏差 σ_i の正規分布にしたがう。 N_{effect} は効果量の個数であり N_{study} より大きくなくてはいけない。他の記号はランダム効果モデルと同じである。式(3.1)の記法について補足説明をすると、 z_i の式の右辺に $u_{j[i]}$ のような添字 $j[i]$ がついた確率変数がある場合、 z_i が第 j 番目の一次研究における第 i 効果であるとする。また u_j が平均ゼロ・標準偏差 σ_u にしたがうとする場合には、左辺 u_j の添字では $[j]$ が省略される。このような統計モデルの記法は Gelman and Hill (2006) によって提案され、近年では社会科学だけでなく、多くの学術分野におけるメタ解析モデルの記述に広く用いられているので、本稿でもそれにしたがっている。

上で紹介したモデルは、それぞれの一次研究内で独立ではない効果量をうまくあつかえるものなのだが (Evans et al., 2010; Kamiya et al., 2014)、かならずしも正しいとは言えない仮定がなされている。その仮定とは、一次研究内の分散はサンプリング誤差の分散の一部だとしていることである(式(2.3))。一次研究内の分散とサンプリング誤差の分散を分離したモデルは、このように書ける：

$$(3.2) \quad \begin{aligned} z_i &= \mu + u_{j[i]} + e_i + m_j, \\ u_j &\sim N(0, \sigma_u^2), \\ e_i &\sim N(0, \sigma_e^2), \\ m_i &\sim N(0, \sigma_i^2), \end{aligned}$$

ここで e_i は第 i 効果量に固有な(それぞれの一次研究内の)ばらつきであり、それぞれ平均ゼロで一次研究ごとに異なる分散をもつ正規分布にしたがい、直線回帰モデルにおける残差項に相当する。他はすぐ上で説明した式(3.1)の統計モデルと同じである。

ひとつ注意すべきなのは、式(3.1)のマルチレベルモデルはこのモデル(式(3.2))よりも便利であることで、その理由は不均質性 I^2 が式(2.3)で推定できるからであり、このモデルで不均質性を定量化する方法はあとで紹介する。また、式(3.1)のモデルは、一次研究それぞれの分散を正確に推定できない(たとえば N_{effect} と N_{study} がそれほどちがわない)ときに、より適した方法かもしれない。

一次研究内の複数の効果量について、上とは別の頻出する問題がほかにもあり、それもまた無視されることが多い (Curtis and Queenborough, 2012)。その問題とは、2つのグループを比較する $\ln(RR)$ や Hedge の d といった統計量を使うときに発生する。Lajeunesse (2011) が指摘

したように、生態学あるいは進化生物学の実験において、無処理区をひとつ、そして処理区を複数設定するような研究で一般的な問題である。たとえば無処理区はひとつ、処理区は2つあるとしよう。すると2つの効果量が得られる。この2つの効果量は、どちらも無処理区からのずれなので、その非独立性は適切にモデル化されなければならない。この問題は、さきのマルチレベルモデル(式(3.1)と(3.2))ではうまくあつかえない、という点に注意してほしい。そこで、式(2.1)に相当する分散共分散行列を使ったモデルが必要になる：

$$(3.3) \quad \mathbf{m} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{M}),$$

これを式(3.2)のモデルで使うとすると、 \mathbf{m} は $\{e_i\}$ ($i = 1, \dots, N_{\text{effect}}$) のベクトルで、これは平均がゼロ行列 $\mathbf{0}$ で与えられ、 $N_{\text{effect}} \times N_{\text{effect}}$ の分散共分散行列 \mathbf{M} をもつ多変量正規分布にしたがうことになる。

ひとつの例として、 $N_{\text{effect}} = 3$ であるもっとも単純な \mathbf{M} を考えてみよう。ここでは3つのうち2つの効果量が無処理区と対比されている。そのような \mathbf{M} は次のように書ける：

$$(3.4) \quad \mathbf{M} = \begin{bmatrix} \sigma_1^2 & \rho\sigma_1\sigma_2 & 0 \\ \rho\sigma_2\sigma_1 & \sigma_2^2 & 0 \\ 0 & 0 & \sigma_3^2 \end{bmatrix},$$

上の $\sigma_1^2, \sigma_2^2, \sigma_3^2$ はそれぞれの標本分散、そして $\rho\sigma_1\sigma_2 (= \rho\sigma_2\sigma_1)$ は第一と第二の効果量の共分散で、これらは無処理区の効果量に依存している (ρ は相関係数)。先にあげたよく使われている効果量の統計量についての $\rho\sigma_1\sigma_2$ の推定量は簡単なかたちで得られる ($\ln(RR)$ については Lajeunesse, 2011, Hedge の d については Gleser and Olkin, 2009)。たとえば $\ln(RR)$ の場合、 $\sigma_1^2, \sigma_2^2, \rho\sigma_1\sigma_2$ の推定量は次のように書ける：

$$(3.5) \quad \begin{aligned} \hat{\sigma}_1^2(\ln(RR)) &= \frac{s_C^2}{n_C \bar{x}_C^2} + \frac{s_{T_1}^2}{n_{T_1} \bar{x}_{T_1}^2}, \\ \hat{\sigma}_2^2(\ln(RR)) &= \frac{s_C^2}{n_C \bar{x}_C^2} + \frac{s_{T_2}^2}{n_{T_2} \bar{x}_{T_2}^2}, \\ \hat{\rho}\hat{\sigma}_1\hat{\sigma}_2(\ln(RR)) &= \frac{s_C^2}{n_C \bar{x}_C^2}, \end{aligned}$$

ここで s_C, s_{T_1}, s_{T_2} は、それぞれ無処理区・第1処理区・第2処理区の標本標準偏差であり、 n と \bar{x} はサンプルサイズと平均である。上の第3の式で共分散 ($\hat{\rho}\hat{\sigma}_1\hat{\sigma}_2$) つまり $s_C^2/n_C \bar{x}_C^2$ が最初の2つの式のどちらにも入っていて、第1処理区・第2処理区どちらもこれを共有していることがわかるだろう。

さて、ここで式(3.2)のマルチレベルモデルにもどって、ひとつあるいは複数の層を入れてみたい。たとえばメタ解析のデータセットには、複数の生物種 (species) が含まれているとしよう。式(3.2)はこのように書き直せる：

$$(3.6) \quad \begin{aligned} z_i &= \mu + v_{k[i]} + u_{j[i]} + e_i + m_i, \\ v_k &\sim N(0, \sigma_v^2), \\ u_j &\sim N(0, \sigma_u^2), \\ e_i &\sim N(0, \sigma_e^2), \\ m_i &\sim N(0, \sigma_i^2), \end{aligned}$$

ここで z_j は第 j 研究における効果量の値、 μ はメタ解析の全平均、 $v_{k[i]}$ は第 i 番目の効果量

の推定値に与える種 k 固有の効果 ($k = 1, \dots, N_{\text{species}}$; $N_{\text{effect}} > N_{\text{study}} > N_{\text{species}}$ であることに注意), v_k は平均ゼロで種固有の分散 σ_v^2 の正規分布にしたがうとする. また e_i は第 i 効果量に固有な(それぞれの一次研究内の)ばらつき, u_j は一次研究 j に固有な効果, m_i はサンプリング誤差である. 追加する層(stratum)は「生物種」に限定されるものではなく, 個体群や系統でもよい. このモデルが役にたつ場合もあるのだが, 系統関係が原因となって生じる効果量間の相関は考慮していない. この点に関して, Chamberlain et al. (2012)の最近の研究において, 多くの生態学・進化生物学分野のメタ解析を再検討し, 系統的な情報がメタ解析の結果を変えうることを示している. この研究によってメタ解析における系統関係の重要性が明らかになった.

3.2 系統関係が原因となる非独立性

進化生物学の分野では, 系統間の近縁関係を明示的にモデル化する比較法を使って生物間の形質を比較してきた長い歴史がある (Harvey and Pagel, 1991; Garamszegi, 2014). とくに, 線形回帰を使った系統的種間比較の方法は, 種間の形質進化において中心的な役割を果たしてきた. 系統学的比較解析で開発されてきた手法にもとづいて, Adams (2008)はメタ解析の固定効果モデル(式(2.1))に系統学的近縁性をくみこむ方法を提案し, あらたに“系統学的メタ解析”という用語を作った. その後, Lajeunesse (2009)が系統学的メタ解析をランダム効果モデル(式(2.2))に拡張した. これら2つの系統学的メタ解析モデルは次のようにあらわせる:

$$(3.7) \quad \begin{aligned} z_k &= \mu + a_k + m_k, \\ z_k &= \mu + a_k + u_k + m_k, \end{aligned}$$

上の μ はメタ解析の全平均, a_k は第 k 種の系統学的な効果(上の2つのモデルでは $N_{\text{effect}} = N_{\text{study}} = N_{\text{species}}$ となっていることに注意). また, m_k と u_k はそれぞれ, 一次研究 k におけるサンプリング誤差と k に固有な効果である.

$$(3.8) \quad \begin{aligned} m_k &\sim N(0, \sigma_k^2), \\ u_k &\sim N(0, \sigma_u^2), \\ \mathbf{a} &\sim N(\mathbf{0}, \sigma_a^2 \mathbf{A}), \end{aligned}$$

\mathbf{a} は長さ N_{species} の a_k のベクトルで, これは平均ゼロで分散共分散行列 $\sigma_a^2 \mathbf{A}$ の多変量正規分布にしたがい, ここで σ_a^2 は系統分散(phylogenetic variance), \mathbf{A} は系統樹から得られた種間距離をあらわす $N_{\text{species}} \times N_{\text{species}}$ の相関行列であり, これについてはあとで説明する. 複数の生物種の系統樹は, 分子データにもとづいて作られることが多い. たとえば, 鳥類と哺乳類についてはほとんどの種を網羅する系統樹が利用可能である (Bininda-Emonds et al., 2007; Jetz et al., 2012). ここでは $N_{\text{species}} = 3$ の場合について考えてみると, 行列 \mathbf{A} はこのように書けるだろう:

$$(3.9) \quad \mathbf{A} = \begin{bmatrix} 1 & f(g_{1,2}) & f(g_{1,3}) \\ f(g_{2,1}) & 1 & f(g_{2,3}) \\ f(g_{3,1}) & f(g_{3,2}) & 1 \end{bmatrix},$$

関数 f はこのあとで説明する「距離」の関数であり, $g_{i,j}$ は種 i と j を選んだときに, 系統樹の根からこの二種の最も新しい共通祖先までの距離である. この $g_{i,j}$ が1に近いほど種 i と j の系統間距離は小さい ($0 \leq g_{i,j} \leq 1$). ここで注意してほしいのは, 系統的メタ解析に使う場合, 系統樹の根と各末端の距離を決める単位距離が必要であり, 系統間の距離は超距離 (ultrametric) とすべきだということである. そのようにしなければ, 系統樹にもとづいて相関行列を作ることができないからである.

進化のブラウン運動モデルを仮定すると、 $g_{i,j}$ の関数 f は恒等関数(identity)であり $f(g_{i,j}) = g_{i,j}$ となる。ブラウン運動モデルでは表現型が自由に変化するのに対して、形質の値が特定の値から離れないような淘汰もありえる。このような安定化淘汰を仮定している例のひとつとして Ornstein-Uhlenbeck モデルがある。このモデルを採用した場合の関数 f の一例は $f(g_{i,j}) = \exp(-\alpha(1-g_{i,j}))$ であり、ここで α は進化的な制約の強さであると考えることができる。これら以外の進化モデルもありうるのだが、ここでは紹介しない。興味ある読者は Garamszegi (2014) を参照してほしい。

上で述べたように、式(3.7)で提案された系統学的メタ解析モデルでは、多くの場合、生物種のレベルで効果量が平均化されて $N_{\text{effect}} = N_{\text{study}} = N_{\text{species}}$ と仮定される。これは先にあげた一次研究内の効果量の平均化についての議論と同じことで、利用可能な情報と検定力が減少する。その解決法のひとつとして、Hadfield and Nakagawa (2010) は系統学的なモデルとマルチレベルモデルを組み合わせる方法を提案した。系統的マルチレベルメタ解析 (phylogenetic multilevel meta-analyses) のモデルは以下のように書ける：

$$(3.10) \quad \begin{aligned} z_i &= \mu + a_{k[i]} + w_{k[i]} + u_{j[i]} + e_i + m_i, \\ w_k &\sim N(0, \sigma_w^2), \\ u_j &\sim N(0, \sigma_u^2), \\ e_i &\sim N(0, \sigma_e^2), \\ m_i &\sim N(0, \sigma_i^2), \end{aligned}$$

$a_{k[i]}$ は第 k 種の系統学的な効果、 w_k は系統学的な効果 (a_k) とは無関係な第 k 種の i 番目の効果、 u_j は第 j 番目の一次研究における第 i 効果である。平均ゼロで分散 σ_w^2 の正規分布にしたがう。この w_k の式(3.6)で使われている $v_{k[i]}$ を区別することは重要である。どちらも種固有な効果であるのだが、 $v_{k[i]}$ では第 k 種における系統学的・非系統学的な効果の両方をあらわしている。多くの生態学・進化生物学のメタ解析では、複雑かつより妥当な系統学的マルチレベルモデルを使っている (たとえば Cornwallis et al., 2010; Lagisz et al., 2013)。また、 e_i は第 i 効果量に固有な (それぞれの一次研究内の) ばらつき、 m_i は一次研究 i におけるサンプリング誤差であり、それぞれ式(3.2)と(3.1)の説明を参照してほしい。

理論的には、式(3.10)のモデルがおそらく種間メタ解析にもっとも適したモデルだろう。しかしながら、このモデルを意図的に使っていないメタ解析もあり (たとえば Weir et al., 2011)、そのかわりに式(3.1)–(3.6)で示したより単純なモデルを使っている。その理由のひとつは、行列 A を作れるような系統樹が得られないためだ。生態学・進化生物学のメタ解析ではまったく異なる生物種の集合、たとえば昆虫・魚類・哺乳類などを扱う場合があげられる。とくにあまり研究されていないいくつかの種では、分類学的な情報は得られても系統学的な情報が得られない場合があるかもしれない。Hadfield and Nakagawa (2010) ではこの問題にも対処する方法を考えていて、比較生物学 (Harvey and Pagel, 1991) でよく使われている伝統的な分類学的モデルと、この系統学的メタ解析をくみあわせる方法を提案している。たとえば、科 (family) より「下」のレベルでは系統学的な関係がわかっているとしよう。すると科より下の系統樹をくみこんだモデルは、すぐ上で説明した式(3.10)を少しだけ変えて、次のように書ける：

$$(3.11) \quad \begin{aligned} z_i &= \mu + a_{l[i]} + q_{l[i]} + w_{k[i]} + u_{j[i]} + e_i + m_i, \\ q_l &\sim N(0, \sigma_q^2), \end{aligned}$$

ここで q_l は平均ゼロで分散 σ_q^2 の正規分布にしたがい、 $q_{l[i]}$ は l 番目の科に固有な効果であり、第 i 番目の効果量に影響をおよぼしていて、系統学的な効果 a_l とは別のものである。科の番号は

$l = 1, \dots, N_{\text{family}}$ (N_{family} は分類学上の科の個数) であり, $N_{\text{effect}} > N_{\text{study}} > N_{\text{species}} > N_{\text{family}}$ となっていることに注意してほしい. 以前と同様に, w_k は種 k に固有な効果, u_j は一次研究 j に固有な効果, e_i は第 i 効果量に固有な(それぞれの一次研究内の)ばらつき m_i は一次研究 i におけるサンプリング誤差である.

ここまで, 複雑ではあるけれど妥当なモデルを紹介してきたが, 現実にはデータサイズが限られているといった理由で, より簡単なモデルを利用することになるかもしれない. 統計モデルが複雑になり, より多くのパラメーターがくみこまれると, これらを推定するためにより多くのデータが必要になる. たとえば, マルチレベルモデルに新しく層を追加する場合には, 高次でのサンプル数(たとえば N_{study})より低次のそれ(N_{effect} など)は多くなるようにしなくてはならない. このような制約があるので, 統計モデリングでは理論的には良いと考えられるものと, 使えるデータで実現可能なものの中でバランスをとらねばならない.

3.3 マルチレベルモデルの不均質性解析

先に I^2 が不均質性をどのように定量化しているかを説明してみた. ひとたびこの I^2 がレベル内相関(intra-class correlation, ICC)の一種なので, I^2 の概念をさらに拡張できる(Nakagawa and Schielzeth, 2010). Nakagawa and Santos (2012)では I^2 はそれぞれのレベルで, サンプリングエラー m と分離して推定する方法を提案している(同様に Cheung, 2014)たとえば, 式(3.10)のモデルでは全分散 σ_t^2 は以下のように分割できる:

$$(3.12) \quad \sigma_t^2 = \sigma_a^2 + \sigma_w^2 + \sigma_u^2 + \sigma_e^2 + \sigma_m^2,$$

これらの記号を使って, I^2 を各レベルで推定できる. 以下に列举すると, 系統学的レベルでは $I_a^2 = \sigma_a^2/\sigma_t^2$, 生物種レベルでは $I_w^2 = \sigma_w^2/\sigma_t^2$, 研究間レベルでは $I_u^2 = \sigma_u^2/\sigma_t^2$, 研究内レベルでは $I_e^2 = \sigma_e^2/\sigma_t^2$ となる. あるいは, 全体の不均質性 I_t^2 を以下のように表現してみたくならない(Lim et al., 2014):

$$(3.13) \quad I_t^2 = \frac{\sigma_t^2 - \sigma_m^2}{\sigma_t^2}.$$

この指数は従来の I^2 と比較可能なものであり, その理由はどちらも分散の割合を示していて, サンプリングエラー σ_m^2 の影響を受けていないからである. これらの I^2 指数は, 一種の分散コンポーネントの解析の一種である. このような解析によって, どのレベルに大きな分散があるのかといったことが判明し, 次の節で説明するメタ回帰に利用できる.

4. メタ回帰モデル

一次研究間の分散がゼロより大きいことが確認された場合, ランダム効果モデルの不均質性を説明するために, メタ回帰(meta-regression)解析を実施しなければならない. メタ回帰は重みつき回帰の特殊な場合といえる. このことからわかるように, メタ回帰では予測変数(説明変数)が使用可能であり, 調整変数(moderator)と呼ばれている. 生態学・進化生物学のメタ解析で扱うデータは不均質であることが多く, メタ回帰はたいいていの場合において必要となる(Nakagawa and Santos, 2012; Mengersen et al., 2013). 以下では, まずこれまでのメタ回帰を紹介し, それにつづいて, 生態学・進化生物学のデータセットを解析するのに適した, メタ回帰のマルチレベルモデルを説明する.

4.1 基本となるメタ回帰モデル

メタ回帰モデルはランダム効果モデル(式(2.2))を改良したもので, 以下のように書ける:

$$(4.1) \quad \begin{aligned} z_j &= \eta_j + u_j + m_j, \\ \eta_j &= \beta_0 + \beta_1 x_{1j} + \beta_2 x_{2j} + \beta_3 x_{3j} + \dots, \end{aligned}$$

すでに何度も登場した変数であるが、 u_j は一次研究 j に固有な効果、 m_j は一次研究 j におけるサンプリング誤差である ($j = 1, \dots, N_{\text{study}}$ であることに注意)。新しく追加されたものとしては、以下のとおりである： β_0 は切片(メタ解析の全平均)、 β_{1-3} は傾き(回帰係数)、 x_{1-3} は調整変数である。調整変数は2水準以上のカテゴリカル変数としてもよいが、その場合は3水準以上となるときにはダミー変数を使うことになるだろう。

メタ回帰の第一の目的は、観察された不均質性(ランダム効果モデル内の一次研究間のばらつき)をうまく説明できるような、調整変数の組みあわせを探し出すことである。この指標となるものとして、以下のように R^2 を定義してみよう (Aloe et al., 2010; Cheung, 2014)：

$$(4.2) \quad R^2 = 1 - \frac{\hat{\sigma}_{u1}^2}{\hat{\sigma}_{u0}^2},$$

ここで $\hat{\sigma}_{u0}^2$ と $\hat{\sigma}_{u1}^2$ はそれぞれ調整変数をいれた場合・いれなかった場合の一次研究間の分散の推定量である。このメタ解析の R^2 には(一次研究内の)サンプリングエラー σ_m^2 が含まれていないことに注意してほしい。なぜなら σ_m^2 は既知であり、説明されなければならない分散からは除外されているからである。この R^2 は便利な指標であるが、調整変数(予測子)の最良の組み合わせを選ぶための指標ではない。その理由は、調整変数を増やせば増やすほど R^2 が大きくなるからである。このため、たくさんの調整変数を使う場合には、赤池の情報量規準あるいは他の規準を使って、モデル選択をするのがよいだろう (Nakagawa and Santos, 2012)。モデル選択については、ここで説明するには大きすぎる話題なので、興味のある読者は Burnham and Anderson (2002) や Claeskens and Hjort (2009) を参照してほしい。

4.2 マルチレベルメタ回帰モデル

メタ回帰モデル(式(4.1))は、ランダム効果メタ解析モデルで説明したいろいろな問題をそのまま受けついでいるので、生態学・進化生物学での利用においても利用が制限されるかもしれない。マルチレベルメタ解析モデル(式(3.10))と同じように、このモデルも拡張してみよう。マルチレベルのメタ回帰モデルは、このように書ける：

$$(4.3) \quad \begin{aligned} z_i &= \eta_i + a_{k[i]} + w_{k[i]} + u_{j[i]} + e_i + m_i, \\ \eta_i &= \beta_0 + \beta_1 x_{1k[i]} + \beta_2 x_{2j[i]} + \beta_3 x_{3i}, \end{aligned}$$

ここで z_j は第 j 研究における効果量、 $a_{k[i]}$ は生物種 k の系統学的な効果、 $w_{k[i]}$ は系統学的な効果とは無関係な生物種 k 固有な効果、 $u_{j[i]}$ は一次研究 j に固有な効果、 e_i は第 i 効果量に固有な(それぞれの一次研究内の)ばらつき、 m_i は一次研究 i におけるサンプリング誤差、 x_1 は種レベルの調整変数、 x_2 は一次研究レベルの調整変数、 x_3 は効果量レベルでの調整変数 ($i = 1, \dots, N_{\text{effect}}$; $j = 1, \dots, N_{\text{study}}$; $k = 1, \dots, N_{\text{species}}$) である。調整変数の層に注目してもらうため、ここではわざと調整変数のレベルを変えてみた。上の式をみればわかるが、どのレベルの調整変数が有用であるかは、どの層がもっとも不均質であるかに依存している。たとえば、一次研究間レベルでの不均質性が一番大きい(つまり I_u^2 が大きい)のであれば、説明変数 x_2 を使うのが最も良いということになる。

すでに述べたように、メタ回帰解析のもっとも重要な目的は不均質性の説明であり、 R^2 はもっとも便利かつよく使われている指標であろう。マルチレベル版の R^2 は次のように定義できる：

表 1. この記事に登場するメタ解析モデル.

モデル	非独立性 への対応	不均質性 (I^2) の使用	決定係数 (R^2) の使用	本文中の数式
固定効果メタ解析	No	No	No	式 (2.1)
ランダム効果メタ解析	No	Yes	No	式 (2.2)
階層メタ解析	Yes	Yes	No	式 (3.1), (3.2)
ランダム効果メタ回帰	No	No	Yes	式 (4.1)
階層メタ回帰	Yes	No	Yes	式 (4.3)

$$(4.4) \quad R^2 = 1 - \frac{\hat{\sigma}_{t1}^2 - \hat{\sigma}_m^2}{\hat{\sigma}_{t0}^2 - \hat{\sigma}_m^2},$$

ここで $\hat{\sigma}_{t0}^2$ と $\hat{\sigma}_{t1}^2$ は調整変数あり・なしの場合の全分散であり, $\hat{\sigma}_m^2$ は式(2.3)のサンプリングエラーに相当する (Nakagawa and Schielzeth, 2013). Cheung (2014) は各レベルにおける R^2 を定量すべきだと勧めていて, これはもともと Raudenbush (2009) がマルチレベルモデルで一般について述べていた. たとえば, 式(3.10)のモデルにおいて, 生物種固有なレベルの R^2 は $R_w^2 = 1 - \hat{\sigma}_{w1}^2 / \hat{\sigma}_{w0}^2$ と表現することができる. しかしながら, このようなアプローチは有効かもしれないが, R^2 を上のように定義してしまうと負の値になることもあり, 解釈ができなくなる (Nakagawa and Schielzeth, 2013). そのような理由から, マルチレベルメタ回帰モデルの R^2 (式(4.4)) を使ったほうが便利かもしれない. 以上で紹介したメタ解析のための統計モデルの特徴を, 表 1 にまとめて示した.

5. 興味あるトピックをいくつか

この総説では, メタ解析・メタ回帰についての統計学的な技術にまつわるすべての重要なトピックについて網羅しきれなかった. この節では, 4 個のトピックについて簡単に紹介してみたい. これらによっていくらかでも論点をおぎなえるだろう.

5.1 ソフトウェアの実装

生態学・進化生物学のメタ解析において, 従来型のランダム効果モデル(式(2.2))の利用が普及したのは, *MetaWin* (Rosenberg et al., 2000) のようなメタ解析の実装が使えるようになったことが原因だろう. ただし, このソフトウェアではマルチレベルメタ解析はできない(メタ解析の計算機プログラムの解説は Schmid et al., 2013 参照). しかしながら, 最近では, この総説で説明したすべての統計モデルを簡単に実装可能なフリーのソフトウェアが利用できるようになっている. とくに次の 2 つの R package は知っておくと良いだろう: i) *metafor* (Viechtbauer, 2010), ii) *MCMCglmm* (Hadfield, 2010). これら 2 つの大きなちがいは, 前者はパラメータの値を最尤法(頻度主義的な枠組)で推定し, 後者は名前からわかるように Markov chain Monte Carlo (MCMC) による推定をするベイズ的な枠組である. これらに加えて, *ASReml* (Gilmour et al., 2002) と *BUGS* (Lunn et al., 2000) はここで説明したすべてのモデルを実装できるし, 他にもより多くのソフトウェアが見つかるだろうし新しく作られていくだろう.

5.2 論文公表バイアスの解析

メタ解析における論文公表バイアスはかなり重要であり, この問題だけを扱う書籍が出版されているほどである (Rothstein et al., 2005). すべてのメタ解析モデルの基本的な仮定は, 論文

公表バイアスはないということである。つまり、メタ解析で使っている効果量はバイアスのないサンプルで構成されていることになっている。しかしながら、「有意ではない」結果となった研究より、「有意である」と結論している研究のほうが発表しやすいという論文公表バイアスが存在するのであれば、この「バイアスなし」の仮定はなりたたない。このような論文公表バイアスを検出し、バイアスの大きさを推定し、補正する統計学的手法が開発されてきた(Rothstein et al., 2005)。しかしながら、これらの統計学的手法には限界があり、その理由はだれも「真の」データセットから実際にどれぐらいの公表されなかった研究が失われているのか知らないためである。最近になって Simonsohn et al. (2014) は論文公表のバイアスを見つける新しい方法を提案し、それは有意性の p 値の分布 (p 曲線) を使用する。この手法では、失われた研究の個数をまったく知らなくてもよいとしている。シミュレーション研究によってこの手法の有効性が示されたとされる。この新しい方法が本当に有効かどうか注目していきたい。

5.3 欠測データ

論文公表バイアスの結果の研究消失は欠測データの一種と見ることができる。しかしながら、もし全ての研究データが入手できたとしても、欠測データの問題から逃れられるわけではない。さらに二種類の欠測データ、すなわち i) 効果量の欠測と ii) 調整変数の欠測にわけられる。これらの欠測が生じる原因は、主として論文著者が報告しないことによるものである。たとえば、研究方法と統計学的手法が明記されていないと、効果量の計算ができなくなったり、調整変数の情報が使えなくなる。Ellington et al. (2015) の最近の研究では、生態学・進化生物学のメタ回帰解析で調整変数の欠測データをあつかい、偏りが生じないようにパラメーターを推定するために、データ補完法を使う方法を説明している (Penone et al., 2014 も参照)。

5.4 多変量のメタ解析

生態学・進化生物学では多数の応答変数を同時に扱うような、多変量のメタ解析はめったにない。しかしながら一方で、医学・社会科学の分野では珍しいことではない。その中でもとくに、二組の効果量のセットを扱う二変量メタ解析モデルがもっともよく使われていて、多くのソフトウェア実装が利用できる (Mavridis and Salanti, 2013 で紹介されている)。このような対照的な状況ではあるが、生態学・進化生物学の分野でも多変量メタ解析が有用かもしれない。その理由は、2つあるいはそれ以上の個数の効果量の関係に興味がある場合もかなりあるからである。たとえば、すでに第1節で簡単に説明したように、Cleasby and Nakagawa (2012) は社会的一夫一妻制の鳥類の複数の種について、オスの齢とつがい内父性の関係、オスの齢とつがい外父性の関係、そして齢による父性の変化について調べた。最初の2つはいわゆる相関 (correlation) が効果量であり、「齢による父性の変化」の効果量は標準化した平均の差 (standardized mean difference, SMD) である。これらの統計量は Fisher の Z (transformation Z_r) に変換してメタ解析モデルをあてはめた。

6. おわりに

この総説では、生態学・進化生物学の分野におけるメタ解析・メタ回帰の統計モデルを概観してきた。現在においては、メタ解析・メタ回帰の柔軟な問題解決の枠組を使って、生態学・進化生物学分野で、よくあつかうタイプの相関構造 (非独立性) を解明できるだろう。しかしながら、このような目的にもっともかなったモデルであるマルチレベルのメタ解析・メタ回帰はまだそれほど普及していない。これはおそらくマルチレベル (かつ系統学的) メタ解析のソフトウェア実装がごく最近まで利用できなかったからだろう。そして、おどろくべきことなのかも

しれないが, Koricheva and Gurevitch (2014)によると, 植物生態学の分野でのメタ解析では, 不均質性(heterogeneity)に関連する統計量さえ考慮されてもいないとのことである。現在の実態を考えると, 生態学・進化生物学の分野の研究者に対して, 早急にメタ解析の技法の教育が必要なかもしれない。実際のところ, 生態学・進化生物学の分野では, 学部生だけでなく大学院生に対する正規の統計学授業でもメタ解析が教えられていない。ここまで見てきたように, メタ解析とメタ回帰は線形モデルの単なる拡張にすぎない。しかしながら, たとえば I^2 のようなメタ解析に特有な観念を理解することは, メタ解析を実施するだけでなく, 文献中に登場するメタ解析の結果を解釈するためにも欠かせない。この強力な統計学的手法は重要であり, ますます広く使われることになるだろうから, 生態学・進化生物学のメタ解析の適切な訓練プログラム作りが喫緊の課題だといえる。

謝 辞

初期の原稿にコメントをくれた Losia Lagisz に感謝したい。また詳しく査読し改定案を提示してくれた査読者・編集者たちにも深く感謝したい。この研究について, 著者の一人である中川震一は ARC Future Fellowship(FT130100268)から援助していただいた。

参 考 文 献

- Adams, D. C. (2008). Phylogenetic meta-analysis, *Evolution*, **62**(3), 567–572.
- Aloe, A. M., Becker, B. J. and Pigott, T. D. (2010). An alternative to r^2 for assessing linear models of effect size, *Research Synthesis Methods*, **1**(3-4), 272–283.
- Arnqvist, G. and Wooster, D. (1995). Meta-analysis: Synthesizing research findings in ecology and evolution, *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 236–240.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Cardillo, M., Jones, K. E., MacPhee, R. D. E., Beck, R. M. D., Grenyer, R., Price, S. A., Vos, R. A., Gittleman, J. L. and Purvis, A. (2007). The delayed rise of present-day mammals, *Nature*, **446**(7135), 507–512.
- Borenstein, M. (2009). Effect sizes for continuous data, *The Handbook of Research Synthesis and Meta-analysis* (eds. H. Cooper, L. V. Hedges and J. C. Valentine), 221–235, Russell Sage Foundation, New York.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach*, 2nd ed., Springer-Verlag, Berlin.
- Chamberlain, S. A., Hovick, S. M., Dibble, C. J., Rasmussen, N. L., Van Allen, B. G., Maitner, B. S., Ahern, J. R., Bell-Dereske, L. P., Roy, C. L., Meza-Lopez, M., Carrillo, J., Siemann, E., Lajeunesse, M. J. and Whitney, K. D. (2012). Does phylogeny matter? Assessing the impact of phylogenetic information in ecological meta-analysis, *Ecology Letters*, **15**(6), 627–636.
- Cheung, M. W. L. (2014). Modeling dependent effect sizes with three-level meta-analyses: A structural equation modeling approach, *Psychological Methods*, **19**(2), 211–229.
- Claeskens, G. and Hjort, N. L. (2009). *Model Selection and Model Averaging*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Cleasby, I. R. and Nakagawa, S. (2012). The influence of male age on within-pair and extra-pair paternity in passerines, *Ibis*, **154**(2), 318–324.
- Cochran, W. G. (1954). The combination of estimates from different experiments, *Biometrics*, **10**(1), 101–129.
- Cohen, J. (1988). *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*, Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, New Jersey.

- Cooper, H., Hedges, L. V. and Valentine, J. C. (2009). *The Handbook of Research Synthesis and Meta-analysis*, 2nd ed., Russell Sage Foundation, New York.
- Cornwallis, C. K., West, S. A., Davis, K. E. and Griffin, A. S. (2010). Promiscuity and the evolutionary transition to complex societies, *Nature*, **466**(7309), 969–972.
- Curtis, P. S. and Queenborough, S. A. (2012). Raising the standards for ecological meta-analyses, *New Phytologist*, **195**(2), 279–281.
- Egger, M., Smith, G. D. and Altman, D. G. (2001). *Systematic Reviews in Health Care: Meta-analysis in Context*, 2nd ed., BMJ, London.
- Ellington, E. H., Bastille-Rousseau, G., Austin, C., Landolt, K. N., Pond, B. A., Rees, E. E., Robar, N. and Murray, D. L. (2015). Using multiple imputation to estimate missing data in meta-regression, *Methods in Ecology and Evolution*, **6**(2), 153–163.
- Evans, S. R., Hinks, A. E., Wilkin, T. A. and Sheldon, B. C. (2010). Age, sex and beauty: Methodological dependence of age- and sex-dichromatism in the great tit *Parus major*, *Biological Journal of the Linnean Society*, **101**(4), 777–796.
- Garamszegi, L. Z. (ed.) (2014). *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology*, Springer, New York.
- Gelman, A. and Hill, J. (2006). *Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Gilmour, A. R., Gogel, B. J., Cullis, B. R., Welham, S. J. and Thompson, R. (2002). *ASReml User Guide Release 1.0.*, VSN International Ltd, Hemel Hempstead, UK.
- Glass, G. V. (1976). Primary, secondary, and meta-analysis of research, *Educational Researcher*, **5**, 3–8.
- Glass, G. V. (2015). Meta-analysis at middle age: A personal history, *Research Synthesis Methods*, **6**, p.2.
- Gleser, L. J. and Olkin, I. (2009). Stochastically dependent effect sizes, *The Handbook of Research Synthesis and Meta-analysis* (eds. H. Cooper, L. V. Hedges and J. C. Valentine), Russell Sage Foundation, New York.
- Gurevitch, J. and Hedges, L. V. (1999). Statistical issues in ecological meta-analyses, *Ecology*, **80**(4), 1142–1149.
- Hadfield, J. D. (2010). MCMC methods for multi-response generalised linear mixed models: The MCMCglmm R package, *Journal of Statistical Software*, **33**, 1–22.
- Hadfield, J. and Nakagawa, S. (2010). General quantitative genetic methods for comparative biology: Phylogenies, taxonomies and multi-trait models for continuous and categorical characters, *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 494–508.
- Harvey, P. H. and Pagel, M. D. (1991). *The Comparative Method in Evolutionary Biology*, Oxford University Press, Oxford.
- Hedges, L. and Olkin, I. (1985). *Statistical Methods for Meta-analysis*, Academic Press, New York.
- Hedges, L. V. and Vevea, J. L. (1998). Fixed- and random-effects models in meta-analysis, *Psychological Methods*, **3**(4), 486–504.
- Higgins, J. P. T. and Thompson, S. G. (2002). Quantifying heterogeneity in a meta-analysis, *Statistics in Medicine*, **21**(11), 1539–1558.
- Higgins, J. P. T., Thompson, S. G., Deeks, J. J. and Altman, D. G. (2003). Measuring inconsistency in meta-analyses, *British Medical Journal*, **327**(7414), 557–560.
- Higgins, J. P. T., Thompson, S. G. and Spiegelhalter, D. J. (2009). A re-evaluation of random-effects meta-analysis, *Journal of the Royal Statistical Society Series A-Statistics in Society*, **172**, 137–159.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K. and Mooers, A. O. (2012). The global diversity of birds in space and time, *Nature*, **491**(7424), 444–448.

- Kamiya, T., O'Dwyer, K., Nakagawa, S. and Poulin, R. (2014). What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts, *Biological Reviews*, **89**(1), 123–134.
- Koricheva, J. and Gurevitch, J. (2014). Uses and misuses of meta-analysis in plant ecology, *Journal of Ecology*, **102**(4), 828–844.
- Koricheva, J., Gurevitch, J. and Mengersen, K. (2013). *The Handbook of Meta-analysis in Ecology and Evolution*, Princeton University Press, Princeton.
- Lagisz, M., Hector, K. L. and Nakagawa, S. (2013). Life extension after heat shock exposure: Assessing meta-analytic evidence for hormesis, *Ageing Research Reviews*, **12**(2), 653–660.
- Lajeunesse, M. J. (2009). Meta-analysis and the comparative phylogenetic method, *American Naturalist*, **174**(3), 369–381.
- Lajeunesse, M. J. (2011). On the meta-analysis of response ratios for studies with correlated and multi-group designs, *Ecology*, **92**(11), 2049–2055.
- Liermann, M. and Hilborn, R. (1997). Depensation in fish stocks: A hierarchic Bayesian meta-analysis, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**(9), 1976–1984.
- Lim, J. N., Senior, A. M. and Nakagawa, S. (2014). Heterogeneity in individual quality and reproductive trade-offs within species, *Evolution*, **68**(8), 2306–2318.
- Lunn, D. J., Thomas, A., Best, N. and Spiegelhalter, D. (2000). Winbugs—A Bayesian modelling framework: Concepts, structure and extensibility, *Statistics and Computing*, **10**(4), 325–337.
- Mavridis, D. and Salanti, G. (2013). A practical introduction to multivariate meta-analysis, *Statistical Methods in Medical Research*, **22**(2), 133–158.
- Mengersen, K., Jennions, M. D. and Schmid, C. H. (2013). Statistical models for the meta-analysis of nonindependent data, *The Handbook of Meta-analysis in Ecology and Evolution* (eds. J. Koricheva, J. Gurevitch and K. Mengersen), Chapter 16, 255–283, Princeton University Press, Princeton.
- Nakagawa, S. and Cuthill, I. C. (2007). Effect size, confidence interval and statistical significance: A practical guide for biologists, *Biological Reviews*, **82**(4), 591–605.
- Nakagawa, S. and Poulin, R. (2012). Meta-analytic insights into evolutionary ecology: An introduction and synthesis, *Evolutionary Ecology*, **26**(5), 1085–1099.
- Nakagawa, S. and Santos, E. S. A. (2012). Methodological issues and advances in biological meta-analysis, *Evolutionary Ecology*, **26**(5), 1253–1274.
- Nakagawa, S. and Schielzeth, H. (2010). Repeatability for gaussian and non-gaussian data: A practical guide for biologists, *Biological Reviews*, **85**(4), 935–956.
- Nakagawa, S. and Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining r^2 from generalized linear mixed-effects models, *Methods in Ecology and Evolution*, **4**(2), 133–142.
- Penone, C., Davidson, A. D., Shoemaker, K. T., Di Marco, M., Rondinini, C., Brooks, T. M., Young, B. E., Graham, C. H. and Costa, G. C. (2014). Imputation of missing data in life-history trait datasets: Which approach performs the best?, *Methods in Ecology and Evolution*, **5**(9), 961–970.
- Raudenbush, S. W. (2009). Adaptive centering with random effects: An alternative to the fixed effects model for studying time-varying treatments in school settings, *Education*, **4**(4), 468–491.
- Raudenbush, S. W. and Bryk, A. S. (2002). *Hierarchical Linear Models: Application and Data Analysis Methods*, Sage, Thousand Oaks.
- Rosenberg, M. S., Adams, D. C. and Gurevitch, J. (2000). *MetaWin: Statistical Software for Meta-analysis*, 2nd ed., Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Rothstein, H., Sutton, A. J. and Borenstein, M. (eds.) (2005). *Publication Bias in Meta-analysis: Prevention, Assessment and Adjustments*, John Wiley, Chichester.
- Sánchez-Meca, J. and Marín-Martínez, F. (2008). Confidence intervals for the overall effect size in

- random-effects meta-analysis, *Psychological Methods*, **13**(1), 31–48.
- Schmid, C. H., Stewart, G. B., Rothstein, H. R., Lajeunesse, M. J. and Gurevitch, J. (2013). Software for statistical meta-analysis, *The Handbook of Meta-analysis in Ecology and Evolution* (eds. J. Koricheva, J. Gurevitch and K. Mengersen), Chapter 12, 174–191, Princeton University Press, Princeton.
- Simonsohn, U., Nelson, L. D. and Simmons, J. P. (2014). P-curve and effect size: Correcting for publication bias using only significant results, *Perspectives on Psychological Science*, **9**(6), 666–681.
- Viechtbauer, W. (2010). Conducting meta-analyses in R with the metafor package, *Journal of Statistical Software*, **36**, 1–48.
- Weir, L. K., Grant, J. W. A. and Hutchings, J. A. (2011). The influence of operational sex ratio on the intensity of competition for mates, *American Naturalist*, **177**(2), 167–176.

Statistical Models for Meta-analysis in Ecology and Evolution

Shinichi Nakagawa¹ and Takuya Kubo²¹Evolution & Ecology Research Centre and School of Biological, Earth and Environmental Sciences,
University of New South Wales²Graduate School of Environmental Earth Science, Hokkaido University

Meta-analysis is now the gold standard for quantitatively summarizing primary studies not only in medical and social sciences, but also in the field of ecology and evolution. Meta-analytic techniques have primarily been developed in medical and social sciences where data sets (i.e. a collection of effect sizes) for meta-analysis are likely more homogeneous, and the data probably have less inter-dependence than those in ecology and evolution. Perhaps, because of this history, two original models of meta-analysis are not actually suitable for modeling data sets from the field of ecology and evolution; the two models are known as the fixed-effect and random effects meta-analysis, both of which assume independence among effect sizes. Meta-analyses in ecology and evolution often need to deal with two types of dependence (or correlated structures) in data: 1) dependent effect sizes within studies, and 2) dependence due to phylogenetic relatedness among species. We review statistical models of meta-analysis, which have been proposed to resolve these two types of dependence. We show that multilevel modeling incorporating phylogenetic comparative methods (termed ‘phylogenetic multilevel meta-analysis’) can appropriately handle typical meta-analytic data in ecology and evolution. We also discuss the concepts of heterogeneity (as I^2) in meta-analysis and of R^2 in meta-regression analysis. Although statistical models suitable for ecological and evolutionary meta-analyses are now available, the use of such models are still limited. Effective educational programs are now required to introduce these suitable meta-analytic models to ecologists and evolutionary biologists.

市民主導型環境保全意識の規定因

—日本, 韓国, 中国における環境意識の国際比較

朴 堯星[†]

(受付 2015 年 6 月 30 日; 改訂 10 月 9 日; 採択 12 月 9 日)

要 旨

近年, 環境問題に対する関心が広がっている。日本では 2005 年に発効された京都議定書により, 2008 年から 2012 年の間に二酸化炭素などの温室効果ガス排出量を 1990 年比で 6%削減することを義務づけられている。環境問題に対する受け止め方が多様化してきた今日, 市民一人一人も環境問題の当事者としての意識を持ち, 市民のライフスタイルを見直していくことが求められる。しかし, 東アジアの諸国のように, 様々な環境問題が国境を越えて深刻化している現在では, 各国の文化や価値観, さらに経済発展の度合いの違いによって環境保全意識が変動する可能性がある。

本稿では, 越境型環境問題の解決に向けた国際的な協力体制が求められている今日, 越境型環境問題に直面している日韓中を対象とし, 市民主導型環境保全意識の実態を現地調査データによって概観するとともに, 各国における市民主導型環境保全意識が醸成される要因を探ることで, 日韓中の人々における市民主導型環境保全意識の規定構造の解明へつながることを期待する。

キーワード: 国際比較, 環境意識, 社会調査, 一般市民, 世論。

1. 研究の背景と目的

近年, 環境問題に対する関心が広がっている。日本では 2005 年に発効された京都議定書により, 2008 年から 2012 年の間に二酸化炭素などの温室効果ガス排出量を 1990 年比で 6%削減することを義務づけられている。その中でも, 家庭部門における CO₂ 排出量が基準年比で 37.4%(2005 年度時点)増加している(環境省, 2006)。このことは, 環境問題が一般市民一人一人の生活に密接に関連していることを示唆している。

環境問題は, かつては公害問題と捉えられていたことから, 環境問題の担い手は政府や一部の関連企業であった。しかし, 現在では, 公害防止だけではなく, 広範囲の環境保全を視野に入れたより包括的なものとして捉えられている。環境問題に対する受け止め方が多様化してきた今日, もはや政府や一部の関連企業のみならず, 市民一人一人も環境問題の当事者としての意識を持ち, 市民のライフスタイルを見直していくことが求められる。

現在, 日本では, 国や自治体を中心とした環境基本計画や環境行動計画の策定において市民参加を導入し始めている。環境基本計画や環境行動計画の主な内容には環境保全にかかわる配慮事項とその具体的な指針を示すものが多く, 行政側にとっては, 一般市民の参加によって身

[†] 統計数理研究所: 〒190-8562 東京都立川市緑町 10-3

近な範囲から実践できる環境行動指針が策定できる利点がある。まさに環境問題の解決への一般市民の役割に対する期待が高まっているといえる。たとえば、原科(2011)は、日本で最も進んだ住民参加として注目されている長野県中信地区の廃棄物処理施設検討委員会の事例を取り上げ、政策・計画レベルから市民の参加を促し、民主的プロセスを進めることが環境問題のような公共の意思決定には不可欠であると指摘している。そのためには、環境問題に対して市民自らが自発的に解決に取り組むための環境保全に対する意識の向上が重要である。本研究では、これを「市民主導型環境保全意識」と呼ぶ。

環境意識や環境配慮行動に関する先行研究においては、個人の環境配慮行動を促すためには、規範意識の重要性がしばしば議論されている。規範喚起理論を提唱した Schwartz (1977)によれば、環境配慮行動は、まずその行動を行うことが必要とされるという「危機感の認知」、協力すべきであるという「道徳意識」という一連の心理的メカニズムによって喚起される。

さらに藤井は、社会的ジレンマの状況にある環境問題を解決するには、構造的方略(structural strategy)と心理的方略(psychological strategy)の二つの方略が必要であると指摘している(藤井, 2003)。構造的方略とは、人々の行動を規定する要因のうち、環境的な要因を変えることで協力的行動を誘発するものであり、心理的方略とは人々の内的な心理的要因に働きかけることで自発的な協力的行動の誘発を期待するものを意味する。環境配慮行動を促す制度、政府指針や企業活動といった構造的方略が十分に機能していない現状では、心理的方略としての個々人の環境意識を高揚させることで、日常生活において一般市民が自ら環境問題の主体であることを意識させることが重要になると考えられる。本研究では、心理的方略の効果に期待をもち、市民主導型環境保全意識を促す要因となるものを探ろうとしている。なお、環境意識という用語は、一般市民、企業、行政機関、学界に広く用いられているにもかかわらず、様々な定義が提案されているが、例えば、鄭 他(2006)では、「特定の時空間により限定された環境の現状と変化に対する人々の認識、理解、価値判断および行動意向の総称」と定義されている。

本研究では、まず環境問題の解決に向けて、集団への帰属意識や信頼感によって自主的に環境保全への意識が醸成されていく心理的メカニズムの効果に期待を抱いている。環境意識は、社会関係資本を通じた他者へ情報を伝達する機会が増えるにつれて向上される可能性がある。例えば、オーストラリアのコミュニティーを対象とし、近所づきあいの数が多いほど、洗車の際に節水している傾向があることが実証されている(Miller and Buys, 2008)。このことは、環境問題に関連する情報を互いに共有できるようになったことで、環境を保全しようとする共通認識がコミュニティのなかで形成されるようになったことを示唆しているといえる。

また、Kals et al.によれば、自然との共感、自然の安全さに対する感覚は自然への感情的な愛着を呼び起こす要因となる(Kals et al., 1999)。このように環境認識が高いほど、個人の環境保全行動が積極的であると述べている。したがって、自然に対する共感、環境保全意識の向上につながる規定因になりうる可能性がある。

一方で、鄭 他(2006)は、これまでの環境問題に関する議論において、社会・人口統計(demography)にかかわる外的要因による影響が十分に検討されていないことを指摘している。Zheng and Yoshino (2003)では、日欧米の環境意識比較分析において、環境意識が特定の文化背景のみならず、回答者の属性に影響されることが報告されている。すなわち、様々な環境問題が国境を越えて深刻化している現在の日本、韓国、中国においても、各国の文化や価値観、経済発展の度合いの違い、さらには回答者の様々な属性によって環境保全意識が変動する可能性がある。

そこで本研究では、越境型環境問題の解決に向けた国際的な協力体制が求められている今日、越境型環境問題に直面している日韓中を対象とし、市民主導型環境保全意識の実態を現地調査データによって検証すると共に、各国における市民主導型環境保全意識の活性化につながる規定因を探ることを目的とする。

2. 用いた調査データの概要と質問項目

2.1 調査データの概要

本研究において分析対象とする調査データは、2011年に行った「東アジアの文化・生活・環境に関する意識調査—日韓中調査—」から収集したものであり、本調査では、主に3か国における人々の環境意識、価値観などを尋ねている。

本調査は、日本全国、韓国全国、中国の北京と杭州で遂行している。中国では環境問題の不均一性と統計調査の実行可能性を考慮し、北部の代表都市である北京市と南部の代表都市である杭州市の二市のみで実査が行われている。

標本抽出法については、日本では住民基本台帳を用いて層別2段階抽出法により調査対象個人を選定している。一方で、韓国および中国では、住民基本台帳のような標本抽出に必要となる公的な人口情報が整っていない現状を踏まえ、性別と年齢を層別変数とした割り当て法で調査対象個人を選んでいる。

実査では、各国の法的定義に則った成人男女を対象に個別面接聴取法により調査を行っている。具体的には、日本では20歳以上の成人男女、韓国では19歳以上の成人男女を対象とした。また、中国では、回答者の体力と健康状態を配慮したうえで18歳以上から80歳未満という上限を置き、実査を遂行した。調査地域別の計画標本数および回収数は、表1の通りである。

なお、各国の調査票、調査実施および単純集計の詳細については、「東アジアの文化・生活・環境に関する意識調査—日韓中調査—」同志社大学東アジア総合研究センター研究リポート No.1 (鄭, 2012)を参照されたい。

2.2 質問項目およびデータの分析方法

本研究では、「東アジアの文化・生活・環境に関する意識調査—日韓中調査—」のデータに基づき、属性(性別、年齢、学歴)のほか、環境意識にかかわると考えられる質問項目を分析に用いた(図1参照)。

①住居環境への満足感

問7c, dの質問項目に対しては、それぞれ回答者に「満足」、「やや満足」、「やや不満」、「不満」の4つの選択肢から一つだけ選ばせた。なお、各質問項目とのクロス表や国や地域別とのクロス表から、非常に小さい度数のものがあるため、分析では、便宜的に「満足」と「やや満足」を合わせて「満足」とし、「やや不満」と「不満」を合わせて「不満」とした。

②環境変化への評価

問12および問13の質問項目に対しては、それぞれ回答者に「良くなった」、「やや良くなった」、「変わらない」、「やや悪くなった」、「悪くなった」の5つの選択肢から一つだけ選ばせた。

③国際協力の必要性に関する賛否

問26fに対しては、それぞれ回答者に「賛成」、「やや賛成」、「どちらともいえない」、「やや反対」、「反対」の5つの選択肢から一つだけ選ばせた。

表1. 調査地域別の回収標本数.

調査地域	日本	韓国	中国		合計
			北京	杭州	
計画標本数	1,800	1,000	1,000	1,000	3,800
回収標本数	894	1,002	1,000	1,011	3,907

問7 【カード7】あなたは、お住まいの近くの環境に、どの程度満足していますか。それぞれの項目について、あなたが感じていることにもっとも近いものをお選びください。

	満足	やや満足	やや不満	不満	その他(記入)	わからない
c. 緑の豊かさ……………	1	2	3	4	8()	9
d. 住環境の心地よさ……………	1	2	3	4	8()	9

問12 【カード12】私たちを取り巻くさまざまな状況、例えば空気、水、土壌、植物や動物などを全体的に見て、地球全体の環境は、ここ数年間に良くなったと思いますか。それとも悪くなったと思いますか。

1 良くなった	5 悪くなった
2 やや良くなった	8 その他(記入:)
3 変わらない	9 わからない
4 やや悪くなった	

問13 【カード13】では、日本全体の環境についてはいかがですか。

1 良くなった	5 悪くなった
2 やや良くなった	8 その他(記入:)
3 変わらない	9 わからない
4 やや悪くなった	

問17 【カード17】環境を守るためには、政府、企業、一般市民のうち、どれがもっとも重要な役割を果たすべきだと思いますか。1つだけお答えください。

1 政府	8 その他(記入:)
2 企業	9 わからない
3 一般市民	

問26 【カード26】近年、人、物、金などが国境を越えた移動(グローバル化)は様々な影響を及ぼしています。以下に挙げるそれぞれのことがらについて、あなたのご意見にもっとも近いものをお答えください。

	賛成	やや賛成	どちらともいえない	やや反対	反対	その他(記入)	わからない
f. 環境への国際協力が強化すること……………	1	2	3	4	5	8()	9

図 1. 本研究に用いられた質問項目一覧.

問28 法律について、つぎのような甲と乙、2つの意見があります。あなたはどちらに賛成ですか。

A. 【カード28A】法律を守ることについて

甲：法律はどんなときにも守るべきである

乙：目的が本当に正しいものだと確信がもてるときには、法律をやぶることもやむをえない

- 1 甲の意見に賛成
2 乙の意見に賛成
8 その他（記入：
9 わからない

問33 【カード33】あなたはつぎに挙げる組織をどの程度信頼しますか。「非常に信頼する」「やや信頼する」「あまり信頼しない」「まったく信頼しない」のいずれかで答えください。

	非常に 信頼する	やや 信頼する	し あ ま り 信 頼	し ま つ た く 信 頼	そ の 他 (記 入)	わ か ら な い
a. 国	1	2	3	4	8()	9
c. 企業	1	2	3	4	8()	9

(全員へ)

問37 【カード37】あなたは、つぎに挙げる会や組織に入っていますか。入っているものすべてをお答えください。(M. A.)

- 1 政治関係の団体や会
2 業界団体・同業者団体
3 ボランティアのグループ
4 市民運動・消費者運動のグループ
5 宗教の団体や会
6 スポーツ関係のグループやクラブ
7 趣味の会（同窓会、老人会、コーラス、写真、山歩きなど）
8 コンピューターネット上のグループ
9 その他（記入：
10 特にない

あなたご自身のことについておうかがいします。

F1 【性別】

- 1 男性
2 女性

F2 【年齢】あなたのお年は満でいくつですか。

□ □ 歳

F3 【学歴】【カードF3】あなたが最後に卒業された学校はどちらですか。（中退・在学中も卒業としてお答えください。）

- 1 小学校・中学校
(及び旧高小)
2 高校
(及び旧中)
3 短大・
専門学校
4 大学・
大学院
5 不明

Note1: 本研究で用いられた調査項目を抜粋したものである。なお、本調査のオリジナルサイズは、A4であり、現物の90%の縮尺である。

図1. (つづき)

④規範意識

問 28a に対しては、それぞれ回答者に「法律はどんなときにも守るべきである」、「目的が本当に正しいものと確信がもてるときには、法律をやぶることもやむをえない」の2つの選択肢から一つだけ選ばせた。

⑤組織への信頼感

問 33a, c の質問項目に対しては、それぞれ回答者に「非常に信頼する」、「やや信頼する」、「あまり信頼しない」、「まったく信頼しない」の4つの選択肢から一つだけ選ばせた。なお、各質問項目とのクロス表や国や地域別とのクロス表から、非常に小さい度数のものがあるため、分析では、便宜的に「非常に信頼する」と「やや信頼する」を合わせて「信頼する」とし、「あまり信頼しない」と「まったく信頼しない」を合わせて「信頼しない」とした。

⑥社会関係資本

問 37 を用い、いずれかの会や組織に対して一つでも入っている場合とそうではない場合の2区分に再カテゴリー化したものを用いた。本研究では、社会関係資本の性質や特性、すなわち所属する組織や集団の特徴の違いが環境意識にもたらす影響を明らかにすることが目的ではないことから、今回の分析においては各組織や集団の特徴を考慮しない。したがって、問 37 の選択肢のうち、いずれかの組織や集団に所属しているのか否かによって、社会関係資本の有無を測るようにした。

⑦環境保全の担い手

問 17 を用い、一般市民と回答した場合とそうではない場合の2区分に再カテゴリー化したものを用いた。

年齢層や学歴の区分については、絶対的に定まっているわけではなく、様々な可能性はあるが、年齢層については、若年層(34歳以下)、中年層(35-49歳)、高年齢層(50歳以上)の3段階に分けている。学歴については、中学校卒以下、高校卒、短大卒以上の3段階に分けている。なお、本研究では、質問項目のいずれか一つでも「その他」、「わからない」と「無回答」を選んでいる回答者を分析から除外している。分析には、SPSS Statistics21.0J for Windows および StataIC11 を用いた。

3. 日韓中における環境意識の概観比較

3.1 環境に対する評価

本節では、環境意識に対しての項目別に単純集計や、性別、年齢層、学歴等の属性クロス集計を概観してみよう。まず、生活環境というミクロな視座から環境への意識を考える上で最も身近にある、住居環境への満足感を尋ねた結果は、図2の通りである。住環境の心地よさについては、全ての国・地域でどちらの項目も半数以上の満足感が得られている。最も高い満足感が得られているのは杭州で、緑の豊かさについては87%、心地よさについては88%の人々が満足していることがわかった。住環境について最も満足度が低かったのは韓国で、6割程度に留まった。

一方、国および地球全体といったマクロ視点からの環境変化の評価を尋ねた結果、図3は国・地域および地球全体の環境変化について否定的な回答の割合を示したものである。日本と韓国は60~70%、北京と杭州では30%程の回答者が環境の悪化を感じていることがわかる。そしていずれの国においても、自国の環境よりも地球全体の環境の方が悪くなったと捉える人が多い結果となった。

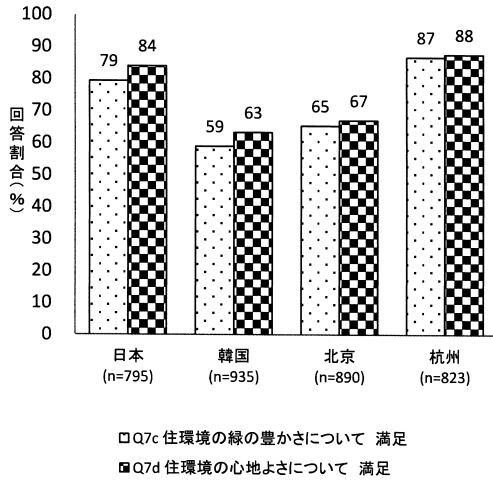


図 2. 住環境の満足感。

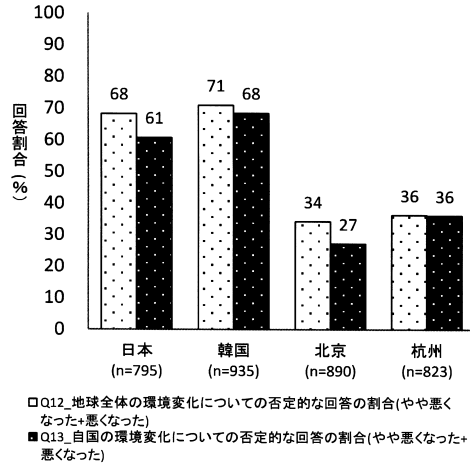


図 3. 国・地域および地球全体の環境変化について (否定的な回答)。

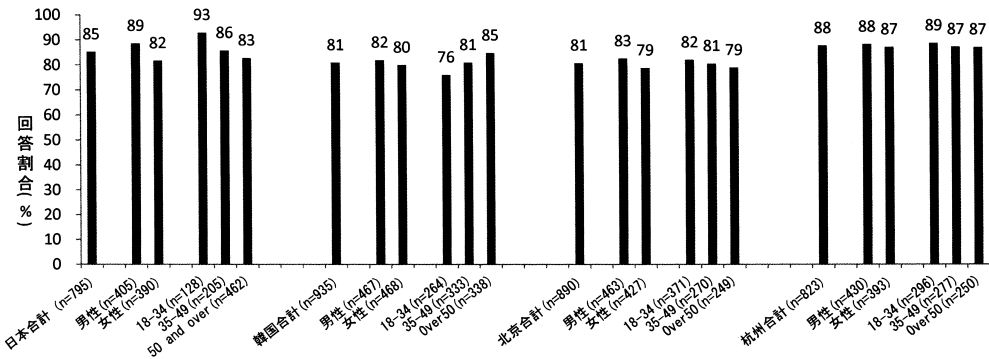


図 4. 環境に関する国際協力が強化されることへの賛成割合。

3.2 国際協力に対する態度

図 4 は、環境について国際協力を強化すべきであるかを尋ねた結果を示している。全ての国・地域において 8 割以上の賛成が得られていることがわかる。いずれも男女別では大きく差は出ていないが、女性の方が若干男性より賛成度が劣る割合であった。

また、年代別にみると、日本、北京と杭州では若年層の賛成度が最も高く、その次に中年層、高年齢層の順で低いのに対し、韓国では若年層の賛成度が最も低く、その次に中年層、高年齢層の順で高いという逆の傾向が見られた。この背景として、韓国の中年層および高年齢層が、現在韓国が積極的に取り組んでいるグローバル化を積極的に進めていた世代であったことがうかがえる。

しかし、いずれの国・地域、また属性別に見ても環境への国際協力を強化していくことに対して賛成する割合が過半数であり、国際協力の必要性についての認識が一致していることがわかった。

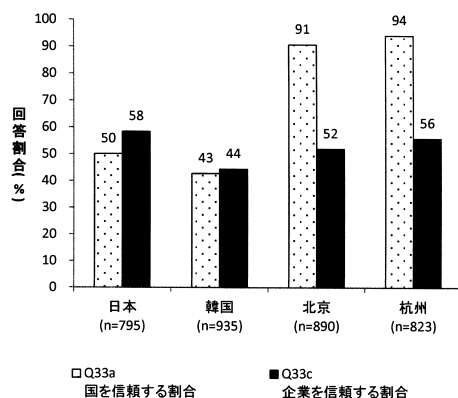


図 5. 国と企業への信頼.

3.3 信頼感および社会関係資本

次に、国と企業に対する信頼感を尋ねた結果を見ていく。図5を見れば、まず国への信頼感では、日本では5割、韓国では4割程度に留まったのに対して、北京と杭州ではいずれも9割を超えている。これは、中国が日本と韓国とは異なる社会主義的な政治思想を背景に持つためと推察される。続いて、企業への信頼感についてみると、日本が最も高く58%、続いて杭州、北京、韓国の順となっている。とりわけ、同じ中国のなかの地域でも北京に比べて杭州のほうが企業に対する信頼感が高い。北京には中国の首都という性格に絡み、国有企業が多いのに対して、杭州は2000年ごろから中国のなかでも最も先駆けて自由貿易の窓口として位置づけられている都市である。その背景から、現在民間企業が多く存在している。そのような地域ごとの産業基盤の特徴が表れていると考えられる。

また、本調査では、社会関係資本として、政治関係の団体や会、業界団体・同業者団体、ボランティアのグループ、市民運動・消費者運動のグループ、宗教の団体や会、スポーツ関係のグループやクラブ、趣味の会(同窓会、老人会、コーラス、写真、山歩きなど)、コンピューターネットワーク上のグループへのかかわりを尋ねた。ここでは、上記の社会関係資本のうち、いずれかの会・組織に加入している割合を示した結果を図6に示す。国・地域ごとの加入割合は、韓国が最も高く71%、僅差で北京が69%と続き、日本49%、杭州が最も低く47%であった。同じ中国でも北京と杭州で大きく差が表れた。さらに性別、年齢層別、学歴層別に加入割合を確認する。まず性別で見ると、韓国、北京では男性の方が女性よりも組織加入率が高く、日本と杭州では男女ほぼ同率の割合である。一方、年齢層ごとに見た結果は各国・地域でそれぞれ異なる傾向が見受けられる。まず日本では高年齢層、若年層、中年層の順に加入率が高いという、V字型の線を成している。とりわけ高年齢層が顕著に高い。韓国では、若年層が最も低く、中年層、高年齢層では同率の割合であった。この傾向には、日本と韓国が中国に比べて高齢化社会であることが影響していると考えられる。他方で北京と杭州では、むしろ若年層の会・組織加入率が最も高く、中年層、高年齢層となるごとに下がっていく傾向が示された。また学歴層別にみると、いずれの国においても高学歴層の方が、組織加入率が高い。特に、北京と杭州ではその傾向が他の2国と比較して顕著に現れていた。

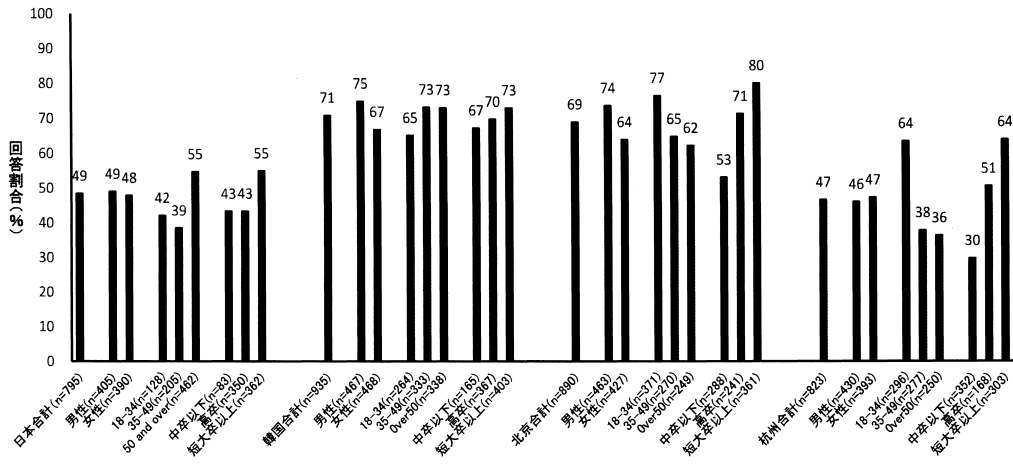


図 6. 社会関係資本：いずれかの会・組織に加入している割合。

4. 環境保全の担い手とその規定因

4.1 3 か国の比較

環境保全には、政府、企業、一般市民のそれぞれのアクターが協力し合うことが求められる。図 7 は、環境問題を誰が解決すべきかについて、回答の割合を表したものである。

まず、北京と杭州では政府が担当すべきであるとの回答が半数を超えている。そして、中国の人々にとっては、政府には、絶対的な権力のもとで、環境保全の責任があると考えがちであることが読み取れる。対照的に、韓国は一般市民が担当すべきであるとの回答が半数以上である。日本は、政府が担当すべきであるとの回答が 41%、一般市民が担当すべきであるとの回答が 36%とそれぞれ同程度の割合であり、両者ともにその役割が期待されている。千(2004)は、酸性雨越境汚染問題に対する日韓中が行ってきた対策の変遷を整理しており、日本と韓国が環境政策を取り組む際に市民運動による影響力が非常に高かったのに対し、中国はそのような影響力は徐々にみられるものの、それほど活発ではないと論じている。日本の場合、四日市ぜんそく、水俣病などから浮かぶ環境汚染に対する市民活動は有名である。また、韓国では、長期的軍部政権のもとで進められた経済優先指向的な国家戦略には、政府と企業の取引の中で環境汚染が容認されてきたが、1988年ソウルオリンピックをきっかけに、本格的な環境保護規制や環境保全政策が取り組まれるようになると共に、民主化の影響に伴い、1990年代以降は、環境問題に対する市民運動が活発になってきている。このような歴史的な背景が、一般市民の環境保全意識の向上に結びついたと考えられる。したがって、本調査結果から日本と韓国が、中国に比べて市民主導型環境保全意識が高く表れている結果はこのような歴史的背景と関連があると考えられるだろう。

他方で、企業が担当すべきであるとの回答をみると、政府や一般市民よりも低い割合であることが共通している。具体的には、日本と杭州が 2 割弱、北京と韓国では 1 割程度にしか届かず顕著に低い。前節に述べた高い企業への信頼とも関連するが、杭州には自由貿易の窓口となっていることから、民間企業を中心にさまざまな市民活動が行われている。まさにそのような地域の特徴が環境問題に対する回答の割合を表したのではないかと推察される。

本研究では、一般市民が日常生活において環境保全の主体としての役割を喚起させること

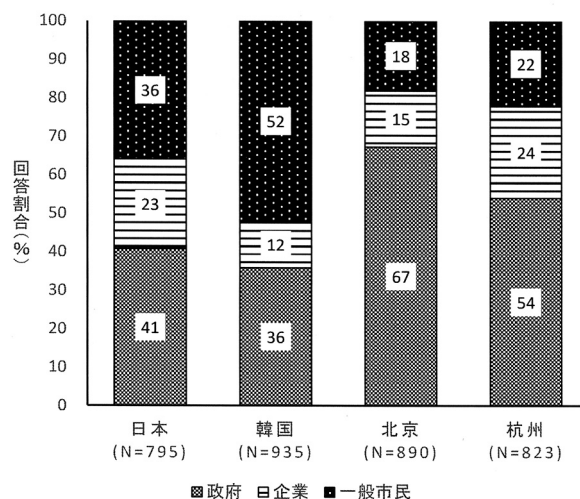


図7. 環境保全の担い手について.

が重要であると考えている。環境問題の解決は一般市民が担当すべきであるとする意識を、「市民主導型環境保全意識」と呼ぶことにする。以降では、4つの国・地域における「市民主導型環境保全意識」がどのような要因で説明されているかを解析する。

4.2 市民主導型環境保全意識の規定因

前節を踏まえ、4つの国・地域ごとに、ロジスティック回帰分析では、市民主導型環境保全意識の発生確率を従属変数とし、市民主導型環境保全意識に対する効果を整理する。その結果を表2に示す。

第1に、韓国と北京では、住居環境への満足感を高く感じる人ほど、市民主導型環境保全意識が高い傾向がある。一方で、日本と杭州ではこうした関係がみられない。言い換えると、この結果は、住居環境に対する満足感が高く感じようと低く感じようと、市民主導型環境保全意識は高くないことを表している。特に、韓国の人々は、自らの力で手を加えられる可能性の高い住居環境を重視していることが確認された。つまり、身近な環境に対する主観的な愛着を持つことにより、広い範囲での環境もよりよくした方がよいと思うようになっているのである。この主観的な愛着が環境保全行動に効果的であると述べている Kals et al. (1999)の理論に合致したものであると解釈できる。一方で、北京の人々は緑を重視しているようであり、このことは、近年、北京における環境汚染の問題が日々深刻化している点と関連があると考えられる。北京は元来、中国の首都という性格から国有企業が多い都市である。中国では、日本や韓国のような近隣諸国に比べ、環境保全よりも経済成長を国家戦略として推進している。深刻な環境汚染が社会問題となっている今日、北京の人々の中では、市民自らが自主的に環境問題の解決に取り組むしかない。そのような状況の背後には、緑を大切に思っている人々の中に環境問題の解決にあたっての政府の対応に対する懸念があり、それが環境保全意識の向上に結びついているのではないだろうか。

第2に、信頼感や社会的ネットワークの広がりの影響を確かめると、韓国と北京では、国への信頼感が、市民主導型環境保全意識に正の効果を持っていることが確認された。そもそも、社会的ジレンマ状況において、非協力者に対し罰を加える制度の導入は協力的行動を促す要因として

表 2. 市民主導型環境保全意識(一般市民=1)を従属変数とするロジスティック回帰分析.

説明変数	日本		韓国		北京		杭州	
	β		β		β		β	
性別 (女性) (ref.)	-0.025		-		-		-	
性別 (男性=1)			-0.401	**	-0.180		-0.156	
若年層 (18-34 y) (ref.)	0.237		-0.427	**	-0.871	**	-0.382	
中年層 (35-49 y=1)	0.239		-0.277	**	-1.068	**	-0.356	
高齢層 (over50 y=1)	-		-		-		-	
学歴 (中卒以下) (ref.)	0.031		0.217		-0.123		-0.137	
学歴 (高卒=1)	0.126		0.043		-0.067		-0.103	
学歴 (短大卒以上=1)	0.069		0.171		0.608	**	0.135	
住居環境への満足度: 緑の豊かさ (不満) (ref.)	-		-		-		-	
住居環境への満足度: 緑の豊かさ (満足=1) 【問7-c】	-		-		-		-	
住居環境への満足度: 住環境の心地よさ (不満) (ref.)	0.143		0.373	**	-0.064		0.234	
住居環境への満足度: 住環境の心地よさ (満足=1) 【問7-d】	0.079		0.096		0.032		-0.205	
地球全体に対する環境変化(1よくなった - 5悪くなった) 【問12】	-0.086		0.047		-0.226	**	0.017	
自国に対する環境変化(1よくなった - 5悪くなった) 【問13】	0.137		0.333	**	0.104		-0.066	
環境への国際協力が強化すること(R: 1反対 - 5賛成) 【問26-f】	-		-		-		-	
規範意識: 法律はどんなときにも守るべきである (そうは思わない) (ref.)	-0.373	**	0.229		0.059		0.463	
規範意識: 法律はどんなときにも守るべきである (そう思う=1) 【問28-a】	-		-		-		-	
組織への信頼感: 国 (信頼しない) (ref.)	0.248		0.325	**	0.812	*	0.764	
組織への信頼感: 国 (信頼する=1) 【問33-a】	-		-		-		-	
組織への信頼感: 企業 (信頼しない) (ref.)	0.379	**	0.080		0.253		0.234	
組織への信頼感: 企業 (信頼する=1) 【問33-c】	-		-		-		-	
社会関係資本: いずれかの会や組織に対して一つでも入っている場合 (なし) (ref.)	-0.261		0.087		0.368		0.347	*
社会関係資本: いずれかの会や組織に対して一つでも入っている場合 (あり=1) 【問37】	-		-		-		-	
PseudoR2	0.021		0.044		0.067		0.035	
	(n=795)		(n=935)		(n=890)		(n=823)	

Note1: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

非常に効果的である(e.g., Yamagishi, 1986). したがって、環境問題のような公共財をめぐる社会的ジレンマ状況の解決には、国や公的機関等の制度がきちんと機能することが重要である。

他方で、Levi (1998)は、国家制度への高い信頼感が、特定他者との関係性を超えた一般的信頼感を向上させる効果があると指摘している。さらに、Rothstein and Stolle (2002)は、World Values Survey を用い、制度への信頼感が一般的信頼感にもたらす影響を確かめている。大崎・坂野(2009)も、同データを用い、国や文化圏の違いがもたらす文脈を考慮しながら、一般的信頼感の形成要因の一つである制度への信頼感の効果を確認している。

国家制度への高い信頼感が醸成される背景には、法の遵守を監視する能力、違法者への制裁能力、および、監視と制裁が正しく行われていると思うことがある。そのことが、一般的信頼感を高めることにつながる。その結果、一般的信頼感をベースとした人々の協力行動が促進されることになる(Putnam, 1993)。

本調査では、一般的信頼感の項目が含まれておらず、分析においては、一般的信頼感を媒介して、制度への信頼感が市民主導型環境配慮意識に及ぼす影響を確かめることはできなかった。ただし、Levi (1998)およびPutnam (1993)らの理論に依拠すると、韓国と北京の人々にとっては、国への高い信頼感が、だいたいの人々に対する信頼感を増し、ごみの減量や資源のリサイクル等のような環境保全への協力につながっている可能性がうかがえる。そのようなことが、市民主導型環境保全意識に反映されているのではないかと考えられる。

一方で、日本では、企業に対する信頼感が高い人ほど、市民主導型環境保全意識が高い傾向にある。そもそも環境問題の解決にあたって、企業の活動がもたらす影響力は大きく、市民の努力だけでは環境問題全般に歯止めをかけることは実質的に限界がある。その中で、多くの日本企業は、厳しい環境基準を守っている。また、近年、CSR やコンプライアンスの一環として、積極的に環境保全活動に取り組んでいる企業も数多く存在している。このような現状を考慮すると、企業の活動だけではなく、市民一人一人も自らが環境保全に貢献することで、より良く環境を守ることができるといった効力感に醸成されることになる。そのことが、結果として一般市民自らの環境保全意識を高めているのではないだろうか。ただし、今回の調査は特定の企業を念頭におきながら企画・実査を行ったものではない。したがって、日本における企業への高い信頼感が市民主導型環境保全意識の向上につながる心理的メカニズムについての解釈は、推測の域を出てはいない。厳密に検証するには、CSR の活動の一環として環境保全活動に取り組んでいる企業に焦点をあてて、一般市民の環境保全意識を調査する必要があるだろう。

また、杭州では、社会的ネットワークの広がり、市民主導型環境保全意識に正の効果がある。このことを言い換えると、集団への帰属意識が高まり、環境問題や環境意識に関連する情報を集団内で互いに共有する機会が増えるということになる。そして、社会的ネットワークの存在のもと、環境を保全しようとする共通認識が集団内で自然に形成されるようになる。その意味で、本研究の結果は Miller and Buys (2008)の指摘とマッチしているといえるだろう。一方で、集団への高い帰属意識を持つことで、集団のしがらみや逸脱への恐れも生じる。そのため、個々人は集団内での自分の評判を落とさないようにするため、環境問題に協力することになる。このような心理的状況が、まさに自主的に環境を守ろうとする態度、すなわち市民主導型環境保全意識へつながったのではないかと解釈できる。

第3に、国境を越えた移動(グローバル化)のなかで、環境への国際協力の強化に対する態度がもたらす影響を確認した。4つの国・地域のうち、韓国のみが、環境への国際協力を強化することについて賛成している人ほど、市民主導型環境保全意識に正の効果をもつことが確認された。この結果は、韓国の地理的な位置が、中国と日本の間に存在することと関連づけて考えることができる。そもそも、国際的な連携が必要となる環境問題の解決には各国間の合意形成が不可欠である。例えば、中国の大気汚染による弊害を直接、受けている韓国にとっては、グ

ローバルな視野で環境汚染を解決していかなければならない。調査時点では、日本にはそのような関係がみられなかったが、現在、PM2.5のような大陸からの大気汚染の問題が日本でもしばしば報道されるようになってきている。このことを踏まえ、今後の経年変化をみていくことが求められる。

第4に、属性の影響を確認すると、韓国と北京は、年齢層が高まるにつれて、市民主導型環境保全意識が低くなっている。また韓国では男性のほうが、市民主導型環境保全意識が低い。性別と年齢層の交互作用を検討する余地はあるが、専業主婦にとってはゴミ削減、節水など家事を通じて環境意識が喚起される場面が多いことから、身近な問題として捉えている可能性がある。このことから、韓国では女性に正の効果のみみられたのではないかと推察される。

最後に、日本では、法律はどんなときにも守るべきであるという規範意識について負の関連が示唆された。ただし、韓国、北京と杭州では、こうした関係がみられなかった。このように法律を厳守しようとしまいと、日本以外の国・地域では、市民主導型環境保全意識とは関連がないことが確認された。

5. まとめ

今日、多様化、広域化しつつある環境問題は、もはや政府や企業に期待することだけでは解決が困難となっている。ここに、一般市民の環境意識に着目することの意義がある。

原科は、環境計画においては次の3点が重要であると論じている。物理的な側面であるハードウェア、制度的な側面であるソフトウェア、さらには「環境意識、環境倫理」といったハートウェアとし、ハートウェアこそが両者の共通基盤となると主張している(原科, 1994)。本研究では、このハートウェアが促進される規定因を探索したものであるといえよう。

本研究では、各国の政治的状況、経済発展度合いの程度の違いに関連して、環境意識は異なっていることが確認された。4つの国・地域における市民主導型環境保全意識を促す共通の規定因は特定されなかったが、市民主導型環境保全意識が活性化されるには、身近な環境そのものに対する愛着をもつことの重要性、国や企業に対する高い信頼感、社会関係資本の広さ、国際協力の必要性を自覚することが影響していることが確認された。

最後に、本研究では、市民主導型環境保全意識と環境配慮行動の直接的な因果関係については定量的分析を行っていない。そのため、今後は、環境配慮行動の変数を組み込んだモデルの構築を行い、一連の因果メカニズムを究明していきたい。また、ロジスティック回帰分析の結果から、杭州における社会関係資本の効果は確認されたが、調査票の設計上、社会関係資本の基礎となる組織や団体がどのような特徴をもっているかについてまでは明らかにできていない。さらに組織や団体の中でどのような運営がなされており、そのことが市民主導型環境保全意識の向上に結びつくのかという一連のメカニズムを究明していく必要がある。

また、本研究は、「市民主導型環境保全意識」という明確な被説明変数(目的変数)を設定し、意識変数・属性変数の総合的效果を検討した。ただし厳密に言えば、クロスセクションデータを用いて意識項目の変数同士の因果方向を明らかにすることは困難である。「市民主導型環境保全意識」の規定因をより明確に検証するためには、同様の調査項目を用いたパネル調査を遂行し、「市民主導型環境保全意識」の向上に有力な意識変数を特定し、因果の構造を検討しなければならないだろう。

このように、時系列的な環境意識および環境観を観察していくことで、経年変化に伴った市民主導型環境保全意識の高低に影響を与える原因を十分に理解することができると考えられる。

謝 辞

本研究が用いたデータは、東アジアの文化・生活・環境に関する意識調査—日韓中調査(2010–2011)—, 同志社大学東アジア総合研究センター研究レポート No.1 によるものである。ここに記して深謝申し上げます。また、本論文の審査プロセスにおいて、匿名の審査の先生方から貴重なコメントとアドバイスをいただきました。心から感謝を申し上げます。

参 考 文 献

- 藤井 聡 (2003). 『社会的ジレンマの処方箋』, ナカニシヤ出版, 京都.
- 原科幸彦 (1994). 都市レベルの環境計画：新たな展開, 計画行政, **7**(3), 5–41.
- 原科幸彦 (2011). 第3章ブランニングにおける合意形成, 『合意形成学』(猪原健弘 編), 59–84, 勁草書房, 東京.
- Kals, E., Schumacher, D. and Montada, L. (1999). Emotional affinity toward nature as a motivational basis to protect nature, *Environment and Behavior*, **31**(2), 178–202.
- 環境省 (2005). 京都議定書に関する基礎資料京都議定書の概要, http://www.env.go.jp/earth/ondanka/mechanism/gaiyo_k.pdf.
- 環境省 (2006). 我が国の温室効果ガス排出量の要因分析 平成 18 年 11 月 環境省地球環境局・経済産業省産業技術環境局資料, <http://www.meti.go.jp/committee/materials/downloadfiles/g61121c03j.pdf>.
- Levi, Margaret (1998). A state of trust, *Trust and Governance* (eds. Valerie Braithwaite and Margaret Levi), 77–101, Russell Sage Found, New York.
- Miller, E. and Buys, L. (2008). The impact of social capital on residential water-affecting behaviors in a drought prone Australian community, *Society and Natural Resources*, **21**(3), 244–257.
- 大崎裕子, 坂野達郎 (2009). 一般的信頼形成における制度信頼と社会的ネットワークの補完的關係, 第 48 回数理社会学会大会研究報告要旨集, 79–82.
- Putnam, R. D. (1993). *Making Democracy Work: Civic Traditions in Modern Italy*, Princeton University Press, Princeton.
- Rothstein, B. and Stolle, D. (2002). How political institutions create and destroy social capital: An institutional theory of generalized trust, Paper prepared for delivery at the Annual Meeting of the American Political Science Association, Boston, August–September.
- Schwartz, S. H. (1977). Normative influences on altruism, *Advances in Experimental Social Psychology* (ed. L. Berkowitz), Vol.10, 221–279, Academic Press, New York.
- 千 暉娥 (2004). 酸性雨越境汚染防止策に関する国際比較—日中韓を事例として—, 政策科学, **12**(1), 71–81.
- Yamagishi, T. (1986). The structural goal expectation theory of cooperation in social dilemmas, *Advances in Group Processes* (ed. E. Lawler), 51–87, JAI Press Inc., Greenwich.
- Zheng, Y. and Yoshino, R. (2003). Diversity patterns of attitudes toward nature and environment in Japan, USA, and European nations, *Behaviormetrika*, **30**(1), 21–37.
- 鄭 躍軍, 吉野諒三, 村上征勝 (2006). 東アジア諸国の人々の自然観・環境観の解析, 行動計量学, **33**(1), 55–68.
- 鄭 躍軍 (2012). 東アジアの文化・生活・環境に関する意識調査—日韓中調査(2010–2011)—, 同志社大学東アジア総合研究センター研究レポート, No.1.

Determinants of Consciousness toward Environmental Conservation among Ordinary Citizens in Japan, South Korea, and China

Yoosung Park

The Institute of Statistical Mathematics

Building on the promotion of concern about environmental issues in recent years, the ordinary citizen is expected to voluntarily participate in environmental conservation. This study explores factors that influence the development of environmental consciousness among ordinary citizens in Japan, South Korea, and China, based on data collected from “The East Asian Cross-national Survey on Consciousness toward Culture, Life, and Environment” in 2010. A logistic regression model was used to examine the relationship between consciousness toward environmental conservation and social, political and institutional factors that facilitate its development among ordinary citizens in the three countries. It was found that the extent of emotional affinity toward nature is related to a higher level of consciousness toward environmental conservation in South Korea, Beijing and Hangzhou. Trust in corporations promotes consciousness of environmental conservation in Japan. In contrast, trust in national government promotes consciousness of environmental conservation in South Korea and Beijing. In addition, social capital enhances environmental consciousness in Hangzhou.