

推定目的の統計モデルを用いる帰納推論における 数学・演繹の位置付けと役割

島谷健一郎^{1,a)}

概要：データに基づく科学的仮説の検証は基本的に帰納推論の限界を避けて通れない。そこに推定目的の統計モデルという数学を加えたときの演繹推論の位置付けと役割について、統計モデルという数学の概念の説明から始め、個体群生態学における研究事例を紹介しながら論じる。

キーワード：階層ベイズモデル、個体群生態学、数理モデル、統計学、ニッチ仮説

1. 序

ベイズ統計、情報量規準、機械学習、これらは現在、様々な科学分野の先端で活用されている統計手法におけるキーワードの代表である。いずれの概念も、主に推定目的で使われる。すなわち、仮説を検証するのに鍵となる数量があるが直接計測することはできない。しかし、他の収集可能なデータと統計モデルと呼ばれる数学の枠組みの中で関連付けることで間接的に推定できる。統計モデルで得た推定値を用いる仮説検証は、4節以降で具体例を示すように、先端科学でしばしば見られる。本稿では、この数学的枠組みを「推定目的の統計モデル」と書く（より正確な説明は6.1節で与える）。

今日、多くの科学分野において、データに基づく仮説の検証に統計学が使われている。データに基づく仮説検証を帰納推論で行う限り、ヒューム以来の限界を避けられない。それでも、経験知や観察だけからの帰納推論と比べ、体系的に収集されたデータを踏まえることで、帰納推論に対する信頼度は上がるはずである。そこへ統計学が加わることで、信頼度はさらに上がって欲しい（図1）。この期待の源は、統計学が数学という演繹推論に基づく理論体系だからである。しばしば統計学は帰納推論であると言われるが、それは正確ではない（Gelman & Shalizi 2013）。統計学を用いて仮説を検証する推論過程では、帰納推論と演繹推論が混ざる形になる。なお、本稿を通して「帰納推論」は過去のデータや経験知からの推論の意味に用い、演繹推論は数学の定理や命題の意味でのみ用いる。

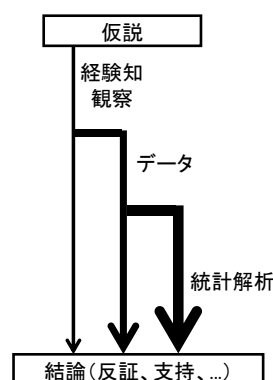


図1

帰納推論は、経験値や観察だけのとき(左の矢印)より、データを伴うとき(中央)のほうが信頼度の高いものになる。そこに統計解析が加わる(右)と、さらに信頼度は上がって欲しい。線の太さは帰納推論の信頼度に比例するというイメージである。

数学は物理学などで古くから応用されてきている。20世紀後半には、生物学や経済学などでも、数理生物学といった呼称の分野で数学は広く使われるようになった。そこでは、仮説を数学の言葉で表現（本稿では以降数理モデルと呼ぶ。個体群生態学における事例を5節で示す）し、理論値を導き、それと実際の観察値を比べるという仮説の検証法がひとつの標準である（2節参照）。ところで、同じ数学という演繹推論を使い「モデル」という用語は共通していても、数理モデルと推定目的の統計モデルでは、仮説検証の中で担う役割は異なっている。また、同じ統計学を用いる推論でも、古典的検定（3節参照）と推定目的の統計モデルではやはり異なっている。

本稿では以下の3つの観点を、個体群生態学における具体的事例を参照しながら論じる。

1 統計数理研究所
The Institute of Statistical Mathematics, Tokyo 190-8562, Japan
a) shimatan@ism.ac.jp

- (1) 推定目的の統計モデルという概念
- (2) データに基づく帰納推論における統計学という演繹推論の位置付けと役割
- (3) 数理モデルを用いる演繹推論との違い

2 節ではまず、物理学などで古くから使われている、理論値と観察値の一致で仮説を検証する方法について簡単に振り返る。3 節では古典的検定と称される統計学について、2 節と比較しながら数学という演繹推論の使われ方の違いについてまとめる。4 節で個体群生態学の問題の例を 2 つ紹介する。その中で推定目的の統計モデルがどう使われているかを続く節で説明するが、そこで主要な働きを演ずる個体群行列モデルという数理モデルについて、5 節で説明する。6 節は統計モデルという用語の説明から始め、数理モデルの中の未知パラメータを階層ベイズモデルと呼ばれる統計モデルで推定する方法について述べる。7 節でその個体群生態学への応用例を示し、8 節では、科学哲学で精査されているベイズ推論とベイズ統計の違いについて指摘する。9 節で推定目的の統計モデルを用いる仮説検証について考察し、最終 10 節では、統計学の科学哲学が重点的に考察すべき方向を提示してまとめに代える。

測定する対象が生き物の生死など数値でなくカテゴリーのとき、推定は分類とも呼ばれる。ただし、生=1、死=0 といった数値化を行えば、分類は未知の数量の推定に含まれるので、本稿では推定という用語を用いる。また、推定目的の統計モデルは実用や応用目的でも盛んに使われているが、そこでの役割は単純に「推定値や予測値を意思決定などに活用する」と言えるので、本稿では取り上げない。

2. 仮説検証の標準：理論値＝観察値

単純化し過ぎではあるが、物理学などで古くから用いられており、科学における仮説の検証の標準とも言える推論の流れを図 2 のように図式化した。まず、仮説を数理モデルという数学の言葉で表現する。そこから演繹推論（数学の命題や数式変形）で理論値が導かれる。その中には、コントロール実験を組むことで実際に測定できたり、数理モデルの仮定がほぼ満たされている状況で観察できる数量がある。理論値を観察値と比べ、両者が一致しなければ仮説は反証される。一致すれば、仮説は支持される、あるいは、仮説を支持する証拠が増えたと解釈される。

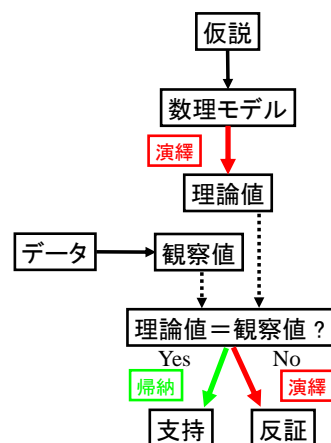


図 2

伝統的な仮説検証の推論の流れと演繹・帰納の役割

3. 古典的検定

生物学や心理学などでは、生物や人がもたらす不確実な変動のすべてを数理モデルで表現することは難しい。コントロール実験をデザインしても、数理モデルの仮定から遠いものにしかならず、理論値と観察値の一致は望めない場合が多い。また、そもそも、仮説から 1 個の数値が演繹的に導かれる場合も稀で、ある要因が違いをもたらすとか、ある要因が上昇すると生物はある反応を示す傾向があるなど、定性的な帰結が多い。そこでは、有意性検定などの古典的検定が多用されてきた（図 3）。

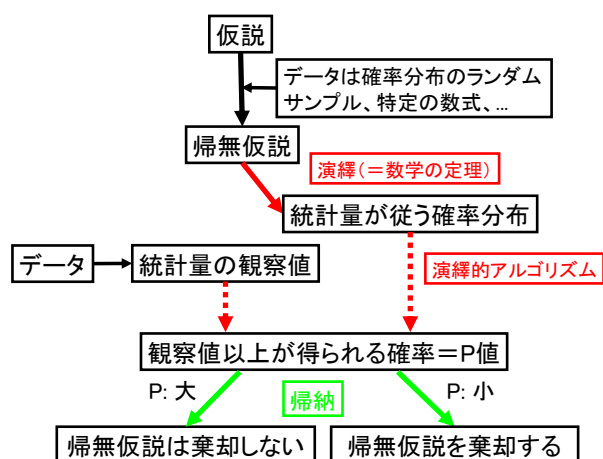


図 3

有意性検定の推論の流れと演繹・帰納の役割

まず、仮説の否定、すぐ上の例では「違いをもたらさない」とか「上昇しても生物の反応は変わらない」について、データが正規分布やベルヌーイ分布などの確率分布からのランダムなサンプルであるという仮定を加えて数学の言葉で表現する。これを帰無仮説という。次に、帰無仮説で定めた確率分布からのランダムなサンプルという仮想的な数

値の集合（パソコンの中でなら実際に生成することができ、生成された数値の集合は人工データと呼ばれる）に対して、ある集約統計量（ t 値や F 値など）を定める。この値は生成されるデータごとに異なるが、それらがある確率分布に従うことが数学の定理として証明される（図 3 上の方の赤の部分）。実際のデータについてその集約統計量を計算すると、帰無仮説のもとでその値以上が観察される確率（ P 値）が求められる（この計算はある決まったアルゴリズムに沿って行なえるので、図 3 では赤色点線で「演繹的アルゴリズム」と記し、数学の命題の意味で用いる演繹推論と区別した）。 P 値が小さければ、帰無仮説は正しくなさそうだし、大きければ誤りと言いきなり。状況によっては帰無仮説の否定が自動的にひとつの対立仮説の支持になるが（統計的仮説検定）、それは生産工場における不良品率が「1%以上である」を棄却すれば自動的に「1%未満である」などの応用目的の状況である場合に多く見られ、科学の現場では稀と思われる。

ここで注意すべきは以下のような点である。

1. P 値が小さいと帰無仮説のもとでそのデータが得られる可能性は低いから帰無仮説は正しくなさそうだが、あくまで確率的なものであり、反証ではない。
2. 仮に反証と解釈しても、検証したい仮説の否定の反証なので、「ある要因は違いをもたらさないわけではない」のような、有益な知見をもたらさない帰結しか出てこないことも多い。
3. 確率的に反証されたのが、仮説の否定か、データを確率分布からのランダムなサンプルとみなすという仮定か、確率分布として正規分布という数式を用いた仮定か、識別できないことも多い。

こうした点は多くの統計学の書籍にも書かれている。本稿では、演繹推論の位置付けと役割について、以下の点を強調しておく。

4. 統計量が従う確率分布を導く過程は演繹推論（図 3 では赤の実線）、実データからの統計量の計算は演繹的に行えるが（赤の点線）、 P 値を導いた後は帰納推論である（下の緑）。
5. 図 2 では演繹推論は仮説（数理モデル）から理論値を導くところで使われているのに対し（上部の赤色）、図 3 では、データから算出した統計量の P 値を導くところ、すなわち、検証したい仮説と離れたところで使われている。

言い換えると、図 2 と違って、図 3 では仮説本体へは帰

納推論しか施していない。導かれる結論が強いものにならずに当然と言える。数学という演繹推論を取り入れることで帰納推論が補強される点は共通していても、数学の使われ方は大きく異なっている。

4. 個体群生態学の事例

推定目的の統計モデルを用いる仮説検証について論じる前に、その事例を 2 つ紹介する。

4.1 大越冬地は個体群維持に貢献しているか：移出と移入の推定

渡り鳥には、夏に繁殖し、幼鳥を連れて越冬地で冬を越し、春に幼鳥は自立して繁殖場所や越冬地を探しに出るという年周期を有する種が見られる。翌年以降、親と同じ越冬地を使う幼鳥もいれば、別の越冬地を使う個体もある。

ある大越冬地で、毎年、個体数が数えられており、かつ、幼鳥と 2 歳以上の成鳥は区別して数えられているとする。個体数が増えていると、その大越冬地は種全体の個体群維持に役立っているように見える。でも、別の越冬地で育った個体が生れてきたのかもしれない。その大越冬地から他の越冬地へ出て行った（移出）数と、他の越冬地からその大越冬地へ入ってきた（移入）数を比べ、もし後者のほうが多いなら、この大越冬地は他の越冬地に助けられて維持されているに過ぎない（Furrer & Pasinelli 2016）。しかし、個体数データを見ても、移入数や移出数はわからない。

個体数調査に加え、大越冬地で一部の個体を捕獲し、標識を装着して放し、その後その存否を調べる標識・再発見調査も並行して進められているとする。標識を装着した個体が大越冬地で再発見できたら、その時点まで生残しているという証拠である。しかし、再発見できなかったからといって、その時点までに死亡したとは限らない。単に生残していたのに再発見に失敗しただけかもしれない。大越冬地以外の越冬地で再発見されたら、移出の証拠であるが、移出の総数はわからない。もちろん移入数もわからない。

しかし、個体数データと標識・再発見データを統合し、若干の仮定を加えた統計モデルを作ることによって、移入数と移出数の推定が可能になるのである（7.2 節）。

4.2 種の分布域とニッチ仮説

ニッチという用語は、生態学に限らず日常的にもしばしば聞かれる。生態学におけるニッチ仮説を単純化して要約すると、種には種に応じた適した気温、土壌、降雨量などの環境条件があり、分布域はニッチにより制限されている、というものである（Pulliam and Waser 2012）。このままでは概念的でデータに基づく検証が可能な仮説になっていない。そこで、ここから帰結される何らかの状況での定量的な定式化を行う。以下は、その一例である。

分布域の中でその種は様に分布することは稀で、多くの場合、生息密度に濃淡があり、空白地帯もある。そこで、分布域全体からいくつか密度の高い地域を抽出し、それぞれを個体群とみなす。ある個体群は分布域の内側に位置し、ある個体群は、分布域の端に位置する。もしニッチ制限により今の分布域となっているのなら、内側の個体群の成長率は1以上で、端の方ほど小さく1以下になり、本来の分布域外で個体が生まれ（植物種では種子が散布され発芽・定着し繁殖に至り）個体群を形成しても、成長率が平均的に1を超えないためほどなくその個体群は消滅すると考えられる。そこで、分布域内の個体群について成長率を調べ、内側の方で平均的に1以上、端のほうで1以下であることを示せば、ニッチ仮説を支持する証拠となる (Stokes et al. 2004)。

個体群成長率とは個体数の変化率で、年 t の個体数を n_t 、年 $t+1$ の個体数を n_{t+1} としたとき、 n_{t+1}/n_t で表される。

ところで、一口に個体数といっても、自然環境下において何を数えればいいのか。植物の場合、地面から生えている数でよさそうだが、では、地中で発芽したもののまだ地上に出ていない個体は無視していいのだろうか。植物の生誕とは、発芽を指すのだろうか。種子の結実だろうか。鳥類の場合、雛か卵か。樹木の場合、直径 1m の大木も芽生えただけの当年性実生も同じ 1 個体と数えるのだろうか。

様々な生育段階の個体が混在している個体群についての成長率について、2つの問題がある。ひとつは、そもそも個体群成長率という数値を数学としてどう定義するかという、個体群生態学の理論上 (数理モデル) の問題である (5 節)。今一つは、数学として定式化された個体群成長率を、実際のデータからどう推定するかという問題である (6 節)。

5. 個体群行列モデル

個体群生態学では、個体群行列モデルという数理モデルが提唱されており、その中で個体群成長率という概念を数学として定式化している (Caswell 2000, 高田 2005)。

まず、その種の生活史を踏まえ、いくつかの生育段階に分ける。その数を I 個とする。生育段階 1 は生誕時で、成長の順に生育段階を並べ、一般には、最初のほうの生育段階は繁殖しない個体、後半は繁殖している個体を構成員とする。最後の生育段階 I は死亡である (図 4a)。死亡という生育段階を明示しなくても数学としての違いがないときは省く場合も多い)。年齢はしばしば使われる生育段階である。種によっては、樹木のように 100 歳と 5 歳が同じ高さ 30 cm くらいだったり、100 歳でも繁殖しないが 10 歳で繁殖している (花を咲かせている) ことが起こる。そうした場合、繁殖しているか否か、あるいは個体サイズなどで恣意的に生育段階を定めるほうが、その種の生活史のモデル化として適切である。図 4a は、その春に発芽した当年性実生を生

育段階 1、開花個体を死亡の手前の最期の生育段階 4 とした多年生植物種の生活史の例である。

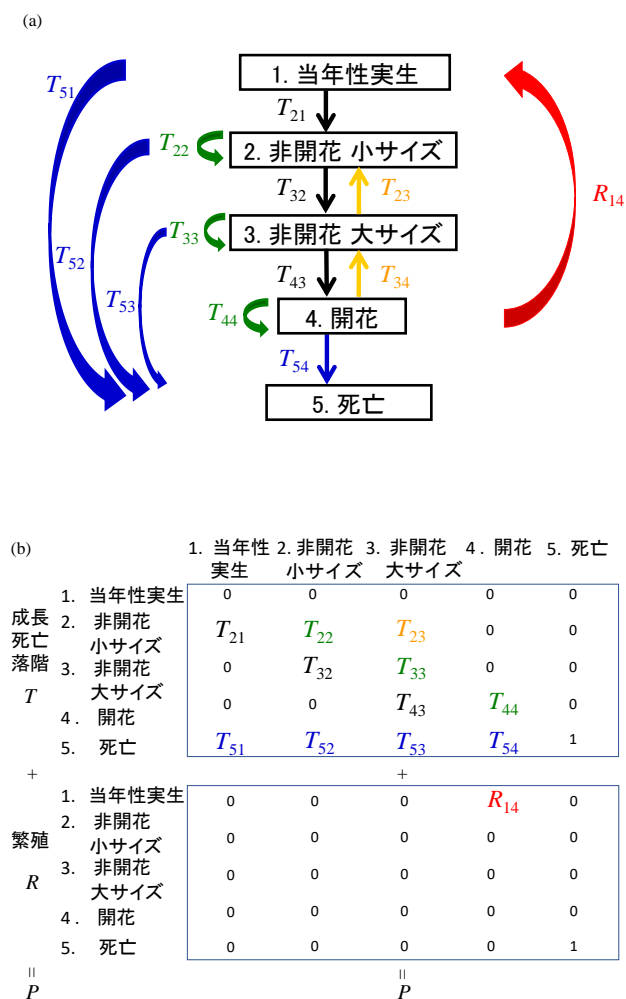


図 4

(a) 個体群行列モデルに必要な生活史の図式化の、多年生植物種における仮想的例。

(b) (a) のような生活史を有する多年生植物種の個体群行列。上は推移、下は繁殖で、2つの和が個体群行列となる。(a) と同じ色を用い、(a) で矢印を入れていない推移は 0 になっている。

次に、生育段階間の推移、すなわち、ある年に生育段階 i だった個体が次の年に生育段階 j に推移する現象を矢印で図に入れ、任意の 1 個体がそう推移する確率を T_{ji} とする。死亡への推移確率 T_{iI} は生育段階 i の個体の死亡率に対応する (図 4a 青)。一般には個体の成長と共に生育段階は 1 から I に向かって上昇する。つまり、 $i < j < I$ なら T_{ji} は生育段階 i の個体が生育段階 j へ成長する確率を表す (図 4a 黒)。成長が悪いと同じ生育段階に停滞する (図 4a 緑)。ただし、死亡の手前の生育段階では、その先がないので停滞は成長の悪さでなく一番上の生育段階の維持を意味する。また、ある年繁殖していた個体が翌年繁殖しなかったり (ある年花を咲かせた個体が翌年、花を咲かせない)、ときおり逆

に個体サイズが小さくなるといった（多年生草本の中には毎年冬に地上部が消え、翌年、同じ場所に地上部が復活する種があり、ときおり、地上部のサイズは小さくなる）、逆向きの推移（落階）を示すことがある（図 4a 黄）。

繁殖は、生育段階 i の 1 個体を作る生育段階 1 の個体数の平均値で与える。ここでは R_{1i} で表すことにする（図 4a 赤）。

死亡した個体が蘇えることはないから、確率 1 で次も死亡である。2 歳以上の個体が当年性実生に戻ることはないから、生育段階 2, 3, 4 から 1 へは推移しない。従って図 4a にそうした矢印は入れていない。ほかに、開花個体が小サイズになることがなく、当年性実生や小サイズ個体が翌年いきなり開花することがないなら、生育段階 1 や 2 から 4 への矢印は入れない。

j 行 i 列の成分が T_{ji} である行列を \mathbf{T} (T_{12} や T_{41} などは 0 である)、 R_{ji} である行列を \mathbf{R} (1 行目以外は 0) とし、 $\mathbf{P} = \mathbf{T} + \mathbf{R}$ を個体群行列という（図 4b）。

年 t における生育段階 i の個体数を成分とする縦ベクトルを \mathbf{n}_t とする。簡単な計算で、年 $t+1$ における個体数ベクトル \mathbf{n}_{t+1} は、 $\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{P}\mathbf{n}_t$ となることがわかる。 k 年後なら $\mathbf{n}_{t+k} = \mathbf{P}^k\mathbf{n}_t$ と表される。このようにして、個体群動態という個体群生態学の概念は、ベクトルと行列で数理モデル化された。

推移確率や繁殖数は毎年同じと仮定するとき、以下のことが線型代数学で知られている。

- (1) 行列 \mathbf{P} の固有値の中に実数のものがある。その最大のものを c 、その右固有ベクトルを \mathbf{n} とする。 \mathbf{n} は $\mathbf{P}\mathbf{n} = c\mathbf{n}$ を満たす。
- (2) 年 t における個体数ベクトル \mathbf{n}_t に関わらず個体数ベクトル \mathbf{n}_{t+k} は $k \rightarrow \infty$ のとき右固有ベクトル \mathbf{n} の定数倍に収束する。 \mathbf{n} の任意の定数倍も同じ式を満たすので、十分大きい k について、 $\mathbf{n}_{t+k+1} = \mathbf{P}\mathbf{n}_{t+k} \approx c\mathbf{n}_{t+k}$ が成り立つ (\approx は「ほぼ等しい」の意)。

固有値 c は、どの生育段階の個体数もこの同じ割合 c で増える ($c < 1$ なら減る) ので、齢や大きさの変異を加味した個体群の成長率を示すといえる。もちろん、その個体群がこのベクトルと行列で表される数学の法則に従って個体数を決めているわけではない。しかし、様々な齢やサイズから成る個体群の動態を表すのに、単なる総個体数の増減しか記述しない数学に比べ、生誕・成長・繁殖・死亡という生命現象の基本原則に遡って生活史を図式化している点で、個体群動態の数理モデルとしてより精巧なものとなっている。

数理生態学における数理モデルは、このように少数の基本原則から出発して数学として定式化し、定理の証明により演繹的に構築される理論体系である。基本原則は個体をベースに置く場合が多い。その個体は細胞から構成され、

細胞は分子から構成されていることを考えると、基本原理として中途半端な印象を与えるかもしれない。しかし、現実の複雑な生態系に潜む法則性を明らかにしようというとき、必ずしも細かく還元された根本原理から始める方が優れているとは限らない（こうした数理生態学に関する科学哲学的議論は、Lawton (1999), Orzack & Sober (1993) などに見られる）。

実際の個体群において、生育段階に分けた個体数ベクトルは右固有ベクトルとピッタリ等しくなることはなく、どの生育段階も同じ割合で変動していることはない。それでも、右固有ベクトルが観察された個体数ベクトルと著しく離れていないなら、個体数変動に影響する 3 要因（繁殖・生誕、死亡、成長）を包括させた指標として個体群行列の固有値 c を成長率として用いるというのは妥当であろう。そこで、分布域内の個体群ごとに個体群行列モデルを作り、固有値を求め、分布域内部と端で比べることで仮説を検証する。

それには、推移確率と繁殖数を実データから推定する必要がある。

6. 統計モデルによるデータからの推定

植物の場合、各個体群に調査プロットを設け、その中の全個体に標識をつけ、経年的にモニタリング調査することで、個体群行列を作るのに必要なデータが得られる。ある年に生育段階 i だった個体の数を M_i 、そのうち翌年生育段階 j に推移した数を M_{ji} として ($M_i = \sum_j M_{ji}$)、割合 M_{ji}/M_i を推移確率（行列の成分 T_{ji} ）、死亡個体数 M_{hi} を用いた M_{hi}/M_i を死亡率とするのが自然である。繁殖については、ある年の当年生実生の総数を前年の開花個体の総数で割った数値を、開花 1 個体あたりの平均繁殖数とする。

ところで、生育段階 i の中で生育段階 j に推移した割合 M_{ji}/M_i は、データが変われば（毎年調査を繰り返せばデータは増える）変化する。推移確率 T_{ji} の真値を知りたいが、それを知る術はないし、そもそも、個体数が行列に従って変遷しているわけではないので、真値など存在しないと考えべきである。個体群行列の成分は、あくまで、仮想的な数理モデルの中のパラメータでしかない。

限られたデータから算出した数値を数理モデルの中で使うとき、数値がかかえる不確実さも知っておきたい。特に今の場合、ニッチ仮説検証に使うのは行列から計算される固有値である。データが変わって仮に行列の各成分はわずかしき変化しなかったとしても、そこから計算される固有値が 1 より大から 1 より小になったりするのは、仮説の検証に進めない。

こうした時、階層ベイズモデルを用いて個体群行列の成分を推定するのが便利である。その前に、推定目的の統計モデルという概念について説明する。

6.1 統計モデル

統計モデルでは、まず「データはある確率分布からのランダムなサンプルである」という仮定を置く。そして、推定を要する数量を未知パラメータとし、我々が実際に手にするデータと確率分布を含む数式で関係づける。そして、データから何らかの数学的方法（アルゴリズム）で未知の数量を推定する（以上は統計モデルの説明であって数学としての定義にはなっていない。実際のところ、統計モデル、数理モデル、確率モデルなどの用語に確立された決まりはなく、それぞれの文献で適宜定めているのが現状である）。

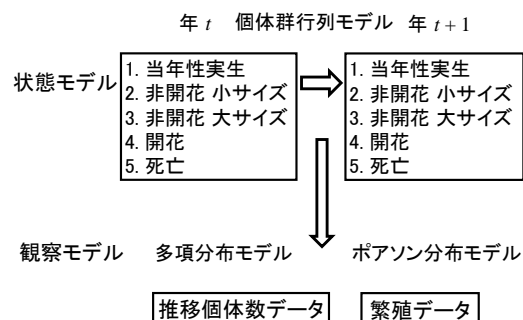
もちろん、我々が手にするデータは確率分布からのサンプルではない。この意味で、統計モデルは 100%、正しくない。あくまで、未知の数量をデータから推定するという目的のためにそれらを関係付ける数学的枠組みである。

植物個体群の推移確率の推定では、推移した個体数 M_{ji} というデータが、確率 T_{1i}, \dots, T_{5i} で I 種類のものが混ざっている袋からランダムに M_i 個取り出した時のカテゴリ j の個体数、即ち T_{1i}, \dots, T_{5i} をパラメータとする多項分布からのランダムなサンプルと仮定する。繁殖数の推定では、当年生実生数が、ポアソン分布（強度と呼ばれる 1 つのパラメータをで定る）からのランダムなサンプルの、繁殖個体すべてについての和と仮定する。それらのもとで未知パラメータの推定法として最尤法と呼ばれる方法を採用すると、パラメータ T_{1i}, \dots, T_{5i} は割合 M_{ji}/M_i 、ポアソン分布の強度は 1 開花個体当たりの当年生実生数になることが知られている。

当然のことながら、異なるパラメータ推定法を採用すれば推移確率などの値も違ってくる。その 1 例が 6.3 節のベイズ推定である。その前に、階層モデルという概念を整理しておく。

6.2 階層モデル

個体群行列モデルという数理モデルの成分を多項分布モデルやポアソン分布モデルという統計モデルでデータから推定している様子は、階層モデルという概念で 1 つの数学的枠組みにまとめられる（図 5）。



年		年 t				繁殖 当年性実生数 開花個体数
		1. 当年性 実生	2. 非開花 小サイズ	3. 非開花 大サイズ	4. 開花	
$t+1$	1. 当年性実生	0	0	0	0	
	2. 非開花 小サイズ	M_{21}	M_{22}	M_{23}	0	
	3. 非開花 大サイズ	0	M_{32}	M_{33}	M_{34}	
	4. 開花	0	0	M_{43}	M_{44}	
	5. 死亡	M_{51}	M_{52}	M_{53}	M_{54}	

図 5

(仮想上の)植物個体群の階層モデルの構造

各生育段階の個体数は個体群行列に従って毎年変動していると考えている。これを状態モデルという。この数理モデルについて直接知ることはできない。状態モデルに従って変動していると仮定する個体群から、調査によって生育段階間を推移した個体数や繁殖数というデータを得る。これらが多項分布モデルやポアソン分布モデルからのランダムなサンプルと仮定する統計モデルを、観察モデルという。

ある数理モデルのパラメータをデータから推定したいが、直接計測できないというとき、その数理モデルを状態モデルとし、入手可能なデータと観察モデルを用いて階層モデルの中で結ぶことにより推定する。個体群生態学を含め諸科学で広く活用されている方法である（この例のように状態モデルが時間変動になっているときは状態空間モデルと呼ばれる。また、社会調査などで、国単位、都道府県単位、市町村単位などの「階層」に分けたモデルも階層モデルと呼ばれるなど、用語の使い方は文献によって異なる）。

6.3 階層ベイズモデル

6.2 節の階層モデルは状態モデルと観察モデルからなり、複雑な構造と多数の未知パラメータを有する場合が多い。こうしたとき、ベイズ統計を利用すると便利である。

まず、個体群行列モデルの未知パラメータである推移確率及び平均繁殖数について、適当な事前分布を与える。推移確率では、列ごとに推移確率を加えると 1 になるため、列 j ごとの成分 T_{1j}, \dots, T_{5j} にディリクレ分布 (I 個のパラメータを持つ。その中のパラメータは恣意的に定める。数式の詳細は割愛する) を与える場合が多い。後者では、強度という正の数しかとらない未知パラメータにガンマ分布 (パラメータや数式は割愛) を用いることが多い。

事前分布を与えると、データを得たとき、推移確率及び平均繁殖数の事後分布がベイズの定理で算出される。上の事例ではそれぞれまたディリクレ分布、ガンマ分布になる（その中のパラメータの値は事前分布のときから変化する）。これらの事後分布からランダムなサンプルを生成する。

る（乱数生成法については、中妻（2007）5章などを参照）。ランダムなサンプル1セットについて行列を1つ作り、その固有値を求める。これを繰り返す。固有値は毎回違う数値になるが、このばらつきは限られたデータから行列の成分を推定したことに起因する。こうして、事後分布という形で表現した個体群成長率の推定値が得られる。

7. 個体群生態学の2つの仮説の検証

7.1 植物種の分布域とニッチ仮説

各個体群から得た成長率の事後分布たちが、分布域の内部の方では1より高い領域に事後分布が集中し、端の方では1より小さい領域に集中するなど、見た目に明白な傾向を示していれば、グラフ表示という記述統計だけでニッチ仮説は支持される。各個体群の環境情報がデータとして得られている場合、行列の成分を環境データの関数で表すことにより、ニッチを具体的な環境条件で定量的に評価できる。

実際のところ、分布域の内側と端で明瞭な対比を示す事例はほとんどなく、ニッチ仮説をこの定量化で検証しようとしても、支持する証拠は得られないようである（Stokes et al. 2004）。

7.2 渡り鳥の移出と移入

まず、標識を装着した個体の再発見調査を、1回でなく、定期的に繰り返し行ない、発見できなかった個体は発見できなかったというデータを残す。そのデータに（いくつか仮定を設けた）統計モデルを用いることで、死亡率と再発見率を区別して推定できることが知られている（島谷（2012）6章などを参照）。なお、標識をつけた死骸発見という情報をもらうこともあり、それは、死亡率推定の精度を向上させる。こうして、死亡率と再発見率は統計モデルで推定できる。

しかし、他の越冬地との移出や移入は、標識装着を大越冬地の全個体で行なうか、他の越冬地でも大々的に行かないと、直接知ることはできない。鳥の観察をしている人などから大越冬地以外での標識個体の再発見情報をもらうことがある。これは、明確な移出情報であるが、それらだけから移出総数を知ることはできない。

ところで、大越冬地の個体数データには、他の繁殖地で生まれた個体の大越冬地への移入も反映されているはずである。そこで、標識・再発見（+死骸発見、移出發見）調査に、大越冬地の個体数データを併用させる。すなわち、生残率や移出入、繁殖数を未知パラメータとする数理モデルを作り状態モデルとする。ここでも、個体群行列モデルを利用する。生育段階は成鳥と幼鳥の2つにする（図6a）。個体群は、越冬地単位で作る。大越冬地以外の調査が不十分な場合、その他すべてを合わせたものを一つの個体群とする。そして、生育段階間の成長や死亡・繁殖に加え、個

体群間の移動、すなわち移出入という推移も、未知パラメータとする（図6b 赤と橙色）。

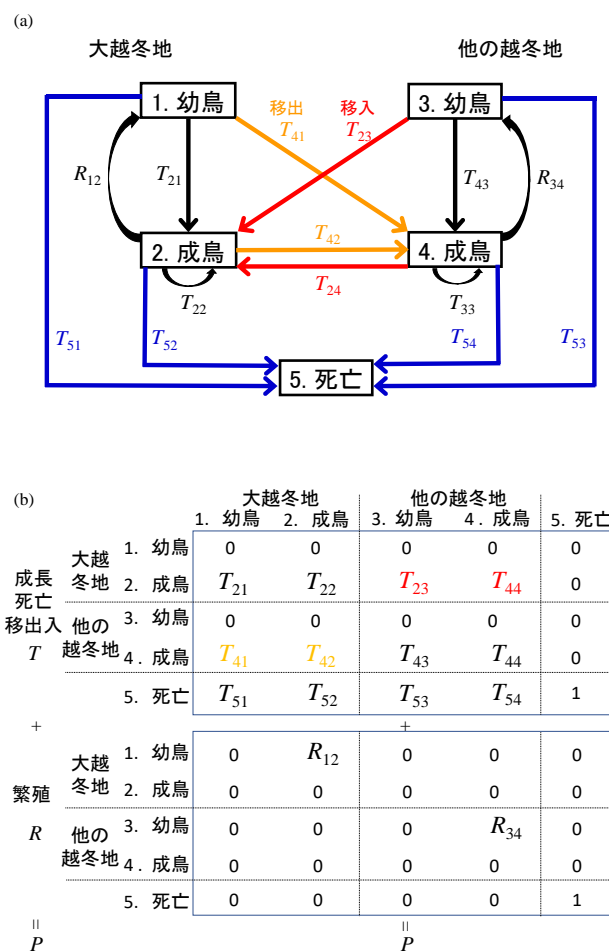


図6

(a) 大越冬地とその他の越冬地という2つの局所個体群からなる仮想的渡り鳥個体群の生活史の図式化

(b) (a)のように生活史を図式化された渡り鳥の個体群行列

次に、成鳥数、幼鳥数、大越冬地での再発見、死骸発見、移出發見というデータを得る観察モデルを確率分布を含む数式で表し、階層モデルを作る（図7）。そこに適当な事前分布を未知パラメータに置いて階層ベイズモデルとする。モデルが複雑なので、6.3節のときのように事後分布はよく知られた確率分布にはならない。しかし、マルコフ連鎖モンテカルロ法 (MCMC) の応用などによりランダムなサンプルは生成可能である。

移入と移出パラメータの事後分布を比べ、移出のほうがモードや平均などで高い傾向を示した場合、大越冬地は個体群維持に貢献していると結論する。

ちなみに、Weegman et al. (2016)では、Greenland white-fronted goose というガンのイギリスにある大越冬地が、個体群を維持する側 (source) でなく維持されている側 (sink) であると論じている。

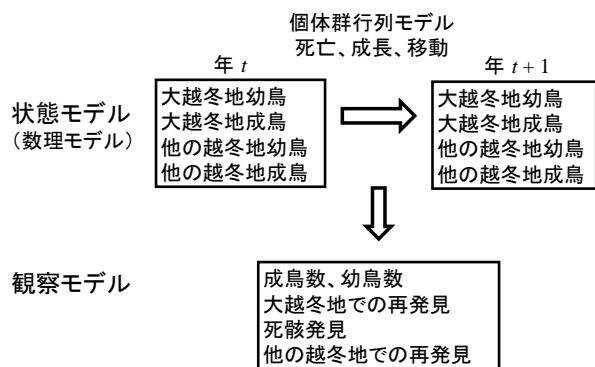


図 7

(仮想上の)渡り鳥個体群の階層モデルの構造

8. ベイズ推論と階層ベイズモデル

このような階層ベイズモデルによる推定を用いる仮説検証では、ベイズ統計を用いているがベイズ推論は行っていない。ここでベイズ推論とは、検証したい仮説の信頼確率（7.1 節の例では「ニッチ仮説が正しい確率」）を、恣意的に定める事前信頼確率から始め、データを得るごとに事後信頼確率へ更新するという推論を指す。信頼確率が 1 に近ければ仮説は正しいと推論する。データに基づく推論だが、帰納推論と根本的に異なっており、仮説の検証法として科学哲学で精査されてきている（Savage (1972), Sprenger & Hartmann (2020)）。一方、7 節の階層ベイズモデルを用いた推論において、仮説のベイズ事後信頼確率はどこにも登場していない。ベイズの定理は、未知パラメータを事後分布という形で推定するために使われている。

実際の仮説に対してベイズ推論を実践した研究事例は、皆無に近い。実際、例えば相対性理論や天動説の信頼確率を算出した論文は見当たらないだろう。その主な理由は、事後信頼確率を計算するとき、検証している仮説だけでなく、考えられるすべての仮説に関する総和をとる計算が要求される（キャッチオール問題と呼ばれる）。しかし、例えば 7.1 節の例で種の分布域に関する（ニッチも含めた）すべての仮説とは何だろう。例外的に実践できる例として、「癌である」仮説が挙げられる。この場合、「癌でない」と合わせればすべての仮説となり、ベイズ統計の教科書などでよく紹介されている。

9. 推定目的の統計モデルを用いる推論

7.1 節のニッチ仮説の場合、固有値の事後分布を得た後、それらがニッチ仮説を支持するかどうかは帰納推論である。この仮説検証における階層ベイズモデルを用いる意義は、

- (1) 各個体群のモニタリングデータだけからニッチ仮説を帰納推論
- (2) 各個体群行列をデータから 1 つ求め、その固有値を個

体群成長率とした帰納推論

- (3) 事後分布の形で個体群成長率の不確実性を表現した帰納推論

を比べ、どのくらい信頼を置ける推論になったかで評価されて然るべきである。実際のところ、Stokes (2004)では、ニッチ仮説を支持できないという知見が、より信頼の置けるものになっている。こうした意味において、推定目的の統計モデルは推論に貢献していると言える。

7.2 節の渡り鳥個体群における大越冬地の貢献について、Weegman et al. (2016) では事後分布はやや移出の方が多い傾向を示したものの、移入との差はそれほど明瞭ではない。それでも、皆目見当もつかなかった移入・移出について、それを知るとっかかりを提供したことに疑いの余地はなく、個体数が多いからといって必ずしも個体群維持に貢献しているとは限らないという知見を導いたところで、推定目的の統計モデルは貢献している。

以上のように、推定目的の統計モデルを用いる仮説検証では、用いる数学だけでなく、推論の流れも異なる（図 8）。

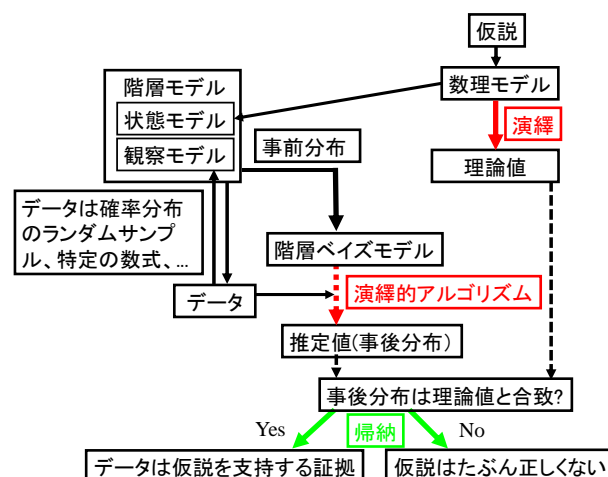


図 8

階層ベイズモデルを用いた推論の流れと演繹・帰納の役割

推定目的の統計モデルが使われる場面は、仮説から演繹的に導かれる理論値が直接計測できないが、別な測定可能なデータから推定できるという状況である。データがある確率分布からのランダムなサンプルであるという仮定のもと、理論値と結ぶ統計モデルを作る（図 8 の左上の部分）。そこでは知りたい理論値を含め、未知の数値をパラメータとしておく。あるいは逆に、そのようなデータがあれば推定できるという統計モデルを作ってからデータを収集する（だから図 8 では両方向きの矢印が入っている）。統計モデルが複雑でデータが多次元で大量のとき、ベイズ統計を用いるほうが便利なので、上の仮定に加え、パラメータについて事前分布を設ける（図 8 中央部）。そして、推定値を 1 個の最適値でなく、事後分布という確率分布、あるいはそこからのランダムなサンプルで表現する。こうした推

定値を元に、帰納推論で仮説を検証する（図8下の緑の部分）。

推論の流れは図2と似ているが、観察値でなく推定値をデータから導くところで、仮説の数理モデルと別に観察モデルを用意し、推定値を事後分布の形で導く過程が加わる。推論過程が複雑な分、事後分布が理論値と近くても遠くても、結論に至る帰納推論は複雑になる。例えば遠かった場合、それが仮説が正しくなかったからか、推定値を導くときの統計モデルの仮定が適切でなかったのか、事前分布の恣意性の影響か、うまくランダムなサンプルをとれていたか（MCMCでランダムサンプルを生成した場合、そのアルゴリズムの背景にあるのは「無限個生成すれば事後分布に収束する」という定理である）、考察を要するステップは多岐に渡り、どこに主因があるか、容易に判定できる場合は稀である。

複数の統計モデルを適用し、情報量規準でモデルを相対評価することもできる。この元祖である赤池情報量規準は予測目的でどのモデルの推定値を使うべきかを志向するものである。一方、ベイズ統計を用いる場合、周辺尤度と呼ばれる数値は8節のベイズ事後信頼確率に比例することが知られており、その近似値（ベイズ情報量規準 BIC, Watanabe-BIC など）や比（ベイズ因子）などで相対評価する（渡辺（2012）などを参照）。ただし、階層モデルの周辺尤度は、検証したい仮説の数理モデル化である状態モデルと、データを得る観察モデルの総合評価を与える。周辺尤度で優っていても、それが仮説（状態モデル）による結果か、観察モデルか、判別できない場合も多い。情報量規準に基づく仮説の相対評価は、反証やベイズ推論と異なる形で帰納推論の限界を補強するが、解決するわけではない。

10. 統計を必要とする仮説検証、必要としない仮説検証

統計学の役割の重要性が盛んに叫ばれるが、すべての仮説検証において統計学が必要というわけではない。

直接計測できない数量の推定目的と並ぶ統計学の重要な目的に、発見や探索がある。確立された仮説の検証でなく、新たな仮説の創造へつながる。物理学や天文学など、歴史の長い科学ほど概して仮説の成熟度は高く、その多くは数理モデルの言葉で定量的に表現されている。一方、生態学や心理学は体系的な科学としての歴史は浅く、数理モデルが本格的に導入されたのは20世紀後半である。そうした科学では、発見や探索目的の統計学の重要性が高い。

ところで、研究対象が人間に近いほど仮説検証に必要な数量を直接計測しにくくなる。心理学や社会学はその象徴であり、推定目的の統計モデルの重要性が増す。同時に、人間に近い科学ほど数理モデルに代表される理論の成熟度も低い。生物学の中でも、塩基配列に関する数理モデル（集

団遺伝学）の発達した進化学や、物理化学の法則にしたがう分子生物学に比べ、生きている個体を扱う生態学の数理モデルの成熟度は浅い。

以上をまとめると図9のようになる。成熟され、検証に必要な数量が計測可能な仮説では統計学の役割は小さく、計測誤差の処理などに限られる。一方、発見段階にある科学や、推定を要する仮説検証では、統計学が担う役割は大きい。

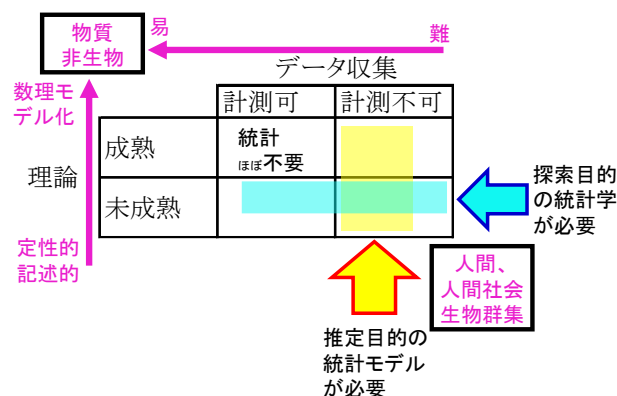


図9

統計学の役割を2軸から見ている。どの領域にも例外はあるので空白を設けてある。

数理モデルが未発達な分野では、定性的な仮説を有意性検定などで吟味せざるを得なかった。しかし、数理モデルが進歩した今日以降、古典的検定はしだいにその役目を終えていくと見込まれる。代わって、数理モデルを状態モデルとする階層構造を有する統計モデルが中心的役割を担っていくと予想する。状態モデルは実在論、観察モデルは認識論と対応するなど、科学哲学的精査が望まれる問題を多数抱えている。推定目的の統計モデルという数学（演繹推論）の、帰納推論の中での役割と位置付けに関する本稿の議論は極めて荒いものでしかない。科学哲学からの精緻化が望まれる。

謝辞 本稿の改善に有益なご意見をくださった高田壮則氏、山村光司氏、依田憲氏、天野達也氏に感謝の意を表する。

参考文献

- Caswell, H. (2000). *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*, Second edition.
- Furrer, R. D. & Pasinelli, G. (2016). 'Empirical evidence for source-sink populations: a review on occurrence, assessments and implications,' *Biological Reviews* 91: 782-795.
- Gelman, A., Shalizi, C. R. (2013). 'Philosophy and the practice of Bayesian statistics,' *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology*, 66(1), 8-38.
- Lawton, J. H. (1999). 'Are there general laws in ecology?' *OIKOS* 84: 177-192.
- 中妻照雄 (2007). 入門 ベイズ統計学. 朝倉書店.

- Orzack, S. H., Sober, E. (1993). 'A critical assessment of Levins's the strategy of model building in population biology (1966),' *The Quarterly Review of Biology*, 68: 533-546.
- Pulliam, H. R., Waser, N. M. (2012). 'Ecological Invariance and the Search for Generality in Ecology,' *The Ecology of Place: Contributions of Place-Based Research to Ecological Understanding*, Ian Billick and Mary V. Price eds., University of Chicago Press, 69-92.
- Savage, L. J. (1972). *The Foundations of Statistics*, Second edition, New York, Wiley.
- 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.
- Sprenger, J., Hartmann, S. (2019). *Bayesian Philosophy of Science*, Oxford University Press.
- Stokes, K.E., Bullock, J. M., & Watkinson, A. R. (2004). 'Population dynamics across a parapatric range boundary: *Ulex gallii* and *Ulex minor*,' *Journal of ecology* 92: 142-155.
- 高田壮則 (2005). 植物の生活史と行列モデル. 「草木を見つめる科学-植物の生活史研究」, 種生物学会編, p85-110.
- 渡辺澄夫 (2012). ベイズ統計の理論と応用. コロナ社.
- Weegman, M.D., Bearhop, S., Fox, A. D., Hilton, G. M., Walsh, A. J., McDonald, J. L., Hodgson, D. J. (2016). 'Integrated population modeling reveals a perceived source to be a cryptic sink,' *Journal of Animal Ecology* 85: 467-475.