



特集2 生態学分野における状態空間モデルの利用

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

深谷 肇一*

統計数理研究所

Time series analysis by state space models and its application in ecology

Keiichi Fukaya*

The Institute of Statistical Mathematics

要旨：本稿では統計モデルとしての状態空間モデルについて基本的な解説を与えるとともに、生態学研究において状態空間モデルを適用することの動機と利点を示し、近年急速に発達した生態学のための状態空間モデルの体系を概観した。状態空間モデルは直接的に観測されない潜在的な変数を仮定することにより、観測時系列データに含まれる2種類の誤差であるシステムノイズと観測ノイズを分離した推定を実現する統計モデルである。生態学では特に個体群動態や動物の移動などの研究において、頑健な統計的推測のための重要な手法として確立している。状態空間モデルは階層モデルの1つと位置づけることができ、観測過程と背後にある状態過程・パラメータの構造を分離したモデル化によって、関心の対象である生態的過程に関する自然な推測を実現できることが大きな利点である。野外調査と統計モデリングの融合を原動力として、状態空間モデルは今後も生態学においてその重要性を増していくものと考えられる。

キーワード：統計モデリング、時系列解析、階層モデル、観測誤差、調査デザイン

Keywords: statistical modeling, time series analysis, hierarchical models, observation error, sampling design

はじめに

生物と環境の相互作用を扱う生態学研究において、野外調査などで得られたデータに含まれる観測誤差を適切に考慮した推定を行いたい、あるいは直接的な観測が難しい生態的過程を利用可能なデータからなんとか推測したいという要請はかなり一般的のものであろう。統計的なデータ解析においては、原因を明らかにできないデータのばらつきをランダムな誤差と扱うことで背後にある構造の推測が試みられる。しかしながら、背後にある生態的過程で生じる変動と観測の過程で生じる誤差という、意味と性質の異なる2種類のばらつきがデータに含まれる（特に野外調査において普通に見られる）状況においては、これらを区別しない素朴な統計解析はかえって望まない結果をもたらすことがある。

本特集のテーマである状態空間モデルは、この問題に

1つの解決を与える統計手法である。状態空間モデルは背後にある生態的過程と観測過程のそれぞれについて記述された確率論的モデルから構成され、特に時系列データに含まれる2種類の誤差を適切に分離して関心の対象である生態的過程の妥当な推測を実現する枠組みである。状態空間モデルでは直接的には観測されない潜在的な変数が仮定され、これが推測においてある意味で中心的な役割を果たしている。このような潜在変数を組み込んだ枠組みであるため、状態空間モデルは直接的なデータの取得が難しい状態変数の推定や生態的過程の推測に有用である。

実際、近年の生態学研究における状態空間モデルの重要性は高まっており、状態空間モデルに関連した研究の数は特に2000年代以降かなりの増加を見せている。しかしながら、生態学研究において状態空間モデルが広く用いられるようになった現在においても、生態学者に向けて書かれた状態空間モデルの和文の解説は多くない。このことは、日本の生態学研究における状態空間モデルの

2015年3月31日受付、2015年7月15日受理

*e-mail: kfukaya@ism.ac.jp

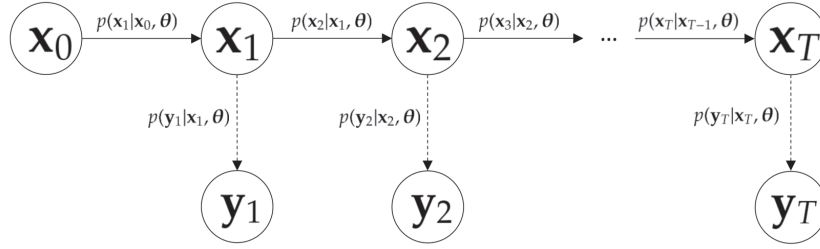


図1. グラフによる状態空間モデルの表現。 \mathbf{x}_t ($t=0, 1, \dots, T$) と \mathbf{y}_t ($t=1, \dots, T$) はそれぞれ、時点 t における状態ベクトルとデータベクトルである。矢印は変数の依存性を表しており、実線の矢印はシステムモデル（式1）を、破線の矢印は観測モデル（式2）をそれぞれ表す。明示的には描かれていないが、状態の初期値 \mathbf{x}_0 には初期分布（式3）が与えられている。

普及の1つの主要なボトルネックとなっていると思われる。

そこで本稿は特集号の総括として、まず統計モデルとしての状態空間モデルについて基本的な解説を与える。次に、生態学における状態空間モデルの適用の動機と利点を示し、近年急速に発達した生態学のための状態空間モデルの体系を概観する。最後に、今後の生態学分野における状態空間モデルの応用と発展の展望を述べる。なお本稿の主たる目的は状態空間モデルに関する一般的な解説を行うこととし、状態空間モデルによる推測を実行するためのアルゴリズムやソフトウェアに関する具体的な説明は与えなかった。これらに関する詳細は引用文献を参照してほしい。

状態空間モデルとは

この節では状態空間モデルと呼ばれる統計モデルがどのように定式化され、これによってどのような推測がなされるのかについて基本的な説明を与える。状態空間モデルの詳細に関心のある読者は北川（2005）、ペトリスほか（2009）、樋口ほか（2011）、Durbin and Koopman（2012）、Särkkä（2013）などの文献を参照されたい。以下の説明では特に断りがない限り確率変数は連続変数とし、その変動を確率密度分布によって表す。例えば、単変量の確率変数の値 x が平均 μ 、分散 σ^2 の正規分布に従うことを $x \sim N(\mu, \sigma^2)$ と表す。同様に、多変量の確率変数の値 \mathbf{x} が平均 $\boldsymbol{\mu}$ 、分散共分散行列 $\boldsymbol{\Sigma}$ の多変量正規分布に従うことを $\mathbf{x} \sim N(\boldsymbol{\mu}, \boldsymbol{\Sigma})$ と表す（本稿ではベクトルと行列を太字で表す）。より一般的に、確率変数の値 x が $p(x)$ と表される確率密度分布に従うことを $x \sim p(x)$ と表し、 y という条件のもとでの x の条件付き確率密度を $p(x|y)$ と表すことにする。離散的な確率変数について考える場合は、確率

密度を確率に、積分を和に適宜読み換えてほしい。

状態空間モデルの定式化

状態空間モデル（state-space model）は、システムモデルと観測モデルと呼ばれる2つのモデルによって時系列が表現される統計モデルである。このモデルでは、時点 t ($t=1, \dots, T$) に観察される時系列データベクトル \mathbf{y}_t と、直接的には観察されない状態変数を要素として含む状態ベクトル \mathbf{x}_t ($t=0, 1, \dots, T$) の変動がモデル化される。状態空間モデルの一般的な表現は以下のようになる。

$$\mathbf{x}_t \sim p(\mathbf{x}_t | \mathbf{x}_{t-1}, \boldsymbol{\theta}) \quad (1)$$

$$\mathbf{y}_t \sim p(\mathbf{y}_t | \mathbf{x}_t, \boldsymbol{\theta}) \quad (2)$$

$$\mathbf{x}_0 \sim p(\mathbf{x}_0) \quad (3)$$

式（1）および式（2）はそれぞれシステムモデル、観測モデル（またはプロセスモデルとデータモデル）と呼ばれる。 $t=1, \dots, T$ に対して、システムモデルは1つ前の時点の状態 \mathbf{x}_{t-1} に依存した状態 \mathbf{x}_t の条件付き確率密度分布を表しており、観測モデルは同一時点の状態 \mathbf{x}_t に依存したデータ \mathbf{y}_t の条件付き確率密度分布を表している。 $\boldsymbol{\theta}$ は2つの確率密度分布を特徴づけるモデルのパラメータベクトルである。式（3）は状態の初期値 \mathbf{x}_0 の確率密度分布を与えている。このように表される状態空間モデルの構造をグラフによって表現したものが図1である。

状態空間モデルは広範な時系列モデルを特殊な例として含む、一般性の高い統計モデルである（北川 2005；ペトリスほか 2009；Durbin and Koopman 2012）。状態空間モデルの主要な解釈の仕方は、観測された時系列データ \mathbf{y}_t を直接的には観察されない状態 \mathbf{x}_t の時間発展（システ

ムモデルにより表現される)と状態に依存した観測データの確率分布(観測モデルにより表現される)の組み合わせによって説明する統計モデルであると見ることであろう。なお、ここではデータと状態が多変量(ベクトル: $(\mathbf{x}_t, \mathbf{y}_t)$)の場合を考えて説明しているが、実際にはこれらが単変量(スカラー: (x_t, y_t))の場合も多い。

データ \mathbf{y}_t と状態 \mathbf{x}_t はそれぞれ連続値であっても離散値であってもよく、式(1-3)は様々な確率(密度)分布によって表すことができる。このように一般的な条件付き分布の形で表されたモデルは一般状態空間モデル(または一般化状態空間モデル)と呼ばれる。一般状態空間モデルのうち、状態変数が離散値を取る状態空間モデルは特に隠れマルコフモデルとも呼ばれる(Zucchini and MacDonald 2009)。

一部の状態空間モデルはシステムモデルと観測モデルを方程式の形で表現することができる。例えば、1次元のデータベクトル \mathbf{y}_t に対して k 次元の状態ベクトル \mathbf{x}_t があるとき、以下のような状態空間モデルを考えることができる。

$$\mathbf{x}_t = \mathbf{F}_t \mathbf{x}_{t-1} + \mathbf{G}_t \mathbf{v}_t \quad (4)$$

$$\mathbf{y}_t = \mathbf{H}_t \mathbf{x}_t + \mathbf{w}_t \quad (5)$$

式(4)はシステムモデル、式(5)は観測モデルである(初期値の分布は省略した)。 $\mathbf{v}_t \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{Q}_t)$ と $\mathbf{w}_t \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{R}_t)$ はそれぞれ m 次元および l 次元の(時点間で独立な)多変量正規分布乱数で、システムノイズ、観測ノイズと呼ばれる。 \mathbf{Q}_t と \mathbf{R}_t はそれぞれのノイズの分散共分散行列、 \mathbf{F}_t 、 \mathbf{G}_t 、 \mathbf{H}_t はそれぞれ $k \times k$ 、 $k \times m$ 、 $l \times k$ 次元の係数行列である。式(4-5)で表される状態空間モデルはシステムモデルと観測モデルがそれぞれ線形方程式の形で表され、システムノイズと観測ノイズがそれぞれ正規分布(ガウス分布)に従う白色雑音と仮定されている。このような状態空間モデルは線形ガウス状態空間モデルと呼ばれ、生態学研究においても広く利用されるモデルである。なお線形ガウス状態空間モデルの観測モデル(式5)を線形回帰モデルとみなす(つまり \mathbf{H}_t を時点 t における説明変数を含む行列(計画行列)、 \mathbf{x}_t を回帰係数ベクトルと見ると、式(4-5)で表されるモデルは回帰係数ベクトル \mathbf{x}_t が時間変化することを表現した動的な線形回帰モデルと解釈することもできる(北川 2005; ペトリスほか 2009; Durbin and Koopman 2012)。

個体群動態を例として具体的な状態空間モデルを考え

よう。ある生息地において個体群密度の年次時系列データが得られているとして、データを対数変換したものを (y_1, y_2, \dots, y_T) と表すことにする。このような単変量の個体群時系列データに対してよく適用されるモデルの1つに Gompertz 型状態空間モデル(Dennis et al. 2006)がある。背後にある対数個体群密度を x_t として、Gompertz 型状態空間モデルでは x_t の時間変化を以下のシステム方程式(Gompertz モデル)によって表現する。

$$x_t = a + (b + 1)x_{t-1} + v_t \quad (6)$$

a と b は定数(パラメータ)、 v_t は平均0、分散 σ^2 の正規分布に従うシステムノイズである($v_t \sim N(0, \sigma^2)$)。右辺で x_{t-1} の係数が $(b+1)$ と表されているのは、個体あたり個体群成長率 $(x_t - x_{t-1})$ に関する以下の表現に対応させているためである。

$$(x_t - x_{t-1}) = a + bx_{t-1} + v_t \quad (7)$$

一方、観測モデルは以下のように表される。

$$y_t = x_t + w_t \quad (8)$$

ここで w_t は平均0、分散 τ^2 の正規分布に従う観測ノイズである($w_t \sim N(0, \tau^2)$)。このように Gompertz 型状態空間モデルでは、個体あたり個体群成長率 $(x_t - x_{t-1})$ が密度依存性による自己調節 bx_{t-1} と確率的な変動(システムノイズ: v_t)により駆動され、また観測誤差 w_t のために個体群密度のデータには(対数スケールで)観測誤差が加わっていると考えて時系列がモデル化されている。一般状態空間モデルの表記(式1-2)に合わせた表現は以下のようになる。

$$x_t \sim N(a + (b + 1)x_{t-1}, \sigma^2) \quad (9)$$

$$y_t \sim N(x_t, \tau^2) \quad (10)$$

これに加えて状態の初期値 x_0 に関する適当な分布(式3)が与えられる。Gompertz 型状態空間モデルのパラメータベクトルは $\theta = (a, b, \sigma^2, \tau^2)$ である。

同じ Gompertz 型状態空間モデルを少し異なる方法で表してみよう。式(6, 8)は式(4-5)と同じように、行列の形で表すことができる。

$$\begin{pmatrix} a_t \\ x_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 1 & b+1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_{t-1} \\ x_{t-1} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} v_t \quad (11)$$

$$y_t = \begin{pmatrix} 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_t \\ x_t \end{pmatrix} + w_t \quad (12)$$

つまり、Gompertz 型状態空間モデルは線形ガウス状態空間モデルの 1 つである。状態ベクトル $\mathbf{x}_t = (a_t, x_t)'$ には対数個体群密度 x_t の他にパラメータ a_t が含まれているが、システムモデルにおいて $a_t = a_{t-1}$ が成り立つためこれは実際には定数 ($a_t = a$) である。式 (4-5) の \mathbf{F}_t 、 \mathbf{G}_t 、 \mathbf{H}_t に相当する行列は、それぞれ時間変化しない要素のみで構成されている。

状態空間モデルの統計的推測

以上のように定式化される状態空間モデルの統計的推測の目標として、(1) 過去や現在、将来における未知の状態の値を確率密度分布を用いて推定・予測すること、および (2) 未知のパラメータに関して尤度関数の最大化 (最尤推定) や事後分布の計算 (ベイズ推定) を行い、その値や分布を推定すること、の 2 つが挙げられる。ここではまず各時点の状態 \mathbf{x}_t の推測に用いられる逐次ベイズフィルタの手続きについて説明し、次にパラメータ θ の推定方法について説明する。

状態の推定

状態空間モデルではモデル (式 1-3) とパラメータ θ 、データ \mathbf{y} を所与として、各時点の状態変数の値 \mathbf{x}_t の不確実性を確率密度分布によって定量的に表現することができる。状態空間モデルにおいて得られる状態の分布は、予測分布、フィルタ分布、平滑化分布と呼ばれる 3 つの条件付き分布である。これらはそれぞれ、予測、フィルタ、平滑化と呼ばれる操作の繰り返しによって得られる。ここでは、これらの一連の手続きによって状態の条件付き分布を求める方法である逐次ベイズフィルタ (樋口ほか 2011) について説明する。なおこれ以降の説明では、簡単のため単変量のデータと状態を考える。

いま、時点 t (≥ 1) までの時系列データ $\mathbf{Y}_t = (y_1, \dots, y_t)$ が得られており、これを用いてある時点の状態変数の分布を推定したいとしよう。この時、時系列データ \mathbf{Y}_t を用いて時点 t から見て将来となる時点 s ($> t$) の状態を推定することを予測と呼ぶ。また、同じ時系列データ \mathbf{Y}_t を用いて時点 t における状態を推定することをフィルタと呼び、時点 t から見て過去となる時点 r ($< t$) の状態を推定するこ

とを平滑化と呼ぶ。これらの操作により得られる分布は予測分布、フィルタ分布、平滑化分布と呼ばれ、それぞれ $p(x_s|\mathbf{Y}_t)$ 、 $p(x_t|\mathbf{Y}_t)$ 、 $p(x_r|\mathbf{Y}_t)$ と表される。実際は、これらは状態空間モデルのパラメータ θ の条件付き分布であるが、ここでの表記は簡単のためそのことを明示しない。

これら 3 つの分布は、システムモデルと観測モデル (式 1-2) を含む方程式によって逐次的に求められる。いま時点 $t-1$ までの時系列データ \mathbf{Y}_{t-1} に基づくフィルタ分布 $p(x_{t-1}|\mathbf{Y}_{t-1})$ が得られているとしよう。このとき 1 時点先の t の予測分布 (1 期先予測分布) は以下の計算によって得られる。

$$p(x_t|\mathbf{Y}_{t-1}) = \int p(x_t|x_{t-1})p(x_{t-1}|\mathbf{Y}_{t-1})dx_{t-1} \quad (13)$$

ここで $p(x_t|x_{t-1})$ はシステムモデル (式 1) である。次に、こうして得られる時点 t の予測分布 $p(x_t|\mathbf{Y}_{t-1})$ と時点 t の観測データ y_t を用いて、フィルタ分布は以下の計算によって得られる。

$$p(x_t|\mathbf{Y}_t) = \frac{p(y_t|x_t)p(x_t|\mathbf{Y}_{t-1})}{\int p(y_t|x_t)p(x_t|\mathbf{Y}_{t-1})dx_t} \quad (14)$$

ここで $p(y_t|x_t)$ は観測モデル (式 2) である。「フィルタ」という用語は分かりにくいかもしれないが、データから観測ノイズを取り除いて状態に関する知識を得る手続きと考えるとよい (de Valpine 2012)。また、式 (14) はベイズの定理による x_t の事後確率密度の計算式になっており、フィルタ分布は 1 期先予測分布 $p(x_t|\mathbf{Y}_{t-1})$ を事前分布とした x_t の事後分布と見ることができる。

以上のように、1 期先予測分布は 1 時点前のフィルタ分布とシステムモデルから、フィルタ分布は 1 期先予測分布と観測モデルから計算できることから、予測分布とフィルタ分布は 1 期先予測とフィルタの操作を交互に繰り返すことによって逐次的に求めることができる。なお $t=0$ におけるフィルタ分布は状態の初期分布 (式 3) である。

一方、平滑化は $p(x_t|\mathbf{Y}_t)$ から $p(x_{t+1}|\mathbf{Y}_t)$ を求め、次に $p(x_{t+1}|\mathbf{Y}_t)$ から $p(x_{t+2}|\mathbf{Y}_t)$ を求めるといったように、フィルタ分布から時間をさかのぼって状態の分布を求める計算である。時点 r ($< t$) の平滑化分布は、時点 $r+1$ までの平滑化分布 $p(x_{r+1}|\mathbf{Y}_t)$ が得られている場合に以下のように計算される。

$$\begin{aligned}
p(x_r|\mathbf{Y}_t) \\
= p(x_r|\mathbf{Y}_r) \int \frac{p(x_{r+1}|x_r)p(x_{r+1}|\mathbf{Y}_t)}{p(x_{r+1}|\mathbf{Y}_r)} dx_{r+1}
\end{aligned}
\quad (15)$$

なお時点 t における平滑化分布は、時点 t におけるフィルタ分布 $p(x_t|\mathbf{Y}_t)$ に等しい。平滑化にはいくつかの方式があるが、式 (15) による平滑化は特に固定区間平滑化と呼ばれるものである (樋口ほか 2011)。

このように 1 期先予測、フィルタ、平滑化の操作によって状態の条件付き分布を求める方法が逐次ベイズフィルタである (樋口ほか 2011)。式 (1-3) の形で表される一般状態空間モデルの状態推定は、パラメータの値とデータが与えられれば全て上で説明した操作によって统一的に計算することができる (Kitagawa 1987)。さらに逐次ベイズフィルタでは、1 期先予測の手続き (式 13) を繰り返すことによって状態の長期予測分布を得ることができる。例えば、時点 $t-1$ のフィルタ分布 $p(x_{t-1}|\mathbf{Y}_{t-1})$ が得られているとき、時点 s ($s > t$) の予測分布 $p(x_s|\mathbf{Y}_{t-1})$ は以下のように計算される。

$$\begin{aligned}
p(x_s|\mathbf{Y}_{t-1}) = \\
\int \cdots \int p(x_s|x_{s-1}) \cdots \\
p(x_t|x_{t-1})p(x_{t-1}|\mathbf{Y}_{t-1})dx_{s-1} \cdots dx_{t-1}
\end{aligned}
\quad (16)$$

したがって、上記の 3 つの基本操作を用いることによって、状態に関するあらゆる条件付き分布 $p(x_j|\mathbf{Y}_k)$ (j は 0 以上の整数、 k は 1 から t の間の整数) が計算できることになる。

実際には、これらの条件付き分布の具体的な計算方法が問題となる。線形ガウス状態空間モデル (式 4-5) においては、逐次ベイズフィルタの操作を効率的に行うためのアルゴリズムが知られている。本特集で伊東 (2016) が紹介しているカルマンフィルタは、線形ガウス状態空間モデルにおいて 1 期先予測とフィルタの操作を行うアルゴリズムである。またカルマン smoother は線形ガウス状態空間モデルの平滑化を行うアルゴリズムである。線形ガウス状態空間モデルでは、初期値の分布 (式 3) に正規分布が仮定されれば他の状態の条件付き分布も全て正規分布となるため (樋口ほか 2011)、その平均ベクトルと分散共分散行列を計算することによって厳密な条件付き分布を得ることができる。カルマンフィルタやカ

ルマン smoother は状態の条件付き分布の平均ベクトルと分散共分散行列を逐次的に更新するアルゴリズムである。離散的な状態変数を扱う隠れマルコフモデルにおいても、状態の条件付き分布を計算するための一般的なアルゴリズムが存在する (Zucchini and MacDonald 2009)。

モデルが非線形であったり正規分布以外の確率密度分布が仮定される場合には、逐次ベイズフィルタによって得られる分布 (式 13-16) を解析的に求めることは一般的に難しい。そのため非線形・非ガウス型の状態空間モデルに対しては、状態の条件付き分布を近似的に推定するためのアルゴリズムが用いられる。非線形・非ガウス型の状態空間モデル一般に適用可能な方法として、状態ベクトルの次元が低い場合に状態空間を離散化し、分布を数値的に直接近似する方法や (非ガウス型フィルタ: Kitagawa 1987; de Valpine and Hastings 2002)、状態ベクトルの次元が高い場合に、求めたい分布からの無作為標本となる多数の粒子の集合によって分布を近似する方法 (粒子フィルタ: Gordon et al. 1993; Kitagawa 1996) などが提案されている。その他の近似手法については片山 (2011)、Durbin and Koopman (2012)、Särkkä (2013) などを参照されたい。

パラメータの推定

前節で説明した逐次ベイズフィルタによる状態の推測は、パラメータ θ の値が分かっている場合の話であった。しかし実際にパラメータ θ の値が分かっている場合はまれであり、むしろ生態学研究において状態空間モデルを適用する場合には、状態の推定よりもパラメータの推定に直接的な関心があることも少なくない。ここではデータから状態空間モデルのモデルパラメータを推定する方法として、最尤推定法とベイズ推定法について説明する。

パラメータの推定値を求める方法の 1 つは最尤推定法である。最尤推定法は、パラメータの特定の値に対してデータから計算される尤度をモデルの当てはまりの良さの基準と捉え、尤度を最大化するパラメータを推定値として特定する方法である。状態空間モデルの尤度は先に説明した逐次ベイズフィルタを介して計算される。

いま、時点 T ($T > 1$) までの時系列データ $\mathbf{Y}_T = (y_1, \dots, y_T)$ が得られているとしよう。このとき状態空間モデル (式 1-3) の尤度 $L(\theta)$ は

$$\begin{aligned}
 L(\theta) &= p(\mathbf{Y}_T|\theta) \\
 &= \int p(x_0) \prod_{t=1}^T p(y_t|x_t, \theta) p(x_t|x_{t-1}, \theta) d\mathbf{X}_T \\
 &= p(y_1|\theta) \prod_{t=2}^T p(y_t|\mathbf{Y}_{t-1}, \theta) \quad (17)
 \end{aligned}$$

で与えられ、これを最大化する θ の値を最尤推定値 $\hat{\theta}$ として求めるのが状態空間モデルの最尤推定である。ここで $\mathbf{X}_T = (x_0, x_1, \dots, x_T)$ である。また $p(y_i|\mathbf{Y}_{i-1}, \theta) = \int p(y_i|x_i, \theta) p(x_i|\mathbf{Y}_{i-1}, \theta) dx_i$ であり、これはフィルタ分布の計算（式 14）の分母と同じものである。つまり、状態空間モデルの尤度は逐次ベイズフィルタを再帰的に適用する過程で計算することができ、これを用いれば尤度を最大化するパラメータ $\hat{\theta}$ を数値的に探索することによって最尤推定値を求めることができる。なお実際の推定では対数尤度 $l(\theta) = \log L(\theta)$ を用いるのが普通である。

線形ガウス型の状態空間モデルや隠れマルコフモデルでは尤度を厳密に計算できるが、非線形・非ガウス型の状態空間モデルでは一般的に、近似された状態の分布をもとに尤度の近似値が計算される。例えば非ガウス型フィルタや粒子フィルタを用いた場合、得られた状態の近似分布からそれぞれ数値積分やモンテカルロ積分を用いて尤度が計算される（北川 2005）。ただし、粒子フィルタによる尤度の近似値は確率的シミュレーションに由来するモンテカルロ誤差を含むため、最尤推定値の探索は一般的に容易ではない。伊東（2016）で紹介された **R** の **KFAS** パッケージでは、カルマンフィルタと重点サンプリング法を用いた線形・非ガウス型状態空間モデルの最尤推定法（Durbin and Koopman 2012）が実装されている。状態変数を欠測値と扱うことによって、EM アルゴリズムと呼ばれる手法が用いられることもある。

最尤推定による推測ではしばしば、計算される最大対数尤度 $l(\hat{\theta})$ を用いて情報量規準によるモデル選択が行われる。情報量規準の 1 つである赤池情報量規準（AIC: Akaike 1973）は、 k をパラメータ数として

$$AIC = -2l(\hat{\theta}) + 2k \quad (18)$$

と与えられる。AIC を最小化するモデルは近似的に、現実のデータを生成する未知の「真のモデル」を相対的に最もよく近似したモデル（カルバック・ライブラー情報量を最小とするモデル）と解釈される（小西・北川 2004；島谷 2012）。情報量規準によって、パラメータ数

や関数型が異なる複数のモデルの良し悪しが客観的に比較される。

パラメータ推定のもう 1 つの方法はベイズ推定法である。ベイズ推定法は、状態空間モデルをベイズモデルとして定式化（パラメータに適切な事前分布を指定）し、パラメータと状態に関する事後分布 $p(\theta, \mathbf{X}_T|\mathbf{Y}_T)$ を特定する方法である。一般的にランダム効果を含むなど複雑性の高い状態空間モデルは最尤推定が難しくなるため、ベイズ推定のアプローチが用いられる。ベイズ推定のためのフリーな汎用ソフトウェアが利用できることもあり、生態学研究では広く用いられている方法である。

パラメータに対する事前分布を $p(\theta)$ とすると、事後分布は

$$\begin{aligned}
 p(\theta, \mathbf{X}_T|\mathbf{Y}_T) &= \frac{p(\mathbf{Y}_T|\mathbf{X}_T, \theta)p(\mathbf{X}_T|\theta)p(\theta)}{p(\mathbf{Y}_T)} \\
 &= \frac{p(x_0)p(\theta) \prod_{t=1}^T p(y_t|x_t, \theta)p(x_t|x_{t-1}, \theta)}{p(\mathbf{Y}_T)} \quad (19)
 \end{aligned}$$

と与えられる。 $p(\mathbf{Y}_T)$ は規格化定数と呼ばれ、その計算が難しいために事後分布の厳密な解が求まらないことが多い。そのため実際には、マルコフ連鎖モンテカルロ（MCMC）法（伊庭ほか 2005；小西ほか 2008；久保 2012）によって事後分布からの無作為標本を得ることによって推測が行われる。事後分布はパラメータ θ と状態 \mathbf{X}_T の同時分布（多変量分布）であるが、これを以下のように周辺化することによって、関心のある特定のパラメータ θ_i に関する（単変量の）周辺事後分布が得られる。

$$p(\theta_i|\mathbf{Y}_T) = \int \int p(\theta, \mathbf{X}_T|\mathbf{Y}_T) d\theta_{-i} d\mathbf{X}_T \quad (20)$$

ここで $\theta_{-i} = (\theta_1, \dots, \theta_{i-1}, \theta_{i+1}, \dots)$ はパラメータベクトル θ から θ_i を除いたものである。MCMC によって得られた同時事後分布標本から上記の周辺事後分布を得るには、事後分布標本のうち関心のあるパラメータ 1 つについての分布を見ればよい。同様に、同時事後分布の周辺化によって特定の時点 t における状態 x_t の平滑化分布が得られる。

$$\begin{aligned}
 p(x_t|\mathbf{Y}_T) &= \\
 &\int \dots \int p(\theta, \mathbf{X}_T|\mathbf{Y}_T) d\theta dx_1 \dots \\
 &dx_{t-1} dx_{t+1} \dots dx_T \quad (21)
 \end{aligned}$$

このように、MCMC によって得られる状態の分布は全て

の観測データ \mathbf{Y}_T に基づく平滑化分布である。また状態 x_t の周辺事後分布は、同時事後分布からパラメータを積分消去することによって得られるため、パラメータの不確実性を織り込んだ分布となる。ベイズ推定に基づくモデル選択については King et al. (2009)、Gelman et al. (2014)、Newman et al. (2014)、Hooten and Hobbs (2015)などを参照されたい。

パラメータのベイズ推定を行う異なる方法として、パラメータが状態変数の一部となるように状態ベクトルを拡大する方法が知られている。このように定式化された状態空間モデルは自己組織型の状態空間モデルと呼ばれ、状態とパラメータの同時分布は逐次ベイズフィルタのフィルタおよび平滑化の操作によって求められる (Kitagawa 1998; Kitagawa and Sato 2001; Liu and West 2001; Newman et al. 2006)。他にも、MCMC のアルゴリズムを用いて最尤推定を行う方法 (de Valpine 2004; Lele et al. 2007) や、粒子フィルタと MCMC を組み合わせて事後分布からの標本を得る方法 (Andrieu et al. 2010; Knape and de Valpine 2012) も近年提案されている。異なる推定方法の利点や性能の比較は Newman et al. (2009); de Valpine (2012) などを参照されたい。

状態空間モデルの大きな利点として、状態の推定、パラメータの推定ともにデータに欠測があっても統計的推測が問題なく行えることを述べておく。データに欠測がある場合、古典的な時系列解析では欠測を含まない連続した一部分をデータ解析に用いたり、欠測値を何らかの基準によって補間して解析するといった手続きが必要であるが、これらはデータの減少による推定精度の低下やモデルに基づかない補間による推定バイアスにつながりかねない (北川 2005)。状態空間モデルでは欠測部分に対応する時点の状態がモデルとデータに基づく予測分布によって補われるため、上で述べたような危険を回避してデータを解析できるほか、不等間隔で得られた時系列データにも問題なくモデルを当てはめることができる (Clark and Bjørnstad 2004)。

生態学における動機と利点、体系

生態学や関連分野において状態空間モデルが盛んに用いられるようになったのは比較的最近のことである。最も初期の研究例として、1980 年代頃から漁業データ (Mendelsohn 1988; Sullivan 1992; Gudmundsson 1994) やテレメトリーデータ (Anderson-Sprecher and Ledolter 1991) への適用がある。これらの研究では線形ガウス型

の状態空間モデルを仮定、もしくは非線形状態空間モデルを線形ガウスモデルによって近似して、カルマンフィルタのアルゴリズムが用いられた。その後 1990 年代後半から 2000 年代に入り、MCMC などの計算機集約的な推定手法やそのための汎用ソフトウェアが利用可能になると、より柔軟で一般的な状態空間モデルが扱われるようになった (e.g., Meyer and Millar 1999; Millar and Meyer 2000; de Valpine and Hastings 2002; Calder et al. 2003; Stenseth et al. 2003; Clark and Bjørnstad 2004)。計算機集約的な手法の導入により、状態空間モデルによる統計的推測は簡素な線形ガウスモデルに制約されなくなり、生態学でしばしば要請される、より現実的で複雑な構成要素—非線形な生態的動態のモデル化 (Meyer and Millar 1999; de Valpine and Hastings 2002) やランダム効果の導入による時空間異質性や個体間変動の考慮 (Royle and Kéry 2007; Royle 2008) など—を状態空間モデルに取り入れることができるようになった。このような複雑な状態空間モデルの多くは階層ベイズモデルとして定式化されるが、最尤推定法が試みられることもある (de Valpine and Hastings 2002; de Valpine 2004; Lele et al. 2007)。現在では動物の行動 (McClintock et al. 2012) や個体群動態 (Saitoh et al. 2008; 山村 2016) および群集動態 (Mutshinda et al. 2009; Fukaya and Royle 2013) の推測、進化生態学 (Buoro et al. 2010) や応用生態学的研究 (Fukasawa et al. 2013; Iijima et al. 2013) においても状態空間モデルが広く応用されている。生態学の観点から状態空間モデルについて書かれた近年の総説は多くあるが、関心のある読者は de Valpine and Hastings (2002)、de Valpine (2002)、Calder et al. (2003)、Clark and Bjørnstad (2004)、Newman et al. (2006)、Royle and Dorazio (2008)、de Valpine (2012)、Kéry and Schaub (2012)、King (2014)、Newman et al. (2014) などを参照されたい。和文による解説は山道 (2008)、浅田ほか (2014) などがある。

これらの研究に共通するモチベーションの 1 つは、野外調査などで得られたデータに含まれる (場合によっては非常に大きな) 観測誤差を取り除き、背後にある状態や生態的過程について、生態学的なモデルに基づいた推測を行いたいという点にあるだろう。状態空間モデルは、観察されるデータの生成過程を生態的過程と観測過程を組み合わせることで表現することによってこれを可能とする枠組みである。状態空間モデルによる統計的推測とは、大ざっぱに言えば、観測モデルの「フィルタ」によって観測誤差の影響を取り除いた上で、システムモデルで表現される生態的動態に関する知識を得ることである。推測

に観測誤差の影響を組み込むことは、野外での精密な観測がしばしば難しい生態学研究において特に重要である。実際に、観測誤差を含む生態的時系列データに対して素朴な（観測誤差を考慮しない）推定法を適用すると、関心のある状態やパラメータの推定にバイアスをもたらす例がよく知られている。例えばメタ個体群動態の研究において、野外調査における検出誤差（detection error）が避けられず、あるサイトに個体群は不在であったとするデータの一部が実際には存在していた個体を見逃していたものである可能性がある場合に素朴な推測を行うと、incidence function model のパラメータ推定に重大なバイアスが生じてしまう（Moilanen 2002：この問題の解決策となる状態空間モデルを提案した Risk et al. 2011 も参照されたい）。また、個体群の大きさに関する時系列データから個体群成長率の密度依存性を統計的に推測する場合においても、観測誤差は密度依存性の推定バイアスの原因となり、密度効果の誤検出の確率を高めてしまうことがよく知られている。このような観測誤差が統計的推測に及ぼす悪影響は、状態空間モデルを用いることによって（少なくとも部分的には）緩和することができる（Freckleton et al. 2006；Lebreton and Gimenez 2013）。上記の例に限らず、観測誤差とそれに伴う状態の不確実性は野外データを基礎とする生態学研究において避けがたい問題の1つであり、生態的過程に関する頑健な推定を行うために状態空間モデルは非常に重要な手法である。

状態空間モデルを用いることのもう1つの利点は、生態的過程に関するモデル（システムモデル）と観測過程に関するモデル（観測モデル）を明確に分離することにより、過程志向的なモデル構築に役立つことである。状態空間モデルは、Royle and Dorazio（2008）が提唱する「階層モデル」の1つと位置づけることができる。階層モデルとは一般的に、背後にある状態に関する過程を表す確率分布と、状態過程に条件付けられた観測過程を表す確率分布の組み合わせによって観測されるデータを説明するモデルである。これに加えてパラメータの構造を表す確率分布が階層モデルの構成要素に含まれることがあるが、基本的に、階層モデルの統計的推測はこれらのサブモデルの積で表される同時分布

$$p(\text{データ} | \text{状態過程}, \text{パラメータ}) p(\text{状態過程} | \text{パラメータ}) p(\text{パラメータ})$$

を基盤として行われる（大ざっぱな表現であるが、左から、1つ目の要素が観測過程のモデル、2つ目の要素が状態過

程のモデル、最後の要素がパラメータに関するモデルである）。同時分布を3つのモデルに分解した階層モデルの表現には利点があり、性質の異なる各過程を個別にモデル化することができるとともに、それぞれの過程における本質的な構造や主要な役割を果たす変数を明示的かつ明快な方法で指定することが可能となる。特に、観測過程と背後にある状態過程・パラメータの構造を分離したモデル化によって、主要な関心の対象である生態的過程に関する自然な推測を実現できることは大きな利点である。システムモデルと観測モデルを構成要素とする状態空間モデルは階層モデルの1つであり、特に時系列データを扱うものと見ることができる。状態空間モデルではないその他の階層モデルの例や、生態学における階層モデルの有用性については Royle and Dorazio（2008）、Kéry and Schaub（2012）などを参照されたい。

この10年か20年くらいの間に、生態学研究で一般的なデータの型や調査デザインと対応した状態空間モデルの体系がいくつか創出されてきている。その全てをここで十分に解説することはできないが、いくつか基本的なものについては簡単な説明とともに列挙しておく。モデルの具体的な定式化や応用については引用文献を参照してほしい。訳語が定着していないと思われる用語には対応する英語を記しておく。

1. 個体群動態モデル—個体数のカウントデータや個体群密度、その他個体群の大きさの指標となる変数の時系列データが得られている場合には、潜在的な個体群の大きさを状態変数として、システムモデルに何らかの個体群動態モデルを仮定した状態空間モデルを用いた推測が有効である。しばしば仮定される個体群動態モデルの例として、密度独立的な指数成長モデル（Staples et al. 2004）や密度依存的な個体群成長モデル—対数スケールで線形となる Gompertz モデル（Dennis et al. 2006；Fukaya et al. 2010；山村 2016）や非線形な Ricker モデル、Beverton-Holt モデル（de Valpine and Hastings 2002；Saitoh et al. 2008）など—が挙げられる。個体群成長モデルに基づく状態空間モデリングについては Clark and Bjørnstad（2004）の解説が詳しい。最も簡潔な Gompertz 型状態空間モデルの例は式（6, 8）で示した。この例のように観測モデルにおいて対数正規分布となる観測誤差を仮定することが1つの典型であるが、調査デザインによっては異なる確率分布が仮定されることもある。このようなモデルを基礎として状態を多変量に拡張することにより、複数の種の時系列データから群集動態をモデル化したり

(Ives et al. 2003 ; Mutshinda et al. 2009)、個体群を取り巻く環境条件と個体数の時系列データから個体群動態の過程をモデル化する (Fukaya et al. 2013) ことも比較的容易である。また、年齢ごと、あるいは個体サイズごとの個体数の時系列データがある場合には、個体群成長モデルの代わりに行列個体群モデル (Caswell 2001) を組み込んだ状態空間モデルが用いられることがある。行列モデルを用いた状態空間モデルについては Buckland et al. (2004) ; Newman et al. (2014) などを参照されたい。

個体群動態モデルでは、しばしば個体群の大きさを表す状態変数が連続値であると仮定される。しかし、個体の集合である個体群の大きさは離散的な値を取るはずであり、連続値の仮定はあくまで近似的な取扱いに過ぎない。また観測モデルにおける対数正規分布誤差の仮定は、野外における観測過程を明示的に説明したものであるとは言いがたい。「個体数」という離散的な状態変数を考え、個体群動態と観測の両方の過程をより明示的にモデル化した状態空間モデルの枠組みが Dail and Madsen (2011) により提案された開放 N 混合モデル (open N -mixture model) である。開放 N 混合モデルは、閉鎖個体群 (closed population) を仮定した個体数モデルである N 混合モデル (N -mixture model: Royle 2004) を、開放個体群 (open population) に適用できるよう拡張したモデルである。このモデルでは、システムモデルにおいて個体数の増加 (出生と移入) および個体数の減少 (死亡と移出) という2つの過程による個体数の変化がモデル化され、観測モデルにおいて各個体の発見過程が二項分布を用いてモデル化される (Dail and Madsen 2011)。このような観測過程のモデル化により、 N 混合モデルでは存在する個体を数えそびれてしまう誤差による個体数の過小推定が補正される。開放 N 混合モデルを基礎として、年齢構造やサイズ構造を含む個体群時系列データへ適用したり (Zipkin et al. 2014)、古典的な個体群成長モデルをシステムモデルに組み込んで個体群動態の推測を行う方法 (Hostetler and Chandler 2015) も提案されている。開放 N 混合モデルは個体群動態モデルを基盤とした統計推測の一般的で有用な枠組みであるが、これを適用するためには独立な調査地で得られた複数の時系列データが必要である (Dail and Madsen 2011)。

2. 捕獲再捕獲法モデル—動物個体群を対象とした捕獲再捕獲法による、標識個体の捕獲 (発見) の履歴データについて考えよう。個体の再捕獲履歴データは、各個体につき0 (捕獲されなかった) か1 (捕獲された) の2値を取る時系列である。一般的には野外における標識個体

の発見は不完全であり、ある調査の機会において生存個体が再捕獲される確率は1よりも小さい。したがって、履歴に現れる0は個体が死亡してしまったために生じる場合と、生存していても発見されなかったことにより生じる場合の2通りが考えられる。このような検出誤差を考慮して、複数の個体の捕獲履歴から個体あたりの生存確率と発見確率を同時に推定するモデルが Cormack-Jolly-Seber (CJS) モデルである。CJS モデルの状態空間表現は Gimenez et al. (2007)、Royle (2008) で与えられている。CJS モデルの状態変数は各標識個体の生存状況であり、システムモデルでは個体が生存 (1) から死亡 (0) という状態に推移するまでの過程が生存確率をパラメータとするベルヌーイ分布によって表現される。観測モデルでは、各時点における個体の再捕獲の有無が発見確率をパラメータとするベルヌーイ分布によって表される。CJS モデルは個体の最初の捕獲に条件付けられたモデルであり、各個体の状態の初期値は常に1 (生存) である。なお厳密には、CJS モデルのデザインでは個体の死亡と個体群からの移出を識別できないため、モデル化される生存率は見かけの生存率 (個体が死亡も移出もしない確率) である。

CJS モデルを拡張し、標識個体の状態が生か死かという2状態よりも多くの状態を取りうることを仮定したモデルは Arnason-Schwarz (AS) モデル、あるいはより一般的に多状態モデル (multistate model) と呼ばれている。多状態モデルは異なるサイト間における個体の移動確率や異なる生活史ステージ間の推移確率の推定、標識個体の状態の不確実性の考慮など幅広い問題を扱うことができるモデルであり (Lebreton et al. 2009)、その状態空間表現は Clark et al. (2005)、Gimenez et al. (2007)、Kéry and Schaub (2012) などに見ることができる。ベルヌーイ分布が用いられた CJS モデルとは異なり、多状態モデルでは多項分布によって状態推移の過程と観測過程がモデル化される。

また、CJS モデルのもう1つの拡張となる Jolly-Seber (JS) モデルも捕獲再捕獲法に基づく状態空間モデルの重要な体系の1つであることを述べておく。CJS モデルでは各個体の最初の捕獲の条件付き過程 (つまり生存と再捕獲) がモデル化されるのに対し、JS モデルではこれに加えて各個体の最初の捕獲と個体群への加入 (出生および移入) の過程がモデル化される。JS モデルはパラメータとして個体の加入確率を含んでおり、個体数に関する推測を行うことができる点が CJS モデルとは異なっている。JS モデルにはいくつかの異なる状態空間表現があり、詳細は

Kéry and Schaub (2012) を参照されたい。

捕獲再捕獲法のモデルは基本的に、状態空間モデルとして定式化せずとも計算的により効率に優れた多項分布尤度を用いた推定を行うことができる。あえて状態空間モデルとして扱うことの利点は、個体の生存過程と捕獲過程を分離することにより過程志向的なモデル構築に役立つこと、(ベイズ) 状態空間モデルとして定式化することにより生存率や発見率の個体差をランダム効果として導入できるなど、より柔軟なモデリングが可能となることが挙げられる (Royle 2008; King 2012)。捕獲再捕獲に関連したモデルとその状態空間表現については Royle and Dorazio (2008)、King (2012)、Kéry and Schaub (2012) で概観されている。

3. 動的サイト占有モデル—特定の調査サイトにおける、対象種の存否に関するデータ (presence-absence data) の時系列について考えよう。データは 0 (対象種の個体が発見されなかった) か 1 (対象種の個体が発見された) の 2 値を取る時系列である。捕獲再捕獲法の場合と同様に、野外においてはある調査機会において個体群が調査サイトを占有していたとしても個体が発見されないことがある (不完全な発見 (imperfect detection)) ため、データの 0 は対象種が存在しなかった場合と、存在していたが発見されなかった場合に生じうる。したがって得られているデータには「偽の 0」が含まれており (偽陰性 (false negative) と呼ばれる)、個体群の「存否」そのものを直接反映していない。得られているのは「発見 (detection)」に関するデータであり、この発見データの配列をもとに、背後にある個体群の存否 (または占有 (occupancy)) の状況を推測しなくてはならない。このように不完全な発見を考慮して占有状況の推測を行うための統計モデルは、広くサイト占有モデル (site occupancy model: MacKenzie et al. 2006) と呼ばれている。サイト占有モデルのうち、個体群の開放性を仮定し占有状況の時間変化を扱うものは特に動的サイト占有モデル (dynamic site occupancy model) や多季節サイト占有モデル (multiseason site occupancy model) と呼ばれ、これらは状態空間モデルとして定式化することができる。一般的に、動的サイト占有モデルを適用するためには複数の調査地における発見履歴データが必要であり、また後述する Pollock のロバストデザイン (Pollock 1982) による階層的な繰り返し調査が推奨される。

最も基本的な動的占有モデルは MacKenzie et al. (2003) により提案され、その状態空間表現は Royle and Kéry

(2007) で与えられている。システムモデルでは、各調査サイトの占有状況を状態変数として、その推移が局所絶滅確率と住み着き確率をパラメータとするベルヌーイ分布により表される。観測モデルでは、それぞれの調査機会における個体の発見の有無が発見確率をパラメータとするベルヌーイ分布により表現される。動的占有モデルのシステムモデルと観測モデルは捕獲再捕獲法の CJS モデルのそれと類似している (CJS モデルにおける個体を調査サイトに置き換えるとほぼ動的サイト占有モデルとなる) が、動的占有モデルでは各サイトの占有状況の初期値が 1 (占有) に固定されないこと、住み着きのために状態が 0 から 1 に変化することが起こりうる点が CJS モデルとは異なっている。また、推測の対象が調査サイトであることから、複数の種の占有状況を同時に考慮した多種動的占有モデル (メタ群集動態モデル: Dorazio et al. 2010) や占有動態の空間的依存性を考慮したもの (Bled et al. 2011) など、捕獲再捕獲法のモデルとは異なる発展形が提案されている。

捕獲再捕獲法と同様に、動的サイト占有モデルにおいても複数の状態を考慮したものがあり、多状態動的サイト占有モデル (multistate dynamic site occupancy model: MacKenzie et al. 2009) と呼ばれている。捕獲再捕獲の多状態モデルと同じように、システムモデルと観測モデルは多項分布を用いてモデル化され、様々な問題に適用可能な一般性の高い枠組みである。状態の不確実性を考慮した鳥類個体群の繁殖成功の推定などに適用されている (MacKenzie et al. 2009) ほかに、類似したモデルが分類誤差を考慮したりモートセンシングデータによる土地被覆変化の解析 (Veran et al. 2012) や観測誤差を考慮した固着性生物の群集動態の推定 (Fukaya and Royle 2013) に用いられている。動的モデルを含む占有モデルの解説は MacKenzie et al. (2006)、Royle and Dorazio (2008)、Kéry and Schaub (2012) が詳しい。

4. 動物移動モデル—動物個体の移動に関するパラメータは、テレメトリー技術を用いた個体の位置に関する時系列データ、捕獲再捕獲法を用いた複数地点における個体の発見履歴データ、複数地点における個体数カウント時系列データなどへ状態空間モデルを適用することにより推測される。

テレメトリー技術を用いることによって、発信機や受信機を取り付けられた動物個体の位置に関するデータ (VHF 発信機からの信号の方角や GPS 測位による緯度・経度など) の時系列が得られる。このようなテレメトリー

データに対しては、平面上の座標によって表される個体の位置を状態変数とした状態空間モデルがしばしば適用される。システムモデルでは動物個体の位置や移動に関する何らかのモデルが仮定され、観測モデルでは2次元正規分布や2次元 t 分布（外れ値に対して正規分布よりもロバストな推測を実現する）に従う観測誤差が用いられる。テレメトリーデータを状態空間モデルで解析した初期の研究例には Anderson-Sprecher and Ledolter (1991) があり、単純なランダムウォークに従う移動過程と非線形な観測過程がモデル化された。Jonsen et al. (2005) はシステムモデルにおいて相関を持つランダムウォークを仮定し、さらに個体を示す複数の行動モードを状態変数として、その推移確率を新しいパラメータとすることにより、個体の移動軌跡データから個体の行動様式の変化を定量する、より現実的で有用なスイッチング状態空間モデルの枠組みを提案した。McClintock et al. (2012) は偏りを持つランダムウォークや環境変数の影響を考慮した、より汎用性の高い状態空間モデルを提案している。テレメトリーデータの状態空間モデルについては Patterson et al. (2008)、King (2014) の総説を参照されたい。

複数の地点で収集された標識個体の発見履歴データには、先に述べた捕獲再捕獲法の多状態モデルが適用される (Lebreton et al. 2009)。状態変数は各個体が存在する地点であり、個体の地点間の移動過程と各地点における個体の発見過程がそれぞれ多項分布によりモデル化される。このような多状態モデルの状態空間表現は Kéry and Schaub (2012) が参考になる。Newman (1998) ; Thomas et al. (2005) は、複数の地点で得られた個体数のカウントデータに対してシステムモデルに行列個体群モデルを組み込んだ状態空間モデルを当てはめることにより、個体の地点間の移動確率を推定する方法を試みている (Newman et al. 2014 も参照されたい)。

5. 統合個体群解析—統合個体群解析 (integrated population analysis)、あるいは統合個体群モデリング (integrated population modeling: IPM) は、状態空間モデルを用いて異なる型の複数のデータを統合し、より頑健で精度の高い推測を行う枠組みである。例えば、特定の個体群において個体数のカウントデータの時系列と捕獲再捕獲法による個体の生存に関するデータ、繁殖個体の調査による繁殖成功率のデータがあり、これらのデータからこの個体群のトレンドや人口学的パラメータを知りたい状況を考えよう。このとき個体群成長率は、個体数のカウントデータだけを用いて推定するよりも、捕獲再捕

獲法データや繁殖調査データから推定される生存率や繁殖率の情報を取り入れた方がより精度の高い推定値を得られることが期待される。その逆も同様であり、生存率や繁殖率の推測においても、個体数のカウントデータから示唆される個体数変動の情報を利用できれば推測の精度は高まることが期待される。このような考え方自体は自然であり、必ずしも新しいアプローチではない。しかしながら、統合個体群解析は従来行われてきたように各データを個別に解析して事後的に結果を統合するやり方ではなく、状態空間モデルによって複数のデータを接続することにより、1度の解析で関連する全てのパラメータを同時に推定するものである。Schaub and Abadi (2011) は IPM を「個体群の大きさに関するデータと人口学的パラメータに関するデータを同時に解析する」方法であると定義しているが、Newman et al. (2014) は「個体群レベルもしくは個体レベルの情報を与える複数のデータに対して、同時に個体群動態モデルを当てはめること」という、より広い定義を与えている。

状態空間モデルによる IPM は、1つの個体群動態モデルに対して複数の観測モデルを指定することによって実現される。生態学において IPM の利用が始まったのは比較的最近のことであり、個体数のカウントデータや個体数指標の時系列と、捕獲再捕獲法のデータを統合した解析が比較的多く行われている (Schaub and Abadi 2011)。このような解析の一つの例として、Schaub et al. (2007) は年齢別個体数を状態変数として、システムモデルにおいて年齢構成行列個体群モデルを用いて個体群動態を表す一方で、観測モデルにおいて個体数カウントデータ、捕獲再捕獲法データ、繁殖調査データそれぞれの観測過程をモデル化している。この際、生存率、繁殖率、再捕獲率などのモデルパラメータが異なるサブモデルの間で共通して利用されることにより統合的な推定値が得られることとなる。Iijima et al. (2013)、浅田ほか (2014)、飯島 (2016) は糞塊密度調査や区画法による密度調査、捕獲数などのデータを統合した陸生哺乳類の個体数推定を行っている。

IPM を用いる利点として、観測に伴うデータの不確実性を全て考慮した解析が実現できること、直接的なデータが得られていない人口学的パラメータが推定できるなどパラメータの識別に関する問題が改善されること、パラメータの推定精度が向上することなどが挙げられる (Schaub and Abadi 2011 ; Kéry and Schaub 2012 ; Newman et al. 2014)。対象とするシステムに関して部分的な情報しか得られないことが多い生態学研究において、IPM は非常に有用なアプローチといえる。ただし、統合される

複数のデータが互いに独立でない場合があると考えられるが、このような場合の推測は独立性の仮定を満たさなため慎重な解釈が必要である (Besbeas et al. (2009)、Abadi et al. (2010) も参照)。IPM に関する解説は Schaub and Abadi (2011)、Kéry and Schaub (2012)、Newman et al. (2014) を参照されたい。

6. 共変量の導入—ここで紹介したいいずれのモデルも、生態的動態や観測過程に影響すると考えられる共変量を導入することによって、パラメータの変動をより明示的に説明するための解析が可能であることを付記しておく。

状態空間モデルを用いた時系列解析を行う際に、パラメータの推定可能性の問題—得られているデータから全てのパラメータをユニークに特定できない—が持ち上がることがある。飯島 (2016) が注意しているように、この問題は限られたデータに対してあまりに複雑な統計モデルを適用してしまった場合に一般的に生じることであるが、特に状態空間モデルでは、システムノイズと観測ノイズの分離がしばしば難しいという事実注意到注意を払う必要がある (Dennis et al. 2006 ; Knappe 2008)。データが限られている状況では、この問題は Gompertz 型状態空間モデルのような比較的単純なモデルにおいても生じうる (Dennis et al. 2006)。パラメータのより確実な識別を実現するために一般的に推奨されるアプローチは、観測過程に関する情報を積極的に収集し、推測に導入することである。例えば、各調査機会において状態の変化が生じない期間に複数の独立な観測データを収集することができれば、データから観測誤差に関する直接的な情報を得ることができる。このような調査デザインは Pollock のロバストデザイン (Pollock's robust design) と呼ばれており、捕獲再捕獲法やサイトの占有状況の調査において変動する発見確率を識別するために推奨される調査デザインである (Pollock 1982)。ロバストデザインにより得られる各時点の繰り返しデータのばらつきは観測誤差の規模や誤差率に関する直接的な情報を与えるため、2つのノイズの識別を促進することができる。Dennis et al. (2010) は個体群の大きさの長期センサスにおいて、各時点につき観測を2回繰り返すことにより Gompertz 型状態空間モデルのパラメータの推定可能性が大きく改善することをシミュレーションにより示している。Knappe et al. (2013) は、繰り返し調査のデータが利用できなくとも状態変数の不確実性の推定値が得られている場合に適用可能な状態空間モデルの推測について考察している。より間接的

なアプローチであるが、観測過程に影響を及ぼすと考えられる共変量のデータを取得し、観測モデルに組み込むことも考慮に値する方法である。観測に関する共変量は捕獲再捕獲法やサイト占有モデルの推測において、発見確率の変動を説明するために利用されている。

おわりに

状態空間モデルは時系列データを推測するための一般的な手法として確立されたものであるが、生態学研究への適用は比較的新しい。特に計算機性能の向上により柔軟なモデリングが可能となった近年は新しい状態空間モデルのアイデアが盛んに提案され、生態学データのための状態空間モデルの新しい体系の構築と適用が進んでいる。このような発展は、野外調査と統計モデリングの融合を原動力として今後も継続することが見込まれる。状態空間モデルによって推定される状態の値 (正確には分布) はしばしば状態の「真の値」と呼ばれる。このような表現は状態空間モデルを説明する上で便利であり、また直接的な観測が難しい生態系の推測に関心のある研究者を惹きつける表現である。しかし、実際のところ推定される状態はあくまでモデルに従って平滑化されたものに過ぎず、その分布は指定されたモデルに依存するものである (King et al. 2009)。したがって状態の推定が「真の値」を反映する、あるいは推測が生態学的現実を捉えるためには、野外における生態的過程と観測過程の本質をつくるシステムモデルと観測モデルを追求することが重要である。また生態学研究で広く利用される基本的な調査法や関連するデータはいくつもあるが、対応する状態空間モデルのアイデアが未だ提案されていないものも多く残されている。このような典型的な調査デザインに対応した状態空間モデルの定式化によって、野外におけるより有効なデータ収集方法が導かれることもあるはずである。生態学において状態空間モデルは今後ますますその重要性を増していくことが見込まれるが、その過程においては野外調査から統計モデリングへ向かう作用と逆方向の作用からなる、データとモデリングのフィードバックの存在が実り多い発展を促すと考えられる。

最後に、本稿では主に状態空間モデルの基本的な概念と生態学における主たる体系について概観したが、具体的にこれらの方法を各自の所有するデータに当てはめるための手続きや方法については言及しなかった。これについては本特集の伊東 (2016) を参考にするとともに、本稿の引用文献には付録として状態空間モデルを実行す

るためのプログラム（その多くは **R** 言語や **BUGS** 言語の
スクリプトである）を提供しているものもあるので、そ
れを参照してほしい。捕獲再捕獲法のモデル（および動
的サイト占有モデル）を当てはめるためのソフトウェア
は複数提供されている。

謝 辞

原稿の準備の過程で長田穰氏より有益な助言を、また
島谷健一郎氏、飯島勇人氏、生駒哲一氏、船渡川伊久子
氏および二名の査読者より原稿に対する有意義なコメン
トをいただいた。著者は飯島氏より第 61 回日本生態学会
広島大会企画集会「生態学分野における状態空間モデル
の利用～データからより多くの情報を引き出す統計的方
法～」での講演を打診されていたが、残念ながら都合の
ため講演は断念せざるを得なかった。飯島氏にはここに
改めて執筆の機会を与えていただいたことを感謝したい。

引用文献

- Abadi F, Gimenez O, Arlettaz R, Schaub M (2010) An
assessment of integrated population models: bias, accuracy,
and violation of the assumption of independence. *Ecology*,
91:7-14
- Akaike H (1973) Information theory and an extension of the
maximum likelihood principle. In: Petrov BN, Csaki F (eds),
Second International Symposium on Information Theory,
267-281. Akademiai Kiado, Budapest
- Anderson-Sprecher R, Ledolter J (1991) State-space analysis
of wildlife telemetry data. *Journal of the American Statistical
Association*, 86:596-602
- Andrieu C, Doucet A, Holenstein R (2010) Particle Markov
chain Monte Carlo methods. *Journal of the Royal Statistical
Society: Series B (Statistical Methodology)*, 72:269-342
- 浅田 正彦, 長田 穰, 深澤 圭太, 落合 啓二 (2014) 状態
空間モデルを用いた階層ベイズ推定法によるキョン
(*Muntiacus reevesi*) の個体数推定. 哺乳類科学, 54:53-72
- Besbeas P, Borysiewicz RS, Morgan BJT (2009) Completing
the ecological jigsaw. In: Thomson DL, Cooch EG, Conroy
MJ (eds), *Modeling Demographic Processes in Marked
Populations*, 513-539. Springer, New York
- Bled F, Royle JA, Cam E (2011) Hierarchical modeling of an
invasive spread: the Eurasian Collared-Dove *Streptopelia
decaocto* in the United States. *Ecological Applications*,
21:290-302
- Buckland ST, Newman KB, Thomas L, Koesters NB (2004)
State-space models for the dynamics of wild animal
populations. *Ecological Modelling*, 171:157-175
- Buoro M, Prévost E, Gimenez O (2010) Investigating
evolutionary trade-offs in wild populations of atlantic salmon
(*Salmo salar*): incorporating detection probabilities and
individual heterogeneity. *Evolution*, 64:2629-2642
- Calder C, Lavine M, Müller P, Clark JS (2003) Incorporating
multiple sources of stochasticity into dynamic population
models. *Ecology*, 84:1395-1402
- Caswell H (2001) *Matrix Population Models: Construction,
Analysis, and Interpretation*, 2nd edition. Sinauer Associates,
Sunderland
- Clark JS, Bjørnstad ON (2004) Population time series: process
variability, observation errors, missing values, lags, and
hidden states. *Ecology*, 85:3140-3150
- Clark JS, Ferraz G, Ogue N, Hays H, DiCostanzo J (2005)
Hierarchical Bayes for structured, variable populations: from
recapture data to life-history prediction. *Ecology*, 86:2232-
2244
- Dail D, Madsen L (2011) Models for estimating abundance
from repeated counts of an open metapopulation. *Biometrics*,
67:577-587
- Dennis B, Ponciano JM, Lele SR, Taper ML, Staples DF
(2006) Estimating density dependence, process noise, and
observation error. *Ecological Monographs*, 76:323-341
- Dennis B, Ponciano JM, Taper ML (2010) Replicated sampling
increases efficiency in monitoring biological populations.
Ecology, 91:610-620
- Dorazio RM, Kéry M, Royle JA, Plattner M (2010) Models
for inference in dynamic metacommunity systems. *Ecology*,
91:2466-2475
- Durbin J, Koopman SJ (2012) *Time Series Analysis by State
Space Methods*, 2nd edition. Oxford University Press,
Oxford
- Freckleton RP, Watkinson AR, Green RE, Sutherland WJ
(2006) Census error and the detection of density dependence.
Journal of Animal Ecology, 75:837-851
- Fukasawa K, Miyashita T, Hashimoto T, Tataru M, Abe S
(2013) Differential population responses of native and alien
rodents to an invasive predator, habitat alteration and plant
masting. *Proceedings of the Royal Society B: Biological
Sciences*, 280:20132075
- Fukaya K, Okuda T, Nakaoka M, Hori M, Noda T (2010)
Seasonality in the strength and spatial scale of processes
determining intertidal barnacle population growth. *Journal of
Animal Ecology*, 79:1270-1279
- Fukaya K, Shirotori W, Kawai M, Noda T (2013) Patterns and
processes of population dynamics with fluctuating habitat
size: a case study of a marine copepod inhabiting tide pools.
Oikos, 122:235-246
- Fukaya K, Royle JA (2013) Markov models for community
dynamics allowing for observation error. *Ecology*, 94:2670-
2677
- Gelman A, Carlin JB, Stern HS, Dunson DB, Vehtari A, Rubin
DB (2014) *Bayesian Data Analysis*, 3rd edition. Chapman &
Hall/CRC, Boca Raton
- Gimenez O, Rossi V, Choquet R, Dehais C, Doris B, Varella H,

- Vila J-P, Pradel R (2007) State-space modelling of data on marked individuals. *Ecological Modelling*, 206:431-438
- Gordon NJ, Salmond DJ, Smith AFM (1993) Novel approach to nonlinear/non-Gaussian Bayesian state estimation. *IEE Proceedings-F*, 140:107-113
- Gudmundsson G (1994) Time series analysis of catch-at-age observations. *Journal of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics)*, 43:117-126
- 樋口 知之 (編著), 上野 玄太, 中野 慎也, 中村 和幸, 吉田 亮 (2011) データ同化入門—一次世代のシミュレーション技術. 朝倉書店, 東京
- Hooten MB, Hobbs NT (2015) A guide to Bayesian model selection for ecologists. *Ecological Monographs*, 85:3-28
- Hostetler JA, Chandler RB (2015) Improved state-space models for inference about spatial and temporal variation in abundance from count data. *Ecology*, 96:1713-1723
- 伊庭 幸人, 種村 正美, 大森 裕浩, 和合 肇, 佐藤 整尚, 高橋 明彦 (2005) 計算統計II マルコフ連鎖モンテカルロ法とその周辺. 岩波書店, 東京
- Iijima H, Nagaike T, Honda T (2013) Estimation of deer population dynamics using a Bayesian state-space model with multiple abundance indices. *Journal of Wildlife Management*, 77:1038-1047
- 飯島 勇人 (2016) シカ類の個体群動態の推定における状態空間モデルの有用性. *日本生態学会誌*, 66:351-359
- 伊東 宏樹 (2016) 状態空間モデルの実行方法と実行環境の比較. *日本生態学会誌*, 66:361-374
- Ives AR, Dennis B, Cottingham KL, Carpenter SR (2003) Estimating community stability and ecological interactions from time-series data. *Ecological Monographs*, 73:301-330
- Jonsen ID, Flemming JM, Myers RA (2005) Robust state-space modeling of animal movement data. *Ecology*, 86:2874-2880
- 片山 徹 (2011) 非線形カルマンフィルタ. 朝倉書店, 東京
- Kéry M, Schaub M (2012) Bayesian Population Analysis using WinBUGS: A Hierarchical Perspective. Academic Press, Waltham
- King R (2012) A review of Bayesian state-space modelling of capture-recapture-recovery data. *Interface Focus*, 2:190-204
- King R (2014) Statistical ecology. *Annual Review of Statistics and Its Application*, 1:401-426
- King R, Morgan BJT, Gimenez O, Brooks SP (2009) Bayesian Analysis for Population Ecology. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton
- Kitagawa G (1987) Non-Gaussian state-space modeling of nonstationary time series. *Journal of the American Statistical Association*, 82:1032-1041
- Kitagawa G (1996) Monte Carlo filter and smoother for non-Gaussian nonlinear state space models. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5:1-25
- Kitagawa G (1998) A self-organizing state-space model. *Journal of the American Statistical Association*, 93:1203-1215
- Kitagawa G, Sato S (2001) Monte carlo smoothing and self-organising state-space model. In: Doucet A, de Freitas N, Gordon N (eds), *Sequential Monte Carlo Methods in Practice*, 177-195. Springer, New York
- 北川 源四郎 (2005) 時系列解析入門. 岩波書店, 東京
- Knape J (2008) Estimability of density dependence in models of time series data. *Ecology*, 89:2994-3000
- Knape J, Besbeas P, de Valpine P (2013) Using uncertainty estimates in analyses of population time series. *Ecology*, 94:2097-2107
- Knape J, de Valpine P (2012) Fitting complex population models by combining particle filters with Markov chain Monte Carlo. *Ecology*, 93:256-263
- 小西 貞則, 北川 源四郎 (2004) 情報量規準. 朝倉書店, 東京
- 小西 貞則, 越智 義道, 大森 裕浩 (2008) 計算統計学の方法—ブートストラップ・EMアルゴリズム・MCMC. 朝倉書店, 東京
- 久保 拓弥 (2012) データ解析のための統計モデリング入門—一般化線形モデル・階層ベイズモデル・MCMC. 岩波書店, 東京
- Lebreton J-D, Nichols JD, Barker RJ, Pradel R, Spendel JA (2009) Modeling individual animal histories with multistate capture-recapture models. *Advances in Ecological Research*, 41:87-173
- Lebreton J-D, Gimenez O (2013) Detecting and estimating density dependence in wildlife populations. *Journal of Wildlife Management*, 77:12-23
- Lele SR, Dennis B, Lutscher F (2007) Data cloning: easy maximum likelihood estimation for complex ecological models using Bayesian Markov chain Monte Carlo methods. *Ecology Letters*, 10:551-563
- Liu J, West M (2001) Combined parameter and state estimation in simulation-based filtering. In: Doucet A, de Freitas N, Gordon N (eds), *Sequential Monte Carlo Methods in Practice*, 197-223. Springer, New York
- MacKenzie DI, Nichols JD, Hines JE, Knutson MG, Franklin AB (2003) Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology*, 84:2200-2207
- MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey LL, Hines JE (2006) *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Academic Press, Burlington
- MacKenzie DI, Nichols JD, Seamans ME, Gutiérrez RJ (2009) Modeling species occurrence dynamics with multiple states and imperfect detection. *Ecology*, 90:823-835
- McClintock BT, King R, Thomas L, Matthiopoulos J, McConnell BJ, Morales JM (2012) A general discrete-time modeling framework for animal movement using multistate random walks. *Ecological Monographs*, 82:335-349
- Mendelsohn R (1988) Some problems in estimating population sizes from catch-at-age data. *Fishery Bulletin*, 86:617-630
- Meyer R, Millar RB (1999) Bayesian stock assessment using a state-space implementation of the delay difference model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56:37-52
- Millar RB, Meyer R (2000) Bayesian state-space modeling

- of age-structured data: fitting a model is just the beginning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57:43-50
- Moilanen A (2002) Implications of empirical data quality to metapopulation model parameter estimation and application. *Oikos*, 96:516-530
- Mutshinda CM, O'Hara RB, Woiwod IP (2009) What drives community dynamics? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276:2923-2929
- Newman KB (1998) State-space modeling of animal movement and mortality with application to salmon. *Biometrics*, 54:1290-1314
- Newman KB, Buckland ST, Lindley ST, Thomas L, Fernández C (2006) Hidden process models for animal population dynamics. *Ecological Applications*, 16:74-86
- Newman KB, Fernández C, Thomas L, Buckland ST (2009) Monte carlo inference for state-space models of wild animal populations. *Biometrics*, 65:572-583
- Newman KB, Buckland ST, Morgan BJT, King R, Borchers DL, Cole DJ, Besbeas P, Gimenez O, Thomas L (2014) *Modelling Population Dynamics: Model Formulation, Fitting and Assessment using State-Space Methods*. Springer, New York
- Patterson TA, Thomas L, Wilcox C, Ovaskainen O, Matthiopoulos J (2008) State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecology and Evolution*, 23:87-94
- ベトリス G, ペトローネ S, カンパニョーリ P (2009) Rによるベイズ動的線形モデル (和合 肇 監訳, 萩原 淳一郎 訳). 朝倉書店, 東京
- Pollock KH (1982) A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management*, 46:752-757
- Risk BB, de Valpine P, Beissinger SR (2011) A robust-design formulation of the incidence function model of metapopulation dynamics applied to two species of rails. *Ecology*, 92:462-474
- Royle JA (2004) *N*-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics*, 60:108-115
- Royle JA (2008) Modeling individual effects in the Cormack-Jolly-Seber model: a state-space formulation. *Biometrics*, 64:364-370
- Royle JA, Dorazio RM (2008) *Hierarchical Modeling and Inference in Ecology: the Analysis of Data from Populations, Metapopulations and Communities*. Academic Press, London
- Royle JA, Kéry M (2007) A Bayesian state-space formulation of dynamic occupancy models. *Ecology*, 88:1813-1823
- Saitoh T, Vik JO, Stenseth NC, Takanishi T, Hayakashi S, Ishida N, Ohmori M, Morita T, Uemura S, Kadomatsu M, Osawa J, Maekawa K (2008) Effects of acorn abundance on density dependence in a Japanese wood mouse (*Apodemus speciosus*) population. *Population Ecology*, 50:159-167
- Särkkä S (2013) *Bayesian Filtering and Smoothing*. Cambridge University Press, Cambridge
- Schaub M, Abadi F (2011) Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. *Journal of Ornithology*, 152:227-237
- Schaub M, Gimenez O, Sierro A, Arlettaz R (2007) Use of integrated modeling to enhance estimates of population dynamics obtained from limited data. *Conservation Biology*, 21:945-955
- 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
- Staples DF, Taper ML, Dennis B (2004) Estimating population trend and process variation for PVA in the presence of sampling error. *Ecology*, 85:923-929
- Stenseth NC, Viljugrein H, Saitoh T, Hansen TF, Kittilsen MO, Bølviken E, Glöckner F (2003) Seasonality, density dependence, and population cycles in Hokkaido voles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100:11478-11483
- Sullivan PJ (1992) A Kalman filter approach to catch-at-length analysis. *Biometrics*, 48:237-257
- Thomas L, Buckland ST, Newman KB, Harwood J (2005) A unified framework for modelling wildlife population dynamics. *Australian & New Zealand Journal of Statistics*, 47:19-34
- de Valpine P (2002) Review of methods for fitting time-series models with process and observation error and likelihood calculations for nonlinear, non-Gaussian state-space models. *Bulletin of Marine Science*, 70:455-471
- de Valpine P (2004) Monte Carlo state-space likelihoods by weighted posterior kernel density estimation. *Journal of the American Statistical Association*, 99:523-536
- de Valpine P (2012) Frequentist analysis of hierarchical models for population dynamics and demographic data. *Journal of Ornithology*, 152:393-408
- de Valpine P, Hastings A (2002) Fitting population models incorporating process noise and observation error. *Ecological Monographs*, 72:57-76
- Veran S, Kleiner KJ, Choquet R, Collazo JA, Nichols JD (2012) Modeling habitat dynamics accounting for possible misclassification. *Landscape Ecology*, 27:943-956
- 山道 真人 (2008) 階層ベイズとその反応拡散モデルへの応用. 数理生物学会ニュースレター, 56:10-15
- 山村 光司 (2016) 状態空間モデルによる昆虫個体数変動の解析における諸問題. *日本生態学会誌*, 66:339-350
- Zipkin EF, Thorson JT, See K, Lynch HJ, Grant EHC, Kanno Y, Chandler RB, Letcher BH, Royle JA (2014) Modeling structured population dynamics using data from unmarked individuals. *Ecology*, 95:22-29
- Zucchini W, MacDonald IL (2009) *Hidden Markov Models for Time Series: An Introduction Using R*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton

