



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	On the phylogenetic comparative analysis of directional evolution by Approximate Bayesian Computation [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	大久保, 祐作
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(環境科学)
Dissertation Number	甲第13743号
Issue Date	2019-09-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/76072
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/
Type	doctoral thesis
File Information	Yusaku_OHKUBO_abstract.pdf, 論文内容の要旨



学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士 (環境科学)

氏 名 大久保 祐作

学 位 論 文 題 名

On the phylogenetic comparative analysis of directional evolution by Approximate Bayesian Computation
(近似ベイズ計算を用いた方向性進化の分析について)

系統比較法 (Phylogenetic Comparative Method; PCM 系統種間比較とも呼ばれる)は、生物の形質進化を分析する統計的な手法であり、近年生態学や進化学を中心に非常に重要な役割を果たしている。しかしこれまで多くの系統比較法は、形質の従う進化としてブラウン運動モデルやOrnstein-Uhlenbeckモデルなどのごく限られたプロセスを仮定しており、生物進化の中で最も重要なプロセスの1つである方向性進化をどのように分析すべきか十分検討されてこなかった。そこで本研究は、既存のPCMにおける方向性進化の分析における問題点を指摘し、新たな分析方法を提案した。また、その成果を先行研究の再分析とシミュレーション実験で確認した。

第1章前半では、まずPCMの現状と方向性進化の分析方法を概観した。既存の方法の多くはブラウン運動と呼ばれる確率過程の性質に依拠しており、これは統計的な性質を数理的に解析しやすいという利点がある。しかし、1) 方向性進化の有無を判断する際に、恣意的に設定された閾値に依存していること 2) 確率的MTと呼ばれる論理的に妥当でない推論形式に依拠していること 3) 方向性進化を直接モデル化していないので、パラメータ推定の結果を使っても適切で合理的な予測ができないこと 4) 方向性進化の有無しか判断できず、方向性進化の強さやその種差などの定量的な評価ができない、という統計的推論として深刻な問題を抱えていることを指摘した。

次いで後半では、Kutsukake & Innanの提案したシミュレーション尤度に基づく近似ベイズ計算系統比較法 (ABC-PCM) を概観し、なぜABC-PCMを使えば、既存のPCMが抱えていた問題点を解消できるか論じた。その後ABC-PCMが実際の生物研究にはほとんど応用されていないことを確認し、その原因として1) 計算コストが非常に高くデータ分析の実践に適用しづらい 2) パラメータ推定におけるバイアスの有無や、検定の性能など、統計手法としての理論的な性質 (パラメータ推定におけるバイアスの有無や、検定のエラー確率など) がほとんど明らかになっておらず、信頼できる方法であるかわからない、という課題を明確化した。特に後者について、一般に数理的な取り扱いの困難な統計手法は“真の値のもとで仮想データを生成し、仮想データに統計手法を適用して元の値を復元する”というプロセスを多数回(千から一万程度)反復するシミュレーション実験で性能を評価するアプローチが有効であるが、ABC-PCMの場合はここでも高い計算コストが障壁となっていた。最後に、2章以降の方針と本研究で採る哲学的な立場を示した。

第2章では、ABC-PCMの根幹をなす形質進化のシミュレーションについて検討した。次いで、確率論の諸法則に基づいてこれまでのシミュレーション手続きを改良し、得られた進化シミュレーションの精度を数値実験で評価した。さらに霊長類における脳サイズの進化を新旧二つの進化シミュレーションで分析し、約1000倍の計算速度でこれまでの方法ほとんど変わらない事後分布が生成できることを明らかにした。

第3章では、第1章の成果を基にABC-PCMの統計的推論の性質を調べるシミュレーション実験を行った。その結果、ABC-PCMによる方向性進化の強さの推定は真の値よりも著しく過大推定される上、これまで提案されてきた検定法は検出力が低いことを明らかにした。また、この現象をABC-PCMにおける尤度の定義に着目して考察し、パラメータの評価に生物形質の分散が持つ情報が反映されていないことが原因であると結論づけた。

第4章では、生物の形質分散が持つ情報を有効に活用するために、形質の分布自体の変化を扱うことのできる進化シミュレーションを考案した。また、シミュレートされた形質と実際の生物の形質の類似性を、分散の情報も含めて評価するために、**Kullback-Leibler Divergence (KLD)** に基づく新たな尤度を提案した。また新しい尤度に基づくABC-PCMで、霊長類における脳サイズの進化を再分析し、これまでより精度の高い事後分布が得られることを確認した。さらに新しい尤度のもとで3章と同様のシミュレーション実験を行い、既存の方法で生じていたパラメータ推定のバイアスが消失し、検定の検出力も向上していることを確認した。

最後の第5章では本研究の内容を概観し、実際のデータ分析へ適用する際に注意すべき点や結果の適切な解釈について論じた。また提案した方法をさらに改良するための方策について検討し、本研究が生態学・進化学にもたらす示唆について議論した。