



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_review.pdf, 審査の要旨



学 位 論 文 審 査 の 要 旨

博士 (環境科学)

氏 名 大 久 保 祐 作

審査委員	主査	准教授	小 泉 逸 郎
	副査	教 授	野 田 隆 史
	副査	教 授	鈴 木 仁
	副査	准教授	森 元 良 太

(北海道医療大学リハビリテーション学部)

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)

系統種間比較法 (Phylogenetic Comparative Method; PCM) は、生物の形質や行動の進化を分析する統計的な手法であり、1970年代以降、進化学や生態学において中心的な役割を果たしてきた。しかしこれまでのPCMでは、形質がしたがう進化としてブラウン運動など中立進化モデルを基本としており、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。そこで本学位論文では、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。

まず第1章前半で、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た分析を行っており、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もある。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こと、という大き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 (2013) 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PCMが抱えていた問題点を解消できるかを論じた。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こと 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こと、という課題を明確化した。

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。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2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、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。この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。

第5章では、新たに考案したABC-PCMを霊長類の時間割引のデータに適用した。その結果、先行研究で示されていたものとは別の要因が影響していることが示唆された。先行研究では形質の分散を考慮していなかったが、実際は種間で分散が大きく異なっており、これが結果に影響したと考えられた。

最後の第6章では本論文の内容を概観し、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。

本学位論文は、進化学および生態学で広く用いられている系統種間比較法において形質の分散値を取り入れた新しい手法を考案した。本手法は、これまでの中立進化モデルとは異なり、方向性進化を直接的に調べるものであり、PCMの方法論を大きく進展させたものである。実証研究において平均値だけでなく分散データも取得することの重要性を示すとともに、今後のPCMのスタンダードになることが期待できる。

審査員一同は、これらの成果を評価し、研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や修得単位などもあわせ、申請者が博士（環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。