

分子系統地理学に生態ニッチモデリングがもたらす 新展開と課題

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2019-02-22 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 岩崎, 貴也, 阪口, 翔太, 津田, 吉晃, Iwasaki, Takaya, Sakaguchi, Shota, Tsuda, Yoshiaki メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24517/00053291

This work is licensed under a Creative Commons
Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0
International License.



岩崎貴也^{1,2*†}・阪口翔太^{3†}・津田吉晃^{4†} : 分子系統地理学に生態ニッチモデリングがもたらす新展開と課題

¹京都大学生態学研究センター, ²日本学術振興会特別研究員 (PD), ³京都大学人間・環境学研究科, ⁴筑波大学菅平高原実験センター

* 責任著者 † 本論文に対して同等の貢献がある

Takaya Iwasaki^{1, 2*†}, Shota Sakaguchi^{3†}, Yoshiaki Tsuda^{4†}: Ecological niche modeling provides novel developments in phylogeography: applications and limitations

¹Center for Ecological Research, Kyoto University ; ²Postdoctoral Research Fellow of Japan Society for the Promotion of Science ; ³Graduate School of Human and Environmental Studies, Kyoto University ; ⁴Sugadaira Montane Research Center, University of Tsukuba

Abstract

Understanding species distribution patterns is a long-standing challenge in biodiversity assessments and spatiotemporal shifts in these patterns has recently been the focus of many studies within the fields of palaeoecology and phylogeography. Due to recent advances in ecological niche models (ENM), it is now possible to reconstruct past species distributions, thus ENM combined with genetic-based inference has the potential to provide new insights in phylogeography, which were not possible using traditional approaches, by taking into account the spatiotemporal dynamics of distribution ranges, niche shifts, demographic events, and local adaptations. In this review paper, we give overviews of several topics, including: 1) the introduction of recent advances in ENM, as well as the problems associated with traditional approaches of reconstructing past species distributions in palaeoecology; 2) niche shifts along temporal scales; 3) the inference of past demographic history based on genetic data and ENM; and 4) the estimation of the distribution of genetic variation in relation to local adaptation. Although we have reached a new stage of phylogeography incorporating ENM, some limitations remain. Thus, we discuss how to apply the current tools to advance the study and application of phylogeography, as well as the need for further development within the field.

Key words: Demographic history, Local adaptation, Niche shift, Palaeoecology, Species distribution

はじめに

あらゆる野生生物にとって、「その生物が地球上のどこに分布しているか」という情報は、その生物に関する進化史や分類、生活史、生態的特性などと同様に、最も基礎的かつ重要な情報の一つである (Cox and Moore 2010)。現在の生物の分布については、ダーウィンやウォレス、あるいは更に古い時代から研究が続けられ、多くの知見が蓄積されてきた (Lomolino et al. 2004 など)。生物の分布パターンに基づく大きな古典的研究成果としては、動植物の区系分類に関する研究 (Wallace 1876; Good 1947 など) の他に、ウォレス線 (Huxley 1868) や第三紀周北極要素 (Gray 1859) の発見などを挙げる事ができるだろう。日本においても、植物の

膨大な分布情報を整理することで、植物区系の分類や重要な分布境界線の発見、日本海要素や襲早紀要素などに代表されるような特定の分布パターンをもつ生物群の検出、大陸と関係の深い遺存的な分布をもつ種の抽出など、重要な示唆が多く得られている (堀田 1974)。これらの知見に基づいて立てられた仮説の検証は、現在の生物学研究においても大きな課題であり続けている (植田 2012; Holt et al. 2012 など)。

特に、「生物がどのようにその分布を変化させてきたか」という分布変遷史は、現在みられる生物の分布を考える上で欠かせない情報である (Hewitt 1996; Avise 2000; Petit et al. 2008 など)。これまで新生代以降の植物種の分布については、主に花

粉化石や大型炭化遺体などの情報に基づいて研究が進んできた。特に花粉化石を用いた研究は、光学顕微鏡の改善とともに発展し、過去の植生遷移あるいは種の分布変遷の推定など、植物古生態学的な多くの知見をもたらした。日本でも1980年代以降、最終氷期最盛期(約2万年前)以降の日本列島の植生の分布変遷(Tsukada 1983; 安田・三好 1998)、あるいはブナ(Tsukada 1982a)やスギ(Tsukada 1982b)など、日本を代表する樹木の分布変遷に関する研究が行われ、その成果は古生態学や分子系統地理学などを含む関連研究において現在も重要な情報となっている。さらに、木本植物の材片などの大型炭化遺体を用いた研究によって、「花粉は風によって長距離散布される可能性があるため、花粉化石の存在が即、その場所にその植物が存在したという直接的証拠にはならない」という花粉化石研究の問題が克服され、より詳細な過去の植生変遷の情報が分かるようになった(e.g. Willis et al. 2000)。しかし、これら古生態学的手法では、特定の種(例えば、花粉を大量に作る風媒の植物や材片が残りやすい樹木)以外では情報源が限られてしまうという研究上の制約があった。また、大型炭化遺体の報告地点数にも限りがあり、種や地域によっては十分な情報が得られないことも多い。一方、現生生物の遺伝情報を調べることによって、過去の生物種の分布変遷を間接的に推定することができる。こうした遺伝解析を応用した分子系統地理学(phylogeography)の隆盛によって、1990年代以降、多くの生物についてその分布変遷史に関する知見が蓄えられてきた(Avise 1987, 2000; Hewitt 2000など)。典型的な系統地理学的研究では、現生の生物集団で見られる遺伝構造(系統地理学的構造)と古生態学的データを統合して、過去の分布変遷を議論するのが主流である(Tsuda et al. 2015など)。実際にこのようなアプローチを用いて、最終氷期以降のヨーロッパでのナラ類(*Quercus* spp., Petit et al. 2002)やヨーロッパブナ(*Fagus sylvatica*, Magri et al. 2006)の過去の分布変遷が詳細に調べられてきた。このような過去の植生あるいは種の時間スケールに沿った分布変遷に関する情報は、地球温暖化による今後の種の分布変遷の予測や、それに関連した保全策など応用科学的観点からも非常に重要である(津田2010)。

更に近年では、「生態ニッチモデリング Ecological Niche Modeling (あるいは、種分布予測モデリング Species Distribution Modeling)」の登場によって、種の過去の分布を復元することが可能となり、従来の分子系統地理学に大きな革新をもたらしつつある(Richards et al. 2007; 岩崎ほか 2014)。

ここで生態ニッチモデリングとは、種の分布情報(「どこに分布しているのか」という情報)と、その場所の環境情報を統計的に関連付け、その種の生態ニッチ空間をモデル化する手法である(Guisan and Thuiller 2005; Elith and Leathwick 2009; Franklin and Miller 2009など)。これによって、特定の環境条件をもつ場所について、どれぐらいの確率でその種が分布するのかを予測するモデルが作成できる。具体的に言えば、ある種に関する生態ニッチモデルを対象地域の環境レイヤ(レイヤ:地理的に広がりのあるデータの層。位置情報が付与されているため、複数のレイヤを重ね合わせることができる)に投影することにより、その地域での種の分布好適度を予測できる。この際、過去(例えば、最終氷期最盛期)の環境レイヤを投影先に用いれば、遺伝子の情報に基づく推定とは独立に種の過去の分布(古分布)を復元できるという仕組みである。このような過去の環境レイヤは、化石や氷床などの情報を参考にしながらコンピュータ・シミュレーションによって作成されたものであり、遺伝子情報とは完全に独立である。従って、分子系統地理学における遺伝解析の結果から示唆された過去の分布変遷パターンと、生態ニッチモデリングによって推定された古分布のパターンが一致した場合、この2つの独立した解析で示唆された歴史シナリオには高い信頼性があると考えられる。そのため、遺伝解析と生態ニッチモデリングを統合した解析は、種の分布変遷をより詳細・客観的に評価でき、これまでの分子系統地理学手法ではわからなかった新知見を得ることができると期待される。実際に、このような過去の集団動態の推定および生態ニッチモデリングを統合した研究の流れは世界では既にスタンダードとなっており(Waltari et al. 2007; Morris et al. 2010; Sakaguchi et al. 2012; Worth et al. 2013; Besbard et al. 2013; Cornille et al. 2013; Tsuda et al. 2015など)、これらの概念をまとめた総説も出版されている(Kidd and Ritchie 2006; Richards et al. 2007など)。

このように生物の古分布について重要な示唆を与えてくれる生態ニッチモデリングではあるが、分子系統地理学に應用する際には数多くの課題が残されている。本総説ではまず、分子系統地理学の分野において生態ニッチモデリングを活用する際に生じる問題点を整理し、今後解決すべき課題を提起する。その後、単純な古分布の推定に留まらない生態ニッチモデリングの応用法に着目し、いくつかの具体例を紹介しながら、この手法がもたらす新展開についても議論する。生態ニッチモデリング技術そのものについての詳しい解説や、系統地理学を含むよ

り広い分野としての生物地理学における活用については、岩崎ほか (2014) の総説などを併せて参照して頂ければ幸いです。なお、本稿では主に植物を対象とし、生物全般に通じる議論も行いつつ、植

物ならではの問題やアプローチに着目した議論を中心に展開する。また、本総説で紹介する重要な専門用語については表1に概要をまとめた。

表1. 本総説で紹介した専門用語についての解説

系統地理学 Phylogeography	現生生物を主な対象にし、その種内にみられる集団遺伝学的構造、すなわち遺伝的多様性の分布、種内系統の地理的パターンや集団分化の程度から、その生物が辿ってきた分布変遷史を明らかにしようとする研究分野。
生態ニッチモデリング(あるいは、種分布予測モデリング) Ecological niche modeling (ENM) or species distribution modeling (SDM)	ある種の分布情報(在/不在、あるいは在のみ)から、その種の分布に適している環境(生態ニッチ)をモデル化し、それによって特定の環境条件下でのその種の潜在的な分布適地を推定する手法。
地理情報システム Geographic information system (GIS)	地理情報(緯度や経度などの何らかの位置情報に関連付けられた情報)を作成・分析・可視化するための情報技術の総称。
花粉化石 Fossil pollen	地層中で堆積した植物花粉が化石化したもの。花粉は外膜が化学的に安定で分解に強いいため、形態がそのまま残っている。また、植物種ごとに特徴的な形態をしていることが多いため、花粉化石のみからでも種の判別ができる。
レフugia(逃避地) Refugia	氷河期などの環境変動の影響によって広範囲で種あるいは種内地域集団が消滅するような環境下で、局所的に生物種あるいは地域集団が生き残った場所。
ニッチシフト Niche shift	環境変動や種間競争により、生物種の生態ニッチの位置や幅が変わること。
統計的系統地理学 Statistical phylogeography	系統地理学的仮説を代表する複数の集団動態モデルを定義し、コアレセントシミュレーションなどの手法でそれらの対立モデルを比較することで、統計的な裏付けを持って分布変遷史を明らかにしようとする研究分野。
コアレセントシミュレーション Coalescent simulation	ある個体の対立遺伝子(あるいはハプロタイプ)は時間を遡ると、必ず一つの共通祖先に辿りつくという合祖理論(coalescent theory; Kingman 1982)に基づき、現在から過去へ遺伝子系図を遡るシミュレーション。 特定の集団動態モデルの下で、事前分布から発生させた集団動態パラメータを元にシミュレーションで多数のデータを発生させ、そこから計算される要約統計量(遺伝的多様性や遺伝的分化度など)と、現生集団の遺伝子情報から計算される要約統計量との間の差を調べるという手順を繰り返すこと、一般的に膨大な時間がかかるコアレセントシミュレーションの尤度計算を行わずに、複雑な集団動態モデルに関しても集団動態パラメータ(集団分化、遺伝子流動などが起こった時期、集団間移住率、有効な集団サイズ、突然変異率など)を統計的な推定を可能にする手法。
近似ベイズ計算 Approximate Bayesian computation (ABC)	
ゲノムワイド関連解析 Genome-wide association study (GWAS)	ゲノム全体をカバーするような多数の遺伝子変異を決定し、その変異における対立遺伝子や遺伝子型の頻度と、生物種における何らかの表現型との関連を統計的に調べることで、その表現型に関与している遺伝子変異を特定する手法。

古分布推定による歴史仮説検証における課題

生態ニッチモデリングによる古分布の推定は、分子系統地理学が目指す分布変遷史の復元にとって、最も基礎的かつ直接的なアプローチである。「はじめに」でも述べたように、現在の生物種の分布情報とその場所の環境情報を元に、その種の生態ニッチ

に関するモデルを作成し、それを過去の環境条件へと投影すれば過去の環境下における生物種の古分布を推定することができる。

しかし、この生態ニッチモデリングによる古分布推定には、いくつかの重要な問題が残っている。例えば多くの場合、約2万年前の最終氷期最盛期や、

古くても約12万年前の最終氷期最盛期までしか古気候レイヤが復元されていないため、それ以上に古い時代の分布を推定することはできない。特に分子系統地理学的解析と生態ニッチモデリングを組み合わせた多くの研究では、最終氷期最盛期に関連した分布変遷が現在の遺伝構造を形成した原因であるという前提の上で考察していることが多く(津田2010)、現在みられる遺伝構造が本当に当時に形成されたかどうかについては十分に検証されていない(Espindola et al. 2012; Mellick et al. 2012など)。実際に、分子系統地理学的解析で推定される集団の分岐年代は、しばしば数十万年から数百万年前まで遡ってしまい(津田2010)、生態ニッチモデリングによる古分布推定の年代との間に不一致が生じてしまうことが報告されている。例えば、Cornille et al. (2013)による野生りんごの研究では、最終氷期最盛期前後の分布変遷を生態ニッチモデリングで復元しているが、核マイクロサテライトマーカーの遺伝解析結果から推定された集団の分岐年代はおよそ30万年前となり、生態ニッチモデリングと遺伝データで対象とした時間スケールに乖離が生じてしまっている。また地中海周辺に分布するトルコガシ(*Quercus cerris*)から検出された3系統の集団動態の歴史は更新世初期にまで遡るため、花粉化石などの古生態学情報が過去の分布変遷推定において未だ重要であるケースもある(Bagnoli et al. 2016)。加えて、生態ニッチモデリングで復元できる古分布は、特定の時間断面におけるものであり、時間軸上で連続的に変化してきたはずの分布変遷史を復元できているとは言い難い。ただし、約2万年前の最終氷期最盛期は、過去数十万年間の中で最も寒冷化の厳しい時代だったと考えられており(Petit et al. 1999)、その時間断面における生物の古分布を推定することは生物の分布変遷史を考える上で重要な意味を持つだろう。今後、より古い時代の古気候データの推定や、生態ニッチモデリング手法自体の発達、化石データの充実などによって、より長いタイムスケールでの分布変遷史の復元も可能になることが期待される。

また、別の課題として、生態ニッチモデリングによる古分布推定では、小規模のレフュジア(逃避地)についての予測がうまくいかないことがある。この問題は、一般的にmicrorefugia(他にcryptic refugia, northern refugiaなど)と呼ばれるような、狭い地域にだけ残ったようなレフュジアを考える際に大きな問題となる。ヨーロッパの温帯性生物群については既に多くの分子系統地理学的研究が行われており、初期の研究では地中海沿岸のイベリア半島・イタリア半島・バルカン半島という南方

の3レフュジアから、氷期後にどのように生物群が分布拡大したのかという点が注目されることが多かった(Hewitt 1996, 2000; Taberlet et al. 1998など)。ところが近年では、より北方の地域にも温帯性生物群にとってのレフュジアが残っていたことを示唆する結果が、分子系統地理学的研究と花粉化石・植物遺体を用いた古生物学的研究の両面からしばしば報告されるようになってきている(Willis et al. 2000; Willis and Van Andel 2004; Schmitt 2007; Magri 2008)。しかし、生態ニッチモデリングによる古分布推定ではそのような北方のレフュジアはほとんど復元されておらず(Leroy and Arpe 2007; Svenning et al. 2008; Allen et al. 2010)、北方のレフュジアが本当に存在したのか?そして、存在したのであればどこに存在したのか?という問題は、現在でもヨーロッパの分子系統地理学あるいは古生態学的研究におけるホットトピックの一つとなっている(Rull 2010, 2014; Stewart et al. 2010など)。

日本でも、寒冷化して針葉樹林となっていたはずの氷期の北海道南部で、落葉広葉樹の代表的樹種であるブナの生存を示唆するような花粉化石研究がある(滝谷・萩原1997)。ブナの北限地域の遺伝構造に関する最近の研究からも、ブナの北海道への分布変遷は従来考えられていたよりもより複雑であることが示唆されている(Kitamura et al. 2015; 北村ほか2016)。同様にコナラ属でも、低頻度ながら花粉化石が北海道の広域に最終氷期を通して安定して出現することが報告されている(小野・五十嵐1991)。また、分子系統地理学的研究でもミズナラ(Ohsawa et al. 2011)やヤチダモ(Hu et al. 2010)などの落葉広葉樹で、北海道における最終氷期のレフュジアの存在が示唆されているなど、落葉広葉樹にとって小規模のレフュジアが最終氷期の北海道にも残っていた可能性はかなり高いと思われる。しかし、同じような分布域を持つ温帯性樹種のハリギリについて生態ニッチモデリングによる氷期の古分布推定を行った研究では、そのような北海道のレフュジアは復元されていない(Sakaguchi et al. 2010)。また、我々のグループが温帯性樹種8種を用いて行った比較分子系統地理学的研究でも、遺伝構造では北海道南部や東北部で独自の遺伝的まとまりがみられ、これら北方地域での最終氷期のレフュジアの存在が示唆されたものの、生態ニッチモデリングではそういった北方の過去の分布適地は復元されなかった(Iwasaki et al. 未発表)。一方、冷温帯林の構成樹種であるウダイカンバについては先行研究(Tsuda and Ide 2005)でも遺伝多様性の分布および集団構造から北海道を含めた北方レ

フュージアを考察していたが、最近の研究 (Tsuda et al. 2015) では生態ニッチモデリングおよび過去の集団動態推定を取り入れ、これらの解析から耐寒性のあるウダイカンパは最終氷期最盛期にも北海道にも生残していた可能性をより強く支持する結果を得ている。また、東北北部ではあるが、生態ニッチモデリングによる古分布推定と遺伝解析の両方で、スギの北方レフュジアの存在が示唆された研究もある (Kimura et al. 2014)。

このように、生態ニッチモデリングによって氷期中の北方レフュジアの位置をうまく復元できない理由としては、主に下記の3つが考えられる。1つ目は、環境データの不確実性や解像度の問題である。現在の環境データは世界中の多地点での実測データを元に作成されているため、一定の信頼性があると思われる。しかし、過去の氷期などの古気候に関しては、化石や堆積物、氷床コアなどの様々な情報を元にコンピュータでシミュレーションを行って再現しているため、どの情報を重視するかによって大きく値が変わることがある。また、気候シミュレーションの際のモデル構造や解像度、考慮している仮想地球の地形や植生・氷床の配置なども結果に大きく影響する。実際に、現在公開されているCCSMやMIROCといった古気候モデル間でも一部の地域や値では大きな違いがあり (Braconnot et al. 2012)、どのモデルを使用するかで結果が大きく変わり得ることに注意すべきだろう。解析を行う際には、古気候モデルの不確実性を考慮し、対象地域ではどのモデルの信頼性が高いかを化石などの別データから検討する、得られた複数のモデルの結果を比較して評価する、などが求められる (Sakaguchi et al. 2010; Worth et al. 2014)。また、モデリングに用いる現在の環境データや古気候モデルは1kmメッシュ程度の解像度がほとんどで、微環境として温暖な小さな谷間に少数個体が生き残っていたようなmicrorefugiaの復元は難しいと思われる。ただ、地形に関してはより高解像度のデータが既に得られているため、microrefugiaの存在が疑われるような地域に焦点を絞り、傾斜などの地形の影響を考慮したモデリングを行えば、解決が可能かもしれない。2つ目は、種内の局所適応の問題である。一般に、生物はその分布域内で各地の地域環境に適応し、地域集団によっては種の平均的なニッチとは少し異なるニッチを獲得していると思われる。しかし、現在の多くの生態ニッチモデリングでは種内の局所適応のパターンを考慮しておらず、寒冷地域に対して元から適応していた北方集団が、最終氷期の北方地域においてその種の平均的な集団よりも低温環境に耐えることができたといったような可能性ま

では検証できていない。この問題については、遺伝的に分化した地域集団ごとに生態ニッチモデリングを行う (Moritz et al. 2009; Jay et al. 2012)、適応的な遺伝子変異の分布情報に基づいて局所適応の地理的パターンを推定する (本総説の後半で紹介)、などのアプローチが考えられるだろう。また、後述するように、種が適応進化によってニッチシフトを起こした場合にも、現在の情報から作成したニッチモデルで過去の分布を推定することは困難になると思われる。最後の3つ目は、種の分布に対する生物間相互作用の影響の問題である。実際の生物の分布は、周囲の物理的な環境条件以外に、他の生物との競争や共生といった生物間相互作用の影響を受けて決まっている。例えば、ある生物にとって物理的には好適な環境であっても、その競争相手にとっても好適な環境であれば、実際に分布することは難しくなるだろう。逆に、ある生物にとって不適な環境であっても、その生物に利益をもたらしてくれる共生相手がそこにいれば分布が可能となるかもしれない。このような相互作用関係にある他種の分布情報を取り込んでモデリングを行った場合、労働寄生のような強い関係のある種の組み合わせであればモデリングによる分布推定の精度が向上することが実際に報告されている (Giannini et al. 2012)。また、生物間相互作用そのものをモデリングするアプローチも提唱されており (Kissling et al. 2011)、このような複数種のデータを同時に扱うようなテーマが今後はより注目されるようになると思われる。ただし、現在と最終氷期などの過去の間で生物間相互作用の関係性や組み合わせが変化していた場合には、この問題は容易には解決できない。現在の生物間相互作用は、あくまで現在の環境と分布状態によって発生しているものである、という点には注意を払う必要がある。

以上のように、歴史を復元する分子系統地理学分野において、生態ニッチモデリングによる古分布推定のアプローチは有用であるが、決して万能というわけではない。しかし、環境情報や生物種の分布情報に関するデータベースの充実やモデリング技術の発達によって、更なる発展が期待される余地もある。今後は、ここで述べたような問題点や課題に十分注意しながら、遺伝子情報と化石情報の2つから歴史を復元するしかなかった分子系統地理学における第3のアプローチとして、積極的に利用していくのがよいだろう。尚、この節の後半ではレフュジアについて触れてきたが、そもそもレフュジアの概念は最終氷期最盛期におけるヨーロッパの地中海周辺への生物の逃避を考慮したものである (Tzedakis et al. 2013)。そのため、上述のような

昨今見られる小規模レフュジア (microrefugia), 北方レフュジア (northern refugia), あるいはレフュジアの中のレフュジア (refugia in refugia) の提案は, レフュジアという用語を用いてしまうと最終的に氷河で覆われていなければ“どこもレフュジア (refugia, everywhere)” となってしまう科学的相対主義的な問題があることを Tzedakis et al. (2013) が指摘していることを最後に付け加えておく。

歴史的時間の中でのニッチシフトの検証

生態ニッチモデリングで生物種の古分布を推定する際, 歴史的時間の中でその種の生態ニッチが変化していないことが前提とされる。しかしながら, 過去には氷期—間氷期サイクルなどの大規模な環境変動が何度も起きており, それに応じて生物種も何らかの適応進化をし, 生態ニッチが変化した可能性がある。この問題に対し, 生態ニッチモデリングの手法を応用してこのニッチシフトを検証した研究がいくつかあるので, ここで紹介したい。

まず, Worth et al. (2014) では, オーストラリア南東部の温帯雨林構成樹種3種を対象とし, 遺伝子や化石の情報から氷期中のレフュジアの存在が強く示唆される地域で, 生態ニッチモデリングによる古分布復元が可能かどうかを調べている。彼らはモデリングと同時に対象地域内での現在気候モデルと古気候モデルが取り得る環境範囲についても比較を行い, 現在と過去で種のニッチに違いがあるのか, そしてその違いは投影先の気候モデルの違いによって実現ニッチが変化しただけなのか, それとも基礎ニッチ自体が変化したのか, について検証を行った。解析の結果, 3種中2種で現在と過去での種のニッチに違いが検出され, 更にそのうちの少なくとも1種については基礎ニッチの変化(ニッチシフト)が起きている可能性が高いと結論付けている。Rodríguez-Sánchez and Arroyo (2008) は, 現在の地中海沿岸に生育するクスノキ科ゲッケイジュ属 (*Laurus*) の植物を対象とし, 鮮新世中頃(300万年前)と最終氷期最盛期(2万1千年前)の化石の分布情報と当時の環境情報を用いて作成した“古”生態ニッチモデルと, 現在のこの種の分布情報と環境情報を用いて作成した生態ニッチモデルを比較することで, ニッチシフトの有無を検証している。解析の結果, これらのデータからは互いに似たニッチ空間が推定され, これらの歴史的時間の中では生態ニッチのシフトは起きていないことが示唆された。他に, 生態ニッチモデリングを用いず, 遺伝解析データから推定した過去の分布域内の環境データと, 現在の分布域内の環境データを直接的に比較す

ることで, 最終氷期以降の短い時間でもニッチシフトが起きたことを示唆した研究もある (Takahashi et al. 2014)。

十分な数の化石の分布情報や遺伝解析結果によって, 信頼できる古分布のパターンが分かっている生物種であれば, このような解析で過去に起こったニッチシフトを検証し, 生態的種分化や適応放散などの研究へと展開していくこともできるだろう。これらのようなアプローチはまだ新しく, 化石や古い時代の環境データが容易には得られないこともあって, まだ盛んとは言いがたいが, データが蓄積されるに従い, 特に進化生態学分野において重要性を増していくと思われる。

遺伝データと生態ニッチモデリングによる過去の集団動態の推定

生物の分布変遷は, 単純な分布域の拡大・縮小といった地図上での面的な変化だけでなく, それぞれの地域集団における個体数の増減という, 集団動態の歴史もその中に含んでいる。近年の集団遺伝学的なデータ解析手法の発展により, 地域集団の分岐・交流だけでなく, 各集団の有効集団サイズの拡大・縮小といった詳細な過去の集団動態の歴史についても詳細な推定が可能になってきている(詳細は後述参照のこと)。更に次世代シーケンシング技術の発達などによって, 非モデル生物でも大規模な遺伝データが比較的容易に得られるようになってきており, これら大規模な遺伝データを用いることにより, より詳細な集団動態の歴史を推定することも可能となってきている (e.g. Nadachowska-Brzyska et al. 2013)。一方, 生態ニッチモデリングによる古分布推定の結果をGISで解析することで, 遺伝データとは別の角度から, 過去の集団動態を推定するアプローチも行われるようになってきている。遺伝データと生態ニッチモデリングのそれぞれによる過去の集団動態の推定は, 上述の分布変遷史の復元の際と同様に, 互いに独立な手法に基づく解析であり, それらの結果をうまく比較して評価することにより, 信頼性の高い議論ができるようになるだろう。

統計的系統地理学 (Statistical phylogeography) の枠組みの中で, 遺伝データから過去の集団動態を推定する手法は様々なアプローチが考案されており, 理論上は複雑な集団動態の推定も可能となっている (Excoffier and Heckel 2006; Grünwald and Goss 2011; 木村 2013)。しかし, 遺伝データを用いた集団動態推定自体にも問題はあり, 分子系統地理学で用いる際にはいくつか注意が必要である (Tsuda et al. 2015)。ここでは, 1) 生物の世

代時間, 2) 得られたパラメーターの信頼区間, 3) 各解析で仮定している条件について触れる。まず, 1) 生物の世代時間であるが, 遺伝データを用いた集団の拡大, 縮小, 移住あるいは分化などの集団動態推定における時間スケールは“世代数”であることが多い。そうでない場合は1年あたり突然変異率の情報が必要とされる。いずれの場合も対象種の1世代が何年かという世代時間に関する情報が必要となる。ここで世代時間とはある世代と次の世代との平均時間と定義され, 繁殖期とも関連し, ヒトでは25年を1世代として過去の集団動態が調べられている (Gravel et al. 2011など)。一方, 他の生物種では一年生生物を除き, 多年生生物, 特に長命な木本植物では世代の重複, 複数年に渡る繁殖期間, 植生遷移の時間などにより実際の世代時間の評価は難しい (Petit and Hampe 2006; Tsuda et al. 2015)。また, 植物の場合, 世代時間は“種子が生きて種子になるまで”ともいえるが (Petit and Hampe 2006), 実際には同じ種であっても老齢林内に更新する場合, ギャップに更新して急激に分布拡大する場合などでもこの時間は変わってくるだろう。例えばTsuda et al. (2015) によるカバノキ科ウダイカンパの過去の集団動態推定では, 「55年生では調査個体の約半数はまだ繁殖齢に達しておらず, 100年生では調査個体の3割が, 150年生ではほとんど調査個体が着花した」というOsumi (2005) による生態学データをもとに1世代を100年として仮定した。しかし, 実際の多くの関連研究ではこのような生態データなしに樹木の世代は30–50年と仮定しているのが現状であり, より正確な樹木の世代時間推定のためには対象種それぞれで詳細な生態学的データを用いた検証が必要であるだろう。次に, 2) 得られたパラメーターの信頼区間であるが, 集団動態解析で推定される有効集団サイズ, 集団の分化, 拡大, 縮小, 混合あるいは移住が起こった時間に関するパラメーターは一般に95%あるいは99%の信頼区間, あるいは最高確率密度区間 [Highest Probability Density (HPD) interval] といった統計的に意味のある幅を持った値で評価される。従って, 中央値を見るだけでは解析結果を適切に解釈しているとはいえない。遺伝情報が多くなるとより鋭敏な推定が期待できるため, より多くの遺伝子座を使うことでこの推定値の上限および下限はある程度狭めることができるかも知れないが, これは対象種の遺伝構造にもよると考えられる。実際には大規模データで比較的うまく推定されたと思われるパラメーターでも, しばしばこれらの値にある程度の幅があり, 例えば集団分化年代などの時間に関するパラメーター推定値の上限をとるか下限をと

るか異なる氷期あるいは地質時代になってしまうこともある。更にこれに1つ目の世代時間の不確実性も加わると, 集団動態推定で得られた時間に関するパラメーターの不確実性は大きく増すことになるだろう (Tsuda et al. 2015)。そのため, 推定されたパラメーターの中央値から主な考察を行いつつ, それにこれら値の幅を考慮した考察を加え, 過去の集団動態について慎重に考察を行うことが重要である。最後に3) 各解析で仮定している条件であるが, 集団動態推定法についてはこれまでは比較的最近分化した集団を対象に集団分化時期, 移住率, 有効集団サイズなどを“移住を伴う隔離 (Isolation with migration) モデル (e.g. Nielsen and Wakeley 2001)”ベースに推定するソフトウェアIMシリーズ (Nielsen and Wakeley 2001; Hey and Nielsen 2007; Sethuraman and Hey 2015), 分化後ある程度長い期間集団サイズが安定していることを仮定した集団間の移住率や有効集団サイズを推定するソフトウェアMIGRATE-N (e.g. Beerli and Felsenstein 1999 2001) およびこれに組換え率や集団生長率を考慮したソフトウェアLAMARC (Kuhner 2006), 単一集団を対象にその有効集団サイズ, 突然変異率および集団成長パターンを推定するソフトウェアBEAST (Drummond and Rambaut 2007) など, コアレセントシミュレーションを用いた方法が多く用いられてきた。さらに最近ではこれらコアレセントシミュレーションにApproximate Bayesian computation (ABC) を組み合わせ, より柔軟性高く集団の過去の集団動態推定を可能にしている (Bertorelle et al. 2010)。例えば複数の集団動態のシナリオを作り, それに基づいてコアレセントシミュレーションを行い, それを観察データとさらに比較することでどのシナリオが観察データを説明するのに尤もらしいか評価できるようになった (Bertorelle et al. 2010)。これらABCを用いた集団動態推定ソフトウェアはDIYABC (Cornuet et al. 2008, 2014), PopABC (Lopes et al. 2009), ABCtoolbox (Wegmann et al. 2010), EggLib (De Mita and Siol 2012) などがある。コアレセントシミュレーションを用いた解析法では仮定している集団モデル, 利用できる遺伝マーカー, 突然変異モデルなどが異なり, それぞれに長所短所があることも知られている (Kuhner 2009)。ABCを用いた解析法でも同様のことが言え, 例えばDIYABCはユーザーフレンドリーなソフトウェアで, 様々な遺伝マーカー, 塩基配列データに対応し, 突然変異モデルも複数選択できるが, 集団分化後の集団間の移住 (遺伝子流動) は考慮していないため, 推定される集団分化時期などの時間

に関するパラメーターは過小評価されているだろう。PopABCは基本はIMモデルを基本としており、ABCtoolboxは移住を含めて設定できるシナリオの柔軟性など高いが、これらではマイクロサテライトマーカーを用いた解析で選択できる突然変異モデルの設定がDIYABCよりも限られている。他の解析法同様にそれぞれの方法の長所短所をよく把握した上でこれら方法を用いるのが重要である。以上のように、遺伝データに基づく過去の集団動態の推定手法は急速に発展しつつあるが、いまだに大きな不確実性を含んでおり、遺伝データ単独の推定結果だけで議論を行うには限界がある。

この問題の解決方法として、遺伝解析とは独立の解析である生態ニッチモデリングを応用することで、別側面から遺伝データの集団動態推定結果の信頼性を評価した研究をいくつか紹介したい。まず、Blanco-Paster et al. (2013) は、ヨーロッパのシエラネバダ山脈付近にのみ分布するゴマノハグサ科の草本 (*Linaria glacialis*) を対象とし、核遺伝子と葉緑体の各1遺伝子座についての解析と、過去から現在、未来までの複数の時間断面における分布についての生態ニッチモデリングによる推定を同時に行っている。遺伝解析の結果から、この種は狭い分布域にも関わらず、高い遺伝的多様性を有しており、かつ集団間の遺伝的分化も弱いことが分かっ

た。また、コアレセントシミュレーションを用いた集団動態の推定から、第四紀の最終氷期や最終間氷期の気候変動の時代において、この種はあまり大きな影響を受けなかったことが示唆された。一方、生態ニッチモデリングで過去の複数の時間断面における古分布を推定すると、氷期間氷期の大きな環境変動にも関わらず、この種は一定の大きさの分布適地をこの地域で保持し続けていたことが推定された。分布適地の広さはその種の集団サイズと相関がある可能性が高く、この生態ニッチモデリングの結果は、コアレセントシミュレーションによる集団動態シナリオの推定結果を支持しているといえる。このように、元は面的な推定であった生態ニッチモデリングの結果をGISで定量的に解析し、集団動態にまで結びつけた点は特筆すべき点として挙げることができるだろう。他に、Bisconti et al. (2011) は、イタリアのサルディニア-コルシカ地域に生育する樹上性のカエルを対象に、複数の遺伝子座情報に基づくコアレセントシミュレーションを用いて、集団動態推定と生態ニッチモデリングによる古分布復元を独立に行っている。その結果、一般的な温帯の生物の分布変遷パターンとは異なり、この種は最終氷期に集団サイズをむしろ増加させていたことが両方の解析から示唆されている。生態ニッチモデリングの結果を詳細にみると、氷期中における海水面の大

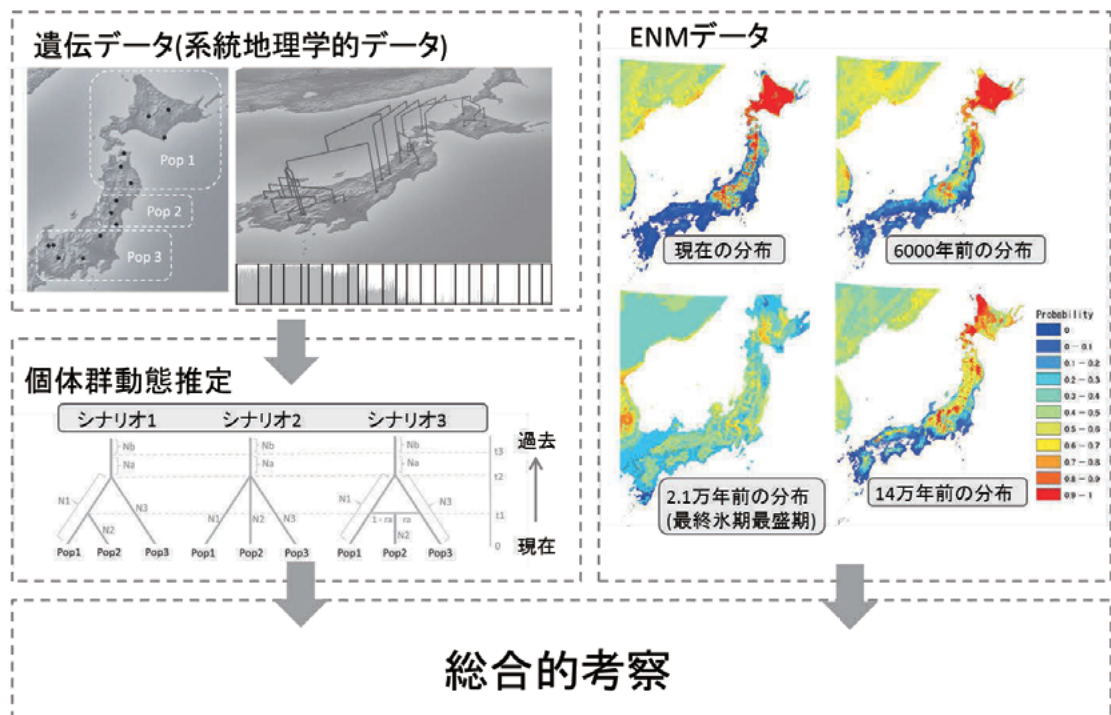


図 1. 遺伝データと生態ニッチモデリングによる過去の個体群動態推定イメージ (津田 2014; Tsuda et al. 2015 を一部改編)

幅な低下がこの種にとって好適な環境の面積増加に大きく寄与したようである。

上で述べたように、近年のコアセメントシミュレーションなどを用いた解析によって、遺伝データからの定量的な集団動態の推定が行われるようになってきたが、今まではその推定結果を別側面から検証する方法がほとんど無かった。そのため、遺伝データに基づく集団動態推定にこの節で紹介したような生態ニッチモデリングを組み合わせることで、種の過去の集団動態についてより詳細に評価することができると期待される (Tsuda et al. 2015)。また、この節で述べたような遺伝子データと生態ニッチモデリングによる独立な検証とは別のアプローチとして、生態ニッチモデリングで予測した古分布のパターンから集団動態のモデル候補を作成し、そのモデルを遺伝子データに基づく統計的シミュレーションで検証した研究もある (He et al. 2013)。このように、2つの手法を解析段階で組み合わせて行う研究も今後は求められるようになるかもしれない。ただし、両者ともに解析結果には不確実性が存在するため、その不確実性を考慮した上で、遺伝データから得られた時間スケールと生態ニッチモデリングから得られた過去の分布復元図の2つのデータを双方補完し合うように考察するのが現状では現実的な考察手法であると思われる (Tsuda et al. 2015, 図1)。

適応遺伝子に基づく局所適応の地理的パターンの推定

野生生物は、その分布域内の多様な自然環境に対して何らかの局所適応をしており、その適応の結果が現在の分布パターンにも影響していると思われる。ただし、局所適応に関わる遺伝的基盤が明らかになっている例はごくわずかであり、種内に明瞭な表現型の違いがみられる場合などを除き、局所適応が分布に及ぼす影響を推定することは困難であった。

しかし近年では、モデル生物における機能遺伝子情報の充実や、次世代シーケンシング技術をはじめとした遺伝子解析技術の発達に伴い、野生生物であっても、種内の顕著な表現型変異や局所適応に関わる機能遺伝子の特定が可能となってきている (González-Martínez et al. 2008; Gailing et al. 2009; Derory et al. 2010など)。このようにして特定された適応遺伝子の情報は、生態ニッチモデリングを活用した分子系統地理学に対しても新たな革新をもたらす。これまでの分子系統地理学は、葉緑体DNAや核マイクロサテライトマーカーなど、自然選択に対して中立な遺伝子の動きを追うことで、環境変動に伴う生物の分布変遷の解明を目的として

きた。それに対し、自然選択によって影響を受ける適応遺伝子の動きを追うことができれば、環境変動に伴う適応進化 (= 適応遺伝子の分布拡大・縮小、頻度の増加・減少など) の解明に繋げることができる。ここで重要な役割を果たすのが本稿で紹介している生態ニッチモデリングである。

具体的な実践例としては、シロイヌナズナにおける複数の野生由来系統 (エコタイプ) の解析から得られた適応遺伝子の変異に対して生態ニッチモデリングを用いたアプローチが挙げられる (Fournier-Level et al. 2011)。この研究ではまず、ヨーロッパ全域から収集された多数のエコタイプに対し、共通圃場実験とゲノム網羅的な遺伝子変異解析とを組み合わせ、ゲノムワイド関連解析 (GWAS: Genome-Wide Association Study) を行うことで、長角果の数などの複数の適応形質に関わる遺伝子変異を特定している。更に彼らは、検出した適応的な遺伝子変異の自然界での分布情報と現在の環境情報とに基づいて生態ニッチモデリングを行い、局所適応に関わると思われる個々の遺伝子型の分布適地を予測している。その結果、それら個々の遺伝子型の分布適地はかなり局所的な地理的まとまりをもって予測され、それらの遺伝子変異に関わる適応が各地域の環境条件によって選択された局所適応であることが示唆されている。他には、自然界における適応遺伝子の地理的分布情報からその変異に基づく表現型の分布適地をモデリングで予測し、更にその表現型の分布と環境情報との関係を推定することによって、適応遺伝子のレベルから表現型を通して局所適応の地理的パターンを推定するアプローチなども提唱されている (Eckert and Dyer 2012)。更に、これまでの節で述べてきたように、構築した適応遺伝子の生態ニッチモデルは、過去の環境を対象にして投影することもできる。例えば、過去環境下における適応遺伝子の古分布予測と、現在環境下における適応遺伝子の分布予測のパターンを比較すれば、過去から現在に至る過程で起こった適応進化の復元も可能となるだろう。

おわりに

本稿で紹介してきたように、生態ニッチモデリングは、分子系統地理学における様々な課題に対して、新たな切り口を提供しうるツールである。基礎的な用途である古分布の推定はもちろんであるが、本稿で紹介したような歴史的な時間の中でのニッチシフトの検証、過去の集団動態シナリオの検証、そして適応遺伝子の分布情報を用いた局所適応パターンのモデリングなどは、従来の分子系統地理学の枠組みを生態学や進化生物学にまで結びつける重要な

キーとなる可能性がある。これまでの分子系統地理学は、ニッチシフトや局所適応などの要因を考えず、あくまで「適応や自然選択とは関係ない中立な歴史を復元する」ことを目的とした歴史生物地理学的な視点だけから扱われ、各対象種の生物学的な性質をあまり考慮していない例も多かった。この点、生態ニッチモデリングは、野外で働く自然選択や局所適応などの生態的特性をも取り入れていくことができるため、この枠組みを飛び出すことができる。生物の分布は、中立な分布変遷史と、自然選択や局所適応とが合わさった結果として成立しているのであり、これからはこれら全ての要素を考慮した総合的な分子系統地理学的研究が求められることになるだろう。

謝辞

本稿は、JSPS科研費25840139, 13J06059, 14J00456の支援を受けて行った研究の成果あるいはアイデアの一部を地用して執筆したものです。また、本稿執筆は、2012年3月に滋賀県大津市で開催された日本生態学会第59回大会の企画集会「新しい歴史生物地理学へ～分子系統地理、GIS、生態ニッチモデリングの融合を目指して～」で行われた議論、および岩崎ほか(2014)の総説執筆過程で行われた議論をきっかけにしています。集會に参加して下さった多くの方々、そして岩崎ほか(2014)の岩崎・阪口以外の共著者である横山良太・高見泰興・大澤剛士・池田紘士・陶山佳久の各氏に深く感謝いたします。また、Leanne Kay Fulks氏には英文要旨の校閲をして頂きました。ここに記して感謝の意を表します。

引用文献

- Allen, J. R. M., Hickler, T., Singarayer, J. S., Sykes, M. T., Valdes, P. J. and Huntley, B. 2010. Last glacial vegetation of northern Eurasia. *Quat. Sci. Rev.* **29**: 2604-2618.
- Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press, Harvard.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C. A. and Saunders, N. C. 1987. Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 489-522.
- Bagnoli, F., Tsuda, Y., Fineschi, S., Bruschi, P., Magri, D., Zehlev, P., Paule, L., Simeone, M.C., González-Martínez, S.C. and Vendramin, G.G. 2016. Combining molecular and fossil data to infer demographic history of *Quercus cerris*: insights on European eastern glacial refugia. *J. Biogeogr.* **43**: 679-690.
- Beerli, P. and Felsenstein, J. 1999. Maximum-likelihood estimation of effective population numbers in two populations using a coalescent approach. *Genetics* **152**: 763-773.
- Beerli, P. and Felsenstein, J. 2001. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population size in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **98**: 4563-4568.
- Bertorelle, G., Benazzo, A., and Mona, S. 2010. ABC as a flexible framework to estimate demography over space and time: some cons, many pros. *Mol. Ecol.* **19**: 2609-2625.
- Besnard, G., Khadari, B., Navascués, M., Fernández-Mazuecos, M., El Bakkali, A., Arriago, N., Baali-Cherif, D., Brunini-Bronzini de Caraffa, V., Santoni, S., Vargas, P. and Savolainen, V. 2013. The complex history of the olive tree: from Late Quaternary diversification of Mediterranean lineages to primary domestication in the northern Levant. *Proc. R. Soc. B.* **280**: 2012833.
- Bisconti, R., Canestrelli, D., Colangelo, P. and Nascetti, G. 2011. Multiple lines of evidence for demographic and range expansion of a temperate species (*Hyla sarda*) during the last glaciation. *Mol. Ecol.* **20**: 5313-5327.
- Blanco-Pastor, J. L., Fernández-Mazuecos, M. and Vargas, P. 2013. Past and future demographic dynamics of alpine species: limited genetic consequences despite dramatic range contraction in a plant from the Spanish Sierra Nevada. *Mol. Ecol.* **22**: 4177-4195.
- Braconnot, P., Harrison, S. P., Kageyama, M., Bartlein, P. J., Masson-Delmotte, V., Abe-Ouchi, A., Otto-Bliesner, B. and Zhao, Y. 2012. Evaluation of climate models using palaeoclimatic data. *Nature Clim. Change* **2**: 417-424.
- Cornille, A., Giraud, T., Bellard, C., Tellier, A., Le Cam, B., Smulders, M. J. M., Kleinschmit, J., Roldan-Ruiz, I. and Gladieux, P. 2013. Postglacial recolonization history of the European crabapple (*Malus sylvestris* Mill.), a wild contributor to the domesticated apple.

- Mol. Ecol. **22**: 2249–2263.
- Cornuet, J.-M., Pudlo, P., Veyssier, J., Dehne-Garcia, A., Gautier, M., Leblois, R., Marin, J.-M. and Estoup, A. 2014. DIYABC v2. **0**: a software to make approximate Bayesian computation inferences about population history using single nucleotide polymorphism, DNA sequence and microsatellite data. *Bioinformatics* **30**: 1187–1189.
- Cornuet, J.-M., Santos, F., Beaumont M. A., Robert, C. P., Marin, J.-M., Balding, D. J., Guillemaud, T. and Estoup, A. 2008. Inferring population history with DIY ABC: a user-friendly approach to approximate Bayesian computation. *Bioinformatics* **24**: 2713–2719.
- Cox, C. B. and Moore, P. D. 2010. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. Wiley, United States of America.
- De Mita, S. and Sol, M. 2012. EggLib: processing, analysis and simulation tools for population genetics and genomics. *BMC Genet.* **13**: 27.
- Derory, J., Scotti-Saintagne, C., Bertocchi, E., Le Dantec, L., Graignic, N., Jauffres, A., Casasoli, M., Chancerel, E., Bodenes, C., Alberto, F. and Kremer, A. 2010. Contrasting relationships between the diversity of candidate genes and variation of bud burst in natural and segregating populations of European oaks. *Heredity* **104**: 438–448.
- Drummond, A.J. and Rambaut, A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evol. Biol.* **7**: 214.
- Eckert, A. J. and Dyer, R. J. 2012. Defining the landscape of adaptive genetic diversity. *Mol. Ecol.* **21**: 2836–2838.
- Elith, J. and Leathwick, J. R. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **40**: 677–697.
- Espíndola, A., Pellissier, L., Maiorano, L., Hordijk, W., Guisan, A. and Alvarez, N. 2012. Predicting present and future intra-specific genetic structure through niche hindcasting across 24 millennia. *Ecol. Lett.* **15**: 649–657.
- Excoffier, L. and Heckel, G. 2006. Computer programs for population genetics data analysis: a survival guide. *Nat. Rev.* **7**: 745–758.
- Fournier-Level, A., Korte, A., Cooper, M. D., Nordborg, M., Schmitt, J. and Wilczek, A. M. 2011. A map of local adaptation in *Arabidopsis thaliana*. *Science* **334**: 86–89.
- Franklin, J. and Miller, J. A. 2009. *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gailing, O., Vornam, B., Leinemann, L. and Finkeldey, R. 2009. Genetic and genomic approaches to assess adaptive genetic variation in plants: forest trees as a model. *Physiol. Plant* **137**: 509–519.
- Giannini, T. C., Chapman, D. S., Saraiva, A. M., Alves-dos-Santos, I. and Biesmeijer, J.C. 2012. Improving species distribution models using biotic interactions: a case study of parasites, pollinators and plants. *Ecography* **36**: 649–656.
- Gonzalez-Martinez, S. C., Huber, D., Ersoz, E., Davis, J. M. and Neale, D. B., 2008. Association genetics in *Pinus taeda* L. II. Carbon isotope discrimination. *Heredity* **101**: 19–26.
- Good, R. 1947. *The geography of the flowering plants*. Wiley, New York.
- Gravel, S., Henn, B. M., Gutenkunst, R. N., Indap, A. R., Marth, G. T., Clark, A. G., Yu, F., Gibbs, R. A., Project, T. G. and Bustamante, C. D. 2011. Demographic history and rare allele sharing among human populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **108**: 11983–11988.
- Gray, A. 1859. Diagnostic characters of phanerogamous plants, collected in Japan by Charles Wright, botanist of the U. S. North Pacific Exploring Expedition, with observations upon the relations of the Japanese flora to that of North America, and other parts of the Northern Temperate Zone. *Mem. Amer. Acad. Arts Sci., N.S.* **6**: 377–453.
- Grünwald, N. J. and Goss, E. M. 2011. Evolution and Population Genetics of Exotic and Re-Emerging Pathogens: Novel Tools and Approaches. *Annu. Rev. Phytopathol.* **49**: 249–267.
- Guisan, A. and Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* **8**: 993–1009.
- He, Q., Edwards, D. L. and Knowles, L. L. 2013. Integrative testing of how environments from the past to the present shape genetic

- structure across landscapes. *Evolution* **67**: 3386-3402.
- Hey, J. and Nielsen, R. 2007. Integration within the Felsenstein equation for improved Markov chain Monte Carlo methods in population genetics. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **104**: 2785-2790.
- Hewitt, G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role, in divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* **58**: 247-276.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**: 907-913.
- Holt, B. G., Lessard, J.-P., Borregaard, M. K., Fritz, S. A., Araújo, M. B., Dimitrov, D., Fabre, P.-H., Graham, C. H., Graves, G. R., Jönsson, K. A., Nogués-Bravo, D., Wang, Z., Whittaker, R. J., Fjeldså, J. and Rahbek, C. 2012. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World. *Science* **339**: 74-78.
- 堀田満. 1974. 植物の分布と分化. 三省堂, 東京.
- Hu, L.-J., Uchiyama, K., Saito, Y. and Ide, Y. 2010. Contrasting patterns of nuclear microsatellite genetic structure of *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* between northern and southern populations in Japan. *J. Biogeogr.* **37**: 1131-1143.
- Huxley, T. H. 1868. On the classification and distribution of the Alectoromorphae and Heteromorphae. *J. Zool. (Lond.)* **1868**: 294-319.
- 岩崎貴也・阪口翔太・横山良太・高見泰興・池田紘士・陶山佳久. 2014. 生物地理学とその関連分野における地理情報システム技術の基礎と応用. *日本生態学会誌* **64**: 183-199.
- Jay, F., Manel, S., Alvarez, N., Durand, E. Y., Thuiller, W., Holderegger, R., Taberlet, P. and François, O. 2012. Forecasting changes in population genetic structure of alpine plants in response to global warming. *Mol. Ecol.* **21**: 2354-2368.
- Kidd, D. M. and Ritchie, M. G. 2006. Phylogeographic information systems: putting the geography into phylogeography. *J. Biogeogr.* **33**: 1851-1865.
- Kimura, M. K., Uchiyama, K., Nakao, K., Moriguchi, Y., San Jose-Maldia, L. and Tsumura, Y. 2014. Evidence for cryptic northern refugia in the last glacial period in *Cryptomeria japonica*. *Ann. Bot.* **114**: 1687-1700.
- 木村亮介. 2013. ゲノム時代の集団解析—ヒト研究を例に—. 池田啓・小泉逸郎 (編), 系統地理学DNAで解き明かす生きものの自然史. 文一総合出版, 東京.
- Kissling, W. D., Dormann, C. F., Groeneveld, J., Hickler, T., Kühn, I., McInerney, G. J., Montoya, J. M., Römermann, C., Schifffers, K., Schurr, F. M., Singer, A., Svenning, J.-C., Zimmermann, N. E. and O'Hara, R. B. 2011. Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multispecies assemblages at large spatial extents. *J. Biogeogr.* **39**: 2163-2178.
- Kitamura, K., Matsui, Y., Kobayashi, M., Saitou, H., Namikawa, K. and Tsuda, Y. 2015. Decline in gene diversity and strong genetic drift in the northward expanding marginal populations of *Fagus crenata*. *Tree Genet. Genomes* **11**: 36.
- 北村系子・松井哲哉・小林誠・齋藤均・並川寛司・津田吉晃. 2016. ブナ北限集団の遺伝的多様性と北進過程. *森林立地* **58**: 1-7.
- Kuhner, M. K. 2006. LAMARC 2.0: maximum likelihood and Bayesian estimation of population parameters. *Bioinformatics* **22**: 768-770.
- Kuhner, M. K. 2009. Coalescent genealogy samplers: windows into population history. *Trends Ecol. Evol.* **24**: 86-93.
- Leroy, S. A. G. and Arpe, K. 2007. Glacial refugia for summer-green trees in Europe and south-west Asia as proposed by ECHAM3 time-slice atmospheric model simulations. *J. Biogeogr.* **34**: 2115-2128.
- Lomolino, M. V., Sax, D. F. and Brown, J. H. 2004. Foundations of biogeography: classic papers with commentaries. University of Chicago Press, Chicago.
- Lopes, J. S., Balding, D., Beaumont, M. 2009. PopABC: a program to infer historical demographic parameters. *Bioinformatics* **25**: 2747-2749.
- Magri, D. 2008. Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). *J. Biogeogr.* **35**: 450-463.
- Magri, D., Vendramin, G. G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D., Scaron, A., Latalowa, M., Litt, T., Paule, L., Roure, J. M., Tantau, I., Van Der Knaap, W. O., Petit,

- R. J. and De Beaulieu, J.-L. 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytol.* **171**: 199–221.
- Mellick, R., Lowe, A., Allen, C., Hill, R. S. and Rossetto, M. 2012. Palaeodistribution modelling and genetic evidence highlight differential post-glacial range shifts of a rain forest conifer distributed across a latitudinal gradient. *J. Biogeogr.* **39**: 2292–2302.
- Moritz, C., Hoskin, C. J., MacKenzie, J. B., Phillips, B. L., Tonione, M., Silva, N., VanDerWal, J., Williams, S. E. and Graham, C. H. 2009. Identification and dynamics of a cryptic suture zone in tropical rainforest. *Proc. R. Soc. B.* **276**: 1235–1244.
- Morris, A. B., Graham, C. H., Soltis, D. E. and Soltis, P. S. 2010. Reassessment of phylogeographical structure in an eastern North American tree using Monmonier's algorithm and ecological niche modelling. *J. Biogeogr.* **37**: 1657–1667.
- Nadachowska-Brzyska, K., Burri, R., Olason, P. I., Kawakami, T., Smeds, L. and Ellegren, H. 2013. Demographic Divergence History of Pied Flycatcher and Collared Flycatcher Inferred from Whole-Genome Re-sequencing Data. *PLoS Genet.* **9**: e1003942. doi:10.1371/journal.pgen.1003942.
- Nielsen, R. and Wakeley, J. 2001. Distinguishing migration from isolation: a Markov chain Monte Carlo approach. *Genetics* **58**: 885–896.
- Ohsawa, T., Tsuda, Y., Saito, Y. and Ide, Y. 2011. The genetic structure of *Quercus crispula* in northeastern Japan as revealed by nuclear simple sequence repeat loci. *J. Plant Res.* **124**: 645–654.
- 小野有五・五十嵐八枝子. 1991. 北海道の自然史: 氷期の森林を旅する. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Osumi, K. 2005. Reciprocal distribution of two congeneric trees, *Betula platyphylla* var. *japonica* and *Betula maximowicziana*, in a landscape dominated by anthropogenic disturbances in northeastern Japan. *J. Biogeogr.* **32**: 2057–2068.
- Petit, R. J., Csaikl, U. M., Bordács, S., Burg, K., Coart, E., Cottrell, J., van Dam, B., Deans, J. D., Dumolin-Lapègue, S., Fineschi, S., Finkeldey, R., Gillies, A., Glaz, I., Goicoechea, P. G., Jensen, J. S., König, A. O., Lowe, A. J., Madsen, S. F., Mátyás, G., Munro, R. C., Olalde, M., Pemonge, M.-H., Popescu, F., Slade, D., Tabbener, H., Turchini, D., de Vries, S. G. M., Ziegenhagen, B. and Kremer, A. 2002. Chloroplast DNA variation in European white oaks: Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *For. Ecol. Manage.* **156**: 5–26.
- Petit, R. J. and Hampe, A. 2006. Some Evolutionary Consequences of Being a Tree. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **37**: 187–214.
- Petit, R. J., Hu, F. S. and Dick, C. W. 2008. Forests of the Past: A Window to Future Changes. *Science* **320**: 1450–1452.
- Petit, J. R., Jouzel, J., Raynaud, D., Barkov, N. I., Barnola, J. M., Basile, I., Bender, M., Chappellaz, J., Davis, M., Delaygue, G., Delmotte, M., Kotlyakov, V. M., Legrand, M., Lipenkov, V. Y., Lorius, C., Pépin, L., Ritz, C., Saltzman, E. and Stievenard, M. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* **399**: 429–436.
- Richards, C. L., Carstens, B. C. and Knowles, L. L. 2007. Distribution modelling and statistical phylogeography: an integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses. *J. Biogeogr.* **34**: 1833–1845.
- Rodríguez-Sánchez, F. and Arroyo, J. 2008. Reconstructing the demise of Tethyan plants: climate-driven range dynamics of *Laurus* since the Pliocene. *Global Ecol. Biogeogr.* **17**: 685–695.
- Rull, V. 2010. On microrefugia and cryptic refugia. *J. Biogeogr.* **37**: 1623–1625.
- Rull, V. 2014. Macrorefugia and microrefugia: a response to Tzedakis et al. *Trends Ecol. Evol.* **29**: 243–244.
- Sakaguchi, S., Sakurai, S., Yamasaki, M. and Isagi, Y. 2010. How did the exposed seafloor function in postglacial northward range expansion of *Kalopanax septemlobus*? Evidence from ecological niche modelling. *Ecol. Res.* **25**: 1183–1195.
- Sakaguchi, S., Qiu, Y.-X., Liu, Y.-H., Qi, X.-S.,

- Kim, S.-H., Han, J., Takeuchi, Y., Worth, J. R. P., Yamasaki, M., Sakurai, S. and Isagi, Y. 2012. Climate oscillation during the Quaternary associated with landscape heterogeneity promoted allopatric lineage divergence of a temperate tree *Kalopanax septemlobus* (Araliaceae) in East Asia. *Mol. Ecol.* **21**: 3823-3838.
- Schmitt, T. 2007. Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Front. Zool.* **4**: 11.
- Sethuraman, A. and Hey, J. 2015. IMA2p – parallel MCMC and inference of ancient demography under the Isolation with migration (IM) model. *Mol. Ecol. Res.* doi: 10.1111/1755-0998.12437.
- Stewart, J. R., Lister, A. M., Barnes, I. and Dalén, L. 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proc. R. Soc. B.* **277**: 661-671.
- Svenning, J.-C., Normand, S. and Kageyama, M. 2008. Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *J. Ecol.* **96**: 1117-1127.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A. G. and Cosson, J. F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Mol. Ecol.* **7**: 453-464.
- Takahashi, M. K., Eastman, J. M., Griffin, D. A., Baumsteiger, J., Parris, M. J. and Storfer, A. 2014. A stable niche assumption-free test of ecological divergence. *Mol. Phylogenet. Evol.* **76**: 211-226.
- 滝谷美香・萩原法子. 1997. 西南北海道横津岳における最終氷期以降の植生変遷. *第四紀研究* **36**: 217-234.
- 津田吉晃. 2010. 森林樹木の遺伝的多様性保全と生態リスク (<特集>我々は「生態リスク」とどう向き合うのか?). *日本生態学会誌* **60**: 349-359.
- 津田吉晃. 2014. シリーズ: 日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (4) ウダイカンバ (カバノキ科カバノキ属). *森林遺伝育種* **3**: 23-29.
- Tsuda, Y. and Ide, Y. 2005. Wide-range analysis of genetic structure of *Betula maximowicziana*, a long-lived pioneer tree species and noble hardwood in the cool temperate zone of Japan. *Mol. Ecol.* **14**: 3929-3941.
- Tsuda, Y., Nakao, K., Ide, Y. and Tsumura, Y. 2015. The population demography of *Betula maximowicziana*, a cool-temperate tree species in Japan, in relation to the last glacial period: its admixture-like genetic structure is the result of simple population splitting not admixing. *Mol. Ecol.* **24**: 1403-1418.
- Tsukada, M. 1982a. Late-Quaternary development of the *Fagus* forest in the Japanese archipelago. *Jpn. J. Ecol.* **32**: 113-118.
- Tsukada, M. 1982b. *Cryptomeria japonica*: glacial refugia and lateglacial migration. *Ecology* **63**: 1091-1105.
- Tsukada, M. 1983. Vegetation and climate during the Last Glacial Maximum in Japan. *Quarter. Res.* **19**: 212-235.
- Tzedakis, P. C., Emerson, B. C. and Hewitt, G. M. 2013. Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trends Ecol. Evol.* **28**: 696-704.
- 植田邦彦. 2012. 植物地理の自然史: 進化のダイナミクスにアプローチする. 北海道大学出版会, 札幌.
- Wallace, A. 1876. *The Geographical Distribution of Animals*, 1876. Hafner, New York.
- Waltari, E., Hijmans, R. J., Townsend Peterson, A., Nyári, A. S., Perkins, S. L. and Guralnick, R. P. 2007. Locating Pleistocene Refugia: Comparing Phylogeographic and Ecological Niche Model Predictions. *PLoS ONE.* **2**: e563.
- Wegmann, D., Leuenberger, C., Neuenchwander, S. and Excoffier, L. 2010. ABC-toolbox: a versatile toolkit for approximate Bayesian computations. *BMC bioinformatics* **11**: 116.
- Willis, K. J., Rudner, E. and Sümegi, P. 2000. The full-glacial forests of central and southeastern Europe. *Quat. Res.* **53**: 203-213.
- Willis, K. J. and van Andel, T. H. 2004. Trees or no trees? the environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quat. Sci. Rev.* **23**: 2369-2387.
- Worth, J. R. P., Sakaguchi, S., Tanaka, N., Yamasaki, M. and Isagi, Y. 2013. Northern richness and southern poverty: contrasting genetic footprints of glacial refugia in the relictual tree *Sciadopitys verticillata* (Coniferales: Sciadopityaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* **108**: 263-277.
- Worth, J. R. P., Williamson, G. J., Sakaguchi,

S., Nevill, P. G. and Jordan, G. J. 2014. Environmental niche modelling fails to predict Last Glacial Maximum refugia: niche shifts, microrefugia or incorrect palaeoclimate estimates? *Global Ecol. Biogeogr.* **23**: 1186-1197.

安田喜憲・三好教夫. 1998. 図説日本列島植生史. 朝倉書店, 東京.

(Received November 14, 2015; accepted April 19, 2016)

