!WARNING! 注意 !WARNING! 注意 !WARNING! 注意

「進化学・夏の学校」は、進化学の普及啓蒙を目的として
高校生・生物学教師・一般の方を対象に開催される進化学
の入門コースです。

http://www.evolution.bio.titech.ac.jp/sesj2010/summerschool.html より

!WARNING! 注意 !WARNING! 注意 !WARNING! 注意

!WARNING! 注意 !WARNING! 注意 !WARNING! 注意

「進化学・夏の学校」は、進化学の普及啓蒙を目的として
高校生・生物学教師・一般の方を対象に開催される進化学
の入門コースです。

http://www.evolution.bio.titech.ac.jp/sesj2010/summerschool.html より

!WARNING! 注意 !WARNING! 注意 !WARNING! 注意

!WARNING! 注意 !WARNING! 注意 !WARNING! 注意

「進化学・夏の学校[illegible]普及啓蒙を目的として
高校生・生物学教師・[illegible]対象に開催される進化学
の[illegible]。

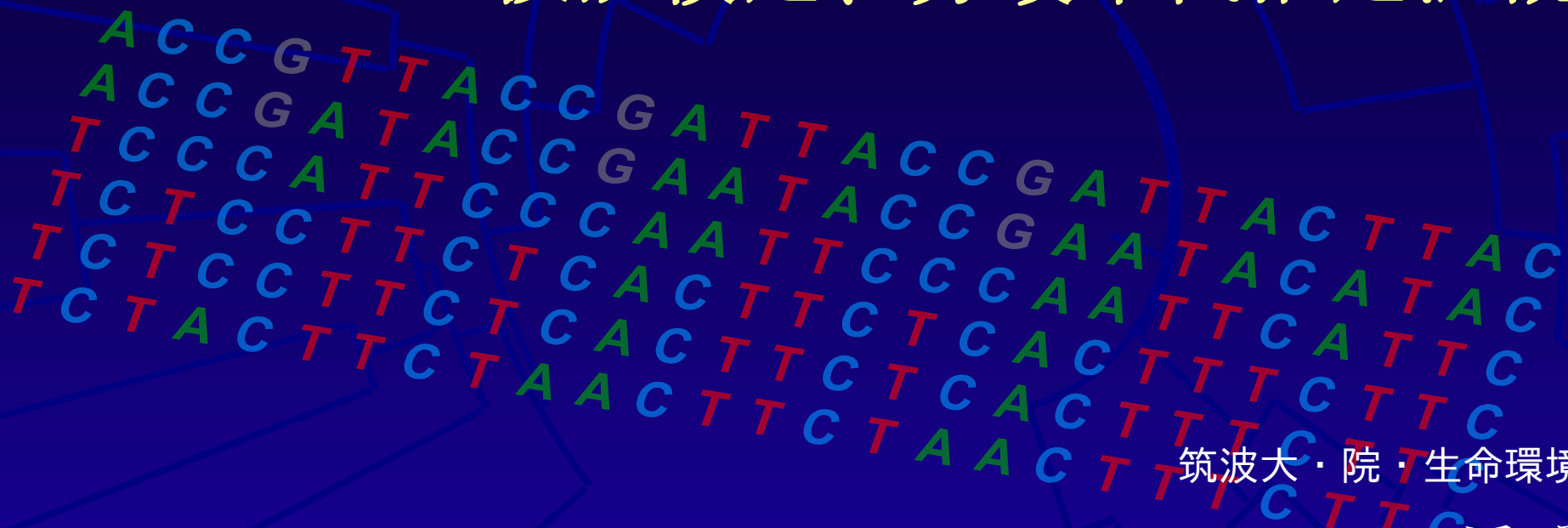
[illegible]volution.b[illegible]esj2010/summerschool.html より

嘘です。

!WARNING! 注意 !WARNING! 注意 !WARNING! 注意

新しい分子系統解析論：データ作成から祖先形質復元まで

データセットの作成と仮説検定、分岐年代推定法概論

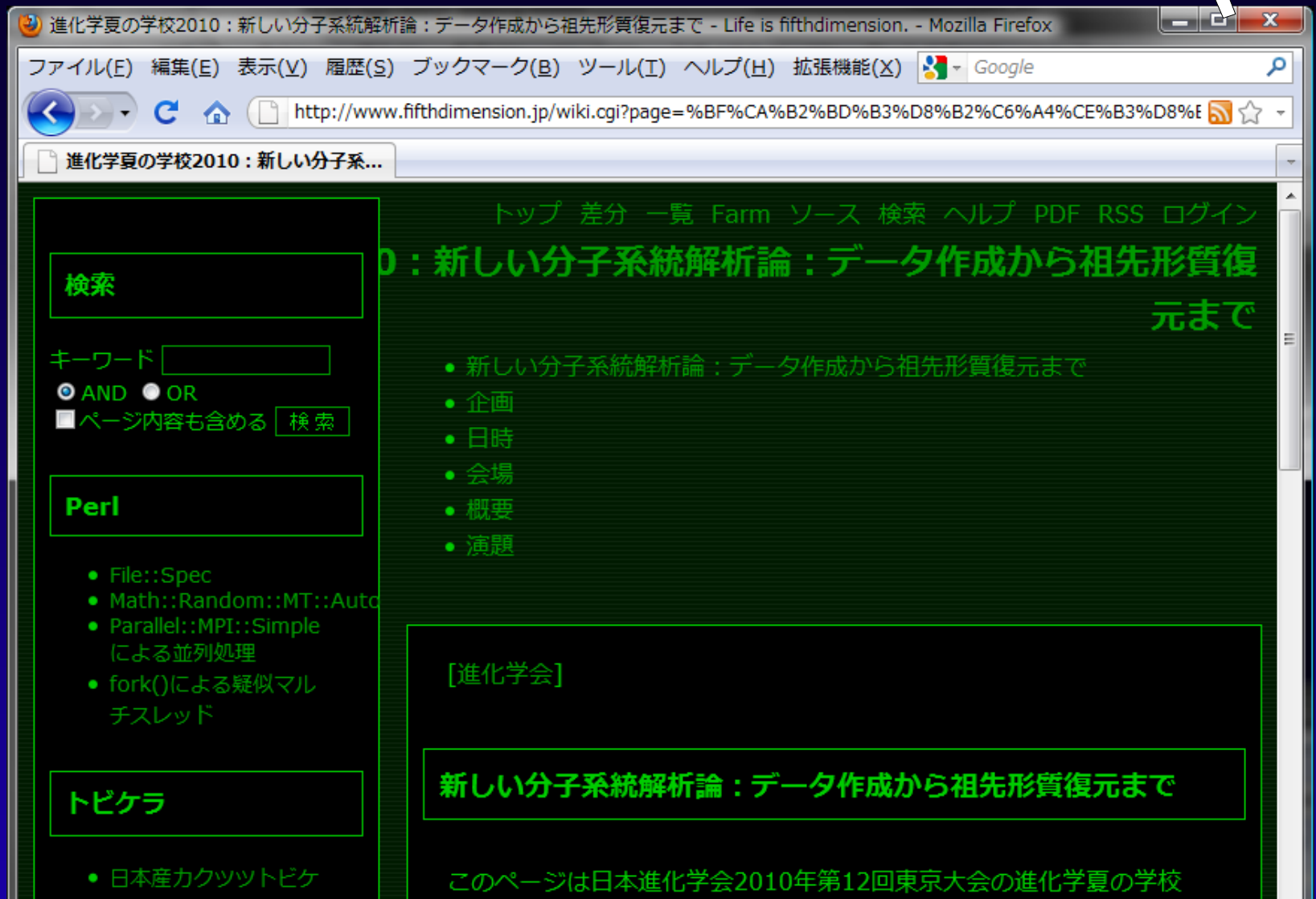


筑波大・院・生命環境科学

田辺 晶史

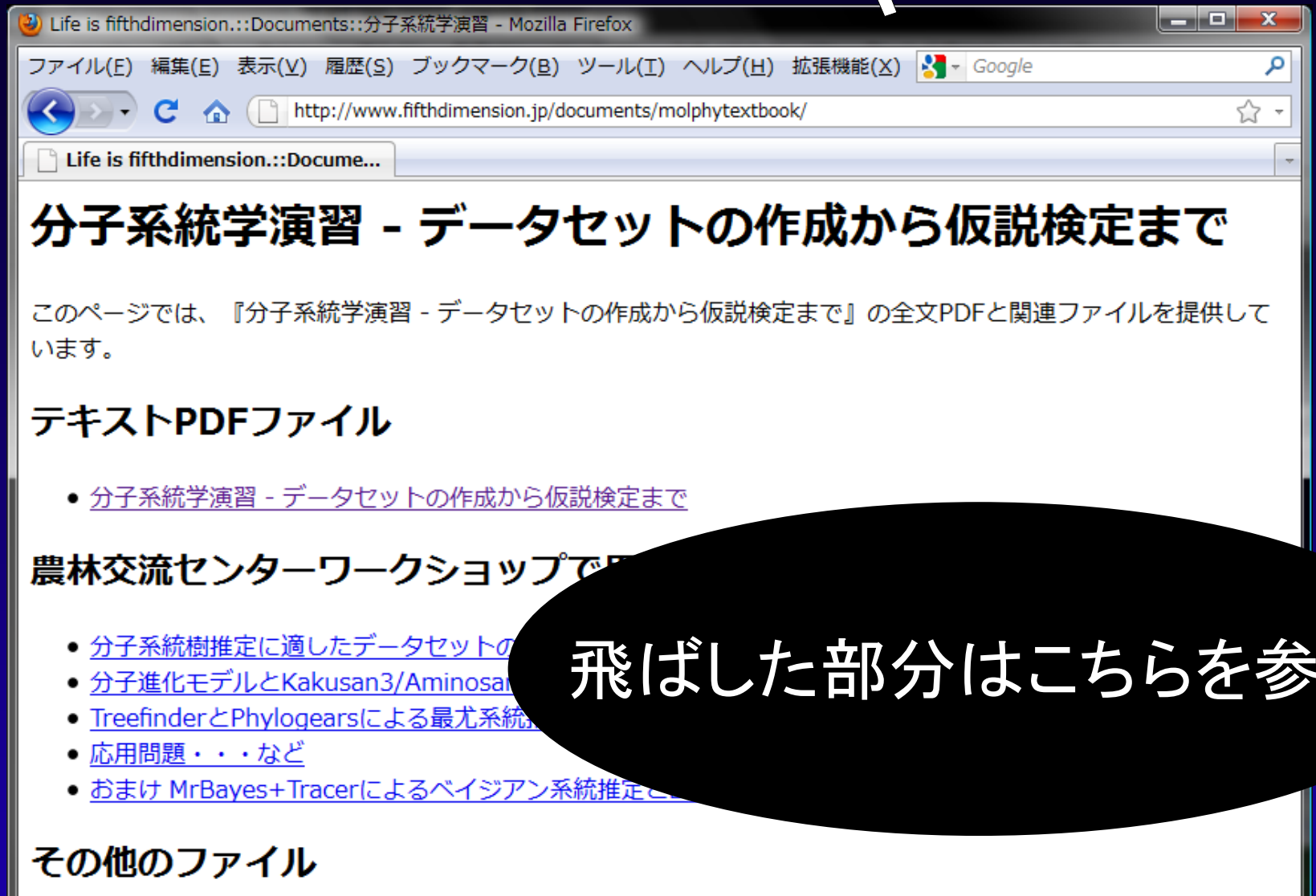
今日のスライドは以下からダウンロードできます

"新しい分子系統解析論:データ作成から祖先形質復元まで" 検索



分子系統学のテキスト

"分子系統学演習" 検索



本日の献立

本日の献立

- 配列データと系統樹の構造と用語

本日の献立

- 配列データと系統樹の構造と用語
- 配列データセットの作成法

本日の献立

- 配列データと系統樹の構造と用語
- 配列データセットの作成法
- 仮説検定と、比較する仮説の探し方

本日の献立

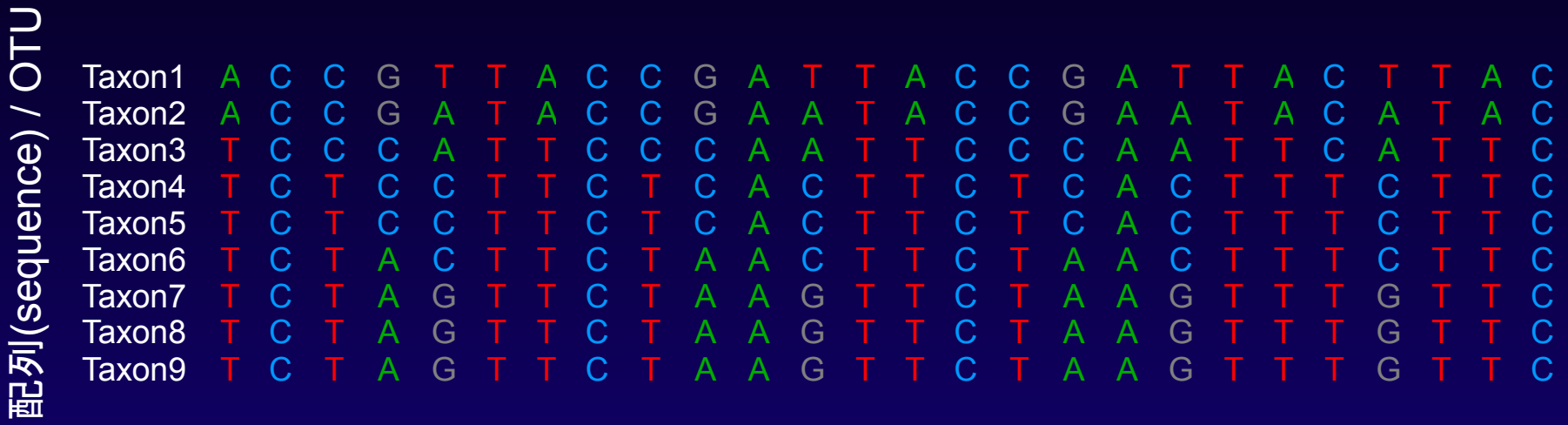
- 配列データと系統樹の構造と用語
- 配列データセットの作成法
- 仮説検定と、比較する仮説の探し方
- 系統樹の分岐年代推定法

配列データについて

配列データについて

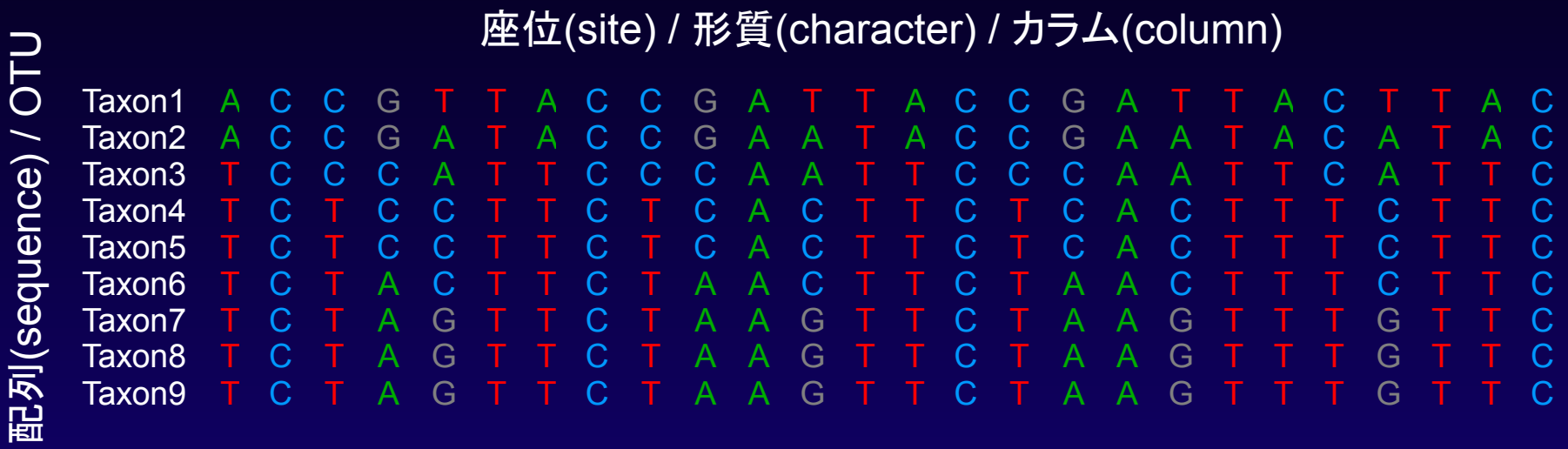
Taxon1	A	C	C	G	T	T	A	C	C	G	A	T	T	A	C	C	G	A	T	T	A	C	T	T	A	C
Taxon2	A	C	C	G	A	T	A	C	C	G	A	A	T	A	C	C	G	A	A	T	A	C	A	T	A	C
Taxon3	T	C	C	C	A	T	T	C	C	C	A	A	T	T	C	C	C	A	A	T	T	C	A	T	T	C
Taxon4	T	C	T	C	C	T	T	C	T	C	A	C	T	T	C	T	C	A	C	T	T	T	C	T	T	C
Taxon5	T	C	T	C	C	T	T	C	T	C	A	C	T	T	C	T	C	A	C	T	T	T	C	T	T	C
Taxon6	T	C	T	A	C	T	T	C	T	A	A	C	T	T	C	T	A	A	C	T	T	T	C	T	T	C
Taxon7	T	C	T	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	T	G	T	T	C
Taxon8	T	C	T	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	T	G	T	T	C
Taxon9	T	C	T	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	T	G	T	T	C

配列データについて



- 横1行が同一の生物(OTU)から得られた形質から構成されている

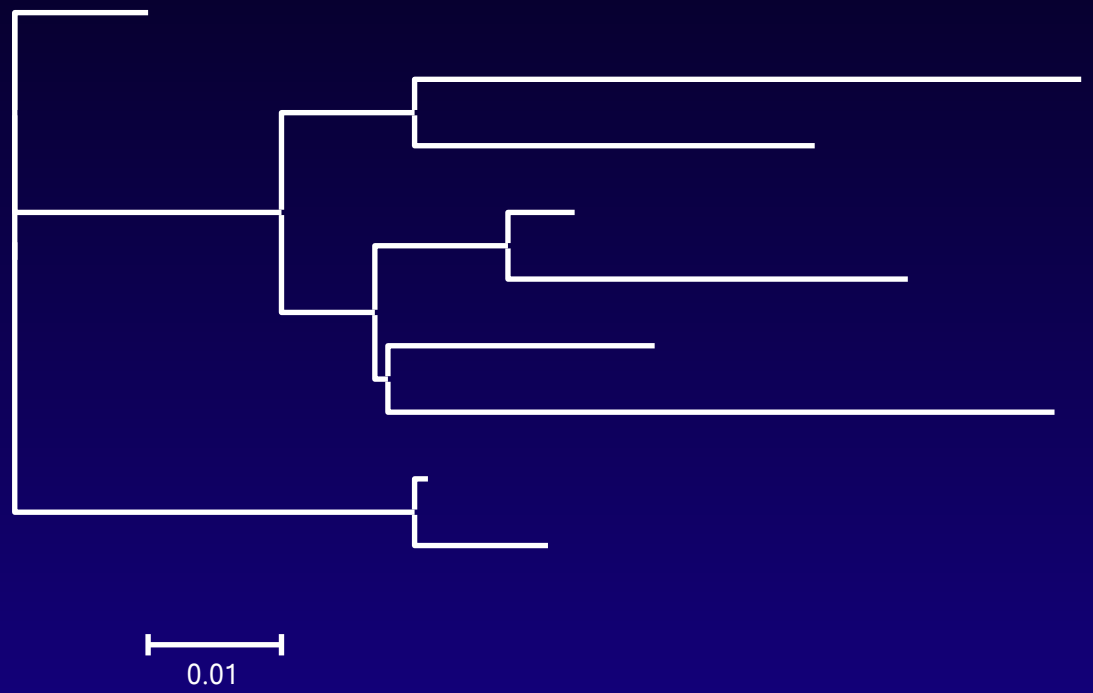
配列データについて



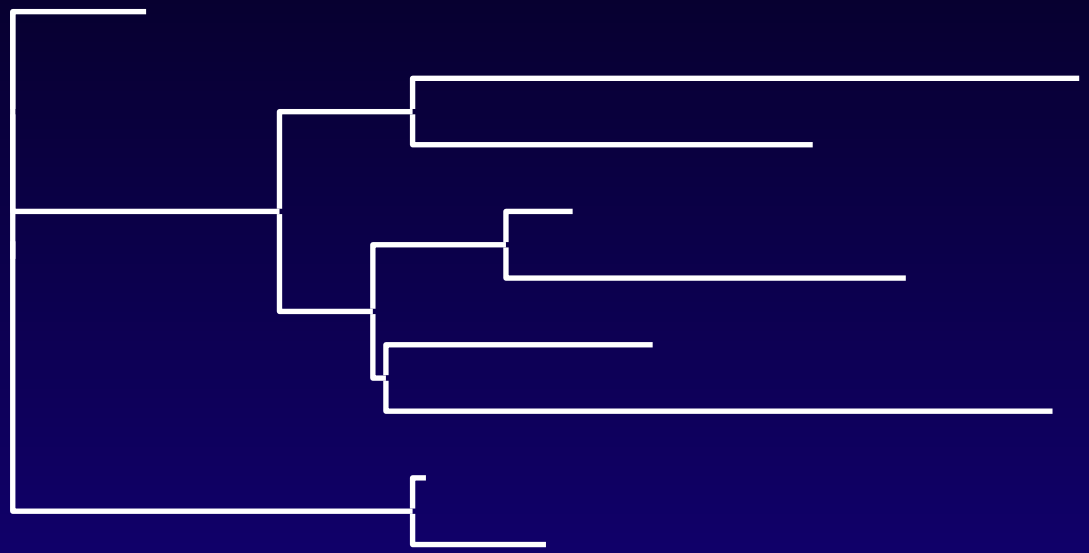
- 横1行が同一の生物(OTU)から得られた形質から構成されている
- 縦1列は各OTUで相同な形質を意味する

系統樹の構造と用語

系統樹の構造と用語

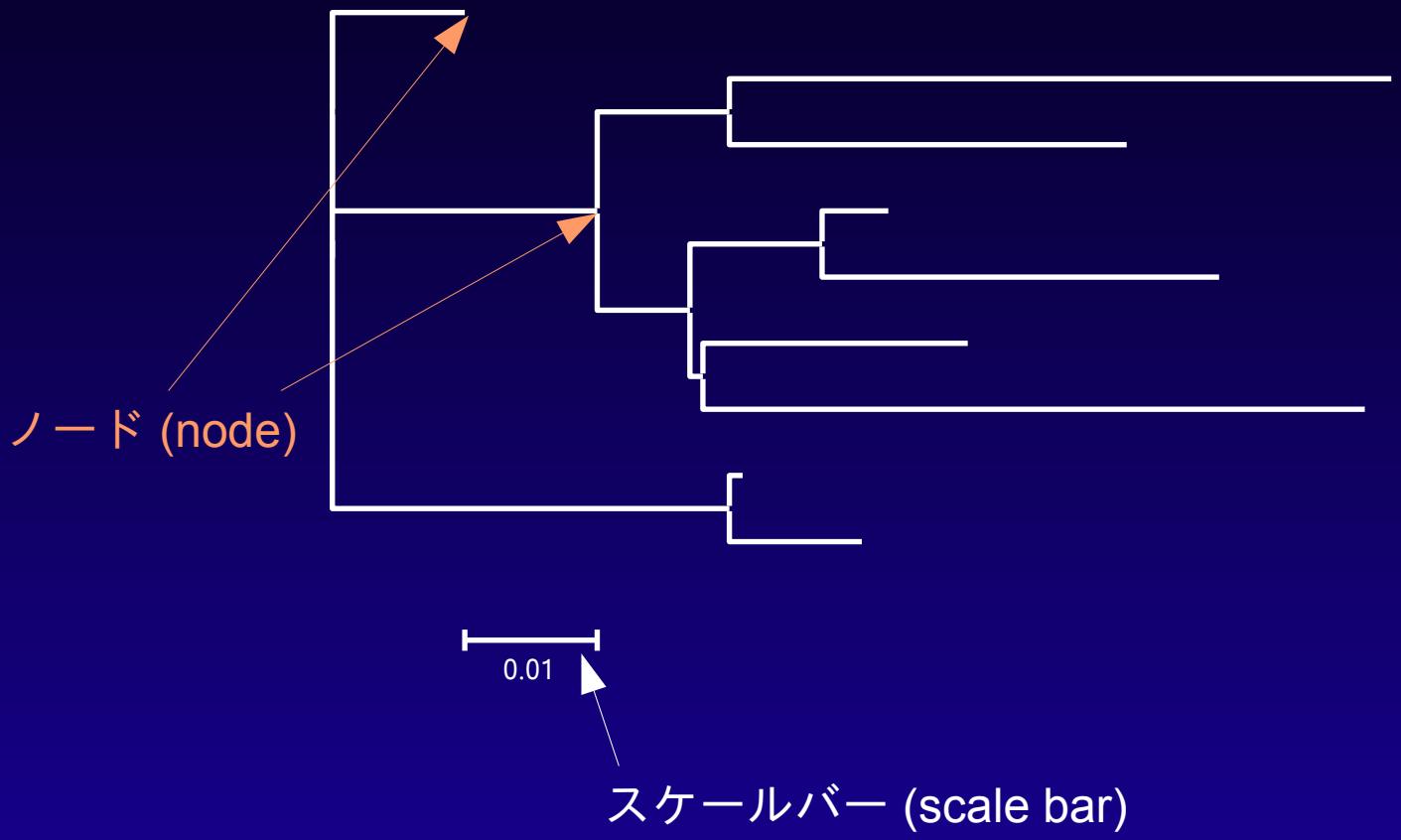


系統樹の構造と用語

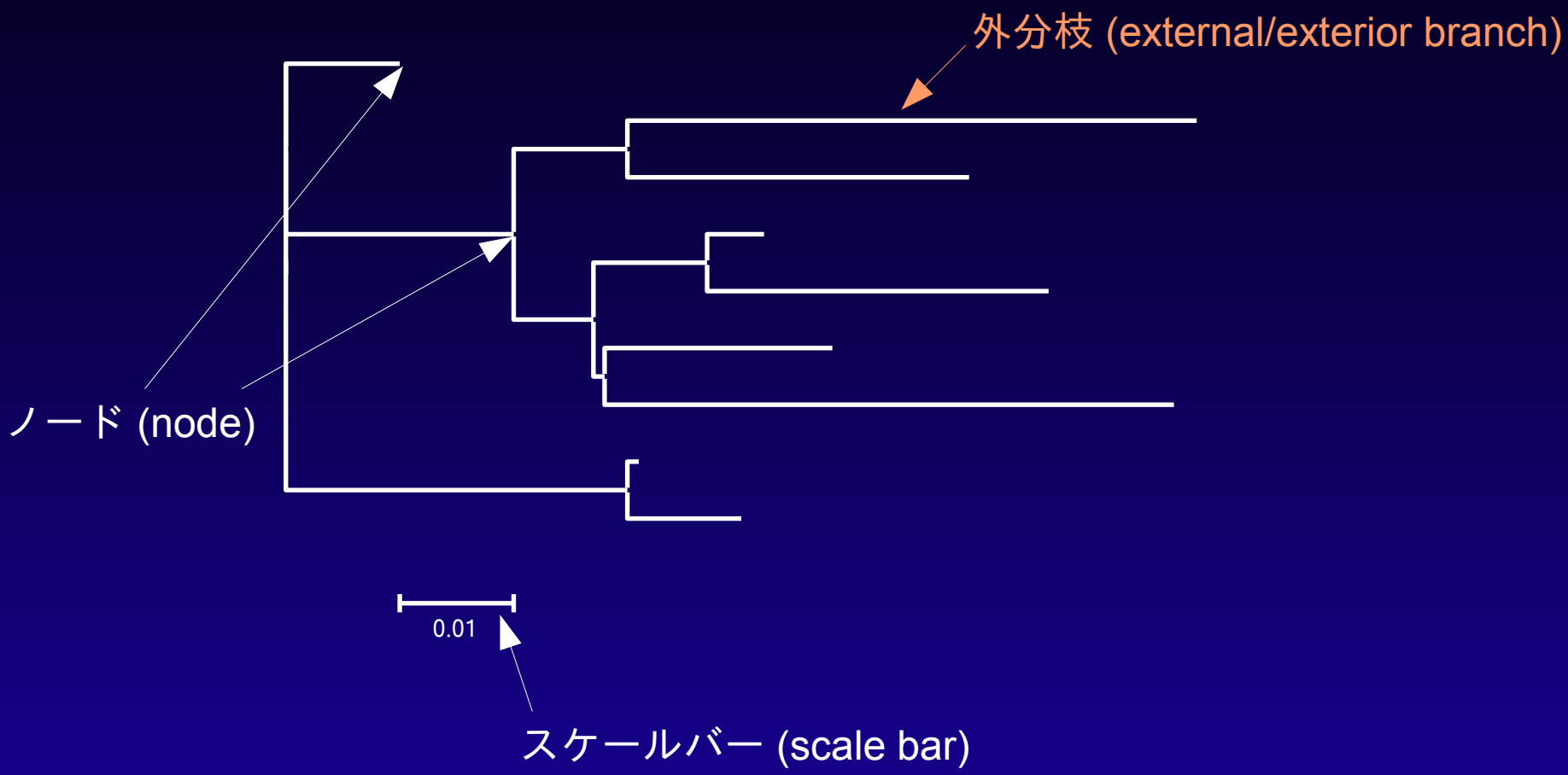


スケールバー (scale bar)

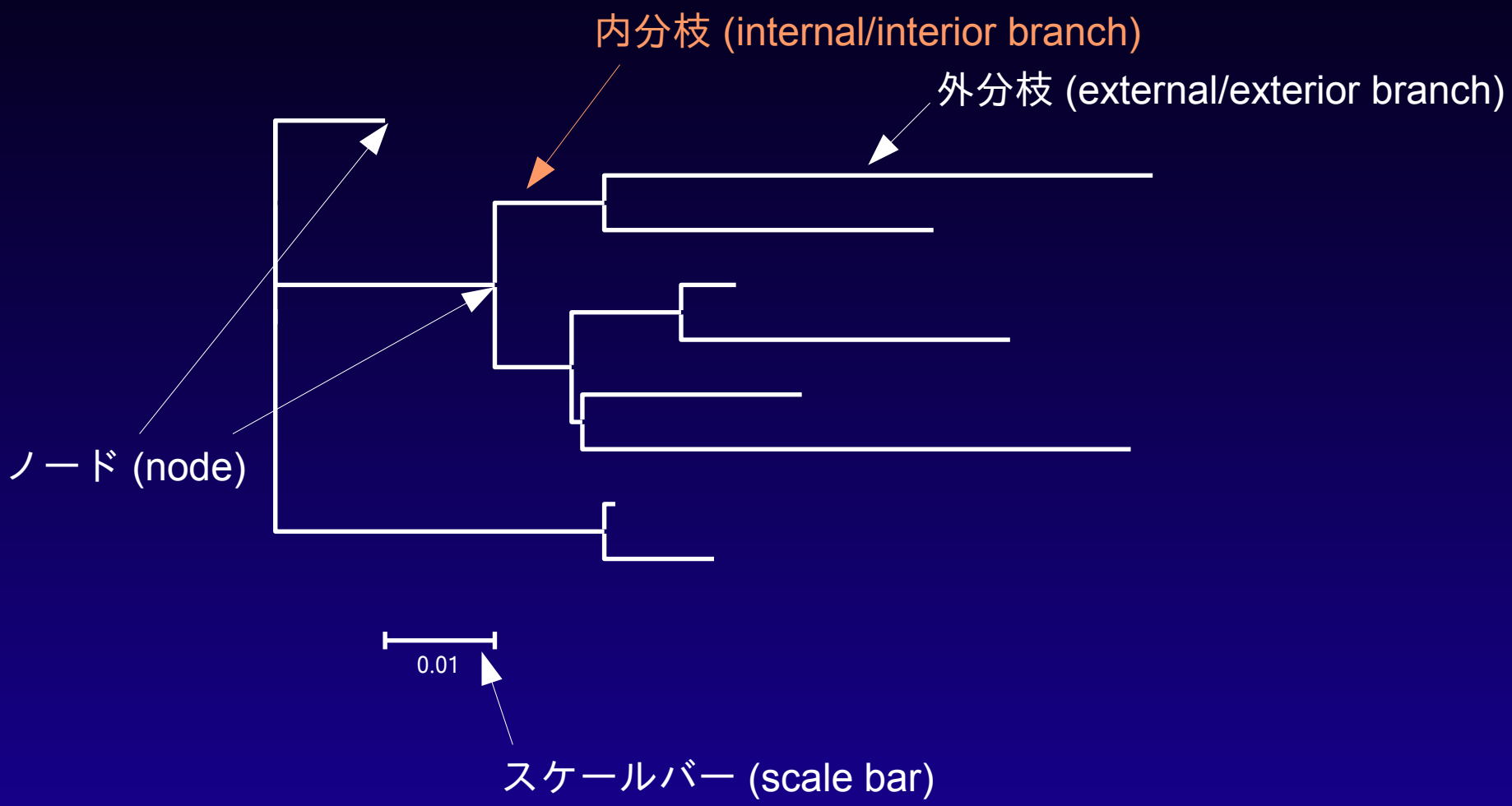
系統樹の構造と用語



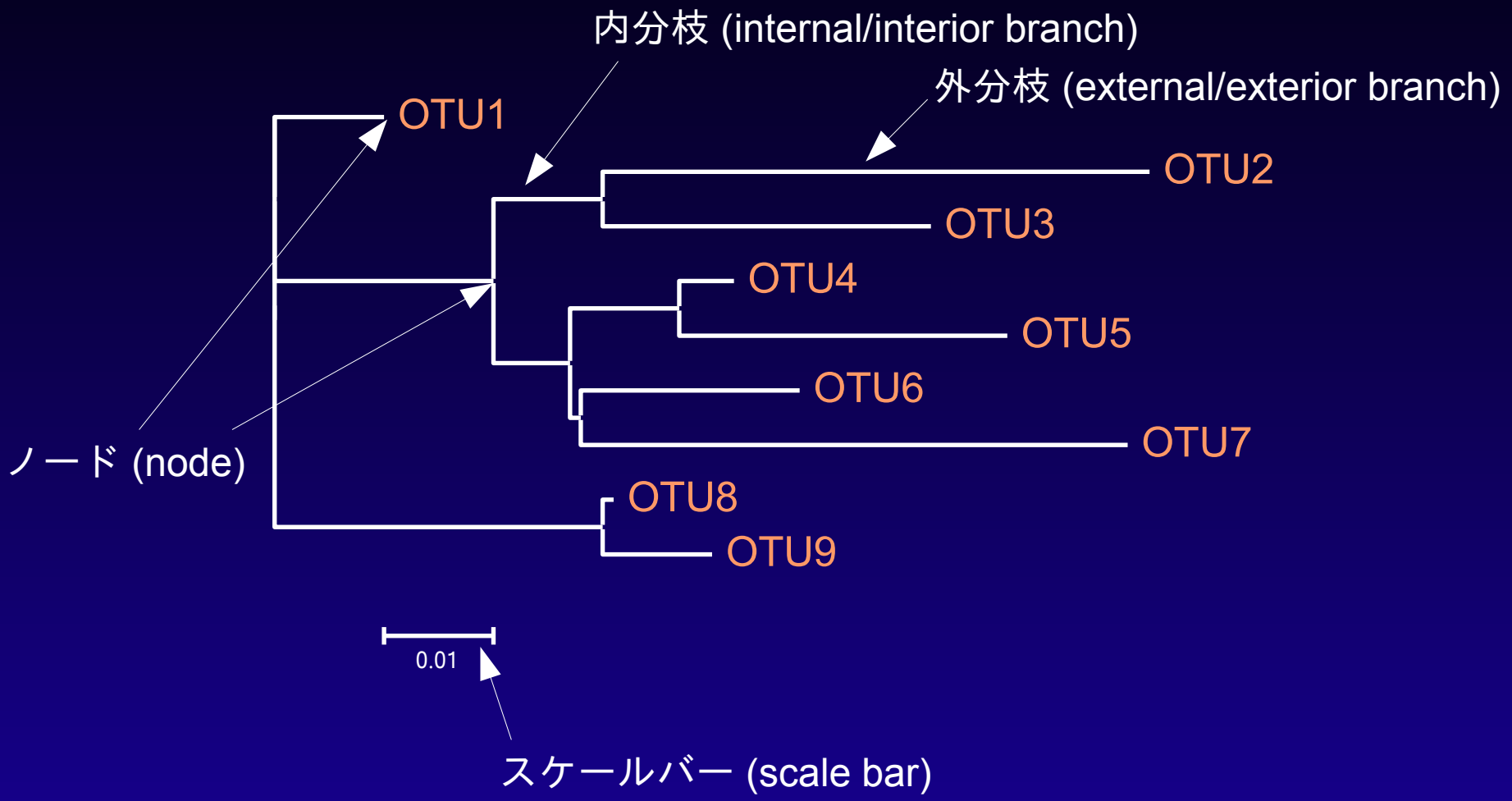
系統樹の構造と用語



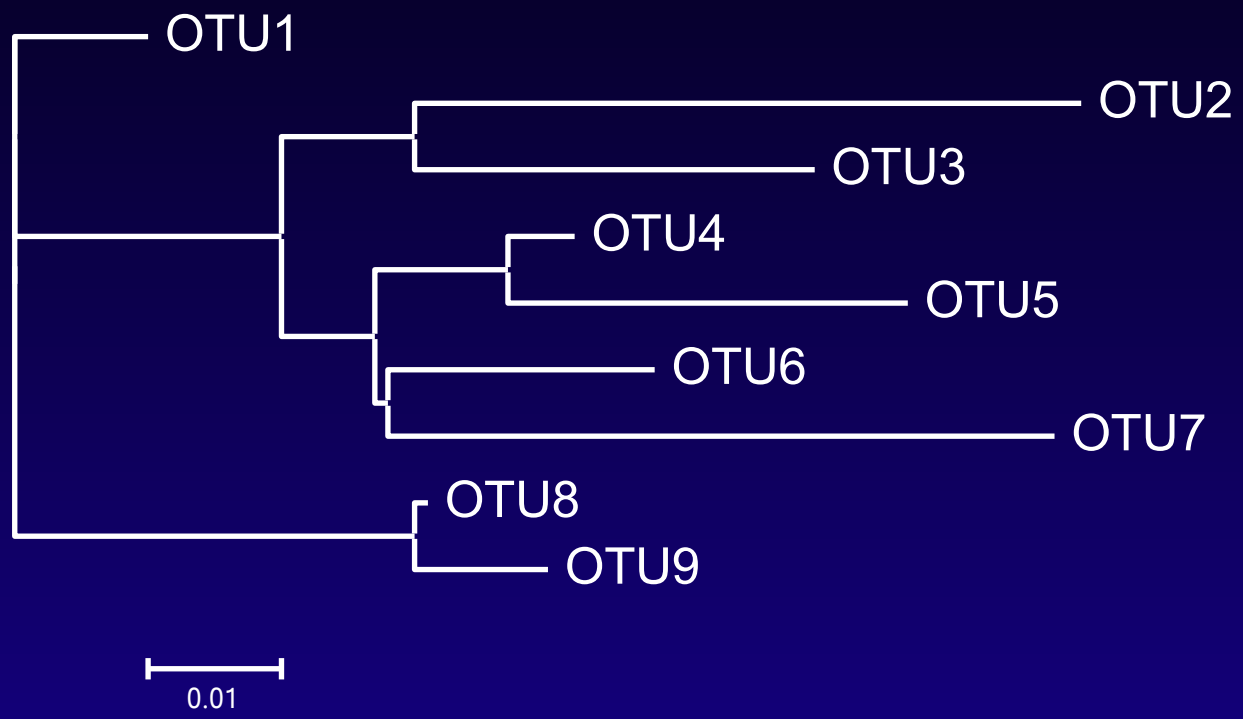
系統樹の構造と用語


内分枝 (internal/interior branch)
外分枝 (external/exterior branch)
ノード (node)
0.01
スケールバー (scale bar)

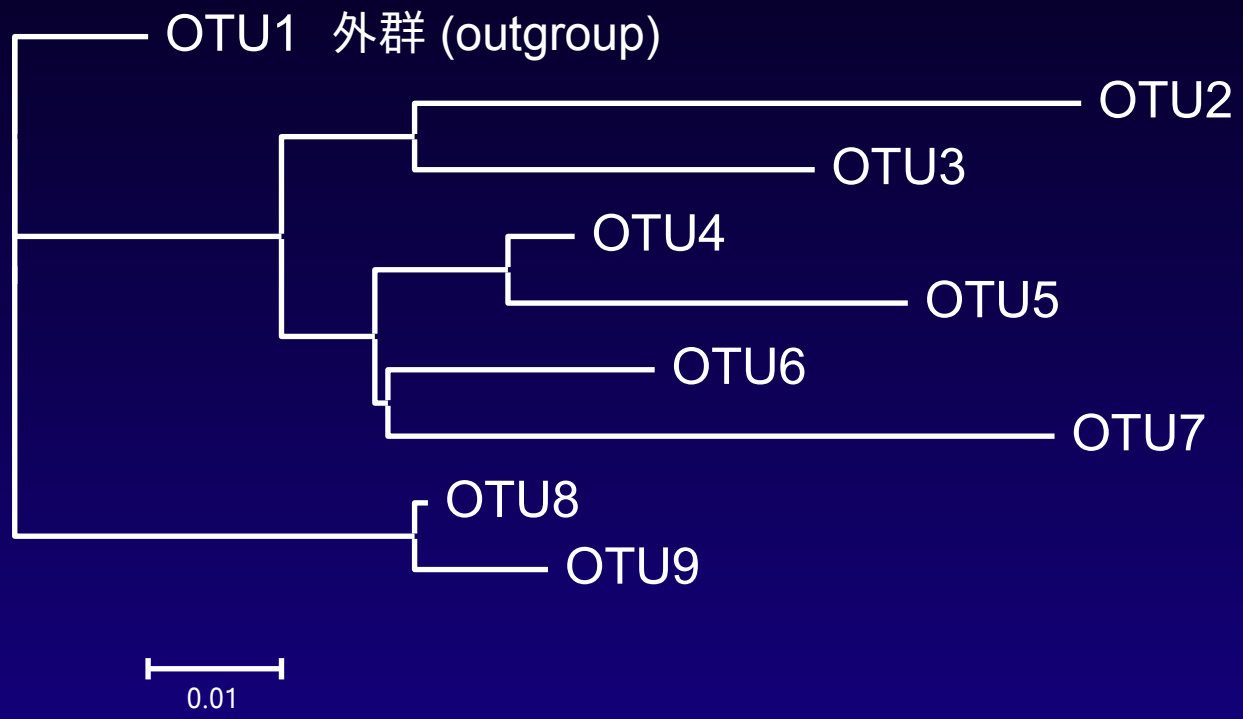
系統樹の構造と用語


内分枝 (internal/interior branch)
外分枝 (external/exterior branch)
OTU1
OTU2
OTU3
OTU4
OTU5
OTU6
OTU7
OTU8
OTU9
ノード (node)
0.01
スケールバー (scale bar)

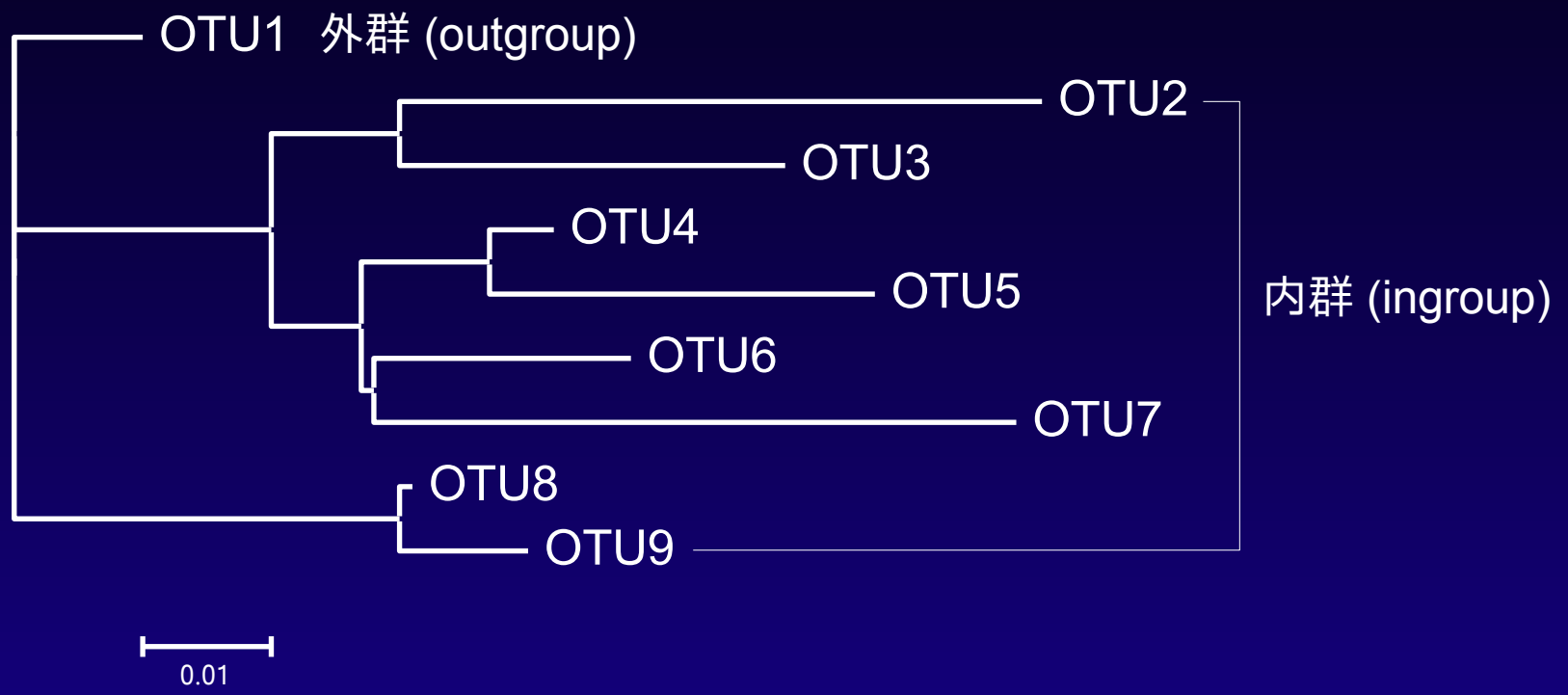
系統樹の構造と用語



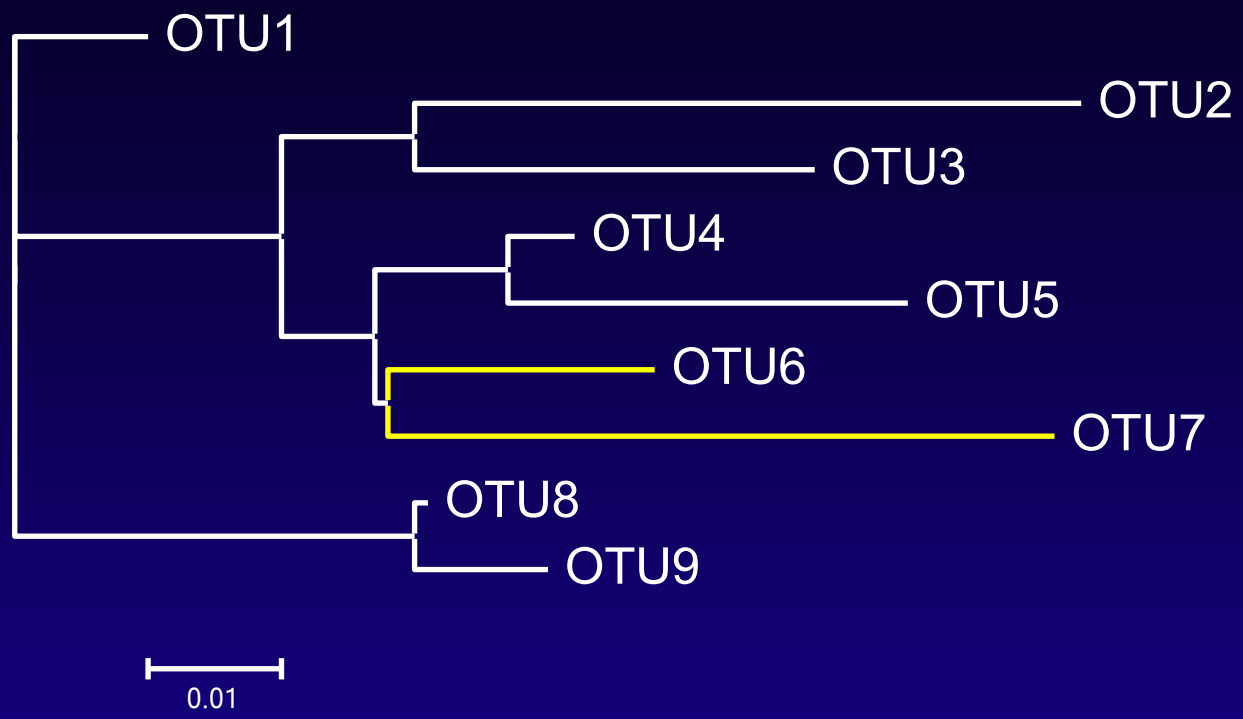
系統樹の構造と用語



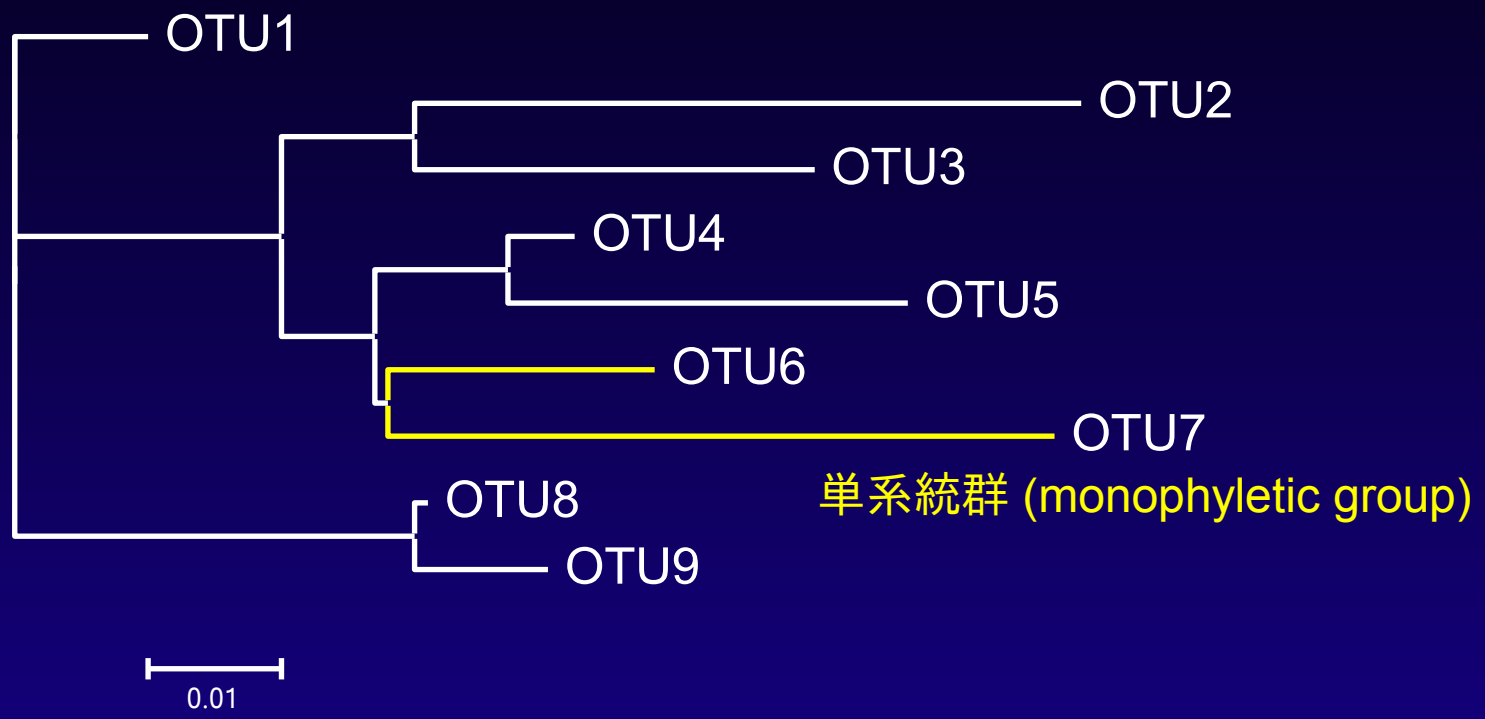
系統樹の構造と用語


OTU1
外群 (outgroup)
OTU2
OTU3
OTU4
OTU5
OTU6
OTU7
OTU8
OTU9
内群 (ingroup)
0.01

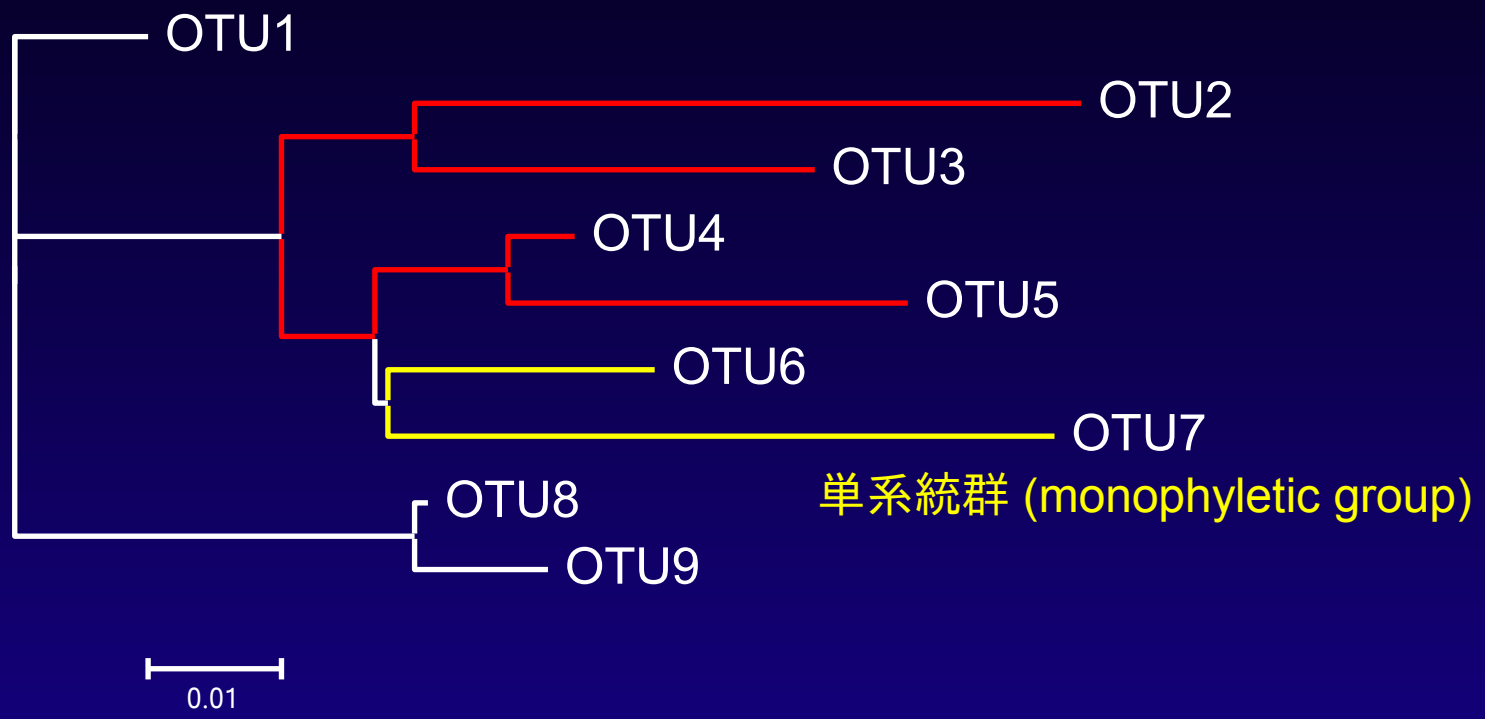
系統樹の構造と用語



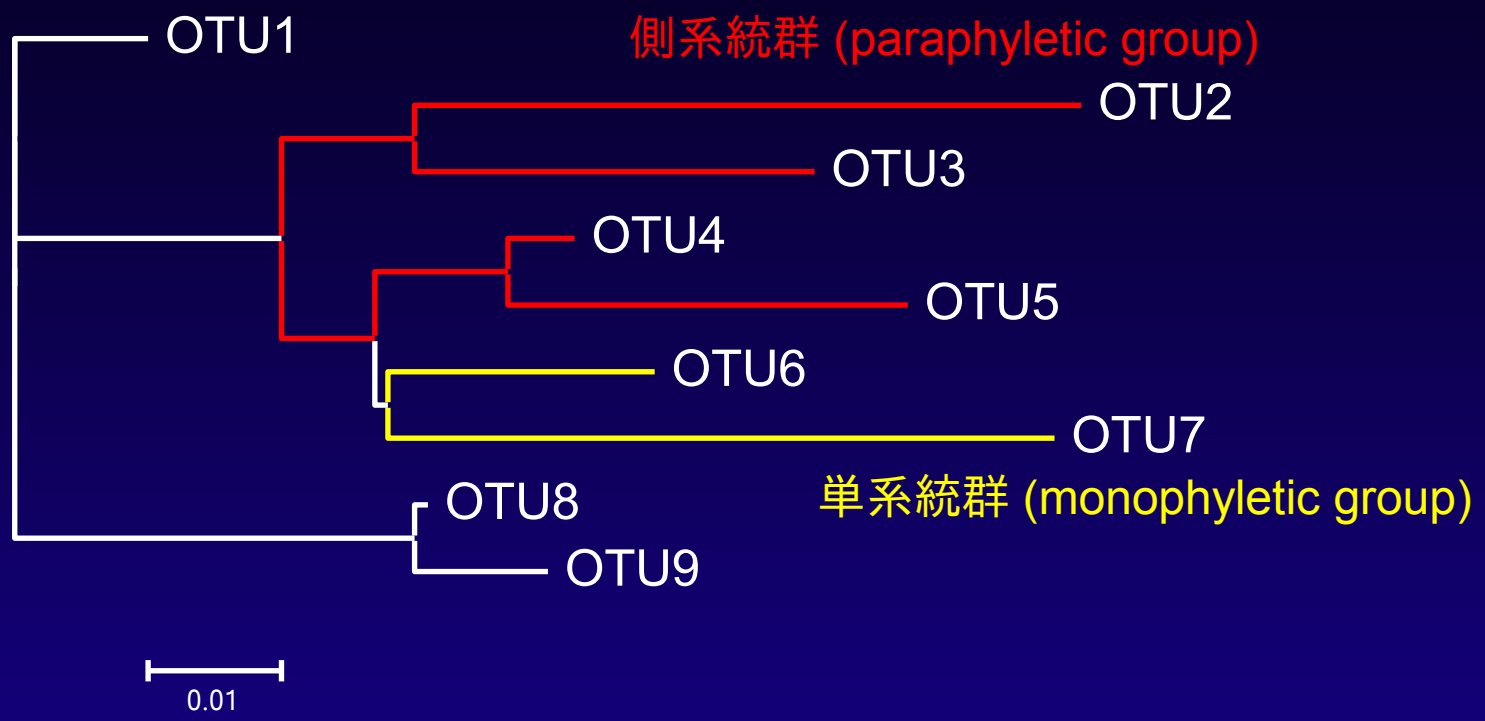
系統樹の構造と用語


OTU1
OTU2
OTU3
OTU4
OTU5
OTU6
OTU7
OTU8
OTU9
0.01
単系統群 (monophyletic group)

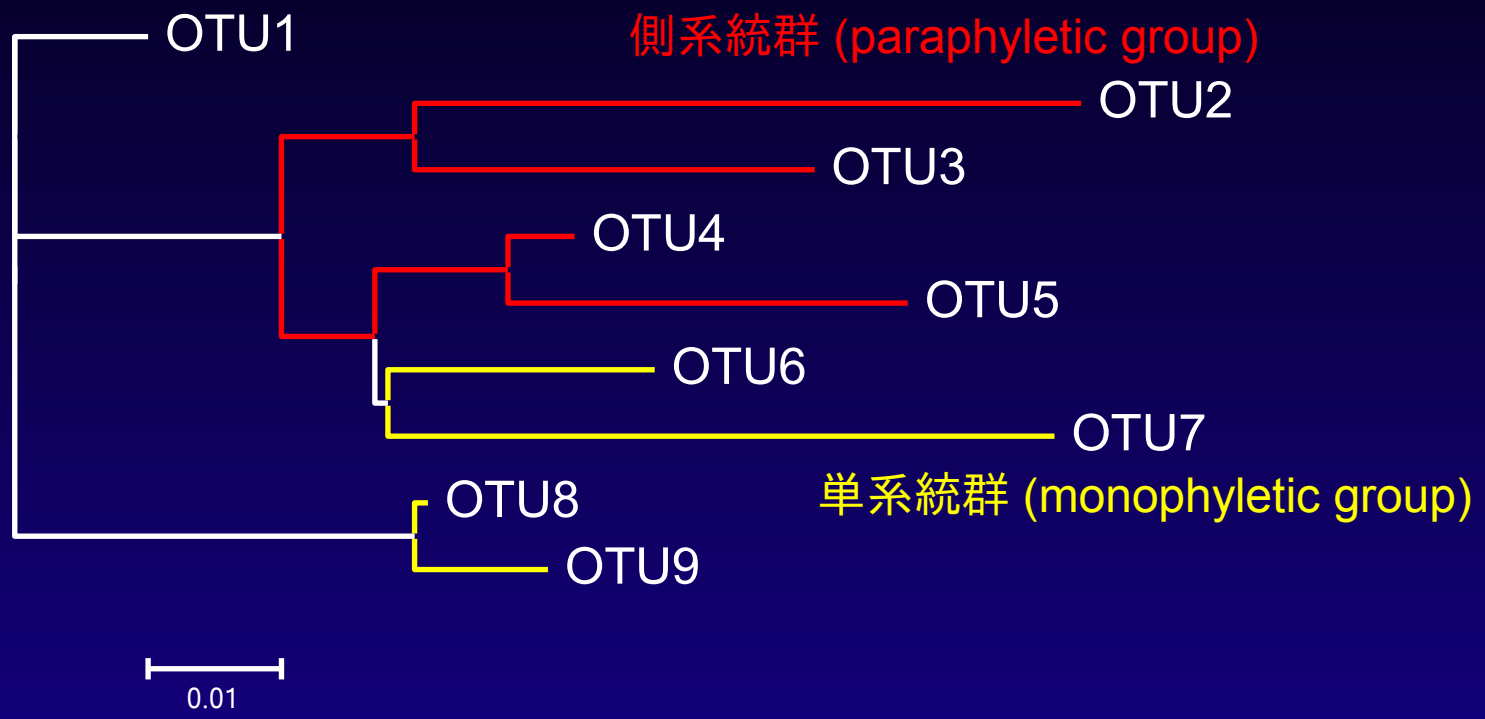
系統樹の構造と用語


OTU1
OTU2
OTU3
OTU4
OTU5
OTU6
OTU7
OTU8
OTU9
単系統群 (monophyletic group)
0.01

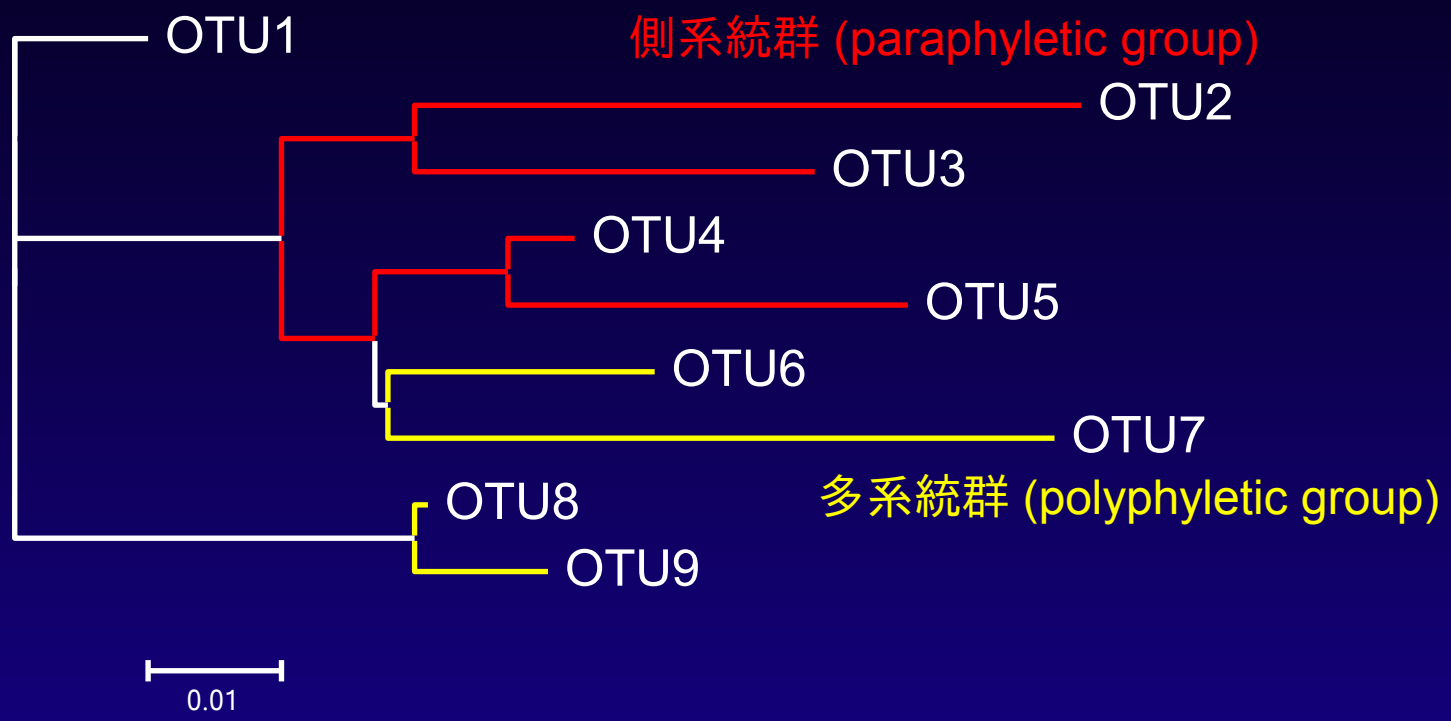
系統樹の構造と用語


OTU1
側系統群 (paraphyletic group)
OTU2
OTU3
OTU4
OTU5
OTU6
OTU7
単系統群 (monophyletic group)
OTU8
OTU9
0.01

系統樹の構造と用語


OTU1
側系統群 (paraphyletic group)
OTU2
OTU3
OTU4
OTU5
OTU6
OTU7
単系統群 (monophyletic group)
OTU8
OTU9
0.01

系統樹の構造と用語

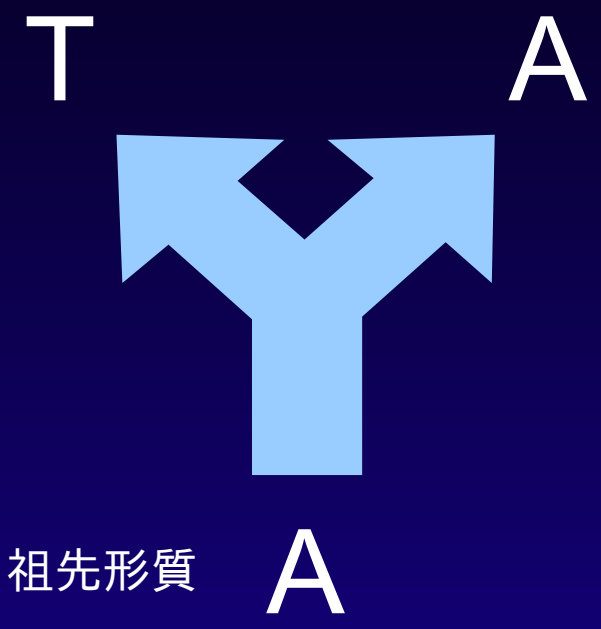

OTU1
側系統群 (paraphyletic group)
OTU2
OTU3
OTU4
OTU5
OTU6
OTU7
OTU8
多系統群 (polyphyletic group)
OTU9
0.01

混ぜるな危険

データセット作成キホンのキ

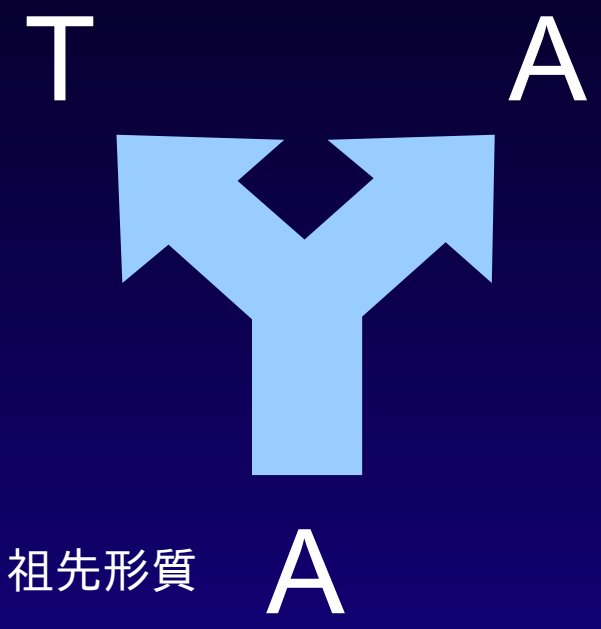
系統推定に適したデータ そのいち

系統推定に適したデータ そのいち



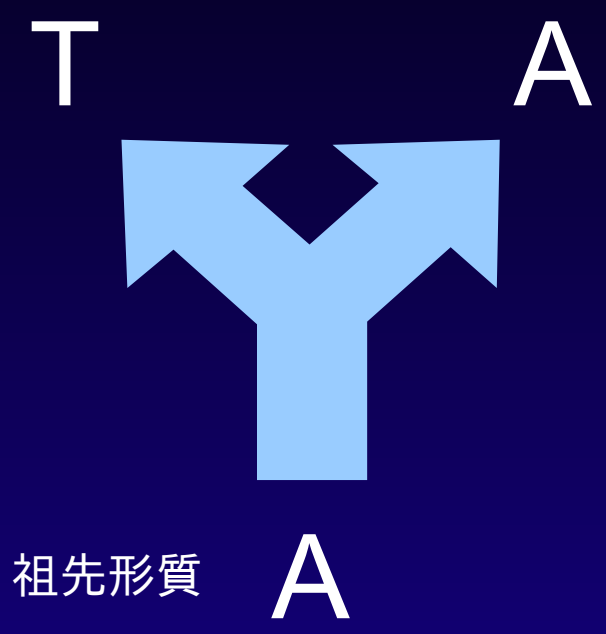
- 同じ祖先形質に由来する形質＝相同な形質間で比較されるようにする

系統推定に適したデータ そのいち



- 同じ祖先形質に由来する形質＝相同な形質間で比較されるようにする
- 相同でない形質間の比較は無意味

系統推定に適したデータ そのいち



- 同じ祖先形質に由来する形質＝相同な形質間で比較されるようにする
- 相同でない形質間の比較は無意味
- 例: 人間の頭の大きさと猿の腕の長さを比較する

系統推定に適したデータ そのいち

- 同じ祖先形質に由来する形質＝相同な形質間で比較されるようにする
- 相同でない形質間の比較は無意味
- 例: 人間の頭の大きさと猿の腕の長さを比較する

多重配列整列

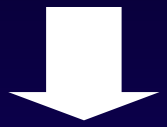
多重配列整列と整列困難な領域の除去

多重配列整列と整列困難な領域の除去

```
TaxonA AAGTGTGACTGGGAT
TaxonB TGTGACTGCAT
TaxonC AATGTGGCTGCGAT
TaxonD TCTGACTG
```

多重配列整列と整列困難な領域の除去

```
TaxonA AAGTGTGACTGGGAT
TaxonB TGTGACTGCAT
TaxonC AATGTGGCTGCGAT
TaxonD TCTGACTG
```

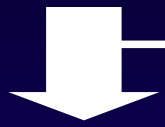


```
TaxonA AAGTGTGACTGGGAT
TaxonB ---TGTGACTGC-AT
TaxonC AA-TGTGGCTGCGAT
TaxonD ---TCTGACTG----
```

多重配列整列と整列困難な領域の除去

```
TaxonA AAGTGTGACTGGGAT
TaxonB TGTGACTGCAT
TaxonC AATGTGGCTGCGAT
TaxonD TCTGACTG
```

多重配列整列



```
TaxonA AAGTGTGACTGGGAT
TaxonB ---TGTGACTGC-AT
TaxonC AA-TGTGGCTGCGAT
TaxonD ---TCTGACTG----
```

多重配列整列と整列困難な領域の除去

```
TaxonA AAGTGTGACTGGGAT
TaxonB TGTGACTGCAT
TaxonC AATGTGGCTGCGAT
TaxonD TCTGACTG
```

```
TaxonA AAGTGTGACTGGGAT
TaxonB ---TGTGACTGC-AT
TaxonC AA-TGTGGCTGCGAT
TaxonD ---TCTGACTG----
```

多重配列整列

- MUSCLE
- MAFFT
- CLUSTALは不可

多重配列整列と整列困難な領域の除去

```
TaxonA AAGTGTGACTGGGAT
TaxonB TGTGACTGCAT
TaxonC AATGTGGCTGCGAT
TaxonD TCTGACTG
```

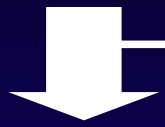
```
TaxonA AAGTGTGACTGGGAT
TaxonB ---TGTGACTGC-AT
TaxonC AA-TGTGGCTGCGAT
TaxonD ---TCTGACTG----
```

多重配列整列

- MUSCLE
- MAFFT
- CLUSTALは不可
- タンパクコード塩基配列はアミノ酸に翻訳・整列してからそれを参照して整列

多重配列整列と整列困難な領域の除去

```
TaxonA AAGTGTGACTGGGAT
TaxonB TGTGACTGCAT
TaxonC AATGTGGCTGCGAT
TaxonD TCTGACTG
```



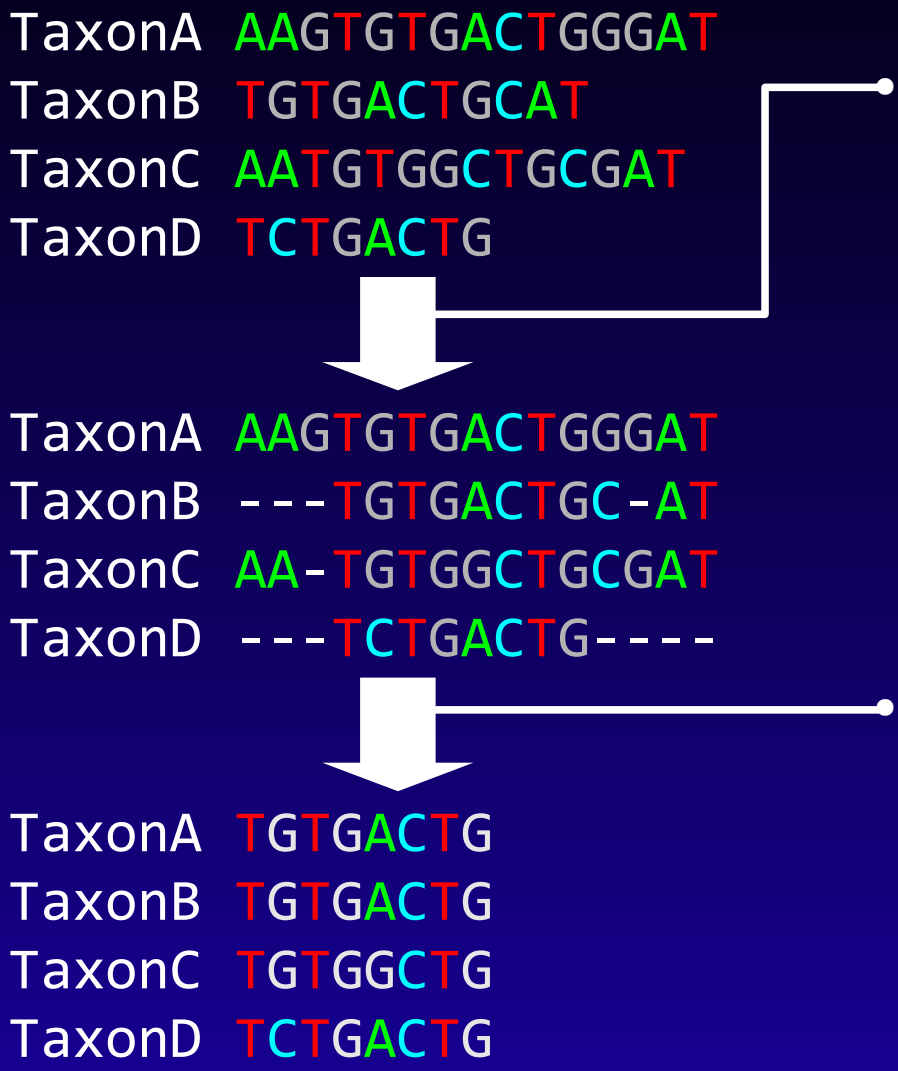
```
TaxonA AAGTGTGACTGGGAT
TaxonB ---TGTGACTGC-AT
TaxonC AA-TGTGGCTGCGAT
TaxonD ---TCTGACTG----
```

```
TaxonA TGTGACTG
TaxonB TGTGACTG
TaxonC TGTGGCTG
TaxonD TCTGACTG
```

多重配列整列

- MUSCLE
- MAFFT
- CLUSTALは不可
- タンパクコード塩基配列はアミノ酸に翻訳・整列してからそれを参照して整列

多重配列整列と整列困難な領域の除去

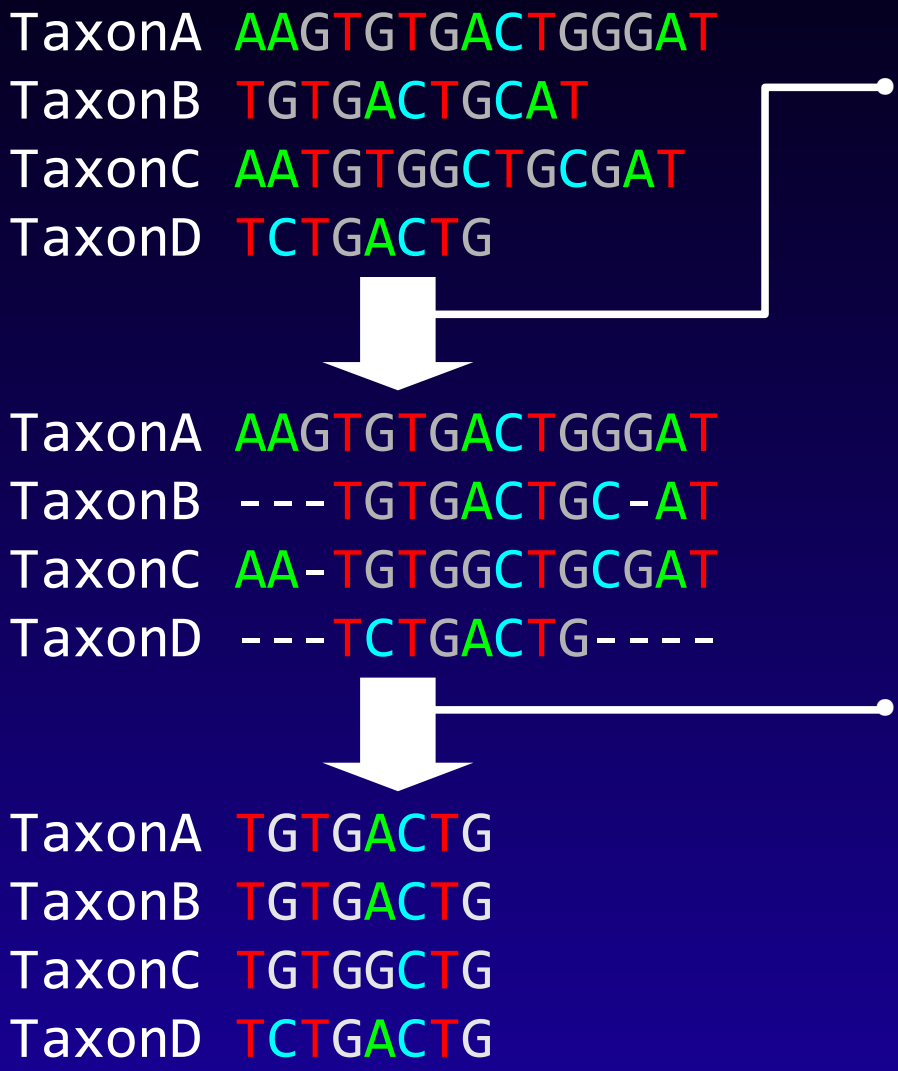


多重配列整列

- MUSCLE
- MAFFT
- CLUSTALは不可
- タンパクコード塩基配列はアミノ酸に翻訳・整列してからそれを参照して整列

整列困難な領域の除去

多重配列整列と整列困難な領域の除去



多重配列整列

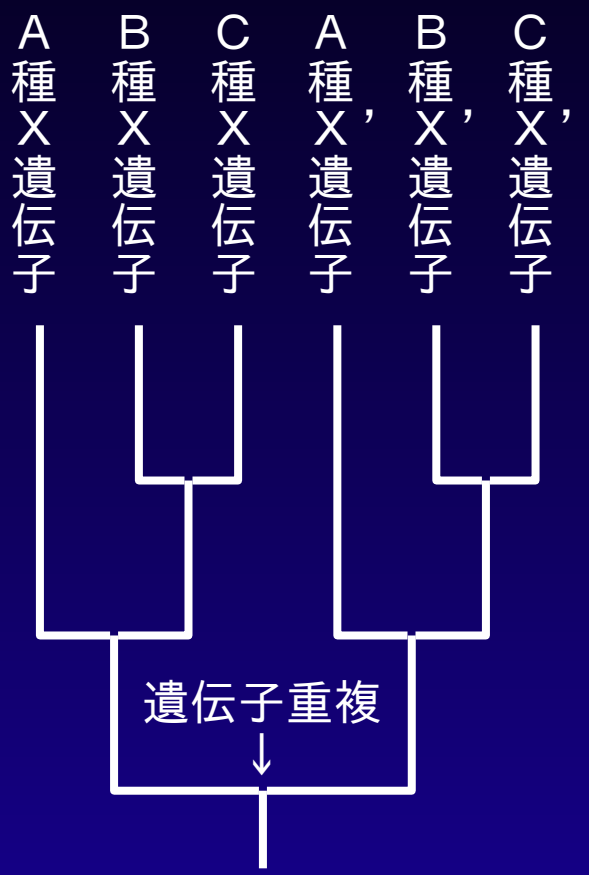
- MUSCLE
- MAFFT
- CLUSTALは不可
- タンパクコード塩基配列はアミノ酸に翻訳・整列してからそれを参照して整列

整列困難な領域の除去

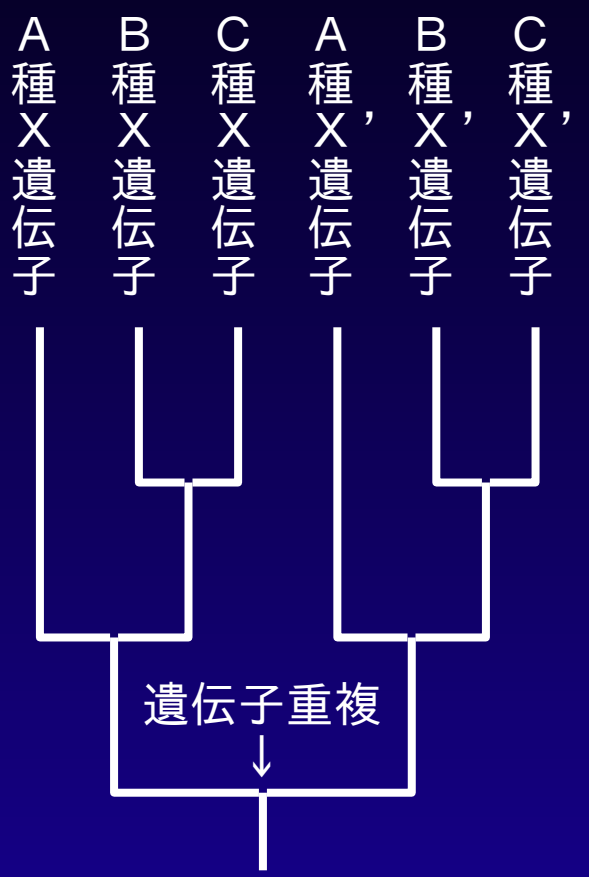
- Gblocks
- trimAl

系統推定に適したデータ そのに

系統推定に適したデータ そのに

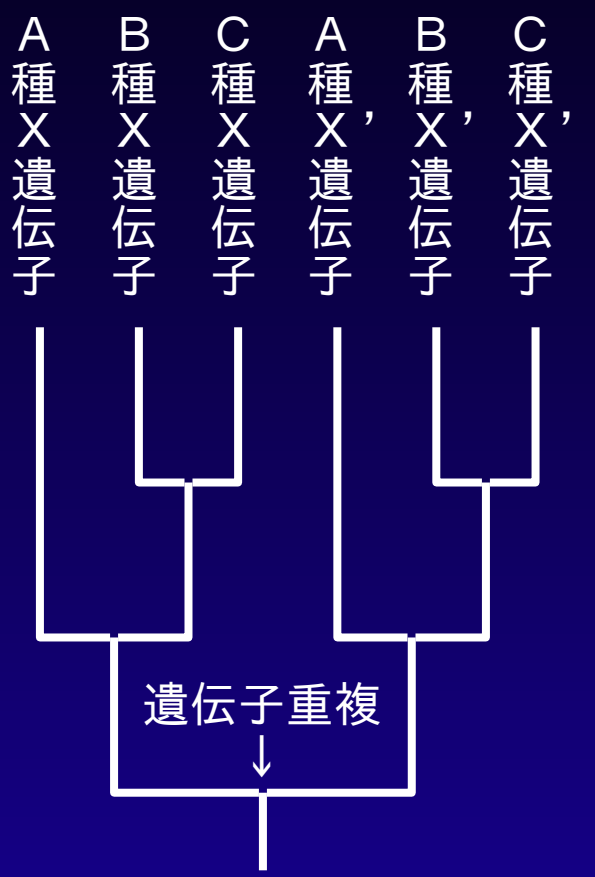


系統推定に適したデータ そのに



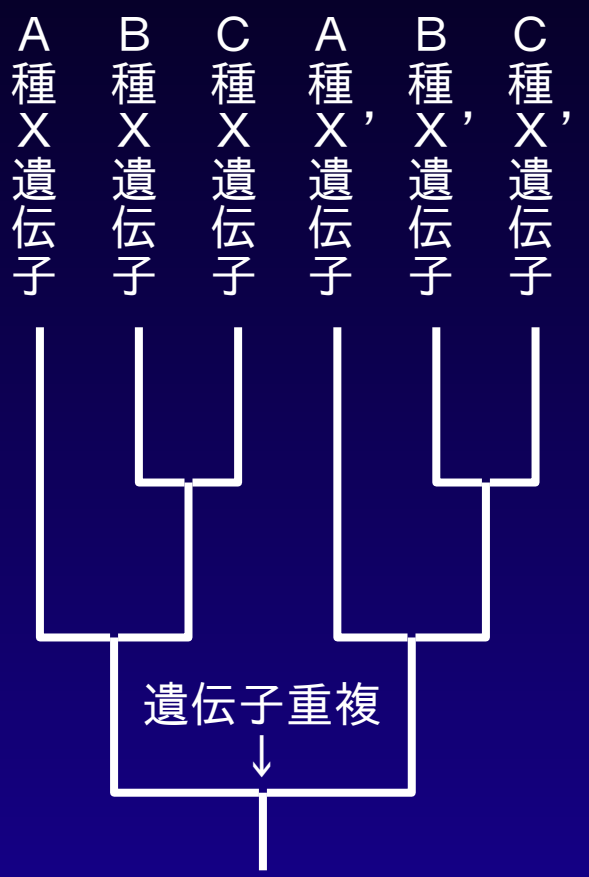
- 相同ではあるがX遺伝子配列とX'遺伝子配列を比較しても正しい種間系統樹は得られない

系統推定に適したデータ そのに



- 相同ではあるがX遺伝子配列とX'遺伝子配列を比較しても正しい種間系統樹は得られない
- 例: A,B種のX遺伝子配列とC種のX'遺伝子配列

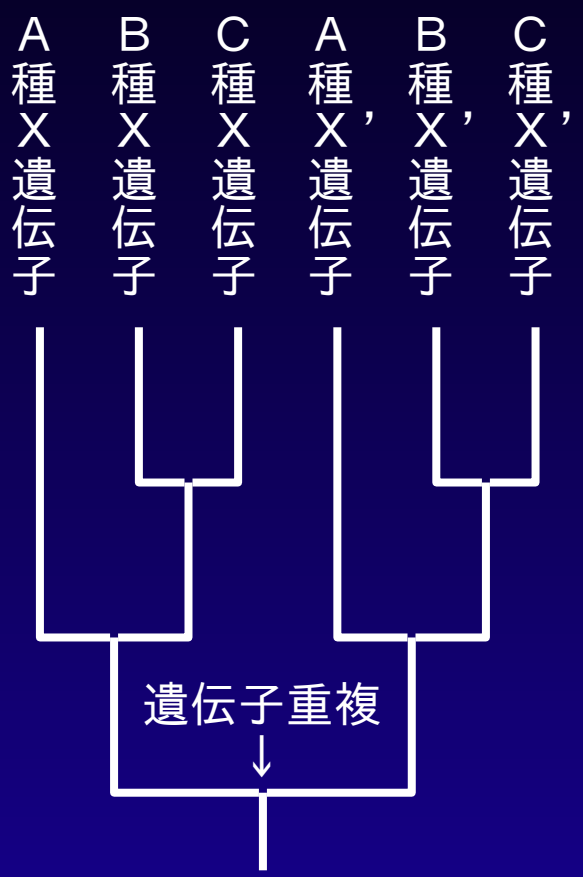
系統推定に適したデータ そのに



- 相同ではあるがX遺伝子配列とX'遺伝子配列を比較しても正しい種間系統樹は得られない
- 例: A,B種のX遺伝子配列とC種のX'遺伝子配列

遺伝子重複の有無を
できれば確認しておく

系統推定に適したデータ そのに



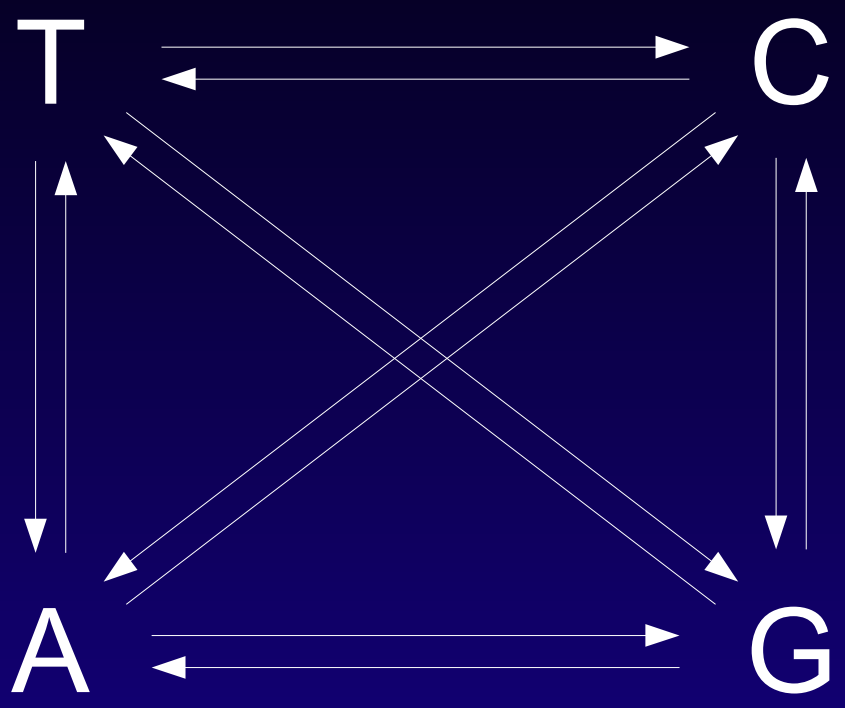
- 相同ではあるがX遺伝子配列とX'遺伝子配列を比較しても正しい種間系統樹は得られない
- 例: A,B種のX遺伝子配列とC種のX'遺伝子配列

遺伝子重複の有無を
できれば確認しておく

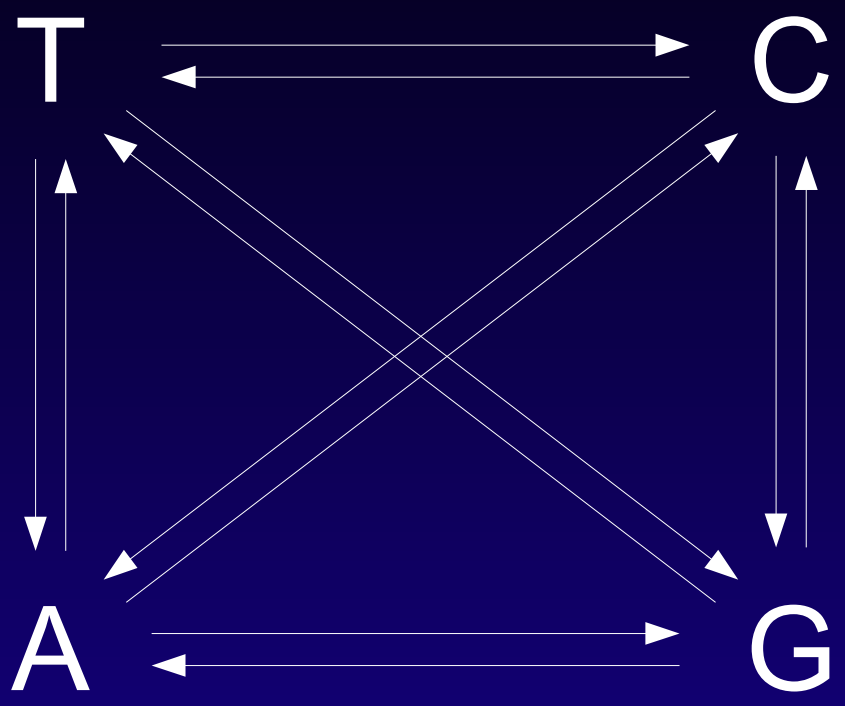
近縁種ゲノム内をBLAST検索

系統推定で使われる情報

系統推定で使われる情報

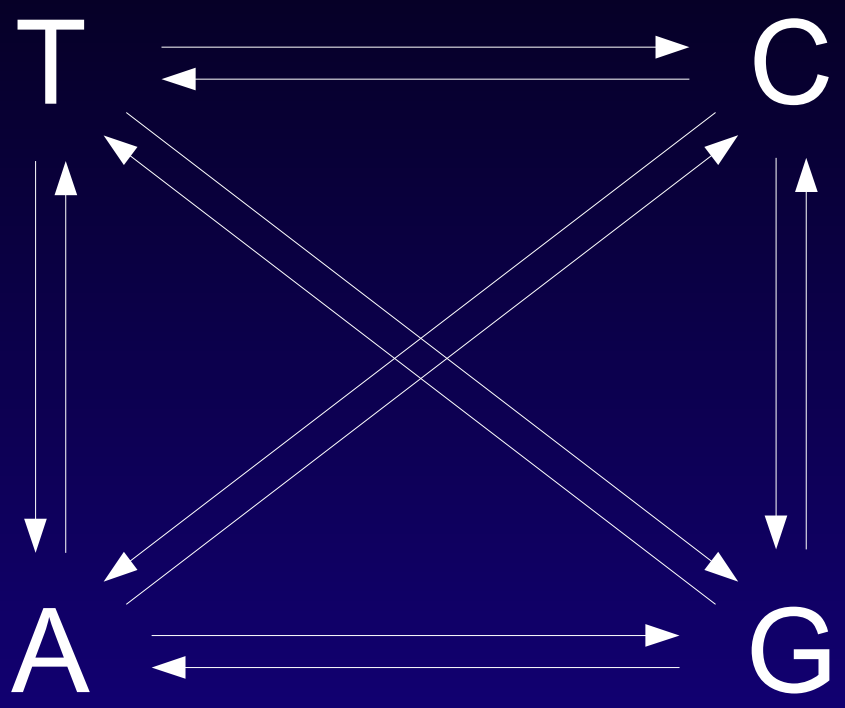


系統推定で使われる情報



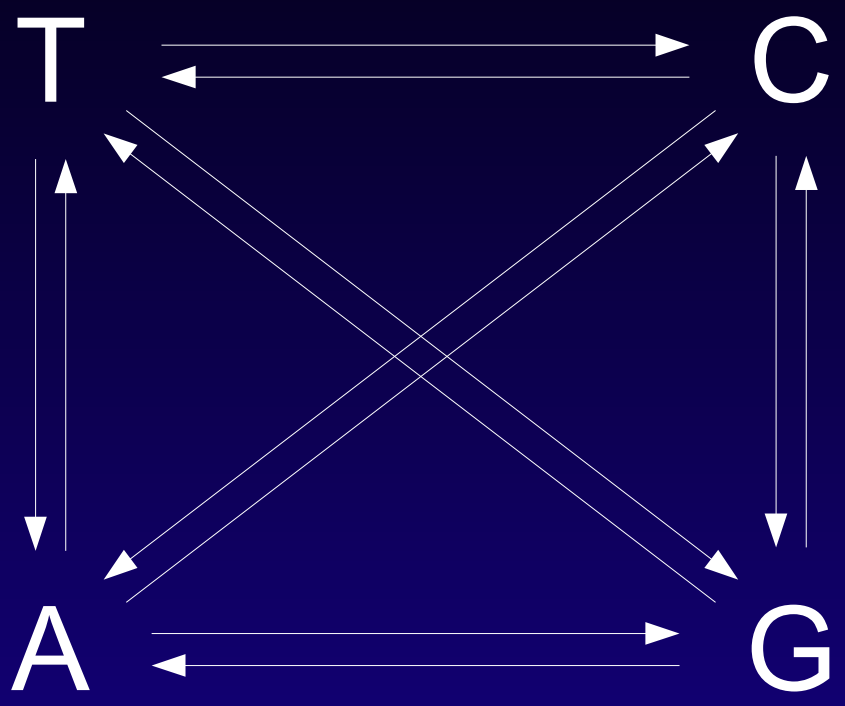
- 1形質から1形質への変異
- 1形質から多形質への変異
- 多形質から1形質への変異
- 多形質から多形質への変異

系統推定で使われる情報



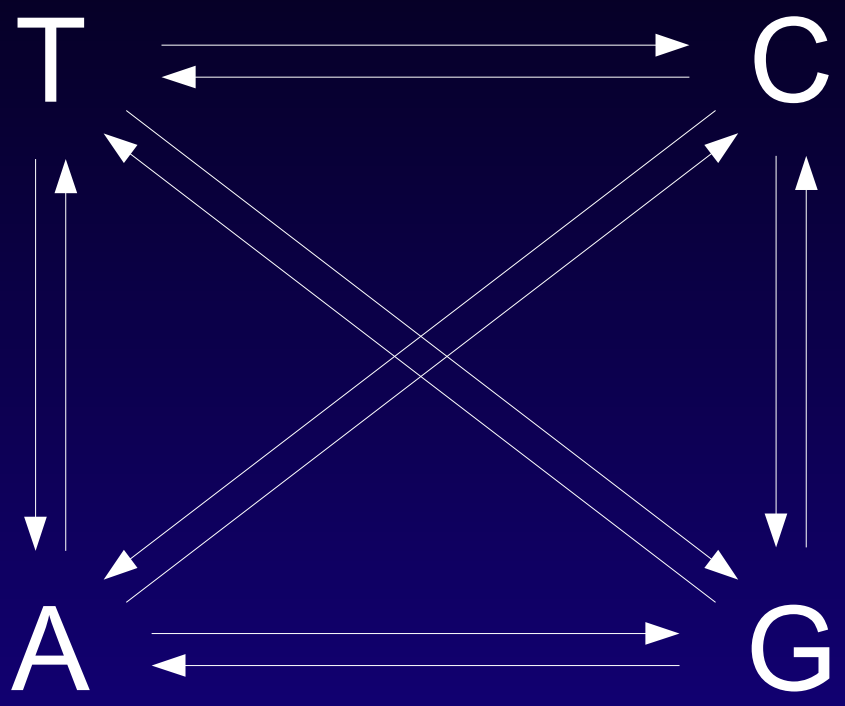
- 1形質から1形質への変異
- ~~1形質から多形質への変異~~
- ~~多形質から1形質への変異~~
- ~~多形質から多形質への変異~~

系統推定で使われる情報



- 1形質から1形質への変異
- ~~1形質から多形質への変異~~
- ~~多形質から1形質への変異~~
- ~~多形質から多形質への変異~~

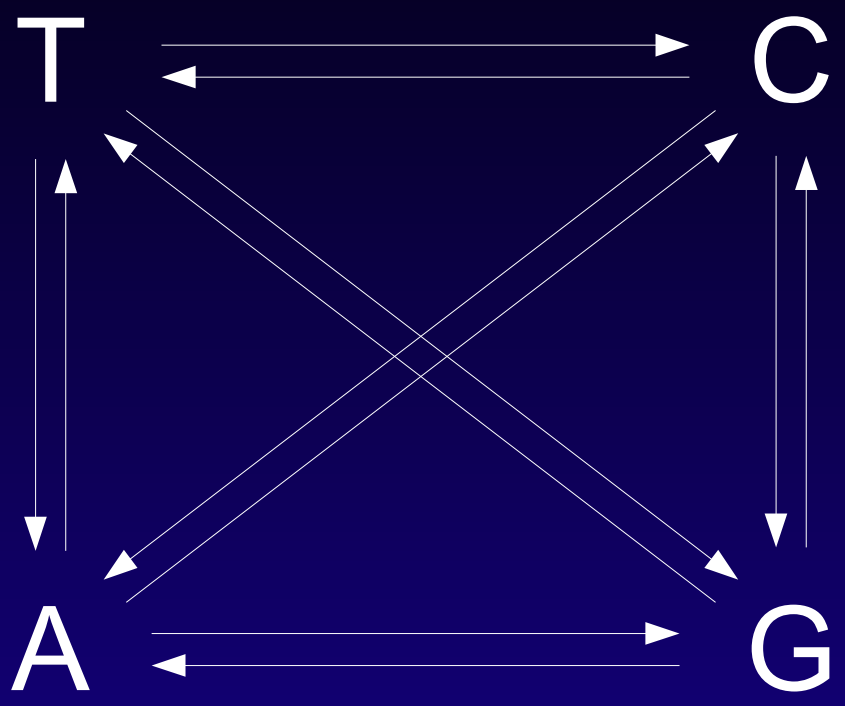
系統推定で使われる情報



- 1形質から1形質への変異
- ~~1形質から多形質への変異~~
- ~~多形質から1形質への変異~~
- ~~多形質から多形質への変異~~

多数の
「1形質から1形質への変異」
に分解可能

系統推定で使われる情報



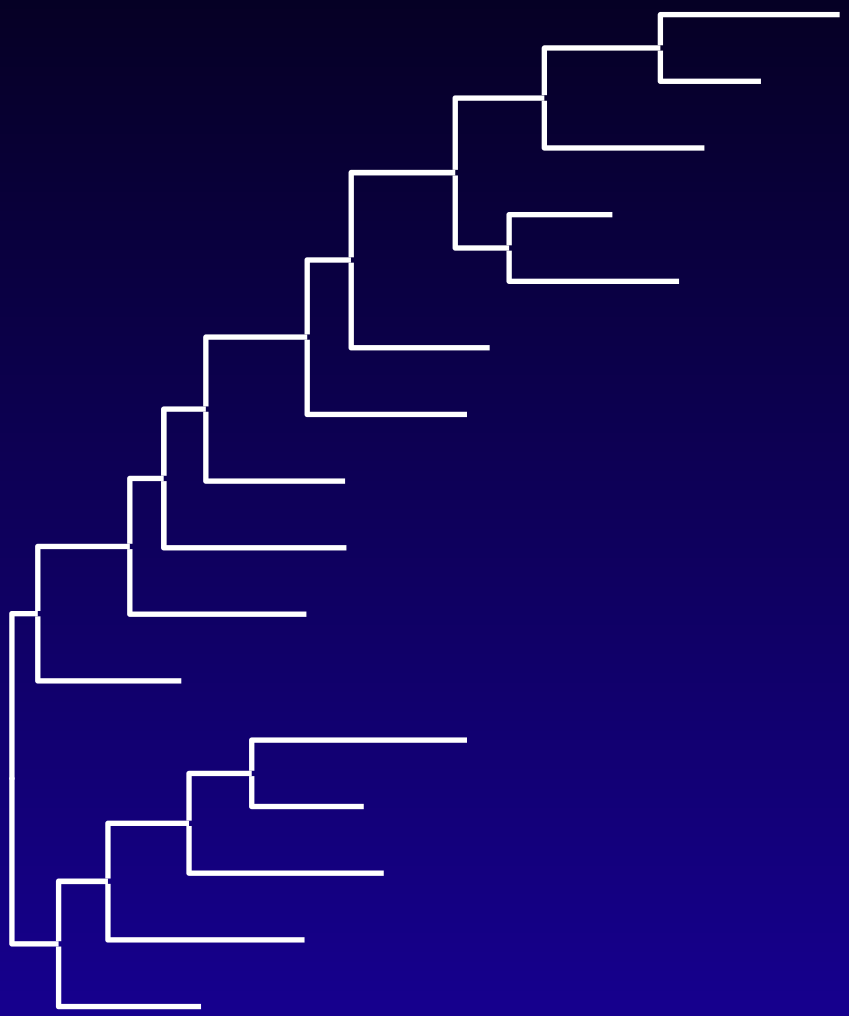
- 1形質から1形質への変異
- ~~1形質から多形質への変異~~
- ~~多形質から1形質への変異~~
- ~~多形質から多形質への変異~~

多数の
「1形質から1形質への変異」
に分解可能

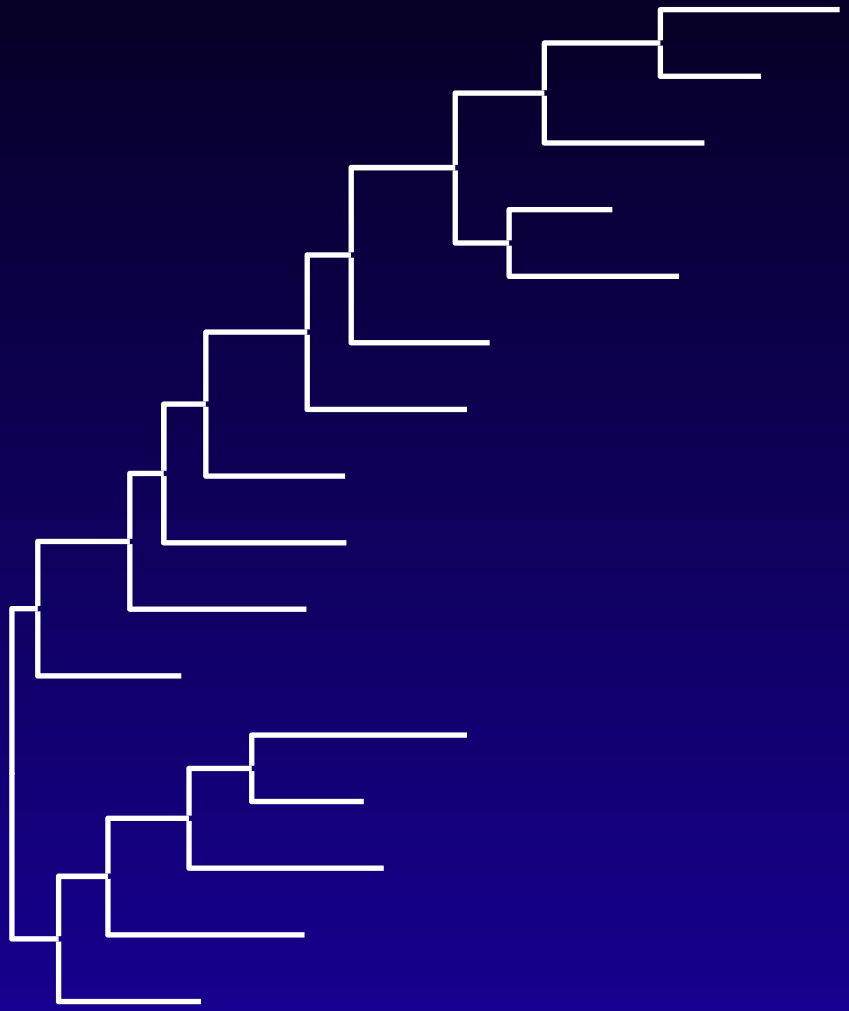
除去すべき

置換モデルを使う推定法の問題点

置換モデルを使う推定法の問題点

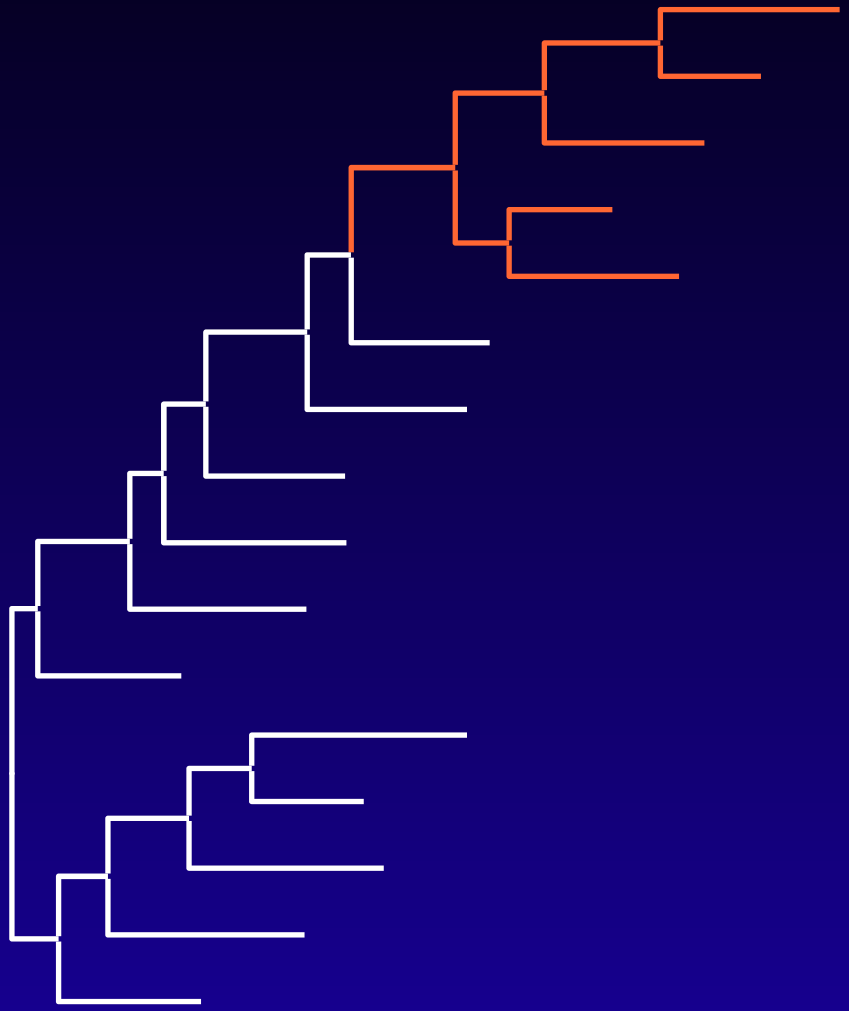


置換モデルを使う推定法の問題点



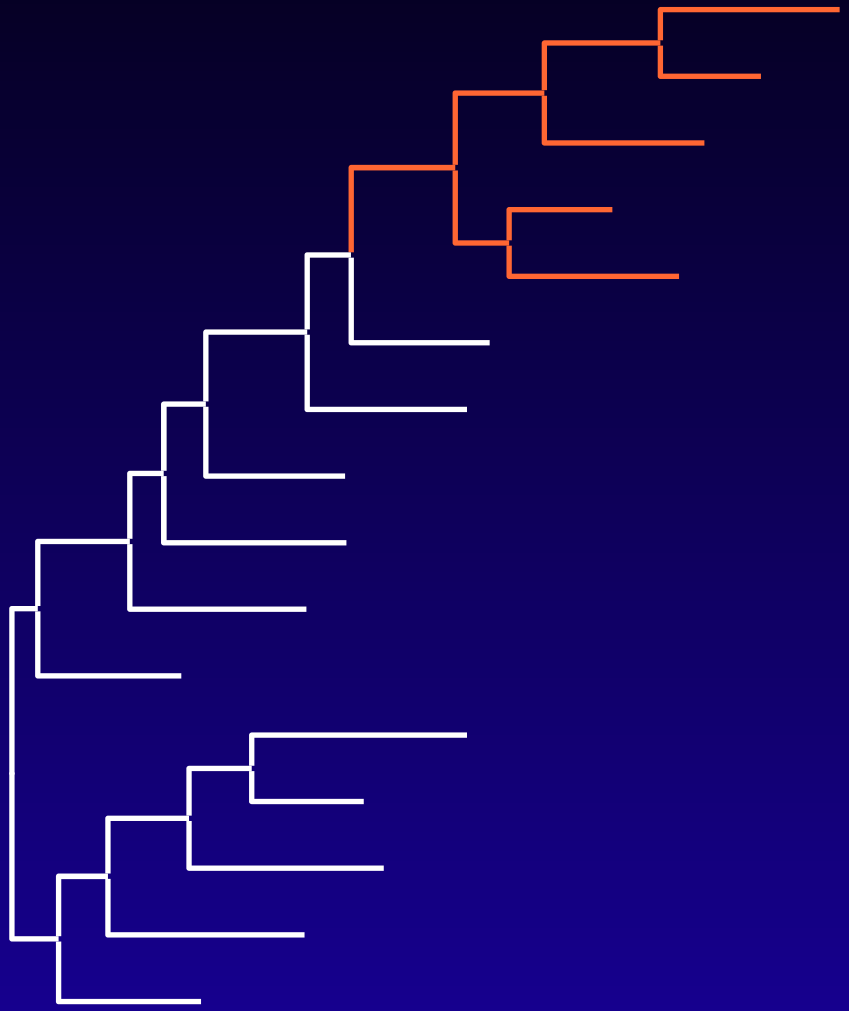
- 系統樹上で置換モデルは共通と仮定している

置換モデルを使う推定法の問題点



- 系統樹上で置換モデルは共通と仮定している

置換モデルを使う推定法の問題点



- 系統樹上で置換モデルは共通と仮定している

置換モデルの変化が
できるだけ含まれていない
データにする必要がある

フレームシフト突然変異

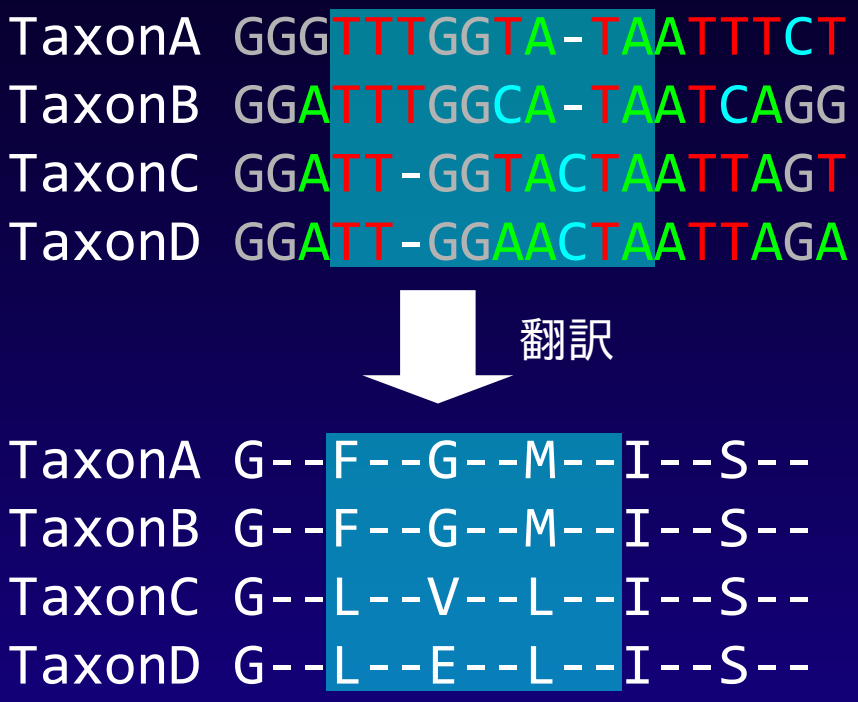
フレームシフト突然変異

```
TaxonA GGGTTTGGTA-TAATTTCT
TaxonB GGATTTGGCA-TAATCAGG
TaxonC GGATT-GGTACTAATTAGT
TaxonD GGATT-GGAACTAATTAGA
```

翻訳

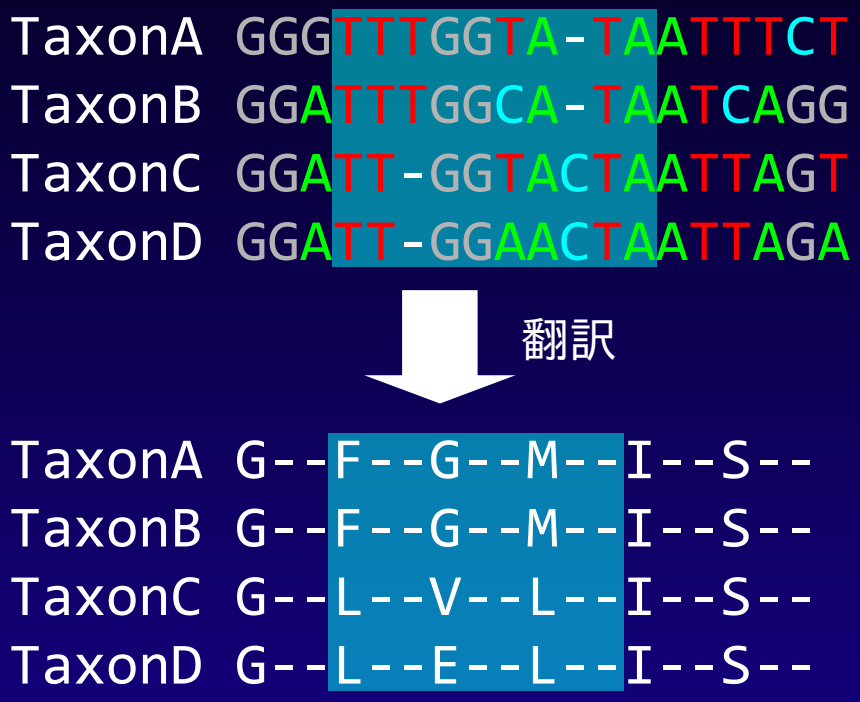
```
TaxonA G--F--G--M--I--S--
TaxonB G--F--G--M--I--S--
TaxonC G--L--V--L--I--S--
TaxonD G--L--E--L--I--S--
```

フレームシフト突然変異



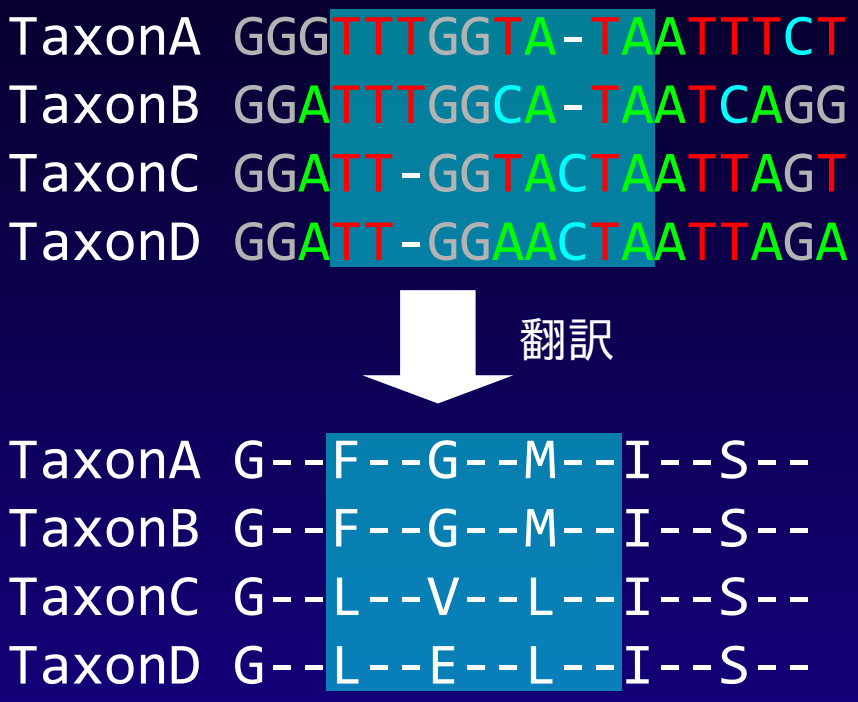
- 読み枠が部分的にずれると、アミノ酸では一気に多数の形質が変異する

フレームシフト突然変異



- 読み枠が部分的にずれると、アミノ酸では一気に多数の形質が変異する
- アミノ酸で見れば多形質から多形質への変異

フレームシフト突然変異



- 読み枠が部分的にずれると、アミノ酸では一気に多数の形質が変異する
- アミノ酸で見れば多形質から多形質への変異
- 塩基で見てもフレームシフト後には淘汰圧によって系統樹上で置換モデルが変化する可能性が高い

フレームシフト突然変異

```
TaxonA GGGTTTGGTA-TAATTTCT
TaxonB GGATTTGGCA-TAATCAGG
TaxonC GGATT-GGTACTAATTAGT
TaxonD GGATT-GGAACTAATTAGA
```

翻訳

```
TaxonA G--F--G--M--I--S--
TaxonB G--F--G--M--I--S--
TaxonC G--L--V--L--I--S--
TaxonD G--L--E--L--I--S--
```

- 読み枠が部分的にずれると、アミノ酸では一気に多数の形質が変異する
- アミノ酸で見れば多形質から多形質への変異
- 塩基で見てもフレームシフト後には淘汰圧によって系統樹上で置換モデルが変化する可能性が高い

できるだけ除去すべき

逆位も同様

開始・終始コドンの変異

開始・終始コドンの変異

```
TaxonA GGGTTTGGTTTAATT
TaxonB GGATTTGGCTTAATC
TaxonC GGATTTGGTTAAATT
TaxonD GGATTTGGATAATTA
```

```
TaxonA G--F--G--L--I--
TaxonB G--F--G--L--I--
TaxonC G--F--G--*--
TaxonD G--F--G--*--
```

開始・終始コドンの変異

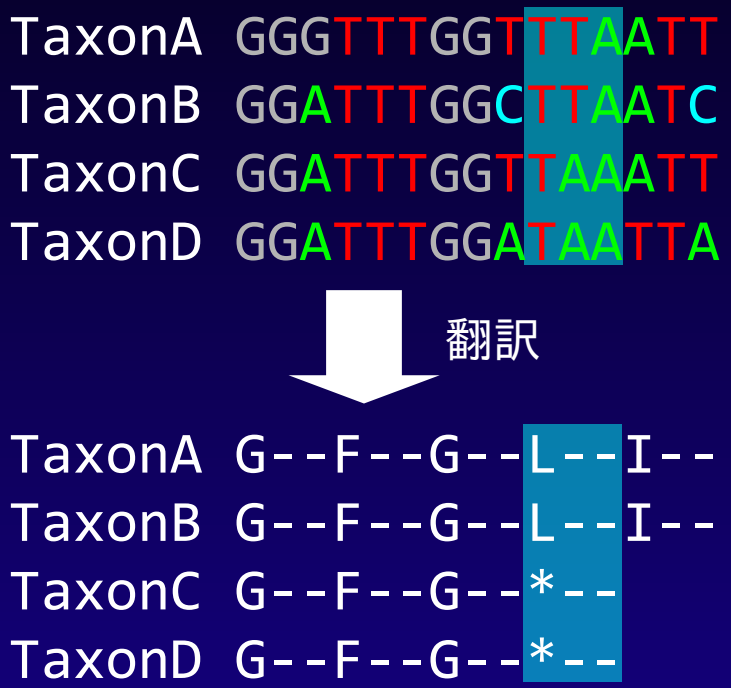
```
TaxonA GGGTTTGGTTTAATT
TaxonB GGATTTGGCTTAATC
TaxonC GGATTTGGTTAAATT
TaxonD GGATTTGGATAATTA
```

翻訳

```
TaxonA G--F--G--L--I--
TaxonB G--F--G--L--I--
TaxonC G--F--G--*--
TaxonD G--F--G--*--
```

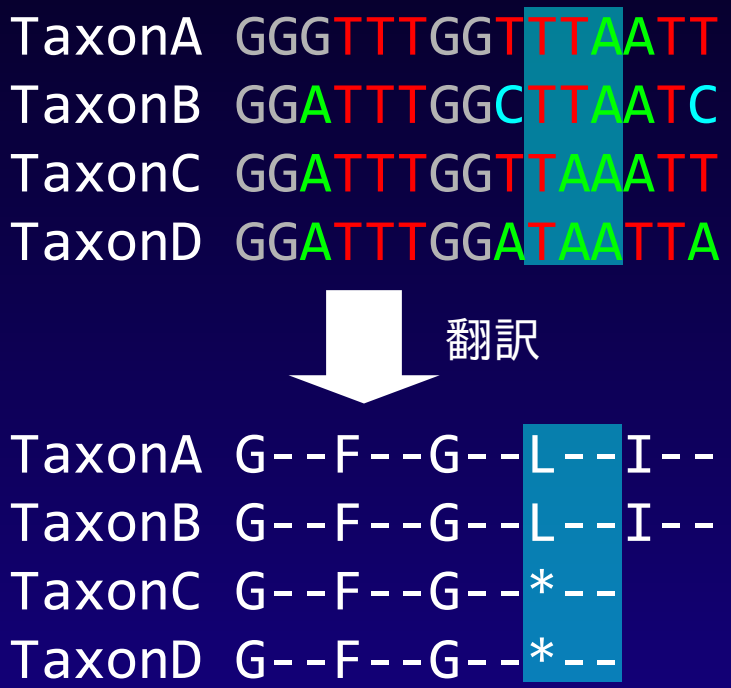
- 開始･終始コドンの場所が変わって遺伝子が伸縮すると､アミノ酸で見れば一気に多数の形質が無くなったり現れたりする

開始・終始コドンの変異



- 開始･終始コドンの場所が変わって遺伝子が伸縮すると､アミノ酸で見れば一気に多数の形質が無くなったり現れたりする
- アミノ酸で見れば1形質から多形質または多形質から1形質への変異

開始・終始コドンの変異



- 開始･終始コドンの場所が変わって遺伝子が伸縮すると､アミノ酸で見れば一気に多数の形質が無くなったり現れたりする
- アミノ酸で見れば1形質から多形質または多形質から1形質への変異
- 塩基で見ても遺伝子の内と外では置換モデルが変化する可能性が高い

開始・終始コドンの変異

```
TaxonA GGGTTTGGTTTAATT
TaxonB GGATTTGGCTTAATC
TaxonC GGATTTGGTTAAATT
TaxonD GGATTTGGATAATTA
```

翻訳

```
TaxonA G--F--G--L--I--
TaxonB G--F--G--L--I--
TaxonC G--F--G--*--
TaxonD G--F--G--*--
```

- 開始･終始コドンの場所が変わって遺伝子が伸縮すると､アミノ酸で見れば一気に多数の形質が無くなったり現れたりする
- アミノ酸で見れば1形質から多形質または多形質から1形質への変異
- 塩基で見ても遺伝子の内と外では置換モデルが変化する可能性が高い

できるだけ除去すべき

イントロンのスプライセオソーム認識配列の変異も同様

その他の注意点

その他の注意点

- 以下の配列は置換モデルが異なる可能性が高いので除去すべし

その他の注意点

- 以下の配列は置換モデルが異なる可能性が高いので除去すべし
  - タンパクコード塩基配列なのに遺伝暗号が共通でない
  - タンパクコード塩基配列でコドン使用頻度が共通でない
  - 塩基･アミノ酸配列で塩基頻度･アミノ酸頻度が共通でない

その他の注意点

- 以下の配列は置換モデルが異なる可能性が高いので除去すべし
  - タンパクコード塩基配列なのに遺伝暗号が共通でない
  - タンパクコード塩基配列でコドン使用頻度が共通でない
  - 塩基･アミノ酸配列で塩基頻度･アミノ酸頻度が共通でない
- 波形データが怪しければ縮重コード(AorG=Rなど)を使う

その他の注意点

- 以下の配列は置換モデルが異なる可能性が高いので除去すべし
  - タンパクコード塩基配列なのに遺伝暗号が共通でない
  - タンパクコード塩基配列でコドン使用頻度が共通でない
  - 塩基･アミノ酸配列で塩基頻度･アミノ酸頻度が共通でない
- 波形データが怪しければ縮重コード(AorG＝Rなど)を使う
- ギャップは「-」に，ギャップかどうかすら不明は「?」に，ギャップではないがどの塩基･アミノ酸か不明は「N/X」にして区別する

その他の注意点

- 以下の配列は置換モデルが異なる可能性が高いので除去すべし
  - タンパクコード塩基配列なのに遺伝暗号が共通でない
  - タンパクコード塩基配列でコドン使用頻度が共通でない
  - 塩基･アミノ酸配列で塩基頻度･アミノ酸頻度が共通でない
- 波形データが怪しければ縮重コード(AorG＝Rなど)を使う
- ギャップは「-」に，ギャップかどうかすら不明は「?」に，ギャップではないがどの塩基･アミノ酸か不明は「N/X」にして区別する
- タンパクコード塩基配列では読み枠が変化しないように編集する

その他の注意点

- 以下の配列は置換モデルが異なる可能性が高いので除去すべし
  - タンパクコード塩基配列なのに遺伝暗号が共通でない
  - タンパクコード塩基配列でコドン使用頻度が共通でない
  - 塩基･アミノ酸配列で塩基頻度･アミノ酸頻度が共通でない
- 波形データが怪しければ縮重コード(AorG＝Rなど)を使う
- ギャップは「-」に，ギャップかどうかすら不明は「?」に，ギャップではないがどの塩基･アミノ酸か不明は「N/X」にして区別する
- タンパクコード塩基配列では読み枠が変化しないように編集する
- 削除した位置とその配列がすぐわかるようにする

その他の注意点

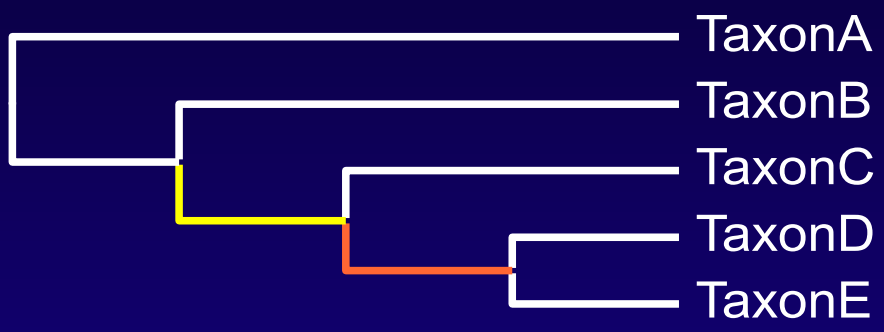
- 以下の配列は置換モデルが異なる可能性が高いので除去すべし
  - タンパクコード塩基配列なのに遺伝暗号が共通でない
  - タンパクコード塩基配列でコドン使用頻度が共通でない
  - 塩基･アミノ酸配列で塩基頻度･アミノ酸頻度が共通でない
- 波形データが怪しければ縮重コード(AorG=Rなど)を使う
- ギャップは「-」に, ギャップかどうかすら不明は「?」に, ギャップではないがどの塩基･アミノ酸か不明は「N/X」にして区別する
- タンパクコード塩基配列では読み枠が変化しないように編集する
- 削除した位置とその配列がすぐわかるようにする
- 異なる淘汰圧が働くはずの領域には異なる置換モデルを当てはめることを検討する

仮説検定

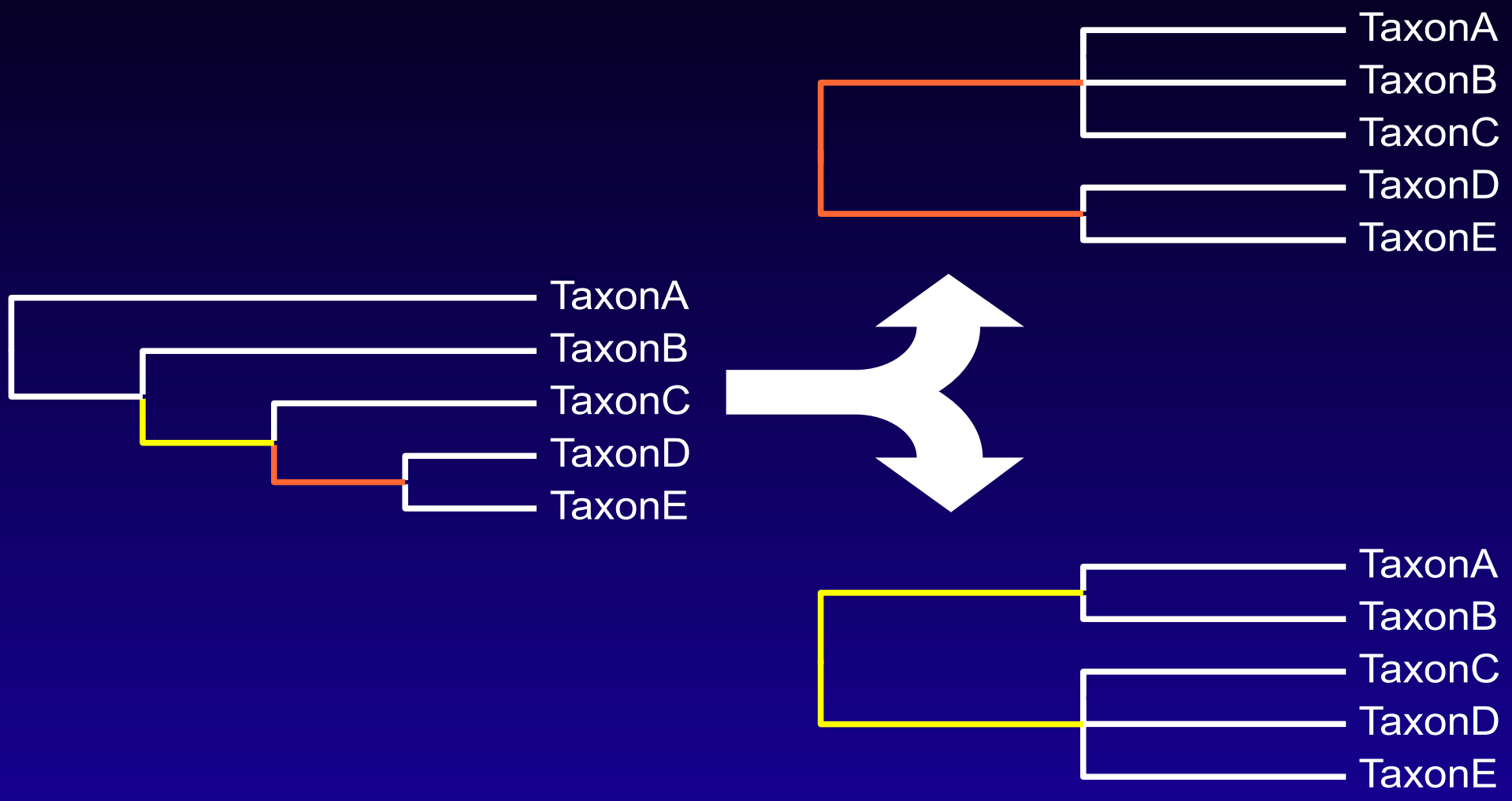
比較する仮説の探し方

系統樹と系統仮説の関係

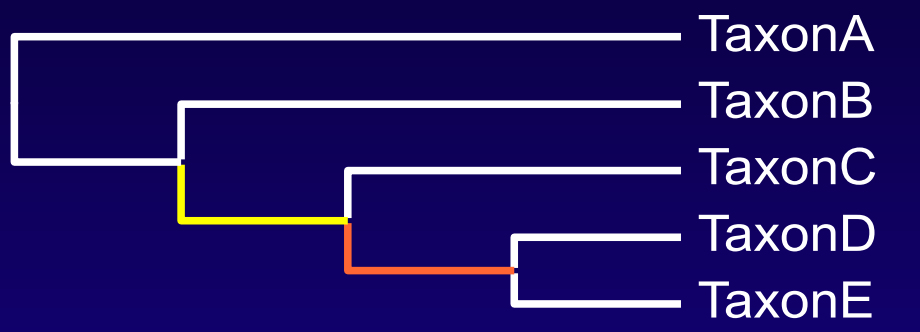
系統樹と系統仮説の関係

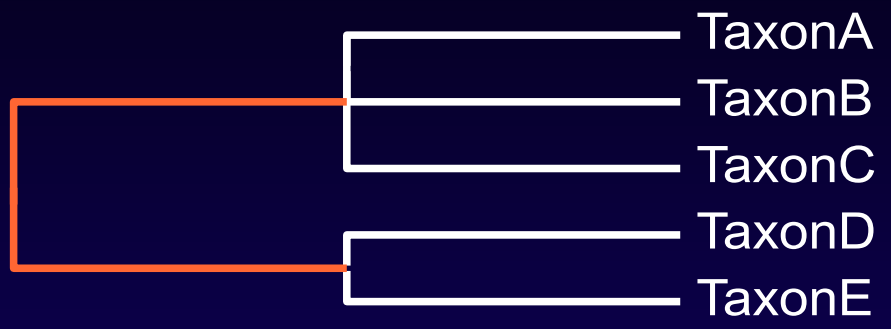


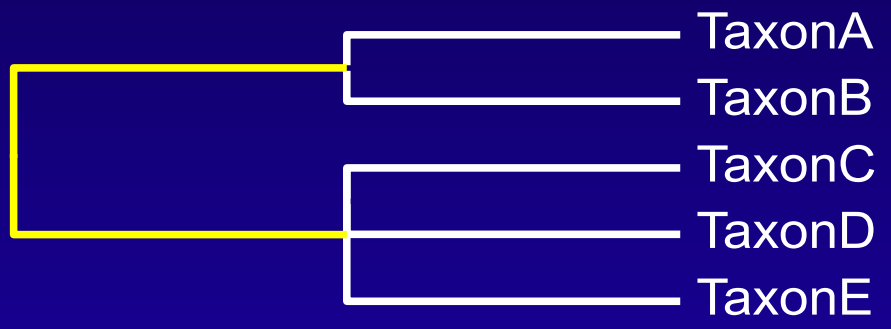
系統樹と系統仮説の関係



系統樹と系統仮説の関係



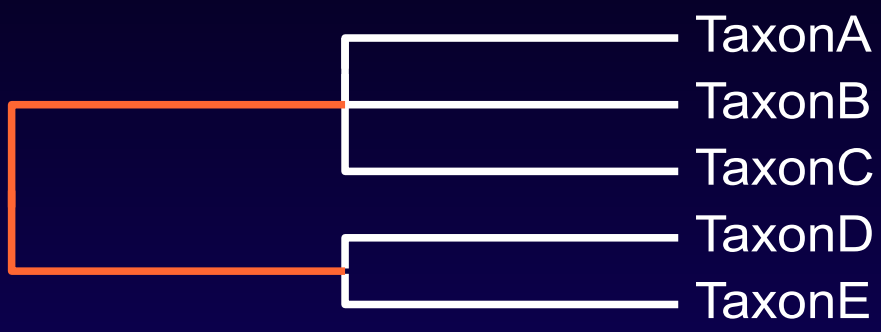


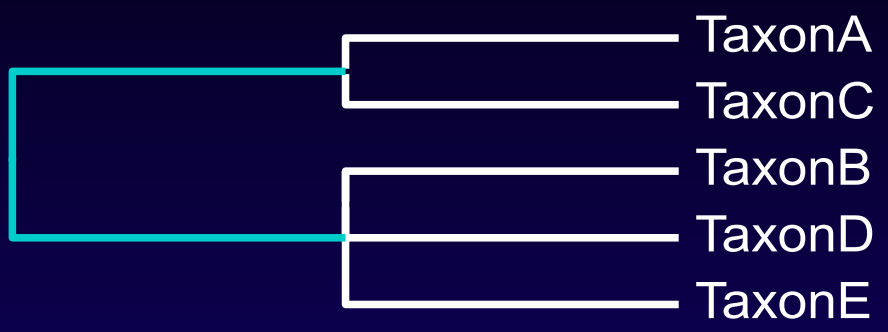


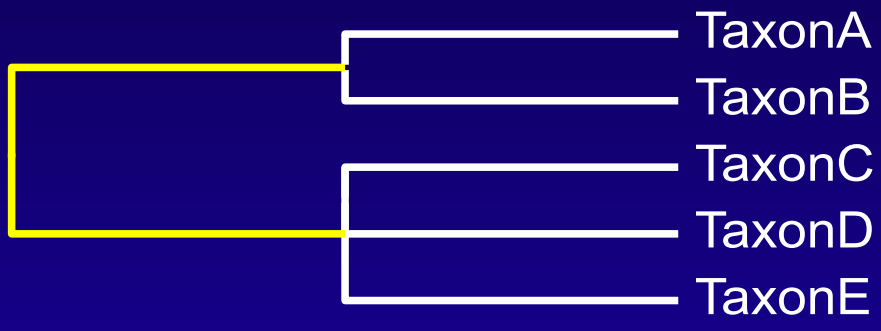
系統樹は
多数の系統仮説の集合体

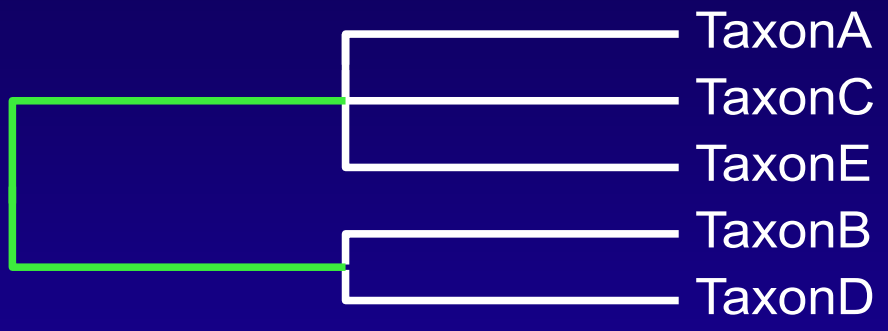
仮説間の互換性

仮説間の互換性

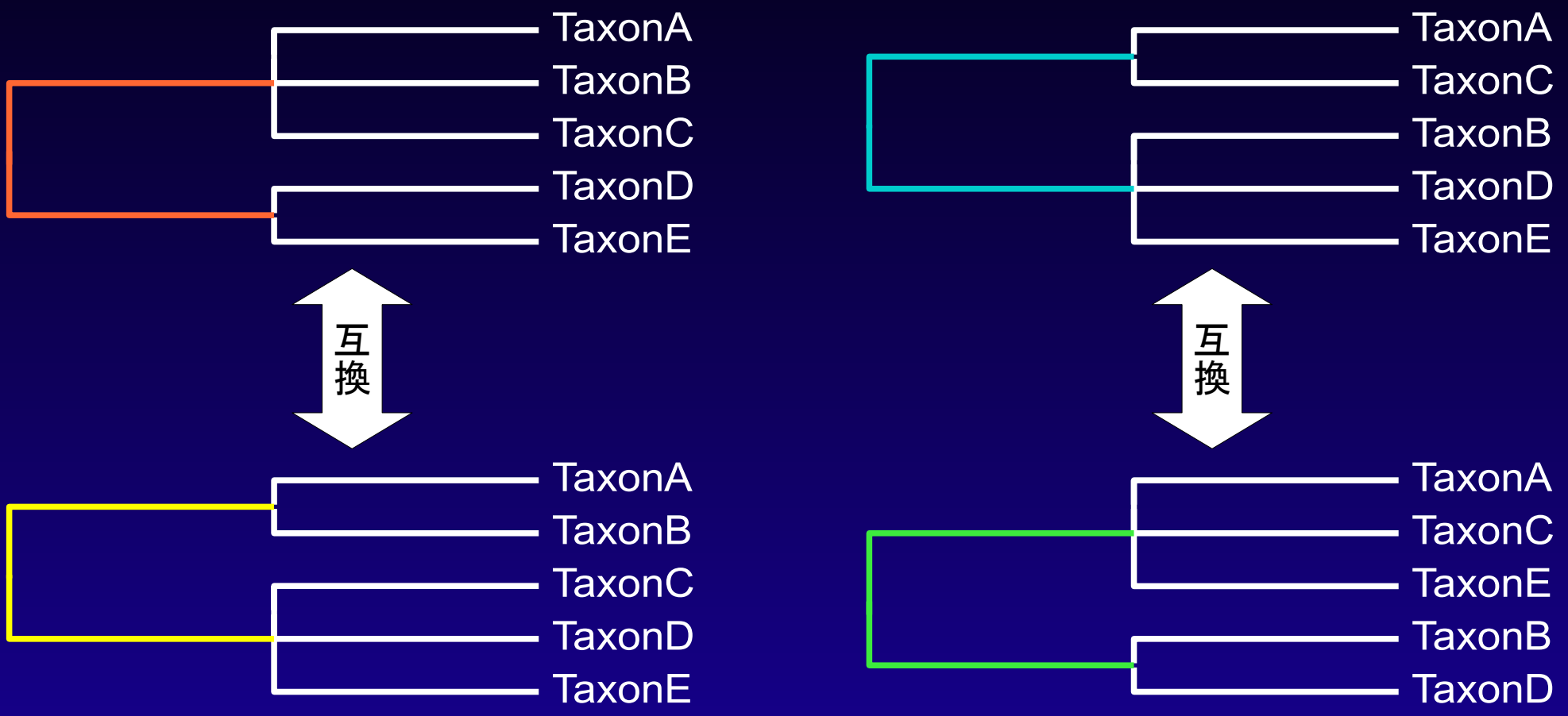

TaxonA
TaxonB
TaxonC
TaxonD
TaxonE


TaxonA
TaxonC
TaxonB
TaxonD
TaxonE

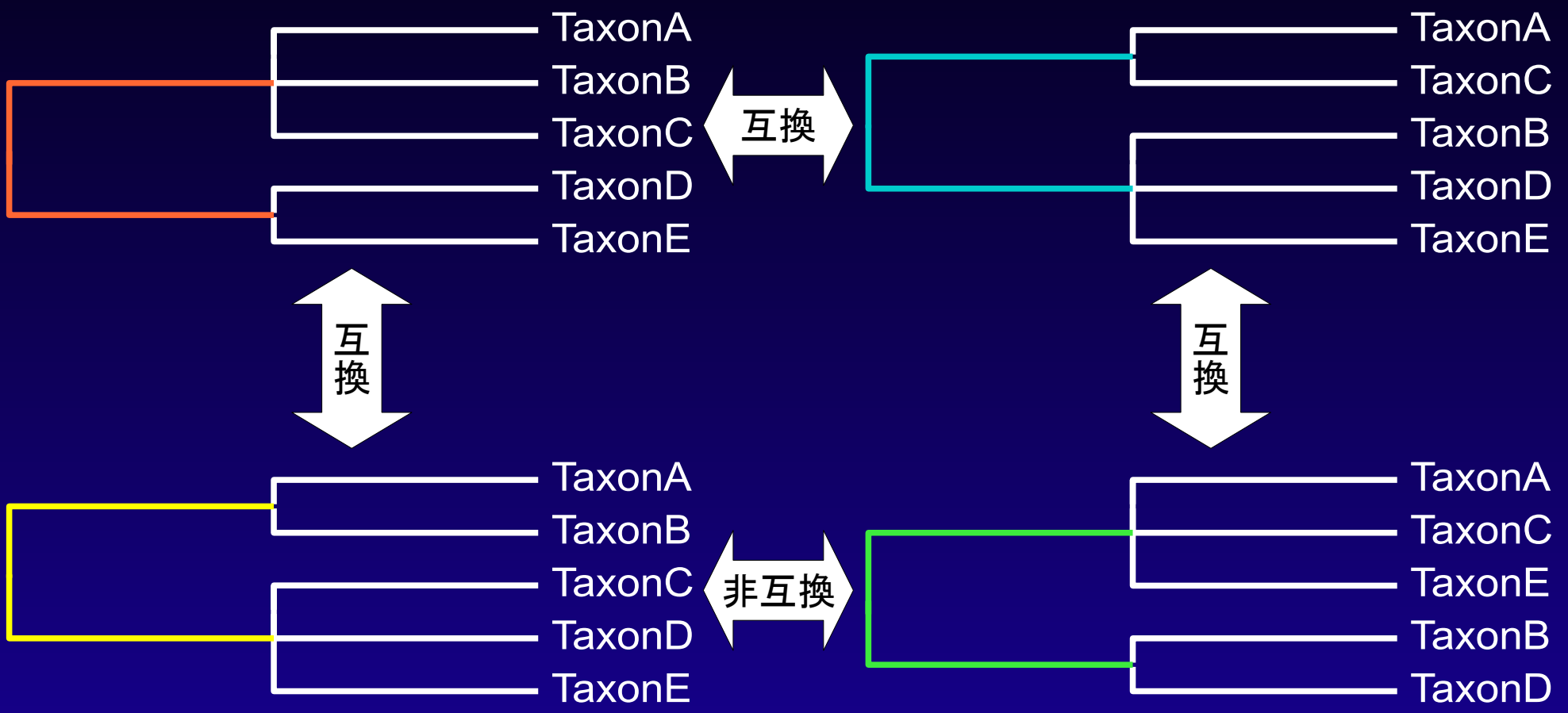

TaxonA
TaxonB
TaxonC
TaxonD
TaxonE


TaxonA
TaxonC
TaxonE
TaxonB
TaxonD

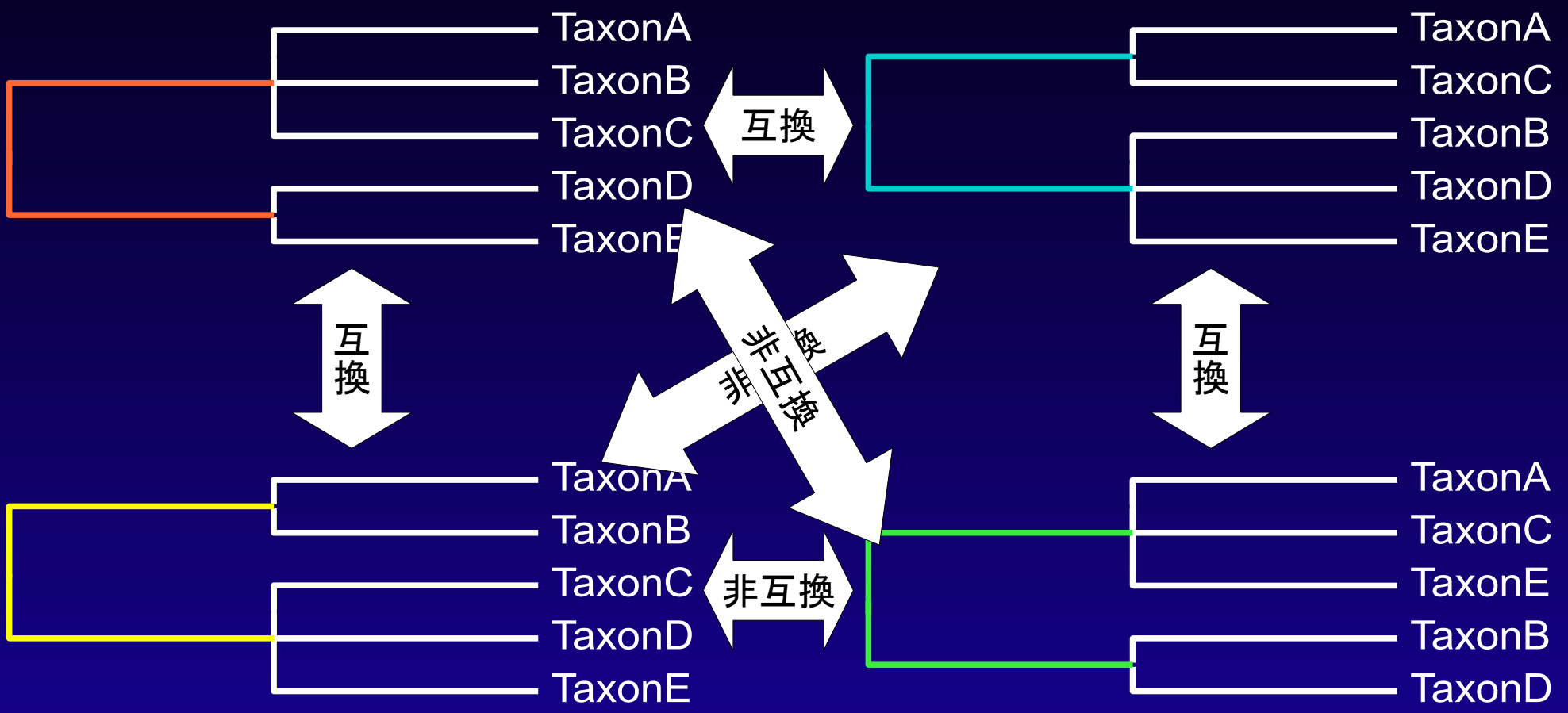
仮説間の互換性


TaxonA
TaxonB
TaxonC
TaxonD
TaxonE
互換
TaxonA
TaxonB
TaxonC
TaxonD
TaxonE
TaxonA
TaxonC
TaxonB
TaxonD
TaxonE
互換
TaxonA
TaxonC
TaxonE
TaxonB
TaxonD

仮説間の互換性


TaxonA
TaxonB
TaxonC
TaxonD
TaxonE
互換
TaxonA
TaxonC
TaxonB
TaxonD
TaxonE
互換
互換
TaxonA
TaxonB
TaxonC
TaxonD
TaxonE
非互換
TaxonA
TaxonC
TaxonE
TaxonB
TaxonD

仮説間の互換性


TaxonA
TaxonB
TaxonC
TaxonD
TaxonE
互換
TaxonA
TaxonC
TaxonB
TaxonD
TaxonE
互換
非互換
互換
TaxonA
TaxonB
TaxonC
TaxonD
TaxonE
非互換
TaxonA
TaxonC
TaxonE
TaxonB
TaxonD

系統仮説間の比較を行う統計的検定法

系統仮説間の比較を行う統計的検定法

- ブートストラップリサンプリング

系統仮説間の比較を行う統計的検定法

- ブートストラップリサンプリング
  - 無作為に重複を許してデータからサンプル抽出
  - 元データと同サイズのリサンプルデータを作成

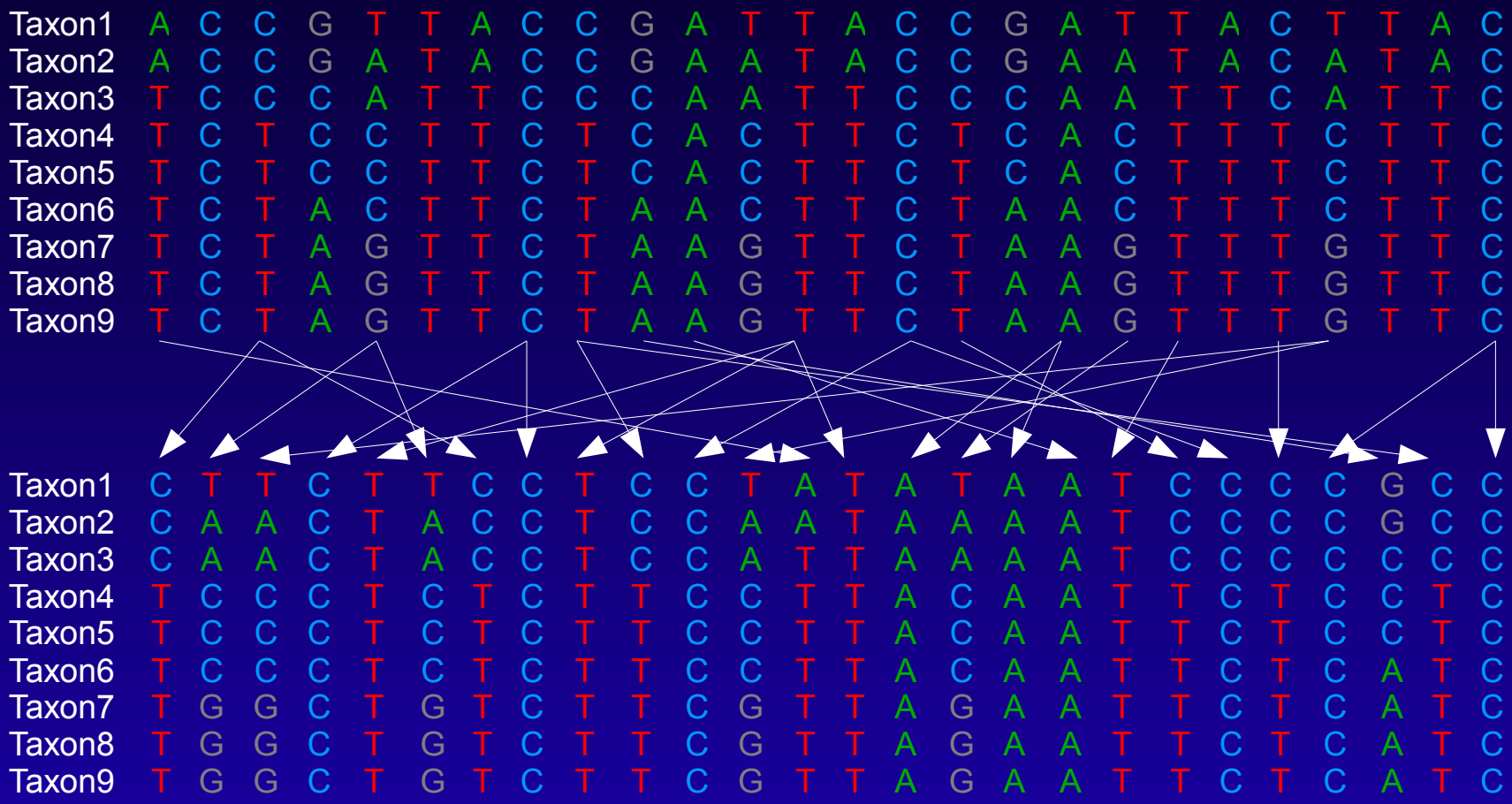
系統仮説間の比較を行う統計的検定法

- ブートストラップリサンプリング
  - 無作為に重複を許してデータからサンプル抽出
  - 元データと同サイズのリサンプルデータを作成

Taxon1	A	C	C	G	T	T	A	C	C	G	A	T	T	A	C	C	G	A	T	T	A	C	T	T	A	C
Taxon2	A	C	C	G	A	T	A	C	C	G	A	A	T	A	C	C	G	A	A	T	A	C	A	T	A	C
Taxon3	T	C	C	C	A	T	T	C	C	C	A	A	T	T	C	C	C	A	A	T	T	C	A	T	T	C
Taxon4	T	C	T	C	C	T	T	C	T	C	A	C	T	T	C	T	C	A	C	T	T	T	C	T	T	C
Taxon5	T	C	T	C	C	T	T	C	T	C	A	C	T	T	C	T	C	A	C	T	T	T	C	T	T	C
Taxon6	T	C	T	A	C	T	T	C	T	A	A	C	T	T	C	T	A	A	C	T	T	T	C	T	T	C
Taxon7	T	C	T	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	T	G	T	T	C
Taxon8	T	C	T	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	T	G	T	T	C
Taxon9	T	C	T	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	T	G	T	T	C

系統仮説間の比較を行う統計的検定法

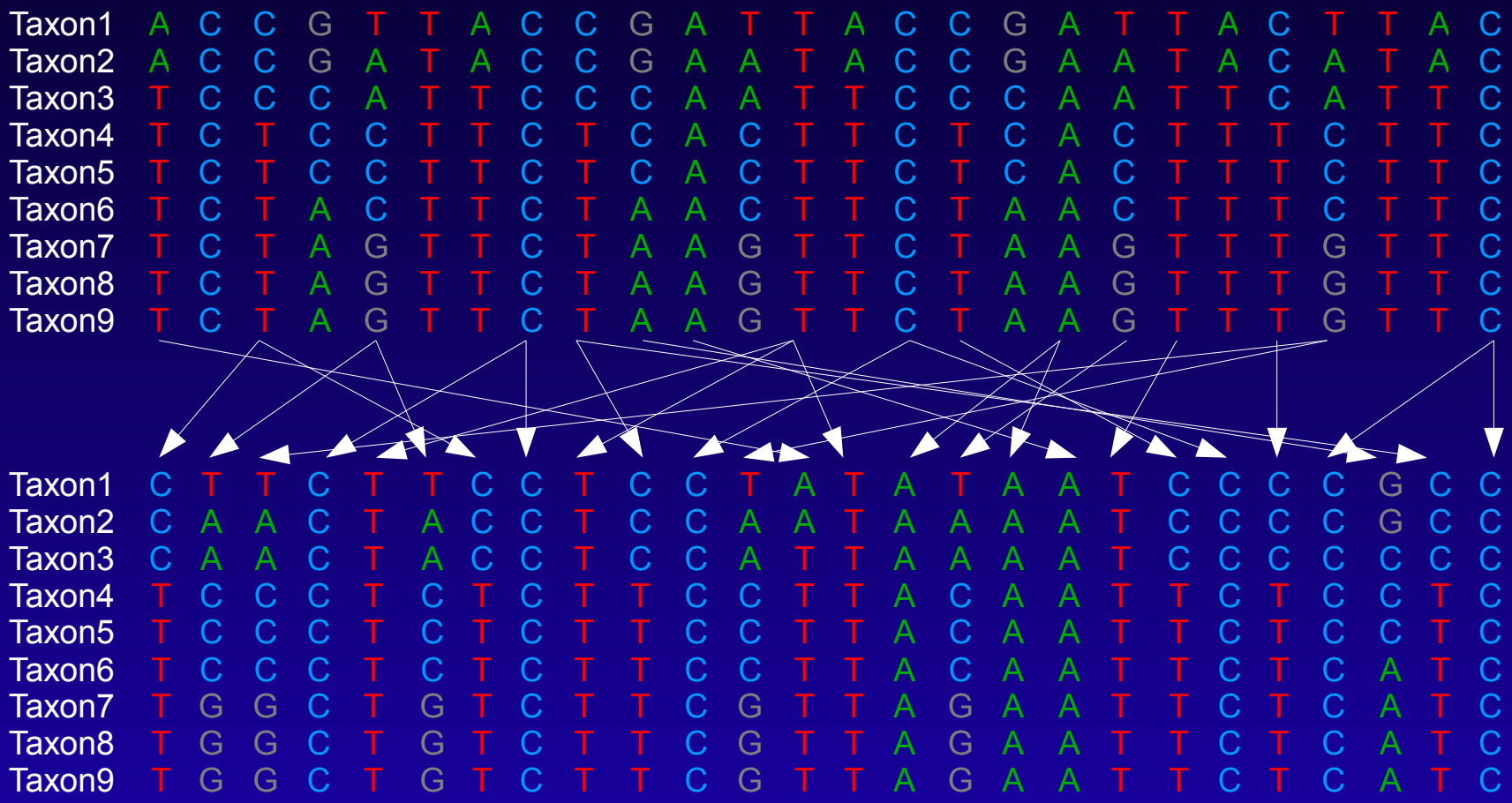
- ブートストラップリサンプリング
  - 無作為に重複を許してデータからサンプル抽出
  - 元データと同サイズのリサンプルデータを作成



系統仮説間の比較を行う統計的検定法

- ブートストラップリサンプリング
  - 無作為に重複を許してデータからサンプル抽出
  - 元データと同サイズのリサンプルデータを作成

リサンプルデータの解析を繰り返して尤度や系統樹の不確実性を推定



系統仮説間の比較を行う統計的検定法

- ブートストラップリサンプリング
  - 無作為に重複を許してデータからサンプル抽出
  - 元データと同サイズのリサンプルデータを作成

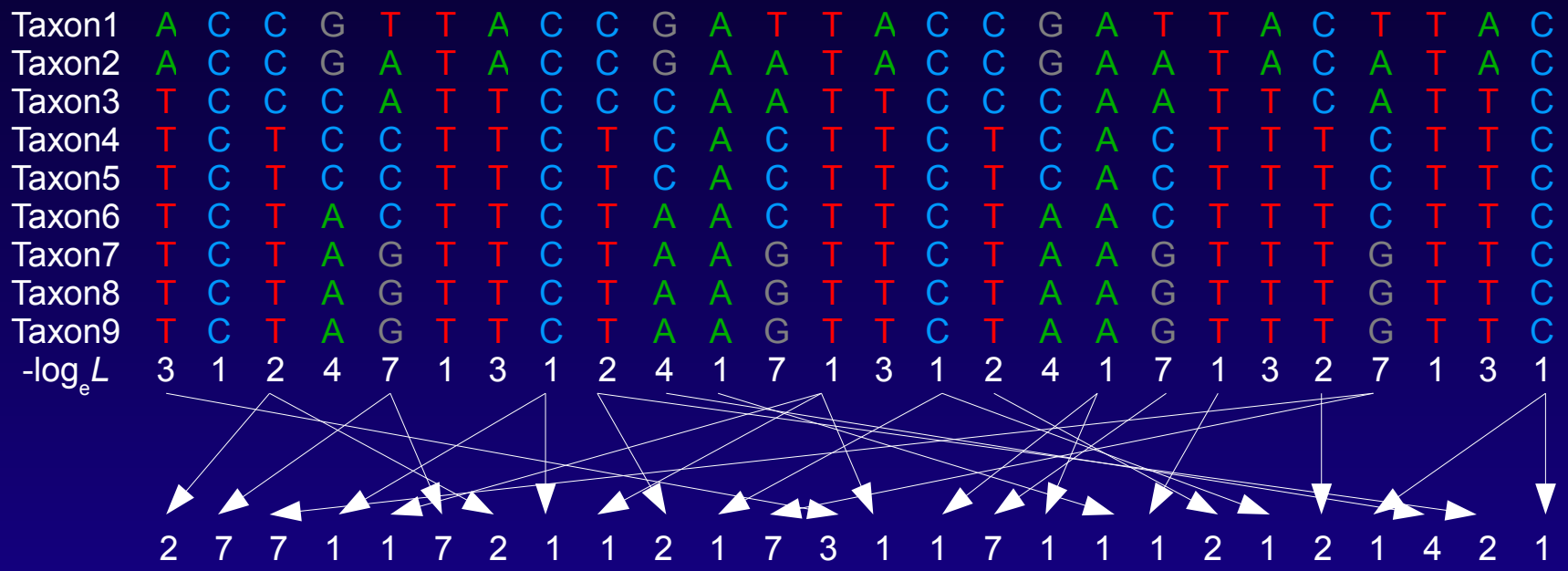
リサンプルデータの解析を繰り返して尤度や系統樹の不確実性を推定

Taxon1	A	C	C	G	T	T	A	C	C	G	A	T	T	A	C	C	G	A	T	T	A	C	T	T	A	C
Taxon2	A	C	C	G	A	T	A	C	C	G	A	A	T	A	C	C	G	A	A	T	A	C	A	T	A	C
Taxon3	T	C	C	C	A	T	T	C	C	C	A	A	T	T	C	C	C	A	A	T	T	C	A	T	T	C
Taxon4	T	C	T	C	C	T	T	C	T	C	A	C	T	T	C	T	C	A	C	T	T	T	C	T	T	C
Taxon5	T	C	T	C	C	T	T	C	T	C	A	C	T	T	C	T	C	A	C	T	T	T	C	T	T	C
Taxon6	T	C	T	A	C	T	T	C	T	A	A	C	T	T	C	T	A	A	C	T	T	T	C	T	T	C
Taxon7	T	C	T	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	T	G	T	T	C
Taxon8	T	C	T	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	T	G	T	T	C
Taxon9	T	C	T	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	C	T	A	A	G	T	T	T	G	T	T	C
-log$_e$*L*	3	1	2	4	7	1	3	1	2	4	1	7	1	3	1	2	4	1	7	1	3	2	7	1	3	1

系統仮説間の比較を行う統計的検定法

- ブートストラップリサンプリング
  - 無作為に重複を許してデータからサンプル抽出
  - 元データと同サイズのリサンプルデータを作成

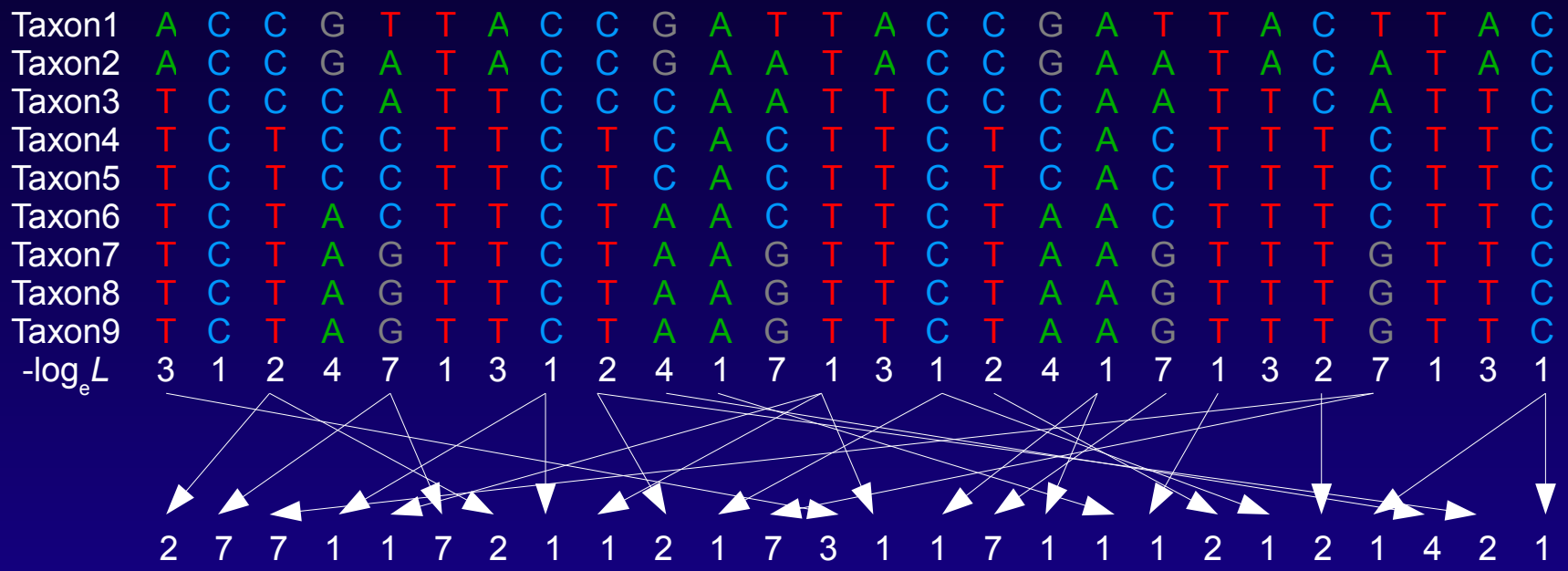
リサンプルデータの解析
を繰り返して
尤度や系統樹の
不確実性を推定



系統仮説間の比較を行う統計的検定法

- ブートストラップリサンプリング
  - 無作為に重複を許してデータからサンプル抽出
  - 元データと同サイズのリサンプルデータを作成

リサンプルデータの解析
を繰り返して
尤度や系統樹の
不確実性を推定



- RELL (Resampling of Estimated Log-Likelihoods)
  - 各座位の尤度をブートストラップリサンプルすることで特定の系統樹の尤度のばらつきを得る

系統仮説間の比較を行う統計的検定法

系統仮説間の比較を行う統計的検定法

- KH (Kishino-Hasegawa) 検定

系統仮説間の比較を行う統計的検定法

- KH (Kishino–Hasegawa) 検定
  - 2つの樹形の対数尤度比のバラツキをRELL法により推定し, 0よりも有意に大きいなら帰無仮説 (尤度が等しい) を棄却する

系統仮説間の比較を行う統計的検定法

- KH (Kishino-Hasegawa) 検定
  - 2つの樹形の対数尤度比のバラツキをRELL法により推定し, 0よりも有意に大きいなら帰無仮説 (尤度が等しい) を棄却する
- SH (Shimodaira-Hasegawa) 検定

系統仮説間の比較を行う統計的検定法

- KH (Kishino–Hasegawa) 検定
  - 2つの樹形の対数尤度比のバラツキをRELL法により推定し, 0よりも有意に大きいなら帰無仮説 (尤度が等しい) を棄却する
- SH (Shimodaira–Hasegawa) 検定
  - 3つ以上の樹形を比較するときにFWERを統制して第1種の過誤を抑制する (そのかわり, 第2種の過誤が増大)

系統仮説間の比較を行う統計的検定法

- KH (Kishino–Hasegawa) 検定
  - 2つの樹形の対数尤度比のバラツキをRELL法により推定し, 0よりも有意に大きいなら帰無仮説 (尤度が等しい) を棄却する
- SH (Shimodaira–Hasegawa) 検定
  - 3つ以上の樹形を比較するときにFWERを統制して第1種の過誤を抑制する (そのかわり, 第2種の過誤が増大)
- AU (Approximately Unbiased) 検定

系統仮説間の比較を行う統計的検定法

- KH (Kishino–Hasegawa) 検定
  - 2つの樹形の対数尤度比のバラツキをRELL法により推定し, 0よりも有意に大きいなら帰無仮説 (尤度が等しい) を棄却する
- SH (Shimodaira–Hasegawa) 検定
  - 3つ以上の樹形を比較するときにFWERを統制して第1種の過誤を抑制する (そのかわり, 第2種の過誤が増大)
- AU (Approximately Unbiased) 検定
  - マルチスケールブートストラップにより第1種の過誤と第2種の過誤の両方を抑制する

仮説検定の手順

仮説検定の手順

1. 比較する非互換な仮説を2つ以上用意する

仮説検定の手順

1. 比較する非互換な仮説を2つ以上用意する
    - 通常は最尤系統樹内の仮説と、過去の研究で提唱された系統仮説やブートストラップ解析で第2位以下の支持率の仮説を比較

仮説検定の手順

1. 比較する非互換な仮説を2つ以上用意する
   - 通常は最尤系統樹内の仮説と、過去の研究で提唱された系統仮説やブートストラップ解析で第2位以下の支持率の仮説を比較
2. 仮説を満たす最尤系統樹を用意する

仮説検定の手順

1. 比較する非互換な仮説を2つ以上用意する
   - 通常は最尤系統樹内の仮説と、過去の研究で提唱された系統仮説やブートストラップ解析で第2位以下の支持率の仮説を比較
2. 仮説を満たす最尤系統樹を用意する
   - PAUP*・Treefinder・RAxMLで仮説を制約として課した最尤系統樹探索を行えばよい

仮説検定の手順

1. 比較する非互換な仮説を2つ以上用意する
   - 通常は最尤系統樹内の仮説と、過去の研究で提唱された系統仮説やブートストラップ解析で第2位以下の支持率の仮説を比較
2. 仮説を満たす最尤系統樹を用意する
   - PAUP*・Treefinder・RAxMLで仮説を制約として課した最尤系統樹探索を行えばよい
3. 系統樹の尤度をCONSELやTreefinderで比較する

仮説検定の手順

1. 比較する非互換な仮説を2つ以上用意する
   - 通常は最尤系統樹内の仮説と、過去の研究で提唱された系統仮説やブートストラップ解析で第2位以下の支持率の仮説を比較
2. 仮説を満たす最尤系統樹を用意する
   - PAUP*・Treefinder・RAxMLで仮説を制約として課した最尤系統樹探索を行えばよい
3. 系統樹の尤度をCONSELやTreefinderで比較する

比較する非互換な仮説を2つ以上用意する

比較する非互換な仮説を2つ以上用意する

- 最尤系統樹内の仮説 vs「その仮説を満たさない」という仮説

比較する非互換な仮説を2つ以上用意する

- 最尤系統樹内の仮説 vs「その仮説を満たさない」という仮説
  - 最尤系統樹 vs「その仮説を満たさない」最尤系統樹

比較する非互換な仮説を2つ以上用意する

- 最尤系統樹内の仮説 vs「その仮説を満たさない」という仮説
  - 最尤系統樹 vs「その仮説を満たさない」最尤系統樹

「その仮説を満たさない」最尤系統樹の
探索ができるソフトウェアがほとんど無い

比較する非互換な仮説を2つ以上用意する

- 最尤系統樹内の仮説 vs「その仮説を満たさない」という仮説
  - 最尤系統樹 vs「その仮説を満たさない」最尤系統樹

「その仮説を満たさない」最尤系統樹の
探索ができるソフトウェアがほとんど無い

- 最尤系統樹内の仮説 vs ブートストラップ解析で次点(以下)の仮説

比較する非互換な仮説を2つ以上用意する

- 最尤系統樹内の仮説 vs「その仮説を満たさない」という仮説
  - 最尤系統樹 vs「その仮説を満たさない」最尤系統樹

「その仮説を満たさない」最尤系統樹の
探索ができるソフトウェアがほとんど無い

- 最尤系統樹内の仮説 vs ブートストラップ解析で次点(以下)の仮説
  - 最尤系統樹 vs 次点(以下)の仮説を満たす最尤系統樹

次点以下の仮説の探し方

次点以下の仮説の探し方

Sets NOT included in consensus tree:

Set (species in order)	How many times out of 100.00
....**.*	25.00
......**** ....*.	21.00
......**** *.....	17.00
.********* ..****	15.00
....****	14.00
.********* **...*	12.00
.***......	11.00
.**.****** ******	11.00
......**** .....*	11.00
......**** **..*.	11.00
.**....... ..**.*	11.00
......**** ******	9.00
....**	8.00
......***.	8.00
.********* *****.	8.00
.**....... .....*	7.00
......**.*	7.00
.********* *.****	7.00
.********* **....	7.00

次点以下の仮説の探し方

```
Sets NOT included in consensus tree:

Set (species in order)     How many times out of  100.00

.......... ..**.*          25.00
......**** ....*.          21.00
......**** *.....          17.00
.********** ..****         15.00
.......... ..****          14.00
.********** **...*         12.00
.***...... ......          11.00
.**.****** ******          11.00
......**** .....*          11.00
......**** **..*.          11.00
.**....... ..**.*          11.00
......**** ******           9.00
.......... ....**           8.00
......***. ......           8.00
.********** *****.          8.00
.**....... .....*           7.00
......**.* ......           7.00
.********** *.****         7.00
.********** **....         7.00
```

- consenseやPAUP*の出力する出現頻度表から気合いで探す

次点以下の仮説の探し方

- consenseやPAUP*の出力する出現頻度表から探す

次点以下の仮説の探し方

- consenseやPAUP*の出力する出現頻度表から探す
- Phylogearsのpgsplittreeとpgsumtreeコマンドを使う

次点以下の仮説の探し方

- consenseやPAUP*の出力する出現頻度表から探す
- Phylogearsのpgsplittreeとpgsumtreeコマンドを使う
  - pgsplittreeで最尤系統樹を分解して仮説1を得る

次点以下の仮説の探し方

- consenseやPAUP*の出力する出現頻度表から探す
- Phylogearsのpgsplittreeとpgsumtreeコマンドを使う
  - pgsplittreeで最尤系統樹を分解して仮説1を得る
  - pgsumtreeでブートストラップ解析結果から仮説2を得る

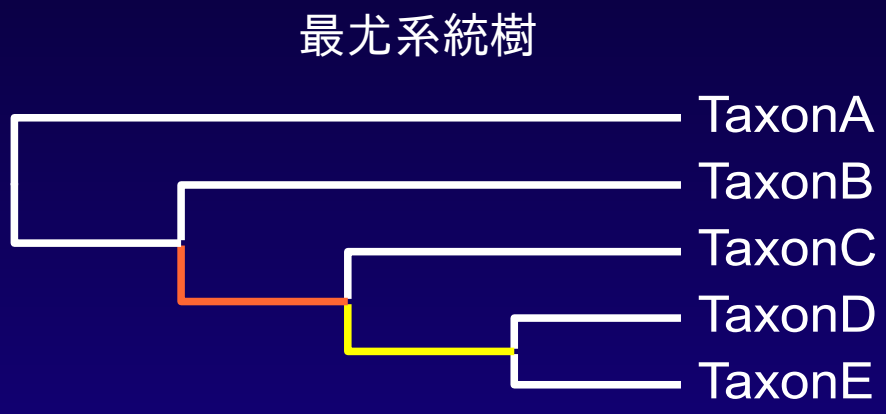
pgsplittreeで最尤系統樹から検証すべき系統仮説を抽出する

pgsplittreeで最尤系統樹から検証すべき系統仮説を抽出する

```
pgsplittree 最尤系統樹ファイル 出力ファイル
```

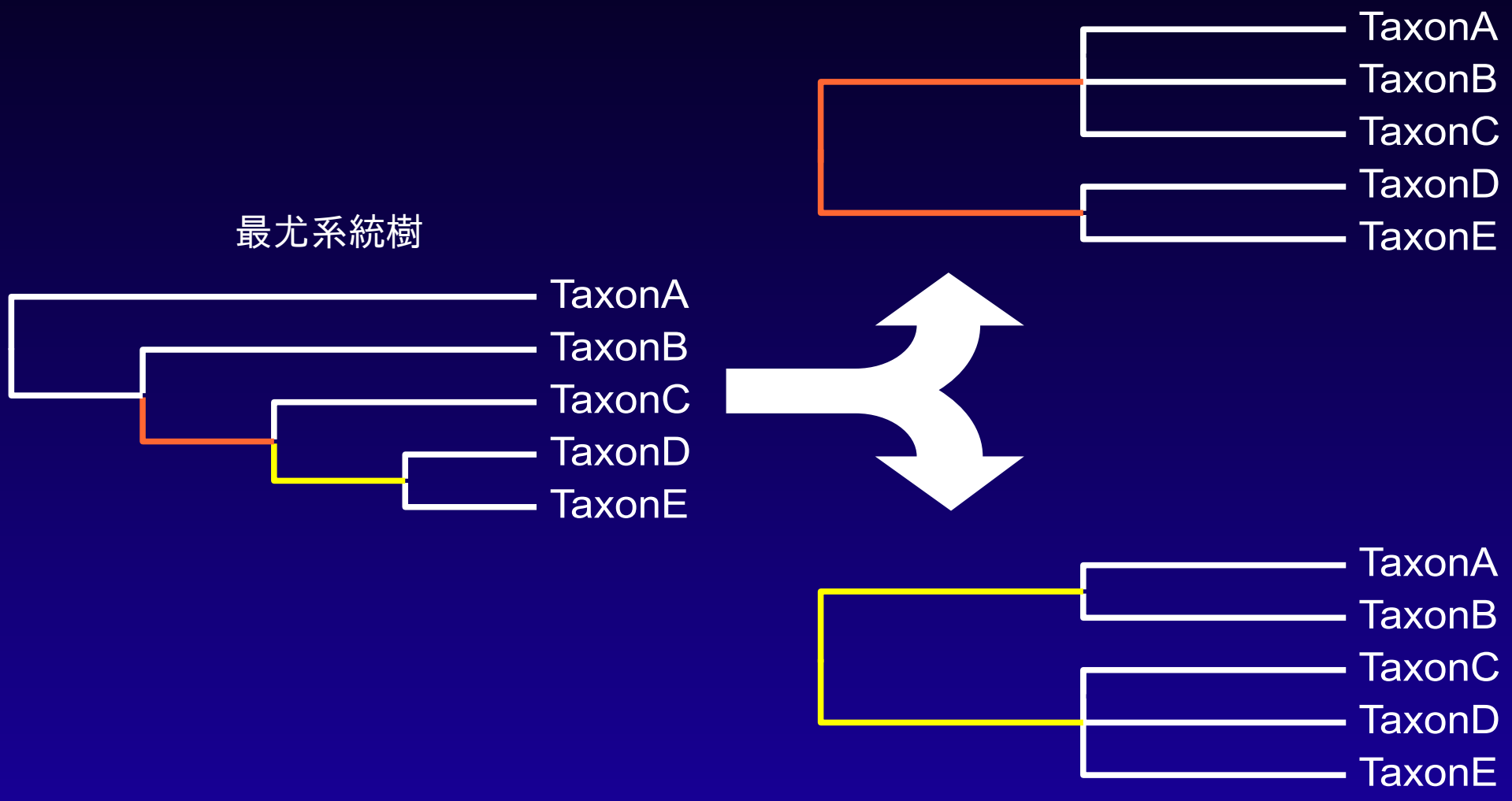
pgsplittreeで最尤系統樹から検証すべき系統仮説を抽出する

```
pgsplittree 最尤系統樹ファイル 出力ファイル
```



pgsplittreeで最尤系統樹から検証すべき系統仮説を抽出する

pgsplittree 最尤系統樹ファイル 出力ファイル



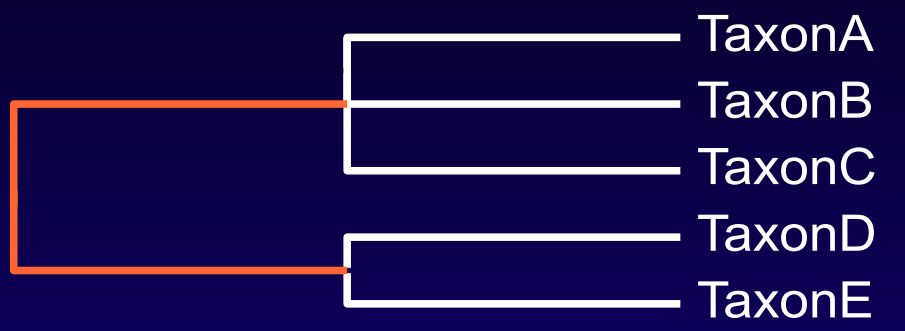
pgsumtreeでブートストラップ解析結果から非互換な系統仮説を探し出す

pgsumtreeでブートストラップ解析結果から非互換な系統仮説を探し出す

```
pgsumtree --treefile=仮説ファイル --mode=MAJi
                    ブートストラップ解析の系統樹群ファイル 出力ファイル
```

pgsumtreeでブートストラップ解析結果から非互換な系統仮説を探し出す

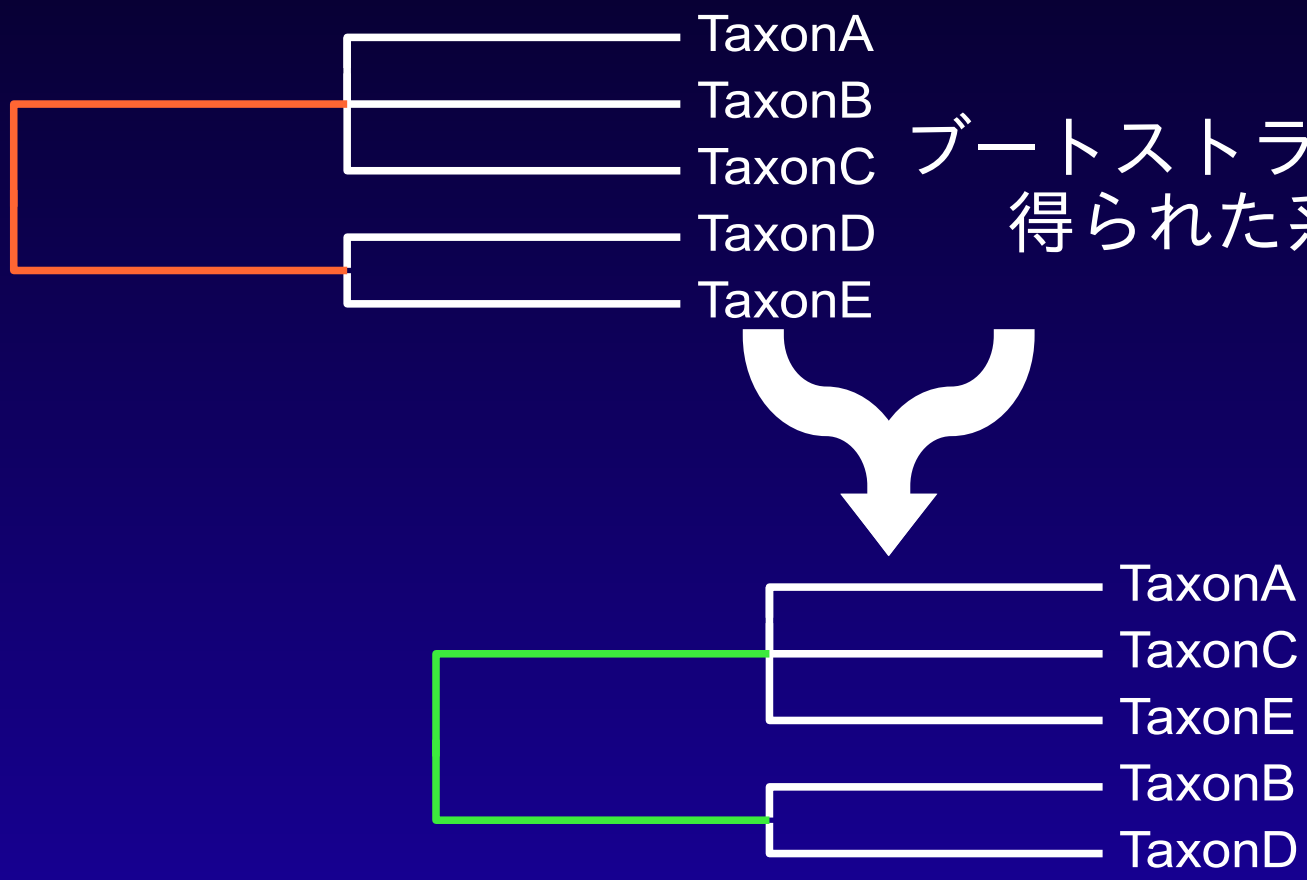
```
pgsumtree --treefile=仮説ファイル --mode=MAJi
                    ブートストラップ解析の系統樹群ファイル 出力ファイル
```



ブートストラップ解析で
得られた系統樹群

pgsumtreeでブートストラップ解析結果から非互換な系統仮説を探し出す

```
pgsumtree --treefile=仮説ファイル --mode=MAJi
                    ブートストラップ解析の系統樹群ファイル 出力ファイル
```



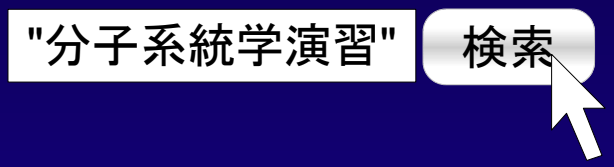
対立する系統仮説を満たす最尤系統樹を探す

最尤系統樹 vs 対立仮説を満たす最尤系統樹

対立する系統仮説を満たす最尤系統樹を探す

最尤系統樹 vs 対立仮説を満たす最尤系統樹

つづきはWebで



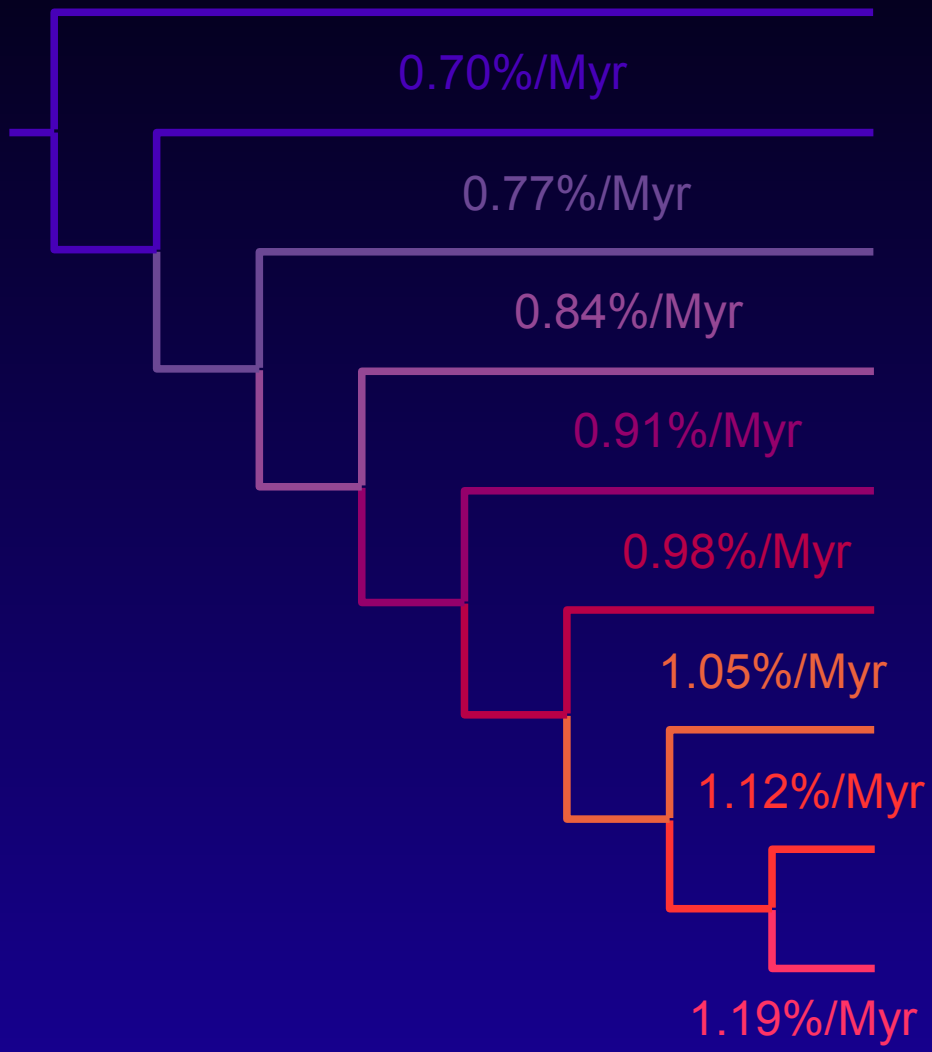
枝長の測り方

分岐年代推定法概論

分岐年代推定とは?

分岐年代推定とは?

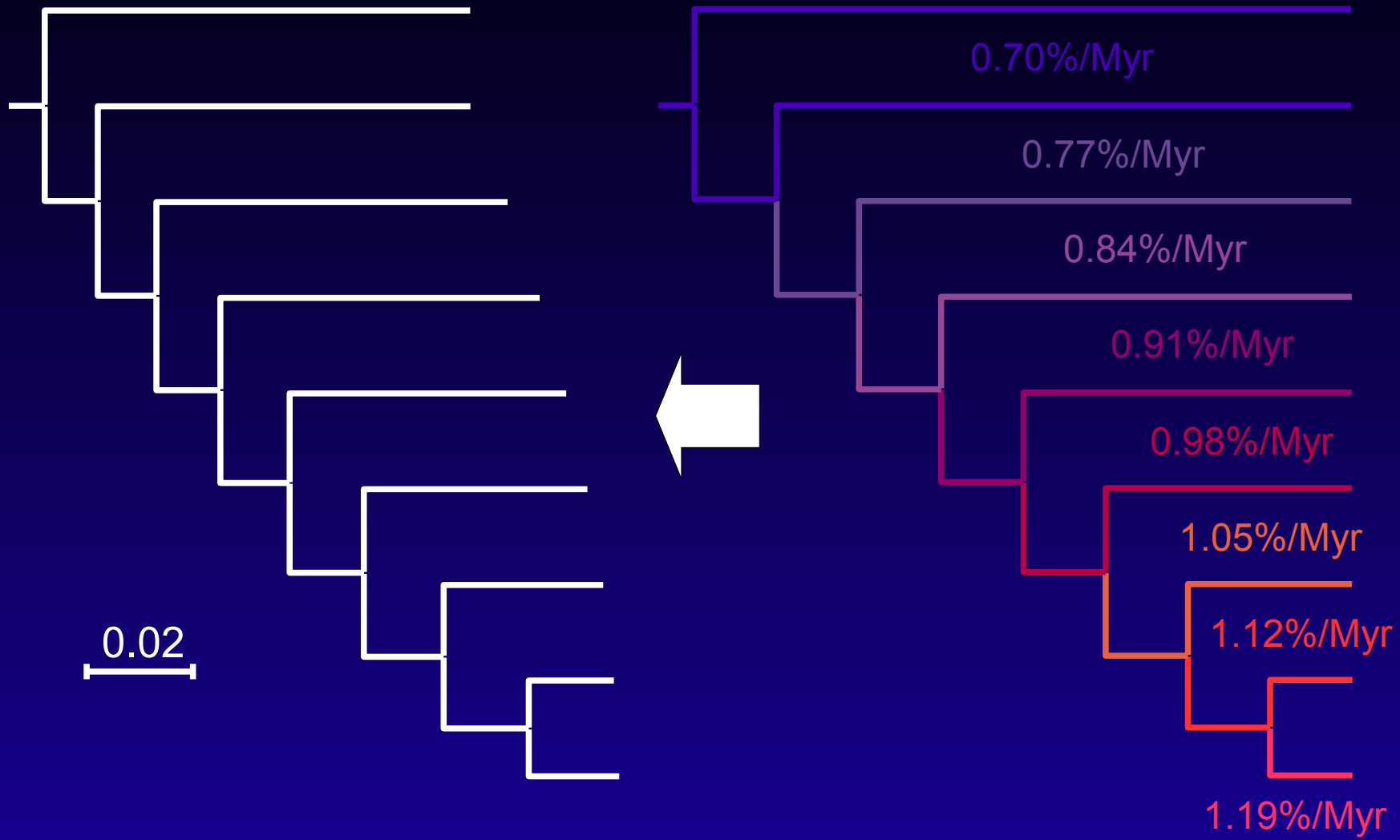
系統推定によって得られる系統樹　　分岐年代図



分岐年代推定とは?

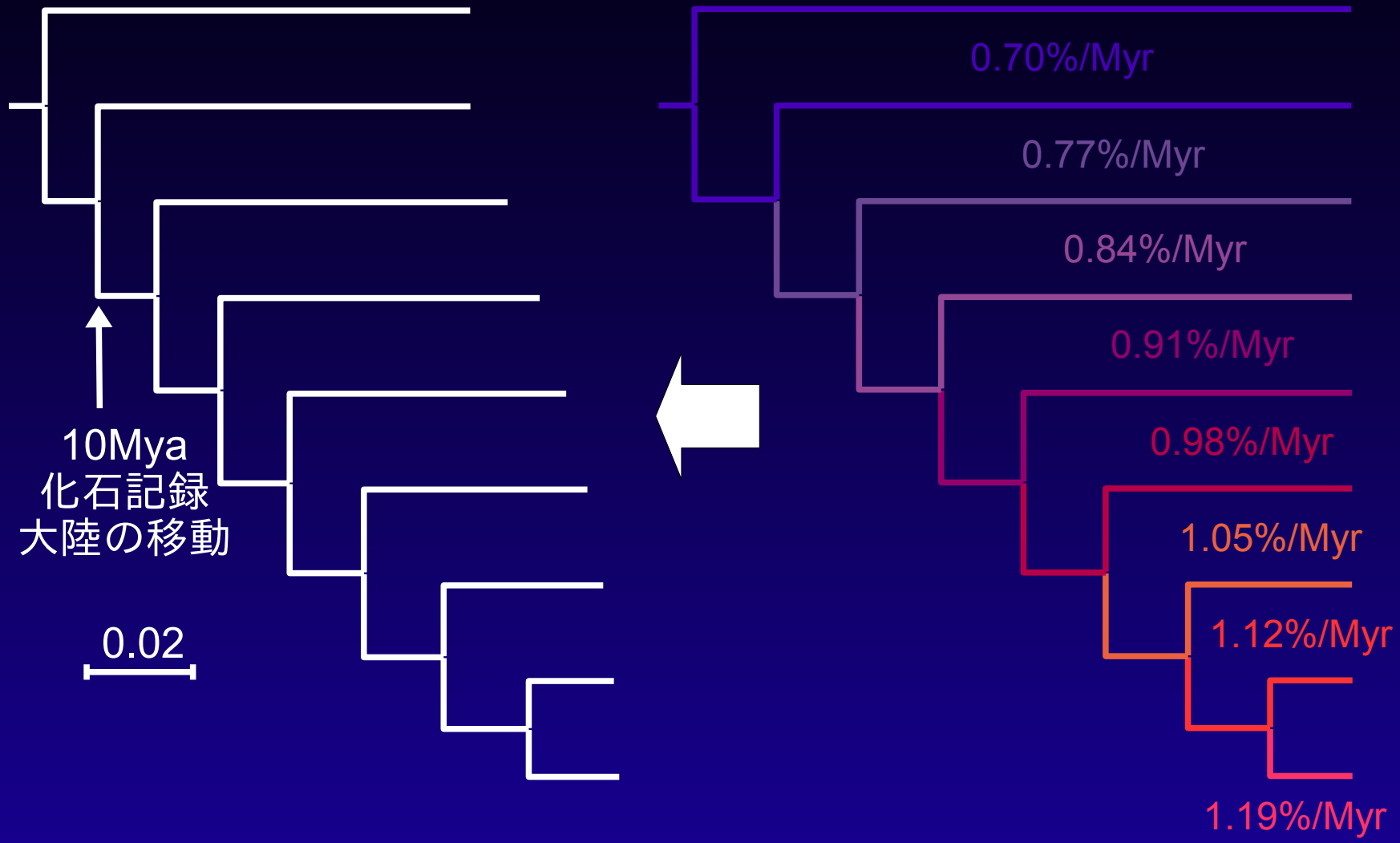
系統推定によって得られる系統樹

分岐年代図



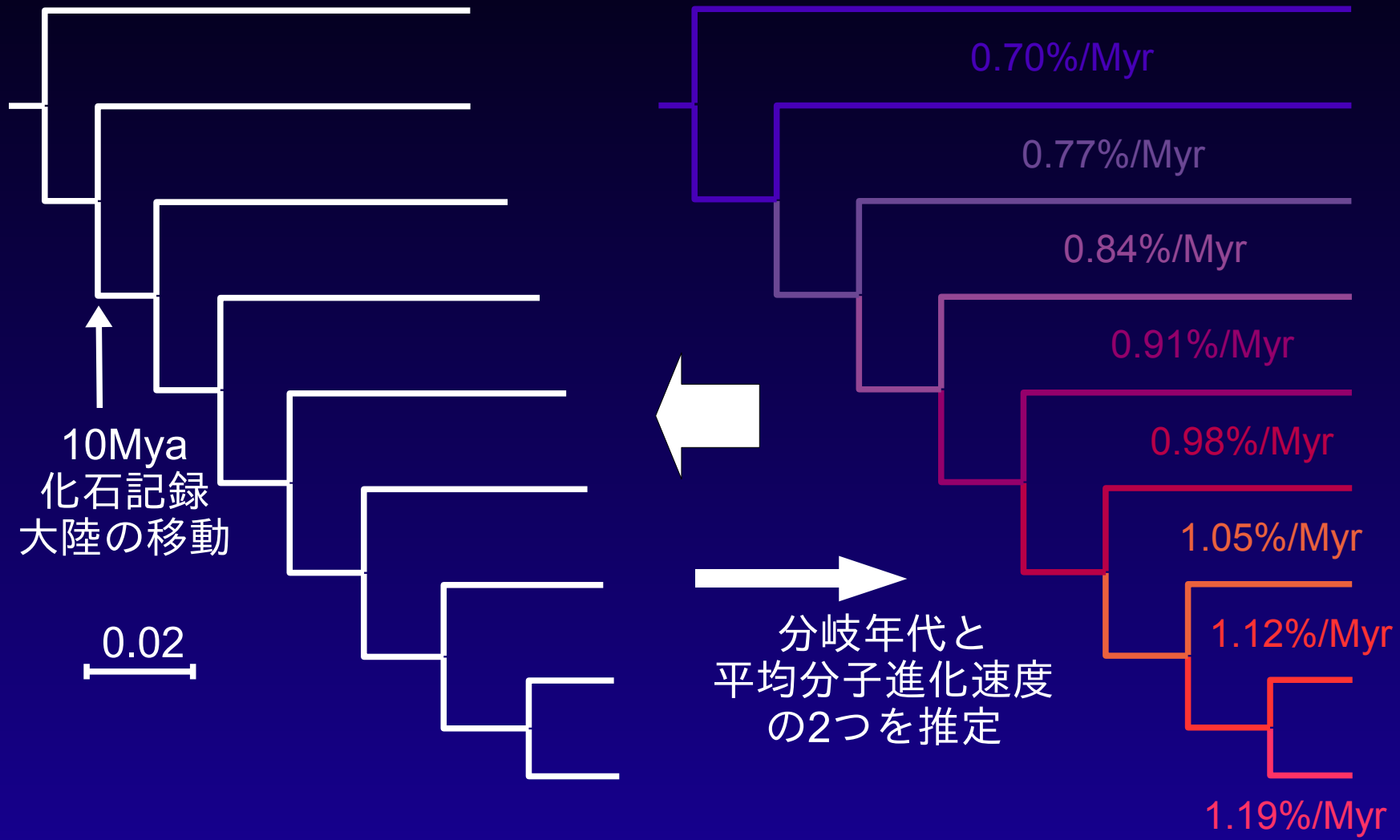
分岐年代推定とは?

系統推定によって得られる系統樹　　分岐年代図

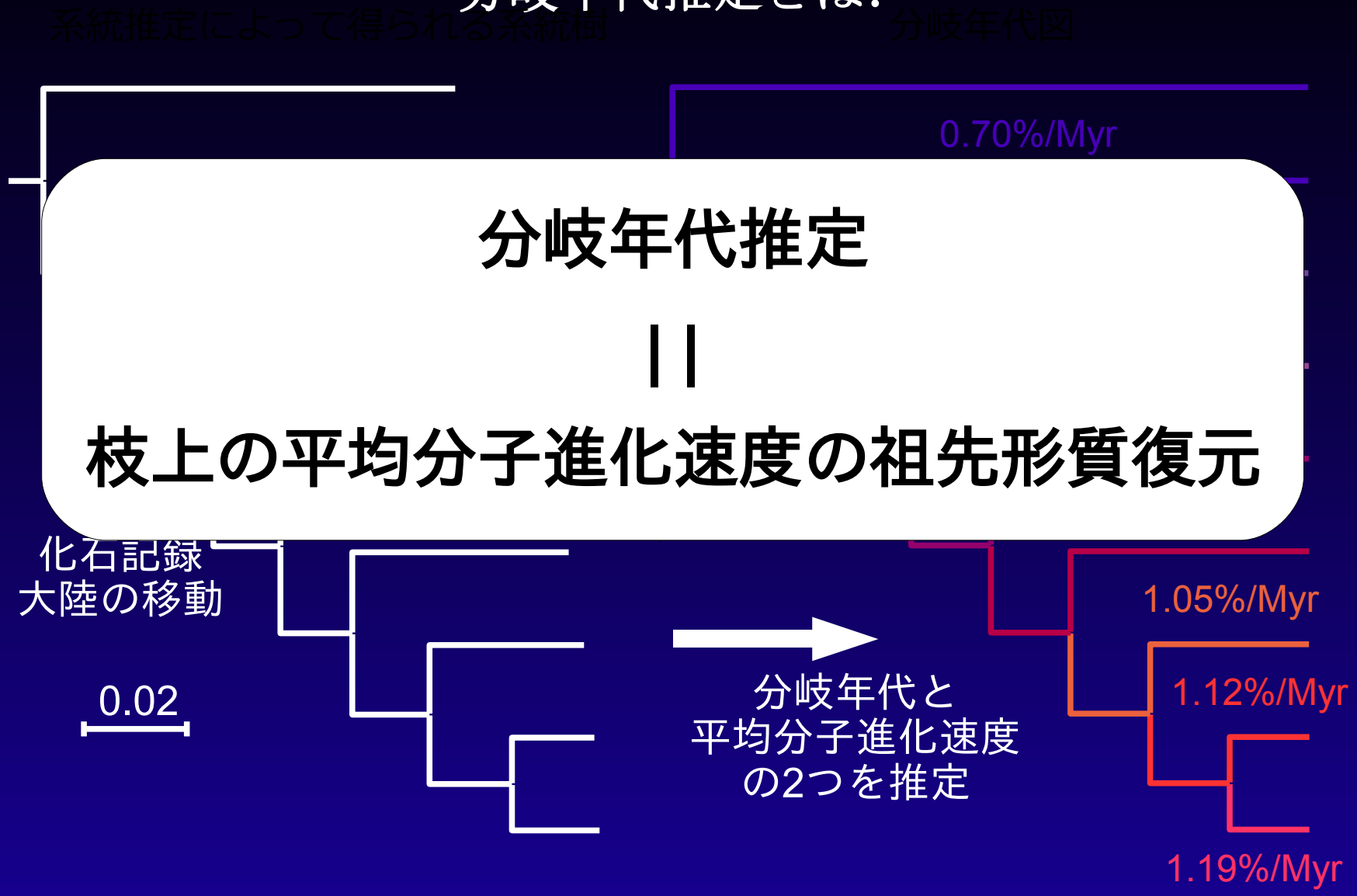


分岐年代推定とは?

系統推定によって得られる系統樹　　分岐年代図



分岐年代推定とは?


系統推定によって得られる系統樹
分岐年代図
0.70%/Myr
分岐年代推定
||
枝上の平均分子進化速度の祖先形質復元
化石記録
大陸の移動
0.02
分岐年代と
平均分子進化速度
の2つを推定
1.05%/Myr
1.12%/Myr
1.19%/Myr

通常の祖先形質復元との違い

通常の祖先形質復元との違い

- 末端の形質状態は不明で、分かっているのは較正点の年代

通常の祖先形質復元との違い

- 末端の形質状態は不明で、分かっているのは較正点の年代
- 推定されるのは分岐点の形質状態ではなく枝上の平均形質状態

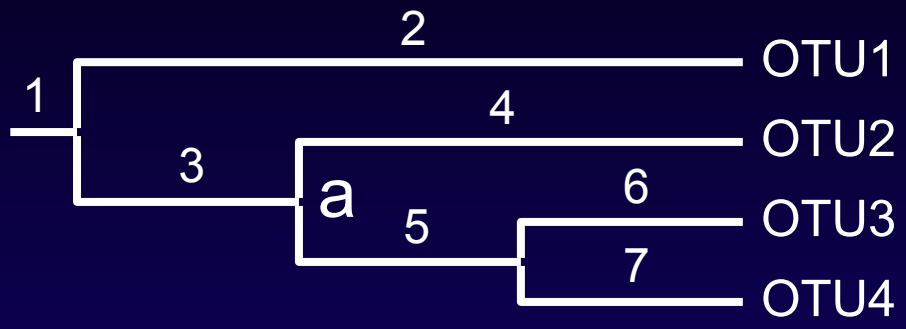
通常の祖先形質復元との違い

- 末端の形質状態は不明で、分かっているのは較正点の年代
- 推定されるのは分岐点の形質状態ではなく枝上の平均形質状態

特殊な計算のため専用のソフトウェアが必要

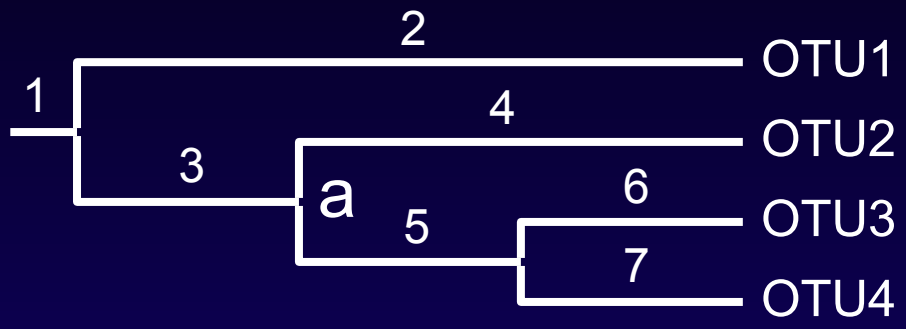
化石記録からの年代制約の導出

化石記録からの年代制約の導出



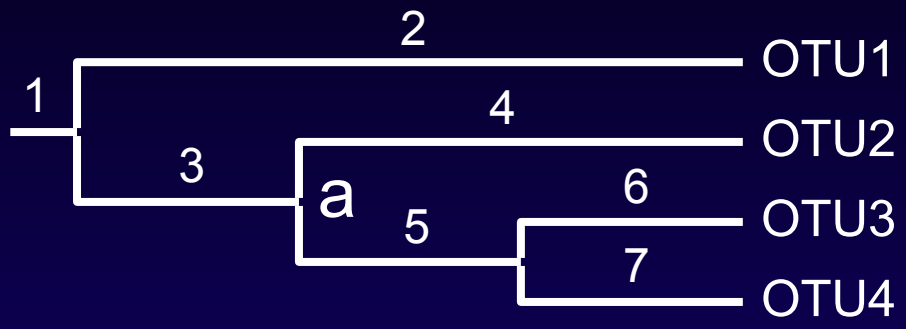
化石記録からの年代制約の導出

分岐点aの年代を化石記録から絞ることを考える



化石記録からの年代制約の導出

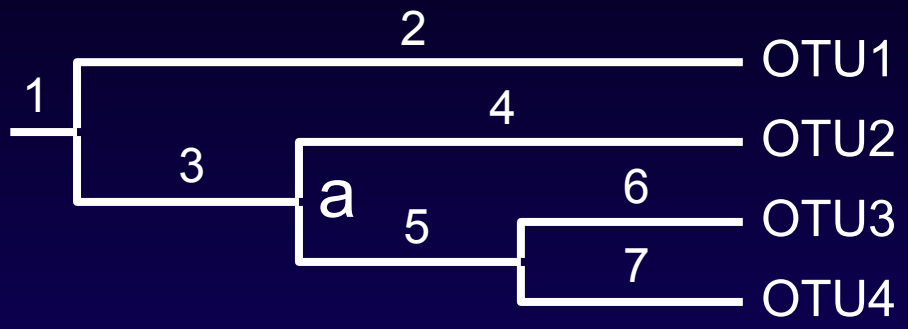
分岐点aの年代を化石記録から絞ることを考える



- OTU2,3,4の共通祖先ではないが、いずれかの祖先 (枝4,5,6,7) で最も古い化石記録を下限値 (lower/newer bound) とする

化石記録からの年代制約の導出

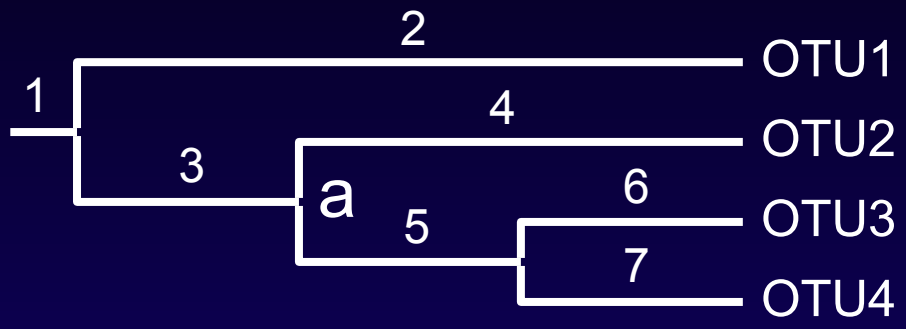
分岐点aの年代を化石記録から絞ることを考える



- OTU2,3,4の共通祖先ではないが、いずれかの祖先 (枝4,5,6,7) で最も古い化石記録を下限値 (lower/newer bound) とする
- 枝1または3と特定できる中で最も新しい化石記録を上限値 (upper/older bound) とする

化石記録からの年代制約の導出

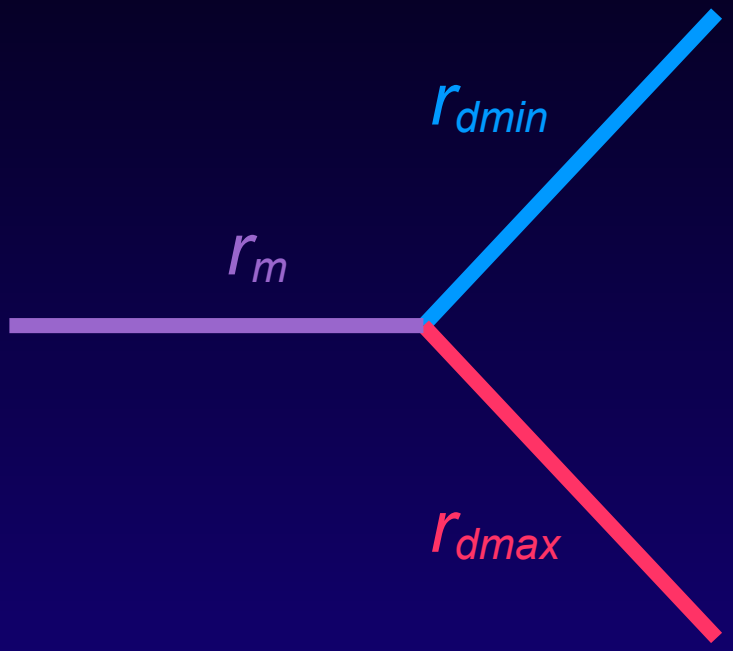
分岐点aの年代を化石記録から絞ることを考える



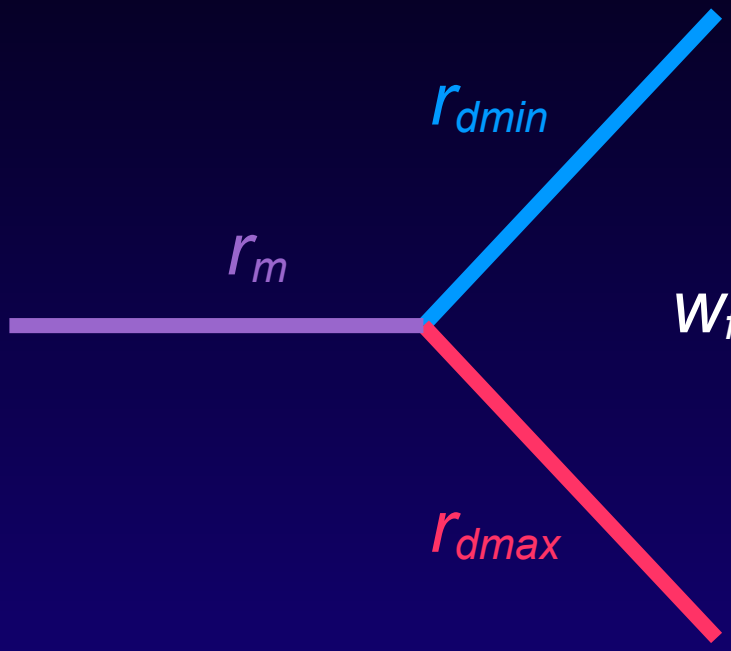
- OTU2,3,4の共通祖先ではないが、いずれかの祖先 (枝4,5,6,7) で最も古い化石記録を下限値 (lower/newer bound) とする
- 枝1または3と特定できる中で最も新しい化石記録を上限値 (upper/older bound) とする
- 枝が特定可能な化石記録が無い場合はOTU2,3,4の共通祖先またはOTU1の祖先の化石が出なくなる年代 (枝2か3の始まり) から類推 (ただしかなり怪しい)

分岐年代推定の方法 (NPRS)

分岐年代推定の方法 (NPRS)



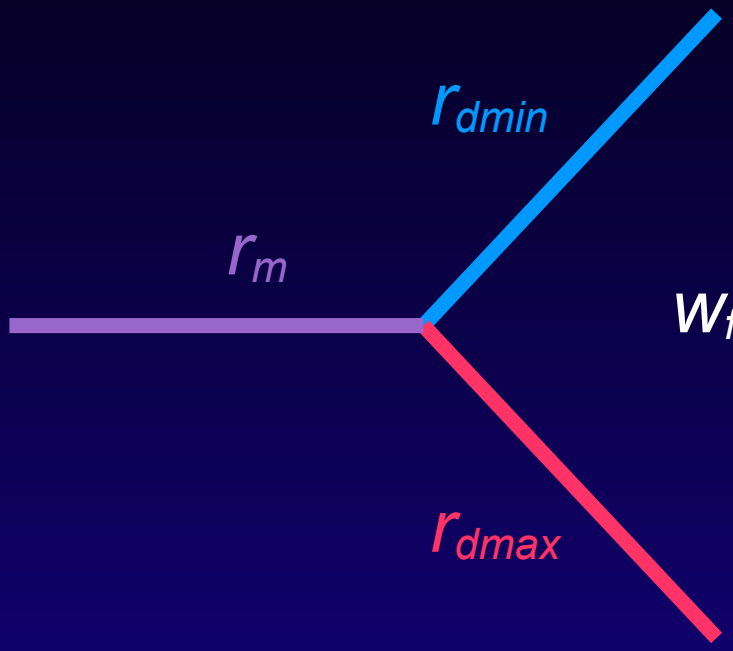
分岐年代推定の方法 (NPRS)



$$w_f = (r_{dmin} - r_m)^2 + (r_{dmax} - r_m)^2$$

= 変化量の平方和

分岐年代推定の方法 (NPRS)



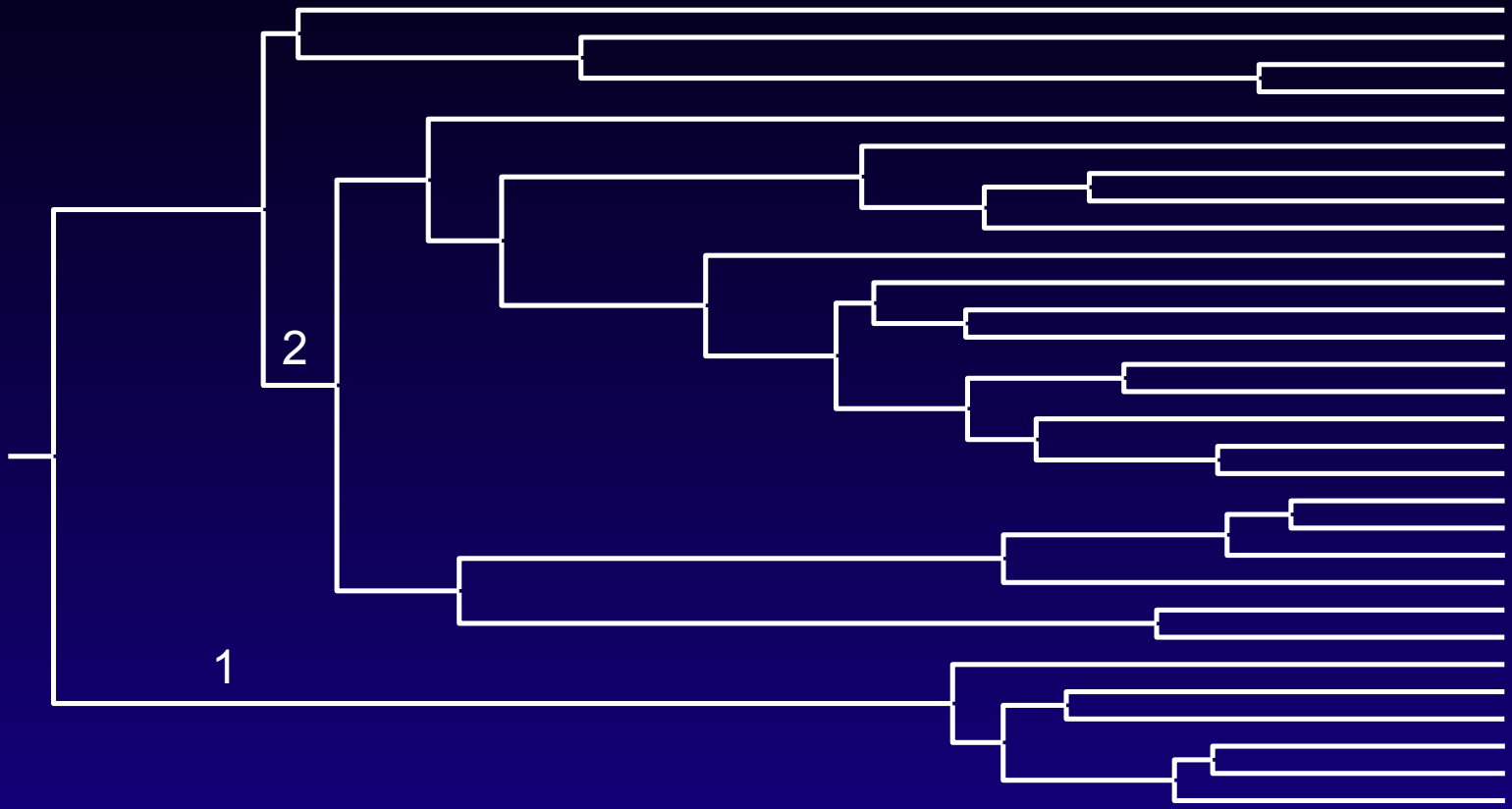
$$w_f = (r_{dmin} - r_m)^2 + (r_{dmax} - r_m)^2$$

= 変化量の平方和

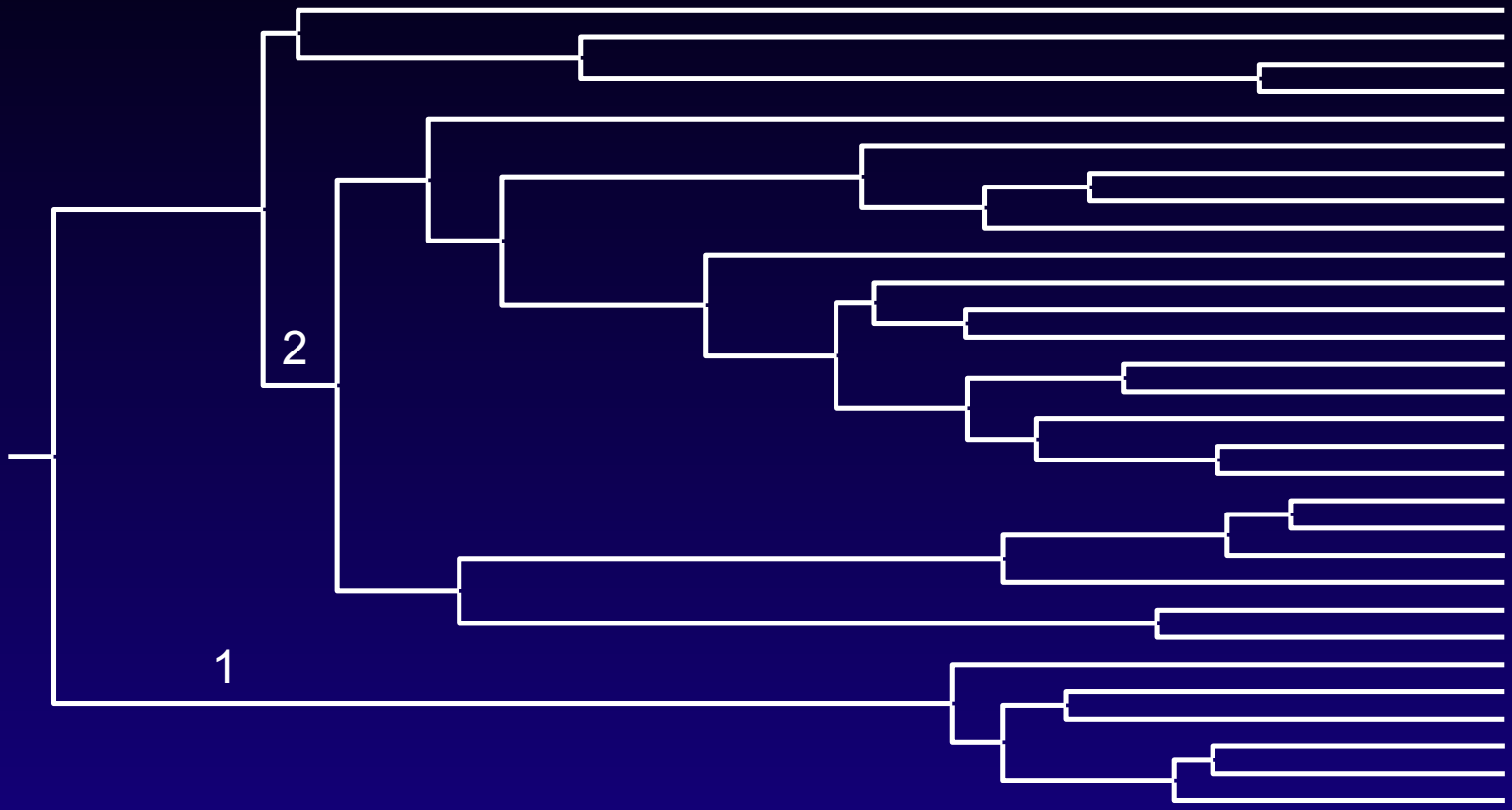
- 全分岐の変化量平方和を数値計算により最小化する

分岐年代のベイズ推定法

分岐年代のベイズ推定法



分岐年代のベイズ推定法



- 2の枝 (時間的に短い) よりも1の枝 (時間的に長い) の方が、枝内での分子進化速度の変化は起こりやすい

ベイズ推定のソフトウェア

ベイズ推定のソフトウェア

ベイズ推定のソフトウェア

	model
mcmctree (PAML)	autocorrelated lognormal
BEAST	uncorrelated gamma
PhyloBayes	autocorrelated lognormal, uncorrelated gamma, CIR process

ベイズ推定のソフトウェア

	model	soft bound
mcmctree (PAML)	autocorrelated lognormal	yes
BEAST	uncorrelated gamma	no
PhyloBayes	autocorrelated lognormal, uncorrelated gamma, CIR process	yes

ベイズ推定のソフトウェア

	model	soft bound	newer bound uncertainty
mcmctree (PAML)	autocorrelated lognormal	yes	yes
BEAST	uncorrelated gamma	no	no
PhyloBayes	autocorrelated lognormal, uncorrelated gamma, CIR process	yes	no

ベイズ推定のソフトウェア

	model	soft bound	newer bound uncertainty	simultaneous tree search
mcmctree (PAML)	autocorrelated lognormal	yes	yes	no
BEAST	uncorrelated gamma	no	no	yes
PhyloBayes	autocorrelated lognormal, uncorrelated gamma, CIR process	yes	no	no

ベイズ推定のソフトウェア

	model	soft bound	newer bound uncertainty	simultaneous tree search	handling ancient sequence
mcmctree (PAML)	autocorrelated lognormal	yes	yes	no	no
BEAST	uncorrelated gamma	no	no	yes	yes
PhyloBayes	autocorrelated lognormal, uncorrelated gamma, CIR process	yes	no	no	no

ベイズ推定のソフトウェア

	model	soft bound	newer bound uncertainty	simultaneous tree search	handling ancient sequence	support for model comparison
mcmctree (PAML)	autocorrelated lognormal	yes	yes	no	no	no
BEAST	uncorrelated gamma	no	no	yes	yes	no
PhyloBayes	autocorrelated lognormal, uncorrelated gamma, CIR process	yes	no	no	no	yes (BF/CV)

ベイズ推定のソフトウェア

	model	soft bound	newer bound uncertainty	simultaneous tree search	handling ancient sequence	support for model comparison	manual
mcmctree (PAML)	autocorrelated lognormal	yes	yes	no	no	no	good
BEAST	uncorrelated gamma	no	no	yes	yes	no	poor
PhyloBayes	autocorrelated lognormal, uncorrelated gamma, CIR process	yes	no	no	no	yes (BF/CV)	good

ベイズ推定のソフトウェア

	model	soft bound	newer bound uncertainty	simultaneous tree search	handling ancient sequence	support for model comparison	manual	chronogram drawing
mcmctree (PAML)	autocorrelated lognormal	yes	yes	no	no	no	good	none
BEAST	uncorrelated gamma	no	no	yes	yes	no	poor	good
PhyloBayes	autocorrelated lognormal, uncorrelated gamma, CIR process	yes	no	no	no	yes (BF/CV)	good	poor

ベイズ推定のソフトウェア

	model	soft bound	newer bound uncertainty	simultaneous tree search	handling ancient sequence	support for model comparison	manual	chronogram drawing
mcmctree (PAML)	autocorrelated lognormal	yes	yes	no	no	no	good	none
BEAST	uncorrelated gamma	no	no	yes	yes	no	poor	good
PhyloBayes	autocorrelated lognormal, uncorrelated gamma, CIR process	yes	no	no	no	yes (BF/CV)	good	poor

PhyloBayesによる分岐年代推定

PhyloBayesによる分岐年代推定

pb

PhyloBayesによる分岐年代推定

```
pb
    -d 配列データファイル
    -T 固定する系統樹ファイル
    -r 外群指定ファイル
    -cal 年代制約指定ファイル
    -ln
    -cat -gtr -dgam 4
    -nchain 1 100 0.3 100
    chainname
```

PhyloBayesによる分岐年代推定

```
pb
    -d 配列データファイル
    -T 固定する系統樹ファイル
    -r 外群指定ファイル
    -cal 年代制約指定ファイル
    -ln ◀――――――――――――――― 進化速度進化モデルの指定
    -cat -gtr -dgam 4
    -nchain 1 100 0.3 100
    chainname
```

PhyloBayesによる分岐年代推定

```
pb
    -d 配列データファイル
    -T 固定する系統樹ファイル
    -r 外群指定ファイル
    -cal 年代制約指定ファイル
    -ln ◀――――――――――――――― 進化速度進化モデルの指定
    -cat -gtr -dgam 4 ◀――――― 塩基置換モデルの指定
    -nchain 1 100 0.3 100
    chainname
```

PhyloBayesによる分岐年代推定

```
pb
    -d 配列データファイル
    -T 固定する系統樹ファイル
    -r 外群指定ファイル
    -cal 年代制約指定ファイル
    -ln ◀――――――――――――――――― 進化速度進化モデルの指定
    -cat -gtr -dgam 4 ◀――――――― 塩基置換モデルの指定
    -nchain 1 100 0.3 100 ◀――― 収束して有効サンプルサイズが100超えたら終わる
    chainname
```

PhyloBayesによる分岐年代推定

```
pb
    -d 配列データファイル
    -T 固定する系統樹ファイル
    -r 外群指定ファイル
    -cal 年代制約指定ファイル
    -ln ◀――――――――――――――――― 進化速度進化モデルの指定
    -cat -gtr -dgam 4 ◀――――――― 塩基置換モデルの指定
    -nchain 1 100 0.3 100 ◀――― 収束して有効サンプルサイズが100超えたら終わる
    chainname

readdiv
```

PhyloBayesによる分岐年代推定

```
pb
    -d 配列データファイル
    -T 固定する系統樹ファイル
    -r 外群指定ファイル
    -cal 年代制約指定ファイル
    -ln ◀――――――――――――――――― 進化速度進化モデルの指定
    -cat -gtr -dgam 4 ◀――――――― 塩基置換モデルの指定
    -nchain 1 100 0.3 100 ◀――― 収束して有効サンプルサイズが100超えたら終わる
    chainname


readdiv
    -x Burn-Inステップ数 サンプリング間隔
    chainname
```

PhyloBayesによる分岐年代推定

```
pb
    -d 配列データファイル
    -T 固定する系統樹ファイル
    -r 外群指定ファイル
    -cal 年代制約指定ファイル
    -ln ◀――――――――――――――――― 進化速度進化モデルの指定
    -cat -gtr -dgam 4 ◀――――――― 塩基置換モデルの指定
    -nchain 1 100 0.3 100 ◀――― 収束して有効サンプルサイズが100超えたら終わる
    chainname

readdiv
    -x Burn-Inステップ数 サンプリング間隔
    chainname

pgconvchronogram
```

PhyloBayesによる分岐年代推定

```
pb
    -d 配列データファイル
    -T 固定する系統樹ファイル
    -r 外群指定ファイル
    -cal 年代制約指定ファイル
    -ln ◀――――――――――――――――― 進化速度進化モデルの指定
    -cat -gtr -dgam 4 ◀――――――― 塩基置換モデルの指定
    -nchain 1 100 0.3 100 ◀――― 収束して有効サンプルサイズが100超えたら終わる
    chainname


readdiv
    -x Burn-Inステップ数 サンプリング間隔
    chainname


pgconvchronogram
    chainname_sample.chronogram
    出力ファイル
```

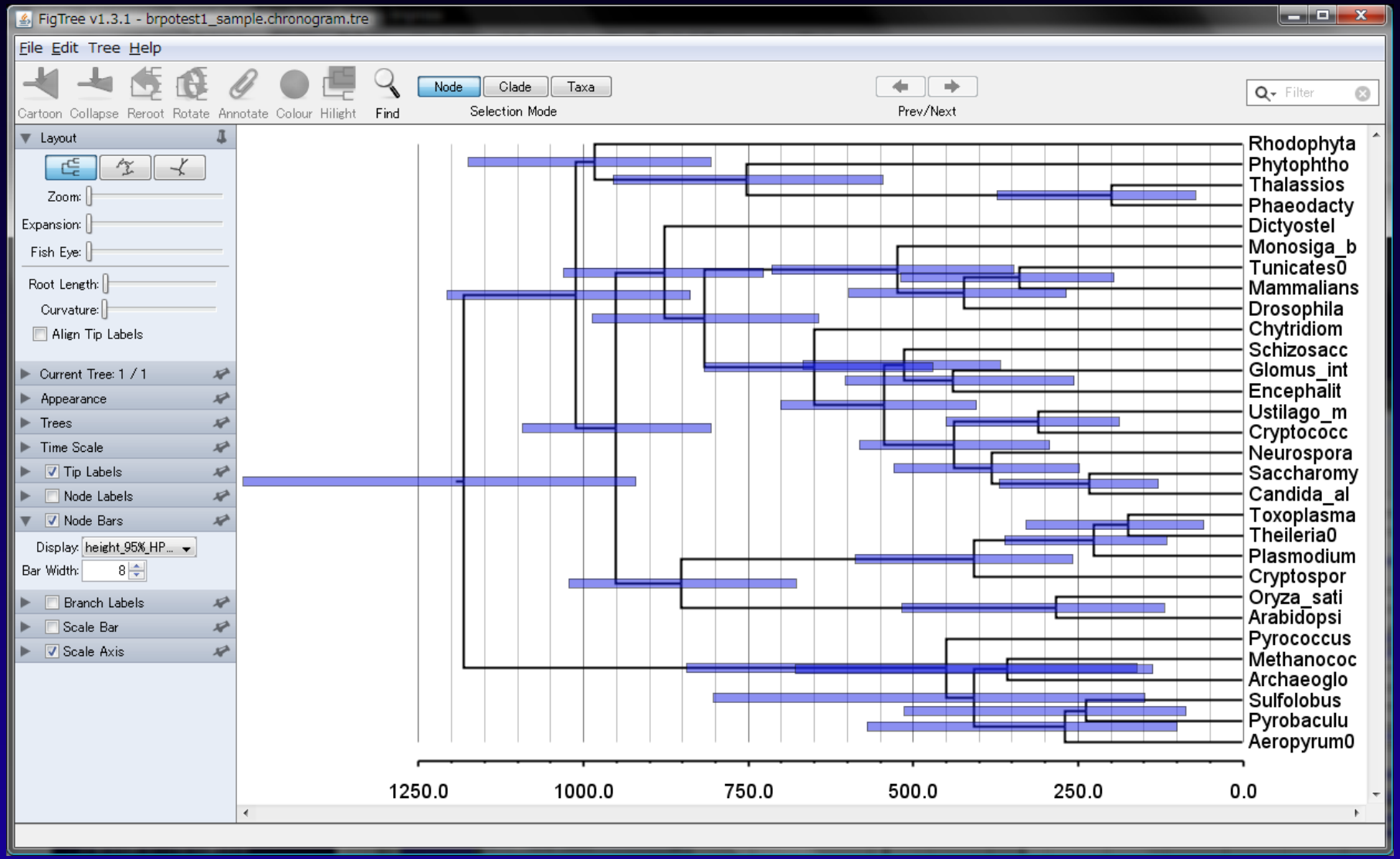
PhyloBayesによる分岐年代推定

```
pb
    -d 配列データファイル
    -T 固定する系統樹ファイル
    -r 外群指定ファイル
    -cal 年代制約指定ファイル
    -ln ◄──────────────────── 進化速度進化モデルの指定
    -cat -gtr -dgam 4 ◄────── 塩基置換モデルの指定
    -nchain 1 100 0.3 100 ◄── 収束して有効サンプルサイズが100超えたら終わる
    chainname


readdiv
    -x Burn-Inステップ数 サンプリング間隔
    chainname


pgconvchronogram
    chainname_sample.chronogram
    出力ファイル ──────────► FigTreeに読み込み可能
```

分岐年代推定結果の例


FigTree v1.3.1 - brpotest1_sample.chronogram.tre
File Edit Tree Help
Cartoon Collapse Reroot Rotate Annotate Colour Hilight Find
Node Clade Taxa
Selection Mode
Prev/Next
Filter
Layout
Zoom:
Expansion:
Fish Eye:
Root Length:
Curvature:
Align Tip Labels
Current Tree: 1 / 1
Appearance
Trees
Time Scale
Tip Labels
Node Labels
Node Bars
Display: height_95%_HP...
Bar Width: 8
Branch Labels
Scale Bar
Scale Axis
Rhodophyta
Phytophtho
Thalassios
Phaeodacty
Dictyostel
Monosiga_b
Tunicates0
Mammalians
Drosophila
Chytridiom
Schizosacc
Glomus_int
Encephalit
Ustilago_m
Cryptococc
Neurospora
Saccharomy
Candida_al
Toxoplasma
Theileria0
Plasmodium
Cryptospor
Oryza_sati
Arabidopsi
Pyrococcus
Methanococ
Archaeoglo
Sulfolobus
Pyrobaculu
Aeropyrum0
1250.0
1000.0
750.0
500.0
250.0
0.0

分岐年代推定の際の注意

分岐年代推定の際の注意

- 必ず最尤系統樹か全て2分岐の系統樹を与える

分岐年代推定の際の注意

- 必ず最尤系統樹か全て2分岐の系統樹を与える
  - 50%多数決合意樹などでは分岐が丸められて多分岐になっているが，分岐年代推定ソフトは多分岐を本当の多分岐とみなしてしまうため

分岐年代推定の際の注意

- 必ず最尤系統樹か全て2分岐の系統樹を与える
  - 50%多数決合意樹などでは分岐が丸められて多分岐になっているが，分岐年代推定ソフトは多分岐を本当の多分岐とみなしてしまうため
- 根拠の薄い事前分布は使わない

分岐年代推定の際の注意

- 必ず最尤系統樹か全て2分岐の系統樹を与える
  - 50%多数決合意樹などでは分岐が丸められて多分岐になっているが，分岐年代推定ソフトは多分岐を本当の多分岐とみなしてしまうため
- 根拠の薄い事前分布は使わない
- 95%信頼区間を考慮して議論する

分岐年代推定の際の注意

- 必ず最尤系統樹か全て2分岐の系統樹を与える
  - 50%多数決合意樹などでは分岐が丸められて多分岐になっているが，分岐年代推定ソフトは多分岐を本当の多分岐とみなしてしまうため
- 根拠の薄い事前分布は使わない
- 95%信頼区間を考慮して議論する
- 複数のモデルによる推定結果を考慮して議論する

分岐年代推定の際の注意

- 必ず最尤系統樹か全て2分岐の系統樹を与える
  - 50%多数決合意樹などでは分岐が丸められて多分岐になっているが，分岐年代推定ソフトは多分岐を本当の多分岐とみなしてしまうため
- 根拠の薄い事前分布は使わない
- 95%信頼区間を考慮して議論する
- 複数のモデルによる推定結果を考慮して議論する
- 年代制約の信頼性を考慮して議論する

今日紹介した主なソフトウェア

- MAFFT
  - http://mafft.cbrc.jp/alignment/software/
- trimAl
  - http://trimal.cgenomics.org/
- Treefinder
  - http://www.treefinder.de/
- Phylogears
  - http://www.fifthdimension.jp/products/phylogears/
- PhyloBayes
  - http://www.phylobayes.org/
- FigTree
  - http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/

『生物系統学入門』(仮) 田辺晶史・三中信宏

裳華房より
2011年刊行予定
(たぶん)