

浮遊性有孔虫の分子系統解析からみた両極性分布の成立過程

土屋正史

独立行政法人海洋研究開発機構 地球内部変動研究センター

Origin of bipolar distribution of planktonic foraminifers inferred from molecular phylogenetic analyses: a review

Masashi Tsuchiya

Institute for Research on Earth Evolution, Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology, 2-15, Natsushima-cho, Yokosuka 237-0061, Japan (tsuchiya@jamstec.go.jp)

Abstract. Recent molecular phylogenetic analyses have clarified a bipolarity (anti-tropic distribution) where genetic exchanges exist between some bipolar Arctic and Antarctic populations of planktonic foraminifers. However, the bipolarity of the species is not always congruent with the genotype distributions. In fact, the genotypes of *Neogloboquadrina pachyderma* (dex) genotype I, *Globigerina bulloides* genotypes IIa and IIb, and *Turborotalita quinqueloba* genotype IIa significantly indicate a bipolar distribution. Whereas, genotypes of *G. bulloides*, except for genotypes IIa and IIb, and all 7 genotypes of *N. pachyderma* (sin) indicate different non-bipolar distribution patterns respectively, with the genotypes showing no genetic exchange between the northern and southern hemispheres. In addition, from tropic to subtropic genotype of both *Orbulina universa* (Sargasso genotype) and *Globorotalia truncatulinoides* (genotype sp. 2) indicate anti-tropic-like distribution, even though these morphospecies show continuous distribution. Evolutionary processes of the bipolarity of planktonic foraminifers are reviewed in this paper on the basis of distribution of both morphospecies and genotypes to see whether common characteristics of bipolarity exist between species or among genotypes.

Key words: planktonic foraminifers, bipolar distribution, molecular phylogenetic analysis, speciation, isolation of genotypes

はじめに

浮遊性有孔虫には、化石記録や表層堆積物などの解析から、同じ形態的特徴を持つ形態種が、熱帯赤道域を越えて南北両半球に分布する両極性分布があることが知られている。最近の分子系統学的解析では、浮遊性有孔虫の一部の集団には、両極間の遺伝的交流の存在が明らかになった (Darling *et al.*, 2000)。南北両半球での遺伝的交流の有無は、解析した核内小サブユニットリボソーム DNA (SSU rDNA) 塩基配列の違いから検証され、両極性分布を示す高緯度の集団間で同一の配列を持っていることから、両極間での遺伝的交流が起きていると推測された。しかし、形態からみた両極性分布は遺伝的な集団の分布様式とは必ずしも一致しない (Darling *et al.*, 2004; 2007)。ここでは、これまでの遺伝的な解析から明らかになった、浮遊性有孔虫類の種間や種内の遺伝的な関係とその問題点を解説するとともに、両極性分布を示す種は、それぞれの高緯度水塊で隔離されているのか、熱帯域を越えた遺伝的な交流はあるのか、どのような地史的背景や分散過程があるのかを整理する。さらに、形態種に見られる両

極性分布がどのように成立し、遺伝型との間にどのような関係があるのか、浮遊性有孔虫の種間で共通する両極性分布の特性が存在するのかどうかを整理したい。主題は中～高緯度の生物群を対象とするが、遺伝的交流の機構を知るためには、低緯度の集団についても理解する必要がある。本稿では、必要に応じて低緯度と高緯度の集団を対比させて解説する。

浮遊性有孔虫類の遺伝的特徴

浮遊性有孔虫類の分子系統解析において、これまでの研究で用いられている DNA 領域は、おもに核内小サブユニット (SSU) リボソーム DNA (rDNA) やリボソーム遺伝子のスペーサー領域 (internal transcribed spacers of rDNA: ITS) である (例えば Darling *et al.*, 1997; de Vargas *et al.*, 1997, 2001; Pawlowski *et al.*, 1997)。この領域を用いた解析では、種間や遺伝型間の系統関係と種内の各遺伝型が生息する水塊との対応関係から、海洋環境の変遷に伴う遺伝型の成立過程を明らかにしている。

有孔虫の分子系統解析では、4つの主要な成果が得ら

れている。(1) 浮遊性有孔虫は単系統性を示さず、底生有孔虫から少なくとも3回にわたって分化した (Darling *et al.*, 1997; de Vargas *et al.*, 1997)。(2) 浮遊性有孔虫の SSU rDNA の塩基置換速度は、底生有孔虫に比べて著しく速く (50 ~ 100 倍程度)、Globorotalia 科 (Globorotaliidae) と Globigerina 科 (Globigerinidae) の系統間にも大きな違いが見られる (Pawlowski *et al.*, 1997)。その結果、浮遊性有孔虫では SSU rDNA の遺伝的変異だけで、形態種内の集団間の違いを明らかにすることができる。しかし、SSU rDNA の解析では、系統間の塩基置換速度の違いを考慮した系統推定法を用いたとしても、分岐の深いところで分岐の信頼性を示す値 (ブートストラップ値) が低くなるなど、いくつかの問題点が指摘されている。(3) 同一の形態種に遺伝型の異なる複数の集団が存在し、それぞれ異なる水塊に分布する隠蔽種が存在する (de Vargas *et al.*, 1999; de Vargas *et al.*, 2001; Kucera and Darling, 2002)。同一の形態種でも遺伝型間で壁孔の大きさや個体の大きさ、あるいは巻き方に違いが見られる。(4) 一部の形態種では、同一の塩基配列を持つ集団が両極域に見られ、遺伝的な交流が存在する (Darling *et al.*, 2000; Darling *et al.*, 2007)。しかし、遺伝型に対応する形態型や生活環との比較は一部で議論されているものの、形態型と遺伝型の厳密な関係や交配可能性についての詳細な議論は行われていない。

形態的に類似している種でも、別種との遺伝的な近縁性が示されている例もある。分子系統解析の結果は、*Neogloboquadrina pachyderma* (dextral: dex) と *N. pachyderma* (sinistral: sin) は、中新世後期には分岐しており、*N. pachyderma* (sin) は、むしろ *Neogloboquadrina dutertrei* や *Pulleniatina obliquiloculata* との遺伝的な距離が近いという結果が示されている (Darling *et al.*, 1999, 2003, 2006; Kucera and Darling, 2002)。なお、Darling *et al.* (2006) では、*N. pachyderma* の左巻きを *N. pachyderma* とし、右巻きを *N. incompta* とすることを提唱している。一方、北大西洋では左巻き集団の遺伝型である *N. pachyderma* (sin) のなかに、形態的には右巻きを示すものが集団中に 3% 未満の割合で含まれており (Bauch *et al.*, 2003, Darling *et al.*, 2006)、左巻き遺伝型と右巻き遺伝型が別種であるということとは別に、左巻きの遺伝型を持つ集団には、世代の交代に伴う巻き方向の変化といった (Grell, 1979)、生態的な要因による違いがあるのかもしれない (Kimoto and Tsuchiya, 2006)。*Globigerinoides ruber* では、熱帯~亜熱帯域に生息する *G. ruber* (pink) と *G. ruber* (white) の集団は遺伝的に近縁であるものの、漸移帯に生息する *G. ruber* は *G. conglobatus* との近縁性が示され、熱帯~亜熱帯域の *G. ruber* とは別のクレードを形成する (Darling *et al.*, 2003, 2004)。分岐年代の推定から、22 Ma には両者が分岐していたことが示されており、*N. pachyderma* (dex) と同様に、*G. conglobatus* に近縁な *G. ruber* には、別の種名を用いるべきであると指摘している (Darling *et al.*

1999, 2006)。本論では、Darling ほかの一連の論文でも系統樹では従来の種名を用いていることや遺伝型と形態型の 1 対 1 の対応関係は明確に示されていないことを考慮し、形態種の分布との関係を議論する目的から、系統解析から識別される遺伝的な種であっても、形態分類でこれまで使われている種名 (および巻方向) を用いることとする。なお、古生物学的な種の分布とその進化および生態については、Hemleben *et al.* (1989)、斎藤 (1989) にまとめられており、生態や形態とその進化について、分子系統学的解析により得られた結果を解釈する上で重要な示唆を与える。

両極性分布とその成立過程

Darling *et al.* (2000) は、浮遊性有孔虫の SSU rDNA に基づく分子系統解析を行い、両極域間に熱帯海域を越えた遺伝的な交流が存在することをはじめて明らかにした。以下に代表的な種について、形態集団の分布様式から見た両極性分布と遺伝的な関係について示す。

形態種の両極性分布

両極性分布を示す浮遊性有孔虫形態種としては、*Neogloboquadrina pachyderma*, *Turborotalita* (*Globigerina*) *quingueloba*, *Globigerinita uvula*, *Globigerina bulloides*, *Globorotalia inflata* などが代表的な種として知られており (図 1)、同じ形態的特徴を持つ形態種が熱帯赤道域を挟んで両高緯度海域に分布する (例えば Bé, 1977)。各形態種は生息の最適水温や生活環における生息深度の変化などに伴い、水塊固有の分布を示し、浮遊性有孔虫類の生物地理区を形成している (図 2)。例えば、先述した形態種のうち、*G. bulloides* は亜熱帯海域から寒帯海域にかけて広範囲に分布するが、その生息に最適な水温は約 13 °C であり、寒冷な海域に分布の中心を持つ。同様に、*T. quingueloba* では、漸移帯から極域まで広範囲に分布し、最適水温が約 10 °C の海域に分布の中心を持つ。このように分布の中心が寒冷な海域に制限されるような種で両極性分布を示すことが分かる (図 1)。各形態種の最適水温や分布、生態については、Bé (1977)、Hemleben *et al.* (1989) などにまとめられており、各遺伝型の分布様式との違いを理解することができる (図 3)。

両極性分布 (反赤道分布) の成立過程については、以下のような仮説が提案されている (例えば Hedgpeth, 1957; Lipps, 1979)。両極性分布を示す種は、(1) 熱帯域で寒冷な水塊が沈み込み、これに伴って生物種が潜行することにより分布域を拡げる。有孔虫は類似した温度条件での生存が可能となり、遺伝的な交流が生じる、(2) 大洋東部に発達する寒流に (亜) 極域の集団が取り込まれ、赤道方向へ分布を拡げる。取り込まれた集団は、湧昇や冷水塊が飛び石となり、赤道を越えた交流が起こる、(3) 過去に連続的な分布を示した種の残存種である。温暖期には南北両

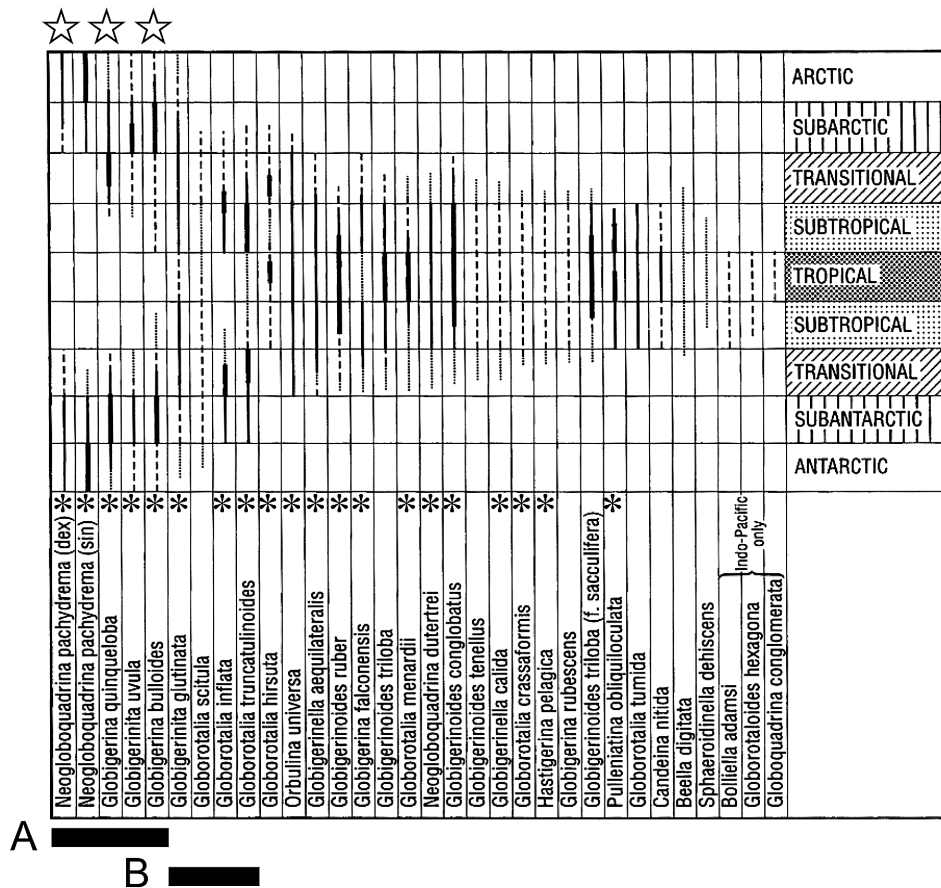


図1. 浮遊性有孔虫形態種の分布と両極性分布（反赤道分布）。水塊ごとに特徴的な種が南北両半球に見られる。A：両極分布が強く示唆される種、B：熱帯域にも見られるが、分布の中心が赤道を挟み南北両半球に見られる種、☆：遺伝子情報から両極性分布が示唆される種。
*：DNA塩基配列の情報がデータベース等に登録されているもの。ただし、大洋間や集団間の遺伝的な解析に利用できるデータセットは、この中の一部である。Arnold and Parker（1999）に、Darling *et al.*（2000, 2004, 2007）、de Vargas *et al.*（1999, 2001）のデータを引用・加筆した。

半球間で分布が連続し、寒冷化に伴って分布が制限される。両極分布は、このような気候変動に伴い連続的な分布を示した種の残存種が示す（Brinton, 1962）、（4）寒冷期に大洋中央部まで張出した寒冷域を伝って南北両半球間で熱帯域を越える分散が生じる、（5）大洋中央部に共通祖先を持つ集団から遷移し、熱帯赤道域により分断されている集団である。これらは形態的には類似しているものの、生殖的に隔離して可能性がある、などの説である。

遺伝型の分布と両極性分布

各形態種に見られる遺伝型の分布は、両極性分布を示す形態種であっても遺伝型ごとにその特性は異なる。図3は、これまでに得られている遺伝型の関係を南北方向の分布のみを抽出して概略化したものである。

1. *Globigerina bulloides*

G. bulloides では、7 遺伝型（遺伝型 Ia～b, IIa～IIe）が明らかになっている（図4）。なお、遺伝型 I は熱帯赤道域～亜熱帯海域に分布し、両極性（反赤道）分布は示さ

ない。両極性分布を示すのは、遺伝型 II のうち IIa と IIb である。各遺伝型の分布は、IIa が北半球のデンマーク海峡とカリフォルニア沖、南半球のフォークランド諸島から南極前線までの両半球に見られる。遺伝型 IIb は、アイスランド南沖および南極前線の1地点のみに見られる（図4A）。一方、遺伝型 IIc, IIe は、両極性分布は示さない。遺伝型 IIc は南極前線より北側の海域、IIe はカリフォルニア沖、IIe は北太平洋固有の遺伝的な集団である（図3; Darling *et al.*, 2000, 2004, 2007）。

2. *Neoglobobulimina pachyderma*

N. pachyderma (sin) は、これまでのところ7 遺伝型（遺伝型 I～VII）が明らかになっている（図5）が、それぞれの遺伝型は分布域が異なり、両極性分布は示さないことから、形態的には両極性分布を示すものの、両極間に遺伝的な交流はないと推測されている。各遺伝型の分布は、遺伝型 I が北大西洋～北極海に分布し、遺伝型 VII が北太平洋からベーリング海に分布する（図5A）。これに対して、遺伝型 II～VI は南半球に分布する。このうち、遺

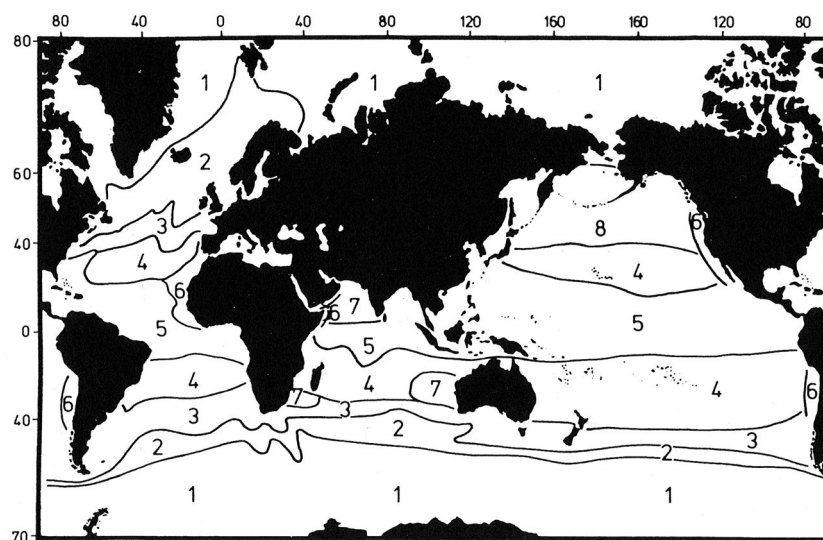


図2. 現生浮遊性有孔虫の生物地理区. 1: 寒帯海域, 2: 亜寒帯海域, 3: 漸移帯, 4: 亜熱帯海域, 5: 熱帯海域, 6: 湧昇域, 7: 亜熱帯/熱帯海域, 8: 漸移帯/亜寒帯海域. Hemleben *et al.* (1989) を引用.

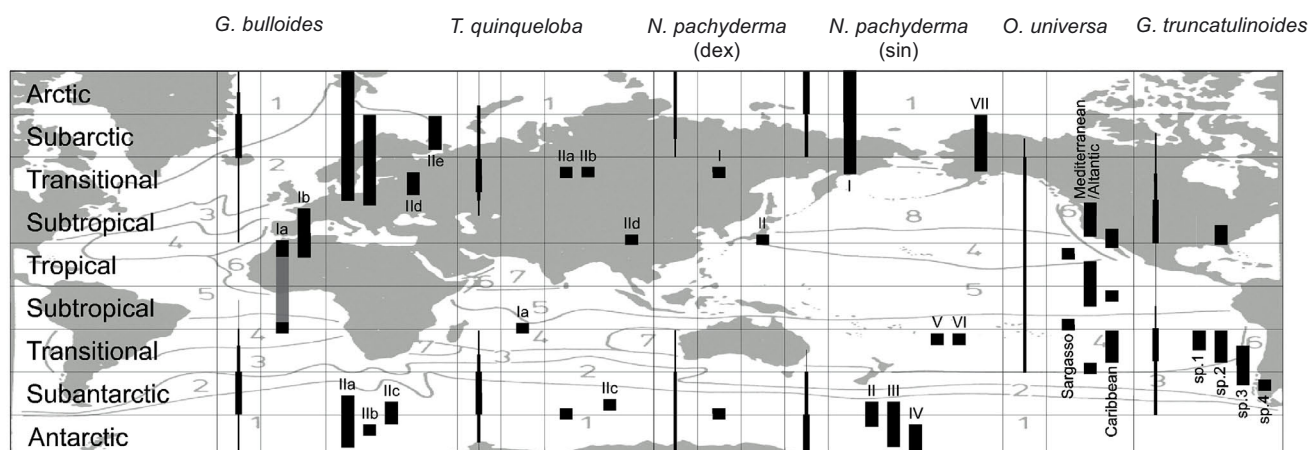


図3. 形態種と遺伝型の分布. 黒色で示した形態種の分布は、図1と同じである. 灰色で示した棒は遺伝型の分布範囲を示す. *Neoglobobulimina pachyderma* (sin) は、遺伝的には両極性分布を示さない. 一方、*N. pachyderma* (dex) の遺伝型 I や *T. quinqueloba* の遺伝型 IIa は両極性分布を示し、遺伝型によって両極性を示す遺伝型と示さないものがある. 熱帯～亜熱帯海域に連続的に分布する形態種でも、反赤道分布を示す遺伝型が存在する (*Orbulina universa* の Sargasso type や *Globobulimina truncatulinoides* の遺伝型 2). Darling *et al.* (2000, 2004, 2007), de Vargas *et al.* (1999, 2001) のデータを元に作成した.

伝型 V, VI はナミビア沖の湧昇域に特異的に分布する遺伝型である (図 5C). 遺伝型 II~IV は、南極周辺域に存在し、遺伝型 II は南極前線よりも北側の海域に分布する. 遺伝型 III は II よりも広範囲に分布し、南極半島周辺にも見られる. 遺伝型 IV は、極前線よりも南に分布し、特に海水が発達する海域に分布が制限されている (図 5B). *N. pachyderma* (sin) は、南北両半球の亜寒帯海域から寒帯海域にかけての、より寒冷的な海域に分布の中心を持ち、寒冷的な水塊に分布が規制されているようである. 一方、*N. pachyderma* (dex) は、2 遺伝型 (I および II) が明らかになっており、遺伝型 I が南北両半球に共通してみられる (図 3; Darling *et al.*, 2004).

熱帯から漸移帯に分布の中心をもち、両極性分布を示さない浮遊性有孔虫でも、遺伝型間でその分布様式は異なる. *Globigerinella siphonifera* の遺伝型 IIa では、カリブ海、カリフォルニア沖とグレートバリアリーフに同じ遺伝型が分布することから、太平洋と大西洋の遺伝的交流の存在が示唆される (Huber *et al.*, 1997; Darling *et al.*, 1999). 一方、遺伝型 IIb はカリフォルニア沖には存在するもののグレートバリアリーフには確認されていない. つまり、東西を分断する南北アメリカ大陸や南北を分断する熱帯赤道域を越えて分散できる遺伝型が存在する一方で、別の遺伝型にとっては熱帯赤道域が大きな障壁となる可能性がある. Bé (1977) や Hemleben *et al.* (1989) などにと

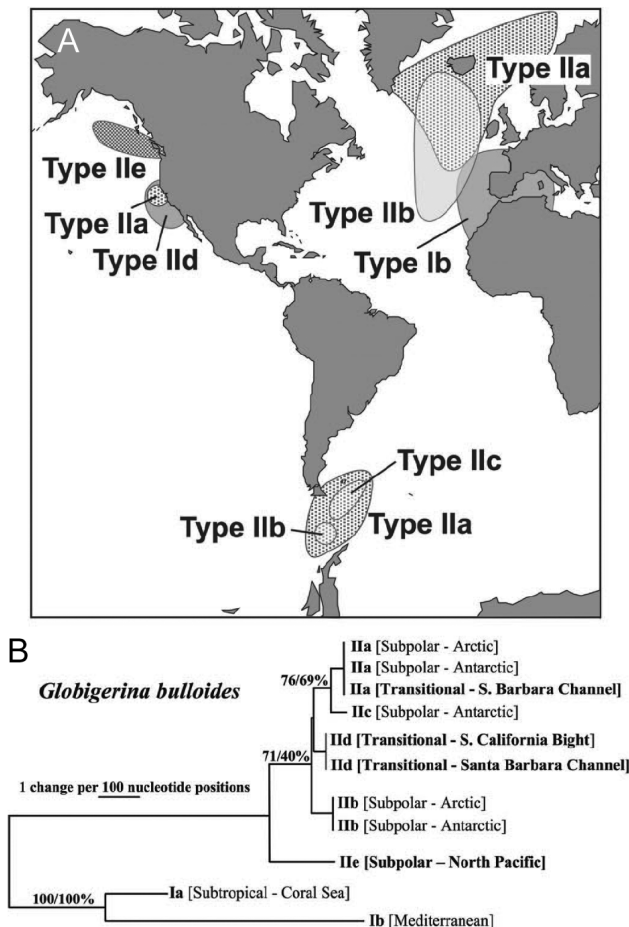


図4. *Globigerina bulloides* の遺伝型の分布 (A) と系統関係 (B). Darling *et al.* (2007) を引用・加筆した。

められている形態種の分布を規定する環境条件は、形態種に含まれる一部の遺伝型の分布を規定しているだけであり、他の遺伝型では分布を規定する条件が異なっているのかもしれない。このような各遺伝型の分布と推測される環境への適応様式については Kucera and Darling (2002) にまとめられている。

遺伝型の分布パターンと両極性分布の成立過程

遺伝型の分岐と海洋環境変遷

Darling *et al.* (2004) による分岐年代の推定結果から、*N. pachyderma* (sin) の各遺伝型の分化は、過去 180 万年間の氷期—間氷期サイクルに伴う寒冷化に伴って起きたことが示唆された (図6)。北半球の氷床は、2.5～3.5 Ma に拡大したことが知られており (例えば, Zachos *et al.*, 2001), Darling *et al.* (2004) は、北半球や南半球の高緯度域に非両極分布していた *N. pachyderma* (sin) の遺伝型が、南半球高緯度域で、寒冷化に伴いより寒冷な水塊にそれぞれ隔離されたことで、遺伝的な交流がなくなったと推測した。*N. pachyderma* の共通祖先と考えられる *N. acostaensis*

は 10.4 Ma に出現し (Spencer-Cervato, *et al.*, 1994), これが起源となり両極性の汎存種から高緯度特異的な集団へと進化したと推測された (Darling *et al.*, 2004)。この時期以降の *N. pachyderma* (sin) の遺伝型の分岐は、北大西洋～北極海固有の遺伝型 I の分岐が最もはやく (1.5～1.8 Ma), ついで、最も寒冷な海域の遺伝型 IV (南極海) の分岐が 0.5～1.1 Ma に起こる (図6A)。その後、さらに遺伝型の分岐が南半球で起こる。特に、遺伝型 IV は、南極周辺の極前線の発達と極度の寒冷化 (0.9～1.2 Ma) に伴う遺伝的分化であると推測した。この遺伝型は、現在の海洋においても、海氷が発達する海域に特徴的に分布する。このように、形態的には両極性分布に見える種でも、それぞれの遺伝型は両極性分布を示さないことが分かる。これに対して、高緯度に分布する *G. bulloides* の遺伝型 II の各遺伝型の分岐は、遺伝型 IIe が最もはやく北太平洋で出現した後、各遺伝型が分岐したと考えられる (図4B)。両極性分布を示す遺伝型 IIa および IIb の分岐はごく最近のものであり、現在も両極間で継続して遺伝的な交流が生じている可能性が高い (Darling *et al.*, 2007)。このように、*N. pachyderma* (sin) と *G. bulloides* には北太平洋固有の遺伝型が存在し、氷期—間氷期サイクルに連動した遺伝型の分岐が存在するという類似した特徴がある。しかし、北太平洋の遺伝型がそれぞれの形態種の共通祖先ではなく、分岐パターンも形態種間で異なる。

遺伝型の分化と赤道域を越えた遺伝的交流

高緯度集団間の遺伝的な交流は、赤道を越えて生じていると考えられるが、熱帯赤道域は、極域の寒帯海域に生息する遺伝型にとって大きな障壁となる。Darling *et al.* (2000) は、遺伝的な交流は湧昇域などが飛び石となり生じ、アフリカ西岸沖の境界流に伴い漸移帯～亜寒帯の遺伝型が熱帯域へ侵入できると推測した。実際に、インド洋～大西洋へのアガラス海流の流入に伴い、喜望峰沖で渦流 (Agulhas ring) が形成され、特徴的な浮遊性有孔虫群集が形成される (Peeters *et al.*, 2004)。また、Boltovskoy *et al.* (2000) は、南アメリカ大陸東岸沖 (南緯 30 度から 58 度) において、海流の動きに伴う浮遊性有孔虫種の種構成の違いを見出している。このような水塊に特徴的な集団は、たとえばメキシコ湾流や日本列島周辺の黒潮もしくは親潮にそれぞれ形成される冷水塊や暖水塊にも共通に見られ、水塊の境界を越える交流が起こりうることを示している。実際に、表層堆積物の解析では、低緯度の堆積物に亜寒帯の有孔虫群集が頻繁に出現している例もある (McIntyre *et al.*, 1989)。遺伝型の分布も同様で、カリフォルニア沖のサンタバーバラ海峡において、表層から温度躍層 (10～50 m) までの浮遊性有孔虫 8 種 (11 遺伝型) の調査が行われ、水塊や海流によって遺伝型の出現頻度が季節ごとに異なることが報告されている (Darling *et al.*, 2003)。漸移帯～亜寒帯海域の *N. pachyderma* (dex) は、先述の渦流が発達する海域にも分布するのに対して、

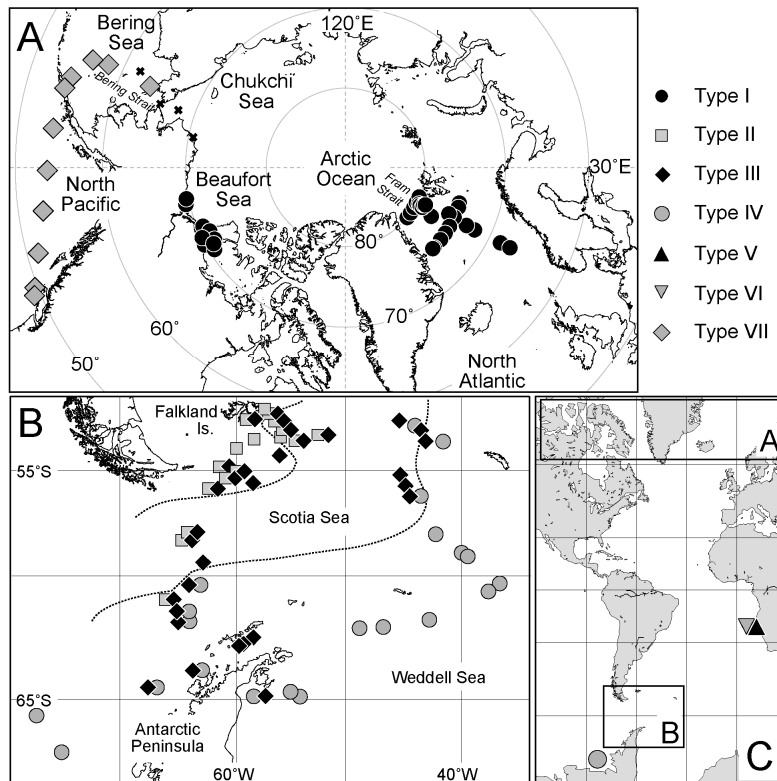


図5. *Neogloboquadrina pachyderma* (sin) の遺伝型の分布. 遺伝型 I と VII はベーリング海峡を挟んで前者は北極海と北大西洋に分布し、後者は北太平洋からベーリング海に分布するが、両者は同所的には分布しない. また、ベーリング海峡では、浮遊性有孔虫の生体は採取できない (×印) (A). フォークランド諸島から南極半島周辺域の遺伝型の分布 (B). 遺伝型の分布は、極前線 (高緯度側の破線) や亜南極前線 (低緯度側の破線) に関係しているように見える. ベンゲラ湧昇域の遺伝型の分布 (C). Darling *et al.* (2004, 2007) を引用・加筆した.

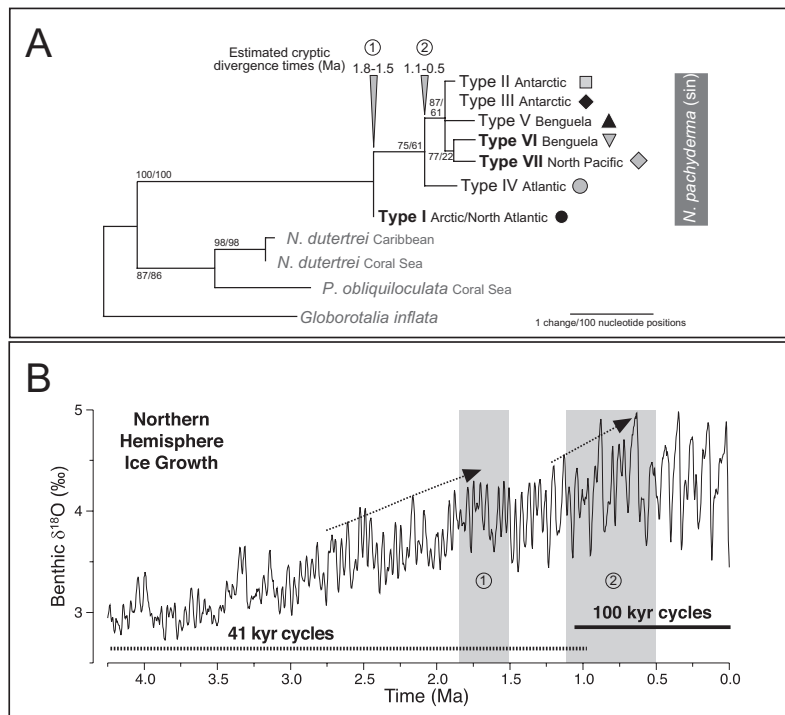


図6. *Neogloboquadrina pachyderma* (sin) の系統樹と分岐年代の推定 (A), 過去 400 万年間の底生有孔虫の酸素同位体比をもとにした氷床量の変化 (B). 北半球の氷床の発達と *N. pachyderma* (sin) の遺伝型の分化の時期が一致する. 推定された分岐年代 (A) に対応する時期を図 6B (①および②) に示した. Darling *et al.* (2004, 2007) を引用・加筆した.

寒帯海域の *N. pachyderma* (sin) は、分布がより寒冷的な海域に中心を持つため、冷水塊にも取り込まれにくい。遺伝型の分布の違いは、遺伝的な交流の有無に影響を及ぼす要因となりうる。Kuroyanagi and Kawahata (2004) は、*N. dutertrei* に分布域の異なる 2 つの集団が存在することを明らかにした。これら 2 つの集団は、水塊に特徴的な遺伝型を示している可能性があり、より寒冷的な海域に生息する集団が温暖な海域によって分断された集団を示しているのかもしれない。

Darling *et al.* (2000) により、アフリカ西岸沖の境界流に伴って遺伝型が遷移することが示唆されたが、大西洋に比べて太平洋赤道域の障壁はそれほど強くないと推測されている (Darling *et al.*, 2007)。たとえば、北太平洋の *N. pachyderma* (sin) 遺伝型 VII は、大西洋のベンゲラ海流域の遺伝型 V および VI とともに、その起源と推測される南極域の遺伝型 II (もしくは III, IV) から分岐したと考えられる (図 5, 6A)。北大西洋および北極海は遺伝型 I のみが分布しており (図 5A)、北太平洋の遺伝型 VII は、北大西洋と北極海を経由して分散した可能性が低いことが明らかである。北太平洋固有の遺伝型 VII は、その起源と考えられる南半球高緯度域からの地理的な距離が離れているため、東太平洋の赤道域を越えた分散が必要である。一方、遺伝型 V や VI は、独立に 2 回南極の集団から分岐しているものの、北大西洋にはこの遺伝型は分布域を拡大させていない。このことから、太平洋の熱帯海域は障壁とはなりにくいと推測した (Darling *et al.*, 2007)。一方、南極域から北半球高緯度域への分散は、深層水循環に伴って生じたとも推測できる。いずれの経路をとって分散したとしても、現在は遺伝的な交流が存在しないため、分散経路の解釈は困難である。

両極性分布を示す浮遊性有孔虫は、表層水塊や海流により、遺伝的に交流していることが示唆されるが、生息もしくは生殖に最適な温度条件を示す水深に潜行して (Hedgpeth, 1957; Lipps, 1979)、熱帯域を行き来することは可能なのだろうか？浮遊性有孔虫はその生活環の中で生息深度を変化させる (例えば Boltovskoy, 1971; Hemleben *et al.*, 1989)。Globorotalia truncatulinoides では、水深 2000 m 付近まで潜行することが知られている (Hemleben *et al.* 1989)。このような生態から、熱帯域を越えた遺伝的な交流が深い水深で起きている可能性は高い。実際に、*G. truncatulinoides* の遺伝型は特徴的な分布を示す (de Vargas *et al.*, 2001)。本種は形態的には赤道熱帯域を中心として分布する種であり両極性分布を示さないが、4 つの遺伝型のうち遺伝型 sp. 2 が赤道を挟んで両半球に分布している。つまり、sp. 2 は最適な温度条件を示す水深に潜行して、熱帯域を行き来している可能性があると言える。一方、より高水温かつ低クロロフィルの海域には遺伝型 sp. 1 が存在し、低水温で高クロロフィルの南半球高緯度域に遺伝型 sp. 3 や sp. 4 が存在する。特に sp. 4 は低水温環境に分布が規制されていることから、他

の海域への分散能力は低いと考えることができる。他の形態種でも同様に、より高緯度の寒冷的な海域に生息する遺伝型 (例えば海水に伴う *N. pachyderma* (sin) の遺伝型 IV) にとって熱帯海域は大きな障壁となり、*G. truncatulinoides* の遺伝型 sp. 4 と同じように、分布が極域に規制される要因となる。

最終氷期極相期には、大西洋の熱帯域で表層水温の低下が起こり、これに伴って大陸西岸沖の寒流が強まり、両極間の遺伝的交流の機会は増加したはずである。Brinton (1962) は、漸移帯に生息するオキアミの現在の海水温に対する温暖または寒冷的な条件の分布モデルを示し、水温の変化による分布域の変動が、両極性分布の分布特性を変化させると推測した。最適生息条件は種 (遺伝型) ごとに異なるので、Brinton (1962) が示したモデルは、温度の変化による分布域の変動だけではなく、現在の海洋における鉛直分布の特性に読み替えることができる (図 7)。

熱帯域を越える深い水深での交流は、個体の分散だけではなく、配偶子の分散によっても起こる可能性がある。浮遊性有孔虫の生活環における鉛直移動はおもに有性生殖の際に起こり、表層付近から潜行した成熟個体が水柱の下部で配偶子放出を行う (Hemleben *et al.*, 1989)。しかし、配偶子は栄養の貯蔵が非常に少ないため、長時間生存していることはなく、遠距離の移動は難しい (Alve and Goldstein, 2002; 2003)。海流による分散や潜行により、最適な環境での生息は可能かもしれないが、両極に同一の遺伝的な集団を維持できるだけの規模で交流が起きているのか、配偶子分散の同調性は保たれているのかなど、解明すべき点が多い。水深や季節ごとに試料を採取し、どのような遺伝型が存在し分散するのか、そのルートやタイミングを明らかにする必要がある。

物理的な障壁と分散

表層の海流系や水塊構造は必ずしも遺伝的交流を妨げる訳ではなく、遺伝的な交流の方向性に影響を与える程度であると考えられる。例えば、熱帯海域や亜熱帯海域の *O. universa* や *G. bulloides*, *G. sacculifer* は、南極周極海流による東向きの流れや寒冷的な南極前線を越えなければならぬため、ドレーク海峡では、集団の分散や遺伝的な交流は起こりにくいと推測した。これに対して、インド洋から大西洋へは南アフリカ沖の暖水塊の形成に伴って東から西への遺伝的な交流が起きていることが推測されている (Darling *et al.*, 1999)。

また、後期鮮新世におけるパナマ地峡の形成に伴い、太平洋と大西洋の様々な生物集団の間で種分化が引き起こされた (例えば、Cronin, 1985; オストラコーダ; McCartney *et al.*, 2000; ウニ)。ところが、*O. universa* の二つの遺伝型や *G. siphonifera* の遺伝型 IIa, *G. sacculifer* は、それぞれ同じ遺伝型がグレートバリアリーフとカリブ海あるいは、カリフォルニア沖と地中海に分布することから (Darling *et al.* 1999)、パナマ地峡の成立が必ずしも熱

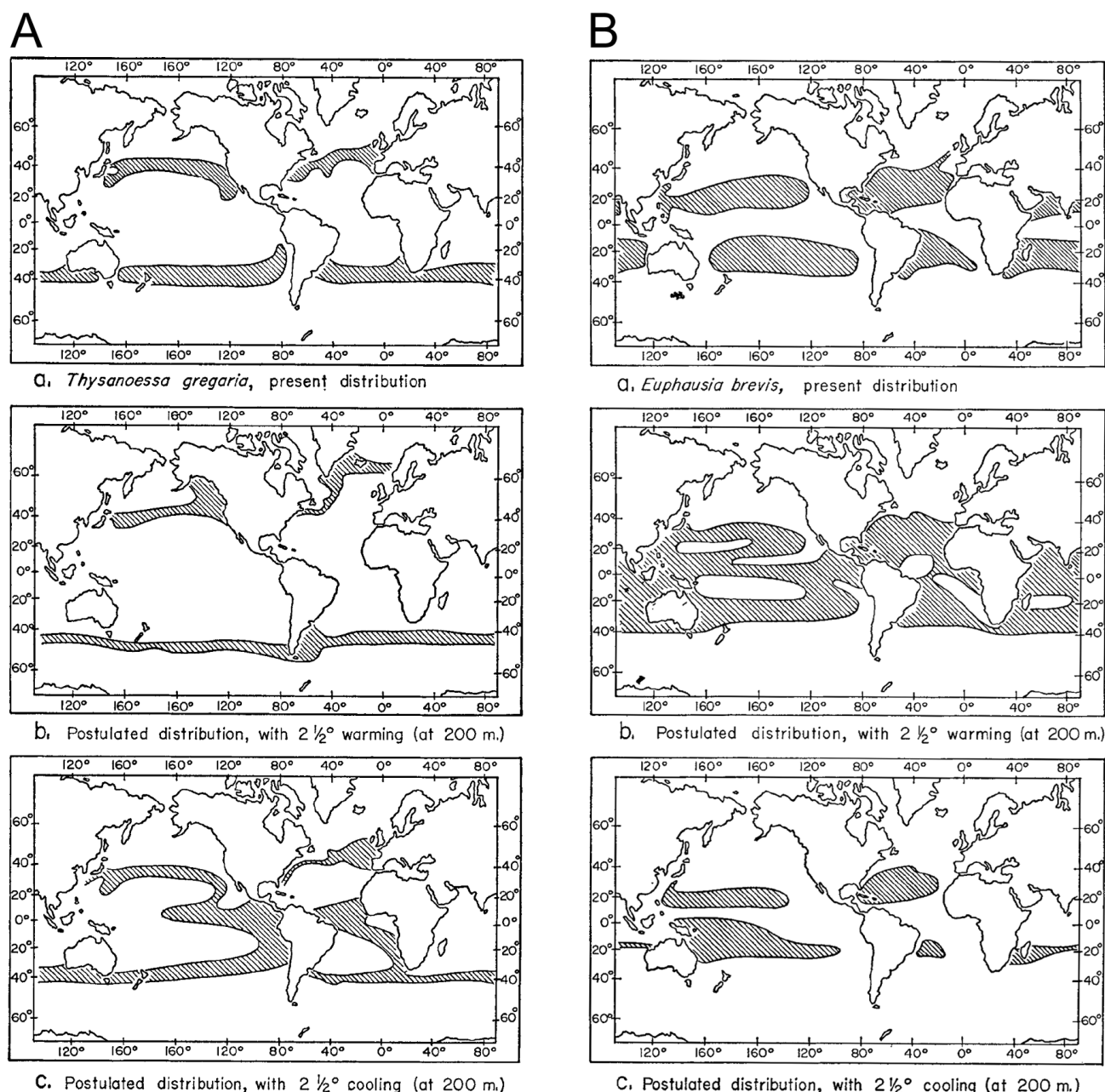


図7. 漸移帯に生息するチサノエッサ属ノコギリテナガオキアミ (*Thysanoessa gregaria*) (A) と中央水塊に生息するオキアミ属 (*Euphausia brevis*) (B) の現在の分布と±2.5℃の温度変化を想定した時の分布の変化. Brinton (1962) を引用・加筆した. 過去の水塊構造の変化により浮遊性有孔虫の分布もオキアミ属のように変化したと推測できる. また, 海洋環境変遷に伴う水温変化を鉛直方向の分布の変化として捉えることで, 個体などの潜行によって分布の連続性が生じる可能性も推測できる.

帯域のすべての浮遊性有孔虫種の遺伝的な分化に関わっているとは言えない. 先述のような遺伝的な交流の方向性を考えれば, 遺伝的な交流は, 太平洋からインド洋を経由して大西洋に至る交流が起こりうる.

これに対して, ベーリング海峡は大きな障壁となる. *N. pachyderma* (sin) と *G. bulloides* には, それぞれ極域から亜極域に固有の遺伝型が存在するという類似した特徴を持つ. これらの遺伝型は, ベーリング海峡を挟んでビューフォート海とベーリング海とに明確な棲み分けが見られ, 両海域間での遺伝的な交流は存在しない (図5A). 中新

世後期 (4.8~5.5Ma) にベーリング海峡の開口が起こり, 様々な海生生物の交流が双方向に起こっているが (例えば, Addison and Hart, 2005: ウニ; Dodson *et al.*, 2007: 魚; Väinölä, 2003; Nikula *et al.*, 2007: 二枚貝), 浮遊性有孔虫では生じていない. ベーリング海峡の水深は浅く (平均水深 40 m), 個体や配偶子の分散に関する成熟個体の沈み込みに必要な深度が得られないため, 遺伝的な交流は起こらないとした (Darling *et al.*, 2004, 2007). 実際に, ベーリング海峡やチュクチ海でのネットサンプルには, 浮遊性有孔虫の生体は観察されない (Darling *et al.*, 2007).

1 mm 以下のバクテリアなどの微小な生物の分散は地理的な障壁によって分散を妨げられることは少ないが、実際に汎世界的な分布を示している微生物種は少ない (Fenchel, 2003; Finley, 2004; Foissner, 2006)。一方、南北両極の底生有孔虫類を含む底生生物の遺伝的多様性は低く、同一の遺伝的な集団が両極に存在していることも示されている (Brandt *et al.*, 2007; Pawlowski and Holzmann, 2008; Pawlowski *et al.*, 2007a, b)。これまでに示したように、浮遊性有孔虫では、水塊の境界に発達する前線が、それぞれの水塊に生息する生物集団の分散を阻害する例もある (例えば鮮新世の *Globoconella*; Wei and Kennett, 1988)。

海域に特異的な遺伝型と形態

de Vargas *et al.* (1999) は、大西洋熱帯域から漸移帯の *O. universa* の各遺伝型に、殻の表面装飾の違いを見出している。また、Huber *et al.* (1997) は、*Globigerinella siphonifera* に同様の違いを明らかにしている。このような形態的な分化を伴う遺伝型の分化は、今後、他の形態種についても明らかになる可能性が高い。Kennett (1968, 1970) は、南北両極域の *N. pachyderma* (sin) に形態的な違いを見つけている。北極海 (例えば Stn. 298a, 84°22' N, 169°48' E の表層堆積物) では、殻の厚みは少なく、房室が丸みを持つのに対して、南極海 (64°58' S, 160°37' E) では、殻に厚みがあり、房室は滑らかな球形の個体が存在する。一方、遺伝型の分布を見ると、北極海には遺伝型 I のみが分布しており、南極域には海水に伴う遺伝型 IV が存在する。試料採取地点が流水の限界でもあることから、Kennett (1970) が示した南極の形態種は、海水が発達する海域に適応した遺伝型 IV である可能性を示唆する。Kennett (1970) によると、*N. pachyderma* (sin) の形態型の分化は北半球で独立に起こり、北極海で隔離されることにより形成されたのだろうと推測した。このことは、分子系統解析により得られた結果と調和的である。つまり、この遺伝型の分化は、形態の分化も伴っていた可能性が高いと推測できる。残念ながら Darling *et al.* (2004) などでは、*N. pachyderma* (sin) の遺伝型に対応する形態型が示されていないため、これらが形態の分化を伴うものであるのか、現時点で結論づけるのは難しい。各遺伝型は周囲の環境を反映した分布を示し、また、それぞれの間には微細な形態の違いも存在する。同一形態種内の遺伝型と形態型との比較を行うことが必要である。

おわりに

両極性分布を示す浮遊性有孔虫集団に共通する特性

両極性分布を示す形態種は、形態的には類似しているものの、異なる複数の遺伝型を含んでおり、両極性分布を示すのはその中の一部の遺伝型だけである。漸移帯～亜寒帯海域の集団は、寒流などに取込まれ、南北両半球

間で遺伝的な交流を持続させることが可能になる。一方、分布の中心が極域～亜極帯海域にある集団は、周囲との遺伝的な交流が妨げられ、水塊に特徴的な固有な遺伝型を形成する。分子系統樹の遺伝型の分岐パターンは、種ごとに異なるが、それぞれ第四紀の氷期—間氷期サイクルに関連した分岐が、*N. pachyderma* (sin) や *G. bulloides* の一部の遺伝型に共通して見られる。前者は、南北両半球に共通する遺伝型はなく、遺伝的な交流はない。一方、後者は、各遺伝型が分岐した後も、一部の遺伝型に南北両半球に遺伝的な交流が存在する。また、水塊の前線域の集団は、季節的な水塊構造の変化にともない分散が生じ、遺伝的な交流が起こる可能性がある。

今後の課題

塩基配列データが蓄積し、形態種内の遺伝的な集団についての解析が可能となってきている。分子系統解析は、種間関係だけではなく、水塊構造の変遷に伴う地域集団の分化や遺伝型の形成過程を理解できるようになるだろう。さらに、遺伝的な違いが特異な環境や生息場所あるいは殻の外部形態や表面装飾などの微細構造の違いに関係することが明らかになれば、地域集団ごとの水塊の特性の理解といった、より詳細な古環境解析が可能になるかもしれない。また、遺伝型の違いに対応する形態情報を、両極性分布を示すような集団の化石記録から抽出することで、その成立過程を時空間スケールで理解できることになる。分子系統学的な観点からは、同一種内の変異について、ITS など様々な DNA 領域の解析 (例えば、de Vargas *et al.*, 2001; Tsuchiya *et al.*, 2003) を行うとともに、コピー数の少ない遺伝子領域の解析を行うことも必要となる。一方、遺伝型と生態あるいは分布に関わる分散様式との関係は、あまり理解されていない。水塊の鉛直構造と遺伝型の鉛直分布、遺伝型と交配集団との関係は不明なままである。分子系統樹で分かれた遺伝型が、実際にはどのような性質を持ったものであるのか (Tsuchiya *et al.*, 2000, 2003; Murray, 2006)、生態情報などを加えた解析を進めて行く必要がある。

本論で紹介した両極性分布 (反赤道分布) を示す集団を含む様々な遺伝型について、Darling らが、自身の研究をまとめた論文を発表したが (Darling and Wade, 2008)、遺伝型と形態型について 1 対 1 の対応関係は議論されていないなど、不十分な点も見られる。Kuroyanagi *et al.* (2008) は、Darling *et al.* (1999) が明らかにした *Globigerinoides ruber* (white) の二つの遺伝型に着目し、遺伝型と形態型の対応関係を明らかにした。さらに、セジメントトラップや酸素同位体比等のデータで明らかになった生息深度の違いを比較した。その結果、二つの遺伝型は、生息深度の異なる二つの形態型 (ss および sl) であることを明らかにした。このように、遺伝子を抽出した有孔虫個体の遺伝型とそれに対応する形態型を示すことは、遺伝的な集団の進化のみならず、形態の進化や生態を

明らかにするための重要なツールとなる（浮遊性有孔虫では、de Vargas *et al.*, 1999, 2001; Huber *et al.*, 1997 など。底生有孔虫では、Schweizer *et al.*, 2005; Tsuchiya *et al.*, 2003, 2008, in press など）。

謝辞

本論文は、日本古生物学会第 157 回例会で開催されたシンポジウム「中～高緯度の両極性分布を持つ生物から見た地球史」で講演した内容を中心にまとめたものである。宇都宮大学の相田吉昭博士、酒井豊三郎博士、東北大学の鈴木紀毅博士にはシンポジウムにおいて発表の機会を与えていただいた。また、本論文をまとめるにあたり、海洋研究開発機構の豊福高志博士、木元克典博士、北海道大学大学院の倉沢篤史氏には有益な助言をいただいた。以上の方々に深く感謝する。また、査読者の筑波大学遠藤一佳博士および 1 名の匿名査読者からは有益なご助言を頂いた。記して感謝する。

文献

Addison, J. A. and Hart, M. W., 2005. Colonization, dispersal, and hybridization influence phylogeography of north atlantic sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*). *Evolution*, **59**, 532-543.

Arnold, A. J. and Parker, W. C., 1999. Biogeography of planktonic foraminifera. In Sen Gupta, B. K. ed. *Modern Foraminifera*, 103-122. Kluwer Academic Publishers, UK.

Alve, E. and Goldstein, S. T., 2002. Resting stage in benthic foraminiferal propagules: A key feature for dispersal? Evidence from two shallow-water species. *Journal of Micropaleontology*, **21**, 95-96.

Alve, E. and Goldstein, S. T., 2003. Propagule transport as a key method of dispersal in benthic foraminifera (Protista). *Limnology and Oceanography*, **48**, 2163-2170.

Bauch, D., Darling, K., Simstich, J., Bauch, H. A., Erlenkeuser, H. and Kroon, D., 2003. Palaeoceanographic implications of genetic variation in living North Atlantic *Neogloboquadrina pachyderma*. *Nature*, **424**, 299-302.

Bé, A. W. H., 1977. An ecological, zoogeographic and taxonomic review of recent planktonic foraminifera. In Ramsay, A. T. S., ed., *Oceanic Micropaleontology*, **1**, 1-100, Academic Press.

Boltovskoy, E., 1971. Ecology of the planktonic foraminifera living in the surface layer of the Drake Passage. *Micropaleontology*, **17**, 53-68.

Boltovskoy, E., Boltovskoy, D. and Brandini, F., 2000. Planktonic foraminifera from south-western Atlantic epipelagic waters: abundance, distribution and year-to-year variations. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, **79**, 203-213.

Brandt, A., Gooday, A. J., Brandão, S. N., Brix, S., Brökeland, W., Cedhagen, T., Choudhury, M., Cornelius, N., Danis, B., De Mesel, I., Diaz, R. J., Gillan, D. C., Ebbe, B., Howe, J. A., Janussen, D., Kaiser, S., Linse, K., Malyutina, M., Pawlowski, J., Raupach, M. and Vanreusel, A., 2007. First insights into the biodiversity and biogeography of the Southern Ocean deep sea. *Nature*, **447**, 307-311.

Brinton, E., 1962. The distribution of Pacific euphausiids. *Bulletin Scripps Institution of Oceanography*, **8**, 51-270.

Cronin, T. M., 1985. Speciation and Stasis in Marine Ostracoda: Climatic Modulation of Evolution. *Science*, **227**, 60-62.

Darling, K. F., Kucera, M., Kroon, D. and Wade, C. M., 2006. A resolution for the coiling direction paradox in *Neogloboquadrina pachyderma*. *Paleoceanography*, **21**, 1-14.

Darling, K. F., Kucera, M., Pudsey, C. J. and Wade, C. M., 2004. Molecular evidence links cryptic diversification in polar planktonic protists to Quaternary climate dynamics. *Proceedings of Natural Academy of Sciences of USA*, **101**, 7657-7662.

Darling, K. F., Kucera, M. and Wade, C. M., 2007. Global molecular phylogeography reveals persistent Arctic circumpolar isolation in a marine planktonic protist. *Proceedings of Natural Academy of Sciences of USA*, **104**, 5002-5007.

Darling, K. F., Kucera, M., Wade, C. M., von Langen, P. and Pak, D., 2003. Seasonal distribution of genetic types of planktonic foraminifer morphospecies in the Santa Barbara Channel and its paleoceanographic implications. *Paleoceanography*, **18**, 1032-1042.

Darling, K. F. and Wade, C. M., 2008. The genetic diversity of planktic foraminifera and the global distribution of ribosomal RNA genotypes. *Marine Micropaleontology*, **67**, 216-238.

Darling, K. F., Wade, C. M., Kroon, D. and Leigh Brown, A. J., 1997. Planktic foraminiferal molecular evolution and their polyphyletic origins from benthic taxa. *Marine Micropaleontology*, **30**, 251-266.

Darling, K. F., Wade, C. M., Kroon, D., Leigh Brown, A. J. and Bijma, J., 1999. The diversity and distribution of modern planktic foraminiferal small subunit ribosomal RNA genotypes and their potential as tracers of present and past ocean circulations. *Paleoceanography*, **14**, 3-12.

Darling, K. F., Wade, C. M., Stewart, I. A., Kroon, D., Dingle, R. and Leigh Brown, A. J., 2000. Molecular evidence for genetic mixing of Arctic and Antarctic subpolar populations of planktonic foraminifera. *Nature*, **405**, 43-47.

de Vargas, C., Norris, R., Zaninetti, L., Gibb, S. W. and Pawlowski, J., 1999. Molecular evidence of cryptic speciation in planktonic foraminifera and their relation to oceanic provinces. *Proceedings of Natural Academy of Sciences of USA*, **96**, 2864-2868.

de Vargas, C., Renaud, S., Hilbrecht, H. and Pawlowski, J., 2001. Pleistocene adaptive radiation in *Globorotalia truncatulinoides*: genetic, morphologic, and environmental evidence. *Paleobiology*, **27**, 104-125.

de Vargas, C., Zaninetti, L., Hilbrecht, H. and Pawlowski, J., 1997. Phylogeny and Rates of Molecular Evolution of Planktonic Foraminifera: SSU rDNA Sequences Compared to the Fossil Record. *Journal of Molecular Evolution*, **45**, 285-294.

Dodson, J. J., Tremblay, S., Colombani, F., Carscadden, J. E. and Lecomte, F., 2007. Trans-Arctic dispersals and the evolution of a circumpolar marine fish species complex, the capelin (*Mallotus villosus*). *Molecular Ecology*, **16**, 5030-5043.

Fenchel, T., 2003. Biogeography for Bacteria. *Science*, **301**, 925-926.

Finlay, B. J., Esteban, G. F. and Fenchel, T., 2004. Protist Diversity is Different? *Protist*, **155**, 15-22.

Foissner, W., 2006. Biogeography and Dispersal of Microorganisms: A Review Emphasizing Protists. *Acta Protozoologica*, **45**, 111-136.

Grell, K. G., 1979. Cytogenetic systems and evolution in foraminifera. *Journal of Foraminiferal Research*, **9**, 1-13.

Hedgpeth, J. W., 1957. Marine biogeography. *Geological Society of America Memoir*, **67**, 359-382.

Hemleben, C., Spindler, M. and Anderson, O. R., 1989. *Modern Planktonic Foraminifera*. 363p. Springer Verlag, Berlin.

Huber, B. T., Bijma, J. and Darling, K., 1997. Cryptic speciation in the living planktonic foraminifer *Globigerinoides siphonifera* (d'Orbigny). *Paleobiology*, **23**, 33-62.

Kennett, J. P., 1968. Latitudinal variation in *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg) in surface sediments of the southwest Pacific Ocean. *Micropaleontology*, **14**, 305-318.

Kennett, J. P., 1970. Comparison of *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg) in Arctic and Antarctic areas. *Contributions from the*

- Cushman Foundation for Foraminiferal Research*, **21**, 47-49.
- Kimoto, K. and Tsuchiya, M., 2006. The “unusual” reproduction of planktic foraminifera: An asexual reproductive phase of *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg). International Symposium on Foraminifera 2006, In Carvalho, I. S., ed., *Anuário do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro*, **29-1**, 461.
- Kucera, M. and Darling, K. F., 2002. Cryptic species of planktonic foraminifera: their effect on palaeoceanographic reconstructions. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series A*, **360**, 695-718.
- Kuroyanagi, A. and Kawahata, H., 2004. Vertical distribution of living planktonic foraminifera in the seas around Japan. *Marine Micropaleontology*, **53**, 173-196.
- Kuroyanagi, A., Tsuchiya, M., Kawahata, H. and Kitazato, H., 2008. The occurrence of two genotypes of the planktonic foraminifer *Globigerinoides ruber* (white) and paleo-environmental implications, *Marine Micropaleontology*, **68**, 236-243.
- Lipps, J. H., 1979. The ecology and paleoecology of planktic foraminifera in Foraminiferal Ecology and Paleoecology. In Lipps, J. H., Berger, W. H., and Buzas, M. A., eds., *SEPM Short Course No.2*, SEPM Society for (Sedimentary Geology), Houston, Texas, 62-104.
- McCartney, M. A., Keller, G. and Lessios, H. A., 2000. Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific sea urchins of the genus *Echinometra*. *Molecular Ecology*, **9**, 1391-1400.
- McIntyre, A., Ruddiman, W., Karlin, K. and Mix, A., 1989. Surface Water Response of the Equatorial Atlantic Ocean to Orbital Forcing. *Paleoceanography*, **4**, 19-55.
- Murray, M., 2006. *Ecology and application of benthic foraminifera*. Cambridge University Press, UK.
- Nikula, R., Strelkov, P., Väinölä, R., 2007. Diversity and trans-Arctic invasion history of mtDNA lineages in the North Atlantic *Macoma Balthica* complex (Bivalvia: Tellinidae). *Evolution*, **61**, 928-941.
- Pawlowski, J., Bolivar, I., Fahrni, J. F., de Vargas, C., Gouy, M. and Zaninetti, L., 1997. Extreme differences in rates of molecular evolution of foraminifera revealed by comparison of ribosomal DNA sequences and the fossil record. *Molecular Biology and Evolution*, **14**, 498-505.
- Pawlowski, J., Bowser, S. S. and Gooday, A. J., 2007a. A note on the genetic similarity between shallow- and deep- water *Epistominella vitrea* (Foraminifera) in the Antarctic. *Deep-Sea Research II*, **54**, 1720-1726.
- Pawlowski, J., Fahrni, J., Lecroq, B., Longet, D., Cornelius, N., Excoffier, L., Cedhagen, T. and Gooday, A. J., 2007b. Bipolar gene flow in deep-sea benthic foraminifera. *Molecular Ecology*, **16**, 4089-4096.
- Pawlowski, J. and Holzmann, M., 2008. Diversity and geographic distribution of benthic foraminifera: a molecular perspective. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 317-328.
- Peeters, F. J. C., Acheson, R., Brummer, G.-J. A., de Ruijter, W. P. M., Schneider, R. R., Ganssen, G. M., Ufkes, E. and Kroon, D., 2004. Vigorous exchange between the Indian and Atlantic oceans at the end of the past five glacial periods. *Nature*, **430**, 661-665.
- 斎藤常正, 1989. 浮遊性有孔虫の起源および進化と北西太平洋地域の中・新生代フォーナ. 高柳洋吉・石崎國熙編, 日本列島の有孔虫, 21 - 39. 東光印刷, 仙台.
- Schweizer, M., Pawlowski, J., Duijnste, I. A. P., Kouwenhoven, T. J. and van der Zwaan, G. J., 2005. Molecular phylogeny of the foraminiferan genus *Uvigerina* based on ribosomal DNA sequences. *Marine Micropaleontology*, **57**, 51-67.
- Spencer-Cervato, C., Thierstein, H. R., Lazarus, D. B. and Beckmann, J.-P., 1994. How synchronous are Neogene marine plankton events? *Paleoceanography*, **9**, 739 - 763.
- Tsuchiya, M., Kitazato, H. and Pawlowski, J., 2000. Phylogenetic relationships among species of Glabratellidae (Foraminifera) inferred from ribosomal DNA sequences: Comparison with morphological and reproductive data. *Micropaleontology*, **46**, 13-20.
- Tsuchiya, M., Kitazato, H. and Pawlowski, J., 2003. Analysis of internal transcribed spacer of ribosomal DNA reveals cryptic speciation in *Planoglabratella opercularis*. *Journal of Foraminiferal Research*, **33**, 285-293.
- Tsuchiya, M., Tazume, M. and Kitazato, H., in press. Molecular characterization of the non-costate morphotypes of buliminid foraminifers based on internal transcribed region of ribosomal DNA (ITS rDNA) sequence data. *Marine Micropaleontology*.
- Väinölä, R., 2003. Repeated trans-Arctic invasions in littoral bivalves: molecular zoogeography of the *Macoma balthica* complex. *Marine Biology*, **143**, 935-946.
- Wei, K.-Y. and Kennett, J. P., 1988. Phyletic gradualism and punctuated equilibrium in the Late Neogene planktonic foraminiferal clade *Globoconella*. *Paleobiology*, **14**, 345-363.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. and Billups, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, **292**, 686-693.