

論文の内容の要旨

論文題目 Calcification responses of coral reef calcifiers
to global marine environmental changes

(地球的規模の海洋環境の変化に対するサンゴ礁石灰化生物の応答に関する研究)

氏 名 氷上 愛

産業革命以降の大気中二酸化炭素濃度の増加が引き起こしている全球的な海洋環境問題の一つが海洋酸性化である。海洋酸性化は増大する大気中二酸化炭素が海水に溶け込むことにより、海水中の溶存二酸化炭素・重炭酸イオン・全炭酸濃度が増加する一方、炭酸イオン・pH・炭酸カルシウムの飽和度を示す Ω が低下することを指す。このような海水の環境変化は、炭酸カルシウムの骨格や殻を作る海洋石灰化生物や海洋生態系全体への影響を及ぼすため、大きな懸念が広がっている。サンゴ礁海域には、サンゴや石灰藻そして有孔虫に代表されるサンゴ礁石灰化生物が一次生産者としての役割を担っている。また、同時にこれらの生物は、海洋の約25%の生物種が生息する多様な生物生息環境も提供しており、重要な生態系基盤生物としてサンゴ礁生態系を支えている。しかし、今世紀中に予測されるサンゴ礁の Ω の減衰の変化率は大変大きく、急激な海洋環境の変化が警告されている。世界的に研究が進んでいるサンゴに比べ、サンゴ礁域の石灰化を担う有孔虫や石灰藻については、サンゴ礁の地形を維持することに関する貢献度が高いにも関わらず、研究は遅れている。本論文では、これらの有孔虫や石灰藻に焦点を当てた研究を扱う。サンゴ礁生態系において重要な役割を担うサンゴ礁棲有孔虫と石灰藻を用いた精密飼育実験を行い、1) 将来の酸性化・温暖化に伴う炭酸塩生産及び生物応答を検証し、2) 過去の環境復元に適応可能なプロキシの開発検証、を目的として研究を行った。さらに、最終的には過去の環境復元・現在の環境把握・将来の環境予測という時系列での解析を通じて、過去から将来にわたるサンゴ礁域の総合的な環境変化を定量的に復元・予測することを目指した。

本論文は、海洋酸性化における海洋の炭素循環システムおよび石灰化生物種ごとの応答の違い(第1章)について概観したのち、サンゴ礁棲有孔虫種において異なる酸性化応答をもたらす石灰化機構(第2章)、酸素・炭素同位体比分析から示唆される海洋酸性化時における生物応答プロセスの解明および環境プロキシの開発(第3章)、もう1つの石灰化生物である石灰藻の水温プロキシとしての可能性の検証(第4章)という内容で構成されている。

サンゴ礁棲有孔虫は通常微細藻と共生し、石灰質殻を形成するサンゴ礁棲生物のひとつである。その炭酸塩生産力は熱帯サンゴ礁海域の5~25%を担い、造礁サンゴ、石灰藻に次ぐ主要な炭酸塩生産者となっている。その炭酸塩の結晶は主に高マグネシウム方解石からなり、造礁サンゴが作

るあられ石よりも海水中の炭酸カルシウム飽和度 (Ω) が低いことから、海洋酸性化の影響をより敏感に被るサンゴ礁石灰化生物として注目されている。本研究では複数種のサンゴ礁棲有孔虫を対象に、精密CO₂制御装置を用いて飼育実験を行い、海洋酸性化がこれらの種に与える影響を詳細に検討した。本研究ではまず、*Baculogypsina sphaerulata*, *Calcarina gaudichaudii*, *Amphisorus hemprichii* を対象として、 $p\text{CO}_2$ を5段階に制御した海水で12週間の飼育実験を行い、飼育後の殻直径および殻重量を測定して石灰化への影響を評価した。この際、遺伝的要因や生育段階の違いが結果に与える影響を排除するため、無性生殖後の遺伝子型および生育日数が同一のクローン個体群を複数用いて実験を行った。この実験の結果、有孔虫種により石灰化応答が異なることが明らかとなった。この異なる応答の違いは有孔虫の殻の構造や共生藻の違いによって生じる石灰化メカニズムの違いに起因すると予想されたことから、検証のため、多孔質の殻を持ち、ケイ藻を共生藻とする *Calcarina* と、無孔質の殻を持ち、渦鞭毛藻を共生藻とする *Amphisorus* を対象とし、炭酸イオン濃度を固定しながら重炭酸イオン濃度のみを $p\text{CO}_2$ 実験と同様の範囲で変化させた実験を行い、両種の石灰化に各炭酸種が与える影響の分離を試みた。この結果、 $p\text{CO}_2$ の変化に対して *Calcarina* の石灰化量は増加、*Amphisorus* は減少という明瞭な応答の違いが見られた。一方、重炭酸イオン濃度の変化に対しては両種とも統計的に有意な増加/減少傾向は示さなかった。これらの結果から、*Amphisorus* は炭酸イオン濃度、すなわち Ω に、*Calcarina* はCO₂分圧の影響を強く受けており、その違いは共生藻の種の違い（渦鞭毛藻（サンゴなど、酸性化に対して減少傾向を示す種と共通）とケイ藻（酸性化に対して増加））によって生じているのではないかと考察した。この酸性化における共生藻の役割を実証的に示したのは本研究が世界で初めてである。

海洋酸性化が石灰化に影響するプロセスは、A) 炭酸イオンが減少し、石灰化が抑制されるプロセス、また B) 二酸化炭素が増加することにより、光合成が促進し、石灰化が促進されるプロセス、という2つのプロセスが含まれる。前述の結果を基に、この2つの影響の強弱が最終的な石灰化反応に影響しており、その原因としては、共生藻の違い、もしくは宿主と共生藻の関係性の違いが関係しているだろうと考察した。そして、これらの、より詳細な石灰化機構の仕組みを明らかにするため、酸性化海水下で飼育したサンゴ礁棲有孔虫3種の殻の安定同位体比、特に代謝を反映するとされる炭素同位体比に着目して解析を行った。分析する有孔虫は5段階の二酸化炭素分圧設定の海水に12週間曝した後、乾燥、リン酸と反応させCO₂ガスにし、炭酸塩微量分析前処理ラインで精製した後、質量分析計で酸素炭素同位体比を測定した。その結果、対照区（現在の $p\text{CO}_2$ ）においては、石灰化減少型の *Amphisorus* は、殻の炭素同位体比と溶存無機炭素の同位体平衡値とが一致しているが、石灰化増進型の *Calcarina*, *Baculogypsina* では殻の方が約3‰小さい値を示した。つまり後者では、共生藻の光合成で得た軽い同位体比を持つ有機物由来の炭素を殻形成場に運ぶ仕組みがあるのだと考えられる。また両タイプともに高 $p\text{CO}_2$ 区で光合成増進による炭素同位体比の増加傾向が見られることが明らかとなった。以上から、石灰化減少型の *Amphisorus* は炭素に関して同位体比平衡下での殻形成を示すため、石灰化部位に外部海水が十分到達しうる石灰化様式を取っていることが示唆され、そのため将来の酸性化海水に対して敏感に反応して石灰化が低下するのではないかと考えられる。一方、石灰化増進型の *Calcarina*, *Baculogypsina* では石灰化部位は外部海水と隔離されるため、将来の酸性化が進行した場合でも石灰化の影響も受けにくい一方で、外部海水由来ではなく、共生藻の有機物を利用する呼吸由来の炭酸種の寄与は大きくなるため、炭素同位体比が低下すると考えられる。さらに、今回の結果

より、現在の石灰化生物の殻の炭素同位体比と無機炭素平衡値を比較する事により、石灰化機構のタイプが識別でき、ひいては、将来の海洋酸性化の生物応答（石灰化減少／増進）の見積もりができる可能性を示唆する。

石灰藻（サンゴモ）は、炭酸カルシウムを細胞壁と細胞間隙に沈着した硬い体を持つ藻類で、サンゴ礁では、サンゴに次ぐ主要な造礁生物で、サンゴ幼生やその他の無脊椎生物の着底誘引や変態誘引を行うため、石灰藻はサンゴ礁生態系の中でも重要な役割を担っている。しかし、成長速度が比較的遅いため、応答結果を見地するのが難しく、飼育実験の報告例も少なかった。今回、沖縄県瀬底で採取した*Lithophyllum kotschyanum* および*Hydrolithon samoense*を用い、同じ群体から60個に分割し、アクリルボルトに固定した後25°Cの水槽で2週間養生した。その後、281 μatm （産業革命前）、418 μatm （現在）、1019 μatm （IPCC, 2007報告での今世紀末の値）の同条件の2水槽に10個体ずつ配置した上で、27°Cで8週間飼育し、長期の環境制御実験を行った。その結果、上皮細胞壁の成長率および石灰化率は2種とも $p\text{CO}_2$ 濃度とともに減少した。また $p\text{CO}_2$ 濃度は*H. samoense* に対して*L. kotschyanum*の成長をより強く抑制していることがわかった。これらの結果は、今後の海洋酸性化におけるサンゴモ研究において、基礎的な情報を提供できる。

以上の結果より、サンゴ礁域の石灰化を担うサンゴ礁棲有孔虫および石灰藻を用いた精密環境制御飼育実験を基に、将来の海洋酸性化の影響についての考察を行った。私の博士論文の結果からは、将来海洋酸性化が進行した場合、サンゴモの石灰化率は減少し、今世紀末の時点で、産業革命以前と比較して約1割弱の減少となると推定される。また、成長率については、種にもよるが、さらに顕著に減少することが示唆されている。一方で、サンゴ礁棲有孔虫については、石灰化機構（石灰化部位の外部海水からの隔離度合い）などの違いから、石灰化減少型および石灰化増進型の2タイプが存在することがわかった。そのタイプの判定には、石灰化生物の殻の炭素同位体比と無機炭素平衡値との比較が有効である可能性が今回世界で初めて示唆された。特に、炭素同位体比を測定するだけで、海洋酸性化への応答差が判明すると言う点は、従来の時間・手間・技術を必要とする飼育実験手法よりもはるかに簡便であり、もし他の石灰化生物でも応用可能だとすれば、将来の地球的な生物環境変化・生物群集変化の見積もりへとつながる有力なツールとなり得ると期待される。