

— 総説 —

## 海洋酸性化がサンゴ礁域の石灰化生物に及ぼす影響\*

諏訪 僚太<sup>1†</sup>・中村 崇<sup>2†</sup>・井口 亮<sup>3†</sup>・中村 雅子<sup>3</sup>・守田 昌哉<sup>3</sup>・加藤 亜記<sup>4</sup>・  
藤田 和彦<sup>4</sup>・井上 麻夕里<sup>5</sup>・酒井 一彦<sup>3</sup>・鈴木 淳<sup>6†</sup>・小池 勲夫<sup>7</sup>・白山 義久<sup>1</sup>・野尻 幸宏<sup>8</sup>

### 要 旨

産業革命以降の二酸化炭素 (CO<sub>2</sub>) 排出量の増加は、地球規模での様々な気候変動を引き起こし、夏季の異常高海水温は、サンゴ白化現象を引き起こすことでサンゴ礁生態系に悪影響を及ぼしたことが知られている。加えて、増加した大気中 CO<sub>2</sub> が海水に溶解し、酸として働くことで生じる海洋酸性化もまた、サンゴ礁生態系にとって大きな脅威であることが認識されつつある。本総説では、海洋酸性化が起こる仕組みと共に、海洋酸性化がサンゴ礁域の石灰化生物に与える影響についてのこれまでの知見を概説する。特に、サンゴ礁の主要な石灰化生物である造礁サンゴや紅藻サンゴモ、有孔虫に関しては、その石灰化機構を解説すると共に、海洋酸性化が及ぼす影響について調べた様々な研究例を取り上げる。また、これまでの研究から見えてきた海洋酸性化の生物への影響評価実験を行う上で注意すべき事項、そして今後必要となる研究の方向性についても述べたい。

キーワード：海洋酸性化，サンゴ礁，造礁サンゴ，石灰藻類，有孔虫

### 1. はじめに

地球温暖化と並び、近年最も注目される地球環境問題の一つは、人為起源の二酸化炭素 (CO<sub>2</sub>) によって引き起こされる海洋酸性化である。大気中の CO<sub>2</sub> 分圧 (pCO<sub>2</sub>)

が上昇すると、気液平衡状態にある表層海洋の pCO<sub>2</sub> も上昇して pH が低下するため、貝殻やサンゴ骨格の主成分である炭酸カルシウムの形成が抑制される。実際、酸性化海水が石灰化生物に及ぼす影響は、これまで様々な分類群を対象に行なわれた室内実験によって示されている。そして、造礁サンゴ (以下、サンゴとも記す) を代表として、石灰化生物が多く見られるサンゴ礁域においても、海洋酸性化の影響が大きく懸念されている。また、海洋酸性化が石灰化以外の生物現象 (生殖等) に及ぼす影響も懸念され始めているものの、まだ未解明な部分が多い。2007 年に公開された、気候変動に関する政府間パネル (Intergovernmental Panel on Climate Change: IPCC) の第 4 次評価報告書では、海洋酸性化が沿岸生態系に及ぼす影響の評価は緊急の課題として取り上げられている (IPCC, 2007)。こうした状況の中、海洋酸性化がサンゴ礁生物に及ぼす影響に関して概説した例は国

\* 2009 年 5 月 18 日受領; 2009 年 10 月 5 日受理

著作権: 日本海洋学会, 2010

1 京都大学フィールド科学教育研究センター瀬戸臨海実験所

2 九州大学附属天草臨海実験所

3 琉球大学熱帯生物圏研究センター瀬底研究施設

4 琉球大学大学院理工学研究科

5 東京大学海洋研究所

6 産業技術総合研究所

7 琉球大学

8 国立環境研究所地球環境研究センター

† 連絡著者 鈴木 淳 E-mail: a.suzuki@aist.go.jp

TEL 029-861-3918 FAX 029-861-3765

‡ 本論文に対する貢献は同等である

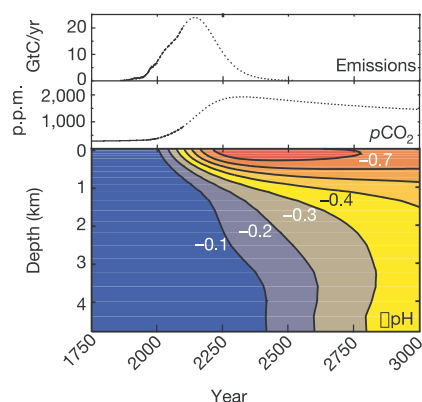


Fig. 1. Atmospheric CO<sub>2</sub> emissions, historical atmospheric CO<sub>2</sub> levels, and predicted CO<sub>2</sub> concentrations from this emissions scenario, together with changes in ocean pH based on horizontally averaged chemistry. Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Nature (Caldeira and Wickett, 2003), copyright 2003.

内ではまだ限られている。本総説では、炭酸カルシウム生産の大きいサンゴ礁生物である造礁サンゴ、紅藻サンゴモ、有孔虫を中心に、海洋酸性化がサンゴ礁生態系に及ぼす影響について概説し、この課題に関する今後の研究の方向性について述べる。

## 2. 海洋酸性化とは

海洋酸性化とは、人為的活動などで増加した大気中のCO<sub>2</sub>が海水中に溶解することで海水のpHが低下する現象のことである。具体的には、大気中のCO<sub>2</sub>が海水中に溶け込み海水のpCO<sub>2</sub>が増加する。そして溶解したCO<sub>2</sub>は一部が水分子を取り込んで炭酸(H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>)となり、炭酸はさらに解離して、炭酸水素イオン(HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>)と水素イオン(H<sup>+</sup>)が生じ、海水のpHが低下する(式1)。



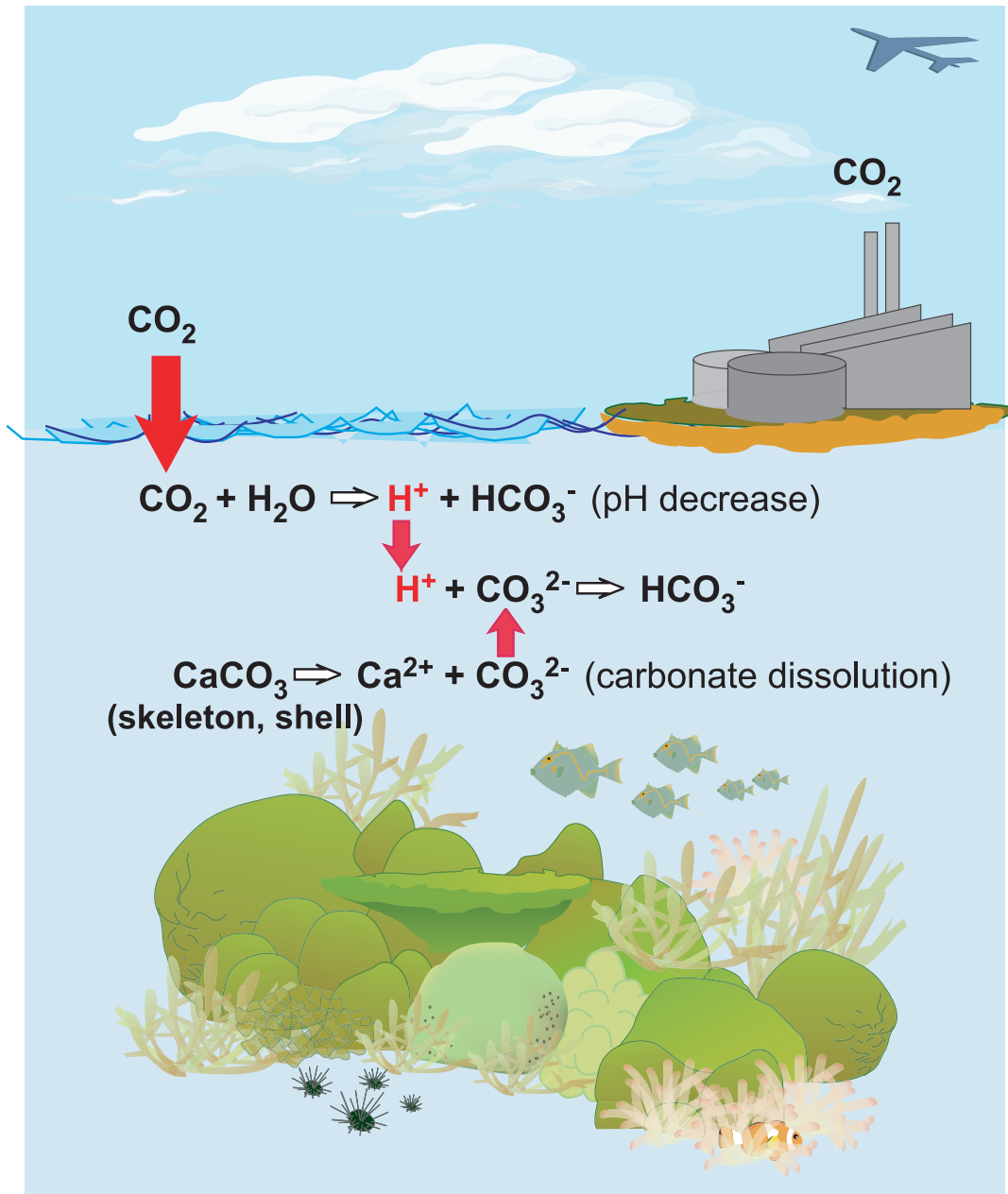
海洋の酸性化は、人類の化石燃料の使用の増加に伴って急速に進み、産業革命から現在までに既に0.1のpH低下が生じたとされ、CO<sub>2</sub>排出が現在のペースで進むと、2300年頃には最大約0.77のpH低下が起こることが予

測される (Caldeira and Wickett, 2003; Fig. 1)。このような大きなpH変化は、少なくとも過去3億年の間にはなかったと考えられている (Caldeira and Wickett, 2003)。これは、過去の大気中CO<sub>2</sub>濃度の大きな増加に対して、地殻岩石の化学風化が増進して海洋の全アルカリリ度が増加し、炭酸系の化学平衡を介して海洋のpH低下が比較的小さく抑制された結果と考えられているが、このような地質学的フィードバック機構の効果は短期的には期待できない (Kleypas *et al.*, 2006)。

また、海洋酸性化の生物への影響は、何世紀も先ではなく、一部の高緯度海域では今世紀中の数十年のうちに現れ始めると警告されている (Orr *et al.*, 2005b)。海洋酸性化を含め、CO<sub>2</sub>の増加に伴い懸念される諸問題の解決には、人間活動によるCO<sub>2</sub>の排出を減らすという根本的対策が必要であり (Raven *et al.*, 2005)、CO<sub>2</sub>を深海中に貯蔵する方策も検討されている (Caldeira *et al.*, 2005)。気候変動の予測には高度な大気海洋結合モデルの開発と高性能計算装置が必要で、現時点では、地域毎の降水量の変化や水温の上昇幅などについての予測精度は必ずしも高くない。一方、海洋酸性化に関しては、海水中におけるCO<sub>2</sub>の化学的知見が充実しており、また、表層海洋の炭酸系は大気CO<sub>2</sub>の変化にほぼ追従するので、今後の大気のパCO<sub>2</sub>の増加予測 (CO<sub>2</sub>放出シナリオ) に応じて、どのくらい海水のpHが低下するかを比較的正確に予測することが可能である (Zeebe *et al.*, 2008)。よって、海洋酸性化に関する研究が進展し、どのくらいのpHにおいて海洋の生物や生態系にどのような影響が現れるのかについて信頼性の高い科学的知見を提供できるようになれば、今後のCO<sub>2</sub>排出削減対策に関わる議論の後押しになると期待される。海洋酸性化に関する問題は1990年代から知られていたが、2004年にフランスのパリで開かれた海洋酸性化に関するシンポジウム (Orr *et al.*, 2005a) 以降、広く注目されるようになった (Vézina and Hoegh-Guldberg, 2008)。

## 3. 海洋酸性化が石灰化生物に及ぼす影響

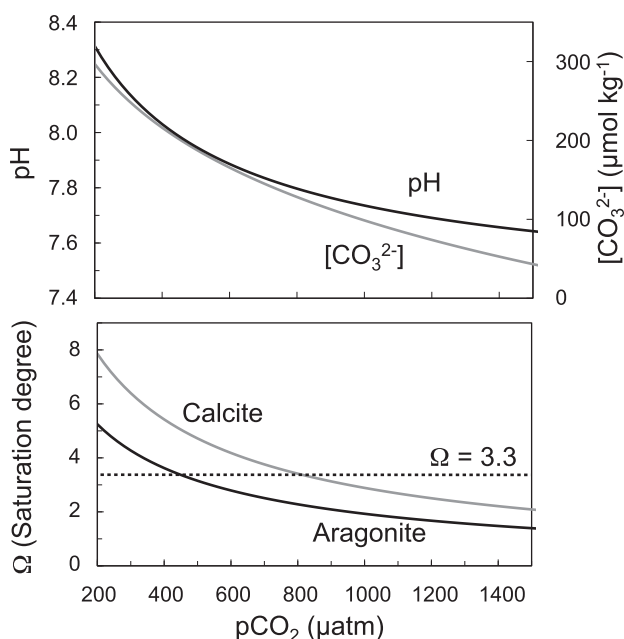
海洋酸性化による生物への影響の代表例として、最初に注目されたのは、貝類など炭酸カルシウム (CaCO<sub>3</sub>) の骨格を持つ石灰化生物の石灰化量の低下及び脱石灰化



**Fig. 2.** The relationship between the increase of atmospheric CO<sub>2</sub> and the decrease of calcification due to ocean acidification. The CO<sub>2</sub> emitted by human activities is taken up by the ocean where it combines with water to produce carbonic acid, which releases a proton that combines with a carbonate ion. As a result, carbonate-ion concentrations decrease, which makes calcification difficult for marine calcifiers such as corals.

である (Fig. 2)。貝殻などの石灰化は、海水中では式 2 に示される化学反応で形成され、炭酸イオン (CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>) の存在が重要である。炭酸カルシウムの飽和度

(saturation state, Ω) は式 3 により定義され、海水中のカルシウムイオン (Ca<sup>2+</sup>) 濃度は概ね一定なので、炭酸イオン濃度が主に飽和度を規定する。



**Fig. 3.** Curves for pH, carbonate concentration, and aragonite and calcite saturation states based on increasing  $p\text{CO}_2$  of surface seawater in coral reefs. Data of pH, carbonate concentration, saturation state are calculated by CO2SYS (Lewis and Wallace, 1998) from the averaged data of total alkalinity ( $2205 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ), total carbonate ( $1855 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ), water temperature ( $29.8^\circ\text{C}$ ) and salinity (33.7) which were reported at Majuro Atoll in the Marshall Islands by Kawahata *et al.* (1997). Aragonite saturation state of 3.3 is suggested to be the environmental threshold, above which calcification exceeds dissolution of calcium carbonate in coral reefs (Kleypas *et al.*, 1999a; Kleypas and Langdon, 2006).



$$\Omega = [\text{Ca}^{2+}] [\text{CO}_3^{2-}] / K^{\text{sp}} \quad (3)$$

式3において、括弧はその化学種の濃度を示し、 $K^{\text{sp}}$ は炭酸カルシウムの溶解度積 (solubility product) と呼ばれ、温度・塩分や圧力及び結晶形によって決まる定数である。なお、 $\Omega > 1$ の状態を過飽和、 $\Omega < 1$ の状態を未飽和と呼称する。現在の通常の表層海水は炭酸カルシウムに対して過飽和であるので、 $\Omega$ を過飽和度と呼ぶことも多い。海洋の炭酸系の化学平衡に関しては、鈴木

(1994) に詳しい解説がある。

大気中の  $\text{CO}_2$  増加に伴い海水に溶けた  $\text{CO}_2$  (溶存  $\text{CO}_2$ ) は、水和した後、炭酸水素イオン ( $\text{HCO}_3^-$ ) と水素イオン ( $\text{H}^+$ ) に解離することは既に述べた (式1)。この水素イオンが、海水中に存在する炭酸イオンと反応し炭酸水素イオンとなることで (式4)、結果的に貝殻などの炭酸カルシウム形成 (式2) に必要な海水中の炭酸イオン濃度の低下が生じ、飽和度  $\Omega$  が低下する (Fig. 3)。



海洋酸性化の影響を受けることが知られている石灰化生物は、造礁サンゴ類、腹足類や二枚貝などの軟体動物、棘皮動物、有孔虫、石灰藻類など多岐に渡る (Raven *et al.*, 2005; Kleypas *et al.*, 2006 参照)。海洋生物が作る炭酸カルシウムの結晶は、あられ石 (aragonite)、方解石 (calcite) 及び高マグネシウム方解石 (High-magnesian calcite) という3つの種類に大別される。方解石は低マグネシウム方解石と呼称される場合もある。それぞれの結晶形に対する現在の表層海水の飽和度は、あられ石について3~4、方解石について5~6であり、あられ石は方解石よりも溶解しやすい (Kleypas *et al.*, 1999b)。高マグネシウム方解石の場合、結晶に含まれるマグネシウム濃度が増加すると溶解度積は高くなり、マグネシウム濃度が10 mol %以上の高マグネシウム方解石は、あられ石よりも海水に溶解しやすいことが知られている (Morse *et al.*, 2006)。

Orr *et al.* (2005b) は、産業革命から現在、そして今後の炭酸カルシウムの飽和度の変化について、サンゴ礁の多い低緯度海域と高緯度海域ではいくつかの違いがあることを指摘している。まず、高緯度域、特に太平洋の高緯度域は、低温に加えて、有機物の分解によって酸性化している深層からの海水が湧昇してくるという効果が重なって炭酸イオン濃度が低い。さらに大気からの二酸化炭素の溶け込みが加わって、今世紀中にも表層海水のあられ石に対する飽和度が1を下回ると予測されている。一方、低緯度のサンゴ礁域では海洋が成層して深層水の影響を受けず、高緯度や全球平均と比べて元々炭酸イオン濃度が高いため、炭酸カルシウムに対して未飽和になる時期は大きく遅延する。次に、高緯度域の場合、季節

変化の影響が顕著であり、例えば、風が強く寒い冬期はより深層の海水が表層にもたらされて pH の低下が顕著であるが、熱帯の場合は季節変化と年変動の影響は少ない (Orr *et al.*, 2005b)。しかしながら、上記の事柄は、サンゴ礁生物の酸性化影響の発現が遠い将来のことであると安心する要因にはならない。なぜならば、サンゴ礁生物は海水が炭酸カルシウムに対して十分に過飽和であっても、炭酸イオン濃度の低下に対応して石灰化量が低下する可能性がある (Kleypas *et al.*, 1999b)。産業革命から現在までの炭酸イオン濃度の低下量は、高緯度域の  $18 \mu\text{mol kg}^{-1}$  に対して熱帯域では  $29 \mu\text{mol kg}^{-1}$  と推定されており (Orr *et al.*, 2005b)、むしろ熱帯域で急激である。

海洋生物が形成する炭酸カルシウムの結晶形は分類群によって異なり、軟体動物や石灰藻類では、目から門レベルで異なっている (Table 1)。軟体動物のアワビ (腹足類) やイタヤガイ (二枚貝類) の仲間では、殻の部位により結晶形が異なるものも知られている。サンゴ礁の生物では、サンゴ、シャコガイやタカラガイなどの軟体動物、石灰藻類には、あられ石を形成している種が多く (Raven *et al.*, 2005; Kleypas *et al.*, 2006)、海洋酸性化によって引き起こされる石灰化量の低下がいち早く生じることが予想される。ウニなどの棘皮動物や、石灰藻類のうち、紅藻サンゴモ目は高マグネシウム方解石を沈積するので、海洋酸性化による石灰化抑制効果が発現しやすい可能性がある。実際、これまでの室内実験によって、サンゴ、石灰藻類のいくつかの種で、海水の pH の低下あるいは  $\text{pCO}_2$  の増加に伴い、石灰化量が低下することが報告されている (例えば Anthony *et al.*, 2008; Fig. 4)。また、単一の種だけでなく、群集レベルでの酸性化海水曝露実験も行なわれている。例えば、バイオスフィア 2 の施設内のサンゴ礁を模した  $2,650 \text{ m}^3$  の容積を持つ水槽を用いて、酸性化海水が石灰化生物群集に与える影響評価が行われた (Langdon *et al.*, 2000)。3.8 年間に渡り、この水槽に炭酸塩等の試薬を添加して炭酸カルシウムの飽和度を制御し、西暦 1880 年から 2065 年までの海洋環境を作り出したところ、全アルカリ度の変化より求めた水槽全体の石灰化速度が 40% 低下した (Langdon *et al.*, 2000)。また、将来の海洋酸性化した状態の生態系を現在の地中海で実際に見ることができる

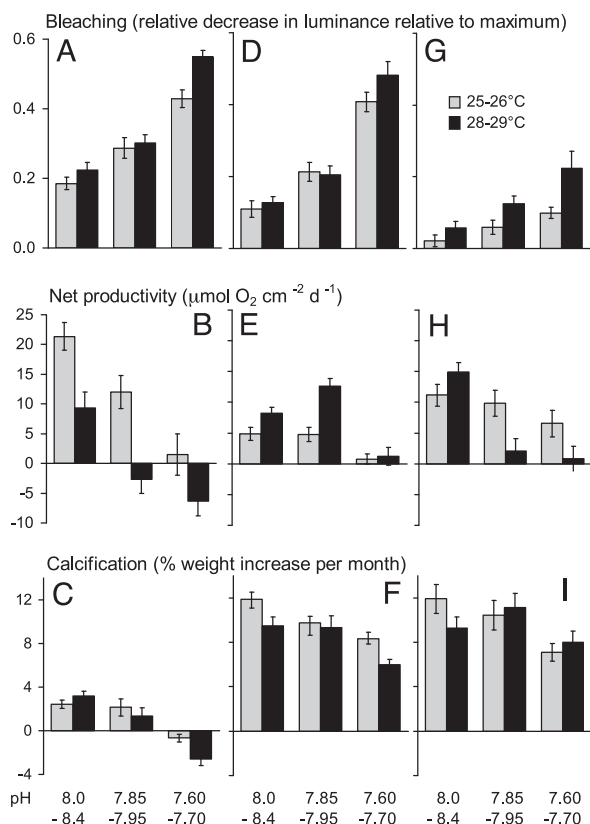
**Table 1.** Groups of representative calcifying marine organisms in coral reefs and polymorph of  $\text{CaCO}_3$  deposited (from Raven *et al.*, 2005; Okazaki, 2008 and references in this review).

Calcifying organisms	Polymorph
Hermatypic corals	Aragonite
Red algae (Order Corallinales)	High Mg calcite
Red algae (except Order Corallinales)	Mostly aragonite
Brown algae	Aragonite
Green algae	Aragonite
Coccolithophores	Calcite
Foraminifera (reef-dwelling)	Mostly high Mg calcite
Echinoderms	High Mg calcite
Molluscs	Mostly aragonite
Crustaceans	Calcite

とされる海域が知られており興味深い。イタリアのインア島では火山性の  $\text{CO}_2$  噴出孔の周辺海域に pH が通常の 8.2 から 7.4 に低下する勾配が存在し、底生生物群集に対する海洋酸性化の影響を見ることができる (Hall-Spencer *et al.*, 2008)。この海域では、様々な石灰生物から成る群集が、海水の pH の低下に伴い、造礁サンゴ類や石灰藻類、ウニ類、貝類の個体数が大きく減少し褐藻などが優占した群集へ移行することが報告されている。以上のように、今後の海洋酸性化が石灰化生物に大きな影響を及ぼす可能性は、単一種から群集まで広く示唆されている。サンゴ礁域の代表的な石灰化生物であるサンゴ、石灰藻類、そしてサンゴ礁棲有孔虫については、以下、詳しく紹介する。

#### 4. 海洋酸性化がサンゴ礁生物の石灰化に及ぼす影響

本章では、サンゴ礁生態系における主要な造礁生物である造礁サンゴ、紅藻サンゴモ、サンゴ礁棲有孔虫の石灰化に対する海洋酸性化の影響について取り上げる。また、造礁サンゴに関しては、石灰化への影響に加え、初期生活史段階への影響についても、4.4 節にまとめた。



**Fig. 4.** Effects of experimental ocean acidification ( $\text{CO}_2$  level) and warming on three key performance variables of three major coral reef builders; A–C: crustose coralline algae (*Porolithon onkodes*), D–F: *Acropora intermedia*, and G–I: *Porites lobata*. Reprinted from Anthony *et al.* (2008). Copyright 2008 National Academy of Sciences, U.S.A.

#### 4.1 造礁サンゴ

サンゴ礁生物のなかで、海洋酸性化の影響を受けることが最も懸念されているのは、サンゴ礁生態系にとっての基盤生物である造礁サンゴ類である。そのため、海水の  $\text{pCO}_2$  増加が造礁サンゴ類の石灰化に及ぼす影響は、炭酸塩骨格を有する多くの生物群の中でも、これまでのところ最も実験例が多く、研究が進んでいる (e.g. Fine and Tchernov, 2007; Marubini *et al.*, 2008; レビューとして Raven *et al.*, 2005; Kleypas *et al.*, 2006)。例えば、大気の  $\text{pCO}_2$  が 560ppm に上昇した状態では、海水中の炭酸イオン濃度の減少に伴って炭酸カルシウム (あ

られ石) の形成が阻害され、サンゴの骨格形成の速度が最大で 40% 低下することが示唆されている (Kleypas and Langdon, 2006)。また、トゲスギミドリイシ (*Acropora intermedia*) とフカアナハマサンゴ (*Porites lobata*) を対象とした 8 週間の酸性化海水を用いた実験によると、pH 8.00–8.40 (海水の  $\text{pCO}_2$  約 300ppm) での結果に比べて、pH 7.85–7.95 (海水の  $\text{pCO}_2$  約 600ppm)、pH 7.60–7.70 (海水の  $\text{pCO}_2$  約 1200ppm) での石灰化速度がそれぞれ 80%、60% 前後に低下することが報告されている (Anthony *et al.*, 2008; Fig. 4)。

サンゴの石灰化・骨格形成機構は、サンゴポリプの底部に位置する石灰化が行われる場所へ、カルシウムイオンと溶存無機炭素が様々な経路によって送り込まれることで成立している。それらの経路は、分子の拡散による経路と能動輸送による経路に大別できる。拡散による輸送経路は細胞間輸送であり、能動輸送経路はエネルギーを消費する経細胞輸送によって行われる。胃腔内部の液体の化学組成は光合成や石灰化、口部を介した海水の交換、酵素によるイオンの経上皮輸送の影響を受けている。この胃腔内部の液体中に存在するカルシウムイオン ( $\text{Ca}^{2+}$ ) と溶存無機炭素が、細胞外で行われる石灰化に用いられる溶液に細胞間輸送と経細胞輸送によって供給される。溶存無機炭素は溶存  $\text{CO}_2$  と  $\text{HCO}_3^-$ 、 $\text{CO}_3^{2-}$  の 3 つの形があるため、供給源とその経路が複雑であり、それらが外界からの拡散によって細胞内に取り込まれる経路に加え、細胞内の代謝によって生成される場合や、 $\text{HCO}_3^-$  が担体性輸送によって能動的に取り込まれる場合がある (reviewed in Gattuso *et al.*, 1999; Kleypas *et al.*, 2006)。

造礁サンゴ類に関しては、海洋酸性化の影響が実際のサンゴ礁においても現れ始めていることを示唆する報告がある。一般に、野外での生物の状態変化は、環境・生物学的ストレス要素との複合影響の結果と考えられ、単一の原因による変化を抽出することが困難である場合が多い。しかし、オーストラリアのグレートバリアリーフ (GBR) の塊状サンゴ 10 群体についての X 線による過去 16 年間の年輪計測から、骨格の上方伸長速度 ( $\text{cm yr}^{-1}$ ) が毎年約 1%、骨格密度 ( $\text{g cm}^{-3}$ ) では約 0.4% 減少し続け、これらの積として算出される石灰化速度

( $\text{g cm}^{-3} \text{ yr}^{-1}$ ) は毎年約 1%, 期間全体を通して既に約 20% も減少していたことが報告されている (Cooper *et al.*, 2008)。また, GBR の 69 の海域で採取された塊状ハマサンゴ 328 群体における骨格分析からも, 過去 400 年間安定していた石灰化速度が急速に変化し, 1990 年以降だけでも 14% 減少していたことが明らかになっている (De'ath *et al.*, 2009)。また, 幼若サンゴ群体の成長に焦点を当てた 1970 年以降の 18 の文献を基にした調査では, カリブ海, インド・太平洋域のサンゴ幼若群体 (*Porites*, *Agaricia*, *Favia*, *Diploria*, *Siderastrea* など) で著しい成長速度 ( $\text{mm yr}^{-1}$ ) の低下が見られ, 1970 年代には  $10 \text{ mm yr}^{-1}$  以上であった平均成長速度が 2000 年代にはその半分となっており, 世界規模でサンゴ群体の成長速度が減少していることが示唆されている (Edmunds, 2007)。これまでの 100 年間の海洋酸性化の進行に伴って, あられ石の飽和度が低下してきたわけであるが, この飽和度の低下が, 単独で, 熱帯サンゴの石灰化速度を 6~11% 減少させたとする推定がある (Kleypas *et al.*, 1999b)。これらの研究報告に見られる近年のサンゴの石灰化速度の低下についてははっきりとした要因は分からない。しかしながら, 室内実験 (Reynaud *et al.*, 2003, Anthony *et al.*, 2008) や数理モデル (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007) が示す海洋酸性化がサンゴに与える影響を見る限り, 海洋酸性化が将来のサンゴの石灰化速度の減衰について重要な役割を果たすことは間違いないことが示唆されている (De'ath *et al.*, 2009)。

海洋酸性化は, 造礁サンゴ類の石灰化の減少をもたらすことが広く認識されている一方で, 慎重な検討が必要な問題もいくつか存在している。その一つには海洋酸性化にともなう光合成促進効果が挙げられる。サンゴは体内に褐虫藻を共生させており, 光合成の材料である炭酸水素イオン ( $\text{HCO}_3^-$ ) 濃度の上昇が, 褐虫藻の光合成速度を増加させる可能性がある。例えば Marubini *et al.* (2008) は, ショウガサンゴ (*Stylophora pistillata*) を用いた実験系において, 単なる pH の低下はサンゴの光合成に影響を及ぼさない一方で, 炭酸水素イオンの増加は光合成を促進させることを報告している。

もし, 海洋酸性化がこのような光合成促進効果を持つとすると, むしろサンゴの石灰化が増進するのではない

かという仮説も考えられる。サンゴは一般に活発な光合成によって石灰化が促進されることが知られている (Barnes and Chalker, 1990)。この促進効果には, さまざまなメカニズムが提唱されている (Cohen and McConnaughey, 2003)。主要な石灰化促進のメカニズムとしては, 光合成による海水の pH 上昇が炭酸塩の飽和度を増大させる効果, 光合成による石灰化誘因有機物の生成などが挙げられている。海洋酸性化が進むと炭酸イオン ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) 濃度の低下と同時に, 炭酸水素イオン濃度の増加が起きる。単純に解釈すると, 海洋酸性化によって, 造礁サンゴ類には, 炭酸イオン濃度の低下による石灰化の減少と, 炭酸水素イオン濃度の増加による光合成増進を介した石灰化の促進という, 相反する作用が同時に生じることになる。ただし, Kleypas *et al.* (2006) は, 海水の  $\text{pCO}_2$  が現在の 2 倍に増加したとしても, 褐虫藻が光合成に利用する炭酸水素イオンの増加は 14% に留まるため, 光合成生産への影響はほとんど無く, 海洋酸性化に伴う石灰化量の低下の方への影響がより顕著であろうと考えている。

海洋酸性化がサンゴの石灰化に及ぼす影響を正確に評価するためには, サンゴの石灰化のメカニズムについての理解が重要である。従来, サンゴの石灰化に用いられる炭素源は海水中の炭酸イオンだと考えられてきたが, Marubini *et al.* (2008) はこの点に疑問を投げかけている。Furla *et al.* (2000) は,  $^{45}\text{Ca}$  と  $\text{H}^{14}\text{CO}_3$  を使った標識実験により, 石灰化に使用される溶存無機炭素源の 70~75% が, 光の有無に関わらず代謝 (呼吸) により発生した  $\text{CO}_2$  由来であり, 残りの 25~30% のみが体外 (海水中) の溶存無機炭素に由来すると述べている。さらに, サンゴ組織内の溶存  $\text{CO}_2$  プールサイズが, 炭酸脱水酵素 (Carbonic anhydrase) 活性の影響を受けやすく, 光の存在下で 40 倍近く増加することを示している。これらは, サンゴ組織内の  $\text{CO}_2$  濃縮機構に関与する酵素の活性変化や組織内・海水中の溶存  $\text{CO}_2$  プールサイズとのバランスの変化が, 石灰化のプロセスに大きく関与していることを示唆している。今後は, サンゴ組織内の炭酸系諸成分の濃度分布を精密に計測すること, その時空間的な変動がいかなる要因によって制御されているのかについての詳細な知見が求められる。また, サンゴを対象にして, 炭酸脱水酵素の遺伝子など, 石灰化

に関わるとされる遺伝子の同定も進んでいる (e.g. Moya *et al.*, 2008)。サンゴの石灰化の分子機構の詳細が明らかになれば、酸性化海水によるストレスを与えた際のそれぞれの遺伝子の発現量の変化を調べることで、酸性化海水によって石灰化量の低下が引き起こされる炭酸系諸成分にも関連した詳細なメカニズムが解明されることが期待される (Hofmann *et al.*, 2008)。さらに今後は、サンゴの遺伝子データベースの拡大も期待されるので (Forêt *et al.*, 2007), こうしたデータベースを活用して、石灰化に関わる遺伝子の単離及び機能解析を進めることが望まれる。

海洋酸性化がサンゴの石灰化に及ぼす影響を考える上では、水温上昇との相乗効果や白化現象との関係も興味深い。トゲスギミドリイシ (*Acropora intermedia*) とフカアナハマサンゴ (*Porites lobata*) への酸性化海水の影響を調べた Anthony *et al.* (2008) による実験では、海水の  $p\text{CO}_2$  を約 1000ppm に設定した場合の 8 週間の外観上の状態変化をデジタル画像からの輝度の比較によって評価した結果、コントロール条件 (海水の  $p\text{CO}_2$  約 300ppm) に比べ、上述した石灰化速度の低下もさることながら、両種ともに外観上の白化の度合いが約 2~3 倍になることが報告されている (Fig. 4)。Suzuki *et al.* (2003) のハマサンゴ属の骨格分析において、1998 年の大規模白化現象に際して、白化した群体の成長が数ヶ月間停滞していたことが報告されているように、造礁サンゴ類の白化現象は石灰化を抑制する。したがって、Anthony *et al.*, (2008) の報告はクロロフィル濃度の測定のような白化を直接的に評価する解析は行っていないものの、海洋酸性化により、炭酸塩飽和度の低下と白化による相乗的な成長阻害が起こりうることを示唆している。ただし、純光合成速度 (総光合成速度から共生藻とサンゴ宿主の暗呼吸速度を差し引いたもの) への影響については、種間での応答性が一定でないことが明らかになっている。特に、高水温との複合影響に注目した場合には、海水 pH の低下に依存した急激な純光合成速度の減少傾向がフカアナハマサンゴ (*Porites lobata*) で見られるのに対して、トゲスギミドリイシ (*Acropora intermedia*) では、中間 pH 実験区 (7.85~7.95) では増加し、低 pH 区 (7.60~7.70) で減少するなど、サンゴ種間での不一致も見られている

(Anthony *et al.*, 2008; Fig. 4)。高温ストレス耐性に種間差があることはサンゴでは既に知られている (Loya *et al.*, 2001)。同様に、酸性化海水へのストレス耐性にも種間差があることが考えられる。環境変動に対する耐性が種間で異なる機構に関しては、Patterson (1992) は「生物はストレス条件下では体外との物質交換の効率が高いほどよく生存性が高く、海産無脊椎動物ではその形状によって海水との間の物質移動の速度が変わる」という仮説を提唱すると共に、平坦な形状を持つ生物が細い筒状の生物よりも効率の良い物質交換が可能であることを示している。このことから枝状サンゴ群体よりも塊状サンゴ群体の方が、体内と海水との間における物質移動が大きく、比較的ストレスへの耐性が高い群体形態を持つことが示唆されている (Loya *et al.*, 2001)。また、共生藻光合成系に関わる光受容タンパク質や光化学系 II 反応中心の高温依存性の生成阻害の度合いが、培養共生藻株によって異なることが示されており (Takahashi *et al.*, 2008), 共生する藻株の生理学的な違いも、サンゴ共生体のストレス耐性の種間差に影響していると考えられる。今後、高温・酸性化海水の複合ストレスに対する応答の種間差を明らかにすることで、 $\text{CO}_2$  増加に伴う環境ストレスに応じた群集レベルでの動態予測が可能になることが期待される。

現在までに見られるいくつかの実験結果の矛盾点に関しては、対象サンゴ種の違い、実験期間の違い、実験条件の違いなどが主な理由として考えられる (Marubini *et al.*, 2008)。そうした条件が研究報告によって様々であることは Table 2 からも見て取れる。これらの問題については、環境を厳密に制御した飼育実験系による種間の応答比較によって解決されるべきである。また、これまでの実験的研究では、成長速度が比較的速い枝状もしくは葉状群体種が多く用いられており、被覆状・塊状の群体型を持つサンゴ種は研究対象となっていない。群体型に起因する生態学的な機能の違いや野外におけるサンゴ群集の種構成を考慮すると、より広範のサンゴ種に着目した海洋酸性化の影響評価が必要である。今後は、宿主の呼吸代謝/共生藻の光合成バランスへの酸性化海水の影響、共生関係への依存度の異なるサンゴ種間での影響比較、骨格形成と光合成との関係についてのより詳細な知見、そして各種環境ストレスとの複合影響について



Table 2. Summary of experimental studies of effects of acidified seawater on marine organisms cited in this review.

Species and communities	Experiments	Acidification methods	Experimental period, pH conditions	Effects observed	References
Hermatypic corals	<i>Acropora digitifera</i>	CO <sub>2</sub> gas	pH <sub>sws</sub> 6.6, 7.3, 7.6, 7.7, 7.8, 8.0, 27°C	Sperm flagellar motility decrease	Morita <i>et al.</i> , in press
	<i>Acropora tenuis</i> <i>Acropora intermedia</i> , <i>Porites lobata</i>	CO <sub>2</sub> gas CO <sub>2</sub> gas	2 weeks, control and pH 7.6 8 weeks, pH <sub>sws</sub> 7.7, 7.9, 8.2, 25.5°C	Skeletogenesis malformation Calcification, photosynthesis increase	Kurihara, 2008 Anthony <i>et al.</i> , 2008
Coralline algae	<i>Favia frugum</i>	HCl	8 d, pH <sub>NBS</sub> 7.5, 7.9, 8.0, 8.2, 27°C	Calcification decrease, Skeletogenesis malformation, skeletal composition change	Cohen <i>et al.</i> , 2009
	<i>Porites astreoides</i>	HCl	21 d, pH <sub>sws</sub> 7.8, 7.9, 8.0, 26°C	Polyp growth decrease	Albright <i>et al.</i> , 2008
	<i>Stylophora pistillata</i>	NaHCO <sub>3</sub> , HCl, NaOH	8 d, pH <sub>sws</sub> 7.6, 8.0, 8.2, 26.5°C	Calcification, photosynthesis decrease	Manubini <i>et al.</i> , 2008
	<i>Corallina pilulifera</i>	CO <sub>2</sub> gas	1 d, pH <sub>NBS</sub> 7.6, 8.1, 20°C	Ca <sup>2+</sup> uptake decrease	Gao <i>et al.</i> , 1993
	<i>Porolithon onkodes</i>	CO <sub>2</sub> gas	8 weeks, pH <sub>sws</sub> 7.7, 7.9, 8.2, 25.5°C	Calcification, photosynthesis decrease	Anthony <i>et al.</i> , 2008
Coccolithophores	<i>Emiliania huxleyi</i>	CO <sub>2</sub> gas	Multi-generation breeding, pH <sub>NBS</sub> 7.8, 8.0, 8.1, 8.2	Calcification, photosynthesis increase	Iglesias-Rodriguez <i>et al.</i> , 2008
	<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	CO <sub>2</sub> gas	Multi-generation breeding, No description on pH, (pCO <sub>2</sub> 430-1050 ppm), 25°C	Photosynthesis increase	Collins and Bell, 2004
Foraminifera	<i>Marginopora kudakajimensis</i>	HCl, NaOH	71 d, pH <sub>NBS</sub> 7.7, 7.8, 8.2, 8.3, 25°C	Size, weight reduction	Kuroyanagi <i>et al.</i> , 2009
	<i>Ammonia beccarii</i>	HCl	15 d, pH 7	Test dissolution	Le cadre <i>et al.</i> , 2003
Fish	<i>Amphistegina lobifera</i>	CO <sub>2</sub> gas	3 weeks, pH <sub>sws</sub> 6.6, 8.0, 26°C	Test dissolution	Fujita <i>et al.</i> , in preparation
	<i>Amphistegina lobifera</i>	No description	Several days, pH ≤4	Test dissolution	Bentov and Erez, 2005
Community level	<i>Amphiprion percula</i>	CO <sub>2</sub> gas	5 min, pH <sub>sws</sub> 7.6, 7.8, 8.2, 30°C	Smell dysfunction	Munday <i>et al.</i> , 2009
	Coral reef community	NaHCO <sub>3</sub> , Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub> , CaCl <sub>2</sub>	3.8 yr, pH 7.9-8.3, 26.5°C	Calcification decrease	Langdon <i>et al.</i> , 2000
	Coral reef community	CO <sub>2</sub> gas	> half a year, pH 7.8-8.1, 25-26°C	Calcification decrease	Leclercq <i>et al.</i> , 2002
	Coralline algae community	CO <sub>2</sub> gas	6 months, pH <sub>NBS</sub> 7.9-8.3, 8.0-8.4	Coverage decrease	Jokiel <i>et al.</i> , 2008
	Algal community	CO <sub>2</sub> gas	50 d, pH <sub>NBS</sub> 7.9, 8.2	Settlement, growth decrease	Kuffner <i>et al.</i> , 2008
	Algal community	CO <sub>2</sub> gas	6 months, pH <sub>NBS</sub> 7.9-8.3, 8.0-8.4	Coverage increase	Jokiel <i>et al.</i> , 2008
	Algal community	CO <sub>2</sub> gas	50 d, pH <sub>NBS</sub> 7.9, 8.2	Coverage increase	Kuffner <i>et al.</i> , 2008

の知見が、将来予測・効果的な対策を考える上で重要になると考えられる。

## 4.2 紅藻サンゴモ

石灰藻類のうち、大型藻類では紅藻サンゴモ目（以下、「サンゴモ」と記す）の石灰化は、光合成に共役し、プロトンポンプを使う“トランス石灰化”と考えられている（McConnaughey, 1994; 岡崎, 2008）。サンゴモの細胞膜にはプロトンポンプとして働くカルシウムイオン活性化 ATPase が結合しており、細胞内から細胞外に水素イオンを放出していることが確認されている（Mori *et al.*, 1996）。この水素イオンが炭酸水素イオンと反応し、CO<sub>2</sub>を形成して光合成に供給する一方、細胞内に形成された水酸化物イオンは、細胞間隙に放出され、炭酸水素イオンと反応して、炭酸イオンが形成される。この炭酸イオンが、カルシウムイオンと反応して、炭酸カルシウムが細胞間隙と細胞壁に沈着すると想定されている。こうした“トランス石灰化”に対し、緑藻のサボテングサ属（*Halimeda*）では、光合成によって、細胞間隙に炭酸水素イオンやCO<sub>2</sub>が取り込まれてpHが変化し、これに伴う炭酸系の化学平衡の変化が石灰化に密接に関連する“シス石灰化”が提唱されている（McConnaughey, 1994）なお、サボテングサ属も“トランス石灰化”の機構を持つとする指摘もある（岡崎 2008, p. 194）。円石藻は、石灰化のための細胞小器官を持ち、コッコリス（細胞表面に沈着する鱗状の構造物；円石）の形態や構造が厳密に制御されるため、典型的な“生物制御型石灰化”である。円石藻では、種や株によって、石灰化と光合成の間に共役が考えられる場合とそうでない場合がある（岡崎 2008, p. 198）。Iglesias-Rodriguez *et al.* (2008) の報告によると、750ppm の高pCO<sub>2</sub>条件下で培養した円石藻の *Emiliania huxleyi* は、それより低いpCO<sub>2</sub>条件に比べて、石灰化と純一次生産がともに上昇したため、これは海水中のpCO<sub>2</sub>の上昇に反応して円石藻の増殖が見られたことになる。そのため、石灰藻類への海洋酸性化の影響を評価する際には、対象種の石灰質の結晶構造の違い（Table 1）や石灰化のメカニズムによって影響の有無や程度が異なる可能性を考慮する必要がある。石灰化のメカニズムについては岡崎

（2008）や鈴木ら（2008）の総論に詳しい解説があるので、参照されたい。

サンゴモは細胞壁と細胞間隙に石灰質として、あられ石よりも溶解度積の大きい（すなわち、海水に対する飽和度が低い）高マグネシウム方解石が沈着している。この藻類は極域から熱帯域、潮間帯から有光層の下限まで広く分布し、サンゴ礁においては主要な造礁生物に含まれる（松田, 2002; Harvey *et al.*, 2005）。さらに、サンゴモは、サンゴなどの無脊椎動物の着底や変態の誘引に関わる重要な生物であることが知られている（Morse *et al.*, 1988; Heyward and Negri, 1999; Negri *et al.*, 2001; Harrington *et al.*, 2004; Kitamura *et al.*, 2007）。そのため、今後の海洋酸性化によってサンゴモが減少すれば、サンゴ礁生態系に重大な影響を与える可能性が示唆されている（Anthony *et al.*, 2008; Jokiel *et al.*, 2008; Kuffner *et al.*, 2008）。実際、サンゴモ複数種を対象に、酸性化海水中ではサンゴモの石灰化量が低下する可能性を示唆する研究例が報告されている。

例えばピリヒバ（*Corallina pilulifera*）を、pCO<sub>2</sub>を制御した室内の閉鎖系海水中（20℃）で培養したところ、pH 8.0–8.6（海水のpCO<sub>2</sub>約 350ppm）の海水中ではカルシウムイオンの取り込みが認められ、石灰化しているのに対し、pH 7.6（pCO<sub>2</sub>約 1600ppm）の酸性化海水中ではカルシウムイオンの取り込みが見られないため、この種の石灰化はpHの影響を受けると考えられる（Gao *et al.*, 1993）。塩酸（HCl）を添加することで日中の海水のpCO<sub>2</sub>を300ppm上昇させた開放系流水水槽内にて10ヶ月間培養した結果、小石等に着生した無節サンゴモ群集（*Lithophyllum cf. pallescens*, *Hydrolithon* sp., *Porolithon* sp.を含む）の成長量は86%減少し（Jokiel *et al.*, 2008）、同条件に50日間曝した人工基盤へのサンゴモの着生率と成長量は、それぞれ78%と92%と大きく減少することが報告されている（Kuffner *et al.*, 2008）。アナアキイシモ（*Porolithon onkodes*）の室内実験において、28–29℃の高温条件と1200ppmの高pCO<sub>2</sub>それぞれが生体へ及ぼす影響を比較した場合、高pCO<sub>2</sub>条件下の方がより白化し、石灰化量が低下することが示されている（Anthony *et al.*, 2008; Fig. 4）。しかしながらAnthony *et al.* (2008) は、高温及び高pCO<sub>2</sub>条件下で白化したサンゴとサンゴモを比較しているが、

そもそもサンゴモの白化は、褐虫藻を放出するサンゴの白化と異なり、細胞が死亡した状態であるため、白化したサンプルを使った石灰化量の比較は、酸性化海水や高温の影響を正しく評価しているかどうか疑問が残る。さらに、Anthony *et al.* (2008) の実験に使われたアナアキイシモは、同じくサンゴ礁域に多産するコブイシモ (*Hydrolithon reinboldii*) と比べ、高温によって白化しやすいことが報告されている (Gordon, 1973)。今後、白化したサンプルの取り扱いや実験材料として扱う種間の違いを考慮した研究が必要である。

これまで、酸性化海水がサンゴモの生育を阻害するメカニズムを詳細に検討した研究は行なわれていない。しかし、光合成と共役した“トランス石灰化”の機構を持つとされるサンゴモでは、石灰化が阻害されると、光合成も減退することを示唆する研究例がいくつか報告されている。オオシコロ (*Serraticardia maxima*) は、pH 約 5.0 の酸性条件でも酸素発生量から測定した光合成能は減少しないが、石灰化を阻害すると光合成能は約 40% 減少する (岡崎, 2008)。これらのことより、酸性化海水中では石灰化が阻害されることによって、石灰化と共役した光合成も阻害され、成長量が減少するという機構が推測される。高  $p\text{CO}_2$  条件で、サンゴモでは成長量が減少するのに対して、非石灰藻類では逆に成長量が増加、あるいは影響が見られないことが報告されており (Jokiel *et al.*, 2008; Kuffner *et al.*, 2008)、この仮説と整合的である。これに加え、酸性化海水中における炭酸カルシウムの溶解も長期的には細胞を損傷させると考えられる。薬剤による石灰化阻害実験では、すでに石灰化した部分の光合成能は阻害されない (岡崎, 2008)。一方、前述の Gao *et al.* (1993) の実験では、高  $p\text{CO}_2$  条件の暗期に、ペリヒバの培養液中のカルシウムイオン濃度が少し上昇していることから、藻体の炭酸カルシウムが溶解している可能性がある。

#### 4.3 サンゴ礁棲有孔虫

サンゴ礁海域に棲息する底生有孔虫 (以下、「サンゴ礁棲有孔虫」と記す) は、直径 1mm 程度の微小な原生生物でありながら、サンゴ・石灰藻類に次ぐ、あるいは場所によってはそれらに匹敵する炭酸塩生産力 (0.1~1

kg  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ ) を持ち (Hallock, 1981)、その多くは微細藻類と細胞内共生する (Lee, 1998)。特に有孔虫の死後残される石灰質殻は、サンゴ礁海域の砂浜や州島の砂粒径堆積物に多く含まれており、これらの地形の形成や維持に貢献している (例えば, Yamano *et al.*, 2000; Hohenegger, 2006; Fujita *et al.*, 2009)。

石灰質殻を持つ有孔虫は、分類群により異なる結晶形 (低マグネシウム方解石, 高マグネシウム方解石, あられ石) を分泌し (Sen Gupta, 1999), サンゴ礁棲有孔虫では高マグネシウム方解石を分泌する分類群が多い。そのため、海洋酸性化によってサンゴモと共に最初に影響を被る可能性のあるサンゴ礁石灰化生物として注目されている。また、高マグネシウム方解石を分泌する有孔虫でも分類群間や同一種個体間で殻に含まれるマグネシウムの含有量に変異が見られる (Raja *et al.*, 2005)。

有孔虫の石灰質殻は、殻壁の構造を基に 2 種類に区分される (Erez, 2003)。一つは、多孔質 (ガラス質) 殻と呼ばれ、殻壁に多くの細孔があり、柱状の方解石結晶が光の入射方向に対して平行に配列する。もう一つは、無孔質 (陶器質) 殻と呼ばれ、殻壁に細孔がなく、方解石結晶がランダムに配列する。前者の殻は一般に低マグネシウム方解石または高マグネシウム方解石からなり、後者の殻は高マグネシウム方解石からなる。サンゴ礁棲有孔虫では、*Amphistegina*, *Baculogypsina*, *Calcarina* が多孔質殻を、*Marginopora* や *Peneroplis* が無孔質殻を造る。

多孔質殻と無孔質殻の有孔虫では石灰化機構が異なり (ter Kuile, 1991; Erez, 2003), 多孔質殻の有孔虫は細胞内でカルシウムイオンや炭酸イオンを濃縮したプールを造り、石灰化 (新室形成) 時に放出する。石灰化に用いる炭酸イオンは、海水から拡散により細胞内に取り込まれた炭酸水素イオンに由来する。共生藻は石灰化には直接関与しないが、細胞内に取り込まれた炭酸水素イオンを有孔虫と奪い合う。一方、無孔質殻の有孔虫は、細胞内の小胞で針状の高マグネシウム方解石結晶を分泌する。その結晶はすぐに石灰化 (新室形成) 部位へ運ばれ、石灰化には海水から拡散により細胞内へ取り込まれた炭酸イオンを利用する。共生藻は石灰化には直接関与しない。

今後起こりうる海洋酸性化 (pH・炭酸イオン濃度・

炭酸塩飽和度の低下) に対する有孔虫の石灰化への影響に関しては、まだ十分な研究が行われていない。しかし、有孔虫の石灰化メカニズムの解明を目的として、pHを制御した飼育実験の報告が数例ある。サンゴ礁棲有孔虫では、 $^{14}\text{C}$ をトレーサーとした取り込み実験の結果、多孔質殻 (*Amphistegina*) と無孔質殻 (*Amphisorus*) の有孔虫ともに、pHが現在の海水 (pH 8.2–8.3) よりも低下すると、取り込み速度が低下し、pH 7.0 でほぼ0となるが (ter Kuile *et al.*, 1989), その低下傾向は両者でやや異なる。また、外洋に分布する浮遊性有孔虫では、炭酸イオン濃度が現在の値 (約  $200 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ) よりも低いと、殻重量が軽くなり、石灰化量が低下する (Bijma *et al.*, 1999)。また、サンゴ礁海域に特徴的な種ではないが、沿岸域に棲息する *Ammonia beccarii* では、pHが7.5より低いと仮足の伸縮が見られなくなり、殻の溶解が見られたが、この有孔虫を自然海水に戻すと再び石灰化を始めた (Le Cadre *et al.*, 2003)。同様の現象は、サンゴ礁棲有孔虫 *Amphistegina* の石灰化機構を明らかにするための飼育実験でも報告されている (Bentov and Erez, 2005)。

筆者らの一部が参加した Kuroyanagi *et al.* (2009) は、HCl 及び NaOH 添加による pH 制御ではあるが、サンゴ礁棲有孔虫の海洋酸性化による影響を本格的に評価するための実験である。ゼニイシ (*Marginopora kudakajimensis*) の無性生殖直後の個体を 8.3 から 7.7 の4つの pH 試験区 (NBS scale) で約10週間飼育したところ、pHが低い程、殻重量及び直径が減少する傾向が認められた。また、筆者らが予備的に行なった、サンゴ礁棲有孔虫 *Amphistegina lobifera* を  $\text{CO}_2$  添加により pH を 6.6 (海水の  $\text{pCO}_2$  約 17000ppm) に調整した開放系流水水槽に3週間曝した場合においても、殻は溶解したが、自然海水に戻したところ仮足を伸ばし、生存が確認された (藤田ら 未発表)。

以上の実験・観察結果によると、海洋酸性化が起これるとサンゴ礁棲有孔虫の石灰化速度が低下し、殻が溶解する可能性があるが、殻が溶けても生存は可能のようである。今後は、有孔虫殻の構造と石灰化機構の違いに着目しながら飼育実験データを増やし、予想される石灰化速度の低下や溶解現象を多面的に観察・計測する必要があるだろう。また、サンゴ礁棲有孔虫の多くは微細藻類と

細胞内共生する。共生藻による光合成は殻表面付近での pH を上昇させる効果を持つため (Köhler-Rink and Kürzl, 2000), その石灰化への影響を微小スケールで検討することも興味深い。さらに、殻の溶解によって原形質がむき出しになってしまうと、生存は可能かもしれないが、その代謝や捕食圧の影響も検討する必要があるだろう。

#### 4.4 海洋酸性化が造礁サンゴの初期生活史段階に及ぼす影響

ここまでは、石灰化生物における、海洋酸性化によって引き起こされる石灰化量低下の可能性について述べてきた。これは、海水中の水素イオン濃度の増加によるものではなく、化学平衡の移動に伴う炭酸イオン濃度と炭酸カルシウムの飽和度の低下に起因するものであった。しかし、海洋酸性化が石灰化以外の生物機能に及ぼす影響も無視できない。そのような影響の例としては、スジホシムシ (*Sipunculus nudus*) において外界の pH の低下が生物の細胞内の pH 低下を引き起こすと共に、酸素消費量やアンモニアの体外への排出量の低下 (Pörtner *et al.*, 2004), タンパク質合成の減少 (Langenbuch *et al.*, 2006) といった代謝の低下を起こすことが報告されている。また、石灰化以外の受精や発生などを含む初期生活史段階は、環境変化の影響を最も受けやすいと考えられており (Raven *et al.*, 2005; Kurihara, 2008), 海洋酸性化が海洋生物の初期生活史に及ぼす影響に関する研究例は近年増えつつある。

これまでの受精に関する研究では、酸性化海水中における、精子鞭毛運動の低下による受精率の低下が、温帯のウニで報告されている (Kurihara and Shirayama, 2004; Havenhand *et al.*, 2008)。サンゴに関しては、筆者らの研究グループが、 $\text{CO}_2$  添加により海水の  $\text{pCO}_2$  を約 900ppm に調整した海水に曝したコブミドリイシ (*Acropora digitifera*) の精子において、遊泳精子率がコントロール条件の 69% から 46% に低下することを確認している (Morita *et al.*, in press)。また、酸性化海水がサンゴ幼生に与える影響に関しては、主に着底後の成長に負の影響が出ることが報告されている (Albright *et al.*, 2008; Kurihara, 2008; Cohen *et al.*,

2009)。Albright *et al.* (2008) は、カリブ海のハマサンゴ属の1種 *Porites astreoides* の幼生の酸性化海水中における着底及び着底後の動態を観察した。その結果、着底には影響が見られないものの、炭酸カルシウムの飽和度の低下に伴い、着底後成長率が減少することが明らかとなった (Albright *et al.*, 2008)。また、ウスエダミドリイシ (*Acropora tenuis*) では、卵から14日間、1000ppmの酸性化海水中で飼育すると、着底後のポリプの骨格形成の異常が観察されることが報告されている (Kurihara, 2008)。さらにキクメイシ属の1種 *Favia fragum* の初期ポリプにおいては、塩酸の添加によって炭酸カルシウム飽和度 ( $\Omega$ ) を低下させた海水中 ( $\Omega = 3.7, 2.4, 1.0, 0.2$ ) での8日間の飼育により、石灰化開始時期の遅れや、骨格重量の低下、あられ石の結晶の形態変異や構成元素の割合の変化が起こることが報告されている (Cohen *et al.*, 2009)。

このように、これまでの初期生活史に関する研究は、酸性化海水中におけるサンゴの反応を、各生活史段階毎に観察し記述したものがほとんどで、その生理学的メカニズムや分子機構の解明を目指した研究は少ない。海洋酸性化によるサンゴの初期生活史への影響は、幼生の新規加入、ひいてはサンゴ群集の維持・形成に重要な影響を及ぼすことが予想される。そのため、酸性化海水中における初期生活史段階のサンゴの反応を司る生理学的メカニズムや分子機構の解明が今後の課題であろう。なお、初期生活史以外では、酸性化海水がサンゴの成熟に及ぼす影響も調べられているが、今のところ配偶子の減少などは報告されていない (Fine and Tchernov, 2007; Jokiel *et al.*, 2008)。

## 5. 海洋酸性化によって引き起こされるサンゴ礁生態系への影響の将来予測

2007年のScienceに発表された、Hoegh-Guldberg *et al.* (2007)の海洋酸性化に関する論文では、大気中のCO<sub>2</sub>増加にともなう今後の海洋酸性化について、3つのサンゴ礁シナリオ (Coral Reef Scenarios: CRS-A, CRS-B, CRS-C) に分けた予測をしている。この中で、グレートバリアリーフに現存するサンゴ礁の例を挙げつつ、大気中のCO<sub>2</sub>増加に伴って、多様なサンゴ種が見

られる状態から、塊状サンゴと大型藻類が優占した状態、さらにほとんどのサンゴ種が失われて藻類に覆われた状態への変化が順次起こりえることが示されている。

まず、大気中のpCO<sub>2</sub>が380ppmで維持される場合 (シナリオ CRS-A) では、気候変動とは直接関連しない局所的なストレス要因、すなわち土砂の流入、海域の富栄養化、毒性物質や病原体の進入、藻食魚等の過剰な漁獲などを抑制することで、サンゴ礁生態系はその分布域を変えずに存続が可能であると予測している。また、現状よりも高いpCO<sub>2</sub>下では、夏季の異常高水温によるサンゴの大規模白化現象の頻発化も予測され (Hoegh-Guldberg, 1999)、塊状ハマサンゴなど温度耐性が比較的高いとされる種が優占するなど (Loya *et al.*, 2001)、種やサイズ構成の極端な偏りを伴う群集構造が各地で出現することが示唆されている。

次に、毎年1ppm以上の大気pCO<sub>2</sub>の上昇が一定に進む状況を想定した場合 (シナリオ CRS-B) では、100年以内にpCO<sub>2</sub>が450~500ppmに達し、海水中の炭酸イオン濃度が200  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ よりも低下して、この時点でサンゴ礁の侵食が石灰化速度を上回ってしまうことが予想されている (Kleypas and Langdon, 2006)。これは、現在石灰化が溶解を上回って炭酸カルシウムの正味の付加があるサンゴ礁の分布が、あられ石の飽和度がおよそ3.3以上の海域に限られることから支持される (Kleypas *et al.*, 1999a)。あられ石の飽和度が1以上の海域であってもサンゴ礁の侵食が石灰化を上回る理由は、海水のpCO<sub>2</sub>の上昇と炭酸カルシウムの飽和度の低下に伴う石灰化速度の低下に加えて、堆積物中の微生物の呼吸が引き起こす局所的なpCO<sub>2</sub>の上昇及び飽和度の低下による石灰質基質の脱灰が原因ではないかと考えられている (Leclercq *et al.*, 2002)。また、海洋酸性化による礁形成への影響が現代の特殊な環境において調べられている。パナマ地峡の太平洋に面したパナマ湾とチリキ湾における比較研究によると、中深層からのpCO<sub>2</sub>の高い湧昇流の影響によって炭酸カルシウムの飽和度が低い海域 (チリキ湾の3.5に対してパナマ湾は2.9) の礁岩は、空隙を二次的な炭酸カルシウム結晶で埋められた領域の割合が小さく、穿孔性生物による侵食速度が大きいことが示されている (Manzello *et al.*, 2008)。今後の海洋酸性化進行に伴って、サンゴ礁の侵食が石灰化速度を上

回ってしまうことに加えて、近年の地球温暖化や化学物質による海洋環境汚染によって引き起こされる、海水中の病原菌の増加や免疫系の攪乱が原因と考えられるサンゴの病気への罹患頻度の増加など (Mydlarz *et al.*, 2006) もあり、半世紀のうちに現在より数°Cの海水温上昇が見込まれるシナリオ CRS-B では、サンゴ群集がさまざまなストレスによって衰退することが危惧されている。

海洋酸性化は、サンゴへの直接影響もさることながら、海洋酸性化の影響を受けやすい他の生物を介して、サンゴに間接的な負の影響を及ぼす可能性がある。例えば、紅藻のサンゴモまたはサンゴモに付着する共生微生物はサンゴ幼生が着底する鍵となるが (Morse *et al.*, 1988; Heyward and Negri, 1999; Negri *et al.*, 2001; Harrington *et al.*, 2004; Kitamura *et al.*, 2007), pH の変化に敏感な高マグネシウム方解石を藻体とした骨格を持つため (Honisch and Hemming, 2005), サンゴよりも高い pH で成長阻害が起こると考えられている。そのため、サンゴ幼生が直接の影響を受けないレベルの酸性化海水でも、サンゴモが減少することによって、サンゴ幼生の新規加入が困難になる可能性も指摘されている。

さらに、問題となるのは大型藻類の繁茂である。元来、大型藻類はサンゴと住み場所や光などの資源を争いつつ、サンゴの着底を阻害する生化学物質をつくる、潜在的な競争相手であった。しかし、底質からサンゴが消失すれば、大型藻類に新たな生息場所を提供することになるため、長期的なサンゴの着底・繁殖・成長が阻害されることも懸念されている (Birrell *et al.*, 2008)。他の生物を介したサンゴへの間接的影響が、水温の異常上昇との複合的影響を見せることによって、サンゴが優占する現在のサンゴ礁生態系の状態が崩壊し、入れ替わりに比較的環境ストレスに強く成長力のある大型藻類が繁茂・優占し、安定した群集構造を形成してしまうと予測されている (Steneck, 1994; Mumby *et al.*, 2007a, 2007b)。また、物理的影響 (サンゴ礁構造の脆弱化による侵食速度の増加、海水位上昇や強大化する台風の影響など) が合わさることで、これまでサンゴ礁によって維持されてきた沿岸域の物理的保護機能が失われ、サンゴ礁に隣接する砂浜、マングローブ域、海草帯や湿地帯を含む汽水域の生態系が波浪や嵐の影響に対して脆弱になるとの予測

がされている。

pCO<sub>2</sub> が 100 年以内に 500ppm 以上に達した状態を想定したシナリオ CRS-C では、炭酸イオン濃度が 200  $\mu\text{mol kg}^{-1}$  (あられ石飽和度 < 3.3) を下回り、水温は現在の平均から 2°C 以上高くなることから、サンゴ礁に関連する生物群の半数以上が絶滅の危機に瀕すると予測されている (Knowlton, 1992)。サンゴ礁持続のための pCO<sub>2</sub> の閾値を定義することは難しいが、上記のように Hoegh-Guldberg *et al.* (2007) によるサンゴ礁シナリオでは、サンゴの生息密度・種の多様性の減少はもとより、サンゴ礁特有の生息環境の複雑さや、サンゴ自体に依存した魚類や無脊椎動物の減少 (Wilson *et al.*, 2006) を含むサンゴ礁生態系全体としての生物多様性の低下が予測されている。

サンゴは進化学的な適応、または生理学的な環境順応によって、環境変動に対応できるという考え方もある (Hughes *et al.*, 2003)。しかし、サンゴは比較的世代時間が長いために、短期間に起こる環境の急激な変化には適応しにくい生物であり、進化的な対応はあまり期待できないと思われる。その一方で、共生する褐虫藻のタイプを変えることで、環境変動に対応する可能性はあるかもしれない。褐虫藻は、DNA の違いによって多くのタイプに識別され、タイプによって、高温耐性など表現型に変異がある (レビューとして諏訪・井口, 2008)。実際に単一サンゴ群体に共生する褐虫藻のタイプが複数あることも分かっており (Baker and Romanski, 2007), 体内の褐虫藻タイプの組み合わせを変化させることによって、サンゴが高温耐性を高めたという報告もある (Rowan, 2004; Berkelmans and van Oppen, 2006; Suwa *et al.*, 2008)。しかし、現在よりも 2°C 以上高い (シナリオ CRS-C) 水温耐性につながる新規の長期的共生関係は生まれにくいとも考えられている (Stat *et al.*, 2006)。また、複数の褐虫藻タイプを持っているサンゴの種数が比較的少ない可能性だけでなく、宿主サンゴ種-褐虫藻タイプの組み合わせについても、柔軟性が低いことが示唆されている (Goulet, 2006, 2007; Stat *et al.*, 2006)。上記の点から、同一宿主に共生する藻類の組成変化が今後起こる可能性は無視できないものの、サンゴの適応・順応速度がサンゴ礁シナリオ CRS-B・CRS-C で予測されている急激な環境変化に対応できるかどうか

に関しては議論の余地がある (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007)。

これまでの多くの研究から、サンゴの石灰化量が海洋酸性化に伴い低下し、酸性化状態が続く限り回復せず、また、現在の海洋酸性化に対してサンゴが適応していく可能性が低いことが示唆されている (Kleypas *et al.*, 2006)。サンゴの成長力と競争力が低下した結果、サンゴ礁生態系は水質の悪化や藻食性魚類種の過剰な漁獲などが引き起こす、サンゴと競合する大型藻類の増加など、地域的な負の影響に対してより脆弱になると考えられている。また、海洋酸性化は高等動物の行動にも影響を与えることが示されており、サンゴ礁域に生息するクマノミの一種 *Amphiprion percula* の稚魚では、pH 7.8 (海水の  $p\text{CO}_2$  約 1000ppm) において嗅覚機能の低下が生じ、親の居場所や生息するのに適した場所を特定できなくなる可能性が指摘されており (Munday *et al.*, 2009)、海洋酸性化がサンゴ礁生態系全体に及ぼす影響は計り知れない。さらには、海洋酸性化の直接影響だけでなく、同時に予測されている局地的な異常気象による記録的降雨の頻発化などによって、陸域からの栄養塩と土砂が多量にサンゴ礁沿岸域へ流入し、水質の悪化が加速度的に進むとも考えられている。また、今後予想されている海水位の上昇 (2100年までに +23~51cm; IPCCによるシナリオ A2; IPCC, 2007) と、海洋酸性化に伴うサンゴの成長率低下とが合わさって、水位上昇に対してサンゴ礁の維持・成長が追いつかず、人間の生活を支えてきたサンゴ礁の機能までもがほぼ失われてしまう危険性がある (Grigg *et al.*, 2002)。いずれにしても、現在我々が目にしているサンゴ礁が、海洋酸性化が進行するときわめて稀なものになる可能性が高いことは明らかであろう。

## 6. 今後の展望

ここまで見てきたように、海洋酸性化がサンゴ礁域の石灰化生物に悪影響を及ぼすことは明らかである。一方で、今後の海洋酸性化の進行に対して、海洋生物がどのような適応を示すのか、あるいは適応しうるのかも重要な課題であるが、ほとんど研究が進んでいない。具体的な研究例として、Collins and Bell (2004) は、モデル

生物として知られる淡水性の単細胞緑藻の1種コナミドリムシ (*Chlamydomonas reinhardtii*) を、1050ppmの酸性化海水中で約1000世代の飼育実験を行なった。その結果、コナミドリムシの一部の系列には、クロロフィル含量の増加及び細胞サイズの減少に加えて、光合成及び呼吸速度の上昇を含む複数の特徴が生じた。これらの系列は、現在の大気と同じ  $p\text{CO}_2$  条件下ではうまく成長できなかったことから、高  $p\text{CO}_2$  に適応した可能性がある (Collins and Bell, 2004)。Zeebe *et al.* (2008) も述べているように、海洋生物が今後の海洋酸性化に適応しうるかどうかを評価するためには、長期間の高  $p\text{CO}_2$  曝露実験、また酸性化海水への応答性が、遺伝子型によってどのように異なるのかを評価することが必要であり、今後の研究が待たれる。

また、海洋酸性化が生物に及ぼす影響の評価実験を行う上での問題点として、海水の  $p\text{CO}_2$  を正しく測定するためには高価な機器もしくは精密な計測が必要であり、実際の実験において  $p\text{CO}_2$  を一定に保つことは容易ではないという点が挙げられる。例えば Leclercq *et al.* (2002) の  $\text{CO}_2$  添加実験では、 $p\text{CO}_2$  が 200~300ppm 近く変動している。また、これまで多く行なわれてきた酸・アルカリ添加による実験では、海水の全アルカリ度が変化してしまうため、今後の  $\text{CO}_2$  増加を想定した酸性化海水実験とは言えない。

さらには、サンゴ礁の浅い礁池のような環境では、昼の光合成の卓越による pH 上昇と夜間の呼吸による pH 低下の変動幅が大きく (Kayanne *et al.*, 1995; Suzuki *et al.*, 1995)、例えば沖縄県瀬底島周辺部のサンゴ礁域では 200~600ppm の  $p\text{CO}_2$  の日周変動が観測されている (Kitada *et al.*, 2006)。潮汐による躍層面の内部波によって、サンゴ礁が高  $p\text{CO}_2$  の深層水に曝される日周変動も想定される (e.g. Leichter *et al.*, 1996)。これまで行なわれてきたような、 $p\text{CO}_2$  を一定に高めた系による飼育実験では厳密な評価を行なっているとは言えない。海水の  $p\text{CO}_2$  の厳密な制御や自然条件に近い  $p\text{CO}_2$  の日周変動の加味、そして石灰化速度を直接規定しているためより重要であると報告されている炭酸イオン ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) の日周変動を再現できる実験系の確立なども望まれる。

筆者らのグループでは、環境省の地球環境研究総合推進費 (課題名: 海洋酸性化が石灰化生物に与える影響の

実験的研究，代表者：野尻幸宏）を受けて，精密 CO<sub>2</sub> 制御装置（AICAL 装置：AICAL は 課題英名 Acidification Impact on CALcifiers の略）を用いた実験研究を進めている。AICAL 装置は，産業革命以前の現在よりも低い pCO<sub>2</sub> レベルである 250ppm から 2000ppm の範囲について，pCO<sub>2</sub> 一定モード（±数十 ppm 以下）での運用と，さらに pCO<sub>2</sub> について日周変動の再現が可能である。今後はこのような実験条件を精密に制御できる実験装置を用い，海洋酸性化の進行が海洋生態系に及ぼす影響について評価することで，信頼性の高い新たな科学的知見を得ることが望まれる。

## 謝 辞

本研究は，環境省地球環境研究総合推進費（B-084，課題名：海洋酸性化が石灰化生物に与える影響の実験的研究）による成果である。

## References

- Albright, R., B. Mason, and L. Langdon (2008): Effect of aragonite saturation state on settlement and post-settlement growth of *Porites astreoides* larvae. *Coral Reefs*, **27**, 485–490.
- Anthony, K. R., D. I. Kline, G. Diaz-Pulido, S. Dove, and O. Hoegh-Guldberg (2008): Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **105**, 17442–17446.
- Baker, A. C., and A. M. Romanski (2007): Multiple symbiotic partnerships are common in scleractinian corals, but not in octocorals: Comment on Goulet (2006). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **335**, 237–242.
- Bentov, S., and J. Erez (2005): Novel observations on biomineralization processes in foraminifera and implications for Mg/Ca ratio in the shells. *Geology*, **33**, 841–844.
- Bijma, J., H. J. Spero, D. W. Lea (1999): Reassessing foraminiferal stable isotope geochemistry: impact of the oceanic carbonate system (experimental results), p. 489–512. In *Use of Proxies in Paleoceanography: Examples from the South Atlantic*, edited by G. Fischer and G. Wefer, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Birrell, C. L., L. J. McCook, B. L. Willis, and L. Harrington (2008): Chemical effects of macroalgae on larval settlement of the broadcast spawning coral *Acropora millepora*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **362**, 129–137.
- Berkelmans, R., and M. J. H. van Oppen (2006): The role of zooxanthellae in the thermal tolerance of corals: a ‘nugget of hope’ for coral reefs in an era of climate change. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **273**, 2305–2312.
- Barnes, D. J., and B. E. Chalker (1990): Calcification and photosynthesis in reef-building corals and algae, p. 109–131. In: *Coral Reefs, Ecosystems of the World*, Vol. 25, edited by Z. Dubinsky, Elsevier, Amsterdam.
- Caldeira, K., M. Akai, P. Brewer, B. Chen, P. Haugan, T. Iwama, P. Johnston, H. Kheshgi, Q. Li, T. Ohsumi, H. Pörtner, C. Sabine, Y. Shirayama, J. Thomson, J. Barry, and L. Hansen (2005): IPCC Special Report on Carbon Dioxide Capture and Storage, Cambridge University Press, Cambridge, p. 279–317.
- Caldeira, K., and M. E. Wickett (2003): Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, **425**, 365.
- Cohen, A., and T. A. McConnaughey (2003): Geochemical perspectives on coral mineralization. *Rev. Mineral. Geochem.*, **54**, 151–187.
- Cohen, A. L., D. C. McCorkle, S. de Putron, G. A. Gaetani and K. A. Rose (2009): Morphological and compositional changes in the skeletons of new coral recruits reared in acidified seawater: Insights into the biomineralization response to ocean acidification. *Geochim. Geophys. Geosyst.*, **10**, Q07005, doi:10.1029/2009GC002411
- Collins, S., and G. Bell (2004): Phenotypic consequences of 1000 generations of selection at elevated CO<sub>2</sub> in a green alga. *Nature*, **431**, 566–569.
- Cooper, T. F., G. De’ath, K. E. Fabricius, and J. M. Lough (2008): Declining coral calcification in massive *Porites* in two nearshore regions of the northern Great Barrier Reef. *Global Change Biol.*, **14**, 529–538.
- De’ath, G., J. M. Lough, and K. E. Fabricius (2009): Declining coral calcification on the Great Barrier Reef. *Science*, **323**, 116–119.
- Edmunds, J. P. (2007): Evidence for a decadal-scale decline in the growth rates of juvenile scleractinian corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **341**, 1–13.
- Erez, J. (2003): The source of ions for biomineralization in foraminifera and their implications for paleoceanographic proxies. *Rev. Mineral. Geochem.*, **54**, 115–149.
- Fine, M., and D. Tchernov (2007): Scleractinian coral species survive and recover from decalcification. *Science*, **315**, 1811.
- Forêt, S., K. Kassahn, L. C. Grasso, D. C. Hayward, A. Iguchi, E. E. Ball, and D. J. Miller (2007): Genomic and microarray approaches to coral reef conservation biology. *Coral Reefs*, **26**, 475–486.
- Fujita, K., Y. Osawa, H. Kayanne, Y. Ide, and H. Yamano (2009): Distribution and sediment production of large benthic foraminifers on reef flats of the Majuro Atoll, Marshall Islands. *Coral Reefs*, **28**, 29–45.
- Furla, P., I. Galgani, I. Durand, and D. Allemand (2000): Sources and mechanisms of inorganic carbon transport for coral calcification and photosynthesis. *J. Exp. Biol.*, **203**, 3445–3457.
- Gao, K., Y. Aruga, K. Asada, T. Ishihara, T. Akano, and M. Kiyohara (1993): Calcification in the articulated coralline alga *Corallina pilulifera*, with special reference to the effect of elevated CO<sub>2</sub> concentration. *Mar. Biol.*, **117**, 129–132.
- Gattuso, J.-P., D. Allemand and M. Frankignoulle (1999): Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs. A review of interactions and control by carbonate chemistry. *Am. Zool.*, **39**, 160–183.
- Gordon, G. (1973): Effect of heated water on two species of crustose coralline algae, *Porolithon onkodes* and *Hydrolithon reinboldii*. *Univ. Guam Mar. Lab. Tech. Rep.*, **7**, 193–202.
- Goulet, T. L. (2006): Most corals may not change their symbionts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **321**, 1–7.



- Goulet, T. L. (2007): Most scleractinian corals and octocorals host a single symbiotic zooxanthella clade. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **335**, 243–248.
- Grigg, R. W., E. Grossman, S. Earle, S. Gittings, D. Lott, and J. McDonough (2002): Drowned reefs and antecedent karst topography, Au'au Channel, S.E. Hawaiian Islands. *Coral Reefs*, **21**, 73–82.
- Hallock, P. (1981): Production of carbonate sediments by selected large benthic foraminifera on two Pacific coral reefs. *J. Sediment. Petrol.*, **51**, 467–474.
- Hall-Spencer, J. M., R. Rodolfo-Metalpa, S. Martin, E. Ransome, M. Fine, S. M. Turner, S. J. Rowley, D. Tedesco, and M.-C. Buia (2008): Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature*, **454**, 96–99.
- Harrington, L., K. Fabricius, G. De'ath, and A. Negri (2004): Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology*, **85**, 3428–3437.
- Harvey, A., W. Woelkerling, T. Farr, K. Neill, and W. Nelson (2005): Coralline algae of central New Zealand: an identification guide to common 'crustose' species. *NIWA Information Series*, **57**, 1–145.
- Havenhand, J. N., F. R. Buttler, M. C. Thorndyke, and J. E. Williamson (2008): Near-future levels of ocean acidification reduce fertilization success in a sea urchin. *Curr. Biol.* **18**, R651–652.
- Heyward, A. J. and A. P. Negri (1999): Natural inducers for coral larval metamorphosis. *Coral Reefs*, **18**, 273–279.
- Hoegh-Guldberg, O. (1999): Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Freshw. Res.*, **50**, 839–866.
- Hoegh-Guldberg, O., A. P. Mumby, A. J. Hooten, R. S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C. D. Harvell, P. F. Sale, A. J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C. M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R. H. Bradbury, A. Dubi, and M. E. Hatziolos (2007): Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, **318**, 1737–1742.
- Hofmann, G. E., M. J. O'Donnell, and A. E. Todgham (2008) Using functional genomics to explore the effects of ocean acidification on calcifying marine organisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **373**, 219–225.
- Hohenegger, J. (2006): The importance of symbiont-bearing benthic foraminifera for West Pacific carbonate beach environments. *Mar. Micropaleontol.*, **61**, 4–39.
- Honisch, B. and N. G. Hemming (2005): Surface ocean pH response to variations in pCO<sub>2</sub> through two full glacial cycles. *Earth. Planet. Sci. Lett.*, **236**, 305–314.
- Hughes, T. P., A.H. Baird, D. R. Bellwood, M. Card, S. R. Connolly, C. Folke, R. Grosberg, O. Hoegh-Guldberg, J. B. Jackson, J. Kleypas, J. M. Lough, P. Marshall, M. Nystrom, S. R. Palumbi, J. M. Pandolfi, B. Rosen, and J. Roughgarden (2003): Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, **301**, 929–933.
- Iglesias-Rodriguez, M. D., P. R. Halloran, R. E. M. Rickaby, I. R. Hall, E. Colmenero-Hidalgo, J. R. Gittins, D. R. H. Green, T. Tyrrell, S. J. Gibbs, P. von Dassow, E. Rehm, E. V. Armbrust, and K. P. Boessenkool (2008): Phytoplankton calcification in a high-CO<sub>2</sub> World. *Science*, **320**, 336–340.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007): *Climate Change 2007 Synthesis report*, Cambridge University Press, New York.
- Jokiel, P. L., K. S. Rodgers, I. B. Kuffner, A. J. Andersson, E. F. Cox, and F. T. Mackenzie (2008): Ocean acidification and calcifying reef organisms: a mesocosm investigation. *Coral Reefs*, **27**, 473–483.
- Kawahata H., A. Suzuki, and K. Goto (1997): Coral reef ecosystems as a source of atmospheric CO<sub>2</sub>: evidence from PCO<sub>2</sub> measurements of surface waters. *Coral Reefs*, **16**, 261–266.
- Kayanne, H., A. Suzuki, and H. Saito (1995): Diurnal changes in the partial pressure of carbon dioxide in coral reef water. *Science*, **269**, 214–216.
- Kitada, Y., H. Fujimura, R. Tokeshi, and T. Oomori (2006): Air-sea CO<sub>2</sub> flux and gas exchange coefficient at the Sesoko coral reefs, Okinawa, Japan. *Galaxea*, **8**, 51–60
- Kitamura, M., T. Koyama, Y. Nakano, and D. Uemura (2007): Characterization of a natural inducer of coral larval metamorphosis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **340**, 96–102.
- Kleypas, J. A., and C. Langdon (2006): Chapter 5, Coral reefs and changing seawater chemistry, p. 73–110. In *Coral Reefs and Climate Change: Science and Management*, Vol. 61, edited by J. T. Phinney, O. Hoegh-Guldberg, J. Kleypas, W. Skirving and A. Strong, AGU Monograph Series, Coastal and Estuarine Studies, Am. Geophys. Union, Washington DC.
- Kleypas, J. A., J. W. McManus, and L. A. B. Menez (1999a): Environmental limits to coral reef development: Where do we draw the line? *Am. Zool.*, **39**, 146–159.
- Kleypas, J. A., R. W. Buddemeier, D. Archer, J.-P. Gattuso, C. C. Langdon, and B. N. Opdyke (1999b): Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science*, **284**, 118–120.
- Kleypas, J. A., R. A. Feely, V. J. Fabry, C. Langdon, C. L. Sabine, and L. L. Robbins (2006): *Impacts of Ocean Acidification on Coral Reefs and Other Marine Calcifiers: A Guide for Future Research*. Report of a workshop held on 18–20 April 2005, St. Petersburg, FL, sponsored by NSF, NOAA, and the U.S. Geological Survey, 88pp.
- Knowlton, N. (1992): Thresholds and multiple stable states in coral-reef community dynamics. *Am. Zool.*, **32**, 674–682.
- Köhler-Rink, S. and M. Kühl (2000): Microsensor studies of photosynthesis and respiration in larger symbiotic foraminifera. I The physico-chemical microenvironment of *Marginopora vertebralis*, *Amphistegina lobifera* and *Amphisorus hemprichii*. *Mar. Biol.*, **137**, 473–486.
- Kuffner, I. B., A. J. Andersson, P. L. Jokiel, K. S. Rodgers, and F. T. Mackenzie (2008): Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification. *Nature Geoscience*, **1**, 114–117.
- Kurihara, H. and Y. Shirayama (2004): Effects of increased atmospheric CO<sub>2</sub> on sea urchin early development. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **274**, 161–169.
- Kurihara, H. (2008): Effects of CO<sub>2</sub>-driven ocean acidification on the early developmental stages of invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **373**, 275–284.
- Kuroyanagi, A., H. Kawahata, A. Suzuki, K. Fujita, and T. Irie (2009) Impacts of ocean acidification on large benthic foraminifers: Results from laboratory experiments. *Mar. Micropaleontol.*, **73**, 190–195.
- Langdon, C., T. Takahashi, C. Sweeney, D. Chipman, J. Goddard, F.

- Marubini, H. Aceves, H. Barnett, and M. J. Atkinson (2000): Effect of calcium carbonate saturation state on the calcification rate of an experimental coral reef. *Global Biogeochem. Cycles*, **14**, 639–654.
- Langenbuch M., C. Bock, D. Leibfritz, and H. O. Portner (2006): Effects of environmental hypercapnia on animal physiology: A  $^{13}\text{C}$  NMR study of protein synthesis rates in the marine invertebrate *Sipunculus nudus*. *Comp. Biochem. Physiol. A*, **144**, 479–484.
- Le Cadre, V., J.-P. Debenay, and M. Lesourd (2003): Low pH effects on *Ammonia beccarii* test deformation: implications for using test deformations as a pollution indicator. *J. Foraminifer Res.*, **33**, 1–9.
- Leclercq, N., J.-P. Gattuso, and J. Jaubert (2002): Primary production, respiration, and calcification of a coral reef mesocosm under increased  $\text{CO}_2$  partial pressure. *Limnol. Oceanogr.*, **47**, 558–564.
- Lee, J. J. (1998): "Living sands"-larger foraminifera and their endosymbiotic algae. *Symbiosis*, **25**, 71–100.
- Leichter J. J., S. R. Wing, S. L. Miller, M. W. Denny (1996): Pulsed delivery of subthermocline water to Conch Reef (Florida Keys) by internal tidal bores. *Limnol. Oceanogr.*, **41**, 1490–1501.
- Lewis, E., and D. W. R. Wallace (1998): Program developed for  $\text{CO}_2$  system calculations, ORNL/CDIAC-105. Oak Ridge: Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy.
- Loya, Y. K., K. Sakai, K. Yamazato, Y. Nakano, H. Sambali, and R. van Woesik (2001): Coral bleaching: the winners and the losers. *Ecol. Lett.*, **4**, 122–131.
- Manzello, D. P., J. A. Kleypas, D. A. Budd, C. M. Eakin, P. W. Glynn, and C. Langdon (2008): Poorly cemented coral reefs of the eastern tropical Pacific: possible insights into reef development in a high- $\text{CO}_2$  world. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **105**, 10450–10455.
- Marubini, F., A. E. Christine, A. E. Ferrier-Page's, P. Furla, and D. Allemand (2008): Coral calcification responds to seawater acidification: a working hypothesis towards a physiological mechanism. *Coral Reefs*, **27**, 491–499.
- 松田伸也 (2002): 日本のサンゴ礁域における無節サンゴモ研究. 日本におけるサンゴ礁研究, **1**, 29–42.
- McConnaughey, T. A. (1994): Calcification, photosynthesis, and global carbon cycles. *Bull. de l'Institut Océanographique Monaco no spécial*, **13**, 137–161.
- Mori, I. C., G. Sato, and M. Okazaki (1996):  $\text{Ca}^{2+}$ -dependent ATPase associated with plasma membrane from a calcareous alga, *Serraticardia maxima* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycol. Res.*, **44**, 193–202.
- Morita, M., R. Suwa, A. Iguchi, M. Nakamura, K. Shimada, K. Sakai, and A. Suzuki: Ocean acidification reduces sperm flagellar motility in broadcast spawning reef invertebrates. *Zygote*, in press.
- Morse, J. W., A. J. Andersson, and F. T. Mackenzie (2006): Initial responses of carbonate-rich shelf sediments to rising atmospheric  $\text{pCO}_2$  and "ocean acidification": Role of high Mg-calcites. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, **70**, 5814–5830.
- Morse, D. E., N. Hooker, A. N. C. Morse, and R. A. Jensen (1988): Control of larval metamorphosis and recruitment in sympatric Agariciid corals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **116**, 193–217.
- Moya, A., S. Tambutté, A. Bertucci, E. Tambutté, L. Séverine, D. Vullo, C. Supuran, D. Allemand, and D. Zoccola (2008): Carbonic anhydrase in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *J. Biol. Chem.*, **283**, 25475–25484.
- Mumby, P. J., A. Hastings, and H. J. Edwards (2007a): Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature*, **450**, 98–101.
- Mumby, P. J., A. R. Harborne, J. Williams, C. V. Kappel, D. R. Brumbaugh, F. Micheli, K. E. Holmes, C. P. Dahlgren, C. B. Paris, and P. G. Blackwell (2007b): Trophic cascade facilitates coral recruitment in a marine reserve. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **104**, 8362–8367.
- Munday, P. L., D. L. Dixson, J. M. Donelson, G. P. Jones, M. S. Pratchett, G. V. Devitsina, and K. B. Døving (2009): Ocean acidification impairs olfactory discrimination and homing ability of a marine fish. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **106**, 1848–1852.
- Mydlarz, L., L. Jones, and C. D. Harvell (2006): Innate immunity environmental drivers and disease ecology of marine and freshwater invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **37**, 251–288.
- Negri, A. P., N. S. Webster, R. T. Hill, and A. J. Heyward (2001): Metamorphosis of broadcast spawning corals in response to bacterial isolated from crustose algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **223**, 121–131.
- 岡崎恵視 (2008): 藻類の炭酸カルシウム形成—その機構と大気  $\text{CO}_2$  循環への貢献— 藻類 *Jpn. J. Phycol. (Sorui)*, **56**, 185–205.
- Orr, J. C., S. Pantoja, and H. O. Portner (2005a): Introduction to special section: The ocean in a high- $\text{CO}_2$  world. *J. Geophys. Res.*, **110**, C09S01, doi:10.1029/2005JC003086.
- Orr, J. C., V. J. Fabry, O. Aumont, L. Bopp, S. C. Doney, R. A. Feely, A. Gnanadesikan, N. Gruber, A. Ishida, F. Joos, R. M. Key, K. Lindsay, E. Maier-Reimer, R. Matear, P. Monfray, A. Mouchet, R. G. Najjar, G. K. Plattner, K. B. Rodgers, C. L. Sabine, J. L. Sarmiento, R. Schlitzer, R. D. Slater, I. J. Totterdell, M. F. Weirig, Y. Yamanaka, and A. Yool (2005b): Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, **437**, 681–686.
- Patterson, M. R. (1992): A mass transfer explanation of metabolic scaling relations in some aquatic invertebrates and algae. *Science*, **255**, 1421–1423.
- Pörtner, H. O., M. Langenbuch, and A. Reipschlagler (2004) Biological impact of elevated ocean  $\text{CO}_2$  concentrations: lessons from animal physiology and earth history. *J. Oceanogr.*, **60**, 705–718.
- Raja, R., P. K. Saraswati, K. Rogers, and K. Iwao (2005): Magnesium and strontium compositions of recent symbiont-bearing benthic foraminifera. *Mar. Micropalontol.*, **58**, 31–44.
- Raven, J., K. Caldeira, H. Elderfield, O. Hoegh-Guldberg, P. Liss, U. Riebesell, J. Shepherd, C. Turley, and A. Watson (2005): Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide. *Policy Document 12/05*, Royal Society, London.
- Reynaud, S., N. Leclercq, S. Romaine-Lioud, C. Ferrier-Pagés, J. Jaubert, J.-P. Gattuso (2003): Interacting effects of  $\text{CO}_2$  partial pressure and temperature on photosynthesis and calcification in a scleractinian coral. *Global Change Biol.*, **9**, 1660–1668.
- Rowan, R. (2004): Thermal adaptation in reef coral symbionts. *Nature*, **430**, 742.
- Sen Gupta, B. K. (1999): Systematics of modern Foraminifera, p. 7–36. In *Modern Foraminifera*, edited by B. K. Sen Gupta, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Stat, M., D. Carter, and O. Hoegh-Guldberg (2006): The evolutionary history of Symbiodinium and scleractinian hosts – Symbiosis,

- diversity, and the effect of climate change. *Plant Ecol. Evol. Syst.*, **8**, 23–43.
- Steneck, R. S. (1994) Is herbivore loss more damaging to reefs than hurricanes? Case studies from two Caribbean reef systems (1978–1988), p.220–226. In *Proceedings of the Colloquium on Global Aspects of Coral Reefs: Health, Hazards and History*, edited by R. N. Gisburg, Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, Univ. of Miami, Miami.
- Suwa, R., M. Hirose, and M. Hidaka (2008): Seasonal fluctuation in zooxanthellar genotype composition and photophysiology in the corals *Pavona divaricata* and *P. decussata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **361**, 129–137.
- 諏訪僚太・井口 亮 (2008): サンゴに共生する褐虫藻の分子系統学的研究に関するレビュー (北西太平洋を中心に). *日本サンゴ礁学会誌*, **10**, 1–11.
- 鈴木 淳 (1994): 海水の炭酸系とサンゴ礁の光合成・石灰化によるその変化—理論と代謝量測定法—. *地質調査所月報*, **45**, 573–623.
- Suzuki, A., T. Nakamori, and H. Kayanne (1995): The Mechanism of production enhancement in coral reef carbonate systems: model and empirical results. *Sediment. Geol.*, **99**, 259–280.
- Suzuki, A., M. K. Gagan, K. Fabricius, P. J. Isdale, I. Yukino, and H. Kawahata (2003): Skeletal isotope microprofiles of growth perturbations in *Porites* corals during the 1997–1998 mass bleaching event. *Coral Reefs*, **22**, 357–369.
- 鈴木 淳・井上麻夕里・横山祐典 (2008): 宝石サンゴから過去の地球環境を復元する, p. 69–93. 岩崎望編著, 珊瑚の文化誌, 東海大学出版会, 東京.
- Takahashi S., S. Whitney, T. Maruyama, and M. Badger (2008): Heat stress causes inhibition of the de novo of antenna proteins and photobleaching in cultured *Symbiodinium*. *Natl. Acad. Sci. USA*, **105**, 4203–4208.
- ter Kuile, B. (1991): Mechanisms for calcification and carbon cycling in algal symbiont-bearing foraminifera, p. 73–89. In *Biology of Foraminifera*, edited by J. J. Lee and O. R. Anderson, Academic Press, London.
- ter Kuile, B., J. Erez, and E. Padan (1989): Mechanisms for the uptake of inorganic carbon by two species of symbiont-bearing foraminifera. *Mar. Biol.*, **103**, 241–251.
- Vézina, A. F. and O. Hoegh-Guldberg (2008): Effects of ocean acidification on marine ecosystems, Introduction. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **373**, 199–201.
- Willson, S. K., N. A. Graham, M. S. Pratchett, G. P. Jones, and N. V. C. Polunin (2006): Multiple disturbances and the global degradation of coral reefs: are reef fishes at risk or resilient? *Global Change Biol.*, **12**, 2220–2234.
- Yamano, H., T. Miyajima, and I. Koike (2000): Importance of foraminifera for the formation and maintenance of a coral sandy cay: Green Island, Australia. *Coral Reefs*, **19**, 51–58.
- Zeebe, R. E., J. C. Zachos, K. Caldeira, and T. Tyrrell (2008): Carbon emissions and acidification. *Science*, **321**, 51–52.

## A review of the influence of ocean acidification on marine organisms in coral reefs

Ryota Suwa<sup>1‡</sup>, Takashi Nakamura<sup>2‡</sup>, Akira Iguchi<sup>3‡</sup>, Masako Nakamura<sup>3</sup>,  
Masaya Morita<sup>3</sup>, Aki Kato<sup>4</sup>, Kazuhiko Fujita<sup>4</sup>, Mayuri Inoue<sup>5</sup>, Kazuhiko Sakai<sup>3</sup>,  
Atsushi Suzuki<sup>6†</sup>, Isao Koike<sup>7</sup>, Yoshihisa Sirayama<sup>1</sup>, Yukihiro Nojiri<sup>8</sup>

### Abstract

The increase of the atmospheric carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) concentration after the industrial revolution caused global climate change. During the last several decades, coral reef ecosystems have been devastated by the mass-scale coral bleaching events caused by abnormally high seawater temperature in summer. In addition, increased atmospheric CO<sub>2</sub> dissolves in the ocean, acts as an acid and finally decreases the pH level of seawater. This phenomenon, known as ocean acidification, is now being considered as a future threat to the calcifying organisms in coral reef ecosystems. In this review, we summarize basic backgrounds of ocean acidification as well as its potential impacts on coral reef calcifiers. Together with the distinctive mechanisms of calcification among specific groups, we review the impacts of ocean acidification on major reef-builders such as scleractinian corals, calcareous red algae and reef-dwelling foraminifera. Finally, we point out some recently-recognized problems in acidified seawater experiments as well as the future direction of this research field.

**Key words:** Ocean acidification, Coral reef, Scleractinian coral,  
Crustose coralline algae, Foraminifera

(Corresponding author's e-mail address: a.suzuki@aist.go.jp)

(Received 18 May 2009; accepted 5 October 2009)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2010)

---

1 Seto Marine Biological Laboratory, Field Science Education and Research Center, Kyoto University, Nishimuro, Wakayama 649-2211, Japan

2 Amakusa Marine Laboratory, Kyusyu University, Amakusa, Kumamoto 863-2507, Japan

3 Sesoko Station, Tropical Biosphere Research Center, University of the Ryukyus, Motobu, Okinawa 905-0227, Japan

4 Graduate School of Engineering and Science, University of the Ryukyus, Nishihara, Okinawa 903-0213, Japan

5 Ocean Research Institute, The University of Tokyo, Tokyo 164-8639, Japan

6 Geological Survey of Japan, National Institute of Advanced Industrial Science and Technology (AIST), Tsukuba, Ibaraki, 305-8567, Japan

7 University of the Ryukyus, Nishihara, Okinawa 903-0213, Japan

8 Center for Global Environmental Research, National Institute for Environmental Studies, Tsukuba, Ibaraki 305-8506, Japan

† Corresponding author Email: a.suzuki@aist.go.jp TEL 029-861-3918 FAX 029-861-3765

‡ These authors contributed equally to this work.