

地球規模のCO₂循環におけるサンゴ礁の役割

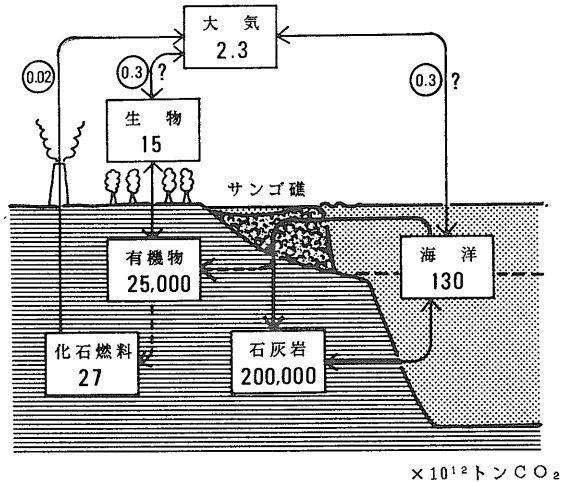
茅 根 創¹⁾

1. はじめに

CO₂の増加による地球温暖化問題は、自然科学の世界を越えて国際政治の場で大きく議論され、マスコミにも度々とりあげられている。地質ニュース(422号, 427号)でも、そのシナリオや問題点について、すでにまとめられている(大嶋, 1989; 川幡, 1990)。第1図に、現在の地球表層におけるCO₂循環の概念図を示す。第1図において、炭素は、大気中では主にCO₂の形で、石灰岩では炭酸カルシウム(CaCO₃)の形で、生物・有機物・化石燃料ではC_nH_{2n}O_nなどの形で、海洋中では、溶存CO₂・H₂CO₃・HCO₃⁻・CO₃²⁻の形で存在する。第1図では量はすべてCO₂に換算した値で示してある。

CO₂問題というのは、要約すれば、①27兆(27×10¹²)トンのCO₂をストックする化石燃料から、毎年200億トンのCO₂(年々増加している)が人間活動にもなって大気に付加し、②これが数10年後に大気のCO₂濃度を、人間活動の影響のあらわれる以前のCO₂濃度(280ppm)の倍の560ppm(現在は350ppm)に増やし、③これによって地球の平均気温が1-3°C上昇することが心配されているというのが、そのシナリオである。人為的に付加したCO₂は、第1図に示した自然のCO₂循環に加わるわけであるが、大気-生物間や大気-海洋間のCO₂の流量と収支がよくわかっていないということが、CO₂循環の研究を進め、大気中CO₂の濃度を予測する上で大きな障害となっている。また、現在のCO₂問題に対処する上でも、工業的な手法によるCO₂固定などの地域的対症療法を進めるばかりでなく、自然界の地球規模での固定メカニズムを出来る限り活用すべきであり、その場合、自然のCO₂循環を解明し各吸収源の特性と吸収のメカニズムを評価することは必須である。

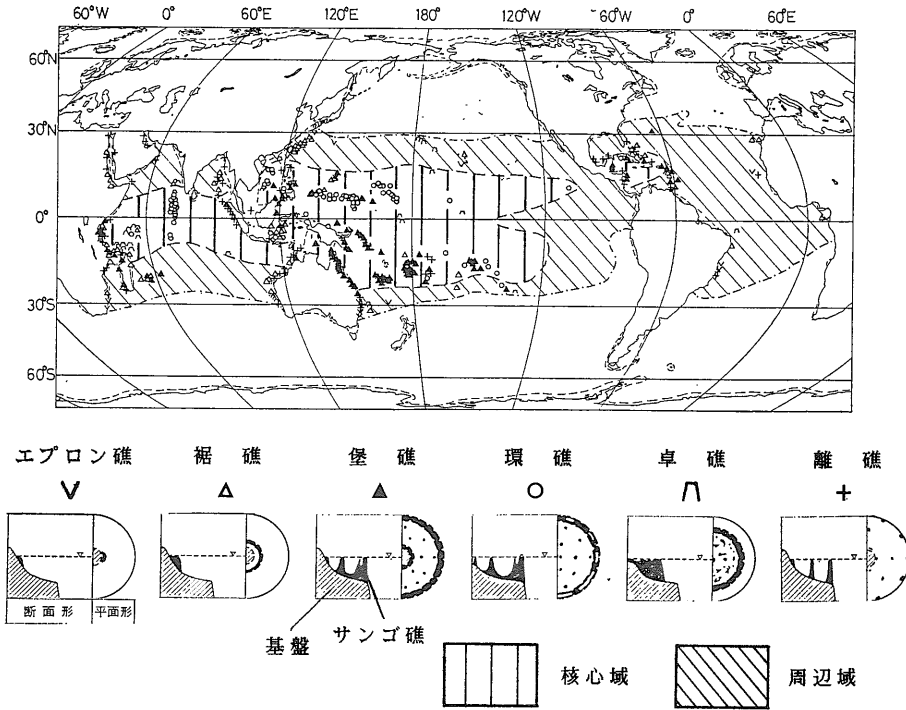
第1図において特徴的なのは、海洋には大気の60倍のCO₂が、石灰岩には大気の10万倍のCO₂がストックされているということである。現在のCO₂循環において海洋が大きな働きをもっていることと、地質学的に見れば石灰岩の形成が大気中のCO₂濃度を現在の濃度に抑



第1図 地球表層におけるCO₂循環概念図とサンゴ礁の位置。

制してきたことが理解できる。とくに、海洋は人為的に放出されたCO₂の約半分を吸収していると推定されながら、そのメカニズムはよく判っていない。最近では、海洋へのCO₂吸収において、無機化学的な反応とともに、生物が有機物の体や炭酸カルシウムの殻を作り深層へ沈降する過程(生物学的炭素ポンプ)の役割が重要視されている。しかし、現在のほとんどの研究は、面積的に大きな外洋域で起こっているCO₂吸収過程の解明に集中している。本稿では、熱帯の沿岸域において、炭酸カルシウム骨格の形成と有機物の形成という2つの経路を通じてCO₂を固定しているサンゴ礁について、地球規模のCO₂循環の中における役割を議論する。まず、サンゴ礁・サンゴとは何かについて簡単に説明した後、CO₂循環におけるサンゴ礁の役割についての大きく異なった考え方を紹介し、サンゴ礁は大気中のCO₂のsink(吸収源)であるという立場に立って、その固定能力を解説する。

1) 地質調査所 海洋地質部

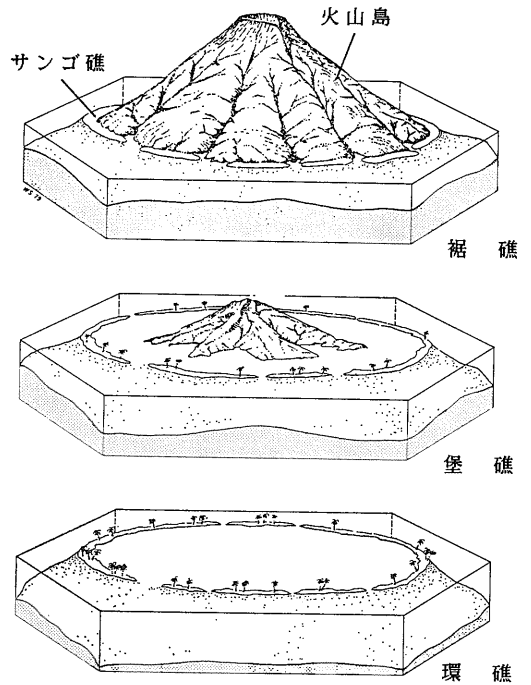


第2図
サンゴ礁の各タイプの分布とサンゴ礁形成の核心域・周辺域 (堀, 1980 a, b).

2. サンゴ礁・サンゴとは

2.1 サンゴ礁の分布, 地形と形成過程

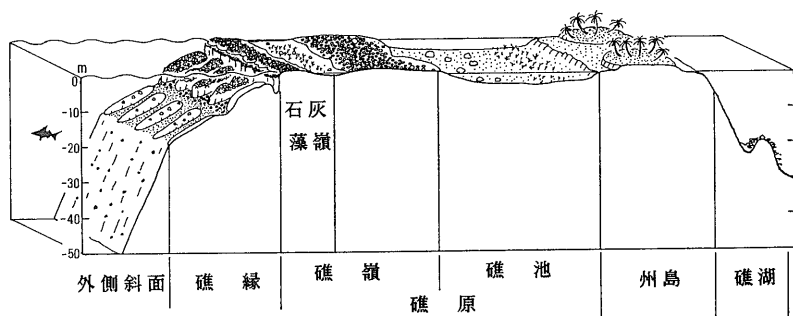
サンゴ礁とは、炭酸カルシウム骨格をもつサンゴなどの造礁生物が集積して礁石灰岩を作り、海面近くまで防波構造物を作る地形である。サンゴ礁は、南北両緯度30度以内の熱帯・亜熱帯の海域に分布する(第2図)。とくに各大洋の西側に多く分布するが、これは暖流が各大洋の西側を洗うためである。このことから、サンゴ礁の分布は第一に水温によって規定されていることが判る。第2図で核心域とした地域では、サンゴ礁の生産力が高く、裾礁の他、堡礁、環礁などが分布するのに対して、周辺域では、冬季の水温が多くの造礁サンゴの生育限界である18℃に近くなり、生産力は相対的に低く主に裾礁だけが分布する。サンゴ礁の地形は、陸地とサンゴ礁とが接した裾礁、陸地とサンゴ礁との間に深さ数10mの礁湖をもつ堡礁(口絵1)、中央に島のないリング状の環礁の3つに大別される(第3図)。ダーウィンは、このサンゴ礁地形の3区分を沈降する火山島とその周囲のサンゴ礁の上方への成長との関係で説明した。最初に、新しい火山島の周囲にサンゴ礁が発達する(裾礁)。この火山島が沈降するとサンゴ礁は上方に成長して島の沖合いにサンゴ礁の高まりができる(堡礁)。さらに火山島が沈降して島が海面下に没すると環礁となる。このダーウィンの



第3図 ダーウィンの沈降説
中央の火山島が沈降するにつれて裾礁→堡礁→環礁が作られる。

外洋側

陸側



第4図
サンゴ礁地形の分帯構成・堡礁と環礁の場合、裾礁の場合、礁池の陸側が陸地になる。

沈降説は、太平洋の環礁の深層ボーリングによって正しいことが確かめられた。エニウエトック環礁では、1405 mと1267mの厚い礁性の石灰岩の下位に玄武岩の基盤が認められた (LADD and SCHLANGER, 1960)。最下部の石灰岩の年代は始新世だったから、1000年に2—3cmの速度で火山島が沈降し同じ速度でサンゴ礁が上方へ成長していったとすれば、エニウエトック環礁の構造は説明できる。今日では、大洋の火山島の沈降は、中央海嶺で作られた海洋プレートが中央海嶺から離れるに従って冷えて水深が深くなっていくことによって説明されている。このモデルは大洋島のサンゴ礁にだけあてはまるもので、島弧のサンゴ礁やグレートバリアリーフのような大陸沿岸のサンゴ礁の形成過程とは異なっている。琉球列島やマリアナ諸島のように第四紀を通じて隆起しているような島弧のサンゴ礁では、裾礁が順次隆起して階段状の地形を作り、その最下位を現成の裾礁が縁どっている。

2.2 サンゴ礁地形の分帯構成

サンゴ礁の裾礁・堡礁・環礁といった大きな区分とは別に、サンゴ礁の表面には海岸線と平行する微地形の分帯構成が認められる。裾礁・堡礁・環礁ともに基本的には似たような分帯構成をもっている。第4図に模式的な地形断面図を示す。

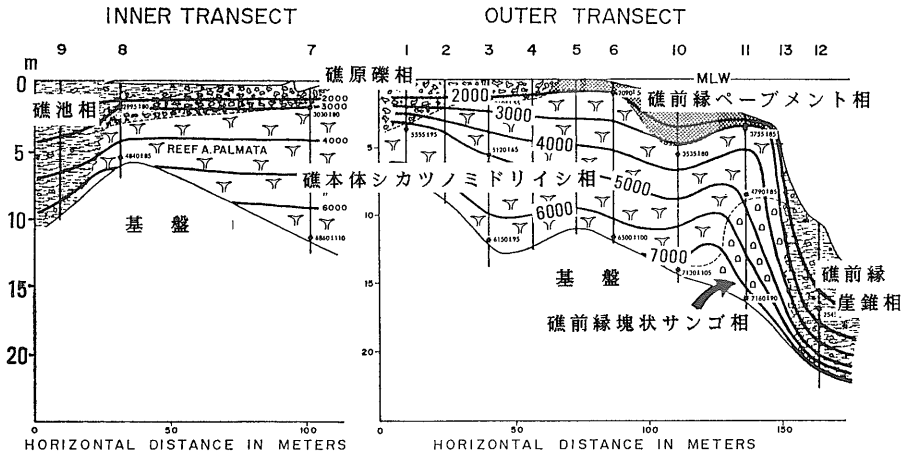
外側斜面は、サンゴ礁のもっとも海側に位置する急斜面である。外側斜面の海側は、琉球列島の裾礁では水深30—80mで緩斜した島棚に変わるが、大洋底に面した堡礁や環礁では水深300—2000mまで切り立った斜面が続く。礁縁は、低潮位から水深20m前後までに分布する緩斜面である。礁縁の地形は、海岸線と直交して並列する比高0.5—5mの尾根の列によって特徴づけられる。尾根部を縁脚、その間の溝部を縁溝と呼ぶ。縁脚にはサンゴが多く着生している。

礁原は、海面からの高度が±数m以内の平坦な面である。裾礁では陸地と礁原とは接しているが、堡礁では両者の間に水深10m以深の礁湖が広がり、環礁では陸地が

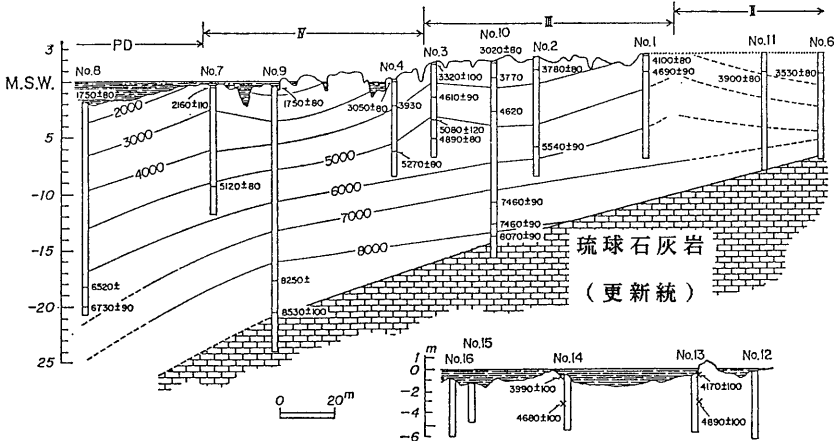
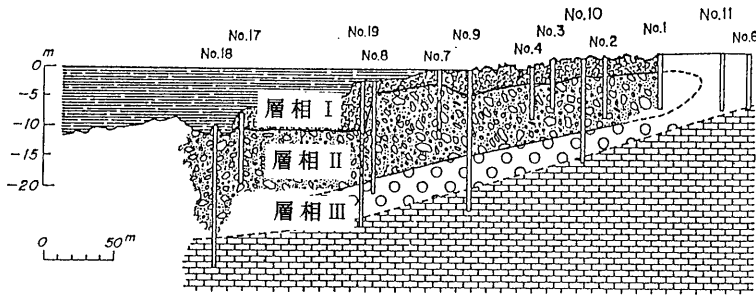
消失して礁湖だけが礁原に取り囲まれる。礁原は、さらにいくつかの地形帯に分けられる。礁原の海側外縁はその陸側より高くなっている場合があり、これを礁嶺と呼ぶ。この高まりが石灰藻によって作られている場合は、石灰藻嶺と呼ぶ。裾礁では礁嶺と陸地との間は水深1—5mの浅い凹地となっており、礁池と呼ばれる。堡礁や環礁においては、礁嶺の陸側に石灰砂礫が堆積してもう1つの高まりを作ることがあり、石灰砂礫帯と呼ばれる。こうした石灰砂礫は暴浪時に礁嶺の海側で生産され、礁嶺を越えて陸側に運ばれて堆積したものである。石灰砂礫帯のさらにその陸側は浅い凹地となり、現生のサンゴが分布している地形帯や、石灰砂が堆積する地形帯などが見られる。堡礁・環礁では、この陸側に州島が分布して礁湖に至る。

最近の現成サンゴ礁の多孔浅層掘削調査結果によれば、このようなサンゴ礁地形の分帯構成は、過去1万年間の後氷期の温暖化に伴う海面の上昇と安定にサンゴ礁の上方への成長が追いついて作られたものであることが判った (茅根・米倉, 1990)。すなわち、サンゴ礁の地形とは、数10万年—数1000万年の地殻変動によるゆっくりとした陸地の沈降 (または上昇) と数万年—10万年のサイクルの氷期—間氷期の海面の上下変動との重ね合わせに、サンゴ礁の成長が対応して作られたものである。

第5図は、パナマ ガレタ岬のサンゴ礁の内部構造と形成年代であるが、7000年前以降 *Acropora palmata* というサンゴが積み重なって厚さ15m程の礁嶺の高まりを作ったことが示されている (MACINTYRE and GLYNN, 1974)。ここでは、サンゴ礁の上方成長は海面の上昇にほぼ追いついていた。小西ほか (1983) は、琉球列島の喜界島において、完新世の離水サンゴ礁の礁嶺から礁縁にかけて浅層掘削調査を行なった (第6図)。この結果によれば、同島の完新世サンゴ礁の厚さは10—24mで、サンゴ礁の堆積は琉球石灰岩からなる斜面上で8500年前に始まり、陸側と海側に向かって薄くなる



第5図
パナマ、ガレタ岬のサンゴ礁の内部構造と形成年代 (MACINTYRE GLYNN, 1976)¹⁴C年代等値線は、それぞれの年代の地形を示す。



第6図
喜界島中熊のサンゴ礁の内部構造(上図)と形成年代(下図)(小西ほか, 1983)
層相 I は原地性生物岩, 層相 II は礁前縁崖錐堆積物, 層相 III は石灰質礫岩. ¹⁴C年代等値線は、それぞれの年代の地形を示す。

ブリズム状に堆積した。その後、4100年前に、サンゴ礁の堆積が海面に追いついて礁嶺の高まりを作った。

グレートバリアリーフ、カリブ海などの現成サンゴ礁の浅層掘削調査をまとめてみると、完新世のサンゴ礁の層厚は最大34mで、一般には10—20mである。サンゴ礁堆積の開始期は6000年前—9000年前で10000年前以前のものはまれである。また、サンゴ礁の上方堆積速度は

0.5—18m/1000年の範囲に入る。

2.3 サンゴとは

サンゴというと宝石になる赤やピンクの石を思い浮かべる人が多いが、これは成長が遅く深い海に住む動物で、浅い海でサンゴ礁を作る造礁サンゴとは別のグループに属している。サンゴ礁を作る造礁生物には、サンゴばかりではなく、石灰藻・有孔虫・貝類など多様なもの

が含まれる (第1表)。石灰藻は前述のようにサンゴ礁の海側に高まりを作ることがあるし、有孔虫の殻はサンゴ礁陸側の礁池や礁湖に有孔虫砂として堆積している。しかし、サンゴ礁の枠組みを作り、またその豊富な有機物の生産を支えているのは明らかに造礁サンゴである。

造礁サンゴは刺胞動物に属し、イソギンチャクと近縁であるが、何百・何千と集まって群体となり石灰質の骨格を作る点と体内に藻類を共生させている点でイソギンチャクと異なっている。第7図はサンゴ群体の構造を示したものであるが、上部が生きているサンゴ体(ポリプ)で、下部がサンゴが作った骨格である。ポリプは上部に口のある巾着状の袋で、口の周りを刺胞をもった触手を取り囲んでいる。袋の中は胃腔と呼ばれ、ここで消化・吸収・排泄を行ない、生殖巣もここに生じる。胃腔内は、消化壁の表面積を大きくとるために6枚(あるいはその倍数)のひだ(隔膜)に分かれている。各ポリプの直径は1mmから数cmであるが、多くの場合、ポリプは数十から数千集まって群体を作る。ポリプは、体の一部が分裂して新しい個体をふやし群体を作っていく(無性生殖)。また、サンゴは卵と精子を放出して有性生殖も行なう。受精した卵はプラヌラ幼生になって2週間から数カ月間浮遊した後、新たな場所に定着して群体を作る。

サンゴの生育は、水温・水深・塩分濃度などによって規定される。サンゴ生育の最適水温は25—29℃で、18—36℃の範囲でも多数のサンゴが活発に生育する。造礁サンゴが防波構造を作り地形としてのサンゴ礁を現在作っている北限は、日本では種子島と屋久島で、最寒月の表面海水温が18℃の位置にあたる。造礁サンゴ分布の北限は千葉県館山湾で、本州南岸にも、地形としてのサンゴ礁は作らないが、岩盤上に造礁サンゴが散在しているのが見られる。最適塩分濃度は34—36‰で、多種の造礁サンゴが生育する範囲は27—40‰である。ほとんどの海域で塩分濃度はこの範囲に入るが、河口など淡水の流入するところでは塩分濃度が低下して、サンゴ礁の分布が途切れている (第2図)。

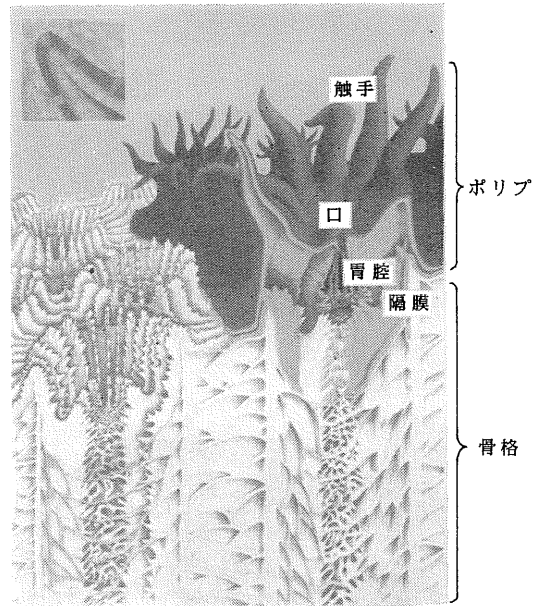
サンゴの生育には後に述べる共生藻の光合成が大きく関与しているから、造礁サンゴの分布は光の照度条件を通じて水深にも規定されている。サンゴの生育は水深5m以浅でもっとも活発で、普通水深20mまでは多種類のサンゴが分布している。また、サンゴの群体型は、水深・波の強さ・濁度などに応じて変化している。

2.4 サンゴと共生藻

サンゴは、触手を使って動物プランクトンを捕らえ餌として取り入れている他に、体内に入っている共生藻の光合成産物も利用している。この共生藻は、渦鞭毛藻科

第1表 石灰質の骨格・殻をもつサンゴ礁の生物とその鉱物種

		アラレ石	方解石	Mg 方解石
藻類	紅藻類			○
	緑藻類	○		
原生動物	有孔虫類	+	○	○
	刺胞動物	○		
	六放サンゴ類			○
	八放サンゴ類			○
海綿動物	ヒドロ虫類	○		
		+		○
コケムシ動物		○		○
軟体動物	二枚貝類	○	+	
	腹足類	○	+	
棘皮動物	ウニ			○
環形動物	多毛類	+		○



第7図 サンゴの体の構造 (VERON, 1986)

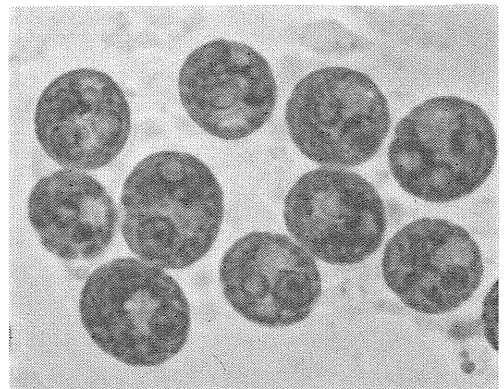


写真1 サンゴ体内の共生藻。径 10 μm (琉球大学日高道雄博士撮影)。

褐虫藻	光合成	=	呼吸	+	成長	+	サンゴへ
	250.7J		24.6J		0.22J		225.9J
サンゴ	褐虫藻から	=	呼吸	+	成長	+	体外へ
	225.9J		103.6J		2.0J		120.3J

第8図 サンゴ体内の共生藻によって1日に固定される有機物のエネルギー収支 (DAVIES, 1984)

に属する単細胞の藻類で、褐色をしていることから褐虫藻 (zooxanthella) とも呼ばれる (写真1)。褐虫藻は直径 10 μ m と微細だが、サンゴ体内に膨大な数のものが住んでいて、この褐虫藻が活発に光合成を行なって二酸化炭素を有機物に変えている。サンゴ礁の海に潜ってみると、サンゴを始めとして様々な魚や甲殻類などの有機物の消費者ばかりが目について (表紙写真・図4), 有機物の生産者である植物は見あたらないのだが、実は植物は、動物であるサンゴ体内に住んでいて、サンゴ礁の多様で膨大な生物群集を支えているのである。

共生藻はサンゴが呼吸によって放出した二酸化炭素を利用して光合成を行ない、酸素と有機物を作る。酸素は再びサンゴの呼吸に利用され、有機物もそのほとんどがサンゴに利用される。また、サンゴの代謝過程において作られる無機的なちっ素・リンなどの老廃物は、共生藻の光合成には必要なもので、こうした老廃物がすみやかに取り去られることによってサンゴの代謝も速まる。第8図は、一日の間に骨格重量15gのハナヤサイサンゴの共生藻によって作られた有機物の収支をエネルギーで示したものである (DAVIES, 1984)。共生藻が光合成によって生産した有機物のうち、藻自身が呼吸や成長に使うのはわずか1割で、9割はグリセリンなどの単純な栄養物となってサンゴ体内にもれ出している。サンゴはこのうちの約半分を呼吸や成長に使い、残りは主に粘液の形でサンゴの外に分泌され、サンゴ礁の生物を養っている。

さらに共生藻の光合成によってサンゴ体内がアルカリ側に傾き、炭酸カルシウムが沈澱し易くなる。これについては後でまた述べるが、共生藻による光合成はサンゴの骨格形成の駆動力にもなっている。

2.5 サンゴ礁生物群集

サンゴ礁は、地球上のすべての生態系の中で、もっとも複雑で生物の多様性の高い生態系である。サンゴ・ウミトサカ・ヤギなどの刺胞動物や魚類・貝類の他にも、ウミガメ・ウミヘビなどの爬虫類、ウニ・ヒトデ・ナマコなどの棘皮動物、エビ・カニなどの甲殻類、コケムシ類・多毛類・ホヤ類・有孔虫・カイメン類・藻類などきわめて多様で膨大な生物群集がサンゴ礁に生息している。さらに、どの分類群についてもサンゴ礁には驚くほ

ど多くの種類の生物が分布する。フィリピンのサンゴ礁では2000種以上の魚類の生息が確認され、オーストラリアではたった一つの5kgのサンゴ群体中から103種1441個体の多毛類 (ゴカイ) が数えあげられた。サンゴ礁にいったいどの位の種類の生物群がいるのかは、あまりにその数が多くて誰も正確には答えられないのだが、全海産種の4分の1がサンゴ礁に在るであろうと推定されている。

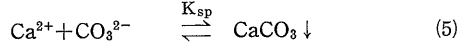
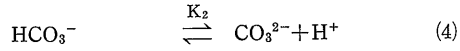
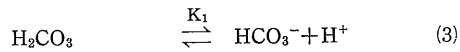
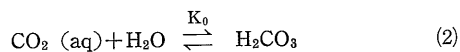
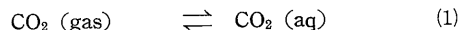
サンゴ礁における生物の多様性と膨大さは、生物の棲み場所の多様性や生物間の食性・共生などの複雑なネットワークなど生態学的なモデルによって説明されている。しかし、基本的には、この豊かな生物群集が、サンゴの共生藻による膨大な一次生産によって支えられていることは間違いない。

3. CO₂ 循環におけるサンゴ礁の役割についての異なる考え方

サンゴ礁は、CaCO₃の堆積とサンゴの共生藻による一次生産とを通して、海洋の沿岸表層部において、CO₂循環に大きく関わっていると考えられる。しかしながら、大気-海洋のCO₂循環におけるサンゴ礁の役割については、以下の大きく異なる3つの考え方がある。

- ① サンゴ礁における CaCO₃の生成に伴って海水の pH が下がり、CO₂は大気に放出される。
- ② サンゴ礁による炭素の固定量は、CO₂循環の中では無視できる程度である。
- ③ サンゴ礁の形成によって海水の全炭酸濃度が下がり、CO₂は大気から吸収される。その量は CO₂循環において無視できない。

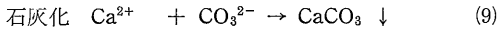
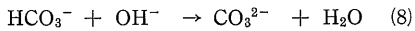
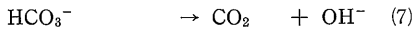
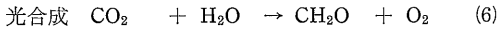
①の考え方は、以下の(1)-(5)式によって示される、海洋における炭酸系の無機化学的平衡に基づいている。



この反応系において(5)が右に進む (CaCO₃が生成する)と(4)も右に進み H⁺が増える (pHが下がる)。海中には H⁺の10万倍の HCO₃⁻が存在するので、これを打ち消すように(3)が左に進み、これによって(2)、(1)も左に進み、CO₂は大気へ放出される (角皆, 1989)。

一方、これとはまったく逆の考え方である③は、サンゴ礁における炭酸カルシウムの生成が生物学的な過程であるということに着目する。表層海水は炭酸カルシウム

について過飽和であるにもかかわらず、海洋におけるすべての CaCO_3 の生成は、無機化学的ではなく生物学的な過程として行われている。海洋生物による CaCO_3 の生成(石灰化)は、主に光合成に伴って行われている。サンゴの場合も、その軟体部(ポリプ)に共生するばく大な量の褐虫藻の光合成に伴い、 CaCO_3 が生成される。すなわち、以下の(6)―(9)式において、



(6)において、光合成によって CO_2 が用いられる結果、(7)が右に進み pH が上がる。その結果、(8)、(9)も右に進み、 CaCO_3 が生成する。 CaCO_3 の生成は、その数倍から10倍以上の速度で進む光合成に伴って起こるから、 CaCO_3 の生成によって pH が下がることはない。

ここで、全炭酸濃度 (ΣCO_2) は次の式で表わされる。

$$[\Sigma\text{CO}_2] = [\text{CO}_2(\text{aq})] + [\text{H}_2\text{CO}_3] + [\text{HCO}_3^-] + [\text{CO}_3^{2-}] \quad (10)$$

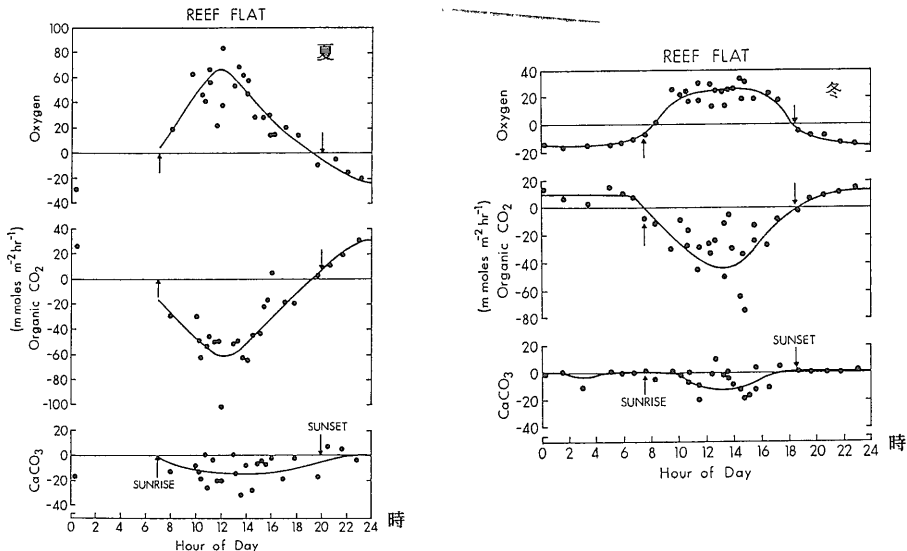
この式に(2)―(4)から導かれる式を代入して変形すると、海水の CO_2 分圧 ($[\text{CO}_2(\text{aq})]$) と ΣCO_2 , pH ($[\text{H}^+]$) の関係を示す次の式が得られる。

$$[\text{CO}_2(\text{aq})] = [\Sigma\text{CO}_2] \cdot \left\{ 1 + K_0 \left(1 + \frac{K_1}{[\text{H}^+]} \left(1 + \frac{K_2}{[\text{H}^+]} \right) \right) \right\}^{-1} \quad (11)$$

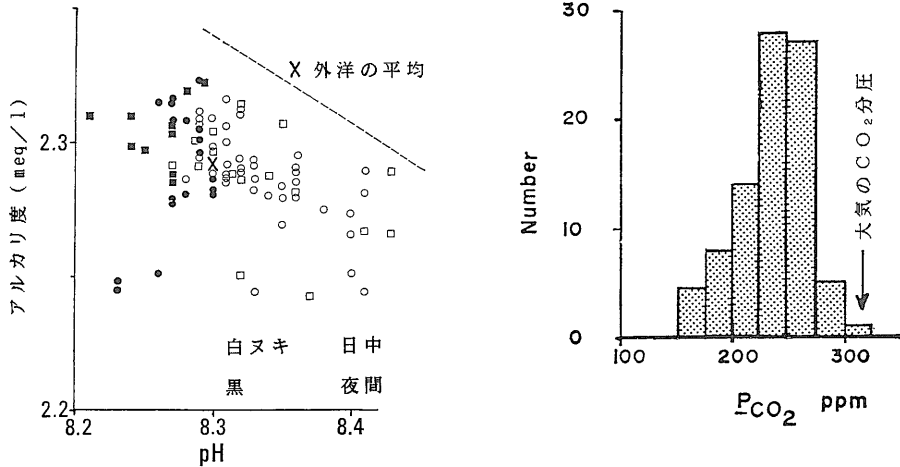
すなわち、海水の CO_2 分圧は ΣCO_2 と pH とによって決まる。 CaCO_3 の生成と光合成とによって pH が一

定に保たれれば、それによる ΣCO_2 の減少分だけ海水の CO_2 分圧は減少して、 CO_2 は大気から吸収される。

では、実際のサンゴ礁の海水の化学的性質は、サンゴの活動によってどのように変動しているのだろうか。第9図は、ハワイ諸島の French Frigate Shoals というサンゴ礁の礁原上において、サンゴの共生藻の光合成とサンゴの骨格形成に伴って海水に付加または海水から取り去られる酸素・有機炭素・炭酸カルシウム量を示したものである (ATKINSON and GRIGG, 1984)。夏・冬とも、日中には共生藻の光合成活動に伴って海水中に酸素が放出され、海水から二酸化炭素が有機炭素として固定されている。一方、夜間には呼吸によって酸素が奪われ二酸化炭素が放出されている。最下段のグラフによれば、日中の光合成に伴って炭酸カルシウム骨格が形成され、夜間にはほとんど骨格が形成されない。光合成によって固定される CO_2 の量は、炭酸カルシウムとして固定される CO_2 の量の4倍程度である。太平洋のエニウェトック環礁礁原の海水の pH, アルカリ度の測定結果を第10図に示す (SMITH, 1973)。海水の pH は、日中光合成に伴って8.4まで上がり、夜間は呼吸によって8.2まで下がる (第10図左)。サンゴ礁の海水の pH は、このように外洋の平均的な pH (=8.3) の前後を変動するが、決してサンゴ骨格の形成に伴い海水が酸性化するという傾向は認められない。第10図右には、各測定点における海水の CO_2 分圧を pH とアルカリ度から計算によって求めたヒストグラムであるが、すべての測定点において CO_2 分圧は、当時の大気の CO_2 分圧 320ppm より低い



第9図 ハワイ諸島 French Frigate Shoals の礁原における O_2 , 有機炭素, CaCO_3 流量 (ATKINSON and GRIGG, 1984) 負の値は海水からサンゴなどの生物群集にとりこまれたことを、正の値は生物群集から海水へ放出されたことを示す。



第10図 エニウェトック環礁の礁原における日中・夜間のpH、アルカリ度(左図)と全測定点におけるCO₂分圧(右図)(SMITH, 1973)

値となっている。こうした測定結果は、③の考えを支持している。

4. 地質学的にみたサンゴ礁の形成と大気 CO₂ 濃度

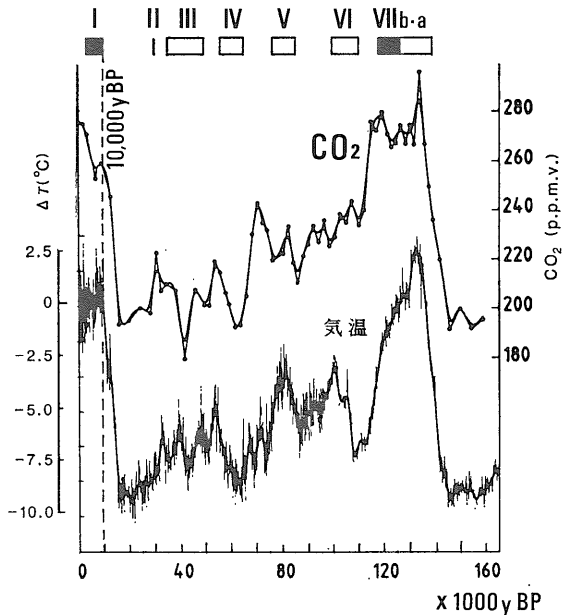
4.1 CO₂ 濃度変動とサンゴ礁

それでは以下に、サンゴ礁による炭素の固定量はCO₂循環の中では無視できる程度であるという②の考え方(北野, 1990のp.362)に対し、サンゴ礁における炭酸カルシウム及び有機物としての炭素の固定量を様々な時間スケールにおいて見積もり、その量的な大きさを示そう。

46億年という地質年代を通じて、ストロマトライト・石灰藻・層孔虫・サンゴなどの海洋生物による石灰岩の形成が大気中のCO₂濃度を下げてきたことは間違いない事実である(大嶋, 1989)。しかし、このような何10億年という時間スケールではなく、より短い時間スケールでは、サンゴ礁の形成は大気中のCO₂濃度変動とどのような関係にあったのであろうか。

第11図は、南極の氷床コアの分析から得られた過去16万年間の気温と大気中のCO₂濃度の変動を示したものである。16万年間に、気温は10℃、CO₂濃度は100ppmの振幅で変動している。CO₂濃度の増減と気温の上下変化は同調しているが、その具体的なメカニズムは判っていない。今から11-14万年前は最終間氷期と呼ばれ、気候が現在と同様温暖だった時期である。CO₂濃度は最終間氷期に先立つ14万5千年前から13万5千年前にかけて190ppmから300ppmへと急激に上昇している。第11図の上部のバーは、主にニューギニアのヒュオン半島の離水サンゴ礁段丘の年代に基づいてサンゴ礁の形成期を示

サンゴ礁の形成期



第11図 南極ポストーク基地の氷床コアの分析から得られた過去16万年間の気温とCO₂濃度の変動(BARNOLA et al., 1987)および離水サンゴ礁の年代などから明らかになったサンゴ礁の形成期(上部のバー)。

サンゴ礁の形成期は、黒が主たる形成期で、白ヌキは二次的な形成期。

したものである。最終間氷期における主たるサンゴ礁の形成期は11万8千年前から12万7千年前(ヒュオン半島のVIIb段丘の形成期)で、CO₂濃度の急上昇期と一致しない。

最終間氷期以降気候は寒冷化し、氷期に入った。氷期

にも何度かやや温暖になった時期があって、サンゴ礁が作られた(Ⅱ~Ⅵ)。しかし、もっとも大規模にサンゴ礁が作られたのは1万8千年前に氷期が終わってから現在までの後氷期であり、この時、2.2節で述べたように現在の地形として見られるサンゴ礁が作られたのである。後氷期には、1万5千年前から1万3千年前にCO₂濃度が195ppmから260ppmに急激に上昇している。この原因についてはいくつかの説があるが、BERGER(1982a・b)は、これがサンゴ礁の形成に伴うものであるという“サンゴ礁仮説”を提唱した。サンゴ礁仮説は、まさに前節で紹介した①の考え—無機化学的な炭酸系の平衡によって、サンゴ礁において炭酸カルシウムが沈澱するとCO₂が表層海水を経て大気へ放出される—に基づいて、大気CO₂濃度の急上昇を説明する。温暖化に伴って海面が上昇すると、大陸棚にサンゴ礁が形成される。これに伴って大気中にCO₂が放出されCO₂濃度が上昇する。大気と表層海水に放出されたCO₂は、1000年程度の遅れを置いて深層水に移行し、ここで炭酸カルシウム沈澱の逆反応で深海の石灰質堆積物を溶かし、大気CO₂濃度の上昇はとまる。BERGER(1982a・b)は、サンゴ礁の形成に伴って大気中のCO₂量の倍の量のCO₂が表層海水に放出されれば1万5千年前から1万3千年前の大気CO₂濃度の急上昇は説明でき、後氷期のサンゴ礁の堆積量はそれに見合うと考えた。しかしながら、後氷期のサンゴ礁形成の主たる形成期は2.2節で述べたように1万年前以降であり、BERGERの言うように1万5千年前から1万3千年前に集中的にサンゴ礁が形成したという地質学的証拠は見つかっていない。後に、BERGERも、このCO₂濃度上昇とサンゴ礁形成の時期のずれを理由の一つとして、彼の“サンゴ礁仮説”を撤回している(KEIR and BERGER, 1985)。第11図によれば、後氷期のサンゴ礁の形成期はCO₂濃度上昇が頭打ちになり、むしろ減少している時期にあたっており、サンゴ礁の大規模な形成がCO₂濃度の上昇をおさえた可能性がある。

4.2 現成サンゴ礁にCaCO₃として固定されるCO₂量の概算

それでは、最近1万年間に形成された現在の地形を作るサンゴ礁に、CaCO₃として固定されているCO₂量はどの程度になるだろうか。SMITH(1978)は、熱帯域の大陸棚の面積とサンゴ礁の分布水深、サンゴ礁の縁どる海岸線のおよその割合いから、地球上のサンゴ礁の面積を

$$6.2 \times 10^{11} \text{ m}^2 \quad (12)$$

と概算した。現成サンゴ礁の層厚は、2.2節で示したように10—20mであるから、ここでは平均的な値として

$$15 \text{ m} \quad (13)$$

をとる。サンゴ礁1m³あたりの重量は、サンゴ礁堆積物の孔隙率を50%とすると、

$$1.4 \times 10^3 \text{ kg CaCO}_3/\text{m}^3 = 6.2 \times 10^2 \text{ kg CO}_2/\text{m}^3 \quad (14)$$

となる(BUDDEMEIER and SMITH, 1988)。⑫と⑬と⑭とをかけ合わせると、最近1万年間に現成サンゴ礁にCaCO₃として固定されたCO₂は、

$$5.7 \times 10^{15} \text{ kg CO}_2$$

となる。この量は大気のCO₂量(2.3×10¹⁵kg)や、大気と活発にCO₂を交換している表層海水のCO₂量(2.5×10¹⁵kg)の倍以上にあたり、この時間スケールにおける地球上のCO₂循環を考える上で決して無視できる量ではない。

5. 現在のサンゴ礁におけるCO₂固定速度

それでは、現在のサンゴ礁に、炭酸カルシウムと有機物として固定されるCO₂量はどの位になるのだろうか。

5.1 炭酸カルシウムとしての固定速度

サンゴ礁における炭酸カルシウムの堆積速度を見積もるには、地質学的・生物学的・化学的の3通りの方法がある。地質学的方法とは、サンゴ礁の掘削調査と掘削試料の年代測定とによって堆積速度を求める方法である。現成サンゴ礁の上方への堆積速度は、礁嶺・礁縁・石灰藻嶺などサンゴ礁内の場によって異なるが、2.2節で述べたように0.5—18m/1000年の間に分布し、これは、重量に換算すると0.3—10kg CO₂/m²/年にあたる。生物学的方法とは、サンゴ礁に分布する様々な種類のサンゴの生物学的成長速度とその分布密度とをかけ合わせるもので、2—20kg CO₂/m²/年の範囲である(BUDDEMEIER and SMITH, 1988)。化学的方法とは、サンゴ礁内の海水のpHやアルカリ度の変動から石灰化量を見積もるもので、0.3—10kg CO₂/m²/年の範囲である(KINSEY, 1985)。まったく異なる方法で見積もったサンゴ礁における炭酸カルシウムの堆積速度は、オーダーとしてはよく一致している。ここでは、サンゴ礁の単位面積あたりのCaCO₃としてのCO₂固定量を

$$1—10 \text{ kg CO}_2/\text{m}^2/\text{年} \quad (15)$$

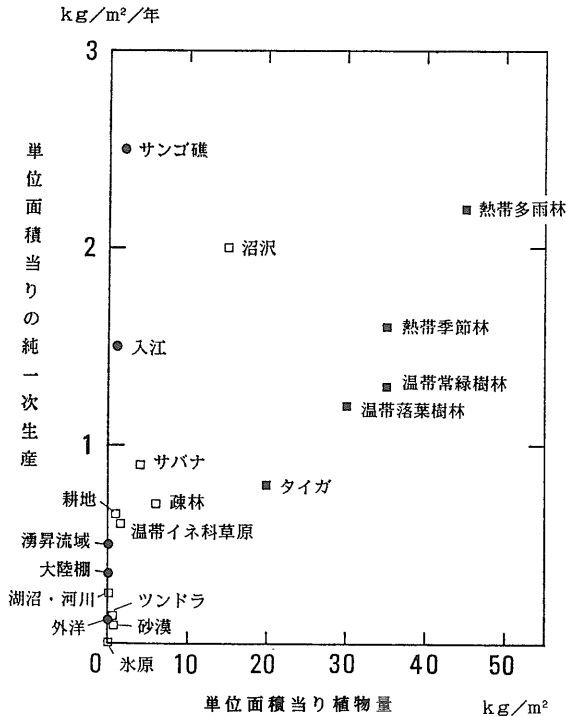
とする。これに、4.2節の地球上のサンゴ礁の面積

$$6.2 \times 10^{11} \text{ m}^2 \quad (12)$$

をかけ合わせると、現在の地球上のサンゴ礁におけるCO₂固定量は、

$$6.2 \times 10^{11}—6.2 \times 10^{12} \text{ kg CO}_2/\text{年} \quad (6.2—62 \text{ 億トン/年})$$

となる。これを、現在問題となっている人類のCO₂放出量190億トンと比べると、その3—30%となり、現在のサンゴ礁における炭酸カルシウムの形成は地球上のCO₂循環において意味のある量であると考えられる。



第12図 地球上の様々な生態系における植物の生物量と純一次生産量の単位は kg C (ホイッター, 1979 より作成)
 ●海洋 ■陸上(森林) □陸上(森林以外)

5.2 有機物としての固定速度

2.4 節で述べたように、サンゴ礁ではサンゴ体内の共生藻の光合成によって大量の有機物が生産されている。第12図は地球上の様々な生物群集における単位面積あたりの植物量と純一次生産量（植物によって作られた有機物の量から植物による呼吸量を差し引いた量）との関係を示したものである（ホイッター, 1979 より作成）。サンゴ礁における生産量は、一般に砂漠のように生産量の小さい海洋の中では異例なほど大きいことが判る。このことから、サンゴ礁は砂漠の中のオアシスにたとえられる。サンゴ礁における単位面積あたりの生産量は、陸上で最大の生産量をもち現在その伐採が問題となっている熱帯雨林よりも大きい。また、サンゴ礁における植物量は陸上の森林に比べ、非常に小さい。これは、森林の大木と径 10 μ m 程度の共生藻とを比べてみれば理解できることで、2.4 節で述べたように共生藻は生産した有機物のわずか 1 割しか自分のために使わず、あとは全てサンゴに渡してサンゴや他の生物の栄養としている。すなわち、サンゴ礁では、サンゴと共生藻の共生関係に基づいて、きわめて効率のよい栄養の循環が成り立っている。

こうしてサンゴ礁において生産された莫大な量の有機物がすべて固定されて、CO₂ 循環から取り除かれているわけではない。むしろ、ほとんどの有機物は呼吸や分解によって、また CO₂ の循環に戻ってくる。KINSEY (1985) は、サンゴ礁生態系全体としての光合成生産量 (P) と呼吸・分解による消費量 (R) との比 P/R は 1 であるとしている。これは、極相に達した森林において CO₂ の吸収と放出とが等しくなることと同じである。そうであるとするならば、サンゴ礁は有機物に関して CO₂ の正味の固定を行っていないことになる。しかし、実際のサンゴ礁全体で CO₂ の収支を評価するには、サンゴ礁における炭素流量の測定精度は十分とはいえない。KINSEY も、一般的に言って P/R は 1 に近いが、1 からずれる可能性は否定できず、それは海洋の物質循環に対して大きな意味をもつであろうと述べている。

ハワイ諸島の環礁で精細に炭素循環の調査を行なった ATKINSON and GRIGG (1984) は、サンゴ礁全体で、純一次生産量のうちの 10% が堆積物中に埋没したり、外洋へ運ばれることによって系外に失われると結論づけている。光合成によって有機物に変換される CO₂ 量は、炭酸カルシウムによって固定される CO₂ 量の数倍から 10 倍である。光合成産物の 10% が最終的に有機物として固定されるなら、有機物として固定される量と炭酸カルシウムとして固定される量とはほぼ同量になり、4 章で提起した③の考え方に基づいたモデルに従って、光合成と炭酸カルシウムの沈澱によって固定された分だけ、大気中の CO₂ はサンゴ礁に吸収される。

6. まとめと今後の課題

サンゴ礁は、サンゴ体内の共生藻による光合成とサンゴの炭酸カルシウム骨格の形成とによって、有効な CO₂ の sink (吸収源) となっていると考える。固定された炭素は、有機物については陸上生物も含めた多様でぼう大なサンゴ礁生物群集になり、炭酸カルシウムについてはサンゴ礁の地形となってその生物群集の棲息場所となる。すなわち、サンゴ礁の成長とは、生物群集の増大とその棲息場所の拡大とが相伴っている。

人間活動に伴って付加した過剰な CO₂ の吸収源やストックとして、陸上の熱帯雨林と海洋が注目されている。サンゴ礁における生物の多様性と生産性の大きさは熱帯雨林と並ぶかそれ以上のものであり、加えてサンゴ礁では炭酸カルシウムの形成によっても CO₂ を固定している。一方、海洋における研究者の関心は、外洋域における吸収過程に集中している。しかし、サンゴ礁における有機物の生産量 (2.5 kg C/m²/年) は外洋域の生産量

(0.12kg C/m²/年)の20倍であり、サンゴ礁における炭酸カルシウムの堆積速度(数m—10m/1000年)は、外洋域の有孔虫などによる堆積速度(数mm—数cm/1000年)の100倍以上に達する。サンゴ礁は、面積としては小さいが、熱帯沿岸域において集中的にCO₂を固定している。サンゴ礁が沿岸に位置するという事は、人間活動の影響を受け易いということでもある。サンゴ礁生態系が死滅すれば、せっかく生物群集として固定されたCO₂が放出されるであろう。しかし沿岸にあるということでは、人間の管理の及ぶ位置にあるということでもある。外洋域で広く薄く進むCO₂吸収過程を制御することの困難を考えたら、サンゴ礁を吸収源として利用することの有効性が理解できよう。

しかし、サンゴ礁の物質循環過程や収支には不明な点が多い。サンゴ礁がCO₂の吸収源であるか放出源であるかという議論にしても、実際にサンゴ礁で炭酸カルシウムと有機物の収支やサンゴ礁内の海水のCO₂分圧の変動を明らかにしなければ、解答は得られない。本稿での議論は概算によるものであり、より精細な研究が必要である。その際、地形分帯構成としてあらわれているサンゴ礁内の様々な場ごとの特性に注目して、場ごとに得られた物質循環過程と収支とを積算してサンゴ礁全体のモデルを得なければならない。サンゴ礁生態系の構造と機能・物質循環過程を把握して、その保全・管理をはかり、“自然のCO₂固定工場”としてその能力を十分に活用すべきである。

謝辞：本稿をまとめるにあたって、地質調査所の大嶋和雄博士、川幡穂高博士、電子技術総合研究所の野崎健博士、名古屋大学水圏科学研究所の松本英二教授、東北大学大学院の鈴木淳君からは、多くのご討論とご教示をいただきました。東海大学大学院の碓京子さんには、原稿を読んでいただき改善のための助言をいただきました。以上の方々から感謝いたします。

引用文献

- ATKINSON, M. J. and GRIGG, W. (1984): Model of a coral reef ecosystem, II. Gross and net benthic primary production at French Frigate Shoals, Hawaii. *Coral Reefs*, **3**, 13-22.
- BARNOLA, J. M., RAYNAUD, D., KOROTKEVICH, Y. S. and LORIUS, C. (1987): Vostok ice core provides 160,000-year record of atmospheric CO₂. *Nature*, **329**, 408-414.
- BERGER, W. H. (1982a): Deglacial CO₂ buildup: constraints on the coral-reef model. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **40**, 235-253.
- BERGER, W. H. (1982b): Increase of carbon dioxide in the atmosphere during deglaciation: the coral reef hypothesis. *Naturwissenschaften*, **69**, 87-88.
- BUDEMMEIER, R. W. and SMITH, S. V. (1988): Coral reef growth in an era of rapidly rising sea level: predictions and suggestions for long-term research. *Coral Reefs*, **7**, 51-56.
- DAVIES, P. S. (1984): The role of zooxanthellae in the nutritional energy requirements of *Pocillopora eydouxi*. *Coral Reefs*, **2**, 181-186.
- ホイッタカー, R. H. (1979): 『ホイッタカー生態学概説—生物群集と生態系—(第2版)』宝月欣二訳, 培風館, 363p.
- 堀 信行 (1980a): 日本のサンゴ礁. *科学*, **50**, 111-122.
- 堀 信行 (1980b): サンゴ礁と第四紀の環境変遷—デイヴィスの縁辺帯説をめぐって. *地理*, **25**, 11-20.
- 川幡穂高 (1990): 地球表層の炭素の循環, *地質ニュース*, No. 427, 25-39.
- 茅根 創・米倉伸之 (1990): サンゴ礁を掘る. サンゴ礁地域研究グループ編『日本のサンゴ礁, 1. 熱い自然—サンゴ礁の環境誌—』, 176-188, 古今書院.
- KEIR, R. S. and BERGER, W. H. (1985): Late Holocene carbonate dissolution in the equatorial Pacific: reef growth or neoglaciation. SANDQUIST, E. T. and BROECKER, W. S. eds. "The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂: Natural Variations Archean to Present." AGU Geophysical Monograph, **32**, 208-220.
- KINSEY, D. W. (1985): Metabolism, calcification and carbon production, I. Systems level studies. *Proc. Fifth Int. Coral Reef Congress*, **4**, 505-526.
- 北野 康 (1990): 『炭酸塩堆積物の地球化学 生物の生存環境の形成と発展』東海大学出版会, 391p.
- 小西健二・辻 喜弘・後藤十志朗・田中武男・二口克人 (1983): サンゴ礁の多孔浅層掘削—喜喜島における完新統の例—. *月刊海洋科学*, **15**, 154-164.
- LADD, H. S. and SCHLANGER, S. O. (1960): Drilling operations on Eniwetok Atoll. *Geol. Surv. Prof. Paper*, **260-Y**, 863-903.
- MACINTYRE, I. G. and GLYNN, P. W. (1976): Evolution of modern Caribbean fringing reef, Galeta Point, Panama. *Am. Ass. Petrol. Geol. Bull.*, **60**, 1054-1072.
- 大嶋和雄 (1989): 地球温暖化の原因と対策について. *地質ニュース*, No. 422, 34-45.
- SMITH, S. V. (1973): Carbon dioxide dynamics: a record of organic carbon production, respiration, and calcification in the Eniwetok reef flat community. *Limnol. Oceanogr.*, **18**, 106-120.
- SMITH, S. V. (1978): Coral-reef area and the contributions of reefs to processes and resources of the world's oceans. *Nature*, **273**, 225-226.
- 角皆静男 (1989): 炭素などの物質循環と大気環境—地球環境の変化における海洋の重要性—. *科学*, **59**, 593-601.
- VERON, J. E. N. (1986): "Corals of Australia and the Indo-Pacific" Angus & Robertson Publishers, 644p.
- KAYANNE Hajime (1990): The role of coral reefs in the global CO₂ cycle.

<受付: 1990年7月30日>

地質ニュース 436号