

サンゴ礁生態系における物質生産

鈴木 淳¹⁾

1. はじめに

大気中の二酸化炭素の増加による地球温暖化問題は、21世紀に向けて人類が克服しなければならないきわめて大きな課題である。そして、二酸化炭素増加の基本的な過程を明らかにするために、地球表層における炭素循環メカニズムの解明が求められている。なかでも生物が関与する炭素循環経路は重要であり、陸上や海洋の各生態系がどのような役割を果たしているかを評価することは緊急の課題である。

サンゴ礁における物質循環の研究は、生物の生産過程に注目し、物質とエネルギーの循環過程を議論する生態系生態学と呼ばれる分野から出発した。本論では、その成果を評価・総合して、炭素循環におけるサンゴ礁の役割、特にサンゴ礁の物質生産と大気二酸化炭素の収支について検討する。サンゴ礁における物質循環の研究は今後、物質の動きをよりグローバルな視点から議論しようとする生物地球化学的研究に発展して行くであろう。

2. 海洋の炭素循環におけるサンゴ礁の量的寄与

2.1 サンゴ礁と外洋の有機・無機炭素生産

まずはじめに、サンゴ礁における物質生産が海洋の炭素循環の中でどの程度の量的寄与があるのかを検討する。最近、Crossland et al. (1991) が、サンゴ礁の有機炭素生産(有機物生産)について、また Kinsey and Hopley (1991) が無機炭素生産(炭酸塩生産)について、生産量を試算している(第1表)。サンゴ礁の有機炭素生産については、単位面積あたりの群集総生産量が外洋の一次総生産量の7倍に達するものの、総生産量・呼吸量比(P/R比)は外洋の1.16に対してサンゴ礁は1.03と低い。よってサンゴ礁の群集純生産量(余剰生産量)は全海洋の新生生産量と比較するとわずか0.3%に相当するのみである。一方、サンゴ礁の炭酸塩生産量は、外洋有光層の単位面積あたり生産量の70倍であり、全海洋での生産量の12%に相当する。サンゴ礁で生産された炭酸塩は外洋の場合と異なり、深海へ移行して溶解することが少ない。よってサンゴ礁は海洋全体からの炭酸塩による炭素除去量の

第1表

サンゴ礁と外洋の有機・無機炭素生産と全海洋からの炭素除去量。

()は全海洋に対するサンゴ礁、外洋の寄与量を示す。外洋のP/R比は一次総生産/(一次総生産-新生産)として求めた。

出典：A) Crossland et al. (1991) B) Kinsey and Hopley (1991) C) Martin et al. (1987) D) Morse and Macenzie (1990) E) 川幡 (1991)

	海洋生態系の炭素生産量		全海洋からの炭素除去量	
	サンゴ礁	外洋		
面積 km ²	6.17×10 ⁵ (0.15%)	3.26×10 ⁸ (90%)	3.62×10 ⁸	
有機炭素	単位面積 総量	単位面積 総量	総量	
	群集総生産	一次総生産		
	3.0 ^A 0.7 (1.4%)	0.36 ^C 42 (82%)	0.003 ^E -0.13 ^E	
	余剰生産(純生産)	新生産		
	0.1 ^A 0.02 (0.3%)	0.06 ^C 5.9 (80%)		
	P/R比			
	1.03 ^A	1.16 ^C		
無機炭素	0.5 ^B 0.12 (12%)	0.007 ^D 0.86 (84%)	0.09 -0.22 ^E	

単位：単位面積あたり gC/m²day, 総量 10¹⁵gC/yr

1) 地質調査所 海洋地質部 (前東北大学理学部地質学古生物学教室)

キーワード：サンゴ礁, 二酸化炭素, 光合成, 石灰化, 有機炭素, 無機炭素

相当部分を担っていることになる。その割合の見積りは研究者により異なり20% (Lisitzin, 1984)~50% (Smith, 1978) の幅を持つが、いずれにせよサンゴ礁が全海洋の面積の0.15%しか占めていないことを考えると特筆に値する。したがって、Crossland et al. (1991) らの見積りに従えばサンゴ礁は海洋の有機炭素生産における寄与は小さく、無機炭素生産における寄与は大きいという非常に片寄った役割をもつことになる。

2.2 サンゴ礁における物質生産研究の経緯

サンゴ礁の生産構造を議論する上で、Crossland et al. (1991) と Kinsey and Hopley (1991) の見積りの基本になっているのは物質循環に関して閉鎖的なサンゴ礁観である。すなわち一次総生産は高いものの礁内で効率よく消費されてしまい、純生産量はきわめて少ないという考えである(第1図)。このような考えを形成するに至ったサンゴ礁の物質生産についての研究史を概観する。

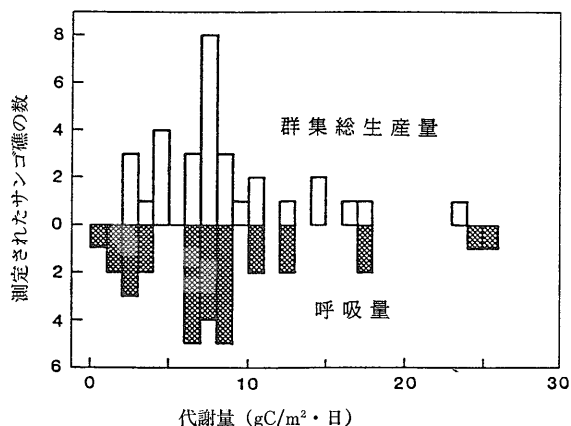
サンゴ礁において物質生産の研究が開始されたのは、生態系生態学の発足期にあたり、生物生産量(有機炭素生産量)が生態系の特徴を表すパラメータとして注目され始めたところであった。この時期の代表的な研究は、Odum and Odum (1955) の中部太平洋エニユエトック環礁におけるものである。彼らはサンゴ礁の一次総生産は非常に高く、P/R比が1に近いことを見いだした。そして、サンゴ礁は生産と消費がバランスした独立栄養的生態系であるとした。初期の研究は溶存酸素を測定し有機物生産を扱うものが大部分であったが、その後、炭酸塩堆積の場としてのサンゴ礁が注目されはじめ、海洋化学者や地質学者による物質生産の研究が行われた (Smith, 1973 など)。この時期の研究では溶存炭酸法が導入され

た。特に測定の簡便な海水の pH と全アルカリ度から、炭酸系の平衡計算によって全炭酸を算出するアルカリ度法 (Alkalinity anomaly technique) が用いられた (Smith, 1973; Smith and Kinsey, 1978)。この方法は有機炭素代謝と無機炭素代謝を同時に定量できる点が特徴であり、溶存酸素法では知り得なかった炭酸塩の生産量の測定が可能になった。

サンゴ礁の地形は沖側より礁斜面、礁原と礁湖あるいは礁池の三つの部分からなり、分布する生物に違いがある。生物分布の詳細については後述するが、一般的なサンゴ礁の模式図を第2図に示す。Odum and Odum (1955) に代表される初期の研究では、生物の現存量が多い礁原部分について有機物生産量が測定された。Kinsey (1983) は、物質収支の検討を、生産の盛んな礁原だけではなく礁湖や礁斜面をも含めたサンゴ礁生態系全体について行うべきであり、礁原群集で得た大きめの生産量をサンゴ礁全体に適用してしまう傾向を批判している。彼は Odum and Odum (1955) の提出した礁原群集の P/R比がほぼ1とする結果にも疑問を抱いている。Kinsey (1977) は礁原群集だけではなく礁湖の群集についても測定を行い、礁原群集について P/R比 > 1、礁湖の砂底群集について P/R比 < 1の結果を得た。この結果を受けて Kinsey (1983) は、サンゴ礁群集の代謝には二つのモードがあり、代謝の活発な礁原群集では群集総生産量 5-10 gC/gC/m²・日、P/R比 1.0±0.1、また浅部礁湖では 1 gC/m²・日とそれぞれ平均的な代謝活動をしていることを示した(第2図)。そして、礁原で過剰に生産された有機物が波の営力により礁湖に落ちて分解され、サンゴ礁全体としては P/R比 = 1 の独立栄養的性格をもつと考えた。また、炭酸塩生産に関しても二つのモードが存在し、代謝の活発な礁縁・礁原部では 3-5 kg CaCO₃/m²・年、礁池や礁湖の砂底では 0.5 kg CaCO₃/m²・年の安定した値をとることを明らかにした。Crossland et al. (1991) と Kinsey and Hopley (1991) の試算は、Kinsey (1983) のこれらの数値に基づいている。

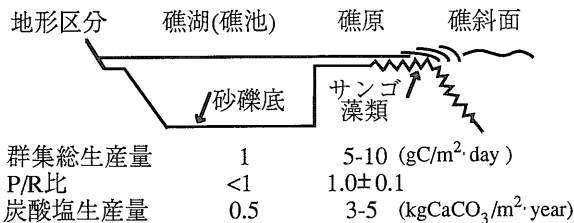
一方、サンゴ礁が有機炭素を余剰に生産していることを示唆する報告が近年増加している。Kinsey (1985b) は礁湖の砂底にも微小藻類がマット状に分布するため P/R比は1に近く、礁湖が有機炭素の分解の場とはいえないとしている。サンゴ礁には礁池や礁湖の砂底以外に従属栄養群集と思われるものはない。もし砂底群集が余剰生産をもてば、間接的にサンゴ礁生態系が全体として有機炭素を外洋に放出していることを予想させるものである。

オーストラリアとハワイの研究者が共同で行ったハワイ諸島フレンチフリゲートショールでの一連の研究



第1図 サンゴ礁群集の総生産量と呼吸量 (Crossland et al., 1991)。

Kinsey (1985a) のデータより作成したもの。大部分は礁原群集についての測定である。



第2図 サンゴ礁の地形構成と有機・無機炭素生産 (Kinsey, 1983).

(Polovina, 1984; Atkinson and Grigg, 1984) は、サンゴ礁生態系全体の物質循環の解明に取り組んだ総合研究である。Atkinson and Grigg (1984) は、海水の溶存成分の変化を測定する方法でいくつかの底生群集の生産量を測定し、サンゴ礁全体の一次総生産量および一次純生産量を算出した。6.1×10⁸ kg 湿重量/km²・年±50%という一次純生産量は Polovina (1984) の食物網解析による推定値とよく一致する。検討の結果、(1)一次純生産量のうち約5%が魚など移動性の消費者に移行する。(2)一次純生産量のうち約10% (一次総生産量の約6%に相当) は堆積物中への埋積や外洋への輸送により系から失われて行くことが明らかになった。系外に失われる分の評価は収支計算の残差分であり厳密なものではないが、物質循環に関して閉鎖系であると考えられていたサンゴ礁に対して、系外への物質移動がある可能性を指摘した点は重要である。この点からすると、第1表に示した Crossland et al. (1991) の有機炭素生産に関する見積りは、保守的なサンゴ礁観に基づいており、余剰有機炭素生産量を過小評価している可能性がある。

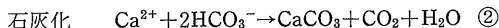
3. サンゴ礁の物質生産と大気二酸化炭素

1980年代に入ると人類の化石燃料の消費による大気中の二酸化炭素の増加が注目を集め、生物の物質生産の研究も炭素のグローバルサイクルを解明するための一分野という傾向が強くなって行く。二酸化炭素増加問題における科学的な関心の一つは、人類により放出された二酸化炭素のおよそ半分しか大気には残存せず、残りの二酸化炭素の吸収源を解明できないというミッシングシンクの問題である。この問題に対して、サンゴ礁研究者からもサンゴ礁が大気中の二酸化炭素の吸収に貢献しているとする説がいくつか提出されている。しかし、その一方でサンゴ礁は二酸化炭素の放出源であるとする意見もある(角皆, 1989)。この論議については茅根 (1990) がそれぞれの意見を整理している。本章では従来の生態学的観点から行われた物質生産の研究を評価・再構成して、サンゴ礁における生産活動と大気二酸化炭素の吸収・放出

について検討する。

3.1 二酸化炭素問題とサンゴ礁の役割

サンゴ礁における物質生産は、光合成による有機炭素生産 (①式) と石灰化という無機炭素生産 (②式) の二つの過程によって行われる。これらの生産過程はそれぞれ、逆反応である呼吸と炭酸塩の溶解反応を伴う。



ここで、光合成は二酸化炭素の吸収反応であるが、石灰化は海水の二酸化炭素分圧を上昇させ、大気への二酸化炭素の放出につながる反応であり、注意を要する。無機炭素過程においては炭酸塩の溶解が大気二酸化炭素の吸収反応である。この点については角皆 (1989) に詳しい解説がある。光合成と石灰化はともに生物の働きによる炭素固定反応であるが、海水の炭酸系の平衡移動あるいは大気二酸化炭素の吸収・放出について大きな違いがあることは注目すべきことである。

Smith (1981) はサンゴ礁など沿岸域に分布する藻類に注目し、藻類の活発な有機物生産が二酸化炭素の海洋への吸収に寄与している可能性を示した。また、二酸化炭素の吸収源として炭酸塩の溶解とくに高マグネシウム方解石の溶解が注目された (Garrels and Mackenzie, 1981)。大気から二酸化炭素が溶け込み pH の低下した海水は炭酸塩堆積物を溶かすことにより二酸化炭素吸収能を回復する。この場合、方解石やアラレ石は表層海水に対して過飽和であるが、マグネシウムを 10mol% 以上含む高マグネシウム方解石は溶解度が大きく、生物の呼吸により生じる低 pH 状態では容易に不飽和になる。サンゴ礁の生物には高マグネシウム方解石の骨格をつくるものが多く、その遺骸が堆積物に多量に含まれていることから、サンゴ礁は溶解により海洋の二酸化炭素吸収に貢献している可能性がある。死滅したサンゴ骨格が溶解により大気二酸化炭素を吸収する可能性については川幡 (1991) も指摘している。また、茅根 (1990)、Kayanne and Miyachi (1991) はサンゴ礁生物の石灰化は光合成に伴って起こるため、海水の pH を下げることなく大気中の二酸化炭素を固定する反応であるとして、サンゴ礁の二酸化炭素吸収能力を論じている。

従来の研究では、有機物生産は生態学者が、また炭酸塩生産は海洋化学や地形学の研究者がそれぞれ違った観点から扱ってきたが、今後大気二酸化炭素の吸収・放出を議論するときには有機・無機炭素生産をともに把握し比較する視点が必要である。

3.2 サンゴ礁は大気二酸化炭素の吸収源か

サンゴ礁と大気二酸化炭素の収支の問題は、扱う時間と空間のスケールによって評価が異なってくる (茅根編、

1991, p. 848). まず第一に考慮すべき点はサンゴ礁のその場で光合成と石灰化が行われているとき、二酸化炭素が吸収されているか放出されているかという問題である。第二の問題は、サンゴ礁が過剰に生産した有機物の行方までを考慮した場合である。最後は生産された有機物がすべて分解され、炭酸塩だけが残るところまで考えた場合である。サンゴ礁の二酸化炭素に対する効果をはっきりさせるためには生産された有機態、無機態の炭素がどこでどのような速さで分解するかを明らかにする必要がある。野崎ほか (1990) は、放出された有機物が海洋深層に移行し数百年にわたって拘束されればサンゴ礁を二酸化炭素の吸収源と考えてよいとしている。これは二番目の場合に対する一つの回答である。

最初に検討すべき課題は、一番短い時間スケールで、場をサンゴ礁に特定して二酸化炭素収支についての群集の生産特性を解明することである。この問題の解明には二酸化炭素分圧の直接測定が望まれるが、サンゴ礁は空間的にも時間的にも大きな不均一性があり、1点での海水の二酸化炭素分圧測定による短期間モニターでは現象の全体像をとらえることは難しい。よってここではまずサンゴ礁における有機・無機炭素生産量を知り、間接的に二酸化炭素収支を推定するという方法を取る。サンゴ礁が大気二酸化炭素を吸収するための“基準”として井龍ほか (1991) は、①サンゴ礁が余剰有機炭素生産をもつこと、すなわち P/R 比 > 1 であること、そして②この余剰有機炭素生産量が石灰化量を上回っていること、の2点を挙げている。井龍ほか (1991) は石垣島白保海岸のサンゴ礁で生物の分布調査を行い、生物群の被覆率から生産量を推定し、礁全体での有機・無機炭素生産量を見積もった。その結果、有機炭素生産が無機炭素生産量をわずかながら上回り、大気二酸化炭素の吸収源になっている可能性を示した。

しかし、厳密には井龍ほか (1991) の基準では不十分である。茅根 (1990) は、サンゴ礁生物の活動により海水の全炭酸 (ΣCO_2) が減少し、二酸化炭素分圧 ($[\text{CO}_2(\text{aq})]$) が低下して大気から吸収されるという考えを③式に基づいて述べている。

$$[\text{CO}_2(\text{aq})] = \Sigma \text{CO}_2 \cdot \left\{ 1 + K_0 \left(1 + \frac{K_1}{[\text{H}^+]} \left(1 + \frac{K_2}{[\text{H}^+]} \right) \right) \right\}^{-1} \quad \dots\dots \textcircled{3}$$

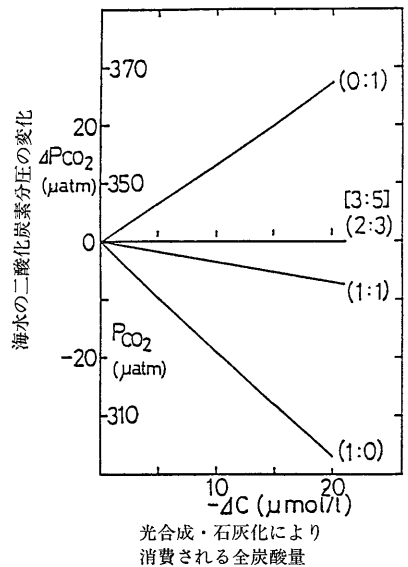
ここで K_0 , K_1 , K_2 は炭酸系の平衡定数、 $[\text{H}^+]$ は水素イオン濃度である。これは、一部が石灰化による炭素固定であっても光合成と共存し、全炭酸を減少させれば、海水の二酸化炭素分圧を下げる効果を期待させるものである。この問題に関しては炭酸系の平衡に基づいた溶液化学平衡モデルによる検討が有効である。加納 (1990)

は海水の二酸化炭素分圧を変化させない光合成と石灰化の量比は 2 : 3 であるとした (第3図)。ただし、海水の pH や全炭酸などの初期値によって、同じ程度の生産が起きた場合でも結果が変わる可能性があるため、より厳密な検討が必要であろう。この観点から二酸化炭素の吸収放出のしきい値を決めることが重要である。

サンゴ礁における大気二酸化炭素の収支については、そこで行われる生物生産の P/R 比と、無機/有機炭素生産量比が重要なパラメータとなる。Crossland et al. (1991) らの試算 (第1表) に基づくと、無機/有機炭素生産量比は 5.0 であり、サンゴ礁が二酸化炭素を放出していることになる。しかし彼らの推定した余剰有機炭素生産量は、すでに指摘したように過小評価の可能性があり、このデータを用いて結論することは危険である。目標はサンゴ礁生態系全体としての挙動の解明であるが、サンゴ礁はいくつかの群集よりなる複合生態系であり、その群集も多様な生物種から構成されて、きわめて複雑である。ここではまず主要な個々の生物の代謝について検討し、次に群集レベルに進むことにしよう。

3.3 サンゴ礁生物の物質生産特性

サンゴ礁に棲む基礎生産者は物質生産の観点から大きく二つに分けられる。一つは光合成をして有機炭素のみを生産するグループであり、他の一つは有機炭素生産とともに石灰化して無機炭素を生産するグループである。前者にはホンダワラ属 (*Sargassum* sp.) などの褐藻類、



第3図 光合成と石灰化が同時に進行するときの海水の二酸化炭素分圧 (PCO_2) の変化 (加納, 1990)。図中の (X : Y) は光合成と石灰化により取り除かれる炭素量比を示す。

紅藻類や緑藻類に属する糸状藻類 (filamentous algae, turf algae), 顕花植物である海草類が含まれる。後者のグループにはサンゴやサンゴモ (紅藻類に属する石灰藻), 共生藻をもつ大型有孔虫などが含まれる。前節で検討したように有機炭素生産者については一次純生産量あるいは P/R 比が注目され, また有機・無機炭素生産者についてはさらに無機/有機炭素生産量の比が問題になる。

サンゴ礁の有機炭素生産者として重要なのは糸状藻類と褐藻類である。Morrissey (1985) は溶存酸素法により代謝量を測定し, 単位面積あたりの一次純生産量は糸状藻類が 1.9-2.8 gC/m²・日と最も大きく, 褐藻類が 0.1-1.5 gC/m²・日でそれにつき, サンゴモは 0.1 gC/m²・日と小さいことを示した。

一般にサンゴは共生藻類をもつため, サンゴの呼吸による消費を上回って純有機生産がある。しかし有機・無機炭素生産を同時に測定し, その量比を計算している研究例は少ない。Chalker et al. (1985) は pH と溶存酸素測定により有機・無機炭素生産を同時にモニターする現場型代謝量測定器を用いて水深 5 m における *Acropora formosa* の代謝を 24 時間測定し, ほぼ純有機炭素生産と無機炭素生産が等しい結果を示している (第 4 図)。このような代謝は前節の“基準”から判断すると海水の二酸化炭素分圧を下げ, 大気二酸化炭素を吸収する可能性がある。一方, Bythell (1988) は大西洋種 *Acropora palmata* の骨格重量 250 g の群体を現場環境で飼育し, 一年間炭素と窒素の収支を測定した。その結果, 25.5 gC/年の無機炭素生産があったのに対し, 純有機炭素生産量は溶存態有機炭素の放出, 軟体部の成長, 生殖による卵の放出を合わせても 5.1 gC/年にすぎないことを報告している。このような代謝は二酸化炭素を放出させる可能性がある。今後, サンゴの代謝特性を決めるために, いろいろな種類のサンゴについて, なるべく現場環境で測定し慎重な検討が必要である。そのときにはサンゴが放出する粒子態や溶存態の有機炭素量を直接測定する必要がある。Bythell (1988) の研究では, 粘液としての有機炭素の放出量はサンゴ群体の純有機炭素生産量の 45% に相当する。純有機炭素生産量は光合成量と呼吸量の差から推定するだけでなく, 直接定量を試みてクロスチェックするべきである。

サンゴと同じく有機・無機炭素生産者であるサンゴモについ

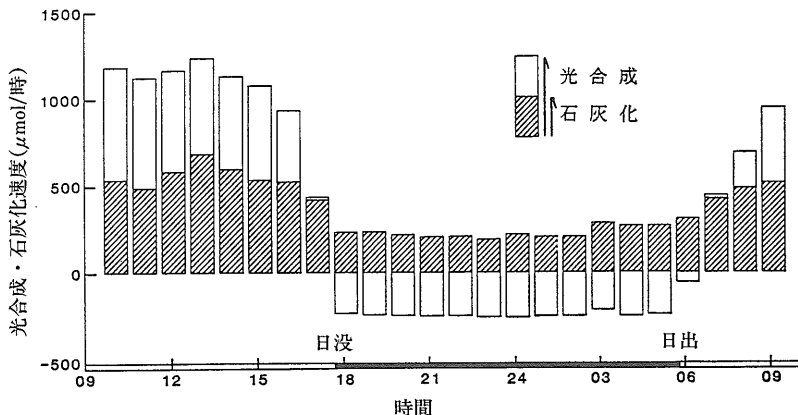
ては Chisholm et al. (1990) が Chalker et al. (1985) と同様の現場型代謝量測定器を作製し, 多産する種 *Porolithon onkodes* の生産量を測定した。その結果, 無機/有機炭素生産量比を 0.7 と報告している。これは二酸化炭素吸収型の代謝である。後述の礁嶺のホンダワラ類に付着して生息する大型有孔虫類もサンゴ礁にとって重要な生物である。これらもまた共生藻をもつことが知られているが, その有機・無機炭素生産について把握されていない。また礁斜面のサンゴは測定方法の難しさからいまだ結論は得られていない。これらの生物の代謝を明らかにするためには現場型の生産量測定装置の開発が必要である (第 5 図)。また正確な生産量評価には 24 時間測定が望まれる。装置の自動化も重要である。

3.4 サンゴ礁における生物群集の分布と生産

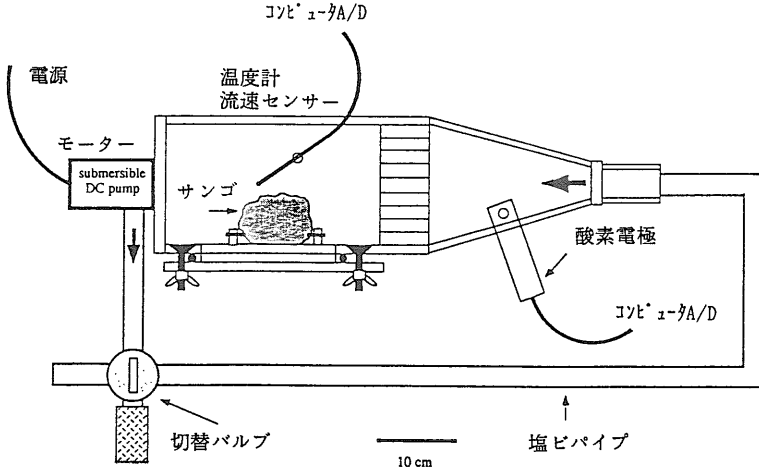
サンゴ礁にはいくつかの生物群集が明瞭な帯状構造を示して分布している。第 6 図に裾礁の生物群集の分布例を示した。群集の分布は微地形とよく対応する。そして環礁や堡礁も裾礁と基本的に似たような微地形の分帯構成をもっている (茅根, 1990) ため, 環礁や堡礁における群集の分布も類似性がある。平均的なサンゴ礁について帯状構造の様子を検討しよう。

外洋側に面した礁斜面には水深 50 m 付近までサンゴの分布が卓越し, 石灰化が盛んな場である。

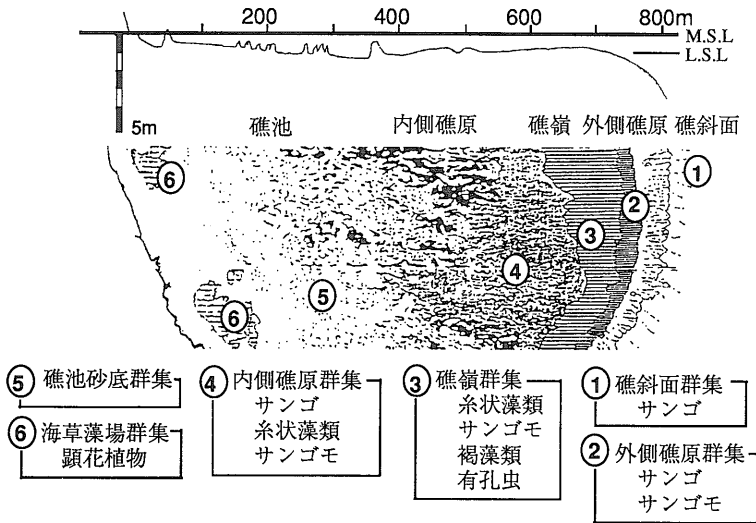
礁原の外洋側には礁嶺と呼ばれる高まりがみられる。礁嶺の沖側部分にはさらにサンゴモによってつくられる高まりが分布することがあり石灰藻嶺と呼ばれる。石灰藻嶺が形成されるかどうかは波浪条件が影響し, 太平洋とカリブ海の一部のうねりを強く受けるサンゴ礁に見られる (Hubbard, 1988)。琉球列島などの石灰藻嶺をもたない平均的なサンゴ礁では, 礁嶺の最も外洋側に平坦面 (外側礁原) があり卓状のサンゴ (*Acropora* sp.) とサンゴモ



第 4 図 太平洋種のサンゴ *Acropora formosa* の光合成と石灰化速度の日周変化 (Chalker et al., 1985)。



第5図 水中現場型の生産量測定装置の例 (Patterson et al., 1991).
この装置はサンゴの代謝と流れの関係を研究するために用いられたものである。
溶存酸素濃度の変化を酸素電極を用いて測定する。



第6図 裾礁における生物群集の帯状分布 (石垣島の例, 市川ほか, 1991 の図に加筆).

が密に分布し、石灰化が盛んな場となっている。その内側には被覆状のサンゴモが卓越し、緑藻類に属する糸状藻類 (turf algae) が分布する部分もある。さらにその内側には礁縁から打ち上げられたサンゴ枝など粗粒の堆積物が分布し緩い高まりをつくっている。このあたりまでが礁嶺で、低潮時には干出するため生物の生息には過酷な環境である。サンゴが分布しないのも干出のためと思われる。琉球列島の裾礁では礁嶺にホンダワラ属 (*Sargassum* sp.) などの褐藻の密生帯がある (井龍ほか, 1991)。褐藻類が分布する場合は有機炭素生産が盛んな場となる。

礁嶺から内側礁原に移ると細枝状のサンゴ (*Acropora* sp. など) が卓越し、塊状のハマサンゴ (*Porites* sp.) など

の群体上部が平になったマイクロアトールも多い。内側礁原は外側礁原や礁斜面とともにサンゴの密生域であり、石灰化が盛んな場である。サンゴの群体の間には紅藻類に属する糸状藻類 (filamentous algae) の密生部やサンゴモ、褐藻類がみられる。有機炭素生産も活発な場である。

内側礁原の背後には水深1-3 mの砂底が広がり、裾礁の場合は礁池と呼ばれる。堡礁・環礁でも同様の浅い砂底域 (sand flat) がある。大型生物は少ないが砂底には微小藻類が分布し光合成がおこなわれている。砂底域の生産性については議論があり、余剰有機物生産がある場合とない場合ともに報告されている。Johnstone et al. (1990) は砂底の群集有機炭素生産は堆積物の粒度や流入するデトリタス量に支配され、季節変化も大きいことを観察している。

礁池の陸側には顕花植物 (*Thalassia* sp. など) がつくる海草藻場が分布することが多い。海草は陸水の流入によって塩分の低くなったところを好むとされている。海草藻場も有機炭素生産の場である。

サンゴ礁のような複合生態系で物質収支を検討するためには生物群集と環境因子により地域区分をする必要がある (山室, 1991)。

サンゴ礁浅部を物質生産の観点から区分する場合は、①礁斜面サンゴ群集、②外側礁原サンゴ群集、③礁嶺藻類群集、④内側礁原サンゴ群集、⑤礁池 (礁湖浅部) 砂底群集、⑥海草藻場群集に分けることができる。このような区分は裾礁、堡礁、環礁の区別を問わず第一次近似的に適用できよう。このことは研究例を比較するとき有効である。

3.5 群集レベルでの物質生産測定

サンゴ礁全体の物質生産を知るための前段階として群集ごとの物質生産を測定する必要がある。サンゴが卓越する群集でもその代謝はサンゴ群体だけ取り出して測定した場合とは違っている可能性がある。サンゴ礁におい

て群集レベルで代謝量を測定するためには各種の工夫が必要である。Odum and Odum (1955) をはじめエニュエトック環礁での研究者は礁原にみられる沖側からの一方向の流れを利用し、染料によって水塊を追跡して海水成分の変化を測定した。このような方法は流れ代謝量測定法 (flow respirometry method) と呼ばれる。また Barnes (1983) は礁原上を風送流に乗って移動しながら pH, 溶存酸素を連続測定する“ブイ”とよばれる装置を開発し、同一水塊を追跡するラグランジュ方式の代謝量測定を行った。これにより生物分布に対応した空間的な代謝状態とその光量との関係(第7図)や季節変化の詳細が明らかにされた(Barnes and Devereux, 1984; Barnes, 1988)。ただし、流れ代謝量測定法の場合、同一水塊を追跡できているかについて不安がある。また連続・多数回試行が難しい。代謝速度は日射量の変化などにより短期的にも大きく変わるため24時間測定が求められる。そこでオイラー的モニタリングすなわち固定点での自動連続測定も有用である。このような試みとして Griffith et al. (1987) の研究がある。彼らは礁原に2基の溶存酸素計を30m離して設置し、その間に流速計を置いて自動測定を行い、流向が2基の溶存酸素計を貫くときの濃度変化から測線上の生物の代謝量を測定した。この礁原上では礁嶺からチャンネルに至る一方向の流れが卓越し、効率のよい測定が可能であった。

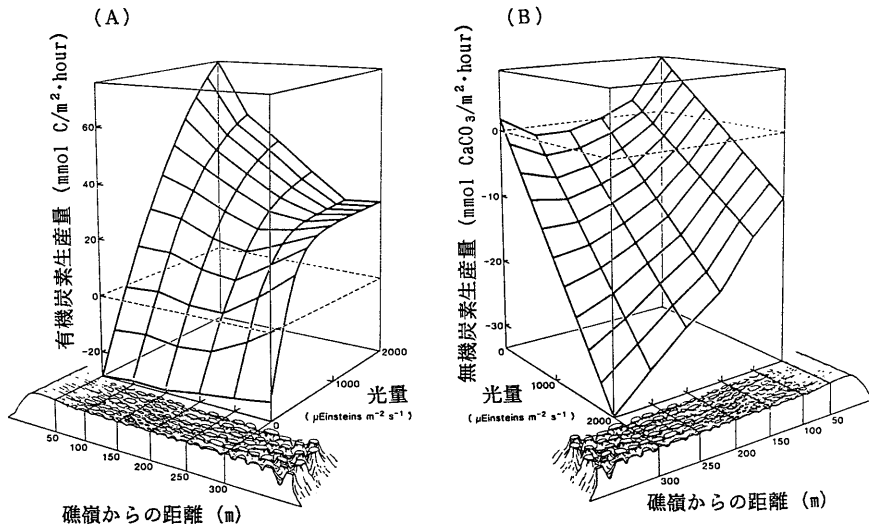
ここでは Barnes (1988) のグレートパリアリーフ・ディビス礁での測定結果を用いて礁原サンゴ群集の生産特性を検討しよう。この群集は、夏には有機・無機炭素生産がそれぞれ 1.50, 1.92 gC/m²・日であった。無機炭素生産のほうが多いが、3.2節の“基準”から海水の二

酸化炭素分圧を下げる可能性がある。しかし、この群集は冬には余剰有機生産をもたず、石灰化だけが起きて二酸化炭素放出型の代謝をしていることになる。Odum and Odum (1955) や Griffith et al. (1987) は溶存酸素法を用いているため炭酸塩生産を測定していない。礁原群集のほか前節で区分した群集レベルで、有機・無機炭素生産を同時に測定し、その量比の検討例を増やす必要がある。

3.6 サンゴ礁の物質生産の時間的・空間的多様性

サンゴ礁はさまざまな条件の海域に分布し、時間的な変動も大きい。個々のサンゴ礁の研究を比較検討するためには、そのサンゴ礁の全体の中での位置付けを把握しておく必要がある。Hatcher (1990) はサンゴ礁の物質生産に多様性を与える空間的な要因として、太平洋インド洋区と大西洋区の違い、緯度、陸域からの距離を、また時間的に重要な要因として生物代謝の日周変化と季節変化を挙げている。これらはモデルフィールドを選定してデータの蓄積をはかる場合に、考慮されねばならない。

サンゴ礁は赤道を挟みほぼ北緯30°から南緯30°の範囲に分布する。中緯度では表層海水の栄養塩濃度が高くなることに関連して群集組成に変化がみられる。高緯度になるほどサンゴが減少し、大型褐藻類の現存量が増加する(Crossland, 1988)。栄養塩濃度が高い場合には褐藻類のほうがサンゴよりも成長速度が速く、サンゴへの日射を遮るのでサンゴの成長は阻害される(Crossland, 1981)。サンゴ礁が高緯度で形成されない原因として単に水温の低下によるのではなく、褐藻類との競争によりサンゴの生育が抑制され、礁形成が阻害されるためと考えられている(Johannes et al., 1983)。



第7図
礁原上における光量と(A)有機炭素・(B)無機炭素生産量の関係 (Barnes and Devereux, 1984)。無機炭素生産については負の値が石灰化量を示す。夜間は呼吸に伴い溶解が起きている。

琉球列島のサンゴ礁には礁嶺に褐藻の密生帯がある。これは比較的高緯度(24°N)に位置することに起因すると考えられる。ただし低緯度のサンゴ礁にも褐藻類が高密度で分布する部分があることはカリブ海やフランス領ポリネシアのサンゴ礁から報告されている(Wanders, 1976; Pichon, 1985)。Pichon (1985)はホンダワラ類(*Sargassum* sp., *Turbinolia* sp.)は大きな陸域に近接する裾礁や堡礁に分布がみられることを指摘している。

大量の炭酸塩生産をするサンゴ群集と有機物生産の盛んな藻類群集の分布面積比が違うサンゴ礁では無機/有機炭素生産量比も異なることが予想され、その結果サンゴ礁の大気二酸化炭素収支にも影響を与えられられる。

3.7 サンゴ礁海域深部の生物群集の物質生産

サンゴ礁生態系は浅海部分が注目されるが、生物の分布は礁原や礁斜面の上部に限られているわけではない。外洋の生産は通常、有光層全体について議論される。サンゴ礁と外洋の生産構造を対等に比較するためにはサンゴ礁についても深部の群集を考慮すべきである。琉球列島やグレートバリアリーフ、カリブ海などサンゴ礁の周辺に陸棚が発達する地域では、水深200m付近まで基礎生産者が高い密度で分布することが知られている。辻ほか(1989)は宮古島周辺の島棚域に球状のサンゴモ群体や共生藻類をもつ大型有孔虫類が分布していることを明らかにした。このサンゴモ群体は石灰藻球(Rhodolith)とも呼ばれ、紅藻の仲間である。石灰藻球はサンゴが分布しなくなる水深50mから200mまでの間に高密度で分布している(写真1)。カリブ海のバハマでは、水深76mに分布する石灰藻球の日照時の純生産量を測定した例があり、0.088gC/m²・時という礁原の藻類に匹敵する大きな値が報告されている(Littler et al., 1991)。島棚や陸棚の面積はサンゴ礁浅海部の面積よりはるかに大きいことを考えると、深部の群集による有機・無機炭素生産量は膨大なものになる。そして、Crossland et al. (1991)の見積りにはこのような群集の生産は含まれていない。サンゴ礁の深部まで含めてサンゴ礁の物質生産を議論すべきと思われる。

4. おわりに

サンゴ礁が大気二酸化炭素の吸収源か放出源かという議論は、従来のサンゴ礁の物質循環のイメージに見直しを迫るものである。この問題の解明のためには有機・無機炭素生産量の同時測定やサンゴ礁から流出する有機物量の把握、海水の炭酸系の平衡状態などいままでも扱われてこなかった観点からの検討が必要である。そしてより

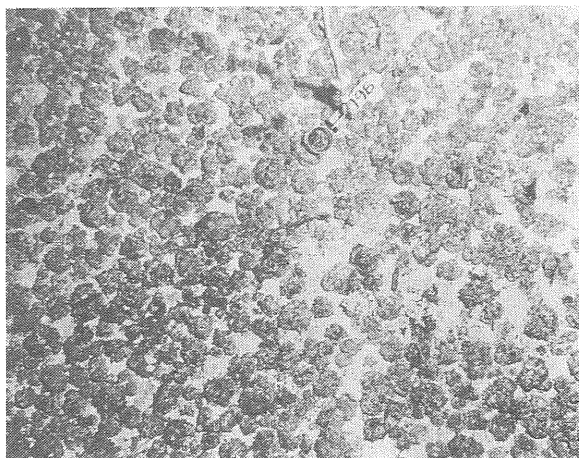


写真1 サンゴ礁沖側の海底に分布する石灰藻球(野原ほか, 1979の写真1より複製)。

沖縄県慶良間諸島の南方約10km, 水深105mの海底写真。コンパスの長さは33cm, 大部分の石灰藻球の表面は生きていると思われる。

直接的な測定の積み重ねによって現象を明らかにすべきである。この議論を期にサンゴ礁生態系の物質循環についてより理解が深まることを期待したい。

謝辞: 東北大学森 啓教授, 中森 亨博士, 井龍康文博士, 地質調査所川幡穂高博士, 茅根 創博士, 山室真澄博士には多くの討論とご教示をいただくとともに, 本原稿を読んでいただき改善のためのご助言をいただきました。以上の方々深く感謝いたします。

文 献

- Atkinson, M. J. and Grigg, R. 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.
- Barnes, D. J. (1983): Profiling coral reef production and calcification using pH and oxygen electrodes. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **66**, 149-161.
- Barnes, D. J. (1988): Seasonality in community productivity and calcification at Davies Reef, Central Great Barrier Reef. *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp.*, **2**, 521-527.
- Barnes, D. J. and Devereux, M. J. (1984): Productivity and calcification on a coral reef: A survey using pH and oxygen electrode techniques. *Jour. Exp. Mar. Biol.*, **79**, 213-231.
- Bythell, J. C. (1988): A total nitrogen and carbon budget for the elkhorn coral *Acropora palmata* (Lamarck). *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp.*, **2**, 535-540.
- Chalker, B., Carr, K. and Gill, E. (1985): Measurement of primary production and calcification *in situ* on coral reefs using electrode techniques. *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr.*, **6**, 167-172.
- Chisholm J. R. M., Colingwood, J. C. and Gill, E. F. (1990): A novel *in situ* respirometer for investigating photosynthesis and calcification in crustose coralline

- algae. Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol., **141**, 15-29.
- Crossland, C. J. (1981): Seasonal growth of *Acropora* cf. *formosa* and *Pocillopora damicornis* on a high latitude reef (Houtman Abrolhos, Western Australia). Proc. 4th Int. Coral Reef Sym., **1**, 663-667.
- Crossland, C. J. (1988): Latitudinal comparisons of coral reef structure and function. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., **1**, 221-226.
- Crossland, C. J., Hatcher, B. G. and Smith, S. V. (1991): Role of coral reefs in global ocean production. Coral Reefs, **10**, 55-64.
- Garrels, R. M. and Mackenzie, F. T. eds. (1981): "Carbon dioxide effects research and assessment program: Some aspects of the role of the shallow ocean in global carbon dioxide uptake," United States Department of Energy. 19p.
- Griffith, P. C., Cubit, J. D., Adey, W. D. and Norris, J. N. (1987): Computer-automated flow respirometry: Metabolism measurements on a Caribbean reef flat and in a microcosm. Limnol. Oceanogr., **32**, 442-451.
- Hatcher, B. G. (1990): Coral reef primary productivity: a hierarchy of pattern and process. Trends Ecol. Evol., **3**, 106-111.
- Hubbard, D. K. (1988): Control of modern and fossil reef development: Common ground for biological and geological research. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., **1**, 243-252.
- 市川清士・高橋由香・長谷川 均 (1991): 石垣島・カラ岳東海岸のサンゴ礁地形と底質。目崎茂和編『石垣島のサンゴ礁環境』財団法人世界自然保護基金日本委員会, 121-143.
- 井龍康文・中森 亨・鈴木 淳・阿部 理 (1991): 琉球列島石垣島のサンゴ礁生態系における有機炭素および無機炭素の生産。月刊海洋, **23**, 759-771.
- Johannes, R. E., Wiebe, W. J., Crossland, C. J., Rimmer, D. W. and Smith, S. V. (1983): Latitudinal limits of coral reef growth. Mar. Ecol. Prog. Ser., **11**, 105-111.
- Johnstone, R. W., Koop, K. and Larkum, A. W. D. (1990): Physical aspects of coral reef lagoon sediments in relation to detritus processing and primary production. Mar. Ecol. Prog. Ser., **66**, 273-283.
- 加納裕二 (1990): サンゴの増殖と大気中の二酸化炭素濃度の関係。海と空, **65**, 259-265.
- 川崎穂高 (1991): 海洋と地圏の相互作用と物質循環—炭酸塩に伴う物質循環における問題点—。月刊海洋, **23**, 822-830.
- 茅根 創 (1990): 地球規模のCO₂循環におけるサンゴ礁の役割。地質ニュース, **436**, 6-16.
- 茅根 創編 (1991): 総合討論「サンゴ礁研究の課題と展望」月刊海洋, **23**, 839-849.
- Kayanne, H. and Miyachi, S. (1991): The role of calcifying organisms in the global CO₂ cycle. Biofutur. **76-78**.
- Kinsey, D. W. (1977): Seasonality and zonation in coral reef productivity and calcification. Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp., **2**, 383-388.
- Kinsey, D. W. (1983): Standards of performance in Coral Reef Primary Production and carbon turnover. "Perspectives on coral reefs" ed., Barnes, D. J., The Australian Institute of Marine Science, 209-220.
- Kinsey, D. W. (1985a): Metabolism, calcification and carbon production I: System level studies. Proc. 5th Int. Coral Reef Congr., **6**, 505-526.
- Kinsey, D. W. (1985b): The function role of backreef and lagoonal systems in the central Great Barrier Reef. Proc. 5th Int. Coral Reef Congr., **6**, 223-228.
- Kinsey, D. W. and Hopley, D. (1991): The significance of coral reefs as global carbon sinks—response to Greenhouse. Paleogeogr. Paleoclimatol., Paleoecol. (Global and Planetary Change Sec.), **89**, 363-377.
- Lisitzin, A. P. (1984): 『大洋の堆積作用』, 押手敬・盛谷智之・井上雅夫・石原文実共訳, 共立出版社, 371p.
- Littler, M. M., Littler, D. S. and Hanisak, D. (1991): Deep-water rhodolith distribution, productivity, and growth history at sites of formation and subsequent degradation. Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol., **150**, 163-182.
- Martin, J. H., Knauer, G. A., Karl, D. M. and Broenkow, W. W. (1987): VERTEX: carbon cycling in the northeast Pacific. Deep-sea Res., **34**, 267-285.
- Morrissey, J. (1985): Primary productivity of coral reef benthic macroalgae. Proc. 5th Int. Coral Reef Congr., **5**, 77-82.
- Morse, J. W. and Mackenzie, F. T. (1990): "Geochemistry of sedimentary carbonate," Elsevier, 707p.
- 野崎 健・加藤 健・田中忠良・恩田和夫 (1990): 地球温暖化ガスCO₂と海洋。電子技術総合研究所彙報, **54**, No. 6, 22-65.
- 野原昌人・大嶋和雄・横田節哉・村上文敏・井内美郎・池田国昭 (1979): 沖縄周辺海域の海底堆積物。昭和54年度環境保全研究成果集(II), 環境庁企画調整局研究調整課編, 61, 3-28.
- Odum, H. T. and Odum, E. P. (1955): Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok atoll. Ecol. Monogr., **25**, 291-320.
- Patterson, M. R., Sebens, K. P. and Olson, R. R. (1991): *In situ* measurements of flow effects on primary production and dark respiration in reef corals. Limnol. Oceanogr., **35**, 936-948.
- Pichon, M. (1985): Organic production and calcification in some coral reefs of Polynesia. Proc. 5th Int. Coral Reef Congr., **6**, 173-177.
- Polovina, J. J. (1984): Model of a coral reef ecosystem I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. Coral reefs, **3**, 1-11.
- 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 ocean. Nature, **273**, 225-226.
- Smith, S. V. (1981): Marine macrophytes as a global carbon sink. Science, **211**, 838-840.
- Smith, S. V. and Kinsey, D. W. (1978): Calcification and organic carbon metabolism as indicated by carbon dioxide. Coral reefs: Research methods, 469-485.
- 辻 喜弘・須内寿男・山村恒夫・古田土俊夫・結城智也(1989): 琉球列島宮古島西方海域の現生炭酸塩堆積物とその堆積環境。月刊地球, **11**, 612-617.
- 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.
- Wanders, J. B. W. (1976): The role of benthic algae in the shallow reef of Curacao (Netherlands Antilles) II: Primary productivity of the *Sargassum* beds on the north-east coast submarine plateau. Aquat. Bot., **2**, 327-335.
- 山室真澄 (1991): サンゴ礁での物質循環, 特に栄養塩の収支に関する諸問題。月刊海洋, **23**, 786-793.

SUZUKI Atushi (1992): Matter production in coral reef ecosystems.

<受付: 1992年1月29日>

地質ニュース 452号