

サンゴ骨格に基づく気候及び海洋環境の研究

鈴木 淳*

1. はじめに

このたび、荣誉ある第 32 回海洋化学学術賞（石橋賞）をいただき、身の引き締まる思いです。1987 年 4 月に東北大学理学部地質学古生物学教室に進学して以来、サンゴや石灰岩を対象とした地質学的、地球化学的研究に携わってきました。1992 年に工業技術院地質調査所に入所後は、当時急速に関心が高まっていた地球環境と炭素循環の観点から、サンゴ礁を対象とした研究に取り組みました。1997 年から 1998 年に掛けて、科学技術庁の日豪科学技術交換研究員制度によるオーストラリア海洋科学研究所及びオーストラリア国立大学での在外研究を機に、サンゴ骨格による気候復元に関する研究を開始し、現在も継続しています。最近では、海洋酸性化のサンゴへの影響を評価する実験的な研究にも取り組んでいます。本論文では、海洋化学学術賞の受賞記念論文として、多くの共同研究者の方々と取り組んできた一連の研究について、紹介いたします。

2. サンゴの骨格と年輪について

熱帯から亜熱帯の浅海域に広く分布するサンゴは、刺胞動物門に属する石灰化生物で、炭酸カルシウムを主成分とする骨格を分泌して成長を続ける。サンゴは、細胞内に共生藻を持ち、その光合成の季節性を反映して、骨格には密度の大小の繰り返しからなる年輪が形成される。群体表面が生きているサンゴから骨格試料を採取して年輪を数えれば、骨格の形成年代を正確に知ることができる。サンゴ骨格における年輪の発見は 1933 年に遡る。これは、当時、東北帝国大学地質学古生物

学教室の大学院生・馬 廷英博士による研究であって、まず古生代のサンゴ化石の年輪様の構造が記載され (Ma, 1933), 翌年には南西諸島の現生サンゴ類の骨格の年輪が報告された (Ma, 1934, 図 1)。「サンゴ年輪の発見」が日本でなされたことは、世界のサンゴ研究者の間では広く認知され

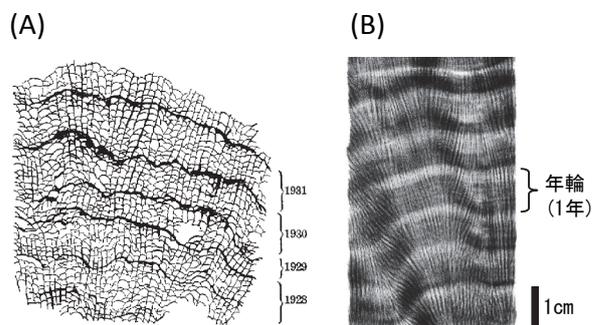


図 1. (A) 南西諸島・沖永良部島の現生サンゴ（キクメイシ）の骨格の年輪状構造のスケッチ (Ma, 1934)。現生サンゴの年輪の記載としては、世界初めてのものである。東北大学理学部地質学古生物学教室より許可を得て転載。(B) ハマサンゴ属の塊状群体の軟 X 線写真（ポジ画像）。

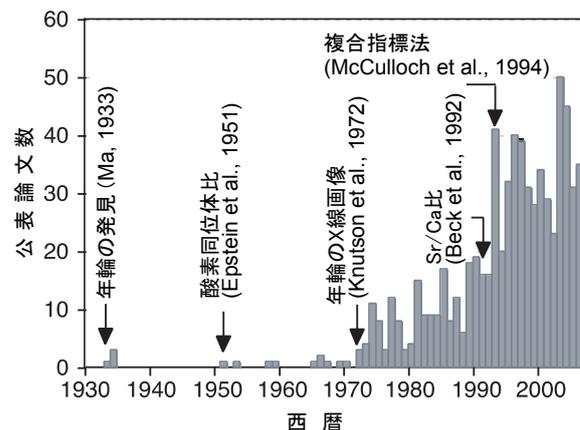


図 2. サンゴの年輪に関する論文数の変遷。オーストラリア海洋科学研究所のホームページに掲載されている AUSCORE, Coral banding bibliography の論文数より (<http://www.aims.gov.au/pages/auscore/auscore-08.html>, 2008 年 5 月 10 日閲覧)。

*国立研究開発法人産業技術総合研究所 地質情報研究部門海洋環境地質研究グループ 研究グループ長
第 37 回石橋雅義先生記念講演会（平成 29 年 4 月 22 日）講演

ているが、国内では意外に知られていない。当時の東北帝国大学の地質学古生物学教室では、南洋諸島の研究が盛んで、サンゴや有孔虫類については、化石のみならず現生種を対象にした研究が行われていた。しかし、サンゴ年輪は、その後、国内外ともにほとんど注目されることなく長い時間が経過する。その利点が注目され、活発に研究されるようになったのは1990年以降であり、その後、「サンゴ骨格気候学」として大きく発展した(図2; 鈴木, 2013)。

3. サンゴ骨格気候学

貝類やその他の炭酸塩殻の酸素同位体比が過去の水温の推定に有効であることを最初に指摘したのは、Urey (1947) である。これは、サンゴにも適用が試みられたが、貝類や有孔虫の酸素同位体比が有効な水温指標として精力的に研究されたことに比較して、結果は芳しくなかった。これらの経緯については、鈴木ほか (1999, 2000) の総説を参照されたい。その原因は大別して2つあり、まず、サンゴのアラレ石骨格の酸素炭素同位体比が、周囲の海水と非平衡にあるという、いわゆる「生物効果」(vital effect; Urey et al., 1951) の問題が大きい。さらに、当時の局所試料採取法では、季節変化を捉えるに十分な空間分解能が得られなかった。しかし、1980年代後半の微小試料採取技術の進歩が、ブレークスルーとなった。サンゴ骨格の成長軸に沿って0.2~0.4 mm 間隔で微小試料を切削して分析することにより、vital effect の問題はさておき、サンゴ骨格の酸素同位体比変動が過去の水溫記録と見事に対応していることが見出され、一気に注目を集めた。さらに、ストロンチウム/カルシウム比 (Sr/Ca 比) が、水溫のみに依存することが報告され (Beck et al., 1992)、さらに簡便な結合誘導プラズマ発光分光分析法 (ICP-AES 法) によっても十分高精度かつ迅速な分析が可能となると、サンゴ骨格気候学の研究は一気に加速することとなった。

近年、大気中の二酸化炭素増加による地球温暖

化が注目されている。産業革命以降の温暖化傾向や過去の温暖化現象を精密に復元することにより、地球温暖化予測モデルの高度化に寄与できる。気候変動を理解するためには、長期間にわたる高解像の海域・陸域の観測記録が不可欠であるが、1950年以前になると測器による海洋観測の記録は乏しい。そこで、サンゴ骨格の化学分析から過去数百年にわたる水溫を復元する研究が注目を集めた。

サンゴ骨格については、酸素同位体比の研究例が多い。酸素同位体比は、試料中の同位体比 ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) について標準試料に対する千分偏差を求めて、 $\delta^{18}\text{O}$ と表記する。炭酸カルシウムの酸素同位体比は、析出したときの水溫と海水の酸素同位体比 (塩分に相関) に依存する (図3)。骨格の酸素同位体比から水溫の推定のためには、その群体上部の酸素同位体比と水溫観測記録を比較して得られる関係式を用いることが望ましい。また、骨格成長速度が化学組成に与える影響を避けるために、成長速度が 5 mm y^{-1} 以上の群体の最大成長軸に沿った分析を行う。年間を通じて塩分の変化が小さい海域では、サンゴの酸素同位体比は水溫のよい指標となる。例えば、琉球列島石垣島のサンゴの酸素同位体比は、水溫とよく対応している (Suzuki et al., 1999)。

サンゴ骨格については、酸素同位体比の他にも有用な気候指標がいくつも見いだされている。サンゴ骨格の酸素同位体比は水溫と塩分 (正確には海水の酸素同位体組成) の双方に依存し、Sr/Ca 比は水溫のみに依存する。したがって、骨格の Sr/Ca 比から水溫を推定し、骨格の酸素同位体比の変動から水溫による変化分を差し引けば、その残差として海水の酸素同位体比組成の変化あるいは塩分の変化を知ることができる (McCulloch et al., 1994)。これがサンゴ骨格の酸素同位体比・Sr/Ca 比複合指標法である (図3)。Sr/Ca 比の代わりに、ウラン/カルシウム比 (U/Ca 比) を使うこともできる。さらに、U/Ca 比は、海水の pH と相関することが知られ、Sr/Ca 比とうまく

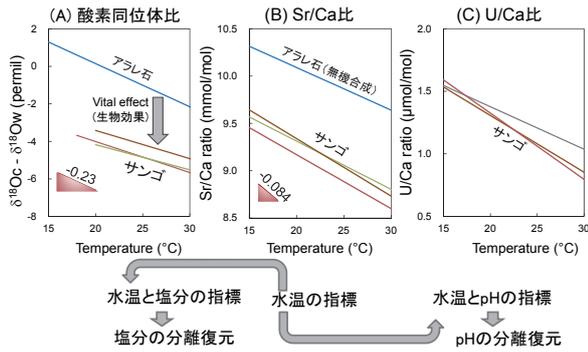


図3. サンゴ骨格に見出された3つの気候指標、酸素同位体比 (A), Sr/Ca比 (B) 及び U/Ca比 (C) とそれらを組み合わせた複合気候指標法。鈴木, 川幡 (2007) を改変。酸素同位体比は、試料中の同位体比 ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) について標準試料に対する千分偏差を求めて、 $\delta^{18}\text{O}$ と表記される。炭酸カルシウムに含まれる酸素と海水の水に含まれる酸素の同位体比は、それぞれ添字 c, w を付けて、 $\delta^{18}\text{O}_c$, $\delta^{18}\text{O}_w$ と表す。炭酸カルシウムの酸素同位体比 ($\delta^{18}\text{O}_c$) は、析出したときの水温と $\delta^{18}\text{O}_w$ (塩分に相関) に依存する。酸素同位体比と Sr/Ca 比については、平衡下での温度依存性曲線も図示した。サンゴとの値のズレが、いわゆる vital effect と呼ばれている。Gagan et al. (2012) が提唱したサンゴ骨格の温度依存性理想値 ($\delta^{18}\text{O}_c$: $-0.23 \text{ permil } ^\circ\text{C}^{-1}$, Sr/Ca: $-0.084 \text{ (mmol mol}^{-1}) ^\circ\text{C}^{-1}$) をそれぞれ左下に示した。

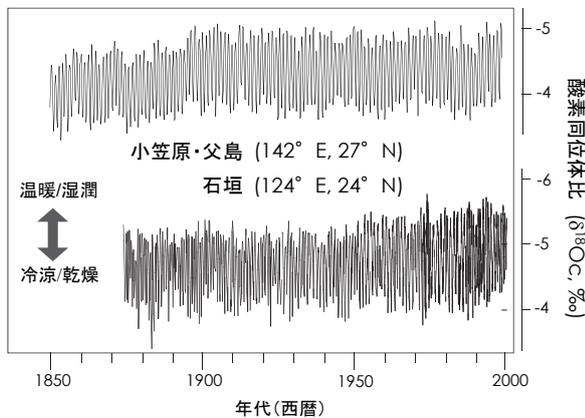


図4. 琉球列島石垣島と小笠原諸島父島から採取されたサンゴ骨格の酸素同位体比記録 (Mishima et al., 2010; Felis et al., 2009). 1~2ヶ月の時間分解能を持ち、水温等の季節変動が復元できる。

組み合わせれば、海域の pH 復元にも有効と考えられる (Inoue et al., 2011)。

我々の研究グループでは、琉球列島の石垣島と小笠原諸島の父島にて、それぞれ100年を越える長尺ハマサンゴ柱状試料の化学分析を実施した (図4)。石垣島のサンゴ試料の1900年近傍には低水温期の存在が認められた (Mishima et al.,

2010)。石垣島サンゴ礁浅部の冬の水温は、シベリア高気圧の吹き出しに敏感で、サンゴ骨格の冬の酸素同位体比は水温に規定されていて、季節風の強さを表すモンスーン指数 (イルクーツクと根室の気圧差) とよい相関がみられた。1902年1月はシベリア高気圧の勢力が強かった冬として気象庁の観測でも記録されており、このとき旧日本陸軍の八甲田山雪中行軍遭難事件が発生した。

太平洋では、太平洋数十年変動に関係して、レジームシフトと呼ばれる気候状態の急変が度々起きることが知られており、南琉球では1988/1989年のレジームシフトが顕著である。レジームシフト以後の石垣島の水温は、モンスーン指数との相関が低下し、そして、モンスーン指数よりも、むしろ南方変動指数 (SOI) との対応がみられるようになってきたことが、サンゴ年輪からも明瞭である (Tsunoda et al., 2008)。亜熱帯域に区分されていた石垣島の熱帯化である。

一方、小笠原サンゴ記録を用いた約130年間にわたる水温と塩分の復元は、北西太平洋域における複合指標法の最初の本格的な適用例である (Felis et al., 2009)。復元された水温については、太平洋数十年変動との対応がみられた (Felis et al., 2010)。より興味深いのは、20世紀初頭の塩分低下イベントであって、その原因としては、当時の偏西風の減衰による小笠原高気圧の弱化に伴う蒸発量の減少等が想定され、石垣島のサンゴ記録にみられた低温イベントとの関係も示唆される (Mishima et al., 2010)。

太平洋赤道域で数年ごとに発生するエルニーニョ現象は、地球の気候システムにおいて重要な役割を果たしている。今後、地球温暖化が進行すると、このエルニーニョやエルニーニョ・南方振動 (ENSO) 現象はどのように変化していくのだろうか? この問題に関しても、サンゴ骨格を用いた検討を実施している。

約460~300万年前の鮮新世温暖期は、将来訪れる温暖化地球の気候条件に最も類似した過去の温暖期であると考えられている。中生代のジュラ

紀や白亜紀も温暖な時代であるが、当時の大陸配置は現在とは大きく異なり、現在の気候と単純な比較はできない。著者が参加した研究グループでは、フィリピン・ルソン島でこの温暖期に相当する地層から保存のよいサンゴ化石を発見し、その分析からエルニーニョ現象の直接的な証拠として最古となる水温の変動記録を得ることに成功した (Watanabe et al., 2011)。サンゴ骨格のアラレ石は、続成作用によって方解石に変質し、数万年を越える未変質のサンゴ化石の産出は極めて稀である。採取された二つの群体のサンゴ化石について、計 70 年分の酸素同位体比の季節変動パターンを得た (図 5)。フィリピンの現生サンゴの酸素同位体比の変動パターンは、現在のエルニーニョ現象の変動をよく記録していることがわかっている。化石サンゴと現生サンゴを同じ手法で分

析し、結果を比較したところ、鮮新世温暖期にも現在とおよそ同じ周期のエルニーニョ現象の発生が認められた (図 5)。この結果は、将来の温暖化におけるエルニーニョ現象の予測のための新たなヒントになるであろう。

産業革命以前まで遡る過去数百年間や、完新世中期 (約 6,000 年前頃)、最終氷期 (Mishima et al., 2009)、あるいは約 12 万年前の最終間氷期 (Suzuki et al., 2001) など、特徴的な期間の気候変動の復元は重要であり、今後もサンゴ骨格気候学の適用を進めていく必要がある。

4. サンゴ骨格を用いた地球環境研究： サンゴ白化現象

サンゴ骨格を用いた研究手法は、異常高水温によるサンゴ白化現象の解明にも貢献することができる。1998 年初頭、南半球のオーストラリア・グレートバリアリーフで発生したサンゴの白化現象は、季節の進行と共に北半球に移行し、1998 年 8 月には琉球列島のサンゴ礁においても、過去に例をみない大規模なサンゴの白化現象が発生した。サンゴ白化現象に関しては、サンゴと共生藻の関係について生物学的・生化学的な研究が盛んに行われてきたが、我々の研究グループでは、サンゴの骨格に注目した。サンゴが白化したとき、骨格にはどのような記録が残るのであるか？

石垣島東岸の安良崎サンゴ礁の水路部にて、1998 年の大規模白化イベントに際し、一つの群体は白化を呈し、隣接する二つの群体は白化を起こさなかったことが確認されている。白化したサンゴ群体の骨格の成長軸に沿って高分解能で分析した酸素同位体比プロファイルに白化時期に対応するジャンプが認められ、白化直後から数カ月間、サンゴの骨格成長が停止したことによるものと解釈された (図 6; Suzuki et al., 2000)。グレートバリアリーフ・パンドラ礁のハマサンゴ群体からも、全く同じような酸素同位体比の分析結果が得られた (Suzuki et al., 2003; 鈴木, 川幡, 2004)。地球温暖化が進行し、高水温現象が頻発化すると、

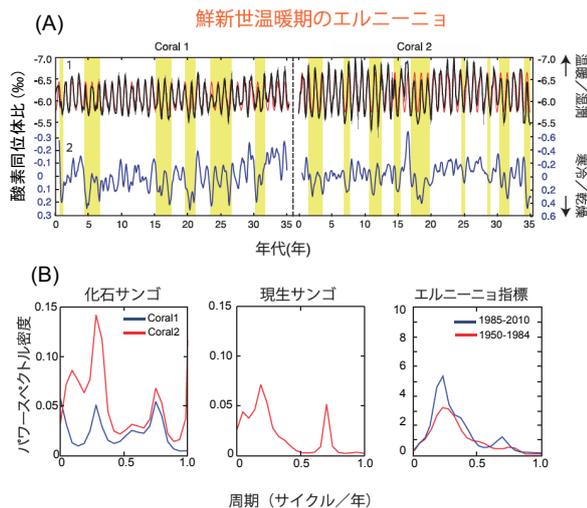


図 5. (A) 鮮新世温暖期のエルニーニョ (Watanabe et al., 2011)。約 350 万年前のハマサンゴ属サンゴ化石の 2 つの群体 (Coral 1 及び Coral 2) の合計約 70 年間の酸素同位体比の季節変化。黒線は酸素同位体比変動曲線、赤線は期間内での平均の酸素同位体比の季節パターン。青線は酸素同位体比の変動曲線から平均の季節パターンを差し引いて計算した残差。黄色ハッチで示した範囲がエルニーニョの発生期間と推定される。(B) 周期的な変動成分の目安となるパワースペクトル密度。左から化石サンゴの酸素同位体比 (青線; 群体 Coral1, 赤線; 群体 Coral2)、現生サンゴの酸素同位体比、エルニーニョ指標 (Niño 3.4 index: 熱帯太平洋の水温アノマリー値, 青線; 1985 年~2010 年, 赤線; 1950 年~1984 年)。およそ 0.3 サイクル/年 (3-4 年周期) に共通のピークがみられる。

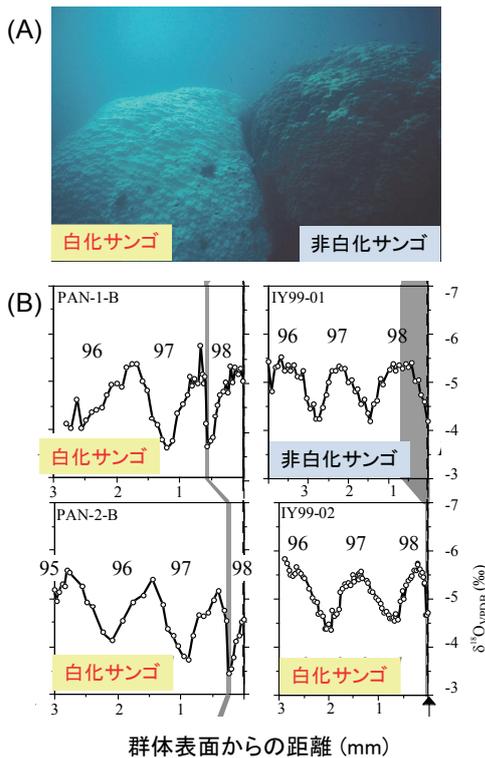


図 6. 同位体マイクロプロファイル法によるサンゴ白化イベントの判別。(A)グレートバリアリーフ・Pandora Reefで1998年に見られたハマサンゴの白化・非白化群体の隣接状況(写真提供: Katharina Fabricius)。(B)白化群体及び非白化群体から採取された骨格試料の酸素同位体比のマイクロプロファイル(Suzuki et al., 2003)。サンゴ白化時の骨格形成停止が明らかになった。この方法を応用することにより、過去の白化イベントを復元することが可能になる。

サンゴの骨格成長は阻害され、生存には不適切な環境になることが懸念される。一方で、高水温状態が短時間で解消すれば、ハマサンゴ等の一部のサンゴは白化から回復して生存を続けることができるかもしれない。異常高水温現象がサンゴおよびサンゴ礁生態系に与える影響の評価も大切な研究課題である。

5. サンゴ骨格指標の高度化に向けて： サンゴ飼育実験によるアプローチ

2000年代に入ると、生物鉱化作用(biomineralization)という研究分野が注目されてくる。サンゴ骨格の気候指標を用いて、高精度な気候復元研究が数多く報告される一方で、いわゆる vital effect についての説明は遅れていた。我々の研究グループでも、なぜサンゴ骨格の化学組成及び同位体組成に水温等の気候因子が記録されるのかという基本的なメカニズムについての理解を目指して、単にサンゴ礁から採取したサンゴ骨格試料の分析に止まらず、生物学的作用の解明のために飼育実験に取り組んだのもこのころであった(Suzuki et al., 2005; Omata et al., 2008)。現在では、酸素同位体比が平衡値からずれる

サンゴ	ハマサンゴ属 (Genus <i>Porites</i>)			シコロサンゴ属 (Genus <i>Pavona</i>)
	文献	Suzuki et al. (2005)	Felis et al. (2003)	McConnaughey (1989)
成長速度の変化要因	群体差(種内変異)	群体差	水深による違い	同一群体内の位置
酸素同位体比の成長速度依存性				
成長速度範囲	2 - 14 mm y ⁻¹	5 - 22 mm y ⁻¹	2 - 15 mm y ⁻¹	1 - 13 mm y ⁻¹
酸素同位体比範囲	~ 0.8 ‰	~ 1.5 ‰	~ 1.3 ‰	~ 3.5 ‰

図 7. サンゴ骨格の成長速度と酸素同位体比の関係。McConnaughey (1989) 及び Felis et al. (2003) は、酸素同位体比の顕著な成長速度依存性を報告している。McConnaughey (1989) は、光を受けない群体の側面部分の成長速度が小さい部分では、同位体平衡がほぼ達成されていることを示した。また、Felis et al. (2003) は、水深約 20 m の弱光環境の群体に、酸素同位体比の増大方向(同位体平衡の方向)へのシフトを報告している。酸素同位体比温度計の成立のためには、酸素同位体比の成長速度依存性が「底打ち状態」にあることが望ましい。Hayashi et al. (2013) は、比較的強光環境下の屋外水槽での長期飼育実験による、強い光環境下の群体を用いれば、骨格の酸素同位体比について成長速度の影響は小さく、精度のよい水温計となる可能性がある。

vital effect は、石灰化の反応速度、すなわち成長速度依存性によるものであり、酸素同位体比の成長速度依存性の「底打ち状態」(図7)が、サンゴの酸素同位体比温度計の成立要件であると考えられている(より厳密には、鈴木、川幡, 2007 参照)。我々の一連の実験結果も、この学説の検証・成立に寄与したと考えている。

サンゴ骨格に気候変動が記録されるプロセスには生物が介在するため、環境-生物間相互作用に起因する「推定の不安定性」が存在する。環境によりサンゴの成長速度が変化し、その結果、元素・同位体比組成が変化してしまう、「気候指標の成長速度依存性」の問題が典型である(図7; 鈴木、川幡, 2007)。これは、気候復元の高度化のための大きな障害になる。誤差の性質が不明のため、1カ所から複数の長尺サンゴ記録を生成して平均等の操作を行って気候復元を試みる必要性が指摘されているが、これは必要な時間・コストの点で現実的ではない。

この問題には、造礁サンゴの石灰化機構についての理解が不十分であることが大きく影響している。我々は、この問題に対して、サンゴの精密飼育実験による打開を考えた。種を厳密に同定した群体を用い、環境条件比較実験にはクローン群体を用いるなど(図8)、生物学的手法を大幅に取り入れた。また、サンゴの光合成に関わるパラメータをモニターし、その期間に形成された骨格の化学組成との比較により、気候指標の徹底的な

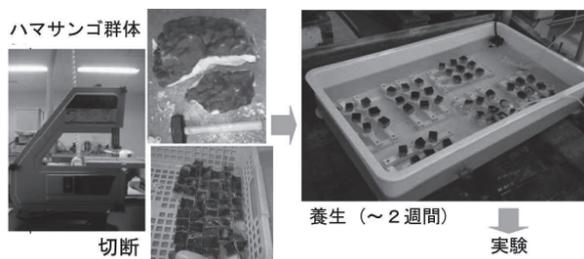


図8. ハマサンゴのクローン群体の準備法。サンゴは無性生殖を繰り返して大きな群体に成長するので、それを切断して得られる小群体はみな遺伝的性質が共通なクローンである。2 cm 角に切断したクローン小群体を異なる実験区に配置して、遺伝的影響に依らない反応を評価する。

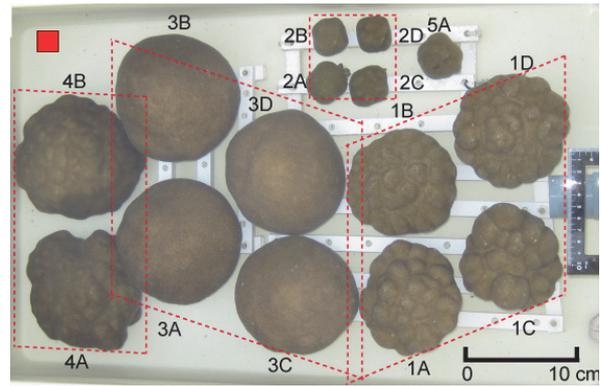


図9. 屋外水槽にて6年間飼育されたハマサンゴ(*Porites australiensis*) 群体。Reprinted from Hayashi et al. (2013) with permission from Elsevier. 2003年に瀬底研究施設地先のサンゴ礁に生息する5つのハマサンゴ群体から採取したもので、赤点線で囲まれたものは同一の親群体から採取したもので、相互にクローンの関係である。飼育開始時には、すべて2 cm 角の小群体に切断されたが、同一環境下で成長速度に大きな群体間変異(種内変異)を示した。成長が顕著な群体(3A-D)は、劣悪な環境下でも特異的に大きな成長速度を示す、いわゆるスーパーサンゴの候補であるかもしれない。

特性把握を試みた(Hayashi et al., 2013)。また、共通環境実験、いわゆる common garden experiment も有効な実験手法である。すべて2 cm 角の小群体に切断された同一種のハマサンゴ群体は、同一水槽内で6年間の飼育ののち、成長速度に大きな種内変異を示した(図9)。これは、種内の遺伝的多様性や環境変動への適応可能性を考える上でもたいへん興味深い。

このハマサンゴを対象とした長期共通環境実験サンゴの分析から、最も主要な気候指標である「酸素同位体比」、「Sr/Ca 比」および「炭素同位体比」の挙動について次の3つの魅力的な仮説を提示することができた(Hayashi et al., 2013)。炭素同位体比 > 酸素同位体比 > Sr/Ca 比の順でサンゴの健康状態(そして骨格成長速度)に影響される。言い換えれば、Sr/Ca 比は頑強で、最も優れた水温の指標である。また、炭素同位体比は、光量や光合成量よりも、光合成の「効率」に規定される。さらに、適度な強光環境は、気候指標の健康状態や骨格成長速度への依存性を抑制し、気候指標の群体間差異を小さくする(図7, 10)。特

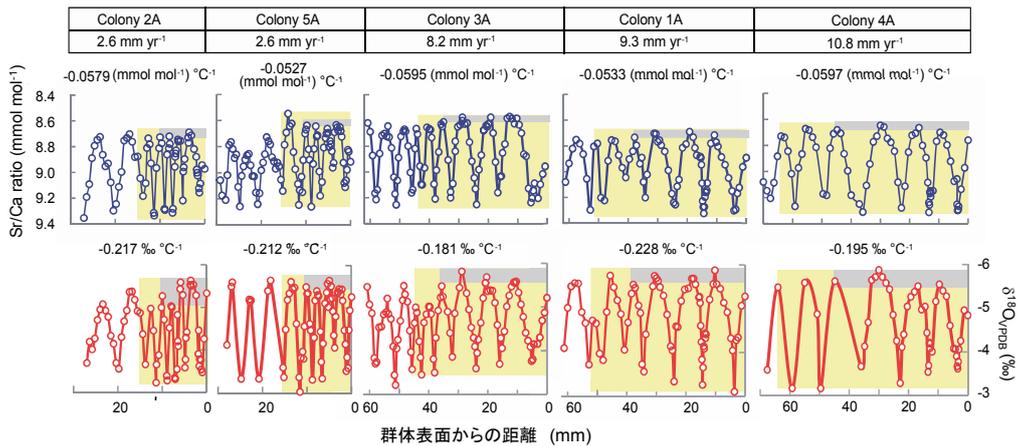


図 10. サンゴ骨格の気候指標の成長速度依存性. Reprinted from Hayashi et al. (2013) with permission from Elsevier. 酸素同位体比 ($\delta^{18}\text{O}$) 及び Sr/Ca 比はともに明瞭な年変動を示す. 成長速度が異なる 5 群体について示した, 黄色いハッチの部分が, 同一水槽内で飼育された期間の変動範囲であり, 灰色のハッチは直近 5 年間の夏の極値の変動範囲を示す. 成長速度が, 2.6~10.8 mm y⁻¹ と大きく異なるにもかかわらず, 酸素同位体比 ($\delta^{18}\text{O}$) 及び Sr/Ca 比ともに変動範囲 (黄色のハッチ) に群体差は小さい. この期間の夏の最高水温はほぼ一定なので, 酸素同位体比よりも Sr/Ca 比のほうが, より安定した挙動を取ることが伺える (灰色のハッチ).

に, 三つ目の仮説が広く成立することが示されれば, サンゴ骨格を用いた気候変動解析に追い風となる. 気候復元に適したサンゴ試料の具体的な選定指針と解析方法についての新しいガイドラインを構築できる. 例えば, 光量が多い浅海のサンゴ群体の Sr/Ca 比は, 最も確度の高い水温復元が期待でき, 必ずしも 1 カ所から多数のサンゴ記録を生成して平均する必要はないであろう. また, このような環境のサンゴは, 群体間の変異が小さく, 異なった海域・時代を比較する際に有意な結果を得やすいであろう. 化石サンゴを用いる気候変動研究にとっても朗報である.

最近, サンゴなどの生物殻炭酸塩の酸素同位体比の非平衡問題, すなわち vital effect に関して, 特に酸素同位体比の変化を説明する kinetic isotope effects の詳細解明に新たな研究の進展が相次いでいる. Devriendt et al. (2017) では, $\text{CaCO}_3\text{-DIC-H}_2\text{O}$ 系, すなわち炭酸塩, 溶存無機炭素, 海水の三者の酸素同位体平衡について包括的なモデル化を試み, 石灰化部位の高 pH 条件や炭酸脱水素酵素の反応時間が重要な役割をしていることを示した. この論文の筆頭著者 Laurent S. Devriendt は, 彼の学位論文で, 酸素同位体比と成長速度の対応関係をレビューして, 新たに

「Kinetic limit」という概念を提示し, 酸素同位体比の成長速度依存性が消失するのは, 年間 20~25 mm y⁻¹ の成長速度であるとした (Devriendt, 2016). これほど大きい成長速度を示すサンゴは, 熱帯の極浅海のハマサンゴ群体に限られるであろうが, 中央太平洋赤道直下の Kiritimati 島のマイクロアトールを形成するハマサンゴ群体で, 2~28 mm y⁻¹ の成長速度範囲で, 酸素同位体比の成長速度依存性が認められないことを報告している. Laurent S. Devriendt 博士は, 著者がオーストラリア国立大学における在外研究の際に師事した Mike Gagan 博士の研究室の流れを汲む研究者である.

6. サンゴ骨格を用いた地球環境研究： 海洋酸性化の影響評価

海洋酸性化は, 新たな地球規模の環境問題として近年注目を集めている. 人間活動により大気に放出された二酸化炭素が海洋に移行して海水の pH と炭酸塩の飽和度を低下させ, 海洋生物の初期発生やサンゴ・有孔虫などの石灰化に悪影響を与える (諏訪ほか, 2010).

著者らが参加した研究グループでは, 琉球大学熱帯生物圏研究センター瀬底研究施設にて, 亜熱

表 1. 琉球大学熱帯生物圏研究センター瀬底研究施設で実施した一連のサンゴ及び石灰化生物の関係飼育実験. 制御し、注目した環境因子ごとに配列した. アスタリスク (*) を施したものは、多数のサンゴ群体を採取して、種内の環境適応度の評価を試みた実験である. また、Hayashi et al. (2013) は、6年半に及ぶ長期の共通環境実験 (common garden experiment) である.

環境因子	サンゴ		有孔虫	石灰藻
	配偶子 / ポリプ	親群体		
温度	Inoue et al. (2011)			
	Inoue et al. (2012)	Hayashi et al. (2013)*		
	Nishida et al. (2014b)	Nishida et al. (2014a)		
	Iwasaki et al. (2016)	Inoue et al. (2015)		
	Bell et al. (2017)			
酸性化	Morita et al. (2009)			
	Suwa et al. (2010)			
	Nakamura et al. (2011)	Iguchi et al. (2012)	Fujita et al. (2011)	Kato et al. (2014)
	Ohki et al. (2013)	Kavousi et al. (2016)*	Hikami et al. (2011)	
	Inoue et al. (2015)	Sekizawa et al. (2017)*		
Tanaka et al. (2014a)				
塩分	Inoue et al. (2012)			
栄養塩	Tanaka et al. (2013)	Tanaka et al. (2015)		
		Tanaka et al. (2017)		
温度 & 酸性化	Iguchi et al. (2014)			
温度 & 栄養塩		Tanaka et al. (2014b)		Tanaka et al. (2016)

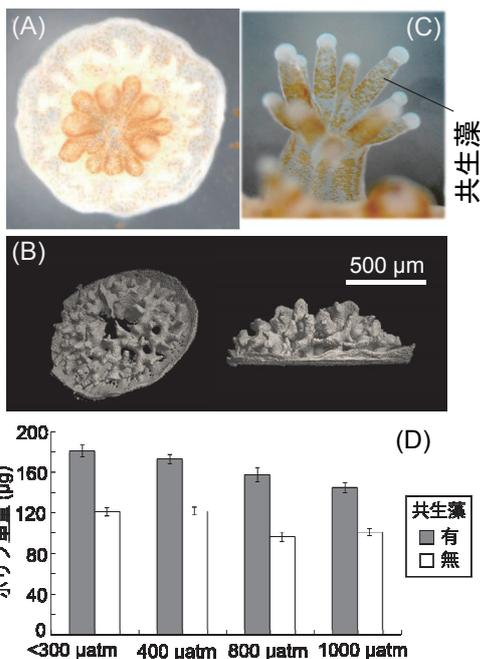


図 11. (A) コユビミドリイシ (*Acropora digitifera*) の初期ポリプ. 定着後、共生藻を感染させた状態 (写真提供: 井口亮博士). (B) マイクロフォーカス X 線 CT によるコユビミドリイシの初期ポリプの骨格イメージ (Iwasaki et al., 2016). 共生藻に未感染の水温 29°C, 二酸化炭素分圧 400 μatm 条件下で成長したポリプ (画像提供: 岩崎晋弥博士). (C) 群体に成長したコユビミドリイシのポリプの側方写真 (写真提供: 井口亮博士). (D) AICAL 装置によるコユビミドリイシの初期ポリプについての海洋酸性化影響評価実験 (Ohki et al., 2013). 誤差棒は標準誤差. 共生藻の感染有無いずれの場合も、二酸化炭素分圧の増加に伴いポリプ重量が低下する.

帯域のサンゴ類や底生有孔虫類、石灰藻類について、高精度二酸化炭素濃度調整海水生成装置 (いわゆる AICAL 装置) を用いた海洋酸性化実験を実施してきた (表 1). サンゴ類は、その初期生活史に産卵、受精、幼生への変態、定着、そして初期ポリプによる共生藻の獲得と石灰化の開始の段階を経る (図 11). 琉球列島に一般的に分布するコユビミドリイシを対象とした実験により、海洋酸性化が、精子の運動性 (Morita et al., 2009) や受精率 (Iguchi et al., 2014) と初期ポリプの石灰化 (図 11D; Ohki et al., 2013) について負の影響を与えることが明らかになった.

一方、各種サンゴ類の親群体を対象にした実験によると、ハマサンゴやニオウミドリイシでは、海洋酸性化により石灰化量の有意な低減が認められたのに対し、コユビミドリイシでは認められなかった (Iguchi et al., 2012). これは、種によって、海洋酸性化現象への耐性が異なることが示唆される. 種による海洋酸性化応答の違いは、サンゴ礁棲の底生有孔虫類にも見られ、海洋酸性化に伴い、ゼニイシは石灰化が低減するが、ホシスナやタイヨウノスナではむしろ石灰化量が増進する結果が得られた (Hikami et al., 2011). これは、共生す

る藻類の違いや石灰化機構の違いが影響していると考えている。

また、サンゴ類の同一種内でも、海洋酸性化耐性に多様性が見られることが明らかになった (Sekizawa et al., 2017). これらの結果は、海洋酸性化の進行に対して、サンゴ礁の石灰化生物の種組成や種内系統に変化が生じる可能性が示唆される。

サンゴ骨格中のホウ素同位体比 (^{11}B と ^{10}B の存在比) は海水の pH のよい指標であり、小笠原諸島の父島と奄美群島の喜界島で採取したハマサンゴ骨格の柱状試料を分析したところ、ハマサンゴ骨格のホウ素同位体比が過去 100 年間に低下する傾向を示し、特に 1960 年以降の低下が顕著であることが分かった (Kubota et al., 2017). 海洋酸性化が日本周辺のサンゴ礁でも確実に進行し、そして、サンゴの石灰化母液の pH をも低下させ、石灰化に影響を及し始めている可能性も示唆される。ホウ素同位体比の分析は、表面電離型質量分析装置 (TIMS) あるいはマルチコレクター型誘導結合プラズマ質量分析装置 (MC-ICP-MS) を用いて測定される。今後は、酸素同位体比・Sr/Ca 比複合指標法による気候変動解析に加え、ホウ素同位体比分析による海洋酸性化履歴の復元研究の推進も必要である。

7. サンゴの石灰化機構の解明

今後の海洋酸性化の進行に対して、石灰化生物がどのように応答していくかを評価するためには、個々の石灰化生物の炭酸カルシウム生成機構について、学問分野を超えた総合的な研究が重要である。サンゴ類の骨格形成は、造骨細胞と骨格に挟まれた石灰化母液で進行する (図 12)。骨格が作られる際には、骨格形成を阻害する水素イオンが適切に除去される必要がある。Ohno et al. (2017) では、生体 pH イメージング法を応用して石灰化母液の pH 変化を観察し、コユビミドリイシに石灰化母液の pH を能動的に調整する機能の可能性を示した (図 13)。周囲の海水が石灰化

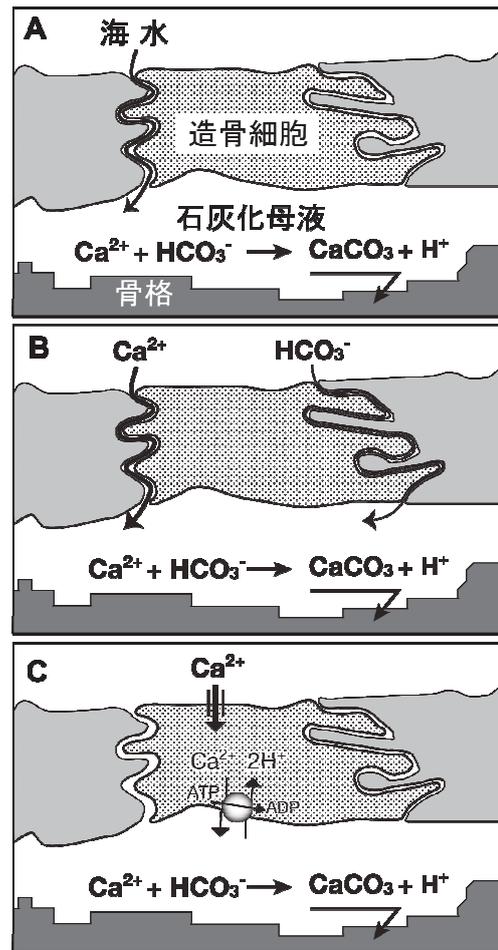


図 12. 石灰化母液への物質輸送についての 3 つの仮説。鈴木・井上 (2012) を改変。(A) 細胞間隙を海水が比較的自由に通過して、石灰化母液に到達できる。McConnaughey (1989) による石灰化モデルは、このような海水交換を想定していた。(B) 主たるイオンが細胞間隙を受動的に通過して、石灰化母液に到達する。(C) カルシウムイオンは、細胞膜に位置するイオンチャンネルを介した能動輸送により造骨細胞を経て、石灰化母液に到達する。細胞膜上に存在する酵素の一種であるカルシウム ATP アーゼは、石灰化母液から細胞内に水素イオンを取り込むと同時に反対方向にカルシウムイオンを輸送し、イオンチャンネルあるいは対向輸送体として機能しているとも考えられている。カルシウム ATP アーゼによる経路は、(C) にも記載したが、他の仮説でもその存在は仮定されている。

母液に到達する様子も観察されており、これらの機能・機構の多様性が石灰化生物の海洋酸性化耐性を規定している可能性がある。また、著者らは、骨格の炭素同位体比組成から、その石灰化生物の海洋酸性化耐性を推定する可能性についても検討を実施している。

サンゴ骨格中には、多様な元素や化学種が含ま

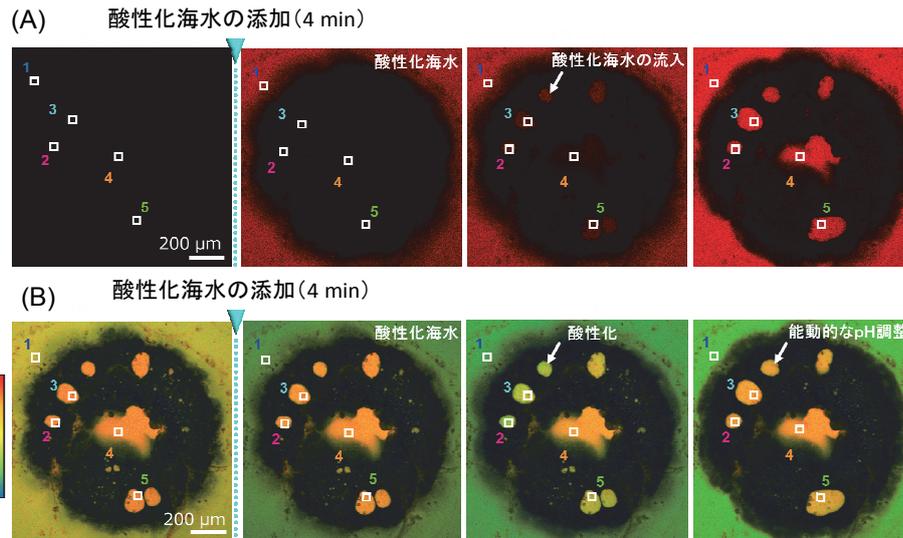


図 13. 酸性化海水の石灰化母液の流入と生理応答 (Ohno et al., 2017). (A) 酸性化海水を Alexa Fluor 568 でラベルし、石灰化母液内へ酸性化海水が流入する様子を可視化したもの。 (B) 石灰化母液と海水の同時 pH イメージングにより、酸性化海水に対する石灰化母液の能動的なアルカリ化調整を可視化したもの。いずれも、実験開始から 4 分後に、酸性化海水を添加した。

れる (Okai et al., 2002; Inoue et al., 2004a; 2004b; 2006; 2014). 海生石灰化生物の炭殻の各種元素に注目した分析研究は、石橋雅義先生が先駆的に取り組まれた研究であるが、まだまだ未解明な点が多い分野であって、今後も積極的な研究が求められている。

8. ハマサンゴ津波石を用いた災害研究： 明和の大津波

2011年3月11日に東北地方太平洋沖地震が発生し、それに伴って発生した大津波により、東北地方の太平洋沿岸部を中心に甚大な被害が発生した (東日本大震災)。日本各地で過去の津波被害の再評価が重要な課題とされている。サンゴ礁海域で発生する津波については、「ハマサンゴ津波石」に注目することで、サンゴ骨格気候学の手法を災害研究に応用することが可能である。1771年に南琉球地方を襲った明和地震津波の例を紹介する。

著者らの研究グループでは、長径が最大 6 m にも及ぶハマサンゴ群体がそのまま打ち上げられたと思われる巨礫が、琉球列島石垣島の東海岸に分布していることに注目し (図 14)、放射性炭素年代測定法とサンゴ骨格気候学の手法を適用し、

これらが明和の大津波で打ち上げられたものであるとした (Suzuki et al., 2008)。従来も、海岸部に分布する石灰岩巨礫について、津波起源と考えて年代測定をする試みはあったが (Kawana and Nakata, 1994 ほか)、小さなサンゴ群体や石灰藻類が複合して構成される礁岩の巨礫では、その中のサンゴ群体の年代が必ずしも津波の発生時期に対応するとは限らない。一方、ハマサンゴ巨礫の中には、打ち上げられた状態のまま群体表面部分

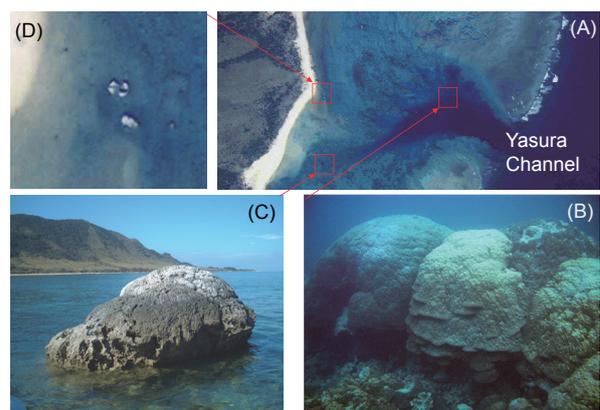


図 14. 石垣島北東部の安良崎サンゴ礁 (A) のチャンネル部に見られる現生のハマサンゴ属の塊状群体 (B) と海岸部にみられる津波によって打ち上げられたと思われるハマサンゴ属の塊状群体 (C)。海岸部には他にも津波によって打ち上げられたと思われるサンゴ群体が多数分布する (D)。国土地理院撮影の空中写真 (1995 年撮影) を掲載。

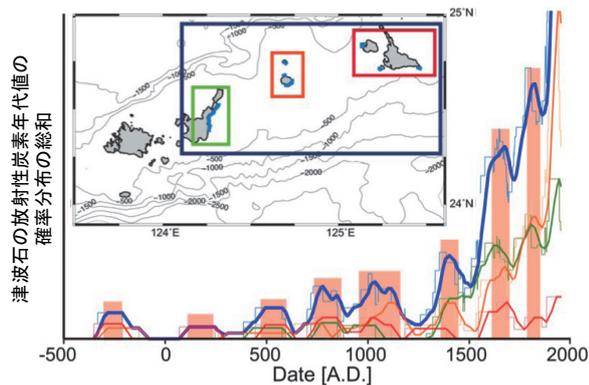


図 15. 測定されたすべての津波石の放射性炭素年代値の確率分布の総和 (Araoka et al., 2013). この海域では、150~400 年周期で大きな津波が発生している可能性が高い。

が未侵食と思われるものも多数存在する (図 14). これらについて、高精度のウラン系列年代測定法を適用したところ、誤差の範囲内で 1771 年の明和と津波の発生年に対応する結果を得て、この「ハマサンゴ津波石」の多くが明和と津波によるものであることが確認された (Araoka et al., 2010). その後、Araoka et al. (2013) は、調査範囲を多良間島や宮古島などの南琉球の島々に拡大して、多数のハマサンゴ津波石を採取して放射性炭素年代測定法を適用し、150~400 年周期で大きな津波が発生している可能性が高いことを明らかにした (図 15). 琉球列島では今まで、大きな地震の発生周期について手掛かりが少なかった。沖縄地方有数の歴史的な地震津波である明和の大津波についての研究への貢献は、地域防災上の観点から社会的な要請が大きい。

9. 今後の展望

サンゴ骨格が過去の地球の気候変動や環境の変遷を記録する媒体としてたいへん優れていることを紹介した。サンゴ骨格研究の三つの観点である「気候指標の評価」、「石灰化メカニズムの解明」、「環境影響予測」は、三位一体の関係にあると強く感じている (図 16). 現在、サンゴなどの石灰化生物の骨格が環境を記録できるかどうかは、それらの生物の石灰化メカニズムに依存する。気候指標の評価から、石灰化の基本モデルである

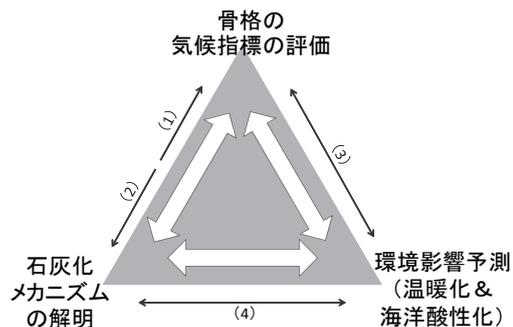


図 16. サンゴ骨格研究の展開に係るスキーム。サンゴ骨格研究の 3 つの観点である「骨格気候指標の評価」、「石灰化メカニズムの解明」、「環境影響予測」は、相互に深く関係しており、三位一体の関係にある。サンゴなどの石灰化生物の骨格が環境を記録する能力は、それらの生物の石灰化メカニズムに規定される (1). 骨格の気候指標の評価から、石灰化の基本モデル (McConnaughey, 1989) が提唱された (2). また、サンゴの環境影響予測実験を目的とした飼育実験手法の開発は、骨格の化学組成研究及び気候指標の評価の高度化にも有効であった (3). サンゴの石灰化メカニズムについての詳細な生理学的研究は、サンゴの海洋酸性化への応答予測に活用されるであろう (4).

McConnaughey Model は 提 唱 さ れ た (McConnaughey, 1989). サンゴ石灰化母液への海水侵入の有無が大きな争点となっており (図 12), 詳細な生理学的研究の加速による石灰化メカニズムの解明は、サンゴの海洋酸性化への応答予測に活用されるであろう。また、飼育実験手法は、骨格組成研究の高度化にきわめて有効であった。今後も「骨格指標の評価」、「石灰化メカニズムの解明」、「環境影響予測」の三つの観点を回しながらの研究展開を心掛けたい。サンゴ骨格の研究は、海洋化学と生物学、特に細胞生理学や分子生物学的な手法との連携による研究推進が重要であって、防災研究など多分野への応用も視野に入れつつ、今後も最先端科学の対象となり続けるであろう。

10. 謝辞

この度、石橋賞を受賞するにあたり、ご推薦頂きました東京大学川幡穂高教授並びに選考委員会の諸先生、公益財団法人海洋化学研究所の皆様へ厚く御礼申し上げます。受賞の対象となりました

研究は、諸先生・先輩の方々の暖かいご指導の賜物であり、また多くの共同研究者の方々と取り組んできた成果です。東北大学地質学古生物学教室にて卒業研究及び修士論文の指導を頂いた中森亨先生に心より感謝申し上げます。また、産業技術総合研究所のテクニカルスタッフとして20年間以上に渡り、研究室を支えて下さっている吉永弓子氏に感謝申し上げます。共同研究者の方々のお名前を全て記すことは叶いませんが、オーストラリア国立大学 Mike K. Gagan 博士、岡山大学井上麻夕里博士、ブレーメン大学 Thomas Felis 博士、琉球大学酒井一彦教授、中村崇准教授、藤田和彦教授、岩瀬晃啓博士、沖縄工業高等専門学校井口亮博士、沖縄科学技術大学院大学大野良和博士、ダルサラーム大学田中泰章博士、茨城工業高等専門学校石村豊穂准教授、弘前大学野尻幸宏教授、慶応義塾大学故鹿園直建教授、九州大学菅浩伸教授、北海道大学渡邊剛講師、東京大学横山祐典教授、海洋研究開発機構岩崎晋弥博士、吉村寿紘博士、窪田薫博士、株式会社環境総合テクノス日比野浩平氏、東京都立大学塚本すみ子博士、産業技術総合研究所長尾正之博士、岡井貴司博士、荒岡大輔博士、塚本齊博士ほか、多くの方々に深く感謝の意を表します。また、卒業・修士論文や博士論文研究としてサンゴ骨格関連の研究に取り組んだ榎尾由理子、佐藤崇範（東京都立大学）、加藤郁子（岡山大学）、角田友明、田子裕子、多比良仁、泉田悠人、高橋めぐり（慶応義塾大学）、三島真理、小泉真認、小林達哉、川久保友太、福岡彩香、林恵里香、平林頌子、都築賢伍（東京大学）、小俣珠乃（海洋研究開発機構）、川島龍憲（北海道大学）、石川恵（琉球大学）の各氏に厚くお礼を申し上げます（敬称略）。受賞を機に、石橋雅義先生が同郷同窓の偉大な先人であることを知り、その石橋先生のお名前を冠した賞を頂きましたことを大きな励みとし、今後の研鑽を誓います。

参考文献

Araoka, D., Yokoyama, Y., Suzuki, A., Goto, K.,

Miyagi, K., Miyazawa, K., Matsuzaki, H., Kawahata, H. (2013) Tsunami recurrence revealed by *Porites* coral boulders in the southern Ryukyu Islands, Japan. *Geology*, 41, 919-922.

Araoka, D., Inoue, M., Suzuki, A., Yokoyama, Y., Edwards, R. L., Cheng, H., Matsuzaki, H., Kan, H., Shikazono, N., Kawahata, H. (2010) Historic 1771 Meiwa tsunami confirmed by high-resolution U/Th dating of massive *Porites* coral boulders at Ishigaki Island in the Ryukyus, Japan. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 11, Q06014, doi:10.1029/2009GC002893

Beck, J. W., Edwards, R. L., Ito, E., Taylor, F. W., Recy, J., Rougerie, F., Joannot, P., Henin, C. (1992) Sea-surface temperature from coral skeletal strontium / calcium ratios. *Science*, 257, 644-647.

Bell, T., Nishida, K., Ishikawa, K., Suzuki, A., Nakamura, T., Sakai, K., Ohno, Y., Iguchi, A., Yokoyama, Y. (2017) Temperature-controlled culture experiments with primary polyps of coral *Acropora digitifera*: calcification rate variations and skeletal Sr/Ca, Mg/Ca, and Na/Ca ratios. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 484, 129-135.

Devriendt, L.S.J. (2016) Controls on the oxygen isotope ratio of inorganic and biogenic calcium carbonates. Doctor of Philosophy thesis, School of Earth and Environmental Sciences, University of Wollongong, <http://ro.uow.edu.au/theses/4901>

Devriendt, L.S., Watkins, J.M., McGregor, H.V. (2017) Oxygen isotope fractionation in the CaCO₃-DIC-H₂O system. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 214, 115-142.

Epstein, S., Buchsbaum, R., Lowenstam, H., Urey,

- H.C. (1951) Carbonate-water isotopic temperature scale. *Geological Society of America Bulletin*, 62, 417–426.
- Felis, T., Pätzold, J., Loya, Y. (2003) Mean oxygen-isotope signatures in *Porites* spp. corals: inter-colony variability and correction for extension-rate effects. *Coral Reefs*, 22, 328–336.
- Felis, T., Suzuki, A., Kuhnert, H., Rimbu, N., Kawahata, H. (2010) Pacific Decadal Oscillation documented in a coral record of North Pacific winter temperature since 1873. *Geophysical Research Letters*, 37, doi:10.1029/2010GL043572
- Felis, T., Suzuki, A., Kuhnert, H., Dima, M., Lohmann, G., Kawahata, H. (2009) Subtropical coral reveals abrupt early 20th century freshening in the western North Pacific Ocean. *Geology*, 37, 527–530.
- Fujita, K., Hikami, M., Suzuki, A., Kuroyanagi, A., Sakai, K., Kawahata, H., Nojiri, Y. (2011) Effects of ocean acidification on calcification of symbiont-bearing reef foraminifers. *Biogeosciences*, 8, 2089–2098.
- Gagan, M.K., Dunbar, G.B., Suzuki, A. (2012) The effect of skeletal mass accumulation in *Porites* on coral Sr/Ca and $\delta^{18}\text{O}$ paleothermometry, *Paleoceanography*, 27, PA1203, doi:10.1029/2011PA002215
- Hayashi, E., Suzuki, A., Nakamura, T., Iwase, A., Ishimura, T., Iguchi, A., Sakai, K., Okai, T., Inoue, M., Araoka, D., Murayama, S., Kawahata, H. (2013) Growth-rate influences on coral climate proxies tested by a multiple colony culture experiment. *Earth and Planetary Science Letters*, 362, 198–206.
- Hikami, M., Ushie, H., Irie, T., Fujita, K., Kuroyanagi, A., Sakai, K., Nojiri, Y., Suzuki, A., Kawahata, H. (2011) Contrasting calcification responses to ocean acidification between two reef foraminifers harboring different algal symbionts. *Geophysical Research Letters*, 38, doi:10.1029/2011GL048501
- Iguchi, A., Suzuki, A., Sakai, K., Nojiri, Y. (2014) Comparison of the effects of thermal stress and CO₂-driven acidified seawater on fertilization in coral *Acropora digitifera*. *Zygote*, 23, 631–635.
- Iguchi, A., Ozaki, S., Nakamura, T., Inoue, M., Tanaka, Y., Suzuki, A., Kawahata, H., Sakai, K. (2012) Effects of acidified seawater on coral calcification and symbiotic algae on the massive coral *Porites australiensis*. *Marine Environmental Research*, 73, 32–36.
- Inoue, M., Suwa, R., Suzuki, A., Sakai, K., Kawahata, H. (2011) Effects of seawater pH on growth and skeletal U/Ca ratios of *Acropora digitifera* coral polyps. *Geophysical Research Letters*, 38, L12809, doi:10.1029/2011GL04786
- Inoue, M., Hata, A., Suzuki, A., Nohara, M., Shikazono, N., Yim, W. W.-S., Hantoro, W. S., Sun, D., Kawahata, H. (2006) Distribution and temporal changes of lead in the surface seawater in the western Pacific and adjacent seas derived from coral skeletons. *Environmental Pollution*, 144, 10045–1052.
- Inoue, M., Ishikawa, D., Miyaji, T., Yamazaki, A., Suzuki, A., Yamano, H., Kawahata, H., Watanabe, T. (2014) Evaluation of Mn and Fe in coral skeletons (*Porites* spp.) as proxies for sediment loading and reconstruction of 50 yrs of land use on Ishigaki Island, Japan. *Coral Reefs*, 33, 363–373.
- Inoue, M., Gussone, N., Koga, Y., Iwase, A., Suzuki, A., Sakai, K., Kawahata, H. (2015)

- Controlling factors of Ca isotope fractionation in scleractinian corals evaluated by temperature, pH and light controlled culture experiments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 167, 80–92.
- Inoue, M., Nohara, M., Okai, T., Suzuki, A., Kawahata, H. (2004a) Concentrations of trace elements in carbonate reference materials coral JCp-1 and giant clam Jct-1 by inductively coupled plasma-mass spectrometry. *Geostandards and Geoanalytical Research*, 28, 411–416.
- Inoue, M., Suzuki, A., Nohara, M., Kan, H., Edward, A., Kawahata, H. (2004b) Coral skeletal tin and copper concentration at Pohnpei, Micronesia: Possible index for marine pollution by toxic anti-biofouling paints. *Environmental Pollution*, 129, 399–407.
- Inoue, M., Ishikawa, D., Miyaji, T., Yamazaki, A., Suzuki, A., Yamano, H., Kawahata, H., Inoue, M., Shinmen, K., Kawahata, H., Nakamura, T., Tanaka, Y., Kato, A., Shinzato, C., Iguchi, A., Kan, K., Suzuki, A., Sakai, K. (2012) Estimate of calcification responses to thermal and freshening stresses based on culture experiments with symbiotic and aposymbiotic primary polyps of a coral *Acropora digitifera*. *Global and Planetary Change*, 92–93, 1–7.
- Iwasaki, S., Inoue, M., Suzuki, A., Sasaki, O., Kano, H., Iguchi, A., Sakai, K., Kawahata, H. (2016) The role of symbiotic algae in the formation of the coral polyp skeleton: 3-D morphological study based on X-ray microcomputed tomography. *Geochemistry, Geophysics. Geosystems*, 17, doi:10.1002/2016GC006536
- Kato, A., Hikami, M., Kumagai, N.H., Suzuki, A., Nojiri, Y., Sakai, K. (2014) Negative effects of ocean acidification on two crustose coralline species using genetically homogeneous samples. *Marine Environmental Research*, 94, 1–6.
- Kavousi, J., Tanaka, Y., Nishida, K., Suzuki, A., Nojiri, Y., Nakamura, T. (2016) Colony-specific calcification and mortality under ocean acidification in the branching coral *Montipora digitata*. *Marine Environmental Research*, 119, 161–165.
- Kawana, T., Nakata, T. (1994) Timing of late Holocene tsunamis originating around the Southern Ryukyu Islands, Japan, deduced from coralline tsunami deposits. *The Journal of Geography*, 103, 352–376.
- Knutson, D.W., Buddemeier, R.W., Smith, S.V. (1972) Coral chronometers: seasonal growth bands in reef coral. *Science*, 177, 270–272.
- Kubota, K., Yokoyama, Y., Ishikawa, T., Suzuki, A., Ishii, M. (2017) Rapid decline in pH of coral calcification fluid due to incorporation of anthropogenic CO₂. *Scientific Reports*, 7: 7694, DOI:10.1038/s41598-017-07680-0
- Ma, T.Y.H. (1933) On the seasonal change of growth in some Palaeozoic corals. *Proceedings of the Imperial Academy, Tokyo*, 9, 407–409.
- Ma, T.Y.H. (1934) On the growth rate of reef corals and the sea water temperature in the Japanese Islands during the latest geological times. *Science reports of the Tohoku Imperial University. 2nd series, Geology*, 16(3), 165–189.
- McConnaughey, T. (1989) ¹³C and ¹⁸O isotopic disequilibrium in biological carbonates: I. Patterns. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 53, 151–162.
- McCulloch, M.T., Gagan, M. K., Mortimer, G. E.,

- Chivas, A. R. and Isdale, P. J. (1994) A high resolution Sr/Ca and ^{18}O coral record from the Great Barrier Reef, Australia, and the 1982–1983 El Niño. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58, 2747–2754.
- Mishima, M., Suzuki, A., Nagao, M., Ishimura, T., Inoue, M., Kawahata, H. (2010) Abrupt shift toward cooler condition in the earliest 20th century detected in a 165 year coral record from Ishigaki Island, southwestern Japan. *Geophysical Research Letters*, 37, doi:10.1029/2010GL043451
- Mishima, M., Kawahata, H., Suzuki, A., Inoue, M., Okai, T., Omura, A. (2009) Reconstruction of the East China Sea paleoenvironment at 16 ka by comparison of fossil and modern Faviidae corals from the Ryukyus, southwestern Japan. *Journal of Quaternary Science*, 24, 928–936.
- Morita, M., Suwa, R., Iguchi, A., Nakamura, M., Shimada, K., Sakai, K., Suzuki, A. (2009) Ocean acidification reduces sperm flagellar motility in broadcast spawning reef invertebrates. *Zygote*, 18, 103–107.
- Nakamura, M., Ohki, S., Suzuki, A., Sakai, K. (2011) Coral larvae under ocean acidification: survival, metabolism, and metamorphosis. *PLoS One*, e14521. doi:10.1371/journal.pone.0014521
- Nishida, K., Iguchi, A., Ishimura, T., Sakai, K., Suzuki, A. (2014a) Skeletal isotopic responses of the Scleractinian coral *Isopora palifera* to experimentally controlled water temperatures. *Geochemical Journal*, 48, e9–e14, doi:10.2343/geochemj.2.0317
- Nishida, K., Ishikawa, K., Iguchi, A., Tanaka, Y., Sato, M., Ishimura, T., Inoue, M., Nakamura, T., Sakai, K., Suzuki, A. (2014b) Skeletal oxygen and carbon isotope compositions of *Acropora* coral primary polyps experimentally cultured at different temperatures. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 15, 2840–2849.
- Ohki, S., Irie, T., Inoue, M., Shinmen, K., Kawahata, H., Nakamura, T., Kato, A., Nojiri, Y., Suzuki, A. (Corresponding author), Sakai, K., van Woesik, R. (2013) Calcification responses of symbiotic and aposymbiotic corals to near-future levels of ocean acidification. *Biogeosciences*, 10, 6807–6814.
- Ohno, Y., Iguchi, A., Shinzato, C., Inoue, M., Suzuki, A., Sakai, K., Nakamura, T. (2017) An aposymbiotic primary coral polyp counteracts acidification by active pH regulation. *Scientific Reports*, 7, 40324, doi:10.1038/srep40324
- Okai, T., Suzuki, A., Kawahata, H., Terashima, S., Imai, N. (2002) Preparation of New GSJ Geochemical Reference Material: Coral JCP-1. *Geostandards Newsletters*, 26, 95–99.
- Omata, T., Suzuki, A., Sato, T., Minoshima, K., Nomaru, E., Murakami, A., Murayama, S., Kawahata, H., Maruyama, T. (2008) Effect of photosynthetic light dosage on carbon isotope composition in the coral skeleton: Long-term culture of *Porites* spp. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 113, G02014, doi:10.1029/2007JG000431
- Sekizawa, A., Uechi, H., Iguchi, A., Nakamura, T., Kumagai, N.H., Suzuki, A., Sakai, K., Nojiri, Y. (2017) Intraspecific variations in responses to ocean acidification in two branching coral species. *Marine Pollution Bulletin*, 122, 282–287.
- Suwa, R., Nakamura, M., Morita, M., Shimada, K., Iguchi, A., Sakai, K., Suzuki, A. (2010) Effects of acidified seawater on early life stages of scleractinian corals (Genus *Acropora*).

- Fisheries Science*, 76, 93–99.
- 諏訪僚太, 中村崇, 井口亮, 中村雅子, 守田昌哉, 加藤重記, 藤田和彦, 井上麻夕里, 酒井一彦, 鈴木淳, 小池勲夫, 白山義久, 野尻幸宏 (2010) 海洋酸性化がサンゴ礁域の石灰化生物に及ぼす影響. *海の研究*, 19, 21–40.
- 鈴木淳 (2013) サンゴ骨格分析による過去の気候変遷の復元—生体鉱物を用いた地球化学的手法による地球環境研究. *シンセシオロジー*, 5, 80–88.
- 鈴木淳, 井上麻夕里 (2012) 造礁サンゴ類の石灰化機構と地球環境変動に対する応答海の研究. 21, 177–188.
- 鈴木淳, 川幡穂高 (2004) 骨格の酸素・炭素同位体比にみるサンゴ白化現象の記録. *地球化学*, 38, 265–280.
- 鈴木淳, 川幡穂高 (2007) サンゴなどの生物起源炭酸塩および鍾乳石の酸素・炭素同位体比にみる反応速度論的效果. *地球化学*, 41, 17–33.
- 鈴木淳, 谷本陽一, 川幡穂高 (1999) サンゴ年輪記録: 過去数百年間の古海洋学的情報の復元. *地球化学*, 33, 23–44.
- 鈴木淳, 渡邊剛, 川幡穂高 (2000) サンゴ骨格の酸素同位体比温度計. *月刊地球* 22 (9), 631–637.
- Suzuki, A., Yukino, I., Kawahata, H. (1999) Temperature-skeletal $\delta^{18}\text{O}$ relationship of *Porites australiensis* from Ishigaki Island, the Ryukyus, Japan. *Geochemical Journal*, 33, 419–428.
- Suzuki, A., Hibino, K., Iwase, A., Kawahata, H. (2005) Intercolony variability of skeletal oxygen and carbon isotope signatures of cultured *Porites* corals: temperature controlled experiments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 69, 4453–4462.
- Suzuki, A., Kawahata, H., Tanimoto, Y., Tsukamoto, H., Gupta, L. P., Yukino, I. (2000) Skeletal isotopic record of a *Porites* coral during the 1998 mass bleaching event. *Geochemical Journal*, 34, 321–329.
- Suzuki, A., Gagan, M. K., Fabricius, K., Isdale, P. J., Yukino, I., and Kawahata, H. (2003) Skeletal isotope microprofiles of growth perturbations in *Porites* corals during the 1997–1998 mass bleaching event. *Coral Reefs*, 22, 357–369.
- Suzuki, A., Gagan, M.K., De Deckker, P., Omura, A., Yukino, I., Kawahata, H. (2001) Last Interglacial coral record of enhanced insolation seasonality and seawater ^{18}O enrichment in the Ryukyu Islands, northwest Pacific. *Geophysical Research Letters*, 28, 3685–3688.
- Suzuki, A., Yokoyama, Y., Kan, H., Minoshima, K., Matsuzaki, H., Hamanaka, N., Kawahata, H. (2008) Identification of 1771 Meiwa Tsunami deposits using a combination of radiocarbon dating and oxygen isotope microprofiling of emerged massive *Porites* boulders. *Quaternary Geochronology*, 3, 226–234.
- Tanaka, T., Suzuki, A., Sakai, K. (2016) Effects of elevated seawater temperature and phosphate enrichment on the crustose coralline alga *Porolithon onkodes* (Rhodophyta). *Phycological Research*, 65, 51–57.
- Tanaka, Y., Inoue, M., Nakamura, T., Suzuki, A., Sakai, K. (2014b) Loss of zooxanthellae in a coral under high seawater temperature and nutrient enrichment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 457, 220–225.
- Tanaka, Y., Grottoli, A. G., Matsui, Y., Suzuki, A., Sakai, K. (2015) Partitioning of nitrogen sources to algal endosymbionts of corals with long-term ^{15}N -labelling and a mixing

- model. *Ecological Modelling*, 309–310, 163–169.
- Tanaka, Y., Grottoli, A.G., Matsui, Y., Suzuki, A., Sakai, K. (2017) Effects of nitrate and phosphate availability on the tissues and carbonate skeleton of scleractinian corals. *Marine Ecology Progress Series*, 570, 101–112.
- Tanaka, Y., Iguchi, A., Nishida, K., Inoue, M., Nakamura, T., Suzuki, A., Sakai, K. (2014a) Nutrient availability affects the response of juvenile corals and the endosymbionts to ocean acidification. *Limnology and Oceanography*, 59, 1468–1476.
- Tanaka, Y., Iguchi, A., Inoue, M., Mori, C., Sakai, K., Suzuki, A., Kawahata, H., Nakamura, T. (2013) Microscopic observation of symbiotic and aposymbiotic juvenile corals in nutrient-enriched seawater. *Marine Pollution Bulletin*, 68, 93–98.
- Tsunoda, T., Kawahata, H., Suzuki, A., Minoshima, K., Shikazono, N. (2008) East Asian monsoon to El Niño/Southern Oscillation: A shift in the winter climate of Ishigaki Island accompanying the 1988/1989 regime shift, based on instrumental and coral records. *Geophysical Research Letters*, 35, L13708, doi:10.1029/2008GL033539
- Urey, H.C. (1947) The thermodynamic properties of isotopic substances. *Journal of the Chemical Society*, 1947, 562–581.
- Urey, H.C., Lowenstam, H.A., Epstein, S., McKinney, C.R. (1951) Measurement of paleotemperatures and temperatures of the Upper Cretaceous of England, Denmark, and the southeastern United States. *Bulletin of the Geological Society of America*, 62, 399–416.
- Watanabe, T., Suzuki, A., Minobe, S., Kawashima, T., Kameo, K., Minoshima, K., Aguilar, Y. M., Wani, R., Kawahata, H., Sowa, K., Nagai, T., Kase, T. (2011) Permanent El Niño during the Pliocene warm period not supported by coral evidence. *Nature*, 471, 209–211.