

藻類学最前線



海洋酸性化の指標としての石灰化海藻

加藤亜記

2013年に発表されたIPCC（気候変動に関する政府間パネル）の第5次評価報告書によると、人為起源の温室効果ガス、とくに二酸化炭素排出量の増加は、地球温暖化とともに海洋酸性化をも進行させていることが報告されている（IPCC 2013, 政策決定者向け要約の日本語訳は気象庁 2014）。人為起源の温室効果ガス増加の海藻類への影響としては、地球温暖化がよく知られ、海水温上昇が藻場の衰退や構成種の変化に影響を及ぼしていることが数多くの調査研究によって示されている。その一方で、海洋酸性化については、実際の影響や将来的な影響を示唆する研究が報告されているが、温暖化ほど身近な変化が感じられないためか、あまり認知されていないようである。

海洋酸性化は、温暖化と同様、大気中の二酸化炭素（以降 CO_2 とする）の濃度が増加することが原因で起こる。 CO_2 は海水に溶けると炭酸（ H_2CO_3 ）となり、これが解離して炭酸水素イオン（ HCO_3^- ）と水素イオン（ H^+ ）を生じるが、溶け込む CO_2 が多くなれば、海水中的の水素イオン濃度が上昇し、pH が下がる。pH の低下は海水中的のイオンバランスに影響を与え、炭酸水素イオン濃度を増加させ、炭酸イオン濃度が低下するため、石灰化が起こりにくくなる（図1）。前述のIPCCの報告書では、18世紀の工業化時代以降、大気中 CO_2 濃度は約 280 ppm から約 392 ppm（2012年）まで上昇し、海水の pH は、現在までに約 0.1 低下し、約 8.2～8.1 になったとされている。将来予測される CO_2 濃度は、今世紀末に最大濃度として予測されるレベルで 1000 ppm を超え、pH は、現在より 0.3 程度低下することが予測されている。

こうした pH や炭酸イオン濃度低下が海洋生物に与える影響については、石灰化の有無を問わず、プランクトンからベ

ントスまで幅広く研究されており、おもな研究結果を統合的に評価した報告もある（Kroeker *et al.* 2013 など）。和文でも、海洋酸性化研究の詳しい総説があるが（諏訪ら 2010, 藤井・石田 2013 など）、本稿では、既報の和文総説では十分に扱われていない、酸性ストレス評価に使われている石灰化する海藻（以降、石灰化海藻）について紹介し、海洋酸性化により受ける影響の種ごとの違いについて述べる。

海洋酸性化研究における対象分類群

石灰化海藻は、海藻全体の 5～6% を占め（Smith *et al.* 2012）、緑藻、褐藻、紅藻におよぶ 100 属以上が該当するが、ほとんどの種は熱帯域を中心に分布する（Koch *et al.* 2013）。海洋酸性化研究における石灰化海藻の対象分類群は、紅藻サンゴモ類（Corallinales サンゴモ目と Sporolithales エンジイシモ目）が最も多く、さらに緑藻のサボテングサ属 *Halimeda* や褐藻のウミウチワ属 *Padina* も用いられている（図2）。これらの分類群が選ばれる理由は以下のような特徴による。

サンゴモ類は、石灰化する海藻の中では最大のグループで、熱帯から極域までほぼ世界中に分布している。炭酸カルシウム生成によるサンゴ礁や rhodolith bed（非固着性の無節サンゴモが堆積した地形）の形成に加え、造礁サンゴやウニ、貝類などの海産無脊椎動物の幼生の着底・変態誘引を促進するなど、生態的に重要な役割を果たしている（Nelson 2009）。サボテングサ属やウミウチワ属は、サンゴモ類と異なり、分布が熱帯から温帯に限られるが、いずれの分類群も、造礁サンゴやサンゴモ類より成長が速く、成長と枯死によるバイオマスの更新（ターンオーバー）の速度も高い。そのため、サンゴ礁では、サボテングサ属は堆積して礁を形成するほか（Rees *et al.* 2007）、ウミウチワ属も年間の炭酸塩生成が $240\text{g m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ とサボテングサ属（ $50\text{g m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ ）よりはるかに高いなど（Wefer 1980）、2 属とも炭酸塩の生成と蓄積に貢献している。

また、石灰化海藻が生成する炭酸塩鉱物には 2 種類あり、サンゴモ類は、唯一、マグネシウム含量の多い高マグネシウム方解石（high-magnesium calcite）を生成するが、他の海藻は、造礁サンゴなどと同じあられ石（aragonite）である（Nelson 2009）。サンゴモ類の高マグネシウム方解石は、あられ石より溶けやすいため、海洋酸性化の影響はサンゴモ類に最初に現れると考えられる（Morse *et al.* 2006）。サンゴモ類は、前述の生態的重要性に加え、石灰質の特徴からも酸性化影響の研究に多用されている海藻である。

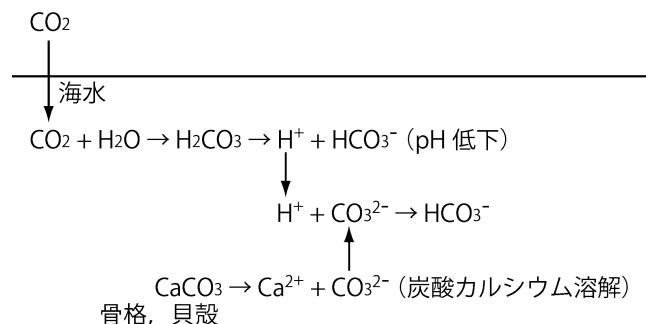


図1. 大気中 CO_2 の海水への溶解と石灰化の減少の関係（諏訪ら 2010 より改変）。

表 1. 酸性化海水の石灰化海藻と非石灰化海藻への平均的な影響
(Kroeker *et al.* 2013 より抜粋・改変)

反応	石灰化海藻	非石灰化海藻
生残	実験例不足	実験例不足
石灰化	有意差なし	実験例不足
成長	実験例不足	正の効果 -22%
光合成	負の効果 -28%	有意差なし
存在量	負の効果 -80%	有意差なし

海洋酸性化が石灰化海藻に及ぼす影響

これらの石灰化海藻が、これまで進行してきた海洋酸性化に既に影響を受けていることを示唆する報告がある。無節サンゴモの *Pseudolithophyllum muricatum* の、現在 (2012 年) と約 20 ~ 30 年前 (1981 ~ 1997 年) の標本を比べたところ、藻体縁辺部の厚さが約半分之一になり (McCoy 2013), サボテングサ属の炭酸カルシウム結晶サイズは近年の約 30 ~ 50 年間で小さくなっている (Robbins *et al.* 2009)。

今世紀末に予測される CO_2 濃度 1000 ppm 前後では、石灰化海藻は石灰化や成長などに負の影響が出ることで多く示唆される一方で、非石灰化海藻では成長に正の影響を示すことがおおそ示されている (Kroeker *et al.* 2013, 表 1)。海藻類では、海洋酸性化によって水中の CO_2 が増えると、光合成に利用可能な炭素源の確保が容易になるためである (Harley *et al.* 2012)。しかし、とくに石灰化海藻では、海水の pH の低下と水中の CO_2 分子、炭酸イオンと炭酸水素イオンのバランスの変化によって、光合成と密接に関連している石灰化が阻害されるため、成長に影響が出る (後述)。ただし、この影響の出方や程度は分類群の石灰化の様式によって異なる。

石灰化海藻で石灰質の沈着が起こる場所は、サボテングサ属では藻体の細胞間隙、ウミウチワ属では藻体表面 (藻体縁辺が巻き込まれた場所)、サンゴモ類では細胞間隙と細胞壁であるが、サボテングサ属やウミウチワ属では細胞壁は石灰化しない (岡崎 2008, Nelson 2009 など)。サンゴモ類は海水と細胞壁の石灰質が接するため、酸性化の影響を受けやすいと考えられる。また、これまでに提案されてきた石灰化海藻の石灰化のメカニズムに共通するのは、藻体縁辺部、細胞間隙や細胞壁のような狭いスペースの海水を、光合成と共同して石灰化に適した pH にしている点である (McConnaughey & Whelan 1997, 岡崎 2008, Comeau *et al.* 2013, Koch *et al.* 2013)。海藻類は光合成に利用する CO_2 を、水中の CO_2 分子の拡散に頼るだけでなく、炭酸水素イオンから能動的に生成する炭素濃縮機構 (CCMs: carbon concentrating mechanisms) によって得ており、この CCM によるイオン輸送が石灰化に関わっている。酸性化がこうした光合成と石灰化の機構にどのように影響するかは明らかでないが、少なくとも光合成での CO_2 の獲得方法や、それぞれの獲得方法に依存する程度は種によって異なると考えられるため (Marconi *et al.* 2011), 酸性化への応答も種特異的と考えられる。次に、上述 3 分類群への酸性化の影響をそれぞれ紹介する。



図 2. 石灰化海藻の例。a) 緑藻サボテングサ属, b) 褐藻ウミウチワ属, c) 紅藻サンゴモ類。

緑藻サボテングサ属と褐藻ウミウチワ属

サボテングサ属の複数種を用いて、水槽を使った同一条件下で生育実験を行った研究の中で、とくに Price *et al.* (2011) の実験対象種は、形態や石灰質含量の違いを考慮して選択されている。この研究では、藻体の細胞間隙が広く、藻体に占める炭酸カルシウム含量も 90% 以上と多い *Halimeda opuntia* と、藻体の細胞間隙が狭く、炭酸カルシウム含量も

81～87%と少ない *H. taenicola* を用い、2 週間の実験を行った。その結果、海水中の CO_2 濃度 946 ppm の酸性条件下で、2 種とも藻体の実験前後の重量差にもとづく純石灰化率（成長率に相当する）が、現在の海水の条件（コントロール条件、440 ppm）よりも減少し、*H. opuntia* では初期重量よりマイナスになった一方、*H. taenicola* ではほとんど差が見られなかった。また、光合成の効率を示す電子伝達速度（rETR）は、酸性条件下で *H. opuntia* では下がったが、*H. taenicola* では、現在の海水の場合と変わらなかった。*H. opuntia* において、水中の CO_2 増加によって光合成の効率下がった理由は、この研究では明らかにできないが、CCM を持つ種だった場合、CCM での炭酸水素イオンからの CO_2 生成にはエネルギーを必要とするため、より多くの CO_2 があれば、CCM を経ず、受動的に CO_2 を利用し、結果として炭素固定の効率下がることがある。そのため、*H. opuntia* は、成長の阻害とともに、*H. taenicola* よりも大きい体積を占める石灰質の、溶解分を上回る石灰化ができなかったと思われる。

ウミウチワ属を用いた水槽での生育実験の報告はないが、ウミウチワ属の温帯種 *Padina pavonica* と熱帯種 *P. australis* について、浅い海底から CO_2 が噴出している天然の酸性海域（pH8.06～6.68）と近隣の対象区（pH8.17～8.31）に自生している藻体の生育を比較した研究がある（Johnson *et al.* 2012）。この研究では、両種とも酸性海域では藻体の石灰質量が減少したが、コドラート調査によると被度は増加した。酸性海域ではウニの個体数も減少したため、被度の増加は、ウニの摂餌圧の減少と増加した水中の CO_2 による光合成の高進のためといえる。

海藻類が藻体に石灰質を沈着する利点は、藻体の強度を増し、食害や穿孔から守ることや波当たりへの耐性を増すことなどが挙げられる（Nelson 2009）。前述のサボテングサ属やウミウチワ属の実験例のように、海洋酸性化による石灰化の阻害がこれらの分類群の生存にとって必ずしも致死的でなくても、光合成の効率や藻体の強度に影響を与え、成長率や死亡率が変化することによって、環境への適応度が変化することがある。

紅藻サンゴモ類

サンゴモ類への酸性化影響を調べた水槽での生育実験では、生育場所の違いや石灰質の鉱物的な特徴から種間の反応の違いが考察されている。タイドプールでは、生物の光合成や呼吸によって、一日の CO_2 濃度の変動が高い方で 1000 μatm （文末の注参照）に達するため、生育するサンゴモ類は、すでに高 CO_2 条件に適応していることが水槽での生育実験から示唆されている（Egilsdottir *et al.* 2013）。また、サンゴモ類の高マグネシウム方解石中のマグネシウム含量（ MgCO_3 含量）は 10～25 mol% で（Smith *et al.* 2012）、 MgCO_3 を多く含むほど溶けやすい傾向がある（Morse *et al.* 2006, Andersson *et al.* 2008）。Noisette *et al.* (2013) では、生育場所がそれぞれ異なる以下の 3 種、タイドプールの *Corallina*

elongata、潮間帯下部の *Lithophyllum incrustans*、漸深帯（水深 7 m）の *Lithothamnion corallioides* について、現在（380 μatm ）と酸性条件下（550～1000 μatm ）で 1 ヶ月間順応させてから以下の反応を調べた。明期 3 時間、暗期 3 時間の酸素発生量をもとに算出した総酸素発生率は、酸性条件下で、*L. corallioides* ではわずかに増加したが、残り 2 種では影響は見られなかった。石灰化により海水中から除かれた炭酸イオン量をもとに算出した石灰化率は *L. incrustans* と *L. corallioides* では下がったが、*C. elongata* では目立った変化は見られなかった。この研究では、タイドプールの種が他の生育場所の種より酸性化に耐性があることは示されていないが、石灰化率の違いについては、3 種の高マグネシウム方解石のマグネシウム含量（ MgCO_3 の CaCO_3 に対する mol% の比率、mMg/Ca）が、*C. elongata* (0.17) では *L. incrustans* と *L. corallioides* (0.20) より低く、*C. elongata* が比較的溶解し難かった可能性を挙げている。

Kato *et al.* (2014) では、潮下帯の *Lithophyllum kotschyianum* と潮間帯下部の *Hydrolithon samoense* の 2 種を用い、8 週間の生育を比較した。現在の条件（418 μatm ）では、成長率は *L. kotschyianum* の方が *H. samoense* より高かったが、酸性条件下（1019 μatm ）では 2 種とも低下し、とくに *L. kotschyianum* の成長率が強く阻害された。*H. samoense* の方が酸性ストレスに耐性があることは、この種が干出する浅い場所に生育できることと整合的であり、高マグネシウム方解石の MgCO_3 含量が、*L. kotschyianum* で 22.2 mol% と、*H. samoense* の 17.7 mol% より多いことも一致する。しかし、藻体の表層細胞の石灰質の減少率は 2 種とも同様であり、必ずしもマグネシウム含量の多さが成長率の減少の直接の原因とは言えない。生物由来のマグネシウム方解石の溶けやすさには諸説あり、前述のようにマグネシウム含量が多いほど溶けやすいことが示される一方、同じマグネシウム含量でも結晶構造の乱れや不純物の混入により溶けやすさが異なる可能性が指摘されている（Morse *et al.* 2006）。これに関して、サンゴモ類のマグネシウム方解石の結晶構造は亜科レベルで異なることが示唆され（Fragoso *et al.* 2010）、実際、*L. kotschyianum* と *H. samoense* はそれぞれ別の亜科に属する。このように、鉱物的な面からもサンゴモ類の酸性化への感受性は様々である。

海洋酸性化の研究データ集積

上述のように、石灰化海藻だけを概観しても、海洋酸性化の影響は種レベルで多様である。しかし、それぞれの論文で用いられた実験条件や規模は様々であるため、異なる研究の結果を直接比較することは難しい。そこで、海洋酸性化に対する生物学的反応の研究データを Pangaea (<http://www.pangaea.de/>) に収集することが進められている。収集されるデータは、実験対象生物の種名、実験期間、酸性化影響の指標とした対象（成長量、石灰化量、基礎生産量など）や単位、実験で用いた炭酸系、塩分、水温などで、これら一連のデー

タセットには、発表した論文とは別に、DOI（デジタルオブジェクト識別子）が付与され、自由に閲覧できる形で公開されている。

海洋酸性化研究と生物多様性

今後の海洋酸性化研究は、複数の生物種を対象にした種間関係の推測を行う研究、および、個々の生物種における影響のメカニズムや環境適応能を解明する研究が進められていくと思われるが、いずれの研究においても、現状での生物多様性の知見の充実が必要である。石灰化海藻に限ったことではないが、おもな地域での優占種や、分布特性などの生態情報の蓄積、さらには、優占種の遺伝的多様性の情報も重要である。近年では、環境ストレス耐性が、同種でも遺伝子型によって異なることが指摘されているからである（Bellgrove 2013）。これに加え、海藻類では一般に形態的な可塑性が高く、同定が容易でない種もあるため、酸性化が個体に及ぼす影響のメカニズムを分子レベルで解明する際にも、種内の遺伝的多様性は有用な情報になると思われる。そして、実験条件下での影響の解釈には、天然の条件下での、季節的変動を含む成長率や石灰化率の情報も欠かせないことは言うまでもない。

最後に、筆者のももとの専門は海藻類の分類学であるが、縁があつて海洋酸性化研究に関わり、実際に研究を進めたことによって、石灰化海藻の基礎的な生物学的知見の重要性をより強く感じるようになった。こうした知見が増えれば、より正確な影響評価ができるのみならず、それぞれの分類群の分類や種分化などの理解にも役立つと考えている。

（注）ppm（100 万分率）で表す CO_2 濃度は、乾燥させた空気に対する CO_2 の存在比であり、 CO_2 の放出や吸収の量を定量的に扱う場合には、濃度の単位を圧力の単位に変換する。これを二酸化炭素分圧と呼び、 μatm （100 万分の 1 気圧）で表す。ただし、いずれの単位の場合も数値は大きくは変わらない。（参考：気象庁 <http://www.data.jma.go.jp/kaiyou/db/co2/knowledge/observation.html>）

引用文献

Andersson, A. J., Mackenzie, F. T. and Bates, N. R. 2008. Life on the margin: implications of ocean acidification on Mg-calcite, high latitude and cold-water marine calcifiers. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 373: 265-273.

Bellgrove, A. 2013. Turning up the heat. *J. Phycol.* 49: 627-629.

Comeau, S., Carpenter, R. C. and Edmunds, P. J. 2013. Coral reef calcifiers buffer their response to ocean acidification using both bicarbonate and carbonate. *Proc. R. Soc. Lond. B* 280: 20122374.

Egilsdottir, H., Noiset, F., Noël, L. M.-L. J., Olafsson, J. and Martin, S. 2013. Effects of $p\text{CO}_2$ on physiology and skeletal mineralogy in a tidal pool coralline alga *Corallina elongata*. *Mar. Biol.* 160: 2103-2112.

Fragoso, D., Ramirez-Cahero, F., Rodriguez-Galvan, A., Hernandez-Reyes, R., Heredia, A., Rodriguez, D., Aguilar-Franco, M., Bucio, L. and Basiuk, V. A. 2010. Characterization of the CaCO_3 biomineral in coralline red algae (Corallinales) from the Pacific coast of Mexico. *Ceinc. Mar.* 36: 41-58.

藤井賢彦・石田明生 2013. 海洋酸性化総説. 海洋と生物 207: 313-322.

Harley, C. D. G., Anderson, K. M., Demes, K. W., Jorve, J. P., Kordas, R. L., Coyle, T. A. and Graham, M. H. 2012. Effects of Climate Change on Global Seaweed Communities. *J. Phycol.* 48: 1064-1078.

IPCC 2013. Working Group 1 Report, The Physical Science Basis. Intergovernmental Panel on Climate Change. Available from: <http://www.climatechange2013.org/>

Johnson, V. R., Russell, B. D., Fabricius, K. E., Brownlee, C. and Hall-Spencer, J. M. 2012. Temperate and tropical brown macroalgae thrive, despite decalcification, along natural CO_2 gradients. *Glob. Change Biol.* 18: 2792-2803.

Kato, A., Hikami, M., Kumagai, N. H., Suzuki, A., Nojiri, Y. and Sakai, K. 2014. Negative effects of ocean acidification on two crustose coralline species using genetically homogeneous samples. *Mar. Environ. Res.* 94: 1-6.

気象庁 2014. IPCC 第 5 次評価報告書 第 1 作業部会報告書. 政策決定者向け要約. 気象庁訳. http://www.data.jma.go.jp/cpdinfo/ipcc/ar5/ipcc_ar5_wg1_spm_jpn.pdf

Koch, M., Bowes, G., Ross, C. and Zhang, X.-H. 2013. Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marine macroalgae. *Glob. Change Biol.* 19: 103-132.

Kroeker, K. J., Kordas, R. L., Crim, R., Hendriks, I. E., Ramajo, L., Singh, G. S., Duarte, C. M. and Gattuso, J.-P. 2013. Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. *Glob. Change Biol.* 19: 1884-1896.

Marconi, M., Giordano, M. and Raven, J. A. 2011. Impact of taxonomy, geography, and depth on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ variation in a large collection of macroalgae. *J. Phycol.* 47: 1023-1035.

McConnaughey, T. A. and Whelan, J. F. 1997. Calcification generates protons for nutrient and bicarbonate uptake. *Earth-Sci. Rev.* 42: 95-117.

McCoy, S. J. 2013. Morphology of the crustose coralline alga *Pseudolithophyllum muricatum* (Corallinales, Rhodophyta) responds to 30 years of ocean acidification in the Northeast Pacific. *J. Phycol.* 49: 830-837.

Morse, J. W., Andersson, A. J. and Mackenzie, F. T. 2006. Initial responses of carbonate-rich shelf sediments to rising atmospheric $p\text{CO}_2$ and "ocean acidification": Role of high Mg-calcites. *Geochim. Cosmochim. Acta* 70: 5814-5830.

Nelson, W. A. 2009. Calcified macroalgae - critical to coastal ecosystems and vulnerable to change: a review. *Mar. Freshw. Res.* 60: 787-801.

Noiset, F., Egilsdottir, H., Davoult, D. and Martin, S. 2013. Physiological responses of three temperate coralline algae from contrasting habitats to near-future ocean acidification. *J. Ecol. Mar. Biol. Ecol.* 448: 179-187.

岡崎恵視 2008. 藻類の炭酸カルシウム形成—その機構と大気 CO_2 循環への貢献—. 藻類 56: 185-205.

Price, N. N., Hamilton, S. L., Tootell, J. S. and Smith, J. E. 2011. Species-specific consequences of ocean acidification for the calcareous tropical green algae *Halimeda*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 440: 67-78.

Rees, S. A., Opdyke, B. N., Wilson, P. A. and Henstock, T. J. 2007. Significance of *Halimeda* bioherms to the global carbonate budget based on a geological sediment budget for the Northern Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs* 26: 177-188.

Robbins, L. L., Knorr, P. O. and Hallock, P. 2009. Response of *Halimeda* to ocean acidification: field and laboratory evidence. *Biogeosciences Discuss.* 6: 4895-4918.

Smith, A. M., Sutherland, J. E., Kregting, L., Farr, T. J. and Winter, D. J. 2012. Phylomineralogy of the Coralline red algae: Correlation of skeletal mineralogy with molecular phylogeny. *Phytochemistry* 81: 97-108.

諏訪僚太・中村崇・井口亮・中村雅子・守田昌哉・加藤亜記・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（日本海洋学会）19: 20-41.

Wefer, G. 1980. Carbonate production by algae *Halimeda*, *Penicillus*, and *Padina*. *Nature* 285: 323-324.