## 科学研究費助成事業

\_\_\_\_\_

研究成果報告書



交付決定額(研究期間全体):(直接経費) 2,900,000円

研究成果の概要(和文):サンゴ骨格に記録される炭素安定同位体比のvital effectを解明するために、 Nakamura et al.(2013)によって開発済みのサンゴポリプモデルに組み込む炭素同位体の拡張モジュールの開 発を行った。このモデルを用いた数値実験により、サンゴ骨格の炭素安定同位体比のvital effectは呼吸由来の 無機炭素が石灰化に使用されることで引き起こされることが分かった。また、このモデルによってサンゴ年輪に 記録される炭素同位体比の年周変動も再現された。この年周変動は、サンゴ組織の炭素同位体比の変動と連動し ており、この変化は主に日射量の年周変動に起因する光合成速度の年周変動に起因する。

研究成果の概要(英文): To elucidate the 'vital effect' of carbon stable isotope recorded in coral skeleton, carbon isotope module for incorporating to the coral polyp model which was already developed by Nakamura et al. (2013) was developed. The results of this model simulation were suggested that the vital effect of the carbon isotope is occurred by that the CO2 derived f. rom coral respiration was used calcification. Moreover similar annual patterns of 13C in coral skeleton were reproduced by this model. This annual patterns are caused mainly by annual fluctuation of 13C values in the coral tissue which are occurred by photosynthetic activity related to annual variation of the solar irradiance.

研究分野:生態系モデリング、沿岸生態学

キーワード: サンゴ 炭素同位体比 vital effect モデリング 数値シミュレーション

## 1.研究開始当初の背景

ハマサンゴなどに代表される塊状の造礁サ ンゴは年間1cm 程度の速さでアラゴナイト骨 格を付加成長し、中には直径 5m 以上にまで 成長した巨大群体も多数確認されている。こ れらのサンゴ骨格には明瞭な年輪が認めら れるため、骨格に含まれる様々な化学成分を 分析することで数百年の時間スケールを数 週間~一ヶ月程度の時間分解能で古環境を 記録していると考えられている。そのため、 サンゴ骨格記録から古環境を復元する試み がこれまでにも盛んに行われている。しかし、 サンゴ骨格の各化学成分は生物作用(vital effect)を受けて同位体平衡や化学平衡状態 から大きくずれてしまうことが知られてい る。これは、生物体内での酵素反応や物質移 動に起因すると考えられるが、その詳しいメ カニズムは良く分かっていない。さらに、そ の挙動は個々のサンゴによっては異なるこ とが知られている。そのことは、有益な古環 境データを抽出する上で大きな障害となっ ている。既存の研究では、この vital effect の問題はサンゴの生息域の環境データを用 いて vital effect の補正を行い、より過去 のデータへ適用していくという、いわば対処 療法的な手法で回避してきた。しかし、この 手法は環境データの乏しい海域や、化石のサ ンゴ骨格記録などでは限界がある。そのよう な状況下であるものの、いくつかの仮定を置 くことで、酸素同位体比は水温や塩分のプロ キシとして、また Sr/Ca は水温のプロキシと して、一定の成果を上げている(例えばAsami et al., 2005; Watanabe et al., 2011)。し かし、サンゴ骨格の炭素同位体比( <sup>13</sup>C)に ついては、明瞭な年周変動が認められるにも 関わらず、その変動要因の解明に至っておら ず、古環境プロキシとしての有用な情報が引 き出せていないのが現状である。

2.研究の目的

本研究では、特にサンゴ骨格に記録される <sup>13</sup>C に着目し、vital effect のメカニズムを サンゴの生体内の物理・化学・生理過程を詳 細に表現した数理モデルを構築することに よって明らかにする。また、実際にサンゴ骨 格の分析を行っている古気候・古環境学者が 広く使用できるように、オープンソースのソ フトウェアとして開発を行う。

## 3.研究の方法

Nakamura et al. (2013)によって開発された サンゴポリプモデルは、体内の物質のマスバ ランスや物質のパスが詳細に記述されてい ることが特徴である。そのため、炭素同位体 のマスバランスを追加で記述することで、比 較的容易に炭素同位体を含んだモデルを構 築することができる。そこで、既存のモデル (図 1a)に炭素同位体モジュール(図 1b) を組み込むことで炭素同位体の挙動を含ん だサンゴポリプモデルを開発した。その際に、 先行研究によるサンゴ骨格の炭素同位体比 のvital effect を引き起こすメカニズムと して、1)呼吸由来の軽い二酸化炭素を石灰 化に使用している (e.g. Goreau 1977)、2) 二酸化炭素の水和および水酸化の際に引き 起こされる動的同位体効果 (e.g. McConnaughey et al. 1997)の二つが主な仮 説として挙げられるため、それぞれのプロセ スを組み込んだ炭素同位体モジュールを開 発した。そして、これを用いて、どちらの仮 説が尤もらしいかの検証を行った。



図 1.サンゴポリプモデルの概要.(a)全炭酸、アルカリ度、溶存酸素のマスバランス (Nakamura et al. 2013 より改変).(b)<sup>13</sup>C のマスバランス.

サンゴ骨格の <sup>13</sup>C の変動は環境の海水中 の全炭酸の <sup>13</sup>C の値にも影響することが示 唆されている。しかし、サンゴ礁海域におけ る環境水中の <sup>13</sup>Cの値は、サンゴ礁生態系に よる代謝の影響を受けて、大きく変動するこ とが確認されている。そこで、そのような環 境を再現し、環境水の全炭酸の <sup>13</sup>Cの影響を 評価するために、炭素同位体の挙動を含んだ サンゴ礁生態系の流動 - 物質循環モデルの 開発も行った。このモデルはサンゴポリプモ デルをカップリングさせたサンゴ礁流動 -物質循環モデル (Nakamura et al., in review)に炭素同位体モジュールを付加する 形で開発を行った。これによって、サンゴ礁 海域の炭酸系の挙動やそれに伴う光合成速 度の変化および全炭酸の <sup>13</sup>C の時空間変動 を同時に解き、サンゴの生体組織の有機炭素 の<sup>13</sup>C やサンゴ骨格の<sup>13</sup>C がどのように応 答するかを調べた。

## 4.研究成果

 (1) Vital effect のメカニズムの検証 サンゴ骨格の <sup>13</sup>C のvital effect を引き 起こすメカニズムとして考えられている以 下の二つの仮説:1) 呼吸由来の軽い二酸化 炭素を石灰化に使用している (e.g. Goreau 1977)、2) 二酸化炭素の水和および水酸化の 際に引き起こされる動的同位体効果 (e.g. McConnaughey et al. 1997)の二通りのプロ セスをモデルに組み込み、数値シミュレーシ ョンを行った結果、1)の仮説を組み込んだ モデルは、-3~-4‰程度の同位体分別を十分 再現できた。一方で、2)のみで-3~-4‰の同 位体分別を再現しようとした場合、細胞間を 流れる物質のパスをかなり制限した状態で しか引き起こすことができず、その場合、石 灰化母液内の炭酸種が枯渇してしまい十分 な石灰化が起こらなくなることが確認され た。そのため、vital effectのメカニズムと して、1)が有力である可能性が高いことが分 かった。そこで、以降の数値シミュレーショ ンでは、1)のプロセスが組み込まれたモデ ルを用いた。

(2) サンゴ骨格に記録される年周変動の再 現

サンゴ骨格の <sup>13</sup>C には明瞭な年周変動が 記録される。そこで、このモデルを用いて骨 格に記録されているこの年周変動を再現す ることができるかを検証した。この際に、毎 日の日射量の変化をおよび日射量の年周変 化をインプットデータとして与えて数値シ ミュレーションを行った(図 2a,オレンジ 線)。モデルの数値シミュレーションの結果、 計算されたサンゴ骨格のアラゴナイトの

<sup>13</sup>℃は夏~秋にかけて低く冬~春に高くな る明瞭な年周変動が再現された(図 2a. 青 <sup>13</sup>C の変動幅も、1~2‰程度で 線)。また、 あり実際の変動幅を良く再現できていると 言える。サンゴの生体組織中に蓄積している 有機物量(図 2b, 緑線)とサンゴ組織の有機 炭素の<sup>13</sup>Cの年周変動パターン(図 2b,赤 線)から、日射量のピークを過ぎたあたりの 積算の光合成量がピークを迎える夏~秋に 有機炭素の蓄積量が増えるとともに、有機炭 素の <sup>13</sup>Cの値が減少していき、蓄積量が減る 冬~春に有機炭素の<sup>13</sup>Cの値が増加してい る様子か確認される。これは、高い光合成速 度によって、同位体分別効果が大きく働いた 結果と考えられる。サンゴ骨格のアラゴナイ トの<sup>13</sup>C に見られる vital effect のメカニ ズムとして、前述の2)のプロセスを採用した ことから、呼吸由来の炭素が石灰化に直接的 に使用されている。呼吸によって放出される CO2 には、その炭素起源である生体組織から の同位体分別は起こらないとされているた め、呼吸由来の CO<sub>2</sub>の<sup>13</sup>C の値は、サンゴ組 織の <sup>13</sup>Cの値を反映する。そのため、骨格の <sup>13</sup>C の変動は、主にサンゴ組織の <sup>13</sup>C の変 動に依存する。

実際のサンゴ骨格記録に見られる炭素同 位体比の変動パターンは、骨格の酸素同位体 比の変動パターンと正の相関がある場合が 多い。酸素同位体比が低いことは水温が高い ことを意味しているため、炭素同位体比と酸 素同位体比が正の相関があることは、実際の 炭素同位体比の記録においても、夏ごろに <sup>13</sup>C の値が低く、冬ごろに <sup>13</sup>C の値が高くな る傾向があることを示しており、これはシミ

ュレーション結果と調和的である。一方で、 実際の骨格記録には、これとは逆の変動をす るものも確認されている(Omata et al.. 2005)。また、サンゴ骨格に記録された炭素 同位体比の年周変動変化幅は 3 ‰程度であ るのに対し、モデルでは 1~2 ‰程度の変化 幅しか再現できなかった。そのため、残りの 1~2‰程度の変化は他の原因を考える必要 がある。本シミュレーションでは、環境水中 の全炭酸の<sup>13</sup>Cの値は一定と仮定して計算 を行っている。しかし、実際のサンゴ礁域で は、全炭酸の<sup>13</sup>Cの値はサンゴ礁生態系の光 合成や呼吸、石灰化といった代謝の影響を受 け、2‰程度は日周変動することが知られて いる。また、外洋水の全炭酸の <sup>13</sup>C の値も全 球的な光合成生産の影響を受け、1‰程度の 年周変動があることが知られている(例えば Tanaka et al., 2003)。そのため、サンゴ骨 格の <sup>13</sup>℃ 記録がモデルと合わない原因とし て、環境水の全炭酸の <sup>13</sup>C の変動が考えられ る。

今後さらなる検討が必要であるが、このモ デルを用いてサンゴ骨格の炭素同位体比の 記録を解析することで、もし日射量が既知で あれば、環境水中の全炭酸の<sup>13</sup>Cの値を復元 できる可能性がある。実際、日射量は気象庁 の観測所の観測値や、NCEP/NCAR もしくは JRA-55 等の再解析プロダクトによって推定 が可能なので、今後、上記のような解析がで きるようになる可能性は高い。



図 2.モデルへのインプットとして与えた光 量子フラックスの年周変動(a;オレンジ線) および、モデルの数値シミュレーションによ って計算された、骨格に記録されるアラゴナ イト中の炭素同位体比の年周変動(a;青線) サンゴ生体組織中に蓄積された有機炭素量 (b;緑線)およびその炭素同位体比(b;赤 線).

(3) 環境水の全炭酸の <sup>13</sup>C の代謝による影響とサンゴ骨格の <sup>13</sup>C への相互作用

前述のように、サンゴ骨格の<sup>13</sup>C 記録は、 環境水の全炭酸の<sup>13</sup>C 影響も強く受けてい る可能性が高いことから、炭素同位体モジュ ールを組み込みサンゴポリプモデルとカッ プリングさせたサンゴ礁流動 - 物質循環モ デル(Nakamura et al., in review)を石垣 島白保サンゴ礁域へ適用し、その検証を行っ た。

モデルの数値シミュレーションによって 海水中の全炭酸の<sup>13</sup>Cの時空間変動と、その 変動下における、サンゴ組織の有機炭素の <sup>13</sup>Cの時空間分布について調べた結果、海水中 の全炭酸の<sup>13</sup>Cの値は、大きく時空間変動す る様子が見られた(図3)。その変化は主に光 合成で軽い炭素が使われることによって、全







図 4.サンゴ生体組織の有機炭素の炭素同位 体比の空間分布。

炭酸の <sup>13</sup>C の値は昼に高くなり、逆に夜間は 呼吸由来の軽い炭素が放出されることによ り <sup>13</sup>C の値は低くなる。しかし、生物の分布 や流動環境、滞留時間等の違いによって、大 きく空間的な変化も非常に大きいことが分 かる。サンゴ生体組織の有機炭素の <sup>13</sup>C の値 の値は、このローカルな環境水の全炭酸の <sup>13</sup>C の影響を受け、空間的に大きく不均質にな っていることが分かる(図4)。

サンゴ骨格の<sup>13</sup>C 記録は、前述のようにサ ンゴ組織の<sup>13</sup>C の値の影響を大きく受ける。 そのため、このようなローカルな環境水の全 炭酸の<sup>13</sup>C の不均質性が、サンゴ骨格の<sup>13</sup>C 記録の解釈の難しさを増長している可能性 が高い。実際にローカルな環境水の全炭酸の

<sup>13</sup>C 変動を観測し続けることは容易ではな いが、このように数値シミュレーションを用 いてローカルな環境水の全炭酸の <sup>13</sup>C 時空 間変動を計算することによって、今後、サン ゴ骨格の <sup>13</sup>C 記録の解釈が大きく進展する ものと期待される。なお、本研究で開発した モデルのプログラムコードは、オープンソー ス と し て 以 下 の Web サ イ ト (<u>https://github.com/NakamuraTakashi</u>)に 公開している。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者に は下線)

〔雑誌論文〕(計 1件)

Higuchi T, Yuyama I, <u>Nakamura T</u> (2015) The combined effects of nitrate with high temperature and high light intensity on coral bleaching and antioxidant enzyme activities. Regional Studies in Marine Science: 2:27-31. doi: 10.1016/j.rsma.2015.08.012. 査読有り

〔学会発表〕(計10件)

Kazuo Nadaoka, Takashi Nakamura, Tomihiko Higuchi, Toshihiro Miyajima, Takahiro Yamamoto, Atsushi Watanabe. Modeling coral bleaching based on dynamics of zooxanthellae population and reactive oxygen species inside a coral polyp, JpGU-AGU Joint Meeting 2017, 葉県千葉市(幕張メッセ) 2017 年5月20日-25日.(口頭) 中村隆志. サンゴ礁生態系のモデリング と数値シミュレーション、日本サンゴ礁 学会第 19 回大会 自由集会、沖縄県那覇 市(沖縄タイムスビル), 2016年12月1 日-4日.(口頭) ,天野慎也,出浦敬之,<u>中村隆志</u>,栗原晴 子、渡邊敦、宮島利宏、灘岡和夫、サン ゴ、海藻および海草の代謝応答のモデル 化,日本サンゴ礁学会第19回大会、沖縄

県那覇市(沖縄タイムスビル),2016年 12月1日-4日.(ポスター) 出浦敬之,天野慎也,<u>中村隆志</u>,渡邊敦, 栗原晴子, 宮島利宏, 灘岡和夫. 飼育実 験によるサンゴ群体の有機物動態の解明, 日本サンゴ礁学会第19回大会、沖縄県那 覇市(沖縄タイムスビル), 2016 年 12 月1日-4日.(ポスター) Takashi Nakamura, Kazuo Nadaoka, Atsushi Watanabe, Takahiro Yamamoto, Reef-scale model system for evaluating and predicting coral responses to ocean acidification and sea-level rise, International 13th Coral Reef Symposium, Hawaii, USA, 2016年6月19 日-24日 中村降志, 灘岡和夫, 渡邊敦, 山本高大, サンゴの環境変化に対する応答を評価・ 予測するためのリーフスケールモデリン グシステム,日本地球惑星科学連合2015 年大会、千葉県千葉市(幕張メッセ),2015 年5月24日-28日.(口頭) Ferrera Charissa M, 渡邊敦, 灘岡和夫, 梅澤有,森本直子,中村隆志,宮島利宏. 造礁サンゴによるリンの取込が溶存態リ ン酸の酸素安定同位体比に与える効果, 日本地球惑星科学連合 2015 年大会、千葉 県千葉市(幕張メッセ) 2015 年 5 月 24 日-28日.(ポスター) Nakamura T (2015) Circulation and coral polyp modelling, Moorea IDEA Physical Modelling Workshop, ETH Zurich, Switzerland, 2015年3月9日 -11日 (口頭) 中村隆志、灘岡和夫、山本高大、渡邊敦: サンゴポリプモデルの拡張に基づくリー フスケール白化シミュレーション. 日本 サンゴ礁学会第17回大会、高知県高知市 (高知城ホール)、2014年11月27日-12 月1日(口頭) Taka<u>shi Nakamura</u>, Kazuo Nadaoka, Atsushi Watanabe Takihiro Yamamoto: Reef-scale modeling system for evaluating and predicting coral responses to future environmental changes. 3rd Asia-Pacific Coral Reef Symposium, Pingtung Taiwan (Howard Hotel), 2014年6月23日-27日(口頭) 〔図書〕(計 0件) [その他] 作成したプログラムの公開サイト https://github.com/NakamuraTakashi 6.研究組織 (1)研究代表者 中村 隆志(NAKAMURA, TAKASHI) 東京工業大学・環境・社会理工学院・講師

研究者番号:20513641

(2)研究分担者

(3)連携研究者

(4)研究協力者

なし

なし

なし