サンゴ礁掘削研究の課題と展望：完新世のサンゴ礁生態系復元にむけて

Problems and perspectives regarding drilling through coral reefs: the reconstruction of Holocene coral-reef ecosystems

Abstract

本郷宙軌*

Chuki Hongo*

2011年5月12日受付.

2011年3月1日受理.

* 東京大学大学院理学系研究科地球惑星科学専攻
Department of Earth and Planetary Science,
Graduate School of Science, The University
of Tokyo, Science Bldg. 1, Hongo 7-3-1,
Bunkyo-ku, Tokyo, 113-0033, Japan

Corresponding author: C.Hongo,
c-hongo@eps.s.u-tokyo.ac.jp

Drillholes in coral reef are made to reconstruct the coral-reef ecosystems of the past, because long-term geological data are required to predict the ecological response of reef ecosystems to global and anthropogenic stresses. A decrease in the coverage and species diversity of corals has been observed in many reefs worldwide, but it remains uncertain whether this phenomenon is natural or is caused by human activity. Although recent research has improved our understanding of the number of species and the coral assemblage during the period of Holocene sea-level rise, little is known of ecological strategies and the succession of corals during reef formation. Therefore, accurate reconstructions and predictions of coral-reef ecosystems require future drilling of coral reefs at higher temporal resolution to obtain the ecological scope of coral species.

Keywords: coral reef, drilling, Holocene, reef growth, coral reef ecosystems, species diversity

はじめに

世界各地で1970年後半から1990年代にかけてサンゴ礁掘削が盛んに行われ、サンゴ礁形成史の復元や海面変動の復元に関する様々な知見が明らかとなった。そして、最近のサンゴ礁掘削研究は、過去のサンゴ礁生態系復元の目的で、再び注目を集めつつある。この背景には、1990年代から急速に議論が進んだ、水温上昇や海面上昇に代表される地球温暖化問題や、種多様性の減少と関連がある (Gardner et al., 2003; Bellwood et al., 2004)。そして、これらの解明にはサンゴ礁掘削に基づく科学的知見が必要不可欠となっている。なぜなら、サンゴ礁堆積物は、その大部分が生物 (サンゴ、石灰藻、二枚貝、巻貝、有孔虫、ウニなど) から構成されているため、生態系情報を復元するには適しているからである。さらに、掘削試料は造礁生物群集の変遷を反映したサンゴ礁特有の立体構造も復元することができる。そして、掘削によって復元できた過去の生態系は、人間活動が活発化する以前の生態系の確かな記録となり、サンゴ礁生態系の保全・再生には必要不可欠な情報を提供する。以下では、サンゴ礁掘削の歴史を振り返ることで、研究目的の変遷を明確にし、現在進行しつつある生態系復元研究の意義と本稿の目的を紹介する。

サンゴ礁掘削の歴史は、サンゴ礁の形成過程を説明する Darwin (1842) の沈降説の立証から始まった。沈降説は、島の沈降とともに裾礁から堡礁を経て環礁に至る考えである。これによると、島が沈降し海中に没しても、サンゴが上方へと成長するためサンゴ礁の形成が保たれ、裾礁よりも堡

礁、堡礁よりも環礁において厚いサンゴ礁堆積物が発達する。一方、Daly (1910, 1915) は島が沈降しなくてもサンゴ礁ができるとする氷河制約説を唱えていた。この説は、繰り返す氷期・間氷期による海面変動と海水温変動によって、サンゴ礁が成長と海食を繰り返しながら形成していくとする考え方である。この説では、島が沈降する必要はなく時間経過と層厚には関係がないと主張された。そこで、両対立仮説を検証するために、まず、太平洋のフナフチ環礁 (1896年～1898年掘削; Judd, 1904)、次に、北大東島 (1934年～1935年掘削; 杉山, 1936) やビキニ環礁 (1947年掘削; Ladd et al., 1948) で掘削された。初期の掘削では石灰岩を貫くことは出来なかったが、1952年に行われたエニウェトク環礁掘削 (Ladd and Schlanger, 1960) によって、初めて基盤の玄武岩に達し、さらに生層序学的検討によって沈降説が支持された。しかしながら、1900年代後半までの掘削研究や地形・地質調査によって、Darwin (1842) の沈降説はプレート運動の時間スケールである数千万年間の現象を捉えたものであり、一方でDaly (1910, 1915) の氷河制約説は氷期・間氷期の時間スケールである数千～数万年間の現象を捉えたものであったことが明らかとなり、2つは対立する仮説ではないことが徐々にわかってきた。現在では、沈降説と氷河制約説を統合し、さらに、地域的な隆起や沈降による相対的な海水準変動 (例えば、田山, 1934, 1937, 1952) も考慮したサンゴ礁形成モデルが広く用いられている。

1970年代に入ると、 ^{14}C 年代測定法の確立、スキューバダイビングの普及、さらには浅層掘削機器の開発が行われたことで (Macintyre, 1975)、数千年スケールを対象とした

Fig. 1. Schematic diagram showing the relationship between sea level and reef growth. A keep-up reef consists of shallow-water facies and is characterized by equal rates of reef growth and sea-level rise. A catch-up reef is composed of two facies (shallow water and deep water) and is marked by the rapid accumulation of the deep-water facies. The initiation of the shallow-water facies corresponds to the timing of a decrease in accommodation space for reef growth. A give-up reef is characterized by little or no growth during sea-level rise.

サンゴ礁形成過程の詳細な解明が本格的に始まった。ハワイのハナウマ湾における掘削 (Easton and Olson, 1976) や、パナマでの掘削 (Macintyre and Glynn, 1976)、喜界島の離水サンゴ礁における掘削 (Konishi et al., 1978) がパイオニア研究である。このような掘削深度 10~20 m 程度の浅層掘削は、機器の掘削能力上、サンゴ礁上部の完新統の採取に限られてはいるが、大深度掘削よりも簡便であるため世界各地で掘削が行われ、様々な知見を生み出した。代表的な例として、Neumann and Macintyre (1985) が提唱した3つのサンゴ礁形成モデル (Keep-up, Catch-up, Give-up) がある (Fig. 1)。これらは、数千年スケールの海面変動への対応に注目したサンゴ礁形成モデルである。Keep-up は生息水深の浅い (およそ水深 10 m 以浅) サンゴ群集を含む層相からなり、海面上昇と同程度の速度でサンゴ礁が上方に成長する形成モデルである。Catch-up は生息水深の深いサンゴ群集を含む層相から始まり、次第に生息水深の浅い群集を含む層相に遷移する形成モデルである。なお、下部がサンゴからなる層相ではなく、碎屑物からなる層相によって構成されることもある。このモデルの初期段階では、海面上昇速度がサンゴ礁の形成速度を大きく上回るため堆積空間が大きいが、形成速度の大きい群集に遷移するに伴って堆積空間が小さくなり、海面に追いつくのが特徴である。Give-up はサンゴ礁の上方成長の途中段階で、形成が停止するモデルである。その要因として、急激な海面上昇にサンゴの成長が追いつけない場合や、陸源物質の流入によって、成長が阻害されることが指摘されている。また、Davies et al. (1985) は、グレートバリアリーフのサンゴ礁を用いて、catch-up モデルを3つに細分化 (Catch-up 1, Catch-up 2, Catch-

Fig. 2. Growth patterns of catch-up 1, 2, and 3 reefs. Catch-up 1 reefs are able to catch up with sea level before it stabilizes. Catch-up 2 reefs are able to catch up with sea level during the stable stage, and catch-up 3 reefs start to grow after sea level has stabilized.

up 3) している (Fig. 2)。Catch-up 1 は、完新世中期の海面安定期までに、サンゴ礁が海面に追いつくパターンである。Catch-up 2 は Catch-up 1 と似ているが、海面が安定した後にサンゴ礁が海面に追いつくパターンである。Catch-up 3 は、海面が安定した時期以降にサンゴ礁の形成が開始するパターンである。

Table 1. Controlling factors for coral reef formation.

Controlling factor
1. sea-level change
2. tectonics
3. antecedent topography
4. sea-surface temperature
5. nutrient level
6. light level and turbidity
7. aragonite saturation and atmospheric CO ₂
8. dust input
9. sea-surface salinity
10. hydrodynamic energy
11. substrate availability and coral recruitment

1980年代以降、知見が増えるにつれて、海面変動のペースメーカーのみでは形成過程を解釈できないサンゴ礁が数多く存在することが分かってきた。例えば、グレートバリアリーフのサンゴ礁は、海面変化に大きな差が認められないにも関わらず、その形成時期に1200年～2000年のずれが生じている (Davies et al., 1985; Yamano et al., 2001a, 2003; Riegl, 2003)。その要因として、波浪や水温等のローカルな海洋環境の違いやサンゴ幼生の運搬の有無などが影響していることが分かってきた (Davies et al., 1985)。また、上方累重により形成した一般的なサンゴ礁のほかに、グレートバリアリーフのFantome島やタイのプーケットのサンゴ礁のように、海側に前進しながら形成するものもあることが明らかとなってきた (Johanson and Risk, 1987; Tudhope and Scoffin, 1994)。

以上のように、1970年代以降のサンゴ礁掘削研究によって、海面変動および他の形成要因とサンゴ礁形成過程の知見が飛躍的に蓄積されてきた (例えば、Yonekura et al., 1994; Cabioch et al., 1995; 河名・菅, 1996; Camoin et al., 1997; 太田ほか, 2000)。そのため、2000年代には数多くの総説が公表され、知見がまとめられた。例えば、Montaggioni (2000) は、とくに海水準変動以外の形成要因 (例えば、水温、地殻変動、炭酸塩飽和度など) をまとめている。また、Kennedy and Woodroffe (2002) は裾礁型のサンゴ礁を対象にして、形成パターンの違いから6つにわけたサンゴ礁形成モデルを提案している。さらに、Montaggioni (2005) は、先のKennedy and Woodroffe (2002) のモデルに、インド洋から太平洋に分布する堡礁および環礁の掘削結果を加えて、11個の形成要因 (Table 1) と12タイプの形成パターンがあることを示している。Hopley et al. (2007) は、多数の掘削結果が報告されているグレートバリアリーフを対象にこれまでの成果を包括している。最近では、Montaggioni and Braithwaite (2009) が、完新統のデータに更新統も加えてサンゴ礁形成史を総括している。

Darwin (1842) の沈降説から始まる伝統的なサンゴ礁形成史の知見をもとに、サンゴ礁生態系復元に関する研究が、

2000年代から始まった。とくに、1997年から1998年に生じた世界各地で生じた大規模白化や (Wilkinson, 1998; 長谷川ほか, 1999; 茅根ほか, 1999)、過剰漁業や土砂流出などによるサンゴ被度の減少やサンゴ礁全体の基礎生産力の低下、および生息環境の多様性の低下などが (Gardner et al., 2003; Hughes et al., 2003; Bellwood et al., 2004; Nakano, 2004)、生態学の分野で注目されてきたことが背景にある。そのような状況の中で、サンゴ礁掘削研究の大きな目的は、現在生じているサンゴ被度の低下などの現象が自然現象の一部であり、地球史を通じて普遍的なものなのか、それとも人間活動の影響が及ぼす特異的なものの検証することである。サンゴ礁掘削研究の特徴は、過去数十年の観察を基礎とした生態学の研究では解明できない長時間の記録を復元することができる点である。例えば、Aronson et al. (2005) はカリブ海の掘削試料から過去3000年間の記録を復元したところ、1980年代後半から広範囲において急激に群集が変化したことを発見した。この群集遷移と人間活動の影響については不明であるが、このような広範囲に及ぶ現象はこれまで存在しなかったことから、特異的な現象と結論している。また、人間活動と急激な群集遷移に関して、オーストラリアでは、1800年代からヨーロッパ人の入植によって、陸源物質や栄養塩が過剰に海洋へと流入し、海洋環境の劣化が報告され (McCulloch et al., 2003)、サンゴ群集の遷移が生じた可能性が、生態学的研究から指摘されていた。そこで、Perry et al. (2008) は、オーストラリア中部のPalma Shoalsにおいて、過去1200年間の記録をサンゴ礁掘削試料から復元したところ、ヨーロッパ人の入植はサンゴ礁にダメージを与えてはいなかったと結論している。

生態系復元の成果が集まりつつあるが、現在のところ、サンゴの群集遷移が自然起源か人為起源なのか、またその規模や頻度に関しては明確ではない。今後も、過去のサンゴ礁生態系の復元を目指して、サンゴ礁掘削試料を用いた研究が進展していくことが予想される。しかしながら、これから知見を増やしていくためには、いくつかの課題が浮き彫りになってきている。そこで、本稿では、サンゴ礁掘削試料をもとにした生態系復元のための研究の現状と課題について議論し、まとめとして、今後の課題に取り組むための具体的な戦略を挙げ、これからのサンゴ礁掘削の方向性を提案する。

サンゴ礁形成史に関する従来の研究と生態系復元に向けて

1970年代以降のサンゴ礁掘削の目的は、サンゴ礁とはどのような構成物から形成されているのか、形成速度や層厚はどの程度か、層相はいくつに区分できるのか、形成開始時期はいつか、どのような規定要因があるのかを明らかにすることであった (Shinn et al., 1977; Macintyre et al., 1981; Marshall and Davies., 1982; Davies et al., 1985; Montaggioni, 1988)。また、サンゴおよび石灰藻類が優れた海面指示者となることから、掘削試料は過去の海面変動を復元する目的にも盛んに用いられてきた (Takahashi et al., 1988; Fairbanks, 1989; Chappell and Polach, 1991; Bard et al., 1996, 2010; Camoin et al., 1997; Hongo and

Fig. 3. Drillcore samples. A: Coral. B: Calcareous algae. C: Cemented bioclast (coral, calcareous algae, and foraminifera).

Kayanne, 2010a). なお、サンゴ礁掘削試料を用いた、長期的海面変動に関する研究の現状と課題については、別稿にて紹介されているので（例えば、本郷, 2010）、ここでは、とくに完新世のサンゴ礁形成史に焦点をあてる。

サンゴ礁形成過程の復元は、まず掘削試料の構成物を確認することから始まる。掘削試料を観察すると、サンゴ礁を作る生物は、名前のとおり主としてサンゴであることが多い。その他の構成物として、石灰藻類、大型底生有孔虫、二枚貝、巻貝、ウニなどが代表的である（Fig. 3）。石垣島サンゴ礁の掘削試料の解析結果によると、サンゴが占める割合は80%以上である（Hongo and Kayanne, 2009）。しかし、層準や掘削地点によってばらつきが認められる。一般的に、サンゴの割合が最も多いのは、上方成長が顕著な礁嶺部の試料である（Marshall and Davies, 1982; Yamano et al., 2001b）。ただし、礁嶺部の最上部（層厚1~2 m程度）が、石灰藻類によって作られていることもある（Adey, 1978; Macintyre, 1988）。一方、浅礁湖や礁湖の掘削試料は、サンゴに加えて他の構成物も多く含まれている（Montaggioni, 2005; Hongo and Kayanne, 2009）。

構成物が明らかになると、次に形状や属名を決定する。形状は、枝状（branching や arborescent）、コリンボース状（corymbose: 散房花序）、テーブル状（tabular や plate）、塊状（massive や domal）、被覆状（encrusting）および葉状（foliaceous）などに区分される（西平・Veron, 1995）。さらに、サイズや直径などをもとに、壊れやすい枝（fragile branching）や堅牢な枝（robust branching）などに、細分化していく。属名については骨格の特徴に基づいて同定する。これは、現生サンゴの分類が骨格に基づいて分類されているためである（Wallace, 1999; Veron, 2000）。しかしながら、分類に重要となる形質が失われていたり、隠れていると

属名も決定できない。また、属によっては100種以上の種を含むため、骨格形態が類似した数種をまとめてグループ化して特定する例もある（Cabioch et al., 1999; Camoin et al., 2004）。

次に、形状と属名をもとに層相に区分する。区分する際には、サンゴの分布と生息環境の関連性が基礎情報となる。一般的に、サンゴは生息環境（光量・底質・波浪・深度など）によって住み分けており（Stoddart, 1969; Loya, 1972; Geister, 1977; Chappell, 1980; Montaggioni, 2005; Woodroffe, 2011）、その形状は生息環境を復元するための指標となる。例えば、外洋に面し、絶えず強い波浪の影響を受けている礁斜面上部（Roberts et al., 1992）では、テーブル状やコリンボース状および堅牢な太い枝状の骨格を持つミドリイシ属（*Acropora*）が優占的に生息している（Fig. 4a）。他にも、堅牢な枝をもつハナヤサイサンゴ属（*Pocillopora*）も多い（Fig. 4b）。一方、礁原のように波浪の影響が小さい環境においては、大きなテーブル状のミドリイシ属が優占的に生息し（Fig. 4c）、さらに、細い枝を持つミドリイシ属やコモンサンゴ属（*Montipora*）およびハマサンゴ属（*Porites*）も生息している（Fig. 4d）。礁原の中でも、海岸線付近は陸源流入物の影響が大きいため懸濁環境である（Sheppard et al., 2009）。このような環境には、塊状のハマサンゴ属やキクメイシ属（*Favia*）が多く生息している（Fig. 4e）。また、水深が深く波浪の影響が小さい礁斜面下部（Roberts et al., 1977）には、被覆状のリュウモンサンゴ属（*Pachyseris*）やリュウキュウキッカサンゴ属（*Echinopora*）が多く生息している（Fig. 4f）。

このように、生息環境ごとに優占するサンゴが異なるため、サンゴの形状と属レベルの情報を得ることができれば、生息環境を反映した層相を定義することが可能となる。例え

Fig. 4. Common growth forms of corals. A: Robust-branching *Acropora* (Nakano reef, Iriomote Island). B: Robust-branching *Pocillopora* (Nakano reef, Iriomote Island). C: Tabular *Acropora* (Fukido reef, Ishigaki Island). D: Arborescent *Acropora* (Fukido reef, Ishigaki Island). E: Massive *Porites* (Todoroki reef, Ishigaki Island). F: Encrusting *Echinopora* (Fukido reef, Ishigaki Island).

ば、テーブル状や堅牢な太い枝状のミドリイシ属が多数含まれる堆積物は、原地性卓状ミドリイシ相（河名・菅，1996）やtabular-branching coral facies (Montaggioni and Faure, 1997)，またはrobust-branching coral facies (Montaggioni, 2005) に定義された。一方、細い枝を持つミドリイシ属やコモンサンゴ属が多く含まれる堆積物は、arborescent-coral facies (Montaggioni, 2005) やin situ fragile branching *Acropora* and calcareous algae facies (Kan and Kawana, 2006) として記載されている。また、塊状のハマサンゴ属やキクメイシ属が多く含まれる堆積物は、coral-head facies (Marshall and Davies, 1982) やdomal-coral facies (Cabioch, 2003) に区分されている。その他にも、encrusting-coral facies (Montaggioni, 2005) やskeletal sand facies (Yamano et al., 2003)，およびサンゴ礫相（菅ほか，2005）などが報告されている。なお、サンゴを含まない堆積層については他の構成物（例えば、石灰藻類や有孔虫など）を用いて、層相が定義される。

層相だけではなく、形成速度もサンゴ礁形成過程の復元には重要である。サンゴ礁の形成速度は、1～30 m/1000 年と幅があるが、平均すると6～7 m/1000 年である (Montaggioni, 2005)。また、形成速度は層相によって異なり、tabular-branching coral facies は、およそ6 m/1000 年であるが (Montaggioni and Faure, 1997)，arborescent coral facies は20～30 m/1000 年と大きいことが知られている (Kayanne et al., 2002; Montaggioni, 2005)。一方、encrusting coral facies は、6 m/1000 年以下である (Montaggioni, 2005)。一般的に、このような層相による形成速度の差は、構成物であるサンゴそのものの成長速度の差を反映している。

層相が明らかになることで、その累重形式に基づきkeep-up やcatch-up のように形成パターンを区分することができる。例えば、タヒチ島で採取された87 m の掘削試料は、13800 年前から3000 年前の記録を持ち、大きく分けて2つの層相から構成されている (Bard et al., 1996; Montaggioni et al., 1997)。大部分を占めるのは深度67 m 以浅の堆積物を構成するrobust-braching coral facies である。この相は、外洋に面した水深6 m 以浅に生息する、太い枝状のヤスリミドリイシ (*Acropora robusta*) ・トゲマツミドリイシ (*Acropora danai*) ・イボハダハナヤサイサンゴ (*Pocillopora verrucosa*) などが主たる形成者である。もうひとつの層相は、深度87～67 m にみられるdomal-coral facies である。この相は、水深10 m 程度に生息する塊状のハマサンゴ属などからなる。どちらの層相も水深10 m 以浅を示し上方成長していることから、タヒチ島のサンゴ礁はkeep-up タイプであるとみなされた (Montaggioni et al., 1997)。また、パラオ共和国の礁嶺の掘削試料も2つの層相に区分されている (Kayanne et al., 2002)。下部層は8300 年前から7200 年前にかけて形成し、主として生息水深が深い枝状のミドリイシ属からなるarborescent coral facies である。一方、7200 年前から4000 年前にかけて形成した上部層は、主として生息水深が浅いコリンボース状のミドリイシ属からなるtabular-branching coral facies である。このように、層相が示す水深が減少することから、catch-up タイプのサンゴ礁であると結論付けられた (Kayanne et al., 2002)。なお、世界のサンゴ礁の多くはcatch-up タイプのサンゴ礁であり (例えば、ニューカレドニア: Cabioch et al., 1995; レユニオン: Camoin et al., 2004; 石西礁湖: Kan and Kawana, 2006; グレートバリアリーフ: Hopley

et al., 2007), keep-up タイプのサンゴ礁 (例えば, マイヨット: Camoin et al., 1997) および give-up のサンゴ礁 (例えば, プエルトリコ: Hubbard et al., 1997) は比較的少ない。

以上のように, サンゴ礁形成史の復元は, (1) 産出したサンゴの形状と属の決定, (2) 生息環境の推定, (3) 層相の区分, (4) 形成速度の算出, (5) 層相の累重形式から形成パターンを区分をすることで行ってきた。しかしながら, 現生サンゴの群集組成は海域によって異なっているため (Veron, 1995; 2000), 層相区分の基準となる属や形状も海域ごとに違う可能性がある。掘削試料をもとに詳細なサンゴ礁形成史を復元するためには, 海域ごとの群集組成の特徴を明らかにすることが必要である。

また, 現在問題となっている, 大規模白化, 過剰漁業や土砂流出などによるサンゴ被度の減少や種多様性の低下の問題 (Wilkinson, 1998; Gardner et al., 2003; Hughes et al., 2003; Bellwood et al., 2004) は, 種レベルの問題でもある。生態学の研究においては, 外部環境要因 (例えば, 光・温度・堆積物・干出など) の変化に対する生物の応答を, 属や形状に加えて種レベルで捉えている (例えば, Loya et al., 2001; Fujioka, 2002)。さらに, グレートバリアリーフのみに生息する種や, 種子島のみに生息する種など (Wallace, 1999; Veron, 2000), 地域特有の固有種が報告されている。つまり, サンゴ礁生態系の復元を行う際には, 必然的に生態学の基準単位である種レベル (個体および個体群) で扱うことが必要不可欠となっている。このことは, サンゴの形状と属を記載することを出発点としていた従来の方法を, 根本的に見直す必要があることを意味している。先に述べたように, サンゴの分類体系は骨格に基づいているため, 種レベルの同定は不可能ではない。

種レベルの復元を行う際には, taphonomical bias を十分に検討する必要がある。化石化の過程において, サンゴ骨格の形質は生物による穿孔や磨耗によって失われている (Scoffin, 1992)。そのため, 現生サンゴの同定よりも化石サンゴの同定は困難であり, 露頭において観察される化石サンゴの種数は少なくなることが報告されている (Humblet et al., 2010)。例えば, 骨格の微細な形質 (pali や paliform lobe など) を基に同定するハマサンゴ属の種名決定は, 極めて困難である。また, コモンサンゴ属の種名決定も困難である。しかし, 先に紹介したように, 種名の決定までは至らないが, 骨格形質の類似性を基に数種類まで絞りこんで記載されている例もある (Cabioch et al., 1999)。この記載方法は, 属レベルの同定よりも, 詳細な環境情報が得られるという利点がある。一方で, 特徴的な形質 (例えば, 莖のサイズや出芽形式) をもつ一部のキクメイシ科のサンゴは種名決定が比較的容易である。テーブル状やコリンボース状のミドリイシ属も種名決定が可能である。さらに, 礁嶺のように波浪の影響が大きい場所に生息するサンゴは, 一般的に破碎と運搬の影響を受けやすい。そのため, 掘削試料から原地性の化石サンゴを同定し種数や種構成を復元できたとしても, 当時の種数や種構成を反映していない可能性がある (Pandolfi

and Minchin, 1995)。現状では, 以上のような問題点が指摘されており, 化石サンゴの記録を用いて過去のサンゴ礁生態系を復元するには検討すべき課題が残っている。なお, 過去 20 年間のサンゴ礁の taphonomy に関する研究は, Greenstein (2007) でまとめられている。

上述した taphonomical bias の問題を解決し, 種レベルの同定をもとに, 掘削試料から過去のサンゴ礁生態系を復元した例は少ないが, 次の章ではいくつかの研究を紹介し, 現状と課題について議論する。

サンゴ礁生態系復元に取り組む最近の研究

サンゴ礁生態系復元に取り組む最近の研究は, (1) 1970 年代以降確認されているサンゴ被度の減少や種多様性の低下が, 過去にも生じていたのか明らかにするテーマと, (2) 今後予想される海面上昇に対応可能なサンゴを, 完新世の海面上昇期の記録から特定するテーマに分けられる。いずれの研究も種レベルの同定をもとにしている。本章では, カリブ海を対象とした研究 (Aronson et al., 2005; Aronson and Ellner, 2007) と, 太平洋のグレートバリアリーフ (Perry et al., 2008; Roche et al., 2011), および琉球列島を対象とした研究 (Hongo and Kayanne, 2010b; 2011) を紹介して, その結果と浮き彫りになった課題をまとめる。

1. カリブ海の例

1970 年代から, カリブ海において過剰漁業などの人為影響から, 造礁サンゴから藻場へと急激に遷移したことが, 生態学の研究から報告されている (Hughes, 1994; Gardner et al., 2003; Pandolfi et al., 2003; Bellwood et al., 2004)。また, 急激にサンゴ群集が入れ替わった例も報告されてきた (Aronson and Precht, 1997)。このような, 群集遷移が人間活動に関係した特異的な現象であるのか, 過去数千年間にわたるサンゴ礁形成過程においても普遍的に生じてきた現象であるのかを, 地質試料からの解明することが望まれていた。

カリブ海のベリーズでは, 1986 年にサンゴの病気である WBD (white-band disease) が拡がったため, 元々優占種であった枝状のサンゴ (*Acropora cervicornis*) がほとんど死滅し, その後, 葉状のサンゴ (*Agaricia tenuifolia*) が優占種となった (Aronson and Precht, 1997)。そこで, 彼らはこのような急激な群集遷移が過去においても生じていたのか確認するために, 広い範囲 (20 地点) から掘削された試料を用いて検討した。その結果, ベリーズのサンゴ礁では, 過去 3000 年間にわたり *A. cervicornis* が広範囲で優占しており, 1986 年以降にみられた *A. tenuifolia* への遷移は極めて特異的な現象であることが発見された (Aronson et al., 2002, 2005; Aronson and Ellner, 2007)。彼らは 1998 年の白化によって, それまで優占していた *A. tenuifolia* のほとんどが死滅したことも報告している (Aronson et al., 2002)。

2. グレートバリアリーフの例

一方, グレートバリアリーフはカリブ海とは異なり, 人為影響による群集遷移の証拠は確認されていない。グレートバ

リアリーフの沿岸部では、1850年頃からヨーロッパ人の入植によって、陸から海へと土砂などの流入が増加し、サンゴの生息環境が悪化したことが知られていた (McCulloch et al., 2003). 入植の影響が群集遷移を引き起こした可能性が指摘され、引き起こしているならば、遷移前の原初的な生態系を掘削研究により復元されることが期待されていた。そこで、Perry et al. (2008) はクーインズランド州沿岸部の Paluma Shoals において、6本の掘削試料を採取し、過去1200年間の復元を試みた。その結果、現在の優占種であるサンゴ (*Acropora pulchra*, *Montipora mollis*, and *Turbinaria frondens*) は、1200年前から既に優占種であり、カリブ海でみられた明瞭な群集遷移は認められなかった。すなわち、入植の影響はサンゴ礁に深刻なダメージを与えていないと結論された。クーインズランド州沿岸部の King reef において行われた Roche et al. (2011) の研究も同様の結論を導いている。

また、Perry et al. (2008) は、掘削試料の採取地点が河口付近であることに注目し、以前から陸源付加ストレス（光量減少・懸濁物質増加など）を受けていた場所に生息するサンゴは、元々それらのストレスに対して高い抵抗性を持っていた可能性があることを指摘している。さらに、これらの優占種は、陸源付加ストレスだけではなく、水温上昇などのストレスに対しても耐性を持っている可能性があると推測している。

これらのサンゴのストレス耐性を検証するためには、さらなる研究が必要であるが、Perry et al. (2008) の考察が長期間にわたる環境ストレスとサンゴの抵抗性を関連させている点は注目に値する。さらに、掘削試料から産出したサンゴをすべて種レベルで同定し、厚さ 20 cm ごとに種別の割合を定量的に求めたうえで、統計的に群集変化を論じている点は、属や形状の記載が主体であった従来の研究では見られなかった。

3. 琉球列島の例

上述の2例は、主として海面安定期以降のサンゴ礁を対象とした研究であるが、海面上昇期の記録も重要である。現在、大規模白化、過剰漁業や土砂流出などによるサンゴ被度の減少や種多様性の低下と同時に、海面上昇が危惧されている。サンゴ礁域において海面が上昇し、サンゴ礁が形成されない場合には、防波堤の機能が損なわれ、沿岸浸食が促進することで、陸源付加ストレスが増す可能性がある。さらに、サンゴ礁地域の海拔数m以下の州島に生息する陸上生物にとっては、水没の危機もある。人間にとっても国土水没などの社会問題と関係してくる。そのため、過去の海面上昇期を経験したサンゴ礁生態系の記録は、陸域を含めた今後のサンゴ礁生態系を予測していく上では極めて重要である。

一般的に、サンゴ礁は完新世の海面上昇中 (<1 m/100年) に形成したため (Montaggioni, 2005)、現在危惧されている海面上昇 (0.2~0.6 m/100年: IPCC, 2007) に適応して成長していくだけのポテンシャルを持っていると予想できる。しかしながら、どの種がサンゴ礁を形成していくのか、何種類で形成するのか、過去の種レベルの復元記録が不

足していたため、予測をすることは出来なかった。一方、過去数十年間の生態学の知見から、サンゴ礁は生物生産が高く、種多様性も高いことが知られている (Odum and Odum, 1955; Barnes and Chalker, 1990; Sheppard et al., 2009)。とくに、種多様性が高い場所は堆積空間が広い礁斜面であり (Chappell, 1980; Sheppard, 1980; Huston, 1985)、海面上昇によって堆積空間が増加すると、種多様性が増加することが予想される。同じことは、完新世の海面上昇中にも生じていたと仮説を立てることができる。

そこで、Hongo and Kayanne (2010b) は、太平洋の中でもサンゴの種多様性が高い地域のひとつである石垣島の伊原間サンゴ礁において潜水調査を行い、現在の種多様性の評価と掘削試料の解析から過去8000年間のサンゴ礁生態系の復元を試みた。定量的に種多様性を示すために、Shannon-Weaver index (H') という指数を用いて解析したところ、種多様性が最も高い場所は被覆状のサンゴ (例えば、リュウモンサンゴ: *Pachyseris rugosa* やリュウキュウキッカサンゴ: *Echinopora lamellosa*) が多い礁斜面下部であり ($H' > 2$)、最も低い場所は塊状のサンゴ (例えば、コブハマサンゴ: *Porites lutea* やシナキクメイシ: *Favites chinensis*) が生息する礁原であった ($H' = 0.6$)。また、礁斜面上部は中程度 ($H' = 1.6$) で、テーブル状やコリンボース状のサンゴ (例えば、コユビミドリイシやクシハダミドリイシ) が優占していることが明らかとなった。次に、掘削試料から産するサンゴを対象に、種レベルの同定を行い、潜水調査の結果を適用して解析を試みた。その結果、このサンゴ礁は、8000年前から礁斜面上部の優占種によって形成されていたことが明らかとなった。とくに、コユビミドリイシ (*Acropora digitifera*) やクシハダミドリイシ (*Acropora hyacinthus*) および、塊状のホシキクメイシ (*Favia stelligera*) やコモンキクメイシ (*Goniastrea retiformis*) が顕著に認められた。掘削試料からは礁斜面下部や礁原に生息するサンゴは確認できなかった。この研究によって、将来の海面上昇に適応できるポテンシャルを持った種が明確になり、優占種がサンゴ礁の形成に貢献していたことが報告された (Hongo and Kayanne, 2010b)。しかし、確認された優占種は種の同定が比較的容易であり、コア試料の種多様度は taphonomical bias により過少評価されていた可能性は否定できない。また、最近、パラオ共和国および与論島の完新世サンゴ礁を対象として、海面上昇に適応できるサンゴの群集組成が示されたが (Hongo and Kayanne, 2011)、この研究においても優占種のみを扱っており、随伴種や taphonomical bias については十分に考慮されていない。

4. 浮き彫りになった課題

これまで紹介したいくつかの研究によって、サンゴ礁掘削試料から過去の生態系に関する情報が得られるようになってきた。しかしながら、一方で以下に示すいくつかの課題が明確となってきている。

- 1) 大規模白化や過剰漁業や土砂流出などによるサンゴ被度の減少や種多様性の低下が、特異的か普遍的かは、現在のところ明確ではない。例えば、カリブ海とグ

レートバリアリーフの結果の差は、人為的ストレスの性質や強さの違いに起因するのか、サンゴ種の耐性の違いに起因するのか明らかではない。現状では、知見が少ないため、データを増やしていくことが必要である。例えば、グレートバリアリーフでは、沿岸部や河口付近で採取された掘削試料だけではなく、数十km離れた外洋側のサンゴ礁でも掘削が行われているため (Marshall and Davies, 1982; Marshall, 1985; Woodroffe et al., 2004)、それらの試料を比較して検討できる。他にも、インド洋 (Montaggioni and Faure, 1997; Camoin et al., 2004; Kench et al., 2009) や琉球列島 (Takahashi et al., 1988; 菅ほか, 2005; Kan and Kawana, 2006; 濱中ほか, 2008) においても多数の掘削試料が既に採取されており、それらの試料の再解析が望まれる。

- 2) ベリーズやPaluma Shoalsの研究では、過去1200～3000年間の記録しか復元できていない。これは、掘削深度が3～4 m程度しかないためである。これから海面が上昇するならば、海面上昇期の生態系の記録こそが、アナロジーとして必要となる。そのため、完新統を貫く掘削試料を採取し、海面上昇期の記録を復元することが必要である。
- 3) サンゴ礁を構成してきたサンゴの種構成については明らかとなってきたが、そもそもなぜ、それらの種が礁形成者となったのかについては不明な点が多い。例えば、Hongo and Kayanne (2010b) による石垣島の例では、礁を形成したサンゴは、概して成長速度が大きく、波浪に対する耐性を持つことで共通していた。しかし、そのような特徴を共有する種は、現在の礁斜面上部には多数生息している。おそらく、長期間の環境変化に応答できるサンゴのみが、継続的に成長することが可能であり、その結果としてサンゴ礁形成者となったと考えられるが、その生態学的戦略については不明である。この点を明らかにすることは、重要であるが、その解明のためには100年間を超えるような長期間の観察記録が必要かもしれない。さらに、taphonomical biasによって掘削試料に保存されないサンゴ種が存在する可能性がある。サンゴ礁形成当時の群集組成を復元するためには、少なくとも、どのサンゴが掘削試料の中に保存されやすいのか検討する必要がある。とくに、taphonomical biasの強さはサンゴの形状や生息環境によって異なるため (Greenstein, 2007)、掘削試料の採取地において個別に検討することが必要不可欠である。
- 4) サンゴ礁形成に必要な種多様度についても明らかではない。カリブ海 (Aronson et al., 2005; Aronson and Ellner, 2007) や、Paluma Shoals (Perry et al., 2008)、石垣島 (Hongo and Kayanne, 2010b) およびパラオ共和国・与論島 (Hongo and Kayanne, 2011) の研究では、サンゴ礁は数種類から10種類程度のサンゴで形成されていると報告されている。しか

しながら、実際に礁形成に関与した種数はもっと多いだろう。もっとも、カリブ海やハワイおよび東太平洋のように、50種類程度しか生息していない地域においても、完新世のサンゴ礁が形成しており (Macintyre and Glynn, 1976; Macintyre et al., 1981; Cortés et al., 1994; Grossman and Fletcher, 2004)、種多様性の低下が礁形成能力を著しく妨げるとは考えにくい。

- 5) 現在のサンゴ礁環境における種間相互作用に関する研究は多いが (例えば, Tanner et al., 1994; 酒井・西平, 1995; Karlson, 1999)、海面上昇に伴うサンゴ礁形成の際には、どのような種間相互作用が生じているのか、現在のところまったく明らかではない。掘削試料からは、現在のサンゴ礁環境において観察されている融合や被覆および接触のような直接的な種間相互作用 (Lang and Chornesky, 1990; 西平, 1992; 西平・Veron, 1995; 酒井・西平, 1995) は掘削試料中で確認できない可能性が高いが、先述した (4) と関連して、サンゴ礁形成は競争の結果なのか、ある程度の種数による多種共存が必要であるのかに関しては、明らかにできる可能性がある。なお、水路建設に伴って現れた水中露頭の観察によってサンゴ間の相互作用が明らかになりつつあるので (Kan et al., 1997)、掘削試料でも種間相互作用が観察できる可能性がある。このような地質試料からしか得ることができない知見は、今後のサンゴ礁形成の長期予測には重要である。
- 6) サンゴ礁地形の形成は数百年間から数千年間の時間スケールの現象である。しかしながら、サンゴ礁生態系の変化は数週間から数カ月程度の短期間でも起こる。言い換えると、サンゴ礁形成をより短期的な時間スケールで理解する必要がある。従来の研究および先に挙げた生態系復元を目指した研究は地質学的時間スケール (数百年～数千年) を対象にしていた。しかし、今後は、群体の生息期間に相当する生態学的時間スケール (数年～数十年) の解析が必要不可欠である。例えば、ベリーズの研究によると、*A. tenuifolia* の層は掘削試料の最上部20 cm程度であるが、直下の2～3 mの層は過去3000年間にわたって生息していた*A. cervicornis* が形成したものであった (Aronson et al., 2005; Aronson and Ellner, 2007)。しかし、2つの層が時間的に連続していたのか、間隙を挟んで累重していたのかは不明である。同様のことは、Paluma Sholas (Perry et al., 2008) にも石垣島 (Hongo and Kayanne, 2010b) にも当てはまる。そのため、¹⁴C年代測定やU-Th年代測定を行い多数の年代値を求めて (Zhao et al., 2009)、サンゴの積み重なりを高時間分解能で復元する必要がある。

まとめ: 今後の研究戦略とサンゴ礁掘削の方向性

サンゴ礁掘削は、ダーウィンの沈降説の証明に始まり、サンゴ礁形成史の復元や、海面変動の復元に大きく貢献してきた。そして、現在は、人間活動の影響を受ける前の生態系を

復元する研究が進行しつつある。さらに、長期間の確かな過去の記録をもとに、サンゴ礁生態系の長期予測が行われる一歩手前である。本稿では、サンゴ礁形成史の研究とサンゴ礁生態系の復元の研究に焦点をあて、明らかとなってきた課題を挙げた。要点をまとめると、これからサンゴ礁生態系を復元していくためには、以下に挙げる5点の研究戦略が必要不可欠である。(1) 種レベルの同定を行うこと。(2) 生態学的解析に必要な種数・種構成などの定量データを収集すること。(3) 生態学の時間スケールでの復元に必要な高解像度の年代尺度を求めること。(4) 海面上昇期および海面安定期にわたる長期間の記録を復元すること。(5) 新規掘削によるデータの追加および既存掘削試料の再解析を行うこと。

サンゴ礁掘削は、長期間の連続的情報を獲得するためには最適手法であるが、得られる面的情報が少ないという欠点がある。そのため、より広い面的な情報をもつ離水サンゴ礁の露頭観察 (Pandolfi, 1996; Webster et al., 1998; Edinger et al., 2001; Sugihara et al., 2003) や水中露頭の観察 (Kan and Hori, 1993; Kan et al., 1995) と、組み合わせる必要がある。さらに、サンゴは有孔虫や貝形虫とは異なり、各個体 (群体) が大きいため、直径 50 mm 程度の通常のコア径では十分な情報を抽出できない。そこで、大口径の掘削 (例えば、直径 100 mm 以上) を同一地点において複数回行うことで、情報量を増やすことができるだろう。

最近の生態系復元の研究によって、過去において礁形成者となったサンゴの種の構成と多様性が明らかとなってきた。今まさに、これらのサンゴ礁は高水温などのグローバルなストレスと、人為的ストレスによって被度の減少や種多様性の低下にさらされている。そのため、このままの状態ではサンゴ礁生態系が維持できない危険性がある。そこで、地質学の研究から明らかとなった過去のサンゴ礁生態系の知見をもとに、単なる将来予測ではなく、実際にサンゴ礁復元に向けての対策を提示する必要がある。例えば、それらのストレスからの回復を促進させるために、適切なサンゴ種を適切な環境へと移植する試みが必要である。また、人為的ストレスの影響を軽減させるとともに、礁形成に寄与するサンゴが息絶する場所を海洋保護区に指定して、保全することも必要である。このように、サンゴ礁掘削研究は、従来のような学術的な目的にとどまらず、生態工学や社会科学の分野にも波及しつつある。以上のことから、これからもサンゴ礁生態系の長期記録の復元と将来予測のために、サンゴ礁掘削研究の推進が望まれる。

謝 辞

東京大学の茅根創教授には大学院在籍時より常に暖かくご指導を頂くとともに、サンゴ礁掘削研究を行う機会を与えて頂いた。名古屋大学の井龍康文教授、1名の匿名査読者、および編集担当である九州大学の狩野彰宏教授には、本稿を改善するにあたってきわめて有益なご意見を賜った。また、Evan Edinger 博士 (Memorial University of Newfound-

land) には、サンゴ礁の taphonomy に関する数々のご助言を頂くとともに、多くの議論をして頂いた。以上の方々に謝意を表する。なお、本稿の内容は、2009年10月に開催された東京大学海洋研究所共同利用研究集会「掘削科学および関連科学分野の現状と将来」において発表した内容をもとにしている。本稿を発表する切っ掛けを頂いた、コンビーナーである川幡穂高教授、浦辺徹郎教授、磯崎行雄教授にも謝意を表する。

文 献

- Adey, W. H., 1978, Coral reef morphogenesis: a multidimensional model. *Science*, **202**, 831–837.
- Aronson, R. B. and Ellner, S. P., 2007. Biotic turnover events on coral reefs: a probabilistic approach. In Aronson, R. B. ed., *Geological approaches to coral reef ecology*, Springer, New York, 61–84.
- Aronson, R. B., Macintyre, I. G., Precht, W. F., Murdoch, T. J. and Wapnick, C. M., 2002, The expanding scale of species turnover events on coral reefs in Belize. *Ecol. Monogr.*, **72**, 233–249.
- Aronson, R. B., Macintyre, I. G. and Precht, W. F., 2005. Event preservation in lagoonal reef systems. *Geology*, **33**, 717–720.
- Aronson, R. B. and Precht, W. F., 1997. Stasis, biological disturbance, and community structure of a Holocene coral reef. *Paleobiology*, **23**, 326–346.
- Barnes, D. J. and Chalker, B. E., 1990, Calcification and photosynthesis in reef-building coral and algae. In Dubinsky, Z., ed., *Ecosystems of the world 25: Coral reefs*, Elsevier, Amsterdam, 109–131.
- Bard, E., Hamelin, B., Arnold, M., Montaggioni, L. F., Cabioch, G., Faure, G. and Rougerie, F., 1996, Deglacial sea-level record from Tahiti corals and the timing of global meltwater discharge. *Nature*, **382**, 241–244.
- Bard, E., Hamelin, B. and Delanghe-Sabatier, D., 2010, Deglacial meltwater pulse 1B and Younger Dryas sea levels revisited with boreholes at Tahiti. *Science*, **327**, 1235–1237.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. and Nyström, M., 2004, Confronting the coral reef crisis. *Nature*, **429**, 827–833.
- Cabioch, G., 2003, Postglacial reef development in the southwest Pacific: case studies from New Caledonia and Vanuatu. *Sediment. Geol.*, **159**, 43–59.
- Cabioch, G., Montaggioni, L. F. and Faure, G., 1995, Holocene initiation and development of New Caledonian fringing reefs, SW Pacific. *Coral Reefs*, **14**, 131–140.
- Cabioch, G., Montaggioni, L. F., Faure, G. and Ribaud-Laurenti, A., 1999, Reef coralline assemblages as recorders of paleobathymetry and sea level changes in the Indo-Pacific province. *Quat. Sci. Rev.*, **18**, 1681–1695.
- Camoin, G. F., Colonna, M., Montaggioni, L. F., Casanova, J., Faure, G. and Thomassin, B. A., 1997, Holocene sea level change and reef development in the southwestern Indian Ocean. *Coral Reefs*, **16**, 247–259.
- Camoin, G. F., Montaggioni, L. F. and Braithwaite, C. J. R., 2004, Late glacial to post glacial sea levels in the Western Indian Ocean. *Marine Geol.*, **206**, 119–146.
- Chappell, J., 1980, Coral morphology, diversity and reef growth. *Nature*, **286**, 249–252.
- Chappell, J. and Polach, H., 1991, Post-glacial sea-level rise from a coral record at Huon Peninsula, Papua New Guinea. *Nature*, **349**, 147–149.
- Cortés, J., Macintyre, I. G. and Glynn, P. W., 1994, Holocene growth history of an eastern Pacific fringing reef, Punta Isotes, Costa Rica. *Coral Reefs*, **13**, 65–73.

- Daly, R. A., 1910. Pleistocene glaciations and the coral reef problem. *Am. J. Sci.*, **30**, 297–308.
- Daly, R. A., 1915. The glacial control theory of coral reefs. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.*, **51**, 155–251.
- Darwin, C., 1842, *The Structure and Distribution of Coral Reefs*. Smith, Elder and Co., London, 214p.
- Davies, P. J., Marshall, J. F. and Hopley, D., 1985. Relationships between reef growth and sea level in the Great Barrier Reef. *5th Int. Coral Reef Symp.*, **3**, 95–103.
- Easton, W. H. and Olson, E. A., 1976. Radiocarbon profile of Hanauma Reef, Oahu, Hawaii. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **87**, 711–719.
- Edinger, E. M., Pandolfi, J. M. and Kelley, R. A., 2001. Community structure of Quaternary coral reefs compared with recent life and death assemblages. *Paleobiology*, **27**, 669–694.
- Fairbanks, R. G., 1989. A 17,000-year glacio-eustatic sea level record: influence of glacial melting rates on the Younger Dryas event and deep ocean circulation. *Nature*, **342**, 637–642.
- Fujioka, Y., 2002. Destruction and recovery of hermatypic coral communities after the mass bleaching event at Ishigaki Island. *Galaxea, JCRS*, **4**, 53–61.
- Gardner, T. A., Côte, I. M., Gill, J. A., Grant, A. and Watkinson, A. R., 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*, **301**, 958–960.
- Geister, J., 1977. The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.*, **1**, 23–29.
- Greenstein, B. J., 2007. Taphonomy: detecting critical events in fossil reef-coral assemblages. In Aronson, R. B. ed., *Geological approaches to coral reef ecology*, Springer, New York, 31–60.
- Grossman, E. E. and Fletcher, C. H., 2004. Holocene reef development where wave energy reduces accommodation space, Kailua Bay, windward Oahu, Hawaii, USA. *J. Sediment. Res.*, **74**, 49–63.
- 濱中 望・菅 浩伸・中島洋典・堀 信行・岡本健裕・大橋倫也・安達 寛(Hamanaka, N., Kan, H., Nakashima, Y., Hori, N., Okamoto, T., Ohashi, T. and Adachi, H.), 2008. 吐噶喇列島・小宝島の完新世隆起サンゴ礁段丘地形と堆積構造. 岡山大学地球科学研究報告(*Okayama Univ. Earth Sci. Rep.*), **15**, 33–65.
- 長谷川均・市川清士・小林 都・小林 孝・星野 眞・目崎茂和(Hasegawa, H., Ichikawa, K., Kobayashi, M., Kobayashi, T., Hoshino, M. and Mezaki, S.), 1999. 石垣島における1998年のサンゴ礁の広範な白化. *Galaxea, JCRS*, **1**, 31–39.
- 本郷宙軌(Hongo, C.), 2010. サンゴ礁と造礁サンゴを用いた完新世の高精度海面変動復元にむけて. *地学雑誌(J. Geogr.)*, **119**, 1–16.
- Hongo, C. and Kayanne, H., 2009. Holocene coral reef development under windward and leeward locations at Ishigaki Island, Ryukyu Islands, Japan. *Sediment. Geol.*, **214**, 62–73.
- Hongo, C. and Kayanne, H., 2010a. Holocene sea-level record from corals: Reliability of paleodepth indicators at Ishigaki Island, Ryukyu Islands, Japan. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **287**, 143–151.
- Hongo, C. and Kayanne, H., 2010b. Relationship between species diversity and reef growth in the Holocene at Ishigaki Island, Pacific Ocean. *Sediment. Geol.*, **223**, 86–99.
- Hongo, C. and Kayanne, H., 2011. Key species of hermatypic coral for reef formation in the northwest Pacific during Holocene sea-level change. *Marine Geol.*, **279**, 162–177.
- Hopley, D., Smithers, S. G. and Parnell, K. E., 2007. *The geomorphology of the Great Barrier Reef*. Cambridge Univ. Press, New York, 532p.
- Hubbard, D. K., Gill, I. P., Burke, R. B. and Morelook, J., 1997. Holocene reef backstepping-southeastern Puerto Rico shelf. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, **2**, 1779–1784.
- Hughes, T. P., 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, **265**, 1547–1551.
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J. B. C., Kleypas, J., Lough, J. M., Marshall, P., Nyström, M., Palumbi, S. R., Pandolfi, J. M., Rosen, B. and Roughgarden, J., 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, **301**, 929–933.
- Humblet, M., Iryu, Y. and Nakamori, T., 2010. Variations in Pleistocene coral assemblages in space and time in southern and northern Central Ryukyu Islands, Japan. *Marine Geol.*, **259**, 1–20.
- Huston, M. A., 1985. Patterns of species diversity on coral reefs. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **16**, 149–177.
- IPCC, 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, In Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B., Tignor, M. and Miller, H. L., eds., Cambridge Univ. Press, Cambridge, 996p.
- Johnson, D. P. and Risk, M. J., 1987. Fringing reef growth on a terrigenous mud foundation, Fantome Island, central Great Barrier Reef, Australia. *Sedimentology*, **34**, 275–287.
- Judd, J. W., 1904. General report on the materials sent from Funafuti, and the methods of dealing with them. In Royal Society, ed., *The Atoll of Funafuti-boring into a coral reef and the results*, The Royal Society of London, 167–185.
- Kan, H. and Hori, N., 1993. Formation of topographic zonation on the well-developed fringing reef-flat, Minna Island, the Central Ryukyus. *Trans. Jpn. Geomorph. Union*, **14**, 1–16.
- Kan, H., Hori, N., Nakashima, Y. and Ichikawa, K., 1995. The evolution of narrow reef flats at high-latitude in the Ryukyu Islands. *Coral Reefs*, **14**, 123–130.
- Kan, H. and Kawana, T., 2006. 'Catch-up' of a high-latitude barrier reef by back-reef growth during post-glacial sea-level rise, Southern Ryukyus, Japan. *Proc. 10th Int. Coral Reef Symp.*, **1**, 494–503.
- Kan, H., Nakashima, Y. and Hopley, D., 1997. Coral communities during structural development of a fringing reef flat, Hayman Island, The Great Barrier Reef. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, **1**, 465–470.
- 菅 浩伸・中島洋典・大橋倫也・濱中 望・岡本健裕・中井達郎・堀 信行(Kan, H., Nakashima, Y., Ohashi, T., Hamanaka, N., Okamoto, T., Nakai, T. and Hori, N.), 2005. 薩南諸島・馬毛島における高緯度サンゴ礁の掘削調査. 岡山大学地球科学研究報告(*Okayama Univ. Earth Sci. Rep.*), **12**, 49–58.
- Karlson, R. H., 1999. *Dynamics of coral communities*. Kluwer, Dordrecht, 250p.
- 河名俊男・菅 浩伸(Kawana, T. and Kan, H.), 1996. 沖縄島南部の具志頭海岸における完新世離水サンゴ礁の掘削によるボーリングコアの記載. 琉球大学教育学部紀要(*Bull. College Edu., Univ. Ryukyu*), **48**, 1–16.
- 茅根 創・波利井佐紀・山野博哉・田村正行・井手陽一・秋元不二雄(Kayanne, H., Harii, S., Yamano, H., Tamura, M., Ide, Y. and Akimoto, F.), 1999. 琉球列島石垣島白保・川平の定測線における1998年白化前後の造礁サンゴ群集被度変化. *Galaxea, JCRS*, **1**, 73–82.
- Kayanne, H., Yamano, H. and Randall, R. H., 2002. Holocene sea-level changes and barrier reef formation on an oceanic island, Palau Islands, western Pacific. *Sediment. Geol.*, **150**, 47–60.
- Kench, P. S., Smithers, S. G., McLean, R. F. and Nichol, S. L., 2009. Holocene reef growth in the Maldives: evidence of mid-Holocene sea-level highstand in the central Indian Ocean. *Geology*, **37**, 455–458.
- Kennedy, D. M. and Woodroffe, C. D., 2002. Fringing reef growth and morphology: a review. *Earth-Sci. Rev.*, **57**, 255–

- 277.
- Konishi, K., Tsuji, Y., Goto, T. and Tanaka, T., 1978, Holocene raised reef drilling at Kikai-jima, central Ryukyus. *Sci. Rep. Kanazawa Univ.*, **23**, 129–153.
- Ladd, H. S. and Schlanger, S. O., 1960, Drilling operations on Eniwetok Atoll. *U. S. Geol. Survey Prof. Paper*, **260**–Y, 863–903.
- Ladd, H. S., Tracey, J. I. and Lill, G. G., 1948, Drilling on Bikini Atoll, Marshall Islands. *Science*, **107**, 51–55.
- Lang, J. C. and Chornesky, E. A., 1990, Competition between scleractinian reef corals—a review of mechanisms and effects. In Dubinsky, Z., ed., *Ecosystems of the world 25: Coral reefs*, Elsevier, Amsterdam, 109–131.
- Loya, Y., 1972, Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. *Marine Biol.*, **13**, 100–123.
- Loya, Y., Sakai, K., Yamazato, K., Nakano, Y., Sambali, H. and van Woesik, R., 2001, Coral bleaching: the winners and the losers. *Ecol. Lett.*, **4**, 122–131.
- Macintyre, I. G., 1975, A diver-operated hydraulic drill for coring submerged substrates. *Atoll Res. Bull.*, **185**, 21–26.
- Macintyre, I. G., 1988, Modern coral reefs of western Atlantic: new geological perspective. *Am. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, **72**, 1360–1369.
- Macintyre, I. G., Burke, R. B. and Stuckenrath, R., 1981, Core holes in the outer fore reef off Carrie Bow Cay, Belize: a key to the Holocene history of the Belizean barrier reef complex. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.*, **1**, 567–574.
- Macintyre, I. G. and Glynn, P. W., 1976, Evolution of modern Caribbean fringing reef, Galeta Point, Panamá. *Am. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, **60**, 1054–1072.
- Marshall, J. F., 1985, Cross-shelf and facies related variations in submarine cementation in the central Great Barrier Reef. *Proc. 5th Int. Coral Reef Symp.*, **3**, 221–226.
- Marshall, J. F. and Davies, P. J., 1982, Internal structure and Holocene evolution of One Tree Reef, southern Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, **1**, 21–28.
- McCulloch, M., Fallon, S., Wyndham, T., Hendy, E., Lough, J. and Barnes, D., 2003, Coral record of increased sediment flux to the inner Great Barrier Reef since European settlement. *Nature*, **421**, 727–730.
- Montaggioni, L. F., 1988, Holocene reef growth history in mid-plate high volcanic islands. *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp.*, **3**, 455–460.
- Montaggioni, L. F., 2000, Postglacial reef growth. *C. R. Acad. Sci. Paris, Earth Planet. Sci.*, **331**, 319–330.
- Montaggioni, L. F., 2005, History of Indo-Pacific coral reef systems since the last glaciations: development patterns and controlling factors. *Earth-Sci. Rev.*, **71**, 1–75.
- Montaggioni, L. F. and Braithwaite, C. J. R., 2009, *Quaternary Coral Reef Systems*. Elsevier, Amsterdam, 532p.
- Montaggioni, L. F., Cabioch, G., Camoin, G. F., Bard, E., Ribaud-Laurenti, A., Faure, G., Déjardin, P. and Récy, J., 1997, Continuous record of reef growth over the past 14 k.y. on the mid-Pacific island of Tahiti. *Geology*, **25**, 555–558.
- Montaggioni, L. F. and Faure, G., 1997, Response of reef coral communities to sea-level rise: a Holocene model from Mauritius (Western Indian Ocean). *Sedimentology*, **44**, 1053–1070.
- Nakano, Y., 2004, Global environmental change and coral bleaching. In Ministry of the Environment and Japanese Coral Reef Society, eds., *Coral Reefs of Japan*, Ministry of the Environment, Tokyo, 42–48.
- Neumann, A. C. and Macintyre, I. G., 1985, Reef response to sea level rise: keep-up, catch-up or give-up. *Proc. 5th Int. Coral Reef Symp.*, **3**, 105–110.
- 西平守孝 (Nishihira, M.), 1992, 造礁サンゴの種間関係. 大串隆之編 (Ohgushi, T., ed.), *さまざまな共生—生物種間の多様な相互作用* [The diverse symbiosis—a diversity of interspecific interaction]*. 平凡社 (Heibonsya Press), 139–157.
- 西平守孝・Veron, J. E. N. (Nishihira, M. and Veron, J. E. N.), 1995, 日本の造礁サンゴ類 [Hermatypic corals of Japan]. 海游舎 (Kaiyusha Press), 439p.
- 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.
- 太田陽子・佐々木圭一・大村明雄・野沢香代 (Ota, Y., Sasaki, K., Omura, A. and Nozawa, K.), 2000, 喜界島東岸, 志戸桶付近の完新世サンゴ礁段丘の形成と離水過程—ボーリング資料に基づく再検討. 第四紀研究 (The Quat. Res.), **39**, 81–95.
- Pandolfi, J. M., 1996, Limited membership in Pleistocene reef coral assemblages from the Huon Peninsula, Papua New Guinea: constancy during global change. *Paleobiology*, **22**, 152–176.
- Pandolfi, J. M. and Minchin, P. R., 1995, A comparison of taxonomic composition and diversity between reef coral life and death assemblages in Madang Lagoon, Papua New Guinea. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **119**, 321–341.
- Pandolfi, J. M., Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., McArdle, D., McClenachan, L., Newman, M. J. H., Paredes, G., Warner, R. R. and Jackson, J. B. C., 2003, Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*, **301**, 955–958.
- Perry, C. T., Smithers, S. G., Palmer, S. E., Larcombe, P. and Johnson, K. G., 2008, 1200 year paleoecological record of coral community development from the terrigenous inner shelf of the Great Barrier Reef. *Geology*, **36**, 691–694.
- Riegl, B., 2003, Climate change and coral reefs: different effects in two high-latitude areas (Arabian Gulf, South Africa). *Coral Reefs*, **22**, 433–446.
- Roberts, H. H., Murray, S. P. and Suhayda, J. N., 1977, Physical processes in a fore-reef shelf environment. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.*, **2**, 508–515.
- Roberts, H. H., Wilson, P. A. and Lugo-Fernández, A., 1992, Biological and geological responses to physical processes: example from modern reef systems of the Caribbean-Atlantic region. *Cont. Shelf Res.*, **12**, 809–834.
- Roche, R. C., Perry, C. T., Johnson, K. G., Sultana, K., Smithers, S. G. and Thompson, A. A., 2011, Mid-Holocene coral community data as baselines for understanding contemporary reef ecological states. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **299**, 159–167.
- 酒井一彦・西平守孝 (Sakai, K. and Nishihira, M.), 1995, いろいろな種類のサンゴの共存. 西平守孝・酒井一彦・佐野光彦・土屋誠・向井 宏著 (Nishihira, M., Sakai, K., Sano, M., Tuchiya, M. and Mukai, H., eds.), *共生の生態学 5 サンゴ礁—生物が作った生物の楽園* [The ecology of symbiosis 5 Coral Reef—a paradise for organism]*. 平凡社 (Heibonsya Press), 15–80.
- Scoffin, T. P., 1992, Taphonomy of coral reefs: a review. *Coral Reefs*, **11**, 57–77.
- Shinn, E. A., Hudson, J. H., Halley, R. B. and Lidz, B., 1977, Topographic control and accumulation rate of some Holocene coral reefs: south Florida and Dry Tortugas. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.*, **2**, 1–7.
- Sheppard, C. R. C., 1980, Coral cover, zonation and diversity on reef slopes of Chagos Atolls, and population structures of the major species. *Marine Ecol. Prog. Ser.*, **2**, 193–205.
- Sheppard, C. R. C., Davy, S. K. and Pilling, G. M., 2009, *The biology of coral reef*. Oxford Univ. press, Oxford, 339p.
- Stoddart, D. R., 1969, Ecology and morphology of recent coral reefs. *Biol. Rev.*, **44**, 433–498.
- Sugihara, K., Nakamori, T., Iryu, Y., Sasaki, K. and Blanchon, P., 2003, Holocene sea-level change and tectonic uplift deduced from raised reef terraces, Kikai-jima, Ryukyu Islands, Japan. *Sediment. Geol.*, **159**, 5–25.

- 杉山敏郎(Sugiyama, T.), 1936, 第2回北大東島試錐に就いて. 東北帝大理地質学古生物学教室研究邦文報告(*Contr. Inst. Geol. Paleont., Tohoku Imp. Univ.*), **25**, 1–34.
- Takahashi, T., Koba, M. and Kan, H., 1988, Relationship between reef growth and sea level on the Northwest of Kume Island, the Ryukyus: data from drill holes on the Holocene coral reef. *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp.*, **3**, 491–496.
- Tanner, J. E., Hughes, T. P. and Connell, J. H., 1994, Species coexistence, keystone species, and succession: a sensitivity analysis. *Ecology*, **75**, 2204–2219.
- 田山利三郎, 1934, 我が南洋に於ける珊瑚礁の分布. 地理学評論(*Geogr. Rev. Japan*), **10**, 587–605.
- 田山利三郎, 1937, 南洋群島西部海嶺及び群島の地盤運動に就いて. 東北帝大理地質学古生物学教室研究邦文報告(*Contr. Inst. Geol. Paleont., Tohoku Imp. Univ.*), **28**, 1–33.
- 田山利三郎(Tayama, R.), 1952, 南洋群島の珊瑚礁. 水路部報告(*Bull. Hydrographic Office*), **11**, 1–181.
- Tudhope, A. W. and Scoffin, T. P., 1994, Growth and structure of fringing reefs in a muddy environment, south Thailand. *J. Sediment. Res.*, **A64**, 752–764.
- Veron, J. E. N., 1995, *Corals in space and time*. Univ. New South Wales Press, Sydney, 321p.
- Veron, J. E. N., 2000, *Corals of the World*. Aust. Inst. Marine Sci., Townsville, 1382p.
- Wallace, C. C., 1999, *Staghorn corals of the world*. CSIRO, Melbourne, 421p.
- Webster, J. M., Davies, P. J. and Konishi, K., 1998, Model of fringing reef development in response to progressive sea level fall over the last 7000 years—(Kikai-jima, Ryukyu Islands, Japan). *Coral Reefs*, **17**, 289–308.
- Wilkinson, C., 1998, The 1997–1998 mass bleaching event around the world. In Wilkinson, C. ed., Status of coral reefs of the world: 1998, Aust. Inst. Marine Sci. and Global Coral Reef Monitoring Network, 15–38.
- Woodroffe, C. D., 2011, Ecomorphology. In Hopley, D., ed., Encyclopedia of modern coral reefs—structure, form and process, Springer, Dordrecht, 363–365.
- Woodroffe, C. D., Kennedy, D. M., Jones, B. G. and Phipps, C. V. G., 2004, Geomorphology and late Quaternary development of Middleton and Elizabeth reefs. *Coral Reefs*, **23**, 249–262.
- Yamano, H., Abe, O., Matsumoto, E., Kayanne, H., Yonekura, N. and Blanchon, P., 2003, Influence of wave energy on Holocene coral reef development: an example from Ishigaki Island, Ryukyu Islands, Japan. *Sediment. Geol.*, **159**, 27–41.
- Yamano, H., Hori, K., Yamauchi, M., Yamagawa, O. and Ohmura, A., 2001a, Highest-latitude coral reef at Iki Island, Japan. *Coral Reefs*, **20**, 9–12.
- Yamano, H., Kayanne, H. and Yonekura, N., 2001b, Anatomy of a modern coral reef flat: a recorder of storms and uplift in the late Holocene. *Jour. Sediment. Res.*, **71**, 295–304.
- Yonekura, N., Kayanne, H., Matsumoto, E., Ishii, T., Matsushima, Y., Hori, N. and Nakai, T., 1994, Geomorphic development of modern fringing reefs of Yoron Island, Ryukyu Arc, Japan. *The Quat. Res. (Daiyonki-kenkyu)*, **33**, 67–79.
- Zhao, J.-X., Yu, K.-F. and Feng, Y.-X., 2009, High-precision ^{238}U – ^{234}U – ^{230}Th disequilibrium dating of the recent past: a review. *Quat. Geochronol.*, **4**, 423–433.

*English translation from the original written in Japanese

(要 旨)

本郷宙軌, 2011, サンゴ礁掘削研究の課題と展望: 完新世のサンゴ礁生態系復元にむけて. 地質雑, **117**, 265–276. (Hongo, C., 2011, Problems and perspectives of the drilling through coral reefs: reconstruction of Holocene coral-reef ecosystems. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **117**, 265–276.)

過去のサンゴ礁生態系の復元にむけて, サンゴ礁掘削研究が行われつつある. それは, 長期間の地質試料から得られる情報をもとに, グローバルおよび人為的なストレスに対する生態系の応答予測への要請が高まってきたためである. 近年みられるサンゴ被度の減少や種多様性の低下が, 人間活動に伴う特異的なものか, 以前から生じていた普遍的なものか, 現在のところ明確ではない. また, 完新世の海面上昇中に生息していたサンゴ群集の構成や種数はこの数年間で明らかとなってきたが, 構成種の成長に関する生態学的戦略や, 礁形成過程での群集遷移については不明な点が多い. 今後は, これらの課題を解決し, サンゴ礁生態系の復元と確かな将来予測を行うために, 地質学的スケールの解析に加え, より時間解像度の高い生態学的スケールの解析に取り組む必要がある.