炭素・窒素安定同位体比を使った 薬場機能の評価

独立行政法人 水産総合研究センター 養殖研究所 生産システム部 石樋 由香・横山 寿

平成 15 年~17 年度

緒言

藻場は、産卵・育成場として利用する魚介類の増殖を促すばかりでなく、その豊かな生産性から沿岸生物への食物供給源となり水産資源の維持増大に貢献していると予想される。しかしながら、従来の生態学的手法によりその貢献を定量的に表すことは難しい。藻場の食物供給源としての機能を評価するための新手法として、これまで炭素・窒素安定同位体比(δ^{13} C、 δ^{15} N)を用いた手法を提案してきた。平成9年度から11年度までの沿岸漁場整備開発調査 $^{1)}$ で、我々は五ヶ所湾のガラモ場に出現する海藻および主要な動物の δ^{13} C、 δ^{15} Nの測定により、食物網の枠組みを把握し、藻場に生息する動物の多くが海藻起源の有機物を利用している可能性が高いことを明らかにした。平成12年度から14年度までの水産基盤整備調査 $^{2)}$ では、さらに対象を藻場周辺の生態系に生息する魚類にまで広げ、内湾の食物供給源としての藻場の機能を評価する手法の開発を試みた。

本課題ではこの手法をさらに実用的なものとするために、まず天然の魚類を用いて、サンプル採取部位による δ^{13} Cの相違を把握し、飼育実験により 13 C、 15 Nの濃縮係数(動物の値-餌の値)を算出した。さらに飼育実験で得られた濃縮係数をもとに、魚類に対する海藻の寄与率から、藻場の食物供給源としての機能評価を試みた。

調査方法

(1) 天然魚類の部位による δ ¹³C の相違

平成 15 年 6 月に五ヶ所湾内のガラモ場に隣接する小型定置網で魚類 10 種(ボラ、スズキ、メジナ、コノシロ、マアジ、クサフグ、コモンフグ、ムツ、ヒラメ、アイゴ)を採集した。得られた魚類は背部の筋肉と魚体全体をサンプルとした。一部の魚種については、肝臓、鱗、脂肪もサンプルとした。サンプルは、凍結乾燥後、粉末化して、元素分析計とオンラインで接続された質量分析計によって δ 13 C を測定した。

(2) マダイの炭素・窒素安定同位体の濃縮係数の算出

海藻の寄与率を算出するために必要な 13 C、 15 Nの濃縮係数を、マダイの飼育実験により算定した。平均体重 $2.4\,\mathrm{g}$ 、平均全長 $5.3\,\mathrm{cm}$ のマダイを 5 つの実験区にわけ、それぞれの区に配合餌料、イワシ、イカ、アサリ、トリレバーを単一の餌として与えた。

25 週間飼育した後、各実験区 5 尾ずつから、背部の筋肉、肝臓、鱗、魚体全体をサンプルとして採取し、凍結乾燥後、粉末化して δ^{13} C と δ^{15} Nを測定した。また魚体全体のサンプルからクロロホルム・メタノール混合液により脂肪を抽出し、その含量を測定した。脱脂処理した魚体全体と抽出した脂肪についても、 δ^{13} C と δ^{15} N の測定には、元素分析計とオンラインで接続された質量分析計を用いた。

(3) 地先と沖合で捕獲された魚類のδ¹³Cの比較

比較に用いた魚類のサンプリング地点を図1に示す。地点A(五ヶ所湾)では2003年6月に小型定置網でスズキ、ボラ等10種を、地点B(贄湾)では2004年11月に

大型定置網等でマルソウダ 等4種、地点C(和具港沖)、 地点 D(神ノ島周辺)では 2004年1月に一本釣り、延 縄等でイサギ、メジナ等 12 種を、地点 E、地点 F、地点 G(熊野灘、遠州灘)では 2004 年11月と2005年1月にま き網によって、マサバ、ウ ルメイワシ等6種の魚類を 採集した。魚体全体をサン プルとし、 δ^{13} C、 δ^{15} Nを 測定した。飼育実験で求め た濃縮係数を使って、δ¹³ C、δ¹⁵Nから、海藻の寄与 率を算出した。

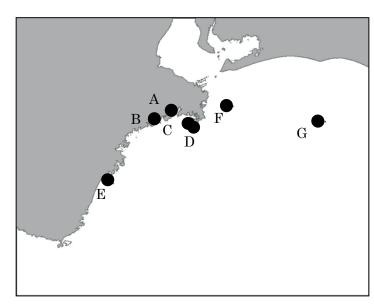


図1 地点図

(4) 藻場魚類食物源の生息場所間の比較

2005 年 9 月、11 月、12 月に、山口県東和町地先のアマモ場、ガラモ場、クロメ場において、メバル、スズメダイ、キュウセン、マアジ、アサヒアナハゼ、ササノハベラの 6 種の魚類を採集し、 δ^{13} C、 δ^{15} Nを測定した。同じ魚種であっても採集された場所の違いによって、食物源が変化するかどうかを δ^{13} C、 δ^{15} Nの値をもとに推定した。

調査結果

(1) 天然魚類の部位による δ ¹³ C の相違

魚類 10 種の魚体全体の δ^{13} C 平均値は、-18.3% $\sim -15.2\%$ の範囲にあった(表 1)。 脱脂した魚体全体の δ^{13} C は、-16.6% $\sim -15.1\%$ で、脱脂処理により δ^{13} C が 0.1% $\sim 1.9\%$ 上昇した。筋肉は、マアジの-16.8 \sim ヒラメの-15.4 の範囲にあった。脱脂した

筋肉は脱脂前と大きな差はなかった。肝臓の値は、 $-20.4\sim-16.8\%$ で、魚体全体よりも $0.6\sim2.8\%$ 低かった。鱗の値は $-14.2\sim-13.0$ で、魚体全体に対して $1.9\sim4.4\%$ 高かった。脂肪の δ^{13} C は、 $-22.4\%\sim-20.3\%$ で、魚体全体に対して $3.5\sim4.6\%$ 低かった。以上のように部位によって、また脱脂の有無によって δ^{13} C が変化することが明らかとなった。

表1. 天然魚10種の部位ごとの δ ¹³C

種名	n	魚体 全体	脱脂 魚体 全体	筋肉	脱脂筋肉	肝臓	鱗	脂肪
スズキ	5	-18.3	-16.6	-15.6	-15.1	-20.4	-14.0	-22.4
クサフグ	3	-18.3	-16.4	-16.0	-15.4	_	_	-
マアジ	5	-17.8	-16.2	-16.8	-15.7	_	_	-
ボラ	5	-17.4	-16.2	-16.3	-15.4	-17.8	-14.2	-21.4
メジナ	3	-17.2	-15.6	-15.9	-15.2	-17.5	-13.2	_
ムツ	4	-16.9	-15.7	-16.0	-15.2	_	_	_
アイゴ	1	-16.8	-15.1	-15.5	-15.1	-17.5	_	-20.3
コモンフグ	5	-16.4	-15.2	-14.9	-14.5	_	_	_
コノシロ	4	-15.7	-15.3	-15.5	-15.1	-16.8	-13.0	
ヒラメ	1	-15.2	-15.1	-15.4	-15.0	-18.0	-13.3	-19.8

(2) マダイの炭素・窒素安定同位体の濃縮係数の算出

食物源を δ^{13} Cから推定する際に、サンプルとすべき部位や前処理法に注意すべきであることが示唆されたため、マダイを用いて濃縮係数を求める実験を行った。

飼育実験に用いた餌の炭素・窒素安定同位体比を表 2 に示す。トリレバー以外の餌では、餌に含まれる脂肪の δ ¹³ C が餌全体の値よりも $4.6 \sim 6.6 \infty$ 低かった。トリレバーでは、脂肪の δ ¹³ C は餌全体よりも 1.0∞ だけ低く、脱脂した餌の値は餌全体の値からほとんど変化しなかった。 δ ¹⁵ N は、どの餌においても脱脂によってほとんど変化しなかった。

飼育したマダイは 25 週目には各餌料区とも実験開始時の 5 倍以上の体重になった。 飼育終了時の炭素・窒素安定同位体比と脂肪含量を表 3 に示す。おおむねどの実験区でも δ^{13} C は、鱗>全体(脱脂)>筋肉>全体>肝臓>脂肪の順に並んだのに対し、 δ^{15} Nは部位による明瞭な変化はみられなかった。

餌と飼育実験によって得られたマダイの炭素・窒素安定同位体比の結果から、それぞれの部位の濃縮係数を算定した(表 4)。マダイ魚体全体の 13 C 濃縮係数は、トリレバーを与えた場合の $^{-0}$. 1‰からイワシを与えた場合の 13 C 濃縮係数は、トリレバーの $^{-0}$. 7‰を除けば、 1 . 4~2. 8‰と魚体全体の 3 C 濃縮係数より高かった。鱗は最も 13 C 濃縮係数が高く 1 . 7~5. 1‰の範囲であった。マダイ魚体全体の 15 N 濃縮係数は、イワシの 2 . 1‰からトリレバーの 4 . 0‰の範囲であった。筋肉の 15 N の濃縮係数は、 2 . 8~4. 3‰で、魚体全体の 15 N 濃縮係数よりもやや高い傾向がみられた。

一般に餌ー動物間の 13 C, 15 N濃縮係数として、それぞれ $1\%^{3}$ 、 $3\sim4\%^{4}$)が採用されている。本課題では、天然で実際に餌となる可能性のあるイワシ、イカ、アサリの各実験区の濃縮係数の平均値(13 C:1.1‰、 15 N:2.7‰)が、一般値に近くこれらの値を食物源の寄与率の算出に用いることとした。

表2 飼育実験に用いた餌の炭素・窒素安定同位体比

a) δ^{13} C(‰) \pm SD

餌の種類	餌全体	脱脂した餌	脂肪
配合飼料	-23.3	-21.4	-27.9
イワシ	-21.5	-19.3	-26.1
イカ	-18.3	-16.4	-24.8
アサリ	-18.4	-17.4	-24.1
トリレバー	-16.4	-16.2	-17.4

b) $\delta^{15}N(\%) \pm SD$

餌の種類	餌全体	脱脂した餌
配合飼料	8.5	8.9
イワシ	8.3	8.6
イカ	10.2	11.0
アサリ	3.8	3.8
トリレバー	4.5	4.6

表3 異なった餌を使用した実験区で飼育したマダイの部位別炭素・窒素安定同位体比と脂肪含量

a) δ^{13} C(‰)

実験区	全体	全体 (脱脂)	筋肉	肝臓	鱗	脂肪	脂肪含量 (乾重%)
配合飼料区	-22.1	-20.5	-20.5	-22.4	-18.4	-27.0	12
イワシ区	-19.7	-18.6	-19.1	-20.4	-16.3	-25.8	6
イカ区	-16.8	-16.2	-16.9	-17.5	-14.4	-23.9	5
アサリ区	-18.3	-16.8	-16.9	-18.5	-14.8	-23.6	13
トリレバ一区	-16.5	-16.2	-17.2	-16.9	-14.7	-17.4	12

b) $\delta^{15}N(\%)$

	全体	全体 (脱脂)	筋肉	肝臓	鱗
配合飼料区	11.5	12.0	12.2	10.8	11.7
イワシ区	10.4	10.9	11.1	11.3	10.3
イカ区	12.8	13.1	13.1	12.8	13.0
アサリ区	7.2	7.6	8.1	6.0	7.3
トリレバ一区	8.6	9.0	8.6	8.5	9.3

表4 飼育実験によって得られた部位ごとの濃縮係数

a) δ ¹³Cの濃縮係数

実験区	全体	全体 (脱脂)	筋肉	肝臓	鱗	脂肪
配合飼料区	1.1	2.8	2.8	0.9	4.9	-3.7
イワシ区	1.8	2.9	2.4	1.1	5.1	-4.3
イカ区	1.5	2.1	1.4	8.0	3.9	-5.6
アサリ区	0.1	1.7	1.6	-0.1	3.7	-5.2
トリレバ一区	-0.1	0.3	-0.7	-0.5	1.7	-0.9
イワシ、イカ、アサリ 3区の平均	1.1	2.2	1.8	0.6	4.2	-5.0

b) δ ¹⁵Nの濃縮係数

実験区	全体	全体 (脱脂)	筋肉	肝臓	鱗
配合飼料区	3.1	3.6	3.8	2.4	3.2
イワシ区	2.1	2.6	2.8	3.0	2.0
イカ区	2.6	2.9	3.0	2.6	2.8
アサリ区	3.4	3.8	4.3	2.3	3.5
トリレバ一区	4.0	4.4	4.1	4.0	4.8
イワシ、イカ、アサリ 3区の平均	2.7	3.1	3.4	2.6	2.8

(3) 地先と沖合で捕獲された魚類のδ¹³Cの比較

地点A~Gで採集された魚類の全体の δ ¹³Cと δ ¹⁵Nの値を、 δ ¹³C・ δ ¹⁵Nマップ上に示す (図 2)。これらの魚類について、食物源が海藻と植物プランクトンから構成されると仮定して、飼育実験で求めた濃縮係数をもとに魚種に対する海藻の寄与率を計算した結果を表 5 に示す。なお解析には、食物源として五ヶ所湾の植物プランクトン (δ ¹³C:-20.6‰、 δ ¹⁵N:5.7‰)と主な海藻 (δ ¹³C:-15.1‰、 δ ¹⁵N:7.7‰) ² を用いた。

(4) 藻場魚類食物源の生息場所間の比較

東和町地先のアマモ場とガラモ場、クロメ場において採集された魚類 6 種 (メバル、スズメダイ、マアジ、キュウセン、ササノハベラ、アサヒアナハゼ)の δ^{13} C と δ^{15} N を、図 3 に示す。マアジについてみると、ガラモ場とアマモ場で採集された個体の δ^{13} C は、いずれもおよそ-16.5‰で有意な差はなかった。メバルとスズメダイでも、ガラモ場とクロメ場で採集された個体の δ^{13} C に大きな差はなかった。一方、キュウセンの δ^{13} C は、ガラモ場では平均-16.6‰、アマモ場では平均-15.4‰、 δ^{15} Nは、ガラモ場では平均 14.5‰、アマモ場では平均 13.5‰となり、生息場所の違いにより統計的に有意な差が認められた。またアサヒアナハゼとササノハベラについても、アマモ場、ガラモ場、クロメ場で採集された個体の δ^{13} C が大きく異なることがわかった。

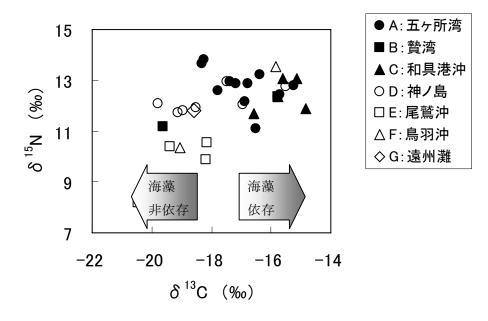


図 2 熊野灘沿岸の魚類の δ ¹³C- δ ¹⁵N マップ

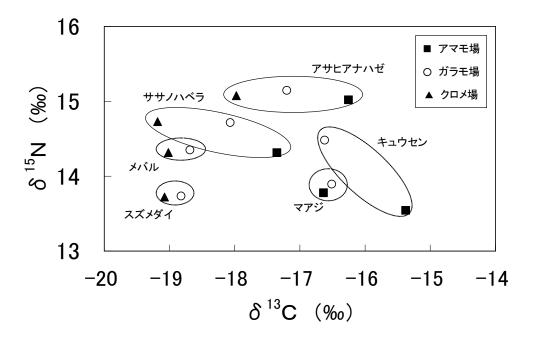


図3 山口県東和町地先のアマモ場、ガラモ場、クロメ場で採集された魚類の 炭素・窒素安定同位体比

表5 熊野灘沿岸の魚類の海藻の寄与率

種名	地点	δ ¹³ C	δ ^{15}N	- · · · · · · · · · · · · · · · · · · ·			海藻の 寄与率 **	栄養 段階 ***
		(‰)	(‰)	δ ¹³ C	δ^{15} N	(%)	TL	
				(‰)	(‰)			
メイタガレイ	С	-14.8	11.9	-16.8	7.1	69	2.8	
ヒラメ	Α	-15.2	12.8	-17.7	6.8	53	3.2	
ショウサイフグ	С	-15.1	13.1	-17.7	6.7	52	3.3	
カサゴ	D	-15.5	12.7	-18.0	6.6	47	3.3	
コノシロ	Α	-15.7	12.4	-18.1	6.6	46	3.2	
カワハギ	С	-15.8	12.4	-18.1	6.6	45	3.1	
コモンフグ	С	-15.6	13.1	-18.3	6.6	43	3.4	
マアジ	Α	-16.5	11.1	-18.4	6.5	40	2.7	
シロギス	С	-16.6	11.7	-18.7	6.4	34	3.0	
マアジ	F	-15.8	13.5	-18.8	6.4	33	3.7	
コモンフグ	Α	-16.4	13.2	-19.2	6.2	25	3.6	
ムツ	Α	-16.9	12.2	-19.3	6.2	23	3.2	
マダイ	D	-16.9	12.1	-19.4	6.2	23	3.2	

*餌有機物の推定値 (‰)

 $\delta^{13}C_f = (a_1 - a_2)/(b_2 - b_1)$

 $\delta^{15}N_f = a_1 \times \delta^{13}C_f + b_1$

 $a_{1} = \varepsilon_{N} / \varepsilon_{C}$

 $b_1 = \delta^{15} Ns - a_1 \times \delta^{13} Cs$

 $a_2 = (\delta^{15}Np_1 - \delta^{15}Np_2) / (\delta^{13}Cp_1 - \delta^{13}Cp_2)$

 $b_2 = \delta^{15} Np1 - a_2 \times \delta^{13} Cp_1$

ε_c: δ¹³Cの濃縮係数 1.1

ε_N: δ¹⁵Nの濃縮係数 2.7

δ¹³Cs: 魚全体のδ¹³C

δ ¹⁵Ns: 魚全体の δ ¹⁵N

δ¹³Cp₁: 海藻のδ¹³C -15.1‰

δ ¹³Cp₂: 植物プランクトンの δ ¹³C -20.6‰

δ¹⁵Np₁: 海藻のδ¹⁵N 7.7‰

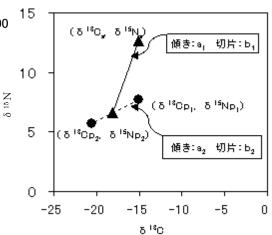
δ¹⁵Np₂: 植物プランクトンのδ¹⁵N 5.7‰

**海藻の寄与率 (%)

f1=(δ 13Cf- δ 13Cp2)/(δ 13Cp1- δ 13Cp2) × 100

*** 栄養段階

TL=1+(δ 15Ns - δ 15Nf)/ ϵ N



(1) 天然魚類の部位によるδ¹³Cの変化の把握

筋肉の δ^{13} Cは魚体全体の δ^{13} Cに対しおおむね高かった。脂肪の δ^{13} Cは、測定した4魚種ではいずれも魚体全体の δ^{13} Cよりも $3.5\sim4.6\%$ 低かった。筋肉は、一般的に脂肪の少ない部位であり、このことが魚体全体の δ^{13} Cよりも筋肉の δ^{13} Cが高い原因と考えられた。ただし魚体全体と筋肉との値の差は、魚種によって $-0.1\sim2.7\%$ とばらついた。これは魚体全体に含まれる脂肪の量が魚種により異なることによると思われる。

(1) マダイの炭素・窒素安定同位体の濃縮係数の算出

飼育実験で用いた 5 種類の餌のうちトリレバーを除くと、餌内部に含まれる脂肪の δ^{13} Cは餌全体よりも 4.6~6.5‰も低かった。脱脂後の餌の値が相対的に脱脂前よりも 1~2‰高くなったのも、低い δ^{13} Cをもつ脂肪を除いた結果と理解できる。トリレバー に含まれた脂肪の δ^{13} Cは、餌全体の値とほとんど変わらなかったため、脱脂後でも値は変化しなかった。またトリレバー区以外のマダイの脂肪の値が魚体全体に比べて 3.7~5.6‰低かったが、これは与えた餌の脂肪の δ^{13} Cがマダイの脂肪の値に反映された結果と考えられた。また部位によって δ^{13} Cが、鱗>全体(脱脂)>筋肉>全体>肝臓>脂肪の順に低下したのは、含まれる脂肪の量が関係していると推測された。

飼育終了時のマダイの体重が5倍以上になっていたことから、飼育前のマダイの炭素・窒素は、飼育期間中に与えた餌由来の炭素・窒素にほぼ置き換わったと推測される。5実験区のマダイ魚体全体の¹³C濃縮係数は-0.1~1.8‰、¹⁵N濃縮係数は2.1~4.0で、おおむねこれまで報告されている一般的な濃縮係数の範囲^{3,4}であった。これに対して、マダイ筋肉の¹³C濃縮係数は-0.7~2.8‰と餌の種類によりばらつきが大きくなり、トリレバー区以外の実験区ではいずれも1‰以上の高い濃縮係数となった。一般的に魚類の安定同位体分析では、筋肉をサンプルとして用いているが、この場合、¹³C濃縮係数の一般値をそのまま用いると、食物源の推定を誤る可能性があることが明らかとなった。同様に、鱗や肝臓などを解析に用いる場合にも、濃縮係数について十分考慮する必要がある。これらのことから魚類の食物源の解析には、魚体全体をサンプルとすることが望ましいといえる。

(3) 地先と沖合で捕獲された魚類のδ¹³Cの比較

地点Aから地点Gまでの7地点の魚類について魚体全体の δ^{13} C、 δ^{15} Nを比較すると、魚種によって例外はあるものの、岸に近い場所(地点A、地点B,地点C)で採集された魚類の δ^{13} C、 δ^{15} Nが、沖合(地点D、地点E,地点F、地点G)で採集された魚類より、ともに高い傾向がみとめられた。これは岸に近い場所に生息する魚類が、植物プランクトンよりも高い δ^{13} Cをもつ海藻を食物源として利用していることを反映している。一方、沖合の地点で採集された魚類(イサギ、メジナ、ユメカサゴ、ニザダイ)は、魚

体全体の δ^{13} Cが-18.5‰以下で、岸よりの魚類よりも低かった。中緯度域のプランクトンの値は-22~-19‰ $^{5)}$ であることが知られており、これら沖合の魚種は植物プランクトンを主に食物源としていると推測される。

表5から、海藻の寄与率で魚種をグループ分けすることが可能である。メイタガレイ、ヒラメ、ショウサイフグは、寄与率が50%以上で最も海藻を利用しているグループ、寄与率30%以上50%未満であったカサゴ、コノシロ、カワハギなどは次によく海藻を利用しているグループと推察された。寄与率が30%以下であるが海藻の寄与がみとめられたグループには、ムツ、マダイなどが含まれた。このように炭素・窒素安定同位体法により海藻への寄与を魚種ごとに数値で算出することが可能となった。海藻の寄与率には差があるが、カサゴやフグ類など藻場に強く依存する魚種のみならず、ヒラメやマアジなど幅広い魚種で、海藻を食物源として利用している可能性が示唆された。

(4) 藻場魚類食物源の生息場所間の比較

本調査を実施した東和町地先では、同一海域にアマモ場、ガラモ場、クロメ場が隣接して存在している。メバル、スズメダイ、マアジの3種は、採集された場所によって δ^{13} C、 δ^{15} Nに大きな変化は認められなかった。メバルとスズメダイの δ^{13} Cはおよそ-19‰で、ガラモ場、クロメ場の両者に共通して存在する植物プランクトンを主な食物源として利用しているとみられる。ガラモ場とアマモ場で採集されたマアジの δ^{13} Cは、いずれもおよそ-16.5‰で有意な差はなく、 δ^{13} Cの高い海藻等を間接的に利用して、食物源としていることが推定された。一方、キュウセン、ササノハベラ、アサヒアナハゼは生息していた薬場によって、 δ^{13} C、 δ^{15} Nが異なった。これらの魚種はそれぞれの場所に定在して、その場所に応じた食物源に依存すると考えられた。すなわちアマモ場で採集された個体は、ガラモ場で採集されたものよりも高い δ^{13} Cであったことから、アマモ起源の有機物が食物源として寄与した可能性がある。

これら一連の炭素・窒素安定同位体法による食物源の推定と寄与率の算定から、藻場な 内湾にすむ多くの魚類の生産に貢献していることが明らかになった。

摘要

- 1) 天然魚 10 種の部位による δ ¹³ C の相違を比較したところ、魚体全体よりも筋肉の δ ¹³ C が高い傾向があった。また魚種により、魚体全体と筋肉の値の差は一定でないことが明らかになった。
- 2) マダイの飼育実験から算出した魚体全体の δ^{13} C、 δ^{15} Nの濃縮係数は、 δ^{13} Cでは $-0.1\sim1.8\%$ 、 δ^{15} Nでは $2.1\sim4.0$ で、おおむね一般的な濃縮係数の範囲であった。一方、マダイの筋肉から算出した 13 C濃縮係数は、餌の種類によって大きくばらつき、かつ一般的な濃縮係数よりも高い傾向があった。
- 3) 岸よりの魚種と沖合の魚種を比較したところ、魚種によって例外はあるものの、岸に

近い場所で採集された魚類は、沖合の魚類よりも δ^{13} C、 δ^{15} Nともに高い傾向がみとめられ、植物プランクトンよりも高い δ^{13} Cをもつ海藻を食物源として利用していること推測された。

4) ガラモ場、クロメ場、アマモ場で採集された魚類について、炭素・窒素安定同位体 比を使って食物源を推定したところ、多くの魚種で海藻の寄与がみとめられた。藻 場は内湾にすむ多くの魚類の生産に貢献していることが明らかとなった。

引用文献

- 1) 石樋由香・山本茂也・横山寿、2001: 炭素・窒素安定同位体比を指標とした藻場の 周辺生態系への貢献度推定法の開発、平成 11 年度沿岸漁場整備開発調査(直轄)報告書、 154-164
- ²⁾ 石樋由香・横山寿、2004: 炭素・窒素安定同位体比を指標とした藻場造成効果の算定手法の開発、平成 14 年度水産基盤整備直轄調査報告書
- ³⁾ DeNiro M J and Epstein S, 1978: Influence of diet on the distribution of carbon iso topes in animals, Geochimica et Cosmochimica Acta, 42, 495-506.
- ⁴⁾DeNiro M J and Epstein S, 1981: Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals, Geochimica et Cosmochimica Acta, 45, 341-351.
- ⁵⁾ Rau G H, Sweeney, R E, Kaplan I R, 1982: Plankton 13C:12C ratio changes with latitude: differences between northern and southern oceans, Deep-Sea Research, 29, 1035-1039.