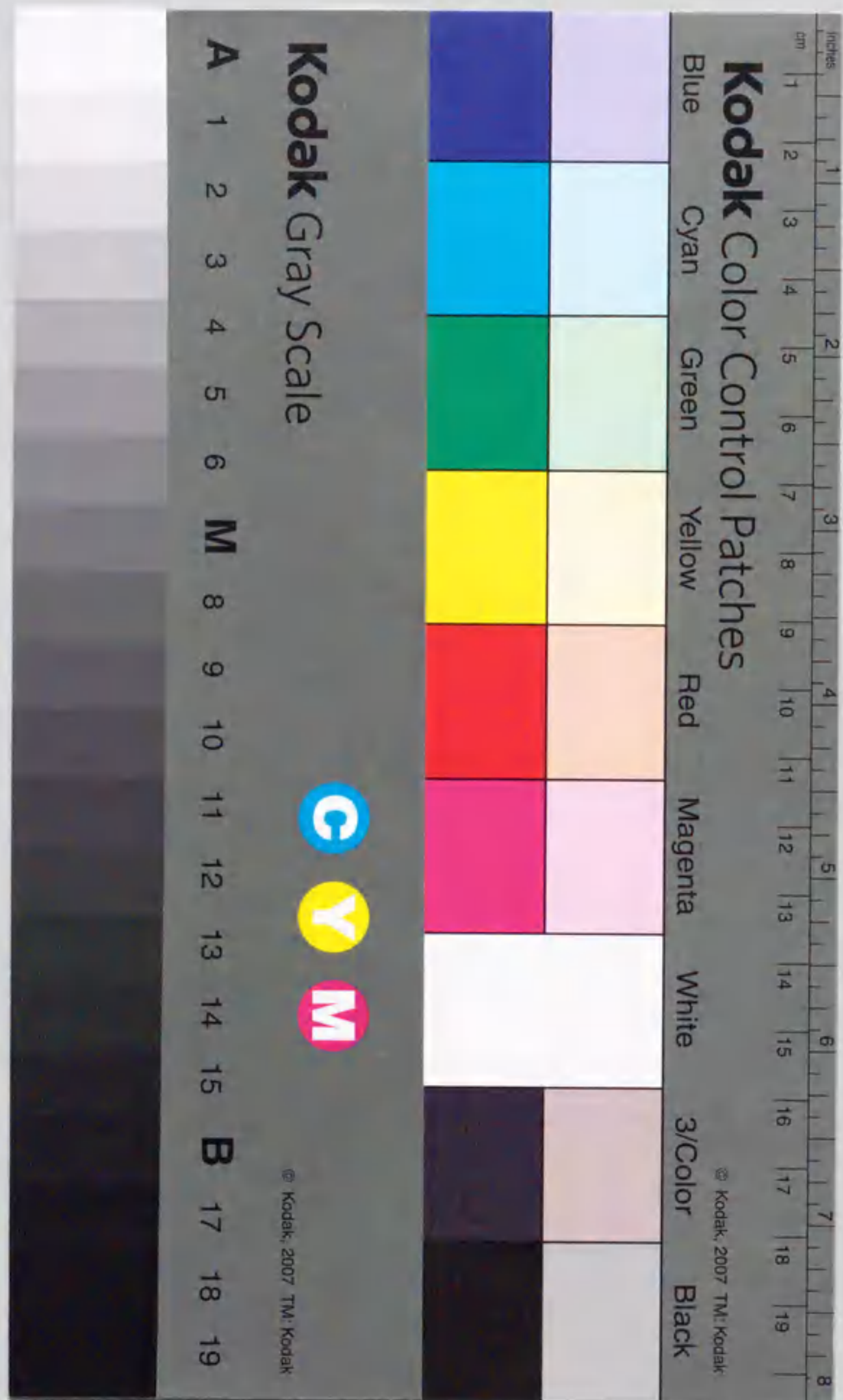


植物プランクトンブルームにともなう
沈降粒子脂肪酸の時系列変化に関する研究

早川 和 秀



報告番号 甲 第 - 3502 号

主 論 文

①

植物プランクトンブルームにともなう
沈降粒子脂肪酸の時系列変化に関する研究

早川 和秀

名古屋大学大学院理学研究科

1996

要旨

海洋中には、海洋表層から深層へ向かって急速に沈降する大型粒子が存在する。この沈降粒子は、海洋表層の炭素を深層へ輸送するメカニズムとして、海洋炭素循環の中で重要視され、多くの研究が行われた。その結果、沈降粒子の鉛直分布像が明らかにされたが、一方で、海域の特殊性、季節変動性、特に表層水での植物プランクトンブルームによって、沈降粒子のフラックスが著しく異なることが指摘された。沈降粒子の真の評価のためには、これらの特徴を把握し、全体の海洋フラックスの中での位置づけを行う必要がある。

有機物中の脂肪酸は、海洋中の粒子状物質や堆積物中では、有機物の起源を示す指標であり、有機物の挙動に関して有為な情報をもたらすと考えられる。本研究では、生物過程に関わる海洋有機物の挙動解析のための指標性の検討、及びそれを用いての、植物プランクトンブルームにともない沈降する有機物の特徴の把握と、年間の沈降粒子フラックスにおける位置づけを行った。

海洋の粒子状物質や堆積物中の脂肪酸は、海洋起源性と陸起源性など起源を示す指標である。一方で、植物プランクトンの脂肪酸は、網レベルでの種類別に組成の特徴をもっており、加えて、植物プランクトンの生態環境変化による生理的応答によって変化するものであることが知られている。上記の二点の境界は曖昧で、海洋粒子中の脂肪酸組成による生物の生理生態の指標性は確立していなかった。そこで、海洋メソコズム実験を行い、メソコズム内の懸濁態粒子の脂肪酸組成について分析し、植物プランクトンの群集組成及びその生長と脂肪酸の組成変化の関係を明らかにし、脂肪酸の植物プランクトンの生理生態指標性を検討した。

植物プランクトンの生長に対しては、懸濁粒子中の脂質クラスの分画を行い、生体機能別（膜脂質と貯蔵性脂質）に、脂肪酸組成を検討した。その結果、脂肪酸は、植物プランクトン群集の成長ステージによって、生体機能別に生成されることを確かめた。しかし、各脂質クラス中の脂肪酸の組成の間には、大きな差異は見られなかった。次に、懸濁態脂肪酸の全体の組成に注目した。懸濁態脂肪酸の濃度は、各脂肪酸ごとに異なり、時間の推移によって変化した。濃度変化のパターンは、い

くつかの脂肪酸の間に一定の傾向が見られた。そこで、脂肪酸組成の時系列変化を多変量解析し、変化因子の決定を行った。その結果、脂肪酸の組成変化の要因は、植物プランクトン群集組成が最も大きく、ついで、バクテリアによる影響もあると結論された。これにより、曖昧にされてきた粒子中の脂肪酸の組成は、生物群集の遷移によって支配されており、環境因子や植物の成長速度の影響はそれより小さいものと結論された。

次に、脂肪酸指標を用いて、植物プランクトンブルームにともなう沈降粒子の評価を行った。

海洋メソコズムでは、植物プランクトンブルーム形成後に、粒子の沈降が観測される。この粒子について注目し、その脂肪酸組成の特徴の把握を行った。

メソコズム内にはその他の植物プランクトンも存在したけれども、メソコズムの底に沈降する粒子は、ケイ藻類に近い脂肪酸組成であることが明らかとなった。プランクトンブルームにともなう形成される沈降粒子には、ケイ藻類の沈降があることが考えられた。また、沈降粒子脂肪酸には、プランクトンブルームを形成するケイ藻類の成長ステージの推移にともなう脂肪酸の組成変化が見られた。沈降する粒子は、ケイ藻類が中心となるため、脂肪酸組成にはプランクトンの群集組成の変遷は反映されにくい。20:5や不飽和脂肪酸／飽和脂肪酸比は、ケイ藻類を中心としたブルームにおいてプランクトンの生理状態を示す指標となることが示唆された。

実際の海洋の沈降粒子の観測は、南極沿岸域で行った。南極海では夏に大きな植物プランクトンブルームがあり、大きな沈降粒子フラックスが得られることが知られる。その沈降粒子の脂肪酸組成の変化に注目した。沈降粒子の時系列試料に見られた脂肪酸組成の変動は、表層水のケイ藻類の生長に伴う生理的变化であることを見出した。これは、高い生産海域のブルーム期の沈降粒子が、ケイ藻類の沈降によっているということを確認できた点で重要である。同時に、先のメソコズム実験の沈降粒子中の脂肪酸の組成変化と同様の特徴が、南極沿岸域の沈降粒子にも観測された。これによって、脂肪酸組成が植物プランクトンブルームの指標となることが確認された。

沈降粒子の季節変動について検討するため、高い生産海域である西部北太平洋海

溝域にて セジメントトラップ実験を行った。得られた有機炭素フラックスは、表層での生物生産が高い春季と秋季に高かった。この沈降粒子の脂肪酸組成は、春季と秋季の粒子がその他の時期と大きく異なり、それぞれケイ藻類の沈降と動物プランクトンの付加が考えられた。また、不飽和脂肪酸／飽和脂肪酸比が、秋季と春季に値が高く、プランクトンブルーム時に形成される沈降粒子を区別する上で効果的であることを見出した。

春季の沈降粒子が、ケイ藻類に近い脂肪酸組成をもっていることから、ケイ藻類の凝集によってマリンスノーが形成され、生物分解の程度が低いまま沈降している、もしくは急速に沈降をしていることが示唆された。そのことより、スプリングブルーム期の沈降粒子が、他の時期の沈降粒子と大きく異なるものであると結論された。脂肪酸組成を用いることは、沈降粒子の年変動の評価においても、沈降粒子を質的に区別するための有効な手段といえる。

目次

要旨	i
目次	iv
第1章 緒言	1
1. セジメントトラップと有機物	1
2. 沈降粒子有機物の鉛直輸送	1
3. 沈降粒子と植物プランクトンブルーム	6
4. 植物プランクトンブルームと有機物	8
5. biomarker (生物指標) としての脂肪酸	9
6. 本研究の目的	12
7. 脂肪酸の略記	13
第2章 メソコズム実験に見られる懸濁態脂肪酸の時系列組成変化	15
1. はじめに	15
2. 脂肪酸組成の変化とプランクトンの生理的变化の関係	15
2.1 実験方法	16
2.2 結果	20
2.3 考察	24
3. 脂肪酸組成の変化と植物プランクトンの関係	29
3.1 実験方法	29
3.2 結果	31
3.3 考察	35
4. まとめ	
第3章 ケイ藻ブルームに見られる沈降する粒子の脂肪酸組成	41
1. はじめに	41
2. 試料と分析方法	41
3. 結果	42
4. 考察	49
5. まとめ	55

第4章 植物プランクトンブルームにともなう	
沈降粒子中の脂肪酸の時系列変化	56
1. はじめに	56
2. 試料の採集と分析方法	56
3. 結果	60
4. 考察	64
5. まとめ	69
第5章 沈降粒子脂肪酸の季節変動	70
1. はじめに	70
2. 試料の採集と分析方法	70
3. 結果	72
4. 考察	76
5. まとめ	79
第6章 総括	80
1. 本研究のまとめ	80
2. 脂肪酸の指標性	81
3. 炭素循環における植物プランクトンブルーム期の沈降粒子	82
4. ベントス（底生生物）と沈降粒子	83
5. 今後の課題	84
謝辞	85
文献	86

第1章 緒言

1. セジメントトラップと有機物

海洋表層では、光合成による有機物生産を起点として、生物による炭素の循環がある。有光層内では、太陽光と二酸化炭素と栄養塩を材料として、植物プランクトンの光合成により、有機物の生産が行われる。形成される有機物は、植物プランクトンを構成する有機物であり、動物プランクトンやバクテリアなどの従属栄養生物によって、捕食、変質、無機化され、材料物質である二酸化炭素と栄養塩に戻されている。そして、二酸化炭素は再び光合成に使われることによって炭素循環が完結する。

1970年代後半より行われるようになったセジメントトラップ実験は、海洋中において大きな沈降速度をもつ大型粒子の存在を明らかにした (Honjo, 1976; Wiebe et al., 1976)。このことは、それまでの海洋中の物質循環像を一変させた。従来、海洋では、粒径 $10\ \mu\text{m}$ 未満の粒子が卓越し (McCave, 1975)、沈降速度は、 $10\ \text{m day}^{-1}$ 未満のゆっくりとした沈降をしていると考えられていた (Smayda, 1970; Lerman et al., 1974)。したがって、海洋表層で生産された有機物は、その多くが表層近くで分解され、生化学的に極めて安定な物質のみが、拡散、移流によって深層へ供給されていると考えられていた。しかし、セジメントトラップで捕捉される深層の沈降粒子には、表層水の植物プランクトンに近い有機物が見られ (Tanoue and Handa, 1980; Honjo, 1982)、海洋表層の植物プランクトンに由来する易分解性の有機物が、海底へ到達したり、海洋深層の物質循環に積極的に関わっていることが示唆された。

2. 沈降粒子有機物の鉛直輸送

水塊中での粒子状有機物の鉛直の物質循環の模式図を Fig. 1 に示す。表層では、植物プランクトンの光合成による有機物の生産から生物活動による無機化までの有機物の循環が繰り返される一方、一部の有機物は大型粒子として速い沈降速度を獲

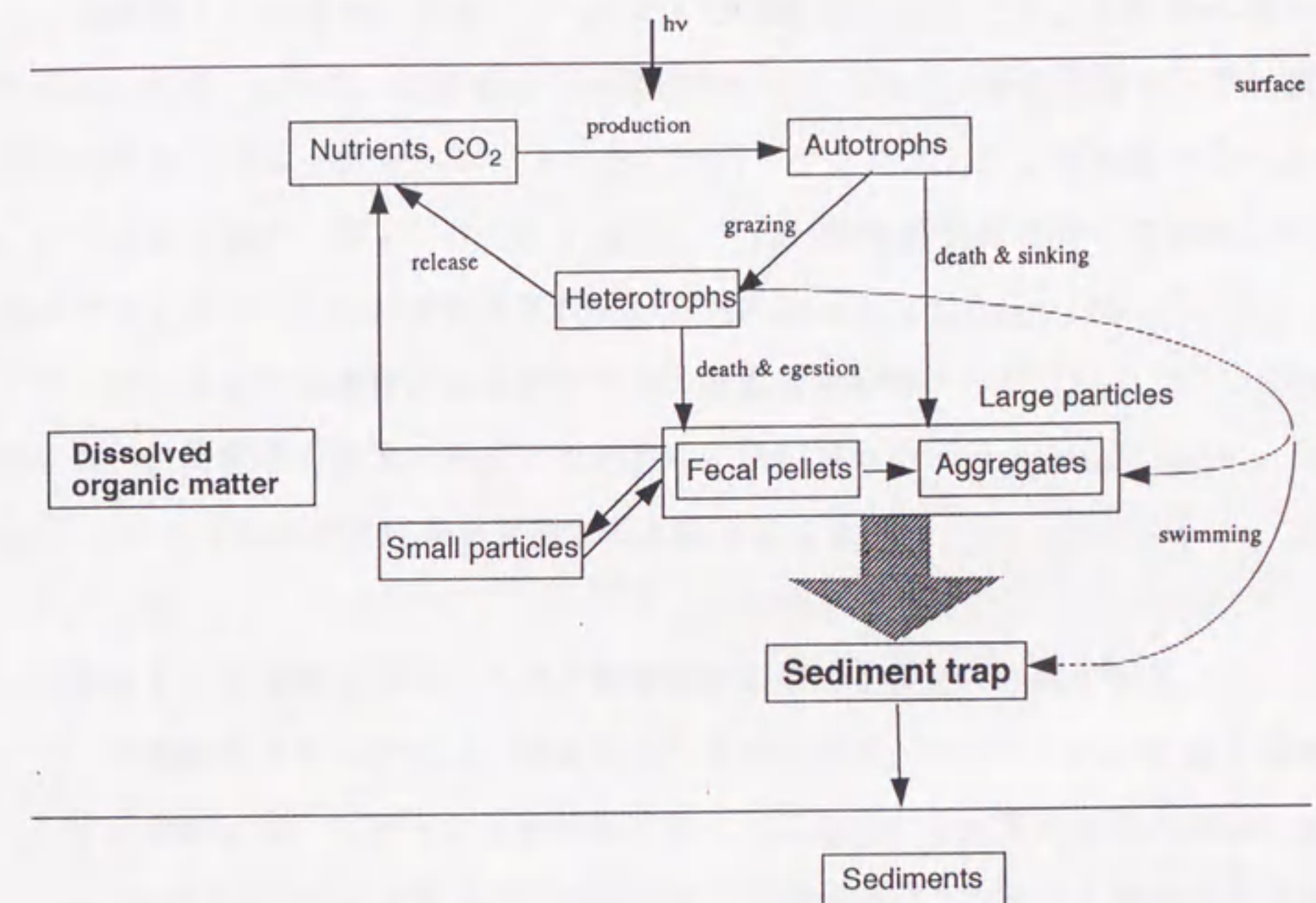


Fig. 1 Scheme of the organic matter cycle relating with sinking particles in the ocean

得することで、表層を抜け、中深層へと移動していく。中深層に運ばれた有機物は、沈降中にも従属栄養生物に利用されたり、物理的に崩壊することによって、溶存有機物や二酸化炭素に変換される。これら溶存有機物や二酸化炭素は、海水中にとどまり、湧昇流などの海水の移流によって再び表層に運ばれたとき、光合成生産の材料物質として用いられる。沈降粒子の形態にはいろいろあり、原生動物から甲殻類、魚までの糞粒（フェーカルペレット）や、植物プランクトンおよび動物プランクトン、その死骸や破片（デトリタス）、また、それらが粘着物質を介して凝集した凝集体（マリンスノー）などが報告されている（Fowler and Knauer, 1896）。

こうした沈降粒子有機物による鉛直方向の物質循環が考えられ（Fig. 1）、1980年代には、沈降粒子有機物の鉛直分布が盛んに研究された（Wakeham and Lee, 1993）。それらの研究の成果を要約すると以下になる。

1) 沈降粒子の有機物フラックスは、海洋表層の生物生産量に相関がある。

沈降粒子フラックスは、深度により異なるため、表層の一次生産量と比較するためには、フラックスを深度によって規格化する必要がある。Betzer et al. (1984)は、様々な海域での沈降粒子の有機炭素フラックスと表層水の生物生産量には比例関係があることを見い出した。現在では、両者に良い相関があることが知られている（Pace et al., 1987; Lohrenz et al., 1992）。しかし、Eppley and Peterson (1979)が報告した、一次生産量と新生産量との関係は、直線的な比例関係ではなく、沈降粒子フラックスと新生産量との関係は、未だ明確となった事項ではない。

また、沈降粒子アミノ酸や脂肪酸にも有機炭素同様、表層水の生物生産量と相関がある。ただし、脂肪酸では、植物プランクトンの貯蔵性脂質の生成に関係すると思われる例外も見られる（Wakeham and Lee, 1993）。

2) 沈降粒子フラックスには季節変動がある。

Deuser and Ross (1980)は、サルガッソー海の深層での沈降粒子の有機炭素フラックスが、季節により変動することを見い出している。それは、表層水の一次生産量の変動と連動していた。

有機化合物でも、季節による組成の違いが確認されている。Ittekkot et al. (1984) は、サルガッソー海の深層水の沈降粒子フラックスについて、単糖、アミノ糖とアミノ酸について分析したところ、それぞれのフラックスが有機炭素フラックス同様、表層の一次生産量の変動に連動していた。さらに、有機化合物レベルでも、グルタミン酸の微生物分解生成物である γ -アミノブチル酸や動物プランクトンのキチン質由来のヘキソサミンが、粒子フラックスの増加と同時期に増加した。これら有機化合物の増減は、生物活動との関わりが強いと考えられる。

3) 沈降粒子の有機炭素フラックスは深度とともに減少する。

Suess (1980) と Betzer et al. (1984) は、沈降粒子の有機炭素フラックスを表層水の一次生産量で割った値が、深度との間に比例関係をもつことを見出している。松枝 (1986) が示すように、深度に対して有機炭素フラックスは指数関数的に減少する傾向は明らかであるが、変動幅をもつことも留意する必要がある。

Handa (1991) は、深度にともなう沈降粒子の有機炭素フラックスの減少率を経験的に、

$$\ln C = \ln C_0 - 0.34 Z$$

C: 深層水における有機炭素フラックス

C₀: 水深1 kmにおける有機炭素フラックス

Z: 水深 (1 kmを0としている。)

と算出している。

アミノ酸や脂肪酸などの有機化合物レベルでも、深度の増加にともないフラックスは減少する。ただし、その減少率は、各化合物により異なる。例えば、アミノ酸は、表層水から600 mの沈降によって、フラックスの50 %が減衰するのに対して、脂肪酸では1400mの沈降によってフラックスが半分になると試算されている (Wakeham and Lee, 1993)。

4) 沈降粒子有機物には、表層の植物プランクトンや、動物プランクトン由来のものがある。

沈降粒子中の脂肪酸組成は、表層水の植物プランクトンのものに似ていた (Tanoue and Handa, 1980)。一方で、沈降粒子中の炭化水素には、植物プランクトンに起源をもつものと、動物プランクトンに起源をもつものが見られた (Matsueda et al., 1986) という報告がある。Wakeham and Lee (1989) は、沈降粒子の脂質中に動物プランクトン由来のステロールやトリグリセライドが多かったとしている。沈降粒子有機物は、特に、表層水の植物プランクトンだけに由来するものでなく、動物プランクトンの排出物などの複合体であると考えられる。

5) 沈降粒子 (大型粒子) と懸濁粒子 (小粒子) の有機物組成は異なる。

沈降粒子中の脂肪酸組成や単糖組成は、植物プランクトン由来で、同深度での懸濁粒子のものと異なっていた (Tanoue and Handa, 1980)。一方で、Wakeham and Lee (1989) は、沈降粒子の脂質中に動物プランクトン由来のステロールやトリグリセライドが多く、懸濁粒子中には、植物プランクトン由来の脂肪酸やステロールがあったとしている。この点については、深層水の懸濁粒子の生成プロセスの解明が、今後の検討課題である。深層水の懸濁粒子の生成には、沈降粒子の崩壊、水塊中を移動する動物プランクトンからの排出物、溶存有機物の凝集、懸濁化などが考えられ、それぞれの場合によって、有機物の特徴が異なることが考えられ、上記のような矛盾が起こることも十分に考えられる。

6) 沈降中の有機物には変質がみられる。

沈降中の変質プロセスの直接の観測は困難であるが、有機物の鉛直分布の違いがあり、いくつかの影響が考えられる。

1) バクテリア：粒子中の分枝脂肪酸、オルニチン、ムラミン酸の存在は有機物へのバクテリアの影響を示す (Lee et al., 1983; Lee and Cronin, 1984; Wakeham et al., 1984)。

2) 動物プランクトン：中深層以深でのワックスエステル増加は、動物プランクトンのペレットの付加等が考えられる (Wakeham and Lee, 1989)。

3) 化学的変質：これまで、直接観測された報告例はない。生物による代謝、変質が共存しているため、化学的な変質を区別することはできない。しかし、エステル加水分解は積極的に起こっていると想像される (Wakeham and Lee, 1993)。

変質がみられる有機物の鉛直分布は、従属栄養生物の有機物の利用や付加や、有機化合物の構造に依存する。

以上のように、一般的に、沈降粒子有機物は、表層の一次生産によって生成した有機物が、従属栄養生物によって変質されながら沈降する像が得られた。

3. 沈降粒子と植物プランクトンブルーム

松枝 (1986) は、上記のような沈降粒子の研究が不十分であることを指摘している。過去に報告された沈降粒子データから、一次生産量に対する有機炭素フラックス比をとったところ、深度に対する経験的な式が得られたが、この経験式より著しくはずれたデータが存在した (Fig. 2)。その原因としては、これらの観測点が南極海などの海域の特殊性によること、そして、表層水にて植物プランクトンブルームがあったことなどが考えられる。こうしたことは、沈降粒子がすべて平均的な鉛直像にだけに収まるものでなく、海域、季節に応じた評価を行わなければならないことを意味する。特に、一次生産の高い海域でおこなった時系列型セジメントトラップの観測では、フラックスの高い粒子に有機物のC/N比が低い傾向が見られ (Davies and Payne, 1984; Honjo and Manganni, 1993)、表層での植物プランクトンブルームにともなう沈降粒子には、フラックスの増加だけでなく、有機物の性質も異なる可能性がある。

Smetacek (1985)は、プランクトンブルームの際にケイ藻を含む粒子が急速に沈降することについて述べている。ケイ藻は、そのプランクトンブルームの際に、凝集して綿状沈殿物 (floc) を形成することによって、 100 mday^{-1} のほどの沈降速度を

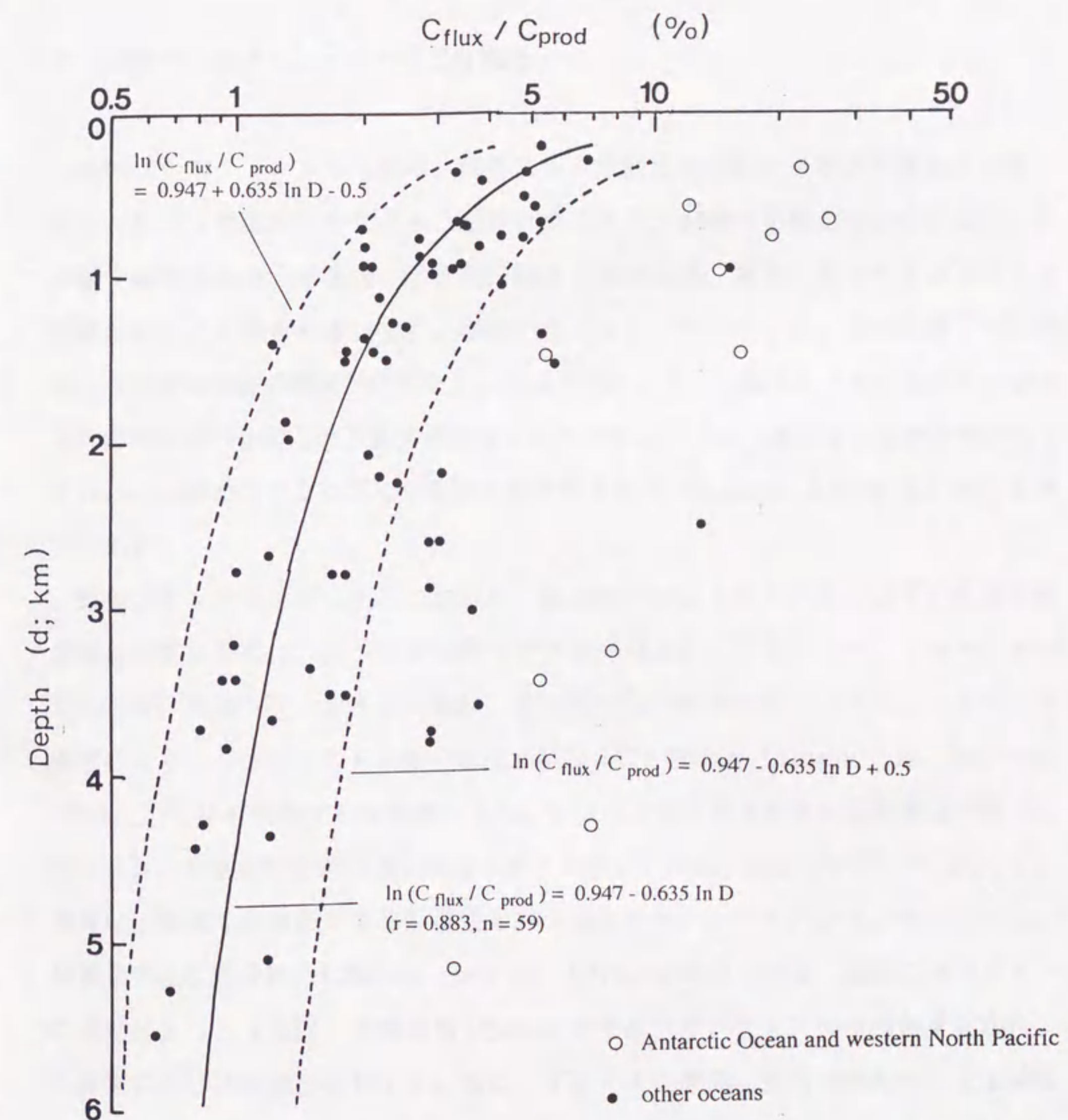


Fig. 2 Relationship between percentage of organic carbon flux (C_{flux}) to mean primary production (C_{prod}) and water depth. (replotted from Matsueda (1986))

得て急速に深海へ沈降する。このようなマリンスノーによる沈降が、高生産海域でよく見られるとしている。このことは、高生産海域では植物プランクトンブルームにともなう有機物の輸送が、マリンスノーによって、急速に行われている可能性を示す。

4. 植物プランクトンブルームと有機物

植物プランクトンブルームは、湧昇による栄養塩の増加や日射量の増加、水温の変化などの生態環境の変化から、植物プランクトンが増殖を起こすものである。沿岸域や高緯度海域、赤道域、湧昇流の起こる海域では、植物プランクトンブルームが起こることが知られる。また、植物プランクトンブルームは、海洋表層での懸濁態、溶存態有機物の増加だけでなく、先に述べたように、深層水での沈降粒子フラックスの増加も引き起こす。高生産海域でのスプリングブルームによる沈降粒子フラックスは、年間のフラックスにも大きな割合を占める (Deuser, 1986) ことから重要である。

植物プランクトンブルームにおいて、有機物が生産されるとき、通常の生物生産の場合と異なるのは、二つの意味からである。第1に、プランクトンブルームが起こるとき、植物プランクトン群集は、単一種でない場合が多く、また、ブルームの推移によって、プランクトン種の変遷が起こることである (Turpin and Harrisom, 1979)。生体を構成する有機物のうち、タンパク質や炭水化物が細胞構造の維持に用いられ、生物間での組成差があまり見られない (Hecky et al., 1973) のに対して、脂質は、明確な生物種による特異性を持つ場合が多い。プランクトン種の違いは、脂質を中心に懸濁粒子に表れる (Jeffries, 1970)。もう一つは、植物プランクトンの成長により、または、生態環境の変化に対するプランクトンの生理的応答から、生体中の有機物組成が変化する。特に、ブルームの発動、衰退の原因にもなる栄養塩濃度の変化による有機物の変化は大きい。例えば、栄養塩が十分な量が供給されれば、植物プランクトンの光合成時に、積極的にアミノ酸の生成が起こり、栄養塩の制限下では、糖の生成の促進が知られる (Raymont, 1980; Hama et al., 1988)。以上のことから、植物プランクトンブルームにともなう粒子状物質の有機物組成は、

生物の様々な情報をもつものであるといえる。

5. biomarker (生物指標) としての脂肪酸

脂質は生体を構成する主要な有機物であり、脂肪酸は、多くの脂質に共通の成分である。地球化学では、炭化水素、ステロールとともに、有機物の起源を示す指標として用いられてきた。地球化学的な指標となる脂肪酸を、Table 1 に示した。脂肪酸の指標性有機物としての利点は、他の指標性有機物に比べ、存在量が多いため、少量の試料で容易に分析できることである。また、生物を中心に普遍的に存在する有機物であり、さらにそれぞれの起源有機物に特徴的な脂肪酸組成をもつことが多い。そのため、脂肪酸の分析 1 つで、多彩な起源を推定できる。

海洋生物の脂肪酸については、生物の分類生態学、水産学的見地から研究が進んでおり、動植物の脂肪酸組成が多く報告されている (Ackman, 1989)。植物プランクトンでは、プランクトンの各網クラスで脂肪酸組成に特徴が見られることが明らかとなっている (Chuecas and Riley, 1969; Pohl and Zurheide, 1979; Cobelas and Lechado, 1989; Kayama et al., 1989)。植物プランクトンの各網での脂肪酸組成の特徴を Table 2 に示した。植物プランクトンの脂肪酸組成は、各植物プランクトンに共通の脂肪酸がある一方で、各網に多く含まれる脂肪酸は、それぞれ少しずつ異なる。したがって、海洋中の粒子状物質の脂肪酸組成から、植物プランクトンの種類を同定することも不可能でない (Smith et al., 1983)。

また、植物生理学では、植物プランクトンのもつ脂肪酸組成が、プランクトンの生息環境や成長条件、成長速度によって異なることが知られる (Pohl and Zurheide, 1979; Cobelas, 1989)。それらを以下に、簡単にまとめた。

水温：温度による効果は、藻類にとって、その環境の温度が適温かどうかの問題である。水温の上昇または低下によって、藻類にとっての適温からはずれたとき、脂質の生成が多くなる。

光：光による効果は、光強度、光の波長、照射時間に分けられる。光強度は、一般的には強さを増すほど脂質の生成は多くなるが、さらに強い光では光阻害

Table 1 Geochemical markers of fatty acids in the ocean

Materials	Fatty acids marker	Reference
high plants	>C24 acids	Eglinton and Hamilton (1967)
bacteria	BrFA (C15-, C17- iso and anteiso)	Perry et al. (1979), Volkman et al. (1980)
	16:1n-10, 18:1n-7	Gillan et al. (1983), Sicre et al. (1988)
	odd- / even-number fatty acid ratio	Reemtsma et al. (1990)
	phospholipid ester-linked fatty acid	Bobbie and White (1980)
diatom	16:1/16:0	Claustre et al. (1989)
	$\Sigma C16/\Sigma C18$	Claustre et al. (1989)
marine organisms input	PUFA	Morris and Culkin (1976), Volkman et al. (1989)
eucaryotic algae	16:1n-7	Volkman et al. (1980)
zooplankton in sinking particles	large amount of 18:1n-9	Wakeham et al. (1984)
sewage water in river estuary	16:0, 18:0, 16:1n-7, 18:2,	Schultz and Quinn (1977), Quemeneur and Marty (1992)

Table 2 Fatty acid taxonomy of marine phytoplankton

Species	Major fatty acids	Note
Bacillariophyceae	16:0, 16:1, 16:3, 20:5	C18 PUFA are minor.
Chlorophyceae	16:0, 16:4, 18:1, 18:2, 18:3	C18 PUFA are major. >C20 acids are minor.
Cyanophyceae	16:0, 16:1, 18:1, 18:2, 18:3	None of fatty acids with longer chain (>C20) are contained.
Cryptophyceae	16:0, 18:3n-3, 18:4n-3, 20:5	n-3 acids are major.
Chrysophyceae	16:0, 18:1, 18:3, 18:4	
Dinophyceae	16:0, 18:4, 22:6	
Haptophyceae	16:0, 16:1, 20:5	The algae of this class may be separated into two group. One is richer in C16 PUFA, another is richer in C18 PUFA.
Phaeophyceae	16:0, 16:4, 18:1, 18:3n-3, 20:5	
Rhodophyceae	16:0, 18:2, 20:5	
Prasinophyceae	16:0, 18:1, 18:3	
Xanthophyceae	16:0, 16:1, 18:1, 20:5	

が起こるため、脂質の生成量は減少する。照射光の波長と脂質の関係は、報告により様々で現状では明らかとなっていない。照射時間と脂質の関係については、照射時間を長くするほど、藻類は脂質の生成を増加させることが確認されている。しかし、多くの藻類では、明るい生育環境下より暗い環境下の方が脂質の生成は多い。

栄養塩：脂質は、栄養塩が豊富であれば、生成が控えられ、栄養塩の欠乏により生成されることが多い。脂肪酸組成では、栄養塩の種類によって、組成が異なることもあるが、一般的には、栄養塩の制限下では飽和脂肪酸が多くなることがよく見られる。

こうした脂肪酸の特徴を、地球化学的に応用することによって、海洋の懸濁粒子、海底堆積物の有機物のうちで、植物プランクトン起源について追跡することができる。加えて、それらの有機物を生成した植物プランクトンの生理状態に関する情報も同時に得られると期待される。特に、植物プランクトンブルームによって生成される有機物の挙動を解析するための、有効な指標となることが期待できる。

しかし、現実には、脂肪酸の生物指標性が十分に確立されているとはいえない。その理由としては： 1) 脂肪酸の分析方法が煩雑で、多量のサンプルを取り扱う地球化学の研究に向いていなかったこと。2) プランクトンの綱クラスで組成に特異性があるとはいえ、相対的なものであり、複数のプランクトン種の混合に対して、区別が付かない。植物色素のようにある種のプランクトンだけがもつ化合物がないこと。3) 2) と同じく、脂肪酸は、生物に普遍的に存在するため、多くの起源をもつ有機物の場合には区別が付きにくいこと。4) プランクトンの生理的变化による脂肪酸の変化も相対的なものであり、絶対的な評価ができないこと。5) 有機物が生物による分解を受けている場合、脂肪酸組成は変わっていること、などが挙げられる。以上のことから、脂肪酸組成のプランクトン指標性は、定性的かつ条件の制約された場合に限られることがわかる。情報が整理されれば、プランクトンの生理的情報を提供する指標化合物は、他にはほとんどなく、有効な指標性有機物となりうるだろう。

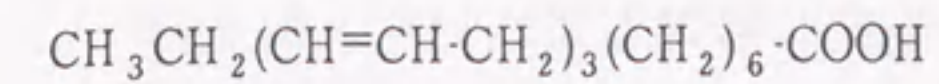
6. 本研究の目的

本研究の最終目的は、植物プランクトンブルームという、光合成生産、沈降粒子フラックスにとって特殊な意味を持つ現象において、沈降する有機物についての特徴と年間の沈降粒子フラックスにおける位置づけを行うことである。それを行うため、指標性有機物として脂肪酸を用い、沈降粒子の検討を行った。しかし、上記に述べたように、脂肪酸は、定性的な指標としてもまだ不明確なものである。したがって、本研究の第1の到達点は、脂肪酸の生物指標性の確立とした。このため、海洋メソコズム実験を行い、植物プランクトンブルームにおける懸濁態脂肪酸の組成について検討し、生物現象と化学的に観察される脂肪酸の生成量及び組成変化とを結びつけることで、不明確であった脂肪酸組成の情報を整理することを行った。その際、多変量解析の手法を用いることで、定性的のみならず、定量的な評価を行った。本研究の第2の到達点としては、植物プランクトンブルームにおける沈降粒子有機物の特徴を把握することを設定した。脂肪酸組成を指標として、プランクトンブルームによって生成し、沈降する粒子の起源及びその変動を考察する。初めに、海洋メソコズム実験で、植物プランクトンブルームにともない沈降する粒子から特徴を把握し、次に実際に南極沿岸域のセジメントトラップで観測された沈降粒子から考察を行った。最後に、それらを踏まえ、沈降粒子の年間変動から植物プランクトンブルーム期の沈降粒子フラックスについて、評価を行った。

7. 脂肪酸の略記

生化学的に脂肪酸を取り扱う研究者の間では、しばしば脂肪酸の記述において、IUPAC命名法を用いなくて、省略した形で表示されることがある。炭素数と二重結合数から、「炭素原子数：二重結合数（二重結合位置）」の形で表示する。また、二重結合位置は、「 ω 」や「 n 」を用いて、末端メチル基から数え始めて指示する。

例えば、



9,12,15-Octadecatrienoic acid (α -linolenic acid)

「 α -リノレン酸」は、“18:3 ω 3” または “18:3 n -3” となる。

さらに分枝の脂肪酸には、iso-やanteiso-などを付け、簡単な幾何異性体には、cis-、trans-を付ける。

また、直鎖飽和脂肪酸全体を指して、SAFA (saturated fatty acids)

一不飽和脂肪酸全体を指して、MUFA (monounsaturated fatty acids)

多不飽和脂肪酸全体を指して、PUFA (polyunsaturated fatty acids)

分枝脂肪酸全体を指して、BrFA (branched fatty acids)

と省略することがある。

本論においても脂肪酸の記述には、これらの略記を用いる。

第2章 メソコズム実験に見られる懸濁態脂肪酸の時系列変化

1. はじめに

海洋表層の懸濁態脂肪酸は、植物プランクトンブルーム時に組成が大きく変動することが知られている (Kattner et al., 1983)。脂肪酸組成の変動の原因には、植物プランクトンの群集組成がブルーム中に推移すること、同一種内での生態環境や成長条件の違いによって、組成が変わることが考えられる (Pohl and Zurheide, 1979; Morris et al., 1985)。それらは、培養植物プランクトンの脂肪酸分析から指摘されているが、現実の海洋や実験生態系で、群集組成の変化や生体内の生理的变化と、脂肪酸の組成を比較、検証した例は極めて少ない (Morris, 1984; Morris et al., 1985; Mayzaud et al., 1989; Mayzaud et al., 1990)。また、海洋中の懸濁粒子には、植物プランクトンの他、バクテリア、極小動物プランクトンや生物のデトリタスを含まれるものであることを考えると、組成変化の要因はさらに増え、複雑になる。したがって、まず、プランクトンブルームに伴う、有機物組成の的確な評価と、組成変化が、上記のどの要因によるものかはっきりさせる必要がある。

そこで、本研究では、海洋実験生態系 (メソコズム) において、栄養塩の添加により人工的に植物プランクトンブルームを起こし、植物プランクトン群集組成や植物プランクトンブルームの推移と懸濁粒子中の脂肪酸組成の変動を検討した。

2. 脂肪酸組成の変化とプランクトンの生理的变化の関係

第1に、植物プランクトンブルームにともなうプランクトンの生理的变化と脂肪酸の関係について検討した。脂質には、アシルグリセロール、ワックスエステル、リン脂質、糖脂質、スフィンゴリピドなど多くの脂質がある。生体中での脂質は、細胞膜やオルガネラ膜の成分、エネルギー貯蔵性物質、酵素の活性化剤など、様々な働きをもつ。細胞内で脂肪酸の存在量として多いのは、遊離脂肪酸を除くと、エネルギー貯蔵物質としてのアシルグリセロールと、膜成分の極性脂質 (リン脂質、糖脂質、スフィンゴリピド) に含まれる脂肪酸である。植物プランクトンの成長時

には、細胞数の増加から膜脂質の絶対量の増加があり、一方で、ブルーム衰退期には、エネルギー貯蔵物質の増加が考えられる。このようなプランクトン内の生理的な変化が、脂肪酸の組成を変化させていることが考えられる。そこで、アシルグリセロールであるトリグリセライドと、膜成分に多い極性脂質を分画し、それらの脂肪酸について検討した。これにより、植物プランクトンブルームにともなう懸濁粒子の脂肪酸組成の変化を評価を試みた。

2.1 実験方法

2.1.1 メソコズム実験

1993年7月から8月にかけての25日間、カナダ、バンクーバー島のサーニッチ入り江、バトリシア湾にて、直径 2.5 m、深さ 16 m のビニール製バッグで閉鎖系にしたメソコズムを設置した。実験場所とメソコズムの概要をFig. 3に示した。実験は、栄養塩（硝酸塩 $15\mu\text{M}$ 、リン酸塩 $2\mu\text{M}$ 、ケイ酸塩 $30\mu\text{M}$ ）を添加して植物プランクトンブルームを発生させ、その経過を観測した。試料の懸濁粒子は、メソコズム（バッグA）の 0-4 m、4-8 m からポンプ採水によって採水し、試水 1 リットルを Whatman GF/F フィルターでろ過をして集めた。

クロロフィル *a* は、採水後に、直ちに蛍光法により、栄養塩は、オートアナライザーによりモニターされた。植物プランクトンは、蛍光顕微鏡及び光学顕微鏡を用いて、細胞数をカウントした。そして、Strathmann (1967) の式より、細胞容積から生体炭素量を換算し、プランクトン群集の炭素現存量を求めた。懸濁態有機炭素および脂質分析用のフィルターサンプルは、 -20°C で冷凍保存した。日本に持ち帰った後、懸濁態有機炭素及び全窒素は、CHNコーダー（柳本製作所製MT-1S）を用いて分析した。

2.1.2 脂質の抽出と脂質クラスに分画

分析操作の概要をフローチャートにまとめ、Fig. 4 示した。Whatman GF/F フィルターでろ過をして集めた懸濁態試料から、 $\text{CHCl}_3/\text{CH}_3\text{OH}(2:1)$ を用いて脂質成分を超音波抽出した。Folch et al. (1957)の方法に基づき、0.9 %の NaCl 水溶液を加えて、

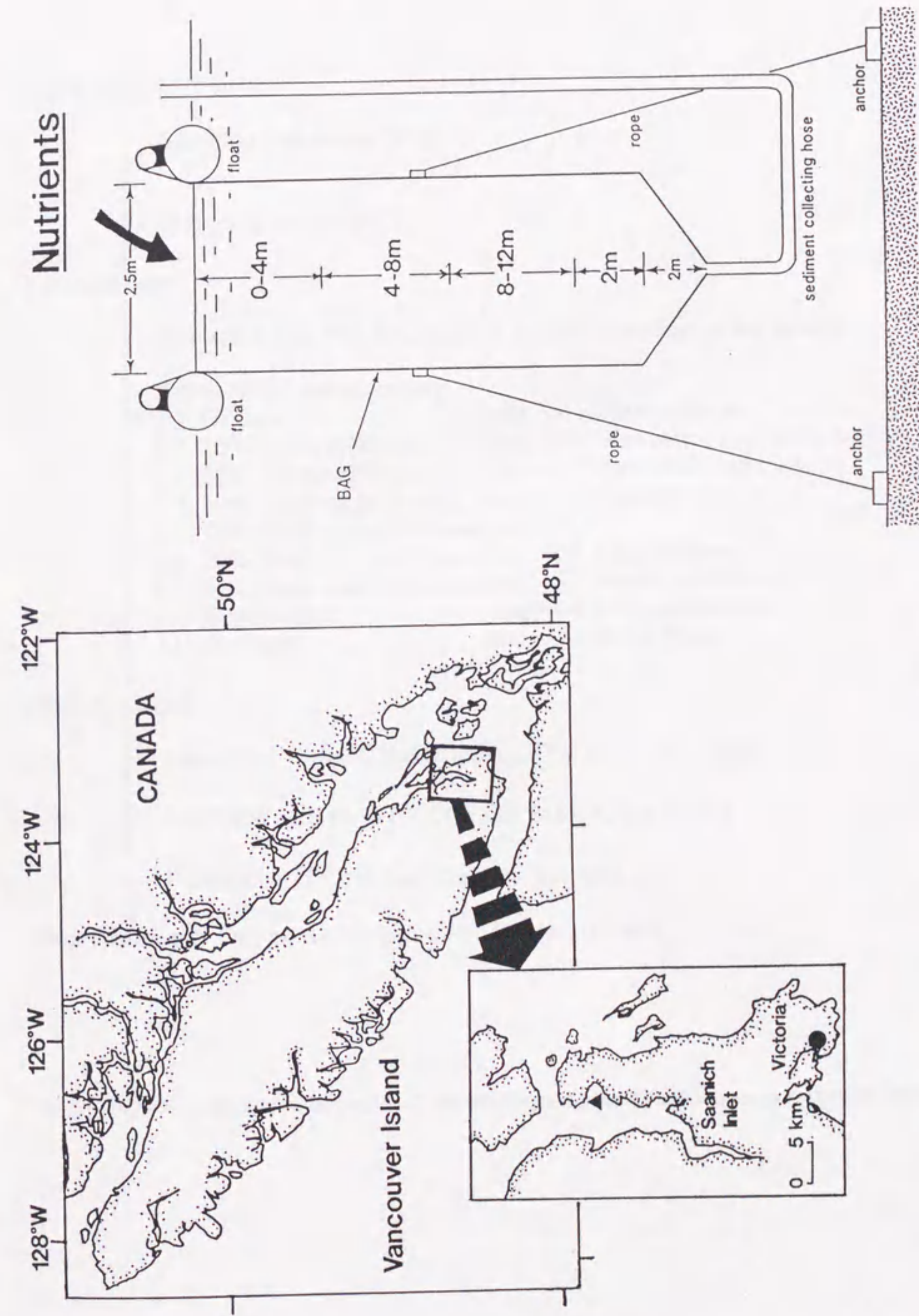


Fig. 3 Location of the marine mesocosm (closed triangle) , and Sketch of the enclosure in Patricia Bay, Saanich Inlet, Canada.

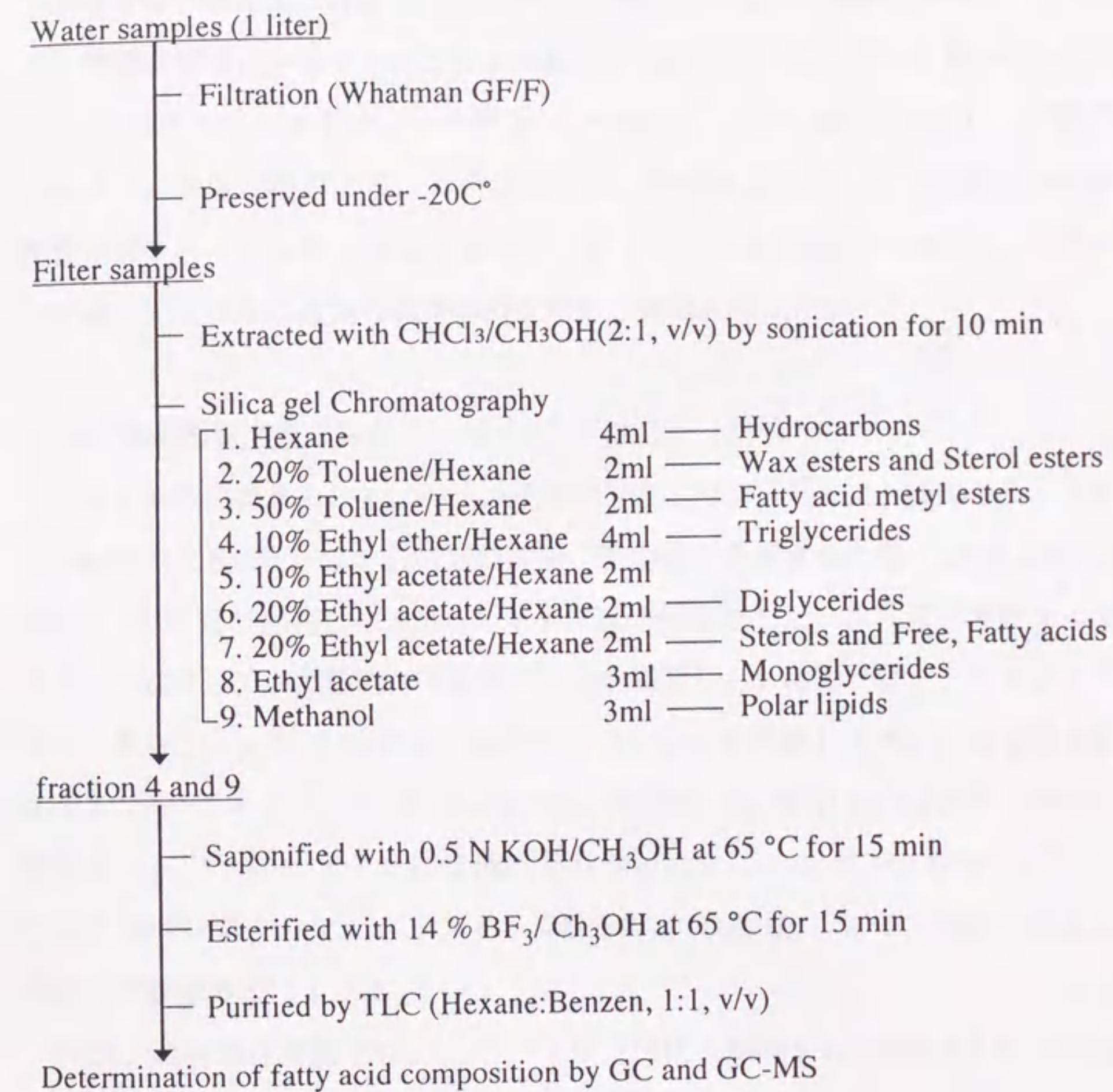


Fig. 4 Analytical procedure of fatty acids of triglyceride and polar lipid fractions in particulate matter

非脂質成分を除いた。残った油相は濃縮の後、脂質中のトリグリセライドと極性脂質をカラムクロマトグラフィーによって分画した。カラムクロマトグラフィーには、シリカゲル (Merck, Silica gel 60, 70-230 mesh) 1 g、内径 6 mm のカラムを用いた。展開溶媒を *n*-ヘキサンから溶媒の極性を上げていくことで、分画を行った (Fig. 4)。トリグリセライドは、ヘキサン/ジエチルエーテル (9:1) 画分に、極性脂質はメタノール画分に溶出する。この方法では、極性脂質には、リン脂質と大部分の糖脂質が含まれる。このカラムクロマトグラフィーによる脂質の分離度、回収率については、いくつかの脂質の標準試料を用い、確認を行った。

2.1.3 懸濁態脂肪酸の分析

各画分は内部標準として、ヘンエイコサン酸 (21:0) を加え、濃縮した。これを、0.5 % KOH/CH₃OHを加えて65℃で加熱、脂肪酸を遊離させた後、14 % BF₃/CH₃OHを加えて65℃で加熱し、メチルエステル誘導体化をした。さらに、薄層クロマトグラフィーによって、脂肪酸メチルエステルを精製した。薄層クロマトグラフィーは、プレートに20 cm × 5 cmのシリカゲルG (Analtech 社製) を用い、展開溶媒に、ヘキサン/ベンゼン (1:1, V/V) を用いた。展開後、R_f 値 0.28-0.40 でシリカゲルをかきとり、ジクロロメタンにて抽出を行なった。これをガスクロマトグラフィー (GC) 及びガスクロマトグラフィー質量分析計 (GC-MS) にて、同定、定量した。定量は内部標準法によった。

GCは、島津製作所製 GC-9A、カラムは信和化工製FFS ULBON HR-SS-10 (25 m, 0.25 mm i.d.) を使用した。試料導入には、ソルベントカットシステムを用いた。GC分析の条件を以下に示した。

Instrument : Shimadzu GC-9A

Carrier gas : N₂

Injector : Solvent cut system (Moving needle method), at 250 °C

Detector : FID, at 250 °C

Chromatopac : Shimadzu C-R4A

Column : FFS-ULBON HR-SS-10, (25 m, 0.25 mm i.d.)

Program : 130 °C - (2 °C/min) - 210 °C - (20 min)

GC-MSは、島津製作所製 GCMS-QP2000A を用いて、EI法(70 eV)から脂肪酸の同定をした。GC-MSの条件は、ヘリウムをキャリアーガスとして用い、他はGCの条件に準ずる。脂肪酸の分析の繰り返し精度は、 $\pm 5\%$ (標準偏差)であった。また、分析に先立ち、ブランクテストを行い、分析操作上の汚染は無視できる程度であることを確認した。

2.2 結果

2.2.1 メソコズム内の植物プランクトンブルームの変動

実験開始後、栄養塩の添加による植物プランクトンの増殖から、メソコズム内のクロロフィル *a* 濃度は急激な増加が見られた (Fig. 5a)。0.4 m のクロロフィル *a* は2日目に、4.8 mでは4日目に最大値を示した。しかし、硝酸塩が、0.4 mでは1日目に、4.8 mでは4日目にほぼ枯渇したため (Fig. 6)、以後のクロロフィル *a* 濃度は減少傾向であった。植物プランクトンの顕微鏡観察によると、実験開始後の植物プランクトンの増殖はケイ藻類によるものであったが、実験後半には渦鞭毛藻類が優占していた。顕微鏡観察による、4.8 mにおける主な植物プランクトンの群種組成をFig. 7に示した。これによると、ケイ藻類から渦鞭毛藻類へ種の変遷が起こるのは、6日目から8日目であった。このような群集組成の変化は、栄養塩の変化によると考えられる (Turpin and Harrisom, 1979)。

懸濁態有機炭素量の変動 (Fig. 5b) も同様に 0.4 mで2日目に、4.8 mでは4日目に最大値を示した。したがって、懸濁態有機炭素は、メソコズム内の植物プランクトンの増殖によって増減していると考えられる。

2.2.2 懸濁粒子に含まれる極性脂質とトリグリセライド中の脂肪酸

0.4 mと 4.8 mでは、懸濁粒子の特徴に大差はなかった。ここでは、結果がより強調されて表れていた 4.8 mについてのみ触れたい。

4.8 mでの、懸濁粒子に含まれる極性脂質及びトリグリセライド中の全脂肪酸量の変動をFig. 8に示した。4.8 mでの懸濁粒子に含まれる極性脂質中の脂肪酸は、26

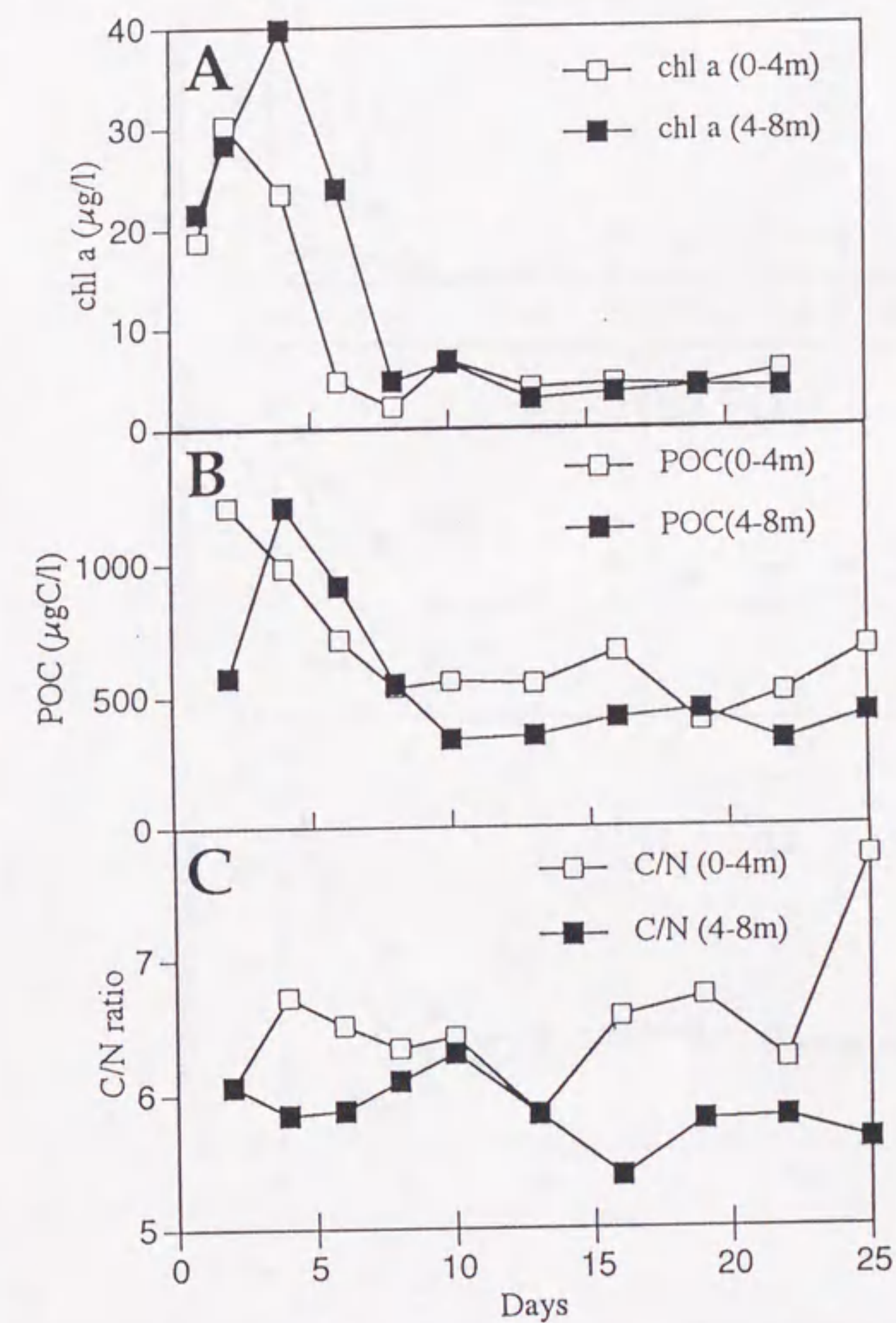


Fig. 5 Changes in the concentration of (A) chl *a* concentration, (B) particulate organic carbon (POC) and (C) C/N ratios of particulate matter at depths of 0-4 m and 4-8 m in the Bag A of the CEE in 1993.

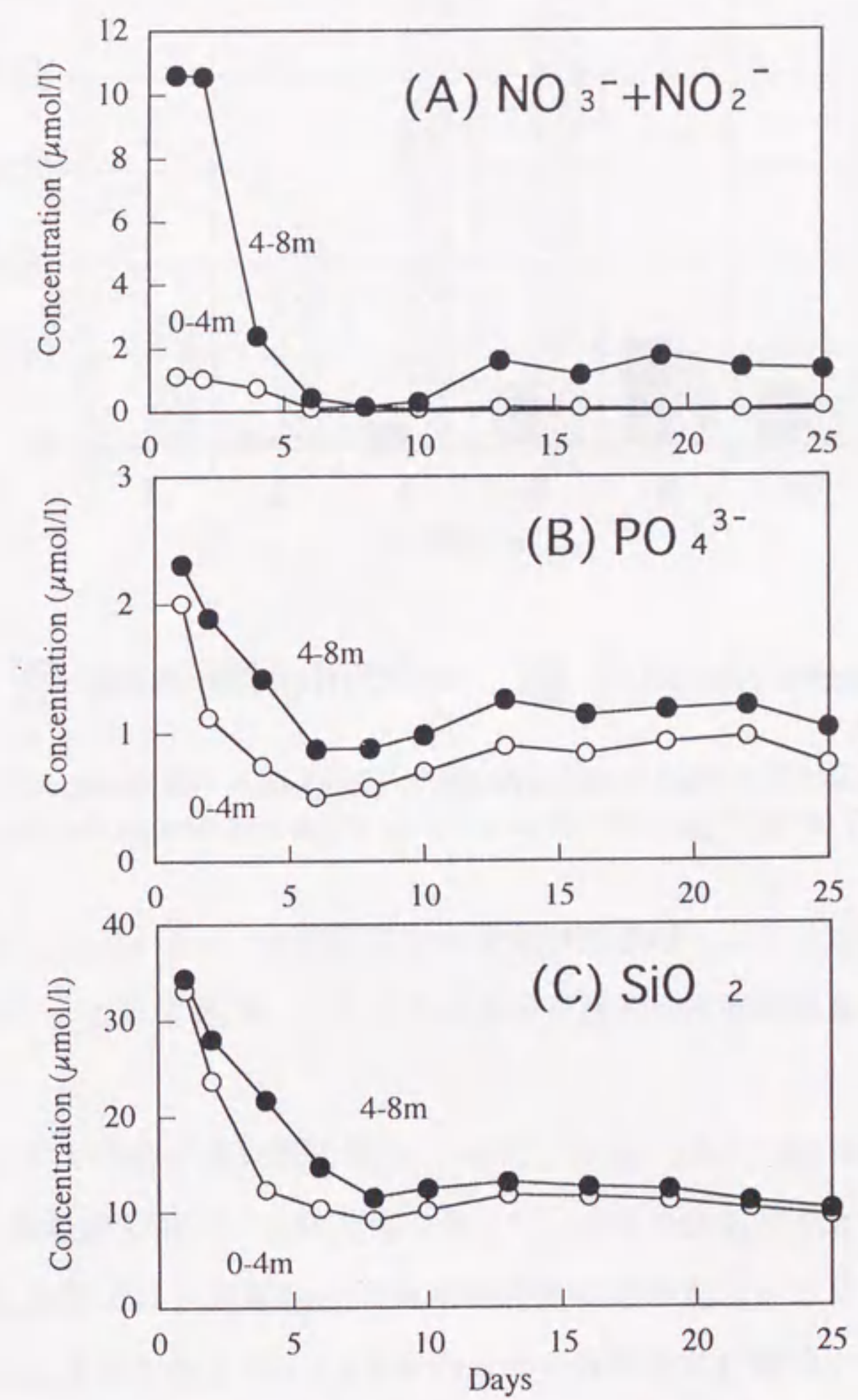


Fig. 6 Changes in the concentrations of inorganic nutrients at depths of 0-4 m and 4-8 m in the Bag A of the CEE in 1993: (A) nitrate plus nitrite; (B) phosphate; (C) silicate.

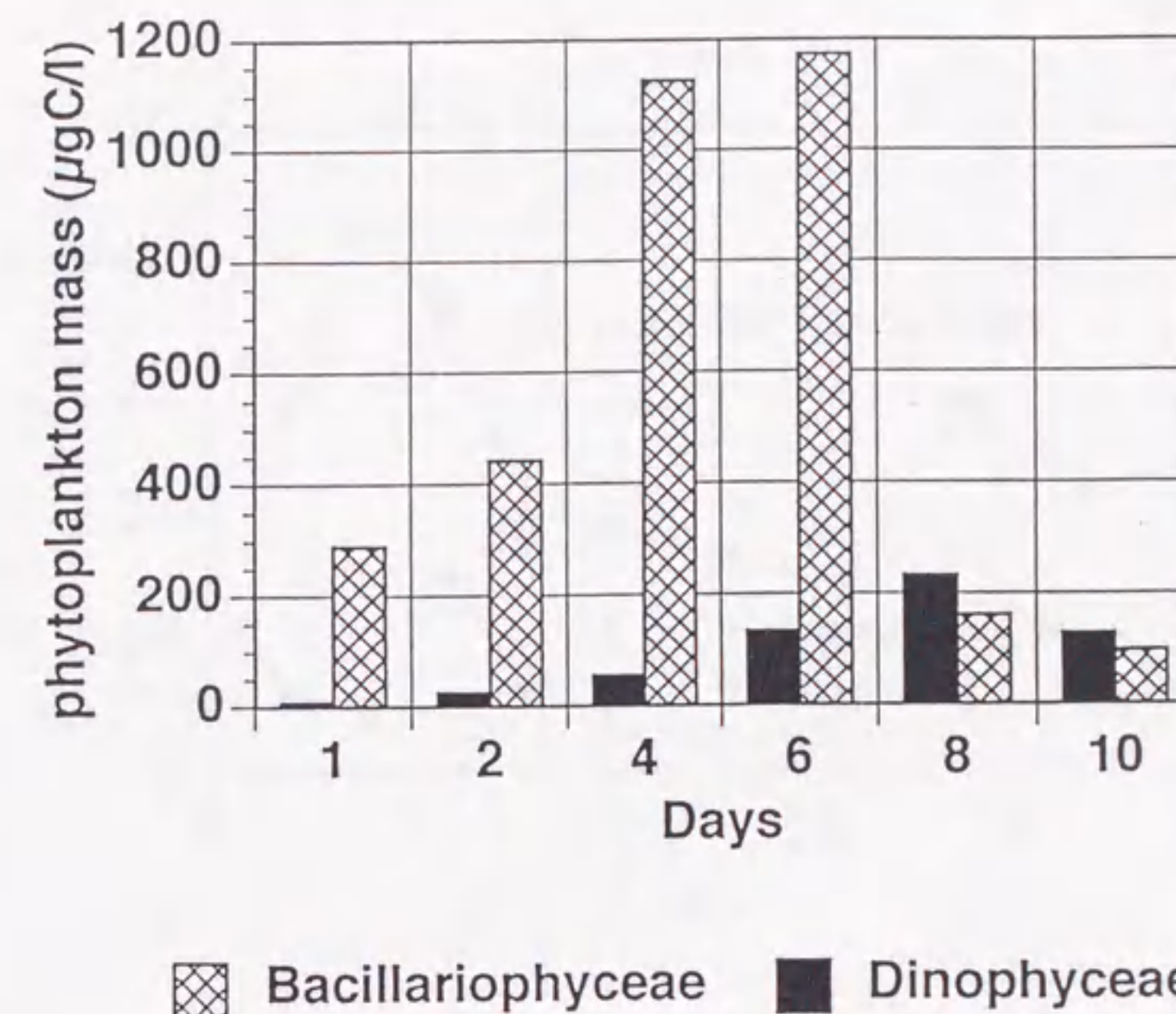


Fig. 7 Changes in the mass ($\mu\text{g/l}$) of phytoplankton species calculated from cell volume and cell number at a depth of 4-8 m in the the Bag A of the CEE in 1993.

種が検出された (Table 3)。極性脂質中の全脂肪酸量は、4日目をピークとして変動した (Fig. 8)。この変動は、クロロフィル *a* や懸濁態有機炭素量の変動とよく似ていた。

脂肪酸組成の中で割合が高い脂肪酸は、14:0, 16:0, 16:1, 20:5, 22:6であった (Table 3)。飽和脂肪酸は、実験期間を通して、大きな組成変化が見られなかったが、多不飽和脂肪酸では、炭素数16の多不飽和脂肪酸や20:5が6日目まで若干高い値が見られた。それに対して、18:4や22:6が実験の後半に増加する傾向が見られた。

トリグリセライド中の脂肪酸には、分枝脂肪酸が検出されなかったほかは、極性脂質と同じ脂肪酸が検出された (Table 4)。トリグリセライド中の全脂肪酸量は、6日目で極大を示す変動をした (Fig. 8)。極性脂質中の全脂肪酸量の変動とトリグリセライド中のそれは全く異なっていた。

各脂肪酸組成の中で割合が高い脂肪酸は、極性脂質同様、14:0, 16:0, 16:1, 20:5, 22:6であった (Table 4)。実験中の組成変化に注目すると、多くの脂肪酸では変化

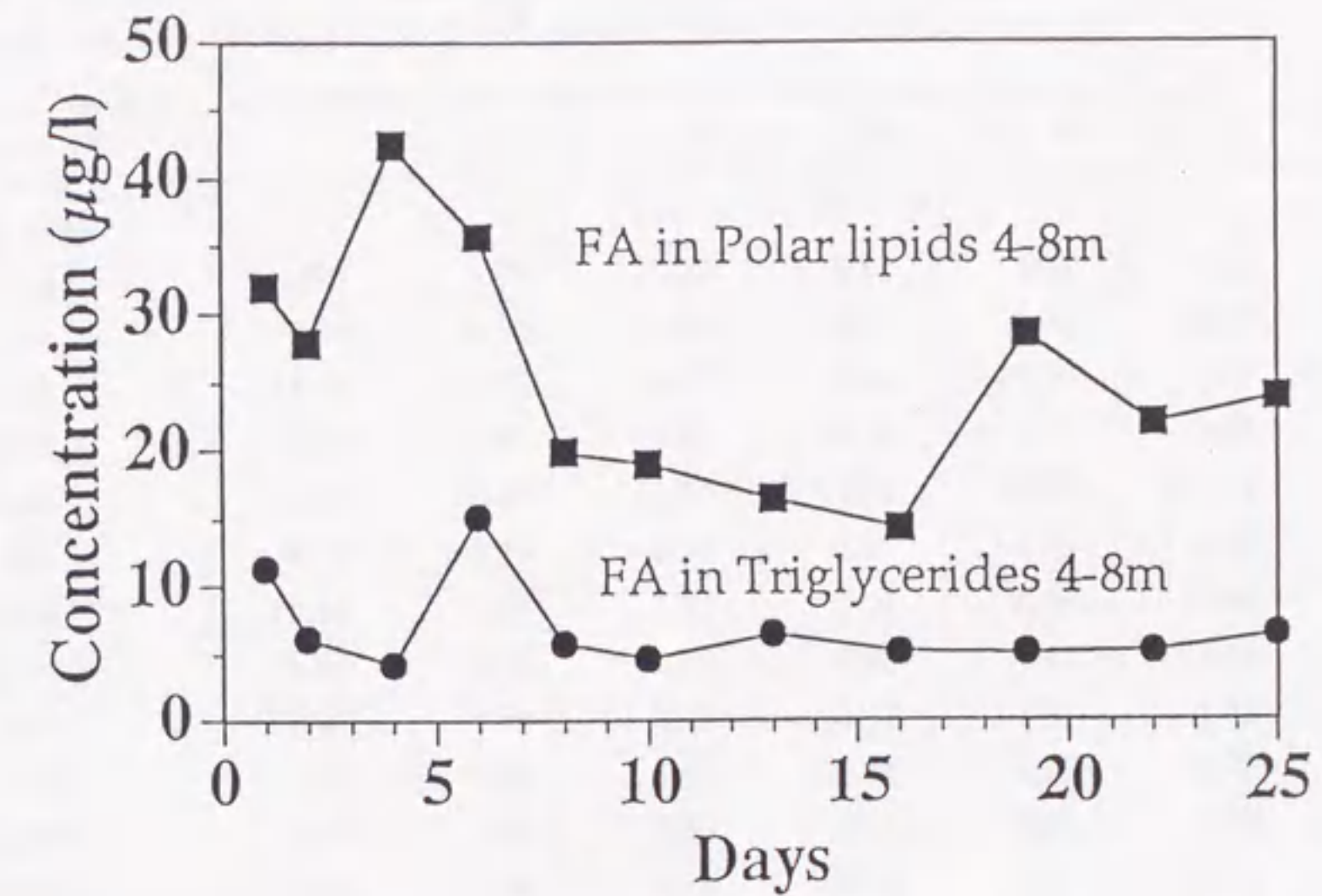


Fig. 8 Temporal variation in the concentration of total fatty acids in polar lipid and triglyceride fractions at a depth of 4-8 m in the Bag A of the CEE in 1993.

があまり見られなかった。しかし、トリグリセライド中の脂肪酸量が増加した6日目に、16:1、20:5の割合が高かった。また、20:5は10日目までで割合が高く、実験後半には値が低くなったのに対し、18:1、18:2は、10日目以降で値が高かった。

2.3 考察

2.3.1 膜脂質と貯蔵性脂質の生成

極性脂質とトリグリセライド中の全脂肪酸量の変動は、最大値を示す時期が2日ずれた。二つの脂質中の脂肪酸が最大値を示す4日目と6日目は、どちらもケイ藻類が優先していた。よって、最大値を示す時期が2日ずれたことは、植物プランクトンの群集組成の変化によるものではない。

極性脂質中の脂肪酸は4日目をピークとする変動であり、それはクロロフィル a や懸濁態有機炭素との間に相関があった (Table 5)。極性脂質中の全脂肪酸量の変動と最も相関が良かったのは、植物プランクトンの細胞数の総和の変動であった。

Table 3 Percentages of fatty acids in polar lipid fractions of particulate matter from Day 1 to Day 10 at a depth of 4-8 m in the Bag A of the CEE in 1993

day	1	2	4	6	8	10	mean
Fatty acids							
12:0	0.92	1.15	0.30	0.51	1.03	0.69	0.77
13:0	0.56	0.96	0.83	0.35	0.46	0.40	0.59
14:0	12.03	15.37	16.70	16.06	15.30	5.40	13.48
15:0	0.91	0.81	0.83	0.99	1.11	0.81	0.91
16:0	25.77	16.67	16.53	19.94	19.92	21.48	20.05
17:0	0.79	0.67	0.37	0.49	1.17	0.72	0.70
18:0	19.62	3.35	1.82	2.88	4.26	7.66	6.60
20:0	1.03	0.95	0.74	0.80	1.46	1.63	1.10
22:0	0.90	1.05	1.47	0.64	1.32	1.35	1.12
24:0	1.35	1.61	1.47	1.34	2.13	1.90	1.63
26:0	1.87	2.57	2.35	2.02	3.37	3.14	2.55
14:1*	0.36	1.06	0.25	0.44	0.41	0.75	0.54
16:1(n-7)	8.11	13.78	10.65	12.43	11.01	10.32	11.05
18:1(n-9 & n-7)	3.88	6.48	6.62	5.97	6.35	9.10	6.40
16:2*	2.02	2.42	3.11	2.23	1.17	0.94	1.98
16:3*	1.72	2.07	3.37	2.69	1.16	0.83	1.97
16:4(n-3)	1.72	3.11	3.03	2.51	1.40	1.21	2.16
18:2(n-6)	0.85	1.23	0.86	1.13	0.86	1.67	1.10
18:3(n-3)	0.56	1.05	0.50	1.29	1.13	0.97	0.91
18:4*	1.61	2.78	2.52	1.70	1.58	2.05	2.04
20:5(n-3)	6.33	9.25	12.37	9.61	7.35	8.50	8.90
22:6(n-3)	2.18	3.74	5.14	5.95	7.92	13.79	6.45
15:0br-ante**	1.70	3.37	3.13	3.17	3.07	1.96	2.73
15:0br-iso**	2.03	3.14	3.99	3.85	4.08	1.52	3.10
17:0br-ante**	0.58	0.82	0.68	0.69	0.66	0.63	0.68
17:0br-iso**	0.60	0.53	0.37	0.34	0.31	0.56	0.45

(expressed as % total fatty acids in polar lipids)

* : double bond position is unidentified.

** : "br-ante" means anteiso-branched chain fatty acid,

"br-iso" means iso-branched chain fatty acid.

Table 4 Percentages of fatty acids in triglyceride fractions of particulate matter from Day 1 to Day 10 at a depth of 4-8 m in the Bag A of the CEE in 1993

day	1	2	4	6	8	10	mean
Fatty acids							
12:0	1.62	2.32	1.17	0.91	1.56	2.98	1.76
13:0	1.29	0.76	0.00	0.36	0.00	0.00	0.40
14:0	14.58	9.34	7.74	11.76	11.95	5.42	10.13
15:0	2.02	1.27	1.18	0.98	1.44	1.66	1.43
16:0	16.13	14.99	16.96	19.91	23.23	10.01	16.87
17:0	0.53	0.88	0.47	0.49	0.00	0.68	0.51
18:0	0.00	5.65	7.97	2.99	6.60	6.52	4.96
20:0	1.34	2.28	4.10	0.90	2.45	2.77	2.31
22:0	1.49	2.76	4.42	1.02	2.73	3.50	2.65
24:0	2.34	4.76	6.21	1.98	5.22	4.40	4.15
26:0	3.81	8.34	10.77	3.81	3.99	7.60	6.39
14:1*	0.67	0.92	0.73	0.34	1.09	5.73	1.58
16:1(n-7)	9.64	8.56	7.09	15.21	11.26	6.29	9.68
18:1(n-9 & n-7)	3.76	4.23	4.53	4.27	5.97	8.79	5.26
16:2*	2.36	1.98	0.86	1.25	1.03	3.01	1.75
16:3*	3.27	2.99	1.12	1.10	0.58	2.45	1.92
16:4(n-3)	4.47	4.01	1.11	2.45	1.36	2.04	2.57
18:2(n-6)	2.57	1.76	2.62	1.86	2.64	2.62	2.34
18:3(n-3)	1.31	1.48	1.95	1.04	1.54	1.66	1.50
18:4*	3.25	3.08	1.76	3.20	2.91	3.46	2.95
20:5(n-3)	19.24	12.81	4.01	17.89	9.14	10.84	12.32
22:6(n-3)	4.30	4.84	13.25	6.26	3.29	7.57	6.58

(expressed as % total fatty acids in triglycerides)

* : double bond position is unidentified.

Table 5 Linear correlations of total fatty acids in polar lipid fraction with chl a, POC, cell number and carbon biomass of total phytoplankton in the Bag A of the CEE in 1993.

	chl a (n=10)	POC (n=10)	cell number of total phytoplankton (n=6)	carbon mass of total phytoplankton (n=6)
Total fatty acids in polar lipids	0.754	0.793	0.916	0.641

極性脂質は生体中において、生体膜を構成することから、極性脂質の全脂肪酸量の変動は、植物プランクトンの細胞数に対応した増減を示しているといえる。

トリグリセライド中の全脂肪酸量の変動は、6日目で極大値が見られたが、この時、4-8 mでは栄養塩の枯渇があった。6日目は、クロロフィル a の濃度変化から見ると植物プランクトンブルームのピーク後の減少期に当たる期間であり、植物プランクトンの増殖が終わり、成長ステージの定常期へ移ったとみなされる。Hama et al. (1988) は、メソコズムにおける植物プランクトンブルームにおける光合成生産物に着目し、プランクトンの成長が落ちた時に、生体内のエネルギー貯蔵のために炭水化物が多く生産されることを確認している。本実験でも同様に、6日目以降、徐々に C/N 比の増加が見られ (Fig. 5c)、貯蔵性物質の生成が示唆される。それらの期間が、プランクトンブルームの成長ステージにおいて、細胞の増殖が終わった安定期から死滅期に当たる。よって、6日目にトリグリセライド中の全脂肪酸量の増加も、貯蔵性物質としてトリグリセライドが多く生成されたとみなされる。

以上、極性脂質中の脂肪酸は、生体細胞数の多い増殖期から安定期にかけて多く、トリグリセライド中の脂肪酸は、安定期から死滅期にかけて多かった。

2.3.2 膜脂質と貯蔵性脂質中の脂肪酸組成

Fig. 8によるとメソコズム内の植物プランクトン群集組成の変化は、2日目まではケイ藻類の誘導期、4日目、6日目はケイ藻類の増殖期、8日目以降は渦鞭毛藻類の優占期に分けることができる。

極性脂質では、6日目と8日目を境に、多不飽和脂肪酸に組成の違いが見られた。炭素数16の多不飽和脂肪酸や20:5が、ケイ藻類の優占期に相対的に値が高く、一方、渦鞭毛藻類の優占期に18:4や22:6が、ケイ藻類優占期に比べ高い値が見られた。Pohl and Zurheide (1979)やCobelas and Lechado (1989)は、培養植物プランクトンの脂肪酸について過去の研究をまとめている。それによると、ケイ藻類には、14:0、16:1、16:2、20:5が多く、渦鞭毛藻類には22:6、18:1、18:4、16:0が多いとしている。この報告に基づくと、極性脂質に見られた多不飽和脂肪酸組成の変化は、植物プランクトンの群集組成の変化によると考えられる。

また、トリグリセライドでは、群集組成の変遷期に関係した脂肪酸組成の変化はあまり見られなかった。しかし、トリグリセライド中の脂肪酸量が増加した6日目には、16:1、20:5の割合が高かった。これらの脂肪酸は、ケイ藻類の脂肪酸に由来する可能性が高いことから、ケイ藻類の体内の中で、これらの脂肪酸が積極的に貯蔵される可能性があることが示唆された。

極性脂質とトリグリセライドの中の脂肪酸組成を比べたとき、最も重要なことは、その平均組成に大きな違いが見られなかったことである。Morris (1984) は、メソコズム内の懸濁粒子の中性脂質に飽和脂肪酸が多く、極性脂質には不飽和脂肪酸が多いとしている。しかし、本研究からは、そのような結果は得られなかった。培養植物プランクトンの脂肪酸の報告例 (Oputt, 1974) でも、そのようなことは見られない。このことは、植物プランクトンが生体内の膜成分と貯蔵成分について、脂肪酸の生成を区別しているわけではないことを示している。両脂質の脂肪酸組成の変化に見られたプランクトン群集組成との関連は、植物プランクトンブルームにおける懸濁態脂肪酸の組成変動が、プランクトン群集の変化に依存する可能性を示す。しかし一方で、トリグリセライドに見られた16:1、20:5の増加は、脂肪酸の生成がプランクトン生理にも影響されていることを示した。

3. 脂肪酸組成の変化と植物プランクトンの関係

植物プランクトンブルームにともなう懸濁態脂肪酸の時系列での変化は、いくつかの脂肪酸に共通した変動が見られる (Kattner et al., 1983; Morris et al., 1985)。そうした変動を分類できれば、脂肪酸の組成変化を解釈することができると思われる。近年、分析技術の発展とコンピューターの進歩から、容易に多量の分析を行えるようになり、かつ、取得した多量のデータに対して、手軽に統計的に多変量解析を行うことが可能となった。そこで、本研究は、脂肪酸の組成に対して、多変量解析の一つである因子分析を行うことで、海洋懸濁粒子中の脂肪酸が示す情報についての解析を行った。

因子分析とは、統計学的手法の一つで、多くの変量のもっている情報を、少数の潜在的な因子によって説明するものである。海洋メソコズム内の懸濁粒子の各脂肪酸のもつ時間変動から、代表的な変動を決定し、それらが植物プランクトンブルームのどのような要因によって変動しているかを検討した。また、抽出された変動と、各脂肪酸との負荷量から、脂肪酸組成の変化を起こす因子について決定した。これにより、懸濁態脂肪酸の組成を支配する要因についての考察を行った。

3.1 実験方法

3.1.1 メソコズム実験

メソコズム実験は、1993年、カナダ、バンクーバー島のパトリシア湾にて行われたものである。メソコズムの概要と実験方法は、2.1のものと同一であるが、2.1とは同時期に行った別のメソコズム (バッグC) について分析を行った。試料の懸濁粒子は、メソコズム (バッグC) の 0-4 m からポンプ採水によって採水し、試水 1 リットルを Whatman GF/F フィルターでろ過をして集めた。

クロロフィル *a*、植物プランクトンの細胞数及び炭素現存量、有機炭素、全窒素は、前述の方法により求められた。

3.1.2 懸濁態脂肪酸の分析

試料から $\text{CHCl}_3/\text{CH}_3\text{OH}$ (2:1)を用いて脂質成分を超音波抽出した。Folch et al. (1957) の方法に基づき、0.9 %の NaCl 水溶液を加えて、非脂質成分を除いた。残った油相は濃縮の後、0.5 % $\text{KOH}/\text{CH}_3\text{OH}$ で脂肪酸を遊離させた後、14 % $\text{BF}_3/\text{CH}_3\text{OH}$ によってエステル誘導体化をした。さらに、薄層クロマトグラフィーを使って、脂肪酸メチルエステルを精製した。これをGC及びGC-MSにて、同定、定量した。定量は内部標準法によった。

GCは、島津製作所製 GC-9A、カラムは信和化工製 FFS ULBON HR-SS-10 を使用した。GC-MSは、島津製作所製 GCMS-QP2000A を用いて、EI法から脂肪酸の同定をした。また、分析に先立ち、ブランクテストを行い、分析操作上の汚染は無視できる程度であることを確認した。

3.1.3 脂肪酸データの因子分析

データの統計解析のソフトには、SPSS, version 4.0 (SPSS Inc.) を用いた。因子分析を行うためには、標準化されたデータを用いる必要がある。本研究では、検出された各脂肪酸の濃度を標準化したものを変量として用いた。次の式のように、

$$Z_{ki} = (X_{ki} - X'_{k}) / S_k$$

Z_{ki} : 標準化された脂肪酸データ

X_{ki} : 各脂肪酸濃度

X'_{k} : 実験期間中の各脂肪酸濃度の平均

S_k : 実験期間中の各脂肪酸濃度の分散

(k は各脂肪酸。 i は時系列の順。)

実験期間中の計11回の各脂肪酸の測定値の平均と標準偏差から、各脂肪酸の濃度のデータを平均0、標準偏差1で標準化した。この処理は、各脂肪酸の観測された存在量ではなく、実験期間中の変動パターンによって、脂肪酸同士を比較することを意味する。因子は、標準化したデータに対して、主成分分析を行うことで決定した。ここで、各因子は、独立であると仮定している。因子の決定に主成分分析を用いたことで、本研究の結果と主成分分析を行った結果と大差はない。因子の数は、データの相関行列を求め、相関行列の固有値が1以上という基準を用いた。決定された

因子の因子負荷量は、さらに解釈がしやすいように因子軸の回転 (Varimax 回転) を施した。これにより、回転後の因子の因子負荷量は、絶対値の大きいものとゼロに近いものとで解釈することができる。

また、各因子の因子得点を次の式により求めた。

$$f_{ji} = \sum w_{jk} z_{ki}$$

f_{ji} : 因子得点

w_{jk} : 因子得点係数

z_{ki} : 標準化された脂肪酸データ

(k は各脂肪酸。 i は時系列の順。 j は、因子の数。)

3.2 結果

3.2.1 メソコズム内の植物プランクトンブルームの変動

実験開始後、メソコズム内のクロロフィル a は急激な増加が見られ (Fig. 9a)、植物プランクトンの増殖があった。0-4 m のクロロフィル a は、2 日目に最大値を示した。しかし、同時に硝酸塩がほぼ枯渇したため (Fig. 10)、2 日目以降のクロロフィル a は、10 日目に極大値を示した以外は減少傾向であった。

懸濁態有機炭素量は 4 日目と 13 日目に極大値を示した (Fig. 9b)。この変動は、クロロフィル a と比べると 2-3 日遅れてピークを達している。懸濁態有機炭素量は、植物プランクトンの現存量指標であるクロロフィル a には遅れるものの、メソコズム内のプランクトンの増殖によって変動していると考えられる。

10 日目にクロロフィル a 濃度の小さなピーク、13 日目に懸濁態有機炭素量の増加、16 日目に C/N 比の増加が認められた (Fig. 9c)。これらは、硝酸塩は枯渇していたことから、アンモニアによる再生生産によって起こったものと考えられる。

主な植物プランクトンの群集組成の変化を Fig. 11 に示した。このメソコズムでは、ケイ藻類から渦鞭毛藻への種の変遷が起こった。実験開始から 6 日目までは、ケイ藻類が優占しており、クロロフィル a の増加は、ケイ藻類の増殖によると考えられる。この時のケイ藻類には、*Stephanophycis palmeriana*, *Chaetoceros sociale*, *C. lorenzianum*, *Thalassiosira rotula*, *Skeletonema costatum* が見られた。また渦鞭毛藻類

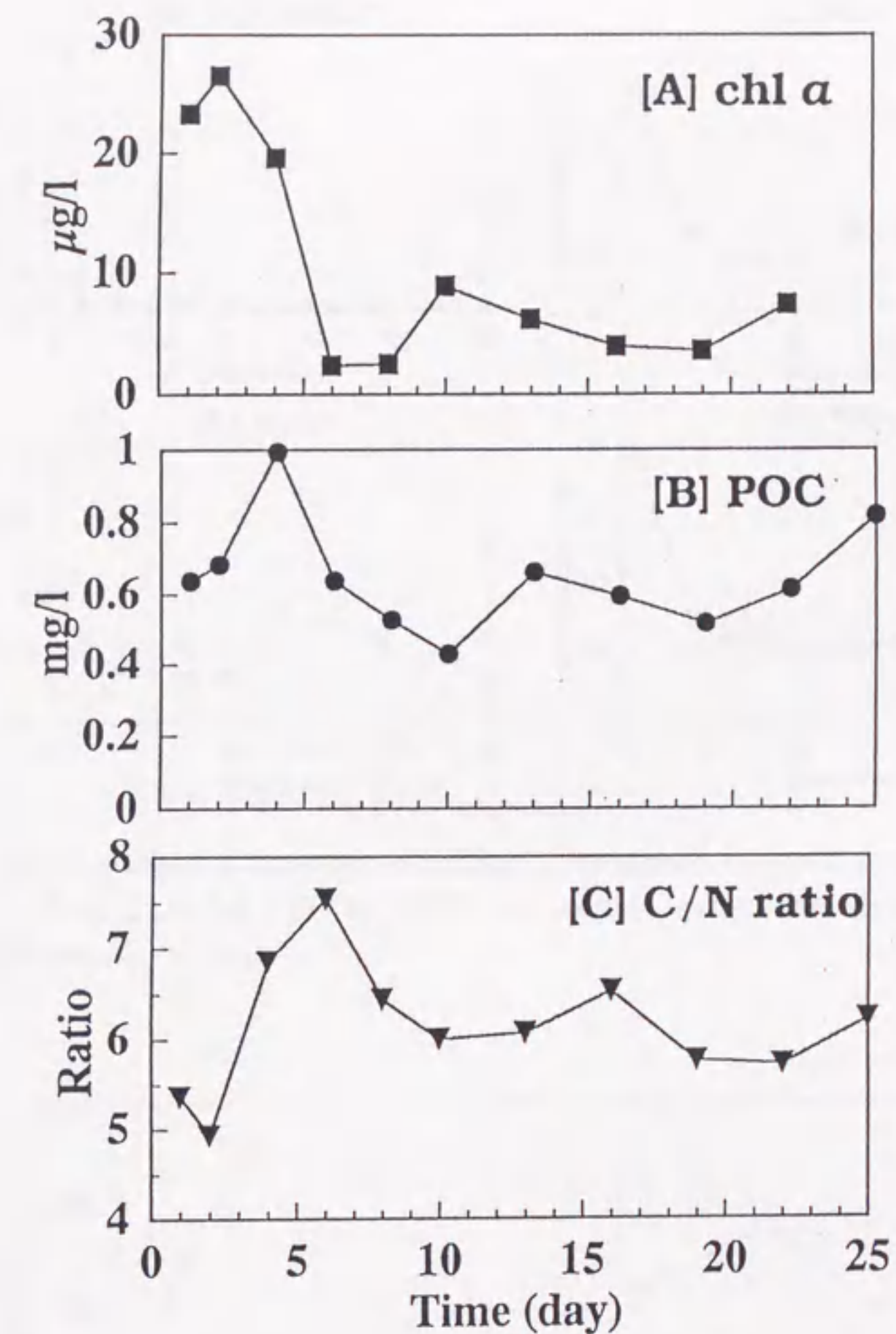


Fig. 9 Changes in (A) chl *a* concentration, (B) POC concentration and (C) C/N ratios of particulate matter at a depth of 0-4 m in the Bag C of the CEE in 1993.

は4日目より増殖が認められた。ケイ藻類は6日目には減衰をはじめ、8日目から10日目にかけては、ケイ藻類と渦鞭毛藻類が炭素換算量で同量程度存在した。13日目以降は、渦鞭毛藻類 *Alexandrium catenella*, *Protoperdinium depressum*, *P. excentricum* などが優勢となった。その他には、ハプト藻類やシアノバクテリアも見られた。ケイ藻類から渦鞭毛藻類へ種の変遷が起こるのは、6日目から8日目であった。このような群集組成の変化は、栄養塩の変化による考えられる (Turpin and Harrisom, 1979)。

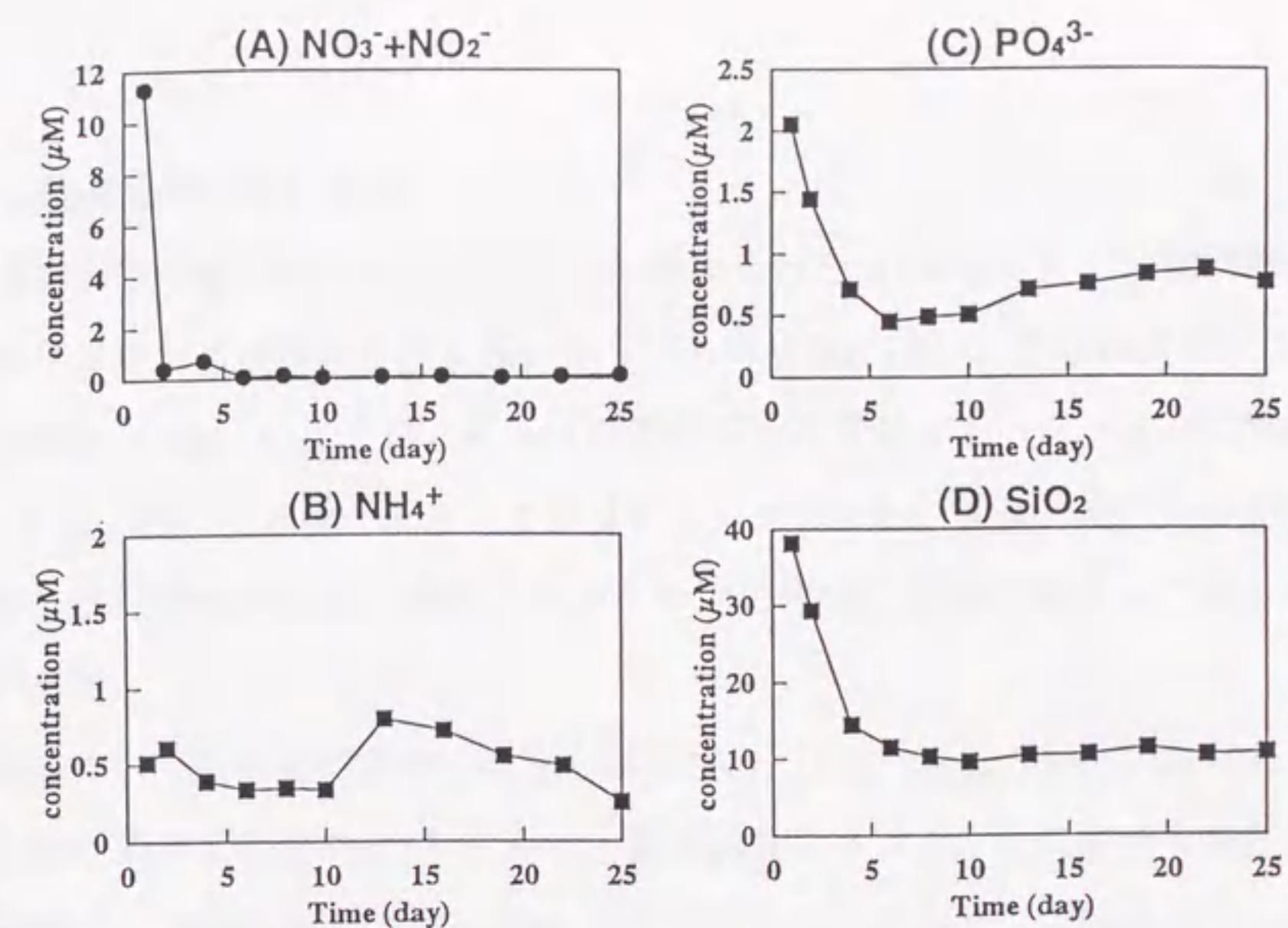


Fig. 10 Changes in the concentrations of inorganic nutrients at a depth of 0.4 m in the Bag C of the CEE in 1993: (A) nitrate plus nitrite; (B) ammonium (C) phosphate; (D) silicate.

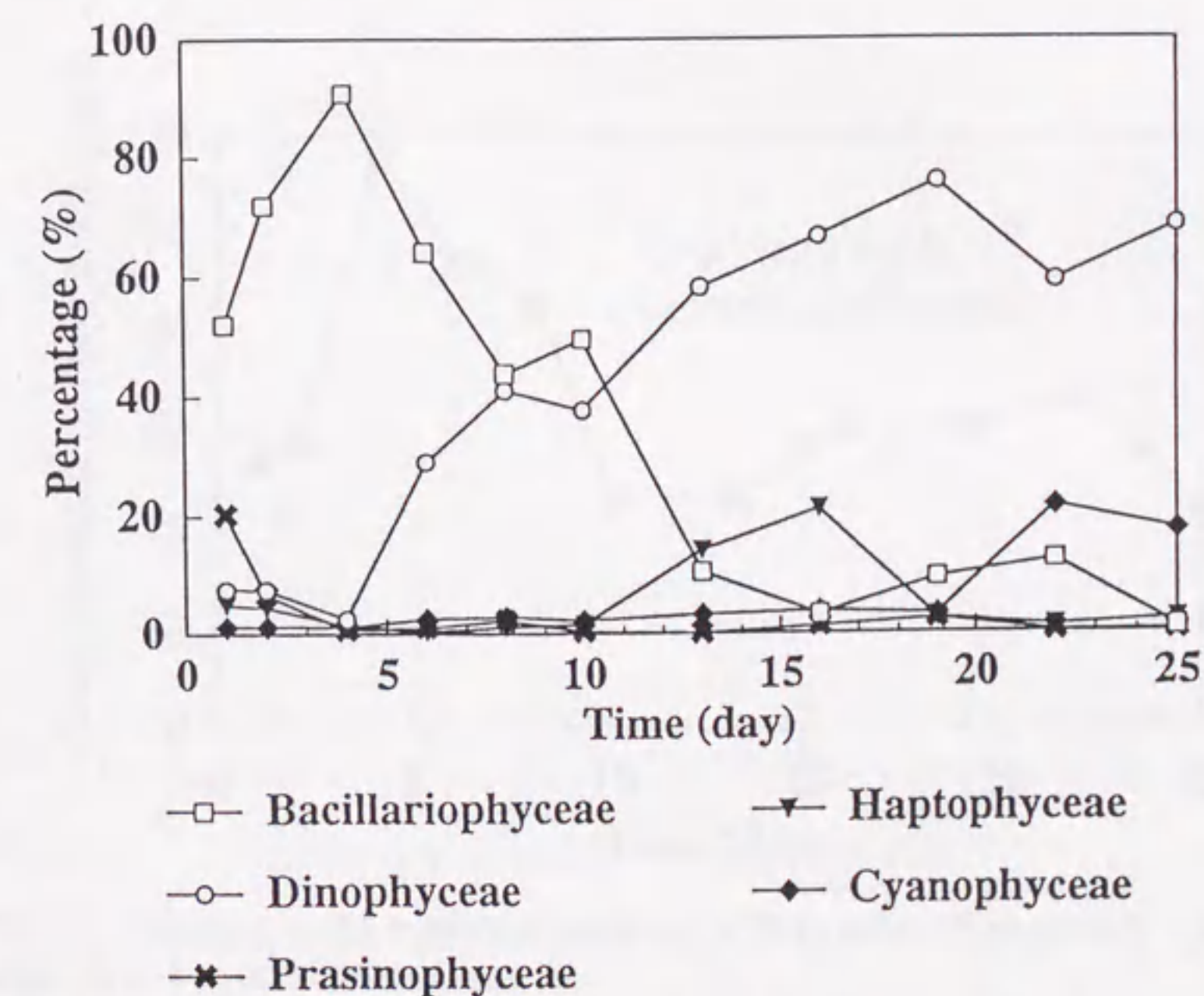


Fig. 11 Changes in the composition of major phytoplankton types (those making up more than 20 % of total phytoplankton) calculated from carbon content of cells based on volume measurement using the equation of Strathmann (1967) at a depth of 0.4 m in the Bag C of the CEE in 1993.

3.2.2 懸濁態脂肪酸の変動

懸濁粒子中に検出された脂肪酸は 29 種であった (Table 6)。全脂肪酸量の変動は、4 日目から 8 日目にかけて高い値を示した (Fig. 12)。これはクロロフィル *a* の濃度変化 (Fig. 9a) とは、ピーク時間が異なる変動であった。また、懸濁態有機炭素 (Fig. 9b) と比較しても、4 日目にピークを示した他は、時系列変動が異なっていた。脂肪酸の生成は、植物プランクトンの増殖に単純に関わっているのではないといえる。

脂肪酸の中で存在量の多かったものは、14:0, 16:0, 16:1, 20:5, 22:6 であった。主な脂肪酸の濃度変化を Fig. 13 に示す。海洋植物プランクトンに多いとされる多不飽和脂肪酸は、全脂肪酸の 18.6-30.9 % (平均 25.3 %) であり、実験期間中の変化は、さほど大きいものではない。特にそれらは、最大値を示した日付から、3 つのグループを抽出することができた。Fig. 13 の Group A (14:0, 16:0, 16:1, 16:2, 16:3, 20:5)

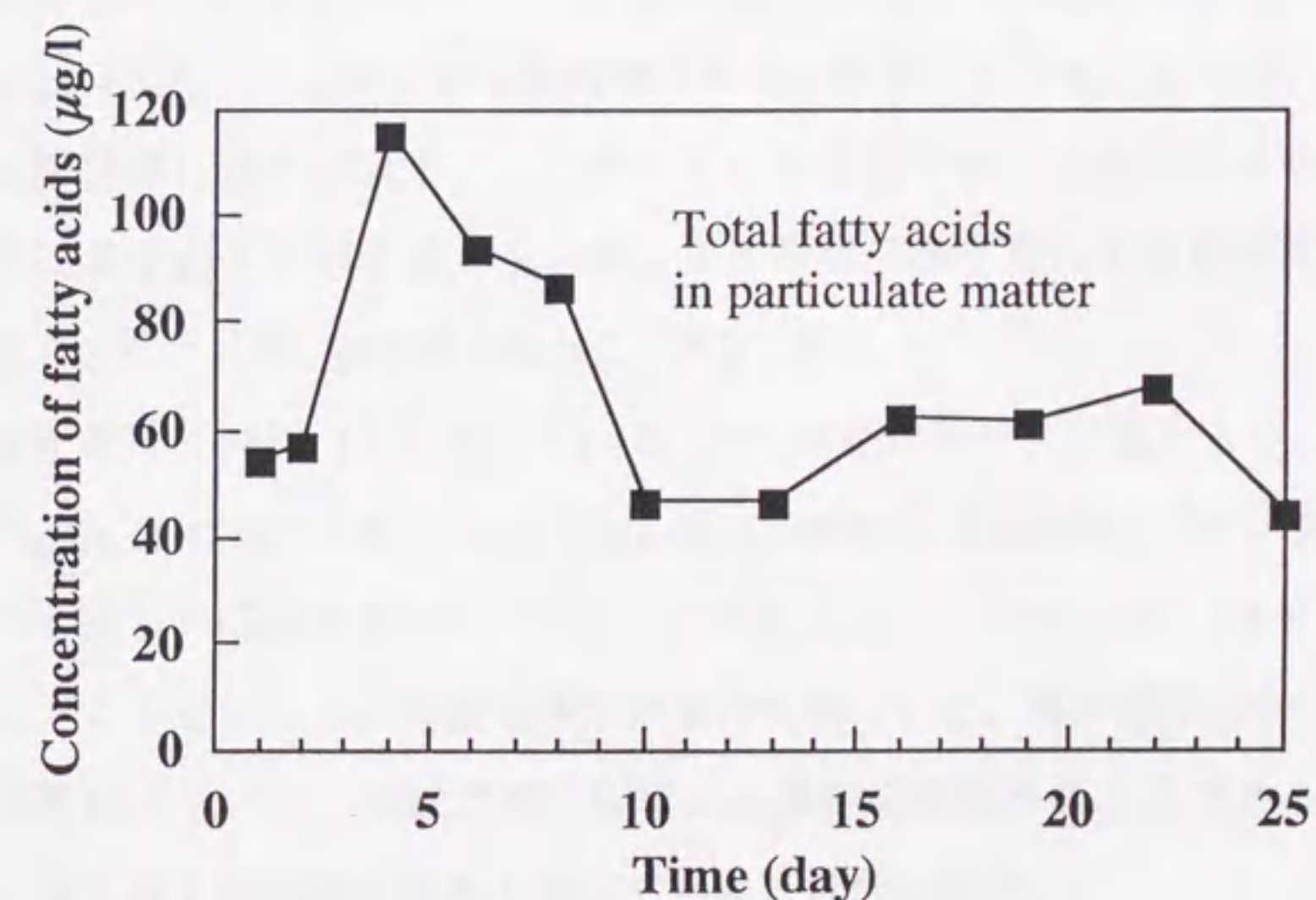


Fig. 12 Changes in the total concentration of fatty acids of particulate matter at a depth of 0-4 m in the mesocosm.

は、4日目に存在量が最大値を示した。Group B (18:1n-9, 18:2, 18:3n-3, 22:6) は、8日目と16日目に最大値を示した。Group C (18:0, 18:1n-7, 20:0, 15:0iso) は、8日目と20日目前後に最大値を示した。

3.3 考察

3.3.1 懸濁対脂肪酸の組成変動を支配する因子

各脂肪酸の濃度変化と植物プランクトンの群集組成の変化を比べると、4日目に最大値をとる点において、ケイ藻類とGroup A に分類した脂肪酸との相関が示唆されるが、その他については関係が見られない。そこで、懸濁態粒子中の脂肪酸組成について、因子分析を行った結果を、Table 6に示した。因子数は6と決定され、6因子の説明変量に対する寄与率は93.5%であった。

第1因子は、寄与率が42%で脂肪酸組成の最大の影響因子といえる。因子負荷量を見ると、特に12:0, 14:0, 16:1, 16:2, 16:3, 20:5の値が高い。Ackman et al. (1964) や Chuecas and Riley (1969)は、ケイ藻の*Skeletonema costatum*の脂肪酸について、14:0, 16:1, 16:2, 20:5が主要な脂肪酸であると報告している。これは、第1因子を代表する脂肪酸に非常に近く、したがって、第1因子はケイ藻類であると考えられる。さらに第1因子の因子得点を求め、ケイ藻類の現存量（炭素量換算）との相関を求めると、 $r^2 = 0.75$ で相関があった (Fig. 14)。

第2因子では、18:2, 18:3n-3, 18:1n-9, 22:6 が高い因子負荷量をもっている。Pohl and Zurheide (1979)やCobelas and Lechado (1989)は、培養植物プランクトンの脂肪酸について過去の研究をまとめている。それによると、22:6, 18:1, 18:4, 16:0を持つ植物プランクトンとして、渦鞭毛藻類が挙げられている。第2因子での18:4, 16:0の因子負荷量は小さいが、実験期間の後半には渦鞭毛藻類が優占種であったことを考えると、第2因子が渦鞭毛藻類を指している可能性は高い。

しかし、第2因子の因子得点を求め、渦鞭毛藻類の現存量との相関をとると、 $r^2 = 0.027$ で全く相関がなかった (Fig. 15)。この原因としては2つ考えられる。1つには、第2因子には、渦鞭毛藻の他に別の因子を含むことが考えられる。22:6, 18:1といった脂肪酸は、他の植物プランクトン (Cobelas and Lechado, 1989) や動

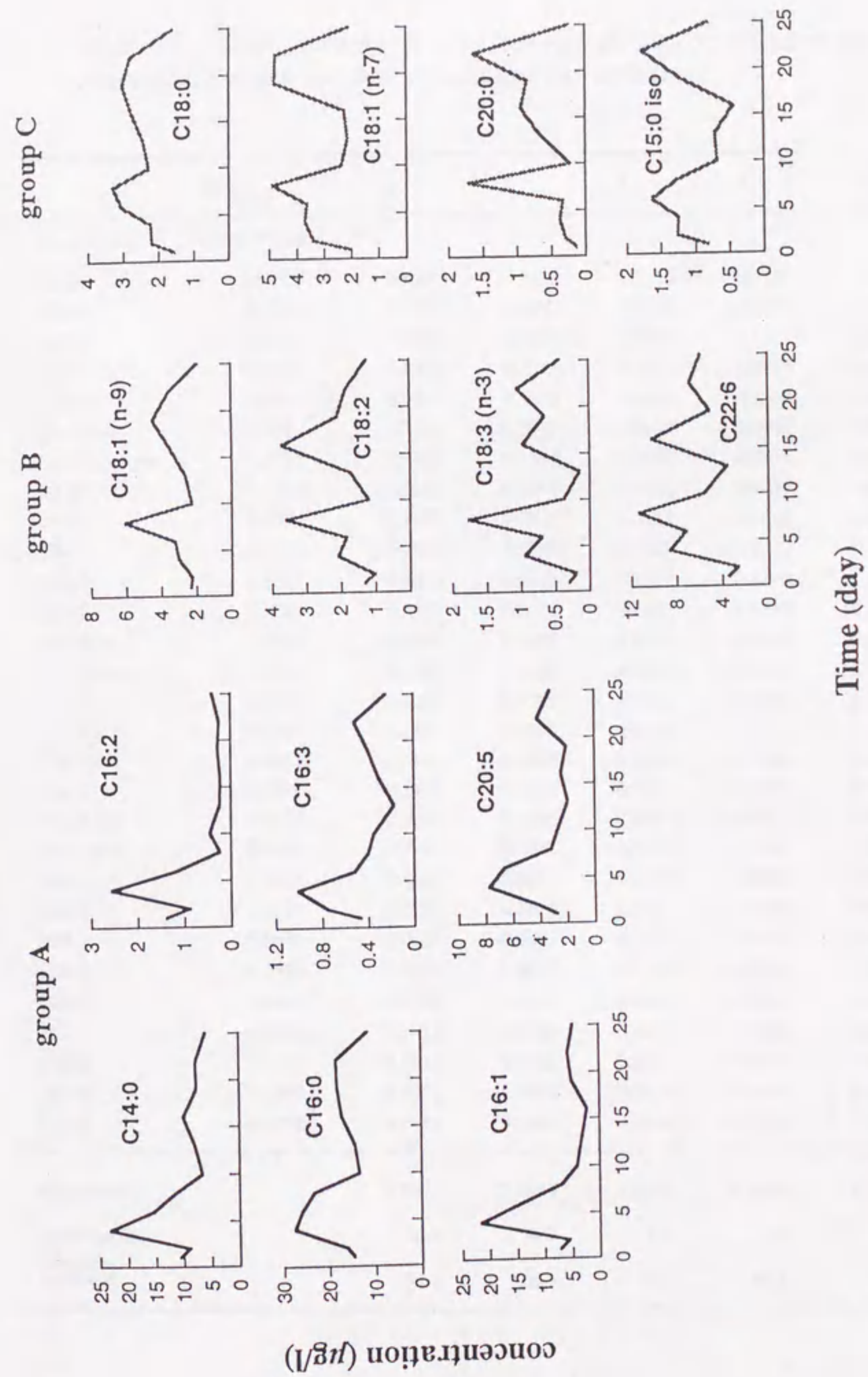


Fig. 13 Changes in concentrations of individual fatty acids in particulate matter at a depth of 0-4 m in the Bag C of the CEE in 1993.

Table 6 Factor loadings of Varimax-rotated factors extracted by principal component analysis, and their eigenvalues and variances.

Factor		1	2	3	4	5	6
Fatty acids	Communality						
C12:0	0.8377	0.8307	-0.2472	0.2118	0.1950	0.0103	0.0603
C13:0	0.9214	0.7397	-0.2057	0.0498	-0.0585	0.3131	-0.4775
C14:0	0.9857	0.9354	0.2842	-0.0039	0.1322	0.0889	0.0676
C14:1	0.8964	0.2458	0.4541	0.1702	0.3302	0.1182	-0.6913
C15:0	0.9621	0.7569	0.1096	0.3564	-0.1098	0.4495	-0.1896
C15:0 iso	0.9364	0.3414	-0.0311	0.9025	0.0045	0.0585	-0.0295
C15:0 anteiso	0.9725	0.2830	0.2594	0.9041	0.0632	0.0579	0.0209
C16:0	0.9921	0.7312	0.4734	0.4022	0.0807	0.2550	-0.0007
C16:1	0.9756	0.9692	0.0931	0.1461	-0.0629	0.0411	-0.0225
C16:2	0.9681	0.9452	-0.1295	-0.1201	0.1027	-0.1811	0.0155
C16:3	0.9577	0.8242	-0.0713	0.3110	0.1778	-0.2949	0.2408
C17:0	0.9569	0.5392	0.2740	0.6563	-0.1438	0.3459	0.1415
C17:0 iso	0.9875	0.3605	0.5502	0.1398	0.0870	0.6813	0.2520
C17:0 anteiso	0.8595	0.1388	0.1545	0.4359	0.4983	0.1855	0.5862
C18:0	0.9543	-0.1262	0.5799	0.5821	-0.0430	0.5087	0.0502
C18:1 n-7	0.9734	0.1035	0.3760	0.8902	-0.0675	-0.0487	0.1480
C18:1 n-9	0.9221	-0.1342	0.8087	0.4905	0.0471	0.0817	-0.0266
C18:2	0.9709	-0.1029	0.9335	-0.0371	0.1600	0.2003	0.1476
C18:3 n-3	0.9752	0.0921	0.9083	0.3641	-0.0370	-0.0872	-0.0132
C18:3 n-6	0.9295	0.5289	0.5521	-0.0964	0.5125	-0.1949	-0.1871
C18:4	0.9274	0.5856	-0.3311	0.2708	0.5696	-0.2500	0.1202
C20:0	0.9213	-0.3789	0.6875	0.5131	0.0945	0.0118	0.1808
C20:1	0.8683	-0.0626	-0.0871	0.1237	-0.9118	-0.0879	0.0487
C20:5	0.9307	0.9272	-0.0027	0.2514	-0.0251	0.0840	0.0073
C22:0	0.8456	-0.1164	0.6574	0.2489	0.3403	0.4656	0.0735
C22:1	0.9325	0.7814	-0.0090	-0.0273	0.1338	0.5497	0.0321
C22:6	0.9185	0.1915	0.9243	0.0260	-0.1475	0.0709	0.0054
C24:0	0.8546	0.6325	0.4694	0.3634	0.1054	0.1270	0.2736
C26:0	0.9798	0.2743	0.4089	0.2068	0.0147	0.1971	0.8097
Eigenvalue		12.1876	7.0348	2.7273	2.0803	1.7293	1.3544
Variance(%)		42.0	24.3	9.4	7.2	6.0	4.7
Cumulative variance (%)		42.0	66.3	75.7	82.9	88.8	93.5

物プランクトンなどの従属栄養生物 (Ackman, 1989) にも多く見られる。もう1つの原因としては、渦鞭毛藻類中の脂肪酸が、現存量と一次相関でないことが考えられる。植物プランクトンは同一種内においても、生態環境の条件によって、脂肪酸組成が変わることが知られている (Morris et al., 1985; Cobelas, 1989)。またメソコズム内では多種の渦鞭毛藻が観察されており、それらが、渦鞭毛藻類の現存量と脂肪酸の相関を悪くしていると思われる。これらの点は、今後の検討の余地がある。

第3因子は、br15:0-iso, br15:0-anteiso, 18:1n-7の因子負荷量大きい。これらはバクテリアの主要な脂肪酸であり、バクテリアの指標といわれている (Perry et al., 1979; Volkman et al., 1980)。したがって、第3因子はバクテリアである。

第4因子は、18:4, 18:3n-6に関係した因子であるが、これらの多不飽和脂肪酸は、海洋植物プランクトンには一般的に多い (Cobelas and Lechado, 1989)。よって、植物プランクトン由来であることが考えられるが、これだけでは、藻類の種類まで因子を特定できない。また、第5因子、第6因子では、因子負荷量が比較的大きい、br17:0, 26:0は、脂肪酸の指標として、それぞれ、バクテリア、陸源高等植物に由来するといわれる。したがって、第5因子、第6因子が、バクテリア、陸源高等植物である可能性がある。しかし、その場合、バクテリアであるとする第3因子と第5因子の区別ができないこと、メソコズム内に陸源高等植物の変動があるとは考えられないことから、第5因子、第6因子の決定は避けた。

第1因子と第2因子の寄与率は、42.0 %, 24.3 %であった。脂肪酸の多くがこの二つの因子によって決まっていると思われる。また、第3因子の寄与率は 9.4 %であり、脂肪酸の変動に対するバクテリアの寄与が、約1割と算出された。本実験では、残念ながらメソコズム内のバクテリアの観測を行っていないが、近年の細菌学者の研究によれば、海洋懸濁粒子の約1割がバクテリアの現存量である (Kogure and Koike, 1987)、一次生産の20-30 %がバクテリアによる生産である (Ducklow and Carlson, 1992) という報告があり、1割という値は、現実を逸脱したものではない。

因子分析の結果、第1因子から第4因子までの4つの因子での合計の寄与率は83 %であった。よって、懸濁態脂肪酸の組成変動の3/4以上を植物プランクトンの群集組成の変化とバクテリアで説明できた。

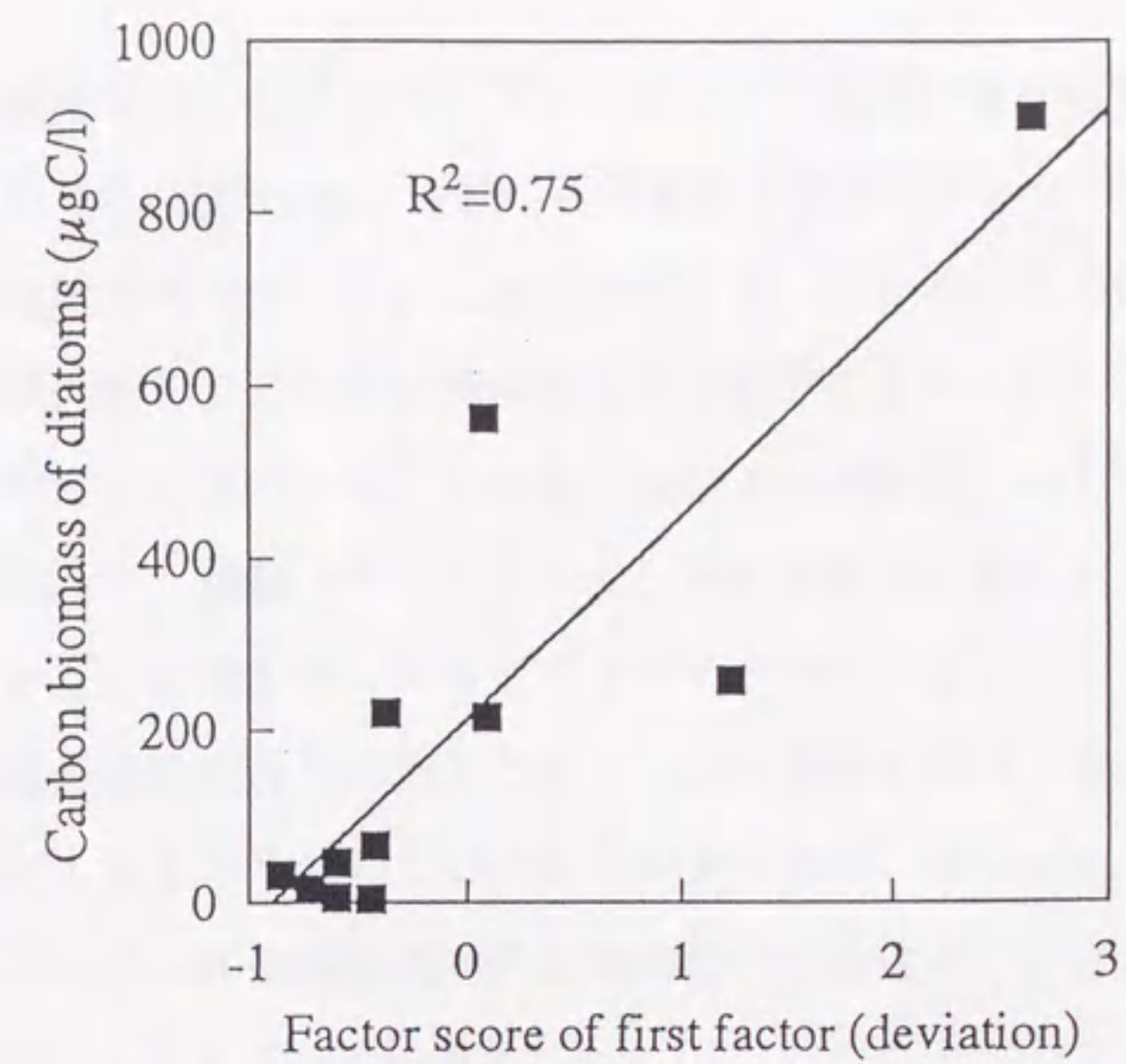


Fig. 14 Relationship between the first factor score and carbon biomass of diatoms.

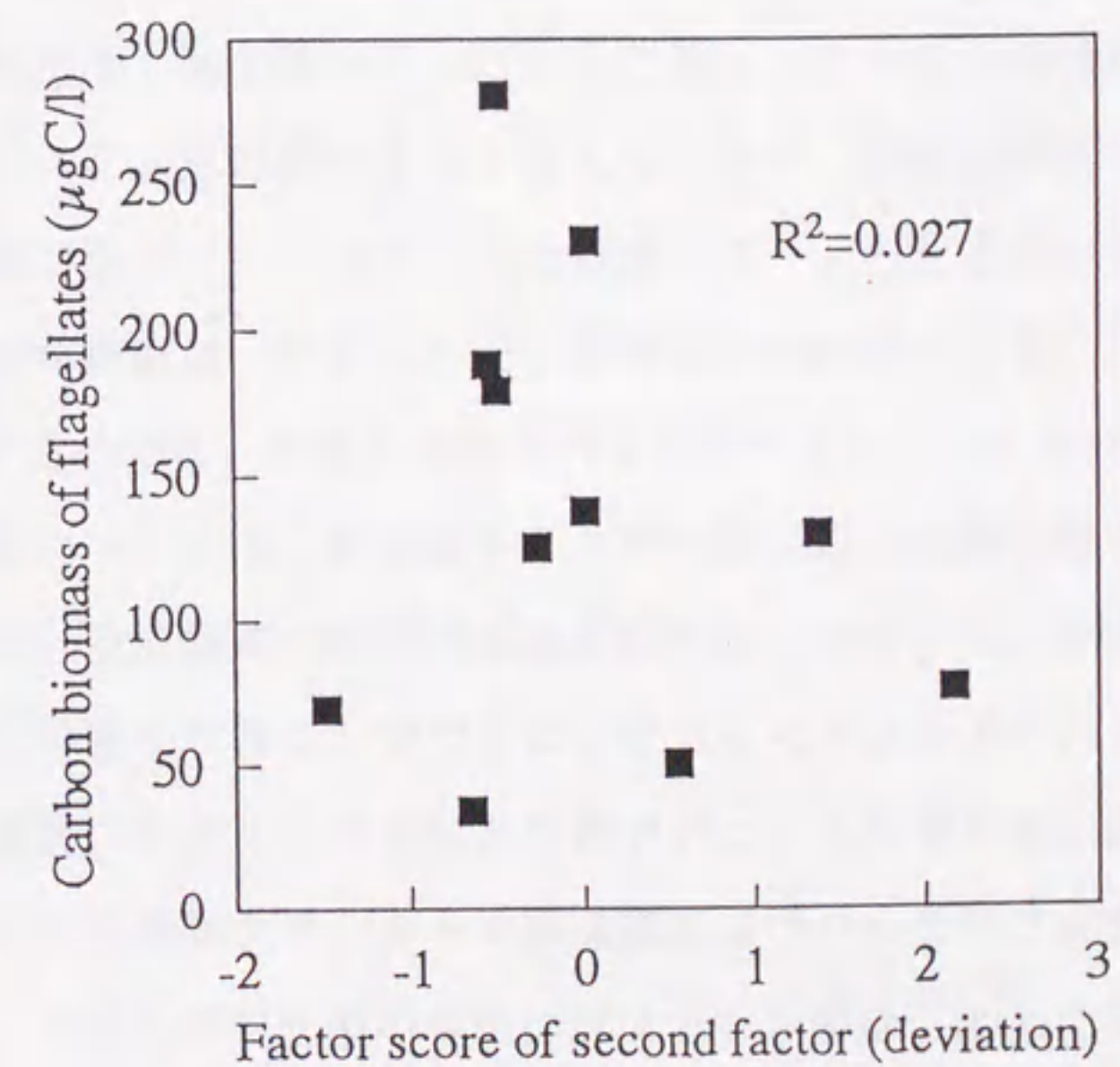


Fig. 15 Relationship between the second factor score and carbon biomass of dinoflagellates.

因子分析の結果では、因子の中にプランクトンの生理的変化は抽出されなかった。Mayzaud et al. (1990) は、断続的に栄養塩を添加するメソコズム実験で、懸濁粒子中の脂肪酸組成について、主成分分析を行っている。それによると、プランクトンの生理的変化による脂肪酸の変化が主成分の1つとして表れているとしている。本章でのメソコズムは、栄養塩添加による実験初日からの急激なプランクトンの増加があり、植物プランクトンの生理的変化を十分に追えなかった可能性もある。しかし、懸濁粒子のトリグリセライド中に、プランクトンの生理的変化による脂肪酸の変化がみられたことから、脂肪酸の変動が、植物プランクトンの生理的変化によるものを含んでいたとすべきである。したがって、本研究の因子分析の結果からは、脂肪酸組成への生理的変化の影響は、プランクトンの群集組成の変化に比べると小さいと結論される。

4. まとめ

メソコズム実験を行い、懸濁粒子中の脂肪酸が制御される要因について検討を行った。脂肪酸量は、各脂質クラスによって異なっていた。極性脂質中の脂肪酸は、植物プランクトン量に依存すると考えられたが、貯蔵性脂質であるトリグリセライドは植物プランクトンブルームの成長ステージの安定期から死滅期にかけて多かった。全脂肪酸は、それらと他の脂質中の脂肪酸を総和したものであり、生物量を反映するのでも、生理的要因だけを反映するものでもない。

脂肪酸の組成については、各脂質クラス中の脂肪酸と全脂肪酸で時系列変化について検討した。全脂肪酸の時系列組成変動の因子分析から、脂肪酸の時系列に変動する要因を分類をすることができた。それらはメソコズム内に存在したケイ藻類や渦鞭毛藻類、バクテリア由来と判断された。したがって、脂肪酸の組成を決める要因としては植物プランクトン群集組成及びバクテリアが重要であるとわかった。また、それらの脂肪酸の変動に対する寄与率は、83%と計算された。脂肪酸組成の時系列変動には、生物群集組成が大きく影響する。また、それに比べ、生理的変化は影響が小さいと考えられた。

第3章 ケイ藻ブルームに見られる沈降する粒子の脂肪酸組成

1. はじめに

沿岸域、高緯度海域などの一次生産の高い海域では、生産の高い時期に、生分解を受けていない完全体の植物プランクトンが多く沈降することが知られる (Hargrave and Taguchi, 1978; Smetacek, 1978; Riebesell, 1989)。また、植物プランクトンブルーム形成後の沈降粒子には、他の時期に比べ、C/N比の低い有機物が見られ (Davies and Payne, 1984; Honjo and Manganini, 1993)、植物プランクトンの沈降との関係が示唆される。

海洋メソコズムでは、植物プランクトンブルーム形成後に、粒子の沈降が観測される。そこで、この粒子について注目し、その脂肪酸組成の特徴の把握を行った。

2. 試料と分析方法

2.1. メソコズム実験と粒子の採集方法

メソコズム実験は、1986年7月15日から8月7日にかけて、カナダ、バンクーバー島のサーニッチ入り江、パトリシア湾において実施した。メソコズムの概要は、第2章のものと同一である。実験は、栄養塩（硝酸塩 1.8 g、リン酸塩 3 g、ケイ酸塩 0.18 g）を添加して植物プランクトンブルームを発生させて、その経過を観測した。分析に用いた試料は、メソコズム底部に堆積した粒子を、底部に連結したポンプにより2-4日毎に試料を採集した。実験期間中、計6個の試料を得た。得られた試料は、-20℃にて冷凍保存した。

また、メソコズムの0-4 m、4-8 m、8-12 mよりポンプ採水にて採水し、クロロフィル a は蛍光法により、植物プランクトンは光学顕微鏡観察により、栄養塩はオートアナライザーによりモニターされた。メソコズム内の有機物の光合成生産速度は、 ^{13}C 取り込み法を用いて、Hama et al. (1988)によって測定された。

2.2 脂肪酸の分析方法

粒子試料 (500-1000 mg 湿重量) を分析に用いた。試料を Bligh and Dyer 法 (Bligh and Dyer, 1959) に基づき、脂質成分の抽出を行なった。抽出液に蒸留水を加え、よく振とうして非脂質成分を分離した。油相に内部標準試料として、ヘンエイコサン酸 (21:0) を加え、濃縮した。以下の脂肪酸分析については、第2章と同じであるので省略する。

実験器具及び分析操作中の汚染については、ブランク実験を行ない、汚染が無視できる範囲であることを確認した。

3. 結果

3.1 メソコズム内の植物プランクトンブルーム

水塊中のクロロフィル *a* の濃度は、実験の開始とともに増加した。クロロフィル *a* 濃度は、0-4 m 層で 4 日目に、8-12 m 層で 8 日目に最大値をとった (Fig. 16a)。深度の増加にともない、最大値をとる日付が 2 日づつずれていた。また、各層でクロロフィル *a* は、最大値をとった後いずれも減少した。これは、硝酸塩の枯渇によるものである (Hama et al., 1988, Fig. 17)。

メソコズム内の有機物の生産速度について、Hama et al. (1988) のデータより水塊中、3 層での測定値を積算して、水塊中の全生産速度を計算した (Fig. 16b)。これを見ると、4 日目から 6 日目にかけてメソコズム内の有機物の生産が最も活発であったことがわかる。

プランクトンブルーム時の植物プランクトンの組成は、中心目ケイ藻類の *Chaetoceros* spp.、*Thalassiosira* spp. と 2-5 μ m の微少渦鞭毛藻類 (種は未同定) が優勢であった (Table 7)。クロロフィル *a* 濃度のピークは、*Chaetoceros* spp. と *Thalassiosira* spp. によるものであると判断される。実験の後半には、中心目ケイ藻類にかわって、羽状目ケイ藻類 *Cylindrotheca closterium*, *Nitzschia longissima*, *N. seriata* などが見られた (Table 7)。

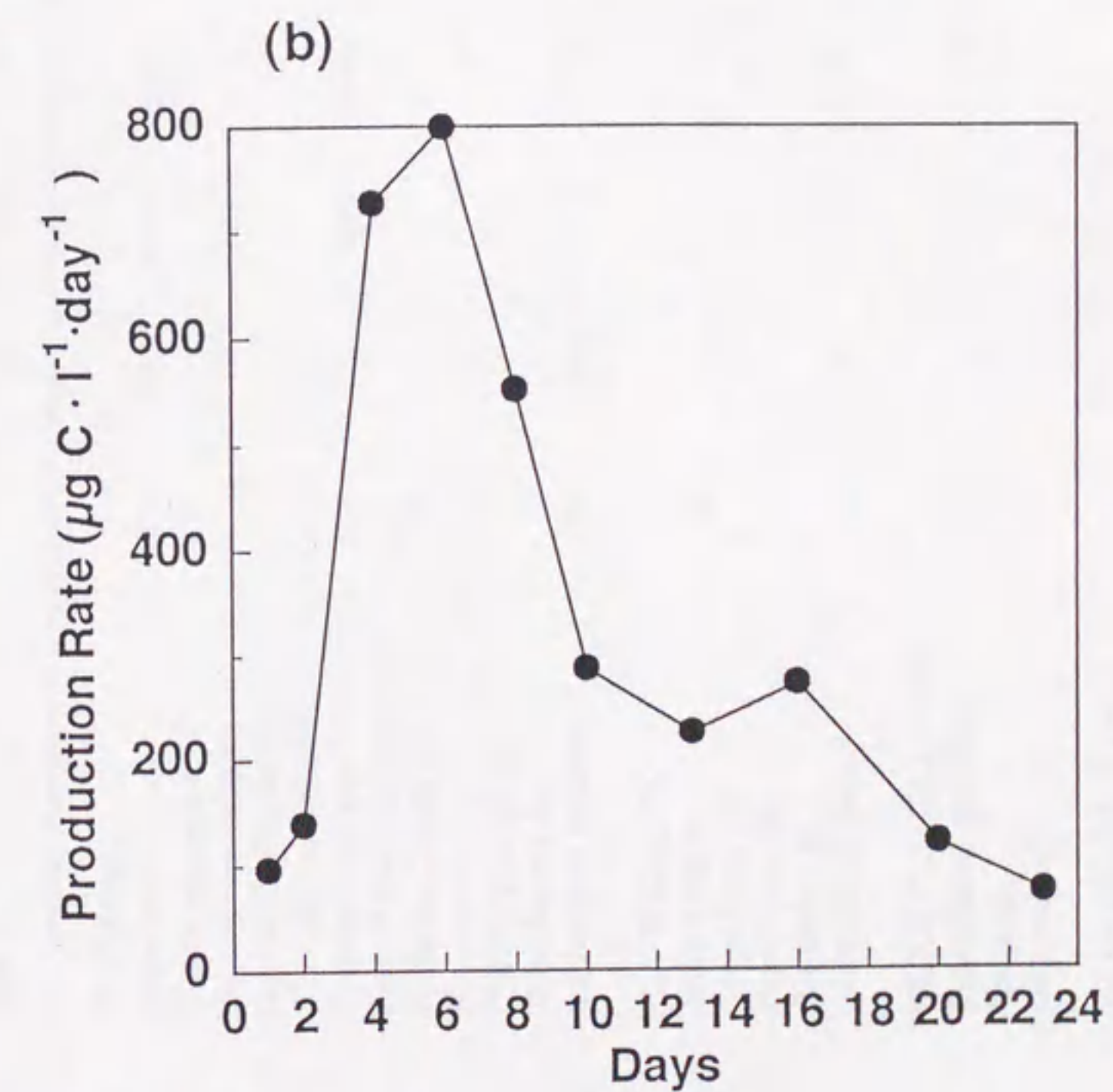
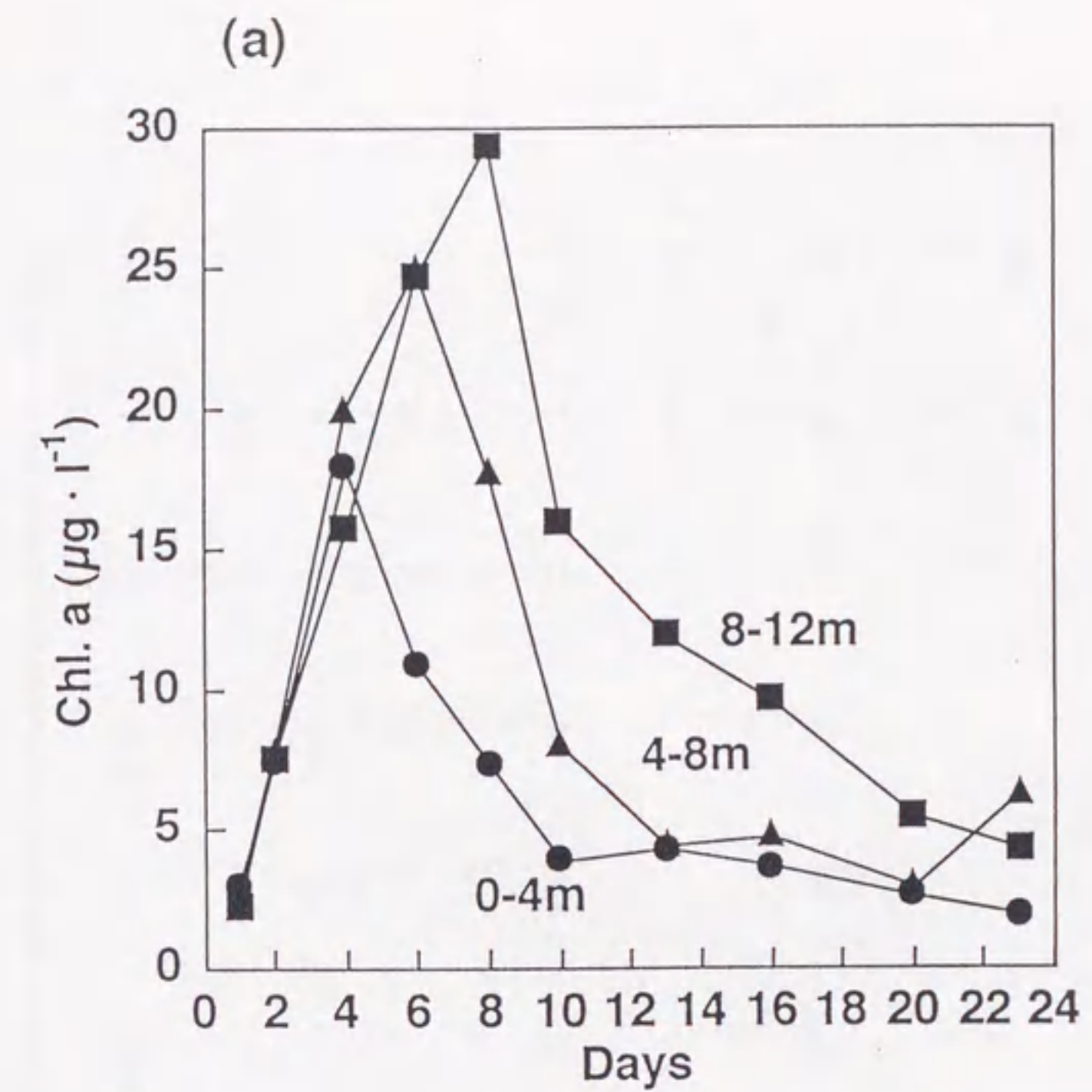


Fig. 16 Changes in (a) the concentrations of chl *a* at three layers and (b) integrated (0-12 m) production rates in the water column of the CEE in 1986.

Table 7 Cell number of phytoplankton species during the experiment of the CEE in 1986.

Day	1	2	4	6	8	10	13	16	20	23
DIATOMS										
<i>Chaetoceros</i> spp.	282	260	3647	12123	26432	10747	1120	52	4	38
<i>Coscinodiscus</i> sp.	2		4			2				
<i>Eucampia zoodiacus</i>	11	10	25		41	7	10	25	4	9
<i>Leptocylindrus danicus</i>							7	5		
<i>Skeletonema costatum</i>	22	29	254	1186	1775	7	103	103	5	
<i>Thalassiosira</i> spp.	4	5	10	77	50	15	541	66	15	15
<i>Cylindrotheca closterium</i>	5		7		5	10	10	42	38	2
<i>Nitzschia longissima</i>				23			12	22	12	5
<i>N. seriata</i>			5		18	2				
<i>Pleurosigma</i> sp.						5	2			
<i>Tropidoneis</i> sp.	10	10	7	68	91	105	2	32	2	1
unidentified pennates							60			
FLAGELLATES										
<i>Dinophysis</i> sp.	2				2			2	4	4
<i>Gyrodinium</i> spp.		1			2		4			
<i>Peridinium</i> spp.					2		4		2	
<i>Polykrikos</i> sp.					2		4		1	
unidentified dinos.	19	28	27	54	27	93	96	98	60	43
SILICOFLAGELLATES										
<i>Distephanus speculum</i>	1	1		9	9		5	2	2	5
<i>Ebria</i> sp.					5			2		
<i>Dicryocha</i> sp.									40	67
NANOFLAGELLATES										
unidentified, 2-5µm	2330	2660	10400	9990	14300	3560	2420	5420	3780	5410
unidentified, 6-20µm	160	140	1450	3600	2400	2230	680	1760	3320	970

(expressed as cell / ml)

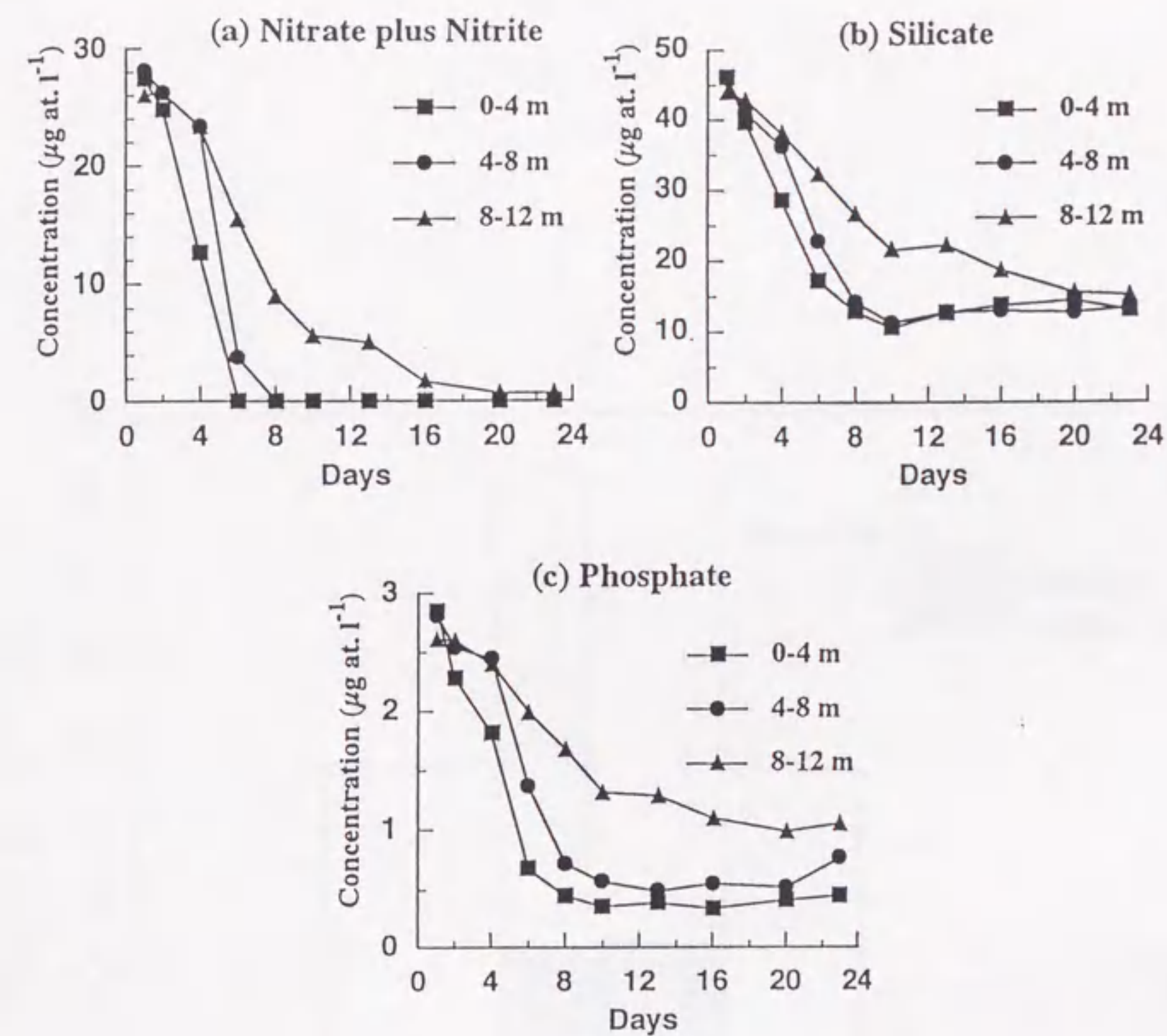


Fig. 17 Changes in the concentrations of nutrients in the CEE of 1986: (a) nitrate plus nitrite; (b) silicate; (c) phosphate.

3.2 メソコズム底部に沈降した粒子フラックス

沈降した粒子の全質量フラックスと有機炭素フラックスをFig. 18に示した。粒子フラックスは、4日目から16日目までが多く、8日目から13日目にかけて極大となった。全質量に対する有機炭素の割合は、1-4日目と4-8日目で10.2%、14.6%であったのに対して8日目以降は、24.4%-29.3%であった (Table 8)。

脂肪酸フラックスは有機炭素フラックスの時系列の変動と異なっており、8-10日目に多かった。有機炭素に対する脂肪酸炭素の比は、4-8日目と8-10日目で高かった (Table 8)。しかし、10日目以降に変化はなかった。C/N比は、6.3-7.7の通常の光合成生産物に見られる値であった。

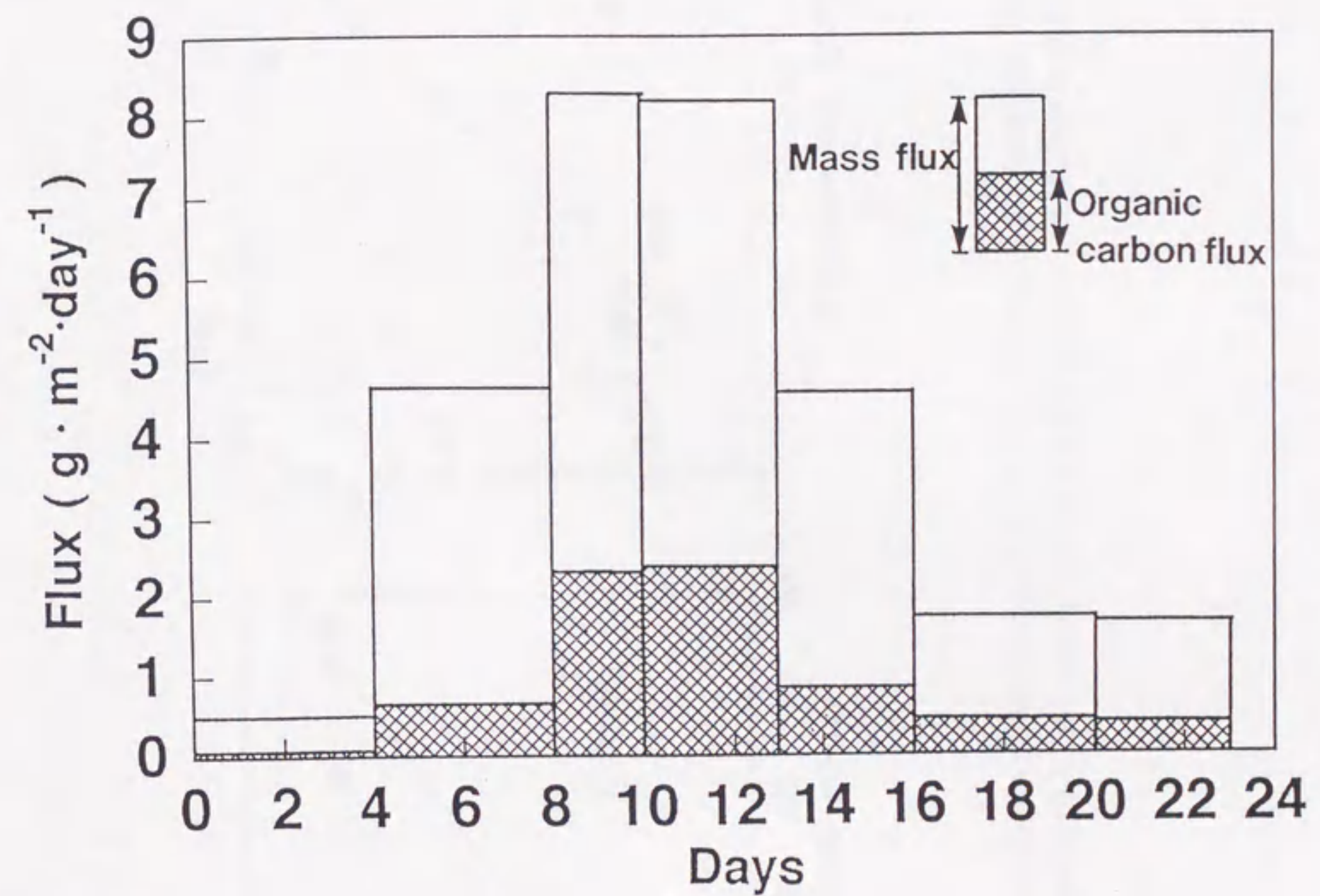


Fig. 18 Changes in mass and organic carbon fluxes of sinking particles collected from bottom of the CEE in 1986.