

# 海洋の物質循環におけるフィーカルペレットの役割

田中裕一郎<sup>1)</sup>

## 1. はじめに

地球温暖化に対応するためには、現在ならびに過去の地球環境を把握することが必要である。特に海洋は、地球表層の大きな炭素リザーバーであるので海洋における炭素循環メカニズムの解明は重要な課題である。海洋において、太陽光の到達する水深約200m以浅の有光層では、植物プランクトンの光合成によって栄養塩と二酸化炭素を原料として有機物が生産されている。この生産された有機物は動物プランクトン・ネクトンなどの摂取に伴うフィーカルペレット(糞粒)の形成や、植物プランクトン粒子の凝集などの粒状化プロセスを経て深層へ沈降する。そして、深海に運ばれた有機物は、相当量海水中で分解または溶解され、その一部も海底堆積物として除去される。現在、有光層での有機物と炭酸カルシウムの生産過程、中・深層での沈降過程、海底での堆積過程、そして再生産過程を含めた海洋の物質循環のメカニズムの解明を目的とした活発な調査、研究が進められている。

ところで、海洋地域での粒子状物質の沈降に関しては、セジメント・トラップ実験が有効である。特に沿岸域では、粒状フラックスの90%以上は大粒径の沈降粒子の一つであるフィーカルペレットの形を通じて鉛直輸送が行われている(Dunbar and Berger, 1981)。また、これらのフィーカルペレットの深層への輸送が、急速に行われていることがセジメント・トラップ実験によって確認されている(例えば、Honjo, 1978; Wiebe et al., 1976)。本稿では、このような海洋の物質循環における大型粒子の役割について述べるとともに、大型粒子の代表であるフィーカルペレットの特徴について紹介する。

## 2. 沈降粒子の種類

まず、海洋表層から深層に沈降する粒子の種類ならびに形状について述べよう。沈降粒子は動・植物プランク

トンの遺体(デトリタス)、フィーカルペレット、土壌粒子などから構成されている。これらの沈降粒子を一般にマリンスノー(marine snow)と呼んでいるが、マリンスノーの形成には、大きく二つの経路があると考えられている。第1の経路は、海洋プランクトンが粘液状膜(mucus web)、ハウス(house)、シース(sheath)など生物の持っている粘液膜で懸濁粒子を新たに凝集して、マリンスノーを形成する場合である。そして、第2の経路は、植物プランクトン、フィーカルペレット、微凝集物、バクテリア、無機物粒子などから構成される小さな粒子が物理学的プロセスによって衝突して生物学的に接着し、マリンスノーの形成が促進される場合である。第1経路では動物プランクトンが主要な役割を演ずるが、ゼラチン状のハウスによる凝集物のサイズは一般に1-20mmで、0.2mm-30cm以上になるものも報告されている(Alldrege and Madin, 1982)。なかでも尾虫類の粘液膜による凝集物の形成はマリンスノーの生成源として有光層だけでなく、無光層でも重要である。例えば、巨大な尾虫類は有光層下部や700m以深でも30-100cmのハウスを形成することが知られている(Barham, 1979; Yougluth, 1984)。さらに、植物プランクトンの多くの種はコロニーとなって、その周りに粘液シースを形成する。また、コッコリソフォリドを含む黄色鞭毛藻はゼラチン状のコロニーを形成する。この粘液により保護されたコロニーは、その植物プランクトンの死後、沈降粒子となる。動物プランクトンのフィーカルペレットの形状は、円筒形、楕円形、球形、平板状、渦巻き状に分けられる。そして、それぞれのフィーカルペレットからその源である動物プランクトンを識別することも可能である。例えば、円筒形のフィーカルペレットはオキアミ類、カイアシ類で、球形はカイアシ類、平板状はサルパ類である。

第1表に表層と深層におけるマリンスノーの量を測定したデータを示したが、表層約30mの厚さの水塊中のマリンスノーの量は海水1リットル中に最高500個浮遊しており、平均でも1リットル中に1-10個であるのに対

1) 地質調査所 海洋地質部

キーワード: マリンスノー, フィーカルペレット(糞粒), 鉛直輸送, コッコリソフォリド(円石藻)

第1表 海洋の表層と深層におけるマリンスノーの量 (Aldredge and Silver, 1988).

個数/リットル	海 域	文 献
表層 (上層 30m)		
1.9—2.8	モンテレー湾 (カリフォルニア)	Trent et al., 1978
0—8.0	サンタバーバラ (カリフォルニア)	Aldredge, 1979
0—3.7	カリフォルニア湾	"
0.7—14	モンテレー湾 (カリフォルニア)	Shanks and Trent, 1980
1.0—7.0	北東大西洋	"
0.1—1.1	南カリフォルニア	Aldredge and Cox, 1982
6.6—12	モンテレー湾	Knauer et al., 1982
35	"	Hebel, 1983
9.4—12	サア港 (カリフォルニア)	"
1—79	サンタバーバラ	Prezelin and Aldredge, 1983
2.8—5.6	南カリフォルニア沖	Beers et al., 1986
1.0—1.0	北東大西洋	Aldredge et al., 1986
1.9—4.0	南カリフォルニア	"
291—489	北カリフォルニア	Wells and Shanks, 1987
深層		
0.001—5.0	サルガッソー海	Honjo and Asper, 1982
0.2—7.5	カリフォルニア海流域 (モンテレー沖)	"
0.2—0.6	南カリフォルニア (水深 60m)	Orzeck and Nielsen, 1984
0.0005—0.004	北西大西洋亜熱帯域 (130—650m)	Aldredge and Youngbluth, 1985
0.016—0.38	中央メキシコ斜面直上海水 (80—900m)	Aldredge and Silver, 未公表資料
0.13—0.005	中央メキシコ (0—400m)	"
0.014—0.001	" (400—3000m)	"
0.5—2.5	パナマ海盆 (100—3000m)	Asper, 1986
0.0005—0.1	北東大西洋暖塊域 (100—1000m)	Bishop et al., 1980

して、深海では最高でも8個と少ない。この違いはマリンスノーの大部分が深海や海底に到達する前にバクテリアによる分解や海水の移流で、消失してしまうためであると考えられる。

### 3. 粒子の沈降速度

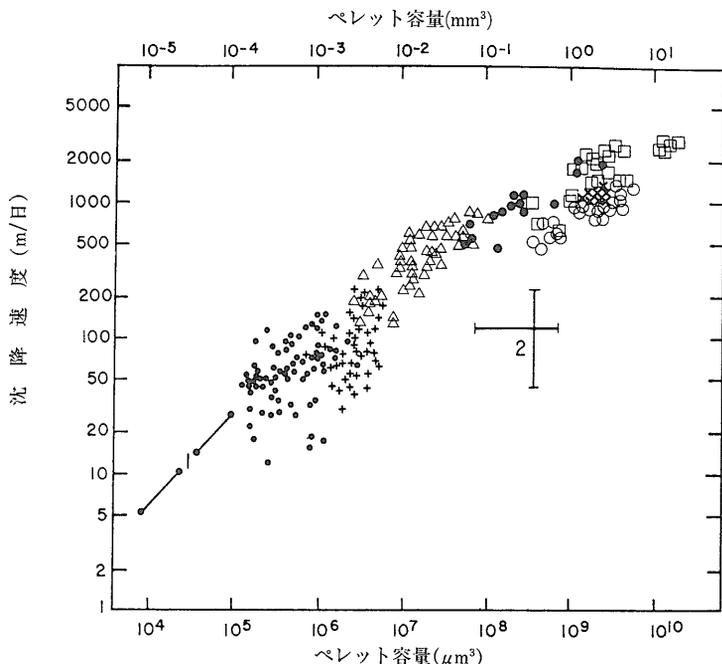
沈降速度は粒子の構成、サイズ、濃縮率(密度)によって決まる。しかしながら、凝集物は壊れやすいという性質により、その沈降速度を測定するのは難しく、実験室および野外における凝集物の測定結果は1—368 m/日と著しくばらついている。また、実験室内での測定では、採集の際に凝集物を圧縮したり潰れたりするため高い値が出る傾向がある。そこで、マリンスノー凝集物の沈降速度の推定を行うために、いろいろな方法が試みられている (Kajihara, 1971; Bishop et al., 1977; Aldredge, 1979; Billett et al., 1983; Lampitt, 1985)。Asper (1987) は、セジメント・トラップに堆積したフラックスと濃縮の比率から、現場での凝集物の沈降速度を計算した。それによると、4—5 mm サイズの凝集物が1 m/日であるのに対して、1—2.5 mm サイズのものでは36 m/日とサイズの

小さいほうが沈降速度が大きいという結果を得た。これは、4—5 mm サイズの凝集物が多孔のために密度が低くなるためであると考えられる。

マリンスノー凝集物が、ふわふわとした脆くて壊れやすいものであるのに対して、動物プランクトンによって形成されたフィーカルペレットは、外套膜に覆われているため比較的分解に強く、そのサイズも大きく、密度も高いので、生物・非生物起源物質の表層から深層への鉛直輸送に大きな役割を果たしている (Turner and Ferrante, 1979)。第1図は、北太平洋東部で得られた動物プランクトンのフィーカルペレットの体積と沈降速度の関係を示したものである。サルバ類のフィーカルペレットは体積も大きく、沈降速度は450—2,700 m/日とその中で最も大きい。また、翼足類のフィーカルペレットは440—1,800 m/日の沈降速度であった。そのほかオキアミ類、カイアシ類、小型カイアシ類のフィーカルペレットも、それぞれ大きさが決まっておりその沈降速度も推定されている。また、サルバ類と翼足類のフィーカルペレットでは、その容量と沈降速度との間に正の相関があるが、同じサイズのペレットでもその沈降速度に違いが認められるのは、ペレットの形状と密度を反映した結果で

第1図

動物プランクトンのフィーカルペレットの量と沈降速度の関係 (Bruland and Silver, 1981). (○), (□), (×) は東部北太平洋の 37° 0' N, 124° 12' W; 35° 59' N, 125° 58' W; 31° 58' N, 133° 38' W の位置における二つのサルパ種 *Salpa fusiformis* と *Pegea socia* の値, (●) は 35° 59' N, 125° 58' W における翼足類 *Corolla spectabilis* の値, 数字の "2" はウミタル類 *Doliolletta gegenbaurii* の値である. また, 比較データとして, 数字 "1" は幼生期のカイアシ類の値 (Paffenhofer and Knowles, 1979), (・) は小型のカイアシ類, (+) はカイアシ類, (△) はオキアミ類の値である (Small et al., 1979).



ある.

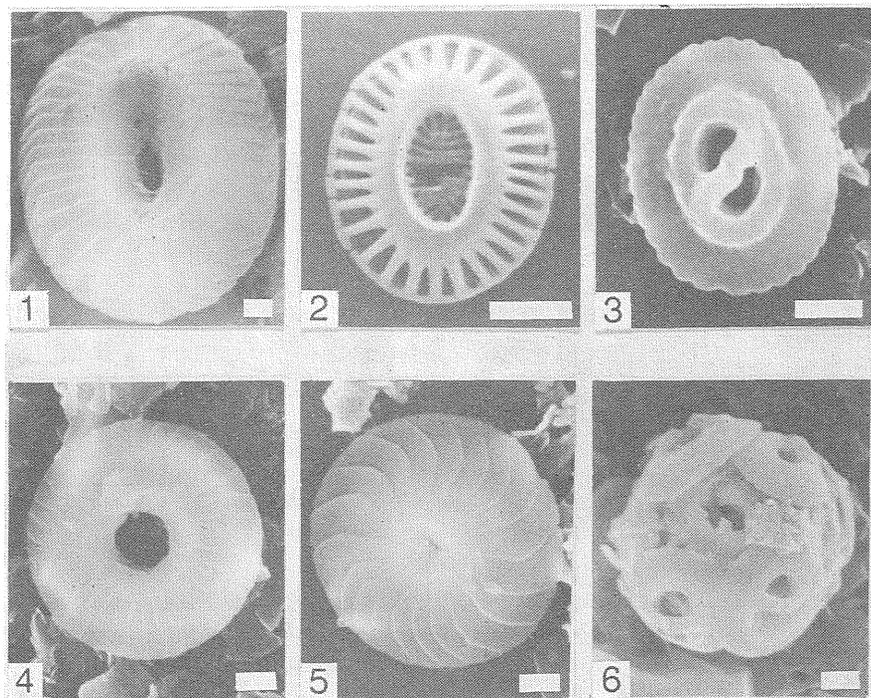
Small et al. (1979) は, カイアシ類のペレットの沈降速度は12—225m/日で, オキアミ類のそれは50—900m/日と推定している. このことは, サルパ類ペレットの沈降速度は他の動物プランクトンに比べて3倍以上になっていることを示している. したがって, 海洋表層で生成された有機物質の下方への輸送に関して, サルパ類と翼足類のフィーカルペレットは重要であると考えられる.

以上のように, 物質の鉛直輸送には, フィーカルペレットによる受動的な輸送のほかに, 生物自身が鉛直移動するという能動的な輸送も行われている. サルパ類は広温性の動物プランクトンであり, 良く発達した温度躍層を通過して1時間に200—600mほど垂直移動するという観測結果がある. また, Wiebe et al. (1979) によると, サルパ類のある種は少なくとも800mは鉛直移動することから, フィーカルペレットの沈降速度の推定はより難しいものとなる. すなわち, 表層で摂取された植物プランクトンが水深800mでフィーカルペレットとして排泄される可能性があるからである. しかしながら, 海洋を表層, 中層, 深層と分けたとき, もっとも海流の流れの強い表層の部分でサルパ類による輸送が行われていることは, 沈降速度の推定はともかく, 少なくとも鉛直方向の物質の循環を考える際に非常に重要なことであると考えられる.

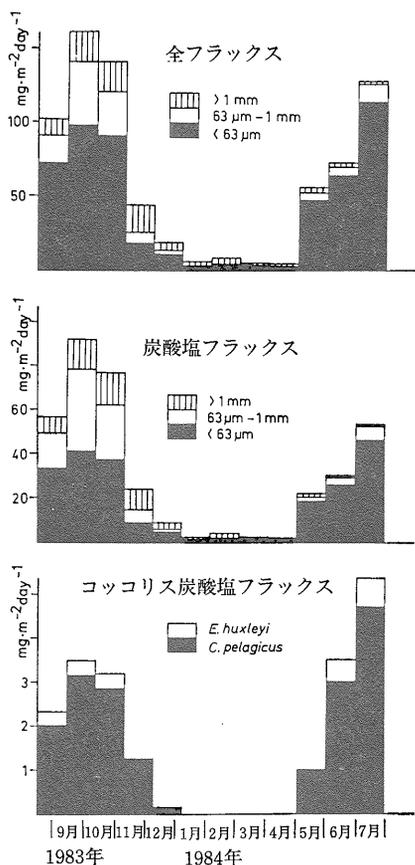
#### 4. コッコリソフォリートの役割

フィーカルペレットの構成物のうち, 植物プランクトンとしては, 主にコッコリソフォリド (円石藻), 珪藻, 渦鞭毛藻がある. 特に, コッコリソフォリドは, 細胞表面が直径1—15μmのCaCO<sub>3</sub>からなるコッコリスによって覆われている単細胞の藻類である (第2図). コッコリスの形成はコッコリソフォリドの細胞内で行われ, 完成したコッコリスが細胞外へ押し出される. この一連の石灰化は, 細胞内において結晶形成部位のCa<sup>2+</sup>を特異的に結合する酸性多糖の存在により可能と考えられている. 加えて, 光合成に伴うpHの上昇とCO<sub>3</sub><sup>2-</sup>の増加も石灰化を促進する要因であるとみられている. このコッコリソフォリドは海洋の一次生産者であり, 世界の海洋に広く分布している. また, 炭酸カルシウムからなるコッコリスを持っていることより, 炭素循環に大きく関わっていることが予想される. したがって, 水柱におけるコッコリソフォリドの挙動を把握することは, 炭素循環の解明にとって極めて重要なことである.

さて, 海洋に沈積するコッコリスの経年変化は, コッコリソフォリドの現存量の季節変化とコッコリソフォリド群集の種構成に密接に関係している. また, この現存量の季節変化は, 大増殖を起こす水温, 太陽日射量, 栄養塩変化に起因していると考えられる. ノルウェー海の水深2,600mの地点 (69° 11.10' N, 10° 59.60' E) に



第2図  
 コッコリスの写真. 1. *Coccolithus pelagicus* (Wallich) Schiller. 2. *Emiliana huxleyi* (Lohmann) Hay and Mohler. 3. *Gephyrocapsa oceanica* Kamptner. 4. *Umbilicosphaera sibogae foliosa* (Kamptner) Okada and McIntyre. 5. *Calcidiscus leptoporus* (Murray and Blakman) Loeblich and Tappan. 1-5 は、コッコリスであり、6はコッコリソフォールドである。各スケールは1 $\mu$ m示す。



第3図 北西大西洋東部 (69° 11.10'N, 10° 59.60'E) ノルウェー沖における1983年8月15日から1984年7月15日までの各月の全フラックス、炭酸塩フラックス、コッコリス炭酸塩フラックスの値 (Samtleben and Bickert, 1990)。

約1年間係留されたセジメント・トラップ測定の結果 (Samtleben and Bickert, 1990) によると、沈積していたコッコリソフォールドのフラックス量の経年変化は5—7月、8—11月、12—4月の3時期に区分される(第3図)。また、セジメント・トラップ中に存在が確認されたコッコリソフォールドの中で、高緯度域に多産することが知られている *Coccolithus pelagicus* と *Emiliana huxleyi* が優勢であることから、表層の生産量を反映していたことも明らかになった。ところで、表層に棲息していたコッコリソフォールドが死ぬと、大部分は表面を覆っていたコッコリスは剥がれてしまい、単体のコッコリスとして沈降して行く。しかしながら、単体のコッコリスによる沈降では沈降中に溶解されてしまい深層には沈積できない (Honjo, 1976; Turner and Ferrante, 1979)。したがって、深層あるいは深海底にコッコリスが到達できる必要条件是、保護膜の存在ということになる。実際に、このノルウェー海の水深2,600mの深度に設置したセジメント・トラップ実験では、溶解作用にもっとも弱いコッコリス種の存在は認められなかったものの、大部分の種は捕獲されていた。北太平洋の155°W線沿いの表層から

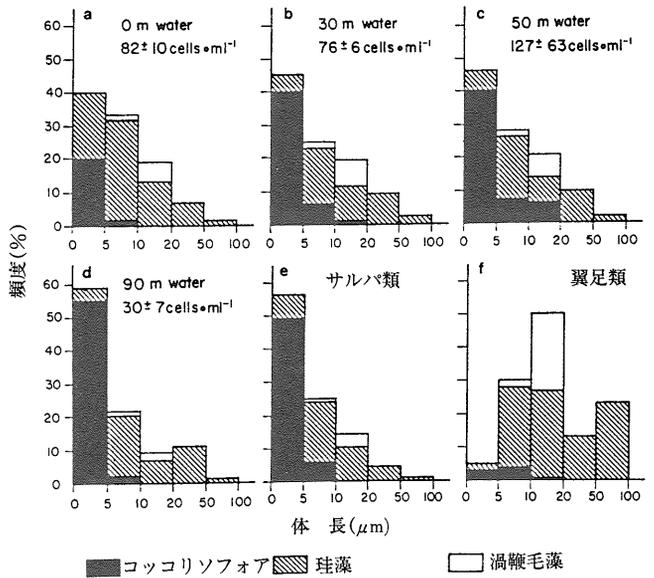
水深4,000mまでのコッコリスを調べた結果、鉛直方向の種の多様性はほとんど変化がないこと (Honjo, 1975), さらに、北大西洋のサルガッソー海の炭酸カルシウム補償深度 (CCD) より深い5,367mの深層でも19種のコッコリスが観察されている (Honjo, 1978) ことなどから、フィーカルペレットという外套膜による保護作用があることが立証されている。

ところで、棲息しているコッコリソフォリードと沈積したコッコリスの構成内容は必ずしも一致しないという事実もある。例えば Samtleben and Bickert (1990) によると、有光層で生成されたコッコリソフォリードと沈積したものとの間に1カ月から2カ月の時間のずれが認められている。これは先に述べたように、植物プランクトンの季節的变化に加えて動物プランクトンの摂取活動に影響されることと、フィーカルペレットの形状、サイズ、密度の違いが沈降速度に関係しているためであるとみられる。また、別の原因として、コッコリソフォリードの大部分が動物プランクトンの腸を通過するときや、フィーカルペレットを形成するときに破壊されてしまい、その時点で、構成種の内容が変わってしまったとも考えられる。さらに、セジメント・トラップの水深と表層の間の海流の挙動が深く関わっていたのかも知れない。

そのほかのコッコリソフォリードの鉛直輸送としては、コッコリスを原生生物、有孔虫類、有鐘類の側面に膠着させたものがトラップ試料の中に見られることから、これら CaCO<sub>3</sub> による殻形成を行う動物プランクトンの遺骸による鉛直輸送も考えられる。

### 5. フィーカルペレットと炭酸塩フラックスとの関係

第4図は、有光層の植物プランクトンの頻度分布とフィーカルペレットの頻度を示したものである。植物プランクトンの現存量はコッコリソフォリードが明らかに優勢であり、特に体長が5μm以下では90%以上を占め、その中身は3—7μmのコッコリソフォリードの *E. huxleyi* であった。植物性プランクトンの量は、サルパ類のフィーカルペレットでは5μm以下がもっとも多く、コッコリソフォリードが植物プランクトンの50%以上を占めている。それに対して、翼足類のペレットは珪藻が多く、10—20μm サイズでは渦鞭毛藻が多い。サルパ類は海洋に広く分布している動物プランクトンであり、しばしば



第4図 植物プランクトンの階級別頻度分布。(Silver and Bruland, 1981). (a)-(d)は海水中、(e)はサルパ類 (*Salpa fusiformis* と *Pegea socia*) のフィーカルペレット中、(f)は翼足類 (*Corolla spectabilis*) のフィーカルペレット中における割合。

サルパ・ブルームと呼ばれるパッチを成すことが知られている。例えばカリフォルニア海流におけるサルパ類の大きな種群は少なくとも4カ月以上20—45万 km<sup>2</sup>にもわたって分布しているという報告がある。このサルパ類の広域の分布は豊富なフィーカルペレットの生成を意味し、実際、フィーカルペレットの約60%がサルパ類によると考えられている (Dumbar and Berger, 1981)。したがって、表層のサルパ類の存在は、コッコリソフォリードの摂取ならびにフィーカルペレットとしての排泄を通して、炭酸カルシウムの深海への輸送に大きく関与していることになる。

フィーカルペレットは Honjo (1978, 1980) の観察によると、色や表面組織、その中に含まれる内容物をもとに二つのグループに分けることができる。第1のグループの特徴は、フィーカルペレットの色が深緑色で、側面に無数の細かな斑点状の孔があることである。このフィーカルペレットは細胞や細胞小器官の解体した緑色素、コッコリス、粘土から構成されていて、小型の有孔虫殻、球形のソラコスフェア、コッコリスフェアが一般に含まれている。また、表面はコッコリス、珪藻の破片、珪質鞭毛藻とその破片、粘土鉱物によって覆われている。このペレットの乾燥重量の約55%は骨格粒子で構成されており、ほとんどのコッコリスは完全な形で残されている。さらに、有機物量は20%を越え、Sr, Ca もかなり含ん

第2表 鉛直方向における中層でのフラックス最高値の水深 (Karl and Knauer, 1984).

海域	フラックス が増加する 水深 (m)	測定パラメーター	文 献
サルガッソー海 (31° 33'N, 55° 55'W)	976—3694	珪酸塩	Honjo, 1980
デメララ深海平原 (13° 30'N, 54° 00'W)	>389	珪酸塩	"
"	>389	Mn, Ti, V, Sc, Co, Si, Al, Fe, K, 230Th, 232Th, 210Pb, clay	Brewer et al., 1980
"	389—988	有機炭素比, ステロール	Wakeham et al., 1980
"	389—988	ステロール (< 1 mm) コレステロール (1 < 1 mm)	Gagosian et al., 1982
パナマ海盆 (5° 21'N, 81° 53'W)	2265—2869	全フラックス, 有機炭素, 窒素, 珪素	Honjo et al., 1982
中央北太平洋 (18° 44'N, 156° 50'W)	600—900	A T P	D. Karl and C. Lorenzen 未公表資料
中央北太平洋 (15° 21'N, 151° 29'W)	978—2778	全フラックス, 炭酸塩, 珪酸塩, 有機炭 素, 窒素, 窒素, 酸素	Honjo, 1980
"	978—2778	全フラックス, 有機炭素, 窒素, 珪素	Honjo et al., 1982
北東太平洋 (33° 50'N, 123° 00'W)	750—1500	有機炭素, 窒素	Knauer and Martin, 1981
"	500—1500	フィーカルペレット (総数, 種々の体長)	Urrere and Knauer, 1981
北東太平洋 (36° 07'N, 122° 47'W)	385—1100	A T P	Fellows et al., 1981
北東太平洋 (35° 45'N, 123° 45'W)	250—750	239+240Pu, 241Am	Fowler et al., 1983
"	50—1100	Al	K. Bruland 未公表資料
"	700—1100	有機炭素, 窒素, A T P, R N A, フィ ーカルペレット (総量, 種々の体長, 尾 虫類)	Karl and Knauer, 1984

でいるという特徴がある。

他のグループは、赤褐色で大部分が粘土粒子からできているフィーカルペレットである。深緑色のフィーカルペレットが生物物質に富んでいたのに対して、このペレットは大部分が粘土鉱物で占められており、有機物質や炭酸塩はほとんど含まれない。また、ペレットの表面も粘土粒子によって覆われている。構成物のうち数少ない生物源骨格粒子はコッコリスに限られるが、溶解に比較的強い種である *Emiliania huxleyi*, *Gephyrocapsa oceanica* の2種の存在が認められたのみで、他の種は解けたと考えられる。したがって、赤褐色のフィーカルペレットは有機炭素の含有量が全体の約5%と少なく、窒素量も約0.6%と少ない。そのほか、両方の特徴が混ざりあったフィーカルペレットもあるが、全体からみると量は少ない。

北大西洋のサルガッソー海の水深5,367mに設置されたセジメント・トラップの炭酸塩はすべて生物起源のものであった (Honjo, 1978)。その沈積量は有孔虫が2.4mg

/m<sup>2</sup>/日、コッコリスが4.9mg/m<sup>2</sup>/日、ソラコスフェアが0.4mg/m<sup>2</sup>/日、翼足類が0.6mg/m<sup>2</sup>/日であり、それぞれの量比は順に29, 59, 5, 7%で全体の6割をコッコリスが占めている。この例は、コッコリスが炭酸塩フラックス量に大きく関与していることを示すよい例である。

ところで、コッコリスの深海への鉛直輸送過程には、フィーカルペレットによるほかにコッコリスフォリドがコロニーを形成することによる方法がある。パナマ沖の水深890, 2,590, 3,560mに2カ月間係留したセジメント・トラップ結果によると、全量フラックス、有機炭素フラックス、炭酸塩フラックスは、2—3月、6—7月に増加が認められ、動物プランクトンの現存量の増加時期とも一致している (Honjo, 1982)。これら3層の炭酸塩フラックスの多い時期は、コッコリスフォリドの *Umbilicosphaera sibogae* がフラックスの大部分を占めており、逆に炭酸塩フラックスの少ない時期には棲息ならびにセジメント・トラップ中のフラックスとも *U. sibogae* は少ない。このようにセジメント・トラップに

沈積した炭酸塩フラックスのほとんどが1種で占められている現象は、フィーカルペレットによる鉛直輸送では説明できない。これは、大量に繁殖したコッコリソフォリドがコロニーを形成し、そのときにできる粘液状の外殻膜の保護により深層に輸送された例と言える。したがって、輸送方法は異なるが、コッコリソフォリドが炭酸塩フラックスの重要な成分であることは、この観測からも立証された。

フィーカルペレットの全フラックス量は、一般的には有光層で高く、水深が増すとともに減少するとみられている。しかし、海域によって水深は変わるものの中層で再び増加する場合がある(第2表)。中層域では、細菌性の化学合成生物による分解ならびに再生作用によってフラックスが増加するという考えが有力であるが、中層水の移流による影響も考えられ、フラックス増加のメカニズムについてははっきりとした答えは出ていない。しかしながら、以上に述べてきたように、フィーカルペレットの鉛直変化と全炭酸量のフラックスとの間に強い相関が見られることから、炭素循環のメカニズム解明に際し、フィーカルペレットによる鉛直輸送が重要な役割を果たしているのは間違いないことである。

## 6. まとめ

海洋表層で植物プランクトンによって生成された有機物は、動物プランクトンによる摂取ならびに排泄の過程を経て、深海へ輸送される。その鉛直輸送を担っているフィーカルペレットは物質循環において大きな役割を果たしている。したがって、物質循環における炭素フラックス量を正確に評価するためには、フィーカルペレットの沈降速度の推定の精度の向上や詳細な構成物内容の把握が望まれる。

### 文 献

- Allredge, A. L. (1979): The chemical composition of macroscopic aggregates in two neritic seas. *Limnol. Oceanogr.*, **24**, 855-866.
- Allredge, A. L. and Cox, J. L. (1982): Primary productivity and chemical composition of marine snow in surface waters of the Southern California Bight. *J. Mar. Res.*, **40**, 517-527.
- Allredge, A. L. and Madin, L. P. (1982): Pelagic tunicates: unique herbivores in the marine plankton. *Bioscience*, **34**, 1641-1652.
- Allredge, A. L. and Youngbluth, M. J. (1985): The significance of macroscopic aggregates (marine snow) as sites for heterotrophic bacterial production in the mesopelagic zone of the subtropical Atlantic. *Deep-Sea Res.*, **32**, 1445-1456.
- Allredge, A. L. and Silver, M. W. (1988): Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Prog. Oceanogr.*, **20**, 41-82.
- Allredge, A. L., Cole, J. J. and Caron, D. A. (1986): Production of heterotrophic bacteria inhabiting macroscopic organic aggregates (marine snow) from surface waters. *Limnol. Oceanogr.*, **31**, 68-78.
- Asper, V. L. (1986): Accelerated settling of marine particulate matter by "marine snow" aggregates. PhD Thesis, Massachusetts Institute of Technology/Woods Hole Oceanographic Institution. WHOI 96-12 189pp.
- Asper, V. L. (1987): Measuring the flux and sinking speed of marine snow aggregates. *Deep-Sea Res.*, **34**, 1-17.
- Barham, E. G. (1979): Giant larvacean houses: Observations from deep submersibles. *Science*, **205**, 1129-1131.
- Beers, J. R., Trent, J. D., Reid, F. M. H. and Shanks, A. L. (1986): Macroaggregates and their phytoplanktonic components in the Southern California Bight. *J. Plankton Res.*, **8**, 475-487.
- Billett, D. S. M., Lampitt, R. S., Rice, A. L. and Mantoura, R. F. C. (1983): Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos. *Nature*, **302**, 520-522.
- Bishop, J. K. B., Edmond, J. M., Ketten, D. R., Bacon, M. P. and Silker, W. B. (1977): The chemistry, biology, and vertical flux of particulate matter from the upper 400m of the equatorial Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.*, **24**, 511-548.
- Bishop, J. K. B., Collier, R. W., Ketten, D. R. and Edmond, J. M. (1980): The chemistry, biology and vertical flux of particulate matter from the upper 400m of the Panama Basin. *Deep-Sea Res.*, **27**, 615-620.
- Brewer, P. G., Nozaki, Y., Spencer, D. W. and Fleer, A. P. (1980): Sediment trap experiments in the deep North Atlantic: isotopic and elemental fluxes. *J. Mar. Res.*, **38**, 703-728.
- Dunbar, R. B. and Berger, W. H. (1981): Fecal Pellet flux to modern bottom sediment of Santa Barbara Basin (California) based on sediment trapping. *Geol. Soc. Am. Bull.*, Part I, **92**, 212-218.
- Fellows, D. A., Kerl, D. M. and Knauer, G. A. (1981): Large particle fluxes and the vertical transport of living carbon in the upper 1,500m of the northeast Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.*, **28**, 921-936.
- Fowler, S. W., Ballestra, S., La Rosa, J. and Fukai, R. (1983): Vertical transport of particulate-associated plutonium and americium in the upper water column of the Northeast Pacific. *Deep-Sea Res.*, **30**, 1221-1233.
- Gagosian, R. B., Smith, S. O. and Nigrelli, G. E. (1982): Vertical transport of steroid alcohols and ketones measured in a sediment trap experiment in the eq-

- uatorial Atlantic Ocean. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **46**, 1163-1172.
- Hebel, D. V. W. (1983): Concentration and flux of trace metals, carbon-nitrogen, and particulate matter in marine snow. Master's Thesis, San Francisco State University, 69pp.
- Honjo, S. (1975): Dissolution of suspended coccoliths in the deep-sea water column and sedimentation of coccolith ooze. *In*: Sliter, W. V., Be, A. W. and Berger, W. H., editors, *Dissolution of deep-sea carbonates*. Cushman Found. *Foram. Res., Spec. Publ.*, **13**, 114-128.
- Honjo, S. (1976): Coccoliths: production, transport and sedimentation. *Marine Micropal.*, **1**, 65-79.
- Honjo, S. (1978): Sedimentation of materials in the Sargasso Sea at a 5,367m deep station. *J. Mar. Res.*, **36**, 469-492.
- Honjo, S. (1980): Material fluxes and modes of sedimentation in the mesopelagic and bathypelagic zones. *J. Mar. Res.*, **38**, 53-97.
- Honjo, S. (1982): Seasonality and interaction of biogenic and lithogenic particulate flux at the Panama Basin. *Science*, **218**, 883-884.
- Honjo, S. and Asper, V. L. (1982): Deep water marine snow concentrations in two oceans. *EOS*, **63**, 1016.
- Honjo, S., Manganini, S. J. and Cole, J. J. (1982): Sedimentation of biogenic matter in the deep sea. *Deep-Sea Res.*, **29**, 609-625.
- Kajihara, M. (1971): Settling velocity and porosity of large suspended particles. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **24**, 158-162.
- Karl, D. M. and Knauer, G. A. (1984): Vertical distribution, transport, and exchange of carbon in the northeast Pacific Ocean: evidence for multiple zones of biological activity. *Deep-Sea Res.*, **31**, 221-243.
- Knauer, G. A. and Martin, J. H. (1981): Primary production and carbon-nitrogen fluxes in the upper 1,500 m of the northeast Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 181-186.
- Knauer, G. A., Hebel, D. and Cipriano, F. (1982): Marine snow: major site of primary production in coastal waters. *Nature, London*, **300**, 630-631.
- Lampitt, R. S. (1985): Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension. *Deep-Sea Res.*, **32**, 885-897.
- Orzech, J. K. and Neilson, K. H. (1984): Bioluminescence of marine snow: its effect on the optical properties of the sea. *In*: *Ocean Optics VII*, Blizard, M. A., editor, *Proceedings of the SPIE*, **489**, SPIE, Bellingham, 100-106.
- Paffenhofer, G. A. and Knowles, S. C. (1979): Ecological implications of fecal pellet size, production and consumption by copepods. *J. Mar. Res.*, **37**, 35-49.
- Prezelin, B. B. and Alldredge, A. L. (1983): Primary production of marine snow during and after an upwelling event. *Limnol. Oceanogr.*, **28**, 1156-1167.
- Samtleben, C. and Bickert, T. (1990): Coccoliths in sediment traps from the Norwegian Sea. *Marine Micropal.*, **16**, 39-64.
- Shanks, A. L. and Trent, J. D. (1980): Marine snow: microscale rates and potential role in vertical flux. *Deep-Sea Res.*, **27**, 137-144.
- Silver, M. W. and Bruland, K. W. (1981): Differential feeding and fecal pellet composition of Salps and Pteropods, and the possible origin of the deep-water flora and olive-green "cells." *Marine Biol.* **62**, 263-273.
- Small, L. F., Fowler, S. W. and Unlu, M. Y. (1979): Sinking rates of natural copepod fecal pellets. *Mar. Biol.*, **51**, 233-241. Trent, J. D., Shanks, A. L. and Silver, M. W. (1978): *In situ* and laboratory measurements on macroscopic aggregates in Monterey Bay, California. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 626-635.
- Turner, J. and Ferrante, J. G. (1979): Zooplankton fecal pellet in aquatic ecosystems. *Bioscience*, **29**, 670-677.
- Urrere, M. A. and Knauer, G. A. (1981): Zooplankton fecal pellet fluxes and vertical transport of particulate organic material in the pelagic environment. *J. Plankton Res.*, **3**, 369-387.
- Wakeham, S. G., Farrington, J. W., Gagosian, R. B., Lee, C., DeBaar, H., Nigrelli, G. E., Tripp, B. W., Smith, S. O. and Frew, N. M. (1980): Organic matter fluxes from sediment traps in the equatorial Atlantic Ocean. *Nature, London*, **286**, 798-800.
- Wells, J. T. and Shanks, A. L. (1987): Observations and geological significance of marine snow in a shallow water, partially-enclosed marine embayment. *J. Geophysic. Res.*, **92**, 185-190.
- Wiebe, P. H., Boyd, S. H. and Winget, C. (1976): Particulate matter sinking to the deep-sea floor at 2,000 m in the Tongue of the Ocean, with a description of a new sedimentation trap. *J. Mar. Res.*, **34**, 341-354.
- Wiebe, P. H., Madin, L. P., Haurly, L. P., Harbison, G. R. and Philbin, L. M. (1979): Diel vertical migration by *Salpa aspera* and its potential for large-scale particulate organic matter transport to the deep-sea. *Mar. Biol.*, **53**, 249-255.
- Youngbluth, M. J. (1984): Water column ecology: *in situ* observations of marine zooplankton from a manned submersible. *In*: *Divers, Submersibles and Marine Science*. N. C. Flemming, editor, *Memorial University of Newfoundland Occasional Papers in Biology*, **9**, 45-57.

---

TANAKA Yuichiro (1992): Significance of zooplankton fecal pellet for particulate matter movement in the ocean.

---

<受付: 1992年1月29日>