

大型有孔虫の炭酸塩生産力

藤田和彦*

Carbonate productivity of larger foraminifera ; a review

FUJITA Kazuhiko

Abstract

Larger foraminifera is one of the most important carbonate producers in shallow-water, low-latitude reef environments in the present day as well as the geological past. On a global scale, reef foraminifera produce 43 million tons of carbonate per year. This value represents about 1% of the global ocean carbonate production and approximately 5% of the global reef carbonate production. Eighty percent of the reef foraminiferal carbonate is estimated to be produced by larger foraminifera. The carbonate production rate of reef foraminiferal assemblages is in the range of 1.2-2800 g CaCO₃/m²/yr, depending on the reef environment considered. Typical carbonate productivity of modern larger foraminiferal species ranges from 50 to 600 g CaCO₃/m²/yr, with exceptional rate above one kg CaCO₃/m²/yr. However, several of the previous estimates were obtained under some assumptions as well as the lack of empirical evidence. Therefore, additional data based on ecological and paleoecological studies are necessary to reassess the contribution of larger foraminifera to reef carbonate production on global and regional scales.

Key words: larger foraminifera, carbonate production, coral reefs

1. 大型有孔虫とはどういう生き物か？

大型有孔虫とは、原生生物有孔虫類の中で殻の直径または体積が比較的大きい有孔虫の総称である。しかし、どの程度大きければ大型有孔虫に属するのかという明確な定義はなく、おおよそ殻の体積が3 mm³以上 (Ross, 1979)、あるいは殻の直径が1 mm以上に達するものが大型有孔虫に含まれている。また、大型有孔虫という総称は、分類学上の定義とも無関係なため、様々な分類群の有孔虫がこのグループに含まれる。現在記載されている300科以上もの化石および現世の有孔虫のうち (Loeblich and Tappan, 1990)、25科が大型有孔虫に属する (Ross, 1979)。地質時代における主要な大型有孔虫としては、古生代のフズリナ類 (Fusulinina) や古第三紀のカヘイイシ (*Nummulites*) などが挙げられる。また現世の低緯度浅海域には、ホシズナ (*Baculogypsina*)、タイヨウノスナ (*Calcarina*)、ゼニイシ (*Marginopora*)、さらに現世有孔虫で最大のサイクロク

リベウス (*Cyclolepeus*) などが棲息している (図1)。

このように大型有孔虫は従来寄せ集めのグループであったが、1970年代に入り、現世の大型有孔虫のほとんどが細胞内で微細藻類と共生関係を維持しているという共通の特徴をもつことが明らかにされた (Lee *et al.*, 1979; Leutenegger, 1984)。これらの有孔虫は、微細藻類と細胞内共生することによって、(1)共生藻の光合成からのエネルギー供給、(2)共生藻による有孔虫の代謝物の吸収、(3)共生藻の光合成による石灰化の促進といった利益を得ている (Hallock, 1999)。このような利益が得られる微細藻類との共生は、太陽光が豊富で栄養に乏しい比較的安定した海洋環境、つまりサンゴ礁海域のような環境で非常に有利な戦略であると考えられている (Hallock, 1981a)。そして、ゆっくりと大きく成長する、いわゆるK戦略もこのような環境に適した戦略である (Hallock, 1985)。おそらく地質時代に巨大化した有孔虫群も独自の系統で共生藻を獲得し

2003年5月1日受付、2003年6月16日受理

* 〒903-0213 沖縄県中頭郡西原町千原1 琉球大学理学部物質地球科学科

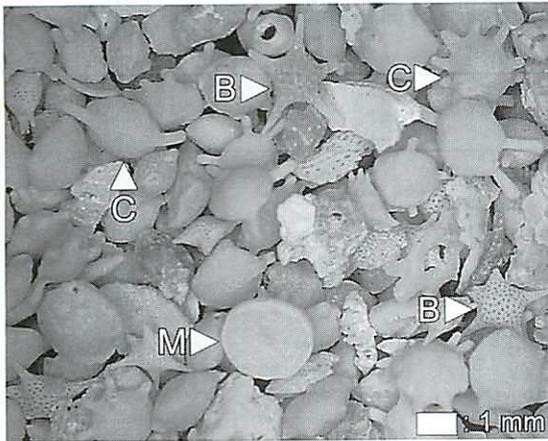


図1. サング礁堆積物中の大型有孔虫群集。礁原の粗粒砂堆積物中にはホズナ (*Baculogypsina*: 図中矢印のB)、タイヨウノスナ (*Calcarina*: 図中矢印のC)、ゼニイシ (*Marginopora*: 図中矢印のM) の遺骸殻が豊富に含まれている。スケールは1mm。

たことをきっかけとして、低緯度礁海域で巨大化を成し遂げたと推測されている (Lee and Hallock, 1987)。

2. 現在のサング礁生態系における大型有孔虫の貢献

大型有孔虫は、地質時代を通じて礁性石灰岩など低緯度浅海堆積相に多産することから、低緯度浅海域の示相化石および示準化石として重要な地質学的役割を果たしている。また、その豊富に産出する大きな殻の存在は、地質時代を通じて礁海域の炭酸塩生産、さらには炭素循環にも重要な貢献をしていることを示唆する。

現在のサング礁生態系において、大型有孔虫は造礁サング・石灰藻類に次いで3番目の炭酸塩生産力をもつと考えられている (Hallock, 1981b)。Langer *et al.* (1997) による地球規模の推定によると、有孔虫類はサング礁における炭酸塩生産 (年間9億t) の4.8%、全海洋における炭酸塩生産の0.76%を担っていると見積もられている。その総生産量は年間4300万t CaCO_3 であり、有孔虫の個体数に換算すると約 86×10^{18} 個体が毎年生産されることになる。また、最終的にサング礁堆積物として堆積する量、つまり純生産量は年間3400万t CaCO_3 と見積もられている。さらに、これらの量の約80%が大型有孔虫の生産によると推定されている (Langer *et al.*, 1997)。

また、大型有孔虫の遺骸殻は砂粒径のサング礁堆積物の主要構成成分であり、特に粗粒砂サイズ (0.5-2mm) 中に多く含まれている。グレートバリアリーフでは、サング礁堆積物全体の10-15%が有孔虫起源であると見積もられている (Maxwell, 1968)。美しい砂浜が観光資源の一つとなっているハワイでは、海浜堆積物の約1/4が有孔虫の遺骸殻から構成されており、そのう

ちの80%以上が *Amphistegina* 属という大型有孔虫から構成されている (Muller, 1976)。沖縄に広がるサング礁 (裾礁) と砂浜では、1-2mm径のサング礁堆積物中に、*Calcarina* 属が40%以下、*Baculogypsina* 属が30%以下の割合で含まれている (Yamanouchi, 1988, 1993)。さらに、熱帯太平洋に分布する環礁島の陸域 (干出部) と砂浜では、0.5-2mm径の堆積物の35-50%が有孔虫殻によって構成されている (Ebrahim, 2000)。このように有孔虫、特に大型有孔虫の遺骸殻は主に砂粒堆積物で形成されている環礁島・砂浜・砂洲の維持といった地域的な規模においても重要な貢献をしている (Yamano *et al.*, 2000)。

3. 大型有孔虫の年間炭酸塩生産量とその見積もり方法

これまで大型有孔虫の炭酸塩生産量に関しては、大きく種個体群と群集の2つのレベルで見積もられてきた。まず、種個体群レベルでは、Hallock *et al.* (1986) によってそれまでの研究成果がまとめられており、大型有孔虫各種の炭酸塩生産量は一般に50-600g $\text{CaCO}_3/\text{m}^2/\text{yr}$ の範囲にあることが明らかにされている (表1)。これは、海草藻場、礁湖、礁嶺、礁斜面といったサング礁海域における環境の違いに関係なくこの範囲に含まれる。しかし、例外的な値も報告されており、礁嶺付近の芝生状海藻に密集して棲息する *Calcarina gaudichaudii* は約2000g $\text{CaCO}_3/\text{m}^2/\text{yr}$ の炭酸塩殻を生産する (Hallock, 1981b)。また、サング礁の礁池に特徴的な *Marginopora kudakajimensis* は、しばしば海藻に密集して付着生活しているのが観察され、その生産量は約5000g $\text{CaCO}_3/\text{m}^2/\text{yr}$ と見積もられている (Fujita *et al.*, 2000)。そのほか、同じ有孔虫種でも緯度により生産量に違いがみられ、例えば礁原に棲息する *Amphistegina lobifera* の生産量は、パラオでは約300g $\text{CaCO}_3/\text{m}^2/\text{yr}$ であるが、ハワイでは約100g $\text{CaCO}_3/\text{m}^2/\text{yr}$ である。これは主に本種の寿命がパラオでは約4ヶ月に対して、ハワイでは約1年と、緯度によって異なるためと考えられている (Hallock *et al.*, 1986)。このように種個体群レベルの炭酸塩生産量は、主として棲息密度の大小に影響を受け、次いで生活史 (寿命・成長率・死亡率・産クローン数など) の違いに影響を受ける (Hallock *et al.*, 1986)。

この種個体群レベルの炭酸塩生産量を見積もるためには、大きく三通りの方法がある (表2)。一つは成長量逐次計算法と呼ばれる方法であり、個体群を構成する全ての個体の期間内における成長増加量を合計して、総生産量を見積もる方法である (例えば、Sakai and Nishihira, 1981)。二つめは、死亡量累計法と呼ばれる方法で、調査期間中に死亡して遺骸殻として作り出される炭酸塩殻の重量を合計し、総生産量を見積も

表1 大型有孔虫の炭酸塩生産量に関するこれまでの研究成果.

Foraminifera	Density (x10 ⁷ /m ²)	Carbonate production (g CaCO ₃ /m ² /yr)	Habitat	Depth (m)	Location	Reference
Species						
<i>Heterostegina depressa</i>	4	150	Culture	0	Persian Gulf	Lutze <i>et al.</i> (1971)
<i>Amphistegina</i> sp.	15	305 (512)*	Rockpool	1	Hawaii	Muller (1974)
<i>Amphistegina lessonii</i>	3.1	107	Reef flat	2	Hawaii	Harney <i>et al.</i> (1999)
	6.2/12.3	211/418	Reef slope	5/8-10	Hawaii	Harney <i>et al.</i> (1999)
	2.4	83	Reef flat algal turf zone		Green Island	Yamano <i>et al.</i> (2000)
<i>Amphistegina lobifera</i>	3	103	Reef flat	2	Hawaii	Harney <i>et al.</i> (1999)
	3.3/7	111/238	Reef slope	5/8-10	Hawaii	Harney <i>et al.</i> (1999)
<i>Baculogypsina sphaerulata</i>	40-60	600	Tidepool	0	Kudaka Island	Sakai and Nishihira (1981)
	4.8	142	Reef flat algal turf zone		Green Island	Yamano <i>et al.</i> (2000)
<i>Calcarina hispida</i>	11.4	290	Reef flat algal turf zone		Green Island	Yamano <i>et al.</i> (2000)
<i>Archaias angulatus</i>	5	60 (100)*	Largo Sound	1	Florida Keys	Hallock <i>et al.</i> (1986)
<i>Cyclorbiculina compressa</i>	0.5-0.8**	60	Harrington Sound	8-12	Bermuda	Lutze and Wefer (1980)
<i>Amphisorus hamprichii</i>	3	158	<i>Halophila</i> meadow	4	Gulf of Elat	Zohary <i>et al.</i> (1980)
<i>Marginopora kudakajimensis</i>	0.4-133	5,000	Moat	1	Irabu Island	Fujita <i>et al.</i> (2000)
Assemblage						
<i>Amphistegina</i> spp. and <i>H. depressa</i>	2-15	40-150	Reef flat and slope	5-15	Hawaii	Hallock (1981b, 1984)
Benthic foraminiferal assemblage	17	156 (260)*	Nearshore zone	<10	Hawaii	Muller (1976)
	0.05-0.13**	40	Inner through Outer Shelf	20-90	GBR	Tudhope and Scoffin (1988)
Larger rotaline foraminiferal assemblage	5-106	100-2,800	Reef flat	<5	Palau	Hallock (1981b, 1984)
	3-28	50-600	Reef slope	5-20	Palau	Hallock (1981b, 1984)
Larger foraminiferal assemblage	<95	<359	Reef flat	<3	Ishigaki Island	Iryu <i>et al.</i> (1991)
Reef foraminiferal assemblage		30-1,000	Reef flat		Worldwide	Langer <i>et al.</i> (1997)
		1.2-120	Lagoon		Worldwide	Langer <i>et al.</i> (1997)

* Numbers in parentheses include estimated production by juveniles.

modified from Hallock *et al.* (1986)

** Density estimates for adult sizes only.

る方法である (例えば, Muller, 1974; Hallock, 1981b). 上記二つの方法には, 個体群の棲息密度やサイズ頻度分布の時間変動に関する情報に加えて, 種の生存曲線や殻の直径と重量との関係式が必要となる. したがって, 1年以上の長期的な定点観測による各有孔虫の生活史の理解が不可欠であるが, 得られた値は生態学的な根拠に基づいた見積もりとなる. しかしながら, 有孔虫は一般にパッチ状分布を示すことから, 時間的な変化だけでなく空間的な変化も評価することが重要である. また, これらの見積もり方法には, 幼生個体 (約500 μ m以下の個体) による生産量が含まれていない場合がある (Hallock, 1981b; Hallock *et al.*, 1986). これは, 500 μ m以下の個体では, 棲息密度を正確に計数することが困難なためである. しかし, 大型有孔虫は一般に幼生時期に死亡率が高いことが知られており (Hallock, 1985), 幼生時期の死亡率を考慮すると炭酸塩生産量の見積もりが倍近くになるという結果も報告されているため (Hallock *et al.*, 1986), 幼生時期

の生産量を評価することが, 今後種個体群レベルの生産量をより高い精度で見積もるための課題であろう.

種個体群レベルで炭酸塩生産量を見積もる三つめの方法は, 簡便法と呼ばれる方法で, できる限り最小限の情報で簡単に総生産量を見積もるための方法である. 例えばMuller (1976) やHarney *et al.* (1999) では, Muller (1974) によって明らかにされた*Amphistegina*の詳細な生活史情報を基にして1個体当たりの炭酸塩生産量を算出し, それに生産量を求めたい地点の棲息密度を乗じて大まかな生産量を見積もる方法を提案した. また, Zohary *et al.* (1980) やLutze and Wefer (1980) は, 世代や季節によって棲息密度が変わることから, 年間の平均密度に個体の平均重量と年間回転率 (世代交代の回数) を乗じて, 大型有孔虫の生産量を見積もった. これらの方法は, 長期的な観測データが存在しない場合やより大きな空間スケールにおける生産量の変動を推定したいときには便利であるが, 値はあくまで平均値であり, 正確な値を求めることがで

表2 大型有孔虫の炭酸塩生産量を見積もるための式。

Equation	Reference
Production estimate by growth increments	
$P = \sum \Delta W_i$	Sakai and Nishihira (1981)
Production estimate from size-specific mortality and mass weights	
$P = \sum (\sum N_{i,t} D_i) W_i$	Muller (1974)
$P = \sum \sum [(N_{i,t} - N_{i,g,t+1})(W_{i,g} - W_i)/2] C$	Hallock (1981b)
$P = \sum (D_i W_i)$	Hallock <i>et al.</i> (1986), Fujita <i>et al.</i> (2000)
$P = \int \{D(t) \times W(t)\} dt$	Iryu <i>et al.</i> (1991)
Short-cut methods for production estimate	
$P^* = N \times 3.4 \times 10^6$	Muller (1976), Harney <i>et al.</i> (1999)
$P = N_{\text{adult}} \times W_{\text{adult}} \times (\text{turnover rate})$	Lutze and Wefer (1980)
$P = N_{\text{mean}} \times W_{\text{mean}} \times (\text{turnover rate}) \times C$	Zohary <i>et al.</i> (1980)
$P = (\text{accumulation rate}) \times (\text{carbonate sediment density}) \times (\% \text{ forams})$	Tudhope and Scoffin (1988)
$P = (\% \text{ forams})/100 \times (600 \text{ or } 120)$	Langer <i>et al.</i> (1997)
$P = (\% \text{ forams})/100 \times \{(W_{\text{forams}})/(4000 \text{ or } 800)\} \times (4000 \text{ or } 800)$	Langer <i>et al.</i> (1997)

* applicable only for the genus *Amphistearina*

主に成長量逐次計算法、死亡量累計法、簡便法の3つの方法に区分される。N:棲息密度 [1/m²]、N_{i,t}:サイズクラス*i*の時間*t*における個体数 [1/m²]、N_{i,g,t+1}:サイズクラス*i*の集団が時間*t*から*t+1*の間に成長して上位の各サイズクラス*i+g*に移動した個体数 [1/m²]、N_{adult}:成体の棲息密度 [1/m²]、N_{mean}:平均棲息密度 [1/m²]、D_i:サイズクラス*i*の死亡率または死亡個体数 [% or 1/m²/yr]、D(*t*):時間*t*における死亡個体数 [1/m²]、ΔW_i:一定期間内における個体*i*の重量増加分 [mg]、W(*t*):時間*t*における個体の重量 [mg]、W_i:サイズクラス*i*の殻重量 [mg CaCO₃]、W_{i,g}:サイズクラス*i+g*の殻重量 [mg CaCO₃]、W_{adult}:成体の平均殻重量 [mg CaCO₃]、W_{mean}:各有孔虫種の平均殻重量 [mg CaCO₃]、W_{forams}:有孔虫の一般的な殻重量 (=0.5) [mg CaCO₃]、turnover rate:年間の世代交代の回数 [1/yr]、accumulation rate:堆積速度 [m/kyr]、carbonate sediment density:炭酸塩堆積物の密度 [g CaCO₃/cm³]、%_{forams}:堆積物中の有孔虫含有率 [%]、C:係数。

きない。また、たとえこのような簡便法を利用する場合でも、できるかぎり個体群に関する長期的な時間変動の情報を基に、平均値を求めることが望ましい。

次に大型有孔虫の群集レベルにおける炭酸塩生産量に関しては、種個体群レベルの報告例よりも多くはないが、1.2-2800g CaCO₃/m²/yrの範囲にあり、かなりのバラつきが認められる (Hallock, 1981b; Langer *et al.*, 1997)。この範囲は、サンゴ礁海域の中でも考慮する環境によって異なり、礁原や礁斜面では30-1000g CaCO₃/m²/yr、礁湖では1.2-120g CaCO₃/m²/yrであることが報告されている。

群集レベルの炭酸塩生産量は、大きく三つの方法によって見積もられている (表2)。まず一つは、種個体群レベルで見積もられた各有孔虫種の生産量を合計して、求めたい地点の有孔虫群集の炭酸塩生産量を求める方法である (Hallock, 1981b; 井龍ほか, 1991)。前述のとおり、各有孔虫種の生産量を見積もるためには、長期的な観測に基づく生活史の詳細な理解が必要

となる。したがって、群集を構成するさまざまな種的生活史が明らかでない限り、値に不確定要素が多く含まれることになる。

二つめは、堆積速度、堆積物の密度、堆積物中の有孔虫含有量 (率) から見積もる方法であり、これはこれまでの見積もり方法とは異なり純生産量が求められる (Tudhope and Scoffin, 1988)。当然、堆積速度、堆積物の構成成分、炭酸塩堆積物中の有孔虫含有率に関するデータが必要となる。また、求められる値は純生産量なので総生産量とは異なり、有孔虫による生産が最終的にどのくらい炭素の固定に寄与しているのかを見積もることができる。この方法は、今後大きな時間スケールで有孔虫の生産量を検討する場合にもっと使用されるべきであろう。

三つめは、Langer *et al.* (1997) によって提案された簡便法である。これは、さまざまな海域で報告されている堆積物中の有孔虫含有率 (%) を用いて世界各地の大まかな生産量を見積もり、地球規模で比較しよう

という試みである。しかしながら、この見積もり方法には、(1)総生産量なのか純生産量なのかはっきりしない、(2)式自体が理論的根拠に乏しい、(3)既存の研究結果に基づき、式に上限(礁原では600g、礁湖では120g)が設けられており、例外的な値は出ないようにになっている、(4)殻重量は全ての有孔虫で一定に設定されている、などの問題点がある。例えば、礁原のような環境では、上限を既存の研究結果に基づき600gに設定し、検討したい地点における堆積物中の有孔虫含有率が100%であれば600gの生産量と算出される。つまり、1%の有孔虫含有率は6g $\text{CaCO}_3/\text{m}^2/\text{yr}$ の生産量に相当する。しかし、これには堆積物中の有孔虫含有率と実際の有孔虫による生産量との間に高い正の相関関係が成り立っているという前提条件が必要となるが、Langer *et al.* (1997)ではそれについては全く検討していない。また、礁原の600gという上限はHallock *et al.* (1986)によって報告された種個体群レベルの典型的な炭酸塩生産量の上限を採用していると考えられるが、礁湖における120gという上限に関しては、どのように設定したのか全く不明である。

4. まとめと今後の課題

従来の研究成果から、大型有孔虫が現在のサンゴ礁海域における炭酸塩の生産を考える上で欠かせない存在であることは広く認識されている。しかし、これまでの見積もりでは、幼生時期の生産量を考慮していない、見積もり式が科学的根拠に乏しいなど、その精度は決して満足のいくものではなかった。特にLanger *et al.* (1997)による地球規模における見積もりは、前提条件や算出方法に問題があり、有孔虫の生産量を正確に反映しているとは言いがたい。今後、見積もりの精度をより高めるためには、大型有孔虫の生態学あるいは古生態学的情報に基づいて、見積もり式を作成したり、既存の式の仮定条件を取り除いたりする必要がある。また、求められた値が既存の生産量の範囲にあればよしとするのではなく、例外的な値が出た場合にこそ、そこに意義が見出される。今後、大型有孔虫の生態情報に基づいた炭酸塩生産量のデータをさらに蓄積し、現在の地球規模における大型有孔虫の貢献度を再評価する必要があるだろう。そして、その現世における手法を化石記録へ適用して、地質時代における大型有孔虫の炭酸塩生産への貢献度を検討する方向へと発展すべきであろう。

謝辞

佐俣哲郎教授(麻布大・環境保健学研究科)には、第118回化石研究会例会(沖縄)における講演の機会を与えていただいた。西 弘嗣助教授(九州大学

院・比較社会文化研究院環境変動部門地球変動講座)には、初稿を読んでいただき、有益なコメントを頂いた。以上の方々に深く感謝の意を申し上げます。

文献

- Ebrahim, M. T. (2000) Impact of anthropogenic environmental changes on larger foraminifera, Tarawa Atoll, Kiribati, South Pacific. In *Environmental Micropaleontology*, 105-119, Kluwer Academic / Plenum Publishers, New York.
- Fujita, K., Nishi, H. and Saito, T. (2000) Population dynamics of *Marginopora kudakajimensis* Gudmundsson (Foraminifera: Soritidae) in the Ryukyu Islands, the sub-tropical northwest Pacific. *Marine Micropaleontology*, 38, 267-284.
- Hallock, P. (1981a) Algal symbiosis: a mathematical analysis. *Marine Biology*, 62, 249-255.
- Hallock, P. (1981b) Production of carbonate sediments by selected large benthic foraminifera on two Pacific coral reefs. *Journal of Sedimentary Petrology*, 51, 467-474.
- Hallock, P. (1984) Distribution of selected species of living algal symbiont-bearing foraminifera on two Pacific coral reefs. *Journal of Foraminiferal Research*, 14, 250-261.
- Hallock, P. (1985) Why are larger Foraminifera large? *Paleobiology*, 11, 195-208.
- Hallock, P. (1999) Symbiont-bearing foraminifera. In *Modern Foraminifera*, 123-139, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Hallock, P., Cottey, T. L., Forward, L. B. and Halas, J. (1986) Population biology and sediment production of *Archaias angulatus* (Foraminifera) in Largo Sound, Florida. *Journal of Foraminiferal Research*, 16, 1-8.
- Harney, J. N., Hallock, P., Fletcher, C. H., III and Richmond, B. M. (1999) Standing crop and sediment production of reef-dwelling foraminifera on O'ahu, Hawai'i. *Pacific Science*, 53, 61-73.
- 井龍康文・中森 亨・鈴木 淳・阿部 理 (1991) 琉球列島石垣島のサンゴ礁生態系における有機炭素および無機炭素の生産。月刊海洋, 23, 759-771.
- Langer, M. R., Silk, M. T. and Lipps, J. H. (1997) Global ocean carbonate and carbon dioxide production: the role of reef foraminifera. *Journal of Foraminiferal Research*, 27, 271-277.
- Lee, J. J. and Hallock, P. (1987) Algal symbiosis as the driving force in the evolution of larger foraminifera. *Annals, New York Academy of Science*, 503, 330-347.
- Lee, J. J., McEnery, M. E., Kahn, E. G. and Schuster, F. L.

- (1979) Symbiosis and the evolution of larger foraminifera. *Micropaleontology*, 25, 118-140.
- Leutenegger, S. (1984) Symbiosis in benthic foraminifera: specificity and host adaptations. *Journal of Foraminiferal Research*, 14, 16-35.
- Loeblich, Jr., A. R. and Tappan, H. (1990) Present status of foraminiferal classification. In *Studies in Benthic Foraminifera*, 93-102, Tokai University Press, Tokyo.
- Lutze, G. F. and Wefer, G. (1980) Habitat and sexual reproduction of *Cyclorbiculina compressa* (Orbigny), Soritidae. *Journal of Foraminiferal Research*, 10, 251-260.
- Lutze, G. F., Grabert, B. and Seibold, E. (1971) Lebendbeobachtungen an Grossforaminiferen (*Heterostegina*) aus dem Persischen Golf. "Meteor" *Forschungs-Ergebnisse*, C₆, 21-40.
- Maxwell, W. G. H. (1968) Atlas of the Great Barrier Reef, 258, Elsevier, New York.
- Muller, P. H. (1974) Sediment production and population biology of the benthic foraminifer *Amphistegina madagascariensis*. *Limnology and Oceanography*, 19, 802-809.
- Muller, P. H. (1976) Sediment production by shallow-water, benthic foraminifera at selected sites around Oahu, Hawaii. *Maritime Sediments Special Publication*, 1, 263-265.
- Ross, C. A. (1979) Ecology of large, shallow-water tropical foraminifera. In *Foraminiferal Ecology and Paleoecology, SEPM Short Course* (6), 54-61, SEPM, Houston.
- Sakai, K. and Nishihira, M. (1981) Population study of the benthic foraminifera *Baculogypsina sphaerulata* on the Okinawan reef flat and preliminary estimation of its annual production. *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium, Manila*, 2, 763-766.
- Tudhope, A. W. and Scoffin, T. P. (1988) The relative importance of benthic foraminiferans in the production of carbonate sediment on the Central Queensland Shelf. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Australia*, 2, 583-588.
- Yamano, H., Miyajima, T. and Koike, I. (2000) Importance of foraminifera for the formation and maintenance of a coral sand cay: Green Island, the Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs*, 19, 51-58.
- Yamanouchi, H. (1988) The distribution of sandy sediments around coral reefs and the effect of reef topography. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Australia*, 3, 497-502.
- Yamanouchi, H. (1993) Sandy sediments on the coral reef and beach of northwest Sesoko Island, Okinawa. *Galaxea*, 11, 107-133.
- Zohary, T., Reiss, Z. and Hottinger, L. (1980) Population dynamics of *Amphisorus hemprichii* (Foraminifera) in the Gulf of Elat (Aqaba), Red Sea. *Eclogae Geologicae Helveticae*, 73, 1071-1094.