

タコクラゲの成長に海洋深層水が与える影響

Effects of deep seawater on the growth of the rhizostome jellyfish *Mastigias papua*

石井晴人¹・白石 准¹・中井咲恵¹・渡部真理絵¹・山田勝久²・野村道康²

Haruto ISHII¹, Jun SHIRAISHI¹, Sakie NAKAI¹,

Marie WATANABE¹, Katsuhisa YAMADA² and Michiyasu NOMURA²

Abstract

Rhizostome jellyfish, *Mastigias papua*, contain symbiotic dinoflagellates known as zooxanthellae in cells of mesoglea. It is well known that endosymbiotic zooxanthellae are capable of CO₂ uptake and fixation and subsequent carbon translocation to jellyfish tissues. To evaluate the effect of deep seawater (DSW) on the growth rates of *M. papua* medusae, they were reared at 20–25°C for 50 days in 3 different waters: DSW, surface coastal seawater from Akazawa Port, Ito, Shizuoka (SCSW), and mixture of equal volume of DSW and SCSW. Survivorship was 100% for all individuals used in the experiments. The specific growth rate of *M. papua* reared in the DSW was significantly higher than that observed in the SCSW, suggesting that high-nutrient-containing DSW is effective in carbon fixation of endosymbiotic zooxanthellae, which subsequently enhances the growth rate of host medusae. The density of zooxanthellae in the mesoglea did not show any significant differences among medusa groups reared in the three different seawater types. Hence, it is highly recommended to use the DSW for culturing jellyfish species with symbiotic zooxanthellae, such as upside-down jellyfish *Cassiopea* spp.

Key Words: jellyfish, *Mastigias papua*, zooxanthella, growth rate, deep seawater

要 旨

刺胞動物門に属するタコクラゲは、体内に褐虫藻を共生させており、その褐虫藻の行う光合成によって有機物を得ていることが知られている。そこで本研究では、栄養塩の豊富な海洋深層水を使用してタコクラゲを飼育し、海洋深層水がタコクラゲの成長にどのような影響を与えるのかを飼育実験を通して明らかにし、海洋深層水の有効性について検証した。海洋深層水との比較のために、静岡県伊東市赤沢港の表層水、また海洋深層水と表層水を混合させた海水も飼育海水として用いた。タコクラゲの生残率は、どのような海水を用いても全実験期間を通じて100%であった。タコクラゲの比成長速度は、海洋深層水の方が表層水と比較して有意に高く、海洋深層水の有効性が明らかとなった。これは、海洋深層水に含まれる高濃度の栄養塩類が、タコクラゲ体内に共生している褐虫藻による有機物固定に有効に働いたためであると考えられる。一方、タコクラゲに共生している褐虫藻の密度は、海水のタイプによる有意な差は認められなかった。以上のことから、共生褐虫藻を体内に保有するクラゲ類（例えば、サカサクラゲ）を効率的に飼育する場合には、海洋深層水を用いることが推奨される。

キーワード：クラゲ類、タコクラゲ、褐虫藻、成長速度、海洋深層水

¹ 東京海洋大学大学院（〒108-8477 東京都港区港南4-5-7）

² 株式会社ディーエイチシー（〒106-0047 東京都港区南麻布2-8-21 南麻布MICビル7F）

1. 緒 言

海洋深層水は、表層水と比較して、富栄養性、清浄性、低水温性、水質安定性等の特徴をもっている（藤田・高橋，2006）。特に、富栄養性は藻類の成長において有効であるということから（田島ら，2002；藤田，2017），マコンブ（小杉ら，2016），無節サンゴモ類（藤田ら，2014），紅藻類（大野ら，2001；小林ら，2013），などの培養において，その有効性が示されてきた。また，水産業的にも，海洋深層水は清浄性などの特徴により多くの有用魚介類の養殖に利用されている（松村・藤田，2002；野田ら，2010；石川，2017；辻本，2017；鷺足，2017）。

タコクラゲ *Mastigias papua* は，刺胞動物門鉢クラゲ綱根口クラゲ目に属しており，毒性は弱く美しいクラゲで，観賞用としても流通しているクラゲである。タコクラゲは，その体内に褐虫藻を共生させていることが知られている（Sugiura, 1963, 1964）。褐虫藻は光合成により，海水中の無機炭素を固定して有機炭素化合物を合成し，タコクラゲはその化合物を呼吸および成長に利用していると考えられている（McCloskey *et al.*, 1994）。生息地の一つであるパラオ共和国の海水湖産のタコクラゲと共生する褐虫藻の純光合成量は，同じく褐虫藻を共生させる造礁サンゴ類の平均値よりも50%近く上回り，藻類と共生する刺胞動物で一番高いことが示されている（Muscattine, 1990; McCloskey *et al.*, 1994）。体内に共生する褐虫藻は，光のほかに海水内の栄養塩類もその生産に用いており，栄養塩類の濃度が褐虫藻の生産に大きな影響を与えることが知られている（Rodriguez-Roman and Iglesias-Prieto, 2005）。パラオの海水湖のタコクラゲは，昼間は光を求めて浮上し，夜間は栄養塩類を求めて沈降する日周鉛直移動を行うことが知られており（Hamner *et al.*, 1982; Muscatine and Marian, 1982），褐虫藻を共生させたクラゲ類の生存に栄養塩類の摂取は重要であることが指摘されている（Djeghri *et al.*, 2019）。これらのことから，富栄養性が特徴の一つである海洋深層水が，褐虫藻を共生させるタコクラゲの成長に貢献するのではないかと考えられるが，現在まで，そのような研究例はない。

表1 伊東市赤沢沖における海洋深層水と表層水に含まれる栄養塩濃度

栄養塩	濃度 (μM)	
	海洋深層水	表層水
硝酸塩 ($\text{NO}_3\text{-N}$)	40.3	1.29
リン酸塩 ($\text{PO}_4\text{-P}$)	2.95	0.21
ケイ酸塩 ($\text{SiO}_2\text{-Si}$)	51.7	3.83

株式会社ディーエイチシー調べ（分析委託先：株式会社BMLフード・サイエンス，2004，気象庁（1999）による）。単位を μM に変換。

本研究では，静岡県伊東市赤沢沖より採取した海洋深層水と同海域で採水された表層水を用いて飼育実験を行った。この海洋深層水は，同海域の表層水と比較して硝酸塩，リン酸塩，ケイ酸塩などの栄養塩が豊富な海水であり（表1），これらの海水を用いて，タコクラゲの飼育実験を行い，本種の成長に及ぼす海洋深層水の有効性について検証することを目的とした。

2. 材料と方法

実験に使用したタコクラゲは，2011年9月12, 13日に鹿児島県鹿児島市与次郎長水路で採集した。与次郎長水路では，タコクラゲが集まっている場所でダイビングによる採集を行った。遊泳しているタコクラゲを塩ビ製サンプル瓶（1 L）中に誘導し，その後蓋を閉じた。ただちにサンプル瓶は現場海水の入ったトスロンバケツ（20 L）に収容し，すべての採集を終えた後，いおワールドかごしま水族館（鹿児島県鹿児島市）に搬入した。そこで，空気を十分に溶存させた海水の入ったビニール袋の中にタコクラゲを3-5個体入れて密封し，保冷剤とともに箱詰めをして，赤沢海洋深層水水産研究所（株式会社ディーエイチシー・いとう漁業協同組合）へ輸送した。9月15日に研究所に搬入したタコクラゲは，はじめは表層水の入った角型水槽で飼育していたが，2-3日後から徐々に下記の実験で用いる海洋深層水を含む海水区の水槽に移送して馴致させた。馴致期間中，アルテミアノープリウス幼生（*Artemia* sp.）をそれぞれの個体に給餌した。

タコクラゲの飼育実験には，60 cm×30 cm×36 cm

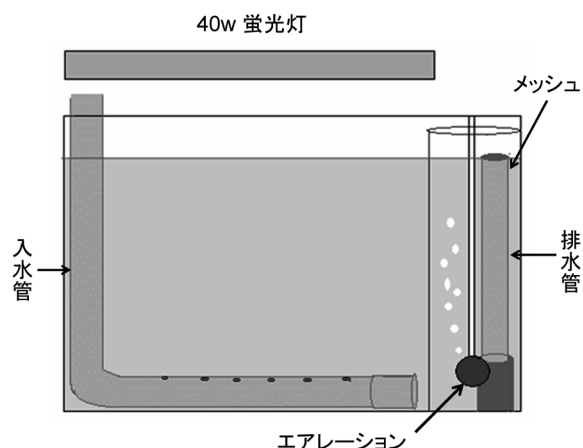


図1 タコクラゲの飼育実験に用いたオーバーフロー排水型水槽

の角型水槽を塩ビ管と塩ビバルブでオーバーフロー排水型水槽に改造して使用した(図1)。水槽内のオーバーフローの排水管の高さは水槽底面から32 cmである。オーバーフローの排水管の周りには、タコクラゲが水と一緒に排出されるのを防ぐために、メッシュ(目合い2 mm)を円筒型にして設置した。ヒーター(ニッソー社製パワーセーフプロ150)とエアレーション用ストーンも、タコクラゲの傘内に空気が入り破れることを防ぐために、円筒型メッシュ内に設置した。水温は20-25℃になるように設定した。水槽上部には、褐虫藻の光合成を促進させるためにパナソニック社製直管蛍光灯ラピットスタータ型を2本セットし、タイマーによって12時間の明暗周期に設定した。給餌は、1日に1-2回、水槽内の海水を50%排水し、糞などをピペットで取り除いた後、アルテミアノープリウス幼生を含んだ海水(300個体 mL^{-1})を600-800 mL与え、約1.5-4時間放置することによって行った。タコクラゲに十分に給餌させた後に、水槽の50%の海水を水槽内へ注水し水換えとした。

飼育実験に使用した海水は、静岡県伊東市赤沢沖5 km(34°50'19"N, 139°08'11"E)の地点の水深800 mより、敷設した硬質ポリエチレン管を通して採水された深層水(取水能力1000 m^3 日 $^{-1}$ 、採水時水温7℃)と同市赤沢港の防波堤よりトスロンバケツで採水し、濾過(カートリッジ型濾過装置;目合い0.5 μm)した表層水を用いた。なお、下記の飼育実験に際しては、両海水を1:1で混合させた海水(以下、混合水)も

用いた。飼育実験に用いた海水は、いったん、角型タンク(500 L, 15℃)に保存してから使用した。飼育実験水槽(図1)は、それぞれの試験区で2個使用した。実験に用いたタコクラゲの個体数は、深層水の試験区で10個体、混合水と表層水の試験区で12個体であった。それぞれの水槽に入れたタコクラゲを完全に馴致させた後、実験を開始した。

実験は2011年10月5日から11月24日までの計50日間行った。実験に用いたタコクラゲのうち、深層水試験区では全10個体、混合水と表層水の試験区ではそれぞれ5個体について個体識別を行い、傘径を毎日測定した。個体識別は、タコクラゲと少量の海水をガラスボウルへ入れ、体表を観察しスポットとの数と色彩から判定した。その後、ガラスボウルの下にスケールを敷き、傘が最も広がったときの直径をガラスボウル上方から測定することによって傘径とした。それにより、タコクラゲに与えるダメージをできるだけ軽減した。

タコクラゲの比成長速度は以下の式から求めた。

$$\mu = (\ln W_{t_2} - \ln W_{t_1}) \cdot (t_2 - t_1)^{-1}$$

μ は比成長速度(day^{-1})、 W_{t_1} および W_{t_2} はそれぞれ測定日 t_1 および t_2 の湿重量(g 個体 $^{-1}$)を示す($t_1 < t_2$)。なお、湿重量は、下記に示す方法で推定した傘径と湿重量の関係式を適用して求めた。

飼育実験終了後、タコクラゲに共生する褐虫藻の密度を測定した。それぞれの試験区から傘径4-6 cmの個体を選び、付属器(先端・根元)、口腕、傘頂、縁辺の5か所の褐虫藻密度を測定した(図2)。各測定部位からメスで試料を採取し($n=20$)、それらを手動式血球計数板の0.0025 mm^2 のマスの中央部へのせ、実体顕微鏡下で測定した。測定に際しては、計数板のマス目を一定の場所から斜め下へ10マス目選択し、その中で観察された褐虫藻の個体数を計数し、それぞれの測定部位における褐虫藻密度を計算した。

タコクラゲの傘径と湿重量の関係式を求めるために、2012年8月24, 25日に和歌山県田辺市新庄町北内の浦の海上釣り堀施設で採集を行った。採集にはたも網を用い、採集後直ちに、海水の入ったトスロ

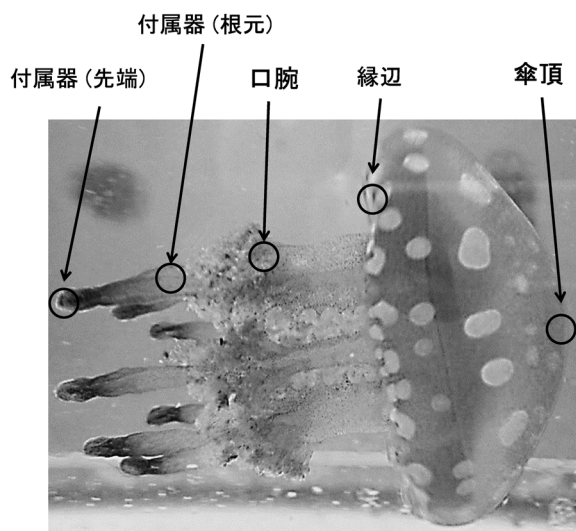


図2 タコクラゲに共生する褐虫藻密度の測定部位

ンバケツ (20 L) にタコクラゲを入れた。すべての採集を終えた後、トスロンバケツをすさみ海立エビとカニの水族館 (和歌山県西牟婁郡すさみ町) に運び、空気を十分に溶存させた海水の入ったビニール袋の中にタコクラゲを3-5個体入れて密封し、保冷剤とともに箱詰めをして、先述の赤沢海洋深層水水産研究所へ輸送した。輸送後、タコクラゲの傘径と湿重量を測定した ($n=59$)。湿重量の測定には、デジタル天秤 ((株)エー・アンド・デー社製) を用いた。クラゲ類の形態は、野外個体と水槽内で長期飼育した個体との間に、しばしば差異が認められるが、本研究で飼育実験に用いた個体は直接野外から採集してきた個体であり、かつ実験期間内でも明瞭な形態変化は認められなかったため、上記の方法で求めた傘径と湿重量の関係式を適用した。

3. 結 果

タコクラゲの傘径と湿重量の関係を図3に示す。同時に以下に示す式を得た。

$$W = 0.0009 D^{2.67} \quad (r^2 = 0.97)$$

W は湿重量 (g 個体^{-1})、 D は傘径 (mm) を示す。上記の関係式を用いて、飼育実験に用いたすべてのタコクラゲの傘径を湿重量に変換した。

飼育実験期間の各試験区におけるタコクラゲの生

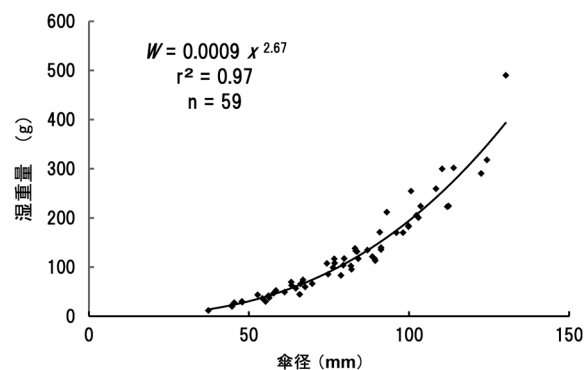


図3 タコクラゲの傘径と湿重量の関係

表2 飼育実験開始時と終了時におけるタコクラゲの傘径と湿重量の変化

試験区	個体数	傘径 (mm)		湿重量 (g)	
		開始時	終了時	開始時	終了時
海洋深層水	10	27.6 ± 6.7	63.7 ± 16.1	7.16 ± 4.36	67.51 ± 42.20
混合水	12	27.6 ± 8.4	48.9 ± 15.4	7.64 ± 6.06	35.75 ± 31.12
表層水	12	31.7 ± 7.9	46.9 ± 17.0	10.4 ± 6.35	33.87 ± 32.72

残率は、すべて100%であった。実験開始時と実験終了時におけるタコクラゲの平均傘径と平均湿重量の変化を表2に示す。すべての試験区でタコクラゲの重量増加が観察された。実験終了時におけるタコクラゲの平均傘径は深層水区で最大の63.7 mmで、そのときの湿重量は67.5 gであった。

各試験区におけるタコクラゲの湿重量の変化を図4に示す。期間中最も成長した個体は深層水の試験区で観察され、その傘径は90 mmに達し、増加した湿重量は145.7 gであった。深層水区では、何回か湿重量の低下が見られたが、実験終了時まで一貫して重量増加が観察された。一方、混合水区と表層水区では、実験開始から35-37日までは、湿重量の増加が観察されたが、それ以降は明らかな湿重量の増加は観察されず、逆に、湿重量が減少していく傾向が認められた。

実験期間中におけるタコクラゲの平均比成長速度を図5に示す。50日間の平均比成長速度は、深層水で 0.045 ± 0.017 、混合水で 0.030 ± 0.013 、表層水で 0.019 ± 0.021 であった。海洋深層水と混合水、表層水と混合水の比較ではそれぞれの比成長速度に有意な差は確認できなかったが、海洋深層水と表層水における比成長速度については、海洋深層水の試験区の方が有意に高い値であった (一元配置分散分析；

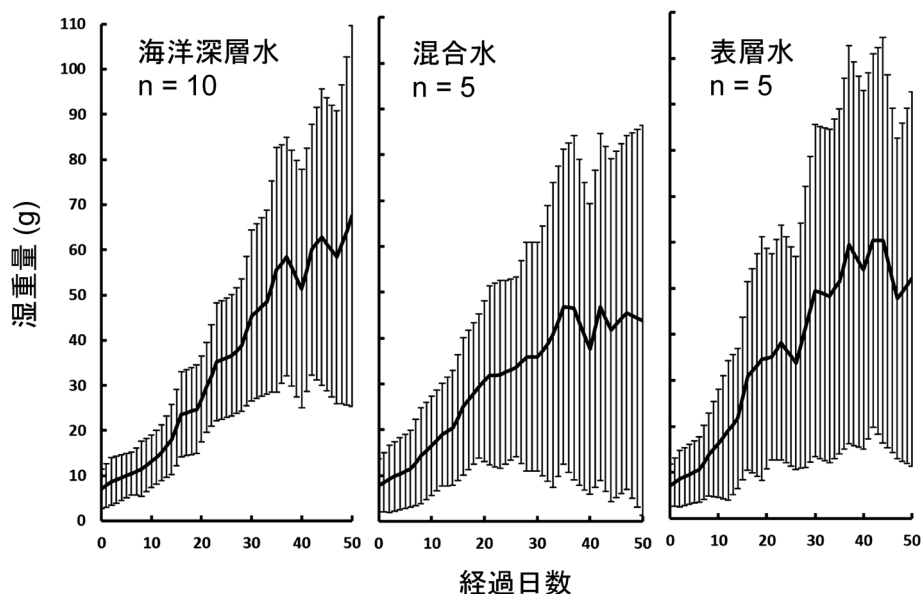


図4 各試験区における飼育実験期間中のタコクラゲの湿重量の変化

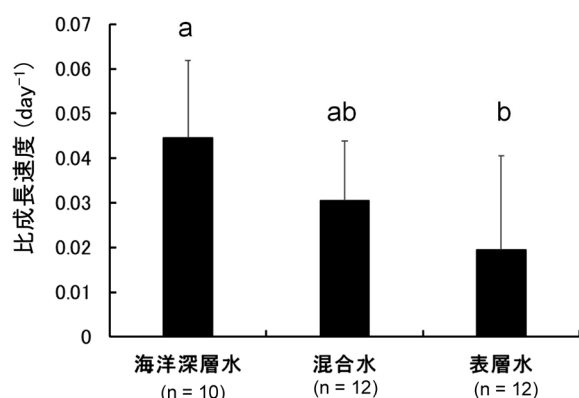


図5 飼育実験期間中の各試験区におけるタコクラゲの平均比成長速度。図中の記号は一元配置分散分析 (Tukey 法) による検定結果を示す。

Tukey 法, $p < 0.01$).

タコクラゲにおける褐虫藻の密度は、測定部位に関わらず、試験区による有意な差は認められなかった (二元配置分散分析) (図6)。しかし、試験区ごとに、測定部位間の褐虫藻密度について検定を行ったところ (一元配置分散分析)、海洋深層水区では、縁辺と付属器の根元および傘頂との間に、また混合水区では、付属器の根元と口腕および縁辺との間に有意な差が認められ、いずれも、縁辺で高く付属器の根元で低い密度であった。なお、表層水区においては、各部位間の褐虫藻密度に有意な差は認められなかった。すべての試験区における測定部位ごとの平均褐虫藻密度は、付属器の先端 $11346 \text{ cells mm}^{-2}$ 、

付属器の根元 $9887 \text{ cells mm}^{-2}$ 、口腕 $14247 \text{ cells mm}^{-2}$ 、傘頂 $10693 \text{ cells mm}^{-2}$ 、縁辺 $15280 \text{ cells mm}^{-2}$ であり、縁辺が最も褐虫藻密度が高く、付属器の根元が最も低い値であった。

4. 考 察

海洋深層水の高産生物に対する利用については、多くの場合、藻類が対象となっている (大野ら, 2001; 田島ら, 2002; 小林ら, 2013; 藤田ら, 2014; 小杉ら, 2016; 藤田, 2017)。このことは、海洋深層水の藻類に対する有効性を示していると同時に、藻類を体内に共生させて主たるエネルギー源としている高産生物に対しても、適用できる可能性を示している。実際に、本研究で用いたタコクラゲは、刺胞動物門の鉢クラゲ類の中でも例外的に体内に褐虫藻を共生させており、共生藻によって生産された有機物によって個体の成長や再生産が維持されている (McCloskey *et al.*, 1994)。このことから、海洋深層水試験区で観察されたタコクラゲの有意に高い成長速度は、共生する褐虫藻に由来するものと考えられ、タコクラゲの成長に対する海洋深層水の有効性を示唆している。特に、その差が顕著に表れたのは、実験開始から 35–37 日目以降であり、深層水区では順調な成長が見られたが、他の海水区では、個体の縮

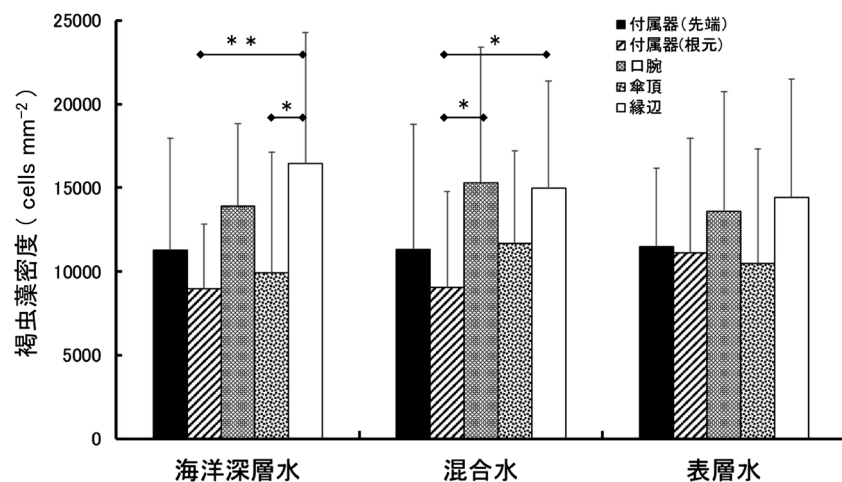


図6 飼育実験終了後の各試験区におけるタコクラゲの部位ごとの褐虫藻密度。図中の記号は一元配置分散分析 (Tukey 法) による検定結果を示す (** $p < 0.01$, * $p < 0.05$)

小が見られ、湿重量の減少が認められた。一般的に、柔らかいゼラチン質で構成されているクラゲ類の成長は餌の量に大きく左右され、同じ種であっても餌環境の違いによって個体の重量は大きく異なっている (Ishii and Båmstedt, 1998)。このことから、深層水区で見られた高い成長速度は、その特徴の一つである富栄養性が、タコクラゲ体内の褐虫藻による有機物生産に有利に働いたものと考えられる。また、富栄養性の効果は、タコクラゲの成長が進み、個体当たりの有機物の要求量が高くなっていくに従って、顕著に表れてくるものであると推察できる。海洋深層水の有効性については、表層水を混合した海水においても若干、見られたが、混合の割合については、今後、検証していく必要がある。

海洋深層水の特徴の一つとして、富栄養性があげられる (藤田・高橋, 2006)。今回実験に用いた赤沢海洋深層水は、同海域の表層水と比較して硝酸塩濃度が約30倍、リン酸塩濃度が約14倍と極めて高い富栄養性を示している (表1)。このことから、本研究で観察された、褐虫藻を共生させていることによるタコクラゲの成長に対する効果も、海洋深層水の富栄養性によるものと考えられる。タコクラゲに共生する褐虫藻も他の藻類と同じく、光合成を行うために海水内の栄養塩類を用いており、高い栄養塩類濃度が褐虫藻による効率的な生産を支えているといわれている (Rodriguez-Roman and Iglesias-Prieto, 2005; Djeghri *et al.*, 2019)。また、パラオの海水湖な

どで観察されるタコクラゲの栄養塩類を求めての鉛直移動などの事例も富栄養な海水がタコクラゲにとって非常に有用であることを示している (Hamner *et al.*, 1982; Muscatine and Marian, 1982)。以上のことから、海洋深層水の特徴の一つである富栄養性がタコクラゲの成長を促進させていることは明らかであると思われる。

褐虫藻に対する海洋深層水の効果は認められるが、褐虫藻自体の細胞数の増加に寄与する効果については、本研究では観察されなかった。すなわち、富栄養性は、褐虫藻密度には影響を与えなかったのである。Muscatine *et al.* (1986) は、最も成長速度の高かった小型のタコクラゲにおける褐虫藻の直径が他のサイズのタコクラゲよりも有意に大きかったことを報告している。言い換えれば、タコクラゲの褐虫藻の成長速度は褐虫藻の直径に比例し、また直径はタコクラゲの傘径に反比例しているのである (Muscatine *et al.*, 1986)。すなわち、小型のタコクラゲほど、共生させている褐虫藻の成長速度が高く、富栄養化した海水による成長効果が高いことが示唆される。通常、パラオ共和国の海水湖で観察されるようなタコクラゲの傘径は2-14 cmの範囲にある (Hamner *et al.*, 1982; Muscatine and Marian, 1982; Muscatine *et al.*, 1986)。しかしながら、本研究の飼育実験に用いたタコクラゲは、これらの傘径よりもはるかに小型であり、このことが海洋深層水による効果をより高めたのではないかと推察される。そして、

栄養に富んだ海洋深層水により褐虫藻の成長が促され、それがタコクラゲの高い成長を支えていることが示唆される。

タコクラゲの部位ごとの褐虫藻分布密度については、最も高かった部位は縁辺で、特に海洋深層水区では付属器の根元や傘頂よりも有意に高い値を示し、逆に、低かった部位は付属器の根元であった。タコクラゲを含む根口クラゲ目の中で褐虫藻を共生させている種では、傘や口腕などの表皮細胞に接して褐虫藻が分布し、光や栄養塩を効率的に獲得していることが知られている (Muscatine *et al.*, 1986; Blanquet and Phelan, 1987; Estes *et al.*, 2003; Djeghri *et al.*, 2019)。Estes *et al.* (2003) はサカサクラゲ属の一種 *Cassiopea xamachana* における褐虫藻の密度分布を調べ、傘の口側に多く分布し反口側は少ないこと、また、口腕には縁辺よりも高い密度で分布していることを明らかにした。この結果は、本研究における結果とは異なるが、サカサクラゲ属のクラゲは常に口側を上部に向けて底生生活をしており、より光を受けやすい部位に褐虫藻が多く存在していると考えられるため、タコクラゲのように常に浮遊しているクラゲ類における結果と異なっているのだろう。本研究では、海洋深層水区と混合区において褐虫藻の分布様式に若干の差異が認められたものの明瞭な傾向は認められず、タコクラゲについては、さらに知見を積み重ねていく必要があると思われる。

本研究の結果から、海洋深層水を用いた飼育がタコクラゲの成長に大きく貢献できることが明らかとなった。そして、共生している褐虫藻の働きによって、富栄養な海洋深層水による成長効果がもたらされていることが示唆された。タコクラゲは、刺胞動物門のクラゲ類の中でも、水族館での展示などでも非常に人気が高く、また観賞用としても販売されている。このような飼育・観賞に適したクラゲ類としては、同じ刺胞動物門鉢クラゲ綱根口クラゲ目に属するサカサクラゲ *Cassiopea ornata* がいる。サカサクラゲ属のクラゲについてもタコクラゲと同様に褐虫藻を共生させ、光合成によって得られたエネルギーを効率的に用いて成長していることが知られている (Balderston and Claus, 1969; Cates, 1975; Drew, 1972; Verde

and McCloskey, 1998; Estes *et al.*, 2003)。このことから、他の刺胞動物門の褐虫藻を共生させているクラゲ類についても海洋深層水による成長効果が認められる可能性は十分にあると思われる。また、サカサクラゲについては、実際に他のクラゲ類の餌料用として、光合成に適した照明と水槽を用いた大量生産システムの構築が求められている (Pierce, 2005)。このような大量生産システムに海洋深層水を用いることによって、クラゲ類の生産効率は高くなると考えられるが、それについては今後の研究によって、検証していく必要があるだろう。

謝 辞

本研究を行うにあたり、海洋深層水赤沢工場（株式会社ディーエイチシー）の林徹氏、ならびにとう漁業協同組合の島田尚彦氏には、海洋深層水を提供いただき、また実験施設を御用意していただいた。いおワールドかごしま水族館の築地新光子氏、新江ノ島水族館の足立文氏、小谷野有加氏、すさみ海立エビとカニの水族館の平井厚志氏には、試料の採集、運搬に御協力いただいた。以上の皆様に、深く感謝申し上げる次第である。

参考文献

- Balderston, W. L. and G. Claus (1969) A study of the symbiotic relationship between *Symbiodinium microadriaticum* Freudenthal, a zooxanthellae and the upside down jellyfish, *Cassiopea* sp. Nova Hedwigia, 17, 373–382.
- Blanquet, R. S. and M. A. Phelan (1987) An unusual blue mesogleal protein from the mangrove jellyfish *Cassiopea xamachana*. Mar. Biol., 94, 423–430.
- Cates, N. (1975) Productivity and organic consumption in *Cassiopea* and *Condylactis*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 18, 55–59.
- Djeghri, N., P. Pondaven, H. Stibor and M. N. Dawson (2019) Review of the diversity, traits, and ecology of zooxanthellate jellyfishes. Mar. Biol., 166, 147.
- Drew, E. A. (1972) The biology and physiology of alga-invertebrate symbioses I. Carbon fixation in *Cassiopea* sp. at Aldabra Atoll. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 9, 65–69.
- Estes, A. M., S. C. Kempf and R. P. Henry (2003) Localiza-

- tion and quantification of carbonic anhydrase activity in the symbiotic scyphozoan *Cassiopea xamachana*. Biol. Bull., 204, 278–289.
- 藤田大介 (2017) 海洋深層水を利用した藻類の培養. 海洋深層水研究, 18, 174–175.
- 藤田大介・高橋正征 (2006) 海洋深層水利用学—基礎から応用・実践まで—. 成山堂書店, 東京, 209 pp.
- 藤田大介・渡辺梨里・R. J. Carton (2014) 海洋深層水で培養した植物着生性無節サンゴモ, モカサ属 1種の成長. 海洋深層水研究, 14, 177–184.
- Hamner, W. H., R. W. Gilmer and P. P. Hamner (1982) The physical, chemical, and biological characteristics of a stratified, saline, sulfide lake in Palau. Limnol. Oceanogr., 27, 896–909.
- Ishii, H. and U. Båmstedt (1998) Food regulation of growth and maturation in a natural population of *Aurelia aurita* (L.). J. Plankton Res., 20, 805–816.
- 石川貴宣 (2017) 海洋深層水を利用したクルマエビの種苗生産と養殖生産. 海洋深層水研究, 18, 176–177.
- 気象庁 (1999) 海洋観測指針 (第1部). 129 pp.
- 小林美樹・小川晃弘・熊谷敬之・藤田大介 (2013) 富山湾深層水を用いた紅藻ミリン *Solieria pacifica* の成長と体色改善. 海洋深層水研究, 14, 27–33.
- 小杉知佳・熊谷敬之・小林美樹・藤田大介 (2016) 富山湾深層水のかけ流し条件におけるスラグ系施肥材のマコンブに対する効果実証実験. 海洋深層水研究, 16, 69–81.
- McCloskey L. R., L. Muscatine and F. P. Wilkerson (1994) Daily photosynthesis, respiration, and carbon budgets in a tropical marine jellyfish (*Mastigias* sp.). Mar. Biol., 119, 13–22.
- 松村 航・藤田大介 (2002) 海洋深層水培養コンブの介生生長に基づく自給型アワビ養殖の提案. 海洋深層水研究, 3, 53–63.
- Muscatine, L. (1990) The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. In “Coral reefs.” (ed. by Z. Dubinsky), Elsevier Science Publishers, Amsterdam, pp. 75–87.
- Muscatine, L. and R. E. Marian (1982) Dissolved inorganic nitrogen flux in symbiotic and nonsymbiotic medusae. Limnol. Oceanogr., 27, 910–917.
- Muscatine, L., F. P. Wilkerson and L. R. McCloskey (1986) Regulation of population density of symbiotic algae in a tropical marine jellyfish (*Mastigias* sp.). Mar. Ecol. Prog. Ser., 32, 279–290.
- 野田浩之・岡本一利・岡田裕史・高木 毅 (2010) 海洋深層水と表層海水で飼育されたニジマス *Oncorhynchus mykiss* の生残と成長および成熟. 海洋深層水研究, 11, 1–11.
- 大野正夫・矢野 誠・平岡雅規・岡 直宏・谷口道子 (2001) 海洋深層水を用いた紅藻トゲキリンサイとトサカノリのタンク培養. 高知大学海洋生物研究報告, 20, 35–40.
- Pierce, J. (2005) A system for mass culture of upside-down jellyfish *Cassiopea* spp as a potential food item for medusivores in captivity. Int. Zoo Yb., 39, 62–69.
- Rodriguez-Roman, A. and R. Iglesias-Prieto (2005) Regulation of photochemical activity in cultured symbiotic dinoflagellates under nitrate limitation and deprivation. Mar. Biol., 146, 1063–1073.
- Sugiura, Y. (1963) On the life-history of rhizostome medusae. I. *Mastigias papua* L. Agassiz. Annotnes Zool. Jpn., 36, 194–202.
- Sugiura, Y. (1964) On the life-history of rhizostome medusae II. Indispensability of zooxanthellae for strobilation in *Mastigias papua*. Embryologia, 8, 223–233.
- 田島迪生・永田房雄・杉本 洋 (2002) 数種海藻の海洋深層水での培養. 石川県水産総合センター研究報告, 3, 33–37.
- 辻本 良 (2017) 富山県における海洋深層水を利用した水産業への利活用. 海洋深層水研究, 18, 180–182.
- Verde, E. A. and L. R. McCloskey (1998) Production, respiration, and photophysiology of the mangrove jellyfish *Cassiopea xamachana* symbiotic with zooxanthellae: Effect of jellyfish size and season. Mar. Ecol. Prog. Ser., 168, 147–162.
- 鷲足恭子 (2017) 海洋深層水を活用したカキの完全陸上養殖への取り組み. 海洋深層水研究, 18, 178–179.

(2020年5月15日受付; 2020年7月21日受理)