

総 説

海産魚仔魚飼育の好適光条件 - 明るさと日長について -

清野通康*§

A Literature Survey of Light Intensity and Photoperiod Effects on Rearing of Marine Fish Larvae

Michiyasu Kiyono *§

要約: 海産魚仔魚の多くは眼で餌料生物（主に動物プランクトン）を認識し捕食するため、光は魚類の成育を支配する重要な環境要素である。本稿では水産上重要な海産魚の仔魚の初期減耗軽減や成育促進を目的として実施された、光量（明るさ）と光周期（日長）に関わる国内外の研究成果を紹介するとともに、今後の課題について論議する。仔魚の成育に好適な光条件には種特異性が大きい。明るい環境が生残・成長に適す種や、暗い環境の方が生残・成長が良好な種などがある。好適な日長も種により異なり、長日環境が好適な種、自然日長が好適な種などがある。特定の明るさが好適となることは自然界における生息環境への適応の現れと考えられているが、長日効果の機構はまだ充分には解明されていない。光は重厚な設備を必要としない制御が容易な環境要素である。光環境と仔魚の生残・成長との関わり合いの解明が進めば、光制御により、魚類生産、特に種苗生産・中間育成を含む陸上養殖における生産性向上に大きく貢献することが期待される。

キーワード: 文献調査, 海産魚, 仔魚, 光量, 光周期, 好適条件

Abstract: Since most marine fish larvae are visual feeders and plankton feeder, light is one of the important environmental parameters significantly affecting survival and growth of larvae. The aim of this paper is to review the literature about effects of artificial lighting conditions, mainly intensity and photoperiod, on the performance (growth and survival) of some marine fish larvae of commercial interest. The literature shows that light requirements of larvae are especially species specific. Some species show optimal performance under the brighter condition. On the contrary, some require the darker condition. The light intensity requirement may be unique to a fish's environmental niche. The mechanism regulating photoperiod requirements of larvae is still unclear. Some species show optimal performance under the constant lighting condition, and some prefer the natural daylength condition. Light can be easily manipulated in the hatchery environment. Technologies accommodating species specific requirements of a fish could be accomplished. Feature researches on lighting protocol should be required to improve production efficiency of larval marine fish in hatcheries.

Key words: literature survey, marine fish, larva, light intensity, photoperiod, optimum condition

はじめに

種苗生産を円滑に進める上で仔稚魚の成育に好適な環境の解明は重要な課題である。一般に魚類飼育環境としては、それらが生息している自然環境が最適（平野, 1969）と考えられるが、より効

率的な生産という観点からは、仔稚魚の摂餌・消化・同化・成長といったエネルギーフローを効率よく行わせ得る環境、即ち、仔稚魚がその必要とする餌料を的確に摂取し成長できる環境条件を解明し構築することが重要である。また、自然環境では発現しがたい仔稚魚の持つ潜在的な特性を有

(2024年12月10日受付, 2025年2月10日受理)

* 公益財団法人海洋生物環境研究所 顧問 (〒104-0044 東京都中央区明石町8番1号 聖路加タワー34階)

§ E-mail: kiyono@kaiseiken.or.jp

効に利用し得る新しい環境を作り出す試み（清野・平野, 1978）も必要であろう。これらの観点から魚類の成育に重要な光環境の最適化を図るための様々な実験的検討が実施され、多くの知見が積み重ねられてきた。

仔稚魚と光環境の関わりに関しては、これまでにBoeuf and Le Bail (1999), Villamizar *et al.* (2011) やStuart (2013) のレビュー, Al-Emran *et al.* (2024) による2000年以降の研究事例紹介などがあるが、いずれも欧米の事例が中心となっている。以下、本稿ではわが国における研究も含め海産魚仔魚を中心に特に初期減耗軽減や成育促進を目的とした、光量（明るさ）と光周期（日長）に関わる研究成果を紹介する。また、今後の課題について論議する。

海産魚仔魚とその飼育環境の特性

海産魚仔魚の多くは、眼で餌を認知し摂餌を行う（倉田, 1959；Blaxter, 1966など）。ただ、仔魚の眼の機能は未発達である。網膜の視細胞には光感度の低い錐体のみが認められ、眼の機能が成魚のそれに近づくのは稚魚への移行期である（Blaxter and Jones, 1967）。摂餌開始期の仔魚は餌料生物の形態を見て捕食するのではなく動く影を追って餌を捕らえると推定されているが（Schwassmann, 1962）、捕食可能な範囲でより大型のプランクトンを選択摂餌するなど早い段階から機能的な摂餌活動を行っている（魚谷ら, 1978; Batty *et al.*, 1990）。

仔魚の消化器官は、孵化時に基本構造が出来上がっている種、例えば、ハゼ科魚 Gobiidae など付着卵から生まれる種と、孵化時には殆ど未分化の種、例えば、マダイ *Pagrus major*、クロダイ *Acanthopagrus schlegelii* など浮性卵から生まれる種とがある（田中, 1975）。摂餌開始期の仔魚の消化管は直線型か彎曲型に大別され（岩井, 1962）、直線型は口から肛門までの長さが長く、彎曲型は口から肛門までが短く旋回あるいは曲折している（田中, 1968）。ただ、餌を多量に貯留する機能を持たないため、飼育環境では摂餌に伴い未消化の餌料をほぼ原形のまま肛門から押出す（排出する）ことも観察されている（福所, 1979）。稚魚への移行期になると胃も肥大し胃腺が分化し機能的になるなど大量摂餌に適した構造となる（田中, 1975）。

魚類飼育環境は自然環境と大きく異なる場合が多い。自然海域では太陽光の波長の内390nm以下600nm以上の部分は表層域で海水に吸収され、外洋域では青色光470nm、沿岸域では青緑色光500nmと緑色光580nmが卓越し、仔魚はその生息する場の光環境に適応していると考えられている（Stuart, 2013）。ただ、飼育施設では多様な人工光源（白熱灯、蛍光灯、LEDなど）が用いられ、光は点源で光源から概ね直線的に照射され、光量（明るさ）、光周期（日長時間）、波長分布（光色）の何れも自然環境と異なる場合が多い。さらに飼育水槽の色、飼育水への微細藻類添加の有無なども光環境に大きく影響する。

魚類飼育施設における光量の測定方法は現状標準化されていない。魚類の視感度曲線は人のそれと異なるので、光量の単位としてフルスペクトルを対象としたエネルギー量 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 、 W/m^2 などを用いることが望ましいが、これまでのところほとんどの場合、人の眼の特性に対応した照度（lux）が光量単位として用いられている。本稿でも以下照度をベースに研究事例を紹介する。

光量（明るさ）

海産魚仔魚の多くは明るい時間帯に動物プランクトンを摂餌し、日没とともに摂餌を停止するという自然の光周期に対応した摂餌日周性を示す。では、どのくらいの光量があれば餌を認識し捕食・成育できるか、以下、摂餌活動の光閾値と生残・成長に好適な光量（以下、明るさと表記する）に関する検討事例を紹介する。なお、照度は原則水面照度を示すものとする。

摂餌活動に必要な明るさ

摂餌活動の光閾値は種により、また、発育段階により変化する。Blaxter (1966, 1968など) の先駆的研究によれば、底層環境に生息するherringニシンの類 *Clupea harengus* 仔魚の摂餌閾値は0.1 lux、また、plaiceカレイの類 *Pleuronectes platessa* 仔魚では0.01~1 luxで何れもかなり暗いところで動物プランクトンを捕食できる。一方、表層を遊泳するnorthern anchovyカタクチイワシの類 *Engraulis mordax* 仔魚の摂餌閾値は最も眼の感度が良くなる青緑色光下で0.61 lux (Bagarinao and Hunter, 1983)、また、マダイやクロダイの8~10日令仔魚が蛍光灯下でシオミズツボムシ

Brachionus plicatilis sp. complexを摂餌する閾値は5～10 lux程度である(清野・平野, 1978)。これらの閾値は小容量の実験水槽を用いて求められた値であるが、飼育環境(概ね自然光下)で消化管内に餌料が認められた明るさが各種の仔魚について報告されている。摂餌閾値は発育が進むほど小さな値となる。例えば、キジハタ*Epinephelus akaara* 9日令で150 lux, 17日令で50 lux(山本, 1996)、ヒラメ*Paralichthys olivaceus* 21日令で21 lux(安永, 1971)、クロダイ20日令で20 lux, 30日令で10 lux、アユ*Plecoglossus altivelis* 4日令で300 lux, 42日令で7 lux、変態前の遊泳期のマコガレイ*Pleuronectes yokohamae* 6日令で90 lux, 19日令で1.3 lux(山本, 2007)、キジハタ6日令で50 lux, 24日令で20 lux(萱野, 2009)などが報告されている。

これらの結果から多くの種の仔魚は、概ね100 lux程度(薄明時の明るさ)があれば餌生物を捕食できると思われる(清野・平野, 1978)。ただ、長期間にわたる仔魚飼育を行うには、この餌を認識し捕食する程度の明るさでは十分な生残・成長は望めず、第1表に示すように数100～数1000 lux程度の明るさが必要な種が多い。

一方、摂餌にほとんど光を必要としない種もある。先に述べたようにherringやplaice仔魚の摂餌閾値は1 lux以下である(Blaxter, 1966)。また、マコガレイ(山本ら, 2005)やSenegal soleウシノシタの類*Solea senegalensis*(Cañavate *et al.*, 2006)、common sole^{*1}ウシノシタの類*Solea solea*(Bonvini *et al.*, 2016)は、遊泳期の仔魚には摂餌に光が必要であるが、変態期前後からは全く光がない暗室内で動物プランクトンを摂餌できるようになる。

生残・成長に好適な明るさ

第1表に示すように良好な生残・成長が得られた明るさには種特異性があり、14,850 lux(Stuart and Drawbridge, 2011)から3 lux(Bonvini *et al.*, 2016)まで様々な値が報告されている。これらの種による好適域の違いは自然界における生息環境への適応の現れ、または眼の構造・機能の違いなどによると考えられている(Stuart and Drawbridge, 2011)。

各事例で検討対象とした飼育期間(日令)が異なるが、検討条件が3以上の事例は、第1表の上段に示した検討条件の中位の明るさで良好な結果が得られた事例と、中段に示した検討条件の上限または下限値付近の明るさで良好な結果が得られている事例とに分けることができた。同表の上段に示した事例では検討対象種の生残・成長に好適な明るさが得られていると考えられるが、中段の事例については、検討対象種の好適な明るさは、より明るい環境またはより暗い環境である可能性が残されている。また、これら第1表の上段・中段に示した事例では、変態期以降のcommon sole(Bonvini *et al.*, 2016)を除き、各事例とも生残と成長で良好な結果が得られた明るさが一致、または、例えばsouthern flounderヒラメの類*Paralichthys lethostigma*(Henne and Watanabe, 2003)のように良好な範囲が部分的に重なり、検討対象種はそれぞれ特有の光環境に適応している可能性が大きいことを裏付ける結果となった。

第1表の下段には検討条件が2の事例を示した。2検討条件では好適な明るさに関する論議は難しいが、これらの事例でも、European sea bass^{*2}スズキの類*Dicentrarchus labrax*(Barahona-Fernandes, 1979)以外は、2検討条件の結果が同等であった場合も含め、各事例とも生残と成長が良好である明るさが一致した。

成長に好適な明るさがcommon sole仔魚では浮遊期の1,000luxから変態期以降には3 luxに低下したが(Bonvini *et al.*, 2016)、これは先にも触れたように変態期前後からは暗室内でも摂餌できるようになったことによると考えられる。Fuchs(1978)は変態期以降のcommon soleの生残・成長に光条件は関与しないとしており、本種は3 lux以下の暗い環境でも成長できる可能性がある。なお、第1表に示した変態期以降で良好な生残が得られた明るさ50 lux, 500 luxは本種の特徴から見るとやや高い数値である。原著に遊泳期の生残に関する記載はないが、本事例では遊泳期から変態期以後まで継続して飼育を行っており50 lux, 500 luxは遊泳期の飼育結果が反映された数値である可能性がある。

今回検討した事例では1,000 lux以上の明るい環

*1 *Solea solea*の英名をsoleとしている論文とcommon soleとしている論文があるが、本稿では表記をcommon soleに統一した。

*2 *Dicentrarchus labrax*の英名をsea bassとしている論文とEuropean sea bassとしている論文があるが、本稿では表記をEuropean sea bassに統一した。

清野：海産魚仔魚飼育の好適光条件

第1表 海産魚仔魚の生残と成長に好適な明るさ

魚種	検討日令	検討条件 lux	良好な結果が得られた条件		出典
			生残 lux	成長 lux	
yellow tang ニザダイの類 <i>Zebrasoma flavescens</i>	3~5	1,500, 3,000, 4,500, 6,500	3,000, 4,000	—*1	Pereira-Davison and Callan, 2017
クロダイ <i>Acanthopagrus schlegelii</i>	3~10	0, 100, 1,000, 3,000, 10,000	3,000	3,000	Kiyono and Hirano, 1981
white seabass ニベの類 <i>Atractoscion nobilis</i>	1~15	1, 300, 3,000, 15,000	300, 3,000	300, 3,000	Jirsa <i>et al.</i> , 2009
マダイ <i>Pagrus major</i>	3~7	250, 1,000, 4,000, 16,000	—	1,000~	Honryo <i>et al.</i> , 2018
meagre ニベの類 <i>Argyrosomus regius</i>	1~30	50, 500, 1,000	500	500	Vallès and Estévez, 2013
southern flounder ヒラメの類 <i>Paralichthys lethostigma</i>	1~15	5, 50, 100, 1,000	100	50, 100	Henne and Watanabe, 2003
ギンダラ <i>Anoplopoma fimbria</i>	7*2	2, 5, 12, 42, 176, 750	12, 42	12, 42	Lee <i>et al.</i> , 2017
California yellowtail ヒラマサの類 <i>Seriola lalandi</i>	2~16	360, 1,675, 14,850	14,850	14,850	Stuart and Drawbridge, 2011
スジアラ <i>Plectropomus leopardus</i>	0~5	0, 500, 1,000, 3,000	1,000, 3,000	3,000	Yoseda <i>et al.</i> , 2008
マダイ <i>Pagrus major</i>	3~20	0, 180, 1,200, 2,800, 7,500	1,200, 2,800	180~7,500	清野, 1989
Atlantic cod タラの類 <i>Gadus morhua</i>	0~28	300, 600, 1,200, 2,400	2,400	2,400	Puvanendran and Brown, 2002
キツネメバル <i>Sebastes vulpes</i>	0~12	0, 200, 1,700	1,700	200, 1700	金田・高島, 2020
black sea bass ハタの類 <i>Centropristis striata</i>	2~15	100, 500, 1,000, 1,500	1,500	1000, 1,500	Copeland and Watanabe, 2006
grouper ハタの類 <i>Epinephelus coioides</i>	0~6	0, 120, 230, 500, 700	500, 700	120~700	Toledo <i>et al.</i> , 2002
common sole ウシノシタの類 <i>Solea solea</i> (浮遊期)	4~19	3, 50, 500, 1,000	—	1,000	Bonvini <i>et al.</i> , 2016
同上 (主に変態期以降)	19~51	同上	50, 500	3	同上
European sea bass スズキの類 <i>Dicentrarchus labrax</i>	0~35	300~700, 1,400~3,500	300~700	1,400~3,500	Barahona-Fernandes, 1979
southern flounder ヒラメの類 <i>Paralichthys lethostigma</i>	5~60	340, 1,600	差なし*3	差なし	Daniels <i>et al.</i> , 1996
haddock タラの類 <i>Melanogrammus aeglefinus</i>	0~35	100, 1,500	差なし	差なし	Downing and Litvak, 1999b
southern flounder ヒラメの類 <i>Paralichthys lethostigma</i>	1~30	457, 1,362	差なし	差なし	Denson and Smith, 1997
haddock タラの類 <i>Melanogrammus aeglefinus</i>	0~31	5, 110	110	110	Downing and Litvak, 1999a
Atlantic cod タラの類 <i>Gadus morhua</i> Scotian shelf 系	0~43	8.5, 680	8.5	8.5	Puvanendran and Brown, 1998
同上 Northeast Grand Bank 系	0~43	同上	680	680	同上

*1 「—」は原著に記載がないことを示す。

*2 卵黄を持った仔魚を受精後46日より7日間飼育。

*3 「差なし」は各検討条件でほぼ同等の結果が得られたことを示す。

境での成育が良好な種が多い。このように明るい環境での生残・成長が良好となる要因のひとつとして光量増加に伴う仔魚の摂餌量増加が挙げられる。例えば、クロダイ、haddockタラの類 *Melanogrammus aeglefinus*, grouperハタの類 *Epinephelus coioides*, Atlantic codタラの類 *Gadus morhua*, spotted sand bassハタの類 *Paralabrax Maculatofasciatus*, クエ *Epinephelus bruneus*, カサゴ *Sebastes marmoratus*, スジアラ *Plectropomus leopardus*, アカアマダイ *Branchiostegus japonicus*, キジハタ, yellow tangニザダイの類 *Zebrasoma flavescens*の仔魚では飼育環境での明るさの上昇に伴い摂餌個体の割合（群摂餌率）または摂餌量が増加したことが報告されている（Kiyono and Hirano, 1981; Downing and Litvak, 2001; Toledo *et al.*, 2002; Puvanendran and Brown, 2002; Peña *et al.*, 2004; 照屋・與世田, 2006; 中牟田ら, 2007; Yoseda *et al.*, 2008; 升間ら, 2010; 南部, 2015; Pereira-Davison and Callan, 2017）。また、これらの種の内、生残・成長に関わる飼育実験と摂餌量測定の方が実施されたクロダイ, haddock, grouper, Atlantic cod, yellow tangでは、生残・成長が良好であった明るさと摂餌量のピーク値が得られた明るさがほぼ一致した。

明るさの増加にともない仔魚の摂餌量が増加する要因として、仔魚、餌料生物ともに正の走光性を持つ種が多いため、両者の遭遇機会の増加が推定されている（清野・平野, 1978; Stuart, 2013）また、green sunfishブルーギルの類 *Lepomis cyanellus*稚魚の事例（Gross *et al.*, 1965）などを参考に、光条件の変化による仔魚の餌料転換効率向上の可能性についても論議されている（Boeuf and Le Bail, 1999; Villamizar *et al.*, 2011）。

ただ、強光により餌料生物の分布が不均質となり仔魚の摂餌に不利となること（Stuart, 2013）や、仔魚の分布が偏在すること（清野, 1989）もある。また、仔魚と餌料生物が一カ所に集中すると水質の局所的な悪化を招く恐れがあるので、適切な明るさの設定、仔魚と餌料生物を適度に分散させる工夫なども必要となる（清野・平野, 1978）。

第1表に示したように、southern flounder, ギンダラ *Anoplopoma fimbria*, 変態後のcommon sole, Atlantic codなどの仔魚は100 lux以下で動物プランクトンを摂餌し生残・成長できるが、これは自然界での生息域である底層環境へ適応していることを示していると考えられる（Henne and

Watanabe, 2003; Lee *et al.*, 2017; Bonvini *et al.*, 2016; Puvanendran and Brown, 1998）。Atlantic codでは異なった海域に生息する2系群（Scotian Shelf系群とNortheast Grand Bank系群）の明るさへの適応状況の違いが実験的に確認されている。第1表下段に示したように実験条件8.5 luxと680 luxの2条件の内、Scotian Shelf系群は8.5 lux, Northeast Grand Bank系群は680 luxを選択した。この違いは、前者は晩秋～初冬に産卵する系群であり仔魚は冬の暗い環境に生息する、一方、後者は春～夏に産卵する系群であり仔魚は夏の明るい環境に生息するため、それぞれの生息環境への適応状況が現われたものと考えられている（Puvanendran and Brown, 1998）。

海産魚仔魚の飼育技術は成熟しつつあるもののまだ発展途上で様々な要因で飼育結果が変わる可能性があり、同種でも報告事例により異なった結果が報告されることがある。飼育結果が変わる要因の一つに水槽の色がある。水槽の色については、白色系の水槽より黒色系の水槽の方が自然の光環境を再現できる（Nass *et al.*, 1996）とされ、実際、striped bassスズキの類 *Morone saxatilis*（Martin-Robichaud and Peterson, 1998）やpeledサケの類 *Coregonus peled*（Sebesta *et al.*, 2019）の仔魚では黒色水槽での生残が良好であった。一方、クロダイやhaddockの仔魚では、水槽の色により好適な明るさが変わり、黒色水槽より白色水槽や半透明な材質の水槽の方が低照度で高生残率が得られている（清野・平野, 1978; Downing and Litvak, 1999b）。

光周期（日長）

多くの海産魚仔魚の摂餌活動には、先に示したように自然の明暗周期に対応した日周変化がみられる。もし、光が仔魚の摂餌活動を制御しているのであれば、夜間に人工照明を行うことで摂餌活動を延長させ、その結果として摂餌量の増加、成長促進などが期待できる可能性がある。この観点から多くの飼育実験が実施されてきた。

第2表、第3表に示すように、夜間照明効果（長日効果）ありとする報告事例が多いが、睡眠が必要（Qasim, 1955）、恒明でない方が良い（平田ら, 2009）とされた種もある。種により長日効果の現れ方が異なる要因としては、長日下での摂餌に多くのエネルギーを消費するため長日効果が現われ

第2表 海産魚仔魚の生残と成長に好適な日長：24Lが良好な事例

魚種	検討日令	検討条件	良好な結果が得られた条件		出典
			生残	成長	
クロダイ <i>Acanthopagrus schlegelii</i>	3~23	24, 18, 13, 8L	13L	24L	清野, 1989
barramundi アカメの類 <i>Lates calcarifer</i>	2~10	24, 16, 8L	16L	24L	Barlow <i>et al.</i> , 1995
Atlantic cod タラの類 <i>Gadus morhua</i>	0~28	24, 18, 12L	24L	24L	Puvanendran and Brown, 2002
スジアラ <i>Plectropomus leopardus</i>	1~7	24, 13, 6*1L	24L	24L	興世田ら, 2003b
striped trumpeter タカノハダ イの類 <i>Latris lineata</i>	1~12	24, 18, 12L	24L	18L	Trotter <i>et al.</i> , 2003
マハタ <i>Epinephelus septemfasciatus</i>	2~8	24, 12, 6*1, 0L	24L	24L	照屋ら, 2008b
meagre ニベの類 <i>Argyrosomus regius</i>	1~30	24, 16, 12, 8L	8L	24L	Vallés and Estévez, 2013
クロマグロ <i>Thunnus orientalis</i>	2~10	24, 19, 14, 9L	24L	— *2	Kurata <i>et al.</i> , 2017
スズキ <i>Lateolabrax japonicus</i>	0~30	24L, 自然日長	24L	24L	山下, 1975
イシダイ <i>Oplegnathus fasciatus</i>	0~20	24L, 自然日長	24L	24L	同上
sailfin sculpin カサゴの類 <i>Nautichthys oculo-fasciatus</i>	0~38	24, 13L	24L	—	Marliave, 1977
gilthead sea bream タイの類 <i>Sparus aurata</i>	0~20	24, 12L	24L	24L	Tandler and Helps, 1985
rabbitfish アイゴの類 <i>Siganus guttatus</i>	0~7	24, 12L	24L	24L	Duray and Kohno, 1988
マハタ <i>Epinephelus septemfasciatus</i>	3~10	24L, 自然日長	24L	差なし*3	土橋ら, 2003
キハダ <i>Thunnus albacares</i>	3~8	24L, 自然日長	24L	24L	手塚ら, 2005
European sea bass スズキの類 <i>Dicentrarchus labrax</i>	1~40	24, 12L	24L	24L	Villamizar <i>et al.</i> , 2009
カサゴ <i>Sebastes marmoratus</i>	1~9	24, 12L	—	24L	成田ら, 2010
アアアマダイ <i>Branchiostegus japonicus</i>	0~14	24L, 自然日長	24L(12日令)	24L(14日令)	升間ら, 2010
キハダ <i>Thunnus albacares</i>	0~8	24, 12L	24L	24L	Partridge <i>et al.</i> , 2011
カワハギ <i>Stephanolepis cirrhifer</i>	5~20	24, 12L	24L	24L	成田ら, 2011
Callifonia yellowtail ヒラマサの類 <i>Seriola lalandi</i>	0~10	24, 12L	24L	24L	Stuart and Drawbridge, 2012
white seabass ニベの類 <i>Atractoscion nobilis</i>	0~18	24, 12L	差なし	24L	同上
クロマグロ <i>Thunnus orientalis</i>	1~8	24, 14L	24L	24L	久門ら, 2018
snubnose pompano アジの類 <i>Trachinotus blochii</i>	1~10	24, 12L	24L	24L	Alejos, and Serrano Jr., 2018
winter flounder カレイの類 <i>Pseudopleuronectes americanus</i>	1~28/46	24, 14L	24L(46日令)	24L(28日令)	Litvak <i>et al.</i> , 2020

*1 6L-6D-6L-6D。

*2 「—」は原著に記載がないことを示す。

*3 「差なし」は各検討条件でほぼ同等の結果が得られたことを示す。

第3表 海産魚仔魚の生残と成長に好適な日長：18～16Lが良好な事例

魚種	検討日令	検討条件	良好な結果が得られた条件		出典
			生残	成長	
common sole ウシノシタの類 <i>Solea solea</i>	0～15	24, 18, 12L	差なし*1	24, 18L	Fuchs, 1978
European sea bass スズキの類 <i>Dicentrarchus labrax</i>	0～30	24, 18, 12L	12L	18L	Barahona-Fernandes, 1979
snapper タイの類 <i>Pagrus auratus</i>	3～32	24, 18, 12, 6*2, 0L	24～12L	18L	Fielder <i>et al.</i> , 2002
southern flounder ヒラメ類の <i>Paralichthys lethostigma</i>	0～15	24, 18, 12, 6*2L	24～12L	24, 18L	Moustakas <i>et al.</i> , 2004
カンパチ <i>Seriola dumerili</i>	1～14	24, 18, 12, 0L	18L	18L	平田ら, 2009
anemonefish クマノミの類 <i>Amphiprion percula</i>	1～40	24, 16, 12L	差なし	16L	Vinoth <i>et al.</i> , 2010
yellow tang ニザダイの類 <i>Zebrasoma flavescens</i>	3～5	24, 16, 12, 0L	16L	—*3	Pereira-Davison and Callan, 2017
カンパチ <i>Seriola dumerili</i>	3～25	18, 14L	18L	18L	橋本ら, 2013

*1 「差なし」は各検討条件でほぼ同等の結果が得られたことを示す。

*2 6L-18D。

*3 「—」は原著に記載がないことを示す。

にくくなる可能性や、明期における仔魚の活動エネルギー収支が種により異なる可能性などが考えられている (Barahona-Fernandes, 1979; Dowd and Houde, 1980; 平田ら, 2009)。

摂餌活動リズム

摂餌個体の割合 (群摂餌率) や消化管内容物量、飼育水槽の餌料密度の経時変化などから各種の仔魚の日間摂餌リズムが推定されている。まず、自然日長下と長日下での仔魚の摂餌活動リズムについて紹介する。

1. 自然日長下での摂餌リズム

自然海域では摂餌開始期仔魚の摂餌個体の割合は低く、種によっては徐々に数日以上を要して100%に近づくと考えられているが (池脇・澤田, 1991), 自然海域より餌料生物密度が高い飼育環境では開口後比較的短時間で摂餌個体の割合が増加する。

摂餌開始期の仔魚は、明け方から摂餌をはじめ徐々に活発となり日没後摂餌を停止する。この日中の摂餌リズムには以下のようなパターンがある。

- ・日中間断なく摂餌する種：クエ (岩崎ら, 2015) など。

- ・明け方または日没頃に摂餌がピークとなる1峰性のリズムを示す種：キジハタ (山本, 1996), スジアラ (與世田ら, 2003b), キハダ *Thunnus albacares* (手塚ら, 2005), カサゴ (成田ら, 2010), カワハギ *Stephanolepis cirrhifer* (成田ら, 2011), クロマグロ *Thunnus orientalis* (久門ら, 2018) など。

- ・明け方と日没頃に摂餌のピークがあり日中はやや摂餌が不活発になる2峰性のリズムを示す種：アユ, クロダイ (山本, 2007), キジハタ (萱野, 2009) など。

なお、キジハタ仔魚については、山本 (1996) と萱野 (2009) で異なった摂餌パターンが報告されているが、同種またクエなどの仔魚では成長に応じ1峰性から2峰性に変化することも観察されている (山本, 1996; 岩崎ら, 2015)。

2. 長日下での摂餌リズム

長日下における日没以降の仔魚の摂餌リズムは以下のように大別できる。

- ・夜間照明しても摂餌時間は伸びず、自然日長下と同様に日没以降翌朝日の出頃まで摂餌を停止する種：マダイ15日令 (北島ら, 1976), マダイ6～7日令, 17～18日令 (清野, 1989) など。
- ・摂餌時間が延び、日没以降、数時間程度は摂餌

を継続する種：アユ15日令（伊藤ら，1967），ヒラメ21日令（安永，1971），クロダイ4日令（山本ら，1975）など。

- ・摂餌時間が延び、午前0時頃まで摂餌を継続する種：イシダイ *Oplegnathus fasciatus* 7日令，13日令（福所，1979），クロダイ3～12日令（清野，1989），カンパチ *Seriola dumerili* 3～4日令（橋本ら，2013），アカアマダイ3～6日令（升間ら，2010），クロマグロ3～10日令（久門ら，2018）など。

長日下でも自然日長下と同様な摂餌の概日リズムが観察された種がある。スジアラ，ヤイトハタ *Epinephelus malabaricus*，クエ，マハタ *Epinephelus septemfasciatus*，カサゴ，カンパチ，クロマグロの仔魚では，長日下でも自然日長下と同じように明け方や日没前に消化管内餌量のピークがあるなどの概日リズムを示す（與世田ら，2003b; Yoseda *et al.*, 2006; 照屋ら，2008a; 照屋ら，2008b; 成田ら，2010; 橋本ら，2013; 久門ら，2018）。これらの種では自然日長の夜間に当たる時間帯にも摂餌するが，昼間にあたる時間帯の摂餌量が多い傾向にある。また，長日飼育が続くとスジアラ（與世田ら，2003b），クエ（照屋ら，2008a），マハタ（照屋ら，2008b）では4～10日令でピーク時刻が移動するなど摂餌リズムが変化することも観察されている。

また，長日条件で飼育すると一時的に摂餌が停滞する時間帯があることも報告されている。カワハギ5日令仔魚では終夜ほとんどの個体に消化管内容物が認められたが10日令では午後22～24時の間消化管内容物量が低下し（成田ら，2011），Senegal soleでは夜間照明下8日令まで日の出の時間帯に摂餌個体の割合が低下した（Cañavate *et al.*, 2006）。

照明があれば夜間も摂餌を継続する種が多いが，それらの種でも前述のように日没後一時的に摂餌活動が停止または不活発となる時間帯がある。適切な明るさと十分な餌料という仔魚が摂餌できる条件が整っている飼育環境下で，摂餌を止める理由は現在のところ不明であるが，何らかの体内リズムによると推定されており，先にも触れたように体内の恒常性維持のために睡眠（Qasim, 1955）や休養が必要（平田ら，2009; Blanco *et al.*, 2017），概日リズムが存在する（Cañavate *et al.*, 2006）などの論議が行われている。摂餌停止の生理学的意味の解明は今後の課題であるが，体内での栄養物質の蓄積が飽和され（満腹になって）消

化・同化のための時間の確保が必要になったとも考えられる（Downing and Litvak, 1999b）。

生残・成長に好適な日長

1. 飼育事例

良好な生残・成長が得られた日長条件を第2～4表に示す。先に示した明るさの場合と同様，事例により検討対象とした飼育期間（日令）が異なるが，24時間連続照明（以下，24Lと表記）で良好な結果が得られた事例，1日当たり18～16時間の照明（同，18～16L）が良好であった事例，自然日長に近い15～12時間の照明（同，15～12L）が良好であった事例など種特異性のある結果が得られている。なお，各表の検討条件に示した「自然日長」は自然の光条件で飼育されたことを，「24L」などの表記は人工光による日長調整が行われたことを示す。

第2表には生残と成長の双方または何れか一方が24Lで良好な結果が得られた事例を示した。同表上段には検討条件が3以上の事例を，下段には条件が2の事例を示したが，上段，下段のいずれも生残・成長ともに24Lが良好とされている事例が多い。ただ，下段に示した24Lと自然日長などの2検討条件の事例は，24Lが好適ということではなく長日効果が認められた種と考えるのが現段階では適切である。なお，第2表上段に示したスジアラ（與世田ら，2003b）とマハタ（照屋ら，2008b）では24Lと自然日長に近い条件の間に検討条件が設定されていないので，同表下段に示した事例と同様に現段階では長日効果が認められた種と考えるのが適切であろう。

第3表には，生残と成長の双方または何れか一方が18Lまたは16Lで良好な結果であった事例を記載した。なお，24Lと18Lでほぼ同等な成長への日長効果が得られたcommon sole（Fuchs, 1978）とsouthern flounder（Moustakas *et al.*, 2004）については，長日効果は18Lで飽和しているものと考え第3表のグループに位置付けた。

第3表に示したように16～18Lで良好な飼育結果が得られた事例の中には成長で長日効果が認められた事例が多く，生残で長日効果が認められたものは8事例中3事例であった。Dowd and Houde（1980）は低餌料密度環境下では長日効果は生残ではなく成長に現われるとしている。第3表に示した各事例の餌料密度評価は今後の課題であるが，18～16Lでの長日効果は生残より成長で現わ

第4表 海産魚仔魚の生残と成長に好適な日長：自然日長が良好な事例

魚種	検討日令	検討条件	良好な結果が得られた条件		出典
			生残	成長	
クロダイ <i>Acanthopagrus schlegelii</i>	3~33	24L, 自然日長	差なし*1	自然日長	山本ら, 1975
sea bream タイの類 <i>Archosargus rhomboidalis</i>	0~16	19, 13, 7L	13L	13L	Dowd and Houde, 1980
マダイ <i>Pagrus major</i>	3~20	24, 18, 13, 8L	24~13L	24~13L	清野, 1989
クエ <i>Epinephelus bruneus</i>	2~11	24, 12, 6*2, 0L	12L	12L	照屋ら, 2008a
haddock タラの類 <i>Melanogrammus aeglefinus</i>	0~35	24, 15L*3	差なし	差なし	Downing and Litvak, 1999b
Senegal sole ウシノシタの類 <i>Solea senegalensis</i>	3~10	24, 14, 10L	差なし	差なし	Cañavate <i>et al.</i> , 2006
miiuy croaker ニベの類 <i>Miichthys miiuy</i>	2~20	24, 18, 12, 0L	24~12L	24~12L	Shan <i>et al.</i> , 2008

*1 「差なし」は各検討条件でほぼ同等の結果が得られたことを示す。

*2 6L-6D-6L-6D。

*3 15Lはhaddock産卵場の産卵期の自然日長に相当する。

れる可能性が示唆された。

第4表には自然日長で良好な結果が得られたと考えられる事例を示した。同表に示した種の内、長日・自然日長・短日の各条件が設定されていた sea bream タイの類 *Archosargus rhomboidalis* (Dowd and Houde, 1980), マダイ (清野, 1989), クエ (照屋ら, 2008a) は自然日長が好適な条件と考えられる。同表下段に示した haddock (Downing and Litvak, 1999b), Senegal sole (Cañavate *et al.*, 2006) と miiuy croaker ニベの類 *Miichthys miiuy* (Shan *et al.*, 2008) の仔魚では、同表に示した検討日令の範囲では長日と自然日長で同程度の生残・成長が得られているが、それぞれで特有な状況が報告されている。haddock では成長に伴い生息域が深層に移動することによる好適日長の変化が予想されている (Downing and Litvak, 1999b)。また、Senegal sole では、24L で変態期に眼の移動異常 (発生率 1.8%) が見られ、生残・成長には現われない長日環境の影響があることを示唆する結果が得られている (Cañavate *et al.*, 2006)。miiuy croaker については、稚魚期に近づき餌料をシオミズツボワムシから天然コペポータ Copepoda と市販の配合飼料に変えた頃 (20日令以降) から 18L で成長への長日効果が見られるようになったと報告されている (Shan *et al.*, 2008)。

クロダイ仔魚の成長について、第4表に示した山本ら (1975) は自然日長が、第2表に示した清野 (1989) は 24L が良好とそれぞれ異なる結果を得ているが、両者で夜間照明の明るさに差が見ら

れた。山本ら (1975) は夜間照明を 600~700 lux と設定したのに対し、清野 (1989) は夜間照明 3,000 lux では日長効果が認められるが 1,000 lux では効果は認められなかったとしている。今後の検討が必要であろうが、上記の飼育結果の差は夜間の明るさの違いに起因する可能性が考えられた。

自然日長より短い日長条件では良好な生残・成長は得られていない。第2~4表に示した範囲で、9L (1日当たり9時間照明) でクロマグロ (Kurata *et al.*, 2017), 8L (同8時間) でクロダイ、マダイ (清野, 1989), barramundi アカメの類 *Lates calcarifer* (Barlow *et al.*, 1995), meagre ニベの類 *Argyrosomus regius* (Vallés and Estévez, 2013), 7L (同7時間) で sea bream (Dowd and Houde, 1980), 6L (同6時間) で snapper タイの類 *Pagrus auratus* (Fielder *et al.*, 2002), southern flounder (Moustakas *et al.*, 2004), および 6時間照明・6時間暗黒を繰り返す (6L-6D-6L-6D) 条件でスジアラ (與世田ら, 2003b), クエ (照屋ら, 2008a), マハタ (照屋ら, 2008b) の飼育が行われている。

飼育期間は第2~4表に示したように事例により孵化後 7~23日と異なるが、クロダイ, snapper, スジアラでは期間中に生残数の著しい低下が観察されている。一方、他の種は短日条件でも期間中、成育することはできたが、meagreを除くと何れの種も自然日長などに比べ生残率、成長率ともに低い値であった。meagreも成長は自然日長には及ばなかったが、第2表に示したように 8Lでの生残が長日や自然日長を上回った。

生残・成長は自然日長には及ばなくとも、短日下で生育できた種の仔魚はできなかった種の仔魚に比べ短時間で最小限必要な摂餌量を確保する能力があるものと考えられた。また、6L-6D-6L-6Dと12Lは1日当たりの照明時間、即ち、摂餌可能時間はともに12時間と等しいが、この条件で飼育された上記の3種（スジアラ、クエ、マハタ）ともに6L-6D-6L-6Dではその生育に必要な餌量（エネルギー）を充分には摂取できないものと思われた。なお、1日当たり6時間の照明ではsnapper仔魚の開口後の摂餌開始が自然条件に比べ3日程度遅れたことが報告されており（Fielder *et al.*, 2002）、これが同種の仔魚が短日条件で生残・成長できなかった要因であると考えられている。

第2表に示したmeagre (Vallés and Estévez, 2013)、第3表のEuropean sea bass (Barahona-Fernandes, 1979)のように生残と成長とで良好な条件が大きく異なった種については、種苗生産現場への適用に当たっては生産目的などに応じた照明条件の工夫が必要となろう。meagreについて原著者は良好な成長が得られた条件（24L）と24Lでの鰓開閉障害発生（詳細は後述）などのリスクを併せ考え飼育現場での好適条件を16Lと提案している。また、butter catfishナマズの類*Ompok bimaculatus*仔魚でも生残と成長で良好な結果が得られた明るさが大きく異なったことが報告されている（Arambam *et al.*, 2020）。この種は、本稿で紹介した海産魚仔魚に比べ消化系の構造や機能がより発達した仔魚と考えられるが、細断したイトミミズ*Tubifex sp.*を与えて飼育したところ生残に良好な明るさは0~300 lux、成長のそれは900 luxとなり、原著者は実験結果の飼育現場への適用が今後の課題であるとしている。

明るさと日長を組み合わせた飼育実験もEuropean sea bass (Barahona-Fernandes, 1979)、クロダイ、マダイ（清野, 1989）、striped bass (Martin-Robichaud and Peterson, 1998)、haddock (Downing and Litvak, 1999b)、Atlantic cod (Puvanendran and Brown, 2002)、snapper (Fielder *et al.*, 2002)、striped trumpeterタカノハダイの類*Latris lineata* (Trotter *et al.*, 2003)、yellow tang (Pereira-Davison and Callan, 2017)などで実施されている。ただ、これまでのところ生残と成長に対する明るさと日長の顕著な相互作用は報告されておらず、現状、飼育に当たっては対象種の明る

さ、日長それぞれの好適条件を組み合わせるのが適切であると思われる。

2. 長日効果が生じるメカニズム

長日効果が生じるメカニズムはまだ充分には解明されていないが、第2表、第3表に示した結果からは、「現状の餌料体系、自然日長」という条件では仔魚は最大成長を得るために必要な餌の量・質を確保できず、その結果として長日効果が現われた可能性も考えられる。今後、長日効果の機構を解明し仔魚飼育技術の向上を図るために、仔魚期における栄養要求の解明が一層重要となろう。

以下、長日が効果的に機能したと判断される事例を紹介する。

1) 摂餌量の増加

長日下で良好な成育が見られたクロダイ（清野, 1989）、スジアラ（與世田ら, 2003b）、キハダ（手塚ら, 2005）、マハタ（照屋ら, 2008b）、カワハギ（成田ら, 2011）、キハダ (Partridge *et al.*, 2011) California yellowtailヒラマサの類*Seriola lalandi* (Stuart and Drawbridge, 2012)、yellow tang (Pereira-Davison and Callan, 2017) で日長時間の延長に伴う日間摂餌量の増加が確認されている。これらの種では、長日下で摂餌時間が延長され摂餌量が増えたことが成長促進などにつながったと考えられている。

2) 開口後のタイミングよい摂餌

スジアラでは内部栄養（卵黄）から外部栄養に移る開口当日（3日令）の摂餌量が5日令における生残に影響することが明らかにされている（與世田ら, 2003a）。このスジアラをはじめマハタ、キジハタでは開口後6~12時間以内に摂餌を始められないとその後の生残・成長に影響が生じるが、夜間照明しておけば夜間に開口した場合でもタイミングよく摂餌でき効果的である（與世田ら, 2006b; 土橋ら, 2003; 與世田ら, 2006a）。仔魚のcritical periodは種により異なり、マダイは摂餌開始が遅れても開口後2日程度であれば比較的短期間で発育の遅れを取り戻すことができるが（福原, 1974）、開口後なるべく早く摂餌できることは多くの種のその後の成育に有利になると考えられる。

3) 餌不足環境下での補足的摂餌

低餌料密度の環境下で夜間照明を行ったところsea bream仔魚は夜間も摂餌し餌不足を補ったと推定されている（Dowd and Houde, 1980）。また、

クロダイ11～12日令仔魚では餌料がシオミズツボワムシの場合は日没以降午前0時頃までの摂餌であったが、マガキ*Crassostrea gigas*のトロコフオラ幼生を餌料とした場合はほぼ終夜摂餌が継続した（清野, 1989）。これも餌不足と思われる環境で夜間照明により餌量を補ったと判断される事例である。

成長に伴い夜間の摂餌時間が延びたケースもある。イシダイ仔魚を夜間照明下で飼育したところ、7日令では午前0時まで、13日令では午前1時まで、15日令では終夜摂餌と成長に伴い摂餌活動時間が延び（福所, 1979）、クロダイでも夜間摂餌時間が9～10日令では午前0時までであったのが、21～22日令では午前3時まで延長され（清野・平野, 1978）、アカアマダイでも3～4日令では午後9時まで、5～6日令では午前0時まで消化管内容物が認められた（升間ら, 2010）。これらは成長に伴って増加した必要餌量を夜間照明下で補ったケースと考えられる。

4) マグロ類仔魚の夜間沈下死亡の防止

マグロ類では夜間沈下死亡（日没後、仔魚が遊泳を停止し水槽底に沈下することによる死亡）が種苗生産上の課題のひとつとなっている。仔魚の沈下防止策として水槽内で上昇流を発生させることなどが試みられてきたが、照明により仔魚に夜間も遊泳させ沈下させないことも有効な方策であるとされている（Partridge *et al.*, 2011）。

ただ、夜間照明は仔魚の鰾開腔を阻害する可能性（詳細は後述）があるため、照明による沈下防止策採用の是非が論議されてきた。夜間照明の後発的影響などについて今後の解明が必要との指摘はあるが、飼育実験により夜間照明中は仔魚の底層沈下数が減少すること、自然日長より24Lの初期生残が良好であること、鰾開腔は遅れるが後日ある程度回復することなどがキハダ、クロマグロで確認され、沈下による死亡が懸念される期間のみの夜間照明導入が提案されている（Partridge *et al.*, 2011; Kurata *et al.*, 2015; Kurata *et al.*, 2017; 久門ら, 2018）。

3. 長日下でも夜間摂餌しない種

夜間照明下で多くの種の仔魚が時間の長短はあるものの日没以降摂餌活動を行う。第4表に示した自然日長で生残・成長が良好とされた種の内、クロダイ（山本ら, 1975）、sea bream（Dowd and Houde, 1980）、クエ（照屋ら, 2008a）の仔魚は、

夜間照明があれば日没以降も摂餌活動を行うことが確認されている。ただ、マダイ仔魚は夜間照明下でも日没以降摂餌活動を行わないなど長日環境下での行動が他の種と異なる可能性があると推定された。以下、マダイの観察事例を長日下で夜間摂餌するクロダイの観察事例と比較する（清野, 1989）。

マダイやクロダイなど浮性卵から生まれた仔魚は、摂餌開始頃、自然環境では日中は水平遊泳を行い日没後は頭部を下にした垂直倒立状態になり翌朝日の出までこの状態を継続する。同時期の仔魚を夜間照明下におくとクロダイ仔魚は日没以降翌朝まで倒立状態と水平遊泳の個体が混在し、また、午前0時頃までは殆どの個体で消化管内容物が確認されるため、この間摂餌を続けていると判断された。一方、マダイ仔魚は夜間照明下でも自然環境下と同様日没後まもなく全個体ほぼ同時に垂直倒立状態になり、この倒立状態を終夜継続し日の出頃にほぼ一斉に水平遊泳に戻った。夜間の消化管内容物の減少速度がクロダイ仔魚より遅い傾向があるが、消化管内容物が認められる個体の割合は日没以降日の出まで減少することからも、摂餌開始頃のマダイ仔魚は夜間照明下でも活発な摂餌活動を行わないと考えられた。北島ら（1976）も餌料密度の経時変化から15日令のマダイ仔魚は夜間照明下でも摂餌しないと推定している。

クロダイとマダイの仔魚の消化器系の発達状況はほぼ同様（田中, 1971）と考えられているが、これまで述べたように成長への日長効果、また継続照明下での行動に両種で違いが認められ、マダイ仔魚は栄養物質の体内蓄積機構または体内リズムを維持する機構などがクロダイ仔魚と異なる可能性があると考えられた。

4. 人工光による成育阻害

飼育環境下での仔魚の異常発生や死亡には、親魚に由来する要因、また、水温、光条件、水質、化学物質、餌質、卵や仔魚の輸送時の取り扱いなど様々な要因が直接的・間接的に関与するので、要因の特定は容易ではない場合が多いが、人工照明による長日環境における仔魚の鰾開腔阻害、骨の形成異常や行動異常、これらの異常が原因となった成育阻害・死亡などが報告されている（Villamizar *et al.*, 2011; Stuart, 2013など）。

例えば、長日下で、European sea bass仔魚では鰾の形成異常（Villamizar *et al.*, 2009）、Senegal

sole仔魚では変態期の眼の移動不全 (Cañavate *et al.*, 2006), meagre仔魚では攻撃的行動の増加 (Vallés and Estévez, 2013) などが報告されている。また、キジハタ仔魚の強光下での浮上斃死 (Setiadi *et al.*, 2002) やヒゲソリダイ *Hapalogenys nigripinnis* 仔魚の人工光による狂奔 (渡邊ら, 2023), さらに, European sea bass仔魚では長日下で鰾と歯の形成は早い鰾開腔は遅れるなどの部位による発育速度の不均衡 (Villamizar *et al.*, 2011) が観察されている。

発育異常の発生状況から好適光条件を判断している事例がある。先にmeagre (Vallés and Estévez, 2013) の例を示したが, 第2表のEuropean sea bass (Villamizar *et al.*, 2009) と第3表のsnapper (Fielder *et al.*, 2002) の仔魚では自然日長より長日下での成長が良好であったが, 長日における発育異常の発生状況から原著者らは自然日長の方が飼育環境として適切と判断している。ただ, 鰾開腔率が低かったsapperでは後日開腔率が上昇し, European sea bassの鰾形成異常個体の割合は12Lで5%であったのに対し24Lは15%であった。

異常発生は少ない方が良いことは言うまでもないが, 種, 個体群また発育段階により長日, 強光への感受性が異なることが予想される。発育異常の低減策の開発, また光条件制御による成育促進策のメリット・デメリット評価のためにも, 飼育対象種における光感受性の機構解明, また異常個体が見られた群における後発的影響の有無などに関する検討が今後必要と考える。

以下, 光環境と大きく関与し, 飼育現場での関心が高い鰾開腔阻害, および体内恒常性維持に関わるとされる摂餌リズムの乱れについての研究事例を紹介する。

1) 鰾開腔阻害

有鰾魚は仔魚期に水面からの空気を飲み込み鰾に最初のガスを導入し開腔する。開腔には水温, 水質, 餌質および光条件など様々な要因が関与する (Stuart, 2013)。未開腔個体はいずれ脊柱の形態異常などを発症する恐れがあり (北島ら, 1981など), また, 開腔が進んだ個体の成長が良いこと (Martin-Robichaud and Peterson, 1998; Kurata *et al.*, 2015など) から, 適切な時期に開腔することが望ましく, 種苗生産現場で鰾開腔率は健苗性判断の指標の一つとして利用されている。

鰾の開腔は主に夜間に行われるが, Australian

bassスズキの類 *Macquaria novemaculeata*, striped bass, snapper, striped trumpeter, European sea bass, キハダなどでは, 夜間照明が鰾開腔を阻害すること, または夜間照明により開腔時期が遅れることが確認され, これらの種での円滑な開腔には暗期が必要とされている (Battaglione and Talbot, 1990; Martin-Robichaud and Peterson, 1998; Fielder *et al.*, 2002; Trotter *et al.*, 2003; Villamizar *et al.*, 2009; Partridge *et al.*, 2011)。

また, 明るさの影響については, Australian bassでは夜間0.3~50 lux程度の明るさであっても開腔を阻害するが (Battaglione and Talbot, 1990), 暗期があれば日中の明るさはstriped bass (Martin-Robichaud and Peterson, 1998) やマダイ (Honryo *et al.*, 2018) の開腔に影響しないことが報告されている。

一方, カンパチでは恒暗条件では開腔せず, 24L, 18L, 12Lでの開腔率には差がない (平田ら, 2009)。California yellowtail やwhite seabassニベの類 *Atractoscion nobilis* でも24Lと12Lでの開腔率に差がなく (Stuart and Drawbridge, 2012), カンパチ (岩崎ら, 2011) やred snapperフエダイの類 *Lutjanus campechanus* (McGuigan *et al.*, 2021) では24Lで12Lより高い開腔率が得られたとの報告もあり, これらの種では夜間照明は開腔の阻害要因ではないとされている。また, snapper (Fielder *et al.*, 2002) やクロマグロ (Kurata *et al.*, 2015; Kurata *et al.*, 2017) では24Lの開腔は遅れるが後日開腔率が回復し12Lの値に近づくなど種により異なった結果が得られている。

2) 摂餌リズムの乱れ

開口時から継続照明が続くと, スジアラは4日令 (與世田ら, 2003b), クエ (照屋ら, 2008a) は6日令, マハタは9~10日令 (照屋ら, 2008b), カサゴは6日令 (成田ら, 2010) で, 摂餌活動のピーク時間帯が日中から夜間の時間帯に移るなどの変化が生じる。これらの種でも摂餌開始後数日間の長日効果は認められているが, 摂餌の概日リズムが乱れる前に継続照明を終了する方が良いとされている。マハタは8日令 (摂餌リズムが乱れる前) では自然日長より24Lの方が生残, 成長ともに良好であったことが (照屋ら, 2008b), また, クエの11日令 (摂餌リズムが乱れた後と考えられる) では生残, 成長ともに自然日長が24Lを上回ったことが報告されている (照屋ら, 2008a)。

まとめ

光は魚類の成育に関与する重要な環境要素である。本稿では海産魚種苗生産における仔魚の初期減耗軽減や成育促進を目的とした、光量（明るさ）と光周期（日長）に関わる研究成果を紹介した。関連報告は極めて多く一部を紹介できたにとどまることが関連知見の現況は把握できたと考えられる。

これまで述べたように、光に関わる好適条件には種特異性が極めて大きい。明るさについては良好な生残と成長が得られた明るさが種ごとに一致する傾向がみられたが、日長については18~16Lでの効果は生残より成長で認められる傾向があるなど、生残と成長で仔魚の応答が異なる事例があった。好適な明るさは自然海域における生息域への適応の現れであると考えられているのに対し、長日は自然界にはない新しい環境であり、機構の解明は今後の課題であるが、仔魚のエネルギーフローや体内の恒常性維持に関わる機構が複雑に関与し、また種によりそれぞれ異なった応答を示す可能性が考えられた。

種間のみならず同一魚種でも良好な成育が得られた光条件が異なる場合があった。これは、本稿でも述べた自然海域における生息域への適応状況による違いなどに加え、研究者がそれぞれ関心ある種を対象に目的に応じたユニークな実験系を構築し研究を進めたことも一因であろう（Stuart, 2013）。

先に示したように明るさの効果は、飼育水槽の色などにより大きく変わる。現状では仔魚の光応答に関わる諸知見を統合し一般化するのはまだ難しく、報告されている知見は各種の仔魚の特性を示してはいるが各検討条件下で得られたものであることに留意する必要がある。光条件の制御を行うに当たっては、当該飼育施設の特性と飼育対象種の光応答を事前に確認することが重要となる。

本稿では「仔魚期・明るさ・日長」を中心に述べ波長（色光）の効果（影響）や稚魚期の検討事例には触れなかったが、これらについても近年多くの知見が積み重ねられている。色光については、特に異体類で研究開発が進み、成育促進のための緑色光利用技術が既に実用レベルに達している（水澤・中村, 2022）。また、稚魚についても、多くの種について好適な明るさや日長が解明され、配合飼料投与下での日長効果事例などが多数報告

されている（Al-Emran *et al.*, 2024）。光環境と仔稚魚の成育との関わりや解明がさらに進めば、明るさや日長制御などによる仔稚魚の摂餌量制御（栄養要求に合った摂餌量のコントロール）なども可能となろう。光は多量のエネルギーを必要としない制御性の良い環境要素であり、魚類生産、特に種苗生産・中間育成を含む陸上施設養魚における生産性向上に大きく貢献できる可能性がある。今後の一層の科学的知見の蓄積、技術開発を期待したい。

謝辞

本総説の執筆に当たり、（公財）海洋生物環境研究所フェロー 小嶋純一氏、同研究所中央研究所所長代理 三浦雅大博士には貴重な情報のご提供を、また、同研究所中央研究所海洋生物グループマネージャー 吉川貴志博士、同海洋生物グループ主任研究員 林 正裕博士には多く有益なご助言をいただいた。ここに記して感謝の意を表します。

引用文献

- Alejos, M.S. and Serrano.Jr., A.E. (2018). Continuous illumination improves growth and survival in the early stage of snubnose pompano *Trachinotus blochii*. *AAFL Bioflux*, **11**, 1157–1563.
- Al-Emran, M., Zahangir, M.M., Badruzzaman, M. and Shahjahan, M. (2024). Influences of photoperiod on growth and reproduction of farmed fishes – prospects in aquaculture. *Aquaculture Reports*, **35(101978)**, Doi.org/10.1016/j.aqrep.2024.101978.
- Arambam, K., Singh, S.K., Biswas, P., Bhai, A., Patel, A.B., Jena, A.K. and Pandey, P.K. (2020). Influence of light intensity and photoperiod on embryonic development, survival and growth of threatened catfish *Ompok bimaculatus* early larvae. *J. Fish. Biol.*, **97**, 740–752.
- Bagarinao, T. and Hunter, J.R. (1983). The visual feeding threshold and action spectrum of northern anchovy (*Engraulis mordax*) larvae. *CalCOFI Rep.*, **24**, 245–254.

- Barahona-Fernandes, M.H. (1979). Some effects of light intensity and photoperiod on the sea bass larvae (*Dicentrarchus labrax* (L.)) reared at the Centre Oceanologique de Bretagne. *Aquaculture*, **17**, 311-321.
- Barlow, C.G., Pearce, M.G., Rodgers, L.J. and Clayton, P. (1995). Effects of photoperiod on growth, survival and feeding periodicity of larval and juvenile barramundi *Lates calcarifer* (Bloch). *Aquaculture*, **138**, 159-168.
- Battaglene, S.C. and Talbot, R.B. (1990). Initial swim bladder inflation in intensively reared Australian bass larvae, *Macquaria novemaculeata* (Steindachner) (Perciformes: Percichthyidae). *Aquaculture*, **86**, 431-442.
- Batty, R.S., Blaxter, J.H.S. and Richard, J.M. (1990). Light intensity and the feeding behaviour of herring, *Clupea harengus*. *Marine Biology*, **107**, 383-388.
- Blanco, E., Reglero, P., Ortega, A., de la Gándara, F., Fiksen, Ø. and Folkvord, A. (2017). The effects of light, darkness and intermittent feeding on the growth and survival of reared Atlantic bonito and Atlantic bluefin tuna larvae. *Aquaculture*, **479**, 233-239.
- Blaxter, J.H.S. (1966). The effects of light intensity of the feeding ecology of herring. *Brit. Ecol. Soc. Symp.*, **6**, 393-409.
- Blaxter J.H.S. (1968). Light intensity, vision, and feeding in young plaice. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **2**, 293-307.
- Blaxter, J.H.S. and Jones, M.P. (1967). The development of the retina and retinomotor responses in the herring. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **47**, 677-697.
- Boeuf, G. and Le Bail, P. (1999). Does light have an influence on fish growth? *Aquaculture*, **177**, 129-152.
- Bonvini, E., Parma, L., Gatta, P.P., Mandrioli, L., Sirri, R., Martelli, G., Nannoni, E., Mordenti, A. and Bonaldo, A. (2016). Effects of light intensity on growth, feeding activity and development in common sole (*Solea solea* L.) larvae in relation to sensory organ ontogeny. *Aquaculture Research*, **47**, 1809-1819.
- Cañavate, J.P., Zerolo, R. and Fernández-Díaz, C. (2006). Feeding and development of Senegal sole (*Solea senegalensis*) larvae reared in different photoperiods. *Aquaculture*, **258**, 368-377.
- Copeland, K.A. and Watanabe, W.O. (2006). Light intensity effects on early life stages of black sea bass, *Centropristis striata* (Linnaeus 1758). *Aquaculture Research*, **37**, 1458-1463.
- Daniels, H.V., Berlinsky, D.L., Hodson, R.G. and Sullivan, C.V. (1996). Effects of stoking density, salinity and light intensity on growth and survival of southern flounder *Paralichthys lethostigma* larvae. *J. World Aquac. Soc.*, **27**, 153-159.
- Denson, M.R. and Smith, T.I.J. (1997). Diet and light intensity effects on survival, growth and pigmentation of southern flounder *Paralichthys lethostigma*. *J. World Aquac. Soc.*, **28**, 366-373.
- 土橋靖史・栗山 功・黒宮香美・柏木正章・吉岡基 (2003). マハタの種苗生産過程における仔魚の活力とその生残に及ぼす水温, 照明およびフィードオイルの影響. *水産増殖*, **51**, 49-54.
- Dowd, C.E. and Houde, E.D. (1980). Combined effects of prey concentration and photoperiod on survival and growth of larval sea bream, *Archosargus rhomboidalis* (Sparidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **3**, 181-185.
- Downing, G. and Litvak, M.K. (1999a). The influence of light intensity on growth of larval haddock. *N. Am. J. Aquac.*, **61**, 135-140.
- Downing, G. and Litvak, M.K. (1999b). The effect of photoperiod, tank colour and light intensity on growth on larval haddock. *Aquaculture International*, **7**, 369-382.
- Downing, G. and Litvak, M.K. (2001). The effect of light intensity and spectrum on the incidence of first feeding by larval haddock. *J. Fish Biol.*, **59**, 1566-1578.
- Duray, M. and Kohno, H. (1988). Effects of continuous lighting on growth and survival of first-feeding larval rabbitfish, *Siganus guttatus*. *Aquaculture*, **72**, 73-79.
- Fielder, D.S., Bardsley, W.J., Allan, G.L. and Pankhurst, P.M. (2002). Effect of photoperiod

- on growth and survival of snapper *Pagrus auratus* larvae. *Aquaculture*, **211**, 135-150.
- Fuchs, J. (1978). Effect of photoperiod on growth and survival during rearing of larvae and juveniles of sole (*Solea solea*). *Aquaculture*, **15**, 63-74.
- 福原 修 (1974). 初期の飢餓がマダイ仔魚の生残り, 成長および発育に及ぼす影響について. 南西水研報, **7**, 19-29.
- 福所邦彦 (1979). イシダイの種苗生産に関する基礎的研究. 長崎水試論文集, **No.6**, 1-173.
- Gross, W.L., Roelofs, E.W. and Fromm, P.O. (1965). Influence of photoperiod on growth of green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **22**, 1379-1386.
- 橋本 博・松田圭史・増田賢嗣・神保忠雄・今泉均・照屋和久・浜田和久・虫明敬一・浜崎活幸 (2013). カンパチ仔魚の初期飼育における適正な日長条件: 仔魚の摂餌リズムと種苗量産飼育による検討. 水産増殖, **61**, 95-102.
- Henne, J.P. and Watanabe, W.O. (2003). Effects of light intensity and salinity on growth, survival, and whole-body osmolality of larval southern flounder *Paralichthys lethostigma*. *J. World Aquac. Soc.*, **34**, 450-465.
- 平野礼次郎 (1969). クロダイの稚魚飼育, タイ類の増養殖に関するシンポジウム. 日水誌, **35**, 567-569.
- 平田喜郎・浜崎活幸・今井彰彦・照屋和久・岩崎隆志・浜田和久・虫明敬一 (2009). カンパチ仔魚の生残り, 成長, 摂餌および鰾の開腔に及ぼす光周期と水温の影響. 日水誌, **75**, 995-1003.
- Honryo, T., Kurata, M., Sandval, D., Yamao, S., Cano, A. and Sawada, Y. (2018). Effect of water temperature and light intensity on swim bladder inflation and growth of red sea bream *Pagrus major* larvae. *Fish. Sci.*, **84**, 553-562.
- 池脇義弘・澤田好史 (1991). 海産仔魚の食性. III. 発育過程の生態学側面. 「魚類の初期発育」(田中克編), 恒星社厚生閣, 東京, 86-104.
- 伊藤 隆・岩井寿夫・古市達也 (1967). アユ種苗の人工生産に関する研究 XXIV 電照飼育によるアユ仔魚の飼育. 木曾三川河口資源調査報告, **3**, 341-442.
- 岩井 保 (1962). 仔魚の腸管の構造と吸収形態. 化学と生物, **7**, 125-131.
- 岩崎隆志・今井彰彦・橋本 博・浜崎活幸・照屋和久・浜田和久・虫明敬一 (2011). 異なる水温および光条件で飼育したカンパチ仔魚の鰾の開腔時期. 水産増殖, **59**, 637-640.
- 岩崎隆志・井出健太郎・照屋和久・岡 雅一・浜崎活幸 (2015). クエおよびマハタ仔魚の摂餌日周性と日間摂餌量の推定. 日水誌, **81**, 234-242.
- Jirsa, D., Drawbridge, M. and Stuart, K. (2009). The effects of tank color and light intensity on growth, survival, and stress tolerance of white seabass, *Atractoscion nobilis*, larvae. *J. World Aquac. Soc.*, **40**, 702-709.
- 金田友紀・高島信一 (2020). キツネメバル仔魚の成長と生残に与える光条件および給餌開始日の影響. 北水試研報, **No.97**, 9-15.
- 萱野泰久 (2009). 飼育条件下におけるキジハタ仔稚魚期の摂餌生態と成長の変化. 水産技術, **2**, 31-38.
- 北島 力・福所邦彦・岩本 浩・山本博敬 (1976). マダイ稚仔のシオミズツボウムシ摂餌量. 長崎水試研報, **No.2**, 105-111.
- 北島 力・塚島康生・藤田矢郎・渡辺 武・米 康夫 (1981). マダイ仔魚の空気呑み込みと鰾の開腔および脊椎前彎症との関連. 日水誌, **47**, 1289-1294.
- 清野通康 (1989). 海産稚仔魚飼育の好適光条件. 電中研研報, **U89003**, 1-40.
- 清野通康・平野礼次郎 (1978). 海産魚稚仔魚の飼育環境条件, 特に光条件について. 月刊海洋科学, **10**, 728-733.
- Kiyono, M. and Hirano, R. (1981). Effect of light on the feeding and growth of black porgy, *Myriophthalma macrocephalus* (Basilewsky), postlarvae and juveniles. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, **No.178**, 334-336.
- 久門一紀・田中庸介・石丸千紗子・阪倉良孝・江場岳史・樋口健太郎・西 明文・二階堂英城・塩澤 聡・萩原 篤志 (2018). 光周期がクロマグロ仔魚の生残り, 成長, および摂餌に与える影響. 水産増殖, **66**, 177-184.
- 倉田 博 (1959). ニシン稚魚の飼育について. 北水研報, **20**, 117-138.
- Kurata, M., Ishibashi, Y., Seoka, M., Honryo, T.,

- Katayama, S., Fukuda, H., Takii, K., Kumai, H., Miyashita, S. and Sawada, Y. (2015). Influence of swimbladder inflation failure on mortality, growth and lordotic deformity in Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis* (Temminck & Schlegel) postflexion larvae and juveniles. *Aquaculture Research*, **46**, 1469–1479.
- Kurata, M., Tamura, Y., Honryo, T., Ishibashi, Y. and Sawada, Y. (2017). Effects of photoperiod and night-time aeration rate on swim bladder inflation and survival in Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis* (Temminck & Schlegel), larvae. *Aquaculture Research*, **48**, 4486–4502.
- Lee, J.S.F., Britt, L.L., Cook, M.A., Wade, T.H., Berejikian, B.A. and Goetz, F.A. (2017). Effect of light intensity and feed density on feeding behaviour, growth and survival of larval sablefish *Anoplopoma fimbria*. *Aquaculture Research*, **48**, 4438–4448.
- Litvak, M.K., Zadmajid, V. and Butts, I.A.E. (2020). Growth and survival of winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) larvae reared on different photoperiod regimes from hatch to metamorphosis. *Aquaculture Research*, **51**, 2314–2321.
- Marliave, J.B. (1977). Effects of three artificial lighting regimes on survival of laboratory-reared larvae of the sailfin sculpin. *Prog. Fish. Cult.*, **39**, 117–118.
- Martin-Robichaud, D.J. and Peterson, R.H. (1998). Effects of light intensity, tank colour and photoperiod on swimbladder inflation success in larval striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum). *Aquaculture Research*, **29**, 539–547.
- 升間主計・町田雅春・竹内宏行・中川 亨(2010). アカアマダイ仔魚飼育に及ぼす24時間照明の効果は夜食にあり. 日本海リサーチ&トピックス, **No.7**, 10–11.
- McGuigan, C.J., Buchalla, Y., Darville, K.G., Tudela, C.E., Stieglitz, J.D., Hoening, R.H. and Benetti, D.D. (2021). Effect of replacing darkness with dim light in the larviculture of red snapper, *Lutjanus campechanus*. *Aquaculture Reports*, **20(100762)**, Doi.org/10.1016/j.aqrep.2021.100762.
- 水澤寛太・中村 修 (2022). 光が彩るヒラメ・カレイ類養殖—生命科学から応用まで. 日本水産学会監修, 恒星社厚生閣, 東京, 187.
- Moustakas, C.T., Watanabe, W.O. and Copeland, K.A. (2004). Combined effects of photoperiod and salinity on growth, survival, and osmoregulatory ability of larval southern flounder *Paralichthys lethostigma*. *Aquaculture*, **229**, 159–179.
- 中牟田弘典・野田進治・福元 亨 (2007). カサゴの初期摂餌に及ぼす照度の影響. 佐賀県玄海水産振興センター研究報告, **4**, 27–29.
- 南部智秀 (2015). 幻の高級魚キジハタの資源増大に向けた山口県の試み. 海洋と生物, **37**, 110–114.
- 成田篤史・柏倉 真・齋藤 寛・岡田喜裕・秋山信彦 (2010). 飼育環境の違いがカサゴ仔魚の摂餌活動と摂餌量および成長に与える影響. 水産増殖, **58**, 289–296.
- 成田篤史・柏倉 真・齋藤 寛・岡田喜裕・秋山信彦 (2011). 飼育環境の違いがカワハギ仔魚の摂餌活動, 摂餌量, 生残および成長に与える影響. 水産増殖, **59**, 551–561.
- Nass, K., Huse, I. and Iglesias, J. (1996). Illumination in first feeding tanks for marine fish larvae. *Aquaculture Engineering*, **15**, 291–300.
- Partridge, G.J., Benetti, D.D., Stieglitz, J.D., Hutapea, J., McIntyre, A., Chen, B., Hutchinson, W. and Scholey, V.P. (2011). The effect of a 24-hour photoperiod on the survival, growth and swim bladder inflation of pre-flexion yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) larvae. *Aquaculture*, **318**, 471–474.
- Peña, R., Dumas, S., Saldívar-Lucio, R., Garcia, G., Trasviña, A. and Hernández-Ceballos, D. (2004). The effect of light intensity on first-feeding of the spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* (Steindachner) larvae. *Aquaculture Research*, **35**, 345–349.
- Pereira-Davison, E. and Callan, C.K. (2017). Effects of photoperiod, light intensity, turbidity and prey density of feed incidence and survival in first feeding yellow tang (*Zebrasoma flavescens*) (Bennett). *Aquaculture Research*, **49**, 890–899.
- Puvanendran, V. and Brown, J.A. (1998). Effect of

- light intensity on the foraging and growth of Atlantic cod larvae: interpopulation difference? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **167**, 207-214.
- Puvanendran, V. and Brown, J.A. (2002). Foraging, growth and survival of Atlantic cod larvae reared in different light intensities and photoperiods. *Aquaculture*, **214**, 131-151.
- Qasim, S.Z. (1955). Rearing experiments on marine teleost larvae and evidence of their need for sleep. *Nature*, **175**, 217-218.
- Schwassmann, H.O. (1962). Functional development of visual pathways in larval sardines and anchovies. *CalCOFi Rep.*, **10**, 64-70.
- Sebesta, R., Stejskal, V., Matousek, J. and Lundova, K. (2019). The effect of light intensity and tank wall colour on survival and growth of peled *Coregonus peled* Gmelin 1788 larvae. *Turk. J. Fish. and Aquat. Sci.* **19**, 541-549.
- Setiadi, E., Tsumura, S. and Yamaoka, K. (2002). Effects of water color and light intensity on water surface tension-related deaths in larval stage of red-spotted grouper, *Epinephelus akaara*. *Aquacult. Sci.*, **51**, 81-85.
- Shan, X., Xiao, Z., Huang, W. and Dou, S. (2008). Effects of photoperiod on growth, mortality and digestive enzymes in miuiy croaker larvae and juveniles. *Aquaculture*, **281**, 70-76.
- Stuart, K.R. (2013). The effect of light on larval rearing of marine finfish. In "Larval Fish Aquaculture" (ed. Qin., J.G.), Nova Science Publishers, Inc., New York, 25-40.
- Stuart, K.R. and Drawbridge, M. (2011). The effect of light intensity and green water on survival and growth of cultured larval California yellowtail (*Seriola lalandi*). *Aquaculture*, **321**, 152-156.
- Stuart, K. and Drawbridge, M. (2012). The effect of photoperiod on larval culture performance of two marine finfish species. *Aquaculture*, **360-361**, 54-57.
- 田中 克 (1968). 仔魚の消化管の形態と脂肪の吸収. 水産増殖, **15**, 9-21.
- 田中 克 (1971). 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究—Ⅲ. 後期仔魚の消化系の発達. 魚雑, **18**, 164-174.
- 田中 克 (1975). 消化器官. 「稚魚の摂餌と発育」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, 7-23.
- Tandler, A. and Helps, S. (1985). The effects of photoperiod and water exchange rate on growth and survival of gilthead sea bream (*Sparus aurata* Linnaeus; Sparidae) from hatching to metamorphosis in mass rearing system. *Aquaculture*, **48**, 71-82.
- 手塚信弘・中沢昭夫・升間主計 (2005). キハダ仔魚のワムシ摂餌に及ぼす光条件の影響. 栽培漁業センター技報, **No.4**, 18-23.
- 照屋和久・與世田兼三 (2006). クエ仔魚の成長と生残に適した初期飼育条件と大量種苗生産試験. 水産増殖, **54**, 187-194.
- 照屋和久・與世田兼三・藤井あや・黒川優子・川合真一郎・岡 雅一・西岡豊弘・中野昌次・森広一郎・菅谷琢磨・浜崎活幸 (2008a). 光周期がクエ仔魚の生残, 成長および摂餌に及ぼす影響. 日水誌, **74**, 1009-1016.
- 照屋和久・與世田兼三・岡 雅一・西岡豊弘・中野昌次・森広一郎・菅谷琢磨・浜崎浩幸 (2008b). 光周期がマハタ仔魚の生残, 成長および摂餌に及ぼす影響. 日水誌, **74**, 645-652.
- Toledo, J.D., Caberoy, N.B., Quinitio, G.F., Choresca Jr., C.H. and Nakagawa, H. (2002). Effects of salinity, aeration and light intensity on oil globule absorption, feeding incidence, growth and survival of early-stage grouper *Epinephelus coiodes* larvae. *Fish. Sci.*, **68**, 478-483.
- Trotter, A.J., Battaglione, S.C. and Pankhurst, P.M. (2003). Effects of photoperiod light intensity on initial swim bladder inflation, growth and post-inflation viability in cultured striped trumpeter (*Latris lineata*) larvae. *Aquaculture*, **224**, 141-158.
- 魚谷逸朗・出羽 敦・浅井克敏 (1978). カタクチシラスの食性と摂餌選択について. 日水誌, **44**, 427-434.
- Vallés, R. and Estévez, A. (2013). Light conditions for larval rearing of meagre (*Argyrosomus regius*). *Aquaculture*, **376-379**, 15-19.
- Villamizar, N., García-Alcazar, A. and Sánchez-Vázquez, F.J. (2009). Effect of light spectrum and photoperiod on the growth, development and survival of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae. *Aquaculture*, **292**, 80-86.

- Villamizar, N., Blanco-Vives, B. Migaud, H., Davie, A., Carboni, S. and Sánchez-Vázquez, F.J. (2011). Effects of light during early larval development of some aquacultured teleosts: A review. *Aquaculture*, **315**, 86-94.
- Vinoth, R., Ajithkumar, T.T. and Gopi, M. (2010). Photoperiod induced larval growth of anemonefish *Amphiprion percula*. *World Appl. Sci. J.*, **10**, 283-286.
- 渡邊裕介・塩野谷勝・川田実季・大坂綾太 (2023). ヒゲソリダイの種苗生産. 海生研研報, **No.29**, 55-63.
- 山本章造 (1996). キジハタ仔魚の摂餌日周期性の検討ならびに日間摂餌量の推定. 日水誌, **62**, 399-405.
- 山本章造 (2007). 初期飼料開発のための仔稚魚の摂餌生態に関する実験的研究. 岡山県水産試験場報告, **No.22**, 36-106.
- 山本章造・村田 守・勝谷邦夫 (1975). クロダイ仔稚魚飼育に関する試験-II. 昭和51年度岡山水試事報, 230-242.
- 山本章造・杉野博之・中力健治・増成伸文 (2005). 暗期の飼育環境下におけるマコガレイ仔稚魚の摂餌. 水産増殖, **53**, 383-389.
- 山下金義 (1975). スズキおよびインダイ仔魚の飼育における点灯効果. 長崎水試研報, **No.1**, 39-46.
- 安永義暢 (1971). ヒラメ稚仔の摂餌生態と成長. 東海水研報, **68**, 31-43.
- 興世田兼三・浅見公雄・福本麻衣子・高井良幸・黒川優子・川合真一郎 (2003a). サイズの異なる2タイプのワムシがスジアラ仔魚の初期摂餌と初期生残に及ぼす影響. 水産増殖, **51**, 101-108.
- 興世田兼三・團 重樹・藤井あや・黒川優子・川合真一郎 (2003b). 異なった日周条件がスジアラ仔魚の初期摂餌, 初期生残および消化酵素活性に及ぼす影響. 水産増殖, **51**, 179-188.
- Yoseda, K., Dan, S., Sugaya, T., Yokogi, K., Tanaka, M. and Tawada, S. (2006). Effects of temperature and delayed initial feeding on the growth of Malabar grouper (*Epinephelus malabaricus*) larvae. *Aquaculture*, **256**, 192-200.
- 興世田兼三・照屋和久・菅谷琢磨・関谷幸生 (2006a). 初回摂餌の遅れがキジハタ *Epinephelus akaara* 仔魚の摂餌, 成長, および生残に及ぼす影響. 日水誌, **72**, 702-709.
- 興世田兼三・照屋和久・山本和久・浅見公雄 (2006b). 異なる水温と初期摂餌の遅れがスジアラ仔魚の摂餌, 成長, および生残に及ぼす影響. 水産増殖, **54**, 43-50.
- Yoseda, K., Yamamoto, K., Asami, K., Chimura, M., Hashimoto, K. and Kosaka, S. (2008). Influence of light intensity on feeding, growth and early survival of leopard coral grouper (*Plectropomus leopardus*) larvae under mass-scale rearing conditions. *Aquaculture*, **279**, 55-62.