

光を用いた魚類の行動制御（総説）

柴田玲奈^{1), 2)}*・荒川久幸²⁾

Behavioral control of fish using light (A review)

Rena SHIBATA^{1), 2)}* and Hisayuki ARAKAWA²⁾

Abstract: Previous studies have reported that the use of light is effective for fishing, and specific wavelength light and aquarium colors are effective for control maturity, growth and survival of fish. Thus, the use of light in fishing and aquaculture has a long history. In the current study, we reviewed previous findings regarding the relationship between fish visual function, the ocean light environment, and responses of fish to light. We examined the effects and problems associated with the impacts of artificial light on fish behavior. The findings highlight the importance of understanding the ecology of adult fish during development from larvae, as well as visual function, behavioral responses to light, and physiological responses of fish at each developmental stage. Clarifying these issues is necessary for elucidating the most effective light conditions for fishery, seed production and aquaculture.

Keywords: Behavioral control, Light, Light intensity, Photoperiod, Spectrum

1. はじめに

海域や屋内で光を利用し、海洋生物の行動を制御して漁業や飼育（種苗生産、養殖）を行ってきた歴史は古い。漁業では、漁火（いさりび）等を用いたことが万葉集に記載されている（稲田ほか、2010）。日本の集魚灯漁業は、1950年代以降の照明機材の発達により、高出力の光源が開発され（稲

田・小倉、1988）、漁獲効率が増大した。近年、さんま棒受網漁業では指向性が高く、特定波長の光を発するLED（発光ダイオード）灯の利用が拡大している。

一方、屋内施設での飼育には、白熱灯、水銀灯や蛍光灯が利用されてきた。これらの照明を用いてこれまで、照度（DOWNING and LITVAK, 1999;

1) 水産研究・教育機構 水産工学研究所
〒314-0408 茨城県神栖市波崎 7620-7
National Research Institute of Fisheries Engineering, Japan Fisheries Research and Education Agency, 7620-7 Hasaki, Kamisu, Ibaraki 314-0408, Japan

2) 東京海洋大学
〒108-8477 東京都港区港南 4 丁目 5-7

Tokyo University of Marine Science and Technology, 4-5-7, Konan, Minato, Tokyo 108-8477, Japan

*連絡著者：柴田玲奈

〒314-0408 茨城県神栖市波崎 7620-7

水産研究・教育機構 水産工学研究所

Tel: 0479-44-5929

Fax: 0479-44-6221

E-mail : renas@fra.affrc.go.jp

PUVANENDRAN and BROWN, 2002 等), 光周期 (HOOVER, 1937; MACQUARRIE *et al.*, 1978 等) や色・波長 (石田ほか, 1973; DOWNING and LITVAK, 2001 等) の観点から研究がすすめられ, それらの知見に基づき, 成長の促進や生残の向上に適した照明が用いられている。また, 種苗生産でしばしば発生する過密飼育による形態異常, 攻撃性や疾病等の問題を, 光環境の制御によって解決しようとする試みも始まっている。一元的な飼育管理のもとで生じる初期減耗等の原因は, 対象種にとっての最適環境と飼育環境との相違にあると推察されている (清水ほか, 2013)。屋内施設での飼育で用いられる人工光源のスペクトルは, 太陽光のそれとはまったく異なっている。また水深の浅い水槽において飼育する 경우가多く, 水槽壁からの光の反射も加わり, 飼育対象種の天然海域での光環境とは大きく異なる。

近年, LED 照明の開発・発展により, さまざまな特定波長の光を用いた飼育が可能となった。また, 水銀に関する水俣条約の採択により 2021 年には蛍光灯や水銀灯は製造中止となることから, 今後は一層, LED 照明への転換が進むと考えられる。LED 照明では, 波長分布, 配光特性や明暗周期などを自由に設定することが可能であり, 魚類の生理・生態に対応した光条件の設定によりさらなる生産性の向上が期待されている。

魚類の光に関与する受容器官は眼と松果体である。眼の内側に存在する網膜には桿体と錐体の 2 種類の視細胞があり, 桿体は薄明環境下で光を受容して明暗感覚に関与し, 錐体は明るい環境下で色彩感覚に関与する。一方, 松果体はメラトニンの分泌機能, 脳への情報伝達機能を備えている (植松ほか, 2013)。

魚類の眼は, 河川, 海洋, 濁った水, あるいは光が少ない深海等多岐にわたる生息環境の下で, 餌生物の検知, 捕獲, 捕食者からの回避, 繁殖行動等, 生存していく上で重要な行動を司る受容器である。これまで魚類の視覚機能に関する研究は, 対光行動を調べる行動生理学, 光刺激により生じる電気信号を調べる電気生理学, 網膜の組織形態学や視物質の生化学解析の各分野で分析技術

が発達してきた。近年では, 光を吸収するタンパク質 (オプシン) の遺伝子解析を行う分子生物学の研究が盛んである。これらの研究により多くの視覚機能に関する知見が蓄積され, 漁業や飼育現場で対象生物の視覚機能に適した光環境を把握し, 利用する取り組みが進んでいる。

本稿では, 魚類の光受容器の知見, および光を用いた繁殖やストレス等の生理や成長, 生残, 初期摂餌等活動の制御に関する研究成果に焦点を絞り, 人工的な光環境が及ぼす魚類の行動への影響および光を利用した種苗生産と養殖について, その効果や問題点を検討した。

2. 海域における光環境について

魚類への光の影響を検討する上で, 海水中における光の特性を知る必要がある。海洋における光学的研究は JERLOV (1964) の「海洋水の光学的分類 Optical classification of oceanic waters」による成果が大きい。これは, 波長別の光の透過に基づいて, 外洋水 (I・IA・IB・II・III), 沿岸水 (1, 3, 5, 7, 9) の水型に分類したものである。JERLOV (1964) はさまざまな海域の波長別の透過率から, 光学的水型へあてはめた。この分類を利用すると黒潮域は外洋水 I B, 相模湾は沿岸水 1~3 に相当するとされる (松生, 1984)。

一般的に海水中に透過した光は, 海水の水分子による吸収と散乱で透過する距離に対して指数関数的に減衰する。また吸収による減衰は散乱によるものより大きく, この減衰の程度は, 波長によっても異なる (JERLOV, 1964)。海水では, 波長の長い光 (赤色) は海水自体によって強く吸収される。また波長の短い光 (波長 450 nm ~ 500 nm; 青色や緑色) は吸収されにくい (SMITH and BAKER, 1981) ため, 比較的深い水深まで到達する。

海水中では濁りの要因である無機・有機懸濁粒子およびそれらの分解生成物である有機溶存物質によっても光が減衰する。これら物質の濃度の増大に伴い, 減衰の程度は大きくなる。この減衰は各物質による光の吸収と散乱の増大の結果である (森永, 1986)。特に, 有機懸濁粒子および有機溶存物質では, 短波長の光の吸収が, 長波長より大

きい。また、懸濁粒子の散乱は波長による違いが小さい(松生, 1984)。これらのことにより、海の色は、一般に、貧栄養で低生産な熱帯では濃青色、生物生産力の大きい高緯度では緑色、また有機懸濁物質および有機溶存物質の多い富栄養の沿岸海域では黄緑色、黄色、褐色、赤色等を示す(宇田, 1969)。これらの結果、魚類の生息域の環境スペクトルは、生息水深や懸濁物質等の影響を受け多様となる。

上述のように、魚類の生息場所の明るさとスペクトルは、季節、時間、水深によって変化するばかりでなく、海水に含まれる懸濁物や溶存物の濃度や種類によっても変化している。これに対して、水槽で飼育した場合、明るさとスペクトルは水深が浅く一定であることから大きく変化しない。また飼育水として濾過海水を使う場合が多く、懸濁物や溶存物による変化も限定的となる。屋内飼育の光環境は、対象種にとって海の色環境とは異なることでストレス等の影響が懸念される。一方、飼育に有効な光環境が把握できれば、選択的に光源の種類や配置によりコントロールしやすいという利点がある。

3. 魚類の色彩・明暗感覚

脊椎動物の光感覚には色を感知する色彩感覚(色覚)が含まれる。魚類の色覚に関するこれまでの研究は、末広(1960)の総説があり、以下の事例が紹介されている。古くはBATESON(1889)が色の判別実験を行うなど魚類の色覚に関する種々の実験が行われた。HESS(1909)は魚類が蜻集する光から判断して、魚類は色盲である(色覚がない)と主張した。しかし、BAUER(1910)の色ガラス等の識別実験、VON FRISCH(1912)等の学習法による実験から、魚類の色覚の存在が推測されたことが紹介されている。魚類の網膜の組織観察に関する報告については田村(1977)の総説では、VON FRISCH(1925)は他の脊椎動物と同様に、魚類の網膜においても環境の明るさにより暗所で働く桿体と明所で働く錐体の2つの異なる感光細胞の分業が行われているメカニズム(二元説)を有することを証明したことが記されている。桿体

と錐体の視感度の違いについては、GRUNDFEST(1932)が桿体に比べ錐体の感度は長波長にシフトしていることを推定した。CLARKE(1936)は、湖や沿岸海域の水中光スペクトル分布と魚類の視覚の高感度波長帯が類似することに着目し、深海魚の分光視感度曲線のピークが青色波長帯に見出される可能性を予測した。その後、深海魚の視物質の分光吸収特性を計測した研究(ハダカイワシ科54種のピーク波長480-490nm(TURNER *et al.*, 2009)、ヒカリキンメダイ *Anomalops katoptron* 約490 nm(MARK *et al.*, 2018)等)により実証された。川本・竹田(1950)は魚類の行動と波長の影響を明らかにする目的で、6魚種の稚魚(イシダイ *Oplegnathus fasciatus*、カワハギ *Monacanthus cirrhifer*、サワラ *Cybium niphonium*、クサフグ *Spheroides niphobles*、ヤマトカマス *Sphyaena japonica* 及びニホンウナギ *Anguilla japonica*)を対象に波長(白、赤、橙、黄、緑、青、藍、紫のフィルターを使用した8色の光源)の異なる試験区において走光性を調べた。ニホンウナギを除き大部分の魚種では青や緑の集魚率が高く、走光性は波長の影響で生じると推測している。魚種により波長別の光応答の違いは推測されていたが、その根拠として生態の違いという観点から調べた先駆的な研究として、KOBAYASHI(1962)の網膜電図(ERG)の分析がある。KOBAYASHI(1962)は浅海域に生息するキュウセン *Halichoeres poeciloptelus* から水深300mの深海域に生息するホシザメ *Mustelus manazo* まで海水魚16魚種、淡水魚4魚種の網膜のERG分析から分光視感度曲線を推定し、生息水深との関係を調べた。その結果、生息水深が深い魚種ほど分光感度ピーク波長(λ_{max})は短波長側にシフトしており、魚の視覚機能が生息域の光環境の特性に適応したことを推測している。その後、顕微分光光度計の開発により、個々の視細胞の視物質の吸収波長を調べる研究が進展し、LOEW and LYTHGOE(1978)は珊瑚礁、深い沿岸、沿岸、淡水域に生息する18魚種について、桿体、モザイク配列を構成する錐体(単錐体、複錐体)のそれぞれ視細胞種類ごとの視物質の極大吸収波長を調べ、魚類の視物質の光環境への適

応について生態学的に考察している。

魚類の色覚が機能的に発達していることは分子生物学の分野から明らかにされている。網膜には光を受容する細胞（視細胞）があり、ここに視物質が含まれる。視物質は発色団とオプシンが結合して構成される（田村, 1977）。網膜の視物質の吸収波長はオプシンの多様性により変化することから、色覚は錐体オプシンの種類数に依存すると考えられている（河村, 2009）。オプシンには桿体オプシン（RH1）と錐体オプシンがあり、このうち錐体オプシンには、青-紫外線感受性（SWS1）、青感受性（SWS2）、緑感受性（RH2）、赤-緑感受性（M/LWS）の4種類が存在する（YOKOYAMA, 2000）。魚類は桿体オプシンと錐体オプシン4種類とサブタイプを複数種持っている（河村, 2009）。特に、ゼブラフィッシュ *Danio rerio*（MORROW *et al.*, 2011）ではサブタイプを含めて10種類、メダカ *Orizias latipes*（MATSUMOTO *et al.*, 2006）では9種類のオプシンが確認されており、霊長類のオプシン4種類に比べオプシンの種類が多いことが明らかになっている（河村, 2009）。

視物質の発色団は、ビタミン A₁アルデヒドの11-シス-レチナール（以下 A₁）とビタミン A₂の11-シス 3-デヒドロレチナール（以下 A₂）の2種類が存在する。桿体の視物質は、A₁と桿体オプシンの組み合わせでできるロドプシン、A₂と桿体オプシンの組み合わせによるポルフィロプシンであり、ベラ科の魚を除く海産魚では一般にロドプシンを有し、淡水魚ではポルフィロプシンを有している場合が多い（植松ほか, 2013）。海水と淡水を行き来する魚種では、生息域の違いでロドプシンとポルフィロプシンの比率が変わる（BEATTY, 1966; HASEGAWA and MIYAGUCHI, 1997 等）。魚類は生息域の環境に応じて、視物質の構成を変化させることが明らかになっており、通し回遊魚では海水と淡水で A₁と A₂の切り替えに加え、オプシンの発現の組み合わせを変えることがヨーロッパウナギ *Anguilla anguilla*（ARCHER *et al.*, 1995）、ニホンウナギ（ZHANG *et al.*, 2000）等で報告されている。淡水と海水では生息環境の光特性が異なるため、以上のように視物質の構成を変化させて

水中の光環境へ適応させていると考えられる（河村, 2009）。

魚の視感性に関する研究では、沿岸域に生息する魚類は緑や青に視感性が高い魚種の報告例が多く見られ、海水の光学的特性への適応と考えられている（KOBAYASHI, 1962; LYTHGOE, 1979）。また通し回遊魚は、上述したようにそれぞれの生息域に対応してロドプシン等の視物質構成を変換させ、視感性を変化させるメカニズムが発達している。特定の波長に対する視感性は、魚が生息する光環境に適応する可能性が高く、これらの波長が背景に対するコントラストを高め、水中の物体を検出するのに特に有効である（LYTHGOE, 1979）。このように魚類は、環境に応じて対象物に対する視認性を高めるため、オプシン遺伝子の多様性（河村, 2009）があり、明度分布や吸収や散乱により波長分布が変動する水中環境に適応できるよう色覚が発達してきたと推定される（河村, 2009）。

4. 魚類の行動への光の影響

飼育における光環境の影響に関する研究は、その多くが成長、生残、あるいは攻撃性に伴うストレス（血中コルチゾル濃度分析）、仔魚期に特有の鰓開腔、未成魚の成熟抑制等を目的として行われてきた。本稿では、人工光が魚類に及ぼす影響について、スペクトル、光周期、明るさ（照度）の条件設定に分けて各目的に対する既往知見を Table 1, 2 にまとめた。なお、本稿における光条件による影響は、多くの報告で実験項目対象となっている成長や生残、ストレス、性成熟、行動への影響を中心に取り扱うこととする。

1) スペクトル（もしくは色）

スペクトルの異なる光を照射することによる成長や行動実験は多く行われている。石田ほか（1973）は白・青・緑色の光を照射し、ヒラメ稚魚の成長を観察し、青や緑光で白光より成長が良いことを報告している。その後、色フィルターを巻いた蛍光灯や LED 照明を用いた実験が数多く行われ、成長促進や生残率向上、ストレス低減に対しては青や緑色光が有効とする報告が多い

Table 1. List of research using light : Effect of spectrum for growth (a), survival (b), stress (c), first feeding (d), reproduction (e), sex differentiation (f), and behavior (g).

Common name	Species	Reference	Recommended condition*	Negative influence condition
Zebrafish	<i>Danio rerio</i>	VILLAMIZAR <i>et al.</i> (2014) a, b	blue (472 nm), white	Red (665 nm)
Goldfish	<i>Carassius auratus</i>	SONG <i>et al.</i> (2016) c	Green (530 nm)	Red (620 nm)
Rainbow trout	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	HEYDARNEJAD <i>et al.</i> (2013) a, c KARAKATSOULI <i>et al.</i> (2008) a, c	Yellow (546 nm) a: Red (605 nm), c: Blue (480 nm)	
Haddock	<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	DOWNING and LITVAK (2001) d	Blue (470 nm)	
Medaka	<i>Oryzias latipes</i>	HAYASAKA <i>et al.</i> (2019) f	Green (518 nm)	
European Sea bass	<i>Dicentrarchus labrax</i>	VILLAMIZAR <i>et al.</i> (2009) a, b	Blue (463 nm) (12 hL)	
Spotted sea bass	<i>Lateolabrax maculatus</i>	HOU <i>et al.</i> (2019) a, c	Blue (460 nm) (18 hL)	Red (625 nm)
Yellowtail clownfish	<i>Amphiprion clarkii</i>	SHIN <i>et al.</i> (2011) c, (2012) a	Blue (450 nm), green (530 nm)	Red (630 nm)
Nile tilapia	<i>Oreochromis niloticus</i>	VOLPATO and BARRETO (2001) c; VOLPATO <i>et al.</i> (2004) e ELNWISHY <i>et al.</i> (2012) a	Blue (cellophane)	
Texas cichlid	<i>Herichthys cyanoguttatus</i>	MONTAJAMI <i>et al.</i> (2012) a, b	White	
Sandfish	<i>Arctoscopus japonicus</i>	KAWAMURA <i>et al.</i> (2010) a, b in Japanese	Blue (470 nm)	
Pacific bluefin tuna	<i>Thunnus orientalis</i>	TSUTSUMI <i>et al.</i> (2014) a, b	Green (520 nm), white	Red (630 nm)
Japanese flounder	<i>Paralichthys olivaceus</i>	ISHIDA <i>et al.</i> (1973) a in Japanese	Blue, green	
Spotted halibut, Japanese flounder, slime flounder	<i>Verasper variegatus</i> , <i>Paralichthys olivaceus</i> , <i>Microstomus achne</i>	SHIMIZU (2015) a, b in Japanese	Blue (464 nm), blue-green (497 nm), green (518 nm)	Red (635 nm)
Barfin flounder	<i>Verasper moseri</i>	YAMANOME <i>et al.</i> (2009) a TAKAHASHI <i>et al.</i> (2016) a	Green (filter) Green (518 nm)	Red (filter) Red (635 nm)
Spotted halibut, Japanese flounder	<i>Verasper variegatus</i> , <i>Paralichthys olivaceus</i>	SHIMIZU <i>et al.</i> (2019) a	Green (518 nm)	
Marbled flounder	<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	UEKI <i>et al.</i> (2019) a, g; SHIBATA <i>et al.</i> (2019) c in Japanese	Green (525 nm)	Red (655 nm)
Senegal sole	<i>Solea senegalensis</i>	BLANCO-VIVES <i>et al.</i> (2010) a	Blue (435–500 nm) (12 hL)	

*When there was a plurality of light conditions, all conditions were described in one condition.

Photoperiod (light : dark; 12 : 12 [12 hL])

Table 2. List of research using light: Effect of photoperiod for growth (a), survival (b), viability (b'), sexual cycle control (c), swimbladder inflation (d), first feeding (e) and aversion behavior (f). Effect of light intensity for growth (g), survival (h), swimbladder inflation (i), behavior (j) and first feeding (k).

Common name	Species	Reference	Recommended condition	Negative influence condition
American eel	<i>Anguilla rostrata</i>	PATRICK <i>et al.</i> (1982) f	Intermittent light	
Carp	<i>Cyprinus carpio</i>	KUROKI and NAKAUMA (1953) f in Japanese	Intermittent light	
Carp, brown bullhead, largemouth bass	<i>Cyprinus carpio</i> , <i>Ameiurus nebulosus</i> , <i>Micropterus salmoides</i>	KIM and MANDRAK (2017) f	Intermittent light	
Matrinxã	<i>Brycon amazonicus</i>	MULLER <i>et al.</i> (2019) g, h, j	20 lx	
Coho salmon	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	MACQUARRIE <i>et al.</i> (1978) c	Photoperiod change	
Atlantic salmon	<i>Salmo salar</i>	IMSLAND <i>et al.</i> (2014) a, c	24 hL	
Coho and chinook salmon	<i>Oncorhynchus kisutch</i> , <i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	NEMETH and ANDERSON (1992) f	Intermittent light	
Atlantic cod	<i>Gadus morhua</i>	IMSLAND <i>et al.</i> (2007) a PUVANENDRAN and BROWN (2002) g, h	24 hL 2400 lx (24 hL)	
Haddock	<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	DOWNING and LITVAK (1999) g DOWNING and LITVAK (2001) k	110 lx 1.8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	
Pike silverside	<i>Chirostoma estor</i>	MARTÍNEZ-CHÁVEZ <i>et al.</i> (2014) a	24 hL	
European sea bass	<i>Dicentrarchus labrax</i>	CARRILLO <i>et al.</i> (1989) c (15h); BEGTASHI <i>et al.</i> VILLAMIZAR <i>et al.</i> (2009) a, b	15-24 hL 12 hL (463 nm)	24 hL
Striped bass	<i>Morone saxatilis</i>	MARTIN-ROBICHAUD and PETERSON (1998) d	8 hL	
Australian bass	<i>Macquaria novemaculeata</i>	BATTAGLENE and TALBOT (1990) d	0 hL	24 hL
Barramundi	<i>Lates calcarifer</i>	FERMIN and SERONAY (1997) g, h	300 lx	
Coral trout	<i>Plectropomus leopardus</i>	YOSEDA <i>et al.</i> (2003) b, e in Japanese	24 hL	
Sevenband grouper	<i>Epinephelus septemfasciatus</i>	TERUYA <i>et al.</i> (2008) a, b, e in Japanese	24 hL	
Green sunfish	<i>Lepomis cyanellus</i>	GROSS <i>et al.</i> (1965) a	16 hL	
European perch	<i>Perca fluviatilis</i>	TAMAZOUZI <i>et al.</i> (2000) g, h	800 lx (g), 250 lx (h)	
Yellow perch	<i>Perca flavescens</i>	HINSHAW (1985) g, h	205 lx	
Greater amberjack	<i>Seriola dumerili</i>	HIRATA <i>et al.</i> (2009) a, b, d, e in Japanese	18 hL	0 hL

Yellowtail	<i>Seriola quinqueradiata</i>	TAKAHASHI (1978) f in Japanese	Intermittent light	
Japanese jack mackerel	<i>Trachurus japonicus</i>	KOIKE (1985) f in Japanese ; KOIKE and MATSUIKE (1987,1988) f; KOIKE <i>et al.</i> (1991) f; AN and ARIMOTO (1994) f in Japanese	Intermittent light	
Red sea bream	<i>Pagrus major</i>	BISWAS <i>et al.</i> (2005) a	16 hL, 24 hL	
		MATSUMOTO <i>et al.</i> (2005) f in Japanese	Intermittent light	
Striped trumpeter	<i>Latris lineata</i>	TROTTER <i>et al.</i> (2003) b'	18 hL (4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	
Goldlined spinefoot	<i>Siganus guttatus</i>	DURAY and KOHNO (1988) a, b, e	24 hL	
Bigeye tuna, skipjack tuna	<i>Thunnus obesus</i> , <i>Katsuwonus pelamis</i>	OSHIMA <i>et al.</i> (2019) f	Intermittent light	
Atlantic halibut	<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	SIMENSEN <i>et al.</i> (2000) a	24 hL	
Greenback flounder	<i>Rhombosolea tapirina</i>	HART <i>et al.</i> (1996) a, b	18-24 hL (a) 0 hL (b)	
Senegal sole	<i>Solea senegalensis</i>	BLANCO-VIVES <i>et al.</i> (2010) a	12 hL (blue) 0 hL, 24 hL	
Tiger puffer	<i>Takifugu rubripes</i>	HATANAKA <i>et al.</i> (1997) g, j in Japanese	1000 lx	
Obscure puffer	<i>Takifugu obscurus</i>	SHI <i>et al.</i> (2010) a, b	24 hL	

*When there was a plurality of light conditions, all conditions were described in one condition.

*Photoperiod (light : dark; 24 : 0 [24 hL], 18 : 6 [18 hL], 12 : 12 [12 hL], 0 : 24 [0 hL])

(Table 1)。また、青や緑光は仔魚の摂食開始 (DOWNING and LITVAK, 2001)、性転換 (HAYASAKA *et al.*, 2019) にも影響を与えることが報告されている。

成長促進に効果が見られたスペクトルの光は、生残率も高い効果が得られる傾向がある (VILLAMIZAR *et al.*, 2009; 清水ほか, 2013 等)。特に仔魚は摂餌が初期減耗に大きく影響するので、光の照射で摂餌の成功に効果があれば、生残率向上とともに成長促進にも反映される。光の波長が成長を促進するメカニズムについて、マツカワ *Verasper moseri* (TAKAHASHI *et al.*, 2016)、ホンガレイ *Verasper variegatus*, (SHIMIZU *et al.*, 2019) で、緑 (518 nm) の照明がメラニン凝集ホルモン (MCH) 等に作用し、結果的に成長促進すると推定されている。

一方、淡水魚では青や緑以外で成長促進効果が

得られている。通し回遊魚であるニジマス *Oncorhynchus mykiss* では、黄 (主波長; 546 nm, HEYDARNEJAD *et al.*, 2013) および赤 (605 nm, KARAKATSOULI *et al.*, 2008) で成長促進が期待されることが報告されている。同じ魚種であっても有効な波長が異なる結果となったことについては、供試魚の平均体重が 32.27g (HEYDARNEJAD *et al.*, 2013) および 145.3g (KARAKATSOULI *et al.*, 2008) と異なることから、成長に伴う視感度の変化による可能性が考えられる。

魚類は成長に伴って生息域が変化することが知られており、海産魚の場合、仔魚から稚魚、成魚と成長するに従い、生息水深が深くなる場合が多い。通し回遊魚の場合、例えばサケ科であれば川で稚魚期を過ごし、成長するとスモルト (銀毛) となって降海する。このように成長による生息域の変化に伴い、光環境が変化し、それに対応して

視覚特性が変化することが推定される。成長による視覚特性の変化については電気生理学手法による black bream *Acanthopagrus butcheri* (SHAND *et al.*, 2002) やマコガレイ *Pseudopleuronectes yokohamae* (柴田ほか, 2019), 分子生物学的手法によるマツカワ (KASAGI *et al.*, 2015) やクエ *Epinephelus bruneus* (MATSUMOTO and ISHIBASHI, 2016) 等の報告があり, 成長段階で視感度やオプシンの発現量が異なることが報告されている。

次にストレスやそれに伴う行動への影響について述べる。植木ほか (2019) は, マコガレイ稚魚を対象に, 対照区(水銀灯+蛍光灯), 赤(655 nm), 青(465 nm), 緑(525 nm)のLED照明下で50日間飼育し噛み合いによる尾鰭欠損を生じた異形魚の出現率と成長を比較した。その結果, 緑LEDが噛み合い行動を抑制し, 成長に効果があることを報告している。また, マコガレイ稚魚の血中コルチゾル濃度は, 緑や青の照明で低減し, ストレスを低下させる可能性が示唆された (SHIBATA *et al.*, 2019)。ストレスに対する色(波長)の効果は, 海水魚や淡水魚に共通して, 青や緑に正の効果があるとする報告が多い (Table 1)。キンギョ *Carassius auratus* を用いて白色蛍光灯(対照区), 緑(530 nm) および赤(620 nm)のLED照明を4週間照射した実験 (SONG *et al.*, 2016) では, 光による網膜のダメージとストレスを波長別に評価している。当該実験では, 網膜のダメージとストレスの指標としてコルチゾル濃度, 過酸化水素 (H_2O_2) 濃度, カスパーゼ-3 活性および濃度を比較した。その結果, 緑は他の光照射よりすべての指標物質濃度で低下が見られたが, 赤では逆に増加が示された。また, 赤照明による網膜のダメージは, アポトーシス(細胞の死)を誘発する可能性があることを推定している。

上記で示したように魚類の飼育に青や緑波長の光を使用すると, 成長促進や生残率向上, そしてストレス低下などの効果が複合的にみられる。魚類の生息環境において光の波長分布をいかに選択するかは効率的な飼育を行う上で極めて重要であり, 今後行動や生理分野も含めて魚種毎の光に対する生理, 生態への応答の分析が必要である。

2) 光周期

魚類への光の影響としては, 波長の差によるものだけではなく, 季節毎の日照時間の変化も挙げられる。自然環境下における魚類の生理機能や行動は, 水温や日照時間といった環境要因の影響を複合的に受け, 遊泳リズム, 摂餌リズムや生殖リズムなどの生体リズムが誘導される (鈴木ほか, 2013)。

光周期の変化によって動物の性周期を変化させる (例えば, 非繁殖期に生殖腺の発達や繁殖行動を誘導させる) という研究の試みは, 1920年代に鳥類から始まり, ほ乳類まで広がった (HOOVER and HUBBARD, 1937)。魚類についての研究では, カワマス *Salvelinus fontinalis* に対して, 日長サイクルの変化による産卵の誘発 (HOOVER, 1937; HOOVER and HUBBARD, 1937), および誘発と遅延 (HAZARD and EDDY, 1951) が報告されている。毎日産卵する魚種では特定の時刻に産卵する生殖日周期が存在する。シロギス *Sillago japonica* の産卵時間は, 明暗周期の変化によって, 明期の開始時刻が産卵リズムに影響を与えることが報告されている (古川ほか, 1991)。光周期を変化させて性周期を操作する実験では, 産卵期以外での成熟や, 未成魚の成熟抑制の報告がある (Table 2)。また, 成長や組織の発達, 生残等の比較実験が行われ, 仔魚期では, 鰾の開腔(開鰾)に関してさまざまな魚種で報告がある (Table 2)。開鰾の促進には短日あるいは暗闇で効果がある事例が多い (Table 2)。逆に, 生残率向上や成長促進の試験では, 18時間や24時間の長日照明で効果が得られるとの報告事例が多い (Table 2)。

開鰾に短日照明あるいは暗闇の条件により効果がある要因として, BATTAGLENE *et al.* (1994) はキス科の sand whiting *Sillago ciliata* 仔魚は夜間に浮上し, 開鰾を開始する日周期性があることを観察した。TROTTER *et al.* (2003) は, 暗闇の始まりが開鰾のきっかけとなる可能性を示唆している。一方, 長日照明により成長促進効果が得られる要因は, 摂餌の機会が拡大することや松果体による内分泌への影響が考えられる。しかし, 光周期を変化させても成長等にあまり影響を与えないとする

報告もある (HALLARÅKER *et al.*, 1995; PURCHASE *et al.*, 2000; DOWNING and LITVAK, 2000)。Turbot *Scophthalmus maximus* (IMSLAND *et al.*, 1995) や Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* (JONASSEN *et al.*, 2000) の報告では、光周期による成長促進の効果は水温の影響を受ける可能性があることが示されている。光の効果調べる実験設定には、水温などの他の条件も注視することが必要であろう。

上記の光周期による試験は、連続的な長周期(周期; 時間)による試験であるが、断続光(周期; 秒)に対する魚の忌避行動を利用して、湾内における魚群行動制御や漁網に対する行動の制御を目的とした行動実験も、さまざまな魚類に対して行われている (Table 2)。マアジ *Trachurus japonicus* を用いた断続光に対する行動実験では、明暗の周期や照度、色に対する忌避効果の評価が行われている (小池, 1985; KOIKE and MATSUIKE, 1987, 1988; 小池ほか, 1991)。またメバチ *Thunnus obesus* 若齢魚の混獲防除のため、断続光により流れ物付き (FADs) 操業時の漁網への回避行動の可能性も示されており (OSHIMA *et al.*, 2019)、断続光による行動制御の資源管理への応用が期待される。

連続光の長周期の設定は魚類にとって初期段階から生残や成長に大きく影響する。他方、断続光は忌避効果が期待され、回避させたい海域への侵入阻止の可能性がある。連続光と断続光に対する魚の応答は相反するが、行動制御として有効な技術であり、今後も多くの魚種で検討されることを期待したい。

3) 明るさ (照度)

光周期とともに光の明るさ (照度) も魚類の視覚への影響が大きい。光の感受性は網膜構造の違いから生じる。ほとんどの仔魚は単錐体のみを有し、変態後に桿体を発達させる (BLAXTER and STAIN, 1970) ことから、照度の感受性が成長段階で変化する可能性がある (PUVANENDRAN and BROWN, 2002)。仔魚にとって、内部栄養から外部栄養へと切り替わる初回摂餌の期間は、その後の

生残を決定づける重要な時期とされる (BLAXTER and HEMPEL, 1963; KOHNO, 1998)。仔魚の開口時に餌の確認を可能とする最適な光条件を与えることは、生残率向上のための必須条件と考えられる。多くの魚種は約 0.1 lx で摂食が可能となる照度閾値を有している (BLAXTER, 1986)。しかし、仔魚は桿体がなく光受容器官が未発達であるため、照度が高い方が成長や生残に対する効果が得られる事例は多い (Table 2)。実験で使用される照度のレベルは様々だが、たとえば haddock *Melanogrammus aeglefinus* では 5 lx と 110 lx では 110 lx の方が成長・生残は良い結果が得られている (DOWNING and LITVAK, 1999)。また striped trumpeter *Latris lineata* 仔魚は $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の照明条件の比較で $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で開鰓後の生存率が高いこと (TROTTER *et al.*, 2003)、Atlantic cod *Gadus morhua* は 300, 600, 1200, 2400 lx の照度では 2400 lx で最も成長・生残率が良いことが報告されている (PUVANENDRAN and BROWN, 2002)。

光の感受性の差異は成長段階だけではなく、魚種毎で異なる場合がある。同じ異体類でもヒラメ *Paralichthys olivaceus*, ホシガレイ, ババガレイ *Microstomus achne* の仔魚を対象に光量子量 ($0 \sim 22.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の 5 段階) を変えて白色蛍光灯で飼育したところ、成長や生残に良好な光量子量はホシガレイ > ヒラメ > ババガレイの順であり、生息水深が浅い魚種ほど成長や生残に適した光量子量が高いこと、摂餌可能な光量子量は成長に伴い低下していくことが報告されている (清水ほか, 2013)。カタクチイワシ *Engraulis japonicus* の網膜には、深海魚に多いタペータム (tapetum) という弱い光を反射させる光反射板が存在し薄明環境に適している (AWAIWANONT *et al.*, 2001)。このことはカタクチイワシがタペータムを有しない他の沿岸魚と光の感受性が異なる可能性を示唆している。その例として次のような報告がある。藤井ほか (2016) はカタクチイワシの視覚機能と特定波長照明による対光行動の試験を行った。この結果、カタクチイワシの仔魚では青緑から緑、成魚では紫から緑にかけて感度が高いことを明らかに

した。一方、青と赤色 LED 照明による行動実験では、仔魚は青色の光に蝟集したが、成魚は赤色の光に蝟集し、感度が高い青の光では照明から離れた場所で遊泳したことが示された。すなわち、仔魚は感度の高い波長の光に蝟集し、成魚では高感度の波長の光を回避する正反対の行動が示されたわけである。成魚の赤い光への蝟集行動は、カタクチワシの網膜に存在するタペータムの影響や光に対する嗜好性等の要因の可能性があると示唆されるが、内分泌の影響も含めて今後もメカニズムの解明が待たれる。このように、成長段階や魚種によって光の感受性の違いが推測される。スペクトルや周期とともに照度条件も行動制御を行う上で重要であるといえる。

4) 光の悪影響

光は魚類の行動制御に有効であるが、魚種によっては制御方法を誤ると飼育に悪影響を及ぼすことがある。たとえば仔魚の開鰓には暗条件が適している魚種が多いが、カンパチ *Seriola dumerili* 仔魚は暗条件では開鰓がほとんど観察されない（平田ほか, 2009）。European sea bass *Dicentrarchus labrax* の仔魚では 17 日間の 24 時間連続照明によって顎の伸長や鰓肥大の奇形および開鰓未発達等が観察された（VILLAMIZAR *et al.*, 2009）。ホシガレイ仔魚では連続照明で成長促進が示されたものの、2 週間以上の長期間にわたり照明を継続すると、白化個体が増加することが報告されている（清水, 2015）。Senegal sole *Solea senegalensis* は連続照明あるいは暗闇で、変態前（17 日）までに死亡している（BLANCO-VIVES *et al.*, 2010）。長日照明は成長促進等に効果がある事例が多い一方で、過度な照射時間により上記のように奇形や色素異常等の弊害をもたらすことがある。また、波長の違いによる飼育実験で赤が他の色に比べ成長が劣る事例が仔魚や稚魚を対象に多数報告されている（Table 1）。その要因として、多くの仔魚には、赤の波長に λ_{\max} を示す錐体視物質がない（BRITT *et al.*, 2001）ため、餌の視認能力の低下、内分泌の影響による摂餌不良（TAKAHASHI *et al.*, 2016）等が考えられる。

上述のように、光条件は仔魚期では生残率に大きく影響を及ぼす。光条件を検討する際は、発達段階、優先する目的、飼育環境や期間等を総合的に考慮する必要がある。

5. 結論

組織学、分子生物学、電気生理学、行動学等の多方面にわたる多くの既往知見から、生息する環境の光条件の中で魚類の視覚機能がいかに強化され、それが生理・生態に反映されてきたかが明らかにされた。一方、一般的な生息環境中に存在しない 24 時間照明や断続光の利用でも、行動制御の効果を示す報告は多い。

このように視覚機能に対応し、適切な光の条件を選択することにより、多くの魚種において、行動制御の可能性がある。対象となる魚種の視覚特性を解明し、その生態を考慮しつつ照明技術として応用することは、対象種が有している視覚能力をより向上させる可能性が高いが、先述したカタクチワシの例のように、視感度と行動が必ずしも一致しない例が存在する。

以上から、漁業や種苗生産、養殖業に効果的な光条件を把握するためには、仔魚から成魚までのすべてのステージでの生態を把握し、ステージごとに变化する視覚特性、対光行動、生理現象を総合的に理解することが必要である。

謝 辞

本研究をとりまとめるにあたり国立研究開発法人水産研究・教育機構水産工学研究所越智洋介博士には有益なご助言を賜りました。この場を借りて深い謝意を表します。また、本稿に有益なコメントを下さいました編集委員と査読者の皆様に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 安 永一, 有元貴文 (1994): ストロボ光に対するマアジの回避行動. 日水誌, **60**, 713-718.
- ARCHER, S. A. HOPE and J. C. PARTRIDGE (1995): The molecular basis for the green-blue sensitivity shift in the rod visual pigments of the European

- eel. Proc. R. Soc. Lond. B., **262**, 289–295.
- AWAIWANONT, K., W. GUNARSO, M. SAMESHIMA, S. HAYASHI and G. KAWAMURA (2001): Grouped, stacked rods and tapeta lucida in the retina of Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. Fish. Sci., **67**, 804–810.
- BATESON, W. (1889): The sense-organs and perceptions of fishes; with remarks on the supply of bait. J. Mar. Biol. Assoc. Lond., **1**, 225–257.
- BATTAGLENE, S. C., S. MC BRIDE and R. B. TALBOT (1994): Swim bladder inflation in larvae of cultured sand whiting, *Sillago ciliata* Cuvier (Sillaginidae). Aquaculture, **128**, 177–192.
- BATTAGLENE, S. C. and R. B. TALBOT (1990): Initial swim bladder inflation in intensively reared Australian bass larvae, *Macquaria novemaculeata* (Steindachner) (Perciformes, Percichthyidae). Aquaculture, **86**, 431–442.
- BAUER, V. (1910): Über das Farbenunterscheidungsvermögen der Fische. Pflüger's Arch. ges. Physiol., **133**, 7–26.
- BEATTY, D. D. (1966): A study of the succession of visual pigments in Pacific salmon (*Onchorhynchus*). Can. J. Zool., **44**, 429–455.
- BEGTASHI, I., L. RODRÍGUEZ, G. MOLES, S. ZANUY and M. CARILLO (2004): Long-term exposure to continuous light inhibits precocity in juvenile male European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L.). I. Morphological aspects. Aquaculture, **241**, 539–559.
- BISWAS, A. K., M. SEOKA, Y. INOUE, K. TAKII and H. KUMAI (2005): Photoperiod influences the growth, food intake, feed efficiency and digestibility of red sea bream (*Pagrus major*). Aquaculture, **250**, 666–673.
- BLANCO -VIVES, B., N. VILLAMIZAR, J. RAMOS, M. J. BAYARRI, O. CHEREGUINI and F. J. SÁNCHEZ-VÁZQUEZ (2010): Effect of daily thermo- and photo- cycles of different light spectrum on the development of Senegal sole (*Solea senegalensis*) larvae. Aquaculture, **306**, 137–145.
- BLAXTER, J. H. S. and G. HEMPEL (1963): The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). J. Cons. Int. Explore. Mer., **28**, 211–240.
- BLAXTER, J. H. S. and M. STAINES (1970): Pure-cone retinæ and retinomoter responses in larval teleosts. J. Mar. Biol. Ass. U.K., **50**, 449–460.
- BLAXTER, J. H. S. (1986): Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. Trans. Am. Fish. Soc., **115**, 98–114.
- BRITT, L. L., E.R. LOEW, W. N. MCFARLAND (2001) Visual pigments in the early life stages of Pacific northwest marine fishes. J. Exp. Biol., **204**, 2581–2587.
- CARRILLO, M., N. BROMAGE, S. ZANUY, R. SERRANO and F. PRAT (1989): The effect of modifications in photoperiod on spawning time, ovarian development and egg quality in the sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). Aquaculture, **81**, 351–365.
- CLARKE G. L. (1936): On the depth at which fish can see. Ecology, **17**, 452–456.
- DOWNING, G. and M. K. LITVAK (1999): The influence of light intensity on growth of larval haddock. N. Am. J. Aquac., **61**, 135–140.
- DOWNING, G. and M. K. LITVAK (2000): The effect of photoperiod, tank colour and light intensity on growth of larval haddock. Aquacult. Int., **7**, 369–382.
- DOWNING, G. and M. K. LITVAK (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 H. KOHNO (1988): Effects of continuous lighting on growth and survival of first-feeding larval rabbitfish, *Siganus guttatus*. Aquaculture, **72**, 73–79.
- ELNWISHY, N., D. SABRI and F. Nwonwu (2012): The effect of difference in environmental colors on Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) production efficiency. Int. J. Agric. Biol., **14**, 516–520.
- FERMIN, A. C. and G. A. SERONAY (1997): Effects of different illumination levels on zooplankton abundance, feeding periodicity, growth and survival of the Asian sea bass, *Lates calcarifer* (Bloch), fry in illuminated floating nursery cages. Aquaculture, **157**, 227–237.
- VON FRISCH, K. (1912): Über farbige Anpassung bei Fischen. Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol., **32**, 171–230.

- VON FRISCH, K. (1925): Farbensinn der Fische und Duplizitätstheorie. *Zeit. vergl. Physiol.*, **2**, 393-452.
- 藤井徹生, 太田健吾, 米田道夫, 津崎龍雄, 山田徹生, 竹島 利, 小島大輔, 柴田玲奈 (2016): 平成 26 年度海洋水産資源開発事業近海かつお釣: 九州周辺～三陸沖周辺海域に係る光によるカタクチイワシの行動制御技術の開発に関する報告書. 平成 26 年度海洋水産資源開発事業報告書 (近海かつお釣: 九州周辺～三陸沖周辺海域), 国立研究開発法人水産総合研究センター, 開発調査センター, **10**, 83-93.
- 古川 清, 會田勝美, 吉岡 基, 佐藤英雄, 羽生 功 (1991): シロギスの産卵リズムに及ぼす光周期と水温の影響. *日水誌*, **57**, 2193-2201.
- GROSS, W. L., E. W. ROELOFS and P. O. FROMM (1965): Influence of photoperiod on growth of green sunfish *Lepomis cyanellus*. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **22**, 1379-1386.
- GRUNDFEST, H. (1932): The spectral sensibility of the sun-fish as evidence for a double visual system. *J. Gen. Physiol.*, **15**, 507-524.
- HALLARÅKER, H., A. FOLKVORD and S. O. STEFANSSON (1995): Growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) related to temperature, day length and feeding regime. *Neth. J. Sea Res.*, **34**, 139-147.
- HART, P. R., W. G. HUTCHINSON and G. J. PURSER (1996): Effects of photoperiod, temperature and salinity on hatchery-reared larvae of the greenback flounder (*Rhombosolea tapirina* Günther, 1862). *Aquaculture*, **144**, 303-311.
- HASEGAWA, E. and D. MIYAGUCHI (1997): Changes in scotopic spectral sensitivity of ayu *Plecoglossus altivelis*. *Fish. Sci.*, **63**, 509-513.
- 畑中宏之 (1997): トラフグ稚魚の成長と尾鰭の形状に及ぼす飼育水槽の色, 照度および飼育密度の影響. *日水誌*, **63**, 734-738.
- HAYASAKA, O., Y. TAKEUCHI, K. SHIOZAKI, K. ANRAKU and T. KOTANI (2019): Green light irradiation during sex differentiation induces female-to-male sex reversal in the medaka *Oryzias latipes*. *Sci. Rep.*, **9**, 2383, <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38908-w>.
- HAZARD, T. P. and R. E. EDDY (1951): Modification of the sexual cycle in brook trout (*Salvelinus fontinalis*) by control of light. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **80**, 158-162.
- HESS, C. (1909): Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen. *Arch. Augenheilkde, Wiesbaden*, **64** (suppl.), 1-38.
- HEYDARNEJAD, M. S., M. PARTO and A. A. PILEVARIAN (2013): Influence of light colours on growth and stress response of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) under laboratory conditions. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.*, **97**, 67-71.
- HINSHAW, J. M. (1985): Effects of illumination and prey contrast on survival and growth of larval yellow Perch *Perca Flavescens*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **114**, 540-545.
- 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, 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.
- HOOVER, E. E. (1937): Experimental modification of the sexual cycle in trout by control of light. *Science*, **86**, 425-426.
- HOOVER, E. E. and H. E. HUBBARD (1937): Modification of the sexual cycle in trout by control of light. *Copeia*, **1937** (4), 206-210.
- HOU, Z. S., H. S. WEN, J. F. LI, F. HE, Y. LI, X. QI, J. ZHAO, K. Q. ZHANG and Y. X. TAO (2019): Effects of photoperiod and light spectrum on growth performance, digestive enzymes, hepatic biochemistry and peripheral hormones in spotted sea bass (*Lateolabrax maculatus*). *Aquaculture*, **507**, 419-427.
- IMSLAND, A. K., A. FOLKVORD and S. O. STEFANSSON (1995): Growth, oxygen consumption and activity of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.) reared under different temperatures and photoperiods. *Neth. J. Sea Res.*, **34**, 149-159.
- IMSLAND, A. K., A. FOSS, T. ALVSEIKE, A. FOLKVORD, S. O. STEFANSSON and T. M. JONASSEN (2007): Interaction between temperature and photoperiod on growth and feeding of Atlantic cod (*Gadus morhua*): possible secondary effects. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **64**, 239-248.
- IMSLAND, A. K., S. O. HANDELAND and S. O. STEFANSSON (2014): Photoperiod and temperature effects on

- growth and maturation of pre- and post-smolt Atlantic salmon. *Aquac. Int.*, **22**, 1331-1345.
- 稲田博史, 有元貴文, 長島徳雄, 飯田浩二 (2010): まえがき. 水産学シリーズ 166 漁灯を活かす技術・制度の再構築へ (稲田博史, 有元貴文, 長島徳雄, 飯田浩二編), 恒星社厚生閣, 東京, p. 3-4.
- 稲田博史, 小倉道男 (1988): イカ釣り漁業における集魚灯の変化. 東京水産大学論集, **24**, 189-207.
- 石田 修, 坂本 仁, 高尾義広 (1973): ヒラメ種苗生産技術開発試験. 千葉県水産試験場試験調査報告, **30**, 5-13.
- JERLOV, N. G. (1964): Optical classification of ocean water. *In* Physical aspects of light in the sea. Univ. Hawaii Press, Honolulu, p. 45-49.
- JONASSEN, T. M., A. K. IMSLAND, S. KADOWAKI and S. O. STEFANSSON (2000): Interaction of temperature and photoperiod on growth of Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* L. *Aquac. Res.*, **31**, 219-227.
- KARAKATSOULI, N., S. E. PAPOUTSOGLOU, G. PANOPOULOS, E. S. PAPOUTSOGLOU, C. B. STELLA and D. KALOGIANNIS (2008): Effects of light spectrum on growth and stress response of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* reared under recirculating system conditions. *Aquac. Eng.*, **38**, 36-42.
- KASAGI, S., K. MIZUSAWA, N. MURAKAMI, T. ANDOH, S. FURUFUJI, S. KAWAMURA and A. TAKAHASHI (2015): Molecular and functional characterization of opsins in barfin flounder (*Verasper moseri*). *Gene*, **556**, 182-191.
- 川本信之, 竹田正彦 (1950): 魚類の趨光性に関する研究 (第 I 報) 海産稚魚の行動に及ぼす光波長の影響に就て. 魚類学雑誌, **1**, 101-115.
- 河村希典, 山田潤一, 斎藤和敬, 佐藤正人, 甲本亮太, 柴田 理 (2010): 発光ダイオードを用いた種苗生産における稚魚の飼集. 秋田大学大学院工学資源学研究所研究報告, **31**, 1-8.
- 河村正二 (2009): 錐体オプシン遺伝子と色覚の進化多様性: 魚類と霊長類に注目して. 比較生理生化学, **26**, 110-116.
- KIM, J. and N.E. MANDRAK (2017): Effects of strobe lights on the behaviour of freshwater fishes. *Environ. Biol. Fish.*, **100**, 1427-1434.
- KOBAYASHI, H. (1962): A comparative study on electroretinogram in fish, with special reference to ecological aspects. *J. Shimonoseki Coll. Fish.*, **11**, 407-538.
- KOHNO, H. (1998): Early life history features influencing larval survival of cultivated tropical finfish. *In* Tropical Mariculture. DE SILVA, S. S. (ed.), Academic Press, London, p.71-110.
- 小池 隆 (1985): 断続光に対する魚類の反応. 日水誌, **51**, 1097-1102.
- KOIKE, T. and K. MATSUIKE (1987): Response of a fish school to different blinking frequencies and intensity ratios of intermittent light. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **53**, 925-932.
- KOIKE, T. and K. MATSUIKE (1988): Response of a fish school to different wavelengths of intermittent lights and different background irradiances under projected light. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **54**, 829-835.
- 小池 隆, 山口辰哉, 松井 洽 (1991): 光束断続光を利用したマアジの行動制御. 日水誌, **57**, 7-14.
- 黒木敏郎・中馬三千雄 (1953): 漁業用嫌忌灯光の研究. I. 振廻し光束について. 日水誌, **18**, 26-29.
- LOEW E. R. and J. N. LYTGOE (1978): The ecology of cone pigments in teleost fishes. *Vision Res.*, **18**, 715-722.
- LYTHGOE, J. N. (1979): The ecology of vision. Clarendon Press, Oxford. 244pp.
- MACQUARRIE, D. W., J. R. MARKERT and W. E. VANSTONE (1978): Photoperiod induced off-season spawning of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Ann. Biol. anim. Biochem. Biophys.*, **18**, 1051-1058.
- MARK, M. D., M. DONNER, D. EICKELBECK, J. STEPIEN, M. NOWROUSIAN, U. KUCK, F. PARIS, J. HELLINGER, S. HERLITZE (2018) Visual tuning in the flashlight fish *Anomalops katoptron* to detect blue, bioluminescent light. *PLoS ONE*, **13**, e0198765. doi: 10.1371/journal.pone.0198765.
- MARTÍNEZ-CHÁVEZ, C. C., A. TELLO-BALLINAS, J. FONSECA-MADRIGAL, L. G. ROSS and C. A. MARTÍNEZ-PALACIOS (2014): Photoperiodic growth enhancement in a tropical batch spawning atherinopsid, pike silverside *Chirostoma estor*. *J. Fish Biol.*, **85**, 546-553.
- MARTIN-ROBICHAUD, D. J. and R. H. PETERSON (1998): Effects of light intensity, tank colour and photo-

- period on swimbladder inflation success in larval striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum). *Aquac. Res.*, **29**, 539-547.
- 松生 洽 (1984) : 9. 光は海中のどこまでとどく. 海のはなし IV. (海のはなし編集グループ編), 技報堂出版, 東京, p. 46-51.
- 松本太朗, 川村軍蔵, 西 隆昭, 高田吉雄, 杉浦暢昭, 山下佑介, 栗原 梢 (2005) : LED 点滅光によるマダイの侵入抑制効果. *日水誌*, **71**, 188-197.
- MATSUMOTO, T. and Y. ISHIBASHI (2016): Sequence analysis and expression patterns of opsin genes in the longtooth grouper *Epinephelus bruneus*. *Fish. Sci.*, **82**, 17-27.
- MATSUMOTO, Y., S. FUKAMACHI, H. MITANI and S. KAWAMURA (2006) Functional characterization of visual opsin repertoire in Medaka (*Oryzias latipes*). *Gene*, **371**, 268-278.
- MONTAJAMI, S., H. NEKOUBIN, F. S. MIRZAEI and M. SUDAGAR (2012): Influence of different artificial colors of light on growth performance and survival rate of Texas cichlid larvae (*Herichthys cyanoguttatus*). *World J. Zool.*, **7**, 232-235.
- 森永 勤 (1986) 海中における濁り (光束消散係数) の分布とその挙動に関する研究, 東京水産大学研究報告, **73**, 57-96.
- MORROW, J. M., S. LAZIC and B. S. W. CHANG (2011) A novel rhodopsin-like gene expressed in zebrafish retina. *Vis. Neurosci.*, **28**, 325-335.
- MULLER, R. L., M. A. VILLACORTA-CORREA, and T. B. CARVALHO (2019): Light intensity affects the survival and growth of matrinxã larvae, *Brycon amazonicus* (Spix & Agassiz, 1829). *Aquac. Res.*, **50**, 2410-2418.
- NEMETH, R. S. and J. J. ANDERSON (1992): Response of juvenile coho and chinook salmon to strobe and mercury vapor lights. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **12**, 684-692.
- OSHIMA, T., Y. TAKAO, S. HASEGAWA, T. KIMURA, T. UEHARA and I. FUSEJIMA (2019): Differences in reaction of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) and skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) to intermittent light. *Fish. Res.*, **214**, 148-156.
- PATRICK, P. H., R. W. SHEEHAN and B. SIM (1982): Effectiveness of a strobe light eel exclusion scheme. *Hydrobiologia*, **94**, 269-277.
- PURCHASE, C. F., D. L. BOYCE and J. A. BROWN (2000): Growth and survival of juvenile yellowtail flounder *Pleuronectes ferrugineus* (Storer) under different photoperiods. *Aquac. Res.*, **31**, 547-552.
- PUVANENDRAN, V. and J. A. BROWN (2002): Foraging, growth and survival of Atlantic cod larvae reared in different light intensities and photoperiods. *Aquaculture*, **214**, 131-151.
- SHAND, J., N. S. HART, N. THOMAS and J. C. PARTRIDGE (2002): Developmental changes in the cone visual pigments of black bream *Acanthopagrus butcheri*. *J. Exp. Biol.*, **205**, 3661-3667.
- SHI, Y. H., G. Y. ZHANG, Y. Z. ZHU and J. Z. LIU (2010): Effects of photoperiod, temperature, and salinity on growth and survival of obscure puffer *Takifugu obscurus* larvae. *Aquaculture*, **309**, 103-108.
- 柴田玲奈, 宇都康行, 石橋賢一 (2019) : マコガレイの視感度特性の成長変化. *水産増殖*, **67**, 313-318.
- SHIBATA, R., Y. UTO., K. ISHIBASHI and T. YADA (2019): Retinomotor and stress responses of Marbled Sole *Pseudopleuronectes yokohamae* under the LEDs. *In Oceanography challenges to future earth. Human and natural impacts on our seas.* KOMATSU, T., H. J. CECCALDI, J. YOSHIDA, P. PROUZET and Y. HENOCQUE (eds.), Springer, Switzerland, p. 217-221.
- 清水大輔, 藤波祐一郎, 柴田玲奈, 長谷川英一 (2013) : 光利用技術を活用した異体類の効率的種苗生産技術. *日水誌*, **79**, p.884.
- 清水大輔 (2015) : 第2章 種特性に合致した種苗生産技術の開発. 研究成果第536集 有用水産生物の光応答メカニズムの解明及び高度利用技術の開発, 農水省農林水産技術会議事務局, 東京, p. 57-60.
- SHIMIZU, D., S. KASAGI, R. TAKEUCHI, T. MAEDA, S. FURUFUJI, K. MIZUSAWA, T. ANDOH and A. TAKAHASHI (2019): Effects of green light on the growth of spotted halibut, *Verasper variegatus*, and Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*, and on the endocrine system of spotted halibut at different water temperatures. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **271**, 82-90.
- SHIN, H. S., J. LEE and C. Y. CHOI (2011): Effects of LED light spectra on oxidative stress and the

- protective role of melatonin in relation to the daily rhythm of the yellowtail clownfish, *Amphiprion clarkii*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **160A**, 221-228.
- SHIN, H. S., J. LEE and C. Y. CHOI (2012): Effects of LED light spectra on the growth of the yellowtail clownfish *Amphiprion clarkii*. *Fish. Sci.*, **78**, 549-556.
- SIMENSEN, L. M., T. M. JONASSEN, A. K. IMSLAND and S. O. STEFANSSON (2000): Photoperiod regulation of growth of juvenile Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*, **190**, 119-128.
- SMITH, R. C. and K. S. BAKER (1981): Optical properties of the clearest natural waters (200-800 nm). *Appl. Optics*, **20**, 177-184.
- SONG, J. A., N. N. KIM, Y. J. CHOI and C. Y. CHOI (2016): Effect of green light spectra on the reduction of retinal damage and stress in goldfish, *Carassius auratus*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **476**, 96-101.
- 末広恭雄(1960):改訂魚類学. 岩波書店, 東京, 349pp.
- 鈴木 讓, 植松一眞, 渡部終五, 会田勝美 (2013): 第1章 総論. 増補改訂版魚類生理学の基礎(会田勝美, 金子豊二編), 恒星社厚生閣, 東京, p. 1-27.
- TAKAHASHI, A., S. KASAGI, N. MURAKAMI, S. FURUFUJI, S. KIKUCHI, K. MIZUSAWA and T. ANDOH (2016): Chronic effects of light irradiated from LED on the growth performance and endocrine properties of barfin flounder *Verasper moseri*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **232**, 101-108.
- 高橋 正 (1978): 移動光膜の魚類行動に及ぼす影響について. *日水誌*, **44**, 869-874.
- TAMAZOUZT, L., B. CHATAIN and P. FONTAINE (2000): Tank wall colour and light level affect growth and survival of Eurasian perch larvae (*Perca fluviatilis* L.). *Aquaculture*, **182**, 85-90.
- 田村 保 (1977): 20. 視覚. 改訂増補魚類生理(川本信之編), 恒星社厚生閣, 東京, p. 451-479.
- 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, 浜崎活幸 (2008): 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.
- TSUTSUMI, Y., T. MATSUMOTO, T. HONRYO, Y. AGAWA, Y. SAWADA and Y. ISHIBASHI (2014): Effects of light wavelength on growth and survival rate in juvenile Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*. *Environ. Biol. Fish.*, **97**, 53-58.
- TROTTER, A. J., S. C. BATTAGLENE and P. M. PANKHURST (2003): Effects of photoperiod and light intensity on initial swim bladder inflation, growth and post-inflation viability in cultured striped trumpeter (*Latris lineata*) larvae. *Aquaculture*, **224**, 141-158.
- TURNER, J.R., E.M. WHITE, M.A. COLLINS, J.C. PARTRIDGE and R.H. DOUGLAS, (2009) Vision in lanternfish (Myctophidae): Adaptations for viewing bioluminescence in the deep-sea. *Deep-Sea Res. I, Oceanogr. Res. Pap.*, **56**, 1003-1017.
- 宇田道隆 (1969): VI 海の色, 光, 透明度. 海, 岩波新書 732, 岩波書店, 東京, p. 79-90.
- 植木 誠, 石橋賢一, 宇都康行, 柴田玲奈 (2019): マコガレイ種苗の尾鰭欠損防除に適した光環境の選定. *千葉水産研報*, **13**, 19-26.
- 植松一眞, 神原 淳, 山本直之 (2013): 第4章 感覚. 増補改訂版魚類生理学の基礎(会田勝美, 金子豊二編), 恒星社厚生閣, 東京, p. 65-102.
- VILLAMIZAR, N., A. GARCÍA-ALCAZAR and F. J. SÁNCHEZ-VÁZQUEZ (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., L. M. VERA, N. S. FOULKES and F. J. SÁNCHEZ-VÁZQUEZ (2014): Effect of lighting conditions on zebrafish growth and development. *Zebrafish*, **11**, 173-181.
- VOLPATO, G. L. and R. E. BARRETO (2001): Environmental blue light prevents stress in the fish Nile tilapia. *Braz. J. Med. Biol. Res.*, **34**, 1041-1045.
- VOLPATO, G. L., C. R. A. DUARTE and A. C. LUCHIARI (2004): Environmental color affects Nile tilapia reproduction. *Braz. J. Med. Biol. Res.*, **37**, 479-483.
- YAMANOME T., K. MIZUSAWA, E. HASEGAWA and A. TAKAHASHI (2009): Green light stimulates somatic growth in the barfin flounder *Verasper moseri*. *J. Exp. Zool.*, **311A**, 73-79.
- YOKOYAMA, S. (2000): Molecular evolution of vertebrate visual pigments. *Prog. Retin. Eye. Res.*, **19**, 385-419.
- 與世田兼三, 團 重樹, 藤井あや, 黒川優子, 川合真

一郎 (2003) : 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.

ZHANG, H., K. FUTAMI, N. HORIE, A. OKAMURA, T. UTOH, N. MIKAWA, Y. YAMADA, S. TANAKA and N. OKAMOTO (2000): Molecular cloning of fresh water and deep-sea rod opsin genes from Japanese eel *Anguilla japonica* and expressional analyses during sexual maturation. FEBS Lett., **469**, 39-43.

受付 : 2020 年 3 月 2 日

受理 : 2020 年 6 月 4 日