

総説

海産浮遊性カイアシ類の大量培養

高山佳樹^{1)*}

1) 創価大学プランクトン工学研究所 〒192-8577 東京都八王子市丹木町 1-236

Mass cultivation of marine planktonic copepods

Yoshiki Takayama^{1)*}

1) *Institute of Plankton Eco-engineering, Soka University, 1-236 Tangi-cho, Hachioji, Tokyo 192-8577, Japan*

* *Corresponding author. e-mail : ytakayama@soka.gr.jp*

2023年5月1日受付, 2023年5月17日受理

Abstract To meet the increasing global demand for seafood, efficient and stable aquaculture production is essential. This requires mass production of fish fry and development of suitable live diets for their growth. In aquaculture and the ornamental industry, marine planktonic copepods are recognized as preferred live feeds for marine fish larvae over the commonly used organisms *Artemia* and rotifers. Marine fish larvae fed with the copepods show better survival, pigmentation and growth. Based on this, wild copepods collected from the natural ecosystem have been used as the live diet for fish larvae culturing. Mass culture of copepods under a controlled environment is desirable due to the unstable collection amount, difficulties in obtaining consistent quality, and risk of parasite/pathogen contamination when collecting copepods from natural ecosystems. Despite being a preferred live feed, copepod use is still limited due to low productivity and cost efficiency when intensively cultured.

This review focuses on the status and challenges in the mass cultivation technology of marine planktonic copepods. Section 2 summarizes the importance of live diets for marine fish production and the challenges of a conventional live diet using rotifer and *Artemia* from the viewpoint of prey size and nutrient demand of the fish larvae. Section 3 focuses on the characteristics of marine planktonic copepods as aquaculture live diets, and briefly introduces the research history of culturing copepods from the 1970s. Section 4 reviews which copepods have been cultured as target species to date. Section 5 presents the types of diets that have been used to cultivate copepods, and what factors should be considered in selecting their diets. In addition, non-microalgal diets such as yeast, bacteria and protists, which are considered to be cheaper to produce than microalgal diets, will also be introduced. Section 6 discusses copepod stocking density, which determines productivity and production cost in the mass culture, and presents how stress caused by high-density conditions affects their survival, egg production, and hatching success. Section 7 deals with cannibalism, one of the most serious problems limiting productivity in mass copepod culturing, and discuss how many eggs and larvae are lost through cannibalism based on quantitative data. Section 8 summarizes the various methods developed for collecting and separating

eggs and nauplii from individual adults to minimize cannibalism risk. Section 9 covers the methods for storing copepod eggs and nauplii, which can enable copepod products to be transported between producers and consumers, and assist producers in maintaining backup cultures.

Keywords: aquaculture, cannibalism, copepod culture, live prey, stocking density

1. はじめに

世界人口は2050年には93億人に達し、この急激な人口増加と世界的な食生活の向上によって、2005年時の2倍のタンパク質の供給が必要になると予想されている (Godfray et al. 2010, Lee 2011)。現在の農業・畜産業の方式では環境負荷が高く、持続可能でないことが指摘され、タンパク質の需要と供給のバランスが崩れる“タンパク質危機 (protein crisis)”が早ければ2030年頃に顕在化するとされる。動物性タンパク質供給の一端を担ってきた水産物に注目すると、漁獲漁業による生産は1990年代から横ばいに推移しているが、養殖による生産量は年々増加しており、現在では総生産量の46%を占める (FAO 2020)。世界の水産物の需要は今後も拡大することが予測され、計画的かつ安定的に生産が可能な養殖に対する期待は高い。これらを効率的に進めるためには、魚類種苗の大量生産が必要だが、そのためには仔稚魚の生育に適した初期生物餌料の大量生産技術の確立が喫緊の課題である。カイアシ類は海洋において優占する小型甲殻類であり、そのバイオマスはメソ動物プランクトン群集の8割を占め、プランクトン食性の魚類や、仔稚魚全般の重要な餌資源である (Mauchline 1998)。カイアシ類の初期生物餌料としての有用性は古くから知られ、天然産のものを採集して利用されてきたが、採集量が天候や海況によって著しく変動するため、計画的かつ安定的な確保を目的とした大量培養技術の確立と実用化が渴望されている。本稿では、海産浮遊性カイアシ類の水産餌料としての有用性や、その集約的な大量培養に関する研究動向、課題について整理する。

2. 種苗生産における生物餌料の重要性と既存の餌料系列の課題

天然水産資源の保全とその持続性の観点から、天然域からの種苗採集に依存しない人工種苗の重要性が近年増している (飯島ら 2012)。仔魚は孵化後、親魚由来の卵黄を内部栄養源として用い、口と肛門が開くと索餌行動を開始し、摂餌による外部栄養様式へと変化する。開口初期は口が小さく遊泳力も弱いことから、仔魚が摂餌できる餌はサイズが小さく、遊泳力も乏しいものに限定されるため、天然域に生息する仔魚は小型動物プランクトンを摂餌して成長する (荻原 2014)。淡水域で仔魚期を過ごすサケやマス類の仔魚は、人工餌料での飼育が可能である。その一方、海産の仔稚魚の場合、タンパク質を消化するプロテアーゼ活性が低く、生物餌料が保有するプロテアーゼを利用しないと消化できないため人工餌料での飼育は困難である (荻原 2014)。そのため海産魚類の種苗生産の発展には、適したサイズと栄養価を示す餌料生物種の開発、生産が欠かせない。種苗生産において、大きさや栄養価の面で対象の仔稚魚に適した初期生物餌料を生産することは、種苗の減耗を防ぎ対象魚種を広げることから種苗生産における鍵となっている (Marcus 2005)。

1960年代、本邦において *Brachionus plicatilis* (シオミズツボムシ) の餌料としての有用性が見出され (伊藤 1960)、その後、大量培養技術が確立され、初期生物餌料として世界中で利用されている (Uye 2005)。種苗生産ではワムシを給餌して育った仔稚魚の次のサイズ帯の生物餌料として耐久卵 (シスト) から孵化した *Artemia* sp. (アルテミア) ノープリウス幼生が広く用いら

れている。アルテミアのシストは容易に孵化させ使用でき、長期間の保存が可能なことから流通の点でも優れているが、世界の流通量の90%を占めるアメリカ Grate Salt Lake 産では(萩原 2014)、資源量が年により大きく変動する難点がある (Fig. 1)。

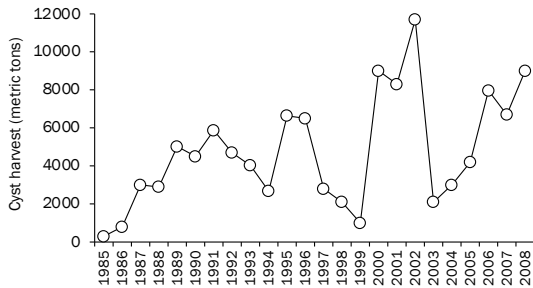


Fig. 1. Annual variation in harvested amount of *Artemia* cysts from the Great Salt Lake, the USA (data from State of Utah Division of Wildlife Resources).

このような背景から、シストの価格は度々高騰しており、例えば乾燥シスト 1 kg の価格が 1993 年の 10 ドル前後から 2000 年には 70 ドルに達している (Stappen et al. 2020)。ワムシ、アルテミア中には仔稚魚の成長および発達に必要な、ドコサヘキサエン酸 (Docosahexaenoic acid: DHA) やエイコサペンタエン酸 (Eicosapentaenoic acid: EPA) に代表される n-3 高度不飽和脂肪酸が不足するため、これらの生物餌料のみを仔稚魚に給餌した際には、大量斃死、形態異常、異常行動を示す (日野 1994, 竹内 2009)。そのため既存の生物餌料では微細藻類、イカやサメの肝油や卵黄、ラビリンチュラ類を用いて栄養強化することで餌料としての栄養不足に対処している (萩原 2014)。しかし、栄養強化剤に要するコストは非常に大きく、ワムシでは栄養強化の効果は 6 時間しか持続せず、アルテミアでは高純度の DHA で栄養強化してもドコサペンタエン酸 (Docosapentaenoic acid: DPA) や EPA に変換、またはエネルギーとして利用してしまい、3 分の 1 程度しか DHA が強化できないという課題もある (竹内 2009)。水産養殖における種

苗生産では、ワムシを初期餌料とし、その後アルテミア、そして人工餌料の順からなる餌料系列が主流となっているが、本餌料系列には生産ができない空白の餌料サイズ帯 (100 μm 以下、350 μm から 600 μm の間) が存在し (萩原 2014) (Fig. 2)、これらを餌料とする養殖魚種を制限しているのも無視できない課題である。

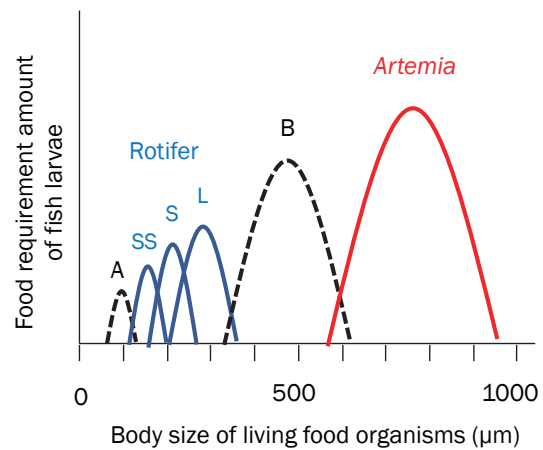


Fig. 2. Body size spectra of living food organisms and food requirement of fish larvae in marine fish fry production (modified from Hagiwara 2014). A and B with dashed lines indicate the blank ranges that cannot be produced by rotifers and *Artemia* nauplii.

3. 海産カイアシ類の生物餌料としての有用性

カイアシ類は天然域において多くの魚種仔稚魚の重要な餌資源であり、時にそれらの消化管内容物の 80% を占める (Tanaka et al. 1987, Mauchline 1998)。カイアシ類は発達段階によってその体長が、およそ数十 μm から数千 μm へと成長するため、対象とする魚種の成長段階にあったサイズ帯の餌料を生産できる利点があり、これまでの既存の生物餌料では生産できなかったサイズ帯である 100 μm 以下には、*Acartia* 属カイアシ類であればノープリウス幼生初期が、350 ~ 600 μm の範囲にはコペポダイト幼体初期が該当する。Fig. 3 に海産仔稚魚 13 種の餌料サイズと *A. steueri* ノープリウス幼生の

体幅を参考に示す。

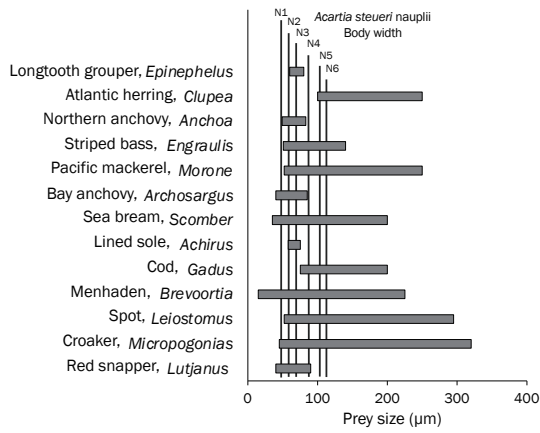


Fig. 3. Prey size spectra of marine fish larvae (modified from Chesney 2005). Horizontal black lines in the figure indicate the body widths of nauplius stages of a marine cope-

pod *Acartia steuerei*. N1 to N6 in the figure indicate the first nauplius to sixth nauplius stage.

またカイアシ類ノープリウス幼生が示す“jerky zig-zag”と呼ばれる遊泳行動は、視覚捕食者である仔稚魚の捕食行動を誘発する重要な要因であると考えられている (Buskey 2005)。さらに、カイアシ類は高度多価不飽和脂肪酸といった必須脂肪酸を多く含有しており、ワムシヤアルテミアのような栄養強化のプロセスも必要としない (Næss et al. 1995, Støttrup 2003)。先行研究によってワムシヤアルテミアを餌料とした際と比べて、カイアシ類を餌料とした場合のほうが仔稚魚の成長、生残、ストレス耐性、奇形が改善され、さらには体色の向上による市場価値の増加が報告されている (Table 1)。

Table 1. Effects of copepod as diets on marine fish larvae.

Fish species	Copepod species	Effects	References
Turbot <i>Scophthalmus maximus</i>	<i>Eurytemora affinis</i>	To improve survival	Witt et al. 1984
Atlantic halibut	Wild copepods (cladoceran, <i>Temora</i>)	To prevent malpigmentation	Næss et al. 1995
<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	<i>longicornis</i> & <i>Pseudocalanus minutus</i>)		
Red snapper <i>Lutjanus argentimaculatus</i>	<i>Acartia sinjiensis</i>	To improve survival	Doi et al. 1997
Atlantic halibut, <i>Hippoglossus hippoglossus</i>	Wild copepods (<i>Eurytemora affinis</i> , <i>Acartia teclae</i> , <i>Centropages hamatus</i> & other copepods)	To improve pigmentation & growth	McEvoy et al. 1998
Atlantic halibut, <i>Hippoglossus hippoglossus</i>	<i>Eurytemora velox</i>	To prevent malpigmentation, eye migration, & to improve survival	Shields et al. 1999
Grouper <i>Epinephelus coioides</i>	<i>Acartia tsuensis</i> , <i>Pseudodiaptomus</i> spp. & <i>Oithona</i> sp.	To improve feeding, survival & growth	Toledo et al. 1999
West Australian seahorse <i>Hippocampus subelongatus</i>	<i>Gladioferens imparipes</i>	To improve growth & survival	Payne & Rippingale 2000b
Seabass larvae <i>Lates calcarifer</i>	<i>Acartia clausi</i>	To improve survival	Rajkumar & Vasagam 2006
Southern flounder <i>Paralichthys lethostigma</i>	<i>Acartia tonsa</i>	To improve growth & survival	Wilcox et al. 2006
Fat snook <i>Centropomus parallelus</i>	<i>Acartia tonsa</i>	To improve survival & development	Barroso et al. 2013

このように、カイアシ類はサイズ、遊泳行動、栄養組成の点で餌料生物として優れた特徴を有しており、既存の餌料系列では飼育が不可能であった新たな魚種の種苗生産を可能にすると期待されている (Payne et al. 2001)。今日までのカイアシ類の利用方法としては、天然域からの採集に加え (Uye 2005)、野外池で鶏糞等を施肥し、自然発生する微細藻類や原生動物を摂餌して増殖するカイアシ類を採集、利用する粗放的培養が挙げられる。粗放的な培養によって水産養殖、また観賞魚用の餌料要求を満たすような生産が可能で、アジア地域を中心に利用されている (Drillet et al. 2011, Blanda et al. 2015)。しかし、これらの方法では、収量が季節的な温度変化や天候、海況の影響を受け、同種・同サイズの生産が難しく、寄生生物や病原菌が混入する危険性が高いといった難点がある (荻原 2014)。このような背景から、培養環境を制御した集約的なカイアシ類の大量培養技術の確立が望まれるようになった。

本邦においては水産庁が1970年代に「魚類の初期餌料としての動物プランクトンの探索と大量培養研究」事業を開始し、その候補として枝角類に加えカイアシ類 (浮遊性10種、底生性3種)も選定され、大量培養に関する研究が集中的に行われた (安楽 1979, Uye 2005)。しかし、検討対象となった10種の浮遊性カイアシ類については、個体群の増加が低く不安定であり培養系の維持が困難であったと報告されている (Uye 2005)。候補種の中では底生カイアシ類 *Tigriopus japonicus* で唯一大規模での培養が成功したものの (福所 1980)、器壁に付着する匍匐性を示すため仔稚魚が摂餌しにくい (北島 1973)、*Acartia* 属といった浮遊性種に比べ高度不飽和脂肪酸含量が少ない、時には仔稚魚の体表を匍匐して傷つけたり、消化管壁を突き破るといった欠点のため実用には至らず (北島 1979, Uye 2005)、その後本邦でのカイアシ類の大量培養に関する研究は数える程度しかない。このような背景から、仔稚魚にとって理想的な栄養組成、遊泳行動を示す浮

遊性種の大量培養の成功が渴望されているが、ワムシなどの既存の生物餌料の培養と比較すると生産性が低く (Molejón & Alvarez-Lajonchère 2003)、実用化の例は限定的であり、未だ困難な技術とされている。しかしながら、適種の探索は現在も続けられており、特に近年の海外における研究の進展は著しい。以下に、その検討状況を整理する。

4. 培養対象種

培養対象としては一般的に水温や塩分といった環境変化に強いことや、幅広い餌料に適応でき、高い繁殖力を有するといった培養の容易さに加えて、仔稚魚に対する栄養価値が高い種であることが望ましい (安楽 1979)。海産浮遊性カイアシ類のうち *Acartia*、*Apocyclops*、*Bestiolina*、*Calanus*、*Centropages*、*Eurytemora*、*Euterpina*、*Gladioferens*、*Oithona*、*Paracyclops*、*Parvocalanus*、*Pseudodiaptomus*、*Sinocalanus*、*Temora* の3目14属が大量培養の対象種として今日まで検討されており (Table 2)、その大部分は広塩分に適応できる汽水・内湾性種が占める。対象種を選定する上で、入手の容易性、体サイズや食性、遊泳行動とともに産卵様式が重要である。カイアシ類の産卵形式は雌成体がノープリウス幼生の孵化まで卵を保持する抱卵型 (egg-carrying) と卵を産み落とす自由放卵型 (free-spawner) に大別され、自由放卵型では卵の状態での収穫・保管が可能である。*Acartia* 属や *Centropages* 属に代表される一部の Calanoida では卵 (急発卵) が低酸素や低温に曝されると一時的に発生が停止するため (Uye 1985)、数百日程度の冷蔵保存が可能であることが示されている (Hansen et al. 2016)。必要なときに常温に戻し、孵化させることで魚類餌料としての利用や培養系の立ち上げの際の播種個体としての利用が可能であり (Marcus 2005, Pan et al. 2019)、保管・流通の面で優れた特徴である。

Table 2. Research list of marine copepod culture.

Copepod species	Temp. (°C)	Salinity	Photo period (Light : Dark)	Food diet	References
<i>Acartia bilobata</i>	26±3	20	12:12h	<i>Isochrysis galbana</i>	Pan et al. 2014
<i>Acartia bilobata</i>	28	20	12:12h	<i>Isochrysis galbana</i>	Pan et al. 2019
<i>Acartia bilobata</i>	28±1	30±1	Ambient light	<i>Isochrysis galbana</i>	Chintada et al. 2021
<i>Acartia bilobata</i>	28±1	30±1	Ambient light	<i>Isochrysis galbana</i>	Chintada et al. 2023
<i>Acartia centruta</i>	28–30	32–37	-	Mixture of <i>Chlorella marina</i> , <i>Isochrysis galbana</i> & <i>Nannochloropsis salina</i>	Vengadeshperumal et al. 2010
<i>Acartia clausi</i>	15-20	-	12:12h	Mixture of <i>Isochrysis</i> sp. & <i>Monochrysis</i> sp.	Iwasaki 1979
<i>Acartia erythraea</i>	20	-	12:12h	<i>Thalassiosira weissflogii</i>	Rahman et al. 2022
<i>Acartia grani</i>	19	38	12:12h	<i>Rhodomonas salina</i>	Da Costa et al. 2005
<i>Acartia sinjiensis</i>	28±2	30	-	Mixture of <i>Heterocapsa niei</i> , <i>Isochrysis</i> sp., <i>Rhodomonas</i> sp. & <i>Tetraselmis</i> sp.	Knuckey et al. 2005
<i>Acartia sinjiensis</i>	27–30	30–35	18:6h	Mixture of <i>Tetraselmis chuii</i> & <i>Isochrysis tahitians</i>	Milione & Zeng 2007
<i>Acartia sinjiensis</i>	30±1	33±1	12:12h	Mixture of <i>Isochrysis</i> sp. & <i>Tetraselmis chuii</i>	Camus & Zeng 2008
<i>Acartia sinjiensis</i>	30±1	30±1	18:6h	Mixture of <i>Isochrysis</i> sp. & <i>Tetraselmis chuii</i>	Camus & Zeng 2009
<i>Acartia southwelli</i>	28–30	32–37	-	Mixture of <i>Chlorella marina</i> , <i>Isochrysis galbana</i> & <i>Nannochloropsis salina</i>	Vengadeshperumal et al. 2010
<i>Acartia southwelli</i>	25-28	30-35	-	Mixture of <i>Isochrysis galbana</i> & <i>Nannochloropsis salina</i>	Santhosh et al. 2018
<i>Acartia steueri</i>	25	35	Cont. dark	<i>Thalassiosira weissflogii</i>	Takayama et al. 2020
<i>Acartia steueri</i>	25	35	12:12h	Mixture of <i>Tetraselmis suecica</i> & <i>Thalassiosira weissflogii</i>	Takayama et al. 2021
<i>Acartia steueri</i>	25	35	12:12h	Mixture of <i>Tetraselmis suecica</i> & <i>Chaetoceros gracilis</i>	Takayama et al. 2022
<i>Acartia tonsa</i>	6–28	1–26	Ambient light	Natural microalgae	Ogle et al. 1979
<i>Acartia tonsa</i>	16-18	35	Cont. dim light	<i>Rhodomonas baltica</i>	Støttrup et al. 1986
<i>Acartia tonsa</i>	17	30	12:12h	<i>Rhodomonas salina</i>	Broglio et al. 2003
<i>Acartia tonsa</i>	20	30	16:8 h	Mixture of <i>Isochrysis galbana</i> & <i>Rhinomonas reticulata</i>	Medina & Barata 2004
<i>Acartia tonsa</i>	18-23	25-30	13:11h	<i>Rhodomonas</i> sp.	Peck & Holste 2006
<i>Acartia tonsa</i>	25	-	14:10h	<i>Rhodomonas lens</i> / <i>Rhodomonas salina</i>	Marcus & Wilcox 2007
<i>Acartia tonsa</i>	17	30	Cont. dark	<i>Rhodomonas salina</i>	Jepsen et al. 2007
<i>Acartia tonsa</i>	20	30	14:10h	Mixture of <i>Isochrysis galbana</i> , <i>Rhinomonas reticulata</i> & <i>Rhodomonas baltica</i>	Zhang et al. 2013
<i>Acartia tonsa</i>	20±1	27	18:6h	Mixture of <i>Tetraselmis suecica</i> & <i>Nannochloropsis</i> sp.	Drillet et al. 2014
<i>Acartia tonsa</i>	17±1	34	Cont. dim light	<i>Rhodomonas salina</i>	Drillet et al. 2015
<i>Acartia tonsa</i>	17	32	Cont. dark	<i>Rhodomonas salina</i>	Jepsen et al. 2015
<i>Acartia tonsa</i>	17	34	Cont. dim light	Mixture of <i>Rhodomonas baltica</i> & <i>Isochrysis galbana</i>	Franco et al. 2017
<i>Acartia tonsa</i>	25	25	Ambient light	<i>Isochrysis lutea</i>	Sarkisian et al. 2019
<i>Acartia tonsa</i>	18±1	34	12:12h	<i>Rhodomonas baltica</i>	Pan et al. 2021
<i>Acartia tsuensis</i>	22-27	25-32	Ambient light	Natural microalgae	Ohno & Okamura 1988
<i>Acartia tropica</i>	-	10	-	<i>Isochrysis galbana</i>	Wilson et al. 2021
<i>Acartia tropica</i>	-	15	-	<i>Dicrateria inornata</i>	Wilson et al. 2022
<i>Acartia</i> spp.	28-32	30-34	Ambient light	Mixture of <i>Rhodomonas</i> sp., <i>Tetraselmis</i> sp. & <i>Isochrysis</i> sp.	Schipp et al. 1999
<i>Apocyclops cmfri</i>	30	29-35	-	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	Santhosh et al. 2018
<i>Apocyclops dengizicus</i>	30	10	12:12h	Mixture of bacteria grown by palm oil mill effluent (POME), yeast grown by POME & frozen microalgae	Isa et al. 2020
<i>Apocyclops royi</i>	25–30	15–20	12:12h	<i>Isochrysis galbana</i>	Su et al. 1997
<i>Apocyclops royi</i>	28	20	12:12h	<i>Isochrysis galbana</i>	Pan et al. 2016
<i>Apocyclops royi</i>	26-28	20	12:12h	<i>Isochrysis galbana</i>	Pan et al. 2018

<i>Apocyclops royi</i>	25	20	12:12h	<i>Rhodomonas salina</i>	Jepsen et al. 2021
<i>Apocyclops royi</i>	25	20	12:12h	<i>Rhodomonas salina</i> / <i>Dunaliella tertiolecta</i> / beaker's yeast	Nielsen et al. 2021
<i>Bestiolina similis</i>	26±1	27±1	12:12h	Mixture of <i>Isochrysis</i> sp., <i>Pavalova</i> sp. & <i>Tetraselmis chuii</i>	Camus & McKinnon 2009
<i>Bestiolina similis</i>	25-28	30-35	-	Mixture of <i>Isochrysis galbana</i> , <i>Nannochloropsis</i> <i>salina</i> & <i>Chlorella marina</i>	Santhosh et al. 2018
<i>Bestiolina similis</i>	27±1	30±1	12:12h	Mixture of <i>Isochrysis</i> sp., <i>Pavalova</i> sp. & <i>Tetraselmis chuii</i>	Camus et al. 2021
<i>Calanus helgolandicus</i>	18	38	12:12h	Mixture of <i>Isochrysis galbana</i> , <i>Rhodomonas baltica</i> , <i>Prorocentrum minimum</i> & <i>Thalassiosira weissflogii</i>	Carotenuto et al. 2012
<i>Centropages typicus</i>	19-21	38	12:12h	<i>Prorocentrum minimum</i> / <i>Isochrysis galbana</i> / <i>Tetraselmis suecica</i>	Bonnet & Carloti 2001
<i>Centropages typicus</i>	20±1	36	12:12h	Mixture of <i>Prorocentrum minimum</i> , <i>Isochrysis</i> <i>galbana</i> & <i>Tetraselmis suecica</i>	Buttino et al. 2012
<i>Eurytemora affinis</i>	10-15	15	12:12h	<i>Rhodomonas marina</i>	Devreker et al. 2009
<i>Euterpina acutifrons</i>	19	38	12:12h	<i>Rhodomonas salina</i>	Da Costa et al. 2005
<i>Euterpina acutifrons</i>	-	-	-	<i>Nannochloropsis oculata</i>	Gopakumar & Santhosi 2009
<i>Euterpina acutifrons</i>	27±1	30±1	12:12h	Mixture of <i>Isochrysis</i> sp., <i>Tetraselmis chuii</i> & <i>Pavlova</i> <i>salina</i>	Camus & Zeng 2012
<i>Euterpina acutifrons</i>	28	35	-	<i>Isochrysis galbana</i> / <i>Tetraselmis gracilis</i> / <i>Chaetoceros calcitrans</i> / <i>Chlorella marina</i>	Jasmine et al. 2016
<i>Euterpina acutifrons</i>	25-28	30-35	-	Mixture of <i>Isochrysis galbana</i> , <i>Nannochloropsis</i> <i>salina</i> & <i>Chlorella marina</i>	Santhosh et al. 2018
<i>Euterpina acutifrons</i>	25-31	30±2	12:12h	<i>Isochrysis</i> sp.	Amatus et al. 2020
<i>Gladioferens imparipes</i>	20-25	27	Cont. dark	<i>Isochrysis tahitiensis</i>	Payne & Rippingale 2000a
<i>Gladioferens imparipes</i>	23-27	18	Cont. dark	<i>Isochrysis tahitiensis</i> / <i>Chaetoceros muelleri</i>	Payne & Rippingale 2001
<i>Oithona brevicornis</i>	-	-	-	-	Anraku 1979
<i>Oithona davisae</i>	20	30	-	<i>Oxhyrris marina</i>	Kjørboe 2007
<i>Oithona nana</i>	28	35	12:12h	<i>Isochrysis galbana</i> / <i>Chaetoceros calcitrans</i>	Huanacuni et al. 2021
<i>Oithona oculata</i>	23±2 31±3	38±1	Ambient light	Mixture of <i>Nannochloropsis oculata</i> , <i>Chaetoceros</i> <i>ceratosporum</i> , <i>Tetraselmis tetraathele</i> , <i>Chlorella</i> spp. & <i>Dunaliella tertiolecta</i>	Molejón & Alvarez-Lajonchere 2003
<i>Oithona oculata</i>	25-28	30-35	-	Mixture of <i>Isochrysis galbana</i> , <i>Nannochloropsis</i> <i>salina</i> & <i>Chlorella marina</i>	Santhosh et al. 2018
<i>Oithona oculata</i>	28	35	12:12h	Mixture of <i>Isochrysis galbana</i> & <i>Thalassiosira</i> <i>weissflogii</i>	Takayama et al. 2021
<i>Oithona oculata</i>	25	35	Cont. dark	<i>Rhodomonas salina</i>	Takayama et al. 2023
<i>Oithona</i> sp.	25-28	30-35	-	Mixture of <i>Isochrysis galbana</i> , <i>Nannochloropsis</i> <i>salina</i> & <i>Chlorella marina</i>	Santhosh et al. 2018
<i>Paracyclopina nana</i>	28	15	12:12h	<i>Tetraselmis suecica</i> / <i>Isochrysis galbana</i>	Lee et al. 2006
<i>Paracyclopina nana</i>	18	15	12:12h	<i>Rhodomonas salina</i>	Dayras et al. 2020
<i>Parvocalanus crassirostris</i>	26±1	36±1	16: 8h	Mixture of <i>Isochrysis</i> sp. & <i>Chaetoceros muelleri</i>	Alajmi & Zeng 2015
<i>Parvocalanus crassirostris</i>	25±1	22	Cont. light	Mixture of <i>Chaetoceros muelleri</i> & <i>Isochrysis</i> <i>galbana</i>	Kline & Laidley 2015
<i>Parvocalanus crassirostris</i>	25-28	30-35	-	Mixture of <i>Isochrysis galbana</i> & <i>Nannochloropsis</i> <i>salina</i>	Santhosh et al. 2018
<i>Pseudodiaptomus dubia</i>	28	27	12:12h	<i>Isochrysis zhanjiangensis</i> / <i>Chaetoceros muelleri</i>	Luo et al. 2019
<i>Pseudodiaptomus annandalei</i>	25-30	15-20	12:12h	<i>Tetraselmis chui</i> , <i>Isochrysis galbana</i> , & <i>rotifer</i> <i>Brachionus rotundiformis</i>	Dhanker et al. 2012
<i>Pseudodiaptomus annandalei</i>	26	20	12:12h	<i>Tetraselmis chuii</i>	Rayner et al. 2017
<i>Pseudodiaptomus annandalei</i>	25	20	12:12h	<i>Rhodomonas salina</i> / <i>Dunaliella tertiolecta</i>	Nielsen et al. 2021
<i>Pseudodiaptomus annandalei</i>	23±2	34	16:8h	<i>Tetraselmis suecica</i>	Kumar et al. 2021
<i>Pseudodiaptomus euryhalinus</i>	27±1	35	12:12h	<i>Chaetoceros muelleri</i>	Puello-Cruz et al. 2009
<i>Pseudodiaptomus euryhalinus</i>	24	35	Cont. light	<i>Isochrysis</i> sp.	Anzueto-Saches et al. 2014

<i>Pseudodiaptomus euryhalinus</i> & <i>Tisbe monozota</i> (co-culture)	27	35	12:12h	<i>Isochrysis</i> sp.	Puello-Cruz et al. 2013
<i>Pseudodiaptomus hessei</i>	26±1	28±1	Cont. light	Mixture of <i>Isochrysis galbana</i> , <i>Tetraselmis suecica</i> & <i>Siqwepu</i> et al. 2017 <i>Rhodomonas salina</i>	
<i>Pseudodiaptomus inopinus</i>	-	-	-	-	Anraku 1979
<i>Pseudodiaptomus inopinus</i>	20	17	12:12h	Mixture of <i>Phaeodactylum</i> sp., <i>Pavlova</i> sp. & <i>Isochrysis</i> sp.	Matsui et al. 2021
<i>Pseudodiaptomus marinus</i>	20-25	8-18	Ambient light	Mixture of <i>Isochrysis</i> sp. & <i>Monochrysis</i> sp.	Iwasaki 1979
<i>Pseudodiaptomus nihonkaiensis</i>	25	36	12:12h	<i>Isochrysis galbana</i>	Koga 2022
<i>Pseudodiaptomus pelagicus</i>	26	25	14:10h	Mixture of <i>Thalassiosira weissflogii</i> & <i>Isochrysis</i> sp.	Ohs et al. 2010
<i>Pseudodiaptomus serricaudatus</i>	-	-	-	<i>Nannochloropsis oculata</i>	Gopakumar & Santhoshi 2009
<i>Pseudodiaptomus serricaudatus</i>	25-28	30-35	-	Mixture of <i>Isochrysis galbana</i> , <i>Nannochloropsis salina</i> & <i>Chlorella marina</i>	Santhosh et al. 2018
<i>Sinocalanus tenellus</i>	-	-	-	-	Anraku 1979
<i>Temora stylifera</i>	20	-	12:12h	Mixture of <i>Prorocentrum minimum</i> & <i>Rhodomonas baltica</i>	Buttino et al. 2009
<i>Temora stylifera</i>	20±1	36	12:12h	Mixture of <i>Prorocentrum minimum</i> , <i>Isochrysis galbana</i> & <i>Tetraselmis suecica</i>	Buttino et al. 2012
<i>Temora turbinata</i>	25-28	30-35	-	Mixture of <i>Isochrysis galbana</i> & <i>Nannochloropsis salina</i>	Santhosh et al. 2018

5. 培養餌料

カイアシ類に給餌する餌料はカイアシ類の卵生産速度、孵化率、生存率や成長速度に影響し個体群の増加を決定づける (Dayras et al. 2020)。カイアシ類の培養餌料には一般的に微細藻類が用いられているが (Table 2)、対象種の好適餌料の選定には、餌料サイズや栄養素性、入手の容易性などを考慮する必要がある。カイアシ類はノープリウス幼生から、コペポダイト幼体、そして成体まで発達する過程でその形態を変化させ、体長は数十倍増大するため、摂餌可能なサイズ、摂餌に適したサイズは発達段階毎の体サイズに依存する (Berggreen et al. 1988)。Roman (1991) は放射性炭素で標識した餌料藻類を異なる発達段階の *A. tonsa* に摂餌させ、放射性炭素のタンパク質、多糖類、脂質への取り込み量を調べた。その結果、ノープリウス幼生ではタンパク質に最も放射性炭素が取り込まれ、コペポダイト幼体、成体へと発達するに伴ってその割合は減少し、相対的に脂質への取り込み割合が増加した。これは、発達に伴い、要求する栄養素が変化することを示唆する。脂質は、甲殻類の卵黄の主要成分であり

ポピテリンの 30~50% を占め (Lee et al. 2006)、カイアシ類の卵や卵巣においても高濃度に含まれていることが知られている (Sargent & Falk-Peterson 1988)。餌料中に含まれる、脂質を構成する脂肪酸の量および組成の違いがカイアシ類雌成体の卵生産速度へ与える影響は盛んに研究されており、C20:5n-3 (Eicosapentaenoic acid: EPA) あるいは C22:6n-3 (Docosahexaenoic acid: DHA) などの特定の脂肪酸の摂取により卵生産速度が増加することから (Chen et al. 2012)、好適な餌料を選定する際の指標として用いることが出来る。

餌料として用いる微細藻類の生産コストは未だ高く、カイアシ類の生産コスト増を招くことから、より費用対効果の高い餌料の開発がカイアシ類培養の実用化に向けた急務の課題である。非生物餌料は生物餌料と比較して入手の安定性や使用の利便性において有利であることから、養魚用人工餌料、醤油粕、微細藻類ペースト (*Thalassiosira weissflogii*, *Isochrysis* sp.)、冷凍微細藻類ペースト (*Tetraselmis* sp., *Nannochloropsis* sp.) が浮遊性カイアシ類 *Sinocalanus tenellus*、*Pseudodiaptomus inopinus*、*A. clausi* (現在の分類で *A. hudsonica* もしくは *A. omorii*)、*A. sinjiensis*、

Parvocalanus crassirostris の餌料として検討されたが卵生産性や生存率が低かったことが報告されている (Uye 2005, Alajmi & Zeng 2015)。近年では、パームオイル廃液 (Palm oil mill effluent) にて培養したバクテリアや紅色光合成細菌、酵母、原生動物をカイアシ類 *Apocyclops dengizicus* の餌料として用いる実験がなされ、微細藻類を餌料とした場合と同程度かそれ以上の個体群増殖が見られたことが報告されており (Isa et al. 2020)、今後の発展が待たれる。

6. 培養個体密度

カイアシ類培養における個体数密度は培養槽あたりの生産性のみならず生産コストを決定づける (Drillet et al. 2011)。現場海域における生息密度は、例えば *Acartia* 属カイアシ類の場合、最大でも 500 inds. L⁻¹ 程度であるが (Santu et al. 2016)、培養系では収量の増加をめざし *Acartia tonsa* で最大 45,000 inds. L⁻¹ での培養が実験的に試みられている (Torres et al. 2022)。高個体密度でカイアシ類を培養した際には、餌料の不足、溶存酸素濃度の低下、代謝産物の蓄積、物理的な他個体との接触などを引き起こす (Støttrup & Norsker 1997, Ozaki et al. 2010, Drillet et al. 2015)。そのため、高密度環境においてカイアシ類の生存率の低下 (Franco et al. 2017)、発達速度の低下 (Medina & Barata 2004)、卵生産速度の低下 (Rayner et al. 2017)、卵孵化率の低下 (Drillet et al. 2015)、卵孵化時間の遅滞 (Kahan et al. 1988, Camus & Zeng 2009)、内因性休眠卵 (diapause egg) 生産の誘発 (Ban 1992) が報告されている。*A. tonsa* においては、個体密度が 100 inds. L⁻¹ から 2,500 inds. L⁻¹ へ増加したのに伴い卵生産速度が 70% 以上低下し (Franco et al. 2017)、10 inds. L⁻¹ から 5,300 inds. L⁻¹ へ個体密度が増加するのに伴い孵化率が 10% 低下したことが報告されている (Drillet et al. 2015)。さらに、餌料が十分な環境においても、個体の込み合いによって摂餌速度が減少することが実験的に示されており (Tackx & Polk

1986, Mauchline 1998, Båmstedt et al. 2000)、例えば、*A. tonsa* においては、飽和餌環境下であっても個体密度が 20 ~ 500 inds. L⁻¹ へ増加するとその摂餌速度は半減する (Vu et al. 2017)。過剰な個体密度は、培養槽あたりの卵の収穫量を深刻に低下させ、生産される卵の質をも低下させるため、生産性が最大となる適切な個体密度を検討する必要がある。

個体密度と海産浮遊性カラヌス目カイアシ類の卵生産速度の関係を Fig. 4 に示す。

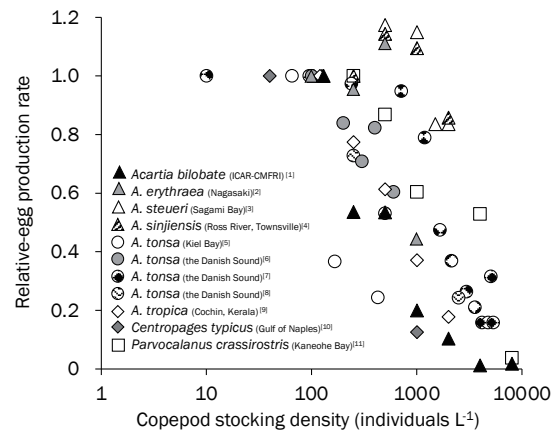


Fig. 4. Relationship between copepod stocking density and egg production rate (relative unit) standardized by the value of egg production rate at lowest stocking density (i.e. control condition) in marine planktonic copepods. [1] Chintada et al. 2021; [2] Rahman et al. 2022; [3] Takayama et al. 2020; [4] Camus & Zeng 2009; [5] Peck & Holste 2006; [6] Jepsen et al. 2007; [7] Drillet et al. 2015; [8] Franco et al. 2017; [9] Wilson et al. 2022; [10] Miralto et al. 1996; [11] Kline & Laidley 2015.

これらのカイアシ類の卵生産速度は培養密度がおおよそ 1,000 inds. L⁻¹ を超えると減少するため、卵生産速度に対する個体密度の閾値の存在が示唆される。しかし、同属種やたとえ同種であっても、その閾値の程度には差異が認められる (e.g. *A. tonsa*)。これらの差異は、個体群ごとに固有の環境に適應し、固有の特性を有するためと考えられている (Drillet et al. 2008)。高密度

環境に対して耐性を有する種や株を選択することで、より高密度での培養が期待されるため、高密度耐性（有用な形質）をもつ個体を選びだし、それらの継代を繰り返す選抜育種も提案されている（Drillet et al. 2011）。

7. 共食い

海産浮遊性カイアシ類において、同種内での成体個体による卵やノープリウス幼生の捕食すなわち共食いは *Acartia clausi* (Landry 1978a)、*A. liljeborgi* (Ara 2001)、*A. sinjiensis* (Camus & Zeng 2009)、*A. tonsa* (Lonsdale et al. 1979)、*A. tsuensis* (Ohno 1991)、*Calanus finmarchicus* (Basedow & Tande 2006)、*C. pacificus* (Landry 1981)、*Centropages furcatus* (Paffenhöfer & Knowles 1980)、*Labidocera trispinosa* (Landry 1978b)、*Oithona davisae* (Uchima & Hirano 1986)、*O. nana* (Lampitt 1979)、*O. oculata* (山本 2020)、*Rhincalanus nasutus* (Mullin & Brooks 1967)、*Sinocalanus tenellus* (Hada & Uye 1991)、*Temora longicornis* (Daan et al. 1988)、*Tigriopus fulvus* (Lazzaretto & Salvato 1992)、*Tigriopus japonicus* (Koga et al. 2022)、*Tortanus discaudatus* (Mullin 1979) など肉食性、雑食性問わずに報告されている。Ohno (1991) は *A. tsuensis* を単一槽内で 50 日間培養し、その個体群動態を調査した。その結果、成体の個体密度が増加した際に卵とノープリウス幼生が消失し、その後、成体個体密度も急激に減少しやがて培養系が破綻することを見出し、共食いによる次世代個体の加入阻害によるものと推察している。カイアシ類培養において、共食いによる卵とノープリウス幼生の損失は、収穫量の減少のみならず、次世代の個体群の加入量の減少や消失を招き、培養系における個体数や生産性を不安定にさせると考えられる。

共食いによる卵の損失数を増減させる要因としては、水温、餌濃度、成体・コペポダイト幼体の個体密度、卵生産数が挙げられるが (Drillet et al. 2014)、培養環境下では、一般的に水温と餌濃度は一定に維持され

るため、主に捕食者（成体・コペポダイト幼体）密度、卵生産数によって共食いによる卵の損失数は決定される。カイアシ類培養において共食いの発生は度々報告されているが、共食いによる卵・ノープリウス幼生の損失数を調査した研究は限られる。Drillet et al. (2014) は *Acartia tonsa* の培養において槽内で生産された卵の 30% が共食いによって損失すると報告し、高山ら (2021) は *Oithona oculata* を対象種として、3.5 L 規模での半連続培養を 45 日間行った実験から、槽内で生産されたノープリウス幼生の 30~90% が共食いによって損失すると推定しており、高密度での培養が望まれる大量培養では、卵・幼生の速やかな保護・分離が必要であろう。以下に、卵・幼生の保護・分離手法を整理する。

8. 卵・幼生の分離、リアクター

カイアシ類の培養にはアクリル製やガラス樹脂製の円形パンライト水槽や、沈殿槽型のアルテミア孵化槽、コンクリート製の水槽などが用いられる (安楽 1979, Drillet et al. 2011)。大量培養では、培養槽内で生産、成長した個体は収穫され魚類の餌料として利用されるが、一部の個体は継代培養されることで培養系は連続的に維持される。本邦において 1970 年代に行われた一連の研究では、卵・幼生の分離は行われず、生産された卵が槽内で孵化し、成体へと成長することで個体群が増加する。この方法では槽内にすべての発達段階が混在する。本手法は Ohno (1991)、Schipp et al. (1999)、Carotenuto et al. (2012)、Kline & Laidley (2015) によって利用、発展がなされている。

1980 年代にはいと、Støttrup et al. (1986) は培養槽内に沈殿した卵をサイフォンホースで回収する手法を考案した。これは、回収した卵の一部を継代用に培養し、成体になると採卵を開始し、回収した卵を用いて再び培養を繰り返すというものである。その後、カイアシ類の急発卵の冷蔵保存に関する一連の研究が展開され、その利便性から卵が収穫対象の主流となり、サイフォンホースでの回収を用いた研究が多数行われている (Medina

& Barata 2004, Marcus 2005, Marcus & Wilcox 2007, Franco et al. 2017)。この方法では、卵のみならず、糞粒や遺骸、脱皮殻や餌料藻類等からなるデトライトも同時に排出できるため水質の維持に貢献する一方で、手作業で分離作業を行うため労力がかかり、産卵から卵回収作業を行うまでの期間は共食いの脅威にさらされるため分離の即効性に課題がある。

2000年代には Payne & Rippingale (2001) によってノープリウス幼生回収槽を用いた培養が行われた。この培養方法では、抱卵型カイアシ類を対象とし、培養水の一部を目合いの異なる2種類のメッシュを備えたノープリウス幼生回収槽を通すことでノープリウス幼生のみを選択的に回収し、一部を別水槽で培養し継代用の個体を用意する。この手法は、自由放卵型の種においても利用され、共食いのリスクを最小限化することを目的に、卵の沈降や水流によって卵を成体から簡便に分離する手法へと発展している (Toledo et al. 2005, Buttino et al. 2012, Drillet et al. 2015, Sarkisian et al. 2019, Takayama et al. 2021, 高山ら 2021, Torres et al. 2022)。今後の実用化に向けては、これらの分離・回収性能の定量的な評価に加えて、規模を拡大しての実証、さらに自動化技術との融合による分離・回収作業の低労力化が期待される。

9. 保存技術

集約的培養における生産形態は、魚類孵化場においてカイアシ類餌料の使用者自らによる分散生産 (decentralized production) と企業等による集中生産の後に使用者へと出荷する集中生産 (centralized production) の2種類に大別される (Drillet et al. 2011)。集中生産では、生産された生物餌料は、魚類餌料として利用されるまでの間に出荷・輸送のプロセスを要するため、その保存方法が検討されている。抱卵型のカイアシ類ではノープリウス幼生ならびに成体での冷蔵保存が検討されており、*Gradiolerens imparites* のノープリウス幼生では 8°C で保存することで、12日間

程度であれば生存率は 99% 以上を示すことから (Payne & Rippingale 2001)、種苗生産でのノープリウス幼生の利用量に応じた一時的な保存が可能であると考えられている。その一方で自由放卵型のカイアシ類では、卵の状態での保存方法について検討されており、*Acartia tonsa* の急発卵を無酸素海水内で冷蔵保存することで 100日間程度であれば 75% 以上の孵化率を示すことが報告されている (Hansen et al. 2016)。

海産及び、汽水性の浮遊性カイアシ類において、現在までに 30 種が内因性休眠を生産することが報告されている (Takayama & Toda 2019)。内因性休眠卵は休止卵 (急発卵) と比べて長い不応期を有し、水産養殖で用いられる殺菌剤に暴露しても休止卵よりも高い生存率を示すことが報告されている (Lavens & Sorgeloos 1996)。そのため、内因性休眠は魚類生産槽への寄生生物や病原菌の混入の危険性を低減できるとされる (Marcus & Murray 2001)。その一方で、内因性休眠卵はその生産の誘発と休眠覚醒 (孵化) に種特異的な環境条件を必要とするため、水産養殖において内因性休眠卵の利用する際には、人工的にその環境を再現する必要があり、休止卵と比べ煩雑である。Ban (1992) は *Eurytemora affinis* の内因性休眠生産は、雌個体がノープリウス幼生、コペポダイト幼体期の際に経験した日長、水温そして個体数密度によって誘発されることを実験的に証明した。水産養殖での内因性休眠卵の利用には、休眠卵生産の誘発と休眠覚醒のメカニズムの解明による制御技術の開発が必要である。

10. 結語

50年にも及ぶ一連の研究によって、適種の探索、培養環境の最適化、培養手法の検討がなされ、実用規模での大量培養が海外で盛んに試みられており、その培養技術は一定のレベルまで成熟したといえる。一方で、カイアシ類大量培養の経済性や実現可能性を評価した研究例は限られており (e.g. Abate et al. 2015, 2016)、その経済的合理性に関する知見の公表が待たれる。カ

カイアシ類培養において餌料として用いる微細藻類の大量培養研究の進展は目覚ましいものがあるが、その生産コストは未だ高く、より費用対効果の高い餌料の開発がカイアシ類大量培養の実用化に向けた急務の課題と考えられる。プランクトン工学研究所が研究開発を行なっている有機性廃棄物・排水からの微細藻類生産プロセスとカイアシ類大量培養研究の融合は、低コスト・低環境負荷なカイアシ類生産の達成を目指す一つの方向性である。

謝辞

原稿について貴重なコメントを頂いた戸田龍樹博士、黒沢則夫博士、西部裕一郎博士、下出信次博士には記して深く感謝申し上げます。本研究の一部は日本学術振興会科研費（JP19H03035、JP21K14902）による助成を受け実施された。

引用文献

- Abate TG, Nielsen R, Nielsen M, Drillet G, Jepsen PM, Hansen BW (2015) Economic feasibility of copepod production for commercial use: result from a prototype production facility. *Aquaculture* 436: 72–79.
- Abate TG, Nielsen R, Nielsen M, Jepsen PM, Hansen BW (2016) A cost-effectiveness analysis of live feeds in juvenile turbot *Scophthalmus maximus* (Linnaeus, 1758) farming: copepods versus *Artemia*. *Aquac Nutr* 22: 899–910.
- Alajmi F, Zeng C (2015) Evaluation of microalgal diets for the intensive cultivation of the tropical calanoid copepod, *Parvocalanus crassirostris*. *Aquac Res* 46: 1025–1038.
- Amatus M, Basri NA, Shapawi R, Shaleh SRM (2020) Effect of temperature on population growth of copepod, *Euterpina acutifrons*. *BJoMSA* 4: 57–61.
- 安楽正照 (1979) 餌料用動物プランクトンの大量培養. 日本水産資源保護協会, 東京, 142 pp.
- Anzueto-Sánchez MA, Barón-Sevilla B, Cordero-Esquível B, Celaya-Ortega A (2014) Effects of food concentration and temperature on development, growth, reproduction and survival of the copepod *Pseudodiaptomus euryhalinus*. *Aquac Inter* 22: 1911–1923.
- Ara K (2001) Daily egg production rate of the planktonic calanoid copepod *Acartia lilljeborgi* Giesbrecht in the Cananéia Lagoon estuarine system, São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia* 445: 205–215.
- Båmstedt U, Gifford DJ, Irigoien X, Atkinson A, Roman M (2000) “Feeding.” *Zooplankton Methodology Manual* (eds Harris RP, Wiebe PH, Lenz J, Skjoldal HR, Huntley M). Academic Press, Tokyo, pp. 297–399.
- Ban S (1992) Effect of photoperiod, temperature, and population density of induction of diapause egg production in *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) in Lake Ohnuma, Hokkaido, Japan. *J Crust Biol* 12: 361–367.
- Barroso MV, De Carvalho CVA, Antoniassi R, Cerqueira VR (2013) Use of the copepod *Acartia tonsa* as the first live food for larvae of the fat snook *Centropomus parallelus*. *Aquaculture* 388: 153–158.
- Basedow SL, Tande KS (2006) Cannibalism by female *Calanus finmarchicus* on naupliar stages. *Mar Ecol Prog Ser* 327: 247–255.
- Berggreen U, Hansen B, Kiørboe T (1988) Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: Implications for determination of copepod production. *Mar Biol* 99: 341–352.
- Blanda E, Drillet G, Huang CC, Hwang JS, Jakobsen HH, Rayner TA, Su HM, Wu CH, Hansen BW (2015) Trophic interactions and productivity of copepods as live feed from tropical Taiwanese outdoor aquaculture ponds. *Aquaculture* 445: 11–21.
- Bonnet D, Carlotti F (2001) Development and egg production in *Centropages typicus* (Copepoda: Calanoida) fed different food types: a laboratory study. *Mar Ecol Prog Ser* 224: 133–148.
- Broglio E, Jónasdóttir SH, Calbet A, Jakobsen HH, Saiz E (2003) Effect of heterotrophic versus autotrophic food on feeding and reproduction of the calanoid copepod *Acartia tonsa*: relationship with prey fatty acid composition. *Aquat Microb Ecol* 31: 267–278.
- Buskey EJ (2005) “Behavioral characteristics of copepods that affect their suitability as food for larval fishes.” *Copepods in Aquaculture* (eds Lee CS, O'bryen PL, Marcus NH). Blackwell Publishing, Iowa, pp. 91–105.

- Buttino I, Ianora A, Buono S, Vitello V, Sansone G, Miralto A (2009) Are monoalgal diets inferior to plurialgal diets to maximize cultivation of the calanoid copepod *Temora stylifera*? *Mar Biol* 156: 1171–1182.
- Buttino I, Ianora A, Buono S, Vitiello V, Malzone MG, Rico C, Langellotti AL, Sansone G, Gennari L, Miralto A (2012) Experimental cultivation of the Mediterranean calanoid copepods *Temora stylifera* and *Centropages typicus* in a pilot re-circulating system. *Aquac Res* 43: 247–259.
- Camus T, Zeng C (2008) Effects of photoperiod on egg production and hatching success, naupliar and copepodite development, adult sex ratio and life expectancy of the tropical calanoid copepod *Acartia sinjiensis*. *Aquaculture* 280: 220–226.
- Camus T, Zeng C (2009) The effects of stocking density on egg production and hatching success, cannibalism rate, sex ratio and population growth of the tropical calanoid copepod *Acartia sinjiensis*. *Aquaculture* 287: 145–151.
- Camus T, Zeng C, McKinnon AD (2009) Egg production, egg hatching success and population increase of the tropical paracalanid copepod, *Bestiolina similis* (Calanoida: Paracalanidae) fed different microalgal diets. *Aquaculture* 297: 169–175.
- Camus T, Zeng C (2012) Reproductive performance, survival and development of nauplii and copepodites, sex ratio and adult life expectancy of the harpacticoid copepod, *Euterpina acutifrons*, fed different microalgal diets. *Aquac Res* 43: 1159–1169.
- Camus T, Rolla L, Jiang J, Zeng C (2021) Effects of microalgal food quantity on several productivity-related parameters of the calanoid copepod *Bestiolina similis* (Calanoida: Paracalanidae). *Fron Mar Sci* 8: 812240.
- Carotenuto Y, Esposito F, Pisano F, Lauritano C, Perna M, Miralto A, Ianora A (2012) Multi-generation cultivation of the copepod *Calanus helgolandicus* in a re-circulating system. *J Exp Mar Bio Ecol* 418: 46–58.
- Chen M, Liu H, Chen B (2012) Effects of dietary essential fatty acids on reproduction rates of a subtropical calanoid copepod, *Acartia erythraea*. *Mar Ecol Prog Ser* 455: 95–110.
- Chesney EJ (2005) “Copepods as live prey: a review of factors that influence the feeding success of marine fish larvae.” *Copepods in Aquaculture* (eds Lee CS, O’bryen PL, Marcus NH). Blackwell Publishing, Iowa, pp. 13–150.
- Chintada B, Ranjan R, Santhosh B, Megarajan S, Ghosh S, Rani AB (2021) Effect of stocking density and algal concentration on production parameters of calanoid copepod *Acartia bilobata*. *Aquac Rep* 21: 100909.
- Chintada B, Ranjan R, Rani AB, Santhosh B, Megarajan S, Ghosh S, Gopalakrishnan A (2023) Effects of salinity on survival, reproductive performance, population growth, and life stage composition in the calanoid copepod *Acartia bilobata*. *Aquaculture* 563: 739025.
- Da Costa RM, Franco J, Cacho E, Fernández F (2005) Toxin content and toxic effects of the dinoflagellate *Gyrodinium corsicum* (Paulmier) on the ingestion and survival rates of the copepods *Acartia grani* and *Euterpina acutifrons*. *J Exp Mar Bio Ecol* 322: 177–183.
- Daan R, Gonzalez SR, Klein Breteler WCM (1988) Cannibalism in omnivorous calanoid copepods. *Mar Eco Prog Ser* 47: 45–54.
- Dayras P, Bialais C, Lee JS, Souissi S (2020) Effects of microalgal diet on the population growth and fecundity of the cyclopoid copepod *Paracyclops nana*. *J World Aquac Soc* 51: 1386–1401.
- Dvreker D, Souissi S, Winkler G, Forget-Leray J, Leboulenger F (2009) Effects of salinity, temperature and individual variability on the reproduction of *Eurytemora affinis* (Copepoda; Calanoida) from the Seine estuary: a laboratory study. *J Exp Mar Bio Ecol* 368: 113–123.
- Dhanker R, Kumar R, Hwang JS (2012) Predation by *Pseudodiaptomus annandalei* (Copepoda: Calanoida) on rotifer prey: size selection, egg predation and effect of algal diet. *J Exp Mar Bio Ecol* 414: 44–53.
- Doi M, Ohno A, Taki Y, Singhagraiwan T, Kohno H (1997) Nauplii of the calanoid copepod, *Acartia sinjiensis* as an initial food organism for larval red snapper, *Lutjanus argentimaculatus*. *Aquac Sci* 45: 31–40.
- Drillet G, Jepsen PM, Højgaard JK, Jørgensen NOG, Hansen BW (2008) Strainspecific vital rates in four *Acartia tonsa* cultures II: life history traits and biochemical contents of eggs and adults. *Aquaculture*

- 279: 47–54.
- Drillet G, Frouël S, Sichlau MH, Jepsen PM, Højgaard JK, Joarder AK, Hansen BW (2011) Status and recommendations on marine copepod cultivation for use as live feed. *Aquaculture* 315: 155–166.
- Drillet G, Maguet R, Mahjoub MS, Roullier F, Fielding MJ (2014) Egg cannibalism in *Acartia tonsa*: effects of stocking density, algal concentration, and egg availability. *Aquac Inter* 22: 1295–1306.
- Drillet G, Lombard F (2015) A first step towards improving copepod cultivation using modelling: the effects of density, crowding, cannibalism, tank design and strain selection on copepod egg production yields. *Aquac Res* 46: 1638–1647.
- Drillet G, Rais M, Novac A, Jepsen PM, Mahjoub MS, Hansen BW (2015) Total egg harvest by the calanoid copepod *Acartia tonsa* (Dana) in intensive culture-effects of high stocking densities on daily egg harvest and egg quality. *Aquac Res* 46: 3028–3039.
- FAO (2020) The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. Sustainability in action. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome, 244 pp.
- Franco SC, Augustin CB, Geffen AJ, Dinis MT (2017) Growth, egg production and hatching success of *Acartia tonsa* cultured at high densities. *Aquaculture* 468: 569–578.
- 福所邦彦 (1980) 油脂酵母によるティグリオプスのシオミズツボフムシとの混合生産. *日本水産学会誌* 46: 625–629.
- Godfray HCJ, Beddington JR, Crute IR, Haddad L, Lawrence D, Muir JF, Pretty J, Robinson S, Thomas SM, Toulmin C (2010) Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science* 327: 812–818.
- Gopakumar G, Santhosi I (2009) Use of copepods as live feed for larviculture of damselfishes. *Asian Fish Sci* 22: 1–6.
- Hada A, Uye SI (1991) Cannibalistic feeding behavior of the brackish-water copepod *Sinocalanus tenellus*. *J Plankton Res* 13: 155–166.
- Hansen BW, Buttino I, Cunha ME, Drillet G (2016) Embryonic cold storage capability from seven strains of *Acartia* spp. isolated in different geographical areas. *Aquaculture* 457: 131–139.
- 日野明德 (1994) “種苗生産.” 現代の水産学 (日本水産学会出版委員会編). 恒星社厚生閣, 東京, pp. 124–131.
- Huanacuni JI, Pepe-Victoriano R, Lora-Vilchis MC, Merino GE, Torres-Taípe FG, Espinoza-Ramos LA (2021) Influence of microalgae diets on the biological and growth parameters of *Oithona nana* (Copepoda: Cyclopoida). *Anim* 11: 3544.
- 飯島沙織, 岡原良太, 鷲尾健司, 森川正章 (2012) 海水環境でバイオフィルムを形成する *Pseudoalteromonas* 属細菌に見られるユニークな微生物学的特性. *日本水産学会誌* 66: 186–190.
- Isa NFM, Loo PL, Sabaratnam V (2020) Waste-grown heterotrophic microorganisms improve the production of *Apocyclops dengizicus*. *Aquaculture* 528: 735566.
- 伊藤隆 (1960) 輪虫の海水培養と保存について. *三重県立大学水産学部紀要* 3: 708–740.
- 岩崎英雄 (1979) “IV 浮遊性コペポーダ・枝角類の培養.” 餌料用動物プランクトンの大量培養 (安楽編). *日本水産資源保護協会*, 東京, pp. 34–57.
- Jasmine S, George RM, Lazarus S (2016) Observations on the laboratory culture of the harpacticoid copepod *Euterpina acutifrons* (Dana, 1847) using different diets. *Indian J Fish* 63: 82–88.
- Jepsen PM, Andersen N, Holm T, Jørgensen AT, Højgaard JK, Hansen BW (2007) Effects of adult stocking density on egg production and viability in cultures of the calanoid copepod *Acartia tonsa* (Dana). *Aquac Res* 38: 764–772.
- Jepsen PM, Andersen CV, Schjælde J, Hansen BW (2015) Tolerance of un-ionized ammonia in live feed cultures of the calanoid copepod *Acartia tonsa* Dana. *Aquac Res* 46: 420–431.
- Jepsen PM, Gréve S, Jørgensen, KN, Kjær KG, Hansen BW (2021) Evaluation of high-density tank cultivation of the live-feed cyclopoid copepod *Apocyclops royi* (Lindberg 1940). *Aquaculture* 533: 736125.
- Kahan D, Berman Y, Bar-El T (1988) Maternal inhibition of hatching at high population densities in *Tigriopus japonicus* (Copepoda, Crustacea). *Biol Bull* 174: 139–144.
- 北島力 (1973) コペポーダの大量増殖の試験的試み. *日*

- 本プランクトン学会報 20: 54–60.
- 北島力 (1979) “VI 餌料効果.” 餌料用動物プランクトンの大量培養 (安楽編). 日本水産資源保護協会, 東京, pp. 113–128.
- Kjørboe T (2007) Mate finding, mating, and population dynamics in a planktonic copepod *Oithona davisae*: there are too few males. *Limnol Oceanogr* 52: 1511–1522.
- Kline MD, Laidley CW (2015) Development of intensive copepod culture technology for *Parvocalanus crassirostris*: optimizing adult density. *Aquaculture* 435: 128–136.
- Knuckey RM, Semmens GL, Mayer RJ, Rimmer MA (2005) Development of an optimal microalgal diet for the culture of the calanoid copepod *Acartia sinjiensis*: effect of algal species and feed concentration on copepod development. *Aquaculture* 249: 339–351.
- 古閑伸一 (2022) 半底生性かいし類 *Pseudodiaptomus nihonkaiensis* の培養における付着基質の影響. 創価大学大学院理工学研究科修士論文.
- Koga S, Takayama Y, Toda T (2022) Suppression of cannibalism in the intertidal copepod *Tigriopus japonicus* (Mori, 1932) and improvements in population density using artificial substrates. *Aquac Fish Fisher* 2: 146–150.
- Kumar DS, Krishnaveni N, Santhanam P, Raju P, Perumal P, Begum A, Ahmad SU, Pragnya M, Dhanalakshmi B, Kim MK (2021) Growth enhancement in marine copepod, *Pseudodiaptomus annandalei* fed with the sodium acetate containing N/P starved medium grown, *Tetraselmis suecica*. *Aquac Res* 52: 4154–4165.
- Lampitt RS (1979) Aspects of the nutritional ecology of the marine planktonic copepod *Oithona nana*. PhD thesis. University of Aberdeen, United Kingdom.
- Landry MR (1978a) Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausii*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. *Inter Rev Ges Hydro Hydrog* 63: 77–119.
- Landry MR (1978b) Predatory feeding behavior of a marine copepod, *Labidocera trispinosa* 1. *Limnol Oceanogr* 23: 1103–1113.
- Landry MR (1981) Switching between herbivory and carnivory by the planktonic marine copepod *Calanus pacificus*. *Mar Biol* 65: 77–82.
- Lavens P, Sorgeloos P (1996) Manual on the production and use of live food for aquaculture. FAO Fisheries Technical Paper 361. FAO, Rome, 295 pp.
- Lazzaretto I, Salvato B (1992) Cannibalistic behavior in the harpacticoid copepod *Tigriopus fulvus*. *Mar Biol* 113: 579–582.
- Lee RF, Hagen W, Kattner G (2006) Lipid storage in marine zooplankton. *Mar Ecol Prog Ser* 307: 273–306.
- Lee (2011) The outlook for population growth. *Science* 333: 569–573.
- Lonsdale DJ, Heinle DR, Siegfried C (1979) Carnivorous feeding behavior of the adult calanoid copepod *Acartia tonsa* Dana. *J Exp Mar Biol Ecol* 36: 235–248.
- Luo X, Li C, Huang X (2019) Effect of diet on the development, survival, and reproduction of the calanoid copepod *Pseudodiaptomus dubia*. *J Oceanol Limnol* 37: 1756–1767.
- Marcus NH, Murray M (2001). Copepod diapause eggs: a potential source of nauplii for aquaculture. *Aquaculture* 201: 107–115.
- Marcus NH (2005) “Calanoid copepods, resting eggs and aquaculture.” *Copepods in Aquaculture* (eds Lee CS, O'bryen PL, Marcus NH). Blackwell Publishing, Iowa, pp. 3–10.
- Marcus NH, Wilcox JA (2007) A guide to the meso-scale production of the copepod *Acartia tonsa*. Technical publication - Florida Sea Grant 27.
- Matsui H, Sasaki T, Kobari T, Waqalevu V, Kikuchi K, Ishikawa M, Kotani T (2021) DHA accumulation in the polar lipids of the euryhaline copepod *Pseudodiaptomus inopinus* and its transfer to red sea bream *Pagrus major* larvae. *Front Mar Sci* 8: 632876.
- Mauchline J (1998) *Advances of Marine Biology* 33: The Biology of Calanoid Copepods. Academic Press, Cambridge, 710 pp.
- McEvoy LA, Naess T, Bell JG, Lie Ø (1998) Lipid and fatty acid composition of normal and malpigmented Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) fed enriched *Artemia*: a comparison with fry fed wild copepods. *Aquaculture* 163: 237–250.
- Medina M, Barata C (2004) Static-renewal culture of *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) for ecotoxicology.

- logical testing. *Aquaculture* 229: 203–213.
- Milione M, Zeng C, Tropical Crustacean Aquaculture Research Group (2007) The effects of algal diets on population growth and egg hatching success of the tropical calanoid copepod, *Acartia sinjiensis*. *Aquaculture* 273: 656–664.
- Miralto A, Ianora A, Poulet SA, Romano G, Laabir M (1996) Is fecundity modified by crowding in the copepod *Centropages typicus*? *J Plankton Res* 18: 1033–1040.
- Molejón OH, Alvarez-Lajonchere L (2003) Culture experiments with *Oithona oculata* Farran, 1913 (Copepoda: Cyclopoida), and its advantages as food for marine fish larvae. *Aquaculture* 219: 471–483.
- Mullin MM, Brooks ER (1967) Laboratory culture, growth rate, and feeding behavior of a planktonic marine copepod 1. *Limnol Oceanogr* 12: 657–666.
- Mullin MM (1979) Differential predation by the carnivorous marine copepod, *Tortanus discaudatus*. *Limnol Oceanogr* 24: 774–777.
- Nielsen BLH, Gréve HVS, Hansen BW (2021) Cultivation success and fatty acid composition of the tropical copepods *Apocyclops royi* and *Pseudodiaptomus annandalei* fed on monospecific diets with varying PUFA profiles. *Aquac Res* 52: 1127–1138.
- Næss T, Germain-Henry M, Naas KE (1995) First feeding of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) using different combinations of *Artemia* and wild zooplankton. *Aquaculture* 130: 235–250.
- 萩原篤志 (2014) “5 章 仔魚の餌料生物としての動物プランクトン.” 養殖の餌と水一塗の主役たち (杉田治男編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.75–115.
- Ogle J (1979) Adaptation of a brown water culture technique to the mass culture of the copepod *Acartia tonsa*. *Gulf Caribb Res* 6: 291–292.
- Ohno A, Okamura Y (1988) Propagation of the calanoid copepod, *Acartia tsuensis*, in outdoor tanks. *Aquaculture* 70: 39–51.
- Ohno A (1991) Fundamental study on the extensive seed production of the red sea bream, *Pagrus major*. Special Research Report 2: 1–110.
- Ohs CL, Chang KL, Grabe SW, DiMaggio MA, Stenn E (2010) Evaluation of dietary microalgae for culture of the calanoid copepod *Pseudodiaptomus pelagicus*. *Aquaculture* 307(3-4): 225–232.
- Ozaki Y, Kaneko G, Yanagawa Y, Watabe S (2010) Calorie restriction in the rotifer *Brachionus plicatilis* enhances hypoxia tolerance in association with the increased mRNA levels of glycolytic enzymes. *Hydrobiologia* 649: 267–277.
- Paffenhöfer GA, Knowles SC (1980) Omnivorousness in marine planktonic copepods. *J Plankton Res* 2(4): 355–365.
- Pan YJ, Souissi S, Souissi A, Wu CH, Cheng SH, Hwang JS (2014) Dietary effects on egg production, egg-hatching rate and female life span of the tropical calanoid copepod *Acartia bilobata*. *Aquac Res* 45: 1659–1671.
- Pan YJ, Souissi A, Souissi S, Hwang JS (2016) Effects of salinity on the reproductive performance of *Apocyclops royi* (Copepoda, Cyclopoida). *J Exp Mar Biol Ecol* 475: 108–113.
- Pan YJ, Sadovskaya I, Hwang JS, Souissi S (2018) Assessment of the fecundity, population growth and fatty acid composition of *Apocyclops royi* (Cyclopoida, Copepoda) fed on different microalgal diets. *Aquac Nutr* 24: 970–978
- Pan YJ, Souissi A, Sadovskaya I, Hwang JS, Souissi S (2019) Egg hatching rate and fatty acid composition of *Acartia bilobata* (Calanoida, Copepoda) across cold storage durations. *Aquac Res* 50: 483–489.
- Pan YJ, Wang WL, Hwang JS, Souissi S (2021) Effects of epibiotic diatoms on the productivity of the calanoid copepod *Acartia tonsa* (Dana) in intensive aquaculture systems. *Front Mar Sci* 8: 728779.
- Payne MF, Rippingale RJ (2000a) Evaluation of diets for culture of the calanoid copepod *Gladiferens imparipes*. *Aquaculture* 187: 85–96.
- Payne MF, Rippingale RJ (2000b) Rearing West Australian seahorse, *Hippocampus subelongatus*, juveniles on copepod nauplii and enriched *Artemia*. *Aquaculture* 188: 353–361.
- Payne MF, Rippingale RJ (2001) Effects of salinity, cold storage and enrichment on the calanoid copepod *Gladiferens imparipes*. *Aquaculture* 201: 251–262.
- Payne MF, Rippingale RJ, Cleary JJ (2001) Cultured co-

- pepods as food for West Australian dhufish (*Glaucosoma hebraicum*) and pink snapper (*Pagrus auratus*) larvae. *Aquaculture* 194: 137–150.
- Peck MA, Holste L (2006) Effects of salinity, photoperiod and adult stocking density on egg production and egg hatching success in *Acartia tonsa* (Calanoida: Copepoda): optimizing intensive cultures. *Aquaculture* 255: 341–350.
- Puello-Cruz AC, Mezo-Villalobos S, González-Rodríguez B, Voltolina D (2009) Culture of the calanoid copepod *Pseudodiaptomus euryhalinus* (Johnson 1939) with different microalgal diets. *Aquaculture* 290: 317–319.
- Puello-Cruz AC, Mezo-Villalobos S, Voltolina D (2013) Progeny production of the copepods *Pseudodiaptomus euryhalinus* and *Tisbe monozota* in monospecific and mixed cultures. *J World Aquac Soc* 44: 447–454.
- Rahman NA, Teh JC, Katayama T, Wahid ME, Nagao N, Yamada Y, Takahashi K (2022) Effect of newly isolated high antioxidant diatom on the reproduction and stress tolerance of the marine copepod, *Acartia erythroa* under crowding stress. *Aquac Res* 53: 5365–5374.
- Rajkumar M, Vasagam KPK (2006) Suitability of the copepod, *Acartia clausi* as a live feed for seabass larvae (Lates calcarifer Bloch): Compared to traditional live-food organisms with special emphasis on the nutritional value. *Aquaculture* 261: 649–658.
- Rayner TA, Højgaard JK, Hansen BW, Hwang JS (2017) Density effect on the ovigerous rate of the calanoid copepod *Pseudodiaptomus annandalei* (Sewell 1919): implications for aquaculture. *Aquac Res* 48: 4573–4577.
- Roman MR (1991) Pathways of carbon incorporation in marine copepods: Effects of developmental stage and food quantity. *Limnol Oceanogr* 36: 796–807.
- Santhosh B, Anil MK, Anzeer FM, Aneesh KS, Mijo V, Abraham GG, Rani MG, Gopalakrishnan A, Unnikrishnan C (2018) Culture Techniques of Marine Copepods. ICAR-Central Marine Fisheries Research Institute, Kerala, 144 pp.
- Santu KS, Nandan SB, Athira K (2016) Occurrence of mass swarming of family Acartiidae (calanoid copepods) (zooplankton) in Ashtamudi Estuary, Kerala. *Int J Mar Sci* 6: 1–8.
- Sargent JR, Falk-Petersen S (1988) The lipid biochemistry of calanoid copepods. *Hydrobiologia* 167: 101–114.
- Sarkisian BL, Lemus JT, Apeitos A, Blaylock RB, Sailant EA (2019) An intensive, large-scale batch culture system to produce the calanoid copepod, *Acartia tonsa*. *Aquaculture* 501: 272–278.
- Schipp GR, Bosmans JM, Marshall AJ (1999) A method for hatchery culture of tropical calanoid copepods, *Acartia* spp. *Aquaculture* 174: 81–88.
- Shields RJ, Bell JG, Luizi FS, Gara B, Bromage NR, Sargent JR (1999) Natural copepods are superior to enriched *Artemia* nauplii as feed for halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus*) in terms of survival, pigmentation and retinal morphology: relation to dietary essential fatty acids. *J Nutr* 129: 1186–1194.
- Siqwepu O, Richoux NB, Vine NG (2017) The effect of different dietary microalgae on the fatty acid profile, fecundity and population development of the calanoid copepod *Pseudodiaptomus hessei* (Copepoda: Calanoida). *Aquaculture* 468: 162–168.
- Stappen VG, Sui L, Hoa VN, Tamtin M, Nyonje B, Rocha RM, Sorgeloos P, Gajardo G (2020) Review on integrated production of the brine shrimp *Artemia* in solar salt ponds. *Rev Aquac* 12: 1054–1071.
- State of Utah Division of Wildlife Resources (2020) Brine shrimp sampling data. <https://wildlife.utah.gov/> (2020年8月1日アクセス)
- Støttrup JG, Richardson K, Kirkegaard E, Pihl NJ (1986) The cultivation of *Acartia tonsa* Dana for use as a live food source for marine fish larvae. *Aquaculture* 52: 87–96.
- Støttrup JG, Norsker NH (1997) Production and use of copepods in marine fish larviculture. *Aquaculture* 155: 231–247.
- Støttrup JG (2003) “Production and nutritional value of copepods.” *Live Feeds in Marine Aquaculture* (eds Støttrup JG, Mcevoy LA). Blackwell Publishing, Oxford, pp. 145–205.
- Su HM, Su MS, Liao IC (1997) Collection and culture of live foods for aquaculture in Taiwan. *Hydrobiologia*

- 358: 37–40.
- Tackx M, Polk P (1986) Effect of incubation time and concentration of animals in grazing experiments using a narrow size range of particles. *Syllogeus* 58: 604–609.
- Takayama Y, Toda T (2019) Switch from production of subitaneous to delayed-hatching and diapause eggs in *Acartia japonica* Mori, 1940 (Copepoda: Calanoida) from Sagami Bay, Japan. *Reg Stu Mar Sci* 29: 100673.
- Takayama Y, Hirahara M, Liu X, Ban S, Toda T (2020) Are egg production and respiration of the marine pelagic copepod *Acartia steueri* influenced by crowding? *Aquac Res* 51: 3741–3750.
- Takayama Y, Hirahara M, Toda T (2021) Bioreactor cultivation of the planktonic copepod *Acartia steueri* Smirnov for egg collection. *Aquac Res* 52: 5912–5917.
- 高山佳樹, 山本 翼, 戸田龍樹 (2021) 抱卵型カイアシ類 *Oithona oculata* のバイオリアクターを用いた試験的培養. *プランクトン工学研究* 1: 22–31.
- 高山佳樹, 平原南萌, 戸田龍樹 (2022) 浮遊性カイアシ類 *Acartia steueri* の幼生・幼体の培養における微細藻類餌料の検討. *プランクトン工学研究* 2: 32–43.
- Takayama Y, Yamasaki T, Toda T (2023) Evaluation of microalgal diet to culture adult *Oithona oculata* Farran (Copepoda, Cyclopoida). *Aquac Res* 2023: 2089803.
- 竹内俊郎 (2009) 海産魚介類種苗の健全性向上に関する栄養学的研究. *日本水産学会誌* 75: 623–635.
- Tanaka M, Ueda H, Azeta M (1987) Near-bottom copepod aggregations around the nursery ground of the juvenile red sea bream in Shijiki Bay. *Bull Japan Soc Sci Fish* 53: 1537–1544.
- Toledo JD, Golez MS, Doi M, Ohno A (1999) Use of copepod nauplii during early feeding stage of grouper *Epinephelus coioides*. *Fish Sci* 65: 390–397.
- Toldedo JD, Golez MS, Ohno A (2005) “Studies in the Use of Copepods in the Semi-intensive Seed Production of Grouper *Epinephelus coioides*.” Copepods in Aquaculture (eds Lee CS, O'bryen PL, Marcus NH). Blackwell Publishing, Iowa, pp. 169–182.
- Torres GA, Merino GE, Prieto-Guevara MJ (2022) Continuous egg separation of the copepod *Acartia tonsa*. Implications for increasing adult density at an intensive level. *Aquac Rep* 22: 100995.
- Uchima M, Hirano R (1986) Predation and cannibalism in neritic copepods. *Bull Plankton Soc Japan* 33: 147–149.
- Uye S (1985) Resting egg production as a life history strategy of marine planktonic copepods. *Bull Mar Sci* 37: 440–449.
- Uye S (2005) “A brief review of mass culture copepods used for fish food in Japanese mariculture and a proposed plan to use high biomass natural populations of brackish-water copepods.” Copepods in Aquaculture (eds Lee CS, O'bryen PL, Marcus NH). Blackwell Publishing, Iowa, pp. 75–90.
- Vengadeshperumal N, Damotharan P, Rajkumar M, Perumal P, Vijayalakshmi S, Balasubramanian T (2010) Laboratory culture and biochemical characterization of the calanoid copepod, *Acartia southwelli* Sewell, 1914 and *Acartia centrura* Giesbrecht, 1889. *Biol Res* 4: 97–107.
- Vu MT, Hansen BW, Kiørboe T (2017) The constraints of high density production of the calanoid copepod *Acartia tonsa* Dana. *J Plankton Res* 39: 1028–1039.
- Wilcox JA, Tracy PL, Marcus NH (2006) Improving live feeds: effect of a mixed diet of copepod nauplii (*Acartia tonsa*) and rotifers on the survival and growth of first-feeding larvae of the southern flounder, *Paralichthys lethostigma*. *J World Aquac Soc* 37: 113–120.
- Wilson JM, Ignatius B, Sawant PB, Santhosh B, Chahha NK (2021) Productivity of the calanoid copepod *Acartia tropica* in response to different salinities and multigenerational acclimatization. *Aquaculture* 531: 735818.
- Wilson JM, Ignatius B, Santhosh B, Sawant PB, Som SA (2022) Effect of adult density on egg production, egg hatching success, adult mortality, nauplii cannibalism and population growth of the tropical calanoid copepod *Acartia tropica*. *Aquaculture* 547: 737508.
- Witt U, Quantz G, Kuhlmann D, Kattner G (1984) Survival and growth of turbot larvae *Scophthalmus maximus* L. reared on different food organisms with special regard to long-chain polyunsaturated fatty acids. *Aquac Eng* 3: 177–190.
- 山本 翼 (2020) 抱卵型かいあし類の連続培養法に関する研究～半連続培養における共食いの影響～. 創

価大学大学院理工学研究科修士論文.

Zhang J, Wu C, Pellegrini D, Romano G, Esposito F, Ianora A, Buttino I (2013) Effects of different monoalgal diets on egg production, hatching success and apop-

tosis induction in a Mediterranean population of the calanoid copepod *Acartia tonsa* (Dana). *Aquaculture* 400: 65–7