

閉殻力を指標とする選抜育種により作出されたアコヤガイの生残、 赤変病症状と真珠品質

青木秀夫・田中真二・渥美貴史・神谷直明・磯和潔^{*1}・古丸明^{*2}

Survival, symptom of Akoya oyster disease and pearl quality evaluation of Akoya pearl oyster
Pinctada fucata produced by selective breeding using shell-closing strength as an indicator

HIDEO AOKI, SHINJI TANAKA, TAKASHI ATSUMI, NAOAKI KAMIYA,
KIYOSHI ISOWA and AKIRA KOMARU

キーワード：アコヤガイ、赤変病、耐病性、選抜育種、閉殻力、真珠品質

Akoya pearl culture is important aquaculture industry in Japan. Since the 1990s, outbreak of Akoya oyster disease (AOD) have results in mass mortality of Japanese pearl oysters *Pinctada fucata* during summer and autumn season, and the low quality of the pearls produced, leading the decrease in domestic pearl production. To improve both disease resistance and pearl quality, we have been develop a family-based selective breeding technique using shell-closing strength (SCS) as indicator for Japanese pearl oyster. We produced the Japanese oyster lineage using strong SCS parents selected by this method, and evaluate the survival, physiological traits, and pearl quality compared to those of hybrid lineage between Japanese and Chinese that perform well in terms of resistance to AOD. The results of rearing experiments with 3-year-old oysters demonstrated that no remarkable levels of mortality, health condition and nacre deposition ability were observed between two lineages in three times of the experiments from 2010 to 2012. Pearl quality assessment based on blemishes formation in pearl surface showed that selectively bred pearl oysters produced high-quality pearls compared to hybrid oysters. From these results, it was indicated that selective breeding with SCS is efficient for enhanced disease resistance, reduced mortality and improved pearl quality traits, improving the productivity of Japanese Akoya pearls.

わが国のアコヤガイ真珠養殖において、1994年頃に四国と九州の一部の養殖場において夏から秋の高水温期にアコヤガイ挿核貝および母貝の大量死が発生した（森実 1999, 高見 1999, 森実ら 2001）。1996年以降は西日本の主要な養殖場でも大量死がみられ、90年代における真珠の国内生産量は、1993年の73tをピークに、1999年には25tまで大幅に減少し（農林水産省漁業養殖業生産統計資料），真珠養殖産業は大きな打撃を受けた。大量死がみられたアコヤガイでは、肉眼所見として軟体部、特に閉殻筋の赤変化が顕著であるとともに衰弱が認められ、病理組織学的には結合組織や外套動脈の血管壁の異常が観察された。この大量死の原因は、赤変異常貝の外套膜片の移植および血リンパ液の接種により、異常貝と同様の症状が再現されたことから感染症であることが確

認され（黒川ら 1999, Nakayasuら 2004）、「アコヤガイ赤変病」（以下、赤変病とする）と名付けられた。本症の病原体については、0.45 μm のフィルターを通過する濾過性病原体であることが明らかにされているが（黒川ら 1999），現在まで病原体は特定されていない。

赤変病によりもたらされる悪影響は、挿核貝の死亡により真珠の生産量が低下すること以外に、真珠の「巻き」（真珠層の厚さ）が薄くなり品質が低下することも挙げられる。また死亡個体による漁場への有機物負荷に起因する環境悪化も懸念される。こうした悪影響はわが国の特産品であるアコヤガイ真珠の安定生産に深刻な影響をもたらすため、赤変病の対策は真珠産業にとって極めて重要である。

現在のところ赤変病の病原体は特定されていないこと

*¹ 公益財団法人三重県水産振興事業団（三重県栽培漁業センター）

*² 三重大学大学院生物資源学研究科

から、病原体を対象とした対策はとることができない。そのため、現場での被害を軽減させるための防疫・予防的対策として、赤変病に感染した恐れのある貝の移動の自粛や、隔離による水平感染の防止、発症の遅延に有効な冬季の低水温漁場での飼育（アコヤガイへの死要因に関する研究会 2004）等の措置がとられている。さらに、高水温に対する耐性が優れ、赤変病による死亡の少ない貝として導入された中国等の南方系の外国産アコヤガイと日本産アコヤガイの交雑種（以下、交雑貝）（和田ら 2002, 堤 2002）の使用割合が多くなったことで、近年では現場で大量死の発生は確認されなくなっている。

交雑貝は、日本産貝に比べて高水温耐性や赤変病に対する耐病性の形質が優れていることが報告されているが（和田ら 2002），生産された真珠は、日本産貝の真珠に比べて色調等の品質がやや劣るなどの問題が指摘されている（真珠年鑑 2004, 2008）。さらに交雑貝の生産は、親貝として導入した外国産種苗の養殖漁場での放卵・放精による在来種への遺伝的な影響が懸念されるほか、貝の導入によるわが国への新たな病原体の移入の危険性もある。

このような状況のもと、筆者らの研究グループでは、アコヤガイが衰弱しやすい高水温期においても生理状態を良好に維持し、赤変病に対する抵抗性にも優れる日本産貝の作出を目標とした研究に取り組んできた。その結果、アコヤガイの生理状態を反映する形質として「閉殻力」の有効性を明らかにし、閉殻力を選抜指標とする新たな育種技術を開発した（岡本ら 2006a,b）。

そこで本研究では、閉殻力を指標とした育種技術により作出された日本産貝（以下、改良貝）と、現在養殖場で母貝として多く使用されている交雑貝を試験貝として、生残性、赤変化症状、生理状態および真珠品質を比較し、改良貝の特性を明らかにすることを目的とした。また、研究結果から閉殻力育種による赤変病に対する抵抗性の改良効果について検討した。

材料および方法

試験貝の生産

本研究では、2010年から2012年の3年間、人工生産された日本産貝同士の交配による改良貝および日本産貝与中国系貝の交配による交雑貝（いずれも3年貝）を用いて各年に真珠生産試験を3回実施し、それぞれ試験1～3とした。各年の試験に用いた試験貝は、それぞれ2008年から2010年に三重県内の種苗生産施設において人工生産されたものである。改良貝の作出は三重県栽培漁業センター（三重県志摩市）で実施し、同センターで保存飼育していた日本産貝系統の親貝候補（n=231～2,770）の閉殻力を測定して閉殻力の強い個体上位4～8%を用途に選抜し、性成熟状態の良好な雌雄を用いて切開法（林・瀬古 1986）による複数個体交配（雄=6～10個体、雌=6～12個体）により生産した。交雑貝は民間の種苗生産施設において、性成熟状態を主な指標として親貝を選び、複数個体交配により生産されたものを用いた。改良貝と交雑貝とも、種苗生産後の稚貝から挿核前までの育

Table 1. Experimental pearl culture methods in the present study. The surgical implantations of nucleus were conducted by the same person in expts. I - III.

	Expt I	Expt II	Expt III
Location of farm	Ago bay, Mie	Ago bay, Mie	Ago bay, Mie
Experimental period	Jun - Dec, 2010	Jun - Dec, 2011	Jun - Dec, 2012
Temperature (average) (°C, 1.5m depth)	13 - 29 (23)	15 - 29 (23)	12 - 30 (23)
Whole wet weight of oysters (g, n=10-15)			
Selectively bred lineage ^{*1}	43.9 ± 2.5 ^{*3}	35.7 ± 4.8	31.8 ± 3.9
Hybrid lineage ^{*2}	43.9 ± 1.5	43.0 ± 1.9	38.5 ± 2.2
Total number of implanted oysters	200	430	200
Nuclei size in diameter (mm)	6.11 - 6.15	6.56 - 6.59	6.20 - 6.24

^{*1} Selectively bred pearl oysters using strong shell-closing strength parents.

^{*2} Hybrid pearl oysters between the Japanese and Chinese lineages.

^{*3} Mean ± SD.

成は、三重県英虞湾内の同一の漁場で行われた。

真珠生産試験の条件

試験1～3とも6月に試験貝に挿核し、12月に真珠を取り出すという日程で実施した。試験1～3に用いた試験貝の全湿重量（貝殻付きの個体重量）および挿核に使用した核の直径はTable1に示したとおりで、重量32～44g、直径6.1～6.6mm程度であった。各試験とも挿核施術は同じ養殖業者に依頼して行い、アコヤガイの生殖巣内（ふくろ部位）に1個挿核した。両試験貝の挿核施術に用いた外套膜片は、試験1～3の各試験で同じロットのアコヤガイ2年貝（ピース貝）から採取したものを用いた。挿核後は、試験貝をタテ籠に収容し、両試験貝を三重県英虞湾内の同じ漁場で垂下飼育した（水深約1.5m）。飼育期間中の水温はTable1のとおりであった。

死亡率、閉殻筋赤色度と軟体部諸形質の測定

各試験とも飼育期間中の死亡数を計数し死亡率（死亡数／挿核数、%）を求めた。また試験終了時には、各試験につき33～78個体を取り上げて、それらの赤変病の症状として閉殻筋の赤色度と軟体部諸形質を測定した。閉殻筋の赤色度の測定では、色彩色差計（コニカミノルタ株式会社、CR-400）を用いて赤色の度合いを表すa値を測定した（1検体あたり2回測定の平均値、n=20）。なお赤色度が高いほど、a値は高くなる。軟体部諸形質の測定項目は、全湿重量、閉殻力、貝殻重量、軟体部重量、閉殻筋重量とし、それらの値をもとに貝の生理・栄養状態の指標として閉殻力/全湿重量、軟体部重量/全湿重量、閉殻筋重量/貝殻重量を算出した。さらに外套膜の栄養蓄積レベル（白濁の程度）と生殖巣の発達状況を目視により5段階（低～高=1～5）で評価した。

真珠の品質評価

試験1～3の終了時に試験貝から真珠を取り出し、直ちに水道水で洗浄して真珠の表面の付着物を除去してサンプルとした（n=30～74）。脱核していた個体数から脱核率（脱核個体数／生残個体数、%）を求めた。真珠は組織構造により、真珠層が形成された真珠層真珠、稜柱層が形成された稜柱層真珠、貝が分泌した異常な有機物質が付着・形成された有機質真珠、それらの構造が組み合わさった複合真珠に分類され、真珠層真珠以外は商品的に価値がない（和田 1999）。本研究における真珠の品

質評価は目視により行い、主に稜柱層や有機物質の沈着により形成されたシミやキズ（表面の凹凸）の大きさと程度を基準として総合的に評価し、以下の3ランクに区分してそれらの割合を求めた。Aランク：シミ・キズが無いか一点あるのみの真珠層真珠、Bランク：シミ・キズが形成されているが商品として流通可能な真珠層真珠、Cランク：商品価値のない真珠（顕著なシミ・キズが形成されている真珠、有機質真珠、稜柱層真珠、複合真珠）。また真珠の直径をデジタルノギスで計測し、真珠直径の値から核の直径を差し引いて真珠層の厚さを算出した（n=25～64）。測定に供した真珠は真珠層真珠のみとし、表面にシミ・キズが形成されている場合は、その部位を除いて直径を測定した。

統計学的処理

改良貝と交雑貝の死亡率について、カイ二乗検定で検定した。軟体部諸形質および真珠層の厚さの測定値は、Studentのt検定（対応のない2群の比較検定）により検定した。

結果

死亡率および閉殻筋の赤色度

試験1～3の試験貝の死亡率をFig.1に示した。改良貝の死亡率は11～22%，交雑貝の値は11～34%で、各試験とも両試験貝の間に有意差は認められなかった。試験別では、両試験貝とも試験2（2011年実施）の死亡率が最も高い値を示した。

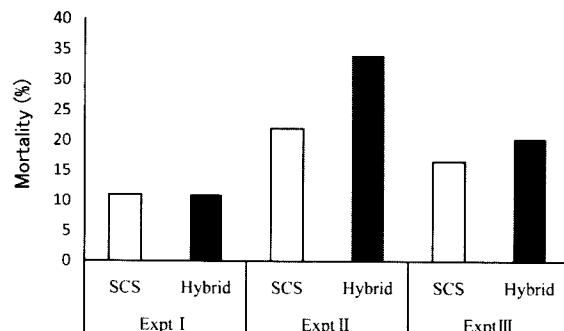


Fig. 1. Mortality of the experimental pearl oysters in expts. I - III. SCS: selectively bred oyster using strong shell-closing strength parents; Hybrid: hybrid oyster between the Japanese and Chinese lineages.

各試験の終了時（12月）に測定した閉殻筋のa値をFig.2に示した。改良貝のa値は2.5～3.1、交雑貝の値

は3.2～4.5で、各試験とも交雑貝の方が改良貝に比べて有意に高かった ($P < 0.01$)。

軟体部諸形質

試験貝の軟体部諸形質の測定結果をFig.3に示した。測定項目のうち、全湿重量、軟体部の栄養蓄積、閉殻筋重量/貝殻重量の値は、試験1～3において改良貝と交雑貝との間で有意差はみられなかった。閉殻力/全湿重量は、試験1では交雑貝、試験2では改良貝の方が有意に高く、試験3では両者に有意差はなかった。軟体部重量/全湿重量は、試験2において交雑貝の方が有意に高かったが、全般には両者とも同程度のレベルとみなせた。生殖巣の発達状況については、試験1において交雑貝の方

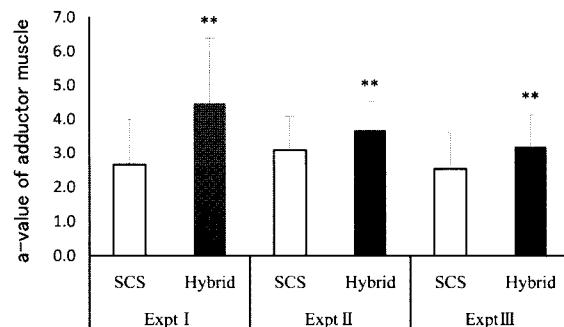


Fig. 2. The a-value of adductor muscle of the experimental pearl oysters in expts. I - III. Values were expressed as mean \pm SD ($n=20$). **, $P < 0.01$.

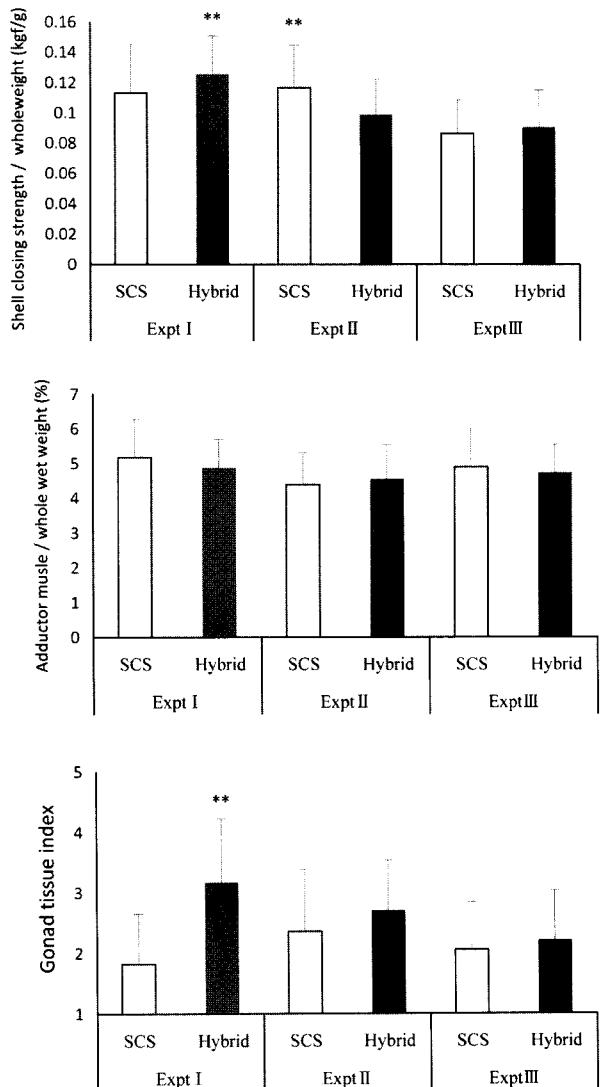
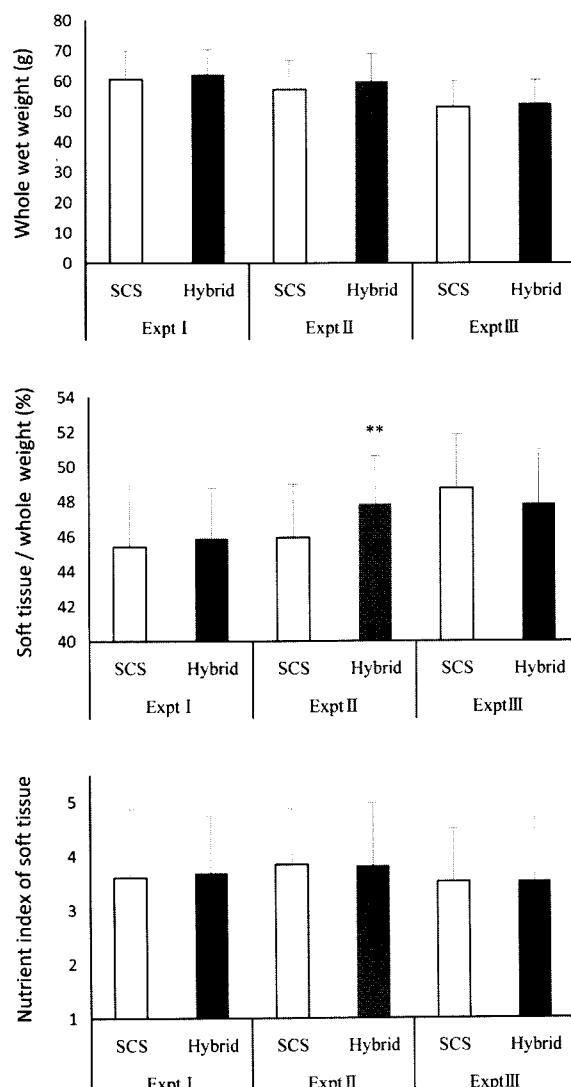


Fig. 3. Various physiological traits of the experimental pearl oysters in expts. I - III. Values were expressed as mean \pm SD ($n=23 \sim 33$). **, $P < 0.01$.

が有意に高かったが、その他の試験では両試験貝の間で有意差はみられなかった。

真珠の品質評価

試験1～3における各試験貝から得られた真珠のA～Cランクの割合と脱核率をFig.4に示した。Aランクの真珠の割合は、改良貝では40～61%，交雑貝では29～57%で、改良貝の方が高い傾向がみられた。AランクとBランクを合わせた商品化できる真珠の割合についても、改良貝では61～90%，交雑貝では61～77%と改良貝の方が高い傾向がみられた。試験別にみると、Aランクの真珠の割合は、試験1では改良貝と交雑貝はほぼ同じ値を示したが、試験2および試験3では改良貝の方が11～14%高かった。また脱核率については、試験3では改良貝で20%と、交雑貝と比べて高かったが、その他の試験では両試験貝ともほぼ同じ値で、一定の傾向はみられなかった。

各試験における真珠の巻きの測定結果をFig.5に示した。

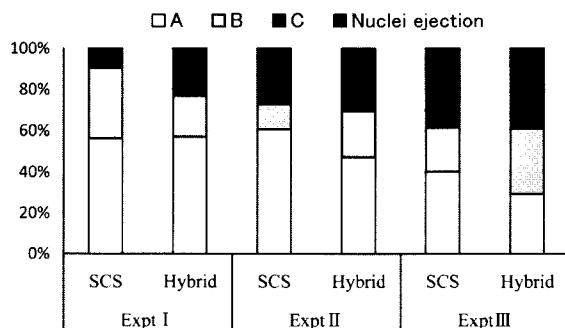


Fig. 4. Results of pearl quality assessment. Values showed the rate of three-class quality of pearls produced from the experimental pearl oysters and nuclei ejection in expts. I - III.

Class A: high quality nacreous pearl with no or one small blemish in surface of the pearl; B: low quality nacreous pearl with many or large blemishes; C: no commercial value (pearl with extremely large blemish, prismatic pearl, organic pearl).

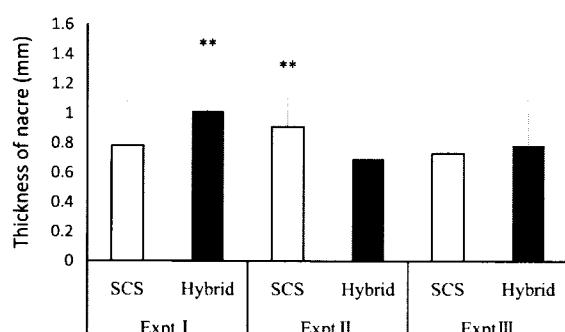


Fig. 5. Thickness of nacreous layer of pearls produced from the experimental pearl oysters in expts. I - III. Values were expressed as mean \pm SD ($n=30 \sim 74$). **, $P < 0.01$.

試験1～3における改良貝の巻きの厚さは0.73～0.92mm、交雑貝では0.70～1.02mmであった。試験ごとにみると、試験1では交雑貝、試験2では改良貝の方が巻きが厚く、それぞれ有意差が認められた ($P < 0.05$)。試験3における巻きの厚さには両試験貝の間に有意差はみられなかった。このように真珠の巻きについては、両試験貝において一定の傾向は認められなかった。

考察

赤変病の発生が西日本の各地の真珠養殖漁場で確認された後の1997年に、水産庁は各県における挿核後のアコヤガイの死亡率(10月末時点)をまとめ、当年物では50.5%，越年物では45.6%であったと報告している(真珠年鑑 1998)。赤変病の発生前の1991年から1995年の5年間の各県の平均死亡率は、当年物では36.3%，越年物では23.2%であったことから、赤変病による死亡被害は真珠産業にとって極めて深刻であった。こうした赤変病による死亡被害が大きかった当時に使用されていたアコヤガイは、主に国内の各海域で採苗された天然種苗が多くを占めていたと推察される。国内の各養殖場では、赤変病による死亡被害の拡大とともに、交雑貝あるいは外国産貝を両親とする人工種苗が生産され、それらの使用が増加した。筆者らは2000年に日本産貝(雌雄各2個体)と中国系貝(同3個体)を用いて、雌雄一対による総当たり交配を行い、第一世代の種苗を試験的に複数組ずつ生産し、日本産貝、交雑貝、中国系貝の死亡率を調査した(青木・西 2001)。その結果、3年貝の死亡率の平均値は日本産貝では60%，交雑貝では25%，中国系貝では12%で、日本産貝の死亡率が最も高かった。日本産貝には閉殻筋の赤変化が確認されており、赤変病が死亡の主たる原因であると考えられた。このように、赤変病によるアコヤガイの被害が拡大した時期においては、日本産貝の死亡率は特に高率で、本症に対する抵抗性は交雑貝や中国系貝と比べて低いものと推察された。

こうした知見を踏まえて、本研究における改良貝の抵抗性について評価すると、3年間にわたる試験で改良貝と交雑貝の死亡率に有意差ではなく、閉殻筋の赤色度は改良貝の方が有意に低かった。交雑貝の閉殻筋のa値の平均値は、試験1～3とも赤変病による赤変化の症状の目安である3(青木ら 2001)を超えていたことから、改良貝と比べて赤変病に罹病した影響を強く受けていると考

えられた。試験貝の軟体部諸形質や真珠の巻き（真珠物質分泌能力）の比較では、改良貝と交雑貝において一定の傾向や特性は認められず、両者の生理状態に大きな差異はなかった。これらのことから、改良貝は交雑貝と同等かそれより優れた赤変病抵抗性を有することが明らかとなった。また、本研究において改良貝の死亡率は11～22%と、上述の赤変病被害が拡大した時期における日本産貝の死亡率と比べて大きく低下した。本研究の改良貝と過去の日本産貝の抵抗性については、親貝の系統や漁場における病原体の存在量、水温等の環境が異なるため厳密には比較できない。しかし過去の日本産貝では赤変病による死亡率が交雑貝と比べて顕著に高かったのに対して、本研究の改良貝の死亡率には交雑貝と有意差がなかった。また、筆者らが2008年に本研究と同様の閉殻力を用いた選抜育種の手法で生産した日本産貝と、石川県で天然採苗された貝を英虞湾内の漁場で飼育した結果、赤変病によると推察される死亡率は選抜育種貝の方が天然貝に比べて有意に低かった（小田原ら 2011）。これらのことから、改良貝の赤変病抵抗性は過去の日本産貝と比べて、交雑貝と同程度にまで向上したと評価でき、閉殻力による選抜育種が貝の抵抗性を向上させるのに有効であると考えられた。

本研究で用いた改良貝は、三重県栽培漁業センターで保存していた日本産貝系統から閉殻力を指標として閉殻力の強い個体を親貝として選抜して作出されたものである。閉殻力については、筆者らが高水温期の衰弱による死亡率および生理状態の程度を反映する指標として開発した形質であり、それが遺伝する形質であることも選抜実験により確認している（岡本ら 2006a, 石川ら 2009）。赤変病の発生は高水温期に限られ、漁場の水温が発症条件の一つになることが明らかにされている（森実 1999, 和田ら 2002）。また赤変病が発症する要因としては、貝の栄養・生理状態も大きく関係していることが報告されており（和田ら 2002），その時期に良好な生理状態を維持することは赤変病による被害の低減に重要である。したがって、本研究において改良貝の赤変病抵抗性が従来の日本産貝と比べて向上した要因については、閉殻力育種により高水温期における生理状態が改良されたことが大きく影響したのではないかと考えられた。

次に本研究における改良貝による真珠品質について、3年間の試験において高品質のAランクの浜揚げ真珠全体に占める割合は改良貝の方が高く、シミ・キズの形成

が顕著で商品価値のないCランクの割合は交雑貝の方が高い傾向がみられた。真珠のシミ・キズは、挿核後に核の周囲を外套膜片給与貝（ピース貝）由来の上皮細胞が増殖して包囲する過程において、核と上皮細胞の間に内包された生殖細胞や血球等の有機物質が主な原因となる（青木 1966, 和田ら 1988）。そのため、挿核前に「抑制」や「卵抜き」を行って、生殖細胞を少ない状態に貝を仕立てる（赤松 2003）。また挿核施術による刺激（侵襲）に対する生体内の過剰な反応がシミ・キズの形成の要因となることから、仕立て作業により施術前の貝の代謝レベルを適切なレベルにまで低下させる（植本 1961）。本研究においては挿核後の上皮細胞の増殖や貝の代謝レベルの調査を行っていないため、交雑貝においてシミ・キズの形成が顕著な真珠の割合が高かった理由は不明であるが、挿核前あるいは挿核後の交雑貝の生理的な特性が要因となっている可能性も考えられる。また、これまでの研究において交雑貝は日本産貝と比べて放卵放精の期間が長いことや放卵放精後の濾胞内の生殖細胞の残存量が多い等、異なった成熟特性を有することが報告されている（和田ら 2002, 堤 2002）。今後は、改良貝と交雑貝の挿核の前後における生理状態や生殖細胞の変動等についても調査し、それらの特性と真珠品質の関係について明らかにすることが望まれる。

また真珠品質を左右する重要な要素である巻きについては、本研究では試験1～3の結果で改良貝と交雑貝に一定の傾向はみられず、両者の真珠物質分泌能力には大きな差異はないと考えられた。筆者らは上述した2008年に実施した日本、交雑、中国の各系統を用いた調査において真珠の巻きを比較した結果、赤変症状を呈して死亡率の最も高かった日本貝の巻きの厚さは0.35mmで、交雑貝や中国貝（0.63～0.87mm）の半分程度であった（青木・西 2001）。この結果は、赤変病により生理状態の低下した日本貝では、真珠物質分泌能力が低下したことを見唆している。さらに筆者らは別の試験において、真珠の巻きの厚さを指標とした選抜育種により厚巻きおよび薄巻き真珠生産系統を作出し、それらを母貝として挿核して得られた真珠の巻きの厚さと死亡率を調査した（林・青木 2001, 2004）。その結果、薄巻き系統から生産された真珠の巻きは厚巻き系統より薄く、赤変病による貝の死亡率が有意に高かった。このことから真珠物質分泌能力の低いアコヤガイでは赤変病の抵抗性も劣り、これらの形質は貝の生理状態に左右されることが示唆された。

したがって、本研究において改良貝の真珠層形成能力が交雑貝と同等となった要因は、改良貝の赤変病抵抗性が高まり、過去の日本産貝が衰弱しやすかった高水温期における生理活性が交雑貝の水準まで向上したためではないかと考えられた。

以上のことから、改良貝の赤変病抵抗性、生理状態、真珠物質分泌能力については、交雑貝と同程度であり、シミ・キズの形成を基準とした真珠品質は交雑貝よりも優れると評価された。したがって、改良貝は真珠養殖の母貝として実用的に優れた特性を有すると考えられた。また改良貝については、過去の日本産貝と比べて赤変病抵抗性が優れると推察されたことから、閉殻力を指標とした育種技術は抵抗性の改良に有効であることが示唆された。今後は、改良貝を用いた真珠生産試験をより大規模に実施し、様々な条件下での飼育成績や真珠品質を把握して、改良貝の有効性の実証とその普及に向けて取り組む必要がある。

要約

1. 閉殻力を指標とした選抜育種により作出した日本産貝（改良貝）の実用性を評価するため、挿核後の死亡率、赤変病の症状である閉殻筋の赤色度（a値）、軟体部諸形質、真珠品質について、日本産貝と外国産貝の交配種（交雑貝）と比較した。
2. 改良貝の死亡率、軟体部諸形質からみた生理状態、真珠の巻き（真珠層の厚さ）は交雑貝と同等であった。また赤変病の症状である閉殻筋のa値は交雑貝の方が有意に高かった。真珠のシミ・キズの形成を基準とした品質評価の結果では、改良貝の方が交雑貝より優れていると評価された。
3. 改良貝の赤変病抵抗性は、国内で赤変病の発生が確認された当時の日本産貝と比べて向上したと考えられ、閉殻力を指標とした選抜育種の有効性が示唆された。

謝辞

本研究は、農林水産省・農林水産技術会議事務局の新たな農林水産政策を推進する実用技術開発事業「真珠挿核技術イノベーションと高生残・高品質スーパーアコヤ貝の現場への導入による革新的真珠養殖実証研究」（2010～2012年度）において実施した。

文献

- 青木 駿（1966）：異常真珠の出現防止に関する研究. 全真連会報, 4, 1-204.
- 青木秀夫・林 政博・岩本仁司・良永知義（2001）：血リンパ中の非血球不明物を指標としたアコヤガイの閉殻筋の赤変化を伴う疾病的診断について. 三重県水産研究所研究報告, 9, 9-13.
- 青木秀夫・西 麻希（2001）：持続的養殖推進対策フォローアップ事業-IV 中国系アコヤガイの生物学的特性に関する調査. 平成12年度三重県科学技術振興センター水産技術センター事業報告, 16-17.
- 赤松 蔚（2003）：真珠の養殖. カルチャード・パール, 真珠新聞社, 東京, pp.53-83.
- アコヤガイへい死要因に関する研究会（2004）：低水温飼育によるアコヤ貝感染症対策に関する研究. 全真連技術研究会報, 18, 1-25.
- 石川 卓・岡本ちひろ・林 政博・青木秀夫・磯和 潔・古丸 明（2009）：日本産アコヤガイ *Pinctada fucata martensii* における閉殻力の遺伝. 水産増殖, 57, 77-82.
- 植本東彦（1961）：アコヤガイのそう核手術に関する生理学的研究 I - III. 国立真珠研究所報告, 6, 619-635.
- 岡本ちひろ・古丸 明・林 政博・磯和 潔（2006a）：アコヤガイ *Pinctada fucata martensii* の閉殻力とへい死率および各部重量との関連. 水産増殖, 54, 293-299.
- 岡本ちひろ・古丸 明・林 政博・青木秀夫・磯和 潔（2006b）：家系間におけるアコヤガイ *Pinctada fucata martensii* の閉殻力の差違. 水産増殖, 54, 525-529.
- 小田原和史・山下浩史・曾根謙一・青木秀夫・森 京子・岩永俊介・中易千早・伊東尚史・栗田潤・飯田貴次（2011）：天然アコヤガイを用いたアコヤガイ赤変病の病勢調査, 46, 101-107.
- 黒川忠英・鈴木 徹・岡内正典・三輪 理・永井清仁・中村弘二・本城凡夫・中島員洋・芦田勝朗・船越将二（1999）：外套膜片移植および同居飼育によるアコヤガイ *Pinctada fucata martensii* の閉殻筋の赤変化を伴う疾病的人為的感染. 日水誌, 65, 241-251.
- 真珠年鑑 1998年版（1998）：真珠新聞社, 東京, pp.135-175.

真珠年鑑 2004 年版 (2004) : 真珠新聞社, 東京, pp.67-

110.

真珠年鑑 2008 年版 (2008) : 真珠新聞社, 東京, pp.35-

89.

高見生雄 (1999) : 長崎県対馬におけるアコヤガイの大
量死の発生状況について. 魚病研究, 34, 224-225.

堤 美香 (2002) : 中国種×中国種, 中国種×日本種ア
コヤガイの閉殻筋の着色および生殖腺の周年変化. 全
真連技術研究会報, 16, 19-30.

Nakayasu C, Aoki H, Nakanishi M, Yamashita H, Okauchi M,
Oseko N, Kumagai A. (2004) : Tissue distribution of the
agent of Akoya oyster disease in Japanese pearl oyster
Pinctada fucata martensii. Fish Pathology. 394, 203-208.

林 政博・青木秀夫 (2001) : アコヤガイ母貝の選抜育
種による巻き (真珠の厚さ) の改良について. 全真連
技術研究会報, 15, 1-7.

林 政博・青木秀夫 (2004) : アコヤガイ母貝の選抜育
種による真珠の巻きの改良について - II. 全真連技術
研究会報, 18, 27-31.

林 政博・瀬古慶子 (1986) : アコヤガイの種苗生産に
ついて. 三重県水産技術センター研究報告, 1, 39-68.

森実庸男 (1999) : 愛媛県におけるアコヤガイ大量死の
発生状況. 魚病研究, 34, 223-224.

森実庸男・滝本真一・西川 智・松山紀彦・蝶野一徳・
植村作治郎・藤田慶之・山下浩史・川上秀昌・小泉喜
嗣・内村祐之・市川 衛 (2001) : 愛媛県宇和海における
軟体部の赤変化を伴うアコヤガイの大量つい死. 魚
病研究, 36, 207-216.

和田浩爾・鈴木 徹・船越将二 (1988) : しみ・黒珠・
有機質真珠の形成と真珠袋の異常分泌. 全真連技術研
究会報, 4, 21-32.

和田浩爾 (1999) : 生物がつくる宝石, 真珠の科学, 真
珠新聞社, 東京, pp.1-32.

和田浩爾・山下吉宏・植村作治郎・蝶野一徳・堤 美香
(2002) : 日本種アコヤガイと中国種アコヤガイ×日本
種アコヤガイの第1代交雑貝の生態生理に関する比較.
全真連技術研究会報, 16, 1-18.