

博士論文（要約）

アサリに寄生する *Perkinsus* 属原虫の
病害性に関する研究

脇 司

緒言 本項の内容は、雑誌に掲載する内容が含まれるため掲載できない（5年以内に出版予定）。

第1章 室内攻撃試験によるアサリに寄生する *Perkinsus* 属原虫の病害性の評価

第1章第1節 天然アサリから得た *Perkinsus* 属原虫の寄生のアサリへの影響

緒言で述べた通り、アサリの減耗に *Perkinsus* 属原虫の寄生が関与した可能性が疑われている。しかし、アサリの減耗に本属原虫が関与したことを実験的に示すデータは無く、推察の域を出ない。

渡邊（2006）は、瀬戸内海のアサリに自然感染した *Perkinsus* 属原虫を単離してアサリ成貝（殻長 30~40 mm）に攻撃して飼育した。その結果、飼育期間中にアサリの死亡は認められず、アサリの生残に与える本属原虫の寄生の影響は低いと考察した。しかしながら、一般に、生活史の初期段階にある生物は疾病に対する耐性が低いと考えられており、渡邊（2006）で用いられたアサリ成貝よりも小型の稚貝は本属原虫の寄生の影響で死亡する可能性がある。

本節では、まず、渡邊（2006）と同様の成貝に対する攻撃試験を実施して、成貝に対する *Perkinsus* 属原虫の寄生の影響の確認ならびに宿主内における栄養体の動態の観察をそれぞれ行った（実験 1）。次に、稚貝への攻撃試験を実施して寄生の影響を調べた（実験 2）。

材料と方法

【 実験に供したアサリと *Perkinsus* 属原虫 】

実験 1 では、本属原虫未感染と考えられる北海道厚岸湾産のアサリ（殻長 30~40 mm）を購入して攻撃試験に供した。厚岸湾は、既往の調査によって *Perkinsus* 属原虫の分布域ではないと報告されている（浜口ら 2002; 西原 2010）。また、東京大学魚病学研究室では、厚岸湾産のアサリの *Perkinsus* 属原虫の寄生の有無を不定期的に調べているが、2013年 12月現在まで寄生が確認されたことはない。

実験 2 では、2006年の秋に、*Perkinsus* 属原虫の寄生の少ないアサリ稚貝（殻長 3~13 mm）を神奈川県沿岸域で採集して攻撃試験に供した。実験前に、稚貝 29 個体の *Perkinsus* 属原虫の寄生の有無を後述する RFTM アッセイで調べた。その結果、29 個体のうち 2 個体からのみ *Perkinsus* 属原虫の寄生が認められ、個体あたりの寄生数はいずれも 2 細胞と極めて少なかった。この結果から、これらの稚貝の感染は低レベルであり、攻撃試験に問題なく使用できると考えた。

攻撃源となる前遊走子嚢ならびに遊走子は、広島県大野浦湾で漁獲されたアサリ（殻長 30～40 mm）より単離した *Perkinsus* 属原虫から作出した。この水域のアサリは、本属原虫の高レベルの寄生を受けていると Yoshinaga et al. (2010) によって報告されていた。攻撃源となる前遊走子嚢は以下の方法で作出した。大野浦湾産のアサリ 25 個体から、鰓および外套膜を切り出した。鰓と外套膜を試験管に収容し、抗生物質（硫酸ストレプトマイシン 500 µg/mL およびベンジルペニシリンカリウム 500 unit/mL）を含む Ray's fluid thioglycollate medium（RFTM 培地：Fluid thioglycollate 培地（Difco）14.9 g、塩化ナトリウム 10 g、蒸留水 500 mL）を 5 mL 加えた。試験管に蓋をした後、25℃の暗所で 7 日間培養し、アサリ組織内の栄養体を前遊走子嚢に発達させた。培養後、組織を培地から取り出して鋏で細断したのち、トリプシン 0.25%（w/v）を含む濾過海水 50 mL に懸濁して 22℃で 90 分振盪した。これにより、アサリ組織を溶解して前遊走子嚢を単離した。振盪後の試料を、遠心分離（120 × g、5 分）を用いて濾過海水 50 mL で 2 回洗浄し、前遊走子嚢の含まれる沈渣を得た。得られた沈渣を濾過海水で洗いながら目合 300 µm、150 µm 続いて目合 100 µm のナイロンメッシュで濾過し、目合 100 µm のナイロンメッシュ上に残された残渣を得た。残渣を濾過海水 50 mL に再懸濁し、100 µL を取り 96 穴ウェルプレートに収容して前遊走子嚢の細胞数を計数した。これにより、前遊走子嚢 1.0×10^7 細胞を得た。

【アサリ成員の生残に対する *Perkinsus* 属原虫の寄生の影響（実験 1）】

前遊走子嚢 1.0×10^7 細胞を、40 L の人工海水（22℃、塩分 30）が入った攻撃用水槽に収容して培養した。これにより、前遊走子嚢を遊走子嚢に発達させた。遊走子嚢が遊走子を放出するとみられる培養開始後 5 日目に（渡邊, 2006）、厚岸湾産のアサリ成員 30 個体を攻撃用水槽に収容し、遊走子の懸濁した海水に曝露した。曝露を開始してから 48 時間後に成員を水槽から取り出し、200 L の人工海水（22℃、塩分 30）が入った水槽に移して飼育を開始した。これと同時に、攻撃を行っていない厚岸湾産アサリ 10 個体を同じ水槽に収容して陰性対照区として飼育した。

飼育期間中、*Chaetoceros calcitrans* の含まれる懸濁液（サンカルチャー、マリンテック株式会社、細胞数密度： 6×10^7 細胞/L）を水槽に 50 mL 毎日投入して給餌した。アサリを毎日観察して死亡の有無を確認した。飼育を開始してから 1、3、5、7 日後、さらに 7 日から 42 日目までは 1 週間ごとに、攻撃区の成員を 3 個体ずつ取り上げた。49 日目に飼育を終了し、水槽に残された攻撃区ならびに対照区の個体を全て取り上げた。飼育期間中ならびに飼育の終了時に取り上げたアサリの殻長を測定したのち、右側または左側の鰓と外套膜を切り出した。鰓と外套膜の重量を別々に測定したのち、後述する RFTM アッセイに供して寄生強度を調べた。残りの組織を Davidson's 固定液に 24 時間から 48 時間収容して固定した。その後、定法に従って組織をアルコール系列で脱水してパラフィンに包埋した。回転式マイクロームを用いて厚さ 5 µm の組織標本を作製した。組織標本をヘマトキシリン

とエオシンで染色したのち光学顕微鏡下で観察した。

RFTM アッセイ

Ray's fluid thioglycollate medium (RFTM) アッセイは、アサリに寄生した *Perkinsus* 属原虫の栄養体を宿主の組織ごと RFTM 培地中で培養することで嫌気環境下におき、栄養体を大型の前遊走子嚢に発達させ、前遊走子嚢をルゴール液で青紫色に染色して視認性を高めて顕微鏡下で観察するものである (Ray, 1952; Choi et al., 1989; Almeida et al., 1999)。まず、抗生物質を添加した RFTM 培地 5 mL の入ったねじ口試験管 (容量 10 mL) にアサリの鰓または外套膜を収容し、遠心して管底に沈めたのち 4~7 日間 25°C の暗所で培養した。これにより、アサリの組織に寄生した栄養体を前遊走子嚢に発達させた。培養後、遠心分離 (300 ×g 程度、5 分) して上清の RFTM 培地を捨て、2M の水酸化ナトリウム水溶液を 5 mL 加えて 50~60°C で 60~90 分間浸漬した。これにより、アサリの組織のみを溶解させた。組織の溶解後、前遊走子嚢を遠心分離により蒸留水またはリン酸緩衝生理食塩水 5 mL を用いて 2 回洗浄したのち、上清を取り除いて 1 mL に定容した。この前遊走子嚢の懸濁液の一部または全部を 96 穴プレートまたは 24 穴プレートに移し、蒸留水またはリン酸緩衝生理食塩水を用いて 10 倍段階希釈し、ルゴール液で前遊走子嚢を染色して倒立顕微鏡下で計数した。試料を希釈して前遊走子嚢を計数する場合には、20 細胞以上を計数するように希釈段階を選んだ。計数された前遊走子嚢の細胞数を用いて、アサリ 1 個体の鰓ならびに外套膜に寄生していた栄養体の細胞数を算出した。さらに、鰓または外套膜の組織重量あたりに寄生した栄養体の細胞数を寄生強度として求めた。

なお、本論文では、寄生強度を組織重量当たりの栄養体の細胞数と定義して用いた。ただし、図表上の標記、平均寄生強度の算出や統計処理においては、下記の式で求めた対数寄生強度を使用した。対数寄生強度の算出に当たっては、寄生強度 0 の対数値が算出できないことを考慮し、全ての寄生強度に 1 を加えてから常用対数を算出した。

対数寄生強度 (細胞/g 組織湿重量) = $\text{Log}_{10} ((\text{個体中の前遊走子嚢数}/\text{組織湿重量 (g)}) + 1)$

【アサリ稚貝の生残に対する *Perkinsus* 属原虫の寄生の影響 (実験 2)】

実験 1 と同様の方法で前遊走子嚢ならびに遊走子を作成してアサリ稚貝を攻撃した。大野浦湾産のアサリ 100 個体から鰓と外套膜を切り出して RFTM 培地中で培養し、同様に処理して前遊走子嚢 3.0×10^7 細胞を得た。60 L の人工海水 (22°C、塩分 30) が入った攻撃区用の水槽に前遊走子嚢 1.0×10^7 細胞を収容して 5 日間培養し、海水中に遊走子を放出させた。攻撃区用の水槽に神奈川県産のアサリ稚貝 30 個体を収容した。これと同時に、60 L の人工海水が入った対照区用の水槽に稚貝 30 個体を収容した。攻撃区用と対照区用の水槽は、3 個ずつ作成した。

攻撃区用と対照区用の水槽にアサリを収容してから 3 日目に、水槽の水を全て捨て、新しい人工海水を加えて飼育を開始した。毎日観察を行い、死亡を発見した場合は速やかにその個体を水槽から取り上げたのち全換水した。18 日目以降は、毎日全ての水槽を全換水した。死亡個体の有無の観察ならびに換水の終了後、実験 1 と同様の市販の *C. calcitrans* 懸濁液を 10 mL ずつ各水槽に加えて給餌した。飼育開始から 26 日目に飼育を終了し、生残した個体を全て取り上げた。取り上げた個体の軟体部を RFTM アッセイに供した。実験 2 では、組織重量を測定しなかったため、寄生強度ではなく、個体中の *Perkinsus* 属原虫の寄生数を表した。ただし、図表上の標記、平均寄生強度の算出ならびに統計処理においては、以下の式で求めた対数寄生数を用いた。

$$\text{対数寄生数 (細胞)} = \text{Log}_{10} ((\text{個体あたりの細胞数}) + 1)$$

結果

【アサリ成員の生残に対する *Perkinsus* 属原虫の寄生の影響 (実験 1)】

飼育期間中、攻撃区と対照区のいずれにおいても成員は死亡しなかった。RFTM アッセイの結果、攻撃区から取り上げた全ての成員の鰓ならびに外套膜から *Perkinsus* 属原虫の寄生が認められた (図 1-1)。鰓の寄生強度は飼育開始後 1 日目から 3 日目にかけて増加したが、その後の 3 日目から 7 日目にかけて減少した。その後の鰓の寄生強度は徐々に増加し、飼育終了時にはおおよそ 10^5 細胞数/g 鰓湿重量に達した。外套膜における寄生強度も鰓と同様に推移した。対照区の成員の鰓ならびに外套膜からは、本属原虫の寄生が認められなかった。

組織標本を観察した結果、飼育開始後 5 日目に鰓と外套膜から栄養体が初めて観察された (図 1-1-2 A)。飼育開始後 28 日目以降は、鰓、外套膜、足の筋肉、生殖腺ならびに消化管周辺の結合組織内で栄養体が観察された。これらの部位では、2~15 個の栄養体から形成される細胞の塊が観察された (図 1-1-2 B)。対照区の成員の組織標本からは寄生が認められなかった。

【アサリ稚貝の生残に対する *Perkinsus* 属原虫の寄生の影響 (実験 2)】

飼育期間中、攻撃区における生残率は 2 割程度にまで低下したが (図 1-1-3)、対照区においては 1 個体しか死亡がみられず、攻撃区と対照区が生残率の間に有意差が検出された (Mann-Whitney *U*-test, $p < 0.05$)。飼育終了時に攻撃区から取り上げた全ての稚貝から *Perkinsus* 属原虫の寄生が認められた。攻撃区の個体あたりの寄生数は $10^{3.2} \sim 10^{6.3}$ 細胞であった (図 1-1-4)。一方で、対照区のアサリにおける寄生率は 36.5% と低く、個体ごとの寄生数は $10^{3.1}$ 細胞以下と攻撃区においてよりも少なかった。

攻撃区で死亡した稚貝について、殻長と死亡日の関係を Spearman の順位相関係数で調

べたところ、それらの間に相関が認められなかった ($\rho = -0.09$ 、 $p > 0.05$)。

考察

実験 2 の稚貝の攻撃区においては、26 日間の飼育期間中に 8 割程度が死亡したが、対照区の稚貝は 1 個体しか死亡しなかった。稚貝の攻撃区においては、全ての稚貝から *Perkinsus* 属原虫が検出されたのに対し、対照区における寄生率は 4 割程度と低かった。また、攻撃区における個体あたりの寄生数は対照区においてより多かった。これらのことから、攻撃区においては *Perkinsus* 属原虫の高レベルの寄生によって生残率が低下したと考えられた。しかし、実験 1 の成貝の攻撃区では、49 日間の飼育期間中に死亡が見られず、渡邊 (2006) と同様に成貝の生残に対する寄生の影響は小さいことが示された。これらのことから、本属原虫の寄生に対するアサリの感受性は、体サイズに大きく影響されることが示された。一方で、実験 2 の稚貝の攻撃区において、死亡した稚貝の殻長と死亡日を比較したところ、それらの間に相関は認められなかった。このことから、個体間の感受性の差も大きく、実験 2 で使用した稚貝の殻長の範囲では、体サイズの違いに伴う感受性の差異が検出できなかったと考えられた。

浜口ら (2002) は、国内の広い水域で得られたアサリから高率に *Perkinsus* 属原虫が検出されたことから、本属原虫の寄生がアサリの資源量減少に関与した可能性を指摘した。本研究においては、稚貝を用いた攻撃試験 (実験 2) によって、*Perkinsus* 属原虫の寄生がアサリの生残率を低下させることが世界で初めて実験的に示された。これらのことから、本属原虫の寄生が認められる水域においては、寄生によってアサリが死亡し、資源量が減少している可能性がある。一方で、個体あたりの寄生数が攻撃区より少なかった稚貝の対照区においては、飼育期間中に 1 個体しか死亡しなかった。このことから、本属原虫の寄生の有無が稚貝の生残に影響したのではなく、寄生レベルが高まった場合においてのみ稚貝が死亡したと考えられる。寄生がアサリの資源量を減少させたか検討するためには、天然のアサリの集団における寄生強度の推移を調べて集団の個体群動態と比較する必要があると考えられる。

成貝の攻撃区 (実験 1) においては、攻撃源となる遊走子の懸濁液への収容後から 36 時間が経過した飼育開始後 1 日目において、RFTM アッセイによって成貝の鰓と外套膜から *Perkinsus* 属原虫が確認された。RFTM アッセイでは、アサリに寄生した栄養体を前遊走子嚢に発達させて、それらを単離して観察する。以上のことから、本研究で設定した 22°C の条件下においては、遊走子は宿主に侵入後、長くても 36 時間程度で栄養体に変化できると考えられた。成貝の鰓ならびに外套膜における寄生強度は、飼育開始後 1 日目から 3 日目にかけて増加した。このことから、この期間に遊走子から栄養体に変化した虫体が存在したと考えられた。従って、遊走子が栄養体に変化するまでに要する時間には、虫体によって数日程度の幅がある可能性が示された。一方で、この実験では遊走子の懸濁液に成貝を 48

時間曝露して攻撃しており、遊走子が成貝に侵入した時間にも最大で 48 時間の差がある。従って、曝露中の侵入時期の違いが、遊走子から栄養体に変化した時期の違いに繋がった可能性もある。寄生強度は 3 日目から 7 日目にかけて減少しており、遊走子から変化した栄養体の一部が定着できずに死滅して数を減らした可能性がある。7 日目以降の寄生強度は増加傾向を示しており、定着した栄養体が無性的に増殖して細胞数を増やしたと考えられた。

組織標本を観察した結果、飼育開始後 14 日目までは鰓と外套膜にのみ寄生が認められた。このことから、遊走子は主として鰓と外套膜から宿主に侵入すると考えられた。28 日目以降には、鰓、外套膜、足の筋肉、生殖腺ならびに消化管周辺の結合組織内から栄養体の細胞塊が認められ、鰓と外套膜に定着し増殖した栄養体が他の組織に移動して分散したのち無性的に増殖したと考えられた。一方で、渡邊（2006）は、本研究と同様に成貝を用いた攻撃試験を行ったところ攻撃後 29 日目に鰓の組織標本から栄養体を初めて確認したと報告した。渡邊（2006）は、攻撃後しばらく栄養体を組織標本から見いだせなかった理由として、遊走子から変化して間もない栄養体の細胞径は小さく、組織学的観察による検出が困難である可能性を指摘した。しかし、本研究では、*Perkinsus* 属原虫の遊走子懸濁液に 48 時間曝露したのち 5 日間飼育した成貝の鰓から直径 10 μm 程度の栄養体が観察された。したがって、侵入してから 1 週間程度で、組織学的観察に十分な大きさにまで栄養体が成長したと考えられる。渡邊（2006）の攻撃試験においては、攻撃後 7 日目における鰓の寄生強度は $10^4 \sim 10^5$ 細胞/g 鰓湿重量に達しており、本章本節の実験 1 においてよりも高かった。このことから、渡邊（2006）の攻撃直後の成貝から得られた鰓の組織標本中の栄養体の細胞数密度は、顕微鏡下での検出に適した密度だったと推測される。渡邊（2006）で攻撃後しばらく栄養体が観察されなかった理由は、観察方法に問題があったためと推察された。

アメリカガキに寄生する *Perkinsus marinus* は、遊走子と栄養体の両方によって水平伝播すると考えられている。*P. marinus* の栄養体は、入水管からアメリカガキの外套腔に取り込まれて鰓で濾過されて唇弁へと運ばれる過程で、外套膜や鰓から宿主体内に侵入すると考えられている（Espinosa et al., 2013; Allam et al., 2013）。本章の実験 1 においては、アサリに寄生する *Perkinsus* 属原虫の栄養体は鰓ならびに外套膜に最初に観察された。このことから、アサリの *Perkinsus* 属原虫も *P. marinus* と同様に入水管から宿主に侵入したのち鰓や外套膜から侵入して水平伝播するものと考えられる。

国内のアサリには、*P. olseni* と *P. honshuensis* の 2 種類が寄生していると報告されている（Dungun and Reece, 2006）。Umeda and Yoshinaga（2012）は、国内の複数の水域でアサリに寄生する本属原虫の種をリアルタイム PCR で判別した結果、*P. olseni* が高率で高い寄生強度で検出されたのに対し、*P. honshuensis* は殆ど検出されなかったことから、国内における優占種は *P. olseni* であると結論付けた。このことから、本研究で用いた *Perkinsus* 属原虫についても、その殆どが *P. olseni* であったと考えられるが、種の判別までは行っていない。*Perkinsus* 属原虫の病害性についてより詳細に検討するためには、単一の種から構成される培養株を用いた攻撃試験や、攻撃区のアサリに寄生した *Perkinsus*

属原虫の種判別が必要と考えられる。

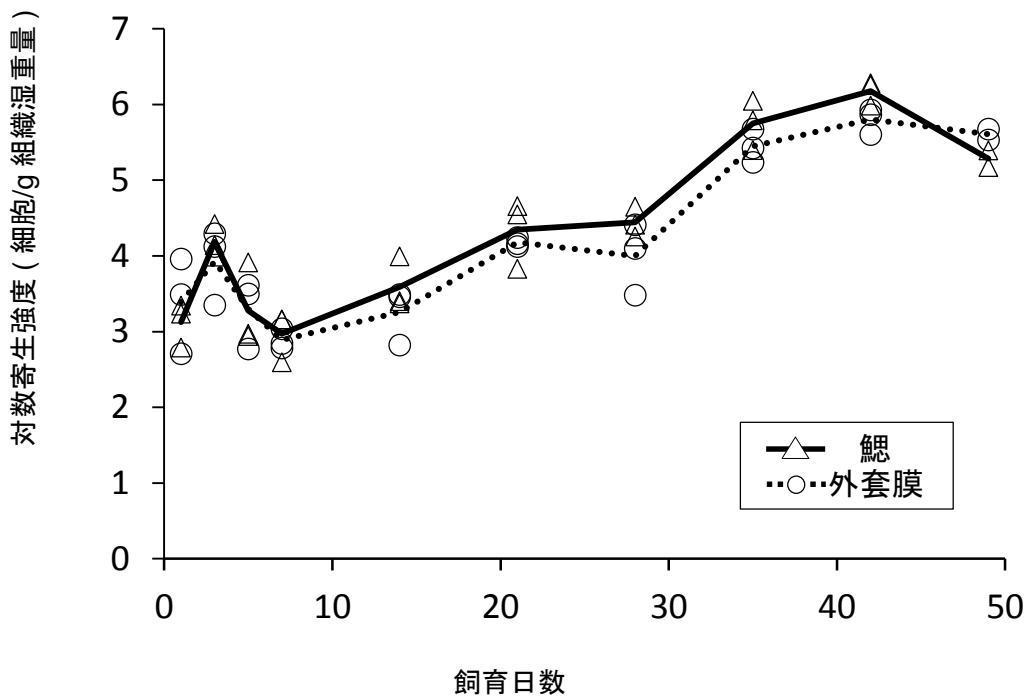


図1-1-1. 実験1における成員の鰓ならびに外套膜の寄生強度の経時変化。
 ○と黒線はそれぞれの個体の鰓の対数寄生強度および幾何平均寄生強度を、
 △と点線はそれぞれの個体の外套膜の対数寄生強度および幾何平均寄生強度を示す。

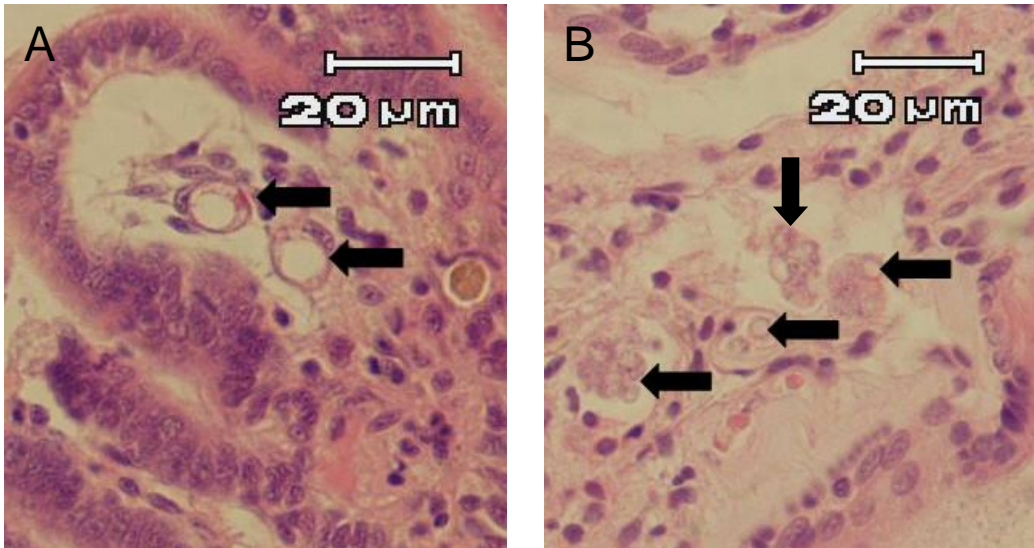


図1-1-2. 実験1における攻撃区の成員の鰓の組織標本. 矢印は栄養体を示す.
A: 飼育開始後5日目. 矢印は栄養体を示す.
B: 飼育開始後28日目. 矢印は栄養体の集合した塊を示す.

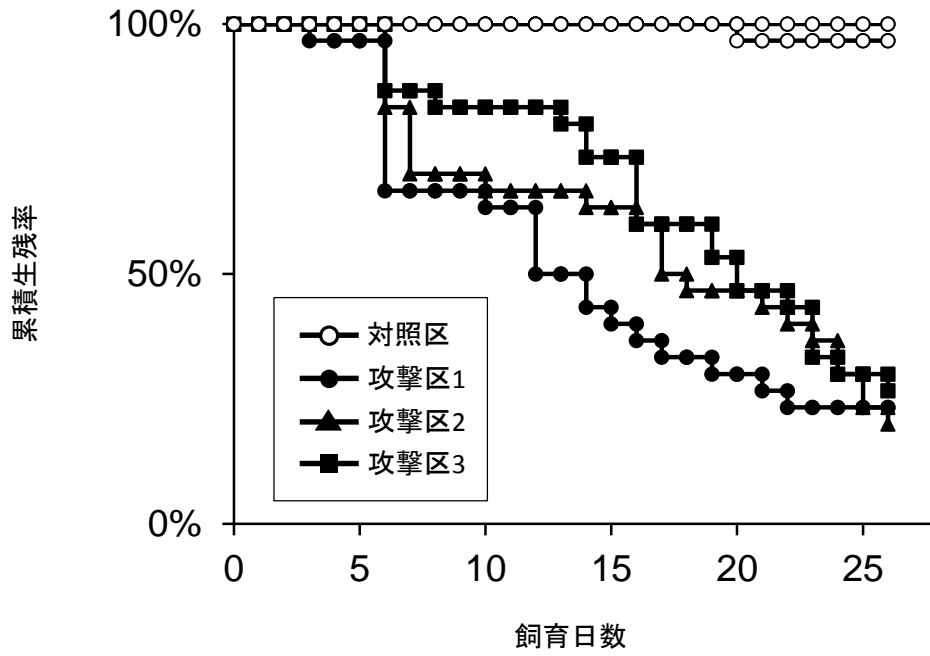


図1-1-3. 実験2における稚貝の累積生残率の経時変化。
 攻撃区1、2および3は、3区設けた攻撃区それぞれにおける生残率の経時変化を示す。
 对照の3区についてはそれぞれを区別していない。

第2節 雑誌投稿予定であるため内容を削除した。(5年以内に投稿予定)

第3節 雑誌投稿予定であるため内容を削除した。(5年以内に投稿予定)

また、産業との兼ね合いで現在公表できない内容が含まれている。

第2章 雑誌投稿予定であるため内容を削除した。(5年以内に投稿予定)

また、産業との兼ね合いで現在公表できない内容が含まれている。

第3章 雑誌投稿予定であるため内容を削除した。(5年以内に投稿予定)

また、考察に産業との兼ね合いで現在公表できない内容が含まれている

総合考察 雑誌投稿予定であるため内容を削除した。(5年以内に投稿予定)

また、産業との兼ね合いで現在公表できない内容が含まれている。

謝辞 産業との兼ね合いで公表できない内容がふくまれているため削除した。

引用文献

- 愛知県水産試験場, 2011. 月刊水試ニュース. 422.
- Ahn, K. J., Kim, K. H., 2001. Effect of temperature and salinity on in vitro zoosporulation of *Perkinsus* sp. in Manila clams *Ruditapes philippinarum*. Diseases of aquatic organisms 48, 43-46.
- 相澤康・滝口直之, 1999. MS-Excel を用いたサイズ度数分布から年齢組成を推定する方法の検討. 水産海洋研究 63, 205-214.
- Anderson, R. S., 1999a. Lack of hemocyte chemiluminescence stimulation by *Perkinsus marinus* in eastern oysters *Crassostrea virginica* with dermo disease. Journal of Aquatic Animal Health 11, 179-182.
- Anderson, R. S., 1999b. *Perkinsus marinus* secretory products modulate superoxide anion production by oyster (*Crassostrea virginica*) haemocytes. Fish & Shellfish Immunolog, 9, 51-60.
- Andrews, J. D., 1996. History of *Perkinsus marinus*, a pathogen of oysters in Chesapeake Bay 1950-1984. Journal of Shellfish Research 15, 13-16.
- Allam, B., Carden, W. E., Evan Ward, J., Ralph, G., Winnicki, S., Espinosa, E. P., 2012. Early host-pathogen interactions in marine bivalves: Evidence that the alveolate parasite *Perkinsus marinus* infects through the oyster mantle during rejection of pseudofeces. Journal of invertebrate pathology 116, 26-34.
- Almeida, M., Berthe, F., Thébault, A., Dinis, M.T., 1999. Whole clam culture as a quantitative diagnostic procedure of *Perkinsus atlanticus* (Apicomplexa, Perkinsea) in clams *Ruditapes decussates*. Aquaculture 177, 325-332.
- 天野邦彦, 2009. 第 8 章 河口部における二枚貝の生息環境とその保全. 生田和正・日向野純也・桑原久実・辻本哲郎 (編) アサリと流域圏環境—伊勢湾・三河湾での事例を中心として 115-126.
- 青山裕晃・鈴木輝明, 1997. 干潟上におけるマクロベントス群集による有機懸濁物除去速度の現場測定. 水産海洋研究 61, 265-274.
- 有菌直樹, 2011. 最終講義寄生虫の進化と生存戦略. 京都府立医科大学雑誌 120, 553-560.
- Azevedo C., 1989. Fine-structure of *Perkinsus atlanticus* n.sp. (apicompleza, perkinsea) parasite of the clam *Ruditapes decussatus* from Portugal. Journal of Parasitology 75, 627-635.
- Barber, B. J., ans Mann, R., 1994. Growth and mortality of eastern oysters,

- Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791), and Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) under challenge from the parasite, *Perkinsus marinus*. Journal of Shellfish Research 13, 109-114.
- Blackbourn J., Bower S.M., Meyer G.R., 1998. *Perkinsus qugwadi* sp.Nov. (incertae sedis), a pathogenic protozoan parasite of Japanese scallops, *Patinopecten yessoensis*, cultured in British Columbia, Canada. Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie 76, 942-953.
- Bordenave, S.A., Vigario, A.M., Ruano, F., Domart-Coulon, I., Doumenc, D., 1995. In vitro sporulation of the clam pathogen *Perkinsus atlanticus* (Apicomplexa, Perkinsea) under various environmental conditions. Journal of Shellfish Research 14, 469– 475.
- Bower, S. M., Blackbourn, J., Meyer, G. R., Nishimura, D. J. H., 1992. Diseases of cultured Japanese scallops (*Patinopecten yessoensis*) in British Columbia, Canada. Aquaculture 107, 201-210.
- Bower, S. M., Blackbourn, J., Meyer, G. R., Welch, D. W., 1999. Effect of *Perkinsus qugwadi* on various species and strains of scallops. Diseases of Aquatic Organisms 36, 143-151.
- Brown B.L., Butt A.J., Shelton S.W., Meritt D., Paynter, K.T., 2005. Resistance of Dermo in eastern oysters, *Crassostrea virginica* (Gmelin), of North Carolina but not Chesapeake Bay heritage. Aquaculture Research 36, 1391-1399.
- Brown, B. L., Butt, A. J., Shelton, S. W., Meritt, D., Paynter, K. T., 2005. Resistance of Dermo in eastern oysters, *Crassostrea virginica* (Gmelin), of North Carolina but not Chesapeake Bay heritage. Aquaculture Research 36, 1391-1399.
- Burreson, E. M., Stokes, N. A., Friedman, C. S., 2000. Increased virulence in an introduced pathogen: *Haplosporidium nelsoni* (MSX) in the eastern oyster *Crassostrea virginica*. Journal of Aquatic Animal Health 12, 1-8.
- Burreson E.M., Reece K.S., Dungan C.F., 2005. Molecular, morphological, and experimental evidence support the synonymy of *Perkinsus chesapeaki* and *Perkinsus andrewsi*. Journal of Eukaryotic Microbiology 52, 258-270.
- Burreson E.M., Reece K.S., Hudson K.L., Dungan C.F., 2003, *Perkinsus chesapeaki* and *Perkinsus andrewsi* are the same species. Journal of Shellfish Research 22, 321.
- Cáceres-Martínez J., Vásquez-Yeomans R., Padilla-Lardizábal G., Río Portilla. M.A.,

2008. *Perkinsus marinus* in pleasure oyster *Crassostrea corteziensis* from Nayarit, Pacific coast of México. *Journal of Invertebrate Pathology* 99, 66-73.
- Casas, S. M., La Peyre, J. F., Reece, K. S., Azevedo, C., Villalba, A., 2002. Continuous in vitro culture of the carpet shell clam *Tapes decussatus* protozoan parasite *Perkinsus atlanticus*. *Diseases of aquatic organisms* 52, 217-231.
- Casas S.M., Grau A., Reece K.S., Apakupaku K., Azevedo C., Villalba A., 2004. *Perkinsus mediterraneus* n. sp., a protistan parasite of the European flat oyster *Ostrea edulis* from the Balearic Islands, Mediterranean Sea. *Diseases of aquatic organisms* 58, 231-244.
- Casas, S. M., La Peyre, J. F., 2012. Identifying factors inducing trophozoite differentiation into hypnospores in *Perkinsus* species. *European journal of protistology* 49, 201-209.
- Chagot, D., Comps, M., Boulo, V., Ruano, F., Grizel, H., 1987. Histological study of a cellular reaction in *Ruditapes decussatus* infected by a protozoan. In 2. International Colloquium on Pathology in Marine Aquaculture (PAMAQ II) 7-11.
- Choi, K.S., Wilson, E.A., Lewis, D.H., Powell, E.N., Ray, S.M., 1989. The energetic cost of *Perkinsus marinus* parasitism in oysters: quantification of the thioglycollate method. *J. Shellfish Res.* 8, 125–131.
- Choi, K. S., Park, K. I., 1997. Report on the occurrence of *Perkinsus* sp. in the Manila clams, *Ruditapes philippinarum* in Korea. *Aquaculture* 10, 227-237.
- Choi, K. S., Park, K. I., 2010. Review on the protozoan parasite *Perkinsus olseni* (Lester and Davis 1981) infection in Asian waters. *Coastal Environmental and Ecosystem Issues of the East China Sea*, 269-281.
- Choi, K.S., Park, K.I., Lee, K.W., Matsuoka, K., 2002. Infection intensity, prevalence, and histopathology of *Perkinsus* sp. in the Manila clam, *Ruditapes philippinarum*, in Isahaya Bay. *Jpn. Journal of Shellfish Research* 21, 119–125.
- Chu, F.L.E., Lund, E.D., 2006. Viability, infectivity and fatty acid activity of *Perkinsus marinus* meront cells incubated in estuarine and artificial seawater. *Dis. Aquat. Org.* 71, 131–139.
- Coss C.A., Robledo J.A.F., Vasta G.R., 2001. Fine structure of clonally propagated in vitro life stages of a *Perkinsus* sp isolated from the Baltic clam *Macoma balthica*. *J. Eukaryotic Microbiol.* 48, 38-51.

- Cremonte, F., Balseiro, P., Figueras, A., 2005. Occurrence of *Perkinsus olseni* (Protozoa: Apicomplexa) and other parasites in the venerid commercial clam *Pitar rostrata* from Uruguay, southwestern Atlantic coast. *Diseases of Aquatic Organisms* 64, 85–90.
- Dang, C., de Montaudouin, X., Caill-Milly, N., Trumbic, Z., 2010. Spatio-temporal patterns of perkinsosis in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* from Arcachon Bay (SW France). *Diseases of aquatic organisms* 92, 151-159.
- Dungan, C.F., Reece, K.S., 2006. In vitro propagation of two *Perkinsus* spp. parasites from Japanese Manila clams *Venerupis philippinarum* and description of *Perkinsus honshuensis* n. sp. *J. Eukaryot. Microbiology* 53, 316–326.
- 悦喜達也, 2012. アサリに寄生する *Perkinsus* 属原虫感染の影響評価のための野外調査と飼育実験. 東京大学修士論文 1-73.
- Elston, R. A., Dungan, C. F., Meyers, T. R., Reece, K. S., 2004. *Perkinsus* sp. infection risk for Manila clams, *Venerupis philippinarum* (A. Adams and Reeve, 1850) on the Pacific coast of North and Central America. *Journal of Shellfish Research* 23, 101-106.
- Espinosa, E. P., Winnicki, S., Allam, B., 2013. Early host–pathogen interactions in a marine bivalve: *Crassostrea virginica* pallial mucus modulates *Perkinsus marinus* growth and virulence. *Diseases of Aquatic Organisms* 104, 237–247.
- Fisheries & Oceans Canada Shellfish, 2013. <http://www.dfo-mpo.gc.ca/index-eng.htm>
- Ford, S. E., Haskin, H. H., 1982. History and epizootiology of *Haplosporidium nelsoni* (MSX), an oyster pathogen in Delaware Bay, 1957–1980. *Journal of Invertebrate Pathology* 40, 118-141.
- Ford, S.E., Chintala, M.M., Bushek, D., 2002. Comparison of *in vitro*-cultured and wild-type *Perkinsus marinus*. I. Pathogen virulence. *Diseases of Aquatic Organisms* 51, 187–201.
- 藤井暁彦・道山晶子・横山佳裕・関根雅彦, 2009. アサリ資源の保全のための効率的なアオサ回収方法の検証. *水環境学会誌* 32, 273-280.
- Goggin, C. L., Lester, R. J. G., 1987. Occurrence of *Perkinsus* species (Protozoa, Apicomplexa) in bivalves from the Great Barrier Reef. *Diseases of Aquatic Organisms* 3, 113-117.
- Goggin, C. L., Lester, R. J. G., 1995. *Perkinsus*, a protistan parasite of abalone in Australia: a review. *Marine and Freshwater Research* 46, 639-646.
- Goggin, C.L., Sewell, K.B., Lester, R.J.G., 1989. Cross-infection experiments with

- Australian *Perkinsus species*. Diseases of Aquatic Organisms 7, 55–59.
- Hamaguchi, M., Suzuki, N., Usuki, H., Ishioka, H., 1998. *Perkinsus* protozoan infection in short-necked clam *Tapes (=Ruditapes) philippinarum* in Japan. Fish Pathology 33, 473–480.
- 浜口昌巳, 佐々木美穂, 薄浩則, 2002. 日本国内におけるアサリ *Ruditapes philippinarum* の *Perkinsus* 原虫の感染状況. 日本ベントス学会誌 57, 168-176.
- Héral, M., Rothschild, B. J., Goulletquer, P., 1990. Decline of oyster production in the Maryland portion of the Chesapeake Bay: Causes and perspectives. In ICES meeting, Copenhagen (Denmark) 4-12.
- 平野慶二・日向野純也・中田英昭・品川明・藤田孝康・徳岡誠人・向後恵一, 2010. 諫早湾のアサリ養殖場における夏季大量へい死対策: 底層溶存酸素の改善試験. 水産工学 47, 53-62.
- 平田郁夫・中村良成, 1991. 保護水面管理事業調査. 平成2年度熊本県水産研究センター事業報告書. 50-51.
- 伯耆匠二, 2012. アサリの摂餌および消化に関する研究. 東京大学修士論文 1-100.
- 池浦繁, 2002. 豊前海産アサリにおけるパーキンサス原虫の保有状況. 福岡県水産海洋技術センター研究報告 12, 127-129.
- 生嶋登・那須博史・陣内康成・中原康智・鳥羽瀬憲久, 2008. 1996年から2006年にかけての菊池川河口域(滑石地先)のアサリ分布状況. 熊本県水産研究センター研究報告. 8, 47-58.
- 井上太郎・葭矢護・井谷匡志・道家章夫, 1999. ヒトデ類によるアサリの捕食生態. 京都府立海洋センター研究報告 21, 8-13.
- Ishii, R., Sekiguchi, H., Nakahara, Y., Jinnai, Y., 2001. Larval recruitment of the manila clam *Ruditapes philippinarum* in Ariake Sound, southern Japan. Fisheries Science 67, 579-591.
- 磯野良介, 1998. 東京湾盤洲干潟のアサリによる窒素摂取量の推定とその季節変動に係わる要因. 水環境学会誌 21, 751-756.
- 伊藤博, 2002. アサリとはどんな生き物か: アサリの生態、および漁業生産の推移. 日本ベントス学会誌 57, 134-138.
- Itoh, N., Meyer, G. R., Tabata, A., Lowe, G., Abbott, C. L., Johnson, S. C., 2013. Rediscovery of the Yesso scallop pathogen *Perkinsus qugwadi* in Canada, and development of PCR tests. Diseases of aquatic organisms 104, 83-91.
- Jasim Uddin, M., Yang, H. S., Choi, K. S., Kim, H. J., Hong, J. S., Cho, M., 2010. Seasonal changes in *Perkinsus olseni* infection and gametogenesis in Manila

- clam, *Ruditapes philippinarum*, from Seonjaedo Island in Incheon, off the west coast of Korea. *Journal of the World Aquaculture Society* 41, 93-101.
- 柿野純, 1982. 青潮によるアサリへい死原因について 貧酸素水および硫化物の影響. 千葉県水産試験場研究報告 40, 1-5.
- 柿野純, 竹脇博, 鈴木和良, 1984. 最近の東京湾におけるアサリへい死現象とへい死調査に関する考察. 千葉県水産試験場研究報告 42, 23-28.
- 柿野純・鳥羽光晴・兼子昭夫・深山義文, 1992. 東京湾木更津地先における冬季のアサリへい死の特徴. 千葉県水産試験場研究報告 50, 21-30.
- 柿野純・古畑和哉・長谷川健一, 1995. 東京湾盤洲干潟における冬季のアサリのへい死要因について. 水産工学 32, 23-32.
- Kamaishi, T., Yoshinaga, T., 2002. Detection of *Haplosporidium nelsoni* in Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Japan. *Fish Pathology* 37, 193-196.
- 蒲原聡・山田智・和久光靖・曾根亮太・岩田靖宏, 2013. 三河湾六条潟におけるアサリ着底初期稚貝の動態. 愛知県水産試験場研究報告 18, 13-20.
- 木村博, 2005. かに類によるアサリの捕食. 山口県水産研究センター研究報告 3, 97-103.
- 鯉淵幸生・磯部雅彦, 2004. 2004 年の東京湾西岸横浜港周辺における青潮の発生要因. 海岸工学論文集. 52, 896-900.
- 小林豊・鳥羽光晴・川島時英, 2012. 被覆網を用いた春から夏期におけるアサリ人工稚貝干潟育成試験. 水産技術 5, 67-74.
- Kondo, Y., 1987. Burrowing depth of infaunal bivalves—observation of living species and its relation to shell morphology. *The Palaeontological Society of Japan*. 148, 306-323.
- 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の人為的感染. 日本水産学会誌 65, 241-251.
- Leethochavalit, S., Chalermwat, K., Upatham, E. S., Choi, K. S., Sawangwong, P., Kruatrachue, M., 2004. Occurrence of *Perkinsus* sp. in undulated surf clams *Paphia undulata* from the Gulf of Thailand. *Diseases of Aquatic Organisms* 60, 165-171.
- Lefèvre, T., Lebarbenchon, C., Gauthier-Clerc, M., Missé, D., Poulin, R., Thomas, F., 2009. The ecological significance of manipulative parasites. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 41-48.
- Lester, R. J. G., 1986. Abalone die-back caused by protozoan infection?. *Australian*

- Fisheries 45, 26-27.
- Lester, R. J. G., Davis, G. H. G., 1981. A new *Perkinsus* species (Apicomplexa, Perkinsea) from the abalone *Haliotis ruber*. Journal of Invertebrate Pathology 37, 181-187.
- Levine, N. D., 1978. *Perkinsus* gen. n. and other new taxa in the protozoan phylum Apicomplexa. Journal of Parasitology 64, 549.
- Mackin, J.G., 1951. Histopathology of infection of *Crassostrea virginica* (Gmelin) by *Dermocystidium marinum* Mackin, Owen, and Collier. Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean 1, 72-87.
- Mackin, J.G., 1955. *Dermocystidium marinum* and salinity. Proceedings of the National Shellfisheries Association 46, 116-128.
- Mackin, J.G., Owen H.M., Collier A., 1950. Preliminary note on the occurrence of a new protozoan parasite, *Dermocystidium marinum* n sp. in *Crassostrea virginica* (gmelin). Science 111, 328-329.
- Maeno, Y., Yoshinaga, T., Nakajima, K., 1999. Occurrence of *Perkinsus* species (Protozoa, Apicomplexa) from Manila clam *Tapes philippinarum* in Japan. Fish Pathology 34, 127-131.
- 丸山拓也・水野知巳・下村耕史・藤村穰, 2008. 干潟生産力改善モデル事業—II (抄録) アサリ漁場の変遷とタマガイ科貝類に関する調査. 三重県科学技術振興センター水産研究部事業報告 2007, 96-97.
- 松田正彦・品川明・日向野純也・藤井明彦・平野慶二・石松惇, 2008. 低塩分がアサリの生残、血リンパ浸透圧および軟体部水分含量に与える影響. 水産増殖 56, 127-136.
- 松川康夫・張成年・片山知史・神尾 光一郎, 2008. 我が国のアサリ漁獲量激減の要因について. 日本水産学会誌 74, 137-143.
- McLaughlin, S. M., Tall, B. D., Shaheen, A., Elsayed, E. E., Faisal, M., 2000. Zoosporulation of a new *Perkinsus* species isolated from the gills of the softshell clam *Mya arenaria*. Parasite (Paris, France) 7, 115-122.
- 三代和樹・福田祐一・齊藤肇・秋山吉寛, 2011. アサリ資源回復にむけての人工転石帯の有効性. 大分県農林水産研究指導センター研究報告 水産研究部 (編) 1, 23-28.
- 水野知巳・丸山拓也, 2009. 1 章 伊勢湾のアサリと漁場環境. 生田和正・日向野純也・桑原久実・辻本哲郎 (編) アサリと流域圏環境—伊勢湾・三河湾での事例を中心として 9-25.

- 水尾寛己・鳥海三郎・下村光一郎・風間真理・岡敬一・小野寺典好・若林信夫・阿久津卓・御処野博子, 2004. 横浜市沿岸域で発生した *Mesodinium rubrum* による赤潮. 横浜市環境科学研究所研究報告. 28, 20-25.
- 水尾寛己, 2009. 今までの横浜市沿岸域の水環境調査の取り組みと今後の課題. 横浜市環境科学研究所報. 33.
- 桃山和夫, 多賀茂, 2005. 山口県瀬戸内海干潟アサリの *Perkinsus* sp. 寄生状況. 山口県水産研究センター研究報告 3, 111-117.
- Montes, J. F., Del Rio, J. A., Durfort, M., García-Valero, J., 1997. The protozoan parasite *Perkinsus atlanticus* elicits a unique defensive response in the clam *Tapes semidecussatus*. *Parasitology*, 114, 339-349.
- 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・小泉善嗣・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へい死. *魚病研究* 36, 207-216.
- Moss, J.A., Xiao J., Dungan C.F., Reece K.S., 2008. Description of *Perkinsus beihaiensis* n sp, a new *Perkinsus* sp parasite in oysters of southern China. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 55, 117-130.
- Mouritsen, K.N., 2002. The parasite-induced surfacing behaviour in the cockle *Austrovenus stutchburyi* : a test of an alternative hypothesis and identification of potential mechanisms. *Parasitology* 124, 521-528.
- 村井基彦・広林隆志・山中亮一・井上義行. 2006. 海浜公園における潮干狩り行動の数値シミュレーションに関する研究:「海の公園」における数値モデルと潮干狩りのインパクト. 日本船舶海洋工学会講演会論文集. 4, 101-104.
- 村井基彦・藤原奨・山中亮一・井上義行. 2008. マルチエージェントモデルによる潮干狩り行動の数値シミュレーションに関する研究:「海の公園」における数値モデル. 日本船舶海洋工学会論文集. 8, 1-8.
- Murrell, A., Kleeman, S. N., Barker, S. C., 2002. Synonymy of *Perkinsus olseni* Lester & Davis, 1981 and *Perkinsus atlanticus* Azevedo, 1989 and an update on the phylogenetic position of the genus *Perkinsus*. *Bulletin Archive European Association of Fish Pathology* 22, 258-265.
- Ngo, T. T., Choi, K. S., 2004. Seasonal changes of *Perkinsus* and *Cercaria* infections in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* from Jeju, Korea. *Aquaculture*, 239, 57-68.
- 中川浩一・長本篤・江藤拓也・佐藤利幸, 2007. 吉富干潟における杭打ち・投石によるアサリ稚貝減耗防止効果. 福岡県水産海洋技術センター研究報告 17, 51-59.

- 中易千早・青木秀夫・中西麻希・山下浩史・岡内正典・大迫典久・熊谷明, 2004. アコヤガイ赤変病原因体の存在部位. 魚病研究 39, 203-208.
- 中村泰男・金谷弦・小泉知義・牧秀明, 2012. 大井人工干潟（京浜運河・東京湾）周辺の環境変動と二枚貝の生残: とくに溶存酸素濃度と底泥硫化物に着目して. 水環境雑誌 35, 127-134.
- 中津川俊雄, 2007. アサリ パーキンサスの PCR 検査手法の改良について. 京都府立海洋センター研究報告. 29, 17-21.
- 中原康智・那須博史, 2002. 主要アサリ産地からの報告一有明海熊本県沿岸. 日本ベントス学会誌 57, 139-144.
- 中原康智・鳥羽瀬憲久, 2008. 菊池川河口域において 1997 年 7 月に発生したアサリ *Ruditapes philippinarum* の大量死について. 熊本県水産研究センター研究報告 8, 81-88.
- 西原豊, 2010. アサリ（*Ruditapes philippinarum*）に寄生するパーキンサス属原虫（*Perkinsus* sp.）の北海道における感染状況とその感染性について. 北海道立水産試験場研究報告 77, 83-88.
- 大越健嗣, 2004. 輸入アサリに混入して移入する生物-食害生物サキグロタマツメタと非意図的移入種. 日本ベントス学会誌 59, 74-82.
- 大越健嗣, 2011. 第10章 サキグロタマツメタが問いかけるもの. 海のブラックバス サキグロタマツメタ 大越健嗣・大越和加（編）203-214.
- 大越健嗣, 2012. 外来巻貝サキグロタマツメタのアサリに対する捕食. 日本水産学会誌 78, 979-982.
- 大森明, 2003. ヤマトシジミ稚貝の潜砂行動と魚類による捕食試験. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告 38, 56-59.
- 岡本一利, 2000. 浜名湖におけるツメタガイによるアサリの食害. 静岡水試験報 35, 33-34.
- 岡本俊治, 2009. 第2章 三河湾のアサリ資源の現状と課題. 生田和正・日向野純也・桑原久実・辻本哲郎（編）アサリと流域圏環境一伊勢湾・三河湾での事例を中心として 115-126.
- 奥谷喬司, 2000. 日本近海産貝類図鑑. 東海大学出版会.
- Paillard, C., Allam, B., Oubella, R., 2004. Effect of temperature on defense parameters in Manila clam *Ruditapes philippinarum* challenged with *Vibrio tapetis*. Diseases of aquatic organisms 59, 249-262.
- Park, K.I., Choi, K.S., 2001. Spatial distribution of the protozoan *Perkinsus* sp. found in the Manila clams, *Ruditapes philippinarum*, in Korea. Aquaculture 203, 9-22.

- Park, K. I., Figueras, A., Choi, K. S., 2006. Application of enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) for the study of reproduction in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Mollusca: Bivalvia): II. Impacts of *Perkinsus olseni* on clam reproduction. *Aquaculture* 251, 182-191.
- Park, K.I., Tsutsumi, H., Hong, J.S., Choi, K.S., 2008. Pathology survey of the shortneck clam *Ruditapes philippinarum* occurring on sandy tidal flats along the coast of Ariake Bay, Kyushu, Japan. *Journal of Invertebrate Pathology* 99, 212-219.
- Park, K.I., Yang, H.S., Kang, H.S., Cho, M., Park, K.J., Choi, K.S., 2010. Isolation and identification of *Perkinsus olseni* from feces and marine sediment using immunological and molecular techniques. *Journal of Invertebrate Pathology* 105, 261-269.
- Peyre, M. L., Casas, S. M., Villalba, A., Peyre, J. L., 2008. Determination of the effects of temperature on viability, metabolic activity and proliferation of two *Perkinsus* species, and its significance to understanding seasonal cycles of perkinsosis. *Parasitology* 135, 505-519.
- Perkins, F. O., 1976. *Dermocystidium marinum* infection in oysters. *Marine Fisheries Review* 38, 19-21.
- Queiroga, F. R., Marques-Santos, L. F., Hégaret, H., Soudant, P., Farias, N. D., Schlindwein, A. D., & Mirella da Silva, P., 2013. Immunological responses of the mangrove oysters *Crassostrea gasar* naturally infected by *Perkinsus* sp. in the Mamanguape Estuary, Paraíba State (Northeastern, Brazil). *Fish and shellfish immunology*, 35, 319-327.
- Ray, S. M., 1952. A culture technique for the diagnosis of infections with *Dermocystidium marinum* Mackin, Owen, and Collier in oysters. *Science* 116, 360-361.
- Ray, S. M., 1996. Historical perspective on *Perkinsus marinus* disease of oysters in the Gulf of Mexico. *Journal of Shellfish Research* 15, 9-11.
- Rodríguez, F., Godoy, T., Navas, J. I., 1994. Cross-infection with *Perkinsus atlanticus* in *Ruditapes decussatus*, *Ruditapes philippinarum* and *Venerupis pullastra*. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists* 14, 24-27.
- Sabry, R. C., Rosa, R. D., Magalhães, A. R. M., Barracco, M. A., Gesteira, T. C. V., da Silva, P. M., 2009. First report of *Perkinsus* sp. infecting mangrove oysters *Crassostrea rhizophorae* from the Brazilian coast. *Dis. Aquat. Org.*, 88, 13-23.
- Sagristà, E., Durfort, M., Azevedo, C., 1995. *Perkinsus* sp. (Phylum Apicomplexa) in Mediterranean clam *Ruditapes semidecussatus* : ultrastructural observations

- of the cellular response of the host. *Aquaculture* 132, 153-160.
- Sanil, N. K., Vijayan, K. K., Kripa, V., Mohamed, K. S., 2010. Occurrence of the protozoan parasite, *Perkinsus olseni* in the wild and farmed Pearl Oyster, *Pinctada fucata* (Gould) from the Southeast coast of India. *Aquaculture* 299, 8-14.
- 酒井敬一, 小野寺淳一, 2006. 宮城県におけるアサリの *Perkinsus* 原虫感染症の疫学的調査. 宮城県水産研究報告 6, 77-81.
- 櫻井泉・瀬戸雅文, 1999. 海底地形の変化に対するアサリ稚貝の行動特性. 北海道立水産試験場研究報告 54, 41-46.
- Saldarriaga, J. F., McEwan, M. L., Fast, N. M., Taylor, F. J. R., Keeling, P. J., 2003. Multiple protein phylogenies show that *Oxyrrhis marina* and *Perkinsus marinus* are early branches of the dinoflagellate lineage. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 53, 355-365.
- 佐々木克之, 1998a. 内湾および干潟における物質循環と生物生産【27】干潟の漁業生物 1. 東京湾のアサリ. *海洋と生物* 20, 305-309.
- 佐々木克之, 1998b. 内湾および干潟における物質循環と生物生産【28】干潟の漁業生物 2. 三河湾のアサリ. *海洋と生物* 20, 404-409.
- 佐々木克之, 2001. 東京湾口部金沢湾におけるアサリ再生産の好的条件. *中央水研ニュース* 27.
- 佐々木克之, 2007. 内湾および干潟における物質循環と生物生産【47】瀬戸内海漁業 6. 兵庫県瀬戸内海区の漁業. *海洋と生物* 29, 591-597.
- 重田利拓・簿浩則, 2012. 魚類によるアサリ食害-野外標本に基づく食害魚種リスト-. *水産技術* 5, 1-19.
- 瀬川直治・菅沼光則, 1996. 漁場および飼育にみる捕食者キセワタガイと被食者アサリの関係について. *愛知県水産試験研究報告* 3, 7-15.
- 瀬川直治・菅沼光則, 1997. 伊勢湾小鈴谷干潟におけるツメタガイによるアサリの食害. *愛知県水産試験研究報告* 4, 41-47.
- 関口秀夫・石井亮, 2003. 有明海の環境異変-有明海のアサリの漁獲量激減の原因について. *海の研究* 12, 21-36.
- 関口秀夫, 2008. 沿岸域で生まれた海洋生物の分散とその生態学的意義. *沿岸海洋研究* 46, 85-100.
- Sheppard, B. J., Phillips, A. C., 2008. *Perkinsus olseni* detected in Vietnamese aquacultured reef clams *Tridacna crocea* imported to the USA, following a mortality event. *Diseases of aquatic organisms* 79, 229-235.

- Shimokawa, J., 2009. Studies on pathobiology of *Perkinsus olseni* and *Perkinsus honshuensis* infecting Manila clam *Ruditapes philippinarum*: pathogenicity and propagation property.
- Shimokawa, J., Yoshinaga, T., Ogawa, K., 2010. Experimental evaluation of the pathogenicity of *Perkinsus olseni* in juvenile Manila clams *Ruditapes philippinarum*. *Journal of Invertebrate Pathology* 105, 347–351.
- Siddall, M. E., Reece, K. S., Graves, J. E., Burreson, E. M., 1997. Total evidence refutes the inclusion of *Perkinsus* species in the phylum Apicomplexa. *Parasitology* 115, 165-176.
- 重田利拓・薄浩則, 2012. 魚類によるアサリ食害— 野外標本に基づく食害魚種リスト—. *Journal of Fisheries Technology* 5, 1-19.
- Soniat, T.M., Klinck, J.M., Powell, E.N., Hofmann, E.E., 2012. Understanding the success and failure of oyster populations: periodicities of *Perkinsus marinus* and oyster recruitment, mortality and size. *Journal of Shellfish Research* 31, 635-646.
- 反町稔, 2000. アコヤガイの大量斃死. *海洋と生物* 126, 39-44.
- Soudant, P., 2005. Diagnosis, pathology, and taxonomy of *Perkinsus* sp. isolated from the manila clam *Ruditapes philippinarum* in Korea. *Journal of aquaculture* 18, 207-214.
- Strayer, D. L., Caraco, N. F., Cole, J. J., Findlay, S., Pace, M. L., 1999. Transformation of freshwater ecosystems by bivalves. *BioScience* 49, 19-27.
- 鈴木輝明・武田和也・本田是人, 2003. 三河湾における環境修復事業の現状と課題 (特集 藻場・干潟を中心とする沿岸環境の保全・修復・創生 (2)). *海洋と生物* 25, 187-199.
- 高橋美希, 2011. *Perkinsus* 属原虫のアサリへの影響評価を目的とした、寄生譲許言う調査と攻撃試験法の改良. 東京大学修士論文 1-86.
- 武田和也・石田基雄, 2003. 土砂採取に伴う浚渫窪地における顕著な貧酸素化現象について. *愛知県水産試験場研究報告* 10, 7-14.
- 武田和也, 2005. 三河湾の人工干潟域に優占する 4 種の二枚貝類に対するスナヒトデ (*Ludia quinaria*) の捕食選好性. *愛知県水産試験場研究報告* 11, 37-42.
- 田中崇之・菅本裕介・宮崎郁美・伊藤裕太・浜口昌巳・野田泰一・小林達明, 2004. 東京湾人工渚におけるアサリ (*Ruditapes philippinarum* A. adames et reeve.) の個体群動態 (< 特集 > 第 35 回大会). *日本緑化工学会誌* 30, 193-198.
- 谷野賢二・永田晋一郎・相内雄大・津村憲, 2002. < 論文 > 低水温下におけるアサリの低塩分耐性に関する実験的検討. *北海道東海大学紀要理工学系* 14, 19-22.

- 手塚仁夫・久木田勇作・吉田好一郎・河辺博・原田征三郎, 1980. 菊池川河口アサリへい死実態調査. 熊本県のり研究所事業報告書 24, 289-247.
- Tezuka, N., Kamimura, S., Hamaguchi, M., Saito, H., Iwano, H., Egashira, J., Fukuda, Y., Tawaratsumida, T., Nagamoto, A., Nakagawa, K., 2012. Settlement, mortality and growth of the asari clam (*Ruditapes philippinarum*) for a collapsed population on a tidal flat in Nakatsu, Japan. *Journal of Sea Research* 69, 23-35.
- Thompson, P. C., Rosenthal, B. M., Hare, M. P., 2011. An evolutionary legacy of sex and clonal reproduction in the protistan oyster parasite *Perkinsus marinus*. *Infection, Genetics and Evolution* 11, 598-609.
- 鳥羽光晴, 2002. 千葉県のアサリ漁業の現状. 日本ベントス学会誌 57, 145-150.
- 堤裕昭・石澤紅子・富重美穂・森山みどり・坂本香織・門谷茂, 2002. 緑川河口干潟における盛土後のアサリ (*Ruditapes philippinarum*) の個体群動態. 日本ベントス学会誌 57, 177-187.
- 堤裕昭, 2005. 有明海に面する熊本県の干潟で起きたアサリ漁業の著しい衰退とその原因となる環境変化. 応用生態工学 8, 83-102.
- 籾浩則・崎山一考・山崎英樹, 2012. ナルトビエイによるアサリに対する食害の防除に関する水槽実験. 水産技術 5, 57-66.
- Umeda, K., Shimokawa, J., Yoshinaga, T., 2013. Effects of temperature and salinity on the in vitro proliferation of trophozoites and the development of zoosporangia in *Perkinsus olseni* and *P. honshuensis*, both infecting Manila clam. *Fish Pathology* 48,
- Umeda, K., Yoshinaga, T., 2012. Development of real-time PCR assays for discrimination and quantification of two *Perkinsus* spp. in the Manila clam *Ruditapes philippinarum*. *Diseases of Aquatic Organisms* 99, 215.
- Underwood, A. J., Fairweather, P. G., 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends in Ecology & Evolution* 4, 16-20.
- 渡邊晋士, 2006. アサリに寄生する *Perkinsus* 属原虫の病害性に関する研究. 東京大学修士論文 1-109.
- Wu, S. Q., Wang, C. X., Lin, X. M., Wang, Z. X., Li, X. F., Liu, J., Deng, J. H., Qiu, S. Y., 2011. Infection prevalence and phylogenetic analysis of *Perkinsus olseni* in *Ruditapes philippinarum* from East China. *Diseases of aquatic organisms* 96, 55-60.
- Villalba, A., Reece, K. S., Camino Ordás, M., Casas, S. M., Figueras, A., 2004. Perkinsosis in molluscs: a review. *Aquatic Living Resources* 17, 411-432.

- Villalba, A., Casas, S. M., López, C., Carballal, M. J., 2005. Study of perkinsosis in the carpet shell clam *Tapes decussatus* in Galicia (NW Spain). II. Temporal pattern of disease dynamics and association with clam mortality. *Diseases of aquatic organisms* 65, 257.
- 山下俊彦・松岡学, 1994. 波浪による二枚貝の挙動と減耗に関する実験的研究. 海洋開発論文集 10, 119-122.
- 山下俊彦・和田彰・松岡学・谷野賢二・明田定満, 1995. 振動流場での二枚貝の挙動に関する実験的研究. 海岸工学論文集 42, 506-510.
- 山中亮一・村井基彦・藤原奨・井上義行, 2007. 人為インパクトが海底生態系に及ぼす影響 (第五報): 「海の公園」 全域におけるアサリ現存量の分布特性と分布予測. 日本船舶海洋工学会講演会論文集 4, 503-506.
- Yang H. S., Park K. I., Donaghy L., Adhya M., Choi K. S., 2012. Temporal variation of *Perkinsus olseni* infection intensity in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Gomso Bay, off the west coast of Korea. *Journal of shellfish Research* 31, 685-690.
- 良永知義, 2005. 二枚貝の病気. 日本水産学会誌 71, 654-657.
- 良永知義, 2007. 貝類のパーキンサス原虫症. 海洋と生物 29, 321-327.
- Yoshinaga, T., Watanabe, S., Waki, T., Aoki, S., Ogawa, K., 2010. Influence of *Perkinsus* infection on the physiology and behavior of adult Manila clam *Ruditapes philippinarum*. *Fish Pathology* 45, 151-157.