

貧酸素環境がサルボウの鰓・腎臓組織に及ぼす影響

中牟田弘典・吉田賢二

Effect of Environmental Hypoxia on Ctenidium and Kidney of the Ark Shell, *Scapharca Kagoshimensis*

Hironori NAKAMUTA and Kenji YOSHIDA

はじめに

有明海佐賀県海域におけるサルボウ養殖は、ノリ養殖区画漁業権漁場とほぼ一致する漁場で、ノリ養殖の副業として春季から夏季に行われる重要な漁業である¹⁾。佐賀県におけるサルボウの漁獲量は、1998年以降は漸減傾向にある²⁾。この原因は、夏季に発生する大規模な貧酸素水塊により底層の溶存酸素濃度が著しく低下することによるものと推測されている³⁻⁶⁾。また、この海域での貧酸素化はサルボウを斃死させるのみでなく、貧酸素環境が解消した後にも成長を停滞させている⁷⁾と考えられる。

そこで、本研究では、室内実験系における貧酸素海水を用いた飼育がサルボウの鰓・腎臓組織に及ぼす影響を、ろ水速度、体腔液中プロピオン濃度および鰓・腎臓の組織切片観察により調べ、漁場で観察された海域の貧酸素化が原因と考えられる鰓・腎臓組織の異常がサルボウの成長停滞に及ぼす影響を考察したので報告する。

材料および方法

1. 供試個体

サルボウは、2012年12月6日に有明海佐賀県海域のサルボウ養殖漁場で平均殻長29.2mmのものを採取した。実験に供するために、まず、採取時の水温である11℃から20℃までは1m³角形FRP水槽(1.8×1.0×0.5m)に約1,000個体を収容し、*Chaetoceros gracilis*を1~5万細胞/mlの密度となるよう1日1回給餌し13日間かけて馴致した。次に、水温20℃から25℃までは、350mlプラスチック容器に1個体ずつ収容し、パスツ

ルピペットによる微通気を行い、*C. gracilis*を1~5万細胞/mlの密度となるよう1日1回給餌し14日間をかけて馴致した。馴致開始後28日から34日目までは、無給餌とした。なお、馴致期間中、1m³角形FRP水槽では水槽換えを、350mlプラスチック容器では飼育水の交換を毎日行った。

2. サルボウの室内飼育

サルボウの貧酸素海水飼育は、予め窒素置換によりDOが1mg/l未満となるよう紫外線殺菌ろ過海水を調整し、その後、調整した海水が入った350mlプラスチック容器にサルボウを1個体ずつ空気が入らないように収容・密閉後に水封し、水温25℃、塩分25条件下の恒温室内で行った(ステップ1)。

貧酸素海水飼育後の7日間の通気飼育は、予めエアーストーンによりDOが6mg/l以上となるよう紫外線殺菌ろ過海水を調整し、その後、調整した海水が入った350mlプラスチック容器にサルボウを1個体ずつ収容し、水温25℃、塩分25条件下の恒温室内でパスツールピペットによる微通気を実施しながら行った(ステップ2)。ステップ1, 2は、2013年1月8日から1月22日まで行った。なお、対照区として、ステップ2と同条件の水温、塩分、DOとなるよう紫外線殺菌ろ過海水を調整後、調整した海水が入った350mlプラスチック容器にサルボウを1個体ずつ収容し、直ちにパスツールピペットによる微通気を行った試験区を設けた。また、試験期間中の飼育水の交換は行わなかった。生死の判定は、毎日同時刻に刺激に対する反応の有無で判断し、斃死率および累積斃死率を求めた。

3. ろ水速度の測定

ろ水速度の測定は、*C. gracilis* を 20 万細胞/ml となるように調整した水温 25℃、塩分 25 の海水 1,000ml を入れた 1ℓ のプラスチック容器に貧酸素海水飼育 3, 7 日後のサルボウ（以下、貧酸素曝露 3 日区および 7 日区という）および貧酸素海水で 3, 7 日間飼育後に 7 日間の通気飼育を行ったサルボウ（以下、貧酸素曝露養生 10 日区および 14 日区という）を 1 個体ずつ収容し、微通気条件下で行った。ろ水速度は、1, 2, 3 時間後にフックス・ローゼンタール血球計算板により、*C. gracilis* の細胞数を測定し、その減少速度により算出した。

4. 鰓の損傷レベルの把握

鰓の損傷レベルは、ろ水速度測定が終了したサルボウを鰓が損傷ないように開殻後、既報⁸⁾の基準を用いて判定した。

5. 体腔液のプロピオン酸濃度の測定

鰓・腎臓組織の損傷との関連性を把握するため、二枚貝の嫌氣的代謝産物のひとつとされるプロピオン酸⁹⁾の体腔液中の濃度を測定した。体腔液のプロピオン酸濃度測定用検体として、ろ水速度および鰓の損傷レベルの判定が終了したサルボウのうち、代表的なものを試験区毎に 10 検体選定した。但し、10 検体に満たない場合は、全てを検体とした。

プロピオン酸測定用体腔液は、パスツールピペットを用いて約 1ml 採取し、冷却遠心分離（4℃、1000 rpm、10 分）後に上清 0.5ml を分取した。分取した上清 0.5 ml に等量の 4% 過塩素酸溶液を添加後、-20℃ で冷凍保存したものを分析試料とした。体腔液のプロピオン酸濃度は、分析試料を HPLC（BTB ポストカラム可視吸光検出法）により測定し、1ml あたりの値 ($\mu\text{g}/\text{ml}$) として算出した。

6. 鰓・腎臓組織の観察

鰓・腎臓組織の観察には、ろ水速度の測定、鰓の損傷レベルの判定および体腔液の採取が終了したサルボウを用いた。まず、Davidson 液で固定した鰓および軟体部を常法によりアルコール脱水してパラフィン包埋した。その後、ミクロトームにより 5 μm の厚さの組織切片を作製し、常法である Mayer's Hematoxylin and Eosin (H-E) 染色後に光学顕微鏡で観察した。鰓組織においては、鰓糸上皮細胞に異常が認められたもの、腎臓組織においては、腎臓上皮細胞に異常が認められたものを組織異常個体とした。

7. 統計分析

統計分析は、試験開始前、貧酸素曝露 3, 7 日区および貧酸素曝露養生 10, 14 日区のろ水速度の差およびステップ 1, 2 後の鰓損傷レベル 1, 2, 3 の検体のろ水速度の差について、Wilcoxon 順位和検定¹⁰⁾により行った。

結 果

1. 斃死率およびろ水速度

試験開始前、対照区、ステップ 1, 2 の斃死率およびろ水速度を表 1 に示した。

ステップ 1 における斃死率は、貧酸素曝露 3 日区が 0%、7 日区が 46.7% であった。ステップ 2 の斃死率は、貧酸素曝露養生 10 日区が 33.3%、14 日区が 80.0% であった。また、ステップ 1, 2 を通した累積斃死率は、貧酸素 3 日間曝露が 33.3%、7 日間曝露が 89.3% であった。なお、対照区では斃死はみられなかった。

試験開始前のろ水速度は、845 ml/ind/hr であったのに対し、貧酸素曝露 3 日区では 265 ml/ind/hr、貧酸素曝露 7 日区では 190 ml/ind/hr と試験開始前に比べ有意に低く、貧酸素曝露期間が長いほど低下する傾向が

表 1 試験開始前、対照区、ステップ 1, 2 の斃死率およびろ水速度

試験区	検体数	斃死率 (%)	個体あたりのろ水速度*1 (ml/ind/hr)	試験区	検体数	斃死率 (%)	個体あたりのろ水速度*1 (ml/ind/hr)	累積斃死率 (%)
試験開始前	10	—	845 ± 411	対照	30	0.0	701 ± 326	0.0
ステップ 1 (貧酸素海水飼育)				ステップ 2 (貧酸素曝露後の 7 日間の通気飼育)				
貧酸素曝露 3 日区	30	0.0	265 ± 220*2	貧酸素曝露養生 10 日区	20	33.3	737 ± 446	33.3
貧酸素曝露 7 日区	30	46.7	190 ± 247*2	貧酸素曝露養生 14 日区	6	80.0	724 ± 390	89.3

* 1: 測定値は平均 ± 標準偏差

* 2: 有意水準 1% で試験開始前との間に有意差あり

あった。また、ステップ2後のろ水速度は、貧酸素曝露養生10日区では737 ml /ind/hr、貧酸素曝露養生14日区では724 ml /ind/hrであり、7日間の通気飼育により共に回復した。なお、対照区では701 ml /ind/hrであり、顕著なるろ水速度の低下は認められなかった。

2. 鰓損傷率および鰓の損傷レベルとろ水速度との関係

試験開始前、対照区、ステップ1, 2の鰓損傷レベル毎の割合、鰓損傷率およびろ水速度を表2に示した。

ステップ1後の鰓損傷率は、貧酸素曝露3日区では33.3%、7日区では70.0%であり、貧酸素曝露期間が長いほど高率であった。また、ステップ2後の鰓損傷率は、貧酸素曝露養生10日区が15.0%、貧酸素曝露養生14日区が0%であった。なお、対照区では鰓の損傷は認められなかった。

鰓損傷レベルとろ水速度との関係を見ると、貧酸素曝露3日区では、レベル1のろ水速度が361 ml /ind/hr、レベル2が90 ml /ind/hr、レベル3が10 ml /ind/hr

であった。貧酸素曝露7日区では、レベル1が435 ml /ind/hr、レベル2が111 ml /ind/hr、レベル3が65 ml /ind/hrであった。また、貧酸素曝露養生10日区では、レベル1が834 ml /ind/hr、レベル2が187 ml /ind/hrであった。

貧酸素曝露3, 7日区共にろ水速度は、レベル1に比べレベル2, 3が、レベル2に比べレベル3が有意に低く、レベルが高いほど低下した。また、貧酸素曝露養生10日区でも、レベル1に比べレベル2が有意に低かった。

3. 鰓の損傷レベルと体腔液のプロピオン酸濃度との関係

試験開始前、対照区、ステップ1, 2の鰓損傷レベル毎のプロピオン酸の検出検体数および濃度を表3に示した。

ろ水速度測定(3時間の微通気飼育)後に採取した体腔液からプロピオン酸が検出されたのは、貧酸素曝露3, 7日区の鰓損傷レベル3の検体のみで、濃度は14, 12, 16 μg/mlであった。

表2 試験開始前、対照区、ステップ1, 2における鰓損傷レベル毎の割合、鰓損傷率およびろ水速度

試験区	検体数	鰓の損傷レベル毎の割合 (%) および 個体あたりのろ水速度(ml/ind/hr)*1			鰓損傷率*2 (%)	試験区	検体数	鰓の損傷レベル毎の割合 (%) および 個体あたりのろ水速度(ml/ind/hr)*1			鰓損傷率*2 (%)
		レベル1	レベル2	レベル3				レベル1	レベル2	レベル3	
試験開始前	10	100.0 (845 ± 411)	0.0 (-)	0.0 (-)	0.0	対照	30	100.0 (701 ± 326)	0.0	0.0	0.0
ステップ1 (貧酸素海水飼育)					ステップ2 (貧酸素海水飼育後の7日間の通気飼育)						
貧酸素曝露3日目	30	66.7 (361 ± 210)	26.7 (90 ± 31)*3	6.6 (10 ± 0)*4	33.3	貧酸素曝露養生10日目	20	85.0 (834 ± 412)	15.0 (187 ± 20)*3	0.0 (-)	15.0
貧酸素曝露7日目	30	30.0 (435 ± 348)	30.0 (111 ± 38)*3	40.0 (65 ± 23)*5	70.0	貧酸素曝露養生14日目	6	100.0 (724 ± 390)	0.0 (-)	0.0 (-)	0.0

*1: 括弧無しは鰓損傷レベル毎の割合、括弧内が鰓損傷レベル毎のろ水速度(測定値は、平均±標準偏差)

*2: レベル2+レベル3

*3: 有意水準1%でレベル1との間に有意差あり

*4: 有意水準5%でレベル2との間に有意差あり

*5: 有意水準1%でレベル2との間に有意差あり

表3 試験開始前、対照区、ステップ1, 2の鰓損傷レベル毎のプロピオン酸の検出検体数および濃度

試験区	検体数	プロピオン酸の 検出検体数*1			プロピオン 酸濃度*2 (μg/ml)	試験区	検体数	プロピオン酸の 検出検体数*1			プロピオン 酸濃度*2 (μg/ml)
		レベル1	レベル2	レベル3				レベル1	レベル2	レベル3	
試験開始前	10	10(0)	-	-	-	対照	10	10(0)	-	-	-
ステップ1 (貧酸素海水飼育)					ステップ2 (貧酸素海水飼育後の7日間の通気飼育)						
貧酸素曝露3日目	10	1(0)	8(0)	1(1)	14	貧酸素曝露養生10日目	10	8(0)	2(0)	-	-
貧酸素曝露7日目	10	4(0)	4(0)	2(2)	12 16	貧酸素曝露養生14日目	6	6(0)	-	-	-

*1: 括弧無しは鰓損傷レベル毎のプロピオン酸濃度測定検体数、括弧内が検出された検体数

*2: プロピオン酸濃度は、全てのデータを表記

4. 鰓の損傷レベル毎の鰓および腎臓組織の異常状況

鰓損傷レベル毎の鰓および腎臓組織の代表的な H-E 染色像を図 1 に示した。また、試験開始前、対照区、ステップ 1, 2 の鰓損傷レベル毎の鰓および腎臓組織の異常検体数を、それぞれ表 4, 5 に示した。

鰓の H-E 染色像 (図 1-a~c) をみると、試験開始前のレベル 1 の検体では鰓糸上皮細胞に異常は認められなかった (図 1-a) もの、貧酸素曝露 3 日区のレベル 2 の検体では、鰓糸上皮細胞の一部に萎縮 (図 1-b-①) や繊毛の剥離 (図 1-b-②) が認められた。さらに、レベル 3 の検体では、鰓糸上皮細胞の広範囲な萎縮 (図 1-c-①) と繊毛の剥離 (図 1-c-②) が認められると共に、その一部が壊死・崩壊 (図 1-c-③) し、赤血球の組織外への流出 (図 1-c-④) も認められた。

腎臓の H-E 染色像 (図 1-d~f) をみると、試験開始前のレベル 1 の検体では腎臓上皮細胞に異常は認められなかった (図 1-d) もの、レベル 2, 3 の検体では腎臓上皮細胞の一部に壊死 (図 1-e,f-⑤) や褐色顆粒の沈着 (図 1-e,f-⑥) が認められた。

鰓および腎臓組織の異常の有無については、上述した鰓糸上皮細胞の萎縮、繊毛の剥離、壊死・崩壊および腎臓上皮細胞の壊死、褐色顆粒の沈着の有無により判断した。

鰓組織は、表 4 に示すようにステップ 1, 2 後のレベル 1 の検体では異常は認められなかったものの、レベル 2, 3 の全ての検体で異常が認められた。また、腎臓組織は、表 5 に示すようにステップ 1 後のレベル 1 の検体では異

常は認められなかったものの、レベル 2 の検体では 12 検体中 10 検体で、レベル 3 では全ての検体で異常が認められた。さらに、ステップ 2 後のレベル 1 の検体でも 14 検体中 7 検体で、レベル 2 の全ての検体で異常が認められた。また、レベル 2, 3 の 17 検体全てで腎臓組織に褐色顆粒の沈着が認められた。なお、試験開始前および対照区では鰓および腎臓組織の異常は認められなかった。

考 察

1. 鰓糸上皮細胞の異常とろ水速度の低下との関係

中牟田ら⁸⁾は、溶存酸素飽和度の低下に伴うろ水速度の低下は、鰓の損傷により繊毛運動が不活発となって誘発されたと推察している。このため、本試験では、鰓損傷の程度とろ水速度との関係および鰓損傷の程度を組織学的に把握するため、貧酸素 3, 7 日間曝露後の鰓損傷率、ろ水速度および鰓組織の異常状況を調べた。

サルボウのろ水速度は、貧酸素曝露期間が長いほど低下する傾向があった (表 1)。また、鰓損傷率は、貧酸素曝露期間が長いほど高い傾向があった (表 2)。さらに、鰓損傷レベルが高いほど、ろ水速度は有意に低下したことから (表 2)、貧酸素曝露後のろ水速度の低下は、鰓の損傷に起因することが示唆された。また、貧酸素曝露後の検体のうち、鰓損傷レベル 2, 3 の検体の鰓の組織切片をみると、鰓糸上皮細胞の萎縮、壊死・崩壊および繊毛の剥離 (図 1-b,c) が認められた。

表 4 試験開始前、対照区、ステップ 1, 2 の鰓損傷レベル毎の鰓組織異常検体数

試験区	検体数	鰓組織の異常検体数*1			試験区	検体数	鰓組織の異常検体数*1		
		レベル 1	レベル 2	レベル 3			レベル 1	レベル 2	レベル 3
試験開始前	10	10(0)	-	-	対照	10	10(0)	-	-
ステップ 1 (貧酸素海水飼育)					ステップ 2 (貧酸素曝露後の 7 日間の通気飼育)				
貧酸素曝露 3 日目	10	1(0)	8(8)	1(1)	貧酸素曝露養生 10 日目	10	8(0)	2(2)	-
貧酸素曝露 7 日目	10	4(0)	4(4)	2(2)	貧酸素曝露養生 14 日目	6	6(0)	-	-

* 1: 括弧無しは鰓損傷レベル毎の観察検体数、括弧内が異常が認められた検体数

表 5 試験開始前、対照区、ステップ 1, 2 の鰓損傷レベル毎の腎臓組織異常検体数

試験区	検体数	腎臓組織の異常検体数*1			試験区	検体数	腎臓組織の異常検体数*1		
		レベル 1	レベル 2	レベル 3			レベル 1	レベル 2	レベル 3
試験開始前	10	10(0)	-	-	対照	10	10(0)	-	-
ステップ 1 (貧酸素海水飼育)					ステップ 2 (貧酸素海水飼育後の 7 日間の通気飼育)				
貧酸素曝露 3 日目	10	1(0,0)	8(7,7)	1(1,1)	貧酸素曝露養生 10 日目	10	8(2,2)	2(2,2)	-
貧酸素曝露 7 日目	10	4(0,0)	4(3,3)	2(2,1)	貧酸素曝露養生 14 日目	6	6(5,5)	-	-

* 1: 括弧無しは鰓損傷レベル毎の観察検体数、括弧内の左側が異常が認められた検体数で右側が褐色顆粒が認められた検体数

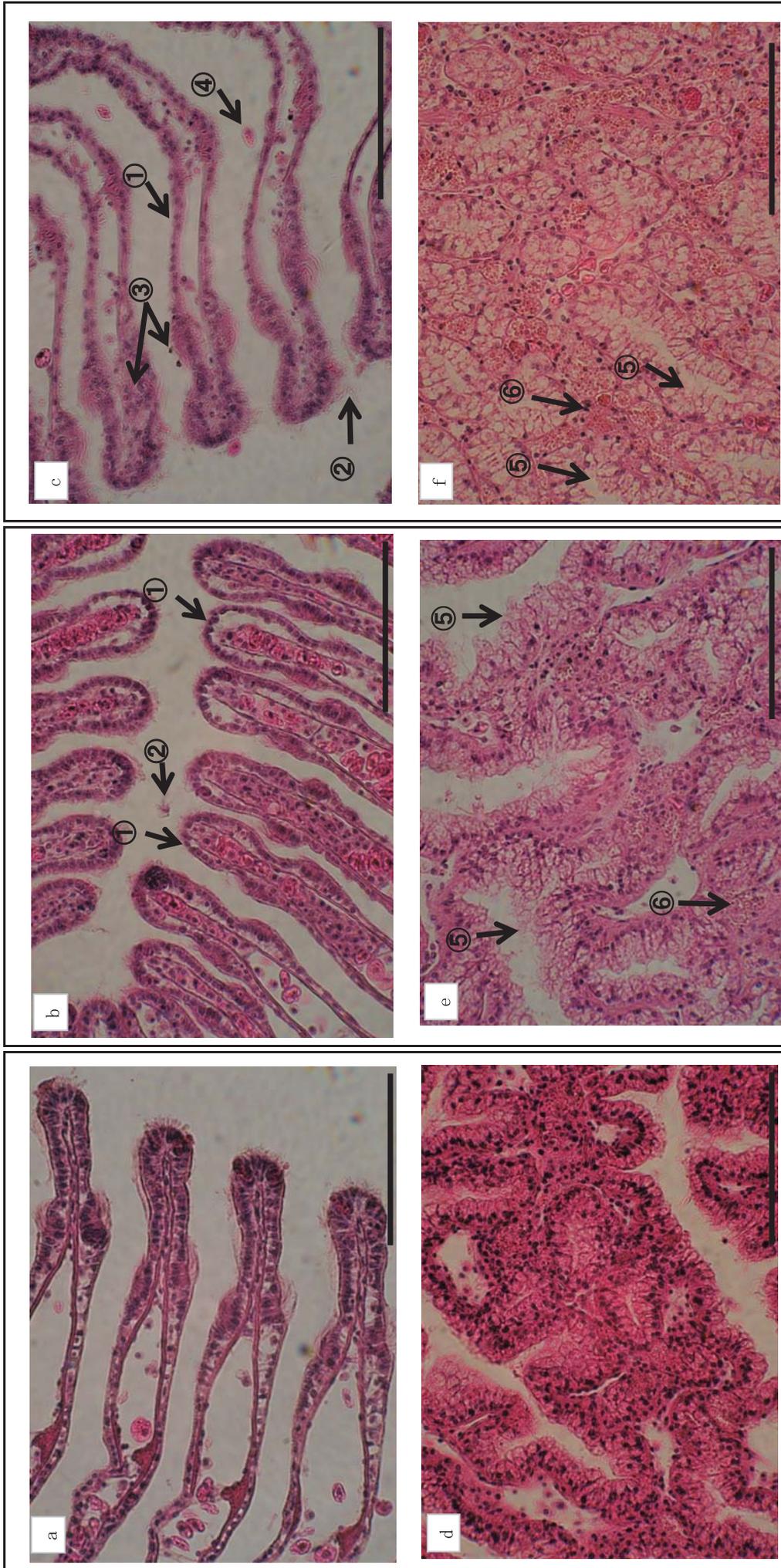


図1 鰓損傷レベル毎の鰓および腎臓組織のH-E染色像

*スケールバーは、すべて100 μm

①鰓糸上皮細胞の萎縮箇所, ②鰓糸繊毛の剥離箇所, ③鰓糸上皮細胞の壊死崩壊箇所, ④赤血球の組織外への流出箇所, ⑤腎臓上皮細胞の壊死箇所の沈着箇所

鰓糸繊毛は、外套膜の中に海水を引き入れる機能を有していること¹¹⁾、鰓を通過させる水量（換水量）は、鰓の繊毛の活動度と正の相関があること¹²⁾から、上述したろ水速度の低下は、鰓糸上皮細胞の萎縮、壊死・崩壊による鰓糸繊毛の機能低下が原因のひとつと推察された。

2. 鰓糸繊毛の機能低下が原因のひとつと推察されるろ水速度の低下

2012年に実施した移植試験は、貧酸素水塊が最も発達した7月中旬から8月上旬を挟んで実施し、貧酸素条件が比較的緩やかな漁場に移植したサルボウが、厳しい漁場に移植したサルボウに比べ有意に成長量が大きかったという結果が得られている⁷⁾。金子ら¹³⁾は、溶存酸素飽和度が50%程度を下回るとサルボウのろ過速度が低下し、成長が停滞すると報告している。また、アサリにおいても貧酸素海水曝露後にろ水速度は大きく減少するとの報告がある¹⁴⁾。このように、貧酸素に曝されることにより、ろ水速度が低下し成長が停滞する現象はいくつか報告されている。

貧酸素曝露後のろ水速度の低下は、上述したように鰓糸繊毛の機能低下が原因のひとつと推察されたものの、貧酸素曝露後のろ水速度の低下および鰓糸繊毛の機能低下の継続期間は明確でなく、その関連性も明らかとなっていない。このため、本試験では、貧酸素曝露により損傷を受けた鰓の回復の程度を組織学的および機能的に把握するため、貧酸素曝露後（ステップ1）と養生後（ステップ2）の鰓損傷率、ろ水速度および鰓組織の異常状況を調べた。

ステップ1、2後のろ水速度および鰓損傷率を比較すると、ろ水速度は試験開始前に比べステップ1後に有意に低下したもののステップ2後には試験開始前とほぼ同水準に回復した（表1）。また、鰓損傷率は、ステップ1後よりステップ2後が低く、ステップ1後の鰓損傷レベル3の割合が高かった7日間曝露の減少が大きかった（表2）。中牟田ら⁸⁾は、本試験とほぼ同条件の貧酸素3日間曝露（水温27℃、塩分25、DO1mg/l以下、供試サルボウ：平均殻長30.7mm）後および7日間の通気飼育後の鰓損傷率を調査し本試験と同様の結果を得ており、損傷を受けた鰓はサルボウにとって良好と思われる環境の下では、一定の期間を経て回復すると報告している。

これらのことから、貧酸素曝露により損傷レベル2程度の鰓の損傷、すなわち、鰓糸上皮細胞の一部の萎縮および繊毛の剥離が認められた検体（図1-b）については、7日間の通気飼育によりろ水速度が回復することが示唆

された。

以上のことから、鰓糸繊毛の機能低下が原因のひとつと推察されるろ水速度の低下期間は、鰓の損傷状態によって変わるが7日以内と想定された。

3. 腎臓組織の異常とろ水速度の低下との関連性

鈴木ら¹⁵⁾は、中海において貧酸素強度が異なる地点の底層におけるサルボウの1年間の殻長の成長量を比較して、貧酸素強度が低かった地点で垂下養殖したサルボウの成長量が有意に高いことを報告している。上月ら¹⁴⁾は、殻長 $28 \pm 1.7\text{mm}$ のアサリを用いて水温25℃、塩分28psu、DO $3.0 \pm 0.2\text{mg/l}$ の貧酸素海水に7日間曝露させ、その後44日間にわたり生残したアサリのろ水速度の測定を実施している。その結果、曝露後に大きく減少したろ水速度は、養生3、7日目には回復する傾向が認められたものの、21、30日目には再び減少し、44日間の飼育で肥満度が18.8から17.9に減少したと報告している。

上述したように、鰓糸繊毛の機能低下が原因と推察されるろ水速度の低下期間を7日以内と想定した場合、吉田・中牟田⁷⁾、鈴木ら¹⁵⁾が報告している長期にわたる成長停滞と、上月ら¹⁴⁾が報告している曝露後21、30日目のろ水速度の低下現象を十分説明できない。これらのことから、鰓糸繊毛の機能低下以外のろ水速度の低下要因やろ水速度の低下に起因しない成長停滞の原因が想定された。

本試験において、貧酸素曝露後の検体で腎臓上皮細胞の一部に壊死や褐色顆粒の沈着が認められた（図1-e-f）。これらの異常は、鰓糸上皮細胞に異常が認められた17検体全てで、さらに、ステップ2後において鰓糸上皮細胞に異常が認められなかった14検体中7検体でも認められ、その割合は7日間曝露が高い結果が得られた（表4、5）。さらに、ろ水速度測定（3時間の微通気飼育）後に採取した体腔液からプロピオン酸が検出された検体は、鰓糸上皮細胞の広範囲な萎縮（図1-c-①）および繊毛の剥離（図1-c-②）、組織の一部の壊死・崩壊（図1-c-③）に加え、腎臓上皮細胞の一部の壊死（図1-f-⑤）や褐色顆粒の沈着（図1-f-⑥）も認められた（表3）。

松里¹⁶⁾は、1981年岡山県寄島で採捕された衰弱サルボウの病理組織学的検討を行い、鰓糸上皮の顕著な退縮および腎管周辺組織中に多数の褐色顆粒を確認している。また、長内¹⁷⁾は、異常ホタテガイの腎組織に褐色顆粒（腎顆粒）が過剰に蓄積していること、腎顆粒が脂肪あるいはその誘導体からなる色素であることから、脂肪

代謝の活性低下または異常との関係性について言及している。

これらのことから、腎臓上皮細胞への褐色顆粒の沈着は、腎臓機能の低下を反映した現象かも知れない。また、ろ水速度低下に腎臓機能の低下が関与している可能性も否定できない。今後、これらの点については検討が必要である。

貧酸素曝露後の長期にわたる成長停滞の原因を解明するためには、異なる貧酸素強度で曝露した検体を適切な環境下において飼育し、成長量とろ水速度、鰓・腎臓組織の異常との関係を明らかにする必要がある。

文 献

- 1) 真崎邦彦・小野原隆幸 (2003) : 有明海湾奥部におけるサルボウの漁獲実態と分布状況. 佐有水研報, (21), 29-36.
- 2) 真崎邦彦・小野原隆幸 (2009) : 有明海湾奥部におけるサルボウ稚貝の発生と気象条件について. 佐有水研報, (24), 13-18.
- 3) 岡村和麿・田中勝久・木元克則・藤田孝康・森勇一郎・清本容子 (2010) : 有明海北西部における貧酸素水塊と底質がサルボウの大量斃死に与える影響. 水産海洋研究, 74 (4), 197-207.
- 4) 平成 21 年度有明海特産魚介類生息環境調査 (佐賀県沖) (2009) : サルボウ適正生息環境調査結果報告書 (九州農政局委託事業)
- 5) 平成 22 年度有明海特産魚介類生息環境調査 (佐賀県沖) (2010) : サルボウ適正生息環境調査結果報告書 (九州農政局委託事業)
- 6) 平成 23 年度有明海特産魚介類生息環境調査 (佐賀県沖) (2011) : サルボウ適正生息環境調査結果報告書 (九州農政局委託事業)
- 7) 吉田賢二・中牟田弘典 (2014) : 標識放流サルボウの追跡調査. 佐有水研報, (27), 19-25.
- 8) 中牟田弘典・藤崎博・吉田賢二 (2013) : 2011 年秋季から冬季に発生したサルボウの異常斃死. 佐有水研報, (26), 33-48.
- 9) P. W. Hochachka (1984) : 低酸素適応の生化学 - 酸素なき世界で生きぬく生物の戦略. 橋本周久・安部宏喜・渡部終五訳). 40-54, 恒星社厚生閣, 東京.
- 10) Q IANS S. S. (2011) : 環境科学と生態学のための R 統計, 大森浩二・井上幹生・畑啓生 監訳. 82-83, 共立出版, 東京.
- 11) ノリ色落ち対策に寄与する二枚貝増養殖技術ガイドライン (2012). 67-72.
- 12) J. E. Winter (1978) : A review on the knowledge of suspension-feeding in lamellibranchate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture*, 13, 1-33.
- 13) 金子健司・橋口晴穂・宮向智興・今尾和正・和久光靖・石田基雄・鈴木輝明 (2011) : 三河湾におけるサルボウの初期成長に及ぼす貧酸素の影響. *水産工学*, 48(2), 109-116.
- 14) 上月康則・山中亮一・松重摩耶・齋藤梓・岩雲貴俊・石田達憲・大谷壮介 (2011) : 貧酸素によるアサリのろ水機能への後遺障害に関する研究. *土木学会論文集 B 2 (海洋工学)*, 67(2), 1006-1010.
- 15) 鈴木秀幸・山口啓子・瀬戸浩二 (2012) : 中海におけるサルボウガイの生残と成長におよぼす低酸素および低塩分の影響. *水産増殖*, 60(2), 261-268.
- 16) 松里寿彦 (1982) : サルボウの病理組織学的研究. サルボウ斃死要因解明のための養殖試験 (昭和 57 年度), 39-45.
- 17) 長内健治 (1977) : 異常ホタテガイ発生機構の基礎的研究. 青森県水産増殖センター事業概要 (昭和 52 年度), 8, 100-123.