

キノコ伝道師の流儀 : 44年間の研究回想とこれからへの提案

大賀, 祥治
九州大学農学研究院環境農学部門森林環境科学講座

<https://doi.org/10.15017/2232302>

出版情報 : 九州大学農学部演習林報告. 100, pp.47-62, 2019-03. 九州大学農学部附属演習林
バージョン :
権利関係 :

キノコ伝道師の流儀 —44年間の研究回想とこれからへの提案—

大賀 祥治

キノコに関わる研究成果に関して、大学院生から教授退任時までの1976年から2019年までの44年間にわたって公表してきたものを取りまとめたものである。キノコの生理、生態から生育特性および栽培方法まで論述し、この間の研究進展やこれからの研究方針に対する方向性を示した。シイタケの原木適性、トリコデルマ属菌との拮抗作用、シイタケ生育促進物質、菌床の熟成度判定法、子実体発生時の酵素活性変動、酵素遺伝子の消長、電気パルス刺激、マツタケ発生促進、冬虫夏草の生理と人工栽培などで、キノコの生育特性および栽培について述べている。

キーワード：キノコ、シイタケ、マツタケ、冬虫夏草、電気パルス刺激

This review article is described on my mushroom science research achievement during 44 years from the Master course 1976 to Professor final year 2019. These are adaptivity on *Lentinula edodes* bed log, antagonism for *Trichoderma* sp., promotion of *L. edodes* mycelial growth and fructification, judgment of substrate maturation, extracellular enzyme activities during fructification, enzyme genes changes in fructification, electric pulse stimulation, promotion on *Tricholoma matsutake* growth, artificial cultivation of *Ophiocordyceps sinensis*.

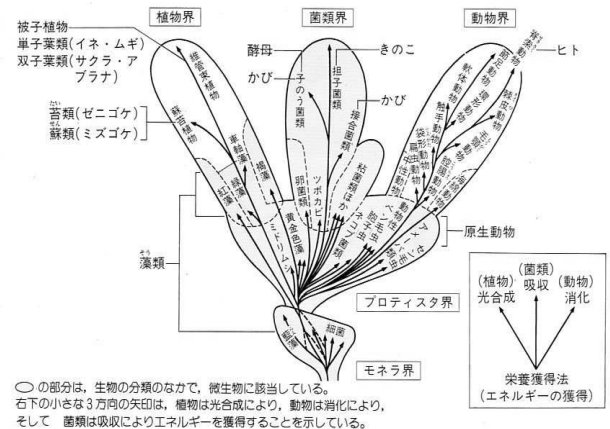
Key words: mushroom, *Lentinula edodes*, *Tricholoma matsutake*, *Ophiocordyceps sinensis*, electric pulse stimulation

1. はじめに

キノコとは、菌類が作る大型の繁殖器官（子実体）を指している用語である。かつ、子実体を形成できる真核菌類をキノコと呼んでいる（大賀 2003a）。4億年くらい前に出現しており、そのころ植物が陸上生活をはじめたが、その根に菌根が形成されて共生していた。恐竜が活動した中生代ジュラ紀から白亜紀にハラタケ目やヒダナシタケ目のキノコが登場した。生物界でのキノコの位置づけは、菌界に属している。「キノコ」の生物界での位置づけは、ホイッタカーによって提案された5界系統図においては、菌界に属している（Whittaker 1969）（図1）。菌界は植物界や動物界と同格に扱われているが、植物と同じような構造をもっており、葉緑素などの光合成色素を持たず、ほかの生物体、または有機物の分解によって生活している。キノコを作るのは真核菌類のなかの変形菌類（Harakon *et al.* 2012）と、子の菌類、そして担子菌であり、なかでも担子菌が大多数を占めている。近年の遺伝子工学の進展に伴って、キノコの系統樹など分類学がDNA配列によって再編成されている（大賀 1997a; 2002a; Imtiaj *et al.* 2010; 2011a; 2011c）

我が国では、キノコとの関わりが古く、平安時代の今昔物語ではキノコの話が記されている。キノコが親しまれ、食用として、また幻覚材料として用いられていたようである。平家物語、宇治拾遺物語、古今著聞集などにもキノコが登場している。その他の古い料理書にも、ヒラタケ（*Pleurotus ostreatus*）やシイタケ（*Lentinula edodes*）などの

キノコ類が盛んに食材として取り扱われている。いずれも山野に自生する野生キノコを食べていたわけであるが、希少価値のある相当な贅沢品であったことが想像される（大賀 2004a; 2005a; 2015）。キノコ栽培では、シイタケが最も古い歴史をもっている。1600年頃に豊後（大分）や伊豆（静岡）を中心に人工栽培が開始された。原始的な手法で、クヌギ、コナラ類の原木にナタ目を入れ、自然に浮遊する胞子の付着を待つといったものであった。キノコ産業は、1940年代の純粋培養菌の発明を機に1950年代に入る



○の部分は、生物の分類のなかで、微生物に該当している。右下の小さな3方向の矢印は、植物は光合成により、動物は消化により、そして菌類は吸収によりエネルギーを獲得することを示している。

(Whittaker, R.H., Science, 163, 150(1969)より)

Fig. 1 Five series diagram of Whittaker
図1 ホイッタカーの5界系統図

Ohga, S.: Style of mushroom evangelist -44 years research reminiscence and suggestion-

E-mail: ohga@forest.kyushu-u.ac.jp 〒 811-2415 福岡県糟屋郡篠栗町津波黒 394

九州大学農学研究環境農学部門森林環境科学講座

Division of Forest Environmental Science, Department of Agro-environmental Sciences, Faculty of Agriculture, Kyushu University

と急速な発展と遂げてきた（中村 1983; 古川・林 1992; 大賀 2013a）。

社会的なニーズの高まりにつれて、研究面では、遺伝子レベルでの解析や新品種の開発（Nogami *et al.* 2002）、キノコに含まれる機能性成分（河岸・杉山 1995; 江口 2001; Meng *et al.* 2012）、薬理効果を対象とした研究（宮澤ら 2005; 2006; 宮澤・大賀 2008; Miyazawa *et al.* 2008）が進められた。一方、全国に散在する 60 以上のキノコ同好会で野生キノコの生態を楽しみ、それを食材として活用されようとする方々などキノコに対する興味は、「ミクロからマクロまで」多岐にわたってきている（大賀 2004a）。また実践面では、400 年の歴史を有するシイタケ原木栽培技術を背景に、中山間地で営々とキノコ栽培を続けておられる生産者から、最新のロボットを導入して大量生産を国内外で展開する企業まで「ローカリゼーションとグローバリゼーション」のもと広範囲にわたってきている（大賀 2005a; 2005b）。各国でのキノコ栽培の可能性について検討されている（Leonowicz *et al.* 2002; Chioza and Ohga 2014a; Gamage and Ohga 2018a）。

2. 生活環と生態

キノコは、生殖器官である子実体のひだの部分に無数の担子柄がつき、性の異なる 2 または 4 個の胞子がつくられ、成熟すると多くの胞子が落下してくる。胞子は適当な環境のもとで発芽し、菌糸に成長する。この菌糸は、1 個の核を有するもので一次菌糸とよばれ、別の胞子から発芽してできた他の一次菌糸と融合し、2 個の核をもつ二次菌糸となる。これらは細胞隔壁にクランプコネクション（clamp connection）という突起をもつことで、顕微鏡下で判別できる。これがさらに栄養を吸収し、原基を形成して子実体を形成する（図 2）。したがって、子実体は二次菌糸のかたまりそのものである。子実体の主要構成成分は、グルコースで構成される多糖であるグルカンと、キチンからなっている（大賀 2002a）。

キノコは、酸素を吸収し炭酸ガス（CO₂）を排出する従

属栄養生物である。生命を維持し成長するためにエネルギー代謝を行い、代謝物は生体内で複雑な酸化反応により、その大部分は最終的に CO₂ と水となる。エネルギー源となる栄養物質は、主としてセルロースやデンプンのような炭水化物である。これらの物質は加水分解されて単糖となったのち菌体内に吸収され、ヘキソース・モノフェosphate（HMP）経路やエムデン・マイヤーホフ・パルナス（EMP）経路、さらにトリカルボン酸（TCA）回路を経てエネルギーに転換される（大賀 1998a）。

キノコは生活法から見て、腐生性（木材腐朽菌、腐植菌）のもの、寄生性（冬虫夏草菌、菌根菌（共生））のものがある（図 3）。腐生性のキノコは枯れ木、落ち葉、堆肥などから養分をとるもので、枯れ木につくものは一般にセルロースやリグニンの分解力があり、木材腐朽菌と呼ばれている（大賀 2003a）。「さるのこしかけ」といわれている硬質のキノコのほか、シイタケ、ヒラタケ、エノキタケ（*Flammulina velutipes*）、ナメコ（*Pholiota nameko*）、ブナシメジ（*Hypsizigus marmoreus*）、マイタケ（*Glifola frondosa*）なども木材腐朽菌で、菌糸体を材の内部に蔓延させて、これらを分解、吸収して生活している。堆肥などを分解して養分をとるものは腐植菌で、ツクリタケ（*Agaricus bisporus*、一般的にマッシュルームと呼ばれている）、フクロタケ（*Volvariella volvacea*）、ヒメマツタケ（*Agaricus blazei*）、ササクレヒトヨタケ（*Coprinus comatus*）などがある。腐植菌の子実体は輪状に発生することがあり、菌輪と呼ばれており、「フェアリーリング（妖精の輪）」や「天狗の土俵」として、世界の東西で広く親しまれている。菌輪は菌床の先端成長に伴って、年々外に広がって大きくなる。芝生上でよく見られ、菌糸の蔓延した部分は窒素分などの養分が溶出するため、円状に芝生色が濃くなっている。また林内でも、菌輪を観察できる。これら腐生性のキノコは

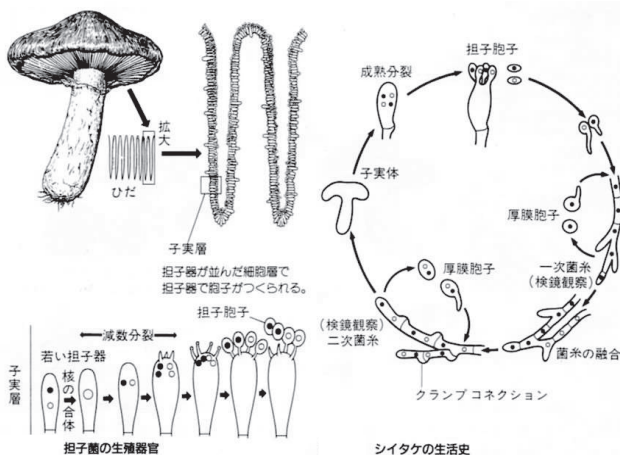


Fig. 2 Mushroom life cycle
図 2 キノコの生活環

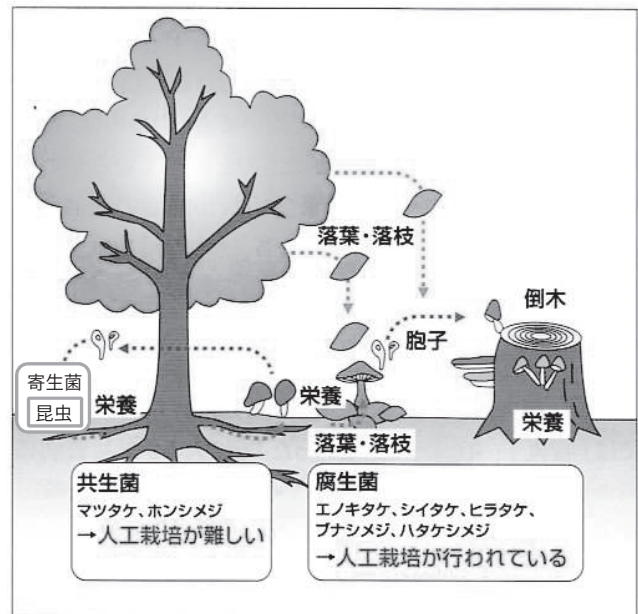


Fig. 3 Mushroom ecology
図 3 キノコの生態

一般に、菌糸蔓延から子実体発生まで制御が可能のため、広く人工栽培され市販されている。特異的なものとして、アンモニア菌がある。動物の屍骸などの存在で発生する。これらは、尿素を散布すると処理区のみの子実体が発生してくる(相良 1976)。

子実体の形質は多様で、種の特徴を示す指標として重要である(大賀 2004a)。野生に産し色彩豊かなものとして、タマゴタケ (*Amanita hemibapha*)、ムラサキシメジ (*Lepista nuda*)、ウスキシヌガサタケ (*Dictyophora indusiata*)、アンズタケ (*Cantharellus cibarius*) などが挙げられる。オニフスベ (*Lanopila nipponica*) は特徴ある腹菌類で、幼菌は食用である。イカタケ (*Aseroe arachnoidea*) も珍しい形の子実体である。一方、毒キノコでは、ベニテングタケ (*Amanita muscaria*) やドクツルタケ (*Amanita virosa*) などがある。世界各地でキノコを模ったモニュメントがみられ、広く親しまれている。野性キノコで、テングタケ科には毒キノコが多く注意を払わなければならない。ただ、同属のタマゴタケは非常に美味である。子実体形質は環境要因や遺伝的特質によって、たまに通常とは異なることがあるので、同定には胞子の確認などが必要になる場合がある。野生キノコはむやみに口に運ばず、事前に専門家による同定を行うことが望ましい。「キノコアドバイザー」が全国で多数活動し、また各地にキノコ同好会が約 50 存在しているので、子実体の同定の手助けを受けることができる(大賀 2011c; 2011d)。

寄生性のキノコは通常生きた樹木に宿って生活しているが、昆虫などに宿るものとして冬虫夏草菌がある。冬は虫の状態で過ごし、夏に草(子実体)にかわるもので、昆虫の幼虫、サナギ、成虫に寄生する。ツクツクボウシタケ (*Isaria sinclairii*) のように、生きた昆虫などに寄生して殺してしまい、体液を吸収し栄養源にして成長する。セミ、カメムシ、トンボ、クモなど寄生する宿主との選択性が高い点に興味を持たれる。冬虫夏草菌の多くは漢方薬として珍重されている。冬虫夏草 (*Ophiocordyceps sinensis*) が代表的で同属の名前の由来にもなっている。本菌はコウモリガの幼虫に寄生する。東チベット高原などに産し、その宿主の形態からキャタピラーファンガス (caterpillar fungus) と呼ばれる。この冬虫夏草菌は薬用として珍重されてきたが、野生種は高価なための乱獲や気象変動によって収穫量が激減してきて、安定的な栽培法の確立が望まれている。

樹木に宿るものは、一方的に相手に害を与える場合(ナラタケ (*Armillariella mellea*)、カイメンタケ (*Phaeolus schweinitzii*)) である(Cha *et al.* 2009b; 大賀 2013b)。多くは樹木の細根に付いて、利害がほぼ平衡状態に達した共生生活をしている。すなわちキノコの菌糸体が根に菌根(mycorrhiza)をつくり、これを通してキノコと樹木が良い相互関係を保っているのである(Kim *et al.* 2003; 2005; Lu *et al.* 2017)。通常、樹木側からは糖、アミノ酸、ビタミン類を、菌根菌からは水分やリン、カリウムなどの無機成分を供給しているとされている。樹木に菌根を作るキノコ類は、針葉樹を宿主とするものとして、マツタケ (*Tricholoma*

matsutake)、ハナイグチ (*Suillus grevillei*)、ハツタケ (*Lactarius hatsudake*)、アマタケ (*Suillus bovinus*)、広葉樹を宿主とするものでは、ホンシメジ (*Lyophyllum shimeji*)、コウタケ (*Sarcodon aspratus*) 等が良く知られている。これらのキノコ類は森林が成立するために計り知れない貢献をしている。このような菌根を作るキノコは、相手の生きた樹木がなくては生活していくことができない。菌根菌の子実体形成機構は複雑で、シイタケやエノキタケのように人工栽培ができないのはこのような理由からである。

3. 子実体発生

キノコは、菌叢内部で子実体形成への準備が整った段階で、環境条件の適合に伴い子実体発生が始まる。子実体を発生するためには、栄養生長段階で菌糸の集合体である二核菌糸体が十分に蔓延し、生殖生長への引き金因子に応答できる、適正な成熟度を有していなければならない。そして引き金因子として、外部環境因子と内部培地因子が複雑に影響し合って子実体を誘起する。これらの条件は、キノコの種類によって大きく異なり、同種でも品種間で挙動が異なる場合が多い(大賀 1989)。

キノコの成長に対する環境要因は物理的なものと、栄養的なものに大別される。物理的なものは、温度、湿度、培地の水分状態、培地 pH、光、ガス環境であり、栄養的なものは、炭素源、窒素源、無機塩類、ビタミンがあげられる(大賀 2001; 2002b; 2003a; Cha *et al.* 2009c)。子実体発生を誘起する外的な環境因子および内的な培地因子とに分けて述べる。

3.1. 外的環境因子

担子菌の子実体発生を誘起、促進する外的環境因子の主なものは、温度、湿度、通風、光をはじめ、菌かき処理等がある。これらは単独で作用することはほとんどなく、それぞれ互いに複雑に影響しあいながら子実体形成に関わっている(Ginalska *et al.* 2007)。

3.1.1. 温度

栄養菌糸が 25℃ で最適生育をみせる場合、それよりも低い 15-20℃ 位に温度を下げると子実体を発生することが多い。栽培キノコでは、数多くの品種が開発されているので一概にはこの範囲に留まらないが、大部分で低温処理(chilling)が子実体形成には有効で、広く適用されている(阿部ら 2002b)。

3.1.2. 湿度

相対湿度が 90% に以上保持されると、子実体発生がみられる。シイタケほど木での自然栽培では、微気象分野での湿度環境が子実体発生に大きく影響を及ぼしている。実験室レベルでは、それほど重視されない因子であるが、実際の栽培室では重要な制御因子で乾燥状態が長く続くと、活発な子実体発生は望めない。

3.1.3. 通風

通気はガス環境を指している因子である。キノコは、代謝最終産物として二酸化炭素(CO₂)と水を産出するが、この CO₂ が子実体発生と形質に大きく影響する。栽培キノ

コは一般的に好气的条件を好むが、子実体発生が円滑にすすむCO₂濃度は1,000 ppm前後で、3,000 ppmで阻害がみられたことがツクリタケで報告されている。興味深いことは、菌糸蔓延時ではこれよりも高いCO₂濃度でも十分に活性が高いことである。

シイタケでは、100 g培地で試験した結果、菌糸蔓延時のCO₂発生量は10 mg/100 cm²/hr前後であるのに対し、子実体発生前には約4倍の41 mg/100 cm²/hrとなり、急激に増加することが明らかになった。エチレンも菌床より放出されており、子実体発生にともない急増する。エチレンに関しては、培地組成が大きな因子となり、菌糸生育にとって好ましい培地で、熟成度が高まったと思われるものは生成量が多くなる。また、菌床にエチレン生成促進剤の1-アミノ-1-シクロプロパンカルボン酸 (ACC) を添加すると生成が促され、逆に阻害剤のアミノエトキシビニルグリシン (AVG) を添加すると生成量が減少した (Ohga 1998a)。従って、栽培環境の整備として換気に留意することが重要事項となってくる。

3.1.4. 光

キノコの成長に対して、光は菌糸蔓延時の栄養生長では影響がないか抑制するが、子実体形成に対しては促進する場合が多い。栽培キノコでは、菌糸蔓延時に光を経験していないと、子実体形成が誘起されないとされている。子実体形成に有効な波長域は近紫外から青色域にある。原基形成や子実体の傘の分化に対する作用スペクトルは、330-520 nmの領域とされている。生産現場では、原基形成に必要な光は白色光の10-100ルクス程度で反応する。

アミスギタケ (*Favolus arcularius*) 子実体の光誘導形成について報告され、光照射による原基形成で菌体内フェノールオキシダーゼ活性は誘起され、菌体外フェノールオキシダーゼも同傾向であることが明らかになっている (Kitamoto *et al.* 2000b)。

3.1.5. 菌かき

キノコ栽培では、栄養菌糸が培地全体に蔓延した後に、培地上部の古い菌糸層を掻き取る操作が広く行われる。本工程は「菌かき」と呼ばれ、重要な子実体原基形成の誘起操作である。菌床上部の障害部位で、細胞分裂と分枝が促進され、子実体が発生しやすくなると考えられる。木材腐朽菌のほとんどの栽培キノコで有効であるが、シイタケやマイタケではこの操作は行われない。また、腐植菌の栽培ではこの「菌かき」工程はない。

3.1.6. 覆土

腐植菌の栽培で汎用されているのが「覆土」工程である。コンポストを充填した菌床に、種菌が十分蔓延した後、菌床の熟成度が上昇した時点で、ピートモスなどの土壤で菌床表面を覆うことにより、原基形成を誘起する。覆土によるガス環境の変動、あるいは土壤中の微生物相との関連など、いくつかの理由が考えられる。

3.1.7. 電気刺激

シイタケのほだ木に電気パルス印加すると、子実体発生量が増大することが明らかになっている。これは、雷が

鳴るとキノコが大量発生するといった伝承に基づいて、研究が開始されたものである。筆者らにより、シイタケ菌床でも効果が認められることが分っている (Ohga *et al.* 2001; 大賀 2005c; 2006)。菌床に直接電極を挿入して、200 kV (充電電圧 20 kV) を印加すると2倍以上の子実体が発生し、3回の発生での菌床一代の総発生量が増加することが明らかにされた。その他の主要な8種類の栽培キノコでも効果が明瞭に表れている (Ohga *et al.* 2004c; 澄川ら 2006; Ohga 2012a; 2012b, Farooq *et al.* 2104)。冬虫夏草ミリタリスやタモギタケの薬用キノコでも効果が確認されており、子実体発生量の増大と機能性成分の増加が明らかにされている (大賀ら 2013)。林地での野外試験では、アカマツ林床に直接電気パルス印加すると、キツネタケ (*Laccaria laccata*) の発生量や発生様式に影響が表れた (Ohga and Iida. 2001; Ohga *et al.* 2001, 2004b)。また、マツタケの発生促進効果が明らかにされた (Islam and Ohga 2012; 2013b)。

子実体発生促進効果の作用機構としては、印加による菌糸への物理的な影響、つまり菌糸に細かいひび割れ (クラック) が生じることが考えられる。走査型電子顕微鏡 (SEM) での観察結果では、印加したものは多突起状菌糸が著しく増大している現象が観察された。ほだ木栽培では、氷点下になるような気象環境の後に子実体の大量発生がみられるが、これもクラック (crack) に起因するものと思われる。

3.2. 内的培地因子

シイタケ菌糸の蔓延につれて、菌床熟成度が高まり固形分減少率が大きくなる。そして菌糸による種々の成分の分解が進み、水溶性成分が増加し、これに含まれるリグニン由来の280 nmに極大吸収を持つフェノール性物質、セルロース由来の炭水化物、添加物由来の可溶性タンパク質の含有量が急増する (Cho *et al.* 2004)。そして、著しいpH低下がみられる。菌体内に蓄積される主な栄養物質は、グリコーゲンとタンパク質であり、子実体成長の原料になる。ポリウレタンフォームを利用したキノコ栽培法が開発され、特に冬虫夏草の生育に好結果をもたらしている (Ashitani *et al.* 2004a, 2004b)。

3.2.1. 添加物

天然物煎汁がシイタケ菌糸の成長と子実体発生に有効で、特にネギ、ニンジンで効果が著しい。熱水抽出により煎汁を調製し、その際固形分濃度を0.5%位にすると効果が高いことが分っている。ネギ煎汁中の効果成分の主体は核酸関連物質 (アデニン、アデノシン) と含硫アミノ酸 (シスチン) であることが明らかにされている (大賀 1986; 1988)。さらに、オリゴペプチド高含有酵母エキス、サルファイトパルプ排液成分 (稲葉ら 1979) などの添加は、シイタケの生育に好影響をもたらす (大賀ら 2003)。他に、酸性プロテアーゼ阻害剤 (SP-I)、リグニン、担子菌の発芽促進物質としてサイクリック AMP (石川・宇野 1980; 村尾 1986)、セレブロシド (川合 1986) が知られている。また、コーンステープリカー、リボ核酸、ワカメ、貝化石や炭酸カルシウムなどの効果が報告されている (阿部ら 2002a;

2003a; 2003b; 大賀ら 2003)。

添加物は、菌床を調製する際に投与するのが最も効果的である(光永ら 1999)。栄養成長が終了した後に、生殖成長である子実体発生量の増加を目指し、栄養分や活性化剤を投与する方法は効果が薄い。かつ、害菌進入の危険性が高まる(Suada *et al.* 2015; Terashima *et al.* 2002a)。すなわち、菌糸蔓延の段階である栄養成長時に作用させることが肝要であり、菌糸密度を高めたうえで、菌体内貯蔵養分を増大させ、その結果として、後の子実体発生量に効果を期待するといった考え方が妥当である。菌そうの密度を高めることによってヒポクレア菌などの侵入を拮抗作用で防げることが明らかになっている(大賀・近藤 1978; 1981)。シイタケ栽培では、数回の発生を繰り返し、発生操作として浸水処理を施す場合が多いが、浸水槽に栄養分を入れると効果が期待できる。

エノキタケの菌糸体および子実体での糖アルコール代謝について報告され、子実体のアラビニトールは栄養菌糸体の代謝副産物と推定され、マンニトールは子実体中でマンニトール脱水素によるフラクトースへの代謝回転が示唆された(Kitamoto *et al.* 2000a; 2001)。

3.2.2. 水分環境

菌床内の水分環境を知るうえで、菌糸にとっての有効活性水分、つまり実際に利用できる水分の量を示す水ポテンシャル(ψ)を測定するのが有効である(Ohga 1990a; 1999a; Ohga *et al.* 1998a; Koo *et al.* 1999)。従来 ψ は、木材腐朽菌、特にナミダタケ(*Serpula lacrymans*)等について、培地や菌糸の ψ が論ぜられてきた。

子実体の含水率は約90%であり、この水分は菌床からの供給にたよっており、菌床の水分環境は重要である。菌糸蔓延が進むと菌床の含水率は増加し、特に子実体発生直前に急激な増加がみられる。同時に菌床 ψ は上昇し(ψ は負圧で示されるので、絶対値は小さくなる)、菌床の水を引っ張る力は20気圧から8気圧位まで下がり、菌床が水分を供給しやすい状態となる。

菌床を構成する主材料の木粉の形状が、水分環境を決める大きな因子となる。さらに木粉の形質が、菌床の熟成度に大きく影響をおよぼすことがある。帯のこ、丸のこによる木粉と、グランドされた木粉とは形質が異なってくる事が知られている。走査型電子顕微鏡(SEM)での観察結果では、グランドされたものは、道管部の露出頻度が多くなっており、培地基材としての適性を高めているようである。木粉の樹種や、エイジング処理の期間や有無が培地の水分環境に大きな影響をおよぼす。菌床の保水性と通気性といった、相反する両因子を満足させる条件を見出すことが必要である。

また、培地中の種々の添加物が菌床の水分状態に大きな影響をおよぼすとされており、常用される米ヌカは、培地栄養分としての役割に加えて、菌床に保水力を与えると重要な機能をはたしている。コットンハルのように水分環境を整える目的で使用されている添加物もある。筆者らは、高分子吸収剤をキノコ菌床の水分環境を改善する

目的で添加し、子実体の発生量が増加することを見出している(Ohga *et al.* 2002)。高分子吸水剤には多くの種類があり、数種の原料が用いられているが、ポリアクリル酸ソーダやポリビニルアルコールの安全性を解決しなければならない。

菌床の水分状態が子実体発生に大きく影響を及ぼし、適正な制御が重要事項である。そのためには、水分の絶対量を表す含水率ではなく、菌床内の水分の状態を示す指標として ψ に注目し、これを測定することが大切である。

3.2.3. 酵素活性と遺伝子発現

食用キノコの菌床での菌体外酵素活性については、子実体発生に関連して検討されてきた(寺下 1989; Kitamoto *et al.* 2000a; 2000b; 2001)。子実体発生に伴って、セルラーゼ活性の増加、ラッカーゼ活性の減少が特徴的な傾向である(Cho *et al.* 2006c; 2007a; 2007c; 2007d)。

シイタケ菌床の菌体外酵素活性の経時変化において、子実体を発生したものと、しないものと異なった挙動が認められた(Lee and Ohga 2001)。子実体を発生したものは、加水分解酵素のセルラーゼ、キシラナーゼ活性が栄養成長時に急増し、高レベルで推移した。酸化還元酵素のラッカーゼ、ジフェノールオキシダーゼ活性は全期間にわたって低い。ラミナリナーゼ、キチナーゼ活性は、子実体原基形成につれ急激に増加するのが特徴である。酸性プロテアーゼ活性は子実体形成前より減少傾向をとり、逆に中性プロテアーゼ活性の増加がこの時期で認められた(Ohga 1992b)。

キノコの基質分解機構に関して、酵素活性の発現と調節のメカニズムが遺伝子レベルで調べられている。食用キノコでは、特に、ツクリタケやシイタケで研究がなされている。ラッカーゼとセルラーゼ活性は、子実体形成と明確な関係があることが明らかになったが、培地でのmRNAの消長について、セルラーゼ遺伝子(*cel3*)およびラッカーゼ遺伝子(*lac1*)を用いて、ノーザンブロット分析およびCompetitive RT-PCR分析で追跡した。ラッカーゼとセルラーゼ活性は、遺伝子転写のレベルで制御されていた(Ohga and Wood 1998; Ohga *et al.* 1998b; Ohga *et al.* 1999; Ohga *et al.* 2000; Ohga and Royse 2001)(図4)。ラッカーゼのmRNAは、コロニー形成の完成段階で最高になり、子実体形成期間に減少した。セルラーゼのmRNAの転写は、子実体形成の開傘時に発現が最大となった(Ohga *et al.* 1999)。このような子実体発生にかかわる遺伝子の発現調節が、どのような因子によって制御されるのか、そのシグナルを感知するメカニズムや、発現調節機構に興味を示されている。遺伝子制御により、子実体発生時期や発生量の調節への期待が持てる。

また最近、ヒラタケやエノキタケの子実体形成におけるグリコーゲンフォスホリラーゼと、トレハロースフォスホリラーゼの代謝機能について報告され、子実体形成初期時の茎部でグリコーゲンフォスホリラーゼの極大値が観察された(Cho *et al.* 2002, 2004; Cho *et al.* 2006b)。一方、トレハロースフォスホリラーゼの活性は、子実体形成に

ほとんど関与していないことが示された。

3.2.4. 熟成度

キノコ菌床栽培において菌糸蔓延段階の培養、熟成期間は重要な因子であり、引き続いての子実体発生量および形質に大きく影響する (大賀 1985; Takayama *et al.* 1993; Lisiecka *et al.* 2015)。特に、菌床熟成度の高まった時点で子実体を誘導することが必要であり、熟成度の正確な把握が重要なポイントとなってくる (Ohga and Donoghue 1998; Ohga 1999b; Ohga *et al.* 2000b)。

培養初期段階で菌糸蔓延領域の菌糸密度を知る手段としては、菌床表面の白色度測定が最も簡便で有効な方法といえる。測色色差計により定量的に数値化でき (三刺激値のZ値/1.18)、菌床中の菌糸密度を正確に把握できる。シイタケ菌床で培地組成の違いに起因する菌糸密度の差を正確に感知することが可能である。白色度の最高値は70-80で ($y=23.5+14.0x$, y : 白色度, x : 菌体絶乾重量) をもとに菌体量を算出すると、絶乾重量 3.3-4.0 mg/cm² 程度となる。以

後、培養日数の経過につれ、各々いずれも酸化還元酵素が誘導され始め、菌床表面で褐変が始まるので白色度は次第に低下していく。

菌床での菌糸の蔓延度は、菌床 pH の変化によって測定できる。プロモフェノールブルー (BPB) を菌床に直接噴霧し、その呈色強度を測色色差計で測る。なお、これらの呈色は肉眼観察でも容易に判別ができる。菌糸の蔓延していないものは pH が高いため紫色に、蔓延したものは pH が低い黄色になる。無処理のものは、培地の色の変化がほとんどないの 비해、BPB で処理すると熟成度の変化の様子が色の違い (紫色から黄色へ) によって明瞭に判別できる。この黄色みの強さは b^* 値として数値化され、熟成度の変化を客観的に追跡可能である。無処理の菌床では、 b^* 値が 10 前後であるのに対し、BPB を用い噴霧呈色させることにより、 b^* 値が 10 から 50 まで、培養日数の経過とともに増加していく。原木栽培でのほだ木でも BPB の呈色による識別ができる (大賀 1985; 1997b)。

菌床内の菌体量を直接測定することは難しいが、熟成度を数値として客観的に把握するためには、菌体成分を指標とするか、あるいは菌体の生理活性について各種の化学分析法を駆使すれば有効な手段となる。これまで指標成分として、キチン、RNA、ATP、グリコーゲン、エルゴステロール、リン脂質の含有量、また生理活性として、呼吸量 (CO₂ 発生量)、酵素活性 (デヒドロゲナーゼ、エステラーゼ) 等が数種の分析方法で検討されている (Ohga and Donoghue 1998)。エルゴステロール含有量については、菌根菌のハナイグチでも有効性が確認されている (Ohga and Wood 2000)。

シイタケ菌床では、キチン、グリコーゲンは菌床内では幼子実体形成まで増加を続け、開傘以降は急減しており、子実体に急ピッチで供給している。エルゴステロールは、原基形成に向け急増しており、子実体形成でピークをみせている。またリン脂質は原基形成直前にピークをみせている。これら、エルゴステロールとリン脂質は、いずれも栄養生長時に菌床内で急増している。子実体発生の前兆としてピークが表れて、それらの活性が変化するものがほとんどで、何種類かの組み合わせにより子実体発生の指標となり得る。二酢酸フルオレセイン分解活性は、栄養生長から生殖生長に向け増加カーブを描き続けており、菌体量を反映しているようである (大賀 2002c; 2003b)。

4. 子実体生産

現在栽培されているキノコのほとんどのものが木材腐朽菌に属し、シイタケ、エノキタケ、ブナシメジ、ナメコ、マイタケ、エリンギ (*Pleurotus eryngii*)、キクラゲ (アラゲキクラゲ *Auricularia polytricha*) などがある (大賀 2004a)。農林水産省林野庁統計によれば、年々生産量が増加して、2017年度の総生産量は約46万トンに達している (図5)。また腐植菌は、我が国ではあまり生産量が多くないが、ツクリタケ、フクロタケが世界的には大量に生産されている (Ohga and Kitamoto 1997)。オオシロアリタケの栽培が検討

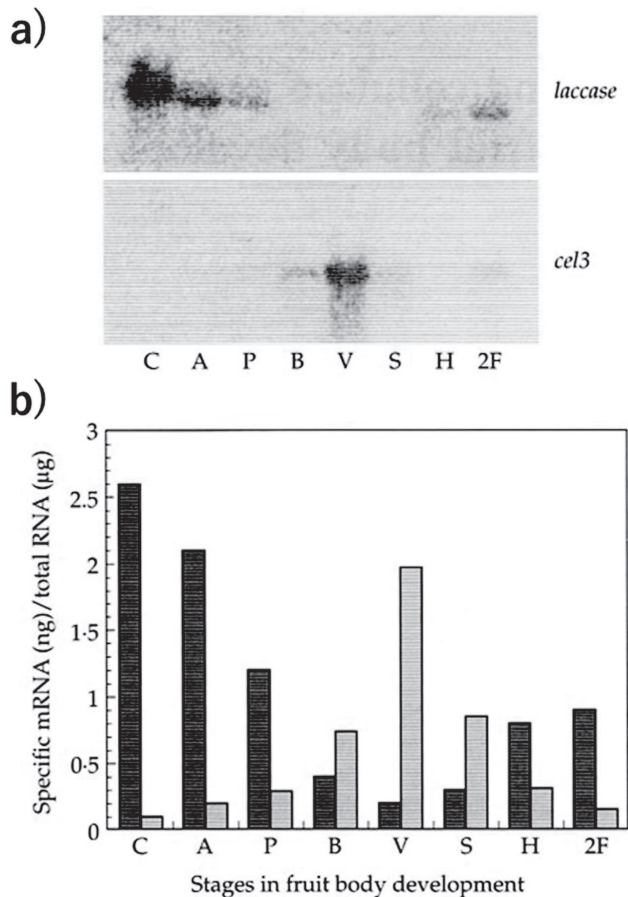


Fig. 4 Levels of laccase and cel3 mRNA extracted from mycelium colonized compost at various stages during *Agaricus bisporus* fruit body development. a) Northern blot analysis. b) Competitive RT-PCR analysis
Legend: ■ laccase, ■ cel3, C: colonize, A: aggregate, P: pinning, B: button, V: veil break, S: senescent, H: harvest, 2F: second flush

図4 ツクリタケ培地の子実体形成における酵素遺伝子の消長

されている (Cha *et al.* 2010a)。一方、菌根菌は人工栽培が難しく、最近ホンシメジが菌床から栽培できることが報告された。マツタケは、今のところ従来発生がみられた林地の環境を整備して、発生を促す段階にとどまっているのが現状である。いずれの栽培キノコも、最終段階の子実体発生に向けて数多くの制御を施している。近年では、各種の廃棄物を活用したキノコ栽培が検討されている (Ohga *et al.* 1993; 中谷ら 1998; Jasinska *et al.* 2014a; 2014b)。

4.1. 木材腐朽菌

木材腐朽菌は我々に最もなじみ深いキノコで、食用として深くかかわってきた。最近では、ハナビラタケ (*Sparassis crispa*) やヤマブシタケ (*Hericium erinaceum*) などが栽培されはじめ、それらを原料にした製品の生体調節機能が期待されている。

最近では菌床法による栽培がほとんどであり、唯一原木栽培が継承されてきたシイタケでも、菌床栽培での生産量が全体の8割以上を占めるようになってきている (大賀 2004a)。

4.1.1. 原木栽培

シイタケが代表的であり、江戸時代からの我が国における栽培方法である。ブナ科の樹種が汎用され、栽培では樹種特性がみられる。栄養分をいっさい加えず木材本来の成分を利用して菌糸蔓延、子実体発生を行う (大賀ら 1977)。一般には自然環境に委ねた自然栽培であるが、人為的に子実体発生を誘起するための、浸水処理を行う周年栽培法がある。この栽培方法では高温性品種を用い、ほど木には「さくら肌」と呼ばれる樹皮が平滑なコナラが選ばれ、比較的小径木が用いられる場合が多い。樹種やそれぞれの樹皮形態で浸水時の吸水量に差異が生じ、子実体発生量に大きく影響が出てくる (大賀ら 1985)。

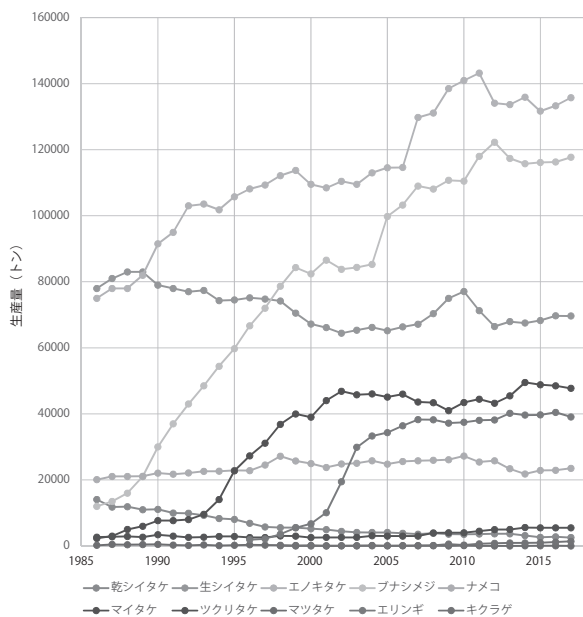


Fig. 5 Change in mushroom production
図5 きのこ生産量の推移 (農林水産省林野庁統計 1986-2017)

菌糸活着、蔓延および子実体発生促進に向けて、種駒接種時に各種の栄養分を添加することが、著者により試みられている。天然物由来の熱水抽出物を脱脂綿に含浸させて、接種穴を穿孔した後に挿入し、その上から種駒を打ち込む方法である (大賀 1986; 1989)。本法では、サルファイトパルプ排液から分画された成分も試験に供され効果が認められている。

4.1.2. 菌床栽培

木粉と栄養分を混合し、培地含水率を60-65%に調整したものをポリプロピレン製の袋やボトルに詰めて、殺菌、放冷後に種菌を接種し菌糸培養、子実体発生を行う栽培法である (Ohga 1990b; 1992a; Terashima *et al.* 2002b; 2002c)。栽培培地は一般的に菌床と呼ばれている。栄養分としては、米ヌカ、フスマ、コーンブランをはじめ各種の添加剤が知られている。また菌床の通気性や水分環境を制御するためにコットンハルやコーンコブが汎用されている。本法では殺菌処理を施すのが特徴で、120℃、1.2 kg/cm² 程度の高圧殺菌が1-2時間行われたり、常圧での蒸気殺菌が5-6時間施されたりする。この殺菌工程は種菌接種前の菌床を無菌化するのが主目的ではあるが、菌床のクッキングも重要な目的である。実際には、昇温時間、最高温度保持時間、むらし等の工程でさまざまな工夫がこらされている。これは栽培するキノコの種類、菌床の大きさ等により異なり、微妙な制御が必要である (Ohga *et al.* 1992c; Ohga 1998b)。培地基材として、竹粉を利用する方法 (Ohga 1999c)、シュロガヤツリ (umbrella plant: *Cyperus alternifolius*) (Ohga and Royse 2004)、スイッチグラス (Royse *et al.* 2004)、セラミックボールを利用した栽培方法 (Hunag and Ohga 2017) が提案されている。

伝統的にエノキタケ栽培が効率良く制御された環境下で行われてきており、新しい培地が提案されている (Hiramori *et al.* 2017)。非常に良く制御された生産例として、マイタケ、ブナシメジ、エリンギ栽培が挙げられる (Ohga 2000)。これらの菌床は本来の生育環境に基づいた条件下に設置され、子実体発生率を高める工夫が施されている (Imtiaj *et al.* 2016; Choi *et al.* 2017)。最近、アラゲキクラゲの生育特性が詳細に検討されている (大賀ら 2011b; Zhang *et al.* 2018)。また、廃培地の再利用に関する試みが検討されている (Ohga *et al.* 1993; 中谷ら 1998)。

中国では、各地に良く整備された巨大なキノコ生産工場が新設されている。技術や施設の多くは、我が国のものが移入されているが、現地の状況を考慮して種々の工夫が実施されている。菌床には、アカマツ木粉、綿実粕など特有の材料が利用されている事例がみられる。筆者らの提案した、菌床の水分環境改善のための高分子吸収剤を、実際に適用してエリンギやブナシメジを栽培している施設がある。台湾から積極的に経営参画されており、今後もキノコ生産団地が多く生まれてくるものと思われる。

栽培されているものは、いずれも野生種から分離した菌を、交配育種などの手法で人工栽培用に改良した菌株である。そして環境を制御し、均一な子実体を効率よく生産す

るシステムが完成している。エノキタケは、野生種と大きく異なり白色系の子実体が数多く産生される菌株が作出されている。一般的にはエノキタケといえ、[「白いキノコ」]を連想するまでになっている。最近、本来の黄茶色に近い品種が市場に登場してきている（大賀 2001）。

4.2. 腐植菌

腐植菌の栽培はコンポストの調製が前提で、イネワラ、ムギワラ、サトウキビ等を堆積したものを数回のきり返し処理により、好気・嫌気自然発酵を繰り返すのが特徴である（Pokhrel *et al.* 2004; 2006a; 2006b; Pokhrel and Ohga 2007a; 2007b; 2007c; Pokhrel *et al.* 2009; 大賀 2001; Horm and Ohga. 2008）。本工程で 70-80℃まで温度が上昇して殺菌処理となる。調製されたコンポストをトレイに詰め込み、種菌を接種して菌糸蔓延後に覆土して子実体を発生させる。腐植菌では、欧米のツクリタケ、東南アジアのフクロタケが代表格で長い歴史を有し、世界的な生産量を誇っている。我が国ではヒメマツタケ (*Agaricus blazei* アガリクス茸) の生産量が増えて、詳細な生育特性が明らかにされている（吉本ら 2005; 2006a; 2006b; Win and Ohga 2018）。元来ブラジルに野生種として自生していたが、制御された環境内で子実体が効率よく生産されるようになってきている。ヒメマツタケは、抗腫瘍活性や免疫賦活効果などの薬用効果を期待して服用される例が多い。本菌は種々の生活習慣病や悪性腫瘍に効果があった事例が多く、科学的な臨床資料の蓄積や薬理成分の解明が進んでいる。

4.3. 菌根菌

菌根菌には美味なキノコが多く、マツタケ、ホンシメジ、西洋ではトリュフ (*Tuber sp.*)、ヤマドリタケ (*Boletus edulis*) が珍重される。実際には、すべて野生種か、管理された自然環境下で得られる。これまで地道な試験を重ねられてきたにもかかわらず、これらは人工栽培が現時点では不可能である。

マツタケに関する研究では、室内での菌糸生育試験 (Islam and Ohga 2013a) と発生に関しては生態的な検討が中心になっている (Cha *et al.* 2009a)。筆者らは、マツタケ発生林で子実体発生直前に、キシランを糖源としたトルラ酵母から調製した核酸関連物質を散布すると、子実体の発生量が著しく増大する現象を見出している。数年にわたり、韓国忠清北道で現地の忠北大学、忠北道森林試験場、槐山森林組合と、繰り返し共同研究を続けているが、3年間での毎年散布効果として、収穫量の増加が認められ、子実体の形質も優良である (大賀ら 2002; Ohga *et al.* 2004a)。

ホンシメジは美味なキノコで、古来より「においマツタケ、あじシメジ」として珍重されてきた。菌根菌は旧来、栽培が不可能とされてきたが、ホンシメジの人工栽培が実施されている (太田 1998)。また、空中取り木によって調製された無菌苗に、あらかじめ純粋培養しておいた菌糸を接種、培養する方法でも、実際に子実体が発生している。菌根菌のなかでも、腐生菌に近い遺伝的な特質を持ったものの可能性が考えられる。ホンシメジの例にみられるように、すべての菌株が栽培可能なわけではなく、特定のもの

に限られていることから、遺伝的な差異が理解できる。

トリュフは、キャビア、フォアグラとならんで「世界三大珍味」とされ、地中内で菌根を形成するため、採取が非常に難しく高値で取引されている。ニュージーランドでは、実験的に制御された広葉樹林で、感染させた苗を植栽する方法での人工栽培例が報告されている。我が国には自生はみられないか、希少種とされてきたが、最近各地で発見例が伝えられるようになった。

以上のように、菌根菌の子実体形成に向けて、遺伝子や生理的特質を詳細に検討することで、これらの人工栽培の道が開ける可能性があると考えている (Cho *et al.* 2006a; 2007b; 近藤・大賀 2011)。

4.4. 寄生菌

冬虫夏草は、麦角菌科冬虫夏草属の子囊菌である。属名は、冬は虫になり夏は草になる意味の古語である (大賀 2009)。冬虫夏草 (シネンシストウチュウカソウ: 以下、シネンシス) (*Ophiocordyceps sinensis*) は中国および近隣国の高山帯 (3000-5000 m) に生息し、宿主のコウモリガ類 (*Thitarodes sp.*) の幼虫から生じた棍棒型の長さ 4-6 cm、太さ 3-4 mm の子座 (子実体) を有する *O. sinensis* とその近縁種を指している。現地では、ヤシヤゲンバと呼ばれ崇高なものとして珍重されている。狭義には、このシネンシスのみを冬虫夏草と呼ぶ。宿主のコウモリガの幼虫は坑道 (幅 2 cm × 深さ 20 cm) を作って、タデ科やカヤツリグサ科の植物の根を食べる。幼虫期間の 900 日くらいのうち、ふ化後 3 年目の 560 日経過した 4 齢から 5 齢の頃感染して菌糸に覆われ 1 カ月くらいで地上近くに達し、そのまま越冬して 4 年目の翌年初夏に発芽する (図 6)。

広義として、多様な宿主に寄生したものの総称を冬虫夏草とすれば、約 500 種類が発見されている。これらは形態的特徴として、宿主、子実体の色や質、子囊、子囊殻の形状、子囊胞子の形状から同定され *Elaphocordyceps*, *Metacordyceps*, *Ophiocordyceps*, *Cordyceps* の 4 つの属に分類



Fig. 6 *Ophiocordyceps sinensis*

図 6 冬虫夏草

されている。

冬虫夏草の寄生する宿主は昆虫が一般的であるが、チョウ目、コウチュウ目が多く、ハチ目、ハエ目などがある。クモ類や節足動物以外では、地下生の菌類ツチダンゴに生じる。昆虫を宿主とする場合、幼虫に生じるものが最も多く、成虫は少ない。冬虫夏草の種と宿主の生育ステージとの関係は限定的であるが、詳細な研究報告例はない。宿主は各々限定されているわけではなく、例外がいくつか発見されている。生活環は、生きた宿主に寄生してその体内に内生菌核をつくり、有柄で棍棒、球形など子実体を生じる (Imtiaj *et al.* 2011b; Imtiaj and Ohga 2014)。生殖器官として子実体上に子囊殻を形成して内生的に微小な子囊を作り、その中で減数分裂により子囊胞子ができる有性世代を有するものである。生育特性として、菌糸蔓延条件や栽培環境が詳細に検討されている (Ohga and Ashitani 2004; 楊ら 2006; 2007; Pokhrel *et al.* 2006c; Ohga *et al.* 2008; 大賀ら 2011a; Gamage and Ohga 2017; 2018b; Gamage *et al.* 2018; 2018b, Huang and Ohga 2018)。

冬虫夏草の発生様式は、大きく3つに分けることができる。地生型は地上、落葉、地中の宿主から、気生型は木や岩に着生した宿主から、朽木型は腐朽材の中の宿主から各々発生する。代表的なものとして、地生型ではサナギタケ *C. militaris*、気生型ではヤンマタケ *Hymenostilbe odonatae*、朽木型ではテッポウムシタケ *C. nikkoensis* がある。

冬虫夏草は紀元前300年ころ、アリストテレスやテオフラストスらによって分類が行われ、デオスコリデスにより本草学が研究され、リンネの時代を経て学問的に定義づけられて発展してきた。1720年代には、フランスや英国に伝わり学術誌に掲載されている。英国王立キュー植物園の標本館には、1842年にWeastwoodによる広州の冬虫夏草が展示されている。冬虫夏草の種名は植物や地衣類、藻類と同様に、国際藻類・菌類・植物命名規約 (ICN) に従って命名されているが、有性世代 (テレオモルフ) と無性世代 (アナモルフ) の生活環を持ち、形態や分布、出現模様、生育環境、機能、役割などで異なった学名が付されている (二重命名法)。近年、遺伝子工学の発展によって分子系統学として、テレオモルフとアナモルフの関係が遺伝子情報として推定できるようになって、二重命名法から統一命名法に移行しつつある。二重命名で良く知られているのはハナサナギタケ (アナモルフ *Isaria japonica*) で、テレオモルフではウスキサナギタケ *C. takaomontana* である。*Beauveria bassiana* などはテレオモルフが知られていてもアナモルフ菌類として扱われている。

冬虫夏草は、「神農本草経」や「本草綱目」(1578)などの本草学から医学へと発展してきており、本草家、随筆家、医者が興味を示して、本草学 (薬学) から起源したと考えられる。呉儀洛の「本草縦新」(1757)には、肺を潤し、腎を補う貴重な薬剤として珍重されたとしている。東洋医学では、古来より医薬に重用され、結核、黄疸、アヘン中毒の解毒薬としても用いられてきた。近年の研究成果で、

抗腫瘍、免疫増強、鎮静、抗酸化作用が確認され、含有されるマンニトール、 β グルカン、エルゴステロール、スーパー・オキシサイド・ディスムターゼ (SOD) など機能性成分が見いだされ、世界中で注目されている (Chioza and Ohga. 2014b, 2014c)。このように、不老長寿、強精強壯薬、疲労回復としての漢方製剤、また薬膳料理の食材として広く知られるようになってきた。冬虫夏草の薬効として、血流とエネルギー代謝に効果を示し、高エネルギー ATP 代謝産生促進の作用が明らかになった。また、睡眠導入、明暗リズムを伝えるメラトニンが含まれることが報告された。メラトニンは2008年には薬効が認められ、保険適用となっている。冬虫夏草の抗疲労作用や抗ストレス作用が最新機器類での解析で明確にされている。

冬虫夏草は中華圏の国々で最も知られた漢方薬の一つであるが、世界的に一躍有名になったのは、中国の馬俊仁氏が指導した女子陸上長距離選手たちが、1993年ドイツで開催された世界陸上競技選手権で「冬虫夏草エキス」を飲んで、次々に世界記録を更新した逸話である。中国では1987年に一級漢方に指定され、1995年には国家指定食品になっている。2003年には新型肺炎 SARS の流行で、活用されて価値が再認識された。

特に、シネンシスは野生種に限られるため、乱獲による資源の枯渇で需給バランスが崩れ平均50万円 (1000万円) /kg の高値で市販されている。漢方ではシネンシスに次ぐ地位はセミタケ (*O. sobolifera*) とさている (大賀 2016)。

冬虫夏草の特徴的成分として、ツクツクボウシタケの培養液から、免疫を抑制するミリオシンという活性成分が単離されている。ミリオシンは人の免疫を抑制するばかりではなく、強い毒性も示したため、化学修飾した製剤フィンゴリモド (FTY720) が調製されて、細胞傷害性 T 細胞に直接作用することが明らかにされた。これを単独もしくは他の免疫抑制剤と併用することにより、臓器移植の拒絶反応抑制や、自己免疫疾患などの治療薬としての効果が示されている。腎移植および多発性硬化症に対する治験を経て、多発性硬化症治療薬として2011年に発売されている。

一方、ツクツクボウシタケはリング、モモ、ナシなどの害虫であるモモシンクイガに対しての高い駆除性を示し、微生物的防除の素材としても期待されている。

セミタケは、腎性高血圧症モデル動物において腎臓の組織障害を改善することが確認された (大賀ら 2009)。また、血流改善やアンギオテンシン転換酵素系に作用する、高血圧の予防と治療のための食品、ならびにその素材としての可能性が示唆された。アラキドン酸と血小板活性化因子の両方を抑制することから、関与する作用機序として両者の上流に位置するホスホリパーゼ A_2 を阻害していることが分かった。また、抽出液投与群では、レニン値はすべての用量群で上昇し、アンギオテンシン II 値はすべての用量群で顕著な低下が認められた。抽出物投与群では、アンギオテンシン系が関与する臓器組織修復による腎機能改善が期待でき、血圧降下作用が SHR ラットで認められ、通常血圧の WKY ラットでは影響を及ぼさないことが分かった。

SHR ラットでは、2, 4, 8%と投与濃度に依存して血圧降下が認められた(楊・大賀 2008; 楊ら 2008)。

さらに、セミタケはB16メラノーマ細胞へのメラニン生成抑制作用がみられた。これは、アルブチンによる作用と同程度であり、しかもチロシナーゼ阻害活性がないため、天然物由来の新規の美白剤としての期待がもたれる。さらに、ヒトによる臨床試験でセミタケ熱水抽出物の肌荒れ防止効果が認められた。

シネンシスでも同様の効果として、血圧降下作用や各種の機能性効果が確認されている(Chioza and Ohga 2013; 2014b; 2014c)。

2015年6月に約1か月かけて、ネパールでもっとも多くシネンシスが発生する地域のヒマラヤ山系ドルパ地区を踏査して、シネンシスの生態を調査した。ドルパはネパール西部に位置しており、ダウラギリ(8167 m)の裏側で、チベット近くにあるエリアである。地形的にアクセスが難しく、ネパールの中でもまさに未開の地・秘境と言われる地域である。

当研究室での最初の学位取得者チャンドラ・ボクレル氏と彼の学生、案内人、ポーターの総勢6名でドゥナイ(2000 m)を出発して3日かけて、いくつもの峰を越してベースキャンプのドルパ(4000 m)にたどり着いた。もっとも恐ろしい高山病への対応も含めて、徐々に高度を上げていった。気圧は約500 hPaで、酸素は平地の半分である。シネンシスの発生は雪解けの5月に始まり6月いっぱい続く。

ベースキャンプには、1万張以上のテントが乱立していた。5, 6月は学校や役場が全休状態となって、付近一帯の住民が数か所のキャンプにこもって、毎日シネンシス採取に精を出すのである。早朝から約1時間かけてキャンプから現場の4500-5000 m地帯まで登って、付近に散会して一日中、地面に這いつくばってシネンシスを探すのである。屈強な若者は険しい所まで足を延ばすし、乳飲み子を抱えた夫人や年寄は近くの穴場を探り、平均して10個/日くらい見つける。早めにキャンプに戻らないと急激な気象変化

で命の危険にさらされる。高山病や谷への滑落でたびたび死者が出ると聞いた。地中に出ている部分はちょうどツマヨウジくらいの大きさで、手クワで掘り起こすとコウモリガ類の幼虫が出てくる。採取したものを歯ブラシできれいに土を取り除いて売り物にするのである。仲買人が巡回してまわり、宿主の虫体の色合いや子実体の大きさなど品質によって価格はまちまちであるが、一本500円くらいなので、5000円/日の現金になる。2か月滞在すれば、300,000円の収入となる。年収が100,000円にも満たない山岳民族の現金収入としては破格の収入と言える。

滞在中に1本見つけることができ大満足である(図7)。テントの中で、さっそくシネンシスの菌糸体の単離操作を行った。二つ割りにしたシネンシスの体内の内部から菌糸をかきとり、PDA培地のアンプルにアルコールランプで消毒したメスを用いて組織分離した。菌株はネパール国立トリブバン大学植物学研究所に大切に保管している。シネンシスの栽培方法は完成の域に達しており、実用化規模の大量生産を想定している。シネンシスは1000万円/Kgで金塊の約2倍の値打ちなので、各方面から熱い視線を浴びている。

今回、外国人未入山地域への日本人研究者による踏査は、地元の新新聞・テレビなどマスコミに大きく報道された。今後、貴重な有用資源の保護を訴えると同時に、人工栽培技術を現地に導入して、シネンシスの研究を共同で実施したいと考えている。九州大学農学研究院とネパール・トリブバン大学科学技術研究所との間で学術交流協定が結ばれた。国内外の大手商社や大手重工業会社が高い関心を示しており、将来は産学官で協力して国内外で事業化する予定である。中華圏を中心としたアジア、インド、欧米、豪州、中東のドバイなど地球規模での展開が期待されている。ネパール駐日大使と同国外務省事務次官の表敬訪問を受けた。近い将来、ネパールや関連各国でシネンシスの人工栽培センターを作る計画である(Chioza et al. 2014a)。

東洋医学の進展に伴ってシネンシスの需要が高まり高値で取引されるため、その生息域である高山地方の人々の重要な収入源となっている。このため乱獲が続き、また異常気象や環境要因の変動で、収穫量の激減が深刻になっている。冬虫夏草の代替品として、*C. militaris*が蚕の蛹や穀類培地で栽培されて、健康食品として広く一般に流通している。一方、シネンシス*O. sinensis*の人工栽培が期待されており、アナモルフのヒルスセラ(*Hirustella*)型で穀類培地の固体栽培で菌糸体が得られ、高い機能性含有量の健康食品が調製可能である。さらに、テレオモルフのオフィオコルディセプス(*Ophiocordyceps*)型として、チョウ目コウモリガ類の幼虫を用い、高山帯の気象環境での特殊培養について開発されており、将来的には完全な人工栽培法の完成が期待されている。

5. おわりに

キノコの生育特性は複雑であり、特に子実体発生機構の全容は、いまだに解明には至っておらず未知の部分が残っ



Fig. 7 *Ophiocordyceps sinensis* observation at 5000 m of Himalaya

図7 ヒマラヤ5000 m地点での冬虫夏草の観察

ている。生産サイドでは、経験則から裏付けられた生産制御が多い。ただ、これまでに報告された研究成果が、実際の生産に有用な指針となっている例もみられる。各種キノコの生理作用や子実体発生機構の解明により、キノコ栽培での生産制御が可能になるものと思われる。

我が国のキノコ生産では、マイタケ、ブナシメジなどで良く生産システムが完成され、シイタケで人的操作が未だに多く残っており、生産制御にむけて今後の改善が急がれる。キノコは、これまでの食材としての位置付けから、健康保健食品として、生活習慣病への有力な対応手段として期待されており、付加価値が高まり需要が増大していくであろう。冬虫夏草の人工栽培で世界水準を作成していきたい。我々の生活に、これまで以上にキノコが深くかかわっていくことを期待している。「広がれキノコ文化」を国内外に唱えたい。

当研究室から巣立った国内および海外30国の方々、教授された農学での実学を貫く姿勢を守って、独自の流儀を継承してキノコ学を伝播されることを願っている。

謝辞

本研究のご指導をいただいた故 十河村男先生（香川大学名誉教授）、故 近藤民雄先生（九州大学名誉教授）、故 David A. Wood 先生（英国国立国際園芸学研究所教授）、趙南奭先生（韓国忠北大学名誉教授）には感謝いたします。十河先生には、林産化学の教示を受け、近藤先生には、キノコ研究のきっかけを与えてくださり、研究に取り組む姿勢を学び研究者の道筋を開いていただいた。Wood 先生には、1993-94年英国留学中に指導を受け、公私にわたって家族で大変お世話になった。趙先生には、2000年在韓中に諸事ご指導いただいた。

文部科学省科学研究費、農業・食品産業技術総合研究機構生物系特定産業技術研究費、農林水産省 新たな農林水産政策を推進する実用技術開発事業研究、福岡県などからの助成を受け、研究を遂行した。ここに記して感謝いたします。

参考文献

- 阿部正範・飯田繁・大賀祥治（2002a）シイタケ菌床栽培におけるコーンステープリカーの添加効果．日本応用きのこ学会誌 **10**: 29-34
- 阿部正範・飯田繁・大賀祥治（2002b）シイタケ子実体発生に及ぼす培養温度の影響．日本応用きのこ学会誌 **10**: 129-134
- 阿部正範・眞許勝弘・飯田繁・大賀祥治（2003a）シイタケ菌床栽培における核酸関連物質の添加効果．日本応用きのこ学会誌 **11**: 107-112
- 阿部正範・飯田繁・大賀祥治（2003b）きのこ菌床栽培におけるワカメ乾燥粉末の添加効果．日本応用きのこ学会誌 **11**: 113-118
- Ashitani T, Tateishi U, Sakai K, Ohga, S (2004a) Cultivation of mushrooms on polyurethane foam prepared from liquefied

- sugi bark. 16th International Congress on the Science and Cultivation of Edible and Medicinal Fungi. Florida, USA
- Ashitani T, Tateishi U, Sakai K, Ohga, S (2004b) Cultivation of mushrooms on polyurethane foam prepared from liquefied sugi bark. *Mushroom Sci.* **16**: 261-266
- Cha J-Y, Chun K-W, Lee S-Y, Lee S-Y, Ohga, S (2009a) Detection of *Tricholoma matsutake* in soil after forest fire in a *Pinus densiflora* forest in Korea. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **54**: 261-265
- Cha, J.-Y., Lee, S.-Y., Chun, K.-W., Lee, S.-Y. and Ohga, S. (2009b): *Armillaria* root rot caused by *Armillaria tabescens* on *Prunus salicina* in a Korean garden. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **54**: 273-277
- Cha, J.-Y., Wirawan, I.G.P., Tamai, Y., Lee, S.-Y., Chun, K.-W., Lee, S.-Y. and Ohga, S. (2010a): A food factory strictly managed by fungus-growing termites. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **55**: 11-14
- Chioza, A. and Ohga, S. (2013): Mycelial growth of *Paecilomyces hepiali* in various agar media and yield of fruit bodies in rice based media. *Adv. Microbiol.* **3**: 529-536
- Chioza, A. and Ohga, S. (2014a): Cultivated mushrooms in Malawi: A look at the present situation. *Adv. Microbiol.* **4**: 6-11
- Chioza, A. and Ohga, S. (2014b): Effects of hot-water extract of *Paecilomyces hepiali* on hypertension parameters in spontaneously hypertensive rats. *Adv. Microbiol.* **4**: 436-443
- Chioza, A. and Ohga, S. (2014c): A comparative study on chemical composition and pharmacological effects of *Paecilomyces hepiali* and wild *Ophiocordyceps sinensis*. *Adv. Microbiol.* **4**: 839-848
- Cho, N-S., Leonowicz, A. and Ohga, S. (2002): Changes in phenol oxidases and superoxide dismutase during fruit-body formation of *Pleurotus* on sawdust culture. *Mycoscience* **43**: 267-270
- Cho, N-S., Leonowicz, A. and Ohga, S. (2004): Effect of water-soluble extracts of Japanese larch on sawdust cultivation of *Lentinula edodes*. *Mokchae Konghak* **32**:35-44
- Cho, N.-S., Kim, D.-H., Eom, A.-H., Lee, J.-W., Choi, T.-H., Cho, H.-Y., Leonowicz, A. and Ohga, S. (2006a): Identification of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi in Korea by morphological and DNA sequencing features of their spores. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **51**: 201-210
- Cho, N.-S., Kim, D.-H., Cho, H.-Y., Ohga, S. and Leonowicz, A. (2006b): Effect of various compounds on the activity of laccases from basidiomycetes and their oxidative and demethoxylating activities. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **51**: 211-218
- Cho, N.-S., Jarosa-Wilkolazka, A., Luterek, J., Cho, H.-Y., Ohga, S. and Leonowicz, A. (2006c): Effect of fungal laccase and low molecular weight mediators on decolorization of direct blue dye. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **51**: 219-225

- Cho, N.-S., Jarosz-Wilkolazka, A., Cho, H.-Y., Leonowicz, A. and Ohga, S. (2007a): Removal of chlorophenols by fungal laccase in the presence of aromatic alcohols. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **52**: 23-27
- Cho, N.-S., Kim, D.-H., Cho, H.-Y., Shin, Y.-S., Kim, Y.-C. and Ohga, S. (2007b): Identification of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi in Korean ginseng roots by 18S rDNA sequence. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **52**: 265-274
- Cho, H.-Y., Cho, N.-S., Jarosa-Wilkolazka, A., Rogalski, J., Leonowicz, A., Shin, Y.-S. and Ohga, S. (2007c): Effect of fungal laccase and new mediators, acetovanillone and acetosyringone, on decolorization of dyes. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **52**: 275-280
- Cho, H.-Y., Bancierz, R., Ginalska, G., Leonowicz, A., Cho, N.-S. and Ohga, S. (2007d): Culture conditions of psychrotrophic fungus, *Penicillium chrysogenum* and its lipase characteristics. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **52**: 281-286
- Choi, K.-S., Park, J.-S., Lee, S.-Y., Hwang, D.-U., Jung, H.-Y. and Ohga, S. (2017): Morphological and phylogenetic characterization of *Tyrophagus putrescentiae* Schrank (Sarcoptiformes: Acaridae) from *Hypsizygus marmoreus* in Korea. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **62**: 9-13
- 江口文陽 (2001) : キノコを科学する, 江口文陽, 渡辺泰雄編, 地人書簡, 東京, pp. 55-75.
- Farooq, M.U., Chioza, A. and Ohga, S. (2014): Vegetative development of *Sparassis crispa* in various growth conditions and effect of electric pulse simulation on its fruit body production. *Adv. Microbiol.* **4**: 267-274
- 古川久彦・林 康夫 (1992) : きのご学, 古川久彦編, 共立出版, 東京, pp. 27-54
- Gamage, S. and Ohga, S. (2017): Effects of hypobaric and hyperbaric pressures on mycelial growth of isolated strain of wild *Ophiocordyceps sinensis*. *Adv. Microbiol.* **7**: 575-587
- Gamage, S. and Ohga, S. (2018a): A comparative study of technological impact on mushroom industry in Sri Lanka: A review. *Adv. Microbiol.* **8**: 665-683
- Gamage, S. and Ohga, S. (2018b): Effects of different electric field on mycelial growth of isolated strain of wild *Ophiocordyceps sinensis*. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **63**: 223-229
- Gamage, S., Nakayama, J., Fuyuno, Y. and Ohga, S. (2018): The effect of the hot water extracts of the *Paecilomyces hepiali* and *Cordyceps militaris* mycelia on the growth of gastrointestinal bacteria. *Adv. Microbiol.* **8**: 490-505
- Ginalska, G., Cho, H.-Y., Cho, N.-S., Bancierz, R., Kornilowicz, T., Leonowicz, A., Shin, S.-J. and Ohga, S. (2007): Effect of culture conditions on growth and lipase production by a newly isolated strain, *Geotrichum*-like R59 (Basidiomycetes). *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **52**: 29-34
- Harakon, Y., Takahashi, K., Ohga, S. (2012): Seasonal patterns of myxomycete occurrence in a warm temperature laurel forest in Japan. *Hikobia* **16**: 141-150
- Hiramori, C., Koh, K., Kurata, S., Ueno, Y., Gamage, S., Huang, P. and Ohga, S. (2017) : Cultivation of *Flammulina velutipes* on modified substrate using fermented apple pomace. *Microbiol.* **7**: 719-728
- Horm, V. and Ohga, S. (2008): Potential of compost with some added supplementary materials on the development of *Agaricus blazei* Murill. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **53**: 417-422
- Huang, P. and Ohga, S. (2017): Utilization of ceramic beads for edible mushrooms cultivation. *Adv. Microbiol.* **7**: 853-862
- Huang, P. and Ohga, S. (2018): Nutritional requirements for mycelial growth of *Ophiocordyceps sinensis* on agar media. *Adv. Microbiol.* **8**: 821-829
- Imtiaj, A., Lee, T.-S. and Ohga, S. (2010): Exploration on filamentous phenotype of *Coprinus comatus* collected from different ecological origins. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **55**: 203-207
- Imtiaj, A., Lee, T.-S. and Ohga, S. (2011a): Sequence variation of *Pleurotus* species collected from eastern Asia. *Micol. Apl. Int.* **23**: 1-10
- Imtiaj, A., Hosoda, S., Takano, K., Sun, Z. and Ohga, S. (2011b): Detection of cicada parasitic fungus (*Isaria sinclairii*) in the forest soil. *Academic J. Sci.*, **1**: 9-13
- Imtiaj, A., Lee, T.-S. and Ohga, S. (2011c): Molecular analysis of ITS region and antibacterial activities of *Stereum hirsutum*. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **56**: 199-204
- Imtiaj, A. and Ohga, S. (2014): Nutritional and environmental requirements for the morphogenesis of *Ophiocordyceps sobolifera*. *Micol. Apl. Int.* **26**: 1-8
- Imtiaj, A., Sultana, S., Hossain, J., Rahman, S.A. and Ohga, S. (2016): Performance of vegetative growth and artificial fruit body formation of *Hypsizygus marmoreus* in Bangladesh. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **61**: 257-262
- 稲葉和功・飯塚義富・越島哲夫 (1979) : サルフアイトバブル廃液からの添加物, 木材学会誌 **25**, 510-515.
- 石川辰夫・宇野 功 (1980) : 子実体発生促進物質. 発酵と工業 **38**, 327-335.
- Islam, F. and Ohga, S. (2012): The response of fruit body formation on *Tricholoma matsutake* in situ condition by applying electric pulse stimulator. *ISRN Agronomy*. 2012: Article ID 462724
- Islam, F. and Ohga, S. (2013a): Effects of media formation on the growth and morphology of ectomycorrhizae and their association with host plant. *ISRN Agronomy*. 2013: Article ID 317903
- Islam, F. and Ohga, S. (2013b): Effect of electric pulse application on the fruit body production of *Tricholoma matsutake*-In situ condition. *CNU J. Agr. Sci.*, **40**: 1-6
- Jasinska, A., Siwulski, M., Sobieralski, K., Majtkowski, W., Rogalski, J. and Ohga, S. (2014a): Comparative study

- of mycelial growth and carpophores yield of *Agrocybe aegerita* (Brig.) Sing. On selected agricultural and textile industry wastes as a cultivation substrate. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **59**: 5-11
- Jasinska, A., Siwulski, M., Sobieralski, K., Rogalski, J. and Ohga, S. (2014b): Morphological and qualitative features of *Agrocybe aegerita* (Brig.) Sing. Carpophores cultivated on agricultural and textile industry wastes. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **59**: 229-234
- 河岸洋和・杉山公男 (1995): 機能性食品の研究, 荒井綜一編, 学会出版センター, 東京, pp. 37-43.
- 川合源四郎 (1986): セレブドシドの子実体発生促進効果. *農化誌* **60**, 1027-1034.
- Kim, D.-H., Chung, H.-C., Ohga, S. and Lee, S.-S. (2003): ITS Primers with enhanced specificity to detect the ectomycorrhizal fungi in the roots of wood plants. *Mycobiology* **31**: 23-31
- Kim, D.-H., Lee J.-K., Eom, A.-H., Cho, N.-S., Suhara, H. and Ohga, S. (2005): Evaluation of arbuscular mycorrhizal fungi using 18S rDNA sequence from root of *Botrychium ternatum*. *Bull. Kyushu Univ. For.* **86**: 55-68
- Kitamoto, Y., Kikuchi, A., Mori, N. and Ohga, S. (2000a): Polyol metabolism in the mycelium and fruit-bodies during development of *Flammulina velutipes*. *Mycoscience* **41**: 461-465
- Kitamoto, Y., Matsui, T., Ohga, S. and Mori, N. (2000b): Activation of intracellular and extracellular phenol oxidases in photoinduced fruit-body formation of *Favolus arcularius*. *Mycoscience* **41**: 641-644
- Kitamoto, Y., Kobayashi, A., Mori, N. and Ohga, S. (2001): Metabolic function of glycogen phosphorylase and trehalose phosphorylase in fruit-body formation of *Flammulina velutipes*. *Mycoscience* **42**: 143-147
- 近藤民雄・大賀祥治 (2011): マツタケの菌床栽培を目指して—水環境の立場から—. *九大演報* **92**: 1-3
- Koo, C.-D., Kim, J.-S., Cho, N.-S., Min, D.-S. and Ohga, S. (1999): Effect of moisture content for mycelial growth and primordial formation of *Lentinula edodes* in a sawdust-based substrate. *Mushroom Sci. Biotechnol.* **7**: 169-174
- Leonowicz, A., Cho, N.-S., Ohga, S. (2002) Potentiality of mushrooms cultivation as resources for food and folk medicine. *Bull. Kyushu Univ. For.* **83**: 115-141
- Lee, S.-S. and Ohga, S. (2001): Several genes expression on fructification of *Lentinula edodes*. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **46**: 47-59
- Lisiecka, J., Rogalski, J., Sobieralski, K., Siwulski, M., Sokol, S. and Ohga, S. (2015): Mycelium growth and biological efficiency of *Ganoderma lucidum* on substrate supplemented with different organic additives. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **60**: 303-308
- Lu, T., Bau, T. and Ohga, S. (2017): Physiological study of the wild edible mushroom *Leucocalocybe mongolica*. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **62**: 1-8
- Meng, T.X., Zhang, C.F., Miyamoto, T., Ishikawa, H., Shimizu, K., Ohga, S. and Kondo, R. (2012): The melanin biosynthesis stimulating compounds isolated from the fruiting bodies of *Pleurotus citrinopileatus*. *J. Cosmetics, Dermatol. Sci. Appl.* **2**: 151-157
- 光永徹・永松和成・西井孝文・大賀祥治 (1999): 担子菌の菌糸成長に及ぼす樹皮ポリフェノールの効果. *日菌報* **40**: 91-96
- 宮澤紀子・江口文陽・大賀祥治・須藤賢一 (2005): 各種きのこ子実体熱水抽出物の自然発症高血圧モデルラットにおける血圧上昇抑制作用. *日本きのこ学会誌* **13**: 181-187
- 宮澤紀子・江口文陽・大賀祥治・須藤賢一 (2006): クロアワビタケのプロトプラスト調製および細胞融合によって誘導されたラッカーゼ欠損株の安定性. *高崎健康福祉大学紀要* **5**: 47-52
- 宮澤紀子・大賀祥治 (2008): バイリングの菌糸生長および薬理効果に及ぼす核酸関連物質の影響. *木材学会誌* **54**: 80-85
- Miyazawa, N., Okazaki, M. and Ohga, S. (2008): Antihypertensive effect of *Pleurotus nebrodensis* in spontaneously hypertensive rats. *J. Oleo Sci.* **57**: 675-681
- 村尾澤夫 (1986) SPI 阻害剤の子実体発生促進効果. *化学と生物* **24**, 215-216.
- 中村克哉 (1983) “シイタケ栽培の史的研究”, 東宣出版, 東京, pp. 455-470.
- 中谷誠・米山彰造・加藤幸浩・山村忠明・大賀祥治 (1998) きこの廃培地の再利用 (第2報) シイタケ廃ホダ木おが粉を用いたヒラタケおよびエノキタケ野生株の栽培. *日本応用きのこ学会誌* **6**: 95-99
- Nogami, T., Ohga, S. and Kitamoto, Y. (2002): The Buller phenomenon in a bipolar basidiomycetous mushroom, *Pholiota nameko*. *Micol. Appl. Int.* **14**: 11-18
- 大賀祥治・田畑武夫・近藤民雄 (1977) 原木のシイタケほど木適性について. *木材学会誌* **23**: 459-463
- 大賀祥治・近藤民雄 (1978): シイタケ (*L. edodes*) とヒポクレア菌の拮抗. *木材学会誌* **24**: 650-654
- 大賀祥治・近藤民雄 (1981): きこの栽培に関する資源学的研究 (第3報) 栄養添加培地でのシイタケ菌糸蔓延促進およびヒポクレア菌との拮抗. *木材学会誌* **27**: 136-140
- 大賀祥治・宮田郁子・今村博之 (1985): きこの栽培に関する資源学的研究 (第4報) シイタケ子実体の形質とホダ木年次との相関. *九大演報* **55**: 223-233
- 大賀祥治 (1985) きこの栽培に関する資源学的研究 (第5報): シイタケほど木としての熟度と呈色反応. *木材学会誌* **31**: 772-778
- 大賀祥治 (1986) きこの栽培に関する資源学的研究 (第6報): シイタケ栽培におけるほど木への添加物投与が

- 菌糸生長ならびに子実体発生におよぼす影響. 木材学会誌 **32**: 545-551
- 大賀祥治 (1988): きのご栽培に関する資源学的研究 (第7報) ネギ煎汁のシイタケ菌生育促進活性と核酸関連物質. 木材学会誌 **34**: 745-752
- 大賀祥治 (1989): シイタケ栽培における生育活性化物質の投与に関する研究. 九大演報 **61**: 1-90
- Ohga, S. (1990a): Growth rate of mycelium of shiitake, *Lentinus edodes*, in relation to water potential of medium. J. Fac. Agr., Kyushu Univ. **34**: 413-420
- Ohga, S. (1990b): Effect of nutritional component on mycelial growth and fruit body yield of the shiitake mushroom, *Lentinus edodes*, on sawdust substrate. J. Fac. Agr., Kyushu Univ. **34**: 405-412
- Ohga, S. (1992a): Adaptability of *Lentinus edodes* strains to a sawdust-based cultivating procedure. Mokuzai Gakkaishi **38**: 301-309
- Ohga, S. (1992b): Comparison of extracellular enzyme activities among different strains of *Lentinus edodes* grown on sawdust-based cultures in relationship to their fruiting abilities. Mokuzai Gakkaishi **38**: 310-316
- Ohga, S., Roozendaal, F.V., Aspinwall, M. and Miwa, M. (1992c): Yield and size response of the shiitake mushroom, *Lentinus edodes*, depending on incubation time on sawdust-based culture. Trans. Mycol. Soc. Japan **33**: 349-357
- Ohga, S., Yano, S. and Kira, K. (1993): Availability of enokitake mushroom, *Flammulina velutipes*, cultural waste for using as a substrate in the sawdust-based cultivation of shiitake. Mokuzai Gakkaishi **39**: 1443-1448
- 大賀祥治 (1997a) きのごの生物工学. A P A S T - 森と木の先端技術情報 - **23**: 11-15
- 大賀祥治 (1997b) きのごの基礎実験技術 (第9回). 日本応用きのご学会誌 **5**: 19-27
- Ohga, S. and Kitamoto, Y. (1997): Future of Mushroom Production and Biotechnology. Food Reviews International, Marcel Dekker, Inc., New York
- Ohga, S. (1998a): Carbon dioxide and ethylene levels during incubation and fruiting stage on sawdust-based culture of *Lentinula edodes*. Bull. Kyushu Univ. For. Res. **79**: 13-20
- Ohga, S. (1998b): The influence of genotype on the production of *Lentinula edodes* grown on sawdust-based substrate. J. Fac. Agr., Kyushu Univ. **43**: 39-45
- Ohga, S. and Wood, D.A. (1998): Regulation of laccase and cellulase genes transcription in *Agaricus bisporus*. J. Fac. Agr., Kyushu Univ. **43**: 47-50
- Ohga, S. and Donoghue, J.D. (1998): Evaluation of methods for determining microbial activity and maturity of sawdust-based cultures of shiitake (*Lentinus edodes*). Mushroom Sci. Biotechnol. **6**: 115-123
- Ohga, S., Katoh, Y. and Nakaya, M. (1998a): Water potential in relation to culture maturity in sawdust-based substrate of *Lentinula edodes*. Mushroom Sci. Biotechnol. **6**: 65-69
- Ohga, S., Wood, D.A., Smith, M. and Thurston, C.F. (1998b): Transcriptional regulation of laccase and cellulase genes of *Agaricus bisporus* during fruit body development. Mushroom Sci. Biotechnol., **6**: 107-113
- Ohga, S. (1999a): Effect of water potential on fruit body formation of *Lentinula edodes* in sawdust-based substrate. J. Wood Sci. **45**: 337-342
- Ohga, S. (1999b): Evaluation of maturity by use of pH indicators in sawdust-based cultures of *Lentinula edodes*. J. Wood Sci. **45**: 431-434
- Ohga, S. (1999c): Suitability of bamboo powder for the sawdust-based cultivation of edible mushrooms. Mushroom Sci. Biotechnol. **7**: 19-22
- Ohga, S., Smith, M., Thurston, C.F. and Wood, D.A. (1999): Transcriptional regulation of laccase and cellulase genes in the mycelium of *Agaricus bisporus* during fruit body development on solid substrate. Mycol. Res. **103**: 1557-1560
- Ohga, S. (2000): Influence of wood species on the sawdust-based cultivation of *Pleurotus abalonus* and *Pleurotus eryngii*. J. Wood Sci. **46**: 175-179
- Ohga, S. and Wood, D.A. (2000): Efficiency of ectomycorrhizal basidiomycetes on Japanese larch seedlings assessed by ergosterol assay. Mycologia **92**: 394-398
- Ohga, S., Cho, N.-S., Thurston, C.F. and Wood, D.A. (2000a): Transcriptional regulation of laccase and cellulase in relation to fruit body formation in the mycelium of *Lentinula edodes* on a sawdust-based substrate. Mycoscience **41**: 149-153
- Ohga, S., Min, D.-S., Koo, C.-D., Choi, T.-H., Leonowicz, A. and Cho, N.-S. (2000b): Culture maturity of *Lentinula edodes* on sawdust-based substrate in relation to fruiting potential. Mokchae Konghak **28**: 55-64
- 大賀祥治 (2001): キノコを科学する. 檜垣宮都監修, pp. 11-30, 89-99. 地人書館, 東京
- Ohga, S. and Iida, S. (2001): Effect of electric impulse on sporocarp formation of ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* in Japanese red pine plantation. J. For. Res. **6**: 37-41
- Ohga, S. and Royse, D.J. (2001): Transcriptional regulation of laccase and cellulase genes during growth and fruiting of *Lentinula edodes* on supplemented sawdust. FEMS Microbiol. Lett. **201**: 111-115
- Ohga, S., Iida, S., Koo, C.D. and Cho, N.S. (2001): Effect of electric impulse on fruit body production of *Lentinula edodes* in the sawdust-based substrate. Mushroom Sci. Biotechnol. **9**: 7-12
- 大賀祥治 (2002a) 木材科学講座 11 バイオテクノロジー. 片山義博, 桑原正章, 林隆久編, pp. 157-161. 海青社, 大津
- 大賀祥治 (2002b): 生活環境論. 江口文陽, 尾形圭子, 須藤賢一編, pp. 128-146. 地人書館, 東京
- 大賀祥治 (2002c) きのご培地の熟成度判別の有効性, きのご

- この新品種と新技術 (2回連載). 特産情報 23 (7): 40-42, (8): 40-42
- 大賀祥治・具昌徳・金載水・趙南奭・眞本勝弘・寺下隆夫・森永力・堀越孝雄・江口文陽・北本豊 (2002): マツタケ子実体発生におよぼす核酸関連物質の効果. 九大演報 **83**: 43-52
- Ohga, S., Ashitani, T., Mun, S.-P., Lee, S.-S., Cho, N.-S. and Royse, D.J. (2002): Utilization of water super absorbent for cultivation of *Lentinula edodes*. The 2nd Meeting of Far East Asia for Collaboration on Edible Fungi Research, Tottori
- 大賀祥治 (2003a): 担子菌の子実体発生と制御. 木材学会誌 **49**: 239-246
- 大賀祥治 (2003b) きのこ年鑑. pp. 92-96. プランツワールド, 東京
- 大賀祥治・阿部正範・眞許勝弘・寺下隆夫 (2003): 食用きのこの菌糸成長に及ぼす核酸関連物質の影響. 日本応用きのこ学会誌 **11**: 119-122
- 大賀祥治 (2004a): キノコ学への誘い. 大賀祥治編, pp. 9-20, pp. 35-51. 海青社, 大津
- 大賀祥治 (2004b): キノコの生育と栽培. 九大演報 **85**: 11-45
- 大賀祥治 (2004c) 12人の研究者・医師らが語る 元気に生きる本. pp.57-64. 東洋医学舎, 東京
- Ohga, S. and Royse, D.J. (2004): Cultivation of *Pleurotus eryngii* on umbrella plant (*Cyperus alternifolius*) substrate. J. Wood Sci. **50**: 466-469
- Ohga, S. and Ashitani, T. (2004): Cultivation of insect mushrooms on polyurethane form prepared from liquefied sugi bark. Mushroom **3**: 159-166
- Ohga, S., Yao, F.J., Cho, N.-S., Kitamoto, Y. and Li, Y. (2004a): Effect of RNA related compounds on fructification of *Tricholoma matsutake*. Mycosystema **23**: 555-562
- Ohga, S., Kim, D.-H. and Cho, N.-S. (2004b): Effect of electric impulse on fruit body formation of ectomycorrhizal fungus, *Laccaria Laccata*, in red pine forests. Bull. Exp. For., Chungbuk Nat. Univ. **2**: 37-48
- Ohga, S., Cho, N.-S., Li, Y. and Royse, D.J. (2004c): Utilization of pulsed power to stimulate fructification of edible mushrooms. Mushroom Sci. **16**: 343-351
- 大賀祥治 (2005a) キノコ学の将来. 木材学会誌 **51**: 55-57
- 大賀祥治 (2005b) キノコ業界の今, そしてこれから“キノコ・レピュテーション”. BIO九州 **176**: 5-13
- 大賀祥治 (2005c) 木のびっくり話 100. 日本木材学会編, pp. 74-75. 講談社, 東京
- 大賀祥治 (2006): きのこ生産システムにおける電気刺激の適用. バイオインダストリー **23**: 33-42
- Ohga, S., Yoshimoto, H., Pokhrel, C., Yang, B., Miyazawa, N., Meng, T., Hosoda, S., Mae, M. and Sun Z. (2008): Characteristic for growth and fruit body polysaccharide of caterpillar fungi, *Cordyceps sobolifera* (Hill.) Berk. et Br. J. Agr. Sci. Chungnam Nat'l Univ. **35**: 199-212
- 大賀祥治 (2009): 冬虫夏草菌の栽培および生理活性. きのこ研だより **32**: 9-16
- 大賀祥治・高野克太・孫竹 (2011a): ツクツクボウシタケ菌の森林土壌内での時空間分布. 九大演報 **92**: 4-7
- 大賀祥治・宮本亮平・車柱栄・徐健植 (2011b): アラゲキクラゲ (*Auricularia polytricha*) 培地の炭水化物含有量と子実体発生量の相関. 木材学会誌 **57**: 8-13
- 大賀祥治 (2011c) 毒きのこ. ソワニエ **9**: 62
- 大賀祥治 (2011d) 手軽でヘルシーな「菌類」の王様きのこを食べよう. 読売ファミリー **388**: 2-12
- Ohga, S. (2012a): Application of electric pulsed power on fruit body production of edible and medicinal mushrooms. CNU J. Agr. Sci., **39**: 597-600
- Ohga, S. (2012b): Utilization of electric pulsed power on fruiting of edible mushrooms. Int. J. Biosci. Biotechnol. **1**: 28-31
- 大賀祥治 (2013a): 菌類の辞典. 日本菌学会編, pp.447-455. 朝倉書店, 東京
- 大賀祥治 (2013b): 街路樹腐朽病菌の最近の動向. グリーン・エージ. **40** (8): 9-13
- 大賀祥治・アーメッド・イムティアジ・フェルザナ・イスラム・楊仲凱・清水幸子・柿野賢一 (2013): 電気パルス刺激によるサナギタケおよびタモギタケ子実体発生促進と生理活性成分の含有量増加. 九大演報 **93**: 1-8
- 大賀祥治 (2015) 開山良阿上人五百年遠忌記念誌東圓寺. 外陣天井絵解説文 pp. 88, 90, 171. 浄土宗東圓寺, 福島
- 大賀祥治 (2016): 冬虫夏草の生育特性と機能性. 温故知新. **53**: 83-88
- 太田 明 (1998): 菌根菌の子実体発生法. 日菌報 **39**: 121-124.
- Pokhrel, C.P., Yoshimoto, H., Iida, S. and Ohga, S. (2004): Mycelial growth and fruit body formation of *Lyophyllum decastes* in livestock compost. J. Fac. Agr., Kyushu Univ. **49**: 273-282
- Pokhrel, C.P., Sumikawa, S., Mae, M., Iida, S. and Ohga, S. (2006a): Physico-chemical factors and nutritional requirements on vegetative growth of *Lyophyllum decastes*. Mushroom Sci. Biotechnol. **14**: 197-205
- Pokhrel, C.P., Sumikawa, S., Iida, S. and Ohga, S. (2006b): Growth and productivity of *Lyophyllum decastes* on compost enriched with various supplements. Micol. Apl. Int. **18**: 21-28
- Pokhrel, C.P., Yang, B., Sumikawa, S., Mae, M. and Ohga, S. (2006c): Cultural characteristics for inducing fruit body of various insect mushrooms on polyurethane foams. Bull. Kyushu Univ. For. **87**: 9-21
- Pokhrel, C.P. and Ohga, S. (2007a): Submerged culture conditions for mycelial yield and polysaccharides production by *Lyophyllum decastes*. Food Chem. **105**: 641-646
- Pokhrel, C.P. and Ohga, S. (2007b): Cattle bedding waste used as a substrate in the cultivation of *Agaricus blazei* Murill. J. Fac. Agr., Kyushu Univ. **52**: 295-298

- Pokhrel, C.P. and Ohga, S. (2007c): Synthetic cultivation of *Lyophyllum decastes* on a combination of cattle livestock compost and corn cobs. *Mushroom Sci. Biotechnol.* **15**: 123-128
- Pokhrel, C.P., Yadav, R.K.P. and Ohga, S. (2009): Effect of physical factors and synthetic media on mycelia growth of *Lyophyllum decastes*. *J. Ecobiotechnol.* **1**: 46-49
- Royse, D.J., Rhodes, T.W., Ohga, S. and Sanchez, J.E. (2004): Yield, mushroom size and time to production of *Pleurotus cornucopiae* (oyster mushroom) grown on switch grass substrate spawned and supplemented at various rates. *Biores. Technol.* **91**: 85-91
- 相良直彦 (1976) : 微生物の生態 . 東京大学出版会 , 東京 , pp. 153
- Suada, I.K., Sudarma, I.M., Kim, B.-S., Cha, J.-S. and Ohga, S. (2015): Fungal contaminant threaten oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus* (Jacq. ex Fr.) Kummer) cultivation in Bali. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **60**: 309-313
- 澄川真也・チャンドラ ポクレル・楊柏松・谷口哲幸・田中優子・工藤久・塚本俊介・金子周平・北島良信・倉光幸子・大賀祥治 (2006) : 食用きのこの類の子実体発生におよぼす電気インパルス印加効果 . 九大演報 **87**: 1-8
- Takayama, T., Ohga, S. and Sakai, K. (1993): Sawdust-based cultivation and changes of the culture mature degree of edible mushroom, *Pleurotus abalones*. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **38**: 19-33
- Terashima, Y., Igusa, H. and Ohga, S. (2002a): Influence of contamination by *Penicillium brevicompactum* and *Trichoderma harzianum* during *Lentinula edodes* spawn run on fruiting in sawdust-based substrates. *Mycoscience* **43**: 277-280
- Terashima, Y., Igusa, H. and Ohga, S. (2002b): Comparison of defatted rice bran with raw rice bran as a supplement for *Lentinula edodes* sawdust-based cultivation. *Mushroom Sci. Biotechnol.* **10**: 147-154
- Terashima, Y., Igusa, H. and Ohga, S. (2002c): Influence of storage of raw defatted rice bran as supplements for *Lentinula edodes* sawdust-based substrate on mycelial growth and fruit body production. *Mushroom Sci. Biotechnol.* **10**: 229-234
- 寺下隆夫 (1989) : きのこの生化学と利用 , 応用技術出版, 東京 , pp. 153-155.
- Whittaker, R.H. (1969) : Five category for biology. *Science* **163**: 150-160.
- Win, T.T. and Ohga, S. (2018): Study on the cultivation of *Agaricus blazei* (almond mushroom) grown on composit mixed with selected agro-residues. *Adv. Microbiol.* **8**: 778-789
- 楊栢松・成漢功・大賀祥治 (2006) : ツクツクボウシタケの生態および生育特性 . 日本きのこ学会誌 **14**: 191-196
- 楊栢松・成漢功・大賀祥治 (2007) : ハナアブラゼミタケの生育特性と子実体形成 . 日本きのこ学会誌 **15**: 173-176
- 楊栢松・大賀祥治 (2008) : 冬虫夏草菌セミタケの生育特性及びポリサッカライド含有量 . *Food Function* **4** : 22-27
- 楊栢松・成漢功・孟天暁・孫竹・李玉・图力古尔・趙南爽・金東勲・大賀祥治 (2008) : セミタケ子実体の野生および栽培種における薬理効果 . *Food Function* **4** : 28-38
- 吉本博明・江口文陽・桧垣宮都・大賀祥治 (2005) : ヒメマツタケの薬理効果におよぼす培地基材の影響 . 木材学会誌 **51**: 387-393
- 吉本博明・江口文陽・河上誠樹・桧垣宮都・大賀祥治 (2006a) : ヒメマツタケ廃菌床のナス栽培に対する施用効果 . 日本きのこ学会誌 **14**: 99-105
- 吉本博明・江口文陽・桧垣宮都・大賀祥治 (2006b) : 同一菌床から発生した二色のヒメマツタケ子実体の比較解析 . 日本きのこ学会誌 **14**: 135-143
- Zhang, X.Y., Bau, T. and Ohga, S. (2018): Biological characteristics and cultivation of fruit body of wild edible mushroom *Auricularia villosula*. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **63**: 5-14

(2018年9月27日受付：2019年2月27日受理)