

マイタケ

西堀 耕三*・下田 隆史・倉橋 敦

はじめに

今回、生物工学分野で用いる生物材料として、単なる生物学的な紹介のみにとどまらず、産業上の貴重な資源（研究材料）として位置づけられる関連技術や研究成果とあわせてマイタケを紹介する趣旨の内容の原稿執筆の依頼を受けた。我々は生業としているマイタケの生産販売に利する研究開発は行っているが、生物学的視点からの研究は行ってきていない。また、マイタケは自然界では簡単にはお目にかかれず、生物としての自然界での挙動を知ることは容易ではない。かつ我々も調べたことがないのでよくわからない。したがって、ここではマイタケの人工栽培の歴史と、一般的に知られている生物としてのマイタケについて述べる。次に、科学的根拠にもとづく知見が充分ではなく、経験と勘に頼ることが多いマイタケの栽培工程管理を、子実体形成に必要な遺伝子の発現を指標とする、科学的根拠に基づく管理に変えるべく行ったゲノム解析とその活用、および生態的特性を応用した農産物としてのマイタケの施設空調型栽培による生産を起点としたバイオリファイナリーへの応用について述べる。

人工栽培の歴史

マイタケの人工栽培の歴史は、山形県立米沢女子短期大学におられた高垣順子氏が、今日のマイタケ栽培の礎を築かれた農文協新特産シリーズ『マイタケ』の著者である故・庄司當（庄司当）氏に伺った内容¹⁾が詳しいと思われるので引用して述べる。

マイタケの人工栽培は、1950～1951年頃、シイタケの人工栽培の礎を築かれた故・森喜作博士により創業された群馬県桐生市にある森産業株式会社が、地元の要望に応じて造った種菌を、ナメコの栽培で有名な福島県西会津町においてブナ、トチなどの原木に種菌を打ち込み、発生を試みたが発生しなかったときから始まった。それから20年以上過ぎた1972年に、庄司氏が野外で土中に埋め込んだマイタケ菌が蔓延した培地（菌床）からの発生に成功し、同じ頃山形大学農学部の安井氏もビン栽培による方法を開発した。1977年に庄司氏が「マイタケの

人工栽培の可能性」をテーマに講演を行ったのを契機に活発化し、1980～1981年頃には人工栽培によるマイタケの生産が定着化した。マイタケの生産量は、1983年に新潟県で大平喜信氏が創業した（株）雪国まいたけが、大規模施設空調型周年栽培による生産販売を始めたことで一気に増加し、現在ではそれはシイタケ、エノキタケ、ブナシメジについて多い、日常容易に入手できる食材になるまでに至っている。

マイタケとは

マイタケは、学名がマイタケ属マイタケ (*Grifola frondosa*) で、担子菌門 (Basidiomycota) ハラタケ亜門 (Agaricomycotina) ハラタケ綱 (Agaricomycetes) タマチヨレイタケ目 (Polyporales) トンビマイタケ科 (Meripilaceae) に属する。子実体であるきのこの特徴は、エノキタケやブナシメジなど人工栽培で生産される食用キノコの多くが、ハラタケ目に属し子実体は柔らかく柄と傘が明確に区別できる（いわゆるマッシュルーム型）のに対して、マイタケは柄が傘部と明確に区別しえない扇形～へら形傘が多数重なり合って大きな柔らかい子実体を形成する（図1）。

生態的には広葉樹の心材を腐朽させる木材腐朽菌であ

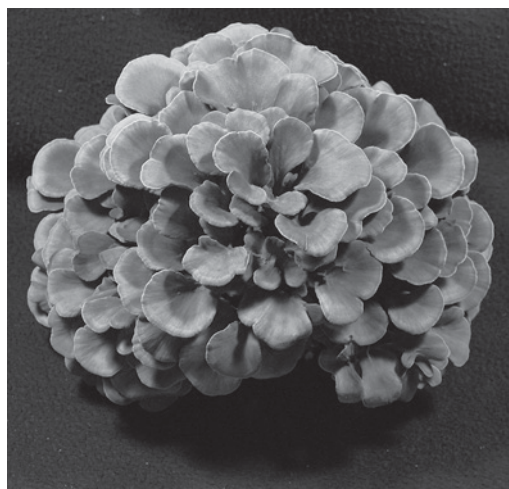


図1. マイタケ

*著者紹介 株式会社雪国まいたけ研究開発室 E-mail: kz-nishibori@agate.plala.or.jp

る。一般に担子菌に属する木材腐朽菌は、木材中の難分解物であるリグニンとセルロースを分解する白色腐朽菌とリグニンは分解できないがセルロースを分解する褐色腐朽菌に大きく分けられる。白色腐朽菌はさらにリグニンとセルロースの分解を同時進行的に進める非選択的の白色腐朽菌と、優先的にリグニンを分解してからセルロースを分解する選択的の白色腐朽菌とに分けられる。マイタケは選択的の白色腐朽菌に属している²⁾。

マイタケは、アジア、ヨーロッパ、北米の温帯以北、オーストラリア³⁾に分布し、国内では初秋のころ、深山の尾根筋で、通風がよく、日当たりが比較的良いところにあるミズナラやクリ（東北）、シイ（西日本）などの老大木の地表に出ている樹木の根際部やそれらの古い切り株や枯幹などに発生する。同じ場所に続けて発生する⁴⁾。人工栽培では広葉樹オガコを培養基として用いる。最近では民家の庭木や公園内の樹木に発生することがある。これは人工栽培の普及により周りにマイタケの胞子が飛散しているためではないかと考えられている。

マイタケの菌糸生長に適した温度は、24～27°Cの範囲内であるが20～30°Cの範囲では著しい差異はない。エノキタケやブナシメジの菌糸生長の最適温度が25°Cで、それより高くなると急速に菌糸生長が遅くなるのに対してマイタケは他のキノコ類より菌糸生長適温の幅は広く、32°Cの高温でも生長は停止せず、比較的高温にも強い。子実体を形成するときの温度は16～24°Cくらいの範囲で、最適温度は、18～21°Cである。これは、エノキタケやブナシメジのそれらが15°C近辺であるのに対して比較的高い温度である。肉質のよい充実した子実体を生育させるには17～19°Cくらいがよい⁵⁾。

食物としての機能

マイタケの食物としての機能には、マイタケに含まれる β -(1→3)分岐 β -1,6-D-グルカン、あるいは β -(1→6)分岐 β -1,3-D-グルカンからなる β グルカンの免疫賦活作用による抗腫瘍性がある⁶⁾。また、 α グルカンである α -(1→6)分岐 α -1,4-D-グルカンにも同様の作用がありインフルエンザ治療効果を有する⁷⁾。

また、我々は、マイタケの抗酸化能が調理過程やヒトの消化過程で容易に減少しない可能性を示唆する結果を得ている⁸⁾。

ゲノム

「はじめに」で述べたように科学的知見が十分ではなく、まだまだ経験と勘に頼らざるを得ないマイタケ栽培に科学的なメスを入れるため、我々はその基盤となるゲノムと栽培工程で発現するトランスクリプトームの配列

を決定した^{9,10)}。そのゲノムサイズは33.8 Mbで、同じ食用担子菌であるマッシュルーム (30.2 Mb)¹¹⁾やシイタケ (40.2 Mb)¹²⁾、エノキタケ (35.6 Mb)¹³⁾と同程度の大きさであった。予測遺伝子数は、マッシュルーム 10,438 遺伝子、シイタケ 13,382 遺伝子、エノキタケ 12,218 遺伝子に対して、トランスクリプトーム配列を予測に用いることでそれらよりも多い16,097 遺伝子を予測することができた。これらの中には産業上重要な酵素群であるリグニン分解に関与する auxiliary activities (AA) 分類の遺伝子が49個、セルロースなどの糖質分解に関与する carbohydrate-active enzymes (CAZymes) 分類の遺伝子が322個あることなどが判明した。その一方で、全予測遺伝子の約半数はアノテーションが付与されない機能未知な遺伝子であり、担子菌類全体の遺伝子情報の充実が待たれる。

ゲノム情報の栽培への応用

基盤として整備したゲノム情報を基に、栽培上重要な発現遺伝子を特定し、収量や品質が最大・最良となるときのそれら遺伝子発現パターンを明らかにし、栽培時のそれら遺伝子の発現パターンがそのパターンに近似するように培地や環境を制御すれば、常に安定した品質と収量のきのこ生産を達成できると考え、マイクロアレイを用いて栽培工程で発現する遺伝子とその発現パターンの解析を進めている¹⁰⁾。いくつかの例を紹介すると、マイタケゲノム中から同定した熱ショックタンパク質 (HSP) のうち、低分子HSPをコードする *Gf.HSP9* 遺伝子は子実体の生育に伴って発現量が上昇し、菌糸体の状態と比較すると子実体では500倍もの発現差となっていることを明らかにした¹⁴⁾。このような遺伝子群の制御因子とそれが動く環境条件を明らかにできれば、子実体生育を自由に誘導することが可能と考えている。また、この遺伝子のホモログは、食用担子菌であるエリンギ、ブナシメジ、シイタケにも存在し、いずれの子実体生育においても発現が上昇していたことから、マイタケの研究はマイタケのみにとどまらず、食用キノコ全般に活かせることが明らかとなった。

光は、多くの生物の生育にとって重要な環境要因であるが、マイタケの子実体生育にとっても重要である。従来、担子菌類の子実体生育には近紫外光から青色光の波長の光が有効であることが知られている。そこで我々は暗黒下、青色光 (463 nm, LED) 下および近紫外光 (352 nm, black light) 下で各々生育させたマイタケ子実体のマイクロアレイ解析から、青色光および近紫外光によって誘導される転写因子をコードする *Gf.BMRI* 遺伝子を見いだした¹⁵⁾。現在のところ、我々の知る限り食用担子菌で

近紫外光によって誘導される遺伝子の報告はないが、このように特定の波長の光で誘導される子実体形成に影響を及ぼす遺伝子とその波長特性およびそれが必要な生育時期を明らかにすることで、有効な波長の光を必要な時だけに与える省エネルギーな栽培が可能になると考えている。

さらに、キノコ栽培ではしばしば突然変異による子実体の生育不全がみられるので、我々はこれを防ぐための取組みを進めている。その一つとして、正常系統と突然変異系統とで発現差のある遺伝子をスクリーニングし、その遺伝子の発現をマーカーとして種菌の品質を維持しようと考え、実際に有効な結果を得ている¹⁶⁾。子実体生育不良となるある株は、特定の遺伝子の発現量が標準株のそれよりも子実体で200倍高く、種菌の段階でも86倍高かった。このことから前述の生育不良株については子実体を発生させなくても種菌の段階で区別することが可能となった(図2)。

施設空調型周年栽培によるマイタケ生産を起点とする バイオリファイナリー

白色腐朽菌は、リグニン、セルロース、ヘミセルロースなどの木材成分を分解するために、さまざまな分解酵素を菌体外に分泌している。マイタケも同様であり、我々はマイタケをオガコ培地で培養した際に、リグニン分解酵素であるラッカーゼ(LAC)とマンガンペルオキシダーゼ(MnP)の活性を認めている。一方でこのとき、もう一つの代表的なリグニン分解酵素であるリグニンペルオキシダーゼ(LiP)活性は認められなかった¹⁷⁾。この結果は、マイタケゲノムにはLAC遺伝子10個とMnPを含むペルオキシダーゼ遺伝子17個は存在するが、LiP遺伝子は存在しないことから確認された。また、我々は菌体外でのセルラーゼ¹⁸⁾やキシラナーゼの活性(未発表)を確認するとともに、マイタケゲノム中には、

CAZymes¹⁹⁾分類のうち、セルラーゼやヘミセルラーゼを含む糖質加水分解酵素(GH)に属する遺伝子が211個存在することを明らかにした⁹⁾。マイタケは培養開始から子実体形成までの各生育段階や環境などの条件によって、これら多種多様な木材分解酵素をうまく使い分けているものと思われる。

白色腐朽菌の木材分解能力や酵素の利用法の一つとして、白色腐朽菌のリグニン分解能力による難分解性芳香族環境汚染物質(PCBなど)の分解があげられ、我々はマイタケにもPCB分解能力があることを明らかにしている²⁰⁾。

また、バイオエタノール製造やバイオリファイナリー技術で、リグノセルロース系バイオマスを経酵糖化する際の前処理(脱リグニン)に白色腐朽菌を利用する微生物的前処理の研究が多くなされている²¹⁾。我々は、マイタケ栽培後の培地(廃菌床)中のオガコはマイタケの作用でリグニンが分解され、栽培前よりも酵糖化されやすくなっているものと考え、廃菌床の有効利用を目的に酵糖化およびエタノール変換技術の開発を行っている。子実体収穫直後の廃菌床を酵糖化したところ、セルロース量に対する糖化率は25%程度と培養前の培地のそれと著しい差異がなかったものの、NaOH処理後糖化することで糖化率は44%となり、培養前の培地を同じくNaOH処理後糖化したときの1.6倍の糖化率であった。このことから、マイタケ廃菌床はNaOH処理効果を受けやすくなっていることが明らかとなった²²⁾。また、廃菌床をNaOH処理に替えて物理的処理法の一つである撹動型ボールミルによる微粉碎処理を行っても同様の結果であった²³⁾。つまり、マイタケ廃菌床は、リグノセルロース系バイオマスの糖化に要する化学的または物理的前処理が一般的な木質バイオマスより低コストで実施が可能であることを意味している。

我々は、また、廃菌床を25°Cで密閉せずに3か月間保管するだけで酵糖化率が50%以上に上昇することを明らかにした。このとき、マイタケはリグニン分解酵素を廃菌床中に分泌し、選択的にリグニンを分解していた²⁴⁾。よって、マイタケ廃菌床は保管するだけで微生物的前処理が可能である稀有なバイオマスである。

以上のようにして糖を得ることができれば、発酵に用いる微生物を選択することで、エタノールへの変換だけでなく、化成品や医薬品などの原料となる有用化学物質を作ることにもできる。これらの技術が実用化できれば、現在は海浜部に多い石油化学工業に代わり、キノコ生産者の多い中山間地域に新たな産業として循環型のバイオリファイナリー産業を起こすことも夢ではない(図3)。特にマイタケ廃菌床は、化学的または物理的前処理コス

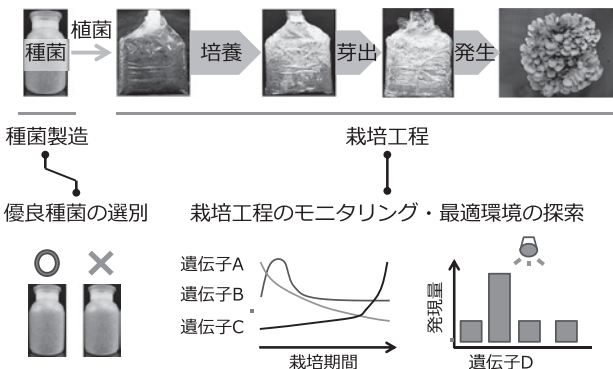


図2. キノコ栽培工程管理へのゲノム情報の利用

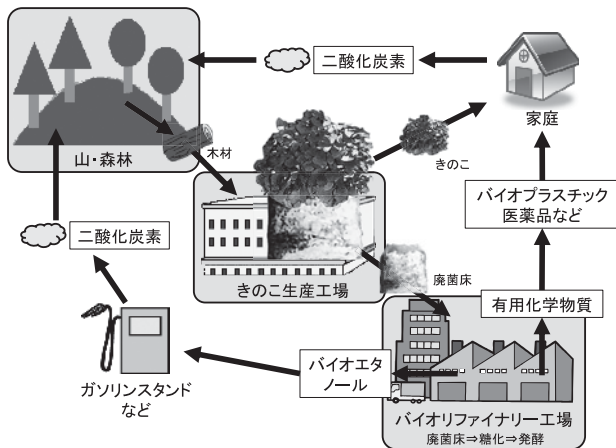


図3. 中山間地域のバイオリファイナリー産業想像図

トを抑えられ、保管するだけで微生物的前処理が可能であるだけでなく、マイタケは周年空調施設栽培されていることから1年を通して1か所で大量に入手できる、組成が均一である、さらには食べて美味しいなど、一般的なバイオマスと比べて有利な点が多い。よって、マイタケ栽培は、中山間地域の循環型バイオマス利活用において、その中心となりうる産業であろう。

現在、廃菌床の保管による前処理効果を強化するために、マイタケ廃菌床の保管中に発現している遺伝子をマイクロアレイ解析し、リグニン分解に必要な遺伝子を特定して活用する研究が進行中である²⁵⁾。このように、マイタケに存在する多種多様な木材分解遺伝子の各役割を解明し、その働きをうまく利用することで、廃菌床をより使いやすいバイオマス資源に転換できると考えられる。これはまた、マイタケ栽培における高効率な培地や栽培条件の開発などにもつながるので、ここで述べたマイタケによる木質バイオマスのリファイナリーの研究は、マイタケ産業をさらに発展させるものと期待される。

おわりに

マイタケのゲノムに存在する全予測遺伝子の約半数は機能未知な遺伝子である。逆に言えば、マイタケから人類にとって有用な遺伝子がまだまだたくさん発見される可能性があると思えることもできる。一例を示すと、理化学研究所小林脂質生物学研究室の小林主任研究員によりマイタケから発見されたスフィンゴミエリン/コレステロール複合体に結合するタンパク質のコード遺伝子の配列を、我々のゲノムデータベースから迅速に決定することができた事があげられる。このタンパク質は、脂質ラフトと呼ばれる細胞膜上の機能ドメインの解析に大いに役立つと期待されている²⁶⁾。大変興味深いことに、こ

のホモログは現在報告されているゲノム解読された生物種のうち7種にしか見いだされていない。その他にもマイタケのLys N プロテアーゼが、プロテオミクス分野において一般的に用いられるトリプシンなどよりも熱安定性が高く、エピジェネティックMSアプリケーションに適しているとして注目されている例がある²⁷⁾。今後マイタケゲノムを詳細に解析していくことで、次々と生物産業上役立つ遺伝子が見つかり、マイタケが食材としてだけでなく、生物工学上も利用価値の高い材料になることを期待している。

文 献

- 1) 高垣順子：調理科学, **19**, 183 (1986).
- 2) Schwarze, F. W. M. R. *et al.*: Fungal strategy of wood decay in trees, p. 129, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg (2000).
- 3) Dickinson, C. and Lucas, J.: The encyclopedia of mushrooms, p. 151, Orbis Publishing Ltd., London (1979).
- 4) 庄司 当:きのこハンドブック, p. 107, 朝倉書店 (2000).
- 5) 庄司 当:キノコの事典, p. 441, 朝倉書店 (1989).
- 6) 水野 卓・宿前利郎:キノコの化学, 生化学, p. 237 (1992)
- 7) 林 京子・田中昭弘:日本醸造協会誌, **108**, 401 (2013).
- 8) 西堀耕三・渡辺陽介:冷凍, 7月号, p. 29 (2014).
- 9) Sato, M. *et al.*: *Bull. Tokyo Kasei Univ.*, **53**, 17 (2013).
- 10) Kurahashi, A. *et al.*: *Bull. Tokyo Kasei Univ.*, **52**, 17 (2012).
- 11) Morin, E. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **109**, 17501 (2012).
- 12) Au, C. H. *et al.*: *BMC Res. Notes*, **6**, 307 (2013).
- 13) Park, Y. J. *et al.*: *PLoS One*, **9**, e93560 (2014).
- 14) Kurahashi, A. *et al.*: *Mycoscience*, **55**, 98 (2014).
- 15) Kurahashi, A. *et al.*: *Mycoscience* (in press).
- 16) Kurahashi, A. *et al.*: *Bull. Tokyo Kasei Univ.*, **54**, 23 (2014).
- 17) 西堀耕三・石川徳男:第45回日本木材学会大会発表要旨集, p. 474 (1995).
- 18) Shimoda, T. *et al.*: *IAWPS2005 International Symposium on Wood Science and Technology, Vol. II*, p. 435 (2005).
- 19) Cantarel, B. L. *et al.*: *Nucleic Acids Res.*, **37**, D233 (2009).
- 20) Seto, M. *et al.*: *Biotechnology Letters*, **21**, 27 (1999).
- 21) 渡辺隆司:エコバイオリファイナリー, p. 74, シーエムシー出版 (2010).
- 22) 下田隆史ら:木材学会誌, **57**, 283 (2011).
- 23) 下田隆史ら:日本きのこ学会第8回大会講演要旨集, p. 62 (2004).
- 24) Shimoda, T. *et al.*: *J. Wood Sci.*, **58**, 342 (2012).
- 25) 小島慧吾ら:日本生物工学会大会講演要旨集, **65**, p. 62 (2013).
- 26) 小林俊秀ら:国際出願特許WO2011142465 A1 (2011.11.17).
- 27) Taouatas, N. *et al.*: *J. Proteome Res.*, **9**, 4282 (2010).