

シイタケの交雑 F₁ の発生量および形態^{*1*2}

温 水 竹 則⁽¹⁾
安 藤 正 武⁽²⁾
堂 園 安 生⁽³⁾

はじめに

シイタケの交雑育種法による優良品種の育成を目的として、単胞子による2系統間の交雑を行なつた結果、若干の知見を得たのでここに報告する。

この研究を行なうにあたり終始懇篤なる指導を賜つた宮崎大学学芸学部教授外山三郎博士（前宮崎分場長）、故永井行夫氏（前樹病科長）、特に本研究について格別なるご援助と論文の校閲を賜つた保護部長今関六也氏、ならびに実験に助力された西村鳩子嬢、久保田暢子嬢、日高忠利氏の諸氏に厚くお礼を申し上げる。

実験の材料および方法

(1) 両 親：交雑には第1表に示す3系統を用いた。

両親の特徴の組合せは次のとおりである。

- 1) 1-1×6-3 の場合...大形×小形, 薄肉×厚肉, 足細×足細
- 2) 7-1×6-3 の場合...大形×小形, 厚肉×厚肉, 足太×足細
- 3) 産地の異なる系統を交雑した場合の F₁ の子実体の発生量について。

第 1 表 交雑に用いた系統

系統番号	採 集 地	特 徴
1-1	鳥根県隠岐島	カサは薄肉, 足細, カサ面の色がよく (赤褐色), 乾シイタケとして優良なもの。
6-3	静岡県田方郡上狩野村	カサが 1-1 より小型で厚肉, 足細, カサ面の色がよく (赤褐色), 植付後発生が早く, 発生量が多い。
7-1	山梨県八代郡古関村	カサは 1-1 と同大で, 厚肉, 発生量が多いが足太 (基部がふくれるのが欠点), カサ面の色がわるい (濃褐色)。

(注) 足細...子実体の茎の細いもの。 足太...子実体の茎の太いもの。

(2) 交配の方法：胞子は系統別に1つの子実体から単胞子を分離し、寒天培養基上で交配させた後、鋸屑培養基に培養して、昭和28年4月それらを原木に植え付けた。両親の組合せおよび胞子の交配方法は第2表に示すとおりである。

*1 椎茸に関する研究 第10報

*2 林業試験場宮崎分場業績 第59号

(1) 九州支場宮崎分場菌類研究室長 (2)(3) 九州支場宮崎分場菌類研究室員

第 2 表 両親の組合せ、胞子の交配方法および F₁ の系統番号

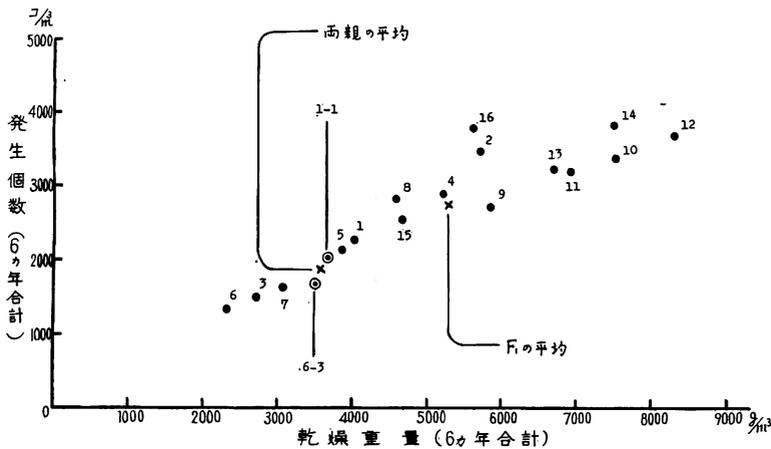
系 統	第 I 交配					第 II 交配			
	胞子番号	96	98	100	102	122	123	125	133
6-3	162	1	2	3	4	17	18	19	20
	165	5	6	7	8	(21)	(22)	(23)	24
	169	9	10	11	12	(25)	(26)	(27)	28
	176	13	14	15	16	29	30	(31)	32

(注) カッコ内のものは実験途中の事故により資料が得られなかったものを示す。

(3) 原木・ホタ場の環境・管理・調査方法などについては前報告*1に準じているので参照されたい。

実験結果および考察

(1) 発生量：両親および F₁ の系統*2別の 6 カ年 (昭和 28 年 4 月～昭和 34 年 4 月) の発生量を、乾燥重量と発生個数で表わせば第 1—1, 1—2 図に示すとおりである。この図から明らかなように、同じ 6-3×1-1 あるいは 6-3×7-1 でも、胞子の組合せによって発生量の異なつた種々の F₁ 系統を生じた。これらの F₁ 系統間のちがいは遺伝子型のちがいと見てよいであろう。そしてこれは野生のシイタケが雑種であるため、F₁ を生ずるとき対立遺伝子間に分離が起こつたためと考えることができる。

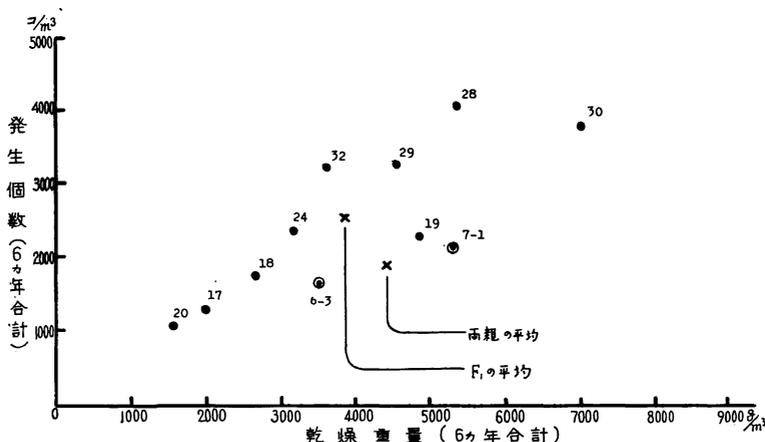


第 1—1 図 シイタケの交雑系統 F₁ の系統別子実発生量 (6-3×1-1)

- 1) 図の各点の番号は交雑系統 F₁ の系統番号を示し、第 2 表の番号に対応する。
- 2) 実験期間は昭和 28 年 4 月から同 34 年 4 月までの 6 カ年である。

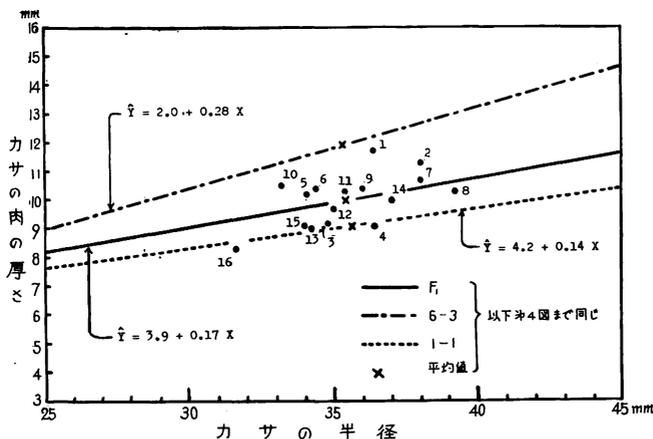
*1 温水竹則・安藤正武・堂園安生：シイタケ子実体の発生時期、発生量および形態、林試研報、116, (1959) p. 27~57

*2 一般に 1 個体より出でたる次代植物の全体を一つの系統 (Line, strain) と呼ぶ。したがつて本試験の 6-3×1-1 における 162×96, 162×98, ……………, 176×102 などはいずれも同一の系統に属する個体である。しかしながら、これらの F₁ の 1 個体から F₂ を作つた場合には、この F₂ の各個体がいずれも同一の系統に属する個体ということになり、もとの F₁ の個体は系統ということになる。すなわち、F₁ の各個体も、F₂ の世代からみればそれぞれ系統ということができる。



第1—2図 シイタケの交雑系統 F₁ の系統別子実体発生量 (6-3×7-1)
 図の各点の番号は交雑系統 F₁ の系統番号を示し、第2表の番号に対応する。

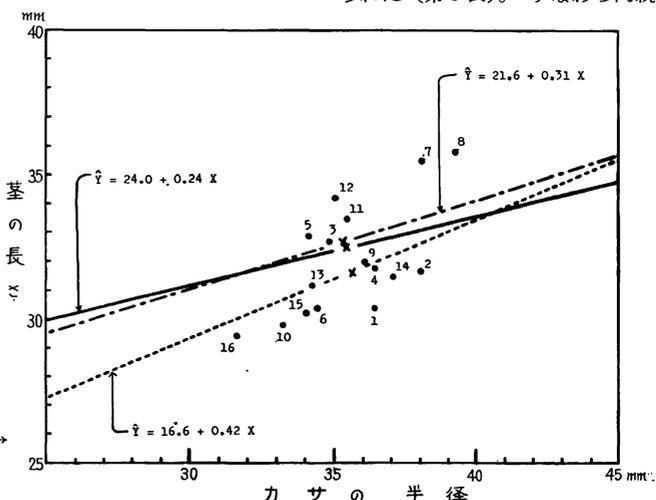
(2) 形態：両親および F₁ の系統別のカサの半径、カサの肉の厚さ、茎の長さ、茎の中央直径をそれぞれ6カ年の平均値で表わせば第2, 3, 4, 5, 6, 7 図に示すとおりである。この図から明らかなよう



第2図 シイタケの交雑系統 F₁ の子実体のカサの半径およびカサの肉の厚さの系統別平均値 (6-3×1-1)

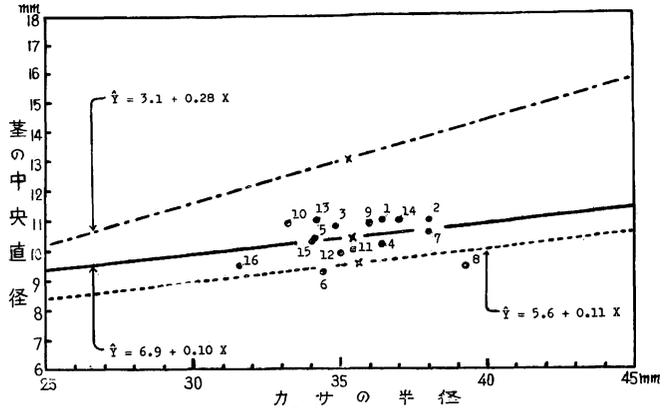
(注) 1. 各点の番号は第2表における F₁ の交雑系統番号を示し、各点は交雑系統別の平均値を示す。2. F₁ は各交雑系統の個体を全部一緒にし、また6カ年に発生した全部の個体を用いて計算した回帰を示す。3. 6-3, 1-1, 7-1 はそれぞれ系統別に6カ年に発生した全部の個体を用いて計算した回帰を示す。

第3図 シイタケの交雑系統 F₁ の子実体のカサの半径および茎の長さの系統別平均値 (6-3×1-1)

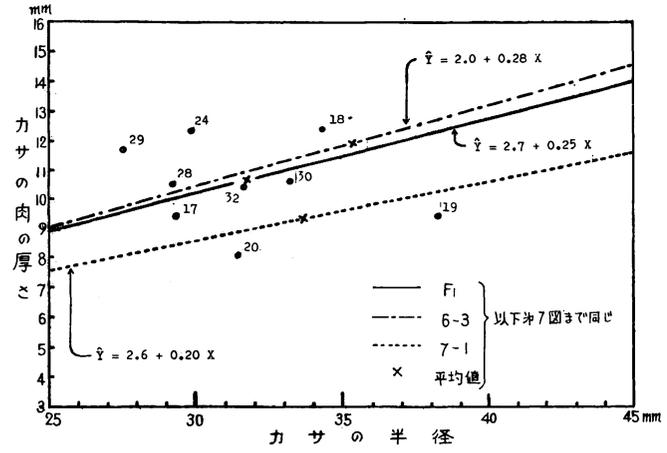


に形態の場合にも F₁ においては種々のものを生じ、これもやはり発生量の場合と同様に遺伝子型がちがいと考えることができるであろう。

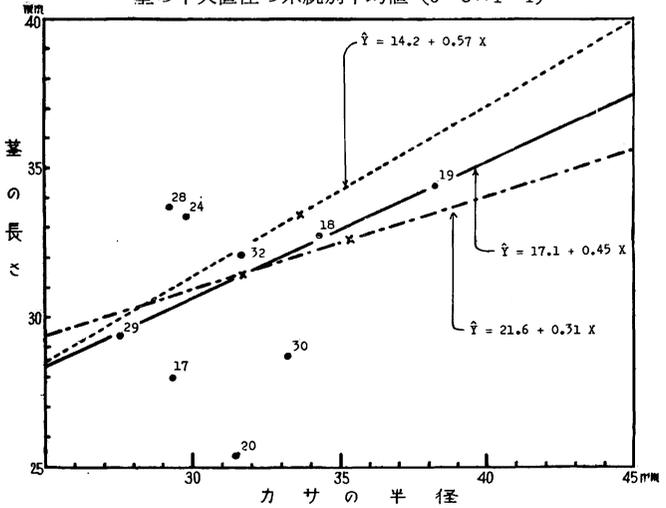
(3) 両親との比較：発生量については、両親の平均と F₁ の差の検定を行なったところ、6-3×1-1 では乾燥重量、発生個数いづれに関しても明らかに差が認められた(第3表)。すなわち両親



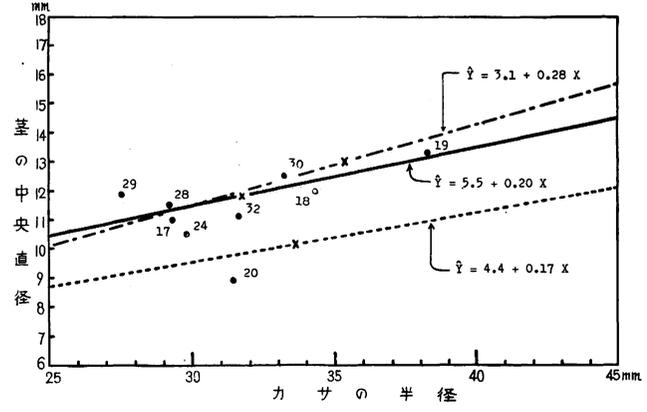
第4図 シイタケの交雑系統 F₁ の子実体のカサの半径および茎の中央直径の系統別平均値 (6-3×1-1)



第5図 シイタケの交雑系統 F₁ の子実体のカサの半径およびカサの肉の厚さの系統別平均値 (6-3×7-1)



第6図 シイタケの交雑系統 F₁ の子実体のカサの半径および茎の長さの系統別平均値 (6-3×7-1)



第7図 シイタケの交雑系統 F₁ の子実体のカサの半径および茎の中央直径の系統別平均値 (6-3×7-1)

よりも雑種一代の方が全体として発生量が多くなつたわけで、これは雑種強勢の現象といえるであろう。6-3×7-1 では第1—2図でみると F₁ の平均が両親の平均より少ないが、第3表に示すとおり検定の結果その差は認められなかつた。

第3表 両親とその交雑系統 F₁ の間の発生量の差の検定のための分散分析表

	P	m	\bar{X}	V	N	F
乾燥重量	6-3×1-1	3562	5273	3287672	16	$F=14.25 > F_{15}^1(0.01)=8.68$
	6-3×7-1	4390	3854	1953227	9	$F=1.32 < F_8^1(0.05)=5.32$
発生個数	6-3×1-1	1860	2790	665665	16	$F=20.79 > F_{15}^1(0.01)=8.68$
	6-3×7-1	1911	2569	1189507	9	$F=3.28 < F_8^1(0.05)=5.32$

(注) F...両親と F₁ の間の差の検定のための分散比, P...両親の組合せ, m...両親の平均値, \bar{X} ...F₁ の平均値, V...F₁ の分散, N...F₁ の数

$$F = \frac{(\bar{X} - m)N}{V}$$

形態については第2～7図を見てわかるとおり、6-3×1-1、6-3×7-1 いずれにおいても、またどの部分についてみても、F₁ の平均値は両親のほぼ中間的値を示した。しかしそうでない部分もあり、6-3×7-1 におけるカサの半径、茎の長さなどにおいては、見かけ上両親のいずれよりも小さい値を示した。そこでカサの半径について、両親の平均と F₁ の平均との差の検定を行なつた結果第4表に示すとおりであつた。すなわち、6-3×1-1 では差が認められなかつたが、6-3×7-1 では危険率5%で差が認められた。カサの半径以外の部分については、後で述べるとおり測定値をそのまま比較すべきか、回帰の影響を除いた修正平均値で比較すべきかについて問題があるので今回は検定を行なわなかつた。

第4表

両親とその交雑系統 F₁ の間の、子実体の大きさ(カサの半径)の差の検定のための分散分析表

P	m	\bar{X}	V	N	F
6-3×1-1	35.42	35.40	3.787	16	$F=0.002 < F_{15}^1(0.05)=4.54$
6-3×7-1	34.30	31.70	8.266	9	$F=7.360 > F_8^1(0.05)=5.32$ $< F_8^1(0.01)=11.26$

(注) 表中の記号および計算方法は第3表と同じ。

(4) 胞子の組合せと形質の変化の関係：ここでふたたび第2表を見ると、この試験における胞子の組合せは、ある1つの共通な胞子に対して他の4つの異なつた胞子が交配されている。たとえば、系統6-3の胞子番号162に対して系統1-1の胞子番号96, 98, 100, 102が交配されている。そこでこれら4つの F₁ 系統の発生量(乾燥重量)を、その4つの平均に対する百分率で示せば91, 130, 61, 118%となる(第5表I欄第1行)。

以下同様にして乾燥重量、発生個数、子実体の各部分の大きさについて、各 F₁ 系統別の6年間に発生した個体の合計値または平均値を第2表のとおり配列し、その行および列ごとに4つの平均値に対する各 F₁ 系統の百分率を求めた結果は第5～10表のI欄およびII欄に示すとおりであつた*1。III欄は F₁ の総

*1 前報告*2でも述べたとおり、シイタケの形態に関しては、カサの肉の厚さなどカサの半径以外の部分はカサの半径に対する回帰を有する。したがつて同一系統を用いて原木樹種あるいは気象条件による形の変化などを検討する場合には当然回帰による影響を除いた修正平均値をもつてしなければならない。しかしながら異系統間の比較を行なう場合には、それらの各部分の形質発現に関与する遺伝子が互いに独

平均に対する各 F_1 系統の百分率を示す。

そこでまずこの 4 つの孢子に対して共通である 1 つの孢子の働きをみるために第 5 表 (乾燥重量) の I 欄をみると、系統 1—1 の孢子番号 100 の列は他の列よりも一様に少なく、平均値 (第 5 行) を見ても最小値を示している。同様にして第 5~10 表の I 欄の列、および II 欄の行について検討した結果、

第 5 表 (乾燥重量)	I 欄の孢子番号	100 の列
“	II “	162, 165, 169 の行
第 6 表 (発生個数)	I “	100, 102 の列
“	II “	165, 169, 176 の行
第 8 表 (カサの肉の厚さ)	I 欄の孢子番号	98, 102 の列
“	II “	169, 176 の行
第 10 表 (茎の中央直径)	I “	96, 102 の列
“	II “	162 の行

などに上記の傾向が見られた。すなわち、このことから 4 つの孢子に対して共通の孢子に含まれている遺伝子は、相手方のいずれの孢子との組合せにおいても大体同じような働きを発揮していると考えられることができる。

次に I 欄における最大値 (あるいは最小値) を示す列と、II 欄における最大値 (あるいは最小値) を示す行との組合せにあたる F_1 系統の値が III 欄においていかなる値を示すかについて検討した結果次のとおりであった。

乾燥重量 (第 5 表) ... I 欄の最大列と II 欄の最大行の組合せにあたる 102×169 が III 欄においても最大である。最小値については 100×165 が最小となるはずであるがこれは異なっており、 98×165 が最小値となつている。しかしこの場合にも、I 欄の最小列と II 欄の最小行、およびそれに次ぐ値を示す行との組合せにあたる 100×165 および 100×162 が III 欄においても非常に小さく、最小値に次ぐ値を示している。

発生個数 (第 6 表) ... 乾燥重量の場合と同様である。

カサの半径 (第 7 表) ... I 欄の最大列と II 欄の最大行の組合せが III 欄における最大値とはなっていないが、全体として III 欄における変動が少なく、上記の予想に反するほどのくい違いではないように見える。また III 欄の最大値は 102×165 で、これはこの組合せを含む I 欄の列および II 欄の行内において最大値であり、同時に I、II 欄のいずれにおいても最大値である。

カサの肉の厚さ (第 8 表) ... III 欄における最大値はカサの半径の場合と同様に I 欄の最大列と II 欄の最大行の組合せではなく、最大値に次ぐ値を示す列と行の組合せにあたる 96×162 である。しかし、この最大値もカサの半径の場合と同様に I 欄、II 欄のいずれにおいても最大値である。最小値は I 欄の最小列と II 欄の最小行の組合せにあたる 102×176 である。

立であるか否か、あるいは遺伝子そのものの種類によつて、修正平均値によるべきか否かについて異論の生ずることと思われる。この点に関しては現在いまだはつきりした実験結果が得られていないので、ここでは測定値をそのまま用い、個々の数値よりもむしろ傾向に重点をおいて検討をすすめた。なお、厳密には回帰係数間に有意差のある場合には修正平均値間の差の検定はできないので、修正平均値間の比較も非常に困難となつてくる。

*2 安藤正武・堂園安生・温水竹則：シイタケ原木としてのコナラとコジイの比較試験，林試研報，124，(1960) P.101~104

茎の長さ (第 9 表) カサの半径の場合と同様に全体として変動が少なく、あまりはつきりしていないが、I 欄および II 欄において最大値に属する 100×165, 102×165 が III 欄においても最大値に属している。また I 欄および II 欄において最小値に属する 96×162, 98×165, 98×169, 102×176 がいずれも III 欄においても最小値に属している。

茎の中央直径 (第 10 表) I 欄の最大列と II 欄の最大行の組合せにあたる 96×162 が III 欄におい

第 5 表 胞子の組合せの変化に対するシイタケ子実体の発生量の変化 (乾燥重量)

系統	I 6-3 の胞子番号別に、1-1 の各胞子番号 に対応する F ₁ の値を、その平均に対する 百分率で示した場合						II 1-1 が胞子番号別の場 合					III F ₁ の総平均を 100 とした 場合				
	1-1						1-1					1-1				
	胞子番号	96	98	100	102	平均	96	98	100	102	平均	96	98	100	102	平均
6-3	162	91	130	61	118	100	79	99	62	88	83	76	108	51	98	83
	165	112	67	89	133	100	76	40	71	77	65	73	44	58	87	65
	169	82	105	97	116	100	115	131	160	140	135	111	142	131	157	135
	176	109	122	76	92	100	131	130	108	95	116	127	142	89	106	116
		97	109	82	112	100	100	100	100	100	100	97	109	82	112	100

第 6 表 胞子の組合せの変化に対するシイタケ子実体の発生量の変化 (発生個数)

系統	I 6-3 の胞子番号別に、1-1 の各胞子番号 に対応する F ₁ の値を、その平均に対する 百分率で示した場合						II 1-1 が胞子番号別の場 合					III F ₁ の総平均を 100 とした 場合				
	1-1						1-1					1-1				
	胞子番号	96	98	100	102	平均	96	98	100	102	平均	96	98	100	102	平均
6-3	162	90	137	59	115	100	88	116	68	88	91	82	125	54	105	91
	165	107	68	82	143	100	82	45	74	86	72	77	49	59	102	72
	169	84	104	98	114	100	105	112	144	112	117	98	121	115	133	117
	176	97	114	76	114	100	125	127	115	115	121	116	137	92	137	121
		93	108	80	119	100	100	100	100	100	100	93	108	80	119	100

第 7 表 胞子の組合せの変化に対するシイタケ子実体の形態の変化 (カサの半径)

系統	I 6-3 の胞子番号別に、1-1 の各胞子番号 に対応する F ₁ の値を、その平均に対する 百分率で示した場合						II 1-1 が胞子番号別の場 合					III F ₁ の総平均を 100 とした 場合				
	1-1						1-1					1-1				
	胞子番号	96	98	100	102	平均	96	98	100	102	平均	96	98	100	102	平均
6-3	162	100	104	96	100	100	103	106	98	102	103	103	107	98	103	103
	165	94	95	104	108	100	97	96	107	110	103	96	97	107	111	103
	169	103	95	101	100	100	102	93	99	98	98	102	94	100	99	98
	176	100	108	99	92	100	97	104	96	89	96	96	104	96	89	96
		99	101	100	100	100	100	100	100	100	100	99	101	100	100	100

第 8 表 胞子の組合せの変化に対するシイタケ子実体の形態の変化 (カサの肉の厚さ)

I 6-3 の胞子番号別に、1-1 の各胞子番号 に対応する F ₁ の値を、その平均に対する 百分率で示した場合							II 1-1 が胞子番号別の場 合					III F ₁ の総平均を 100 とした 場合				
系統	1-1					1-1					1-1					
	胞子番号	96	98	100	102	平均	96	98	100	102	平均	96	98	100	102	平均
6-3	162	113	109	89	88	100	113	107	94	97	103	117	113	92	91	103
	165	98	100	103	99	100	99	99	109	110	104	102	104	107	102	104
	169	102	103	101	95	100	101	100	105	104	102	104	105	102	97	102
	176	99	110	100	91	100	87	95	93	89	91	90	100	91	83	91
		103	106	98	94	100	100	100	100	100	100	103	105	98	94	100

第 9 表 胞子の組合せの変化に対するシイタケ子実体の形態の変化 (茎の長さ)

I 6-3 の胞子番号別に、1-1 の各胞子番号 に対応する F ₁ の値を、その平均に対する 百分率で示した場合							II 1-1 が胞子番号別の場 合					III F ₁ の総平均を 100 とした 場合				
系統	1-1					1-1					1-1					
	胞子番号	96	98	100	102	平均	96	98	100	102	平均	96	98	100	102	平均
6-3	162	96	100	103	100	100	96	103	99	97	99	95	99	102	99	99
	165	98	90	105	106	100	104	98	108	109	105	103	95	111	112	105
	169	99	92	103	106	100	101	96	102	104	101	100	93	105	107	101
	176	102	103	99	96	100	99	102	92	90	95	97	98	94	92	95
		99	96	103	102	100	100	100	100	100	100	99	96	103	102	100

第 10 表 胞子の組合せの変化に対するシイタケ子実体の形態の変化 (茎の中央直径)

I 6-3 の胞子番号別に、1-1 の各胞子番号 に対応する F ₁ の値を、その平均に対する 百分率で示したもの							II 1-1 が胞子番号別の場 合					III F ₁ の総平均を 100 とした 場合				
系統	1-1					1-1					1-1					
	胞子番号	96	98	100	102	平均	96	98	100	102	平均	96	98	100	102	平均
6-3	162	102	102	101	95	100	102	104	104	105	104	106	106	104	98	104
	165	105	94	107	95	100	96	88	102	96	96	100	90	102	91	95
	169	105	105	96	95	100	101	103	96	102	100	105	105	96	95	100
	176	105	105	99	91	100	102	104	99	97	101	106	106	99	91	101
		104	101	100	94	100	100	100	100	100	100	104	102	100	94	100

でも最大値に属する。また I 欄の最小列と II 欄の最小行の組合せにあたる 102×165 が III 欄においては最小値を示しており、最小値との差はわずか 1% にすぎない。

すなわち以上の検討結果から、シイタケの各胞子に含まれている発生量や形態に関与する遺伝子は、それぞれ一定の働きを有しかつ累積の効果を有すると予想することができるであろう。なお 6-3×7-1 の場合は事故により欠測となつた F₁ 系統が多かつたのでこの検討から除外した。

結 論

最近一般に連続的の変異を示す量的形質は、複数遺伝子 (同義因子) またはポリジーンに支配されているといわれている。したがつてシイタケの発生量や形態を支配する遺伝子も、おそらくそうであろうと予

想される。しかしながら、この点に関する解明は自殖した場合の分離比など今後の遺伝学的研究にまたなければならぬ。ただこの実験から次のことがいえるであろう。すなわち、

- (1) 従来各地方で栽培されているシイタケの系統あるいは品種といわれているもののほとんどが雑種であること。
- (2) 交雑した場合雑種強勢の起こることが期待される。そして一般に、シイタケの種菌は組織分離による栄養繁殖であるから、この雑種強勢は継続性であり、今後育種の有力な手段となるであろう。
- (3) 各孢子に含まれる遺伝子に関する考察の結果、累積的效果が予想されるにいたつた。したがつて、交雑と選抜のくりかえしによる優良遺伝子の集積、すなわち目的形質の増大あるいは不良形質の減少が可能ではないかと考えられる。
- (4) この実験方法を見てわかるとおり、1個の孢子を増殖して他のいろいろの孢子と交配することができるが、これは高等植物に無い特性である。またこの子実体のように分化した器官を有し、それが高等植物における繁殖器官のように取り扱うことができる点もひとつの特性である。したがつてこの特性から考えるとき、シイタケを含めて高等菌類は遺伝学の研究材料としても特殊なものといえるであろう。

**On the Production and Morphological Characters of Fruit Bodies of Hybrid F₁ of
"Shiitake", *Cortinellus edodes* (BERK.) S. ITO et IMAI
Takenori NUKUMIZU⁽¹⁾, Masatake ANDO⁽²⁾ and Yasuo DÔZONO⁽³⁾**

(Résumé)

The production and morphological characters of fruit bodies of hybrid F₁ of "Shiitake", *Cortinellus edodes*(BERK.) S. ITO et IMAI obtained by crossing two different local strains were studied and a comparison made with the parent strains. Three local strains of "Shiitake", 1-1, 6-3, 7-1 were selected as the parent strains. The strain 6-3 was crossed with two strains, 1-1 and 7-1, respectively. A single fruit body was picked from each parent strain for the purpose of monospore isolation.

The diploid mycelium obtained by pairing monospore isolates of the different strains were cultured and planted on bed logs of *Quercus serrata*. Sixteen F₁ between 6-3 and 1-1, and nine F₁ between 6-3 and 7-1 were obtained.

The results of this experiment were as follows:

- (1) The quantity of production of each F₁ differed variously. From this result the writer came to the conclusion that the parent strains themselves might be hybrids.
- (2) The mean of the number and dried weight of fruit bodies of F₁ were significantly more than the parent strains in the case of 6-3×1-1. This is considered to be heterosis. However, in the case of 6-3×7-1, the difference between F₁ and parents was not significant.
- (3) According to the genetical analysis, in the activities of those genes in the quantitative characters traces of an accumulating character were found. Thus those genes are presumed to be "multiple genes" or "polygenes".

*1 Studies on "Shiitake" (*Cortinellus edodes* (BERK.) S. ITO et IMAI), No. 10.

*2 Contribution from Miyazaki Sub-branch of Government Forest Experiment Station, No. 59.

⁽¹⁾ ⁽²⁾ ⁽³⁾ Laboratory of Forest Mycology, Miyazaki Sub-branch of Government Forest Experiment Station, Zingu-machi, Miyazaki-shi, Japan.