

総説

ショウロ栽培試験と分子生物学的検討をとおして 推察された育種方針

富川 康之

Methods for Selecting *Rhizopogon roseolus* Production Strain
Inferred from Cultivation Trials and Molecular Biological Studies

TOMIKAWA Yasuyuki

要 旨

ショウロの栽培方法として子実体懸濁液散布と感染苗移植を試みた結果、いずれの試験区からも子実体形成を認めた。試験ほ場での収量は、本種自生地での子実体発生量よりも多く、栽培化の優位性が示された。試験ほ場に形成した子実体は春季よりも秋季に多く、地中の深い位置よりも収穫しやすい地表付近に多く分布した。感染苗の育成試験では、胞子接種によって感染率を100%にすることができたが、菌糸接種では供試株によって感染率が異なった。試験ほ場で収穫した子実体の一部は、遺伝的類縁関係を調べるための解析サンプルとした。この結果、栄養生長によるジェネットサイズの拡大程度は小さく、本種の繁殖は有性生殖が主体と考えられ、遺伝的変異に富む多様なジェネットの分布が推察された。解析サンプルは菌糸伸長量の差が大きく、高生長株は遺伝的に類似する傾向がみられ、これらは栽培用系統の候補と考えられた。一方、ほ場栽培中に多くの変異が蓄積され、このうち複数の優良系統によってほ場での多収量、安定収量がもたらされているとも考えられた。このことから、春季に子実体形成が旺盛な系統を利用するなど、複数系統の組み合わせを検討することも有効と考える。

キーワード：ショウロ、胞子接種、感染苗移植、繁殖様式、ジェネット分布

I はじめに

ショウロ (*Rhizopogon roseolus*) はマツ科樹種を宿主とする外生菌根菌であり、子実体は球形～偏球形（直径 1~3 cm）で、特有の芳香を有している。自生子実体は主に海岸砂丘地に造成されたクロマツ (*Pinus thunbergii*) の防風林内で採取され、優秀な食用菌とされている（長沢, 2001；富川, 2010）。本種を宿主へ感染させる試験では、接種条件によっては感染率を 100% にすことができる（宮崎ら, 2017；富川ら, 2021），他の菌根菌と比

較して宿主との共生関係に誘導できる確率が高い。また、宿主が幼苗であっても子実体形成が認められ（平佐, 1991；霜村, 2019；富川ら, 2021），一方では 6~25 年生クロマツ林で自生を増産する試みにおいても成功事例が多数報告されている（平佐, 1991；平佐, 1992；長沢, 2001；宗田, 2004；野堀ら, 2019）。このため本種は、栽培が困難とされる菌根菌でありながら、収量調査や（富川, 2006；富川・松本, 2009），育種にも取り組まれている数少ない研究対象である（玉田, 2004；

Nakano et al., 2015 ; 富川ら, 2023)。このほか、生理的な性質や(長沢, 2001),宿主と共生したことによって作用する機能が検討されるなど(能勢, 1992; 村山, 2004; 玉田・更科, 2007; 明間, 2010),菌根菌に関する基礎研究の供試菌として、マツタケ(*Tricholoma matsutake*)と並んで他種よりも比較的早い年代から研究対象とされている(小川, 1991)。

本県でのショウロ生産を目的とした研究は、1980年代に平佐によって開始された。平佐(1991)によると、9~11年生のクロマツ造成地へ、春季にショウロ子実体の破碎片懸濁液を散布した結果、翌年の秋季に本種子実体の発生が確認された。また、クロマツ育苗ほ場では本種子実体の自然発生が観察された。この結果を受けて、著者が最初に試みたのはクロマツ育苗ほ場への子実体懸濁液散布である(富川, 2006)。さらに平佐(1991)では、ショウロ感染クロマツを移植すると、移植先で子実体形成が継続すると報告されており、この結果の検証も著者による研究テーマとした(富川・松本, 2009)。また、ショウロの実用的な生産方法を確立する目的で、ショウロ感染クロマツ苗の育成条件を検討した(宮崎ら, 2017; 富川ら, 2021; 富川ら, 2023)。これらの試験で得られた子実体の一部を分子生物学的な解析サンプルとし、育種に関する知見を得た(富川・松本, 2009; 富川ら, 2016; 富川ら, 2023)。本報告では、これら一連の試験を紹介し、それぞれの結果を要約して、最後

に本種の育種方針について考察する。

II 栽培試験

1. ショウロ子実体の懸濁液散布

1) 接種条件と子実体収量の推移

1997~1999年の3月、旧島根県林業技術センター(松江市宍道町)の試験ほ場に1×1mの区画を設置し、前年の春季に播種したクロマツ苗を定植した。土壌は真砂土で、植栽本数は9本/区画とした。3~6月、出雲市の海岸クロマツ林でショウロ子実体を採取し、採取当日に成熟した子実体20gをすり潰して水道水2Lに懸濁させ、試験区画の地表に溝を掘って注ぎ込んだ。この試験を3年間に計5回実施して、子実体形成を観察した(表1)。子実体20gの懸濁液散布は、子実体数としては10個程度の混合接種であり、接種時期の違う5試験区はそれぞれの接種源が異なっていた。また、子実体自体が接種源ではなく胞子接種に当たると考えており、品種的な見方をすれば多様な系統の同時接種といえる(霜村, 2019)。

散布時期ごとに、収穫時期別の子実体数を表1に示した。いずれの試験区からも子実体が発生し、最初の発生は子実体懸濁液散布の翌年秋季からであることが共通しており、発生開始時期は平佐(1991)の報告とも一致していた。各試験区の収量から子実体懸濁液を散布してからの経過時期別に集計し、1m²当たりの子実体重量の推移を図1に示した。経過年ごとにみると、春季よりも秋季の

表1 子実体懸濁液散布による散布時期・収穫時期別収量

散布時期	収穫時期											
	1997年		1998年		1999年		2000年		2001年		2002年	
	春秋		春秋		春秋		春秋		春秋		春秋	
1997年5月	0	0	0	4	8	9	2	6	0	4	0	2
〃 6月	0	0	0	1	6	10	3	11	0	3	0	1
1998年5月			0	0	0	2	5	13	2	7	0	3
1999年3月					0	0	0	7	2	10	0	6
〃 6月					0	0	0	5	6	9	3	8

Note. 数値は子実体個数、散布時期ごとの試験区画は1m²

収量が多く、収量のピークは2年後秋季の21.4 g /m²で、4年後以降の収穫は秋季のみとなった。5試験区の1 m²当たり総収量は71.4 g /m²であった。

2) 自生採取との比較

試験ほ場での収穫期間とほぼ同時期の1999~2003年に、子実体懸濁液を調製するために自生を採取した海岸クロマツ林（幼齢～老齢林）で、幅2m、総延長50mのルートセンサス調査を実施した。この調査では、長沢（2001）に本種の最盛期と記されているとおり、子実体の大半を3~4月に採取し、秋季に収量が多かった試験ほ場とは発生パターンが異なった。春季と秋季をあわせた自生子実体の年間発生量は、1 m²当たり1.9個/m²・年、3.7 g /m²・年となり、試験ほ場に比べて明らかに低収量であった。踏査ルートは既知の子実体発生区域に設けており、クロマツ林全体の子実体発生量は調査結果よりも小さいと考えられ、栽培化の優位性が明確に示された。踏査ルート上ではショウロの他に、コツブタケ (*Pisoliths arhizus*) とニセショウロ属の1種 (*Scleroderma* sp.)、踏査ルートの周辺では菌根菌18種、腐生菌6種を認め、これらはショウロの生息に競合すると考えられた。栽培試験の区画内ではショウロのみを確認し、区画周辺で認めたのは菌根菌2種、腐生菌1種であ

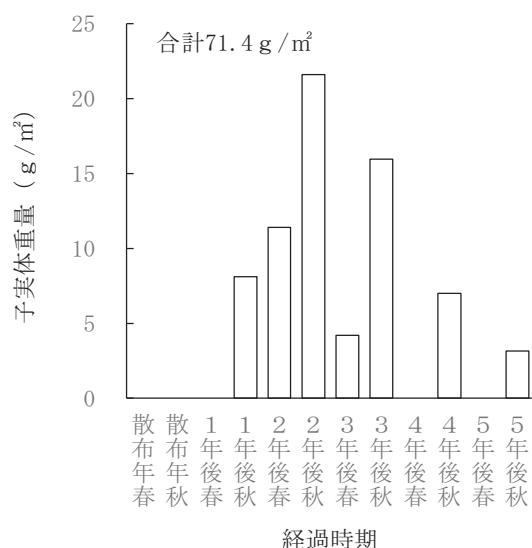


図1 子実体懸濁液散布後の収量の推移

Note. 5試験区の収量を集計

り、土壤微生物相からみてもほ場栽培は好条件といえる。

試験ほ場では1999~2001年、クロマツ林では1999~2002年に子実体形成位置の垂直分布を調査し、この結果を表2に示した。試験ほ場では子実体上部を地表に露出した状態が多く観察され、全体の83%を占めた。これに対してクロマツ林では、地表に露出する子実体は稀で、地表に形成したとしても落葉に覆われていた子実体は24%であり、約75%は地中に形成していた。

試験ほ場では、地表に認めた子実体を収穫したあと、同じ場所を数cm掘り下げて探すことによって地中の子実体を効率よく収穫できた。広いクロマツ林で落葉層を搔き取りながら自生子実体を探し歩くことに比べると、栽培化によって多収量となるばかりでなく、収穫効率が格段に高まると考えられる。

2. ショウロ感染クロマツの移植

1) 育苗管理の再現と子実体形成の確認

2003年に、島根県立緑化センター（松江市宍道町）と山行き苗生産者（出雲市斐川町）が管理されているクロマツ育苗ほ場で、ショウロ子実体の自然発生を認めた。育苗ほ場では播種床と、苗齢ごとに使用される床替床が設けられていたが、こ

表2 土壤の深さ別子実体形成割合

期間	試験ほ場		クロマツ林	
	1999~2001年	126個	1999~2002年	271個
調査子実体				
深さ (cm)				
地表	82.9		0.7	
落葉層下面	—		24.0	
1~3	13.8		66.4	
3~5	3.3		7.4	
5~7	0.0		1.5	
7以上	0.0		0.0	

Note. 数値は%，—：落葉が堆積しないように管理

れらのいずれからも子実体が発生していた。床替床では苗の掘り取り、植え付けが毎年繰り返され、根に感染したショウロウ菌が苗とともに移動していくことが予想される（平佐, 1991）。一方、播種床についてみると、一定期間は宿主のない土壤でショウロウ菌が生息し、新規の実生苗に感染しているとすれば興味深い。以下に育苗管理を再現して、子実体形成を確認した試験について述べる。

2004年7月、緑化センターのクロマツ育苗ほ場から、播種翌年の2年生苗（本報告に記載する苗齢は苗木生産者による考え方を採用する）を掘り取った。目視で菌根の形成を確認して、50本を島根県中山間地域研究センター（飯石郡飯南町）の試験ほ場に設けた区画（真砂土）へ仮植した（25本/m²）。同年11月、仮植苗をすべて掘り取り、この区画を播種床として、2005年4月にクロマツ1,000粒を播種した（500粒/m²）。2006年6月、播種床から2年生苗215本を間引きして、隣接した試験区画へ定植した（25本/m²）。続いて、2007年6月には、播種床の3年生間引き苗75本を別の試験区画へ定植した（9本/m²）。間引きのたびに苗数が減じたものの最終的に約600本（推定発芽率90%）の苗を残した播種床と、苗を定植した2区画で子実体収量を調査した（以下、この3区画を「松江試験区」と記す）。

上記の移植と同じ条件で、2005年5月、出雲市のクロマツ苗生産ほ場から掘り取った2年生苗195本を当センターの試験区画へ定植した（25本/m²）。2007年6月、この定植区から4年生に生長したクロマツの40%を間引きして、これを別の試験区画へ定植した（9本/m²）（以下、この2区画を「出雲試験区」と記す）。

この結果、松江試験区と出雲試験区の5区画では、いずれも子実体形成を認めた。これにより、先行研究で述べられているとおり、ショウロウ菌感染クロマツの移植先で子実体形成が継続することが確かめられた（平佐, 1991）。また、ショウロウ菌は宿主がない条件でも生息することができ、感染源になり得ることが判明し、ほ場栽培への期待度が大いに高まった。

2) 感染苗移植後の子実体収量の推移

松江試験区のうち、2年生苗定植区で収穫した子実体の1m²当たり重量の推移を図2に示した。定植年の秋季に最初の発生を認めたが、収量が最も多かったのは1年後秋季の128.4g/m²であった。この値は、著者による栽培試験のうち、春季、秋季を区別して集計した1シーズン当たりの収量としては最大であった。この1シーズンに発生した子実体の試験区画上の位置を図3に示した。子実体は9月25日～12月27日の94日間に観察され、クロマツ林での秋季発生期間とされる11～12月（長沢, 2001）に比べて長期に及んだ。子実体は試験区画の全面に、偏りなく形成しており、感染苗の多くが種菌の役割を果たしたと考えられる。定植から2年後秋季までの1m²当たり総収量は189.5g/m²であった。

出雲試験区のうち、2年生苗定植区で収穫した子実体の1m²当たり重量の推移を図4に示した。定植の1年後秋季に最初の発生を認め、1年後秋季の収量が最も多かったことは松江試験区の2年生苗定植区（図2）と一致した。経過年ごとにみると、春季よりも秋季の収量が多く、これは子実体懸濁液散布の結果と一致した。定植から3年後

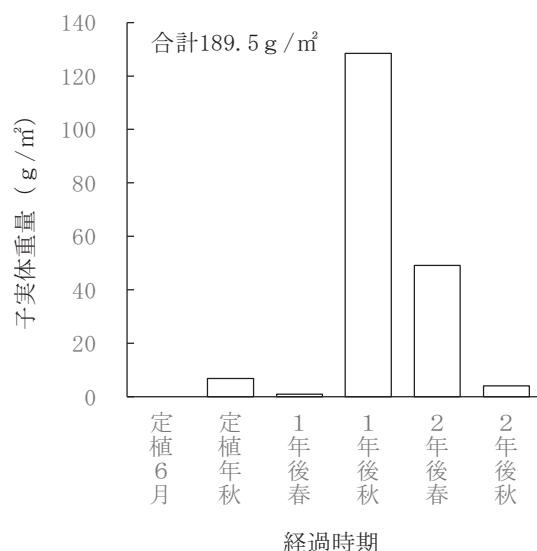


図2 感染苗定植後の収量の推移
(松江試験区2年生苗定植区)

Note. 松江試験区の播種床から2年生苗を移植

秋季までの 1 m^2 当たり総収量は 113.8 g/m^2 であった。子実体懸濁液散布の試験結果とは直接比較することはできないが、感染苗移植の方が早い時期に発生ピークがみられ、合計収量が多い傾向にあった。

3. 感染苗の育成

山行き苗を生産する技術としてマルチキャビティコンテナ（以下、「コンテナ」と記す）を使用する方法が全国的に導入され、利用が拡大している。これに関連して本県では、効率的に育苗するための研究（陶山・富川, 2019），植栽後の生長などが

調査され（酒井ら, 2019），県内の苗木生産者へ技術情報を提供している。コンテナ苗はガラス温室などで管理することができ、育苗ほ場で実施される根切り作業がなく、根鉢ごと植栽されるなど菌根菌と宿主の共生関係が保たれやすい条件が揃つており、生産現場における感染苗育成に向いていると考えられる。

クロマツのコンテナ育苗において、培土の種類を変えてショウロの感染率を比較した。子実体懸濁液を濾過した胞子液（胞子濃度 1×10^5 個/ml, 10ml/1 苗）を接種した結果、基本培土のココピートに対して鹿沼土と粒状木炭の混合割合を高くするほど感染時期が早まり、感染率が高くなる傾向がみられ、条件によっては感染率が 100%となつた。また、この試験は発芽間もない幼苗への胞子接種であったが、接種の 9 か月後には本種子実体の形成を認めた。木炭施用によってクロマツへのショウロ感染率が高まる傾向は村山（2004）でも報告され、目黒ら（2019）ではコンテナを使用されて、本試験と同様な培土組成において木炭混合の効果を確認されている。一方、クロマツコンテナ苗への菌糸接種では播種時期、接種時期および

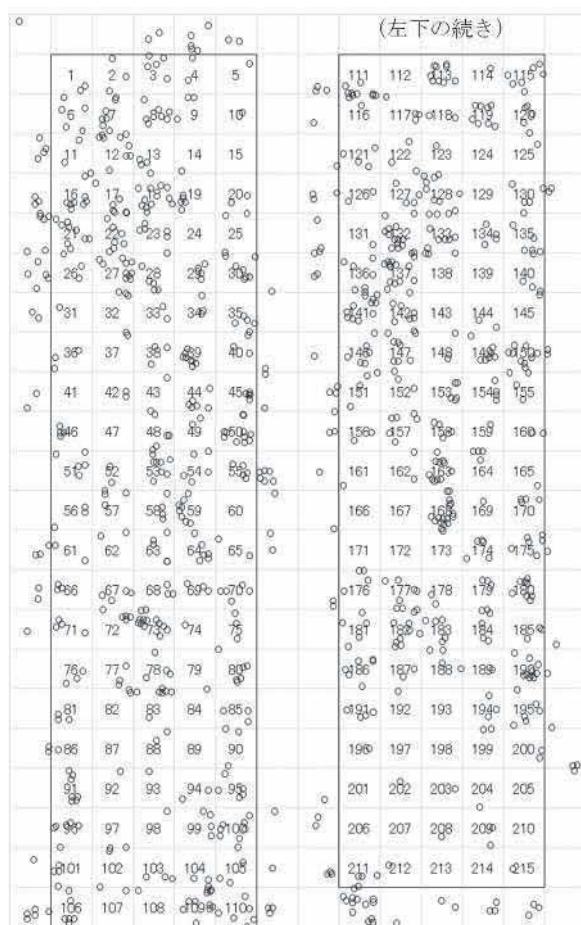


図3 子実体発生位置図
(松江試験区 2年生苗定植の 1年後秋季)

Note. ○は子実体、数字はクロマツのナンバー、2007年9月25日～12月27日、子実体数978個、実線の囲みはクロマツ定植区画で実際は左下と右上が繋がった1列 ($1 \times 8.2\text{m}$)

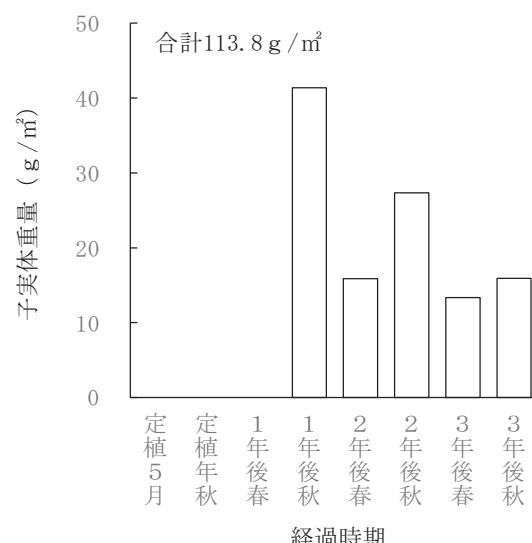


図4 感染苗定植後の収量の推移
(出雲試験区 2年生苗定植区)

Note. 出雲市の山行き苗生産ほ場から 2 年生苗を移植

菌根の観察時期が感染率に影響した上、供試した 14 株の間でも感染率が 0~100% となり（宮崎ら, 2017），優良系統の選抜が必要と考えられた。

III 分子生物学的検討

1. 遺伝的類縁関係

1) 島根県産ショウロの解析

上述した栽培試験や生態調査で得られた子実体の一部から、組織分離菌株を作製し、2005 年以降の解析に供試した。最初の解析は、国内に分布するショウロ集団の遺伝的類縁関係を検討された研究（松本ら, 2006）への協力であった。これには 15 府県の 56 株が供試され、このうち島根県産ショウロとして子実体懸濁液を調製するために採取した自生子実体と、懸濁液散布区に形成した子実体から得た 2 株を提供した。本研究では、遺伝的に近い関係にあるショウロ集団は、地理的分布に従う傾向がみいだされた。一方、島根県産自生株とこれに由来する栽培株の間では、地理的分布の違いに相当する比較的大きな遺伝的距離がみられた。この研究に続いて、Okuda et al. (2013), 阿部ら (2018) により本種の遺伝的集団に関する検討が加えられたが、これらの研究へも上記島根県産の 2 株が供試されている。

2) 収穫子実体の解析

鳥取大学と共同で、栽培試験で収穫した子実体間の遺伝的類縁関係を調べた。これには、感染苗移植試験で形成した子実体の一部を供試して、Okuda et al. (2013) に記されている AFLP マーカーを用いた解析を試みた。松江試験区と出雲試験区の計 5 区画で収穫した子実体は合計 3,618 個であったが、作製した 133 株 (3.7%) を解析した結果、3 通りのプライマーペアによる選択的増幅で 145 個の DNA 断片が得られた。このうち 114 断片 (78.6%) は子実体間で異なり、Okuda et al. (2013) と同様に各子実体は遺伝的多型性を示す傾向がみられた（表 3）。

DNA 断片の配列パターンを比較して算出した子実体間の遺伝的類似度は 69~100% の範囲にあり、類似度が 99% 以上の子実体は 31 個 (23.3%)、う

ち 100% は 13 個 (9.8%) であった。図 3 と同様に作成した子実体発生位置図から読み取ると、類似度が 99% 以上の子実体同志は同じ試験区画に発生し、それぞれは比較的近い位置に形成していた。また、同じジェネットに形成したと考えられる子実体の発生期間は最大 17か月であった（図 5）。一方、この他の子実体 102 個 (76.7%) はそれぞれが異なるジェネットによるものと考えられ、優先的な栄養生長によって試験区画を占有した系統はみられなかった。これらの結果から、ショウロの繁殖は有性生殖を主体とし、交配によって遺伝子型が異なる新しいジェネットを形成しながら生育範囲を拡げていると推察した。

試験区ごとの子実体を一つの集団として捉え、試験区間の多型 DNA 断片の割合を算出すると 36.5% となり、子実体間の値に比べて小さかった

表 3 子実体間の多型 DNA 断片割合

プライマー	全断片 (個)	多型断片 (個)	多型割合 (%)
E+AC/M+CA	43	35	81.4
E+AC/M+CC	41	32	78.0
E+CA/M+CA	61	47	77.0
計	145	114	78.6

Note. プライマーペアは制限酵素 EcoRI と MseI のそれぞれに 2 塩基を付加した 3 通り

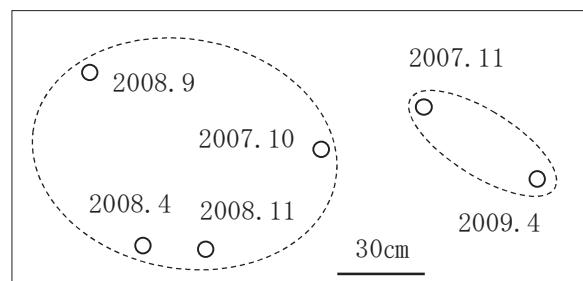


図 5 遺伝的類似度 99% 以上の子実体発生位置

Note. 松江試験区 3 年生苗定植区の子実体発生位置図から抜粋、○は子実体、点線で囲った子実体間は類似度 99% 以上、数字は収穫年月

(表 4)。遺伝的距離に基づいて作成した系統樹 (UPGMA 法) で試験区間の関係をみると、松江試験区と出雲試験区に大別されたが、この両試験区それぞれを細区分した各試験区は遺伝的に近い距離にあった (図 6)。このことから、子実体が自然発生していた育苗ほ場ごとに、獲得した遺伝的形質は維持される傾向が示された。

2. 優良系統選抜

菌根菌を安定生産するためには、遺伝的形質が不安定となる胞子接種ではなく、培養菌糸の接種技術が求められ (平佐, 1995; 霜村, 2019), 育種においては感染率の高さが重要な選抜基準と考えられる。また、土壤接種した菌糸の根系への速やかなアタックや、感染苗植栽においては菌糸を早期に土壤定着させるため、菌糸伸長速度の大きさも重要と考えられる (玉田, 2004)。

遺伝的類縁関係の解析サンプルとした 133 株のうち 113 株の菌糸伸長速度を調べた試験では、菌株によっては 1.5 mm/日以上となったのに対して、

表 4 試験区間の多型 DNA 断片割合

試験区	全断片 (個)	多型断片 (個)	多型割合 (%)
松江播種床	130	51	39.2
松江 2 年生	123	36	29.3
松江 3 年生	127	38	29.9
出雲 2 年生	126	52	41.3
出雲 4 年生	130	55	42.3
計	636	232	36.5

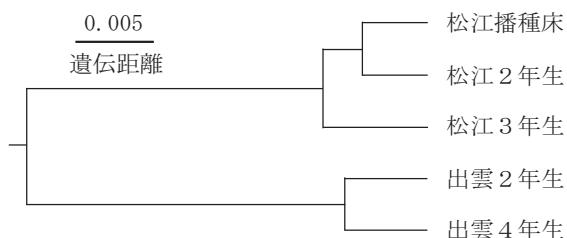


図 6 感染苗移植試験区の系統関係

(UPGMA 法)

0.5 mm/日以下の菌株もあり、伸長速度に 3 倍以上の差がみられた (図 7)。この 113 株の AFLP 解析では、菌糸伸長速度が 1.4 mm/日以上であった 5 株のうち 4 株は遺伝的距離が近い関係にあり、これらは栽培用系統の候補と考えられた。菌糸伸長速度が速い菌株と、遅い菌株を含めた 14 株を供試してクロマツコンテナ苗への接種試験をした結果、菌糸生長と感染率との間には関係を認めなかった。今後は子実体収量を選抜基準に加えて、栽培用系統の選定に取り組みたい。なお、屋外で実施する選抜試験ではショウロ以外の自然感染を区別する必要があり、奥田ら (2014) で報告されている菌根をサンプルとした分子同定手法が有効であった。

IV 考察

1. 栽培試験スケールでのショウロの繁殖

ショウロ栽培試験の結果と、収穫した子実体を分子生物学的に検討した結果から本種の繁殖様式について考察する。ただし、これは試験区画の設置から最大 6 年間と短い期間に、比較的狭い範囲で得られた結果である。ショウロは栄養生長に頼らず、有性生殖によって頻繁に交配株を作り出すことで繁殖していると考えられた。また、松江系統と出雲系統は試験区画を隣接させたにも関わらず

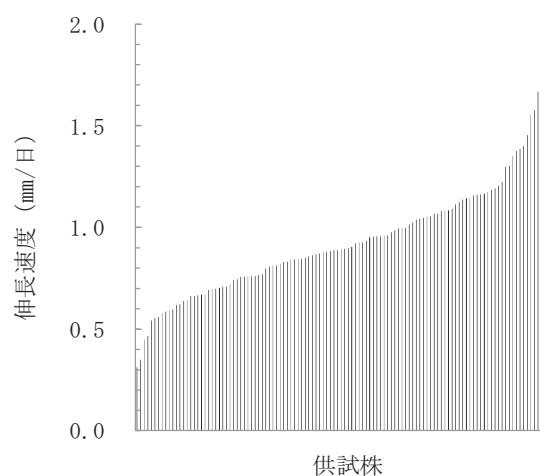


図 7 AFLP 解析サンプルの菌糸伸長速度

Note. 113 株, n=4, PDA 平板培地, 24°C 暗所培養

ず遺伝的交流の程度は小さく、それぞれのショウロ集団には遺伝的なまとまりがみられた（富川ら, 2016）。これは、本種の胞子が媒介昆虫（小川, 1991）や食菌動物（明間, 2025）によって拡散された頻度は小さく、降雨などの作用で子実体周囲の狭い範囲へ拡がるに留まったためと考えられる。つまり本種の繁殖では、子実体の近くで自家交配や他家交配による変異を蓄積しつつ、起源となる集団の遺伝的形質は維持されると考えられ、阿部ら（2018）における見解と同様であった。

ショウロの繁殖様式が上述のとおりであれば、子実体が自然発生したクロマツの育苗ほ場でも多くの変異が蓄積されていると考えられ、苗移植とともに移動するショウロ系統は遺伝的に多様であると推察される。これは、栽培試験の冒頭に記した子実体懸濁液散布、すなわち胞子接種の条件と同じく、多様な系統の同時接種にほかならない。著者らは栽培試験における収量や収穫効率について、自生子実体の採取よりも値が大きいことを報告しているが（富川, 2006；富川・松本, 2009），これらは今のところ、栽培条件を試行錯誤したことによる成果ではない。推測できることとして、多系統接種による試験開始後、試験ほ場の環境に適さない系統が淘汰され、繁殖可能な系統がスクリーニングされた可能性がある。また、感染苗を調達した育苗ほ場では、長年に及ぶ変異と淘汰が繰り返され、ほ場栽培に適合したショウロ集団が生息している可能性は否定できない。

栽培試験では自生の最盛期とは異なって秋季発生が主体となったこと、また地表での子実体形成率が高かったことについては（長沢, 2001；富川, 2006），栽培環境や土壤物理性が主な要因と考えられるが、スクリーニングされた系統が持ち合わせていた特徴であったかもしれない。ただし、栽培化の優位性に関しては、土壤物理性やマツ根量などが関係していないか慎重に調べる必要がある（平佐, 1992；能勢, 1992；長沢, 2001）。

2. 今後の育種と育苗

通常、育種試験は求めたい表現型に最も当ては

まる1系統を選抜する方向へ進められるが（玉田, 2004；Nakano et al., 2015；富川ら, 2023），今後はこれと同時進行で、複数の系統を1組とする‘複合品種’の検討にも取り組みたい。栽培試験では子実体形成温度や水分への感受性が異なる系統が順番に、連続して子実体を形成し、発生期間が長期に及び、本試験結果が得られたとも考えられる。このため、栽培特性が異なる複数の系統を組み合わせて、例えば春季に子実体形成する系統を増やすなどして、多収量、安定収量の特徴を備えた複合品種の開発は有効と考える。

従来の苗木生産では、ほ場の土着菌が宿主に感染し、植栽後も共生関係を続けて宿主の健全な成長を助長していたであろう（小川, 1991；長沢, 2001）。ところが、マルチキャビティコンテナによる育苗では有用菌が感染する機会が少なく、植栽木の生育が心配される。したがって、コンテナ育苗においてはきのこ生産に関わらず菌根菌の感染誘導が必要である（玉田・更科, 2007；明間, 2010）。クロマツ苗にショウロを接種する場合、全国スケールの遺伝的集団と地理的分布に關係がみられたことを考えると（松本ら, 2006；Okuda et al., 2013；阿部ら, 2018），本県での感染苗育成には島根産ショウロを使用して、遺伝子攪乱を防ぐことは大切である。また、子実体懸濁液散布や感染苗移植においても、同じ考え方で対応する必要がある。

V 謝辞

供試材料の手配にご協力をいただいた元出雲市農林商工部農林課の布野良市氏、山行き苗生産者の伊藤榮氏、島根県立緑化センター職員、ショウロ栽培試験や生態調査へのご助言をいただいた宮城県林業技術総合センターの玉田克志氏、元石川県林業試験場の能勢育夫氏、元島根県林業技術センターの平佐隆文氏、DNA解析手法についてご指導をいただいた元（大）鳥取大学農学部の松本晃幸氏、（一財）日本きのこセンター菌草研究所の奥田康仁氏、貴重なAFLP解析データを残された元（大）鳥取大学農学部の谷浦千恵美氏、栽培試験

と分子生物学検討に注力された当センターの宮崎惠子氏、元職員の古賀美紗都氏、並びに情報提供してくださった研究機関の方々、皆さまのご支援を賜り試験を進めることができました。ここに記して感謝の意を表します。

引用文献

- 阿部寛史・田淵諒子・奥田康仁・松本晃幸 (2018) 三つの異なる空間スケールにおける SSR マーカーを用いた外生菌根菌ショウロの遺伝構造解析. 日林誌 100 (1) : 8-14.
- 明間民央 (2010) 菌根菌ショウロの接種がクロマツ実生のマツ材線虫病進展に及ぼす影響. 日本森林学会大会発表データベース (第 121 回日本森林学会大会). https://www.jstage.jst.go.jp/article/jfsc/121/0/121_0_157/_pdf/-char/ja
- 明間民央 (2025) カタツムリに摂食されたショウロの担子胞子はクロマツ実生に外生菌根を形成する. 日本きのこ学会誌 33 (3) : 122-130.
- 平佐隆文 (1991) 注目した野外でのショウロ生産事例. 島根林技研報 42 : 37-44.
- 平佐隆文 (1992) 粉状木炭の埋め込みによるショウロの増殖試験. 島根林技研報 43 : 25-30.
- 平佐隆文 (1995) ショウロ土壤培養菌糸体接種によるクロマツ苗の菌根合成. 島根林技研報 46 : 53-56.
- 松本晃幸・霜村典宏・前川二太郎・長沢栄史 (2006) rDNA-ITS の塩基配列およびAFLPマーカーに基づくショウロ自然集団における遺伝的類縁関係. 日本菌学会大会講演要旨集 50 : 156-156.
- 目黒 楠・渡邊広大・今埜実希・栗栖敏浩 (2019) 菌根性きのこの人工栽培に関する研究. 宮城県林業技術総合センター研究報告 28 : 34-62.
- 宮崎惠子・富川康之・古賀美紗都・陶山大志 (2017) クロマツコンテナ苗へのショウロ接種方法の検討. 日本きのこ学会第 21 回大会講演要旨集 : 63.
- 宗田典大 (2004) 海岸クロマツ林の環境整備によるショウロの発生事例. 石川県林試研報 36 : 28-29.
- 村山保裕 (2004) 木炭, 外生菌根菌資材施用によるクロマツ苗木の活着と成長. 静岡県林業技術センター研究報告 32 : 19-24.
- 長沢栄史 (2001) 海岸林における松露栽培. 菌蕈研報 39 : S18-22.
- Nakano S, Sawada K, Gao Q, Aimi T and Shimomura N (2015) Production of a salt tolerant strain by cross-breeding in the ectomycorrhizal mushroom *Rhizopogon roseolus* (= *R. rubescens*). Mushroom Sci Biotechnol 23 : 75-79.
- 野堀嘉裕・高橋雅彦・齊藤 岳・溝田智俊・山中寿朗 (2019) 山形県庄内地方における林床処理によるクロマツ海岸林内へのショウロの誘導 (クロマツ林の林床処理によるショウロの誘導). 山形大学紀要 (農学) 18 (2) : 95-109.
- 能勢育夫 (1992) クロマツ稚苗の生長に及ぼすショウロと活性炭の効果. 石川県林試研報 23 : 31-34.
- 小川 真 (1991) マツタケの生物学 補訂版. 築地書館 : 333pp.
- 奥田康仁・船戸知聖・霜村典宏・松本晃幸 (2014) 外生菌根菌ショウロの検出用特異的 rDNA-ITS およびSSR プライマーの開発. 日菌報 55 (2) : 29-34.
- Okuda Y, Shimomura N, Funato C, Nagasawa E and Matsumoto T (2013) Genetic variation among natural isolates of the ectomycorrhizal hypogenous fungus, *Rhizopogon roseolus* from Japanese pine forests inferred using AFLP markers. Mycoscience 54 (1) : 13-18.
- 酒井 敦・北原文章・山中啓介・三島貴志・岩田若奈・島田博匡・奥田清貴・中島富太郎・山下由美子・藤井 栄・渡辺直史・鷹野孝司 (2019) 低コスト育林を目指した植栽試験におけるスギ・ヒノキ苗の活着率と初期成長. 日林誌 101 (2) : 94-98.
- 霜村典宏 (2019) 外生菌根菌ショウロの人工栽培に関する研究. 日本きのこ学会誌 26 (4) : 148-155.

- 陶山大志・富川康之（2019）界面活性剤を添加した水選によるヒノキ種子の発芽率向上. 森林応用研究 28 (2) : 1-6.
- 玉田克志（2004）ショウロ子実体組織から分離した菌糸体の特性. 東北森林科学会誌 9 (1) : 30-33.
- 玉田克志・更級彰史（2007）ショウロ子実体形成試験及びその菌根合成によるマツ材線虫病発病抑制効果. 東北森林科学会誌 12 (2) : 81-84.
- 富川康之（2006）子実体懸濁液散布によるクロマツ苗畑でのショウロ栽培. 島根中山間セ研報 2 : 43-49.
- 富川康之（2010）ショウロ. (地域食材大百科 4. 農文協編) : 374-376.
- 富川康之・松本晃幸（2009）クロマツ苗移植によるショウロ発生地の拡大と子実体の遺伝的類縁関係. 島根中山間セ研報 5 : 107-113.
- 富川康之・宮崎恵子・古賀美紗都（2023）ショウロ栽培系統の選抜試験—予備的な培養試験, 系統解析および接種試験から得られた知見—. 島根中山間セ研報 19 : 13-19.
- 富川康之・宮崎恵子・陶山大志（2021）胞子接種によるクロマツへのショウロ菌感染条件—マルチキャビティコンテナでの育苗における培地基材の検討—. 島根中山間セ研報 17 : 11-19.
- 富川康之・谷浦千恵美・松本晃幸・宮崎恵子・古賀美紗都（2016）クロマツ植栽地で発生したショウロ子実体間の AFLP 解析に基づく遺伝的類縁関係. 日本きのこ学会第 20 回大会講演要旨集 : 106.