

きのこにおける遺伝子研究の現状

京都大学 木質科学研究所
バイオマス変換分野 本田 与一

1. はじめに

ヒトゲノムプロジェクトをはじめとした様々な生物におけるゲノム解析計画が進行する中で、キノコの仲間を対象としたゲノム解析プロジェクトの開始は遅れをとっていた。主なモデル生物や主要作物の解析が実りを結びつつある昨今、漸くキノコゲノムの研究が進められつつある。2002年5月にはアメリカ合衆国エネルギー省 (Department of Energy = DOE) による計画のもとで白色腐朽菌 *Phanerochaete chrysosporium* のドラフト配列がウェブ上で公開され、利用が可能となった (<http://www.jgi.doe.gov/programs/whiterot.htm>)。

また、遺伝学的な研究例が多くモデル生物として用いられてきたヒトヨタケ (ネナガノヒトヨタケもしくはウマガソヒトヨタケ) については、米国において産業界、学界よりなる Fungal Genome Initiative (FGI) が形成されて、マサチューセッツ工科大学ゲノム研究センター (Whitehead Institute/MIT Center for Genome Research) の協力のもと、シークエンスされるべき菌類の一つとして、国立ヒトゲノム研究所 (The National Human Genome Research Institute) へ申請され、計画の実施を待っている段階である (<http://www-genome.wi.mit.edu/seq/fgi/>)。

今後、比較ゲノム学やキノコの持つ様々な特徴を理解し、応用していくことを進めていくためにさらに多くの種においてゲノム解析が進められることを期待しているが、反面キノコにおける生物学的な基礎や、形質転換に代表される分子生物学的基盤が確立され、ゲノム情報を活かす体制が確立されることが重要であろう。本稿では、キノコの遺伝子研究の現状についてまとめ、併せて演者らの研究の一端を紹介したい。

2. キノコにおける分子育種

新しい性質を持ったキノコを育種する方法としては、従来用いられてきた交配と選抜による方法の他に、人工的に特定の遺伝子を導入するという方法がある。遺伝子導入が従来の技術と異なる点としては、狙った形質のみを特異的に導入することが可能なことであろう。このことは育種という目的に用いる場合、交配と選別を繰り返すことによって目的の性質をもつ株を獲得するといった従来の手法に比べて、大幅に時間と労力を縮小できることを意味するものである。さらに、既存の遺伝的性質の組み合わせに頼る交配では得られないような高度な性質を持つ株が結果として得られることも期待される。生物の細胞の中に外部から遺伝子を導入することにより、性質の変わった生物を作り出すことを、生物学の用語では形質転換 (transformation) と呼ぶ。また、形質転換によって作り出された株は形質転換体と呼ばれる。一般に「遺伝子組換え体」または「組換え作物」と呼ばれるのは、このように形質転換操作によって人為的に外来の遺伝子を導入された生物や農作物のことである。近年の研究の進展により、キノコ分野でもこうし

表 1 これまでに担子菌で報告された主な形質転換例

Species	Method	Selection marker	Vector	Efficiency	Comments	Reference
<i>Agaricus bisporus</i>	Protoplast electroporation	<i>hph</i>	pAN7-1, pA1H, pA2H	0.1-0.5 / μ g	Sectorization, rearrangement during vegetative growth and fruit body formation <i>hph</i> driven by <i>Aspergillus</i> and homologous <i>GPD</i> promoters	Van de Rhee et al. 1996a
	Protoplast electroporation	<i>hph</i>	pHAG3-1	Similar to the above work	<i>Bam</i> HI-linearised plasmid containing 3.2-kb homologous DNA fragment gave 30-60% targeted integration.	Van de Rhee et al. 1996b
	<i>Agrobacterium</i> mediated	<i>hph</i>	pUR5750		Germinated basidiospores used.	De Groot et al. 1998
	<i>Agrobacterium</i> mediated	<i>hph</i>	pUR5750		Regenerated mycelium was successfully transformed. 1-8 copy per transformants no preferential site for integration	Mikosh et al. 2001
	<i>Agrobacterium</i> mediated		pUR5750		Gill tissue was used.	Chen et al. 1998
<i>Agrocybe aegerita</i>	electroporation	<i>URA1</i>	pUra1-1	1-26 / μ g	Integration. Inserted DNA was rescued in <i>E. coli</i> after excision.	Noël and Labarère 1994
	electroporation	<i>neo</i>	pN13-A2	12.8 / μ g	Relatively high background	Noël et al. 1995
<i>Ceriporiopsis subvermispora</i>	Protoplast / PEG	<i>hph</i>	pPHT1	low	Selective lignin degradative fungus.	Sato et al. 2001
<i>Coprinus bilanatus</i>	protoplast	<i>trp2</i>	pAK3	1-12 7-90 / μ g	No difference whether circular or linearized. Preincubation preferred	Bhattiprolu et al. 1993
	Protoplast/P EG	<i>TRP2</i>	pCBT2-S5	7-214 / μ g		Challen et al. 1994
	Protoplast/P EG	<i>trp3^{int}</i>	pDB06	0.3-12 / μ g	Resistance to 5-fluoroindole was used for selection. Backgrounds on the first screening plate was able to eliminate by secondary screening.	Bhattiprolu et al. 1993
	ballistic	<i>TRP2</i>	pCBT2-S5	inefficient		Challen et al. 1995
<i>Coprinus cinereus</i>	Protoplast/P EG	<i>trp1</i>	pCc1001	0.7-1.4 / viable protoplasts	Stable in meiosis and mitosis. Homologous integration observed.	Binninger et al. 1987
	ballistic	<i>trp1</i>	pCc1001	inefficient	Varying parameters had little effect on efficiency. LT2 was transformed but FM2 failed.	Challen et al. 1995
	Protoplast/P EG	<i>trp2</i> <i>S. commune trp1</i> <i>P. chrysosporium trpC</i>	pAK3 pSc1 pCTS8	-561 / μ g -765 / μ g -22 / μ g	<i>A. nidulans trpC</i> did not function.	Cassleton and de la Fuente Herce 1989
		<i>pab1</i>	pPab1-1 pPab1-2			Granado et al. 1997 Bottoli et al. 1999
	Protoplast/P EG REMI	<i>hph</i>	pPHT1	8-90 / μ g 4-70 / μ g	<i>hph</i> was driven by homologous β -tubulin expression signal. REMI was used to generate tagged mutants.	Cummings et al. 1999
		<i>bar</i>	pLC-bar			Yamazaki et al. 2000
	Protoplast/P EG	<i>Cbx^R</i>	pTM1		Direct screening by carboxin was unsuccessful. Only cotransformation was successful.	Honda unpublished
<i>Coriolus hirsutus</i>		<i>arg</i>	pUCR1			Tsukamoto et al. unpublished

<i>Coriolus versicolor</i>	Protoplast/PEG	<i>ble</i>		3-7 / μg	Shble was driven by a <i>S. commune</i> expression signal.	Bartholomew et al. 2001
	REMI	<i>hph</i>	pAN7-1	25-50 / μg		Kim et al. 2002
	Protoplast/PEG	<i>hph</i>	pT7GPT HPT		Homologous <i>gpd</i> promoter was used to drive <i>hph</i> .	Morohoshi et al.
<i>Hebeloma cylindrosporum</i>	Protoplast/PEG	<i>hph</i>	pAN7-1	1-5 / μg	pDB03 to 5-FI resistance was not functional in the first selection	Marmeisse et al. 1992
		<i>trp3^{iar}</i>	pDB06		Indirect selection	Marmeisse et al. 1992
<i>Ganoderma lucidum</i>		<i>bar</i>	p301-b			Sun et al. 2002
<i>Laccaria laccata</i>		<i>hph</i>	pAN7-1			Barrett et al. 1990
<i>Lentinus edodes</i>	Protoplast PEG REMI	<i>hph</i>	pLC1-hph	0.06 / μg 6 / μg	30% of the transformants carried one copy insertion at a single site in the chromosome in REMI.	Sato et al. 1998
	Protoplast PEG REMI	<i>hph</i>	pLG-hph	0.8 / μg 16 / μg	Homologous GPD promoter was used to drive <i>E. coli hph</i> gene.	Hirano et al. 2000
<i>Lyophyllum shimeji</i>	protoplast	<i>hph</i>	pLS-hph	3.4 / μg	Ectomycorrhizae. Homologous GDP promoter was used to drive <i>E. coli hph</i> .	Saito et al. 2001
<i>Paxillus involutus</i>	ballistic	<i>hph</i>	pDH25	100-150 / μg	ectomycorrhizae	Bills et al. 1995
<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	Spheroplasts from conidia / PEG	<i>Kan^R</i> from Tn903	pRR12	20 / μg	Plasmid without detectable rearrangements was rescued in <i>E. coli</i> .	Randall et al. 1989
	protoplast / PEG	<i>S. commune ade2</i>	pADE2	-100 / μg	Swollen basidiospores were used. Integrative transformants stable in mitosis and meiosis.	Alic et al. 1989
	protoplast / PEG	<i>S. commune ade5, ade2</i>	pADE5, -2g uncut linearized pADE2, -3b	100 / μg 300 / μg 150 / μg	Subcloned plasmids showed almost the same transformation efficiency with their parental pADE2 and pADE5 plasmid.	Alic et al. 1990
	protoplast / PEG	<i>ade1</i>	pADE1 linearized	300 / μg	<i>P. chrysosporium ade1</i> was cloned and used for homologous transformation.	Alic et al. 1991
	Spheroplasts from conidia / PEG	<i>Kan^R</i> from Tn903	pG12-1	Not mentioned	pG12-1 was rescued in <i>E. coli</i> and contains DNA sequence from extrachromosomal element pME beside sequence from pRR12. Circular extrachromosomal plasmid underwent replication and maintained stably at low copy number in <i>P. chrysosporium</i> .	Randall et al. 1991
	Spheroplasts from conidia / PEG	<i>Kan^R</i> from Tn903	pUGL1: <i>kan</i>	11-15 / μg	Extrachromosomal maintenance like pG12-1 except for relatively high copy number. No sequence from endogenous extrachromosomal elements was observed.	Randall and Reddy 1991
	Spheroplasts / PEG	<i>Kan^R</i> from Tn903	p12-6	5-10 / μg	The plasmid was maintained as a part of pME and rescued as rearranged forms in <i>E. coli</i> in a RecA-dependent manner.	Randall and Reddy 1992
	protoplast / PEG	<i>Ade2</i>	pUAU	1 / μg	Gene targeting of <i>ura3</i> gene was carried out by using 5FOA resistance.	Alic et al. 1993
		<i>ura3</i>	pURA3.1			Akileswaran et al. 1993
		<i>ble</i>	pMG101 pMG103	6-10 / μg	Unstable replicating plasmid or stably integrated patterns were observed. Inactivation of <i>ble</i> was observed, being dependent on H3 gene sequence.	Gessner et al. 1994
	Spheroplasts from conidia / PEG	<i>phl</i>	pCPP3	5×10^{-4} / regenerated spheroplast	replicative transformants. Plasmids with sequence from endogenous extrachromosomal element were rescued in <i>E. coli</i> . <i>St. hindustanus phl</i> gene was driven by	Birch et al. 1998

					homologous <i>cbh1.1</i> 5'UTR sequence.	
	Protoplast from conidiospore / PEG	<i>leu2</i>	pBS <i>gleu2</i>	2-10 / μ g	Homologous <i>leu2</i> gene was cloned and used for integrative transformation.	Zapanta et al. 1998
<i>Pleurotus citrinopileatus</i>		<i>bar</i>	p301-b			Sun et al. 2002
<i>Pleurotus ostreatus</i> var <i>florida</i>	Protoplast /PEG	<i>F. vertipes</i> <i>Leu2</i>	pM301	very low	Integrative but the plasmid was rescued in <i>E. coli</i> from one of the transformants.	Byun et al. 1989
<i>Pleurotus ostreatus</i>	Protoplast PEG and electroporation	<i>hph</i>	pAN7-1 pPO1	30 / μ g 86 / μ g	Many 'replicative' and one unstable integrative transformants were analyzed. Southern analysis showed low molecular weight signals. Recombinant plasmids containing P1 bacteriophage DNA sequence were rescued in <i>E. coli</i> .	Peng et al. 1992
	protoplast PEG electroporation	<i>hph</i>	pAN7-1	3-48 / μ g	No significant differences were apparent in either protocols	Peng et al. 1993
	Protoplast PEG	<i>hph</i>	pPO1 α	60-86 / μ g	Most of the transformants were resistant only to 50 μ g/ml HygB and grew very slowly.	Herzog et al. 1995
	protoplast/PEG	<i>bar</i>	pLC- <i>bar</i>	2 / μ g	Partly rearranged, stable over 3 month cultivation About half of the resistant colonies were abortive.	Yanai et al. 1996
	protoplast/PEG	<i>T. reesei</i> <i>ura3</i>	pTR3-2	30 / μ g	Ura ^r monokaryon used.	Kim et al. 1999
	protoplast/PEG	<i>trp3^{bar}</i>	pDB06	5 / μ g	Many false positive colonies grew on the first screening plate	Jia et al. 1998
	protoplast/PEG	<i>Cbx^R</i>	pTM1	1-5 / μ g	Transforms monokaryons and dikaryons, stable in mitosis and meiosis. Suitable for 'self cloning'	Honda et al. 2000
	protoplast/PEG	<i>Cbx^R</i>	pTM1	200 / μ g	Heat-denatured single strand lambda DNA was added as carrier	Irie et al. 2001a
	protoplast/PEG REMI	<i>hph</i>	pLG- <i>hph</i>	0.1 / μ g 0.8 / μ g	Stable integrative transformants were obtained by employing <i>L. edodes</i> GPD promoter.	Irie et al. 2001b
	ballistic	<i>T. reesei</i> <i>ura3</i>	pTR3-2	1 / μ g	Stably maintained over 10 months	Sunagawa and Magae 2002
	electroporation	<i>Cbx^R</i>	pTM1	1-5 / μ g	integrative	Honda unpublished
<i>Pleurotus sapidus</i>	electroporation	Clamp connection	<i>P. ostreatus</i> total DNA	8.2×10^{-5}	Transformants formed fruit bodies with morphological changes	Yan et al. 1996
<i>Pseudozyma flocculosa</i>	protoplast/PEG	<i>hph</i>	pSce1- <i>Hgr</i>	0.1-4 μ g	Integrative transformation	Cheng et al. 2001
<i>Volvariella volvacea</i>	protoplast/PEG	<i>trp3^{bar}</i>	pDB06	4 / μ g	Many false positive colonies grew on the first screening plate	Jia et al. 1998
<i>Schizophyllum commune</i>	Protoplast/PEG	<i>TRP1</i>	pAM1	30 / μ g	Integrated. Stable in meiosis and mitosis	Munoz-Rivas et al. 1986
	Protoplast/PEG	<i>TRP1</i>	pAM1 pSc1	1-1000 / μ g	Germinated basidiospores were used.	Specht et al. 1988
	Protoplast/PEG	<i>TRP1</i> <i>Ade5</i>	pAM1 pSc1 pAM7	-2000 / μ g	Non-germinated basidiospores were more effective.	Specht et al. 1991
		<i>TRP1</i> <i>hph</i>	pAN7-1		Methylation and inactivation of foreign sequence was analysed using cotransformation of <i>TRP1</i> and <i>hph</i>	Mooibroek et al. 1990
	Protoplast/PEG	<i>URA1</i>				Schuren et al. 1993
	Protoplast/PEG	<i>ble</i>	pGPhT	-10000 / μ g	Several homologous and heterologous promoters were tested. MgSO ₄ increased efficiency.	Schuren and Wessels 1994

た遺伝子組換え体が作り出されるようになってきた。とりわけ最近では、ヒトヨタケ (*Coprinus cinereus*) やスエヒロタケ (*Schizophyllum commune*) のような実験用のモデル生物に留まらず、シイタケやヒラタケ、西洋マッシュルーム (ツクリタケ) 等においても形質転換の成功例が報告されてきている。今後、これらのキノコにおいては、基礎研究の段階から一歩進んだ、より実用的な性質を持つ組換えキノコが育種されてくるものと思われる。

3. 形質転換法

では、キノコへの遺伝子導入技術の実際について簡単にまとめてみよう。まず、細胞の中に外から遺伝子を入れる際に問題となるのは、外来の遺伝子を取り込んだごく一部の細胞と、他の大部分の細胞を、簡単に見分ける為の方法を準備しておくことである。こうした目的のために、その遺伝子を取り込んだ細胞のみを簡単に見分けられるような性質を持った「マーカー遺伝子」を利用する方法がよく用いられている。これまでに利用されている主なマーカー遺伝子としては、栄養要求性マーカー遺伝子と薬剤耐性マーカー遺伝子が存在している (表1)。栄養要求性マーカー遺伝子は、特定の栄養素の添加が成長に必要な突然変異株が最小培地上で生育することを可能にする遺伝子で、担子菌類の形質転換においては、これまでにトリプトファンやアルギニン、ロイシンといったアミノ酸や、アデニン、ウラシルといった核酸の要求性変異株を野生型に復帰させるマーカー遺伝子が用いられてきた。これらの栄養要求性マーカー遺伝子を用いる場合には、形質転換に用いようとする宿主株として、あらかじめ当該栄養要求性の変異を持つ株を準備しておく必要がある。一方、薬剤耐性マーカー遺伝子は、ハイグロマイシン、ブレオマイシン、ピアラフォス等の抗菌剤に対する抵抗性をキノコに与える遺伝子であり、宿主側に予め特定の遺伝的性質を導入する必要が無い点で、その応用範囲は格段に広いと考えられる。これまでに用いられてきた薬剤耐性マーカー遺伝子は、細菌や放線菌など他の生物由来の遺伝子を組み換えたものを利用したものであったが、最近食用担子菌であるヒラタケに由来し、カルボキシシンという薬剤に対して耐性を与えるマーカー遺伝子も開発され (Hondaら)、セルフクローニングという観点からすぐれた性質を示すことが期待されている。

次にキノコの細胞に遺伝子を導入するための方法 (形質転換法) についてまとめてみよう。現在もっとも多く用いられているのが、PEG/CaCl₂ 法と呼ばれる方法である。この方法は、キノコの細胞から調整されたプロトプラストを、導入しようとするDNAと共に、PEG (ポリエチレングリコール) と塩化カルシウムを含む溶液につけて化学的に処理する方法で、細菌や酵母など他の生物を用いた系においても同様の原理が広く用いられている。プロトプラスト化に用いられる細胞としては、比較的成長の早い菌糸体や、未発芽の胞子あるいは発芽している胞子、または分裂子などが利用される。形質転換の効率は1マイクログラムの導入DNAあたり、食用担子菌中ではもっとも効率の高いヒラタケで約200程度、実験用モデル生物としてよく用いられているスエヒロタケで1000程度である。また、キノコでは導入された遺伝子がキノコ自身の染色体内に取り込まれた形で存在する「染色体組込み型」の形質転換が一般的であるので、目的

の形質を持った遺伝子をベクター上に予め組み込む操作を省略し、ベクター（あるいはマーカー遺伝子）と同時にPEG/CaCl₂ 処理をして細胞内に導入する「共形質転換法」も用いられている（図1）。

PEG/CaCl₂ 法以外にも、プロトプラストに電圧をかけることによってDNAを導入するエレクトロポレーション法、また酢酸リチウムで処理する方法、さらに菌糸体そのものを使って、パーティクルガンと呼ばれる装置で金またはタングステンなどの金属の微細な粒子にDNAをまぶしたものを直接細胞の中に打ち込む方法などが、報告されている（Noelらの総説に詳しい）。また、最近（De Grootら）により植物に感染するアグロバクテリウムと呼ばれる特殊な細菌の持つ遺伝子導入系を使ってキノコを始めとする糸状菌の仲間にもDNAを導入する方法が報告された。これらの方法による形質転換の効率は、現状では前述のPEG/CaCl₂ 法と同程度かそれ以下であり、形質転換の効率を飛躍的に高めるためには、形質転換方法自体の改良と共にキノコの細胞内で自律複製を行ったり、安定に分配される性質を持った新しいベクターの開発が必要となるであろう。

4. 有用遺伝子のハンティング

人工的に細胞内に遺伝子を導入することでキノコに新しい性質を付与することについて述べてきた。この際導入する遺伝子としては、その生物自身から単離された遺伝子をはじめ、他の生物由来の遺伝子や、複数の遺伝子の一部を組み合わせた組換え遺伝子、人為的に遺伝情報の一部を変化させた変異遺伝子などを用いることができる。また、プロモーターと呼ばれる遺伝子の発現を調節する配列を人為的に他の遺伝子由来のもの置き換えることで、本来のものとは発現の量やタイミングを変化させた組換え遺伝子を用いることが可能である。したがって、組換え遺伝子を用いることで、原理的には特定の

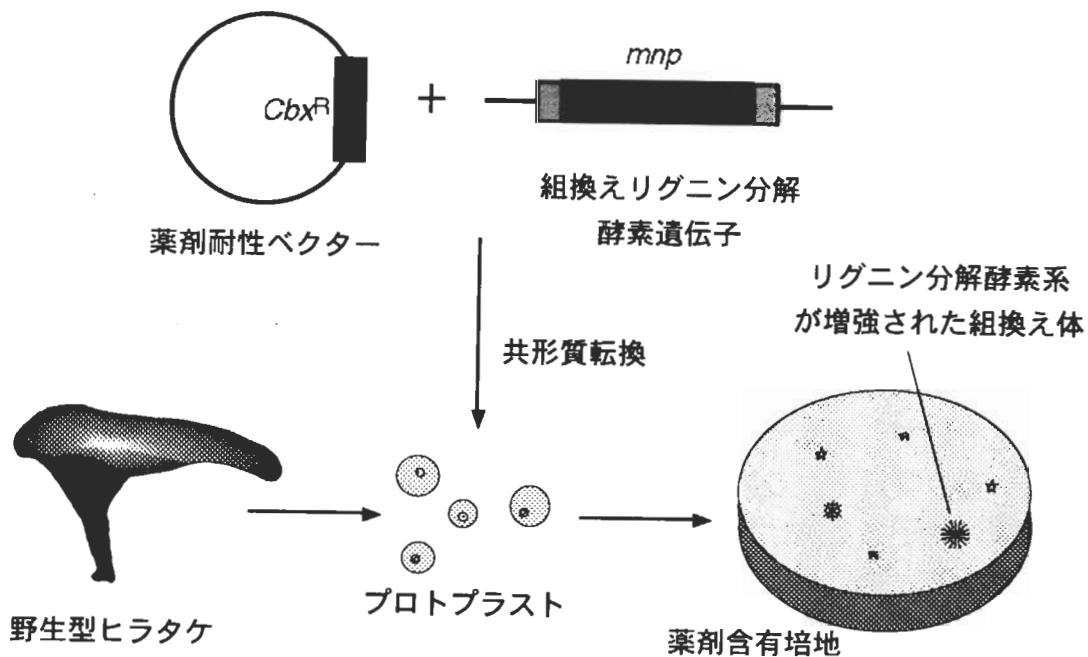


図1 共形質転換法を用いた組換えヒラタケの分子育種。薬剤耐性ベクターの導入を指標に外部からDNAを取り込んだ個体を多数選抜し、その中から組換えリグニン分解酵素遺伝子も同時に導入された株を選択する。

遺伝子の作用を高度に制御したり、キノコを用いて植物や動物由来の有用遺伝子を発現させることさえも可能である。

遺伝子導入による分子育種を成功させるためには、したがってキノコが持っている有用な遺伝子の単離（クローニング）を進めることもまた重要である。単離された遺伝子を解析することで、キノコが持っている多種多様な作用がどのようなメカニズムで、またいつ発現しているかを調べるのが可能である。これまでに、食用菌を含む多数のキノコから様々な遺伝子がクローニングされ、その構造が解析されてきた。それらのなかには、菌糸の栄養成長における代謝系の主要酵素や、菌体外の栄養分を吸収する際に鍵となる酵素を暗号化している遺伝子、交配型を決定する遺伝子、子実体の形成において重要な役割をしていると考えられる遺伝子、生理活性物質を暗号化している遺伝子などが含まれている。また、白色腐朽菌のリグニン分解において初発反応を開始するペルオキシダーゼは、バクテリアや酵母、麹菌などの異種発現系では十分に発現することが難しいことがわかってきており、キノコ自身の分子育種によって高発現されることが期待されている。

5. 遺伝子組換えきのこの利用

キノコ類のもつ有用な遺伝資源の活用において、組換えDNAを用いた形質転換法に対する期待は大きい。食用キノコにおいては、より生産性が高く、味や形の良いキノコを作りだしたり、栽培中の病害への抵抗性の強化などの応用例が考えられる。また、出荷後の品質の劣化を抑制する為の品種開発も進められており、既にシイタケや西洋ツクリタケで子実体の褐変に関与すると考えられる遺伝子の単離と解析が報告されている。また、ヨーロッパなどでは栽培中の胞子に起因するアレルギーの害について報告されているが、このような害を軽減する無孢子株の育種に向けた研究が開始されている。今後、交配型や菌糸成長、子実体発生に関与する遺伝子のクローニングと解析がさらに進むことによって、より多様で実用的な形質転換株を開発することが技術的に可能になってくるものと思われる。しかしながら、直接食用とすることを目的としたキノコの育種においては、遺伝子組換え作物の安全性と環境への影響について社会的なコンセンサスが得られることも重要なポイントとなるであろう。

このほかに、生理活性物質や薬理効果をもつキノコの成分を、組換え遺伝子技術を用いることによって大量に安価に生産して利用することも期待される。キノコの仲間には古来より、和漢薬として用いられてきたばかりでなく、免疫賦活作用物質に代表される多様な生理活性物質を生産することが知られている。これらの有用物質の合成を制御している遺伝子を単離し、構造を解析すると共に、組換え遺伝子を構築して形質転換操作により、もとの生物内に戻してやることにより、遺伝子発現の量や時期を自在にコントロールして有用物質の生産を高度に高めた株を育種することが可能になる。こうした組換えキノコを大型の培養器を用いて成育させ、菌糸体から有用成分の抽出・精製を行うことによって付加価値の高い製品を工業的に生産することが可能になる。この場合、その生合成の過程が単一や少数の遺伝子の支配下にある生理活性物質であれば、本来のキノコとは別の、より生産性の高いキノコを宿主として大量に生産する新しい品種の開発

も期待できるのである。また、本来キノコの仲間が持っていなかった他の生物（例えばヒトや植物）由来の有用物質を生産するキノコの開発も夢ではない。

さらに、キノコの仲間が持っている他の生物では見られない特殊な能力を、産業や環境保護上で利用していくことが可能となるであろう。実際、最近の研究では、白色腐朽菌キノコのリグニン分解酵素系を利用してビニールやプラスチック、またダイオキシンやPCBといった難分解性の環境汚染物質を分解する実験が行われてきている。このように生物を使って環境を浄化・修復しようという考え方は、生物的環境修復（バイオレメディエーション）と呼ばれ、様々な環境汚染に対応した地球に優しい技術として今後ますます重要となってくることが予想される。

キノコの仲間の持つこのような様々な遺伝資源の活用を現実のものとしていくためには、実用に適した種のゲノム解析を進めていくと共に、キノコの基礎科学について分子レベルで十分な理解を深め、また有用遺伝子のクローニングや組換え遺伝子発現系の改良において、さらなる努力を積み重ねていくことが重要であろう。

参考文献

Honda Y., Irie T., Watanabe T. and Kuwahara M., Molecular breeding of the oyster mushroom using a homologous DNA-mediated transformation system. In Van Griensven L.J.L.D. ed., Mushroom Science XV: Science and Cultivation of Edible Fungi, p151-156. Balkema, Rotterdam (2000).

Noel, T. and Labarere, J, Homologous and heterologous gene transfer systems in basidiomycetes, Mycoscience 36, 127-133 (1995).

De Groot, M.J.A., Bundock, P. Hoikaas, P.J.J and Beijersbergen, A.G.M., Agrobacterium tumefaciens-mediated transformation of filamentous fungi, Nature Biotechnology 16, 839-842 (1998).

Casselton L.A. and Olesnicky N.S. Molecular genetics of mating recognition in basidiomycete fungi. microbiology and Molecular Biology Reviews 62, 55-70 (1998).

これらの他に表1で取り上げたものの詳細については、Appl. Microbiol. Biotechnol.に掲載予定である。