総説（査読有）(Review)

日本産地下生菌の分類学的研究史

A taxonomic history of Japanese truffle-like fungi

山本航平 [1*], 折原貴道 [2]

Kohei Yamamoto [1*], Takamichi Orihara [2]

[1] 栃木県立博物館，〒 320-0865 栃木県宇都宮市睦町 2-2
Tochigi Prefectural Museum, 2-2 Mutsumi-cho, Utsunomiya, Tochigi 320-0865, Japan

[2] 神奈川県立生命の星・地球博物館，〒 250-0031 神奈川県小田原市入生田 499
Kanagawa Prefectural Museum of Natural History, 499 Iryuda, Odawara, Kanagawa 250-0031, Japan

* 主著者（Corresponding author）
E-mail: kohei081@yahoo.co.jp

要旨

明治時代に近代的菌類分類学が我が国へ導入され、日本産地下生菌を対象とした分類学的研究は黎明期を迎えた。昭和時代には、今井三子博士や小林義雄博士によって多くの新属や新種の記載が行われ、我が国の地下生菌の分類は急速に進展した。また、アマチュアの中からも、吉見昭一氏を筆頭に、地下生菌に関心をもつ研究者・愛好者が現れた。平成時代を迎えてからは、分子系統学的な手法を活用した研究が進められるようになり、日本を含む東アジアの地下生菌の多様性の高さが明らかにされつつある。本稿では、日本産地下生菌研究の軌跡を辿るとともに今後の課題について論じる。

Abstract

This review summarizes the history of the taxonomy of Japanese truffle-like fungi and sequestrate fungi (i.e., truffles). The first scientific record of Japanese truffle-like fungi dates back to the late 19th century. Although scientific papers on Japanese truffle-like fungi were relatively few, the two most active researchers of truffle-like fungi during the 20th century were Drs. Sanshi Imai (1900–1976) and Yosio Kobayasi (1907–1993), who described many new species and several new genera from Japan. Unfortunately, holotypes of several of these species may have been lost, and accordingly, some of their species remain enigmatic. Mr. Shoichi Yoshimi (1928–2003) was one of the most influential Japanese amateur mycologists, who had special interest in truffles. He devoted himself to spreading the knowledge about truffles as well as other gasteromycetes. Recently, many molecular systematic studies on Japanese truffle-like fungi reveal a number of unknown lineages within the country, suggesting that Japan and the surrounding areas are important in understanding diversity of truffles in the world. Collaboration between amateur and professional researchers will promote taxonomy and other studies of truffle-like fungi in Japan.

Article Info: Submitted: 8 June 2017 Accepted: 16 January 2018 Published: 31 March 2018

序論

我が国における地下生菌の分類学的研究は、この 10 年ほどで飛躍的な進展を遂げ、2016 年の日本地下生菌研究会発足に至った。また、同年には佐々木廣海氏らによって『地下生菌識別図鑑』も上梓された（佐々木ほか、2016）。現在までに、担子菌門（Basidiomycota）、子嚢菌門（Ascomycota）ならびにケカビ門（Mucoromycota）に属する、27 科 48 属およそ 180 種の地下生菌が国内から報告されている（2017 年 12 月時点での著者らによる集計）。この中には分類学的検討を要する種類が少なくない上に、日本新産種や新種と考えられる地下生菌が、近年相次いで報告されている。このように日本産地下生菌の多様性解明が隆盛の兆しを見せる中で、先人たちが残した

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2018

数々の研究業績が今後重要性を増してゆくことは想像に難くない。本誌『Truffology』発刊を機会に、これまでの日本の地下生菌研究を振り返ってみたい。なお、本稿で取り上げる人物の生没年については、主に小林（1989）および日本菌学会（2006）を参照した。

日本の地下生菌研究の夜明け

江戸時代に本草学者や儒学者が著した書物（例：林羅山著『多識編』；人見必大 著『本朝食鑑』；坂本浩然 著『菌譜』）には、既に松露に関する記述や図が散見されることから、地下生菌の存在自体は食用利用を通して日本人に古くから認知されていたことが窺われる。言うまでもなく、これらは二名法に基づいた分類学の日本への導入以前の書物であり、日本産地下生菌の近代的分類学の始まりは 1900 年前後まで待つこととなる。

明治時代には、開国に伴い西洋諸国の研究者による日本での菌類採集が活発になった。中でも、Ferry de la Bellone 博士（1839–1895）は、日本産地下生菌に関する分類学的考察を行った最初の外国人の一人であろう。彼は東京都から輸入された地下生菌、「Boukouriou」についてフランスの学術誌で報告した（Bellone, 1887）。「Boukouriou」は、Lucien Quélet 博士（1832–1899）により、子実体や胞子の特徴に基づきショウロ *Rhizopogon roseolus* (Corda) Th. Fr.（原文中では *R. rubescens* (Tul. & C. Tul.) Tul. & C. Tul.）に近縁であることが示唆され、Bellone はこの意見に基づき、新名 *R. usselii* Bellone を与えた。*Rhizopogon usselii* とショウロの異同については、形態に関する情報が不足しており明らかではないが、おそらく食用として日本で流通していたショウロを指すと考えられる。なお、「Boukouriou」という呼称自体は、語感の類似や、採集方法の特徴（細い棒状の道具を地面に突き刺して採集）から、ブクリョウ *Wolfiporia cocos* (F.A. Wolf) Ryvarden & Gilb. に対するものと考えられ、ショウロに関して誤った情報が伝わっていたことが示唆される。

その後間もなく、我が国の菌類分類学の祖となる日本人研究者も続々と登場した。日本人では初めてきのこ類の新種記載（ハツタケ *Lactarius hatsudake* Nobuj. Tanaka）を行ったことで知られる田中延次郎氏（1864–1905）は、1890 年に植物学雑誌上で、学名を *Tuber aestivum* Vittad. と誤適用されたショウロの事例に言及し、*R. rubescens* が正しいことを、セイヨウショウロ属 *Tuber* とショウロの生殖構造の違いに基づき指摘した（田中、1890）。また、ドイツの菌学者、Paul Christoph Hennings 氏（1841–1908）は白井光太郎博士（1863–1932）ら複数の日本人研究者から多数の標本の提供を受け、それらを基に日本産菌類目録を著した。Hennings はその中で、日本産地下生菌 *Hymenogaster suzukianus* Henn. の新種記載を行った

Hymenogastraceae.

Hymenogaster Suzukianus P. Henn. n. sp.: peridio subgloboso-ovato, substipitato vel sessili, tenui, plicato-gyroso, clauso, carneo-brunneo ca. 5—10 mm diametro; gleba carnosa laciniis irregularibus, gyrosis, creberrimis exculpta, ochracea; sporis citriformibus, verrucosis, rufo-brunneis, 15—18 × 12—14 μ superne papillatis, inferne substipitatis.

Komaba: auf Erdboden (F. Suzuki n. 45, April 1900).

図 1．*Hymenogaster suzukianus* の原記載（Hennings (1902) より転載）.
Fig 1. Original description of *Hymenogaster suzukianus* from Hennings (1902).

（図 1；Hennings, 1902）。ただし、本種は後年、マメツブタケ *H. arenarius* Tul. & C. Tul. のシノニムとみなされている（Dodge & Zeller, 1934）。

大正時代から昭和時代にかけて、ツチダンゴ属 *Elaphomyces* を中心に新種を含む複数の地下生菌が報じられた。精緻な彩色画で知られる川村清一博士（1881–1946）は、1914 年（大正 3 年）出版の『日本菌類図譜 第 4 集』にツチダンゴ *E. granulatus* Fr. を宿主とした日本産タンポタケ *Tolypocladium capitatum* (Holmskjold) Quandt, Kepler, & Spatafora を図示し、間接的ではあるがこれがツチダンゴ属の日本新産報告となった（川村、1914）。その後、安田篤博士（1868–1924）や梅村甚太郎氏（1862–1946）も、複数の菌生冬虫夏草種（ツチダンゴ属を宿主とする *Tolypocladium* 属種）を報告した（安田、1919；梅村、1923）。このうち、梅村が採集したヤマトタンポタケ（タンポタケモドキ）*T. japonicum* (Lloyd) Quandt, Kepler & Spatafora の宿主のヤマトツチダンゴ（キツチダンゴ）*E. japonicus* Lloyd（後に Trappe (1976) は本種をツチダンゴのシノニムとみなした）は、Curtis Gates Lloyd 氏（1859–1926）によって新種記載された（図 2；Lloyd, 1916；梅村、1923）。愛知県の天然記念物調査委員でもあっ

図 2. ヤマトツチダンゴ（キツチダンゴ）を宿主とするヤマトタンポタケ（タンポタケモドキ）（梅村（1923）より転載）.
Fig. 2. *Cordyceps japonica* (=*Tolypocladium japonicum*) on *Elaphomyces japonicus* from Umemura (1923).

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2018

図 3. *Rhizopogon cerebrinum* (= *Hysterangium cerebrinum*) のタイプ標本（Lloyd (1919) より転載）.
Fig 3. Holotype of *Rhizopogon cerebrinum* (= *Hysterangium cerebrinum*) from Lloyd (1919).

た梅村は、ヤマトタンポタケとヤマトツチダンゴを天然記念物に指定し、その発生環境の保全を訴えた点で特筆される（梅村、1923）。

ところで、安田や梅村は Lloyd へ複数の地下生菌の標本を送付し、同定を依頼していた。安田が 1914 年に三河地方で採集した *Hysterangium cerebrinum* (Lloyd) Lloyd は、初めショウロ属として記載され（図 3；Lloyd, 1919）、最終的に *Hysterangium* 属に転属された（Lloyd, 1922）。梅村もまた、名古屋にて採集した地下生菌を送付し、Lloyd が *Hysterangium phillipsii* Harkn. と同定した（Lloyd, 1916）。ただし Zeller & Dodge (1918) は同標本を *Rhizopogon violaceus* Cooke & Massee（= *Gallacea violacea* (Cooke & Massee) Lloyd）と再同定した。本種はムラサキショウロという和名を付して、小林（1938）に掲載された。これら 2 種は文献での形態記載が簡潔で、なおかつ標本が海外の収蔵庫に納められたため、昭和時代以降に日本人研究者による再検討が行われておらず、伊藤（1959）は疑問種とした。しかしながら、*H. cerebrinum* の標本は観察可能な状態で海外に収蔵されている（Castellano, 1988）。したがって、昭和期以前に記載された日本産地下生菌については、国外へと範囲を広げて標本の所在を洗い出す必要があるだろう。

昭和時代に活躍した日本産地下生菌研究のパイオニアたち

昭和時代初頭に入り、地下生菌の新種記載を積極的に進める日本人研究者が現れた。今井三子博士（1900–1976）である。今井は子嚢菌門と担子菌門の双方の分類学に大きな足跡を残しており、両分類群で地下生菌の新種および新属の記載を行った。とりわけ、菌生冬虫夏草の分類の草分け的存在であった今井は、宿主であるツチダンゴ属の同定を重視した点で注目される（例：今井、1943）。また、あまり知られていないが、今井は我が国に自生するトリュフ（セイヨウショウロ属）を期せずして最初に報じることとなった。彼はムカゴタケ *Mukagomyces hiromichii* S. Imai を北海道産標本に基づき新属新種記載したが（図 4；Imai, 1940）、彼の没後に本属はセイヨウショウロ属に編入された（Trappe, 1979）。今井が新種記載した種の中には、ジマメタケ *Genea sphaeroides* S. Imai（Imai, 1933）（吉見昭一氏が報じたジマメタケ *G. hispidula* Berk. ex Tul. & C. Tul.（京都府環境部自然環境保全課、2015）とは形態が異なる別種）、コクロツチダンゴ *Elaphomyces nopporensis* S. Imai（Imai, 1929）、ハハシマアコウショウロ *Circulocolumella hahashimensis* (S. Ito & S. Imai) S. Ito & S. Imai（Ito & Imai, 1937；Imai, 1957）を筆頭に、原記載以後、採集や標本の再検討が殆ど行われていない種が数多く存在する。中でも、ハハシマアコウショウロは環境省レッドリスト 2017 において、絶滅種に位置づけられている数少ない地下生菌の一つである。また、戦前に活躍した博物学者・民俗学者である南方熊楠氏（1867–1941）は、和歌山県内で採集されたホシミノタマタケ属 *Octaviania* の一種に *O. atrovirens* Minakata という無効名を付した彩色画を残したが、その標本の所在は明らかになっていない（Orihara et al., 2012）。

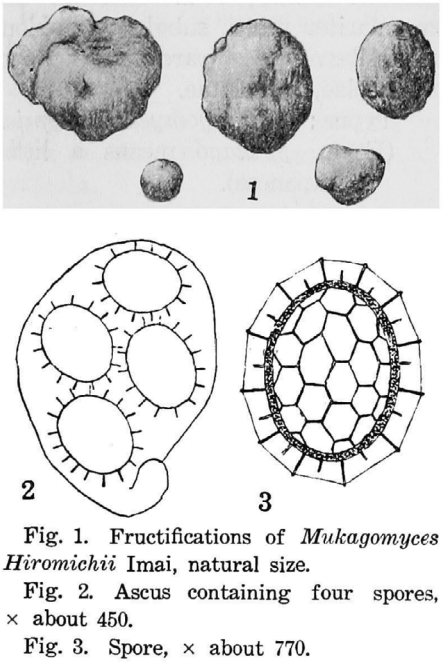

Fig. 1. Fructifications of *Mukagomyces Hiromichii* Imai, natural size.
Fig. 2. Ascus containing four spores, × about 450.
Fig. 3. Spore, × about 770.

図 4. ムカゴタケの原記載論文の図版（Imai (1940) より転載）.
Fig 4. Drawing of *Mukagomyces hiromichii* (= *Tuber hiromichii* (S. Imai) Trappe) from Imai (1940).

「地下生菌」という語を初めて用いたのは小林義雄博士（1907–1993）と思われる。昭和時代の日本を代表する菌類研究者として活躍した小林は、『大日本植物誌 2 ヒメノガスター亜目及スツポンタケ亜目』に代表される、地下生菌の体系的な研究を行ったことでも知られる。小林は、ジャガイモタケ *Heliogaster columellifer* (Kobayasi) Orihara & K. Iwase（Kobayasi, 1937a）、シンジュタケ *Boninogaster phalloides* Kobayasi（図 5；Kobayasi, 1937b）、ウツロイモタケ *Hydnocystis japonica* (Kobayasi) Trappe（Kobayasi, 1963）を始めとする多くの新種について詳細に形態を記載したため、後の研究者による再採集と詳細な研究が可能になった種も多い（Orihara et al.,

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2018

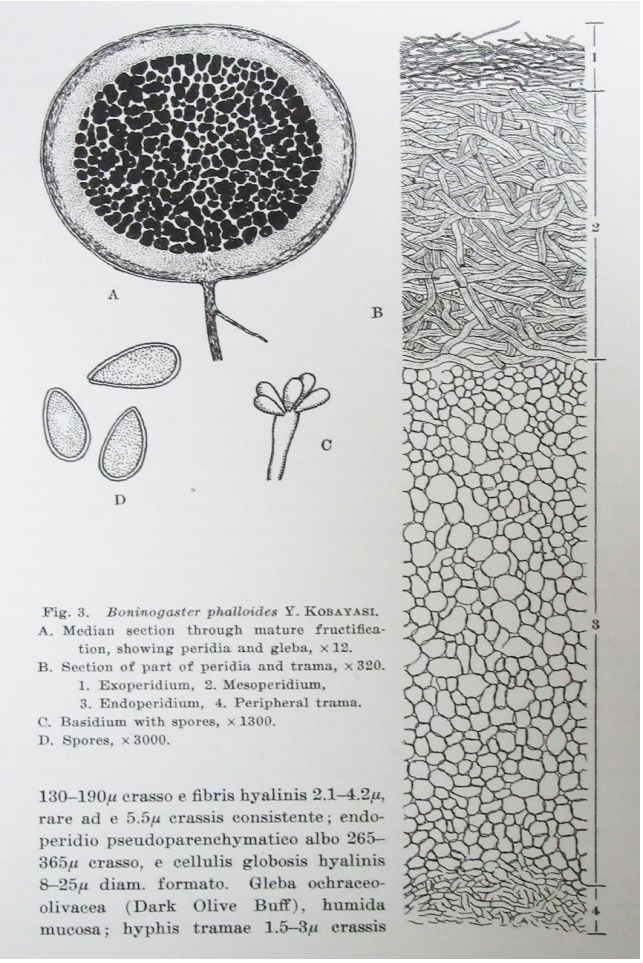

図 5. シンジュタケの原記載論文の図版（Kobayasi (1937b) より転載）.
Fig 5. Drawing of *Boninogaster phalloides* from Kobayasi (1937b).

2010；Hosaka, 2014；Kumar et al., 2017）。ただし晩年に発表した新種の中には、形態記載がやや粗い、あるいは誤った属に分類しているとみられる事例も散見されるため、ホロタイプ標本の再検討を要するものもある。また、小林は冬虫夏草の共同研究者であった清水大典氏（1915–1998）から多数の菌生冬虫夏草標本の提供を受け、その宿主であったツチダンゴ属の新種を多数記載した（Kobayasi, 1960）。清水は 1960 年代を中心に、生物全般の同好会として隆盛を極めた米沢生物愛好会を主導した。同会が当時発行していた会報『つち団子』の表紙にはツチダンゴの線画が添えられており、清水は菌生冬虫夏草の宿主であるツチダンゴ属に強い関心をもっていたことが窺える。その後、清水が設立した「日本冬虫夏草の会」の会員による調査や、小林との共同研究が重ねられ、その結果多くの種が報告され、現在、日本における菌生冬虫夏草の種多様性は世界でも群を抜く豊かさに至っている（清水、1997）。

地下生菌研究の観点からみた、『日本きのこ図版』の価値

1960 年代後半から 1970 年代には、アマチュアの菌類愛好家の活動が活発化し、複数の菌類同好会が発足した。特に、1967 年設立の日本きのこ同好会は、青木実氏を中心とする会員の手で作成された『日本きのこ図版』の発行で有名である。『日本きのこ図版』は、肉眼的特徴だけでなく、検鏡的特徴まで詳細に書き込まれた膨大な図版から構成され、その中には数種の地下生菌の精緻な図版も含まれている（青木・日本きのこ同好会、2008）。そして、本図版中には、現代においても学術上重要な情報がしばしば含まれている。例えば、青木氏がガウチエリア属 *Gautieria* の一種と同定した「シマショウロ」（No. 1020）は、ガウチエリア属の種としては異質な形態的特徴（例：クッション型の無性基部や担子胞子の形態など）を有することが、詳細な図と記載内容から読み取れる。その後、折原・中島（2017）は、青木氏が図版とともに残したカラー写真を含む資料を検討し、当図版中で「シマショウロ」と名付けられていた菌は、Orihara et al. (2016a) により新属記載されたベニタマタケ属 *Turmalinea* に属する種、アオゾメツチダマモドキ *Turmalinea mesomorpha* Orihara と同一であることを明らかにした。この例にみられるように、『日本きのこ図版』は図版のみならず、その元となった標本や写真も保管されているため、将来的に再検討が可能であり、学術的価値の高い資料と言えるだろう。

吉見昭一の地下生菌研究と教育普及活動

日本地下生菌研究会には、吉見昭一氏（1928–2003）の薫陶を受け地下生菌に関心をもった会員も少なくないだろう。そこで、吉見の地下生菌研究について少し詳しく触れておきたい。京都市を拠点に、小学校教諭や教育委員会職員を勤めながら、腹菌類や冬虫夏草、そして地下生菌の研究に取り組んだ吉見は、あらゆる世代の人々に菌学の面白さを伝えた教育者であった。その功績は菌類研究者に広く認められるところとなり、1997 年度の日本菌学会教育文化賞受賞に至った。

吉見の地下生菌研究は、おそらく 1960 年代に腹菌類に対する関心を深めたことに端を発していると推測される。1970 年代前半には、『日本きのこ図版』においてサザレイシタケ *Hymenogaster pacificus* Kobayasi（No. 405, 621）、コイシタケ（学名未確定）（No. 625）、クラマノジャガイモタケ（No. 644）（= ジャガイモタケ）などの地下生菌図版を投稿した。同じ頃、吉見は雑誌『菌蕈』（全国椎茸普及会）にて「腹菌類談話」（通号 173–184 号、全 12 回連載）と「分類・腹菌類」（通号 185–199 号、全 13 回連載）を連載し、地下生菌を含む腹菌類の知識の普及に努めた。その後、吉見が地下生菌研究に一層邁進した背景には、1975 年に日本へ地下生菌調査に訪れた James M. Trappe 博士と親交を深めたことがあった（Trappe, 1976；Hosford & Trappe, 1988）。なお、Trappe 博士が来日後次々と地下生菌を見つけ出す様は、地下生菌が未開拓の分野であった当時の日本の菌学者にとって、少なからず衝撃的であったらしい（大谷、1978）。吉見はその後、イボセイヨ

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2018

ウショウロ *Tuber indicum* Cooke & Massee *s. l.* を初めて国内で採集した高山栄氏と共著で、『京都のキノコ図鑑』を著した（吉見・高山、1986）。この図鑑には多くの地下生菌の写真と検鏡図が掲載されており、本邦初の地下生菌の同定に使える一般向けの図鑑と言っても過言ではない。吉見はこの他にも多数の書籍の執筆・監修に携わり、氏が長年の間に得た地下生菌に関する見聞は様々な形で公にされてきた。

吉見が日本各地で行った地下生菌の普及活動の中でも代表的なものは、国立科学博物館で行われていた「菌類の多様性と分類講座」にて 10 年以上にわたり続けられた講座「腹菌類の分類」であろう。この講座のテキストは、後年『吉見昭一 腹菌類資料集』として纏められ、吉見が遺した地下生菌図版を整理した『地下生菌図版集 ミクロの世界へ第一歩』と共に、日本の地下生菌研究者にとってのバイブルとなっている（吉見昭一（親族 編）、2008；関西菌類談話会、2009）。また、吉見が筆頭著者となっている日本産地下生菌に関する学術論文は吉見・土居（1989）など、ごく限られているが、日本菌学会年次大会での発表なども含めれば、氏が日本新産報告を行った地下生菌は、アカマメタケ *Hysterangium affine* Massee & Rodway（吉見、1993）やアミメシマショウロ *Gautieria morchelliformis* Vittad.（吉見ほか、1998）をはじめ、多数存在している。これらに加え、吉見が仮称をつけた数多くの種類や未同定の地下生菌の標本は、国内の複数の博物館に収蔵されている。これらの標本の分類学的検討は、国内における今後の地下生菌研究にとって重要な課題の一つである。

日本産地下生菌研究の近年の動向

ここまで、日本における地下生菌研究の礎を築いた先駆者たちについて述べてきた。続いて、近年の日本産地下生菌の分類学的研究の動向に触れておきたい。古くから、現在のケカビ門に属するアツギケカビ目 Endogonales、クサレケカビ目 Mortierellales やグロムス亜門 Glomeromycotina に属する種が形成するトリュフ状の胞子果は、担子菌類や子嚢菌類の地下生菌とともに、トリュフ型菌類の範疇として扱われてきた（例：Tulasne & Tulasne, 1851）。しかし、世界的に見てもこれらの旧接合菌門に含まれる胞子果性菌類の纏まった分類学的研究は、数十年の間をおいて数回行われてきたにすぎない（例：Thaxter, 1922；Gerdemann & Trappe, 1974；Yao et al., 1996）。国内では、2000 年代前後にようやく胞子果性ケカビ門菌類の分類学的研究が始まり、現在までにグロムス目 Glomerales の *Sclerocystis coremioides* Berk. & Broome（Degawa, 2001）、クサレケカビ目の *Modicella* 属（出川、1999）、アツギケカビ目アツギケカビ属 *Endogone* の 4 既知種と 1 新種（Yamamoto et al., 2015, 2017a）、および同目の *Sphaerocreas pubescens* Sacc. & Ellis（Hirose et al., 2014）が新産報告されるなど、徐々に知見が蓄積されている。

一方、担子菌類や子嚢菌類については、Bruns et al. (1989) により、ミトコンドリア DNA を用いてショウロ属とヌメリイグチ属 *Suillus* の類縁関係が解明されたのを皮切りに、1990 年代後半から 2000 年代にかけて、従来の形態分類に加えて分子系統解析を併用した分類への移行が進んだ。ここで、これらの系統に属する地下生菌の分類学は大きな転換点を迎えることになる。以前から、地下生菌（あるいはシクエストレート型菌類）の中には、形態的特徴の共通点から、胞子の射出能を有する地上生菌類との類縁が示唆される種が多数知られていた。一例を挙げると、チチショウロ属 *Zelleromyces* と *Lactarius*（旧チチタケ属）の関係がそれにあたる。分子系統解析の結果、形態的にチチショウロ属と同定される種は *Lactarius* 属種とともに単系統を形成したが、この内部で両属は混在した状態を示した（Miller et al., 2001）。すなわち、チチショウロ属は *Lactarius* 属内で独立に複数回進化したシクエストレート型系統を形態に基づき纏めた、多系統群であることが強く示唆される。木下晃彦博士らは、形態的特徴から *Richoniella* 属と同定される日本産の地下生菌を複数種報じたが、上記の例と同様に、イッポンシメジ属 *Entoloma* 内に地下生菌各種が独立して位置し、*Richoniella* 属がイッポンシメジ属のシノニムであることが強く裏付けられた（Kinoshita et al., 2012）。チチショウロ属は子実体からの乳液の滲出やアミロイド性の担子胞子から（Malençon, 1931；Singer & Smith, 1960）、また、*Richoniella* 属は多面体の担子胞子から（Romagnesi, 1933）、それぞれが *Lactarius* 属やイッポンシメジ属に近縁である可能性が既に示唆されていた。

しかしながら、子実体などの形態に基づく類縁関係の推測が難しい場合も少なくない。例えば、ホシミノタマタケ属 *Octaviania* は、子実体の組織や胞子の形態的特徴に基づき、ベニタケ目 Russulales と類縁関係があると考えられてきた（Pegler & Young, 1979；Singer & Smith, 1960）。しかし、分子系統解析により、本属はイグチ目イグチ科（Boletales, Boletaceae）に属することが明らかにされた（Binder & Hibbett, 2006）。一方で、系統解析で類縁関係が明らになったイグチ科の地上生菌類との共通点を改めて検証すると、子嚢菌門ボタンタケ目 Hypocreales に属する菌寄生菌である *Sepedonium chrysospermum* (Bull.) Fr. の宿主であるという特徴が共通していた（Orihara et al., 2012）。*Sepedonium chrysospermum* はイグチ目に対する宿主特異性を有することが知られており、このような共通点はホシミノタマタケ属と他のイグチ目の類縁関係を示す生態的特徴であると言えよう（Orihara et al., 2010）。一般的に、地下生菌は肉眼的な特徴に乏しく、分子系統解析で得られた他形態の菌類との類縁の妥当性を慎重に検証する必要がある。そのためには、地上生菌類を含めた分類体系やそ

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2018

の形態的・生態的特徴に、幅広く精通しておくことが肝要だろう。

また、分子系統解析が用いられるようになったことで、日本や中国を中心とした東アジアに特異的な系統の存在も明らかにされつつある。木下博士らは 2011 年に、日本産セイヨウショウロ属の大規模な系統分類を行った（Kinoshita et al., 2011）。この研究では、セイヨウショウロ属において我が国に少なくとも 20 の種レベルの系統が自生することが示された。中でも注目されるべきは、Kinoshita et al. (2011) により「Japonicum グループ」と命名された系統である。今のところ、この系統には日本産の 2 種（Kinoshita et al., 2016）と中国産の 2 種（Fan et al., 2015；Qing et al., 2015）のみが属しており、東アジアに起源をもつ系統である可能性が示唆されている（Bonito et al., 2013）。また、著者の一人である折原らは、イグチ科ヤマイグチ属 *Leccinum* に代表される「Leccinoid クレード」に含まれる地下生菌の系統分類を集中的に行い、多数の新種のほか、日本新産種や複数の新属および新亜属を記載した（Lebel et al., 2012；Orihara et al., 2012, 2016a, b）。中でも、ホシミノタマタケ属の *Parcaea* 亜属は今のところ日本からのみ発生が確認されており、分子系統学的に姉妹関係にあるツチダマタケ属 *Rossbeevera* とベニタマタケ属 *Turmalinea* の 2 属も、日本を中心とした東アジアに分布する（ただしツチダマタケ属の数種はオセアニアにも分布する）（Orihara et al., 2012, 2016a）。東アジア周辺で著しい多様化を遂げたことが示唆されるこれらの系統の存在は、我が国の地下生菌の分類は未だ研究の途にあることを如実に示しており、今後も属レベルの未知系統が発見される可能性がある。

そのほか、分子系統学の進歩により、菌根から日本未報告の地下生菌が検出された事例も少なくない。例えば、コナラ属樹木の外生菌根から分子同定されたアツギケカビ属の未知系統（Yamamoto et al., 2017b）、外生菌根菌の群集解析において分子同定された *Pachyphlodes* (aff.) *melanoxanthus* (Tul. & C. Tul. ex Berk.) Doweld（Matsuoka et al., 2016）や、アオスズランの菌根から分子同定されたクルミタケ属 *Hydnotrya* の未知系統（Ogura-Tsujita & Yukawa, 2008）などが挙げられる。地下生菌には菌根を形成する系統が多く含まれ、約 90 属（推定される属を含む）におよぶ地下生菌が外生菌根性であると見積もられている（Tedersoo & Smith, 2013）。ゆえに、今後の菌根菌の群集解析の進展とともに、日本新産種や未知系統の検出事例は増加していくことが予想される。菌根から検出されている地下生菌については、将来子実体（胞子果）が採集され、形態観察の後に日本新産種として改めて報告されることが期待される。

「日本地下生菌研究会」のこれから

ここまでに述べたように、2000 年代以降に我が国の地下生菌相の解明は急速に進展している。その要因の一つとして、国内各地に散在するアマチュア研究者と、地下生菌を研究対象とするプロの研究者の協力関係が育まれてきたことが挙げられる。アメリカを本拠とする地下生菌研究会である「North American Truffling Society」では、このような協力関係が新種または新属の記載という形で実った事例が数多みられる（例：Nouhra & Castellano, 1995；Rawlinson et al., 1995；Trappe & Castellano, 2000）。日本各地の多彩なメンバーが集い 2016 年の設立に至った「日本地下生菌研究会」もまた、会員同士の積極的な情報交換とデータの蓄積を継続して行うことで、日本産地下生菌相の解明に大きく寄与していくことだろう。とりわけ、日本地下生菌研究会が発行する、地下生菌研究に特化した本誌『Truffology』は世界的にみてもユニークな出版物である。従来であれば死蔵されかねなかった地下生菌に関するデータが本誌を通じて公開されることで、今後、このようなデータが発展的に活用されることが大いに期待される。

謝辞

本稿の執筆にあたり、大前宗之氏に内容についてのご指摘をいただいた。感謝申し上げる。また、本稿の準備にあたっては、公益財団法人発酵研究所一般研究助成による助成を受けた。

引用文献

青木実・日本きのこ同好会（2008）日本きのこ図版全 6 巻．名部みち代 編．日本きのこ同好会 2，神戸．

Bellone F.D.L. (1887) Sur un hypogé consommé au Japon comme condiment. Association Française Pour L'Avancement Des Sciences 16: 576–577.

Binder M, Hibbett D.S. (2006) Molecular systematics and biological diversification of Boletales. Mycologia 98: 971–981.

Bonito G., Smith M.E., Nowak M., Healy R.A., Guevara G., Cázares E., Kinoshita A., Nouhra E.R., Domínguez L.S., Tedersoo L., Murat C., Wang Y., Moreno B.A., Pfister D.H., Nara K., Zambonelli A., Trappe J.M., Vilgalys R. (2013) Historical biogeography and diversification of truffles in the Tuberaceae and their newly identified southern hemisphere sister lineage. PLoS ONE 8: e52765.

Bruns T.D., Fogel R., White T.J., Palmer J.D. (1989) Accelerated evolution of a false-truffle from a mushroom ancestor. Nature 111: 140–142.

Castellano M.A. (1988) The taxonomy of the genus *Hysterangium* (Basidiomycotina, Hysterangiaceae) with notes on its ecology. Oregon State University, Dissertation.

出川洋介（1999）本邦新産の子実体形成性 Mortierella 科菌類、*Modicella* 属の報告．日本菌学会 編．日本菌学会第 43 回大会

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2018

講演要旨集，p. 18，日本菌学会，東京．

Degawa Y. (2001) *Sclerocystis coremioides* (Glomales, Zygomycetes) new to Japan, collected from Mikurajima Island and the Kanto Districts. Memoirs of the National Science Museum, Tokyo 37: 119–123.

Dodge C.W., Zeller S.M. (1934) *Hymenogaster* and related genera. Annals of the Missouri Botanical Garden 21: 625–708.

Fan L., Liu X., Cao J. (2015) *Tuber turmericum* sp. nov., a Chinese truffle species based on morphological and molecular data. Mycological Progress 14: 111.

Gerdemann J.W., Trappe J.M. (1974) The Endogonaceae in the Pacific North West. Mycologia Memoirs 5: 1–76.

Hennings P. (1902) Fungi Japonici III. Botanische Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie herausgegeben von A. Engler 32: 34–46.

Hirose D., Degawa Y., Yamamoto K., Yamada A. (2014) *Sphaerocreas pubescens* is a member of the Mucoromycotina closely related to fungi associated with liverworts and hornworts. Mycoscience 55: 221–226.

Hosaka K. (2014) Phylogenetic analyses of a truffle-like genus, *Boninogaster*,from Hahajima Island, the Bonin Islands, Japan. Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Series B, Botany 40: 61–67.

Hosford D.R., Trappe J.M. (1988) A preliminary survey of Japanese species of *Rhizopogon*. Transactions of the Mycological Society of Japan 29: 63–72.

Imai S. (1929) On the fungus-inhabiting *Cordyceps* and *Elaphomyces* in Japan. Transactions of the Sapporo Natural History Society 11: 31–37.

Imai S. (1933) On two new species of Tuberaceae. Proceedings of the Imperial Academy 9: 182–185.

Imai S. (1940) Second note on the Tuberales of Japan. Proceedings of the Imperial Academy 16: 153–154.

Imai S. (1957) Symbolae ad floram mycologicam Asiae Orientalis III. Science Reports of the Yokohama National University. Section II, Biological and Geological Sciences 6: 1–6.

今井三子（1943）日本産土団子菌と菌生冬虫夏草．植物分類・地理 13: 75–83.

伊藤誠哉（1959）日本菌類誌 第二巻 担子菌類 第五号 マツタケ目・フクキン（腹菌）目．養賢堂，東京．

Ito S., Imai S. (1937) Fungi of the Bonin Islands I. Transactions of the Sapporo Natural History Society 15: 1–12.

関西菌類談話会 編（2009）吉見昭一腹菌類資料集．関西菌類談話会，京都．

川村清一（1914）日本菌類図譜 第 4 集．農商務省山林局, 東京．

Kinoshita A., Sasaki H., Nara K. (2011) Phylogeny and diversity of Japanese truffles (*Tuber* spp.) inferred from sequences of four nuclear loci. Mycologia 103: 779–794.

Kinoshita A., Sasaki H., Nara K. (2012) Multiple origins of sequestrate basidiomes within *Entoloma* inferred from molecular phylogenetic analyses. Fungal Biology 116: 1250–1262.

Kinoshita A., Sasaki H., Nara K. (2016) Two new truffle species, *Tuber japonicum* and *Tuber flavidosporum* spp. nov. found from Japan. Mycoscience 57: 366–373.

Kobayasi Y. (1937a) Development and structure of a new species of *Octaviania* (Hymenogastraceae). Botanical Magazine Tokyo 51: 291–299.

Kobayasi Y. (1937b) Fungi Austro-Japoniae et Micronesiae. I. The Botanical Magazine 51: 749–758.

小林義雄（1938）大日本植物誌 2 ヒメノガスター亜目及スツポンタケ亜目．三省堂，東京．

Kobayasi Y. (1960) On the *Elaphomyces* found in Japan. Nagaoa 7: 35–50.

Kobayasi Y. (1963) On a new genus *Protogenea* of the Tuberales. Transactions of the Mycological Society of Japan 4: 119–120.

小林義雄（1989）菌学・地衣学の偉人 50 名の肖像と略伝．エンタプライズ，東京．

Kumar L.M., Smith M.E., Nouhra E.R., Orihara T., Sandoval-Leiva P., Pfister D.H., McLaughlin D.J., Trappe J.M., Healy R.A. (2017) A molecular and morphological re-examination of the generic limits of truffles in the *tarzetta-geopyxis* lineage - *Densocarpa*, *Hydnocystis*, and *Paurocotylis*. Fungal Biology 121: 264–284.

京都府環境部自然環境保全課（2015）京都府レッドデータブック 第 2 巻 (野生植物・菌類編)．京都府環境部自然環境保全課，京都．

Lebel T., Orihara T., Maekawa N. (2012) The sequestrate genus *Rosbeeva* T.Lebel & Orihara gen. nov. (Boletaceae) from Australasia and Japan: new species and new combinations. Fungal Diversity 52: 49–71+73.

Lloyd C.G. (1916) Mycological notes 44. Index of the Mycological Writings 5: 605–620.

Lloyd C.G. (1919) Mycological notes 61. Index of the Mycological Writings 6: 877–903.

Lloyd C.G. (1922) Mycological notes 66. Index of the Mycological Notes 7: 1105–1136.

Malençon G. (1931) La série des asterosporés. In : Laboratoire de cryptogamie (Muséum national d'Histoire naturelle) (ed) Travaux cryptogamiques dédiés à Louis Mangin. Laboratoire de cryptogamie (Muséum national d'histoire naturelle), Paris, pp. 377–396.

Matsuoka S., Mori A.S., Kawaguchi E., Hobara S., Osono T. (2016) Disentangling the relative importance of host tree community, abiotic environment and spatial factors on ectomycorrhizal fungal assemblages along an elevation gradient. FEMS Microbiology Ecology 92: fiw044. doi: 10.1093/femsec/fiw044

Miller S.L., McClean T.M., Walker J.F., Buyck B. (2001) A molecular phylogeny of the Russulales including agaricoid, gasteroid and pleurotoid taxa. Mycologia 93: 344–354.

日本菌学会 編（2006）日本菌学史．日本出版制作センター, 東京．

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2018

Nouhra E., Castellano M.A. (1995) NATS truffle and truffle-like fungi 3: *Gasteroboletus dinoffii* sp. nov. Mycotaxon 55: 179–183.

Ogura-Tsujita Y., Yukawa T. (2008) *Epipactis helleborine* shows strong mycorrhizal preference towards ectomycorrhizal fungi with contrasting geographic distributions in Japan. Mycorrhiza 18: 331–338.

大谷吉雄（1978）地下に潜ったキノコたち．自然 33: 18–19.

Orihara T., Lebel T., Ge Z.W., Smith M.E., Maekawa N. (2016a) Evolutionary history of the sequestrate genus *Rossbeevera* (Boletaceae) reveals a new genus *Turmalinea* and highlights the utility of ITS minisatellite-like insertions for molecular identification. Persoonia 37: 173–198.

折原貴道・中島稔（2017）日本きのこ図版掲載の「シマショウロ」とイグチ科地下生菌 *Turmalinea mesomorpha* Orihara との関係および和名使用について．日本地下生菌研究会 編．日本地下生菌研究会第 1 回大会講演要旨集，p. 7，日本地下生菌研究会，神奈川.

Orihara T., Ohmae M., Yamamoto K. (2016b) First report of *Chamonixia caespitosa* (Boletaceae, Boletales) from Japan and its phylogeographic significance. Mycoscience 57: 58–63.

Orihara T., Sawada F., Ikeda S., Yamato M., Tanaka C., Shimomura N., Hashiya M., Iwase K. (2010) Taxonomic reconsideration of a sequestrate fungus, *Octaviania columellifera*, with the proposal of a new genus, *Heliogaster*, and its phylogenetic relationships in the Boletales. Mycologia 102: 108–121.

Orihara T., Smith M.E., Shimomura N., Iwase K., Maekawa N. (2012) Diversity and systematics of the sequestrate genus *Octaviania* in Japan: two new subgenera and eleven new species. Persoonia 28: 85–112.

Pegler D.N., Young T.W.K. (1979) The gasteroid Russulales. Transactions of the British Mycological Society 72: 353–388.

Qing Y., Li S.-H., Liu C.-Y., Li L., Yang M., Zhang X.-L., Li X.-L., Zheng L.-Y., Wang Y. 2015. *Tuber xanthomonosporum*, a new *Paradoxa*-like species from China. Mycotaxon 130: 61–68.

Rawlinson P., Evans F., Trappe J.M. (1995) The North American Truffling Society: Introduction to its series on truffles and truffle-like fungi. Mycotaxon 55: 171–174.

Romagnesi H. (1933) Sur les *Rhodophyllus*. Bulletin Trimestriel de la Société Mycologique de France 49: 422–438.

佐々木廣海・木下晃彦・奈良一秀（2016）地下生菌識別図鑑．誠文堂新光社，東京.

清水大典（1997）カラー版 冬虫夏草図鑑．家の光協会，東京.

Singer R., Smith A.H. (1960) Studies on secotiaceous fungi, IX: The astrogastraceous series. Memoirs of the Torrey Botanical Club 21: 1–112.

田中延次郎（1890）しようろ．植物学雑誌 4: 386.

Tedersoo L., Smith M.E. (2013) Lineages of ectomycorrhizal fungi revisited: Foraging strategies and novel lineages revealed by sequences from belowground. Fungal Biology Reviews 27: 83–99.

Thaxter R. (1922) A revision of the Endogoneae. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 57: 291–350.

Trappe J.M. (1976) Note on Japanese hypogeous Ascomycetes. Transactions of the Mycological Society of Japan 17: 209–217.

Trappe J.M. (1979) The orders, families, and genera of hypogeous Ascomycotina (truffles and their relatives). Mycotaxon 9: 297–340.

Trappe J.M., Castellano M.A. (2000) New sequestrate Ascomycota and Basidiomycota covered by the Northwest Forest Plan. Mycotaxon 75: 153–179.

Tulasne L.R., Tulasne C. (1851) Fungi hypogaei: histoire et monographie des champignons hypogés. Klincksieck, Paris.

梅村甚太郎（1923）額田郡岡崎村ノ大和たんぽたけト大和つちだんご．愛知県 編．愛知県史蹟名勝天然紀念物調査報告 第 1，pp. 1–3，愛知県.

Yamamoto K., Degawa Y., Hirose D., Fukuda M., Yamada A. (2015) Morphology and phylogeny of four *Endogone* species and *Sphaerocreas pubescens* collected in Japan. Mycological Progress 14: 86.

Yamamoto K., Degawa Y., Takashima Y., Fukuda M., Yamada A. (2017a) *Endogone corticioides* sp. nov. from subalpine conifer forests in Japan and China, and its multi-locus phylogeny. Mycoscience 58: 23–29.

Yamamoto K., Endo N., Degawa Y., Fukuda M., Yamada A. (2017b) First detection of *Endogone* ectomycorrhizas in natural oak forests. Mycorrhiza 27: 295–301.

Yao Y.-J., Pegler D.N., Young T.W.K. (1996) Genera of Endogonales. Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, England.

安田篤（1919）冬蟲夏草の話．理學界 16: 804–812.

吉見昭一（1993）地下生菌・数種について．日本菌学会 編．日本菌学会第 37 回大会講演要旨集，p. 70，日本菌学会，東京.

吉見昭一（親族 編）（2008）地下生菌図版集 ミクロの世界へ第一歩．吉見一子，京都.

吉見昭一・土居祥允（1989）日本産腹菌類の研究 -1-（奄美諸島・トカラ列島の自然史科学的総合研究 -1-）．国立科学博物館専報 22: 29–41.

吉見昭一・吹春俊光・吉村文彦・佐々木和宏・工藤定男・佐々木保美（1998）ブタによって探索された日本新産の地下生菌 *Gautieria morchellaeformis* Vittad.．日本菌学会 編．日本菌学会第 42 回大会講演要旨集，p. 24，日本菌学会，東京.

吉見昭一・高山栄（1986）京都のキノコ図鑑．京都新聞社，京都.

Zeller S.M., Dodge C.W. (1918) *Rhizopogon* in North America. Annals of the Missouri Botanical Garden 5: 1–36.

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2018