

総説（査読有）(Review)

ツチダンゴ属 *Elaphomyces*、特に *E. granulatus* および *E. muricatus* をめぐる分類学史

Taxonomic history of the genus *Elaphomyces*, with emphasis on *E. granulatus* and *E. muricatus*

畠山 颯太^{1,2*}, 折原 貴道³Sota Hatakeyama^{1,2*}, Takamichi Orihara³¹ 神奈川県立生命の星・地球博物館菌類ボランティア 〒250-0031 神奈川県小田原市入生田 499

Volunteer Group of Mycology, Kanagawa Prefectural Museum of Natural History, 499 Iryuda, Odawara-shi, Kanagawa, 250-0031, Japan

² 日本大学生物資源科学部 〒252-0880 神奈川県藤沢市亀井野 1866

Nihon University College of Bioresource Sciences, 1866 Kameino, Fujisawa-shi, Kanagawa 252-0880, Japan

³ 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-shi, Kanagawa 250-0031, Japan

* 主著者 (Corresponding author)

E-mail: public.void@icloud.com

要旨

ツチダンゴ属 *Elaphomyces* は 1820 年に T. Nees により設立された、外生菌根性の地下生菌からなる子囊菌の属である。本属のタイプ種であるツチダンゴ *E. granulatus* および アミメツチダンゴ *E. muricatus* は、1829 年に Elias Magnus Fries によって認可された、本属で最も広く知られている種である。これら 2 種は本属が設立される遥か以前から知られており、様々な学名が与えられていた。本稿では *E. granulatus* および *E. muricatus* を主軸に、ツチダンゴ属の主要な分類学史を紹介し、これら 2 種を取り巻く日本のツチダンゴ属研究史についても解説する。

Abstract

The genus *Elaphomyces*, described by T. Nees in 1820, is comprised of ectomycorrhizal, truffle-like ascomycetes. The generic type species, *E. granulatus*, as well as *E. muricatus*, were described by Elias Magnus Fries in 1829, and they are regarded as sanctioned names. These species, however, had been known long before the genus was established and various scientific names were given by different authors. This review summarizes the taxonomic history of the genus *Elaphomyces* with emphasis on *E. granulatus* and *E. muricatus*. We also briefly review the taxonomic history of *Elaphomyces* in Japan including the two major species mentioned above.

Article Info: Submitted: 7 December 2022 Accepted: 26 December 2022 Published: 31 December 2022

序論

ツチダンゴ属 *Elaphomyces* T. Nees は子囊菌門ユーロチウム菌綱ユーロチウム目ツチダンゴギン科に属し、腐生性あるいは寄生性の菌が多く含まれるこの目の中では例外的な、外生菌根を形成する共生菌である (Paz et al., 2017)。これまでにブナ科、マツ科、フトモモ科、ナンキョクブナ科、マメ科、フタバガキ科等の多様な樹種に菌根を形成することが報告されている (Castellano et al., 2011, 2012a, b, 2016; Paz et al., 2017)。本属菌の多くは球形～亜球形の子実体の内部に粉状の子嚢胞子塊を形成し、地中、あるいは地表面に露出するように発生する (Castellano et al., 2021; Dodge, 1929; Vittadini, 1831)。また、子嚢は球形で消失性であり、胞子を能動的に射出する能力を持たないことから、胞子の分散のほとんどを動物の行動に頼っていると考えられている (Castellano et al., 2017, 2018; Fogel & Trappe, 1978)。本属菌の子実体は齧歯類やシカ、イノシシをはじめとする多くの哺乳類によって積極的に摂食されており (Castellano et al., 2021; Cork & Kenagy, 1989; Elliott et al., 2019; Fogel & Trappe, 1978)、胞子はそのような菌食によって、あるいは大気中に巻き上げられることによって遠方へ運ばれる (Castellano et al., 2017, 2018; Elliott et al., 2019; Fogel & Trappe, 1978)。また、Cork & Kenagy (1989) はリスの消化管を通過した糞中の胞子が発芽した一方で、同一の子実体から採集した無処理の胞子は発芽しなかったことを報告し、本属菌の胞子が発芽する条件として動物の消化管を通過する必要がある可能性を指摘した。

ツチダンゴ属は古くからシカと関連づけられることが多く (Gillis, 1959; L'Obel, 1591)、学名の *Elaphomyces* もギリシャ語のシカ (elaphos) と菌 (myces) を組み合わせたものである。本属菌にまつわる民間伝承として、鹿が自慰を行って地面にこぼれ落ちた精液が子実体になるというものが知られており (Gillis, 1959)、これに由来するのか、いくつかの地域では本属菌が古くから媚薬、あるいは若さを保つ薬として利用されている (Bauhin, 1651; Tulasne & Tulasne, 1841)。また、Trappe & Guzmán (1971) および Trappe et al. (1979) によると、メキシコ中央部では *E. granulatus* を始めとするツチダンゴ属菌が Gran Mundo (スペイン語で「大いなる世界」を意味する) という通称で市場に流通しており、ツチダンゴ生の冬虫夏草 (タンポタケ *Tolypocladium capitatum* (Holmsk.) Quandt, Kepler & Spatafora 等) や催幻覚作用を持つ *Psilocybe muliercula* Singer & A.H. Sm. とともに、呪術的な儀式に用いられているという。

近年、ツチダンゴ属菌の含有成分に関する研究が行われ (Braeuer et al., 2018; Stanikunaite et al., 2009)、本属菌が陸上生物としては特異な有機ヒ素化合物であるメチルアルソン酸 (methyalarsonous acid) およびトリメチルアルシンオキシド (trimethylarsine oxide) を含有することが報告された (Braeuer et

al., 2018)。前者は極めて強い毒性を持つ 3 価ヒ素化合物だが、後者はニンニクのような臭いを持つ揮発性成分トリメチルアルシン (trimethylarsine) と関係しており、これによって動物を誘引している可能性が指摘されている。 (Braeuer et al., 2018)。また、動物が毒性の強いメチルアルソン酸を含有する子実体を食べることによって、その健康に何らかの影響を受けている可能性があるものの、本属菌の毒性に関する評価は定まっていない (Braeuer et al., 2018)。

本属 *Elaphomyces* は 1820 年に T. Nees が設立し、Fries (1829) の研究によって広く認められた属である (Fries, 1829; Molia et al., 2020; Nees, 1820)。Fries (1829) は当初 *E. granulatus* Fr. および *E. muricatus* Fr. の 2 種を記載したが、1831 年にはイタリアから新たに 14 種が記載され、その 10 年後に 5 種が追加された (Vittadini, 1831, 1842)。また、Tulasne & Tulasne (1841, 1851) および Hesse (1894)、Hollós (1908) をはじめとする複数の研究によりいくつかの種が追加され (Dodge, 1929; Paz et al., 2017)、現在ヨーロッパで認められている種の大半が記載された (Molia et al., 2020; Paz et al., 2017)。世界的には、1879 年に南米 (Spegazzini, 1879)、1892 年にオーストラリア (Cooke, 1892)、1916 年に日本 (Lloyd, 1916)、1929 年に北米 (Dodge, 1929)、1953 年に東南アジア (Corner & Hawker, 1953)、1991 年に中国 (Zhang, 1991)、2016 年にアフリカ (Castellano et al., 2016) で、我々の知る限り、それぞれ最初の国際的な報告が行われ、現在、本属菌は南極大陸を除く全ての大陸に分布することが知られている (Castellano et al., 2017, 2018; Molia et al., 2020)。

日本産種に関する研究について

日本におけるツチダンゴ属の初報告は、川村清一 (1881–1946) によって 1914 年に行われた (川村, 1914)。川村は 1914 年出版の『日本菌類図譜 第 4 集』において、精巧な図版によって菌生冬虫夏草であるタンポタケを報告したが、これは間接的に宿主であるツチダンゴ属の新産報告となった (川村, 1914; 山本・折原, 2018)。日本産の標本に基づいたツチダンゴ属の分類学的な研究は、1916 年に Curtis Gates Lloyd (1859–1926) によって初めて行われ、これにより *E. japonicus* Lloyd (キツチダンゴ) が記載された (Lloyd, 1916)。Lloyd (1916) が供試した *E. japonicus* の標本は梅村甚太郎 (1862–1946) が愛知県で採集したものであり、梅村は後に *E. japonicus* をヤマトツチダンゴという名で愛知県の天然記念物に指定している (梅村, 1923)。

その後、日本におけるツチダンゴ属の分類学的な研究は、主に今井三子 (1900–1976) および小林義雄 (1907–1993) により展開された (Imai, 1929, 1934, 1938, 1939; 今井, 1943; Kobayasi, 1960)。今井は *E. granulatus* (ツチダンゴ) および *E. variegatus* Vittad. (アミメツチダンゴ) の 2 種を日本新産種として

報告し (Imai, 1938, 1939)、*E. fragilisporus* S. Imai (タイセツツチダンゴ)、*E. miyabeanus* S. Imai (クロツチダンゴ)、*E. nikkoensis* S. Imai (ニコウクロツチダンゴ)、*E. nopporensis* S. Imai (コクロツチダンゴ)、*E. subvariegatus* S. Imai (エゾキツチダンゴ) の 5 種を記載した (Imai, 1929, 1934, 1938, 1939)。小林は *E. anthracinus* Vittad.、*E. muricatus* (ワナグラツチダンゴ)、*E. reticulatus* Vittad. の 3 種を日本新産種として報告し、*E. asahimontanus* Kobayasi (アサヒメクロツチダンゴ)、*E. neoasperulus* Kobayasi、*E. shimizuensis* Kobayasi、*E. titibuensis* Kobayasi の 4 種を記載した (Kobayasi, 1960)。また、小林は今井の記載した *E. subvariegatus* を *E. variegatus* のシノニムとした (Kobayasi, 1960)。なお、現在 *E. reticulatus* および *E. variegatus* は *E. muricatus* の一変種とされており (Paz et al., 2017)、これらの和名の選択については統一した見解はない。本稿では、*E. muricatus* の和名として、特定の地名 (埼玉県の名) にちなむ「ワナグラツチダンゴ」よりも、より広く用いられ、形態的な特徴を表した「アミメツチダンゴ」の方が適切と考え、後者を採用した。

Kobayasi (1960) 以降半世紀以上にわたり、日本産ツチダンゴ属に関する分類学的な研究は散発的に行われたのみであった。この時期に行われた研究は Trappe (1976)、室井・津田 (2003) などがある。特に、Trappe (1976) は日本産種の再検討を行い、*E. japonicus* および *E. neoasperulus*、*E. shimizuensis* を *E. granulatus* のシノニムにした点で注目される。また、Trappe (1976) は *E. mutabilis* Vittad. (ツヅレシロツチダンゴ) を、室井・津田 (2003) は *E. appalachiensis* Linder (コロモツチダンゴ) を日本新産種として報告した。

近年になると、畠山・折原 (2020) による *E. asahimontanus* の再発見や、Shirakawa & Tanaka (2020) による *E. marmoratus* M. Shirakawa (バラフツチダンゴ)、*E. fsucus* M. Shirakawa (ゴマタマツチダンゴ) の記載、Orihara et al. (2022) による *E. miyabeanus* および *E. nopporensis* の分類学的再検討 (これにより *E. nopporensis* は *E. miyabeanus* のシノニムとされた) など、いくつかの分類学的な研究が行われた。さらに、2016 年に出版された「地下生菌識別図鑑」では *E. citrinus* Vittad. および *E. personii* Vittad. が新たに日本産種として紹介され、その他にも複数の未同定種が掲載された (佐々木ほか、2016)。このように、徐々にではあるものの日本におけるツチダンゴ属研究の機運が再燃している。しかしながら、今井や小林によって昭和初期～中期に記載された種の多くは実体が未だ不明瞭なままであり、分類学的な評価が定まっているとは言い難い。

Elaphomyces granulatus、E. muricatus の歴史と成り立ち、属内分類の変遷について

ツチダンゴ属に属する種のうちいくつかは、本属が 1820 年に設立される以前から、ヤマドリタケ属 *Boletus* あるいはホコリタケ

属 *Lycoperdon*、ニセショウロ属 *Scleroderma*、セイヨウショウロ属 *Tuber* に含まれる菌類として認識され、記載されていた (Linné, 1753; Nees, 1816; Persoon, 1801; Valmont de Bomare, 1775)。ここでは、本属の中でも最も有名で、かつ分類学的な歴史の深い *E. granulatus* (ツチダンゴ) と *E. muricatus* (アミメツチダンゴ) の分類学的な変遷とその歴史について、主要なものを取り上げる。なお、*E. granulatus* は外皮断面が白色の無地である点で、*E. muricatus* は外皮断面にマーブル模様を持つ点で特徴的づけられている (Molia et al., 2020)。

Elaphomyces granulatus の歴史は深く、その最も古い科学的な記述は Matthias de L'Obel (1538–1616) による図解 (図 1) である (Fries, 1829; L'Obel, 1591; Paz et al., 2017; Vittadini, 1831)。L'Obel は本種を “*Tubera cervina*” と名づけ、古くからシカが好んで食べることが知られていると紹介した (L'Obel, 1591; Paz et al., 2017)。これは、子囊菌類の科学的な命名としてはごく最初期に行われたものである。しかしながら、国際藻類・菌類・植物命名規約において、正式発表されたとみなされる学名は 1753 年 (Carl von Linné による *Species Plantarum* の出版) 以降に発表されたものに限られるため、1591 年に発表された “*Tubera cervina*” という名称は命名規約では取り扱われない (本稿ではこれらのラテン語名を、命名規約で扱われる学名と区別して二重引用符 “” で示す)。

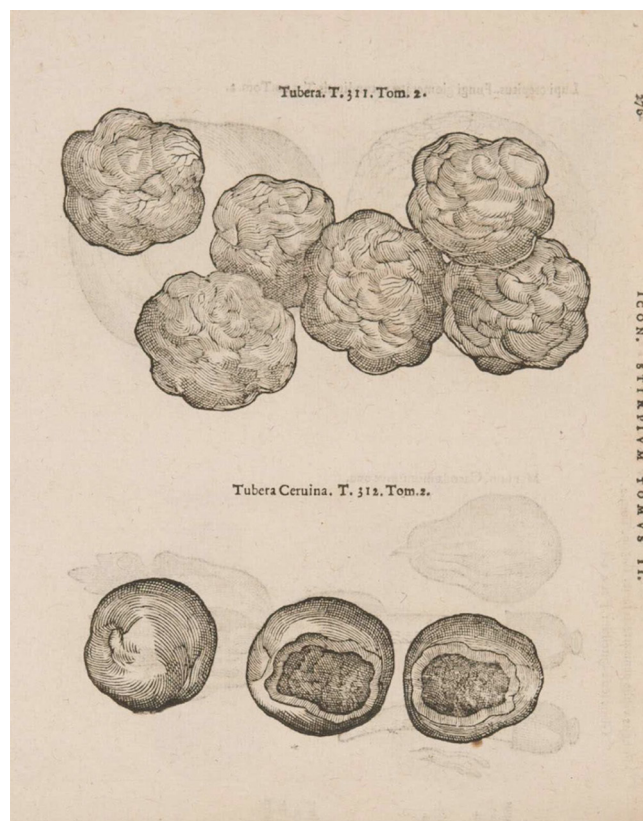


図 1. “*Tubera cervina*”. L'Obel (1591) から転載。

Fig. 1. “*Tubera cervina*”. Reprinted from L'Obel (1591).

命名規約で取り扱われる学名のうち、*E. granulatus* を示す最も古いものは *Species Plantarum* (1753 年出版) において Carl von Linné (1707–1778) が記載した *Lycoperdon cervinum* L. である (Linné, 1753)。1797 年に *L. cervinum* は Christiaan Hendrik Persoon (1761–1836) の手によって *Hypogaeum cervinum* (L.) Pers. とされたが (Persoon, 1797)、後に Persoon 本人の手によって *Scleroderma cervinum* Pers. (ニセショウロ属) へ (Persoon, 1801)、その後 Christian Gottfried Daniel Nees von Esenbeck (1776–1858) によって *Tuber cervinum* (L.) Nees (セイヨウショウロ属) へと所属が転々としたものの (Nees, 1816)、最終的に Theodor Friedrich Ludwig Nees von Esenbeck (1787–1837, T. Nees) によってツチダンゴ属 *Elaphomyces* として独立させられた (Nees, 1820)。この時、T. Nees は属としての *Elaphomyces* を設立したのみで、*S. cervinum* (T. Nees は新属 *Elaphomyces* を設立する際に *S. cervinum* のみを引用した) に新たな学名を与えなかったため、1824 年に Diederich Franz Leonhard Schlechtendal (1794–1866) が *S. cervinum* に対し *E. cervinus* (L.) Schltdl. という学名を与えた (Schlechtendal, 1824)。

しかしながら、Elias Magnus Fries (1794–1878) は Linné による *L. cervinum* は *Elaphomyces* と *Scleroderma* が混同したものであり、それに基づく *E. cervinus* は 2 つ以上の異なる種に適用された名前 (nomen dubium) であると考え、1829 年に “*Tubera cervina*” および *L. cervinum*、*S. cervinum*、*T. cervinum* など過去数百年に記載された様々な学名を引用し、整理してそれらを *E. granulatus* として記載した (Fries, 1829; Gillis, 1959)。Carroll William Dodge (1895–1988) など *E. cervinus* を優先的に認める研究者も存在したものの (Dodge, 1929)、現在、命名規約上優先されるのは認可名の *E. granulatus* である (Gillis, 1959; Molia et al., 2020)。Dodge の考えによると、Fries はツチダンゴ属菌にまつわる卑猥な民間伝承 (すなわち、鹿の自慰行為によって子実体が生じるとするもの) を嫌い、それを思わせる名前である *E. cervinus* (この種小名はラテン語でシカを表す “cervus” に基づいている) を変更したのだという (Dodge, 1929; Gillis, 1959)。

Elaphomyces muricatus は *E. granulatus* と比べると歴史も然程古くなく、複雑でもない。本種を区別した最初の科学的な記述は Linné (1737) による “*Lycoperdon solidum*” としての記述である。その後、Linné は 1753 年に “*Lycoperdon solidum*” など複数の学名を引用して *Lycoperdon tuber* L. を記載した (Linné, 1753)。また、Carl Ludwig Willdenow (1765–1812) は 1787 年に *Lycoperdon scabrum* Willd. を詳細な図版を伴って記載し (Willdenow, 1787)、同時に本種から発生したハナヤスリタケ (*Tolypocladium ophioglossoides* (Ehrh. ex J.F. Gmel.) Quandt) を *Clavaria parasitica* Willd. として記載した (Fig. 2)。その後長らく *L. tuber* および *L. scabrum* はホコリタケ属から移されることはな

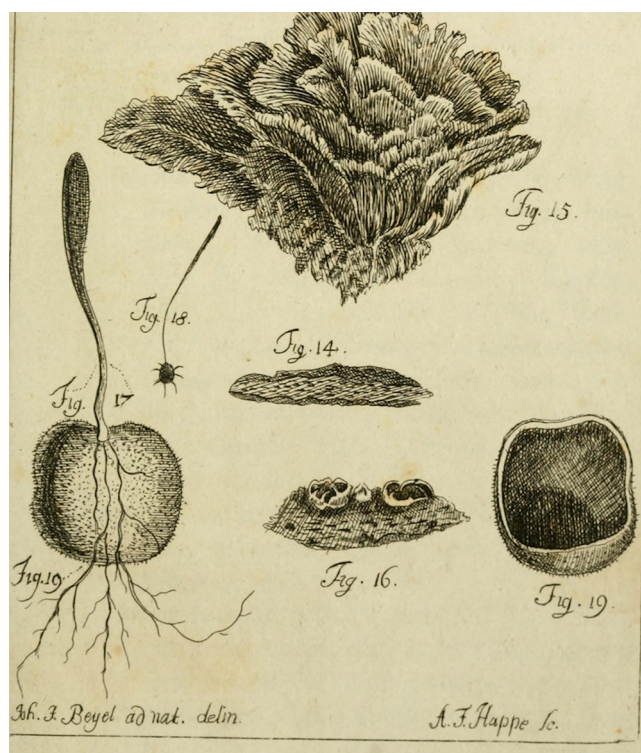


図 2. *Elaphomyces muricatus* のレクトタイプ (Fig. 19). Willdenow (1787) から転載。

Fig. 2. Lectotype of *Elaphomyces muricatus* (Fig. 19). Reprinted from Willdenow (1787).

かったが、Fries (1829) が “*Lycoperdon solidum*”、*L. tuber*、*L. scabrum* などの学名を引用し、*E. muricatus* として再記載したことで、後者が認可名として現在まで採用されている。

T. Nees および Fries によるツチダンゴ属の記載は極めて簡素で、過去の記述を加味したとしても分類学的な基盤が十分に出来上がっていたとは言い難い。現在に通ずるツチダンゴ属の概念、分類学的な基盤を作りあげたのは Carlo Vittadini (1800–1865) である (Molia et al., 2020; Tulasne & Tulasne, 1851)。Vittadini (1831, 1842) は新たに 19 種のツチダンゴ属菌を記載するとともに、子実体表面の構造と胞子の大きさに基づいて本属を大きく二つのグループに分類した。その後、Vittadini による分類を基にして複数の研究者が様々な属内の分類を提案したが (Dodge, 1929; Fontana, 1909; Fries, 1849; 今井, 1943; Kobayasi, 1960; Tulasne & Tulasne, 1851)、特に受け入れられたのは Dodge (1929) による分類で、これは提案からおおよそ 90 年もの間大幅な改定を受けることはなかった。

しかし、2017 年に分子系統解析に基づく新たな分類が提案され (Paz et al., 2017)、Vittadini や Dodge の形態に基づく古典的な分類が一新された。Paz et al. (2017) による分類では亜属 (subgenus) は用いられず、節 (section) 以下の階級で分類され、外皮表面が多かれ少なかれ褐色を呈する sect. *Elaphomyces*、外皮表面が黒色で炭素質の子実体を形成する sect. *Ceratogaster* (Corda) Fr.、子実体表面に菌糸束を纏う

sect. *Malacodermei* (Vittad.) Tul. & C. Tul.、黒から黒褐色の子実体を形成し、多くの場合胞子のオーナメントが網目状を呈する sect. *Ascocladerma* (Clémencet) Bellanger & P.-A. Moreau の4節に再編された。なお、sect. *Elaphomyces* には subsect. *Elaphomyces*、subsect. *Muricati* Bellanger & P.-A. Moreau、subsect. *Papillati* Bellanger & P.-A. Moreau の3亜節が、sect. *Ceratogaster* には subsect. *Maculati* Bellanger & P.-A. Moreau、subsect. *Sclerodermei* (Vittad.) Bellanger & P.-A. Moreau の2亜節がそれぞれ立てられている。

現在の *E. granulatus* および *E. muricatus* の扱いについて

Fries が原記載中でタイプを指定しなかったため、*E. granulatus* および *E. muricatus* については長らくホロタイプが存在しなかったが、最近 Molia et al. (2020) によってレクトタイプが指定された。*E. granulatus* のレクトタイプには、Fries が原記載中で引用した Mougeot et al. (1812) による *S. cervinum* の標本 (No. 282) の中から、現在の *E. granulatus* の概念に近い子実体を選定され、指定された (Molia et al., 2020)。興味深い点として、Fries が参照した Mougeot et al. (1812) の標本には *E. hassiacus* R. Hesse をはじめとする、外皮断面が赤色～紫色を呈する種が混在していたことが挙げられる (Molia et al., 2020)。これは Fries が *E. granulatus* を記載した時点で、外皮断面が着色する *E. hassiacus* などの種と、外皮断面が白色の *E. granulatus* を区別していなかったことを意味するが (Molia et al., 2020)、偶然か Fries は *E. granulatus* の原記載中で外皮断面が無地の白色であることを明記していた (Fries, 1829)。

Elaphomyces muricatus は *E. granulatus* とは異なり、レクトタイプには子実体標本ではなく図版が指定されている (Molia et al., 2020)。これは、Fries が参照した標本の情報を原記載に記しておらず (Fries, 1829)、また、Fries が残した標本の中にも最適なものが見つからなかったために取られた措置である (Molia et al., 2020)。レクトタイプに指定されたのは、Willdenow, (1787) による *Lycoperdon scabrum* の図版 (図2) で、Fries は *E. muricatus* の原記載でこの図版を引用していた (Fries, 1829)。なお、Molia et al. (2020) は *E. granulatus* および *E. muricatus* のレクトタイプ指定に加え、別途 2014 年に採集された新しい標本をエピタイプとして指定し、それぞれ子実体の写真を挙げている。

命名規約上、*E. muricatus* のレクトタイプとして図版が指定されたことには問題はない。しかしながら、*E. muricatus* のレクトタイプに指定された Willdenow による *L. scabrum* の図版を実際に見ると (図2)、そこには現在の *E. muricatus* の種概念および同時に指定されたエピタイプ標本 (Molia et al., 2020) とは明らかに異なる形態の子実体が描かれている。外皮断面にマール模様が見られないことから、subsect. *Elaphomyces* に属する種

であると考えられるものの、図版から読み取れる情報だけでは判然としない。しかし、少なくとも現在の *E. muricatus* は外皮断面がマール模様を呈する点で特徴付けられているため、この図版で描かれた種とは異なるはずである。このような食い違いが生じた理由として、著者がレクトタイプを指定する際に図版を確認しなかった可能性などが考えられるものの、確かなことは不明である。いずれにしろ、*E. muricatus* のレクトタイプとして Willdenow (1787) の図版が指定されている現状には、疑問が残されるだろう。

今後のツチダンゴ属菌類の研究について

既に述べた通り、日本で知られているツチダンゴ属菌の多くは実体が不明確なままであり、上述の *E. muricatus* をはじめとするヨーロッパで記載された種もまた、実体が十分に解明され、分類学的な基盤が完全に整っているとは言い難い。また、古くは日本や北米などの地域で見つかった種にはヨーロッパで記載された種の学名があてられることが多く (Dodge, 1929; Kobayasi, 1960)、特に北米には古くから *E. granulatus* や *E. muricatus* をはじめとするヨーロッパで記載された種の多くが分布すると考えられていたが (Dodge, 1929)、最近の研究により、北米にはヨーロッパと共通して分布する種がほとんど存在しないことが明らかとなった (Castellano et al., 2017, 2018, 2021)。現在では、ツチダンゴ属菌は地域に固有な多様性を持ち、大陸を跨いで分布する種は少ないことが分かっている (Castellano et al., 2017, 2018, 2021; Paz et al., 2017)。

日本産ツチダンゴ属菌を分子系統学的に検討した研究はほとんど行われておらず、近年 Orihara et al. (2022) および Shirakawa & Tanaka (2020) によって行われたのみである。Orihara et al. (2022) は北海道産の標本を基に 1929 年に記載された *E. miyabeanus* を、国際塩基配列データベースに登録された塩基配列に基づいてノルウェーにも分布することを明らかにし、日本とヨーロッパに跨って分布するツチダンゴ属菌が存在することを分子系統学的に裏付けた。現時点では日本とヨーロッパのツチダンゴ属菌の関係には不透明な点が多く、特に、*E. granulatus*、*E. muricatus*、*E. anthracinus* のような日本とヨーロッパの両方に分布するとされている種に関しては、今後日本産とヨーロッパ産の標本の分子系統学的比較検討を行う必要がある。今後本属菌の分類学的な研究をおこなっていく上で重要になるのは、新たな種を記載していくことだけではなく、細心の注意を払って過去の記載、同定結果、報告、標本を精査し、そのひとつひとつの実体を明らかにしていくことではないだろうか。

謝辞

本研究を行うにあたり、貴重な文献を提供していただいた山本航平博士、ならびに大前宗之氏にお礼申し上げます。また、

山本航平博士には多大なご助言、ご指摘をいただきました。重ねてお礼申し上げます。

本研究の一部は第一著者に対する異才発掘プロジェクトROCKETの支援および、第二著者に対する独立行政法人日本学術振興会 科研費 基盤研究 (C) (研究課題番号：22K06381)の助成を受けて行われた。

引用文献

- Bauhin J. (1651) *Historia plantarum universalis, nova, et absolutissima, cum consensu et dissensu circa eas*. T. III. Ebroduni, Yverdon.
- Brauer S., Borovička J., Goessler W. (2018) A unique arsenic speciation profile in *Elaphomyces* spp. ("deer truffles")—trimethylarsine oxide and methylarsonous acid as significant arsenic compounds. *Analytical and Bioanalytical Chemistry* 410: 2283–2290.
- Castellano M.A., Beever R.E., Trappe J.M. (2012a) Sequester fungi of New Zealand: *Elaphomyces* (Ascomycota, Eurotiales, Elaphomycetaceae). *New Zealand Journal of Botany* 50: 423–433.
- Castellano M.A., Crabtree C.D., Mitchell D., Healy R.A. (2021) Eight new *Elaphomyces* species (Elaphomycetaceae, Eurotiales, Ascomycota) from eastern North America. *Fungal Systematics and Evolution* 7: 113–131.
- Castellano M.A., Dentinger B.T.M., Séné O., Elliott T.F., Truong C., Henkel T.W. (2016) New species of *Elaphomyces* (Elaphomycetaceae, Eurotiales, Ascomycota) from tropical rainforests of Cameroon and Guyana. *IMA Fungus* 7: 59–73.
- Castellano M.A., Elliott T.F., Trappe J.M. (2018) Three new black *Elaphomyces* species (Elaphomycetaceae, Eurotiales, Ascomycota) from eastern North America with notes on selected European species. *Fungal Systematics and Evolution* 1: 1–12.
- Castellano M.A., Henkel T.W., Miller S.L., Smith M.E., Aimee M.C. (2012b) New *Elaphomyces* species (Elaphomycetaceae, Eurotiales, Ascomycota) from Guyana. *Mycologia* 104: 1244–1249.
- Castellano M.A., Stephens R.B. (2017) *Elaphomyces* species (Elaphomycetaceae, Eurotiales) from Bartlett Experimental Forest, New Hampshire, USA. *IMA Fungus* 8: 49–63.
- Castellano M.A., Trappe J.M., Vernes K. (2011) Australian species of *Elaphomyces* (Elaphomycetaceae, Eurotiales, Ascomycota). *Australian Systematic Botany* 24: 32–57.
- Cooke M.C. (1892) *Handbook of Australian fungi*. Williams and Norgate, London.
- Cork S.J., Kenagy G.J. (1989) Nutritional value of hypogeous fungus for a forest-dwelling ground squirrel. *Ecology* 70: 577–586.
- Corner E.J.H., Hawker L.E. (1953) Hypogeous fungi from Malaya. *Transactions of the British Mycological Society* 36: 125–137.
- Dodge C.W. (1929) The higher Plectascales. *Annales Mycologici* 27: 145–184.
- Elliott T.F., Truong C., Séné O., Henkel T.W. (2019) Animal-fungal interactions 3: First report of mycophagy by the African Brush-tailed Porcupine *Atherurus africanus* Gray, 1842 (Mammalia: Rodentia: Hystricidae). *Journal of Threatened Taxa* 3: 3, 13415–13418.
- Fogel R., Trappe J.M. (1978) Fungal consumption (mycophagy) by small animals. *Northwest Scientist* 52: 1–31.
- Fontana E. (1909) Ricerche intorno ad alcune specie del genere *Elaphomyces* Nees (*E. variegatus* – *E. granulatus* e affini). *Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino, serie II*, 59: 89–108.
- Fries E.M. (1829) *Systema Mycologicum*. III. Sumtibus ernesti mauritii, Gryphiswaldae.
- Fries E.M. (1849) *Summa Vegetabilium Scandinaviae* 2. A. Bonnier, Leipzig.
- Gillis W.T. (1959) Subterranean *Elaphomyces* and *Rhizopogon* in the Michigan Jack-Pine Region. *Mycologia* 51: 364–367.
- 畠山颯太・折原貴道 (2020) 日本各地から 60 年ぶりに再発見されたアサヒメクロツチダンゴ. *Truffology* 3: 33–37.
- Hesse R. (1894) *Die Hypogaeen Deutschlands Band II. Die Tuberaceen und Elaphomyceten*. Halle, Verlag L. Hofsteter, Marburg.
- Hollós L. (1908) Új adatok földalatti gombáink ismeretéhez. *Annales Historico-Natureles Musei Nationalis Hungarici* 6: 317–319.
- Imai S. (1929) On the fungus-inhabiting *Cordyceps* and *Elaphomyces* in Japan. *Transactions of the Sapporo Natural History Society* 11: 31–37.
- Imai S. (1934) On a new species of *Cordyceps* parasitic on *Elaphomyces* in Japan. *Proceedings of the Imperial Academy (Japan)* 10: 677–679.
- Imai S. (1938) Third note on *Elaphomyces* and fungus-inhabiting *Cordyceps* in Japan. *Proceedings of the Imperial Academy (Japan)* 14: 18–20.
- Imai S. (1939) Fourth notes on *Elaphomyces* in Japan. *Proceedings of the Imperial Academy (Japan)* 15: 146–147.
- 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.
- 川村清一 (1914) *日本菌類図譜 第4集*. 農商務省山林局, 東京.
- Kobayasi Y. (1960) On the *Elaphomyces* found in Japan. *Nagaoa* 7: 35–50.
- Lloyd C.G. (1916) *Mycological notes* 44. *Mycological Writings* 5: 605–620.
- Linné C.V. (1737) *Flora lapponica, exhibens plantas per Lapponiam crescentes, secundum systema sexuale collectas in itinere impensis Soc. reg. litter. et scient. Sveciae A. CICICCCXXXII instituto. Additis synonymis, & locis natalibus omnium, descriptionibus & figuris rariorum, viribus medicatis & oeconomicis plurimarum*. Apud Salomonem Schouten, Amsterdam.
- Linné C.V. (1753) *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Laurentius Salvius, Stockholm.
- L'Obel M.de. (1591) *Icones stirpium, seu plantarum tam exoticarum, quam indigenarum, in gratiam rei herbariae studiosorum in duas partes digestae. Cum septem linguarum indicibus, ad diversarum nationum usum*. apud viduam et Ioannem Moretum, Antwerpen.
- Molia A., Larsson E., Jeppson M., Læssøe T., Larsson K.H. (2020) *Elaphomyces* section *Elaphomyces* (Eurotiales, Ascomycota) — taxonomy and phylogeny of North European taxa, with the introduction

- of three new species. *Fungal Systematic and Evolution* 5: 288–300.
- Mougeot J.B., Nestler C.G., Schimper W.P. (1812) *Stirpes cryptogamae vogeso-rhenanae; quas in Rheni superioris inferiorisque, nec non Vogesorum praefecturis collegerunt*. Fasc. 3, pp. 201–300, Bruyeriei Vogesorum, Saint-Dié-des-Vosges.
- 室井哲夫・津田浩治 (2003) ミヤマタンポタケの宿主, コロモツチダンゴの学名について. *冬虫夏草* 23: 27–28.
- Nees von Esenbeck C.G. (1816) *Das system der pilze und schwämme*. Ein versuch: Stahelschen Buchhandlung, Würzburg.
- Nees von Esenbeck T.F.L. (1820) *Beschreibung der um Halifax wachsenden Pilze von J Bolton* 4, LXIX, Synopsis generum plantarum mycetoidearum. Bey G. Reimer, Berlin.
- Orihara T., Castellano M.A., Ohmae M., Kaneko Y., Hosaka K. (2022) Taxonomic re-examination and phylogeny of neglected Japanese black deer truffles, *Elaphomyces miyabeanus* and *E. nopporensis*. *Truffology* 5: 3–13.
- Paz A., Bellanger J., Lavoise C., Molia A., Ławrynowicz M., Larsson E., Ibaruren I.O., Jeppson M., Læssøe T., Sauvé M., Richard F., Moreau P. (2017) The genus *Elaphomyces* (Ascomycota, Eurotiales): a ribosomal DNA-based phylogeny and revised systematics of European ‘deer truffles’. *Persoonia* 38: 197–239.
- Persoon C.H. (1797) *Tentamen dispositionis methodicae fungorum in classes, ordines, genera et familias*. Cum supplemento adjecto. P.P.Wolf, Leipzig.
- Persoon C.H., Besemann C.A. (1801) *Synopsis methodica fungorum*. sistens enumerationem omnium huc vsque detectarum specierum, cum breuib. descriptionibus nec non synonymis et obseruationibus selectis. Henricum Dieterich, Göttingen.
- 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.
- Schlechtendal D.F.L. (1824) *Flora Berolinensis, Pars secunda: Cryptogamia*. Sumtibus Ferdinandi Dümmler, Berlin.
- Shirakawa M., Tanaka M. (2020). Two new deer truffle species, *Elaphomyces marmoratus* and *Elaphomyces fuscus* spp. nov., from a secondary forest in Japan. *Mycoscience* 61: 315–322.
- Spegazzini C. (1879) *Nova addenda ad Mycologiam Venetam*. *Michelia* 1: 453–487.
- Stanikunaite R., Shabana I.K., Trappe J.M., Ross S.A (2009) Cyclooxygenase-2 inhibitory and antioxidant compounds from the truffle *Elaphomyces granulatus*. *Phytotherapy Research* 23: 575–578.
- Trappe J.M. (1976) Note on Japanese hypogeous Ascomycetes. *Transactions of the Mycological Society of Japan* 17: 209–217.
- Trappe J.M., Guzmán G. (1971) Notes on some hypogeous fungi from Mexico. *Mycologia* 63: 317–332.
- Trappe J.M., Guzmán G., Vázquez-Salinas C. (1979) Observations on the identification, distribution and uses of the fungi *Elaphomyces* in Mexico. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 13:145–150.
- Tulasne L.R., Tulasne C. (1841) Sur le genre *Elaphomyces*, et description de quelques espèces nouvelles. *Annales des Sciences Naturelles*, 2e série, Botanique 16: 5–27.
- Tulasne L.R., Tulasne C. (1851) *Fungi hypogaei. Histoire et monographie des champignons hypogés*. Friedrich Klincksieck, Paris.
- 梅村甚太郎 (1923) 額田郡岡崎村ノ大和たんぼ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.
- Valmont de Bomare J.C. (1775) *Dictionnaire raisonné universel d'histoire naturelle*. Chez Brunet, Paris.
- Vittadini C. (1831). *Monographia Tuberacearum*. Felicis Rusconi, Milano.
- Vittadini C. (1842) *Monographia Lycoperdineorum*. 1–93, t. I–III. Officina Regia, Torino.
- Willdenow C.L. (1787) *Florae Berolinensis prodromus: secundum systema Linneanum ab illustr. viro ac eq. C.P. Thunbergio emendatum conscriptus*. Wilhelmi Viewegii, Berlin.
- 山本航平・折原貴道 (2018) 日本産地下生菌の分類学的研究史. *Truffology* 1: 14–21.
- Zhang B.C. (1991) Revision of Chinese species of *Elaphomyces* (Ascomycota, Elaphomycetales). *Mycological Research* 95: 973–985.