

原著論文（査読有）(Original peer-reviewed article)

地下生担子菌 *Hymenogaster citrinus*（ハラタケ目ヒメノガステル科）の 日本初記録

First report of a hypogeous basidiomycete, *Hymenogaster citrinus* (Agaricales, Hymenogastraceae) from Japan

大前 宗之^{1*}, 山本 航平², 橋本 陽³, 大熊 盛也³

Muneyuki Ohmae^{1*}, Kohei Yamamoto², Akira Hashimoto³, Moriya Ohkuma³

¹ 株式会社北研, 〒321-0222 栃木県下都賀郡壬生町駅東町 7-3

Hokken Co. Ltd., 7-3 Ekihiyashimachi, Mibu-machi, Shimotsuga-gun, Tochigi 321-0222, Japan

² 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-shi, Tochigi, 320-0865, Japan

³ 国立研究開発法人理化学研究所バイオリソース研究センター微生物材料開発室, 〒305-0074 茨城県つくば市
高野台 3-1-1

Microbe Division / Japan Collection of Microorganisms RIKEN BioResource Research Center, 3-1-1 Koyadai, Tsukuba-shi, Ibaraki, 305-0074, Japan

* 主著者 (Corresponding author)

E-mail: trick.dontokoi.fungi@gmail.com

要旨

栃木県の石灰岩の分布域における地下生菌調査において、石灰岩の露出する斜面に生育したコナラ、シデ属の樹下より外皮が黄色を帯びるヒメノガステル属の子実体を採集した。形態観察および核リボソーム DNA の internal transcribed spacer 領域を用いた分子系統解析の結果、本菌を *Hymenogaster citrinus*（和名：レモンツブタケ [新称]）と同定した。本種の国内における報告は初である。

Abstract

During our field survey of hypogeous fungi, we found yellowish basidiomata of *Hymenogaster* species in Tochigi Prefecture, central Honshu, Japan. They occurred on calcareous soil under *Quercus serrata* and *Carpinus* sp. in a limestone area. Based on the morphological observation and molecular phylogenetic analysis using internal transcribed spacer of nuclear ribosomal DNA, we identified the basidiomata as *Hymenogaster citrinus*. This is the first record of the species from Japan.

Article Info: Submitted: 10 February 2022 Accepted: 19 March 2022 Published: 31 March 2022

序論

ヒメノガステル属 *Hymenogaster* Vittad. は地下生菌よりなる分類群であり、地上生のワカフサタケ属 *Hebeloma* (Fr.) P. Kumm.、ヒメムサシタケ属 *Alnicola* Kühner, *Psathyroma* Soop, J.A. Cooper & Dima および地下生の *Wakefieldia macrospora* (Hawker) Hawker とともにハラタケ目ヒメノガステル科（担子菌門）に属する

(Kaounas et al., 2011; Soop et al., 2016)。本属は北半球（ヨーロッパ [Montecchi & Sarasini, 2000; Soehner, 1962]、北米 [Dodge & Zeller, 1934; Smith, 1966; Trappe et al., 2009]、アジア [Liu, 1998; 吉見・本郷, 1986]）を中心に分布し、ブナ科、マツ科、カバノキ科、シナノキ科、ヤナギ科などの樹木と外生菌根共生を営む (Csizmár et al., 2021; Stielow et al., 2011; Tedersoo et al., 2010;

Trappe et al., 2009)。本属は多数の種を含み、Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org/>、2021 年 12 月 4 日閲覧)において 186 分類群(種、変種および品種)が記録されている。しかし、本属は多数の後行シノニムを含むことに加え (Stielow et al., 2011)、これらの分類群の中には、現在ではハラタケ目、イグチ目、ラッパタケ目、ヒステランギウム目、ベニタケ目にまたがるさまざまな属に編入された種も多く含まれる (Smith et al., 2018)。

日本においてヒメノガステル属は、マメツブタケ *H. arenarius* Tul. & C. Tul. (Dodge & Zeller, 1937; Hennings, 1903 [*H. suzukianus* Henn. として]; 小林, 1938; 吉見・本郷, 1986)、シロツブタケ *H. tener* Berk. (吉見, 2008; 吉見・高山, 1986)、サザレイシタケ *H. pacificus* Kobayasi (Kobayasi, 1937; 小林, 1938; 吉見, 1971, 2008)、オオミノショウロタケモドキ *H. fusisporus* (Massee & Rodway) G. Cunn. (吉見, 1973, 1993, 2008) および *H. ozeensis* Kobayasi (小林, 1979) の 5 種が記録されている (勝本, 2010)。このうち日本産 *H. fusisporus* は、吉見氏により最初 *Hysterangium stoloniferum* Tul. & C. Tul. として報告後 (吉見, 1973)、*H. fusisporus* と再同定され (吉見, 1993)、さらに *Hys. affine* Massee & Rodway と再々同定されており (吉見ほか, 2002)、学名が定まっていない。しかし、本種はグレバに寒天質の組織が存在し、子実体基部から根状菌糸束が生じるなどの特徴から (吉見, 1973)、ヒメノガステル属ではなく、ヒステランギウム目の一種と推定される。また、*H. ozeensis* の担子胞子は小型 ($8\text{--}11 \times 3\text{--}4 \mu\text{m}$)、平滑で、稀に分岐するとして記載されていることから (小林, 1979)、メラノガステル属 *Melanogaster* 等のヒダハタケ科の地下生菌が疑われる。よって現在、狭義のヒメノガステル属として認められる日本産本属菌は、*H. arenarius*、*H. pacificus*、*H. tener* の 3 種と推定される。これらに加え、佐々木ほか (2016) は本属未同定種 3 種を報告し (*Hymenogaster* spp. 1–3)、このうち、*Hymenogaster* sp. 1 については *H. niveus* Vittad. と同種の可能性を示唆している。学名が付与された 3 種および佐々木ほか (2016) の本属未同定種は、いずれもおおよそ長径 $20 \mu\text{m}$ 以下の担子胞子を有する。

筆者ら (大前・山本) は栃木県内の石灰岩分布地域における地下生菌調査を実施中、外皮が黄色を帯びるヒメノガステル属菌を採集した。予備的な顕微鏡観察において、本菌は担子胞子の大部分が長径 $20 \mu\text{m}$ を超えていたことから、本邦未報告種であることは明白であった。そこで詳細な形態的観察および分子系統解析を実施した結果、本菌を日本新産種 *H. citrinus* Vittad. と同定したので、ここに報告する。

材料および手法

新鮮な子実体およびその乾燥標本を顕微鏡観察に供試した。剃刀を使用して作成した徒手切片は、水 (水道水)、5% 水酸

化カリウム水溶液 (5% KOH) あるいはラクトグリセロール (水: グリセロール: 乳酸 = 1:1:1 (v/v/v)) で封入し、プランアクロマート対物レンズを装着した光学顕微鏡 (BX50、オリンパス、東京) で観察した。なお、乾燥標本より観察する際は、70% エタノールで脱気後、5% KOH に 5 分以上浸漬し、組織を膨潤させた後に観察した。組織は顕微鏡のカメラ用鏡筒に取り付けた一眼レフカメラ (D5100、ニコン、東京) で撮影し、PhotoRuler ver. 1.1 (<http://www.inocybe.info/>) を用いてサイズを計測した。担子胞子の長径と短径の比率は Q 値で示した。生標本は食品乾燥機で温風乾燥、または凍結乾燥機で凍結乾燥を行い、栃木県立博物館 (TPM) および神奈川県立生命の星・地球博物館 (KPM) の菌類標本庫に収蔵した。

DNA はグレバ組織より、Izumitsu et al. (2012) の方法に従い抽出した。本菌の核リボソーム DNA の internal transcribed spacer (ITS) 領域 (ITS1-5.8S-ITS2) は、V9G (de Hoog & Gerrits van den Ende, 1998) /LR5 (Vilgalys & Hester 1990) のプライマーペアを用い、PCR により増幅した。PCR には、2× Buffer for KOD FX Neo $12.5 \mu\text{L}$ (東洋紡、東京)、2 mM dNTPs $5 \mu\text{L}$ 、各プライマー (20 pM) $1 \mu\text{L}$ 、超純水 $3 \mu\text{L}$ 、0.5 μL KOD FX Neo (東洋紡)、鋳型 DNA $2 \mu\text{L}$ の計 $25 \mu\text{L}$ を混合し、反応液とした。反応液はサーマルサイクラー (GeneAmp PCR System 9700、Applied Biosystems、マサチューセッツ、アメリカ) を用い、次のサイクル条件で PCR を実行した— 94°C 2 分 変性 (1 サイクル); 98°C 10 秒 変性、 55°C 30 秒 アニーリング、 68°C 1 分 伸長 (35 サイクル); 68°C 7 分 伸長 (1 サイクル)。得られた PCR 産物は FastGene Gel/PCR Extraction kit (日本ジェネティクス、東京) を用い、説明書に従い精製した。精製した DNA は BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (ThermoFisher、ウォリントン、イギリス) を用い、PCR と同じプライマーおよび内部プライマーの ITS2、ITS3 (White et al., 1990) を用いてサイクルシーケンスを実施後、SeqStudio (ThermoFisher) によりサンガーシーケンスを行った。得られた塩基配列は NCBI (National Center for Biotechnology Information) に登録した (アクセッション番号 OM438164)。

日本産標本の塩基配列は NCBI BLAST 検索 (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) に供試し (Altschul et al., 1990)、INSD (International Nucleotide Sequence Databases) に登録された本菌に近縁な塩基配列 (相同性 $\geq 95\%$) を多数取得した。これらに加え、Stielow et al. (2011) によるヨーロッパ産 *Hymenogaster* 属菌の分類学的改訂において使用された塩基配列を多数追加し、分子系統解析用のデータセットとした (表 1)。データセットは MAFFT ver. 7.490 (Katoh & Standley, 2013; <https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>) の L-INS-i アルゴリズムによるマルチプルアライメントを実行後、SeaView ver. 4 (Galtier et al., 1996) を用いて手動で修正した。最終的なデータセット (669 bp)

表 1. 分子系統解析に用いた塩基配列（本研究で取得した配列は太字で示した）

Table 1. Sequences used for phylogenetic analysis (sequence obtained in this study is indicated in bold)

Species	Country	Putative host listed in the original literature	GenBank Accession number	Reference
<i>Hymenogaster bulliardii</i>	Germany	<i>Quercus</i> sp.	GU479273	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster bulliardii</i>	Hungary	<i>Quercus cerris</i>	GU479361	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Hungary	<i>Tilia tomentosa</i>	MW354971	Csizmár et al. 2021
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Hungary	<i>Quercus robur</i>	GU479313	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Hungary	<i>Tilia tomentosa</i>	MW354969	Csizmár et al. 2021
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Hungary	<i>Quercus robur</i> , <i>Populus alba</i>	GU479296	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Hungary	<i>Corylus avellana</i>	GU479329	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Hungary	<i>Quercus robur</i>	GU479347	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Hungary	<i>Quercus robur</i>	GU479337	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Hungary	<i>Carpinus betulus</i>	GU479317	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Germany	<i>Tilia</i> sp.	GU479270	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Germany	<i>Quercus</i> sp.	GU479284	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Germany	<i>Fagus sylvatica</i>	GU479280	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Germany	<i>Carpinus betulus</i>	GU479285	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Germany	<i>Carpinus betulus</i>	GU479248	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Germany	<i>Carpinus betulus</i>	GU479279	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Germany	<i>Carpinus betulus</i>	GU479247	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	United Kingdom	-	EU784360	Brock et al. 2009
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Germany	<i>Quercus</i> sp.	GU479283	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Hungary	-	GU479360	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster citrinus</i>	Japan	<i>Quercus serrata</i> , <i>Carpinus</i> sp.	OM438164	This study
<i>Hymenogaster griseus</i>	Hungary	<i>Carpinus betulus</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Quercus cerris</i>	GU479358	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster griseus</i>	Hungary	<i>Carpinus betulus</i> , <i>Quercus cerris</i>	GU479336	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster intermedius</i>	Hungary	<i>Tilia platyphyllos</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Quercus petraea</i> , <i>Corylus avellana</i>	GU479300	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster luteus</i> var. <i>luteus</i>	Hungary	<i>Carpinus betulus</i>	GU479302	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster luteus</i> var. <i>subfuscus</i>	Hungary	<i>Carpinus betulus</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Quercus petraea</i> , <i>Tilia platyphyllos</i>	GU479334	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster megasporus</i>	Hungary	<i>Pinus sylvestris</i>	GU479352	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster olivaceus</i>	Spain	-	AF325642	Peinter et al. 2001
<i>Hymenogaster pruinatus</i>	Hungary	<i>Quercus pubescens</i>	GU479308	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster raphanodorus</i>	USA	<i>Quercus douglasi</i> , <i>Pinus sabiniana</i> , <i>Arctostaphylos</i> spp.	AY945302	Smith et al. 2005
<i>Hymenogaster rehsteineri</i>	Hungary	<i>Carpinus betulus</i> , <i>Ulmus glabra</i>	GU479305	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster rehsteineri</i>	Hungary	<i>Picea abies</i>	GU479363	Stielow et al. 2011
<i>Hymenogaster</i> sp.	Poland	-	JX559775	unpublished
<i>Hymenogaster</i> sp.	USA	-	MZ919198	unpublished
<i>Hymenogaster</i> sp.	USA	-	FJ789604	Gladish et al. 2010
<i>Hymenogaster subalpinus</i>	USA	-	AF325640	Peinter et al. 2001
<i>Hymenogaster thwaitesii</i>	Germany	<i>Sambucus nigra</i>	GU479265	Stielow et al. 2011
"Environmental sample as mycosymbiont of <i>Epipactis helleborine</i> "	Czech Republic	<i>Epipactis helleborine</i>	GU327479	Těšitelová et al. 2012
"Environmental sample as mycosymbiont of <i>Cephalanthera damasonium</i> "	Germany	<i>Cephalanthera damasonium</i>	AY634136	Bidartondo et al. 2004
"Environmental sample from soil"	Italy	<i>Quercus pubescens</i>	JF926963	Belfiori et al. 2011
"Environmental sample from soil"	Italy	<i>Quercus pubescens</i>	JF926964	Belfiori et al. 2011
"Environmental sample from soil"	France	-	FN397318	Napoli et al. 2010

は raxmlGUI 1.5 (Silvestro & Michalak, 2012) を用いた最尤法による分子系統解析に供試した。データセットは ITS1、5.8S、ITS2 の 3 領域に分割し、塩基置換モデルには GTR+GAMMA モデルを用いた。外群には *H. intermedius* Stielow, Bratek & Hensel および *H. rehsteineri* Bucholtz を用い、1,000 回のブートストラップ解析 (ML rapid bootstrap) により各枝の信頼性 (MLBS) を算出した。得られた系統樹は FigTree v.1.4.3 (Rambaut, 2016)

で表示し、Affinity Designer (Serif Europe、ノッティンガム、イギリス) で編集した。

結果および考察

日本産標本 (図 1) は黄色を帯びる外皮、果実様の甘い芳香を放つグレバ、大型 (長径 20 μm 以上) で、褐色、しわ状、いぼ状またはうね状のオーナメントを持つ担子胞子をそれぞれ有

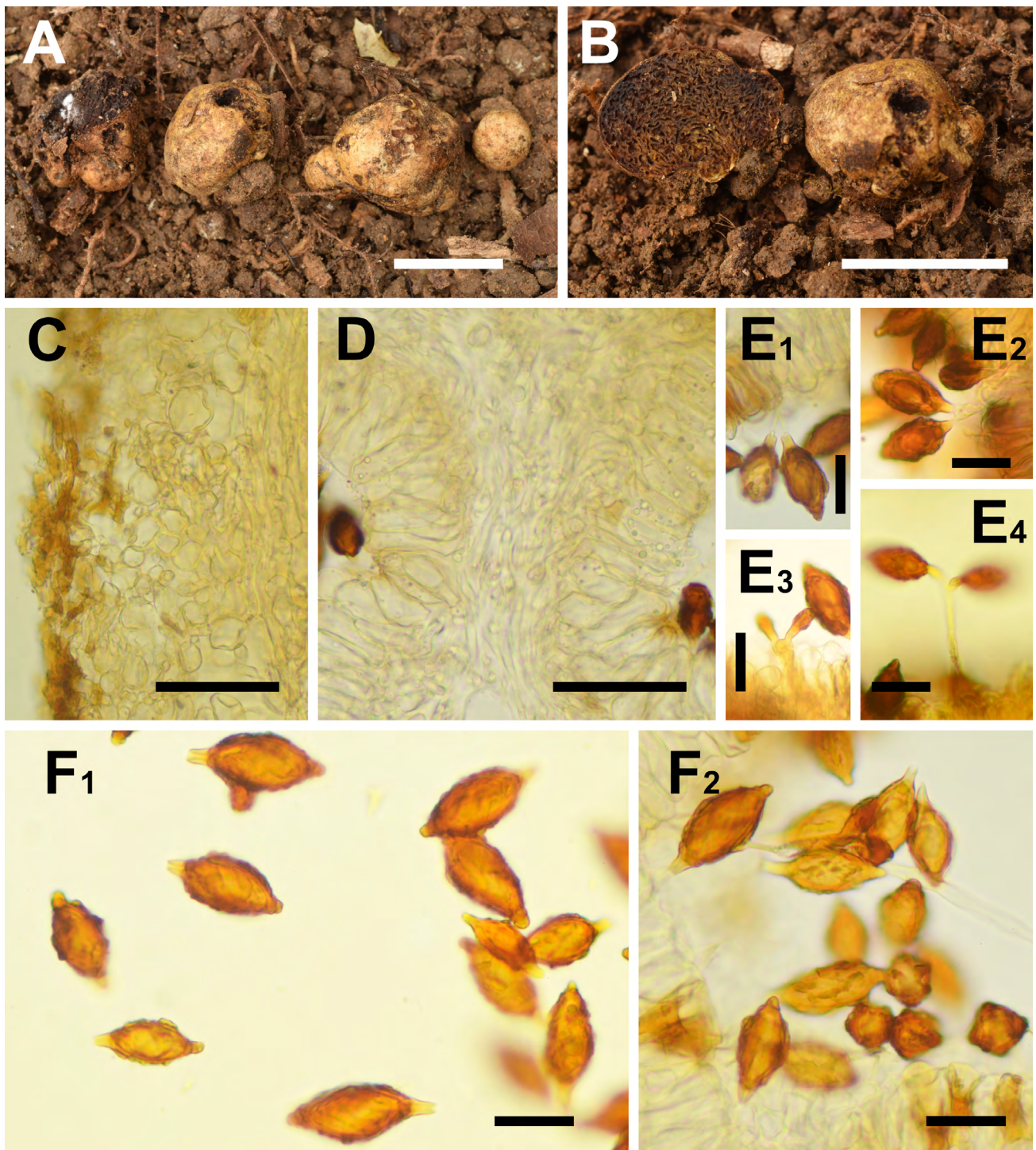


図 1. 日本産 *Hymenogaster citrinus* (MO1219). C-E および F₁ は 5% KOH, F₂ はラクトグリセロールで封入. A-B : 子実体. C : 外皮. D : 子実層および基層板. E : 担子器. F. 担子孢子. スケールバー : A-B = 5 mm; C-D = 50 μ m; E-F = 20 μ m.

Fig. 1. Japanese *Hymenogaster citrinus* (MO1219). C-E and F₁ were mounted with 5% KOH. F₂ was mounted with lacto-glycerol. A-B. Basidiomata; C. Peridium; D. Hymenophore and tramal plate; E. Basidia with two sterigmata. Basidia were mostly collapsed possibly due to autolysis; F. Basidiospores. Scale bars: A-B = 5 mm; C-D = 50 μ m; E-F = 20 μ m.

していた。本特徴は Stielow et al. (2011) が分子情報に基づいた解析とともに改訂した *H. citrinus* の特徴とよく一致した。ヒメノガステル属菌は成熟が進むにつれて担子器が崩壊することが知られ (Hawker, 1954)、日本産標本においても自己融解が原因と推定される細胞の崩壊がほぼ全ての担子器で認められた。そのため、担子器の形状や大きさの観察は困難であったが、2 胞

子性であることは確認された (図 1E)。本種が主に 2 胞子性であることは、Dodge & Zeller (1934)、Hawker (1954)、Soehner (1962)、Pegler et al. (1993) などにより述べられている。

分子系統解析の結果、日本産標本は Stielow et al. (2011) により *H. citrinus* として同定された標本を多数含む、統計的に高く支持されたクレードに内包された (図 2 ; MLBS = 86%)。

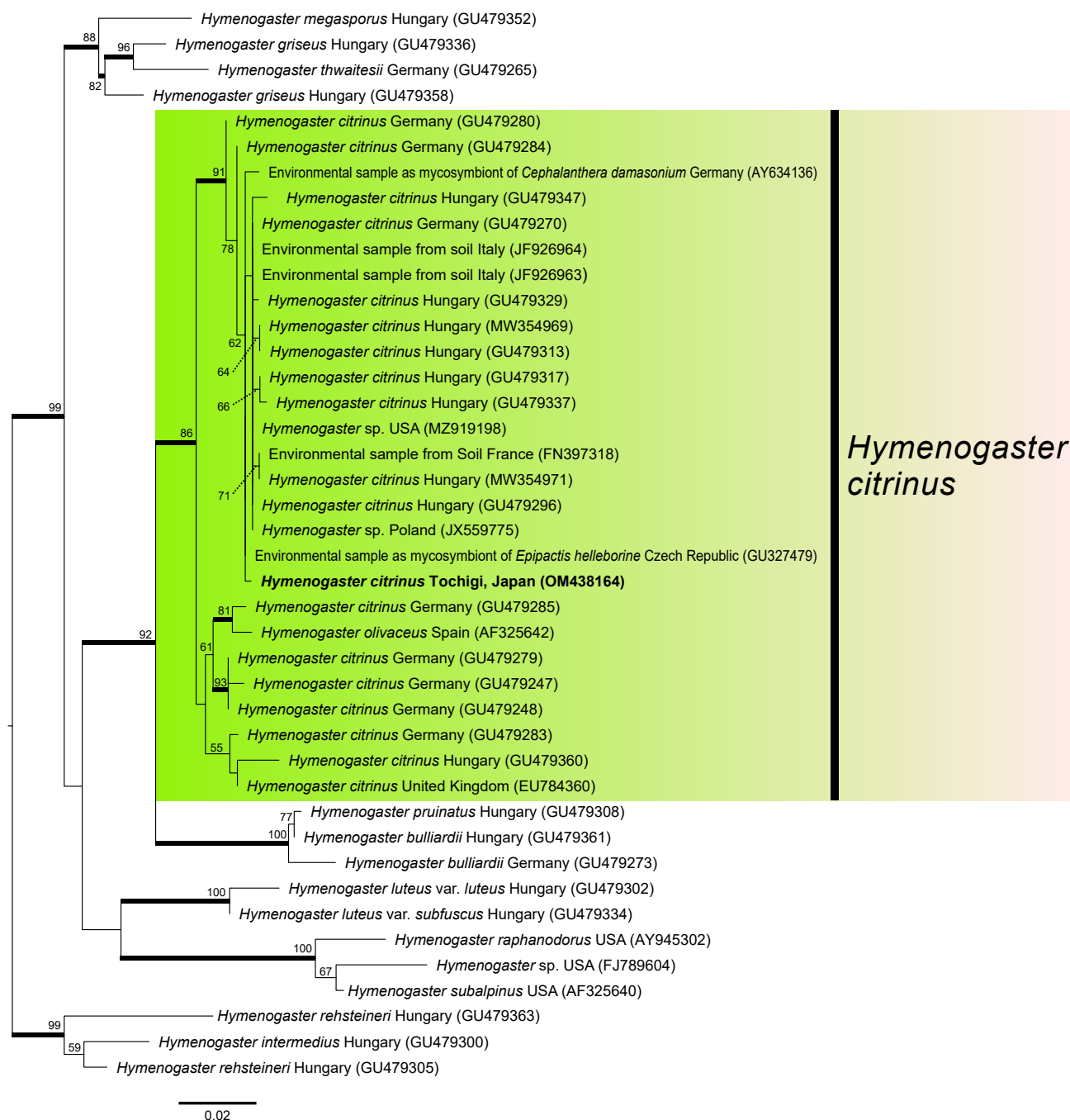


図 2. *Hymenogaster citrinus* および近縁種の ITS 領域を用いた最尤法系統樹 (最大対数尤度 -2241.924131)。ノードに最尤法によるブートストラップ値 (≥ 50%) を示した。信頼性の高い枝 (≥ 80%) は太線で示した。

Fig. 2. Maximum likelihood (ML) phylogeny of *Hymenogaster citrinus* and its allied taxa based on internal transcribed spacer (ITS) region of nuclear ribosomal DNA. The tree with highest log likelihood (-2241.924131) is shown. ML Bootstrap values ≥ 50% are shown in nodes. Thickened branches indicate strong ML bootstrap support (≥ 80%).

また、日本産標本はハンガリー産 *H. citrinus* (GU479296、MW354971) などと非常に高い相同性 (≥ 99.4%) を示した。本クレードは主にヨーロッパ産子実体標本により構成され、一部にはアメリカ産標本 (MZ919198)、土壌由来の環境配列 (JF926963、JF926964、FN397318) および、ラン科植物の菌根菌として検出された配列 (AY634136、GU327479) も含まれていた。

以上の形態的な類似性および分子系統解析に基づき、日本産標本を *H. citrinus* と同定した。本報告は、*H. citrinus* の日本

初記録である。

ヒメノガステル属は同一種内における標本間の形態的な変異が大きく、これが従来、形態的な分類において多くの議論を生むと同時に、多くのシノニムを生む要因となっている (Montecchi & Sarasini, 2000 ; Soehner, 1962 ; Stielow et al., 2011)。*Hymenogaster citrinus* も例外ではなく、Stielow et al. (2011) は本種のシノニム、あるいはシノニムと疑われる種として *H. bucholtzii* Soehner、*H. olivaceus* Vittad.、*H. tomentellus*

R. Hesse, *H. sulcatus* R. Hesse を挙げている。従来、*H. citrinus* の肉眼的な大きな特徴として、外皮が黄色を帯びることが挙げられ、白色の種は *H. olivaceus* として、しばしば区別されてきた (Montecchi & Sarasini, 2000 ; Pegler et al., 1993)。しかし、Stielow et al. (2011) は分子情報に基づいた解析により、*H. olivaceus* を *H. citrinus* に含め、外皮の色が変化に富む理由について、発生環境の土壌の種類および子実体の発生時期の違いの影響を挙げている。Stielow et al. (2011) は本種が石灰粘土質土壌で発生した場合において外皮が黄色を帯びるとしており、日本産標本も同様に石灰粘土質土壌より採集されたため、この推定を支持する結果となった。さらに、Stielow et al. (2011) は大きな変異幅がみられる本種の特徴として、匂いと胞子のオーナメントを挙げている。匂いは果実臭から不快な匂いをするものまで幅があり、彼らは子実体内の季節的な細菌叢の違いが影響を与えているのではないかと推定している。担子胞子のオーナメントについては、オーナメントを含む外壁 (perisporium) を欠く担子胞子を有する本種標本が確認されており、典型的ないぼおよびしわ状のオーナメントから連続的な変異が見られるとしている。なお、日本産標本は黄色を帯びる外皮に加え、果実臭があり、担子胞子はしわ状、いぼ状のオーナメントを有しており、典型的な特徴の *H. citrinus* であった。

Hymenogaster citrinus (基準産地 イタリア; Vittadini, 1831) はヨーロッパ (Montecchi & Sarasini, 2000; Soehner, 1962)、北米 (Dodge & Zeller, 1934)、アジア (Liu, 1998 ; Liu & Tao, 1988 ; 本研究) に分布するが、ヨーロッパ以外からの情報、分布は限定的である。ヒメノガステル属菌は日本で最も頻繁に見つかる地下生菌の一つである。しかし、*H. citrinus* は特徴的な外観および担子胞子を有するにも関わらず、これまで報告がなかったことから、本種は日本においては稀産種と推定される。日本産標本は石灰岩の分布地に生育したコナラ、シデ属樹下より採集されており、本菌は石灰質土壌を好む可能性がある。ヨーロッパにおいて本種はさまざまな種類の土壌から発生するが、前述の通り外皮が黄色を帯びる典型的な *H. citrinus* は石灰質土壌で主に採集されている (Hawker, 1954 ; Montecchi & Sarasini, 2000 ; Pegler et al., 1993 ; Stielow et al. 2011)。石灰岩を基岩とする地域は採石場として開発されやすく、外生菌根性の樹木が生育する石灰岩地域の保全は、これらと共生する外生菌根菌を保全する上で重要である。

分類

Hymenogaster citrinus Vittad., Monogr. Tuberac. (Milano): 21 (1831) [Mycobank ID: MB217699]

図 1.

肉眼的特徴：子実体 (図 1A–B) は 5–15 × 5–11 mm、類球形から扁球形、ときに部分的に窪むことにより、やや不規則な形状となり、肉質で無性基部を欠く。外皮は淡黄色から黄褐色、赤褐色から暗褐色の繊維状の圧着した菌糸が覆う。グレバ (図

1B) は暗褐色からほぼ黒色、部分的に鮮黄色に着色し、基層板が密に折りたたまれ、多数の迷路状の小室を形成する。果実臭の匂いをもつ。

顕微鏡的特徴：外皮 (図 1C) は外層および内層の 2 層、あるいは、内層を欠き 1 層により構成される。外層は厚さ 19.1–41.2 μm、褐色から暗褐色の菌糸が錯綜する。内層は厚さ 38.9–65.7 μm、類球形からやや角ばった細胞により構成され、細胞は 3.9–30.9 × 4.5–16.8 μm、壁は無色から淡黄褐色でやや厚壁 (約 1 μm)。基層板 (図 1D) は幅 32.1–60.3 μm、ゆるく錯綜した菌糸によって構成され、菌糸は幅 2.9–5.4 μm、無色、薄壁。偽担子器は 24.9–40.5 × 10.5–14.1 μm、こん棒型、フラスコ型または円筒形、通常無色、稀に淡褐色から褐色に着色する。担子器 (図 1E) は 2 胞子性、大半は自己融解 (autolysis) が原因と推定される消失または著しい変形が認められたためサイズは未計測。担子胞子 (図 1F) は (18.7–) 26.3–35 (–39.3) × (8.1–) 10.2–14.9 μm (平均値±標準偏差 : 30.7 ± 4.0 × 12.1 ± 1.5 μm ; オーナメントおよびくちばし状突起を含む)、Q = 2.0–3.1 (平均値 2.6)、紡錘形から長紡錘形、ときにレモン型、先端はしばしば乳頭状に突出し、基部は顕著なくちばし状突起 (長さ 3–7 μm) が付属する。担子壁は琥珀色で平滑、表面を褐色で不規則なしわ状、いぼ状、うね状のオーナメントを有する担子外壁に覆われる。全ての組織においてかすがい連結を欠く。

和名：レモンツブタケ (新称)。種小名 *citrinus* はレモン色を意味し、日本産標本も外皮が黄色を帯びることに由来する。

分布：ヨーロッパ (例 : Stielow et al., 2011 ; Vittadini, 1831)、北米 (Zeller & Dodge, 1938)、中国 (Liu, 1998 ; Liu & Tao, 1988)、日本 (本研究)。

供試標本：栃木県鹿沼市、石灰岩地域に生育したコナラおよびシデ属樹下の石灰質土壌上のリター下、2021 年 11 月 20 日、大前宗之・山本航平採集、MO1219、TPM-M-9844 (重複標本 KPM-NC 29306)。

謝辞

本研究を行うにあたり、貴重な文献をご提供いただいた国立科学博物館の保坂健太郎博士、ならびに標本収蔵を快くお引き受け頂いた、神奈川県立生命の星・地球博物館の折原貴道博士に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Altschul S.F., Gish W., Miller W., Myers E.W., Lipman D.J. (1990) Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology* 215: 403–410.
- Belfiori B., Riccioni C., Tempesta S., Pasqualetti M., Paolocci F., Rubini A. (2012) Comparison of ectomycorrhizal communities in natural and cultivated *Tuber melanosporum* truffle grounds. *FEMS Microbiology Ecology* 81: 547–561.

- Bidartondo M.I., Burghardt B., Gebauer G., Bruns T.D., Read D.J. (2004) Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271: 1799–1806.
- Brock P. M., Döring H., Bidartondo M.I. (2009) How to know unknown fungi: the role of a herbarium. *New Phytologist* 181: 719–724.
- Csizmár M., Péter C., Dima B., Orlóci L., Bratek Z. (2021) Macrofungi of urban *Tilia* avenues and gardens in Hungary. *Global Ecology and Conservation* 28: e01672.
- de Hoog G.S., Gerrits van den Ende A.H.G. (1998) Molecular diagnostics of clinical strains of filamentous Basidiomycetes. *Mycoses* 41: 183–189.
- Dodge C.V., Zeller S.M. (1934) *Hymenogaster* and related genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 23: 565–598.
- Galtier N., Gouy M., Gautier C. (1996) SEAVIEW and PHYLO_WIN: two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. *Computer Applications in the Biosciences* 12: 543–548.
- Gladish S., Frank J., Southworth D. (2010) The serpentine syndrome below ground: ectomycorrhizas and hypogeous fungi associated with conifers. *Canadian Journal of Forest Research* 40: 1671–1679.
- Hawker L.E. (1954) British hypogeous fungi. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B, Biological Sciences* 237: 429–546.
- Hennings P. (1903) Fungi Japonici III. *Botanische Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* herausgegeben von A. Engler 32: 34–46.
- Izumitsu K., Hatoh K., Sumita T., Kitade Y., Morita A., Tanaka C., Gafur A., Ohta A., Kawai M., Yamanaka T., Neda H., Ota Y. (2012) Rapid and simple preparation of mushroom DNA directly from colonies and fruiting bodies for PCR. *Mycoscience* 53: 396–401.
- Kaounas V., Assyov B., Alvarado P. (2011) New data on hypogeous fungi from Greece with special reference to *Wakefieldia macrospora* (Hymenogastraceae, Agaricales) and *Geopora clausa* (Pyronemataceae, Pezizales). *Mycologia Balcanica* 8: 105–113.
- Katoh K., Standley D.M. (2013) MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution* 30: 772–780.
- Kobayasi Y. (1937) 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ボンタケ亜目. 三省堂, 東京.
- 小林義雄 (1979) 尾瀬産地下生菌. *植物研究雑誌* 54: 371–373.
- 勝本 謙 (2010) 日本産菌類集覧. 日本菌学会関東支部, 千葉.
- Liu B. (1998) *Flora fungorum Sinicorum*. Vol. 7. Hymenogastres, Melanogastres et Gautieriales. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Liu B., Tao K. (1988) New species and new records of hypogeous fungi from China (II). *Acta Mycologica Sinica* 7: 72–76. (in Chinese with English abstract)
- Montecchi A., Sarasini M. (2000) *Funghi ipogei d'Europa*. Associazione Micologica Bresadola, Fondazione Centro Studi Micologici, Trento.
- Napoli C., Mello A., Borra A., Vizzini A., Sourzat P., Bonfante P. (2010) *Tuber melanosporum*, when dominant, affects fungal dynamics in truffle grounds. *New Phytologist* 185: 237–247.
- Peintner U., Bougher N.L., Castellano M.A., Moncalvo J.M., Moser M.M., Trappe J.M., Vilgalys R. (2001) Multiple origins of sequestrate fungi related to *Cortinarius* (Cortinariaceae). *American Journal of Botany* 88: 2168–2179.
- Pegler D.N., Spooner B.M., Young T.W.K. (1993) *British truffles: A revision of British hypogeous fungi*. Royal Botanical Garden, Kew, UK.
- Rambaut A. (2016) FigTree version 1.4.3. Available from <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>.
- 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.
- Silvestro D., Michalak I. (2012) raxmlGUI: a graphical front-end for RAxML. *Organisms Diversity & Evolution* 12: 335–337.
- Smith A.H. (1966) Notes on *Dendrogaster*, *Gymnoglossum*, *Protopoglossum* and species of *Hymenogaster*. *Mycologia* 58: 100–124.
- Smith M.E., Castellano M.A., Frank J.L. (2018) *Hymenogaster macmurphyi* and *Splanchnomyces behrii* are sequestrate species of *Xerocomellus* from the western United States. *Mycologia* 110: 605–617.
- Smith M.E., Trappe J.M., Rizzo D.M. (2005) NATS truffle and truffle-like fungi 11: *Hymenogaster raphanodorus* sp. nov. (Cortinariaceae). *Mycotaxon* 93: 241–246.
- Soehner E. (1962) Die Gattung *Hymenogaster* Vitt. Eine monographische Studie mit besonderer Berücksichtigung der bayerischen Arten. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 2: 1–113.
- Soop K., Dima B., Szarkándi J.G., Cooper J., Papp T., Vágvolgyi C., Nagy L.G. (2016) *Psathyroma*, a new genus in Hymenogastraceae described from New Zealand. *Mycologia* 108: 397–404.
- Stielow B., Bratek Z., Orczán A.K.I., Rudnoy S., Hensel G., Hoffmann P., Klenk H.P., Göker M. (2011) Species delimitation in taxonomically difficult fungi: the case of *Hymenogaster*. *PLoS ONE* 6: e15614.
- Tedersoo L., May T.W., Smith M.E. (2010) Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20: 217–263.
- Těšitelová T., Těšitel J., Jersáková J., Říhová G., Selosse M.-A. (2012) Symbiotic germination capability of four *Epipactis* species (Orchidaceae) is broader than expected from adult ecology. *American Journal of Botany* 99: 1020–1032.
- Trappe J.M., Molina R., Luoma D.L., Cázares E., Pilz D., Smith J.E., Castellano M.A., Miller S.L., Trappe M.J. (2009) Diversity, ecology, and conservation of truffle fungi in forests of the Pacific Northwest. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-772. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland.
- Vilgalys R., Hester M. (1990) Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified ribosomal DNA from several *Cryptococcus* species. *Journal of Bacteriology* 172: 4238–4246.
- Vittadini C. (1831) *Monographia Tuberacearum*. Mediolani, Milano.

- White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J.W. (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky, J.W. Thomas (eds.) PCR protocols: a guide to methods and applications, Academic Press, San Diego, CA, pp. 315–322.
- 吉見昭一 (1971) 分類・腹菌類 (四). 菌蕈 17(5): 25–27.
- 吉見昭一 (1973) 日本きのこ図版 No. 728 オオミノショウロタケモドキ *Hysterangium stoloniferum*. 青木 実・日本きのこ同好会 編. 日本きのこ図版, 個人出版.
- 吉見昭一 (1993) 地下生菌・数種について. 日本菌学会第 37 回大会講演要旨集, p. 70.
- 吉見昭一 (親族一同 編) (2008) 地下生菌図版集 ミクロの世界へ 第一歩. 個人出版, 京都.
- 吉見昭一・本郷次雄 (1989) ヒメノガステル科. 今関六也・本郷次雄 編. 原色日本新菌類図鑑 (II), pp. 224–225, 保育社, 大阪.
- 吉見昭一・高山 栄 (1986) 京都のキノコ図鑑, 京都新聞社, 京都.
- 吉見昭一・上田俊穂・小西思演・久田晴生 (2002) 菌類. 京都府編. 京都府自然環境目録 2002, pp. 256–278, 京都府企画環境部環境企画課, 京都.