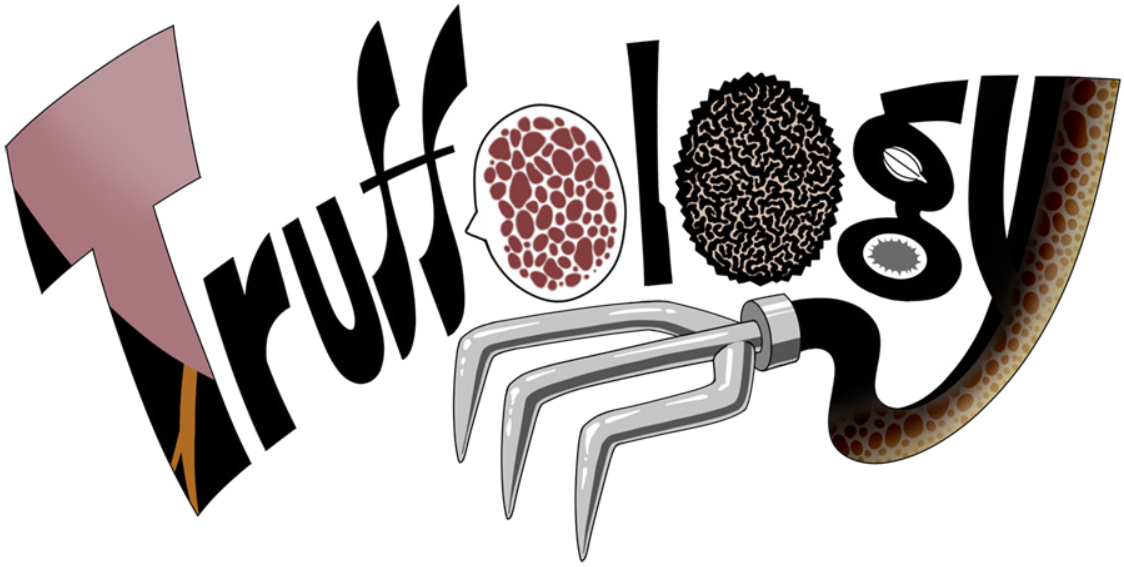
ISSN 2433-9725



©oso

Bulletin of the Japanese Association for Truffle Science

Volume 5, Issue 2, December 2022

Special Volume on *Elaphomyces* Part 2/2

Truffology

（日本地下生菌研究会会報）

第 5 巻 2 号（2022 年 12 月）

ツチダンゴ属特集巻

Contents

(Volume 5, Issue 2, December 2022)

Original peer-reviewed articles

Michael A. Castellano: Two new *Elaphomyces* species (Elaphomycetaceae, Eurotiales, Ascomycota) from eastern USA (in English) ····· 61

Reviews

Sota Hatakeyama, Takamichi Orihara: Taxonomic history of the genus *Elaphomyces*, with emphasis on *E. granulatus* and *E. muricatus* (in Japanese with English abstract) ····· 69

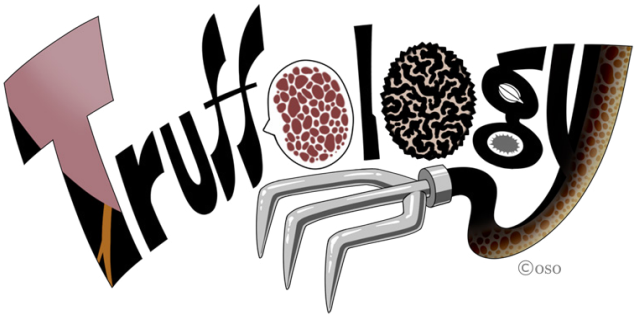
Observations

Mitsuru Moriguchi: Report of *Tolypocladium* (Ophiocordycipitaceae) parasitizing *Elaphomyces* in Ryukyu Archipelago (in Japanese) ····· 77

Yoshizumi Hirayama: Long-term observation of albino fruitbodies of *Tolypocladium longisegmentum* collected in Hyogo, Japan (in Japanese) ····· 81

Other articles

Masahide Yamato: Introduction to "Clonal spore populations in sporocarps of arbuscular mycorrhizal fungi" (in Japanese) ····· 85



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

Two new *Elaphomyces* species (Elaphomycetaceae, Eurotiales, Ascomycota) from eastern USA

アメリカ合衆国東部において採集されたツチダンゴ属（子嚢菌門ユーロチウム目ツチダンゴキン科）の 2 新種

Michael A. Castellano

US Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station, 3200 Jefferson Way, Corvallis, OR 97331, USA

E-mail: mcastell33@hotmail.com

Abstract

The hypogeous, sequestrate *Elaphomyces* has a long taxonomic history in Europe and was formally described by Nees von Esenbeck in 1820 from Europe. Until recently, names of European taxa were assigned to most *Elaphomyces* specimens in North America due to lack of specialists working on this group and the difficulty of using pre-modern species descriptions. The genus *Elaphomyces* from North America has received increased attention for the last decade and this has led to numerous new *Elaphomyces* species being described from eastern North America. Here are described two new species of *Elaphomyces* discovered in eastern USA, *E. gouldhoytii* that has similarities to *E. septatus* and *E. maculatus*, and *E. ramulospinus* with similarities to *E. muricatus*.

要旨

ツチダンゴ属は地中生のシクエストレート型の子実体を形成する子嚢菌類で、1820 年にヨーロッパから Nees von Esenbeck によって正式記載され、ヨーロッパにおいて長い分類学史を有する。近年まで北米のツチダンゴ属の標本の多くに対しヨーロッパ産種の種名が適用されてきたが、これは北米に本属の専門家が不在で、かつ、古典的な記載方法に基づいた種の扱いが困難であったことに起因している。北米のツチダンゴ属菌は過去 10 年間ににわかに注目を集め、北米東部から多数の新種が記載された。本研究では、*E. septatus* と *E. maculatus* に類似する新種 *E. gouldhoytii*、ならびに *E. muricatus* に類似する新種 *E. ramulospinus* をアメリカ東部から記載する。

Article Info: Submitted: 12 March 2022 Accepted: 8 September 2022 Published: 31 December 2022

Introduction

The hypogeous, sequestrate genus *Elaphomyces* Nees (Elaphomycetaceae, Eurotiales, Ascomycota) has received increased attention over the last ten years with numerous new species added and a number of previously described species revised with modern descriptions (Castellano et al., 2011, 2012a, 2012b, 2012c, 2016, 2018, 2021; Castellano & Stephens, 2017; Molia et al., 2020; Paz et al., 2012, 2017; Shirakawa & Tanaka, 2020). *Elaphomyces* ascomata usually have a thick, complex peridium often encased in mycelium, roots, soil and debris, and a powdery gleba.

Prior to 2012, there were five *Elaphomyces* species described from North America: *E. verrucosus* C.W. Dodge (Dodge, 1929), *E. appalachiensis* Linder (Linder, 1939), *E. viridiseptum* Trappe & Kimbr. (Trappe & Kimbrough, 1972), *E. subviscidus* (Zeller) Trappe & Guzmán (Trappe & Guzmán, 1971), and *E. spinoreticulatus* Zhang & Minter (Zhang & Minter, 1989). A number of other *Elaphomyces* species with European names had been variously reported across North America. Since 2012, 24 new *Elaphomyces* species have been presented from North America by Castellano and colleagues (Castellano et al., 2012b, 2018, 2021; Castellano & Stephens, 2017), primarily from eastern USA.

The rich diversity of *Elaphomyces* species in the eastern portion of

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

North America, east of the Mississippi River, is attributed to the high diversity of Betulaceae, Pinaceae, and particularly Fagaceae species in this region. In this paper, we extend our knowledge of *Elaphomyces* species from eastern USA and report two new *Elaphomyces* species.

Materials and methods

Descriptions of macromorphological characters are based on fresh material. Colors are described in general terms based on the observations of the authors and collectors. Preserved specimens were rehydrated and examined in 3% KOH, Melzer's reagent, or cotton blue. Microscopic descriptions were based on 3% KOH mounts unless specified. Spore dimensions (mean) are from 20 ascospores measured from the holotype collection, dimensions include ornamentation. For scanning electron microscopy (SEM), dried ascospores were mounted on aluminum pegs with double-sided tape, coated with gold, and then observed with an AmRay 3300 FE field emission scanning electron microscope (AmRay, Bedford, MA, USA). Specimens are deposited in the following herbaria (Index Herbariorum 2022 [http://sweetgum.nybg.org/science/ih/], accessed on 25 Jan. 2022): Cornell University (CUP), University of Florida (FLAS), Instituto Technológico de Ciudad Victoria (ITCV), Oregon State University (OSC), and University of Wyoming (RMS).

Results

During the course of examining thousands of *Elaphomyces* collections during the last 15 years, I have come across numerous undescribed *Elaphomyces* species based on significant quantitative morphological differences. In addition, I have attempted to receive on loan and study as many different previously described *Elaphomyces* species as possible. This background work has enabled me to compile a detailed record of macro- and micro-characters of nearly all described *Elaphomyces* species from either type, authentic or type locality material. The two new *Elaphomyces* species presented below are a recent product of this work.

Taxonomy

***Elaphomyces gouldhoytii* Castellano, sp. nov.**

[MycoBank ID: MB 843351]

Fig. 1.

Diagnosis: *Elaphomyces gouldhoytii* is distinguished from all other species in North America by its black carbonaceous peridium composed of tall warts and the unusually large spores.

Etymology: Named in honor of the late Professor Gould Jennings Hoyt Jr. (1922–2012) of Paul Smith's College, New York, forester and outdoorsman extraordinaire that single-handedly instilled in me a love for forestry and the natural world.

Type: USA, New York, Thompkins Co., Danby, Michigan Hollow, 1 Oct. 1980, J.M. Trappe & R. Korf (holotype OSC 40649; isotypes CUP, ITCV).

Description: Ascomata subglobose to irregular, up to 15 mm tall, 32 mm broad, completely enveloped in a pale yellow-brown to dark brown mycelium; mycelium not staining. Peridium 2–3 mm thick, outer surface 200–250 µm thick, dark brown, minutely verrucose to naked eye but actually of tall conical warts (200–250 µm tall, 150–275 µm broad) embedded in the mycelium, subcutis 2–2.8 mm thick, uniform, white, leathery, overlain by a thin covering of brown-black to black hyphae to give the appearance of a black peridium and obscuring the details of the warts. Gleba spore mass powdery, dark brown, with white web-like hyphae. Odor fungoid. Taste not recorded. Peridium two-layered: epicutis of septate, disorganized, compact, red-brown to yellow-brown hyphae, 3–4 µm broad, walls ± 1 µm thick, these hyphae grade into the subcutis by the lose of pigment; subcutis of hyaline, septate, compact, elongate, interwoven, cells, up to 7 µm broad, walls 1–2 µm thick; outer hyphal layer is periclinal and of parallel, short-segmented, septate, more or less uniform pale yellow-brown hyphae, 2–4 µm broad. Gleba of spores and hyaline, septate, sinuous to curly smooth hyphae, 2–3 µm broad, walls <0.5 µm thick. Asci globose with a tapered attachment point, 35–45 µm broad, hyaline, 6-spored, walls ± 3 µm thick when young, thinning as spores mature, arising from knots of short, irregularly curved or contorted clustered hyphae, up to 4 µm broad. Spores ornamented, globose, 33–37 µm (mean = 34.9 µm), immature spores abundant and 25–26 µm broad, also numerous dark pigmented small spores 20–25 µm broad; walls ± 1 µm thick, in KOH singly and in mass hyaline at first then dark red-brown when mature, ornamentation a coarse labyrinth of anastomosed rods with holes at the tops of the ridges (only apparent with SEM), 2–3 µm tall.

Distribution, habit, habitat and season: Known from Massachusetts, New York, North Carolina, and West Virginia; hypogeous; under *Picea rubra*, *Pinus strobus*, and *Tsuga canadensis*; August to November.

Other specimens examined: USA, Massachusetts, Middlesex Co., 3 miles east of Concord, 16 Nov. 1984, J. Trappe (OSC 149097). New York, Essex Co., Newcomb, College of Environmental Science Forest, Huntington Wildlife Forest, Sept. 1989, K.F. LoBuglio 102 (OSC 149095, OSC 149096). North Carolina, Mitchells Co., Pisgah National Forest, Craver's Gap, 30 Aug. 1995, S. Loeb & F. Tainter (OSC 150046); Transylvania Co., Pisgah National Forest, Devil's Courthouse, 15 Aug. 1996, S. Loeb & F. Tainter 130 (OSC 150045). West Virginia, Tucker Co., Blackwater State Park, 12 Oct. 2007,C.

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

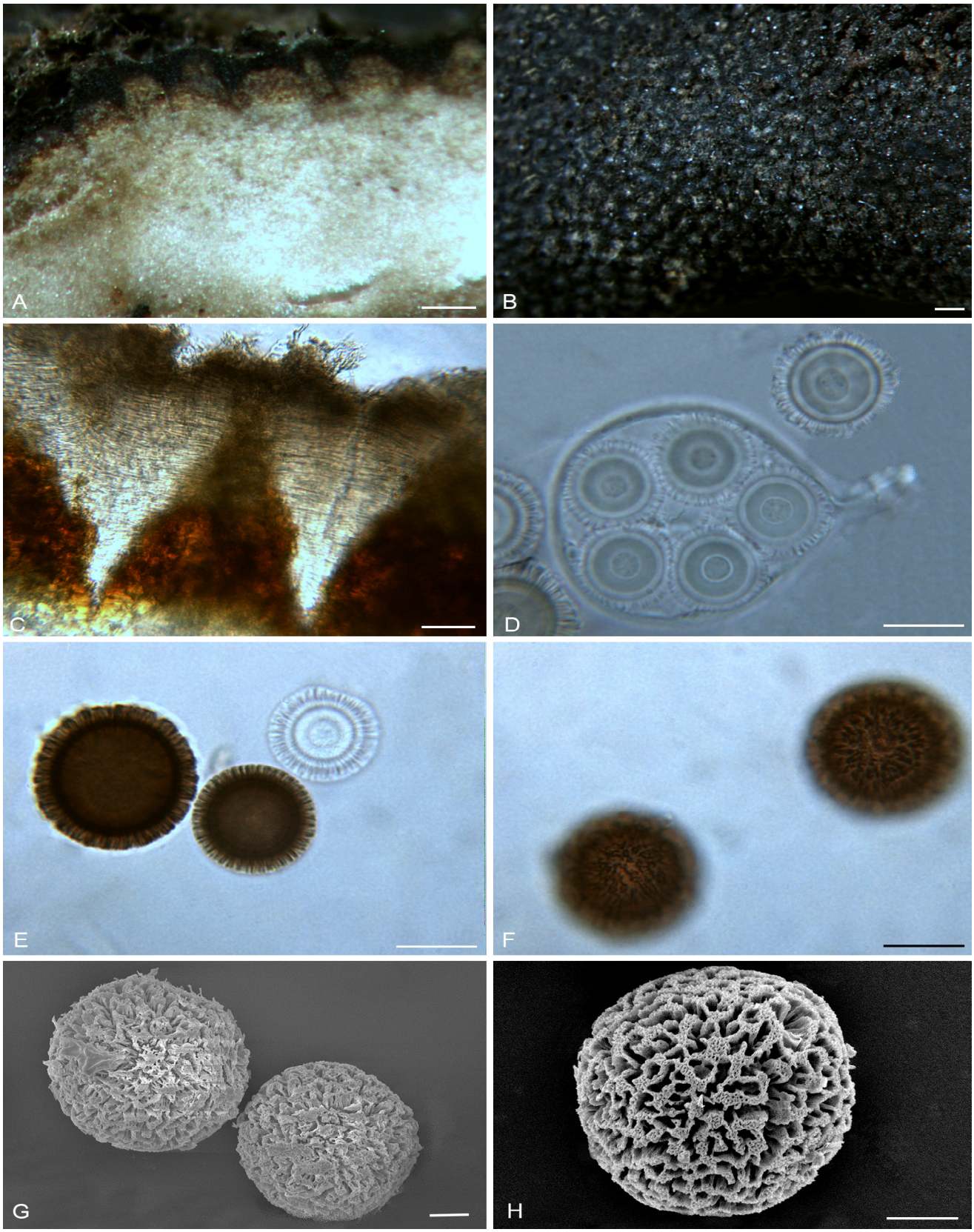


Fig. 1. *Elaphomyces gouldhoytii*. A: Ascoma showing peridium in section. B: Ascoma surface showing conical warts embedded in dark brown mycelium. C: Cross-sectional view of the peridium showing the patches of mycelium filling the spaces between warts. D: Immature ascospores with in an ascus. E: Ascospores in cross-sectional view showing the ornamentation of rods and ridges. F: Ascospores in surface view showing the density of rods and ridges. G: SEM micrograph of ascospores showing the rods and ridges. H: SEM micrograph of an ascospore showing the fused rods that compose the ridges. A–H: OSC 40649 (holotype). Scale bars: A = 2.5 mm, B = 3 mm, C = 90 µm, D = 10 µm, E, F = 18 µm, G = 6 µm, H = 9 µm.

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

Stihler (OSC 149093).

***Elaphomyces septatus* collection studied:** FRANCE, Larrau, St. Joseph Forest, 18 May 1985, M. Gérnard & F. Lescourrent (OSC 149128).

***Elaphomyces maculatus* collection studied:** FH in the Patouillard herbarium (ex. herbarium O. Mattirolo) marked "Portion autotici C. Vittadini".

Note: *Elaphomyces gouldhoytii* is placed in *Elaphomyces* section *Ceratogaster*, subsection *Sclerodermei* because of the lack of yellow, greenish or purplish mycelial patches on the peridial surface (Paz et al., 2017).

The black carbonaceous peridium composed of tall warts and the unusually large spores of *E. gouldhoytii* clearly separate it from all other North American *Elaphomyces* species. The European *E. maculatus* Vittad. (spores 37–41 µm, mean = 39.1 µm) and *E. septatus* Vittad. (spores 30–35 µm, mean = 33.0 µm) have similarly-sized large spores but both of the European species have a smooth, black carbonaceous peridium versus the black tall warts of *E. gouldhoytii*.

Castellano studied *E. septatus* collections from France and Hungary, no authentic or type material of this species could be located. Castellano data (on file at Forestry Sciences Laboratory, Corvallis, Oregon, USA) from OSC 149128 is as follows: Peridial surface black, appearing smooth to the naked eye, covered by dark brown hyphae, spores globose, 30–35 µm, mean = 33.0 µm including ornamentation that appears finely granulate in patches under light microscopy, in section appearing as short spines imbedded in an uneven, lumpy matrix conveying a dark outline to the spore, SEM reveals the spore ornamentation as spines or rods overlain with amorphous, rounded, irregular plates, plate surface roughened.

Castellano studied an *E. maculatus* collection from Italy (FH in the Patouillard herbarium (ex. herbarium O. Mattirolo) marked "Portion autotici C. Vittadini". Castellano data (on file at Forestry Sciences Laboratory, Corvallis, Oregon, USA) on the FH collection in part is as follows: Peridial surface black, nearly smooth, with tiny, widely spaced, low papillae with floccose, green mycelium, spores globose, (35–)37–41(–42) µm, mean = 39.1 µm including ornamentation that appears in surface view as a finely wrinkled bumpy surface, in section appearing bumpy under light microscopy, SEM reveals the spore ornamentation as coarse spines, up to 2 µm tall (see Fig. 2g, h in Castellano et al., 2021).

***Elaphomyces ramulospinus* Castellano, sp. nov.**

[MycoBank ID: MB 843352]

Fig. 2.

Diagnosis: *Elaphomyces ramulospinus* is distinguished from all other species in North America by its tall orange-brown peridial warts and relatively small spores (20–25 µm, mean = 25.0 µm) that are clearly smaller than other *Elaphomyces* in subsection *Muricati* that occur in North America (*E. americanus* Castellano, *E. holstii* Castellano & R.A. Healy, *E. verrucosus* C.W. Dodge, and *E. wazhazhensis* Crabtree & Castellano). The spore ornamentation of tall, forked spines anastomosed to form a fine punctuation to the spore surface is unique in this subsection and clearly differentiate it from other *Elaphomyces* species in Europe.

Etymology: "ramulospinus" ramul – forked, spinus – spines, in reference to the forked spines of the spores.

Type: USA, Florida, Hillsborough Co., Tampa, University of Southern Florida campus, 31 Aug. 1977, J.M. Trappe (holotype OSC 38881).

Description: Ascomata irregularly subglobose, up to 9 mm tall × 30 mm broad. Peridium ± 2 mm thick, outer surface of orange-brown, pyramidal (4–6 sided) warts, up to 400 µm tall, up to 600 µm wide at base, darker near the tips than at base, contiguous with each other at base, warts not uniform over entire surface, warts are smaller on sides and below, in cross-section the warts are mottled yellow and yellow-brown, more evenly yellow near base, grading from pale white to pale gray where inner marbled area begins; subcutis 1.4–1.6 mm thick, outer portion of subcutis irregularly marbled, matrix somewhat globose-shaped, 330–400 µm broad, paler than inter-venation, veins 30–60 µm broad, slightly but distinctly darker than matrix, inner portion of subcutis distinctly darker overall but of similar structure, darker inner portion 200–225 µm in thickness. Gleba spore mass powdery, dark brown to nearly black, with numerous off-white to pale brown mycelial strands arising from an inner peridial wall, and traversing the powdery spore mass. Odor not recorded. Taste not recorded. Peridium two-layered: epicutis, 400–600 µm thick, of golden brown-yellow compact, septate, disorganized, interwoven hyphae, 4–5 µm broad, walls ± 2 µm thick, distinctly and abruptly different from interwoven hyphae, interwoven hyphae stacked perpendicular, hyaline, straight, septate, 3–4 µm broad; subcutis 1.4–1.6 mm thick, of hyaline (somewhat brown near gleba), septate, compact, interwoven hyphae, 3–5 µm broad, walls ± 2 µm thick. Gleba of spores and hyaline, septate, smooth, curly and loosely interwoven hyphae, 1–3 µm broad, walls ± 1 µm thick. Asci hyaline, walls 2 µm thick, variably sized and shaped depending on spore number within, 1–spored asci globose, 27–33 µm broad, 2–spored asci ovate, 28–31 µm broad, 3–spored asci irregular, 29–35 µm broad, 4–spored asci subglobose, 32–37 µm broad, all arising from clustered knots of large, hyaline, short-segmented hyphae, walls ± 1

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

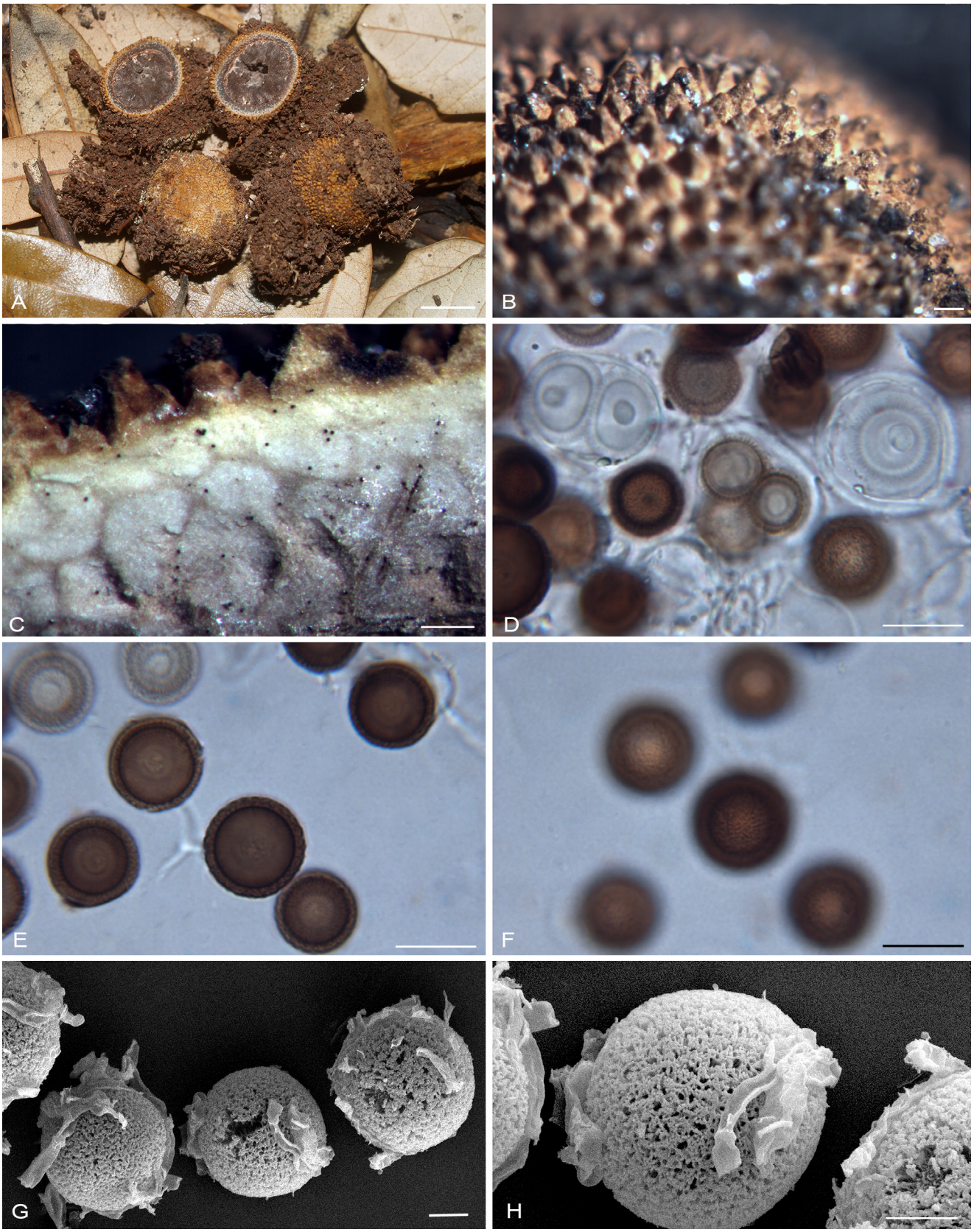


Fig. 2. *Elaphomyces ramulospinus*. A: Ascomata showing peridial surface of warts and peridium in section showing the powdery spore mass of the gleba. B: Ascoma surface showing the tall pyramidal warts. C: Cross-sectional view of the peridium showing the marbled tissue of the inner peridium. D: Asci showing single, double and four-spored asci. E: Ascospores in cross-sectional view showing the ornamentation of tall forked spines forming a continuous surface. F: Ascospores in surface view showing the fine punctation of the spore surface. G: SEM micrograph of ascospores showing the fine spines that anastomosed to form a fine punctate spore surface. H: SEM micrograph of an ascospore showing composition of the fused spines to form the punctate surface. A: T32037; B–H: OSC 38881 (holotype). Scale bars: A = 15 mm, B, C = 500 µm, D–F = 20 µm, G = 6 µm, H = 7.5 µm.

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

µm thick. Spores ornamented, globose, highly variable in size (20–25 (–27) µm, mean = 25.0 µm) or (16–18 µm, these spores appear to be immature or aborted), color brown to dark brown in KOH singly and in mass, ornamentation 2–3 µm tall, ornamentation of tall, forked interconnected spines, spore surface appears finely punctate under light microscopy with a distinct dark inner wall.

Distribution, habit, habitat and season: Known from Florida and Virginia; hypogeous; under *Betula alleghaniensis*, *B. lenta*, *Quercus hemisphaerica*, *Q. laurifolia*, *Q. prinus*, *Q. rubra*, and *Q. virginiana*; January, February, April, June through September, and November.

Other specimens examined: USA, Florida, Alachua Co., Newnans Lake, just south of Windsor, Owens-Illinois County Park, 17 Sept. 1980, J. Trappe (OSC 46707); near Gainesville, 27 Aug. 1977, J. Trappe (OSC 38946); southwest of Gainesville, Sugarfoot Hammock, 13 Jan. 1982, C. Larez (FLAS 54503); Marion Co., Ocala National Forest, Fore Lake, 21 Aug. 1977, J. Trappe (OSC 38882); Polk Co., Ronald Reagan Parkway, just west of Champions Gate Blvd., north side of road next to small pond, 25 Feb. 2012, M. Castellano (OSC 150036); Sumter Co., 4 miles west of Wildwood, 4 Apr. 1947, L.E. Arnold & E. West (FLAS 48170); Wakulla Co., Apalachicola National Forest, Silver Lake Recreation Area, 3 Jan. 2007, D. Mitchell (OSC 150037); Mississippi, Hancock Co., Steenis Space Center, along upper Gainesville rd., 6 Aug. 2007, M.A. Castellano T32037 (OSC); Virginia, Montgomery Co., near Blacksburg, Estes farmland near City Golf course, 20 Nov. 1982, S. Miller 598 (RMS).

Note: *Elaphomyces ramulospinus* is placed in *Elaphomyces* section *Elaphomyces* subsection *Muricati* because of the brown warty peridial surface and the marbled inner peridium (Paz et al., 2017).

The brown, warty peridial surface and marbled inner peridium of *E. ramulospinus* resembles all the other species in *Elaphomyces* section *Elaphomyces* subsection *Muricati* except *E. decipiens* Vittad. from Europe. The small spores (20–25 µm, mean = 25.0 µm) of *E. ramulospinus* are clearly smaller than other *Elaphomyces* in subsection *Muricati* that occur in North America (*E. americanus*, *E. holstii*, *E. verrucosus*, and *E. wazhazhensis*). The spore ornamentation of tall, forked spines anastomosed to form a fine punctuation to the spore surface is unique in this subsection and clearly differentiate *E. ramulospinus* from other *Elaphomyces* species in this subsection. Some specimens were parasitized by *Tolypocladium ophioglossoides* (J.F. Gmel.) C.A. Quandt, Kepler & Spatafora.

Acknowledgements

I thank the following colleagues for sharing *Elaphomyces* collections included in this study: the late J. Kimbrough of Gainesville, Florida, K. LoBuglio of New York, S. Loeb of North Carolina, S.L. Miller of Wyoming, D. Mitchell of West Virginia, C. Stihler of West Virginia, and J.M. Trappe of Corvallis, Oregon. I also appreciate the opportunity to study specimens from the following herbaria: CUP, FLAS, ITCV, OSC, and RMS.

References

Castellano M.A., Beever R.E., Trappe J.M. (2012a) Sequestrate fungi of New Zealand: *Elaphomyces* (Ascomycota, Eurotiales, Elaphomycetaceae). New Zealand Journal of Botany 50: 423–433.

Castellano M.A., Crabtree C.D., Healy R.A., Mitchell D. (2021) Eight new *Elaphomyces* species (Elaphomycetaceae, Eurotiales, Ascomycota) from eastern North America. Fungal Systematics and Evolution 7: 113–132.

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., Guerrero G.G., Jiménez J.G., Trappe J.M. (2012b) *Elaphomyces appalachiensis* and *E. verruculosus* sp. nov. (Elaphomycetaceae, Eurotiales, Ascomycota) from eastern North America. Revista Mexicana de Micologia 35: 17–22.

Castellano M.A., Henkel T.W., Miller S.L., Smith M.E., Aime M.C. (2012c) New *Elaphomyces* species (Elaphomycetaceae, Eurotiales, Ascomycota) from Guyana. Mycologia 104: 1244–1249.

Castellano M.A., Stephens R.B. (2017) *Elaphomyces* species (Elaphomycetaceae, Eurotiales, Ascomycota) 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.

Dodge C.W. (1929) The higher Plectascales. Annales Mycologia 27: 145–184.

Linder D.H. (1939) A new species of *Elaphomyces* from the Great Smoky Mountains National Park. Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society 55: 131–133.

Molia A., Larsson E., Jeppson M., Læssøe T., Larsson K.-H. (2020) *Elaphomyces* section *Elaphomyces* (Eurotiales, Ascomycota) – taxonomy and phylogeny of North Eurpean taxa, with the introduction of three new species. Fungal Systematics and Evolution 5: 283–300.

Paz A., Lavoise C., Barrio L., Richard F., Moreau P.-A. (2012) Propuesta de dos nuevas especies del género *Elaphomyces*, dos primeras citas para la Península Ibérica y una clave de identification de las especies del género para Europa. Boletín Micológico de FAMCAL 7: 85–104.

Paz A., Bellanger J.-M., Lavoise C., Molia A., Ławrynowicz M.,

 © The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

Larsson E., Ibarguren I.O., Jeppson M., Læssøe T., Sauve M., Richard F., Moreau P.-A. (2017) The genus *Elaphomyces* (Ascomycota, Eurotiales): a ribosomal DNA-based phylogeny and revised systematics of European 'deer truffles'. Persoonia 38: 197–239.

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.

Trappe J.M., Guzmán G. (1971) Notes on some hypogeous fungi from Mexico. Mycologia 63: 317–322.

Trappe J.M., Kimbrough J.W. (1972) *Elaphomyces viridiseptum*, a new species from Forida. Mycologia 64: 646–649.

Zhang B.C., Minter D.W. (1989) *Elaphomyces spinoreticulatus* sp. nov., with notes on Canadian species of *Elaphomyces*. Canadian Journal of Botany 67: 909–914.

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

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 [3]

Sota Hatakeyama[1,2*], Takamichi Orihara[3]

[1] 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嚢菌の属である。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

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

序論

ツチダンゴ属 *Elaphomyces* T. Nees は子嚢菌門ユーロチウム菌綱ユーロチウム目ツチダンゴキン科に属し、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いくつか行われ（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（methylarsonous 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

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

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（ニッ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（埼玉県の山名）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. persoonii* 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、子嚢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）。

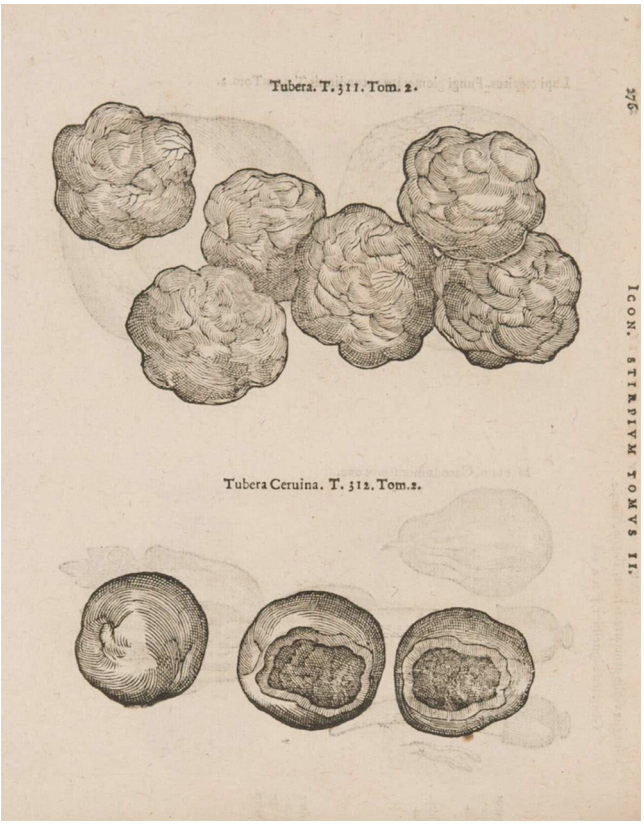


図 1. “Tubera cervina”. L'Obel (1591) から転載.

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

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

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。

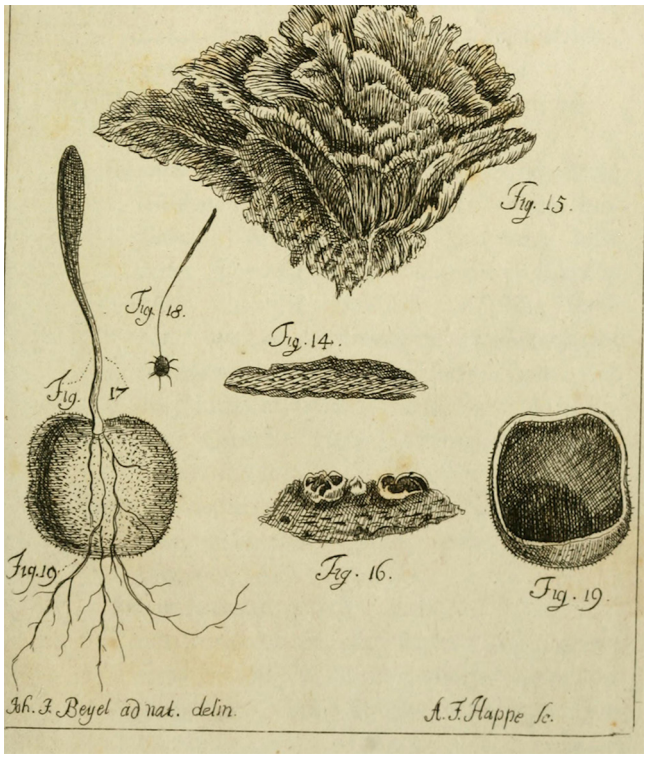


図 2. *Elaphomyces muricatus* のレクトタイプ（Fig. 19）. Willdenow (1787) から転載.

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

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

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

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. *Ascoscleroderma* (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が選定され、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。外皮断面にマーブ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* は外皮断面がマーブ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きている（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、

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

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 dissensucirca eas. T. III. Ebrodvni, Yverdon.

Braeuer 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) Sequestrate 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-PineRegion. 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 fȍldalatti 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 cognitas ad genera relatas, cum diferentiis 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

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

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, Bruyerii 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., Ibarguren 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 breuibus 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. Boletin 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.

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. Offiicina 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.

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

観察記録 (Observation)

琉球列島におけるツチダンゴ属生のトリポクラジウム属（オフィオコルディセプス科）について

Report of *Tolypocladium* (Ophiocordycipitaceae) parasitizing *Elaphomyces* in Ryukyu Archipelago

盛口 満

Mitsuru Moriguchi

沖縄大学人文学部，〒902-8531 沖縄県那覇市国場 555
Faculty of Humanities, Okinawa University, 555 Kokuba, Naha-shi, Okinawa 902-8531, Japan
E-mail: kamage@okinawa-u.ac.jp

Article Info: Submitted: 22 August 2022 Published: 31 December 2022

はじめに

いわゆる菌生冬虫夏草と呼ばれる、地下生菌のツチダンゴ類に寄生するトリポクラジウム属（オフィオコルディセプス科）は、既知種として日本から少なくとも 16 種が知られているのに加え、19 種もの未記載種も報告されている（Yamamoto et al., 2022）。鹿児島県沖の屋久島・種子島から台湾に近接している与那国島にかけての琉球列島からも、菌生冬虫夏草の報告はあり、特に奄美大島からは、「アマミ」と名付けられた複数の菌生冬虫夏草が見つかっている（日本冬虫夏草の会、2014）。奄美大島においての菌生冬虫夏草の主な発生期は春季（2 ～ 4 月）であり、2010 年 3 月中旬に同島で調査を行った山本航平さんは、ハナヤスリタケ（*Tolypocladium ophioglossoides* (Ehrh. ex J.F. Gmel.) Quandt, Kepler & Spatafora、クビジロアマミタンポタケ（*Tolypocladium* sp.）、アマミコロモタンポタケ（*Tolypocladium* sp.）、ナガホウシアマミコロモタンポタケ（*Tolypocladium* sp.）、アマミキカイタンポタケ（*Tolypocladium* sp.）、ジュウゴホウシタンポタケ（*T. capitatum* (Holmsk.) Quandt, Kepler & Spatafora に近縁な仮称種）を確認、報告している（山本、2011）。

琉球列島における冬虫夏草相

従来、琉球列島の中で菌生冬虫夏草を含む冬虫夏草相の報告がなされてきたのは、主に奄美大島と西表島という限られた島に関してである。琉球列島の中でも例えば宮古島や波照間島等は隆起珊瑚礁からなる低島に分類される島々であり、このような島には山や川がほとんどなく、原生的な森林も残されていないため、冬虫夏草の発生はあまりのぞめない。一方、高島に分類される奄美大島や西表島には山地や河川が発達し、原生的自然がよく残されていることから、発生する冬虫夏草の種類は多い（例：山本（2020）など）。同じく高島に分類される屋久島に関しては、河川が発達し、原生的自然もよく残されているものの、奄美大島、西表島に比べるとあまり調査が行われてこなかったという経緯がある。石垣島の場合は隣島の西表島において調査が行われてきた関係で、これまで注目がなされてこなかった。また、沖縄島の場合、南部は低島的環境であり冬虫夏草の発生に適しておらず、北部はヤンバルとよばれる森林地帯があり高島的な環境となっているものの、奄美大島、西表島、屋久島といった島々の森に比べると、地形は平坦地に乏しく、ダム化されている河川も多いため、冬虫夏草の発生環境としては条件が良くない。このため、沖縄島に関しても、長年、冬虫夏草の調査がなされてこなかった。また、冬虫夏草の多くの種は梅雨時期（琉球列島では 5 ～ 6 月）が発生のピークであるため、一般の冬虫夏草の探索では、菌生冬虫夏草の発生シーズン（2 ～ 4 月）とずれがある。このため、離島における冬虫夏草調査においては、菌生冬虫夏草を目的とした場合でなければ、菌生冬虫夏草を見いだせないことも多い。こうしたことから、琉球列島の菌生冬虫夏草相や、その生態については、まだわかっていないことが多い状況である。

沖縄島における調査地の概況

著者は以前から冬虫夏草に興味を持っていたが、2000 年に沖縄島に移住し、以後、琉球列島の冬虫夏草の調査を継続してきた。沖縄島は在住地であるため、季節を変えて冬虫夏草の

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

探索をおこなうことができ、結果、菌生冬虫夏草も見出すことができた。また、同じ琉球列島に所属し、かつ、それまであまり冬虫夏草の調査がなされていなかった屋久島も、2002 年以降、年一度は訪れて冬虫夏草の調査を行うことを継続してきた。屋久島の場合、季節を変えての複数回の調査は困難であったので、菌生冬虫夏草については、主に島在住で冬虫夏草に興味を持っている写真家の山下大明さんらと情報や標本をやりとりしながら調査を行ってきた。（石垣島に関しても、ここ数年、冬虫夏草の調査を行っているが、菌生冬虫夏草については未調査の状態である）。本稿では、これらの調査の知見を踏まえ、琉球列島の菌生冬虫夏草について、これまであまり報じられることのなかった沖縄島の発生状況を軸にして紹介しながら、あわせて屋久島の菌生冬虫夏草についても触れることにする。

先に少し触れたように、沖縄島北部、ヤンバルの森はオキナワジイを主体とした照葉樹林におおわれるものの、冬虫夏草の発生適地に乏しい。平坦地が少ないこと、川の上流部がダム化されていることに加え、伐採によって二次林化したところも多く、湿度を好む冬虫夏草の発生場所は限られているのである。ヤンバルの森で冬虫夏草を探索して 20 年がたつが、ヤンバルの森の中で菌生冬虫夏草を見出した林分はわずかに 3 か所にすぎず、そのうち 1 か所（A：国頭村・与那覇岳周辺）は、わずか 1 メートル四方に限られるような発生環境である。この場所は沢沿いの道脇で、周囲の森林はオキナワジイを含む照葉樹林ではあるが、やや二次林的な林相の場所だ。もう 1 か所（B：国頭村・西銘岳周辺）も限られた 1 種の菌生冬虫夏草が数度、見いだせたにすぎないような発生環境である。ただし、この場所は、オキナワジイに加え、直径の太いオキナワウラジロガシも見られる谷沿い（ただし水流は見られない）の原生的な林分であり、菌生以外の冬虫夏草は複数種見つかっている。残る 1 か所（C：国頭村・与那覇岳周辺）がヤンバルの中では、最も菌生冬虫夏草の発生が多い地点であり、小さな涸谷に面した斜面に周囲に比べ直径の太いオキナワジイが見られる。ただし、この場所も 15 メートル四方ほどの範囲が発生場所で、かつ数年前の台風で林冠木（オキナワジイ）が倒れて後は乾燥化したためか、ほとんど菌生冬虫夏草が見出せなくなっている。以下、このような限られた発生環境で見いだせた沖縄島の菌生冬虫夏草、および屋久島の菌生冬虫夏草について紹介する。一部の種については、子実体と二次胞子を図示した（図 1）。

各種の説明

ジュウゴホウシタンポタケ（*T. capitatum* 近縁種）

地中のツチダンゴから、太い柄が伸び、先端の結実部はタンポ状。一つのツチダンゴから 1 ～ 5 本ほどの子実体が伸びる。沖縄島産のサンプルの結実部の直径は 5 mm から 1 cm ほど。日本冬虫夏草の会の武田桂三さんにサンプルを送り、検鏡をしていただいた結果、子嚢胞子が 15 個の二次胞子に分裂す

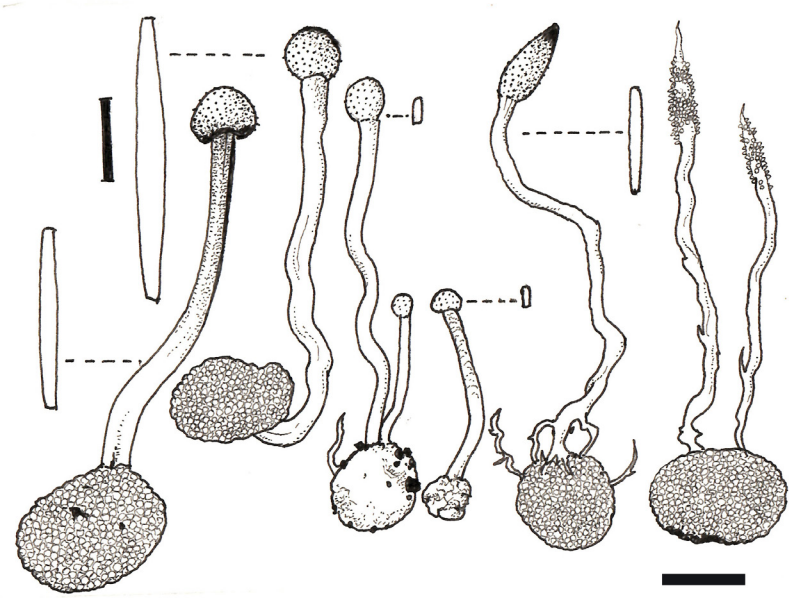


図 1. 沖縄島から見つかった菌生冬虫夏草．左から，ジュウゴホウシタンポタケ（*Tolypocladium capitatum* 近縁種），ヌメリタンポタケ（*T. longisegmentatum*），アマミコロモタンポタケ（*Tolypocladium* sp.），ミヤマタンポタケ（*T. intermedium* f. *michinokuense*），広東虫草類似種（*T.* cf. *guangdongense*），アマミツチダンゴツブタケ（Ophiocordycipitaceae sp.）．よく似た形態のものでも，種が異なると二次胞子のサイズやホスト（地下生菌のツチダンゴ類）が異なっている．破線で結んだものが，それぞれの二次胞子．横向きと縦向きのスケールバーは，それぞれ子実体と二次胞子に対応し，それぞれ 10 mm と 10 µm を示す．

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

ることが確認された。また、子嚢胞子の一方の先端に由来する二次胞子は長い（31.0–38.6 µm）のに対し、もう一方の先端部と内側の二次胞子の長さは 20.0–34.8 µm（平均 27.9 µm）であった（武田私信）。先に紹介したように、本種は奄美大島からも報告されている。外部形態はタンポタケ（*T. capitata*）と区別できないが、胞子はタンポタケが 16 個の二次胞子に分裂するのに対し、本種は 15 個の二次胞子に分裂する。タンポタケは全国的にみられるほか、またアジア、ヨーロッパ、北米にも分布する（Yu et al., 2021）が、ジュウゴホウシタンポタケは、今のところ、沖縄島、奄美大島、屋久島でのみ、見出されている。またこれらの島におけるジュウゴホウシタンポタケの発生期はいずれも春季（3 月～ 4 月）である。一方、奄美大島では 6 月下旬に山本さんがタンポタケを見出している（山本、2020）。また屋久島でも島在住の斉藤俊浩さんが 10 月に標高 1000 メートルほどのツガの根元からタンポタケを見出している（沖縄島ではタンポタケは未見である）。ジュウゴホウシタンポタケとタンポタケは、二次胞子の違いだけでなく、発生期も異にしているようだ。沖縄島では C 地点で継続的に発生が見られるが、発生数には変動があり、複数個体が見出せる年もあれば、1 個体のみ或いはまったく発生が見られなかった年もある。

ハナヤスリタケ（*T. ophioglossoides*）

ツチダンゴ属の子実体から細根状の柄が伸び、地上部の結実部は円筒形の菌生冬虫夏草。一般にみられるハナヤスリタケは、地中の細根部は赤茶色をしているが、沖縄島産のものは白色である。武田さんによると、奄美大島産のものも同様の特徴であるという。また、武田さんの検鏡結果によると、128 個に分かれる二次胞子の長さの平均は 2.9 µm（盛口、2015）。全国的にみられる種類であり、また日本以外のアジアにも普通で、ヨーロッパや北米にも分布する（Yu et al., 2021）。屋久島での発生期は 1 ～ 3 月で、沖縄島では 2 月に発生が見られる。沖縄島では A および C 地点で複数年見られたが、近年、発生を確認できていない。

ヌメリタンポタケ（*T. longisegmentatum* (Ginns) Quandt, Kepler & Spatafora）

全国的に発生が見られるほか、ヨーロッパや北米にも産する（Yu et al., 2021）。A 地点は、道わきの、わずか 1 メートル四方ほどの平坦地であるが、この場所に、2 月ごろ、ヌメリタンポタケ、エゾタンポタケ、ハナヤスリタケの発生が見られる。ただし最初に気づいた 2013 年から 16 年まで連続して発生が確認されたのち、まったく見られなくなってしまった。ヌメリタンポタケとエゾタンポタケは褐色のツチダンゴ属から発生する、互いに外見上はよく似た種類であるが、この場所で見つかったものを比較するとヌメリタンポタケのほうが結実部はやや大きく、長径は 7 mm ほどで、エゾタンポタケのほうの長径は 4.5 mm ほどであった。また、胞子の大きさは明らかに異なっており、武田さんの検鏡データによれば、エゾタンポタケは 9 個の二次胞子に分裂するが両先端部の二次胞子の長さは 19.3–27.7 µm、内側の二次胞子の長さは 28.9–41.0 µm であるのに対し、ヌメリタンポタケは 64 個の二次胞子に分裂し、その長さは平均で 4.9 µm であった（武田、2014）。屋久島においての発生期は 4 月。

エゾタンポタケ（*T. intermedium* f. *intermedium* (S. Imai) Quandt, Kepler & Spatafora）

本州以北および、屋久島、沖縄島から報告されている。海外からはアメリカからの報告がある（Yu et al., 2021）。沖縄島における発生状況、および形態の特徴は上記の通りである。屋久島での発生期は 4 月。

ミヤマタンポタケ（*T. intermedium* f. *michinokuense* (Kobayasi & Shimizu) Quandt, Kepler & Spatafora）

表面が白色または淡紫色の綿質でおおわれるコロモツチダンゴ（またはその近縁種）から発生する、子実体も上記の種類に比べずっと小ぶりな菌生冬虫夏草であり、沖縄島産のものは高さが 21–31 mm、結実部の直径は 2.5–3.5 mm であった。全国的にみられるが、沖縄島では B 地点でのみ、1 月に複数回見いだせたのみ（B 地点では本種以外の菌生冬虫夏草を見いだせていない）。武田さんの検鏡データによると、88–104 個に分裂する二次胞子の平均の長さは 4.0 µm（盛口、2009）。屋久島では今のところ未発見。

アマミコロモタンポタケ（*Tolypocladium* sp.）

奄美大島で初めて見つかったため、この和名がある。ミヤマタンポタケよりは大きいが、ほかの菌生冬虫夏草と比べると小型の種類。沖縄島産の子実体の長さは 29–41 mm、結実部の直径は 3.3–3.6 mm。武田さんの検鏡によると、二次胞子は 64–103 個に分裂し、その長さは 2.4–5.8 µm、平均 3.5 µm であった（武田、2014）。ホストは直径が 11–13 mm のツヅレシロツチダンゴの仲間。沖縄島では C 地点でのみ見つかっているが、発生数にはばらつきがあり、多数見つかった年もあれば、まったく見られなかった年もある。沖縄島における発生期は 2 月。屋久島では未見。

広東虫草類似種（*T.* cf. *guangdongense* (T.H. Li, Q.Y. Lin & B. Song) V. Papp）

褐色のツチダンゴ属から発生する。子実体はつくしの先端部を思わせる円筒形で暗色。広東虫草は中国産の個体に基づき記載され、Yu らの総説においても、分布は中国のみとされている（Yu et al., 2021）。ただし、それと同種と思われるものが、沖縄島や茨城県など日本の各地から散発的に見つかっている。

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

沖縄島産のものは、武田さんの検鏡結果によると、16 個の二次胞子に分裂し、11.4–18.9 µm、平均 13.8 µm であった（武田、2013）。茨城県の発生地も照葉樹林であり、照葉樹林帯に見られる菌生冬虫夏草であろう。沖縄島では 5 月中旬、C 地点でただ一度だけ見つかった。

アマミツチダンゴツブタケ（Ophiocordycipitaceae sp.）

本種も奄美大島で初めて見つかり、この和名がつけられた。ツチダンゴから発生。他の菌生冬虫夏草と異なり、子実体の結実部に裸生の粒状の子嚢殻がつく。また、日本各地で見つかっているが、いずれも散発的、偶発的にみられる。このため本種は菌生冬虫夏草の重複寄生菌ではないかとも考えられるが、まだ確かめられていない（おそらく *Tolypocladium* 属ではないであろう）。沖縄島では C 地点で、6 月に、複数個体の発生が一度だけ確認されたのみ。屋久島では未見。

クビジロアマミタンポタケ（*Tolypocladium* sp.）

奄美大島で初めて見つかったため、この和名がある。屋久島で 1 ～ 3 月、照葉樹林帯で見出されている。屋久島産のサンプルのデータは、子実体の長さ 73 mm。結実部の径は 17 mm。武田さんの検鏡結果では、16 個に分裂する二次胞子は、両端に位置するものはやや長く、長さの平均は 27 µm、内側の二次胞子の長さの平均は 26 µm である（盛口、2016）。沖縄島では未見。ツチダンゴから発生し、子実体はタンポ型でタンポタケに類似するが、柄の色が灰色であり、結実部はひしゃげた形をしている（ただし、屋久島産のサンプルでは結実部は球形に近かった）。

エリアシタンポタケ（*T. valvatistipitatum* (Kobayasi) Quandt, Kepler & Spatafora）

白い柄の先に、オリーブ色がかった円筒形の結実部をつけるが、結実部との境界部に襟巻状のきれこみがあるという、際立った特徴をもっている。夏季（8 月）、屋久島の高地（標高 1000 メートル付近）のツガの根本のツチダンゴに寄生しているものが見つかっている。本種は屋久島では標高の高いところでしか見ていないため、沖縄島には分布していないものと思われる。

なお、奄美大島からはほかにナガホウシアマミコロモタンポタケ（*Tolypocladium* sp.）やアマミカイキタンポタケ（*Tolypocladium* sp.）などの未記載種の発生が知られているが、沖縄島および屋久島からはいずれも発見されていない。

おわりに

以上のように、琉球列島の菌生冬虫夏草について記すとしながら、ごくわずかな知見しか紹介できないのが現状である。琉球列島の照葉樹林帯の菌生冬虫夏草の主な発生シーズンは 2 ～ 4 月であるが、今後、この時期に、これまで調査を行ったことのない西表島、石垣島などの菌生冬虫夏草について調査を行う必要を感じている。また、沖縄島での継続的な調査の折に、沖縄島にはタンポタケやクビジロアマミタンポタケなどの種が分布しているのかという点も気にしていきたい。同様、屋久島に関しても、現在記録できている種（6 種）よりも、さらに多くの種が見られるのではないかと考えている。なによりもまず、沖縄島でより多くの菌生冬虫夏草の発生地を確認する必要があるのは言うまでもない。

謝辞

つたない報告となってしまったが、本報告の執筆を勧めてくださり、また菌生冬虫夏草をはじめ冬虫夏草全般について常に教えていただいている山本航平さん、屋久島での共同調査を行っている山下大明さん、斉藤俊浩さん、サンプルの検鏡と同定をお願いしている武田桂三さんに、あらためてお礼を申し上げて筆をおきたい。

引用文献

盛口満（2009）沖縄島の冬虫夏草（2）．冬虫夏草 29: 55–57.

盛口満（2015）琉球列島の冬虫夏草（その 6）．冬虫夏草 35: 55–58.

盛口満（2016）琉球列島の冬虫夏草（その 7）．冬虫夏草 36: 24–25.

日本冬虫夏草の会（編）（2014）冬虫夏草生態図鑑．誠文堂新光社，東京．

武田桂三（2013）琉球列島の冬虫夏草（その 4）検鏡結果．冬虫夏草 33: 22–26.

武田桂三（2014）琉球列島の冬虫夏草（その 5）の検鏡結果．冬虫夏草 34: 38–40.

山本航平（2011）2010 年度冬虫夏草調査確認記録．冬虫夏草 31: 86–99.

山本航平（2020）日本各地の調査記録．冬虫夏草 40: 57–69.

Yamamoto K., Sugawa G., Takeda K., Degawa Y. (2022) *Tolypocladium bacillisporum* (Ophiocordycipitaceae): A new parasite of *Elaphomyces* from Japan. Truffology 5: 15–21.

Yu F.M,, Thilini Chethana K.W., Wei D.P., Liu J.W., Zhao Q., Tang S.M., Li L., Hyde K.D. (2021) Comprehensive review of *Tolypocladium* and description of a novel lineage from southwest China. Pathogens 10: 1389.

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

観察記録 (Observation)

兵庫県内で採集されたヌメリタンポタケの白色子実体（アルビノ）の発生状況の長期的推移

Long-term observation of albino fruitbodies of *Tolypocladium longisegmentum* collected in Hyogo, Japan

平山 吉澄

Yoshizumi Hirayama

兵庫県姫路市
Himeji-shi, Hyogo, Japan
E-mail: hirayama-y@sound.ocn.ne.jp

Article Info: Submitted: 12 October 2022 Published: 31 December 2022

はじめに

著者は 1993 年 4 月に、兵庫県赤穂市のスダジイ、コジイ林において、ヌメリタンポタケ（*Tolypocladium longisegmentatum* (Ginns) Quandt, Kepler & Spatafora）の白色子実体（アルビノ）を兵庫県内で初めて採集したので報告する。ヌメリタンポタケの白色子実体（アルビノ）は以下、シロヌメリタンポタケ（仮称）と記す。

発生地は兵庫県赤穂市周世の千種川東岸に位置する高雄山で、頂上部付近の周囲が小高いカルデラ状の盆地である。発生地は広葉樹主体の森で、スダジイ、コジイにモミが数本混じる。周囲から雨水が集まり、狭い谷から盆地外へと山を流れ下る地形となっており、林内には 2 つの小さな池と井戸が存在する。また、広葉樹林内には歴史的に有名な忠臣蔵の大石内蔵助とゆかりがある神護寺跡（林内の案内板より）が在り、神護寺跡周辺以外の部分は「赤穂ふれあいの森」として整備され、キャンプや地元自治会の祭行事等に利用されている。

経緯

シロヌメリタンポタケ（仮称）や発生地環境の変化に関する現在までの経過を以下、年度順に報告する。

1989 年

シロヌメリタンポタケ（仮称）の発生地を含む兵庫県赤穂市周世、高雄山神護寺周辺の森 1.4 ha が兵庫県の環境緑地保全地域に指定され、案内パンフレットが作成された。

1993 年

3 月 8 日、そのパンフレットで高雄山神護寺のスダジイ群落の存在を知り、赤穂市でのきのこ調査観察を開始した。神護寺周辺の森へ初めて足を踏み入れると恐ろしいほど暗く、目が慣れるまで進めなかった。森の中には人が住まなくなって久しい古い平屋（神護寺庫裡跡）が在り、その周囲の林床は全て苔で覆われていて、上層からの僅かに差し込む光の光景は案内パンフレットに記載されていた通り、正に「幽玄」といった雰囲気だった。著者にとって、この様に上層が発達し高湿度な林内に身を置くことは初めての体験だった。

4 月 1 日、林内の盆地最深部にある扇状地で初めてシロヌメリタンポタケ（仮）に出会い、同時に林内 5 か所で群生していたヌメリタンポタケ 1 本との比較写真を撮った（図 1）。これら 2 種の標本は当日に姫路科学館へ収めた。

図 1. シロヌメリタンポタケ（仮）（右）とヌメリタンポタケ（左）.

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

4 月 18 日、林内 2 か所目の発生地を見付け、シロヌメリタンポタケ（仮）の生態写真を撮影した。

6 月 4 日、神戸新聞に写真が掲載された。兵庫教育大学生物学教室の山口修教授へシロヌメリタンポタケ（仮）の標本を寄託した。

1995 年

6 月 10 日～ 7 月 9 日、姫路科学館の「冬虫夏草展」で標本と写真が展示された。

赤穂市により、高雄山神護寺裏参道の修理が行われ、林内中央を横断する苔むした歩道にも砕石が敷かれた。これにより、森林の空中湿度が少し低下し始めた。

1996 年

4 月 25 日、シロヌメリタンポタケ（仮）を撮影し、標本を姫路科学館へ収めた。

赤穂市による高雄山里山整備事業で、見晴らしを良くするために小高い周辺の頂上部の樹木が伐採され、山頂部への遊歩道が作られた。森の老木も併せて伐採され、森林内は以前よりも明るく、風通しも良くなったが、一段と空中湿度が低下した。

1998 年

3 月 21 日、2 か所目の発生地にてシロヌメリタンポタケ（仮）を撮影し、標本と写真を冬虫夏草菌研究会の杉山信夫氏へ寄託した（図 2）。この写真は後に「冬虫夏草菌研究会通信」の創刊号表紙にモノクロで使用された。

図 2. 1998 年に発生したシロヌメリタンポタケ（仮）.

1999 年

3 月 18 日、シロヌメリタンポタケ（仮）を撮影し、8 本を確認した。

4 月 29 日、老菌を確認した。

赤穂市による「赤穂ふれあいの森」事業で、簡易宿泊施設の高雄山荘やキャンプ施設、トイレ、フィールドアスレチック、展望舎等が整備された。また、林内を横断する歩道も拡幅され、上下水道の配管などが埋設された。同時に環境緑地保全地域内の古木も間引伐採され、より明るい森になったが、林内の空中湿度はより一段と低下した。

2001 年

3 月 3 日～ 3 月 31 日、姫路科学館の「きのこの不思議展」でシロヌメリタンポタケ（仮）の標本が展示され、同時に発行された冊子に生態写真が掲載された（図 3）。

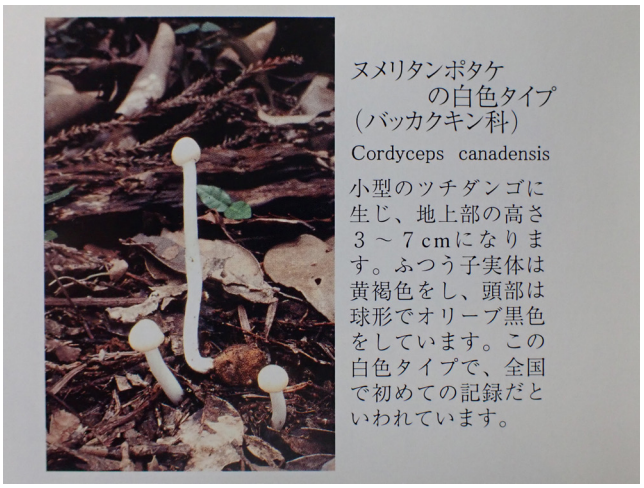


図 3. 姫路科学館の「きのこの不思議展」冊子（小松保彦 [編]、「きのこの不思議展」図録、p. 10、姫路科学館 [2001 年]）に掲載（姫路科学館の許可を得て転載）. 撮影：平山吉澄.

2003 年

3 月 22 日、3 月 29 日、4 月 12 日、シロヌメリタンポタケ（仮）を撮影した。

4 月 18 日、シロヌメリタンポタケ（仮）を 2 か所目の発生地にて撮影した（図 4）。

4 月 20 日、成熟子実体を採取した。

4 月 25 日、標本と写真を幼菌の会・日本菌学会会員の奥沢康正氏へ寄託した。

2005 年～ 2008 年

著者自身の重点観察地を他の地域へ移したこともあって、タイミング良く訪れることが出来なくなり、撮影はしていないが、老菌に出会う等して発生は確認出来ていた。しかし、発生子実体数は減少していき、出会えない年も有った。

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

図 4. 2003 年に発生したシロヌメリタンポタケ（仮）.

この間に林床を覆っていた苔の面積が激減しており、5 か所で群生していたヌメリタンポタケの発生が 2 か所となり、その発生量も激減した。

2009 年

3 月 28 日、ヌメリタンポタケは発生していたがシロヌメリタンポタケ（仮）には出会えなかった。

2010 年以降

大雨で盆地周辺部の小高い頂上部から表土が流出し、発生場所である扇状地が土砂で覆われてしまった。同じ頃、井戸の背後に在った高さ 7 メートル程の石垣も崩落し、神護寺庫裡跡の平屋も倒壊してしまった。

近年

残る一か所の発生場所もかなり乾燥化し、ヌメリタンポタケをはじめ、カラムラサキハツやキチャワンタケ等、かつてその時期に発生していた菌類も見られなくなった。

終わりに

市民に、もっと自然に親しんでもらおうと「赤穂ふれあいの森」事業を行うことには理解出来るが、兵庫県が環境緑地保全地域に指定したのであれば、環境や生物多様性保全に十分配慮し、もっとダメージの少ない、別の方法や事業内容にするべきだったと考える。

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

その他普及記事 (Other articles)

論文紹介 : アーバスキュラー菌根菌胞子果のクローナル胞子集団

Introduction to "Clonal spore populations in sporocarps of arbuscular mycorrhizal fungi"

大和 政秀

Masahide Yamato

千葉大学教育学部, 〒 263-8522 千葉県千葉市稲毛区弥生町 1-33
Faculty of Education, Chiba University, 1-33, Yayoi-cho, Inage-ku, Chiba 263-8522, Japan
E-mail: myamato@chiba-u.jp

Article Info: Submitted: 25 October 2022 Published: 31 December 2022

アーバスキュラー菌根（AM）菌 *Rhizophagus irregularis* (Błaszk., Wubet, Renker & Buscot) C. Walker & A. Schüßler、*Diversispora epigaea* (B.A. Daniels & Trappe) C. Walker & A. Schüßler の胞子果がクローン胞子によって構成されていることを Yamato et al. (2022) で明らかにしたので、本普及記事にて紹介する。

ケカビ門（Mucoromycota）、グロムス亜門（Glomeromycotina）に属するアーバスキュラー菌根（AM）菌は陸上植物と 4 億年以上共生関係を営んできたと考えられているが（Redecker et al. 2000）、これまで有性生殖体の報告例は存在しない。AM 菌の菌糸体には隔壁が存在しないため、AM 菌は多核体として知られており、さらに AM 菌のリボソーム RNA 遺伝子（rDNA）には多型がみられる（Sanders et al., 1995）。このことから、AM 菌が遺伝情報の異なる核を有する多核体（ヘテロカリオン）である可能性とともに、ヘテロカリオシスの中で適切な核が選抜されることによって、クローン増殖によって蓄積しうる有害遺伝子が排除される仕組みがあるのではないかと議論されてきた（Hijri & Sanders, 2005; Young, 2015）。しかし、Maeda et al. (2018) が *Rhizophagus irregularis* のゲノム解析を行い、単一菌のゲノム内に rDNA の多型が見られることを明らかにするとともに、Ropars et al. (2016) によって *R. irregularis* において単一種の核によって構成されるホモカリオンと二種の核によって構成されるダイカリオンの系統が存在することが明らかとなり、少なくとも *R. irregularis* においては、AM 菌のヘテロカリオン説については否定されている。さらに、Ropars et al. (2016) は *R. irregularis* のダイカリオンの系統では交配型（mating type: MAT）領域の遺伝子がヘテロで存在することが示され、このパターンは担子菌門、子のう菌門などの有性生殖を行う菌類と類似していることから、本種においても有性生殖が行われている可能性が示唆される。

多くの AM 菌では、単一の胞子を土壌中に形成することが知られているが、Glomeraceae、Diversisporaceae の一部の菌では複数の胞子がクラスター状に形成され、さらに着色した菌糸あるいは小胞によって覆われた胞子果を土壌表面に形成する種も知られている。胞子果が菌糸で覆われる形態はケカビ門ケカビ亜門（Mucoromycotina）に属するアツギケカビ属（*Endogone*）の接合胞子果と類似しているため（Yamamoto et al., 2015）、本研究ではこのような AM 菌胞子果において有性生殖が行われる可能性について検証した。

既にゲノムが解析されている 2 種の AM 菌、*R. irregularis*（Glomeraceae）と *D. epigaea*（Diversisporaceae）を対象とし、これらの胞子果内の胞子の形態観察を行なった。

Rhizophagus irregularis は 4 胞子果（CE1405, CE1901, CE1903, CE2001）を 2 ヶ所の自生地（東京都多摩市、神奈川県厚木市）から、*D. epigaea* も 3 胞子果（CE2018, CE2022, CE2105）を 2 ヶ所の自生地（茨城県常陸太田市、栃木県那須烏山市）から、それぞれ採取した（表 1）。*R. irregularis* はいずれもクスノキの樹下に、*D. epigaea* はいずれもスギの樹下に見られた。

Rhizophagus irregularis の胞子果は 23 × 12 mm で土壌表面に現れ（図 1A）、直径 (28.7–)63.9(–90.1) × (41.3–)80.6(–134.3) µm の倒卵型の黄色い小胞によって覆われる（図 1B, C, D）。この小胞の層の直下には直径 (58.9–)83.0(–104.1) × (60.9–)85.3(–111.0) µm の褐色の胞子が形成される（図 1C, D, E）。胞子壁の厚さは (4.9–)6.5(–8.4) µm で、2 層あるいは 3 層からなる（図 1E, F）。

Diversispora epigaea の胞子果は 19 × 14 mm で土壌表面に現れ、白色あるいはオレンジ色の菌糸によって覆われる（図 2A, B）。この菌糸層の直下には直径 (175.5–)214.0(–265.1) × (175.9–)225.2(–268.4) µm の褐色の胞子が形成される（図 2C）。胞子壁の厚さは (10.2–)16.2(–22.7) µm で、厚い laminated wall (8.0–)13.7(–18.2) µm と外側の薄い壁 (1.5–)2.5(–3.5) µm によって

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

表 1. アーバスキュラー菌根菌胞子果の供試サンプルと採取地

種	サンプルNo.	採取日	採取地	東経	北緯
Rhizophagus irregularis	CE1405	2014年5月31日	神奈川県厚木市飯山	139.30	35.47
	CE1901	2019年5月12日	東京都多摩市永山	139.44	35.62
	CE1903	2019年5月15日	神奈川県厚木市飯山	139.30	35.47
	CE2001	2020年5月24日	神奈川県厚木市飯山	139.30	35.47
Diversispora epigaea	CE2018	2020年12月15日	茨城県常陸太田市真弓町	140.58	36.55
	CE2022	2020年12月15日	茨城県常陸太田市真弓町	140.58	36.55
	CE2105	2021年11月14日	栃木県那須烏山市大木須	140.22	36.61

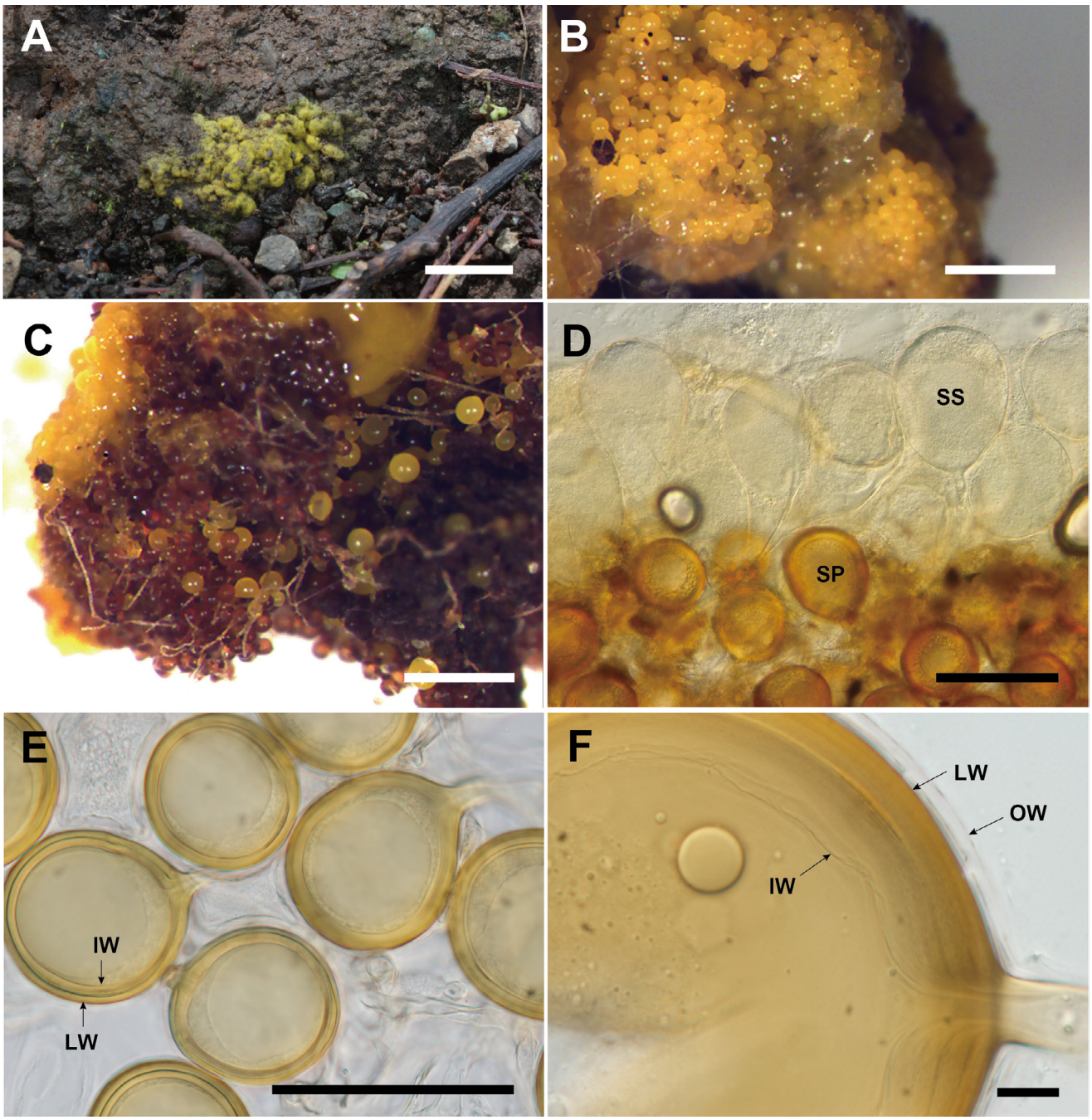


図 1. *Rhizophagus irregularis*（Yamato et al. (2022) から許諾を得て転載）. A: 胞子果. B: 胞子果表面の小胞. C, D: 胞子果内の胞子と小胞. E: 胞子果内の胞子. F: 胞子壁. SS, swollen structure; SP, spore; IW, inner wall; LW, laminated wall; OW, outer wall. スケール：A = 1 cm; B, C = 500 µm; D = 100 µm; E = 100 µm; F = 10 µm.

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

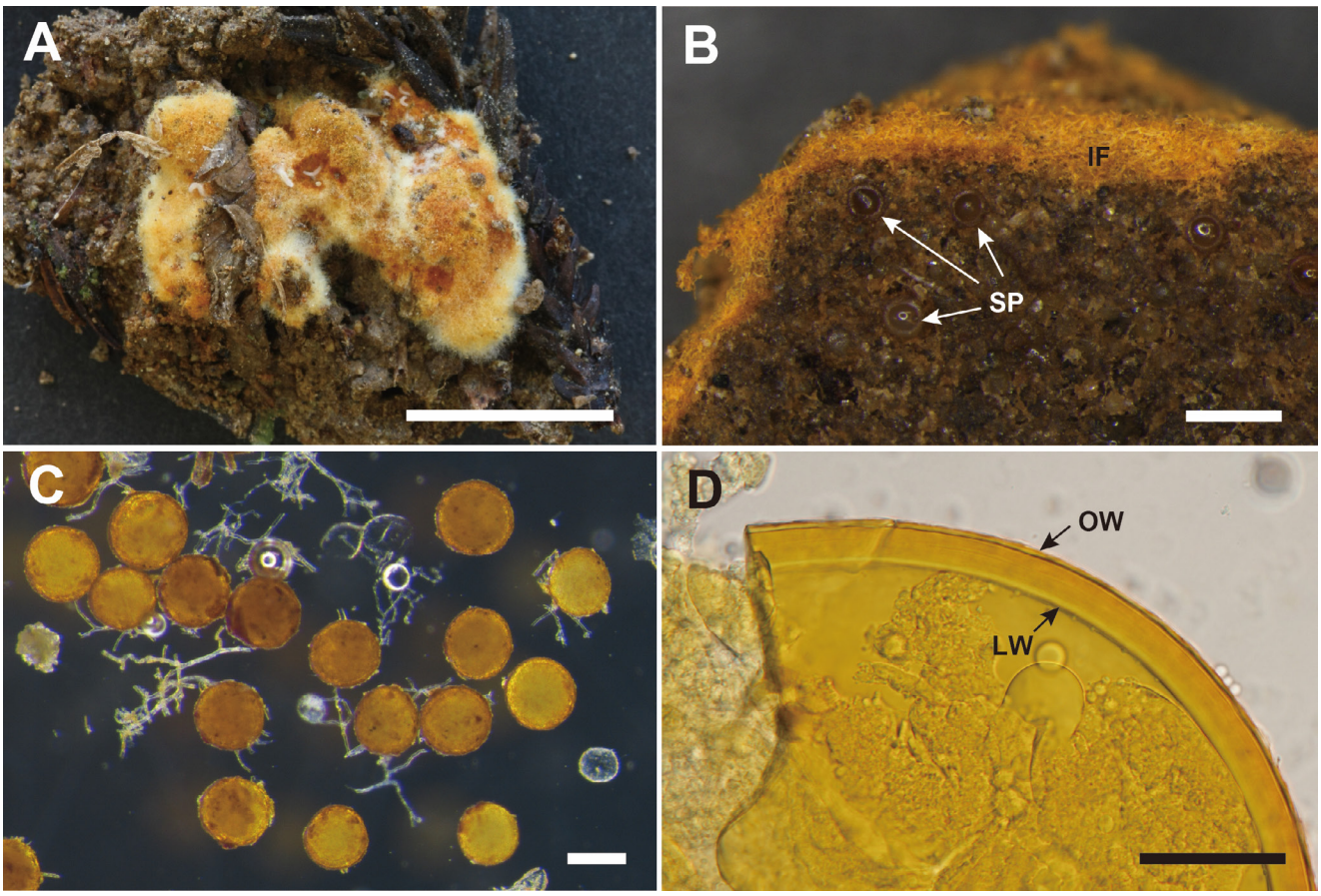


図 2. *Diversispora epigaea*（Yamato et al. (2022) から許諾を得て転載）. A: 胞子果. B: 胞子果断面. C: 胞子果内の胞子. D: 胞子果内の胞子の胞子壁. IF, interwoven hyphae; SP, spore; SS, swollen structure; OW, outer wall; LW, laminated wall. スケール：A = 1 cm; B = 500 µm; C = 200 µm; D = 50 µm.

構成される（図 2D）。

これらの形態はいずれも *R. irregularis* および *D. epigaea* の記載論文（Błaszkowski et al., 2008; Daniels & Trappe, 1979）とは胞子のサイズ、色などの点が異なっていたが、AM 菌のバーコード領域とされる rDNA の SSU-ITS-LSU 領域（*R. irregularis*: 1513–1526 bp; *D. epigaea*: 1499–1508 bp）の塩基配列に基づく分子系統解析を最尤法によって行なったところ、それぞれ *R. irregularis* および *D. epigaea* への帰属を確認することができた。胞子果形成胞子と土中に単独に形成される胞子との間に見られる形態の違いについては更なる研究が必要である。

Rhizophagus irregularis について 3 胞子果（CE1901, CE1903, CE2001）、*D. epigaea* についても 3 胞子果（CE2018, CE2022, CE2105）を対象として、各胞子果から無作為に取り出した 8 胞子（計 48 胞子）について Suyama & Matsuki (2015) に従い、multiplexed intersimple sequence repeats genotyping by sequencing（MIG-seq）によるゲノム縮約ライブラリーを構築した。*R. irregularis* は DAOM181602（GCA_002897155.1）、*D. epigaea* は IT104（GCA_003547095.1）をそれぞれレファレンスゲノムとして用い、一塩基多型（SNPs）の解析を行ったところ、*R. irregularis* では 425–482 個の SNPs が、*D. epigaea* では 1727–4173 個の SNPs がそれぞれ検出された。いずれの胞子果においても約 9 割の SNPs が 8 胞子間で共有される結果が得られ、これらがクローン胞子によって構成されていることが強く示唆された（図 3）。

また、*R. irregularis* の MAT 領域の HD2 遺伝子について、多型領域を増幅するプライマーセット（MAT-HD2F: 5'-TGCTCTTGGATTRTCTRACG-3', MAT-HD2R: 5'-GGTATTCATTTKCCAGCTTG-3'）を設計し、3 胞子果から得られた計 75 胞子について当該領域の塩基配列をもとに最尤法による分子系統解析を行なったところ、全ての塩基配列が Ropars et al. (2016) によって報告された MAT1-MAT6 とは異なる単一タイプのクレイドを形成したため、これを新規に MAT7 とした。この結果から *R. irregularis* の胞子果胞子がホモカリオンであることが確認されたが、異なる採取地から得られた複数の胞子果においていずれも単一タイプの HD2 遺伝子がみられたことから、この遺伝子と胞子果形成の間に関連性がある可能性も考えられた。この点についてはさらに多くの胞子果について調査を行う必要があり、今後の研究課題である。

以上の結果から、本研究で解析した胞子果形成胞子はいずれもクローン増殖した胞子によって構成されていると考えられた。今回調査対象とした 2 種の胞子果はいずれもよく目立つ外観で土壌表面に形成されており、*R. irregularis* については仄かな匂いもした。齧歯類の糞から分離された AM 菌胞子に発芽能力があることが確認された研究例もあり（Trappe & Master, 1976; Janos et al., 1995）、このような胞子果は動物による散布を目的とし

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

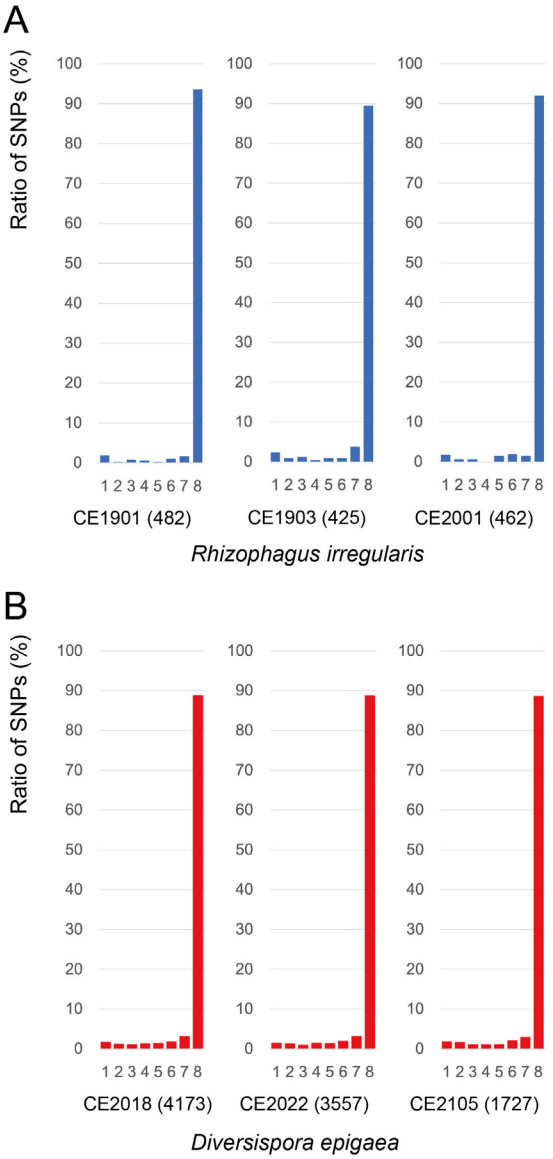


図 3. 同一胞子果由来の胞子 1–8 個の間で共有される一塩基多型（SNPs）の割合（Yamato et al. (2022) から許諾を得て転載）. A: *Rhizophagus irregularis* CE1901, CE1903, CE2001. B: *Diversispora epigaea* CE2018, CE2022, CE2105. 括弧内の数字は調査した SNPs の数を表す.

て形成されている可能性も考えられる。AM 菌で有性生殖が行われるのであれば、ダイカリオンの系統である必要があり、今後、さらに胞子果が有性生殖体である可能性を検証するためにはそのような系統の胞子果を探索する必要がある。

今回の研究では、AM 菌の単胞子を対象として MIG-seq を行い、構築したゲノム縮約ライブラリーから SNPs に基づく遺伝解析が実施可能であることが示された。この手法は胞子果に限らず、単独で胞子を形成する AM 菌種にも広く適用できるため、フィールドでの AM 菌の遺伝構造の解析などにも役立つと考えられる。

謝辞

本研究は Yamato et al. (2022) Clonal spore populations in sporocarps of arbuscular mycorrhizal fungi. Mycorrhiza 32: 373–385. として発表された。論文共著者の山田洋輝氏、前田太郎氏、山本航平氏、日下部亮太氏、折原貴道氏に感謝申し上げる。神奈川県立博物館の中島稔氏にはサンプリングに多大なご協力をいただいた。この場をお借りして厚くお礼申し上げる。本研究は JSPS 科学研究費補助金（19K22269）の助成を受けて行なった。

引用文献

Błaszkowski J., Czerniawska B., Wubet T., Schäfer T., Buscot F. (2008) *Glomus irregulare*, a new arbuscular mycorrhizal fungus in the Glomeromycota. Mycotaxon 106: 247–267.

Daniels B.A., Trappe J.M. (1979) *Glomus epigaeus* sp. nov., a useful fungus for vesicular-arbuscular mycorrhizal research. Canadian Journal of Botany 57: 539–542.

Janos D.P., Sahley C.T. (1995) Rodent dispersal of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in Amazonian Peru. Ecology 76: 1852–1858.

Hijri M., Sanders I.R. (2005) Low gene copy number shows that arbuscular mycorrhizal fungi inherit genetically different nuclei. Nature 433: 160–163.

Maeda T., Kobayashi Y., Kameoka H., Okuma N., Takeda N., Yamaguchi K., Bino T., Shigenobu S., Kawaguchi M. (2018) Evidence of non-tandemly repeated rDNAs and their intragenomic heterogeneity in *Rhizophagus irregularis*. Communications Biology 1: 87.

Redecker D., Kodner R., Graham L.E. (2000) Glomalean fungi from the Ordovician. Science 289: 1920–1921.

Ropars J., Toro K.S., Noel J., Pelin A., Charron P., Farinelli L., Marton T., Krüger M., Fuchs J., Brachmann A., Corradi N. (2016) Evidence for the sexual origin of heterokaryosis in arbuscular mycorrhizal fungi. Nature Microbiology 1: 16033.

Sanders I.R., Alt M., Groppe K., Boller T., Wiemken A. (1995) Identification of ribosomal DNA polymorphisms among and within spores of the Glomales: application to studies on the genetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungal communities. New Phytologist 130: 419–427.

Suyama Y., Matsuki Y. (2015) MIG-seq: an effective PCR-based method for genome-wide single-nucleotide polymorphism genotyping using the next generation sequencing platform. Scientific Reports 5: 16963.

Trappe J.M., Maser C. (1976) Germination of spores of *Glomus macrocarpus* (Endogonaceae) after passage through a rodent digestive tract. Mycologia 68: 433–436.

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.

Yamato M., Yamada H., Maeda T., Yamamoto K., Kusakabe R., Orihara T. (2022) Clonal spore populations in sporocarps of arbuscular mycorrhizal fungi. Mycorrhiza 32: 373–385.

Young J.P.W. (2015) Genome diversity in arbuscular mycorrhizal fungi. Current Opinion in Plant Biology 26: 113–119.

© The Japanese Association for Truffle Science (JATS), 2022

ISSN 2433-9725

Truffology（日本地下生菌研究会会報）第 5 巻 2 号

編集長　山本 航平（栃木県立博物館）
編集委員　折原 貴道（神奈川県立生命の星・地球博物館）
木下 晃彦（国立研究開発法人 森林研究・整備機構　森林総合研究所）
大和 政秀（千葉大学教育学部）

Truffology (Bulletin of the Japanese Association for Truffle Science) Vol. 5 No. 2

Editor-in-Chief　Kohei Yamamoto (Tochigi Prefectural Museum, Japan)
Editors　Takamichi Orihara (Kanagawa Prefectural Museum of Natural History, Japan)
Akihiko Kinoshita (Forestry and Forest Products Research Institute, Japan)
Masahide Yamato (Faculty of Education, Chiba University, Japan)

発行日：　2022 年 12 月 31 日
発行・出版：日本地下生菌研究会
〒 250-0031 神奈川県小田原市入生田 499
神奈川県立生命の星・地球博物館
URL：　https://jats-truffles.org/truffology/

© 2022 The Japanese Association for Truffle Science (JATS). Published by JATS. All rights reserved.