

令和 6 年 6 月 14 日現在

機関番号：15101

研究種目：若手研究

研究期間：2018～2023

課題番号：18K14458

研究課題名（和文）バラ科果樹にとってハルシメジ類は“寄生者”か？それとも“共生者”か？

研究課題名（英文）Elucidation of whether the *Entoloma clypeatum* species complex is a parasite or symbiont for rosaceous fruit trees.

研究代表者

遠藤 直樹 (ENDO, Naoki)

鳥取大学・農学部・助教

研究者番号：20776439

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 2,600,000円

研究成果の概要（和文）：バラ科果樹に外生菌根様構造を形成するハルシメジ類が、宿主植物であるバラ科果樹の寄生菌と共生菌のどちらであるのかを明らかにするため、本菌群の菌株培養法および菌根合成法の確立、およびハルシメジ類が感染したナシ苗木の成長量の評価を行なった。研究の結果、担子胞子および外生菌根様構造より分離したハルシメジ類の菌株を斜面培地接種法によりホクシマメナシ無菌実生に接種すると、外生菌根様構造の人工合成が可能であった。また、ハルシメジ類感染苗と非感染苗の間の成長量に有意差はほとんど見られず、S/R比のみ、感染苗木が有意に高い場合があった。以上より、ハルシメジ類は少なくとも共生菌であると考えられた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

リンゴ、ナシ、およびモモなど、産業上重要な果樹の多くはバラ科植物であり、本科の植物には、アーバスキュラー菌根菌に加え、ハルシメジ類が関係する。本研究は、ホクシマメナシ実生を用いて、世界で初めてハルシメジ類が自然界で形成する外生菌根様構造の人工合成に成功し、さらに植物体成長の比較解析からハルシメジ類が共生菌である可能性を明示したという点で、菌学および園芸学の両面に対し、大きく貢献する研究である。

研究成果の概要（英文）：The *Entoloma clypeatum* species complex (ECSC) forms ectomycorrhiza-like roots (EMLR) on rosaceous host plant. To determine whether the ECSC acts as a “parasites” or a “symbionts” for rosaceous fruit trees, an *in vitro* culture and mycorrhizal synthesis method was established. Subsequently, the growth of *Pyrus betulifolia* seedlings was evaluated under fungus-colonized and non-colonized condition. The result of this research showed that EMLR of the ECSC, observed in nature, could be successfully synthesized *in vitro* on *P. betulifolia* seedlings using the slant-inoculation method. Furthermore, there was no significant difference in plant growth between fungus-colonized and non-colonized pear seedlings, except for the S/R ratio, where one of three ECSC strains displayed stimulation. These findings suggested that the ECSC is, at least, a symbiont for rosaceous fruit trees.

研究分野：菌類生態学，果樹園芸学，およびそれらの異分野融合研究

キーワード：イッポンシメジ属 培養株 菌根合成 植物体成長 S/R比 ホクシマメナシ 物質転流

### 1. 研究開始当初の背景

バラ科植物のうち、特にリンゴ、ウメ、ナシ、モモ、アンズ、およびオウトウ等は国内外を通じて経済的に重要な果樹である。ハラタケ目イッポンシメジ科に所属するハルシメジ類 (*Entoloma clypeatum* species complex; 以下、単にハルシメジ) はバラ科植物の根系に外生菌根様構造を形成し、春に子実体を形成する食用きのこの総称である。通常、担子菌門に所属する菌類が木本植物に形成する外生菌根は、アーバスキュラー菌根と同様に共生器官であると考えられているが、ハルシメジが形成する外生菌根様構造はその解剖学的特徴から“寄生的”と認識されている (Agerer & Waller, 1993)。しかしそれは、ハルシメジの外生菌根様構造では外生菌根に見られるハルティヒネットが見られず、ハルシメジの菌糸が根の先端組織や皮層細胞を“破壊”しているように見えるという観察結果が報告されているためにすぎず、植物体の物質転流や病害抵抗性の知見から実験的に明らかにされたものではなく、ハルシメジ型菌根が“寄生的”であることを支持する科学的根拠は無い。ゆえに、バラ科果樹にとってハルシメジは“寄生者”か？それとも“共生者”なのか？という問いに対して、実験的に検証し決着をつける必要がある。

### 2. 研究の目的

本研究ではバラ科果樹を宿主としたハルシメジの菌根合成法を確立し、ハルシメジによる外生菌根様構造の形成がバラ科果樹に与える影響を苗木の生長量や物質転流の視点から評価することで、外生菌根様構造の機能を解明することを目的とした。

### 3. 研究の方法

本研究では、上述の目的を達成するため、鳥取県の主要な果樹であるニホンナシの台木として用いられるホクシマメナシ (*Pyrus betulifolia*; 以下、単にマメナシ) を宿主植物とし、産地や系統の異なる多様なハルシメジ菌株を用いて以下の4項目に取り組んだ。

#### 実験1. ハルシメジの供試菌株の収集

産地や系統の異なる多様なハルシメジ菌株を収集するため、ハルシメジの多孢子分離法および菌根分離法の検討を行った。日本全国のハルシメジ類 25 サンプルを供試した。多孢子分離法の検討では、Modified Norkrans' C 培地 (MNC 培地) をベースに、n-酪酸を添加した区としない区を設け、担子孢子が発芽率や分離成功率を比較した。菌根分離法の検討では、3 サンプルを供試した。子実体直下より掘り採った外生菌根様構造を Tween 80 界面活性剤で洗浄し、さらに次亜塩素酸カルシウム水溶液で表面殺菌して、同様に MNC 培地を用いて菌糸体の分離を試みた。

#### 実験2. ハルシメジの菌根合成法の確立

供試菌株には、実験1で確立した菌株の中から、多孢子分離法で確立した TUF101646 株、TUF101647 株、および B6 株と、菌根分離法で確立した K 株の計4株を供試した。宿主植物体にはマメナシを用いた。マメナシ果実から種子を取り出し、外皮を除去した後、休眠打破の処理を行なってから、次亜塩素酸カルシウム水溶液で表面殺菌をして、寒天培地に播種し、無菌発芽させることで、無菌の植物体を得た。菌根合成の容器には、250 mL 容ポリカーボネート製広口円筒容器を2つ連結したものを用い、上部 (キャップ) にはメンブレンフィルターを貼り付けた通気孔を設けた。支持体にはパーミキュライト支持体と黒ボク土を用いた。パーミキュライト支持体には、パーミキュライトとミズゴケの 40:1 の混合物にグルコース濃度を 0.2% に変更した MNC 液体培地を含水率が 55% になるように調整して浸み込ませたものを用いた。接種法には、菌糸体を支持体中に接種し、そこに宿主植物体を植え付ける直接接種法と、250 mL 容ポリカーボネート製広口円筒容器の下部に斜面培地 (スラント) 100 mL を設けてそこに菌糸体を接種し、培養してから支持体を被せて宿主植物体を植え付けるスラント接種法 (図1) の2つを用いた。

スラントには、MNC 寒天培地と、狩野 (1976) によるハイポネックス培地を菌類の生育も可能な組成に改変した HYG 培地、および 1/4 濃度に希釈した HYG 培地 (D-HYG 培地) を用いた。表1に、実験系のデザインを示した。いずれの方法でも、培養期間終了後のハルシメジの外生菌根様構造の形成は、菌糸が定着した細根の形態学的・解剖学的特徴に基づき判別した。外生菌根様構造形成の量的評価については、感染根端数の平均値、全根端数の平均値、および感染根端率 (= [感染根端数/全根端数] × 100) の平均値を取得し、統計学的に解析し、試験区間で比較することで行った。

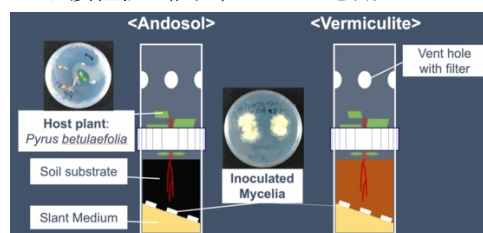


図1. スラント接種法のイメージ図。

表 1. 実験のデザイン

実験区	菌株	接種法	スラント*	支持体**	反復	培養期間 (月)
A3DV	TUFC 101646	直接接種	不使用	バーミキュライト	5	5
A3SMV		スラント	MNC	バーミキュライト	3	5
A3SMA		スラント	MNC	黒ボク土	3	2*
A3SMA-2		スラント	MNC	黒ボク土	3	5
B2SHA-D	TUFC 101647	スラント	D-HYG	黒ボク土	5	5
B6SMA	B6	スラント	MNC	黒ボク土	3	5
B6SHA		スラント	HYG	黒ボク土	3	5
B6SHA-D		スラント	D-HYG	黒ボク土	3	5
KSHA	K	スラント	HYG	黒ボク土	3	5

\* 培養 2 ヶ月目に子実体を形成したため、その時点で培養を終了した。

### 実験 3. ハルシメジの植物体生長促進機能の解明

ハルシメジの TUFC 101646 株, TUFC 101647 株, および MS20170419-04 株を接種し, 感染させたマメナシ苗木 (感染苗木) と, 菌株を接種せずに同期間培養したマメナシ苗木 (非感染苗木) をそれぞれ調製し, 両者の成長量を比較した. 菌根合成においては, HYG 斜面培地 (スラント) を調製し, そこにハルシメジの菌糸体を植え付け, 滅菌した黒ボク土で覆土してから, マメナシの無菌実生を植え付けて, グロースチャンバーで 5 ヶ月養苗した. 養苗期間終了後, それぞれの処理区におけるマメナシ苗木におけるハルシメジの外生菌根様構造の形成状況を確認するとともに, 葉の枚数, 葉面積, 根の全長, 植物体乾燥重量, 地上部乾燥重量, 地下部乾燥重量, および S/R 比 (地上部乾燥重量と地下部乾燥重量の比) を測定した. 植物体の生長量は感染苗木と非感染苗木, および菌株間でそれぞれ統計学的に比較した.

### 実験 4. ハルシメジ感染苗木における養分吸収および物質転流の評価

250 mL 容ポリカーボネート製広口円筒容器の下部に, 酒石酸アンモニウムを安定同位体 ( $^{15}\text{N}$ ) でアンモニア態窒素を標識した硝酸アンモニウムに置き換えた MNC 斜面培地 (スラント) を調製し, そこにハルシメジ MS20170421-05 株の培養菌糸体を植え付け, 滅菌した黒ボク土で覆土してから, マメナシの無菌実生を植え付けて, グロースチャンバーで 4 ヶ月養苗した. 対象区として, ハルシメジ菌糸体を接種しない区を設けた. 養苗期間終了後, 地上部における  $\delta^{15}\text{N}$  を IR-MS により定量して, 植物体における窒素の同位体比を感染苗木と非感染苗木の間で比較した.

## 4. 研究成果

### 実験 1. ハルシメジの供試菌株の収集

ハルシメジ類 25 サンプルのうち, 22 サンプルで担子孢子から分離培養できた. また 3 サンプルのうち 2 サンプルでは, ハルシメジの外生菌根様構造から分離株を得ることができた. 得られた 22 サンプル由来の孢子分離株のうち 16 サンプルを対象に核相観察を行った結果, いずれも二次菌糸であることを確認できた. 一部の菌株では, クランプコネクションを確認できた. 得られた菌株を対象に, 分子系統解析を行った結果, 4 種に類別できた. ここまでの研究成果については, Shishikura et al. (2019) にて報告した.

### 実験 2. ハルシメジの菌根合成法の確立

菌根合成期間 (5 ヶ月間) 終了後, 根系を精査した結果, TUFC 101646 株, MNC スラント, およびバーミキュライト支持体を用いた試験区 (A3SMV 区) 以外の全ての試験区において, ハルシメジの外生菌根様構造の形成が確認できた (表 2). TUFC 101646 株を使用した試験区間で比較すると, バーミキュライト支持体を使用した試験区 (A3DV 区や A3SMV 区) よりも, 黒ボク土を使用した試験区 (A3SMA 区や A3SMA-2 区) の方で感染根端率が有意に高かった. B6 株を使用した試験区間で比較すると, MNC 培地や D-HYG 培地をスラントとして使用した試験区 (B6SMA 区や B6SHA-D 区) よりも, HYG 培地をスラントとして使用した試験区 (B6SHA 区) の方で感染根端率が有意に高かった. 一方, TUFC 101647 株を使用した試験区では, D-HYG 培地をスラントとして使用したにもかかわらず, 感染根端率は高い値を示した. K 株を使用した試験区では, HYG 培地をスラントとして使用し, 高い感染根端数や感染根端率を示した. 植物体成長について観察した結果, 感染根端数や感染根端率の高さと, 植物体の成長量に相関は見られなかったが, 唯一外生菌根様構造の形成が確認できなかった TUFC 101646 株, MNC スラント, およびバーミキュライト支持体を用いた試験区 (A3SMV 区) の苗木は, 外生菌根様構造が形成された他の苗木と比較し, 葉が紅葉しており, 窒素欠乏の傾向にあることが示唆された. また本実験では, 菌根合成期間中 (2 ヶ月目) に, TUFC 101646 株, MNC スラント, および黒ボク土を用いた試験区 (A3SMA 区) で, 供試した 3 本の苗木いずれもからハルシメジの子実体が発生した. 以上の結果から, ハルシメジの菌根合成には, スラント接種法で, 支持体として黒ボク土を用い, 宿主植物体にマメナシを用いることが有効であることが明らかとなった. 以上の研究

成果については、Shishikura et al. (2021) にて公表した。

表 2. 菌根合成の結果

試験区	供試 苗数	感染 苗数	感染根端数*			全根端数*			感染根端率 (%)*			注釈
A3DV	5	5	4.2	(0.8)	a	72.2	(4.2)	b	5.7	(0.9)	cd	
A3SMV	3	2	1.7	(0.9)	a	63.3	(8.8)	bc	2.5	(1.4)	d	
A3SMA	3	3	11.7	(6.7)	a	19.7	(10.9)	c	62.4	(9.8)	ab	子実体形成
A3SMA-2	3	3	26.7	(4.3)	a	43.3	(13.3)	bc	66.7	(8.8)	a	
B2SHA-D	5	5	21.5	(5.0)	a	45.0	(6.5)	bc	46.3	(4.4)	abc	
B6SMA	3	3	27.3	(7.3)	a	122.0	(13.8)	a	23.0	(6.0)	bcd	
B6SHA	3	3	30.0	(10.0)	a	42.0	(24.0)	bc	73.0	(9.9)	a	
B6SHA-D	3	3	10.3	(4.6)	a	48.7	(15.1)	bc	22.5	(9.9)	bcd	
KSHA	3	3	31.3	(14.6)	a	63.7	(8.2)	bc	45.5	(15.7)	abcd	

\* 文字 a~d は、一元配置分散分析における Tukey 試験で有意差があった ( $P < 0.05$ ) を示す。  
Shishikura et al. (2021) にて公表済み。

### 実験 3. ハルシメジの植物体生長促進機能の解明

ハルシメジの TUF C 101646 株、TUF C 101647 株、および MS20170419-04 株を供試し、菌根合成を行なった結果、菌株を接種した全てのマメナシ実生において外生菌根様構造の形成が確認できた。葉の色調は、ハルシメジ感染苗で非感染苗より緑色が濃い傾向を示し、植物体の生育もハルシメジ感染苗の方が旺盛な傾向を示した。TUF C 101646 株と MS20170419-04 株を接種し、ハルシメジを感染させた植物体(感染苗木)は非接種区(非感染苗木)と比較して葉面積、総根長、地上部乾燥重量、地下部乾燥重量、および S/R 比のいずれも有意差を示さなかった(表 3, 5)。一方、TUF C 101647 株を接種した感染苗木では、S/R 比が非接種区と比較して有意に大きく、外生菌根様構造の形成に伴い、植物体の窒素吸収が促進された可能性が示唆された(表 4)。

表 3. TUF C 101646 株における感染苗木と非感染苗木の比較

計測項目	感染苗木	非感染苗木	有意差
平均葉数 (枚)	13.2	14.8	n.s.
平均葉面積 (mm <sup>2</sup> )	5499.8	4395.7	n.s.
平均根長 (cm)	1571.6	1629.1	n.s.
平均地上部乾燥重量 (mg)	431.2	421.9	n.s.
平均地下部乾燥重量 (mg)	559.3	458.9	n.s.
平均 S/R 比	0.82	0.94	n.s.

表 4. TUF C 101647 株における感染苗木と非感染苗木の比較

計測項目	感染苗木	非感染苗木	有意差
平均葉数 (枚)	24.8	22	n.s.
平均葉面積 (mm <sup>2</sup> )	6530.1	5922.1	n.s.
平均根長 (cm)	1257.0	1608.9	*
平均地上部乾燥重量 (mg)	566.7	490.3	n.s.
平均地下部乾燥重量 (mg)	352.3	537.5	*
平均 S/R 比	1.63	0.96	*

表 5. MS20170419-04 株における感染苗木と非感染苗木の比較

計測項目	感染苗木	非感染苗木	有意差
平均葉数 (枚)	24	23.2	n.s.
平均葉面積 (mm <sup>2</sup> )	6567.0	5646.0	n.s.
平均根長 (cm)	912.4	801.4	n.s.
平均地上部乾燥重量 (mg)	391.6	448.8	n.s.
平均地下部乾燥重量 (mg)	261.1	274.2	n.s.
平均 S/R 比	1.54	1.68	n.s.

### 実験 4. ハルシメジ感染苗木における養分吸収および物質転流の評価

菌株を接種した全てのマメナシ実生において外生菌根様構造の形成が確認できた。マメナシ実生の成長量を観察した結果、感染苗木と非感染苗木の間に肉眼的な差異として、感染苗木の葉が

紅葉する傾向を示した。また、ハルシメジの感染苗木は非感染苗木と比較して、有意ではないものの地下部の乾燥重量が大きく、S/R比は低い傾向にあった(表6)。この結果は、TUFC 101647株を用いて菌根合成を行なった結果と矛盾しており、感染苗木では窒素の吸収が非感染苗木と比較して乏しかったことを示唆する。マメナシ実生の各部位における窒素の安定同位体比をIR-MSで分析した結果、ハルシメジ感染苗木は、非感染苗木と比較し、葉、茎、細根、主根のいずれにおいても $\delta^{15}\text{N}$ が低く、このうち葉、茎、および主根における差は有意であった(図2、表7)。したがって、感染苗木では窒素の吸収が非感染苗木と比較して乏しかった可能性を示唆した上記の観察結果が同位体分析の結果からも支持された形となった。外生菌根菌では、 $^{14}\text{N}$ と $^{15}\text{N}$ の違いが認識され、土壤中の窒素濃度に応じて選択的な供給が行われる場合がある(Hobbie et al., 2008)。よって、今回の菌根合成系において、ハルシメジのMS20170421-05株は、 $^{15}\text{N}$ の植物体への転流を抑制した可能性があると考えられた。

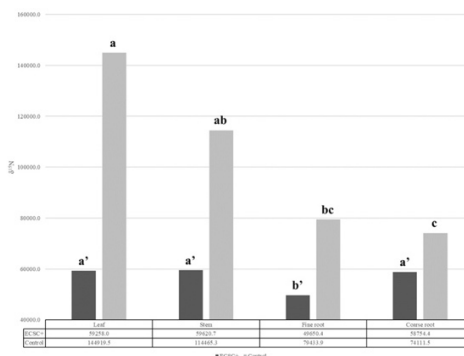


図2. マメナシ植物体各部位における窒素安定同位体比( $\delta^{15}\text{N}$ )のハルシメジ感染の有無間での比較

本研究の結論として、バラ科果樹にとってハルシメジ類は少なくとも病原性はなく、共生菌であると考えられた。一方、安定同位体試験が不首尾に終わったことで、ハルシメジ類とバラ科果樹の関係が相利共生なのか、片利共生なのか、双方にとってニュートラルな関係なのか、解明できなかったため、今後、安定同位体試験を改めて行い、この点を解明していく必要がある。

表6. MS20170421-05株を用いた菌根合成試験における感染苗木と非感染苗木の比較

計測項目	感染苗木	非感染苗木	有意差
平均葉数(枚)	15.4	14.6	n.s.
平均葉面積(mm <sup>2</sup> )	4881.8	5400.9	n.s.
平均茎長(cm)	9.4	6.2	n.s.
平均根長(cm)	572.5	338.6	*
平均葉乾燥重量(mg)	275.8	280.0	n.s.
平均茎乾燥重量(mg)	192.3	127.0	n.s.
平均粗根乾燥重量(mg)	289.8	210.0	n.s.
平均細根乾燥重量(mg)	58.1	35.2	*
平均S/R比	1.49	1.82	n.s.

表7. MS20170421-05株を用いた菌根合成試験における窒素安定同位体比( $\delta^{15}\text{N}$ )の分析値と、感染苗木および非感染苗木の間での比較

計測項目	感染苗木	非感染苗木	有意差
葉	59258.0	144919.5	*
茎	59620.7	114465.3	*
粗根	49650.4	79433.9	n.s.
細根	58754.4	74111.5	*

<引用文献>

- Agerer R, & Waller K (1993) Mycorrhizae of *Entoloma saepium*: Parasitism or symbionts? *Mycorrhiza*, 3, 145–154.
- Hobbie, E. A., et al. (2008). Nitrogen form, availability, and mycorrhizal colonization affect biomass and nitrogen isotope patterns in *Pinus sylvestris*. *Plant Soil*, 310, 121–136.
- Shishikura, M., et al. (2019). First successful isolation of *Entoloma clypeatum* species complex from basidiospores. *Mycoscience*, 60, 221–227.
- Shishikura, M., et al. (2021). Four mycelial strains of *Entoloma clypeatum* species complex form ectomycorrhiza-like roots with *Pyrus betulifolia* seedlings in vitro, and one develops fruiting bodies 2 months after inoculation. *Mycorrhiza*, 31, 31–42.
- 狩野邦雄(1976) ランの無菌発芽. 鳥潟博高(編), 増補ラン科植物の種子形成と無菌培養, 誠文堂新光社

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Shishikura Manami, Takemura Yoshihiro, Sotome Kozue, Maekawa Nitara, Nakagiri Akira, Endo Naoki	4. 巻 31
2. 論文標題 Four mycelial strains of <i>Entoloma clypeatum</i> species complex form ectomycorrhiza-like roots with <i>Pyrus betulifolia</i> seedlings in vitro, and one develops fruiting bodies 2 months after inoculation	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Mycorrhiza	6. 最初と最後の頁 31 ~ 42
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00572-020-00994-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 遠藤 直樹	4. 巻 60
2. 論文標題 食用菌根性きのこ類の分類と生態解明, および培養技術の開発に関する研究	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 日本菌学会会報	6. 最初と最後の頁 23-36
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18962/jjom.jjom.R1-07	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Shishikura Manami, Sugawara Ryo, Takemura Yoshihiro, Sotome Kozue, Maekawa Nitara, Nakagiri Akira, Endo Naoki	4. 巻 -
2. 論文標題 First successful isolation of <i>Entoloma clypeatum</i> species complex from basidiospores	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Mycoscience	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.myc.2019.02.011	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計7件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 遠藤直樹, 藤井和也, 宍倉愛実, 竹村圭弘, 早乙女梢, 中桐昭, 前川二太郎
2. 発表標題 ハルシメジ類はin vitroにおいて宿主植物と共生する
3. 学会等名 日本きのこ学会第24回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 宍倉 愛実, 竹村 圭弘, 早乙女 梢, 中桐 昭, 前川 二太郎, 遠藤 直樹
2. 発表標題 ハルシメジ類の一種における人工的な菌根形成と子実体形成
3. 学会等名 日本菌学会第64回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 宍倉愛実, 竹村圭弘, 山田明義, 小林久泰, 早乙女梢, 中桐 昭, 前川二太郎, 遠藤直樹
2. 発表標題 日本産ハルシメジ類は少なくとも9種の未記載種を含む
3. 学会等名 日本菌学会第63回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 宍倉愛実, 竹村圭弘, 前川二太郎, 中桐 昭, 早乙女梢, 遠藤直樹
2. 発表標題 ホクシマメナシを用いたハルシメジの菌根合成と子実体形成
3. 学会等名 日本きのこ学会第23回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Shishikura M, Takemura Y, Maekawa N, Nakagiri A, Sotome K, Endo N
2. 発表標題 Success in artificial root colonization and fruit body formations of <i>Entoloma clypeatum</i> with <i>Pyrus betulaefolia</i> .
3. 学会等名 The 10th International Workshop on Edible Mycorrhizal Mushrooms (IWEMM10). (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 穴倉愛実、竹村圭弘、早乙女梢、中桐 昭、前川二太郎、山田明義、遠藤直樹
2. 発表標題 日本産ハルシメジ類の分類学的再検討
3. 学会等名 日本菌学会第62回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 穴倉愛実、山田明義、小林久泰、竹村圭弘、早乙女梢、中桐 昭、前川二太郎、遠藤直樹
2. 発表標題 日本産ハルシメジ類の分類およびその宿主植物分類群との関係
3. 学会等名 菌根研究会2018年度大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

TOTTORI UNIVERSITY ENVIRONMENTAL REPORT 2018 <a href="https://www.tottori-u.ac.jp/secure/16157/2018.pdf">https://www.tottori-u.ac.jp/secure/16157/2018.pdf</a>
---

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	竹村 圭弘  (TAKEMURA Yoshihiro)  (70731545)	鳥取大学・農学部・准教授    (15101)	



## 6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	穴倉 愛実  (SHISHIKURA Manami)	鳥取大学・大学院持続性社会創生科学研究科・大学院生  (15101)	
研究協力者	藤井 和也  (FUJII Kazuya)	鳥取大学・大学院持続性社会創生科学研究科・大学院生  (15101)	
研究協力者	石黒 龍二  (ISHIKURO Ryuji)	鳥取大学・農学部・学生  (15101)	
研究協力者	菅原 遼  (SUGAWARA Ryo)	鳥取大学・大学院連合農学研究科・大学院生  (15101)	
研究協力者	藤田 桃子  (FUJITA Momoko)	鳥取大学・大学院持続性社会創生科学研究科・大学院生  (15101)	
研究協力者	上田 祥子  (UETA Sachiko)	鳥取大学・農学部・技術補佐員  (15101)	
研究協力者	山田 明義  (YAMADA Akiyoshi)  (10324237)	信州大学・農学部・教授  (13601)	
研究協力者	小林 久泰  (KOBAYASHI Hisayasu)	茨城県林業技術センター	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	中桐 昭  (NAKAGIRI Akira)  (70198050)	鳥取大学・農学部・名誉教授    (15101)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関