

令和 4 年 6 月 28 日現在

機関番号：82709

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2017～2021

課題番号：17K15184

研究課題名(和文) 空飛ぶ地下生菌仮説の検証 菌類の分生子に着目した、島嶼系統地理の新たな展開

研究課題名(英文) The flying hypogeous fungi hypothesis - The island phylogeography of truffle-like fungi with special emphasis on asexual spore formation

研究代表者

折原 貴道(Orihara, Takamichi)

神奈川県立生命の星・地球博物館・学芸部・主任学芸員

研究者番号：30614945

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：本課題では、地中にきのこを形成し、胞子の自力散布ができないとされている地下生菌を対象に、海洋島まで分布を広げている種がどのようなメカニズムで分散しているのかを、系統地理学的に解明することを目的とした。核の複数DNA領域の塩基配列に基づく系統解析や、ゲノムスケールの集団遺伝学的解析等の結果等から、海洋島(伊豆諸島)に分布する地下生菌の大半はランダムな広域分散を何らかの方法で行っており、比較的近年に海洋島に到達したことが示された。そのうちの1種は、きのこ内部の有性胞子とは別に、カビ様の無性胞子を培養下で形成することも確認され、子実体によらない風分散の手段を有する地下生菌が実在することが確認された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

一般的に、きのこを形成する菌類は風による胞子の広域散布が可能のため、海峡や島嶼の形成史を反映した系統地理学の対象とすることが困難であった。胞子散布に子実体(きのこ)の動物散布を利用する「地下生菌」は、島嶼生物地理学の対象となり得る数少ない菌群である。本課題により、地下生菌の中にも子実体の動物散布に依らずに、分生子など別の手段によるランダムな風分散を行う種が少なからず存在することが強く示唆された。これは地下生菌の分散パターンを整理し、地下生菌による菌類系統地理学を確立するにあたり重要な前進である。研究の過程で、新種や国内新産種の報告等、地下生菌の多様性解明にも複数の貢献があったことも特筆される。

研究成果の概要(英文)：Hypogeous fungi, including various kinds of truffles, form fruitbodies underground and, in most case, cannot forcibly disperse their internal spores. They are considered to disperse spores by animal mycophagy (i.e. fruitbodies are eaten by terrestrial mammals and insects). Our goal is to phylogeographically elucidate how the hypogeous fungi that distribute both in oceanic islands and the mainland of Japan have accomplished long-distance spore dispersal. Our phylogenetic analyses based on multiple DNA loci and genome-scale SNP genotyping analyses strongly suggested that hypogeous fungi distributing in oceanic islands almost exclusively exhibited random long-distance dispersal and accomplished transoceanic dispersal rather recently. Furthermore, we discovered one of those species produced asexual conidiospores as well as sexual spores inside the fruitbodies. This finding strongly suggests the species disperse the asexual spores by wind, independent of animal mycophagy of the fruitbodies.

研究分野：菌類系統分類学

キーワード：地下生菌 きのこ 生物地理学 無性胞子 系統分類

1. 研究開始当初の背景

きのこ(大型の子実体)を形成する菌類は、形成された胞子を風によって広域散布することが一般的である。そのため、分散能力の低い陸生動物などと比べ、分布パターンが地理的分断の影響を受けにくく、菌類の系統地理学では、地理的分断が遺伝的分化に及ぼす影響についてあまり注目されてこなかった(Mueller et al., 2001)。

筆者らは、地中やリター層に球状のきのこを形成し、菌類の中でも分散能力が著しく低いと考えられる、「地下生菌」を対象として、それらの系統分類や系統地理の研究を進めてきた。地下生菌は、きのこを形成する菌類の数百の系統から収斂進化しており、その多くがきのこ内部の胞子を自力で散布することができず、きのこを陸生小型哺乳類や節足動物などに摂食されることで胞子を散布していると考えられている(Claridge & May, 1994; Maser et al., 1978)。そのため、きのこに胞子分散を依存していれば、琉球列島のように海峡形成により長期間、地理的分断が生じた地域では、同種内でも隣接地域の個体との遺伝的分化が生じるはずである。しかし、複数の系統で解析した結果、一部の地下生菌において、想定された遺伝的分化が生じていないことが明らかになった(折原, H25 科研費若手(B)採択課題 25840149)。さらに、これらの遺伝的分化の著しく小さい地下生菌の中には、海洋島(伊豆諸島や小笠原諸島)に分布を広げた種も少数確認された。

本研究課題では、以上の背景から、「これらの地下生菌は、子実体とは別に、アオカビ類やコウジカビ類のように無性胞子(分生子)を広域分散の手段として利用している」との仮説を立て、その検証を行った。

2. 研究の目的

本課題の仮説「地理的分断による遺伝的分化が生じない一部の地下生菌は、子実体とは別に、無性胞子(分生子)の風散布により広域分散している(空飛ぶ地下生菌仮説)」を、多遺伝子領域を用いた対象未記載種の系統分類、次世代シーケンサーを利用した集団遺伝学的解析、野外及び培養条件下での、地下生菌の無性胞子の直接探索と観察・分子同定により検証する。それにより、以下 A-C の点を明らかにする。

A. 子実体に依らない方法で広域分散する地下生菌の多様性 申請者らのこれまでの調査により、このような遺伝的パターンを示す種は担子菌門、子囊菌門の様々な系統で多様化していることが示唆されているが、多くは未記載種・国内未報告種であるため、系統分類を進め、種の実体や多様性を明らかにする。

B. 菌類の無性胞子による分散能力 上述のような広域分散パターンを示す地下生菌の発生地(所属機関周辺)を長期間定点観察し、地下生菌の無性胞子の探索を行う。また、培養下でも分生子形成の有無を観察する。さらに、広域分散する種について、国内各地の遺伝的集団構造をマイクロサテライト(SSR)や一塩基多型(SNPs)の解析などにより明らかにする。それにより、菌類の無性胞子(分生子)による分散能力を探る。

C. 地下生菌を用いた島嶼系統地理学の提案とその発展的展開 上記 A, B とは逆に、無性胞子による広域分散が確認されず、海峡形成史と対応した遺伝的分化が生じている地下生菌を対象とする。これらは動物によるきのこの摂食に胞子散布を依存していると考えられる。そこで、海峡の形成年代と地下生菌の遺伝的分化を関係を明確にし、それを利用した分岐年代推定などへの応用可能性を示す。

3. 研究の方法

(1) 島嶼域および日本本土における地下生菌のサンプリング: 国内の大陸島(琉球列島ほか)と海洋島(伊豆諸島、小笠原諸島)および日本本土の各地の森林で地下生菌子実体の採集をおこなった。探索はレーキ(熊手)を用いてリターや表土を払いのけながらおこなった。一部の調査については、共同研究者らとともに複数名で実施した。計画当初は中国・台湾でも実施を検討していたが、新型コロナウイルス(COVID-19)の感染拡大が続いたため、実現できなかった。一部の国内調査についても、COVID-19 の感染拡大により中止を余儀なくされた。採集されたサンプルから DNA を抽出し、標本は温風乾燥もしくは真空凍結乾燥により保管した。野外サンプリングの他、一部の種については国内外のハーバリウム収蔵標本を供試した。

(2) DNA データの集積と、研究のターゲットとする地下生菌の系統分類: 得られた地下生菌のサンプルから、核 rDNA ITS 領域をはじめとする複数 DNA 領域の塩基配列情報を取得した。島嶼域と日本本土の両方で採集された種については、分子系統解析を行い、種内分化の詳細な検討を加えた。一部の未記載種や分類学的再整理が必要な種については、形態的特徴も踏ま

- えて分類学的な検討をおこなった。
- (3) 次世代シーケンサーを利用したゲノムワイドの SNP 解析：各地から十分なサンプルが確保できた一部の系統については、東北大学大学院、陶山佳久教授の研究室の協力のもと、MIG-seq 法による、ISSR (Inter-Simple Sequence Repeat) を標的としたゲノムレベルでの SNP 解析 (Suyama & Matsuki, 2015) を行い、ダイレクトシーケンスによる一部の DNA 領域のみの情報からは得られない、より詳細な種内変異を明らかにした。
- (4) 地下生菌の無性胞子 (分生子) の探索と培養試験：研究開始当初は、筆者 (研究代表者) の所属機関近くの森林において、本研究の対象となる地下生菌が継続発生していたため、定期的な現地調査により野外での分生子の発見を計画した。しかし、イノシシにより発生環境が改変された影響で発生が途絶えてしまい、野外での継続観察は困難な状況となった。一方、培養可能な一部の対象種については、培養下での無性胞子形成試験をおこなった。

4. 研究成果

(1) 核 DNA 領域の配列に基づいた、海洋島に分布する地下生菌の遺伝的特徴の検討

大陸島である南西諸島のうち、トカラ海峡以北 (北琉球) の多くの島嶼は最終氷期には本土と陸続きであったと考えられている (Ota, 1998)。一方、トカラ海峡以南、ケラマ海峡以北の琉球列島中部 (中琉球) は、およそ 155 万年前に大陸から分断されて以降、地続きになっていないと考えられている (Osozawa et al., 2012)。ケラマ海峡以南の南琉球は、後期更新世までに大陸から最終的に分断されたと考えられている (Ota, 1998)。それゆえ、海峡を越えた広域分散ができない地下生菌の系統は、琉球列島が海峡形成により大陸から分断されて以降、琉球列島 (中琉球・南琉球) と大陸・日本本土の系統間で遺伝的交流がなく、顕著な遺伝的変異が蓄積しているはずである。

本課題終了時までには得られた地下生菌のうち、少なくとも 10 属 22 種 (未記載種を含む) が琉球列島と本土間に分断分布することが確認された。そのうち 4 属 9 種については、大陸島-本土間で核 rDNA ITS 領域において顕著な遺伝的変異が確認されたが、残る 8 属 13 種については、海峡形成史を反映するような顕著な遺伝的変異パターンは確認されなかった。

続いて、海洋島である伊豆諸島において発生が確認された地下生菌 (担子菌門・子囊菌門の菌のみ) は 12 属 22 種であった。琉球列島との共通種の割合を示す Jaccard の共通係数は $11/29 \approx 0.38$ であった。伊豆諸島から確認されたすべての地下生菌は、本土もしくは北琉球産のサンプルとの明らかな遺伝的変異は ITS 領域において確認されず (ITS 領域の相同性 $\geq 99.5\%$; 伊豆諸島のみから確認されている系統は比較対象外)、ごく近年 (およそ数万年内) にこれらの地域から広域分散した可能性が支持された (表 1)。

表 1. 伊豆諸島産および他地域産地下生菌の核 rDNA ヌクレオチド相同性の比較。複数の塩基のピークが重なるサイトは比較から除外した。

分類群	採集地		核 rDNA ヌクレオチド相同性	
	伊豆諸島	比較サンプル	ITS 領域	LSU 領域
<i>Rossbeevera griseovelutina</i> (ネズミツチダマタケ)	八丈島	兵庫県兵庫県市北区	99.9% (909/910 bp)	100% (893/893 bp)
<i>R. eucyanea</i> (アオゾメクロツブタケ)	八丈島	鳥取県鳥取市	99.9% (914/915 bp)	100% (892/892 bp)
<i>Octaviania tenuipes</i> (アシボソホシミノタマタケ)	八丈島	神奈川県小田原市	100% (1150/1150 bp)	100% (929/929 bp)
<i>O. durianelloides</i> (チャイボホシミノタマタケ)	八丈島	神奈川県南足柄市	-	100% (889/889 bp)
<i>Octaviania</i> subg. <i>Parcaea</i> sp. 5	神津島	鹿児島県種子島、 奄美大島	99.83% (596/597 bp)	100% (943/943 bp)
<i>Turmalinea persicina</i> (ウスベニタマタケ)	神津島	屋久島、対馬、 Zheliang CHINA	99.65% (1141/1145 bp)	100% (957/957 bp)
<i>Stephanospora</i> sp. 1 (黄土色子実体)	八丈島	神奈川県小田原市	99.9% (767/768 bp)	99.9% (940/941 bp)
<i>Russula</i> sp. (コイシタケ類似種)	御蔵島	鹿児島県種子島、 茨城県鹿嶋市	100% (723/723 bp)	-
<i>Hymenogaster niveus</i> species complex (シロツブタケ)	八丈島	和歌山県上富田町	99.6% (667/670 bp)	99.9% (924/925 bp)
<i>Hydnotrya</i> sp.	八丈島	京都府京都市	99.8% (658/660 bp)	100% (852/852 bp)
Eurotiales sp.	八丈島	沖縄県、和歌山県 他	100% (591/591 bp)	100% (912/912 bp)
<i>Elaphomyces</i> aff. <i>mutabilis</i> (ツヅレシロツチダンゴ; 広義) "lineage 2"	八丈島、神 津島	静岡県下田市*、広島 市	100% (661/661 bp)	* 99.9% (923/924 bp)

また、琉球列島と伊豆諸島の共通種 11 種のうち、1 系統 (*Turmalinea persicina* とその姉妹種 *T. yuwanensis*) を除く 10 種が、海峡形成に対応した遺伝的分化が確認されなかった系統であった。ただし、そのうちの 1 種 (*Octaviania* subg. *Parcaea* の未知系統 “sp. 5”) は琉球列島の海峡形成パターンとは異なる、著しい遺伝的分化が確認されており、上記 *T. persicina* とともに、本研究課題で仮定した風による広域分散とは異なる別の方法で伊豆諸島へ到達した可能性が考えられた。

担子菌門イグチ目のホシミノタマタケ属 *Octaviania* とツチダマタケ属 *Rossbeevera*、および本研究において新たに見いだされた子囊菌門ユーロチウム目の黄色・小型の地下生菌 (*Eurotiales* sp.) を対象に、MIG-seq 法によるゲノム縮約ライブラリの SNP 解析を行った。現状では解析手法に改善の余地はあるものの、MIG-seq データに基づく系統解析の結果、伊豆諸島産のサンプルを含む種については、上記 *Octaviania* subg. *Parcaea* の未知系統を除くすべての対象種において、特定の地理的關係を反映した結果は得られず、ランダムな広域分散がおこなわれている可能性が強く支持された。

以上の解析結果から、伊豆諸島に分布する地下生菌の殆どの種は、何らかの広域分散能力を有しており、そのような能力を持たない、すなわち陸生動物による子実体の摂食に孢子散布を依存している地下生菌は、海洋島である伊豆諸島に分布を広げることが非常に困難であると考えられた。

(2) 無性孢子探索

「研究の方法」において既述したように、研究開始当初に計画していた野外での地下生菌分生子の継続的探索が実施困難となったため、組織培養が容易な上記 *Eurotiales* sp. を用いて、培養下で無性孢子 (分生子) の形成を試みた。その結果、固形培地中でコウジカビ様のフィアロ型分生子の形成が多数認められた (図 1)。さらに、固形培地および滅菌済み腐葉土とふすまを混合した培養ビン中での子実体形成も確認された (図 1)。

なお、伊豆諸島における分布が確認されたクルミタケ属 *Hydnotrya* およびセイヨウショウロ属 *Tuber* については、Healy et al. (2013) により子実体とは別に無性孢子的なマット状構造を形成することが報告されている。この無性孢子マットの機能は十分に明らかにされていないが、これらが風による孢子的な広域分散の手段としても機能している可能性は大いに考えられる (Healy et al., 2013)。

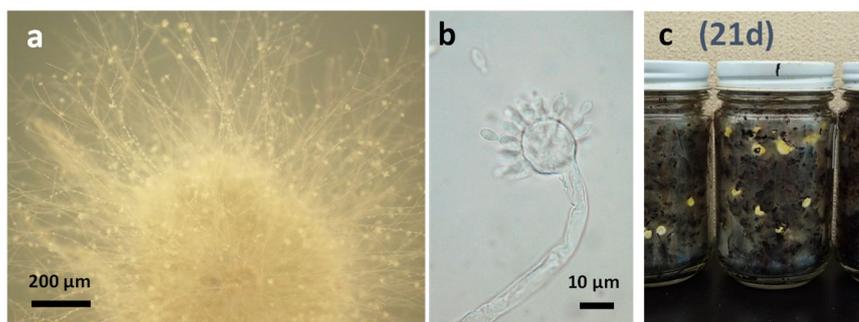


図 1. 新たに見出された *Eurotiales* sp. の分生子 (a, b) と、培養下で形成された黄色の地下生子実体 (c; 培養 21 日目) (Orihara et al., 2018)

(3) 研究を進める過程で得られた分類学的知見

本研究を進める過程で、調査対象となる (またはなり得る) 以下の地下生菌について、系統学および分類学的検討を行い、論文として公表した (Kinoshita et al. 2021; 畠山・折原, 2020; 折原ほか, 2019, 2020; Orihara et al., 2021, 2022)。

Octaviania tenuipes Orihara, IMA Fungus 12, no. 14: 12 (新種; 和名: アシボソホシミノタマタケ)

Octaviania tomentosa Orihara, IMA Fungus 12, no. 14: 14 (新種)

Octaviania potteri (Singer & A.H. Sm.) Orihara, Healy, M.E. Sm., IMA Fungus 12, no. 14: 16 (日本新産種; 新ランク)

Boninogaster phalloides Kobayasi (和名: シンジュタケ; これまで小笠原諸島特産の絶滅危惧種と考えられていたが、本州にも分布することを明らかにした。)

Rhizopogon boninensis S. Ito & S. Imai (和名: オオショウロ; レクトタイプを新たに指定)

Tuber iryudaense H. Sasaki, A. Kinosh. & M. Nakajima, Orihara & Nara, Mycologia 113: 657 (新種; 和名: キチャセイヨウショウロ)

Elaphomyces asahimontanus Kobayasi (和名: アサヒヒメクロツチダンゴ; 新種記載以来約 60

年振りの記録)

Elaphomyces miyabeanus S. Imai (和名: クロツチダンゴ; 新種記載以来約 90 年振りの記録および類似種との分類学的整理)

上記の中でも、*O. tenuipes* は琉球列島-本土-伊豆諸島のいずれにおいても発生が確認され、ランダムな広域分散が強く示唆された系統である。一方、*O. tomentosa* は中琉球-本土間で著しい遺伝的分化が確認され、伊豆諸島では発生は確認されていない。*Octaviania potteri* は元来北米から報告されていた種であるが、新たに北海道および南米コロンビアにも分布することが明らかになった。これまで知られている地下生菌の中でも、人為的な拡散のケースを除けば最も広域な分布を示すことが明らかになった種であり、本種においても子実体に依らない、何らかの広域分散が生じている可能性も考えられる (Orihara et al., 2021)

(4) 結論

本研究課題において、日本本土(とその周辺の島嶼)、琉球列島および伊豆諸島から採集された、担子菌門、子囊菌門の多様な分類群に含まれる多数の標本の包括的な分類系統学的解析を実施することができた。その結果、大陸島である琉球列島と日本本土に分断分布する地下生菌のうちの過半数において、海峡・島嶼の形成史を反映した遺伝的分化が確認されず、地理的隔離が生じていないことが示された。さらに、海洋島である伊豆諸島に分布することが確認された種の大半が、そのような広域分散を行うと思われる種であることも明らかになった。さらに、一部の種については、地下生子実体だけでなく分生子などの無性胞子を形成する系統であることが示され、このような無性胞子が、地下生菌の海を越えた分散に寄与していることが考えられた。ただし、海洋島に分布する一部の地下生菌の中には、子実体内部の胞子が粉状になるものも含まれ(例: ツチダンゴ属の菌など) これらの粉状胞子が風により広域散布されている可能性も視野に入れる必要がある。いずれにせよ、海峡を越えて広域分散する地下生菌は、動物による子実体の摂食に依らない、何らかの広域分散の手段を有していることが明らかになったと言える。

地下生菌が胞子の分散を陸生動物の子実体摂食に依存している限り、海を越えた分散は非常に困難であり、島嶼域での地理的隔離は顕著になることが予想される。そのような仮定に反する地下生菌を明らかにし、それらの分布パターンの背景にあるメカニズムを明らかにすることは、地下生菌を対象にした島嶼生物地理の確立のために欠かせないプロセスである。今後、海峡を越えた広域分散をしているにもかかわらず、ランダムな分散パターンを示さないごく少数の地下生菌について、分散パターンの新たな仮説を立て、検証してゆくことで、一部の地下生菌が海洋島へ分布を広げるメカニズムを整理し、地下生菌の島嶼生物地理学的知見の一般化を目指したい。

引用文献

- Claridge AW, May T. (1994) Aust. J. Ecol. 19: 251-275.
- 畠山颯太, 折原貴道 (2020) Truffology 3: 33-37.
- Healy R.A., Smith M.E., Bonito G.M., Pfister D.H., Ge Z.W., Guevara G.G., Williams G., Stafford K., Kumar L., Lee T., Hobart C., Trappe J., Vilgalys R., McLaughlin DJ. (2013) Molecular Ecology 22:1717-32.
- Kinoshita A., Sasaki H., Orihara T., Nakajima M., Nara K. (2021) Mycologia 113: 653-663.
- Maser C., Trappe J.M., Nussbaum R.A. (1978) Ecology 59: 799-809.
- Mueller G.M., Wu Q.-X., Huang Y.-Q., Guo S.-Y, R. Aldana-Gomez, Vilgalys R. (2001) Journal of Biogeography 28: 271-281
- Orihara T., Castellano M.A., Ohmae M., Kaneko Y., Hosaka K. (2022) Truffology 5: 3-13.
- Orihara T., Healy R., Corrales A., Smith M.E. (2021) IMA Fungus 12, article no. 14. (22 pp.)
- 折原貴道, 保坂健太郎, 畠山颯太, 糟谷大河 (2020) Truffology 3: 17-27.
- Orihara T., Ohmae M., Yamamoto K., Degawa Y. (2018) Proceeding of the 11th International Mycological Congress (IMC11), Puerto Rico Convention Center, San Juan, Puerto Rico, 16-21 July 2018.
- 折原貴道, 山本航平, 保坂健太郎 (2019) Truffology 2: 10-17.
- Osozawa S., Shinjo R., Armid A., Watanabe Y., Horiguchi T., Wakabayashi J. (2012) International Geology Review 54: 1369-1388.
- Ota H. (1998) Researches on Population Ecology 40: 189-204.
- Suyama Y., Matsuki Y. (2015) Scientific Reports 5: 16963.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計25件（うち査読付論文 17件 / うち国際共著 6件 / うちオープンアクセス 20件）

1. 著者名 折原 貴道	4. 巻 61
2. 論文標題 ヤマイグチ亜科（イグチ科イグチ目）に含まれる日本産地下生菌の多様性と分類	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 日本菌学会会報	6. 最初と最後の頁 63～80
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.18962/jjom.jjom.R02-09	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Yamamoto K., Endo N., Ohmae M., Orihara T.	4. 巻 4
2. 論文標題 Balsamia oblonga (Helvellaceae), a new species from a subalpine forest in Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 1～7
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 佐々木廣海, 折原貴道	4. 巻 50
2. 論文標題 北海道で開催された地下生菌観察会	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 北海道キノコの会報	6. 最初と最後の頁 13～15
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
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 Kinoshita A., Sasaki H., Orihara T., Nakajima M., Nara K.	4. 巻 113
2. 論文標題 Tuber iryudaense and T. tomentosum: Two new truffles encased in tomentose mycelium from Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Mycologia	6. 最初と最後の頁 653～663
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/00275514.2021.1875709	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 He M.Q., Zhao R.L., Hyde K.D., Begerow D., Kemler M., Yurkov A., McKenzie E.H.C., Raspe O., Kakishima M., Sanchez-Ramirez S., Vellinga E.C., Halling R., Papp V., Zmitrovich I.V., Buyck B., Ertz D., Wijayawardene N.N., Cui B.K., Schoutteten N.,..., Orihara T. (56th of the all 70 authors),..., Kirk P.M.	4. 巻 99
2. 論文標題 Notes, outline and divergence times of Basidiomycota.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Fungal Diversity	6. 最初と最後の頁 105-367
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s13225-019-00435-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Sulzbacher M.A., Orihara T., Grebenc T., Wartchow F., Smith M.E., Martin M.P., Giachini A.J., Baseia I.G.	4. 巻 62
2. 論文標題 Longistriata flava (Boletaceae, Basidiomycota) - a new monotypic sequestrate genus and species from Brazilian Atlantic Forest	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 MycKeys	6. 最初と最後の頁 53-73
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/mycokeys.62.39699	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Yamamoto K., Sasaki H., Ohmae M., Orihara T.	4. 巻 3
2. 論文標題 Leucangium microspermum: Re-examination of Japanese L. carthusianum reveals its taxonomic novelty	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 1-7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 折原貴道, 保坂健太郎, 山本航平, 大前宗之, 畠山颯太, 糟谷大河	4. 巻 3
2. 論文標題 環境省レッドリスト掲載地下生菌 (スナタマゴタケ、ハハシマアコウショウロ、シンジュタケ) の再探索と分布の現状について	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 17-27
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 折原貴道, 山本航平, 保坂健太郎	4. 巻 3
2. 論文標題 『オオシヨウロ(イグチ目シヨウロ科)の分布、系統および分類学的扱いについて』への訂正	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 45-46
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 畠山颯太, 折原貴道	4. 巻 3
2. 論文標題 日本各地から60年ぶりに発見されたアサヒヒメクロツチダンゴ	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 33-37
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 折原貴道, 佐々木廣海	4. 巻 3
2. 論文標題 日本地下生菌研究会第4回地下生菌観察会で採集された地下生菌	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 39-40
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 折原貴道, 出川洋介	4. 巻 7
2. 論文標題 御蔵島の地下生菌相の特徴	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Mikurensis	6. 最初と最後の頁 31-38
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Hosaka K., Kobayashi T., Castellano M.A., Orihara T.	4. 巻 44
2. 論文標題 The status of voucher specimens of mushroom species thought to be extinct from Japan	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Series B, Botany	6. 最初と最後の頁 53-66
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 該当する

1. 著者名 Yamamoto K., Ohmae M., Orihara T.	4. 巻 2
2. 論文標題 First report of a hypogeous fungus, <i>Pachyphlodes nemoralis</i> (Pezizaceae) from subalpine forest in Japan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 1-5
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 折原貴道, 山本航平, 保坂健太郎	4. 巻 2
2. 論文標題 折原貴道, 山本航平, 保坂健太郎. (2019) オオショウロ (イグチ目ショウロ科) の分布、系統および分類学的扱いについて	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 10-17
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 折原貴道	4. 巻 2
2. 論文標題 トガサワラショウロ <i>Rhizopogon togasawariana</i> の和歌山県における初記録	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 18-19
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Hosen M.I., Zhong X.J., Gates G., Orihara T., Li T.H.	4. 巻 51
2. 論文標題 Type studies of <i>Rossbeevera bispora</i> , and a new species description within <i>Rossbeevera</i> from south China	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Myckeys	6. 最初と最後の頁 15-28
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/myckeys.51.32775	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Orihara T.	4. 巻 1
2. 論文標題 First report of a rare sequestrate fungus, <i>Rossbeevera yunnanensis</i> (Boletaceae, Boletales) from Japan	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 5-8
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 折原貴道	4. 巻 1
2. 論文標題 日本地下生菌研究会の設立、および日本地下生菌研究会会報 "Truffology" 発刊を記念して 日本の地下生菌研究のこれまでとこれから	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 2-4
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 山本航平, 折原貴道	4. 巻 1
2. 論文標題 日本産地下生菌の分類学的研究史	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 14-21
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 大前 宗之, 山本 航平, 折原 貴道	4. 巻 1
2. 論文標題 アカダマタケ (<i>Melanogaster utriculatus</i>) の分類学的扱いの変遷について	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 28-30
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Orihara T., Healy R., Corrales A., Smith M.E.	4. 巻 12
2. 論文標題 Multilocus phylogenies reveal three new truffle-like taxa and the traces of interspecific hybridization in Octaviania (Boletaceae, Boletales)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 IMA Fungus	6. 最初と最後の頁 1-22
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s43008-021-00066-y	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Orihara T., Castellano M.A., Ohmae M., Kaneko Y., Hosaka K.	4. 巻 5
2. 論文標題 Taxonomic re-examination and phylogeny of neglected Japanese black deer truffles, <i>Elaphomyces miyabeanus</i> and <i>E. nopporensis</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Truffology	6. 最初と最後の頁 3-13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計31件 (うち招待講演 7件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 折原貴道、中島稔、山本航平、大前宗之、畠山颯太、大塚健祐
2. 発表標題 国内コーカリ植栽地から発生が確認された南半球原産の地下生菌3種について
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会第64回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 折原貴道
2. 発表標題 分類学は実は最先端？ 未知のきのこ向き合う楽しさ
3. 学会等名 第20 回日本分類学会連合公開シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 折原貴道
2. 発表標題 イグチ類地下生菌の系統分類とその多面的展開（日本菌学会奨励賞受賞講演）
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 保坂健太郎・南京沃・折原貴道・大前宗之・山本航平
2. 発表標題 小笠原産の謎の「絶滅種」ハハシマアコウショウロの正体
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 大前宗之・折原貴道
2. 発表標題 キリノミタケ科に含まれる日本産2 稀産種の系統分類
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 木下晃彦・佐々木廣海・折原貴道・中島 稔・奈良一秀
2. 発表標題 大型胞子を形成する2種のトリュフ、Tuber ochraceumとTuber tomentosum
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 折原貴道, Healy R, Smith ME
2. 発表標題 日本及び北米産ホシミノタマタケ属菌の未同定種3種の分類と種間交雑の可能性
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 折原貴道
2. 発表標題 過去に札幌周辺から記載された幻の地下生菌について
3. 学会等名 日本地下生菌研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Orihara T
2. 発表標題 Locally threatened mushrooms and truffles in Kanagawa Prefecture their current and future treatment
3. 学会等名 Asian Mycological Congress 2019 (AMC2019) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Orihara T
2. 発表標題 Unexpected cryptic species diversity of undescribed, white sequestrate <i>Russula</i> spp. (“Koishi-take”) found from Japan
3. 学会等名 Asian Mycological Congress 2019 (AMC2019) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kinoshita A, Sasaki H, Yamamoto K, Ohmae M, Orihara T, Obase K, Yamanaka T, Yamada A, Nara K
2. 発表標題 Revisiting Japanese truffle phylogeny and diversity: possibilities for cultivation and edibility
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 Orihara T., Ohmae M., Yamamoto K., Degawa Y.
2. 発表標題 <i>Aspergillus</i> becomes a truffle - enigmatic, bright yellow, hypogeous ascomata found from Japan.
3. 学会等名 11th International Mycological Congress (IMC11) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 大前宗之・中島稔・折原貴道
2. 発表標題 大前宗之・中島稔・折原貴道. (2018) 背着生子実体を形成するチャワントケ目菌 <i>Karstenella vernalis</i> の国内初記録.
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会第62回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 細野天智・升本宙・大前宗之・山本航平・折原貴道・出川洋介
2. 発表標題 日本初記録となるLeucoscypha属 (チャワンタケ目ピロネマキン科) について.
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会第62回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 折原貴道・保坂健太郎・川口泰史.
2. 発表標題 稀産トリュフ型菌, 「ニカワショウロ」の実体.
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会第62回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 折原貴道
2. 発表標題 イグチ類地下生菌の系統分類とその多面的展開 (日本菌学会奨励賞受賞講演).
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会第63回大会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 木下晃彦・佐々木廣海・折原貴道・中島 稔・奈良一秀.
2. 発表標題 大型胞子を形成する2種のトリュフ、Tuber ochraceumとTuber tomentosum.
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会第63回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 折原貴道, Rosanne Healy, Matthew E. Smith.
2. 発表標題 日本及び北米産ホシミノタマケ属菌の未同定種3種の分類と種間交雑の可能性.
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会第63回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 大前宗之・折原貴道
2. 発表標題 キリノミタケ科に含まれる日本産2 稀産種の系統分類
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会第63回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Takamichi Orihara
2. 発表標題 Phylogeography of sequestrate fungi in Leccinoideae (Boletaceae) - a possibility of recent transoceanic dispersal.
3. 学会等名 Asian Mycological Congress 2017 (AMC 2017) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 折原貴道
2. 発表標題 神奈川県立 生命の星・地球博物館 菌類ボランティアグループの歩みとこれから (神奈川県立生命の星・地球博物館菌類ボランティアグループ 第4回勝本賞受賞講演)
3. 学会等名 平成29年度日本菌学会関東支部年次大会 (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 高木望，折原貴道
2. 発表標題 Bactridium flavumの分生子長さとの隔壁数の関係.
3. 学会等名 平成29年度日本菌学会関東支部年次大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 大和政秀，折原貴道，大前宗之
2. 発表標題 胞子果形成アーバスキュラー菌根菌Glomus microcarpumの分子系統学的位置.
3. 学会等名 環境微生物系学会合同大会2017
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 折原貴道
2. 発表標題 背着生きのご類から進化した地下生担子菌類Stephanospora属の日本における系統と多様性.
3. 学会等名 環境微生物系学会合同大会2017
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 折原貴道
2. 発表標題 伊豆諸島の地下生菌相の特徴（予報）.
3. 学会等名 日本地下生菌研究会第2回大会（講演会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 大前宗之, 山本航平, 星野 保, 折原貴道
2. 発表標題 えぞ雷丸病菌の分類学的位置
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会第65回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 折原貴道, 大前宗之, 山本航平
2. 発表標題 繸れ状最外皮を有するツチダングコ類 <i>Elaphomyces mutabilis</i> 複合種群の日本における種多様性
3. 学会等名 一般社団法人日本菌学会第65回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 折原貴道
2. 発表標題 地下生菌の系統分類と進化, および国内における研究動向
3. 学会等名 JCOM2021 菌根研究会2021 年度大会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 折原貴道
2. 発表標題 地下生菌の系統と多様性, 国内での研究動向
3. 学会等名 日本植物分類学会第21 回大会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 折原貴道
2. 発表標題 きのこ好きのための地下生菌学入門
3. 学会等名 神奈川キノコの会（招待講演）
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

神奈川県立生命の星・地球博物館 スタッフ紹介ページ（折原貴道） https://nh.kanagawa-museum.jp/www/contents/1598772255961/index.html 神奈川県立生命の星・地球博物館 トピックスページ https://nh.kanagawa-museum.jp/www/contents/1618639928527/index.html Truffology（日本地下生菌研究会会報） https://jats-truffles.org/truffology/

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	保坂 健太郎 (Hosaka Kentaro)		
研究協力者	陶山 佳久 (Suyama Yoshihisa)		
研究協力者	山本 航平 (Yamamoto Kohei)		

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	大前 宗之 (Ohmae Muneyuki)		
研究協力者	阿部 晴恵 (Abe Harue)		

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