

令和 6 年 6 月 17 日現在

機関番号：12501

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2020～2023

課題番号：20K20713

研究課題名（和文）菌類考古学の構築にむけた菌類遺体の形態・古DNAによる同定と古生態の基礎研究

研究課題名（英文）Morphological, molecular and ecological researches of fossil fungi for foundation of mycoarchaeology

研究代表者

百原 新（Momohara, Arata）

千葉大学・大学院園芸学研究院・教授

研究者番号：00250150

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 5,000,000円

研究成果の概要（和文）：本研究は、堆積物に含まれる菌類遺体や植物病の痕跡の同定法を確立させることで、気候変動と菌類の消長や古植生と菌類相との関係を明らかにし、菌類を用いた高精度編年法や古DNAによる遺伝学的研究のための方法論を確立することを目的とする。新潟県魚沼層群の前期更新世菌類化石ではクロサイワイタケ科の子座化石が極めて保存状態がよく、5属7種に同定することができた。さらに、最終氷期以降の堆積物を検討したところ、ケノコッカムや雪腐病菌Typhulaの菌核、アーバスキュラー菌根菌の硬壁胞子などが見つかり、古環境との関連が考察できた。一方、地下にできる菌核は放射性炭素年代測定材料には適さないことが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

菌類は有機物の分解や植物の根の養分吸収を補助する役割を担う一方、植物病の蔓延により生態系や人間の生活に大きな影響を及ぼす。過去の堆積物には菌類遺体が含まれているが研究方法は確立していないため、その同定や古生態の研究方法が確立することで気候変動と菌類の消長との関係、菌類が植物や生態系に与えた影響や、菌類と人類との関係の歴史が明らかになる。本研究により、菌類が形成する硬く緻密な菌核や子実体は保存されやすく、胞子とともに保存されていたことが明らかになり、従来、花粉分析に伴って同定が行われてきた胞子だけではなく、子実体との比較により、より詳細な同定ができることが明らかになった。

研究成果の概要（英文）：This study aims to establish methods for identifying fungal remains and traces of plant diseases in sediment, thereby elucidating the relationship between fungal communities and climate as well as ancient, with establishing methodologies for high-precision dating using fungi and genetic studies using ancient DNA is. In the Early Pleistocene fungal fossils of the Uonuma Formation in Niigata Prefecture, stoma of the Xylariaceae were exceptionally well-preserved and identified into 7 species of 5 genera. Furthermore, examination of Last Glacial sediments revealed fungal structures such as sclerotia of Cenococcum and Typhula, as well as the spores of arbuscular mycorrhizal fungi, providing insights into their relationship with past environments. However, it became evident that fungal sclerotia formed underground are unsuitable for radiocarbon dating materials.

研究分野：植物考古学

キーワード：菌類遺体 菌類考古学 古生態 大型植物遺体 放射性炭素年代測定

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

古生代以降の様々な菌類化石の記載が行われてきたが、第四紀以降の比較的新しい時代の菌類遺体の研究例は少なく、花粉とともに検出される胞子を用いた古環境復元 (van Geer, 1978; van Geer et al., 2003) など限られている。研究代表者は、第四紀の大型植物化石 (種実類や葉化石) の研究を通じて、ケノコッカムの菌核や、クロコブタケ類の子実体殻が堆積物中に保存されていることや、葉化石などの植物遺体に偽子実体殻や子実体殻、植物病の病痕が保存されていることを認めていた。さらに、ケノコッカムの堆積物中の出現状況と古環境や古植生との関連を明らかにしてきた (小林ほか, 2015, 利尻研究 34)。本研究では、植物病痕や菌核・子実体を構成する菌糸・胞子について、さらに詳しい形態学的検討を行い、古 DNA を用いた種や系統の推定を行うことで、これまでほとんど検討されてこなかった第四紀の菌類遺体の分類・同定法を確立することができると考えた。さらに、遺体として堆積物中に保存される菌類の系統をなるべく多く発見・同定することで、それらによる古環境復元や、過去の菌類が生態系や人間の生活に与えた影響の解明への可能性が広がると考えられた。従来の動植物遺体の研究は、生物の種と気候などの無機的环境との関係を扱うものが多いが、菌類は動物や植物といった他の生物との共生・寄生関係が強く、生物間相互作用を扱う新たな古生態学の構築にもつながる。さらに、植物病の蔓延は人口の減少や移動をもたらすため、歴史学との新たな学際的融合も可能だと考えた。

2. 研究の目的

菌類は有機物の分解や植物の根の養分吸収を補助する役割を担う一方、植物病の蔓延により生態系や人間の生活に大きな影響を及ぼす。過去の堆積物には菌類遺体が含まれているが研究方法は確立していない。同定と古生態の研究方法が確立することで気候変動と菌類の消長との関係、菌類が植物や生態系に与えた影響や、菌類と人類との関係の歴史が明らかになり、「菌類考古学」という新たな分野の構築につながる。さらに、菌類が形成する硬く緻密な菌核や子実体は植物の組織よりも分解されにくいいため、放射性炭素年代測定や古 DNA を用いた遺伝子解析の材料としても有望である。本研究は、堆積物に含まれる菌類遺体や植物病の痕跡を検出し、同定法を確立させることで、気候変動と菌類の消長との関係や過去の植生と菌類相との関係を明らかにし、菌類を用いた高精度編年法や古 DNA による遺伝学的研究のための方法論を確立することを目的とする。

3. 研究の方法

堆積物中に含まれる菌類遺体の概要を明らかにするために、研究代表者が植物遺体の研究の過程で収集した、菌類が形成する硬い菌核や子実体や、菌類の侵入により変形した植物病痕のある葉や果実の遺体の同定を試みた。研究代表者が採取した堆積物試料からの大型植物遺体の取り出し作業中に、菌類遺体や植物病痕に注意して作業を行い、それらの形態を文献や現生標本と比較しながら、菌類や植物病痕、子実体に含まれる胞子を光学顕微鏡により観察した。

この過程で、保存状態がきわめて良好であることが明らかになった、新潟県魚沼層群の第四紀堆積物中のクロサイワイタケ科の子実化石を検討することにした。菌類化石と比較するための現生標本を野外で収集するとともに、国立科学博物館の標本庫から類似の種類の標本を借用し、形態比較の材料とした。現生標本の採取地点の気候データは GBIF データベース等から収集した。そこから得られた各地点の気温と菌類遺体が含まれる大型植物遺体群集から復元される古気温データと比較することで、過去の菌類相と気候変動との関係を明らかにした。

さらに、最終氷期最寒冷期以降の菌類遺体群集を用い、過去の菌類相と古植生との関係を明らかにするために、第四紀堆積物を検討した。材料として、下北半島猿ヶ森の完新世の埋没林、山形県天童市立谷川河床の最終氷期最盛期～晩氷期の埋没林、滋賀県彦根市芹川河床の最終氷期最盛期初頭の泥炭層に含まれる大型植物化石群集を対象とした。現地で地質調査を行い、埋没林や古土壌、泥炭層などの層位関係や堆積環境を調査した後、堆積物をブロック状に露頭から採取し、研究室で層位ごとに切り分けて試料とした。試料の堆積物を水洗篩分し、篩の上の残渣から植物遺体と菌類遺体を実体顕微鏡下で拾い上げ、計数、同定した。植物遺体の組成に基づいて古植生や古環境を復元した。採取した菌類遺体は古 DNA 抽出用試料として保管しており、今後、詳しい同定を行うために DNA 分析を行う予定である。

放射性炭素同位体年代測定試料として、地下に形成される菌核を用いることが可能かどうかを明らかにするため、これまでの調査で手掘りボーリング試料と泥炭の堆積年代が明らかになっている北海道利尻島の南浜湿原の堆積物を用いた。ケノコッカム菌核と種実類の放射性炭素年代を測定し、年代値を比較した。

4. 研究成果

(1) 第四紀堆積物中に含まれるクロサイワイタケ科 Xylariaceae の形態分類と古植生、古環境との関係

十日町東南部の魚沼丘陵を構成し、前期更新世の約 250～80 万年前に堆積した魚沼層群の約 100 層準の大型植物化石群集から取り出された菌類化石を整理した。その結果、比較的堅い組織を持ち保存されやすいケノコッカム *Cenococcum geophilum* 菌核やクロサイワイタケ科の標本を抽出した。阿部恭久元日本大学教授の協力を得て国立科学博物館の収蔵庫に保管されている現生標本と形態を比較し、子座を構成する子嚢殻の形状や大きさ、色や表面の模様、子嚢殻頂部の孔口とその周囲の形態などをもとに、実体顕微鏡下で同定を行った。さらに、子嚢殻の中に含まれる子嚢胞子のプレパラート標本を作製し、光学顕微鏡下で子嚢胞子の大きさや形状、発芽スリットの長さや位置などを観察して、同定を行った。

その結果、クロサイワイタケ科化石は、5 属 7 種に同定された（菊地ほか、2020）。クロサイワイタケ科標本の多くがクロコブタケ属 *Annulohyphoxylon* に分類される子座化石で、クロサイワイタケ *Annulohyphoxylon annulatum* を含む少なくとも 2 種が含まれていた。さらに、*Kretzschmaria* 2 種、*Biscogniauxia* 1 種、*Nemania* 1 種、*Rosellinia* 1 種が同定された。これらの子座には子嚢胞子が保存され、脆弱な内子座が残っている化石もあった。菌類の化石の多くは胞子と子嚢殻の両方が保存されていないことも多く、胞子化石は現生種との対応関係がつかない形態種も多いが、クロサイワイタケ科化石は複数の器官の形質に基づいて分類が可能であることが明らかになった。しかも、寄主特異性があるために、随伴する大型植物化石とも比較しながら古植生の復元を行うことも可能である。さらに、クロサイワイタケ科菌類は温暖な地域ほど種多様性が高いため、分布北限の気温がわかっていると、古気候復元の材料にもなると考えられる。しかしながら、クロコブタケ科各種の分布状況は、研究者が少ないこともあり、よくわかっていない。

(2) 最終氷期以降の菌類遺体群集

最終氷期以降の堆積物に含まれている菌類遺体の調査を行った。ほとんどの大型植物化石群集に伴う菌類化石はケノコッカムの菌核だったが、やや不定形でケノコッカムよりも大型の菌核は雪腐病菌 *Typhula* が形成する菌核も含まれていた。*Typhula* は天童市立谷川河床の最終氷期最盛期の堆積物（高原ほか、2024）からも見つかった。最終氷期最盛期の日本海側は積雪量が少なかったとされているが、*Typhula* の産出は積雪量など古気候との関係を今後議論する上で重要な指標となると考えられた。

河川堆積物中には、クロコブタケ属の子座化石が普通に含まれていた。クロコブタケ属はコナラ属などの落葉広葉樹に付着する菌類であるが、コナラ属の大型植物化石を含まない最終氷期最盛期の堆積物にも含まれていた。このことから、落葉広葉樹の分布の少ない最終氷期最盛期堆積物で、クロコブタケ属がコナラ属の分布示す指標になると考えられる。

彦根市芹川河床の最終氷期の泥炭層（百原ほか、2022）からは、*Glomus* と考えられるアーバスキュラー菌根菌の硬壁胞子と菌糸の複合体が見つかり、植生や古環境との関係を明らかにする材料として利用できる可能性がある。同じ泥炭層のスゲ属の果苞には *Phaeosphaeria* の子嚢殻が見つかり、スゲ属の種ごとに異なる菌類種が対応している可能性がある。

下北半島猿ヶ森の完新世の埋没林に伴う堆積物には、ヒノキアスナロの枝条の密集層が含まれているが、恐山など付近のヒノキアスナロ林の枝条に多く見られるヒバ・アスナロ天狗巣病 *Blastospora betulae* に罹患して変形した枝条が全く見られなかった（大塚ほか、2021）。現在成立している林よりも過湿な環境で成立したヒノキアスナロ湿地林であることや、中間宿主となるカバノキ属が分布していなかったために、天狗巣病が発生しなかった可能性が考えられた。

(3) 菌核を用いた放射性炭素同位体年代測定

北海道利尻島の南浜湿原で手掘ボーリングによって採取した後期完新世堆積物中に含まれるケノコッカム菌核と大型植物化石の放射性炭素同位体比年代を比較した。その結果、ケノコッカム菌核による年代は、大型植物化石（種実類）に基づく年代・深度曲線よりも極端に新しい年代値が得られた（百原ほか、2023）。外生菌根菌であるケノコッカムの菌核は、植物の地上部で同化され根を通して得られた炭素で構成されているので、菌核から得られる年代は当時の地表面の年代を示しているわけではない。ケノコッカムは過湿な土壌環境を好まない（小林ほか、2015）とされている。しかし、ケノコッカム菌核の年代が年代・深度曲線から推定される年代よりも極端に新しく、地表付近の堆積物に近い年代値を示すことは、ケノコッカムがかなり深い位置にまで分布したことを示唆している。地下水水位が低下して根が発達することでケノコッカムが地下の深い位置にまで生育するようになり、同層準の植物の地上部の器官から得られた年代よりも、かなり新しい年代を示す可能性が高い。したがって、ケノコッカム菌核は堆積物の堆積年代測定のための試料としては適切ではないと考えられる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 大江新一, 林 竜馬, 出穂雅実, 百原 新, 大脇航平, 佐々木尚子, 高原 光, 植田弥生, 山川千代美, 山野井 徹	4. 巻 32
2. 論文標題 山形県立谷川河床埋没林から復元する最終氷期最盛期の植生	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 植生史研究	6. 最初と最後の頁 43-58
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 百原 新, 大森彩瑚, 那須浩郎, 守田益宗, 近藤玲介, 佐藤雅彦	4. 巻 43
2. 論文標題 完新世における利尻島南浜湿原とその周辺の植生の時空分布	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 利尻研究	6. 最初と最後の頁 53-64
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 河原栄・糟谷大河・梅典雅・後藤理子	4. 巻 49
2. 論文標題 白山亜高山帯の泥炭から抽出したきのこ胞子化石	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 石川県白山自然保護センター研究報告	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 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 百原 新・大森彩瑚・近藤玲介・佐藤雅彦・守田益宗	4. 巻 42
2. 論文標題 放射性炭素年代値に基づく利尻島南浜湿原の完新世湿原発達史	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 利尻研究	6. 最初と最後の頁 79-83
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 Momohara, A., Ito, A.	4. 巻 38
2. 論文標題 Biogeographic and environmental history of Fagus and beech dominant forest in Japan	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 236-254
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1440-1703.12389	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 河原栄・糟谷大河・梅典雅・後藤理子	4. 巻 49
2. 論文標題 白山亜高山帯の泥炭から抽出したきのこ胞子化石	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 石川県白山自然保護センター研究報告	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 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 -

[学会発表] 計8件(うち招待講演 0件/うち国際学会 1件)

1. 発表者名 百原新・塚腰実・山川千代美
2. 発表標題 彦根市芹川河岸の始良 Tn テフラ層準の大型植物化石群
3. 学会等名 第37回日本植生史学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Arata Momohara, Yuichiro Kudo, Nao Miyake, Fuyuki Tokanai, Minoru Tsukagosh
2. 発表標題 Floral diversity in refugia of Tertiary relicts in central Japan during the last glacial maximum
3. 学会等名 NECLIME online conference 2022 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 百原 新, 大脇航平, 大江新一, 高原 光, 山川千代美, 林 竜馬
2. 発表標題 立谷川(山形県山形市・天童市)における最終氷期最盛期の埋没林から出土した植物化石とその植物地理学的意義
3. 学会等名 日本植生史学会第36回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 高原 光, 林 竜馬, 山川千代美, 大江新一, 百原 新
2. 発表標題 立谷川(山形県山形市・天童市)における最終氷期最盛期の埋没林堆積物の花粉分析からみた東日本の植生地理
3. 学会等名 日本植生史学会第36回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山川千代美, 林 竜馬, 植田弥生, 山野井 徹, 大江新一, 高原 光, 百原 新, 大山幹成, 大脇航平, 出穂雅実, 岩瀬 彬, 江草俊作, 平塚 幸人
2. 発表標題 立谷川(山形県山形市・天童市)における最終氷期最盛期の埋没林の概要と構成樹種
3. 学会等名 日本植生史学会第36回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 大塚麻友, 百原 新, 工藤雄一郎, 糟谷大河
2. 発表標題 下北半島猿ヶ森の後期完新世ヒノキアスナロ埋没林に伴う大型植物化石群の種組成と堆積環境
3. 学会等名 日本植生史学会第36回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 菊地達郎, 百原 新, 阿部恭久, 糟谷大河
2. 発表標題 前期更新世クロサイワイタケ科 (Xylariaceae) 菌類化石の形態分類と古環境指標としての有用性
3. 学会等名 日本植生史学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 高原 光, 百原 新, 林 竜馬, 山川千代美, 植田弥生, 大山幹成, 大江新一ほか
2. 発表標題 立谷川河床 (山形市・天童市) に現れた最終氷期最盛期の埋没林
3. 学会等名 日本第四紀学会2020年オンライン大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
研究分担者	渡辺 洋一 (Watanabe Yoichi) (30763651)	千葉大学・大学院園芸学研究科・助教 (12501)	
研究分担者	糟谷 大河 (Kasuya Taiga) (90712513)	慶應義塾大学・経済学部(日吉)・准教授 (32612)	
研究分担者	工藤 雄一郎 (Kudo Yuichiro) (30456636)	学習院女子大学・国際文化交流学部・准教授 (32699)	

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
---------	---------