

きのこ界の Cinderella

～データマイニングで挑むコウヤクタケ類～

中島 淳志

背景・目的

コウヤクタケ類は背着生の子実体で特徴づけられる、主に材上生の担子菌のグループである。子実層面が管孔状の種は多孔菌類とされることもあるが、Gorjón (2020) は子実層面の形状にかかわらず、アカキクラゲ綱などハラタケ綱以外の担子菌も含む広い定義をとっている。

コウヤクタケ類はその地味な風貌から、華々しい大型のハラタケ類や珍奇な腹菌類、大型子囊菌類などに比べるとほとんど注目されず人気もない、Weiß (2004) が菌類のシンデレラ (Fungal Cinderellas) と称した通り、長らく見過ごされてきた「かわいそうな」グループであった。脚光を浴びることがなかったのは学問の舞台でも同様で、かつての「コウヤクタケ科」には様々な系統が混在しており、のちに分子系統学的研究により人為分類群と判明するまでは「ゴミ箱分類群」として扱われていた歴史がある。専門家も国内には数えるほどしかいないが、昨年日本産コウヤクタケ類 442 種の目録が公表され (Maekawa, 2021)、ようやく本格的な研究の「仕度」が整ってきたと言えるかもしれない。

コウヤクタケ類は主に木材腐朽菌、一部は外生菌根菌や植物病原菌として、森林生態系において重要な役割を果たしている。また、白色腐朽菌の *Phanerochaete* 属菌がその強い腐朽力からバイオレメディエーション (生物環境浄化) に応用されるなど、潜在的に有用

な生物資源を含む一方、世界的に多くの種が森林の衰退とともに絶滅に瀕している点でも注目を要する菌群である。

近年の研究により、コウヤクタケ類に見られる背着生の子実体は原始的な形態であることが明らかになり、そこから主に傘や柄を形成する系統が進化していった一方、複数の系統でコウヤクタケ類への「逆戻り」が起っており、その回数は 96 回にも及ぶと推定されている (Sánchez-García et al., 2020)。

現在、コウヤクタケ類は 15 の目にまたがって分布しているが、これだけ広範かつ大規模な収斂進化が起こった背景には、背着生の子実体に特有の何らかの生態的優位性があるのだろうか？ 担子菌類では一般的に傘と柄を獲得することで多様化が促進される (≡ 栄える) ともいわれており (Sánchez-García et al., 2020)、傘を持つことで子実体周辺の気流の能動的制御が可能になり、傘を持たない菌よりも遠くに胞子を散布することができるともいうが (Dressaire et al., 2016)、それでは背着生の子実体というライフスタイルは「誤った選択」なのだろうか？

そもそも、収斂進化は同様の選択圧に曝される、つまり類似の環境に適応して同様の生態的地位を得ることにより起こる現象である。シクエストレート菌と乾燥耐性の関係などは直観的に分かりやすい例だが、コウヤクタケ類についてはどのような要因がそれをもたらしたのだろうか？

コウヤクタケ類は菌類の進化を考える上でも重要な菌群と考えられるが、まずはそれがプロ・アマ問わず非専門家にほとんど知られていない現状を改善するため、本発表では「コウヤクタケ類に共通する(子実体の形状以外の)形質」を見出すとともに、「コウヤクタケ類の目レベルの識別に有用な形質」を特定し、コウヤクタケ類の注目すべき形質を浮き彫りにすることを目標とした。具体的には、多数のハラタケ綱の記載文にデータマイニングの手法を適用し、コウヤクタケ類(以下COR)とそれ以外(non-COR)の比較検討を行うとともに、同様の手法をCORの目レベルでの比較検討にも適用し、重要性の高い形質を特定して本菌群の生態および進化との関連性を考察した。

コウヤクタケ類とそれ以外を分ける重要な識別形質の検討

本解析ではハラタケ綱のデータに絞り込み、Maekawa (2021)の掲載種が含まれる属をCOR、それ以外を非CORとした。COR 1607種/non-COR 7832種について、Mycobank 記載文データベースのほか、英語または日本語の各種論文・図鑑等から取得した記載文データを中島(2020)の手法で処理し、種ごとの形質データを得た^(※注1)。このデータは「要素_属性_値」のトリプレットからなり、要素には「子実体」「担子胞子」「生息環境」など43種類、属性には「色」「形状」「表面性状」など12種類、値には「白」「円筒形」「1菌糸型」など157種類が含まれた。ここからトートロジーを防ぐために、要素_属性が「子実体_形状」のデータを除外し、さらに要素に「傘」や「柄」を含むような、子実体の形状が限定される形質を除外した上で、10件以上のデータがある種に絞り込んだ。

まず、490種類の形質(特徴量)を使用して、勾配ブースティングによりCOR/non-CORの分類モデルを作成した。PyCaret 2.3.4版

を用いて、CatBoostのデフォルト設定で分類モデルを作成した。その結果、COR 1595種/non-COR 7797種を分類するモデルの正解率(accuracy)は0.95、AUCは0.98、F1値は0.86であった。特徴量重要度の指標であるSHAP値の上位10件(○は正方向、×は負方向の貢献を示す)は、子実層托_形状_襞状(×)、子実層托_形状_平滑(○)、菌糸構成_構造_1菌糸型(○)、子実体_表面性状_平滑(×)、味/臭_無・温和(×)、子実体_色_褐(×)、生息環境_森林(×)、肉_色_白(×)、担子胞子_サイズ_薄壁(○)、子実体_色_橙赤(×)であった(図1)。

抽出された形質のうち、「平滑な子実層面(子実層托_形状_平滑)」は妥当であるが経験上自明であった。また、その他の形質には、記載バイアスの影響が大きいと考えられた。すなわち、コウヤクタケ類の「味・臭い」や「肉の色」、「子実体表面が平滑であること」などはあったとしても記録されにくく、逆に軟質菌類では「1菌糸型」があえて記録されることが少ないことが結果に反映されているとみられた。

一方、コウヤクタケ類において「傘の喪失とともに襞の形成能も失われていること」「きのこ類に多い褐色や橙赤色の子実体が少ないこと」「担子胞子に薄壁のものが多いこと」などは興味深い知見と思われた。

次に、バイアスの影響が大きいことが確認された肉眼的形質を全て除外し、342種類の形質で同様のモデルを作成したところ(COR 1398種/non-COR 4827種)、正解率は0.92、AUCは0.97、F1値は0.83であった。SHAP値上位5件は菌糸構成_構造_1菌糸型(○)、子実層シスチジア_形状_棍棒形(×)、子実層シスチジア_形状_先細(×)、担子胞子_サイズ_薄壁(○)、シスチジア_表面性状_結晶(○)であった(図2)。

コウヤクタケ類のシスチジアが多様であり、ハラタケ類において一般的な棍棒形や先

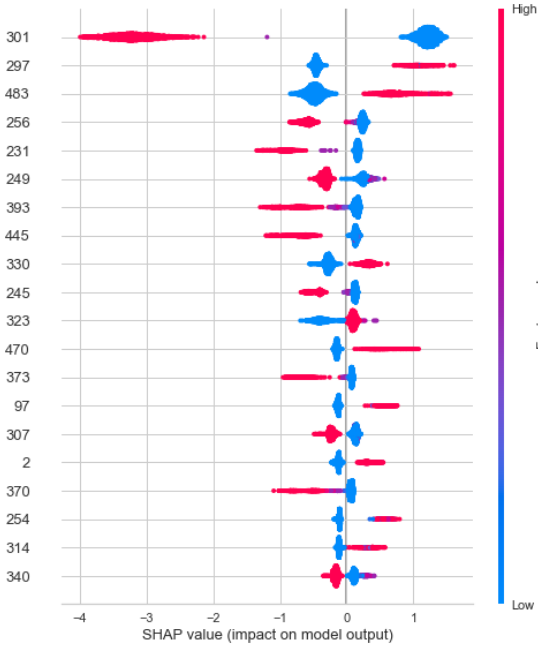


図1

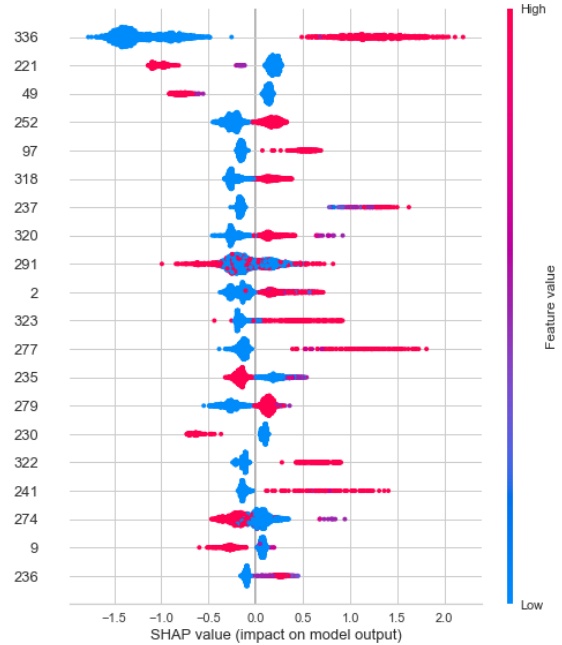


図2

肉眼的形質（子実体形状関連以外）を含む分類モデル（図1）と、肉眼的形質を除外した分類モデル（図2）のSHAP値を示した図。上にある形質ほど寄与度が高い（具体的な名称は本文参照）。赤色（●）の点が右側にあるほどコウヤクタケ類で「ある」という判定に、青色（●）の点が右側にあるほどコウヤクタケ類で「ない」という判定に、それぞれその形質が寄与していることを示している。

細の形状が相対的に少なく、結晶（ガラスの靴！）を持つものが多いという、観察経験とも矛盾しない結果が得られた。

シスチジアの生態的意義は明らかでないが、トビムシに対する致死的作用から防御的役割が示唆された例もあり（Nakamori & Suzuki, 2007）、昆虫との関係を解明することがコウヤクタケ類の生態の理解に繋がると考えられる。コウヤクタケ類ではグレオシスチジア、ハロシスチジア、ランプロシスチジア、ステファノシスト、レプトシスチジア、リオシスチジア、二叉状糸状体、樹枝状糸状体など多彩な異型細胞が知られているが、それぞれの機能の違いも今後明らかにしていく必要があるだろう。なお、コウヤクタケ類の担子胞子の装飾が豊富であることと昆虫散布との関連が示唆されているが

（Svantesson et al., 2021）、本解析では担子胞子の表面性状の重要性は示されなかった。

コウヤクタケ類の目レベルの分類/識別に重要な形質の検討

本解析で用いたデータにおける COR 1657 種の目レベルの内訳は、多い順にベニタケ目（417 種）、タマショレイタケ目（401 種）、タバコウロコタケ目（176 種）など 12 目であった。そのうち 25 種未満のキカイガラタケ目とラップタケ目を除外し、10 目 1638 種を対象に、CatBoost により 355 種類の形質データから目の所属を推測するマルチクラス分類を実施した。

作成した分類モデルの正解率は 0.70、AUC は 0.93、F1 値は 0.69 であった。特徴量重要

度 (feature_importance) の上位 10 件は順に、担子孢子_表面性状_刺状、担子孢子_サイズ_薄壁、担子孢子_アミロイド性_デキストリノイド、子実層托_色_白、担子器_形状_先細/膨大、担子器_形状_棍棒形、子実層托_色_褐、担子孢子_表面性状_平滑、担子器_形

状_円筒、シスチジア_形状_円筒であり、8割が顕微鏡的形質で、肉眼的形質は子実層托の色のみであった。

次に、各目における重要な分類/識別形質を明らかにするため、各形質の対数オッズ比を算出した (表 1)。ベニタケ目の二叉状糸

表 1. コウヤクタケ類各目の形質の対数オッズ比上位 5 件 (属性名は省略)

形質	対数オッズ比	形質	対数オッズ比
アテリア目		タバコウロコタケ目	
(生息環境) 草地	4.24	(シスチジア) 頭状	3.55
(菌糸体) 毛状	2.92	(子実層托) 小歯状	2.92
(生息環境) 砂地	2.92	(子実層托) 歯牙	2.59
(生息環境) 落葉	2.7	(子実層托) 管孔	2.05
(生息環境) シダ	2.66	(子実層托) 針	2.01
アンズタケ目		タマチョレイタケ目	
(担子器) 8 孢子性	8.95	(呈色反応[KOH]) 桃	4.5
(担子器) 5-7 孢子性	7.91	(呈色反応[KOH]) 橙赤	3.22
(菌核) 有	6.48	(孔口) 全縁	2.92
(分生子) 紡錘	5.68	(菌糸体) 灰	1.92
(分生子) 黄	5.51	(菌糸ペグ) 有	1.88
イグチ目		トレキスポラ目	
(子実層托) 襞状	7.58	(担子孢子) 付属糸	7.75
(担子孢子) デキストリノイド	5.7	(分生子) 平滑	5.16
(子実層托) 脈	4.64	(分生子) 楕円	5.16
(生息環境) 水辺	4.18	(分生子) 厚壁	4.71
(剛毛) 結晶	4.18	(分生子) 円筒	4.58
イボタケ目		ハラタケ目	
(担子孢子) 三角	5.57	(担子孢子) 截断状	3.24
(呈色反応[KOH]) 緑	5.52	(分生子) 紡錘	2.87
(担子孢子) 角形	4.43	(担子孢子) 扁桃	2.76
(担子孢子) 暗色	4.36	(子実層托) 脈	2.7
(呈色反応[KOH]) 褐	4.28	(生息環境) 生木	2.65
コウヤクタケ目		ベニタケ目	
(樹枝状糸状体) 有	3.27	(二叉状糸状体) 有	6.29
(側糸) 分枝	2.99	(剛毛) 分枝	4.43
(生息環境) 水辺	2.74	(胞子紋) 橙赤	4.01
(子実体) 膠質	2.16	(肉) 橙赤	3.3
(シスチジオール) 有	1.93	(担子孢子) アミロイド	3.26

状体、コウヤクタケ目の樹枝状糸状体、タバコウロコタケ目の頭状のシスチジアなど異型細胞で特徴づけられる目があった一方、イボタケ目やハラタケ目は担子胞子の形状、ベニタケ目やタマチョレイタケ目は呈色反応、アンズタケ目は担子器あたりの胞子数が4を超えることなどが特徴的であった。アテリア目は生息環境が他の目と顕著に異なっていた。子実層托の形状からも、イグチ目は襞状や脈状、タバコウロコタケ目は小歯状、歯牙状、管孔状、針状のものが多く、ある程度の手掛かりを得ることが可能であった。

コウヤクタケの収斂進化と形質に関する考察

以上の結果とフィールドでの観察経験から、筆者はコウヤクタケ類に系統を超えて共通する、すなわちその収斂進化をもたらした要因に関して一つの仮説を立てた。それは、コウヤクタケ類は「隙間に適応して進化した」菌群なのではないか、という仮説である。

筆者がコウヤクタケ類の観察を始めてまだ1~2ヶ月程度だが、きのこ類が激減する冬であっても、太めの落枝や丸太をひっくり返すと必ずと言っていいほど多様なコウヤクタケ類を見ることができると驚いた。それも、多孔菌類のように生死不明の乾ききった子実体ではなく、(胞子形成の有無は別として) 明らかに活性のある子実体が観察される。温度と湿度が保たれた隙間で年中子実体を形成でき、冬眠していない種のトビムシやダニなどのベクターに胞子が散布されるならば、種間競争において他の材生息菌類よりも優位に立てるのではないだろうか。

そもそも、材の下面に子実体を形成する時点で胞子を飛ばすには不利と思われるが、コウヤクタケ類が風に依存しない散布様式に切り替えたグループだと捉えれば合点がいく。本解析では重要な目レベルの分類/識別形質として「担子器の形状」や「胞子数(=

担子器の小柄の数)」がピックアップされたが、筆者は初め何かの間違いだと考えた。担子器の形態は一般的にどのきのこでも類似しており、それが分類に重要だとは思われなかったからである。しかし、前川二太郎先生の講演資料(加瀬谷、2018)によると、

他の分類群では、担子器の形態が種や属の分類で鍵になることはほとんどありませんが、コウヤクタケ類の場合は、形成様式、形態、大きさ、小柄の数、基部のクランプの有無が非常に重要となります。

とのことであった。筆者はこれに関して、ホコリタケなどの腹菌類において、受動散布に切り替わるにつれて担子器に変形が生じることからの類推で、コウヤクタケ類においても能動的な胞子射出能が失われつつあり、それが担子器の形態に反映されているのではないかと考えた。コウヤクタケ類でも胞子紋が得られることから完全に胞子射出能が失われたわけではないと思われるが、例えば *Tulasnella* 属の担子器は小柄が顕著に膨大しており、これが「正常」な担子器のようにブラスドロップを生じ、胞子を射出できるのか疑問である。担子器の形状ごとに射出距離などの機能を比較できれば興味深い知見が得られるのではないだろうか。Zmitrovich & Wasser (2011) も、「異常」な担子器が材生息性で子実層托の分化が乏しい菌類(≒コウヤクタケ類)に見られることを指摘し、「効果的な胞子形成のための様々な戦略の発達に関連した二次的な現象だろう」と述べている。

コウヤクタケ類を「あわさい^(※注2)の住人」として捉え直してみると、他にも多くの形質がそれを暗示していることに気付かされる。子実体に白や淡黄色が多いこと、担子胞子や菌糸が無色薄壁であり、1菌糸型(耐久性のある骨格・結合菌糸を欠く)がほとんどであること、そしてそもそも子実体が背着生で薄

いという事実は、コウヤクタケ類が日に当たらない隙間に適応し、乾燥や紫外線という選択圧が弱まったため、メラニンなどの色素産生や耐久構造の形成が不要になったと解釈するといずれも説明可能ではないだろうか。

しかしながら、コウヤクタケ類の生息環境は多様であり、生木や土の上などに露出して発生する種については上記の仮説が当てはまらないのも確かである。筆者はむしろ、そのような「日なた」のコウヤクタケ類が他のものとどう異なっているのかに関心があるので、今後追究していきたい。

まとめと今後の展望

本解析により、コウヤクタケ類を特徴づける上でのシスチジアの重要性が示唆されたほか、目レベルの分類/同定において担子器や担子胞子の観察が有用という結果が得られた。それらの観察にはいずれも顕微鏡が必須であるが、初心者にとっては切片作製も含めてハードルが高い。また、多孔菌類と同じく、子実体があっても必ずしも胞子を形成していないなどの困難もある。

海外では本邦に比べて圧倒的にコウヤクタケ類の研究が盛んであり、「Crusts & Jells」など多数の良質な Web サイトが存在するほか、Facebook グループ「Crust Fungi and Polypores」には 4,000 名を超えるメンバーが所属し交流が行われている。しかし、それらの学習資源を利用するにも顕微鏡観察は避けて通れず、生態写真のみで種名を質問しても、ある程度の候補は挙げてもらえるかもしれないが、「Micro needed. (顕微鏡が必要)」という一言が添えられるのが通例である。近年、いわゆるスマホ顕微鏡の登場などの出来事はあったが、顕微鏡観察を市民科学の身近なツールにするためにはさらなる進歩を待たなければならぬだろう。また、別の手段として DNA バーコーディングがあるが、これも多くのアマチュアには設備面・金

銭面で手が届かず、技術的にも迅速同定というわけにはいかないのが現状である。「きこの界のシンデレラ」を舞踏会に連れていくためには、「カボチャの馬車」並みの技術革新が必要なのかもしれない。

※注1: 本データは Hugging Face Datasets で公開している。

https://huggingface.co/datasets/Atsushi/fungi_trait_circus_database

※注2: 「あわさい」は京都など西日本の方言で「隙間」こと。「棚と壁のあわさい」のように用いる。

【引用文献】

- Dressaire, E. et al., (2016). Mushrooms use convectively created airflows to disperse their spores. *PNAS*, 113, 2833-2838.
- Gorjón, SP. (2020). Genera of corticioid fungi: keys, nomenclature and taxonomy. *Studies in Fungi*, 5, 125-309.
- 加瀬谷泰介. (2018). きこの分類講座を聴講して. 関西菌類談話会通信, 37, 13-32.
- Maekawa, N. (2021). Taxonomy of corticioid fungi in Japan: Present status and future prospects. *Mycoscience*, 62, 345-355.
- 中島淳志. (2020). アマチュアがつくる菌類形質データベース: 記載文からの自動形質情報抽出と Web アプリ上でのデータ可視化. *ニッチェ・ライフ*, 8, 19-26.
- Nakamori, T. & Suzuki, A. (2007). Defensive role of cystidia against Collembola in the basidiomycetes *Russula bella* and *Strobilurus ohshima*. *Mycological Research*, 111, 1345-1351.
- Sánchez-García, M. et al., (2020). Fruiting body form, not nutritional mode, is the major driver of diversification in mushroom-forming fungi. *PNAS*, 117, 32528-32534;
- Svantesson, S. et al., (2021). "The Mouldy Marshmallow" *Amaurodon caeruleocaseus*. (Thelephorales, Basidiomycota) - the first stipitate species in the genus *Amaurodon*. *Sydowia*, 74, 181-192.
- Weiß, M. (2004). Corticioid Basidiomycetes: Unravelling the Phylogeny of Fungal Cinderellas. *Mycological Research*, 108, 980-981.
- Zmitrovich & Wasser. (2011). Phylogenetic Conundrum of the Mushroom-forming Fungi (Agaricomycetes). *Systematics and evolution of Fungi*, 207-252.