

菌従属栄養植物の菌根共生系の多様性

谷龜 高広

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター植物園

〒060-0003 北海道札幌市中央区北3条西8丁目

(現所属：国立科学博物館筑波実験植物園

〒305-0005 つくば市天久保4-1-1)

Takahiro Yagame

Diversity of mycorrhizal symbioses in mycoheterotrophic plants

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi, ectomycorrhizal fungi, saprophytic fungi,
symbiotic culture, tripartite symbiosis

Field Science Center for Northern Biosphere Hokkaido University Botanic Garden Kita3

Nishi8, Chuo-ku, Sapporo, Hokkaido 060-0003

Current address: Tsukuba Botanical Garden, National Museum of Nature and Science
4-1-1, Amakubo, Tsukuba, Ibaraki 305-0005, Japan

1. はじめに

陸上植物の多くは光合成を行うことで独立栄養生活を送り、生産者として生態系を支えている。ところが8割以上の植物種の根に真菌類の菌糸が定着し (Trappe 1987, Wang & Qiu 2006), 特異的な構造(菌根)が形成される。身近な例としてマツタケとマツ科植物の関係が挙げられるだろう。マツタケはマツ科植物の根において菌根共生する菌類(菌根菌)で、マツ科植物には土壤中の窒素やリン等を供給し、一方でマツ科植物からは光合成産物が菌体に供給されている (鈴木 2005)。このような共生系を植物と菌類が構築することで、植物は地中からの養分吸収効率を飛躍的に高めることができ、菌根菌は炭素化合物を安定して獲得できる。グロムス門、担子菌門、子囊菌門の菌類がこの共生系を構築する (Peterson et al. 2004)。光合成を行う植物と菌類の共生系は、双方にとって有益である。しかし、菌従属栄養植物は、菌根菌に光合成産物を渡すことはできず、一方的に菌から養分を奪い生育するとされる。菌従属栄養植物の菌根共生系に関する研究は、菌根菌の分子同定や、炭素と窒素の安定同位体分別値の計測による菌従属栄養性の評価が確立したことで、近年、様々な植物種を対象に研究がなされるようになってきた (Merckx et al. 2013)。

2. 菌従属栄養植物の菌根共生

菌従属栄養植物の菌根共生は、大きく3つのタイプに分類される。1つ目は樹木に‘外生菌根’と呼ばれる構造を形成し共生する‘外生菌根菌’から養分を得て生育するタイプである。ツツジ科のギンリョウソウやシャクジョウソウ、ラン科のサカネランなどの植物がこれにあたる (図 1A, B, C)。これらの菌従属栄養植物は、樹木が产生する光合成産物を、菌根菌

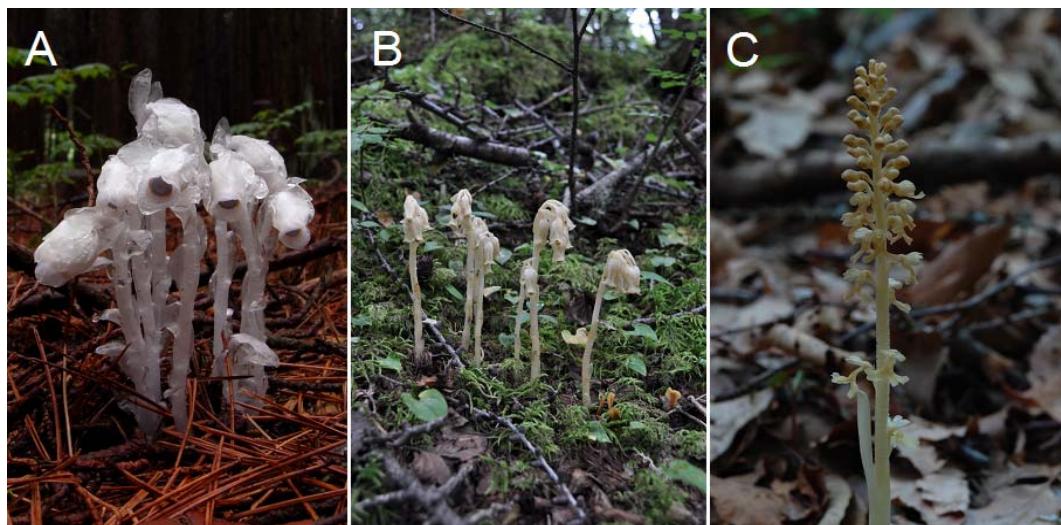


図1 外生菌根菌と菌根共生する菌従属栄養植物。A, ギンリヨウソウ; B, シャクジョウソウ; C, サカネラン

を経由し獲得することによって生育している (Bidartondo & Bruns 2002, Selosse et al. 2002, Kendrick et al. 2002)。

菌従属栄養植物より検出される外生菌根菌の主な分類群には、担子菌門のベニタケ科、ロウタケ科、イボタケ科等がある (Smith & Read 2008)。さらにセイヨウショウロ科セイヨウシヨウロ属 (*Tuber*) のような子囊菌門が菌根菌となる例も知られている (Selosse et al. 2004)。樹木は短期間で枯れることはないため、菌従属栄養植物は外生菌根菌を介して樹木の光合成産物を安定して受け取ることができる。

2つ目に、木材や落葉落枝を炭素源として生育する腐生菌類から養分を得て生育するラン科のオニノヤガラ、ツチアケビ、タシロランなどが挙げられる (Kusano 1911, Terashita & Chuman 1987, Yamato et al. 2005 ; 図2)。オニノヤガラやツチアケビが担子菌門のキシメジ科ナラタケ属 (*Armillaria*) の菌種と菌根共生することは、古くより知られている (Kusano 1911, Hamada 1939)。事実、自生地で地中から掘り出すと、植物体表面にナラタケ属菌類が形成する黒色の菌糸束 (根状菌糸束) の付着が観察される時がある。しかし Umata et al. (2013) は、発芽直後のツチアケビの実生苗にはナラタケ属は共生しておらず、その代り担子菌門タマチョレイタケ目 (Polyporales) に含まれる未記載の菌種が共生し、生育を促したことを報告している。この研究によって、ツチアケビはナラタケ属菌との共生系が確立される以前に、ある程度の大きさの苗まで生長するまで別の菌種と菌根共生する事実が示された。このような生長過程における菌根菌のシフトはオニノヤガラでも確認されており (Xu & Mu 1990), 何故そのような現象が起こるのか、大変興味深い。他にもいくつかの菌従属栄養性のラン科はクヌギタケ科やナヨタケ科など様々な腐生性の菌種と共生するが (大和・谷龜 2009), 腐生菌との菌根共生は他の科の菌従属栄養植物には見られない。そもそも、ラン科植物は緑色葉を有する種でも、ケラトバシディウム科、ツラスネラ科、ロウタケ科などのいわゆるリゾクトニアと呼ばれる腐生性の異担子菌類と菌根共生することが特徴である (Smith & Read 2008)。

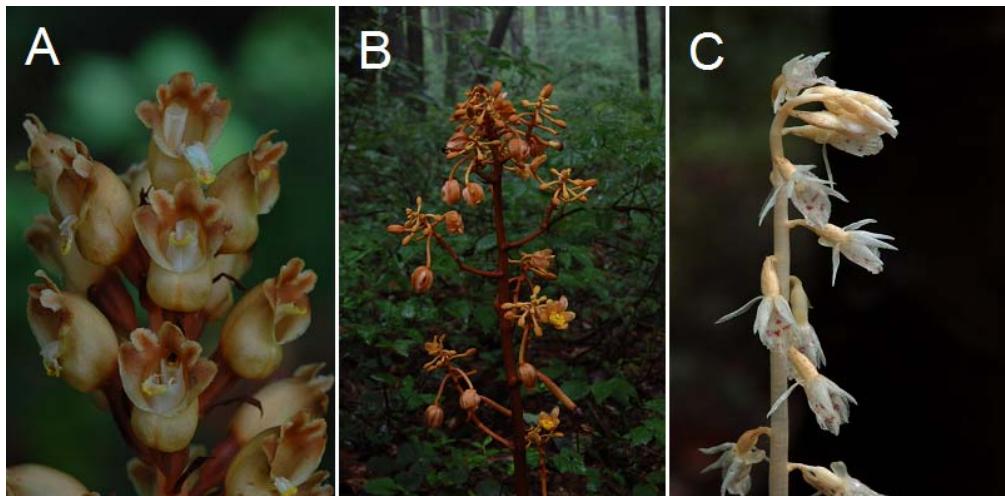


図2 腐生菌と菌根共生する菌従属栄養植物。A, オニノヤガラ; B, ツチアケビ; C, タシロラン

3つ目は‘アーバスキュラー菌根菌’(AM菌)と共生する菌従属栄養植物である。グロムス門に属するAM菌による共生系は、陸上植物の様々な分類群の独立栄養植物が営む最も普遍的な菌根共生系である(Peterson et al. 2004)。緑色植物とAM菌との共生系は特異性が低く、1種類の植物に多数の菌種が定着する。一方、菌従属栄養植物からも複数種のAM菌が検出されるが、植物の種ごとに特定の種のAM菌が高頻度で検出される傾向が強く、その多くはSchwarzott et al. (2001)により定義されたグロムス門の中のグループAとよばれる系統に含まれる(Bidartondo et al. 2002; Yamato et al. 2011; Ogura-Tsujita et al. 2013)。

AM菌と菌根共生する菌従属栄養植物は、ホンゴウソウ科、ヒナノシャクジョウ科、コルシア科、リンドウ科、ヒメハギ科、サクライソウ科など様々な科にわたり(Merckx et al. 2013)、日本にはホンゴウソウ、シロシャクジョウやタヌキノショクダイなどが分布する(図3A, B, C)。また、シダ植物のハナヤスリ科やヒカゲノカズラ科などの地下で生育する配偶体は、光合成色素を持たないことから菌従属栄養と推定され、これらもグロムス門グループAの菌種と菌根共生することが知られている(Winther & Friedman 2007a; Winther & Friedman 2007b)。AM菌と共生する菌従属栄養植物は、外生菌根菌に依存する種と同様に、緑色植物からAM菌を通じて光合成産物を収奪し、生育していると考えられる。

3. 菌従属栄養植物と菌根菌の共生系の検証

3-1. 先行研究に対する疑問

菌従属栄養植物がどのような分類群の菌類から養分を得て生育するのかという疑問は、菌根菌の分子同定が可能になったことで、種ごとに解明されつつある。しかし、地中に存在する菌従属栄養植物の根は様々な菌類が存在する土壤に曝されているため、分子生物学的手法によって菌根菌を同定する際、根表面に付着している菌根菌以外の菌種のDNAがPCR法によって増幅される可能性がある。また、根からは複数の菌種が検出されることが多く、実際にどの菌種が菌従属栄養植物の生育に影響を及ぼしているかについては把握されていない場



図3 AM菌根菌と菌根共生する菌従属栄養植物。A, ホンゴウソウ; B, シロシャクジョウ; C, タヌキノショクダイ

合が多い。先行研究では、定量的な解析を行うことで、より多くの塩基配列データが得られた菌種を主要な菌根菌であろうと推定している。さらに安定同位体値を評価することで、菌根菌の生理的特性を推定する場合もある (Yagame et al. 2012)。しかし、この実験手法をもってしても分子同定された菌種が菌従属栄養植物の生育に及ぼす影響を評価できない。そこで著者は菌従属栄養植物と菌根菌の共生系を構築し、植物体の生育を観察する研究を行ってきた。その結果、分子同定では解明できない、菌従属栄養植物の生育段階ごとの菌共生の実体を解明することに成功した。

3-2. 腐生菌との共生系構築

ラン科タシロラン属タシロランは、関東地方を北限とし、熱帯アジアからアフリカ西部まで自生する菌従属栄養植物である。日本では6月下旬から7月上旬に花を咲かせ、都心部の神社の境内などでも観察することができる。タシロランより菌根菌を分離し分子同定した結果、ナヨタケ科の菌種と菌根共生することが明らかになった (Yamato et al. 2005)。しかし、この共生系の存在は当初懐疑的に見られていた。当時ラン科植物の菌根菌といえばリゾクトニアである、という先入観が強かったためだ。

そこで、著者はタシロランから分離された菌株のひとつであるME1-1株をタシロランの種子に接種し、種子が発芽・生育するかを調査した。ME1-1株は Yamato et al. (2005) の分子系統解析の結果、イヌセンボンタケ (*Coprinellus disseminatus*) に近縁であることが明らかにされていた。そこで著者はまず ME1-1 の種レベルでの同定を目的とし、子実体形成実験を行った。その結果、大量の子実体が形成され、その形態的特徴からイヌセンボンタケと同定した (Yagame et al. 2008)。この菌株をタシロランの種子に接種したところ、6週間後、発芽が確認された (図4A)。その後ストロンおよび塊茎の発達などが確認され (図4B, C)，播種後26週で塊茎の頂部に花芽が形成され (図4D, E)，播種後27週で開花に至った (図4F)。

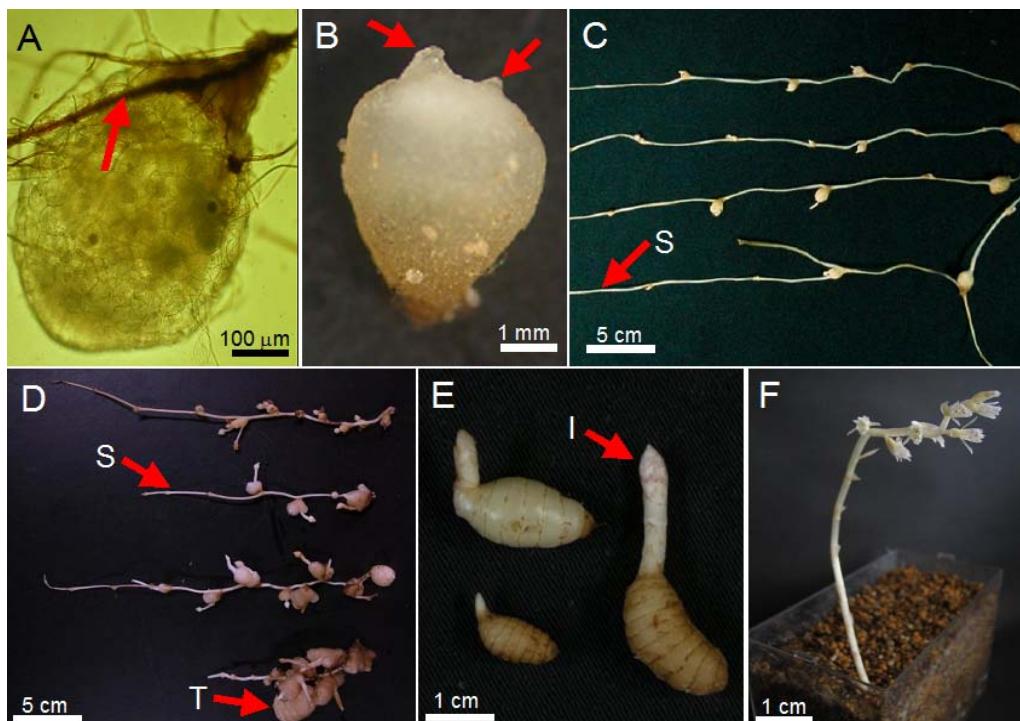


図4 タシロランの生長過程。A, 播種6週目 矢印はプロトコームに付着する菌根菌 ME1-1 の菌糸束; B, 播種8週目 矢印はストロンの原基; C, 播種12週目 S:ストロン; D, 播種16週目 S:ストロン T:塊茎; E, 播種18週目成熟した塊茎 I:花序; F, 播種27週目 開花

のことから、タシロランは種子発芽から開花に至るまで単一のナヨタケ科の菌種と菌根共生し生育することが可能なことが明らかとなり、加えて良好な生育環境下では種子発芽から僅か半年で開花することが明らかとなった (Yagame et al. 2007)。さらに、1粒の種子から半年で大小約80個もの塊茎が形成されたことから、高い栄養繁殖能力を有することが確認された。タシロランの生長過程は、Burgeff (1932) や Van Leeuwen (1937) らにより実生苗の特徴が報告されていたが、本研究によって発芽から開花に至る生長過程が明らかになった。また、ラン科植物とナヨタケ科が菌根共生する事実が初めて確認された。さらにラン科イモネヤガラ属の菌従属栄養種イモネヤガラが、ナヨタケ科の菌種と特異的に菌根共生する事実が分子同定により明らかにされたことから (Ogura-Tsujita & Yukawa 2008)，ナヨタケ科との共生が植物の菌従属栄養性進化と関連することが示唆された。

それでは、ナヨタケ科と共生する緑色葉を有するランは存在するのだろうか。サイハイランは緑色葉を有する種だが、薄暗い林床に生育するため独立栄養だけで生育することが難しいと考えられた。サイハイランが薄暗い環境に適応できる理由を菌根共生から解明してみようと考え、まず菌根菌を分子同定した。地中でサンゴ状に分枝する根茎より菌を分離培養したところ、複数の菌株がナヨタケ科と同定された。分離菌株のうち1株は、子実体を形成させることに成功し、ナヨタケ科の *Coprinellus domesticus* と同定された (Yagame et al. 2013)。また分子系統解析の結果、この菌はタシロランより分離された菌根菌に極めて近縁であることも明らかになった (図5)。さらに、分離した2系統の *Coprinellus* 属菌をサイハイランの種子に共生させた結果、種子が発芽し根茎が発達したことから、緑色葉を有するラン科植物の中にもナヨタケ科の菌種と菌根共生する種があることが証明された。サイハイランが、ナヨタケ

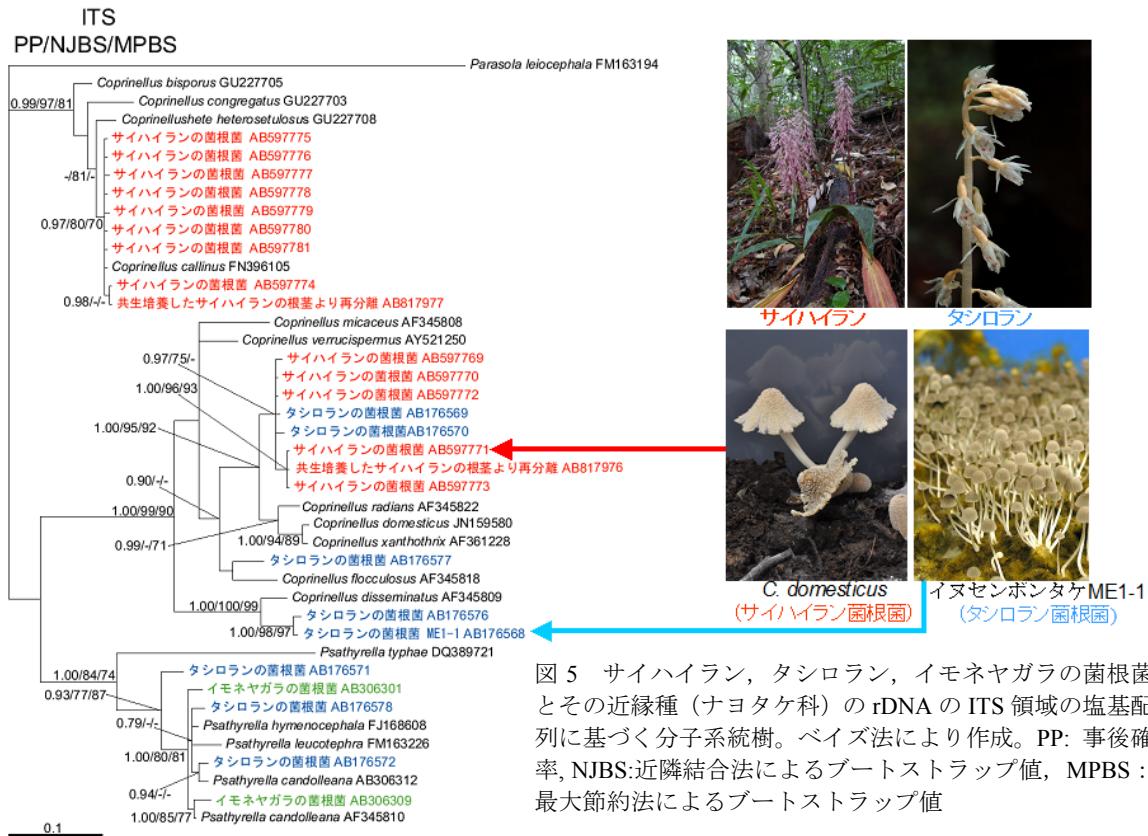


図 5 サイハイラン、タシロラン、イモネヤガラの菌根菌とその近縁種(ナヨタケ科)のrDNAのITS領域の塩基配列に基づく分子系統樹。ベイズ法により作成。PP:事後確率、NJBS:近隣結合法によるブートストラップ値、MPBS:最大節約法によるブートストラップ値

科のような菌従属栄養植物の生育を支えうる菌類と共生することから、緑葉を持ちながらも菌根菌へ炭素を依存する部分的菌従属栄養植物（詳しくは第2章参照）である可能性が考えられる。サイハイランのこのような性質が、薄暗い林床環境における生育を可能にしているのかもしれない。

3-3. 外生菌根菌との共生系構築

樹木、外生菌根菌、菌従属栄養植物の3者共生系を人工的に構築した事例は、過去に数例あるに過ぎない。Warcup (1985) は、オーストラリアに自生するラン科植物 *Rhizanthella gardneri* の苗を3者共生下で15週間栽培し、開花に成功している。また、McKendrick et al. (2000) はユーラシア大陸から北米大陸にかけて広く分布するラン科植物である *Corallorrhiza trifida* の実生苗を3者共生下で28週間生育させ、¹⁴Cの計測により樹木から外生菌根菌を経由した炭素の移動と生産量の増加を確認している。さらに、Bougoure et al. (2010) は *Rhizanthella gardneri* を3者共生下で約1週間育成し、¹³Cおよび¹⁵Nを用いて宿主植物からの炭素供給、および土壤中からの窒素供給にかかる時間を計測している。しかし、これらの研究では、菌従属栄養植物の生育を長期的に観察できていない。また、菌従属栄養の程度の高い種のみが用いられており、緑色葉を持つ部分的菌従属栄養種については3者共生条件下で生育させた事例がない。

そこで著者は部分的菌従属栄養種であることが坂本ら (2013) により確認されているラン科キンランについて人工的に3者共生系を構築することを試みた。まず、キンランの根よ

り菌根菌を複数系統分離した。分子同定の結果、分離された菌株はすべてイボタケ科に含まれる菌種と同定された (Yagame and Yamato 2013)。次に、分離菌株を用いてコナラ(ブナ科)と外生菌根を形成させた。分離菌株と外生菌根を形成したコナラの苗と、無菌培養で生育させたキンランの苗を同じ鉢の中で 120 週栽培した。対照区では菌根菌を接種していないコナラの苗とキンランの無菌培養苗と一緒に栽培した。3

者共生培養したキンランを図 6 に示す。3 者共生系を構築して 6 ヶ月後、菌根菌接種区と対照区で苗の生存率に差はみられなかった。しかし、30 ヶ月が経過すると接種区では 7 割以上の苗が生存していたが、対照区ではすべての苗が枯死していたことから、キンランの生育には、3 者共生系を介した菌根菌からの栄養供給が不可欠であることが確認された。コナラの光合成産物が菌根菌を介してキンランへと運ばれていたのである。また、キンラン属は野外において毎年必ずしもシュートを形成するわけではなく、状況に応じて地下部のみで生存していると考えられている (Abadie et al. 2006)。本研究によって、キンランが菌根菌からの養分を使って根の生長を続けていることを、培養下で初めて確認することができた。

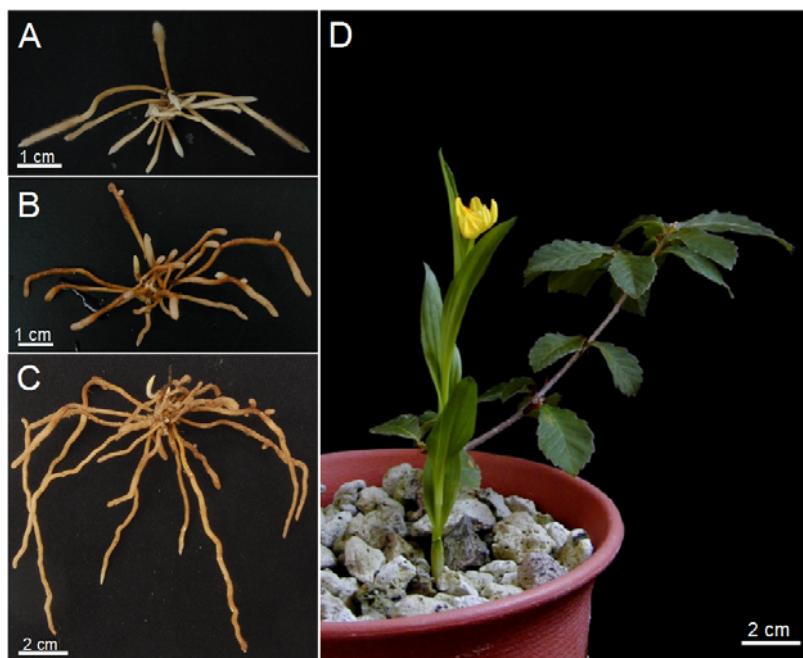


図 6 キンランの根の生育(A-C), およびシュートの伸長。A, 無菌培養苗; B, 3 者共生培養 6 ヶ月後; C, 3 者共生培養 18 ヶ月後; D, 3 者共生下の開花

3-4. AM 菌との共生系構築

ここまで外生菌根菌や腐生菌と菌従属栄養植物との共生系を人工的に作り出した実験系を紹介したが、AM 菌と共生する菌従属栄養植物を人工環境下で育成させた事例は知られていない。AM 菌は単独で培養することが困難で、さらに植物との共生系が構築されないと胞子を形成できない (Peterson et al. 2004)。宿主植物、AM 菌、菌従属栄養植物の 3 者共生系を構築するためには、AM 菌を生育の早い草本植物で共生させ、そこに菌従属栄養植物を植え付ける必要がある。

4. おわりに

菌従属栄養植物の菌根共生系解明に関する研究は、単に菌根菌の同定を行う段階から、検出された菌根菌のそれぞれが菌従属栄養植物の生育にどのような影響を与えていたかを検証する段階になってきた。共生培養が様々な菌従属栄養性種で成功すれば、菌従属栄養植物の

生態・生理について理解が深まることが期待される。また、菌従属栄養植物の中には絶滅が危惧される種も多く、これらの保全・増殖に資する知見が集積されることが期待される。

謝辞

本研究を行うにあたり、帝京科学大学生命環境学部 岩瀬 剛二教授、千葉大学教育学部 大和 政秀 助教、東京都市大学知識工学部 鈴木 彰 特任教授、千葉中央博物館 吹春 俊光上席研究員、Montpellier 大学 Marc-André Selosse 教授、国立科学博物館遊川知久研究員など多くの方々より研究の際のご指導やサンプリングの際のご助力を賜った。また、タシロランのサンプリングについては明治神宮、樋原神宮、下鴨神社にご協力をいただいた。以上の皆様に心より感謝の意を表したい。

引用文献

- Abadie, J.C., Püttsepp, Ü., Gebauer, G., Faccio, A., Bonfante, P., & Selosse, M.A. 2006. *Cephalanthera longifolia* (Neottiae, Orchidaceae) is mixotrophic: a comparative study between green and non-photosynthetic individuals. *Can. J. Bot.* 84: 1462-1477.
- Bidartondo, M.I., & Bruns, T.D. 2002. Fine-level mycorrhizal specificity in the Monotropoideae (Ericaceae): specificity for fungal species groups. *Mol. Ecol.* 11: 557-569.
- Bidartondo, M.I., Redecker, D., Hijri, I., Wiemken, A., Bruns, T.D., Dominguez, L., Sersic A., Leake, J.R., & Read, D.J. 2002. Epiparasitic plants specialized on arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 419: 389-392.
- Bougoure, J.J., Brundrett, M.C., & Grierson, P.F. 2010. Carbon and nitrogen supply to the underground orchid, *Rhizanthella gardneri*. *New Phytol.* 186: 947-956.
- Burgeff, H. 1932. Saprophytismus und Symbiose Studien an tropischen orchideen. Verlag von Gustav Fischer, Jena.
- Hamada, M. 1939 Studien über die Mykorrhiza von *Galeola septentrionalis* Reichb. F.-Ein neuer Fall der Mykorrhiza-Bildung durch intraradicale Rhizomorpha. *Jpn. J. Bot.* 10: 151-212.
- Julou, T., Burghardt, B., Gebauer, G., Berveiller, D., Damesin, C., & Selosse, M.A. 2005. Mixotrophy in orchids: insights from a comparative study of green individuals and nonphotosynthetic individuals of *Cephalanthera damasonium*. *New Phytol.* 166:639-653.
- Kusano, S. 1911. *Gastrodia elata* and its symbiotic association with *Armillaria mellea*. *J. Coll. Agric. Univ. Tokyo* 4: 1-66.
- McKendrick, S.L., Leake, J.R., & Read, D.J. 2000. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorrhiza trifida* through shared hyphal connections. *New Phytol.* 145: 539-548.
- McKendrick, S.L., Leake, J.R., Taylor, D.L., & Read, D.L. 2002. Symbiotic germination and development of the myco-heterotrophic orchid *Neottia nidus-avis* in nature and its requirement for locally distributed *Sebacina* spp. *New Phytol.* 154: 233-247.
- Merckx, V.S.F.T. (ed.) 2013. Mycoheterotrophy: The biology of plants living fungi, Springer, New

York.

- Ogura-Tsujita, Y., & Yukawa, T. 2008. High mycorrhizal specificity in a widespread mycoheterotrophic plant, *Eulophia zollingeri* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 95: 93-97.
- Ogura-Tsujita, Y., Umata, H., & Yukawa, T. 2013. High mycorrhizal specificity in the mycoheterotrophic *Burmannia nepalensis* and *B. itoana* (Burmanniaceae) *Mycoscience* 54: 444-448.
- Peterson, R.L., Massicotte, H.B., & Melville, L.H. 2004. Mycorrhizas: anatomy and cell biology NRC research press, Ottawa.
- 坂本 裕紀, 横山 潤, 遊川 知久, 辻田 有紀, 牧 雅之 2013. 日本産キンラン属における共生菌の多様性および共生菌への栄養依存性の解明. 第11回アジア太平洋蘭会議沖縄大会講演要旨集 pp. 264-268.
- Schwarzott, D., Walker, C., & Schüssler, A. 2001. *Glomus* the largest genus of the arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales), is nonmonophyletic. *Mol. Phylogenet. Evol.* 21: 190-197.
- Selosse, M.A., Weiß M., Jany, J.L., & Tillier, A. 2002. Communities and populations of sebacinoid basidiomycetes associated with the achlorophyllous orchid *Neottia nidus-avis* (L.) L.C.M. Rich. and neighbouring tree ectomycorrhizae. *Mol. Eco.* 11: 1831-1844.
- Selosse, M.A., Faccio, A., Scappaticci, G., & Bonfante, P. 2004. Chlorophyllous and achlorophyllous specimens of *Epipactis microphylla* (Neottieae, Orchidaceae) are associated with ectomycorrhizal septomycetes, including truffles. *Microbial Ecol.* 47: 416-426.
- Smith, S.E., & Read. D.J. 2008. Mycorrhizal symbiosis, third edition, Academic press, San Diego.
- 鈴木 和夫 2005. 外生菌根共生系の生理生態とマツタケのパズル. 日本森林学会誌 87: 90-102.
- Terashita, T., & Chuman, S. 1987. Fungi inhabiting wild orchids in Japan IV: *Armillariella tabescens*, a new symbionts of *Galeora septentrionalis*. *Trans. Mycol. Soc. Jpn.* 28: 145-154.
- Trappe, J.M. 1987. "Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint". Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants, G.R. Safir (EDS), Florida: CRC Press.
- Umata, H., Ota, Y., Yamada, M., Watanabe, Y., & Gale, S.W. 2013. Germination of the fully myco-heterotrophic orchid *Cyrtosia septentrionalis* is characterized by low fungal specificity and does not require direct seed-mycobiont contact. *Mycoscience* 54: 343-352.
- Van Leeuwen, W.M.D. 1937. The biology of *Epipogium roseum* (D. Don) Lindl. *Blumea supplements* 1: 57-65.
- Wang, B., & Qiu, Y.L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16: 299-363.
- Warcup, J.H. 1985. *Rhizanthella gardneri* (Orchidaceae), its *Rhizoctonia* endophyte and close association with *Melaleuca uncinata* (Myrtaceae) in Western Australia. *New Phytol.* 99: 273-280.
- Winther, J.L., & Friedman, W.E. 2007a. Arbuscular mycorrhizal symbionts in *Botrychium* (Ophioglossaceae). *Am. J. Bot.* 94: 1248-1255.
- Winther, J.L., & Friedman, W.E. 2007b. Arbuscular mycorrhizal associations in Lycopodiaceae. *New*

- Phytol.* 177: 790-801.
- Xu, J., & Mu, C. 1990. The relation between growth of *Gastrodia elata* protocorms and fungi. *Acta Botanica Sinica* 32: 26-33.
- Yagame, T., Funabiki, E., Nagasawa, E., Fukiharu, T., & Iwase, K. 2013. Identification and symbiotic ability of Psathyrellaceae fungi isolated from a photosynthetic orchid, *Cremastora appendiculata* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 100: 1823-1830.
- Yagame, T., & Yamato, M. 2013. Mycoheterotrophic growth of *Cephalanthera falcata* (Orchidaceae) in tripartite symbioses with Thelephoraceae fungi and *Quercus serrata* (Fagaceae) in pot culture condition. *J. Plant Res.* 126: 215-222.
- Yagame, T., Orihara, T., Selosse, M.A., Yamato, M., & Iwase, K. 2012. Mixotrophy of *Platanthera minor*, an orchid associated with ectomycorrhiza-forming Ceratobasidiaceae fungi. *New Phytol.* 193: 178-187.
- Yagame, T., Fukiharu, T., Yamato, M., Suzuki, A., & Iwase, K. 2008. Identification of a mycorrhizal fungus in *Epipogium roseum* (Orchidaceae) from morphological characteristics of basidioma. *Mycoscience* 49: 147-151.
- Yagame, T., Yamato, M., Mii, M., Suzuki, A., & Iwase, K. 2007. Developmental process of an achlorophyllous orchid, *Epipogium roseum* (D.Don) Lindl. from seed germination to flowering under symbiotic cultivation with a mycorrhizal fungus. *J. Plant Res.* 120: 229-236.
- Yamato, M., Yagame, T., Suzuki, A., & Iwase, K. 2005. Isolation and identification of mycorrhizal fungi associating with an achlorophyllous plant, *Epipogium roseum* (Orchidaceae). *Mycoscience* 46: 73-77.
- 大和 政秀, 谷龜 高広 2009. ラン科植物と菌類の共生. 日本菌学会会報 50: 21-42.
- Yamato, M., Yagame, T., Shimomura, N., Iwase, K., Takahashi, H., Ogura-Tsujita, Y., & Yukawa, T. 2011. Specific arbuscular mycorrhizal fungi associated with non-photosynthetic *Petrosavia sakuraii* (Petrosaviaceae). *Mycorrhiza* 21: 631-639.