

Orchidées et champignons : une porte vers les réseaux mycorhiziens

Benoit DODELIN¹
Marc-André SELOSSE²

Résumé

Cet article présente les relations fondamentales que les orchidées entretiennent avec leurs champignons hôtes. Ces caractéristiques ont révélé des aspects inattendus mais finalement banals dans la nature comme le partage de réseaux de champignons mycorhiziens par différentes plantes de la même espèce ou non. Ainsi, ce que les orchidées nous apportent dépasse leur simple biologie et nous permet de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes.

Summary

This article summarizes the fundamental relationships between orchids and their host fungi. These characteristics have revealed unexpected aspects that appear to be trivial in nature, as mycorrhizal network sharing among different plants that belong to the same species or not. What orchids teach us exceeds their biology and allows us to understand better the functioning of ecosystems.

Mots-clés

Réseaux mycorhiziens, *Orchidaceae*, mycohétérotrophie, mixotrophie, orchidées non-chlorophylliennes.

Introduction

L'orchidée évoque immédiatement des fleurs aux formes et aux couleurs particulières ainsi que des modes de pollinisation étonnants, parfois mimétiques des insectes pollinisateurs. La phylogénie des orchidées est d'ailleurs particulièrement difficile à établir d'après la morphologie florale, tant les systèmes attirant les insectes sont variés et peuvent se modifier facilement à la faveur de l'isolement géographique d'une population (JOHNSON *et al.*, 1998). Cet aspect n'est pourtant que la partie émergée de l'iceberg des relations des orchidées avec les autres êtres vivants : les interactions racinaires ouvrent des perspectives pour comprendre leur place dans les écosystèmes. Les orchidées ont souvent un système racinaire réduit et nombre d'entre-elles poussent dans des milieux particulièrement pauvres comme des pelouses sèches ou sur des branches d'arbres. Comment puisent-elles leurs ressources dans le sol ? Comme beaucoup de plantes, les orchidées doivent leur alimentation à leur association avec des champignons : ceux-ci transfèrent vers la plante les matières indispensables issues du sol, en explorant de plus vastes volumes que les racines seules. L'organe mixte champignon-racine est appelé mycorhize. Nous allons voir que dans le cas des orchidées toutefois, l'association a pris des chemins inhabituels (SELOSSE, 2000; BOURNÉRIAS & PRAT, 2005). Nous nous focaliserons sur les résultats récemment acquis par l'équipe de l'un des auteurs, au Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive de Montpellier.

¹ 40 avenue J. Jaurès, F-69007 Lyon — benoit.dodelin@laposte.net

² Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, CNRS, UMR 5175, Équipe Interactions Biotiques
1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5 — ma.selosse@wanadoo.fr

Orchidées et champignons

Fait peu habituel, les relations entre orchidées et champignons commencent dès le stade de la germination. La graine est en effet minuscule et son embryon, indifférencié, est dépourvu de réserves (fig. 1a). Elle ne peut se développer sans une relation symbiotique avec un champignon qui lui fournit du carbone (RASMUSSEN, 2008), par exemple sous forme de tréhalose chez *Dactylorhiza purpurella*, une orchidée associée avec *Rhizoctonia repens* et *R. solani* (SMITH, 1967). Le champignon apporte également tous les autres nutriments indispensables à la plante, avant que l'autotrophie chlorophyllienne ne soit mise en place. L'orchidée forme alors un petit organisme souterrain, non vert, le protocorme (fig. 1b) ; elle est dite mycohétérotrophe. Les champignons associés, asexués et peu ou pas identifiables par les méthodes classiques, sont collectivement appelés *Rhizoctonia*, un genre imparfait qui s'est révélé très peu homogène. D'ailleurs, le nom fut parfois automatiquement attribué aux symbiotes d'orchidées, sans vérifier l'adéquation au genre asexué *Rhizoctonia* (un genre asexué défini par DE CANDOLLE (1815) sur l'absence de sporulation et de sclérotés, le terme est donc utilisé ici par commodité, hors de son sens taxinomique) ! Ces vingt dernières années, la position de ces espèces dans la classification des espèces sexuées a été précisée par des travaux de microscopie (nombre de noyaux par cellule, structures de communication intercellulaire...) et des études basées sur l'ADN : ils appartiennent en fait essentiellement aux Sebacinales, aux *Tulasnellaceae* et aux *Ceratobasidiaceae* (*Ceratobasidium*, *Thanatephorus*). Notons que les *Tulasnellaceae* et les *Ceratobasidiaceae* sont à présent regroupés dans l'ordre des Cantharellales. Ces champignons sont le plus souvent parasites sur d'autres plantes, ou bien encore saprophytes (RASMUSSEN, 2002). On ne pense pas que la vie auprès de l'orchidée leur soit nécessaire. Des associations ont récemment été démontrées par biologie moléculaire entre des Pézizes ou des *Tricharina* (Pezizales) et des orchidées Sud-Africaines (WATERMAN *et al.*, 2011). Des orchidées tropicales sont elles-mêmes associées à des champignons proches des rouilles — Pucciniomycotina, Atractiellales — (KOTTKE *et al.*, 2010). Nous verrons que certaines orchidées s'associent également à d'autres espèces de champignons mycorrhiziens. Par ailleurs, les racines sont peuplées d'une grande diversité de champignons endophytes (c'est-à-dire vivant dans les tissus sans former de véritables mycorhizes, dont des Helotiales — notamment du genre *Leptodontidium*).

En vieillissant, la plupart des orchidées deviennent vertes, capables de photosynthèse, et produisent leurs sucres à partir de la lumière. On sait que certaines espèces, au moins chez *Goodyera* et *Serapias*, en cèdent à leur champignon associé (CAMERON *et al.*, 2006 ; LATALOVA & BALAZ, 2010), ce qui constitue le fonctionnement habituel des mycorhizes. Cet état, association à des *Rhizoctonia* puis autotrophie à l'état adulte, est sans nul doute l'état ancestral chez les orchidées (KRISTIANSEN *et al.*, 2001).

Mais certaines orchidées du sous-bois restent dépourvues de chlorophylle (*Corallorhiza*, *Neottia*). Ces plantes mycohétérotrophes à l'état adulte intriguèrent beaucoup les chercheurs (LEAKE, 2004 ; SELOSSE & ROY, 2009) et permirent de comprendre des mécanismes biologiques originaux.

D'abord considérées comme parasites de racines d'autres plantes, puis de leurs champignons, leur nutrition ne fut correctement comprise qu'avec les outils modernes de la biologie moléculaire. En effet, les champignons associés, qui ne sont pas des *Rhizoctonia*, ne se laissaient pas cultiver *in vitro*. Les plantes mycohétérotrophes, appartenant aux orchidées mais aussi aux éricacées (dans la tribu des *Monotropoideae*), se nourrissent de leurs champignons symbiotiques pour les minéraux et l'eau, et d'une

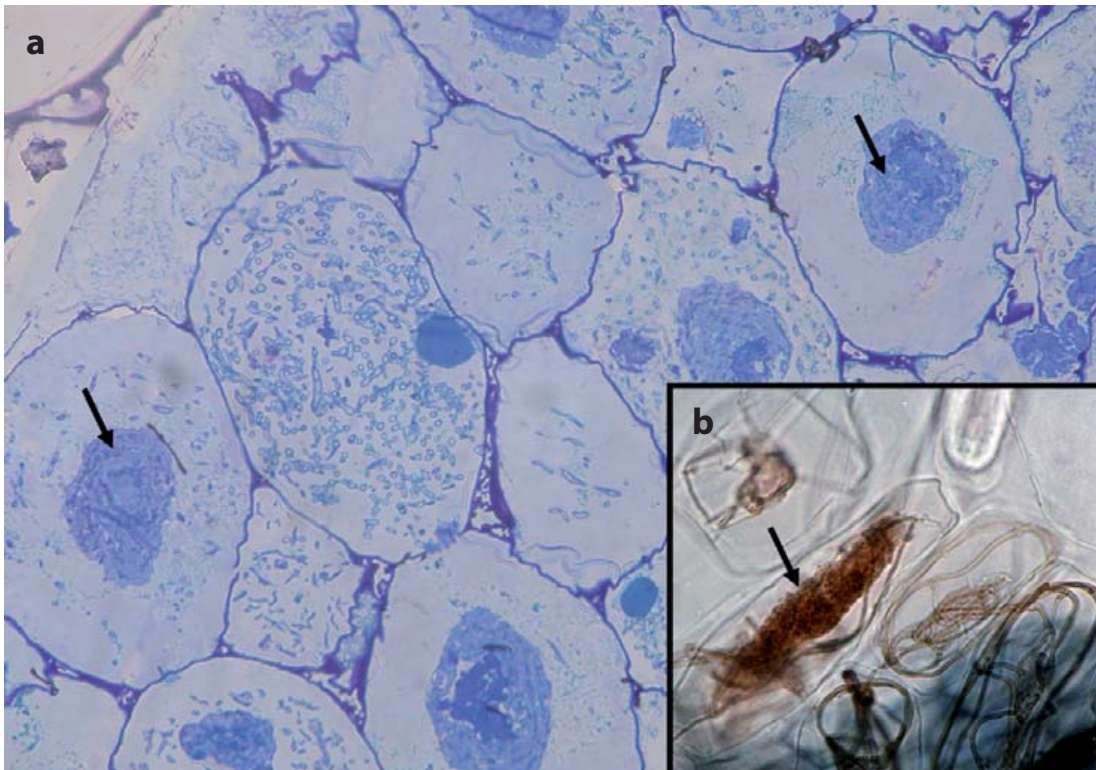


Fig. 1 — Mycorhizes d'orchidées en coupe : a, *Epipactis microphylla* (photo A. Faccio & M.-A. Selosse), révélant les hyphes intracellulaires en section, avec un détail de pelotons intracellulaires dans des cellules entières dilacérées ; b, *Cephalanthera longifolia* (photo U. Püttsep). Noter les vieux pelotons en lyse dans la cellule-hôte (flèches).

plante verte à laquelle elles sont indirectement reliées pour le carbone. Ce carbone photosynthétique est véhiculé par le champignon symbiotique qui développe des mycorhizes sur deux hôtes, la plante non chlorophyllienne et la plante verte, formant ainsi un pont mycorhizien (TRUDELL *et al.*, 2003). Dans de rares populations d'orchidées vertes, on observe des individus albinos, c'est-à-dire dépourvus de chlorophylle et mycohétérotrophes. Ceci, ainsi que d'autres études (voir ci-dessous), a permis d'établir que dans ces espèces, les individus verts sont eux-mêmes partiellement hétérotrophes (on les dit mixotrophes ; ABADIE *et al.*, 2006). De façon notable, le taux de mycorhization des albinos est le double de celui des individus verts, bien que les champignons impliqués restent les mêmes (ABADIE *et al.*, 2006).

Les champignons symbiotiques des orchidées mycohétérotrophes et mixotrophes sont variés, mais très souvent ectomycorhiziens sur les arbres des forêts où vivent ces orchidées. Une synthèse plus complète sur cet aspect est en cours de publication (DEARNALEY *et al.*, 2011). En Asie, les espèces voisines de la néottie sont reliées à des *Thelephoraceae*, des *Russulaceae* et des *Sebacinales* (ROY *et al.*, 2009a). En Europe, elles sont associées à des Ascomycètes (comme des *Tuberaceae* pour le genre *Epipactis*), ou encore des Russulales, des *Sebacinales* ou des *Thelephoraceae*. *Corallorhiza trifida* est associée à des *Thelephoraceae* (SELOSSE *et al.*, 2002). LEAKE (2004) rapporte le cas d'orchidées mycohétérotrophes asiatiques (*Galeola*, *Gastrodia*) associées avec le genre *Armillaria*, saprophyte ne formant habituellement pas de mycorhizes. D'autres orchidées tropicales non chlorophylliennes sont associées à des champignons saprophytes des genres *Mycena*, *Resinicium*, *Gymnopus*..., vivant ha-

bituellement sur bois pourrissant ou sur des débris de feuilles (MARTOS *et al.*, 2009). La plupart des plants d'*Epipogium aphyllum* est associée au genre ectomycorhizien *Inocybe*, en Asie comme en Europe, alors que l'espèce voisine asiatique *E. roseum* est, quant à elle, associée à un saprophyte relevant des *Coprinaceae* (ROY *et al.*, 2009b). Les dynamiques de ces deux orchidées sont d'ailleurs en correspondance avec celles de leurs champignons hôtes. *E. roseum* se développe sur un cycle annuel avec un champignon contraint par une ressource rapidement périssable et d'apparition irrégulière, tandis qu'*E. aphyllum* se développe sur 10 ans, pendant que son champignon ectomycorhizien colonise progressivement les racines des arbres voisins, qui forment un milieu plus stable. Le passage d'un hôte saprophyte à un hôte ectomycorhizien est assurément lié à la spéciation chez les *Epipogium*, sans que l'on puisse actuellement dire si cela est une cause ou une conséquence de la spéciation (ROY *et al.*, 2009b).

Les modes de transfert du carbone depuis l'hyphe du champignon jusqu'à l'intérieur des cellules de la plante restent aussi à élucider. Dans les racines colonisées, le champignon forme des pelotons de mycélium (fig. 2). Une première hypothèse fait appel au recyclage de la biomasse fongique présente dans les cellules de la plante par une lyse des pelotons âgés (flèches sur la fig. 2). Toutefois, le protocorme commence à grandir avant que la moindre lyse de peloton ne soit observée. Une seconde hypothèse fait appel à un transfert de membrane à membrane, au niveau des pelotons et des cellules qui les contiennent : un transport soit actif, par des pompes protéiques à découvrir, soit passif par simple différence de concentration entre le champignon et la plante. Le sucre impliqué pourrait être à nouveau le tréhalose, fabriqué par le champignon et que la plante peut utiliser (MÜLLER & DULIEU, 1998) ; une activation des gènes responsables de transferts d'hexoses a lieu dans les cellules de plantes proches des zones d'infections mycorhiziennes (MÜLLER *et al.*, 1999). Mais là encore rien n'est certain, et des recherches plus poussées seront nécessaires.



Fig. 2 — La graine d'orchidée (a) est dépourvue de réserves et germe en un massif de cellules hétérotrophes, le protocorme (b, noter les zones blanches en croissance et les zones brunes colonisées par le champignon), entièrement nourri par le champignon qui, plus tard, formera les mycorhizes (photos T. Malinova & J. Jersakova).

Des réseaux de plantes et de champignons

Grâce aux techniques d'amplification de l'ADN chez *Neottia nidus-avis*, on a pu montrer que les racines d'un plant sont toujours associées avec une seule espèce de Sebacinales, mais représentée par plusieurs individus génétiquement différents d'une racine à l'autre (SELOSSE *et al.*, 2002). Les mêmes individus forment des ectomycorhizes sur les arbres alentours, ce qui prouve l'existence de ponts au niveau des individus mycéliens. La présence conjointe du même partenaire fongique constitue un indice de possible dérivation du carbone des arbres. D'autres modèles ont permis des avancées comme *Corallorhiza trifida*, pontée avec les racines du pin sous lequel elle est observée (ZELMER & CURRAH, 1995), ou encore avec des racines de *Salix repens* et de *Betula pendula* – dans ces derniers cas, le transfert de carbone a pu être directement établi par marquage des produits de la photosynthèse de l'arbre au carbone 14 (MCKENDRICK *et al.*, 2000). Les ponts mycorhiziens permettent donc bien des transferts entre plantes !

Chez *Cephalanthera longifolia* et *C. damasonium*, les individus albinos possèdent un taux de chlorophylle réduit de 99 % par rapport aux formes vertes, et ne peuvent utiliser le CO₂ de l'air. L'analyse des teneurs en isotopes stables de l'azote et du carbone conforte l'origine fongique de la biomasse des albinos (mycohétérotrophie) : en effet, ils ont une teneur isotopique proche de celle des champignons, et très différente de celle des plantes — ce qui est cohérent avec la consommation de matière organique fongique, et observé chez les orchidées d'espèces mycohétérotrophes (TRUDELL *et al.*, 2003). Mais les individus verts ont également des teneurs inhabituellement élevées pour des plantes : elles s'expliquent si l'on suppose qu'ils peuvent obtenir du carbone

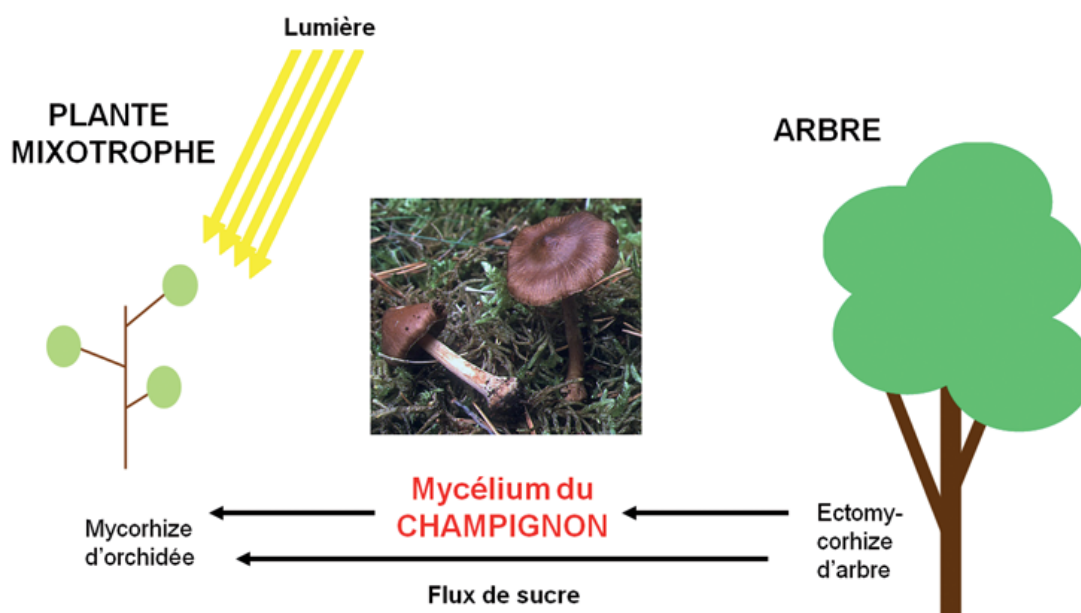


Fig. 3 — Fonctionnement d'une orchidée mixotrophe, à la fois photosynthétique et nourrie en carbone par ses champignons. Ces derniers forment des ponts mycorhiziens, car ils sont ectomycorhiziens sur les arbres des alentours, qui se trouvent donc être la source ultime du carbone. Ce mode de vie est apparu secondairement chez les orchidées et est lié au remplacement des Rhizoctonias par des champignons ectomycorhiziens.

de leurs champignons (mixotrophie), jusqu'à 50 % de leurs ressources chez *C. damasonium* (ABADIE *et al.*, 2006). Chez d'autres orchidées, comme *Limodorum abortivum*, la production photosynthétique est insuffisante pour subvenir aux besoins du métabolisme, et le complément carboné est obtenu du champignon hôte, ici une russule (GIRLANDA *et al.*, 2006). Or, chez toutes ces espèces, les champignons colonisant les racines sont également ectomycorhiziens sur les arbres des alentours, qui se trouvent donc être la source ultime du carbone, comme chez les orchidées mycohétérotrophes. Les orchidées non chlorophylliennes ont donc ouvert la voie à la démonstration de transferts de carbone d'une plante verte à l'autre au moyen des ponts mycorhiziens (fig. 3).

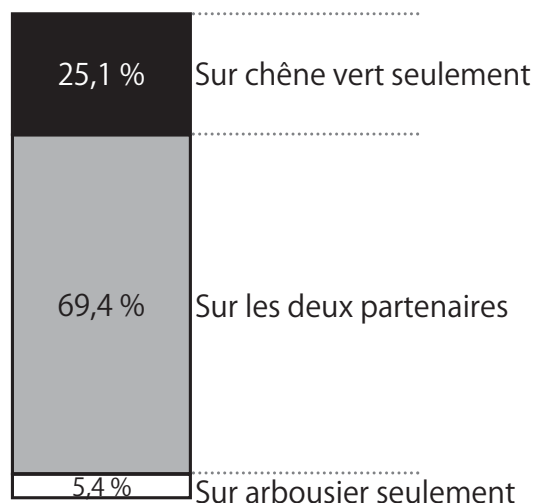


Fig. 4 — Pourcentage de champignons ectomycorhiziens partagés par deux hôtes dans une forêt méditerranéenne de chênes vert et d'arbousiers, exprimé en pourcentage des mycorhizes collectées parmi 2294 mycorhizes étudiées dans la forêt du Fango, en Corse ; cette communauté compte au total 140 espèces fongiques différentes (d'après RICHARD *et al.*, 2005).

Ce type particulier d'orchidées n'est-il qu'une exception ? Les orchidées ont révélé un phénomène plus général. D'autres preuves du fonctionnement des ponts mycorhiziens et des transferts de carbone de plante à plante ont été acquises sur d'autres modèles botaniques, comme les sucepins (monotropes ; BIDARTONDO, 2005) et les pyroles (SELOSSE & ROY, 2009). Dans les communautés mycorhiziennes, le partage de champignons entre espèces végétales est fréquent. En zone méditerranéenne, le chêne vert et une bruyère partagent plusieurs mycorhiziens (BERGERO *et al.*, 2000) et le chêne vert partage plus d'une moitié de ses mycorhiziens avec l'arbousier (RICHARD *et al.*, 2005) (fig. 4). Des analyses génétiques ont montré que *Laccaria amethystina* est associé à plusieurs espèces d'arbres (ROY *et al.*, 2008), et qu'il s'agit bien de la même espèce à chaque fois (individus inter-féconds). Au niveau fonctionnel, l'échange de composés organiques entre plantes connectées par des ponts mycorhiziens a d'abord été étudié sur des systèmes contrôlés, par exemple entre *Pinus contorta* et *P. sylvestris* reliés par un même mycélium (FINLAY & READ, 1986). Ces premières investigations ont ensuite été confirmées en milieu naturel (SEN, 2000). En forêt boréale, orchidées photosynthétiques et pyroles reçoivent de 10,3 % à 80 % de leur carbone du réseau établi par diverses espèces fongiques, dont des *Tricholoma* spp., tirant elles-mêmes leur carbone des arbres voisins (SELOSSE *et al.*, 2007 ; TEDERSOO *et al.*,

2007). Des échanges bidirectionnels de produits carbonés marqués ont également été démontrés entre *Betula papyrifera* et *Pseudotsuga menziesii* (SIMARD *et al.*, 1997). Il est tentant de voir les plantes mycohétérotrophes (et mixotrophes) comme des plantes qui ont manipulé les ponts mycorhiziens pour s'adapter à la vie à l'ombre des arbres.

Les échanges sont potentiellement bidirectionnels entre les plantes vertes. Certaines plantes sont bénéficiaires (par exemple les plantes de sous étages, privées de lumière), d'autres alimentent le réseau (les arbres dominants). Quel mécanisme détermine le sens des transferts ? FRANCIS & READ (1984) notent que les échanges entre plantes reliées par un pont mycorhizien sont favorisés par l'ombrage de l'un des individus. Dans leurs expériences sur *Betula papyrifera* et *Pseudotsuga menziesii*, SIMARD *et al.* (1997) montrent un flux net vers le second, d'autant plus marqué que celui-ci est à l'ombre. Ces auteurs évoquent un système de sources-puits qui impliquerait des transferts accrus vers les jeunes plants ombragés. Les orchidées mixotrophes, quant à elles, sont d'autant plus hétérotrophes qu'elles vivent à l'ombre (SELOSSE & ROY, 2009 ; SELOSSE, données non publiées).

Ainsi, le rapport entre les besoins physiologiques de la plante et l'intensité de sa production photosynthétique apparaît à ce jour comme le mécanisme le plus plausible de régulation du flux net entre les partenaires du réseau mycorhizien.

Les plantules peuvent s'associer au réseau dès leur plus jeune âge. Les jeunes plants de chêne rouge par exemple, se développent mieux près d'adultes de la même espèce que près d'érables (*Acer rubrum*), dont les champignons endomycorhiziens (Gloméromycètes) sont incapables de coloniser les chênes (DICKIE *et al.*, 2004). L'avantage pour les plantules en termes nutritifs est majeur, en particulier parce qu'elles reçoivent leur nutrition depuis le réseau, mais aussi parce qu'elles économisent ainsi le coût en carbone de mise en place du mycélium du champignon (NARA, 2006 ; SELOSSE *et al.*, 2007).

Conclusion

Jusqu'alors insoupçonnés, les ponts mycorhiziens entre plantes (en anglais : wood-wide-web) sont en fait largement répandus. Il y a là une dimension majeure de l'association mycorhizienne, et du fonctionnement de la forêt (NARA, 2006 ; SELOSSE *et al.*, 2007). La forêt est en effet un milieu compétitif pour les plantes qui luttent entre elles pour l'accès à la lumière. Ce que les orchidées nous enseignent dépasse largement cela : il existe des réseaux mycorhiziens reliant entre eux des végétaux. Les membres du réseau s'échangent des matières élaborées par certains d'entre eux, tandis que le champignon s'en nourrit et puise dans le sol d'autres éléments, notamment azotés. Parfois, chaque membre du réseau est favorisé en alternance : dans l'ombre du sous-bois, il est bénéficiaire puis, lorsqu'il trouve la lumière (par exemple avec l'âge), il alimente le réseau. Mais parfois aussi, l'inclusion dans un réseau fait courir le risque d'aider des compétiteurs. Du point de vue des champignons qui autorisent ainsi des coopérations entre plantes, notamment en faveur de plantules, ce système favorise des hôtes qui deviendront plus tard leurs sources de carbone. Dans cette optique, les plantes se verraient bel et bien imposer les réseaux mycorhiziens par l'évolution propre de leurs champignons (SELOSSE *et al.*, 2007). La possibilité pour une plante de profiter ou non du réseau pour des raisons de compatibilité avec les champignons n'est pas sans rappeler la problématique des associations de plantes en phytosociologie — qu'il faudrait peut-être considérer sous le jour nouveau des réseaux entre plantes et champignons.

Remerciements

Nous adressons nos vifs remerciements à Pierre-Arthur Moreau (Université de Lille) ainsi qu'à Jean André (REFORA) pour leurs lectures critiques des premières versions de cet article.

Bibliographie

- ABADIE, J., PÜTTSEPP, Ü., GEBAUER, G., FACCIO, A., BONFANTE, P., & SELOSSE, M.A. 2006. — *Cephalanthera longifolia* (Neottieae, Orchidaceae) is mixotrophic: a comparative study between green and nonphotosynthetic individuals. *Canadian Journal of Botany*, 84, p. 1462-1477.
- BERGERO, R., PEROTTO, S., GIRLANDA, M., VIDANO, G., & LUPPI, A. 2000. — Ericoid mycorrhizal fungi are common root associates of a mediterranean ectomycorrhizal plant (*Quercus ilex*). *Molecular Ecology*, 9, p. 1639-1649.
- BOURNÉRIAS, M., & PRAT, D. (éd.) 2005. — *Les orchidées de France, Belgique et Luxembourg*. Mèze, Biotope, 504 p.
- CAMERON, D., LEAKE, J., & READ, D.J. 2006. — Mutualistic mycorrhiza in orchids: evidence from plant-fungus carbon and nitrogen transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens*. *New Phytologist*, 171, p. 405-416.
- DE CANDOLLE A.P. 1815. — Mémoire sur les rhizoctones, nouveau genre de champignons qui attaque les racines des plantes et en particulier celle de la Luzerne cultivée. *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle*, 2, p. 209-216.
- DEARNALEY, J.D.W, MARTOS, F., & SELOSSE, M.-A. 2011. — Orchid mycorrhizas: molecular ecology, physiology, evolution and conservation aspects. *The Mycota*, 15 (à paraître).
- DICKIE, I.A., GUZA, R.C., KRAZEWSKI, S.E., & REICH, P.B. 2004. — Shared ectomycorrhizal fungi between a herbaceous perennial (*Helianthemum bicknellii*) and oak (*Quercus*) seedlings. *New Phytologist*, 164, p. 375-382.
- FINLAY, R., & READ, D.J. 1986. — The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. I. Translocation of 14 C-labelled carbon between plants interconnected by a common mycelium. *New Phytologist*, 103, p. 143-156.
- FRANCIS, R., & READ, D.J. 1984. — Direct transfert of carbon between plants connected by vesicular-arbuscular mycorrhizal mycelium. *Nature*, 307, p. 53-56.
- GIRLANDA, M., SELOSSE, M.A., CAFASSO, D., BRILLI, F., DELFINE, S., FABBIAN, R., GHIGNONE, S., PINELLI, P., SEGRETTO, R., LORETO, F., COZZOLINO, S., & PEROTTO, S. 2006. — Inefficient photosynthesis in the mediterranean orchid *Limodorum abortivum* is mirrored by specific association to ectomycorrhizal *Russulaceae*. *Molecular Ecology*, 15, p. 491-504.
- JOHNSON, S.D., LINDER, H.P., & STEINER, K.E. 1998. — Phylogeny and radiation of pollination systems in *Disa* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 85, p. 402-411.
- KOTTKE, I., SUAREZ, J.P., HERRERRA, P., CRUZ, D., BAUER, R., HAUG, I., & GARNICA, S. 2010. — Atractiellomycetes belonging to the 'rust' lineage (Pucciniomycotina) form mycorrhizae with terrestrial and epiphytic neotropical orchids. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, p. 1289-1298.
- KRISTIANSEN, K., RASMUSSEN, F., & RASMUSSEN, H.N. 2001. — Seedlings of *Neuwiedia* (Orchidaceae subfamily *Apostasioideae*) have typical orchidaceous mycotrophic protocorms. *American Journal of Botany*, 88, p. 956-959.
- LATALOVA, K., & BALAZ, M. 2010. — Carbon nutrition of mature green orchid *Serapias strictiflora* and its mycorrhizal fungus *Epulorhiza* sp. *Biologia Plantarum*, 54, p. 97-104.
- LEAKE, J.R. 2004. — Myco-heterotroph/epiparasitic plant interactions with ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal fungi. *Current opinion in plant biology*, 7, p. 422-428.
- MARTOS, F., DULORMNE, M., PAILLER, T., BONFANTE, P., FACCIO, A., FOURNEL, J., DUBOIS, M., & SELOSSE, M.A. 2009. — Independent recruitment of saprotrophic fungi as mycorrhizal partners by tropical achlorophyllous orchids. *New Phytologist*, 184, p. 668-681.
- McKENDRICK, S., LEAKE, J., & READ, D.J. 2000. — Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Be-*

- tula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections. *New Phytologist*, 145, p. 539-548.
- MÜLLER, J., & DULIEU, H. 1998. — Enhanced growth of non-photosynthesizing tobacco mutants in the presence of a mycorrhizal inoculum. *Journal of Experimental Botany*, 49, p. 707-711.
- MÜLLER, J., MOHR, U., SPRENGER, N., BORTLIK, K., BOLLER, T., & WIEMKEN, A. 1999. — Pool sizes of fructans in roots and leaves of mycorrhizal and non-mycorrhizal barley. *New Phytologist*, 142, p. 551-559.
- NARA, K. 2006. — Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytologist*, 169, p. 169-178.
- RASMUSSEN, H.N. 2002. — Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. *Plant and Soil*, 244, p. 149-163.
- RASMUSSEN, H.N. 2008. — *Terrestrial orchids: from seed to mycotrophic plant*. Cambridge, Cambridge University Press, 460 p.
- RICHARD, F., MILLOT, S., GARDES, M., & SELOSSE, M.A. 2005. — Diversity and specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from an old-growth mediterranean forest dominated by *Quercus ilex*. *New Phytologist*, 166, p. 1011-1023.
- ROY, M., DUBOIS, M., PROFFIT, M., VINCENOT, L., DESMARAIS, E., & SELOSSE, M.A. 2008. — Evidence from population genetics that the ectomycorrhizal basidiomycete *Laccaria amethystina* is an actual multihost symbiont. *Molecular Ecology*, 17, p. 2825-2838.
- ROY, M., WATTHANA, S., STIER, A., RICHARD, F., VESSABUTR, S., & SELOSSE, M.A. 2009a. — Two mycoheterotrophic orchids from Thailand tropical dipterocarpacean forests associate with a broad diversity of ectomycorrhizal fungi. *BMC biology*, 7, p. 51-68.
- ROY, M., YAGAME, T., YAMATO, M., IWASE, K., HEINZ, C., FACCIO, A., BONFANTE, P., & SELOSSE, M.A. 2009b. — Ectomycorrhizal *Inocybe* species associate with the mycoheterotrophic orchid *Epipogium aphyllum* but not its asexual propagules. *Annals of Botany*, 104, p. 595-610.
- SELOSSE, M.A. 2000. — *La symbiose : structures et fonctions, rôle écologique et évolutif*. Paris, Vuibert, 152 p.
- SELOSSE, M.A., RICHARD, F., & COURTY, P. 2007. — Plantes et champignons : l'alliance vitale. *La Recherche*, 411, 58-61.
- SELOSSE, M.A., & ROY, M. 2009. — Green plants that feed on fungi: facts and questions about mixotrophy. *Trends in Plant Science*, 14, p. 64-70.
- SELOSSE, M.A., WEISS, M., JANY, J., & TILLIER, A. 2002. — Communities and populations of sebacinoïd basidiomycetes associated with the achlorophyllous orchid *Neottia nidus-avis* (L.) L.C.M. Rich. and neighbouring tree ectomycorrhizae. *Molecular Ecology*, 11, p. 1831-1844.
- SEN, R. 2000. — Budgeting for the wood-wide web. *New Phytologist*, 145, p. 161-163.
- SIMARD, S., PERRY, D., JONES, M., MYROLD, D., DURALL, D., & MOLINA, R. 1997. — Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, 388, p. 579-582.
- SMITH, S. 1967. — Carbohydrate translocation in orchid mycorrhizas. *New Phytologist*, 66, p. 371-378.
- TEDERSOO, L., PELLET, P., KÓLJALG, U., & SELOSSE, M.A. 2007. — Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understory *Ericaceae* and *Orchidaceae*: ecological evidence for mixotrophy in *Pyroleae*. *Oecologia*, 151, p. 206-217.
- TRUDELL, S., RYGIIEWICZ, P., & EDMONDS, R. 2003. — Nitrogen and carbon stable isotope abundances support the myco-heterotrophic nature and host-specificity of certain achlorophyllous plants. *New Phytologist*, 160, p. 391-401.
- WATERMAN, R.J., BIDARTONDO, M.I., STOFBERG, J., COMBS, J.K., GEBAUER, G., SAVOLAINEN, V., BARRACLOUGH, T.G., & PAUW, A. 2011. — The effects of above- and belowground mutualisms on orchid speciation and coexistence. *The American Naturalist*, 177, p. E54-E68.
- ZELMER, C.D., & CURRAH, R.S. 1995. — Evidence for a fungal liaison between *Corallorhiza trifida* (*Orchidaceae*) and *Pinus contorta* (*Pinaceae*). *Canadian Journal of Botany*, 73, p. 862-866.

