

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor : Biologie



Zuzana Králová

Albinotické varianty orchidejí. Evoluce k fixaci mykoheterotrofního druhu?

Albino variants of orchids. Evolution towards mycoheterotrophic species?

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Ing. Tomáš Figura, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Jan Ponert, Ph.D.

Praha, 2023

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému školiteli, RNDr. Ing. Tomáši Figurovi, Ph.D., a konzultantovi, RNDr. Janu Ponertovi, Ph.D., za trpělivost a poskytnutí fotografií do této práce. Také bych chtěla poděkovat svému nejbližšímu okolí za podporu při psaní této práce.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 2.8. 2023

Podpis

Abstrakt

Albinismus je stav rostliny, který je výsledkem ztráty barviva, ve většině případů chlorofylu, a to buď úplné či částečné. Vyskytuje se u celé řady rostlin, ale úplný albinismus vede k celé řadě maladaptivních znaků, které jsou ve většině případů letální již v raných stádiích vývoje rostliny. Některé rostliny jsou celý život heterotrofní a tedy neschopné fotosyntézy. To jsou kupříkladu parazitické rostliny nebo mykoheterotrofní rostliny, které parazitují na houbách. Nejvíce mykoheterotrofních druhů je v čeledi *Orchidaceae*, kde se často vyskytuje mixotrofie. Mixotrofní orchideje mají vlastní fotosyntézu, ale jsou závislé na houbovém uhlíku. Právě u mixotrofních orchidejí se často setkáváme s albinotickými variantami i v případě dospělých jedinců, kteří si ztrátu fotosyntézy a jejích produktů musí vynahrazovat čerpáním uhlíkatých látek z jiných zdrojů – z hub. Tato práce shrnuje ekofyziologické a morfologické specifikace albinotických variant, především mixotrofních orchidejí, protože právě na ně se soustředí nejvíce výzkumů, a snaží se odpovědět na otázku, zda albinotické varianty jsou evolučním krokem ke vzniku nového mykoheterotrofního druhu.

Klíčová slova: orchideje, mixotrofie, mykoheterotrofie, evoluce, albinotické varianty, albinismus.

Abstract

Albinism is a condition of a plant that is the result of a loss of a pigment, in most cases chlorophyll, either only partially or in its entirety. Full albinism is found in many plant species but leads to large amount of maladaptive features that are usually lethal in early stages of plant development. Some plant species are heterotrophic their whole lives and therefore incapable of photosynthesis. Those are for example parasitic plants or mycoheterotrophic plants that parasite on fungi. Mixotrophic orchids are capable of photosynthesis, but are dependend on fungal carbon. It is the case in mixotrophic plants that there are cases of full albinism in adult individuals that offset the loss of photosynthesis and its products by obtaining carbon from different sources – from fungi. This work summarizes ecophysiological and morphological specifications of albino variants, mostly of mixotrophic orchids, because they are the focus of most research, and tries to answer the question whether the albino variants lead to emergence of a new mycoheterotrophic species.

Key words: orchids, mixotrophy, mycoheterotrophy, evolution, albino variants, albinism.

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Trofické strategie rostlin.....	3
2.1. Mixotrofie.....	6
3. Čeleď Orchidaceae.....	8
3.1. Albinismus u orchidejí.....	9
3.1.1 Ekofyziologické specifikace albinotických variant orchidejí.....	10
3.1.1.1 Přežívání, morfologické a ekofyziologické adaptace	10
3.1.1.2 Interakce s abiotickými a biotickými faktory	13
3.1.1.3 Koncentrace dusíku, fosforu a uhlíku u zelených a ablinotických variant orchidejí	14
3.1.2 Mykorhiza orchidejí a jejich závislost na houbovém uhlíku.....	15
3.1.2.1 Mykobionti albinotických variant.....	18
4. Evoluce trofických strategií orchidejí	20
4.1 Albinotické varianty jako mezikrok k vývoji plně mykoheterotrofního druhu	21
5. Závěr.....	22
6. Seznam použité literatury	23

1. Úvod

Albinismus je stav, kdy u rostliny dochází ve většině případů ke ztrátě chlorofylu, ale může se jednat i o ztrátu jiného barviva, například v případě nezelených heterotrofních rostlin. K této ztrátě ve většině případů dochází vlivem genetických faktorů, hormonálních faktorů (Kumari et al., 2009; Silva et al., 2020) či v některých případech vlivem vnějších faktorů jako je nízká teplota a stinné prostředí (Sharma et al., 2006). V případě vzniku albinismu vlivem genetických faktorů se obvykle nejedná o jedinou mutaci, ale o komplexní mechanismus zahrnující více faktorů, které zapříčiní vznik plastidových deficiencí a jaderných aberací (Ankele et al., 2005). Tyto faktory vedou k chybné syntéze chlorofylu či jeho úplné ztrátě, abnormální syntéze thylakoidových membrán či k jiným poškozením chloroplastů a jejich proteinů. Plastidy u albinotických variant rostlin obvykle zůstávají ve fázi proplastidů, z nichž se u zelených autotrofních rostlin vyvíjí chloroplasty, nebo z nich vznikají leukoplasty (Salmia, 1989a), které neobsahují chlorofyl a nejsou schopné fotosyntézy. Rostliny tedy nejsou schopny detekovat fotosynteticky aktivní světlo pomocí chlorofylu a vytvářet vlastní uhlíkové deriváty. Nelze tedy albinotické varianty rostlin považovat za autotrofní i přesto, že některé jsou do jisté míry stále schopné fotosyntézy, neboť ve většině případů jsou alespoň z části odkázány na vnější zdroje uhlíkatých látek. Albinismus u autotrofních rostlin můžeme pozorovat například u velmi mladých rostlinek či u semenáčků stromů v případě, že jsou vyživovány semennými zásobami uhlíku, dále u klonálních rostlin, ojediněle se můžeme setkat s albinotickým orgánem na zelené rostlině – třeba větve stromů (Pittermann et al., 2018). Také se s albinismem můžeme setkat u poloparazitického jmelí (Lo Gullo et al., 2012). Také se můžeme setkat s částečným albinismem ve formě chimerismu, což je situace, kdy jeden organismus obsahuje dvě rozdílné genetické informace. V případě panašování (také nazýváno variegace) se jedná o tkáně, které jsou vlivem genetických faktorů neschopné fotosyntézy a jsou vyživovány zelenými tkáněmi s funkčním fotosyntetickým aparátem (Roelfsema et al., 2006; Yao et al., 1995). Úplný albinismus je nejčastěji pozorován na mixotrofních rostlinách využívajících houbový uhlík a velká část studií se proto zabývá albinotickými variantami orchidejí (Abadie et al., 2006; Julou et al., 2005; Preiss et al., 2010; Suetsugu and Matsubayashi, 2022). Pozorován byl ale i plně albinotický buk (Obr. 1).

Albinismus by se dal považovat za syndrom, neboť se ve většině případů jedná o maladaptivní stav (Roy et al., 2013), který zahrnuje mnoho morfologických a fyziologických změn, které obvykle u rostliny snižují šance na dokončení vývoje a úspěšné rozmnožování (Shefferson et al., 2016). Listy albinotických variant jsou jemnější na dotek a mají tenčí kutikulu (Pittermann et al., 2018; Roy et al., 2013), což může být důvodem pro větší náchylnost na herbivorii

(Roy et al., 2013). Můžeme se u albinotických variant setkat s chybnou regulací otevírání stomat z důvodu neschopnosti detekce fotosynteticky aktivního světla (Roelfsema et al., 2006), což může vést k vyšším ztrátám vody z důvodu vyšší vodivosti (Pittermann et al., 2018).

Vzhledem ke ztrátě fotosyntézy, a tedy pro rostliny charakteristické trofické strategie, se zde setkáváme s heterotrofií. Konkrétně u orchidejích se setkáváme s úplnou závislostí albinotických variant na houbových symbiontech, což nás může vézt k otázce, zda albinismus není evolučním mezikrokem vedoucím k fixaci zcela mykoheterotrofního druhu.

Tato práce si klade za cíl shrnout informace o albinotických variantách zejména mixotrofních rostlin. Práce sumarizuje ekofyziologické a morfologické specifikace těchto rostlin a snaží se odpovědět na otázku, zda tento stav může být fixován v populaci a vést ke vzniku nového mykoheterotrofního druhu.



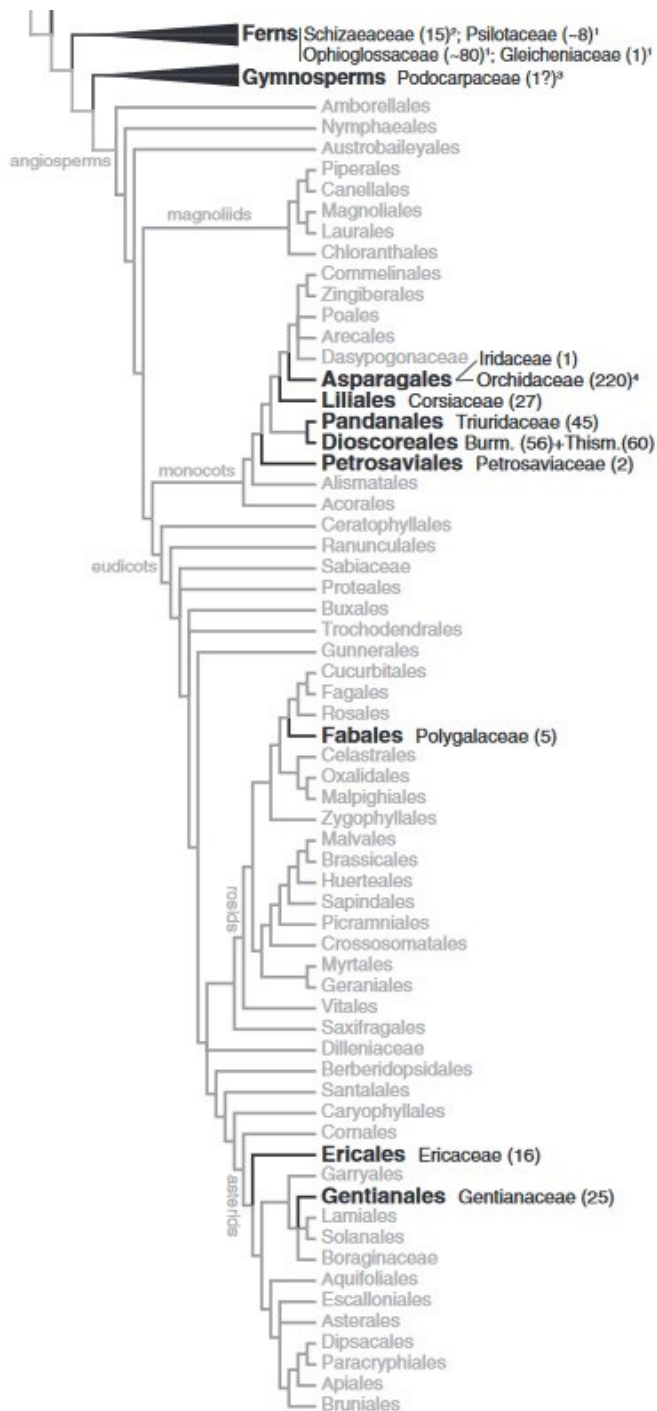
Obr. č. 1: Fotografie albinotické varianty buku (*Fagus*). Foto: Tomáš Figura.

2. Trofické strategie rostlin

Většina rostlinné říše je fotoautotrofními organismy, což znamená, že mají schopnost fixovat vzdušný uhlík z CO₂ do cukerných látek za pomoci vody a sluneční energie (Hohmann-Marriott and Blankenship, 2011). Jedná se o ancestrální stav vzniklý primární endosymbiózou, která je spolu s přechodem na souš jednou z událostí, jež definovaly život na naší planetě (Buschmann and Holzinger, 2020; Hohmann-Marriott and Blankenship, 2011). Avšak postupem času vznikají nové trofické strategie, které umožňují rostlinám přechod do nik, které do té doby byly rostlinám nepřístupné. Limitujícími faktory pro autotrofní rostliny jsou stresory, kterými může být především nadměrný nedostatek světla či téměř absence živin (Grime, 1977). Přesto i v prostředích s těmito stresory existují druhy rostlin, které díky své trofii jsou schopné v těchto prostředí přežít z důvodu využívání jiných zdrojů než fotosyntetické aktivity. Jednou z těchto trofických strategií je heterotrofie, která se dá široce definovat jako forma výživy, kdy organismus přijímá uhlík v podobě organických sloučenin, čili organismus přijímá uhlík, který byl již fixován z anorganické formy jinými organismy. Obligátně heterotrofní rostliny obvykle ztrácí schopnost fotosyntézy, jsou nezelené a tedy obsahují chlorofyl pouze v malé koncentraci či vůbec (Nickrent, 2002). Nejznámější formu heterotrofie lze pozorovat u parazitických rostlin, které jsou přímo napojeny xylémem a floémem na hostitelské rostliny (Furuhashi et al., 2011; Nickrent, 2002). S touto formou heterotrofie se můžeme setkat například u rodů zárazy a mordovky (rody *Orobancha* a *Phelipanche*, čeleď zárazovité (*Orobanchaceae*), Moez Amri, 2012), *Balanophora* a kokotice (rod *Cuscuta*, čeleď svlačcovité (*Convolvulaceae*)). Tyto rostliny mají různé morfologické adaptace na parazitický způsob života. Například *Balanophora* tvoří podzemní hlízový orgán se speciální metamorfózou kořenů, nazývané haustoria (z anglického *haustorium*) napojenými na hostitelské kořeny (Rao et al., 2015). Kořenovými parazity jsou také zárazy, které také tvoří haustoria (Musselman, 1980). Kokotice jsou pnoucí rostliny parazitující na nadzemní části hostitelské rostliny, u kterých došlo ke ztrátě listů a kořenů (Furuhashi et al., 2011).

Většina rostlin utváří mykorrhizu, kde dochází k víceméně mutualistické symbióze mezi houbou a rostlinou (Smith and Read, 2010). Tento vztah je považován za hlavní faktor umožňující přechod rostlin na souš (Strullu-Derrien et al., 2014). Houba dodává vodu a minerální látky a rostlina produkty fotosyntézy (Bellgard, 1991; Brundrett, 2009). Některé rostliny ale pouze houby využívají a nedodávají pravděpodobně žádné produkty zpět, dokonce v tomto případě mnohdy čerpají od houby i uhlík. Tento způsob výživy se nazývá mykoheterotrofie (Merckx, 2013). Mykoheheterotrofie se v evoluci vyvinula alespoň 50x v minimálně 17 různých rostlinných skupinách (Obr. 2), avšak stále není zcela známo, jakým způsobem a jaké kroky rostlina musí podstoupit, aby došlo k úplné adaptaci na mykoheterotrofní způsob života (Li et al., 2022),

ale předpokládá se, že se jedná o komplexní proces zahrnující mnoho kroků (Roy et al., 2013; Těšitel et al., 2021). Mykoheterotrofie má různé podoby, může se jednat o iniciální mykoheterotrofii, což je jev pozorovaný u všech rostlin čeledi vstavačovitě (*Orchidaceae*) a hruštičkových rostlin (čeleď *Ericaceae*, podčeleď *Pyroloideae*), kdy rostlina začíná svůj životní cyklus v podstatě jako parazit, ale po dosažení stavu, kdy dokáže fotosyntetizovat, začíná dodávat uhličkaté látky houbě a tento vztah se stane oboustranně prospěšným (Cameron et al., 2008). Také se můžeme setkat se zcela mykoheterotrofními nezelenými rostlinami, které jsou zcela odkázané na houbové symbionty po celý svůj život, tedy začínají podobně jako zelené iniciálně mykoheterotrofní orchideje, ale i dospělosti jsou parazitické právě na houbách. Tito houboví symbionti jsou také heterotrofními organismy a tedy nejsou primárními producenty uhličkatých látek, ale čerpají uhlík obvykle vygenerovaný dřevinami a to zejména v temperátních oblastech pomocí ektomykorhizní symbiózy (Roy et al., 2009) nebo v tropech pomocí arbuskulární mykorhizy (Courty et al., 2011; Gomes et al., 2020). Také jsou recentně studovány případy mykoheterotrofních rostlin závislých na saprotrofních houbách, které rozkládají již uhynulý organický materiál (Selosse et al., 2010; Suetsugu et al., 2020b), což je také situace častěji pozorována v tropech a subtropech (Selosse et al., 2010).



Obr. č. 2: Fylogenetický strom včetně vysvětlivek převzat z vědecké práce Merckx and Freudenstein, 2010, založen na poznacích Palmer et al., 2004 a THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP, 2009. „Černě jsou vyznačeny linie rostlin, u nichž byla zaznamenána mykoheterotrofie. Čeledě s mykoheterotrofními druhy jsou vyznačeny vedle linie, do níž náleží, s počtem mykoheterotrofních druhů uvedeným v závorce. Burm., Burmanniaceae; Thism., Thismiaceae. ¹U těchto druhů jsou gametofyty zcela mykoheterotrofní, ale sporofyty obsahují chlorofyl. ²Tyto druhy mají pouze mykoheterotrofní gametofyty (zde jsou možné výjimky). ³*Parasitaxus usta* je mykoheterotrofní a přímo parazitický zároveň. ⁴Všechny orchideje jsou iniciálně mykoheterotrofní.“ (Merckx and Freudenstein, 2010)

2.1. Mixotrofie

Mezi autotrofií a mykoheterotrofií existuje i mezistav, který se nazývá mixotrofie. Mixotrofie je tedy stav, kdy organismus využívá autotrofii a heterotrofii – má více než jeden zdroj uhlíku (Schmidt et al., 2013). Mixotrofii v přírodě můžeme najít ve vodních i suchozemských ekosystémech, v nichž hraje významnou roli (Firmin et al., 2022; Selosse et al., 2017). Je 10-100 násobně čtenější způsob výživy než mykoheterotrofie, která se vyskytuje u až kolem 30 800 druhů napříč celou rostlinou říší (Merckx, 2013).

Tento způsob výživy je se vyskytuje kupříkladu u řas (fagomixotrofie, osmomixotrofie) ale popisován je i u cévnatých rostlin. Předpokládá se, že mixotrofie se s největší pravděpodobností vyvinula jako adaptace na stinné prostředí (Preiss et al., 2010) nebo jako adaptace na nedostatek živin v půdě (Selosse et al., 2017). Za mixotrofní způsob života můžeme považovat poloparazitický způsob života či strategii masožravých rostlin (Schmidt et al., 2013; Selosse and Roy, 2009), ale také se můžeme setkat s mixotrofií, která se nazývá také částečná mykoheterotrofie (z angl. *partial mycoheterotrophy*). Tento způsob výživy, jak už z názvu vyplývá, je částečně závislý na houbě, i přes to, že tyto jedinci jsou schopni fotosyntézy (Selosse and Roy, 2009).

Právě mixotrofie bude jedním z hlavních témat této práce a tedy v následujícím textu se termínem mixotrofie bude označovat právě stav, kdy rostlina část svého uhlíku přijímá z houbových symbiontů a část ze své vlastní fotosyntézy. Tyto mixotrofní rostliny mohou vykořisťovat své houby v různé míře (Jacquemyn et al., 2017). Závislost rostliny na houbě se v poslední době nejčastěji určuje pomocí analýzy stabilních izotopů a to především ^{13}C a ^{15}N (Gebauer and Dietrich, 1993; Gebauer and Meyer, 2003; Gleixner et al., 1993). Tyto těžké izotopy se totiž hromadí v heterotrofních organismech a to i v případě mykoheterotrofních rostlin, naopak autotrofní druhy rostlin jsou o tyto izotopy ochuzeny (Gebauer and Meyer, 2003). Abundance ^{13}C a ^{15}N nám tedy umožňuje určit míru příjmu uhlíku od houby (Cameron et al., 2008). V extrémních případech se zdá, že mixotrofní rostliny jsou schopné přežít zcela autotrofně bez houbového uhlíku, což bylo experimentu s mixotrofní orchidejí kruštíkem širokolistým (*Epipactis helleborine*), který byl pěstován v kultuře za vyšší dostupnosti světla a byl zde pozorován normální vývoj rostliny (včetně květu a růstu) po dobu tří let pouze na základě autotrofní výživy, což bylo potvrzeno, neboť i přes velkou kolonizaci houbovými symbionty, izotopové koncentrace uhlíku a dusíku odpovídaly autotrofnímu způsobu života (May et al., 2020). Právě kruštík širokolistý je často označován na základě analýz stabilních izotopů i houbových komunit jako téměř autotrofní druh (Jacquemyn et al., 2016). Další druhy kruštíků (*Epipactis*) nebo okrotice (*Cephalanthera*) jsou obvykle označovány za silněji závislé na houbovém uhlíku (kruštík (Jacquemyn et al., 2017, 2016; Ogura-Tsujita and Yukawa, 2008; Selosse et al., 2004),

okrotice (Abadie et al., 2006; Gebauer and Meyer, 2003; Suetsugu, 2017)). Některé druhy mixotrofních orchidejí byly dlouho považovány za mykoheterotrofní z důvodu jejich vzhledu, který silně připomíná vzhled mykoheterotrofních orchidejí, ale recentní výzkum ukázal, že obsahují malé množství chlorofylu a jsou v minimální míře schopné fotosyntézy, jedná se například o hnědence zvrhlého (*Limodorum abortivum*) nebo korálici trojklanou (*Corallorhiza trifida*) (Bellino et al., 2014; Cameron et al., 2009; Girlanda et al., 2005). Právě u druhů, kde byla zaznamenána vyšší závislost na houbovém uhlíku (právě kruštík či okrotice) je častěji zaznamenán albinismus u dospělých jedinců (okrotice (Abadie et al., 2006), kruštík (Selosse et al., 2004))

V jiných čeledí tento typ mixotrofie, kdy rostlina přijímá uhlík od houby, není pozorován tak často, i přesto že recentní studie poukazují na to, že je tento způsob výživy častější než se dříve očekávalo (Selosse et al., 2017). Můžeme se s touto trofií setkat například u hruštiček (rod *Pyrola*, čeleď *Ericaceae*, Matsuda et al., 2020; Tedersoo et al., 2007), recentně jsou mixotrofní rostliny popsány i z čeledě olachanovité (*Burmanniaceae*, Bolin et al., 2017) nebo u některých hořců (čeleď *Gentianaceae*, Onipchenko et al., 2021; Suetsugu et al., 2020a)

3. Čeleď Orchidaceae

Čeleď Orchidaceae je jednou z druhově nejpočetnější čeledí v rostlinné říši (POWO, 2023). Centrum diverzity orchidejí leží v tropech, ale můžeme je nacházet téměř po celém světě. Důvod takto rozsáhlého rozšíření není zcela znám, ale existuje mnoho potenciálních vysvětlení. Důvodem tedy může být specifický typ mykorhizy, který je charakteristický právě pro orchideje, nazývaný se orchideoidní mykorhiza. Dále orchideje využívají řadu specifických opylovacích strategií, z nichž velmi časté jsou například takzvané šálivé květy, kdy květy rostlin lákají opylovače tím, že se prezentují jako zdroj potravy či partner k páření nebo jako úkryt (Jersáková et al., 2006). Další diskutovanou možností stojící za velkou diverzitou orchidejí mohou být genomické charakteristiky. Orchideje mají velmi variabilní velikosti genomu, a je u nich častá endoreduplikace. Navíc jen u orchidejí byla pozorována částečná endoreduplikace (Trávníček et al., 2019; Zhang et al., 2017), kdy dojde k znásobení vlastní genetické bez toho, abych došlo k buněčnému dělení (Bolanos-Villegas and Chen, 2022; Lee et al., 2007; Vilcherrez-Atoche et al., 2022). Znásobení genetické informace způsobuje menší pravděpodobnost setkání se recesivních alel a tedy projevů genetických chorob, zároveň jsou mohou mít polyploidní rostliny lepší vlastnosti, například se může jednat o větší květy s výraznějším zbarvením, a nebo mohutnější listy a stonky (Kam, 1980; Miguel and Leonhardt, 2011).

Semena orchidejí jsou extrémně malá, tzv. prachová semena (z anglického *dust-seeds*, Eriksson and Kainulainen, 2011) bez endospermu, s embryogenezí zastavenou v globulárním stádiu a obsahují jen minimum zásobních látek (Richardson et al., 1992). Právě z tohoto důvodu jsou zpočátku svého života plně závislé na symbiotické houbě, od které získávají veškerý uhlík – jsou iniciálně mykoheterotrofní (Merckx, 2013). Z malého semene vyrůstá útvar nazývaný protokorm, což je nediferencovaný útvar (Rasmussen and Rasmussen, 2009), ze kterého se poté vyvíjí dospělá orchidej, která může být zcela mykoheterotrofní, což je situace u více než 200 druhů orchidejí; mixotrofní či téměř zcela fotoautotrofní, kdy se tok uhlíku do značné míry obrací, stopové množství uhlíku sice nadále putuje od houby k rostlině, avšak více než 5x více uhlíku putuje z rostliny do jejího houbového symbionta (Cameron et al., 2008). Přesto i v dospělosti tyto rostliny obvykle přijímají alespoň stopové množství uhlíku od svých houbových symbiontů a díky této schopnosti jsou schopné přežít i několik let i v případě, že se jedná o albinotické varianty (Gonneau et al., 2014; Salmia, 1986).

3.1. Albinismus u orchidejí

Albinismus u orchidejí je studovaný především na mixotrofních evropských terestrických orchidejích rodu okrotice (*Cephalanthera*) (Obr. 3) a kruštík (*Epipactis*). U albinotických variant orchidejí není funkční fotosyntetický systém II (Julou et al., 2005), což znemožňuje fotosyntetickou aktivitu. Albinismus může být způsobený

- abiotickými faktory, kdy vlivem nedostatku světla dochází k takzvané etiolizaci, což je proces zahrnující intenzivní dlouhý růst ve snaze nelezení světlo, přeměnu funkčních chloroplastů s plně vyvinutými thylakoidy v etioplasty s prolamelárními tělísky, které nejsou schopné fotosyntézy a neobsahují chlorofyl (Armarego-Marriott et al., 2020);
- genetickými faktory, což je pravděpodobně nejčastější případ.

Albinotické varianty se od zelených variant zásadně liší fyziologií, morfologií, trofií a do jisté míry i interakcemi s prostředím.

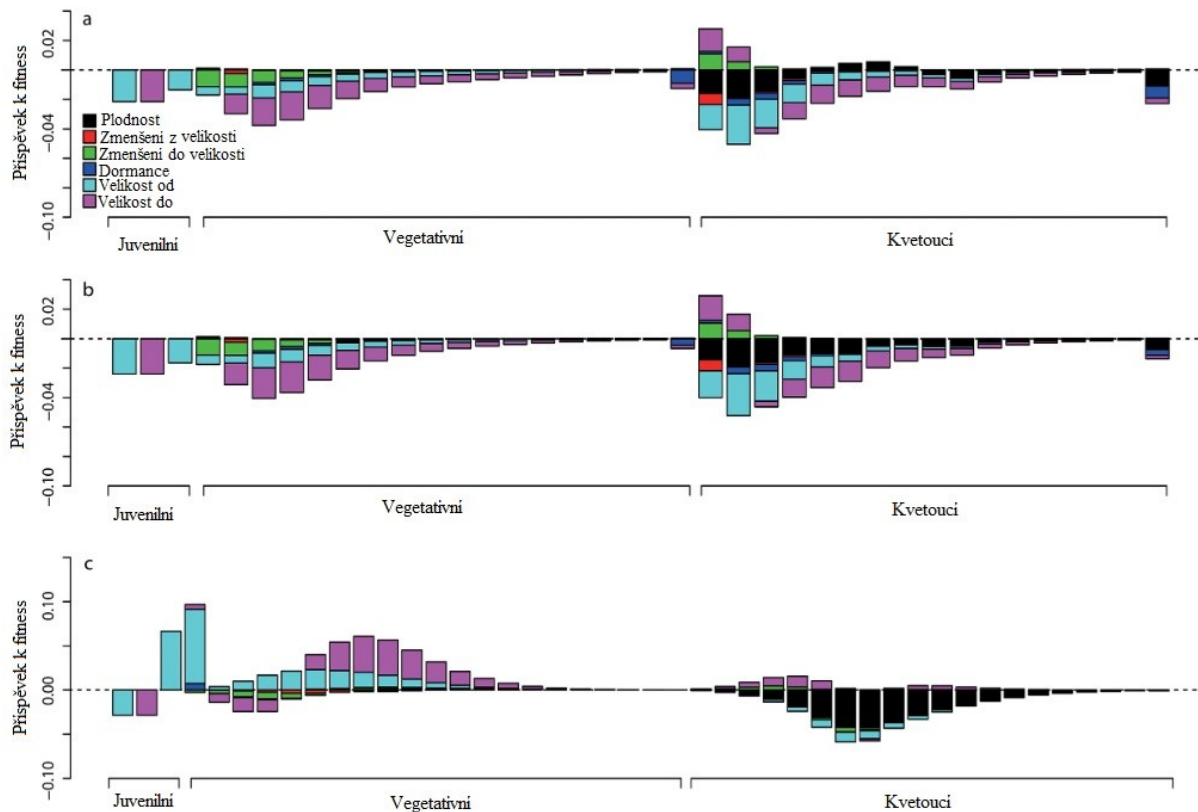


Obr. č. 3: Fotografie albinotické a zelené varianty okrotice bílé (*Cephalanthera damasonium*). Foto: Tomáš Figura

3.1.1 Ekofyziologické specifikace albinotických variant orchidejí

3.1.1.1 Přežívání, morfologické a ekofyziologické adaptace

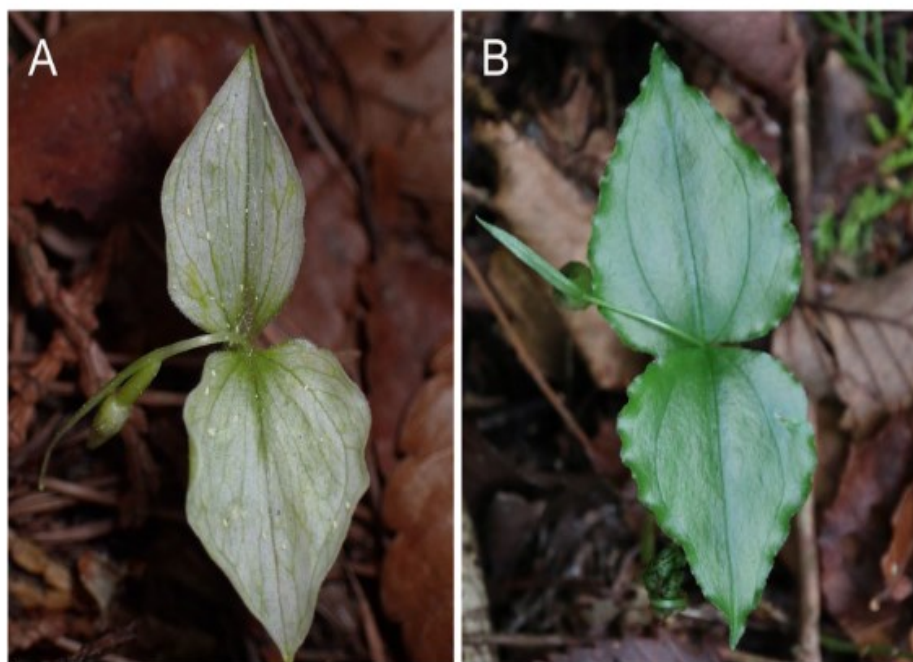
Ve studii Roy et al., 2013 byly porovnávány zelené a albinotické varianty orchideje okrotice bílé (*Cephalanthera damasonium*), u nichž byla pozorována až 760 - 1900 násobná redukce ve fitness, tedy schopnosti jedince dožít se dospělosti, rozmnožit se a tím předat své geny dalším generacím. Důvodem této redukce je více faktorů (Obr. 4) - albinotické varianty produkovaly až třikrát méně semen, které byly lehčí a menší v délce i šířce než u zelených variant; semena albinotických variant byla také méně životaschopná a méně často schopná klíčení; rovněž u nich byla pozorována častější dormance prýtlů, kdy rostliny přežívají jen v podobě podzemních orgánů a tedy méně často produkují semena (Roy et al., 2013). Větší dormance v reakci na nepříznivé podmínky, především na nedostatek srážek a vysokou teplotu, byla pozorována také u kruštíku širokolistého (*Epipactis helleborine*) ve Finsku (Salmia, 1986), takže se nejedná o ojedinělý případ. Ale například u albinotické varianty japonské okrotice (*Cephalanthera subaphylla f. leucophylla*) byla pozorována jen mírně snížená fitness oproti zelené ale silně závislé na houbovém uhlíku, nominální *C. subaphylla* (Suetsugu, 2017). To je nejspíše způsobeno tím, že albinotické i zelené varianty *C. Subaphylla* jsou podobně intenzivně závislé na houbovém uhlíku. Důvod redukce ve fitness v tomto případě není jasný, ale tato redukce mohla být způsobena například atraktivitou pro herbivory díky výrazné barvě na povrchu jako bylo zaznamenáno ve studii Roy et al., 2013.



Obr. č. 4: Schéma demografických faktorů podílejících se na konečné fitness albinotických variant v porovnání se zelenými variantami okrotice bílé ve dvou populacích (a, Montferrier a b, Boigneville, Francie) a jedné populaci okrotice dlouholisté (c, Pussa, Estonsko), převzato a přeloženo z vědecké práce Shefferson et al., 2016. V místech nulové hodnoty albinismus u rostliny fitness nezvyšuje, ale ani nesnižuje. Sloupce nad nulovou linií ukazují pozitivní příspěvek k fitness albinotických variant, sloupce pod nulovou linií ukazují ztráty fitness u albinotických variant. Životní fáze jsou seřazeny chronologicky. Dormantní semena, protokormy a semenáčky v juvenilní kategorii, následovány vegetativní dormancí jako prvním krokem vegetativní fáze u dospělých rostlin, následovány dospělými vegetativními výhony od nejmenších po největších. Poslední kategorie začíná tvorbou kvetoucích výhonů a následují kvetoucí výhony od nejmenšího po největší.

Ve většině případů u albinotických variant dochází k téměř úplné ztrátě chlorofylu, ale koncentrace pigmentů se u jednotlivých druhů a populací liší. U okrotice dlouholisté (*Cephalanthera longifolia*) bylo pozorováno u albinotických variant pouze 0,6% celkové koncentrace chlorofylu v porovnání se zelenými jedinci (Abadie et al., 2006). V případě *Cypripedium debile* (Obr. 5) byla pozorována 100 násobně menší koncentrace chlorofylu u albinotických variant a tedy neaktivní fotosystém II (Suetsugu et al., 2021). Dá se předpokládat, že fotosystém I by u neměl být ovlivněn absencí chlorofylu, jak tomu je u albinotických tkání zelence (Roelfsema et al., 2006). U populace okrotice bílé (*Cephalanthera damasonium*) ve francouzské lokalitě Montferrier bylo zaznamenáno u albinotických variant o 70% méně chlorofylů *a* a *b* a pětkrát menší koncentrace karotenoidů (Roy et al., 2013), což se zásadně liší od pozorování z roku 2003 u stejného druhu v populaci na lokalitě Boigneville, kde fluorescenční testy zaznamenaly

pouze stopové množství chlorofylu a čtyřikrát vyšší koncentraci karotenoidů u albinotických variant (Julou et al., 2005). Důvod takto rozdílných dat není znám.



Obr. č. 5: Varianty *Cypripedium debile* v populaci u vesnice Oshino v Japonsku. A, albinotická varianta. B, zelený jedinec. (Suetsugu et al., 2021)

Koncentrace chlorofylu může zásadně ovlivňovat celkovou velikost a morfologii rostliny. U vemeníku (*Platanthera hondoensis*) byla pozorována přímá lineární korelace mezi koncentrací uhlíku a tedy celkovou velikostí a koncentrací chlorofylu (Suetsugu and Matsubayashi, 2022).

Většina studií se shoduje, že albinotické varianty jsou menšího vzrůstu než zelení jedinci (Roy et al., 2009), u některých druhů a populací se jedná o větší postižení (Roy et al., 2013; Salmia, 1989a) než u jiných (Abadie et al., 2006; Julou et al., 2005), ale v zásadě je konsenzus malého vzrůstu albinotických variant.

3.1.1.2 Interakce s abiotickými a biotickými faktory

U albinotických variant je obvykle pozorována kratší sezóna, kdy tito jedinci kvetou a usychají dříve v sezóně než zelené varianty (Abadie et al., 2006; Salmia, 1986). Vyšší míra usychání prýtlů má velký vliv na schopnost rostliny vyprodukovat potomstvo. Mixotrofní orchideje, které jsou považovány za více odkázané na houby jako zdroj uhlíku, obvykle využívají houbové uhlíkaté látky (pozorováno pomocí těžkého izotopu uhlíku ^{13}C) spíše v podzemních částech rostliny a fotosynteticky vytvořený uhlík je z větší části využíván přímo v nadzemní části rostliny a to zejména na tvorbu květu a tobolk (Gonneau et al., 2014; Lallemand et al., 2019a), což také může být důvodem zvýšeného usychání prýtlů u albinotických variant vzhledem k absenci vlastní fotosyntézy u albinotických variant a pouze minimální transport uhlíku mezi podzemními a nadzemními orgány (Lallemand et al., 2019a). Usychání prýtlů u okrotice bílé v lokalitě Montferrier bylo až o 6,75% častější u albinotických variant a nastávalo mnohem dříve v sezóně (Roy et al., 2013), v průměru již polovina prýtlů uschla před kvetením a tvorbou semen, což může být podle Roy et al., 2013 způsobeno přehříváním, neboť teplota listů bílých jedinců při teplotě nad 35°C byla vyšší než u zelených rostlin. Dalším důvodem pro usychání může být limitace koncentrace uhlíku v letních měsících (Roy et al., 2013). U okrotice bílé v populaci v lokalitě Boigneville byla vypořezována až dvakrát vyšší stomatální konduktance než u zelených jedinců, což vede k předpokladu vyšší transpirace (Julou et al., 2005), což také může být důvodem k vyšší míře usychání za vysokých teplot.

Albinotické varianty okrotice bílé byli až třikrát častěji napadáni herbivory než zelené varianty, což může být způsobeno vysokou koncentrací dusíku v listech, což může být lákavé pro herbivory (Lallemand et al., 2019a); barvou, která je výrazná na substrátu; nebo slabší kutikulou (Roy et al., 2013). Také byla pozorována daleko větší senzitivita k patogenům, především houbovým infekcím, což může být způsobeno nutností spořivého zacházení s uhlíkatými sloučeninami (Roy et al., 2009).

3.1.1.3 Koncentrace dusíku, fosforu a uhlíku u zelených a albinotických variant orchidejí

U mixotrofních orchidejí více závislých na houbovém uhlíku se setkáváme s vyšší celkovou koncentrací dusíku (Julou et al., 2005) a vyšší koncentrací těžkého izotopu dusíku (^{15}N) i těžkého izotopu uhlíku (^{13}C) (Gebauer and Meyer, 2003; Jacquemyn et al., 2017; Lallemand et al., 2019a) než u zelených autotrofních rostlin ze stejného stanoviště. Nejvyšší koncentrace celkového dusíku a těžkého izotopu dusíku (^{15}N) jsou u mykoheterotrofních orchidejí (Selosse and Roy, 2009), což znamená, že poměr C:N je nižší u mykoheterotrofních rostlin než u rostlin fotoautotrofních (Abadie et al., 2006; Gebauer and Meyer, 2003).

U okrotice dlouholisté (*Cephalanthera longifolia*) a okrotice bílé (*C. damasonium*) byla pozorována vyšší celková koncentrace dusíku v listech u albinotických variant než u zelených jedinců (Julou et al., 2005; Abadie et al., 2006). Tyto výsledky mohou znamenat, že u albinotických variant některých druhů je úspornější zacházení s dusíkem z důvodu menší schopnosti asimilace dusíku, a to napříč tomu, že albinismus nenavozuje metabolické změny v rostlině (Lallemand et al., 2019b). U kruštíku širolistého pravého, okrotice bílé a okrotice dlouholisté byla pozorována vyšší celková koncentrace dusíku u albinotických variant (Abadie et al., 2006; Stöckel et al., 2011; Suetsugu et al., 2019) a tedy nižší poměr C:N, v případě okrotice bílé mohlo jít až o 3x nižší poměr než u zelených jedinců (Roy et al., 2013).

U okrotice bílé a okrotice dlouholisté byla pozorována vyšší koncentrace v ^{15}N v listech u albinotických variant než u zelených jedinců (Abadie et al., 2006; Julou et al., 2005), což je také typickým znakem mykoheterotrofních rostlin (Gebauer and Meyer, 2003). Recentní data Minasiewicz et al. (2023) popisují nejenom zvyšující se koncentraci dusíku na trofickém gradientu autotrofní neorchideje – autotrofní orchideje- mixotrofní orchideje a mykoheterotrofní orchideje. Tato práce rovněž popisuje zvyšující se koncentrace fosforu v nadzemních orgánech a vyšší koncentrace obou prvků v albinotických variantách v porovnání se zelenými variantami (Minasiewicz et al., 2023).

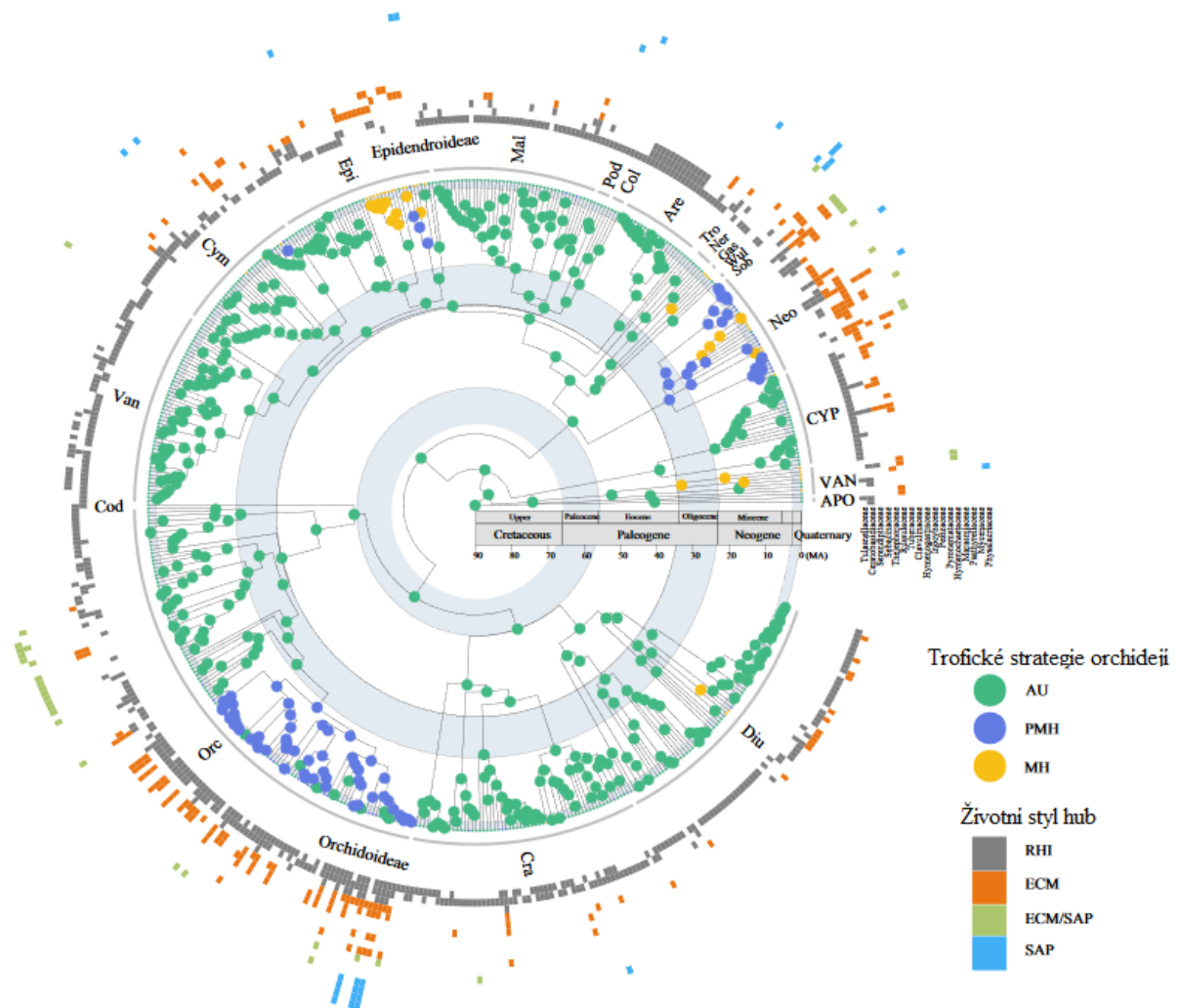
Lze tedy uzavřít že i přesto že orchideje obvykle rostou na živinami chudých lokalitách (Figura et al., 2020) obsahují v pletivech více dusíku i fosforu.

3.1.2 Mykorhiza orchidejí a jejich závislost na houbovém uhlíku

Zelené mixotrofní orchideje tvoří mykoheterotrofní vztah, kdy orchideje na svém houbovém symbiontovi parazitují (Merckx, 2013). V dospělosti je ale většina druhů fotosyntetických a považovaných za autotrofní, i přestože se uvažuje i o tom že jsou tyto druhy mixotrofní (krypticky mykoheterotrofní) (Merckx, 2013; Selosse and Martos, 2014). Houbový symbionti orchidejí jsou především z oddělení stopkovýtrusných hub (*Basidiomycota*), které s orchidejemi tvoří úzkou endomykorhizní asociaci zvanou orchideoidní mykorhiza (Gryndler, 2008). Houbové mycelium proniká do primární kůry hostitelského kořene a tvoří takzvané pelotony, což jsou klubička hyf uvnitř buněk, která si s rostlinou vyměňují živiny (Kuga et al., 2014), ale orchidej pelotony také stravuje a získává živiny i tímto způsobem (Rasmussen, 2002). Zároveň houba tvoří mimo-kořenové (extra-radikální) mycelium, které interaguje s okolním prostředím a přivádí rostlině potřebné živiny (Cameron et al., 2006). Tímto extra-radikálním myceliem houba značně zvětšuje absorpční povrch rostlinného kořenového systému a zvyšuje příjem minerálních látek; a to především dusíku, fosforu a vody. Jak je tento vztah iniciován není zcela objasněno, ale navázání vztahu se správným mykobiontem je nutné pro zahájení klíčení orchideje (Rasmussen and Rasmussen, 2015; Rasmussen and Whigham, 2002). Jedná se o velmi dynamický a proměnlivý vztah, který se mění v čase i prostoru. Míra kolonizace obvykle nejeví znaky sezonnosti, ale přesto fluktuuje nejspíše na základě vlhkosti a teploty, kdy v obdobích sucha bývají kořeny méně kolonizovány, což ale také může být způsobeno preferencí houbových symbiontů vkládat více zdrojů do růstu extra-radikálního mycelia než tvorby pelotonů (Rasmussen and Whigham, 2002)

Předpokládá se že společný předek orchidejí, který měl arbuskulární mykorhizu vytvořil unikátní asociaci s tzv. rhizoctoniemi, které netvoří mykorhizní symbiózu s jinými rostlinami než orchidejemi až na výjimky (Selosse et al., 2022). Rhizoctonia jsou hlavními kolonizátory kořenů orchidejí, jedná se o polyfyletickou skupinu, do níž patří houby z čeledí *Tulasnellaceae*, *Ceratobasidiaceae*, a *Serendipitaceae*. Sekundárně se však u některých orchidejí objevila asociace s houbami z jiných čeledí než rhizoctonia, kdy tyto houby tvoří zároveň ektomykorhizální symbiózu s dřevinami (Obr. 6) (Lallemand et al., 2019a; Pecoraro et al., 2020; Roy et al., 2009). Ektomykorhizní symbióza je asociace, kde houba dodává rostlině esenciální prvky a dřevina houbě dodává asimiláty, ale tyto houby jsou i přes to v některých případech schopné do jisté míry saprotrofického způsobu života (Merckx, 2013). Asociace s ektomykorhizálními houbami je typická u mixotrofních a plně mykoheterotrofních orchidejí (Hynson et al., 2013; Merckx, 2013). Příkladem ektomykorhizních hub, které asociují s mykoheterotrofními orchidejemi je

rod pokrytka (*Sebacina*, (Selosse et al., 2002). V poslední době byla popsána asociace tropických mykoheterotrofních orchidejí s saprotrofními houbami které nepatří do skupiny rhizoctonia (Suetsugu et al., 2020b).



Obr. č. 6: Fylogenetický strom orchidejí, rekonstrukce ancestrální trofické strategie a symbiotické asociace z článku Wang et al., 2021. AU – autotrofie, PMH – částečná mykoheterotrofie (mixotrofie), MH – celková mykoheterotrofie. „Geologická časová osa je značena kruhy od křídy (před 90 - 66 miliony let), přes paleogén (před 66 - 23 miliooy let) a neogén (před 23 - 2,58 miliony let) do čtvrtohor (od 2,58 miliony let až do současnosti). Nejzevnější kruh vyznačuje přítomnost/nepřítomnost 17 houbových rodin, které jsou rozděleny podle typu mykorhizy/životního stylu. RH – rhizoctonia houby, ECM – ektomykorhizní, ECM/SAP – ektomykorhizní/saprotrofní, SAP – saprotrofní.“ (Wang et al., 2021)

Díky analýzám stabilních izotopů se recentně podařilo odhalit řadu mixotrofních druhů, což vedlo k zjištění, že mixotrofie je častější než se v minulosti myslelo (Gebauer et al., 2016). V přírodě se nejčastěji nachází izotopy ^{12}C a ^{14}N , ale můžeme se setkat také s izotopy ^{13}C a ^{15}N , které se také nazývají těžkými izotopy a jsou mnohem častěji heterotrofního původu (Merckx, 2013), v našem případě konkrétně houbového původu. Pomocí analýzy stabilních izotopů bylo vypořádáno, že některé mykoheterotrofní rostliny využívající ektomykorhizní houby mají vyšší koncentraci ^{15}N než rostliny využívající saprotrofní houby (Suetsugu et al., 2020b). Díky

této metodě můžeme nejenom odhalit nové mixotrofní druhy, ale dokonce kvantifikovat výměnu živin mezi houbou a rostlinou, poměr houbového a fotosyntetického uhlíku v rostlině či zjistit typ trofie v případě, že použijeme mykoheterotrofní a autotrofní rostliny jako reference (Gebauer and Meyer., 2003; Selosse et al., 2004).

3.1.2.1 Mykobionti albinotických variant

Vzhledem k úplné závislosti albinotických variant na svých houbových symbiontech se dá očekávat daleko větší míra kolonizace kořenového systému než u zelených variant orchidejí stejného druhu, což bylo pozorováno u albinotických variant u okrotice dlouholisté (Abadie et al., 2006), kruštíku širokolistého (Salmia, 1989b) a okrotice bílé (Julou et al., 2005). Avšak i u albinotických variant se můžeme setkat s fluktuací míry kolonizace v reakci na podmínky prostředí (Roy et al., 2013). U albinotických variant se častěji setkáváme s ektomykorhizními (například u kruštíku drobnolistého, Selosse et al., 2004), endofytickými (například zaznamenáno u kruštíku širokolistého pravého, Suetsugu et al., 2017) a saprotrofními houbami ze skupin jiných než rhizoctonia. Endofytické houby mohou mírně přispívat fitness rostliny, ale obvykle nehrají významnou roli v kořenovém systému rostlin či je jejich role neznámá (Sarsaiya et al., 2019; Selosse et al., 2009). Asociace se saprotrofními houbami z jiných skupin než rhizoctonia je velmi důležitá také u zcela mykoheterotrofních orchidejí vyskytujících se v tropických a subtropických vlhkých oblastech, kdežto v mírném pásu je častější asociace s ektomykorhizními houbami (Lee et al., 2015). Albinotické varianty tedy formují vztah s ektomykorhizálními nebo saprotrofními houbami (Suetsugu and Matsubayashi, 2022) podobně jako mykoheterotrofní orchideje.

Jak už bylo zmíněno výše, albinotické varianty jsou nejčastěji studovány u mixotrofních rodů kruštík a okrotice, což jsou rody, které obvykle asociují v dospělosti s ektomykorhizními houbami (Jacquemyn et al., 2016), které tvoří ektomykorhizální symbiózu s dřevinami, které jsou primárním producentem uhlíku i pro orchidej. U valné většiny v dospělosti zelených orchidejí se setkáme s alespoň malou kolonizací rhizoctonia (Merckx, 2013), což jsou půdní saprofyty, ale u albinotických variant toto je málo časté, obvykle je častější absence. Jediná popsaná albinotická varianta japonské mixotrofní hruštičky *Pyrola japonica* rovněž asociuje s ektomykorhizní holubinkou (*Russula*) (Matsuda et al., 2020). Zajímavé je že albinotická a zelená varianta sdíleli rovnakou mykorhizní houbu zatímco malolistá forma *P. japonica* f. *subaphylla* která má jen málo chlorofylu a je téměř plně mykoheterotrofní byla specializována na jinou holubinku pravděpodobně takovou která dodává víc uhlíku (Matsuda et al., 2020). U okrotice bílé byly pozorovány u zelených i albinotických variant Vřeckovýtrusé i Stopkovýtrusé houby převážně ale ektomykorhizní, ale u albinotických variant byla celkově vyšší kolonizace a to především mykorhizními (především ektomykorhizními) Vřeckovýtrusnými (Julou et al., 2005).

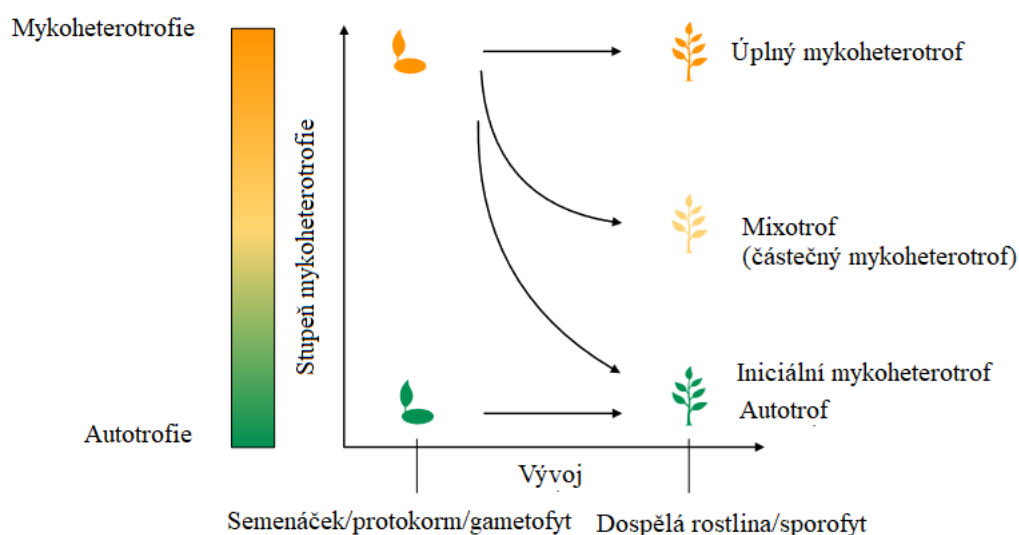
Velmi zajímavou orchidejí co se týče vztahu s houbovými symbionty je kruštík drobnolistý, jehož zelená i albinotická varianta asociuje s *Tuber* sp., které patří do Vřeckovýtrusných a tvoří

obvykle ektomykorhizní symbiózu s dřevinami, a zelené ani albinotické varianty nebyly kolonizovány žádnými typickými rhizoctonia (Selosse et al., 2004).

Ve vzácných případech albinotické varianty tvoří asociace s rhizoctonia či místo asociace s ektomykorhizními houbami využívají saprotrofní houby. U smrkovníku (*Goodyera velutina*) byla pozorována kolonizace především saprotrofními houbami ze skupiny rhizoctonia (Suetsugu et al., 2019). U albinotických variant střevíčníku (*Cypripedium debile*) jsou hlavním zdrojem uhlíku nejspíše ne-ektomykorhizní saprotrofní houby skupiny rhizoctonia (Suetsugu et al., 2021)

4. Evoluce trofických strategií orchidejí

Mykoheterotrofie je trofická strategie, která vyžaduje u rostlin řadu adaptací, které u zcela autotrofních rostlin nejsou časté. Proto se předpokládá, že mykoheterotrofie se nevyvinula přímo ze zcela autotrofní zelené rostliny, ale z jakéhosi mezikroku, za který je považována mixotrofie (Jacquemyn and Merckx, 2019). Dalším důvodem tohoto předpokladu je relativní fylogenetická blízkost mixotrofních a mykoheterotrofních druhů (Lallemant et al., 2019a), neboť mykoheterotrofní druhy se obvykle vyskytují v podobných liniích, kde se vyskytují druhy, u nichž byla pozorována mixotrofie i v dospělosti. Zároveň se předpokládá, že mezi autotrofií a mixotrofií není jasně daná hranice a jedná se spíše o spektrum od ancestrální fotoautotrofie až po výše definovanou mixotrofii (Obr. 7) (Jacquemyn et al., 2017), která se také dá považovat za spektrum od méně závislých orchidejí až ke zcela závislým, kde již mluvíme o úplně mykoheterotrofních rostlinách.



Obr. č. 7: Přeložené navržené kontinuum trofických strategií u rostlin, převzaté z vědecké práce Jacquemyn and Merckx, 2019.

4.1 Albinotické varianty jako mezikrok k vývoji plně mykoheterotrofního druhu

U mixotrofních albinotických rostlin jsou zaznamenány některé adaptace, které jsou pozorovány u zcela mykoheterotrofních druhů. Jedná se především o ztrátu fotosyntézy a bližší asociaci s ektomykorhizními houbami. Albinismus byl zaznamenán u řady mixotrofů a to především u rodů, jejichž linie obsahují také velké množství nezelených obligátně mykoheterotrofních druhů (Cameron et al., 2008; Hynson et al., 2013; Merckx and Freudenstein, 2010). Vzniká proto otázka, zda albinismus u mixotrofních rostlin není jakýmsi mezikrokem mezi mixotrofií a heterotrofií (Julou et al., 2005). Avšak toto tvrzení se zdá být nepravděpodobné na základě novějších studií (Li et al., 2022; Roy et al., 2013; Tedersoo et al., 2007). Albinotické varianty jsou méně vyvinuté a méně plodné, i když neprodukují méně semen než mykoheterotrofní druhy (Julou et al., 2005), takže fixace albinismu v populaci je málo pravděpodobná.

Albinismus způsobuje velké množství dalších maladaptivních vlastností, které snižují životaschopnost rostliny a které se u mykoheterotrofních rostlin nevyskytují. U albinotických variant se stále setkáme s listy (Roy et al., 2013), které jsou u mykoheterotrofních druhů buď zcela redukováné či nahrazeny šupinami (Leake, 1994), neboť listy vedou u rostlin, které pozbyly fotosyntézu, k usychání, zvyšují náchylnost k herbivorii a houbovým infekcím (Roy et al., 2013). U albinotických variant se setkáváme s výraznou barvou, která je u mykoheterotrofních rostlin nahrazena hnědými homochromálními pigmenty (Leake, 1994). Také je u albinotických variant delší vegetativní stádium ve formě nekvetoucích prýtů, což způsobuje usychání ještě před tvorbou semen (Roy et al., 2013), u mykoheterotrofních druhů je nadzemní fáze krátká, tvoří se pouze v období květu a je delší fáze dormance (Shefferson et al., 2011). Fixace albinismu v populaci následována vznikem nového mykoheterotrofního druhu by vyžadovala řadu změn najednou, – způsobených například větším množstvím mutací najednou - které spolu vznikají vzácně (Julou et al., 2005) a tento krok je tedy nepravděpodobný.

Avšak lze na albinotických variantách pozorovat pravděpodobné kroky, které musí vznikající mykoheterotrofní druhy nejspíše také podnikat, a to především vznik asociace s ektomykorhizálními houbami (Merckx, 2013) a ztráta asociace s rhizoctonia.

5. Závěr

Fixace albinismu v populaci je velmi nepravděpodobná, neboť albinismus vzniká náhle mutací a ve většině případů jedná o znevýhodnění ve velkém množství vlastností, mezi které patří například snížená schopnost úspěšného rozmnožování, tedy fertility (Julou et al., 2005); vyšší míra predace a infekce patogeny (Roy et al., 2013); nebo dochází k větším ztrátám vody a vyšší míře usychání (Abadie et al., 2006; Julou et al., 2005). Pro fixaci albinismu v populaci orchidejí musí být zasaženy geny jaderného původu (Roy et al., 2013), neboť většina plastidových proteinů je kódována v jaderné DNA (Keeling, 2010), a většinou se nejspíše jedná o recesivní ztrátové mutace (z anglického *loss-of-function* mutace, Roy et al., 2013). I přes tato znevýhodnění existují populace napříč Evropou, kde je přítomnost albinotických variant stabilní.

Fotosyntéza je jednou z nejpodstatnějších schopností rostlin a řas, která přispěla ke vzniku života na souši ve formě, jak ho známe. Ztráta této schopnosti u rostlin je tedy fascinující událostí, která nám dokazuje, jak esenciální tato schopnost pro rostlinu je a jak jsou některé rostliny schopné se na její ztrátu adaptovat.

I přes to, že albinismus nejspíše není mezikrokem ke vzniku mykoheterotrofního druhu (Roy et al., 2013), lze na albinotických variantách studovat množství vlastností a kroků, které jsou ke vzniku mykoheterotrofie esenciální.

6. Seznam použité literatury

- Abadie, J.-C., 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. *Can. J. Bot.* 84, 1462–1477. <https://doi.org/10.1139/b06-101>
- Ankele, E., Heberle-Bors, E., Pfosser, M.F., Hofinger, B.J., 2005. Searching for mechanisms leading to albino plant formation in cereals. *Acta Physiol Plant* 27, 651–665. <https://doi.org/10.1007/s11738-005-0069-4>
- Armarego-Marriott, T., Sandoval-Ibañez, O., Kowalewska, Ł., 2020. Beyond the darkness: recent lessons from etiolation and de-etiolation studies. *Journal of Experimental Botany* 71, 1215–1225. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz496>
- Bellgard, S., 1991. Mycorrhizal Associations of Plant-Species in Hawkesbury Sandstone Vegetation. *Aust. J. Bot.* 39, 357. <https://doi.org/10.1071/BT9910357>
- Bellino, A., Alfani, A., Selosse, M.-A., Guerrieri, R., Borghetti, M., Baldantoni, D., 2014. Nutritional regulation in mixotrophic plants: new insights from *Limodorum abortivum*. *Oecologia* 175, 875–885. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2940-8>
- Bolanos-Villegas, P., Chen, F.-C., 2022. Polyploidy in Orchid Breeding, Advances and Perspectives (preprint). LIFE SCIENCES. <https://doi.org/10.20944/preprints202202.0181.v1>
- Bolin, J.F., Tennakoon, K.U., Majid, M.B.A., Cameron, D.D., 2017. Isotopic evidence of partial mycoheterotrophy in *Burmannia coelestis* (Burmanniaceae): Partial mycoheterotrophy in *Burmannia coelestis*. *Plant Species Biol.* 32, 74–80. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12116>
- Brundrett, M.C., 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil* 320, 37–77. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9877-9>
- Buschmann, H., Holzinger, A., 2020. Understanding the algae to land plant transition. *Journal of Experimental Botany* 71, 3241–3246. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa196>
- Cameron, D.D., Johnson, I., Read, D.J., Leake, J.R., 2008. Giving and receiving: measuring the carbon cost of mycorrhizas in the green orchid, *Goodyera repens*. *New Phytologist* 180, 176–184. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02533.x>
- Cameron, D.D., Leake, J.R., 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, 405–416. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01767.x>
- Cameron, D.D., Preiss, K., Gebauer, G., Read, D.J., 2009. The chlorophyll-containing orchid *Corallorhiza trifida* derives little carbon through photosynthesis. *New Phytologist* 183, 358–364. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02853.x>
- Courty, P.-E., Walder, F., Boller, T., Ineichen, K., Wiemken, A., Rousteau, A., Selosse, M.-A., 2011. Carbon and Nitrogen Metabolism in Mycorrhizal Networks and Mycoheterotrophic Plants of Tropical Forests: A Stable Isotope Analysis. *Plant Physiology* 156, 952–961. <https://doi.org/10.1104/pp.111.177618>
- Eriksson, O., Kainulainen, K., 2011. The evolutionary ecology of dust seeds. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13, 73–87. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.02.002>
- Figura, T., Weiser, M., Ponert, J., 2020. Orchid seed sensitivity to nitrate reflects habitat preferences and soil nitrate content. *Plant Biol J* 22, 21–29. <https://doi.org/10.1111/plb.13044>
- Firmin, A., Selosse, M.-A., Dunand, C., Elger, A., 2022. Mixotrophy in aquatic plants, an overlooked ability. *Trends in Plant Science* 27, 147–157. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.08.011>
- Furuhashi, T., Furuhashi, K., Weckwerth, W., 2011. The parasitic mechanism of the holostemparasitic plant *Cuscuta*. *Journal of Plant Interactions* 6, 207–219. <https://doi.org/10.1080/17429145.2010.541945>
- Gebauer, G., Dietrich, P., 1993. Nitrogen Isotope Ratios in Different Compartments of a Mixed Stand of Spruce, Larch and Beech Trees and of Understorey Vegetation Including Fungi. *Isotopenpraxis Isotopes in Environmental and Health Studies* 29, 35–44. <https://doi.org/10.1080/10256019308046133>
- Gebauer, G., Meyer, M., 2003. ¹⁵N and ¹³C natural abundance of autotrophic and mycoheterotrophic orchids provides insight into nitrogen and carbon gain from fungal association. *New Phytologist* 160, 209–223. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00872.x>
- Gebauer, G., Preiss, K., Gebauer, A.C., 2016. Partial mycoheterotrophy is more widespread among orchids than previously assumed. *New Phytol* 211, 11–15. <https://doi.org/10.1111/nph.13865>
- Girlanda, M., Selosse, M.A., Cafasso, D., Brilli, F., Delfine, S., Fabbian, R., Ghignone, S., Pinelli, P., Segreto, R., Loreto, F., Cozzolino, S., Perotto, S., 2005. Inefficient photosynthesis in the Mediterranean orchid *Limodorum abortivum* is mirrored by

- specific association to ectomycorrhizal Russulaceae: MYCORRHIZAL SPECIFICITY IN LIMODORUM. *Molecular Ecology* 15, 491–504. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02770.x>
- Gleixner, G., Danier, H.J., Werner, R.A., Schmidt, H.L., 1993. Correlations between the ^{13}C Content of Primary and Secondary Plant Products in Different Cell Compartments and That in Decomposing Basidiomycetes. *Plant Physiol.* 102, 1287–1290. <https://doi.org/10.1104/pp.102.4.1287>
- Gomes, S.I.F., Merckx, V.S.F.T., Kehl, J., Gebauer, G., 2020. Mycoheterotrophic plants living on arbuscular mycorrhizal fungi are generally enriched in ^{13}C , ^{15}N and ^2H isotopes. *J Ecol* 108, 1250–1261. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13381>
- Gonneau, C., Jersáková, J., de Tredern, E., Till-Bottraud, I., Saarinen, K., Sauve, M., Roy, M., Hájek, T., Selosse, M.-A., 2014. Photosynthesis in perennial mixotrophic *Epipactis* spp. (Orchidaceae) contributes more to shoot and fruit biomass than to hypogeous survival. *J Ecol* 102, 1183–1194. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12274>
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The american naturalist* 111.982, 1169–1194.
- Gryndler, M., 2008. Mycorrhizal Symbiosis—An Indispensable Component of the Plant Culture." *Microbial Biotechnology in Horticulture*, Vol. 2. CRC Press, 2008. 191-214. *Microbial Biotechnology in Horticulture* Vol. 2., 191–214.
- Hohmann-Marriott, M.F., Blankenship, R.E., 2011. Evolution of Photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 62, 515–548. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103811>
- Hynson, N.A., Madsen, T.P., Selosse, M.-A., Adam, I.K.U., Ogura-Tsujita, Y., Roy, M., Gebauer, G., 2013. The Physiological Ecology of Mycoheterotrophy, in: Merckx, V. (Ed.), *Mycoheterotrophy*. Springer New York, New York, NY, pp. 297–342. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-5209-6_8
- Jacquemyn, H., Merckx, V.S.F.T., 2019. Mycorrhizal symbioses and the evolution of trophic modes in plants. *J Ecol* 107, 1567–1581. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13165>
- Jacquemyn, H., Waud, M., Brys, R., Lallemand, F., Courty, P.-E., Robionek, A., Selosse, M.-A., 2017. Mycorrhizal Associations and Trophic Modes in Coexisting Orchids: An Ecological Continuum between Auto- and Mixotrophy. *Front. Plant Sci.* 8, 1497. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01497>
- Jacquemyn, H., Waud, M., Lievens, B., Brys, R., 2016. Differences in mycorrhizal communities between *Epipactis palustris*, *E. helleborine* and its presumed sister species *E. neerlandica*. *Ann Bot* 118, 105–114. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw015>

- Jersáková, J., Johnson, S.D., Kindlmann, P., 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biol. Rev.* 81, 219.
<https://doi.org/10.1017/S1464793105006986>
- Julou, T., Burghardt, B., Gebauer, G., Berveiller, D., Damesin, C., Selosse, M., 2005. Mixotrophy in orchids: insights from a comparative study of green individuals and nonphotosynthetic individuals of *Cephalanthera damasonium*. *New Phytologist* 166, 639–653. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01364.x>
- Kam, L.N.W., 1980. Diploid and tetraploid Aranda Wendy Scott from meristem culture. University of Hawai'i at Manoa.
- Keeling, P.J., 2010. The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365, 729–748. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0103>
- Kuga, Y., Sakamoto, N., Yurimoto, H., 2014. Stable isotope cellular imaging reveals that both live and degenerating fungal pelotons transfer carbon and nitrogen to orchid protocorms. *New Phytol* 202, 594–605. <https://doi.org/10.1111/nph.12700>
- Kumari, M., Clarke, H.J., Small, I., Siddique, K.H.M., 2009. Albinism in Plants: A Major Bottleneck in Wide Hybridization, Androgenesis and Doubled Haploid Culture. *Critical Reviews in Plant Sciences* 28, 393–409.
<https://doi.org/10.1080/07352680903133252>
- Lallemand, F., Figura, T., Damesin, C., Fresneau, C., Griveau, C., Fontaine, N., Zeller, B., Selosse, M.-A., 2019a. Mixotrophic orchids do not use photosynthates for perennial underground organs. *New Phytol* 221, 12–17. <https://doi.org/10.1111/nph.15443>
- Lallemand, F., Martin-Magniette, M., Gilard, F., Gakière, B., Launay-Avon, A., Delannoy, É., Selosse, M., 2019b. *In situ* transcriptomic and metabolomic study of the loss of photosynthesis in the leaves of mixotrophic plants exploiting fungi. *Plant J* 98, 826–841. <https://doi.org/10.1111/tpj.14276>
- Leake, J.R., 1994. The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytologist* 127, 171–216. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04272.x>
- Lee, H.-C., Chen, Y.-J., Markhart, A.H., Lin, T.-Y., 2007. Temperature effects on systemic endoreduplication in orchid during floral development. *Plant Science* 172, 588–595.
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.11.013>
- Lee, Y.-I., Yang, C.-K., Gebauer, G., 2015. The importance of associations with saprotrophic non-*Rhizoctonia* fungi among fully mycoheterotrophic orchids is currently underestimated: novel evidence from sub-tropical Asia. *Ann Bot* 116, 423–435.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcv085>

- Li, M.-H., Liu, K.-W., Li, Z., Lu, H.-C., Ye, Q.-L., Zhang, D., Wang, J.-Y., Li, Y.-F., Zhong, Z.-M., Liu, X., Yu, X., Liu, D.-K., Tu, X.-D., Liu, B., Hao, Y., Liao, X.-Y., Jiang, Y.-T., Sun, W.-H., Chen, J., Chen, Y.-Q., Ai, Y., Zhai, J.-W., Wu, S.-S., Zhou, Z., Hsiao, Y.-Y., Wu, W.-L., Chen, Y.-Y., Lin, Y.-F., Hsu, J.-L., Li, C.-Y., Wang, Z.-W., Zhao, X., Zhong, W.-Y., Ma, X.-K., Ma, L., Huang, J., Chen, G.-Z., Huang, M.-Z., Huang, L., Peng, D.-H., Luo, Y.-B., Zou, S.-Q., Chen, S.-P., Lan, S., Tsai, W.-C., Van de Peer, Y., Liu, Z.-J., 2022. Genomes of leafy and leafless *Platanthera* orchids illuminate the evolution of mycoheterotrophy. *Nat. Plants* 8, 373–388.
<https://doi.org/10.1038/s41477-022-01127-9>
- Lo Gullo, M.A., Glatzel, G., Devkota, M., Raimondo, F., Trifilò, P., Richter, H., 2012. Mistletoes and mutant albino shoots on woody plants as mineral nutrient traps. *Annals of Botany* 109, 1101–1109. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs033>
- Matsuda, Y., Yamaguchi, Y., Matsuo, N., Uesugi, T., Ito, J., Yagame, T., Figura, T., Selosse, M.-A., Hashimoto, Y., 2020. Communities of mycorrhizal fungi in different trophic types of Asiatic *Pyrola japonica sensu lato* (Ericaceae). *J Plant Res* 133, 841–853.
<https://doi.org/10.1007/s10265-020-01233-9>
- May, M., Jąkalski, M., Novotná, A., Dietel, J., Ayasse, M., Lallemand, F., Figura, T., Minasiewicz, J., Selosse, M.-A., 2020. Three-year pot culture of *Epipactis helleborine* reveals autotrophic survival, without mycorrhizal networks, in a mixotrophic species. *Mycorrhiza* 30, 51–61. <https://doi.org/10.1007/s00572-020-00932-4>
- Merckx, V. (Ed.), 2013. *Mycoheterotrophy: The Biology of Plants Living on Fungi*. Springer New York, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-5209-6>
- Merckx, V., Freudenstein, J.V., 2010. Evolution of mycoheterotrophy in plants: a phylogenetic perspective. *New Phytologist* 185, 605–609. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03155.x>
- Miguel, T.P., Leonhardt, K.W., 2011. In vitro polyploid induction of orchids using oryzalin. *Scientia Horticulturae* S0304423811003608.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.07.002>
- Minasiewicz, J., Zwolicky, A., Figura, T., Novotná, A., Jersáková, J., Selosse, M.-A., 2023. Stoichiometry of Carbon, Nitrogen and Phosphorus is Closely Linked to Trophic Modes in Orchids. V recenzním řízení v *BMC Plant Biology*.
- Moez Amri, 2012. Detection of the parasitic plant, *Orobanche cumana* on sunflower (*Helianthus annuus* L.) in Tunisia. *Afr. J. Biotechnol.* 11.
<https://doi.org/10.5897/AJB11.3031>

- Musselman, L.J., 1980. The Biology of Striga, Orobanche, and other Root-Parasitic Weeds. *Annu. Rev. Phytopathol.* 18, 463–489.
<https://doi.org/10.1146/annurev.py.18.090180.002335>
- Nickrent, D.L., 2002. Plantas parásitas en el mundo., in: J. A. LópezSáez, P. Catalán and L. Sáez [Eds.], *Plantas Parásitas de La Península Ibérica e Islas Baleares*. Mundi-Prensa Libros, S. A., Madrid., pp. 7–27.
- Ogura-Tsujita, Y., Yukawa, T., 2008. Epipactis helleborine shows strong mycorrhizal preference towards ectomycorrhizal fungi with contrasting geographic distributions in Japan. *Mycorrhiza* 18, 331–338. <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0187-0>
- Onipchenko, V.G., Lavrenov, N.G., Tiunov, A.V., Makarov, M.I., Werger, M.J.A., Akhmetzhanova, A.A., Elumeeva, T.G., Smirnov, V.E., Qian, W., Yan, W., 2021. Are Alpine Gentianaceae Plants Mixotrophic? *Biol Bull Rev* 11, 429–437.
<https://doi.org/10.1134/S207908642105008X>
- Palmer, J.D., Soltis, D.E., Chase, M.W., 2004. The plant tree of life: an overview and some points of view. *Am. J. Bot.* 91, 1437–1445. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1437>
- Pecoraro, L., Wang, X., Venturella, G., Gao, W., Wen, T., Gafforov, Y., Gupta, V.K., 2020. Molecular evidence supports simultaneous association of the achlorophyllous orchid *Chamaegastrodia inverta* with ectomycorrhizal Ceratobasidiaceae and Russulaceae. *BMC Microbiol* 20, 236. <https://doi.org/10.1186/s12866-020-01906-4>
- Pittermann, J., Cowan, J., Kaufman, N., Baer, A., Zhang, E., Kutty, D., 2018. The water relations and xylem attributes of albino redwood shoots (*Sequoia sempervirens* (D. Don.) Endl.). *PLoS ONE* 13, e0191836. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191836>
- POWO, 2023. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. [WWW Document]. URL <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Preiss, K., Adam, I.K.U., Gebauer, G., 2010. Irradiance governs exploitation of fungi: fine-tuning of carbon gain by two partially myco-heterotrophic orchids. *Proc. R. Soc. B.* 277, 1333–1336. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1966>
- Rao, J.P., Satish, K.V., Sankar, B.S., Reddy, C.S., Kumar, O.A., 2015. On the occurrence of parasitic plant *Balanophora fungosa* J.R. Forster & G. Forster (Balanophoraceae) in Andhra Pradesh, India. *J. Threat. Taxa* 7, 6943–6946.
<https://doi.org/10.11609/JoTT.o3962.6943-6>
- Rasmussen, H., Rasmussen, F., 2015. Trophic relationships in orchid mycorrhiza – diversity and implications for conservation. *Lankesteriana* 7. <https://doi.org/10.15517/lank.v7i1-2.19560>

- Rasmussen, H.N., 2002. Recent developments in the study of orchid mycorrhiza, in: Smith, S.E., Smith, F.A. (Eds.), *Diversity and Integration in Mycorrhizas*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 149–163. https://doi.org/10.1007/978-94-017-1284-2_15
- Rasmussen, H.N., Rasmussen, F.N., 2009. Orchid mycorrhiza: implications of a mycophagous life style. *Oikos* 118, 334–345. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17116.x>
- Rasmussen, H.N., Whigham, D.F., 2002. Phenology of roots and mycorrhiza in orchid species differing in phototrophic strategy. *New Phytologist* 154, 797–807. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00422.x>
- Richardson, K.A., Peterson, R.L., Currah, R.S., 1992. Seed reserves and early symbiotic protocorm development of *Platanthera hyperborea* (Orchidaceae). *Can. J. Bot.* 70, 291–300. <https://doi.org/10.1139/b92-040>
- Roelfsema, M.R.G., Konrad, K.R., Marten, H., Psaras, G.K., Hartung, W., Hedrich, R., 2006. Guard cells in albino leaf patches do not respond to photosynthetically active radiation, but are sensitive to blue light, CO₂ and abscisic acid. *Plant Cell Environ* 29, 1595–1605. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01536.x>
- Roy, M., Gonneau, C., Rocheteau, A., Berveiller, D., Thomas, J.-C., Damesin, C., Selosse, M.-A., 2013. Why do mixotrophic plants stay green? A comparison between green and achlorophyllous orchid individuals in situ. *Ecological Monographs* 83, 95–117. <https://doi.org/10.1890/11-2120.1>
- Roy, M., Watthana, S., Stier, A., Richard, F., Vessabutr, S., Selosse, M.-A., 2009. Two mycoheterotrophic orchids from Thailand tropical dipterocarpacean forests associate with a broad diversity of ectomycorrhizal fungi. *BMC Biol* 7, 51. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-7-51>
- Salmia, A., 1989a. General morphology and anatomy of chlorophyll-free and green forms of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). *Annales Botanici Fennici* 26, 95–105.
- Salmia, A., 1989b. Features of endomycorrhizal infection of chlorophyll-free and green forms of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). *Annales Botanici Fennici* 15–26.
- Salmia, A., 1986. Chlorophyll-free form of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) in SE Finland. *Annales Botanici Fennici* 49–57.
- Sarsaiya, S., Shi, J., Chen, J., 2019. A comprehensive review on fungal endophytes and its dynamics on Orchidaceae plants: current research, challenges, and future possibilities. *Bioengineered* 10, 316–334. <https://doi.org/10.1080/21655979.2019.1644854>
- Schmidt, S., Raven, J.A., Paungfoo-Lonhienne, C., 2013. The mixotrophic nature of photosynthetic plants. *Functional Plant Biol.* 40, 425. <https://doi.org/10.1071/FP13061>

- Selosse, M.-A., Charpin, M., Not, F., 2017. Mixotrophy everywhere on land and in water: the *grand écart* hypothesis. *Ecol Lett* 20, 246–263. <https://doi.org/10.1111/ele.12714>
- Selosse, M.-A., Dubois, M.-P., Alvarez, N., 2009. Do Sebaciniales commonly associate with plant roots as endophytes? *Mycological Research* 113, 1062–1069. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2009.07.004>
- 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. *Microb Ecol* 47. <https://doi.org/10.1007/s00248-003-2034-3>
- Selosse, M.-A., Martos, F., 2014. Do chlorophyllous orchids heterotrophically use mycorrhizal fungal carbon? *Trends in Plant Science* 19, 683–685. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.09.005>
- Selosse, M.A., Martos, F., Perry, B., Maj, P., Roy, M., Paillet, T., 2010. Saprotrophic fungal symbionts in tropical achlorophyllous orchids: Finding treasures among the ‘molecular scraps’? *Plant Signaling & Behavior* 5, 349–353. <https://doi.org/10.4161/psb.5.4.10791>
- Selosse, M.-A., Petrolli, R., Mujica, M.I., Laurent, L., Perez-Lamarque, B., Figura, T., Bourceret, A., Jacquemyn, H., Li, T., Gao, J., Minasiewicz, J., Martos, F., 2022. The Waiting Room Hypothesis revisited by orchids: were orchid mycorrhizal fungi recruited among root endophytes? *Annals of Botany* 129, 259–270. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab134>
- Selosse, M.-A., Roy, M., 2009. Green plants that feed on fungi: facts and questions about mixotrophy. *Trends in Plant Science* 14, 64–70. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.11.004>
- 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 Ecol* 11, 1831–1844. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01553.x>
- Sharma, R.R., Patel, V.B., Krishna, H., 2006. Relationship between light, fruit and leaf mineral content with albinism incidence in strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.). *Scientia Horticulturae* 109, 66–70. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.03.009>
- Shefferson, R.P., McCormick, M.K., Whigham, D.F., O’Neill, J.P., 2011. Life history strategy in herbaceous perennials: inferring demographic patterns from the aboveground dynamics of a primarily subterranean, myco-heterotrophic orchid. *Oikos* 120, 1291–1300. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19130.x>

- Shefferson, R.P., Roy, M., Püttsepp, Ü., Selosse, M.-A., 2016. Demographic shifts related to mycoheterotrophy and their fitness impacts in two *Cephalanthera* species. *Ecology* 97, 1452–1462. <https://doi.org/10.1890/15-1336.1>
- Silva, L.A.S., Sampaio, V.F., Barbosa, L.C.S., Machado, M., Flores-Borges, D.N.A., Sales, J.F., Oliveira, D.C., Mayer, J.L.S., Kuster, V.C., Rocha, D.I., 2020. Albinism in plants – far beyond the loss of chlorophyll: Structural and physiological aspects of wild-type and albino royal poinciana (*Delonix regia*) seedlings. *Plant Biol J* 22, 761–768. <https://doi.org/10.1111/plb.13146>
- Smith, S.E., Read, D.J., 2010. Mycorrhizal symbiosis. Academic press.
- Stöckel, M., Meyer, C., Gebauer, G., 2011. The degree of mycoheterotrophic carbon gain in green, variegated and vegetative albino individuals of *Cephalanthera damasonium* is related to leaf chlorophyll concentrations. *New Phytologist* 189, 790–796. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03510.x>
- Strullu-Derrien, C., Kenrick, P., Pressel, S., Duckett, J.G., Rioult, J., Strullu, D., 2014. Fungal associations in *Horneophyton ligneri* from the Rhynie Chert (c. 407 million year old) closely resemble those in extant lower land plants: novel insights into ancestral plant–fungus symbioses. *New Phytol* 203, 964–979. <https://doi.org/10.1111/nph.12805>
- Suetsugu, K., 2017. A New Vegetative Albino Form of the Otherwise Mixotrophic Orchid *Cephalanthera subaphylla* (Orchidaceae). *Acta Phytotax. Geobot.* 68 (3): 199–201. <https://doi.org/doi:10.18942/apg.201704>
- Suetsugu, K., Matsubayashi, J., 2022. Foliar chlorophyll concentration modulates the degree of fungal exploitation in a rhizoctonia-associated orchid. *Journal of Experimental Botany* 73, 4204–4213. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac124>
- Suetsugu, K., Matsubayashi, J., Ogawa, N.O., Murata, S., Sato, R., Tomimatsu, H., 2020a. Isotopic evidence of arbuscular mycorrhizal cheating in a grassland gentian species. *Oecologia* 192, 929–937. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04631-x>
- Suetsugu, K., Matsubayashi, J., Tayasu, I., 2020b. Some mycoheterotrophic orchids depend on carbon from dead wood: novel evidence from a radiocarbon approach. *New Phytol* 227, 1519–1529. <https://doi.org/10.1111/nph.16409>
- Suetsugu, K., Yamato, M., Matsubayashi, J., Tayasu, I., 2021. Partial and full mycoheterotrophy in green and albino phenotypes of the slipper orchid *Cypripedium debile*. *Mycorrhiza* 31, 301–312. <https://doi.org/10.1007/s00572-021-01032-7>
- Suetsugu, K., Yamato, M., Matsubayashi, J., Tayasu, I., 2019. Comparative study of nutritional mode and mycorrhizal fungi in green and albino variants of *Goodyera*

- velutina* , an orchid mainly utilizing saprotrophic rhizoctonia. *Mol Ecol* 28, 4290–4299. <https://doi.org/10.1111/mec.15213>
- Suetsugu, K., Yamato, M., Miura, C., Yamaguchi, K., Takahashi, K., Ida, Y., Shigenobu, S., Kaminaka, H., 2017. Comparison of green and albino individuals of the partially mycoheterotrophic orchid *Epipactis helleborine* on molecular identities of mycorrhizal fungi, nutritional modes and gene expression in mycorrhizal roots. *Mol Ecol* 26, 1652–1669. <https://doi.org/10.1111/mec.14021>
- Tedersoo, L., Pellet, P., Kõljalg, U., Selosse, M.-A., 2007. Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understorey Ericaceae and Orchidaceae: ecological evidence for mixotrophy in Pyroleae. *Oecologia* 151, 206–217. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0581-2>
- Těšitel, J., Li, A.-R., Knotková, K., McLellan, R., Bandaranayake, P.C.G., Watson, D.M., 2021. The bright side of parasitic plants: what are they good for? *Plant Physiology* 185, 1309–1324. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiaa069>
- THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP, 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161, 105–121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- Trávníček, P., Čertner, M., Ponert, J., Chumová, Z., Jersáková, J., Suda, J., 2019. Diversity in genome size and GC content shows adaptive potential in orchids and is closely linked to partial endoreplication, plant life-history traits and climatic conditions. *New Phytol* 224, 1642–1656. <https://doi.org/10.1111/nph.15996>
- Vilcherrez-Atoche, J.A., Iiyama, C.M., Cardoso, J.C., 2022. Polyploidization in Orchids: From Cellular Changes to Breeding Applications. *Plants* 11, 469. <https://doi.org/10.3390/plants11040469>
- Wang, D., Jacquemyn, H., Gomes, S.I.F., Vos, R.A., Merckx, V.S.F.T., 2021. Symbiont switching and trophic mode shifts in Orchidaceae. *New Phytol* 231, 791–800. <https://doi.org/10.1111/nph.17414>
- Yao, J.-L., Cohen, D., Rowland, R.E., 1995. Interspecific albino and variegated hybrids in the genus *Zantedeschia*. *Plant Science* 109, 199–206. [https://doi.org/10.1016/0168-9452\(95\)04163-O](https://doi.org/10.1016/0168-9452(95)04163-O)
- Zhang, G.-Q., Liu, K.-W., Li, Z., Lohaus, R., Hsiao, Y.-Y., Niu, S.-C., Wang, J.-Y., Lin, Y.-C., Xu, Q., Chen, L.-J., Yoshida, K., Fujiwara, S., Wang, Z.-W., Zhang, Y.-Q., Mitsuda, N., Wang, M., Liu, G.-H., Pecoraro, L., Huang, H.-X., Xiao, X.-J., Lin, M., Wu, X.-Y., Wu, W.-L., Chen, Y.-Y., Chang, S.-B., Sakamoto, S., Ohme-Takagi, M., Yagi, M.,

Zeng, S.-J., Shen, C.-Y., Yeh, C.-M., Luo, Y.-B., Tsai, W.-C., Van De Peer, Y., Liu, Z.-J., 2017. The *Apostasia* genome and the evolution of orchids. *Nature* 549, 379–383.
<https://doi.org/10.1038/nature23897>