

## **De la graine à l'adulte, de l'individu à l'espèce : des orchidées plus hétérotrophes qu'il n'y paraît ?**

**Mélanie ROY & Marc-André SELOSSE**

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), UMR 5175 CNRS,  
1919 route de Mende. 34293 Montpellier cedex 07  
melanie.roy@cefe.cnrs.fr, ma.selosse@wanadoo.fr

**Abstract – From seed to adult stage, from individuals to species: are orchid more mycoheterotroph than they look like?** A few orchids can survive without photosynthesis, producing albino individuals that receive their organic carbon from their mycorrhizal fungi. This kind of nutrition, called mycoheterotrophy, has frequently arose in orchid evolution: all orchid seeds are rely on fungi for their germination, and nearly 200 species are mycoheterotroph until adult stage. A few forest dwelling orchid that are photosynthetic for adult stages can even produce adult albino. Such punctual albino are mainly observed in the Neottieae tribe and are phylogenetically close to complete mycoheterotroph species. Studying these albino permit to understand better the nutritional strategies of forest dwelling orchids, their relationships to their mycorrhizal fungi and their ecology.

**Résumé –** Les orchidées complètement dépourvues de chlorophylle peuvent survivre car leur nutrition ne repose pas uniquement sur la photosynthèse, mais également sur des apports de matière organique *via* des champignons mycorhiziens. Ce mode de nutrition, la mycohétérotrophie, est fréquemment apparu chez les orchidées, et concerne aussi les graines en germination de toutes les orchidées. A côté des espèces non chlorophylliennes, mycohétérotrophes à l'âge adulte, certaines espèces photosynthétiques présentent des individus non chlorophylliens. Ces individus dits albinos, surtout observés chez les Néottiées, permettent d'étudier plus généralement la nutrition des orchidées en milieu forestier, et leur lien particulier aux champignons.

Une synthèse sur les mycorhizes d'orchidées rédigée par M.-A. Selosse et J.-J. Guillaumin a été publiée dans "Orchidées de France, Belgique et Luxembourg" (M. Bournérias & D. Prat, ed., p. 34-44). Une version mise à jour en allemand a été publiée en 2007 (Vom Keimstadium zur adulten Pflanze: die symbiotischen Pilze der Orchideen. *Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal*, 60: 253-273), et une nouvelle mise à jour en néerlandais paraîtra bientôt dans "*Liparis*", le périodique annuelle du "*Werkgroep Europese Orchideeën Pays-Bas*".

### **INTRODUCTION**

Les orchidées sont extrêmement diversifiées en termes d'espèces et d'habitat, puisqu'elles comptent près de 30000 espèces forestières ou de milieu ouvert, tropicales ou tempérées, terrestres ou épiphytes (Cribb et al., 2003). Les orchidées présentent aussi une grande diversité d'interactions avec d'autres organismes, comme des insectes pollinisateurs (Benzing, 1987), ou les champignons mycorhiziens (Clements, 1988 ; Bournérias & Prat, 2005).

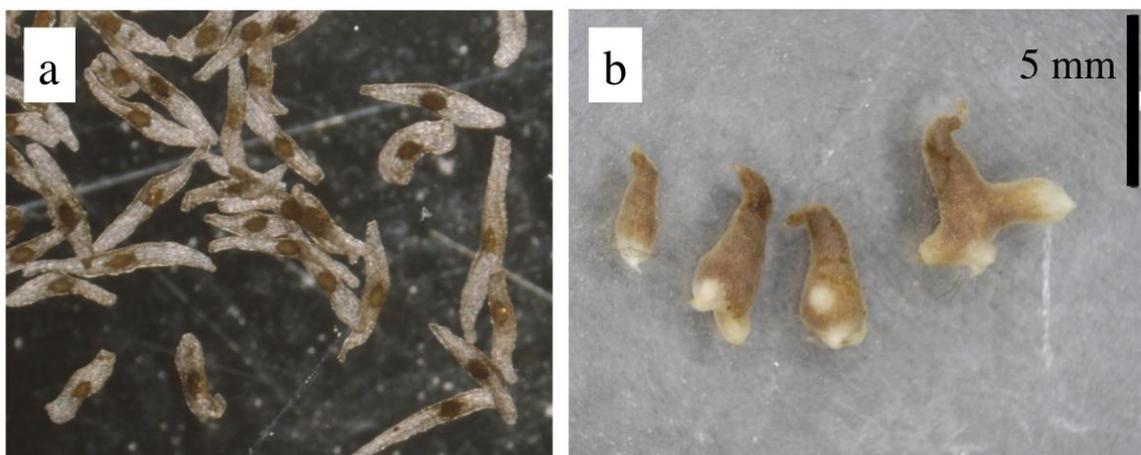
### De la graine à l'adulte : un début de vie mycohétérotrophe

Les mycorhizes d'orchidées diffèrent de celles des autres plantes terrestres. En effet, les racines de 85% des plantes terrestres sont associées à des champignons du sol qui leur fournissent de l'eau et des sels minéraux en échange de sucres issus de la photosynthèse (Smith & Read, 2008). Les échanges s'effectuent au niveau d'organes appelés mycorhizes, formés par les cellules de la racine et des filaments mycéliens du champignon. Chez les orchidées, les mycorhizes sont formées avec des rhizoctonias (Moore, 1987 ; Rasmussen, 1995 ; Bayman *et al.*, 2008), un ensemble de champignons par ailleurs connus comme saprophytes de milieux ouverts (un saprophyte se nourrit à partir de matière organique morte). Chez les autres plantes, les champignons mycorhiziens ont rarement conservé la capacité à vivre en purs saprophytes dans le sol.

De plus, chez les orchidées, les champignons sont à la fois présents dans les graines en germination et dans les racines des plantes adultes (Bournerias & Prat, 2005 ; Smith & Read, 2008). La colonisation des graines d'orchidées en germination est par ailleurs étonnante : puisque celles-ci ne possèdent ni réserves (Figure 1a ; Arditti & Ghani, 2000) ni chlorophylle, les champignons ne reçoivent donc aucun sucre. Ils fournissent eux-mêmes les sucres, l'eau et les sels minéraux et aident au développement d'un massif cellulaire souterrain peu différencié et hétérotrophe, le protocorme (Figure 1b). Ces rhizoctonias, qui gardent leur mode de vie saprophyte, sont capables d'apporter des sucres issus de la dégradation de la matière organique aux graines d'orchidées. De ce fait, les graines d'orchidées sont hétérotrophes : elles sont dites mycohétérotrophes (Leake, 1994), puisque leur matière organique provient de champignons.

### Les orchidées non-photosynthétiques : des plantes toujours mycohétérotrophes

Ce mode de vie mycohétérotrophe est apparu chez huit familles d'angiospermes et principalement chez les orchidées, qui comptent 180 espèces mycohétérotrophes, soit près de la moitié des mycohétérotrophes (Leake, 1994). Ces 180 orchidées appartiennent à des tribus distinctes, laissant supposer au moins une vingtaine d'apparitions indépendantes de la mycohétérotrophie adulte chez les orchidées (Figure 2a ; Molvray *et al.*, 2000).



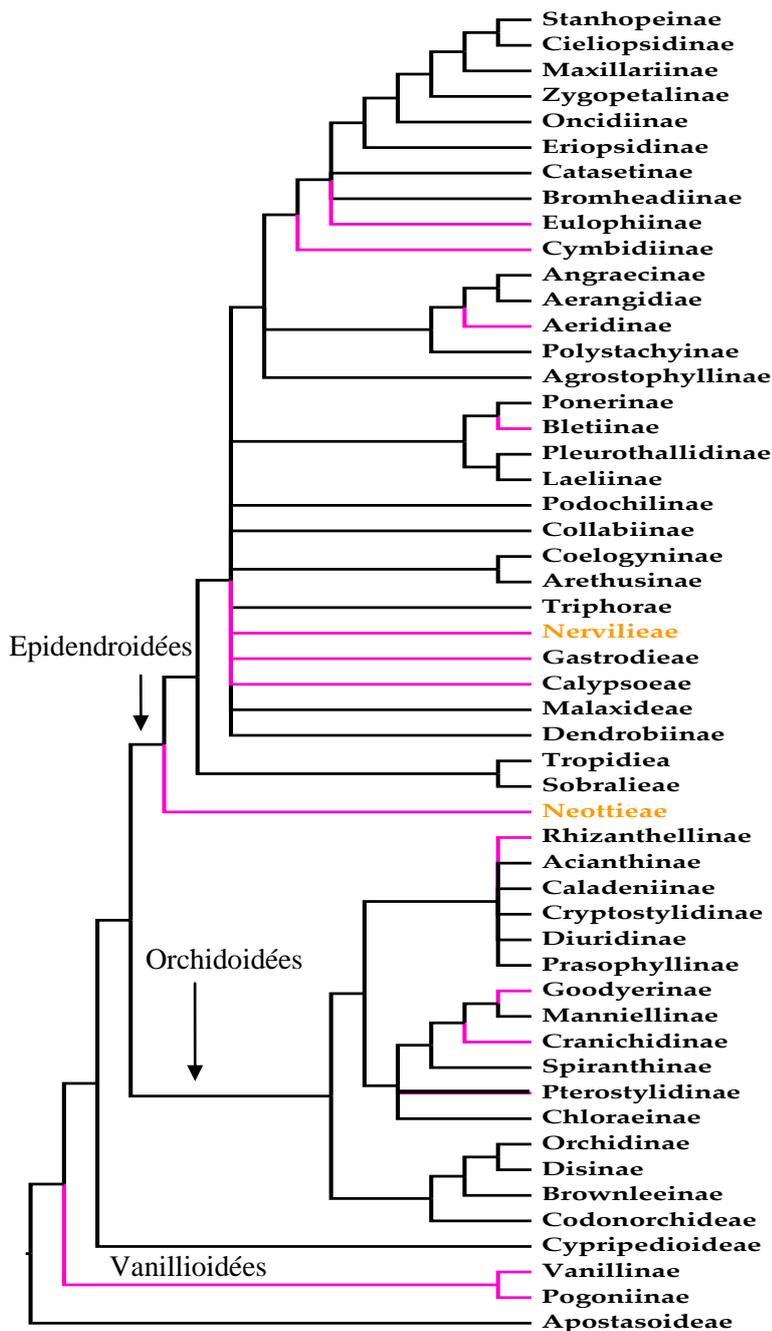
**Figure 1. a**, Graines d'*Epipactis helleborine* (noter le petit embryon brun et rond dans l'enveloppe transparente de la graine, photo T. Malinova) et **b**, à la même échelle, protocormes de 6 mois d'*Epipactis atrorubens* (les zones brunes sont mycorhizées, tandis que les méristèmes, non colonisés, sont blanchâtres. (Photo J. Jersakova)

Ces apparitions récurrentes suggèrent des prédispositions à la perte de la photosynthèse et à la mycohétérotrophie chez les orchidées, perte sans doute facilitée par le fait que toutes les germinations d'orchidées sont mycohétérotrophes. Il reste toutefois à étudier les

transitions d'un état 'germination mycohétérotrophe' à un état 'germination et adulte mycohétérotrophe', pour comprendre l'abondance des espèces mycohétérotrophes chez les orchidées.

### Les Néottiées et l'évolution de la mycohétérotrophie

La tribu des Néottiées comporte à la fois des espèces mycohétérotrophes et des espèces vertes, donc photosynthétiques, essentiellement de régions tempérées (Figure 3 ; Bateman, 2005). La proximité phylogénétique d'espèces photosynthétiques et mycohétérotrophes peut permettre de comprendre ce qui, chez les espèces photosynthétiques, favoriserait la fixation de la mycohétérotrophie à l'âge adulte : sans doute les espèces photosynthétiques ont-elle un trait qui les prédispose à devenir parfois mycohétérotrophes dans l'évolution.

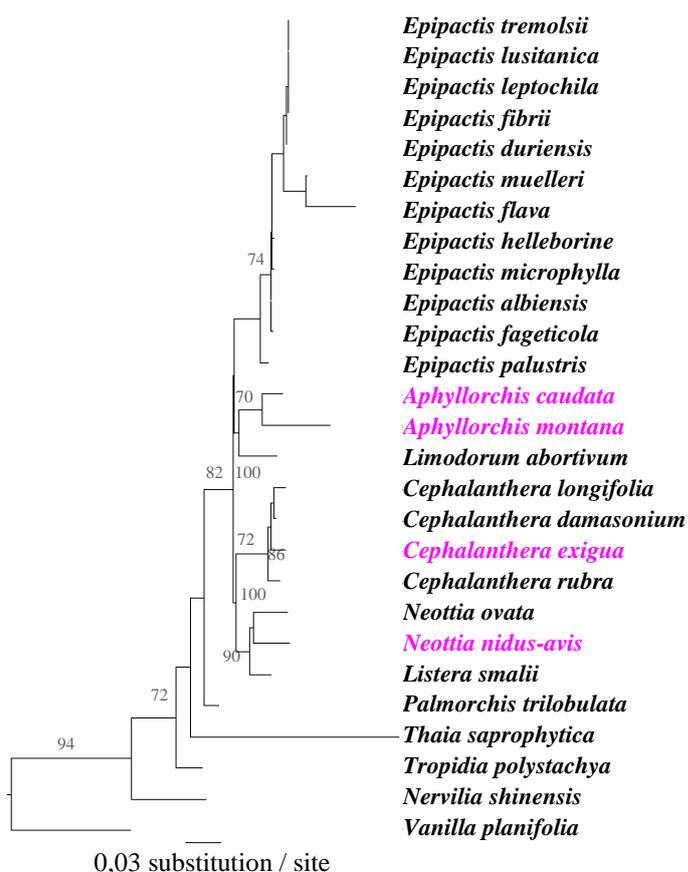


**Figure 2. a,** Arbre phylogénétique des sous-tribus d'Orchidées. Les branches coloriées en rose comportent des espèces mycohétérotrophes. Les tribus coloriées en orange contiennent la plupart des mycohétérotrophes tempérées. Phylogénie d'après Chase *et al.*, 2003. **b,** *Aphyllorchis montana*, une orchidée mycohétérotrophe de la tribu des Néottiées. Sa tige est non chlorophyllienne et ses feuilles sont réduites à des écailles. (Photo M. Roy)



Les Néottiées mycohétérotrophes présentent un point commun : elles ne sont pas associées à des rhizoctonias, mais à des champignons comme les Sébacinas, les Russules ou les Théléphores (Taylor & Bruns, 1997 ; Selosse *et al.*, 2002b). Ces champignons sont par ailleurs connus comme mycorhiziens d'arbres forestiers tels le Chêne ou le Hêtre (Selosse *et al.*, 2002a). De plus, les mêmes individus ont été identifiés à la fois dans les racines de chêne et de la Néottie nid d'oiseau (une néottie mycohétérotrophe), ce qui confirme l'identité et l'écologie de ces champignons (Selosse *et al.*, 2002b ; Selosse, 2003). Ces champignons établissent donc également des mycorhizes avec les arbres, dont ils reçoivent des sucres. En conséquence, la Néottie nid d'oiseau reçoit indirectement des sucres produits par l'arbre auquel ces mêmes champignons sont associés (Selosse, 2003).

Cette hypothèse a été validée chez *Corallorhiza trifida* en marquant radioactivement du dioxyde de carbone assimilé par un arbre relié à cette orchidée par le mycélium de champignons mycorhiziens (McKendrick *et al.*, 2000). Ce fonctionnement est aussi attesté indirectement par les teneurs spontanées en isotopes stables du carbone (carbone 13) chez les mycohétérotrophes (Roy *et al.*, 2009). En effet, au sein d'une chaîne alimentaire, le consommateur présente la même teneur en isotopes stables du carbone que sa source d'aliments. Dans ce cas, la teneur en isotopes stables mesurée chez les mycohétérotrophes est identique à celle des champignons mycorhiziens des arbres voisins. Ceux-ci constituent donc la source de carbone utilisée par les Néottiées. Ce mode d'alimentation et ce type d'association sont communs aux différentes Néottiées mycohétérotrophes tempérées ou tropicales (Tableau 1).



**Figure 3.** Arbre phylogénétique des Néottiées, reconstruit à partir de trois gènes (ITS, rbcL et trnS-G), par la méthode du maximum de vraisemblance, (les valeurs sont celles de bootstrap dépassant 70%, sur 10000 répliqués). Les espèces en rose sont mycohétérotrophes, celles en noir sont photosynthétiques. D'après Roy *et al.*, 2009.

Ces champignons mycorhiziens d'arbres et d'orchidées mycohétérotrophes sont phylogénétiquement bien distincts des rhizoctonias : l'apparition de la mycohétérotrophie chez les Néottiées s'est accompagnée d'un changement de partenaire mycorhizien par rapport aux orchidées chlorophylliennes. Il s'y ajoute aussi un changement d'habitat : les

mycohétérotrophes poussent en sous-bois, dans des environnements sombres, au contraire des orchidées chlorophylliennes de pelouses et de milieux ouverts.

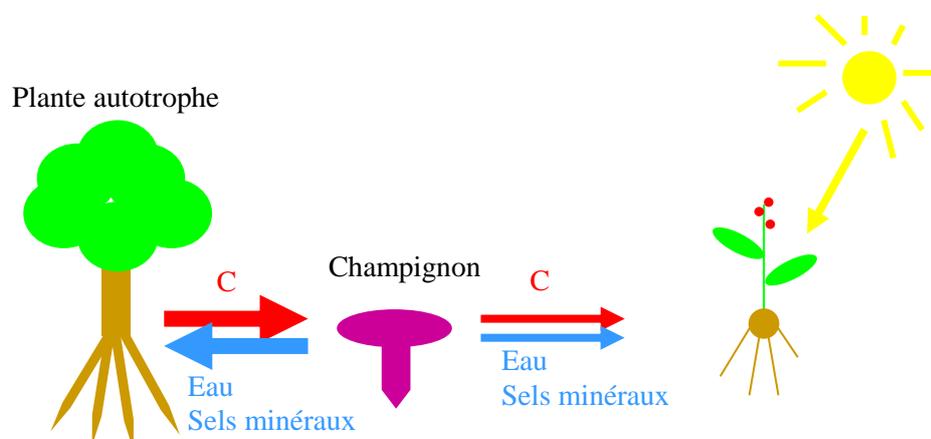
**Tableau 1.** Diversité des partenaires mycorhiziens des Néottiées mycohétérotrophes.

Espèce	Habitat	Partenaire mycorhizien	Etude de référence
<i>Neottia nidus-avis</i>	Tempéré	Sebacinaceae	Selosse <i>et al.</i> 2002
<i>Cephalanthera austinae</i>		Thelephoraceae	Taylor & Bruns 1997
<i>Cephalanthera exigua</i>	Tropical	Thelephoraceae	Roy <i>et al.</i> 2009a
<i>Aphyllorchis montana</i> et <i>A. caudata</i>		Thelephoraceae, Russulaceae, Sebacinaceae, Clavulinaceae	

### La nutrition des Néottiées photosynthétiques... toujours autotrophe ?

Les plus proches parents photosynthétiques de ces espèces mycohétérotrophes sont aussi des orchidées de sous-bois, comme les Listères, les Epipactis ou les Cephalantheres (Figure 3). Etonnamment, ces espèces ne sont que peu ou pas associées à des champignons rhizoctonias, et leurs racines sont souvent colonisées par des champignons tels que les Russules, les Théléphores (Julou *et al.*, 2005 ; Abadie *et al.*, 2006). Dans le cas des Epipactis, il s'agit même... d'espèces de truffes (Selosse *et al.*, 2004) – d'ailleurs des auteurs hongrois ont démontré que la présence des Epipactis est corrélée avec celle des espèces de truffes (Ouanphanivanh *et al.*, 2009) ! Il s'agit donc, dans tous les cas, encore une fois des champignons mycorhiziens à la fois des arbres et des orchidées - les mêmes que ceux mycorhizant les Néottiées mycohétérotrophes. Se pourrait-il que, dans ce cas aussi, l'orchidée reçoive du carbone du champignon à l'âge adulte ?

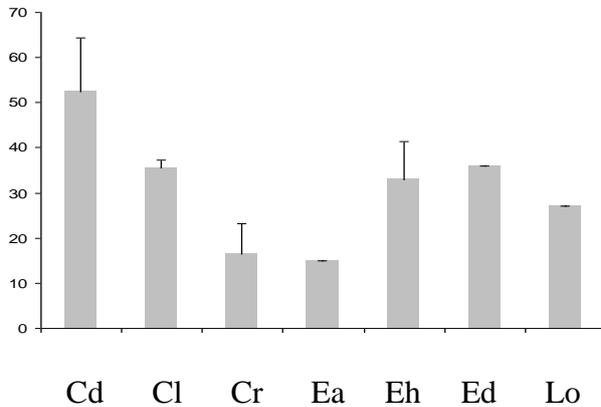
La mesure de la teneur en isotope stable du carbone (carbone 13) chez ces espèces photosynthétiques a démontré ce phénomène : elles ont une teneur intermédiaire entre celle de champignons mycorhiziens d'arbres (Gebauer & Meyer, 2003 ; Julou *et al.*, 2005) et celle des autres plantes photosynthétiques des alentours. Leur teneur n'est cependant pas identique aux mycohétérotrophes puisque ces espèces sont photosynthétiques et n'utilisent donc qu'en partie les sucres fournis par les champignons. A partir des arbres voisins (Figure 4). Mélangeant deux sources de carbone (la photosynthèse et le champignon), ces espèces sont appelées 'mixotrophes'.



**Figure 4.** Schéma du métabolisme carboné des orchidées mixotrophes, associées à des champignons mycorhiziens d'arbres.

En comparant leur teneur en carbone 13 à celle des plantes photosynthétiques ou mycohétérotrophes (voire, des champignons) poussant aux alentours, il est donc possible de calculer le pourcentage de carbone d'origine fongique reçu par la plante. Par définition il est

de 100% pour une plante mycohétérotrophe, varie au moins de 20 à 80% chez les Néottiées mixotrophes, selon l'espèce et les cas étudiés (Selosse *et al.*, 2006 ; Selosse & Roy, 2009 ; Figure 5). Dans chaque espèce, l'intensité de l'éclairage agit négativement sur ce pourcentage : inversement, plus elle est à l'ombre, plus une orchidée se nourrit de ses champignons. Nous essayons actuellement de comprendre ce qui détermine le niveau de mycohétérotrophie dans le détail.



**Figure 5** : Pourcentage de carbone d'origine fongique dans les feuilles de quelques Néottiées mixotrophes. Cd : *Cephalanthera damasonium* ; Cl : *C. longifolia* ; Cr : *C. rubra* ; Ea : *Epipactis atrorubens* ; Eh : *E. helleborine* ; Ed : *E. distans* ; Lo : *Listera ovata*. (Données extraites de Gebauer & Meyer, 2003 ; Julou *et al.*, 2005 ; Abadie *et al.*, 2006).

Evolutivement, au moins au sein des Néottiées, il en ressort que l'apparition de la mycohétérotrophie complète n'est pas un phénomène apparu brutalement. Bien plus, elle est le résultat d'une dépendance de plus en plus importante vis-à-vis du carbone des champignons dans certaines lignées, qui aboutit à la perte de la chlorophylle (Abadie *et al.*, 2006 ; Selosse & Roy, 2009). L'ancêtre des Néottiées était sans doute déjà mixotrophe, ce qui a autorisé plusieurs apparitions de la mycohétérotrophie chez les Néottiées (Figure 3).

### Les Néottiées albinos : des individus mycohétérotrophes

Chez les Néottiées mixotrophes, certains individus perdent la photosynthèse de façon ponctuelle (par exemple, ils ne fixent pas de CO<sub>2</sub> à la lumière ; Julou *et al.*, 2005) : on les dit « albinos » (Figure 6). (Attention, le terme albinos est ici utilisé pour caractériser l'organisme entier, ne pas confondre avec l'albinisme floral !). Ces albinos sont toutefois assez rares. Chez les Céphalanthères, le phénotype est souvent stable (observation jusqu'à 12 ans de suite pour *C. longifolia* ; Abadie *et al.*, 2006) ; chez les Epipactis, des individus panachés ou de coloration évoluant dans le temps existent. Ces albinos diffèrent de ceux observés chez les autres plantes dans la mesure où ils sont assez vigoureux pour se reproduire et éventuellement persister plusieurs années de suite. Ils semblent posséder les mêmes champignons mycorhiziens que les individus photosynthétiques voisins (Julou *et al.*, 2005 ; Abadie *et al.*, 2006).



**Figure 6.** Un exemple d'albinos chez *Cephalanthera rubra*. (Photo J.-P. Amardeilh)

Ces albinos témoignent aussi de la facilité avec laquelle la photosynthèse peut être perdue chez des espèces mixotrophes. En conséquence, la détection de ces albinos peut mettre

en évidence des espèces photosynthétiques et mixotrophes (Tableau 2). Par exemple, chez les Néottiées, nous avons répertorié au moins six espèces de Céphalanthères et onze espèces d'Epipactis qui pourraient être mixotrophes, d'après l'existence d'albinos.

Le recensement des albinos viables chez les orchidées montre que les Néottiées ne sont pas les seules à présenter ce phénomène (Tableau 3). La mixotrophie est donc probablement beaucoup plus répandue chez les orchidées que ne le suggèrent les seules espèces mycohétérotrophes.

Pour conclure, il reste beaucoup à apprendre de ces albinos. En particulier, de leur rareté : tout se passe comme si leur transition vers la mycohétérotrophie n'était pas un succès évolutif... Si on comprenait le pourquoi de ce relatif échec, on saurait mieux ce qui, *a contrario*, permet une transition évolutive réussie vers l'hétérotrophie. De plus, les causes biologiques du phénomène restent mal cernées : est-ce un défaut génétique, ou bien le résultat de conditions très locales, liées par exemple au sol (et aux microbes) environnant l'individu ? Nos travaux se poursuivent afin de préciser ces aspects...

**Tableau 2.** Nombre de cas d'albinisme documentés chez les genres *Cephalanthera* et *Epipactis* par espèce et par pays : n, nombre de mentions (Mairold & Weber, 1950 ; Salmia, 1986 ; Delforge, 1998 ; Scappaticci & Scappaticci, 1998, et communications personnelles de S. Acker, P. Amardeilh, P.M. Blais, J.C. Claessens, F. Dusak, P. Geniez, P. Ilhat, G. Joseph, J.M. Lewin, T. Malinova, H. Mathé, T. Pain, C. Peternel, P. Peternel, C. Portier, J. Renoult, G. Reynaud, G. Scappaticci, R. Souche, A. Soulié, E. Sulmont, T. Yukawa).

Espèce	Pays	n
<i>Cephalanthera damasonium</i>	France, Italie, Allemagne, GB, Slovaquie	171
<i>C. longifolia</i>	France, Espagne, Estonie	16
<i>C. rubra</i>	France	6
<i>C. kurdica</i>	Turquie	2
<i>C. falcata</i>	Japon	1
<i>C. longibracteata</i>	Japon	1
<i>Epipactis helleborine</i>	France, Belgique, Finlande, USA	130
<i>E. purpurata</i>	France, Allemagne, GB	37
<i>E. microphylla</i>	France	8
<i>E. albiensis</i>	Pologne	5
<i>E. tremolsii</i>	France	4
<i>E. fibrii</i>	France	3
<i>E. atrorubens</i>	France, République Tchèque	3
<i>E. distans</i>	France	1
<i>E. muelleri</i>	Allemagne	1
<i>E. neerlandica</i>	Pays-Bas	1
<i>E. leptochila</i>	Allemagne	1

### Des albinos à la conservation des orchidées forestières

Ces albinos sont certes étonnants, mais aussi très informatifs sur l'écologie de l'espèce à laquelle ils appartiennent. Ils soulignent la dépendance d'espèces, pourtant photosynthétiques, vis-à-vis du carbone fourni par leurs champignons mycorhiziens : ce lien physique et trophique a un impact majeur en biologie de la conservation. Pour conserver une orchidée mixotrophe ou mycohétérotrophe *in situ*, il faut gérer les arbres qui lui sont connectés... Il y a donc des orchidées photosynthétiques pour lesquelles l'ouverture du milieu n'est pas

favorable ! La connaissance des champignons associés permet de cibler certaines espèces d'arbres reliés à ces orchidées, par exemple dans le cas d'espèces rares telles que l'Epipogon sans feuille (*Epipogium aphyllum*, Roy *et al.*, 2009b).

Espèce	Habitat	Pays	Tribu contenant des mycohétérotrophes
<i>Cymbidium sp.</i>	Sous-bois	Japon	Oui
<i>Corallorhiza trifida</i>		France	
<i>Platanthera minor</i>		Japon	
<i>Ophrys scolopax</i>	Milieu ouvert	France	Non
<i>O. obaesa</i>			
<i>O. speculum</i>			
<i>O. holoserica</i>			
<i>O. insectifera</i>			
<i>Dactylorhiza sambucina</i>			

**Tableau 3 :** Cas d'albinisme total (feuille et tige) chez des espèces d'orchidées, en dehors des Néottiées (communications personnelles de T. Malinova, G. Scappaticci et T. Yukawa).

**Tableau 4 :** Possibilité de transplantation de quelques orchidées européennes et degré de mycotrophie (= taux de colonisation des racines par les champignons mycorhiziens) d'après Sadovsky, 1965 – repris d'une synthèse par R. Barbier paru dans l'Orchidophile n° 27 en 1976.

Espèce	Degré de mycohétérotrophie	Possibilité de culture
<i>Cypripedium calceolus</i> <i>Listera ovata</i> <i>Orchis militaris</i> <i>Orchis purpurea</i>	Nul	Transplantation possible
<i>Dactylorhiza foliosa</i> <i>Dactylorhiza incarnata</i> <i>Dactylorhiza latifolia</i> <i>Epipactis palustris</i> <i>Gymnadenia conopsea</i> <i>Orchis palustris</i>	Faible	
<i>Dactylorhiza maculata</i> <i>Dactylorhiza sambucina</i> <i>Ophrys (toutes espèces)</i> <i>Orchis mascula</i> <i>Orchis coriophora</i> <i>Orchis Traunsteineri</i> <i>Platanthera bifolia</i> <i>Platanthera chlorantha</i> <i>Serapias (toutes espèces)</i>	Modéré	
<i>Cephalanthera damasonium</i> <i>Cephalanthera rubra</i> <i>Epipactis helleborine</i> <i>Himantoglossum hircinum</i> <i>Nigritella nigra</i> <i>Orchis pallens</i> <i>Orchis tridentata</i>	Fort	
<i>Epipactis microrphylla</i> <i>Epipactis purpurata</i> <i>Orchis ustulata</i>	Très fort	
<i>Corallorhiza trifida</i> <i>Epipogium aphyllum</i> <i>Neottia nidus-avis</i>	Total	

Ensuite, pour de telles orchidées, le lien avec les champignons doit être préservé, et pour cela, les transplantations ou perturbations du sol sont proscrites. Dans un travail publié en 1965, Sadovsky (Tableau 4) avait tenté des transplantations sur diverses orchidées – y compris sur des espèces rares, car le contexte de protection n'était alors pas le même. Pour sacrilège qu'il puisse paraître aujourd'hui, ce travail livrait une liste intéressante des espèces impossibles à transplanter. La liste est riche en mycohétérotrophes et en mixotrophes avérés, dont on comprend maintenant qu'elles ne puissent survivre à la rupture des liens fongiques aux arbres voisins. Cette liste comprend aussi d'autres espèces à étudier : des mixotrophes possibles, comme *Himantoglossum hircinum* ou *Nigretella nigra*, ainsi que des Néottiées peut-être pas si dépendantes des champignons, comme *Listera (= Neottia) ovata* ou *Epipactis palustris*...

A terme, la connaissance des champignons associés peut permettre de cultiver les orchidées mixotrophes, ou bien de choisir des milieux propices pour d'éventuelles réintroductions. Le

recensement des albinos démontre aussi que la mixotrophie est un phénomène plus courant que la seule mycohétérotrophie, et que cette stratégie trophique concerne la plupart des orchidées forestières ou de milieu semi-forestier. La mixotrophie a été récemment étendue à

d'autres plantes, les Pyroles, proches des Ericacées (Tedersoo et al., 2007), et diverses équipes tentent maintenant de la mettre en évidence sur diverses espèces forestières, tempérées ou tropicales (Selosse et Roy, 2009). Les orchidées ont ainsi ouvert la voie à un champ de recherche qui promet une nouvelle vision de l'écologie et de la gestion des plantes du sous-étage forestier.

### Remerciements

Cet article reprend une partie de la thèse de Mélanie Roy au CEFÉ-CNRS, sous la direction de M.-A. Selosse. Ce travail a été soutenu financièrement par le CNRS et la SFO et, pratiquement, par les nombreux botanistes et orchidophiles qui ont partagé sans compter leurs observations, leur temps et leur passion. Un grand merci à tous pour leur soutien et leurs connaissances, particulièrement à J.C. Abadie, S. Acker, J.-P. Amardeilh, J.P. Anglade, C. Aupic, M. Aymonin, J.-F. Bergouignan P.M. Blais, C. Blanchon, C. Casiez, L. Civeyrel, E. Chas, J.C. Claessens, F. Dabonneville, J. Dauge, F. Dusak, P.H. Fabre, P. Feldmann, P. Geniez, A. Gévaudan, J.J. Guillaumin, S. Hul, P. Ilhat, C. Jay-Allemand, M. Joly, G. Joseph, A. Jouy, T. Julou, J. Koenig, H. Lemagnen, J.M. Lewin, V. Malecot, H. Mathé, M. Nicole, T. Pain, P. Pernot, C. Peternel, P. Peternel, C. Portier, D. Prat, N. Ray, J. Renoult, G. Reynaud, C. Riboulet, B. Roux, G. Scappaticci, B. Schatz, R. Souche, A. Soulié, E. Sulmont et J.C. Thomas. La plupart de nos articles sont en ligne à l'adresse [www.cefe.cnrs.fr/coev/MA\\_Selosse.htm](http://www.cefe.cnrs.fr/coev/MA_Selosse.htm).

### Bibliographie

- Abadie J.C., Puttsepp U., 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* 84:1462-1477.
- Arditti J. & Ghani A.K.A. 2000. Tansley review 110 - Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist* 145:367-421.
- Bateman R.M., Hollingsworth P.M., Squirell J. & Hollingsworth M.L. 2005. Phylogenetics: Neottieae. in Pridgeon. A.M., P.J. Cribb, M.W. Chase, and F.N. Rasmussen, editors. *Genera Orchidacearum* (4): Epidendroideae. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Benzing DH. 1987. Major patterns and processes in orchid evolution: a critical synthesis. In: Arditti J, ed. *Orchid biology*, Vol. IV. Ithaca, NY: Cornell University Press, 34-77.
- Bournérias M. & Prat D. 2005. Orchidées de France, Belgique et Luxembourg. Ed. Parthénope, Mèze
- Cameron D.D., Leake J.R. & Read D.J. 2006. Mutualistic mycorrhiza in orchids: evidence from plant-fungus C and N transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens*. *New Phytologist* 171:405-416.
- Clements M.A. 1988. Orchid mycorrhizal associations. *Lindleyana* 3:73-86.
- Cribb P.J., Kell S.P., Dixon K.W. & Barrett R.L. 2003. Orchid conservation: a global perspective. Pages 1-25 in K.W. Dixon, S.P. Kell, R.L. Barrett, and P.J. Cribb, editors. *Orchid conservation*. Natural History publications (Borneo), Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia.
- Gebauer G. & Meyer M. 2003. N-15 and C-13 natural abundance of autotrophic and mycoheterotrophic orchids provides insight into nitrogen and carbon gain from fungal association. *New Phytologist* 160:209-223.
- Julou T., Burghardt B., Gebauer G., Berveiller D., Damesin C. & Selosse M.A. 2005. Mixotrophy in orchids: insights from a comparative study of green individuals and nonphotosynthetic individuals of *Cephalanthera damasonium*. *New Phytologist* 166:639-653.

- Leake J.R. 1994. The Biology of myco-heterotrophic (saprophytic) Plants. *New Phytologist* 127:171-216.
- McKendrick S.L., Leake J.R. & Read D.J. 2000. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections. *New Phytologist* 145:539-548.
- Molvray M., Kores P.J. & Chase M.W. 2000. Polyphyly of mycoheterotrophic orchids and functional influences on floral and molecular characters. Pages 441-447 in K.L. Wilson and D.A. Morrison, editors. *Monocots: systematics and evolution*. CSIRO, Melbourne.
- Moore R.T. 1987. The genera of Rhizoctonia-like fungi - *Ascorhizoctonia*, *Ceratorhiza*, *Epulorhiza*, *Moniliopsis*, and *Rhizoctonia*. *Mycotaxon* 29:91-99.
- Ouanphanivanh N., Zsolt M., Kund Orczán Á., Bratek Z., Szigeti Z. & Illyés Z. 2008. Could orchids indicate truffle habitats? Mycorrhizal association between orchids & truffles. *Acta Biologica Szegediensis* 52:229-232.
- Rasmussen H.N. 1995. *Terrestrial orchids – from seed to mycotrophic plant*. Cambridge University Press.
- 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 Biology*, 7:51.
- Roy M., Yagame T., Yamato M., Iwase K., Heinz C., Faccio A., Bonfante P. & Selosse M.A. 2009 Ectomycorrhizal *Inocybe* species associate with the mycoheterotrophic orchid *Epipogium aphyllum* but not with its asexual propagules. *Annals of Botany*, 104(3): pp 595-610.
- Sadovsky O. 1965. *Orchideen im eigenen Garten*. BLV, München, Germany.
- Selosse M.A., Bauer R. & Moyersoen B. 2002a. Basal hymenomycetes belonging to the Sebacinaceae are ectomycorrhizal on temperate deciduous trees. *New Phytologist* 155:183-195.
- Selosse M.A., Weiss M., Jany J.L. & Tillier A. 2002b. Communities and populations of sebacinoïd basidiomycetes associated with the achlorophyllous orchid *Neottia nidus-avis* (L.) LCM Rich. and neighbouring tree ectomycorrhizae. *Molecular Ecology* 11:1831-1844.
- Selosse M.A. 2003. La Néottie, une "mangeuse" d'arbres. *L'Orchidophile*, 155: 21-31.
- Selosse M.A., Scappaticci G., Faccio A. & Bonfante P. 2004. Chlorophyllous and achlorophyllous specimens of *Epipactis microphylla* (Neottieae, Orchidaceae) are associated with ectomycorrhizal septomycetes, including truffles. *Microbial Ecology* 47: 416-426.
- Selosse M.A., Richard F., He X.H. & Simard S.W. 2006. Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology & Evolution* 21:621-628.
- Selosse M.A. & Roy M. 2009. Green plants that feed on fungi: facts and questions about mixotrophy. *Trends in Plant Sciences* 2008, 14(2): 64-70.
- Smith S.E. & Read D.J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 3 edition. Academic Press, London, UK.
- Taylor D.L. & Bruns T.D. 1997. Independent, specialized invasions of ectomycorrhizal mutualism by two nonphotosynthetic orchids. *PNAS* 94:4510-4515.
- Tedersoo L., P. Pellet, U. Koljag, M.A. Selosse 2007 Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in Ericaceae & Orchidaceae: ecological evidence for mixotrophy in Pyroleae. *Oecologia* 151, 206-217.

CAHIERS  
DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ORCHIDOPHILIE

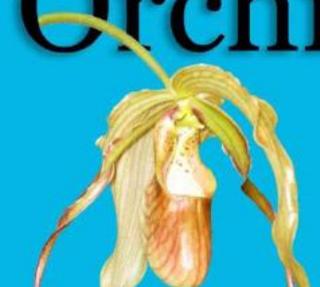
N°7 - 2010



Actes du

# 15<sup>e</sup> colloque sur les Orchidées

Corum de Montpellier  
30, 31 mai & 1 juin 2009





**Actes du  
15<sup>e</sup> colloque  
sur les Orchidées  
de la  
Société Française d'Orchidophilie**

**du 30 mai au 1<sup>er</sup> juin 2009  
Montpellier, Le Corum**



**Comité d'organisation :**

**Daniel Prat, Francis Dabonneville, Philippe Feldmann, Michel Nicole,  
Aline Raynal-Roques, Marc-Andre Seloisse, Bertrand Schatz**

**Coordinateurs des Actes**

**Daniel Prat & Bertrand Schatz**

**Affiche du Colloque : Conception : Francis Dabonneville  
Photographies de Francis Dabonneville & Bertrand Schatz**

**Cahiers de la Société Française d'Orchidophilie, N° 7, Actes du 15<sup>e</sup> Colloque sur les orchidées de la Société Française d'Orchidophilie.**

**ISSN 0750-0386**

**© SFO, Paris, 2010**

**Certificat d'inscription à la commission paritaire N° 55828**

**ISBN 978-2-905734-17-4**

**Actes du 15<sup>e</sup> colloque sur les Orchidées de la Société Française d'Orchidophilie, D. Prat et B. Schatz, Coordinateurs, SFO, Paris, 2010, 236 p.**

**Société Française d'Orchidophilie  
17 Quai de la Seine, 75019 Paris**