

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie



František Novák

Faktory určující rozšíření mykotrofních rostlin
Factors determining distribution of mycotrophic plants

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: RNDr. Jan Ponert, Ph.D.

Praha, 2024

Charles University

Faculty of Science

Study programme: Biology



František Novák

Factors determining distribution of mycotrophic plants

Faktory určující rozšíření mykotrofních rostlin

Type of thesis

Bachelor's thesis

Supervisor: RNDr. Jan Ponert, Ph.D.

Prague, 2024

Poděkování:

Děkuji své rodině za podporu a trpělivost.

Prohlášení:

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

V Praze, 30.4.2024

Podpis:

Abstrakt:

Mykoheterotrofní rostliny získávající uhlík od hub se vyskytují po celém světě kromě Antarktidy. Přes široké rozšíření bývají tyto rostliny vzácné. Tato práce se zaměřuje na faktory, které jsou důležité pro jejich rozšíření. Vyskytují se v místech, kde žijí s nimi asociující houby. Avšak mykoheterotrofní rostliny nenalezneme na všech místech, kde tyto houby žijí. Charakteristickým prostředím pro výskyt těchto rostlin je vlhký a stinný lesní podrost bez silné konkurence autotrofních rostlin. Jejich drobná prachová semena se dobře šíří větrem, vodou nebo živočichy. Stinná místa v lesním podrostu ale mohou mít nedostatečný pohyb vzduchu a šíření vodou je v podrostu s vrstvou rostlinného opadu omezené, což může přispívat k malému rozšíření. Místo, kde je semeno schopné vyrůst, musí být nejen vlhké, stinné a s vhodnou houbou, ale musí mít také vhodné půdní podmínky. Tyto rostliny jsou vázány především na místa s nízkým obsahem dostupného anorganického dusíku a fosforu v půdě. Je možné, že v takových podmínkách potřebují autotrofní rostliny spolupráci s mykorhizními houbami, a tak je zásobují dostatkem uhlíku, který se může dostat k mykoheterotrofním rostlinám. Tyto rostliny je možné spatřit nad zemí pouze tehdy, když kvetou a plodí, a proto je pro jejich pozorování nutné přijít ve vhodný čas na vhodné místo. Pochopení vztahů mezi mykoheterotrofními rostlinami, jejich houbami a prostředím může přispět k jejich ochraně a pěstování.

Klíčová slova: Mykoheterotrofní rostliny, arbuskulární mykorhizní houby, ektomykorhizní houby, saprotrofní houby, prachová semena, minerální látky

Abstract:

Myco-heterotrophic plants acquire carbon from fungi. They are distributed all around the world except Antarctica. Despite wide distribution these plants are rare. The aim of this review is to find factors important for their distribution. They can be found only in places where their host fungi occur, but not at all places where the host fungi grow. Typical environment where we can find these plants are shady and moist sites in forest understoreys where competition of autotrophic plants is not so high. Their dust seeds are dispersed by wind, water or animals. However, air movement is usually limited in forest understoreys and dispersal by water is also limited in a layer of leaf litter, likely restricting distribution of the plants. Suitable sites apart from being moist, shady and containing host fungi, should also meet specific soil nutrient requirements. These plants usually occur on soils with low amount of available inorganic forms of nitrogen and phosphorus. In these environments autotrophic plants likely need mycorrhizal fungi to obtain nutrients, so they feed them with enough carbon that can be subsequently transported to myco-heterotrophic plants. Myco-heterotrophic plants can be observed only during flowering and fruiting so proper timing is necessary for observation. Understanding of interactions between myco-heterotrophic plants, their fungi and environment may contribute to their protection and conservation.

Key words: Myco-heterotrophic plants, arbuscular mycorrhiza fungi, ectomycorrhizal fungi, saprotrophic fungi, dust seed, mineral nutrient

Obsah

1.	Úvod	1
2.	Rozšíření mykoheterotrofních rostlin	1
3.	Faktory, které ovlivňují rozšíření mykoheterotrofních rostlin	3
3.1.	Mikroklimatické podmínky	3
3.2.	Makroklimatické podmínky.....	4
3.1.	Stavba semen	5
3.2.	Šíření semen	6
3.3.	Vlastnosti půdy	10
3.3.1.	Vliv typu mykorhizy na vlastnosti půdy	10
3.3.2.	Vliv půdních vlastností na mykoheterotrofní rostliny	11
3.4.	Specifita mykoheterotrofních rostlin k symbiotickým houbám.....	13
3.4.1.	Arbuskulárně mykorhizní houby	13
3.4.2.	Ektomykorhizní houby.....	16
3.4.3.	Saprotrofní houby	18
4.	Diskuze a závěr.....	21
5.	Použitá literatura.....	23

1. Úvod

Mykorhizní symbióza je mutualistická, tj. pro oba organismy vzájemně prospěšná, interakce mezi rostlinou a houbou. Při tomto typu symbiózy houba asociovaná s kořeny rostliny zprostředkovává rostlině minerální látky a vodu z půdy a rostlina houbě na oplátku dodává fotosyntézou fixovaný uhlík. Přes 90 % veškerých rostlinných druhů vytváří mykorhizní interakce. Mykoheterotrofie je životní strategie, kdy rostlina využívá mykorhizu k získávání uhlíku a minerálních látek od hub (Merckx 2013). Mykoheterotrofní rostliny jsou ty, které získávají uhlík od hub (Leake 1994). Mezi mykoheterotrofními rostlinami nalezneme tři typy: 1) rostliny, které zjevně postrádají fotosyntézu a využívají mykoheterotrofii po celý svůj život (obligátně mykoheterotrofní); 2) rostliny iniciálně mykoheterotrofní, využívající mykoheterotrofii pouze v počátcích svého životního cyklu a v dospělosti z nich vzniknou zelené rostliny (Leake 1994; Merckx 2013); 3) rostliny sice mykoheterotrofní po celý život, ale v kombinaci s autotrofií (částečně mykoheterotrofní nebo mixotrofní) (Leake 1994; Merckx & Freudenstein 2010; Merckx 2013).

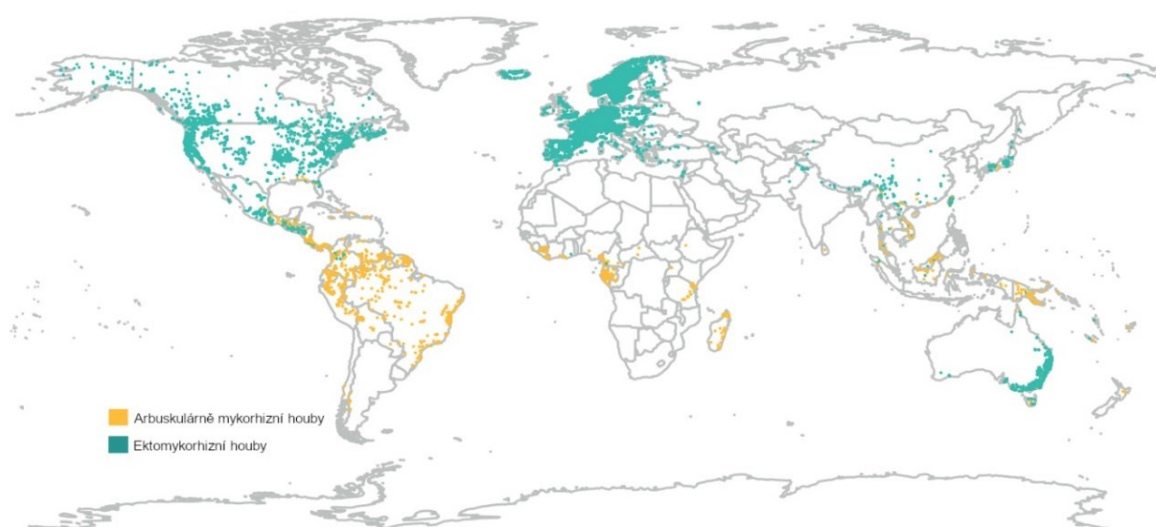
V této práci se budu zabývat převážně prvním typem, tedy rostlinami obligátně mykoheterotrofními. Rostlin bez zelených listů získávajících uhlík od hub po celý život, tedy rostlin obligátně mykoheterotrofních, je na světě známo okolo 580 druhů (Jacquemyn & Merckx 2019). Většina z nich patří mezi rostliny jednoděložné. Mezi jednoděložnými se plně mykoheterotrofní rostliny vyskytují v sedmi čeledích, a to vstavačovité (*Orchidaceae*), hvězdnatkovité (*Thismiaceae*), olachanovité (*Burmanniaceae*), kosatcovité (*Iridaceae*), *Triuridaceae*, *Corsiaceae* a *Petrosaviaceae*. Další tři čeledi se zcela mykoheterotrofními zástupci nalezneme v rostlinách dvouděložných, a to čeleď hořcovité (*Gentianaceae*), vřesovcovité (*Ericaceae*) a vítodovité (*Polygalaceae*) (Jacquemyn & Merckx 2019). Obligátně mykoheterotrofní je také jeden druh játrovky *Aneura mirabilis* (*Aneuraceae*) a možná také nahosemenná rostlina *Parasitaxus ustus* z čeledi nohoplodovité (*Podocarpaceae*), která je buď zcela mykoheterotrofní nebo holoparasitická (Merckx et al. 2013a; Jacquemyn & Merckx 2019).

Obligátně mykoheterotrofní rostliny se zpravidla vyskytují ostrůvkovitě a bez zjevných příčin chybí na řadě míst, která se pro jejich výskyt zdají vhodná. Cílem mé práce je z dostupných zdrojů popsat charakteristiku míst, kde se tyto rostliny vyskytují, a faktory, které tento výskyt ovlivňují.

2. Rozšíření mykoheterotrofních rostlin

Výskyt plně mykoheterotrofních rostlin lze dobře rozdělit podle typu mykorhizy na arbuskulárně mykorhizní rostliny, které se vyskytují převážně v tropických oblastech a ektomykorhizní druhy převládající v oblastech mírného pásu (Obrázek 1). Arbuskulárně mykorhizní rostliny se často vyskytují ve stálezelených listnatých lesích, zatímco ektomykorhizní rostliny se zde objevují velmi vzácně, a naopak preferují jehličnaté stálezelené lesy, opadavé listnaté lesy, smíšené lesy a lesy s křovinnou vegetací (Gomes et al. 2019a).

Tento rozdíl v rozšíření pravděpodobně není způsoben různým rozšířením mykorhizních hub. Arbuskulárně mykorhizní houby nejsou hojné jen v tropech, ale i v lesích mírného pásu. Například v USA je v lesích mírného pásma rozložení arbuskulárně mykorhizních a ektomykorhizních stromů v určitých poměrech rovnoměrné (Phillips et al. 2013). Ektomykorhizní houby jsou kromě své časté přítomnosti v oblastech mírného pásu také zastoupeny v tropech (Roy et al. 2016; Corrales et al. 2022). Nicméně celková četnost ektomykorhizních stromů je na rovníku velmi nízká, směrem od rovníku stoupá a v tajze tento typ zcela převažuje. Arbuskulárně mykorhizní stromy mají naopak tendence přesně opačné, výrazně převažují v tropech a v tajze se téměř nevyskytují (Steidinger et al. 2019). Lze tedy říci, že výskyt hub dle typu mykorhizy zcela neodráží zastoupení typů zcela mykoheterotrofních rostlin (Gomes et al. 2019a), ale výrazně sleduje rozložení lesů dle typu mykorhizy.



Obrázek 1. Rozšíření zcela mykoheterotrofních rostlin asociovaných s arbuskulárními a ektomykorhizními houbami na světě ze záznamů veřejných databází (převzato a upraveno podle Gomes et al. 2019a)

Na jemnější prostorové škále je zajímavý fenomén častého výskytu několika druhů zcela mykoheterotrofních rostlin na jednom místě. Ve Francouzské Guyaně a Brazílii se vyskytuje dva až pět druhů plně mykoheterotrofních rostlin najednou. V Kolumbii se nachází šest plně mykoheterotrofních zástupců z čeledi olachanovité (*Burmanniaceae*) a *Triuridaceae* na jednom místě v tropickém nížinném deštném lese (Gomes et al. 2019b). Také v Africe se vyskytuje až šest druhů v oblasti 50x50 m na Mt. Kupe. Tento fakt může naznačovat existenci určitých faktorů, které obligátně mykoheterotrofní rostliny obecně preferují. Existují však i plně mykoheterotrofní rostliny, které se vyskytují na stanovištích samostatně bez výskytu jiných mykoheterotrofů. Z Afrických obligátně mykoheterotrofních rostlin do tohoto typu patří *Epipogium roseum*, *Auxopus macranthus*, rod *Gymnosiphon* a rod *Oxygyne* (Cheek & Williams 1999). I tyto rostliny se však vyskytují poměrně vzácně a na řadě zdánlivě vhodných míst chybí. V dalších částech práce se zaměřím na dostupné informace o tom, jaké faktory mohou rozšíření obligátně mykoheterotrofních rostlin v tomto směru ovlivňovat.

3. Faktory, které ovlivňují rozšíření mykoheterotrofních rostlin

3.1. Mikroklimatické podmínky

Většina zcela mykoheterotrofních rostlin se vyskytuje v lesních podrostech se zapojeným korunovým patrem zastínujícím podrost. Zastínění je zde často doprovázeno hromaděním opadu a omezuje rozvoj bylinného patra. Typickým příkladem tohoto typu prostředí jsou různé typy tropického lesa, kde nalezneme řadu mykoheterotrofních zástupců čeledí hořcovité (*Gentianaceae*), olachanovité (*Burmaniaceae*), vstavačovité (*Orchidaceae*), *Triuridaceae*, *Petrosaviaceae* a *Corsiaceae* (Leake 1994). Předpokládá se, že mykoheterotrofní rostliny jsou náchylné na kompetici s autotrofními rostlinami, nebo že vyžadují určité specifické mikroklima vytvářené v zastíněných podmínkách lesního podrostu (Leake 1994; Gomes et al. 2019a). Společným znakem pro rozšíření většiny plně mykoheterotrofních rostlin v tropech a vlhkých oblastech mírného pásu je dostupnost vody (Leake 1994). Pro příklad lze uvést, že všechny africké zcela mykoheterotrofní rostliny se až na rod *Brachycorythis* vyskytují v nížinném nebo horském vlhkém stálezeleném lese s ročními srážkami nad 2000 mm na hustě zastíněných místech s hlubokým opadem (Cheek & Williams 1999). Výjimkou je epifytický výskyt obligátně mykoheterotrofních rostlin *Voyria spruceana* a *Voyria aphylla* z čeledi hořcovité (*Gentianaceae*), které rostou v mechu na kmenech stromů ve vlhkém tropickém nížinném lese v Kolumbii. Zde je epifytický výskyt pravděpodobný i u dalších zástupců rodu *Voyria* s podobnými semeny (Groenendijk et al. 1997).

Ve stinných a vlhkých místech lesů mírného pásu a tajgy nalezneme mykoheterotrofní zástupce čeledi vstavačovité (*Orchidaceae*), vřesovcovité (*Ericaceae*) a rod *Arachnitis* z čeledi *Corsiaceae* (Leake 1994). V chladných vlhkých lesích Japonska se vyskytuje například zcela mykoheterotrofní orchidej *Yuania japonica* (Suetsugu 2018a). Rod *Arachnitis* je zajímavý tím, že roste jak v polovlhkých až mlžných tropických horských a často opadavých lesích Bolívie, tak také ve stálezelených a opadavých lesích, kde je převažujícím rodem pabuk (*Nothofagus*) z čeledi pabukovité (*Nothofagaceae*) v mírném klimatu Patagonie. Tato dvě klimaticky odlišná prostředí spojují hluboké humózní půdy, hustý podrost a vysoká vlhkost ve vegetačním období. Zajímavé také je, že rod *Arachnitis* byl schopen růst i v hustých stinných sekundárních lesích porůstajících ruiny (zbytky kamenných zdí) vesnice indiánského kmene Inků v Bolívii, tedy mimo své typické prostředí v této zemi (Ibisch et al. 1996). Naopak u plně mykoheterotrofní orchideje *Wulfschlaegelia calcarata* rostoucí v podrostu tropického deštného lesa bylo zjištěno, že roste více v oblastech lesa, které nebyly v minulosti člověkem zasažené (Bergman et al. 2006).

Mezi obligátně mykoheterotrofními rostlinami existují však i výjimky, které se schématu vlhkých a zastíněných lesních podmínek vymykají. Například hnilák smrkový (*Monotropa hypopitys*) z čeledi vřesovcovité (*Ericaceae*) se vyskytuje v otevřených pobřežních dunách Evropy a

severozápadního pobřeží USA (Leake 1994). Na Falklandských ostrovech zase nalezneme rod *Arachnitis* z čeledi *Corsiaceae* v písku mezi kameny na Cape Pembroke (Cribb et al. 1995). *Rhizanthella gartneri*, podzemní orchidej z jihozápadní Austrálie, roste v křovinné vegetaci zdejšího mediteránního klimatu (Bougouere et al. 2008). V Afrických suchých lesích a travnatých porostech s převahou stromů rodu *Brachystegia* z čeledi bobovité (*Fabaceae*) se vyskytují mykoheterotrofní orchideje rodu *Brachycorythis* (Cheek & Williams 1999). V relativně vlhkých lesích Severní Ameriky vykazovala místa s vyšším výskytem orchideje *Corallorhiza odontorhiza* překvapivě vyšší množství fotosynteticky aktivního záření (McCormick et al. 2009). I když odhlédneme od výše uvedených výjimek, tak vlhkost a zastínění nejsou jediné faktory určující rozšíření zcela mykoheterotrofních rostlin, protože na řadě míst se těsně u sebe vyskytují stejně zastíněné a vlhké lokality s plně mykoheterotrofními rostlinami a bez nich.

3.2. Makroklimatické podmínky

Existují práce, které potvrzují, že klimatické podmínky hrají významnou úlohu pro úspěšný růst zcela mykoheterotrofních rostlin. McCormick et al. (2009) zjistili u rostliny *Corallorhiza odontorhiza*, že počet detekovaných květenství jako proporce k množství květenství, která vykvetla v roce minulém je vyšší v letech, kdy jsou větší srážky a je naopak nižší v letech, kdy je vyšší průměrná zimní teplota. V letech se sušším obdobím růstu se může objevit méně rostlin kvůli negativnímu vlivu sucha na hyfy hub, které rostliny ke svému životu nutně potřebují. Během suchých let se rostliny tohoto druhu objevují méně, především tam, kde mají ve vlhčích letech hustší zastoupení. Množství květů, ze kterých se stanou plody, se snižuje se zvyšujícími se srážkami během zimy minulého roku a zvyšující se teplotou během období růstu. Někdy se rostliny vyskytují nahloučené každý rok na obdobném místě jako v roce předchozím, což je možné vysvětlit nejen setrváním rostliny původní, ale také asexuálním rozmnožováním v podobě propagulí a fragmentací rhizomů (McCormick et al. 2009).

Renny et al. (2017) ukázali, že klima má vliv nejen na rostliny, ale i na s nimi asociující houby, a to na příkladu arbuskulárně mykorhizních hub asociujících s rodem *Arachnitis*. Diverzita těchto hub vzrůstá s růstem průměrné roční teploty, průměrné teploty během vlhkého období, průměrné teploty během nejteplejšího období, a růstem teploty během nejchladnějšího období. Naopak jejich diverzita klesá s nárůstem srážek v suchém období a vyšším pH půdy (Renny et al. 2017). Mezi jednotlivými studiemi je shoda, že důvodem variability ektomykorhizních hub v Evropě je pH půdy a hostitelská specifita (Van Der Linde et al. 2018). Dále k variabilitě těchto hub může přispívat i průměrná teplota vzduchu, poměr dusíku a fosforu v listech rostlin a celkový spad (throughfall deposition) a poměr dusíku a draslíku (Van Der Linde et al. 2018). Různorodé klimatické podmínky na jednotlivých stanovištích tak ve spojení s dalšími faktory umožňují vyšší diverzitu hub, jak lze vidět na příkladu rostliny *Arachnitis uniflora* (Renny et al. 2017). U iniciálně mykoheterotrofní orchideje *Paphilopodium spicerianum* bylo zjištěno, že může docházet ke změnám složení houbových komunit v průběhu vlhkých

a suchých období (Han et al. 2016). U rostliny *Corallorhiza maculata* však k žádným sezónním změnám asociovaných hub nedochází, což je možné vysvětlit vytrvalým oddenkem kolonizovaným houbou, kde houba kolonizuje pletiva rostliny po jejich vytvoření (Lee Taylor & Bruns 1999). Nelze tedy vyloučit, že by se mohla společenstva hub asociujících s obligátně mykoheterotrofními rostlinami měnit podle klimatických podmínek.

Také je potřeba zmínit, že kvůli pomíjivému výskytu lze obligátně mykoheterotrofní rostliny zpravidla najít pouze v období, kdy kvetou nebo plodí (Gomes et al. 2017b). Například řada arbuskulárně mykoheterotrofních rostlin v tropech jižní Ameriky kvete po konci období dešťů, takže i pro samotné nalezení rostliny může být důležité načasování (Gomes et al. 2017b). Kvetení na konci vlhkého období a počátku období sucha je uváděno i pro Afriku. Význam načasování pro nalezení rostliny lze v Africe ukázat na příkladu orchideje *Epipogium roseum*, která se na zdejších lokalitách objevuje v intervalu několika let, a když se objeví, tak vykvetou a vytvoří plody během týdne nebo jen několika málo dní. Existují však i zcela mykoheterotrofní rostliny jako africký rod *Kupea* z čeledi *Triuridaceae*, které kvetou téměř nepřetržitě celý rok (Cheek & Williams 1999).

3.1. Stavba semen

Obligátně mykoheterotrofní rostliny mají velice malá, tzv. prachová semena. To může výrazně ovlivňovat jejich šíření, a tedy následně i výskyt dospělých rostlin. Proto zde nejprve představím stavbu semen zcela mykoheterotrofních rostlin. Prachovými semeny jsou nazývána ta semena, která svým vzhledem připomínají prach, tedy semena malých rozměrů (Arditti & Ghani 2000). Semena rostlin lze také na základě studie 1287 rodů rostlin převážně z USA rozřadit podle velikosti, tvaru a pozice embrya v semeni do několika kategorií (Martin 1946). Prachová semena lze přiřadit k velikostem mikro (délka vnitřku semene bez osemení menší než 0,2 mm s embryem v nediferenciovaném stavu) a trpasličí (anglicky dwarf) (délka vnitřku semene bez osemení od 0,3 mm do 2 mm podlouhlá a oválná s jen málo vyvinutými děložními lístky) (Martin 1946; Eriksson & Kainulainen 2011). Většina plně mykoheterotrofních druhů přitom spadá do kategorie nejmenších semen velikostí mikro, kam Martin (1946) řadil čeledi vstavačovité (*Orchidaceae*), olachanovité (*Burmaniaceae*) a některé rody dnešní čeledi vřesovcovité (*Ericaceae*) a to rody *Pterospora*, hnilák (*Monotropa*), hruštička (*Pyrola*) a iniciálně mykoheterotrofní zimolezen (*Chimaphila*) (Martin 1946; Merckx et al. 2013a).

Tvar prachových semen se u obligátně mykoheterotrofních rostlin pohybuje od oblého, vejčitého až oválného u olachanovitých (*Burmaniaceae*) (Maas-van De Kamer et al. 1986) a *Triuridaceae* (Maas & Rübsamen 1986) až po nitkovitá a vřetenovitá semena u rodů *Voyria* a *Voyriella* (Maas & Ruyters 1986) a čeledi vstavačovité (*Orchidaceae*) (Arditti & Ghani 2000). Anatomicky se takto malá semena mohou skládat pouze z embrya v nediferenciovaném stavu skrytého v osemení, například u čeledi vstavačovité (*Orchidaceae*) a olachanovité (*Burmaniaceae*) (Martin 1946). U semen s embryem v nediferenciovaném stavu nedochází při dozrávání k výrazné diferenciaci embrya (Merckx et al.

2013b), tedy embryo vykazuje malou nebo žádnou strukturní polaritu a ve zralém semeni nejsou žádné stopy děloh (Rasmussen 1995). Vstavačovité (*Orchidaceae*) mají většinou vřetenovitá semena, kde je embryo významně menší než jejich osemení, které tak vytváří vnitřní prostor vyplněný vzduchem (Arditti & Ghani 2000). Olachanovité (*Burmaniaceae*) mají semena vejčitá až oválná (Maas-van De Kamer et al. 1986).

Dále u některých plně mykoheterotrofních rostlin nalezneme v osemení kromě embrya také endosperm. Tento případ je u některých rodů čeledi vřesovcovité (*Ericaceae*) a to u rodů *Pterospora*, hnilák (*Monotropa*) a hruštička (*Pyrola*) (Martin 1946). U hniláku (*Monotropa uniflora*) jsou v semenech s osemením měřících na délku 0,6-0,8 mm pouze dvě buňky embrya a 10-14 buněk endospermu se zásobními proteinovými granuly (Olson 1980). Do kategorie semen s endospermem lze zařadit také oblá až vejčitá semena rostlin čeledi *Triuridaceae* dlouhá až 2,5 mm, s malým nediferenciovaným embryem a hojně zastoupeným endospermem krytá v osemení (Maas & RübSamen 1986). Dále sem patří rod *Voyria* z čeledi hořcovité (*Gentianaceae*) s vejčitými nebo nitkovitými až vřetenovitými semeny s osemením, ve kterých se nachází nediferenciované embryo obklopené jednou nebo více řadami buněk endospermu. Endosperm u všech druhů rodu *Voyria* je bohatý na aleuronová zrna. Do čeledi hořcovité (*Gentianaceae*) patří také rod *Voyriella*, kde je embryo více vyvinuté než u rodu *Voyria* a obklopené dvouvrstevným endospermem (Maas & Ruyters 1986). Výjimku z obligátně mykoheterotrofních rostlin s nediferenciovaným embryem tvoří rostliny rodu *Epirixanthes* z čeledi vítodovité (*Polygalaceae*), kde se v semenech dlouhých 0,7-0,8 mm nachází embryo se zakládajícími se (incipient) dělohami obklopené endospermem (Verkerke 1985). Nejnápadnější vlastností semen zcela mykoheterotrofních rostlin kromě malé velikosti a velmi jednoduché stavby je také jejich produkce ve velkých počtech (Leake 1994). Zdaleka největší množství semen je známo z čeledi vstavačovité (*Orchidaceae*). Například obligátně mykoheterotrofní orchidej *Galeola septentrionalis* má v tobolce vážící 384 mg 16 000 semen vážících 24 µg (Arditti & Ghani 2000).

3.2. Šíření semen

Semena plně mykoheterotrofních rostlin se mohou šířit několika způsoby: větrem (anemochorie), deštěm (ombrohydrochorie), zvířaty (zoochorie). Předpokládá se, že šíření semen větrem je výhodné ve slunných otevřených prostředích, zatímco dužnatá semena rozšiřovaná zvířaty se objevují u rostlin vyskytujících se naopak v lesních prostředích s hustým podrostem (Givnish et al. 2005). Je tedy zvláštní, že zcela mykoheterotrofní rostliny mají často anemochorní semena, i když rostou v zástínu podrostu. Toto platí například u rodu *Arachnitis* z čeledi *Corsiaceae*, kde jsou drobná semena dobře adaptovaná k šíření anemochorií. Tyto rostliny rostou nízko nad zemí v hustém podrostu, s nízkou rychlostí větru, tedy v podmínkách značně limitujících šíření semen větrem (Ibisch et al. 1996). Dalším takovým příkladem jsou prachová semena většiny vstavačovitých (*Orchidaceae*). Ta mají podlouhlý tvar, jsou vyplněná vzduchem a schopná delšího unášení větrem na značnou vzdálenost. Čas, po který

jsou tato semena unášena, závisí především na jejich objemu a procentu vnitřního prostoru vyplněného vzduchem (Arditti & Ghani 2000). Podle matematických modelů vede zvětšení prostoru vyplněného vzduchem k prodloužení doby ve vzduchu, ale také ke snížení průměrné dosažené vzdálenosti (Arditti & Ghani 2000). Zajímavým příkladem šíření semen vzduchem u zcela mykoheterotrofních rostlin je *Gastrodia exilis* z čeledi vstavačovité (*Orchidaceae*) rostoucí v zastíněných lesních podrostech, kde je rychlost proudění větru nízká. Proto tato rostlina prodlužuje po vykvetení květní stopky, čímž se snaží co nejvíce vystavit plody proudění vzduchu (Pedersen et al. 2005). Díky pružnosti těchto dlouhých květních stopek je možné dosáhnout uvolnění semena ze semeníku pomocí větru s malou rychlostí na větší vzdálenost (Pedersen et al. 2005). Tuto adaptaci k šíření semena pravděpodobně najdeme i u některých dalších vstavačovitých (*Orchidaceae*), například *Gastrodia confusa*, kde květní stvolky jsou dlouhé okolo 10 cm a po odkvetu se prodlužují až na délku 30 cm (Ogura-Tsujita et al. 2021b). Podobné prodlužování stopky po odkvetení je známé i u některých iniciálně mykoheterotrofních rodů čeledi vstavačovité (*Orchidaceae*), které kvetou nízko nad zemí, jako je například *Corybas* (Kuiter & Findlater-Smith 2017). Dlouhé květní stopky mají také některé rostliny z rodu *Voyria* s uprostřed pukajícími plody. Pro zajímavost, prachová semena některých druhů blízkých *Voyria aphylla* mají drsné osemení z buněk vyplněných vzduchem se síťovaným (reticulate) zesílením a dvěma podlouhlými výběžky z protažených buněk sloužících k létání. Zralá semena se u těchto rostlin nešíří jednotlivě, ale jsou smíchána s odumřelými vyživovacími pletivy, se kterými tvoří síť pro lepší přenos (Maas & Ruyters 1986).

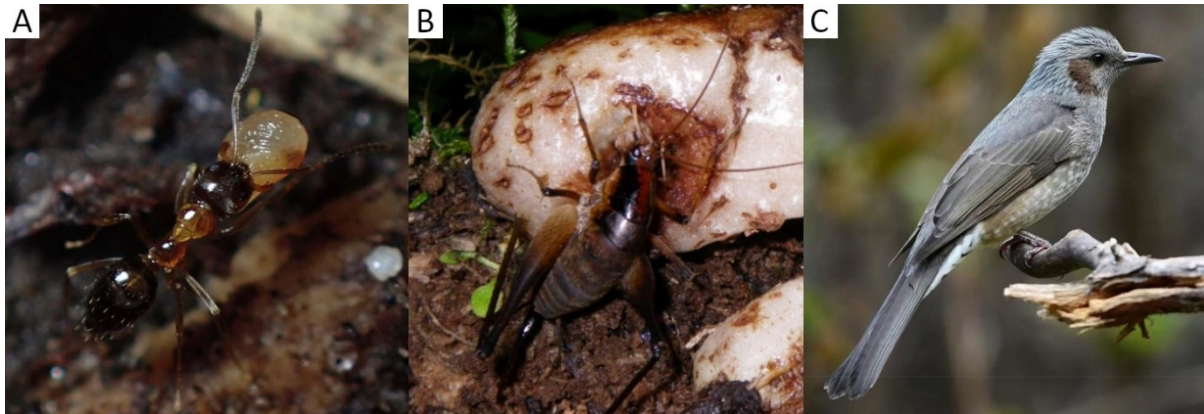
Nízký pohyb vzduchu v lesním podrostu, kde se vyskytují plně mykoheterotrofní rostliny, je popsán i z Afriky, kde však jsou předzvěstí období dešťů silné bouře s poryvy větrů (Cheek & Williams 1999). Tyto poryvy mohou vynést semena až nad koruny stromů (Cheek & Williams 1999). Toto by mohlo vysvětlit přerušené rozšíření zcela mykoheterotrofní orchideje *Epipogium roseum* od Afriky přes Asii až po Austrálii a ostrovy v Pacifiku jako Vanuatu (Cheek & Williams 1999). Vzdušné proudy mohou také vysvětlit výskyt epifytických *Voyria spruceana* a *Voyria aphylla*, protože umožní šíření vzhůru do korun stromů, i když epifytický výskyt je také možné vysvětlit i náhodným šířením epizoochorií (Groenendijk et al. 1997).

Šíření semen větrem je však u některých obligátně mykoheterotrofních rostlin nepravděpodobné. Například u australské *Thismia rodwayi*, protože tato rostlina kvete a její plody dozrávají na rozhraní půdy a vrstvy opadu, kde jsou malé pohyby vzduchu, a proto Wapstra et al. (2005) navrhuje možnost šíření těchto semen vodou. Tito autoři předpokládají, že šíření semen vodou umožňuje tok vody na povrchu půdy a skrz rostlinný opad (Wapstra et al. 2005). Stone (1980) navrhuje u této rostliny možnost šíření vystříknutím semen po dopadu kapky deště (Stone 1980). Rozšiřování semen za pomoci deště se nazývá ombrohydrochorie (Coelho et al. 2021). Část rostlin rozšiřujících se ombrohydrochorií využívá k šíření semen kinetickou energii padajících kapek deště (Nakanishi 2002). Pro tento způsob šíření mají rostliny orgány nesoucí semena uzpůsobené do tvaru šálku (splash-cup plants) (Amador et al. 2013), tedy jejich semeníky se otevírají apikálně a vytvářejí útvar připomínající

šálek na čaj (Nakanishi 2002). Na vzdálenost šíření má poté vliv objem kapky, úhel kontaktu kapky se šálkem, počáteční rychlost kapky pohybující se v rozmezí 4-10 m s⁻¹ a vzdálenost místa dopadu kapky od středu šálku (Nakanishi 2002, Amador et al. 2013). Tento tvar semeníků je u rodu *Thismia* častý. Například *Thismia panamensis* je bezlistá bylina vysoká až 8 cm se semeníky ve tvaru šálku kvetoucí během období dešťů od ledna do března a plodící na konci tohoto období. Při simulaci, kdy v laboratoři bylo kapáno postupně vždy 10 kapek vody (kapky deště) z aparatury vysoké 1,25 m do otevřených semeníků se semeny *Thismia panamensis*. Jedna kapka vody uvolnila mezi 1-8 semeny a byla schopná je dopravit až do vzdálenosti 129 cm (průměrná vzdálenost 44,04±26,58 cm). Tento způsob šíření odpovídá také pozorovanému rozšíření této rostliny v přírodě v podobě shluků, a pokud kapky padají z velké výšky jako například z korun stromů v tropickém lese z více než 30 m nad zemí, může být vzdálenost šíření značně větší (Coelho et al. 2021). Protože se rostliny vyskytují ve shlucích, je šíření ombrohydrochorií navrhováno i u australské *Thismia rodwayi* (Wapstra et al. 2005). Šíření pomocí deště navrhuji Maas a Ruyters také pro zástupce rodů *Voyria* a *Voyriella* rostoucí v tropických lesích na zemi, kde je malá pravděpodobnost šíření větrem. Tyto rostliny mají nepukavé (indehiscent) plody, ze kterých se semena dostanou ven až po jejich rozpadu a déšť může semena odplavit pryč (Maas & Ruyters 1986). Nepukavé plody, ze kterých se semena uvolní až po jejich rozpadu, mají také afričtí zástupci rodů *Thismia* a *Oxygyne* (Cheek & Williams 1999).

U některých obligátně mykoheterotrofních rostlin bylo pozorované také šíření semen živočichy. Japonské plně mykoheterotrofní rostliny *Yuania japonica*, *Yuania amagiensis* z čeledi vstavačovité (*Orchidaceae*) a *Monotropastrum humile* z čeledi vřesovcovité (*Ericaceae*) mají plody v kontaktu se zemí nebo v její blízkosti, což umožňuje jejich sežrání pozemními živočichy (Suetsugu 2018a, b). Požírání plodů *Yuania amagiensis* a *Monotropastrum humile* bylo pozorováno u koníka *Tachycines elegantissima* z řádu rovnokřídlí (*Orthoptera*) a brouků rodu *Synuchus* z řádu brouci (*Coeloptera*) (Suetsugu 2018b). Požírání plodů *Yuania japonica* se podařilo zaznamenat u koníků *Tachycines elegantissima* (Obrázek 2) a *Paratachycines masaakii* z řádu rovnokřídlí (*Orthoptera*) (Suetsugu 2018a). Koníci krmením na plodech těchto rostlin trávili průměrně 3-6 minut, a někteří se krmili i na více různých plodech (Suetsugu 2018a, b). Z měření zbylé biomasy po požírání plodů koníky porovnané s biomasou plodů nesežraných bylo zjištěno, že koníci jsou významnými konzumenty těchto plodů (Suetsugu 2018b). V exkrementech koníků vyloučených během požírání plodů bylo nalezeno průměrně 55 neporušených semínek *Yuania japonica*, která měla životnost obdobnou jako semena sebraná přímo z plodů rostliny (Suetsugu 2018a). Jeden z koníků druhu *Tachycines elegantissima* během požírání rostliny *Yuania japonica* v exkrementech vyloučil i okolo 50 semen zcela mykoheterotrofní rostliny *Monotropastrum humile* což může značit, že koníci při požírání zralých plodů navštěvují více druhů plně mykoheterotrofních rostlin (Suetsugu 2018a, b). Naopak brouci rodu *Synuchus* žádná neporušená semena v exkrementech nevyloučili nejspíše proto, že jsou semenožraví a při požírání plodu rozdrtili semena svými mandibulami (Suetsugu 2018b). U safraninem barvených semen *Yuania japonica* bylo

pozorováno tlustší osemení v poměru k velikosti semene než u prachových semen větrem se šířících příbuzných *Cremastra appendiculata* var. *variabilis* a *Oreorchis patens*, což může být adaptace k průchodu trávicí soustavou živočichů. Semena *Yuania japonica* jsou vejcovitého až elipsoidního tvaru. Semena, která prošla trávicí soustavou měla při pokusech s klíčením semen v sáčcích na přírodní lokalitě o trochu větší klíčivost než semena, co trávicí soustavou neprošla, ale rozdíl nebyl statisticky signifikantní (Suetsugu 2018a). Společným znakem mykotrofních rostlin šířících se pomocí



Obrázek 2. Příklady živočichů rozšiřující semena obligátně mykoheterotrofních rostlin. (A) mravenec *Nylanderia flavipes* se semenem rostliny *Sciaphila secundiflora* (převzato a upraveno podle Suetsugu et al. 2017). (B) Koník *Tachycines elegantissima* požírající plod rostliny *Yuania amagiensis* (převzato a upraveno podle Suetsugu 2018a). (C) bulbulčík japonský (*Hypsipetes amaurotis*) (převzato a upraveno podle (Li et al. 2024).

endozoochorie je dužnatý endokarp zprostředkovávající pozření semen živočichy s možností sloužit pro ně jako odměna (Suetsugu 2018b). Dalším společným znakem je zesílení lignifikovaného osemení k ochraně před trávicí soustavou koníků, pozorované kromě *Yuania japonica* také u *Yuania amagiensis* a *Monotropastrum humile* (Suetsugu 2018a, b).

Z ostatních bezobratlých navštěvovali plody *Yuania japonica*, *Yuania amagiensis* a *Monotropastrum humile* také mravenci, kteří však požírali pouze dužnaté části plodů a nemohou tak být považováni za jejich potenciální rozšiřovatele (Suetsugu 2018a, b). U zcela mykoheterotrofní rostliny *Sciaphila secundiflora* mají oválná semena výrůstky morfologicky podobné elaiosomům, útvarům spojeným s myrmekochorií, obsahujících zdroj potravy pro mravence. Tento útvar slouží k tomu, aby bylo semeno odneseno do mraveniště a aby bylo po sežrání elaiosomu mravenci odklizené s odpadem z mraveniště. Autoři zjistili, že semena požírají tři druhy mravenců. Například dělnice mravence *Pristomyrmex punctatus* semena prozkoumaly tykadly, ale nechaly je na místě, zatímco dělnice mravenců *Nylanderia flavipes* (Obrázek 2) a *Pheidole fervida* semena odnesly do svého mraveniště. Po předložení sedmi semen koloniím mravenců *Nylanderia flavipes* a *Pheidole fervida* chovaným v laboratoři, byl zjištěn odlišný přístup obou druhů k semenům. Zatímco mravenci *Nylanderia flavipes* po využití elaiosomů neporušená semena z mraveniště odstranili nebo je uložili k ostatnímu odpadu, tak u mravenců *Pheidole fervida* bylo z mraveniště odstraněno pouze jedno semeno bez elaiosomu, dvě byla

nalezena zničená v odpadu v mraveništi a zbytek nebyl nalezen vůbec. I když byl u těchto dvou druhů mravenců zjištěn odlišný přístup k semenům, tak jak semenožraví *Pheidole fervida* tak i mravenci *Nylanderia flavipes* využívající pouze elaiosomy byli schopni rozšiřovat semena této rostliny (Suetsugu et al. 2017).

Plody plně mykoheterotrofní *Yonia japonica* byly navštěvovány také nočními savci a to myšičí japonskou (*Apodemus argenteus*) a jezevcem japonským (*Meles anakuma*) a plody rostlin *Yonia amagiensis* a *Monotropastrum humile* myšičí východní (*Apodemus speciosus*), ale přímé požívání plodů těchto rostlin obratlovci nikdy pozorováno nebylo (Suetsugu 2018a, b). Šíření obratlovci – konkrétně ptáky však bylo pozorováno u obligátně mykoheterotrofní *Cyrtosia* (syn. *Galeola*) *septentrionalis* z čeledi vstavačovitě (*Orchidaceae*). Tato rostlina roste v podrostu lesů mírného pásu v Japonsku a během zimy u ní dozrávají červené dužnaté plody. Tyto plody se nacházejí na mohutném květním stvolu, který ptákům slouží jako bidýlko při požívání plodů. Požívání těchto plodů bylo pozorováno u čtyř druhů ptáků, z nichž u bulbulčíka japonského (*Hypsipetes amaurotis*) (Obrázek 2) z řádu pěvci (Passeriformes) byly nalezeny výkaly obsahující semena této rostliny. Semena z těchto výkalů vykazovala obdobnou životnost jako semena přímo z plodů rostliny (Suetsugu et al. 2015). Šíření obratlovci je také pravděpodobné u rodu *Rhizanthella* z čeledi vstavačovitě (*Orchidaceae*) z Austrálie, který má kulaté dužnaté plody obsahující velké množství zakulacených hnědých semen s tlustým odolným o semením, u kterého byla vyslovena hypotéza, že jeho semena šíří podzemní vačnatci, kteří mohou být přitahováni zápachem z pletiv rostliny (Dixon & Christenhusz 2018). Zoochorií by mohla být rozšiřována i rostlina *Peltophyllum luteum* z čeledi *Triuridaceae*, jejíž zralá semena jsou lepkavá (Maas & Rübsamen 1986).

3.3. Vlastnosti půdy

3.3.1. Vliv typu mykorhizy na vlastnosti půdy

Zásadní vliv na půdní podmínky má typ mykorhizy, který je na daném místě zastoupen. Opad z arbuskulárně mykorhizních stromů se rozkládá o 80 % rychleji než ze stromů ektomykorhizních (Phillips et al. 2013). Dusík je v opadu z arbuskulárně mykorhizních stromů rychle přeměněn díky mikroorganismům z organické na anorganickou formu (amonné kationty a dusičnany), která je zde dominantní formou dusíku dostupného rostlinám a hyfy arbuskulárně mykorhizních hub zde mají roli sběru anorganických živin uvolněných z opadu a organické složky půdy saprotrofními mikroorganismy. Nalezneme zde tedy vyšší koncentrace amonných kationtů a dusičnanů než pod stromy ektomykorhizními (Phillips et al. 2013). Arbuskulárně mykorhizní lesy převažují ve vlhkých a teplých oblastech jako jsou například tropické deštné lesy, protože tyto podmínky podporují rozklad organické hmoty (Steidinger et al. 2019).

V místech, kde dominují ektomykorhizní dřeviny dochází naopak k pomalejšímu rozkladu opadu, což vede k jeho hromadění (Phillips et al. 2013; Prada et al. 2022). Opad ektomykorhizních dřevin se rozkládá pomaleji, protože je chemicky odolnější a obsahuje látky bránící rozkladu. Také zde

nalezneme nižší pH povrchové vrstvy půdy než pod stromy arbuskulárně mykorhizními. Dále je zde vyšší poměr organického k anorganickému dusíku než v oblastech se stromy arbuskulárně mykorhizními. Důsledkem přímého využití dusíku z půdní organické hmoty v místech s převahou ektomykorhizní vegetace je snížení dostupnosti anorganických zdrojů dusíku (Phillips et al. 2013). Ektomykorhizní houby mají schopnost produkovat extracelulární enzymy degradující půdní organické látky na menší molekuly, které pak mohou být zdrojem dusíku pro ně samotné, jejich hostitelské rostliny a další půdní mikroorganismy (Courty et al. 2010). Ektomykorhizní houby také syntetizují fosfatázy k získávání fosforu z organických látek (Turner 2008). Tento typ mykorhizní symbiózy převažuje v lesích, kde sezónní podmínky jako například sucho nebo chlad brání rozkladu (Steidinger et al. 2019). V oblastech mírného pásu se vyskytují v lesích oba typy mykorhizy pospolu, protože střídáním ročních období zde dochází během části roku k nastavení teplých a vlhkých podmínek podporujících rozklad organické hmoty vhodných pro arbuskulární mykorhizu (Steidinger et al. 2019).

3.3.2. Vliv půdních vlastností na mykoheterotrofní rostliny

Bylo pozorováno, že přidávání samotného fosforu (ve formě trojitého superfosfátu), nebo v jakékoliv kombinaci s dusíkem (ve formě močoviny) a draslíkem (ve formě chloridu draselného) do prostředí postupně vede k úplnému vymizení plně mykoheterotrofních rostlin *Voyria tenella* a *Voyria corymbosa* (Sheldrake et al. 2017). Tito autoři dále pozorovali, že četnost zcela mykoheterotrofní rostliny *Voyria tenella* prudce klesá s nárůstem obsahu vyměnitelného fosforu v půdě, a na místech, která přesáhnou obsah 2 mg P kg⁻¹ půdy, se tato rostlina prakticky nevyskytuje. Četnost arbuskulárně mykorhizních hub asociujících s kořeny rostlin rodu *Voyria* se snižuje o 65 % přidáním fosforu (ve formě trojitého superfosfátu), ale i přes nižší četnost tyto houby v půdě zůstávají s rostlinami propojené. O zhruba 25 % je po přidání fosforu snížena také biomasa arbuskulárně mykorhizních hub v půdě a zároveň je snížena o zhruba 12 % kolonizace kořenů semenáčků stromů houbami, což může vést k omezení toku uhlíku od houby k mykoheterotrofní rostlině. Tedy citlivost těchto mykoheterotrofních rostlin na fosfor může být dána právě citlivostí s nimi asociovaných mykorhizních hub (Sheldrake et al. 2017). Obsah dostupného fosforu v půdě má v tropech spolu s vlhkostí v období sucha významný vliv také na rozšíření jednotlivých druhů stromů (Condit et al. 2013), ale přidávání fosforu (ve formě trojitého superfosfátu) do půdy nevede k pozměnění druhové skladby stromů, takže citlivost mykoheterotrofních rostlin na fosfor nejspíše nebude dána druhovou specifitou k hostitelským autotrofním rostlinám (Sheldrake et al. 2017). Mírný vliv na rozšíření stromů v tropech má také vápník, jehož obsah v půdě koreluje s obsahem hořčíku, a odezva stromů na pH pozitivně koreluje s obsahem fosforu (Condit et al. 2013). Přidáním mikronutrientů nebylo dosaženo změn v četnosti rostlin rodu *Voyria*, ani nebyla zjištěna souvislost mezi rozšířením této rostliny a obsahem výměnných Ca, K nebo Zn iontů, a tedy můžeme vyloučit, že by snížení počtu rostlin bylo dáno vápenatým iontem v hnoјivu obsahujícím fosfor. Též v této práci nebyl nalezen vztah mezi rozšířením zcela mykoheterotrofních

rostlin a dalšími proměnnými vlivy prostředí, jako například vlhkostí nebo obsahem anorganického dusíku (Sheldrake et al. 2017)

V Kolumbii, v tropickém nížinném deštném lese je v místech výskytu obligátně mykoheterotrofních rostlin podstatně méně dostupného fosforu, méně dusičnanů, nižší kationtová výměnná kapacita a hodnota pH, než v bezprostřední blízkosti těchto míst, kde se tyto rostliny nevyskytují (Gomes et al. 2019b). Naopak, ve vlhkém tropickém pobřežním lese místa s plně mykoheterotrofními rostlinami obsahovala značně vyšší množství organické složky, vyšší vlhkost půdy, větší kationtovou výměnnou kapacitu, větší celkový obsah dusíku, více kladně nabitých iontů (K, Ca, Mg, B, Zn) a značně nižší množství izotopu ^{15}N než v místech bez obligátně mykoheterotrofních rostlin. Vlastnosti půdy, které mají vliv na výskyt zcela mykoheterotrofních rostlin ve vlhkém tropickém pobřežním lese se shodují s nejvíce proměnnými vlastnostmi půdy v tomto regionu. Pozorované rozdíly ve vlastnostech půdy na obou sledovaných místech dokazují vliv regionálních změn půdy na přítomnost obligátně mykoheterotrofních rostlin. Odlišnosti jednotlivých ploch na obou místech pak dokazují, že určení míry důležitosti jednotlivých lokálních faktorů záleží jak na podmínkách prostředí na regionální, tak na lokální úrovni (Gomes et al. 2019b).

Gomes et al. (2019b) identifikovali na základě modelování výskytu rostlin několik kombinací faktorů, které by mohly ovlivňovat, zda se zcela mykoheterotrofní rostliny budou na daném místě vyskytovat nebo nebudou. První možností je kombinace vlivu dusičnanů, pH a interakce mezi dusičnany a draslíkem. Druhou možností je kombinace vlivu půdní vlhkosti, pH a interakce mezi půdní vlhkostí a obsahem půdní organické složky, kde organická složka má souvislost s obsahem draslíku a zinku. Vlhkost půdy má vliv na výskyt zcela mykoheterotrofních rostlin na lokální úrovni, ale rostliny mají silnější výběrová kritéria pro jiné půdní vlastnosti než je právě půdní vlhkost (Gomes et al. 2019b). Například vliv draslíku na výskyt plně mykoheterotrofních rostlin v tomto typu prostředí může odrážet jejich preference pro místa s vysokým zastoupením organické složky v půdě. Pokud se jedná o různorodé úrodné plochy s vysokou půdní vlhkostí, mají obligátně mykoheterotrofní rostliny tendence se vyskytovat na místech s nižším obsahem dusičnanů. Důvodem může být snaha vyhnout se podmínkám vysoké úživnosti v případě, že rostliny nejsou limitovány množstvím draslíku. Autoři také modelovali hustotu výskytu plně mykoheterotrofních rostlin a zjistili, že na tento parametr má vliv obsah vody v půdě, pH a interakce mezi dusičnany a draslíkem nebo interakce mezi pH a zastoupením organické složky v půdě (Gomes et al. 2019b). Příliš velké množství pro rostliny dostupného dusíku může snižovat u rostlin příjem fosforu, vápníku, hořčíku a mimo další i draslíku, jehož nedostatek může vést například k problémům s tvorbou proteinů (Ranade-Malvi 2011). Hustota výskytu plně mykoheterotrofních rostlin klesá se vzestupem koncentrace dusičnanů (Gomes et al. 2019b). Nízké koncentrace dusičnanů také snižují klíčivost semen iniciálně mykoheterotrofních orchidejí a citlivost jednotlivých druhů k dusičnanům pravděpodobně koreluje s dostupností dusičnanů na jejich

přirozených stanovištích (Figura et al. 2020). Je tedy pravděpodobné, že se v případě orchidejí jedná o adaptaci na výskyt v místech s nízkým obsahem dusičnanů (Figura et al. 2020).

Na významný vliv dusíku ukazuje dále pozorování, že zvyšování obsahu samotného dostupného dusíku vede také k vymizení některých obligátních mykoheterotrofů (*Voyria tenella*), ale následné dodávání dusíku (ve formě močoviny) v kombinaci s fosforem (ve formě trojitého superfosfátu) vede k opětovnému navýšení jejich četnosti na původní úroveň (Sheldrake et al. 2017). Zcela mykoheterotrofní rostliny upřednostňují místa s nižším poměrem dusíku k fosforu (Gomes et al. 2019b). Existují však i druhy jako například *Voyria corymbosa*, kde naopak přidání dusíku (ve formě močoviny) vede ke zvýšení její četnosti (Sheldrake et al. 2017). Přidávání dusíku do půdy způsobuje snížení biomasy arbuskulárně mykorhizních hub a snížení kolonizace kořenů semenáčků stromů (Sheldrake et al. 2017). Zvýšení dostupnosti dusíku pro kořeny rostlin tedy může vést ke snížení transportu uhlíku k arbuskulárně mykorhizní houbě (Olsson et al. 2005), což by mohlo negativně ovlivnit arbuskulárně mykorhizní mykoheterotrofní rostliny.

3.4. Specifita mykoheterotrofních rostlin k symbiotickým houbám

Přítomnost správných symbiotických hub je nezbytným předpokladem pro výskyt zcela mykoheterotrofních rostlin a je tedy možné, že by rozšíření hub mohlo určovat rozšíření těchto rostlin (Gomes et al. 2019a). V dalším textu proto představím informace, které o specifitě mykorhizních interakcí pojednávají. Obligátně mykoheterotrofní rostliny mohou asociovat se třemi různými ekologickými skupinami hub, a to s arbuskulárně mykorhizními, ektomykorhizními a saprotrofními houbami (Ogura-Tsujita et al. 2021a). V případě prvních dvou skupin je nezbytné napojení symbiotické houby na živé autotrofní rostliny, které poskytují uhlík (Ogura-Tsujita et al. 2021a). Saprotrofní houby si umí uhlík obstarat samy z odumřelých organismů (Merckx 2013). Proto pojednám o těchto třech skupinách ve třech oddělených kapitolách.

3.4.1. Arbuskulárně mykorhizní houby

Kořeny plně mykoheterotrofních rostlin rodu *Thismia* asociují s úzkou škálou arbuskulárně mykorhizních hub rodu *Rhizophagus* (*Glomeraceae*), a to i přes odlišnosti v rostlinných společenstvech nebo oddělení geografickými bariérami bránícími jejich šíření (Gomes et al. 2017a; Merckx et al. 2017). Houbové komunity asociující s těmito zcela mykoheterotrofními rostlinami jsou více specializované než komunity hub autotrofních arbuskulárně mykorhizních rostlin ze stejných lokalit. Avšak i ty mezi sebou vykazují větší specifitu než jaká je pozorována u arbuskulárně mykorhizních hub nalezených na stejných lokalitách v půdě (Gomes et al. 2017a). Specifický výběr konkrétních linií mykorhizních hub na různých lokalitách tedy není způsoben jejich nedostatkem (Gomes et al. 2017a). I přes specifitu asociací je rod

Thismia schopen recentní diversifikace a šíření díky širokému geografickému výskytu hostitelských arbuskulárně mykorhizních hub (Merckx et al. 2017).

Rostlina *Petrosavia sakurarii* z čeledi *Petrosaviaceae* asociuje s úzkou linií arbuskulárně mykorhizních hub v linii *Glomus* skupiny A. Tato rostlina roste v Japonsku a většina jejího známého výskytu je na plantážích cypřišku tupolistého (*Chamaecyparis obtusa*) z čeledi cypřišovitě (*Cupressaceae*) v jehož kořenech 44 % detekovaných houbových sekvencí tvoří houby z dotyčné úzké linie *Glomus* skupiny A asociující s *Petrosavia sakurarii* (Yamato et al. 2011). Četnost asociující houby je pro tyto rostliny patrně důležitá, protože lokalita se stovkami zástupců na 100 m² obsahovala v kořenech okolních rostlin úzkou linií asociujících hub z 54,9 %, zatímco lokalita s méně než 10 jedinci na 100 m² pouze z 13,2 %. V malém prostorovém měřítku však četnost asociující houby s počtem stvolů *Petrosavia sakurarii* nekoreluje (Yamato et al. 2016).

Ve Francouzské Guyaně rostou rostliny *Dictyostega orobanchoides* (*Burmanniaceae*) a *Voyria aphylla* (*Gentianaceae*) na stejné lokalitě. Houby asociující s rostlinou *Dictyostega orobanchoides* patří do úzké linie *Glomus* skupiny A, a pouze jedna nalezená sekvence patří do jiné linie *Glomus* skupiny A. U rostlin *Voyria aphylla* asociující houby patřily buď do *Glomus* skupiny A nebo do jedné linie z čeledi *Gigasporaceae*, ale jednotlivé rostliny vždy měly v kořenech pouze jednu čeleď hub (Merckx et al. 2010). Z toho vyplývá, že i houby z čeledi *Gigasporaceae* jsou schopné přenosu uhlíku do plně mykoheterotrofních rostlin (Merckx et al. 2012). Přestože *Dictyostega orobanchoides* a *Voyria aphylla* rostly na stejné lokalitě, tak mezi těmito rostlinami nebyl žádný překryv v asociovaných houbách, ani jejich liniích. Z toho lze vyvodit, že asociace hub s rostlinou nejsou založeny pouze na dostupnosti hub asociujících s obligátně mykoheterotrofními rostlinami na dané lokalitě (Merckx et al. 2010). Specifitu čeledi hořcovité (*Gentianaceae*) ke konkrétním skupinám hub *Glomus* lze najít i v Brazílii u rodu *Voyriella*, kde tyto houby tvoří přes 90 % sekvencí získaných z kořenů rostliny *Voyriella parviflora* (Braga et al. 2023). Rod *Glomus* byl v rostlinách nalezen také za přítomnosti rodů hub *Acaulospora* (*Acaulosporaceae*) a *Scutellospora* (*Gigasporaceae*), které tvořily až 7 % hub nalezených v kořenech rostliny. Rod *Glomus* byl v těchto rostlinách zastoupen několika genotypy, z nichž část patřila do úzké linie, jejíž zástupci byli hojní ve všech sebraných jedincích (Braga et al. 2023).

Vysokou specifitu vykazují také rostliny *Burmania nepalensis* a *Burmania itoana* z čeledi olachnovité (*Burmanniaceae*), kdy každá z nich vykazuje specifitu k jednomu fylotypu hub z čeledi *Glomus* skupiny A (Ogura-Tsujita et al. 2013). V Japonsku, v podrostech s častým výskytem kryptomerie japonské (*Cryptomeria japonica*) se vyskytují *Burmania championii* a *Burmania cryptopetala*, které také asociují s houbami *Glomus* skupiny A. Získané sekvence z těchto rostlin je možné fylogeneticky rozdělit do osmi linií. *Burmania championii* asociuje s houbami ze všech těchto linií, zatímco *Burmania cryptopetala* pouze se třemi. Jednotlivé rostliny obou druhů často obsahují houbové komunity složené z několika linií hub *Glomus* skupiny A. Celkem byly nalezeny čtyři společné

sekvence hub ze dvou fylogenetických linií pro obě rostliny. Překryv zástupců hub v obou druzích rostlin nicméně může být mnohem větší, protože řád *Glomerales* obsahuje vícejaderné organismy, ve kterých se SSU sekvence v jedné spoře mohou lišit až o 3 %. Možnost asociace s více větvemi hub, i když jen v jedné skupině *Glomus* skupiny A, může vysvětlovat široké geografické rozšíření některých plně mykoheterotrofních rostlin jako například *Burmania championii* (Suetsugu et al. 2014). Rostliny rodu *Oxygyne* a *Burmania nepalensis* jsou kolonizovány houbami z úzké větve čeledi *Glomeraceae*. Porovnání sekvencí hub získaných z těchto rostlin se záznamy z databází přineslo zjištění, že jsou podobné s houbami vyskytujícími se u rodu *Thismia* a *Afrothismia*, přičemž některé asociující houby jsou dokonce pro všechny tyto rody společné. Autoři také z databází zjistili, že hlavní asociující houby s rodem *Oxygyne* lze najít po celém světě v nejrůznějších ekosystémech včetně oblastí zasažených lidskou činností (Suetsugu et al. 2022). Přitom se především v případě rodu *Oxygyne* jedná o velice vzácné rostliny s malým areálem výskytu.

Houby asociující s obligátně mykoheterotrofními rostlinami rodu *Arachnitis* z čeledi *Corsiaceae* patří do tří čeledí z kmene *Glomeromycota* a to *Glomeraceae*, *Acaulosporaceae* a *Claroideoglomeraceae*. Renny et al. (2017) popisují, že jediný exemplář rostliny zpravidla obsahuje zástupce jediné čeledi hub a zdaleka nejčastěji jde o čeleď *Glomeraceae*, které náleží 95,5 % získaných sekvencí. Jen výjimečně, a to v případě dvou rostlin, byly v kořenech jedné rostliny rodu *Arachnitis* identifikovány houby náležející dvěma čeledím, a to čeledi *Glomeraceae* a *Claroideoglomeraceae*, což ukazuje, že rostliny rodu *Arachnitis* mohou kombinovat více čeledí hub zároveň. Ze získaných sekvencí patřilo 84,1 % hub do konkrétní fylogenetické skupiny *Glomeraceae* spojené s rodem *Arachnitis*. V případě čeledi *Glomeraceae* mohou rostliny obsahovat ve svých kořenech houby až ze tří různých fylogenetických skupin zároveň, z nichž ale takřka vždy jedna patří do konkrétní fylogenetické skupiny čeledi *Glomeraceae* spojené s rodem *Arachnitis*. Rostliny asociované s čeledí *Claroideoglomeraceae* se vyskytly pouze na dvou velmi vzdálených lokalitách, jedna v Bolívii a druhá v Andsko-Patagonské oblasti. Z výše uvedeného tedy vyplývá, že *Arachnitis* i přesto, že asociuje s širším spektrem hub, vykazuje preference k jedné určité linii hub (Renny et al. 2017).

U 20 druhů plně mykoheterotrofních rostlin z čeledí olachnovité (*Burmanniaceae*), hořcovité (*Gentianaceae*) a *Triuridaceae* bylo nalezeno u jednotlivých druhů od 2 do 42 operačních taxonomických jednotek hub z oddělení *Glomeromycota*. Čtrnáct z těchto druhů asociovalo s velkým množstvím různých hub, a to s více než polovinou pozorované fylogenetické diverzity (Gomes et al. 2017b). Zcela mykoheterotrofní rostliny asociují s dostupnými houbami, ale preferují ty, které jsou propojené s větším množstvím různých okolních autotrofních rostlin. Zároveň různé houby asociující s konkrétními zcela mykoheterotrofními rostlinami měly často překryv mezi autotrofními hostiteli (Gomes et al. 2022). Na místech výskytu více druhů obligátně mykoheterotrofních rostlin se diverzita asociujících hub u plně mykoheterotrofních rostlin zvyšuje, patrně jako důsledek překryvu asociujících hub mezi zcela mykoheterotrofními rostlinami (Gomes et al. 2017b).

Rostliny asociující s houbami linie *Glomus* skupiny A lze najít i v Africe, kde v jihozápadním Kamerunu roste 5 druhů rodu *Afrothismia* (*Thismiaceae*), *Sciaphila ledermannii* (*Triuridaceae*), *Kupea martinetegei* (*Triuridaceae*) a *Burmania hexaptera* olachnovité (*Burmanniaceae*) (Merckx & Bidartondo 2008). Přestože všech osm druhů rostlin asociuje s houbami linie *Glomus* skupiny A a pět těchto rostlin je navzájem blízce příbuzných v jediném rodě *Afrothismia*, tak překryv v jednotlivých sekvencích hub pozorován není. Pět druhů rodu *Afrothismia* asociuje s pěti blízce příbuznými liniemi asociujících hub a byla zde pozorována opožděná kospeciace s asociujícími houbami. To znamená, že po adaptaci předka rostlin na blízce příbuznou větev arbuskulárně mykorhizních hub následovala specializace na konkrétní houby a fylogeneze těchto rostlin koresponduje s fylogenezí s nimi asociujících hub (Merckx & Bidartondo 2008).

3.4.2. Ektomykorhizní houby

Houby, které asociují s plně mykoheterotrofními orchidejemi patří do čeledi *Russulaceae* a *Thelephoraceae*. Nejvíce studovaným rodem plně mykoheterotrofních orchidejí asociujícím s druhou zmíněnou čeledí je korálice (*Corallorhiza*). Druh *Corallorhiza odontorhiza* vytváří mykorhizu převážně s rodem *Tomentella* (McCormick et al. 2009). Na kořenech jsou patrné ektomykorhizní špičky a zhruba 40 % z nich obsahuje houby rodu *Tomentella*, a to jak v oblastech s malou, tak velkou hustotou jedinců *Corallorhiza odontorhiza*. Plochy, kde se vyskytovalo více rostlin *Corallorhiza odontorhiza* nicméně obsahovaly více ektomykorhizních špiček než plochy s méně zástupci, a tedy se v nich nacházelo celkem i více ektomykorhizních špiček houby rodu *Tomentella*. Mohlo by zde tedy docházet k limitaci výskytu rostliny *Corallorhiza odontorhiza* kvůli četnosti hub preferovaných touto rostlinou (McCormick et al. 2009). Klíčení semen v protokormy bylo u *Corallorhiza odontorhiza* nejvyšší v místech, kde rostla v nejvyšších počtech, ale některá semena vyklíčila i v místech, kde se rostlina objevila jen zřídka nebo vůbec ne (McCormick et al. 2009). Zástupci *Tomentella*, včetně těch preferovaných rostlinou *Corallorhiza odontorhiza*, se vyskytovali po celé studované ploše se všemi dostupnými ektomykorhizními stromy. Závislost výskytu této houby na jejích hostitelských rostlinách tedy není nejspíše limitujícím faktorem rozšíření této rostliny. Další rostlina asociující s větví v čeledi hub *Thelephoraceae* je *Cephalanthera austinae* (Taylor & Bruns 1997).

Naproti tomu *Corallorhiza maculata* asociuje s houbami z čeledi *Russulaceae*, které byly nalezeny také v okolí rostlin *Cephalanthera austinae*, ale neasociovaly s nimi (Taylor & Bruns 1997). Mezi rostliny asociující s houbovou čeledí *Russulaceae* patří také *Corallorhiza mertensiana*, která však s *Corallorhiza maculata* žádné druhy hub nesdílí, přestože na některých místech obě tyto rostliny rostou promíchaně pospolu (Lee Taylor & Bruns 1999). U rostliny *Corallorhiza maculata* bylo nalezeno okolo 20 druhů asociujících hub, z nichž některé se vyskytovaly na lokalitách jen zřídka a některé na nich převládaly, zatímco jiné asociovaly pouze s jedním nebo několika málo jedinci (Lee Taylor & Bruns 1999; Taylor et al. 2004). Dále na lokalitách těchto rostlin byli nalezeni další zástupci rodu *Russula*, s nimiž žádná z rostlin na lokalitě neasociovala. Druhy asociujících hub se nepřekrývaly v lesích

tvořených duby s lesy tvořenými jehličnany, což značí, že skladba lesa má velký vliv na výskyt konkrétního druhu houby. Překryv v družích hub také chyběl mezi žlutými a červenohnědými barevnými variantami *Corallorhiza maculata* na lokalitě kde rostly promíchaně pospolu (Lee Taylor & Bruns 1999). Specifické houby využívané rostlinami *Corallorhiza* asociují s širokým spektrem hostitelských dřevin, a vyskytují se i na řadě lokalit bez mykoheterotrofních orchidejí (Taylor et al. 2004).

Ektomykorhizní orchideje nalezneme i v tropech, kde například v Thajsku rostou *Aphyllorchis montana*, *Aphyllorchis caudata* a *Cephalanthera exigua* (Roy et al. 2009). Většina ektomykorhizních hub nalezených v kořenech rostlin *Cephalanthera exigua* patřila k čeledi *Thelephoraceae*. Naopak další dvě rostliny *Aphyllorchis montana* a *Aphyllorchis caudata* už takovou specifitu nevykazovaly a ani sekvence hub z jedné rostliny se k sobě fylogeneticky příliš neshlukovaly. Nejčastěji tyto dvě rostliny obsahovaly ektomykorhizní houby z čeledí *Russulaceae* a *Thelephoraceae* z nichž většina byla nalezena pouze u jedné rostliny a pokud se nějaká vyskytla vícekrát, tak její nálezy byly ze stejné populace rostlin (Roy et al. 2009).

Houby asociující s podčeledí *Monotropoideae* z čeledi vřesovcovité (*Ericaceae*) patří mezi linie stopkovýtusných hub (*Basidiomycetes*) s obligátně ektomykorhizními zástupci (Bidartondo & Bruns 2002). S rostlinami *Monotropa hypopithys*, *Pityopus californicus* a *Allotropa virgata* asociují houby z rodu čirůvka (*Tricholoma*) (Bidartondo & Bruns 2002). Rostlina *Allotropa virgata* asociuje pouze se skupinou hub druhů *Tricholoma magnivelare*, zatímco *Monotropa hypopithys* a *Pityopus californicus* asociují se skupinami více druhů (Bidartondo & Bruns 2002). *Monotropa hypopythis*, nejrozšířenější zástupce podčeledi *Monotropoideae*, asociuje s rodem *Tricholoma* jak v Eurasii, tak v Americe a vytváří zde fylogeneticky odlišné linie (Bidartondo & Bruns 2001). V Eurasii je možné vyčlenit ještě švédskou linii, která se vyskytuje ve Švédsku. Švédská linie se vyskytuje společně se zbytkem eurasijské linie pouze v jižním Švédsku, kde obě linie asociují s jinými skupinami druhů hub. U této rostliny je také možné tvrdit, že cílí na více vzdálené skupiny druhů hub ze stejného rodu *Tricholoma*, které se specializují na různé linie autotrofních rostlin (Bidartondo & Bruns 2002). S rostlinou *Pleurospora fimbriolata* asociují houby z čeledi stročkovcotvaré (*Gomphales*), přesněji skupina druhů *Gautieria monticola*. *Monotropopsis odorata* a *Hemitomes congestum* asociují s čeledí plesňákovcové (*Thelephorales*). S rostlinami *Monotropa uniflora* a *Monotropastrum humile* asociují houby čeledi holubinkotvaré (*Russulales*) (Bidartondo & Bruns 2001). Semena rostliny *Monotropa uniflora* nejlépe klíčila a vyvíjela se v dospělou rostlinu, pokud byla kolonizována houbou totožnou s houbou mateřské rostliny. Zároveň ale semena rostliny asociované s houbou *Russula brevipes* z jedné lokality na jiné lokalitě klíčila nejlépe s houbou *Russula vesca*, která asociovala s rostlinami *Monotropa uniflora* na této druhé lokalitě. Semena těchto rostlin na některých lokalitách také klíčila i s liniemi rodu *Russula*, které u dospělých rostlin nikdy nebyly nalezeny (Bidartondo & Bruns 2005).

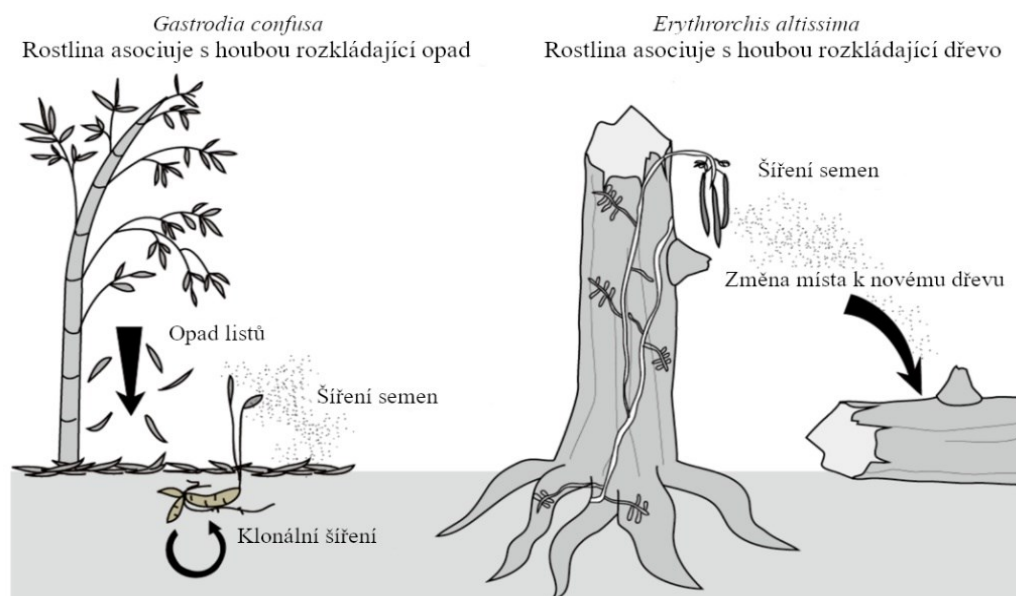
Rostliny *Pterospora andromeda* a *Sarcodes sanguinea* asociují s houbami *Rhizopogon* sect. *Amylopogon*, každá se skupinami dvou druhů (Bidartondo & Bruns 2001). Přesto, že obě rostliny rostou na stejných místech blízko sebe, tak v přírodě u nich překryv asociujících hub nebyl nalezen (Bruns & Read 2000; Bidartondo & Bruns 2002). Blízký výskyt není znám jen u těchto dvou rostlin, ale celkem o osmi druzích z této podčeledi se v severní Americe ví, že často rostou velmi blízko u sebe. Navíc, žádné dva druhy rostlin podčeledi Monotropoideae v přírodě mezi sebou asociující houby nesdílejí (Bidartondo & Bruns 2001). *In vitro* experiment ukázal, že semena nemusí být v přímém kontaktu s houbami k tomu, aby vyklíčila, ale pouze v jejich blízkosti, což naznačuje, že houba do svého okolí může vylučovat látku stimulující klíčení těchto rostlin (Bruns & Read 2000). Semena v *in vitro* kultuře i v *in vivo* experimentu u obou druhů klíčila v přítomnosti asociujících hub od obou těchto druhů rostlin, ale rostlina navazovala mykorhizní asociaci s houbou pouze v případě, že byla totožná s asociací mateřské rostliny (Bruns & Read 2000; Bidartondo & Bruns 2005). To ukazuje, že semena vykazují při klíčení menší specifitu k houbám než vyklíčené rostliny (Bruns & Read 2000). Na příkladu houby *Rhizopogon ellенаe* v okolí rostliny *Sarcodes sanguinea* lze ukázat další zajímavé poznatky o specifitě v podčeledi *Monotropoideae*. Tato ektomykorhizní houba se vyskytuje ve velkém množství na ektomykorhizních špičkách jedle nádherné (*Abies magnifica*) v bezprostředním okolí rostliny (do 10 cm) a následně její výskyt prudce klesá, přičemž 5 m od rostliny se už nevyskytuje. Autoři zde nabízejí hypotézu, že přítomnost mykoheterotrofní rostliny může podporovat růst asociované houby na daném místě, protože ektomykorhizní kořeny jedle s houbou více rostou okolo vyvíjející se mykoheterotrofní rostliny a jsou větší než u jiných druhů rodu *Rhizopogon* neasociujících s rostlinou *Sarcodes* na jiných místech (Bidartondo et al. 2000). Lze shrnout, že semena rostlin podčeledi *Monotropoideae* klíčí v přítomnosti druhově konkrétní úzké linie hub a specifita dospělých rostlin může být ještě větší (Bidartondo & Bruns 2005). Nabízí se zde tedy domněnka, že specifita monotropoidní asociace není dána prostředím ani dostupností hub, ale spíše přímými interakcemi mezi rostlinou a houbou (Bidartondo & Bruns 2001).

3.4.3. Saprotrofní houby

Uhlík, který rostliny získávají od saprotrofních hub, nepochází z aktuálně probíhající fotosyntézy rostlin, ale z rozkladu odumřelé organické hmoty (Merckx 2013). Tuto možnost získání uhlíku potvrzuje i obohacení těchto plně mykoheterotrofních rostlin o ^{14}C , protože zatímco autotrofní a ektomykorhizní mykoheterotrofní rostliny mají obsah ^{14}C obdobný, tak mykoheterotrofní rostliny využívající saprotrofní houby mají obsah tohoto uhlíku větší (Suetsugu et al. 2020). Mezi rostliny využívající saprotrofní houby patří 28 druhů z 10 rodů čeledi vstavačovité (*Orchidaceae*), kde se úplná mykoheterotrofní asociace se saprotrofními houbami v evoluci vyvinula nezávisle minimálně devětkrát (Ogura-Tsujita et al. 2021a). Tyto zcela mykoheterotrofní rostliny lze dělit podle typu materiálu, ze kterého asociované saprotrofní houby získávají uhlík (Ogura-Tsujita et al. 2021b).

Prvním typem materiálu je opad, z něhož získává uhlík prostřednictvím hub například *Gastrodia confusa* (Obrázek 3). Podzemní část této rostliny je tvořena hlízou, která vytváří hlízy dceřiné, jimiž se může klonálně rozmnožovat. Klonálně vzniklé rostliny pak kvetou v místě původní rostliny v dalších letech. Pozorovaný výskyt této rostliny v prostředích s velkou akumulací opadu nabízí hypotézu, že jsou tyto rostliny limitovány četností svých hub a jimi dodávaného uhlíku (Ogura-Tsujita et al. 2021b). Pokud porovnáme *Gastrodia confusa* s *Gastrodia nipponica* a *Gastrodia pubilabiata* zjistíme, že *Gastrodia confusa* se na rozdíl od svých příbuzných vyskytuje pouze v ekosystémech tvořených porosty bambusu *Phyllostachys edulis* a *Phyllostachys reticulata* z čeledi lipnicovité (*Poaceae*). Další dva druhy se vyskytují i na plantážích kryptomerie japonské (*Cryptomeria japonica*) a v lesích tvořených stromy rodu *Castanopsis* z čeledi bukovité (*Fagaceae*). Rostlinu *Gastrodia pubilabiata* nalezneme i na plantážích rostlin *Zelkova serrata* z čeledi jilmovité (*Ulmaceae*) (Kinoshita et al. 2016; Ogura-Tsujita et al. 2021b). Všechny tři druhy rostlin sdílely houby řádů *Mycenaceae* a *Marasmiaceae*, ale na úrovni druhů byl pro všechny tři druhy rostlin společný pouze jeden druh houby rodu *Mycena*. Houbové komunity asociované s rodem *Gastrodia* jsou výrazně odlišné v porostech bambusu od porostů rodu *Castanopsis* a *Cryptomeria*, což může značit jejich jedinečnost, obzvláště pokud vezmeme v potaz, že tři druhy hub rodu *Mycena* asociující s rostlinami se vyskytovaly pouze v rostlinách vyskytujících se v porostech bambusu. Navíc, podrosty stromů rodů *Castanopsis*, *Cryptomeria* a *Zelkova* se mezi sebou ve složení houbových komunit výrazně neodlišují. Odlišnost izolovaných houbových komunit asociovaných s rodem *Gastrodia* v prostředích s různou vegetací mohla být jedním z faktorů speciace tohoto rodu. Rostlina *Gastrodia nipponica* jako jediná z těchto tří druhů asociovala jak se saprotrofními tak i s ektomykorhizními houbami. Kromě saprotrofních řádů hub *Mycenaceae* a *Marasmiaceae* tato rostlina asociovala také s ektomykorhizními řády hub *Russulaceae* a *Sebacinaceae*. Tyto ektomykorhizní řády asociují se stromy rodu *Castanopsis*, v jejichž přítomnosti se *Gastrodia nipponica* často vyskytuje (Kinoshita et al. 2016). Většina hub, které rozkládají opad a asociují s obligátně mykoheterotrofními orchidejemi, patří do řádu lupenotvaré (*Agaricales*). Z tohoto řádu mezi hlavní partnery mykotrofních rostlin patří čeledi *Mycenaceae*, *Marasmiaceae* a *Omphalotaceae* (Ogura-Tsujita et al. 2021a). Zajímavý je také vztah mezi rostlinou *Wulfschlaegelia calcarata* a skladbou opadu, neboť v oblasti jejího výskytu měly v opadu větší procentuální zastoupení listy opadavého stromu *Buchenavia tetraphylla* (dnes *Terminalia tetraphylla*) z čeledi uzlencovité (*Combretaceae*). Vrchol období kvetení této orchideje je během června a července v době, kdy je opadu z tohoto stromu nejvíce, protože k opadání dochází na konci suchého období v březnu a dubnu. Lze tedy říci, že orchidej kvete nejvíce v období, kdy listy z tohoto stromu poskytují největší množství potencionálního substrátu pro její houbu (Bergman et al. 2006).

Druhým typem saprotrofních hub jsou ty, které rozkládají dřevo (Obrázek 3). Asociuje s nimi například *Erythrorchis altissima* z čeledi vstavačovitě (*Orchidaceae*), který porůstá stromy jako nezelná popínavá rostlina (Ogura-Tsujita et al. 2021b). Stonky této rostliny mají životnost od jednoho do čtyř let a průměrně přežívají okolo dvou let. Většina stonků zahyne do roka od vykvetení a po jejich odumření následná regenerace z podzemních orgánů téměř neprobíhá. Jako hostitelské stromy byly



Obrázek 3. Životní strategie rostlin asociujících se saprotrofními houbami. V levo je *Gastrodia confusa*, příklad rostliny asociující s houbami rozkládajícími opad. V pravo je *Erythrorchis altissima*, příklad rostliny asociující s houbami rozkládajícími dřevo (převzato a upraveno podle Ogura-Tsujita et al. 2021b).

identifikovány především padlé a stojící odumřelé stromy vícero druhů (8), z nichž některé převládají (Ogura-Tsujita et al. 2021b). U hostitelských stromů je často pozorován střední až silný stupeň rozkladu (3. a 4. stupeň z klasifikace rozkladu hostitelských stromů (Fukasawa et al. 2009)), který se postupně během let u kontrolovaných hostitelských stromů zvyšuje (Ogura-Tsujita et al. 2018; Ogura-Tsujita et al. 2021b). Nabízí se možnost asociace s houbami využívajícími dřevo v určitém stádiu rozkladu. Bylo by pak možné předpokládat, že se tyto rostliny vyskytují pouze spolu s houbami specializovanými na určité stupně rozkladu dřeva a po vymizení potravy pro houby spolu s nimi zmizí. Ještě před svým vymizením ale vyprodukují semena, která se mohou dostat na další stanoviště s potencionálně vhodným materiálem a houbou (Ogura-Tsujita et al. 2021b). Žádná souvislost mezi stupněm rozkladu a druhem houby však zjištěna nebyla (Ogura-Tsujita et al. 2018). Důležitým zdrojem materiálu pro houby rostliny *Erythrorchis altissima* může být i mrtvé dřevo v podzemní části stromů (Ogura-Tsujita et al. 2021b). Na 6 lokalitách bylo nalezeno v kořenech této rostliny 9 řádů hub. Organizační taxonomické jednotky se často lišily i mezi jedinci na jedné lokalitě. Mezi všemi šesti lokalitami byl však nalezen pouze jeden společný druh houby rodu *Phlebia* na dvou lokalitách. V podzemních kořenech rostlin *Erythrorchis altissima* byly nalezeny jak houby saprotrofní, ektomykorhizní tak i houby orchideoidní a u dvou jedinců i ektomykorhizní a saprotrofní typy hub najednou. Z toho tedy vyplývá, že tato rostlina je schopná

asociace s fylogeneticky širokým spektrem hub, a to i s vícero zároveň. Z pěti izolátů hub z kořenů rostlin *Erythrorchis altissima* však v *in vitro* podmínkách indukovaly klíčení pouze dva izoláty a i mezi nimi se klíčivost výrazně lišila, takže se nabízí možnost, že specifita této rostliny k houbám je vyšší u klíčících jedinců než u dospělých rostlin (Ogura-Tsujita et al. 2018). Naopak rostlinou s velmi specifickou asociací s houbou je *Eulophia zollingeri*, která, i když je široce rozšířená (Japonsko, Barma a Taiwan) v prostředích s různorodou vegetací, vždy asociuje se skupinou hub druhu *Psathyrella candolleana* (Ogura-Tsujita & Yukawa 2008). Houby rozkládající dřevo asociující s plně mykoheterotrofními orchidejemi jsou nejčastěji z řádu lupenotvaré (*Agaricales*), a to rody *Armillaria*, *Psathyrella* a *Coprinus* (Ogura-Tsujita et al. 2021a). U orchidejí asociovaných se saprotrofními houbami rozkládajícími dřevo je tedy specifita velmi různorodá, a to i u jednotlivých druhů v různém růstovém stádiu.

4. Diskuze a závěr

Obligátně mykoheterotrofní rostliny, jak již říká jejich název, jsou zcela závislé na výživě od symbiotických hub. Jejich rozšíření je tedy omezeno na místa, kde se tyto houby vyskytují. Jelikož plně mykoheterotrofní rostliny využívají převážně mykorhizní interakce mezi houbou a autotrofní rostlinou, tak tyto houby jsou limitovány rozšířením svých hostitelských autotrofních rostlin. Houby využívané zcela mykoheterotrofními rostlinami jsou buď ektomykorhizní, arbuskulární nebo saprofytické. Plně mykoheterotrofní rostliny využívající ektomykorhizu převažují v oblastech tundry a mírného pásu, zatímco rostliny využívající mykorhizu arbuskulární převažují v tropických oblastech. Sledují tak tendence v zastoupení lesů dle typu mykorhizy i přesto, že se oba typy mykorhizy vyskytují po celém světě (Gomes et al. 2019a). Patrně jsou tedy pro zcela mykoheterotrofní rostliny vhodné různé typy mykorhizy v různých podnebných pásech. Obligátně mykoheterotrofní rostliny, které asociují se saprotrofními houbami, tj. houbami získávajícími uhlík rozkladem rostlinného materiálu, se vyskytují pouze v tropech a jsou limitovány na místa s vhodným typem a stavem rozložitelného materiálu (opad nebo dřevo) (Ogura-Tsujita et al. 2021b, 2021a). Velká část obligátně mykoheterotrofních rostlin navazuje asociace pouze s konkrétními druhy, úzkými liniemi nebo operačními taxonomickými jednotkami hub (Lee Taylor & Bruns 1999; Bidartondo & Bruns 2005; Ogura-Tsujita & Yukawa 2008; Merckx & Bidartondo 2008; Suetsugu et al. 2022). Rozšíření těchto specifických hub může být do určité míry limitující, avšak řada studií ukazuje, že s mykoheterotrofními rostlinami asociující houby se vyskytují i mimo lokality těchto rostlin, takže pouhé omezení geografickým výskytem těchto hub nejspíše není dostatečné k vysvětlení rozšíření těchto rostlin (Merckx et al. 2017). Důležitou roli by zde mohla hrát jejich nerovnoměrná četnost a prostorové rozložení na jednotlivých lokalitách (McCormick et al. 2009; Yamato et al. 2016). Výskyt zcela mykoheterotrofních rostlin, jejich symbiotických hub i asociujících autotrofních rostlin je omezen také fyzikálními a chemickými vlastnostmi půdy. Z těchto vlastností může být důležitý zejména vliv množství a formy fosforu, dusíku a draslíku nebo hodnota pH. Plně mykoheterotrofní rostliny preferují půdy s nízkým obsahem dostupného fosforu a anorganického dusíku, zejména ve formě dusičnanů (Sheldrake et al. 2017; Gomes et al. 2019b). Dostupnost těchto

minerálních látek pro autotrofní rostliny může snižovat jejich závislost na mykorhizních houbách, ty pak nemusí získat dostatek uhlíku z fotosyntézy svých autotrofních rostlinných hostitelů, a tudíž pak nemají dostatek uhlíku ani pro s nimi asociované zcela mykoheterotrofní rostliny (Sheldrake et al. 2017). Preference míst s nízkou dostupností fosforu a dusičnanů byla nicméně pozorována i u iniciálně mykoheterotrofních rostlin asociujících se saprotrofními houbami (Dijk & Eck 1995; Figura et al. 2020), a tak je možné, že mechanismus vlivu minerálních látek na plně mykoheterotrofní rostliny bude jiný.

Místa, kde se zcela mykoheterotrofní rostliny vyskytují, mají navíc řadu dalších společných vlastností. Tato místa většinou bývají stinná a vlhká a často se jedná o lesní podrosty v tropech i v mírném pásu. Patrně je pro obligátně mykoheterotrofní rostliny výhodná nižší konkurence autotrofních rostlin, které ke svému životu potřebují světlo (Leake 1994; Gomes et al. 2019a). Nicméně existují také druhy zcela mykoheterotrofních rostlin rostoucí na sušších a světlejších stanovištích (Cribb et al. 1995; Cheek & Williams 1999; Bougoure et al. 2008). Vliv na výskyt plně mykoheterotrofních rostlin i s nimi asociujících hub má také průběh klimatických podmínek, zejména pak teplota a úhrn srážek, které určují kolik rostlin v daný rok vykvete a vytvoří plody (McCormick et al. 2009; Renny et al. 2017).

Rozšíření rostlin také může být limitované šířením semen. Semena zcela mykoheterotrofních rostlin jsou velmi malá, produkovaná ve velkém množství a připomínají prach. Taková semena jsou vhodná k šíření vzduchem, ale ve stinných a vlhkých prostředích lesního podrostu nemusí být pohyb vzduchu dostatečný (Ibisch et al. 1996). U řady plně mykoheterotrofních rostlin se proto vyvinuly adaptace usnadňující šíření semen vzduchem jako prodloužení květního stvolu nebo stopky, anebo šíří semena jiným způsobem (Pedersen et al. 2005; Ogura-Tsujita et al. 2021b). Nejvýznamnějšími alternativami k šíření vzduchem jsou u obligátně mykoheterotrofních rostlin šíření vodou nebo pomocí zvířat (Wapstra et al. 2005). Šíření vodou, zejména pomocí kapek deště, je vhodné na kratší vzdálenosti a vede k výskytu ve shlucích (Coelho et al. 2021). K šíření pomocí živočichů dochází nejčastěji endozoochorně a umožňuje dostat se na velké vzdálenosti, obzvláště pokud jde o ptáky (Suetsugu et al. 2015). Avšak i přes tyto adaptace tyto rostliny mohou být značně limitovány v možnosti dostat se na potenciálně vhodné místo, protože taková vhodná místa mohou být řídce rozptýlena v prostoru. V praxi může být důležitá také skutečnost, že u mykoheterotrofních rostlin jsou viditelné pouze stvoly s květy a plody. Po zbytek svého života jsou rostliny skryté v půdě a opadu, proto je místo jejich výskytu potřeba navštívit ve vhodném ročním období klimaticky příznivého roku (Cheek & Williams 1999; Gomes et al. 2017b).

Na závěr lze říci, že výskyt zcela mykoheterotrofních rostlin je omezen na místa, která splňují řadu konkrétních faktorů. Tyto faktory jsou spojeny jak přímo s mykoheterotrofními rostlinami, tak také s organismy, na kterých jsou závislé, tj. konkrétní mykorhizní houby a jejich hostitelské rostliny. Důležitá je zde nejen jejich přítomnost, ale také dobré fungování mykorhizní interakce mezi nimi, na

kteře jsou plně mykoheterotrofní rostliny závislé. Tento funkční vztah pak závisí na řadě dalších faktorů spojených zejména s klimatem a vlastnostmi půdy, které však mají zároveň i vliv přímo na zcela mykoheterotrofní rostliny a jejich semena. Semena, ač malá, lehká, a zdánlivě dobře širitelná, nemají vřdy ve svém prostředí vhodně podmínky k šíření na velké vzdálenosti do příhodných míst. Tato okolnost by mohla vysvětlovat jejich absenci na řadě potenciálně vhodných míst. Další studium faktorů, které mají vliv na rozšíření obligátně mykoheterotrofních rostlin, může přispět k ochraně těchto často ohrožených rostlin. Poznání jejich způsobu života a faktorů, který jej ovlivňují by mohlo také významně přispět k možnosti jejich úspěšné kultivace mimo místa přirozeného výskytu. Zcela mykoheterotrofní rostliny využíváním mykorhizy ve vlastní prospěch také nabízejí zajímavé možnosti studia mykorrhizních interakcí.

5. Použitá literatura

Amador GJ, Yamada Y, McCurley M, Hu DL (2013) Splash-cup plants accelerate raindrops to disperse seeds. *J R Soc Interface* 10:20120880. <https://doi.org/10.1098/rsif.2012.0880>

*Arditti J, Ghani AKA (2000) Tansley Review No. 110.: Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytol* 145:367–421. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x>

Bergman E, Ackerman JD, Thompson J, Zimmerman JK (2006) Land-use History Affects the Distribution of the Saprophytic Orchid *Wulfschlaegelia calcarata* in Puerto Rico's Tabonuco Forest ¹. *Biotropica* 38:492–499. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00167.x>

Bidartondo MI, Kretzer AM, Pine EM, Bruns TD (2000) High root concentration and uneven ectomycorrhizal diversity near *Sarcodes sanguinea* (*Ericaceae*): a cheater that stimulates its victims? *Am J Bot* 87:1783–1788. <https://doi.org/10.2307/2656829>

Bidartondo MI, Bruns TD (2001) Extreme specificity in epiparasitic *Monotropoideae* (*Ericaceae*): widespread phylogenetic and geographical structure. *Mol Ecol* 10:2285–2295. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01358.x>

Bidartondo MI, Bruns TD (2002) Fine-level mycorrhizal specificity in the *Monotropoideae* (*Ericaceae*): specificity for fungal species groups. *Mol Ecol* 11:557–569. <https://doi.org/10.1046/j.0962-1083.2001.01443.x>

Bidartondo MI, Bruns TD (2005) On the origins of extreme mycorrhizal specificity in the *Monotropoideae* (*Ericaceae*): performance trade-offs during seed germination and seedling development. *Mol Ecol* 14:1549–1560. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02503.x>

Bougoure J, Brundrett M, Brown A, Grierson PF (2008) Habitat characteristics of the rare underground orchid *Rhizanthella gardneri*. *Aust J Bot* 56:501–511. <https://doi.org/10.1071/BT08031>

Braga JGB, De Novais CB, Diniz PP, et al (2023) Association of mycoheterotrophic *Gentianaceae* with specific *Glomus* lineages. *Mycorrhiza* 33:249–256. <https://doi.org/10.1007/s00572-023-01121-9>

Bruns TD, Read DJ (2000) *In vitro* germination of nonphotosynthetic, myco-heterotrophic plants stimulated by fungi isolated from the adult plants. *New Phytol* 148:335–342. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00766.x>

Cheek, M., & Williams, S. (1999). A review of African saprophytic flowering plants. In Timberlake J. & Kativu S. (Ed.), *African plants: Biodiversity, Taxonomy and Uses* (s. 39–49). Royal botanic gardens, Kew.

Coelho CP, Sousa IP, Silva GE, et al (2021) Ombrohydrochory in *Thismia panamensis* (Standley) Jonk: a mycoheterotrophic species in Brazilian Cerrado forests. *Plant Biol* 23:630–635. <https://doi.org/10.1111/plb.13250>

Condit R, Engelbrecht BMJ, Pino D, et al (2013) Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *Proc Natl Acad Sci* 110:5064–5068. <https://doi.org/10.1073/pnas.1218042110>

Corrales A, Koch RA, Vasco-Palacios AM, et al (2022) Diversity and distribution of tropical ectomycorrhizal fungi. *Mycologia* 114:919–933. <https://doi.org/10.1080/00275514.2022.2115284>

*Courty P-E, Buée M, Diedhiou AG, et al (2010) The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. *Soil Biol Biochem* 42:679–698. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.12.006>

Cribb PJ, Wilkin P, Clements M (1995) *Corsiaceae*: A New Family for the Falkland Islands. *Kew Bull* 50:171–172. <https://doi.org/10.2307/4114626>

Dijk E, Eck N (1995) Axenic *in vitro* nitrogen and phosphorus responses of some Dutch marsh orchids. *New Phytol* 131:353–359. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb03071.x>

*Dixon KW, Christenhusz MJM (2018) Flowering in darkness: a new species of subterranean orchid *Rhizanthella* (*Orchidaceae*; *Orchidoideae*; *Diurideae*) from Western Australia. *Phytotaxa* 334:75–79. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.334.1.12>

*Eriksson O, Kainulainen K (2011) The evolutionary ecology of dust seeds. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 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* 22:21–29. <https://doi.org/10.1111/plb.13044>

Fukasawa Y, Osono T, Takeda H (2009) Dynamics of physicochemical properties and occurrence of fungal fruit bodies during decomposition of coarse woody debris of *Fagus crenata*. J For Res 14:20–29. <https://doi.org/10.1007/s10310-008-0098-0>

Givnish TJ, Pires JC, Graham SW, et al (2005) Repeated evolution of net venation and fleshy fruits among monocots in shaded habitats confirms *a priori* predictions: evidence from an *ndhF* phylogeny. Proc R Soc B Biol Sci 272:1481–1490. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3067>

Gomes SIF, Aguirre-Gutiérrez J, Bidartondo MI, Merckx VSFT (2017a) Arbuscular mycorrhizal interactions of mycoheterotrophic *Thismia* are more specialized than in autotrophic plants. New Phytol 213:1418–1427. <https://doi.org/10.1111/nph.14249>

Gomes SIF, Merckx VSFT, Saavedra S (2017b) Fungal-host diversity among mycoheterotrophic plants increases proportionally to their fungal-host overlap. Ecol Evol 7:3623–3630. <https://doi.org/10.1002/ece3.2974>

Gomes SIF, Van Bodegom PM, Merckx VSFT, Soudzilovskaia NA (2019a) Global distribution patterns of mycoheterotrophy. Glob Ecol Biogeogr 28:1133–1145. <https://doi.org/10.1111/geb.12920>

Gomes SIF, Van Bodegom PM, Merckx VSFT, Soudzilovskaia NadejdaA (2019b) Environmental drivers for cheaters of arbuscular mycorrhizal symbiosis in tropical rainforests. New Phytol 223:1575–1583. <https://doi.org/10.1111/nph.15876>

Gomes SIF, Fortuna MA, Bascompte J, Merckx VSFT (2022) Mycoheterotrophic plants preferentially target arbuscular mycorrhizal fungi that are highly connected to autotrophic plants. New Phytol 235:2034–2045. <https://doi.org/10.1111/nph.18310>

Groenendijk J, van Dulmen A, Bouman F (1997) The “forest floor” saprophytes *Voyria spruceana* and *V. aphylla* (*Gentianaceae*) growing as epiphytes in Colombian Amazonia. Ecotropica 3:129–131

Han JY, Xiao H, Gao J (2016) Seasonal dynamics of mycorrhizal fungi in *Paphiopedilum spicerianum* (Rchb. f) Pfitzer — A critically endangered orchid from China. Glob Ecol Conserv 6:327–338. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.03.011>

Ibisch PL, Neinhuis C, Patricia Rojas N (1996) On the biology, biogeography, and taxonomy of *Arachnitis* Phil. nom. cons. (*Corsiaceae*) in respect to a new record from Bolivia. Willdenowia 26:321–332. <https://doi.org/10.3372/wi.26.2616>

Jacquemyn H, Merckx VSFT (2019) Mycorrhizal symbioses and the evolution of trophic modes in plants. J Ecol 107:1567–1581. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13165>

Kinoshita A, Ogura-Tsujita Y, Umata H, et al (2016) How do fungal partners affect the evolution and habitat preferences of mycoheterotrophic plants? A case study in *Gastrodia*. *Am J Bot* 103:207–220. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500082>

Kuiter R, Findlater-Smith MJ (2017) Initial Observations on the Pollination of *Corybas* (*Orchidaceae*) by Fungus-gnats (Diptera: Sciaroidea). *Aquat Photogr Seaford – Short Pap* 5

*Leake JR (1994) Tansley Review No. 69. The Biology of Myco-Heterotrophic ('Saprophytic') Plants. *New Phytol* 127:171–216

Lee Taylor D, Bruns TD (1999) Population, habitat and genetic correlates of mycorrhizal specialization in the 'cheating' orchids *Corallorhiza maculata* and *C. mertensiana*. *Mol Ecol* 8:1719–1732. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00760.x>

Li Y, Ru B, Zhang Y, Wan D (2024) The complete mitochondrial genome of *Hypsipetes amaurotis* (*Passeriformes: Pycnonotidae*). *Mitochondrial DNA Part B* 9:483–487. <https://doi.org/10.1080/23802359.2024.2338266>

Maas PJM, RübSamen T (1986) *Triuridaceae*. *Flora Neotropica Monograph* 40. New York Botanical Garden, New York

Maas PJM, Ruyters P (1986) *Voyria* and *Voyriella* (Saprophytic *Gentianaceae*). *Flora Neotropica Monograph* 41. New York Botanical Garden, New York

Maas-van De Kamer H, van Benthem J, Snelders HCM, RübSamen T (1986) *Burmanniaceae*. *Flora Neotropica Monograph* 42. New York Botanical Garden, New York

Martin AC (1946) The Comparative Internal Morphology of Seeds. *Am Midl Nat* 36:513–660. <https://doi.org/10.2307/2421457>

McCormick MK, Whigham DF, O'Neill JP, et al (2009) Abundance and distribution of *Corallorhiza odontorhiza* reflect variations in climate and ectomycorrhizae. *Ecol Monogr* 79:619–635. <https://doi.org/10.1890/08-0729.1>

Merckx VSFT, Bidartondo MI (2008) Breakdown and delayed cospeciation in the arbuscular mycorrhizal mutualism. *Proc R Soc B Biol Sci* 275:1029–1035. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1622>

*Merckx VSFT, Freudenstein JV (2010) Evolution of mycoheterotrophy in plants: a phylogenetic perspective. *New Phytol* 185:605–609. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03155.x>

Merckx VSFT, Stöckel M, Fleischmann A, et al (2010) ¹⁵N and ¹³C natural abundance of two mycoheterotrophic and a putative partially mycoheterotrophic species associated with arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 188:590–596. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03365.x>

Merckx VSFT, Janssens SB, Hynson NA, et al (2012) Mycoheterotrophic interactions are not limited to a narrow phylogenetic range of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mol Ecol* 21:1524–1532. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05472.x>

*Merckx VSFT (2013) Mycoheterotrophy: An Introduction. In: Merckx VSFT (ed) *Mycoheterotrophy*. Springer New York, New York, NY, pp 1–17

*Merckx VSFT, Freudenstein JV, Kissling J, et al (2013a) Taxonomy and Classification. In: Merckx VSFT (ed) *Mycoheterotrophy*. Springer New York, New York, NY, pp 19–101

*Merckx VSFT, Mennes CB, Peay KG, Geml J (2013b) Evolution and Diversification. In: Merckx VSFT (ed) *Mycoheterotrophy*. Springer New York, New York, NY, pp 215–244

Merckx VSFT, Gomes SIF, Wapstra M, et al (2017) The biogeographical history of the interaction between mycoheterotrophic *Thismia* (Thismiaceae) plants and mycorrhizal *Rhizophagus* (Glomeraceae) fungi. *J Biogeogr* 44:1869–1879. <https://doi.org/10.1111/jbi.12994>

Nakanishi H (2002) Splash seed dispersal by raindrops. *Ecol Res* 17:663–671. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2002.00524.x>

Ogura-Tsujita Y, Yukawa T (2008) High mycorrhizal specificity in a widespread mycoheterotrophic plant, *Eulophia zollingeri* (Orchidaceae). *Am J Bot* 95:93–97. <https://doi.org/10.3732/ajb.95.1.93>

Ogura-Tsujita Y, Umata H, Yukawa T (2013) High mycorrhizal specificity in the mycoheterotrophic *Burmanniea nepalensis* and *B. itoana* (Burmanniaceae). *Mycoscience* 54:444–448. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2013.02.004>

Ogura-Tsujita Y, Gebauer G, Xu H, et al (2018) The giant mycoheterotrophic orchid *Erythrorchis altissima* is associated mainly with a divergent set of wood-decaying fungi. *Mol Ecol* 27:1324–1337. <https://doi.org/10.1111/mec.14524>

*Ogura-Tsujita Y, Yukawa T, Kinoshita A (2021a) Evolutionary histories and mycorrhizal associations of mycoheterotrophic plants dependent on saprotrophic fungi. *J Plant Res* 134:19–41. <https://doi.org/10.1007/s10265-020-01244-6>

Ogura-Tsujita Y, Tetsuka K, Tagane S, et al (2021b) Differing Life-History Strategies of Two Mycoheterotrophic Orchid Species Associated with Leaf Litter- and Wood-Decaying Fungi. *Diversity* 13:161. <https://doi.org/10.3390/d13040161>

Olson AR (1980) SEED MORPHOLOGY OF *MONOTROPA UNIFLORA* L. (ERICACEAE). *Am J Bot* 67:968–974. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1980.tb07728.x>

Olsson PA, Burleigh SH, Van Aarle IM (2005) The influence of external nitrogen on carbon allocation to *Glomus intraradices* in monoxenic arbuscular mycorrhiza. *New Phytol* 168:677–686. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01532.x>

Pedersen HA, Santi W, Somran S, Sawitree S (2005) Breeding system, post-pollination growth, and seed dispersal in *Gastrodia exilis* (*Orchidaceae*). *Siam Society Natural History Bulletin* 9–26

Phillips RP, Brzostek E, Midgley MG (2013) The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon–nutrient couplings in temperate forests. *New Phytol* 199:41–51. <https://doi.org/10.1111/nph.12221>

Prada CM, Turner BL, Dalling JW (2022) Growth responses of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal seedlings to low soil nitrogen availability in a tropical montane forest. *Funct Ecol* 36:107–119. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13901>

Ranade-Malvi U (2011) Interaction of micronutrients with major nutrients with special reference to potassium. *Karnataka J Agric Sci* 24:106–109

*Rasmussen HN (1995) *Terrestrial Orchids from Seed to Mycotrophic Plant*. Cambridge Univ. Press, Cambridge

Renny M, Acosta MC, Cofré N, et al (2017) Genetic diversity patterns of arbuscular mycorrhizal fungi associated with the mycoheterotroph *Arachnitis uniflora* Phil. (*Corsiaceae*). *Ann Bot* 119:1279–1294. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx023>

Roy M, Watthana S, Stier A, et al (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>

Roy M, Schimann H, Braga-Neto R, et al (2016) Diversity and Distribution of Ectomycorrhizal Fungi from Amazonian Lowland White-sand Forests in Brazil and French Guiana. *Biotropica* 48:90–100. <https://doi.org/10.1111/btp.12297>

Sheldrake M, Rosenstock NP, Revillini D, et al (2017) A phosphorus threshold for mycoheterotrophic plants in tropical forests. *Proc R Soc B Biol Sci* 284:20162093. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2093>

Steidinger BS, Crowther TW, Liang J, et al (2019) Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses. *Nature* 569:404–408. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1128-0>

Stone BC (1980) Rediscovery of *Thismia clavigera* (Becc.) F.v.M. (*Burmanniaceae*). *Blumea Biodivers Evol Biogeogr Plants* 26:419–425

Suetsugu K, Kawakita A, Kato M (2014) Evidence for specificity to *Glomus* group Ab in two Asian mycoheterotrophic *Burmannia* species. *Plant Species Biol* 29:57–64. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2012.00387.x>

Suetsugu K, Kawakita A, Kato M (2015) Avian seed dispersal in a mycoheterotrophic orchid *Cyrtosia septentrionalis*. *Nat Plants* 1:15052. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.52>

Suetsugu K, Shitara T, Yamawo A (2017) Seed dispersal by ants in the fully mycoheterotrophic plant *Sciaphila secundiflora* (*Triuridaceae*). *J Asia-Pac Entomol* 20:914–917. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2017.06.011>

Suetsugu K (2018a) Seed dispersal in the mycoheterotrophic orchid *Yoania japonica* : Further evidence for endozoochory by camel crickets. *Plant Biol* 20:707–712. <https://doi.org/10.1111/plb.12731>

Suetsugu K (2018b) Independent recruitment of a novel seed dispersal system by camel crickets in achlorophyllous plants. *New Phytol* 217:828–835. <https://doi.org/10.1111/nph.14859>

Suetsugu K, Matsubayashi J, Tayasu I (2020) 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, Okada H, Hirota SK, Suyama Y (2022) Evolutionary history of mycorrhizal associations between Japanese *Oxygyne* (*Thismiaceae*) species and *Glomeraceae* fungi. *New Phytol* 235:836–841. <https://doi.org/10.1111/nph.18163>

Taylor DL, Bruns TD (1997) Independent, specialized invasions of ectomycorrhizal mutualism by two nonphotosynthetic orchids. *Proc Natl Acad Sci* 94:4510–4515. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.9.4510>

Taylor DL, Bruns TD, Hodges SA (2004) Evidence for mycorrhizal races in a cheating orchid. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 271:35–43. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2557>

Turner BL (2008) Resource partitioning for soil phosphorus: a hypothesis. *J Ecol* 96:698–702. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01384.x>

Van Der Linde S, Suz LM, Orme CDL, et al (2018) Environment and host as large-scale controls of ectomycorrhizal fungi. *Nature* 558:243–248. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0189-9>

Verkerke W (1985) Ovules and Seeds of the *Polygalaceae*. *J Arnold Arbor* 66:353–394. <https://doi.org/10.5962/p.185931>

Wapstra M, French B, Davies N, et al (2005) A BRIGHT LIGHT ON THE DARK FOREST FLOOR: OBSERVATIONS ON FAIRY LANTERNS *THISMIA RODWAYI* F.MUELL. (*BURMANNIACEAE*) IN TASMANIAN FORESTS. *Tasman Nat* 127:2–18

Yamato M, Yagame T, Shimomura N, et al (2011) Specific arbuscular mycorrhizal fungi associated with non-photosynthetic *Petrosavia sakurarii* (*Petrosaviaceae*). *Mycorrhiza* 21:631–639. <https://doi.org/10.1007/s00572-011-0373-3>

Yamato M, Takahashi H, Shimono A, et al (2016) Distribution of *Petrosavia sakurarii* (*Petrosaviaceae*), a rare mycoheterotrophic plant, may be determined by the abundance of its mycobionts. *Mycorrhiza* 26:417–427. <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0680-9>

* Sekundární zdroje