



王琦

吉林农业大学二级教授，植物保护学院菌物学方向带头人，中国菌物学会理事，吉林省食药菌协会副会长，国务院政府特殊津贴获得者。从事黏菌、菌物资源等研究，在《Mycological Progress》《International Journal of Biological Macromolecules》等国内外期刊发表论文 100 余篇，获国家自然科学基金二等奖、教育部高等学校科技进步奖一等奖等 5 项。主编或参编著作 7 部。

黏菌个体发育特征及其与系统发育关联的研究进展

李姝 王琦[✉] 李玉

吉林农业大学食药菌教育部工程研究中心 吉林 长春 130118

摘要：黏菌作为真核生物“树冠”中的原始类群，是研究真核生物演化模式的重要分支。本文通过对黏菌在生活史不同阶段的生物学特征、行为与相关发育机制综述，展现了黏菌多样的细胞发生模式。通过对黏菌与变形虫门其他类群的系统发育关系进行阐述，比较了各类群间的同源特征，进一步说明了黏菌的个体发育特征与系统发育关联，为黏菌类群的演化研究提供理论支持。

关键词：变形鞭毛虫，原生质团，子实体，运动性，信号网络

[引用本文] 李姝, 王琦, 李玉, 2021. 黏菌个体发育特征及其与系统发育关联的研究进展. 菌物学报, 40(2): 282-293

Li S, Wang Q, Li Y, 2021. Research advances in ontogenic characteristics associated with phylogeny of myxomycetes. Mycosystema, 40(2): 282-293

Research advances in ontogenic characteristics associated with phylogeny of myxomycetes

LI Shu WANG Qi[✉] LI Yu

Engineering Research Center of Chinese Ministry of Education for Edible and Medicinal Fungi, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118, China

Abstract: For the purposes of revealing a variety of cytogenetic patterns of myxomycetes, research advances in biological characteristics, behaviors and related developmental

基金项目：国家自然科学基金（31770011）

Supported by the National Natural Science Foundation of China (31770011).

✉ Corresponding author. E-mail: qwang@jlau.edu.cn

ORCID: Wang Qi (0000-0002-9431-7281)

Received: 2020-05-20, accepted: 2020-06-24

mechanisms of myxomycetes at different stages of life cycle are reviewed. In addition, the phylogenetic relationship between myxomycetes and other groups of Amoebozoa is described, and the homologous characteristics in the various taxonomical groups are compared. The relationship between the ontogenic characteristics and phylogeny of myxomycetes is also expounded.

Key words: amoebflagellate, plasmodium, fruiting body, motility, signal network

黏菌 Myxomycetes 是一类广泛分布在陆地生态系统中的真核生物，在黏菌的生活史中，不仅具有类似动物可爬行摄食的营养阶段——变形鞭毛虫、原生质团，也具有一种类似真菌的繁殖阶段——子实体。由于黏菌营养体与繁殖体截然不同的结构特征，黏菌曾因归于真菌界还是原生动物界而引发争议（李玉等 2008）。

动物、植物和真菌作为多细胞真核生物的传统三界，构成了几乎所有可见的生物圈（Mora *et al.* 2011）。剩余的真核生物被组合成原生生物，包含了许多不同的谱系，大部分是单细胞生物（Pawlowski *et al.* 2012）。变形虫门 Amoebozoa 是原生生物中第三大类的变形虫类群（Cavalier-Smith 1998），也是研究真核生物系统发育和演化历史中关键类群（Cavalier-Smith *et al.* 2014），数量可能超过 2 400 种（Pawlowski *et al.* 2012），其中，黏菌是变形虫门下物种最为丰富的类群，物种数量近 1 000 种（Lado 2005-2020）。

黏菌作为真核生物生命之树中的原始类群（Baldauf & Doolittle 1997），是研究真核生物演化的重要分支（Baldauf 2003; Adl *et al.* 2012; Walker & Stephenson 2016）。黏菌的个体发育过程反映了真核生物从单细胞向多细胞模式演化的不同分支，黏菌从变形鞭毛虫到子实体的多种发育形式与形态差异，也体现了黏菌类群的同源性与适应性。基于黏菌生活史进行的细胞发育、

生物行为等研究，加深了研究者对黏菌系统学的认识与理解。本文在黏菌的个体发育研究与黏菌在变形虫门的大尺度系统发育研究背景下，梳理黏菌生物学特征、行为与相关功能机制，阐述黏菌多样的发育模式，以期黏菌类群的演化研究提供参考。

1 黏菌的个体发育研究

早在 19 世纪中期，de Bary（1887）就开展了黏菌生活史的详细研究，并通过大量实验来揭示了黏菌形态发生和生长发育的各个阶段，并对黏菌子实体的两种发育方式和基本繁殖方式作了详尽描述，这是有关黏菌个体发育研究最早的科学观察记录。目前，全世界已有百余种黏菌完成了生活史研究，覆盖了 5 目 9 科 25 属（Clark 1995; 戴丹等 2019）。

在黏菌的生活史中，黏菌孢子萌发后产生单细胞单核的变形鞭毛虫，变形鞭毛虫经过有丝分裂建立大量群体，通过配子融合的有性繁殖与无性繁殖（Collins 1980, 1981），形成单细胞多核的原生质团，并在适宜的环境条件下，原生质团发育为一个或多个具有孢子结构的子实体，完成生命周期。变形鞭毛虫与原生质团是两种不同形态的黏菌营养生长阶段（Martin *et al.* 1983），在不利条件下两者可以进入休眠状态，分别形成微囊与菌核，并在适宜条件下恢复成变形鞭毛虫或原生质团，休眠状态对于黏菌在某些栖息环境中的持续生存非常重

要 (Stephenson *et al.* 2008)。

宏观的生物学特征反映了黏菌生活史各阶段细胞形态和生活行为、功能的规律与差异,为黏菌的细胞学、发育学、遗传学等研究奠定了基础。

1.1 单细胞的变形鞭毛虫

典型的黏菌孢子为球形结构,孢子的大小、表面纹饰、形状、颜色是黏菌物种鉴定的重要参考特征,黏菌孢子表面刺状或网状的纹饰表现出不同程度的疏水性 (Hoppe & Schwippert 2014)。依靠风力传播是孢子扩散的主要方式,此外,昆虫也是孢子分散的重要载体 (Sugiura *et al.* 2019)。

孢子在有利条件下萌发,产生变形鞭毛虫,并具有 3 个替代阶段:黏变形体(myxamoeba)、游动胞(swarm cell)、微囊(cyst)。通过诱导形成可逆的鞭毛,变形鞭毛虫可以在游动胞和黏变形体状态下互相转变 (Koevenig 1964; Haskins 1978),并在不良环境中形成微囊进行休眠 (Raub & Aldrich 1982)。黏菌游动胞具有鞭毛,在不同物种间可出现单鞭毛、双鞭毛及多鞭毛形式 (Elliott 1949; Haskins 1978),游动胞的运动与由 ATP 诱导的微丝与微管活动相关 (Uyeda & Furuya 1989)。黏变形体细胞内分为外质和内质两个部分,外质粘滞性较大,呈凝胶状态;内质颗粒较多,粘滞性较小。透明外质结构对黏变形体的运动方式具有一定影响,当透明外质较厚难以形成典型的伪足时,黏变形体移动速度较慢,表现为滑动式运动;当黏变形体没有透明外质时,运动过程中形成叶状或丝状伪足,表现为爬行式或流动式运动 (李晨等 2013; 杨天雪等 2018)。

在模式物种多头绒泡菌 *Physarum polycephalum* 中,变形鞭毛虫在形态转变时细胞表面“脊”包含的肌动蛋白会显著地重新分布 (Pagh & Adelman 1988),当变形

鞭毛虫形成具有鞭毛的游动胞时发生 $\alpha 3$ -微管蛋白的表达 (Green & Dove 1984)。在绒泡菌的黏变形体、游动胞和原生质团 3 种类型的细胞中,用于编码几种 α -微管蛋白的 *altA* 基因均发生了差异表达,其中,在游动胞中检测到的 *altA* 基因表达峰值比黏变形体高 14 倍,而原生质团中 *altA* 基因表达峰值水平比黏变形体低 5 倍,*altA* 基因的表达模式和编码 α -微管蛋白的预测氨基酸序列表明,*altA* 是翻译后乙酰化的底物,产生黏变形体和游动胞中特有的 $\alpha 3$ -微管蛋白亚型 (Cunningham *et al.* 1993)。虽然黏菌在其生命周期中仅显示出几种相对简单的细胞类型,包括黏变形体、游动胞和原生质团,但其中的微管蛋白基因家族的复杂性可与果蝇相媲美 (Paul *et al.* 1992)。

此外,黏菌的变形鞭毛虫阶段也被应用于黏菌繁殖系统的研究。在黏菌孢子萌发后释放出单核变形鞭毛虫,经过有丝分裂后产生大量的克隆群体,变形鞭毛虫在达到临界细胞密度后 (Shipley & Holt 1982) 进行融合 (Bailey *et al.* 1990),产生二倍体合子 (Clark & Haskins 2010, 2013)。另外,如果变形鞭毛虫自身为二倍体时 (Clark & Haskins 2013),可直接发育成原生质团而无需质配和核配,这一现象可能源自孢子形成过程中阻滞减数分裂的无融合生殖系统 (Clark & Haskins 2010)。二倍体合子或二倍体变形鞭毛虫在发育为原生质团时,其细胞膜上经历了许多生化变化 (Ross & Shipley 1973) 和一系列的细胞核有丝分裂 (而非细胞分裂)。以上发育过程兼容了变形鞭毛虫之间通过配子融合的有性繁殖与无性繁殖过程 (Collins 1980, 1981)。

当多个环境因素对种群进行选择时,有性繁殖可以将不同遗传背景的有利信息通过重组整合,达到更快适应新环境的效

果,因此,有性繁殖的方式更有利于种群适应自然界的复杂环境(Luijckx *et al.* 2017)。黏菌纲中存在众多世界广布物种,部分广布种对复杂多样的环境适应范围极广,结合黏菌生物种间复杂的生殖系统(Clark & Haskins 2010),黏菌的有性繁殖背景是否是影响黏菌全球性分布的主要原因,还有待进一步研究,这种兼具有性与无性的繁殖模式,可能会为真核生物有性繁殖行为提供新的研究视角。

1.2 多核单细胞的原质团

原生质团是黏菌营养生长时期的主要存在形式,也是黏菌最具代表性的阶段性形态,黏菌的原生质团分为3类:原始型、显型和隐型(Alexopoulos 1960)。原生质团是由一层薄的质膜和胶黏质鞘包被着的原生质,鞘上有微纤丝,原生质团包含着小颗粒、液泡和其他物体(Kamiya 1950)。原生质管可细分为3个不同的层:黏液层(富含粘多糖的液体鞘)(Kessler 1982)、外质层(高度气化区域,包含了生物体的大部分细胞骨架)和内质层(生物体的流体动力学核心,细胞质通过该核心快速移动)(Wohlfarth-Bottermann 1979; 王晓丽等 2007)。原生质团内包裹着许多细胞核,这些细胞核具有精确的周期性同步有丝分裂(Guttes *et al.* 1959),每个个体的细胞核数目可超过 10^8 个(Pierron 1986),原生质团的细胞核大部分集中在代谢最活跃的前缘区域,细胞核似乎锚定在肌动蛋白网络上并在其上运输(Mayne *et al.* 2014)。作为一种真核细胞,原生质团细胞内包含质膜、细胞核、线粒体、食物液泡、收缩液泡、内质网、核糖体、高尔基体以及色素颗粒。其中,线粒体具有典型的原生动物管状脊结构(Dugus & Bath 1962)。

原生质团中的细胞质通过管状网络有节奏地往复流动,循环细胞内养分和化学信

号,并形成假足,使黏菌原生质团能够在周围导航并对环境做出反应(Dussutour *et al.* 2010),从周围环境中寻找、吞噬、吸收有机物质。当原生质膜接触食物颗粒时,接触食物部分的原生质团不再前进,其相邻区域继续移动并将颗粒包裹,最终形成封闭的食物液泡(Camp 1937)。在营养物被提取之后,通过与摄食相反的过程来排出食物液泡。黏菌原质团胞外分泌物与运动相关,原质团小囊泡随原生质流动被运至原质团前缘,通过胞吐作用向原质团外分泌成为细胞外基质(Sesaki & Ogiwara 1997)。

黏菌的食物既有糖类和蛋白质类等有机物(Chet *et al.* 1977; Kincaid & Mansour 1978; Knowles & Carlile 1978; McClory & Coote 1985),也有细菌(Konijn & Koevenig 1971)、藻类(Lazo 1961)、蓝藻、真菌孢子和菌丝(Stephenson & Stempen 1994)等生物体。独立的黏菌原生质团能够通过选择性觅食,维持碳源和氮源营养的平衡,这种现象对于土壤的生态功能、养分循环和固碳作用都具有重要意义(Dussutour *et al.* 2010)。黏菌原生质团的趋向行为与流动网脉的连接也受到关注并展开了多项相关研究:黏菌可以找到穿过迷宫的最短路径找到食物(Nakagaki *et al.* 2000);预测周期性事件的发生时间(Saigusa *et al.* 2008);解决多目标觅食问题(Latty & Beekman 2010)等。

黏菌原生质团可以根据各个部分的综合信息来做出行为决策,必须具有传递信息并汇总各类信息源的行为机制(Alim *et al.* 2013b)。在原生质团中,分子信号和营养物质浓度信息可以通过流动的细胞质在管状网络快速发送,迅速分布在整个原生质团内,原生质团利用蠕动驱动细胞质流传递移动信号,并通过收缩模式适应细胞质流量,从而优化了整个生物体的运输,同时,还整

体移动了原生质团,这种对流体流量的控制可能是黏菌原生质团协调增长和行为的关键 (Alim *et al.* 2013a)。营养物质可以触发原生质团信号分子的释放,信号分子通过流体流动,但同时由于原生质团前进时的收缩幅度导致了原生质团局部加厚,从而限制了流动的产生,信号分子启动反馈回路以实现其自身的运动。这种机制解释了蠕动波对生物体大小的适应性以及黏菌找到食物来源之间最短路径的能力。一个简单的反馈似乎引起黏菌的复杂行为,并且相同的机制可能在成千上万具有相似行为的其他物种中起作用 (Alim *et al.* 2017)。

细胞大小通过决定细胞器的规模、影响细胞表面运输,从根本上影响所有生物合成过程 (Chan & Marshall 2010; Goehring & Hyman 2012),进而影响细胞的迁移 (Saadoun *et al.* 2005; Stroka *et al.* 2014)、活性 (Bush *et al.* 2005; McGrail *et al.* 2015)、增殖 (Tzur *et al.* 2009)、分化 (Good *et al.* 2013)、衰老 (Neurohr *et al.* 2019)、极性和不对称分裂 (Hubatsch *et al.* 2019) 等生命活动。虽然很多研究发现了影响细胞大小的基因变异与分子调控 (Turner *et al.* 2012; Schmoller *et al.* 2015),但是机体控制细胞大小的机制仍不完善。从变形鞭毛虫到原生质团,黏菌的细胞大小会跨越几个数量级,相较于多细胞生物需要严格调节细胞大小,原生质团为适应外部环境变化可调整细胞形态与大小,并同时提供了有效的通讯网络与协作功能,在细胞发育演化的分支,黏菌展示了一种区别于多细胞生物的机体协作方式,而这种生长模式的调控机制还有待进一步研究。

1.3 多孢子结构的子实体

黏菌子实体是鉴定的关键形态因素,黏菌子实体个体通常较小,但有些特征接近于高等真菌。同时,黏菌子实体展现了

黏菌的形态与发育方式上的多样性,主要分为孢囊、联囊体、复囊体和假复囊体 4 种类型 (李玉等 2008)。根据发网菌目黏菌与其他腹黏菌在子实体发育方式上的明显差异,建立了发网菌亚纲 (Ross 1973),这一分类方案至今仍得到认可。此外,除了子实层下型 (subhyphothallic type) 与子实层上型 (epihyphothallic type) 的发育方式,还存在第 3 种 *Echinostelium* 的发育方式:原始型原生质团的中心向上隆起球状结构,并逐渐在锥形的纤维质菌柄顶部升高,孢囊内的囊轴与孢丝为菌柄的延续 (Haskins 1971),研究者认为这种发育方式可能是其他类型的祖先特征 (Clark & Haskins 2014)。

大部分黏菌原生质团可以通过饥饿 (Camp 1937) 和光照 (Gray 1938) 条件的诱导,发育形成子实体,此外,生长环境的 pH、温度也对子实体的结实率产生影响 (Gray 1939; 谷硕等 2011)。在子实体逐渐成熟的过程中,孢囊内部也进行减数分裂,形成孢子及其他附属结构,如囊被、孢丝、石灰质等 (Wilson & Ross 1955)。

在光诱导的研究中,子实体形成最为有效的诱导波长为 310–500nm (Daniel & Rusch 1962)。多头绒泡菌 *P. polycephalum* 的孢子形成和光回避 (photoavoidance) 反应在 UVC (近 270nm)、UVA (近 350nm)、蓝光 (近 460nm) 及红光 (近 750nm) 下均有响应,其原生质团中可能至少有 4 个不同的光系统 (Nakagaki *et al.* 1996)。通过比较饥饿后的多头绒泡菌 *P. polycephalum* 原生质团在红光与远红光照射后,670nm 处的光可逆吸光度变化,证实了黏菌中存在一种植物色素类的光感受器,多头绒泡菌 *P. polycephalum* 的孢子形成可以由远红色/红色可逆的植物色素引发 (Marwan 2003)。在多头绒泡菌 *P. polycephalum* 光诱导形成孢子前后,发现表

达基因中最明显下调的基因与 DNA 修复、细胞分裂、细胞迁移抑制和钙释放有关,而高度上调基因则参与了细胞死亡、细胞极化、完整性维持和分化。另外,在上调的转录本之间与细胞死亡相关的转录本被过度代表。这些变化与肌动蛋白结合蛋白的网络有关,该蛋白由光诱导前后受不同调控的基因编码 (Barrantes *et al.* 2010)。

生物对光的感知与反馈,是体现生物对环境变化适应性的重要因素。虽然黏菌在子实体的发育过程中可以对多种波长的光信号感应并产生响应,但黏菌中仍有部分物种如鳞钙皮菌 *Didymium squamulosum* 不需要自然光刺激即可形成子实体 (Zhu *et al.* 2019),可见黏菌不同物种、菌株间对光诱导的需求存在着差异,形成这种现象的原因目前还未报道,在研究外源光信号对机体调控的同时,不同个体内源的生物钟也应给予深入挖掘。

2 黏菌个体发育和形态学特征与系统发育的关联

黏菌个体发育的不同类型体现了系统发育的各个环节不同阶段和不同分支,推动了黏菌分类系统的研究 (陈双林和李玉 1997)。de Bary (1887) 根据黏菌兼具的真菌与动物两种属性,提出黏菌与原生动物关系更密切,强调了黏菌的动物属性。由此,关于黏菌的系统发育与起源研究接踵而至,为黏菌的深层系统学研究提供了丰富的理论基础。

2.1 黏菌类群的系统关系

广义的黏菌包括网柄菌、黏菌和原柄菌 3 个类群,在黏菌的系统发育研究中,核糖体基因树显示黏菌和网柄菌是不相关的早期分支谱系,但基于肌动蛋白和 β -微管蛋白构建的系统发育树将它们置于一个大

的分支,成为与动物、真菌进化枝密切相关的独立连贯群 (Baldauf & Palmer 1993; Keeling & Doolittle 1996)。在延伸因子 EF-1 α 基因的系统发育关系中支持黏菌纲作为一个单系,与其他物种相比,黏菌与网柄菌之间的关系最为密切 (Baldauf *et al.* 1996)。系统发育研究也将这种连贯的黏菌组合置于多细胞真核生物中,与绿色植物相比,与动物和真菌的关系更为密切,黏菌应该被放置在真核生物的“树冠” (Baldauf & Doolittle 1997; Baldauf *et al.* 2000)。在分子系统发育关系支持下,黏菌被认为是原生动物界变形虫门内的单系分类单元 (Cavalier-Smith 1998; Adl *et al.* 2012; Ruggiero *et al.* 2015)。

黏菌和网柄菌通常具有多孢子的子实体,但它们是否相关或独立于不同的单细胞祖先还存在争议,而具有单孢子子实体的原柄菌可能是黏菌纲与典型变形虫之间的进化中间体。在 18S rRNA 和/或 EF-1 α 基因黏菌及其相关物种的系统发育研究中,分析结果支持网柄菌、黏菌和鹅绒菌 *Ceratiomyxa fructiculosa* 为单系群,而原柄菌虽然属于变形虫门,但与不形成子实体的阿米巴 *Variosea* 纲关系接近,且不是单系群。由于网柄菌、黏菌和鹅绒菌 *C. fructiculosa* 内的所有物种都存在多核二倍体合子,3 个类群的共同特征可能是合子中细胞核分裂后暂停细胞分裂,由此,推测其祖先可能已经进化出具有多孢子的子实体结构 (Fiore-Donno *et al.* 2010)。黏菌中也划分为深色孢子与浅色孢子两个分支,其中的基础物种的子实体几乎都具有柄,因此,黏菌的祖先形态可能具柄结构,并且从原柄菌到黏菌可能绘制了一个连续的演化路径,此外,是否存在鞭毛不是划分更高级原生动物的分类标准 (Fiore-Donno *et al.* 2010),而第二鞭毛作为基本形态特征的出现可能是黏菌的亚型性状 (Cavalier-Smith *et*

al. 2004)。

2.2 黏菌与变形虫门类群的同源特征

在由 325 个基因构建的变形虫门系统发育框架的分析中,变形虫超群的最后共同祖先的假设被提出:具备有性繁殖、生长鞭毛、形成孢囊型子实体,变形虫中的主要宏观进化模式似乎是由多阶段生命周期的同源性特征(包括鞭毛、有性阶段和子实体)的平行缺失引起的,而不是独立获得汇聚的特征(Kang et al. 2017)。虽然黏菌物种子实体形态多样,但黏菌的有性阶段均体现了这些同源特征的发育规律。同时,与以上特征相比,原生质团阶段的形态可能更适合反映黏菌与其他变形虫门类群的差异。

变形虫门中具有多细胞核的阿米巴营养体阶段是该群物种相对常见的现象(Adl et al. 2012)。除黏菌外,这些物种常见于原柄菌中,其中具有原生质团形态的物种经常出现在 Cavosteliida、Protosporangiida (Ceratiomyxales 和 Protosporangium) 和 Schizoplasmodiida (Spiegel et al. 1995)。除了鹅绒菌 *C. fructiculosa*, 以上这些类群中的物种的生命周期可能还包括变形鞭毛虫形态阶段,并且有迹象表明某些物种中可能存在有性阶段(Adl et al. 2012)。因此,原生质团状态可能是在许多分类单元中丢失的祖先形态,或者是在许多不同的分类单元中分别进化的形态。原生质团通常与孢子的产生有关,孢子通常提供有效的扩散方式和可以承受暂时不利条件的抗性结构。这种关系可能是由于原生质团将个体组织专门用于产生复杂的孢子体,为孢子散布在空气中提供条件。虽然一些产生孢子体的原柄菌具有单核的营养阶段,但是由于孢子形成需要变形虫中的大部分资源,因此它们的大小和形式受到很大限制;另一方面,具有原生质团的原柄菌可能产生多核单孢子、多孢子孢囊或多

个单孢子产孢单位(Adl et al. 2012)。此外,在网柄菌中阿米巴营养体通过聚集、分化从而产生孢子,形成机制有别于原柄菌与黏菌。因此,原生质团的大小通过促使多核状态下的黏菌演化出可以产生大型且包裹大量孢子的子实体结构;为黏菌分支提供了一种有效的分散机制,这在大多数其他变形虫中并不存在。这种尺寸优势也可能在生境和营养竞争方面提供竞争优势(Haskins 1990)。原生质团在营养阶段通过融合基因相同的年轻原生质团从而快速增加其质量,并产生大型且可移动的高效食物收集结构,不仅可以胜过较小生物的竞争,而且还可以摄取许多较小生物(Clark & Haskins 2015)。

借助于系统发育和遗传学研究,人们对于真核生物演化认识发生了深刻的变化。单细胞真核生物过度简化的分类系统已被起源于 10 亿年前具有大型单系真核超群的发育系统所取代(Pawlowski 2013)。黏菌作为众多谱系的一支,充分理解类群内与类群间的辐射关系,是进一步研究黏菌生态和演化的重要途径。

[REFERENCES]

- Adl SM, Simpson AG, Lane CE, Lukeš J, Bass D, Bowser SS, Brown M, Burki F, Dunthorn M, Hampl V, Heiss A, Hoppenrath M, Lara E, leGall L, Lynn DH, McManus H, Mitchell EAD, Mozley-Stanridge SE, Parfrey LW, Pawlowski J, Rueckert S, Shadwick L, Schoch C, Smirnov A, Spiegel FW, 2012. The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryote Microbiology*, 59: 429-493
- Alexopoulos CJ, 1960. Gross morphology of the plasmodium and its possible significance in the relationships among the myxomycetes. *Mycologia*, 52: 1-20
- Alim K, Amselem G, Peaudecerf F, Brenner MP,

- Pringle A, 2013a. Random network peristalsis in *Physarum polycephalum* organizes fluid flows across an individual. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 110(33): 13306-13311
- Alim K, Andrew N, Pringle A, 2013b. *Physarum*. Current Biology, 23(24): R1082-R1083
- Alim K, Andrew N, Pringle A, Brenner MP, 2017. Mechanism of signal propagation in *Physarum polycephalum*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 114(20): 5136-5141
- Bailey J, Anderson RW, Dee J, 1990. Cellular events during sexual development from amoeba to plasmodium in the slime mould *Physarum polycephalum*. Journal of General Microbiology, 136(4): 739-751
- Baldauf SL, 2003. The deep roots of eukaryotes. Science, 300: 1703-1706
- Baldauf SL, Doolittle WF, 1997. Origin and evolution of the slime molds (Mycetozoa). Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 94(22): 12007-12012
- Baldauf SL, Palmer JD, 1993. Animals and fungi are each other's closest relatives: congruent evidence from multiple proteins. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 90(24): 11558-11562
- Baldauf SL, Palmer JD, Doolittle WF, 1996. The root of the universal tree and the origin of eukaryotes based on elongation factor phylogeny. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 93(15): 7749-7754
- Baldauf SL, Roger AJ, Wenk-Siefert I, Doolittle WF, 2000. A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. Science, 290(5493): 972-977
- Barrantes I, Glockner G, Meyer S, Marwan W, 2010. Transcriptomic changes arising during light-induced sporulation in *Physarum polycephalum*. BMC Genomics, 11: 115
- Bush PG, Hodkinson PD, Hamilton GL, Hall AC, 2005. Viability and volume of *in situ* bovine articular chondrocytes-changes following a single impact and effects of medium osmolarity. Osteoarthritis Cartilage, 13: 54-65
- Camp WG, 1937. The structure and activities of the myxomycete plasmodia. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 64: 307-335
- Cavalier-Smith T, 1998. A revised six-kingdom system of life. Biological Reviews, 73: 203-266
- Cavalier-Smith T, Chao EEE, Oates B, 2004. Molecular phylogeny of Amoebozoa and the evolutionary significance of the unikont *Phalansterium*. European Journal of Protistology, 40: 21-48
- Cavalier-Smith T, Fiore-Donno AM, Chao E, Kudryavtsev A, Berney C, Snell EA, Lewis R, 2014. Multigene phylogeny resolves deep branching of Amoebozoa. Molecular Phylogenetics and Evolution, 83: 293-304
- Chan YH, Marshall WF, 2010. Scaling properties of cell and organelle size. Organogenesis, 6(2): 88-96
- Chen SL, Li Y, 1997. Review of culture and ontogenesis of myxomycetes. Journal of Jilin Agricultural University, 1: 107-113 (in Chinese)
- Chet I, Naveh A, Henis Y, 1977. Chemotaxis and movement of *Physarum polycephalum* and its responses to some neurotransmitters and psychomimetic compounds. Journal of Mechanochemistry and Cell Motility, 4(3): 177-187
- Clark J, 1995. Myxomycete reproductive systems: additional information. Mycologia, 87(6): 779-786
- Clark J, Haskins EF, 2010. Reproductive systems in the myxomycetes: a review. Mycosphere, 1(4): 337-353
- Clark J, Haskins EF, 2013. The nuclear reproductive cycle in the myxomycetes: a review. Mycosphere, 4(2): 233-248
- Clark J, Haskins EF, 2014. Sporophore morphology and development in the myxomycetes: a review.

- Mycosphere, 5(1): 153-170
- Clark J, Haskins EF, 2015. Myxomycete plasmodial biology: a review. *Mycosphere*, 6(6): 643-658
- Collins OR, 1980. Apomictic-heterothallic conversion in a myxomycete, *Didymium iridis*. *Mycologia*, 72: 1109-1116
- Collins OR, 1981. Myxomycete genetics, 1960-1981. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 97: 101-125
- Cunningham DB, Buchschacher GL Jr, Burland TG, Dove WF, Kessler D, Paul EC, 1993. Cloning and characterization of the *altA* alpha-tubulin gene of *Physarum*. *Journal of General Microbiology*, 139(1): 137-151
- Dai D, Xu XQ, Wang SY, Liang Y, Li Y, Zhang B, 2019. The life cycle of *Myxogastria*. *Journal of Fungal Research*, 17(2): 116-124 (in Chinese)
- Daniel JW, Rusch HP, 1962. Method for inducing sporulation of pure cultures of the myxomycete *Physarum polycephalum*. *Journal of Bacteriology*, 83: 234-240
- de Bary A, 1887. Comparative morphology and taxonomy of the Fungi, Mycetozoa, and Bacteria. Clarendon Press, Oxford. 1-552
- Dugus DJ, Bath JD, 1962. Electron microscopy of the slime mold *Physarum polycephalum*. *Protoplasma*, 54: 421-431
- Dussutour A, Latty T, Beekman M, Simpson SJ, 2010. Amoeboid organism solves complex nutritional challenges. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(10): 4607-4611
- Elliott EW, 1949. The swarm-cells of myxomycetes. *Mycologia*, 41: 141-170
- Fiore-Donno AM, Nikolaev SI, Nelson M, Pawlowski J, Cavalier-Smith T, Baldauf SL, 2010. Deep phylogeny and evolution of slime moulds (Mycetozoa). *Protist*, 161(1): 55-70
- Goehring NW, Hyman AA, 2012. Organelle growth control through limiting pools of cytoplasmic components. *Current Biology*, 22(9): R330-R339
- Good MC, Vahey MD, Skandarajah A, Fletcher DA, Heald R, 2013. Cytoplasmic volume modulates spindle size during embryogenesis. *Science*, 342(6160): 856-860
- Gray WD, 1938. The effect of light on the fruiting of myxomycetes. *American Journal of Botany*, 25: 511-522
- Gray WD, 1939. The relation of pH and temperature to the fruiting of *Physarum polycephalum*. *American Journal of Botany*, 26: 709-714
- Green LL, Dove WF, 1984. Tubulin proteins and RNA during the myxamoeba-flagellate transformation of *Physarum polycephalum*. *Molecular and Cellular Biology*, 4(9): 1706-1711
- Gu S, Chen XS, Zhu H, Wang Q, Li Y, 2011. Plasmodium cultivation and induced occurrence of fruiting bodies of three *Physarum* species. *Mycosystema*, 30(4): 580-586 (in Chinese)
- Guttes E, Guttes S, Rusch HP, 1959. Synchronization of mitosis by the fusion of the plasmodia of *Physarum polycephalum*. *Federation of American Society of Experimental Biology Federation Proceedings*, 18: 479
- Haskins EF, 1971. Sporophore formation in the myxomycete *Echinostelium minutum* de Bary. *Archiv für Protistenkunde*, 113: 123-130
- Haskins EF, 1978. A study of the amoeba-flagellate transformation in the slime mold *Echinostelium minutum* de Bary. *Protoplasma*, 94: 193-206
- Haskins EF, 1990. Plasmodial coalescence in *Stemonitis flavogenita* (Myxomycetes, Stemonitales). *Mycologia*, 52: 643-647
- Hoppe T, Schwippert WW, 2014. Hydrophobicity of myxomycete spores: an undescribed aspect of spore ornamentation. *Mycosphere*, 5(4): 601-606
- Hubatsch L, Peglion F, Reich JD, Rodrigues NT, Hirani N, Illukkumbura R, Goehring NW, 2019. A cell size threshold limits cell polarity and asymmetric division potential. *Nature Physics*, 15(10): 1075-1085
- Kamiya N, 1950. The rate of protoplasmic flow in the myxomycete plasmodium. I and II. *Cytologia*, 15: 183-193, 194-204

- Kang S, Tice AK, Spiegel FW, Silberman JD, Pánek T, Cepicka I, Kostka M, Kosakyan A, Alcântara DMC, Roger AJ, Shadwick LL, Smirnov A, Kudryavtsev A, Lahr DJG, Brown MW, 2017. Between a pod and a hard test: the deep evolution of Amoebae. *Molecular Biology and Evolution*, 34(9): 2258-2270
- Keeling PJ, Doolittle WF, 1996. Alpha-tubulin from early-diverging eukaryotic lineages and the evolution of the tubulin family. *Molecular Biology and Evolution*, 13(10): 1297-1305
- Kessler D, 1982. Plasmodial structure and motility. In: Aldrich HC, Daniel JW (eds.) *Cell biology of Physarum and Didymium*. Vol. 1, Chap 5. Academic Press, New York. 145-208
- Kincaid RL, Mansour E, 1978. Chemotaxis toward carbohydrates and amino acids in *Physarum polycephalum*. *Experimental Cell Research*, 116: 377-385
- Knowles DJC, Carlile MJ, 1978. The chemotactic response of plasmodia of the myxomycete *Physarum polycephalum* to sugars and related compounds. *Journal of General Microbiology*, 108: 17-25
- Koevenig JL, 1964. Studies on life cycle of *Physarum gyrosum* and other myxomycetes. *Mycologia*, 56(2): 170-184
- Konijn TM, Koevenig JL, 1971. Chemotaxis in myxomycetes or true slime molds. *Mycologia*, 63: 901-906
- Lado C, 2005-2020. An on line nomenclatural information system of Eumycetozoa. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid, Spain. <http://www.nomen.eumycetozoa.com> (February 18, 2020)
- Latty T, Beekman M, 2010. Food quality and the risk of light exposure affect patch choice decisions in the acellular slime mould *Physarum polycephalum*. *Ecology*, 91(1): 22-27
- Lazo WR, 1961. Growth of green algae with myxomycete plasmodia. *American Midland Naturalist*, 65: 381-383
- Li C, Wang XL, Wang XL, Li Y, 2013. Morphology and behavior of myxamoebae of several myxomycetes species. *Mycosystema*, 32(5): 913-918 (in Chinese)
- Li Y, Li HZ, Wang Q, Chen SL, 2008. *Flora fungorum sinicorum. Myxomycetes I*. Science Press, Beijing. 1-238 (in Chinese)
- Luijckx P, Ho EK, Gasim M, Chen S, Stanic A, Yanchus C, Kim YS, Agrawal AF, 2017. Higher rates of sex evolve during adaptation to more complex environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(3): 534-539
- Martin GW, Alexopoulos CJ, Farr ML, 1983. *The genera of myxomycetes*. University of Iowa Press, Iowa City. 1-198
- Marwan W, 2003. Detecting functional interactions in a gene and signaling network by time-resolved somatic complementation analysis. *BioEssays*, 25(10): 950-960
- Mayne R, Adamatzky A, Jones J, 2014. On the role of the plasmodial cytoskeleton in facilitating intelligent behaviour in slime mould *Physarum polycephalum*. *Communicative and Integrative Biology*, 7(1): e32097
- McClory A, Coote JG, 1985. The chemotactic response of the myxomycete *Physarum polycephalum* to amino acids, cyclic nucleotides and folic acid. *FEMS Microbiology Letters*, 26: 195-200
- McGrail DJ, McAndrews KM, Brandenburg CP, Ravikumar N, Kieu QMN, Dawson MR, 2015. Osmotic regulation is required for cancer cell survival under solid stress. *Biophysical Journal*, 109: 1334-1337
- Mora C, Tittensor DP, Adl S, Simpson AG, Worm B, 2011. How many species are there on earth and in the ocean? *PLoS Biology*, 9: e1001127
- Nakagaki T, Umemura S, Kakiuchi Y, Ueda T, 1996. Action spectrum for sporulation and photoavoidance in the plasmodium of *Physarum polycephalum*, as modified differentially by temperature and starvation. *Photochemistry*

- and Photobiology, 64(5): 859-862
- Nakagaki T, Yamada H, Tóth A, 2000. Maze-solving by an amoeboid organism. *Nature*, 407: 470
- Neurohr GE, Terry RL, Lengefeld J, Bonney M, Brittingham GP, Moretto F, Miettinen TP, Vaiteš LP, Soares LM, Paulo JA, Harper JW, Buratowski S, Manalis S, van Werven FJ, Holt LJ, Amon A, 2019. Excessive cell growth causes cytoplasm dilution and contributes to senescence. *Cell*, 176(5): 1083-1097
- Pagh KI, Adelman MR, 1988. Assembly, disassembly, and movements of the microfilament-rich ridge during the amoeboflagellate transformation in *Physarum polycephalum*. *Cell Motility and the Cytoskeleton*, 11(4): 223-234
- Paul ECA, Buchschacher GL, Cunningham DB, Dove WF, Burland TG, 1992. Preferential expression of one beta-tubulin gene during flagellate development in *Physarum*. *Journal of General Microbiology*, 138(1): 229-238
- Pawlowski J, 2013. The new micro-kingdoms of eukaryotes. *BMC Biology*, 11: 40
- Pawlowski J, Adl SM, Audic S, Bass D, Belbahri L, Berney C, Bowser S, Cepicka I, Decelle J, Dunthorn M, Fiore-Donno AM, Gile G, Holzmann M, Jahn R, Jirku M, Keeling PJ, Kostka M, Kudryavtsev A, Lara E, Lukeš J, Mann DG, Mitchell EAD, Nitsche F, Romeralo M, Saunders G, Simpson AGB, Smirnov A, Spouge J, Stern R, Stoeck T, Zimmermann J, Schindel D, de Vargas C, 2012. CBOL protist working group: barcoding eukaryotic richness beyond the animal, plant and fungal kingdoms. *PLoS Biology*, 10: e1001419
- Pierron G, 1986. Temporal order of replication and gene expression in *Physarum polycephalum*. In: Dove WF, Dee J, Hatano S, Haugli FB, Wohlfarth-Bottermann K (eds.) *The molecular biology of Physarum polycephalum*. Plenum Press, Published in cooperation with NATO Scientific Affairs Division. 67-77
- Raub TJ, Aldrich HC, 1982. Sporangia, spherules and microcysts. In: Aldrich HC, Daniel JW (eds.) *Cell biology of Physarum and Didymium*. Vol. II. Academic, New York. 21-75
- Ross IK, 1973. The Stemonitomycetidae, a new subclass of Myxomycetes. *Mycologia*, 65: 477-485
- Ross IK, Shipley GL, 1973. Sexual and somatic fusion in the heterothallic slime mould *Didymium iridis*. 2. Effects of actinomycin D, cyclohexamide and lysosome stabilizers. *Microbios*, 7(26): 165-171
- Ruggiero MA, Gordon DP, Orrell TM, Bailly N, Bourgoin T, Brusca RC, Cavalier-Smith T, Guiry MD, Kirk PM, 2015. A higher level classification of all living organisms. *PLoS One*, 10(4): e0119248
- Saadoun S, Papadopoulos MC, Hara-Chikuma M, Verkman AS, 2005. Impairment of angiogenesis and cell migration by targeted aquaporin-1 gene disruption. *Nature*, 434: 786-792
- Saigusa T, Tero A, Nakagaki T, Kuramoto Y, 2008. Amoebae anticipate periodic events. *Physical Review Journals*, 100: 018101-018104
- Schmoller KM, Turner JJ, Kõivomägi M, Skotheim JM, 2015. Dilution of the cell cycle inhibitor Whi5 controls budding-yeast cell size. *Nature*, 526(7572): 268-272
- Sesaki H, Ogihara S, 1997. Protrusion of cell surface coupled with single exocytotic events of secretion of the slime in *Physarum* plasmodia. *Journal of Cell Science*, 110(Pt7): 809-818
- Shipley GL, Holt CE, 1982. Cell fusion competence and its induction in *Physarum polycephalum* and *Didymium iridis*. *Developmental Biology*, 90(1): 110-117
- Spiegel FW, Lee SB, Rusk SA, 1995. Eumycetozoans and molecular systematics. *Canadian Journal of Botany*, 73(Suppl. 1): 738-746
- Stephenson SL, Stempen H, 1994. *Myxomycetes, a handbook of slime molds*. Timber Press, Portland, Oregon. 1-183
- Stephenson SL, Schnittler M, Novozhilov YK, 2008. Myxomycete diversity and distribution from the

- fossil record to the present. Biodiversity and Conservation, 17: 285-301
- Stroka KM, Jiang H, Chen SH, Tong Z, Wirtz D, Sun SX, Konstantopoulos K, 2014. Water permeation drives tumor cell migration in confined microenvironments. Cell, 157: 611-623
- Sugiura S, Fukasawa Y, Ogawa R, Kawakami SI, Yamazaki K, 2019. Cross-kingdom interactions between slime molds and arthropods: a spore dispersal mutualism hypothesis. Ecology, 100(8): e02702
- Turner JJ, Ewald JC, Skotheim JM, 2012. Cell size control in yeast. Current Biology, 22(9): R350-R359
- Tzur A, Kafri R, LeBleu VS, Lahav G, Kirschner MW, 2009. Cell growth and size homeostasis in proliferating animal cells. Science, 325(5937): 167-171
- Uyeda TQP, Furuya M, 1989. Evidence for active interactions between microfilaments and microtubules in myxomycete flagellates. Journal of Cell Biology, 108(5): 1727-1736
- Walker LM, Stephenson SL, 2016. The species problem in myxomycetes revisited. Protist, 167(4): 319-338
- Wang XL, Li YS, Li Y, 2007. Ultrastructure of nucleus and sclerotium of *Fuligo septica* phaneroplasmodium. Mycosystema, 26(1): 135-138 (in Chinese)
- Wilson CM, Ross IK, 1955. Meiosis in the myxomycetes. American Journal of Botany, 42: 743-749
- Wohlfarth-Bottermann KE, 1979. Oscillatory contraction activity in *Physarum*. Journal of Experimental Biology, 81: 15-32
- Yang TX, Li C, Li YS, Wang XL, Li Y, 2018. Changes in cell shape during locomotion of four myxamoebae of myxomycetes. Journal of Jilin Agricultural University, 40(2): 178-184 (in Chinese)
- Zhu X, Moodley O, Wang Q, Li Y, 2019. The life cycles of two species of myxomycetes in Physarales, *Physarum rigidum* and *Didymium squamulosum*. The Journal of Basic Microbiology, 59(6): 658-664
- [附中文参考文献]
- 陈双林, 李玉, 1997. 粘菌的培养和个体发育研究评价. 吉林农业大学学报, 19(1): 105-111
- 戴丹, 徐晓琪, 王赛禹, 梁逸, 李玉, 张波, 2019. 真黏菌生活史研究概述. 菌物研究, 17(2): 116-124
- 谷硕, 陈小姝, 朱鹤, 王琦, 李玉, 2011. 三种绒泡菌属原质团的培养和孢子果的诱导发生. 菌物学报, 30(4): 580-586
- 李晨, 王晓丽, 王晓丽, 李玉, 2013. 几种黏菌黏变形体形态及运动特征. 菌物学报, 32(5): 913-918
- 李玉, 李惠中, 王琦, 陈双林, 2008. 中国真菌志. 黏菌卷 I. 北京: 科学出版社. 1-238
- 王晓丽, 李艳双, 李玉, 2007. 煤绒菌 *Fuligo septica* 显型原质团细胞核及菌核的超微结构. 菌物学报, 26(1): 135-138
- 杨天雪, 李晨, 李艳双, 王晓丽, 李玉, 2018. 4种黏菌黏变形体运动中的形态变化. 吉林农业大学学报, 40(2): 178-184

(本文责编: 王敏)