



绒泡菌属黏菌一新种

汪佳佳^{1,2}, 李雪飞^{1,2}, 王子杰³, 杨欣雅^{1,2}, 张波^{1,2*}, 李玉^{1,2*}

1 吉林农业大学植物保护学院 菌物学院 食药菌教育部工程研究中心, 吉林 长春 130118

2 三物融合产业发展研究院, 河南 泌阳 463700

3 齐齐哈尔市第一中学, 黑龙江 齐齐哈尔 161005

摘要: 本研究通过整合形态学特征与多基因位点(nrSSU、mtSSU、 α -Tub 及 COI)的系统发育分析, 描述了绒泡菌属 *Physarum* 一新种——近铬黄绒泡菌 *Physarum subgalbeum*, 在水琼脂培养基上完成了该菌的生活史并对其子实体发育过程进行了显微观察, 比较该种与相近物种个体发育过程。该物种与铬黄绒泡菌 *P. galbeum* 相似, 孢囊均呈金黄色, 但区别在于本物种孢囊经常融合成簇状, 孢子表面密布细刺, 石灰结长梭形。系统发育分析结果表明近铬黄绒泡菌 *P. subgalbeum* 形成独立单系分支, 并与铬黄绒泡菌 *P. galbeum* 构成姐妹群关系。近铬黄绒泡菌 *P. subgalbeum* 孢子萌发方式为裂式, 原生质团类型为显型原生质团, 子实体形态建成过程大约需要 10–12 h, 石灰结和孢丝先于孢子形成。本文提供了近铬黄绒泡菌 *P. subgalbeum* 的形态描述、详细的显微照片和系统发育分析的结果以及生活史过程的详细描述和显微照片。

关键词: 黏菌; 绒泡菌属; 形态学; 系统发育分析; 个体发育; 新种

[引用本文]

汪佳佳, 李雪飞, 王子杰, 杨欣雅, 张波, 李玉, 2026. 绒泡菌属黏菌一新种. 菌物学报, 45(3): 250282

Wang JJ, Li XF, Wang ZJ, Yang XY, Zhang B, Li Y, 2026. A new species of *Physarum* (Myxomycetes) from China. *Mycosystema*, 45(3): 250282

A new species of *Physarum* (Myxomycetes) from China

WANG Jiajia^{1,2}, LI Xuefei^{1,2}, WANG Zijie³, YANG Xinya^{1,2}, ZHANG Bo^{1,2*}, LI Yu^{1,2*}

1 Engineering Research Center of Chinese Ministry of Education for Edible and Medicinal Fungi, College of Plant Protection, College of Mycology, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, Jilin, China

2 Industrial Development Institute for Plants, Animals and Fungi Integration of Biyang County, Biyang 463700, Henan, China

3 Qiqihar First Middle School, Qiqihar 161005, Heilongjiang, China

Abstract: *Physarum subgalbeum* sp. nov. is described through observation of integrated morphological characterization and multigene phylogenetic analyses (nrSSU, mtSSU, α -Tub, and COI). The life cycle of

资助项目: 国家自然科学基金(32570017)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32570017).

*Corresponding authors. E-mails: ZHANG Bo, zhangbofungi@126.com; LI Yu, yuli966@126.com

Received: 2025-09-29; Accepted: 2025-12-02

P. subgalbeum was investigated in water agar medium and microscopic structure formation at different stages during sporulation was observed. This species is similar to *P. galbeum* in having golden yellow sporocarps. However, it differs in that its sporocarps often fuse into clusters, the spore surface is densely covered with small spines, and the lime nodes are elongated fusiform. Phylogenetic analysis results indicate that *P. subgalbeum* forms an independent monophyletic clade and constitutes a sister group relationship with *P. galbeum*. The spore germination of *P. subgalbeum* is split type, the plasmodial type is of phaneroplasmodium and sporulation requires approximately 10–12 hours, with lime nodes and capillitium forming prior to spore maturation. A comprehensive morphological description, including detailed micrographs, results of phylogenetic analyses, as well as a thorough account of its life cycle accompanied by corresponding microscopic images are provided.

Keywords: Myxomycetes; *Physarum*; morphology; phylogenetic analysis; ontogeny; new species

黏菌是一类特殊的真核生物,分类学上归属于变形虫门 Amoebozoa 黏菌纲 Myxomycetes, 其独特的生物学特性使其兼具动物(吞噬营养)和真菌(孢子繁殖)的特征(Everhart & Keller 2008)。黏菌生活史中,孢子萌发产生单核的黏变形体或者带鞭毛的游动胞;营养生长阶段是一团裸露的、形状可变的、可迁移的多核原生质——原生质团;繁殖阶段为产生孢子的静止子实体(戴丹等 2019)。黏菌主要分布于温带和热带森林的腐木、落叶层等富含有机质的潮湿环境中(李玉等 2008)。

Persoon 在 1794 年首先以 *Physarum aureum* Pers. [现为绿绒泡菌 *P. viride* (Bull.) Pers. 的异名]为模式种创立了绒泡菌属 *Physarum* Pers., 子实体为孢囊,具柄,很少无柄,或为联囊体;孢囊呈双凸透镜形、近球形、倒圆锥形或陀螺形,常垂头;柄部暗色,通常无石灰质,有时部分具石灰质;囊被膜质,外层囊被具黄色、灰白或灰色石灰质,偶近无石灰质;无囊轴;孢丝网状,具无石灰质细管线连接石灰结,有时石灰结聚集形成假囊轴;孢子散生(García-Martín *et al.* 2023)。

传统上,绒泡菌属的分类主要依赖形态学特征,如子实体的形态、颜色、石灰结的存在与否以及孢子的纹饰等。然而,这些形态特征易受环境条件影响,且存在大量中间类型,给准确鉴定带来困难。随着分子生物学技术的发展,研究者使用 SSU、EF-1 α 等基因探讨绒泡菌属的系统发育关系,为传统分类提供分子依据(García-Martín *et al.* 2023)。与此同时,绒泡菌属的生活史研究也取得了重要进展,通过实验室培养技术的改进,研究者已成功实现了多种绒泡菌属物种从孢

子到孢子的完整生活史培养,但除了灰绒泡菌 *P. cinereum* (Batsch) Pers. 和小绒泡菌 *P. pusillum* (Berk. & M.A. Curtis) G. Liste 外(戴丹等 2021; 徐晓琪等 2021),属内其他物种如多头绒泡菌 *P. polycephalum* Schwein. 以及垂头绒泡菌 *P. album* (Bull.) Chevall. 等缺乏对子实体形态建成期的孢子、孢丝等显微结构形成细节的研究(史立平和李玉 2010; 陶伟等 2016)。

目前,全球已描述约 1 100 种黏菌,其中中国记录近 500 种,约占全球已知物种的 50% (Rao & Chen 2023; Li *et al.* 2025)。绒泡菌属包含 153 个已知种(Lado 2025),但仅有 26 种在实验室条件下完成生活史研究(戴丹等 2021)。本研究基于形态学比较、多基因系统发育分析(mrSSU、mtSSU、 α -Tub、COI),鉴定并描述新种——近铬黄绒泡菌 *Physarum subgalbeum* J.J. Wang, B. Zhang & Y. Li, sp. nov.。与此同时,在实验室条件下通过水琼脂培养完整观察该种的生活史动态,并对其生活史不同阶段中孢子、孢丝等显微结构形成的先后顺序进行详细观察。

1 材料与方 法

1.1 材料

野生标本材料于 2024 年 9 月 16 日采集自吉林省白城市洮北区交通村内,生于腐木上,并用水琼脂培养方法获得室内研究标本,保存于吉林农业大学菌物标本馆(HMJAU)。

1.2 方法

1.2.1 基于野生标本和培养材料开展形态学研究

以水琼脂上培养获得的子实体为材料,在控温控湿条件下自然干燥后,基于干燥材料开展形

态学研究。颜色表征参照 *Methuen Handbook of Colour* (Kornerup & Wanscher 1978)的标准化比色系统,在标准光源下完成判定。宏观形态观测使用 Axio Zoom V16 (Carl Zeiss Microscopy GmbH)变倍体视显微镜测量约 30 个孢囊的高度、直径及柄直径等参数,并通过 LEICA M165 (Leica Microsystems)自动聚焦立体显微镜系统获取子实体高清图像。显微结构分析采用 94%乙醇和 3% KOH 溶液制备玻片,使用 Axio Imager A2 (Carl Zeiss Microscopy GmbH)正置显微镜观察孢子、孢丝和石灰结的形态特征,随机测量约 120 个成熟孢子(Zhang & Li 2013)。孢子大小数据采用(a)-b-c(-d)格式表示(Li *et al.* 2024),其中 b-c 为除去极值的 90%测量值的平均值±样本标准差,a 和 d 分别代表最小和最大值。超微结构观察通过 S-4800 SEM (Hitachi High-Technologies Corporation)场发射扫描电镜完成,样品经导电胶固定、离子溅射镀金等标准制样流程后,重点解析孢子表面纹饰、孢丝和石灰结形态等特征。

1.2.2 分子系统学研究

DNA 提取、PCR 扩增和测序:采用 TIANamp Micro DNA Kit (北京天根生化科技有限公司)微量基因组 DNA 提取试剂盒,严格按照操作规范进行 DNA 提取。选取 3-5 个完整子实体,进行基因组 DNA 提取。PCR 扩增体系(25 μ L):正反向引物各 1 μ L (10 mmol/L)、DNA 模板 2 μ L、2 \times PCR Mix 12.5 μ L [生工生物工程(上海)股份有限公司]以及无菌 ddH₂O 8.5 μ L。扩增引物选用 nrSSU、mtSSU、 α -Tub 及 COI 共 4 个基因,其中核糖体小亚基 RNA (nrSSU)使用 S2(F)/SR4Dark(R)引物对;线粒体小亚基(mtSSU)使用 Kmit-F/Kmit-R 引物对; α -微管蛋白(α -Tub)使用 kTub-F2/kTub-R1 引物对,并辅以半巢式 PCR 引物 kTub-F3*/kTub-R1 (García- Martín *et al.* 2023);细胞色素 c 氧化酶亚基 I (COI)基因选用 COMF/COMRs 引物对(Feng & Schnittler 2015; Liu *et al.* 2015)。

各片段不同引物对 PCR 扩增反应程序的热循环参数如下:对于 nrSSU 和 mtSSU, 94 °C 预

变性 1 min; 94 °C 变性 1 min, 52 °C 退火 1 min, 72 °C 延伸 3 min, 30 个循环;最后 72 °C 延伸 10 min。 α -Tub 扩增分为两轮:首轮 PCR 参数与上述相同,第二轮半巢式 PCR 将退火温度提高至 54 °C,其余参数保持不变(García-Martín *et al.* 2023)。COI: 95 °C 预变性 5 min; 95 °C 变性 30 s, 52 °C 退火 20 s, 72 °C 延伸 1 min, 36 个循环;最后 72 °C 延伸 10 min (Prihodko *et al.* 2023)。所有 PCR 产物均通过 1% 琼脂糖凝胶电泳(0.5 \times TAE 缓冲液, 120 V, 30 min)进行质量检测,选取条带单一、亮度适中的扩增产物送至吉林省库美生物科技有限公司进行单向测序,测序引物与扩增引物一致。

系统发育分析:采用系统的生物信息学分析方法对序列数据进行处理与系统发育重建。首先将 GenBank 下载的相关类群序列与本研究的测序结果通过 BioEdit 7.1.3 进行人工校对与编辑,随后采用 MAFFT 7.490 进行多序列比对并手动优化去除低质量区域(Katoh & Standley 2013),不同基因片段通过 Phylosuite v1.2.2 进行整合(Zhang *et al.* 2020)。系统发育分析采用最大似然法(ML)和贝叶斯推断(BI)两种方法,使用 Modelfinder 确定最优核苷酸替代模型(Kalyaanamoorthy *et al.* 2017)。ML 分析在 IQTREE 1.6.12 中完成(Nguyen *et al.* 2015),设置 5 000 次快速 bootstrap (BS)重复评估节点支持率;BI 分析运行 2 000 000 代 MCMC 模拟,采样频率为每 1 000 代一次,收敛标准设定为平均标准差 <0.01,并舍弃前 25%样本作为老化处理。最终系统发育树通过 ITOL 6.9 进行可视化编辑与展示(Letunic & Bork 2007)。

1.3 生活史观察

1.3.1 孢子萌发观察

选取 5-6 个形态成熟的子实体置于 1.5 mL 无菌离心管中,加入 0.2 mL 无菌去离子水(ddH₂O),使用无菌研磨棒轻柔搅拌至形成均匀孢子悬浮液后,补加无菌水至终体积 0.5 mL。将制备的孢子悬浮液置于 25 °C 恒温培养箱中进行暗培养,自培养开始每小时定时取样 25 μ L 制备临时玻片。采用 Axio Imager A2 正置显微镜系统观察

不同发育阶段(包括游动胞、黏变形体、小胞囊及孢子萌发方式)的形态特征,每个发育阶段随机选取至少 20 个样品进行显微测量。

1.3.2 原生质团形成观察

将孢子萌发 24 h 后的悬浮液精确量取 50 μ L 等分样品,均匀涂布于 3 个新鲜制备的 2% 水琼脂培养基表面,并添加 0.1 g 灭菌燕麦粉作为营养基质。培养皿密封后置于(25 \pm 0.5) $^{\circ}$ C 恒温培养箱中进行暗培养,每间隔 12 h 采用正置显微镜观察原生质团形成动态。待显型原生质团发育成熟后,无菌接种将其转移至新制备的燕麦-水琼脂培养基进行继代培养,培养条件维持(25 \pm 0.5) $^{\circ}$ C 恒温暗培养,每隔 12 h 记录原生质团形态特征变化,直至成熟原生质团开始形成子实体。

1.3.3 子实体形成观察

采用 LEICA M165 全自动连续变倍体视显微镜系统完整记录从原生质团迁移、子实体原基形成到成熟子实体形态建成的全过程。

1.3.4 子实体形态建成的显微观察

选取不同发育时期子实体样本,以去离子水(ddH₂O)作为浮载剂制备临时玻片,使用 Axio Imager A2 正置显微镜在 100 \times 油镜下对孢囊内部结构进行显微观察。

2 结果与分析

2.1 分类学

近铬黄绒泡菌 图 1

Physarum subgalbeum J.J. Wang, B. Zhang & Y. Li, sp. nov. Fig. 1

MycoBank: MB860546

Diagnosis: The species is similar to *P. galbeum* Wingate in having golden yellow sporocarps, but it differs in spores densely covered with fine spines, and lime nodes elongated fusiform.

Holotype: China, Jilin, Baicheng City, Taobei District, Jiaotong Village, 122 $^{\circ}$ 77'02" E, 45 $^{\circ}$ 51'69" N, September 16, 2024, WANG Zijie, HMJAU M21419 [GenBank: PX412248 for nrSSU; PX412251 for mtSSU; PX423602 for α -Tub; PX423603 for COI. Holotype in HMJAU

(Herbarium of Mycology at Jilin Agriculture University)].

Isotype: China, Jilin, Baicheng City, Taobei District, Jiaotong Village, 122 $^{\circ}$ 77'02" E, 45 $^{\circ}$ 51'69" N, September 16, 2024, WANG Zijie, HMJAU M21420 (GenBank: PX412249 for nrSSU; PX412252 for mtSSU; PX423604 for COI. Isotype in HMJAU).

Etymology: It is named after its resemblance to *P. galbeum* in morphology.

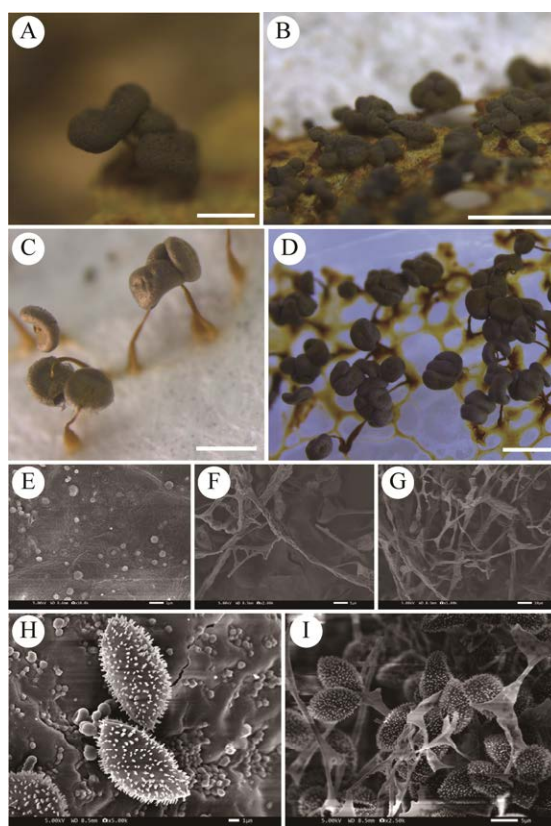


图 1 近铬黄绒泡菌 A, B: 野生子实体; C, D: 实验室培养子实体; E: 电镜下囊被表面; F, G: 电镜下石灰结和孢丝; H, I: 电镜下孢子; 标尺: A=0.5 mm; B, C=1 mm; D=2 mm; E, H=1 μ m; F, I=5 μ m; G=10 μ m.

Fig. 1 *Physarum subgalbeum*. A, B: Field-collected sporocarps; C, D: Laboratory-cultured sporocarps; E: Surface of the peridium via SEM; F, G: Capillitium and lime nodes via SEM; H, I: Spores via SEM. Bars: A=0.5 mm; B, C=1 mm; D=2 mm; E, H=1 μ m; F, I=5 μ m; G=10 μ m.

Description: Sporocarps gregarious, sporothecae spherical, discoid, or reniform, often fuse into clusters, usually nodding, rarely erect, golden yellow, measuring 1.1–1.7 mm in total height and 0.4–0.7 mm in diameter. Stalk flexuous and longitudinally wrinkled, hollow with irregular

masses of refuse granular matter, amber to orange-yellow in color (Fig. 1A–1D), and 0.7–1.4 mm high. Peridium membranous and rich in calcareous matter (Fig. 1C, 1E). Columella absent. Hypothallus inconspicuous. Capillitium a reticulum with elongated fusiform yellow lime nodes (Fig. 1F, 1G). Spores black in mass, reddish brown by transmitted light, densely covered with small spines (Fig. 1H, 1I), 9–10.5(–11) μm in diameter. Plasmodium yellow.

孢囊群生，圆球状，圆盘形或肾形，经常会融合成簇状，有柄，一般垂头，很少直立，金黄色，全高 1.1–1.7 mm，直径 0.4–0.7 mm；柄弯曲，有纵纹，中空含残屑，琥珀色或橙黄色(图 1A–1D)，高 0.7–1.4 mm；囊被膜质，富含黄色石灰质(图 1C, 1E)；无囊轴；基质层不明显；孢丝网状连接长梭形黄色石灰结(图 1F, 1G)；孢子成堆时黑色，透射光下红棕色，密布细刺(图 1H, 1I)，直径 9–10.5(–11) μm 。原生质团黄色。

特征集要：本种与铬黄绒泡菌 *P. galbeum* Wingate 相似，孢囊均呈金黄色，但区别在于本物种孢囊经常融合成簇状，孢子表面密布细刺，石灰结长梭形。

主模式：中国吉林省白城市洮北区交通村，122°77'02"E，45°51'69"N，2024 年 9 月 16 日，王子杰，HMJAU M21419 (GenBank: PX412248 for nrSSU; PX412251 for mtSSU; PX423602 for α -Tub; PX423603 for COI. Holotype in HMJAU)。

等模式：中国吉林省白城市洮北区交通村，122°77'02"E，45°51'69"N，2024 年 9 月 16 日，王子杰，HMJAU M21420 (GenBank: PX412249 for nrSSU; PX412252 for mtSSU; PX423604 for COI. Isotype in HMJAU)。

词源：形态特征与铬黄绒泡菌 *P. galbeum* 相近。

发生基物：腐木。

世界分布：中国。

讨论：近铬黄绒泡菌 *P. subgalbeum* 的主要鉴别特征是孢囊金黄色，常融合成簇状，囊被富含黄色石灰质，孢丝网状，连接长梭形石灰结，无囊轴，孢子较大，表面密布细刺。本种与铬黄绒泡菌 *P. galbeum* 相近，本种孢囊形态多样，

易融合成簇状，石灰结长梭形，孢子团黑色，透射光下红棕色，密布细刺；而铬黄绒泡菌 *P. galbeum* 的孢囊形状为球形，单生，石灰结多角形，孢子团浅褐色，透射光下淡紫或淡黄色，近光滑。此外，本种与黄头绒泡菌 *P. flavicomum* Berk. 也较为相近，本种孢囊金黄色，囊被富含石灰质，石灰结仅为长梭形，孢子团黑色，透射光下红棕色，孢子较大[9–10.5(–11) μm]，密布细刺；而黄头绒泡菌 *P. flavicomum* 孢囊暗黄、烟灰色，多呈球形和双凸透镜形，单生，囊被几乎无石灰质、具虹彩光泽，石灰结为多角形或长梭形，孢子团烟褐色，透射光下亮紫罗兰褐色，孢子较小[(7)8–10 μm]，且密布细疣(Hooker 1842; Macbride 1899; 周宗璜 1977; Yamamoto 1998; Poulain *et al.* 2011; Stephenson 2021)。详细形态特征比较见表 1。在系统发育树上，近铬黄绒泡菌 *P. subgalbeum*、铬黄绒泡菌 *P. galbeum* 和黄头绒泡菌 *P. flavicomum* 的标本形成了一个分支，但三者之间的遗传距离相对较远，证实了形态学观察的结果。因此，形态学和系统发育分析都支持将其鉴定为新种。

其他研究标本：中国，吉林省，白城市，洮北区，2024 年 9 月 16 日，王子杰，HMJAU M21420；中国，吉林省，长春市，南关区，吉林农业大学，2024 年 10 月 24 日，汪佳佳，HMJAU M21421，2024 年 11 月 26 日，汪佳佳，HMJAU M21422，2025 年 1 月 27 日，汪佳佳，HMJAU M21423。

2.2 系统发育分析

本研究基于多基因联合分析对绒泡菌属进行系统发育研究，构建了包含 37 个绒泡菌属物种 137 条序列的综合数据集(nrSSU 65 条，mtSSU 36 条， α -Tub 28 条，COI 8 条)，其中新测序获得 9 条基因序列(nrSSU 3 条，mtSSU 2 条， α -Tub 1 条，COI 3 条)，序列信息见表 2。序列比对后的长度分别为：nrSSU 715 bp，mtSSU 439 bp， α -Tub 973 bp，COI 734 bp。最大似然法分析中 nrSSU、mtSSU、 α -Tub 和 COI 的最佳模型分别为 TIM2e+I+G4、TVM+F+I+G4、TN+F+I+G4 和 GTR+F+G4，贝叶斯推断中 nrSSU 和 COI 的最佳模型分别为 SYM+I+G4 和 GTR+F+I+G4，

表 1 铬黄绒泡菌、近铬黄绒泡菌以及黄头绒泡菌的形态特征比较

Table 1 Comparison of morphological characteristics among *Physarum galbeum*, *P. subgalbeum* and *P. flavicomum*

特征 Characteristics	铬黄绒泡菌 <i>P. galbeum</i>	近铬黄绒泡菌 <i>P. subgalbeum</i>	黄头绒泡菌 <i>P. flavicomum</i>
孢囊颜色 Sporocarps color	金黄色、铬黄色 Golden yellow, chrome yellow	金黄色 Golden yellow	暗黄色、烟灰色、淡黑褐色 Dusky yellow, smoke-gray, pale blackish brown
孢囊形状 Sporocarps shape	球形，常下垂，单生 Spherical, often nodding, single	球形、圆盘形或肾形，常下垂，且易融合成簇状 Spherical, discoid or reniform, often nodding, easily fused into clusters	球形、双凸透镜形，常下垂，单生 Spherical, lenticular, often nodding, single
囊被 Peridium	极薄，覆盖显著的黄色石灰质颗粒 Very thin, covered with prominent yellow lime granules	膜质，明显覆盖黄色石灰质 Membranous, distinctly covered with yellow lime	纤薄，常几乎无石灰质，具虹彩光泽 Thin, often almost lime-free, with iridescent luster
柄 Stalk	浅褐色，琥珀色至橙黄色，具纵纹，中空含残屑 Pale brown, amber to orange-yellow, longitudinally wrinkled, hollow with refuse granular matter	琥珀色或橙黄色，具纵纹，常弯曲，中空含残屑 Amber or orange-yellow, longitudinally wrinkled, often curved, hollow with refuse granular matter	红褐色，基部色深，细长，具纵沟常扭曲，非中空 Reddish brown, darker at base, slender, longitudinally grooved and often twisted, not hollow
孢丝 Capillitium	网状，连接多角形黄色石灰结 Reticulate, connected with angular yellow lime nodes	网状，连接长梭形黄色石灰结 Reticulate, connected with elongated fusiform yellow lime nodes	网状，连接多角形或长梭形黄色石灰结 Reticulate, connected with angular or elongated fusiform yellow lime nodes
孢子 Spores	孢子团：浅褐色 Mass: pale brown 透射光：淡紫或淡黄色 Transmitted light: pale purple or pale yellow 纹饰：近光滑，或具不显著疣群 Ornamentation: nearly smooth or with inconspicuous warts 直径：7.5–10 μm Diameter: 7.5–10 μm	孢子团：黑色 Mass: black 透射光：红棕色 Transmitted light: reddish brown 纹饰：密布细刺 Ornamentation: densely covered with fine spines 直径：9–10.5(–11) μm Diameter: 9–10.5(–11) μm	孢子团：烟褐色 Mass: smoke-brown 透射光：亮紫罗兰褐色 Transmitted light: bright violet-brown 纹饰：密布细疣 Ornamentation: densely covered with fine warts 直径：(7)8–10 μm Diameter: (7)8–10 μm
囊轴 Columella	无 Absent	无 Absent	无 Absent
基质层 Hypothallus	不明显 Inconspicuous	不明显 Inconspicuous	小，盘状，辐射状(常不明显) Small, discoid, radiating (often inconspicuous)
原生质团 Plasmodium	淡黄色 Pale yellow	黄色 Yellow	黄色、黄绿色 Yellow, yellow-green

mtSSU 和 α -Tub 的最佳模型均为 HKY+F+I+G4ML。系统发育研究显示 ML 树与 BI 树具有一致的拓扑结构(仅展示 ML 树)，节点支持度标注 ML 自举值(BP \geq 70%)和贝叶斯后验概率(PP \geq 0.90)。分析结果表明近铬黄绒泡菌 *P. subgalbeum* 形成独立单系分支，与铬黄绒泡菌 *P. galbeum* 及黄头绒泡菌 *P. flavicomum* 构成姐妹群关系，该分支关系获得高度统计支持，系统

发育树见图 2。

2.3 生活史

2.3.1 孢子萌发

近铬黄绒泡菌 *P. subgalbeum* 的孢子在无菌水环境中培养约 2 h 后，可观察到孢子壁沿“V”形裂隙开裂，表明其萌发方式属于典型的裂式萌发(图 3A, 3B)。2 h 后可形成具有双鞭毛结构的游动胞，其中一根鞭毛较为显著，另一根因尺寸

表 2 构建系统发育树的黏菌标本信息及 GenBank 登录号

Table 2 The specimen information and GenBank accession numbers of myxomycetes used in this study

种名 Species	标本号 Voucher numbers	GenBank 登录号 GenBank accession number				参考文献 Reference
		nrSSU	mtSSU	α -Tub	COI	
<i>Lamproderma aeneum s. lat.</i>	MA-Fungi 90422	MW240354	MW240219	-	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>L. andinum</i>	MA-Fungi 86931	MW240355	MW240220	-	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>L. arcyrioides</i>	MA-Fungi 90405	MW240356	MW240221	-	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>L. cristatum</i>	MYX399	KM977876	-	-	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>Physarum album s. lat.</i>	LE286368	MW692999	-	-	-	Shchepin <i>et al.</i> (2022)
<i>P. album s. lat.</i>	LE286342	MH930708	-	-	-	Shchepin <i>et al.</i> (2019)
<i>P. atacamense</i>	MA-Fungi 87942	MW240374	MW240245	MW239969	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. atacamense</i>	MA-Fungi 88415	MG963684	MW240248	MG963761	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. australiense</i>	LE327851	MT704232	-	-	-	Stephenson <i>et al.</i> (2020)
<i>P. biyangense</i>	HMJAU M20349-1	PP951388	-	-	-	Li <i>et al.</i> (2025)
<i>P. biyangense</i>	HMJAU M20349-2	PP951389	-	-	-	Li <i>et al.</i> (2025)
<i>P. bogoriense</i>	MA-Fungi 57191	MF352470	MG963610	MG963762	-	García-Martín <i>et al.</i> (2018, 2023)
<i>P. bogoriense</i>	MA-Fungi 69863	MG963685	MG963611	MG963763	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. cinereum</i>	MA-Fungi 63822	-	MW240261	-	-	García-Martín <i>et al.</i> (2018, 2023)
<i>P. cinereum</i>	MA-Fungi 70925	-	MW240262	-	-	García-Martín <i>et al.</i> (2018, 2023)
<i>P. clavisorum</i>	MA-Fungi 88228	MF352472	MW240263	MW239985	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. decipiens</i>	LE266398	MW693005	-	-	-	Shchepin <i>et al.</i> (2022)
<i>P. didermoides</i>	MA-Fungi 71195	MW240378	MW240267	-	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. didermoides</i>	MA-Fungi 57262	MF352488	MW240266	MW239988	-	García-Martín <i>et al.</i> (2018, 2023)
<i>P. echinosporum</i>	LE28810	MW693009	-	-	-	Shchepin <i>et al.</i> (2022)
<i>P. flavicomum</i>	UFF-6	HE614611	-	-	-	Nandipati <i>et al.</i> (2012)
<i>P. galbeum</i>	FJAAS-M0001	OP373728	-	-	-	Unpublished
<i>P. guangxiense</i>	HMJAU M20344-1	PP951409	-	-	-	Li <i>et al.</i> (2025)
<i>P. guangxiense</i>	HMJAU M20344-2	PP951410	-	-	-	Li <i>et al.</i> (2025)
<i>P. hongkongense</i>	MA-Fungi 60336	MW240380	MW240270	MW239993	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. javanicum</i>	MA-Fungi 81490	MW240381	MW240271	MW239994	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. jilinense</i>	HMJAU M20367-1	PP951401	-	-	-	Li <i>et al.</i> (2025)
<i>P. jilinense</i>	HMJAU M20367-2	PP951402	-	-	-	Li <i>et al.</i> (2025)
<i>P. lateritium</i>	MYX7972	MW693013	-	-	-	Shchepin <i>et al.</i> (2022)
<i>P. leucophaeum</i>	MA-Fungi 49730	MG963686	MG963614	MW239996	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. leucophaeum</i>	MA-Fungi 78861	MG963688	MG963618	MG963767	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. leucophaeum</i>	MA-Fungi 59323	MF352477	MG963615	MG963765	-	García-Martín <i>et al.</i> (2018, 2023)
<i>P. licheniforme</i>	MA-Fungi 73290	MF352481	MG963619	MG963768	-	García-Martín <i>et al.</i> (2018)
<i>P. licheniforme</i>	MA-Fungi 73293	MG963689	MG963620	MG963769	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. licheniforme</i>	MA-Fungi 91208	MG963692	MG963624	MG963772	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. luteolum</i>	MA-Fungi 81930	-	MW240275	MW239999	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. neoovoidium</i>	HMJAU M20294-1	PP951386	-	-	-	Li <i>et al.</i> (2025)
<i>P. neoovoidium</i>	HMJAU M20294-2	PP951387	-	-	-	Li <i>et al.</i> (2025)
<i>P. nigratum</i>	HMJAU M21287-1	PP951379	-	-	PP968031	Li <i>et al.</i> (2025)
<i>P. nigratum</i>	HMJAU M21287-2	PP951380	-	-	PP968032	Li <i>et al.</i> (2025)
<i>P. nigratum</i>	HMJAU M20277-1	PP951381	-	-	PP968033	Li <i>et al.</i> (2025)
<i>P. nigratum</i>	HMJAU M20277-2	PP981579	-	-	PP982120	Li <i>et al.</i> (2025)

(待续)

(续表 2)

种名 Species	标本号 Voucher numbers	GenBank 登录号 GenBank accession number				参考文献 Reference
		nrSSU	mtSSU	α -Tub	COI	
		<i>P. nivale</i>	MA-Fungi 72831	MF352486	MG963633	
<i>P. nivale</i>	MA-Fungi 70191	MW240384	MG963631	MG963778	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. nivale</i>	MA-Fungi 70193	MW240385	MG963632	MW240001	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. notabile</i>	MA-Fungi 80245	MW240386	MW240277	-	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. polygonosporum</i>	MA-Fungi 90740	MF352463	MG963636	MG963780	-	García-Martín <i>et al.</i> (2018, 2023)
<i>P. polygonosporum</i>	MA-Fungi 90756	MW240390	MW240282	MW240006	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. polygonosporum</i>	MA-Fungi 90742	MF352465	MG963637	MG963781	-	García-Martín <i>et al.</i> (2018, 2023)
<i>P. pseudonotabile</i> <i>s. lat.</i>	LE255432	LT670439	-	-	-	Borg <i>et al.</i> (2018)
<i>P. pseudonotabile</i> <i>s. lat.</i>	LE255437	LT670419	-	-	-	Borg <i>et al.</i> (2018); Novozhilov <i>et al.</i> (2013)
<i>P. pusillum</i>	LE255721	JX035984	-	-	-	García-Martín <i>et al.</i> (2018)
<i>Physarum</i> sp.	MA-Fungi 80745	OP646308	MW240286	MW240010	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>Physarum</i> sp.	MA-Fungi 90738	MF352452	MW240287	MW240011	-	García-Martín <i>et al.</i> (2018, 2023)
<i>Physarum</i> sp.	MA-Fungi 91215	-	MW240288	MW240012	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>Physarum</i> sp.	MA-Fungi 91221	MW240393	MW240289	MW240013	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. stellatum</i>	LE297729	MW693019	-	-	-	Shchepin <i>et al.</i> (2022)
<i>P. stellatum</i>	LE297741	MW693020	-	-	-	Shchepin <i>et al.</i> (2022)
<i>P. straminipes</i>	MA-Fungi 90736	MF352490	-	-	-	García-Martín <i>et al.</i> (2018)
<i>P. straminipes</i>	MA-Fungi 70363	MF352489	MW240291	MW240015	-	García-Martín <i>et al.</i> (2018, 2023)
<i>P. straminipes</i>	MA-Fungi 87865	MW240394	MW240292	MW240016	-	García-Martín <i>et al.</i> (2023)
<i>P. subgalbum</i>	HMJAU M21419	PX412248	PX412251	PX423602	PX423603	This study
<i>P. subgalbum</i>	HMJAU M21420	PX412249	PX412252	-	PX423604	This study
<i>P. subgalbum</i>	HMJAU M21421	PX412250	-	-	PX423605	This study
<i>P. subviride</i>	HMJAU M10138-1	PP951415	-	-	-	Li <i>et al.</i> (2025)
<i>P. vernum</i>	Sc30091	MW693021	-	-	-	Shchepin <i>et al.</i> (2022)
<i>P. vernum</i>	Sc30257	MH930744	-	-	-	Shchepin <i>et al.</i> (2019)
<i>P. viride</i>	LE302489	MW693022	-	-	-	Shchepin <i>et al.</i> (2022)
<i>P. viride</i>	LE317322	MW693024	-	-	OP616654	Shchepin <i>et al.</i> (2022); Prihodko <i>et al.</i> (2023)

较小而难以清晰辨识,该游动胞在水中呈现快速位移现象(图 3C)。培养 6 h 后,可检测到形态不规则的黏变形体以及直径介于 6.5–9 μm 的球形胞囊(图 3D–3F)。

2.3.2 原生质团形成

将已完全萌发的孢子悬浮液转接至含 2% 水琼脂的固体培养基上,经约 16 d 的培养后,可观察到近铬黄绒泡菌 *P. subgalbeum* 的早期原生质团形成(图 4A, 4B)。该原生质团呈浅黄色,面积较小但肉眼可见,符合显型原生质团的典型特

征。培养过程中,每 48 h 补充一次无菌燕麦粉作为营养基质。约 4 d 后,原生质团进入成熟阶段(图 4C, 4D),表现为显著的扇形扩展结构,且前端区域呈现明显的增厚形态。

2.3.3 子实体形态建成

将成熟原生质团置于室内自然光照条件下,通常在 48–72 h 内可诱导子实体形成。在无光条件下,个别原生质团仍能形成子实体,但其发育周期较光照条件下显著延长。子实体形态发生多起始于夜间 20:00–21:00 时段。

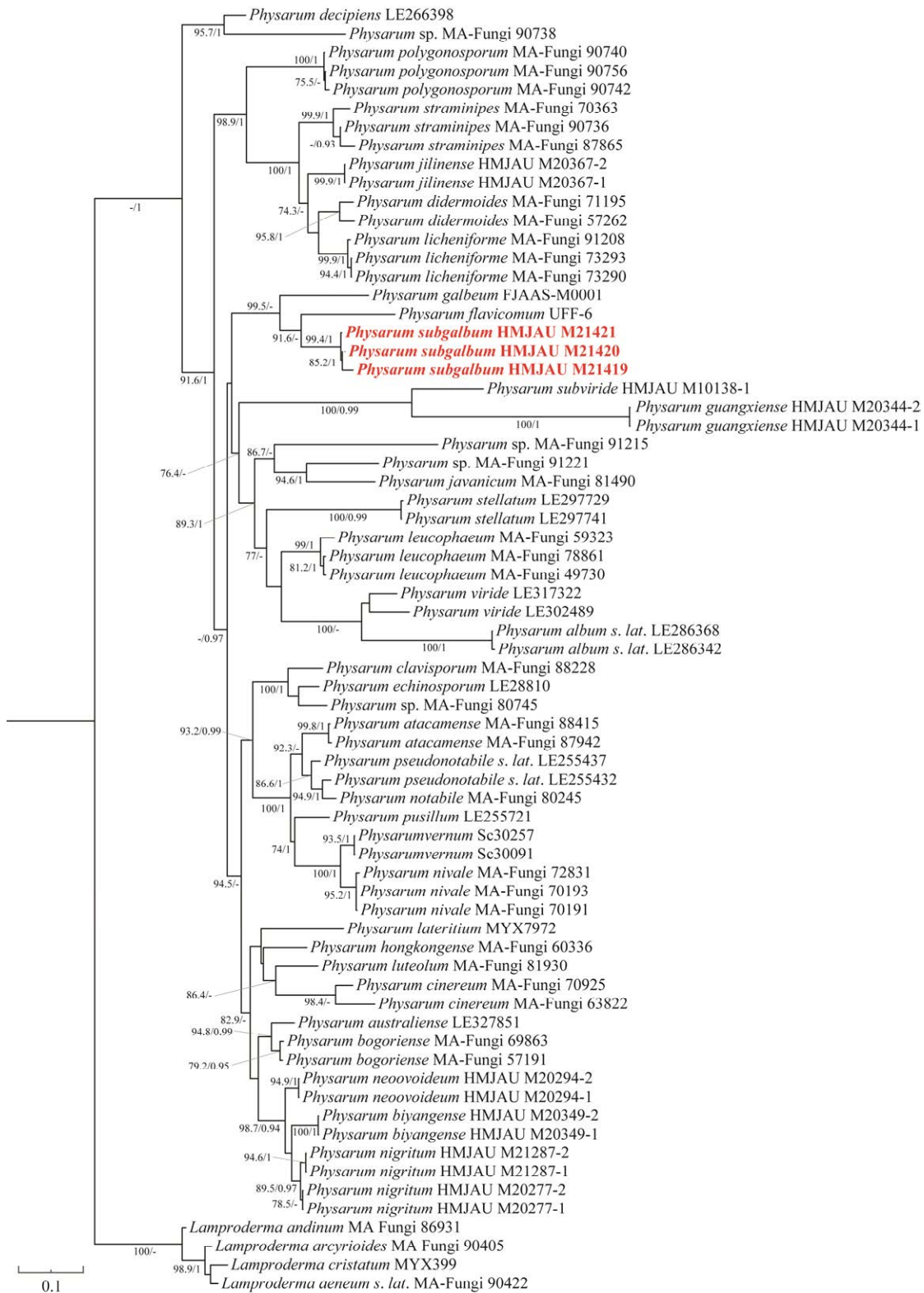


图 2 基于 nrSSU、mtSSU、 α -Tub 和 COI 序列构建的最大似然系统发育树 每个分支的数值表示贝叶斯后验概率(PP)和自展值(BS)。新物种和新生成的序列用红色粗体表示

Fig. 2 Maximum likelihood tree illustrating the phylogeny based on nrSSU, mtSSU, α -Tub and COI sequences. The numbers in each branch represent posterior probability (PP) and bootstrap support (BS) values. The new species and newly generated sequences are in red bold.

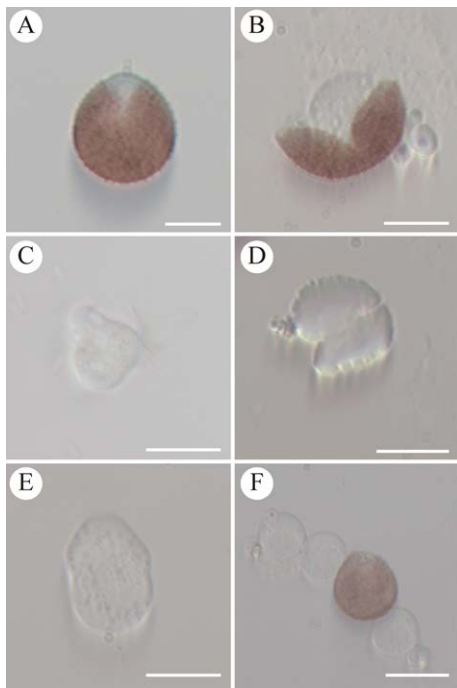


图 3 近铬黄绒泡菌孢子萌发 A, B: V 字形开裂的孢子; C: 游动胞; D, E: 黏变形体; F: 小胞囊; 标尺: A, B=5 μm ; C-F=10 μm

Fig. 3 Spore germination of *Physarum subgalbeum*. A, B: Germinating spores with a V-shape split in the spore wall; C: Swarm cell with one long flagellum; D, E: Myxamebae; F: Microcyst. Bars: A, B=5 μm ; C-F=10 μm .

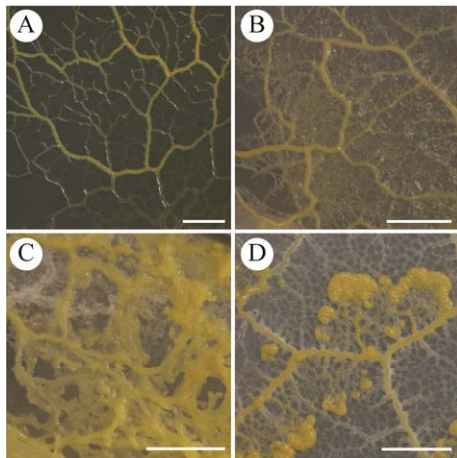


图 4 近铬黄绒泡菌的原生质团 A, B: 幼原生质团; C, D: 成熟原生质团; 标尺: A=2 mm; B-D=5 mm

Fig. 4 Plasmodium of *Physarum subgalbeum*. A, B: Young plasmodium; C, D: Mature plasmodium. Bars: A=2 mm; B-D=5 mm.

子实体形态建成过程: (1)孢囊及柄的形成阶段(5–6 h): 初期表现为原生质团内出现粗大的黄色菌脉, 随后菌脉逐渐断裂并聚集成不规则团

块(图 5A)。随着菌脉退化, 团块向上延伸形成柄, 同时顶端膨大形成孢囊(图 5B)。孢囊与柄同步发育, 初期均呈黄色, 随柄伸长, 最终高度 1.3–1.8 mm, 其表面膜收缩并加深为橙黄色, 孢囊头部由半球形扩展为圆盘形(图 5C–5E)。(2)孢囊及柄的成熟阶段(5–6 h): 孢囊表面由光滑转为粗糙, 并逐渐沉积黄色钙质颗粒, 颜色依次经历黄色-褐色-黑色的转变(图 5F–5H)。同时, 柄部逐渐纤细, 囊被最终被金黄色钙质覆盖(图 5I)。子实体从起始发育至完全成熟共需 10–12 h。

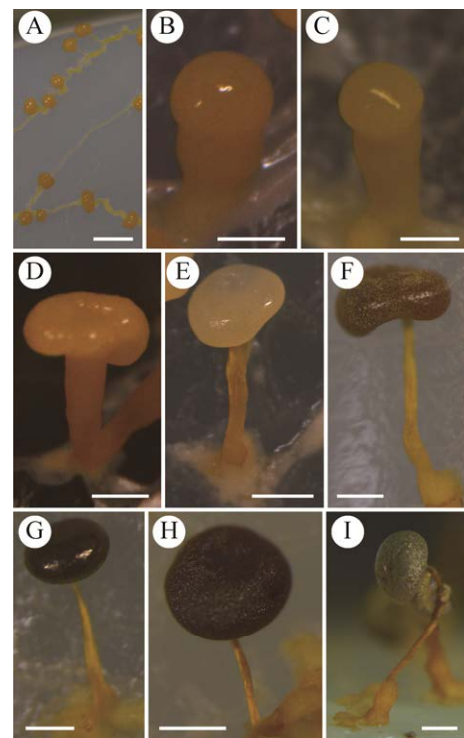


图 5 近铬黄绒泡菌个体发育过程 A–E: 孢囊和柄形成期; F–I: 孢囊和柄成熟期; 标尺: A=2 mm; B–I=0.5 mm

Fig. 5 Ontogeny of *Physarum subgalbeum*. A–E: Period of sporocarp and stalk formation; F–I: Maturity period of sporocarp and stalk. Bars: A=2 mm; B–I=0.5 mm.

重复培养表明, 成熟子实体通常呈垂头状态, 罕见直立。该种的子实体发育属于典型的基质层上型。完整生活史周期约 23 d, 且第二代子实体产生的孢子仍保持可育性。

在子实体形态发生初期阶段, 可观察到孢囊原基中部区域积聚大量非均质颗粒物质(图 6A–6C)。随着子实体的纵向延伸, 这些颗粒物质在孢囊和柄部呈现显著增殖现象, 但此时尚未分化出典型

的孢子或孢丝等结构(图 6D–6F)。发育至 2.5–3.6 h 时,柄部外膜开始收缩并逐渐定型,此时可检测到离散分布的石灰结形成,柄部仍富含颗粒状内含物(图 6G–6I)。在形态建成后期,可明显观察到石灰结发生色素沉积并经由孢丝相互连接。同时,原生质体进入分裂阶段,启动孢子形成过程(图 6J–6L)。约 1 h 后,孢囊腔内可观察到大量发育成熟的红棕色孢子(图 6M–6O)。

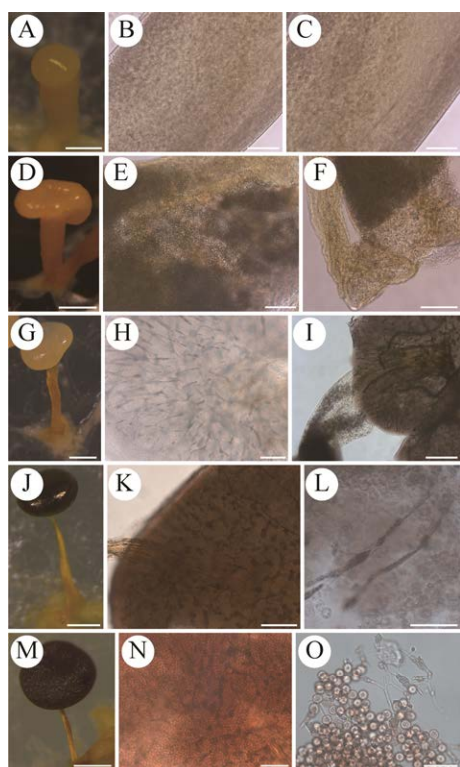


图 6 近铬黄绒泡菌子实体发育不同阶段的显微结构 A–I: 孢囊和柄形成期显微结构; B, C, E, F: 孢囊中颗粒物质, H: 初期石灰结; I: 石灰结; J–O: 孢囊和柄成熟期显微结构; K: 石灰结; L: 孢丝连接石灰结; N: 初期孢子; O: 成熟孢子, 孢丝及石灰结; 标尺: A, D, G, J, M=0.5 mm; B, C, E, F, H, I, K, L, N, O=20 μ m

Fig. 6 Microscopic structure formation at different developmental stages of *Physarum subgalbeum* during sporulation. A–I: Microstructure during sporocarp and stalk formation stage; B, C, E, F: Granular material, H: Immature lime nodes; I: Lime nodes; J–O: Microstructure during sporocarp and stalk maturation; K: Lime nodes; L: Lime nodes and capillitium; N: Immature spore; O: Mature spores, capillitium and lime nodes. Bars: A, D, G, J, M=0.5 mm; B, C, E, F, H, I, K, L, N, O=20 μ m.

在真黏菌的个体发育过程中,主要包括孢子萌发、原生质团形成和子实体形态建成 3 个过

程。黏菌的孢子萌发有两种方式,裂式和孔出式(Gilbert 1928; Clark & Haskins 2016),近铬黄绒泡菌 *P. subgalbeum* 为 V 型开口的裂式萌发,这与铬黄绒泡菌 *P. galbeum*、小绒泡菌 *P. pusillum* 以及多头绒泡菌 *P. polycephalum* 等绒泡菌属内的物种萌发方式相同(史立平和李玉 2010; 徐晓琪等 2021; Dai *et al.* 2023),而与垂头绒泡菌 *P. album* 和全白绒泡菌 *P. globuliferum* (Bull.) Pers. 孔出式的孢子萌发方式不同(Liu *et al.* 2010; Gao *et al.* 2017)。两种孢子萌发方式在同一属中的存在,与绒泡菌属是一个多系群的认识一致(Nandipati *et al.* 2012)。Alexopoulos (1960a, 1960b)在进行了数种黏菌生活史研究后指出,黏菌原生质团的特征与分类单元间具有特定的关系,即发网菌目 Stemonitales 黏菌为隐型原生质团,刺轴菌目 Echinosteliales 为原始型,绒泡菌目 Physarales 为显型原生质团。近铬黄绒泡菌 *P. subgalbeum* 为黄色的显型原生质团,这也支持了 Alexopoulos 的这一观点。黄头绒泡菌 *P. flavicomum* 和铬黄绒泡菌 *P. galbeum* 这两种明显带有黄色色素的物种均需要光照诱导才能形成子实体(Gray 1961; Dai *et al.* 2023),而通过多次实验验证,近铬黄绒泡菌 *P. subgalbeum* 无论在黑暗或是光照条件下均能形成子实体,只是在黑暗条件下形成子实体耗时更久,这与上述物种均需要光诱导才能形成子实体的结果不一致。近铬黄绒泡菌 *P. subgalbeum* 子实体开始形成至完全成熟大致需要 10–12 h,孢囊在发育过程中,石灰结形成后原生质体才开始割裂形成孢子,这与扁绒泡菌 *P. compressum* Alb. & Schwein. 孢丝和孢子同时形成结果不一致(李艳双等 2011),而与小绒泡菌 *P. pusillum* 中石灰结和孢丝先于孢子形成的结果相似(徐晓琪等 2021)。近铬黄绒泡菌 *P. subgalbeum* 在 23 d 左右完成生活史,较铬黄绒泡菌 *P. galbeum* 28 d 来说周期较短(Dai *et al.* 2023)。实验中发现部分培养个体出现发育停滞现象,停滞于子实体成熟前的不同阶段,这一现象的分子调控机制有待进一步研究。本研究为绒泡菌属的系统分类和发育生物学提供了新的实验证据,同时揭示了该属生活史特征的多样

性及其分类学意义。

作者贡献

汪佳佳：实验设计、数据分析、论文撰写；
李雪飞：实验方案指导、数据分析、论文审核与修改；王子杰：标本采集、子实体形态建成实验；
杨欣雅：实验指导；张波：论文构思、审核与修改；李玉：论文审核与修改。

利益冲突声明

该研究不存在任何潜在利益冲突的商业或财务关系。

[REFERENCES]

- Alexopoulos CJ, 1960a. Gross morphology of the plasmodium and its possible significance in the relationships among the myxomycetes. *Mycologia*, 52(1): 1-20
- Alexopoulos CJ, 1960b. Morphology and laboratory cultivation of *Echinostelium minutum*. *American Journal of Botany*, 47(1): 37-43
- Borg DM, Brejnrod AD, Unterseher M, Hoppe T, Feng Y, Novozhilov Y, Sørensen SJ, Schnittler M, 2018. Genetic barcoding of dark-spored myxomycetes (Amoebozoa)—identification, evaluation and application of a sequence similarity threshold for species differentiation in NGS studies. *Molecular Ecology Resources*, 18(2): 306-318
- Chow CH, 1977. Taxonomic information of Myxomycetes. Jilin Agricultural University Press, Changchun. 1-242 (in Chinese)
- Clark J, Haskins EF, 2016. *Mycosphere Essays 3. Myxomycete spore and amoebflagellate biology: a review*. *Mycosphere*, 7: 86-101
- Dai D, Sun P, Rao G, Zhang F, Wang Y, Wei Y, Li Y, Zhang B, 2023. Life cycle and plasmodial axenic culture of *Physarum galbeum*. *Journal of Basic Microbiology*, 63(6): 584-593
- Dai D, Xu XQ, Wang SY, Li Y, Zhang B, 2021. Life cycle and microstructure formation during sporulation of *Physarum cinereum*. *Mycosystema*, 40(2): 379-386 (in Chinese)
- 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)
- Everhart SE, Keller HW, 2008. Life history strategies of corticolous myxomycetes: the life cycle, plasmodial types, fruiting bodies, and taxonomic orders. *Fungal Diversity*, 29(1): 1-6
- Feng Y, Schnittler M, 2015. Sex or no sex? Group I introns and independent marker genes reveal the existence of three sexual but reproductively isolated biospecies in *Trichia varia* (Myxomycetes). *Organisms Diversity & Evolution*, 15(4): 631-650
- Gao Y, Tao W, Yan SZ, Chen SL, 2017. The life cycle of *Didymium laxifilum* and *Physarum album* on oat agar culture. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 64(4): 457-463
- García-Martín JM, Mosquera J, Lado C, 2018. Morphological and molecular characterization of a new succulenticolous *Physarum* (Myxomycetes, Amoebozoa) with unique polygonal spores linked in chains. *European Journal of Protistology*, 63: 13-25
- García-Martín JM, Zamora JC, Lado C, 2023. Multigene phylogeny of the order Physarales (Myxomycetes, Amoebozoa): shedding light on the dark-spored clade. *Persoonia-Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*, 51(1): 89-124
- Gilbert FA, 1928. A study of the method of spore germination in Myxomycetes. *American Journal of Botany*, 15: 345-352
- Gray WD, 1961. The laboratory cultivation of *Physarum flavicomum*. *American Journal of Botany*, 48(3): 242-243
- Hooker WJ, 1842. The London journal of botany containing figures and descriptions of such plants as recommend themselves by their novelty, rarity, history or uses: together with botanical notices and information, and occasional portraits and memoirs of eminent botanists. Vol. 4. Hippolyte Baillièrre, London. 1-446
- Kalyanamoorthy S, Minh BQ, Wong TK, von Haeseler A, Jermin LS, 2017. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*, 14(6): 587-589
- Katoh K, Standley DM, 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30(4): 772-780
- Kornerup A, Wanscher JH, 1978. *Methuen handbook of colour*. Eyre Methuen, London. 1-30
- Lado C, 2025. An online nomenclatural information system of Eumycetozoa. <http://www.nomen.eumycetozoa.com>
- Letunic I, Bork P, 2007. Interactive Tree of Life (iTOL): an online tool for phylogenetic tree display and annotation. *Nucleic Acids Research*, 23(1): 127-128
- Li XF, Hu JJ, Tuo YL, Li Y, Dan D, Sossah FL, Liu MH, Wang JJ, Song JG, Zhang B, Li X, Li Y, 2025. Catalogue of fungi in China 4: Didymiaceae and Physaraceae (Myxomycetes). *Mycology*, 16(1): 124-157
- Li XF, Tuo YL, Li Y, Hu JJ, Sossah FL, Dai D, Liu MH, Guo YF, Zhang B, Li X, Li Y, 2024. Two new species of the genus *Diderma* (Physarales, Didymiaceae) in China with an addition to the distribution. *Journal of Fungi*, 10(8):

514

- Li Y, Li HZ, Wang Q, Chen SL, 2008. Flora fungorum sinicorum: Myxomycetes II. Physarales and Stemonitales. Science Press, Beijing. 1-204 (in Chinese)
- Li YS, Yu L, Wang XL, Li Y, 2011. Ultrastructural studies on sporulation of *Physarum compressum*. Mycosystema, 30(1): 138-141 (in Chinese)
- Liu P, Wang Q, Li Y, 2010. Spore-to-spore agar culture of the myxomycete *Physarum globuliferum*. Archives of Microbiology, 192(2): 97-101
- Liu QS, Yan SZ, Chen SL, 2015. Further resolving the phylogeny of Myxogastria (slime molds) based on COI and SSU rRNA genes. Russian Journal of Genetics, 51(1): 39-45
- Macbride TH, 1899. The North American slime-moulds: being a list of all species of Myxomycetes hitherto described from North America, including Central America. Macmillan Co., New York. 1-300
- Nandipati SC, Haugli K, Coucheron DH, Haskins EF, Johansen SD, 2012. Polyphyletic origin of the genus *Physarum* (Physarales, Myxomycetes) revealed by nuclear rDNA mini-chromosome analysis and group I intron synapomorphy. BMC Evolutionary Biology, 12(1): 166
- Nguyen LT, Schmidt HA, von Haeseler A, Minh BQ, 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. Molecular Biology and Evolution, 32(1): 268-274
- Novozhilov YK, Okun MV, Erastova DA, Shchepin ON, Zemlyanskaya IV, García-Carvajal E, Schnittler M, 2013. Description, culture and phylogenetic position of a new xerotolerant species of *Physarum*. Mycologia, 105(6): 1535-1546
- Poulain M, Meyer M, Bozonnet J, 2011. Les Myxomycètes. Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie, Sévrier. 1-568
- Prikhodko IS, Shchepin ON, Bortnikova NA, Novozhilov YK, Gmshinskiy VI, Moreno G, López-Villalba Á, Stephenson SL, Schnittler M, 2023. A three-gene phylogeny supports taxonomic rearrangements in the family Didymiaceae (Myxomycetes). Mycological Progress, 22(2): 11
- Rao G, Chen SL, 2023. Advancements in the taxonomic study of myxomycetes (Myxogastrea) in China. Mycology, 14(4): 316-325
- Shchepin O, Novozhilov Y, Woyzichovski J, Bog M, Prikhodko I, Fedorova N, Gmshinskiy V, Borg Dahl M, Dagamac NH, Yajima Y, Schnittler M, 2022. Genetic structure of the protist *Physarum albescens* (Amoebozoa) revealed by multiple markers and genotyping by sequencing. Molecular Ecology, 31(1): 372-390
- Shchepin ON, Schnittler M, Erastova DA, Prikhodko IS, Dahl MB, Azarov DV, Chernyaeva EN, Novozhilov YK, 2019. Community of dark-spored myxomycetes in ground litter and soil of taiga forest (Nizhne-Svirskiy Reserve, Russia) revealed by DNA metabarcoding. Fungal Ecology, 39: 80-93
- Shi LP, Li Y, 2010. Life cycle of *Physarum polycephalum*. Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition), 42(4): 106-110 (in Chinese)
- Stephenson SL, 2021. Secretive slime moulds: Myxomycetes of Australia. CSIRO Publishing, Australia. 1-382
- Stephenson SL, Prikhodko IS, 2020. A new species of *Physarum* (Myxomycetes) from Christmas Island (Australia). Новости Систематики Низших Растений, 54: 397-404
- Tao W, Wang N, Yan SZ, Chen SL, 2016. A comparative study on ontogeny of four physaraceous species in laboratory culture. Mycosystema, 35(2): 138-146 (in Chinese)
- Xu XQ, Dai D, Wang SY, Li Y, Zhang B, 2021. Observation on the life cycle and microstructure during morphogenesis of the myxomycete *Physarum pusillum*. Mycosystema, 40(2): 387-394 (in Chinese)
- Yamamoto Y, 1998. The myxomycete biota of Japan. Toyo Shorin, Tokyo. 1-700
- Zhang B, Li Y, 2013. Myxomycetes from China 16: *Arcyodes incarnata* and *Licea retiformis*, newly recorded for China. Mycotaxon, 122(1): 157-160
- Zhang D, Gao F, Jakovlić I, Zou H, Zhang J, Li WX, Wang GT, 2020. PhyloSuite: an integrated and scalable desktop platform for streamlined molecular sequence data management and evolutionary phylogenetics studies. Molecular Ecology Resources, 20(1): 348-355

[附中文参考文献]

- 戴丹, 徐晓琪, 王赛禹, 李玉, 张波, 2021. 灰绒泡菌生活史及其子实体发育过程的显微观察. 菌物学报, 40(2): 379-386
- 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
- 李艳双, 于玲, 王晓丽, 李玉, 2011. 扁绒泡菌孢子形成过程超微结构. 菌物学报, 30(1): 138-141
- 李玉, 李惠中, 王琦, 陈双林, 2008. 中国真菌志: 黏菌卷二, 绒泡菌目 发网菌目. 北京: 科学出版社. 1-204
- 史立平, 李玉, 2010. 多头绒泡菌的生活史. 东北师大学报(自然科学版), 42(4): 106-110
- 陶伟, 王娜, 闫淑珍, 陈双林, 2016. 实验室培养条件下绒泡菌科四种黏菌个体发育比较研究. 菌物学报, 35(2): 138-146
- 徐晓琪, 戴丹, 王赛禹, 李玉, 张波, 2021. 小绒泡菌生活史及其形态建成期显微结构的观察. 菌物学报, 40(2): 387-394
- 周宗璜, 1977. 黏菌分类资料. 长春: 吉林农业大学印刷厂. 1-242