



陈双林

南京师范大学生命科学学院教授。现任中国菌物学会第八届理事会常务理事、裸菌专业委员会主任等职。曾获首届曾呈奎孢子植物分类学奖。近 40 年来，一直从事菌物分类学、多样性和应用基础的研究。

黏菌分类学史研究

陈双林*

南京师范大学生命科学学院，江苏 南京 210023

摘 要：黏菌是菌物中一个特殊和有趣的类群。为了准确而深刻地认识黏菌的内涵、多样性和系统发育关系等分类学问题，本文从黏菌命名起点开始循览黏菌分类学的发展历程，结合黏菌分类学的最新研究进展，考证了黏菌纲 Myxomycetes 内涵的变化和分类系统的演变及黏菌分类学研究的重要事件，并论述了中国黏菌分类学研究史，从而系统阐述了国内外黏菌分类学研究历史的沿革和演化。

关键词：原生质团黏菌；分类系统；命名起点；类群内涵；历史沿革

[引用本文]

陈双林, 2023. 黏菌分类学史研究. 菌物学报, 42(1): 38-49

Chen SL, 2023. The taxonomic history of Myxomycetes (Myxogastrea). Mycosystema, 42(1): 38-49

The taxonomic history of Myxomycetes (Myxogastrea)

CHEN Shuanglin *

College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, Jiangsu, China

Abstract: Myxomycetes are a special and interesting group of eukaryotes mainly studied by mycologists. In order to profoundly and distinctly understand taxonomic problems of myxomycetes involving with the connotation, diversity and phylogeny, the developmental history of taxonomy was reviewed from the start point of nomenclature herein. The changes of myxomycete connotation, the evolution of the classification systems and the important events of taxonomic history were textually researched in combination with the latest progress of researches.

资助项目：国家自然科学基金(32070007)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32070007).

*Corresponding author. E-mail: chenshuanglin@njnu.edu.cn

ORCID: CHEN Shuanglin (0000-0002-2043-6341)

Received: 2022-06-29; Accepted: 2022-09-13

The taxonomic development history of myxomycetes in China was also expounded and discussed. The evolution and history of taxonomic studies on myxomycetes at home and abroad was thereby systematically approached.

Keywords: plasmodial slime mould; taxonomic system; starting point for the nomenclature; taxon category; development of taxonomic history

菌物是地球生物圈中一切真核菌类生物的总称,包括真菌界 Fungi 的真菌(fungi)、藻菌界 Chromista 的假菌(pseudofungi)或卵菌(oomycetes)以及原生动物界 Protozoa 的黏菌(slime moulds)(魏江春 2012)。然而,按照命名法规,作为普通名的“slime mould”如同作为普通名的“fungi”一样,并不是分类学上的学名,包括有网黏菌(net slime mould)、内寄生黏菌(endoparasitic slime mould)、集胞黏菌(acrasid cellular slime mould)、网柄黏菌(dictyostelid cellular slime mould)和原生质团黏菌(plasmodial slime mould)等异源异型、分属于不同生物界的类群(Cavalier-Smith 2003; Cavalier-Smith & Chao 2006; Adl *et al.* 2007; Kirk *et al.* 2008; Ruggiero *et al.* 2015)。国际上通称的、作为学名的黏菌(Myxomycetes 或 Myxogastrea)类群指的仅是原生质团黏菌(plasmodial slime mould),又称真黏菌(true slime mould)、非细胞黏菌(acellular slime mould)(Alexopoulos *et al.* 1996)。目前,这个类群在系统发育上被认为是一个单系类群,并被归属于原生动物界 Protozoa (Ruggiero *et al.* 2015; Leontyev *et al.* 2019)。从发现之初直至现在对这个类群仍有“黏菌(myxomycetes)”和“菌虫(mycetozoa)”之争,实际上反映了对其系统发育关系的困惑,但也使其分类学研究历史独具特色。研究黏菌分类学历史的发展,对于准确认识黏菌的内涵、范畴和多样性以及逐步揭示其中类群的系统发育关系具有学术意义。

1 黏菌名称的变化和分类学的建立

无论是原来的《国际植物命名法规》

(International Code of Botanical Nomenclature, ICBN),还是由其更名为晚近的《国际藻类、真菌和植物命名法规》(International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants, ICN),都按照 1905 年国际植物学大会通过的维也纳法规明确地将 1753 年作为黏菌命名的起点。这个年份是 Linné *Species Plantarum* 的出版日期,这部著作中记载有 6 种黏菌。在此之前更早记述黏菌的是 Micheli 在 1729 年出版的 *Nova Plantarum Genera*,记载有 4 个黏菌属 *Clathroides*、*Clathroidastrum*、*Lycogala* 和 *Mucilago*,前两个属含有现在的团网菌属 *Arcyria* 与发网菌属 *Stemonitis* 的黏菌物种,后两个属则含有现在的线膜菌属 *Reticularia*、煤绒菌属 *Fuligo*、发菌属 *Comatriza*、绒泡菌属 *Physarum*、钙皮菌属 *Didymium*、粉瘤菌属 *Lycogala*、团毛菌属 *Trichia* 和复囊钙皮菌属 *Mucilago* 的黏菌物种。

1833 年,Link 和 Wallroth 最早赋予这一类群以“Myxomycetes”这一名称(Yamamoto 1998; Lado & Eliasson 2017),虽然都是作为亚目等级,但他们强调了这一类群在一定形状的孢子器内产生孢子这一与真菌相近的特征。1880 年, Winter 将 Myxomycetes 由目提升为纲(Lado & Eliasson 2017)。之后,Myxomycetes 作为黏菌纲的学名被黏菌学者广泛采用,详见于 Macbride (1899)、Martin & Alexopoulos (1969)、Farr (1976)、Nannenge-Bremekamp (1991)、Neubert *et al.* (1993, 1995, 2000)、Stephenson & Stempen (1994)、Ing (1999)和 Poulain *et al.* (2011)等的专著。de Bary (1859)在通过大量实验揭示了黏菌的形态和生活史并详尽描述了子实体发育的 2 种方式之后,强调了这一类群的原生动物属性,命名为

Mycetozoa, 主要被 Rostafinski (1873)、Lister (1894)、Hagelstein (1944)和 Olive (1975)等所采用。

早期的真菌学家也注意到了一些具有酷似真菌子实体特征的黏菌类群,并开展了对黏菌的分类学研究。1801 年 Persoon 在 *Synopsis Methodica Fungorum* 一书中,首先开始并使人们关注到黏菌的分类工作(Alexopoulos 1978; Yamamoto 1998)。他为黏菌设立 1 纲 Angiocarpi, 1 目 Dermatocarpi, 2 科 Trichosperpi 和 Gymnospermi。Trichosperpi 科含粉瘤菌属 *Lycogala*、煤绒菌属 *Fuligo*、刺皮菌属 *Spumaria*、双皮菌属 *Diderma*、绒泡菌属 *Physarum*、团毛菌属 *Trichia*、团网菌属 *Arcyria*、发网菌属 *Stemonitis* 和筛菌属 *Cribraria* 9 属, Gymnospermi 科则有无丝菌属 *Licea* 和筒菌属 *Tubifera* 2 属,这种安排被认为产生了黏菌分类系统的雏形。1829 年 Fries 在 *Systema Mycologicum* 一书中鉴于一些黏菌(如粉瘤菌属 *Lycogala*)的子实体与马勃相像,而将黏菌置于担子菌的腹菌目中设立一个亚目,即腹黏菌亚目 Myxogastres (Alexopoulos 1978; Yamamoto 1998),同时,他也首次给出了黏菌营养体——原生质团发育的一些知识,但却疏于显微形态的观察。Masse (1892)几乎是唯一一位在黏菌分类专著中为这一类群保留采用“*Myxogastres*”作为纲的名称的学者。在 18 世纪下半叶和 19 世纪初的几十年里,描述了大量黏菌新物种的分类学家主要有 Batsch、Leers、Bulliard、Schrader、Curtis、Schweinitz、Berkeley、Cooke 和 Winter 等,他们与 Persoon 和 Fries 命名的许多黏菌物种学名至今仍被使用。

通过对早期零散的分类研究的系统性整理和总结,de Bary 的学生 Rostafinski (1873)在 *Versuch Eines Systems der Mycetozoen* 一书中建立了第一个黏菌分类系统,其分类思想一直影响至今,以成熟子实体的形态特征为分类依据,主要涉及透射光下孢子的颜色、孢丝是否存在及其

形态、石灰质有无等。黏菌经典分类也被认为是由 Masse (1892)最早提出,他建立了包括子实体中是否存在孢丝和石灰质等特征的鉴定标准。直到 Martin & Alexopoulos (1969)的著作出版,黏菌分类系统仍不断被完善,但都能看到 Rostafinski (1873)和 Masse (1892)所建立的黏菌分类形态特征体系的印记。

2 异型类群的分类归属

生物分类单元的范畴是生物的系统学需要澄清的重要问题之一,但黏菌纲(Myxomycetes 或 Myxogastrea)的范畴给生物分类学家造成了长期困扰,争论经久不衰,随着系统发育关系研究的不断发展和深入,才逐渐得以厘清。

在作为普通名的“黏菌(slime mould)”所包括的类群中,网黏菌 Labyrinthulomycota (net slime mould)的主要特征是具有一个由分枝联结的、无壁的、表面黏性的外质丝组成的菌体,在形态特征和系统发育上都与黏菌纲 Myxomycetes 差距较大,也从未被纳入黏菌纲 Myxomycetes 的范畴。Cavalier-Smith (1993)将网黏菌作为亚门 Labyrinthista 置于 Chromista 界 Eucromista 亚界 Heterokonta 门; Kirk *et al.* (2008)将网黏菌作为门 Labyrinthulomycota 置于 Chromista 界; Anderson & Cavalier-Smith (2012)将网黏菌作为纲 Labyrinthulea 置于 Straminipila 界 Bigyra 门 Sagenista 亚门; Ruggiero *et al.* (2015)将网黏菌作为纲 Labyrinthulea 置于 Chromista 界 Harosia 亚界 Heterokonta 超门 Bigyra 门。

根肿菌 Plasmodiophoromycota (内寄生黏菌 endoparasitic slime mould)的营养体虽为多核的原质团,但并不像黏菌的原质团那样可以移位活动;游动细胞的鞭毛为前生的两根不等长尾鞭;主要行吸收式营养;在植物体内专性寄生;孢子壁含甲壳质而非纤维素。最早由 Schroeter (1889)作为 1 个目归于黏菌纲 Myxomycetes,与之平行的另外 2 个目是集胞菌目 Acrasida 和腹黏菌目

Myxogastres。由于 Myxogastres 就是现今的 Myxomycetes, 因此意味着 Schroeter (1889) 当时也并没有认为根肿菌是真正的黏菌。Macbride (1899) 的黏菌纲 Myxomycetes 包括有寄生黏菌亚纲 Phytomyxinae (即根肿菌)、外生孢子黏菌亚纲 Exosporeae 和腹黏菌亚纲 Myxogastres。Alexopoulos & Mims (1979) 安排根肿菌纲 Plasmodiophoromycetes 与壶菌纲 Chytridiomycetes 和丝壶菌纲 Hyphochytridiomycetes 一起组成单倍体鞭毛真菌亚门 Haplomastigomycotina。Alexopoulos *et al.* (1996) 将根肿菌升格为门 Plasmodiophoromycota 置于原生生物界 Protists。Kirk *et al.* (2008) 将根肿菌纲 Plasmodiophorida 置于 Prorozoa 界 Cercozoa 门; Ruggiero *et al.* (2015) 将根肿菌作为纲 Phytomyxea 置于 Chromista 界 Harosa 亚界 Cercozoa 门 Endomyxa 亚门。

第一个加入黏菌纲也是最后一个被排除的异型类群是鹅绒菌, 最主要的特点是孢子外生。多数的黏菌分类系统均包含鹅绒菌, 一般将其作为黏菌纲 Myxomycetes 下的一个亚纲 (Lister 1894; Macbride 1899; Martin & Alexopoulos 1969)。Olive & Stoianovitch (1960) 发现原柄菌后, 认为鹅绒菌的子实体由白色圆柱体组成, 圆柱体表面是许多顶生单孢子的纤细小梗, 孢子的产生方式相异于原柄菌而不同于孢子内生的腹黏菌, 由此, Olive (1975) 将鹅绒菌归于原柄菌。Gilbert (1935) 认为鹅绒菌子实体外表着生的孢子实质是单孢子孢囊, 就是说其孢子也是内生的; Scheetz (1972) 发现鹅绒菌的孢子外面包有电射稠密层, 认为可能相当于内生孢子的腹黏菌的囊被, 这样, 鹅绒菌就还是属于黏菌。Mims & Rogers (1973) 发现黏菌的孢子具有双层壁, 内壁为电子透明层, 生有纹饰的外壁为电子稠密层, 因此, 鹅绒菌的孢子壁结构与黏菌的相同, 其孢子是外生的, 并不是单孢子孢囊; Furtado & Olive (1971) 发现联合复合体出现在鹅绒菌的原孢子中, 即在原孢子中发生减数分裂, 与黏菌在幼孢子中发生减数分裂

的情况似乎相同, 但其成熟的孢子有 4 个单倍体核, 而黏菌的成熟孢子均为单核体, 所以并不相同。这都表明鹅绒菌与黏菌是异型的。按照近年的分子系统学研究, 对于鹅绒菌更为合适的分类学处理是将其作为黏菌的姐妹群 (Fiore-Donno *et al.* 2005, 2010; Shadwick *et al.* 2009)。Spiegel (1990) 和 Corliss (1994) 都认为鹅绒菌与原柄菌具有更密切的亲缘关系, 鹅绒菌应该归属于原柄菌, 这也是当今对鹅绒菌分类处理的主流观点。Kirk *et al.* (2008) 将鹅绒菌作为科 Ceratiomycaceae 置于 Protozoa 界 Amoebozoa 门 Protostelia 纲 Protostelida 目; 而 Ruggiero *et al.* (2015) 将鹅绒菌作为亚纲 Exosporeae 置于 Prorozoa 界 Sarcomastigota 亚界 Amoebozoa 门 Conosa 亚门 Myxogastrea 纲。

集胞黏菌 (acrasid slime molds) 最早由 Brefeld (1869) 发现, 从 van Tieghem (1880) 开始直到 21 世纪的今天, 发现了越来越多的属于这一类群的物种 (Lado & Eliasson 2017)。然而, 它们具有比黏菌更小的子实体和更简单的生活循环, 也并不是一个单系类群 (Shadwick *et al.* 2009)。Schroeter (1889) 将“黏菌”分成集胞菌、根肿菌和腹黏菌 3 组, 这说明很早就已认识到集胞黏菌不是真黏菌。Olive (1975) 根据营养体没有细胞壁裸露的原质团或假原质团, 为菌虫这个复系类群建立了裸菌虫门 Gymnomyxa, 其中的菌虫亚门 Mycetozoa 下设真菌虫纲 Eumycetozoa 和集胞菌虫纲 Acrasea, 真菌虫纲又分为原柄亚纲 Protostelia、网柄亚纲 Dictyostelia 和黏腹亚纲 Myxogastria; Ainsworth & Bisby's *Dictionary of the Fungi* 第 7 版 (1983) 的黏菌门含有 7 个纲: 原柄菌纲 Protosteliomycetes、鹅绒菌纲 Ceratiomycetes、网柄菌纲 Dictyosteliomycetes、集胞菌纲 Acrasiomycetes、黏菌纲 Myxomycetes、根肿菌纲 Plasmodiophoromycetes 和网黏菌纲 Labyrinthulomycetes; 第 8 版 (1995) 将集胞菌、网柄菌和根肿菌升格为门, 与黏菌门平行, 置

于原生动物界。这说明,组成细胞(状)黏菌(cellular slime moulds)的集胞菌(acrasid cellular slime moulds)和网柄菌(dictyostelid cellular slime moulds)已被认为是异源异型的2个类群,更不同于黏菌 Myxomycetes。在 Cavalier-Smith (1993) 的原生动物界分类系统中,集胞菌作为一个纲 Heterolobosea 在 Adictyozoa 亚界 Percolozoa 门 Tetramitia 亚门 Striatorhiza 超纲,网柄菌作为亚门 Dictyostelia 在 Dictyozoa 亚界 Opalomyxa 超界 Mycetozoa 门。Kirk *et al.* (2008) 将网柄菌作为纲 Dictyostelea 在 Protozoa 界 Amoebozoa 门,集胞菌作为纲 Heterolobosea 则是 Protozoa 界 Percolozoa 门的唯一纲。Ruggiero *et al.* (2015) 将网柄菌作为纲 Dictyostelea 归在 Protozoa 界 Sarcomastigota 亚界 Amoebozoa 门 Conosa 亚门,集胞菌作为纲 Heterolobosea 属于 Protozoa 界 Enzozoa 亚界 Percolozoa 门 Tetramitia 亚门。

原柄菌由 Olive & Stoianovitch (1960) 发现,是最后一个加入“slime mould”的异型类群。Olive (1970) 为其设立原柄亚纲,隶属于菌虫纲 Mycetozoa,其中包括鹅绒菌。Ainsworth & Bisby's *Dictionary of the Fungi* 第6版(1971)将原柄菌亚目归入黏菌门 Myxomycota 黏菌纲 Myxomycetes 腹黏菌亚纲 Myxogastromycetidae。Alexopoulos & Mims (1979) 将其划归真菌界 Fungi 裸菌门 Gymnomycota 原质体裸菌亚门 Plasmodiogymnomycotina,为其建立了原柄菌纲 Protosteliomycetes,与黏菌纲 Myxomycetes 平行。在 Cavalier-Smith (1993) 的原生动物界 Protozoa 中,黏菌、原柄菌和网柄菌在 Dictyozoa 亚界 Opalomyxa 超界 Mycetozoa 门,原柄菌纲 Protostelea 和黏菌纲 Myxogastrea 在 Eumyxa 亚门,网柄菌纲 Dictyostelea 在 Dictyostelia 亚门; Kirk *et al.* (2008) 将原柄菌作为纲 Protostelia 置于 Protozoa 界,与黏菌纲 Myxogastrea 和网柄菌纲 Dictyostelea 共同组成 Amoebozoa 门; Ruggiero *et al.* (2015) 将原柄菌作为纲 Protostelea 置于

Prorozoa 界 Sarcomastigota 亚界 Amoebozoa 门 Conosa 亚门 Myxogastrea 纲。

3 分类系统的演变

Rostafiński (1873) 建立了第一个真黏菌分类系统,首先为黏菌建立了纲(class),但在纲和目之间设立了一个“cohors”等级,然后再向下划分出目(ordo),同时,他给出的科(family)等级名词是 tribus,相当于“族”(表1),并含有45个属级单元。

Lister (1894) 的黏菌分类系统基本遵循了 Rostafiński (1873) 的分类标准,但进行了重组。1911年,由他的女儿修订出版的第2版除了内容增加外没有更改,而1925年的第3版则将分类等级全部进行了更新,还调整了一些分类标准(表1)。

Martin & Alexopoulos (1969) 的专著 *The Myxomycetes* 被公认为是黏菌分类学的一个里程碑,全面总结了到1969年为止的所有黏菌的分类学知识。他们认为黏菌是一类真菌,相应地调整了它们的分类等级和名称。

Ross (1973) 将发网菌目移出腹黏菌亚纲,升格并专设发网菌亚纲 Stemonitiomycetidae,这源于其十几年前研究发现的确认。Ross (1959) 在进行了系统性的个体发育比较研究后指出:黏菌子实体发育有2种不同类型,发网菌目与其他黏菌不同,为基质层上型,即原质团接触基物的底层变为基质层,上面的原生质集中隆起形成孢囊。在有柄的种类中,柄是以后从上升的原生质柱体中分化形成的,常为中空或纤维索状。由于没有原生质从柄内上升,柄内不含圆胞状或杂质颗粒物体,柄和孢囊的表面也没有基质层的薄鞘。

在 Ross (1973) 建立发网菌亚纲之后相当长的一段时间内,黏菌分类系统基本稳定为黏菌纲划分鹅绒菌亚纲 Ceratiomycetidae、腹黏菌亚纲 Myxogastromycetidae 和发网菌亚纲

表 1 历史上具有影响和代表性的黏菌分类系统

Table 1 Some important and representative classification systems in the history of myxomycete taxonomy

Rostafinski (1873)	Massee (1892)	Lister (1925)	Olive (1975)
Class Mycetozoa	Class Myxogastres	Class Mycetozoa	Subphylum Mycetozoa
Cohors Exosporeae	Order Peritrichaeae	Subclass Exosporeae	Class Eumycetozoa
Tribus Ceratiaceae	Suborder Tubulinae	Family Ceratiomyxaceae	Subclass Protostelia
	Suborder Cribriariae		Order Protosteliida
Cohors Endosporeae	Order Columelliferae	Subclass Endosporeae	Family Cavosteliidae
Ordo Enteridiaceae	Suborder Stemonitae	Order Lamprosporaes	Family Ceratiomyxidae
Tribus Lycogalaceae	Suborder Lamprodermae	Suborder Anemineae	Family Protosteliidae
Ordo Anemeae	Order Lithodermae	Family Heterodermaceae	Subclass Myxogastria
Tribus Dictyosteliaceae	Suborder Didymaeae	Family Liceaceae	Order Echinosteliida
Tribus Licaethaliaceae	Suborder Physariae	Family Lycogalaceae	Order Trichiida
Ordo Heterodermae	Order Calotrichaeae	Family Reticulariaceae	Order Stemonitida
Tribus Cribriariaceae	Suborder Tricheae	Family Tubulinaceae	Order Physarida
Tribus Dictydiaethaliaceae	Suborder Arcyriiae	Suborder Calonemineae	Order Liceida
Ordo Reticulariaceae		Family Arcyriaceae	Subclass Dictyodtelia
Tribus Reticulariaceae		Family Margaritaceae	Class Acrasea
Ordo Calonemea		Family Trichiaceae	Subclass Acrasia
Tribus Arcyriaceae		Order Amaurosporaes	
Tribus Perichaenaceae		Suborder Calcarineae	
Tribus Trichiaceae		Family Didymiaceae	
Ordo Calcareae		Family Physaraceae	
Tribus Cienkowskiaceae		Suborder Amaurochaetinaeae	
Tribus Didymiaceae		Family Amaurochaetaceae	
Tribus Physaraceae		Family Collodermaceae	
Tribus Spumariaceae		Family Stemonitaceae	
Ordo Amaurochaeteae			
Tribus Amaurochaetaceae			
Tribus Brefeldiaceae			
Tribus Echinosteliaceae			
Tribus Enerthemaceae			
Tribus Stemonitidaceae			

(待续)

(续表 1)

Martin <i>et al.</i> (1983)	Cavallier-Smith (2013)	Lado & Eliasson (2017)	Leontyev <i>et al.</i> (2019)
Class Myxomycetes	Class Myxomycetes	Class Myxomycetes	Class Myxomycetes
Subclass Ceratiomyxomycetidae	Subclass Exoporea	Subclass Ceratiomyxomycetidae	Subclass Lucisporomycetidae
Order Ceratiomyxales	Order Ceratiomyxida	Order Ceratiomyxales	Superorder Cribariida
Family Ceratiomyxaceae	Family Ceratiomyxidae	Family Ceratiomyxaceae	Order Cribariales
			Family Cribariaceae
Subclass Myxogastromycetidae	Subclass Mixogastria	Subclass Myxogastromycetidae	Superorder Trichiida
Order Liceales	Superorder Lucisporidia	Order Echinosteliales	Order Reticulariales
Family Cribariaceae	Order Liceida	Family Clatodermataceae	Family Reticulariaceae
Family Enteridiaceae	Family Cribariidae	Family Echinosteliaceae	Order Liceales
Family Liceaceae	Family Dictydiaethalidae	Order Cribariales	Family Liceaceae
Order Echinosteliales	Family Liceidae	Family Cribariaceae	Order Trichiales
Family Clatodermataceae	Family Listeriellidae	Family Dictydiaethaliaceae	Family Dianemataceae
Family Echinosteliaceae	Family Tubiferidae	Family Liceaceae	Family Trichiaceae
Order Trichiales	Order Trichiida	Family Reticulariaceae	
Family Dianemaceae	Family Arcyriidae	Order Trichiales	Subclass Columellomycetidae
Family Trichiaceae	Family Dianematidae	Family Arcyriaceae	Superorder Echinosteliida
Order Physarales	Family Minakatelidae	Family Dianemataceae	Order Echinosteliales
Family Didymiaceae	Family Trichidae	Family Minakatelaceae	Family Echinosteliaceae
Family Elacomyxaceae		Family Trichiaceae	Superorder Stemonitidida
Family Physaraceae	Superorder Collumellidia	Order Physarales	Order Clatodermatales
	Order Echinosteliida	Family Didymiaceae	Family Clatodermataceae
Subclass Stemonitomycetidae	Family Clatodermatidae	Family Elaeomyxaceae	Order Meridermatales
Order Stemonitidales	Family Echinosteliidae	Family Physaraceae	Family Meridermataceae
Family Schenellaceae	Order Fuscisporida		Order Stemonitidales
Family Stemonitidiaceae	Suborder Physarina		Family Stemonitidiaceae
	Family Didymiidae		Family Amaurochaetaceae
	Family Physaridae		Order Physarales
	Suborder Lamprodermina		Family Lamprodermataceae
	Family Lamprodermidae		Family Didymiaceae
	Suborder Stemonitina		Family Physaraceae
	Family Stemonitidae		

Stemonitiomycetidae 的分类方案, 鹅绒菌亚纲只含有鹅绒菌目一个目, 腹黏菌亚纲含有刺轴菌目、无丝菌目、团毛菌目和绒泡菌目, 发网菌亚纲只含有发网菌目一个目。可见于 Farr (1976)、Martin *et al.* (1983)、Neubert *et al.* (1993, 1995, 2000)、Yamamoto (1998)、李玉等(2008a, 2008b) 和 Poulain *et al.* (2011) 等的黏菌分类专著。

Olive (1975) 按照动物分类学进行了菌虫(黏菌)的分类, 他的黏腹亚纲 Myxogastria 就是本文所指的黏菌, 其中的目、科和属基本上都与 Martin & Alexopoulos (1969) 分类系统相同, 但是纲、亚纲和目的名字后缀都采用了动物分类单元的词尾, 而科的后缀仍采用了菌物分类单元的词尾, 属和种的名字依然遵守国际植物命名法规(表 1)。

进入本世纪, 通过分子生物学对于黏菌系统发育关系的研究, 将这一类群划归原生动物界已经基本形成共识。然而, 黏菌的分类系统仍然主要保持 3 亚纲 6 目的方案, 命名也依然遵守 *International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants*。或许, 这样处理是为了避免大调整和改变而引起黏菌分类和命名的混乱, 事实上, 也正是如此使得黏菌分类系统和分类学研究在最近 30 年间得以稳定发展。

Cavalier-Smith (2013) 采用动物命名法提出了一个基于分子进化和系统发育证据的黏菌分类方案(表 1)。尽管对于将黏菌归属原生动物界的处理已经很少争议, 但是 Cavalier-Smith (2013) 按照动物分类学所制定的黏菌分类方案并未能影响全世界的黏菌分类学家, 也没有被接受和采用。不过, Cavalier-Smith (2013) 的黏菌分类系统综合了新的和有趣的信息, 包括了系统发育所涉及的更多特征, 对于今后实现尽可能自然地建立黏菌分类系统可能具有重要意义。

根据系统发育的分子数据, 有些其他特征似乎比一些传统分类标准能够更好地刻画黏菌纲内部的演化关系, 例如孢丝与囊被的连接、孢囊

柄形成的细节、孢子堆的颜色以及柄内孢子状细胞的存在与否等。因此, 结合分子系统学研究证据, 一个新的形态分类学特征标准体系被 Leontyev *et al.* (2019) 建立和提出, 并被用于黏菌类群形态特征的修正描述, 建立了一个全新的黏菌分类系统(表 1)。在去除了鹅绒菌亚纲之后, 黏菌纲仍然设置 2 个亚纲, 但这 2 个亚纲已经不是腹黏菌亚纲和发网菌亚纲, 从名称到范围都发生了根本性的变化, 在形态学上分别对应浅色孢子黏菌类群和暗色孢子黏菌类群。Lucisporomycetidae (或可译为亮孢黏菌亚纲) 含有 4 个目, 筛菌目 Cribariales、孔膜菌目 Reticulariales、无丝菌目 Liceales 和团毛菌目 Trichiales, 其中筛菌目 Cribariales 位于这个亚纲系统演化的根部; Columellomycetidae (或可译为囊轴黏菌亚纲) 含有 5 个目, 刺轴菌目 Echinosteliales、碎皮菌目 Clastodermatales、斑皮菌目 Meridermatales、发网菌目 Stemonitidales 和绒泡菌目 Physarales, 其中刺轴菌目 Echinosteliales 是这个亚纲分支的起点。这个系统有别于此前依据原生质团类型和子实体发育方式为基础的黏菌分类系统, 是否足够合理还需要进一步的研究, 例如, 其团毛菌目包括了原来无丝菌目的一些成员、绒泡菌目包括了原来发网菌目的一些成员, 忽略了对原生质团特征和子实体发育方式的已有认识, 因此, 这个系统是否能够被国际黏菌学家接受也还需要时间的考验。

4 中国黏菌分类学研究史

中国是最早认识和记述黏菌的国家, 唐代陈藏器在《本草拾遗》(约公元 739 年) 中就记载了一种接近于煤绒菌 *Fuligo* sp. 的黏菌“鬼屎”(李玉 2002)。然而, 这一最早的黏菌记录描述过于简单, 并且既没有命名基本法则中的模式概念, 更不符合模式法, 所以无法对它进行科学的鉴定 (Martin 1960; Alexopoulos *et al.* 1996; 李玉 2002)。

现代对于中国黏菌分类学的科学研究起步较晚,如同中国其他菌物类群分类学研究的境况一样,早期工作是由外国殖民者开始的。20 世纪 20 年代末,中泽亮治研究了小畔四郎等于 1924–1928 年采集的中国台湾的黏菌标本,发表了一份关于中国台湾黏菌的名录,包括 26 属 90 种 42 变种,这是有关中国黏菌物种分布的最早报道(Nakazawa 1929)。之后,Skvortzow (1931)报道了采自黑龙江省哈尔滨和帽儿山的黏菌 32 种,其中有 9 个新种,周宗璜和李惠中(1978)复核考证后指出,这 9 个新种或应否定或存疑不能确定。不过,Skvortzow 的标本是现今中国可见的最早的黏菌标本,还保存在中国科学院微生物研究所菌物标本馆中。日本的江本义数先后记述了中国辽宁省和河北省的一些种类,其中由栗田周彦和小林胜采自辽宁旅顺老铁山的 *Physarum puniceum* 是第一个发现于中国的黏菌新种(Emoto 1931)。

第一位报道中国黏菌的中国学者是邓叔群先生,他发表的中国黏菌的第一份文献记录有 8 科 16 属 29 种,覆盖了中国南方的广大地区(Teng & Teng 1933)。此后,邓叔群先生还分别零散报道过浙江、福建、南京和甘肃等地的数种黏菌。第一位针对一个地区进行中国黏菌系统性分类学研究的中国学者是周宗璜先生,他发表的“河北小五台山黏菌志略”描述了 8 属 22 种。次年,他又报道了“华北之黏菌”9 科 17 属 33 种(Chow 1937),其中有 3 个中国新记录属和 15 个中国新记录种。但是,在这之后的约 40 年间,中国黏菌仅由邓叔群(1963)在《中国的真菌》中记述了 30 属 142 种黏菌,而未再有其他分类学研究和文献。

中国地大物博,也完全应该具有较多的黏菌物种多样性。尽管国际上从事黏菌分类研究较真菌类群研究的科学工作者明显偏少,但是国外的黏菌学者非常希望获取中国的黏菌材料。改革开放以来,一些外籍人士多次努力前来中国开展黏

菌的标本采集和分类学研究。Champion & Mitchell (1980)报道了从香港收集到的黏菌;Ing (1987)报道了从香港和广东采集的 24 种黏菌;Yamamoto *et al.* (2000, 2002)先后报道了云南省的黏菌 81 种,其中,疣丝盖碗菌 *Perichaena verrucifera* Y. Yamam. & Shuang L Chen 和拟卵孢绒泡菌 *Physarum ovisporoides* Y. Yamam. & Shuang L Chen 是新种,齿孢团毛菌宽丝变种 *Trichia crenulata* var. *latitubularis* Y. Yamam. & Shuang L Chen 和暗孢钙皮菌钙柄变种 *Didymium melanospermum* var. *calcipes* Y. Yamam. & Shuang L Chen 是新变种,另有 30 种黏菌是中国新记录种;Ukkola *et al.* (2001)、Härkönen *et al.* (2004a, 2004b)先后报道了湖南省的黏菌 127 种,其中有 20 种黏菌为中国新记录种;Schnittler *et al.* (2013)通过对 362 份基物进行湿室培养和野外采集的 206 份标本的分类学研究,报道了新疆塔里木盆地北部和天山东部黏菌 80 种,其中 53 种来自野外采集,32 种来自湿室培养,*Kelleromyxa* 和 *Protophysarum* 这 2 个单种属第一次在中国被发现。

进入 20 世纪 80 年代,有关中国黏菌的研究重新活跃起来。周宗璜(1981)撰文论述了“黏菌分类问题”,从而引导中国的菌物学家重视黏菌的分类学研究。在最近 40 多年间,中国的黏菌分类学研究者通过大量持续的工作,努力自己牢牢地掌握中国的黏菌多样性。刘锦惠从 20 世纪 80 年代起与她的学生连续报道了中国台湾的黏菌(Liu 1980; Liu & Chang 2007),到目前为止,发现报道的黏菌新种 9 个、新变种 2 个。而对于中国黏菌分类学研究最重要的贡献无疑要归功于李玉院士,周宗璜和李玉(1983)发表了黏菌新种无节筛菌 *Cribraria enodis*,这是第一个由中国科学家命名的黏菌新种。1989 年,他主导完成了中国黏菌物种编目及其分布的文章在 *Mycotaxon* 上发表(Li & Li 1989),这是中国学者的黏菌分类学研究成果第一次出现在国际期刊上,同时也使得国际黏菌分类学研究者开始了解

并重视中国同行的研究；1995 年，他主导的对中国筛菌科 Cribariaceae 黏菌的比较形态学和系统分类学研究(Li & Li 1995), 充分论述了筛菌科 *Cribraria*、*Dictydium* 和 *Lindbladia* 3 个属既连续又间断的系统演化关系，证明了 *Cribraria* 和 *Dictydium* 应为 2 个不同的属，成为国际黏菌分类学研究的经典之作；2008 年，他主编的两卷本《中国真菌志·黏菌卷》出版，从此，在国际黏菌分类学研究领域中有了不可多得的中国专著；2014 年，他担任在长春举办的第 8 届黏菌分类学及生态学国际会议的主席，使全世界的黏菌分类学家、生态学家首次汇聚亚洲，首次在中国进行学术研讨，奠基了中国在国际黏菌分类学研究的重要地位。在潜心治学的同时，他还培养了大批从事黏菌分类学研究的学生，带领和支持他们在全国各地开展黏菌物种多样性的野外研究工作，引导和帮助他们积极参与国际合作，从而推动中国黏菌分类学研究的可持续发展，因此在由 Stephenson & Rojas 主编的 *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology* 一书中专门指出，“自 20 世纪 80 年代以来，吉林农业大学的李玉和他的一些学生进行了黏菌的分类学、生活史、分子生物学和生物化学的研究，对于黏菌研究是重要的贡献”。迄今为止，世界各地已知分布的黏菌约为 1 000 种(Lado 2005–2022)，当然，这一数据排除了大量已发表的同物异名。通过李玉院士及其学生的研究，中国至今已知黏菌 457 种(<http://www.sp2000.org.cn/>)，接近全球已知种数的一半，较 1989 年中国黏菌已知的 224 种增加了 1 倍，同时，极大地增加、完善了黏菌物种在中国的分布格局。过去的 35 年以来，全世界报道的黏菌新种约为 400 种，其中，李玉院士及其学生发现于中国并报道的黏菌新种为 55 种，约占全世界已知种数的近 6%，对于这 35 年间全世界新发现黏菌物种的贡献率约达 14%。

黏菌具有十分丰富的多样性，分类学研究由

于是国际黏菌研究的最主要方向之一而方兴未艾，同时黏菌也以诸多独有特征而对探索生物进化论中的科学问题具有重要价值。组学时代将使黏菌分类学取得创新的发展，基于基因型性状的分子系统学研究肯定会改变黏菌分类单元的划分，相信通过分类学工作者持续和坚韧地钻研，黏菌分类学一定会在传承和发展中不断前行。

致谢

谨以此文献给导师李玉院士八十华诞，祝敬爱的导师生日快乐，感谢导师数十年的关怀和教导。

[REFERENCES]

- Adl SM, Leander BS, Simpson AGB, Archibald JM, Anderson RO, Bass D, Bowser SF, Brugerolle G, Farmer MA, Karpov SA, Kolisko M, Lane CE, Lodge DJ, Mann DG, Meisterfeld R, Mendoza L, Moestrup O, Mozley-Standridge SE, Smirnov A, Spiegel FW, 2007. Diversity, nomenclature, and taxonomy of protists. *Systematic Biology*, 56(4): 684-689
- Alexopoulos CJ, 1978. The evolution of the taxonomy of the myxomycetes. In: Subramanian CV (ed.) *Proceedings of the international symposium on taxonomy of fungi*, part I. University of Madras, Madras. 1-8
- Alexopoulos CJ, Mims CW, 1979. *Introductory mycology*. 3rd ed. John Wiley & Sons, Inc., New York. 47-98
- Alexopoulos CJ, Mims CW, Blackwell M, 1996. *Introductory mycology*. 4th ed. John Wiley & Sons, Inc., New York. 743-808
- Anderson OR, Cavalier-Smith T, 2012. Ultrastructure of *Diplophrys parva*, a new small freshwater species, and a revised analysis of Labyrinthulea (Heterokonta). *Acta Protozoologica*, 51: 291-304
- Cavalier-Smith T, 1993. Kingdom Protozoa and its 18 phyla. *Microbiological Reviews*, 57(4): 953-994
- Cavalier-Smith T, 2003. Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. *European Journal of Protistology*, 39(4): 338-348
- Cavalier-Smith T, 2013. Early evolution of eukaryote feeding modes, cell structural diversity, and classification of the protozoan phyla Loukozoa, Sulcozoa, and Choanozoa. *European Journal of Protistology*, 49(2): 115-178
- Cavalier-Smith T, Chao EEY, 2006. Phylogeny and megasystematics of phagotrophic heterokonts (Kingdom Chromista). *Journal of Molecular Evolution*, 62: 388-420

- Champion CL, Mitchell DW, 1980. Some myxomycetes collected in Hong Kong. *Bulletin of the British Mycological Society*, 14: 135-137
- Chow CH, 1937. Notes on myxomycetes from North China. *Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology, Botanical Series*, 7: 257-280
- Corliss JO, 1994. An interim utilitarian ('user friendly') hierarchial classification and characterization of the Protists. *Acta Protozoologica*, 33(1): 1-51
- de Bary A, 1859. Die Mycetozoen. *Zeitschrift für Wissenschaftwehe Zoologie*, 10: 88-175
- Emoto Y, 1931. Die myxomyceten der Suedmandschurei. *Botanical Magazine*, 45: 229-234
- Farr ML, 1976. *Flora Neotropica*. Monograph No. 16. Myxomycetes. The New York Botanical Garden, New York. 1-305
- Fiore-Donno AM, Berney CD, Pawlowski J, Baldauf SL, 2005. Higher-order phylogeny of plasmodial slime molds (Myxogastria) based on elongation factor 1-A and small subunit rRNA gene sequences. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52(3): 201-210
- 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
- Furtado JS, Olive LS, 1971. Ultrastructural evidence of meiosis in *Ceratiomyxa fruticulosa*. *Mycologia*, 64: 413-416
- Gilbert FA, 1935. Critical events in the life history of *Ceratiomyxa*. *American Journal of Botany*, 22: 52-74
- Hagelstein R, 1944. The Mycetozoa of North America. Mineola, New York. 1-306
- Härkönen M, Rikkinen J, Ukkola T, Enroth J, Virtanen V, Jääskeläinen K, Rinne E, Hiltunen L, Piippo S, He XL, 2004a. Corticolous myxomycetes and other epiphytic cryptogams on seven native tree species in Hunan Province, China. *Systematics and Geography of Plants*, 74: 189-198
- Härkönen M, Ukkola T, Zeng Z, 2004b. Myxomycetes of the Hunan Province, China, II. *Systematics and Geography of Plants*, 74: 199-208
- Ing B, 1987. Myxomycetes from Hong Kong and southern China. *Mycotaxon*, 30: 199-201
- Ing B, 1999. The Myxomycetes of Britain and Ireland – an identification handbook. The Richmond Publishing Co., Slough. 1-374
- Kirk PM, Canon PF, David JC, Stalpers JA, 2008. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the fungi*. 10th ed. CAB International, Wallingford. 747-771
- Lado C, 2005–2022. An on line nomenclatural information system of eumycetozoa. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid, Spain. <http://www.nomen.eumycetozoa.com> (accessed 15 July 2022)
- Lado C, Eliasson U, 2017. Taxonomy and systematics: current knowledge and approaches on the taxonomic treatment of Myxomycetes. In: Stephenson SL, Rojas C (eds.) *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology*. Academic Press, Elsevier, Amsterdam. 205-251
- Leontyev DV, Schnittler M, Stephenson SL, Novozhilov YK, Shchepin ON, 2019. Towards a phylogenetic classification of the Myxomycetes. *Phytotaxa*, 399(3): 209-238
- Li Y, 2002. Textual research of "kwei shi". *Journal of Jilin Agricultural University*, 24(2): 1-4 (in Chinese)
- Li Y, Li HZ, 1989. Myxomycetes from China. I. A checklist of myxomycetes from China. *Mycotaxon*, 35(2): 429-436
- Li Y, Li HZ, 1995. Myxomycetes from China. III. Description of a new species, *Cribraria media*, and discussion of the relationship between *Cribraria* and *Dictydium*. *Mycotaxon*, 53: 69-80
- Li Y, Li HZ, Wang Q, Chen SL, 2008a. Flora fungorum sinicorum: Myxomycetes. I. Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales and Trichiales. Science Press, Beijing. 1-238 (in Chinese)
- Li Y, Li HZ, Wang Q, Chen SL, 2008b. Flora fungorum sinicorum: Myxomycetes. II. Physarales and Stemonitales. Science Press, Beijing. 1-204 (in Chinese)
- Lister A, 1894. A monograph of the Mycetozoa. The Trustees of the British Museum, London. 1-224
- Lister A, 1925. A monograph of the Mycetozoa. 3rd ed. Revised by Lister G. The Trustees of the British Museum, London. 1-296
- Liu CH, 1980. Myxomycetes of Taiwan. I. *Taiwania*, 25: 141-151
- Liu CH, Chang JH, 2007. Myxomycetes of Taiwan. X X. A new species of *Cribraria*. *Taiwania*, 52(2): 164-167
- Macbride TH, 1899. North American slime moulds. Macmillan, New York. 1-231
- Martin GW, 1960. The systematic position of myxomycetes. *Mycologia*, 52: 119-129
- Martin GW, Alexopoulos CJ, 1969. The Myxomycetes. University of Iowa Press, Iowa. 1-561
- Martin GW, Alexopoulos CJ, Farr ML, 1983. The genera of myxomycetes. University of Iowa Press, Iowa. 1-102
- Massee G, 1892. A monograph of the myxogastres. Methuen & Co. Ltd., London. 1-367
- Mims CW, Rogers MA, 1973. An ultrastructural study of spore germination in the myxomycete *Stemonitis virginensis*. *Protoplasma*, 78: 243-354
- Nakazawa H, 1929. A list of Taiwan mycetozoa. *Transaction of the Natural History Society of Taiwan, China*, 19: 16-30
- Nannenge-Bremekamp NE, 1991. A guide to temperate Myxomycetes, An English translation by A. Feest and Y. Burggraaf of de Nederlandse Myxomyceten. Biopress

- Ltd., Bristol. 1-409
- Neubert H, Nowotny W, Baumann K, 1993. Die Myxomyceten Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs, Band 1. Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales, Trichiales. Baumann, Gomaringen. 1-343
- Neubert H, Nowotny W, Baumann K, 1995. Die Myxomyceten Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs. Band 2. Physarales. Karlheinz Baumann Verlag, Gomaringen. 1-368
- Neubert H, Nowotny W, Baumann K, Marx H, 2000. Die Myxomyceten Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs. Band 3. Stemonitales. Karlheinz Baumann Verlag, Gomaringen. 1-391
- Olive LS, 1970. The mycetozoa: a revised classification. The Botanic Review, 36: 59-89
- Olive LS, 1975. The mycetozoans. Academic Press, New York. 1-293
- Olive LS, Stoinaovitch C, 1960. Two new members of the Acrasiales. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 87(1): 1-20
- Poulain M, Meyer M, Bozonnet J, 2011. Myxomycètes, Vol. 1-2. Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie, Sevrier. 1-556
- Ross IK, 1959. Fruiting in the myxomycetes. In: Anonymous (ed.) Proceedings of the Ninth International Botanical Congress, Montreal. Vol.2. 87-93
- Ross IK, 1973. The Stemonitomycetidae, a new subclass of Myxomycetes. Mycologia, 65: 477-485
- Rostafiński J, 1873. Versuch eines systems der Mycetozoen. University Press, Strassburg. 1-115
- 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(6): e0130114
- Scheetz RW, 1972. The ultrastructure of *Ceratiomyxa fruticulosa*. Mycologia, 64: 38-54
- Schnittler M, Novozhilov YK, Carvajal E, Spiegel FW, 2013. Myxomycete diversity in the Tarim basin and eastern Tian-Shan, Xinjiang Prov., China. Fungal Diversity, 59: 91-108
- Schroeter J, 1889. Myxogasteres. In: Engler A, Prantl K (eds.) Die natürlichen Pflanzenfamilien I. The Bryologist, 1: 8-35
- Shadwick LL, Spiegel FW, Shadwick JD, Brown MW, Silberman JD, 2009. Eumycetozoa = Amoebozoa? SSU rDNA phylogeny of protosteloid slime molds and its significance for the amoebozoan supergroup. PLoS One, 4: e6754
- Skvortzow BW, 1931. Mycetozoa from north Manchuria, China. The Philippine Journal of Science, 46(1): 85-93
- Spiegel FW, 1990. Phylum plasmodial slime molds, class Protostelia. In: Margulis L, Corliss JO, Melkonian M, Chapman DJ (eds.) Handbook of Protoctista. Jones and Bartlett, Boston. 484-497
- Stephenson SL, Stempen H, 1994. Myxomycetes: a handbook of slime molds. Timber Press Inc., Portland. 1-183
- Teng SC, 1963. Fungi of China. Science Press, Beijing. 5-46 (in Chinese)
- Teng SC, Teng KL, 1933. Notes on slime molds from China. Sinensia, 4: 61-81
- Ukkola T, Harkonen M, Zeng Z, 2001. Myxomycetes of Hunan Province, China. I. Annales Botanici Fennici, 38: 305-328
- Wei JC, 2012. The pan-fungal biodiversity and prospect of R. & D. of their resources. Journal of Fungal Research, 10(3): 125-129 (in Chinese)
- Yamamoto Y, 1998. The myxomycete biota of Japan. Toyo Shorin Publishing, Tokyo. 1-701
- Yamamoto Y, Chen SL, Degawa Y, Hagiwara H, 2002. Myxomycetes from Yunnan Province, China. Bulletin of the National Science Museum B, 28(3): 61-76
- Yamamoto Y, Chen SL, Hagiwara H, 2000. Myxomycetes from Yunnan Province, China, collected in 1998. Bulletin of the National Science Museum B, 26(1): 15-21
- Zhou ZH, 1981. The classification problem of slime moulds. Microbiology China, 8(3): 129-133 (in Chinese)
- Zhou ZH, Li HZ, 1978. Reexamination on the new myxomycetes described by Skvortzow. Acta Microbiologica Sinica, 18(3): 189-194 (in Chinese)
- Zhou ZH, Li Y, 1983. A new myxomycete: *Cribraria enodis*. Acta Mycologica Sinica, 2(1): 38-40 (in Chinese)
- [附中文参考文献]
- 邓叔群, 1963. 中国的真菌. 北京: 科学出版社. 5-46
- 李玉, 2002. “鬼屎”考. 吉林农业大学学报, 24(2): 1-4
- 李玉, 李惠中, 王琦, 陈双林, 2008a. 中国真菌志: 黏菌卷一, 鹅绒菌目、刺轴菌目、无丝菌目、团毛菌目. 北京: 科学出版社. 1-238
- 李玉, 李惠中, 王琦, 陈双林, 2008b. 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
- 魏江春, 2012. 菌物生物多样性及其资源研发前景. 菌物研究, 10(3): 125-129
- 周宗璜, 1981. 黏菌分类问题. 微生物学通报, 8(3): 129-133
- 周宗璜, 李惠中, 1978. 对 Skvortzow 报告的黏菌新种的复核. 微生物学报, 18(3): 189-194
- 周宗璜, 李玉, 1983. 黏菌一新种: 无节筛菌. 真菌学报, 2(1): 38-40