



刘朴

吉林农业大学食药菌教育部工程中心/植物保护学院教授、博士生导师，吉林省拔尖创新人才、吉林省高校科研春苗人才，美国阿肯色大学访问学者。从事以黏菌为主的菌物资源领域研究，已发表新分类单元 26 个。

网柄细胞状黏菌生态学的研究进展

邹月，刘朴*

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：网柄细胞状黏菌(简称网柄菌)是黏菌的第二大类群，对其生态特征的研究有助于深入了解这类生物适宜的生存条件和人类活动的影响。本文回顾了 1869 年至今的网柄菌生态学研究历史，从地理因素、植被因素、生物因素三个角度，探讨了影响网柄菌物种丰度和多度的生态因素，从而为土壤及凋落物中黏菌的物种多样性保护提供参考。

关键词：网柄菌；森林土壤；地理因素；植被因素；生物因素

[引用本文]

邹月，刘朴，2023. 网柄细胞状黏菌生态学的研究进展. 菌物学报，42(1): 160-169

Zou Y, Liu P, 2023. Research progress on ecology of dictyostelid cellular slime molds. Mycosystema, 42(1): 160-169

Research progress on ecology of dictyostelid cellular slime molds

ZOU Yue, LIU Pu*

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

Abstract: Dictyostelid cellular slime molds (dictyostelids) are the second largest group of slime

资助项目：吉林省自然科学基金(20220101187JC)；国家自然科学基金(32070009)

This work was supported by the Natural Science Foundation of Jilin Province (20220101187JC) and the National Natural Science Foundation of China (32070009).

*Corresponding author. E-mail: pul@jlau.edu.cn

ORCID: ZOU Yue (0000-0003-1209-8431)

Received: 2022-10-19; Accepted: 2022-10-31

molds. Ecological research of dictyostelids is conducive to understand the suitable living conditions of and the impact of human activities on these organisms. In this paper, the history of ecological researches of dictyostelids from 1869 up to the present is reviewed, and the influence of geographical, vegetation and biological factors on species richness and abundance of dictyostelids is discussed, providing a reference for biodiversity protection of these slime molds.

Keywords: dictyostelids; forest soil; geographical factors; vegetation factors; biological factors

网柄菌是黏菌的第二大类群, 是一种真核的、吞噬细菌为食的、生活史兼具单细胞及多细胞阶段的原生动物, 通常存在于陆地生态系统中, 其主要微生境是森林土壤及枯枝落叶层 (Liu *et al.* 2019a, 2019d), 网柄菌在维持土壤环境中细菌及其他微生物间的自然平衡起着重要作用。网柄菌生态特征的研究能够有助于深入了解影响其多样性分布的自然因素, 也能够探明人类活动对于以网柄菌为代表的土壤微生物的影响。

1 地理因素

网柄菌个体虽小, 却存在着独特的生物地理分布格局, 且在特定的环境条件下具有很高的物种丰度。1976 年之前, 大多数与网柄菌生态学有关的研究都集中在网柄菌的自然种群、总数和特有种的列举, 以及新种的分离上。大多数情况下, 可以通过这类网柄菌分离实验获知特定区域中网柄菌的种类(物种丰度)及每克土壤中网柄菌的克隆数(多度), 但是很难得到网柄菌发育和产生子实体的实际情况(Raper 1984; Paillet & Satre 2010)。Eisenberg (1976)发现网柄菌的分布范围非常狭小, 相邻的土壤中可能含有大量的单一或多种网柄菌, 或不含网柄菌。Cavender *et al.* (2021)在马达加斯加岛上发现的异柄菌属 *Heterostelium* 物种在采集范围内的分布有限, 同样证明了这一点。在马达加斯加岛上发现的 18 种形态各异的网柄菌, 表明马达加斯加岛上的网柄菌类群存在着一系列遗传多样性和形态学高度变化, 说明网柄菌

存在着生物地理模式(Cavender *et al.* 2016; Perrigo *et al.* 2020)。Romeralo *et al.* (2013)认为美国俄亥俄州的蝴蝶林和危地马拉的蒂卡尔季节性常绿森林具有较好的网柄菌物种丰度。Cavender *et al.* (2021)认为马达加斯加的网柄菌物种丰度比所有非洲大陆的样本都高, 表明马达加斯加同样具有极好的网柄菌物种丰度。这 3 个地点的环境因素共性为: 拥有丰富的植被多样性、季节性变化的干湿度和冷暖度、地形多变、且具有一些人为干扰。

季节、环境温度、土壤含水量、土壤有机质和土壤 pH 均能影响网柄菌的多度。Cavender & Raper (1965a)发现在干燥森林和干湿度适中的森林中, 春季和秋季的网柄菌多度约为夏季和冬季的两倍。Raper (1984)认为温度、土壤含水量及 pH 对土壤中的网柄菌数量和种类具有强烈影响。Benson & Mahoney (1977)认为网柄菌在气候炎热的地点多度很低。除了 pH 约 5.0 及 8.0 时土壤中网柄菌的多度较低外, 网柄菌的出现与土壤 pH 的变化无关(Raper 1984)。Mishou & Haskins (1971)对美国华盛顿州不同气候环境和植物群落的土壤进行研究, 发现网柄菌在环境温度适中、水分充足的土壤中多度最高, 并且很少从非常潮湿或酸性非常强的北方森林土壤中分离出网柄菌, 进一步证实了 Cavender & Raper (1965b)的观点。

网柄菌的物种丰度和多度与土壤深度成反比。对高地森林和低地森林的不同深度土壤进行研究, 发现这两个地点的土壤剖面 and 网柄菌种群差异明显, 在山地森林的 7.62 cm 深处只有

2 种网柄菌分布；而 25.40 cm 处无网柄菌。在低地森林 10.16 cm 深的土壤中只发现 1 种网柄菌，且该种网柄菌可能是被水从上方冲刷下来的；在 30.48 cm 深处无网柄菌生长(Olive & Stoianovitch 1960; Raper 1984)。Frischknecht-Tobler *et al.* (1979)和 Traub *et al.* (1981)对瑞士土壤生境中网柄菌出现和分布进行调查，发现网柄菌的多度与土层深度有关。网柄菌在表层土壤中的多度变化范围约为每克干土 700–1400 clones，分别从 0、5、10、20 和 25 cm 深的土层取样，网柄菌多度从表层的 1 375 clones/g 降为 20 cm 处的 43 clones/g 再下降到 25 cm 处的 0 clone/g，呈逐渐减少的趋势分布。

海拔在一定程度上影响着网柄菌的生物多样性。Stephenson *et al.* (1999)对波多黎各卢基约森林内网柄菌的分布和生态进行考察，发现网柄菌的物种丰度和多度随着海拔升高而减少；Landolt *et al.* (2006a)观察到海拔对网柄菌多度有负影响，对物种丰度有正影响；Paillet & Satre (2010)对法国阿尔卑斯山的经营林和非经营林进行研究，认为海拔越高网柄菌的物种丰度及多度越高。Hagiwara (1971, 1973a, 1973b, 1976a, 1976b)提供了细胞状黏菌在日本等地的分布特征，从而证实了 Cavender (1973)、Frischknecht-Tobler *et al.* (1979)和 Traub *et al.* (1981)的研究，Hagiwara (1976b)在日本四国石锤山观察到海拔高度与网柄菌区系组成之间具明确相关性，发现分离出的 12 种网柄菌中，4 种从山脚到山顶都有分布，4 种在海拔 1 500 m 以下均有明显分布，1 种仅分布在海拔 1 400 m 以上，其余 3 种是偶见种。他还发现东非鲁文佐里山脉的玛格丽塔山上的网柄菌物种数量在海拔 2 000 m 以下最多，在海拔 3 400–3 900 m 之间则完全消失(Hagiwara 1976a)。Liu *et al.* (2019c)在中国青藏高原海拔 2 000 m 以上环境中发现，网柄菌的孢堆果大小、孢子团大小、

孢子长度、孢子团与孢堆果柄比例、孢子团与孢子比例均与海拔升高呈正相关。邹月等(2021)对网柄菌的生态多样性进行总结，认为海拔并不是影响网柄菌多度的主要因素。

网柄菌的物种丰度与纬度成反比，且北半球网柄菌丰度大于南半球网柄菌丰度。Cavender (1973)认为纬度(和海拔)与土壤中的网柄菌数量和种类显著相关，从热带到北极，网柄菌物种的数量逐渐减少。尽管某些温带地区的网柄菌多样性接近一些热带地区，但在热带和亚热带环境中，网柄菌的物种丰度最大，证明了随着纬度降低网柄菌的物种数量升高(Romeralo *et al.* 2013)。Romeralo *et al.* (2013)认为与北半球相比，南半球网柄菌的种群往往更小，物种更少，南非和阿根廷巴塔哥尼亚地区的森林尤其如此。Zou *et al.* (2022)对比了中国台湾和长白山两地的网柄菌物种多样性与分布，发现科级的多样性差异可能与纬度有关，低纬度地区网柄菌各科物种数量均高于高纬度地区。

网柄菌的分布存在生物地理模式，多种地理因素均能影响网柄菌多样性。春季及秋季温度适中、水分充足、pH 中性的表层土壤中网柄菌多度较高，北半球低纬度地区的表层土壤网柄菌物种丰度较高。海拔对网柄菌物种丰度及多度具有影响。随着对影响网柄菌生物多样性地理因素的了解，可以更准确预测到什么样的地点会有大量网柄菌，更易获得更加丰富的网柄菌资源。

2 植被因素

网柄菌最适宜的植被生境类型为森林生境。Kitzke (1951)通过对不同植被土壤中的网柄菌区系进行培养及计数来确定网柄菌的出现与分布，明确网柄菌在森林土壤中频繁出现。Kanda (1981)研究了日本北海道钏路沼泽的网柄菌物种丰度和多度，发现沼泽中的网柄菌分布

比周围森林中的少。

植物多样性与网柄菌物种丰度及多度成正相关。Cavender & Raper (1965a)在对美国威斯康星州南部草原-森林演替的土壤研究中,认为随着该地从高草草原到果橡开放林,再到橡树开放林,最后到大型白橡、果橡和黑橡并伴有一些小橡树和山胡桃树组成的封闭橡林的植被类型的演替,网柄菌的物种丰度和多度越来越高。Raper (1984)认为网柄菌多度与树木和灌木覆盖的种类数目呈正相关,在美国威斯康星州维罗纳的斯图尔特森林土壤中发现了最高多度的网柄菌,该地拥有大白橡树、黑橡树和黑樱桃树以及由灌木和草本植物组成的茂密的林下植被。Cavender *et al.* (2004)和 Romeralo *et al.* (2013)认为在加勒比海的岛屿环境中,植物多样性与网柄菌物种丰度之间存在直接的正相关关系,而网柄菌物种丰度又反映了岛屿面积。

地被植物与土壤有机质含量和网柄菌物种丰度及多度成正相关。Raper (1984)认为植被覆盖和土壤有机质强烈影响了网柄菌的物种丰度和多度。Smith & Keeling (1968)在研究美国堪萨斯州草原上网柄菌的分布时,发现网柄菌在非放牧的大、小须芒草区多度最高,其次是放牧的相同草域,而在放牧的短草区多度最低,认为网柄菌的分布与地被植物的数量相关。Kitzke (1951)发现随着土壤有机质的增多,网柄菌的多度提升。Jergenson & Long (1967)认为影响地表凋落物和含水量的因素也会强烈影响网柄菌种群。Olive & Stoianovitch (1960)在高地森林地面的干叶上没有发现网柄菌;在叶子潮湿并开始腐烂的湿叶层能够发现网柄菌生长;在发酵层和腐殖质层表面发现的网柄菌更多,物种数分别是6和7种;而在低地森林几乎没有凋落物,表层腐殖质中分布网柄菌为4种(Raper 1984)。

干燥及干湿适中的森林中的网柄菌多度最

高,不同湿度的草原拥有种类和多度不同的网柄菌。为确定网柄菌总数和种类的季节变化,Cavender & Raper (1965a)选择了6个不同土壤湿度的森林,分别为干燥森林、较干森林、干湿湿度适中森林、中湿森林、较湿森林以及潮湿森林进行研究,大多数情况下,干燥森林和干湿湿度适中的森林中网柄菌的多度都远高于中湿、较湿和潮湿森林;网柄菌虽然在更湿润的土壤中有一定的季节性变动,但其多度趋于保持稳定。Sutherland & Raper (1978)主要根据湿度条件选择了5种不同类型的草原进行研究,并将其划分为潮湿草原、较湿草原、中湿草原、干湿适中草原和干燥草原,发现不同湿度的草原具有不同种类的网柄菌,且在不同湿度的草原中不同种类的网柄菌多度也各不相同。

不同植被类型对网柄菌物种多样性产生不同影响。Benson & Mahoney (1977)调查美国加州南部不同维管植物群落的土壤样本,发现大多数情况下,该地网柄菌多度都非常低,平均为94 clones/g土,分析认为该地网柄菌的低多度与采集点均为旱生植被有关。Traub *et al.* (1981)采集并分析了瑞士不同森林类型土壤中的网柄菌,在落叶混交林、橡树林、山毛榉林、山地针叶林、亚高山针叶林中共发现12种网柄菌,其中毛霉状网柄菌 *Dictyostelium mucoroides* 在所有森林类型中多度都很高;紫轮柄菌 *Polysphondylium violaceum* 在除亚高山针叶林外的其他类型森林中均很常见,多度占比居第二或第三位,仅在亚高山针叶林中很罕见;小筒基菌 *Raperostelium minutum*、簇生歧柄菌 *Cavenderia fasciculata*、灰白异柄菌 *Heterostelium pallidum* 和丝状异柄菌 *Heterostelium filamentosum* 在山毛榉林中多度最高,且2种瑞士罕见的网柄菌多头束生菌 *Coremiostelium polycephalum* 和细长管柄菌 *Acytostelium leptosomum* 也生长在山毛榉林中;金柄歧柄菌瑞士变种 *Cavenderia*

aureostipes var. *helvetia* 和多果簇生菌 *Synstelium polycarpum* 几乎只存在于亚高山针叶林；圆头网柄菌 *Dictyostelium sphaerocephalum* 在亚高山针叶林出现但在混交林中罕见，未在橡树林中发现；极大网柄菌 *Dictyostelium giganteum* 在各类型森林中多度都很低。Raper (1984)、Cavender & Raper (1968)和 Raper & Cavender (1968)采集了亚热带和热带美洲的部分地区包括得克萨斯州南部、佛罗里达州大沼泽地、墨西哥的几个地点和哥斯达黎加 4 个地区的不同植被类型土壤，植被类型分别为荒漠林、牧豆树灌丛林、荆棘林、热带落叶林、中生森林、季节性常绿森林、雨林和云雾林，其中网柄菌物种数量最多的森林为墨西哥博罗黎加的季节性常绿森林，共培养出 11 种网柄菌。欧洲温带落叶林区的网柄菌物种数量与北美洲东部相比普遍较少，其中德国和瑞士具有更加丰富和多样化的森林，因此具有更多的网柄菌物种(Romeralo *et al.* 2013)。日本的温带落叶林比欧洲的温带落叶林更有利于网柄菌生长，有 26 种网柄分布，与北美洲温带落叶林中网柄菌数量类似(Cavender & Kawabe 1989)。Liu *et al.* (2020)发现中国不同植被土壤中含有的网柄菌物种数量差异很大，其中阔叶林土壤中网柄菌物种数量最多(40+种)，且高于针叶林(25 种)和混交林(25 种)。Zou *et al.* (2022)研究中国长白山的网柄菌多样性，发现在同一海拔高度下，针阔混交林比阔叶林土壤中具有更多的网柄菌分离株和物种，物种丰度也更高。

森林生境最适宜网柄菌生长。植物多样性、地被植物量、土壤有机质含量及土壤湿度均能影响网柄菌的生物多样性。不同纬度分布网柄菌的物种丰度适宜的植被类型不同，多数情况下阔叶林土壤都比针叶林和混交林土壤中拥有更高的网柄菌物种丰度，但有些地区混交林中网柄菌物种丰度高于阔叶林。通过了解不

同植被因素如何影响网柄菌的生物多样性，可以获知网柄菌最适的植被类型，同时可以进一步研究不同植被类型的微环境如何影响网柄菌的生存。

3 生物因素

影响网柄菌分布的因素除了地理因素与植被因素外，还与动物及微生物因素相关。Suthers (1985)对网柄菌扩散的研究表明在地面觅食的鸣禽，如画眉、雀、麻雀和莺可在肠道中携带孢子，并在迁徙过程中将孢子扩散到更远的地方。与非细胞黏菌(acellular slime mold)不同，风无法直接吹起网柄菌孢子(Cavender 1973; Liu *et al.* 2015)，由此提出了网柄菌物种分布依靠候鸟进行远距离扩散的理论(Romeralo *et al.* 2013)。Liu *et al.* (2019b)分别于中国海南和云南两地同时发现同一种网柄菌变种紫网柄菌伪侧生变种 *Dictyostelium purpureum* var. *pseudosessile*，且该变种之前未见报道，推测可能是由候鸟活动传播导致。

动物及人类活动可以扩散网柄菌。Huss (1989)发表了一些关于两种土壤无脊椎动物蚯蚓和鼠妇在美国堪萨斯州草原土壤中扩散网柄菌的重要资料，证明网柄菌的繁殖体可以在无脊椎动物体中发现。Landolt *et al.* (2006b)和 Waddell (1982)发现蝙蝠也能传播网柄菌孢子。除此之外，在棕色蝙蝠、洞穴蟋蟀、其他无脊椎动物(飞蛾、线虫)、两栖动物(红背蝾螈)、小型哺乳动物(白足鹿鼠)和鸟类等动物的肠道中都发现了网柄菌(Suthers 1985; Stephenson & Landolt 1992; Kessin *et al.* 1996)。Stephenson *et al.* (2007)发现穴居无脊椎动物洞穴蟋蟀 *Ceuthophilus gracilipes gracilipes* 能够通过体表及粪便传播网柄菌。Smith *et al.* (2014)通过研究发现果蝇传播盘基网柄菌孢子，进而证明网柄菌孢子可以经过无脊椎动物扩散。大型哺乳动物能够将网

柄菌传播至很远的地点(Brefeld 1869; Sathe *et al.* 2010)。在波多黎各热带森林冠层土壤中发现的网柄菌也暗示了森林动物的活动能扩散网柄菌(Stephenson & Landolt 1998)。印度洋圣诞岛上陆地蟹的活动也携带及扩散网柄菌孢子(Liu *et al.* 2019d)。除此之外, Perrigo *et al.* (2012)还发现网柄菌很容易通过人类的鞋子扩散。Liu *et al.* (2019d)认为网柄菌可能以人类引入的外来植物作为载体而扩散。Romeralo & Lado (2008)认为西班牙索米多自然公园和生物圈保护区、美国俄亥俄州的温带森林及田纳西州和北卡罗来纳州的大烟山国家公园中网柄菌物种的高丰度源自这些地区的整体生态多样性和土地保护。

网柄菌以细菌为食, 细菌数量与网柄菌多度和活跃度呈正相关, 细菌种类与网柄菌物种丰度呈正相关。土壤中细菌的数量和特性对网柄菌的数量和种类具有强烈影响(Raper 1984)。Kuserk (1980)调查了同一片森林土壤中网柄菌和细菌之间的关系, 通过探查网柄菌的多度和物种丰度与土壤中细菌的数量关联情况, 得出食物供应在调节网柄菌物种的数量方面尤为重要。网柄菌种群数量在环境细菌种群数量最多时的春季和秋季达到峰值, 此时网柄菌的黏变形体数量分别占能存活的繁殖体的 51%和 24%; 在冬季和夏季网柄菌的黏变形体只占能存活的繁殖体的 10%–12%, 其余都为孢子或小胞囊。Frischknecht-Tobler *et al.* (1979)和 Traub *et al.* (1981)同样发现在细菌数量达到最大值的春季和秋季, 表层土壤中网柄菌的多度最高。Horn (1971)研究了特定的网柄菌及其潜在食物来源之间的相互关系, 分析网柄菌在单一食物来源(有时食物有限)和选择不同细菌作为食物之间的区别, 认为网柄菌并不会平等地利用所有细菌, 从而证实了 Raper (1937)和 Singh (1947)的早期研究。有选择的情况下, 某些网柄菌会

消耗特定物种的细菌食物, 并避开其中一些细菌物种的食物。在 2 种或 2 种以上网柄菌物种混合的竞争环境中, 一些网柄菌能更有效利用食物。Horn (1971)提出不同类型和大小的细菌菌落的分散混合, 可以使一小块有限的表层土壤或落叶中有多种网柄菌共存。Sanders *et al.* (2017)的研究同样表明网柄菌对于不同种类的细菌偏好不同, 间接证明了 Horn (1971)的观点。

除了对网柄菌的有益影响外, 自然界中的一些动物、致病菌及人类活动也可以降低网柄菌的多样性。Huss (1989)发现土壤无脊椎动物不仅能扩散网柄菌, 一些土壤无脊椎动物如线虫, 能够很快吃掉土壤中的网柄菌。Liu *et al.* (2019d)发现圣诞岛上的大量陆地蟹破坏了林下的枯枝落叶层, 进而缩小了网柄菌微生境的范围, 降低网柄菌的多样性。假单胞菌能够感染网柄菌, 网柄菌黏变形体能够生长在无毒假单胞菌菌苔上, 却不能在有毒假单胞菌菌苔上生长; 另一种致病菌军团杆菌则可以感染并寄生于盘基网柄菌黏变形体内, 并抑制宿主吞噬体和溶酶体的融合, 还可抑制盘基网柄菌单细胞向多细胞时期的分化, 表明致病细菌可能威胁到自然环境中网柄菌的生存(Hagele *et al.* 2000; Lima *et al.* 2011)。在热带地区经过刀耕火种和种植作物后的土壤中, 网柄菌的物种丰度和多度明显降低(Cavender *et al.* 1993)。Stephenson & Rajguru (2010)发现美国阿肯色州未耕种土地中分离出的网柄菌百分比、多度和物种数量均高于农田土壤。Landolt *et al.* (1992)发现在美国阿拉斯加中部, 人为恢复植被的土壤中网柄菌的多度远小于自然植被土壤。Paillet & Satre (2010)研究发现法国阿尔卑斯山森林自然保护区非经营林比经营林的网柄菌物种丰度和多度都高。

自然环境中的鸟类、小型哺乳动物乃至一些昆虫、无脊椎动物的肠道中均可发现网柄

菌,一些陆地蟹也可能携带网柄菌孢子,表明这些生物可以帮助网柄菌扩散,从而扩大了网柄菌的生存范围,丰富了网柄菌的生存环境。自然界中食物细菌的数量和种类可以影响网柄菌的物种丰度及多度,从而调节网柄菌的生物多样性,但一些线虫及致病细菌会危害到网柄菌的生存,陆地蟹对落叶层的破坏会降低网柄菌生物多样性。人为活动也对网柄菌多样性具有重要影响,一方面人类的足迹及植物引种可以帮助网柄菌扩散,另一方面耕种及经营森林会降低网柄菌的生物多样性。对于人类、动物和细菌与网柄菌之间相互作用的探索,有助于进一步揭示真核微生物与动物、原核生物之间的关系。

4 展望

从地理因素、植被因素及生物因素 3 个角度对网柄菌生态学研究历程进行总结,可以将对真核微生物研究的基础生态学、生物地理学和生态保护进行连接,跨越尺度、学科和视角的边界,从而为保护微生物的生物多样性提供参考。尽管近年来对真菌生态学研究不断拓展和深入(魏玉莲和戴玉成 2004; 戴玉成等 2021; 李敏等 2021; 毛黎娟等 2021; 温杨雪等 2021; Wu *et al.* 2022a, 2022b; 武英达等 2022; Zhao *et al.* 2022a, 2022b; Zhou *et al.* 2022),但对包括网柄菌在内的黏菌生态学研究(高扬和陈双林 2021; 李敏和陈双林 2021; Li *et al.* 2021, 2022)相对滞后,未来对于网柄菌生态学的研究,应该更多地从环境样品的直接测序和全球范围综合分析的角度深入进行,一方面以高通量测序手段更详细地探查环境中的网柄菌多样性,一方面探究人类活动导致的全球气候变化对以网柄菌为代表的原生动物群落变化的影响,在科学飞速发展和环境永无休止变化的世界里更好地保护一些易被忽视

的微小生命。

致谢

感谢恩师吉林农业大学李玉院士多年来的指导与帮助,谨以此文祝贺恩师寿诞快乐、松柏长青。

[REFERENCES]

- Benson MR, Mahoney DP, 1977. The distribution of dictyostelid cellular slime molds in southern California with taxonomic notes on selected species. *American Journal of Botany*, 64: 496-503
- Brefeld O, 1869. *Dictyostelium mucoroides*. Ein neuer Organismus aus der Verwandtschaft der Myxomyceten. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft Frankfurt*, 7: 85-107
- Cavender JC, 1973. Geographical distribution of Acrasidae. *Mycologia*, 65(5): 1044-1054
- Cavender JC, Bradshaw RA, Regner JP, Damio T, 1993. Response of soil dictyostelid slime molds to agricultural disturbance in a tropical environment. *Biotropica*, 25(2): 245-248
- Cavender JC, Kawabe K, 1989. Cellular slime molds of Japan I. Distribution and biogeographical considerations. *Mycologia*, 81: 683-691
- Cavender JC, Landolt JC, Romeralo M, Perrigo A, Vadell EM, Stephenson SL, 2016. New species of *Polysphondylium* from Madagascar. *Mycologia*, 108: 80-109
- Cavender JC, Landolt JC, Stephenson SL, Cavender ND, Vadell EM, 2004. Comparison of cellular slime mold populations on three Caribbean islands, including a description of a new species *Polysphondylium equisetoides*. *Systematics and Geography of Plants*, 74: 243-250
- Cavender JC, Landolt JC, Vadell EM, Perrigo AL, Stephenson SL, de Basanta DW, Lado C, Liu P, 2021. Distribution and ecology of dictyostelids in Madagascar. *Phytotaxa*, 505(2): 176-186
- Cavender JC, Raper KB, 1965a. The Acrasidae in nature. II. Forest soil as a primary habitat. *American Journal of Botany*, 52: 297-302
- Cavender JC, Raper KB, 1965b. The Acrasidae in nature. III. Occurrence and distribution in forests of eastern North America. *American Journal of Botany*, 52: 302-308
- Cavender JC, Raper KB, 1968. The occurrence and distribution of Acrasidae in forests of subtropical and

- tropical America. *American Journal of Botany*, 55: 504-513
- Dai YC, Yang ZL, Cui BK, Wu G, Yuan HS, Zhou LW, He SH, Ge ZW, Wu F, Wei YL, Yuan Y, Si J, 2021. Diversity and systematics of the important macrofungi in Chinese forests. *Mycosystema*, 40(10): 770-805 (in Chinese)
- Eisenberg RM, 1976. Two dimensional microdistribution of cellular slime molds in forest soil. *Ecology*, 57: 380-384
- Frischknecht-Tobler U, Traub F, Hohl HR, 1979. Ökologische Beziehungen zwischen Zellulären Schleimpilzen und mikrobieller Aktivität eines Waldbodens im Jahresverlauf. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 124: 77-108
- Gao Y, Chen SL, 2021. Research progress on distribution and ecology of *Myxogastrea*. *Mycosystema*, 40(10): 2537-2549 (in Chinese)
- Hagele S, Kohler R, Merkert H, Schleicher M, Hacker J, Steinert M, 2000. *Dictyostelium discoideum*: a new host model system for intracellular pathogens of the genus *Legionella*. *Cellular Microbiology*, 2(2): 165-171
- Hagiwara H, 1971. The Acrasiales in Japan. I. Bulletin of the National Science Museum, 14: 351-366
- Hagiwara H, 1973a. The Acrasiales in Japan. II. Reports of the Tottori Mycological Institute, 10: 591-595
- Hagiwara H, 1973b. Enumeration of the Dictyosteliaceae. *Mycological reports from New Guinea and the Solomon Islands*. Bulletin of the National Science Museum, 16: 493-497
- Hagiwara H, 1976a. Cellular slime molds from Mount Margherita (Mts. Ruwenzori), East Africa. Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series B, 2: 53-62
- Hagiwara H, 1976b. Distribution of the Dictyosteliaceae (Cellular Slime Molds) in Mt. Ishizuchi, Shikoku. *Transactions of the Mycological Society of Japan*, 17: 226-237
- Horn EG, 1971. Food competition among the cellular slime molds. *Ecology*, 52: 475-484
- Huss MJ, 1989. Dispersal of cellular slime molds by two soil invertebrates. *Mycologia*, 81: 677-682
- Jergenson LC, Long WG, 1967. The Acrasiales of a South Dakota woodlot. *Proceedings of the South Dakota Academy of Science*, 46: 153-157
- Kanda F, 1981. Composition and density of dictyostelid cellular slime molds in Kushiro Moor, Hokkaido. *Japanese Journal of Ecology*, 31: 329-333
- Kessin RH, Gundersen GG, Zaydfudim V, Grimson M, Blanton RL, 1996. How cellular slime molds evade nematodes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(10): 4857-4861
- Kitzke ED, 1951. Some ecological aspects of the Acrasiales in and near Madison, Wisconsin. *Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters*, 35: 25-32
- Kuserk FT, 1980. The relationship between cellular slime molds and bacteria in forest soil. *Ecology*, 61: 1474-1485
- Landolt JC, Stephenson SL, Cavender JC, 2006a. Distribution and ecology of dictyostelid cellular slime molds in the Great Smoky Mountains National Park. *Mycologia*, 98: 541-549
- Landolt JC, Stephenson SL, Laursen GA, Densmore R, 1992. Distribution patterns of cellular slime molds in the Kantishna Hills, Denali National Park and Preserve, Alaska, USA. *Arctic and Alpine Research*, 24(3): 244-248
- Landolt JC, Stephenson SL, Slay ME, 2006b. Dictyostelid cellular slime molds from caves. *Journal of Cave and Karst Studies*, 68: 22-26
- Li M, Chen SL, 2021. Research progress on species diversity of myxomycetes and its relationship with influencing factors. *Mycosystema*, 40(2): 270-281 (in Chinese)
- Li M, Gao Y, Yao L, Wang GW, Yan SZ, Chen SL, 2022. Distribution characteristics of myxomycetes among substrates, study areas, and forest types in central China. *Mycological Progress*, 21: 88
- Li M, Gao Y, Zhang X, Wang R, Chen SL, Yan SZ, 2021. Specific composition and ecological characteristics of myxomycetes in Xingshan County, Hubei Province. *Mycosystema*, 40(2): 357-371 (in Chinese)
- Li M, Tao X, Li B, Du Q, Zhu XQ, Huang DM, Yan SZ, Chen SL, 2021. Spatiotemporal distribution and dynamic changes of myxomycetes in subtropical forests of China. *Fungal Ecology*, 53: 101078
- Lima WC, Lelong E, Cosson P, 2011. What can *Dictyostelium* bring to the study of *Pseudomonas* infections. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 22: 77-81
- Liu P, Hou J, Zou Y, Stephenson SL, Huo X, Hu X, Li Y, 2019a. Developmental features and associated symbiont bacterial diversity in essential life cycle stages of *Heterostelium colligatum*. *European Journal of Protistology*, 68: 99-107
- Liu P, Zhang S, Zou Y, Li Z, Stephenson SL, Li Y, 2020. Distribution and ecology of dictyostelids in China. *Fungal Biology Reviews*, 34: 170-177
- Liu P, Zou Y, Hou J, Stephenson SL, Li Y, 2019b. *Dictyostelium purpureum* var. *pseudosessile*, a new variant of dictyostelid from tropical China. *BMC Evolutionary Biology*, 19: 78
- Liu P, Zou Y, Li S, Stephenson SL, Wang Q, Li Y, 2019c. Two new species of dictyostelid cellular slime molds in high-elevation habitats on the Qinghai-Tibet Plateau,

- China. Scientific Reports, 9: 5
- Liu P, Zou Y, Li W, Li Y, Li X, Che S, Stephenson SL, 2019d. Dictyostelid cellular slime molds from Christmas Island, Indian Ocean. mSphere, 4: e00133-19
- Liu QS, Yan SZ, Chen SL, 2015. Species diversity of myxomycetes associated with different terrestrial ecosystems, substrata (microhabitats) and environmental factors. Mycological Progress, 14: 27
- Mao LJ, Feng JW, Zhang CL, 2021. Geographic distribution and ecological functions of Tetraplospheariaceae. Mycosystema, 40(10): 2854-2862 (in Chinese)
- Mishou KE, Haskins EF, 1971. A survey of Acrasieae in the soils of Washington State. Syesis, 4: 179-184
- Olive LS, Stoianovitch C, 1960. Two new members of the Acrasiales. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 87: 1-20
- Paillet Y, Satre M, 2010. The biodiversity of dictyostelids in mountain forests: a case study in the French Alps. Pedobiologia, 53(5): 337-341
- Perrigo A, Romeralo M, Baldauf SL, 2012. What's on your boots: an investigation into the role we play in protist dispersal. Journal of Biogeography, 39: 998-1003
- Perrigo AL, Vadell EM, Cavender JC, Landolt JC, Liu P, Stephenson SL, 2020. Additional new species suggest high dictyostelid diversity on Madagascar. Mycologia, 112(5): 1026-1042
- Raper KB, 1937. Growth and development of *Dictyostelium discoideum* with different bacterial associates. Journal of Agricultural Research, 55: 289-316
- Raper KB, 1984. The dictyostelids. Princeton University Press, Princeton. 1-453
- Raper KB, Cavender JC, 1968. *Dictyostelium rosarium*: a new cellular slime mold with beaded sorocarps. Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society, 84(1): 31-47
- Romeralo M, Baldauf S, Escalante R, 2013. Dictyostelids: evolution, genomics and cell biology. Springer, Berlin Heidelberg. 1-255
- Romeralo M, Lado C, 2008. The biodiversity of dictyostelids in a Spanish Biosphere Reserve. Nova Hedwigia, 87(1-2): 247-259
- Sanders D, Borys KD, Kisa F, Rakowski SA, Lozano M, Filutowicz M, 2017. Multiple dictyostelid species destroy biofilms of *Klebsiella oxytoca* and other gram negative species. Protist, 168(3): 311-325
- Sathe S, Kaushik S, Lalremruata A, Aggarwal RK, Cavender JC, Nanjundiah V, 2010. Genetic heterogeneity in wild isolates of cellular slime mold social groups. Microbial Ecology, 60: 137-148
- Singh BN, 1947. Studies on soil Acrasieae. 2. The active life of species of *Dictyostelium* in soil and the influence thereon of soil moisture and bacterial food. Journal of General Microbiology, 1: 361-367
- Smith J, Queller DC, Strassmann JE, 2014. Fruiting bodies of the social amoeba *Dictyostelium discoideum* increase spore transport by *Drosophila*. BMC Evolutionary Biology, 14: 105
- Smith KL, Keeling RP, 1968. Distribution of the Acrasieae in Kansas grasslands. Mycologia, 60: 711-712
- Stephenson SL, Landolt JC, 1992. Vertebrates as vectors of cellular slime moulds in temperate forests. Mycological Research, 96(8): 670-672
- Stephenson SL, Landolt JC, 1998. Dictyostelid cellular slime molds in canopy soils of tropical forests. Biotropica, 30: 657-661
- Stephenson SL, Landolt JC, Moore DL, 1999. Protostelids, dictyostelids, and myxomycetes in the litter microhabitat of the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Mycological Research, 103(2): 209-214
- Stephenson SL, Rajguru SN, 2010. Dictyostelid cellular slime moulds in agricultural soils. Mycosphere, 1(4): 333-336
- Stephenson SL, Slay ME, Slay CA, Tuggle AE, 2007. Cave crickets (Orthoptera: Rhaphidophoridae) as vectors of dictyostelids (Protista: Dictyosteliida). Entomological News, 118(3): 292-295
- Sutherland JB, Raper KB, 1978. Distribution of cellular slime molds in Wisconsin prairie soils. Mycologia, 70: 1173-1180
- Suthers HB, 1985. Ground-feeding migratory songbirds as cellular slime mold distribution vectors. Oecologia, 65: 526-530
- Traub F, Hohl HR, Cavender JC, 1981. Cellular slime molds of Switzerland. II. Distribution in forest soils. American Journal of Botany, 68: 172-182
- Waddell DR, 1982. A predatory slime mould. Nature, 298: 464-466
- Wei YL, Dai YC, 2004. The ecological function of wood-inhabiting fungi in forest ecosystem. Chinese Journal of Applied Ecology, 15: 1935-1938 (in Chinese)
- Wen YX, Zhao B, Luo QY, Jia YL, Feng T, Wang Q, 2021. Distribution and ecological role in close-to-nature restoration of arbuscular mycorrhizal fungi in Tibetan Plateau alpine grassland. Mycosystema, 40(10): 2562-2578 (in Chinese)
- Wu F, Man XW, Tohtirjap A, Dai YC, 2022a. A comparison of polypore fungi and species composition in forest ecosystems of China, North America, and Europe. Forest Ecosystems, 9(4): 540-546
- Wu F, Zhou LW, Vlasák J, Dai YC, 2022b. Global diversity and systematics of Hymenochaetales with poroid hymenophore. Fungal Diversity, 113: 1-192
- Wu YD, Man XW, Yuan Y, Dai YC, 2022. Species diversity,

distribution and composition of polypores occurring in botanical gardens in China. *Biodiversity Science*, 30: 22213 (in Chinese)

Zhao H, Nie Y, Zong TK, Wang YJ, Wang M, Dai YC, Liu XY, 2022a. Species diversity and ecological habitat of *Absidia* (Cunninghamellaceae, Mucorales) with emphasis on five new species from forest and grassland soil in China. *Journal of Fungi*, 8(5): 471

Zhao H, Zhou M, Liu XY, Wu F, Dai YC, 2022b. Phylogeny, divergence time estimation and biogeography of the genus *Onnia* (Basidiomycota, Hymenochaetaceae). *Frontiers in Microbiology*, 13: 907961

Zhou HM, Liu HG, Gates GM, Wu F, Dai YC, Cooper JA, 2022. Phylogeny and diversity of the genus *Pseudohydnum* (Auriculariales, Basidiomycota). *Journal of Fungi*, 8(7): 658

Zou Y, Hou J, Guo S, Li C, Li Z, Stephenson SL, Pavlov IN, Liu P, Li Y, 2022. Diversity of dictyostelid cellular slime molds, including two species new to science, in forest soils of Changbai Mountain, China. *Microbiology Spectrum*, 10(5): e02402-22

Zou Y, Liu P, Li Y, 2021. Research progress of biological characteristics and applications of dictyostelid cellular slime molds. *Mycosystema*, 40(2): 294-305 (in Chinese)

[附中文参考文献]

戴玉成, 杨祝良, 崔宝凯, 吴刚, 袁海生, 周丽伟, 何双辉, 葛再伟, 吴芳, 魏玉莲, 员瑗, 司静, 2021. 中国森林大型真菌重要类群多样性和系统学研究. *菌物学报*, 40(10): 770-805

高扬, 陈双林, 2021. 黏菌分布格局与生态学研究进展. *菌物学报*, 40(10): 2537-2549

李敏, 陈双林, 2021. 黏菌物种多样性及其与影响因子关系的研究进展. *菌物学报*, 40(2): 270-281

李敏, 高扬, 张鲜, 王睿, 陈双林, 闫淑珍, 2021. 湖北省兴山县黏菌的物种组成与生态特征. *菌物学报*, 40(2): 357-371

毛黎娟, 冯佳威, 章初龙, 2021. 四络孢球腔菌科真菌地理分布及其生态学功能. *菌物学报*, 40(10): 2854-2862

魏玉莲, 戴玉成, 2004. 木材腐朽菌在森林生态系统中的功能. *应用生态学报*, 15: 1935-1938

温杨雪, 赵博, 罗巧玉, 贾云龙, 冯涛, 王强, 2021. 青藏高原高寒草地 AM 真菌分布及其对近自然恢复的生态作用. *菌物学报*, 40(10): 2562-2578

武英达, 满孝武, 员瑗, 戴玉成, 2022. 中国各省植物园中多孔菌种类、分布和组成. *生物多样性*, 30: 22213

邹月, 刘朴, 李玉, 2021. 网柄细胞状黏菌生物学特性及其应用研究进展. *菌物学报*, 40(2): 294-305