

Une introduction à l'histoire et à la biologie des Myxomycètes

Jean-Jacques Sanglier



Figure 1 : Sporocarpes de a) *Lycogala epidendrum*, (b) , *Stemonitopsis typhina*
(c) *Badhamia utricularis* (d) *Dictydium cancellatum*. (Photos : Volk T.J.)

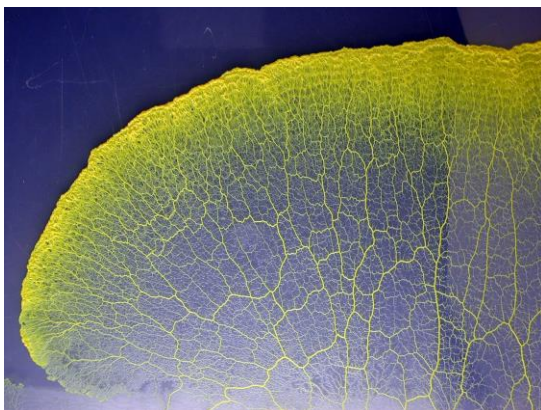


Figure 2 : Plasmode de *Badhamia polycephala* (Photo : Yeda T.)

1. Introduction

Même si vous vous intéressez peu aux Myxomycètes, vous aurez été intrigués par un plasmode jaune, une fructification orangée de *Lycogala*, peut-être par d'autres espèces remarquables lors de vos promenades. Par les media vous aurez entendu parler du « blob », le plasmode d'un Myxomycète, *Physarum polycephalum* (maintenant dénommé *Badhamia polycephala* mais nous garderons dans ce document le nom ancien, plus connu), auquel on prête une intelligence. Ce dernier a été présenté en détails dans le numéro 34 de ce bulletin.

On a longtemps pensé que les Myxomycètes étaient des champignons. Leurs fructifications ressemblent morphologiquement à ceux de certains champignons (en particulier certains gastéromycètes), et les deux groupes d'organismes cohabitent dans plusieurs écosystèmes. Cependant, les fructifications des champignons et des Myxomycètes sont structurellement très différents, et leurs cycles de vie ont peu en commun, hormis la reproduction sexuelle qui implique la production de spores résistantes. Ce n'est qu'au siècle passé que les Myxomycètes ont été considérés comme un groupe distinct des champignons, des plantes et des animaux. Les Myxomycètes sont l'un des plus importants groupes de protistes, ils font partie des Amoebozoa, et comptent plus de 1200 espèces.

Ces organismes sont des prédateurs de bactéries et d'autres protistes eucaryotes. Des Myxomycètes ont été observés dans tous les habitats terrestres étudiés à ce jour. Ils se caractérisent par un cycle de vie unique avec une alternance de myxamibes/cellules flagellées uninucléées, de plasmodes multinucléés et de corps fructifères (sporocarpes) remplis de spores. Les deux stades trophiques (amoeboflagellés et plasmodes) du cycle de vie sont généralement cryptiques, mais les fructifications sont souvent assez grandes pour être observées directement dans la nature. Les fructifications libèrent des spores qui sont dispersées par l'air ou, plus rarement, des vecteurs animaux.

Traditionnellement leur taxonomie, écologie, biogéographie sont étudiés par des mycologues,



Figure 3 : fructification (aethallium) de *Fuligo septica* (B. Stephenson)

les caractéristiques cellulaires par des généticiens et des biologistes cellulaires.

L'objectif de ce rapport est de présenter l'histoire, la biologie, les caractéristiques de ce groupe d'organismes qui relie le monde des microbes mobiles à celui des êtres visibles, immobiles. Ce texte n'a pas pour vocation de présenter des espèces, ni de clé taxonomique. Ce n'est pas un travail original, mais le résultat d'emprunts et de reformulations de nombreux articles scientifiques. Il ne peut être exhaustif.

2. Historique

a. Les débuts

On s'intéresse aux Myxomycètes depuis des siècles mais de manière ciblée seulement depuis la seconde moitié du 19^e siècle. Ci-après sont résumées des étapes importantes, mais tous les chercheurs ne peuvent être cités. La référence la plus ancienne est probablement celle du botaniste allemand Thomas Panckow (Pancovinus), description d'une espèce avec figure, probablement un *Lycogala* dans son « Herbarium Portabile » (1654). Le premier traitement scientifique des champignons, incluant les Myxomycètes, est dû à l'Italien Pier Antonio Micheli (1679-1737); dans «Nouveaux genres de plantes arrangés selon la

méthode de Tournefort » on y trouve quatre genres de Myxomycètes, *Clathroides*, *Clathroidastrum*, *Lycogala*, et *Mucilago* dans la division des Fungi (1729)

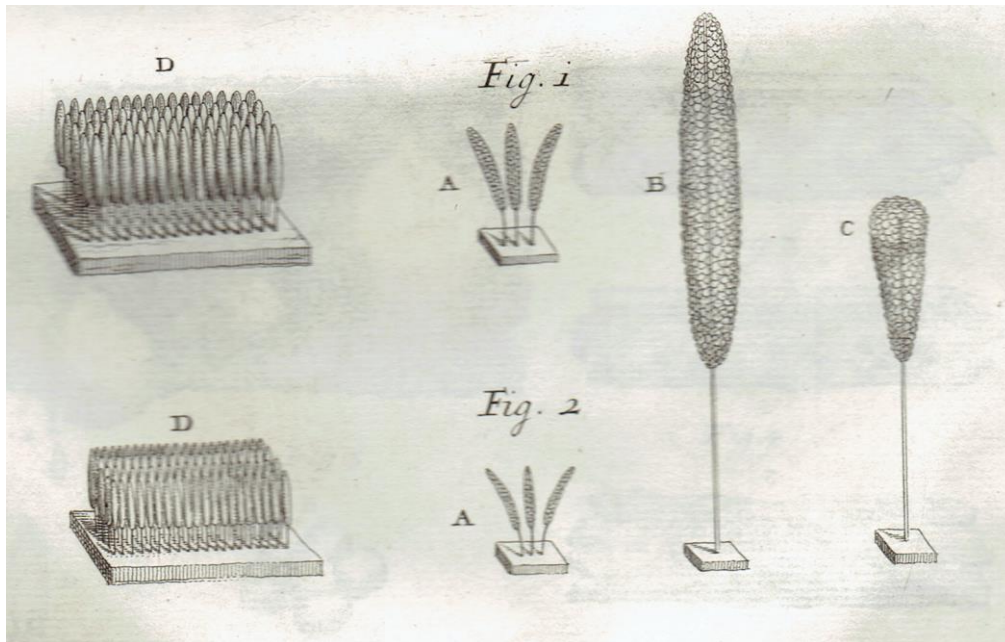


Figure 4: *Clathroides* (Micheli A.)

Par ailleurs, Micheli semble le premier à avoir observé des spores au microscope. Le grand Linné (1701-1778) - médecin et botaniste suédois, créateur du système binomial pour dénommer les êtres vivants - a décrit la première espèce de Myxomycète avec dénomination binominale dans son « *Species Plantarum* » (1753) la considérant comme une petite vesse de loup, mais ne s'intéressa pas à ce groupe.

Dans son « *Histoire des Champignons de la France* » (1791), Jean Baptiste François Bulliard (1752-1793) publia de remarquables représentations de quelque 30 Myxomycètes, placés parmi les Gastéromycètes, dont on peut donner le nom actuel au vu des dessins. Lewis David von Schweinitz (1780-1834) avec Johannes Albertini publia en 1805 un « *Conspectus Fungorum* » 1805 comportant 73 espèces de Myxomycètes, encore considérés comme mycètes, dont six sont encore valides aujourd'hui. Le grand mycologue suédois Elias Magnus Fries commença en 1815 des travaux sur les champignons et les poursuivit durant 60 ans. Dans « *Systema Mycologicum* » (1829), il considère encore les Myxomycètes parmi les champignons, dans les Gastéromycètes mais dans un sous-ordre propre Myxogastres. Ainsi commence le débat « comment classer ces organismes ? ». Carl Friedrich Wilhelm Wallroth (1792-1857) dans « *Flora Cryptogramica Germaniae* » (1833) avança le terme Myxomycètes, au lieu de Myxogastres, et le débat se poursuivit.

b. Approfondissement des connaissances

Heinrich Anton de Bary (1831-1888) – médecin et naturaliste allemand - fut spécialement intéressé aux cycles biologiques dont celui des Myxomycètes. Il fut le premier à en décrire le cycle complet. Avec « *Die Mycetozen* » (ou champignons animaux) (1859), il introduit un

terme qui, d'une manière ou une autre, est encore utilisé à ce jour. Le Polonais Jo'zef Rostafinski (1850-1928) publia la première monographie sur les Myxomycètes, « Sluzowce Monografia » (1875), illustrée magnifiquement, première classification basée sur des critères structurés. De Bary et Rostafinski ont été collègues, (professeurs de botanique) au sein de la Kaiser-Wilhelm-Universität (= Université de Strasbourg). Ils ont légué un herbier à l'actuel Institut de botanique. Rostafinski divisa les Myxomycètes en deux « subdivisions » en fonction de la couleur de la spore Amaurosporeae (sporée foncée) et Lamprosporeae (sporée brillante). Cette classification a été améliorée par Lister (1894, 1911, 1925) et Hagelstein (1944). Une autre approche, fut proposée par Masee (1892) soutenu par Macbride (1922), Jahn (1928) et Martin (1960), reconnaissant dans les quatre ou cinq ordres de Myxomycètes (Echinosteliales, Liceales, Physarales, Stemonitales et Trichiales) sur la base de plusieurs critères, tels que la calcification. Certains noms continuent à être utilisés. Leo Cienkowski (1822-1887), Polonais, observa l'union de myxamibes, introduisit le terme « plasmode », observa l'ingestion de particules alimentaires, arguant une affinité des Myxomycètes avec les Protozoaires (Le terme protozoaire désigne les protistes (eucaryotes unicellulaires) hétérotrophes qui ingèrent leur nourriture par phagocytose).

Arthur Lister F.R.S. (1830-1908) fit des observations clés (phagocytose, mouvements cytoplasmiques, ...) et étudia la systématique des Myxomycètes, récoltés par lui-même, déposés au British Museum ou reçus de divers pays. Son œuvre atteignit un sommet avec « A Monograph of the Mycetozoa » (1894), classification améliorée de celle de Rostafinski. Sa fille Gulielma Lister (1860-1949), excellente dessinatrice et aquarelliste, le seconda et poursuivit l'œuvre. Elle publia ce qui peut être considéré comme le premier article sur l'écologie des Myxomycètes. Les Lister, amateurs avisés et reconnus par les instances scientifiques, furent la cible de critiques de George Masee (1847-1917), professeur d'université, auteur de « Monograph of the Myxogastres » (1892), farouche opposant à l'idée de rattacher les Myxomycètes aux Protozoaires.

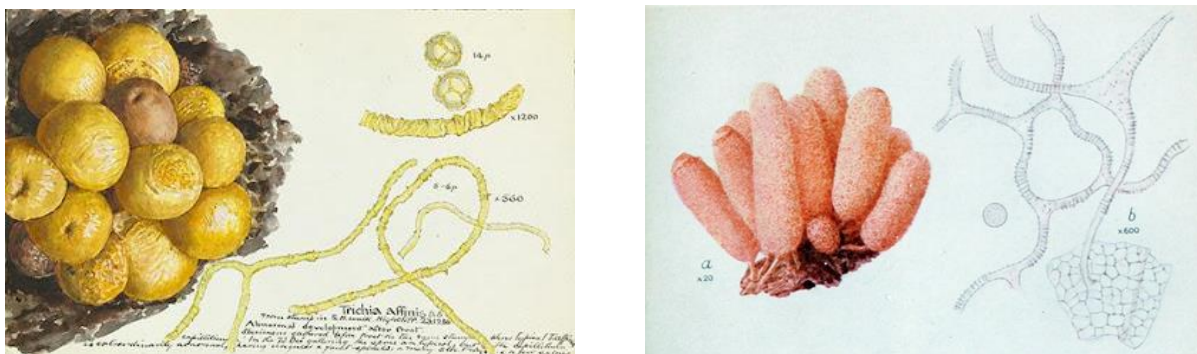


Figure 5 : Planches de Lister G. (*Trichia affinis* et *Arcyria incinis*)

Aux U.S.A., Thomas Houston Macbride (1848-1934), impressionné par l'œuvre de Lister, se mit à l'étude de ces organismes, « North American Slime Moulds » (1899).

c. Du vingtième siècle à aujourd'hui

Plusieurs décennies après, Martin collabora ensuite avec Constantine J. Alexopoulos (1907-1986) pour produire leur monographie, également intitulée « Les Myxomycètes », une bible dans ce domaine. Alexopoulos fut sans aucun doute l'une des principales autorités sur les

Myxomycètes de la fin des années 1950 jusqu'à sa mort en 1986. Steve Stephenson (né en 1943) a collaboré avec Henry Stempen pour « Myxomycetes : A Handbook of Slime Molds » (1994). Des recherches et recensements se firent aux quatre coins du monde et se poursuivent plus ou moins intensément ; on ne peut citer tous ces chercheurs.

La naturaliste néerlandaise Neeltje Elizabeth Nannenga-Bremekamp (1916-1996), est considérée comme l'un des chercheurs du siècle qui a le plus contribué à la connaissance de la taxonomie de ces organismes (« De Nederlandse Myxomyceten »), de même que Bruce Ing (1937-), un des fondateurs de l'International Congress on the Systematics and Ecology of Myxomycetes. En France, la première liste de myxomycètes établie selon des critères modernes fut établie par S. Cochet en 1977. Cochet et Bozonnet furent des pionniers et établirent une tradition en Dauphiné-Savoie. Celle-ci fut amorcée par Charles Meylan (1868-1941) puis poursuivie par Marianne Meyer, (1943-), Alsacienne de naissance, qui se consacra spécialement aux myxomycètes nivicoles. Avec Michel Poulain, connu pour ses magnifiques photos de myxomycètes, et le père Bozonnet, elle publia « Les Myxomycètes », ouvrage de référence, en deux tomes (2011). Pour l'Est de la France, Bernard Woerly est l'actuel amateur éclairé dont on conseille l'excellent site internet « Myxomycètes des Vosges ».

La plupart du temps depuis que les Myxomycètes ont été découverts, les enregistrements d'espèces ne comprenaient presque que des spécimens qui s'étaient développés dans des conditions naturelles. Cela a changé dans les années 1930 lorsque Gilbert et Martin ont décrit pour la première fois la technique de la chambre humide (voir plus loin). Parmi les espèces qui apparaissent dans ces cultures, certaines espèces, spécialement de minuscules, n'ont jamais été enregistrées sur le terrain.

En parallèle, intensifiées par les nouvelles méthodes moléculaires, se sont développées des études consacrées à divers aspects du cycle biologique et à la notion d'espèce. On passe à une discipline multidisciplinaire. » Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography and Ecology », seconde édition (2021), publié sous la direction de Carlos Roja et Steven L. Stephenson, présente les différents aspects de ce groupe, mais n'est pas un ouvrage de détermination. De nombreuses informations contenues dans le présent document sont issues de ce livre.

3. Position dans le monde vivant

Ce n'est qu'au milieu du XVIIIe siècle que la reconnaissance formelle des deux règnes, animal / végétal, a fait son apparition dans la nomenclature avec Carl von Linné et son système binomial. Au milieu du XIXe siècle, il a été reconnu que certains organismes (comme l'Euglène) ne pouvaient pas être rangés comme animal ni comme végétal. Haeckel proposa en 1866 un troisième règne, celui des Protistes, dans lequel il rassembla les organismes inférieurs unicellulaires ne formant pas de tissus (Bactéries, Cyanophytes, Protozoaires, Algues unicellulaires, Champignons unicellulaires). En 1969, Whittaker propose une nomenclature à cinq règnes : les Monères, les Protistes (Eucaryotes unicellulaires), les Plantes (Eucaryotes pluricellulaires photosynthétiques), les Mycètes et les Animaux (Eucaryotes pluricellulaires hétérotrophes). En 1991, Woese proposa de créer un nouveau plan d'organisation du monde du vivant basé sur un niveau supérieur au règne : le domaine. Il en fixe trois : les Bactéries, les Archées et les Eucaryotes. Enfin, en 1998, on a retenu le

système de Cavalier-Smith. Il s'agit d'un système à deux empires (Procaryotes et Eucaryotes) réparti en six règnes : le règne des Bactéries dans l'empire des Procaryotes (les Archées sont regroupées dans le sous-règne des Unibactéries) et les règnes des Protozoaires, des Chromistes, des Animaux, des Plantes et des Champignons dans l'empire des Eucaryotes. Cette classification traditionnelle s'est vue de plus en plus remplacée par une classification dite phylogénétique qui est uniquement fondée sur le modèle évolutif et la notion d'ascendance commune. Cette nouvelle classification ne valide que des groupes monophylétiques (ceux qui incluent un ancêtre et tous ses descendants) et permet de mieux visualiser les embranchements du vivant au cours du temps. Le nombre gigantesque d'informations génétiques obtenues avec les méthodes modernes de séquençage de divers échantillons environnementaux exige de nouvelles analyses des relations dans le monde vivant ; cela se poursuit. On peut considérer le tableau suivant comme relativement acceptable (si ce ne sont les protistes polyphylétiques) de la structure du monde vivant.

Les trois domaines		
Domaine des bactéries	Domaine des archéobactéries	Domaine des eucaryotes
Règne ➤des bactéries	Règne ➤archéobactéries	Règnes : ➤des protistes ➤des mycètes ➤des végétaux ➤des animaux

Figure 6 : domaines du monde vivant

Les Myxomycètes ne sont pas des champignons, malgré des similitudes morphologiques des fructifications. Ils ont été balancés entre plantes, champignons et animaux. Longtemps, ils ont été placés chez les protistes, règne extrêmement hétérogène. Les protistes sont des eucaryotes, ce qui signifie que leurs cellules ont un noyau et possèdent des organites spécialisés. La plupart des protistes sont unicellulaires. Ils ont tous besoin d'un environnement à base d'eau - ce qui peut être de l'eau douce ou marine, dans la neige, le sol humide. En dehors de ces caractéristiques, ils ont très peu en commun.

Le monde vivant vient d'être redécoupé en plusieurs domaines. Selon S.M. Adl et collègues (version 2019), les protistes ont été diversement répartis et les Myxomycètes font partie du domaine des **Eukarya**, sous-domaine des **Amorphara**, règne des **Amoebozoa**, sous-règne des **Evosa**, phylum des **Eumycetozoa**, comme le démontrent les analyses phylogénétiques, le stade amiboïde, la possession de flagelles à un stade, le mode de nutrition.

Toujours revu et corrigé au fil des années grâce notamment aux avancées technologiques, l'arbre de la vie se voit de plus en plus grand et complexe. Ce n'est pas seulement un jeu académique mais la volonté d'aller toujours plus loin dans la connaissance des êtres vivants.

Les Myxomycètes sont apparus il y a 500 millions à un milliard d'années. Selon les données actuelles, environ 1 270 espèces sont décrites.

4. Fossiles

En raison de leur nature fragile, les archives de myxomycètes sont extrêmement rares. Heinrich Doerfelt et collègues ont décrit une espèce fossile, *Protophysarum balticum* trouvée dans une ambre en Baltique, datant de l'Eocène, soit de 30 à 50 millions d'années. Jouko Rikkinen et collègues ont trouvé des exemplaires fossiles d'un *Stemonitis* en Birmanie, également dans de l'ambre, datant d'environ 100 millions d'années.



Figure 7 : *Stemonitis* fossile du Crétacé moyen, dans de l'ambre, Birmanie, Crétacé moyen (Rikkinen et al)

5. Cycle de vie

Le cycle de vie comporte trois phases très différentes, myxamibes-myxoflagellés, plasmode, sporocarpe. Il peut se résumer schématiquement comme dans la figure 8.

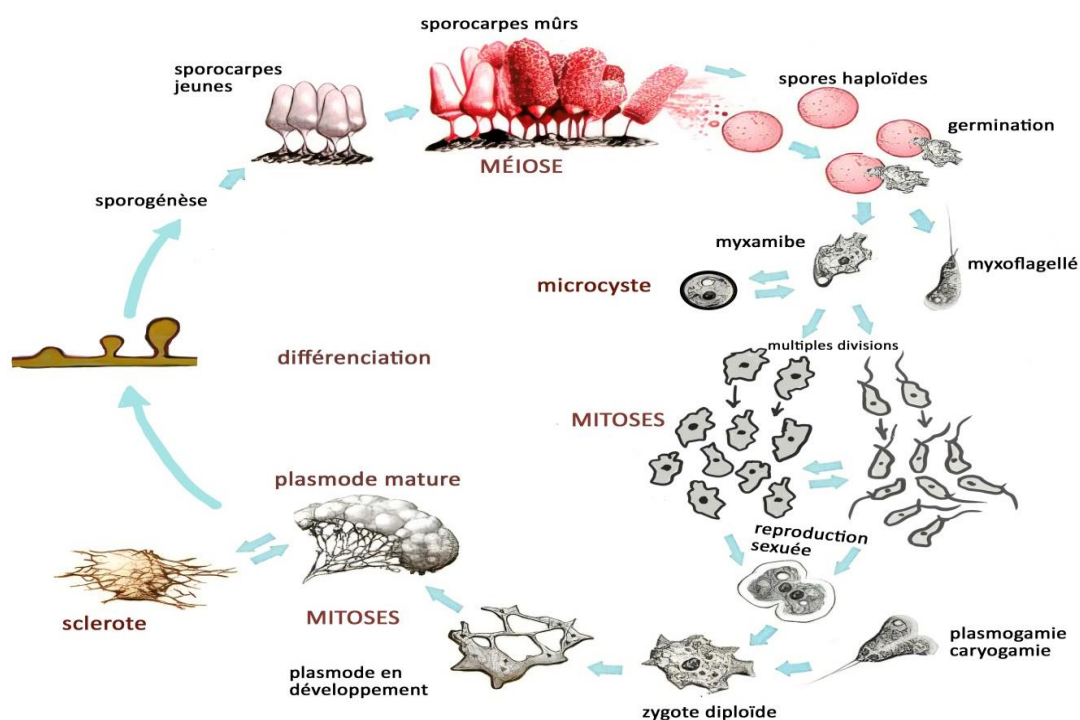


Figure 8 : Cycle de vie d'un Myxomycète (modifié d'après Stephenson, S. L.)

5.1. Germination

Une **spore** s'ouvre et donne naissance à une myxamide haploïde.

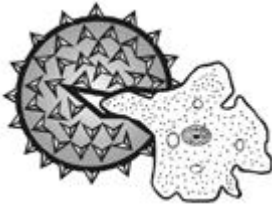


Figure 9 : ouverture d'une spore de Myxomycète (<http://www.botany.hawaii.edu/>)

Les facteurs décisifs pour la germination sont avant tout l'humidité, la température et des conditions aérobiques. Pour la plupart des espèces de Myxomycètes, la température optimale pour la germination des spores est de 22°- 30° C et le pH optimal est de 4,5 à 7,0. Il existe des espèces cryophiles dont les nivicoles, avec des optima beaucoup plus bas. La « germination » des spores est réalisée par l'une des deux méthodes suivantes. Soit les spores s'ouvrent par fissure ou la paroi des spores se dissout en un endroit formant un pore. Le protoplasme émerge et va donner une amibe ou un flagellé. Rarement deux amibes peuvent sortir d'une spore. La viabilité des spores diminue rapidement après un an et les spores de plus de quatre ans germent rarement, même s'il y a des exceptions.

5.2. Myxamibes et myxoflagellés

L'amibe se multiplie en restant haploïde. Si le milieu est suffisamment aqueux, elle peut former des flagelles, de tailles différentes (un long et un court) qui ont la structure caractéristique des flagelles de protistes (« 9+2 »). La transformation en flagellé se produit dans des conditions où l'eau est en quantité suffisante. Les flagellés se transformeront en amibes dans des conditions plus sèches.

La motilité des amibes implique des pseudopodes lobés avec un système contractile d'actinomyosine similaire à celui trouvé dans le plasmode.

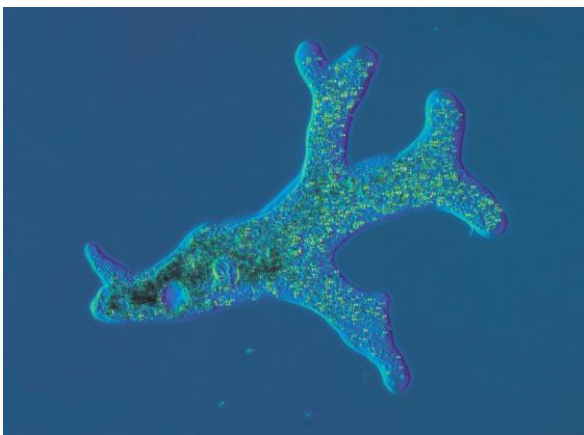


Figure 10 : amibe de protiste (La Salamandre)

Myxamibes et myxoflagellés mesurent généralement entre 5 et 10 microns. Ils peuvent absorber des nutriments solubles ou ingérer d'autres micro-organismes, et des spores de champignons. Ils sont attirés vers leurs proies par chimiotactisme. Ces microorganismes unicellulaires peuvent se diviser de très nombreuses fois, division mitotique

accompagnée de division cellulaire (contrairement à ce qui se passe dans la forme plasmodiale). On peut considérer cette multiplication comme une reproduction asexuée des Myxomycètes. La division répétée de l'amibe conduit à la formation d'une colonie d'amibes génétiquement identiques. La population de ces myxamibes-myxoflagellés peut être importante dans le sol ou sur des substrats en décomposition comme le démontre les méthodes génétiques actuelles, les myxamibes représentent de 5 à 50% des populations d'amibes dans le sol, avec des nombres allant de 10^4 à 10^6 individus par gramme. Ils sont considérés comme régulateurs des populations bactériennes. C'est surtout sous cette forme que vit un Myxomycète, parfois uniquement.

Les myxamibes uninucléées, microscopiques (d'environ 10 μm de diamètre) ont une forme pléomorphe commune à toutes les amibes du sol dépourvues de paroi cellulaire mais avec une membrane cellulaire fine. L'intérieur de la cellule contient de petits organites eucaryotes, mais normaux : un noyau avec une double membrane et un nucléole, de nombreuses mitochondries tubulaires, similaires à celles trouvées dans 'autres protistes, un réticulum endoplasmique, un appareil de Golgi, une vacuole contractile, deux centrioles, et des vacuoles alimentaires. Ces myxamibes se déplacent au moyen d'extensions pseudopodiales lobées de qui sont modulées par un système actine-myosine contractile similaire à celui connu dans les plasmodes

Les cellules des flagellés ont une forme allongée avec une partie antérieure conique et une partie postérieure plus large. Les flagelles, les centrioles et le noyau sont situés dans la région antérieure qui est maintenue par un ensemble de microtubules. La région postérieure contient des mitochondries, une vacuole contractile et d'autres organites; elle peut former des pseudopodes qui englobent bactéries et autres particules alimentaires qui sont ingérées dans les vacuoles alimentaires. Chaque cellule flagellée a généralement deux flagelles différents dont l'un est court.

5.3. Microcyste

Si une amibe manque de nourriture ou rencontre d'autres conditions défavorables — par exemple, la sécheresse —, elle forme un kyste avec des parois protectrices (microcyste) (4-7 μm de diamètre), forme de résistance dormante. La paroi du kyste se compose d'une à plusieurs couches de microfibrilles et peut être ornée. Lorsque les conditions deviennent de nouveau plus favorables, une cellule amiboïde ressurgit du kyste par un pore. Ce kyste est une forme de survie capitale pour un Myxomycète. Les transformations de l'amibe au flagellé et de l'amibe au kyste sont réversibles. La capacité de l'amibe à effectuer ces transformations permet à l'organisme de survivre à une vaste gamme de conditions.

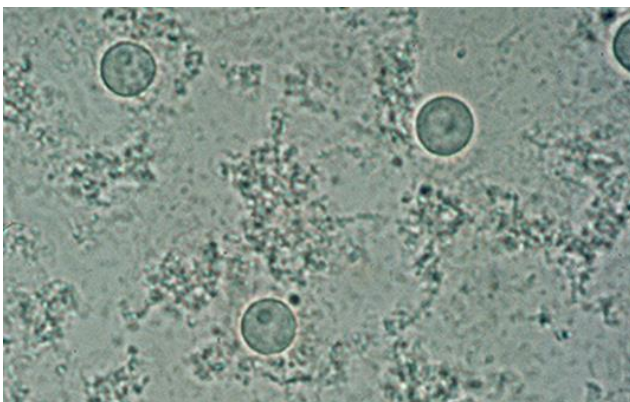


Figure 11 : microcystes de Myxomycète

5.4. Fusion

Deux myxamides, génétiquement compatibles, de morphologie identique (isogamie) fusionnent formant un zygote diploïde, généralement en deux temps : dans un premier temps par une plasmogamie avec mise en commun des cytoplasmes, puis par une caryogamie pour former un zygote, une cellule diploïde. Le génome d'un myxomycète possède plusieurs sites impliqués dans la détermination sexuelle ; il n'y a pas deux sexes mais plusieurs. C'est l'hétérothallisme (signes sexuels différents chez une espèce). La fusion a lieu s'il y a compatibilité génétique. Le passage à la reproduction sexuée se produit si la population d'amibes est suffisamment dense et mature. Dans certains cas, il y a apomyxie (différenciation d'une myxamibe diploïde directement en plasmode). Ceci peut être une voie de spéciation. On n'observe pas d'homothallisme.

5.5. Plasmode

Le noyau du zygote va se diviser par mitose sans que le cytoplasme ne se compartimente en cellules. Il y a formation d'un plasmode (grande cellule à plusieurs noyaux, pouvant être très nombreux). Les noyaux se divisent de façon synchrone et demeurent diploïdes. Parfois ils sont polyploïdes. Le plasmode peut se mouvoir, se nourrit par phagocytose de bactéries, de champignons et d'autres protistes et s'accroît. Le pH du substrat joue un rôle primordial.



5.6. Sclérote

Sous conditions de stress, en l'absence de lumière, le plasmode forme un sclérote, ensemble de macrocystes (également appelés sphérules) entourés d'une couche dure et sèche de protection. Les sclérotés peuvent se former en réponse à un certain nombre de stimuli, comme le manque de nourriture, la sécheresse, le froid, un faible pH, une pression osmotique élevée ou une exposition à des métaux lourds. C'est une forme de résistance dormante. Selon les conditions, un sclérote peut être réanimé à la forme active de l'organisme des mois, voire des années, après sa formation.

Figure 12 : plasmode de *Physarum polycephalum* (Artman S. et al.)



Figure 13 : Plasmode de *Physarum polycephalum* se transformant en sclérote (Science Photo Library) et sclérotés (Meckes/ottawa , by Fine Art in America)

5.7. Formation des sporocarpes

Le plasmode va subir des changements drastiques pour donner des sporocarpes.



Figure 14 : Métamorphoses d'un plasmode de *Badhamia utricularis* (Rantet-Poux A.M.)

Cette transformation est induite par l'état du plasmode (âge, nutrition) et la lumière (récepteurs phytochromes), les détails restent un mystère. Il prend la forme d'un agglomérat souvent coralloïde. Dans certains cas, le plasmode change de couleur. Des primordiums (petites sphères) visqueux se différencient, s'allongent. Ils se teintent graduellement. Les sporocarpes atteignent leur maturité avec formation d'un stipe, d'un péricardium, d'un capillitium, de spores. La « fructification » est dans la plupart des cas de taille réduite, certaines telles celles des Echinodiaceae sont minuscules (moins d'un millimètre), beaucoup ont 0.5 à 2 cm de hauteur, quelques rares sont bien visibles, telles des *Lycogala* ou *Fuligo*. C'est à ce moment qu'à lieu la méiose, soit le passage à un stade haploïde. C'est le stade immobile du Myxomycète, qui souvent ressemble à un petit champignon. Les spores de Myxomycètes sont normalement haploïdes, généralement rondes et mesurent entre 5 et 20 microns, rarement jusqu'à 24 microns de diamètre. Leur surface est généralement en filet, osseuse, verruqueuse à épineuse, très rarement lisse. Elles sont dispersées par le vent, la pluie, des vers, des insectes...

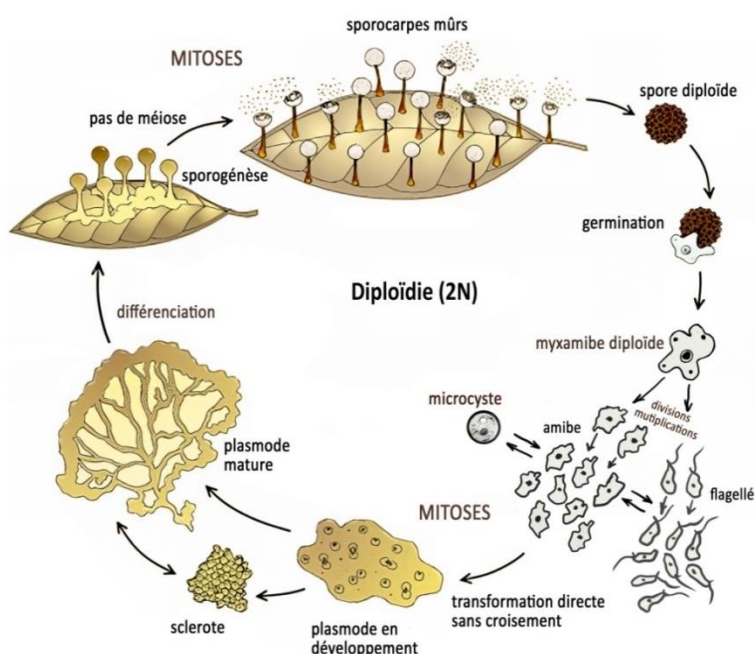


Figure 15 : Cycle apomictique, cas de *Didymium ridis* (modifié d'après Keller et al.)

5.8. Apomixie

Dans certains cas, la méiose ne s'opère pas et les spores diploïdes donnent naissance à des amibes diploïdes. Les myxamibes diploïdes se divisent avec division mitotique des noyaux, forment des populations importantes et peuvent donner directement naissance à un plasmode sans qu'il n'y ait croisement. Ce phénomène est dénommé apomixie, forme de reproduction asexuée. Il n'y a donc pas de recombinaison génétique dans

un tel cycle. L'apomixie n'est pas un phénomène rare et de telles souches semblent dériver d'une espèce sexuée. Le phénomène est réversible. Les populations génétiquement isolées peuvent accumuler des mutations et donner naissance à des variétés ou à de nouvelles espèces. C'est donc un aspect essentiel de la biologie des myxomycètes.

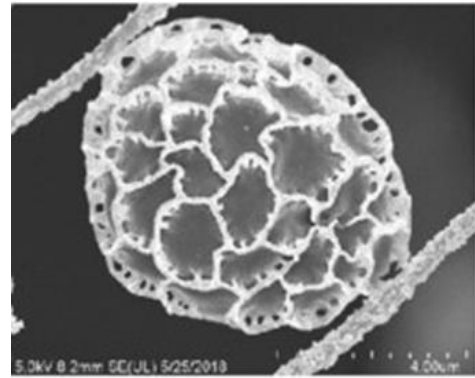


Fig. 16 : Spore de *Stemonitis fusca* en microscopie électronique à balayage (Dai D. et al.)

5.9. Sporulation

Ensuite, le sporocarpie -sac à spores- libère ses spores, unités principales de dispersion. Les spores de Myxomycètes sont haploïdes, parfois diploïdes, généralement rondes et mesurent entre 5 et 20 μ , rarement jusqu'à 24 μ de diamètre, dans la plupart des cas de 8 à 10 μ . Leur surface est généralement en filet, verruqueuse à épineuse, très rarement lisse. Un sporocarpie en contient de 10⁴ à plus de 10⁶. Elles sont dispersées principalement par le vent, et aussi la pluie, des vers, des insectes...

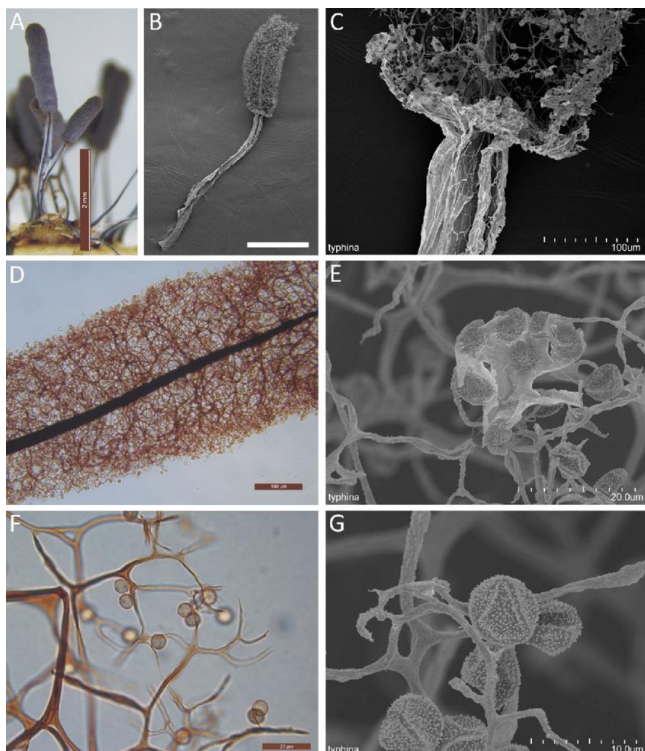


Figure 17 : *Stemonitopsis typhina*.

A. sporocarpes.

B. Sporocarpes en microscopie électronique

C. la base du péridium sur le stipe.

D. sporocyste vue par transparence.

E. fragments du péridium et spores

F. spores.

G. spore en microscopie électronique et capillitium.

Échelles: A = 2 mm; B = 1 mm; C, D = 100 μ m; E, F = 20 μ m; G = 10 μ m. (Dai D. et al.)

Trois formes de résistance garantissent la survie du Myxomycète : spore, microcyste et sclérote.



Figure 18 : sporocarpes mûrs de *Metatrachia floriformis* ouverts montrant le capillitium et dispersant ses spores (Andy Sands, National Geography)

6. Les plasmodes

Le plasmode est une cellule unique possédant une multitude de noyaux, (une des plus grandes cellules). A ce stade, les Myxomycètes n'ont pas de paroi cellulaire rigide, le plasmode est entouré d'une membrane contenant des glycoprotéines empêchant la dessiccation et donnant l'aspect visqueux. Il n'y a pas de cloison dans cette masse gélatineuse, il y a division mitotique, synchrone des noyaux, toutes les 8 à 10 heures, sans division cellulaire. On peut parfois obtenir des milliers de noyaux dans cette masse gélatineuse. Le tout ne constitue qu'une cellule puisqu'il n'y a pas division du cytoplasme. Le plasmode contient les organites cellulaires trouvés dans chaque cellule eucaryote normale : membrane plasmique, noyaux, mitochondries, vacuoles alimentaires, vacuoles contractiles, réticulum endoplasmique, ribosomes et appareil de Golgi, ainsi que des granules de pigments dans les types pigmentés. Ces organelles sont normales dans leur structure et leur fonction, sauf pour leur très petite taille. Les mitochondries ont des cristaux tubulaires typiques des Protozoaires. Le plasmode forme un réseau de tubes, dans la membrane desquels on trouve de l'actine-myosine (comme dans nos muscles) et grâce auxquels il se déplace, à la recherche de nourriture, à une vitesse d'environ 1 cm/h pouvant atteindre 4 cm/h ; ce réseau est sans cesse remodelé et adapté aux stimuli environnementaux. A travers le réseau, on observe un flux de cytoplasme qui change périodiquement de sens. Des récepteurs sur la membrane cellulaire réagissent à la présence de nourriture. Les informations captées engendrent un mouvement dans cette direction. Les éléments de ce cytosquelette, réseau protéinique complexe, peuvent facilement se réorganiser et contrôlent tout une série d'évènements comme la forme, les mouvements, l'endocytose, la migration des organites, la sécrétion. Par ces contractions, le cytoplasme est en mouvement de va-et-vient de manière rythmique. L'intensité des contractions dépend des caractéristiques de l'environnement et de l'intensité des contractions des zones voisines. Le front du plasmode se propage vers la nourriture. Cette nourriture stimule ces mouvements qui s'amplifient. Ces flux apparaissent contrôlés. L'information se propage dans le plasmode. Le plasmode émet des pseudopodes pour se déplacer (à la manière d'une amibe) et se nourrir. Le plasmode dévore des bactéries, des spores de champignons, des levures, des algues dont des cyanobactéries et d'autres microorganismes par phagocytose (ingestion par « enrobage »). Certains, tel celui de *Badhamia utricularis*, attaquent des carpophores d'ascomycètes et de basidiomycètes.

Le plasmode va entourer la proie, sécréter des exoenzymes pour dégrader le carpophore, et peu à peu l'absorber, puis le digérer dans une vacuole, enfin excréter les déchets.



Figure 19: Plasmode de *Badhamia utricularis* dégustant *Merulius tremellosus* (Storey M., Encyclopedia of life)

Le plasmode peut aussi se nourrir par absorption de matière organique. Le développement d'un plasmode nécessite une hygrométrie importante, et bien entendu de la nourriture. Certains plasmodes peuvent atteindre une taille de plusieurs dizaines de centimètres, cas exceptionnels mais spectaculaires.

On trouvera des explications complémentaires dans l'article précédent sur le « blob ».

Il existe trois types de plasmode (distinctions purement morphologiques et ne correspondant pas forcément à des taxons) :

- Protoplasmodes, très petits (100 à 300 microns), souvent invisibles, donnant lieu généralement à un seul individu ;
- Phanéropasmodes, bien visibles et de couleurs variées, plusieurs individus ;
- Aphanopasmodes, translucides, non visibles, plusieurs individus.

Quand les conditions sont défavorables, le plasmode se rétracte, développe une forme plus résistante et peut se replier dans les anfractuosités de son substrat. C'est le sclérote ou macrocyste, organe de résistance.

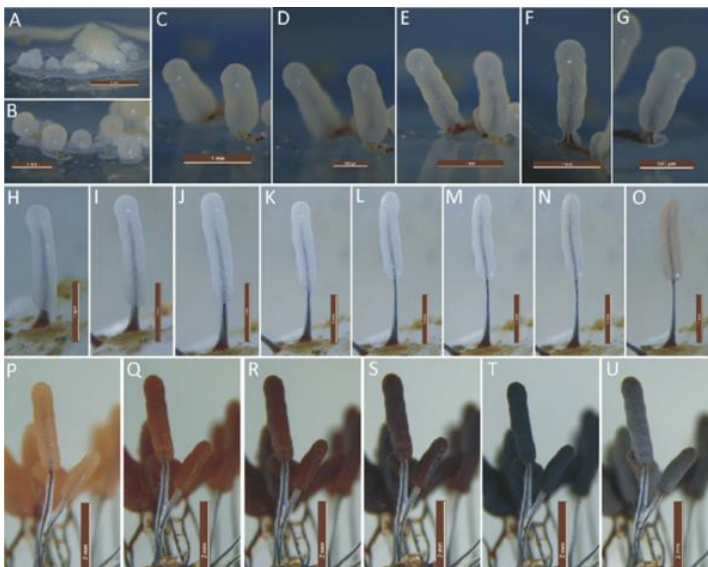


Figure 20 : Formation et maturation de sporocarpes de *Stemonitopsis typhina*. (Dai D. et al.)

Le passage du stade plasmodial au stade sporocarpique demande des conditions extérieures (manque de nourriture, lumière) et d'importantes transformations internes. On passe d'un stade plurinucléé, sans paroi, mobile, se nourrissant par phagocytose à un stade haploïde en mitoses synchrones, à cellules avec un noyau, à parois, sporocarpes immobiles. L'expression génétique se modifie, cela a été étudié chez *Physarum polycephalum*, et toute la biochimie inhérente doit encore être analysée.

L'activation d'un photorécepteur phytochrome déclenche un programme différenciation cellulaire et un réarrangement des composants cellulaires. L'analyse a révélé un remodelage important de la signalisation intracellulaire et l'expression d'ensembles de gènes codant des facteurs de transcription, kinases, phosphatases, signaux de transduction, protéines, protéines liant l'ARN, régulateurs du cycle cellulaire, ... en conjonction avec la régulation des gènes codant les enzymes métaboliques et les protéines cytosquelettiques.

7. Le myxocarpe

Le myxocarpe se compose de :

- hypothalle à la base, visible ou non, membraneux, cartilagineux
- stipe (pied) membraneux, cartilagineux, calcaire ou non, plein ou creux, cylindrique fusiforme, présent ou non
- columelle prolongement du stipe ou formation différenciée, absente chez beaucoup d'espèces
- péridium membrane enfermant les spores, persistant ou fugace, diversement coloré, à déhiscence souvent caractéristique, simple, double ou même triple, cartilagineux ou calcaire
- capillitium ensemble des filaments pleins ou creux, lisses ou ornés, libres ou anastomosés, avec ou sans nœuds calcaires, contenus dans un sporocyste.
- spores généralement sphériques, lisses ou ornementées, hydrophobes.
- ces spores peuvent contenir des bactéries, comme démontrées sur des espèces de *Fuligo* et de *Didymium*. A l'ouverture de la spore, ces bactéries s'échappent et vont tenter de coloniser l'écosystème. Le Myxomycète fait un type de fermage.

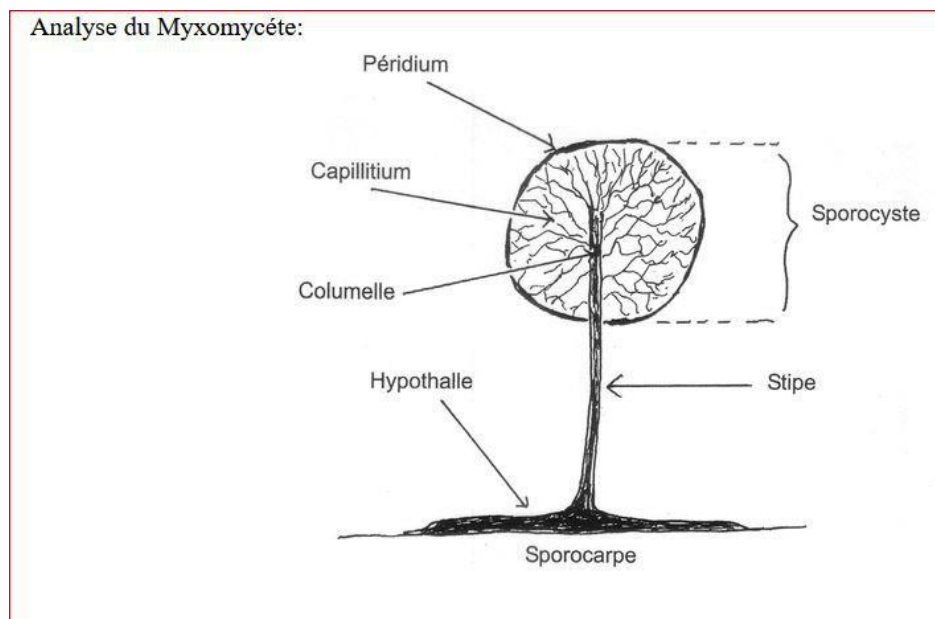


Figure 21 : schéma général d'un sporocarpe de Myxomycète (ANA)

sporocarpe stipité : forme la plus courante (plus de 50% des espèces)



Figure 22 : sporocarpes stipités de *Physarum flavicomum* (Herbier M. Meyer 45057, J.L. Cheype) et de *Arcyria incarnata* (INPN)

sporocarpes sessiles : fréquents (un peu plus d'un quart des espèces).



Figure 23: sporocarpes sessiles de *Diderma ochraceum* (hiddenforest) et de *Physarum-luteolum* (Herbier M. Meyer 34659 J.L. Cheype)

plasmodiocarpe gardant plus ou moins l'aspect du plasmode, mais sec et non mobile, sont relativement rares, de même que les types suivants (chacun environ 7%)



Figure 24 : plasmodiocarpe de *Hemitrichia serpula* (iNaturalist) et de *Licea biforis* (Herbier M. Meyer 45126, J.L. Cheype)

aethalium groupe de nombreux sporocarpes ayant fusionné et ayant perdu leur individualité. (ex. *Fuligo septica*)



Figure 25: aethallium de *Reticularia lycoperdon* (Rantet-Poux A.M., INPN)

pseudoaethalium groupe de nombreux sporocarpes accolés, ayant conservé leur individualité et rappelant un aethalium



Figure 26 : pseudoaethallium de *Tubifera ferruginosa* (photo : INPN)

Les spores présentent une ornementation spécifique, de même que les filaments du capillitium.

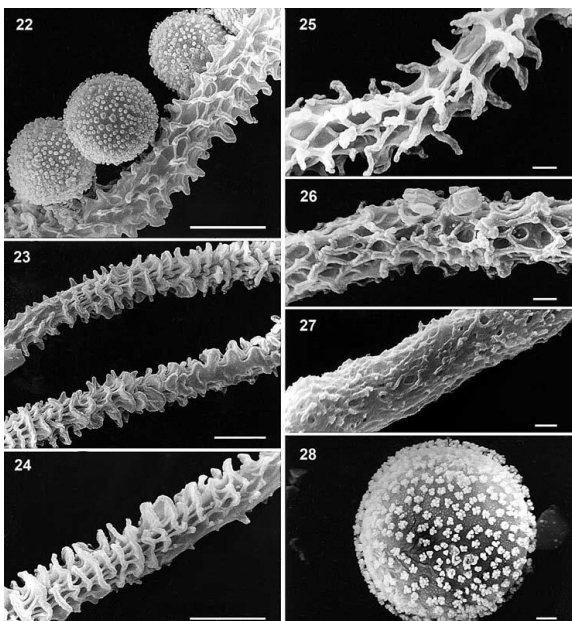


Figure 27 : *Arcyria major* : filaments du capillitium et spores (Lado C. et al.)

Figure 28 : Spore lisse de *Licea deplanata*, verruqueuse de *Lamprodera puncticulatum* et réticulée de *Lycogala epidendrum* (Schnitter M. et al.)

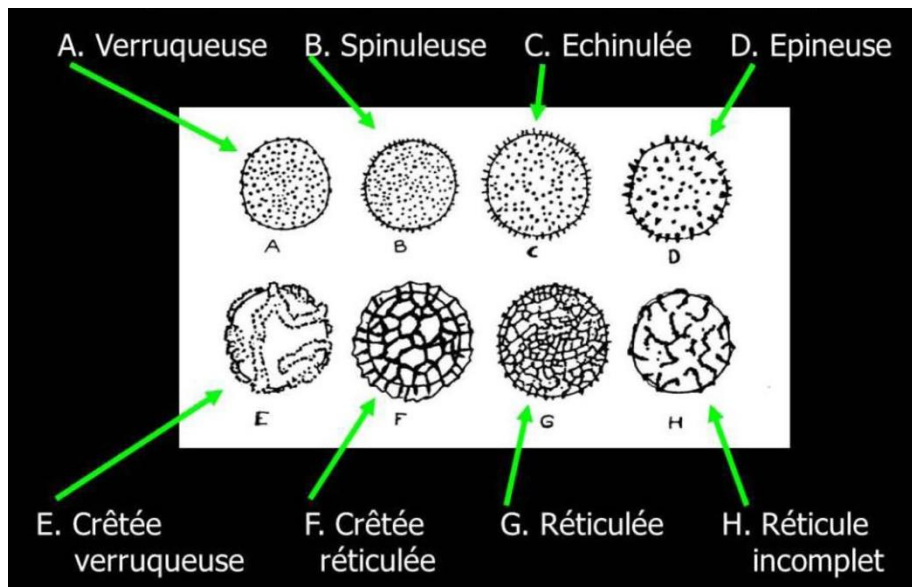
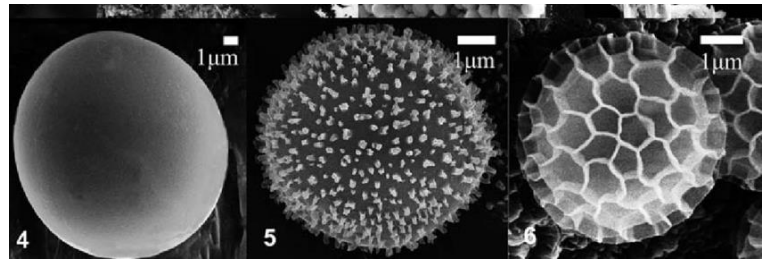


Figure 29 : ornementation de spores de myxomycètes

Les principaux éléments structurels des sporocarpes sont à étudier au microscope, souvent au grossissement 1000 (immersion). On sera notamment attentif à la taille, couleur et ornementation des spores ; idem pour le capillitium pour lequel on observera aussi la structure; couleur et ornementation éventuelles du périidium, présence de calcaire (cristallisé ou amorphe) sont également des éléments à noter.

En raison de leurs stades végétatifs cryptiques et du manque de caractères taxonomiques que ces phases présentent, la taxonomie traditionnelle des myxomycètes repose presque entièrement sur la morphologie du sporocarpie. Mais, comme le sait toute personne utilisant la méthode de la chambre humide, le développement normal des sporocarpes dépend fortement des conditions environnementales ; des conditions inadaptées produisent facilement des fructifications de Myxomycètes aberrantes. La variabilité environnementale au cours du développement des fructifications de Myxomycètes est certainement un facteur majeur de variabilité des caractères taxonomiques. Un autre problème est la présence de lignées apomictiques (biotypes), issues de lignées sexuées, phénomène commun, spécialement chez des nombreux genres riches en espèces. Ces biotypes apomictiques sont génétiquement isolés (pas de croisement, ni de méiose). Ces souches peuvent conserver les caractères parentaux et en acquérir d'autres par mutation.

8. Génétique

La génétique des myxomycètes se révèle complexe, selon les études essentiellement effectuées sur *Physarum*.

Les noyaux varient en taille (3 à 8 μm), capables de changer de forme, ont un seul nucléole et de minuscules chromosomes en nombre de 25 à 50 en phase haploïde.

ordres	nombre de chromosomes (n)
Ceratomyxiales	21
Liceales	21
Trichiales	23
Stemonitales	24
Physarales	29-45

La taille du génome des Myxomycètes varie de 18,7 Mb à 470,3 Mb, et la teneur en GC de 38,7% à 70,1%. Les espèces du clade à spores claires ont des tailles de génome plus grandes et présentent plus de variations de taille du génome.

L'espèce la plus étudiée est *Physarum polycephalum*. Le génome de *Physarum* se compose de plusieurs ADN différents situés dans les noyaux et les mitochondries. Dans les noyaux, il y a environ 40 chromosomes de chacun 6-7 Mb pour un total de 250 à 315 Mo d'ADN, hérités de manière mendélienne, et environ 150 copies de minichromosomes de 60 kbp (total : 9 Mb), situés dans le nucléole, qui contiennent les gènes de l'ARNr et suivent une hérédité non-Mendélienne. Les mitochondries contiennent l'ADN mitochondrial (ADNmt), en approximativement 400 copies d'environ 60 kb chacune (total : 24 Mb), une carte génétique circulaire, et sont généralement d'hérédité uniparentale. Dans les mitochondries de certaines souches de *P. polycephalum*, un plasmide mitochondrial supplémentaire (appelé plasmide mF) est observé, de 14,5 kbp. Sur le contenu total en ADN d'une souche *Physarum*, environ 10 % sont de l'ADNmt, environ 5 % du minichromosome (ADNr), et environ 85 % d'ADN chromosomique.

Le séquençage du génome complet de 250 mégabases de *Physarum polycephalum* a été difficile. Le nombre élevé de répétitions et de sites d'insertion d'introns ont présenté un défi pour l'assemblage de ce génome, le premier génome de Myxomycète élucidé. Ces caractéristiques rendent épineux le séquençage et l'assemblage d'un génome complet à partir des séquences obtenues et de plus il n'y avait aucun génome de référence. Le séquençage ne permet pas la lecture en une étape du génome. Cela se fait par morceaux qu'il faut ensuite assembler comme un puzzle. Des gènes de photorécepteurs sont de type bactérien, d'autres ont des similitudes avec ceux de plantes, d'autres enfin avec ceux d'animaux.

L'ADN mitochondrial des Myxomycètes est l'un des plus complexes de tous les groupes d'eucaryotes. L'une des caractéristiques unique, peut-être déterminante, des Myxomycètes est un nouveau type d'édition d'ARN trouvé dans leurs mitochondries. L'ARN polymérase mitochondriale ajoute des nucléotides non codés à l'extrémité 3' de l'ARN naissant pour ajouter une information génétique qui ne se trouve pas dans l'ADNmt. Ce phénomène a été découvert tout d'abord chez *P. polycephalum*, puis dans chaque espèce étudiée. Cette transcription d'ARN insertionnelle est la plus importante. On la trouve exclusivement dans les

mitochondries des Myxomycètes. Ce type d'édition de l'ARN est une caractéristique des Myxomycètes. L'absence de ce type d'édition d'ARN dans les autres groupes d'amibozoaires est une preuve supplémentaire de l'ancienne divergence des Myxomycètes et les autres organismes du groupe des Amoebozoa.

Les types de reproduction sont déterminés par un système génétiquement régulé qui contrôle la fusion des myxamibes. Les types compatibles aboutissent à la formation d'un zygote diploïde.

9. Génomique

Traditionnellement, l'écologie et la systématique des Myxomycètes sont étudiés par récoltes des myxocarpes dans la nature et l'obtention de sporocarpes par la méthode de la chambre humide puis examen de l'ensemble des caractères morphologiques. Ces caractères sont suffisamment nombreux pour obtenir une taxonomie de qualité, même si dans certains cas cela puisse poser problème, comme pour des genres peu différenciés ou des souches ayant une morphologie identique mais différentes caractéristiques génétiques (espèces cryptiques). Cependant, cela limite notre appréhension du monde des myxomycètes à un seul stade du cycle de vie, oubliant la phase amiboflagellé si importante. Les populations invisibles d'amibes sont beaucoup plus répandues que les fructifications visibles et jouent un rôle écologique important. Par exemple, on ne voit quasiment jamais un myxocarpe sur un sol, alors que dans celui-ci il y a des populations importantes d'amibes et/ou de flagellés. En outre, il peut exister des espèces qui ne forment jamais ou très rarement des sporocarpes. L'utilisation de méthodes moléculaires pour l'étude des Myxomycètes est arrivée assez tardivement par rapport à de nombreux autres taxons. Quatre objectifs majeurs sont ciblés : détermination d'une espèce par comparaison de séquences, mises en évidence d'espèces nouvelles (dont des espèces cryptiques), et donc étude des variants d'une espèce, relevé écologique et biogéographie. Les premiers résultats indiquent une bonne qualité de la taxonomie traditionnelle mais une sous-estimation de la présence des myxomycètes et de leur richesse en espèces. Inversement, les études basées sur les gènes ont donné des sur-estimations.

9.1. Espèce génomique et barcodage

Le codage à barres de l'ADN consiste à séquencer une ou quelques régions standard de l'ADN pour distinguer les espèces. Le barcoding peut être défini comme le séquençage d'un marqueur génétique spécifique et servant de code-barres normalisé qui est caractérisé par une forte spécificité au sein d'une espèce et une variabilité entre les espèces. La séquence de la portion d'ADN ciblée obtenue à partir d'un organisme est comparée à une base de données de séquences d'identification de référence dont l'identité taxonomique est connue, afin d'émettre une hypothèse sur l'identité taxonomique de l'organisme sur la base de la similarité des séquences ou de la position phylogénétique. Le choix approprié d'une séquence comme barre-code, appelé aussi marqueur moléculaire, est crucial. Il doit s'agir d'une région génétique légèrement variable d'une espèce à l'autre tout en étant conservée au sein d'une même espèce (écart interspécifique plus élevé que la variation intraspécifique) et munies de régions stables pour servir de sites de fixation des amorces permettant l'amplification de l'ADN barcode. Autant que possible, on utilisera plusieurs marqueurs génétiques.

Par rapport aux plantes, aux champignons supérieurs ou aux animaux, les Myxomycètes présentent une variation génétique intragroupe beaucoup plus élevée, ce qui n'est pas rare chez les protistes. Cette grande diversité génétique, même dans les gènes considérés comme conservés, rend impossible la recherche d'amorces universelles pour l'ensemble du groupe.

Le marqueur ITS, devenu une norme de barcodage pour plusieurs groupes d'organismes, principalement les champignons, a été essayé mais n'est pas utilisable pour les Myxomycètes chez lesquels leur variabilité se montre bien trop grande.

SSU, gène de l'ARNr 18S (petite sous-unité ribosomique) est un marqueur nucléaire présent chez les Myxomycètes par plusieurs copies extrachromosomiques, appelées mini-chromosomes ou ADNr. Cela facilite grandement l'amplification de l'ADN et permet d'obtenir des séquences à partir d'un matériel limité en quantité (une petite pincée de spores). Le barcoding moléculaire utilisant les séquences du gène SSU rRNA est par conséquent devenu extrêmement populaire pour les Protistes. Malgré leurs multiples copies, les séquences SSU sont homogènes au sein d'un individu dans la grande majorité des cas. Les séquences SSU des Myxomycètes sont extrêmement riches en introns, et pas moins de dix sites d'insertion sont désormais connus. Il est donc difficile d'obtenir des séquences entières de SSU, dont la longueur varie entre 1500 et 4500 bases chez les Myxomycètes. Cependant, les premières 600 bases du SSU sont exemptes d'introns et peuvent être obtenues par séquençage Sanger à l'aide d'une seule paire d'amorces. Cette première partie du gène SSU semble être le marqueur le plus approprié, suffisant au niveau des espèces mais ne permettant pas l'étude des relations phylogénétiques. Cette séquence dépourvue d'introns comprend quatre zones variables. Pour les Myxomycètes à spores foncées, des amorces presque universelles sont disponibles (S1 / S19R) ; seules certaines espèces de *Comatricha* et *Stemonitopsis* ne peuvent apparemment pas être amplifiées. Hélas, cette paire d'amorces n'amplifie pas exclusivement le matériel génétique des Myxomycètes, ce qui est un problème pour les relevés écologiques. Des séquences courtes amplifiées, 320-550 bp, en fonction des paires d'amorces utilisées permettent de différencier les espèces à un seuil de similarité de 99,1 %. Pour les Myxomycètes à spores claires, des amorces universelles n'ont pas pu être identifiées, mais la plupart des Trichales peuvent être couvertes par 3 à 5 amorces. Le genre *Cribraria*, et la plupart des espèces du genre paraphylétique *Licea* restent difficiles à traiter. Les gènes SSU ont été utilisés pour construire les premières phylogénies génétiques chez les Myxomycètes.

Le marqueur EF1A (gène du facteur d'élongation 1 alpha) est un gène codant pour une protéine nucléaire qui est normalement présent en une seule copie chez les Myxomycètes. Sa structure rend difficile la recherche d'amorces véritablement universelles. Différentes paires d'amorces sont actuellement utilisées pour l'amplification du gène EF1A chez les Myxomycètes. La variation de la première partie de ce marqueur permet une certaine différenciation des taxons. Ce marqueur n'est pas utilisé seul.

Le gène de la sous-unité I de la cytochrome c oxydase mitochondrial est largement utilisé comme marqueur chez les Protistes. Sa séquence codant pour la protéine est suffisamment conservée pour permettre la conception de marqueurs fonctionnant pour un large spectre taxonomique de Myxomycètes. Des amorces récemment développées ont démontré la capacité d'amplifier la deuxième partie du COI (environ 540-600 pb) dans plusieurs espèces

des deux principaux clades de Myxomycètes, ce qui en fait un marqueur additionnel prometteur.

L'autre aspect essentiel est la nécessité d'une base de données de référence de qualité. Or ce n'est pas encore le cas ; actuellement, seule une petite partie de la diversité moléculaire des Myxomycètes a été explorée correctement (alignement, détermination correcte). Les contaminations sont trop fréquentes et il n'y a pas, trop souvent, de référence à un spécimen dûment classifié. La communauté scientifique est consciente de ces problèmes. La banque de données UniEuk (www.unieuk.org) se concentrera sur la diversité des protistes et est issue du projet EukRef Database avec pour objectif d'établir une base de données de référence 18S SSU contrôlée (www.eukref.org). MyxoSeq est un système d'information sur les barcodes ADN des Myxomycètes, liés à des spécimens d'herbier (sporocarpes) avec une détermination taxonomique fiable et accompagné de métadonnées (photographies des structures morphologiques des spécimens de référence, chromatogrammes séquentiels, données de collecte de spécimens, etc.). Le « code-barre ADN » dépend de l'expertise taxonomique sans laquelle il n'est pas possible d'avoir une base de référence correcte. L'objectif de MyxoSeq est de fournir une collection organisée de séquences de référence, la première partie du gène de l'ARNr 18S étant acceptée comme barcode ADN principal pour le groupe.

En résumé, ces recherches ne permettent certes pas l'application d'un système global, unifié, mais déchiffrent la phylogénie, la valeur des familles et des genres. L'exemple de l'étude de l'ordre des Physariales ou des espèces nivicoles du genre *Diderma* démontre la potentialité mais aussi l'extrême complexité de cette approche chez les Myxomycètes. Il est conseillé d'utiliser les codes-barres ADN avec prudence, en associant plusieurs marqueurs génétiques et en les combinant avec d'autres données telles que la morphologie et des caractéristiques écologiques, éthologiques et biogéographiques.

9.2. Génomique environnementale

La métagénomique désigne un groupe de méthodes appliquées pour étudier la diversité microbienne dans des échantillons environnementaux et leurs rôles. Tout substrat habité par des micro-organismes peut convenir, par exemple, le sol, l'eau, la litière de feuilles, le bois mort, l'écorce. Les méthodes métabarcoding et métagénomiques permettent d'évaluer simultanément la diversité taxonomique de tous les micro-organismes d'un échantillon donné ou de se concentrer sur un groupe particulier de micro-organismes et d'étudier les fonctionnalités. Cette approche est basée sur l'analyse de l'ADN environnemental (ADNe), mélange complexe de fragments d'ADN isolés de (idéalement) toutes les créatures vivantes d'un échantillon. Les technologies modernes de séquençage à haut débit (HTS) permettent de lire indépendamment des millions de séquences provenant de l'environnement et les instruments bioinformatiques permettent l'identification taxonomique des séquences provenant de différents organismes.

9.2.1. Métabarcoding

Les codes-barres ADN sont de plus en plus utilisés dans les études de la biodiversité car ils permettent notamment la discrimination d'un large éventail d'espèces, la mise en évidence de nouveaux taxa potentiels, l'identification des stades myxamibes et myxoflagellés, ou encore la détection d'espèces cryptiques.

L'extraction du matériel génétique des échantillons environnementaux est la première étape délicate du processus de métabarcoding. Le succès des techniques moléculaires est fortement influencé par la réussite de l'extraction de l'ADN, qui implique l'homogénéisation efficace de l'échantillon et la désintégration des cellules, la dénaturation des protéines et des complexes nucléoprotéiques, l'inactivation des nucléases, l'élimination des acides humiques et autres inhibiteurs de la PCR et la récupération de l'ADN. Actuellement, ces étapes sont réalisées à l'aide de kits commerciaux

L'étape suivante du processus de métabarcoding est la préparation de la bibliothèque de séquençage. À ce stade, plusieurs points clés méritent d'être examinés attentivement. La qualité et la quantité de la matrice d'ADN qui sera utilisée pour les PCR suivantes doivent être vérifiées.

Le succès du métabarcodage par l'ADN dépend principalement de la sélection du gène marqueur d'ADN approprié. Dans le cas des Myxomycètes, les chercheurs utilisent essentiellement les premières séquences du SSU. L'autre point est la sélection d'amorces qui doivent être suffisamment spécifiques au groupe cible. Dans une étude métagénomique utilisant des amorces universelles ciblant l'ensemble de la SSU, les Myxomycètes étaient absents des sols étudiés. La plupart des amorces conçues pour amplifier un large spectre de séquences SSU d'eucaryotes manqueront les séquences SSU très divergentes des Myxomycètes. De la longueur de la séquence amplifiée vont dépendre les degrés d'exactitude et de résolution. Cependant, il est difficile d'amplifier de longues séquences d'ADN environnemental et on s'en tient généralement à 300 bp.

Le pipeline bioinformatique typique de métabarcoding comprend plusieurs étapes, notamment (i) l'alignement des séquences, (ii) l'assemblage, (iii) l'élimination des lectures chimériques, (iv) le contrôle de qualité, (v) le regroupement des séquences et (vi) la comparaison des séquences représentatives avec une base de données de référence.

Une étape clé de l'analyse bioinformatique est le regroupement des lectures sur la base de leur homologie. Traditionnellement, lors du regroupement, les lectures partageant un niveau de similarité prédéfini (généralement entre 95% et 99%) sont assemblées en unités taxonomiques opérationnelles (OTU), chez les Myxomycètes le niveau choisi peut varier selon les genres, souvent 99.1%, mais parfois moins selon les variabilités.

L'annotation taxonomique des OTUs (Operational Taxonomic Unit, unité taxonomique opérationnelle) est la dernière étape du processus de métabarcoding. Elle fournit des informations précieuses sur les OTUs à la lumière de ce que l'on sait de ces taxons grâce aux travaux antérieurs et la caractérisation des communautés de Myxomycètes dans différents environnements et plus généralement, elle permet de comparer les sites considérés.

Cette méthodologie ne permet toutefois pas une distinction entre les organismes actifs et inactifs, ni une quantification puisque le nombre de copies par cellule du gène marqueur varie de souche à souche.

Dans les études écologiques, une proportion importante de ribotypes inconnus (jusqu'à 60-70 %) a été trouvée. Cette proportion de « diversité cachée » continue de poser un sérieux problème méthodologique, et des recherches supplémentaires sont nécessaires pour montrer dans quelle mesure la présence de ces séquences peut être expliquée par (i) des erreurs

techniques (par exemple, la formation de chimères), (ii) le manque de séquences de comparaison provenant des sporocarpes dument identifiés ou (iii) le fait qu'elles appartiennent réellement à des taxons non encore découverts. Même si les bases de données sont de plus en plus complètes, il est probable que les études futures incluront un nombre important d'OTU, (unité taxonomique opérationnelle) non attribuables à des espèces connues. Ces OTU ne sont souvent identifiées qu'à partir d'un seuil de similarité génétique, et l'attribution de « OTU inconnus » dépend donc largement de la connaissance de la variation intraspécifique des espèces connues. Cependant, fixer ce seuil n'est pas une tâche triviale, car un compte rendu complet de la variance intraspécifique est rarement connu. Les seuils sont souvent fixés dans la fourchette de 97 % à 99 % de similitude. Une partie des OTUs (unités taxonomiques opérationnelles) inconnus peuvent constituer des espèces qui ont perdu la capacité de former des fructifications mais peuvent persister sous forme de myxamibes se multipliant par mitose. Malgré les limites et les biais de la métagénomique amplicon, elle s'avère être une approche utile en écologie microbienne et en biogéographie. Un bel exemple est l'étude de la répartition des espèces nivicoles de Myxomycètes. Les sporocarpes des espèces nivales ou nivicoles se développent à la limite de la neige fondante qui a recouvert la végétation pendant trois mois au moins. Par des études utilisant la métagénomique, on observe une distribution beaucoup plus large des stades amibes- myxoflagellés. Les résultats actuels confirment que les stades trophiques des Myxomycètes nivicoles constituent une part considérable de la diversité des Myxomycètes en dehors des zones subalpines.

Les études basées sur ePCR peuvent révéler des taxons de Myxomycètes qui échappent aux approches traditionnelles, y compris de nouvelles espèces potentielles, et ainsi fournir de précieuses données sur la diversité et l'écologie des Myxomycètes. Ainsi, des stratégies pour étudier la biodiversité des Myxomycètes devrait être révisée, en se concentrant également sur les techniques de détection moléculaire en plus de celles décrivant les sporocarpes, récoltés en milieu naturel ou obtenus en chambre humide.

9.2.2. Métagénomique shotgun

Le développement des technologies HTS a permis d'obtenir simultanément les séquences d'un mélange complexe de milliers de génomes à partir d'un seul échantillon, c'est la métagénomique shotgun. L'objectif premier est l'étude des fonctionnalités des génomes séquencés. Les données générées par cette approche peuvent également être utilisées pour établir des profils taxonomiques. Cette méthode ne requiert pas l'amplification d'ADN. Elle génère une énorme quantité d'informations qui doivent être triées par des logiciels de plus en plus sophistiqués sur des ordinateurs de grande capacité. Le défi bioinformatique est énorme.

La majorité de l'ADN métagénomique dans de nombreux substrats naturels, en particulier dans le sol, est d'origine procaryote et fongique et beaucoup moins issue de Protistes bien que ces derniers puissent être abondants dans certains cas. Les séquences de Myxomycètes sont simplement « perdues » dans l'océan de fragments d'ADN génomique d'autres organismes, sauf si on utilise des amorces très spécifiques à des clades de Myxomycètes. Un autre problème est le manque de génomes de référence.

10. Phylogénie et classification

Le système taxonomique traditionnel, aujourd'hui largement dépassé par les études moléculaires, Ordres : (6) / 5 :

Exosporés :

Ceratiomyxales (classées hors des Myxomycètes actuellement)

Endosporés:

Spores claires :

Echinosteliales (espèces minuscules)

Liceales (capillitium absent)

Trichiales

Spores sombres:

Stemonitales (calcaire absent)

Physarales (calcaire présent)

Genres: 64

Espèces: 1272 mais chaque année s'y ajoutent de nouvelles espèces et parfois genres. On reconnaît cinq ordres : Liceales, Trichiales, Physarales, Stemonitales et Echinosteliales.

Les phylogénies moléculaires permettent d'établir des relations entre genres, ordres, familles. Des recherches pour séquencer l'ADN des Myxomycètes, au-delà de *Physarum polycephalum*, espèce modèle, ont été déployées au cours de la dernière décennie. L'application de méthodes phylogénétiques moléculaires a confirmé certains des principaux groupes systématiques de Myxomycètes et montré une bifurcation de base en Myxomycètes à spores sombres et claires. Les analyses phylogénétiques ont également révélé la nature artificielle de nombreux taxons traditionnels, en particulier les familles et genres. Au début, ces analyses étaient effectuées avec un seul gène marqueur, ensuite on est passé à deux voire trois marqueurs génétiques. Voici, en résumé, les conclusions.

Le genre exosporé *Ceratiomyxa*, avec quelques protosteloïdes, constituent la classe des Ceratiomyxomycètes, exclus formellement des Myxomycètes, mais repris dans des études écologiques. La classe des Myxomycètes est divisée en Lucisporidia (sporée claire), assez hétérogène, et Columellidia (sporée foncée) plus homogène, maintenant qualifiés de sous-classes, et l'ordre considéré de base, les Echinosteliales. Pour les Myxomycètes à sporée claire, quatre ordres sont proposés : Cribrariales (considéré comme un groupe basal), Reticulariales, Liceales et Trichiales. Les myxomycètes à spores foncées comprennent cinq ordres : Echinosteliales (considéré comme un groupe basal), Clastodermatales, Meridermatales, Stemonitales et Physarales (y compris aussi la plupart des Stemonitales traditionnels à peridia durables). Les Columellomycetidae (sporée foncée) constituent la majorité des espèces décrites. Toutefois, à l'exception des Echinosteliales, aucun des ordres traditionnels ne semble être monophylétique selon la délimitation traditionnellement utilisée. Les recherches vont permettre d'affiner les relations entre les groupes.

11. Rôle dans la nature

Les observations concernant les Myxomycètes dans la nature se limitent au stade de la sporulation, le sporocarpe, et dans certains rares cas au plasmode. Dans la nature, le rôle

important est tenu par les myxamibes - myxoflagellés qui se nourrissent de bactéries, d'autres protistes, de spores de champignons, d'algues. Ils en régulent les populations. Ce sont des acteurs importants de la vie du sol et des débris organiques. La répartition des myxamibes d'une espèce est beaucoup plus large que celle des sporocarpes qui n'apparaissent que sous des conditions limitées. Ainsi pour les espèces nivicoles, on ne trouve les myxocarpes qu'à la limite de la neige fondante, alors qu'on retrouve les amibes de telles espèces non seulement dans toute cette zone géographique mais aussi dans d'autres régions, sans que des myxocarpes y soient observés.

Par une approche transcriptomique (ARN) pour étudier la vie active des Protistes, on a démontré que les Mycétozoaires (y compris les myxomycètes) représentaient la plus grande composante de la biodiversité totale des Protozoaires du sol, soit plus de 25 %.

12. Biogéographie et écologie.

Les relevés de Myxomycètes demandent non seulement la récolte des sporocarpes visibles mais aussi la mise en boîte humidifiée de divers échantillons organiques récoltés dans un écosystème, car tous ne sont pas développés et d'autres sont de taille extrêmement réduite, ainsi que des examens des échantillons environnementaux par des méthodes de détection génétique.

On trouve des Myxomycètes sous toutes les latitudes, et dans presque chaque écosystème terrestre, particulièrement dans les forêts des zones tempérées. Beaucoup d'espèces au niveau morphologique (mais pas nécessairement génétique) sont cosmopolites ; cependant certaines ont une distribution limitée. Il semble y en avoir proportionnellement moins sous les tropiques, en contradiction avec une loi de base de la biodiversité « plus forte pour chaque groupe d'organismes sous les tropiques ». Les zones les plus riches (« hotspots ») pour les Myxomycètes se trouvent dans les zones tempérées méridionales, en particulier les forêts de feuillus. Environ 50% des espèces ne sont connues que par une ou quelques localisations et pourraient ne représenter que des biotypes.

Cela paraît étonnant mais il y en a dans les déserts, sur les débris végétaux et les excréments d'herbivores, par exemple plus de 43 espèces dans le désert de Namibie, et plus de 24 dans le plus extrême désert, Atacama au Chili. Proportionnellement, il y en a moins dans les zones froides, telles les forêts boréales ou pire la toundra, une raison étant l'acidité de ces milieux.

Mais une espèce morphologique qu'on peut trouver sous diverses latitudes constitue-t-elle une seule espèce génétique ? L'image de la distribution biogéographique est renouvelée par les méthodes métagénomiques. L'une des découvertes surprenantes est la présence de motifs biogéographiques clairs dans la distribution des OTUs (unités taxonomiques fonctionnelles) de Myxomycètes dans le sol. Un des premiers exemples est une étude en Allemagne. Chacune des trois régions de prairie étudiées situées dans le nord-est, le centre et le sud-ouest de l'Allemagne abritait une population distincte de Myxomycètes. Seules quelques OTU's (13 %) étaient partagées par les trois régions. Dans une autre étude effectuée dans les Alpes allemandes, on observe un turn-over important des populations de Myxomycètes le long d'un transept d'altitude. Seulement 2,9 % des OTUs étaient présents dans au moins la moitié des échantillons. Cela pose clairement la question de la validité des espèces morphologiques en comparaison à celles définies par des critères génétiques. Une diversité beaucoup plus

importante que celle déduite de l'observation des myxocarpes est mise en évidence. Les Myxomycètes semblent suivre davantage un modèle d'endémicité modérée que le modèle ubiquiste de distribution microbienne.

La grande majorité des espèces préfèrent un type d'habitat. Mais ce sont les caractères du microhabitat qui jouent le rôle le plus important, ainsi une espèce corticole (= vivant sur l'écorce d'un arbre ou arbrisseau vivant) se trouvera plus facilement à un endroit où l'écorce est fissurée, ou libère une anfractuosité protégée. La température, le taux d'humidité, le pH, des végétaux en décomposition constituent des facteurs déterminants. Un grand nombre sont lignicoles, tels *Arcyria denudata* et *Perichaena depressa*.



Figure 30: *Perichaena depressa*
(The Hidden Forest)

Ces espèces lignicoles sont les plus connues car beaucoup développent des sporocarpes de taille suffisante. Pour en trouver, il est judicieux de retourner les bois morts, les souches en décomposition, visiter les arbres abattus. Les espèces du genre *Lycogala* sont un bon exemple. De nombreuses espèces se développent dans la litière y compris sur les petits morceaux de branches, fruits morts.

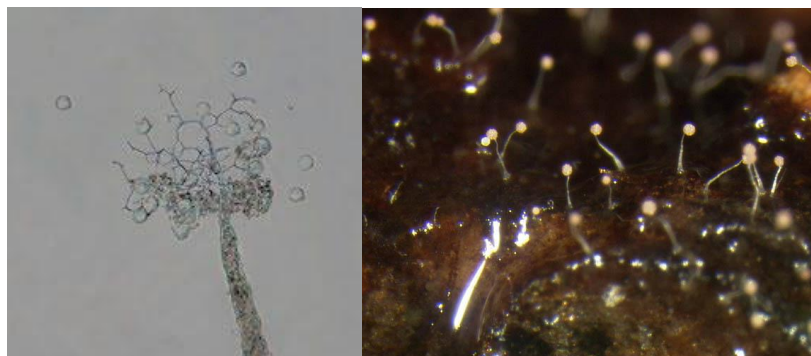


Figure 31: *Craterium minutum*
(S. Lloyd Oam)

D'autres sont corticoles, vivant dans des anfractuosités de l'écorce d'arbres ou de lianes. La majorité de ces espèces ont des plasmodes microscopiques (protoplasmode ou aphanoplasmode de petite taille) qui donnent rapidement un minuscule sporocarpe pédicellé (moins d'un mm de

haut) dont le péricidium évanescit libère les spores. La plupart appartiennent aux genres *Echinostelium*, *Macbrideola* et *Paradiacheopsis*.

Figure 32
Echinostelium minutum
(en chambre humide)
(Discover Life)



Certains Myxomycètes préfèrent les conifères (tel *Comatrichia microcarpa*), d'autres les feuillus (tel *Stemonitis herbatica*). Les brindilles et rameaux morts, également hors sol, des lianes constituent un micro-habitat riche en espèces, particulièrement sous les tropiques. Dans les prairies, on en trouve, couramment, dont *Physarum cinereum*. bien que plus courant sur les déchets organiques en décomposition.



Figure 33 : *Physarum cinereum* (NatureSpot)

Parfois on en trouve sur des inflorescences et des fruits.

Plus de 100 espèces sont coprophiles, sur excréments d'herbivores et aussi d'oiseaux ; toutefois la très grande majorité ne sont que coprophile occasionnels. Les excréments constituent un substrat très favorable pour les Myxomycètes : taux d'humidité, grande population bactérienne, d'autres nutriments, pH élevé. Seulement quelques-unes de ces espèces sont strictement coprophiles ; elles forment des spores à parois épaisses, pouvant passer dans le tractus intestinal d'herbivores, telle *Kelleromyxa fimicola*, *Licea alexopouli*, et *Trichia brunnea*

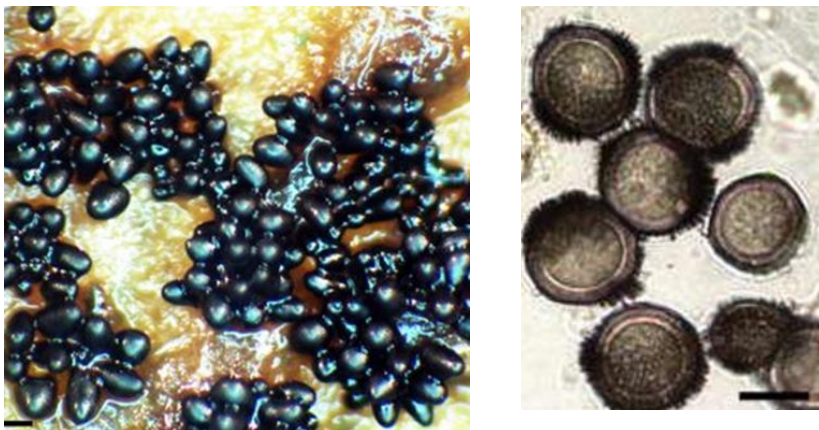


Figure 34: *Kelleromyxa fimicola*, sporocarpes (Prihodko I.S.) et spores (Vlasenko A.)

Certaines se développent sur des mousses (bryophiles), telle *Diderma tigrinum*.

On peut en trouver à la limite de la fonte des neiges (espèces nivéales), tels *Badhamia alpina*, *Dianema nivale*, sur des substrats variés. Marianne Meyer et ses collègues du Dauphiné-Savoie en sont les spécialistes.

Didymium aquatile est la première espèce aquatique observée. Quelques autres espèces ont pu être occasionnellement trouvées dans ce milieu, tels, *Physarum gyrosum*, *P. album*, *Fuligo cinerea*.

On a pu en trouver sur les cadavres de petits animaux, tel le lézard.

13. Culture en chambre humide

La mise en culture humide d'échantillons (litières, morceaux de bois pourri, ou d'écorce..) permet d'obtenir des sporocarpes de Myxomycètes chez soi ou au laboratoire, de compléter ses relevés et de pouvoir observer des espèces minuscules et éphémères telle *Echinostellium*.



Figure 35 : mise en chambre humide de morceaux de bois

Gilbert et Martin ont décrit pour la première fois la technique de la chambre humide. La technique consiste à placer de petits morceaux de substrat, un papier absorbant (écorce d'arbres vivants, litière de surface et autres débris végétaux) dans une boîte de Pétri (ou un autre récipient similaire avec un couvercle), à ajouter de l'eau à la boîte, en laissant cette dernière en place pendant environ un jour, enlever la majeure partie de l'eau, puis laisser ce qui est maintenant une culture en chambre

humide intacte. Les plasmodes et les corps fructifères des Myxomycètes apparaissent dans les cultures, et une fois qu'ils sont matures, les corps fructifères peuvent être récoltés et conservés de la même manière que les spécimens récoltés dans la nature. Parmi les espèces qui apparaissent dans ces cultures, certaines n'ont jamais été enregistrées sur le terrain. Beaucoup d'entre elles sont des espèces qui produisent de très petits organes fructifères qui sont pratiquement impossibles à détecter dans des conditions de terrain. Cela prend quelques jours ou des semaines.

14. Métabolites secondaires

Les publications sur les métabolites secondaires (= pas absolument nécessaires à la vie mais pouvant offrir un avantage compétitif) de Myxomycètes et leurs bioactivités sont limitées. Il est difficile de récolter suffisamment de matériel et seules quelques espèces de l'ordre des

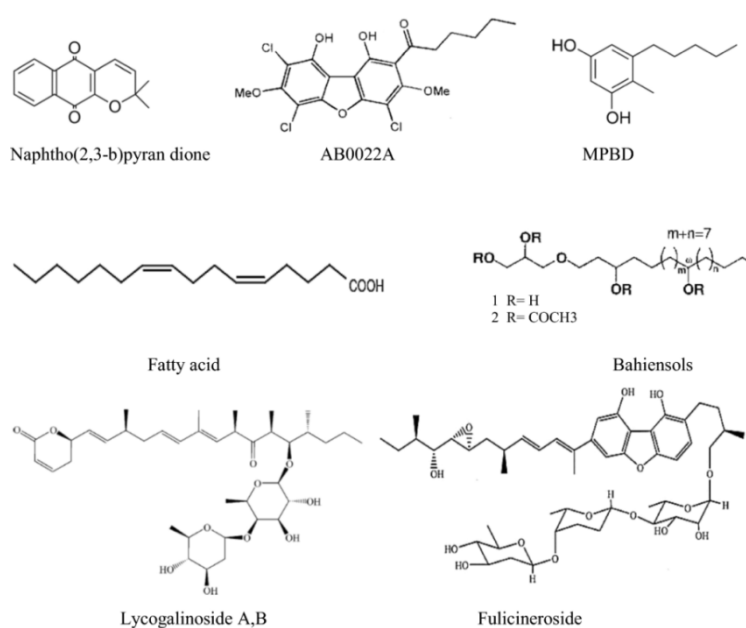


Figure 36 : Exemples de métabolites à activités antibactériennes isolés de myxomycètes (Tafakori V.)

Physarales se laissent cultiver au laboratoire. Cependant, à l'heure actuelle, près de 100 composés, principalement alcaloïdes, terpénoïdes, acides gras, composés aromatiques, acides aminés, esters et naphthoquinone ont été extraits de 33 espèces de Myxomycètes. Un certain nombre montre une activité biologique (antibactérienne, anticancéreuse ...). Par leurs caractères écologiques et leur cycle de vie unique, les Myxomycètes devraient permettre la découverte d'autres nouveaux composés intéressants.

Conclusion

Les Myxomycètes constituent un groupe fascinant d'organismes appartenant au règne des Protistes, présentant un cycle biologique unique et une grande variété d'espèces. Longtemps les recherches se sont centrées sur les myxocarpes et, à un degré moindre, sur les plasmodes. Leurs caractères génétiques se révèlent complexes, avec notamment une longueur importante d'ADN, des répétitions, la présence d'introns, un ADN mitochondrial à caractéristiques uniques, des souches apomictiques. Les techniques de génétique permettent de se rendre compte que la répartition des myxomycètes sous forme unicellulaire est beaucoup plus large que celles des sporocarpes et que ces amibes-flagellés jouent un rôle important dans la régulation des populations de microorganismes dans les sols et matières organiques en décomposition.

Remerciements.

Cette revue est une tentative de résumer le travail d'un grand nombre de chercheurs. Elle est loin d'être exhaustive et une telle tentative ne peut rendre justice à la contribution de tous. Que tous les chercheurs soient félicités pour leur courage et opiniâtreté, dans un monde si dur pour beaucoup d'entre eux. Je remercie les auteurs des photos.

Bernard Woerly a lu attentivement ce document, fait des corrections, proposé des modifications justifiées que je n'ai, hélas, pas toutes pu prendre en considération. Je le remercie pour son soutien. Je remercie Daniel Doll pour sa lecture attentive, Jean-Luc Muller pour l'édition et Bernard Diss pour son soutien.

Les modifications des figures sur les cycles de vie ont été effectuées par Gilbert Walgenwitz, je lui en suis reconnaissant.

Références

Un grand nombre des articles cités peuvent être lus in extenso sur internet.

Adl S.M., Bass D., Lane C.E., , Lukeš J., et al. (2019), Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 66: 4

Clark, J. (2004). Reproductive Systems and Taxonomy in the Myxomycetes. *Systematics and Geography of Plants*, 74 : 209–216.

Clark, J. and Haskins, E. (2010) Reproductive systems in the myxomycetes : a review. *Mycosphere* 1.4: 337.

Clark, J. and Haskins, E. (2016) Myxomycete spore and amoeboflagellate biology : A review. *Mycosphere*. 7: 86

Dahl, M.B. (2018) Exploring the diversity of nivicolous myxomycetes. Inaugural Dissertation, Universitaet Greifswald

Dahl M.B., Brejnrod AD, Unterseher M, Hoppe T et al. (2017) 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* doi:10.1111/1755-0998.12725

- Dahl, M.B., Brejnrod, A.D., Russel, J. et al. (2019) Different Degrees of Niche Differentiation for Bacteria, Fungi, and Myxomycetes Within an Elevational Transect in the German Alps. *Microb Ecol* 78: 764. <https://doi.org/10.1007/s00248-019-01347-1>
- Calaña, F.S., Araújo, J.C., Cacialli, G. et al. (2020) Fimicolous myxomycetes : overview of their global distribution and scientific production. *Biologia* 75 : 2159. <https://doi.org/10.2478/s11756-020-00578-9>
- Coissac, E., Hollingsworth, P.M., Lavergne, S., Taberlet, P. (2016) From barcodes to genomes : extending the concept of DNA barcoding. *Molecular Ecology* 25 : 1423.
- Dai, Dan & Okorley, Benjamin & li, yu & bo, Zhang. (2019). Life Cycles of *Myxogastria Stemonitopsis typhina* and *Stemonitis fusca* on Agar Culture. *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 67. : 10
- Domke, W., (1952). Der erste sichere Fund eines Myxomycetes im Baltischen Bernstein (*Stemonitis splendens* Rost. Fa. Succini fa. nov. Foss.). *Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg* 21:154–161.
- Dörfelt, H., A.R. Schmidt, P. Ullmann, J.Wunderlich,(2003). The oldest fossil myxogastroid slime mould. *Mycological Research* 107: 123
- Eliasson, U. (2013). Coprophilous myxomycetes : Recent advances and future research directions. *Fungal Diversity*. 59. 10.1007/s13225-012-0185-6.
- Everhart, S.E. and Keller, H.W. (2008) Life history strategies of corticolous myxomycetes : the life cycle, plasmodial types, fruiting bodies, and taxonomic orders. *Fungal Diversity* 29: 1-16.
- Fiore-Donno AM, Clissmann F, Meyer M, Schnittler M, Cavalier-Smith T (2013) Two-Gene Phylogeny of Bright-Spored Myxomycetes (Slime Moulds, Superorder Lucisporidia). *PLoS ONE* 8: e62586. doi:10.1371/journal.pone.0062586
- Francioli D, Lentendu G, Lewin S, Kolb S. (2021) DNA Metabarcoding for the Characterization of Terrestrial Microbiota-Pitfalls and Solutions. *Microorganisms*.9:361. doi:10.3390/microorganisms9020361
- García-Martín, J. M., Zamora, J. C., & Lado, C. (2023). Multigene phylogeny of the order Physarales (Myxomycetes, Amoebozoa): shedding light on the dark-spored clade. *Persoonia*, 51: 89.
- Glime, J. M. (2019) Slime Molds: Bryophyte Associations. Chapt. 3-2. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology*. Volume 2. *Bryological Interaction*. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>.
- Hoppe T. and Kutschera U. (2014) Chromosome numbers in representative myxomycetes : a cytogenetic study. *Mycol Progress* 13:189–192
- Keller, Harold W.; Everhart, Sydney E. (2008) Myxomycete species concepts, monotypic genera, the fossil record, and additional examples of good taxonomic practice. *Revista Mexicana de Micología* 27 : 9.
- Kutschera, U. and Hoppe, T. (2019). Plasmodial slime molds and the evolution of microbial husbandry. *Theory in Biosciences*. 138. 10.1007/s12064-019-00285-3.

- Le Borgne H. et Bouget C. (2024) La reconnaissance des espèces basée sur l'ADN: applications, perspectives et défis en milieu continental terrestre. *Naturae* 3.
- Leontyev, D. V., Schnittler, M., Stephenson, S. L., Novozhilov, Y. K., & Shchepin, O. N. (2019). Towards a phylogenetic classification of the Myxomycetes. *Phytotaxa*, 399: 209
- Meyer M. (2012) Myxomycetes nivicoles. https://fungi.fr/Html/Listenivi_2012.pdf
- Poulain M., Meyer M. et Bozonnet J. (2011) Les Myxomycètes, (Atlas et Clés, 2 volumes), Fédération mycologique et botanique Dauphiné-Savoie
- Prikhodko, I. S., Shchepin, O. N., Bortnikova, N. A., Novozhilov, Y. K., et al.(2023). A three-gene phylogeny supports taxonomic rearrangements in the family Didymiaceae (Myxomycetes). *Mycological Progress* 22 : 11.
- Rantet-Poux A.M. Le monde étrange des MYXOMYCETES. Société des Sciences Naturelles de Tarn et Garonne
- Rikkinen, J., Grimaldi, D.A. & Schmidt, A.R. (2019) Morphological stasis in the first myxomycete from the Mesozoic, and the likely role of cryptobiosis. *Sci Rep* 9, 19730 .
- Rojas C. and Stephenson S.L. (Editors) (2021), *Myxomycetes* (Second Edition), Academic Press, ISBN 9780128242810,
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-824281-0.00018-X>
- Rollins, A. and Stephenson, S. (2011). Global distribution and ecology of myxomycetes. *Current Topics in Plant Biology*. 12. 1-14
- Schnittler, M., & Novozhilov, Y., Romeralo M., Brown M. and Spiegel F (2012). Myxomycetes and myxomycete-like organisms. *Englers Syllabus of Plant Families*. 4 : 40-88.
- Schnittler, M., Shchepin, O.N., Dagamac, N.H.A., M Borg Dah M., I, YK Novozhilov Y.K.(2017) Barcoding myxomycetes with molecular markers-challenges and opportunities. *Nova Hedwig* 104: 323.
- Shadwick, L., Stephenson, S. and Spiegel, F. (2007). Protostelids and myxomycetes isolated from aquatic habitats. *Mycologia*. 99. 504.
- Shchepin O.N. López Villalba A., Inoue M. et al. (2024) DNA barcodes reliably differentiate between nivicolous species of Diderma (Myxomycetes, Amoebozoa) and reveal regional differences within Eurasia. *Protist* 175: 126023, <https://doi.org/10.1016/j.protis.2024.126023>
- Stephenson, S.L. (2011). From morphological to molecular: Studies of myxomycetes since the publication of the Martin and Alexopoulos (1969) monograph. *Fungal Diversity*. 50 : 21
- Stephenson, S. L. (2023) "Past and Ongoing Field-Based Studies of Myxomycetes" *Microorganisms* 11: 2283. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11092283>
- Stephenson, S.L., Schnittler, M. and Novozhilov, Y. (2007). Myxomycete diversity and distribution from the fossil record to the present. *Biodiversity and Conservation*. 17.: 285. .
10.1007/s10531-007-9252-9.
- Stephenson, S.L., Wrigley, D., de Basanta, C. Lado, A. Estrada-Torres, R. Darrah, (2019) Myxomycete biodiversity revealed in the Namib desert, *South African Journal of Botany* 124 : 402

Shu Li, Bao Qi, Xueyan Peng, Wei Wang, Wan Wang, Pu Liu, Bao Liu, Zhanwu Peng, Qi Wang, Yu Li (2023) Genome size and GC content of myxomycetes, European Journal of Protistology 90, <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2023.125991>

Tafakori, V. (2021) Slime molds as a valuable source of antimicrobial agents. AMB Expr 11:92

Walker L.M., Stephenson S.L. (2016) The Species Problem in Myxomycetes Revisited, Protist 167 : 319

Informations sur la biodiversité

Global Biodiversity Information Facility (GBIF) <https://www.gbif.org>

www.sp2000.org

Catalogue of Life (CoL) www.catalogueoflife.org

Encyclopedia of Life (EoL) www.eol.org

Informations sur la taxonomie

Index Fungorum

<http://www.indexfungorum.org>

Mycobank

<http://www.mycobank.org>

MyxoSeq

<https://dna.myxomycetes.org>

NomenMyx

www.eumycetozoa.com

<https://www.disjunctnaturalists.com>

[/myxo-species/](https://www.disjunctnaturalists.com/myxo-species/)



Figure : forêt de *Stemonitis* (Shchepina E.)

Encyclopédies virtuelles et galeries de photos

<https://mycoportal.org>,

<https://sites.google.com/plantentuinmeise.be/myxo-be/homepage>

<http://greekmyxomycetes.blogspot.com.es>,

<http://www.myx.dk>,

<http://hiddenforest.co.nz/slime>,

Vosges ! <http://myxosdesvosges.org>,

<https://bfcnature.fr/produit/n7-les-myxomycetes/>

<http://jlcheype.free.fr/classification/Myxomycetes/Myxomycetes.htm>

- avec beaucoup de microscopie <https://www.microbiolvideos.ch/myxomycetes>

<https://www.schleimpilze.com/> (en Allemand)

<https://www.abc.net.au/radionational/programs/scienceshow/slime-moulds-fascinate-the-young-and-old/13495912>

- pour la beauté des photos :

<https://www.barrywebbimages.co.uk/Images/Macro/Slime-Moulds-Myxomycetes>