

# NIEUWE INZICHTEN IN DE TREMELLOMYCETES

Ana M. Millanes<sup>1</sup>, Juan Carlos Zamora, Peter-Jan Keizer & Mats Wedin

<sup>1</sup> [ana.millanes@urjc.es](mailto:ana.millanes@urjc.es)

Millanes, A.M., Zamora, J.C., Keizer, P.-J. & Wedin, M. 2018. New perspectives on the Tremellomycetes. *Coolia* 61(1): 33–49.

The Tremellomycetes are an extremely diverse and widespread group of fungi comprising interesting life forms with very variable ecology. In this paper we provide an introduction to the group, focusing on recent taxonomic novelties in the Tremellales and Filobasidiales, as well as on an overview of the lichen-inhabiting species in these groups.

Millanes, A. M., Zamora, J.C., Keizer, P.-J. & Wedin, M. 2018. Nieuwe inzichten in de Tremellomycetes. *Coolia* 61(1): 33–49.

De Tremellomycetes vormen een uiterst diverse en wijd verbreide groep van paddenstoelen en schimmels met interessante leefwijzen in combinatie met een zeer gevarieerde ecologie. In dit artikel wordt een algemeen overzicht over de groep gepresenteerd, met nadruk op nieuwe taxonomische inzichten in de Tremellales en Filobasidiales. Bijzondere aandacht wordt gevraagd voor de korstmosbewonende soorten in deze groepen.

Wanneer aan een mycoloog de vraag wordt gesteld wat Tremellomycetes zijn, zal de eerste gedachte die aan een prachtig, gelatineus vruchtlichaam zijn zoals dat van *Tremella mesenterica* (Gele trilzwam), met zijn oranjegele pracht groeiend aan een tak van een oude afgestorven boom, op een regenachtige dag in het bos (Figuur 1A). Maar de complexiteit van de groep is vele malen groter. In plaats daarvan zou je je ook een beeld voor de geest kunnen halen van een dodelijke hersenvliesontsteking die veroorzaakt wordt door een van de meest gevaarlijke verwanten van *Tremella mesenterica*, *Cryptococcus neoformans*, de veroorzaker van cryptococcosis in patiënten met immunodeficiëntie. Tussen deze uitersten in vinden we een groot aantal interessante paddenstoelen en schimmels, variërend van alleen microscopisch waarneembare saprotrofe gisten tot schimmel- (en korstmos-)parasieten van verschillende grootte en kleur (Figuur 1B-1L). Voor natuurliefhebbers met belangstelling voor deze groep is er altijd wel iets van hun gading. En inderdaad, de Tremellomycetes zijn een zeer fascinerende groep van paddenstoelen en schimmels, die al vele jaren mycologen geïntrigeerd hebben. In de laatste jaren heeft hernieuwde belangstelling voor de groep onze kennis van de Tremellomycetes sterk vergroot. We hebben nu een betere kennis van hun ecologie en complexe evolutionaire geschiedenis, en beide zijn van groot belang voor amateurmycologen, taxonomen, ecologen, medisch mycologen en erfelijkheids-specialisten. Langs deze lijnen bieden we een algemeen overzicht van interessante aspecten van deze paddenstoelen en schimmels. We hopen daarmee verder belangstelling te wekken voor de groep, met name voor die taxa die tot nu toe (te) weinig bestudeerd zijn in Nederland.

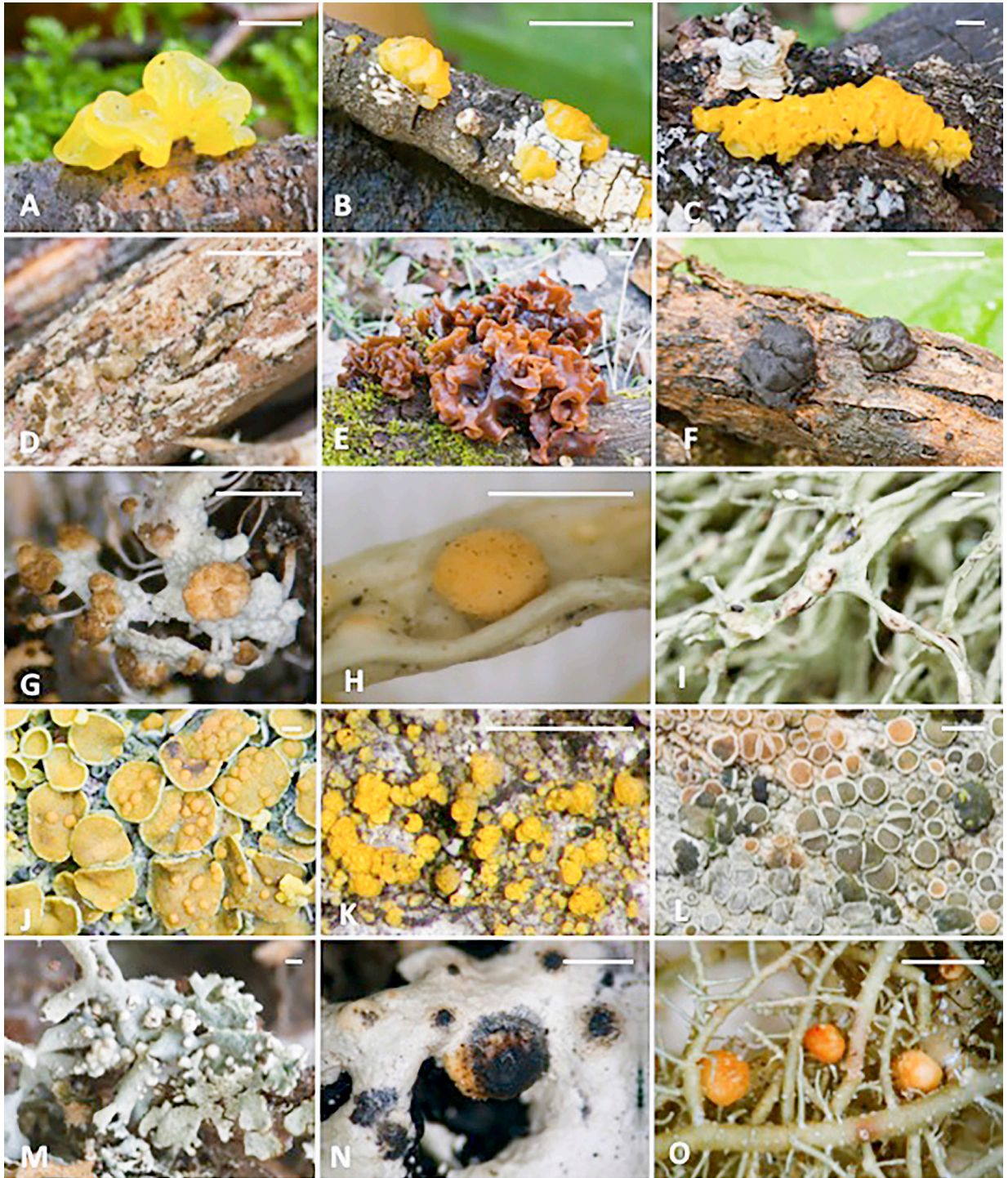
## Levenscyclus en gastheerkeuze

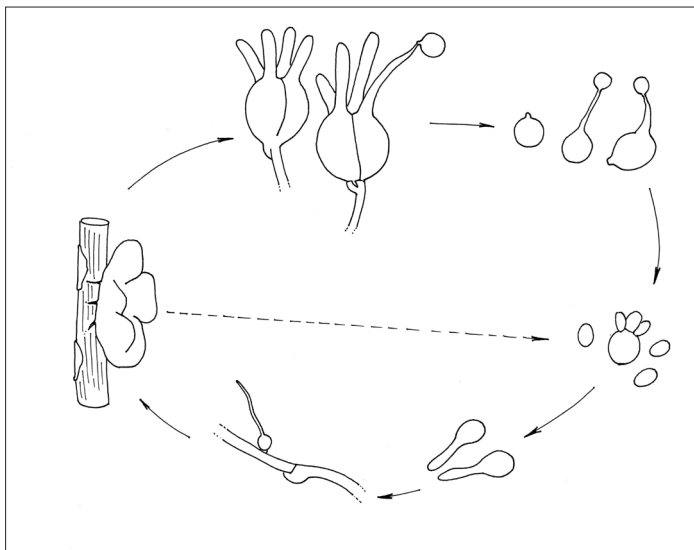
De meeste soorten van de Tremellomycetes zijn dimorf, dat wil zeggen dat ze een afwisseling tonen tussen een eukernig en eencellig giststadium met een tweekernig stadium met hyfen (Bandoni, 1995). Het eencellige giststadium vermeerdert zich ongeslachtelijk, door knopvorming, en wordt de anamorf genoemd. Het tweekernige hyfeuze stadium, welke de vruchtlichamen vormt, ontstaat vanuit een mycelium via het paren van twee compatibele gistcellen, en dit stadium zal uiteindelijk, of heeft ten minste dat vermogen, basidiën en

sporen vormen na de meiose. Het stadium van de levenscyclus waarin de vorming van deze geslachtelijke sporen plaatsvindt wordt de teleomorf genoemd (Figuur 2). Een bijzonderheid van het tweekernig mycelium is dat het, in de natuur, in verbinding moet groeien met een andere schimmel. *Tremella mesenterica* bijvoorbeeld wordt vaak gezien als een soort die op dood hout groeit, maar in werkelijkheid groeit hij in verbinding met soorten van het geslacht *Peniophora* (Schorszwam; Figuur 1A). Tremellomycetes die met schimmels geassocieerd zijn, bezitten haustoriën, structuren waarmee ze hun voedingsstoffen onttrekken aan hun gastheer (Figuur 5A); die soorten leven dus parasitair. Een aantal microscopisch kleine soorten groeit alleen als eencellige gisten in de natuur en deze soorten leven in hoofdzaak saprotroof, zoals *Bullera unica*, of leven als parasieten op dieren zoals de eerder genoemde *Cryptococcus neoformans* en *C. gattii*, veroorzakers van de levensbedreigende ziekte cryptococcose in AIDS-patiënten met een verminderd immuunsysteem (Water & Nelson, 2005). Traditioneel werden de gisten en de hyfeuze taxa bestudeerd door verschillende groepen onderzoekers. Daardoor zijn de kenmerken die gebruikt worden voor de taxonomie ook volkomen verschillend: voor gisten zijn dat vooral biochemische kenmerken, terwijl voor de paddenstoelen macroscopische en microscopische morfologische kenmerken worden gebruikt. In de huidige classificaties (Liu et al., 2016) is er een trend om de diagnostische kenmerken zoveel mogelijk te standaardiseren voor zoveel mogelijk vertegenwoordigers van de groep. De macroscopische soorten, die vruchtlichamen vormen die relatief gemakkelijk met het blote oog zichtbaar zijn, zijn alle hyfeus en met schimmels geassocieerd. In dit artikel wordt het accent op deze soorten gelegd en op hun macroscopische en microscopische kenmerken.

Het totale soortenspectrum van gastheren voor deze parasitaire trilzwammen is zeer wijd en omvat zowel Ascomyceten als Basidiomyceten. Tegelijk lijkt elke individuele soort van de Tremellomycetes zeer kieskeurig waar het haar gastheer betreft. Zo groeit *Tremella dactylobasidia* (Figuur 1B) samen met *Vuilleminia macrospora* (een schorsbreker; Zamora et al., 2009; Figuur 1B), *Syzygospora lapponica* in het binnenste van *Ascocoryne sarcoides* (Paarse knoopzwam) en zijn er verschillende korstmosbewonende *Tremella*-soorten die elk gespecialiseerd zijn op een apart geslacht of zelfs soort van gelicheniseerde Ascomyceten (Figuur 1G-1O). Deze nauwe associatie roept verschillende interessante vragen op naar de evolutie van de levenswijze, de gastheerspecificiteit en de co-evolutie met de gastheer. Er zijn eveneens interessante vragen met betrekking tot hun diversiteit, aangezien die op dit moment nog slecht bekend is, en met betrekking tot hun classificatie en systematiek, die heden ten dage grotendeels onduidelijk en alles behalve gestabiliseerd is.

**Figuur 1.** Macroscopische habitus van filamenteuze Tremellales. A) *Tremella mesenterica* in associatie met *Peniophora* sp.; B) *Tremella dactylobasidia* in associatie met *Vuilleminia macrospora* (uit: Zamora, 2009); C) *Naematelia aurantia* in associatie met *Stereum* spp.; D) *Phaeotremella simplex* op *Aleurodiscus* s. str.; E) *Phaeotremella foliacea*; F) *Pseudotremella moriformis* op *Pyrenomyceten*; G) *Heterocephalacria physciacearum* op *Physcia tenella*; H) *Tremella ramalinae* op *Ramalina fraxinea*; I) *Tremella tuckerae* op *Ramalina farinacea*; J) *Tremella caloplacae* op de apotheciën van *Xanthoria parietina*; K) *Tremella candelariellae* op *Candelariella xanthostigma*. L) *Tremella macrobasidiata* op *Lecanora chlorotera*; M) *Hypogymnia physodes* met gallen veroorzaakt door *Tremella hypogymniae*; N) Gallen van *Tremella hypogymniae* geparasiteerd door *Lichenocodium lecanorae*; O) *Biatoropsis hafellnerii* op *Usnea cornuta* (uit: Millanes et al., 2016a). Maatstreepje: A-F = 1 cm, G-O = 1 mm.





**Figuur 2.** Levenscyclus van de Tremellales. Aangepast (naar Bandoni, 1987: 87).

### Een korte geschiedenis

De eerste keer dat *Tremella* genoemd werd was in de achttiende eeuw. Dillenius stelde als eerste de naam *Tremella* voor – maar geen van zijn soorten wordt nu nog in *Tremella* geïnclassificeerd. Na hem waren er verschillende beroemde mycologen in de achttiende en negentiende

eeuw, zoals Linnaeus, Persoon (die het geslacht officieel beschreef in 1794), Fries, de gebroeders Tulasne en verschillende anderen, en zij plaatsten en verplaatsten soorten in en buiten *Tremella*. De groep van de Tremellales wordt voor het eerst door Fries (1822) genoemd in zijn ‘Systema mycologicum’ onder de naam Tremellinae. In zijn classificatie bevatte de groep de geslachten *Tremella*, *Exidia*, *Naematelia*, *Dacrymyces*, *Agyrium* en *Hymenella*. Tegenwoordig worden alleen *Tremella* en *Naematelia* tot de Tremellales gerekend. Andere trilhzwammen, waarschijnlijk nauw verwant aan *Tremella*, maakten hun opwachting in de negentiende en twintigste eeuw. Daartoe behoren onder andere *Phaeotremella* (Rea, 1912), *Sirobasidium* (Lagerheim & Patouillard, 1892), *Tetragoniomyces* (Oberwinkler & Bandoni, 1981), *Trimorphomyces* (Oberwinkler & Bandoni, 1983) en *Xenolachne* (Rogers, 1947).

De Tremellales werden traditioneel gekarakteriseerd door de aanwezigheid van gelatineuze vruchtlichamen (Figuur 1A-1F), in de lengte gesepteerde basidiën (Figuur 5B) en sporen die bij herhaling kunnen kiemen (Figuur 5F-5I; Martin, 1945). Het in de lengte gesepteerde basidium is het resultaat van een verbinding van vier cellen na de meiose, die eruitzien als septen en die een ‘kruis’ vormen als de basidiën onder de microscoop in bovenaanzicht worden bekeken (Figuur 5B). De publicaties van Bandoni in de tweede helft van de twintigste eeuw vormen een belangrijke pijler in ons begrip van de groep. In zijn proefschrift nam Bandoni alle soorten en geslachten op die tot dan toe beschreven waren en voorzag ze van commentaar. Hij benadrukte de noodzaak om microscopische kenmerken te gebruiken om groepen te kunnen onderscheiden (Bandoni, 1975). Een decennium later, op basis van gedetailleerde studies met behulp van zowel lichtmicroscoop als transmissie-elektronenmicroscoop, gaf Bandoni (1984, 1987) een verbeterde omschrijving van de orde Tremellales. In die omschrijving bevatte de orde soorten met een dolipore septum (een septum met een kleine centrale opening die uitwisseling van celinhoud tussen cellen mogelijk maakt), *Tremella*-type parenthesesomen (kapvormige structuren die het dolipore septum bedekken), tremelloïde basidiën, een haploïd giststadium, en een hoofdzakelijk mycoparasitaire levenswijze (zie Bandoni 1984 voor foto’s van de dolipore septa onder de transmissie-elektronenmicroscoop).

De publicaties van Diederich in het laatste decennium van de vorige eeuw vertegenwoordigen een andere mijlpaal in de studie van de Tremellomycetes, met inbegrip van een aantal soorten die op korstmossen groeien (lichenicole soorten). Zijn studies openden een nieuw perspectief op de tot dan toe nauwelijks bekende diversiteit van de groep, en de studie van mogelijk-

ke korstmosgastheren is ook nu nog een belangrijke bron voor ontdekking van nieuwe soorten (Diederich, 1996). De lichenicole soorten leven in een obligate verbinding met korstmossen, waarop ze vaak de vorming van gallen of misvormingen induceren (Figuur 1G-1O). Hun microscopische structuren zijn meestal sterk gereduceerd in vergelijking met andere tremelloïde soorten. Om die reden is gastheerkeuze vaak een belangrijk hulpmiddel om soorten op naam te kunnen brengen. Na de revisie van Diederich (1996) is een aantal lichenicole soorten ontdekt en als nieuw voor de wetenschap beschreven. Op dit moment zijn er meer dan vijftig lichenicole soorten bekend, en hun aantal zal in de toekomst ongetwijfeld verder toenemen (Ariyawansa et al., 2015; Diederich, 1986, 1996, 2003, 2007; Diederich & Christiansen, 1994; Diederich & Marson, 1988; Diederich et al., 2014; Lindgren et al., 2015; Millanes et al., 2012; 2014a, 2015, 2016a; Sérusiaux et al., 2003; Zamora et al., 2011, 2016, 2017).

De Tremellomycetes omvatten thans vijf belangrijke groepen: (1) Cystofilobasidiales: gisten met holobasidiën en dolipore septa zonder parentheses; (2) Filobasidiales, met zowel filamenteuze soorten als gisten, eveneens met holobasidiën en dolipore septa zonder parentheses, en dikwijls zonder duidelijk vruchtlichaam; (3) Holtermanniales, een groep die voorsnog uitsluitend op moleculaire kenmerken gebaseerd is; (4) Trichosporonales, een orde van gisten die echte hyfen produceren evenals arthroconidiën (conidiën die direct gevormd worden door afbreken van afzonderlijke cellen van de hyfen); (5) en tot slot de Tremellales, door Bandoni beperkt tot filamenteuze soorten met in de lengte gesepteerde basidiën en dolipore septa met blaasvormige parentheses (Boekhout et al., 2011; Bandoni, 1984).

Tabel 1 geeft een lijst van de filamenteuze geslachten van de Tremellomycetes. Van die geslachten zijn thans bekend uit Nederland: *Biatoropsis*, *Carcinomyces*, *Heterocephalacria*, *Naematelia*, *Phaeotremella*, *Piskurozyma*, *Pseudotremella*, *Sirobasidium*, *Syzygospora*, *Tremella* en *Xenolachne*.

### **Tremella en de Tremellomycetes in het moleculaire tijdperk**

De toenemende beschikbaarheid van moleculaire gegevens sinds de laatste vijftientig jaar maakte een grote vooruitgang mogelijk in de systematiek van de Tremellomycetes, en in het bijzonder van *Tremella*. Daardoor zijn we nu beter in staat de kenmerken met taxonomische betekenis te evalueren. De eerste moleculaire fylogenieën met vertegenwoordigers van de Tremellomycetes werden gepubliceerd door Swann & Taylor (1995). Zij onderzochten de plaats van de Tremellomycetes in de Basidiomycota en kwamen met verschillende hypothesen over verwantschappen tussen de groepen. In deze algemene indeling vormen de Tremellomycetes een van de oudste (en eerst afgesplitste) groepen van de Agaricomycotina (Hibbett, 2006; Hibbett et al., 2007). Na de studie van Swann & Taylor (1995) kwamen verschillende andere studies met nadruk op de Tremellomycetes. Aanvankelijk waren de studies vooral gericht op de gisten of op de filamenteuze groepen als afzonderlijke eenheden (Fell et al., 1999; Chen, 1998), maar latere studies omvatten beide levensvormen (Boekhout et al., 2011; Fell et al., 2000; Inacio et al., 2005; Matheny et al., 2007; Sampaio, 2004; Scorzetti et al., 2002; Wuczkowski et al., 2011).

Millanes et al. (2011) waren de eersten die de fylogenetische positie van de korstmosbewonende taxa met behulp van moleculaire methoden onderzochten. Deze studies vormden een grote uitdaging, zoals veel studies van soorten die op andere schimmels en paddenstoelen parasiteren, doordat deze parasitaire soorten in nauwe verbinding met hun gastheer leven. Daardoor is het vaak onmogelijk om gastheer en parasiet te scheiden en ook hun DNA kan om die reden niet apart worden geëxtraheerd. Het probleem werd opgelost door de ontwikkeling van specifieke primers die het mogelijk maakten om selectief alleen het DNA van de tremelloïde

| Orde                      | Geslacht                    | Soort                         | Naam in BSL (indien verschillend) |
|---------------------------|-----------------------------|-------------------------------|-----------------------------------|
| Filobasidiales            | <i>Heterocephalacria</i>    | <i>H. bachmannii</i>          | <i>Syzygospora bachmannii</i> *   |
|                           |                             | <i>H. physciacearum</i>       | <i>Syzygospora physciacearum</i>  |
|                           | <i>Piskurozyma</i>          | <i>P. sorana</i>              | <i>Syzygospora sorana</i>         |
|                           | <i>Syzygospora</i>          | "S." <i>mycetophila</i>       |                                   |
|                           |                             | "S." <i>mycophaga</i>         |                                   |
|                           |                             | "S." <i>tumefaciens</i>       |                                   |
|                           |                             | <i>S. pallida</i>             |                                   |
| Tremellales               | <i>Biatoropsis</i>          | <i>B. usnearum</i> *          |                                   |
|                           | <i>Bulleribasidium</i>      |                               |                                   |
|                           | <i>Carcinomyces</i>         | <i>C. polyporinus</i>         | <i>Tremella polyporina</i>        |
|                           | <i>Fibulobasidium</i>       |                               |                                   |
|                           | <i>Naematelia</i>           | <i>N. aurantia</i>            | <i>Tremella aurantia</i>          |
|                           |                             | <i>N. encephala</i>           | <i>Tremella encephala</i>         |
|                           | <i>Papiliotrema</i>         |                               |                                   |
|                           | <i>Phaeotremella</i>        | <i>P. foliacea</i>            | <i>Tremella foliacea</i>          |
|                           | <i>Pseudotremella</i>       |                               |                                   |
|                           | <i>Sirobasidium</i>         | <i>S. albidum</i>             |                                   |
|                           | <i>Tremella</i>             | "T." <i>lloydiae-candidae</i> | <i>Tremella candida</i>           |
|                           |                             | "T." <i>exigua</i>            |                                   |
|                           |                             | "T." <i>giraffa</i>           |                                   |
|                           |                             | <i>T. globispora</i>          |                                   |
|                           |                             | "T." <i>indecorata</i>        |                                   |
|                           |                             | "T." <i>invasa</i>            |                                   |
|                           |                             | "T." <i>lichenicola</i>       |                                   |
| <i>T. mesenterica</i>     |                             |                               |                                   |
| "T." <i>obscura</i>       |                             |                               |                                   |
| "T." <i>penetrans</i>     |                             |                               |                                   |
| "T." <i>pertusariae</i> * |                             |                               |                                   |
| "T." <i>phaeophysciae</i> |                             |                               |                                   |
| "T." <i>steidleri</i>     |                             |                               |                                   |
| "T." <i>translucens</i>   | <i>Siotrema translucens</i> |                               |                                   |
| "T." <i>versicolor</i>    |                             |                               |                                   |
| "T." <i>wirthii</i>       |                             |                               |                                   |
| <i>Trimorphomyces</i>     |                             |                               |                                   |
| <i>Xenolachne</i>         | <i>X. longicornis</i>       |                               |                                   |
| Trichosporonales          | <i>Tetragoniomyces</i>      |                               |                                   |

schimmel te vermeerderen en te sequensen, zonder dat het DNA van de gastheer mee wordt genomen. Het onderzoek van Millanes et al. (2011) toonde aan dat deze korstmossbewoners inderdaad tot de Tremellales behoren, een suggestie die eerder ter discussie was gesteld door Chen (1988). Millanes et al. (2011) toonden eveneens aan dat deze korstmossbewoners geen monofyletische of natuurlijke groep vormen maar dat deze soorten verspreid in de fylogenie van de Tremellomycetes voorkomen, in tenminste drie hoofdgroepen. Ze lieten ook zien dat zowel taxa met holobasidiën als met phragmobasidiën in de Tremellales horen. Het in de lengte gesepteerde tremelloïde basidium kan dus niet langer als een betrouwbaar kenmerk van de groep beschouwd worden.

Moleculaire methoden maken het ook mogelijk om evolutionaire vragen te benaderen. Een belangrijke vraag is die naar de gemeenschappelijke evolutie van parasitaire taxa met hun gastheer. Millanes et al. (2014b) publiceerden de eerste co-fylogenetische studie van de Tremellales in een poging om op te helderen of parasiet en gastheer parallel geëvolueerd zijn (dat wil zeggen dat soortvorming in de gastheer gevolgd wordt door soortvorming in de parasiet, een proces dat bekend staat als co-speciatie). Daartoe bestudeerden ze een specifiek taxon, *Biatoropsis usnearum*, een parasiet van verschillende korstmossen van het geslacht *Usnea* (Baardmos) en *Protousnea*. *Biatoropsis usnearum* bleek feitelijk een soortcomplex (Millanes et al., 2014b) en later werden drie nieuwe soorten officieel beschreven op basis van verschillen in basidiën, de morfologie van de gallen en de ecologie. Ook de moleculaire gegevens ondersteunden hun erkenning als zelfstandige soorten (Millanes et al., 2016; Figuur 10). Co-speciatie bleek zelden voor te komen. In de meeste gevallen trad soortvorming op als gevolg van gastheerwisseling gevolgd door specialisatie op die nieuwe gastheer.

In de moleculaire studies die hierboven geciteerd zijn, bleven verschillende problemen onopgelost. Verwantschappen tussen groepen waren nog steeds onduidelijk, en verschillende geslachten, zoals *Tremella* en *Cryptococcus*, bleken polyfyletisch en dus onnatuurlijk (Boekhout et al., 2011; Fell et al., 2000; Hibbett, 2006; Matheny et al., 2007; Millanes et al., 2011; Scorzetti et al., 2002; Wuczkowski et al., 2011). Het was dus noodzakelijk en onvermijdelijk om *Cryptococcus*, *Syzygospora*, *Tremella* en andere geslachten op te delen in kleinere geslachten. Het bleek toen nog niet mogelijk dat te doen omdat de beschikbare fylogenieën onvoldoende oplossend vermogen hadden.

Pas zeer recent is daar verandering in gekomen. Liu et al. (2015, 2016) maakten gebruik van zeven verschillende stukken DNA en verschaften daarmee een nieuw kader voor een degelijke classificatie van de Tremellomycetes. In deze publicaties worden vijf ordes, 17 families en 54 geslachten onderscheiden; daarbij zijn zeven nieuwe families en 18 nieuwe geslachten. Een lijst met de geslachten met macroscopische vruchtlichamen (paddenstoelen) zoals die thans geaccepteerd worden, is weergegeven in Tabel 1. De studies door Liu et al. (2015, 2016) en de daarop volgende publicaties (Hawksworth et al., 2016; Wedin et al., 2016) hebben geleid tot belangrijke herschikkingen van verschillende taxa. Met name voor het ge-

←

**Tabel 1.** Taxa van de Tremellomycetes met macroscopische vruchtlichamen, met bijzondere aandacht voor de soorten die uit Nederland bekend zijn. \*: soort niet in BSL, maar wel in de Verspreidingsatlas van korstmossen (<https://www.verspreidingsatlas.nl/korstmossen>). "S": soort vooralsnog in *Syzygospora* sensu lato geënclassificeerd, bij gebrek aan moleculaire gegevens. "T": soort vooralsnog in *Tremella* sensu lato geënclassificeerd, bij gebrek aan moleculaire gegevens.



**Figuur 3.** Kerntrilzwam (*Tremella encephala*) als parasiet op Dennenbloedzwam (*Stereum sanguinolentum*). (Foto: Peter-Jan Keizer).

slacht *Tremella* zijn er belangrijke veranderingen aan te geven. Hieronder wordt een overzicht gegeven van deze herschikking.

*Tremella* werd vroeger in brede zin opgevat. De vorm van de vruchtlichamen was zeer variabel. Chen (1998) verdeelde het geslacht in verschillende groepen op basis van morfologische

en moleculaire kenmerken: *Aurantia* groep, *Foliacea* groep, *Fuciformis* groep, *Indecorata* groep en *Mesenterica* groep. Na de studies van Liu et al. (2015, 2016) werden deze groepen opgewaardeerd tot nieuwe geslachten. Het geslacht *Tremella sensu stricto* is nu beperkt tot de *Mesenterica* en *Fuciformis* groepen. Een kort overzicht van de taxonomische veranderingen in Liu et al. (2016) wordt hieronder aangegeven. Nieuwe geslachten en soorten die voorheen in *Tremella sensu lato* werden geïnclassificeerd zijn:

*Naematelia*. Dit genus omvat vier soorten die door Chen (1998) in de *Aurantia* groep werden geplaatst. Die soorten zijn *N. aurantia* (Gele hersentrilzwam), *N. aurantialba*, *N. encephala* (Kerntrilzwam) en *N. microspora*. Alle soorten parasiteren op korstzwammen van het genus *Stereum*. Een belangrijk diagnostisch kenmerk is dat de hyfen van de gastheer door de hyfen van *Naematelia* groeien in het binnenste gedeelte en in het subhymenium van de parasiet. Ze vormen daar een vlezige kern. De vruchtlichamen zijn dus een combinatie van die vlezig-vezelige kern die hoofdzakelijk uit hyfen van de gastheer bestaat, overdekt met een gelatineuze laag, die door de *Naematelia* wordt gevormd. Zo zijn *Tremella mesenterica* en *Naematelia aurantia* op het oog lastig te determineren (Figuur 1A & 1C), maar de verschillende gastheer en de aanwezigheid van de vlezig-vezelige kern in *Naematelia* maken ze toch duidelijk verschillend.

*Phaeotremella*. Dit geslacht omvat thans vijf soorten: *P. foliacea* (Bruine trilzwam), *P. mycetophiloides*, *P. mycophaga*, *P. neofoliacea* en *P. simplex*. Chen (1998) bracht deze soorten onder in de *Foliacea* groep. De soorten van dit geslacht hebben ofwel kleine, kleurloze tot bleek bruine vruchtlichamen en een associatie met *Aleurodiscus* (Meelschijfje), zoals *P. mycophaga* en *P. simplex* (Figuur 1D); hetzij bruine tot donkerbruine, opvallend bladachtige vruchtlichamen en een associatie met *Stereum*-soorten, zoals *P. foliacea* (Figuur 1E). Bij de soorten van dit geslacht is de associatie met de gastheer lastig waar te nemen in het veld; en in tegenstelling tot *Naematelia* zijn de hyfen van de gastheer niet zichtbaar in de vruchtlichamen van *Phaeotremella*. De bruine tint wordt gewoonlijk veroorzaakt door gepigmenteerde basidiën.

*Pseudotremella*. Tot dit genus behoren *P. moriformis* (Figuur 1F) en *P. nivalis*, als hyfeuze soorten. Het is zeer waarschijnlijk dat *Tremella indecorata* (Bruinige druppeltrilzwam) ook

tot dit genus behoort. Soorten van *Pseudotremella* hebben kleine vruchtlichamen, meestal niet groter dan 1 cm, en groeien op vruchtlichamen van Pyrenomyceten. De basidiën zijn peervormig, capitaat of knotsvorming, en hebben dikwijls uitsteeksels aan de top.

*Tremella sensu stricto* is aanmerkelijk gekrompen en bevat nu de volgende paddenstoelsoorten: *Tremella brasiliensis*, *T. cinnabarina*, *T. coalescens*, *T. flava*, *T. fuciformis*, *T. globispora* (Wittige druppeltrilzwam), *T. laurisilvae*, *T. mesenterica*, *T. resupinata*, *T. taiwanensis*, and *T. tropica*. *Tremella sensu stricto* heeft variabel gevormde en gekleurde vruchtlichamen, variërend van wittig-gelig, crèmekleurig, geeloranje, bruin, roodachtig tot zwart; met gespen en vertakte hyfen van de haustoriën; (bijna) ronde, ellipsoïde, ei-, knots- of peervormige basidiën die twee- of viercellig zijn met septen in de lengterichting, soms met septen in de dwarsrichting; en ronde tot ellipsoïde sporen. Deze soorten werden door Chen (1998) in de *Mesenterica* en *Fuciformis* groepen geplaatst. Verschillende ecologische en morfologische kenmerken onderscheiden beide groepen. Mogelijk wordt de groep in de toekomst in twee geslachten opgesplitst: vruchtlichamen geassocieerd met *Peniophora* in de *Mesenterica* groep, en die met Xylariaceae (*Hypoxylon* of *Xylaria*) in de *Fuciformis* groep. De eerste groep heeft een losse structuur van hymenium en subhymenium, terwijl in de tweede groep de structuur compact is met talrijke anastomosen. De *Mesenterica* groep bezit hyphidiën en deze ontbreken in de *Fuciformis* groep. Tot slot zijn de hyfen van de haustoriën onvertakt in de *Mesenterica* groep en vertakt in de *Fuciformis* groep.

Er zijn veel *Tremella* soorten die niet zijn opgenomen in het werk van Liu et al. (2015, 2016), maar die door Chen (1998) zijn geplaatst in de *Aurantia*, *Foliacea*, *Indecorata* of *Mesenterica* groep en die waarschijnlijk wel overgebracht kunnen worden naar de geslachten *Naematelia*, *Phaeotremella* en *Pseudotremella*, dan wel in *Tremella sensu stricto* kunnen blijven. Er blijft een grote noodzaak bestaan tot aanvullend moleculair onderzoek en aanvullende omgrenzing van deze geslachten.

Niet alleen *Tremella sensu lato* is polyfyletisch en onnatuurlijk. Voor de geslachten *Sirobasidium* en *Syzygospora* kan hetzelfde gezegd worden. *Syzygospora* werd vroeger gekarakteriseerd door holobasidiën en door sporen die passief werden verspreid (Figuur 5C). Op dit moment wordt *Syzygospora sensu stricto* beperkt tot *S. alba* en *S. pallida* (Huidjesgalzwam). De overige soorten zijn overgeplaatst (Liu et al. 2016) naar de geslachten *Carcinomyces* (*C. effibulatus*), *Heterocephalacria* (*H. bachmannii*, *H. physciacearum*, and *H. solida*) en *Piskurozyma* (*P. sorana*; Paarse-

**Figuur 4.** De galvormende *Syzygospora bachmannii* groeiend op het Gevorkt heidestaartje (*Cladonia furcata*). (Foto: Peter-Jan Keizer)



knoopzwamgal). Van sommige soorten is de nieuwe positie nog onduidelijk. *Sirobasidium* wordt gekarakteriseerd door basidiën die in lineaire ketens zijn gerangschikt (Lagerheim & Patouillard, 1892; Dam & Dam, 2014). De fylogenetische positie van de typesoort *S. sanguineum* is nog onbekend, doordat er nog geen sequenties van die soort beschikbaar zijn. Om die reden is het nog niet mogelijk om het geslacht opnieuw te omgrenzen.

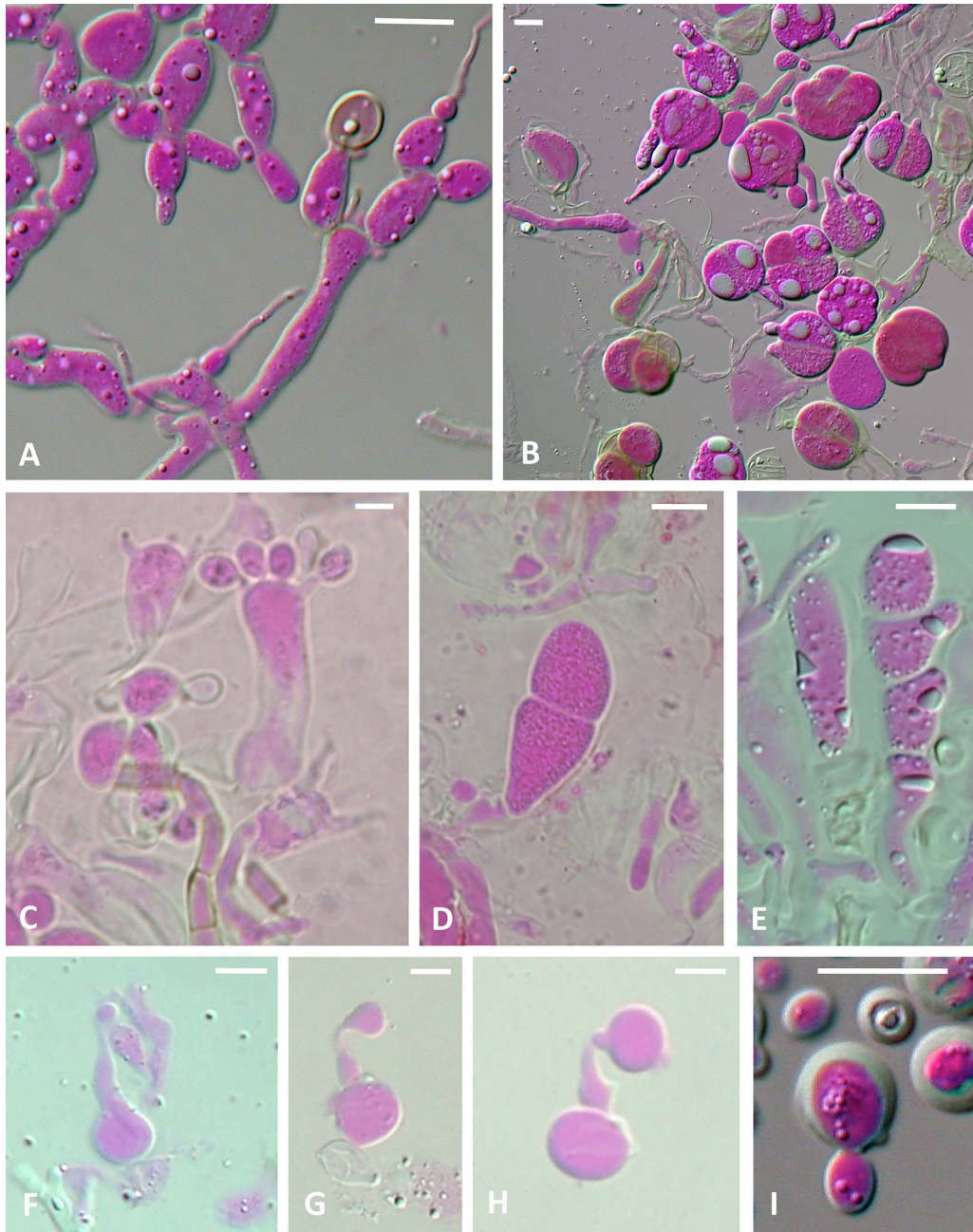
Lang niet alle vragen en lastige problemen zijn op dit moment opgehelderd. Ondanks de aanzienlijke vooruitgang die geboekt is, bevatten de huidige stambomen lang niet alle soorten die voorheen in *Tremella sensu lato* werden geplaatst. Daarom kan hun fylogenetische positie nog niet met zekerheid bepaald worden. Datzelfde probleem geldt voor *Sirobasidium* en *Syzygospora*. De publicaties van Liu et al. (2015, 2016) verschaffen een goed kader om toekomstige informatie in op te nemen, maar de puzzel is allesbehalve compleet opgelost. Een groot aantal soorten is om die reden nog steeds onder *Tremella* geassocieerd. Dat geldt bijvoorbeeld voor alle korstmosbewonende soorten, maar het geldt ook voor nogal wat andere soorten, waarvan wel duidelijk is dat ze niet tot *Tremella sensu stricto* horen.

Wat is de volgende stap? Het maken van een complete fylogenie van de Tremellomycetes is lange tijd gehinderd geweest door technische moeilijkheden om specifieke genen die voor eiwitten coderen te verkrijgen. Nieuwe moleculaire technieken, zoals de zogenaamde Next-generation sequencing, bieden veelbelovende mogelijkheden voor een betere fylogenie. Maar naast de toepassing van nieuwe technologieën is het evenzeer nodig om materiaal in handen te krijgen van zeldzame of weinig bestudeerde soorten. Hier blijft de rol van amateurmycologen cruciaal om tot een complete analyse van alle soorten te komen. We verwachten en voorspellen dat de komende jaren er voortgang te zien zal zijn in ons begrip van de groep, en dit beter begrijpen zal noodzakelijkerwijs gebeuren door samenwerking tussen experts en enthousiastelingen voor deze paddenstoelen, zoals natuurliefhebbers, microbiologen, mycologen, lichenologen, taxonomen, systematici en moleculair biologen.

### **Tremellomycetes in Nederland, met speciale aandacht voor de korstmosbewonende soorten**

De Tremellomycetes zijn in Nederland uitgebreid bestudeerd. Als we denken aan de gistsorten van deze groep hebben de onderzoekers aan het Centraalbureau voor Schimmelcultures (CBS; nu Westerdijkinstituut) in Utrecht een leidende rol gespeeld bij de coördinatie van werk aan deze levensvormen (Boekhout et al., 2011; Liu et al., 2015, 2016). De collecties van het CBS bevatten waarschijnlijk het grootste aantal cultures van deze groep ter wereld. De filamenteuze soorten hebben aandacht gekregen van Nederlandse mycologen, zoals moge blijken uit verschillende artikelen in *Coolia* (van der Aa, 1979, 1988; Dam & Dam 2014; Jagers, 2014). Fig. 3 en 4 illustreren soorten uit Nederland gevonden door P.-J. Keizer. Volgens de Verspreidingsatlas Paddenstoelen en de Verspreidingsatlas Korstmossen (waar eveneens enkele *Tremella*-soorten zijn opgenomen) zijn thans 31 soorten uit 10 genera van de filamenteuze Tremellomycetes uit Nederland bekend (Tabel 1). Het is waarschijnlijk dat dit soortenaantal nog zal toenemen, omdat het aantal mensen dat naar deze paddenstoelen kijkt beperkt is. Bovendien zijn (of lijken) veel soorten zeldzaam. We willen speciaal aandacht vragen voor de korstmosbewonende soorten, die zeker in ons land te weinig verzameld zijn, in vergelijking met de andere soorten.

De korstmosbewonende trilzwammen hebben tamelijk gereduceerde levensvormen die het obligate samenleven met korstmossen mogelijk maken. De soorten vormen dikwijls gal-



**Figuur 5.** Microscopische kenmerken in de Tremellales. A) Haustoriën (*Phaeotremella foliacea*); B) Kruisvormig-gesepteerde basidiën (*Phaeotremella foliacea*); C) Holobasidiën (*Heterocephalacria physciacearum*); D) Tweecellig basidium met één primair dwarsseptum (*Tremella protoparmeliae*, uit Millanes et al., 2014a); E) Viercellig basidium met drie primaire dwarssepta (*Biatoropsis usnearum*). F-H) Sporen die kiemen door herhaling (*Biatoropsis* spp.) I) Gistcellen die zich delen door knopvorming (cultuur van *Tremella fuciformis*). Maatstreepje = 5  $\mu$ m.

| Soort                                      | Gastheer   | Kenmerken   |
|--|--|---|
| <i>Biatoropsis hafellneri</i>              | <i>Usnea fragilesceus sensu lato</i>                                       | Bleek gekleurde gallen, vooral op <i>U. cornuta</i>   |
| <b><i>Heteroacanthella ellipospora</i></b> | <i>Lecanora carpinea</i>   | Op apotheciën en thallus van de gastheer  |
| <i>Tremella anaptychia</i>                 | <i>Anaptychia ciliaris</i>   | Crèmekleurige tot zwarte vruchtlichamen, vooral op het thallus (inclusief de wimpers) van de gastheer                 |
| <b><i>Tremella caloplacae</i></b>          | <i>Caloplaca</i> s. l. and <i>Xanthoria</i> s. l.                          | Vooral op apotheciën van <i>X. parietina</i> , induceert oranje gallen  |
| <b><i>Tremella candelariellae</i></b>      | <i>Candelariella</i> spp., <i>Candelaria concolor</i> , <i>C. pacifica</i> | Convexe heldergele gallen die verward kunnen worden met opgezwollen schubjes of beginnende apotheciën van de gastheer |
| <i>Tremella celata</i>                     | <i>Ramalina fraxinea</i>   | Onopvallende gallen. Kan verward worden met <i>T. tuckerae</i> , die voorkomt op <i>Ramalina farinacea</i>            |
| <i>Tremella cetrariicola</i>               | <i>Tuckermanopsis chlorophylla</i>   | Gallen roodachtig tot zwart met een opvallende centrale depressie. Relatief algemeen in 'schone' gebieden             |
| <b><i>Tremella christiansenii</i></b>      | <i>Physcia stellaris</i> , <i>P. tenella</i>                               | Bruine gallen op apotheciën ( <i>P. stellaris</i> ) of thallus ( <i>P. tenella</i> ) van de gastheer                  |
| <b><i>Tremella cladoniae</i></b>           | <i>Cladonia</i> spp.   | Gallen van variabele vorm op de gastheer  |
| <i>Tremella coppinsii</i>                  | <i>Platismatia glauca</i>  | Oranje tot roodachtige gallen, vooral in 'schone' gebieden  |
| <i>Tremella diploschistina</i>             | <i>Diploschistes muscorum</i> , <i>D. scruposus</i>                        | Bleekgele tot donkerbruine of zwarte gallen op thallus van gastheer   |
| <b><i>Tremella endosporogena</i></b>       | <i>Lecanora carpinea</i>   | Crèmekleurige tot groenachtige gallen, op apotheciën van de gastheer en het hymenium vervangend                       |
| <i>Tremella hypocenomycis</i>              | <i>Hypocenomyce scalaris</i>   | Lastig te vinden, met vruchtlichamen van verschillende vorm op de gastheer  |
| <b><i>Tremella hypogymniae</i></b>         | <i>Hypogymnia physodes</i>   | Gallen bleek tot roze. Vooral in 'schone' gebieden  |

Zie vervolg van deze Tabel 2 op p. 46.

len of misvormingen op het thallus van het korstmos, en deze structuren zijn moeilijk waar te nemen, soms zelfs met behulp van een loep. Microscopisch tonen ze ook een versimpeling van de kenmerken in vergelijking met de meer opvallende soorten, maar deze kunnen goed gebruikt worden om soorten te herkennen. Belangrijke kenmerken zijn de grootte van basidiën en sporen of de morfologie van de conidiën. In veel korstmosbewonende soorten zijn de typische, in de lengte gesepteerde basidiën gereduceerd tot twee cellen die een septum in de dwarsrichting, in plaats van in de lengterichting vormen (Figuur 5D). Andere soorten hebben basidiën met vier cellen en drie dwarssepten (Figuur 5E). Doordat de microscopische structuren van de korstmosbewonende vertegenwoordigers (basidiën, sporen, haustoriën, conidiën) meestal klein zijn en bovendien doorzichtig, en samen voorkomen met hyfen en andere structuren van de gastheer, is het aanbevelenswaard om een kleurstof te gebruiken om observatie te vergemakkelijken. KOH-5%, gevolgd door phloxine-1% in water, geeft gewoonlijk goede resultaten te zien (Figuur 5). Tot slot is de identiteit van de gastheer vaak een goed hulpmiddel bij de determinatie, omdat deze trilzwamsoorten zeer waardspecifiek zijn.

Uit Nederland is één soort van het geslacht *Biatoropsis* bekend (*B. usnearum*, thans uitgestorven), vier soorten korstmosbewonende *Tremella*'s (*T. lichenicola*, *T. pertusariae* (een soort die in de Beknopte Standaardlijst ontbreekt), *T. phaeophysciae* en *T. wirthii*) en twee soorten van het geslacht *Heterocephalacria* (*H. bachmannii*, *H. physciacearum*). De aanwezigheid van gallen op het korstmosthallus, die door de parasiet worden geïnduceerd, lijkt geassocieerd met goed beschermde, relatief weinig vervuilde habitats (eigen waarnemingen). De (schijnbare of feitelijke) zeldzaamheid van deze korstmosbewoners kan dus mogelijk veroorzaakt zijn door de hoge niveaus van luchtvervuiling in ons land. Als dat inderdaad de verklaring is, zou het kunnen dat de diversiteit van deze soorten al redelijk bekend is. Maar omdat het mogelijk is dat bij beter en meer onderzoek onze kennis van deze soorten zal toenemen, volgt hier een lijst van korstmosbewonende soorten die in Nederland gevonden kunnen worden, omdat de gastheer ook uit ons land bekend is (Tabel 2). Van deze lijst lijken sommige soorten zeer waarschijnlijke kandidaten voor de Nederlandse funga, omdat hun gastheren in Nederland zeer algemeen en wijd verbreid zijn.

*Tremella tuckerae* veroorzaakt relatief onopvallende gallen op *Ramalina fraxinea* (Groot takmos; Figuur 1I). *Tremella caloplacae* groeit op verschillende gastheren in de Teloschistaceae en is speciaal algemeen op de apotheciën van *Xanthoria parietina* (Groot dooiermos), waar de trilzwam gallen induceert met dezelfde kleur als van het hymenium (Figuur 1J). *Tremella candelariellae* kan eveneens gemakkelijk over het hoofd gezien worden op *Candelariella vitellina* (Grove geelkorst) en *C. xanthostigma* (Kleine geelkorst), waar de soort verward kan worden met de enigszins opgezwollen schubjes van de gastheer of de beginnende apotheciën (Westberg et al., 2008) (Figuur 1K). Algemene soorten van het geslacht *Lecanora* zijn ook interessante gastheren voor Tremellales. Het korstmos *Lecanora carpinea* (Melige schotelkorst) is de gastheer voor zowel *Heteroacanthella ellipsozona*, een soort met gestekelde, gesteelde basidiën en ellipsoïde basidiosporen; en van *Tremella endosporogena* (met eencellige basidiën maar met typische *Tremella*-sporen) (zie Zamora et al., 2014 en 2016 voor gedetailleerde afbeeldingen). *Tremella macrobasidiata* groeit algemeen op de apotheciën en het thallus van *Lecanora chlorotera* (Witte schotelkorst; Figuur 1L). *Tremella hypogymniae* is een van de meest algemene korstmosbewonende trilzwammen welke groeit op een van de meest algemene korstmossen uit de familie van de Parmeliaceae, *Hypogymnia physodes* (Gewoon schorsmos; Figuur 1M). Bij deze soort zijn de gallen relatief

|                                       |  |  |
|---------------------------------------|--|--|
| <i>Tremella lobariacearum</i>         | <i>Lobariaceae</i>   | Licht- tot donkerbruine, opvallende gallen, vooral op isidiën en sorediën van de gastheer. Vooral in gebieden met hoge luchtvochtigheid                      |
| <b><i>Tremella macrobasidiata</i></b> | <i>Lecanora chlarotera</i>   | Bruinachtige tot donkergroene gallen op de apotheciën van de gastheer  |
| <i>Tremella nashii</i>                | <i>Usnea</i> spp.  | Kan alleen microscopisch onderscheiden worden van <i>Biatoropsis usnearum</i> , waarmee ze vaak samen voorkomt, evenals met <i>Lichenostigma maureri</i> .   |
| <i>Tremella normandinae</i>           | <i>Normandina pulchella</i>  | Vruchtlichamen kleiner dan 1 mm, bleek tot rozebruin op het thallus van de gastheer  |
| <i>Tremella parmiliarum</i>           | <i>Parmotrema</i> spp., <i>Rimelia</i> spp.                          | Gallen van zeer variabele vorm   |
| <i>Tremella phaeographidis</i>        | <i>Phaeographis</i> spp.   | Gallen variabel, minder dan 1 mm, op het thallus van de gastheer   |
| <i>Tremella protoparmeliae</i>        | <i>Protoparmelia badia</i>   | Vruchtlichamen in het thallus van de gastheer, niet met het blote oog zichtbaar. De apotheciën van de gastheer dienen dus microscopisch onderzocht te worden |
| <i>Tremella ramalinae</i>             | <i>Ramalina fraxinea</i> , <i>R. lacera</i>                          | Gallen bleek tot roodbruinig, tot 3 mm, op het thallus van de gastheer   |
| <i>Tremella rhizocarpicola</i>        | <i>Rhizocarpon lavatum</i>   | Lastig waarneembaar, binnen hymenium van de gastheer, waar ze zwarte opzwellingen op de apotheciën veroorzaakt   |
| <i>Tremella rinodinae</i>             | <i>Rinodina gennarii</i>   | Groeit in het hymenium van de gastheer en veroorzaakt daar roodachtige tot donkerbruine opzwellingen op de apotheciën, kleiner dan 0,5 mm                    |
| <i>Tremella tuckerae</i>              | <i>Ramalina cuspidata</i> , <i>R. farinacea</i> , <i>R. sinensis</i> | Gallen dikwijls onopvallend, crèmekleurig, op thallus van de gastheer  |
| <i>Tremella variae</i>                | <i>Lecanora varia</i>  | Groeit op thallus en aan de rand van de apotheciën van de gastheer. Groengele tot bleekbruine gallen, kleiner dan 1 mm                                       |

**Tabel 2.** (vervolg van pag. 44) Lijst van korstmosbewonende Tremellomycetes die in Nederland verwacht kunnen worden op grond van voorkomen en verspreiding van de gastheer. Vetgedrukte soorten komen op gastheren voor die algemeen zijn in Nederland.

opvallend (en dikwijls zijn er hyperparasieten van andere lichenicole schimmels eveneens aanwezig; Figuur 1N). Het is opmerkelijk dat deze soort nog niet uit Nederland gerapporteerd is. Ook hier zou luchtvervuiling de boosdoener kunnen zijn. Andere *Tremella*-soorten die voorkomen op gastheren die algemeen zijn in Nederland worden in Tabel 2 genoemd en zijn daar vet gedrukt.

Een korstmosbewonende trilzwam moet zijn levenscyclus voltooien in het thallus van dat korstmos. Recent is beschreven dat het giststadium van een andere, dimorfe, korstmosbewonende en gallen veroorzakende basidiomyceet, *Cyphobasidium*, zeer algemeen in korstmossen voorkomt, zonder gallen of andere zichtbare symptomen te produceren (Millanes et al., 2016b; Spribille et al., 2016). Uit ons nog ongepubliceerde onderzoek blijkt dat iets vergelijkbaars het geval is bij *Tremella* en dat het giststadium van korstmosbewonende *Tremella*-soorten veel frequenter aanwezig kan zijn in het thallus dan aanvankelijk werd gedacht.

Het zijn dus opwindende tijden voor onderzoek aan Tremellomycetes. Veel onderzoeksvragen zijn nog onbeantwoord op het terrein van de biologie, diversiteit, verspreiding, taxonomie en systematiek. We kunnen dus nog vele jaren vooruit met dit onderzoek. We vertrouwen er echter op dat in de komende jaren sommige antwoorden op onze vragen beschikbaar komen. In het bijzonder voor Nederland denken we dat onderzoek naar de diversiteit en verspreiding nog verrassingen zal brengen. We zien er naar uit om over deze nieuwe vondsten van deze fascinerende soorten te lezen.

## Dankwoord

We bedanken de Nederlandse Mycologische Vereniging, en in het bijzonder Thomas Kuyper, voor de uitnodiging om dit artikel te schrijven, en voor de uitnodiging aan Ana Millanes om een voordracht over de Tremellomycetes te geven op de Floradag in Doorn (8 april 2017). De vertaling van het artikel is van de hand van Thomas Kuyper.

## Literatuur

- Aa, H.A. van der 1979. Aandacht voor *Christiansenia* gallen op *Collybia dryophila*. *Coolia* 22: 42–45.
- Aa, H.A. van der 1988. *Syzygospora tumefaciens*, de oorzaak van gallen op *Collybia*. *Coolia* 31: 63–68.
- Ariyawansa, H.A., Hyde, K.D., ... Wedin, M., ... Diederich, P., Millanes A.M., ... Hernawati (130 Authors). 2015. Fungal diversity notes 111–252—taxonomic and phylogenetic contributions to fungal taxa. *Fungal Diversity* 75: 27–274.
- Bandoni, R.J. 1957. Taxonomic studies of the Tremellaceae. Ph.D. dissertation, Iowa University. 200 pp.
- Bandoni, R.J. 1984. The Tremellales and Auriculariales: an alternative classification. *Transactions of the Mycological Society of Japan* 25: 489–530.
- Bandoni, R.J. 1987. Taxonomic review of the Tremellales. *Studies in Mycology*. 30: 87–110.
- Bandoni, R.J. 1995. Dimorphic heterobasidiomycetes: taxonomy and parasitism. *Studies in Mycology* 38: 13–27.
- Boekhout, T., Fonseca, A., Sampaio, J.P., Bandoni, R.J., Kwon-Chung, K.J. 2011. Discussion of teleomorphic and anamorphic basidiomycetous yeasts. In: Kurtzman, C.P., Fell, J.W., Boekhout, T. (Eds.), *The Yeasts: A Taxonomic Study*. Elsevier, London, pp. 1339–1372.
- Chen, C.-J. 1998. Morphological and molecular studies in the genus *Tremella*. *Bibliotheca Mycologica* 174: 1–225.
- Dam, N., Dam, M. 2014. Basidiën als een parelsnoer. *Coolia* 57: 98–101.
- Diederich, P. 1986. Lichenicolous fungi from the Grand Duchy of Luxembourg and surrounding areas. *Lejeunia* 119: 1–26.

- Diederich, P. 1996. The lichenicolous heterobasidiomycetes. *Bibliotheca Lichenologica* 61: 1–198.
- Diederich, P. 2003. New species and new records of American lichenicolous fungi. *Herzogia* 16: 41–90.
- Diederich, P. 2007. New or interesting lichenicolous heterobasidiomycetes. *Opuscula Philolichenum* 4: 11–22.
- Diederich, P., Christiansen, M.S. 1994. *Biatoropsis usnearum* Räsänen, and other heterobasidiomycetes on *Usnea*. *Lichenologist* 26: 47–66.
- Diederich, P., Marson, G. 1988. *Tremella coppinsii*, a new lichenicolous basidiomycete from Sarawak. *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh* 45: 175–176.
- Diederich, P., Millanes, A.M. & Wedin, M. 2014. *Tremella umbilicariae* (Tremellomycetes, Basidiomycota), a new lichenicolous species on *Umbilicaria* from Peru. *Bulletin de la Société des naturalistes Luxembourgais* 115: 167–172.
- Fell, J.W., Roeijmans, H., Boekhout, T. 1999. Cystofilobasidiales, a new order of basidiomycetous yeasts. *International Journal of Systematic Bacteriology*. 49: 907–913.
- Fell, J.W., Boekhout, T., Fonseca, A., Scorzetti, G., Stätzell-Tallman, A. 2000. Biodiversity and systematics of basidiomycetous yeasts as determined by large-subunit rDNA D1/D2 domain sequence analysis. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 50: 1351–1371.
- Fries, E.M. 1822. *Systema mycologicum*, vol. 2. Lundae [Lund]: ex officina Berlingiana.
- Hawksworth, D.L., Millanes, A.M., Wedin, M. 2016. Fixing the application of the generic name *Naematelia* (Tremellales) by lectotypification. *Taxon* 65: 1093–1096.
- Hibbett, D.S. 2006. A phylogenetic overview of the Agaricomycotina. *Mycologia* 98: 917–925.
- Hibbett, D.S., Binder, M., et al. 2007. A higher level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Research* 111: 509–547.
- Inacio, J., Portugal, L., Spencer-Martins, I., Fonseca, A. 2005. Phylloplane yeasts from Portugal: Seven novel anamorphic species in the Tremellales lineage of the Hymenomycetes (Basidiomycota) producing orange-coloured colonies. *FEMS Yeast Research* 5: 1167–1183.
- Jagers, M. 2014. Een kleine groene trilzwam op Brem, *Tremella exigua*, Zuurbestrilzwam. *Coolia* 57: 133–138.
- Lagerheim, M.M. de, Patouillard, N. 1892. *Sirobasidium*, nouveau genre d'hymenomycètes hétérobasidiés. *Journal de Botanique* 6: 465–469.
- Lindgren, H., Diederich, P., Goward, T. & Myllys, L. 2015. The phylogenetic analysis of fungi associated with lichenized ascomycete genus *Bryoria* reveals new lineages in the Tremellales including a new species *Tremella huuskonenii* hyperparasitic on *Phacopsis huuskonenii*. *Fungal Biology* 119: 844–856.
- Liu, X.-Z., Wang, Q.-M., Theelen, B., Groenewald, M., Bai, F.-Y., Boekhout, T. 2015. Phylogeny of tremellomycetous yeasts and related dimorphic and filamentous basidiomycetes reconstructed from multiple gene sequence analyses. *Studies in Mycology* 81: 1–26.
- Liu, X.-Z., Wang, Q.-M., Göker, M., Groenewald, M., Kachalkin, A.V., Lumbsch, H.T., Millanes, A.M., Wedin, M., Yurkov, A.M., Boekhout, T. & Bai, F.-Y. 2016. Towards an integrated phylogenetic classification of the Tremellomycetes. *Studies in Mycology* 81: 85–147.
- Martin, G.W. 1945. The classification of the Tremellales. *Mycologia* 37: 521–542.
- Matheny, P.B., Wang, Z., et al. 2007. Contribution of *rpb2* and *tef1* to the phylogeny of mushrooms and allies (Basidiomycota, Fungi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 430–451.
- Millanes, A.M., Diederich, P., Ekman, S., Wedin, M. 2011. Phylogeny and character evolution in the jelly fungi (Tremellomycetes, Basidiomycota, Fungi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 12–28.
- Millanes, A.M., Westberg, M., Wedin, M., Diederich, P. 2012. *Tremella diploschistina* (Tremellomycetes, Basidiomycota, Fungi), a new lichenicolous species growing on *Diploschistes*. *Lichenologist* 44: 321–332.
- Millanes, A.M., Diederich, P., Westberg, M., Knutsson, T., Wedin, M. 2014a. *Tremella rhizocarpicola*

- sp. nov. and other interesting lichenicolous Tremellales and Filobasidiales in the Nordic countries. *Myckeys* 8: 31–41.
- Millanes, A.M., Truong, C., Westberg, M., Diederich, P., Wedin, M. 2014b. Host switching promotes diversity in host-specialized mycoparasitic fungi: uncoupled evolution in the *Biatoropsis-Usnea* system. *Evolution* 68: 1576–1593.
- Millanes, A.M., Diederich, P., Westberg, M., Pippola, E., Wedin, M. 2015. *Tremella cetrariellae* (Tremellales, Basidiomycota, Fungi), a new lichenicolous fungus on *Cetrariella delisei*. *Lichenologist* 47: 359–368.
- Millanes, A.M., Diederich, P., Westberg, M., Wedin, M. 2016. Three new species in the *Biatoropsis usnearum* complex. *Herzogia* 29: 337–354.
- Oberwinkler, F., Bandoni, R.J., 1981. *Tetragoniomyces* gen. nov. and Tetragoniomycetaceae fam. nov. (Tremellales). *Canadian Journal of Botany* 59: 1034–1040.
- Oberwinkler, F., Bandoni, R. 1983. *Trimorphomyces*: a new genus in the Tremellaceae. *Systematic and Applied Microbiology*. 4: 105–113.
- Rea C. 1912. New and rare British fungi. *Transactions of the British Mycological Society* 3: 376–380.
- Rogers, D.P. 1947. A new gymnocarpous heterobasidiomycete with gasteromycetous basidia. *Mycologia* 39: 556–564.
- Sampaio, J.P. 2004. Diversity, phylogeny and classification of basidiomycetous yeasts. In: Agerer, R., Piepenbring, M., Blanz, P. (Eds.), *Frontiers in Basidiomycete Mycology*. IHW-Verlag, Eching, pp. 49–80.
- Scorzetti, G., Fell, J.W., Fonseca, A., Statzell-Tallman, A. 2002. Systematics of basidiomycetous yeasts, a comparison of large subunit D1/D2 and internal transcribed spacer rDNA regions. *FEMS Yeast Research* 2: 495–517.
- Sérusiaux, E., Diederich, P., Ertz, D., van den Boom, P. 2003. New or interesting lichens and lichenicolous fungi from Belgium, Luxembourg and northern France. IX. *Lejeunia* 173: 1–48.
- Spribille, T., Tuovinen, V., Resl, P., Vanderpool, D., Wolinski, H., Aime, M.C., Schneider, K., Stabentheiner, E., Toome-Heller, M., Thor, G., Mayrhofer, H., Johannesson, H., McCutcheon J.P. 2016. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*: 353 (6298): 488–492 (doi: 10.1126/science.aaf8287).
- Swann, E.C., Taylor, J.W. 1995. Phylogenetic perspectives on basidiomycete systematics, evidence from the 18S rRNA gene. *Canadian Journal of Botany* 73: 862–868.
- Wedin, M., Zamora, J.C., Millanes, A.M. 2016. *Phaeotremella foliacea* comb. nov. (Tremellales, Tremellomycetes, Agaricomycotina). *Mycosphere* 7: 295–296.
- Waters, L.N., Nelson, M. 2005. Cryptococcal disease and HIV infection. *Expert Opinion on Pharmacotherapy* 6: 2633–2644.
- Westberg, M., Millanes, A.M., Wedin, M. 2008. *Tremella candelariellae* - en ny lavparasiterande basidiesvamp för Sverige. *Lavbulletinen* 2008: 74–77.
- Wuczkowski, M., V. Passoth, B. Turchetti, A. C. Andersson, M. Olstorpe, A. Laitila, B., Theelen, M. van Broock, P. Buzzini, H. Prillinger, Sterflinger, K., Schnürer, J., Boekhout, T., Libkind, D. 2011. Description of *Holtermanniella takashimae* sp. nov., *Holtermanniella* gen. nov. and proposal of the order Holtermanniales to accommodate Tremellomycetous yeasts of the *Holtermannia* clade. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 61: 680–689.
- Zamora, J.C., Pérez-Ortega, S. & Rico, V.J. 2011. *Tremella macrobasidiata* (Basidiomycota, Tremellales), a new lichenicolous fungus from the Iberian Peninsula. *Lichenologist* 43: 407–415.
- Zamora, J.C., Pérez-Ortega, S., Rico, V. 2014. *Heteroacanthella ellipsospora* sp. nov., first lichenicolous basidiomycete with acanthoid basidia. *Lichenologist* 46: 17–23.
- Zamora, J.C., Millanes, A.M., Wedin, M., Rico, V.J. & Pérez-Ortega, S. 2016. Understanding lichenicolous heterobasidiomycetes: new taxa and reproductive innovations in *Tremella* s.l. *Mycologia* 108: 381–396.
- Zamora, J.C., Diederich, P., Millanes, A.M., Wedin, M. 2017. An old familiar face: *Tremella anaptychia* sp. nov. (Tremellales, Basidiomycota). *Phytotaxa* 307: 254–262.