

УДК 579.8: 582.282

СОВРЕМЕННАЯ ТАКСОНОМИЯ И ПОДХОДЫ К ИДЕНТИФИКАЦИИ РОДА *TALAROMYCES* (TRICHOSOMACEAE, EUROTIALES)

© 2024 г. А. Е. Антонов^{1,2,3,*}, А. В. Александрова^{1,2,**}, И. И. Антонова¹

¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 119991 Москва, Россия

² Совместный Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр, 100000 Ханой, Вьетнам

³ Национальный исследовательский центр “Курчатовский институт”, Москва, Россия

*e-mail: AntonovEA@my.msu.ru

**e-mail: alina-alex2011@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.06.2023 г.

После доработки 25.10.2023 г.

Принята к публикации 28.12.2023 г.

Talaromyces – монофилетический род микроскопических грибов, включающий в себя большое количество видов, в том числе клинически- и биотехнологически значимых. С 2011 г., после включения в него представителей *Penicillium subg. Biverticillium*, интерес к роду значительно вырос – было описано большое количество новых видов из различных регионов, особенно Азии и Северной Америки. На сегодняшний день, по обобщенным литературным данным, специалистами признается 198 видов *Talaromyces*. В работе приведен обзор истории и изменений в системе рода, обсуждены сложности идентификации видов при использовании как морфологических, так и молекулярных признаков, дано представление о генетических участках, наиболее удобных для процедуры ДНК-штрихкодирования. Отдельно приведены данные о географическом распространении и субстратной приуроченности его представителей.

Ключевые слова: генетические участки, идентификация видов, таксономические изменения, *Talaromyces*.

DOI: 10.31857/S0026364824010018, EDN: mdmcpv

ВВЕДЕНИЕ

Увеличение доступности различных технологий секвенирования ДНК способствовало накоплению значительного количества молекулярных данных. Большинство этих данных доступны и хранятся в таких базах данных, как GenBank, UNITE, SILVA и др. Внедрение процедуры идентификации таксона с использованием только короткой последовательности ДНК (ДНК-штрихкодирование) и открытие универсальных генетических участков позволило сравнивать свои данные исследователям по всему миру. Для грибов таким претендентом на универсальность оказался участок внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS), считающийся оптимальным для идентификации (Schoch et al., 2012; Lücking et al., 2020) и рекомендованный как первичный ДНК-штрихкод для различных групп грибов. Однако для значительной части

таксонов (~17%) было показано, что ITS является малоинформативным, поэтому они не могут быть надежно идентифицированы до видового уровня (Vu et al., 2019; Lücking et al., 2020). Недостаточная информативность при использовании ITS может быть связана с недавно показанной внутригеномной изменчивостью для мультиспециевых генов, которая в некоторых случаях может превышать межвидовую изменчивость (особенно это проблематично для видовых комплексов), что затрудняет идентификацию конкретных видов (Paloj et al., 2022). Вторичные ДНК-штрихкоды – в основном белок-кодирующие участки (например, *TEF1-α*, *RPB1*, *RPB2*, *β-tubulin*, *CaM*), все чаще внедряются для идентификации таксонов, где ITS не обеспечивает достаточной точности (Tekpinar, Kalmer, 2019). Несмотря на широкое распространение ДНК-штрихкодов, методы, основанные на

изучении фенотипических признаков, по-прежнему остаются важными для первичной каталогизации биоразнообразия грибов (Lücking et al., 2020).

Система грибов подвержена многочисленным изменениям, поскольку исследователи пытаются использовать различные подходы к их классификации. До августа 2011 г. в номенклатуре грибов на протяжении многих десятилетий была разрешена двойная номенклатура: из-за плеоморфизма различные формы спорообразования гриба (анаморфные и телеоморфные) могли иметь разные названия. Многие виды микроскопических грибов достаточно легко образуют анаморфное спороношение и редко или никогда — телеоморфное, поэтому существующие системы идентификации опирались преимущественно на морфологические признаки именно бесполого размножения. Однако эта система оказалась плохо совместима с данными, появившимися в настоящее время благодаря более надежным молекулярным методам (Gams, 2016).

Поэтому смещение акцента в системе грибов с морфологических на молекулярные признаки, отказ от двойной номенклатуры и принятие принципа “один гриб — одно название” (Hawksworth et al., 2011), привело к заметным изменениям как в понимании границ и объема рода *Talaromyces*, так и в его внутривидовой структуре.

История ключевых изменений рода *Talaromyces*

Род *Talaromyces* был введен С.Р. Benjamin (1955) как половая стадия для некоторых грибов из рода *Penicillium*, обладающих закрытыми плодовыми телами и рыхлым перидием из переплетенных гиф, с типовым видом *Talaromyces vermiculatus* (P.A. Dang.) С.Р. Benj., позднее, в 1972 г., сведенным в синонимы с *T. flavus* (Klöcker) Stolk et Samson (Stolk, 1972). Исходно представители рода *Talaromyces* морфологически характеризовались своей половой стадией (телеоморфой), имеющей плодовые тела типа гимнотеция или клейстотеция, унитарные прототуникатные сумки с восемью одноклеточными аскоспорами, имеющими экваториальные гребни или без них. Беспольные стадии (анаморфы) ассоциировались с родом *Penicillium* и другими родственными родами: *Geosmithia*, *Merimbla*, *Paecilomyces* и *Sagenomella* (Benjamin, 1955; Malloch, Cain, 1972; Stolk, 1972; Yaguchi et al., 1996b; Samson, Pitt, 2003).

Первый вид, который сейчас мы относим к роду *Talaromyces*, *T. flavovirens* (Durieu et Mont.) Visagie, Llimona et Seifert был изначально описан еще в 1845 г. как *Lasioderma flavovirens* Durieu et Mont., однако перенесен в род *Talaromyces* лишь в 2013 г.

(Visagie et al., 2013). Немного раньше, в 2012 г., было показано, что *Penicillium aureocephalum* Munt.-Cvetk., Hoyo et Gómez-Bolea является синонимом *Lasioderma flavovirens* и принадлежит к роду *Talaromyces* (Visagie et al., 2012), из-за чего возникли проблемы, так как *Lasioderma* была более старым названием, чем широко используемое *Talaromyces*. Это закономерно привело к предложению сохранить *Talaromyces*, и была проведена процедура консервации названия (Seifert et al., 2012).

Первая внутривидовая классификация *Talaromyces* была введена в 1972 г. Она была основана на особенностях строения конидиального аппарата и морфологии колоний, в результате чего для рода были предложены четыре секции: *Emersonii*, *Purpurea*, *Talaromyces*, *Thermophila* (Stolk, Samson, 1972). J. Pitt (1979) принял секции *Talaromyces*, *Thermophilus* и *Purpureus* и ввел для секции *Talaromyces* серии *Flavi*, *Lutei*, *Trachyspermi*. Также он ввел секцию *Coremigenum* для *Penicillium* subg. *Biverticillium*, добавив в нее серии *Dendritica* и *Duclauxii*. На основании изучения убихиноновых профилей большинства видов *Talaromyces* было показано, что почти все виды *Talaromyces*, связанные с анаморфой *Penicillium*, имели убихиноновую систему Q10(H₂), а остальные виды *Penicillium* — систему Q9. В отдельную секцию *Trachyspermus* были вынесены представители *Talaromyces* sect. *Talaromyces* ser. *Trachyspermi*, у которых была обнаружена смесь убихинонов Q10(H₂) и Q10(H₄), которые отличались белыми плодовыми телами и быстрым ростом при 37°C (Yaguchi et al., 1996).

Молекулярные данные по роду *Talaromyces* начали появляться с 1990-х гг., и они однозначно продемонстрировали тесную связь телеоморф *Talaromyces* с анаморфами рода *Penicillium* subg. *Biverticillium*, и показали, что *Penicillium* не является монофилетичным (LoBuglio et al., 1993; Verbee et al., 1995). В 1993 г. на основе анализа последовательностей малой субъединицы митохондриальной рДНК и ядерной рДНК для 10 видов *Talaromyces* и шести видов из *Penicillium* subg. *Biverticillium* было выдвинуто предположение о том, что введенные на основе морфологических данных секции и серии *Talaromyces* не полностью отражают их реальные филогенетические отношения; также были высказаны сомнения о принадлежности *Talaromyces thermophilus* Stolk к роду *Talaromyces* (LoBuglio et al., 1993). В дальнейшем полифилия *Penicillium* и близость *Talaromyces* к *Penicillium* subg. *Biverticillium* была продемонстрирована еще не раз на множестве молекулярных данных. Ключевые работы по анализу последовательностей различных генетических локусов приведены в табл. 1.

Основываясь на результатах филогенетических реконструкций по участкам *RPB1* и ITS, фенотипических признаках и профилях вторичных метаболитов, все виды из *Penicillium* subg. *Biverticillium* были включены в род *Talaromyces*, образовав монофилетическую кладу, удаленную от других подродов *Penicillium*. Диагноз рода при этом был значительно расширен, так как *Talaromyces* стал включать анаморфные виды с симметричными двухъярусными кисточками, гладкими или шероховатыми конидиеносцами, несущими остроколючные и ампуловидные фиалиды, продуцирующие конидии от шаровидных до эллипсоидных, а также телеоморфные виды с плодовыми телами типа клейстотетий с мягкой рыхлой стенкой, часто желтой окраски (иногда белой, кремовой, розовой, оранжевой, красноватой или зеленой), содержащими сумки с восемью, и, реже, двумя гладкими, но чаще шиповатыми и/или с гребнями аскоспорами, от эллипсоидных до шаровидных, от бесцветных до желтых, иногда красных (Samson et al., 2011; Yilmaz et al., 2014a).

Включение *Penicillium* subg. *Biverticillium* в *Talaromyces* выявило необходимость в новой внутривидовой системе, для чего было важно сначала уточнить таксономическое положение спорных видов. Так, *Talaromyces emersonii* Stolk и *T. byssochlamydoides* Stolk et Samson были перенесены в новый род *Rasamsonia* (Houbraken, Samson, 2011), а чуть позднее и *Talaromyces thermophilus* был перенесен в род *Thermomyces* (Houbraken et al., 2014). Таким образом, секции *Thermophila* и *Emersonii* были упразднены. В это же время было предложено разделить семейство *Trichocomaceae* на три: *Aspergillaceae*, *Thermoascaceae*, *Trichocomaceae* на основе мультилокусного филогенетического анализа по четырем генетическим участкам: *RPB1*, *RPB2*, *Tsr1* и *Cct8*. Род *Talaromyces*, вместе с пятью другими родами (*Dendrosphaera*, *Rasamsonia*, *Sagenomella*, *Thermomyces*, *Trichocoma*), остался в семействе *Trichocomaceae*, которое с этого

момента стали понимать *sensu stricto* (Houbraken, Samson, 2011).

После разграничения семейства *Trichocomaceae* и решения вопросов о переносе спорных видов на основе мультигенной филогении по локусам ITS, *BenA* и *RPB2* было предложено разделение, призванное наиболее точно отразить связи между видами рода *Talaromyces*. Были выделены следующие секции: *Bacillispori*, *Helici*, *Islandici*, *Purpurei*, *Talaromyces*, *Subinflati*, *Trachyspermi* (Yilmaz et al., 2014). Позже был описан новый вид *Talaromyces tenuis* B.D. Sun, A.J. Chen, Houbraken et Samson, который поместили в новую секцию *Tenues* (Sun et al., 2020). В табл. 2 в хронологическом порядке собраны системы, предлагавшиеся для внутривидового разделения *Talaromyces*, а также указаны признаки, на основе которых они были выделены.

Таким образом, накопление молекулярных данных способствовало значительному расширению представления о составе рода *Talaromyces*. После включения в него *Penicillium* subg. *Biverticillium* число видов выросло до 71 (Samson et al., 2011). Позже на основе мультигенной филогении была предложена новая внутривидовая система, состоящая из семи секций, куда поместили 88 принятых на тот момент видов (Yilmaz et al., 2014). В 2020 г. в род была добавлена восьмая секция (Sun et al., 2020), а количество описанных видов увеличилось до 171 (Houbraken et al., 2020).

Виды рода *Talaromyces* и их субстратная приуроченность

Анализ литературных данных показал, что интерес к роду *Talaromyces* с 2011 г. значительно вырос: за период с 2011 по первое полугодие 2023 г. было описано более половины всех известных на сегодня видов *Talaromyces*, а их количество увеличилось с 71 вида (Samson et al., 2011) до 198 видов (обобщенные литературные данные на первое

Таблица 1. Работы, в которых была показана полифилия рода *Penicillium* и обособленность рода *Talaromyces*

Генетические локусы	Авторы
Малая субъединица ярдНК (<i>18S SSU</i>)	Berbee et al. (1995); Ogawa et al. (1997)
Большая субъединица ярдНК (<i>28S LSU</i>)	Ogawa et al. (1997)
Митохондриальный ген малой субъединицы рРНК (<i>mtSrDNA</i>) и внутренний транскрибируемый спейсер (ITS)	LoBuglio et al. (1993)
Кальмодулин (<i>CaM</i>)	Wang, Zhuang (2007)
Внутренний транскрибируемый спейсер (ITS) ярдНК и наибольшая субъединица РНК-полимеразы II (<i>RPB1</i>)	Samson et al. (2011)

Таблица 2. Различные подходы к выделению секций в роде *Talaromyces*

Авторы	Stolk (1972)	Yaguchi et al. (1996)	Yilmaz et al. (2014)	Sun et al. (2020)
Признаки	морфологические	биохимические и морфологические	молекулярные и морфологические	молекулярные и морфологические
Секции	<i>Emersonii</i> ¹ <i>Purpurea</i> <i>Talaromyces</i> <i>Thermophila</i> ²	<i>Emersonii</i> ¹ <i>Purpurea</i> <i>Talaromyces</i> <i>Thermophila</i> ² <i>Trachyspermus</i>	<i>Bacillispori</i> <i>Purpurei</i> <i>Talaromyces</i> <i>Islandici</i> <i>Trachyspermi</i> <i>Subinflati</i> <i>Helici</i>	<i>Bacillispori</i> <i>Purpurei</i> <i>Talaromyces</i> <i>Islandici</i> <i>Trachyspermi</i> <i>Subinflati</i> <i>Helici</i> <i>Tenues</i>

Примечание.*Система, предложенная в работе Pitt (1979) (не приведена в данной таблице).¹ Секция перенесена в род *Rasamsonia* (Houbraken et al., 2012).² Секция перенесена в род *Thermomyces* (Houbraken et al., 2014).

полугодие 2023 г.). На рис. 1 приведена столбчатая диаграмма с хронологией количества описаний новых видов, входящих на данный момент в род *Talaromyces*.

Для построения диаграммы на рис. 1 была собрана база данных публикаций (190 публикаций) по всем видам, которые сегодня относят к роду *Talaromyces*. Начало датируется 1845 г., когда был описан вид *Lasioderma flavovirens*, получивший новую комбинацию *Talaromyces flavovirens* в 2013 г. (Visagie et al., 2013).

С увеличением количества работ по описанию новых видов *Talaromyces* исследователи стали проводить ревизии и оценку объема рода. Этот параметр менялся год от года. В табл. 3 приведены работы, опубликованные в период с 1955 по первое полугодие 2023 г., по которым можно оценить динамику расширения рода *Talaromyces* по количеству видов. До 2011 г. эти ревизии носили спорадический характер и стали регулярными лишь в последнее время.

Из данных табл. 3 хорошо заметно значительное нарастание в количестве видов, известных для *Talaromyces* с 1978 по 2011 г. В течение этого периода было описано или перенесено в род 31 вид, однако на 2023 г. из них в *Talaromyces* остались всего 10. Полный список этих видов и их текущее название приведены в табл. 4. Остальные виды, сейчас являющиеся частью рода *Talaromyces*, за это время были описаны в анаморфных родах *Penicillium*, *Sagenoma*, *Paecilomyces* и др. и перенесены в *Talaromyces* только в 2011 г. по результатам работы R.A. Samson (2011).

Распределение работ по описанию новых видов *Talaromyces* по странам и регионам их обнаружения за 11 лет (с 2012 по первое полугодие 2023 г.) представлено в табл. 5. Всего за этот период было описано 124 новых вида, 55 из которых описано из стран Азии, и, в частности, 49 новых видов (40% от общего количества) из стран Восточной Азии. Второй регион по числу новых описаний *Talaromyces* — Сев. Америка, откуда было описано 26 новых видов (21%).

Субстраты, на которых впервые были обнаружены виды *Talaromyces*, достаточно разнообразны и приведены в табл. 6. Для составления табл. 6 была собрана база данных публикаций по всем

Таблица 3. Динамика описания видов в роде *Talaromyces* с 1955 по 2023 г.

Год	Количество видов	Авторы
1955	10	Benjamin (1955)
1972	18	Stolk (1972); Malloch, Cain (1972)
1978	18	Kirilenko (1978)
1987	20	von Arx (1987)
2011	71	Samson et al. (2011)
2014	88	Yilmaz et al. (2014)
2018	120	Tsang et al. (2018)
2020	171	Houbraken et al. (2020)
2022	149	Wijayawardene et al. (2022)
2023	198	Обобщенные литературные данные

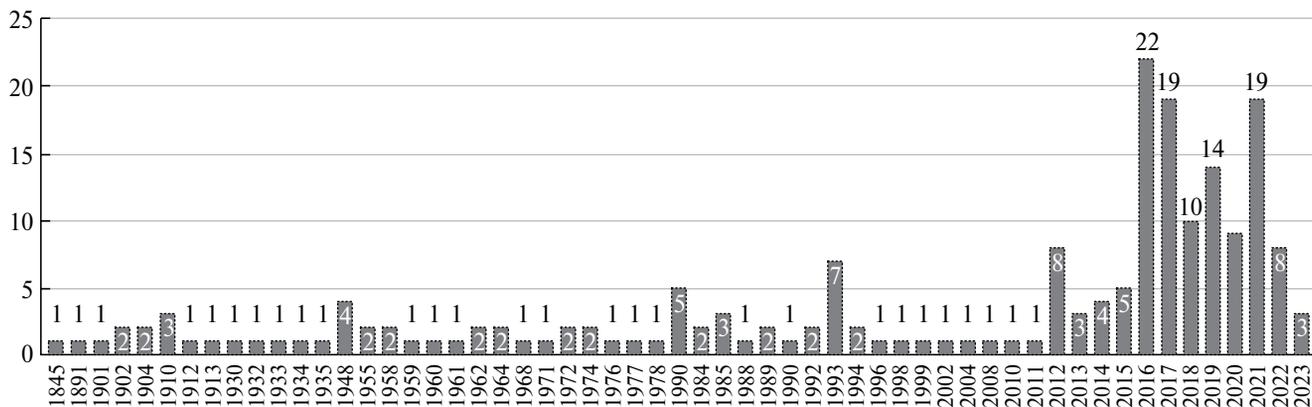


Рис. 1. Столбчатая диаграмма, демонстрирующая количество новых видов *Talaromyces* (или их базионимов), описанных в период с 1845 по 2023 г.

Таблица 4. Виды *Talaromyces*, описанные с 1978 по 2011 г.

Вид	Авторы	Текущее название (по: Index Fungorum, 2023)
<i>Talaromyces assiutensis</i> Samson et Abdel-Fattah	Samson, Abdel-Fattah (1978)	<i>Talaromyces assiutensis</i> Samson et Abdel-Fattah
<i>T. gossypii</i> Pitt	Pitt (1979)	<i>Penicillium gossypii</i> Pitt
<i>T. mimosinus</i> A.D. Hocking	Pitt (1979)	<i>Penicillium mimosinum</i> A.D. Hocking
<i>T. ohiensis</i> Pitt	Pitt (1979)	<i>Penicillium ohiense</i> L.H. Huang et J.A. Schmitt
<i>T. panasenkoi</i> Pitt	Pitt (1979)	<i>Penicillium panasenkoi</i> Pitt
<i>T. malagensis</i> (Thüm.) Stalpers et Samson	Stalpers (1984)	<i>Sporotrichum malagense</i> Thüm.
<i>T. thermocitrinus</i> Subrahm. et Gopalkr.	Subrahmanyam, Gopalkrishnan (1984)	<i>Talaromyces thermocitrinus</i> Subrahm. et Gopalkr. (Index Fungorum, 2023); <i>T. liani</i> (Kamyschko) Yilmaz, Frisvad et Samson (Yilmaz et al., 2014)
<i>T. ryukyuensis</i> (S. Ueda et Udagawa) Arx	Arx (1987)	<i>Penicillium unicum</i> Tzean, J.L. Chen et Shiu
<i>T. viridis</i> (Stolk et G.F. Orr) Arx (как <i>viride</i>)	Arx (1987)	<i>Talaromyces viridis</i> (Stolk et G.F. Orr) Arx
<i>T. deroxii</i> Takada et Udagawa	Takada, Udagawa (1988)	<i>Penicillium deroxii</i> Takada et Udagawa
<i>T. macrosporus</i> (Stolk et Samson) Frisvad, Samson et Stolk	Frisvad et al. (1990)	<i>Talaromyces macrosporus</i> (Stolk et Samson) Frisvad, Samson et Stolk
<i>T. helicus</i> var. <i>boninensis</i> Yaguchi et Udagawa	Yaguchi et al. (1992)	<i>Talaromyces boninensis</i> (Yaguchi et Udagawa) Samson, N. Yilmaz et Frisvad
<i>T. unicus</i> Tzean, J.L. Chen et Shiu	Tzean et al. (1992)	<i>Penicillium unicum</i> Tzean, J.L. Chen et Shiu
<i>T. convolutus</i> Udagawa	Udagawa (1993)	<i>Penicillium convolutum</i> Udagawa
<i>T. emodensis</i> Udagawa	Udagawa (1993)	<i>Penicillium emodense</i> Udagawa
<i>Talaromyces tardifaciens</i> Udagawa	Udagawa (1993)	<i>Penicillium tardifaciens</i> Udagawa
<i>T. indigoticus</i> Takada et Udagawa	Takada, Udagawa (1993)	<i>Penicillium indigoticum</i> Takada et Udagawa
<i>T. austrocalifornicus</i> Yaguchi et Udagawa	Yaguchi et al. (1993a)	<i>Penicillium austrocalifornicum</i> Yaguchi et Udagawa
<i>T. subinflatus</i> Yaguchi et Udagawa	Yaguchi et al. (1993a)	<i>Penicillium subinflatum</i> Yaguchi et Udagawa
<i>T. barcinensis</i> Yaguchi et Udagawa	Yaguchi et al. (1993b)	<i>Penicillium barcinense</i> Yaguchi et Udagawa
<i>T. lagunensis</i> Udagawa, Uchiy. et Kamiya	Udagawa et al. (1994)	<i>Penicillium lagunense</i> Udagawa, Uchiy. et Kamiya

Таблица 4. Окончание

<i>T. spectabilis</i> Udagawa et Shoji Suzuki	Udagawa, Suzuki (1994)	<i>Paecilomyces variotii</i> Bainier
<i>T. muroii</i> Yaguchi, Someya et Udagawa	Yaguchi et al. (1994)	<i>Talaromyces muroii</i> Yaguchi, Someya et Udagawa
<i>T. eburneus</i> Yaguchi, Someya et Udagawa	Yaguchi et al. (1994)	<i>Rasamsonia eburnea</i> (Yaguchi, Someya et Udagawa) Houbraken et Frisvad
<i>T. trachyspermus</i> var. <i>assiutensis</i> (Samson et Abdel-Fattah) Yaguchi et Udagawa	Yaguchi et al. (1994)	<i>Talaromyces assiutensis</i> Samson et Abdel-Fattah
<i>T. wortmannii</i> var. <i>sublevisporus</i> Yaguchi et Udagawa	Yaguchi et al. (1994)	<i>Talaromyces sublevisporus</i> (Yaguchi et Udagawa) Samson, N. Yilmaz et Frisvad
<i>T. hachijoensis</i> Yaguchi, Someya et Udagawa	Yaguchi et al. (1996a)	<i>Talaromyces hachijoensis</i> Yaguchi, Someya et Udagawa
<i>T. euchlorocarpus</i> Yaguchi, Someya et Udagawa	Yaguchi et al. (1999)	<i>Penicillium euchlorocarpium</i> Yaguchi, Someya et Udagawa
<i>T. brevicompactus</i> H.Z. Kong	Kong (1999)	<i>Hamigera brevicompacta</i> (H.Z. Kong) Houbraken, Frisvad et Samson
<i>T. ocotl</i> Bills et Heredia	Heredia et al. (2001)	<i>Sagenomella ocotl</i> (Bills et Heredia) Samson, Houbraken et Frisvad
<i>T. apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz et Frisvad	Samson et al. (2011)	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz et Frisvad

Примечание. Данные по текущему названию вида приведены из Index Fungorum (2023). Подчеркиванием выделены виды, которые остались в *Talaromyces*.

Таблица 5. Страны, из которых были описаны новые виды *Talaromyces* с 2012 по первое полугодие 2023 г.

Страна	Число видов	Регион	Ссылка
Китай	42	Восточная Азия	Chen et al. (2016); Wang et al. (2016); Wang et al. (2016); Wang et al. (2017); Su, Niu (2018); Jiang et al. (2018); Sun et al. (2020); Han et al. (2021); Pyrri et al. (2021); Tian, (2021); Wei et al. (2021); Zhang et al. (2021); Han et al. (2021); Sun et al. (2022); Wang, Zhuang, (2022); Zhang et al. (2023)
Республика Корея	6		Sang et al. (2013); You et al. (2020); Nguyen et al. (2021)
Япония	1		Fujii et al. (2014)
Таиланд	4	Юго-Восточная Азия	Manoch et al. (2013); Nuankaew et al. (2022)
Индия	1	Южная Азия	Rajeshkumar et al. (2019)
Иран	1	Западная Азия	Crous et al. (2016)
США	22	Северная Америка	Peterson, Jurjević, (2013); Guevara-Suarez et al. (2017); Peterson, Jurjević, (2017); Crous, Wingfield, et al. (2018); Crous, Luangsa-ard, et al. (2018); Peterson, Jurjević, (2019)
Канада	2		Visagie et al. (2015); Peterson, Jurjević, (2017)
Мексика	2		Visagie, Hirooka, et al. (2014); Peterson, Jurjević, (2017)
Колумбия	6	Южная Америка	Visagie et al. (2015); Yilmaz, López-Quintero, et al. (2016); Guerra Sierra et al. (2022)
Бразилия	4		Barbosa et al. (2018); Crous, Carnegie, et al. (2019); Rodríguez-Andrade et al. (2019)
Аргентина	2		Romero et al. (2016)

Таблица 5. Окончание

Гватемала	1	Центральная Америка	Crous, Wingfield, et al. (2019)
Испания	4	Европа	Rodríguez-Andrade et al. (2019); Pyrri et al. (2021)
Нидерланды	4		Yilmaz et al. (2012); Visagie et al. (2015); Crous et al. (2017); Pyrri et al. (2021)
Германия	2		Crous et al. (2017); Pyrri et al. (2021)
Италия	2		Varriale et al. (2018); Peterson, Jurjević, (2019)
Португалия	1		Trovão et al. (2021)
Франция	1		Crous et al. (2020)
Южная Африка	12	Африка	Yilmaz et al. (2012); Visagie, Jacobs, (2012); Frisvad et al. (2013); Visagie et al. (2014); Visagie et al. (2015); Yilmaz et al. (2016); Peterson, Jurjević, (2019); Pyrri et al. (2021)
Гана	1		Peterson, Jurjević, (2019)
Австралия	2	Австралия	Visagie et al. (2015); Sun et al. (2020)
Микронезия	1	Микронезия	Visagie et al. (2014)
Итого:	124		

видам, которые сегодня относят к роду *Talaromyces*. Подсчитано процентное соотношение количества видов на определенном типе субстрата и общего количества видов для каждого типа субстрата. Эти данные также можно условно разделить на две части. До 2012 г. основная масса видов была описана из почвы и подстилки (57 видов, 77%), а с остальных субстратов значительно меньше. Нужно отметить, что в 1959 г. из внутренних органов китайской бамбуковой крысы (*Rhizomys sinensis*) в горной местности Центрального Вьетнама был выделен и описан патоген *Penicillium marneffe* Segretain, Capponi et Sureau (Segretain, 1959), являющийся эндемиком Юго-Восточной Азии и вызывающий глубокие микозы у людей с ослабленным иммунитетом (Pruksaphon et al., 2022). Позже этот вид перенесен в род *Talaromyces* (Samson et al., 2011).

Субстраты, на которых были описаны виды *Talaromyces* после 2011 г., гораздо разнообразнее. Почва, подстилка, ризосфера и корни растений являются субстратом для уже менее чем половины (48%) всех описанных за это время видов. Значительная часть видов (21%) была обнаружена в воздухе и пыли помещений. С растительными субстратами (остатками растений, древесиной, семенами, фруктами) связано 16% описанных видов. Остальные находки (15%) сделаны на самых разнообразных субстратах, к которым относятся насекомые, ткани собаки, ткани человека, мед, вода. Прямая ассоциация с этими субстратами требует дополнительных подтверждений отсутствия поверхностной контаминации их спорами.

Таким образом, интерес к видам рода *Talaromyces* значительно вырос после 2011 г., что также отразилось и на количестве описаний новых видов: с 2000 по 2011 г. было описано только два новых вида рода *Talaromyces* и четыре вида рода *Penicillium* (в 2002 г. описан *Penicillium calidicanium* J.L. Chen, в 2004 г. — *P. cecidicola* Seifert, Hoekstra et Frisvad, в 2008 г. — *P. ramulosum* Visagie et K. Jacobs, в 2010 г. — *P. albobiverticillium* H.M. Hsieh, Y.M. Ju et S.Y. Hsieh), которые в 2011 г. были включены в *Talaromyces* (Houbraeken, Samson, 2011). С 2012 по 2023 г. было описано 124 новых вида, значительная часть — из стран Азии. На первое полугодие 2023 г., по обобщенным литературным данным, известно 198 видов рода *Talaromyces*, которые в большинстве приурочены к почве и связанным с ней субстратам (подстилке, растениям, древесине, семенам, фруктам, корням) — 141 вид, или 71% от общего количества видов.

Дифференциация и идентификация видов рода *Talaromyces*

Классификация микроскопических грибов всегда вызывала трудности у исследователей. Основные причины — дефицит легко наблюдаемых стабильных морфологических признаков, отсутствие полового размножения у значительной части видов и связанные с этим технические трудности при изучении. Выходом из этой ситуации стало развитие молекулярной филогении и основанной на ней системы, что позволило свести к минимуму субъективность интерпретации полученных

Таблица 6. Субстраты, на которых были описаны виды рода *Talaromyces*

Субстрат	Число видов	%
1955–2011		
Почва	54	74
Искусственные материалы	5	6.8
Растения, древесина, семена	4	5.4
Подстилка	3	4.1
2012–2023		
Почва	50	40.3
Воздух	17	13.7
Растения и древесина	12	9.6
Помещения и пыль	9	7.2
Подстилка	5	4
Ризосфера и корни	5	4
Воздух	3	4.1
Неизвестный субстрат	3	4.1
Перо <i>Hylocichla fuscescens</i>	1	1.4
Внутренние органы <i>Rhizomys sinensis</i>	1	1.4
Ткани и органы человека	5	4
Насекомые, суставная жидкость животных	5	4
Фрукты	5	4
Вода	4	3.2
Мед	4	3.2
Семена	3	2.4

данных. Логичным продолжением молекулярной филогении стал полифазный таксономический подход для определения критериев вида, основанный на независимом анализе множества признаков и свойств у большого числа штаммов (Gannibal, 2021). Попытки построения таких систем на основе морфологических, физиологических, молекулярных признаков и вторичных метаболитов сейчас проводят и для рода *Talaromyces* (Yilmaz et al., 2014; Tsang et al., 2018; Houbraeken et al., 2020b).

Наиболее полная система для достоверного разделения видов была предложена в 2014 г. для рода *Penicillium*, но она также хорошо работает и для *Talaromyces* (Visagie et al., 2014). В основе этой системы лежат строго стандартизованные условия культивирования штамма и последующая его характеристика по трем направлениям: морфологическому, молекулярному и физиологическому.

На первом этапе штамм инкубируют из споровой суспензии в течение семи сут в темноте на вентилируемых чашках Петри (диаметр 90 мм, 20 мл питательной среды в чашке). Рекомендуемые питательные среды: MEA при 25°C, CYA в трехкратной повторности при 30 и 37°C. Дополнительно можно использовать среды CZ, YES, OA, CREA, DG18, CYAS (Crous et al., 2009; Visagie, Houbraeken et al., 2014). Второй этап — всесторонний анализ, характеристика и выявление признаков, описанных в табл. 7.

Идентификация грибов рода *Talaromyces* в настоящее время является сложной задачей, требующей изучения множества признаков (табл. 7), во-первых, микро- и макроморфологических, во-вторых, изучение физиологических особенностей, в-третьих, определение спектра вторичных метаболитов с использованием различных методов высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ), позволяющей получить профили, специфичные для разных видов. Для большинства соединений *Talaromyces* уже доступны стандарты профилей различных экстрактов (Klitgaard et al., 2014).

Все это в совокупности с молекулярными данными необходимо для того, чтобы надежно установить границы видов или ввести новые таксоны (Yilmaz et al., 2014; Tsang et al., 2018). При этом даже незначительные вариации в составе питательной среды и окружающих условий могут изменить внешний вид организма и привести к неверной идентификации, поскольку морфологические изменения являются одним из способов адаптации к выживанию в окружающей среде. Именно поэтому необходимо использовать стандартизированные методы работы для проведения морфологических и физиологических исследований (Samson et al., 2014; Tsang et al., 2018; Houbraeken et al., 2020).

Идентификация видов рода *Talaromyces* осложняется наличием близкородственных видов, образующих видоые комплексы и имеющих сходные морфологические признаки, и часто не имеющих телеоморфной стадии. Сегодня все больше микологов придерживаются концепции филогенетического распознавания видов с генеалогическим соответствием (GCPSR — genealogical concordance phylogenetic species recognition) для понимания и разделения криптических видов (Taylor et al., 2000). На основе этой концепции исследователи использовали последовательности различных маркерных генов (ITS, β -тубулина, *RPB1*, *RPB2*, кальмодулина и др.) для разграничения видов *Talaromyces*, входящих в ранее выявленные комплексы

Таблица 7. Данные, необходимые для дифференциации видов рода *Talaromyces* (по: Visagie, 2014)

Морфологическая характеристика	
Макроморфологические признаки	Микроморфологические признаки ²
<ul style="list-style-type: none"> — диаметр и текстура колонии; — цвет мицелия и спороношения; — наличие растворимого пигмента; — цвет экссудата и реверса; — верхний температурный предел роста; — выделение кислотных или щелочных метаболитов на индикаторной среде CREA¹ 	<ul style="list-style-type: none"> — количество уровней ветвления между ножкой и фиалидами; — размер, форма и текстура конидиогенного аппарата, конидий, клейстотециев, сумок и аскоспор (при наличии)
Молекулярная идентификация	
<ul style="list-style-type: none"> — получение последовательностей ДНК генов для идентификации видов: ITS, BenA; — получение последовательностей ДНК генов для филогении: CaM, RPB2; — поиск сходных нуклеотидных последовательностей через BLAST 	
Выявление вторичных метаболитов (экстралитов) ³	
<ul style="list-style-type: none"> — экстракция метаболитов смесью: этилацетат/дихлорметан/метанол (3 : 2 : 1) (об./об./об.) с 1% (об./об.) муравьиной кислоты; — фильтрация и анализ при помощи ВЭЖХ (Klitgaard et al., 2014); — дополнительно — реакция Эрлиха⁴ с использованием фильтровальной бумаги 	

Примечание.¹Состав питательных сред по: Crous et al. (2009).²Признаки выявляют на среде MEA¹; жидкость для приготовления препаратов — 60%-я молочная кислота; конидии отмывают в 70%-м этаноле.³Используют пять агаровых блоков из каждой среды (CYA¹ и MEA) на один образец.⁴Рекомендации по реакции Эрлиха для различения метаболитов по: Lund (1995).

видов. В табл. 8 приведены описанные в литературе комплексы внутри рода *Talaromyces*.

Однако сложности с идентификацией могут возникнуть даже с разными штаммами одного вида. Например, внутривидовая вариативность *Talaromyces albobiverticillius* (H.M. Hsieh, Y.M. Ju et S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert была хорошо продемонстрирована как на уровне макроморфологии колонии, так и на уровне последовательностей ДНК, где наблюдались вариации (Frisvad et al., 2013). Возможно, в скором времени этот вид признают комплексным и разделят на самостоятельные виды.

Выбор генов для идентификации и филогении *Talaromyces*

При текущем внедрении консолидированного распознавания видов, где молекулярные данные получили основную роль, маркерные последовательности ДНК и филогенетический анализ стали “золотым стандартом” для точной идентификации грибов (Tsang et al., 2018). Стоит учитывать, что некоторые из маркеров недостаточно информативны для разделения видов в пределах рода. Так, внутривидовой транскрибируемый спейсер (ITS — internal

transcribed spacer) — общепринятый генетический ДНК-штрихкод для грибов, возможно, слишком консервативен для рода *Talaromyces* и родственных родов (Schoch et al., 2012). В целом участок ITS можно использовать для идентификации видов *Talaromyces*, но в нескольких кладах он имеет низкую изменчивость, не позволяя различать некоторые виды (Samson et al., 2011; Yilmaz et al., 2014). Например, *T. ruber* (Stoll) N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad et Samson и *T. amestolkiae* N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad et Samson различаются всего одной парой оснований, поэтому для их идентификации необходимо использовать альтернативные гены (Yilmaz et al., 2012). Более поздние данные демонстрируют наличие внутривидовых вариаций ITS, что может вызвать проблемы при разграничении и идентификации видов, при этом в исследованных геномах *Talaromyces pinophilus* (Hedgc.) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert, *T. funiculosus* (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert, *T. rugulosus* (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert такие вариации обнаружены не были (Paloi et al., 2022).

Более вариативный по сравнению с ITS ген β-тубулина *BT2*, а в частности его фрагмент *BenA* длиной 400–450 п.о., прост для амплификации, как и участок ITS, но при этом позволяет точно

Таблица 8. Видовые комплексы в роде *Talaromyces*

Название	Виды	Авторы
<i>T. purpureogenus</i>	<i>T. purpureogenus</i> (Stoll) Samson, N. Yilmaz, Houbraken, Spierenb., Seifert, Peterson, Varga et Frisvad; <i>T. ruber</i> (Stoll) N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad et Samson; <i>T. amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad et Samson; <i>T. stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad et Samson	Yilmaz et al. (2012)
<i>T. wortmannii</i>	<i>T. wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj.; <i>T. variabilis</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert; <i>T. sublevisporus</i> (Yaguchi et Udagawa) Samson, N. Yilmaz et Frisvad	Yilmaz et al. (2016)
<i>T. rugulosus</i>	<i>T. rugulosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert; <i>T. atricola</i> (Thom) S.W. Peterson et Jurjević; <i>T. echinosporus</i> (Nehira) Samson, N. Yilmaz et Frisvad; <i>T. infraolivaceus</i> Visagie, N. Yilmaz et K. Jacobs; <i>T. acaricola</i> Visagie, N. Yilmaz et K. Jacobs	Yilmaz et al. (2016)
<i>T. minioluteus</i>	<i>T. chongqingensis</i> X.C. Wang et W.Y. Zhuang; <i>T. minnesotensis</i> Guevara-Suarez, Cano et Dania García; <i>T. minioluteus</i> (Dierckx) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert; <i>T. calidominioluteus</i> Houbraken et Pyrrri; <i>T. africanus</i> Houbraken, Pyrrri et Visagie; <i>T. germanicus</i> Houbraken et Pyrrri; <i>T. gaditanus</i> (C. Ramírez et A.T. Martínez) Houbraken et Soccio; <i>T. samsonii</i> (Quintan.) Houbraken et Pyrrri	Pyrrri et al. (2021)
<i>T. pinophilus</i>	<i>T. soli</i> Jurjević et S.W. Peterson; <i>T. tumuli</i> Jurjević et S.W. Peterson; <i>T. malicola</i> Jurjević et S.W. Peterson; <i>T. domesticus</i> Jurjević et S.W. Peterson; <i>T. pratensis</i> Jurjević et S.W. Peterson; <i>T. mae</i> X.Z. Jiang et L. Wang; <i>T. lentulus</i> X.Z. Jiang et L. Wang; <i>T. adpressus</i> A.J. Chen, Frisvad et Samson; <i>T. pinophilus sensu stricto</i>	Peterson, Jurjević (2019)

различить известные виды *Talaromyces*. Поэтому он был предложен в качестве альтернативного (вторичного) идентификационного маркера для этого рода (Yilmaz et al., 2014), и это предложение было поддержано в последующих работах (Visagie et al., 2015). Также была выявлена проблема с амплификацией паралога гена β -тубулина в секции *Islandici* с использованием пар праймеров bt2a/bt2b или Bt2f/T22 (Peterson, Jurjević, 2013), что подтвердилось в отдельной работе по изучению *Talaromyces* из секции *Islandici* (Yilmaz, Visagie et al., 2016), где для этой секции авторы рекомендовали использовать пару праймеров T10 и Bt2b (Glass, Donaldson, 1995) при температуре отжига 50 или 52°C для амплификации.

Также имеются данные по анализу последовательностей гена митохондриальной цитохром С оксидазы 1 (*COI*) в качестве ДНК-штрихкода для *Penicillium* subgen. *Penicillium* и родственных видов, показавшего хорошее таксономическое разрешение на видовом уровне, при этом амплификация

и выравнивание *COI* были проще, при этом *BenA* обеспечивал большее разрешение, чем ITS или *COI* (Seifert et al., 2007).

Ген второй субъединицы РНК-полимеразы II (*RPB2*), показал хорошее филогенетическое разрешение для видов из отдела *Ascomycota* (Liu et al., 1999), но его амплификация, а также амплификация участка наибольшей субъединицы РНК-полимеразы II (*RPB1*) затруднена во всех секциях *Talaromyces* (Yilmaz et al., 2014a), что усложняет его использование в качестве вторичного идентификационного маркера в отличие от легко амплифицируемого участка *BenA* (Samson et al., 2014).

Анализ последовательностей гена кальмодулина (*CaM*) показал хорошую разрешающую способность для рода *Talaromyces* (Wang, Zhuang, 2007), однако отделить *T. amestolkiae* от *T. ruber* по этому участку не удалось (Yilmaz et al., 2012). Амплификация последовательностей кальмодулина часто затруднена в секции *Trachyspermi* при использовании

пар праймеров CMD5/CMD6 и CF1/CF4 (Yilmaz et al., 2014).

Стоит отметить, что при выборе того или иного генетического участка стоит учитывать наличие и количество последовательностей ДНК для сравнения в базах данных (в первую очередь в GenBank). Больше всего последовательностей для рода *Talaromyces* доступно для участка ITS, который все же недостаточно информативен сам по себе и его желательно использовать вместе с рекомендованным как вторичный маркер участком *BenA* (Yilmaz et al., 2014), для которого также имеется достаточное количество последовательностей. Участки *RPB1*, *RPB2* и *CaM*, рекомендованные для построения филогении на уровне рода (Visagie, Houbbraken, et al., 2014) и выше, так же хорошо работают и для идентификации видов. Для *RPB2* и *CaM* доступно значительное количество референсных последовательностей, а для участка *RPB1* значительно меньше; при этом *RPB1* и *RPB2* достаточно трудны для амплификации, в отличие от ITS, *BenA* и *CaM*. При разделении семейства *Trichocomaceae* были использованы участки *Tsr1* и *Cct8* (Houbbraken, Samson, 2011), по которым доступны последовательности и для некоторых видов *Talaromyces*, вероятно, их тоже можно использовать для идентификации видов, но количество последовательностей доступных для сравнения крайне мало.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Количество видов рода *Talaromyces* за последнее десятилетие выросло более чем вдвое, достигнув в 2023 г. 198 видов, при этом значительная часть новых видов была описана из стран Азии. За это время произошла смена подходов в работе от морфологического через молекулярный к полифазному, который теперь является “золотым стандартом” для описания новых видов грибов, при этом для видовой идентификации ключевой стала процедура ДНК-штрихкодирования. Однако короткие последовательности ДНК не всегда информативны, и часто идентифицировать виды достаточно сложно. На это есть несколько причин: используемые генетические участки имеют недостаточную разрешающую способность, в общедоступных базах данных для сравнения отсутствуют нужные референсные последовательности, исследуемый вид является частью видового комплекса.

При обширном количестве макроморфологических признаков, очень варьирующих даже в пределах одного вида, наблюдается крайне скудное разнообразие микроморфологических признаков, что также не способствует простой идентификации

видов *Talaromyces*. Выходом из этой ситуации может стать использование полифазного подхода, но соблюдать полные рекомендации, одновременно исследуя морфологические признаки, проводя молекулярную идентификацию и выявляя профиль вторичных метаболитов, — крайне ресурсоемкая задача. Поэтому часто на первое место при идентификации и описании новых видов *Talaromyces* выходит процедура ДНК-штрихкодирования как наиболее простой и точный метод. Этому способствует и большое количество накопленных последовательностей ДНК в общедоступных базах данных. Для ключевых, достаточно информативных и простых в амплификации генетических участков — универсального ITS и рекомендованного в качестве вторичного маркера *BenA* — таких последовательностей достаточно много.

Большая часть данных о новых видах сегодня поступает из стран Азии и Северной Америки, при этом по-прежнему остаются “белые пятна” в наших знаниях о разнообразии и распространении представителей рода *Talaromyces* в других регионах — как умеренного, так и тропического климата. Значительная часть видов *Talaromyces* известна из почвы, а описание новых видов происходит в последнее время с других, иногда не связанных с ней субстратов, в связи с чем при планировании работы следует учитывать этот факт. Все вышесказанное предполагает наличие высокого потенциала для описания новых видов, особенно на слабоизученных территориях. Таким образом, в будущем можно ожидать дальнейшего увеличения числа видов *Talaromyces*.

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300081-7. Составление базы данных поддержано программой Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (соглашение № 075-15-2021-1396).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Arx J.A. von A re-evaluation of the *Eurotiales*. *Persoonia*. 1987. V. 13 (3). P. 273–300.
- Barbosa R.N., Bezerra J.D.P., Souza-Motta C.M. et al. New *Penicillium* and *Talaromyces* species from honey, pollen and nests of stingless bees. *Antonie van Leeuwenhoek*. 2018. V. 111 (10). P. 1883–1912. <https://doi.org/10.1007/s10482-018-1081-1>
- Benjamin C.R. Ascocarps of *Aspergillus* and *Penicillium*. *Mycologia*. 1955. V. 47 (5). P. 669. <https://doi.org/10.2307/3755578>
- Berbee M.L., Yoshimura A., Sugiyama J. et al. Is *Penicillium* monophyletic? An evaluation of phylogeny in

- the family *Trichocomaceae* from 18S, 5.8S and ITS ribosomal DNA sequence data. *Mycologia*. 1995. V. 87 (2). P. 210. <https://doi.org/10.2307/3760907>
- Chen A.J., Sun B.D., Houbraken J. et al. New *Talaromyces* species from indoor environments in China. *Stud. Mycol.* 2016. V. 84 (1). P. 119–144. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2016.11.003>
- Crous P.W., Carnegie A.J., Wingfield M.J. et al. Fungal Planet description sheets: 868–950. *Persoonia*. 2019. V. 42. P. 291–473. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2019.42.11>
- Crous P.W., Cock A.W. de (eds). Centraalbureau voor Schimmelcultures. Fungal biodiversity. CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, Utrecht, 2009.
- Crous P.W., Wingfield M.J., Burgess T.I. et al. Fungal Planet description sheets: 469–557. *Persoonia*. 2016. V. 37 (1). P. 218–403. <https://doi.org/10.3767/003158516X694499>
- Crous P.W., Wingfield M.J., Burgess T.I. et al. Fungal Planet description sheets: 625–715. *Persoonia*. 2017. V. 40 (1). <https://doi.org/10.3767/persoonia.2017.39.11>
- Crous P.W., Wingfield M.J., Burgess T.I. et al. Fungal Planet description sheets: 716–784. *Persoonia*. 2018. V. 40 (1). P. 239–392. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2018.40.10>
- Crous P.W., Luangsa-ard J.J., Wingfield M.J. et al. Fungal Planet description sheets: 785–867. *Persoonia*. 2018. V. 41 (1). P. 238–417. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2018.41.12>
- Crous P.W., Wingfield M.J., Lombard L. et al. Fungal Planet description sheets: 951–1041. *Persoonia*. 2019. V. 43. P. 223–425. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2019.43.06>
- Crous P.W., Cowan D.A., Maggs-Kölling G. et al. Fungal Planet description sheets: 1112–1181. *Persoonia*. 2020. V. 45 (1). P. 251–409. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2020.45.10>
- Frisvad J.C., Filtenborg O., Samson R.A., et Stolk A.C. Chemotaxonomy of the genus *Talaromyces*. *Antonie van Leeuwenhoek*. 1990. V. 57 (3). P. 179–189. <https://doi.org/10.1007/BF00403953>
- Frisvad J.C., Yilmaz N., Thrane U. et al. *Talaromyces atroroseus*, a new species efficiently producing industrially relevant red pigments. *PLOS One*. 2013. V. 8 (12). P. e84102. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084102>
- Fujii T., Hoshino T., Inoue H. et al. Taxonomic revision of the cellulose-degrading fungus *Acremonium cellulolyticus* nomen nudum to *Talaromyces* based on phylogenetic analysis. *FEMS Microbiol. Letters*. 2014. V. 351 (1). P. 32–41. <https://doi.org/10.1111/1574-6968.12352>
- Gams W. Recent changes in fungal nomenclature and their impact on naming of microfungi. In: D.-W. Li (ed.). *Biology of Microfungi*. Springer International Publishing, N.Y. etc., pp. 7–23.
- Gannibal F.B. Polyphasic approach in fungal taxonomy. *Zhurnal obshchey biologii*. 2021. V. 82 (3). P. 175–187 (in Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0044459621020032>
- Glass N.L., Donaldson G.C. Development of primer sets designed for use with the PCR to amplify conserved genes from filamentous ascomycetes. *Appl. Environm. Microbiol.* 1995. V. 61 (4). P. 1323–1330. <https://doi.org/10.1128/aem.61.4.1323-1330.1995>
- Guerra Sierra B., Arteaga-Figueroa L., Sierra-Pelaéz S. et al. *Talaromyces santanderensis*: A new cadmium-tolerant fungus from cacao soils in Colombia. *J. Fungi*. 2022. V. 8 (10). P. 1042. <https://doi.org/10.3390/jof8101042>
- Guevara-Suarez M., Sutton D.A., Gené J. et al. Four new species of *Talaromyces* from clinical sources. *Mycoses*. 2017. V. 60 (10). P. 651–662. <https://doi.org/10.1111/myc.12640>
- Han P.-J., Sun J.-Q., Wang L. Two new sexual *Talaromyces* species discovered in estuary soil in China. *J. Fungi*. 2021. V. 8 (1). P. 36. <https://doi.org/10.3390/jof8010036>
- Hawksworth D.L., Crous P.W., Redhead S.A. et al. The Amsterdam declaration on fungal nomenclature. *IMA Fungus*. 2011. V. 2 (1). P. 105–112. <https://doi.org/10.5598/ima fungus.2011.02.01.14>
- Heredia G., Reyes M., Arias R. et al. *Talaromyces ocotl* sp. nov. and observations on *T. rotundus* from conifer forest soils of Veracruz State, Mexico. *Mycologia*. 2001. V. 93 (3). P. 528–540. <https://doi.org/10.1080/00275514.2001.12063185>
- Houbraken J., de Vries R.P., Samson R.A. Modern taxonomy of biotechnologically important *Aspergillus* and *Penicillium* species. *Adv. Appl. Microbiol.* 2014. V. 86. P. 199–249. <https://doi.org/10.1016/978-0-12-800262-9.00004-4>
- Houbraken J., Kocsubé S., Visagie C.M. et al. Classification of *Aspergillus*, *Penicillium*, *Talaromyces* and related genera (*Eurotiales*): An overview of families, genera, subgenera, sections, series and species. *Stud. Mycol.* 2020. V. 95. P. 5–169. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2020.05.002>
- Houbraken J., Samson R.A. Phylogeny of *Penicillium* and the segregation of *Trichocomaceae* into three families. *Stud. Mycol.* 2011. V. 70. P. 1–51. <https://doi.org/10.3114/sim.2011.70.01>
- Houbraken J., Spierenburg H., Frisvad J.C. *Rasamsonia*, a new genus comprising thermotolerant and thermophilic *Talaromyces* and *Geosmithia* species. *Antonie van Leeuwenhoek*. 2012. V. 101 (2). P. 403–421. <https://doi.org/10.1007/s10482-011-9647-1>
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2023. <http://www.indexfungorum.org/>. Accessed 10.06.2023.
- Jiang X.-Z., Yu Z.-D., Ruan Y.-M. et al. Three new species of *Talaromyces* sect. *Talaromyces* discovered from soil in China. *Scientific Reports*. 2018. V. 8 (1). P. 4932. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23370-x>

- Kirilenko T.S.* Key to soil ascomycetes. Kiev, Naukova dumka, 1978 (in Russ.).
- Klitgaard A., Iversen A., Andersen M.R. et al.* Aggressive dereplication using UHPLC–DAD–QTOF: screening extracts for up to 3000 fungal secondary metabolites. *Analyt. Bioanalyt. Chem.* 2014. V. 406 (7). P. 1933–1943. <https://doi.org/10.1007/s00216-013-7582-x>
- Kong H.* A new species of *Talaromyces*. *Mycosystema*. 1999. V. 18 (1). P. 9–11.
- LoBuglio K.F., Pitt J.I., Taylor J.W.* Phylogenetic analysis of two ribosomal DNA regions indicates multiple independent losses of a sexual *Talaromyces* state among asexual *Penicillium* species in subgenus *Biverticillium*. *Mycologia*. 1993. V. 85 (4). P. 592. <https://doi.org/10.2307/3760506>
- Lücking R., Aime M.C., Robbertse B. et al.* Unambiguous identification of fungi: where do we stand and how accurate and precise is fungal DNA barcoding? *IMA Fungus*. 2020. V. 11 (1). P. 14. <https://doi.org/10.1186/s43008-020-00033-z>
- Lund F.* Differentiating *Penicillium* species by detection of indole metabolites using a filter paper method. *Letters Appl. Microbiol.* 1995. V. 20 (4). P. 228–231. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.1995.tb00434.x>
- Malloch D., Cain R.* The *Trichocomataceae*: Ascomycetes with *Aspergillus*, *Paecilomyces*, and *Penicillium* imperfect states. *Can. J. Bot.* 1972. V. 50 (12). P. 2613–2628. <https://doi.org/10.1139/b72-335>
- Manoch L., Dethoup T., Yilmaz N. et al.* Two new *Talaromyces* species from soil in Thailand. *Mycoscience*. 2013. V. 54 (5). P. 335–342. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2012.12.002>
- Nguyen T.T.T., Frisvad J.C., Kirk P.M. et al.* Discovery and extrolite production of three new species of *Talaromyces* belonging to sections *Helici* and *Purpurei* from freshwater in Korea. *J. Fungi*. 2021. V. 7 (9). P. 722. <https://doi.org/10.3390/jof7090722>
- Nuankaew S., Chuaseeharonnachai C., Preedanon S. et al.* Two novel species of *Talaromyces* discovered in a karst cave in the Satun UNESCO global geopark of Southern Thailand. *J. Fungi*. 2022. V. 8 (8). P. 825. <https://doi.org/10.3390/jof8080825>
- Ogawa H., Yoshimura A., Sugiyama J.* Polyphyletic origins of species of the anamorphic genus *Geosmithia* and the relationships of the cleistothecial genera: Evidence from 18S, 5S and 28S rDNA sequence analyses. *Mycologia*. 1997. V. 89 (5). P. 756. <https://doi.org/10.2307/3761132>
- Paloi S., Luangsa-ard J.J., Mhuantong W. et al.* Intragenomic variation in nuclear ribosomal markers and its implication in species delimitation, identification and barcoding in fungi. *Fungal Biol. Rev.* 2022. V. 42. P. 1–33. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2022.04.002>
- Peterson S.W., Jurjević Ž.* *Talaromyces columbinus* sp. nov., and genealogical concordance analysis in *Talaromyces* clade 2a. *PLOS One*. 2013. V. 8 (10). P. e78084. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078084>
- Peterson S.W., Jurjević Ž.* New species of *Talaromyces* isolated from maize, indoor air, and other substrates. *Mycologia*. 2017. P. 1–20. <https://doi.org/10.1080/00275514.2017.1369339>
- Peterson S.W., Jurjević Ž.* The *Talaromyces pinophilus* species complex. *Fungal Biology*. 2019. V. 123 (10). P. 745–762. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2019.06.007>
- Pitt J.* The genus *Penicillium* and its teleomorphic states *Eupenicillium* and *Talaromyces*. Academic Press, L., 1980.
- Pruksaphon K., Nosanchuk J.D., Ratanabanangkoon K. et al.* *Talaromyces marneffei* infection: virulence, intracellular lifestyle and host defense mechanisms. *J. Fungi*. 2022. V. 8 (2). P. 200. <https://doi.org/10.3390/jof8020200>
- Pyrrri I., Visagie C.M., Soccio P. et al.* Re-evaluation of the taxonomy of *Talaromyces minioluteus*. *J. Fungi*. 2021. V. 7 (11). P. 993. <https://doi.org/10.3390/jof7110993>
- Rajeshkumar K.C., Yilmaz N., Marathe S.D. et al.* Morphology and multigene phylogeny of *Talaromyces amyrossmaniae*, a new synnematosus species belonging to the section *Trachyspermi* from India. *MycoKeys*. 2019. V. 45. P. 41–56. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.45.32549>
- Rodríguez-Andrade E., Stehigel A.M., Terrab A. et al.* Diversity of xerotolerant and xerophilic fungi in honey. *IMA Fungus*. 2019. V. 10 (1). P. 20. <https://doi.org/10.1186/s43008-019-0021-7>
- Romero S.M., Romero A.I., Barrera V. et al.* *Talaromyces systylus*, a new synnematosus species from Argentinean semi-arid soil. *Nova Hedwigia*. 2016. V. 102 (1–2). P. 241–256. https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2015/0306
- Samson R.A., Pitt J.I.* (eds). Integration of modern taxonomic methods for *Penicillium* and *Aspergillus* classification. N.Y., CRC Press, 2000. <https://doi.org/10.1201/9781482284188>
- Samson R.A., Visagie C.M., Houbraken J. et al.* Phylogeny, identification and nomenclature of the genus *Aspergillus*. *Stud. Mycol.* 2014. V. 78 (1). P. 141–173. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.07.004>
- Samson R.A., Yilmaz N., Houbraken J. et al.* Phylogeny and nomenclature of the genus *Talaromyces* and taxa accommodated in *Penicillium* subgenus *Biverticillium*. *Stud. Mycol.* 2011. V. 70. P. 159–183. <https://doi.org/10.3114/sim.2011.70.04>
- Samson R., Abdel-Fattah H.* A new species of *Talaromyces* and a discussion of some recently described taxa. *Persoonia*. 1978. V. 9 (4). P. 501–504.
- Sang H., An T.-J., Kim C.S. et al.* Two novel *Talaromyces* species isolated from medicinal crops in Korea. *J. Microbiol.* 2013. V. 51 (5). P. 704–708. <https://doi.org/10.1007/s12275-013-3361-9>
- Schoch C.L., Seifert K.A., Huhndorf S. et al.* Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *PNAS*.

2012. V. 109 (16). P. 6241–6246.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1117018109>
- Segretain G. *Penicillium marneffei* n. sp., agent d'une mycose du système réticulo-endothélial. Mycopathologia et Mycologia Applicata. 1959. V. 11 (4). P. 327–353.
<https://doi.org/10.1007/BF02089507>
- Stalpers J.A. A revision of the genus *Sporotrichum*. Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn, 1984.
- Stolk A.C. The genus *Talaromyces*: studies on *Talaromyces* and related genera II. Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn, 1972.
- Stolk A.C., Samson R. Studies on *Talaromyces* and related genera I. *Hamigera* gen. nov. and *Byssochlamys*. Undefined. 1971.
- Su L., Niu Y.-C. Multilocus phylogenetic analysis of *Talaromyces* species isolated from cucurbit plants in China and description of two new species, *T. cucurbitiradicus* and *T. endophyticus*. Mycologia. 2018. V. 110 (2). P. 375–386.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1432221>
- Subrahmanyam A., Gopalkrishnan K.S. Notes on thermophilic fungi. Indian Botanical Reporter. 1984. P. 33–36.
- Sun B.-D., Chen A.J., Houbraken J. et al. New section and species in *Talaromyces*. MycoKeys. 2020. V. 68. P. 75–113.
<https://doi.org/10.3897/mycokeys.68.52092>
- Sun X.-R., Xu M.-Y., Kong W.-L. et al. Fine identification and classification of a novel beneficial *Talaromyces* fungal species from Masson Pine rhizosphere soil. J. Fungi. 2022. V. 8 (2). P. 155.
<https://doi.org/10.3390/jof8020155>
- Takada M., Udagawa S. A new species of heterothallic *Talaromyces*. A new species of heterothallic *Talaromyces*. 1988. V. 31 (2). P. 417–425.
- Takada M., Udagawa S. *Talaromyces indigoticus*, a new species from soil. Mycotaxon. 1993. V. 46. P. 129–134.
- Taylor J.W., Jacobson D.J., Kroken S. et al. Phylogenetic species recognition and species concepts in Fungi. Fungal Genetics Biol. 2000. V. 31 (1). P. 21–32.
<https://doi.org/10.1006/fgbi.2000.1228>
- Tekpinar A.D., Kalmer A. Utility of various molecular markers in fungal identification and phylogeny. Nova Hedwigia. 2019. V. 109 (1–2). P. 187–224.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2019/0528
- Tian J. *Talaromyces peaticola* (Aspergillaceae, Eurotiales), a new species from the Zoige wetlands, China. Stud. Fungi. 2021. V. 6 (1). P. 391–399.
<https://doi.org/10.5943/sif/6/1/29>
- Trovão J., Soares F., Tiago I. et al. *Talaromyces saxoxalicus* sp. nov., isolated from the limestone walls of the Old Cathedral of Coimbra, Portugal. Int. J. Systematic Evolutionary Microbiol. 2021. V. 71 (12).
<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.005175>
- Tsang C.-C., Tang J.Y.M., Lau S.K. et al. Taxonomy and evolution of *Aspergillus*, *Penicillium* and *Talaromyces* in the omics era — Past, present and future. Computational and Structural Biotechnology J. 2018. V. 16. P. 197–210. <https://doi.org/10.1016/j.csbj.2018.05.003>
- Tzean S.S., Chen J.L., Shiu S.H. *Talaromyces unicus* sp. nov. from Taiwan. Mycologia. 1992. V. 84 (5). P. 739–749.
<https://doi.org/10.1080/00275514.1992.12026200>
- Udagawa S. Three new species of *Talaromyces* from Nepal. Mycotaxon. 1993. V. 48. P. 141–156.
- Udagawa S., Suzuki S. *Talaromyces spectabilis*, a new species of food-borne ascomycetes. Mycotaxon. 1994. V. 50. P. 81–88.
- Udagawa S., Uchiyama S., Kamiya S. *Talaromyces lagunensis*, a new species from Philippine soil. Mycoscience. 1994. V. 35 (4). P. 403–407.
<https://doi.org/10.1007/BF02268513>
- Varriale S., Houbraken J., Granchi Z. et al. *Talaromyces borbonicus*, sp. nov., a novel fungus from biodegraded *Arundo donax* with potential abilities in lignocellulose conversion. Mycologia. 2018. V. 110 (2). P. 316–324.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1456835>
- Visagie C.M., Hirooka Y., Tanney J.B. et al. *Aspergillus*, *Penicillium* and *Talaromyces* isolated from house dust samples collected around the world. Stud. Mycol. 2014. V. 78 (1). P. 63–139.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.07.002>
- Visagie C.M., Houbraken J., Frisvad J.C. et al. Identification and nomenclature of the genus *Penicillium*. Stud. Mycol. 2014. V. 78 (1). P. 343–371.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.09.001>
- Visagie C.M., Jacobs K. Three new additions to the genus *Talaromyces* isolated from Atlantis sandveld fynbos soils. Persoonia. 2012. V. 28 (1). P. 14–24.
<https://doi.org/10.3767/003158512X632455>
- Visagie C.M., Llimona X., Vila J. et al. Phylogenetic relationships and the newly discovered sexual state of *Talaromyces flavovirens*, comb. nov. Mycotaxon. 2013. V. 122 (1). P. 399–411.
<https://doi.org/10.5248/122.399>
- Visagie C.M., Yilmaz N., Frisvad J.C. et al. Five new *Talaromyces* species with ampulliform-like phialides and globose rough walled conidia resembling *T. verruculosus*. Mycoscience. 2015. V. 56 (5). P. 486–502.
<https://doi.org/10.1016/j.myc.2015.02.005>
- Vu D., Groenewald M., De Vries M. et al. Large-scale generation and analysis of filamentous fungal DNA barcodes boosts coverage for kingdom fungi and reveals thresholds for fungal species and higher taxon delimitation. Stud. Mycol. 2019. V. 92 (1). P. 135–154.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2018.05.001>
- Wang L., Zhuang W.-Y. Phylogenetic analyses of penicillia based on partial calmodulin gene sequences. BioSystems. 2007. V. 88 (1–2). P. 113–126.
<https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2006.04.008>
- Wang Q.-M., Zhang Y.-H., Wang B. et al. *Talaromyces neofusisporus* and *T. qii*, two new species of section *Talaromyces* isolated from plant leaves in Tibet, China. Scientific Rep. 2016. V. 6 (1). P. 18622.
<https://doi.org/10.1038/srep18622>
- Wang X.-C., Chen K., Qin W.-T. et al. *Talaromyces heiheensis* and *T. mangshanicus*, two new species from

- China. Mycol. Progress. 2017. V. 16 (1). P. 73–81. <https://doi.org/10.1007/s11557-016-1251-3>
- Wang X.-C., Chen K., Xia Y.-W. et al. A new species of *Talaromyces* (*Trichocomaceae*) from the Xisha Islands, Hainan, China. Phytotaxa. 2016. V. 267 (3). P. 187. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.267.3.2>
- Wang X.-C., Zhuang W.-Y. New species of *Talaromyces* (*Trichocomaceae*, *Eurotiales*) from Southwestern China. J. Fungi. 2022. V. 8 (7). P. 647. <https://doi.org/10.3390/jof8070647>
- Wei S., Xu X., Wang L. Four new species of *Talaromyces* section *Talaromyces* discovered in China. Mycologia. 2021. V. 113 (2). P. 492–508. <https://doi.org/10.1080/00275514.2020.1853457>
- Wijayawardene N., Hyde K., Dai D. et al. Outline of Fungi and fungus-like taxa — 2021. Mycosphere. 2022. V. 13 (1). P. 53–453. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/13/1/2>
- Yaguchi T., Imai S., Udagawa S. *Talaromyces helicus* var. *boninensis*, a new variety from Japanese soil. Trans. Mycol. Soc. Japan. 1992. V. 33. P. 511–515.
- Yaguchi T., Miyadoh S., Udagawa S. Two new species of *Talaromyces* from soil. Trans. Mycol. Soc. Japan. 1993a. V. 34 (2). P. 245–254.
- Yaguchi T., Miyadoh S., Udagawa S.I. *Talaromyces barcinensis*, new species a new soil ascomycete. Trans. Mycol. Soc. Japan. 1993b. V. 34 (1). P. 15–19.
- Yaguchi T., Someya A., Miyadoh S. et al. A new variety of *Talaromyces wortmannii* and some observation on *Talaromyces assiutensis*. Mycoscience. 1994. V. 35 (1). P. 63–68. <https://doi.org/10.1007/BF02268530>
- Yaguchi T., Someya A., Udagawa S. Two new species of *Talaromyces* from Taiwan and Japan. Mycoscience. 1994. V. 35 (3). P. 249–255. <https://doi.org/10.1007/BF02268446>
- Yaguchi T., Someya A., Udagawa S. New and rare microfungi from the island of Hachijo-jima. 1996a. V. 37 (2). P. 157–162.
- Yaguchi T., Someya A., Udagawa S. A reappraisal of intrageneric classification of *Talaromyces* based on the ubiquinone systems. Mycoscience. 1996b. V. 37 (1). P. 55–60.
- Yaguchi T., Someya A., Udagawa S. *Talaromyces euchlorocarpus*, a new species from soil. Mycoscience. 1999. V. 40 (2). P. 133–136. <https://doi.org/10.1007/BF02464291>
- Yilmaz N., Houbraken J., Hoekstra E.S. et al. Delimitation and characterisation of *Talaromyces purpurogenus* and related species. Persoonia. 2012. V. 29 (1). P. 39–54. <https://doi.org/10.3767/003158512X659500>
- Yilmaz N., López-Quintero C.A., Vasco-Palacios A.M. et al. Four novel *Talaromyces* species isolated from leaf litter from Colombian Amazon rain forests. Mycol. Progress. 2016. V. 15 (10–11). P. 1041–1056. <https://doi.org/10.1007/s11557-016-1227-3>
- Yilmaz N., Visagie C.M., Frisvad J.C. et al. Taxonomic re-evaluation of species in *Talaromyces* section *Islandici*, using a polyphasic approach. Persoonia. 2016. V. 36 (1). P. 37–56. <https://doi.org/10.3767/003158516X688270>
- Yilmaz N., Visagie C.M., Houbraken J. et al. Polyphasic taxonomy of the genus *Talaromyces*. Stud. Mycol. 2014. V. 78. P. 175–341. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.08.001>
- You Y.-H., Aktaruzzaman M., Heo I. et al. *Talaromyces halophytorum* sp. nov. isolated from roots of *Limonium tetragonum* in Korea. Mycobiology. 2020. V. 48 (2). P. 133–138. <https://doi.org/10.1080/12298093.2020.1723389>
- Zhang Z., Li X., Chen W. et al. Culturable fungi from urban soils in China II, with the description of 18 novel species in *Ascomycota* (*Dothideomycetes*, *Eurotiomycetes*, *Leotiomycetes* and *Sordariomycetes*). MycoKeys. 2023. V. 98. P. 167–220. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.98.102816>
- Zhang Z.-K., Wang X.-C., Zhuang W.-Y. et al. New Species of *Talaromyces* (*Fungi*) isolated from soil in Southwestern China. Biology. 2021. V. 10 (8). P. 745. <https://doi.org/10.3390/biology10080745>
- Ганнибал Ф.Б. (Gannibal) Полифазный подход в таксономии грибов // Журнал общей биологии. 2021. Т. 82. № 3. С. 175–187.
- Кириленко Т.С. (Kirilenko) Определитель почвенных сумчатых грибов. Киев: Наукова думка, 1978. 263 с.

Modern taxonomy and approaches to the identification of the genus *Talaromyces* (*Trichocomaceae*, *Eurotiales*)

E.A. Antonov^{a,b,c,#}, A.V. Aleksandrova^{a,b,##}, and I.I. Antonova^a

^a *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

^b *Joint Vietnam-Russian Tropical Research and Technological Center, Hanoi, Vietnam*

^c *Kurchatov Institute National Research Center, Moscow, Russia*

[#]*e-mail: AntonovEA@my.msu.ru*

^{##}*e-mail: alina-alex2011@yandex.ru*

Talaromyces is a monophyletic genus of microscopic fungi which contain a large number of species, including clinically and biotechnologically significant ones. Since 2011 when species of *Penicillium* subg. *Biverticillium* were transferred to a *Talaromyces*, interest in the genus has grown significantly, a large number of new species have been described from various regions, especially Asia and North America. According to the generalized literature data on the 2023 year a genus *Talaromyces* have a 198 species. This paper provides an overview of the history and changes in the genus system, discusses the difficulties in identifying both using morphological and molecular characters, and gives information about genetic regions that are most convenient for the DNA barcoding procedure. Separately, provides a data about regions and substrates.

Keywords: genetic regions, species identification, *Talaromyces*, taxonomic changes