

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Антонов Евгений Андреевич

Микромицеты *Talaromyces* С.Р. Венг.: видовое
богатство в новых границах рода

Специальность 1.5.18 – микология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н. Александрова А. В.

Москва – 2024

Оглавление

1. Введение	3
2. Обзор литературы.....	8
2.1 Семейство Trichocomaceae E. Fisch. (sensu stricto)	8
2.2 Род <i>Dendrosphaera</i>	9
2.3 Род <i>Trichocoma</i>	10
2.4 Рода <i>Rasamsonia</i> , <i>Sagenomella</i>	11
2.5 Род <i>Thermomyces</i>	13
2.6 Рода <i>Acidotalaromyces</i> и <i>Ascospirella</i>	14
2.7 Род <i>Talaromyces</i>	14
3. Материалы и методы.....	34
3.1 Коллекционные штаммы	34
3.2 Оборудование и материалы для работы с коллекционными штаммами микровицетов	35
3.3 Выделение, амплификация, электрофорез и секвенирование ДНК.....	36
3.4 Филогенетический анализ	42
4. Результаты и обсуждение.....	44
4.1 Морфологическое описание	45
4.2 Молекулярная верификация	86
4.3 Частота встречаемости.....	92
5. Заключение	96
6. Выводы	96
7. Список литературы.....	100
8. Приложения	119
8.1 Список использованных сокращений	119
8.2 Список штаммов, использованных в работе.....	120
8.3 Список последовательностей ДНК, депонированных в GenBank по участку гена бета-тубулина (BenA).	126
8.4 Список последовательностей ДНК по участку гена бета-тубулина (BenA) потенциально новых видов <i>Talaromyces</i>	130
8.5 Список последовательностей ДНК из базы данных GenBank, использованных для реконструкции филогенетического древа.....	132
9. Список опубликованных работ	139

1. Введение

Актуальность темы исследования и степень разработанности. 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 другие. 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 мультикопийных генов, которая в некоторых случаях может превышать межвидовую изменчивость (особенно это проблематично для видовых комплексов), что затрудняет идентификацию видов (Paloj et al., 2022). Вторичные ДНК-штрихкоды – в основном белок кодирующие участки (например, TEF1- α , RPB1, RPB2, β -tubulin, CaM), всё чаще внедряются для идентификации внутривидовых 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 года 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 грибов достаточно легко образуют анаморфное спороношение (и редко или никогда – телеоморфное), что было удобно для создания системы идентификации на основе морфологических признаков. 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 в семействе Trichosomaceae, а особенно положению и внутривидовой структуре рода *Talaromyces* – крупнейшего (86,4% видов семейства) и наиболее значимого рода.

Максимального разнообразия род *Talaromyces* достигает в тропических регионах, откуда было описано множество новых видов в последние годы (таблица 2.7.2-3). Изучение видового разнообразия микромицетов какой-либо территории невозможно без создания коллекции культур, а в последнее время и филогенетических исследований в связи с увеличивающимся количеством описаний видов-двойников со сходной или одинаковой морфологией. При этом идентификация на основе фенотипических признаков остается сложной задачей, поскольку изменчивость фенотипических признаков высока и частично перекрывается между видами.

Анализ литературы показал, что с 2012 года по 1-е полугодие 2024 года было описано 131 новый вид *Talaromyces*, которые на сегодняшний день составляют более половины числа видов рода (известно 205 видов *Talaromyces*). Больше всего новых видов (53), было описано из Восточной Азии (Китай, Монголия, Япония, Республика Корея, КНДР), где сегодня ведется наиболее интенсивная работа, а из Юго-Восточной Азии (Вьетнам, Таиланд, Мьянма, Камбоджа, Лаос, Индонезия, Филиппины, Малайзия и др.) за эти годы описано всего 4 вида. Исходя из этого была поставлена цель работы.

Цель работы: провести ревизию доступных культур грибов рода *Talaromyces*, используя комплексный подход, включающий морфологический и молекулярно-генетический методы.

Задачи работы:

1. Создать базу данных по видовому разнообразию и распространению видов рода *Talaromyces* на основе анализа литературных данных и оригинальных материалов.
2. Провести верификацию коллекционных штаммов рода *Talaromyces* с использованием молекулярных и культурально-морфологических критериев.
3. Пополнить коллекцию культур рода *Talaromyces* новыми сборами из Вьетнама. Оценить распространенность и субстратную приуроченность видов *Talaromyces* во Вьетнаме.
4. Провести филогенетический анализ видов рода *Talaromyces* с использованием полученных в ходе работы последовательностей ДНК и референсных последовательностей из базы данных GenBank.

Список сокращений приведен в [приложении 8.1](#). Авторы таксонов, названия которых использованы в работе, приведены в [приложении 8.2](#), таблице 2.7.2-2 и в таблице 4-1, в тексте, при первом упоминании, они не указаны. Нумерация таблиц и рисунков связана с нумерацией раздела: сначала указывается номер раздела, затем через «дефис» номер. Например, таблица номер 2 из раздела 4 будет указана как «таблица 4-2».

Объект исследования. Микроскопические грибы рода *Talaromyces* (Ascomycota, Trichosomaceae) из коллекции кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ и собственных сборов из Вьетнама.

Научная новизна. Данная работа – важный шаг в понимании реального видового богатства рода *Talaromyces*. Проведен подсчет общего количества описанных видов рода в мире, проанализирована их субстратная приуроченность. Впервые было проведено исследование с использованием комплексного подхода с применением классических и современных методов идентификации и верификации видов рода *Talaromyces* в таких малоизученных регионах как Россия и Вьетнам, для которых были получены первые последовательности ДНК. Основной акцент в работе сделан на молекулярной верификации и анализе ДНК-штрихкодов, как для пересмотра разнообразия рода *Talaromyces*, так и для пополнения общедоступных баз данных. Значительно расширены списки известных видов *Talaromyces* для исследованных территорий, большинство видов в этих регионах ранее не были отмечены – для России стали новыми 13 видов, а для Вьетнама 19 видов, также выявлены потенциально новые виды и секция внутри рода.

Теоретическая и практическая значимость работы. Во время исследования было проанализировано и верифицировано 176 штаммов из коллекции кафедры микологии и альгологии с использованием морфологических и молекулярно-генетических методов, отработана методика идентификации видов рода *Talaromyces*. Коллекция пополнена 45 штаммами (15 видами) из Вьетнама. Для 165 штаммов получены ДНК-штрихкоды по участку гена бета-тубулина (BenA). Проведен анализ молекулярной филогении (отдельно для *Talaromyces* sect. *Talaromyces* и отдельно для видов *Talaromyces* из других секций) на основе 165 оригинальных и 151 референсных последовательностей ДНК.

Показано, что реальное разнообразие рода *Talaromyces*, выявляемое с применением молекулярной систематики значительно выше, чем при использовании только морфологических признаков. Выявлено 15 видов *Talaromyces*, являющихся потенциально новыми для науки видами, из которых 1 вид, потенциально может принадлежать новой секции рода *Talaromyces*. Проанализирована частота встречаемости и субстратная

приуроченность, выявлены как типичные и широко распространённые, так и редкие виды *Talaromyces*. Составлена литературная база данных по всем представителям рода *Talaromyces*, и база данных ДНК-штрихкодов. Последовательности ДНК, полученные в ходе работы депонированы в базу данных GenBank и внесут значительный вклад при изучении территории России и Вьетнама.

Методология и методы исследования. В исследовании использованы как классические методы для работы с микроскопическими грибами: почвенный посев, выделение чистых культур на питательные среды, световая микроскопия, так и современные методы для получения ДНК-штрихкодов: выделение ДНК, полимеразно-цепная реакция (ПЦР), секвенирование. Для обработки полученных последовательностей ДНК использованы методы компьютерного анализа: поиск сходных нуклеотидных последовательностей и филогенетический анализ.

Положения, выносимые на защиту:

1. Видовое разнообразие рода *Talaromyces* очень высоко и, на данный момент, в значительной степени не выявлено.
2. Только культурально-морфологические критерии не позволяют достоверно определять виды данного рода.
3. Для рутинной идентификации штаммов рода *Talaromyces*, в дополнение к морфологии, может быть использована последовательность ДНК гена бета-тубулина (*BenA*) в качестве единственного ДНК-штрихкода.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность полученных результатов обеспечивается выбором как классических, так и современных методик исследования, большим объемом полученных данных. В работе использован точный метод ДНК-штрихкодирования и филогенетический анализ для выявления родственных связей и подтверждения таксономической принадлежности.

Результаты исследования представлены на заседании кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ и 2 конференциях: Всероссийская конференция с международным участием «Микология и альгология в России. XX – XXI век: смена парадигм» (Москва, 2018) и изучение микроскопических культивируемых грибов в национальных парках Вьетнама (Москва, 2020). *Talaromyces pratensis* IBPPM RAS 664 протестированный на возможность использовать полиэтилентерефталат (Позднякова и др., 2022), четыре штамма рода *Talaromyces* из эксперимента SIRIUS-19 (Kalechits et al., 2022), а так же штаммы из нацпарка Бузямап (Антонова и др., 2024) были идентифицированы автором.

Личный вклад автора. Личный вклад автора присутствует на каждом этапе выполнения диссертации и заключается в постановке задач, планировании и проведении исследования, разработке методик, работе с коллекцией, выделении чистых культур *Talaromyces* из природных субстратов, полученных в ходе двух полевых экспедиций во Вьетнам, видовой идентификации этих культур (с использованием морфологических и молекулярно-генетических методов), закладке на хранение, обработке и обобщении полученных результатов, создании из них баз данных. Автор самостоятельно провел все этапы по работе с ДНК (выделение, ПЦР, электрофорез), кроме секвенирования, а также обработку данных секвенирования, филогенетический анализ и последующее депонирование в GenBank. Автором подготовлены к публикации статьи и тезисы по результатам работы.

Публикации по теме диссертации. По материалам диссертации опубликовано 4 статьи в рецензируемых журналах, которые индексируются в международных базах данных Scopus и Web of Science.

Благодарности. Выражаю особую благодарность своему научному руководителю, Александровой Алине Витальевне за всестороннюю помощь и обучение на всех этапах работы. Благодарю сотрудников кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ за ценные замечания и комментарии к диссертации, сотрудников Тропического центра за организацию экспедиций, помощь в сборе образцов и ознакомление с природой Вьетнама. Я благодарю всех моих друзей и близких за поддержку на всём протяжении работы.

2. Обзор литературы

Во время проведения работы создана база данных (в формате онлайн-таблицы), которая содержит структурированную информацию из более чем сотни публикаций. Собраны данные о текущем названии вида, смене названия или присвоении новой комбинации, стране и регионе происхождения при первоописании, указан год описания и субстраты, на котором вид был обнаружен. На данный момент в таблице содержится информация о 205 признанных видов микромицетов из рода *Talaromyces*.

Благодаря данной таблице стало возможным отследить столь динамичные изменения, происходящие с этим родом, подсчитать реальное видовое разнообразие и выявить как хорошо изученные регионы, так и те регионы, которые по-прежнему остающиеся «белыми пятнами» и ждут своего исследователя. Практически все нижеследующие таблицы в этом обзоре созданы на основе этой базы данных.

2.1 Семейство Trichocomaceae E. Fisch. (sensu stricto)

В 1897 году швейцарский миколог Эдуард Фишер основал новое семейство Trichocomaceae для аскомицетов, продуцирующих сумки в плотных щётко-подобных (brush-like) плодовых телах, куда включил *Trichocoma paradoxa* Jungh. в качестве типового вида (Fischer, 1897). Классификация этого семейства была изучена с использованием фенотипических признаков, в него были перенесены виды, образующие плодовые тела, ранее включенные в *Penicillium* и *Aspergillus* (Malloch, Cain, 1972a).

В 1952 году было обнаружено, что несмотря на свои крупные и необычные плодовые тела, анаморфа *T. paradoxa* имеет много общего с анаморфами родов *Aspergillus* и *Penicillium*. Выращенная в чистой культуре анаморфа *T. paradoxa* по строению была типичным представителем *Penicillium* subgenus *Biverticillium*. Кроме того, было показано, что аскоспоры *T. paradoxa* почти идентичны таковым у *Talaromyces luteus* (Zukal) C.R. Benj. (сейчас *Ascospirella lutea* (Zukal) Houbraken, Frisvad & Samson) и так же является членом семейства Trichocomaceae (Kominami et al., 1952; Houbraken et al., 2020a). В 1955 году был описан род *Talaromyces* (Benjamin, 1955), куда были переведены виды *Penicillium* из серии "*Penicillium luteum*", имеющие рыхлые, желтоватые и беловатые плодовые тела (Malloch, Cain, 1972b). Эти исследования включали только телеоморфные рода, так как исходно семейство Trichocomaceae основано на телеоморфном роде *Trichocoma* и было неприменимо к анаморфным родам.

К 1986 году в семействе Trichocomaceae насчитывалось уже 23 рода, которые были выделены на основе наличия и строения плодовых тел, с которыми были связаны так же 9 анаморфных родов, основными из которых были *Penicillium*, *Aspergillus* и *Paecilomyces*, и

как было отмечено, Trichosomaceae стало семейством, в котором виды с бесполом размножением наблюдались чаще, чем виды, размножающиеся половым путем (Malloch, 1986). Тогда же была предпринята первая попытка понять состав и границы семейства Trichosomaceae, когда на основе фенотипических признаков были выделены подсемейства (subfamilies) Dichlaenoidae и Trichosomoideae. Подсемейство Trichosomoideae включило телеоморфные рода *Byssochlamys*, *Dendrosphaera*, *Sagenoma*, *Talaromyces*, *Trichocoma* для которых были показаны анаморфные рода *Penicillium* и *Paecilomyces* (Malloch, 1986).

Позже, в 2000 году, был опубликован обширный список для семейства Trichosomaceae, куда включено 28 родов и 617 видов, большую часть из которых по-прежнему составляли представители родов *Penicillium* (225 видов) и *Aspergillus* (182 вида). Так же на тот момент было известно всего 24 вида *Talaromyces*, самого крупного сегодня рода в семействе (Pitt et al., 2000).

Семейство Trichosomaceae в современном его представлении было сформировано в 2011 году по результатам мультигенного филогенетического анализа с использованием последовательностей генов RPB1 и RPB2, а также Tsr1 и Cct8, предложенных для разрешения на уровне семейств. Это позволило разделить Trichosomaceae три отдельных семейства: Aspergillaceae, Trichosomaceae (sensu stricto) и Thermoascaceae. Trichosomaceae sensu stricto на тот момент включило в себя 6 родов: *Dendrosphaera*, *Rasamsonia*, *Sagenomella*, *Talaromyces*, *Thermomyces*, *Trichocoma* (Houbraken and Samson, 2011). В 2020 году в семейство были добавлены два новых монотипных рода: *Acidotalaromyces* и *Ascospirella* (Houbraken et al., 2020a).

Таким образом, семейство Trichosomaceae на 2024 год включает в себя 8 родов и 237 видов. Самым крупным и наиболее изученным родом является *Talaromyces* (205 видов). Четыре рода: *Dendrosphaera*, *Trichocoma*, *Acidotalaromyces*, *Ascospirella* являются монотипными, а оставшиеся три рода *Rasamsonia*, *Sagenomella*, *Thermomyces* содержат 14, 10 и 4 вида соответственно. В дальнейших разделах рассмотрена краткая история каждого рода, особое внимание уделено роду *Talaromyces* – как наиболее крупному и значимому роду семейства.

2.2 Род *Dendrosphaera*

Вид *Dendrosphaera eberhardtii* впервые был описан в 1907 году, французским микологом Нарциссом Теофилом Патуйяром, по материалам, собранным Филиппом Альбертом Эберхардтом во время миссии по изучению природы Индокитая на территории Тонкина и Аннама (бывшие протектораты Франции в северном Вьетнаме), где им был

собран типовой образец в окрестностях Далата, названный Нарциссом Патуйяром в его честь (Patouillard, 1907).

Строма *Dendrosphaera eberhardtii* крупная, 3-17 см в высоту и 3-6 мм в толщину и имеет древовидную форму. На концах «веточек» располагаются бокаловидные головки плодовых тел покрытым перидием, с глебой и множеством 8-ми споровых сумок внутри. После созревания аскоспор оболочка плодового тела разрывается, и споровая масса вместе с разрыхляющими гифами-нитьями выходит наружу. Необычно, что после созревания и растворения оболочки сумки, аскоспоры остаются в окружении тонких гиф глебы, которые впоследствии образуют плотную оболочку, или псевдоэкзоспориум, охватывающий каждую отдельную спору (Voedijn, 1935). Обобщив разрозненные данные по экологии и распространению *Dendrosphaera eberhardtii*, японский миколог Ёсио Кобаяси выявил, что гриб встречается эпизодически в тропических лесах Юго-Восточной Азии, от Индонезии до островов Окинавы. Так же ему, предположительно, удалось получить бивертициллитную *Penicillium*-подобную анаморфу из ткани незрелого плодового тела, однако в дальнейшем это никому не удалось повторить (Kobayasi, Yokooyama, 1981; Malloch, 1986).

Такие нетипичные микро- и макроморфологические признаки не могли не вызвать споров у систематиков по поводу таксономической принадлежности этого вида. Дэвид Маллох в своей работе включил *Dendrosphaera eberhardtii* и родственный ему *Trichocoma paradoxa* в семейство Trichosomaceae, предположив, что *Trichocoma* и *Dendrosphaera*, являются относительно примитивными представителями семейства из-за своей структурной сложности и размножения только половым путем (Malloch, 1986).

Несмотря на свою необычную морфологию и относительно крупные размеры, *Dendrosphaera eberhardtii* – близкий родственник хорошо известных грибов из родов *Aspergillus*, *Penicillium* и *Talaromyces*. Сегодня род *Dendrosphaera*, с единственным видом *Dendrosphaera eberhardtii*, включен в семейство Trichosomaceae (Houbraken and Samson, 2011), однако последовательностей ДНК в общедоступных базах данных, которые могут однозначно подтвердить таксономическое положение вида, до сих пор нет. Данный гриб по-прежнему остается малоизученным, в первую очередь в связи со сложностью или невозможностью получения культуры в лабораторных условиях.

2.3 Род *Trichocoma*

Trichocoma – ещё один необычный монотипный род из семейства Trichosomaceae. Вид *Trichocoma paradoxa* описал немецкий ботаник Фридрих Франц Вильгельм Юнгхун в 1838 году (Junghuhn, 1838). В 1887 году английский миколог Джордж Эдвард Масси описал

еще один вид из этого рода – *Trichocoma levispora* из Южной Каролины. *T. levispora* по внешнему виду и структуре напоминает *T. paradoxa*, однако, по словам автора, отличается меньшими размерами и почти сферическими спорами (Massee, 1887). В 1929 году американский миколог Кэрролл Уильям Додж показал, что *T. levispora* – это синоним *T. paradoxa*, связав это с тем, что Масси, вероятно, описал еще не совсем зрелую стадию гриба, а не новый вид. С тех пор *T. paradoxa* так и остается единственным видом в роде.

В 1935 году голландский миколог Карел Бернард Будейн детально изучил морфологию *Trichocoma paradoxa* на фиксированном и свежем материале и выяснил множество особенностей строения. Он показал, что гриб состоит из твердого, древесного, чашевидного основания, являющегося стромой и плодового тела, покрытого тонким перидием. Под перидием находится плотная сеть вертикально ориентированных параллельных гиф, которые занимают все пространство под оболочкой. На раннем этапе развития перидий разрывается и обнажается на вершине, а внутренняя часть глебы расширяется вверх, гриб становится похож на щеточку.

Сумки с 8-ю спорами непрерывно образуются на специальных аскогенных гифах у основания глебы, вытесняя выше старые сумки, у которых растворяется стенка, а аскоспоры постепенно продвигаются к противоположному концу плодового тела. Молодые споры, гладкие и прозрачные, при созревании становятся коричневыми и приобретают гребни. Споры непрерывно накапливаются, и со временем споровая масса заполняет все пространство между аскогенными гифами. Незрелые плодовые тела желтые, зрелые имеют различные оттенки охряных и коричневых цветов, размер плодового тела до 18–30 мм в высоту, а чашевидного основания – 6–11 мм в высоту и 5–11 мм в ширину.

Trichocoma paradoxa широко распространена в лесах тропических регионов, в отличие от её родственницы *Dendrosphaera eberhardtii*. Находки были сделаны от Южной Америки до Новой Зеландии и Японии, также образцы были собраны и на юге Северной Америки.

2.4 Рода *Rasamsonia*, *Sagenomella*

Род *Rasamsonia* был выделен на основе филогенетического анализа для шести видов: *Geosmithia argillacea*, *G. cylindrospora*, *G. eburnean* (телеоморфа - *Talaromyces eburneus*), *Talaromyces emersonii* и *T. byssochlamydoides*, *Rasamsonia brevistipitata* (полифилия рода *Geosmithia* была показана ранее (Ogawa et al., 1997a). Эти виды образовали отдельную кладу термотолерантных и термофильных (с оптимальной температурой роста выше 30°C и максимальной температурой роста выше 45°C) видов в семействе Trichosomaceae. Для анализа видов внутри рода *Rasamsonia* были использованы комбинации фенотипических

признаков, данные о вторичных метаболитах и последовательностей ITS, CaM и VenA (Houbraken et al., 2012).

Представители рода были обнаружены в Северной Америке, Европе и Азии в таких различных субстратах как почва, компост, хвойная древесная щепа, воздух и др. (Houbraken et al., 2012). Позже был описан первый мезофильный вид *Rasamsonia pulvericola* (Tanney and Seifert, 2013), появились данные о клинически значимых видах: *Rasamsonia argillacea* и *R. aegroticola* (Houbraken et al., 2013). Учитывая, что практически все известные виды *Rasamsonia* являются термотолерантными, то изучение этих видов важно по двум причинам: в качестве потенциально условно-патогенных организмов и возможности их использования для получения термостабильных ферментов. Сегодня род насчитывает 14 видов (данные <http://www.indexfungorum.org> на 1-е апреля 2024 года).

Род *Sagenomella* был выделен в 1978 году на основе фенотипических признаков: строения фиалоконидий и особенностей конидиогенеза. В результате чего виды из серии *Acremonium diversisporum*, а также анаморфа *Sagenoma viride* (сейчас *Talaromyces viridis*), имеющие связанные цепочки фиалоконидий (отличные от остальных *Acremonium*), были перенесены во вновь созданный род *Sagenomella* с типовым видом *Sagenomella diversispora* (Gams, 1978). Позже, в попытке оценить и определить, какие группы аскомицетов филогенетически связаны с видами *Sagenomella*, был проведен всесторонний анализ, с использованием морфологических, хемотаксономических (исследован убихиноновый профиль) и филогенетических данных (проведен анализ с использованием частичных последовательностей ядерной малой субъединицы рибосомной ДНК), было показано, что анаморфный род *Sagenomella* является таксономически гетерогенным (Thanh et al., 1998).

Значительно позже на основании филогенетического анализ последовательностей ITS и SSU, *Sagenomella chlamydospora* и *S. sclerotialis*, ассоциированные с инфекциями собак, перенесены в новый род *Phialosimplex* (Sigler et al., 2010), а *Sagenomella bohémica* получила новую комбинацию *Talaromyces bohémicus* (Samson et al., 2011). Затем, в 2011 году филогенетическое исследование с использованием 4-х генетических участков (RPB1, RPB2, Tsr1 и Cct8) показало, что *Sagenomella* образует монофилетическую кладу внутри семейства *Trichocomaceae*, а так же позволило предположить, что *Sagenomella* является редуцированной формой *Talaromyces* (Houbraken and Samson, 2011). Сегодня род насчитывает 10 видов (данные <http://www.indexfungorum.org> на 1-е апреля 2024 года).

2.5 Род *Thermomyces*

Род *Thermomyces* был описан в 1899 году для одного вида термофильного гриба, *Thermomyces lanuginosus*, изолированного с картофеля в садовой почве, который для получения чистой культуры пришлось выращивать на белом хлебе при 52-53°C. Было показано, что диапазон роста *Th. lanuginosus* варьируется в пределах 37-60°C, с оптимумом при 54-55°C, его споры выдерживают сухой нагрев при 80°C в течении 3 часов, а при 100°C погибают через одну минуту (Tsiklinskaya, 1899).

В 1961 году был описан новый термотолерантный гриб, *Humicola stellatus*, из сена в Англии, интересный тем, что образует одиночные терминальные алевриоконидии, шаровидные и бесцветные в молодом возрасте, при созревании становящиеся звездообразными (Bunse, 1961). Позже этот вид был перенесен в *Thermomyces* как *Th. stellatus* (Arpinis, 1963). В 1964 году был описан новый вид *Thermomyces verrucosus*, который оказался мезофильным и практически не рос в культуре при 37°C, в то время как *Th. lanuginosus* имел оптимум роста при 49-51°C (Pugh et al., 1964). В 1966 году был описан *Thermomyces ibadanensis*, липолитический термофил, выделенный из ядер (семя плода) масличной пальмы в Нигерии, в которых происходило произвольное самонагревание (Arpinis and Eggins, 1966). К 1981 году род насчитывал уже 4 вида: *Thermomyces lanuginosus*, *Th. ibadanensis*, *Th. stellatus*, *Th. verrucosus* с уникальной морфологией (наличие толстостенных меланизированных терминальных кондий) и сходной ультраструктурой клеток (Ellis, 1981).

Филогенетические исследования показали, что эти виды относятся к разным семействам. *Thermomyces lanuginosus* и *Th. ibadanensis* относятся к Trichocomaceae (Eurotiomycetes, Eurotiales), *Th. stellatus* к Microascaceae (Sordariomycetes; Microascales), а *Th. verrucosus* к Chaetomiaceae (Sordariomycetes; Sordariales). Парафилия рода была продемонстрирована и по отношению этих видов к температуре, где можно было выделить истинно термофильных *Th. lanuginosus* и *Th. ibadanensis*, термотолерантного *Th. stellatus* и мезофильного *Th. verrucosus* (Morgenstern et al., 2012). Так же в род был перенесен термофильный *Talaromyces thermophilus*, получивший новую комбинацию – *Thermomyces dupontii* (Houbraken et al., 2014). Позже на основе филогенетического анализа по участку RPB2 было показано, что *T. verrucosus* находится в одной кладе с *Botryotrichum piluliferum*, *B. atrogriseum* и *B. Peruvianum*, поэтому он был перенесен в семейство Chaetomiaceae и получил новую комбинацию – *Botryotrichum verrucosum* (Wang et al., 2019). На данный момент род содержит 4 вида, однако, таксономическое положение *Thermomyces stellatus*, вероятно, в будущем будет пересмотрено (Houbraken et al., 2014).

2.6 Рода *Acidotalaromyces* и *Ascospirella*

В 2020 году в семейство вошло два новых рода *Acidotalaromyces* и *Ascospirella* (Houbraken et al., 2020a), оба из которых на данный момент остаются монотипными.

Род *Acidotalaromyces* с единственным видом *Acidotalaromyces lignorum*, который раньше был описан как бивертициллятный *Penicillium lignorum* (Stolk, 1969). Большая часть *Penicillium* subgenus *Biverticillium* была перенесена в род *Talaromyces* (Samson et al., 2011), а на основании филогенетического анализа было показано, что *Acidotalaromyces lignorum* не принадлежит к *Talaromyces sensu stricto*, а образует уникальную линию, филогенетически связанную с *Sagenomella*, поэтому было предложено создать для него новый род *Acidotalaromyces*, ставший частью семейства Trichosomaceae (Houbraken et al., 2020a). Особенностью вида *Acidotalaromyces lignorum*, является то, что на агаре Чапека (рН 7,1) он не растет. Колонии растут только на средах с низким рН, в частности, на кислом агаре Чапека (рН 3,6) колония достигает 5-6 см в диаметре в течение трех недель при 25°C (Stolk, 1969). Вид известен из гниющей древесины в Европе и потенциально может продуцировать биотехнологически значимые ферменты и антибиотики (Stolk, 1969; Houbraken et al., 2020a).

Род *Ascospirella* так же является монотипным и включает вид *Ascospirella lutea*, который ранее был известен как *Talaromyces luteus* (Stolk, 1972), а исходно описан как *Penicillium luteum* (Zukal, 1889). Филогенетический анализ показал (Houbraken et al., 2020a), что род *Ascospirella* является частью семейства Trichosomaceae и наиболее тесно связан с *Thermomyces*, однако *Thermomyces* содержит термофильные виды (*T. lanuginosus*, *T. dupontii*), в то время как *A. lutea* – мезофил. Отличительной чертой *Ascospirella* является образование аскоспор с заметными поперечными или спиральными гребнями или исчерченностью. Точно такие же орнаментированные аскоспоры образуются у других членов Trichosomaceae: *Trichocoma paradoxa* и *Talaromyces udagawae*, но *Ascospirella lutea* производит плодовые тела на питательных средах, в то время как плодовые тела *T. paradoxa* известны только из природных субстратов. Аскоспоры *Ascospirella lutea* напоминают *Talaromyces udagawae*, поэтому эти виды считались близкородственными (Stolk & Samson 1972), а *T. udagawae* даже рассматривался как синоним *A. luteum* (Pitt, 1979), однако было показано, что они филогенетически различны (Houbraken et al., 2020a; Yilmaz et al., 2014).

2.7 Род *Talaromyces*

Talaromyces – обширный монофилетический род микроскопических грибов, включающий в себя более 205 подтвержденных видов (по обобщенным литературным

данным) или 88,7% всех видов семейства Trichosomaceae, в том числе клинически- и биотехнологически значимых.

С момента масштабных для рода таксономических изменений в 2011 году (переноса в семейство Trichosomaceae и включения видов из *Penicillium* subgenus *Biverticillium*), в род *Talaromyces* были перенесены виды из других родов, получившие новую комбинацию, а также было описано значительное число неизвестных видов из различных регионов, особенно Азии и Северной Америки. На сегодняшний день, по нашим подсчетам, известно 205 подтвержденных видов *Talaromyces*. В следующих разделах собрана и проанализирована информация по роду: рассмотрено разнообразие видов, история и изменения в систематике, сложности при идентификации. Отдельно приведены данные о регионах и субстратной приуроченности.

2.7.1 История ключевых изменений в систематике рода *Talaromyces*

Род *Talaromyces* был введен С. R. Benjamin (1955) в 1955 году 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.) C.R. Benj., позднее, в 1972 году сведенным в синонимы *Talaromyces flavus* (Klöcker) Stolk & Samson (Stolk, 1972). Исходно представители рода *Talaromyces* морфологически характеризовались своей половой стадией (телеоморфой), имеющей плодовые тела типа гимнотеций или клейстотеций, унитарные, прототуникатные сумки с 8-ю одноклеточными аскоспорами, имеющими экваториальные гребни или без них. Бесполое 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 & Mont.) Visagie, Llimona & Seifert, был изначально описан ещё в 1845 году, как *Lasioderma flavovirens* Durieu & Mont., однако перенесен в род *Talaromyces* лишь в 2013 году (Visagie et al., 2013). Немного раньше, в 2012 году, было показано, что *Penicillium aureocephalum* Munt.-Cvetk., Hooy & 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* введена в 1972 году. 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. I. Pitt (1979) принял секции *Talaromyces*, *Thermophilus* и *Purpureus* и ввел для секции *Talaromyces* серии *Flavi*, *Lutei*, *Trachyspermi*. Так же он ввёл секцию *Coremigenum* для *Penicillium* subgenus *Biverticillium* добавив в неё серии *Dendritica* и *Duclauxii*. На основании изучения убихиноновых профилей большинства видов *Talaromyces* было показано, что почти все *Talaromyces*, связанные с анаморфой *Penicillium*, имели убихиноновую систему Q10(H₂), а остальные *Penicillium* – систему Q9. В отдельную секцию *Trachyspermus* были вынесены представители *Talaromyces* sect. *Talaromyces* ser. *Trachyspermi*, у которых была обнаружена смесь убихинононов Q10(H₂) и Q10(H₄), которые отличались белыми плодовыми телами и быстрым ростом при 37⁰C (Yaguchi et al., 1996).

Молекулярные данные по роду *Talaromyces* начали появляться с 1990-х годов, и они однозначно продемонстрировали тесную связь телеоморф *Talaromyces* с анаморфами рода *Penicillium* subgenus *Biverticillium*, и показали, что *Penicillium* не является монофилетичным (LoBuglio et al., 1993; Verbee et al., 1995). В 1993 году на основе анализа последовательностей малой субъединицы митохондриальной рибосомальной ДНК и ядерной рибосомальной ДНК для 10 видов *Talaromyces* и шести видов из *Penicillium* subgenus *Biverticillium* было выдвинуто предположение о том, что введенные на основе морфологических данных секции и серии *Talaromyces* не полностью отражают их реальные филогенетические отношения; так же были высказаны сомнения о принадлежности *Talaromyces thermophilus* Stolk к роду *Talaromyces* (LoBuglio et al., 1993). В дальнейшем, полифилия *Penicillium* и близость *Talaromyces* к *Penicillium* subgenus *Biverticillium* была продемонстрирована ещё не раз на множестве молекулярных данных. Ключевые работы по анализу последовательностей генетических локусов приведены в таблице 2.7.1-1.

Таблица 2.7.1-1. Работы, в которых была показана полифилия рода *Penicillium* и обособленность *Talaromyces*

Генетические локусы	Ссылка
Малая субъединица рДНК (18S SSU)	(Verbee et al., 1995; Ogawa et al., 1997b)
Большая субъединица рДНК (28S LSU)	(Ogawa et al., 1997b)
Митохондриальный ген малой субъединицы рРНК (mtSrDNA) и внутренний транскрибируемый спейсер (ITS)	(LoBuglio et al., 1993)
Кальмодулин (CaM)	(Wang, Zhuang, 2007)

Основываясь на результатах филогенетических реконструкций по участкам RPB1 и ITS, фенотипических признаках и профилях вторичных метаболитов, все виды из *Penicillium* subgenus *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 симметрично двумутовчатыми, гладкими или шероховатыми конидиеносцами, несущими остроконечные и ампуловидные фиалиды, продуцирующие конидии от шаровидных до эллипсоидных, а также телеоморфные виды с плодовыми телами типа клейстотеций с мягкой стенкой, часто желтой, 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* subgenus *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 & 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 Trichosomaceae на три: Aspergillaceae, Thermoascaceae, Trichosomaceae на основе мультилокусного филогенетического анализа по 4-м генетическим участкам: RPB1, RPB2, Tsr1 и Cct8. Род *Talaromyces*, вместе с пятью другими родам (*Dendrosphaera*, *Rasamsonia*, *Sagenomella*, *Thermomyces*, *Trichocoma*), остался в семействе Trichosomaceae, которое с этого момента стали понимать как *sensu stricto* (Houbraken, Samson, 2011).

После разграничения семейства Trichosomaceae и решения вопросов о переносе спорных видов, на основе мультигенной филогении по частичным генам 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 & Samson, который поместили в новую секцию *Tenues* (Sun et al., 2020). В таблице 2.7.1-2 в хронологическом порядке

собраны системы, предлагавшиеся для внутриродового разделения *Talaromyces*, а также указаны признаки, на основе которых они были выделены.

Таблица 2.7.1-2. История изменения системы разделения по секциям рода *Talaromyces*

Ссылка	(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	1. <i>Emersonii</i> ¹ 2. <i>Purpurea</i> 3. <i>Talaromyces</i> 4. <i>Thermophila</i> ²	1. <i>Emersonii</i> ¹ 2. <i>Purpurea</i> 3. <i>Talaromyces</i> 4. <i>Thermophila</i> ² 5. <i>Trachyspermus</i>	1. <i>Bacillispori</i> 2. <i>Purpurei</i> 3. <i>Talaromyces</i> 4. <i>Islandici</i> 5. <i>Trachyspermi</i> 6. <i>Subinflati</i> 7. <i>Helici</i>	1. <i>Bacillispori</i> 2. <i>Purpurei</i> 3. <i>Talaromyces</i> 4. <i>Islandici</i> 5. <i>Trachyspermi</i> 6. <i>Subinflati</i> 7. <i>Helici</i> 8. <i>Tenues</i>

¹ Перенесена в род *Rasamsonia* (Houbraken et al., 2012)

² Перенесена в род *Thermomyces* (Houbraken et al., 2014)

* Система, предложенная в работе J. I. Pitt (1979), не указана в этой таблице.

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

2.7.2 Видовое разнообразие рода *Talaromyces* и субстратная приуроченность

Анализ литературных данных показал, что интерес к роду *Talaromyces* с 2011 года значительно вырос: за период с 2011 года по 1-е полугодие 2024 года было описано более половины всех известных на сегодня видов *Talaromyces*, а их количество увеличилось с 71 вида (Samson et al., 2011) до 205 видов (обобщенные литературные данные). На рисунке 2.7.2-1 приведена столбчатая диаграмма с хронологией количества описаний новых видов, входящих на данный момент в род *Talaromyces*. Начало датируется 1845 годом, когда была описана *Lasioderma flavovirens*, получившая новую комбинацию *Talaromyces flavovirens* в 2013 году (Visagie et al., 2013).

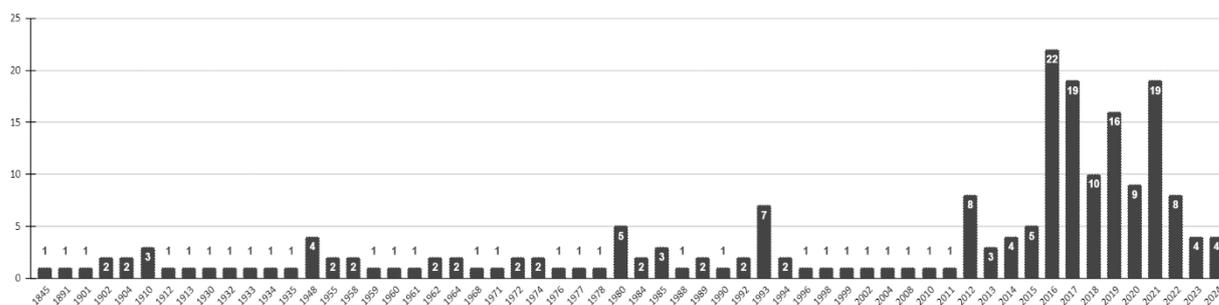


Рисунок 2.7.2-1. Столбчатая диаграмма, демонстрирующая количество новых видов *Talaromyces* (или их базионимов), описанных в период с 1845 по 2024 годы.

С увеличением количества работ по описанию новых видов *Talaromyces* исследователи стали проводить ревизии и оценку объема рода. Этот параметр менялся год от года, в таблице 2.7.2-1 приведены работы, опубликованные в период с в 1955 года по 1-е полугодие 2024 года, по которым можно оценить динамику расширения рода *Talaromyces* по количеству видов. До 2011 года эти ревизии носили спорадический характер и стали регулярными лишь в последнее время.

Таблица 2.7.2-1. Динамика накопления видов *Talaromyces* с 1955 по 2024 год

Год	Количество видов	Ссылка
1955	10	Benjamin, 1955
1972	18	Stolk, 1972; Malloch, Cain, 1972
1978	17	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
2024	205	Обобщенные литературные данные

Из данных таблицы 2.7.2-1 хорошо заметно значительное нарастание в количестве видов, известных для *Talaromyces* с 1978 по 2011 год, в течение этого периода было описано или перенесено в род 31 вид, однако на 2024 год из них в *Talaromyces* остались всего 10. Полный список этих видов и их текущее название приведены в таблице 2.7.2-2. 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 году по результатам работы R. A. Samson (2011).

Таблица 2.7.2-2. Виды *Talaromyces*, описанные с 1978 по 2011 год. Данные по текущему названию вида приведены из Index Fungorum (<https://www.speciesfungorum.org/>) на 1.04.2024. Серым выделены виды, которые остались в *Talaromyces*.

№	Вид	Ссылка	Год описания	Текущее название (по Index Fungorum)
1	<i>Talaromyces assiutensis</i> Samson & Abdel-Fattah	(Samson, Abdel-Fattah, 1978)	1978	<i>Talaromyces assiutensis</i> Samson & Abdel-Fattah
2	<i>Talaromyces gossypii</i> Pitt	(Pitt, 1979)	1979	<i>Penicillium gossypii</i> Pitt
3	<i>Talaromyces mimosinus</i> A.D. Hocking	(Pitt, 1979)	1979	<i>Penicillium mimosinum</i> A.D. Hocking
4	<i>Talaromyces ohioensis</i> Pitt	(Pitt, 1979)	1979	<i>Penicillium ohioense</i> L.H. Huang & J.A. Schmitt
5	<i>Talaromyces panasenkoi</i> Pitt	(Pitt, 1979)	1979	<i>Penicillium panasenkoi</i> Pitt
6	<i>Talaromyces malagensis</i> (Thüm.) Stalpers & Samson	(Stalpers, 1984)	1984	<i>Sporotrichum malagense</i> Thüm.
7	<i>Talaromyces thermocitrinus</i> Subrahm. & Gopalkr.	Нет данных	1984	IF. <i>Talaromyces thermocitrinus</i> Subrahm. & Gopalkr. (Yilmaz et al., 2014) <i>Talaromyces liani</i> (Kamyschko) Yilmaz, Frisvad & Samson
8	<i>Talaromyces ryukyensis</i> (S. Ueda & Udagawa) Arx	(von Arx, 1987)	1987	<i>Penicillium unicum</i> Tzean, J.L. Chen & Shiu
9	<i>Talaromyces viridis</i> (Stolk & G.F. Orr) Arx как 'viride'	(von Arx, 1987)	1987	<i>Talaromyces viridis</i> (Stolk & G.F. Orr) Arx
10	<i>Talaromyces deroxii</i> Takada & Udagawa	(Takada, Udagawa, 1988)	1988	<i>Penicillium deroxii</i> Takada & Udagawa
11	<i>Talaromyces macrosporus</i> (Stolk & Samson) Frisvad, Samson & Stolk	(Frisvad et al., 1990)	1990	<i>Talaromyces macrosporus</i> (Stolk & Samson) Frisvad, Samson & Stolk
12	<i>Talaromyces helicus</i> var. <i>boninensis</i> Yaguchi & Udagawa	(Yaguchi et al., 1992)	1992	<i>Talaromyces boninensis</i> (Yaguchi & Udagawa) Samson, N. Yilmaz & Frisvad
13	<i>Talaromyces unicus</i> Tzean, J.L. Chen & Shiu	(Tzean et al., 1992)	1992	<i>Penicillium unicum</i> Tzean, J.L. Chen & Shiu
14	<i>Talaromyces convolutus</i> Udagawa	(Udagawa, 1993)	1993	<i>Penicillium convolutum</i> Udagawa

15	<i>Talaromyces emodensis</i> Udagawa	(Udagawa, 1993)	1993	<i>Penicillium emodense</i> Udagawa
16	<i>Talaromyces tardifaciens</i> Udagawa	(Udagawa, 1993)	1993	<i>Penicillium tardifaciens</i> Udagawa
17	<i>Talaromyces indigoticus</i> Takada & Udagawa	(Takada, Udagawa, 1993)	1993	<i>Penicillium indigoticum</i> Takada & Udagawa
18	<i>Talaromyces austrocalifornicus</i> Yaguchi & Udagawa	(Yaguchi et al., 1993a)	1993	<i>Penicillium austrocalifornicum</i> Yaguchi & Udagawa
19	<i>Talaromyces subinflatus</i> Yaguchi & Udagawa	(Yaguchi et al., 1993a)	1993	<i>Penicillium subinflatum</i> Yaguchi & Udagawa
20	<i>Talaromyces barcinensis</i> Yaguchi & Udagawa	(Yaguchi et al., 1993b)	1993	<i>Penicillium barcinense</i> Yaguchi & Udagawa
21	<i>Talaromyces lagunensis</i> Udagawa, Uchiy. & Kamiya	(Udagawa et al., 1994)	1994	<i>Penicillium lagunense</i> Udagawa, Uchiy. & Kamiya
22	<i>Talaromyces spectabilis</i> Udagawa & Shoji Suzuki	(Udagawa, Suzuki, 1994)	1994	<i>Paecilomyces variotii</i> Bainier
23	<i>Talaromyces muroii</i> Yaguchi, Someya & Udagawa	(Yaguchi, Someya, & Udagawa, 1994)	1994	<i>Talaromyces muroii</i> Yaguchi, Someya & Udagawa
24	<i>Talaromyces eburneus</i> Yaguchi, Someya & Udagawa	(Yaguchi, Someya, & Udagawa, 1994)	1994	<i>Rasamsonia eburnea</i> (Yaguchi, Someya & Udagawa) Houbraken & Frisvad
25	<i>Talaromyces trachyspermus</i> var. <i>assiutensis</i> (Samson & Abdel- Fattah) Yaguchi & Udagawa	(T. Yaguchi et al., 1994)	1994	<i>Talaromyces assiutensis</i> Samson & Abdel-Fattah 1978
26	<i>Talaromyces wortmannii</i> var. <i>sublevisporus</i> Yaguchi & Udagawa	(T. Yaguchi et al., 1994)	1994	<i>Talaromyces sublevisporus</i> (Yaguchi & Udagawa) Samson, N. Yilmaz & Frisvad
27	<i>Talaromyces hachijoensis</i> Yaguchi, Someya & Udagawa	(T. Yaguchi et al., 1996)	1996	<i>Talaromyces hachijoensis</i> Yaguchi, Someya & Udagawa
28	<i>Talaromyces euchlorocarpus</i> Yaguchi, Someya & Udagawa	(Yaguchi et al., 1999)	1999	<i>Penicillium euchlorocarpium</i> Yaguchi, Someya & Udagawa
29	<i>Talaromyces brevicompactus</i> H.Z. Kong	(Kong, 1999)	1999	<i>Hamigera brevicompacta</i> (H.Z. Kong) Houbraken, Frisvad & Samson
30	<i>Talaromyces ocotl</i> Bills & Heredia	(Heredia et al., 2001)	2001	<i>Sagenomella ocotl</i> (Bills & Heredia) Samson, Houbraken & Frisvad
31	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	(Samson et al., 2011)	2011	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad

Распределение работ по описанию новых видов *Talaromyces* по странам и регионам их обнаружения за 11 лет (с 2012 года по 1-е полугодие 2024 года) представлено в таблице 2.7.2-3. Всего за этот период было описано 131 новый вид, 59 из которых описано из стран Азии, а, в частности 53 новых видов (40,4% от общего количества) из стран Восточной Азии. Второй регион по числу новых описаний *Talaromyces* – Северная Америка, откуда было описано 26 новых видов (19,8%).

Таблица 2.7.2-3. Страны, из которых были описаны новые виды *Talaromyces* с 2012 года по 1-е полугодие 2024 года.

№	Страна	Кол-во видов	Регион	Ссылка
1	Китай	44	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) (Pyrrri 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) (Nguyen and Lee, 2023)
2	Республика Корея	7		(Sang et al., 2013) (You et al., 2020) (Nguyen et al., 2021)
3	Япония	2		(Fujii et al., 2014) (Okubo et al., 2024)
4	Таиланд	4	Юго-Восточная Азия	(Manoch et al., 2013) (Nuankaew et al., 2022)
5	Индия	1	Южная Азия	(Rajeshkumar et al., 2019)
6	Иран	1	Западная Азия	(Crous et al., 2016)
7	США	22	Северная Америка	(Peterson, Jurjević, 2013) (Guevara-Suarez et al., 2017a) (Peterson, Jurjević, 2017) (Crous et al., 2018b) (Crous et al., 2018a) (Peterson, Jurjević, 2019)
8	Канада	2		(Visagie et al., 2015) (Peterson, Jurjević, 2017)
9	Мексика	2		(Visagie et al., 2014a) (Peterson, Jurjević, 2017)
10	Колумбия	6	Южная Америка	(Visagie et al., 2015) (Neriman Yilmaz et al., 2016) (Guerra Sierra et al., 2022)
11	Бразилия	4		(Barbosa et al., 2018) (Crous et al., 2019a) (E. Rodríguez-Andrade et al., 2019)
12	Аргентина	2		(Romero et al., 2016)
13	Гватемала	1	Центральная Америка	(Crous et al., 2019b)
14	Испания	6	Европа	(Ernesto Rodríguez-Andrade et al., 2019; E. Rodríguez-Andrade et al., 2019) (Pyrrri et al., 2021)
15	Нидерланды	4		(Yilmaz et al., 2012) (Visagie et al., 2015; Crous et al., 2017) (Pyrrri et al., 2021)
16	Германия	2		(Crous et al., 2017) (Pyrrri et al., 2021)
17	Италия	2		(Varriale et al., 2018) (Peterson, Jurjević, 2019)
18	Португалия	1		(Trovão et al., 2021)
19	Франция	1		(Crous et al., 2020)
20	Южная Африка	12		Африка
21	Гана	1	(Peterson, Jurjević, 2019)	
22	Австралия	3	Австралия	(Visagie et al., 2015) (Sun et al., 2020) (Lacey et al., 2024)

23	Микронезия	1	Микронезия	(Visagie et al., 2014a)
	Сумма видов	131		

Субстраты, на которых впервые были обнаружены виды *Talaromyces*, достаточно разнообразны и приведены в таблице 2.7.2-4. Эти данные так же можно условно разделить на две части. До 2012 года основная масса видов была описана из почвы и подстилки (57 видов, 77%), а с остальных субстратов значительно меньше. Нужно отметить, что в 1959 году из внутренних органов китайской бамбуковой крысы (*Rhizomys sinensis*) в горной местности Центрального Вьетнама был выделен и описан патоген *Penicillium marneffeii* Segretain, Carponi & Sureau (Segretain, 1959a), 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 года гораздо разнообразнее. Почва, подстилка, ризосфера и корни растений являются субстратом для уже менее чем половины (48,3%) всех описанных за это время видов. Значительная часть видов (20,9%) была обнаружена в воздухе и пыли помещений. С растительными субстратами: остатками растений, древесиной, семенами, фруктами связано 16,1% описанных видов. Остальные находки (14,5%) сделаны на самых разнообразных субстратах: насекомые, ткани собаки, ткани человека, мёд, вода. Прямая ассоциация с этими субстратами требует дополнительных подтверждений отсутствия контаминации.

Таблица 2.7.2-4. Субстраты, на которых были описаны виды *Talaromyces*.

С 1955 по 2011 года (74 вида)							
№	Субстрат	Кол-во видов	Процент	№	Субстрат	Кол-во видов	Процент
1	Почва	54	74%	5	Воздух	3	4,1%
2	Искусственные материалы	5	6,8%	6	Неизвестный субстрат	3	4,1%
3	Растения, древесина, семена	4	5,4%	7	Перо <i>Hylocichla fuscescens</i>	1	1,4%
4	Подстилка	3	4,1%	8	Внутренние органы <i>Rhizomys sinensis</i>	1	1,4%
С 2012 по 2024 года (131 вид)							
№	Субстрат	Кол-во видов	Процент	№	Субстрат	Кол-во видов	Процент

1	Почва	53	40,4%	7	Ткани и органы человека	5	3,8%
2	Воздух	17	12,9%	8	Подстилка	5	3,8%
3	Растения и древесина	14	10,6%	9	Фрукты	5	3,8%
4	Помещения и пыль	9	6,8%	10	Мёд	5	3,8%
5	Насекомые, суставная жидкость животных	6	4%	11	Вода	4	3%
6	Ризосфера и корни	5	3,8%	12	Семена	3	2,4%

Таким образом, интерес к видам рода *Talaromyces* значительно вырос после 2011 года, что так же отразилось и на количестве описаний новых видов: с 2000 по 2011 годы был описано два новых вида *Talaromyces* и 4 вида *Penicillium* (2002: *Penicillium calidicanium* J.L. Chen, 2004: *Penicillium cecidicola* Seifert, Hoekstra & Frisvad, 2008: *Penicillium ramulosum* Visagie & K. Jacobs, 2010: *Penicillium albobiverticillium* H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh), которые в 2011 были включены в *Talaromyces* (Houbraken and Samson, 2011). С 2012 по 2024 годы был описан 131 новый вид, значительная часть – из стран Азии. На первое полугодие 2024 года, по обобщенным литературным данным, известно 205 видов *Talaromyces*, которые в большинстве приурочены к почве и связанным с ней субстратам (подстилкой, растениями, древесиной, семенами, фруктами, корнями) – 146 видов, или 71,2% от общего количества видов.

2.7.3 Разнообразие рода *Talaromyces* в России и Вьетнаме

Первые попытки получить данные по видовому составу и графическому распространению рода *Talaromyces* (на том момент относящихся к *Penicillium* из секции *Biverticillata-symmertrica*) в СССР были предприняты в 1953 году (Сизова, 1953), однако этих данных оказалось слишком мало. В более поздних работах для СССР было известно уже 17 видов *Talaromyces* образующих плодовые тела (Кириленко, 1978), при этом на сегодняшний день в качестве самостоятельных видов *Talaromyces* из них осталось 12, таксономическое положение остальных видов было пересмотрено: *T. byssochlamydoides* = *Rasamsonia byssochlamydoides*, *T. emersonii* = *R. emersonii*, *T. helicus* var. *major* = *T. helicus*, *T. flavus* var. *macrosporus* = *T. macrosporus*, *T. luteus* = *Ascospirella lutea*, *T. thermophilus* = *Thermomyces thermophilus*). Так же, по литературным данным 5 видов из *Penicillium*

subgenus *Biverticillium* были зарегистрированы из различных точек СССР (Ребрикова и Сизова), сегодня они все перенесены в род *Talaromyces* (*Penicillium purpureogenum* = *T. purpureogenus*, *P. funiculosum* = *T. funiculosus*, *P. variabile* = *T. variabilis*, *P. rubrum* = *T. s. ruber*, *P. duclauxii* = *T. duclauxii*). По более поздним данным на территории России и стран бывшего СССР выявлено 19 видов из *Penicillium*, секция *Biverticillata-symmertrica* (Коваль и др., 2016), из которых на текущий момент к роду *Talaromyces* принадлежат 13 видов, положение остальных видов было пересмотрено. Общий список видов, выявленных в России указан в таблице 2.7.3-1.

Таблица 2.7.3-1. Виды *Talaromyces*, известные в России по литературным данным.

№	Вид	Ссылки
1	<i>Talaromyces bacillisporus</i>	
2	<i>Talaromyces rotundus</i>	
3	<i>Talaromyces trachyspermus</i>	
4	<i>Talaromyces intermedius</i>	
5	<i>Talaromyces helicus</i>	
6	<i>Talaromyces purpureus</i>	
7	<i>Talaromyces gaditanus</i>	
8	<i>Talaromyces flavus</i>	
9	<i>Talaromyces macrosporus</i>	
10	<i>Talaromyces stipitatus</i>	
11	<i>Talaromyces udagawae</i>	
12	<i>Talaromyces ucrainicus</i>	
13	<i>Talaromyces funiculosus</i> (= <i>Penicillium funiculosum</i>)	
14	<i>Talaromyces islandicus</i> (= <i>Penicillium islandicum</i>)	
15	<i>Talaromyces verruculosus</i> (= <i>Penicillium verruculosum</i>)	
16	<i>Talaromyces aculeatus</i> (= <i>Penicillium aculeatum</i>)	
17	<i>Talaromyces purpureogenus</i> (= <i>Penicillium purpureogenum</i>)	
18	<i>Talaromyces ruber</i> (= <i>Penicillium rubrum</i>)	
19	<i>Talaromyces variabilis</i> (= <i>Penicillium variabile</i>)	
20	<i>Talaromyces diversus</i> (= <i>Penicillium diversum</i>)	
21	<i>Talaromyces rugulosus</i> (= <i>Penicillium rugulosum</i>)	
22	<i>Talaromyces wortmannii</i> (= <i>Penicillium wortmannii</i>)	
23	<i>Talaromyces minioluteus</i> (= <i>Penicillium minioluteum</i>)	
24	<i>Talaromyces pinophilus</i> (= <i>Penicillium pinophilum</i>)	
25	<i>Talaromyces duclauxii</i> (= <i>Penicillium duclauxii</i>)	

Каталог ВКМ
Каталог ВКПМ
(Кириленко, 1978)
(Григорьева и др., 2015)
(Коваль и др., 2016)
(Сизоненко и др., 2016)
(Шубина и др., 2016)
(Кураков и Семенова, 2016)
(Алдобаева и Александрова, 2017)
(Виноградова и др., 2019)
(Кураков и др., 2019)
(Шумилова и Павлова, 2020)
(Рафикова и др., 2020)
(Сазанова et al., 2020)
(Исакова и Корнейкова, 2021)
(Корнейкова и др., 2021)
(Виноградова и др., 2022)

Во Вьетнаме разнообразие рода *Talaromyces* исследовано слабо. Большинство работ связано с исследованием патогена человека *Talaromyces marneffe* (Castro-Lainez et al., 2018; Sephton-Clark et al., 2023). Значительная часть известных видов была выявлена в ходе

многочисленных работ специалистов Российско-Вьетнамского Тропического центра, где представители рода *Talaromyces* были выявлены в рамках общего анализа почвенных грибов из различных заповедников. Так же несколько видов *Talaromyces* из Вьетнама были идентифицированы по последовательности участка ITS в рамках работы по составлению коллекции микромицетов, способных разрушать липиды и биополимеры (Brandt et al., 2018). Общий список видов, выявленных во Вьетнаме указан в таблице 2.7.3-2.

№	Вид	Ссылки
1	<i>Talaromyces aculeatus</i>	(Александрова и Сидорова, 2011) (Калашникова и Александрова, 2014) (Калашникова и Александрова, 2015) (Калашникова и др., 2016) (Алдобаева и Александрова, 2018) (Александрова и др., 2018) (Brandt et al., 2018)
2	<i>Talaromyces calidicanus</i>	
3	<i>Talaromyces diversus</i>	
4	<i>Talaromyces erythromellis</i>	
5	<i>Talaromyces flavus</i>	
6	<i>Talaromyces funiculosus</i>	
7	<i>Talaromyces islandicus</i>	
8	<i>Talaromyces loliensis</i>	
9	<i>Talaromyces marneffeii</i>	
10	<i>Talaromyces minioluteus</i>	
11	<i>Talaromyces primulinus</i>	
12	<i>Talaromyces purpureogenus</i>	
13	<i>Talaromyces ruber</i>	
14	<i>Talaromyces rugulosus</i>	
15	<i>Talaromyces solicola</i>	
16	<i>Talaromyces variabilis</i>	
17	<i>Talaromyces verruculosus</i>	
18	<i>Talaromyces wortmannii</i>	
19	<i>Talaromyces macrosporus</i>	
20	<i>Talaromyces aurantiacus</i>	

Таким образом, известное, по литературным данным, видовое разнообразие рода *Talaromyces* для России не превышает 25 видов, а для Вьетнама 20 видов.

2.7.4 Значимость рода *Talaromyces* для человека

Talaromyces – обширный и постоянно расширяющийся род микроскопических грибов, который включает в себя большое количество важных для человека видов. Условно их можно разделить на две группы: клинически значимые виды и виды, используемые в различных биотехнологических процессах, а также перспективные для биотехнологии.

2.7.4.1 Клинически значимые виды *Talaromyces*

Истинные патогены человека среди грибов, очень редки, однако род *Talaromyces* содержит вид, важный с медицинской точки зрения - *Talaromyces marneffeii* (ранее *Penicillium marneffeii*). Этот вид является патогеном, вызывающим фатальный системный микоз у людей с ослабленным иммунитетом, особенно у ВИЧ инфицированных людей (Hu et al., 2013), в странах тропической Азии (Hien et al., 2001; Guevara-Suarez et al., 2017b); где он является эндемиком. Риск заражения не ограничивается только эндемичными районами; ВИЧ-инфицированные люди, путешествующие по Юго-Восточной Азии, также могут быть поражены *T. marneffeii*, а следовательно, существуют резервуары инфекции в человеческих поселениях. Так, исследование собак, с помощью молекулярно-генетических методов, проведенное в Таиланде (город Chiang Mai) выявило присутствие *T. marneffeii* среди 13% особей (Chaiwun et al., 2011). Различные животные, в том числе несколько видов бамбуковых крыс являются резервуаром инфекции (Tsang et al., 2019), не удивительно, что впервые грибок был выделен в лабораторных условиях в институте Пастера в Далате (Центральный Вьетнам) из больной бамбуковой крысы (*Rhizomys sinensis*) в 1959 году (Segretain, 1959b). Сегодня *T. marneffeii* – единственный известный диморфный вид в роде, имеющий мицелиальную фазу при 25°C, дрожжевую при 37°C и способный вызывать инфекции у людей и животных.

Другие виды рода *Talaromyces* так же могут быть потенциальными оппортунистическими патогенами человека, так как способны расти при температуре 37°C и выше. Например, *Talaromyces piceae* (ранее известный как *Penicillium piceum*) был неоднократно выделен из крови пациента с холангиокарциномой, при этом других микроорганизмов не обнаружено (Nogré et al., 2001), известен случай выделения гриба из инфицированных тканей у пациента с хронической гранулематозной болезнью (Santos et al., 2006). Недавно было описано четыре новых вида *Talaromyces*, полученных из клинических образцов (Guevara-Suarez et al., 2017a), которые так же способны расти при 37 °C.

2.7.4.2 Биотехнологически значимые виды *Talaromyces*

Talaromyces – важный род для биотехнологических целей, так как многие виды способны производить ферменты и различные растворимые пигменты. Например, *T. rugulosus* производит β-рутинозидазу и фосфатазу (Reyes et al., 1999), (Narikawa et al., 2000), *T. pinophilus* – эндоглюканазу (Pol et al., 2012), а *T. funiculosus* (Maeda et al., 2013) и *T. cellulolyticus* (Fujii et al., 2013; Houbraken et al., 2014) – целлюлазу.

Пигменты представляют интерес для промышленности, в частности в таких отраслях как производство одежды, продуктов питания, косметики и лекарственных препаратов, так

как они стабильны и нетоксичны (Mapari et al., 2010) (Lagashetti et al., 2019). Виды *Talaromyces* являются перспективными источниками красных пигментов на основе поликетидов (монаскорубрамин, рубропунтамин, и др.) и могут безопасно применяться в промышленности (Morales-Oyervides et al., 2020).

Многие виды *Talaromyces* выделяют растворимые *Monascus*-подобные азафилоновые красные пигменты и их аминокислотные производные без побочного образования микотоксинов, например: *Talaromyces aculeatus*, *T. pinophilus*, *T. purpurogenus*, *T. atroroseus*, *T. albobiverticillius*, *T. minioluteus*, *T. marneffeii*, (Mapari et al., 2009, Frisvad et al., 2013). Обнаружены так же морские виды *Talaromyces*, способные продуцировать водорастворимые пигменты (производные азафилона и эргостерола) в погруженных культурах. Эти пигменты биологического происхождения представляют интерес в связи с их применением при разработке новых фармацевтических продуктов (Lebeau et al., 2020).

2.7.5 Идентификация видов *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 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 (Hannibal, 2021). Попытки построения таких систем на основе морфологических, физиологических, молекулярных признаков и вторичных метаболитов сейчас проводят и для рода *Talaromyces* (Houbraken et al., 2020b).

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

На первом этапе штамм инкубируют из споровой суспензии в течении 7 дней 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°C и 37°C. Дополнительно можно использовать среды: CZ, YES, OA,

CREA, DG18, CYAS (Crous et al., 2009; Visagie et al., 2014b). Второй этап – всесторонний анализ, характеристика и выявление признаков, описанных в таблице 2.7.4-1.

Таблица 2.7.5-1. Данные, необходимые для достоверного разделения видов рода *Talaromyces* по работе С. М. Visagie (2014).

1. Морфологическая характеристика	
Макроморфологические признаки	Микроморфологические признаки
<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"> • Признаки смотреть на среде MEA² • Жидкость для приготовления препаратов – 60% молочная кислота • Отмывать конидии в 70% этаноле • Признаки: количество уровней ветвления между ножкой и фиалидами; размер, форма и текстура конидиогенного аппарата, конидий, клейстотециев, сумок и аскоспор (при наличии)
2. 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 	
3. Выявление вторичных метаболитов (экстралитов)	
<ul style="list-style-type: none"> • Пять агаровых блоков из каждой среды (CYA³ и MEA) на один образец • 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 	

^{1, 2, 3} Состав питательных сред указан в серии лабораторных руководств CBS (Crous et al., 2009).

⁴ Рекомендации по реакции Эрлиха для различения метаболитов индола даны в работе F. Lund (1995).

Идентификация грибов из рода *Talaromyces* в настоящее время является сложной задачей, требующей изучения множества признаков (таблица 2.7.4-1), 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).

Всё это в совокупности с молекулярными данными необходимо для того, чтобы надёжно 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 условий роста 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 всё больше микологов придерживается концепции филогенетического распознавания видов с генеалогическим соответствием (GCPSR, или 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 видов. В таблице 2.4.7-2 приведены описанные в литературе комплексы внутри рода *Talaromyces*.

Таблица 2.7.5-2. Видовые комплексы *Talaromyces*, известные из литературных источников.

№	Видовой комплекс	Виды комплекса	Ссылка
1	<i>T. purpureogenus</i>	1. <i>T. purpureogenus</i> (Stoll) Samson, N. Yilmaz, Houbraeken, Spierenb., Seifert, Peterson, Varga & Frisvad, 2. <i>T. ruber</i> (Stoll) N. Yilmaz, Houbraeken, Frisvad & Samson, 3. <i>T. amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraeken, Frisvad & Samson, 4. <i>T. stollii</i> N. Yilmaz, Houbraeken, Frisvad & Samson	(Yilmaz et al., 2012)
2	<i>T. wortmanii</i>	1. <i>T. wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj., 2. <i>T. variabilis</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert, 3. <i>T. sublevisporus</i> (Yaguchi & Udagawa) Samson, N. Yilmaz & Frisvad	(Yilmaz et al., 2016)
3	<i>T. rugulosus</i>	1. <i>T. rugulosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert, 2. <i>T. atricola</i> (Thom) S.W. Peterson & Jurjević, 3. <i>T. echinosporus</i> (Nehira) Samson, N. Yilmaz & Frisvad, 4. <i>T. infraolivaceus</i> Visagie, N. Yilmaz & K. Jacobs, 5. <i>T. acaricola</i> Visagie, N. Yilmaz & K. Jacobs	(Yilmaz et al., 2016)

4	<i>T. minioluteus</i>	<ol style="list-style-type: none"> 1. <i>T. chongqingensis</i> X.C. Wang & W.Y. Zhuang, 2. <i>T. minnesotensis</i> Guevara-Suarez, Cano & Dania García, 3. <i>T. minioluteus</i> (Dierckx) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert, 4. <i>T. calidominioluteus</i> Houbraken & Pyri, 5. <i>T. africanus</i> Houbraken, Pyri & Visagie, 6. <i>T. germanicus</i> Houbraken & Pyri, 7. <i>T. gaditanus</i> (C. Ramírez & A.T. Martínez) Houbraken & Soccio, 8. <i>T. samsonii</i> (Quintan.) Houbraken & Pyri 	(Pyri et al., 2021)
5	<i>T. pinophilus</i>	<ol style="list-style-type: none"> 1. <i>T. soli</i> Jurjević & S.W. Peterson, 2. <i>T. tumuli</i> Jurjević & S.W. Peterson, 3. <i>T. malicola</i> Jurjević & S.W. Peterson, 4. <i>T. domesticus</i> Jurjević & S.W. Peterson, 5. <i>T. pratensis</i> Jurjević & S.W. Peterson, 6. <i>T. mae</i> X.Z. Jiang & L. Wang, 7. <i>T. lentulus</i> X.Z. Jiang & L. Wang, 8. <i>T. adpressus</i> A.J. Chen, Frisvad & Samson, 9. <i>T. pinophilus</i> sensu stricto. 	(Peterson, Jurjević, 2019)

Однако, сложности с идентификацией могут возникнуть даже с разными штаммами одного вида. Например, внутривидовая вариативность *Talaromyces albobiverticillius* (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & 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.

2.7.6 Выбор генов для идентификации и филогении *Talaromyces*

При текущем внедрении консолидированного распознавания видов, где молекулярные данные получили основную роль, маркёрные последовательности ДНК и филогенетический анализ стали «золотым стандартом» для точной идентификации грибов (Tsang et al., 2018). Стоит учитывать, что некоторые из маркёров недостаточно информативны для разделения видов в пределах рода. Так внутренний транскрибируемый спейсер (Internal transcribed spacer — ITS) — 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* и *T. amestolkiae* различаются всего одной парой оснований, поэтому для их идентификации необходимо использовать альтернативные гены (Yilmaz et al., 2012). Более поздние данные демонстрируют наличие внутригеномных вариаций ITS, что может вызвать проблемы при разграничении и идентификации видов, при этом в исследованных геномах *Talaromyces pinophilus* (Hedgc.) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert, *T. funiculosus* (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert, *T. rugulosus* такие вариации обнаружены не были (Palo et al., 2022).

Более вариативный по сравнению с ITS ген β -тубулина BT2, а в частности его фрагмент BenA длиной 400-450 н.п., прост для амплификации, как и участок ITS, но при этом позволяет точно 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; Tsang et al., 2018; Houbraeken et al., 2020a; Sun et al., 2020). Так же 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 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 I (CO1), в качестве ДНК-штрихкода для *Penicillium* subgenus *Penicillium* и родственных видов, показавшего хорошее таксономическое разрешение на видовом уровне, при этом амплификация и выравнивание CO1 были проще, при этом BenA обеспечивал большее разрешение, чем ITS или CO1 (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 следует 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, всё 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 в GenBank. Участки RPB1, RPB2 и CaM рекомендованные для

построения филогении на уровне рода (Visagie et al., 2014b) 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 Trichosomaceae были использованы участки Tsr1 и Cst8 (Houbraken, Samson, 2011), для которых так же доступно небольшое количество последовательностей ДНК в GenBank для сравнения.

3. Материалы и методы

3.1 Штаммы, использованные в работе

Всего в работе было использовано 176 штаммов микроскопических грибов (149 из Вьетнама и 28 из России), 175 из которых принадлежат к видам рода *Talaromyces*, а 1 штамм – к виду *Ascospirella lutea*. Часть штаммов были взяты из коллекции кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ, где они хранятся в морозильной камере при температуре -80°C , в микропробирках на 2 мл с 20% глицерином в качестве криопротектора. Данные штаммы были выделены и заложены на хранение в коллекцию по результатам работы с субстратами, собранными из экспедиций Александровой А.В. по России и Вьетнаму с 1999 года. Один штамм (IBPPM RAS 664) был получен из института биохимии и физиологии растений и микроорганизмов Саратовского научного центра Российской академии наук.

45 штаммов рода *Talaromyces* были получены автором в ходе работы во Вьетнаме в период с 2019 по 2021 год в ходе двух экспедиции по заповедникам Вьетнама на базе Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра (Тропического центра), который является филиалом Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова (ИПЭЭ РАН).

В ноябре-декабре 2019 года (13 ноября – 16 декабря) в муссонном полидоминантном тропическом лесу Национального парка Катъен (Cat Tien National Park) были отобраны образцы различных субстратов (почвы, опада, воды, воздуха) и произведен посев этих субстратов на твердую питательную среду МЕА непосредственно в стационаре. Выделение почвообитающих микромицетов осуществлено методом посева из серийных разведений З. Ваксмана в модификации Д.Г. Звягинцева (Методы..., 1991). В результате работы идентифицировано 9 видов (21 штамм) из рода *Talaromyces*, они были заложены на хранение в коллекцию.

В декабре 2020 года – январе 2021 года в муссонном полидоминантном тропическом лесу Национального парка Катъен (Cat Tien National Park) в период с 24 декабря 2020 – 15 января 2021 и широколиственном высокоствольном низкогорном лесу Национального парка Контюранг (Con Chu Rang National Park) в период с 19 по 30 января 2021 года были взяты пробы почвы и опада. Посев субстратов на твердую питательную среду МЕА методом серийных разведений З. Ваксмана в модификации Д.Г. Звягинцева (Методы..., 1991). из Национального парка Катъен был осуществлен непосредственно в стационаре. Пробы из Национального парка Контюранг были доставлены и обработаны (аналогичным

образом) по возвращении в Москву. В результате работы идентифицировано 13 видов (24 штамма) из рода *Talaromyces*, они были заложены на хранение в коллекцию.

Для оценки вклада каждого вида в формирование видового спектра *Talaromyces* использовали показатель частоты встречаемости – доли образцов, в которых выявлен вид, от всех изученных образцов (Мирчинк, 1988). Частота встречаемости (в %) вычисляется по формуле: $v = m \cdot 100 / M$, где m - количество образцов, в которых был встречен данный вид. M – общее количество проанализированных образцов для местообитания. Математические расчеты и обработку данных о частоте встречаемости ([приложение 8.6](#)) проводили с использованием программы Microsoft Excel Office 2021, диаграммы Венна были построены с использованием ресурса <http://www.interactivenn.net> (Heberle et al., 2015).

Полный список использованных штаммов, их видовая принадлежность, место и координаты сбора приведены в [приложении 8.2](#). Так же для каждого штамма приведена информация о субстрате, данные о типе растительности, климатических условиях и высоте над уровнем моря.

3.2 Оборудование и материалы для работы со штаммами микромицетов

Штаммы коллекции выводили из криоконсервации путем стерильного посева небольшого количества суспензии спор из микропробирки на чашки Петри с твердой питательной средой сусло-агар и инкубировали при комнатной температуре 7 дней. После первой инкубации, убедившись в жизнеспособности культуры, проводили её стерильный трехточечный пересев в трёх повторностях на два типа питательных сред: среда Чапека с дрожжевым экстрактом (СУА) и сусло-агар (МЕА); состав питательных сред приведен в таблице 3.3-1. Штаммы инкубировали в термостате при 25°C и 30°C, после чего фиксировали фенотипические признаки на 7 день и на 21 день.

Макроморфологические признаки колоний фиксировали с использованием цифровой камеры Nikon D5300 с макрообъективом. Изучение микроморфологии, промеры и фотографии препаратов проводили на световом микроскопе Leica D500 с камерой Leica ICC50 HD. Для приготовления препаратов использовали 60% молочную кислоту.

После фиксации фенотипических признаков, с чашек Петри собирали биомассу мицелия при помощи скальпеля, который фламбирровался при каждом использовании. Полученную биомассу помещали в микропробирки и закладывали в морозильную камеру (-20°C) до дальнейшего выделения ДНК.

Таблица 3.2-1. Состав использованных питательных сред.

Среда сусло-агар (на 1000 мл)		TMS (на 100 мл)	
Компонент	Количество	Компонент	Количество
Неохмеленное пивное сусло	150 мл	ZnSO ₄ *7H ₂ O	1 г
Агар	16 г	CuSO ₄ *5H ₂ O	0,5 г
Среда Чапека с дрожжевым экстрактом (на 1000 мл)		MS (на 100 мл)	
Компонент	Количество	Компонент	Количество
NaNO ₃	3 г	KCl	5 г
КН ₂ РО ₄	1г	MgSO ₄ *7H ₂ O	5 г
Дрожжевой экстракт	5 г	FeSO ₄ *7H ₂ O	0,1 г
Сахароза	30 г		
MS	10 мл		
TMS	1 мл		
Агар	16 г		

3.3 Выделение, амплификация, электрофорез и секвенирование ДНК

Все манипуляции с ДНК (выделение, амплификация, электрофорез и др.) проводили в лаборатории на базе кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ (оранжерейный корпус МГУ, к. 312). Секвенированием ДНК занималась компания ЗАО «Евроген» (Москва, Россия) на коммерческой основе.

3.3.1 Выделение ДНК

Для получения геномной ДНК кусочки замороженного мицелия растирали в предварительно простерилизованных ступках. Растертый мицелий помещали в микропробирку, добавляли 700 мкл лизирующего СТАВ буфера (0,2 М Tris (pH 8), 2 М NaCl, 0,05 М EDTA, 2% СТАВ) и перемешивали на вортексе.

После перемешивания микропробирки помещали в термостат на 65°C на 1 час, каждые 20 минут пробирки вынимали и встряхивали на вортексе около 5 секунд. Через час добавляли 500 мкл хлороформа и центрифугировали 10 минут на 13 тыс. об./мин. После центрифугирования супернатант переносили в новую микропробирку и добавляли 400 мкл изопропанола и 70 мкл 5М ацетата калия. Пробирки перемешивали руками, затем центрифугировали 10 минут на 13 тыс. об./мин. После центрифугирования супернатант сливали, а выпавший осадок ДНК промывали охлажденным 70% этанолом (150 мкл) и центрифугировали 5 минут при 13 тыс.об./мин, после спирт сливали и процедуру повторяли. Полученный осадок высушивали на воздухе до полного испарения спирта. Затем осадок ресуспендировали в 50 мкл деионизованной воды, выжидали 15 минут для его

растворения и оставляли очищенную ДНК на хранение в морозильной камере (-20°C) для дальнейшего использования.

3.3.2 ПЦР и праймеры

Для проведения полимеразно-цепной реакции (ПЦР) и секвенирования участка частичного гена бета - тубулина (BenA) использовали пару прямого и обратного праймеров Bt2a и Bt2b (Glass, Donaldson, 1995).

Bt2a GGT AAC CAA ATC GGT GCT GCT TTC **Прямой**

Bt2b ACC CTC AGT GTA GTG ACC CTT GGC **Обратный**

Протокол отжига праймеров и методику работы заимствовали из литературных источников. Праймеры bt2a и bt2b амплифицируют около 450-550 п.н. 59-й части гена бета-тубулина, который содержит интроны 3, 4 и 5, а также экзоны 3, 4, 5 и часть 6 (рисунок 3.4.2-1). Полиморфизм размера участка BT2, наблюдаемый в продуктах амплификации различных аскомицетов, предположительно отражает вариабельность числа интронов в гене β-тубулина (Glass, Donaldson, 1995; Hubka, Kolarik, 2012; Vela-Corcía et al., 2014). Производством праймеров занималась компания ЗАО «Евроген» (Россия, Москва).

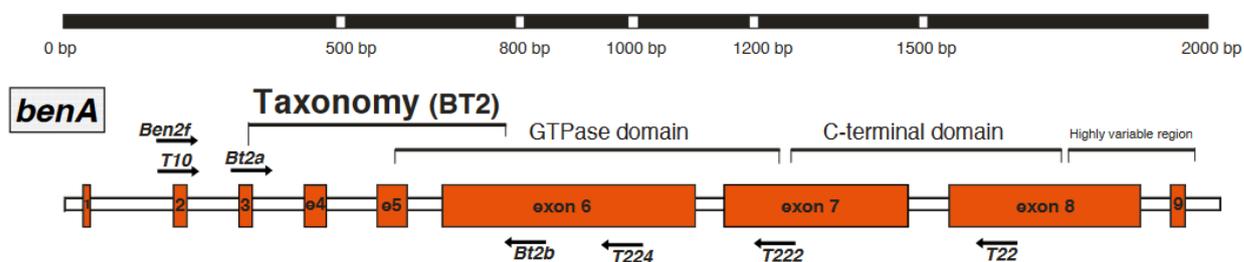


Рисунок 3.3.2-2. Экзон-интронное расположение гена BenA *Aspergillus aculeatus*. Экзоны окрашены в красный. Положение праймеров Bt2a/Bt2b для амплификации участка BenA показано стрелками. По Hubka и Kolarik (2012) с изменениями.

ПЦР проводили в микропробирках на 200 мкл., объем реакционной смеси зависел от используемых реактивов – готовили ли реакционную смесь из отдельных компонентов или использовали смесь 5X ScreenMix от ЗАО «Евроген» (Россия, Москва), состоящую из полимеразы, буфера, утяжеляющих красителей и дезоксинуклеотидтрифосфатов. Состав реакционных смесей приведен в таблице 3.4.2-1.

Таблица 3.3.2-1. Состав реакционной смеси на один образец.

Смесь для ПЦР	Смесь 5X ScreenMix
---------------	--------------------

Компонент		Объем, мкл	Компонент		Объем, мкл
1	dH ₂ O	21	1	dH ₂ O	26,5
2	PCR-буфер	2,5	2	ScreenMix	5,1
3	Смесь dNTP	0,5			
4	ТАQ-полимераза (5U/ml)	0,5			
5	Праймеры		3	Праймеры	
	Прямой bt2a	0,2		Прямой bt2a	0,2
	Обратный bt2b	0,2		Обратный bt2b	0,2
6	Образец ДНК	1,2	4	Образец ДНК	1,2
	Общий объем, мкл	26,1		Общий объем, мкл	33,2

Пробирки с реакционной смесью помещали в амплификатор T100 (Bio-Rad, США) и задавали следующую программу отжига праймеров Bt2a/Bt2b:

- 1. Пре-денатурация:** 2 минуты при 95⁰С.
- 2. 36 циклов:** 1 минута при 94⁰С; 45 секунд при 55⁰С; 1 минута при 72⁰С.
- 3. Конечная элонгация:** 5 минут при 72⁰С.

Общее время амплификации: 1 час 46 минут

Для проверки компонентов реакции на отсутствие в них контаминации и исключения учета ложноположительных результатов в каждой партии амплифицируемых образцов ставили отрицательный контроль – образец, включающий все компоненты реакции, но вместо ДНК вносили соответствующее количество деионизованной воды.

Прежде чем для молекулярной верификации штаммов был выбран участок частичного гена бета - тубулина (BenA), были отработаны пары праймеров ITS1 и ITS4 для амплификации области внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS) и RPB2 5F_Eur 5 и RPB2 7CR_Eur 5 для амплификации второй по величине субъединицы ДНК-зависимой РНК-полимеразы II (RPB2). Праймеры приведены в таблице 3.3.2-2, а программы амплификации в таблице 3.3.2-3.

Таблица 3.3.2-2. Праймеры, использованные для амплификации и секвенирования

Локус	Праймер	Последовательность праймера (5'–3')	Работа
Ген второй субъединицы РНК-полимеразы II (RPB2)	fRPB2-5F	(Пр.) GAY GAY CGK GAY CAY TTC GG	(Houbraken et al., 2012; Visagie et al., 2014b)
	fRPB2-7R	(Обр.) CCC ATR GCY TGY TTR CCC AT	(Houbraken et al., 2012; Visagie et al., 2014b)
	ITS1	(Пр.) TCC GTA GGT GAA CCT GCG G	(White et al., 1990)

Внутренний транскрибируемый спейсер (ITS)	ITS4	(Обр.) TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC	(White et al., 1990)
---	------	-----------------------------------	----------------------

Таблица 3.3.2-3. Программы амплификации, использованные в работе

Пара праймеров	Локус	Предварительная денатурация	Кол-во циклов	Циклы	Конечная элонгация	Работа
ITS1/ITS4	ITS	95°C, 3 мин	35	35: 94°C, 30 сек; 55°C, 30 сек; 72°C, 30 сек.	72°C, 4 мин.	(White et al., 1990)
rRPB2-5F/ rRPB2-7Cr	RPB2	95°C, 5 мин.	35	5: 95°C, 1 мин; 48°C, 2 мин; 72°C 2 мин. 5: 95°C, 1 мин; 50°C, 2 мин; 72°C 2 мин. 25: 95°C, 1 мин; 52°C, 2 мин; 72°C 2 мин.	72°C, 10 мин.	(Houbraken et al., 2012; Yilmaz et al., 2014)

3.3.3 Гель – электрофорез (контроль прохождения реакции)

Для оценки успешности прохождения амплификации проводили электрофоретическое разделение ПЦР-продуктов в 1%-ом агарозном геле. В зависимости от того, был электрофорез аналитическим или препаративным, условия проведения различались.

Для приготовления геля применяли агарозу производства компании Helicon (ООО «Компания Хеликон», Россия) в конечной концентрации 1%: к 1 грамму агарозы добавляли в 99 мл ТВЕ-буфера, после чего нагревали до кипения в микроволновой печи. После того, как расплавленная агароза несколько остывала, добавляли 5 мкл раствора бромистого этидия в качестве красителя ДНК, затем заливали гель в камеру для горизонтального электрофореза с предварительно вставленными гребенками и давали гелю время застыть. На блоке питания Эльф-8 (ООО "ДНК-Технология", Россия) задавали следующие параметры: для препаративного – 1 час, 90 вольт, для аналитического – 15 минут, 150 вольт. В качестве буферной системы использовали Tris-борат-ЭДТА-буфер (ТВЕ).

После окончания ПЦР, в случае с самостоятельно приготовленной реакционной смесью весь ПЦР-продукт смешивали с 4 мкл 6х загрузочного буфера (6X Orange DNA, Thermo Scientific) и вносили в лунки 1% агарозного геля для проведения электрофореза. При использовании реакционной смеси 5X ScreenMix, 4 мкл амплификанта сразу вносили в лунки 1% агарозного геля. Так же в часть пустых лунок вносили 5 мкл маркера для количественной оценки молекулярного веса ДНК в гелях: 100+bp DNA Ladder, производства ЗАО «Евроген» (Россия, Москва), состоящего из 10 фрагментов ДНК в диапазоне 100–1000 н.п. и дополнительного фрагмента 1500 н.п.

Агарозный гель анализировали в ультрафиолетовом свете трансиллюминатора ЕСХ-F20 (Vilber Lourmat, Германия). Длины амплифицированных участков определяли по

маркёру. Фрагменты нужной длины в случае препаративного электрофореза вырезали блоками из геля с помощью чистого скальпеля и помещали в микропробирки для дальнейшей очистки. При аналитическом электрофорезе, в случае факта успешного прохождения ПЦР оставшуюся часть реакционной смеси подвергали очистке.

3.3.4 Выделение и очистка ДНК из агарозного геля или реакционной смеси

Очистку ДНК осуществляли с использованием спин-колонок и реактивов из набора Cleanup Standard компании ЗАО «Евроген» (Россия, Москва) согласно инструкции.

Блоки агарозного геля с фрагментами ДНК взвешивали, затем к ним добавляли связывающий буфер из расчета 3 объема связывающего раствора на 1 массу геля (но не менее чем 350 мкл) и инкубировали смесь в термостате при 55°C до полного растворения геля. При очистке реакционной смеси к образцам добавляли не менее 350 мкл связывающего раствора согласно инструкции.

Для выделения ДНК на спин-колонке пробу переносили в колонку, помещенную в собирательную пробирку, после чего центрифугировали 1 минуту при 7,5 тыс. об./мин. В процессе центрифугирования жидкость из спин-колонки перемещалась в собирательную пробирку, а ДНК сорбировалась на мембране колонки. Далее жидкость из собирательной пробирки удаляли и добавляли 750 мкл промывочного раствора в спин-колонку, после чего центрифугировали 1 минуту при 7,5 тыс. об./мин. Фильтрат удаляли, центрифугировали повторно 2 минуты до полного удаления промывочного раствора. Спин-колонку с находящейся в мембране ДНК переносили в новую пробирку и добавляли 40 мкл элюирующего раствора в центр мембраны, центрифугировали 1 минуту при 7,5 тыс. об./мин. Элюат переносили в чистую микропробирку. Очищенный фрагмент ДНК хранили при -20°C до использования.

3.3.5 Секвенирование и поиск сходных нуклеотидных последовательностей

Секвенирование ДНК проводила компания ЗАО «Евроген» (Москва, Россия) по протоколу BigDye (ABI Prism) на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730xl (Applied Biosystems, Калифорния, США) как с прямым, так и с обратным праймерами. Средняя длина полученных последовательностей ДНК составила 440 н.п (для 166 последовательностей по участку VenA).

Для поиска нуклеотидных последовательностей использовали алгоритм BLAST (blastn), встроенный в базу данных NCBI GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

Параметры поиска были оставлены по умолчанию. Перед поиском BLAST все последовательности проходили дополнительную обработку – обрезали краевые концы (20-30 п.н.), после чего прямую и обратную последовательности попарно выравнивали для получения консенсусной последовательности в программе MEGA11 (Tamura et al., 2021).

Результаты поиска гомологичных последовательностей считали успешными, если процент идентичности каждой последовательности (Percent Identity) был более 98%, область перекрытия (Query Coverage) более 95%, а величина E (E-value), отображающая достоверность выравнивания (чем ниже, тем достовернее выравнивание) равнялась 0.0.

3.4 Филогенетический анализ

Для определения положения изучаемых штаммов на филогенетическом дереве рода *Talaromyces* в анализ были включены последовательности ДНК из NCBI Genbank. Для каждого вида *Talaromyces* из базы данных было отобрано минимум 3 референсных последовательности (если такое количество было доступно) по участку BenA.

Выбор внешней группы и референсных последовательностей для определения положения изучаемых видов в таксономической системе, главным образом основывался на анализе работ по исследованию филогении семейства Trichosomaceae (Houbraken, Samson, 2011) и последней ревизии рода *Talaromyces* (Yilmaz et al., 2014), а также более поздних обзорных работах (Tsang et al., 2018; Houbraken et al., 2020b), поэтому, *Trichosoma paradoxa* (штаммы CBS 247.57 и CBS 103.73) были использованы в качестве внешней группы. Таблица с референсными последовательностями приведена в [приложении 8.5](#). Всего для реконструкции двух филогенетических деревьев были использованы 151 референсная последовательность ДНК из GenBank и 165 последовательностей, полученных по результатам этой работы. В [приложении 8.3](#) приведены последовательности видов *Talaromyces*, депонированные в GenBank (141 последовательность), в [приложении 8.4](#) приведены последовательности *Talaromyces*, для которых не удалось выявить видовую принадлежность (24 последовательности).

Наборы данных из оригинальных и референсных последовательностей были объединены два набора данных (один для *Talaromyces* sect. *Talaromyces* и один для других секций рода), а после выравнены при помощи алгоритма MAFFT на онлайн сервере (Katoh et al., 2019; <https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/index.html>) с использованием автоматических настроек. Полученное множественное выравнивание было вручную отредактировано в программе MEGA11 (Tamura et al., 2021), и повторно выравнено в MAFFT. Для анализа полученной матрицы использовали метод байесовской статистики (bayesian inference, BI) в программе MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012). Наиболее подходящая модель нуклеотидных замен для анализа была выбрана на основе байесовского информационного критерия (BIC), рассчитанного в программе ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al., 2017), встроенного в пакет IQ-Tree (Nguyen et al., 2015).

Баесовский анализ был проведен в программе MrBayes 3.2.6 с двумя наборами из четырех цепей (одна холодная, три горячих), выполнявшихся в течении 2.5 млн. генераций (temp = 0.25, samplefreq=200) начиная с случайного дерева (starttree=random). Все цепочки сошлись к значению среднего стандартного отклонения <0.05. Для финального анализа первые 33% деревьев были удалены (burninfrac=0.33). Значения байесовской

апостериорной вероятности выше 0.95 приняты как значимые. Некоторые параметры для реконструкции филогенетических деревьев приведены в таблице 3.4-1.

Таблица 3.4-1. Параметры для реконструкции филогенетических деревьев

№	Филогенетический анализ	Модель нукл. замен (BIC критерий)	Кол-во последовательностей (ориг. + референс. = сумма)	Длина выравнивания с пробелами
1	<i>Talaromyces</i> sect. <i>Talaromyces</i>	GTR+I+G	116 + 83 = 199	588 н.п.
2	<i>Talaromyces</i> sect. <i>Trachyspermi</i> , <i>Islandici</i> , <i>Purpurei</i> , <i>Helici</i> , New section	GTR+I+G	51 + 64 = 115	609 н.п.

Полученные деревья были визуализированы в программе Figtree v. 1.4.3 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>) и отредактированы при помощи графического редактора Adobe Illustrator CC 2017 (<https://www.adobe.com/ru/products/illustrator.html>).

4. Результаты и обсуждение

Было проанализировано 176 штаммов из коллекции кафедры микологии и альгологии МГУ: 148 из Вьетнама, 28 из России. Для 165 штаммов были получены ДНК-штрихкоды по участку гена бета-тубулина (BenA). Общее количество штаммов (и отдельно для России и Вьетнама), их видовая принадлежность приведены в таблице 4-1. Для оставшихся 11 штаммов, имеющих однозначные фенотипические особенности, верификация была проведена на основе морфологических признаков.

Таблица 4-1. Видовая принадлежность, количество штаммов и принадлежность к внутриродовой секции (для *Talaromyces*) штаммов по результатам молекулярной верификации.

№	Вид	Число штаммов (в т.ч. из России / Вьетнама)	Секция
1	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	20 (0 / 20)	Trachyspermi
2	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	19 (1 / 18)	Talaromyces
3	<i>Talaromyces thailandensis</i> Manoch, Dethoup & N. Yilmaz	11 (0 / 11)	Talaromyces
4	<i>Talaromyces stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	10 (5 / 5)	Talaromyces
5	<i>Talaromyces siamensis</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	10 (0 / 10)	Talaromyces
6	<i>Talaromyces amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	9 (1 / 8)	Talaromyces
7	<i>Talaromyces verruculosus</i> (Peyronel) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	8 (3 / 5)	Talaromyces
8	<i>Talaromyces muroii</i> Yaguchi, Someya & Udagawa	6 (2 / 4)	Talaromyces
9	<i>Talaromyces wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj.	6 (0 / 6)	Islandici
10	<i>Talaromyces sparsus</i> L. Wang	4 (0 / 4)	Talaromyces
11	<i>Talaromyces aureolinus</i> L. Wang	4 (0 / 4)	Talaromyces
12	<i>Talaromyces pinophilus</i> (Hedgc.) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	4 (1 / 3)	Talaromyces
13	<i>Talaromyces annesophieae</i> Houbraken	3 (0 / 3)	Talaromyces
14	<i>Talaromyces purpureogenus</i> (Stoll) Samson, N. Yilmaz, Houbraken, Spierenb., Seifert, Peterson, Varga & Frisvad	3 (0 / 3)	Talaromyces
15	<i>Talaromyces trachyspermus</i> (Shear) Stolk & Samson	3 (0 / 3)	Trachyspermi
16	<i>Talaromyces amazonensis</i> N. Yilmaz, López-Quint., Vasco-Pal., Frisvad & Houbraken	2 (0 / 2)	Talaromyces
17	<i>Talaromyces atroroseus</i> N. Yilmaz, Frisvad, Houbraken & Samson	2 (1 / 1)	Trachyspermi
18	<i>Talaromyces rugulosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	2 (2 / 0)	Islandici
19	<i>Talaromyces stipitatus</i> (Thom ex C.W. Emmons) C.R. Benj.	2 (2 / 0)	Talaromyces
20	<i>Talaromyces cecidicola</i> (Seifert, Hoekstra & Frisvad) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	2 (0 / 2)	Purpurei
21	<i>Talaromyces pratensis</i> Jurjević & S.W. Peterson	1 (1 / 0)	Talaromyces
22	<i>Talaromyces kendrickii</i> Visagie, N. Yilmaz, Seifert & Frisvad	1 (1 / 0)	Talaromyces
23	<i>Talaromyces stellenboschensis</i> Visagie & K. Jacobs	1 (1 / 0)	Talaromyces
24	<i>Ascospirella lutea</i> (Zukal) Houbraken, Frisvad & Samson	1 (1 / 0)	
25	<i>Talaromyces allahabadensis</i> (B.S. Mehrotra & D. Kumar) Samson, N. Yilmaz & Frisvad	1 (0 / 1)	Islandici
26	<i>Talaromyces brunneus</i> (Udagawa) Samson, N. Yilmaz & Frisvad	1 (0 / 1)	Islandici
27	<i>Talaromyces dimorphus</i> X.Z. Jiang & L. Wang	1 (0 / 1)	Talaromyces
28	<i>Talaromyces diversus</i> (Raper & Fennell) Samson, N. Yilmaz & Frisvad	1 (0 / 1)	Trachyspermi
29	<i>Talaromyces haitouensis</i> L. Wang	1 (0 / 1)	Talaromyces
30	<i>Talaromyces islandicus</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	1 (0 / 1)	Islandici
31	<i>Talaromyces louisianensis</i> Jurjević & S.W. Peterson	1 (1 / 0)	Talaromyces
32	<i>Talaromyces minnesotensis</i> Guevara-Suarez, Cano & Dania García	1 (1 / 0)	Trachyspermi
33	<i>Talaromyces</i> sp. 1 alb_hei	1 (0 / 1)	Trachyspermi
34	<i>Talaromyces</i> sp. 2 Pa_Ta	1 (0 / 1)	Purpurei

35	<i>Talaromyces</i> sp. 3 vo_KUC21408	1 (1 / 0)	Helici
36	<i>Talaromyces</i> sp. 4 Tm_KJ-2012a	2 (0 / 2)	Talaromyces
37	<i>Talaromyces</i> sp. 5 Tal_Ter_The	1 (0 / 1)	Trachyspermi
38	<i>Talaromyces</i> sp. 6 Tpan	3 (0 / 3)	Talaromyces
39	<i>Talaromyces</i> sp. 7 Tmu_Tbr	1 (0 / 1)	Islandici
40	<i>Talaromyces</i> sp. 8 MLWB35_Tman_Tban	1 (0 / 1)	Talaromyces
41	<i>Talaromyces</i> sp. 9 Tru_Tac_CV1742	1 (1 / 0)	Islandici
42	<i>Talaromyces</i> sp. 10 KJ-2012e	2 (0 / 2)	Talaromyces
43	<i>Talaromyces</i> sp. 11 Tva_Tru	2 (0 / 2)	New section
44	<i>Talaromyces</i> sp. 12 Mur	1 (0 / 1)	Talaromyces
45	<i>Talaromyces</i> sp. 13 Tman	2 (0 / 2)	Talaromyces
46	<i>Talaromyces</i> sp. 14 Man	2 (0 / 2)	Talaromyces
47	<i>Talaromyces</i> sp. 15	2 (0 / 2)	Talaromyces
Сумма штаммов		165	

Среди проанализированных 176 штаммов было выявлено 47 видов (46 видов *Talaromyces* и 1 вид *Ascospirella lutea*). Для 23 штаммов *Talaromyces*, принадлежащих к 15 видам не удалось установить видовую принадлежность (13 видов из Вьетнама и 2-х видов из России). До верификации, на основе морфологических признаков было выявлено 32 вида, из которых 9 не были идентифицированы до вида.

Из 108 штаммов (61% от всех изученных штаммов), по морфологическим признакам отнесенным к 12 видам: *Talaromyces erythromellis* (\equiv *Penicillium erythromellis*), *Talaromyces aculeatus* (\equiv *Penicillium aculeatum*), *Talaromyces funiculosus* (\equiv *Penicillium funiculosum*), *Talaromyces loliensis* (\equiv *Penicillium loliense*), *Talaromyces primulinus* (\equiv *Penicillium primulinum*), *Talaromyces ruber* (\equiv *Penicillium rubrum*), *Talaromyces variabilis*, *Talaromyces solicola*, *Talaromyces flavus*, *Talaromyces dendriticus*, *Talaromyces minioluteus*, *Penicillium tardum*, в результате молекулярной верификации было выявлено 33 вида. Однако, среди выявленных ранее и верифицированных видов одинаковых видов обнаружено не было. Таким образом произошло существенное изменение видового состава коллекции.

4.1 Морфологическое описание

Для части видов были зафиксированы морфологические признаки. В качестве рекомендаций использовали подход, предложенный для рода *Penicillium* (Visagie et al., 2014b). Для морфологической идентификации штаммы высевали на среду сусло-агар (MEA) и среду Чапека с дрожжевым экстрактом (СYA). После недельной инкубации при 22-25°C колонии фотографировали, а после проводили изучение макро- и микроморфологических признаков. Затем эти данные сопоставляли с данными поиска BLAST и филогенетического анализа. Так же, штаммы оставляли на инкубацию ещё не менее чем на две недели для фиксации дополнительных морфологических особенностей.

В нижеследующем списке (пункт 4.1.1) идентифицированные штаммы рода *Talaromyces* разбиты по секциям, для каждого вида приведены номера штаммов, краткая морфологическая характеристика, фотографии и сравнение с литературными данными.

№^{морф.} отмечены номера штаммов, которые были идентифицированы только по фенотипическим признакам, №^{мол.} – штаммы идентифицированные только по ДНК-штрихкоду. Номера штаммов без отметок идентифицированы по морфологическим и молекулярным признакам.

4.1.1 Род *Talaromyces*

Секция *Islandici*

Виды секции имеют ограниченный рост на стандартных питательных средах, колонии обычно имеют желтый мицелий, продуцируют ругулозин и/или скирин. Они важны в биотехнологии (например, *T. rugulosus*, *T. wortmannii*) и в медицине (например, *T. piceus*, *T. radicus*). Большинство видов растут при 37⁰С, некоторые виды производят желтые плодовые тела (Yilmaz et al., 2014; N. Yilmaz et al., 2016).

1. *Talaromyces allahabadensis* (B.S. Mehrotra & D. Kumar) Samson, N. Yilmaz & Frisvad

≡ *Penicillium allahabadense* B.S. Mehrotra & D. Kumar.

= *Penicillium zacynthae* C. Ramírez & A.T. Martínez.

Секция *Islandici*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	874	Эллипсо.	Гладкие.	2,5-3,5 -2-2,5	Нет		Да	Вьетнам

Вид впервые описан из Индии (Mehrotra, Kumar, 1962) как *Penicillium allahabadense* B.S. Mehrotra & D. Kumar. В 2011 году включен в *Talaromyces* (Houbraken and Samson, 2011). *Talaromyces allahabadensis* имеет колонии с ярко-желтым мицелием и бархатистой текстурой. Конидии гладкие, эллипсоидальные или веретенообразные, 2,5–4,5 × 1,7–2,5 мкм. Филогенетически *T. allahabadensis* тесно связан с *T. radicus*, но отличается от него производством кислоты на среде CREA. Также *T. allahabadensis* хорошо растет при 37⁰С, но не растёт при 40⁰С (Yilmaz et al., 2014)



Рисунок 4.1.1-1. *Talaromyces allahabadensis* штамм 874. А. Справа СYA, слева MEA. В. Конидии. С. Фиалиды.

2. *Talaromyces islandicus* (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert

≡ *Penicillium islandicum* Sopp.

= *Penicillium aurantioflammiferum* C. Ramírez, A.T. Martínez & Berer.

Секция *Islandici*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СYA	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	904	Эллипс.	Гладк.	3-4	Красн. – кор.	Диффунд.	Да	Вьетнам
2	955 ^{Морф.}	Эллипс.	Гладк.	3-4	Красн. – кор	Реверс	Да	Вьетнам
3	988 ^{Морф.}	Эллипс.	Гладк.	3-4	Красн. – кор	Реверс	Да	Вьетнам
4	991 ^{Морф.}	Эллипс.	Гладк.	3-4	Красн. – кор	Реверс	Да	Россия
5	1000 ^{Морф.}	Эллипс.	Гладк.	3-4	Красн. – кор	Реверс	Да	Россия

Впервые вид был описан из Норвегии (Raper, Thom, 1968). *Talaromyces islandicus* имеет яркий оранжевый мицелий и производит оранжевый пигмент на большинстве питательных сред, конидии гладкие, эллипсоидальные, 2,5–6 × 2–4,5 мкм. *T. islandicus* филогенетически родственен *T. loliensis*, от которого отличается производством кислоты на среде CREA и более широким конидиеносцами (Yilmaz et al., 2014).

Из исследованных штаммов, только штамм 904 получил ДНК-штрихкод, остальные штаммы были верифицированы по морфологическим признакам.

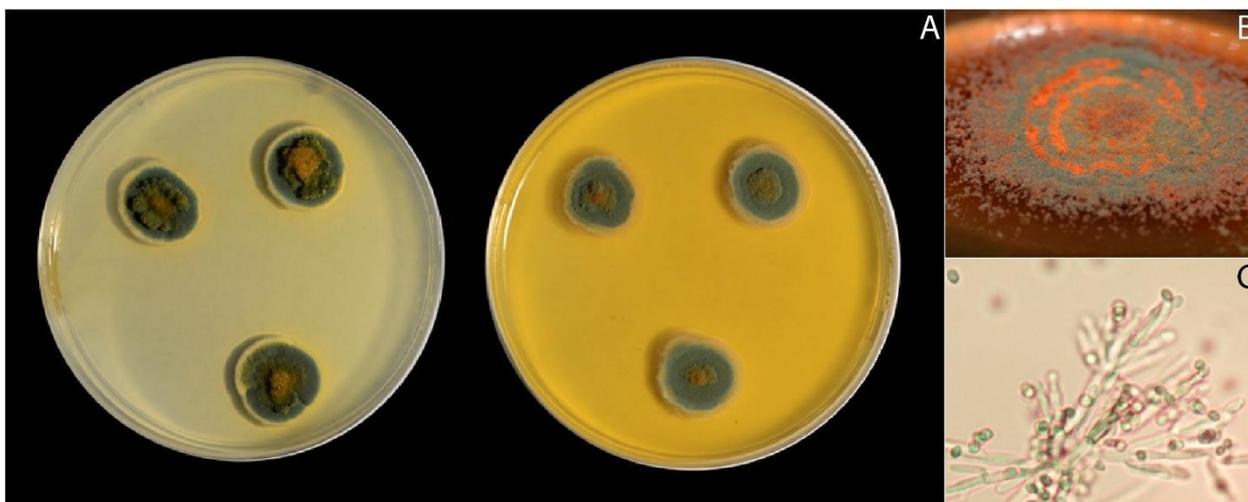


Рисунок 4.1.1-2. *Talaromyces islandicus* штамм 955. А. Справа МЕА, слева СУА. В. Оранжевый мицелий на 3-ей неделе инкубации. С. Конидии и фиалиды.

3. *Talaromyces rugulosus* (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert

= *Penicillium elongatum* Bainier, Bull.

≡ *Penicillium rugulosum* Thom.

= *Penicillium chrysitis* Biourge.

= *Penicillium tardum* Thom.

= *Talaromyces echinosporus* (Nehira) Samson, Yilmaz & Frisvad.

≡ *Penicillium echinosporum* Nehira, J. Ferment.

Секция *Islandici*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	584	Эллипс.	Шероховат.	3-3,5 (5) x 2,5 - 3	Нет		Да	Россия
2	682	Эллипс.	Шероховат.	3-3,5 x 2,5 - 3	Нет		Слаб.	Россия
3	983*	Эллипс.	Шероховат.	3-3,5 (4) x 2,5 - 3	Нет		Да	Вьетнам

Talaromyces rugulosus растет медленно и производит компактные и бархатные колонии с темно-зелеными конидиями, конидии от гладких до мелко шероховатых, от эллипсоидальных до веретенообразных, 2,5–6 × 2,5–4 мкм. Филогенетически *T. rugulosus* родственен *T. atricola* (Yilmaz et al., 2014).

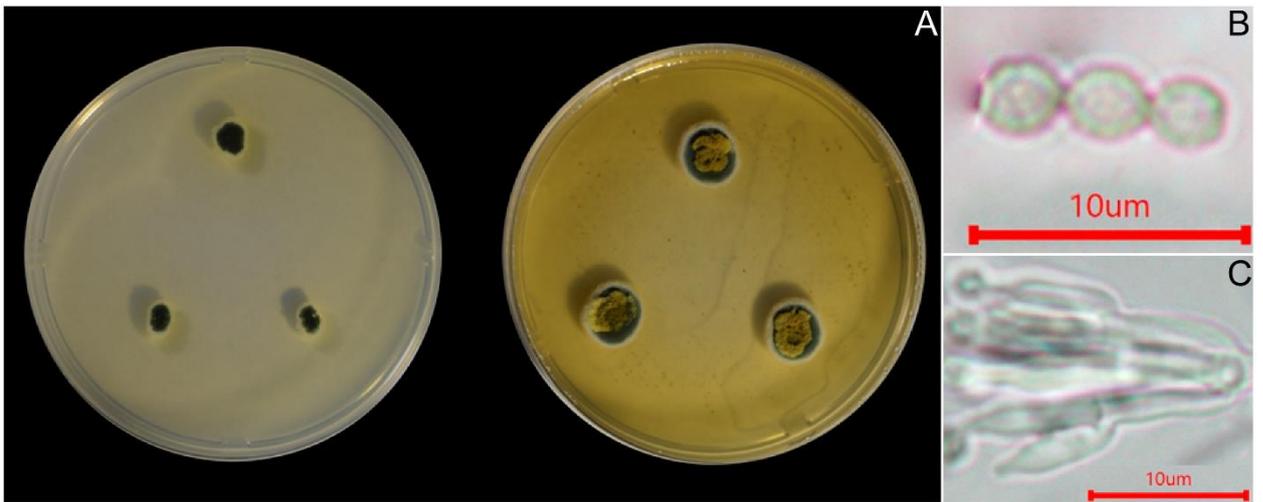


Рисунок 4.1.1-3. *Talaromyces rugulosus* штамм 682. А. Справа МЕА, слева СYA. В. Конидии. С. Фиалиды.

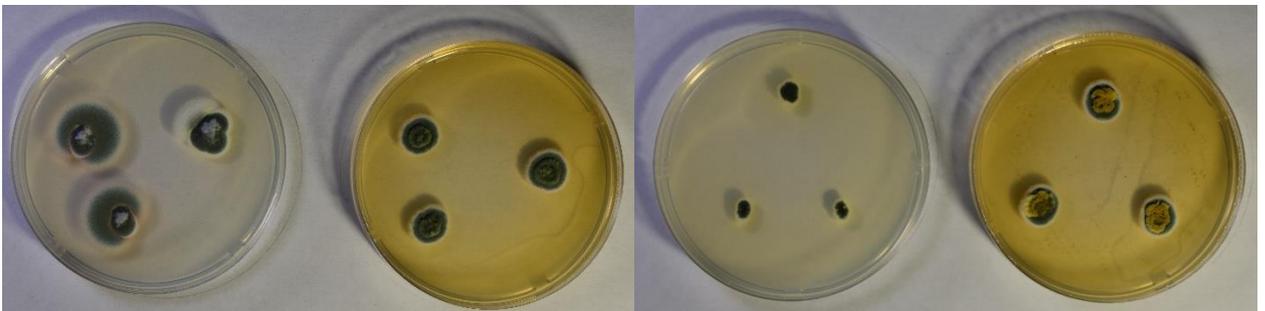


Рисунок 4.1.1-4. *Talaromyces rugulosus*. Справа: штамм 682 (справа МЕА, слева СYA). Слева: штамм 983 (справа МЕА, слева СYA).

4. *Talaromyces wortmannii* C.R. Benj.

≡ *Penicillium wortmannii* Klöcker.

≡ *Penicillium kloeckeri* Pitt.

= *Talaromyces sublevisporus* (Yaguchi & Udagawa) Samson, Yilmaz & Frisvad ≡ *Talaromyces wortmannii* var. *sublevisporus* Yaguchi & Udagawa.

= *Talaromyces variabilis* (Sopp) Samson et al. ≡ *Penicillium variabile* Sopp.

= *Penicillium concavorugulosum* S. Abe.

Секция *Islandici*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии		Аскоспоры		Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма, ornamentация	Размеры, мкм	Форма, ornamentация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	1318	Эллипс., гладкие	2,5-4 x 2-3	Эллипс., тонко шиповат.	4-5 x 3	Желт.	Реверс.	Огр.	Вьетнам
2	1319 ^{Морф.}	Эллипс., гладкие	2,5-4 x 2-3	Эллипс., тонко шиповат.	4-5 x 3	Желт. Ярк.	Реверс	Огр.	Вьетнам
3	1629	Эллипс., гладкие	2,5-4 x 2-3	Нет		Желт.	Реверс.	Огр.	Вьетнам
4	1853 ^{Морф.}	Эллипс., гладкие	3-4 x 2-3	Нет		Желт.	Реверс.	Огр.	Вьетнам
5	3249 ^{Морф.}	Эллипс., гладкие	2,5-4 x 2-3	Эллипс., тонко шиповат.	4-5 x 3	Желт.	Реверс.	Огр.	Вьетнам
6	3457 ^{Морф.}	Эллипс., гладкие	2,5-4 x 2-3	Эллипс., тонко шиповат.	4-5 x 3	Желт.	Реверс.	Огр.	Вьетнам
7	4798	Эллипс., гладкие	3-4 x 2-3	Эллипс., тонко шиповат.	4-5 x 3	Желт.	Реверс.	Огр.	Вьетнам
8	4800	Эллипс., гладкие	3-4 x 2-3	Эллипс., тонко шиповат.	4-5 x 3	Желт.	Реверс.	Огр.	Вьетнам
9	4801	Эллипс., гладкие	3-4 x 2-3	Эллипс., тонко шиповат.	4-5 x 3	Желт.	Реверс.	Огр.	Вьетнам
10	5029 ^{Мол.}								Вьетнам

Впервые вид был описан из почвы Дании (Stolk, Samson, 1972). *Talaromyces wortmannii* имеет желтые бархатистые колонии, растущие ограничено, большая часть штаммов продуцирует аскоспоры, аскоспоры, широко эллипсоидальные, толстостенные, шиповатые 3,5–6,0 × 2,5–4 мкм; конидии гладкостенные, эллипсоидальные, 2,5–6 × 1,5–3,5 мкм (Yilmaz et al., 2014). Колонии и аскоспоры *T. wortmannii* похожи на *T. flavus*, однако *T. wortmannii* имеет ограниченный рост и оранжевый реверс (Stolk, Samson, 1972).

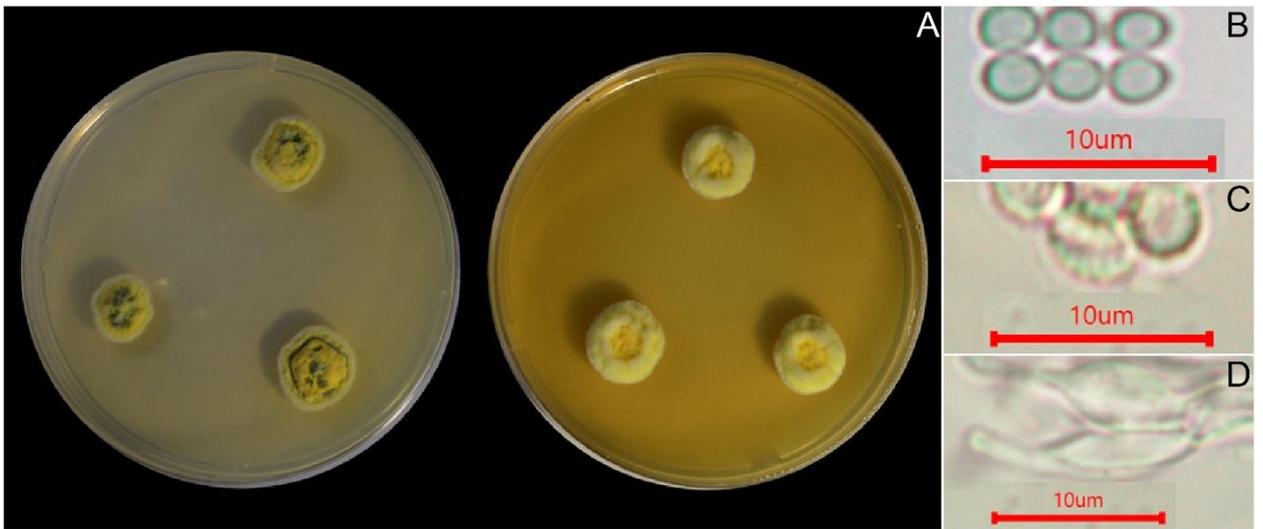


Рисунок 4.1.1-5. *Talaromyces wortmannii* штамм 1318. **А.** Справа МЕА, слева СYA. **В.** Конидии. **С.** Аскоспоры в сумке. **Д.** Фиалиды.

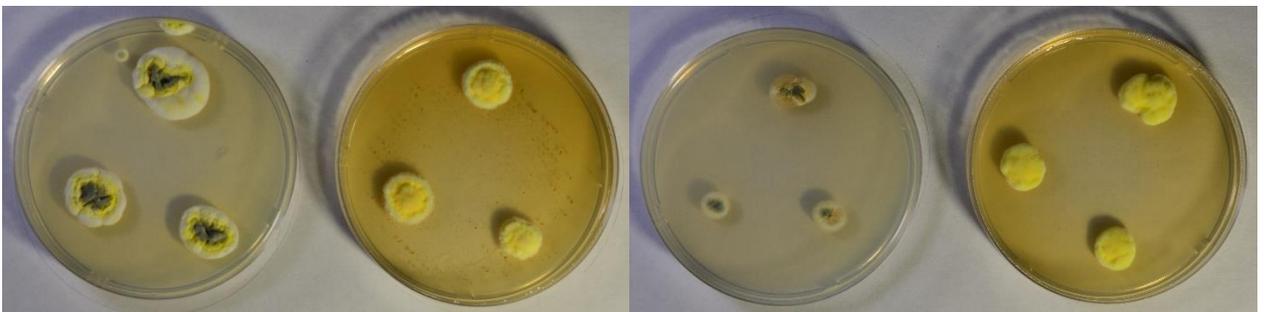


Рисунок 4.1.1-6. *Talaromyces wortmannii*. Справа: штамм 1853 (справа МЕА, слева СYA). Слева: штамм 1629 (справа МЕА, слева СYA).

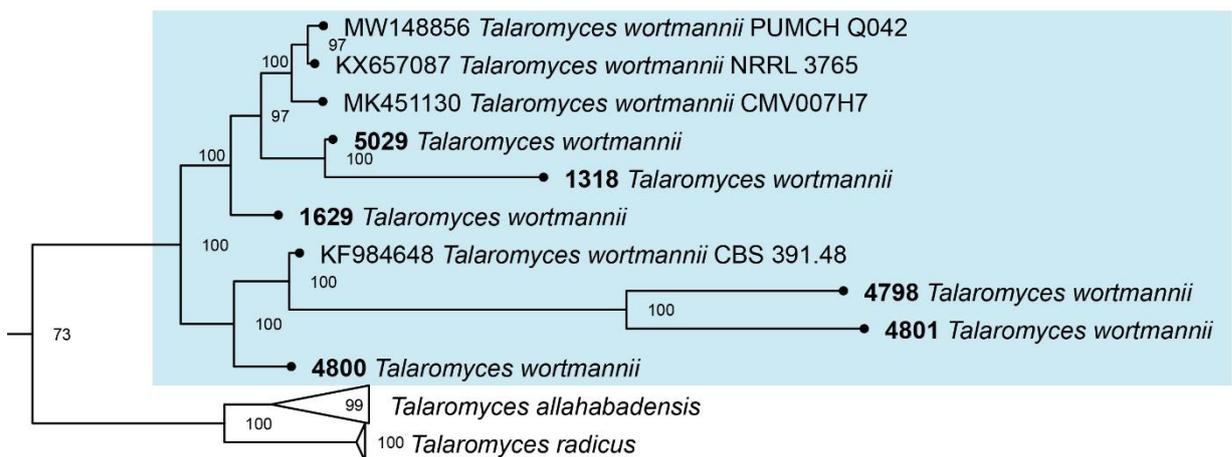


Рисунок 4.1.1-7. Фрагмент филогенетического дерева по участку VenA, показывающий отношения между штаммами вида *Talaromyces wortmannii*. **Жирным** выделены номера штаммов из коллекции. В узлах даны значения поддержки Байесовской апостериорной вероятности (BPP).

5. *Talaromyces brunneus* (Udagawa) Samson, N. Yilmaz & Frisvad 2011

≡ *Penicillium brunneum* Udagawa

Секция *Islandici*.

Колонии *Talaromyces brunneus* слегка приподняты, радиально-бороздчатые; поля низкие, плоские, цельные (1 мм); мицелий белый и желтый; текстура бархатистая и рыхло-пучковидная, спороношение умеренно плотное, конидии в массе от золотисто-коричневого до желтовато-коричневого; растворимые пигменты отсутствуют; обратная сторона желтовато-коричневая в центре, переходящая в золотисто-желтую. конидии гладкие, от шаровидных до почти шаровидных $3-4(-7) \times 2-4$. Плодовые тела не наблюдаются. *T. brunneus* характеризуется образованием конидий от золотисто-коричневых до желтовато-коричневых на СУА, МЕА и ОА. Вид не может расти при 37°C (Yilmaz et al., 2014).

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии		Аскоспоры		Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	2262	Эллипс., шероховат	3-4 x 2-3	Нет		Желт.	Реверс.	Не отл.	Вьетнам

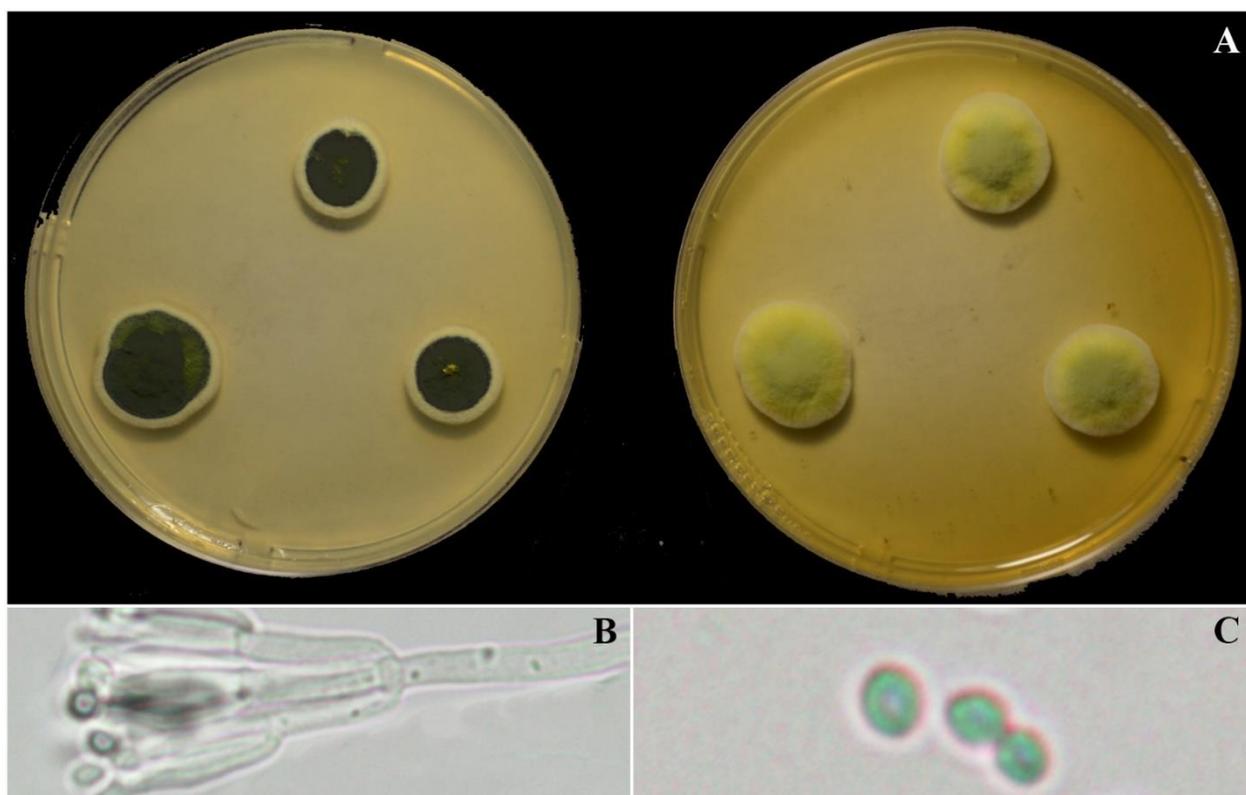


Рисунок 4.1.1-8. *Talaromyces brunneus* штамм 2262. А. Справа МЕА, слева СУА. В. Конидиеносец. С. Конидии

Морфологическое описание штамма 2262 не соответствует литературным данным для вида *Talaromyces brunneus*., однако поиск сходных нуклеотидных последовательностей

в GenBank и результаты филогенетического анализа однозначно демонстрируют, что штамм 2262 принадлежит виду *Talaromyces brunneus*.

Секция *Purpurei*

Секция *Purpurei* включает в себя виды *Talaromyces*, которые, как правило, производят коремии после двух-трех недель инкубации. Виды секции производят бивертицилляторные конидиеносцы, имеющие дополнительные субтерминальные ветви. Ряд видов связан со специфическими местообитаниями, например, *Talaromyces cecidicola* был выделен из галлов осы, *T. dendriticus* обычно встречается в присутствии эвкалипта (Seifert et al., 2004), а *T. ramulosus* часто встречается в соцветиях *Protea repens* (Visagie et al., 2009).

1. *Talaromyces cecidicola* (Seifert, Hoekstra & Frisvad) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert 2011

≡ *Penicillium cecidicola* Seifert, Hoekstra & Frisvad
Секция *Purpurei*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	952	Эллипс.	Гладкие	2,5-3 x 1,5-2	Красн. Ярк.	Диффунд.	Да	Вьетнам
2	1756	Эллипс.	Гладкие	2,5-3 x 1,5-2	Красн. Ярк.	Диффунд.	Да	Вьетнам

Talaromyces cecidicola впервые описан (как *Penicillium cecidicola* в 2004 году) из ходов ос, внутри галлов дуба из США (Seifert et al., 2004). *T. cecidicola* образует бархатистые темно-зеленые колонии с синнемами и красным реверсом. Сходен с *T. colescens*, однако *T. colescens* растет быстрее, чем *T. cecidicola* на MEA при 30°C. Конидии гладкие, от эллипсоидных с заостренным концом до веретенообразных, 2,5–3.5(–5.5) × 1,5–3 мкм (Yilmaz et al., 2014).



Рисунок 4.1.1-9. *Talaromyces cecidicola* штамм 952. А. Справа СYA, слева MEA. В. Конидии. С. Фиалиды.

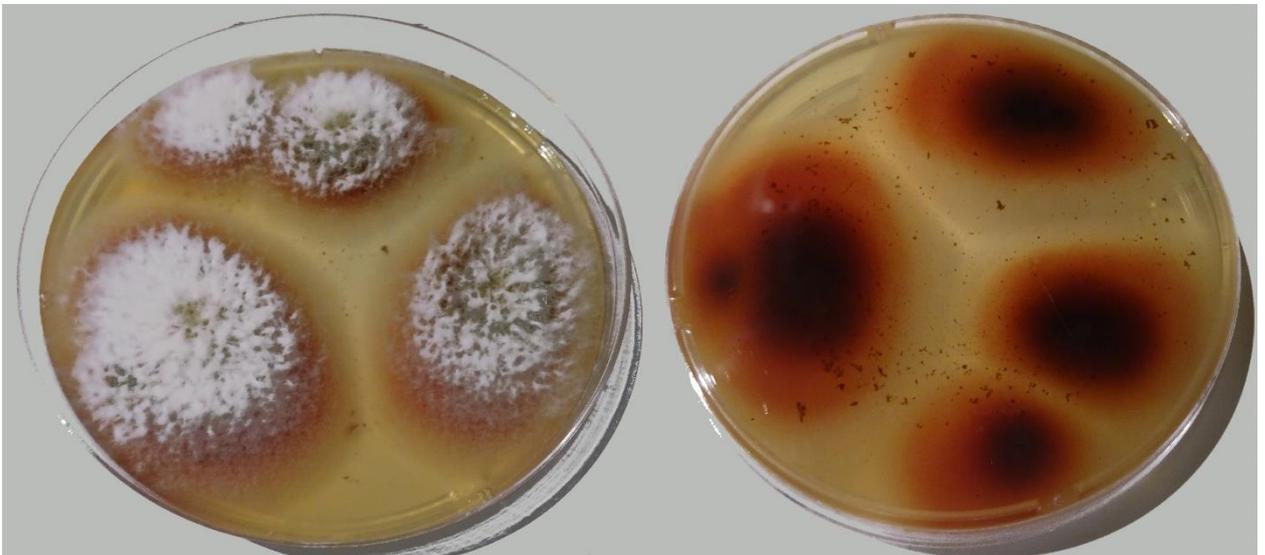


Рисунок 4.1.1-10. *Talaromyces cecidicola* штамм 1756, среда MEA. Заметны длинные синнемы.

Секция *Talaromyces*

Секция включает виды, которые производят желтые аскомы, которые иногда могут быть белыми, кремовыми, розоватыми или красноватыми, с желтыми аскоспорами. Конидиеносцы обычно бивертиллиатные, симметричные, некоторые виды, имеют редуцированные конидиеносцы с одиночными фиалидами (Stolk, Samson, 1972).

1. *Talaromyces amazonensis* N. Yilmaz, López-Quint., Vasco-Pal., Frisvad & Houbraken Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии		Аскоспоры		Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	965	Эллипс., гладкие	2-2,5 x 1,5	Эллипс., шиповатые	5-6 x 2,5-3(4)	Красн.	Реверс.	Да	Вьетнам
2	998	Эллипс., гладкие	2-2,5 x 1,5	Эллипс., шиповатые	5-6 x 2,5-3(4)	Красн.	Реверс	Да	Вьетнам

Впервые вид был описан из Колумбии, штамм изолирован из разложившихся листьев. *Talaromyces amazonensis* производит желтые аскомы с шиповатыми, толстостенными эллипсоидальными аскоспорами, 3–5,5 × 2–4 мкм; конидии гладкостенные, эллипсоидальные, 2,5–4(–6) × 2–3 мкм. Аскоспоры *T. amazonensis* напоминают *T. flavus*, *T. muroii*, *T. thailandensis* и *T. liani*, однако *T. flavus* и *T. muroii* растут более ограниченно на СУА, чем *T. amazonensis* (9–16 мм против 30–38 мм). *Talaromyces amazonensis* растёт при 37°C, в отличие от *T. thailandensis* и имеет желтые аскомы в отличие от оранжево-красных аском *T. liani* (Yilmaz et al., 2016a).



Рисунок 4.1.1-11. *Talaromyces amazonensis* штамм 965. А. Справа СУА, слева МЕА. В. Конидии. С. Фиалиды. Д. Плодовые тела на 21 день инкубации.

2. *Talaromyces aureolinus* L. Wang

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии		Аскоспоры		Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	357	Эллипс., Гладкие	2-2,5 x 1,5-2	Эллипс., гладкие.	3-4 x 2,5	Красн.	Диффунд.	Да	Вьетнам
2	2545	Эллипс., Гладкие	2-3 x 1,5-2,5	Эллипс., гладкие.	3-4 x 2,5	Красн.	Диффунд.	Да	Вьетнам
3	4810 ^{Мол.}								
4	5055 ^{Мол.}								

Видовой комплекс *Talaromyces purpureogenus*

Комплекс видов *Talaromyces purpureogenus* содержит четыре отдельных вида: *T. purpureogenus*, *T. ruber*, *T. amestolkiae*, *T. stollii*. Все четыре вида имеют сходную микроморфологию, но их можно различить по макроморфологическим, физиологическим признакам и молекулярным маркерам (Yilmaz et al., 2012).

3. *Talaromyces amestolkiae* N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	596	Эллипс.	Гладкие	3-4 x 2-2,5	Красн.	Реверс	Да	Россия
2	855	Эллипс.	Гладкие	3-4 x 2-2,5	Красн.	Реверс	Да	Вьетнам
3	875	Эллипс.	Мелко-шероховат	2-3 x 2-2,5	Красно-коричневый	Реверс	Да	Вьетнам
4	939	Эллипс.	Гладкие	3-4 x 2-2,5	Красн.	Реверс	Да	Россия
5	974	Эллипс.	Гладкие	3-4 x 2-2,5	Красн.	Реверс	Да	Вьетнам
6	988 ^{Морф.}	Эллипс.	Гладкие	3-4 x 2-2,5	Красн.	Диффунд.	Да	Вьетнам
7	1239	Эллипс.	Гладкие	3-4 x 2-2,5	Красн.	Реверс	Да	Вьетнам
8	1541	Эллипс.	Гладкие	2-3 x 2-2,5	Красн	Реверс	Да	Вьетнам
9	1603	Эллипс.	Гладкие	2,5-3,5 x 2-2,5	Красн	Реверс	Да	Вьетнам
10	3066	Эллипс.	Гладкие	2,5-3,5 x 2-2,5	Розовый	Реверс	Да	Вьетнам
11	3087	Эллипс.	Гладкие	2-3 x 2-2,5	Красн	Реверс	Да	Вьетнам

Впервые вид описан из пыли Южной Африки. Многие штаммы *Talaromyces amestolkiae* ранее идентифицировались как *Penicillium purpureogenum* var. *rubrisclerotium*. *Talaromyces amestolkiae* имеет красный реверс на СУА и МЕА, на СУА так же выделяет слабый красный растворимый пигмент, важный для идентификации, некоторые штаммы

образуют черные склероции после 2-х недель инкубации при 25°C, конидии гладкие, иногда мелко шероховатые, эллипсоидальные, 2–3 × 1,5–2,5 мкм (Yilmaz et al., 2014).

T. amestolkiae является частью видового комплекса видов *Talaromyces purpureogenus*, поэтому важно уметь отличать его от сходных видов. *T. amestolkiae* и *T. stollii* отличаются от *T. ruber* и *T. purpureogenus* производством кислоты на CREA, *Talaromyces ruber* также имеет красный реверс и бархатистую текстуру колонии на MEA (Yilmaz et al., 2014).

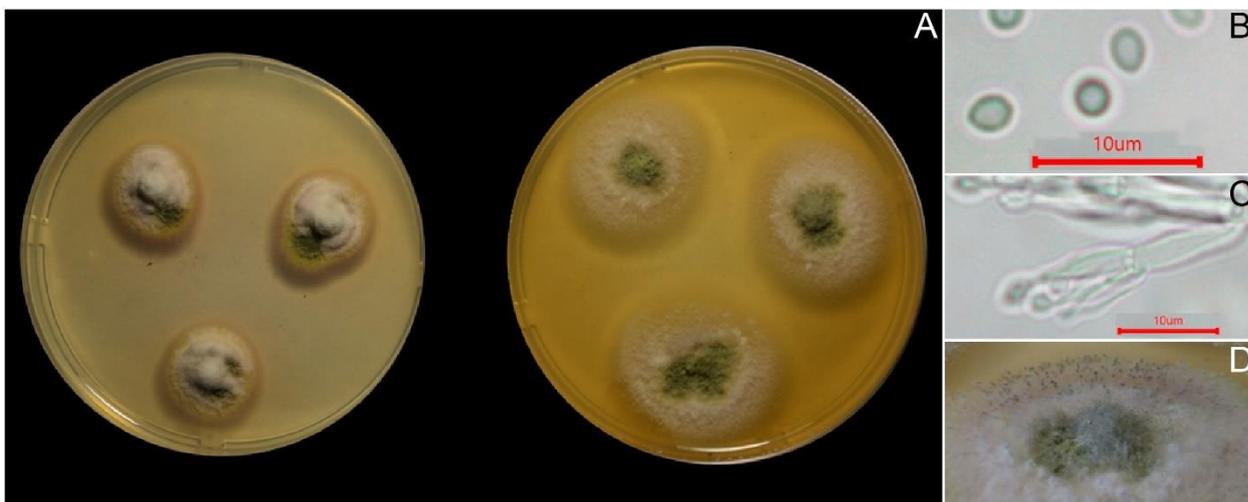


Рисунок 4.1.1-12. *Talaromyces amestolkiae* штамм 1603. А. Справа СYA, слева MEA. В. Конидии. С. Фиалиды. Д. Склероции на 3-ей неделе инкубации.

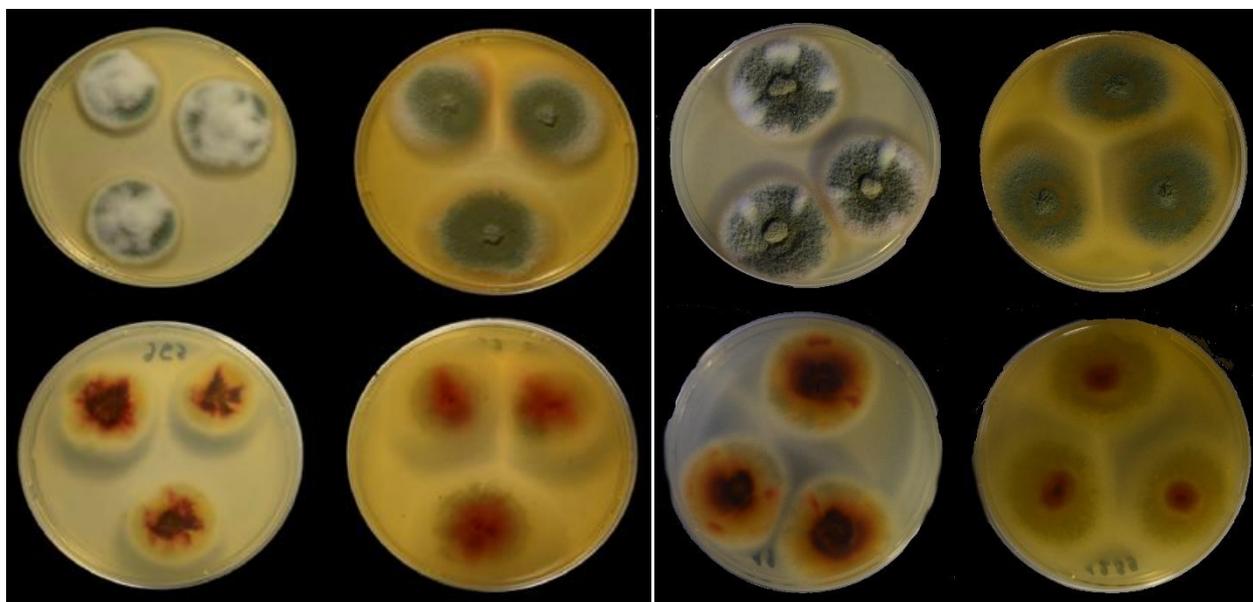


Рисунок 4.1.1-13. *Talaromyces amestolkiae*. Штамм 596 (слева) и 1239 (справа): внешний вид колонии и реверс: справа СYA, слева MEA.

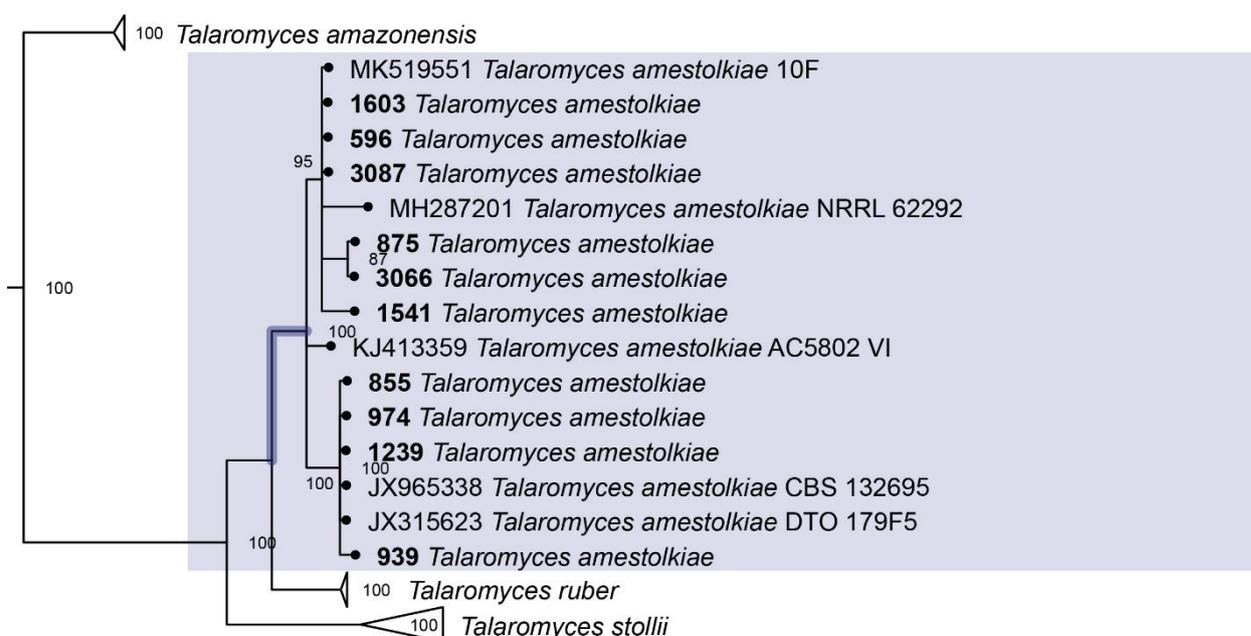


Рисунок 4.1.1-14. Фрагмент филогенетического дерева по участку *BenA*, показывающий отношения между штаммами вида *Talaromyces amestolkiae*.

4. *Talaromyces purpureogenus* Samson, N. Yilmaz, Houbraken, Spierenb., Seifert, Peterson, Varga & Frisvad

- = *Penicillium purpureogenum* Stoll
- = *Penicillium sanguineum* Sopp
- = *Penicillium crateriforme* J.C. Gilman & E.V. Abbott
- = *Penicillium vanilliae* Bouriquet

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	1668	Эллипс.	Гладкие	3 x 2,5	Красн.	Диффунд.	Да	Вьетнам
2	4994 ^{Мол.}							Вьетнам
3	5085 ^{Мол.}							Вьетнам

Talaromyces purpureogenus производит красный растворимый пигмент на СУА при 25 и 30°C, конидии гладкие, эллипсоидальные, 3–3,5 × 2–2,5 мкм (Yilmaz et al., 2014). *Talaromyces purpureogenus* не способен расти при температуре ниже 18°C (Yilmaz et al., 2012).

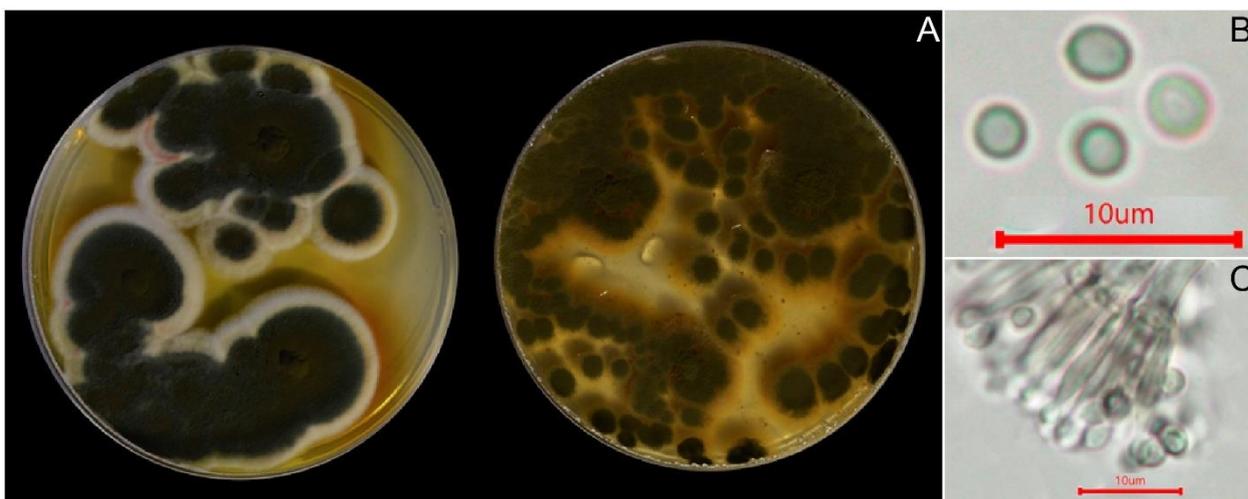


Рисунок 4.1.1-15. *Talaromyces purpureogenus* штамм 1668. А. Справа СУА, слева МЕА. В. Конидии. С. Фиалиды.

5. *Talaromyces stipitatus* C.R. Benj.

≡ *Penicillium stipitatum* Thom

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии		Аскоспоры		Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	2345	Эллипс., гладкие	3-4 x 2-3	Гладкие, эллипс. одно ребро	3-4 x 2-3	Нет		Да	Россия
2	2380	Эллипс., гладкие	3-4 x 2-3	Гладкие, эллипс. одно ребро	3-4 x 2-3	Нет		Да	Россия

Talaromyces stipitatus отличается от остальных видов тем, что имеет гладкие сплюснутые, эллипсоидальные аскоспоры с одним экваториальным гребнем, 3-5 × 2-3 мкм. Аскома созревает после 1-2 недель инкубации, от кремово-белой до пастельно-желтой, сумки 6-8,5 × 5-7 мкм. Конидии от эллипсоидальных до яйцевидных, 2-7,5 × 2-4 мкм (Yilmaz et al., 2014).



Рисунок 4.1.1-16. *Talaromyces stipitatus* штамм 2345. Внешний вид колонии: справа MEA, слева CYA.



Рисунок 4.1.1-17. *Talaromyces stipitatus*, штамм 2380: внешний вид колонии и реверс: справа MEA, слева CYA.

6. *Talaromyces stollii* N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост CYA	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	553	Эллипс.	Гладкие	2,5-3,5	Розовый	Реверс	Да	Россия
2	587	Субсферич.	Гладкие	2-3	Розовый	Реверс	Да	Россия
3	606	Эллипс.	Гладкие	2,5-3,5	Красн.	Диффунд.	Да	Россия
4	820	Эллипс.	Гладкие	2,5-3,5	Розовый	Реверс	Да	Вьетнам
5	1878.1	Эллипс.	Гладкие	2,5-3,5	Красн.	Диффунд.	Да	Вьетнам
6	1986	Эллипс.	Гладкие	2,5-3,5	Розовый	Реверс	Да	Россия
7	1987	Эллипс.	Гладкие	2,5-3,5	Розовый	Реверс	Да	Россия
8	2111	Эллипс.	Гладкие	2,5-3,5	Розовый	Реверс	Да	Россия
9	4996 ^{Мол.}							Вьетнам
10	5074 ^{Мол.}							Вьетнам

11	5075 ^{Мол.}						Вьетнам
----	----------------------	--	--	--	--	--	---------

Talaromyces stollii быстро растёт на MEA и CYA, имеет слоисто-воздушные колонии на MEA, с белым, желтым и красным мицелием, конидии от гладких до мелко шероховатых, эллипсоидальные, 2,5–4 × 2–2,5 мкм. *Talaromyces stollii* отличается от *T. ruber* и *T. purpureogenus* выделением кислоты на CREA. По сравнению с *T. stollii*, *Talaromyces amestolkiae* имеет красный пигмент на CYA и MEA, и обычно черные склеротии после 2-х недель инкубации (Yilmaz et al., 2012; Yilmaz et al., 2014).

По последовательности бета-губулина (BenA) штаммы 553 и 606 находятся в одной кладе с *Talaromyces stollii* CBS 408.93^T, но значительно различаются по макроморфологии.

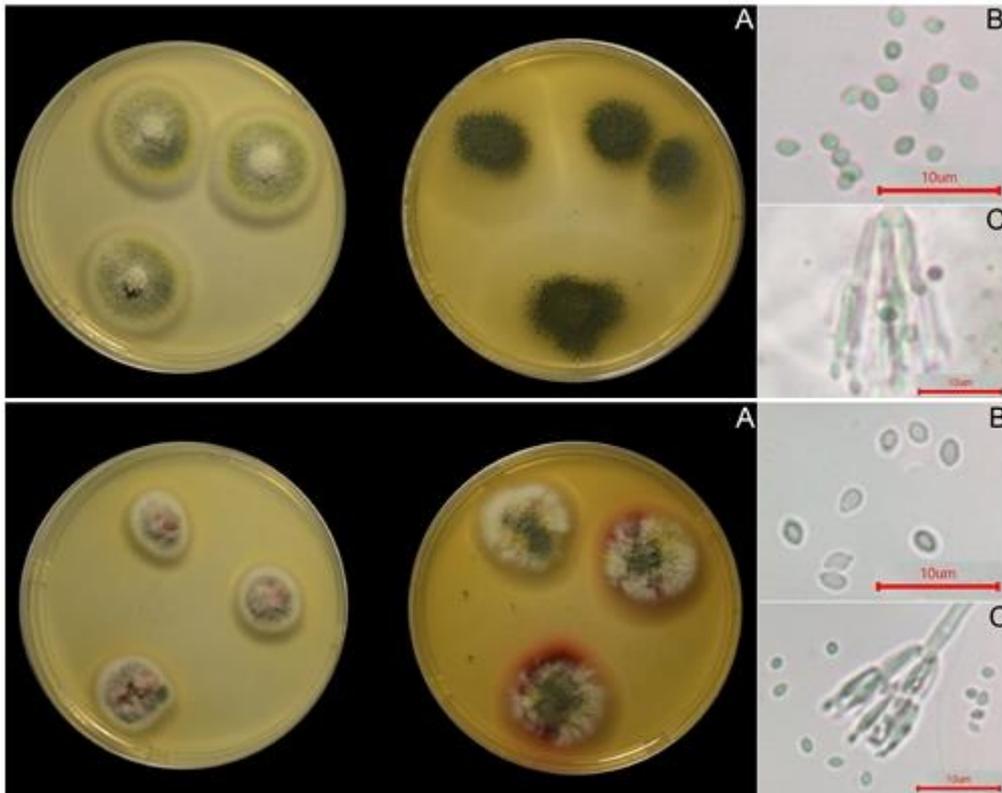


Рисунок 4.1.1-18. Сверху: *Talaromyces stollii* штамм 553. А. Справа MEA, слева CYA. В. Конидии. С. Фиалиды; снизу: *Talaromyces stollii* штамм 606. А. Справа MEA, слева CYA. В. Конидии. С. Фиалиды.

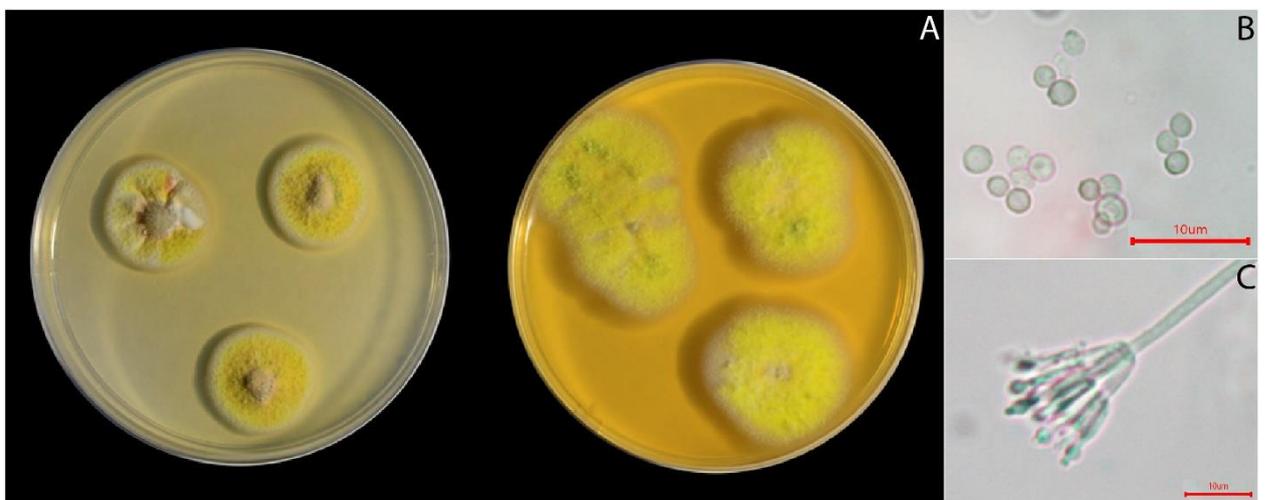


Рисунок 4.1.1-19. *Talaromyces stollii* штамм 587. А. Справа МЕА, слева СУА. В. Конидии. С. Фиалиды.

7. *Talaromyces stellenboschiensis*

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
3	1878.2	Сферич.	Бородавч.	2-3	Нет		Да	Вьетнам



Рисунок 4.1.1-20. *Talaromyces stellenboschiensis* штамм 1878.2. А. Справа МЕА, слева СУА. В. Конидии. С. Фиалиды;

Последовательность *BenA* штамма 1878 находится в одной кладе с *Talaromyces stollii* CBS 408.93^T, а повторно полученная последовательность *BenA* 1878.2 близка к *Talaromyces verruculosus* CBS 388.88^T. Морфология приводится для штамма 1878.2 (рисунок 15) и сходна с морфологией *Talaromyces verruculosus*, поэтому можно предположить, что в эппендорфе на хранении находится смесь культур.

8. *Talaromyces annesophieae* Houbraken

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	2263	Эллипс.	Гладкие	2-3,5 x 1,5-3	Красный	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
2	5067 ^{Мол.}							Вьетнам
3	5113 ^{Мол.}							Вьетнам

Впервые вид описан из почвы Голландии (Crous et al., 2017). *Talaromyces annesophieae* филогенетически тесно связан с *T. pinophilus*. *Talaromyces pinophilus* растёт быстрее, чем *T. annesophieae* на MEA, а также на CYA при 37°C (Yilmaz et al., 2014), в то время как *T. annesophieae* не растёт при этой температуре, конидии гладкие, широко эллипсоидальные, 2–3 × 2–2,5 мкм (Crous et al., 2017).

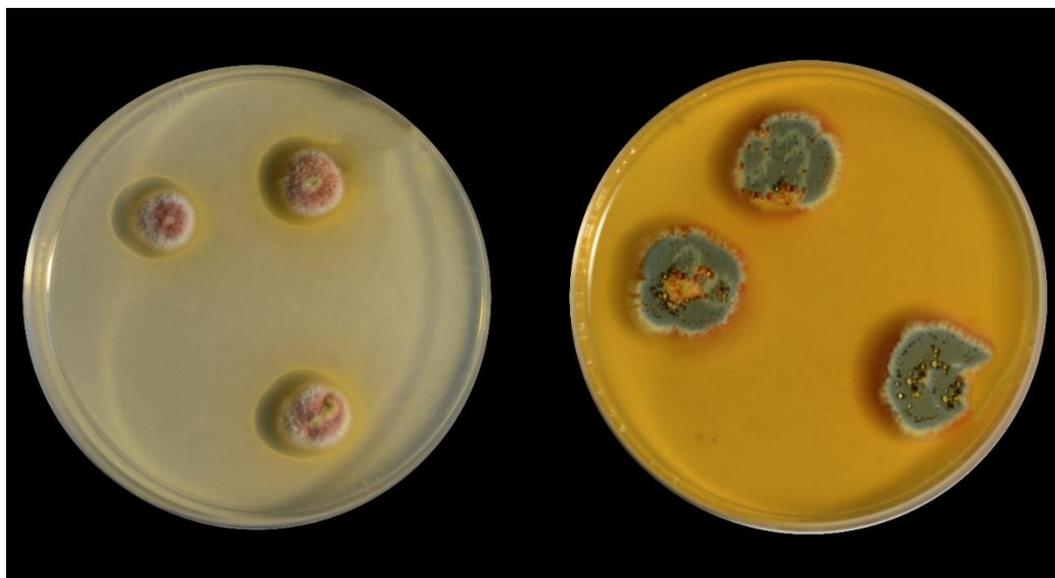


Рисунок 4.1.1-22. *Talaromyces annesophieae* штамм 2263. Справа MEA, слева CYA.

9. *Talaromyces apiculatus* Samson, N. Yilmaz & Frisvad

≡ *Penicillium aculeatum* var. *apiculatum* Abe, S.

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост CYA	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	369	Сферич.	Бородавч.	3-4	Нет		Да	Вьетнам
2	900 ^{Морф.}	Сферич.	Бородавч.	3-4	Нет		Да	Вьетнам
3	1238	Сферич.	Бородавч.	3-4	Нет		Да	Вьетнам
4	1264	Сферич.	Бородавч.	3-4	Нет		Да	Вьетнам
5	1659	Сферич.	Бородавч.	3-4	Нет		Да	Вьетнам
6	2261	Сферич.	Бородавч.	3-4	Нет		Да	Вьетнам
7	2284	Сферич.	Бородавч.	3-4	Нет		Да	Вьетнам
8	3067	Сферич.	Бородавч.	2-3	Нет		Да	Вьетнам
9	3256	Сферич.	Бородавч.	2-3	Нет		Да	Вьетнам
10	3257	Сферич.	Бородавч.	2-3	Нет		Да	Вьетнам
11	3258	Сферич.	Бородавч.	2-3	Нет		Да	Вьетнам
12	3270	Эллипс.	Гладкие	2-3	Красн. Ярк.	Диффунд.	Да	Вьетнам
13	3272	Сферич.	Бородавч.	2-3	Нет		Да	Вьетнам
14	3446	Сферич.	Бородавч.	2-3	Нет		Да	Вьетнам
15	4794 ^{Мол.}							Вьетнам

16	4795 ^{Мол.}							Вьетнам
17	4819 ^{Мол.}							Вьетнам
18	4833 ^{Мол.}							Россия
19	5106 ^{Мол.}							Вьетнам

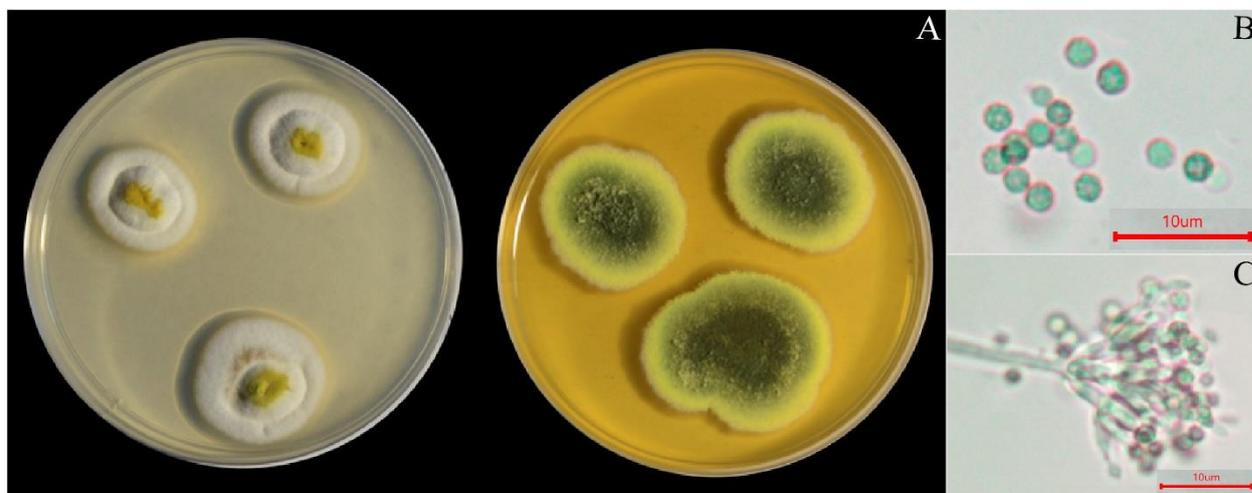


Рисунок 4.1.1-23. *Talaromyces apiculatus* штамм 3257. А. Справа МЕА, слева СУА. В. Конидии. С. Фиалиды.

Talaromyces apiculatus морфологически сходен с *T. aculeatus* и *T. verruculosus*, однако растет намного быстрее, чем *T. aculeatus* на СУА (25 и 37°C) и МЕА, а так же быстрее, чем *T. verruculosus* на СУА и МЕА при 25°C, конидии шиповатые, шаровидные, 3–4(–5,5) × 3–4(–5) мкм (Yilmaz et al., 2014).

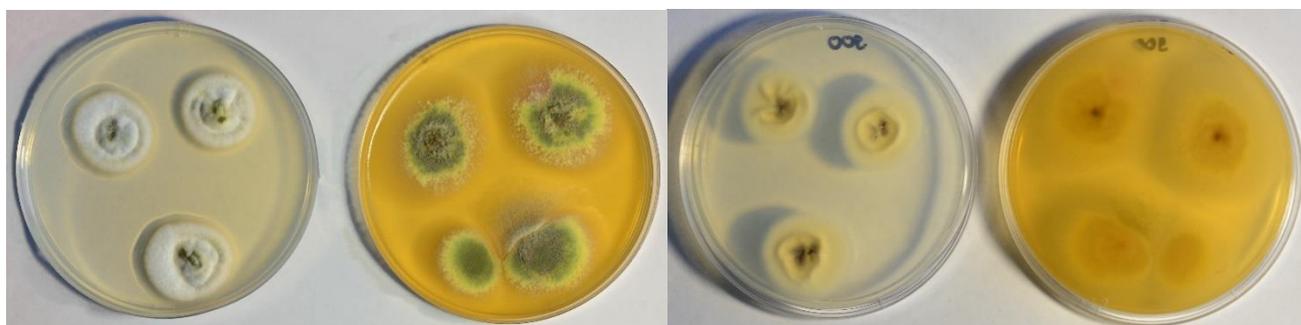


Рисунок 4.1.1-24. *Talaromyces apiculatus*, штамм 900: внешний вид колонии и реверс: справа МЕА, слева СУА.

Штамм 3270 морфологически отличается от *Talaromyces apiculatus*, однако по последовательности VenA находится в одной кладе с *Talaromyces apiculatus* CBS 312.59^T. Описание морфологии и сбор мицелия на ДНК были разделены во времени, поэтому вероятно, что в коллекции на хранении в эппендорфе 3270 находится смесь культур.



Рисунок 4.1.1-25. *Talaromyces* sp. штамм 3270. Справа СYA, слева MEA.

10. *Talaromyces kendrickii* Visagie, N. Yilmaz, Seifert & Frisvad

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СYA	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
3	2494	Сферич.	Бородавч.	2-3	Реверс.	Розовый	Слаб.	Россия

Впервые вид был описан из Канады, штамм изолирован из хвойных пиломатериалов. Конидии шероховатые, субшаровидные, некоторые эллипсоидальные, 2,5-3,0 x 2,5-3,0 мкм. *Talaromyces kendrickii* морфологически похож на *T. stellenboschiensis* и *T. verruculosus*, однако вырабатывает кислоту на CREA и не растёт при 37°C (Visagie et al., 2015).

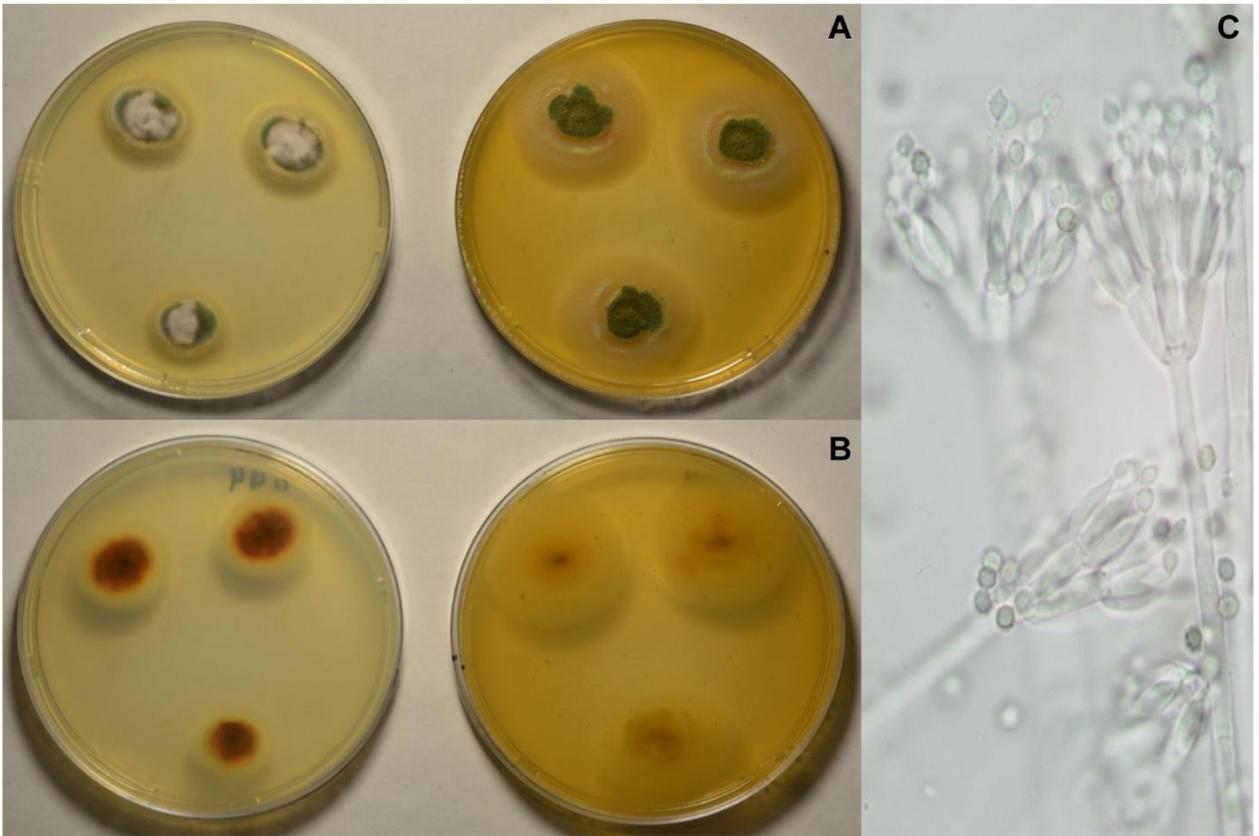


Рисунок 4.1.1-26. *Talaromyces kendrickii* штамм 2494. **А, В** Внешний вид колоний и реверс, справа МЕА, слева СУА. **С.** Конидии и фиалиды.

11. *Talaromyces muroii* Yaguchi, Someya & Udagawa

= *Penicillium victoriae* Szilvinyi, Arch.

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии		Аскоспоры		Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	1492	Сферич., Гладкие	2-3	Эллипс., гладкие	5-6 × -3-4	Нет		Слаб.	Вьетнам
2	2346	Сферич., Гладкие	2,5-3	Эллипс., гладкие	4-7 × -3-4	Нет		Слаб.	Россия

Впервые вид был описан из почвы Тайваня. *Talaromyces muroii* быстро растет на СУА при 30 и 37°C, МЕА при 25 и 30°C, конидии гладкие, от шаровидных до субшаровидных, 2-3 × 1,5-3 мкм. Сумки 8-ми споровые, от шаровидных до яйцевидных, 9-12 × 7,5-10 мкм, недолговечны. Аскоспоры от гиалиновых до бледно-желтых, эллипсоидальные, гладкие, 4,5-6,5 (-7) × 2,5-3,5 (-4) мкм (Yaguchi et al., 1994). *Talaromyces muroii* похож на *T. liani*, но не растет на СREA и производит желтые аскомы (созревают через 1-2 недели инкубации), в отличие от желто-оранжево-красных аском *T. liani* (Yilmaz et al., 2014).



Рисунок 4.1.1-27. *Talaromyces muroii* штамм 2346. А. Справа СУА, слева МЕА. В. Созревающая сумка с аскоспорами. С. Незрелая формирующаяся сумка.

12. *Talaromyces siamensis* Manoch & C. Ramírez ex Samson, N. Yilmaz & Frisvad

= *Penicillium siamense* Manoch & C. Ramírez.

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	356	Эллипс.	Гладкие	3-4 × 2-3	Нет			Вьетнам
2	2134	Эллипс.	Гладкие	3-4 × 2-3	Красн. Ярк.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
3	2951	Эллипс.	Гладкие	3-4 × 2-3	Красн. Ярк.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
4	3064	Эллипс.	Гладкие	3-4 × 2-3	Красн. Ярк.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам

5	3070	Эллипс.	Гладкие	3-4 x 2-3	Красн. Ярк.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
6	4797 Мол.							Вьетнам
7	4814 Мол.							Вьетнам
8	4815 Мол.							Вьетнам
9	5071 Мол.							Вьетнам
10	5077 Мол.							Вьетнам

Впервые вид был описан из почвы Таиланда, имеет пурпурно-красный реверс (Manoch, Ramirez, 1988), однако в последнем обзоре сообщается, что типовой штамм испортился и больше не производит пурпурно-красный экссудат и реверс (Yilmaz et al., 2014), но наши штаммы имеют пурпурно-красный реверс (Рисунок 23). Конидии от гладких до мелко шероховатых, от эллипсоидальных до веретенообразных, 3–4 × 2–3 мкм. *Talaromyces siamensis* имеет незначительные морфологические отличия от *Talaromyces snidii*, однако *T. snidii* растет немного быстрее при 25 и 37°C, но для достоверной идентификации необходимо использовать последовательность BenA (Yilmaz et al., 2014).

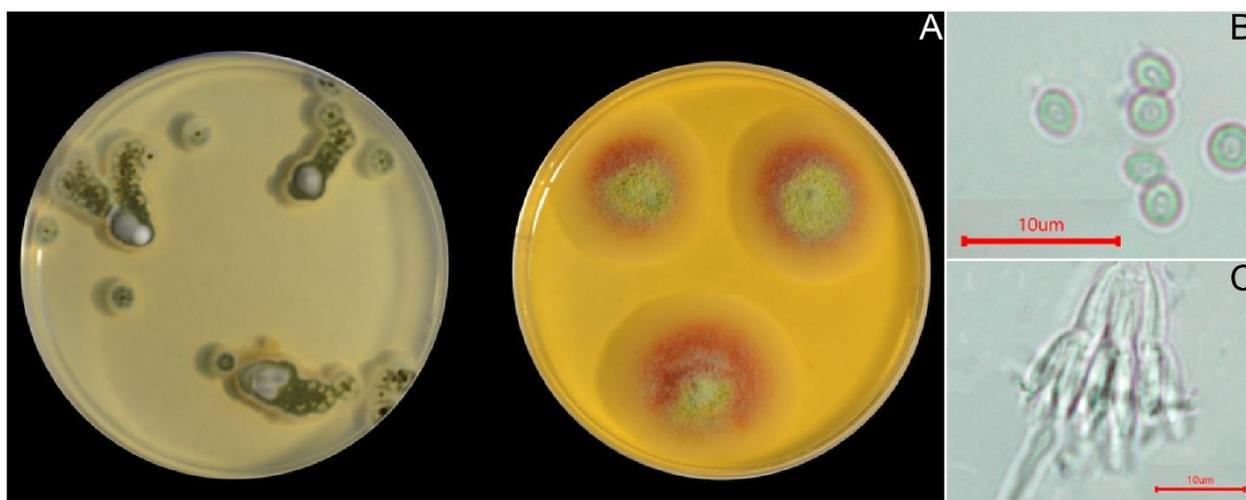


Рисунок 4.1.1-28. *Talaromyces siamensis* штамм 3064. А. Справа СУА, слева МЕА. В. Конидии. С. Фиалиды.

13. *Talaromyces pinophilus* (Hedgc.) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert

≡ *Penicillium pinophilum* Hedgc.

= *Penicillium korosum* J.N. Rai, Wadhvani & J.P. Tewari.

= *Acremonium cellulolyticus* nom. nud.

= *Talaromyces cellulolyticus* T. Fujii et al.

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	722	Эллипс.	Гладкие	2-3	Розовый	Реверс	Да	Россия
2	873	Эллипс.	Бородавч.	2-3	Розовый	Реверс	Да	Вьетнам
3	1642	Субсфер.	Бородавч.	2,5-3,5	Розовый	Диффунд.	Да	Вьетнам
4	4793 Мол.							Вьетнам
5	5067 Мол.							Вьетнам

6	5068 Мол.							Вьетнам
---	-----------	--	--	--	--	--	--	---------

Впервые вид был из древесины сосны в США (Raper, Thom, 1968). Колонии *Talaromyces pinophilus* имеют белый, желтый и красный мицелий, от хлопьевидной до рыхлой тяжистой текстуры. Конидии гладкие, от сферических до субсферических 2–3 × 2–3 мкм, растворимый пигмент отсутствует. *Talaromyces amestolkiae* имеет красный реверс на СУА и МЕА, по сравнению с *T. pinophilus*. *Talaromyces pinophilus* микро- и макроморфологически сходен с *T. stollii* и *T. sayulitensis* и для надежной идентификации вида необходим филогенетически анализ (Visagie et al., 2014; Yilmaz et al., 2014).

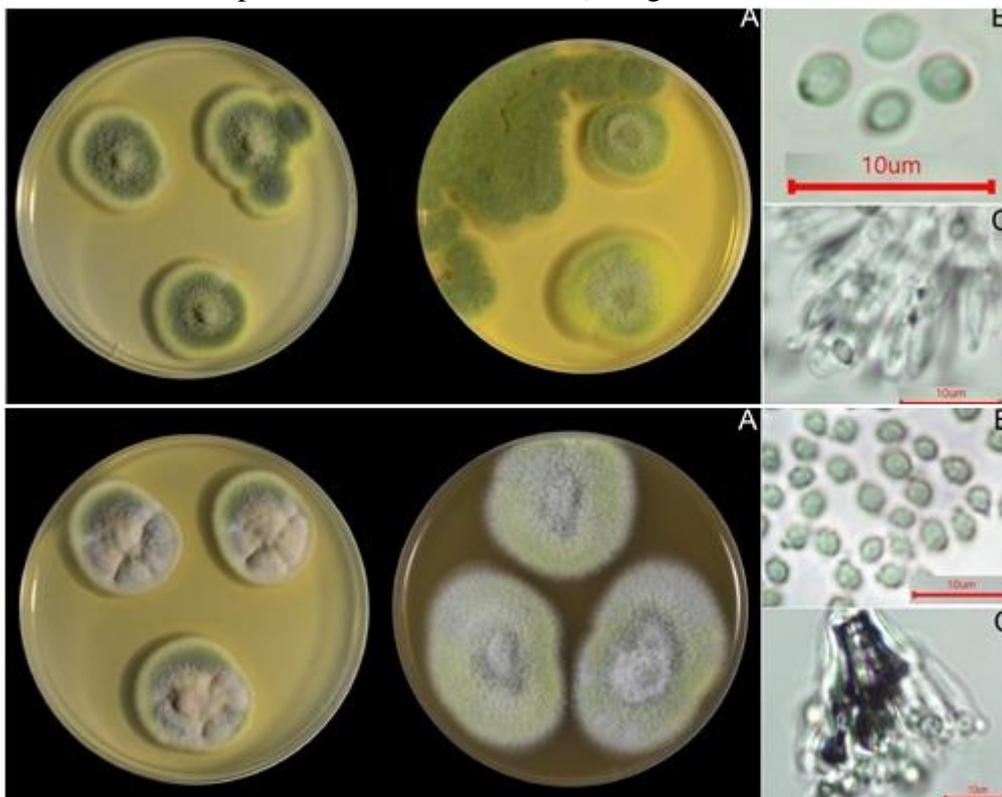


Рисунок 4.1.1-29. Сверху: *Talaromyces pinophilus* штамм 722. А. Справа СУА, слева МЕА. В. Конидии. С. Фиалиды; снизу: *Talaromyces pinophilus* штамм 873. А. Справа СУА, слева МЕА. В. Конидии. С. Фиалиды.

Штаммы 722 и 873 образуют единую кладу с *Talaromyces pinophilus* CBS 631.66^T, однако штамм 873 имеет бородавчатые конидии.

14. *Talaromyces thailandensis* Manoch, Dethoup & N. Yilmaz

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии		Аскоспоры		Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма, ornamentация	Размеры, мкм	Форма, ornamentация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	1536	Эллипс., гладкие	2,5-3,5 x 1,5-2	Эллипс., гладкие	4,5-5,5 x 2,5-3,5	Нет		Да	Вьетнам
2	4796	Эллипс., гладкие	2,4-3,5 x 1,5-2	Эллипс., гладкие	4,5-5,5 x 2,5-3,5	Нет		Да	Вьетнам
3	4799	Эллипс., гладкие	2,4-3,5 x 1,5-2	Эллипс., гладкие	4,5-5,5 x 2,5-3,5	Нет		Да	Вьетнам

4	5051	Мол.							Вьетнам
5	5052	Мол.							Вьетнам
6	5056	Мол.							Вьетнам
7	5058	Мол.							Вьетнам
8	5061	Мол.							Вьетнам
9	5062	Мол.							Вьетнам
10	5063	Мол.							Вьетнам
11	5087	Мол.							Вьетнам

Talaromyces thailandensis впервые описан из почвы Таиланда (Manoch et al., 2013). *T. thailandensis* быстро растет на питательных средах и производит желтые аскомы с шиповатыми, толстостенными, эллипсоидальными аскоспорами. Аскоспоры от яйцевидных до широко эллипсоидальных, 3,9-5,4 x 2,5-3,9 мкм, толстостенные, с шипами от очень маленьких до 1 мкм. Конидии коричневато-зеленые, гладкостенные, от субшаровидных до эллипсоидальных, 1,7-2,3 x 1,8- 2,4 мкм (Yilmaz et al., 2014).



Рисунок 4.1.1-30. *Talaromyces thailandensis* штамм 1536. А. Справа СУА, слева МЕА. В. Конидии. С. Аскоспоры.

15. *Talaromyces verruculosus* (Peyronel) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert

≡ *Penicillium verruculosum* Peyronel

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	927	Сферич.	Бородавч.	2-3	Нет		Да	Вьетнам
2	1540	Сферич.	Бородавч.	2-3	Нет		Да	Вьетнам
3	2260	Сферич.	Бородавч.	2-3	Нет		Да	Вьетнам
4	2490	Сферич.	Бородавч.	2-3	Нет		Да	Россия
5	2493	Сферич.	Бородавч.	2-3	Нет		Да	Россия
6	2505	Сферич.	Бородавч.	2-3	Нет		Да	Россия
7	4803	Сферич.	Бородавч.	2.5-3.5	Нет		Да	Вьетнам
8	4804	Сферич.	Бородавч.	2.5-3.5	Нет		Да	Вьетнам

Talaromyces verruculosus впервые выделен из воздуха Северной Италии (Raper, Thom, 1968). *Talaromyces verruculosus* производит колбовидные фиалиды, конидии шаровидные, бородавчатые, 3–3,5 × 3–3,5 мкм. Сходная морфология наблюдается у *T. aculeatus* и *T. apiculatus*, при этом *Talaromyces verruculosus* растет медленнее, чем *T. apiculatus* на СУА и МЕА при 25°C, а по сравнению с *T. aculeatus*, растет быстрее на СУА при 37°C (Yilmaz et al., 2014).



Рисунок 4.1.1-31. *Talaromyces verruculosus* штамм 927. А. Справа СУА, слева МЕА. В. Конидии. С. Фиалиды.

16. *Talaromyces sparsus* L. Wang

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	355	Субсферич.	Бородавч.	2-3,5 x 1,5-2,5	Нет		Да	Вьетнам

2	356	Субсферич.	Бородавч.	2-3,5 x 1,5-2,5	Нет		Да	Вьетнам
3	2952	Субсферич.	Бородавч.	2,5-3 x 2-2,5	Нет		Да	Вьетнам
4	5071 ^{Мол.}							
5	5077 ^{Мол.}							
6	5081 ^{Мол.}							
7	5097 ^{Мол.}							

17. *Talaromyces louisianensis* Jurjević & S.W. Peterson

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	5018 ^{Мол.}							Вьетнам

18. *Talaromyces haitouensis* L. Wang

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	3074	Эллипс.	Гладкие	2-2.5 (3)	Розовый	Реверс.	Да	Вьетнам

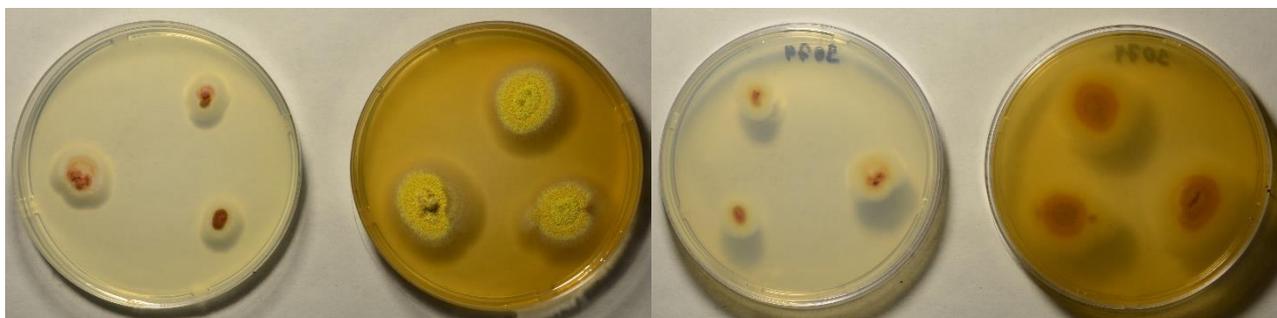


Рисунок 4.1.1-32. *Talaromyces haitouensis* штамм 3074. Внешний вид колоний и реверс: справа MEA, слева CYA.

19. *Talaromyces dimorphus* X.Z. Jiang & L. Wang

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	905	Эллипс.	Гладкие	2-3 x 3-4(4.5)	Желт.	Реверс	Да	Вьетнам

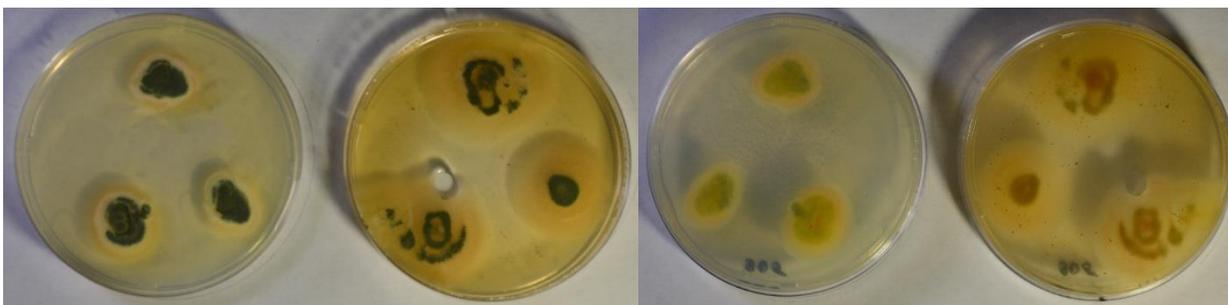


Рисунок 4.1.1-33. *Talaromyces dimorphus* штамм 905. Внешний вид колоний и реверс: справа MEA, слева CYA.

20. *Talaromyces pratensis* Jurjević & S.W. Peterson

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост CYA	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	IBPPM RAS 664 ^{Мол.}							Россия

Секция *Trachyspermi*

Виды из секции *Trachyspermi* имеют ограниченный рост на CYA и YES, растут немного быстрее на MEA, не растут, или растут слабо на CREA. Несколько видов производят обильные красные пигменты. Конидиеносцы как правило, бивертициллитные, некоторые виды дают кремово-белые или желтые аскомы (Frisvald et al., 2013; Yilmaz et al., 2014).

1. *Talaromyces albobiverticillius* (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert

≡ *Penicillium albobiverticillium* H.-M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh.

Секция *Trachyspermi*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост CYA	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	333	Эллипс.	Шероховат.	2-3,5 x 1,5-3	Ярк. Красн.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
2	892	Сферич.	Гладкие	2-3	Красн.	Реверс.	Слаб.	Вьетнам
3	1262	Эллипс.	Шероховат.	2-3,5 x 1,5-2,5	Красн. Ярк.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
4	1593	Эллипс.	Шероховат.	2-3,5 x 1,5-2,5	Красн. Ярк.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
5	1594	Эллипс.	Шероховат.	2-3,5 x 2-2,5	Ярк. Красн.	Диффунд.	Да	Вьетнам
6	1640	Эллипс.	Шероховат.	2-3,5x1,5-3	Ярк. Красн.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
7	1826	Эллипс.	Шероховат.	1,5-2,5 x 1-2	Ярк. Красн.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
8	1827	Эллипс.	Шероховат.	2-3,5x1,5-3	Ярк. Красн.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
9	1828	Эллипс.	Шероховат.	2-3,5 x 1,5-3	Ярк. Красн.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
10	1875	Эллипс.	Шероховат.	2,5-3x2-2,5	Ярк. Красн.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
11	1972	Сферич.	Шероховат.	2,5-3	Розов.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
12	2285	Эллипс.	Шероховат.	2,5-3x2-2,5	Ярк. Красн.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
13	2286	Эллипс.	Шероховат.	2,5-3x2-2,5	Ярк. Красн.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
14	2329	Эллипс.	Шероховат.	2-3,5 x 1,5-2,5	Красн. Ярк.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
15	2568	Эллипс.	Шероховат.	2-3,5 x 1,5-2,5	Красн. Ярк.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
16	2720	Эллипс.	Шероховат.	2-3,5 x 1,5-2,5	Красн. Ярк.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
17	2885	Эллипс.	Шероховат.	2-3,5 x 1,5-3	Красн. Ярк.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
18	3069	Эллипс.	Шероховат.	2-3,5 x 1,5-2,5	Красн. Ярк.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
19	3261	Эллипс.	Шероховат.	2-3,5 x 1,5-3	Красн. Ярк.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам
20	4854 ^{Мол.}							Вьетнам

Talaromyces albobiverticillius впервые был описан с разлагающихся листьев широколиственного дерева из Тайваня и имел розовато-белые конидии, которые являлись уникальными для этого штамма, однако другие штаммы имеют зеленые конидии в массе. Некоторые штаммы *Talaromyces albobiverticillius* производят интенсивно красный

растворимый пигмент на СУА (Frisvald et al., 2013; Yilmaz et al., 2014). Растет на СУА при 25°C, не растет при 37°C, конидии от гладких до мелко шероховатых, от шаровидных до субшаровидных, у некоторых изолятов веретенообразных, 2–3,5 (–4) × 1,5–2,5 мкм (Yilmaz et al., 2014).



Рисунок 4.1.1-34. *Talaromyces albobiverticillius* штамм 1828. А. Справа МЕА, слева СУА. В. Конидии. С. Фиалиды.

Штамм 892 находится в одной кладе с *Talaromyces albobiverticillius* CBS 133440^T, однако значительно отличается по морфологии. Можно предположить, что штамм 892 принадлежит к виду *Talaromyces solicola* Visagie & K. Jacobs (Секция *Trachyspermi*), так как *Talaromyces solicola* имеет медленный рост на СУА, колонии обычно имеют красный реверс на СУА и МЕА, конидии грубые, шероховатые, от сферических до субсферических 2–3,5 × 2–2,5 мкм (Yilmaz et al., 2014). *Talaromyces solicola* легко отличить от близких родственников, по его шероховатым, сфероидальным или субсфероидальным конидиям, в отличие от гладкостенных конидий родственных таксонов (Visagie, Jacobs, 2012).

2. *Talaromyces atroroseus* N. Yilmaz, Frisvad, Houbraken & Samson

Секция *Trachyspermi*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения	
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания			
1	558	Эллипс.	Тонко шиповат.	–	3-4	Ярк. Красн.	Диффунд.	Слаб.	Россия
2	1681	Эллипс.	Тонко шиповат.	–	3,5-4	Ярк. Красн.	Диффунд.	Слаб.	Вьетнам

Впервые *Talaromyces atroroseus* изолирован из пыли Южной Африки (Frisvad et al., 2013). Конидии от мелко шероховатых до шероховатых, темно-зеленые эллипсоидальные с грубыми стенками, 2–3,5 × 1,5–2,5 мкм, выделяет темно-красный растворимый пигмент (Frisvad et al., 2013; Yilmaz et al., 2014). Другие виды, производящие растворимый красный пигмент это *T. minioluteus*, *T. purpurogenus* и *T. albobiverticillius*. *Talaromyces atroroseus* хорошо растет на СУА при 37°C, в отличие от *T. albobiverticillius* и *T. minioluteus*.



Рисунок 4.1.1-35. *Talaromyces atroroseus* штамм 558. А. Справа СУА, слева МЕА. В. Конидии. С. Фиалиды.

3. *Talaromyces diversus* (Raper & Fennell) Samson, N. Yilmaz & Frisvad

≡ *Penicillium diversum* Raper & Fennell.

Секция *Trachyspermi*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	1667	Эллипс.	Гладкие	2,5-3 x 2-2,5	Розовый	Диффунд.	Да	Вьетнам

Впервые вид описан из США, со слизистой оболочки кожи (Raper, Fennell, 1948). *Talaromyces diversus* отличается от других видов слабым, ограниченным ростом на СУА. На МЕА имеет тускло-зеленые конидии и бархатистую текстуру, на СREA рост отсутствует, конидии гладкие, эллипсоидальные до субшаровидных, 2–3 (–5) × 2–3 (–3,5) мкм. Рост на СУА напоминает *T. rademirici*, *T. erythromellis* и *T. primulinus*, однако рост на СУА при 37°C и размер колонии на МЕА при 25°C позволяет легко отличить *T. diversus* от этих видов (Yilmaz et al., 2014).

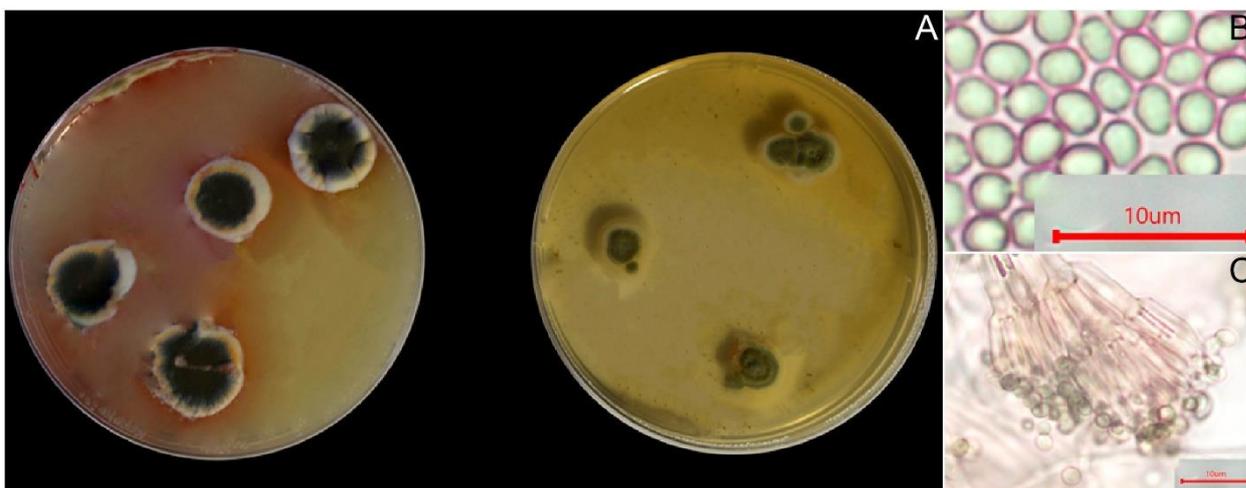


Рисунок 4.1.1-36. *Talaromyces diversus* штамм 1667. А. Справа МЕА, слева СУА. В. Конидии. С. Фиалиды.

В описании *Talaromyces diversus* не имеет растворимого пигмента на СУА (Yilmaz et al., 2014), однако коллекционный штамм 1667 выделяет растворимый розовый пигмент.

4. *Talaromyces trachyspermus* (Shear) Stolck & Samson

- ≡ *Arachniotus trachyspermus* Shear.
 - = *Penicillium spiculisporum* Lehman.
 - ≡ *Talaromyces spiculisporus* (Lehman) C.R. Benj.
 - = *Talaromyces trachyspermus* var. *macrocarpus* J.E. Wright & Loewenb.
 - ≡ *Penicillium lehmani* Pitt.
- Секция *Trachyspermi*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии		Аскоспоры		Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	1649	Эллипс., гладкие.	1,5-2 x 2-3	Незрелые сумки		Нет		Слаб.	Вьетнам
2	1678	Эллипс., гладкие.	1,5-2 x 2-3	Незрелые сумки		Нет		Слаб.	Вьетнам
3	1687	Эллипс., гладкие.	1,5-2 x 2-3	Незрелые сумки		Нет		Слаб.	Вьетнам

Talaromyces trachyspermus производит кремово-белые аскомы с колючими, эллипсоидальными аскоспорами и напоминает *T. medius* и *T. assiutensis*. Филогенетически и морфологически *T. assiutensis* очень похож на *T. trachyspermus*, они имеют идентичные ITS последовательности. Тем не менее, *T. trachyspermus* растет немного быстрее, чем *T. assiutensis* на СУА при 37°C, оба вида имеют уникальные последовательности BenA.

Аскома созревает через 1–2 недели сумки 5–11,5 × 6,5–8 мкм, аскоспоры широко эллипсоидальные, шиповатые 3,5–5 × 2–3 мкм. Конидии гладкие, эллипсоидальные, 2–3,5 (–5) × 1,5–2,5 мкм (Yilmaz et al., 2014).

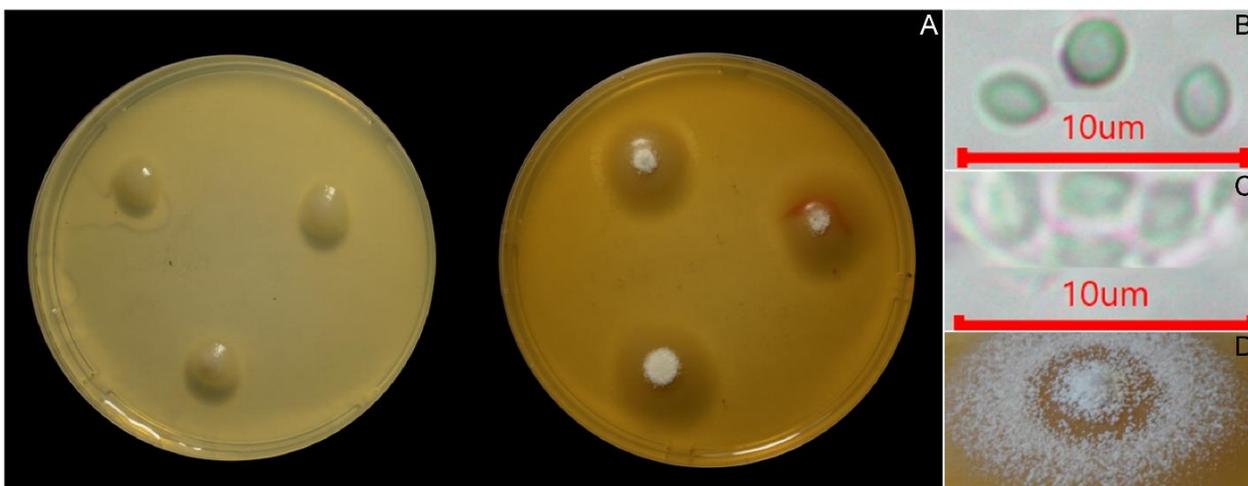


Рисунок 4.1.1-37. *Talaromyces trachyspermus* штамм 1687. **А.** Справа МЕА, слева СУА. **В.** Конидии. **С.** Незрелая сумка. **Д.** Плодовые тела на 21 день инкубации.

В нашем случае все штаммы образовали единую кладу с *Talaromyces trachyspermus* CBS 116556^T и *Talaromyces subinflatus* CBS 652.95^T по последовательности BenA. Для *Talaromyces subinflatus* характерны гладкие конидии, от эллипсоидальных до веретенообразных, 2,5–4 × 1,5–2 мкм. Аскома не наблюдалась в культуре у штамма *Talaromyces subinflatus* CBS 652.95^T, однако есть данные, что аскома серно-желтая, созревает за 2–3 недели инкубации, сумки 7–9,5 × 6,5–8 мкм, аскоспоры широко эллипсоидальные, шиповатые 3–4 (–5,5) × 2–3 (–5) мкм (Yaguchi et al., 1993 цит. по Yilmaz et al., 2014). Сумки у штаммов 1649, 1678 и 1687 не созрели за 3 недели инкубации.

5. *Talaromyces minnesotensis* Guevara-Suarez, Cano & Dania García

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии		Аскоспоры		Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	2379	Эллипс., шероховат	2-3	Нет		Нет		Да	Россия

Штаммы *Talaromyces* для которых не удалось установить видовую принадлежность.

В результате работы было выявлено 25 штаммов, не имеющих аналогичных последовательностей в базе данных GenBank. Филогенетический анализ по участку BenA показал, что они группируются на 15 отдельных клад. Морфологические описания для них приведены ниже.

1. *Talaromyces* sp. 10 KJ-2012e

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	969	Сферич.	Бородавч.	3,5-4	Нет		Да	Вьетнам
2	971	Сферич.	Бородавч.	3,5-4	Нет		Да	Вьетнам

Штаммы, принадлежащие *Talaromyces* sp. 10 KJ-2012e морфологически сходны с *Talaromyces apiculatus* и образуют отдельную кладу близкую к *Talaromyces apiculatus* и *Talaromyces aculeatus*.

2. *Talaromyces* sp. 1 alb_hei

Секция *Trachyspermi*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	1591	Эллипсоидн.	Гладкие	3-4×1.5-3	Красп. Ярк.	Диффузд.	Слабый	Вьетнам



Рисунок 4.1.1-38. *Talaromyces* sp. 1 alb_hei штамм 1591. А. Справа МЕА, слева СУА. В. Конидии. С. Фиалиды.

Штамм 1591 филогенетически тесно связан с к *Talaromyces heiheensis*, *T. albobiverticillius*, *T. erythromellis*. *Talaromyces heiheensis* впервые был описан из Китая, выделен из гнилой древесины, этот вид характеризуется медленным ростом на СУА при 25°C, образует оранжевые конидии в массе на МЕА при 25°C, реверс красновато-коричневый в центре, но светло-желтый на периферии. Конидии гладкие, от субсферических до эллипсоидальных, 2,5–3 × 2–2,5 мкм (Wang et al., 2017).

3. *Talaromyces* sp. 2 Pa-Ta

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	1971	Эллипс.	Шероховат.	2-3.5	Красн. Ярк.	Диффунд.	Да	Вьетнам

4. *Talaromyces* sp. 3 vo/KUC21408

Секция *Helici*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	2341	Сферич.	Гладкие	2-3.5	Нет		Да	Россия

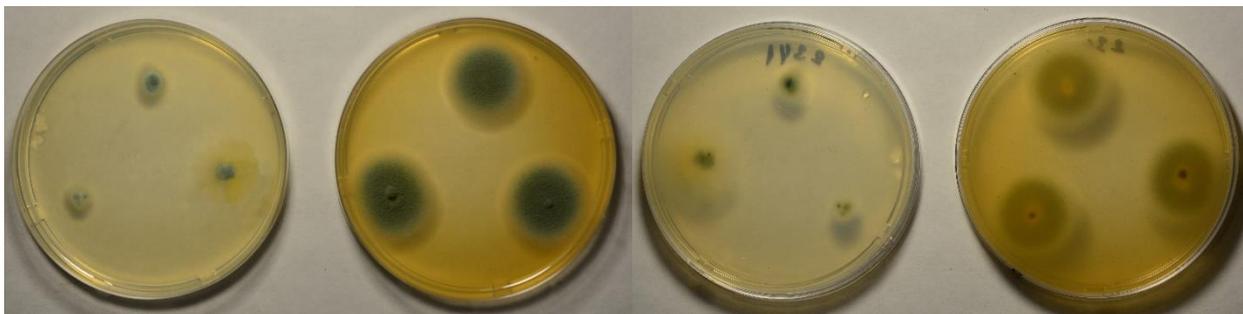


Рисунок 4.1.1-39. *Talaromyces* sp. 3 vo/KUC21408 штамм 2341. Внешний вид колоний и реверс, справа МЕА, слева СУА.

Филогенетически близок к *Talaromyces* sp. KUC21408, который был выделен из грязи в Южной Корее.

5. *Talaromyces* sp. 4 Tm_KJ-2012a

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	2569	Эллипс.	Бородавч.	3-4 x 2-3	Красн. Ярк.	Диффунд.	Да	Вьетнам
2	2596	Эллипс.	Бородавч.	3-4 x 2-3	Красн. Ярк.	Диффунд.	Да	Вьетнам

Штаммы, принадлежащие к *Talaromyces* sp. 4 Tm_KJ-2012a филогенетически близки к *Talaromyces muroii*.

6. *Talaromyces* sp. 5 Tal_Ter_The

Секция *Trachyspermi*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	2597	Эллипс.	Гладкие	2.5-4×2-3	Красн. яркий	Диффунд.	Да	Вьетнам

Штамм 2597 образует кладу со штаммом 1591, а также видами *Talaromyces heiheensis*, *T. albobiverticillius*, *T. erythromellis*. *Talaromyces heiheensis*.

7. *Talaromyces* sp. 6 Гран

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	2719	Эллипсоидн.	Гладкие	2.5-3×2-2.5	Красн. Ярк.	Реверс.	Да	Вьетнам
2	4817 ^{Мол.}							Вьетнам
3	4819 ^{Мол.}							Вьетнам

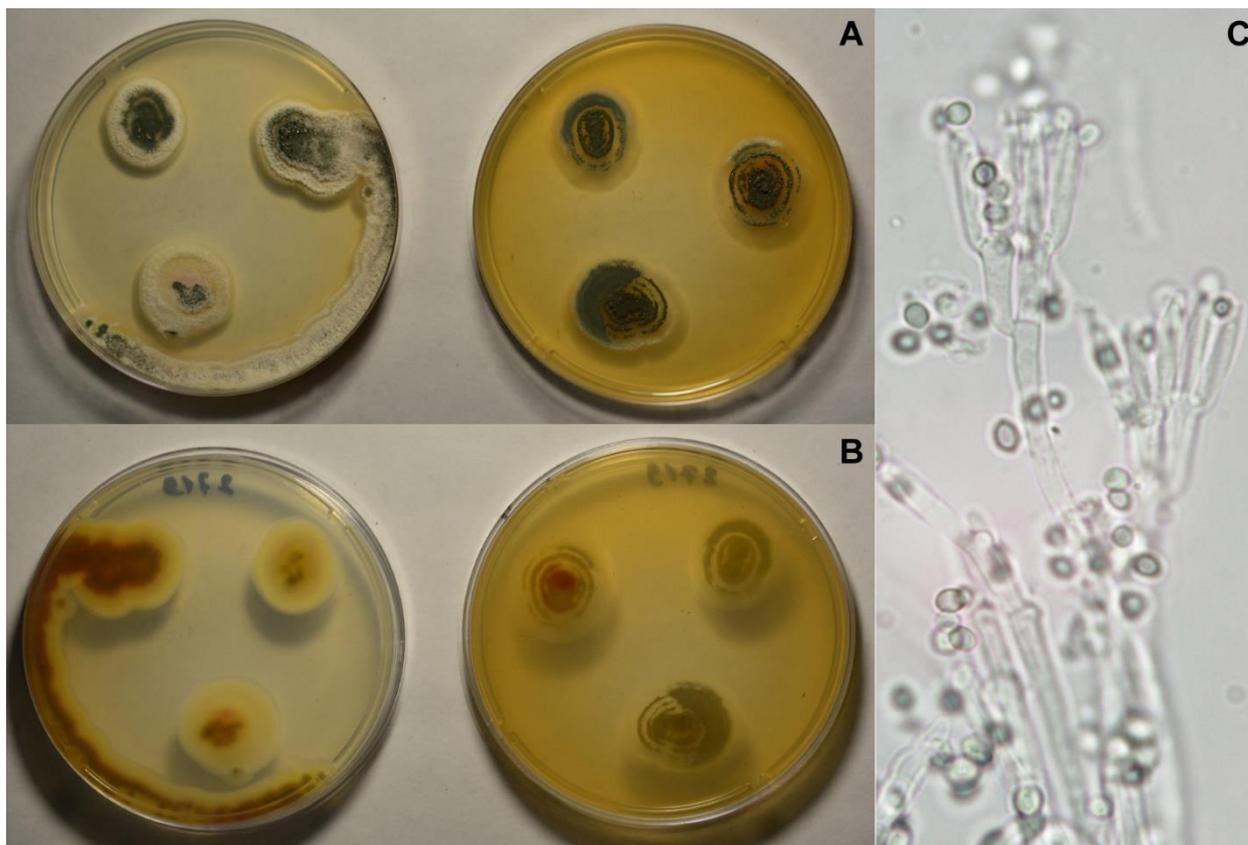


Рисунок 4.1.1-40. *Talaromyces* sp. 6 Гран штамм 2719. А, В Внешний вид колоний и реверс, справа МЕА, слева СУА. С. Конидии и фиалиды.

Филогенетически близок к *Talaromyces panamensis*.

8. *Talaromyces* sp. 7 Tmu_Tbr

Секция *Islandici*.

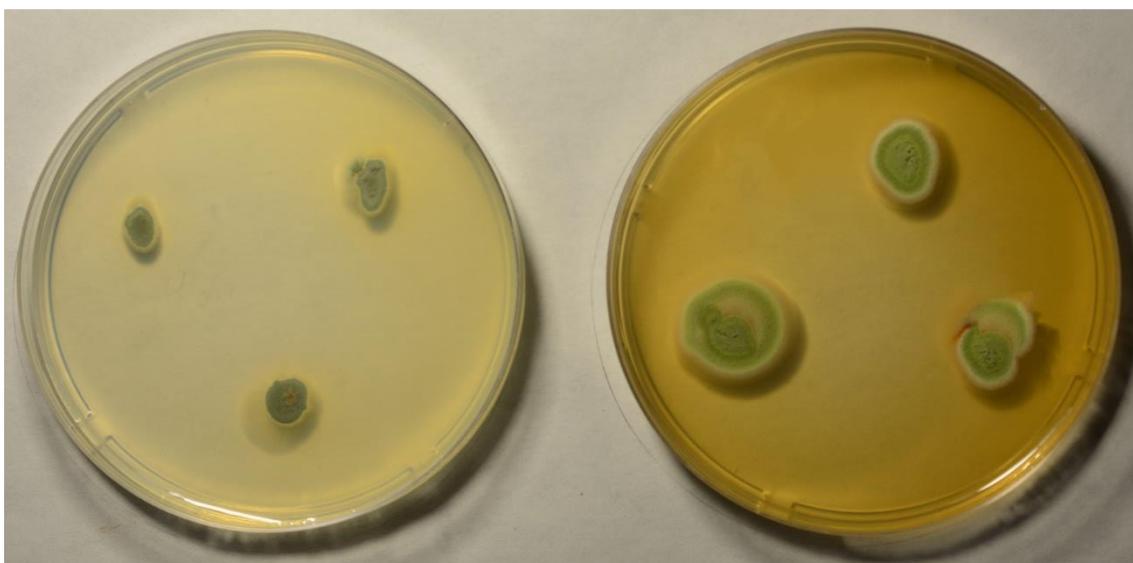


Рисунок 4.1.1-41 *Talaromyces* sp. 7 Tmu_Tbr. штамм 3068, справа СУА, слева МЕА.

Морфологические признаки и происхождение штамма:

№	Коллекционный номер	Конидии		Аскоспоры		Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	3068	Эллипс., гладкие	3-4 x 1.5-2	Нет		Нет		Огр.	Вьетнам

Филогенетически близок к *Talaromyces musae*.

9. *Talaromyces* sp. 8 MLWB35_Tman_Tban

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии		Аскоспоры		Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	3993 Мол.								Вьетнам

10. *Talaromyces* sp. 9 Tru_Tac_CV1742

Секция *Islandici*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии		Аскоспоры		Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	2347	Эллипс., шероховат	2-3	Нет		Нет		Огр.	Россия

Молекулярно *Talaromyces* sp. 9 Tru_Tac_CV1742 близок к *Talaromyces infraolivaceus*, который впервые был выделен из соплодия *Protea repens* в Южной Африке (Yilmaz et al., 2016), однако *Talaromyces* sp. 9 Tru_Tac_CV1742 был выделен из почвы в Волгоградской области России.

На основании филогении *T. infraolivaceus* выделен в комплекс *T. rugulosus*, тесно связанный с *T. rugulosus*, *T. atricola* и *T. acaricola*. *Talaromyces infraolivaceus* отличается от *T. rugulosus* образованием в массе светлоокрашенных конидий и более хлопьевидными колониями МЕА (Yilmaz et al., 2016). По результатам филогенетического анализа *Talaromyces* sp. 9 Tru_Tac_CV1742 является часть видового комплекса *T. rugulosus* и потенциально – новым видом, однако для подтверждения этого необходимы дополнительные последовательности ДНК: ITS, RPB2 и CaM.

Микроморфология *Talaromyces* sp. 9 Tru_Tac_CV1742 и *T. infraolivaceus* сходная – фиалиды ампуловидные, 3–4 на метулу, 7–10 × 1,5–2,5 мкм; конидии шероховатые, иногда с гребнями, эллипсовидные, 2,5–4 × 1,5–3 мкм.

11. *Talaromyces* sp. 11 Tva_Tru

New section

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	2126	Эллипс.	Гладкие	2.5x3.5	Оранж.	Реверс.	Да	Вьетнам
2	3248	Эллипс.	Гладкие	2.5x3.5	Оранж.	Реверс.	Да	Вьетнам

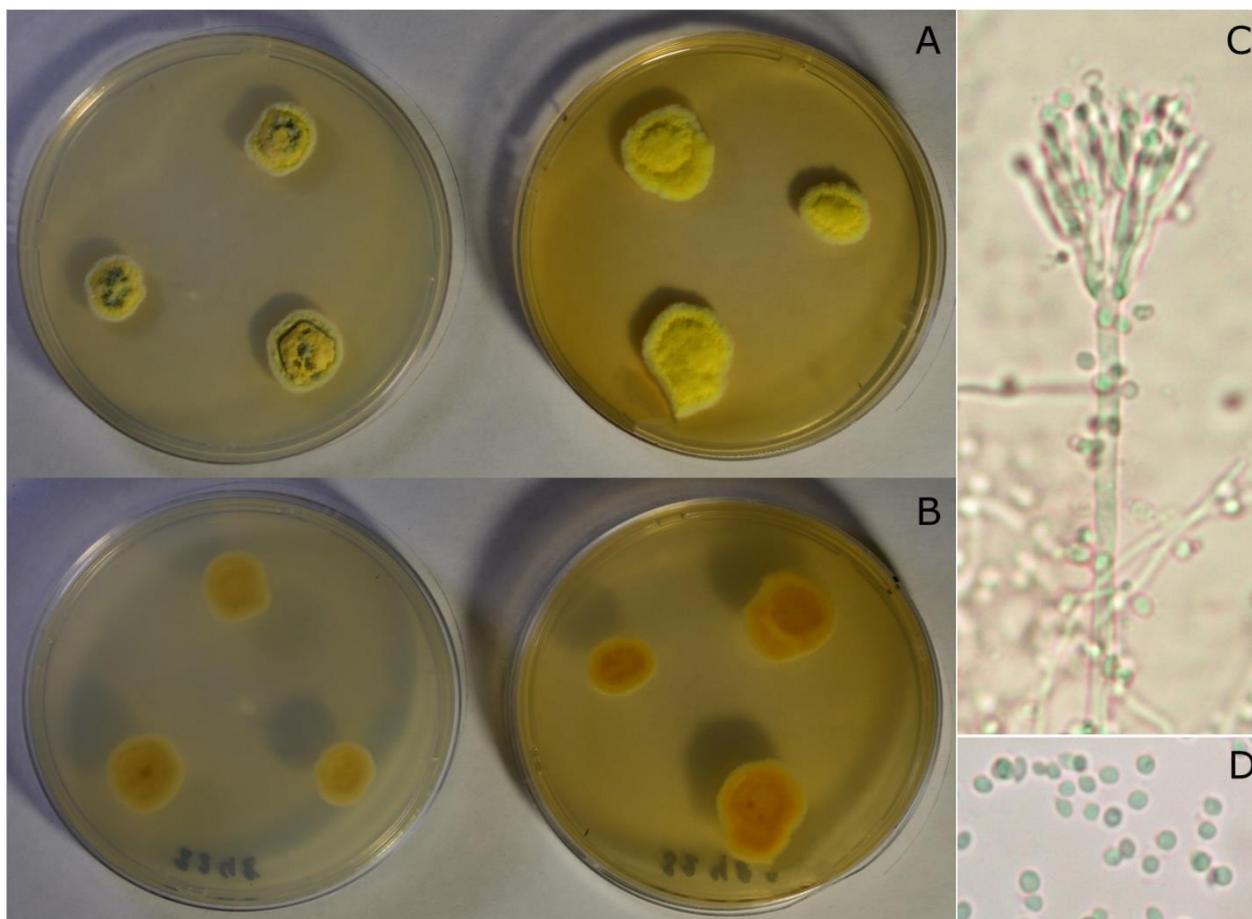


Рисунок 4.1.1-42. *Talaromyces* sp. 11 Tva_Tr1 штамм 3248. **А, В** Внешний вид колоний и реверс, справа МЕА, слева СУА. **С.** Конидиеносец. **Д.** Конидии.

Штаммы 2126 и 3248 образуют кладу филогенетически отдаленную от остальных видов *Talaromyces*, а также не принадлежат ни одной из известных секций рода.

12. *Talaromyces* sp. 12 Mur

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии		Аскоспоры		Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Форма, орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	4849 Мол.								Вьетнам

Штамм 4849 филогенетически близок к *Talaromyces* sp. 4 Tm_KJ-2012a и *Talaromyces muroii*.

13. *Talaromyces* sp. 13 Tman

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	3088	Сферич.	Бородавч.	4-5	Красн	Реверс.	Слаб.	Вьетнам
2	3455	Сферич.	Бородавч.	3-4	Красн	Диффунд.	Да	Вьетнам

14. *Talaromyces* sp. 14 Man

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	2950	Субсферич.	Бородавч.	2,5-3,5 x 2,5-3	Красн.	Реверс	Да	Вьетнам
3	3288	Сферич.	Бородавч.	4-5	Красн.	Диффунд.	Да	Вьетнам

Штаммы, принадлежащие к *Talaromyces* sp. 5 по последовательности BenA образуют отдельную кладу в секции *Talaromyces* и близки к *Talaromyces kendrickii* и *Talaromyces mangshanicus*. Недавно был описан родственный вид – *Talaromyces francoae*, имеющий сходную морфологию со штаммами 2950 и 3287 (Yilmaz et al., 2016a).

15. *Talaromyces* sp. 15

Секция *Talaromyces*.

Морфологические признаки и происхождение штаммов:

№	Коллекционный номер	Конидии			Пигмент		Рост СУА	Страна происхождения
		Форма	Орнаментация	Размеры, мкм	Цвет	Характер окрашивания		
1	1263	Сферич.	Бородавч.	2.5-3.5	Нет		Да	Вьетнам
2	3287	Субсферич.	Бородавч.	2,5-3,5 x 2,5-3	Красн.	Реверс	Да	Вьетнам

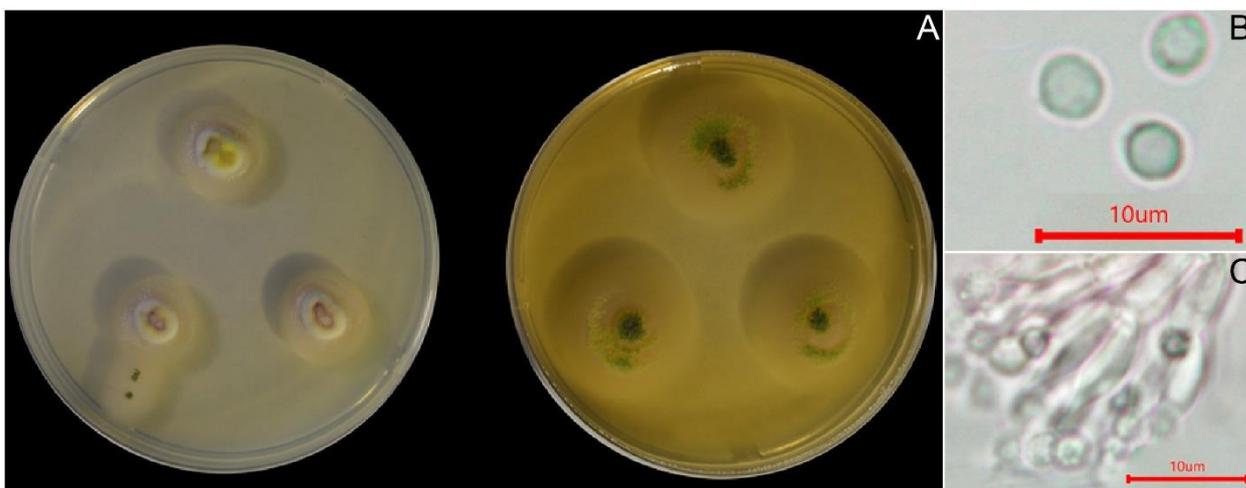


Рисунок 4.1.1-43. *Talaromyces* sp. 15 штамм 1263. А. Справа СУА, слева МЕА. В. Конидии. С. Фиалиды.

4.2 Молекулярная верификация

Было получено по 20 последовательностей для каждого из участков ITS и RPB2, однако эти последовательности в дальнейшем не были использованы в работе. Амплификация участка ITS с праймерами ITS1/ITS4 не вызвала затруднений, последовательности, полученные после секвенирования так же, были высокого качества, однако по результатам поиска сходных нуклеотидных последовательностей не удалось достоверно верифицировать виды *Talaromyces* – участок показал невысокую разрешающую способность, что так же было отмечено в литературе. Амплификация участка RPB2 с праймерами RPB2 5F_Eur 5 и RPB2 7CR_Eur 5 была затруднена, на выходе праймеры отожглись у менее, чем 50% образцов. При секвенировании таких образцов качество последовательностей так же было низким, при этом те последовательности, что удалось получить и имевшими высокое качество хорошо разделяли виды *Talaromyces*.

В итоге, для молекулярной верификации штаммов были использованы только последовательности участка бета-тубулина (BenA) с праймерами Bt2a/Bt2b, они показали высокую разрешающую способность (как по нашим, так и по литературным данным) при разделении видов *Talaromyces*, а также их амплификация не вызвала затруднений. После секвенирования было получено 165 последовательностей ДНК по участку BenA, полученные последовательности имели длину от 336 до 509 н.п., со средней длиной фрагмента в 440 н.п. Список полученных и депонированных в GenBank последовательностей ДНК по участку бета-тубулина (BenA) приведен в [приложении 8.3](#).

В [приложении 8.4](#) приведен список последовательностей, принадлежащих неизвестным видам *Talaromyces*, которые не были депонированы в GenBank, так как для этих видов необходимо получить дополнительные последовательности ДНК по другим участкам, подтверждающие то, что они являются потенциально новыми для науки видами *Talaromyces*, работа с этими видами будет продолжена.

Каждый коллекционный штамм уже был идентифицирован по морфологическим признакам Александровой А.В., перед тем как был помещен в коллекцию. Однако из-за значительных перестановок в системе грибов и увеличения объема рода *Talaromyces*, была необходима верификация штаммов с использованием молекулярных методов. Для 143 штамма удалось установить видовую принадлежность – было выявлено 32 вида из рода *Talaromyces* и вид *Ascospirella lutea* (= *Talaromyces luteus*). Для 23 штаммов не удалось установить видовую принадлежность, по результатам филогенетического анализа они образовали клады, принадлежащие 15-ти видам. Таким образом, всего было выявлено 47 видов, они указаны в таблице 4.2-1.

Таблица 4.2-1. Виды, выявленные в результате работы.

Виды из Вьетнама			Виды из России	
1	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	16	<i>Talaromyces pinophilus</i>	1 <i>Ascospirella lutea</i>
2	<i>Talaromyces allahabadensis</i>	17	<i>Talaromyces purpureogenus</i>	2 <i>Talaromyces amestolkiae</i>
3	<i>Talaromyces amazonensis</i>	18	<i>Talaromyces siamensis</i>	3 <i>Talaromyces apiculatus</i>
4	<i>Talaromyces amestolkiae</i>	19	<i>Talaromyces sparsus</i>	4 <i>Talaromyces atroroseus</i>
5	<i>Talaromyces annesophieae</i>	20	<i>Talaromyces stollii</i>	5 <i>Talaromyces kendrickii</i>
6	<i>Talaromyces apiculatus</i>	21	<i>Talaromyces thailandensis</i>	6 <i>Talaromyces louisianensis</i>
7	<i>Talaromyces atroroseus</i>	22	<i>Talaromyces trachyspermus</i>	7 <i>Talaromyces minnesotensis</i>
8	<i>Talaromyces aureolinus</i>	23	<i>Talaromyces verruculosus</i>	8 <i>Talaromyces muroii</i>
9	<i>Talaromyces brunneus</i>	24	<i>Talaromyces wortmannii</i>	9 <i>Talaromyces pinophilus</i>
10	<i>Talaromyces cecidicola</i>			10 <i>Talaromyces rugulosus</i>
11	<i>Talaromyces dimorphus</i>			11 <i>Talaromyces stellenboschensis</i>
12	<i>Talaromyces diversus</i>			12 <i>Talaromyces stipitatus</i>
13	<i>Talaromyces haitouensis</i>			13 <i>Talaromyces stollii</i>
14	<i>Talaromyces islandicus</i>			14 <i>Talaromyces verruculosus</i>
15	<i>Talaromyces muroii</i>			15 <i>Talaromyces pratensis</i>
Неизвестные виды			Неизвестные виды	
1	<i>Talaromyces</i> sp. 10 KJ-2012e	8	<i>Talaromyces</i> sp. 8 MLWB35_Tman_Tban	1 <i>Talaromyces</i> sp. 3 vo_KUC21408
2	<i>Talaromyces</i> sp. 1 alb_hei	9	<i>Talaromyces</i> sp. 11 Tva_Trु	2 <i>Talaromyces</i> sp. 9 Tru_Tac_CV1742
3	<i>Talaromyces</i> sp. 2 Pa_Ta	10	<i>Talaromyces</i> sp. 12 Mur	
4	<i>Talaromyces</i> sp. 4 Tm_KJ-2012a	11	<i>Talaromyces</i> sp. 13 Tman	
5	<i>Talaromyces</i> sp. 5 Tal_Ter_The	12	<i>Talaromyces</i> sp. 14 Man	
6	<i>Talaromyces</i> sp. 6 Tpan	13	<i>Talaromyces</i> sp. 15	
7	<i>Talaromyces</i> sp. 7 Tmu_Tbr			

Как видно из таблицы 4.2-1 из 36 таксонов (148 штаммов), выявленных во Вьетнаме для 13 таксонов (23 штамма), не удалось установить видовую принадлежность – доля неидентифицированных таксонов составляет 37,8% от всех выявленных видов. Исходя из этого, можно предположить, что территория Вьетнама, являющаяся центром разнообразия рода *Talaromyces* и одновременно слабо изученным регионом имеет большой потенциал для поиска новых видов. В России было выявлено 17 видов (28 штаммов) для 2-х, из которых не удалось установить видовую принадлежность.

Всего для Вьетнама выявлено 32 новых видов *Talaromyces* (было 20, стало 52) и только 5 видов, оказались общими с литературными данными. Таким образом, количество известных для Вьетнама видов *Talaromyces* увеличилось на 160%. Для России выявлено 12 новых видов *Talaromyces* (было 25, стало 37), и только три вида, оказались общими с литературными данными. Таким образом, количество известных для России видов *Talaromyces* увеличилось на 48%.

По результатам филогенетического анализа изученные штаммы принадлежат 6-ти секциям рода *Talaromyces*. Наибольшая часть штаммов (70%) принадлежит *Talaromyces* sect. *Talaromyces*, а остальные штаммы принадлежат секциям *Islandici*, *Trachyspermi*, *Purpurei*, *Helici*. Не были выявлены штаммы из секций *Bacillispori*, *Subinflati*, *Tenues*. Также было выявлено 2 штамма, относящихся к 1 виду, которые по предварительным данным образуют ранее не описанную секцию рода *Talaromyces*. Внутривидовое положение всех изученных штаммов указано в таблице 4.2-2.

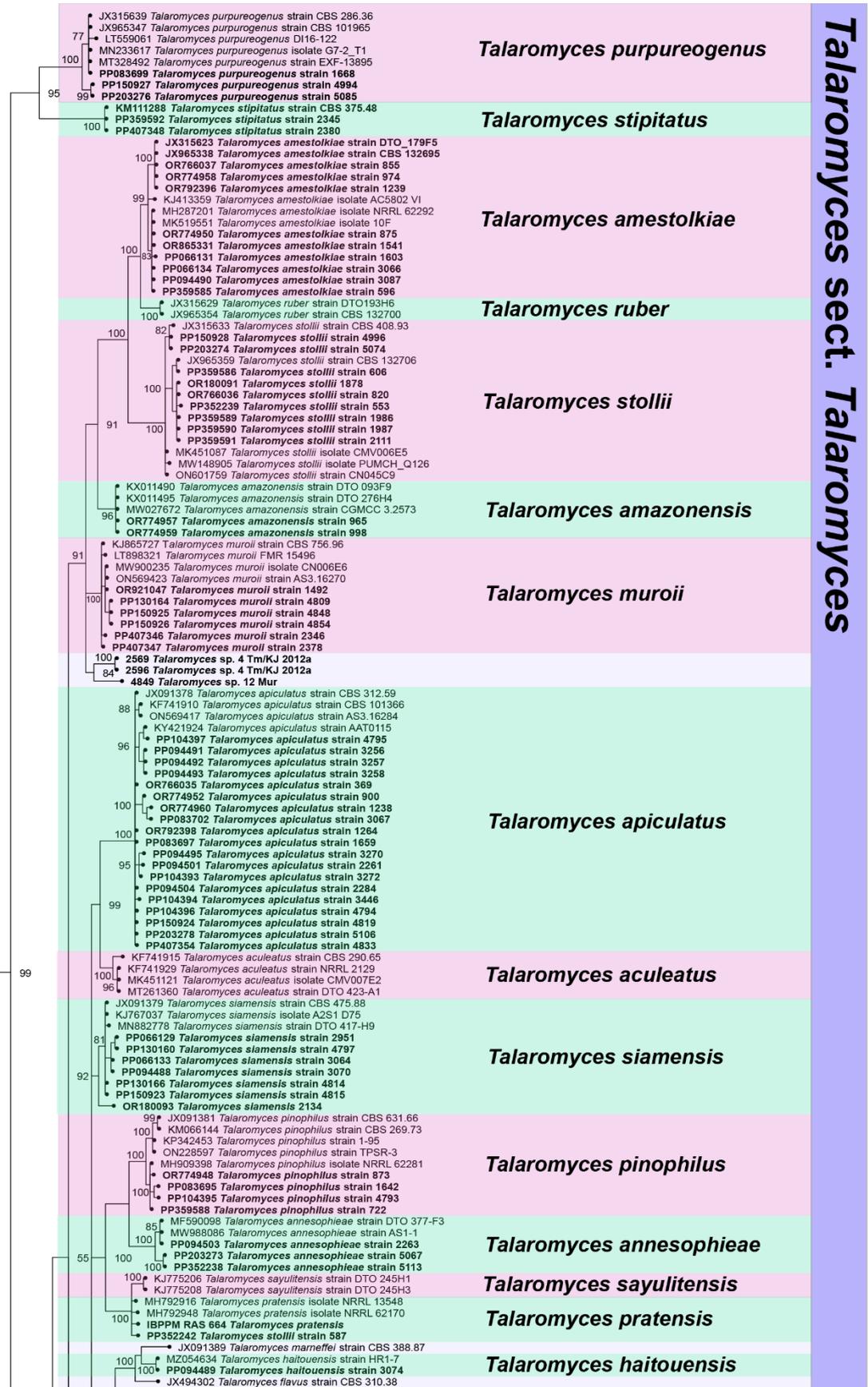
Таблица 4.2-2. Принадлежность к секциям проанализированных штаммов *Talaromyces* на основании молекулярных данных.

Секции <i>Talaromyces</i>	Количество штаммов	Количество видов	Штаммы с не выявленной видовой принадлежностью	Виды <i>Talaromyces</i> , которые не удалось идентифицировать
<i>Talaromyces</i>	116	28	15	8
<i>Trachyspermi</i>	29	7	2	2
<i>Islandici</i>	13	7	2	2
<i>Purpurei</i>	3	2	1	1
<i>Helici</i>	1	1	1	1
New section	2	1	2	1
Сумма	164*	46	23	15

*Штамм номер 654 верифицирован как *Ascospirella lutea* (ранее идентифицированный как *Talaromyces luteus*) и не включен в таблицу 4.2.-2

Штамм *Talaromyces* IBPPM RAS 664 из института биохимии и физиологии растений и микроорганизмов Саратовского научного центра Российской академии наук первично были идентифицированы как *T. sayulitensis*, но позже, по результатам филогенетического анализа верифицированы как *T. pratensis*. Данный штамм был исследован на возможность использования полиэтилентерефталата (ПЭТ) в качестве единственного источника углерода и энергии (Позднякова et al., 2022). Часть штаммов, для которых ранее за время работы не удалось выявить видовую принадлежность, были верифицированы позже как виды *Talaromyces aureolinus* (штаммы 357, 2545, 5055, 4810) и *Talaromyces haitouensis* (штамм 3074), которые были описаны в только 2021 году.

По результатам работы было реконструировано два филогенетических древа. Одно для *Talaromyces* sect. *Talaromyces* (Рисунок 4-1). Второе для видов *Talaromyces* из других секций (Рисунок 4-2).



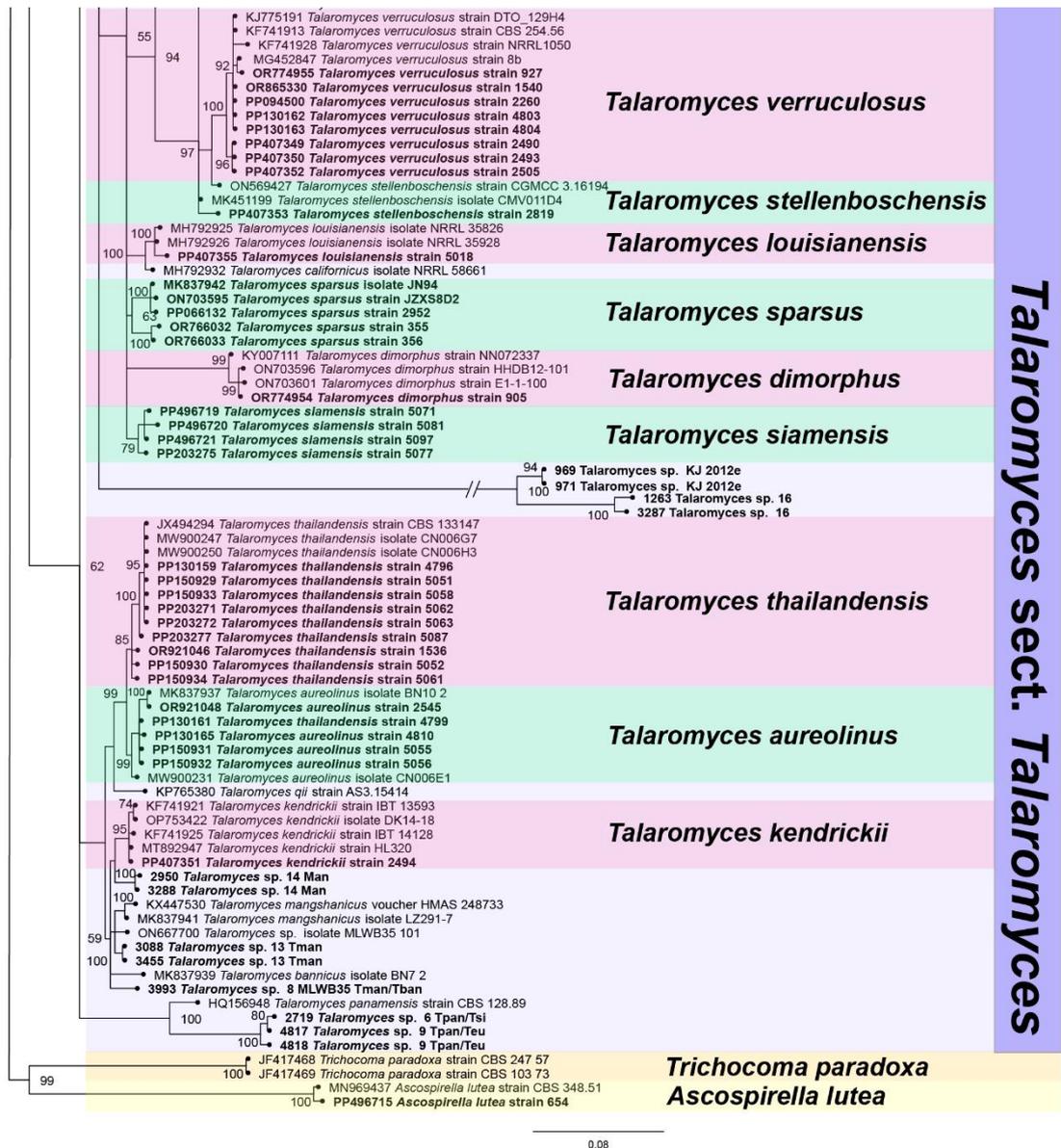


Рисунок 4.2-1. Филогенетическое древо, построенное по участку частичного гена бета-тубулина (*BenA*) на основе 199 последовательностей ДНК (116 оригинальных и 83 референсных) для определения родства внутри для *Talaromyces* sect. *Talaromyces* (общая длина выравнивания 588 символов, включая пробелы). Значения поддержки Байесовской апостериорной вероятности (BPP) указаны рядом с узлами, ветвь считали значимой при (BPP > 0,95), линия указывает количество замен на сайт. Модель нуклеотидных замен - GTR+I+G. Последовательности, полученные в ходе этой работы выделены жирным шрифтом. Древо укоренено на *Trichocoma paradoxa* (штаммы CBS 247.87 и CBS 103.73) и *Ascospirella lutea* (штаммы CBS 348.51 и 654).

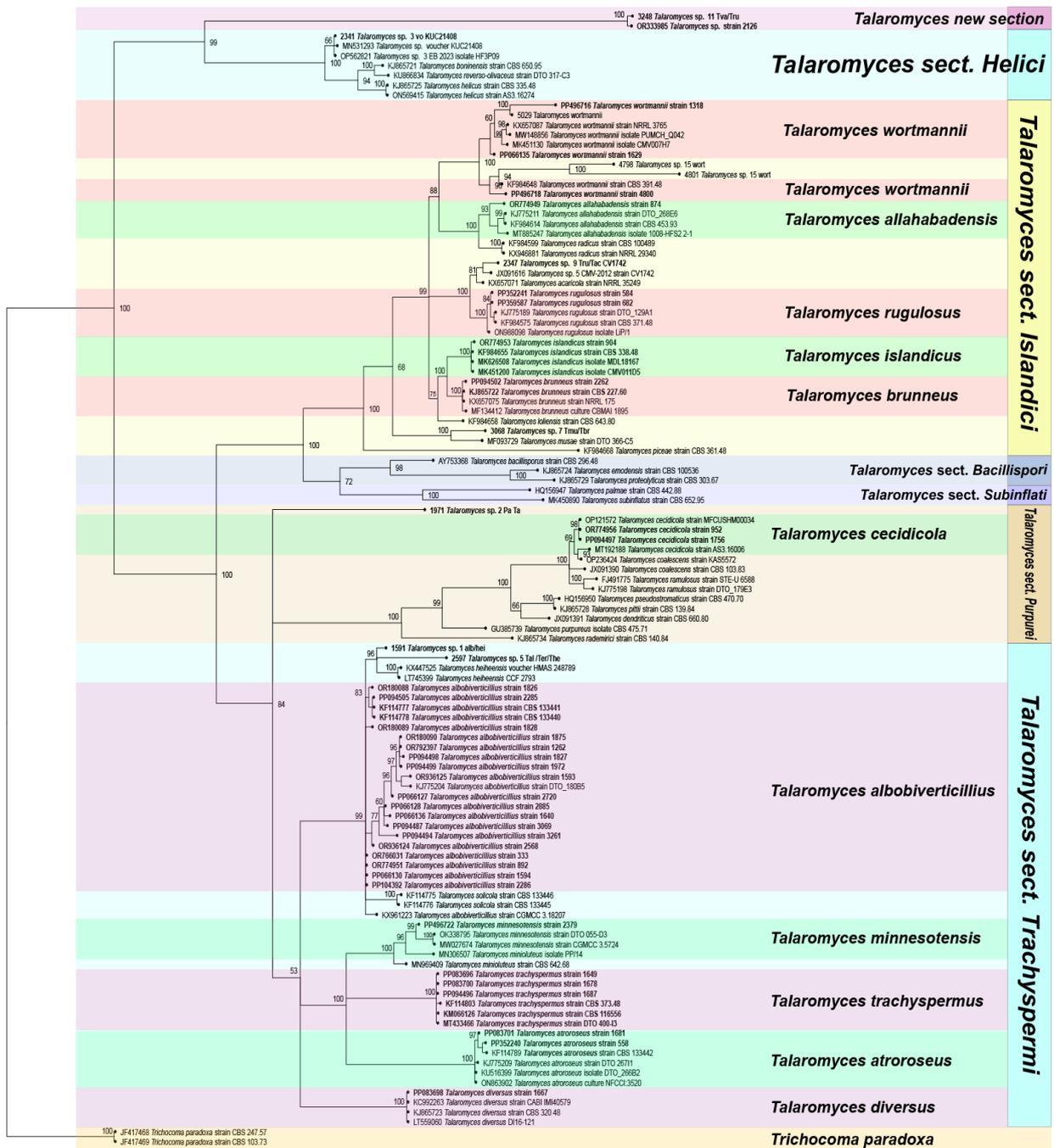


Рисунок 4.2-2. Филогенетическое древо, построенное по участку частичного гена бета-тубулина (*BenA*) на основе 115 последовательностей ДНК (51 оригинальных и 64 референсных) для определения родства внутри *Talaromyces* из секций *Trachyspermi*, *Islandici*, *Purpurei*, *Helici*, *New section*. Общая длина выравнивания 609 символов, включая пробелы, значения поддержки Байесовской апостериорной вероятности (BPP) указаны рядом с узлами, ветвь считали значимой при (BPP > 0,95), линия указывает количество замен на сайт. Модель нуклеотидных замен - GTR+I+G. Последовательности, полученные в ходе этой работы выделены жирным шрифтом. Древо укоренено на *Trichocoma paradoxa* (штаммы CBS 247.87 и CBS 103.73).

4.3 Встречаемость и субстратная приуроченность видов рода *Talaromyces* в ООПТ Вьетнама

В ходе многолетних исследований ООПТ Вьетнама собраны сведения о частоте встречаемости, распространении и субстратной приуроченности 24 идентифицированных видов рода *Talaromyces* ([приложение 8.6](#)), эти данные позволили провести анализ их распространения.

Таблица 4.3-1. Виды рода *Talaromyces*, выявленные в природных особо охраняемых лесах Вьетнама и их встречаемость в разных биогеографических регионах.

Виды	ООПТ (16)		Биогеографические регионы Вьетнама					
			Северный (9)		Центральный (48)		Южный (33)	
	Число ООПТ	%	Число мест-обитаний	%	Число мест-обитаний	%	Число мест-обитаний	%
<i>T. albobiverticillius</i>	14	88	5	56	22	46	13	27
<i>T. apiculatus</i>	12	75	1	11	16	33	6	13
<i>T. amestolkiae</i>	8	50	3	33	7	15	10	21
<i>T. wortmannii</i>	7	44	0	0	8	17	9	19
<i>T. siamensis</i>	7	44	1	11	7	15	8	17
<i>T. stollii</i>	7	44	3	33	7	15	5	10
<i>T. muroii</i>	7	44	0	0	2	4	5	10
<i>T. diversus</i>	5	31	0	0	4	8	5	10
<i>T. thailandensis</i>	5	31	0	0	4	8	4	8
<i>T. islandicus</i>	5	31	0	0	5	10	2	4
<i>T. verruculosus</i>	5	31	0	0	3	6	3	6
<i>T. aureolinus</i>	4	25	0	0	2	4	9	19
<i>T. sparsus</i>	4	25	0	0	4	8	3	6
<i>T. pinophilus</i>	2	13	0	0	2	4	6	13
<i>T. annesophieae</i>	2	13	1	11	0	0	1	2
<i>T. purpureogenus</i>	1	6	0	0	0	0	4	8
<i>T. allahabadensis</i>	1	6	0	0	0	0	3	6
<i>T. amazonensis</i>	1	6	0	0	0	0	2	4
<i>T. atroroseus</i>	1	6	0	0	0	0	2	4
<i>T. cecidicola</i>	1	6	0	0	2	4	0	0
<i>T. dimorphus</i>	1	6	0	0	0	0	1	2
<i>T. brunneus</i>	1	6	0	0	1	2	0	0
<i>T. haitouensis</i>	1	6	0	0	1	2	0	0
<i>T. trachyspermus</i>	1	6	0	0	0	0	1	2

Виды *T. albobiverticillius*, *T. apiculatus*, *T. amestolkiae* (из 24 выявленных) по нашим данным имеют наибольшую частоту встречаемости на исследованных территориях во Вьетнаме, так же они выявлены на всех трёх типах субстратов и в трёх регионах. Можно предположить, что они являются типичными и широко распространёнными видами для Вьетнама. Наоборот, виды *T. annesophieae*, *T. brunneus*, *T. haitouensis*, *T. cecidicola* имеют

наименьшую частоту встречаемости на исследованных площадках, при этом они приурочены к определённым типам субстратов и встречены только в одном из регионов Вьетнама. Можно предположить, что они являются редкими видами для Вьетнама.

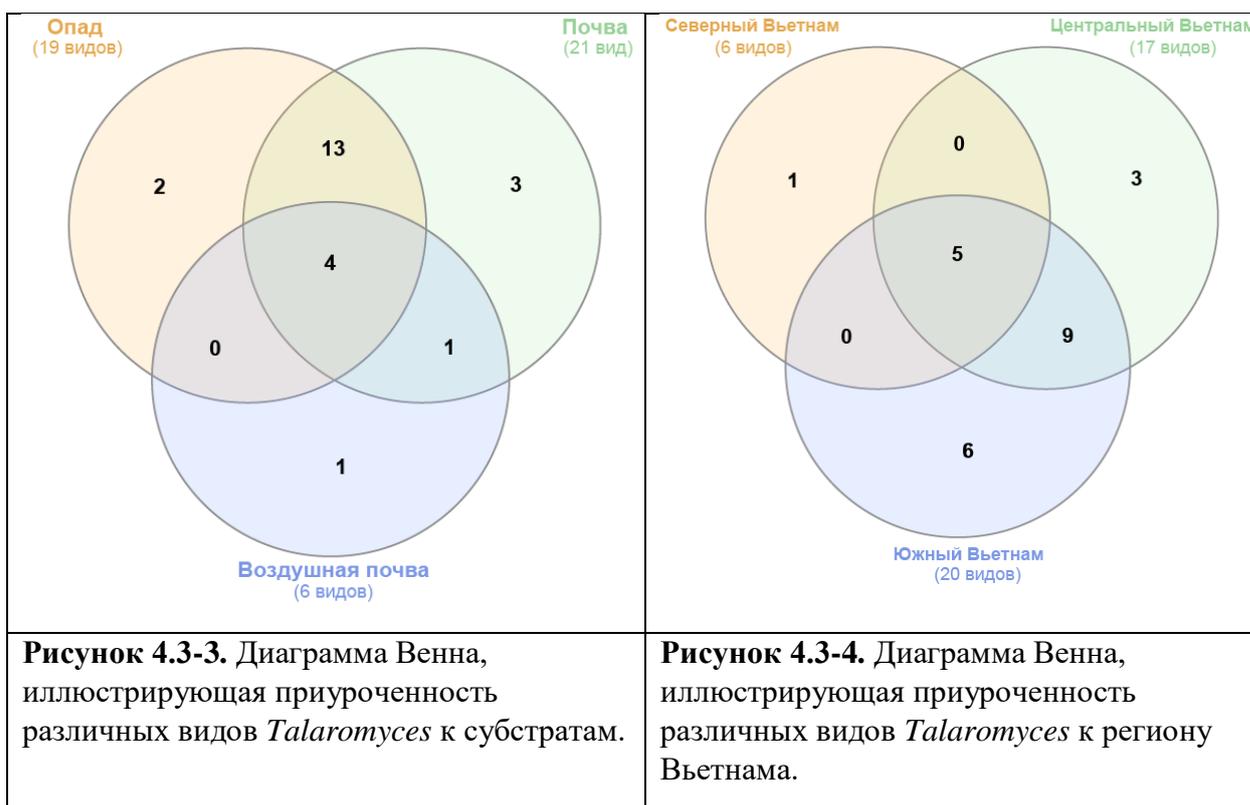
Для 6-ти видов *Talaromyces*, встреченных в наибольшем числе участков лесов из исследованных, мы сравнивали частоты выделения. В таблице 4.3-2 приведены абсолютные показатели наличия этих видов для двух субстратов, где они встречены независимо от вклада в частоту встречаемости.

Таблица 4.3-2. Наиболее часто встречаемые виды рода *Talaromyces*, выделенные из образцов опада и почвы.

Субстрат	<i>T. albobiverticillius</i>	<i>T. apiculatus</i>	<i>T. amestolkiae</i>	<i>T. wortmannii</i>	<i>T. siamensis</i>	<i>T. stollii</i>	<i>T. aureolinus</i>
Опад	11	4	8	3	4	6	3
Почва	27	16	10	14	9	9	8

Таким образом, по нашим наблюдениям, *T. albobiverticillius* выделяется в 2.5 раза чаще (27 находок из 38 среди), *T. apiculatus* в 4 раза (16 из 20 находок), а *T. wortmannii* – в 4.5 раза чаще (14 из 17 находок) из образцов почвы, чем из образцов растительных остатков. Обратной ситуации, при которой вид выделялся бы чаще из образцов растительных остатков не наблюдалось, что подтверждает наблюдения других авторов о том, что *Talaromyces* spp. – типичные почвенные виды, которые выделяются из образцов растительных остатков в связи с их факультативной способностью к утилизации опада.

Проведенное сравнение видовых списков с разных типов субстратов: почва, растительные остатки (опад) и т.н. «воздушная почва» из корзинок эпифитных растений в различных регионах Вьетнама. Схематическое изображение наличия общих видов между различными субстрата и регионами представлено на диаграммах Венна (рисунки 4.3-3 и 4.3-4). По этим данным нельзя говорить о приуроченности конкретных видов строго к определенному типу субстрата (рисунок 4.3-3): всего 2 вида - *Talaromyces cecidicola* и *T. brunneus* были встречены исключительно в опаде, при этом они входили в группу случайных видов (с частотой встречаемости 10%), только в почве – тоже два вида: *T. dimorphus* (из группы доминантов, с частотой 60%) и *T. annesophieae* (редкий вид, с частотой 20%), только в воздушной почве – *T. haitouensis* (случайный вид, с частотой 10%).



Подавляющее большинство видов встречается и в почве, и на растительных остатках, при этом на всех трёх типах субстратов были встречены 4 вида: *T. albobiverticillius*, *T. apiculatus*, *T. amestolkiae*, *T. siamensis*.

При рассмотрении региона сбора материала (Центральный, Северный и Южный) также не удалось выявить очевидных закономерностей распределения видов. Так, 5 видов: *T. albobiverticillius*, *T. apiculatus*, *T. amestolkiae*, *T. siamensis*, *T. stollii* встречаются во всех трёх регионах Вьетнама. Виды, встречающиеся только в одном регионе с их частотами встречаемости приведены в таблице 4.3-2.

Таблица 4.3-2. Виды, выявленные только в одном из регионов Вьетнама.

Южный Вьетнам	Центральный Вьетнам	Северный Вьетнам
<i>T. purpureogenus</i> (ЧВ 40%)	<i>T. cecidicola</i> (ЧВ 10%)	<i>T. annesophieae</i> (ЧВ 20%)
<i>T. allahabadensis</i> (ЧВ 40%)	<i>T. brunneus</i> (ЧВ 10%)	
<i>T. amazonensis</i> (ЧВ 90%)	<i>T. haitouensis</i> (ЧВ 10%)	
<i>T. atroroseus</i> (ЧВ 30%)		
<i>T. dimorphus</i> (ЧВ 60%)		

*ЧВ – частота встречаемости

Можно предположить, что виды *T. amazonensis* и *T. dimorphus*, относящиеся к группе часто встречающихся видов являются типичными для Южного Вьетнама. Остальные виды по частоте встречаемости принадлежат к группе редких или случайных видов.

Кроме того, было проверено влияние факторов и характеристик мест сбора материала на распределение исследуемых видов с помощью языка программирования R в интерфейсе RStudio (Вер. 2023.12.1., пакет *vegan* с помощью функции *envfit*). Проведена оценка влияния параметров местообитаний на видовой состав методом неметрического многомерного шкалирования NMDS с использованием функции *metaMDS* (k=2, без автотрансформации).

Таблица 4.3-3. Оценка влияния параметров местообитаний, в которых были найдены *Talaromyces* spp. на территории Вьетнама, на состав видов. Анализ в RStudio (Вер. 2023.12.1., пакет *vegan*, функция *envfit*).

Параметры	r2	Pr(>r)
Субстрат Почва, растительный опад, воздушная почва	0.0255	0.642
Регион Биогеографический: Северный, Центральный, Южный	0.0369	0.183
Рельеф Места сбора материала: горный, равнинный, низкогорный.	0.0438	0.108
Тип почвы по Международной системе почвенной классификации (Герасимова и Красильников, 2017)	0.2291	0.002**
Экорегiónы По Lung et al., 2011	0.045	0.266
Субрегион По Lung et al., 2011	0.1722	0.117
Тип леса По Кузнецов, 2016	0.173	0.381

В результате проведенного анализа показано, что только тип почвы статистически значимо влияет на состав комплексов видов *Talaromyces* spp. в разных точках сбора материала (таблица 4.3-3), т.е. зависят от значений этого фактора. Таким образом, фактор типа почвы, возможно, объясняет некоторую часть сходства между местообитаниями по составу видов рода *Talaromyces*. Это согласуется с нашими данными, о том, что они значительно чаще выделяются из почвы, чем из растительных субстратов.

5. Заключение

В результате анализа созданной базы данных показано, что, на сегодняшний момент признаются 205 видов рода *Talaromyces*, большинство из которых зарегистрировано из регионов с субтропическим и тропическим климатом. Значительное число видов *Talaromyces* связано с почвой и ассоциированными с ней субстратами.

Показано, что с применением методов молекулярной идентификации выявляемое видовое богатство *Talaromyces* выше, чем при использовании только морфологических признаков. До верификации было выявлено 32 вида, а после их количество выросло на 47% и составило 47 видов., а также выявления потенциально новых видов *Talaromyces*.

В ходе работы было изучено 176 штаммов из коллекции кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ (в том числе 45 штаммов, выделенных автором), из которых 148 штаммов (84%) были получены из Вьетнама и 28 штаммов (16%) из России.

На основе морфологических признаков предварительно было идентифицировано 23 вида и выявлено 9 штаммов с неясной видовой принадлежностью. В ходе молекулярно-генетических исследований получены последовательности ДНК по участкам ITS, RPB2 (по 20 последовательностей) и последовательности по участку BenA. Последовательности ДНК по участку гена бета-тубулина (BenA) с использованием праймеров Bt2a/Bt2b. были получены для 165 штаммов. Показано, что для рутинной идентификации оптимально использовать участок бета-тубулина (BenA), так как он имеет максимальную разрешающую способность на уровне рода и относительно легок для амплификации.

По результатам молекулярной верификации этих штаммов было выявлено 47 видов рода *Talaromyces*, а один штамм был приведен в соответствие к современной системе как *Ascospirella lutea* (\equiv *Talaromyces luteus*). Во Вьетнаме выявлено 37 видов, в России — 17 видов.

Для 107 штаммов, помещенных в коллекцию под названиями *Talaromyces erythromellis*, *T. aculeatus*, *T. funiculosus*, *T. loliensis*, *T. primulinus*, *T. ruber*, *T. variabilis*, *T. solicola*, *T. flavus*, *T. dendriticus*, *T. minioluteus* (всего — 11 видов), результаты предварительного определения по морфологическим признакам были частично или полностью пересмотрены, и они были определены как 33 вида *Talaromyces*.

Увеличение числа видов произошло в первую очередь за счет разграничения видов-двойников со сходной морфологией, например, 8 штаммов, ранее идентифицированных как *Talaromyces verruculosus* были разделены на 5 видов: *T. kendrickii*, *T. pinophilus*, *T. verruculosus*, *T. apiculatus* и *T. louisianensis*, это стало возможным за счет значительного

увеличения объема рода *Talaromyces* и обширного количества филогенетических данных, появившихся в последние годы. Два вида, которые первоначально не удалось идентифицировать до вида, были позднее отнесены к видам *T. aureolinus* и *T. haitouensis*, описанным другими исследователями в 2021 и 2022 годах, соответственно.

Интересно отметить, что некоторые виды, например *T. purpureogenus* или *T. funiculosus* считавшиеся очень широко распространёнными и обыкновенными, в действительности таковыми не являются. Из всех проанализированных штаммов, ранее отнесенных к *Talaromyces purpureogenus*, к *T. purpureogenus sensu stricto* отнесен только один штамм, а остальные были переопределены. Среди штаммов, определенных как *T. funiculosus*, этого вида не было выявлено вовсе, и все они переопределены как морфологически сходные виды: *Talaromyces stollii*, *T. sayulitensis*, *T. amestolkiae*, *T. pinophilus*, *T. cecidicola*.

Из Российской части коллекции проанализировано 28 штаммов, выявлено 15 видов, из них 13 являются новыми для России. Ранее для России было зарегистрировано 25 видов, наши данные увеличили известное видовое богатство *Talaromyces* в России — на 51%. Наиболее частыми в Российской части коллекции были *T. stollii* и *T. verruculosus*.

В результате анализа Вьетнамской части коллекции, а также данных масштабных исследований разнообразия и распространения почвенных микромицетов на особо охраняемых природных территориях по всему Вьетнаму с учетом частоты встречаемости и субстратной приуроченности, показано, что *T. albobiverticillius*, *T. apiculatus*, *T. amestolkiae* наиболее распространены на исследованных территориях, на всех типах субстратов (почва, опад, воздушный опад) в трёх регионах (Северный, Центральный, Южный). Можно предположить, что они являются типичными и широко распространёнными видами Вьетнама. Виды *T. annesophieae*, *T. brunneus*, *T. haitouensis*, *T. cecidicola* имеют наименьшую частоту встречаемости на исследованных площадках, при этом они приурочены к определённым типам субстратов и встречены только в одном из регионов Вьетнама. Можно предположить, что они являются редкими видами для Вьетнама.

Для 15 видов из рода *Talaromyces*, представленных 23 штаммами, не удалось установить видовую принадлежность, вероятно они являются ранее не описанными видами. Во Вьетнаме доля неописанных видов достигает 35% (13 из 37 видов), что демонстрирует слабую изученность этого региона и её высокий потенциал для выявления новых видов *Talaromyces*. Из 17 видов (28 штаммов), выявленных в России, установить видовую принадлежность не удалось для 2 видов *Talaromyces*.

Лишь 7 видов: *Talaromyces amestolkiae*, *T. apiculatus*, *T. atroroseus*, *T. muroii*, *T. pinophilus*, *T. stollii* и *T. verruculosus* были выявлены и в России, и во Вьетнаме. Можно предположить, что это виды космополиты с широким распространением. Еще 10 и 30 видов, соответственно, были выявлены только в одной из стран. В России был отмечен редкий вид — *T. kendrickii*, до этого известный только из места описания в Канаде (Visagie et al., 2015).

По результатам филогенетического анализа изученные штаммы принадлежат шести секциям рода *Talaromyces*. Наибольшая часть штаммов (83%) принадлежит *Talaromyces* sect. *Talaromyces* (116 штаммов), и меньшая часть — секциям *Trachyspermi* (29 штаммов), *Islandici* (13 штаммов), *Purpurei* (3 штамма), *Helici* (1 штамм). Не были выявлены штаммы из секций *Bacillispori*, *Subinflati*, *Tenues*. Также было выявлено два штамма *Talaromyces* sp. 11 Tva_Tru, которые не вошли в состав ни одной из известных секций рода *Talaromyces* и вероятно они образуют новую секцию.

В результате работы продемонстрировано, что с использованием только морфологического подхода затруднительно идентифицировать виды рода *Talaromyces*, а выявление видов в комплексах или разграничение морфологически близких видов возможно только при сочетании нескольких подходов. Для облегчения процедуры комплексной идентификации, на основе метода, предложенного для характеристики видов рода *Penicillium* (Visagie et al., 2014b), была опробована упрощенная методика для рода *Talaromyces*, включающая в себя инкубацию на двух питательных средах (СYA и MEA) при 25°C, для характеристики морфолого-культуральных признаков, а также использование последовательности участка гена бета-тубулина (BenA), амплифицированного с праймерами Vt2a/Vt2b, для молекулярной диагностики. Необходимо помнить, что часть важных для идентификации признаков (появление плодовых тел, склероциев, пожелтение мицелия) появляется лишь спустя 2–3 недели инкубации, поэтому важно сохранять культуры и фиксировать признаки регулярно в течении трех недель.

6. Выводы

1. В результате анализа созданной базы данных показано, что, на данный момент признаются 205 видов рода *Talaromyces*, большинство из которых зарегистрировано из регионов с субтропическим и тропическим климатом. Значительное число видов *Talaromyces* связано с почвой и ассоциированными с ней субстратами.
2. В результате верификации 176 штаммов рода *Talaromyces*, отнесенных ранее по морфолого-культуральным признакам к 23 видам, выявлено 32 вида. Увеличение числа видов произошло за счет разграничения видов-двойников со сходной морфологией. Для 23 штаммов не удалось установить видовую принадлежность. По результатам филогенетического анализа они принадлежат к 15 ранее не описанным видам *Talaromyces*.
3. Из России проанализировано 28 штаммов, выявлено 15 видов, из них 13 являются новыми для России. Ранее для России было зарегистрировано 25 видов, наши данные увеличили известное видовое богатство *Talaromyces* в России — на 51%. Наиболее частыми в Российской части коллекции были *T. stollii* и *T. verruculosus*.
4. Из Вьетнама проанализировано 148 штаммов, отнесенных к 24 видам, из которых 19 были зарегистрированы впервые. Ранее для Вьетнама было известно только 20 видов, и описанное видовое богатство возросло на 95%.
5. В результате масштабных исследований микромицетов заповедных лесов Вьетнама, на основе анализа частоты встречаемости выявленных видов, показано, что *T. albobiverticillius*, *T. apiculatus*, *T. amestolkiae* являются типичными и широко распространёнными видами для Вьетнама, а виды *T. annesophieae*, *T. brunneus*, *T. haitouensis*, *T. cecidicola* – редкими, приуроченными к локальным местообитаниям.
6. Проведенный филогенетический анализ показал, что выявленные виды *Talaromyces* принадлежат 6 секциям: *Talaromyces* (116 штаммов), *Trachyspermi* (29 штаммов), *Islandici* (13 штаммов), *Purpurei* (3 штамма), *Helici* (1 штамм) и 2 штамма (1 вид) образовали кладу, ранее не выявленную для рода *Talaromyces*, которая потенциально может образовать новую секцию рода.

7. Список литературы

1. Алдобаева, И.И., Александрова, А.В., 2018. Почвообитающие микроскопические грибы светлого диптерокарпового леса (национальный Парк Йок Дон, Вьетнам). Микология и Фитопатология 52, 22–29.
2. Алдобаева, И.И., Александрова, А.В., 2017. Почвообитающие грибы Волго-Ахтубинской поймы. Микология и Фитопатология 51, 319–327.
3. Александрова, А.В., Алдобаева, И.И., Калашникова, К.А., Кузнецов, А.Н., 2018. Влияние факторов окружающей среды на структуру комплексов почвообитающих микроскопических грибов тропических лесов Вьетнама. Сибирский Экологический Журнал 5, 545–558. <https://doi.org/10.15372/SEJ20180504>
4. Александрова, А.В., Сидорова, И.И., 2011. Микроскопические грибы почвы и опада., in: Структура и Функции Почвенного Населения Тропического Муссонного Леса (Национальный Парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). Под Общей Редакцией А.В. Тиунова. Товарищество научных изданий КМК., Москва, р. 277.
5. Виноградова, Ю.А., Лаптева, Е.М., Ковалева, В.А., Перминова, Е.М., 2022. Разнообразие почвенных микромицетов в торфяных мерзлотных почвах южной тундры. Микология И Фитопатология 56, 155–170.
6. Виноградова, Ю.А., Лаптева, Е.М., Ковалева, В.А., Перминова, Е.М., 2019. Распределение микроскопических грибов в многолетнемерзлых торфяниках лесотундры. Микология И Фитопатология 53, 342–353. <https://doi.org/10.1134/S0026364819060072>
7. Герасимова, М.И., Красильников, П.В. (Eds.), 2017. Мировая реферативная база почвенных ресурсов 2014: международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт: исправленная и дополненная версия 2015, Доклады о мировых почвенных ресурсах. Московский гос. ун-т им. М. В. Ломоносова, Москва.
8. Григорьева, Е.Н., Смирнова, О.Н., Смирнов, В.Ф., 2015. Микромицеты почвы полигона твердых бытовых отходов “Игумново.” Микология и Фитопатология 49, 286–292.
9. Исакова, Е.А., Корнейкова, М.В., 2021. Оппортунистические грибы прибрежных территорий Кольского залива Баренцева моря. Микология и Фитопатология 55, 165–177. <https://doi.org/10.31857/S0026364821030041>
10. Калашникова, К.А., Александрова, А.В., 2015. Почвообитающие микроскопические грибы предгорного тропического леса (лесхоз Лок Бак, Южный Вьетнам). Микология и Фитопатология 49, 91–101.
11. Калашникова, К.А., Александрова, А.В., 2014. Почвообитающие микроскопические грибы национального парка “Би Дуп-Нуй Ба” (Южный Вьетнам). Микология и Фитопатология 48, 355–364.
12. Калашникова, К.А., Коновалова, О.В., Александрова, А.В., 2016. Почвообитающие микроскопические грибы муссонного диптерокарпового леса (Заповедник Донг Най, Южный Вьетнам). Микология и Фитопатология 50, 97–107.

13. Кириленко, Т.С., 1978. Определитель почвенных сумчатых грибов. К Наук Думка 264.
14. Коваль, Э.З., Руденко, А.В., Волощук, Н.М., 2016. Пенициллии. Руководство по идентификации.
15. Корнейкова, М.В., Сошина, А.С., Гавричкова, О.В., 2021. Условно-патогенная микобиота пыли в городах разных климатических зон на примере Мурманска и Москвы. Микология и Фитопатология 55, 256–270. <https://doi.org/10.31857/S0026364821040085>
16. Кузнецов, А.Н., 2016. Структура и динамика муссонных тропических лесов Вьетнама (доктор наук). ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова».
17. Кураков, А.В., Семенова, Т.А., 2016. Видовое разнообразие микроскопических грибов в лесных экосистемах южной тайги европейской части России. Микология и Фитопатология 50, 367–378.
18. Кураков, А.В., Фущян, С., Харин, С.А., 2019. Грибное сообщество компоста и его изменения при прохождении через пищеварительный тракт дождевого червя *Eisenia fetida*. Микология и Фитопатология 53, 284–292. <https://doi.org/10.1134/S0026364819040068>
19. Мирчинк, Т.Г., 1988. Почвенная микология: Учеб. пособие для вузов по спец. “Агрехимия и почвоведение.” Изд-во МГУ, Москва.
20. Позднякова, Н.Н., Буров, А.М., Антонов, Е.А., Александрова, А.В., Турковская, О.В., 2022. Исследование способности аскомицетов трансформировать полиэтилентерефталат. Биотехнология 38, 106–115. <https://doi.org/10.56304/S023427582205012X>
21. Рафикова, Г.Ф., Кузина, Е.В., Столярова, Е.А., Мухаматдьярова, С.Р., Логинов, О.Н., 2020. Комплексы микромицетов выщелоченного чернозема при загрязнении нефтью и внесении микроорганизмов-нефтедеструкторов. Микология и Фитопатология 54, 107–115. <https://doi.org/10.31857/S0026364820020099>
22. Ребрикова, Н.Л., Сизова, Т.П., 1978. Исследование морфологических и культуральных признаков пенициллов из секции *Biverticiliata-Symmetrica*. Микология и Фитопатология 2, 195–199.
23. Сазанова, К.В., Зеленская, М.С., Бобир, С.Ю., Власов, Д.Ю., 2020. Микромицеты в биопленках на каменных памятниках Санкт-Петербурга. Микология и Фитопатология 54, 329–339. <https://doi.org/10.31857/S0026364820050104>
24. Сизова, Т.П., 1953. Географическая зональность и распространение пенициллов и эволюция в пределах этого рода. Бюл МОИП Отд Биологии 58, 71–75.
25. Сизоненко, Т.А., Хабибулина, Ф.М., Загирова, С.В., 2016. Почвенная микробиота мезо-олиготрофного болота средней тайги. Микология и Фитопатология 50, 115–123.

26. Шубина, В.С., Александров, Д.Ю., Литвинова, Е.М., Александрова, А.В., 2016. Микроскопические почвообитающие грибы широколиственного леса заповедника “Калужские Засеки.” Микология и Фитопатология 50, 165–174.
27. Шумилова, Л.П., Павлова, Л.М., 2020. Видовое разнообразие культивируемых микромицетов в буротаежных почвах северо-востока Амурской области. Микология И Фитопатология 54, 124–133. <https://doi.org/10.31857/S0026364820020117>
28. Методы почвенной микробиологии и биохимии (Metody...) / Под ред. Д. Г. Звягинцева. М.: Издательство МГУ, 1991. 304 с.
-
29. Apinis, A.E., 1963. Occurrence of thermophilous microfungi in certain alluvial soils near Nottingham. Nova Hedwigia 5, 57–78.
30. Apinis, A.E., Eggins, H.O.W., 1966. *Thermomyces ibadanensis* sp.nov. from oil palm kernel stacks in Nigeria. Trans. Br. Mycol. Soc. 49, 629–632. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(66\)80012-8](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(66)80012-8)
31. Barbosa, R.N., Bezerra, J.D.P., Souza-Motta, C.M., Frisvad, J.C., Samson, R.A., Oliveira, N.T., Houbraken, J., 2018. New *Penicillium* and *Talaromyces* species from honey, pollen and nests of stingless bees. Antonie Van Leeuwenhoek 111, 1883–1912. <https://doi.org/10.1007/s10482-018-1081-1>
32. Benjamin, C.R., 1955. Ascocarps of *Aspergillus* and *Penicillium*. Mycologia 47, 669. <https://doi.org/10.2307/3755578>
33. Berbee, M.L., Yoshimura, A., Sugiyama, J., Taylor, J.W., 1995. Is *Penicillium* monophyletic? An evaluation of phylogeny in the family Trichocomaceae from 18S, 5.8S and ITS ribosomal DNA sequence data. Mycologia 87, 210. <https://doi.org/10.2307/3760907>
34. Boedijn, K.B., 1935. The genus *Dendrosphaera* in the Netherlands. Indies. Bull. Jard. Bot. Buitenzorg ser. 3, 8: 472–477.
35. Brandt, S.C., Ellinger, B., Van Nguyen, T., Thi, Q.D., Van Nguyen, G., Baschien, C., Yurkov, A., Hahnke, R.L., Schäfer, W., Gand, M., 2018. A unique fungal strain collection from Vietnam characterized for high performance degraders of bioecological important biopolymers and lipids. PLOS ONE 13, e0202695. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202695>
36. Bunce, M.E., 1961. *Humicola stellatus* sp.nov., a thermophilic mould from hay. Trans. Br. Mycol. Soc. 44, 372-IN5. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(61\)80031-4](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(61)80031-4)
37. Castro-Lainez, M.T., Sierra-Hoffman, M., Llompart-Zeno, J., Adams, R., Howell, A., Hoffman-Roberts, H., Fader, R., Arroliga, A.C., Jinadatha, C., 2018. *Talaromyces marneffeii* infection in a non-HIV non-endemic population. IDCases 12, 21–24. <https://doi.org/10.1016/j.idcr.2018.02.013>
38. Chaiwun, B., Vanittanakom, N., Jiviriyawat, Y., Rojanasthien, S., Thorner, P., 2011. Investigation of dogs as a reservoir of *Penicillium marneffeii* in northern Thailand. Int. J. Infect. Dis. 15, e236–e239. <https://doi.org/10.1016/j.ijid.2010.12.001>

39. Chen, A.J., Sun, B.D., Houbraken, J., Frisvad, J.C., Yilmaz, N., Zhou, Y.G., Samson, R.A., 2016. New *Talaromyces* species from indoor environments in China. *Stud. Mycol.* 84, 119–144. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2016.11.003>
40. Crous, P.W., Carnegie, A.J., Wingfield, M.J., Sharma, R., Mughini, G., Noordeloos, M.E., Santini, A., Shouche, Y.S., Bezerra, J.D.P., Dima, B., Guarnaccia, V., Imrefi, I., Jurjević, Ž., Knapp, D.G., Kovács, G.M., Magistà, D., Perrone, G., Rämä, T., Rebriev, Y.A., Shivas, R.G., Singh, S.M., Souza-Motta, C.M., Thangavel, R., Adhasure, N.N., Alexandrova, A.V., Alfenas, A.C., Alfenas, R.F., Alvarado, P., Alves, A.L., Andrade, D.A., Andrade, J.P., Barbosa, R.N., Barili, A., Barnes, C.W., Baseia, I.G., Bellanger, J.-M., Berlanas, C., Bessette, A.E., Bessette, A.R., Biketova, A.Y., Bomfim, F.S., Brandrud, T.E., Bransgrove, K., Brito, A.C.Q., Cano-Lira, J.F., Cantillo, T., Cavalcanti, A.D., Cheewangkoon, R., Chikowski, R.S., Conforto, C., Cordeiro, T.R.L., Craine, J.D., Cruz, R., Damm, U., de Oliveira, R.J.V., de Souza, J.T., de Souza, H.G., Dearnaley, J.D.W., Dimitrov, R.A., Dovana, F., Erhard, A., Esteve-Raventós, F., Félix, C.R., Ferisin, G., Fernandes, R.A., Ferreira, R.J., Ferro, L.O., Figueiredo, C.N., Frank, J.L., Freire, K.T.L.S., García, D., Gené, J., Gêsiorska, A., Gibertoni, T.B., Gondra, R. a. G., Gouliamova, D.E., Gramaje, D., Guard, F., Gusmão, L.F.P., Haitook, S., Hirooka, Y., Houbraken, J., Hubka, V., Inamdar, A., Iturriaga, T., Iturrieta-González, I., Jadan, M., Jiang, N., Justo, A., Kachalkin, A.V., Kapitonov, V.I., Karadelev, M., Karakehian, J., Kasuya, T., Kautmanová, I., Kruse, J., Kušan, I., Kuznetsova, T.A., Landell, M.F., Larsson, K.-H., Lee, H.B., Lima, D.X., Lira, C.R.S., Machado, A.R., Madrid, H., Magalhães, O.M.C., Majerova, H., Malysheva, E.F., Mapperson, R.R., Marbach, P. a. S., Martín, M.P., Martín-Sanz, A., Matočec, N., McTaggart, A.R., Mello, J.F., Melo, R.F.R., Mešić, A., Michereff, S.J., Miller, A.N., Minoshima, A., Molinero-Ruiz, L., Morozova, O.V., Mosoh, D., Nabe, M., Naik, R., Nara, K., Nascimento, S.S., Neves, R.P., Olariaga, I., Oliveira, R.L., Oliveira, T.G.L., Ono, T., Ordoñez, M.E., Ottoni, A. de M., Paiva, L.M., Pancorbo, F., Pant, B., Pawłowska, J., Peterson, S.W., Raudabaugh, D.B., Rodríguez-Andrade, E., Rubio, E., Rusevska, K., Santiago, A.L.C.M.A., Santos, A.C.S., Santos, C., Sazanova, N.A., Shah, S., Sharma, J., Silva, B.D.B., Siquier, J.L., Sonawane, M.S., Stchigel, A.M., Svetasheva, T., Tamakeaw, N., Telleria, M.T., Tiago, P.V., Tian, C.M., Tkalčec, Z., Tomashevskaya, M.A., Truong, H.H., Vecherskii, M.V., Visagie, C.M., Vizzini, A., Yilmaz, N., Zmitrovich, I.V., Zvyagina, E.A., Boekhout, T., Kehlet, T., Læssøe, T., Groenewald, J.Z., 2019a. Fungal Planet description sheets: 868-950. *Persoonia* 42, 291–473. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2019.42.11>
41. Crous, P.W., Cock, A.W. de, Centraalbureau voor Schimmelcultures (Eds.), 2009. Fungal biodiversity, CBS laboratory manual series. CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre. 2009, Utrecht.
42. Crous, P.W., Cowan, D.A., Maggs-Kölling, G., Yilmaz, N., Larsson, E., Angelini, C., Brandrud, T.E., Dearnaley, J.D.W., Dima, B., Dovana, F., Fechner, N., García, D., Gené, J., Halling, R.E., Houbraken, J., Leonard, P., Luangsa-ard, J.J., Noisripoom, W., Rea-Ireland, A.E., Ševčíková, H., Smyth, C.W., Vizzini, A., Adam, J.D., Adams, G.C., Alexandrova, A.V., Alizadeh, A., Álvarez Duarte, E., Andjic, V., Antonín, V., Arenas, F., Assabgui, R., Ballarà, J., Banwell, A., Berraf-Tebbal, A., Bhatt, V.K., Bonito, G., Botha, W., Burgess, T.I., Caboň, M., Calvert, J., Carvalhais, L.C., Courtecuisse, R., Cullington, P., Davoodian, N., Decock, C.A., Dimitrov, R., Di Piazza, S., Drenth, A., Dumez, S., Eichmeier, A., Etayo, J., Fernández, I., Fiard, J.-P., Fournier, J., Fuentes-Aponte, S., Ghanbary, M.A.T., Ghorbani, G., Giraldo, A., Glushakova, A.M., Gouliamova, D.E.,

- Guarro, J., Halleen, F., Hampe, F., Hernández-Restrepo, M., Iturrieta-González, I., Jeppson, M., Kachalkin, A.V., Karimi, O., Khalid, A.N., Khonsanit, A., Kim, J.I., Kim, K., Kiran, M., Krisai-Greilhuber, I., Kučera, V., Kušan, I., Langenhoven, S.D., Lebel, T., Lebeuf, R., Liimatainen, K., Linde, C., Lindner, D.L., Lombard, L., Mahamedi, A.E., Matočec, N., Maxwell, A., May, T.W., McTaggart, A.R., Meijer, M., Mešić, A., Mileto, A.J., Miller, A.N., Molia, A., Mongkolsamrit, S., Muñoz Cortés, C., Muñoz-Mohedano, J., Morte, A., Morozova, O.V., Mostert, L., Mostowfizadeh-Ghalamfarsa, R., Nagy, L.G., Navarro-Ródenas, A., Örstadius, L., Overton, B.E., Papp, V., Para, R., Peintner, U., Pham, T.H.G., Pordel, A., Pošta, A., Rodríguez, A., Romberg, M., Sandoval-Denis, M., Seifert, K.A., Semwal, K.C., Sewall, B.J., Shivas, R.G., Slovák, M., Smith, K., Spetik, M., Spies, C.F.J., Syme, K., Tasanathai, K., Thorn, R.G., Tkalčec, Z., Tomashevskaya, M.A., Torres-Garcia, D., Ullah, Z., Visagie, C.M., Voitk, A., Winton, L.M., Groenewald, J.Z., 2020. Fungal Planet description sheets: 1112–1181. *Persoonia - Mol. Phylogeny Evol. Fungi* 45, 251–409. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2020.45.10>
43. Crous, P.W., Luangsa-ard, J.J., Wingfield, M.J., Carnegie, A.J., Hernández-Restrepo, M., Lombard, L., Roux, J., Barreto, R.W., Baseia, I.G., Cano-Lira, J.F., Martín, M.P., Morozova, O.V., Stchigel, A.M., Summerell, B.A., Brandrud, T.E., Dima, B., García, D., Giraldo, A., Guarro, J., Gusmão, L.F.P., Khamsuntorn, P., Noordeloos, M.E., Nuankaew, S., Pinruan, U., Rodríguez-Andrade, E., Souza-Motta, C.M., Thangavel, R., van Iperen, A.L., Abreu, V.P., Accioly, T., Alves, J.L., Andrade, J.P., Bahram, M., Baral, H.-O., Barbier, E., Barnes, C.W., Bendiksen, E., Bernard, E., Bezerra, J.D.P., Bezerra, J.L., Bizio, E., Blair, J.E., Bulyonkova, T.M., Cabral, T.S., Caiafa, M.V., Cantillo, T., Colmán, A.A., Conceição, L.B., Cruz, S., Cunha, A.O.B., Darveaux, B.A., da Silva, A.L., da Silva, G.A., da Silva, G.M., da Silva, R.M.F., de Oliveira, R.J.V., Oliveira, R.L., De Souza, J.T., Dueñas, M., Evans, H.C., Epifani, F., Felipe, M.T.C., Fernández-López, J., Ferreira, B.W., Figueiredo, C.N., Filippova, N.V., Flores, J.A., Gené, J., Ghorbani, G., Gibertoni, T.B., Glushakova, A.M., Healy, R., Huhndorf, S.M., Iturrieta-González, I., Javan-Nikkhah, M., Juciano, R.F., Jurjević, Ž., Kachalkin, A.V., Keochanpheng, K., Krisai-Greilhuber, I., Li, Y.-C., Lima, A.A., Machado, A.R., Madrid, H., Magalhães, O.M.C., Marbach, P.A.S., Melanda, G.C.S., Miller, A.N., Mongkolsamrit, S., Nascimento, R.P., Oliveira, T.G.L., Ordoñez, M.E., Orzes, R., Palma, M.A., Pearce, C.J., Pereira, O.L., Perrone, G., Peterson, S.W., Pham, T.H.G., Piontelli, E., Pordel, A., Quijada, L., Raja, H.A., Rosas de Paz, E., Ryvarden, L., Saitta, A., Salcedo, S.S., Sandoval-Denis, M., Santos, T.A.B., Seifert, K.A., Silva, B.D.B., Smith, M.E., Soares, A.M., Sommai, S., Sousa, J.O., Suetrong, S., Susca, A., Tedersoo, L., Telleria, M.T., Thanakitpipattana, D., Valenzuela-Lopez, N., Visagie, C.M., Zapata, M., Groenewald, J.Z., 2018a. Fungal Planet description sheets: 785– 867. *Persoonia - Mol. Phylogeny Evol. Fungi* 41, 238–417. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2018.41.12>
44. Crous, P.W., Wingfield, M.J., Burgess, T.I., Carnegie, A.J., Hardy, G.E.St.J., Smith, D., Summerell, B.A., Cano-Lira, J.F., Guarro, J., Houbaken, J., Lombard, L., Martín, M.P., Sandoval-Denis, M., Alexandrova, A.V., Barnes, C.W., Baseia, I.G., Bezerra, J.D.P., Guarnaccia, V., May, T.W., Hernández-Restrepo, M., Stchigel, A.M., Miller, A.N., Ordoñez, M.E., Abreu, V.P., Accioly, T., Agnello, C., Agustin Colmán, A., Albuquerque, C.C., Alfredo, D.S., Alvarado, P., Araújo-Magalhães, G.R., Arauzo, S., Atkinson, T., Barili, A., Barreto, R.W., Bezerra, J.L., Cabral, T.S., Camello Rodríguez, F., Cruz, R.H.S.F., Daniëls, P.P., da Silva, B.D.B., de Almeida, D.A.C., de Carvalho Júnior, A.A., Decock, C.A., Delgat, L., Denman, S., Dimitrov, R.A., Edwards, J., Fedosova, A.G.,

- Ferreira, R.J., Firmino, A.L., Flores, J.A., García, D., Gené, J., Giraldo, A., Góis, J.S., Gomes, A.A.M., Gonçalves, C.M., Gouliamova, D.E., Groenewald, M., Guéorguiev, B.V., Guevara-Suarez, M., Gusmão, L.F.P., Hosaka, K., Hubka, V., Huhndorf, S.M., Jadan, M., Jurjević, Ž., Kraak, B., Kučera, V., Kumar, T.K.A., Kušan, I., Lacerda, S.R., Lamlertthong, S., Lisboa, W.S., Loizides, M., Luangsa-ard, J.J., Lysková, P., Mac Cormack, W.P., Macedo, D.M., Machado, A.R., Malysheva, E.F., Marinho, P., Matočec, N., Meijer, M., Mešić, A., Mongkolsamrit, S., Moreira, K.A., Morozova, O.V., Nair, K.U., Nakamura, N., Noisripoom, W., Olariaga, I., Oliveira, R.J.V., Paiva, L.M., Pawar, P., Pereira, O.L., Peterson, S.W., Prieto, M., Rodríguez-Andrade, E., Rojo De Blas, C., Roy, M., Santos, E.S., Sharma, R., Silva, G.A., Souza-Motta, C.M., Takeuchi-Kaneko, Y., Tanaka, C., Thakur, A., Smith, M.Th., Tkalčec, Z., Valenzuela-Lopez, N., van der Kleij, P., Verbeke, A., Viana, M.G., Wang, X.W., Groenewald, J.Z., 2017. Fungal Planet description sheets: 625–715. *Persoonia - Mol. Phylogeny Evol. Fungi*. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2017.39.11>
45. Crous, P.W., Wingfield, M.J., Burgess, T.I., Hardy, G.E.St.J., Crane, C., Barrett, S., Cano-Lira, J.F., Leroux, J.J., Thangavel, R., Guarro, J., Stchigel, A.M., Martin, M.P., Alfredo, D.S., Barber, P.A., Barreto, R.W., Baseia, I.G., Cano-Canals, J., Cheewangkoon, R., Ferreira, R.J., Gené, J., Lechat, C., Moreno, G., Roets, F., Shivas, R.G., Sousa, J.O., Tan, Y.P., Wiederhold, N.P., Abell, S.E., Accioly, T., Albizu, J.L., Alves, J.L., Antonioli, Z.I., Aplin, N., Arajo, J., Arzanlou, M., Bezerra, J.D.P., Bouchara, J.-P., Carlavilla, J.R., Castillo, A., Castroagudón, V.L., Ceresini, P.C., Claridge, G.F., Coelho, G., Coimbra, V.R.M., Costa, L.A., da cunha, K.C., da silva, S.S., Daniel, R., de beer, Z.W., Dueas, M., Edwards, J., Enwistle, P., Fiuza, P.O., Fournier, J., Garca, D., Gibertoni, T.B., Giraud, S., Guevara-Suarez, M., Gusmo, L.F.P., Haituk, S., Heykoop, M., Hirooka, Y., Hofmann, T.A., Houbraken, J., Hughes, D.P., Kautmanov, I., Koppel, O., Koukol, O., Larsson, E., Latha, K.P.D., Lee, D.H., Lisboa, D.O., Lisboa, W.S., Lopez-Villalba, Maciel, J.L.N., Manimohan, P., Manjin, J.L., Marincowitz, S., Marney, T.S., Meijer, M., Miller, A.N., Olariaga, I., Paiva, L.M., Piepenbring, M., Poveda-Molero, J.C., Raj, K.N.A., Raja, H.A., Rougeron, A., Salcedo, I., Samadi, R., Santos, T.A.B., Scarlett, K., Seifert, K.A., Shuttleworth, L.A., Silva, G.A., Silva, M., Siqueira, J.P.Z., Souza-Motta, C.M., Stephenson, S.L., 2016. Fungal Planet description sheets: 469-557. *Persoonia - Mol. Phylogeny Evol. Fungi* 37, 218–403. <https://doi.org/10.3767/003158516X694499>
46. Crous, P.W., Wingfield, M.J., Burgess, T.I., Hardy, G.E.St.J., Gené, J., Guarro, J., Baseia, I.G., García, D., Gusmão, L.F.P., Souza-Motta, C.M., Thangavel, R., Adamčík, S., Barili, A., Barnes, C.W., Bezerra, J.D.P., Bordallo, J.J., Cano-Lira, J.F., de Oliveira, R.J.V., Ercole, E., Hubka, V., Iturrieta-González, I., Kubátová, A., Martín, M.P., Moreau, P.-A., Morte, A., Ordoñez, M.E., Rodríguez, A., Stchigel, A.M., Vizzini, A., Abdollahzadeh, J., Abreu, V.P., Adamčíková, K., Albuquerque, G.M.R., Alexandrova, A.V., Álvarez Duarte, E., Armstrong-Cho, C., Banniza, S., Barbosa, R.N., Bellanger, J.-M., Bezerra, J.L., Cabral, T.S., Caboň, M., Caicedo, E., Cantillo, T., Carnegie, A.J., Carmo, L.T., Castañeda-Ruiz, R.F., Clement, C.R., Čmoková, A., Conceição, L.B., Cruz, R.H.S.F., Damm, U., da Silva, B.D.B., da Silva, G.A., da Silva, R.M.F., Santiago, A.L.C.M. de A., de Oliveira, L.F., de Souza, C.A.F., Déniel, F., Dima, B., Dong, G., Edwards, J., Félix, C.R., Fournier, J., Gibertoni, T.B., Hosaka, K., Iturriaga, T., Jadan, M., Jany, J.-L., Jurjević, Ž., Kolařík, M., Kušan, I., Landell, M.F., Leite Cordeiro, T.R., Lima, D.X., Loizides, M., Luo, S., Machado, A.R., Madrid, H., Magalhães, O.M.C., Marinho, P., Matočec, N., Mešić, A., Miller, A.N., Morozova, O.V., Neves, R.P., Nonaka, K., Nováková, A., Oberlies, N.H.,

- Oliveira-Filho, J.R.C., Oliveira, T.G.L., Papp, V., Pereira, O.L., Perrone, G., Peterson, S.W., Pham, T.H.G., Raja, H.A., 2018b. Fungal Planet description sheets: 716–784. *Persoonia - Mol. Phylogeny Evol. Fungi* 40, 239–392. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2018.40.10>
47. Crous, P.W., Wingfield, M.J., Lombard, L., Roets, F., Swart, W.J., Alvarado, P., Carnegie, A.J., Moreno, G., Luangsaard, J., Thangavel, R., Alexandrova, A.V., Baseia, I.G., Bellanger, J.-M., Bessette, A.E., Bessette, A.R., De la Peña-Lastra, S., García, D., Gené, J., Pham, T.H.G., Heykoop, M., Malysheva, E., Malysheva, V., Martín, M.P., Morozova, O.V., Noisripoom, W., Overton, B.E., Rea, A.E., Sewall, B.J., Smith, M.E., Smyth, C.W., Tasanathai, K., Visagie, C.M., Adamčík, S., Alves, A., Andrade, J.P., Aninat, M.J., Araújo, R.V.B., Bordallo, J.J., Bouffleur, T., Baroncelli, R., Barreto, R.W., Bolin, J., Cabero, J., Caboň, M., Cafã, G., Caffot, M.L.H., Cai, L., Carlavilla, J.R., Chávez, R., de Castro, R.R.L., Delgat, L., Deschuyteneer, D., Dios, M.M., Domínguez, L.S., Evans, H.C., Eyssartier, G., Ferreira, B.W., Figueiredo, C.N., Liu, F., Fournier, J., Galli-Terasawa, L.V., Gil-Durán, C., Glienke, C., Gonçalves, M.F.M., Gryta, H., Guarro, J., Himaman, W., Hywel-Jones, N., Iturrieta-González, I., Ivanushkina, N.E., Jargeat, P., Khalid, A.N., Khan, J., Kiran, M., Kiss, L., Kochkina, G.A., Kolařík, M., Kubátová, A., Lodge, D.J., Loizides, M., Luque, D., Manjón, J.L., Marbach, P. a. S., Massola, N.S., Mata, M., Miller, A.N., Mongkolsamrit, S., Moreau, P.-A., Morte, A., Mujic, A., Navarro-Ródenas, A., Németh, M.Z., Nóbrega, T.F., Nováková, A., Olariaga, I., Ozerskaya, S.M., Palma, M.A., Petters-Vandresen, D. a. L., Piontelli, E., Popov, E.S., Rodríguez, A., Requejo, Ó., Rodrigues, A.C.M., Rong, I.H., Roux, J., Seifert, K.A., Silva, B.D.B., Sklenář, F., Smith, J.A., Sousa, J.O., Souza, H.G., De Souza, J.T., Švec, K., Tanchaud, P., Tanney, J.B., Terasawa, F., Thanakitpipattana, D., Torres-García, D., Vaca, I., Vaghefi, N., van Iperen, A.L., Vasilenko, O.V., Verbeken, A., Yilmaz, N., Zamora, J.C., Zapata, M., Jurjević, Ž., Groenewald, J.Z., 2019b. Fungal Planet description sheets: 951–1041. *Persoonia* 43, 223–425. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2019.43.06>
48. Ellis, D.H., 1981. Ultrastructure of thermophilic fungi IV. Conidial ontogeny in *Thermomyces*. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 77, 229–241. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(81\)80025-3](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(81)80025-3)
49. Fischer, E., 1897. Plectacineae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. (Engler A, Prantl K, eds), Engelmann, Leipzig. 1.
50. Frisvad, J.C., Filtenborg, O., Samson, R.A., Stolk, A.C., 1990. Chemotaxonomy of the genus *Talaromyces*. *Antonie Van Leeuwenhoek* 57, 179–189. <https://doi.org/10.1007/BF00403953>
51. Frisvad, J.C., Yilmaz, N., Thrane, U., Rasmussen, K.B., Houbraeken, J., Samson, R.A., 2013. *Talaromyces atroseus*, a New Species Efficiently Producing Industrially Relevant Red Pigments. *PLoS ONE* 8, e84102. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084102>
52. Fujii, T., Hoshino, T., Inoue, H., Yano, S., 2014. Taxonomic revision of the cellulose-degrading fungus *Acremonium cellulolyticus* nomen nudum to *Talaromyces* based on phylogenetic analysis. *FEMS Microbiol. Lett.* 351, 32–41. <https://doi.org/10.1111/1574-6968.12352>

53. Gams, W., 2016. Recent changes in fungal nomenclature and their impact on naming of microfungi, in: Li, D.-W. (Ed.), *Biology of Microfungi*, Fungal Biology. Springer International Publishing, Cham, pp. 7–23. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29137-6_2
54. Gams, W., 1978. Connected and disconnected chains of phialoconidia and *Sagenomella* gen. nov. segregated from *Acremonium*. *Persoonia - Mol. Phylogeny Evol. Fungi* 10, 97–112.
55. Glass, N.L., Donaldson, G.C., 1995. Development of primer sets designed for use with the PCR to amplify conserved genes from filamentous ascomycetes. *Appl. Environ. Microbiol.* 61, 1323–1330. <https://doi.org/10.1128/aem.61.4.1323-1330.1995>
56. Guerra Sierra, B., Arteaga-Figueroa, L., Sierra-Pelaéz, S., Alvarez, J., 2022. *Talaromyces santanderensis*: A new cadmium-tolerant fungus from cacao soils in Colombia. *J. Fungi* 8, 1042. <https://doi.org/10.3390/jof8101042>
57. Guevara-Suarez, M., Sutton, D.A., Gené, J., García, D., Wiederhold, N., Guarro, J., Cano-Lira, J.F., 2017a. Four new species of *Talaromyces* from clinical sources. *Mycoses* 60, 651–662. <https://doi.org/10.1111/myc.12640>
58. Guevara-Suarez, M., Sutton, D.A., Gené, J., García, D., Wiederhold, N., Guarro, J., Cano-Lira, J.F., 2017b. Four new species of *Talaromyces* from clinical sources. *Mycoses* 60, 651–662. <https://doi.org/10.1111/myc.12640>
59. Han, P.-J., Sun, J.-Q., Wang, L., 2021. Two New Sexual *Talaromyces* Species Discovered in Estuary Soil in China. *J. Fungi* 8, 36. <https://doi.org/10.3390/jof8010036>
60. Hannibal, F.B., 2021. Polyphasic approach in fungal taxonomy. *J. Gen. Biol.* 82, 175–187 (in Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0044459621020032>
61. Hawksworth, D.L., Crous, P.W., Redhead, S.A., Reynolds, D.R., Samson, R.A., Seifert, K.A., Taylor, J.E., Wingfield, M.J., Abaci, Ö., Aime, C., Asan, A., Bai, F.H., de Beer, Z.W., Begerow, D., Berikten, D., Boekhout, T., Buchanan, P.K., Burgess, T.I., Buzina, W., Cai, L., Cannon, P.F., Crane, J.L., Damm, U., Daniel, H.M., van Diepeningen, A.D., Druzhinina, I., Dyer, P.S., Eberhardt, U., Fell, J.W., Frisvad, J.C., Geiser, D.M., Geml, J., Glienke, C., Gräfenhan, T., Groenewald, J.Z., Groenewald, M., de Gruyter, J., Guého-Kellermann, E., Guo, L.-D., Hibbett, D.S., Hong, S.B., de Hoog, G.S., Houbraken, J., Huhndorf, S.M., Hyde, K.D., Ismail, A., Johnston, P.R., Kadaifciler, D.G., Kirk, P.M., Kõljalg, U., Kurtzman, C.P., Lagneau, P.-E., Lévesque, C.A., Liu, X.S., Lombard, L., Meyer, W., Miller, A.N., Minter, D.W., Najafzadeh, M.J., Norvell, L.L., Ozerskaya, S.M., Öziç, R., Pennycook, S.R., Peterson, S.W., Pettersson, O.V., Quaedvlieg, W., Robert, V., Ruibal, C., Schnürer, J., Schroers, H.J., Shivas, R.G., Slippers, B., Spierenburg, H., Takashima, M., Taşkın, E., Thines, M., Thrane, U., Uztan, A.H., van Raak, M., Varga, J., Vasco, A., Verkley, G.J.M., Videira, S.I.R., de Vries, R.P., Weir, B.S., Yilmaz, N., Yurkov, A., Zhang, N., 2011. The Amsterdam Declaration on Fungal Nomenclature. *IMA Fungus* 2, 105–112. <https://doi.org/10.5598/ima fungus.2011.02.01.14>
62. Heberle, H., Meirelles, G.V., Da Silva, F.R., Telles, G.P., Minghim, R., 2015. InteractiVenn: a web-based tool for the analysis of sets through Venn diagrams. *BMC Bioinformatics* 16, 169. <https://doi.org/10.1186/s12859-015-0611-3>

63. Heredia, G., Reyes, M., Arias, R., Bills, G., 2001. *Talaromyces ocotl* sp. nov. and observations on *T. rotundus* from conifer forest soils of Veracruz State, Mexico. *Mycologia* 93, 528–540. <https://doi.org/10.1080/00275514.2001.12063185>
64. Hien, T.V., Loc, P.P., Hoa, N.T.T., Duong, N.M., Quang, V.M., McNeil, M.M., Dung, N.T., Ashford, D.A., 2001. First cases of disseminated *Penicilliosis marneffeii* infection among patients with acquired immunodeficiency syndrome in Vietnam. *Clin. Infect. Dis.* 32, e78–e80. <https://doi.org/10.1086/318703>
65. Horré, R., Gilges, S., Breig, P., Kupfer, B., De Hoog, G.S., Hoekstra, E., Poonwan, N., Schaal, K.P., 2001. Case Report. Fungaemia due to *Penicillium piceum*, a member of the *Penicillium marneffeii* complex: *Penicillium piceum* fungaemia. *Mycoses* 44, 502–504. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0507.2001.00710.x>
66. Houbraken, J., de Vries, R.P., Samson, R.A., 2014. Modern Taxonomy of Biotechnologically Important *Aspergillus* and *Penicillium* Species, in: *Advances in Applied Microbiology*. Elsevier, pp. 199–249. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800262-9.00004-4>
67. Houbraken, J., Giraud, S., Meijer, M., Bertout, S., Frisvad, J.C., Meis, J.F., Bouchara, J.P., Samson, R.A., 2013. Taxonomy and Antifungal Susceptibility of Clinically Important *Rasamsonia* Species. *J. Clin. Microbiol.* 51, 22–30. <https://doi.org/10.1128/JCM.02147-12>
68. Houbraken, J., Kocsubé, S., Visagie, C.M., Yilmaz, N., Wang, X.-C., Meijer, M., Kraak, B., Hubka, V., Bensch, K., Samson, R.A., Frisvad, J.C., 2020a. Classification of *Aspergillus*, *Penicillium*, *Talaromyces* and related genera (Eurotiales): An overview of families, genera, subgenera, sections, series and species. *Stud. Mycol.* 95, 5–169. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2020.05.002>
69. Houbraken, J., Kocsubé, S., Visagie, C.M., Yilmaz, N., Wang, X.-C., Meijer, M., Kraak, B., Hubka, V., Bensch, K., Samson, R.A., Frisvad, J.C., 2020b. Classification of *Aspergillus*, *Penicillium*, *Talaromyces* and related genera (Eurotiales): An overview of families, genera, subgenera, sections, series and species. *Stud. Mycol.* 95, 5–169. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2020.05.002>
70. Houbraken, J., Samson, R.A., 2011. Phylogeny of *Penicillium* and the segregation of *Trichocomaceae* into three families. *Stud. Mycol.* 70, 1–51. <https://doi.org/10.3114/sim.2011.70.01>
71. Houbraken, J., Spierenburg, H., Frisvad, J.C., 2012. *Rasamsonia*, a new genus comprising thermotolerant and thermophilic *Talaromyces* and *Geosmithia* species. *Antonie Van Leeuwenhoek* 101, 403–421. <https://doi.org/10.1007/s10482-011-9647-1>
72. Hu, Y., Zhang, J., Li, X., Yang, Y., Zhang, Y., Ma, J., Xi, L., 2013. *Penicillium marneffeii* Infection: an emerging disease in mainland china. *Mycopathologia* 175, 57–67. <https://doi.org/10.1007/s11046-012-9577-0>
73. Hubka, V., Kolarik, M., 2012. β -tubulin paralogue tubC is frequently misidentified as the benA gene in *Aspergillus* section *Nigri* taxonomy: primer specificity testing and taxonomic consequences. *Persoonia - Mol. Phylogeny Evol. Fungi* 29, 1–10. <https://doi.org/10.3767/003158512X658123>

74. Jiang, X.-Z., Yu, Z.-D., Ruan, Y.-M., Wang, L., 2018. Three new species of *Talaromyces* sect. *Talaromyces* discovered from soil in China. *Sci. Rep.* 8, 4932. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23370-x>
75. Junghuhn, F.W., 1838. Praemissa in *Floram Cryptogamicam Javae insulae*: ([1838]).
76. Kalyaanamoorthy, S., Minh, B.Q., Wong, T.K.F., Von Haeseler, A., Jermini, L.S., 2017. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nat. Methods* 14, 587–589. <https://doi.org/10.1038/nmeth.4285>
77. Katoh, K., Rozewicki, J., Yamada, K.D., 2019. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Brief. Bioinform.* 20, 1160–1166. <https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>
78. Klitgaard, A., Iversen, A., Andersen, M.R., Larsen, T.O., Frisvad, J.C., Nielsen, K.F., 2014. Aggressive dereplication using UHPLC–DAD–QTOF: screening extracts for up to 3000 fungal secondary metabolites. *Anal. Bioanal. Chem.* 406, 1933–1943. <https://doi.org/10.1007/s00216-013-7582-x>
79. Kobayasi, Y., Yokoyama, T., 1981. On the genus *Dendrosphaera* and its conidial state. *Bull. Nat. Sci. Mus., Tokyo* 7: 15–22.
80. Kominami, K., Kobayasi, Y., Tubaki, K., 1952. Is *Trichocoma paradoxa* conspecific with *Penicillium luteum*. *Nagaoa* 2, 18–23.
81. Kong, H., 1999. A new species of *Talaromyces*. *Mycosystema* 18, 9–11.
82. Lacey, A.E., Minns, S.A., Chen, R., Vuong, D., Lacey, E., Kalaitzis, J.A., Tan, Y.P., Shivas, R.G., Butler, M.S., Piggott, A.M., 2024. Talcarpones A and B: bisnaphthazarin-derived metabolites from the Australian fungus *Talaromyces johnpittii* sp. nov. MST-FP2594. *J. Antibiot. (Tokyo)* 77, 147–155. <https://doi.org/10.1038/s41429-023-00688-x>
83. Lagashetti, A.C., Dufossé, L., Singh, S.K., Singh, P.N., 2019. Fungal pigments and their prospects in different industries. *Microorganisms* 7, 604. <https://doi.org/10.3390/microorganisms7120604>
84. Lebeau, J., Petit, T., Fouillaud, M., Dufossé, L., Caro, Y., 2020. Alternative extraction and characterization of nitrogen-containing azaphilone red pigments and ergosterol derivatives from the marine-derived fungal *Talaromyces* sp. 30570 strain with industrial relevance. *Microorganisms* 8, 1920. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8121920>
85. LoBuglio, K.F., Pitt, J.I., Taylor, J.W., 1993. Phylogenetic analysis of two ribosomal DNA regions indicates multiple independent losses of a sexual *Talaromyces* state among asexual *Penicillium* species in subgenus *Biverticillium*. *Mycologia* 85, 592. <https://doi.org/10.2307/3760506>
86. Lücking, R., Aime, M.C., Robbertse, B., Miller, A.N., Ariyawansa, H.A., Aoki, T., Cardinali, G., Crous, P.W., Druzhinina, I.S., Geiser, D.M., Hawksworth, D.L., Hyde, K.D., Irinyi, L., Jeewon, R., Johnston, P.R., Kirk, P.M., Malosso, E., May, T.W., Meyer, W., Öpik, M., Robert, V., Stadler, M., Thines, M., Vu, D., Yurkov, A.M., Zhang, N., Schoch, C.L., 2020. Unambiguous identification of fungi: where do we stand and how accurate and precise is fungal DNA barcoding? *IMA Fungus* 11, 14. <https://doi.org/10.1186/s43008-020-00033-z>

87. Lund, F., 1995. Differentiating *Penicillium* species by detection of indole metabolites using a filter paper method. *Lett. Appl. Microbiol.* 20, 228–231. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.1995.tb00434.x>
88. Lung, N.N., Quat, N.X., Lien, A., Que, A., Van Con, A., Ky, A., Cam, L.V., 2011. Final report on forest ecological stratification in Vietnam. UN-REDD Program Vietnam Hanoi Vietnam.
89. Malloch, D., 1986. The Trichocomaceae: Relationships with other Ascomycetes, in: Samson, R.A., Pitt, J.I. (Eds.), *Advances in Penicillium and Aspergillus Systematics*. Springer US, Boston, MA, pp. 365–382. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-1856-0_29
90. Malloch, D., Cain, R., 1972. The Trichocomataceae: Ascomycetes with *Aspergillus*, *Paecilomyces*, and *Penicillium* imperfect states. *Can. J. Bot.* 50, 2613–2628. <https://doi.org/10.1139/b72-335>
91. Malloch, David, Cain, R.F., 1972. New species and combinations of cleistothecial Ascomycetes. *Can. J. Bot.* 50, 61–72. <https://doi.org/10.1139/b72-011>
92. Manoch, L., Dethoup, T., Yilmaz, N., Houbraken, J., Samson, R., 2013. Two new *Talaromyces* species from soil in Thailand. *Mycoscience* 54, 335–342. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2012.12.002>
93. Mapari, S.A., Meyer, A.S., Thrane, U., Frisvad, J.C., 2009. Identification of potentially safe promising fungal cell factories for the production of polyketide natural food colorants using chemotaxonomic rationale. *Microb. Cell Factories* 8, 24. <https://doi.org/10.1186/1475-2859-8-24>
94. Mapari, S.A.S., Thrane, U., Meyer, A.S., 2010. Fungal polyketide azaphilone pigments as future natural food colorants? *Trends Biotechnol.* 28, 300–307. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2010.03.004>
95. Masee, G., 1887. XIII. On gasterolichenes: a new type of the group lichenes. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 178, 305–309. <https://doi.org/10.1098/rstb.1887.0013>
96. Mehrotra, B.S., Kumar, D., 1962. A new species of *Penicillium* from India. *Can. J. Bot.* 40, 1399–1400. <https://doi.org/10.1139/b62-134>
97. Morales-Oyervides, L., Ruiz-Sánchez, J.P., Oliveira, J.C., Sousa-Gallagher, M.J., Méndez-Zavala, A., Giuffrida, D., Dufossé, L., Montañez, J., 2020. Biotechnological approaches for the production of natural colorants by *Talaromyces/Penicillium*: A review. *Biotechnol. Adv.* 43, 107601. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2020.107601>
98. Morgenstern, I., Powlowski, J., Ishmael, N., Darmond, C., Marqueteau, S., Moisan, M.-C., Quenneville, G., Tsang, A., 2012. A molecular phylogeny of thermophilic fungi. *Fungal Biol.* 116, 489–502. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2012.01.010>
99. Narikawa, T., Shinoyama, H., Fujii, T., 2000. A β -rutosidase from *Penicillium rugulosum* IFO 7242 that is a peculiar flavonoid glycosidase. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 64, 1317–1319. <https://doi.org/10.1271/bbb.64.1317>
100. Nguyen, L.-T., Schmidt, H.A., von Haeseler, A., Minh, B.Q., 2015. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* 32, 268–274. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>

101. Nguyen, T.T.T., Frisvad, J.C., Kirk, P.M., Lim, H.J., Lee, H.B., 2021. Discovery and extrolite production of three new species of *Talaromyces* belonging to sections *Helici* and *Purpurei* from freshwater in Korea. *J. Fungi* 7, 722. <https://doi.org/10.3390/jof7090722>
102. Nguyen, T.T.T., Lee, H.B., 2023. A New Species and Five New Records of *Talaromyces* (*Eurotiales*, *Aspergillaceae*) Belonging to Section *Talaromyces* in Korea. *Mycobiology* 51, 320–332. <https://doi.org/10.1080/12298093.2023.2265645>
103. Nuankaew, S., Chuaseeharonnachai, C., Preedanon, S., Somrithipol, S., Saengkaewsuk, S., Kwantong, P., Phookongchai, S., Srikitikulchai, P., Kobmoo, N., Wang, X.-C., Zhang, Z.-F., Cai, L., Suetrong, S., Boonyuen, N., 2022. Two novel species of *Talaromyces* discovered in a karst cave in the Satun UNESCO global geopark of Southern Thailand. *J. Fungi* 8, 825. <https://doi.org/10.3390/jof8080825>
104. Ogawa, H., Yoshimura, A., Sugiyama, J., 1997a. 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* 89, 756–771. <https://doi.org/10.1080/00275514.1997.12026842>
105. Ogawa, H., Yoshimura, A., Sugiyama, J., 1997b. 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* 89, 756. <https://doi.org/10.2307/3761132>
106. Okubo, A., Itagaki, T., Hirose, D., 2024. *Talaromyces mellisjaponici* sp. nov., a xerophilic species isolated from honey in Japan. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 74. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.006212>
107. Paloi, S., Luangsa-ard, J.J., Mhuantong, W., Stadler, M., Kobmoo, N., 2022. Intragenomic variation in nuclear ribosomal markers and its implication in species delimitation, identification and barcoding in fungi. *Fungal Biol. Rev.* 42, 1–33. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2022.04.002>
108. Patouillard, N., 1907. Champignons nouveaux du Tonkin. *Bulletin trimestriel de la Société mycologique de France*. Paris: La Société. 23, 69–70.
109. Peterson, S.W., Jurjević, Ž., 2019. The *Talaromyces pinophilus* species complex. *Fungal Biol.* 123, 745–762. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2019.06.007>
110. Peterson, S.W., Jurjević, Ž., 2017. New species of *Talaromyces* isolated from maize, indoor air, and other substrates. *Mycologia* 1–20. <https://doi.org/10.1080/00275514.2017.1369339>
111. Peterson, S.W., Jurjević, Ž., 2013. *Talaromyces columbinus* sp. nov., and genealogical concordance analysis in *Talaromyces* Clade 2a. *PLoS ONE* 8, e78084. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078084>
112. Pitt, J., 1979. The genus *Penicillium* and its teleomorphic states *Eupenicillium* and *Talaromyces*. Academic Press, London; New York.
113. Pitt, J.I., Samson, R.A., Frisvad, J.C., 2000. List of accepted species and their synonyms in the family Trichocomaceae. *Integr. Mod. Taxon. Methods Penicillium Aspergillus Classif.* 9–46.

114. Pruksaphon, K., Nosanchuk, J.D., Ratanabanangkoon, K., Youngchim, S., 2022. *Talaromyces marneffeii* Infection: Virulence, Intracellular Lifestyle and Host Defense Mechanisms. *J. Fungi* 8, 200. <https://doi.org/10.3390/jof8020200>
115. Pugh, G.J.F., Blakeman, J.P., Morgan-Jones, G., 1964. *Thermomyces verrucosus* sp.nov. and *T. lanuginosus*. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 47, 115-IN5. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(64\)80086-3](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(64)80086-3)
116. Pyrri, I., Visagie, C.M., Soccio, P., Houbraken, J., 2021. Re-Evaluation of the *Taxonomy of Talaromyces minioluteus*. *J. Fungi* 7, 993. <https://doi.org/10.3390/jof7110993>
117. Rajeshkumar, K.C., Yilmaz, N., Marathe, S.D., Seifert, K.A., 2019. Morphology and multigene phylogeny of *Talaromyces amyrossmaniae*, a new synnematosus species belonging to the section *Trachyspermi* from India. *MycKeys* 45, 41–56. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.45.32549>
118. Reyes, I., Bernier, L., Simard, R.R., Tanguay, P., Antoun, H., 1999. Characteristics of phosphate solubilization by an isolate of a tropical *Penicillium rugulosum* and two UV-induced mutants. *FEMS Microbiol. Ecol.* 28, 291–295. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1999.tb00584.x>
119. Rodríguez-Andrade, Ernesto, Stchigel, A.M., Guarro, J., Cano-Lira, J.F., 2019. Fungal Diversity of Deteriorated Sparkling Wine and Cork Stoppers in Catalonia, Spain. *Microorganisms* 8, 12. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8010012>
120. Rodríguez-Andrade, E., Stchigel, A.M., Terrab, A., Guarro, J., Cano-Lira, J.F., 2019. Diversity of xerotolerant and xerophilic fungi in honey. *IMA Fungus* 10, 20. <https://doi.org/10.1186/s43008-019-0021-7>
121. Romero, S.M., Romero, A.I., Barrera, V., Comerio, R., 2016. *Talaromyces systylus*, a new synnematosus species from Argentinean semi-arid soil. *Nova Hedwig.* 102, 241–256. https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2015/0306
122. Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A., Huelsenbeck, J.P., 2012. MrBayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.* 61, 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
123. Samson, R., Abdel-Fattah, H., 1978. A new species of *Talaromyces* and a discussion of some recently described taxa. *Persoonia - Mol. Phylogeny Evol. Fungi* 9, 501–504.
124. Samson, R.A., Pitt, J.I. (Eds.), 2003. Integration of modern taxonomic methods for *Penicillium* and *Aspergillus* classification, 0 ed. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781482284188>
125. Samson, R.A., Visagie, C.M., Houbraken, J., Hong, S.-B., Hubka, V., Klaassen, C.H.W., Perrone, G., Seifert, K.A., Susca, A., Tanney, J.B., Varga, J., Kocsubé, S., Szigeti, G., Yaguchi, T., Frisvad, J.C., 2014. Phylogeny, identification and nomenclature of the genus *Aspergillus*. *Stud. Mycol.* 78, 141–173. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.07.004>
126. Samson, R.A., Yilmaz, N., Houbraken, J., Spierenburg, H., Seifert, K.A., Peterson, S.W., Varga, J., Frisvad, J.C., 2011. Phylogeny and nomenclature of the genus *Talaromyces* and

- taxa accommodated in *Penicillium* subgenus *Biverticillium*. *Stud. Mycol.* 70, 159–183. <https://doi.org/10.3114/sim.2011.70.04>
- 127.Sang, H., An, T.-J., Kim, C.S., Shin, G.-S., Sung, G.-H., Yu, S.H., 2013. Two novel *Talaromyces* species isolated from medicinal crops in Korea. *J. Microbiol.* 51, 704–708. <https://doi.org/10.1007/s12275-013-3361-9>
- 128.Santos, P.E., Piontelli, E., Shea, Y.R., Galluzzo, M.L., Holland, S.M., Zelazko, M.E., Rosenzweig, S.D., 2006. *Penicillium piceum* infection: diagnosis and successful treatment in chronic granulomatous disease. *Med. Mycol.* 44, 749–753. <https://doi.org/10.1080/13693780600967089>
- 129.Schoch, C.L., Seifert, K.A., Huhndorf, S., Robert, V., Spouge, J.L., Levesque, C.A., Chen, W., Fungal Barcoding Consortium, Fungal Barcoding Consortium Author List, Bolchacova, E., Voigt, K., Crous, P.W., Miller, A.N., Wingfield, M.J., Aime, M.C., An, K.-D., Bai, F.-Y., Barreto, R.W., Begerow, D., Bergeron, M.-J., Blackwell, M., Boekhout, T., Bogale, M., Boonyuen, N., Burgaz, A.R., Buyck, B., Cai, L., Cai, Q., Cardinali, G., Chaverri, P., Coppins, B.J., Crespo, A., Cubas, P., Cummings, C., Damm, U., de Beer, Z.W., de Hoog, G.S., Del-Prado, R., Dentinger, B., Diéguez-Uribeondo, J., Divakar, P.K., Douglas, B., Dueñas, M., Duong, T.A., Eberhardt, U., Edwards, J.E., Elshahed, M.S., Fliiegerova, K., Furtado, M., García, M.A., Ge, Z.-W., Griffith, G.W., Griffiths, K., Groenewald, J.Z., Groenewald, M., Grube, M., Gryzenhout, M., Guo, L.-D., Hagen, F., Hambleton, S., Hamelin, R.C., Hansen, K., Harrold, P., Heller, G., Herrera, C., Hirayama, K., Hirooka, Y., Ho, H.-M., Hoffmann, K., Hofstetter, V., Högnabba, F., Hollingsworth, P.M., Hong, S.-B., Hosaka, K., Houbraken, J., Hughes, K., Huhtinen, S., Hyde, K.D., James, T., Johnson, E.M., Johnson, J.E., Johnston, P.R., Jones, E.B.G., Kelly, L.J., Kirk, P.M., Knapp, D.G., Kõljalg, U., Kovács, G.M., Kurtzman, C.P., Landvik, S., Leavitt, S.D., Liggenstoffer, A.S., Liimatainen, K., Lombard, L., Luangsa-ard, J.J., Lumbsch, H.T., Maganti, H., Maharachchikumbura, S.S.N., Martin, M.P., May, T.W., McTaggart, A.R., Methven, A.S., Meyer, W., Moncalvo, J.-M., Mongkolsamrit, S., Nagy, L.G., Nilsson, R.H., Niskanen, T., Nyilasi, I., Okada, G., Okane, I., Olariaga, I., Otte, J., Papp, T., Park, D., Petkovits, T., Pino-Bodas, R., Quaedvlieg, W., Raja, H.A., Redecker, D., Rintoul, T.L., Ruibal, C., Sarmiento-Ramírez, J.M., Schmitt, I., Schüßler, A., Shearer, C., Sotome, K., Stefani, F.O.P., Stenroos, S., Stielow, B., Stockinger, H., Suetrong, S., Suh, S.-O., Sung, G.-H., Suzuki, M., Tanaka, K., Tedersoo, L., Telleria, M.T., Tretter, E., Untereiner, W.A., Urbina, H., Vágvölgyi, C., Vialle, A., Vu, T.D., Walther, G., Wang, Q.-M., Wang, Y., Weir, B.S., Weiß, M., White, M.M., Xu, J., Yahr, R., Yang, Z.L., Yurkov, A., Zamora, J.-C., Zhang, N., Zhuang, W.-Y., Schindel, D., 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 6241–6246. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117018109>
- 130.Segretain, G., 1959a. *Penicillium marneffeii* n. sp., agent d'une mycose du système réticulo-endothélial. *Mycopathol. Mycol. Appl.* 11, 327–353. <https://doi.org/10.1007/BF02089507>
- 131.Segretain, G., 1959b. *Penicillium Marneffeii* N. Sp., Agent D'une Mycose Du Système Réticulo-Endothélial. *Mycopathol. Mycol. Appl.* 11, 327–353. <https://doi.org/10.1007/BF02089507>
- 132.Seifert, K.A., Hoekstra, E.H., Frisvad, J.C., Louis-Seize, G., 2004. *Penicillium cecidicola*, a new species on cynipid insect galls on *Quercus pacifica* in the western United States. *Stud. Mycol.* 50, 517–523.

133. Sephton-Clark, P., Nguyen, T., Hoa, N.T., Ashton, P., Van Doorn, H.R., Ly, V.T., Le, T., Cuomo, C.A., 2023. Impact of pathogen genetics on clinical phenotypes in a population of *Talaromyces marneffe* from Vietnam. *GENETICS* 224, iyad100. <https://doi.org/10.1093/genetics/iyad100>
134. Sigler, L., Sutton, D.A., Gibas, C.F.C., Summerbell, R.C., Noel, R.K., Iwen, P.C., 2010. *Phialosimplex*, a new anamorphic genus associated with infections in dogs and having phylogenetic affinity to the Trichocomaceae. *Med. Mycol.* 48, 335–345. <https://doi.org/10.3109/13693780903225805>
135. Stalpers, J.A., 1984. A revision of the genus *Sporotrichum*, *Studies in mycology*. Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn.
136. Stolk, A.C., 1972. The genus *Talaromyces*: studies on *Talaromyces* and related genera II. Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn.
137. Stolk, A.C., 1969. Four new species of *Penicillium*. *Antonie Van Leeuwenhoek* 35, 261–274. <https://doi.org/10.1007/BF02219148>
138. Stolk, A.C., Samson, R., 1971. Studies on *Talaromyces* and related genera I. *Hamigera* gen. nov. and *Byssochlamys*. undefined.
139. Stolk, A.C., Samson, R.A., 1972. The genus *Talaromyces*: studies on *Talaromyces* and related genera II. *Mycologia* 65, 1221–1223. <https://doi.org/10.2307/3758303>
140. Su, L., Niu, Y.-C., 2018. Multilocus phylogenetic analysis of *Talaromyces* species isolated from cucurbit plants in China and description of two new species, *T. cucurbitiradicus* and *T. endophyticus*. *Mycologia* 110, 375–386. <https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1432221>
141. Sun, B.-D., Chen, A.J., Houbraken, J., Frisvad, J.C., Wu, W.-P., Wei, H.-L., Zhou, Y.-G., Jiang, X.-Z., Samson, R.A., 2020. New section and species in *Talaromyces*. *MycKeys* 68, 75–113. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.68.52092>
142. Sun, X.-R., Xu, M.-Y., Kong, W.-L., Wu, F., Zhang, Y., Xie, X.-L., Li, D.-W., Wu, X.-Q., 2022. Fine identification and classification of a novel beneficial *Talaromyces* fungal species from Masson Pine rhizosphere soil. *J. Fungi* 8, 155. <https://doi.org/10.3390/jof8020155>
143. Takada, M., Udagawa, S., 1993. *Talaromyces indigoticus*, a new species from soil. *Mycotaxon* 46, 129–134.
144. Takada, M., Udagawa, S., 1988. A new species of heterothallic *Talaromyces*. *New Species Heterothallic Talaromyces* 31, 417–425.
145. Tamura, K., Stecher, G., Kumar, S., 2021. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Mol. Biol. Evol.* 38, 3022–3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
146. Tanney, J.B., Seifert, K.A., 2013. *Rasamsonia pulvericola* sp. nov., isolated from house dust. *IMA Fungus* 4, 205–212. <https://doi.org/10.5598/imafungus.2013.04.02.06>
147. Taylor, J.W., Jacobson, D.J., Kroken, S., Kasuga, T., Geiser, D.M., Hibbett, D.S., Fisher, M.C., 2000. Phylogenetic species recognition and species concepts in Fungi. *Fungal Genet. Biol.* 31, 21–32. <https://doi.org/10.1006/fgbi.2000.1228>

148. Tekpinar, A.D., Kalmer, A., 2019. Utility of various molecular markers in fungal identification and phylogeny. *Nova Hedwig.* 109, 187–224. https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2019/0528
149. Thanh, N.T., Endo, M., Yokota, A., Gams, W., Sugiyama, J., 1998. Phylogenetic analysis of *Sagenomella* and relatives based on nuclear 18S ribosomal RNA gene sequences with the determination of the ubiquinone system. *Annu. Rep. ICBiotech* 21, 307–318.
150. Tian, J., 2021. *Talaromyces peaticola* (Aspergillaceae, Eurotiales), a new species from the Zoige wetlands, China. *Stud. Fungi* 6, 391–399. <https://doi.org/10.5943/sif/6/1/29>
151. Trovão, J., Soares, F., Tiago, I., Portugal, A., 2021. *Talaromyces saxoxalicus* sp. nov., isolated from the limestone walls of the Old Cathedral of Coimbra, Portugal. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 71. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.005175>
152. Tsang, C.-C., Lau, S.K.P., Woo, P.C.Y., 2019. Sixty years from segretain's description: what have we learned and should learn about the basic mycology of *Talaromyces marneffeii*? *Mycopathologia* 184, 721–729. <https://doi.org/10.1007/s11046-019-00395-y>
153. Tsang, C.-C., Tang, J.Y.M., Lau, S.K.P., Woo, P.C.Y., 2018. Taxonomy and evolution of *Aspergillus*, *Penicillium* and *Talaromyces* in the omics era – Past, present and future. *Comput. Struct. Biotechnol. J.* 16, 197–210. <https://doi.org/10.1016/j.csbj.2018.05.003>
154. Tsiklinskaya, P., 1899. Sur les mucédinées thermophiles. *Annales de Pasteur (Paris)* 13, 500–505.
155. Tzean, S.S., Chen, J.L., Shiu, S.H., 1992. *Talaromyces unicus* sp. nov. from Taiwan. *Mycologia* 84, 739–749. <https://doi.org/10.1080/00275514.1992.12026200>
156. Udagawa, S., 1993. Three new species of *Talaromyces* from Nepal. *Mycotaxon* 48, 141–156.
157. Udagawa, S., Suzuki, S., 1994. *Talaromyces spectabilis*, a new species of food-borne ascomycetes. *Mycotaxon* 50, 81–88.
158. Udagawa, S., Uchiyama, S., Kamiya, S., 1994. *Talaromyces lagunensis*, a new species from Philippine soil. *Mycoscience* 35, 403–407. <https://doi.org/10.1007/BF02268513>
159. Varriale, S., Houbraken, J., Granchi, Z., Pepe, O., Cerullo, G., Ventorino, V., Chin-A-Woeng, T., Meijer, M., Riley, R., Grigoriev, I.V., Henrissat, B., de Vries, R.P., Faraco, V., 2018. *Talaromyces borbonicus*, sp. nov., a novel fungus from biodegraded *Arundo donax* with potential abilities in lignocellulose conversion. *Mycologia* 110, 316–324. <https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1456835>
160. Vela-Corcía, D., Bellón-Gómez, D., López-Ruiz, F., Torés, J.A., Pérez-García, A., 2014. The *Podosphaera fusca* TUB2 gene, a molecular “Swiss Army knife” with multiple applications in powdery mildew research. *Fungal Biol.* 118, 228–241. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2013.12.001>
161. Visagie, C.M., Hirooka, Y., Tanney, J.B., Whitfield, E., Mwange, K., Meijer, M., Amend, A.S., Seifert, K.A., Samson, R.A., 2014a. *Aspergillus*, *Penicillium* and *Talaromyces* isolated from house dust samples collected around the world. *Stud. Mycol.* 78, 63–139. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.07.002>

162. Visagie, C.M., Houbraken, J., Frisvad, J.C., Hong, S.-B., Klaassen, C.H.W., Perrone, G., Seifert, K.A., Varga, J., Yaguchi, T., Samson, R.A., 2014b. Identification and nomenclature of the genus *Penicillium*. *Stud. Mycol.* 78, 343–371. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.09.001>
163. Visagie, C.M., Jacobs, K., 2012. Three new additions to the genus *Talaromyces* isolated from Atlantis sandveld fynbos soils. *Persoonia - Mol. Phylogeny Evol. Fungi* 28, 14–24. <https://doi.org/10.3767/003158512X632455>
164. Visagie, C.M., Llimona, X., Vila, J., Louis-Seize, G., Seifert, K.A., 2013. Phylogenetic relationships and the newly discovered sexual state of *Talaromyces flavovirens*, comb. nov. *Mycotaxon* 122, 399–411. <https://doi.org/10.5248/122.399>
165. Visagie, C.M., Roets, F., Jacobs, K., 2009. A new species of *Penicillium*, *P. ramulosum* sp. nov., from the natural environment. *Mycologia* 101, 888–895. <https://doi.org/10.3852/08-149>
166. Visagie, C.M., Yilmaz, N., Frisvad, J.C., Houbraken, J., Seifert, K.A., Samson, R.A., Jacobs, K., 2015. Five new *Talaromyces* species with ampulliform-like phialides and globose rough walled conidia resembling *T. verruculosus*. *Mycoscience* 56, 486–502. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2015.02.005>
167. von Arx, J.A., 1987. A re-evaluation of the Eurotiales. *Persoonia - Mol. Phylogeny Evol. Fungi* 13, 273–300.
168. Vu, D., Groenewald, M., De Vries, M., Gehrman, T., Stielow, B., Eberhardt, U., Al-Hatmi, A., Groenewald, J.Z., Cardinali, G., Houbraken, J., Boekhout, T., Crous, P.W., Robert, V., Verkley, G.J.M., 2019. 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.* 92, 135–154. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2018.05.001>
169. Wang, L., Zhuang, W.-Y., 2007. Phylogenetic analyses of penicillia based on partial calmodulin gene sequences. *Biosystems* 88, 113–126. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2006.04.008>
170. Wang, Q.-M., Zhang, Y.-H., Wang, B., Wang, L., 2016. *Talaromyces neofusisporus* and *T. qii*, two new species of section *Talaromyces* isolated from plant leaves in Tibet, China. *Sci. Rep.* 6, 18622. <https://doi.org/10.1038/srep18622>
171. Wang, X.-C., Chen, K., Qin, W.-T., Zhuang, W.-Y., 2017. *Talaromyces heiheensis* and *T. mangshanicus*, two new species from China. *Mycol. Prog.* 16, 73–81. <https://doi.org/10.1007/s11557-016-1251-3>
172. Wang, X.-C., Chen, K., Xia, Y.-W., Wang, L., Li, T.-H., Zhuang, W.-Y., 2016. A new species of *Talaromyces* (Trichocomaceae) from the Xisha Islands, Hainan, China. *Phytotaxa* 267, 187. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.267.3.2>
173. Wang, X.-C., Zhuang, W.-Y., 2022. New species of *Talaromyces* (Trichocomaceae, Eurotiales) from Southwestern China. *J. Fungi* 8, 647. <https://doi.org/10.3390/jof8070647>
174. Wang, X.W., Yang, F.Y., Meijer, M., Kraak, B., Sun, B.D., Jiang, Y.L., Wu, Y.M., Bai, F.Y., Seifert, K.A., Crous, P.W., Samson, R.A., Houbraken, J., 2019. Redefining *Humicola*

- sensu stricto* and related genera in the *Chaetomiaceae*. *Stud. Mycol.* 93, 65–153. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2018.07.001>
175. Wei, S., Xu, X., Wang, L., 2021. Four new species of *Talaromyces* section *Talaromyces* discovered in China. *Mycologia* 113, 492–508. <https://doi.org/10.1080/00275514.2020.1853457>
176. White, T.J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J., 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics, in: *PCR Protocols*. Elsevier, pp. 315–322. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-372180-8.50042-1>
177. Yaguchi, T., Imai, S., Udagawa, S., 1992. *Talaromyces helicus* var. *boninensis*, a new variety from Japanese soil. *Trans Mycol Soc Jpn.* 33, 511–515.
178. Yaguchi, T., Miyadoh, S., Udagawa, S., 1993a. Two new species of *Talaromyces* from soil. *Trans. Mycol. Soc. Jpn.* 34, 245–254.
179. Yaguchi, T., Miyadoh, S., Udagawa, S.I., 1993b. *Talaromyces barcinensis*, new species a new soil ascomycete. *Trans. Mycol. Soc. Jpn.* 34, 15–19.
180. Yaguchi, T., Someya, A., Miyadoh, S., Udagawa, S., 1994. A new variety of *Talaromyces wortmannii* and some observation on *Talaromyces assiutensis*. *Mycoscience* 35, 63–68. <https://doi.org/10.1007/BF02268530>
181. Yaguchi, Takashi, Someya, A., Udagawa, S., 1996. A reappraisal of intrageneric classification of *Talaromyces* based on the ubiquinone systems. *Mycoscience* 37, 55–60. <https://doi.org/10.1007/BF02461457>
182. Yaguchi, T., Someya, A., Udagawa, S., 1996. New and rare microfungi from the island of Hachijo-jima 37, 157–162.
183. Yaguchi, Takashi, Someya, A., Udagawa, S., 1994. Two new species of *Talaromyces* from Taiwan and Japan. *Mycoscience* 35, 249–255. <https://doi.org/10.1007/BF02268446>
184. Yaguchi, T., Someya, A., Udagawa, S., 1999. *Talaromyces euchlorocarpus*, a new species from soil. *Mycoscience* 40, 133–136. <https://doi.org/10.1007/BF02464291>
185. Yilmaz, N., Houbraken, J., Hoekstra, E.S., Frisvad, J.C., Visagie, C.M., Samson, R.A., 2012. Delimitation and characterisation of *Talaromyces purpurogenus* and related species. *Persoonia - Mol. Phylogeny Evol. Fungi* 29, 39–54. <https://doi.org/10.3767/003158512X659500>
186. Yilmaz, Neriman, López-Quintero, C.A., Vasco-Palacios, A.M., Frisvad, J.C., Theelen, B., Boekhout, T., Samson, R.A., Houbraken, J., 2016. Four novel *Talaromyces* species isolated from leaf litter from Colombian Amazon rain forests. *Mycol. Prog.* 15, 1041–1056. <https://doi.org/10.1007/s11557-016-1227-3>
187. Yilmaz, N., Visagie, C.M., Frisvad, J.C., Houbraken, J., Jacobs, K., Samson, R.A., 2016. Taxonomic re-evaluation of species in *Talaromyces* section *Islandici*, using a polyphasic approach. *Persoonia - Mol. Phylogeny Evol. Fungi* 36, 37–56. <https://doi.org/10.3767/003158516X688270>
188. Yilmaz, N., Visagie, C.M., Houbraken, J., Frisvad, J.C., Samson, R.A., 2014. Polyphasic taxonomy of the genus *Talaromyces*. *Stud. Mycol.* 78, 175–341. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.08.001>

- 189.You, Y.-H., Aktaruzzaman, Md., Heo, I., Park, J.M., Hong, J.W., Hong, S.-B., 2020. *Talaromyces halophytorum* sp. nov. isolated from roots of *Limonium tetragonum* in Korea. *Mycobiology* 48, 133–138. <https://doi.org/10.1080/12298093.2020.1723389>
- 190.Zhang, Z., Li, X., Chen, W., Liang, J., Han, Y., 2023. Culturable fungi from urban soils in China II, with the description of 18 novel species in Ascomycota (Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Leotiomycetes and Sordariomycetes). *MycKeys* 98, 167–220. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.98.102816>
- 191.Zhang, Z.-K., Wang, X.-C., Zhuang, W.-Y., Cheng, X.-H., Zhao, P., 2021. New Species of *Talaromyces* (Fungi) Isolated from Soil in Southwestern China. *Biology* 10, 745. <https://doi.org/10.3390/biology10080745>
- 192.Zukal, H., 1889. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen aus dem Gebiete des Ascomyceten. *Sitzungsberichte* 98, 520–603.

8. Приложения

8.1 Список использованных сокращений

Генетические участки	
RPB1	ген наибольшей субъединицы РНК-полимеразы II
RPB2	ген второй субъединицы РНК-полимеразы II
Tsr1	ген предполагаемого белка биогенеза рибосом
Cct8	ген предполагаемого комплекса шаперонина TCP-1
18S SSU	ген малой субъединицы рДНК
28S LSU	ген большой субъединицы рДНК
mtSrDNA	ген малой митохондриальной субъединицы рРНК
ITS	внутренний транскрибируемый спейсер
CaM	ген кальмодулина
BenA	ген β -тубулина
CO1	ген митохондриальной цитохром С оксидазы 1
Питательные среды	
MEA	питательная среда сусло-агар
CYA	питательная среда Чапека с дрожжевым экстрактом
CREA	креатин-сахарозная питательная среда
Другое	
н.п	нуклеотидных пар

8.2 Список штаммов, использованных в работе.

№	№ штамма в коллекции	Видовая принадлежность	Страна	Локалитет	Широта	Долгота
1	333	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.446722	107.440611
2	355	<i>Talaromyces sparsus</i> L. Wang	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.446722	107.440611
3	356	<i>Talaromyces sparsus</i> L. Wang	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.428611	107.427417
4	357	<i>Talaromyces aureolinus</i> L. Wang	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.428611	107.427417
5	369	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.446722	107.440611
6	553	<i>Talaromyces stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Россия	Экостанция «Мирное»	62.2927778	89.0227778
7	558	<i>Talaromyces atroroseus</i> N. Yilmaz, Frisvad, Houbraken & Samson	Россия	Экостанция «Мирное»	62.2927778	89.0227778
8	584	<i>Talaromyces rugulosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Россия	Курганская область	55.4481548	65.1180975
9	587	<i>Talaromyces stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Россия	Курганская область	55.4481548	65.1180975
10	596	<i>Talaromyces amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Россия	Город Москва	55.83319	37.55084
11	606	<i>Talaromyces stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Россия	Московская область	55.641742	36.900798
12	654	<i>Ascospirella lutea</i> (Zukal) Houbraken, Frisvad & Samson	Россия	Тверская область	56.304444	34.874444
13	682	<i>Talaromyces rugulosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Россия	Тверская область	56.304444	34.874444
14	722	<i>Talaromyces pinophilus</i> (Hedgc.) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Россия	Ростовский заповедник	46.4647222	43.0505556
15	820	<i>Talaromyces stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.428611	107.427417
16	855	<i>Talaromyces amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Вьетнам	Охраняемый лес Ма Да	11.308734	107.071781
17	873	<i>Talaromyces pinophilus</i> (Hedgc.) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Заповедник Би Дуп-Нуй Ба	12.097856	108.660345
18	874	<i>Talaromyces allahabadensis</i> (B.S. Mehrotra & D. Kumar) Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.428611	107.427417
19	875	<i>Talaromyces amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.428611	107.427417
20	892	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.428611	107.427417
21	900	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Охраняемый лес Ма Да	11.313889	107.071667
22	904	<i>Talaromyces islandicus</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Охраняемый лес Ма Да	11.313889	107.071667
23	905	<i>Talaromyces dimorphus</i> X.Z. Jiang & L. Wang	Вьетнам	Охраняемый лес Ма Да	11.314305	107.072161
24	927	<i>Talaromyces verruculosus</i> (Peyronel) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Заповедник Би Дуп-Нуй Ба	12.097856	108.660345
25	952	<i>Talaromyces coalescens</i> (Quintan.) Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Заповедник Би Дуп-Нуй Ба	12.192361	108.679667
26	955	<i>Talaromyces islandicus</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert (морф.)	Вьетнам	Заповедник Би Дуп-Нуй Ба	12.192361	108.679667
27	965	<i>Talaromyces amazonensis</i> N. Yilmaz, López-Quint., Vasco-Pal., Frisvad & Houbraken	Вьетнам	Заповедник Би Дуп-Нуй Ба	12.192361	108.679667
28	969	<i>Talaromyces aculeatus</i> (Raper & Fennell) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Заповедник Би Дуп-Нуй Ба	12.192361	108.679667
29	971	Trichocomaceae sp. KJ-2012e strain GZU-BCECGYN42-3	Вьетнам	Заповедник Би Дуп-Нуй Ба	12.192361	108.679667
30	974	<i>Talaromyces amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Вьетнам	Заповедник Би Дуп-Нуй Ба	12.180695	108.685945
31	983	<i>Talaromyces rugulosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert (морф.)	Вьетнам	Заповедник Би Дуп-Нуй Ба	12.180695	108.685945
32	988	<i>Talaromyces amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson (морф.)	Вьетнам	Заповедник Би Дуп-Нуй Ба	12.192361	108.679667
33	991	<i>Talaromyces islandicus</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert (морф.)	Россия	Заповедник "Шульган-Таш"	53.033333	57.05

34	998	<i>Talaromyces amazonensis</i> N. Yilmaz, López-Quint., Vasco-Pal., Frisvad & Houbraken	Вьетнам	Заповедник Би Дуп-Нуй Ба	12.192361	108.679667
35	1000	<i>Talaromyces islandicus</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert (морф.)	Россия	Звенигородская биостанция МГУ	55.699409	36.722798.
36	1238	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Охраняемый лес Лок Бак	11.835280	107.637955
37	1239	<i>Talaromyces amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Вьетнам	Нацпарк Чу Янг Син	12.382144	108.369255
38	1262	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Охраняемый лес Лок Бак	11.835280	107.637955
39	1263	<i>Talaromyces mangshanicus</i> X.C. Wang & W.Y. Zhuang	Вьетнам	Охраняемый лес Лок Бак	11.835280	107.637955
40	1264	Trichocomaceae sp. KJ-2012e strain GZU-BCECGYN42-3/T. apiculatus	Вьетнам	Охраняемый лес Лок Бак	11.835280	107.637955
41	1318	<i>Talaromyces wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj.	Вьетнам	Охраняемый лес Лок Бак	11.835280	107.637955
42	1319	<i>Talaromyces wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj. (морф.)	Вьетнам	Охраняемый лес Лок Бак	11.835280	107.637955
43	1492	<i>Talaromyces muroii</i> Yaguchi, Someya & Udagawa	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.397013	107.375400
44	1536	<i>Talaromyces thailandensis</i> Manoch, Dethoup & N. Yilmaz	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.441534	107.400752
45	1540	<i>Talaromyces verruculosus</i> (Peyronel) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.397013	107.375400
46	1541	<i>Talaromyces amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.397013	107.375400
47	1591	<i>Talaromyces</i> sp. 1 Ta/Th	Вьетнам	Охраняемый лес Ма Да	11.308734	107.071781
48	1593	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.441534	107.400752
49	1594	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Охраняемый лес Ма Да	11.308734	107.071781
50	1603	<i>Talaromyces amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Вьетнам	Нацпарк Бидуп – Нуй Ба	12.181352	108.690131
51	1629	<i>Talaromyces wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj.	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.441534	107.400752
52	1640	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Охраняемый лес Ма Да	11.308734	107.071781
53	1642	<i>Talaromyces pinophilus</i> (Hedgc.) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.441534	107.400752
54	1649	<i>Talaromyces trachyspermus</i> (Shear) Stolk & Samson	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.422477	107.428475
55	1659	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Охраняемый лес Ма Да	11.308734	107.071781
56	1667	<i>Talaromyces diversus</i> (Raper & Fennell) Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Охраняемый лес Ма Да	11.308734	107.071781
57	1668	<i>Talaromyces purpureogenus</i> (Stoll) Samson, N. Yilmaz, Houbraken, Spierenb., Seifert, Peterson, Varga & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.422477	107.428475
58	1678	<i>Talaromyces trachyspermus</i> (Shear) Stolk & Samson	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.422477	107.428475
59	1681	<i>Talaromyces atroseus</i> N. Yilmaz, Frisvad, Houbraken & Samson	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.422477	107.428475
60	1687	<i>Talaromyces trachyspermus</i> (Shear) Stolk & Samson	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.422477	107.428475
61	1756	<i>Talaromyces coalescens</i> (Quintan.) Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Заповедник Би Дуп-Нуй Ба	12.192361	108.679667
62	1826	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Заповедник Бу Зя Мап	12.198333	107.206667
63	1827	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Заповедник Бу Зя Мап	12.211389	107.208611
64	1828	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Заповедник Бу Зя Мап	12.198333	107.206667
65	1853	<i>Talaromyces wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj. (морф.)	Вьетнам	Заповедник Бу Зя Мап	12.197486	107.205276
66	1875	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Заповедник Бу Зя Мап	12.197486	107.205276

67	1878	<i>Talaromyces stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Вьетнам	Заповедник Бу Зя Мап	12.197486	107.205276
68	1971	<i>Talaromyces</i> sp. 2 Па/Та	Вьетнам	Заповедник Бу Зя Мап	12.211389	107.208611
69	1972	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Охраняемый лес Лок Бак	11.717778	107.708889
70	1986	<i>Talaromyces stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Россия	Беломорская биостанция МГУ	66.566667	33.133333
71	1987	<i>Talaromyces stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Россия	Беломорская биостанция МГУ	66.566667	33.133333
72	2111	<i>Talaromyces stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Россия	Беломорская биостанция МГУ	66.566667	33.133333
73	2123	<i>Talaromyces wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj. (морф.)	Вьетнам	Заповедник Бу Зя Мап	12.198333	107.206667
74	2126	<i>Talaromyces variabilis</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Заповедник Бу Зя Мап	12.197486	107.205276
75	2134	<i>Talaromyces siamensis</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Заповедник Бу Зя Мап	12.198333	107.206667
76	2260	<i>Talaromyces verruculosus</i> (Peyronel) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Йок Дон	12.948000	107.791472
77	2261	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Чу Янг Син	12.426333	108.364972
78	2262	<i>Talaromyces brunneus</i> (Udagawa) Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Чу Янг Син	12.426333	108.364972
79	2263	<i>Talaromyces annesophieae</i> Houbraken	Вьетнам	Нацпарк Суан Шон	21.133444	104.943833
80	2284	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Чу Янг Син	12.426333	108.364972
81	2285	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Суан Шон	21.133444	104.943833
82	2286	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Суан Шон	21.133444	104.943833
83	2329	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Чу Янг Син	12.426333	108.364972
84	2341	<i>Talaromyces</i> sp. 3 vo/KUC21408	Россия	Волгоградская область	49.7333333	44.1166667
85	2345	<i>Talaromyces stipitatus</i> (Thom ex C.W. Emons) C.R. Benj	Россия	Волгоградская область	49.7333333	44.1166667
86	2346	<i>Talaromyces muroii</i> Yaguchi, Someya & Udagawa	Россия	Волгоградская область	49.7333333	44.1166667
87	2347	<i>Talaromyces</i> sp. 9 Tru_Tac_CV1742	Россия	Волгоградская область	49.7333333	44.1166667
88	2378	<i>Talaromyces muroii</i> Yaguchi, Someya & Udagawa	Россия	Волгоградская область	49.7333333	44.1166667
89	2379	<i>Talaromyces minnesotensis</i> Guevara-Suarez, Cano & Dania García	Россия	Волгоградская область	49.7333333	44.1166667
90	2380	<i>Talaromyces stipitatus</i> (Thom ex C.W. Emons) C.R. Benj	Россия	Волгоградская область	49.7333333	44.1166667
91	2490	<i>Talaromyces verruculosus</i> (Peyronel) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Россия	Волгоградская область	49.7333333	44.1166667
92	2493	<i>Talaromyces verruculosus</i> (Peyronel) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Россия	Волгоградская область	49.7333333	44.1166667
93	2494	<i>Talaromyces kendrickii</i> Visagie, N. Yilmaz, Seifert & Frisvad	Россия	Волгоградская область	49.7333333	44.1166667
94	2505	<i>Talaromyces verruculosus</i> (Peyronel) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Россия	Волгоградская область	49.7333333	44.1166667
95	2545	<i>Talaromyces aureolinus</i> L. Wang	Вьетнам	Нацпарк Чу Мом Рай	14.492820	107.717261
96	2568	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Чу Мом Рай	14.492820	107.717261
97	2568	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Чу Мом Рай	14.492820	107.717261
98	2569	<i>Talaromyces</i> sp. 4 Tm/KJ-2012a	Вьетнам	Нацпарк Чу Мом Рай	14.492820	107.717261
99	2596	<i>Talaromyces</i> sp. 4 Tm/KJ-2012a	Вьетнам	Нацпарк Чу Мом Рай	14.492820	107.717261
100	2597	<i>Talaromyces</i> sp. 5 Tal/Ter/The	Вьетнам	Нацпарк Чу Мом Рай	14.494710	107.719130
101	2719	<i>Talaromyces</i> sp. 6 Tpan	Вьетнам	Нацпарк Чу Мом Рай	14.492820	107.717261

102	2720	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Чу Мом Рай	14.492820	107.717261
103	2819	<i>Talaromyces stellenboschensis</i> Visagie & K. Jacobs	Россия	Город Пушкино	56.013744	37.858080
104	2885	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Природный заповедник Кон Тю Ранг	14.51795	108.54593
105	2950	<i>Talaromyces mangshanicus</i> X.C. Wang & W.Y. Zhuang	Вьетнам	Нацпарк Суан Шон	21.121648	104.945771
106	2951	<i>Talaromyces siamensis</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Природный заповедник Кон Тю Ранг	14.48856	108.56924
107	2952	<i>Talaromyces sparsus</i> L. Wang	Вьетнам	Природный заповедник Кон Тю Ранг	14.48856	108.56924
108	3064	<i>Talaromyces siamensis</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.22287	108.331880
109	3066	<i>Talaromyces amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Вьетнам	Нацпарк Суан Шон	21.121648	104.945771
110	3067	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Суан Шон	21.115354	104.934785
111	3068	<i>Talaromyces</i> sp. 7 Tmu/Tbr	Вьетнам	Природный заповедник Кон Тю Ранг	14.51795	108.54593
112	3069	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.21937	108.31765
113	3070	<i>Talaromyces siamensis</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.21937	108.31765
114	3074	<i>Talaromyces haitouensis</i> L. Wang	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.21937	108.31765
115	3087	<i>Talaromyces amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Вьетнам	Нацпарк Суан Шон	21.115576	104.957916
116	3088	<i>Talaromyces mangshanicus</i> X.C. Wang & W.Y. Zhuang	Вьетнам	Природный заповедник Кон Тю Ранг	14.48856	108.56924
117	3248	<i>Talaromyces variabilis</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.296336	108.445607
118	3249	<i>Talaromyces variabilis</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert (морф.)	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.296336	108.445607
119	3256	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.193672	108.323651
120	3257	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.193672	108.323651
121	3258	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.193672	108.323651
122	3261	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.296336	108.445607
123	3270	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.217081	108.283478
124	3272	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.217081	108.283478
125	3287	<i>Talaromyces</i> sp. 15	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.320337	108.444608
126	3288	<i>Talaromyces mangshanicus</i> X.C. Wang & W.Y. Zhuang	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.320337	108.444608
127	3446	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.217081	108.283478
128	3455	<i>Talaromyces mangshanicus</i> X.C. Wang & W.Y. Zhuang	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.193672	108.323651
129	3457	<i>Talaromyces wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj. (морф.)	Вьетнам	Нацпарк Кон Ка Кинь	14.193672	108.323651
130	3993	<i>Talaromyces</i> sp. 8 MLWB35/Tman/Tban	Вьетнам	Природный заповедник Кон Тю Ранг	14.514043	108.571246
131	4793	<i>Talaromyces pinophilus</i> (Hedgc.) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.487105	107.378735
132	4794	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.441923	107.392830
133	4795	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.445177	107.404373
134	4796	<i>Talaromyces thailandensis</i> Manoch, Dethoup & N. Yilmaz	Вьетнам	Охраняемый лес Сонгхинь	12.816058	109.001590
135	4797	<i>Talaromyces siamensis</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Природный заповедник Биньтяу –Фьюкбьу	10.497945	107.459833
136	4798	<i>Talaromyces wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj. (морф.)	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.487105	107.378735

137	4799	<i>Talaromyces thailandensis</i> Manoch, Dethoup & N. Yilmaz	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.487105	107.378735
138	4800	<i>Talaromyces wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj.	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.487105	107.378735
139	4801	<i>Talaromyces wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj. (морф.)	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.445177	107.404373
140	4803	<i>Talaromyces verruculosus</i> (Peyronel) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.441923	107.392830
141	4804	<i>Talaromyces verruculosus</i> (Peyronel) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Природный заповедник Биньтяу – Фьюкбью	10.497945	107.459833
142	4809	<i>Talaromyces muroii</i> Yaguchi, Someya & Udagawa	Вьетнам	Охраняемый лес Сонгхинь	12.816058	109.001590
143	4810	<i>Talaromyces aureolinus</i> L. Wang	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.445177	107.404373
144	4814	<i>Talaromyces siamensis</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Природный заповедник Биньтяу – Фьюкбью	10.504284	107.457373
145	4815	<i>Talaromyces siamensis</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Природный заповедник Биньтяу – Фьюкбью	10.504284	107.457373
146	4817	<i>Talaromyces</i> sp. 6 Tran	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.445177	107.404373
147	4818	<i>Talaromyces</i> sp. 6 Tran	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.445177	107.404373
148	4833	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Россия	Город Уссурйск	43.8029	131.946
149	4848	<i>Talaromyces muroii</i> Yaguchi, Someya & Udagawa		Охраняемый лес Сонгхинь	12.816058	109.001590
150	4849	<i>Talaromyces muroii</i> Yaguchi, Someya & Udagawa	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.487105	107.378735
151	4854	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Охраняемый лес Сонгхинь	12.789184	109.013610
152	4994	<i>Talaromyces purpureogenus</i> (Stoll) Samson, N. Yilmaz, Houbraken, Spierenb., Seifert, Peterson, Varga & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.436409	107.418907
153	4996	<i>Talaromyces stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.434537	107.429436
154	5018	<i>Talaromyces louisianensis</i> Jurjević & S.W. Peterson	Россия	Город Москва	55.7522	37.6156
155	5051	<i>Talaromyces thailandensis</i> Manoch, Dethoup & N. Yilmaz	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.44189	107.392698
156	5052	<i>Talaromyces thailandensis</i> Manoch, Dethoup & N. Yilmaz	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963
157	5054	<i>Talaromyces aureolinus</i> L. Wang	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963
158	5055	<i>Talaromyces aureolinus</i> L. Wang	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963
159	5056	<i>Talaromyces thailandensis</i> Manoch, Dethoup & N. Yilmaz	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963
160	5058	<i>Talaromyces thailandensis</i> Manoch, Dethoup & N. Yilmaz	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963
161	5061	<i>Talaromyces thailandensis</i> Manoch, Dethoup & N. Yilmaz	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.44189	107.392698
162	5062	<i>Talaromyces thailandensis</i> Manoch, Dethoup & N. Yilmaz	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.44189	107.392698
163	5063	<i>Talaromyces thailandensis</i> Manoch, Dethoup & N. Yilmaz	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.44189	107.392698
164	5067	<i>Talaromyces annesophieae</i> Houbraken	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963
165	5068	<i>Talaromyces pinophilus</i> (Hedgc.) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963
166	5071	<i>Talaromyces sparsus</i> L. Wang	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.44189	107.392698
167	5074	<i>Talaromyces stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963
168	5075	<i>Talaromyces stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad & Samson	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963
169	5077	<i>Talaromyces sparsus</i> L. Wang	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.44189	107.392698
170	5081	<i>Talaromyces sparsus</i> L. Wang	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963
171	5082	<i>Talaromyces sparsus</i> L. Wang	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963
172	5085	<i>Talaromyces purpureogenus</i> (Stoll) Samson, N. Yilmaz, Houbraken, Spierenb., Seifert, Peterson, Varga & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963
173	5087	<i>Talaromyces thailandensis</i> Manoch, Dethoup & N. Yilmaz	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963

174	5097	<i>Talaromyces sparsus</i> L. Wang	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.427644	107.425761
175	5106	<i>Talaromyces apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz & Frisvad	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.448138	107.442689
176	5113	<i>Talaromyces annesophieae</i> Houbraken	Вьетнам	Нацпарк Нам Кат Тьен	11.447351	107.436963
177	IBPPM RAS 664	<i>Talaromyces pratensis</i> Jurjević & S.W. Peterson	Россия	Город Саратов	51.59237	45.9608

8.3 Список последовательностей ДНК, депонированных в GenBank по участку гена бета-тубулина (BenA).

№	Номер в коллекции	Таксон	Номер в GenBank
1	333	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	OR766031
2	355	<i>Talaromyces sparsus</i>	OR766032
3	356	<i>Talaromyces sparsus</i>	OR766033
4	357	<i>Talaromyces aureolinus</i>	OR766034
5	369	<i>Talaromyces apiculatus</i>	OR766035
6	553	<i>Talaromyces stollii</i>	PP352239
7	558	<i>Talaromyces atroroseus</i>	PP352240
8	584	<i>Talaromyces rugulosus</i>	PP352241
9	587	<i>Talaromyces stollii</i>	PP352242
10	596	<i>Talaromyces amestolkiae</i>	PP359585
11	606	<i>Talaromyces stollii</i>	PP359586
12	654	<i>Ascospirella lutea</i>	PP496715
13	682	<i>Talaromyces rugulosus</i>	PP359587
14	722	<i>Talaromyces pinophilus</i>	PP359588
15	820	<i>Talaromyces stollii</i>	OR766036
16	855	<i>Talaromyces amestolkiae</i>	OR766037
17	873	<i>Talaromyces pinophilus</i>	OR774948
18	874	<i>Talaromyces allahabadensis</i>	OR774949
19	875	<i>Talaromyces amestolkiae</i>	OR774950
20	892	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	OR774951
21	900	<i>Talaromyces apiculatus</i>	OR774952
22	904	<i>Talaromyces islandicus</i>	OR774953
23	905	<i>Talaromyces dimorphus</i>	OR774954
24	927	<i>Talaromyces verruculosus</i>	OR774955
25	952	<i>Talaromyces ramulosus</i>	OR774956
26	965	<i>Talaromyces amazonensis</i>	OR774957
27	974	<i>Talaromyces amestolkiae</i>	OR774958
28	998	<i>Talaromyces amazonensis</i>	OR774959
29	1238	<i>Talaromyces apiculatus</i>	OR774960
30	1239	<i>Talaromyces amestolkiae</i>	OR792396
31	1262	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	OR792397
32	1264	<i>Talaromyces apiculatus</i>	OR792398
33	1318	<i>Talaromyces wortmannii</i>	PP496716
34	1492	<i>Talaromyces muroii</i>	OR921047
35	1536	<i>Talaromyces aureolinus</i>	OR921046
36	1540	<i>Talaromyces verruculosus</i>	OR865330
37	1541	<i>Talaromyces amestolkiae</i>	OR865331
38	1593	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	OR936125
39	1594	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP066130
40	1603	<i>Talaromyces amestolkiae</i>	PP066131
41	1629	<i>Talaromyces wortmannii</i>	PP066135

42	1640	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP066136
43	1642	<i>Talaromyces pinophilus</i>	PP083695
44	1649	<i>Talaromyces trachyspermus</i>	PP083696
45	1659	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP083697
46	1667	<i>Talaromyces diversus</i>	PP083698
47	1668	<i>Talaromyces purpureogenus</i>	PP083699
48	1678	<i>Talaromyces trachyspermus</i>	PP083700
49	1681	<i>Talaromyces atroroseus</i>	PP083701
50	1687	<i>Talaromyces trachyspermus</i>	PP094496
51	1756	<i>Talaromyces coalescens</i>	PP094497
52	1826	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	OR180088
53	1827	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP094498
54	1828	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	OR180089
55	1875	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	OR180090
56	1878	<i>Talaromyces stollii</i>	OR180091
57	1971	<i>Talaromyces sp. 2 Pa/Ta</i>	OR180092
58	1972	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP094499
59	1986	<i>Talaromyces stollii</i>	PP359589
60	1987	<i>Talaromyces stollii</i>	PP359590
61	2111	<i>Talaromyces stollii</i>	PP359591
62	2126	<i>Talaromyces variabilis</i>	OR333984
63	2134	<i>Talaromyces siamensis</i>	OR180093
64	2260	<i>Talaromyces verruculosus</i>	PP094500
65	2261	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP094501
66	2262	<i>Talaromyces brunneus</i>	PP094502
67	2263	<i>Talaromyces annesophieae</i>	PP094503
68	2284	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP094504
69	2285	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP094505
70	2286	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP104392
71	2329	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP496717
72	2345	<i>Talaromyces stipitatus</i>	PP359592
73	2346	<i>Talaromyces muroii</i>	PP407346
74	2378	<i>Talaromyces muroii</i>	PP407347
75	2379	<i>Talaromyces minnesotensis</i>	PP496722
76	2380	<i>Talaromyces stipitatus</i>	PP407348
77	2490	<i>Talaromyces verruculosus</i>	PP407349
78	2493	<i>Talaromyces verruculosus</i>	PP407350
79	2494	<i>Talaromyces kendrickii</i>	PP407351
80	2505	<i>Talaromyces verruculosus</i>	PP407352
81	2545	<i>Talaromyces aureolinus</i>	OR921048
82	2568	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	OR936124
83	2720	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP066127
84	2819	<i>Talaromyces stellenboschensis</i>	PP407353
85	2885	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP066128
86	2951	<i>Talaromyces siamensis</i>	PP066129

87	2952	<i>Talaromyces sparsus</i>	PP066132
88	3064	<i>Talaromyces siamensis</i>	PP066133
89	3066	<i>Talaromyces amestolkiae</i>	PP066134
90	3067	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP083702
91	3069	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP094487
92	3070	<i>Talaromyces siamensis</i>	PP094488
93	3074	<i>Talaromyces haitouensis</i>	PP094489
94	3087	<i>Talaromyces amestolkiae</i>	PP094490
95	3256	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP094491
96	3257	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP094492
97	3258	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP094493
98	3261	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP094494
99	3270	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP094495
100	3272	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP104393
101	3446	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP104394
102	4793	<i>Talaromyces pinophilus</i>	PP104395
103	4794	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP104396
104	4795	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP104397
105	4796	<i>Talaromyces thailandensis</i>	PP130159
106	4797	<i>Talaromyces siamensis</i>	PP130160
107	4798	<i>Talaromyces wortmannii</i>	Низк. кач. не депонирован.
108	4799	<i>Talaromyces thailandensis</i>	PP130161
109	4800	<i>Talaromyces wortmannii</i>	PP496718
110	4801	<i>Talaromyces wortmannii</i>	Низк. кач. не депонирован.
111	4803	<i>Talaromyces verruculosus</i>	PP130162
112	4804	<i>Talaromyces verruculosus</i>	PP130163
113	4809	<i>Talaromyces muroii</i>	PP130164
114	4810	<i>Talaromyces aureolinus</i>	PP130165
115	4814	<i>Talaromyces siamensis</i>	PP130166
116	4815	<i>Talaromyces siamensis</i>	PP150923
117	4819	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP150924
118	4833	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP407354
119	4848	<i>Talaromyces muroii</i>	PP150925
120	4854	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP150926
121	4994	<i>Talaromyces purpureogenus</i>	PP150927
122	4996	<i>Talaromyces stollii</i>	PP150928
123	5018	<i>Talaromyces louisianensis</i>	PP407355
124	5029	<i>Talaromyces wortmannii</i>	PP496714
125	5051	<i>Talaromyces mangshanicus</i>	PP150929
126	5052	<i>Talaromyces aureolinus</i>	PP150930
127	5055	<i>Talaromyces aureolinus</i>	PP150931
128	5056	<i>Talaromyces aureolinus</i>	PP150932
129	5058	<i>Talaromyces aureolinus</i>	PP150933
130	5061	<i>Talaromyces aureolinus</i>	PP150934
131	5062	<i>Talaromyces aureolinus</i>	PP203271

132	5063	<i>Talaromyces aureolinus</i>	PP203272
133	5067	<i>Talaromyces pinophilus</i>	PP203273
134	5071	<i>Talaromyces siamensis</i>	PP496719
135	5074	<i>Talaromyces stollii</i>	PP203274
136	5077	<i>Talaromyces siamensis</i>	PP203275
137	5081	<i>Talaromyces sparsus</i>	PP496720
138	5085	<i>Talaromyces purpureogenus</i>	PP203276
139	5087	<i>Talaromyces aureolinus</i>	PP203277
140	5097	<i>Talaromyces sparsus</i>	PP496721
141	5106	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP203278
142	5113	<i>Talaromyces annesophieae</i>	PP352238
143	IBPPM RAS 664	<i>Talaromyces pratensis</i>	Коммерч. штамм, не депонирован.

8.5 Список последовательностей ДНК из базы данных GenBank, использованных для реконструкции филогенетического дерева.

№	Вид	Идентификатор GenBank	Секция
1	<i>Ascospirella lutea</i> CBS 348.51	MN969437	OUTGROUP
2	<i>Talaromyces acaricola</i> NRRL 35249	KX657071	Islandici
3	<i>Talaromyces aculeatus</i> CBS 289.48	KF741929	Talaromyces
4	<i>Talaromyces aculeatus</i> CBS 290.65	KF741915	Talaromyces
5	<i>Talaromyces aculeatus</i> CMV007E2	MK451121	Talaromyces
6	<i>Talaromyces aculeatus</i> DTO 423-A1	MT261360	Talaromyces
7	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> CBS 133440	KF114778	Trachyspermi
8	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> CBS 133441	KF114777	Trachyspermi
9	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> CGMCC 3.18207	KX961223	Trachyspermi
10	<i>Talaromyces albobiverticillius</i> DTO_180B5	KJ775204	Trachyspermi
11	<i>Talaromyces allahabadensis</i> 1008-HFS2 2-1	MT885247	Islandici
12	<i>Talaromyces allahabadensis</i> CBS 453.93	KF984614	Islandici
13	<i>Talaromyces allahabadensis</i> DTO_268E6	KJ775211	Islandici
14	<i>Talaromyces amazonensis</i> CGMCC 3.12573	MW027672	Talaromyces
15	<i>Talaromyces amazonensis</i> DTO 276H4	KX011495	Talaromyces
16	<i>Talaromyces amazonensis</i> CBS 140373	KX011490	Talaromyces
17	<i>Talaromyces amestolkiae</i> 10F	MK519551	Talaromyces
18	<i>Talaromyces amestolkiae</i> AC5802 VI	KJ413359	Talaromyces
19	<i>Talaromyces amestolkiae</i> NRRL 62292	MH287201	Talaromyces
20	<i>Talaromyces amestolkiae</i> CBS 132695	JX965338	Talaromyces
21	<i>Talaromyces amestolkiae</i> CBS 132696	JX315623	Talaromyces
22	<i>Talaromyces annesophieae</i> AS1-1	MW988086	Talaromyces
23	<i>Talaromyces annesophieae</i> DTO 377-F3	MF590098	Talaromyces
24	<i>Talaromyces apiculatus</i> AAT0115	KY421924	Talaromyces
25	<i>Talaromyces apiculatus</i> AS3.16284	ON569417	Talaromyces
26	<i>Talaromyces apiculatus</i> CBS 101366	KF741910	Talaromyces
27	<i>Talaromyces apiculatus</i> CBS 312.59	JX091378	Talaromyces
28	<i>Talaromyces atroroseus</i> DTO_266B2	KU516399	Trachyspermi
29	<i>Talaromyces atroroseus</i> CBS 133442	KF114789	Trachyspermi
30	<i>Talaromyces atroroseus</i> NFCCI:3520	ON863902	Trachyspermi
31	<i>Talaromyces atroroseus</i> DTO 267I1	KJ775209	Trachyspermi
32	<i>Talaromyces aureolinus</i> BN10-2	MK837937	Talaromyces
33	<i>Talaromyces aureolinus</i> CN006E1	MW900231	Talaromyces
34	<i>Talaromyces bannicus</i> BN7-2	MK837939	Talaromyces
35	<i>Talaromyces bacillisporus</i> CBS 296.48	AY753368	Bacillispori
36	<i>Talaromyces brunneus</i> CBS 227.60	KJ865722	Islandici
37	<i>Talaromyces brunneus</i> CBMAI:1895	MF134412	Islandici
38	<i>Talaromyces brunneus</i> NRRL 175	KX657075	Islandici
39	<i>Talaromyces boninensis</i> CBS 650.95	KJ865721	Helici
40	<i>Talaromyces californicus</i> NRRL 58661	MH792932	Talaromyces
41	<i>Talaromyces coalescens</i> KAS5572	OP236424	Purpurei
42	<i>Talaromyces coalescens</i> strain CBS 103.83	JX091390	Purpurei
43	<i>Talaromyces cecidicola</i> strain AS3.16006	MT192188	Purpurei

44	<i>Talaromyces cecidicola</i> strain MFCUSHM00034	OP121572	Purpurei
45	<i>Talaromyces dendriticus</i> CBS 660.80	JX091391	Purpurei
46	<i>Talaromyces dimorphus</i> E1-1-100	ON703601	Talaromyces
47	<i>Talaromyces dimorphus</i> HHDB12-101	ON703596	Talaromyces
48	<i>Talaromyces dimorphus</i> NN072337	KY007111	Talaromyces
49	<i>Talaromyces diversus</i> CBS 320.48	KJ865723	Trachyspermi
50	<i>Talaromyces diversus</i> CABI IMI40579	KC992263	Trachyspermi
51	<i>Talaromyces diversus</i> DI16-121	LT559060	Trachyspermi
52	<i>Talaromyces emodensis</i> CBS 100536	KJ865724	Bacillispori
53	<i>Talaromyces flavus</i> CBS 310.38	JX494302	Talaromyces
54	<i>Talaromyces haitouensis</i> HR1-7	MZ054634	Talaromyces
55	<i>Talaromyces heiheensis</i> CCF 2793	LT745399	Trachyspermi
56	<i>Talaromyces heiheensis</i> HMAS 248789	KX447525	Trachyspermi
57	<i>Talaromyces helicus</i> CBS 335.48	KJ865725	Helici
58	<i>Talaromyces helicus</i> AS3.16274	ON569415	Helici
59	<i>Talaromyces islandicus</i> MDL18167	MK626508	Islandici
60	<i>Talaromyces islandicus</i> CBS 338.48	KF984655	Islandici
61	<i>Talaromyces islandicus</i> CMV011D5	MK451200	Islandici
62	<i>Talaromyces kendrickii</i> DK14-18	OP753422	Talaromyces
63	<i>Talaromyces kendrickii</i> CBS 136669	KF741925	Talaromyces
64	<i>Talaromyces kendrickii</i> HL320	MT892947	Talaromyces
65	<i>Talaromyces kendrickii</i> IBT13593	KF741921	Talaromyces
66	<i>Talaromyces loliensis</i> CBS 643.80	KF984658	Islandici
67	<i>Talaromyces louisianensis</i> NRRL 35826	MH792925	Talaromyces
68	<i>Talaromyces louisianensis</i> NRRL 35928	MH792926	Talaromyces
69	<i>Talaromyces mangshanicus</i> LZ291-7	MK837941	Talaromyces
70	<i>Talaromyces mangshanicus</i> HMAS 248733	KX447530	Talaromyces
71	<i>Talaromyces marneffeii</i> CBS 388.87	JX091389	Talaromyces
72	<i>Talaromyces minioluteus</i> PP/14	MN306507	Trachyspermi
73	<i>Talaromyces minioluteus</i> CBS 642.68	MN969409	Trachyspermi
74	<i>Talaromyces minnesotensis</i> CGMCC 3.5724	MW027674	Trachyspermi
75	<i>Talaromyces minnesotensis</i> DTO 055-D3	OK338795	Trachyspermi
76	<i>Talaromyces muroii</i> CN006E6	MW900235	Talaromyces
77	<i>Talaromyces muroii</i> AS3.16270	ON569423	Talaromyces
78	<i>Talaromyces muroii</i> CBS 756.96	KJ865727	Talaromyces
79	<i>Talaromyces muroii</i> FMR 15496	LT898321	Talaromyces
80	<i>Talaromyces musae</i> DTO 366-C5	MF093729	Islandici
81	<i>Talaromyces panamensis</i> CBS 128.89	HQ156948	Talaromyces
82	<i>Talaromyces palmae</i> CBS 442.88	HQ156947	Subinflati
83	<i>Talaromyces piceae</i> CBS 361.48	KF984668	Islandici
84	<i>Talaromyces pinophilus</i> NRRL 62281	MH909398	Talaromyces
85	<i>Talaromyces pinophilus</i> 1-95	KP342453	Talaromyces
86	<i>Talaromyces pinophilus</i> CBS 269.73	KM066144	Talaromyces
87	<i>Talaromyces pinophilus</i> CBS 631.66	JX091381	Talaromyces
88	<i>Talaromyces pinophilus</i> TPSR-3	ON228597	Talaromyces
89	<i>Talaromyces pittii</i> CBS 139.84	KJ865728	Purpurei
90	<i>Talaromyces pratensis</i> NRRL 62170	MH792948	Talaromyces
91	<i>Talaromyces pratensis</i> NRRL 13548	MH792916	Talaromyces

92	<i>Talaromyces proteolyticus</i> CBS 303.67	KJ865729	Bacillispori
93	<i>Talaromyces pseudostromaticus</i> CBS 470.70	HQ156950	Purpurei
94	<i>Talaromyces purpureogenus</i> EXF-13895	MT328492	Talaromyces
95	<i>Talaromyces purpureogenus</i> G7-2_T1	MN233617	Talaromyces
96	<i>Talaromyces purpureogenus</i> CBS 286.36	JX315639	Talaromyces
97	<i>Talaromyces purpureogenus</i> DI16-122	LT559061	Talaromyces
98	<i>Talaromyces purpureus</i> CBS 475.71	GU385739	Purpurei
99	<i>Talaromyces purpureogenus</i> CBS 101965	JX965347	Talaromyces
100	<i>Talaromyces qii</i> AS3.15414	KP765380	Talaromyces
101	<i>Talaromyces rademirici</i> CBS 140.84	KJ865734	Purpurei
102	<i>Talaromyces radicus</i> CBS 100489	KF984599	Islandici
103	<i>Talaromyces radicus</i> NRRL 29340	KX946881	Islandici
104	<i>Talaromyces ramulosus</i> DTO_179E3	KJ775198	Purpurei
105	<i>Talaromyces ramulosus</i> STE-U 6588	FJ491775	Purpurei
106	<i>Talaromyces reverso-olivaceus</i> DTO 317-C3	KU866834	Helici
107	<i>Talaromyces ruber</i> CBS 132700	JX965354	Talaromyces
108	<i>Talaromyces ruber</i> CBS 132704	JX315629	Talaromyces
109	<i>Talaromyces rugulosus</i> DTO_129A1	KJ775189	Islandici
110	<i>Talaromyces rugulosus</i> CBS 371.48	KF984575	Islandici
111	<i>Talaromyces rugulosus</i> LiP/1	ON988098	Islandici
112	<i>Talaromyces sayulitensis</i> DTO 245H1	KJ775206	Talaromyces
113	<i>Talaromyces sayulitensis</i> DTO 245H3	KJ775208	Talaromyces
114	<i>Talaromyces siamensis</i> A2S1-D75	KJ767037	Talaromyces
115	<i>Talaromyces siamensis</i> DTO 417-H9	MN882778	Talaromyces
116	<i>Talaromyces siamensis</i> CBS 475.88	JX091379	Talaromyces
117	<i>Talaromyces solicola</i> CBS 133445	KF114776	Trachyspermi
118	<i>Talaromyces solicola</i> CBS 133446	KF114775	Trachyspermi
119	<i>Talaromyces</i> sp. MLWB35-101	ON667700	Talaromyces
120	<i>Talaromyces</i> sp. 3 EB-2023 isolate HF3P09	OP562821	Islandici
121	<i>Talaromyces</i> sp. 5 CMV-2012 CV1742	JX091616	Islandici
122	<i>Talaromyces</i> sp. KUC21408	MN531293	Helici
123	<i>Talaromyces sparsus</i> JN94	MK837942	Talaromyces
124	<i>Talaromyces sparsus</i> JZXS8D2	ON703595	Talaromyces
125	<i>Talaromyces stellenboschensis</i> CGMCC 3.16194	ON569427	Talaromyces
126	<i>Talaromyces stellenboschensis</i> CMV011D4	MK451199	Talaromyces
127	<i>Talaromyces stellenboschiensis</i> CV0103	JX091604	Talaromyces
128	<i>Talaromyces stipitatus</i> CBS 375.48	KM111288	Talaromyces
129	<i>Talaromyces stollii</i> CBS 132706	JX965359	Talaromyces
130	<i>Talaromyces stollii</i> CMV006E5	MK451087	Talaromyces
131	<i>Talaromyces stollii</i> CN045C9	ON601759	Talaromyces
132	<i>Talaromyces stollii</i> PUMCH_Q126	MW148905	Talaromyces
133	<i>Talaromyces stollii</i> CBS 408.93	JX315633	Talaromyces
134	<i>Talaromyces subinflatus</i> CBS 652.95	MK450890	Subinflati
135	<i>Talaromyces tenuis</i> CBS 141840	MN863344	Tenues
136	<i>Talaromyces thailandensis</i> CN006G7	MW900247	Talaromyces
137	<i>Talaromyces thailandensis</i> CN006H3	MW900250	Talaromyces
138	<i>Talaromyces thailandensis</i> CBS 133147	JX494294	Talaromyces
139	<i>Talaromyces trachyspermus</i> DTO 400-I3	MT433466	Trachyspermi

140	<i>Talaromyces trachyspermus</i> CBS 116556	KM066126	Trachyspermi
141	<i>Talaromyces trachyspermus</i> CBS 373.48	KF114803	Trachyspermi
142	<i>Talaromyces verruculosus</i> 8b	MG452847	Talaromyces
143	<i>Talaromyces verruculosus</i> CBS 254.56	KF741913	Talaromyces
144	<i>Talaromyces verruculosus</i> CBS 388.48	KF741928	Talaromyces
145	<i>Talaromyces verruculosus</i> DTO_129H4	KJ775191	Talaromyces
146	<i>Talaromyces wortmannii</i> PUMCH_Q042	MW148856	Islandici
147	<i>Talaromyces wortmannii</i> CBS 391.48	KF984648	Islandici
148	<i>Talaromyces wortmannii</i> CMV007H7	MK451130	Islandici
149	<i>Talaromyces wortmannii</i> NRRL 3765	KX657087	Islandici
150	<i>Trichocoma paradoxa</i> CBS 247.57	JF417468	OUTGROUP
151	<i>Trichocoma paradoxa</i> CBS 103.73	JF417469	OUTGROUP

8.6 Частота встречаемости, типы субстрата и леса для некоторых видов *Talaromyces* из различных регионов Вьетнама.

Заповедник	Субстрат	Регион	Лес	Почва ФАО	Экорегion	Субрегион	Лес	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26					
Бва Ви	П	Север	Равнинный	Acrisols	R-VII	SR-41	F-17	20																														
	О		Предгорный	Fluvisols	R-VI	SR-39	F-21	10																														
Суан Шон	О		Горный	Humic Acrisols	R-VI	SR-38	F-20	30																														
	П		Горный	Calcisols	R-I	SR-5	F-4	40																														
	П		Пещера	calcined rock	R-I	SR-5	Cave	30	20			30																							20			
	П		Горный	Humic Acrisols	R-I	SR-4	F-3		20					10																								
	О		Горный	Humic Acrisols	R-I	SR-4	F-3							30											10													
	П		Горный	Gleysols	R-VI	SR-32	F-8			40				60											40													
	О		Горный	Humic Acrisols	R-VI	SR-32	F-13			20																												
Би Дуп-Нуй Ба	О		Горный	Humic Acrisols	R-VI	SR-32	F-14									20																			10			
	О		Горный	Humic Acrisols	R-VI	SR-30	F-8			60											10	10					40											
	П		Горный	Ferralic Cambisols	R-VI	SR-32	F-13			10						50																						
	П		Горный	Humic Acrisols	R-VI	SR-32	F-13			90							10																					
	О		Горный	Humic Acrisols	R-VI	SR-32	F-13			60							10																				10	
	П		Равнинный	Arenosols	R-V	SR-27	F-22			30												10															90	
Йок Дон	П		Равнинный	Ferralsols	R-VII	SR-41	F-17		80					10																								
	О		Горный	Ferralic Cambisols	R-VI	SR-32	F-13		30					10																								60
Кон Ка Кинь	П		Предгорный	Ferralic Acrisols	R-VII	SR-40	F-17e		70																													
	О		Горный	Humic Acrisols	R-VI	SR-32	F-13		10																													
	П		Предгорный	Ferralic Acrisols	R-VII	SR-40	F-17b		50			30																										
	П	Горный	Humic Acrisols	R-VI	SR-38	F-20		90	20				10																									
	ВП	Равнинный	Arenosols	R-V	SR-27	F-22			10																													
	П	Предгорный	Ferralic Acrisols	R-VII	SR-40	F-17b			10																													
	О	Равнинный	Arenosols	R-V	SR-26	F-18			10																													
	ВП	Горный	Humic Acrisols	R-VI	SR-38	F-20			20																													10
	П	Горный	Humic Acrisols	R-VI	SR-32	F-13			60					100																								
	О	Горный	Ferralic Acrisols	R-VI	SR-31	F-8			50					30																								
П	Горный	Humic Acrisols	R-VI	SR-32	F-14								20																									
Кон Плонг	П	Равнинный	Ferralsols	R-VII	SR-41	F-17e		70																														
Кон Тю Ранг	П	Предгорный	Fluvisols	R-VII	SR-40	F-17b		40																														
	О	Равнинный	Arenosols	R-V	SR-27	F-22		30																														
	П	Предгорный	Humic Acrisols	R-V	SR-26	F-17		40																														
	П	Равнинный	Arenosols	R-V	SR-27	F-22b		10																														
	О	Предгорный	Acrisols	R-VI	SR-39	F-21		10					10																									
	П	Горный	Calcisols	R-I	SR-5	F-4		50	20																													
	ВП	Предгорный	Ferralic Acrisols	R-VII	SR-40	F-17e				10				40																								
Лок Бао	П	Равнинный	Arenosols	R-V	SR-27	F-22		10																														
	П	Предгорный	Fluvisols	R-VII	SR-40	F-17b		10			10		10		10																							
	П	Горный	Ferralic Acrisols	R-VI	SR-31	F-8		30		20																												20
	О	Равнинный	Acrisols	R-VII	SR-41	F-17								10																								
Хон Че	О	Горный	Ferralic Cambisols	R-I	SR-5	F-4																																
	П	Горный	Ferralic Cambisols	R-VI	SR-32	F-13		80																														
	П	Горный	Ferralic Cambisols	R-VI	SR-32	F-13		30			10	10																										
	П	Горный	Ferralic Cambisols	R-VI	SR-32	F-13		20	40		20																											
Хон Че	П	Горный	Ferralic Cambisols	R-VI	SR-32	F-13		60						10																								
	П	Горный	Ferralic Cambisols	R-VI	SR-32	F-13																																

7. *T. aureolinus*,
8. *T. diversus*,
9. *T. pinophilus*,
10. *T. thailandensis*,
11. *T. sparsus*,
12. *T. muroii*,
13. *T. islandicus*,
14. *T. verruculosus*,
15. *T. purpureogenus*,
16. *Talaromyces* sp. 13 Tman,
17. *T. allahabadensis*,
18. *Talaromyces* sp. 10 KJ-2012e,
19. *T. amazonensis*,
20. *T. atroroseus*,
21. *T. cecidicola*,
22. *T. dimorphus*,
23. *T. annesophieae*,
24. *T. brunneus*,
25. *T. haitouensis*,
26. *T. trachyspermus*.

9. Список опубликованных работ

- Антонов Е. А., Александрова А. В., & Антонова И. И.** Современная таксономия и подходы к идентификации рода *Talaromyces* (Trichosomaceae, Eurotiales). Микология и фитопатология. 2024. V. 58 (1). P. 3–18. <https://doi.org/10.31857/S0026364824010018>
- Антонова И. И., Александрова А. В., Антонов Е. А., Волюнкина И.А., Лукьянов Д.А.** Микроскопические культивируемые грибы предгорных лесов национального парка Бузьямап (Вьетнам). Микология и фитопатология. 2024. V. 58 (3). P. 177–194. <https://doi.org/10.31857/S0026364824030017>
- Позднякова Н. Н., Буров А. М., Антонов Е. А., Александрова А. В., & Турковская О. В.** Исследование способности аскомицетов трансформировать полиэтилентерефталат. Биотехнология. 2022. V. 38 (5). P. 106–115. <https://doi.org/10.56304/S023427582205012X>
- Kalechits V. I., Aleksandrov P. A., Aleksandrova A. V., Antonov E. A., Ilyin V. K., Kovbasyuk I. E., Maslakov O. Yu., Usanova N. A., Khozyasheva E. S., & Shakhov M. N.** The research of aerosol and microscope fungi accumulation dynamics inside the air of a hermetic inhabited facility during the 4-month isolation experiment SIRIUS-19. Aerosol Science and Engineering. 2022. V. 6 (3). P. 306–315. <https://doi.org/10.1007/s41810-022-00146-5>
- Антонов Е. А., Алдобаева И. И., & Александрова А. В.** Ревизия коллекции грибов рода *Talaromyces* России и Вьетнама. Успехи Медицинской Микологии. 2021. V. 22. P. 176–181.
- Александров П. А., Александрова А. В., Антонов Е. А., Ильин В. К., Калечиц В. И., Ковбасюк И. Е., Лащеннова Е. А., Маслаков О. Ю., Притчина Е. С., Усанова Н. А., Хозяшева Е. С., & Шахов М. Н.** Исследование динамики накопления аэрозолей и спор микроскопических грибов в воздушной среде герметичного обитаемого объекта в условиях четырехмесячного изоляционного эксперимента. Биотехнология. 2020. V. 36 (6). P. 138–148.
- Александрова А. В., Алдобаева И. И., Антонов Е. А., & Калашикова К. А.** Изучение микроскопических культивируемых грибов в национальных парках Вьетнама. 2020. P. 45–48. <https://istina.msu.ru/publications/article/276914744/>
- Алдобаева И. И., Антонов Е. А., & Александрова А. В.** Культивируемые микромицеты почвы и растительных остатков природного заповедника Сонгтхань. 2020. V. 8. P. 66–67. <https://istina.msu.ru/publications/article/345918349/>
- Александров П. А., Александрова А. В., Антонов Е. А., Веселая М. И., Калечиц В. И., Ковбасюк И. Е., Лащеннова Е. А., Маслаков О. Ю., Притчина Е. С., Хозяшева Е. С., & Шахов М. Н.** Особенности регистрации спор грибов в воздушной среде с помощью счетчиков аэрозольных частиц. Биотехнология. 2019. V. 35 (2). P. 71–79.