



ISSN 1727-1320 (Print),
ISSN 2308-6459 (Online)

В Е С Т Н И К ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

PLANT PROTECTION NEWS

2025 TOM
VOLUME 108 ВЫПУСК
ISSUE 4



Санкт-Петербург
St. Petersburg, Russia

ГРИБЫ РОДА *TILLETIA* НА ПШЕНИЦЕ: БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ВРЕДНОСТЬ И МЕТОДЫ ДИАГНОСТИКИ

Е.И. Гультяева*, Е.Л. Шайдаюк, И.А. Казарцев, Ф.Б. Ганнибал

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург

*ответственный за переписку, e-mail: eigulytaeva@gmail.com

Головнёвые грибы рода *Tilletia* – распространенные и вредоносные патогены пшеницы во всем мире. В последнее десятилетие, в связи с расширением зон органического земледелия, отмечается нарастание их значимости, что предопределяет необходимость усиления внимания к этой проблеме. Представлен обзор литературных данных по грибам рода *Tilletia* (*T. caries*, *T. laevis*, *T. controversa*) – возбудителям твердой и карликовой головни пшеницы. Проанализированы биологические и экологические особенности патогенов, морфология спор, симптоматика болезней, исторические аспекты их изучения в России и за рубежом. Обсуждаются фитопатологические и молекулярные методы диагностики возбудителей головневых заболеваний рода *Tilletia*. Показаны ограничения фитопатологической диагностики, связанные с морфологическим сходством телиоспор возбудителей твердой и карликовой головни. Проведен критический анализ развития молекулярных подходов к идентификации – от биохимических методов и анализа консервативных генетических локусов (ITS, IGS и пр.) до методов случайного геномного профилирования (RAPD, ISSR и пр.), MALDI-TOF масс-спектрометрии, изотерической амплификации (LAMP) и высокопроизводительного секвенирования (NGS). Особое внимание уделено проблеме недостаточной специфичности и воспроизводимости многих молекулярных методов, включая SCAR-маркеры. Анализ литературных данных дополнен оригинальными результатами по проращиванию спор *T. caries* и *T. controversa* и апробации SCAR-маркера для идентификации возбудителя карликовой головни пшеницы.

Ключевые слова: пшеница, твердая головня, карликовая головня, *Tilletia caries*, *Tilletia laevis*, *Tilletia controversa*, молекулярные маркеры

Поступила в редакцию: 04.09.2025

Принята к печати: 28.11.2025

Введение

Головнёвые грибы рода *Tilletia* – распространенные и вредоносные патогены пшеницы во всем мире. На мягкой пшенице (*Triticum aestivum* L.) отмечается три вида головни: твердая (возбудители *Tilletia caries* (DC.) Tul. & C. Tul.) и *T. laevis* J.G. Kühn), карликовая (возбудитель *T. controversa* J.G. Kühn) и индийская (возбудитель *T. indica* Mitra) (Каратыгин, 1986). Ниже рассматриваются только три возбудителя, имеющие значение для России.

Твердая головня встречается во всех зонах возделывания пшеницы (Albughobeish, Moosawi Jorf, 2015). В последние годы высокую значимость заболевание приобретает в регионах органического земледелия (Weed et al., 2021). Карликовая головня относится к болезням

регионального значения. В 2019 году вид *T. controversa* включен в Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза как организм, ограниченно распространенный в Российской Федерации (Уварова, Сурина, 2020). Обе болезни снижают урожайность и качество зерна. Индийская головня является объектом внешнего карантина. Заболевание также включено в Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза, как болезнь, отсутствующая на данной территории. Индийская головня зарегистрирована в Афганистане, Индии, Ираке, Иране, Непале, Пакистане, Мексике, Бразилии, и ограниченно распространена в США (штат Аризона) и ЮАР (Скрипка, Мордкович, 2018).

Твердая головня

Твердая головня – одна из древнейших болезней пшеницы и других злаков. Впервые ее описал Tillet в 1755 г. Он показал, что заболевание проявляется вследствие контаминации урожая телиоспорами из пораженных колосьев (Каратыгин, 1986).

Два вида грибов рода *Tilletia* вызывают твердую головню: *T. caries* и *T. laevis* (синоним *T. foetida* (Wallr.) Liro, *T. foetens* (Berk. & M.A. Curtis) Trel.) (<https://www.indexfungorum.org>). Наиболее распространенным является вид *T. caries*. Он встречается повсеместно, где

возделывается пшеница. Ареал *T. laevis* в Российской Федерации ограничен южными регионами. *T. caries* и *T. laevis* близки по биологическим свойствам и характеру вызываемых симптомов. В регионах, где обитают оба вида, возможно одновременное присутствие их соросов на одном растении и даже в одном колосе (Каратыгин, 1986). *T. caries* является карантинным видом для Египта и Мексики, *T. laevis* – для Бразилии (Уварова, Сурина, 2020).

Симптомы твердой головни отмечаются с начала фазы молочной спелости зерна. Высота инфицированных

растений существенно не отличается от высоты здоровых. Зараженные колосья несколько сплюснуты и имеют довольно интенсивную сине-зеленую окраску. При надавливании на зараженные зерновки, находящиеся в фазе молочной спелости, из них выделяется сероватая жидкость с запахом триметиламина (в случае обоих патогенов). По мере созревания колосьев эта окраска постепенно утрачивается. Перед фазой восковой спелости в пораженном колосе вместо зерен образуются «головневые мешочки» с телиоспорами (сорусы гриба) (рис. 1). Они имеют овальную форму и на вершине немного заострены. Длина и ширина сорусов на разных сортах пшеницы варьирует: *T. caries* 4.6–5.7×2.4–2.7 мм, *T. laevis* 5.2–6.8×2.4–2.8 мм (Сторчевой, 1966). К моменту окончательного созревания пораженные колосья остаются прямостоячими, тогда как здоровые под тяжестью часто поникают. Контаминация («заспорение») здорового зерна происходит в момент уборки и обмолота зерна. Головневые мешочки разрушаются и телиоспоры рассеиваются по всей партии зерна (Каратыгин, 1986). При высокой степени заспорения зерна может присутствовать неприятный запах триметиламина, что ограничивает его дальнейшее использование в пищевой промышленности (Pant et al., 2000; Borgen, 2004; Kochanova et al., 2004).

Несмотря на то, что симптомы поражения, вызываемые *T. caries* и *T. laevis*, сходны, возбудители существенно различаются по морфологии телиоспор: у *T. caries* они сетчатые, у *T. laevis* – гладкие (рис. 2а,б). Телиоспоры *T. caries* шаровидные или почти шаровидные, 14–25×12.6–21 мкм, со светло- или темно-коричневой оболочкой с сетчатым утолщением; ячейки преимущественно пятиугольные, от 2.2 до 5.8 мкм, число их (на видимой полусфере) от 32–55, с ребрами (1.4–2.1 мкм высотой и 0.6–0.8 мкм шириной), без ослизняющего слоя (рис. 2а). У отдельных образцов могут отмечаться гиалиновые споры. Телиоспоры *T. laevis* шаровидные, яйцевидные, продолговатые, 13.5–22.5×12.6–18 мкм, со светло-коричневой гладкой оболочкой (1–2 мкм) (рис. 2б) (Ульянищев, 1968).

Заражение пшеницы возбудителями твердой головни происходит с фазы прорастания зерна и до выхода растения из почвы. Гриб внедряется в coleoptиль, локализуясь в основании первого листа. Далее мицелий проникает в точку роста (апекс) и диффузно распространяется по растению, достигая колоса и вызывая характерные симптомы.

В ходе прорастания телиоспоры *T. caries* происходит мейотическое деление ее диплоидного ядра и образуется тетрада гаплоидных ядер (рис. 3а). Они мигрируют в базидию (промицелий), где по мере развития происходит неоднократное митотическое деление (рис. 3б). По мере развития базидии на ней формируются базидиоспоры (первичные споридии), в которые мигрируют гаплоидные ядра (рис. 3в). Число базидиоспор варьирует от 8 до 16. Между ними происходит копуляция с образованием цитоплазматических мостиков (аностомозов) (рис. 3г). В результате формируются двуждерные Н-образные структуры, которые прорастают в дикариотический мицелий (инфекционные гифы) (рис. 3д), заражающий молодые проростки пшеницы в почве (рис. 3е) (Каратыгин, 1986).

Телиоспоры *T. caries* прорастают в широком интервале температуры: от 4 до 25 °С. Оптимальная температура – 16–18 °С. Заражение растений более интенсивно



Рисунок 1. Колосья пшеницы с симптомами твердой головни

Figure 1. Spikes of wheat with symptoms of a common bunt

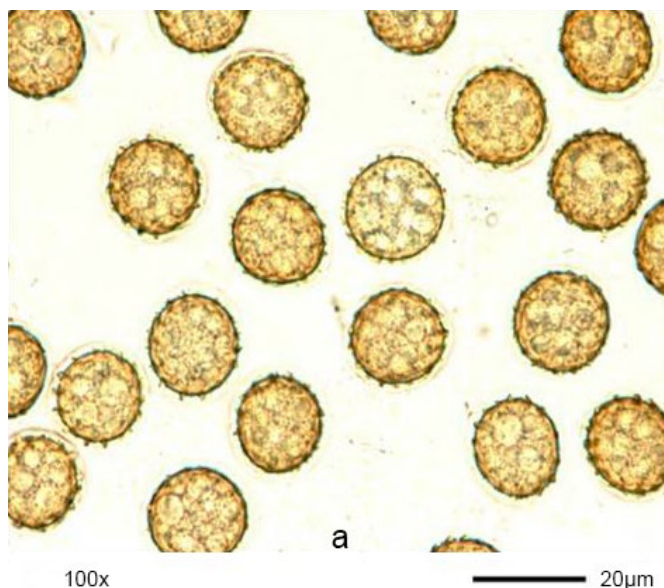


Рисунок 2. Телиоспоры *Tilletia caries* (а), *Tilletia laevis* (б)
Figure 2. Teliospores of *Tilletia caries* (а), *Tilletia laevis* (б)

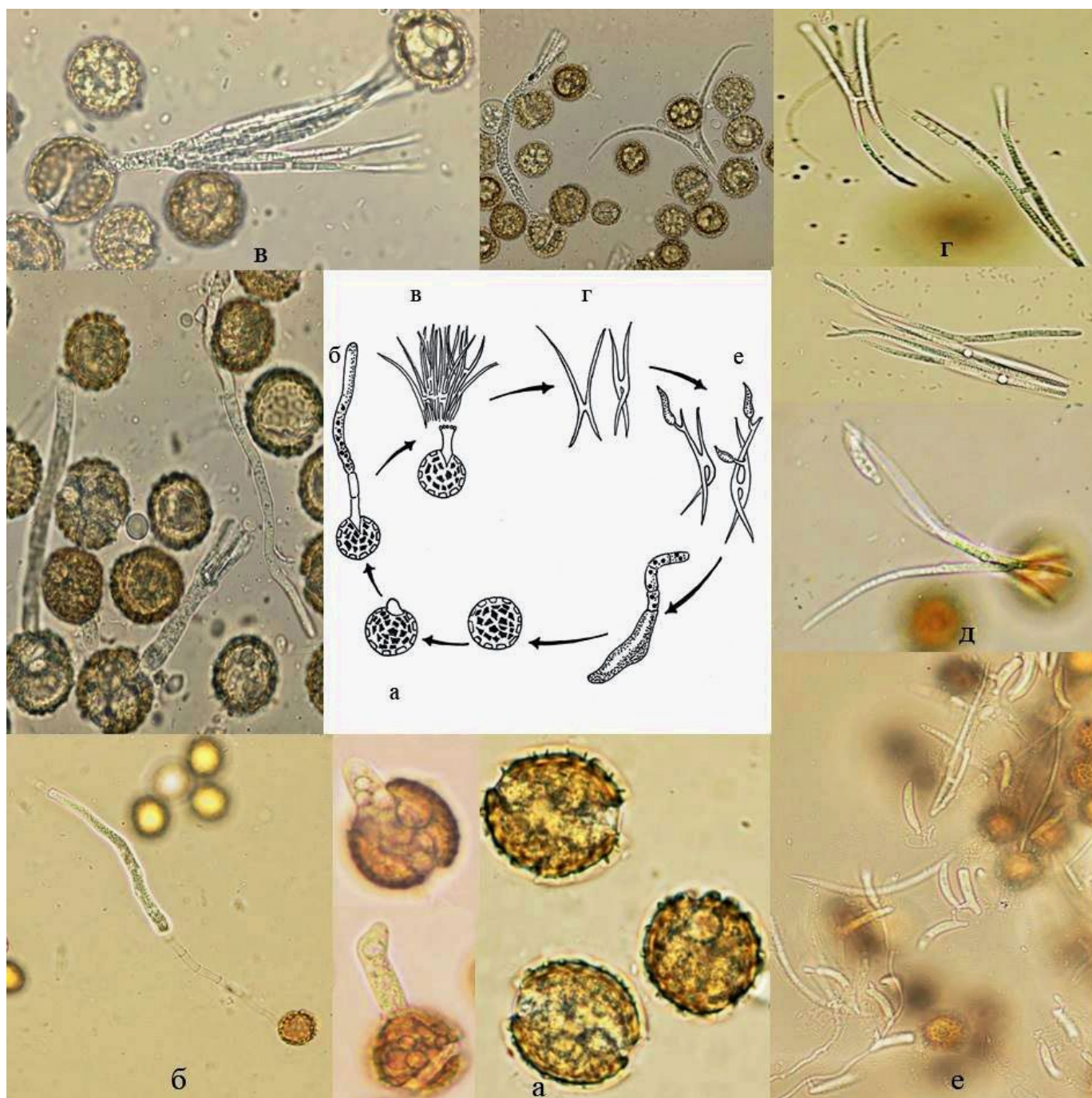


Рисунок 3. Этапы прорастания телиоспор *Tilletia caries*.

а, б – базидии, в – базидия с базидиоспорами, г – копуляция базидиоспор, д – прорастание базидиоспоры, е – инфекционные гифы, заражающие проростки пшеницы в почве

Figure 3. Stages of germination of *Tilletia caries* teliospores.

а, б – basidia, в – basidia with basidiospores, г – basidiospore copulation, д – basidiospore germination, е – infectious hyphae infecting wheat seedlings in the soil

осуществляется при температуре почвы 5–10 °С (Каратыгин, 1986). Озимая пшеница более поздних сроков сева и яровая более ранних сроков инфицируются возбудителями твердой головни сильнее. Глубокая заделка семян также способствуют более сильному поражению растений. Это связано с тем, что в более холодных слоях почвы прорастание семян задерживается, что способствует удлинению периода, подходящего для заражения (Каратыгин, 1986).

Процесс прорастания телиоспор возбудителя твердой головни *T. caries* и влияние на него условий окружающей

среды хорошо освещен в отечественной и зарубежной литературе. Мы также провели подобный эксперимент. Использовали сорусы *T. caries* с пораженных колосьев пшеницы, собранных в Краснодарском крае и Тамбовской области в 2023 г. Сорусы раскладывали в чашки Петри, на дно которых была помещена фильтровальная бумага (3 слоя), смоченная стерильной водой. Чашки инкубировали при трех температурных режимах (4–5 °С, 12–14 °С и 23–24 °С) в условиях освещения и темноты. В течение эксперимента следили за тем, чтобы фильтровальная бумага была влажной, но при этом свободная жидкость в чашке

отсутствовала. В результате не было выявлено различий в скорости прорастания спор из обоих образцов. Через 5–6 дней инкубирования при температуре 12–14 °C они прорастали на 70–80 %, при температуре 4–5 °C – через 12–14 дней. Температура 23–24 °C препятствовала прорастанию (прорастали единичные споры). Освещение не оказывало существенного влияния на данный процесс: споры успешно прорастали как в темноте, так на свету. Прорастание телиоспор во всех вариантах опыта происходило согласно выше представленным этапам (рис. 3).

Вид *T. laevis* в качестве самостоятельного возбудителя твердой головни впервые описан в 1873 г. (Kühn, 1873). Виды *T. laevis* и *T. caries* легко скрещиваются между собой, давая промежуточные по строению экзоспория формы. Выдвигалось предположение, что *T. laevis* своим происхождением тесно связан с твердой пшеницей и происходит из Эфиопии (Проценко, Проценко, 1960), но подтвердить это довольно сложно. В отличие от *T. caries*,

T. laevis, по-видимому, формировался в более теплом климате, чем объясняются некоторые особенности его биологии и географического распространения. Однако способ инфицирования, особенности развития мицелия в тканях, последовательность смены ядерных фаз при прорастании, а также многие экологические характеристики *T. laevis* практически идентичны таковым *T. caries* (Каратыгин, 1986).

С использованием полногеномного секвенирования было показано, что виды *T. caries* и *T. laevis*, существенно различающиеся по орнаментации оболочки телиоспор, характеризуются высоким сходством геномов (Sedaghatjoo et al., 2022; Nguyen et al., 2025). Для них не выявлено генов, позволяющих различать оба этих вида. Реконструкция филогении также свидетельствует об отсутствии у них существенных отличий, из-за чего эти два вида, скорее всего, стоит рассматривать как один (Sedaghatjoo et al., 2022).

Карликовая головня

В отличие от твердой, карликовая головня представляет собой заболевание озимой пшеницы, имеющее региональное значение (Каратыгин, 1986; Trione, 1982). В мировой и отечественной литературе предыдущего столетия представлена информация, что заболевание распространено на более ограниченной территории и встречается между 41 и 53° с. ш. в Европе и между 37 и 48° с. ш. в Северной Америке. В Южной Америке заболевание обнаруживали между 30 и 40° ю. ш. в Аргентине и Уругвае. Регионы распространения *T. controversa* в современный

период, согласно информации, представленной в международной базе данных Европейско-средиземноморской организации по защите растений (EPPO Global Database), несколько шире (рис. 4) (<https://gd.eppo.int/taxon/TILLCO/distribution>) и не имеют четкой широтной привязки. Характерной особенностью считалась приуроченность патогена к возвышенным, предгорным районам культивирования пшеницы (Каратыгин, 1986), хотя и эта закономерность, по всей видимости, не является строгой.

Distribution

Last updated: 2025-05-15

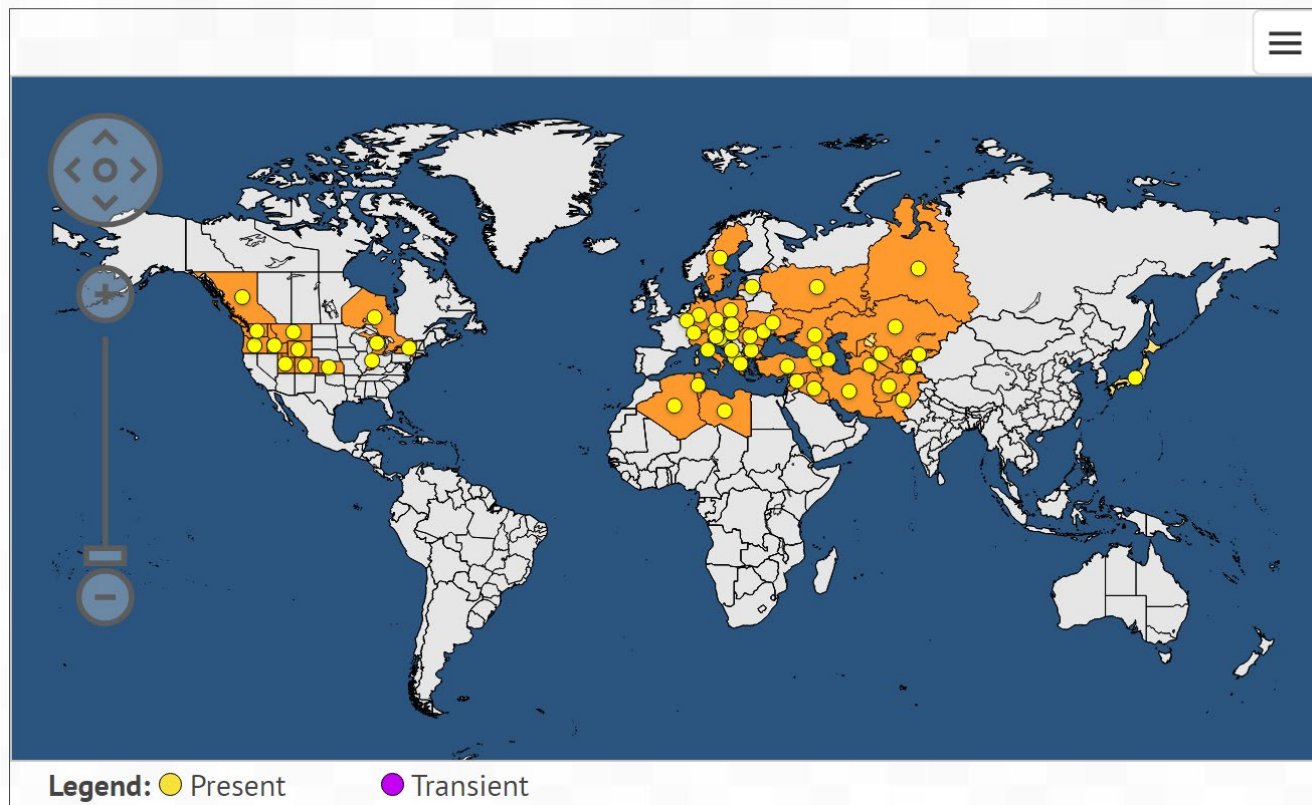


Рисунок 4. Распространение возбудителя карликовой головни пшеницы согласно EPPO Global Database (<https://gd.eppo.int/taxon/TILLCO/distribution>)

Figure 4. Distribution of wheat dwarf blight pathogen according to EPPO Global Database (<https://gd.eppo.int/taxon/TILLCO/distribution>)

В настоящее время возбудитель отнесен к группе карантинных видов для Евразийского экономического союза, Албании, Азербайджана, Бахрейна, Бразилии, Египта, Израиля, Канады, Китая, Корейской Народно-Демократической Республики, Марокко, Мексики, Мозамбика, Мадагаскара, Монголии, Новой Зеландии, Омана, Парагвая, Перу, Филиппин, Чили, Шри-Ланка и Южно-Африканской Республики (Уварова, Сурина, 2020).

Гриб *T. controversa*, который в настоящее время считается возбудителем карликовой головни, был впервые описан Ю. Кюном в 1874 году в Германии на пырее. В описании вида у Кюна используется эпитет «*contraversa*». С 1960-х годов преобладает написание с буквой «о». Сопоставление этого вида, обнаруженного на сорном растении в XIX веке, с заболеванием, найденном в начале XX века на озимой пшенице, сопряжено с долгой историей. В зарубежной литературе хронология этих исследований отражена следующим образом. По одной из версий карликовая головня, как отдельное заболевание, обратила на себя внимание в 1935 году в США (Young, 1935). До середины XX века возбудителя карликовой головни относили к специализированной форме, разновидности или определенным расам *T. caries* (Holton, 1941; Holton, Rodenhiser, 1942). Такое мнение подкреплялось тем фактом (или предположением), что он способен формировать гибриды с *T. caries* и *T. laevis* (Holton, 1941). Borning (1954) обнаружил переходные формы между *T. controversa* и *T. caries* в естественных условиях. Промежуточные формы имели сходные с обоими родительскими видами морфологические признаки телиоспор, что усложняло их идентификацию.

Трудности, связанные с размножением патогена в лабораторных условиях, не позволяли получить достаточное количество инфекционного материала для опытов, что значительно тормозило исследования. Проращивание спор *T. controversa* долгое время не было результативным, поскольку для этого требуются нестандартные условия. Впервые споры возбудителя карликовой головни удалось прорастить в конце 1940-х годов (Lowther, 1948). Тогда было показано, что оптимальной температурой для прорастания *T. controversa* является 5 °C, причём начало прорастания приходится на конец пятой недели. В других опытах было продемонстрировано, что необходимым условием также является наличие освещения (Gassner, Niemann, 1954).

Накопленные данные по морфологии и физиологии прорастания телиоспор, новые сведения относительно растений-хозяев, а также общая картина заболевания приводили к попыткам рассмотрения возбудителя карликовой головни в качестве нового вида (Wagner, 1948). Так Fischer (1952) установил морфологическую обособленность патогена от *T. caries* и описал его как новый вид – *T. brevifaciens* G.W. Fisch. Переломный момент в понимании этиологии связан с работой Connors (1954), который указал, что предыдущие авторы, сосредоточившись на отличиях спор возбудителя карликовой головни от *T. caries*, не учли их сходства со спорами *T. controversa*. Благодаря этому исследованию утвердилось мнение, что возбудитель карликовой головни – *Tilletia controversa* Kühn. Одновременно было высказано предположение, что первое заражение пшеницы карликовой головней могло произойти от пырея (*Agropyron* spp.) в горных районах Европы, и впоследствии

больные семена были занесены в разные регионы, где выращивают пшеницу. Другой взгляд на вопрос происхождения патогена высказал Riehm (1954), предположив, что *T. controversa* возник относительно недавно как мутант *T. caries* в среднеазиатском центре происхождения пшеницы (и, соответственно, центре биоразнообразия паразитирующих на ней патогенов), поскольку он встречается в восточной Турции, Иране и северном Пакистане. Следовательно, возбудители обоих видов *Tilletia* за длительный период сопряженной эволюции с растением-хозяином претерпели существенные изменения (Trione, 1982).

Значимость карликовой головни на пшенице впервые была обозначена в начале 1930-х годов в США (Айдахо, Монтана, Нью-Йорк, Вашингтон) и Канаде (Британская Колумбия) (Young, 1935; Connors, 1954; Fischer, Tyler, 1952). Широкое распространение этого заболевания на Североамериканском континенте обратило внимание к болезни в Европе и других частях мира. С 1940-х годов карликовая головня фиксируется в Германии, Италии и Болгарии (Wagner, 1948; Todorova, 1958), с 1950-х – в Швейцарии, Австрии, Румынии и Венгрии (Săvulescu, 1957). О единичных случаях проявления карликовой головни в этот период сообщается в Аргентине и Уругвае (Lindquist et al., 1954). Однако изучение гербарных сборов позволило констатировать существование *T. controversa* гораздо раньше обозначенных дат. По данным Trione (1982) для Старого Света были найдены образцы, собранные на территории современных Чехии и Словакии, датируемые 1847 г, а также Германии (1858), Австрии (1884), Ирака (1908), образцы для Нового Света из США (Нью-Йорк (1860), Мичиган (1809), Индиана (1917), Калифорния (1917), Юта (1918), Орегон (1921)) и Аргентины (1915).

Наращение значимости новой болезни предопределило более детальное изучение ее симптоматики и биологии. Изучение карликовой головни в Германии (в Баварии) показало, что пораженные растения озимой пшеницы, имеют карликовость и пышные побеги (кущение). Растение может быть поражено полностью или частично (только боковые побеги). Головневые мешочки более твердые, чем у возбудителя твердой головни; при надавливании они распадаются на мелкие фрагменты. Телиоспоры имеют четко выраженную сетчатость (Wagner, 1948). Наряду с данными признаками также отмечен специфический запах сорусов с телиоспорами, сходный с запахом, возникающим при развитии твердой головни. В ряде работ показано, что карликовость растений – нестабильный симптоматический признак. Процент укороченных растений может меняться в зависимости от года, местности, времени посева и общего заsporения участка. У растений озимой пшеницы поражаются преимущественно побеги узлов кушения, образующиеся несколько позднее, чем главные стебли. Обусловлено это тем, что заражение последних происходит медленнее, чем их рост (Săvulescu, 1957; Кечек, 1953; Сторчевой, 1962).

В 1950-е годы в Швейцарии были проведены опыты для определения физиологической специализации возбудителя карликовой головни пшеницы (Kobel, 1956). Образцы мягкой пшеницы и пырея были перекрестно инокулированы штаммами *T. controversa*, полученными с этих растений. При инокуляции пырея телиоспорами, полученными с пшеницы, симптомов болезни не было

обнаружено. Инокуляция пшеницы спорами с пырея была более успешной. На основании полученных результатов сделано предположение о существовании специализированных форм внутри вида *T. controversa*.

В 1970-х годах карликовая головня стала причиной ограничения экспорта зерна из США в Китай, поскольку огромные партии были заспорены *T. controversa*. При этом карликовая головня в США встречалась локально только в посевах пшеницы в северо-западных штатах. Было сделано предположение, что заспорение здорового зерна из других регионов, где карликовая головня отсутствовала, произошло из-за использования загрязненных спорами *T. controversa* комбайнов для уборки и транспорта для перевозки (Trione, 1982).

В 1980–1990-е годы высокую степень распространения карликовой головни отмечали в восточных районах Словакии (Paulech et al., 1993). Потери урожая варьировали от 30% до 95% (Kochanová et al., 2004). В 2002 г. 1058 образцов зерна пшеницы, выращиваемых в различных местах Чешской Республики, были проанализированы на наличие спор видов *Tilletia*. Исследование показало широкое распространение видов *T. caries* и *T. controversa* во всех образцах, причем *T. controversa* встречался значимо чаще (Váňová et al., 2006). Это предопределило усиление внимания к изучению данного патогена и совершенствованию методов его диагностики (Kochanová et al., 2006).

С середины 2010-х гг. отмечается расширение зоны распространения карликовой головни в Германии. Ранее заболевание отмечали преимущественно в южных землях, где широко используется органическое земледелие. В 2016–2017 гг. был проведен обширный мониторинг посевов озимой пшеницы, в результате которого было изучено 1302 репрезентативных образца зерна. Анализ показал наличие заспорения образцов зерна *T. controversa* в северной и центральной части страны, однако наблюдаемый уровень заражения был крайне низким (<0.5 спор/зерно). Для 9 образцов (0.7%) авторы не смогли сделать однозначных выводов о наличии патогена. Присутствие спор патогена в образцах из зон, до этого считавшихся нетипичными для развития карликовой головни, вероятно, обусловлено одним из следующих факторов: недостаточная эффективность протравливания семян, занос инфекции с соседних полей, где практикуется органическое земледелие, либо распространение через загрязненную сельскохозяйственную технику и транспорт (Rudloff et al., 2020). Также такое распространение может говорить об ошибочности мнения о строгой приуроченности карликовой головни к предгорным районам.

В 2012–2013 гг. были проведены маршрутные обследования пшеницы в Тернопольской и Хмельницкой областях Украины. Распространение карликовой головни здесь оценивалось как 10–15% (Ретьман и др., 2014). Последующий анализ (2017–2020 гг.) заспоренности образцов озимой пшеницы грибами р. *Tilletia* в различных почвенно-климатических зонах Украины показал доминирование вида *T. controversa*. Частота его в 2017–2019 гг. составляла 77.1–87.5%. В 2020 г. преобладал вид *T. caries*; *T. laevis* встречался эпизодически (Шевчук и др., 2020).

В 2006 г. карликовая головня на озимой пшенице впервые обнаружена в Латвии (Priekule, 2007). В 2022 г. симптомы карликовой головни впервые отмечены в Пакистане

на яровой пшенице сорта Glaxy-13 (Muhae-Ud-Din et al., 2024).

Карликовая головня широко распространена в Японии в регионе Хоккайдо, где пшеница широко выращивается в основном на возвышенных участках. В этом же регионе активно возделываются рожь и кормовые злаки. Для оценки потенциальной возможности передачи *T. controversa* от данных культур к мягкой пшенице была изучена специализация разных изолятов гриба. Инокулировали кормовые злаки (*Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Phalaris arundinacea* и *Phleum pratense*), рожь (*Secale cereale*) и тритикале (*Triticosecale rimpaui*) телиоспорами возбудителя, полученными с мягкой пшеницы. При инокуляции злаковых трав симптомов поражения не выявлено, а на ржи и тритикале отмечена слабая патогенность. Авторы предположили, что выращиваемые травы не являются естественными резервуарами *T. controversa* для мягкой пшеницы (Okamoto et al., 2023). Но стоит отметить, что исследователями не были проведены заражения в обратном направлении, и не были поставлены опыты на пырее.

Отдельного описания заслуживает история изучения карликовой головни пшеницы и её возбудителя в России. Первое сообщение о поражении озимой пшеницы грибом *T. controversa* в б. Российской империи принадлежит А.А. Ячевскому и относится к 1912 г., то есть за два десятилетия до того, как на карликовую головню обратили внимание в других странах. В Ежегоднике сведений о болезнях и повреждениях культурных и дикорастущих полезных растений за 1911–1912 гг. Артур Артурович писал: «В Винницком уезде Подольской губернии в имении Слободка обнаружен в отчетном году М. Добровольским третий вид мокрой головни *T. controversa* Kühn дотоле еще неизвестной на пшенице. По общему виду и характеру повреждения этот вид не отличается от двух предыдущих (*T. caries* и *T. laevis*) и может быть узан лишь при помощи микроскопа. Он уже давно известен (Kühn, 1874) на пырее *Ag. repens* L., вероятно, перешел от этого растения на пшеницу». В журнале помещен микроснимок телиоспор головни, отличающийся по морфологическим признакам от *T. caries* (рис. 5а). В гербарии Всероссийского института защиты растений имеются образцы этого периода (LEP 46366, 46397) (рис. 5б). Интересно, что в качестве возбудителя А.А. Ячевским сразу был назван *T. controversa*, за 42 года до публикации Connors (1954).

Второе сообщение о *T. controversa* было сделано А. Фокиным в 1924 г. в статье «Болезни и повреждения культурных растений, наблюдающихся в Вятской губернии в 1923 году», опубликованной в журнале «Вятская жизнь». Автор пишет, что был найден один колос пшеницы, пораженный этим видом головни. Но в дальнейшем Мурашкинский (1937) подверг сомнению правильность этого определения (Сторчевой, 1962).

Отсутствие достаточных сведений для диагностики карликовой головни затрудняло своевременное ее выявление. В 1947 г. Н.А. Кечек сообщает об обнаружении озимой пшеницы, пораженной особой формой твердой головни, вызывающей карликовость растений в ряде районов Армении (Сторчевой, 1962). В Ставропольском крае головню на пшенице с признаками карликовости замечал селекционер С.Г. Сыроватский, а в 1946 г. А.Л. Сторчевой, но трудности в разделении видов *T. caries* и *T. controversa*



Рисунок 5. «Ежегодник сведений о болезнях и повреждениях культурных и дикорастущих полезных растений» за 1911–1912 гг. с первым упоминанием о поражении озимой пшеницы грибом *Tilletia controversa* в б. Российской империи (а) и гербарный образец *Tilletia controversa* этого периода (б)

Figure 5. «Yearbook of information on diseases and damages of cultivated and wild useful plants» for 1911–1912 with the first mentioning of winter wheat affected by the fungus *Tilletia controversa* in Russian Empire (a) and the herbarium specimen of *Tilletia controversa* of this period (b)

по симптоматическим признакам, привели к тому, что заболевание долгое время принималось за твердую головню. В отечественных определителях болезней того времени (Доброзракова и др., 1956) карликовая головня называлась крупноспоровой твердой головней пшеницы (Сторчевой, 1962).

По данным отечественных исследователей в 1930–1960-е гг. в б. СССР карликовая головня была обнаружена на широком круге растений-хозяев – озимая пшеница, озимая рожь, озимый ячмень и дикие виды *Hordeum*, различные виды пырея, колосняк, костер, плевел, овсяница, ежа, лисохвост, полевица, райграсс и другие злаки (Гутнер, 1941; Мурашкинский, 1937; Пидопличко, 1953; Ульянищев, 1952; Лавров, 1934; Хохряков, Захарова, 1961). В 1939–1940 гг. В.И. Ульянищев (1952) провёл успешное заражение мягкой и персидской пшеницы телеспорами *T. controversa* с пырея (Русаков, 1959).

Реальная проблема с карликовой головней в России возникла в 1957 году в Ставропольском крае, когда пораженность отдельных посевов превысила 50% (Русаков, 1959; Сторчевой, 1966). В июле 1959 г. в Ставрополе состоялось Всесоюзное совещание по карликовой головне, резолюцией которого была необходимость проведения массовых обследований пшеницы с целью выявления очагов заболевания (Хохряков, Сторчевой, 1961). В ходе широкомасштабного мониторинга в последующие годы поражение озимой пшеницы карликовой головней было отмечено в Карачаево-Черкессии, Чечено-Ингушетии, Молдавии, Украине, Казахстане, Азербайджане и Армении (Захарова, 1963; Хохряков, Сторчевой, 1961; Сторчевой, 1962; Муталиева, Илюхин, 1973; Кечек, Варданян, 1970; Агарков, 1961; Исмаилов, 1962). В 1970-е годы заболевание появилось и стало прогрессировать в Киргизии (Доценко и др., 1979; Кошеляева, 1992).

Обширный мониторинг показал, что карликовая головня преимущественно проявляется на возвышенностях на высоте 200–1000 м над уровнем моря, больше на сухих и плотных почвах, в зонах с резко континентальным, сухим климатом. На полях она развивается очагами, чаще по

краям поля, у дорог, лесополос, при мелкой заделке семян в почву (Хохряков, 1960). Отмечено, что признак карликовости не является стабильным (высота сильно пораженных растений варьировала от 20 до 50 см) (Хохряков, Захарова, 1961).

В ежегодниках «Обзор распространения главнейших массовых вредителей и болезней сельскохозяйственных культур и прогноз их появления», публикуемых ВИЗР, информация об обнаружении карликовой головни в посевах озимой пшеницы б. СССР датируется 1959–1964 гг. В последующий период отмечена депрессия в развитии болезни (Распространение..., 1967), либо ее эпизодическое проявление. Преимущественно болезнь отмечали в предгорных районах Северного Кавказа (Репухова, 2005; Лукашина, Остапенко, 2015). В 2000–2008 гг. заболевание выявляли на отдельных посевах, где его распространение варьировало от 5 до 10% (Санин и др., 2010). Ограниченный ареал распространения болезни и ее эпизодичность впоследствии снизили внимание к ней и её возбудителю.

Усиление внимания к карликовой головне в России отмечается с 2020 г., когда ее стали находить в нетипичных для нее регионах (Карликовая головня пшеницы... (2020), Карликовая головня (2025)). В 2023 г. заспорение карликовой головней отмечено в зерне яровой пшеницы сорта Дарья, импортируемого из Беларуси (Карликовая головня в белорусских семенах пшеницы... (2023)). Заспорение карликовой головней также было обнаружен в семенах яровой пшеницы сорта Гранни, экспортируемого из Австрии и Чехии (Россия запретила ввоз... (2023)).

Предполагается, что отказ от протравителей в связи с переходом на органическое земледелие может провоцировать развитие головневых болезней, в том числе и карликовой головни. Органическое земледелие в России активно развивается, и пшеница является одной из культур, выращиваемых с соблюдением этих принципов. Анализ информации по регионам производства органической пшеницы в России, представленной в Интернет-ресурсах, показал его широкую географию (Краснодарский и Ставропольский края, Ростовская, Тульская, Орловская, Воронежская

и Пермская обл., Алтайский край и др.). Сопоставление этих зон с предполагаемым ареалом распространения карликовой головни в России указывает на потенциальную угрозу данного заболевания для пшеницы, выращиваемой в Северо-Кавказском регионе. Неординарность ситуации с карликовой головней определили необходимость проведения более пристального мониторинга посевов пшеницы (Шутко, 2024).

Для современной диагностики классическим симптомом карликовой головни считается отставание в росте инфицированных растений и их сильное кущение. Однако, как уже дважды отмечалось выше, данная симптоматика не является стабильной и зависит от сорта пшеницы, внешних условий и штамма *T. controversa* (Хохряков, Захарова, 1961). Соотношение высоты здоровых и пораженных карликовой головней стеблей было изучено Сторчевым (1966). Измерение стеблей сорта Новоукраинка 83 показало, что у здоровых растений они имели высоту 101.5 см, у частично пораженных – 92.9 см, у сильно пораженных – 42.1 см. При сильном поражении растений

колосья инфицированных растений могут оставаться в пазухе верхнего листа, или быть наполовину прикрытыми. Вследствие увеличения числа чешуй колоски могут иметь ветвистый вид (рис. 6а) (Захарова, 1963; Каратыгин, 1986). В период молочной спелости растения-хозяина головневые мешочки *T. controversa* имеют темно-зеленую окраску, а к моменту созревания – темно-коричневую или бурую. Споровая масса обладает запахом триметиламина (Захарова, 1963).

Характерной для карликовой головни считается форма сорусов и их размер. Они шаровидные или широкоэллипсоидальные, прикрытые перикарпом (рис. 6а). На их вершине очень часто сохраняются отмершие рыльца в виде двух нитевидных придатков (рис. 6б). Длина и ширина сорусов *T. controversa* на разных сортах пшеницы также может существенно варьировать: 2.1–3.7×2.1–2.5 мм (Сторчевой, 1966) и перекрываться с размерами сорусов *T. caries* (рис. 6в).



Рисунок 6. Колосья с симптомами карликовой головни и сорусы.

а – колосья, пораженные карликовой головней; б – сорусы *Tilletia controversa*, в – варьирование размеров сорусов *Tilletia controversa* и *Tilletia caries*

Figure 6. Spikes with symptoms of dwarf bunt and sori.

а – spikes affected by dwarf bunt; б – sori of *Tilletia controversa*, в – variation of sori sizes of *Tilletia controversa* and *Tilletia caries*

Имеются различия сорусов *T. controversa* и *T. caries* по их способности адсорбировать влагу. При погружении в воду головневых мешочков карликовой головни оболочка (перикарп) лопается через 3–4 минуты и споры выходят из них, тогда как у твердой головни этот процесс более длительный (несколько часов) (Сторчевой, 1966) (рис. 7). Данный подход в 1960–1970-е гг. был предложен как вспомогательный для диагностики видов данных возбудителей.

Размер телиоспор *T. controversa* варьирует от 17 до 25 мкм. Телиоспоры *T. controversa* отличаются от телиоспор *T. caries* более высокими (1.5–4 мкм) и широкими (до 5 мкм) многоугольными ячейками на сетчатом экзоспории, а также гелеобразной прозрачной оболочкой, обволакивающей споры 1.5–5.5 мкм толщиной (рис. 8). Степень развития гелеобразной оболочки во многом зависит от экологических факторов. Ячейки крупные, правильно многоугольные, 1.5–3 мкм высотой и 3–5 мкм шириной. Среди зрелых спор довольно встречаются часто гиалиновые, бесцветные споры с гладкой, реже сетчатой поверхностью. Их количество достигает 4–9%. Они шаровидные, 9–22 мкм в диаметре, оболочка бесцветная или

от бледно-зеленоватой до буроватой, окруженная иногда желатиновым слоем 2–4 мкм толщиной (Сторчевой, 1966, Каратыгин, 1986; Азбукина, Каратыгин, 1995).

Биологические особенности возбудителя карликовой головни пшеницы существенно отличаются от таковых у возбудителя твердой головни. Заражение *T. controversa* осуществляется спорами, находящимися на поверхности почвы в период всходов и кущения озимой пшеницы. Телиоспоры *T. controversa* прорастают на свету в течение 25–50 суток (в зависимости от окружающих условий) в диапазоне температур от 0 до 10 °С. Оптимальной является температура 3–5 °С. Периоды с неблагоприятными температурами (включая и температуры ниже 0 °С) тормозят процессы прорастания спор, но не влияют на их жизнеспособность или жизнеспособность споридий. Помимо температуры на способность спор к прорастанию оказывает влияние влажность почв (Каратыгин, 1986).

М.Н. Воронин (1961) в своей монографии «К познанию головневых грибов» отмечал, что «Для всех грибов в целом, а для головневых прежде всего, одностороннее морфологическое описание, даже довольно обстоятельное, недостаточно, чтобы правильно определить головневый гриб и безошибочно отличить его от ближайших сородичей... Знание особенностей процесса прорастания спор очень важно для систематики головневых грибов». Особую актуальность это представляет для *T. controversa*, морфологические и симптоматические признаки которой имеют некоторое сходство с *T. caries*. Условия прорастания спор возбудителя карликовой головни и влияние на этот процесс различных факторов широко изучалось в 1960-х годах в ВИЗР и других учреждениях б. СССР для совершенствования методов лабораторной диагностики карликовой головни (Захарова, 1963; Мещерякова, 1968).

Эксперименты по проращиванию телиоспор *T. controversa* были проведены и в наших исследованиях. Использовали инфекционный материал (сорусы *T. controversa*), собранный на Северном Кавказе с мягкой пшеницы. Сорусы *T. controversa* раскладывали в чашки Петри на увлажненную фильтровальную бумагу и инкубировали в темноте и на свету в климатических камерах (MLR-352H, Climate chamber, Panasonic) при следующих температурных режимах: 20–22 °С, 12–14 °С и 4–5 °С. Прорастание телиоспор было отмечено спустя 45 дней исключительно в условиях освещения при температуре 4–5 °С. Этапы прорастания показаны на рисунке 9. Следует отметить «растянутость» процесса прорастания у *T. controversa* по сравнению с *T. caries*, прорастание которого заканчивалось через 10–14 дней. Телиоспоры *T. controversa* прорастали постепенно и данный процесс длился более 1.5 месяцев с начала прорастания.

Таким образом, имеются существенные различия в скорости и условиях прорастания телиоспор *T. controversa* и *T. caries*, что наряду с морфологическими признаками телиоспор, может быть использовано для определения этих видов. Однако проведение проращивания возможно только при наличии сорусов патогена. Длительность процесса проращивания телиоспор затрудняет использование данного подхода в массовой практике и экспресс-диагностике.

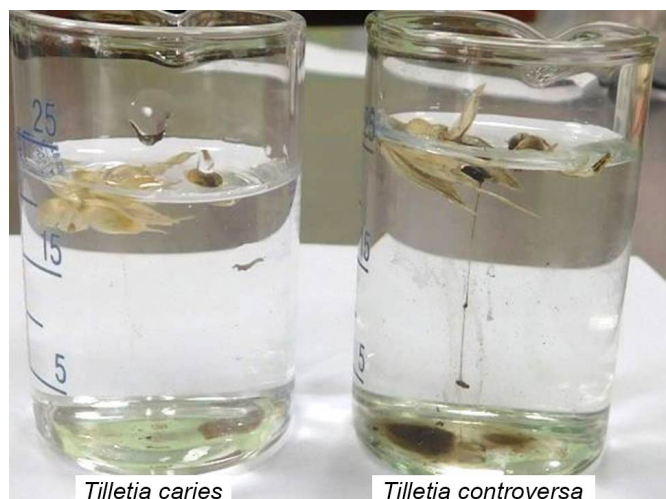


Рисунок 7. Особенности осаждения телиоспор из сорусов *Tilletia caries* и *Tilletia controversa* в воде
Figure 7. The settling of teliospores is checked by placing sori of *Tilletia caries* and *Tilletia controversa* in water

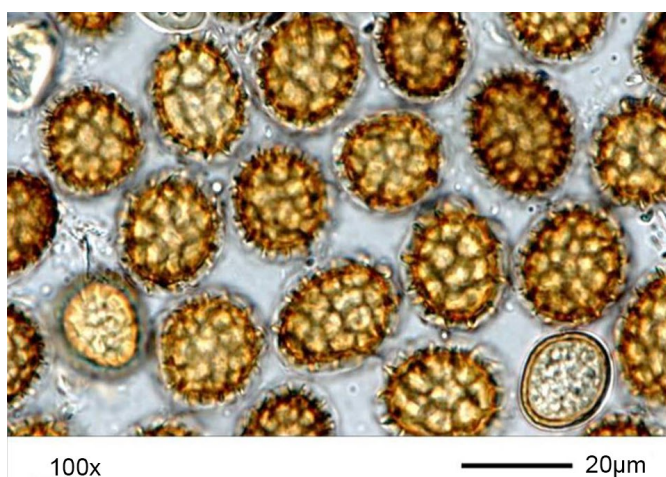


Рисунок 8. Телиоспоры *Tilletia controversa*
Figure 8. Teliospores of *Tilletia controversa*



Рисунок 9. Этапы прорастания телиоспор *Tilletia controversa*.

а – колос с сорусами *T. controversa*; б – телиоспора, в – прорастание телиоспоры в базидию с базидиоспорами; г – одноядерные гифы (неинфекционные); д – копуляция базидиоспор с образованием анастомозов; е – двуядерная инфекционная гифа, заражающая проростки пшеницы

Figure 9. Stages of germination of *Tilletia controversa* teliospores.

а – spike with *T. controversa* sori; б – teliospore, в – germination of teliospore into basidia with basidiospores; г – mononuclear hyphae (nonparasitic); д – copulation of basidiospores with formation of anastomoses; е – binuclear parasitic hyphae infecting wheat seedlings

Диагностика возбудителей головневых заболеваний пшеницы из рода *Tilletia*

Современная диагностика возбудителей головневых заболеваний рода *Tilletia* проводится с использованием традиционных фитопатологических и молекулярных методов. Лабораторная диагностика включает визуальную оценку представленного материала (колосьев, партий зерна) на предмет наличия инфекционных структур (сорусов) и микроскопирование спор для определения вида возбудителя. Общепринятая фитопатологическая экспертиза (ГОСТ 12044-93 «Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения зараженности болезнями») включает поверхностный смыв с анализируемой пробы зерна и ее последующее центрифугирование. Микроскопирование осадка позволяет определить видовой состав фитопатогенного комплекса, в том числе и телиоспор возбудителей головни.

Ограничением данного метода диагностики является определенное морфологическое сходство телиоспор у возбудителей твердой и карликовой головни. Это определило

усиленное внимание к разработке молекулярных методов диагностики. Большое количество современных исследований, связанных с карликовой головней, посвящено именно этой проблеме.

Поиск отличий *T. controversa* от других представителей рода *Tilletia* стимулировал развитие различных молекулярных подходов, способных обеспечить надежную дифференциацию патогенов. В ряде работ предпринимались попытки выделить стабильные биохимические маркеры, позволяющие дифференцировать телиоспоры *T. controversa* и родственные виды. Banowetz et al. (1984) разрабатывали моноклональные антитела к телиоспорам *T. controversa*, однако эти антитела проявили перекрёстную активность с *T. caries*. Анализ белковых экстрактов с использованием SDS-электрофореза, проведённый Weber и Schauz (1985), показал наличие 65-кДа полипептида в экстрактах *T. controversa*, отсутствующего у *T. tritici*. Kawchuk et al. (1988) применили двухмерный электрофорез

для сравнения фенол-растворимых полипептидов между *T. tritici*, *T. controversa* и *T. laevis*, но не выявили устойчивых видоспецифичных различий и выдвинули гипотезу о том, что эти возбудители представляют собой разновидности одного вида. Banowetz и Doss (1994) обнаружили полипептид массой 116 кДа, характерный исключительно для *T. controversa*, однако, не смогли подтвердить результаты, полученные ранее Weber и Schauz (1985). Несмотря на отдельные положительные результаты, биохимические методы, основанные на белковом профилировании телиоспор, не обеспечили стабильной и воспроизводимой диагностики на видовом уровне. И в дальнейшем, несмотря на многочисленные попытки разработки иммунологических тестов для видоспецифичной диагностики трёх видов *Tilletia*, ни один из подходов не обеспечил полной специфичности (Eibel et al., 2005; Gao et al., 2015). Более современные протеомные методы для относительной и абсолютной количественной оценки белков (iTRAQ) были применены Li et al. (2018) для сравнительного анализа протеомов *T. controversa*, *T. caries* и *T. laevis*. Эта технология позволила оценить относительное содержание видоспецифичных белков и выявить дифференцирующие молекулярные признаки. Метод MALDI-TOF масс-спектрометрии доказал свою эффективность для разделения *T. controversa* и двух возбудителей твердой головни, основываясь на прямом анализе телиоспор, однако не позволил надёжно дифференцировать *T. caries* и *T. laevis* (Forster et al., 2022). Следует отметить, что данный метод является достаточно дорогостоящим и не всегда доступен для широкого применения в рутинной диагностике.

Внутренние транскрибируемые спейсеры (ITS) рДНК широко применяются для таксономической идентификации грибов, однако их информативность в пределах рода *Tilletia* оказалась ограничена из-за низкой межвидовой вариабельности. В частности, анализ полиморфизма длин рестрикционных фрагментов (RFLP) ITS2, полученного с праймерами ITS3/ITS4, не позволил различить *T. controversa*, *T. caries* и *T. laevis* (Shi et al., 1996). Позднее было показано, что данный участок рДНК является высококонсервативным у *T. tritici*, *T. laevis*, *T. controversa* и *T. bromi*, что делает создание надёжных видоспецифичных праймеров на основе ITS2 невозможным (Josefsen, Christiansen 2002). Попытка использовать регион ITS1 предпринята Kochanová et al. (2004), на который были разработаны праймеры, обладающие групповой специфичностью к *T. caries* и *T. controversa*, однако эти праймеры не обеспечивали дифференциации видов. В распоряжении авторского коллектива имелся скромный набор референсных последовательностей и объектов для тестирования, также они не сообщают, каковы результаты использования праймеров в отношении ДНК *T. laevis*. При тестировании данных праймеров *in silico* в сервисе Primer-blast выясняется, что они обладают более широкой специфичностью, чем предполагали авторы, и амплифицируют широкий круг видов из рода *Tilletia*.

Впоследствии стало понятно, что другие традиционные таксономические локусы (IGS, *LSU*, *RPB2*, *TEF1α*), несмотря на широкое применение в систематике грибов, не обеспечивают достаточной разрешающей способности для разделения близкородственных видов *Tilletia* (Mulholland, McEwan, 2000; McNeil et al, 2004; Eibel et al,

2005; Castlebury et al, 2005; Liang, 2006; Carris et al, 2007; Zouhar, 2010; Sedaghatjoo, 2022).

Параллельно развивались методы, основанные на случайном геномном профилировании, позволяющие охватить более широкий спектр полиморфных участков без необходимости предварительного знания их последовательностей. Среди таких подходов — RAPD (Shi et al., 1996; Pimentel, 2000), AFLP (Liu et al., 2009), REP-PCR (McDonald et al., 2000; Zapunski et al., 2011), RM-PCR (Yuan et al., 2009) и другие. Некоторые из них являлись довольно многообещающими. В рамках развития подходов к созданию специфичных молекулярных маркеров особый интерес представляет серия работ Gao et al. (2010, 2011, 2014), в которых был применён ISSR-анализ для выделения фрагментов ДНК, уникальных для *T. controversa*. Эти фрагменты были секвенированы и преобразованы в SCAR-маркеры (Sequence Characterized Amplified Region), для которых авторы разработали наборы видоспецифичных праймеров, успешно использованных в конвенционной и количественной ПЦР. В ходе наших исследований мы протестировали праймеры TCKSF2 /TCKSR2 (Gao et al., 2011). Данные праймеры изначально были апробированные авторами на изолятах *T. controversa* и *T. caries*, полученных в основном из США (по одному штамму каждого вида было также из Чехии) и штаммах *T. foetida* из Чехии и Китая. Все протестированные изоляты были выделены с пшеницы. Нами апробация этих праймеров была выполнена на образцах спор *Tilletia* sp. из коллекции гербария LEP ВИЗР. Проанализировали 189 образцов: *T. controversa* (85 образцов с разных видов-хозяев), *T. caries* (86), *T. hordei* (10), *T. elimicola* (2), *T. elimy* (2), *T. secalis* (1), *T. decipiens* (2), *T. triticoides* (1). Наличие положительного продукта амплификации размером 496 п.н. наблюдали только у образцов *T. controversa*, собранных на мягкой пшенице (*T. aestivum*). При амплификации ДНК из других растений-хозяев, в том числе ДНК из типового образца *T. controversa* (*Tritici repentis*, Германия, 1874 г., J.Kühn) ампликон отсутствовал. Это может указывать на то, что виды, ранее определенные как *T. controversa*, на мягкой пшенице и других злаках генетически различаются (возможно, относятся к разным подвидам или видам) и рекомендованные праймеры могут быть применены для идентификации образцов *T. controversa*, собранных только с мягкой пшеницы.

Совсем недавно были сделаны сообщения о том, что получены уникальные SCAR-маркеры на базе ISSR для уже трех видов (*T. controversa*, *T. caries* и *T. laevis*), а сконструированные на их основе праймеры адаптированы для цифрового ПЦР (Xu et al., 2020; Liu et al., 2020, Ren et al, 2022). Это несколько противоречит современным геномным исследованиям данной группы, согласно которым *T. caries* и *T. laevis* не имеют значимых и статистически подтвержденных различий. Тем не менее, такие исследования подтверждают статус *T. controversa* (по крайней мере, штаммов с мягкой пшеницы) как отдельного, хорошо отличимого вида (Sedaghatjoo et al., 2022; Nguyen et al., 2025). Применение высокопроизводительного секвенирования на основе анализа 21 геномной последовательности шести видов *Tilletia* spp. позволило идентифицировать уникальные участки ДНК, использованные для разработки видоспецифичных праймеров для LAMP-диагностики

T. controversa (Sedaghatjoo et al., 2021). Но даже в этом случае два образца *T. secalis* и *T. trautii* из референсной коллекции давали ложноположительные результаты, что указывает на необходимость дальнейшей верификации нового подхода.

Современная диагностика видов *Tilletia* находится в стадии активного развития, но сталкивается с проблемой неполноты и недостаточной универсальности методов. Ключевой вывод заключается в том, что даже перспективные молекулярные подходы, такие как SCAR-маркеры,

зачастую оказываются недостаточно специфичными. Яркий пример — праймеры для *T. controversa*, которые амплифицируют только ДНК штаммов с мягкой пшеницы, но не работают на образцах с других растений-хозяев. Это указывает на существование скрытого генетического разнообразия внутри вида и подчеркивает, что разработка по-настоящему надежных диагностических систем требует учета всей внутривидовой вариативности, а также уточнения границ патогенных видов.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 19-76-30005П).

Библиографический список (References)

- Агарков ВА (1961) Карликовая головня в Хмельницкой области. *Защита растений от вредителей и болезней* 8:20–21
- Азбукина ЗМ, Каратыгин ИВ (1995) Определитель грибов России. Порядок Головнёвые, вып. 2. Семейство Тиллетиевые. СПб.: Наука. 2:114–154.
- Воронин МН (1961) К познанию головневых грибов. Избранные произведения. Москва: Сельхозиздат. 276 с.
- Гутнер ЛС (1941) Головневые грибы. Москва: Сельхозгиз. 384 с.
- Доброзракова ТЛ, Летова МФ, Степанов КМ (1956) Определитель болезней растений. В кн.: Хохрякова МК (ред.) Москва, Ленинград: Сельхозгиз. 661с.
- Доценко АС, Кангельдиева ГН, Ярцев ВВ (1979) Карликовая головня озимой пшеницы в Киргизской ССР и меры борьбы с ней. Фрунзе. 10 с.
- Захарова ТИ (1963) Биологические особенности и таксономическое положение возбудителя карликовой головни озимой пшеницы. *Диссертация канд. биол. наук*. Ленинград. 126 с.
- Исмаилов Х (1962) Карликовая головня пшеницы в Азербайджане. *Социалистическое сельское хозяйство Азербайджана* 8:46–47.
- Каратыгин ИВ (1986) Возбудители головни зерновых культур. Ленинград: Наука. 108 с.
- Карликовая головня пшеницы обнаружена специалистами испытательной лаборатории Темрюкского пункта Новороссийского филиала ФГБУ «Центр оценки качества зерна» в экспортных партиях пшеницы (2020) <https://fczerna.ru/news/?NAME=karlikovaya-golovnya-pshenicy-obnaruzhena-specialistami-ispytatelnoy-laboratorii-temryukского-punkta-novorossiyskogo-filiala-fgbu-centr-ocenki-kachestva-zerna-v-eksportnyh-partiyah-pshenicy585> (03.06.2025)
- Карликовая головня в белорусских семенах пшеницы вызвала немедленные ответные меры Россельхознадзора (2023) <https://www.agroxxi.ru/gazeta-zaschita-rastenii/novosti/karlikovaya-golovnja-v-belorusskih-semenah-pshenicy-vyzvala-nemedlennye-otvetnye-mery-rosselkhoznadzora.html> (18.06.2025)
- Карликовая головня <https://vrnik.ru/news/karlikovaya-golovnya/> (03.06.2025)
- Кечек НА (1953) Влияние внешних условий на изменчивость твёрдой головни и поражаемых ею растений. *Научные труды Ереванского университета* 40(5):117
- Кечек НА, Варданян ФП (1970) Распространенность видов твердой головни пшеницы в Армении в зональном разрезе. *Сборник трудов института защиты растений МСХ Арм. ССР* 1:201–223.
- Кошеляева ИП (1992) Карликовая головня озимой пшеницы в условиях юга Кыргызстана и меры борьбы с ней. *Автореферат диссертации канд. с-х. наук*. Алма-Ата. 20 с.
- Лавров НИ (1934) Новые и редкие головневые грибы Северной Азии. *Труды Томского университета* XXXVI:83–87
- Лукашина СГ, Остапенко НН (2015) Карликовая головня опасное заболевание. Агротехнический метод защиты растений от вредных организмов. Материалы VII международной научно-практической конференции. Краснодар. 144–147.
- Мещерякова РИ (1969) Влияние внешних условий на прорастание спор и развитие гриба *Tilletia controversa*, возбудителя карликовой головни озимой пшеницы. *Микология и фитопатология* 8:15.
- Мурашкинский КЕ (1937) *Tilletia controversa* на пырее в пределах Алтая. В сборнике статей под ред. Цицина «Проблемы пшеничных гибридов». Сельхозгиз
- Муталиева К, Илюхин Г (1973) Карликовая головня озимой пшеницы и меры борьбы с ней. *Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана* 4:26–29.
- Пидопличко МН (1953) Грибная флора грубых кормов. Киев: АН Украинской ССР. 486с.
- Проценко АЕ, Проценко ЕП (1960) О центрах формирования видов твердой головни *Tilletia*. Бюл. Всесоюз. ин-та растениеводства 8:126–142
- Распространение вредителей и болезней сельскохозяйственных культур в РСФСР в 1966 г. и прогноз их появления в 1967 г. (1967) Москва: Россельхозиздат. 144 с.
- Репухова НВ (2005) Экологические аспекты защиты озимой пшеницы от карликовой головни на выщелоченных черноземах Ставропольского края. *Автореферат диссертации канд. с-х. наук*. Ставрополь. 23 с.
- Ретьман СВ, Кислих ТМ, Шевчук ОВ (2014) Карликовая головня пшеницы озимой. *Карантин і захист рослин* 2:1–3
- Русаков ЛФ (1959) Карликовая головня пшеницы. *Защита растений от вредителей и болезней* 1:59
- Санин СС, Назарова ЛТ, Стрижекозин ЮА, Корнева ЛГ и др (2010) Фитосанитарная обстановка на посевах

- пшеницы в Российской Федерации (1991–2008 гг.). *Защита и карантин растений* 2:69–88
- Скрипка ОВ, Мордкович ЯБ (2018) Индийская головня пшеницы. *Защита и карантин растений* 5:37–38
- Сторчевой АЛ (1962) Карликовая головня пшеницы в условиях Ставропольского плато и изыскание мер подавления ее очагов. *Диссертация канд. биол. наук*. Ставрополь-Кавказский. 160 с.
- Сторчевой АЛ (1966) Диагностические признаки карликовой головни пшеницы *Tilletia controversa* Kühn. *Труды Ставропольского НИИ сельского хозяйства* 11:391–399.
- Уварова ДА, Сурина ТА (2020) Головневые грибы рода *Tilletia* в фитосанитарных требованиях стран – импортеров российского зерна. *Фитосанитария. Карантин растений* 4:40–45 <https://doi.org/10.69536/FKR.2020.20.50.001>
- Ульянищев ВИ (1952) Микофлора Азербайджана. Головневые грибы. АзербССР: Акад. Наук. 334с.
- Ульянищев ВИ (1968) Определитель головневых грибов СССР. Ленинград: «Наука». 182 с.
- Хохряков МК (1960) Карликовая головня пшеницы. Обзор распространения главнейших массовых вредителей и болезней сельскохозяйственных культур в 1959 г. и прогноза их появления в 1960 г. 138–140
- Хохряков МК, Захарова ТИ (1961) Карликовая головня озимой пшеницы. Распространение вредителей и болезней с.х. культур в РСФСР и прогноз их появления в 1961 г. Л., 1961. С. 70–71.
- Хохряков МК, Сторчевой АЛ (1961) Временные указания по обследованию посевов озимой пшеницы на выявление карликовой головни и мерам борьбы с ней (Государственная инспекция по карантину и защите растений министерства сельского хозяйства СССР). Москва: Сельхозгиз. 12 с.
- Шевчук ОВ, Кислих ТМ, Голосна ЛМ, Афанасьева ОГ (2020) Грибы рода *Tilletia* на зерне пшеницы озимой. *Карантин і захист рослин* 10-12(263):3–7 <https://www.10/36495/2312-0614.2020.10-12.3.7-2>
- Шутко АП (2024) Карликовая головня пшеницы: к вопросу о таксономических признаках. *Защита и карантин растений* 7:31–33. https://doi.org/10.47528/1026-8634_2024_7_31
- Albughobeish N, Moosawi Jorf SA (2015) New races of *Tilletia laevis* and *T. caries*, the causal agents of wheat common bunt in Khuzestan province, Iran. *J Crop Prot* 4(1):59–68
- Banowitz GM, Doss RP (1994) A comparison of polypeptides from teliospores of *Tilletia controversa* (Kühn) and *Tilletia tritici* (Bjerk) Wint. *J Phytopathol* 140:285–292. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.1994.tb00610.x>
- Banowitz GM, Trione EJ, Krygier BB (1984) Immunological comparisons of teliospores of two wheat bunt fungi, *Tilletia* species, using monoclonal antibodies and antisera. *Mycologia* 76:51–62. <https://doi.org/10.2307/3792835>
- Borgen A (2004) Organic seed treatment to control common bunt (*Tilletia tritici*) in wheat. *Seed Test Int* 128:8–9.
- Borning KL (1954) Findet eine Infektion durch. Swerbreng such nach Winter statt. *Z. Pflanzenbau und Pflanzenschutz* 5(49):187–188.
- Carris LM, Castlebury LA, Huang G, Alderman SC, Luo J, Bao X (2007) *Tilletia vankyi*, a new species of reticulate-spored bunt fungus with non-conjugating basidiospores infecting species of *Festuca* and *Lolium*. *Mycol Res* 111:1386–1398. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.09.008>
- Castlebury LA, Carris LM, Vanky K (2005) Phylogenetic analysis of *Tilletia* and allied genera in order Tilletiales (Ustilaginomycetes; Exobasidiomycetidae) based on large subunit nuclear rDNA sequences. *Mycologia* 97:888–900. <https://doi.org/10.3852/mycologia.97.4.888>
- Connors IL (1954) The organism causing dwarf bunt of wheat. *Can J Bot* 32:426–431.
- Eibel P, Wolf GA, Koch E (2005) Detection of *Tilletia caries*, causal agent of common bunt of wheat, by ELISA and PCR. *J Phytopathol* 153:297–306. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.2005.00973.x>
- EPPO Global Database. <https://gd.eppo.int/taxon/TILLCO/distribution> (18.06.2025)
- Fischer GW (1952) *Tilletia brevifaciens* sp. nov., causing dwarf bunt of wheat and certain grasses. *Research Studies of Washington State University*. 20:11–14
- Fischer GW, Tyler LJ (1952) Is there an earlier record of dwarf bunt than 1931? *Plant Dis. Rep.* 36:445–447.
- Forster MK, Sedaghatjoo S, Maier W, Killermann B, Niessen L. (2022) Discrimination of *Tilletia controversa* from the *T. caries/T. laevis* complex by MALDI-TOF MS analysis of teliospores. *Appl Microbiol Biotechnol* 106:1257–1278. doi: 10.1007/s00253-021-11757-2.
- Gao L, Chen W, Liu T (2011) An ISSR-based approach for the molecular detection and diagnosis of dwarf bunt of wheat, caused by *Tilletia controversa* Kühn. *J Phytopathol* 159:155–158. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.2010.01735.x>
- Gao L, Chen WQ, Liu TG (2010) Development of a SCAR marker by inter-simple sequence repeat for diagnosis of dwarf bunt of wheat and detection of *Tilletia controversa* Kühn. *Folia Microbiol* 55:258–264.
- Gao L, Feng C, Li B, Liu T, Liu B, Chen W (2015) Detection of *Tilletia controversa* using immunofluorescent monoclonal antibodies. *J Appl Microbiol* 118:497–505. <https://doi.org/10.1111/jam.12703>
- Gao L, Yu H, Han W, Gao F (2014) Development of a SCAR marker for molecular detection and diagnosis of *Tilletia controversa* Kühn, the causal fungus of wheat dwarf bunt. *World J Microbiol Biotechnol* 30:3185–3195. <https://doi.org/10.1007/s11274-014-1746-5>
- Gassner G, Niemann R (1954) Investigations of the relationship of temperature and light to spore germination of different *Tilletia*. *Phytopath. Z.* 21:367–394.
- Holton CS (1941) Preliminary investigations on dwarf bunt of wheat. *Phytopathol* 31:71–82.
- Holton CS, Rodenhiser HA (1942) New physiologic races of *Tilletia tritici* and *T. laevis*. *Phytopathol* 117–129.
- Index Fungorum <https://www.indexfungorum.org> (18.06.2025)
- Josefsen L, Christiansen SK (2002) PCR as a tool for the early detection and diagnosis of common bunt in wheat, caused by *Tilletia tritici*. *Mycol Res* 106: 1287–1292.
- Kawchuk LM, Kim WK, Nielsen J (1988) A comparison of polypeptides from the wheat bunt fungi *Tilletia laevis*, *T. tritici*, and *T. controversa*. *Can J Bot* 66:2367–2376. <https://doi.org/10.1139/b88-321>
- Kobel F (1956) Zur Nomenklatur des Zwergbran arrees *Phytopathol* 26(1):31–34.
- Kochanová M, Zouhar M, Prokinová E, Ryšánek P (2004) Detection of *Tilletia controversa* and *Tilletia caries* in wheat

- by PCR method. *Plant Soil Environ* 50(2):75–77. <https://doi.org/10.17221/3684-PSE>
- Kochanová M, Prokinová E, Ryšánek P (2006) Laboratory diagnostics of common bunt and dwarf bunt. *Czech J Genet Plant Breed* 42(10):75–77. <https://doi.org/10.17221/6237-CJGPB>
- Kühn J (1874) *Tilletia contraversa*. In Rabenhorst, Fungi Europaei. *Hedwigia* 13:188–189
- Kühn J.G. *T. laevis* In Rabenhorst, GL. 1873. Fungi Europaei exsiccati. Cent. 17(1697) 1600–1701.
- Li C, Wei X, Gao L, Chen W, Liu T, Liu B (2018) iTRAQ-based proteomic analysis of wheat bunt fungi *Tilletia controversa*, *T. caries*, and *T. foetida*. *Curr Microbiol* 75:1103–1107. <https://doi.org/10.1007/s00284-018-1490-4>
- Liang H, Peng YL, Zhang GZ, Chen WQ, Liu TG (2006) Amplification and sequence analysis of the rDNA intergenic spacer (rDNA – IGS) from three *Tilletia* species. *Acta Phytopathologica Sinica* 36:407–412.
- Lindquist JC, Sarasola AA, Cisneros RS, Carranza JM (1954) La caries enana del trigo (*Tilletia controversa*) en la Argentina y el Uruguay. *Rev Fac Agron* 30:231–243.
- Liu J, Li C, Muhae-Ud-Din G, Liu T, Chen W, Zhang J, Gao L (2020) Development of the droplet digital PCR to detect the teliospores of *Tilletia controversa* Kühn in the soil with greatly enhanced sensitivity. *Front Microbiol* 11:4. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00004>
- Liu JH, Gao L, Liu TG, Chen WQ (2009) Development of a sequence-characterized amplified region marker for diagnosis of dwarf bunt of wheat and detection of *Tilletia controversa* Kühn. *Lett Appl Microbiol* 49:235–240. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2009.02645.x>
- Lowther CV (1948) Low temperature as a factor in the germination of dwarf bunt chlamydospores. *Phytopathol* 38:309–310.
- McDonald JG, Wong E, Klassen GR (2000) Differentiation of *Tilletia* species by rep-PCR genomic fingerprinting. *Plant Dis* 84:1121–1125. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.10.1121>
- McNeil M, Roberts A, Cockerell V, Mulholland V (2004) Realtime PCR assay for quantification of *Tilletia caries* contamination of UK wheat seed. *Plant Pathol* 53(6):741–750
- Muhae-Ud-Din G, Tarafder E, Nizaman M, Wang Y (2024) First report of wheat dwarf bunt caused by *Tilletia controversa* in Pakistan. *Plant Dis* 108(2):528 <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-23-1757-PDN>
- Mulholland V, McEwan M (2000) PCR-based diagnostics of *Microdochium nivale* and *Tilletia tritici* infecting winter wheat seeds. *OEPP/EPPO Bull* 30:543–547.
- Nguyen HDT, Dettman JR, Redhead SA, Gerdis S et al. (2025) Genome sequencing, phylogenomics, and population analyses of *Tilletia*, with recognition of one common bunt species, *T. caries* (synonym *T. laevis*), distinct from dwarf bunt, *T. controversa*. *Mycologia* 117(1):60–75. <https://doi.org/10.1080/00275514.2024.2418792>
- Okamoto H, Fujine O, Shinmura A (2023) Pathogenicity of *Tilletia controversa* for temperate grasses, rye, and triticale in Hokkaido. *Jap J Grass Sci* 69(1):7–15 <https://doi.org/10.14941/grass.69.7>
- Pant SK, Kumar P, Chauhan VS (2000) Fungicidal efficacy of some bio-extracts against hill bunt disease of wheat. *Proc. Int. Conf. Integr. Plant Dis. Manag. Sustain. Agric.* 1:396–398.
- Paulech P, Paulech C, Liška M (1993) Distribution and characteristic of the fungus *Tilletia controversa* Kiihn in the stands of winter wheat in eastern Slovakia. *Czech Mycol* 47:73–78
- Pimentel, G. (2000) Genetic variation among natural populations of *Tilletia controversa* and *T. bromi*. *Phytopathology* 90, 376–383.
- Priecule I (2007) First report of dwarf bunt caused by *Tilletia controversa* in Latvia. *Plant Pathol* 56(6):1042. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2007.01641.x>
- Ren Z, Chen R, Muhae-Ud-Din G, Fang M, Li T, Yang Y, Chen W, Gao L. 2022. Development of real-time PCR and droplet digital PCR based marker for the detection of *Tilletia caries* inciting common bunt of wheat. *Front Plant Sci.* 13:1031611. doi: 10.3389/fpls.2022.1031611
- Riehm E (1954) Zwergbrand (*Tilletia brevifaciens* G.W.Fischer). *Z. Pflanzenkr. Pflanzenpathol. Pflanzenschutz* 61:129–139
- Rudloff JE, Bauer R, Büttner P, Sedaghtjoo S, Kirsch N, Maier W (2020) Monitoring zum Vorkommen von *Tilletia controversa* (Zwergsteinbrand) an konventionell erzeugtem Winterweizen in den Bundesländern Brandenburg, Mecklenburg-Vorpommern, Niedersachsen, Nordrhein-Westfalen, Sachsen, Sachsen-Anhalt Und Schleswig-Holstein. *Kulturpflanzen.* 72:7. <https://doi.org/10.5073/JfK.2020.08.16>
- Săvulescu T (1957) Ustilaginale din republica populara Romina. Bucharest: Editio Academiae Reipublicae Popularis Romanicae 1(2):113, 272, 310, 327, 1135–1138
- Sedaghatjoo S, Forster MK, Niessen L, Karlovsky P, Killermann B, Maier W (2021) Development of a loop-mediated isothermal amplification assay for the detection of *Tilletia controversa* based on genome comparison. *Sci Rep* 11:1–13.
- Sedaghatjoo S, Mishra B, Forster MK, Becker Y, Keilwagen J, Killermann B, Thines M, Karlovsky P, Maier W (2022) Comparative genomics reveals low levels of inter- and intraspecies diversity in the causal agents of dwarf and common bunt of wheat and hint at conspecificity of *Tilletia caries* and *T. laevis*. *IMA Fungus* 13:11. <https://doi.org/10.1186/s43008-022-00098-y>
- Shi YL, Loomis P, Christian D, Carris LM, Leung H (1996) Analysis of the generic relationships among the wheat bunt fungi using RAPD and ribosomal DNA markers. *Phytopathology* 86:311–318.
- Todorova B (1958) От кого се среща *Tilletia brevifaciens* Fish. в България. *Izvestiya Botanicheskogo instituta* 6:35.
- Trione EJ (1982) Dwarf bunt of wheat and its importance in international wheat trade. *Plant Dis* 66:1083–1088.
- Váňová M, Matušinský P, Benada J (2006) Survey of incidence of bunts (*Tilletia caries* and *Tilletia controversa*) in the Czech Republic and susceptibility of winter wheat cultivars. *Plant Protect Sci* 42:21–25. <https://doi.org/10.17221/2692-PPS>
- Wagner F (1948) Über das Auftreten von Zwergsteinbrand in Bayern. *Pflanzenschutz* 1.
- Weber G, Schauz K (1985) Characterization of spore protein patterns in *Tilletia controversa* and *Tilletia caries* with gel electrophoretic methods. *J Plant Dis Prot* 92:600–605

- Weed RA, Savchenko KG, Lessin LM, Carris LM, Gang DR (2021) Untargeted metabolomic investigation of wheat infected with stinking smut *Tilletia caries*. *Phytopathol* 111(12):2343–2354 <https://doi.org/10.1094/PHYTO-09-20-0383-R>
- Xu T, Yao Z, Liu J, Zhang H, Din GMU, Zhao S, Chen W, Liu T, Gao L (2020) Development of droplet digital PCR for the detection of *Tilletia laevis*, which causes common bunt of wheat, based on the SCAR marker derived from ISSR and real-time PCR. *Sci Rep*. 10:16106. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72976-7>.
- Young P (1935) A new variety of *Tilletia tritici* in Montana. *Phytopathol* 25(1):40
- Yuan Q, Nian SJ, Yin YP, Li MH, Cai J, Wang ZK (2009) Development of a PCR-based diagnostic tool specific to wheat dwarf bunt, caused by *Tilletia controversa*. *Eur J Plant Pathol* 124:585–594
- Zouhar M, Mazáková J, Prokinová E, Váňová M, Ryšánek P (2010) Quantification of *Tilletia caries* and *Tilletia controversa* mycelium in wheat apical meristem by real-time PCR. *Plant Prot Sci* 46:107–115
- Župunski V., Ignjatovic-Micic D., Nikolic A., Stankovic S., Jevtic R., Levic J., Ivanovic D. (2011): Identification of *Tilletia species* using rep-PCR fingerprinting technique. *Genetika* 43(1):183–195.

Translation of Russian References

- Agarkov VA (1961) Karlikovaya golovnya v Khmel'nytsky oblasti [Dwarf smut in the Khmelnytsky region]. *Zashchita rasteniy ot vreditel'ey i bolezney* 8:20–21 (In Russian)
- Azbukina ZM, Karatygin IV (1995) Opredelitel' gribov Rossii. Poryadok Golovnovyye, Semeystvo Tilletiyevyie [Identification of mushrooms of Russia. Order Golovnevyie, issue 2. Family Tilletiaceae]. SPb.: Nauka, 114–154 (In Russian)
- Dobrozhakova TL, Letova MF, Stepanov KM. (1956) Opredelitel' bolezney rasteniy [Identifier of plant diseases] In: Khokhriakov MK (Eds.). Moscow, Leningrad: Selkhozgiz. 661p.
- Dotsenko AS, Kangelieva GN, Yartsev VV (1979) Karlikovaya golovnya ozimoy pshenitsy v Kirgizskoy SSR i mery bor'by s ney [Dwarf smut of winter wheat in the Kirghiz SSR and measures to control it]. Frunze. 10 p. (In Russian)
- Karlikovaya golovnya [Dwarf smut] <https://vrnikc.ru/news/karlikovaya-golovnya/> (03.06.2025) (In Russian)
- Karlikovaya golovnya v belorusskikh semenakh pshenitsy vyzvala nemedlennyye otvetnyye mery Rossel'khoznadzora [Dwarf smut in Belarusian wheat seeds caused immediate response measures by Rosselkhoznadzor] (2023) <https://www.agroxxi.ru/gazeta-zashchita-rastenii/novosti/karlikovaya-golovnya-v-belorusskikh-semenakh-pshenitsy-vyzvala-nemedlennyye-otvetnyye-mery-rosselkhoznadzora.html> (18.06.2025) (In Russian)
- Karlikovaya golovnya pshenitsy obnaruzhena spetsialistami ispytatel'noy laboratorii Temryukskogo punkta Novorossiyskogo filiala FGBU «Tsentr otsenki kachestva zerna» v eksportnykh partiyyakh pshenitsy [Dwarf smut of wheat was detected by specialists of the testing laboratory of the Temryuk point of the Novorossiysk branch of the Federal State Budgetary Institution “Center for Assessment of Grain Quality” in export batches of wheat] (2020) <https://fczerna.ru/news/?NAME=karlikovaya-golovnya-pshenitsy-obnaruzhena-specialistami-ispytatel'noy-laboratorii-temryukskogo-punkta-novorossiyskogo-filiala-fgbu-centr-ocenki-kachestva-zerna-v-eksportnykh-partiyah-pshenitsy585> (03.06.2025) (In Russian)
- Gutner LS (1941) Golovnevyie griby [Smut fungi]. Moscow: Selkhozgiz. 383p. (In Russian)
- Ismailov H (1962) Karlikovaya golovnya pshenitsy v Azerbaydzhanе [Dwarf smut of wheat in Azerbaijan]. *Sotsialisticheskoye sel'skoye khozyaystvo Azerbaydzhana* 8:46–47 (In Russian)
- Karatygin IV (1986) Vozbuditeli golovnykh zernovykh kul'tur [Pathogens of head grain crops]. Leningrad: Nauka. 108p. (In Russian)
- Kechek N.A. (1953) Vliyaniye vneshnikh usloviy na izmenchivost' tvordoy golovni i porazhayemykh yeyu rasteniy [The influence of external conditions on the variability of common smut and the plants affected by it]. *Nauchnyye trudy Yerevanskogo universiteta* 40(5):117
- Kechek NA, Vardanyan FP (1970) Rasprostranennost' vidov tverdogo golovni pshenitsy v Armenii v zonal'nom razreze [Prevalence of wheat bunt species in Armenia in zonal section]. *Sbornik trudov instituta zashchity rasteniy MSKH Arm. SSR* 1:201–223 (In Russian)
- Khokhryakov MK (1960) Karlikovaya golovnya pshenitsy [Dwarf smut of wheat]. Obzor rasprostraneniya glavneyshikh massovykh vreditel'ey i bolezney sel'skokhozyaystvennykh kul'tur v 1959 g. i prognoza ikh poyavleniya v 1960 g. 138–140 (In Russian)
- Khokhryakov MK, Strochev AL (1961) Vremennyye ukazaniya po obsledovaniyu posevov ozimoy pshenitsy na vyyavleniye karlikovoy golovni i meram bor'by s neyu (Gosudarstvennaya inspektsiya po karantinu i zashchite rasteniy ministerstva sel'skogo khozyaystva SSSR) [Guidelines for the inspection of winter wheat sowing for the detection of dwarf smut and measures to combat it (State Inspectorate for Quarantine and Protection of Territories of the USSR Ministry of Agriculture)]. Moscow: Selkhozgiz. 12 p. (In Russian)
- Khokhryakov MK, Zakharova TI (1961) Karlikovaya golovnya ozimoy pshenitsy. Rasprostraneniye vreditel'ey i bolezney s.kh. kul'tur v RSFSR i prognoz ikh poyavleniya v 1961 gody [Dwarf smut of winter wheat. Distribution of pests and diseases of agricultural crops in the RSFSR and forecast of their appearance in 1961]. Leningrad, 70–71 (In Russian)
- Koshelyaeva IP (1992) Karlikovaya golovnya ozimoy pshenitsy v usloviyakh yuga Kyrgistana i mery bor'by s neyu [Dwarf smut of winter wheat in the conditions of the south of Kyrgyzstan and measures to combat it]. *Abstr. PhD Thesis*. Alma-Ata. 20 p. (In Russian)
- Lavrov NI (1934) Novyye i redkiye golovnevyie griby Severnoy Azii [New and rare smut fungi of Northern Asia]. *Trudy Tomskogo universiteta* XXXVI:83–87
- Lukashina SG, Ostapenko NN (2015) Karlikovaya golovnya opasnoye zabolevaniye. Agrotekhnicheskii metod zashchity rasteniy ot vrednykh organizmov [Dwarf smut is a dangerous

- disease. Agrotechnical method of plant protection from pests]. Proceedings of the VII international scientific and practical conference. Krasnodar. 144–147
- Meshcheryakova RI (1969) [Effect of external conditions on spore germination and development of the fungus *Tilletia controversa*, the causative agent of dwarf smut of winter wheat]. *Mikologiya i fitopatologiya* 8:15. (In Russian)
- Murashkinsky KE (1937) *Tilletia controversa* na pyreye v predelakh Altaya [*Tilletia controversa* on wheatgrass within the Altai]. In: Tsitsin (eds) “Problems of wheat hybrids”. Selkhozgiz (In Russian)
- Mutalieva K, Ilyukhin G (1973) Karlikovaya glavnyy ozimoy pshenitsy i mery bor’by s ney [Dwarf smut of winter wheat and measures to control it]. *Vestnik sel’skokhozyaystvennoy nauki Kazakhstana* 4:26–29 (In Russian)
- Pidoplichko MN (1953) Gribnaya flora grubyykh kormov [Fungal flora of roughage]. Kiev: Academy of Sciences of the Ukrainian SSR. 486p. (In Russian)
- Rossiya zapretila vvoz semyan pshenitsy iz Avstrii i Chexii iz-za karlikovoy glavni [Russia has banned the import of wheat seeds from Austria and the Czech Republic due to dwarf smut] (2023) [https://поле.рф/journal/publication/2050#:~:text=06%20апреля%202023-,Россия%20запретила%20ввоз%20семян%20пшеницы%20из,Чехии%20из-за%20карликовой%20головни&text=вызывает%20деформацию%20растения-,Россия%20запретила%20ввоз%20семян%20пшеницы%20из%20Австрии%20и%20Чехии%20из,в%20начале%20марта%202023%20года%20\(03.06.2025\)](https://поле.рф/journal/publication/2050#:~:text=06%20апреля%202023-,Россия%20запретила%20ввоз%20семян%20пшеницы%20из,Чехии%20из-за%20карликовой%20головни&text=вызывает%20деформацию%20растения-,Россия%20запретила%20ввоз%20семян%20пшеницы%20из%20Австрии%20и%20Чехии%20из,в%20начале%20марта%202023%20года%20(03.06.2025))
- Protsenko AE, Protsenko EP (1960) O tsentrakh formirovaniya vidov tverdog glavni *Tilletia* [On the formation centers of the species of hard smut *Tilletia*]. Byulleten’ Vsesoyuznogo instituta rasteniyevodstva. 8:126–142 (In Russian)
- Rasprostraneniye vreditel’ i bolezney sel’skokhozyaystvennykh kul’tur v RSFSR v 1966 g. i prognoz ikh poyavleniya v 1967 g. [Spread of pests and diseases of agricultural crops in the RSFSR in 1966 and forecast of their appearance in 1967] (1967) Moscow: Rosselkhozizdat. 144 p.
- Repukhova NV (2005) Ekologicheskiye aspekty zashchity ozimoy pshenitsy ot karlikovoy glavni na vyshchelochennykh chernozemakh Stavropol’skogo kraya [Ecological aspects of winter wheat protection from dwarf smut on leached chernozems of Stavropol Krai] *PhD Thesis*. Stavropol. 23p. (In Russian)
- Retman SV, Kislikh TM, Shevchuk OV (2014) Karlikovaya glavnyy pshenitsy ozimoy [Dwarf smut of winter wheat]. *Karantin i zakhist roslin* 2:1–3 (In Ukraine)
- Rusakov LF (1959) Karlikovaya glavnyy pshenitsy [Dwarf smut of wheat]. *Zashchita rasteniy ot vreditel’ i bolezney* 1:59 (In Russian)
- Sanin CC, Nazarova LT, Strizhekozina UA, Korneva LG et al (2010) Fitosanitarnaya obstanovka na posevakh pshenitsy v Rossiyskoy Federatsii (1991–2008 gg.) [Phytopathological situation on wheat crops in the Russian Federation (1991–2008)]. *Zashchita i karantin rasteniy* 2:69–88
- Săvulescu T. 1957. Ustilaginele din republica populară Română [Ustilaginales of the Romanian People’s Republic]. Bucharest: Editio Academiae Reipublicae Popularis Romanicae 1(2):113, 272, 310, 327, 1135–1138 (In Romanian)
- Shevchuk OV, Kislikh TM, Golosna LM, Afanasyeva OG (2020) Griby roda *Tilletia* na zerne pshenitsy ozimoy [Fungi of the genus *Tilletia* on winter wheat grain]. *Quarantine i Zakhist Roslin* 10–12(263):3–7 (In Ukraine) <https://www.10/36495/2312-0614.2020.10-12.3.7-2>
- Shutko AP (2024) Karlikovaya glavnyy pshenitsy: k voprosu o taksonomicheskikh priznakakh [Dwarf smut of wheat: on the issue of taxonomic features]. *Zashchita i karantin rasteniy* 7:31–33 (In Russian) https://doi.org/10.47528/1026-8634_2024_7_31
- Skipka OV, Mordkovich YaB (2018) [*Tilletia indica*]. *Zashchita i karantin rasteniy* 5:37–38 (In Russian)
- Strochevoy AL (1959) Nuzhny sorta pshenitsy, ustoychivyye protiv karlikovoy glavni [Wheat varieties resistant to dwarf smut are needed]. *Selektsiya i semenovodstvo* 5:63–64 (In Russian)
- Strochevoy AL (1962) Karlikovaya glavnyy pshenitsy v usloviyakh Stavropol’skogo plato i izyskaniye mer podavleniya yeyo ochagov [Dwarf smut of wheat in the conditions of the Stavropol plateau and the search for measures to suppress its foci]. *PhD Thesis*. Stavropol-Kavkazsky. 160 p. (In Russian)
- Strochevoy AL (1966) Diagnosticheskiye priznaki karlikovoy glavni pshenitsy *Tilletia controversa* Kühn. [Diagnostic features of dwarf smut of wheat *Tilletia controversa* Kühn]. *Trudy Stavropol’skogo NII sel’skogo khozyaystva* 11:391–399 (In Russian)
- Todorova B (1958) Ot kogo se sprecha *Tilletia brevifaciens* Fish. v Bŭlgariya [From whom is this met *Tilletia brevifaciens* Fish. in Bulgaria]. *Izvestiya Botanicheskogo instituta* 6:35 (in Bulgarian)
- Ulyanishchev V. I. (1968) Opredeletel’ glavnovyykh gribov SSSR [Identification of smut mushrooms of the USSR]. Leningrad: Nauka. 182 p. (In Russian)
- Ulyanishchev VI (1952) Mikoflora Azerbaydzhana. Glavnevyye griby [Mycoflora of Azerbaijan. Smut fungi]. Azerbaydzhanskaya SSR: Akademiya Nauk. 334 p. (In Russian)
- Uvarova D, Surina T (2020) [Smut fungi of the genus *Tilletia* in phytosanitary requirements of Russian grain importing countries]. *Plant Health and Quarantine* 4:40–45 (In Russian) <https://doi.org/10.69536/FKR.2020.20.50.001>
- Voronin MN (1961) K poznaniyu glavnovyykh gribov. Izbrannyye proizvedeniya. [Towards the knowledge of smut fungi. Selected works]. Moscow: Selkhozizdat. 276 p. (In Russian)
- Zakharova TI (1963) Biologicheskiye osobennosti i taksonomicheskoye polozheniye vzbuditelya karlikovoy glavni ozimoy pshenitsy [Biological characteristics and taxonomic position of the pathogen of dwarf smut of winter wheat]. *PhD Thesis*. Leningrad. 126 p. (In Russian)

TILLETIA FUNGI ON WHEAT: BIOLOGICAL AND ECOLOGICAL FEATURES, DISTRIBUTION AND HARMFULNESS

E.I. Gulyaeva*, E.L. Shaydayuk, I.A. Kazartsev, Ph.B. Gannibal

All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia

*corresponding author; e-mail: eigulyaeva@gmail.com

Smut fungi of the genus *Tilletia* are widespread and harmful pathogens of wheat all over the world. In the last decade, due to the expansion of organic farming zones, there has been an increase in their importance, which determines the need for increased attention to this problem. A review of the literature data on fungi of the genus *Tilletia* (*T. caries*, *T. laevis*, *T. controversa*), pathogens of common and dwarf bunt of wheat is presented. The biological and ecological features of pathogens, morphology of spores, symptoms of diseases and historical aspects of their study in Russia and abroad are analyzed. Phytopathological and molecular diagnostic methods for the causative agents of smut diseases of the genus *Tilletia* are discussed. The limitations of phytopathological diagnostics related to the morphological similarity of teliospores of the causative agents of hard and dwarf smut are shown. A critical analysis of the development of molecular approaches to identification has been carried out, from biochemical methods and analysis of conserved genetic loci (ITS, IGS, etc.) to methods of random genomic profiling (RAPD, ISSR, etc.), MALDI–TOF mass spectrometry, isothermic amplification (LAMP), and next-generation sequencing). Special attention is paid to the problem of insufficient specificity and reproducibility of many molecular methods, including SCAR markers. The analysis of the literature data is supplemented by original experiments of the germination of *T. caries* and *T. controversa* spores and the use of a SCAR marker to identify the pathogen of dwarf wheat smut.

Keywords: wheat, common bunt, dwarf smut, *Tilletia caries*, *Tilletia laevis*, *Tilletia controversa*, molecular markers

Submitted: 04.09.2025

Accepted: 28.11.2025