



Ану РИЙСПЕРЕ, Татьяна ХОХРЯКОВА

РАЗВИТИЕ УЧЕНИЯ АКАДЕМИКА Н. И. ВАВИЛОВА ОБ ИММУНИТЕТЕ РАСТЕНИЙ В СОВРЕМЕННОЙ ФИТОПАТОЛОГИИ

Основой научного наследия академика Н. И. Вавилова является эволюционная концепция природного иммунитета растений. Будучи крупным биологом-эволюционистом, с мировым именем Н. И. Вавилов развивал филогенетическое направление в иммунологии, чему посвящены его диссертация и последующие монографии. Его труды послужили методологической основой принципиально новой задачи — мобилизации мировых растительных ресурсов с целью создания в стране банка различных таксономических форм сельскохозяйственных растений с природным иммунитетом, создали прочный фундамент для дальнейшего развития соответствующих селекционных работ.

Эволюционная теория как теория предельной общности комплекса биологических наук, изучающих все уровни организации живой материи, является ядром для интеграции эмпирического материала. Развитие растительной иммунологии на филогенетической системной основе — насущная необходимость для дальнейшего выработки этой отрасли науки, ее объяснительных и предсказательных функций. В данной статье сделана попытка рассмотрения проблемы с исторических позиций.

В своих трудах по иммунитету растений к заболеваниям Н. И. Вавилов подчеркивал сложность этого явления и необходимость многогранного, всестороннего изучения проблемы. Поучительно вспомнить его слова о сущности иммунитета растений, он писал, что от задач иммунитета, интересовавших нас вначале, на значительное время пришлось отойти к вопросам эволюции, систематики и географии культурных растений (Вавилов, 1967а). Изучение иммунитета растений и сегодня немислимо отдельно от изучения систематики, генетики, физиологии и экологии растений-прокормителей и их паразитов. Изучение иммунитета соединяет в себе вопросы взаимоотношения между паразитами и прокормителем, формирование этих взаимоотношений в их эволюции и влияние на них биотических и абиотических факторов среды и специфических законов, действующих в сожительстве двух различных видов организмов.

Иммунитет — общебиологический феномен, связанный с уровнями развития живой природы и включающий три известных науке типа иммуногонеза: конституциональный (генотипический), фагоцитарный (клеточный) и лимфоидный (гуморальный). Стержнем учения Н. И. Вавилова является понятие генотипического иммунитета у растений. Он подчеркивал, что основное значение в защите растений от патогенных микроорганизмов имеет врожденная устойчивость. Приобретенный в онтогенезе иммунитет, играющий важную роль в защите теплокровных организмов, имеет у растений ограниченное значение.

Нельзя не отметить, что Н. И. Вавилов, характеризуя иммунитет растений как врожденный, не был до конца последователен. Он разделил иммунитет у растений на пассивный и активный.

Структурный или конституциональный иммунитет Н. И. Вавилов связывал с анатомическими особенностями растений, с пассивным химическим их составом, например, содержанием сильнодействующих

дубильных веществ. При этом он предупреждал, что ряд грибов прекрасно переносят эти вещества и даже используют их в качестве пищи. Под активным или «физиологическим» иммунитетом Н. И. Вавилов понимал защитную реакцию клеток растения-хозяина на проникновение паразита, хотя при этом подчеркивал, что термины активного или физиологического иммунитета у растений надо резко отличать от понятия активного приобретенного иммунитета у животных и человека (Вавилов, 1967б).

В своих работах Н. И. Вавилов обсуждает перспективы вакцинации сельскохозяйственных культур в качестве радикального приема против эпифитотий, но в то же время указывает на трудность применения ее на больших площадях. Он приводит много примеров, когда, заражая растительные ткани ослабленными патогенами или их метаболитами, удавалось индуцировать устойчивость этих тканей против агрессивных рас. Но он вынужден добавить, что срок действия вакцинации в целом не был продолжительным (Вавилов, 1967б).

Иммунология растений после Н. И. Вавилова, утратив принцип историзма, составляющий ядро диалектического мышления, долгое время продолжала развиваться под влиянием иерархически более высоко стоявшей в то время медицинской иммунологии. До сих пор делаются попытки найти у растений системы «активной защиты» против определенных видов или рас паразитов в виде специфических, защитных белков или систем «узнавания» определенного вида, расы паразита, включающих пусковой механизм ответной реакции (Метлицкий и др., 1986). Небезынтересно отметить, что авторы (Метлицкий и др., 1986; Ouchi и др., 1979), приписывающие «активный иммунитет» растениям, были вынуждены объяснить расоспецифическую устойчивость сортов также на конституциональной основе, увязав ее со специфичностью макромолекулярного строения клеточных мембран. Таким образом, по интерпретации указанных авторов, в основе «активного иммунитета» растений лежит все тот же генотипический иммунитет.

Говоря о роли врожденного иммунитета в жизни растений, необходимо упомянуть труд известного австралийского иммунолога Ф. Бернета (1971), в котором автор сравнивает способности к иммунологической защите организмов различных видов в зависимости от уровня развития у них иммуногенной системы. Он показывает, что растения обладают только природным иммунитетом (конституциональной несовместимостью с патогенами), также как в животном мире наряду с врожденным все большее значение приобретает связанный с эволюцией лимфоидной ткани реактивный адаптивный иммунитет.

Учение Вавилова о конституциональной природе иммунитета растений нашло дальнейшее развитие в трудах С. Н. Румянцева (Румянцев, 1983), который исходит из позиции экологической концепции паразитизма и вносит термин «молекулярная экология микробного паразита». Этот автор подчеркивает, что молекулярные детерминанты патогенности выполняют либо непосредственно трофические функции, либо подготавливают условия для деятельности последних (поражающие факторы). По С. Н. Румянцеву, при взаимодействиях в системе микроб—жертва решающие события разворачиваются непосредственно на уровне молекул. Важной предпосылкой для этих взаимодействий служит химическая комплементарность соответствующих молекулярных факторов и субстратов патогенности. Любое нарушение комплементарности коактивирующих молекул резко ограничивает и даже исключает возможность взаимодействия. Молекулярные детерминанты конституционального иммунитета создаются особенностями молекулярной композиции организма, отсутствием или модификацией утилизируемых или поражаемых структур. Структурная модификация какого-либо вещества растения аналогична

защитному эффекту отсутствия утилизируемых веществ — модифицированная молекула становится неуязвимой для ферментов микроба. По утверждению С. Н. Румянцева, специфичность во взаимоотношениях имеет место именно при восприимчивости жертвы к патогену, случайная же изменчивость в структуре, нарушая приспособленность патогена, автоматически приносит с собой устойчивость. Подобное явление имеет место в селекции растений на устойчивость к узкоспециализированным видам паразитов.

Основополагающие принципы эволюционной теории иммунитета растений Н. И. Вавилов кратко сформулировал в виде шести законов естественного иммунитета (Вавилов, 1967а). Первый из них постулирует, что основной закономерностью, определяющей существование видов и сортов растений, иммунных к тому или другому паразиту, является специализация паразитов, приуроченность их к определенному кругу хозяев. В эволюции паразитизма явление специализации представляется основным. Этот закон послужил основой для развития трофологической теории исторического становления паразитарных экосистем, объясняющей различия в восприимчивости растений приуроченностью экстрацеллюлярного ферментного спектра паразитов к молекулярному составу растения-хозяина (Рийспере А., 1981; Рийспере У., 1981). В эволюции паразитических организмов расщепляющие энзимы имеют особое значение, так как обеспечивают прямой контакт между паразитом и прокормителем. В связи с большой изменчивостью и специфичностью энзимы представляют собой пластический материал для эволюции, поскольку даже ничтожные изменения в конфигурации их молекул могут вызвать заметные изменения в каталитической способности и тем самым существенно влиять на экологические отношения в системах паразит—жертва. Изменчивость экстрацеллюлярного ферментного аппарата является основой биологического прогресса паразитических грибов (Купревич, 1973). Агрессивность и вирулентность многих других паразитических организмов также определяются структурными особенностями конфигурации макромолекул расщепляющих энзимов. Возникающие в результате мутаций модификации открывают путь к созданию новых пищевых отношений. Необходимо добавить, что ранее хорошо расщепляемый субстрат (ткани или содержимое клеток восприимчивых растений) вследствие отклонений в структурной комплементарности макромолекул субстрата и энзима становится ингибитором этого же энзима паразита (Матышевская, 1975; Мосолов, 1971; Neurath, 1984), чем и объясняется содержание специальных расщепляющих белков-ингибиторов в тканях устойчивых растений. Гостальную специализацию насекомых-фитофагов и конституциональную устойчивость растений к ним также объясняют с позиций трофологической теории, присваивая пищеварительным энзимам главную роль в адаптации фитофагов к растениям-прокормителям (Вилкова, 1979).

Идея Н. И. Вавилова об основной роли специализации паразитов в определении иммунитета у растений получила генетическую интерпретацию в трудах В. П. Эфроимсона (Эфроимсон, 1971), его теорию «неполной среды» можно оценить как ядро общей теории иммунитета растений (Рийспере, 1977). По этой теории ключ к иммунитету растений следует искать в той крайней специализации, которой отличаются облигатные паразиты. По В. П. Эфроимсону, иммунность растений связана с белками (непосредственными продуктами гена), на что указывает наследование этого признака по законам Менделя. Следует отметить, что Я. Вандерпланк (Вандерпланк, 1981) в объяснении специфичности взаимоотношений паразита и прокормителя предполагает роль структурной комплементарности между белковыми компонентами микроорганизмов и растения. В то же время он непоследователен в построении

своей гипотезы об «узнавании» белковыми молекулами друг друга и не видит в молекулярных контактах партнеров трофических отношений. Согласно общей синтетической теории паразитоустойчивости растений (Рийспере У., 1981, 1983, 1984, 1985), восприимчивость или устойчивость растений к паразитам определяется нативной структурой их тканей. При денатурации макромолекул (например, в случае смерти клеток или при крайне низкой интенсивности метаболизма) специфичность исчезает и ткани растения становятся трофически доступными для ранее авирулентных рас, а иногда и для совершенно чуждых этому виду или сорту растения паразитических организмов. Эти данные могут служить ответом авторам статьи (Метлицкий и др., 1986), которые постулируют о примате защитных свойств растений над их пищевыми достоинствами, что растения остаются неатакованными со стороны патогенов только благодаря специфической защитной реакции и что селективную атакуемость растений невозможно объяснить пищевой специализацией паразитов.

Второй—шестой законы естественного иммунитета растений Н. И. Вавилова представляют по существу развитие эволюционного учения в применении к растениям. В то же время Н. И. Вавилов указывал, что эволюция патогенов неотделима от эволюции растений. Более того, одним из критериев дифференциального ботанико-географического метода определения центров происхождения культурных растений Н. И. Вавилов считал наличие в этих местах специализированных патогенов. Отсюда понятно, что расселение культурных растений из центров сопряженной эволюции проходило параллельно со специфическими патогенами, то есть партнеры неизбежно подвергались гомологическим рядам изменчивости. Эволюционная концепция Вавилова — это учение о географической локализации генов растений, в том числе эффективных генов природного иммунитета к комплексу патогенов.

Второй закон естественного иммунитета растений служит основой для научного нахождения и последующей интродукции иммунных форм культурных растений среди географически дивергированных видов, свидетельствует об определяющей роли генетической изоляции в создании банка невосприимчивых форм растений. Изучение распространения свойств иммунитета показало, что контрастные различия в восприимчивости проявляются именно у генетически наиболее дифференцированных растений.

Действительно, конституциональные свойства растений связаны с их географической изменчивостью, таксономическим положением, генетической дивергенцией видов и рода на систематические группы. Установление географической правильности в локализации свойств конституционального иммунитета и подбор наиболее целесообразных пар для скрещивания на указанные свойства должны начинаться с эмпирического изучения дифференциальной реакции интродуцированного мирового разнообразия различных генетических (и эколого-географических) систематических групп растений к комплексу патогенов на местной региональной основе, где ведется селекция.

Третий, наиболее сложный закон иммунитета Н. И. Вавилова указывает на связь экологической дифференциации видов с различиями в реакции сортов на паразитические заболевания. Одновременно Н. И. Вавилов обращает внимание, что сущность открытых им экологических закономерностей заключается в том, что иммунитет вырабатывается под влиянием естественного отбора в условиях, которые содействуют инфекции и, как правило, выявляются только там, где наличествует тот или другой паразит. Как правило, в районах обычного отсутствия инфекции, вызываемой несоответствием климатических условий, где сорта мало страдают той или иной инфекционной болезнью, иммунитет не выраба-

тывается и местные сорта данного района, попадая в оптимальные для инфекции условия, выявляют сильную восприимчивость. Этот тезис ученого нуждается в дополнении, так как он дал ряду фитопатологов повод для его абсолютизации.

Естественно, что Н. И. Вавилов, прежде всего, имел дело с наиболее распространенным вариантом интродукции иммунных экологических форм растений, когда расселение культурных растений из центров происхождения шло совместно с паразитоценозом. В эволюции растений роль паразитов не отрицается, они способствуют совершенствованию реакционных механизмов «общего значения», отвечающих за восстановление нарушенного гомеостаза растительного организма на разных уровнях его организации (Рийспере, 1983). Кроме того, можно согласиться, что жесткий инфекционный фон помогает элиминировать из популяции восприимчивые формы растений до наступления у них генеративной фазы и отобрать конституционально иммунные формы, которые подхватываются отбором и быстро получают преимущество в популяции. Постоянное взаимодействие в паразитарных системах обеспечивается саморегуляцией и самоперестройкой популяции паразитов, утверждаемой естественным отбором.

Углубляя тезис Н. И. Вавилова о направляющей роли патогенов в выработке иммунных форм растений, следует напомнить, что при формировании этого тезиса необходимо четко различать эволюционный процесс в природных биоценозах и агроценозах. Известно, что в природе из-за мозаичности растительных сообществ эпифитотии, принимаемые специализированными паразитами, явление редкое, что исключает регулярное давление отбора на растения. В природных условиях растение и их паразиты неравноценные партнеры в качестве факторов отбора, сопряженная эволюция здесь представляет собой дивергентную автономную эволюцию растения-хозяина, которую патогены в своем адаптиогенезе вынуждены преследовать как среду обитания (Рийспере, 1983; Хохрякова, 1987; Jermy, 1976; Van Steenis, 1976). Эпифитотии же — это результат человеческой деятельности, они связаны с возделыванием монокультуры и другими нарушениями естественными природными процессов. Гипотеза Г. Г. Флора «ген-на-ген» относится только к агроценозам, при этом комплементарными системами выступают расоспецифическая восприимчивость растения и вирулентность патотипов (Флог, 1971). Таким образом, роль патогенов как фактора отбора устойчивости растений усиливается в антропогенных сообществах. Отождествление же явлений коэволюционного процесса партнеров в природе и агроценозах неправомерно. В то же время положение Н. И. Вавилова о селективном влиянии патогенов на выработку иммунитета у растений не может считаться правилом. Во-первых, позже в разных странах и в СССР были накоплены многочисленные факты (Хохрякова, 1987) о возможности интродукции комплексно иммунных растений из ареала, где патогены изначально отсутствовали. Кроме того, общеизвестно получение иммунных форм растений методами гибридизации, мутагенеза и клеточной селекции, то есть без селективного влияния со стороны патогенов. Во-вторых, в процессе интродукции геном растения остается стабильным, а иммунологическая реакция его может резко сдвигаться. Это указывает на географическую изменчивость популяций патогенов. Во времена Н. И. Вавилова были слабо разработаны процессы видообразования в системе патогенов: их дивергенция по экологической и пищевой специализации, патогенность, циклы развития с перестройкой звеньев онтогенеза, морфология. При интродукции форм растений из мест сопряженной эволюции — центра происхождения или частей ареала расселения (равно как из мест, где патогены отсутствуют) на первое место выходит не столько отселектированность растения с прежним паразито-

ценозом, сколько филогенетический разрыв и невозможность качественно нового в видовом отношении паразитоценоза вступить в контакт с непривычным, ввезенным растением. У интродуцированного растения наблюдается конституциональная несовместимость с новыми, находящимися на ином уровне видообразования патогенами, налицо рассогласованность всех функций онтогенетического взаимодействия партнеров во времени.

Таким образом, акцент здесь необходимо перенести на глубину генетической и эколого-географической дивергенции в системах растений и патогенов, как первопричину иммунности интродуцированных растений в новой для них части ареала (этому служит и тезис Н. И. Вавилова, что наиболее контрастные различия по иммунитету выявляются в наиболее контрастных условиях среды). В заключение необходимо подчеркнуть, что вопрос о селективном влиянии патогенов на выработку свойств устойчивости у растений продолжает оставаться открытым.

Н. И. Вавилов в своем четвертом законе оперирует понятиями комплексного или группового иммунитета, подчеркивая распространенность этого явления при интродукции растений. Действительно, направляющим фактором в эволюции растений может быть только весь паразитоценоз (Вавилов, 1967а). Кроме того, патогены разных царств, представляющие местный паразитоценоз (бактерии, грибы, нематоды, насекомые, цветковые паразиты), по-видимому, обладают сходным химизмом пищеварительных ферментов прежде всего к исторически обусловленному кругу питающих растений. При столкновении аборигенного паразитоценоза с новым для них растением отмечается групповая или комплексная устойчивость вплоть до иммунитета в связи с невозможностью колонизировать интродуцированное растение и использовать его в качестве своего прокормителя (Рийспере, 1983).

Пятый закон Н. И. Вавилова выявляет методологию географического поиска конституционально иммунных форм, основанных на знании эволюционных этапов, пройденных культурным растением от первоначального происхождения видов (центров происхождения) до конечных звеньев современной эволюции (включая гомологические ряды изменчивости), познания внутривидового и видового составов с учетом дифференциации на эколого-географические группы. Впервые высказываются прогнозирующие функции новой эволюционной методологии о возможности предвидения местонахождения иммунных форм. Впоследствии эта методология была взята советскими учеными на вооружение и полностью подтвердилась, особенно в использовании центров происхождения культурных растений как кладези комплексно устойчивых и иммунных форм растений.

И, наконец, шестой и последний закон естественного иммунитета выявляет общность эколого-географических принципов в выявлении иммунитета не только у разных видов, родов и семейств растений, но и у животных, что дает селекционеру ключ к нахождению иммунных форм. Н. И. Вавилов указывает на связь филогенеза как растений, так и животных с характером реакций иммунитета, что подводит исследователя к эволюционной, или генетической, в широком смысле, теории естественного иммунитета. Впоследствии теория естественного (конституционального) иммунитета на всех уровнях организации живой материи была развита С. Н. Румянцевым (Румянцев, 1983).

Поставленный вопрос связан с природой самих инфекционных начал. Знание видов и процессов видообразования у паразитов значительно расширяет наши возможности объективно предвидеть места географической локализации комплексно устойчивых к патогенам видов растений, и что особенно важно — по глубине дивергенции в системе патогенов прогнозировать длительность сохранения искомого признака во

времени при перемещении таких растений в другую часть ареала. Получили дальнейшее развитие идеи Вавилова об интродукции сельскохозяйственных растений на комплексный иммунитет (Хохрякова, 1986, 1987а, б). Поиск мест географической локализации таких форм ведется путем наложения карт распространения патогенов с учетом их филогении на соответствующие карты питающих растений. Проведенный нами анализ географической локализации генов комплексной или групповой иммунности к главнейшим патогенам показал, что подавляющее большинство таких растений имеет отдаленное происхождение. Наибольшее количество надежных генов комплексного иммунитета сельскохозяйственных растений к патогенам для различных эколого-географических зон СССР локализовано в аборигенных растениях и селекционных сортах Северного и Южного полушария: Северной и Южной Америки, Восточной Азии, Австралии, Новой Зеландии, а также на изолированных островах и полуостровах, примыкающих к данным континентам и странам Европы. Концентрация эффективных генов иммунитета различных растений на указанных континентах и репрезентативность выборки, естественно, варьируют для каждого региона нашей страны.

Заканчивая настоящее обсуждение хочется отметить, что труды Вавилова об иммунитете растений заслуживают большего внимания фитиimmunологов, чем до сих пор. Идеи-теоретическое наследие Вавилова в иммунитете растений фундаментально обосновано уже более 50 лет тому назад и заняло достойное место среди классических трудов ученого.

ЛИТЕРАТУРА

- Бернет Ф. Клеточная иммунология. М., 1971.
- Вавилов Н. И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям // Избранные произведения в двух томах. 2. Л., 1967а, 260—361.
- Вавилов Н. И. Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. Ключи к нахождению иммунных форм // Избранные произведения в двух томах. 2. Л., 1967б, 362—434.
- Вандерпланк Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза растений. М., 1981.
- Вилкова Н. А. Иммунитет растений к вредителям и его связь с пищевой специализацией насекомых-фитофагов // Доклады на 31-м ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского, 1978. Л., 1979, 68—103.
- Купревич В. Ф. Физиология большого растения в связи с общими вопросами паразитизма // Научные труды в четырех томах. 3. Минск, 1973, 8—455.
- Матышевская М. С. Влияние фитопатогенных бактерий на физиолого-биохимические свойства растений. Киев, 1975.
- Метлицкий Л. В., Дьяков Ю. Т., Озерецковская О. Л. Индукторно-супрессорная гипотеза фитоиммунитета // Ж. общ. биол., 1986, 47, вып. 6, 748—758.
- Мосолов В. В. Протеолитические ферменты. М., 1971.
- Рийспере А. Ю. Специфичность паразитических организмов как результат специализации их пищеварительных энзимов // Тез. докл. совещ. «Биологические основы резистентности растений» (Харку, 1981 октябрь). Таллин, 1981, 51—52.
- Рийспере У. Р. Некоторые теоретико-методологические проблемы фитопаразитологии // Паразитология, 1977, 2, вып. 3, 193—201.
- Рийспере У. Р. Проблема создания общей (синтетической) теории паразитоустойчивости растений // Академия наук Эстонской ССР в 1973—1979 гг. Таллин, 1981, 194—203.
- Рийспере У. Альтернативные подходы к эволюционным отношениям между растениями и их паразитами // Вопросы современного дарвинизма. Тарту, 1983, 150—173.
- Рийспере У. Р. Теоретико-методологический анализ причин неадекватного понимания микроэволюционных отношений между растениями и их паразитами // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984, 146—149.
- Рийспере У. Р. О причинах кризиса в изучении факторов и механизмов паразитоустойчивости растений // Паразитология в начальном этапе. Тр. II Всесоюз. съезда паразитологов. Киев, 1985, 176—183.
- Румянцев С. Н. Конституциональный иммунитет и его молекулярно-экологические основы. Л., 1983.

- Хохрякова Т. М. Концепция политипического вида применительно к систематике фитопатогенных аскомицетов // Проблемы вида и рода у грибов. Таллин, 1986, 181—188.
- Хохрякова Т. М. Вклад Н. И. Вавилова в растениеводческую иммунологию. Л., 1987а.
- Хохрякова Т. М. Эволюционная концепция иммунитета растений // Защита растений, 1987б, № 12, 7—10.
- Эфроимсон В. П. Иммуногенетика. М., 1971.
- Flor, H. H. Current status of the gene-for-gene concept // Ann. Rev. Phytopath., 1971, 9, 275—296.
- Jermu, T. Insect — host-plant relationship — coevolution or sequential evolution? // Symp. Biol. Hung., 1976, 16, 109—113.
- Neurath, H. Evolution of proteolytic enzymes // Science, 1984, 224, 350—357.
- Ouchi, S., Hibino, C., Oku, H., Fujiwara, M., Nakabayashi, H. The induction of resistance or susceptibility // Recognition and specificity in plant-host — parasite interactions. (Eds J. M. Daly, I. Uritani). Tokyo, 1979, 49—65
- Van Steenis, C. Autonomous evolution of plants // Gard. Bull. (Singapore), 1976, 29, 103—126.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
14/III 1988

Всесоюзный научно-исследовательский
институт растениеводства им. Н. И. Вавилова

Anu RIISPERE, Tatjana HOHRJAKOVA

N. VAVILOVI TAIMEDI IMMUNUSUSOPETUSE ARENDAMINE NÜUDISAEGSES FÜTOPATOLOGIAS

On analüüsitud akadeemik N. Vavilovi kuut seadust taimede immuunsuse olemuse, kujunemise ja leviku kohta ning rõhutatud taimede haiguskindluse seost parasitsete organismide peremehespetsiifikaga, taimekudedes makromolekulaarse koostise määravat osa selle spetsiifika kujunemisel ja resistentsete vormide esinemist kui peremehe ja parasiidi divergentse evolutsiooni tulemust. On diskuteeritud taimede ja nendel parasiteerivate mikroorganismide koevolutsiiooni probleemi üle taimede resistentuse kujunemise seisukohast ning arendatud N. Vavilovi antud metodoloogilisi aluseid resistentsete taimevormide otsimisel ja nende introductseerimisel.

Anu RIISPERE, Tatyana KHOKHRYAKOVA

VAVILOV'S THEORY OF PLANT IMMUNOLOGY ADVANCED IN PRESENT-DAY PHYTOPATHOLOGY

Academician N. Vavilov's laws on the nature, origin and occurrence of the disease resistance of plants are analysed. The dependence of the resistance of plants upon the host-specificity of parasitic organisms, the role of the macromolecular composition of plant tissues in determining the specificity, and the occurrence of resistant forms as a result of divergent evolution of host and parasite are emphasized. The coevolution of plants and their parasites in connection with forming the disease resistance of plants is discussed. The methodological basis for introducing the resistant forms, given by N. Vavilov, is completed.