

Uno RIISPERE

## LÄHTEALUSED TAIMED PARASIIDIRESISTENTSUSE ÜLDISE TEORIA LOOMISEKS

Käesoleva ajani ei ole taimede parasiidiresistentsust (haiguskindlust) määravate faktorite ja mehhanismide seletamiseks suudetud luua üldist vastuoludeta teooriat. Seetõttu on vastavasuunaliste uurimistööde lähtealuseks üksikute ning sageli üksteist välistavate hüpoteeside, mõistete ja mudelite rida, mille tähistamiseks vaid tinglikult saab kasutada teooria mõistet. Kuid oluliste lähteseisukohtade erinevuse põhjal on siiski võimalik eristada kaht kontseptuaalset süsteemi, millest üks peab taimede haiguskindluse aluseks spetsiifilise kaitsemehhanismi olemasolu üksikute parasiidiliikide ja -rasside suhtes, teine aga parasiitorganismide mitte-täielikku kohastumist vastavate taimeliikide ja -sortidega.

Juba aastakümneid kestnud kriisi põhjuste analüüs näitab, et see on seotud esimesena nimetatud ja praegu domineeriva vaadete süsteemiga, mida sisemiselt toetab vastav koevolutsioonikontseptsioon. Viimane loeb peremeestaimi ja nende parasiite ühtsete evolutsioneeruvate süsteemide võrdseteks partneriteks, kes valikufaktoritena avaldavad üksteisele samaväärset toimet. Taimedel kujunevad selle tagajärjel välja ja kinnistuvad spetsiifilised kaitsemehhanismid. Seejuures eeldatakse kaugeleulatuva analoogia esinemist taimede kaitsemehhanismide ja kõrgemate loomade immunobioloogilise mehhanismi vahel; selline eeldus võimaldab aprioorset omistada taimede spetsiifilistele kaitsemehhanismidele aktiivset ise-loomu. Vastavalt sellele käsitatakse resistentsetes taimedes parasiitide invasiooni järel tekkivaid muutusi mitte kahjustustena, vaid kaitsereaktsioonina. Nekrootilises protsessis ja rakkude surmas nähakse altruismi avaldumist, taimorganismi osade eneseohverdust terviku säilitamise nimel, seejuures tekkivaid sekundaarse ainevahetuseprodukte aga vaadeldakse spetsiifiliste kaitseainetena (fütoaleksiinidena), mis sarnanevad kõrgemate loomade vereplasmas esineva aleksiini e. komplemendiga. Selle teoreetilise süsteemi ortodoksaalsed pooldajad omistavad taime-rakkudele ja -kudedele selliseid spetsiifilisi kaitsevõimalusi, mis on võrreldavad soojavereliste immunobioloogilise süsteemi võimalustega (antikehade moodustumine). Vastavalt sellele ei eitata taimedel ka omandatud immunitedi tekkimise või esilekutsumise võimalust. Kirjeldatud koevolutsioonikontseptsiooni geneetiliseks väljenduseks on H. G. Flori (Флор, 1962) esitatud geen-geeni-vastu-hüpotees, mille järgi taimedel on olemas spetsiifilised resistent- ja parasiitidel virulentsus-geenid.

Kirjeldatud süsteem on määranud pikema aja vältel parasiitide ja taimede vaheliste suhete eksperimentaalse ja analüütilise uurimise põhisuuna, mis seisneb peatahelepanu pööramises invasioonijärgsete muutuste iseärasuste väljaselgitamisele resistentsetel taimedel, et leida sel

teel parasiitide indutseeritavaid konkreetseid resistentsusfaktoreid. Rutiinset katseskeemi järgides püütakse kasutada üha uusi analüütilisi meetodeid ning pannakse suuri lootusi nende lahutusvõime suurendamisele. Näitena võib tuua veel mitte vaibunud fenoolsete ühendite uurimise, mis muutus eriti intensiivseks pärast paberkromatograafiameetodi üldkättesaadavaks muutumist.

Kuid see sisemiselt küllalt kindlustatud vaadetesüsteem, mis lähtub spetsiifiliste kaitsemehhanismide olemasolust, ei saa pikaajalisele domineerimisele vaatamata areneda taimede parasiidiresistentsuse üldiseks teooriaks. Seda esiteks ebapiisava haardeulatuse ja selgitusvõime pärast, sest ta peab silmas ainult nõndanimetatud vertikaalset (mono- ja oligogeenset) resistentsust, mis väljendub taimeliikide üksikute looduslike vormide või kultuursortide (ka liinide ja kloonide) mittevastuvõtlikkuses kitsalt spetsialiseerunud parasiitidele. Välja jääb väga ulatuslik suhete kompleks, mida tuntakse horisontaalse (polügeense) resistentsusena ja mis väljendub peremeestaimede suskseptiilsusastme varieerumises. Teiseks ilmneb üha selgemalt vastuolu selle teoreetilise süsteemi ja tema alusel kogutud ülikülla faktilise materjali vahel. Vasturääkivalt põhiseisukohtadele ei kinnita viimane resistentsete taimede reaktsiooni spetsiifilisust üksikute parasiitide suhtes, samuti ei võimalda leida usaldatavat korrelatsiooni nn. kaitseainete sisalduse ja resistentsusastme vahel. Püüde nimetatud vastuolust üle saada mitmesuguste *ad hoc* tüüpi hüpoteeside abil on veel üks selle teoreetilise süsteemi kriisiseisundi tunnuseid. Markantsem näide seda laadi seletustest on fütoaleksiinide immunoloogilise tähtsuse põhjendamiseks püstitatud vastastikuse indutseerimise hüpoteesid (Tapp, 1975, lk. 284—285; Метлицкий, 1976). Kolmandaks ületab spetsiifilise aktiivse kaitsereaktsiooni teooria oma kontseptuaalsetes alustes need keelupiirid, mis on määratud taimorganismide fülogeneetiliselt kinnistunud struktuurilis-funktsionaalsete võimalustega, ning seega räägib vastu põhjapanevatele üldbioloogilistele tõdedele. Eelkõige peab märkima kõrgemate loomade ja taimede vaheliste printsipiaalsete erinevuste ignoreerimist, millest tulenevalt peetakse võimalikuks immunobioloogilise kaitsemehhanismi olemasolu taimedel. Selle paikapidamatust tõestati küllalt nüüdisaegsel tasemel juba rohkem kui pool sajandit tagasi (Blackman, 1922), kuid küsimuse põhimõttelise iseloomu tõttu peavad selle juurde uuesti tagasi pöörduma kõik, kes tegelevad taimede haigusresistentsuse kontseptuaalsete küsimustega. Spetsiifilise kaitsereaktsiooni teooria on vastuolus ka tsütoloogia üldtunnustatud seisukohtadega, mis kinnitavad rakkude reaktsiooni mittespetsiifilisust (steereotüüpsust) erinevate toimefaktorite suhtes. See ei luba vaadelda metabolismi infektsioonijärgset aktiveerumist kui spetsiifilist kaitsereaktsiooni teatud parasiitide suhtes, vaid kui rakusisese homöostaasi kindlustamise universaalse mehhanismi reaktsiooni adekvaatse intensiivsusega ärritajatele. Veelgi vähem saab kaitsereaktsioonina käsitada rakkude nekroosi: viimane kujutab endast mitteadaptatiivset protsessi, mille kutsuvad esile tugeva- või pikaajalise toimega kahjustavad tegurid, kui nende intensiivsus ületab homöostaasi tagavate mehhanismide reaktsiooninormi.

Teatavasti ei piisa mingi valitseva teooria kummutamiseks tema kriisiseisundi ja selle põhjuste näitamisest. Üldtunnustatud teooria elimineerimine on võimalik ainult teise teooria püstitamise teel, mis on endisega võrreldes laiema selgitusvõimega, lihtsam ning samal ajal pole vastuolus nüüdisaegsete loodusteaduslike üldkontseptsioonidega. Taimede parasiidiresistentsuse alal avaneb selline alternatiivne võimalus, kui võtta üldise teooria loomisel aluseks parasitismi ökoloogiline kont-

septsioon, mille formuleeris E. N. Pavlovski 1934. aastal (Павловский, 1961) ja mis käsitleb peremeest parasiidi elukeskkonnana. Sellest vaatekohast lähtudes, nagu on märkinud V. A. Dogel (silmas pidades zooparasitoloogilisi suhteid), «ei ole peremees kahe loomorganismi — peremehe ja parasiidi — kooselu üks komponente, vaid keskkond, milles elab ja millega kohastub parasiit» (Догель, 1962, lk. 7). See tähendab, et parasiidi ja peremehe koevolutsiiooni ei tule vaadelda vastastikuse kohastumisena, vaid asümmeetrilise protsessina, milles parasiit on sunnitud oma adaptatsiogeneesis järgima toidutaimede morfofüsioloogiliste ja biokeemiliste omaduste muutusi. Kaalukaks argumentiks selle juurde on ka tuntud entomoloog A. S. Montšadski ökoloogiliste tegurite klassifikatsiooni põhjendus (Мончадский, 1958), milles on näidatud, et parasiitorganismid on peremehe seisukohast mitteregulaarsed keskkonnategurid ega saa seetõttu vastuseks sissetungimisele ka esile kutsuda spetsiifilisi kohastumusreaktsioone.

Sisuliselt on parasitismi ökoloogiline kontseptsioon aluseks nendele fütoparasitoloogia hüpoteesidele, mille järgi taimede resistentsus sõltub eelkõige sellest, millisel määral nad rahuldavad vastavate parasiitide toidunõudeid. Paljudest ökoloogilistest sõltuvustest on esiplaanile nihutatud kõige põhilisem organismide eksisteerimise ja nende geneetilise programmi realiseerimise eeltingimus — varustatus aine ja energiaga. Teatavasti saab see fütoparasiitidel toimuda ainult peremeestaimede kudede arvel. Esialgsel kujul püstitasid toitumishüpoteesi USA teadlased viiekümnendatel aastatel (Lewis, 1953; Garber, 1954, 1956), kuid sellise arenduse, mis võib olla üldise teooria tuumaks, sai ta nõukogude geneetiku V. P. Efroimsoni esitatud mittetäieliku keskkonna teoorias (Эфроимсон, 1961, 1971). Seejuures peab märkima, et mittetäieliku keskkonna teooria loomise lähtepunktiks ei olnud parasitismi ökoloogiline kontseptsioon ega vastav zooparasitoloogiline materjal (ehkki Efroimsoni mõttearenduses ökoloogiline vaatepunkt sisuliselt domineerib), vaid nende andmete üldistamine, mis näitavad monogeense resistentsuse laialdast esinemist taimedel selliste parasiitide suhtes, kellega nad ei ole kunagi varem kokku puutunud, samuti monogeense resistentsuse edasiandmise geneetilised seaduspärasused, millest järeldub resistentsusfaktori elementaarbiokeemiline olemus. Sellele lisanduvad mikroorganismidega tehtud auksanograafiliste katsete andmed, mis näitavad, et kitsalt spetsialiseerunud parasiitide arenemise ja paljunemise pärssimiseks piisab vaid ühe, parasiidi miinimumkeskkonda kuuluva aine sünteesi muutumisest või katkemisest. Samuti võib resistentsuse põhjuseks olla mõne asendamatu makromolekuli mutageenne muutumine struktuurseks analoogiks. Eksperimentaalselt on see kinnitust leidnud resistentsuse esilekutsumises mutageensete faktorite toimet.

Lisatagu, et ülalesitatud seisukohad on põhimõttelises kooskõlas akadeemik N. I. Vavilovi viimises töös sisalduvate järeldustega: «Esimene ja põhiline seaduspärasus, mis määrab ühe või teise parasiidi suhtes immuunsete taimeliikide ja -sortide olemasolu, on parasiitide spetsialiseerumine, nende kohastumine teatud peremeeste ringiga, ühe või teise metsikute või kultuurtaimede liigi või perekonnaga. ... Parasitismi arengu põhiline seadus, tendents spetsialiseeruda, omab vahetut seost õpetusega immunteedist, mille biokeemiliseks aluseks on nähtavasti parasiitide fermentatiivne tegevus. ... Reeglina on immuunsete liikide ja sortide puudumine seotud parasiitide nõrgalt arenenud spetsialiseerumisega. ... Mida kitsam on parasiidi spetsialiseerumine taimeperekondade ja -liikide järgi, seda rohkem on väljavaateid leida üksikute liikide piires immuunseid vorme.» (Вавилов, 1961; lk. 147—151.)

Kuid nagu esitatust selgub, on ka mittetäieliku keskkonna teooria oma esialgsel kujul võimeline seletama ainult vertikaalse (mono- ja oligogeense) resistentsuse olemust, temagi sfäärist on välja jäänud horisontaalse (polügeense) resistentsuse olemuse selgitamine, mis puudutab parasiitide ja mitmesuguste peremeestaimede vaheliste suhete varieerumist ja seda reguleerivaid tegureid. Nimetatud põhjustel ei suuda ta täita taimede haiguskindluse üldise teooria ülesandeid. Vastav seletus aga on üldise teooria kontekstis möödapääsmatu, sest on teada peremehe-parasiidi suhete iseloomu suur varieeruvus sustseptiilsetel taimedel — sõltuvalt geneetilisest erinevusest sortide ja populatsioonide vahel ja nende füsioloogilisest seisundist, mis varieerub keskkonnategurite tasemele vastavalt. Kui käsitleda parasiitide adaptatsiogeneesi ökoloogilisest kontseptsioonist lähtudes, siis tuleb eeldada, et parasiitide liigid, rassid ja populatsioonid on mikroevolutsioonis kohastunud mitte ainult toitetaimede kvalitatiivsete omadustega (tunnustega), vaid ka nende kvantitatiivsete parameetritega. Seetõttu on parasiitidel välja kujunenud reaktsiooniamplituud peremeestaimede ainevahetuse ja selle üksikute lülide intensiivsuse ning produktide taseme suhtes. Kui pidada silmas, et parasiidipopulatsioonide kohastumine peremeeste morfofüsioloogiliste omadustega saab toimuda ainult hilinemisega (järgivalt), siis on valdav osal juhtudel vähe tõenäoline, et peremeestaimede konkreetset fenotüübid oleksid parasiidile optimaalseks toitekeskkonnaks. Optimumist kõrvalekalde astme määravad nii toitetaimede genotüüp kui ka kasvutingimused ning parasiidi infektsioonijärgsele ellujäämisele, arengule ja paljunemisele avaldavad mõju kõik eksogeensed tegurid, mis mõjustavad peremeestaimede metabolismi tervikuna või selle üksikuid lüüsid. Et taimede reaktsiooninorm on suhteliselt lai, siis võivad nende fenotüüpide füsioloogilis-biokeemilised parameetrid varieeruda väga laiaades piirides, liginedes parasiidi reaktsiooniamplituudi piiridele või äärmistel juhtudel isegi väljudes neist, mis annab taimedele vastavate haiguse-tekitajate suhtes kõrge põldresistentsuse. Siit järeldub, et taimed, mis ei oma teatud parasiitide suhtes mono- või oligogeenset (vertikaalset) resistentsust, kujutavad endast sellele parasiidile toitekeskkonda, kus kvalitatiivselt on kõik miinimumkeskkonna komponendid olemas, kuid kvaliteet toitesubstraadina sõltub sellest, kui suur on kvantitatiivse erinevuse aste optimumi suhtes. Seejuures allub sõltuvus üksikkomponentidest Liebigi miinimumi seadusele. Nagu näitavad D. S. Tšernavski ja N. D. Jerusalemski (Чернавский, Иерусалимский, 1966), avaldub selle ökoloogilise seaduse kehtivus ka organismide kõige olulisemate füsioloogiliste protsesside regulatsioonis ning võimaldab interpreteerida parasiitide arengu erinevusi horisontaalse resistentsuse laias diapsoonis.

Parasitismi ökoloogiline kontseptsioon ja mittetäieliku keskkonna teooria ei ole seni leidnud küllaldast hindamist ega kasutamist taimede ja parasiitorganismide vaheliste suhete olemuse selgitamise teadusliku alusena. Siin on mitu põhjust. Esimesena võib nimetada asjaolu, et parasitismi ökoloogiline kontseptsioon tekkis ja formuleeriti zooparasiitsete suhete raames, mis on arenenud isoleeritult ega oma kokkupuutepunkte taimeparasitoloogia ja taimede nakkushaiguste uurimisega. Teiseks põhjuseks tuleb lugeda seda, et mittetäieliku keskkonna hüpotees, mis kujutab endast küll ökoloogilise kontseptsiooni konkreetset rakendust taimeparasitoloogias, ei selgita parasiitorganismide arengu pärsimise mehhanisme resistentsete taimede kudedes (mittetäielikus keskkonnas). Efroimson, kes opereeris eeskätt evolutsioonilis-geneetiliste seaduspärasuste ja mõistetega, ei arendanud oma hüpoteesile adekvaatseid ja spetsiifilise kaitsereaktsiooni teooria suhtes alternatiivseid mudeleid

just sellel tasandil, millel on püstitatud spetsiifilise kaitsereaktsiooni teooria põhihüpoteesid ja millel toimub peamine osa resistentsuse olemust selgitavatest empiirilistest uurimistöödest. Kolmandaks ei kaasne- nud mittetäieliku keskkonna teooria püstitamisega selle vastandamine alternatiivse teoreetilise süsteemi seisukohtadega ja nende seisukohtade kriitika. Väga oluliseks tuleb pidada ka psühholoogilist barjääri. Juba pikka aega kuulub resistentsuse olemuse uurimisel juhtiv koht biokeemiale, seepärast on mõistetak, et valitseb tendents kohandada teoreetilist aparati selle teadusharu meetodite võimalustele. Biokeemikutele on loomupärasem otsida resistentsusfaktoreid taimedes leiduvate või invasiiooniprotsessis moodustuvate ühendite hulgast kui selgitada välja metaboliite, mille puudumine, modifitseerumine või madal tase annab taimetele resistentsuse.

Ülalesitatud teoreetilise süsteemi omaksvõtmine kutsub vältimatult esile empiiriliste uurimistööde põhisuuna muutumise. Taimedes haiguse- tekijate toimel tekkivate muutuste uurimise asemel tõuseb esikohale parasiitide toiduspetsiifika uurimine, samuti taimede konstitutiivsete biokeemiliste iseärasuste selgitamine, eriti valkkomponentide osas. Põhi- mõtteliselt tuleb siin nõustuda parasitoloog R. Hegneri 1927. aastal aval- datud seisukohaga (tsit. Догель, 1962 järgi), et parasiidi ja peremehe suhteid kui bioloogilist nähtust tuleb uurida samuti, nagu uuritakse vabalt elavate organismide ja keskkonna vahelisi suhteid. Loomulikult ei sobi siin tavalised ökoloogias kasutatavad meetodid, eluskeskkonna uurimine nõuab spetsiaalseid eksperimenteerimise ja analüüsivise viise.

Arutluse lõpus on vajalik rõhutada, et siinkohal taimede haiguskind- luse üldise teooria alusena väljapakutud teoreetiline süsteem ei ole veel kaugelki lõplik. Üks olulisemaid ülesandeid on teooria põhikontseptsioo- nidele vastava mõistete ja terminite süsteemi loomine, mis oleks vaba alternatiivse teoreetilise süsteemi konteksti kuuluvatest mõistetest, mille suhtes mittetäieliku keskkonna teooria on suletud. Näitena võib tuua immuniteedi mõiste, mis on vastuolus taimede parasiidiresistentsuse öko- loogilise kontseptsiooniga. Ka teoreetilises meditsiinis loetakse resisten- suse ja immuunsuse erineva sisuga mõisteteks ning viimast kasutatakse ainult siis, kui organismi haiguskindlus on seotud immunobioloogilise mehhanismiga (Сиротинин, 1966).

Vastust vajab küsimus, milline on taimede parasiidiresistentsuse üldise teooria mõju praktilise väljundiga uurimistöödele taimede haigus- kindluse alal. Sellele vastata ei ole lihtne, sest üldise teooria mõisteid ja terminoloogiat ei ole võimalik vahetult kasutada empiirilisel tasandil, kus toimub konkreetsete küsimuste lahendamine. Teooria mõju avaldub neid kaht tasandit ühendavate hüpoteeside ja mudelite kaudu, mis käsit- levad taimede ja parasiitide vaheliste suhete konkreetseid aspekte ning baseeruvad ühelt poolt üldise teooria kontseptsioonidel ja teiselt poolt eksperimentide ja vaatluste teel hangitaval faktilisel materjalil. Eelkõige vajavad taimede parasiidiresistentsuse ökoloogilise kontseptsiooni ja toitumishüpoteesi alusel läbitöötamist Flori geen-geeni-vastu-hüpotees, J. van der Planki (Ван дер Планк, 1972) horisontaalse ja vertikaalse resistentsuse teooria (koos selle juurde kuuluva parasiidipopulatsioonide stabiliseeriva valiku mudeliga), teoreetilised seisukohad haiguskindla lähtematerjali leidmiseks, haiguskindluse biokeemilise diagnoosimise probleem. Seisukohad loetletud küsimustes aga mõjutavad juba vahetult rakendusliku uurimistöö suunda ja tulemusi.

## KIRJANDUS

- Blackman, V. H. Discussion on some similarities and dissimilarities between plant and animal diseases, with special reference to immunity and virus diseases. — Brit. Med. J., 1922, v. 2, N 3225, p. 718—720 (disc. p. 720—722).
- Garber, E. D. The role of nutrition in the host-parasite relationship. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1954, v. 40, N 12, p. 1112—1118.
- Garber, E. D. A nutrition-inhibition hypothesis of pathogenicity. — Amer. Natur., 1956, v. 90, N 852, p. 183—194.
- Lewis, R. W. An outline of the balance hypothesis of parasitism. — Amer. Natur., 1953, v. 87, N 836, p. 273—281.
- Вавилов Н. И. Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям (Ключи к нахождению иммунных форм). — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1961, № 1, с. 117—157.
- Ван дер Планк Я. Устойчивость растений к болезням. М., 1972.
- Догель В. А. Общая паразитология. Л., 1962.
- Метлицкий Л. В. Фитоиммунитет. Молекулярные механизмы. 31-е Баховское чтение. М., 1976.
- Мончадский А. С. О классификации факторов окружающей среды. — Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 5, с. 680—692.
- Павловский Е. Н. Общие проблемы паразитологии и зоологии. М.-Л., 1961.
- Сиротинин Н. Н. Реактивность и резистентность организма. — В кн.: Многомное руководство по патологической физиологии, т. 1. М., 1966, с. 346—373.
- Тарр С. Основы патологии растений. М., 1975.
- Флор Х. Г. Генетическое регулирование взаимодействий хозяина и паразита при болезнях, вызываемых ржавчинными грибами. — В кн.: Проблемы и достижения фитопатологии. М., 1962, с. 149—159.
- Чернавский Д. С., Иерусалимский Н. Д. О принципе минимума в кинетике ферментативных реакций. — В кн.: Управляемый биосинтез. М., 1966, с. 19—24.
- Эфроимсон В. П. Общая теория иммунитета растений и некоторые принципы радиоселекции на устойчивость к инфекционным болезням. — В кн.: Проблемы кибернетики. М., 1961, вып. 5, с. 199—215.
- Эфроимсон В. П. Иммуногенетика. М., 1971.

*Eesti NSV Teaduste Akadeemia  
Zoologia ja Botaanika Instituut*

Toimetuse saabunud  
25. IV 1979

*Уно РИИСПЕРЕ*

### ОСНОВЫ ДЛЯ ПОСТРОЕНИЯ ОБЩЕЙ ТЕОРИИ ПАЗАРИТОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Продолжительный кризис в изучении природы паразитоустойчивости растений связан с господствованием теоретической системы, основанной на фитоиммунологической концепции, по которой в ходе сопряженной эволюции с паразитическими организмами (возбудителями болезней) у растений сформировались и закрепились специфические механизмы активной защиты. Эта система взглядов не может лечь в основу общей теории паразитоустойчивости (болезнеустойчивости) растений в связи с ее ограниченной объяснимостью, несоответствиями в накопленном на ее основе фактическом материале и ввиду серьезных расхождений с общебиологическими истинами. Последние не позволяют предполагать возможность возникновения у растений специфических механизмов активной защиты от отдельных видов или рас паразитических организмов и рассматривать постинвазионные альтерации в тканях растений в качестве специфических защитных реакций. Непротиворечивая общая теория может быть построена только на основе экологической концепции паразитизма, по которой популяции паразитов и их хозяев не являются эквивалентными коэволюционирующими партнерами, а хозяева рассматриваются как среда обитания и питания паразитов, к которой последние должны приспособляться. Важная роль в предлагаемой теории принадлежит гипотезе неполной среды, выдвинутой В. П. Эфроимсоном. Показывается, что на основе предложенных рассуждений можно объяснить природу как вертикальной, так и горизонтальной устойчивости растений.

*Uuno RIISPERE***PRINCIPLES FOR THE CONSTRUCTION OF A GENERAL THEORY  
OF RESISTANCE TO PARASITIC ORGANISMS IN PLANTS**

The prolonged crisis in the study of the nature of disease resistance in plants is closely connected with the predominant theoretical system based on the phytoimmunological concept. The latter postulates that specific mechanisms of active defense against pathogens, formed in the course of host-parasite coevolution, exist in plants. This theoretical system lacks a perspective of advancing into a general theory of disease resistance of plants because of its limited scope and explicit contraversies with accumulated facts and the fundamental truth of biology. Therefore, a general theory is proposed which is based on the ecological concept of parasitism, considering the host and parasite not as equivalent partners in coevolution, but assuming the host to be an environment and nutritional substrate for parasites. By means of these theoretical concepts, a possibility of the nature of vertical as well as horizontal resistance in plants is proved. The principal component of the theory belongs to V. P. Efroimson's hypothesis of incomplete medium, which is in accordance with the ecological conception of parasitism.