

Н. И. Вавилов и проблема устойчивости растений

С изложением основных положений "Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости" Н. И. Вавилов, как известно, впервые выступил в Саратове в 1920 г. на III Всероссийском съезде по селекции и семеноводству. Идейные истоки этого труда, общебиологической направленности, шли от Ч. Дарвина, подметившего случаи параллельной изменчивости. Фактическую же основу сформулированного Вавиловым "Закона" составили его собственные исследования по изучению видового и морфофизиологического разнообразия растений, которые и позволили выявить правильности в наследственной изменчивости (1). В 1923 г. в работе "Новейшие успехи в области теории селекции" он особо остановился на этом обстоятельстве своей работы: "Большое число растений, исследованных нами и нашими сотрудниками на многих тысячах сортов в течение последних 8 лет, обнаружили, что явление параллелизма изменчивости является общим (явлением), присущим всем видам и родам без исключения" (2, с. 16). К этому выводу Вавилова вплотную подвели также его многолетние специальные работы в области иммунитета растений. На это обстоятельство указывает и автор первой и пока единственной научной биографии Вавилова, его ученик и последователь Ф. Х. Бахтеев (3).

Идеи Вавилова, опытные и литературные данные, сделанные на их основе обобщения по вопросам фитоиммунитета, безусловно, оказали влияние на разработку явления устойчивости в целом. Рассмотрению его вклада в познание особенностей иммунитета растений посвящена обширная литература, где дан анализ всей проблемы в контексте ее истории и последующего развития (4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 и др.). Здесь же будет сделан акцент на эволюционных аспектах исследований Вавилова, на приложимости установленных им законов, к раскрытию механизмов защиты растений от действия неблагоприятных биотических и абиотических факторов среды.

Природа иммунитета растений к инфекционным заболеваниям интересовала Вавилова на протяжении всей его научной деятельности. Первые работы, выполненные и опубликованные еще в студенческие годы, были посвящены выяснению мер борьбы с головней, изучению повреждений, наносимых сельскохозяйственным растениям улитками (11). Результаты последней работы обобщающего характера, "Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям (ключи к нахождению иммунных форм)", были сообщены Вавиловым в 1940 г. участникам заседания Биологического отделения Академии Наук СССР, а впервые опубликованы посмертно (12).

В течение этих тридцати лет Вавилов, постоянно расширяя рамки своих исследований, собирал обширный фактический материал, который и позволил ему установить определенные закономерности, своего рода правильности, в распределении иммунитета к инфекционным заболеваниям среди растений. Им было опубликовано несколько работ, отражающих последовательность его наблюдений и опытов, продвижение по пути теоретических обобщений, в соответствии с достижениями мировой науки в связи с успешно развивающейся в тот период генетикой. Вавилов явился создателем новой науки-фитоиммунологии.

Подготовку к своей исследовательской деятельности Вавилов начал со стажировки сначала на Селекционной станции у Д. Л. Рудзинского (Московский сельскохозяйственный институт), а в 1911-1912 гг. в Санкт-Петербурге у Р. Э. Регеля (Бюро по прикладной ботанике) и А. А. Ячевского (Бюро по микологии и фитопатологии). Параллельно с занятиями в поле и лабораториях он много внимания уделял литературе, произвел историко-научный анализ современного ему состояния вопроса об иммунитете хлебных злаков к паразитическим грибам. Он учел работы своих предшественников, микологов и фитопатологов XIX-начала XX вв. (Р. Биффена, А. Де Бари, П. Зорауэра, Г. Клебана, А. Масси, В. Пфедфера, Г. Шренка, Дж. Эриксона и др.). Ему стало ясно, что выдвинутые теории (механического иммунитета Ф. Кобба, хемотропическая теория А. Масси, кислотная теория О. Комеса и др.) не вскрывают всей сложности взаимоотношений между растением-хозяином и грибом-паразитом, не учитывают разнообразия биологии последних. Он констатировал

ярко выраженную разборчивость грибов в выборе хозяина в огромном многообразии форм культурных злаков. Вавилов пришел к заключению, что на смену старой трактовке паразитизма как простого патологического явления, пришло новое его понимание, в основе которого лежит положение о взаимоотношениях двух живых организмов.

Он наметил задачи и пути селекции устойчивых к грибным заболеваниям хлебных злаков. Серия его основополагающих исследований открывается работой "Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов", опубликованной в 1913 г. на страницах "Трудов селекционной станции при Московском сельскохозяйственном институте" (13).

Объектами исследований явились сорта овса, озимой и яровой пшеницы, а также поражающие их грибы. Вавилов обратился к изучению корончатой и линейной ржавчинам-паразитам овса, мучнистой росе и бурой ржавчине-вредителям пшеницы. Он использовал сравнительный метод исследования и обнаружил, что отдельные расы и даже целые виды хлебных злаков различаются степенью восприимчивости к тем или другим паразитическим грибам.

Вавилову принадлежит исключительно важная роль в обосновании вывода о том, что иммунитет растений к грибным болезням зависит не от их анатомических особенностей, а от физиологических взаимоотношений клеток растения-хозяина и гриба.

В 1918 г. увидел свет фундаментальный труд Вавилова "Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям" с посвящением И. И. Мечникову (14). Он был создан на основе наблюдений и опытов, проведенных автором в течение 1911-1918 гг. в России, Англии и Франции. Вавилов привел сведения о широкой распространенности иммунитета среди возделываемых растений. Его внимание было обращено на распространенность иммунитета в растительном мире, на его встречаемость у неввозделываемых растений. Вавилов пришел к заключению, что иммунитет представляет собой общее явление, свойственное как культурным растениям, так и дикорастущим формам. Степень же его проявления определяется составом паразитической флоры данной группы, ее полиморфизмом (15).

Вавилов предложил классификацию естественного иммунитета растений. Он рекомендовал различать механический (пассивный) и физиологический (активный) иммунитет.

Иммунитет первого рода достигается за счет приспособлений анатомо-морфологического характера: свойств покровных тканей и устьичного аппарата. Защитой растению от фитопатогенных организмов служит утолщенная кутикула, восковой налет, железы в покровных тканях, выделяющие эфирные масла. Существенную роль в невосприимчивости играют и особенности цветения растения, его габитус, форма зерна.

Вавилов указывал, что самозащита растения на внедрение паразитов проявляется еще и в явлениях новообразования их тканей, которые изолируют гифы гриба от его распространения по растению. Вместе с тем он подчеркивал относительный характер приспособлений, лежащих в основе этого вида иммунитета. "Механический иммунитет, — писал он, — является нередко весьма поверхностным, хотя и наследственным" (15, с. 169).

Физиологический иммунитет связан с функциональной деятельностью растительного организма, его основу составляют защитные специфические реакции, развивающиеся в клетках растения-хозяина в ответ на раздражение, исходящее от патогена.

Опираясь на факты, Вавилов критически проанализировал современные ему данные о физиологических факторах, обуславливающих иммунитет растения (хемотропическая теория Масси, "кислотная" теория Комеса, осмотическое давление клеточного сока и др.). Проверочные исследования, проведенные под его руководством, в лаборатории в Саратове, показали, что иммунитет пшеницы, ржи и ячменя к мучнистой росе не зависит от осмотического давления клеточного сока. Вавилов говорил, что грубая схематизация объяснений иммунитета "может привести скорее к затемнению истины, а не к разъяснению ее" (15, с. 195). Вавилов указывал на сложность физиологического процесса взаимоотношений между паразитическими грибами и клетками растения-хозяина, на необходимость учета их индивидуальностей. "Создание общей теории физиологического иммунитета, — писал он, — дело будущего и, вероятно, не слишком близкого" (15, с. 199).

Вавилов подвел итог суждениям о зависимости иммунитета к грибным заболеваниям от факторов среды. Он указывал на стойкость и консервативность иммунитета растений в отношении влияния температурных условий, влажности, освещения, химического состава почвы. Он развивал экологический подход к этому типу устойчивости растений.

Своими исследованиями Вавилов стремился выяснить причину различного реагирования одних и тех же сортов возделываемых растений к разным видам паразитических грибов. Ответ на этот вопрос, по его наблюдениям, следует искать в различной степени специализации паразитов по родам и видам растений-хозяев. Специализация видов паразитов и генетическая дифференциация сортов являются, но Вавилову, основными факторами в распределении иммунитета. Он установил закономерный характер этой зависимости в мире растений, объяснил ее сущность с эволюционных позиций.

П. М. Жуковский, сподвижник Вавилова, анализируя его вклад в разработку теории физиологического иммунитета, особо подчеркивал значение его идеи генотипического иммунитета. Известно, что исследуя реакцию растения-хозяина на внедрение паразита, Вавилов прежде всего обращался к установлению генетического положения вида в пределах рода, выяснял распространенность иммунитета в ряду составляющих его видов. Жуковский (5) заострил внимание научного сообщества и на другом важнейшем указании Вавилова, его завете — поиск иммунных видов следует искать на их родине.

Мысль ученого, его усилия как экспериментатора постоянно были обращены на выяснение закономерностей в проявлении естественной невосприимчивости к инфекционным заболеваниям среди растений.

В 1935 г., в работе "Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям" (16), Вавилов в четкой и сжатой форме изложил ряд обобщений по этому вопросу. Он обосновал правомерность выделения иммунологии растений в самостоятельный, особый раздел ботаники, определил его название - фитоиммунология (15). Здесь же он проанализировал моменты сходств и различий между животными и растительными организмами в отношении их устойчивости к инфекционным заболеваниям. Этот аспект исследований и выводы

Вавилова имеют значение для развития эволюционной биологии. Он, в частности, писал: "Исследования на разных объектах в отношении разных заболеваний выявили многообразие типов сортовой и видовой устойчивости растений к инфекционным заболеваниям". И далее: "В основном приходится так же, как у животных, выделять по-прежнему две основные категории иммунитета, с одной стороны — естественный или врожденный иммунитет, с другой стороны — иммунитет приобретенный, искусственно вызванный" (15, с. 317). Вавилов обратил внимание и на различия животных и растений: у последних основную роль играет естественный иммунитет.

Им обосновано введение в фитоиммунологию ботанико-географического принципа исследования. Вавилов показал, что в фитоиммунологических исследованиях следует учитывать не только биологические особенности паразитов, но и характеристику растений-хозяев по их генетическим и географическим показателям. Именно последние данные, считал Вавилов, имеют нередко решающее значение. Его исследованиями были установлены "географические правильности" в отношении иммунитета пшениц, овсов и других культур.

Применение ботанико-географического принципа при изучении иммунитета позволило Вавилову прийти к выводу о существовании группового иммунитета. Сущность этого явления, по его словам, состоит "в устойчивости одних и тех же сортов и видов одновременно к различным паразитическим заболеваниям, к множеству физиологических рас" (15, с. 437).

Закономерности, установленные Вавиловым в отношении иммунитета к инфекционным заболеваниям, должны стать, по его мнению, исходными в работе селекционера.

В обсуждаемой работе точно так же, как и в статье "Селекция как наука" (17) Вавилов остановился на конкретных рекомендациях ученым в их исследованиях на иммунитет. Основу его советов составили законы распределения иммунитета растений к инфекционным заболеваниям, установленные им на многих тысячах сортов в отношении различных заболеваний, обобщенные затем в отдельных публикациях (12, 18).

Вавилов выделил шесть законов. Первый из них — явление естественной специализации самого паразита, он рассматривал с эволю-

ционной точки зрения. Именно этот закон, говорил ученый, констатирует общую тенденцию в эволюции паразитических грибов "от полифагии к монофагии". Отсюда вывод для селекционеров: "Чем уже специализация паразита по родам и видам растений, тем больше шансов на нахождение иммунных форм в пределах отдельных видов" (15, с. 485).

Последующие законы также отражают различные стороны явлений, определяющих проявление иммунитета растений. Среди них генетическая дифференциация хозяев-растений, соответствие реакции иммунитета экологическому типу растений, групповой иммунитет. Вавилов обобщил свои материалы и пришел к заключению, что распределение иммунных и восприимчивых видов и сортов не является случайностью. Их поиск он связывал с филогенетическим положением растений, с познанием их внутривидового и видового состава, с учетом дифференциации на эколого-географические группы.

История науки и ее современное состояние показывает, что Вавилов достойно справился с поставленной им самим в начале исследовательского пути задачей изучения проблемы фитоиммунитета и определения перспектив ее дальнейшего развития. Его величайшей заслугой является то, что установленные им на культурных и полезных дикорастущих растениях закономерности в распределении естественного иммунитета, он соединил с эволюционной теорией и, следуя И. И. Мечникову, старался найти черты общности между явлениями естественного иммунитета у животных и растений.

Эволюционную направленность этих исследований, установленных законов, Вавилов определил сам: они "... представляют, но существу, развитие эволюционного учения в применении к явлениям иммунитета и приводят, таким образом, к эволюционной, или генетической в широком смысле, теории естественного иммунитета" (15, с. 492).

Вавилов оказал огромное влияние на своих современников, его подходы и идеи по вопросам фитоиммунитета нашли развитие в исследованиях физиологов в 30-е годы. В этом отношении заметной была работа Б. П. Строгонова, посвященная выяснению роли окислительных процессов в физиологическом иммунитете растений (19). Им показано, что устойчивость картофеля к фитофторе не

является постоянной и зависит от состояния функциональной системы растения, в частности, пероксидазы, и окружающей внешней среды.

Устойчивость растений к инфекционным заболеваниям в условиях орошаемого земледелия в 30-х годах изучал К. Т. Сухоруков. Объектами его исследований являлась пшеница, пораженная заразой и ржавчиной. Им были обнаружены определенные закономерности в развитии ржавчины, в инфицировании ею растения-хозяина. Сухоруков показал, что поливы являются "могущественным рычагом", надежным средством создания устойчивости растения.

Развитию представлений Вавилова в отношении физиологического иммунитета способствовали и другие работы Сухорукова, обобщившие материал в отношении ответных реакций растения на воздействие заражения (20).

Исследовательская, экспедиционная и организационная деятельность Вавилова по овладению растительными ресурсами мира, его неустанные усилия в области селекции подвели его, как известно, к необходимости изучения устойчивости растительных организмов к воздействию не только биотических, но и абиотических факторов среды. Этим вопросам посвящены его работы "Проблемы северного земледелия" (1931), "Мировые ресурсы засухоустойчивых сортов" (1966).

Мысли и конкретные данные Вавилова о природе засухоустойчивости культурных растений, предложения по их агроэкологической классификации, рекомендации в связи с земледельческим освоением севера вошли в планы работ, ученых и исследовательских групп 20-40-х гг. Вавилов привлекал к работе в этом направлении крупнейших физиологов своего времени. Опубликованные в последние годы материалы из его эпистолярного наследия (1, 21, 22) доносят до нас его заботы и дела. Известно его желание привлечь к работе в возглавляемом им Отделе прикладной ботаники и селекции в Петрограде В. Р. Заленского, которого хорошо знал по работе в Саратове, по совместной экспедиции в Нижнее Поволжье по изучению полевых культур этого края (23). В работе Вавилова "Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям" есть такие строки: "Многими полезными указаниями по методике определения ос-

мотического давления плазмалитическим путем мы обязаны проф. В. Р. Заленскому" (15, с. 181).

Соратником Вавилова был Н. А. Максимов, один из создателей экологической физиологии растений, исследователь проблем роста и развития растений. Он в течение ряда лет (с 1922 г.) работал вместе с Вавиловым в Государственном институте опытной агрономии (ГИОА) и внес значительный вклад в познание процессов устойчивости растений к абиотическим факторам среды.

Вавилов высоко ценил деятельность Максимова в области прикладной физиологии растений и непосредственно содействовал его участию в работе Четвертого международного ботанического конгресса (США) в 1926-м году (24). Концепция Максимова о природе засухоустойчивости растений, изложенная в докладе на этом съезде получила признание и стимулировала формирование новых научных направлений в физиологии растений. Максимов показал, что в основе засухоустойчивости растений лежит их способность переносить без вреда или лишь в его незначительной степени состояние длительного завядания (25).

В своих исследованиях Максимов развивал идею Вавилова о необходимости поиска общности закономерностей в процессах жизнедеятельности растений. Используя результаты своих ранних работ по изучению влияния низких температур на растения (26), он пришел к заключению, что "устойчивость растений по отношению к морозу и засухе, этим, по-видимому совершенно несходным внешним влияниям — обнаруживает при более глубоком изучении много общих черт" (27). Стойкость растений к неблагоприятным факторам, как считал Максимов, в большей степени определяется внутренними физиолого-биохимическими механизмами клеточной организации растения, особенностями его метаболизма и в меньшей степени зависит от приспособлений анатомо-морфологического характера.

Фактический материал, полученный Вавиловым и его последователями по проблеме устойчивости растений к биотическим и абиотическим факторам среды, объективно подтверждает дарвиновскую концепцию адаптивного содержания эволюции. Из него следует, что в процессе исторического развития растительных организмов шло и формирование способов их защиты от неблагоприятных

влияний высокой и низкой температуры, избыточной инсоляции, недостаточного водоснабжения, засоления, воздействия патогенов. Под действием естественного отбора выработались разнообразные адаптации анатомо-морфологического, физиологического, биохимического и экологического характера. Эти приспособления разнообразные в своих конкретных проявлениях и формах в разных отделах растительного царства и экологических групп, видового и сортового разнообразия возделываемых растений, в конечном итоге имеют общую стратегию — обеспечивают репродуктивное выживание вида.

Приведенный здесь анализ работ Вавилова по фитоиммунитету, а также предложенные его последователями выводы по развитию проблемы засухоустойчивости (28), показывают, что общность растений применительно к их устойчивости к воздействию биотических и абиотических факторов состоит в следующем. Прежде всего в наличии этого свойства у всех групп растительных организмов, как культурных так и дикорастущих, в сходстве общих принципов их реагирования на стресс, в самой способности к защитно-приспособительной реакции. Различия же в характере ответной реакции обусловлены генетически, определяются спецификой той или иной живой системы, своеобразием неблагоприятного фактора, степенью его напряженности, принадлежностью растения к экологическому типу, ботанико-географическими условиями. Отсюда многообразие степени их выраженности у разных видов.

Материал о защитных структурах и функциях растений на действии высокой температуры и обезвоживания в пределах разных систематических групп, подтверждает законы, сформулированные Вавиловым и в отношении естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям, его вывод о том, что выработка их типа реакции шла сопряженно с эволюционным процессом.

Литература

1. *Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Сельск. и лесн. хозяйство. 1921. № 1, 2, 3, октябрь-декабрь. С. 84-99.
2. *Вавилов Н. И.* Новейшие успехи в области теории селекции. М, 1923.
3. *Бахтеев Ф. Х.* Николай Иванович Вавилов (1887-1943). Новосибирск, 1988.

4. *Наумов Н. А.* Современное состояние вопроса об иммунитете растений // Сб. Всесоюзного ин-та защиты растений. 1932. № 4. С. 49-53.
5. *Жуковский П. М.* Теория физиологического иммунитета Н. И. Вавилова и ее современное развитие // Вопросы географии культурных растений и Н. И. Вавилов. М.-Л., 1966. С. 32-35.
6. *Горленко М. В. Н. И. Вавилов и некоторые проблемы фитопатологии* // Микология и фитопатология. 1968. Т. 2. № 3. С. 263-265.
7. *Хохрякова Т. М.* Вклад Н. И. Вавилова в растениеводческую иммунологию. Л., 1987.
8. *Дьяков Ю. Т.* Физиолого-биохимические механизмы устойчивости растений к грибным болезням // Итоги науки и техники. М., 1983. С. 5-90.
9. *Bateman D. F.* The Dynamic Nature of Disease // Plant Disease. 1979. V. 3. P. 53-83.
10. *Heath M.* Nonhost Resistance // Plant Disease Control: Resistance and Susceptibility. Willey, 1981. P. 202-220.
11. *Вавилов Н. И.* Голые слизи (улитки), повреждающие поля и огороды в Московской губернии: Отчет об исслед., произвед. по поручению Моск. губерн. зем. управы осенью 1909 г. М., 1910.
12. *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.
13. *Вавилов Н. И.* Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов // Тр. Селекционной станции при Московском сельскохозяйственном институте. М., 1913. Вып. 1. С. 5-89.
14. *Вавилов Н. И.* Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям // Изв. Петровской сельскохозяйственной академии. 1918. Вып. 1-4. С. 1-244.
15. *Вавилов Н. И.* Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. М., 1986.
16. *Вавилов Н. И.* Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям (Применительно к запросам селекции) // Теоретические основы селекции растений. Т. 1. М.-Л., 1935. С. 893-990.
17. *Вавилов Н. И.* Селекция как наука // Избр. произведения в 2-х томах. Л., 1967. Т. 1. С. 328-342.
18. *Вавилов Н. И.* Закономерности в распределении иммунитета растений к инфекционным заболеваниям // Проблемы иммунитета культурных растений. Тр. майской сессии АН СССР. 1935 г. М.-Л., 1936. С. 5-16.

19. *Строганов Б. П.* Роль окислительных процессов в физиологическом иммунитете растений // Сб. научных работ комсомольцев-биологов. 1940. С. 25-48.
20. *Сухоруков К. Т.* Физиология иммунитета растений. М., 1952.
21. *Вавилов Н. И.* Научное наследство. Т. 5. Из эпистолярного наследия. 1911-1928 гг. М., 1980.
22. *Вавилов Н. И.* Научное наследие в письмах. Международная переписка. Т. 1. Петроградский период 1921-1927 гг. М., 1994.
23. *Манойленко К. В.* Вячеслав Рафаилович Заленский и его вклад в ботаническую науку (к 120-летию со дня рождения) // Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 2. С. 103-115.
24. Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга. Ф. 318. Оп. 1-1. № 139. Л. 54, 54 об.
25. *Максимов Н. А.* Физиологические основы засухоустойчивости растений. Л., 1926.
26. *Максимов Н. А.* О вымерзании и холодостойкости растений. Экспериментальные и критические исследования // Изв. Лесн. ин-та. 1913. Вып. 25. С. 1-330.
27. Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга. Ф. 318. Оп. 1-1. № 342. Л. 5 об.
28. *Манойленко К. В.* Эволюционные аспекты проблемы засухоустойчивости растений. Л., 1983.