

Наукова школа С.Г. Навашина в галузі цитогенетики

Висвітлено діяльність наукової школи з цитогенетики, створеної С.Г. Навашиним. Показано розвиток його ідей у роботах його учнів Г.А. Левитського, М.С. Навашина, Л.М. Делоне та інших, розглянуто внесок школи С.Г. Навашина у світову науку

Дослідження історії розвитку генетики в Україні передбачає аналіз напрямів досліджень, персональних внесків учених, формування і діяльності наукових шкіл. У вітчизняних історико-наукових працях показано результати, отримані вченими, історію наукових установ, однак діяльність генетичних наукових шкіл висвітлено не достатньо. Тому актуальною є ідентифікація та дослідження генетичних шкіл в Україні, найважливішими з яких є цитогенетична школа С.Г. Навашина (1857—1930), школа еволюційної морфології та генетики І.І. Шмальгаузена (1884—1963), школа селекції сільськогосподарських рослин В.Я. Юр'єва (1879—1962), школа молекулярної та еволюційної генетики С.М. Гершензона (1906—1998).

Низку праць присвячено визначному ботаніку, цитологу, ембріологу, засновнику сучасної каріології С.Г. Навашину [1—3], а також персоналіям деяких його учнів [4, 5]. Створення наукової школи С.Г. Навашина побічно висвітлено В.В. Фінном та ін. [1, 6, 7]. Фрагментарно здобутки С.Г. Навашина та його учнів описано в монографії „Розвиток біології в Україні” [8] та низці енциклопедичних видань [9, 10]. Однак, на нашу думку, дана тема потребує подальшої розробки і може бути предметом окремого історико-наукового дослідження. Джерельною базою роботи слугували історико-наукові огляди, праці С.Г. Навашина та його учнів.

Працюючи в галузях ембріології та цитології рослин, С.Г. Навашин здійснив



С.Г. Навашин

цитологічні дослідження ядра рослинної клітини, а також будови хромосом. Він відкрив явище халазогамії (1896), подвійного запліднення у покритонасінних рослин (1898), а також встановив існування супутників хромосом і специфічну морфологію хромосом (1912). С.Г. Навашина, який заклав основи вчення про каріологію та її таксономічне значення, в 1924 р. було обрано академіком Всеукраїнської академії наук. Фундаментальні результати вченого мали світове визнання. Він був членом Лондонського Ліннейвського товариства, членом-кореспондентом Баварської академії наук та Американського ботанічного товариства. Ученого було обрано віце-президентом конгресу ботаніків у Кембріджі, а також нагороджено премією ім. К. Бера.

С.Г. Навашин народився в с. Царевщина (нині Саратовська обл., Росія). Навчався в Медико-хірургічній академії в Петербурзі (1874—1878), де також працював у лабораторії професора хімії та композитора О.П. Бородіна. У 1884 р. закінчив природниче відділення Московського університету, де вивчав хімію у професора В.В. Марковнікова. На запрошення К.А. Тімірязєва в 1884—1889 рр. працював на кафедрі фізіології рослин Московського університету, а потім — у Петровській рільницькій та лісовій академії. Будучи хіміком, С.Г. Навашин самостійно вивчав ботаніку і написав перші наукові праці, присвячені вивченню мохів та грибів, 1888 р. склав магістерський іспит з ботаніки в Петербурзькому університеті, а після здобуття звання приват-доцента викладав у Московському університеті патологію рослин. У 1889—1894 рр. вчений працював у Петербурзькому університеті, де захистив магістерську дисертацію на тему „Склеротинія у берези” (1894) [11]. У 1896 р. він захистив у Новоросійському університеті докторську дисертацію „Про звичайну березу і морфологічне значення халазогамії”. Після смерті ботаніка-флориста, палеофітолога І.Ф. Шмальгаузена (1849—1894) С.Г. Навашин очолив кафедру морфології та систематики рослин Київського університету (1894—1915), а також університетський Ботанічний сад (1894—1914).

Працюючи в Києві, С.Г. Навашин досліджував запліднення однодольних і дводольних рослин і встановив подвійне запліднення у покритонасінних рослин (1898). Це відкриття стало сенсацією в ботанічній науці, а його лабораторію почали відвідувати вчені з різних країн світу [10].

У 1915 р. С.Г. Навашин переїхав у Грузію, де в 1918—1923 рр. викладав у Тбіліському університеті. У 1918 р. його обрано дійсним членом Російської академії наук. У 1923—1929 рр. він очолював Біологічний інститут ім. К.А. Тімірязєва в Москві, у 1929 р. переїхав у Пушкіно, де завідував створеною для нього Цитологічною лабораторією АН СРСР, але невдовзі (1930) помер [9, с. 443].

Всі свої фундаментальні дослідження вчений здійснив на власноруч виготовлених приладах — шедеврах мікротехнічного мистецтва. Його праці ілюстровано авторськими (нині хрестоматійними) малюнками. У 1998 р. вчені-ботаніки всього світу відзначали сторіччя відкриття подвійного запліднення у покритонасінних рослин. Особливо урочисто святкування відбулось у Київському університеті, де С.Г. Навашин здійснив відкриття, що уславило українську науку [10].

Про відкриття подвійного запліднення вчений повідомив 5 вересня 1898 р. на Х з'їзді російських природодослідників та лікарів у Києві в доповіді „Нові спостереження запліднення у *Lilium Martagon* і *Fritillaria Tenella*” [12, с. 7]. Більш детально результати цих досліджень учений виклав у статті „Результати перегляду процесів запліднення у *Lilium Martagon* і *Fritillaria Tenella*” [13, с. 189—192]. „Щоразу, коли пилок трубка стикається з зародковим мішком, обидва чоловічі статеві ядра також спостерігаються в його вмісті..., — писав він. — Потім вони віддаляються одне від одного, причому одне проникає в яйцеклітину, а інше тісно прилягає до сестринського ядра яйцеклітини” [13, с. 189]. Унаслідок такого подвійного запліднення утворюється зародок рослини та ендосперм (запас поживних речовин для зародка). У праці „Дослідження структурного зображення властивостей статевої ядер” С.Г. Навашин вказував, що до відкриття подвійного запліднення участь другого спермію в процесі запліднення видавалася аномалією, однак виявилось, що саме за його участю утворюється ендосперм. „Функція спермію при утворенні ендосперму не відмінна від його функції при утворенні зародка, як з генетичної, так і з морфологічної точки зору”, — зазначав учений [13, с. 327].

Другим визначним відкриттям С.Г. Навашина було встановлення та вивчення явища халазогамії у берези. У праці „Про звичайну березу і про морфологічне значення халазогамії” він

писав: „Я розпочав спершу побіжні спостереження розвитку зав'язі берези, однак невдовзі стикнувся з дивовижною особливістю запліднення у цієї рослини, а саме з проникненням пилкової трубки до зародкового мішка через халазу” [13, с. 123]. Учений висловив припущення, що халазогамія берези є проміжною ланкою між заплідненням у голонасінних та більш складним заплідненням у покритонасінних. „Витоки цієї особливості та її філогенетичне значення потрібно шукати в близькості березових до вищих голонасінних, тобто хвойних”, — писав він [13, с. 124].

У статті “Про самостійну рухомість чоловічих статевих ядер у деяких покритонасінних рослин” (1910) С.Г. Навашин відзначив „досить тонкі, але характерні відмінності, якими відрізняється процес запліднення у різних представників покритонасінних” [14, с. 332]. Саме ця робота, на думку В.В. Фінна, започаткувала цитологічні дослідження С.Г. Навашина [6, с. 114]. У ній він описав „рідкісний препарат”, на якому спостерігав у рослини пересування чоловічих статевих клітин до жіночих. „Чоловічі статеві ядра обов'язково повинні бути наділені самостійною рухомістю для того, щоб пройти шлях усередині зародкового мішка”, — зробив висновок учений [14, с. 323].

У 1912 р., вивчаючи будову хромосом *Galtonia sandicans* (садового гіацинту), С.Г. Навашин відкрив супутники хромосом — невеликі тільця, прикріплені до хромосоми. У тому ж році він запропонував називати ідіограмами специфічну для кожного виду рослин кількість хромосом і особливості їх форм. Пізніше його учні Л.М. Делоне (1921) і Г.А. Левитський (1924) запропонували для цього термін „каріотип”. „Відкриття супутників супроводжувало встановлення у *Galtonia sandicans* двох рас: однієї з ядром симетричної будови, іншої з асиметричним ядром. Вивчення генетичних співвідношень цих рас вводить дослідження С.Г. Навашина безпосередньо

в ділянку генетики”, — вважав В.В. Фінн [6, с. 115].

У київський період діяльності С.Г. Навашина почала формуватися його наукова школа, з якої вийшли визначні ботаніки, цитологи, ембріологи, цитогенетики, — М.В. Цінгер, Г.А. Левитський, Л.М. Делоне, В.В. Фінн, В.І. Фаворський, Я.С. Модилевський, М.В. Черноярров, М.Г. Холодний. Ученем ученого був і його син М.С. Навашин — цитолог і цитогенетик, який уперше здійснив аналіз хромосом людини. У ХХ ст. майже всі цитоембріологи СРСР походили з наукової школи С.Г. Навашина або були з нею так чи інакше пов'язані.

За спогадами В.В. Фінна, особистими рисами С.Г. Навашина були спостережливість, неупередженість, широка ерудиція. Своїх учнів він учив критично ставитися до результатів своїх робіт і публікувати їх тільки після ретельної перевірки. В.В. Фінн називав свого вчителя „вченим-самородком”, який прокладав нові шляхи в науці. „У тій ділянці, де він творив, він не мав учителів, — писав автор. — Свої основні відкриття здійснив, не побувавши за кордоном і не познайомившись особисто з науковими дослідженнями в лабораторіях іноземних корифеїв цитології. Своїми успіхами й досягненнями С.Г. Навашин зобов'язаний самому собі, своєму хистові” [6, с. 118]. Безумовно, всі ці якості та багаторічний досвід педагогічної роботи сприяли створенню С.Г. Навашиним однієї з найбільш визначних вітчизняних наукових шкіл.

Нижче розглянемо детальніше персональні наукові здобутки його учнів.

Ботанік і ембріолог В.В. Фінн (1878—1957) закінчив Київський університет (1901) і викладав у ньому в 1903—1930 рр. Він працював також у Київському (1922—1930) та Житомирському (1944—1951) сільськогосподарських інститутах. У працях В.В. Фінна висвітлено питання порівняльної ембріології [9, с. 655], підтверджено описаний С.Г. Навашином факт наявності цитоплазми у сперміїв [8, с. 121]. У спільній статті С.Г. Навашина та В.В. Фінна „До іс-

торії розвитку халазогамних *Juglans nigra* і *Juglans regia*” (1912) висловлено наступну думку: „У царстві рослин перехід від типового сперматозоїду, що складається з цитоплазми і ядра, до сперматозоїду вищих рослин, який не містить цитоплазми, відбувся не відразу, а шляхом тривалої еволюції” [15, с. 34]. Учені описали в покритонасінних рослин тенденцію редукції чоловічих гамет до ядра, що унеможливило участь їх цитоплазми в статевому процесі. Наявність цієї ознаки в халазогамних рослин, на думку авторів, підтверджує давнє історичне походження даних форм, що „стоять на порозі світу покритонасінних”. Учені зробили висновок: „Яскраво виражена у насінних рослин тенденція редукувати будову чоловічих гамет до ядра пов’язана з появою у них пилкової трубки. З еволюцією пилкової трубки відбувається паралельно і спрощення чоловічих гамет” [15, с. 60]. Упродовж багатьох років (1912—1941) В.В. Фінн досліджував морфологію генеративних клітин.

Цитолог і ембріолог рослин Я.С. Модилевський (1883—1968) закінчив природниче відділення Мюнхенського (1907) і фізико-математичне відділення Київського (1908) університетів. З 1922 р. він працював в установах Академії наук УРСР, у 1931—1967 рр. завідував створеним ним відділом цитології та ембріології Інституту ботаніки АН УРСР, а в 1937—1938 рр. був його директором. Одночасно в 1937—1941 і 1946—1949 рр. читав у Київському університеті та Київському педагогічному інституті курси морфології, анатомії, цитології та ембріології рослин [9, с. 426].

Я.С. Модилевський наголошував, що напрямом його діяльності були ембріологія і цитологія рослин. Згідно з визначенням, даним автором у книзі „Цитоембріологія вищих рослин” (1963), ця наука вивчає утворення репродуктивних органів, процеси запилення та запліднення, ембріогенез, розвиток ендосперму, насіння й плоду. Цитоембріологія виникла з ембріології вищих рослин, особливо покритонасінних, та пов’язана з розмноженням рослин [16, с. 3].

Учений зазначав, що ця галузь не розглядає питання спадковості та мінливості, тобто не стосується безпосередньо генетики й цитогенетики. Окреслюючи перспективи розвитку цитоембріології, Я.С. Модилевський писав, що вивчення ембріологічних процесів повинно відбуватись у зв’язку з цитологією, оскільки завданням цитології є не тільки з’ясування генетичних питань, але й висвітлення біохімічних процесів, обміну речовин у клітині [16, с. 4].

Я.С. Модилевський вивчав у рослин процеси запилення й запліднення, формування зародка та ендосперму, апоміксис. Він продовжив дослідження жіночого гаметофіту, започатковані С.Г. Навашиним. Вивчаючи розвиток і будову жіночого гаметофіту *Angiospermae*, Я.С. Модилевський встановив причини існування різних типів зародкового мішка, дослідив явище апогамії і поліембріонії, процес редукційного поділу клітини і значення ядерця в цьому процесі [6, с. 123]. Він розробив схему ймовірних шляхів розвитку зародкових мішків і запропонував гіпотезу їхнього походження [8, с. 124]. Він здійснив дослідження з цитоембріології хлібних злаків і гетеростерильних рослин, розробляв питання віддаленої гібридизації і поліплоїдії покритонасінних рослин. Учений виконав експериментальні роботи зі схрещування диплоїдних і тетраплоїдних форм багатьох культурних рослин [9, с. 426].

Цитолог і цитогенетик М.С. Навашин (1896—1973) уже в юнацтві працював під керівництвом свого батька. Закінчив агрономічний факультет Київського політехнічного інституту (1918), працював у Тбіліському політехнічному інституті (1920—1924) та в Біологічному інституті ім. К.А. Тімірязєва в Москві (1924—1937). У 1934—1937 рр. був директором Ботанічного саду Московського університету. Працював також в Інституті генетики АН СРСР (1937—1941) та Інституті цитології, гістології та ембріології АН СРСР (1941—1948). Багато років (1948—1969) він присвятив роботі в Ботанічному інституті АН СРСР, в подальшому працю-

вав в Інституті хімічної фізики АН СРСР (1969—1973) [9, с. 442].



М.С.Навашин

М.С. Навашин започаткував і розробляв кілька напрямків цитогенетики. Він досліджував мікроскопічну морфологію хромосом, а також причини змін їх структури і кількості, вивчав зв'язок мікроскопічної будови та мінливості хромосом і генетичних особливостей організму. В експериментальних роботах учений отримав амфідиплоїди і поліплоїди рослин. Саме він ввів терміни „амфідиплоїди” і „амфіпластия”. Учений описав явище мутаційної мінливості хромосом у насінні під час його старіння. Більшість досліджень він здійснив на зручних для хромосомного аналізу об'єктах — представниках роду *Cleris L.* Ядра цих рослин містять невелику кількість хромосом, які можна добре ідентифікувати. Спільно з А.Г. Андреем (1936) учений здійснив аналіз — морфології хромосом людини [17, с. 3-4].

Ще у віці 19 років М.С. Навашин опублікував роботу „Гаплоїдні, диплоїдні та триплоїдні ядра у *Cleris virens Vill.*” (1915), у якій на основі цитологічних даних довів триплоїдність ядер ендосперму. „Рослина, клітинне ядро якої містить малу

кількість хромосом, у всіх відношеннях є вдалим об'єктом для каріологічних досліджень, — писав він. — 3-поміж вивчених форм у цьому особливу увагу привертає *Cleris virens*: в його диплоїдному ядрі, як показав Розенберг (1909), міститься всього шість хромосом... У цій роботі основну увагу приділено питанню про склад ядер так званого ендосперму, питанню, яке досі не висвітлено повністю” [17, с. 16]. Молодий науковець відзначив, що з трьох пар гомологічних хромосом у диплоїдному ядрі (різних за розмірами й особливостями будови в *Cleris virens*) у гаплоїдне ядро потрапляють три різні хромосоми. Однак клітинні ядра ендосперму містять потрібну кількість хромосом, тобто є триплоїдними, оскільки гомологічні хромосоми присутні в потрібній кількості порівняно з гаплоїдним ядром [17, с. 24]. Такий склад ядра зберігається впродовж усього періоду наявності в *Cleris virens* ендосперму, який використовується для живлення зародка [17, с. 24]. Працюючи в Москві, М.С. Навашин опублікував роботу „Морфологія клітинного ядра у видів *Cleris L.* у зв'язку з питанням видоутворення” (1927), у якій розглянув форми та розміри хромосом видів *Cleris*. Він наголосив на необхідності досліджень порівняльної морфології хромосом для правильного розуміння хромосомної теорії та еволюційного процесу [17, с. 25—40].

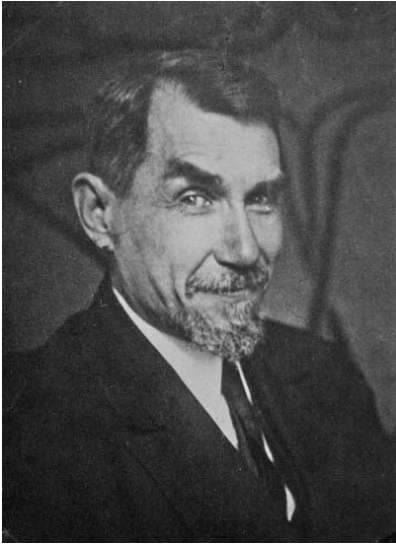
При дослідженні гібридних клітин М.С. Навашин встановив, що в них відбуваються зміни морфології хромосом. Даний феномен уперше описано у статті „Амфіпластия” — нове каріологічне явище” (1928) [17, с. 108—112]. „Суть процесу пояснюється взаємним впливом хромосом, що зустрічаються в гібриді у чужих для них клітинних ядрах, — писав автор. — Для цього явища я пропоную термін „амфіпластия” [17, с. 110]. Учений висловив думку про значення змін хромосом для загальних проблем генетики. „Хромосоми двох чи більше видів, поєднані в одне ядро шляхом гібридизації в певних специфічних комбінаціях, зазнають різких змін своєї індивідуальності”, — зазначав він

у статті „Зміни хромосом, викликані гібридизацією, і їх значення для деяких загальних проблем генетики” (1934) [17, с. 112]. Автор поділяв „амфіпластії” на спорадичні та регулярні, відносячи до останніх диференціальні (зміни в окремих хромосомах) і нейтральні (зміни в усіх хромосомах даного набору). Диференціальна амфіпластія виявляється в „зникненні” супутників хромосом. На думку вченого, дане явище спричинює взаємодія між чужорідними хромосомами при міжвидовому схрещуванні [17, с. 138].

Одним з напрямів діяльності М.С. Навашина було вивчення явища поліплоїдії. Об’єктом досліджень він обрав найбільш характерний для *Cleris* тип хромосомної мінливості — триплоїдію. У статті „Вивчення поліплоїдії. Цитологічні дослідження триплоїдії у *Cleris*” (1929) автор писав: „Ці різноманітні хромосомні зміни, включаючи більш високі ступені поліплоїдії, приводять до глибоких змін у біологічних властивостях рослин, охоплюючи такі ознаки, як життєздатність, швидкість розвитку, умови запилення, здатність до міжвидової гібридизації тощо. Також добре відомим є вплив хромосомної мінливості на розмір органів рослини і плодючість” [17, с. 143]. Учений встановив, що триплоїдія жіночої особини *Cleris* уможливорює її міжвидове схрещування з отриманням гібридів, які не утворюються при схрещуванні диплоїдних рослин. „Триплоїдія у *Cleris* може бути важливою для видоутворення, оскільки спричинює в наступних поколіннях нові хромосомні зміни, зокрема ще більш високі ступені поліплоїдії”, — зазначав він [17, с. 160]. Поліплоїдні форми внаслідок змін темпів розвитку можуть набути здатність протистояти різним кліматичним умовам і поширюватися на нові території, виявляючи здатність схрещуватися з іншими видами і формами [17, с. 160]. Узагальнюючи досвід багаторічних експериментальних досліджень *Cleris*, М.С. Навашин опублікував низку праць з загальної генетики, зокрема „Каріотипна мінливість та її значення” (1934). Узагаль-

нюючи поняття „ідіограми” (С.Г. Навашин) та „каріотипу” (Л.М. Делоне, Г.А. Левитський), учений писав: „Під каріотипом ми розуміємо всю сукупність доступних нашому вивченню видимих ознак ядра при його поділі, тобто кількості хромосом, їх відносних і абсолютних розмірів, організації (поділу, відносних розмірів плечей, супутників тощо), незалежно від якихось таксономічних категорій. Поняття каріотип є важливим доповненням до двох основних понять генетики: генотип і фенотип” [17, с. 210]. У статті „Хромосоми і видоутворення” (1957) вчений здійснив огляд даних зарубіжних та радянських учених у галузі цитогенетики та наголосив на значенні каріологічних досліджень для з’ясування ряду питань генетики та загальної біології, зокрема механізмів еволюції. „Порівняльна каріологія відкрила чудову картину різноманітності каріотипів, причому у споріднених видів, — писав він. — Ці особливості, набуті хромосомами різних видів у ході еволюції, могли виникнути тільки в результаті індивідуальної мінливості й дії природного відбору, як і решта спадкових особливостей. Зважаючи на особливе значення хромосом, ми повинні визнати дослідження їхньої індивідуальної мінливості завданням першочергового значення” [17, с. 320].

Одним з учнів С.Г. Навашина, який працював у галузі цитогенетики, був ботанік і цитолог Г.А. Левитський (1878—1943). Він закінчив Київський університет (1902) і викладав у Київському політехнічному інституті (1904—1907, 1911—1912). У 1909 р. вчений працював на Російській біологічній станції поблизу Неаполя, а потім у Боннському університеті. Впродовж 1920—1925 рр. Г.А. Левитський завідував створеною ним кафедрою морфології і систематики рослин Київського інституту народного господарства. У 1922 р. на базі трьох лабораторій агрономічного факультету Київського політехнічного інституту створено Науковий інститут селекції (нині — Інститут цукрового буряка НААН України). У лабораторії систематики і цитології цього



Г.А. Левитський

інституту, яку в 1922—1925 рр. очолював Г.А. Левитський, здійснювалися дослідження спадкових змін у цукрового буряка [8, с. 261]. У 1925—1941 рр. учений керував лабораторією цитології Всесоюзного інституту рослинництва, одночасно викладаючи в Ленінградському університеті [9, с. 363]. У 1933 р. Г.А. Левитського було заарештовано, але через рік, завдяки клопотанню М.І. Вавілова, звільнено. У 1937 р. ученого знову було ув'язнено на деякий час, а після третього арешту (1941) він загинув у тюрмі в 1943 р. [4, с. 75].

Г.А. Левитський встановив (1910) наявність мітохондрій у клітинах рослин та їх значення для позахромосомної спадковості. Він вивчав морфологію хромосом і їх зміни в процесі еволюції, застосування цитологічного методу в селекції і систематиці рослин, зміни в ядрі при опроміненні клітини. У статті „Каріо- і генотипні зміни в процесі еволюції” (1926) автор писав: „Судячи з даних цитологічної систематики, процеси помноження кількості хромосом могли відіграти суттєву роль в еволюції... У цих процесах можна відшукати відповідь на питання про походження „нових генів” [18, с. 10]. Учений вважав, що каріотип більше змінюється від зовнішніх чинників, ніж

генотип, і „через нього зовнішні впливи можуть знаходити шлях до змін елементів генотипу” [18, с. 25]. Вплив „каріотипних пертурбацій”, на його думку, посилює схильність генів до „притаманних їм змін”. „Ступінь нестійкості гену (виражена в частоті його мутацій), а також спрямування його змін (Морган, 1925 р.) визначається, зазвичай, якимись „особливостями його природи”, тобто внутрішніми, історичними причинами”, — писав він [18, с. 25]. Водночас зміни генотипу, на думку вченого, при їх достатньому накопиченні, повинні призводити до порушення узгодженості в каріотипі і спричинити ті чи інші його зміни. Г.А. Левитський висловив гіпотезу про гено- і каріотипну періодичність в еволюції, яку спричинює „взаємодія двох включених одна в одну форм існування спадкової речовини: генів і хромосом”, у чому, можливо, полягає „одна з існуючих сторін еволюційного процесу” [18, с. 25]. Учений розвивав запропоновану ним теорію „каріогенетичної еволюції”, наголошуючи, що „вся еволюція рослинного світу в усіх її напрямках пов'язана з переходом від гаплоїдного стану до диплоїдного, і скрізь здійснювалася шляхом своєрідної подвійної побудови організму у вигляді так званого „чергування поколінь”, що спостерігається у мохів і папоротей [19, с. 161].

Г.А. Левитський брав активну участь у дискусіях, які розпочалися в 30-ті рр. ХХ ст. з прихильниками так званого „радянського творчого дарвінізму”, зокрема з Т.Д. Лисенком. У статті „До питання про матеріальну основу спадковості” (1936) Г.А. Левитський критикував погляди Т.Д. Лисенка, висловлені в публікації „Про внутрішньосортове схрещування самозапилювальних рослин” (1936), у якій автор вказував на отримання від рослини ярової пшениці зернин ярової і озимої рослин і пояснював це впливом зовнішніх обставин, заперечуючи наявність „частинок спадковості”. Для вивчення даного явища Г.А. Левитський пропонував дослідити вплив зовнішніх умов на статевої клітини організму, однак заперечу-

вав вплив зовнішніх факторів на „типово менделівське розщеплення”. Водночас він наголошував, що „сучасне уявлення про ген як „біомолекулу”... не містить у собі нічого неприйняттого для біолога, особливо, якщо визнання такого роду конкретних частинок викликано величезною кількістю фактів і за наявності хромосомного механізму дає чітку теорію, яка чудово пояснює найскладніші питання спадкової передачі” [20, с. 151]. Г.А. Левитський написав книгу „Матеріальні основи спадковості” (1924), у якій висвітлив основні положення класичної генетики [21].

Ботанік М.В. Цінгер (1865—1923) закінчив Московський університет (1890). У 1895 р. став асистентом С.Г. Навашина, у 1898 р. захистив магістерську працю „Матеріали для морфології жіночих квіток і суцвіть у родині конопляних (*Cannabineae* Blume)” у Київському університеті, де і викладав. З 1903 р. працював у Ново-Олександрійському інституті сільського господарства і лісівництва [9, с. 681]. М.В. Цінгер спершу працював у галузі ембріології рослин, а згодом вивчав вищоутворення [6, с. 119]. У своїй магістерській роботі він писав: „Маючи можливість працювати під керівництвом професора Навашина в його лабораторії, обладнаній новими засобами для роботи з морфології, я думав, що найкраще скористаюся цією щасливою для мене можливістю, якщо, приєднавшись до свого вчителя, спрямую свою працю на посилене доповнення наших відомостей про нижчі дводольні рослини” [22, с. 2]. Учений розглянув „характер плацентції і спосіб проходження пилкової трубки у рослині названої родини”. Він апелював до поглядів С.Г. Навашина щодо явища халазогамії. „С.Г. Навашин довів, що халазогамія властива деяким родинам нижчих дводольних, — писав автор. — Він вбачав у халазогамії природний перехід від способу запліднення у голонасінних до більш складного способу в покритонасінних... Систематика за способом проходження пилкової трубки може дати нову опору для встановлення

більшої чи меншої давності форм серед покритонасінних” [22, с. 5].

Цитолог-ембріолог М.В. Чернорядов (1889—1972) закінчив Київський університет і працював після цього під керівництвом С.Г. Навашина до 1915 р. У 1916—1917 рр. він — асистент кафедри ботаніки Саратовського університету, в 1921—1923 рр. — консультант у Ботанічному саду ВУАН. Пізніше викладав в Інституті народного господарства (1924—1932) та Київському медичному інституті (1930—1943). Учений керував (1943—1944) відділом фізіології Українського інституту плодівництва (Київ). У 1947—1964 рр. він — молодший науковий співробітник Ботанічного саду АН УРСР [23, с. 53].

У статті „Нові факти в редукційному поділі у *Najas major* All. та їх значення для хромосомних теорій спадковості” (1927) він дискутував з Г.А. Левитським, який називав „артефактами” деякі явища, описані автором у процесі дослідження поділу клітини. У своїй роботі М.В. Чернорядов користувався методикою фотографування живих об’єктів, розробленою В.І. Фаворським, яку вважав єдиною прийнятною для спостережень у живих ядрах на початкових стадіях поділу клітини. Учений спостерігав подвоєння хромосом у час поділу клітини. „Двоїстість у біхромосомах, що виявляється тільки поступово, хоч і досить рано, під час процесу їх утворення залежить не від сполучення парами якихось, що раніше існували, формених елементів, а виникає якимось ближче невпійманим способом у результаті формування мас хроматину в двоїсті утворення, — писав він. — Треба додати, що протягом усіх моментів описаного процесу злипання тонких ниток і формування з них біхромосом абсолютно неможливо розрізнити ці останні окремо, до того вони виявляються тісно зв’язаними, переплутаними між собою і являють ніби одну масу хроматину, яка формується в подвійній петлі майбутніх біхромосом” [24, с. 21].

Цитогенетик і фахівець у галузі рослинництва Л.М. Делоне (1891—1969) за-



Л.М. Делоне

кінчив Київський університет (1919), де в час навчання працював під керівництвом С.Г. Навашина. У 1919—1925 рр. працював у Тбіліському ботанічному саду, а з 1925 р. — у Науково-дослідному інституті селекції Головцукру (Київ). У 1928—1933 рр. він був професором Маслівського інституту селекції і насінництва, в 1933—1948 рр. завідував кафедрою Харківського сільськогосподарського інституту і одночасно (з 1946 р.) працював в Українському інституті рослинництва, генетики і селекції [9, с. 219]. Основні наукові роботи присвячено каріосистематиці, цитології, генетиці рослин. Разом з Г.А. Левитським учений здійснив порівняльне вивчення каріотипів споріднених видів рослин, визначивши їх роль в еволюції. Використовуючи рентгенівські промені, Л.М. Делоне досліджував спричинювані ними спадкові зміни у пшениці та інших рослин [25].

Вивчаючи „ідіограми” різних видів рослин у зв’язку з їхньою зовнішньою морфологією, Л.М. Делоне висловив гіпотезу щодо загальних закономірностей еволюції. У статті „Порівняльно-каріологічне дослідження декількох видів *Muscari Mill*” [26, с. 33—64] автор описав явище, назване ним „морфологічною редукці-

єю”. „Порівняння каріологічних і морфологічних особливостей досліджених форм приводить до висновку, що впродовж історії розвитку роду *Muscari* одночасно і паралельно з процесом каріологічної редукції відбувався процес поступової втрати квіток, що призвів врешті-решт до їх повної відсутності (*M. monstrosum Mill.*). На підставі цього можна вважати, що філогенетичний процес каріологічної редукції широко розповсюджений у світі живих істот” [26, с. 60—61]. У співавторстві з М.М. Гришком учений видав підручник з генетики (1938) [27].

Учнем С.Г. Навашина був відомий український учений-криміналіст, один з організаторів експертної справи в Україні, перший директор Київського науково-дослідного інституту судової експертизи В.І. Фаворський (1880—1934). У 1903 р. він закінчив Київський університет і потім працював викладачем природничих дисциплін у навчальних закладах Києва. У першій науковій статті „Нові дані з цитології та історії розвитку *Plasmiodiorthora Brassicae Woron*” (1910) учений висловив подяку С.Г. Навашину за допомогу в обранні об’єкту досліджень [14, с. 149—184]. У 1911 р. В.І. Фаворський викладав ботаніку в Київському університеті, а також цитологію і генетику, морфологію, систематику вищих рослин і наукову фотографію на Вищих жіночих курсах.

З 1914 р. він працював експертом-криміналістом у Київському кабінеті науково-судової експертизи, де здійснював роботи в галузі дактилоскопії, піроскопії, мікроскопії, наукової фотографії, дослідження документів. Низку робіт з судової фотографії В.І. Фаворський опублікував у журналі „Вісник фотографії”. У 1918 р. він читав курси з ботаніки, наукової фотографії та загальної біології в Київському університеті, а після його реорганізації (1920—1924) — у Київському інституті народної освіти. Учений завідував лабораторією наукової та технічної фотографії й читав відповідний курс у Київському політехнічному інституті (1921—1923), а та-

кож викладав генетику на курсах селекції та насінництва (1922—1924). У 1925 р. він очолив Київський інститут науково-судової експертизи, в 1934 р. розпочав роботу в Ленінградській лабораторії фізіології рослин АН СРСР, однак того ж року помер [5].

Працюючи в Київському університеті, вчений написав посібник для практичних робіт з морфології рослин, у якому розмістив багато ілюстрацій. Автор рекомендував студентам замальовувати будову рослин у час практичних занять, що вважав важливим методом дослідження [28, с. 1].

У статті „Новий метод дослідження клітини” (1926) [29, с. 71—79] автор зазначив, що „вся сучасна цитологія зобов’язана своїм існуванням відкриттю методів фіксації і забарвлення препаратів” [29, с. 71]. Однак дослідники змушені вивчати неживі клітини, які гинуть у процесі фіксації препаратів за допомогою хімічних речовин. В.І. Фаворський пише: „Я зайнявся систематизацією всіх існуючих методів „дослідницької фотографії”... та розробкою нових методів, більш доступних, більш точних до застосування для дослідження живої клітини” [29, с. 73]. Він розробив методику виготовлення препаратів, у яких клітини зберігаються живими впродовж двох діб, та фотографування процесів, що відбуваються в цих клітинах [29, с. 74].

Ботанік, фізіолог рослин, мікробіолог М.Г. Холодний (1882—1953) закінчив Київський університет (1906), де працював до 1941 р., а одночасно (1920—1949) — в Інституті ботаніки АН УРСР. Напрямами його діяльності були фізіологія і екологія рослин, мікробіологія та питання загальної

біології [9, с. 674—675]. Учений був учнем С.Г. Навашина, однак розробляв інші наукові напрямки, ніж його вчитель [30].

Таким чином, зі школи С.Г. Навашина вийшли визначні ботаніки, цитологи, ембріологи рослин, цитогенетики — М.В. Цінгер, Г.А. Левитський, Л.М. Делоне, В.В. Фінн, В.І. Фаворський, Я.С. Модилевський, М.С. Навашин, М.В. Черноярв, М.Г. Холодний.

Вагомі результати в галузі цитогенетики отримали Г.А. Левитський, Л.М. Делоне, М.С. Навашин, М.В. Черноярв. Визначний внесок у розвиток цитогенетики здійснив син ученого М.С. Навашин, який досліджував поліплоїдію рослин, здійснив аналіз хромосом людини. Роботи свого вчителя в галузі цитоембріології вищих рослин розвивав Я.С. Модилевський. Дослідження морфології генеративних клітин рослин продовжив В.В. Фінн. У галузі морфології рослин і їх видоутворення працював М.В. Цінгер. Г.А. Левитський та Л.М. Делоне досліджували значення каріотипних змін для еволюції живого світу. В.І. Фаворський розробив метод фіксації живих клітин рослин у мікроскопічних дослідженнях, а також працював у галузі наукової фотографії. М.В. Черноярв дослідив процеси, що відбуваються в живій клітині при її поділі. Вихідці зі школи С.Г. Навашина здійснили значний внесок у вітчизняну та світову науку. Роботи С.Г. Навашина та його учнів заклали фундамент вітчизняної каріології, цитогенетики, ембріології вищих рослин, теорії еволюційного походження видів рослин.

1. *Транковський Д.А.* Академик Сергей Гаврилович Навашин (1857—1930) / Д.А. Транковський. — М.: Изд-во Московск. общ-ва исп. прир., 1947. — 54 с.
2. *Корж В.П.* Сергей Гаврилович Навашин: два юбилея / В.П. Корж // Цитология и генетика. — 2008. — № 3. — С. 3-11.
3. *Кикоть С.М.* Наукова, педагогічна та організаційна діяльність професора С.Г. Навашина (1857—1930 рр.): автореф. канд. дис. / Кикоть С.М. — Переяслав-Хмельницький, 2010. — 25 с.
4. *Величко М.В. Григорій Андрійович Левитський* — український цитогенетик та каріосистематик (1878—1943) / М.В. Величко, В.І. Стефанік // Цитологія і генетика. — 2010. — № 2. — С. 71—76.
5. *Чисніков В.М.* Професор В.І. Фаворський — видатний вчений-криміналіст та організатор експертної справи в Україні (до 130-річчя з дня народження) / В.М. Чисніков // Криміналістичний вісник. — 2010. — № 2 (14). — С. 153—166.
6. *Фінн В.В.* Досягнення і роль Київського державного університету в розвитку ембріології, генетичної цитології й філогенетичної систематики рослин в СРСР та за його межа-

- ми / В.В. Фінн // Развитие науки в Київському університеті за сто років. — К.: Вид. Київ. держ. унів., 1935. — С. 105—126.
7. *Ситник К.М.* Ботанічні наукові школи України в ХХ сторіччі / К.М. Ситник // Український ботанічний журнал. — 2007. — т. 64. — № 1. — С. 146—154.
 8. *Развитие биологии на Украине.* — К.: Наук.думка, 1985.— Т.2. — 456 с.
 9. *Биологи.* Биографический справочник // Т.П.Бабий, Л.Л.Коханова, Г.Г.Костюк и др. — К.: Наукова думка, 1984. — 814 с.
 10. *Романець О.В.* Сергій Навашин (1857—1930) / О.В. Романець // Народжені Україною. Меморіальний альманах у 2-х т. — К., 2002. — Т. 2. — С. 210—211.
 11. *Навашин С.Г.* Склеротиния берёзы. Болезнь серёжек / С.Г. Навашин. — СПб, 1893. — 74 с.
 12. *Навашин М.С.* К истории открытия двойного оплодотворения / М.С. Навашин, Е.Н. Герасимова-Навашина // Проблемы эмбриологии. Посвящается 70-летию со дня открытия двойного оплодотворения С.Г. Навашиным. — К.: Наук. думка, 1971. — С. 5—25.
 13. *Навашин С.Г.* Избранные труды / С.Г. Навашин. — М.-Л.: Изд. АН СССР, 1951. — Т. I. — 363 с.
 14. *Записки* Киевского общества естествоиспытателей. — 1910. — Т. XX. — Вып. 4.
 15. *Записки* Киевского общества естествоиспытателей. — 1912. — Т. XXII. — Вып. 3-4.
 16. *Модилевский Я.С.* Цитоэмбриология высших растений / Я.С. Модилевский. — К.: Изд. Акад. наук. УССР, 1963. — 371 с.
 17. *Навашин М.С.* Проблемы кариологии и цитогенетики в исследованиях на видах рода *Clepis* / М.С. Навашин. — М.: Наука, 1985. — 348 с.
 18. *Левитский Г.А.* Карио- и генопитические изменения в процессе эволюции / Г.А. Левитский. — Л., 1926. (Отд. оттиск из „Грудов по прикладной ботанике и селекции“). — Т. 15 (1925). — № 5. — С. 3—28.
 19. *Левитский Г.А.* Цитогенетика растений. (Избранные труды) / Г.А. Левитский. — М.: Наука, 1978. — 348 с.
 20. *Левитский Г.* К вопросу о материальной основе наследственности / Г. Левитский // Социалистическая реконструкция сельского хозяйства. — 1936. — № 12. — С. 151—152.
 21. *Левитский Г.А.* Материальные основы наследственности / Г.А. Левитский. — К.: Гос. изд. Укр., 1924. — 166 с.
 22. *Цингер Н.* Материалы для морфологии женских цветков и соцветий в семействе коноплевых (*Cannabineae* Blume) / Н. Цингер. — К., 1898. — 75 с.
 23. *Чувікіна Н.В.* Вони будували сад: біографічний довідник / Н.В. Чувікіна, С.В. Клименко. — К.: Цукор України, 2009. — 172 с.
 24. *Чернояров М.В.* Нові факти в редукційному діленні у *Najas major* All. та їх значення для хромосомних теорій спадковості / М.В. Чернояров. — К., 1927. — 43 с.
 25. *Делоне Л.Н.* Экспериментальное получение мутаций у пшениц / Л.Н. Делоне. — Харьков: Держсільгоспвидав, 1934. — 56 с.
 26. *Записки* Киевского общества естествоиспытателей. — 1915. — Т. XXV. — Вып. 1.
 27. *Гришко Н.Н.* Курс генетики / Н.Н. Гришко, Л.М. Делоне. — М.: Сельхозгиз, 1938. — 375 с.
 28. *Фаворский В.И.* Краткий курс морфологии цветковых и руководство к собиранию и определению высших растений / В.И. Фаворский. — 1914, Петроград-Киев: Сотрудник, 153 с.
 29. *Записки* Киевского общества естествоиспытателей. — 1926. — Т. XXVII. — Вып. 1.
 30. *Холодний М.Г.* Вибрані праці / М.Г. Холодний. — К.: Наукова думка, 1970. — 451 с.

О.В. Романець

Научная школа С.Г. Навашина в области цитогенетики

Освещена деятельность научной школы цитогенетики, созданной С.Г. Навашиным. Показано развитие его научных идей в работах его учеников Г.А. Левитского, М.С. Навашина, Л.Н. Делоне и др., рассмотрен вклад школы С.Г. Навашина в мировую науку.