

УДК 001.93(477)/577.175.1:581.1

РОЛЬ ПЕРШИХ УНІВЕРСИТЕТІВ УКРАЇНИ В РОЗВИТКУ ФІЗІОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ РОСТУ ТА РУХІВ У РОСЛИН

Л.І.Мусатенко¹, О.С.Рудишина¹, С.П.Рудая²

¹Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України
вул.Терещенківська, 2, Київ 01601, Україна

тел/факс: (044)234-10-64, e-mail: phytohormonology@ukr.net

²Центр дослідження науково-технічного потенціалу та історії науки
ім. Г.М.Доброва НАН України

бульв.Т.Шевченка, 60, Київ 01032, Україна

тел/факс: (044) 279-15-30, e-mail: steps@carrier.kiev.ua

Наведено відомості про роль учених перших університетів України в розвитку фізіології та біохімії рослин як самостійної науки в Україні. Особлива увага приділена вивченню процесів росту та рухів у рослин як основи формування фітогормональної теорії тропізмів Холодного-Вента.

Ключові слова: університети України, історія науки, фітофізіологія, ріст, рухи у рослин.

THE ROLE OF FIRST UKRAINIAN UNIVERSITIES IN THE DEVELOPMENT OF PHYSIOLOGICAL INVESTIGATION OF PLANT GROWTH AND MOVEMENT

L.I.Musatenko¹, O.S.Rudyshina¹, S.P.Rudaia²

¹M.H.Kholodnyi Institute of Botany of NAS of Ukraine
2, Tereshchenkivska St., Kyiv 01601, Ukraine

²H.M.Dobrov Research Center of Science-Technique Potential and History of NAS of Ukraine
60, T.Shevchenko Blvd., Kyiv 01032, Ukraine

Information about contribution at scientists of first Ukrainian Universities into development of plant physiology and biochemistry is presented. Special attention is paid to studies of plant growth and movement as a basis for formation of Kholodny-Went phytohormonal tropisms theory.

Key words: Ukrainian Universities, science history, phytophysiology, growth, movement in plants.

Розвиток фізіології та біохімії рослин як самостійної науки в Україні безпосередньо пов'язаний зі створенням університетів: Харківського (1805), Київського (1834), Новоросійського в Одесі (1865), Київського політехнічного (1897), де зосереджувалися основні дослідження з цих напрямів і створювалися самостійні фітофізіологічні школи.

Харківський університет

Заснування 17 січня 1805 р. у Харкові першого в Україні університету було знаменною подією для економічного, культурного і наукового розвитку країни. Велика заслуга у відкритті цього вищого навчального закладу належить вченому та громадському діячу *В.Н.Каразіну*. У результаті становлення і розвитку університету у 1850 р. тут створено чотири факультети: історико-філологічний, фізико-математичний (з двома відділеннями – фізико-математичних і природничих наук), юридичний і медичний. Однією з найстаріших кафедр біологічного профілю в Харківському університеті була кафедра природничої історії; з 1822 р. тут діяли три кафедри: ботаніки (завідувачі *В.М.Черняєв*, потім – *А.М.Бекетов*, *Л.С.Ценковський*, *Л.В.Рейнгардт* та ін.), зоології та мінералогії [1].

Вже на початку ХІХ ст. в університеті читали лекції з фізіології рослин як одного з розділів ботаніки. Першим викладачем фізіології рослин (1805–1807) був ад'юнкт *Я.Л.Каретников*. Інформація щодо фізіологічних досліджень містилася також в актовій промові професора *І.А.Шнауберта* „Про живлення і ріст рослин” (1806), у якій були перелічені фактори, що визначають ріст рослин (тепло, світло, склад атмосферного повітря, вода, ґрунт), докладно розглядалися явища перетворення речовин при проростанні насіння, роль листків у фотосинтетичних процесах, а також значення фізіологічних досліджень для землеробства і садівництва. У 1819 р. *В.М.Черняєв* читав студентам курс під назвою „Огляд трьох царств природи”.

У Харкові в 1866–1867 рр. професор *Н.Ф.Леваковський* [26, 27] започаткував новий напрям – експериментальну морфологію рослин – виконав перші в Україні роботи з електрофізіології рослин. Він виступив проти поширених на той час механістичних поглядів *А.Буффа* та *Р.Гейденгейна*, згідно з якими виникнення електричного струму в рослині є чисто фізичним процесом, не пов'язаним із феноменом життя. *Н.Ф.Леваковський* довів, що виникнення біострумів у рослині є безпосереднім результатом збудження, передачі його по рослині, процесом самого руху. Вчений геніально пов'язав механізм дотикових рухів мімоси зі скорочувальними властивостями протоплазми клітин, оскільки зміна цієї реакції залежала від температури, вологості, аерації й освітленості (такі наукові тлумачення були остаточно зроблені тільки в середині ХХ ст.) [11]. На експериментальні й теоретичні напрацювання *Н.Ф.Леваковського* посилалися такі відомі ботаніки і фізіологи, як *К.А.Тімірязєв*, *В.А.Ротерт*, *Л.А.Рішаві* та ін. [1, 11, 31].

Розквіт фізіології рослин у Харківському університеті почався після відкриття в 1889 р. кафедри анатомії та фізіології рослин, яку до 1896 р. очолював *В.І.Палладін*. Він створив школу фізіологів рослин біохімічного спрямування, у зв'язку з чим його слід вважати одним із фундаторів біохімії рослин в Україні. Незважаючи на те, що *В.І.Палладін* сам не працював у галузі вивчення фітогормонів, він як вчений дійсно великого масштабу, спроможний передбачити і визначити майбутні шляхи розвитку науки, замислювався над новими напрямками дослідження фізіології рослин. Свої міркування щодо існування в рослинах особливих фізіологічно-активних речовин він висловив на сторінках підручника „Фізіологія рослин” [36], який декілька разів перевидавався (останній раз у 1924 р.) і був головним

університетським навчальним посібником для студентів аж до 30-х років ХХ ст. Наводимо слова В.І.Палладіна, які рішуче підтверджують думку щодо існування гормонів у рослинах: „Быстрая передача у растений различных импульсов возможна только под условием существования особых химических посланников” [36].

Після переходу В.І. Палладіна до Варшавського університету завідувачем кафедри фізіології рослин було обрано у 1897 р. *В.А.Ротерта*, який досліджував процеси росту та рухів рослин. Окрім цього, він активно займався викладацькою діяльністю. З 1899 р. кафедрою фізіології рослин керував *В.К.Залесський*, який працював в університеті до кінця свого життя (до 1936 р.). Він продовжив розвивати хімічний напрям фізіології рослин: з'ясував роль селітри і вуглеводів у синтезі білків, вивчав фосфорний обмін, перетворення нуклеопротейдів, дихання й окислювальні ферменти рослин у процесі їх розвитку.

Київський університет

Особливе місце в розвитку біологічної науки в Україні належить Київському університетові, який засновано в 1834 р. [25]. Першим ректором університету був унікальний вчений-біолог, фольклорист, історик та філософ *Михайло Олександрович Максимович*. Навчався він у Московському університеті, потім одержав звання професора і викладав у цьому університеті ботаніку. Його творча праця „Малороссийские песни” (1927) одержала високу оцінку О.С.Пушкіна. Одним із перших у Росії він написав популярну природничонаукову книжку для народу „Книга Наума о великом Божьем мире” (1833), публікував цікаві роздуми про природу та ін. [29, 30].

Спочатку в університеті було тільки два факультети – юридичний і філософський. У 1841 р. відкрили медичний факультет, на якому викладали предмети біологічного профілю, як і на фізико-математичному відділенні філософського факультету. У 1835 р. було створено кафедру ботаніки, в курсах якої читали окремі розділи з фізіології рослин. При кафедрі заснували ботанічний кабінет, який у подальшому дав початок трьом лабораторіям: систематики, мікроскопії та фізіології. Фізіологічна лабораторія була оснащена приладами і спеціальною апаратурою для дослідження ростових процесів у рослинах. З 1870 р. кафедру ботаніки очолив *Ілля Григорович Борщов*, який викладав курс анатомії та фізіології рослин у Київському університеті протягом 1866–1873 рр. Йому належать видатні праці з систематики, альгології, ботанічної географії, анатомії, фізіології та біохімії рослин [6, 7]. Саме з його приходом до університету були розширені дослідження з фізіології рослин, зокрема фізико-хімічний напрям вивчення рослинних клітин. *І.Г.Борщову* належить пріоритет у встановленні зворотної залежності між швидкістю дифузії в колоїдних розчинах і розмірами їхніх частинок [6]. У 1873–1898 рр. на кафедрі ботаніки читав повний навчальний курс анатомії та фізіології рослин і залишив багато цікавих робіт фізіологічного спрямування *Йосип Васильович Баранецький* – вихованець Петербурзького університету, учень відомого фізіолога *Андрія Сергійовича Фамінцина* [2–4]. Він підготував багато учнів, і тому його заслужено вважають засновником школи фітофізіологів у Київському університеті [31]. *Й.В. Баранецький* удосконалив самописний прилад *Ю.Сакса* – ауксанограф, який давав змогу виявити добову періодичність росту рослин. Учений виявив, що одні рослини мають максимальний приріст вночі або рано-вранці, інші – вдень або ввечері. На думку *Й.В.Баранецького*, такий режим обумовлений із певним ритмом біохімічних процесів у листках і конусі наростання, а ці процеси, у свою чергу, залежать від періодичності чергування дня і ночі. Вчений встановив явище тривалої післядії добової зміни дня і ночі на періодичність росту (у темряві) [3, 31].

Яскравою сторінкою в історії Київського університету є діяльність всесвітньо відомого цитолога й ембріолога *Сергія Гавриловича Навашина*, який очолював кафедру ботаніки з 1894 по 1915 рр. Фундаментальне значення мало відкриття ним у 1898 р. подвійного запліднення у лілійних (покритонасінних рослин) – пилкова трубка вводить два спермії в зародковий мішок; один зі сперміїв зливається з яйцеклітиною, й утворюється диплоїдна зигота, а другий – з вторинним ядром – і утворюється триплоїдний ендосперм [35, 49]. Крім того, С.Г.Навашин заклав основи вчення про морфологію хромосом та її значення в таксономії [13].

У 1900 р. від кафедри ботаніки відокремилася кафедра анатомії та фізіології рослин, яку протягом 16 років (1900–1916) очолював *К.А.Пурієвич*. Він багато зробив для підвищення рівня викладання фізіології рослин, виконав ряд оригінальних досліджень із перетворення органічних кислот, фізіології проростання насіння, дихання, фотосинтезу [40–42].

Саме на цій кафедрі студент *Микола Григорович Холодний*, у подальшому всесвітньовідомий фізіолог рослин і засновник вчення про фітогормони, виконав під керівництвом К.А.Пурієвича у 1906 р. свою першу роботу „До питання про розподіл у корені геотропічної чутливості”, чим підтвердив головний висновок Ч.Дарвіна (1880) про локалізацію геотропічної чутливості у кінчику кореня [21].

Підкреслимо, що М.Г.Холодний вперше у світовій літературі сформулював гормональну теорію тропізмів. Його праця, в якій викладені основні положення теорії, вийшла німецькою мовою у Берліні в лютому 1926 р. У 1927 р. українською мовою вийшла ще одна спеціальна стаття про гормони, в якій автор поширив свою теорію і на явище фототропізму. Майже одночасно (в червні того ж таки 1926 р.) і незалежно від М.Г.Холодного висловив аналогічні ідеї і обґрунтував власні фототропічні експерименти голландський фітофізіолог Ф.В.Вент [59], які він розвивав пізніше у 1927–1932 рр. Саме тому у світовій літературі ця загальнознана теорія увійшла в наукову і навчальну літературу під назвою „теорія Холодного–Вента” [31].

Новоросійський університет

Новоросійський університет в Одесі засновано 1 травня 1865 р. на базі Рішельєвського ліцею. План реорганізації ліцею в університет належить відомому вченому-хірургові й організаторові науки М.І.Пирогову, який на той час обіймав посаду „попечитель навчального округу Одеси”. Спочатку було організовано три факультети: історико-філологічний, фізико-математичний і юридичний. Фізико-математичний факультет складався з двох відділень – математичного і природничого. У 1900 р. було відкрито четвертий факультет – медичний [24]. В університеті від самого початку його існування панував матеріалістично-діалектичний підхід до розуміння явищ природи, яким керувалися і який розвивали такі всесвітньовідомі вчені-біологи, як *І.І.Мечников*, *І.М.Сеченов*, *О.О.Ковалевський*, *Л.С.Ценьковський*, *Ф.М.Каменський*, *М.М.Альбов* та ін. Упродовж тривалого часу морфогенетичні, флористико-систематичні, ботаніко-географічні, анатомічні та фізіологічні дослідження проводилися на кафедрі ботаніки, яка була заснована одночасно зі створенням університету. В 1916 р. від кафедри ботаніки відокремилася кафедра анатомії та фізіології рослин. Перші в університеті фізіологічні дослідження з фотосинтезу і дихання рослин виконав ще протягом 1875–1879 рр. доцент *А.Н.Волков*, який викладав курс анатомії та фізіології рослин [12, 24].

Питаннями тропізмів рослин учені Новоросійського університету настільки плідно займалися в кінці XIX – на початку XX ст., що можна сміливо говорити про

особливу роль одеської школи фізіологів рослин у закладанні основ фітогормонології [13, 24, 28, 31]. Роботи *Л.А.Рішаві* (1885) [43] про явища гальванотропізму рослин, *М.Д.Вахтеля* про геотропізм (1895–1899) [9, 10], *Б.Б.Гриневецького* про реотропізм коренів (1908) [20], *А.І.Набоких* – про подразники росту (1908) [32], *Г.А.Боровикова* – про вплив солеподібних речовин на швидкість росту рослинного організму (1916) [5], *Ф.М.Породко* – про хемотропізм (1910–1924) [37–39] позитивно вплинули на становлення вчення про фітогормони, оскільки дали значний фактичний матеріал та привернули увагу фітофізіологів до питань росту і рухів рослин. На результати одеських вчених спирався у своїх експериментах для побудови гормональної теорії тропізмів *М.Г.Холодний*. Досліди *Л.Рішаві* узагальнені в монографії „К вопросу о так называемом гальванотропизме” (1885) [43] та у виступі на VII з’їзді російських природознавців і лікарів (1889). Учений був прибічником впровадження експериментальних методів у морфологію й анатомію рослин; прогнозував, що в найближчому майбутньому успіхи фітофізіології будуть обумовлені вивченням явищ росту і подразливості рослинних організмів.

Талановитим і енергійним дослідником геотропізму коренів у Новоросійському університеті був *Михайло Данилович Вахтель*. На жаль, він не прожив і 30 років, але залишив у фізіології рослин вагомий експериментальний результат і цікаве теоретичне їх обговорення. Ще студентом (1895), не сприйнявши висновки дослідів *В.Сапожникова* (учня *К.А.Тімірязєва*) [48] про те, що через відсутність у кінчику кореня опорних тканин він росте донизу під дією власної ваги (пасивно „падає”), *М.Д.Вахтель* сконструював прилад для вимірювання сили ростового тиску кореня – оригінальні пружинні терези. На значному експериментальному матеріалі з пророслим насінням бобів (*Vicia faba*) одеський фізіолог чітко довів, що коли корінь спрямовується донизу, то він активно тисне на пластинку пружинних терезів. Сила активного вигину досягала 4-х грамів, а засобом його прояву слугував тургор кореневих клітин [9].

Подальші дослідження *М. Д.Вахтеля* стосувалися підтвердження локалізації геотропічної чутливості в кінчику кореня. Це питання постійно було предметом широких дискусій, а після дослідів *Ф.Чапека* [57] стало знову актуальним. Чеський вчений вважав досліді *Ч.Дарвіна* з декапітації некоректними, оскільки відрізання верхівки кореня є пораненням, яке ставить рослину в ненормальні умови. Дослід *Ф.Чапека* передбачав використання пророслих бобів, клиностату і спеціальних двоколінних ковпачків. Слід підкреслити важливий момент: у процесі дослідів верхівку кореня не відрізали. Хід експерименту на клиностаті був такий: після вrostання верхівки кореня всередину ковпачків (вигинання відбувалося під прямим кутом до всієї частини кореня відповідно) припинявся вплив сили тяжіння на одну частину кореня, але не припинявся на інші ділянки. Потім вчений розташовував корені вертикально і одержував у зоні їх росту природні геотропічні вигини. Після певного проміжку часу верхівка кореня набувала свого звичайного положення, а корені зі спрямованою донизу верхівкою, але орієнтовані горизонтально, продовжували рости прямо. Таким чином, *Ф.Чапек* вважав, що він одержав подібні з *Ч.Дарвіном* результати без декапітації кореневої верхівки. *М.Д.Вахтель* перевіряв ці досліді *Ф.Чапека*, але одержав інший результат – корені, які вросли всередину двоколінних ковпачків, завжди утворювали вигин у бік відігнутої верхівки (в усіх положеннях відносно напрямку сили тяжіння). Висновок одеського дослідника: вигини залежать від присутності на коренях скляних ковпачків, які порушують природні умови росту коренів [10]. Таким чином, роботи *Ф.Чапека* не вирішували питання щодо розподілу в корені геотропічної чутливості.

М.Д.Вахтель ставився до поглядів Ч.Дарвіна двоїсто: в цілому їх не заперечував, але вказував на недостатність (на той час) фактичних даних, які підтверджували б наявність геотропічної чутливості в кінчику кореня і здатність його передавати це подразнення вищерозташованим ділянкам. Він висунув припущення про взаємозв'язок між геотропічною дією та процесами новоутворення клітин у корені [10].

Протягом 1902–1908 рр. у Новоросійському університеті працював завідувачем ботанічної лабораторії В.А.Ротерт, який вважається першим, хто відновив пріоритет Ч.Дарвіна щодо матеріальної природи передачі фототропічного подразнення [44, 55]. Він розгорнув велику організаційну діяльність, широко використовував екскурсії в навчальному процесі, що значно поліпшило педагогічні прийоми навчання. Була створена фактично нова, добре обладнана лабораторія для занять з анатомії та фізіології рослин, яка не поступалася провідним світовим університетським лабораторіям. Протягом цього періоду В.А.Ротерт і його учні Ф.М.Породко, Г.А.Боровиков, І.Д.Щербаков провели цікаві роботи з вивчення процесів росту і рухів рослин, з'ясування природи явища подразливості у нижчих організмів.

У перше десятиліття ХХ ст. в Новоросійському університеті поряд із вивченням тропізмів рослин вчені активно досліджували вплив різноманітних зовнішніх факторів на процеси росту. Фактичний матеріал цих робіт є вагомим внеском у становлення фітогормонології як нового розділу фізіології рослин. Особливу увагу привертають дослідження А.І. Набоких, який на запрошення професорів В.А.Ротерта і П.Г.Мельникова переїхав у 1905 р. до Одеси й очолив кафедру агрономії Новоросійського університету. Це вже був цілком сформований ініціативний учений, з гострим критичним розумом і широкою ерудицією. Він добре володів технікою експерименту, пройшовши високопрофесійну школу в лабораторіях Д.І.Івановського і В.В.Докучаєва та провідних ботанічних і садівницьких центрах Німеччини [31]. У колах ботаніків і фізіологів А.І.Набоких був відомий як автор відкриття росту органів вищих рослин у безкисневому середовищі [32]. Його п'ятирічні експериментальні пошуки, стосувалися подразників росту рослин (вода, кисень і солеподібні речовини), та цікаві теоретичні обговорення одержаних даних були опубліковані у монографії „К вопросу о раздражителях растений” (Одеса, 1908) [33]. Учений висунув гіпотезу, що в звичайних умовах у процесах обміну клітини рослин утворюють і накопичують особливі речовини. Наведемо загальний висновок дослідів А.І. Набоких мовою оригіналу: „Выжимки из растений (гипокотыля подсолнечника) содержат настолько сильнодействующие соединения, что прокипяченный экстракт из одного проростка способен повысить энергию роста не менее десяти тождественных ему ростков, хотя в этом экстракте удастся обнаружить только несколько миллиграммов сухого остатка. Более значительные концентрации выжимок, наоборот, явственно угнетают проявление нормального роста. Исследование показывает также, что различные части растений содержат стимулирующие вещества не в одинаковой концентрации, так что резко различный темп развития различных зон и органов молодых растений можно поставить в связь с неодинаковой стимуляцией их протопластов отмечаемыми веществами обмена. Химическая природа этих соединений пока остается загадочною, но несомненно то, что многие обыкновенные солеобразные вещества еще в большей степени способны играть роль возбуждителей роста и могут в этом отношении с успехом заменять роль свободного кислорода и только что указанных стимулирующих продуктов обмена клеток” [33]. Таким чином, вивчаючи способи усунення анаеробного „зціпеніння рослин” (зупинки росту в безкисневому середовищі), А.І.Набоких одержав із вичавків

гіпокотилів соняшника фізіологічно активні речовини, що, фактично, було передумовою майбутніх численних робіт, присвячених дослідженню фітогормонів.

У 1908 р. серія праць, у яких вивчалися тропізми рослин, поповнилася новим дослідженням про „реотропізм” – рух коренів назустріч току води [20]. Автором праці був Б.Б.Гриневецький – ботанік Дерптського (сьогодні Тартуського) університету, якого запросили на роботу до Одеси. Вчений досліджував корені різних рослин і дійшов висновку, що реотропізм коренів обумовлений хемотропізмом і, ймовірно, є однією з його форм [20]. Беручи до уваги довжину (відстань) смуги чутливості кореня до факторів середовища, Б.Б.Гриневецький усі тропізми розділив на дві групи. До першої, коли чутливою є не тільки верхівка, але й зона росту кореня, він зараховував рео-, хемо-, аеро- і термотропізми. До другої групи, коли чутливою є тільки верхівка кореня, він відносив гео-, фото-, гальвано-, гідро- і травмотропізми.

У 1914 р. Б.Б.Гриневецький захистив докторську дисертацію на тему „Анатомічні дослідження над продихами” і був призначений професором Новоросійського університету, яким залишався до 1919 р. Потім він переїхав до Варшавського університету, де й працював подальші роки життя [31].

Особливої уваги заслуговує діяльність тонкого експериментатора і талановитого вченого Ф.М.Породко. Він закінчив Варшавський університет, короткий період працював там [37], стажувався в лабораторії В.Пфедфера (Ляйпциг), а пізніше переїхав до Одеси. Тут він пройшов шлях від асистента ботанічної лабораторії до професора кафедри анатомії та фізіології рослин Новоросійського університету.

Ф.М.Породко протягом 1910–1916 рр. вивчав характер руху рослин у відповідь на вплив (як дифузійний, так і одnobічний) різноманітних хімічних речовин [38, 39]. Для з'ясування питання, яка частина кореня сприймає хемотропічне подразнення, він розробив оригінальну методику – вмщував у повній темряві корені проростків білого люпину в агаровий гель, на який потім спрямовував дифузійну течію різних речовин. Метод давав змогу диференційовано діяти розчинами різних речовин (солей, кислот, гліцерину, сечовини, аніліну та ін.) або на верхівку кореня, або на його основу. Досліди підтвердили відомий факт, що корені реагують вигинами на дію розчинів хімічних речовин. Проте характер цих вигинів, їх форма, розміри, напрямок безпосередньо залежали від концентрації розчину. Український вчений дослідив дію різних хімічних речовин не тільки на весь корінь, але й на окремі його ділянки – верхівку та зону росту, і встановив відмінності в характері їх реакцій у відповідь [39].

У подальших дослідженнях Ф.М.Породко розробив інший оригінальний метод – одnobічного хемотропічного подразнення, який дозволяв досягати чіткої локалізації подразнення кореня. Водний розчин діючої речовини певної концентрації він змішував з таким самим об'ємом гарячого агар-агару, потім застиглу масу нарізав на маленькі шматочки, які прикладав щіточкою на один із боків кореневої верхівки. Було з'ясовано, що при низьких концентраціях виникають позитивні, а при високих – негативні хемотропічні реакції. Друге спостереження – неелектроліти не викликають у коренів хемотропічного подразнення; ця здатність властива лише електролітам. Катіони викликають негативний, а аніони – позитивний вигин. Експериментальним шляхом вчений встановив, що причиною виникнення вигину при дії будь-якого подразника є різна інтенсивність росту протилежних боків органа рослини.

У подальшому Ф.М.Породко не тільки підтвердив досліди М.Г.Холодного [54] щодо зосередження чутливості кореня до різних хімічних сполук у його верхівці (особливо в останньому міліметрі), але й робив спроби пояснити механізм

хемотропічної реакції кореня. Основу хемотропічної дії становить, за Ф.М.Породком, зміна ступеня гідратації біоколоїдів протоплазми під впливом електролітів, які надходять до неї. Висновки вченого щодо природи хемотропізмів увійшли згодом до багатьох підручників із фізіології рослин [11, 31].

Певне значення для закладання основ дослідження фітогормонів мала праця випускника Новоросійського університету Георгія Андрійовича Боровикова „Действие солеобразных веществ на скорость роста растительного организма” (1915) [5]. Частину експериментів учений виконав під час свого відрядження до лабораторій професорів В.Немеця і Ф.Чапека у Празькому університеті [28]. Ця праця є одним із перших досліджень зв'язків між процесом росту і фізико-хімічним станом протоплазми клітин.

Шляхом точних дослідів (робив спостереження кожні 2–3 години протягом доби) Г.А. Боровиков намагався вивчити природу короткочасного впливу розчинів солей, кислот і лугів на швидкість росту відрізків гіпокотилів соняшника. Він констатував, що всі кислоти стимулюють ріст проростка, який досягає максимуму при певній їх концентрації. Із подальшим збільшенням концентрації кислоти інтенсивність росту різко знижується, ростові процеси пригнічуються і проростки гинуть. Г.А.Боровиков видозмінив дослід – до розчину кислоти додавав нейтральну сіль і новоутвореною сполукою діяв на відрізки гіпокотилів. Він спостерігав затримку росту, яка була різною для різних катіонів, але посилювалася з підвищенням концентрації солі. Важливим є висновок автора про те, що регуляторами швидкості росту клітин у фазу розтягнення слугують процеси гідратації біоколоїдів протоплазми, а не тургорний тиск і розтягнення оболонки [5].

Погляди Г.А.Боровикова про значення гідратаційного потенціалу плазми для процесів росту рослин знайшли підтвердження в подальших працях інших дослідників, які застосовували нові фізіолого-біохімічні методи. Зокрема, німецький фізіолог С.Штругер у 1937 р. показав, що ріст обумовлений змінами властивостей протоплазми та гідратацією її колоїдів [58]. У 1947 р. Г.А.Боровиков повернувся до власних дослідів 1915 р., але вже з позицій гормональної теорії Холодного–Вента. Досліджуючи дію ауксину, він підтвердив висновок, що причина різної фізіологічної активності солей і кислот криється у змінах колоїдальних властивостей клітини, у зміні ступеня гідратації її біоколоїдів. Узгоджуючи власною робочою гіпотезою гормональну теорію з явищами прискорення або сповільнення росту під дією солей і кислот, Г.А.Боровиков підкреслював: „Соли и кислоты действуют непосредственно не на ауксин, а на плазму, на степень ее гидратации. Повышение гидратации клеточных коллоидов создает те благоприятные для гормона условия, в которых лучше всего протекает его работа, и, наоборот, понижением степени гидратации этих коллоидов создаются уже неблагоприятные для его работы условия”. Річ у тому, що ауксин є кислотою, тому його дія на колоїди клітини може бути подібною до дії органічних і неорганічних кислот. У такий спосіб Г.А.Боровиков поєднав у своїх працях вплив солеподібних речовин на ріст рослин із проблемою фітогормонів.

Таким чином, дослідженнями росту і рухів рослин одеські фізіологи зробили суттєвий експериментальний та інтелектуальний вклад у формування підґрунтя для подальшого розвитку фітогормонології.

Київський політехнічний інститут

Київський політехнічний інститут (КПІ) було відкрито 31 серпня 1898 р. з метою підготовки фахівців інженерно-технічного, хімічного й агрономічного профілів для південно-західного регіону Російської імперії. Серйозну допомогу

в написанні статуту і складанні навчальних програм інституту надали викладачі Київського університету. Це дало змогу читати на агрономічному відділенні КПІ такі предмети біологічного і суміжних із ним спрямувань: ботаніка, зоологія, землеробство, лісова справа, садівництво й овочівництво, ветеринарія, зоотехнія, геологія, хімія, сільськогосподарська метеорологія [47].

Кафедру ботаніки КПІ тривалий час (з 1898 по 1932 рр.) очолював відомий ботанік *Євген Пилипович Вотчал*. Діяльність кафедри та ботанічної лабораторії, яка вважалася однією з найкращих, сприяла розвитку фізіології рослин в Україні. Недарма Є.П.Вотчал є засновником школи українських фізіологів рослин [15]. Основним напрямом робіт Є.П.Вотчала було вивчення двох важливих фізіологічних процесів – асиміляції вуглекислого газу сільськогосподарськими рослинами та транспірації. Особливу увагу він приділяв цукровому буряку як важливій технічній культурі України – поглиблено вивчав динаміку накопичення і транспортування цукру в рослині, посухостійкість та ін. Учений Є.П.Вотчал започаткував виокремлення нових напрямів – фізіології окремих культур, зокрема фізіології цукрового буряка.

На кафедрі читав курси ботаніки та фізіології рослин *В.Р.Заленський*, який під керівництвом Є.П.Вотчала виконував піонерські дослідження з екологічної фізіології рослин – аналізував взаємозв'язок між анатомічною структурою і фізіологічною функцією листка та його розташуванням на стеблі рослини (1904) [22]. Сутність такого взаємозв'язку в підручниках з фізіології рослин та екології так і називають – „закон Заленського”, оскільки саме цей вчений дав уявлення про структуру і біологічні особливості рослин, які розвиваються в різних екологічних умовах. У подальшому *В.Р.Заленський* – професор (1916), а пізніше ректор (1919) Саратовського сільськогосподарського інституту.

Варто відзначити перші наукові праці *В.В.Колкунова* (1905), які були виконані під керівництвом Є.П.Вотчала і стосувалися фізіології посухостійкості культурних рослин [23]. У подальших дослідженнях *В.В.Колкунов* дійшов висновку, що найбільш посухостійкими рослинами є ті, які відзначаються меншими розмірами продихів і клітин мезофілу.

Київський політехнічний інститут був базою для створення нових закладів науки та вищої освіти в Україні – Київського сільськогосподарського, Київського лісотехнічного і Дніпропетровського зоотехнічного інститутів [47].

Львівський університет

Хоча один з найстаріших університетів сучасної України (нині Львівський університет імені Івана Франка) був заснований ще року 1661 польським королем Яном II Казимиром, розвиток біологічної науки, а саме фізіології рослин у Львівському університеті започаткував лише у 1873 р. професор-ботанік *Теофіл Цесельський* [56]. Відомо, що спостереження ботаніка Цесельського, які датуються 1871 роком [53], слугували для Ч.Дарвіна одним із орієнтирів у вивченні природи рухів рослин (досліди Цесельського виконував і аналізував у 1906 р. *М.Г.Холодний* [53]). Учений вперше встановив, що відрізання кінчика кореня призводить до втрати ним геотропічної чутливості. Ч.Дарвін повторив досліди Цесельського й одержав подібні результати, причому він розширив коло об'єктів, поставив додаткові експерименти, застосував інші методи [31].

Кафедра фізіології рослин у Львівському університеті була створена в 1907 р. Професор *С.Кшемєневський*, який досліджував процеси хемосинтезу й азотфіксації мікроорганізмів, очолював її до початку Другої світової війни. З 1945 р. кафедрою керував професор *Сергій Орестович Гребінський*, який заснував новий

науковий напрям – вивчення фізіології росту і розвитку рослин. Він разом зі своїми учнями досяг вагомих результатів у сфері вивчення фізіолого-біохімічних основ росту рослин і різних способів його стимуляції, впливу гіберелінів на азотний метаболізм рослин, біологічної активності синтетичних регуляторів росту тощо [17–19, 50–52]. Сьогодні колектив кафедри фізіології та екології рослин, яким керує професор *О.І.Терек*, плідно продовжує вивчення регуляторної дії фітогормонів і їх синтетичних аналогів на процеси росту й розвитку рослин, а також досліджує нові актуальні комплексні проблеми фітофізіології та екології – вплив важких металів (кадмію і свинцю) на фізіолого-біохімічні показники у рослин, використання в практиці рослинництва екологічно чистих добрив [52].

Підсумовуючи викладене, можна стверджувати, що перші університети наприкінці ХІХ – на початку ХХ ст. своєю науковою і навчальною діяльністю створили сприятливі умови для становлення і розвитку в Україні фізіології рослин як науки та для формування основ фітогормональної теорії тропізмів.

1. *Бабий Т.П.* Харьковский университет. **Развитие биологии на Украине.** Киев: Наукова думка, 1984; 1: 102–113.
2. *Баранецкий О.В.* **О периодичности „плача” травянистых растений и причинах этой периодичности:** Рассуждения на степень доктора ботаники. СПб., 1872. 284 с.
3. *Баранецкий О.В.* Способ утолщения стенок паренхимы. **Труды СПб. общества естествоиспытателей,** 1886; 27 (1): 139–212.
4. *Баранецкий О.В.* Об усвоении растениями свободного азота. **Киевский университет: Известия,** 1894; 5: 137–212.
5. *Боровиков Г.А.* Действие солеобразных веществ на скорость роста растительного организма. **Записки Новороссийского общества естествоиспытателей,** 1916; 41: 150–194.
6. *Борщов И.Г.* О решетчатых паренхиматических элементах первичной коры *Seropedide aphyllae* и их соотношение с млечными сосудами. **Университетские известия,** Киев, 1867; 4 (2): 1–32.
7. *Борщов И.Г.* Заметки о растительных пигментах: цианине и ксантине. **Записки Киевского общества естествоиспытателей,** 1870; 1 (1): 56–57.
8. *Вахтель М.Д.* Несколько опытов по вопросу о геотропических изгибах корней. **Труды СПб. общества естествоиспытателей,** 1895; 25 (1): 62–78.
9. *Вахтель М.Д.* К вопросу о геотропизме. **Дневник X съезда русских естествоиспытателей и врачей в Киеве,** 1898; 6: 245–246.
10. *Вахтель М.Д.* К вопросу о геотропизме корней. **Записки Новороссийского общества естествоиспытателей,** Одесса, 1899; 23 (1): 54–109.
11. *Власюк П.А., Рудакова Э.А.* Физиология и биохимия растений. **Развитие биологии на Украине.** Киев: Наукова думка, 1984; 1: 205–217.
12. *Волков А.Н.* К вопросу об ассимиляции. **Записки Новороссийского университета,** Одесса, 1875; 17: 1–58.
13. *Воронин М.С.* Некролог М.Д. Вахтеля. **Труды СПб. общества естествоиспытателей,** 1900; 31 (1): 156–157.
14. *Воронцов Н.Н.* Кариосистематика. **Большая Советская Энциклопедия.** 3-е изд. Москва, 1973; 11: 430.
15. *Вотчал Евгений Филиппович.* **Большая Советская Энциклопедия.** 3-е изд. Москва, 1971; 5: 417.
16. *Гребинский С.О., Каплан С.М.* Применение комбинаций ростовых веществ для укоренения черенков. **Доклады АН СССР,** 1948; 60 (1): 157–160.

17. Гребинский С.О. **Рост растений**. Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1961. 296 с.
18. Гребинский С.О., Ройко Н.В., Войнович М.И. Влияние гибберелловой кислоты на рост табака и декоративных растений. **Гиббереллины и их действие на растения**. Москва: Изд-во АН СССР, 1963: 375–379.
19. Гребінський С.О., Терек О.І. Сезонна динаміка ендогенних ауксинів і гіберелінів у річних пагонах *Ligustrum vulgare L.* і *Aesculus hippocastanum*. **Український ботанічний журнал**, 1978; 36 (4): 419–421.
20. Гриневецкий Б. Исследования над реотропизмом корней. **Труды общества естествоиспытателей при Юрьевском университете**. Юрьев, 1908; 19: 3–140.
21. Дарвин Ч. Способность к движению у растений (1880). **Сочинения**. Москва; Ленинград: Наука, 1941; 8: 161–517.
22. Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. **Известия Киевского политехнического института**, 1904; 4 (1): 1–212.
23. Колкунов В.В. К вопросу о выработке выносливых к засухе расс культурных растений. **Известия Киевского политехнического института**, 1905; 5 (4): 18–31.
24. Костюк Г.Г. Новороссийский университет. **Развитие биологии на Украине**. Киев: Наукова думка, 1984; 1: 125–136.
25. Коханова Л.Л. Киевский университет. **Развитие биологии на Украине**. Киев: Наукова думка, 1984; 1: 113–125.
26. Леваковский Н.Ф. Об электрических токах мимозы (*Mimosa pudica*). **Записки имперской Академии наук**, 1866; 9 (1): 102–120.
27. Леваковский Н.Ф. **О движениях раздражимых органов растений**. Харьков, 1867. 127 с.
28. Липшиц С.Ю. Боровиков Георгий Андреевич. **Русские ботаники: Биографо-библиографический словарь**. Москва: Московское общество испытателей природы, 1947; 1: 245–247.
29. Максимович Михаил Александрович. **Большая Советская Энциклопедия**. 3-е издание. Москва, 1974; 15: 257.
30. Максимович М.А. **Размышления о природе**. Киев, 1847. 158 с.
31. Манойленко К.В. **Очерки из истории изучения фитогормонов в отечественной науке**. Ленинград: Наука, 1969. 276 с.
32. Набоких А.И. **Временный анаэробизм высших растений**. Ч. 1. Наблюдения над процессами роста в бескислородной среде. СПб, 1905. 191 с.
33. Набоких А.И. **К вопросу о раздражителях роста**. Экспериментальные этюды. Одесса, 1908. 190 с.
34. Навашин С.Г. Об обыкновенной березе и о морфологическом значении халазогамии. **Труды Сибирского общества естествоиспытателей**, 1895; 25: 5–61.
35. Навашин С.Г. Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных. **Известия Академии наук**. 1900; 13 (3): 335–340.
36. Палладин В.И. **Физиология растений**. 7-е издание. СПб., 1914. 356 с.
37. Породко Ф.М. Окислительные ферменты в растениях. **Варшавский университет. Известия**, 1905; (2): 49–80.
38. Породко Ф.М. **Хемотропизм корней**. Одесса, 1910; I. 229 с.; 1915; II. 190 с.
39. Породко Ф.М. Особенности геотропизма главных корней проростков кукурузы. **Журнал научно-исследовательских кафедр в Одессе**, 1924; 1 (10–11): 16.

40. Пуриевич К.А. О влиянии света на процесс дыхания у растений. **Записки Киевского общества естествоиспытателей**, 1890; 11 (1): 211–259.
41. Пуриевич К.А. Физиологические исследования над дыханием растений. **Записки Киевского общества естествоиспытателей**, 1901; 17 (1): 41–97.
42. Пуриевич К.А. Краткое руководство к практическим занятиям по анатомии растений. **Университетские известия**, Киев, 1907; 6: 1–87.
43. Ришави Л. **К вопросу о так называемом гальванотропизме**. Одесса, 1885. 45 с.
44. Ротерт В.А. **О гелиотропизме**. Казань, 1893. 154 с.
45. Ротерт В.А. О последствиях обезглавливания (отрезывания верхушки) у некоторых органов растений. **Труды общества естествоиспытателей при Казанском университете**, 1893; 26 (5): 1–77.
46. Ротерт В.А. **Курс физиологии растений**: Физическая физиология. 2-е издание. Киев, 1909, Ч. 1. 98 с.
47. Рудая С.П. Киевский политехнический институт. **Развитие биологии на Украине**. Киев: Наукова думка, 1984; 1: 136–140.
48. Сапожников В. К вопросу о геотропизме. **Ученые записки имперского Московского университета. Отдел естественной истории**, 1887; 7: 13–33.
49. Стебляк М.І., Гончарова К.Д., Загорко Н.Г. **Ботаніка: анатомія і морфологія рослин**. Навчальний посібник. Київ: Вища школа, 1995. 384 с.
50. Терек О.И. **Влияние гиббереллина на рост и азотный метаболизм молодых растений кукурузы**: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Львов, 1969. 16 с.
51. Терек О.И. **Рост и метаболическая активность аттрагирующих центров реакции при воздействии физиологически активных веществ**: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Кишинев, 1988. 46 с.
52. Терек О.І. Розвиток вчення про ріст рослин у Львівському національному університеті імені Івана Франка. **Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть**. Київ: Український фітосоціологічний центр, 2001; 1: 405–411.
53. Холодный Н.Г. К вопросу о распределении в корне геотропической чувствительности. **Записки Киевского общества естествоиспытателей**, 1906; 20 (4): 105–147.
54. Холодный Н.Г. О геотропической и хемотропической чувствительности корневой верхушки. **Записки Киевского общества естествоиспытателей**, 1910; 20 (4): 239–249.
55. Холодный Н.Г. Новые данные к обоснованию гормональной теории тропизмов. **Журнал Русского ботанического общества**, 1928; 13 (1–2): 191–206.
56. Ciesielski T. Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. **Beitrage Biol. Pflanzen. Cohn**, 1872; 1 (2): 1–30.
57. Czapek F. Untersuchungen über Geotropismus. **Jahrb. Wiss. Bot**, 1895; 27: 243–339.
58. Strucker S. Beitrage zur Physiologie des Wachstums. 1. Zur protoplasmaphysiologischen Kausalanalyse des Streckungswachstums. **Jahrb. Wiss. Bot**, 79: 406–471.
59. Went F.W. Concerning the difference in sensibility of the tip and base of Avena to light. **Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wet.** Amsterdam, 1926; 29: 185–191.

Одержано: 22.01.2007