

С. Н. МОВСЕЯН

СУТОЧНЫЙ РИТМ МИТОТИЧЕСКОГО ДЕЛЕНИЯ КЛЕТОК В КОРНЯХ ПШЕНИЦЫ

Размножение клеток, в основе которого лежит митотическое деление, охватывает всю совокупность процессов, посредством которых из одной клетки воспроизводятся две новые. Подвергается ли каким-либо колебаниям клеточное деление или оно имеет неизменное течение во времени—является вопросом, нуждающимся в глубоком и тщательном изучении. Однако вопрос физиологии митоза с точки зрения его ритмичности в литературе освещен недостаточно.

В некоторых работах, посвященных вопросу ритмичности деления клеток, всецело отрицается существование периодичности, связанной с теми или иными факторами, а в других она связывается с эндогенными процессами. Так, Вильдеман (1891), Фризнер (1920) полностью отрицали периодичность в клеточном делении и митотическую активность всецело приписывали эндогенным процессам. Отсутствие периодичности клеточного деления в корешках в зависимости от таких внешних факторов, как свет и температура, принимается также другими (R. Hegeman, 1956; J. Winter, 1929). Противоположного мнения придерживаются такие ученые, как Страсбургер (1880), Карстен (1915, 1918), которые, исследуя клеточное деление у водорослей *Spirogyra*, *Cosmarium*, *Botrytis* и *Closterium moniliferum*, обнаружили определенную ритмичность в делении клеток. Страсбургер, еще в 1880 году, наблюдая деление клеток в *Spirogyra*, в течение суток установил, что наиболее интенсивно оно протекает в 10—12 часов ночи при температуре 0—5° С. Карстен такую же закономерность установил у вышеуказанных водорослей; он показал, что максимальное количество делящихся клеток приходится на ночное время (1 ч. ночи), а минимальное—на дневное (1 ч. дня). Изучая деление клеток в точках роста стебля и корня у высших растений, он утверждал, что периодичность отсутствует в корешках, но она присуща надземным органам, что зависит, по его мнению, от суточных изменений света и температуры.

Один из первых исследователей, установивших связь между делением клеток и условиями произрастания,—это известный физиолог И. И. Герасимов (Мейер, 1940). Он установил, что деление клеток зависит не только от внутренних, но и от внешних причин, поскольку

ку оно определяется теми условиями, в которых находится растение. Следовательно, заключения, сделанные Герасимовым на основе экспериментирования, намного превосходят трактовку ученых, работающих в начале XX века.

В сводке по вопросу о периодичности деления клеток, данной В. Ф. Раздорским (1949), указано, что у некоторых растений в естественных условиях клетки делятся в определенные для данного объекта часы. Так, в конусах нарастания побегов гороха максимум митозов бывает в ночное время, между 9 ч. 30 м. вечера и 2 ч. 30 м. ночи, минимум—в 6 ч. утра; в кончиках корешков максимум между 9—11 часами утра, минимум—9—10 часов вечера и в час ночи.

Аналогичные работы проведены и на клетках животного происхождения. Животный мир лишен той ориентации клеток, которая свойственна меристемическим клеткам растений. Тем не менее такого характера работы проведены и на животных объектах: исследовался ритм митотического деления на нижнем слое эпидермиса кожи, кровеносных органах, половых железах, либеркюновых криптах кишечника и особенно эпителии роговицы глаза (С. Я. Залкинд и И. А. Уткин, 1951). Суточная периодичность митозов у различных животных объектов изучалась многими исследователями (С. Я. Залкинд, 1943; С. Я. Залкинд и И. А. Уткин, 1951; Z. Cooper, 1939; Z. Cooper a. H. Franklin, 1940; Z. Cooper a. Schiff, 1938).

Полученные результаты позволяют утверждать, что суточный режим митозов у животных является твердо установленным фактом. Причем особенность в режиме суточного деления у различных видов животных различна; у дневных животных и человека максимум митозов приходится на вечер и ночь, а минимум на утренние часы, а у мышей суточная периодичность деления клеток имеет обратную картину, т. е. максимум на дневные часы, а минимум—на вечерние. Хотя суточный ритм деления клеток в различных тканях и органах животных имеет строго определенную закономерность, но он резко нарушается в карциноме. У последней проявляется характерная особенность опухолей, т. е. полная анархичность митотического режима.

За последние годы ритму клеточного деления у растительных объектов посвящены работы Грифа В. Г. (1953, 1959, 1963).

В. Г. Гриф (1959), изучая ритм митотического деления в меристемах конусов нарастания корней и стеблей у ячменя в естественных условиях произрастания обнаружил четко выраженную суточную периодичность деления. Причем в меристемах стебля и корня максимальное и минимальное число митозов наблюдалось в одно и то же время.

Приведенные литературные данные показывают, что вопрос периодичности суточного деления клеток различными авторами толкуется различно. Следовательно, на основании имеющихся работ, посвященных периодичности клеточного деления, невозможно прийти к единой точке зрения и вопрос этот требует новых исследований.

Настоящая работа посвящена изучению суточного ритма митотического деления клеток меристематической ткани корешков пшеницы. Эта тема была выполнена мною по предложению заслуженного деятеля науки А. Г. Араратяна. Работа выполнялась в течение трех лет. Полученные результаты были оформлены в виде статьи для опубликования еще в 1948 г., но обстоятельства, сложившиеся в этот период, препятствовали ее изданию. Она была использована в моей диссертационной работе (1951). Наша работа по суточному ритму митотического процесса по сути является первой, сделанной в нашей стране. За рубежом число опубликованных статей по этому вопросу в те годы было довольно ограничено. В настоящее время сильно возрос интерес к разбираемому вопросу. Эти обстоятельства побудили нас считать полезным опубликование упомянутой статьи в несколько переработанном и сокращенном виде. На тех же основаниях мы нашли целесообразным вновь вернуться к прерванному не по нашей вине изучению ритма клеточного деления.

Для выполнения поставленной задачи зерновки пшеницы Арташати-42 (сорт, полученный селекционерами Армении, принадлежит к мягким пшеницам) проращивались в вазонах. Корешки фиксировались через каждые четыре часа смесью Навашина (10—4—1) в течение полутора суток в следующие часы: 8 ч., 12 ч., 16 ч., 20 ч., 24 ч., 4 ч., 8 ч., 12 ч., 16 ч., 20 ч., 24 часа.

От каждого корешка сделано около 50 поперечных срезов, толщиной в 12 микронов. В каждом срезе был проведен подсчет всех клеток среза и отмечено количество клеток в каждой фазе деления, а также клеток в интерфазе.

На основе полученных цифровых данных выведены процентные отношения клеток в каждой фазе к сумме всех клеток (на 4 срезах — участок корешка из четырех срезов приблизительно должен быть равен 50 μ) каждого исследуемого корешка, т. е. определена митотическая активность. Полученные процентные отношения дали возможность построить графики, показывающие, как протекает деление клеток через каждые четыре часа, в течение полутора суток, на протяжении участка корешка приблизительно в 500 микронов от кончика.

Исследование показало, что деление клеток в корешках пшеницы протекает с определенной периодичностью во времени, в чем можно убедиться при просмотре графиков. В некоторых графиках (рис. 1—7) на оси абсцисс отложены микроны, показывающие участок исследуемого корешка, в котором проводился подсчет, а на двух последних суммарных графиках (рис. 8—9) отложены часы суток. На оси ординат даны процентные отношения клеток каждой фазы деления на 4 срезах к сумме всех клеток на этих же срезах.

Таким образом в каждой порции фиксации подсчитывалось общее количество клеток и количество клеток, находящихся в различных фазах митотического деления. Темпоральная фиксация дала возможность показать течение митотического деления клеток в опреде-

ленные часы дня, в определенных участках корешка и построить соответствующие графики. Таким образом, в процессе работы нами проанализирована ритмика деления клеток в течение 36 часов и полученные данные представлены на 14 графиках. В настоящей статье мы сочли необходимым привести из большой работы на эту тему лишь некоторые графики—всего 9. Они дают общее представление о ходе клеточного деления в определенные часы суток (рис. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7), течение отдельных фаз во все отмеченные часы (рис. 8), а также митотический индекс в эти часы суток (9).

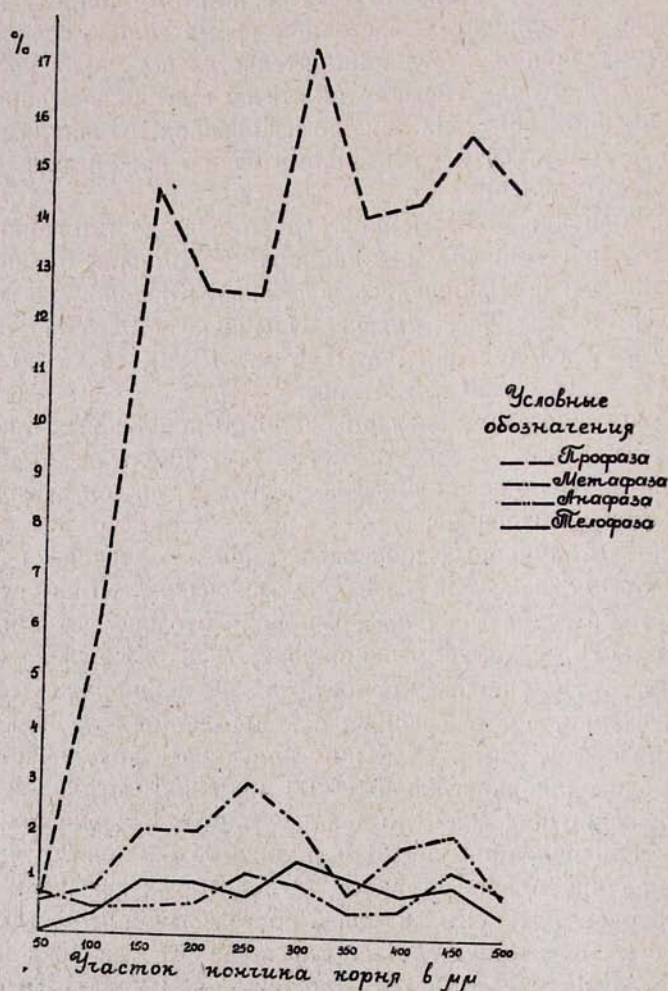


Рис. 1 Деление клеток в кончике корня в 8 часов утра.

Кривые, изображающие различные фазы, даны разными линиями: профаза—прерывистой, метафаза—тире с точкой, анафаза—тире с двумя точками, телофаза—сплошной. Весь исследуемый участок корешка в 500 μ условно разделен на три части: от начала до 200 μ

мы назвали первым, от 200 до 350 μ —вторым, от 350 до 500 μ —третьим участком. Хотя кривые не отображают развитие клеток в их связи по преемственности, тем не менее они очень выразительны и в конечном счете по ним можно выяснить некоторые стороны течения митотического процесса. В статье для краткости нами часто употребляются выражения—пик профазы, повышение метафаз, протекание анафаз и т. д. Здесь, безусловно, речь идет лишь о количественных изменениях клеток, находящихся в разных фазах митоза.

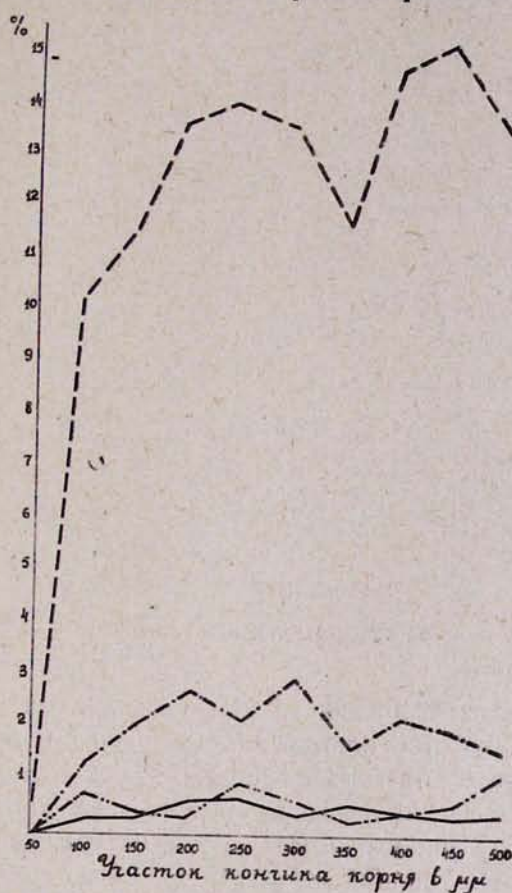


Рис. 2. Деление клеток в кончике корня в 12 часов дня.

Кривые графика на рис. 1 показывают, как протекает деление клеток на протяжении участка корешка 500 μ в 8 часов утра. Количество клеток в профазе на протяжении первого участка корешка резко повышается, на втором участке (300 μ) достигает максимума (17,5%). На следующих участках корешка количество профаз уменьшается. Соответственно скачкообразному повышению профаз в 8 часов утра повышается количество метафаз и с небольшими колебаниями на втором участке достигает 3%.

Иначе протекают анафаза и телофаза. Эти две фазы резких колебаний не дают, и количество клеток в каждой фазе на различных

участках не превышает 1,3—1,4%, причем количество клеток в анафазе, за исключением первого участка, повышается при повышении метафазы и понижается при ее понижении. Количество телофаз только на втором участке достигает максимума (1,4%), а вообще на протяжении всех исследуемых участков корешка в данном часу оказывается незначительным.

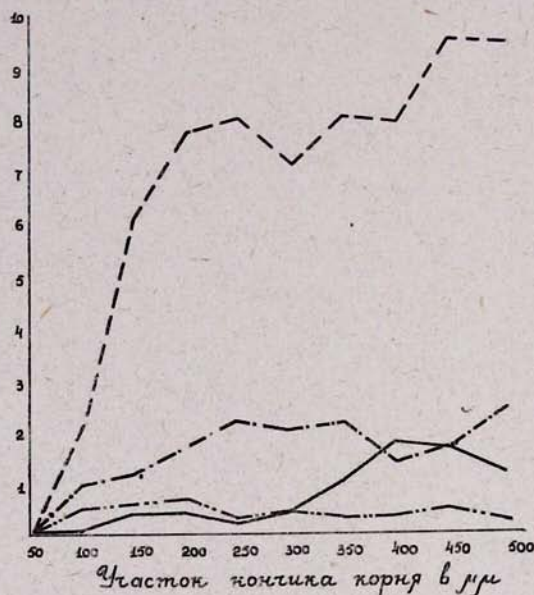


Рис. 3. Деление клеток в кончике корня в 16 часов дня.

На основе вышеизложенного можно заключить, что на начальных участках количество клеток, находящихся в той или иной фазе деления, повышается, охватывая срезы до 300 μ . Дальше идет небольшой спад и снова как бы вспышка, в силу чего происходит подъем кривой. Следовательно, в 8 часов утра на протяжении всех исследуемых срезов имеется три пика профазы, первый из которых приходится на начальные срезы, второй—на средние, третий—на последние срезы (400—500 μ) корешка. Метафаза характеризуется двумя пиками—на втором и третьем участках.

В исследуемом часу количество клеток, находящихся в митотическом делении, не превышает 21—22% от всех клеток: это количество является максимальным на участке 300 μ .

В 12 часов дня (рис. 2) кривые, показывающие количество клеток в различных фазах деления, имеют следующую картину: количество профаз на протяжении первого участка корешка увеличивается не так интенсивно, как в 8 часов утра, и максимальной точки достигает от 200 до 250 μ , вторично оно нарастает на расстоянии 450 μ . Количество метафаз в 12 ч. дня на первом участке, как и в преды-

дущем часу (8 ч. утра), поднимается и в промежутке от 150 до 400 μ с небольшими колебаниями держится на высоком уровне, после чего незначительно падает. Кривая, показывающая количество клеток в анафазе на первом и втором участках, стоит на низком уровне и только на третьем участке достигает 1,3%, в то время как в предыдущем часу такое количество анафаз было отмечено на всех трех участках.

Интересно отметить, что здесь хорошо выражена параллель между кривыми, изображающими профазу и метафазу. Количество

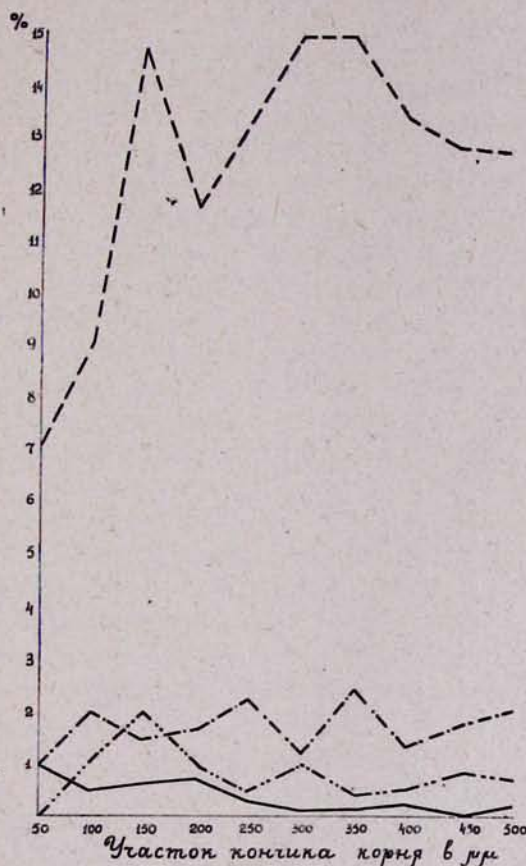


Рис. 4. Деление клеток в кончике корня в 20 часов вечера.

телофаз на исследуемых участках не превышает 0,7%, в то время как в предыдущем графике количество телофаз в два раза больше (1,4%).

Из вышеописанного видно, что в 12 часов дня большинство клеток находится в стадии профазы и метафазы. Таким образом, данные графиков показывают, что наибольшее количество делящихся клеток мы встречаем в 8 ч. утра и 12 часов дня.

Кривые графика (рис. 3) показывают деление клеток в 16 часов дня. Как в предыдущие часы, так и здесь кривые имеют два пика.

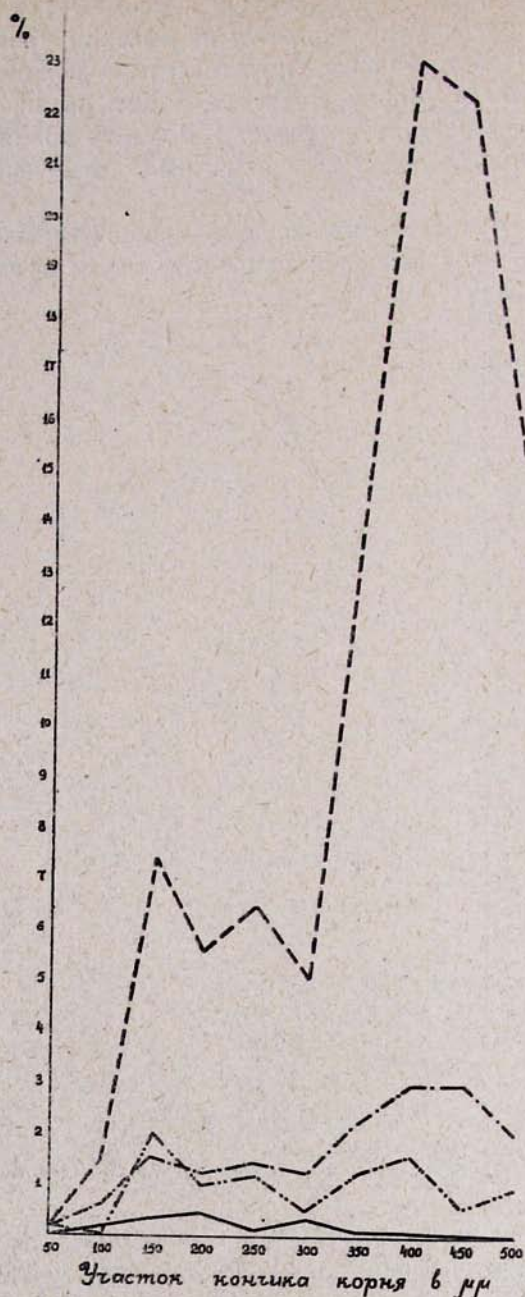


Рис. 5. Деление клеток в кончике корня в 24 часа ночи.

Образование двух пиков у исследуемых корешков не является исключением: кривая присуща некоторым часам суток, как, например, 8 ч. утра, 12 ч. дня, 20 ч. вечера (о последнем будет сказано ниже).

Кривые других часов суток имеют возрастающую линию, но с

той разницей, что надломленность кривых не резкая, а от участка к участку количество клеток в митозе нарастает постепенно. Эта картина говорит о постоянном повышении темпа деления клеток. В 16 часов дня общее количество клеток в той или иной фазе деления резко снижается, образуя только одну кульминационную точку, совпадающую со срезами, находящимися на последнем участке корешка (450 μ). В данном часу небольшое количество профаз и метафаз с одной стороны и увеличение анафаз с другой показывает, что процесс деления клеток к 16 часам дня как бы находится в затухающем состоянии, т. е. резко ослабевает (рис. 3).

Совершенно иная картина наблюдается в 20 ч. вечера (рис. 4). Деление клеток в данном часу протекает бурно, о чем свидетельствует то обстоятельство, что в первых же срезах насчитывается 7% клеток в профазе. На протяжении первого же участка (150 μ) кривая профаз нарастает, достигая 14,7%, и с некоторыми колебаниями на протяжении от 150 до 500 μ держится на высоком уровне. Кривая, изображающая количество клеток, находящихся в метафазе, на всех участках среза не превышает 2—2,5%. Клетки же, находящиеся в анафазе, на первом участке доходят до 2% и на следующих участках идут на убыль, причем понижению кривой анафазы соответствует повышение кривой метафазы, а количество телофаз в данном часу не превышает 1%. Таким образом, на основании проведенного анализа, а также суммарного количества клеток в различных фазах деления мы можем сделать заключение, что в 8 ч. вечера деление клеток протекает значительно интенсивнее, чем в 12 ч. и 4 ч. дня.

При анализе срезов корешков, фиксированных в 24 часа (рис. 5), получается очень оригинальная картина в смысле нарастания количества клеток, находящихся в профазе. В отличие от корешков, фиксированных в предыдущие часы суток, в 24 ч. клетки в профазе не превышают 7% (на участках от 50 до 300 μ), и в других фазах деления клеток также насчитывается небольшое количество.

На участке же 350—500 μ происходит резкий скачок количества клеток в профазе, достигающий до 23%. Все последующие фазы на всех участках корешка имеют минимальное нарастание кривой, которая не превышает 2% и незначительно превышает это количество на последнем изучаемом участке. Подсчет всех делящихся клеток корешков, фиксированных в 12 часов ночи, показывает, что в данном часу в срезах до 300 μ незначительное количество клеток находится в митотическом делении, а выше лежащих срезах—резко повышается.

В четыре часа ночи (рис. 6) мы видим иное прохождение различных фаз процесса деления клеток. Отличительная черта данного часа—это относительно большое количество клеток корешка, находящихся в различных фазах деления. Если в 24 ч. ночи нарастание кривых, особенно профаз и метафаз, происходит лишь только в последних срезах корешка, то в данном часу кривые тех же фаз

уже начиная от 100 μ и в дальнейшем на протяжении всех исследуемых срезов нарастают.

Таким образом, в течение первых суток митотическое деление клеток у пшеницы образует две вершины (12 ч., 20 ч.).

А помимо этой особенности, в течение суток после каждого нарастания кривых различных фаз деления происходили спады. Следовательно, в течение суток хорошо наблюдается периодичность темпа деления клеток, т. е. через каждые четыре часа происходит довольно последовательное чередование нарастания и спада деления клеток.

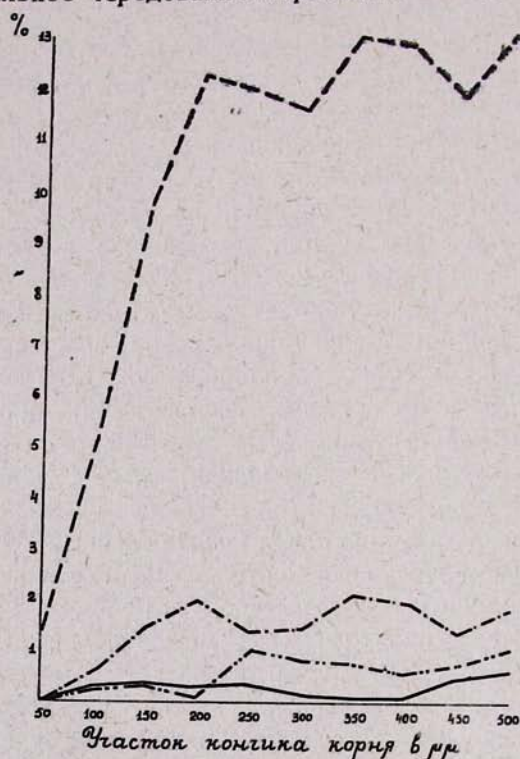


Рис. 6. Деление клеток в кончике корня в 4 часа ночи.

Митотическое деление клеток на вторые сутки имеет следующую картину: максимальная вершина клеток в профазе на вторые сутки, в 8 ч. утра (рис. 7) не превышает 8,5%, т. е. это количество в два раза меньше, чем в первые сутки (17,5%). Количество же клеток, находящихся в метафазе, имеет на двух различных участках корешка хорошо выраженные пики, причем повышение их количества начинается с первых же срезов и продолжается до 300 μ , а спад происходит на участке от 350 до 500 μ . Кривые, показывающие прохождение анафаз и телофаз, особых пиков не создают, проходя на уровне от 1 до 1,5%.

На следующий день в 12 часов дня количество профаз в отличие от количества профаз в 12 часов первых суток на первом же

участке быстро нарастает, доходя до 12%, после чего резко уменьшается на следующих участках. На основе анализируемых цифровых данных оказалось, что количество метафаз на вторые сутки в 12 часов дня значительно меньше, чем в 12 часов первого дня, а стадии анафазы и телофазы проходят на более высоком уровне. Следовательно, деление клеток в данном часу на вторые сутки протекает менее интенсивно, чем в первый день. На вторые сутки—16 часов дня, начиная с первых же срезов, кривая профазы поднимается на протяжении всех исследуемых участков, причем это нарастание идет почти

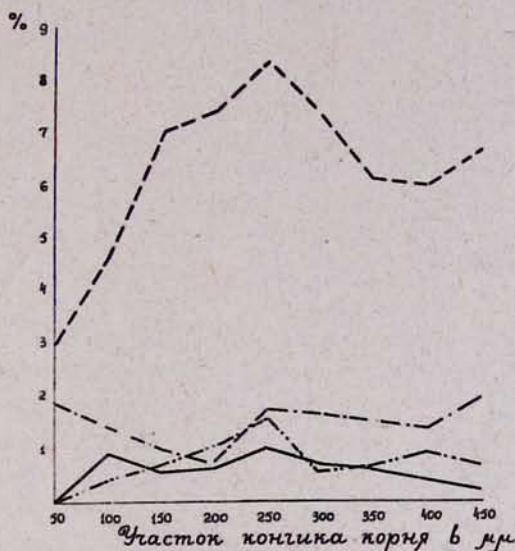


Рис. 7. Деление клеток в кончике корня в 8 часов утра.

без спадов, достигая на самом последнем участке наибольшего количества (15%). Кривая профазы идет как бы параллельно кривой, изображающей метафазу, т. е. клетки в этой фазе также количественно увеличиваются. Нарастание же клеток в этих двух фазах свидетельствует о том, что в данном часу значительно активизируется процесс деления клеток и протекает более интенсивно, чем в первый день. В 20 часов вечера кривая профаз имеет наиболее высокое положение на последнем участке, показывая 9—12%. Начиная от участков 200 м за постепенным повышением кривой профазы следует также незначительное повышение метафазы. В то же время на определенных участках корешка увеличивается количество клеток в анафазе и частично в телофазе. А увеличение количества клеток в двух последних стадиях указывает на то, что процесс деления клеток идет на убыль.

Характерно деление клеток в 24 часа ночи. Кривая профазы имеет более низкое стояние, чем в 24 часа ночи первого дня. Количество анафаз и телофаз в данном часу почти не превышает 1%, во всех участках образуя незначительные колебания.

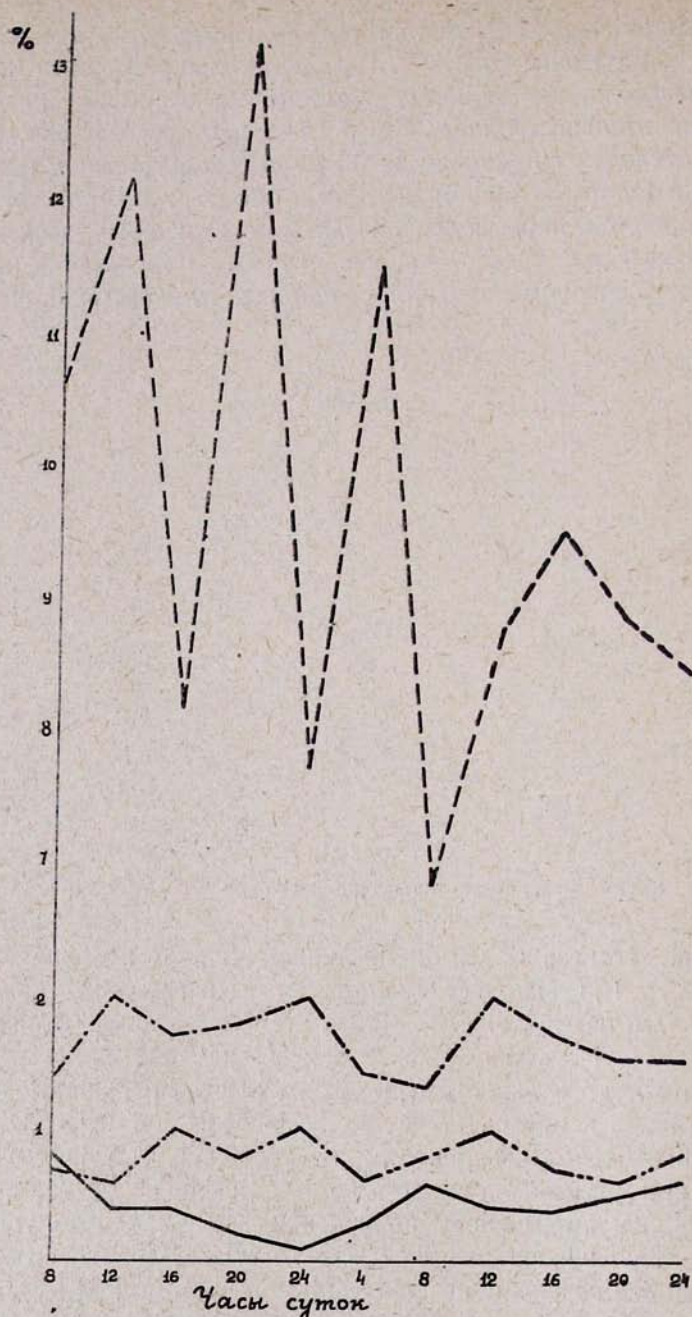


Рис. 8. Суточный ритм различных фаз митоза.

Сравнивая данные, характеризующие деление клеток в первый и во второй день, обнаруживается понижение темпа деления клеток во все часы второго дня, за исключением 4 ч. дня. Понижение темпа деления клеток на вторые сутки, по-видимому, объясняется изме-

нением их физиологического состояния, поскольку в процессе опыта сохранялись постоянные условия для прорастающих семян: температура, свет и мн. др. А общеизвестно, что температурный фактор имеет решающее значение в процессе деления клеток, т. е. он может действовать на деление клеток и как стимулирующий фактор, и как тормозящий. В этом плане проведены интересные работы (С. В. Викторов, 1943; В. Г. Гриф, 1953, 1963; А. В. Кожевников, 1950; Т. П. Петровская, 1954; М. Н. Прокина, 1949; Л. С. Якубова, 1953; R. Brown, 1951). На основании этих исследований определена минимальная температура, при которой возможен рост и деление клеток, а также изучено влияние измененного температурного режима на деление клеток.

Если в нашем опыте условия для прорастания семян были постоянны в течение всего эксперимента, то понятно, что такое колебание деления клеток в течение суток мы можем объяснить лишь только физиологическим состоянием самих клеток.

Для того чтобы убедиться в этом, мы построили график (рис. 8), показывающий общую картину суточного ритма отдельных фаз митоза.

На оси абсцисс показаны часы суток, на оси ординат показано общее количество делящихся клеток на исследуемом участке корешка в %. Для данного графика нами принят масштаб $1\% = 4$ см. Характерной особенностью для сводного графика является то, что кривая, изображающая профазу, дает резкие колебания и достигает максимальной точки в первые сутки в 12 часов и в 20 часов вечера. Кривая же метафазы имеет нарастание в 12 часов первых суток и незначительные колебания в течение дня, образуя значительный спад от 4 ч. ночи до 8 ч. утра, после чего снова повышается. Во всяком случае максимальное повышение кривой метафазы в первые и вторые сутки дня не превышает 2 %.

Работы Миловинова (цит. по Д. Мэзия, 1963) показывают, что продолжительность различных стадий митоза протекает различно во времени. Из этой сводки явствует, что прохождение метафазы длится довольно недолго. Поэтому, наверно, у исследованного нами объекта—пшеницы клетки в метафазе составляют столь небольшое количество (1,2—2%). Кривая анафазы в течение полутора суток имеет три максимальные точки, причем их наиболее высокие точки соответствуют наиболее низким точкам кривой профазы.

В сумме количество клеток в анафазе во все часы суток не превышает 1%, причем в каждом исследуемом часу спад количества клеток в анафазе сопровождается повышением количества клеток в телофазе. Примечательно то, что во все часы суток количество клеток в телофазе насчитывается меньше, чем в анафазе, и они не дают, в смысле подъема и спада, резких колебаний.

Все эти данные могут свидетельствовать о том, что для метафазного анализа, а также для улавливания наиболее большого коли-

чества клеток в митотическом делении у пшеницы целесообразно фиксировать корешки от 8 до 12 часов дня, а также в 20 часов вечера.

Нами построен также график (рис. 9), показывающий митотическую активность и ритм митоза на протяжении полутора суток. Максимальные и минимальные точки кривой на всем исследуемом участке определенно чередуются, что особенно ярко выражено в первые сутки. На вторые сутки хотя и имеются спады и возвышенности кривой, но они не так четко выражены.

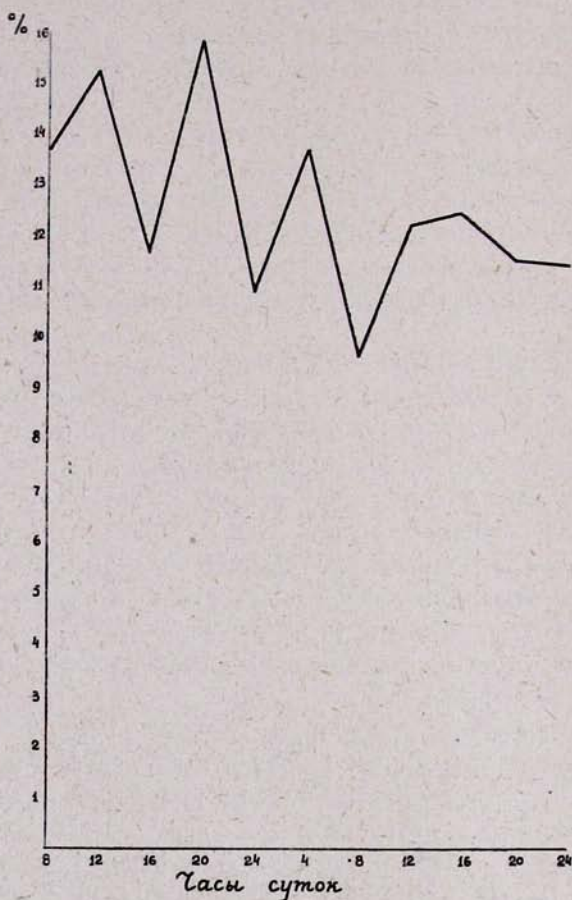


Рис. 9. Суточный ритм митоза.

Исследуя ритмику деления клеток пшеницы Арташати-42 на участке 500 μ от кончика меристемы корешков, можно констатировать следующее:

1. Наши исследования показывают, что суточный ход митоза отнюдь не является равномерным, а имеет определенные, закономерные колебания, которые безусловно зависят от совокупного действия изменения внешних условий в течение суток и внутренних условий в растущем корешке.

2. Наиболее интенсивно делятся клетки в 12 часов дня и в 20 часов вечера.

3. Стадия профазы длится дольше всех остальных фаз, в этом отношении прохождение профазы в клетках корешка пшеницы не является исключением из общего правила для растительных объектов.

4. Стадия метафазы в течение суток имеет две максимальные точки—в 12 ч. дня и в 24 ч. ночи и протекает во много раз быстрее профазы.

5. Темп деления клеток в корешках пшеницы на второй день понижается.

Научно-исслед. лаборатория цитологии
биологического факультета
Ереванского государственного университета

Ս. Ն. ՄՈՎՍԵՅԱՆ

ՅՈՐԵՆԻ ԱՐՄԱՏԱՅԻՆ ԲՋԻՋՆԵՐԻ ՄԻՔՈՏԻԿ ԲԱԺԱՆՄԱՆ ՕՐԿԱ ՌԻՔՄԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Աշխատանքը նվիրված է ցորենի արմատածալրի մերիստեմալին հյուսվածքի բջիջների միթոտիկ բաժանման ութմին: Նախատեսված աշխատանքը կատարելու համար ցորենի (Արտաշատի-42) սերմերը տնեցվել են ծաղկամաններում: Արմատածալրերը ֆիքսվել են 36-ժամվա ընթացքում 4-ժամը մեկ, առավոտյան ժամը 8-ից սկսած: Յուրաքանչյուր արմատածալրի 50 կտրվածքի վրա (ընդլայնական կտրվածքի հաստությունը 12 μ) կատարված է ինչպես բոլոր բջիջների այնպես էլ միթոտիկ բաժանման մեջ գտնվող բջիջների հաշվառում:

Ուսումնասիրությունները ցույց տվեցին, որ ցորենի արմատածալրերի բջիջների բաժանումը ունի որոշակի պարբերականություն ժամանակի ընթացքում: Դրանում կարելի է համոզվել դիտելով աշխատանքում բերված դրաֆիկները (նո. 1—9):

Ցորենի արմատածալրում բջիջների բաժանման ութմը որոշակի հատվածներում (500 μ) ուսումնասիրելով, մենք եկանք հետևյալ եզրակացություն:

1. Բջիջների բաժանումը ամենից ավելի ինտենսիվ է ընթանում ցերեկը ժամը 12-ին և երեկոյան ժամը 8-ին:

2. Պրոֆազայի ստադիան տեղում է ավելի երկար, քան որևէ այլ ստադիա, այս տեսակետից պրոֆազայի ընթացքը ցորենի արմատածալրի բջիջներում բացառություն չի հանդիսանում բուսական ներկայացուցիչների մոտ ստացված օրինաչափությունից:

3. Մետաֆազայի ստադիան օրվա ընթացքում ունի երկու մաքսիմալ կետ՝ ցերեկը ժամը 12-ին և դեռերը ժամը 24-ին, ըստ որում այդ ստադիան ընթանում է ավելի արագ, քան պրոֆազան:

4. Բջիջների բաժանման ինտենսիվությունը ցորենի արմատածալրերում

դանդաղում է երկրորդ օրը, այդ երեկոթը, հավանական է, պետք է բացատրել բջիջների հասակային առանձնահատկություններով:

5. Բջիջների միթոտիկ բաժանումը օրվա տարբեր ժամերին հավասարաչափ արագությունը չի ընթանում. նա ունի որոշակի օրինաչափ տատանումներ, որոնք անկասկած կախած են օրվա ընթացքում արտաքին պայմանների փոփոխության և աճող արմատածալրերի ներքին պայմանների զուգակցումից:

6. Կատարված ուսումնասիրությունները ցույց են տալիս աճող արմատածալրերում բջիջների բաժանման օրվա ռիթմի հաջորդականության փոփոխությունների առկայությունը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Бреславец Л. П. 1956. Морфологические изменения ядра и хромосом под воздействием различных видов излучений. В кн. Очерки по радиобиологии. М. Викторов С. В. 1943. Размножение клеток в почках кустарников зимой. ДАН СССР, 39, 6; 258.
- Гриф В. Г. 1953. Цитологические изменения в точке роста озимых пшениц во время перезимовывания в полевых условиях. Уч. записки Ленинград. университета, серия биол., вып. 39, 165: 146—155.
- Гриф В. Г. 1959. О суточной периодичности митозов в меристемах ячменя. Цитология, т. I, № 2, стр. 229—233.
- Гриф В. Г. 1963. Действие низких температур на митоз и хромосомы растений. Цитология, т. V, № 4.
- Данжар П., Мартенс. 1950. Цитология растений и общая цитология.
- Залкинд С. Я. 1943. Влияние митогенетически активных жидкостей на клеточные деления. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 9, XVI, 3, 9.
- Залкинд С. Я. и Уткин И. А. 1951. Современное положение проблемы физиологического изучения митоза. Успехи современной биологии, т. XXI, вып. 2, 231—256.
- Кожевников А. В. 1950. Весна и осень в жизни растений. М.
- Мейер К. И. 1940. И. Н. Горожанкин и его школа (1848—1904).
- Мовсесян С. Н. 1951. Суточный ритм кариокинеза растительной клетки и изменение ее кариотипа в результате измененных условий. Диссертация, 1951.
- Мэзия Д. 1963. Митоз и физиология клеточного деления. ИЛ, М.
- Петровская Т. П. 1954. О зимнем росте и дифференциации цветочных почек древесных растений. ДАН СССР, 96, I; 213—216.
- Прозина М. Н. 1949. Зимний рост у птицемлечника (*Ornithogalum umbellatum*). ДАН СССР, 64, 6; 861—864.
- Раздорский В. Ф. Анатомия растений, 1949.
- Якубцова Л. С. 1953. Цитологическое изучение точки роста озимых пшениц в процессе яровизации при отрицательных температурах. Уч. записки Ленингр. университета; биол. серия, вып. 33, № 165, 133—145.
- Belar K. 1930. Beitrage zur Kausalanalyse der Mitose Untersuchungen an den Staulfaden haarzellen and Blattmeristemzellen von *Tradescantia virginica*. Z. Zellforsch. u. m. A. 10.
- Blumenfeld Ch. 1943. Studies of normal and abnormal mitotic activity. Arch. Path. 36, 5, 493.
- Brown R. 1951. The effects of temperature on the durations of the different stages of cell division in the root tip. Journal of experimental botany 2, 4; 96—110.
- Cooper Z. 1939. Mitotic rhythm in human epidermis. J. Invest-Dermat; 2, 289.
- Cooper Z. and Franklin H. 1940. Mitotic rhythm in the epidermis of the mouse. Anat. Rec., 78, I, 1.

- Cooper Z. and Schiff. 1938. Mitotic rhythm human epidermis. Proc. Soc. Exp-Biol. a Med., 39, 2, 323.
- Friesner R. C. 1920. Daily rhythm of elongation and cell division in certain roots. Amer. J. Bot., 7, № 9, 380—407.
- Hegeman R. 1956. Untersuchungen über die Mitosen häufigkeit in Gerstenwurzeln. Die Kulturpflanze, 4; 46—86.
- Karsten G. 1915. Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. Zeitschrift für Botanik, Jah. VII, № 1.
- Karsten G. 1918. Über die Tagesperiode der Kern und Zellteilungen. Zeitschrift für Botanik, Jah. X, Heft 1.
- Strasburger E. 1880. Zellbildung und Zelltheilung, 3-te Aufl.
- Wildeman E. 1891. Recherches ansujet de l'influence de la temperature sur la marche, influence de la temperature sur la marche, la dur'ce et la frequence de la caryocinese du règne végétal Ann. Soc. Belge Microsc. 15.
- Winter J. M. 1929. Some observations on the rate of mitosis in root tip meristems of *Gladiolus*. Trans. Amer. micr. soc., 48: 276—291.