

# Лекция 8

Сувели и прочие аномальные  
изменения стебля

# Ель сибирская, Западная сибирь



# Ясень обыкновенный, Воронежская область





Сувель – шарообразный или (реже) иной формы наплыв на стволе дерева, развитие которого не связано с почками (рис. 151, 152). Причины образования сувелей неизвестны. Специальной литературы, посвященной этим напывам, мы не встречали, имеются отдельные упоминания (Воусе, 1961; Козьмин, 1965а, б, 1970; Махнев, 1966; Коровин 1970, 1987б, в) об их форме, встречаемости, отличии от капов.

Слово "сувель" – одно из русских народных названий напывов на стволах деревьев или просто свилеватых участков древесины наряду со словами "свиль", "сувель-вал", "свал". В англоязычной литературе сувели обычно обозначаются словом "burls" (James, 1984).

В лесах средней полосы такие напывы обычно образуются на сосне обыкновенной, на березе пушистой и березе повислой. Кроме того, на территории нашей страны мы неоднократно встречали сувели у бука восточного и европейского (*Fagus orientalis*, *F. sylvatica*), явора, граба обыкновенного (*Carpinus betulus*), сосны сибирской и сосны корейской, березы ребристой (*Betula costata*), у дальневосточных кленов: маньчжурского (*Acer mandshuricum*) и мелколистного (*A. mono*). В Южном Вьетнаме очень крупные капы формируются на стволах некоторых видов лагерстремии (*Lagerstroemia* sp.). Очевидно, эти аномальные образования могут формироваться на стволах и многих других видов древесных растений. Впрочем, не с одинаковой частотой. В зонах антропогенного воздействия на лесную растительность сувели довольно часты, в отдаленных лесных массивах встречаются значительно реже. Весьма редки они (как и капы) в муссонных лесах Южного Вьетнама – кроме упомянутой лагерстремии, мы только единожды встретили

Положение сувелей на стволе никак не фиксировано, однако, в большинстве случаев эти наплывы расположены ниже первых крупных ветвей.

Сувели на ветвях – явление довольно редкое. Величина сувелей различна, иногда они достигают значительных размеров. Д.С. Бойс (Boyce, 1961) относит наплывы, которые, судя по описанию, являются сувелями, к неинфекционным галлам. Правда, неинфекционность наплывов ничем не подтверждается. Пользуясь терминологией Р. Блоха (Bloch, 1965), сувели нельзя отнести однозначно ни к одной категории аномальных образований. С известным допущением их можно считать неоплазмами с прозоплазматической организацией, т.е. опухолями, состоящими из дифференцированных структурных элементов. В изученных нами образцах лишь один сувель возник на стволе березы повислой в месте зарастания гнилого сучка – в этом случае можно предполагать влияние грибной инфекции. В зоне образования других рассмотренных нами сувелей никаких заметных невооруженным глазом или под микроскопом изменений, которые могли бы служить признаком существования определенного возбудителя, мы не обнаружили.

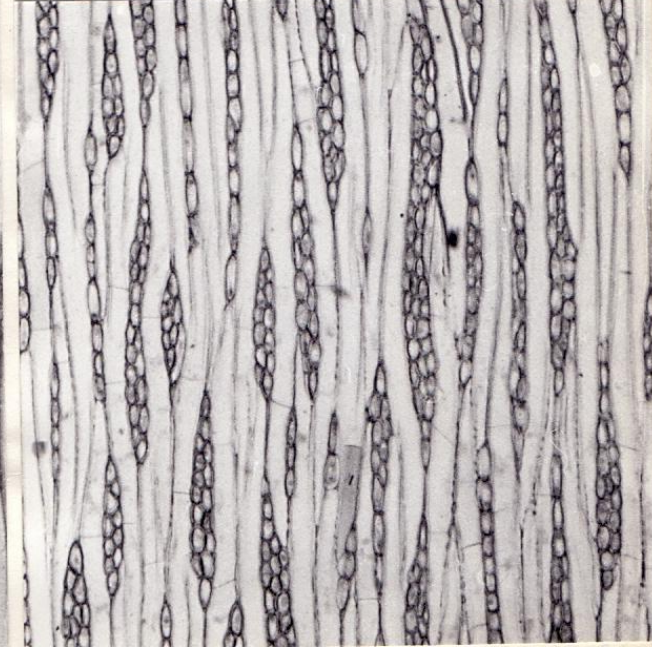
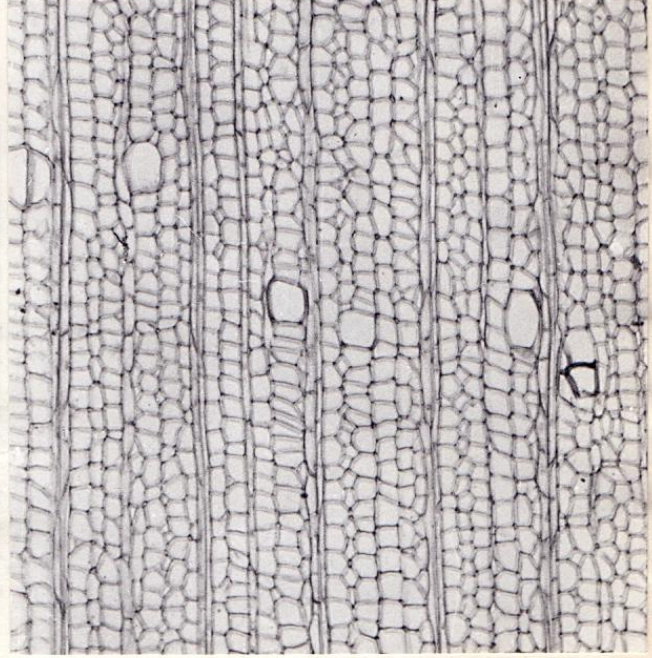
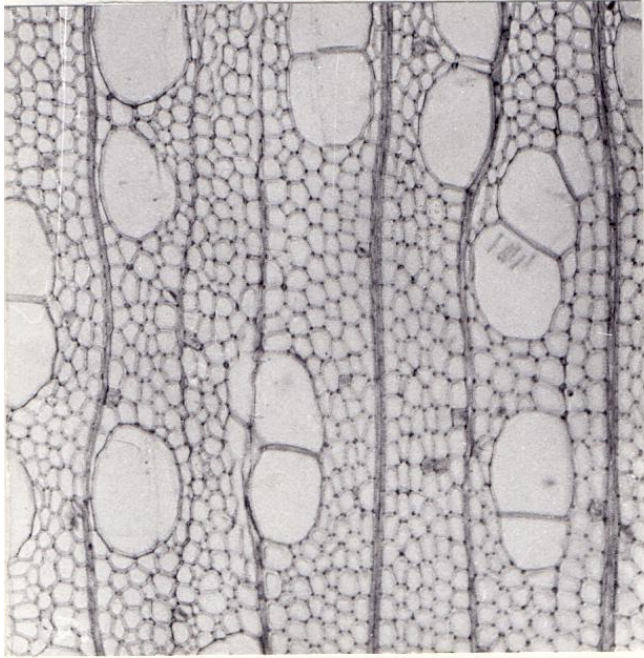
Характерной макроструктурной особенностью древесины сувелей является свилеватое расположение волокнистых элементов, наиболее заметное в плоскости тангентальных срезов. Впрочем, свилеватость осевых анатомических элементов свойственна и капам, и многим другим аномальным образованиям на стволах и ветвях. Иного расположения волокон в

В сувелях, что также естественно, годовичные приросты древесины значительно больше, чем в нормальной части ствола. На распилах наплыва границы годовичных приростов видны в виде концентрических окружностей.

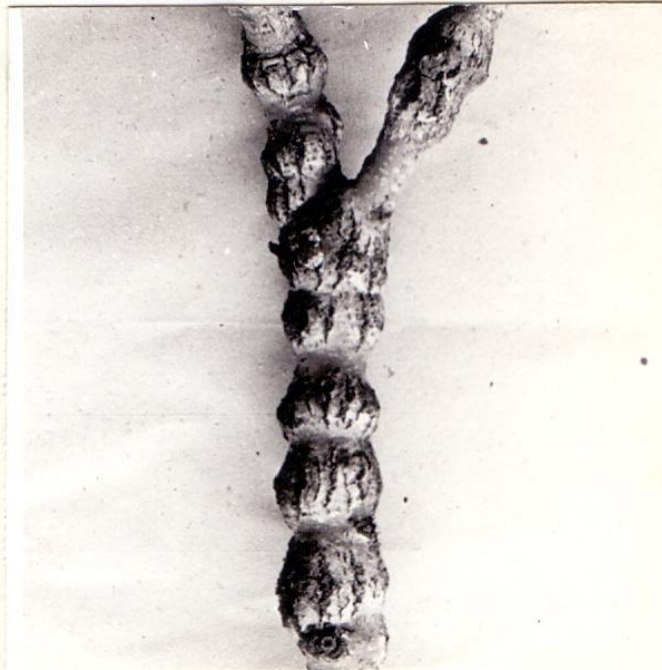
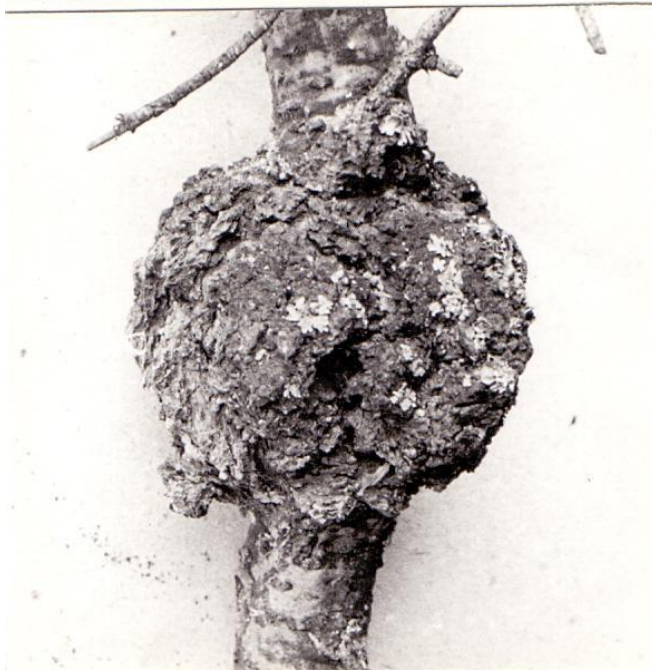
В микроструктурном отношении древесина сувелей характеризуется малочисленными узкопросветными сосудами и обилием лучевой паренхимы. Объем лучевой паренхимы возрастает как за счет увеличения числа лучей в единице объема древесины, так и за счет увеличения размеров клеток, рядность лучей при этом увеличивается незначительно.

Лучи в древесине сувелей имеют неправильную форму, что вообще свойственно свилеватой древесине. Прозенхимные клетки в древесине сувелей значительно короче, чем в нормальной древесине растений данного вида.

Все отмеченные особенности строения древесины сувелей относятся к неспецифическим изменениям, сопровождающим местное радиальное разрастание проводящей ткани. Денормализующие агенты, способные вызывать подобного рода изменения, до настоящего времени не выявлены.







## “РАК” СТВОЛОВ И ВЕТВЕЙ ХВОЙНЫХ

Среди патологических новообразований, имеющих ярко выраженную тенденцию к радиальному разрастанию, широко распространены так называемые “раковые” наплывы на стволах и ветвях хвойных. Обычно они имеют форму булавовидного утолщения ветви или ствола. Наплывы могут быть одиночными или располагаться на стволе четкообразно. На наплывах образуется толстая корка с трещинами, из которых часто вытекает смола.

Широко распространенный в лесах Западной Сибири “рак” пихты сибирской вызывает ржавчинный гриб *Melampsorella cerastii* (Mart.). Этот же возбудитель вызывает аналогичное заболевание у пихты кавказской (*Abies nordmanniana*). Другие виды ржавчинных грибов приводят к возникновению “раковых” наплывов на стволах сосны обыкновенной и ели сибирской (*Picea obovata*), лиственницы сибирской. Грибы *Peridermium* sp., *Gimnosporangium* sp. *Melampsorella* sp. вызывают “раковые” образования на стволах и ветвях многих видов хвойных растений в Северной Америке. Таким образом, “рак хвойных” – понятие собирательное, оно объединяет разные по этиологии заболевания, характеризующиеся сходными внешними и анатомическими изменениями стебля растения–хозяина.

Этиология, симптомы, течение перечисленных выше заболеваний, их биологические и хозяйственные последствия подробно изучены лесными фитопатологами (Ванин, 1955; Воусе, 1961; Синадский, 1977; Жуков, 1978 и др.). Мы остановимся лишь на некоторых особенностях структурных изменений древесины.

Р.С. Петерсон (Peterson, 1960), изучавший анатомические изменения древесины при образовании “раковой” опухоли на стволе сосны скрученной (*Pinus contorta*), отмечает, что основная реакция растения–хозяина на воздействие патогена – гиперплазия. Рост опухолевидного утолщения стебля происходит, главным образом, вследствие увеличения доли лучевой паренхимы. Количественные анатомические исследования показали, что в наплыве она составляет 29 % объема древесины, против 8 % в нормальной древесине ствола. Автором установлено также, что 60 % лучей в древесине наплыва двух– или многорядные. В нормальной же древесине многорядными бывают только лучи, включающие смоляные ходы и их доля не составляет более 2 % объема древесины.

По наблюдениям Г. Заласки ржавчинные галлы сосны скрученной представляют собой шаровидное разрастание ксилемы, вызванную экзогенной стимуляцией камбия, преимущественно – лучевых инициалей. Лучевая паренхима наплывов содержит питательные вещества, необходимые для развития гриба. Отличить трахеиды от лучевых клеток на срезах затруднительно, настолько элементы ксилемы в наплывах деформированы. Анализ показал, что наряду с клетками лучевой паренхимы и лучевыми трахеидами имеются также клетки прямоугольные или неправильной формы, но без утонченных окончаний. Короткие лучевые клетки часто на концах раздвоены, разветвлены, это позволяет лучам заполнить пространство между сцепленными, изогнутыми трахеидами, располагаться по спирали и ориентироваться в разных направлениях, а не только горизонтально. Трахеиды тоже многоконечные и по длине почти не отличаются от клеток

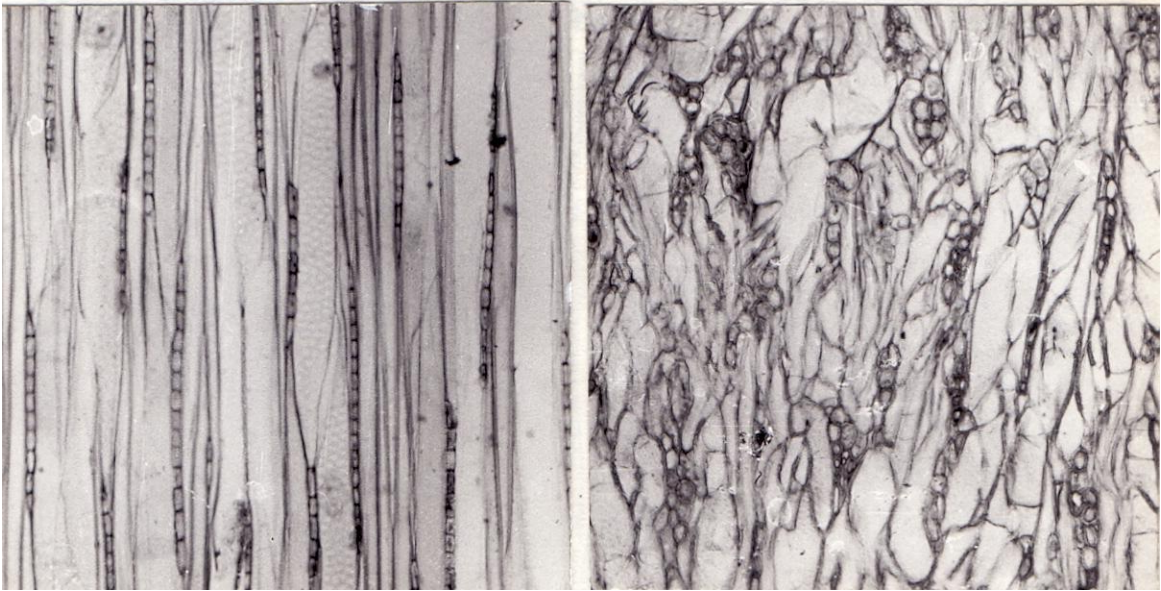
Г. Заласки считает, что изменение формы анатомических элементов происходит на ранней стадии дифференциации. Производные лучевых инициалей, накладываясь друг на друга, образуют крупные, неправильной формы структурные образования. Вследствие разрастания лучевой паренхимы во всех направлениях, возникают расширяющиеся аномальные лучи, состоящие из паренхимных и трахеальных клеток. Автор исследования обращает внимание на сходство ржавчинных галлов с наплывами древесины, развитие которых стимулирует действие низких температур. И в тех, и в других гиперплазия сочетается с обилием лучей и неправильной формой трахеальных элементов.

Обобщенная картина анатомических изменений при формировании “раковых” наплывов была представлена еще в работах Е. Кюстера (Küster, 1925, 1930), в одной из которых, в частности, сказано, что при формировании аномальной древесины галлов клетки камбия сегментируются, в результате чего в древесине возникают широкие аномальные лучи и недифференцированные изодиаметрические клетки паренхимы. С таким пониманием аномального роста согласиться легче, нежели с представлением Г. Заласки о том, что аномальные элементы ксилемы приобретают свою форму только в процессе дифференциации. Мы считаем, что изменение формы анатомических элементов древесины в процессе формирования аномальных образований происходит, главным образом, в результате нарушения ритма и ориентации перегородок в процессе антиклинальных делений в камбии и завершается при дифференциации камбиальных производных.

Увеличение доли лучевой паренхимы в “раковых” наплывах на стволах и ветвях хвойных, а также аномальное расширение лучей, отмечается практически всеми исследователями, изучавшими анатомию этих образований. По нашим наблюдениям, эти изменения являются общими и наиболее характерными особенностями строения древесины всех “раковых” наплывов на стебле хвойных.

В паренхиматизированных зонах аномальных участков древесины закладываются многочисленные патологические смоляные ходы, которые служат источником живицы, вытекающей из трещин на поверхности наплывов.

Обобщая имеющиеся в нашем распоряжении сведения о строении “раковых” наплывов на стволах и ветвях хвойных, можно сказать, что такие наплывы образуются вследствие радиального разрастания древесины, осуществляющегося за счет гиперплазии. Древесина наплывов характеризуется свилеватым асположением элементов, повышенным содержанием лучевой паренхимы, наличием многорядных, в том числе и не содержащих смоляных ходов, лучей, а также часто возникающими широкими аномальными лучами, превращающимися в скопления паренхимы. Перечисленные аномальные изменения происходят, вероятно, вследствие местного нарушения гормонального контроля роста под влиянием метаболитов паразитирующего на дереве гриба.



## ГАЛЛОВАЯ БОЛЕЗНЬ ОСИНЫ И ДРУГИЕ АНОМАЛЬНЫЕ РАЗРАСТАНИЯ СТЕБЛЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Симптомом галловой болезни осины служит образование шарообразных утолщений на стволе и ветвях (рис. 154). У тополя черного (*Populus nigra*) аналогичные морфологические изменения, по данным Д.С. Бойса (Boyce, 1961), вызывает гриб *Macrophoma tumefacies*. В нашей стране это заболевание в микологическом отношении не исследовано. В.П. Гречкин и А.И. Воронцов (1962) предполагают, что и у нас его вызывает тот же возбудитель.

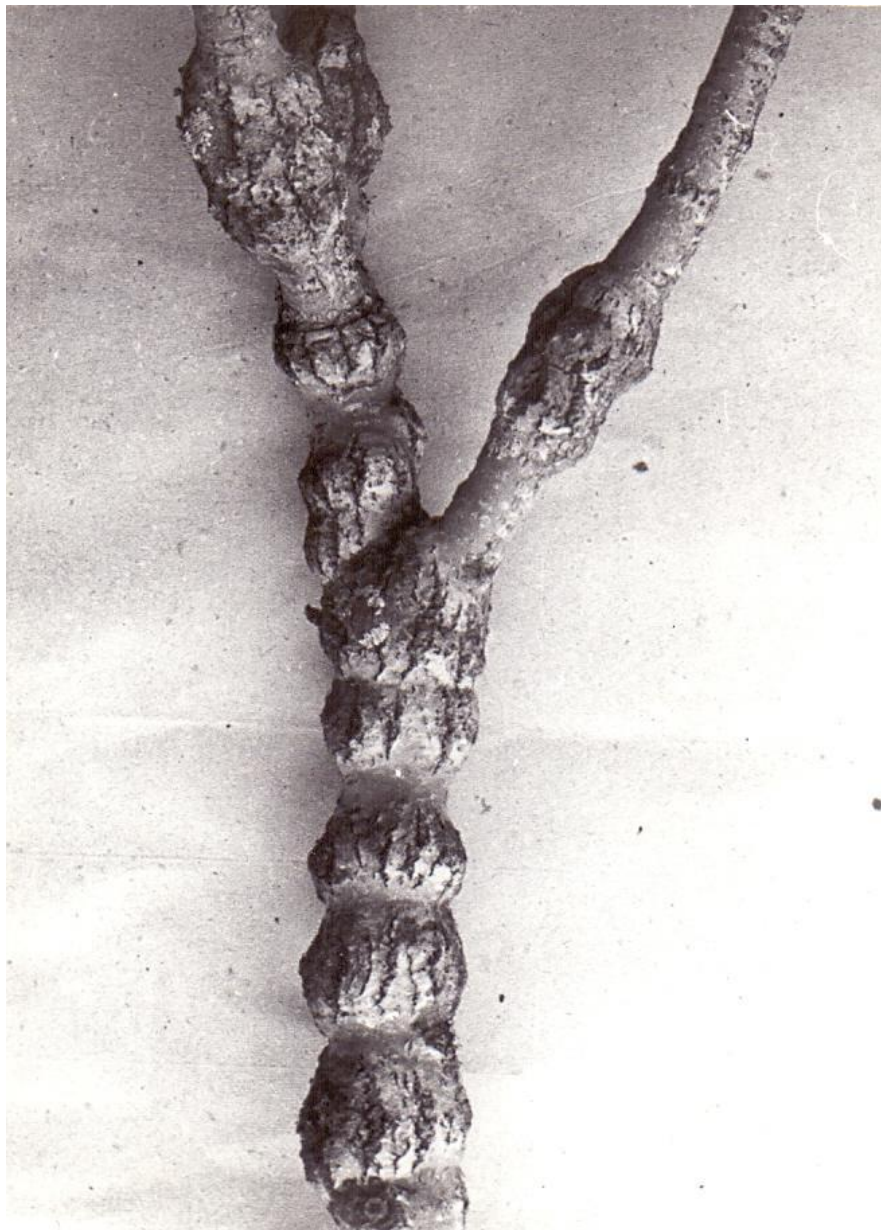
Сопоставление данных В.П. Гречкина и А.И. Воронцова (1962), А.М. Жукова (1966) с нашими наблюдениями приводит к альтернативе: или внешние проявления данного заболевания могут быть различными, или галловой болезнью называют два разных заболевания. Первые авторы указывают, что болезнь проявляется в образовании на тонких ветвях односторонних выпуклостей, а на более толстых – барельефных выростов. На стволах и ветвях взрослых деревьев, начиная с III класса возраста (с 30 лет), встречаются округлые плоские барельефные образования, в центре которых – черные пятна с концентрической слоистостью.

Описание этой болезни А.М. Жуковым больше соответствует тем морфологическим изменениям, которые мы наблюдали у осины в черневой тайге Салаирского кряжа. Наплывы шарообразные, охватывающие всю окружность стебля. Иногда они столь часты, что напоминают четки. Отдельные утолщения на толстых ветвях достигают диаметра 10-15 см. На стволах осин диаметром больше 12-16 см наплывы приобретают вид толстых складок, окольцовывающих ствол. Барельефных утолщений с черными пятнами мы не находили, но упоминаем о них и А.М. Жуков

Упомянутые авторы отмечают, что в древесине этих аномальных образований гнилей или других ярко выраженных макроструктурных изменений не обнаружено. По мнению А.М. Жукова, наплывы могут быть причиной инвазии вторичных вредителей древесины, так как кора этих образований из-за быстрого роста сильно растрескивается.

Проведенное нами микроскопическое исследование древесины наплывов показало, что по сравнению с контролем она состоит из коротких осевых элементов, лучи и волокнистые трахеиды имеют неправильную форму и ориентацию. Вместо линейных однорядных лучей развиваются короткие двухрядные. Ширина лучей возрастает не только вследствие увеличения рядности, но и в связи с увеличением размеров клеток. Наплывы на стеблях осины, возникающие при галловой болезни, менее упорядочены в своей внутренней организации, чем сувели и капы. Эти образования имеют некоторые черты катаплазматических галлов и в анатомическом отношении имеют сходство с опухолями. При образовании этих шаровидных наплывов осевые элементы не изгибаются, как во всех ранее рассмотренных случаях, а укорачиваются, превращаясь в массу бессистемно расположенных клеток неопределенной конфигурации. Из таких клеток может состоять тело любой формы. Некоторым организующим началом при росте наплывов служат лучи, радиально расходящиеся из морфологического центра каждого наплыва, это и обеспечивает формирование шаровидного тела. Подобно ранее рассмотренным примерам аномального роста, структурные изменения при галловой болезни проявляются в нарушении формы и ориентации осевых элементов древесины. Лучи же в этих образованиях, уменьшаясь в высоту и расширяясь, сохраняют своего радиального, ориентированного по единственному





Своеобразные по форме наплывы образуются у груши обыкновенной под воздействием внедрившихся в древесину ветви гаусториев омелы белой (*Viscum album*). Близкие по форме небольшие наплывы формируются на ветвях можжевельника колючего (*Juniperus oxycedrus*) при поселении на них арцеутобиума можжевельникового (*Arceuthobium oxycedri*), удлиненные толщениа ветвей псевдотсуги – при поселении *Arceuthobium douglasii* (Tinnin, Knutson, 1985). Наплывы на ветвях, вызываемые этими паразитическими цветковыми растениями, в отличие от ранее рассмотренных, имеют не округлую, а веретеновидную форму. Объясняется это, видимо, тем, что у таких наплывов нет локального центра, вокруг которого обычно происходит радиальная пролиферация ксилемы. Денормализующие вещества, вырабатываемые паразитирующим растением, могут перемещаться по ветви на некоторое расстояние от места

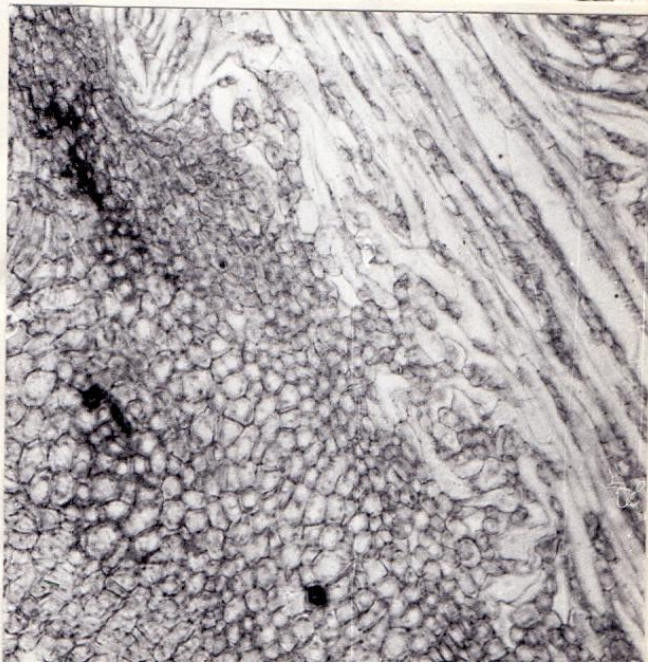
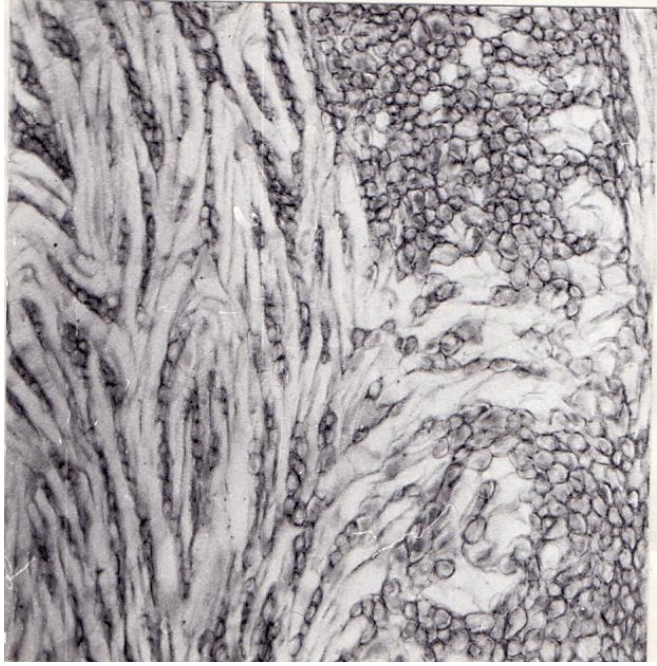
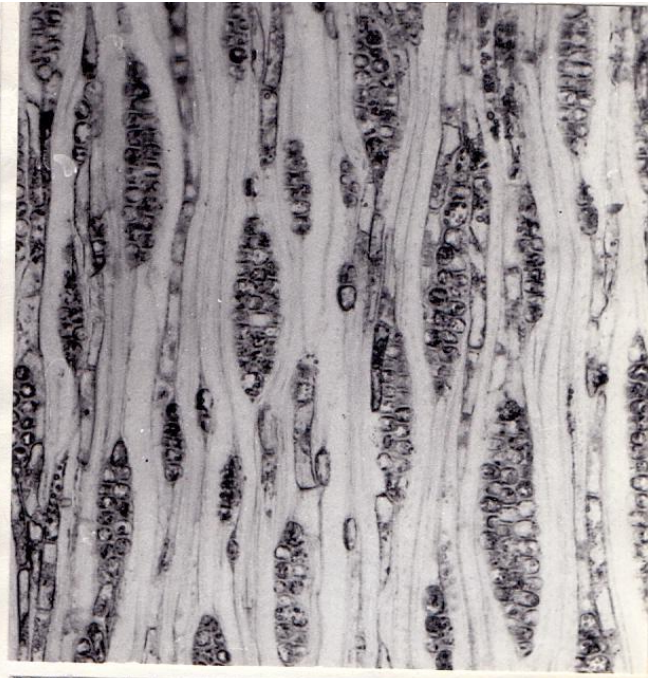
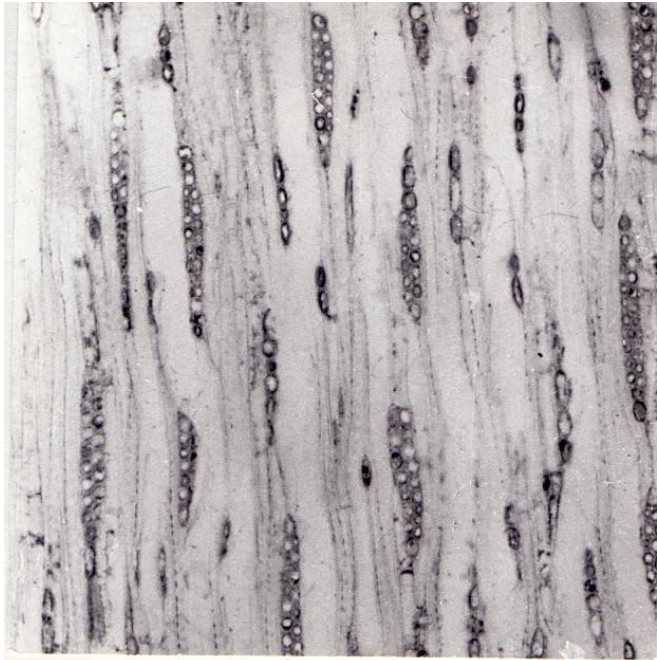


Основные анатомические изменения в древесине наплывов заключаются в значительном увеличении доли лучевой паренхимы. При этом возрастает рядность лучей и диаметр клеток лучевой паренхимы. Среди прочих нарушений строения древесины следует отметить некоторое сокращение длины прозенхимных клеток и их свилеватое расположение.

Наплывы, близкие по форме к шаровидным, образуются иногда на стволах березы повислой. Причина их образования неизвестна. От сувелей и других, в той или иной степени идентифицированных, образований они отличаются следующими характерными признаками: форма близкая к шаровидной, поверхность бугорчатая, бугорки возникают из-за часто и бессистемно возникающих очагов пролиферации проводящей ткани. На небольших наплывах корка гладкая, на более крупных – с редкими неглубокими трещинами.

Микроструктурные изменения, свойственные этим напльвам, больше всего напоминают изменения в древесине “раковых” наплывов у пихты сибирской. Осевые элементы свилеватые. По сравнению с нормой увеличена доля лучевой паренхимы, часто возникают аномальные лучи, развитие которых приводит к формированию в древесине прослоек паренхимной ткани.

Число примеров, бесконечно. В структурном отношении все случаи гипертрофии ограниченных участков стебля характеризуются усилением радиального роста, уменьшением длины осевых элементов древесины, их свилеватым расположением и существенным увеличением доли лучевой паренхимы. Последнее часто сопровождается образованием расширяющихся в процессе радиального прироста аномальных лучей.



Разные по своей природе и механизму действия денормализующие начала, приводящие к образованию наплывов, неспецифически влияют на деятельность камбия путем неспецифического же нарушения регуляции ростовых процессов.

## **СФЕРОБЛАСТЫ**

Заканчивая рассмотрение примеров аномальных структур, считаем необходимым остановиться на причинах возникновения и особенностях строения сферобластов – древесинных образований, независимых или мало зависимых в своем развитии от системы, координирующей рост и взаимоподчиненность частей растения.

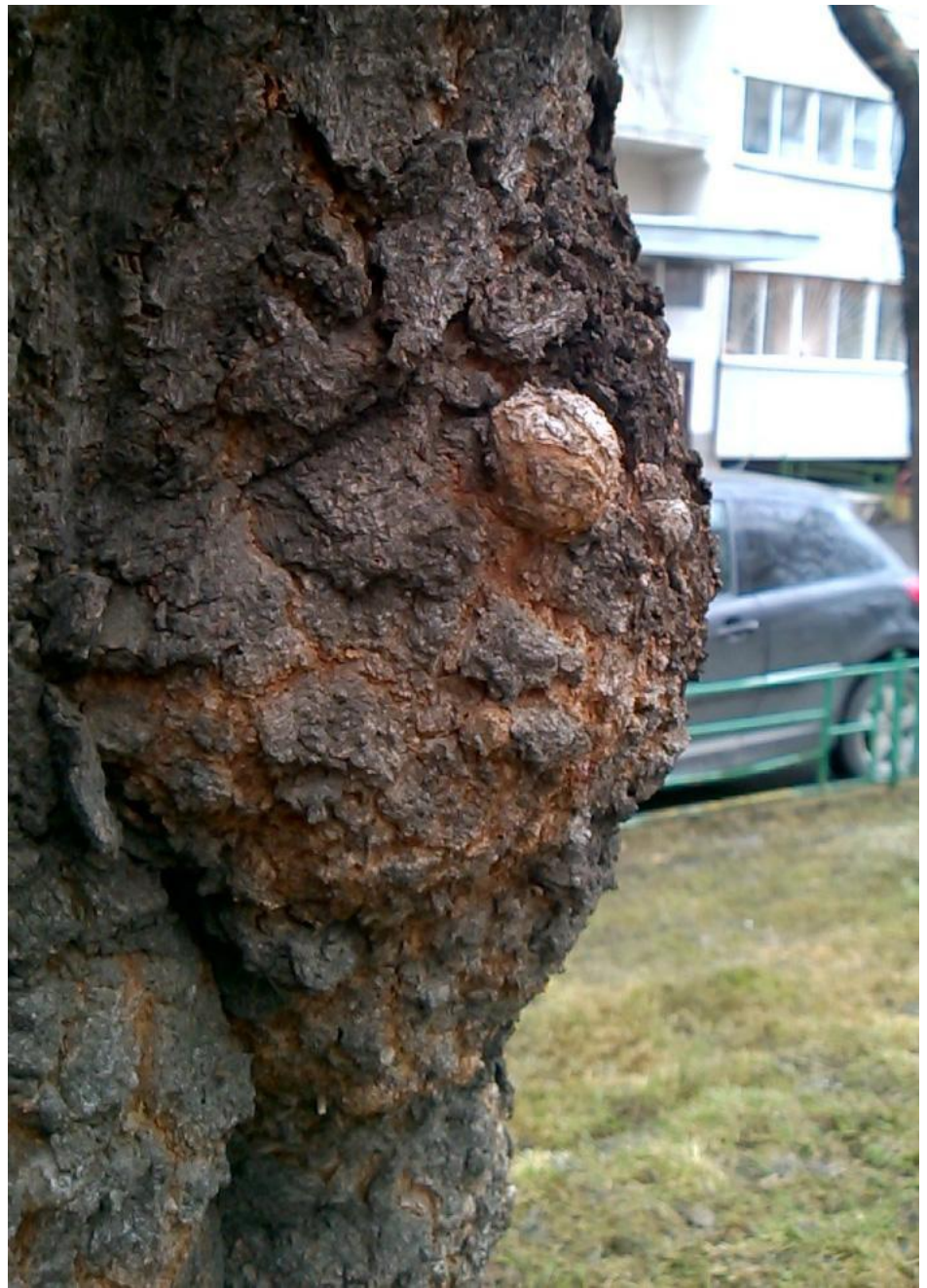
Сферобласты – это округлые, каплеобразные или несколько удлинённые образования величиной до 8-10 см в большем измерении. Возникают они на стволах лиственных и, значительно реже, хвойных деревьев. Мы встречали сферобласты на стволах дуба черешчатого, бука восточного, клена траутфеттера, на капах березы пушистой, ореха грецкого, клена ясенелистного; С.В. Шуваловым сферобласты были найдены на стволах лиственницы ольгинской (*Larix olgensis*) и лиственницы Комарова (*L. komarovii*). Очевидно, эти образования могут возникать и у многих других видов древесных растений. Е.Л. Стоун и С.М. Корнвелл (Stone, Cornwell, 1968) наблюдали образование сферобластов на капах березы тополелистной (*Betula populifolia*). Сферобласты, очевидно, имеют разное происхождение. Чаще всего они связаны со спящими почками. Р. Гартиг (1894), насколько нам известно, впервые описавший эти образования, отмечает, что у некоторых древесных растений, особенно у бука, часть спящих почек получают

Вследствие концентрического роста в толщину находящегося в тканях луба и коры стержня спящей почки возникают древесинные шарики – сферобласты, выдающиеся над поверхностью коры ствола. Они легко могут быть отделены, так как не имеют никакой связи с древесиной ствола. Примерно так же описывают сферобласты Ф.В. Негер (1927) и Л.А. Иванов (1939).

Е.Л. Стоун и С.М. Корнвелл (Stone, Cornwell, 1968) также связывают образование сферобластов с развитием спящих почек. Они сообщают, что некоторые почки на поверхности прикорневых капов березы теряют связь с древесиной капа и продолжают существовать в коре в виде сферобластов.

Такие почки, по мнению указанных авторов, не способны давать поросль. Н.А. Лохматов (1953) наблюдал сферобласты (“древесинные орешки”), развивающиеся из спящих почек в зоне корневой шейки березы повислой. Эти образования имели удлиненную форму, некоторые, развившиеся из сближенных почек, срастались друг с другом. Н.А. Лохматов отмечает, что сферобласты способны расти до тех пор, пока не потеряют связь с древесиной ствола. Если это происходит, они больше не растут, а почки, в основании которых они образовались, дают побеги. Некоторые сферобласты, по наблюдениям автора, способны образовывать корни.

По нашим наблюдениям, (Коровин, 1970 б, 1987 б, в), только первые этапы формирования сферобластов обязательно связаны с почкой, потерявшей по какой-либо причине связь с древесиной ствола или капа. Заложившийся в основании такой почки камбий сохраняет активность, продолжая формировать луб и древесину.



В дальнейшем спящая почка может сохраниться, но может и отмереть. После отмирания почки камбий в ее основании оказывается бесконтрольным, вне сферы коррелятивных связей, определяющих взаимоотношение частей дерева. В этих условиях он формирует наиболее простое и экономичное (в смысле отношения поверхности и объема) тело, каковым является шар.

Исходя из данных литературы и наших наблюдений, можно прийти к выводу о том, что чем раньше отмирает почка, тем ближе к шаровидной форма сферобласта. Если почка долгое время остается живой, то это образование имеет удлинненную форму, так как верхушечная меристема спящей почки, даже будучи мало активной, оказывает регулирующее формообразовательное воздействие на камбий в ее основании.

Исследованные нами сферобласты обычно имели связь с древесиной стебля, которая осуществлялась через группы гидроцитных элементов. Очевидно, без таких коммуникаций построение древесинного тела значительных размеров было бы невозможно. Изучение серий срезов показало, что соединяющие тяжи обычно не связаны с сердцевинной сферобласта и состоят из элементов вторичной ксилемы. Часто сферобласты, особенно относительно крупные, имеют несколько таких “присосок”.

Сначала сферобласты растут в толще коры. Достигнув определенных размеров, они постепенно вырастают над ее поверхностью и образуют собственную кору. Рост сферобластов может продолжаться десятилетиями.



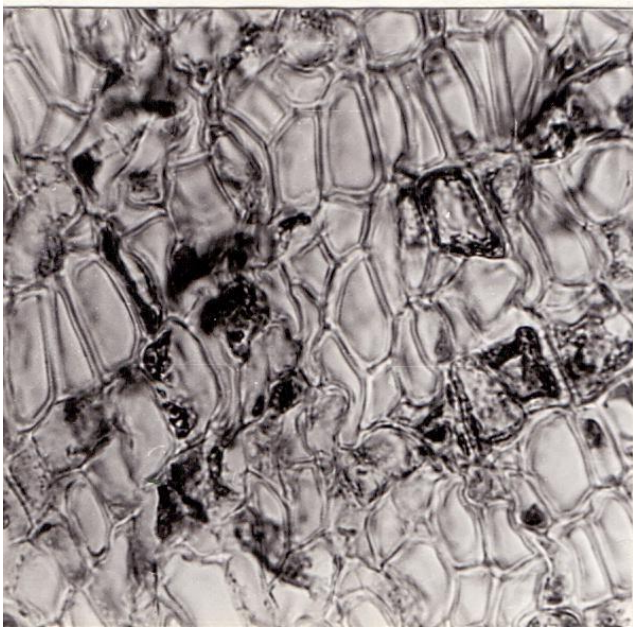
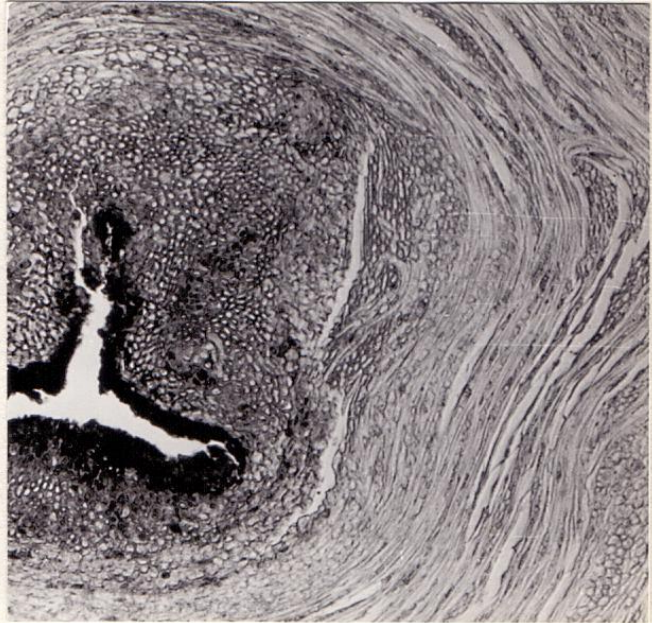
Сферобласты, в своем развитии не связанные с почками, описаны Е. Кюстером. Эти образования встречаются в коре некоторых плодовых деревьев. В центре таких сферобластов находятся свилеватые трахеальные элементы, разделенные паренхимой. По направлению к поверхности шаровидного тела появляются узкие, удлинённые, толстостенные клетки древесинной паренхимы и короткие широкопросветные членики сосудов. Лучи широкие многорядные. Чем дальше от центра сферобласта, тем явственнее трахеальные элементы отличаются от клеток лучевой паренхимы. Ближе к периферии становятся заметными границы годовых приростов. Структурные элементы сферобластов свилеваты, поэтому на поперечных срезах обычно имеются участки с радиальной ориентацией клеток. В центре некоторых сферобластов вместо скопления трахеид находятся структурные элементы коры. В целом эти образования, по мнению автора, представляют собой своеобразные изолированные участки древесины.

Наряду с тельцами сферической формы в коре груши, по данным Е. Кюстера, были найдены древесинные тельца чашеобразной формы. Аналогичные древесинные образования, не связанные с почками и никак не контактирующие с древесиной стебля, обнаружены в коре клена Траутфеттера.

Проведенное нами анатомическое изучение древесины сферобластов, связанных в своем развитии со спящими почками, показало, что в центре этих образований (по крайней мере, в их внутренней части) находятся сердцевина и элементы первичной ксилемы – след почки. Вторичная древесина с хорошо выраженными годовыми приростами состоит из укороченных узкопросветных

В древесине сферобластов березы пушистой в течение первых двух-трех лет сосуды не дифференцируются. В более поздних приростах появляются короткие, неправильной формы членики сосудов в виде отдельных элементов или небольшими гидроцитными группами. В дальнейшем увеличивающиеся сосуды могут образовывать замкнутые кольца или слепо оканчиваться в массе прочих элементов древесины. Полости сосудов часто заполнены тиллами или прозрачным коричневым смолообразным веществом. Волокнистые трахеиды в сферобластах березы очень короткие, по длине, диаметру и толщине оболочек они практически не отличаются от тяжелой древесинной паренхимы. Лучи однорядные, до 10 клеток в высоту. В участках с ярко выраженной свилеватостью преобладают лучи, состоящие из 2–3 клеток.

Сферобласты бука восточного по внутреннему строению принципиально не отличаются от сферобластов березы. Своеобразие буковых сферобластов проявляется в том, что немногочисленные очень узкие сосуды начинают дифференцироваться в первых годичных приростах древесины. Волокнистые элементы длиннее, чем в сферобластах березы, лучи остаются широкими, многорядными. В сферобластах бука чаще, чем в березовых, встречаются включения аномальной недифференцированной паренхимы. Можно с уверенностью сказать, что образование сферобластов не связано ни с каким заболеванием. Своеобразная деятельность камбия в основании спящих почек объясняется механическим разрывом проводящих пучков и, вследствие этого, прекращением поступления регуляторов роста из несущего почку стебля.



Можно с уверенностью сказать, что образование сферобластов не связано ни с каким заболеванием. Своеобразная деятельность камбия в основании спящих почек объясняется механическим разрывом проводящих пучков и, вследствие этого, прекращением поступления регуляторов роста из несущего почку стебля. После отрыва почки от проводящей системы стебля деятельность камбия в ее основании контролирует только апикальная меристема самой спящей почки. В случае отмирания почки камбий сферобласта оказывается совершенно бесконтрольным и прирост древесины в любом направлении становится практически одинаковым; продолжающаяся камбиальная активность в этом случае приводит к формированию шаровидного или близкого к шаровидному тела.

Не связанные ни на каком этапе развития с почками сферобласты, видимо, возникают в тех случаях, когда в лубе или феллогене появляются очаги меристематической ткани, дифференцирующейся в камбий. Возникшие таким образом “островные” участки камбия и формируют совершенно изолированные от древесинного цилиндра сферобласты.

Камбий сферобласта, не подчиняющийся единой регуляторной системе дерева, продолжает формировать аномальную по ряду признаков, но видоспецифичную древесину. В частности, сохраняется характер перфорации сосудов, тип поровости на полях перекреста и ряд других признаков, считающихся в анатомии древесины диагностическими. Это обстоятельство подтверждает ранее высказанное предположение, что деятельность камбия лишь частично регулируется комплексом регуляторов, называемым апикальным доминированием.

Во всяком случае, частота антиклинальных делений, ориентация ложнопоперечных перегородок, а также последовательность дифференциации тех или иных проводящих элементов в радиальном ряду камбиальных производных, контролируются или самими камбиальными инициалами или их дифференцирующимися производными, или взаимодействием тех и других.

С другой стороны, сравнительная равномерность годовых радиальных приростов говорит о влиянии общего для всего растения организующего начала, которому подчиняется ритм и интенсивность периклинальных делений. Не исключено, что определенную роль в этом случае играют и факторы сезонного изменения погоды.