

дах (с первым приемом которых без необходимости не нужно спешить) в первую очередь вырубается больные деревья. Медленнорастущие особи какое-то время могут служить в качестве «шубы» и подгона. Обрезку сухих сучьев необходимо проводить регулярно. При втором и третьем приемах изреживания вырубает отстающие в росте деревья.

11. На балансовую плантацию заводится паспорт.

Перечисленные общие мероприятия – необходимое условие для создания быстрорастущих плантаций. В зависимости от породы, могут быть свои особенности выращивания. Для ели это – проблема весенних заморозков; для сосны – объедание молодых растений лосем (или нужно огораживание); для лиственницы, березы, осины – отсутствие в Карелии интереса к данным породам (в странах Скандинавии успешно создают плантации этих пород). У осины дополнительные трудности представляют отбор триплоидов в качестве плюсовых деревьев, особенности размножения этой породы и проведение гибридизации.

В Карелии имеется опыт плантационного выращивания сосны обыкновенной. На Петрозаводской лесосеменной плантации созданы испытательные культуры этой породы. Посадку проводили, начиная с 1981 г. В качестве посадочного материала использованы 1–2-летние сеянцы, выращенные в теплице базисного питомника. Часть насаждений создана с использованием семян плюсовых деревьев лесхозов Карелии. Схема посадки – 3 x 1 м. В настоящее время состояние культур хорошее.

По аналогии с такими испытательными культурами в республике можно успешно создавать балансовые плантации сосны.

## ADAPTATION OF WINTER RYE PLANTS TO ALUMINUM-ACID STRESS

*Lisitsyn E.M., Tiunova L.N.*

North-East Agricultural Research Institute named after N.V. Rudnitsky  
of Russian Academy of Agricultural Sciences, Kirov, Russia, E-mail: edaphic@mail.ru

Abstract. Influence of aluminum acid stress (high content of  $Al^{3+}$  ions in acid growth media) on dynamics of growth and development of winter rye plants was studied under conditions of green house and field conditions. Clear varietal differences in coordinated increasing of root dry mass and transpiration intensity under stress action were pointed out. Influence of aluminum on leaf apparatus of winter rye plants (leaf dry mass, leaf area, specific leaf area, as well as content of photosynthetic pigments and its distribution between light-harvesting complexes and reaction centers of photosystems) was estimated. Differences in dynamics of change of the parameters for different plant organs (flag leaf, under-flag leaf, and first internode) under aluminum stress was shown. Revealed varietal differences pointed out the possibility of direct breeding of winter rye plants, which have high efficiency of action of photosynthetic apparatus under conditions of Al-acid soils.

## АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ ОЗИМОЙ РЖИ К АЛЮМОКИСЛОМУ СТРЕССУ

*Лисицын Е.М., Тунова Л.Н.*

ГНУ Зональный Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого  
Россельхозакадемии, г. Киров, Россия, E-mail: edaphic@mail.ru

В настоящее время считается, что наиболее хорошо исследованным и доказанным физиологическим механизмом алюмоустойчивости является выделение корнями растений анионов органических кислот [1]. Этот процесс приводит к инактивации ионов алюминия в ризосфере за счет хелатирования. В свою очередь, органические кислоты образуются в ходе работы цикла трикарбоновых кислот, основным поставщиком субстрата для которого является процесс фотосинтеза. С другой стороны, наиболее явным симптомом алюминиевой токсичности является торможение роста корня растений [2]. Отсюда следует, что чем устойчивее растение, тем, во-первых, больше будет величина относительного роста корневой системы, во-вторых, тем большее количество органических кислот будет выделено им в ризосферу. Оба процесса приводят к усилению запроса на фотоассимиляты со стороны корня.

Повышенный запрос на пластические вещества со стороны какого-либо органа или системы может быть удовлетворен несколькими способами. Самые очевидные из них – это усиление фотосинтетической активности и перераспределение потоков ассимилятов. Оба эти способа могут осуществляться как сами по себе, так и одновременно.

Система отношений между производящими и потребляющими органами на разных уровнях структурной иерархии процессов носит название «донорно-акцепторные отношения» (ДАО). Процессы метаболизма в целом растении образуют взаимосогласованную систему ДАО, где донором ассимилятов является процесс фотосинтеза, а акцептором – процессы роста, отложения веществ в запас и другие затраты на жизнедеятельность.

В условиях эдафического стресса, создаваемого ионами трехвалентного алюминия, в первую очередь повреждаются корневые системы растений. Рост корней тормозится, они утолщаются и становятся более короткими. Поэтому оценить степень повреждения корней по их сухой массе достаточно трудно, хотя и возможно. Более рациональным нам кажется использование показателей функциональной активности корневых систем, одной из которых является функция перекачки воды и растворенных в ней элементов минерального питания в надземные органы. Повреждая корневую систему, стрессор приведет к снижению подобной активности.

На примере 6 сортов озимой ржи (*Secale cereale* L.) селекции НИИСХ Северо-Востока в условиях вегетационных опытов нами показано, что к моменту постулированного в литературе завершения адаптации корневых систем к токсическому действию алюминия (5 недель воздействия 1 мМ алюминием в виде сульфата при рН 4,0) развитие корневой системы достигло уровня 80–90 % от контроля. При этом сорт Синтетик к этому моменту имел интенсивность транспирации около 100 % контрольной величины, т. е. восстановил функциональную активность корневой системы. Функциональная активность корней сортов Леда и Рушник на 20–25 % превышала контроль, но при этом нарастание сухой массы корней было репрессировано (около 85 % от контроля). У остальных сортов (Кировская 89, Вятка 2 и Кипрез) функциональная активность корневых систем была сильно подавлена в результате воздействия стрессового фактора.

Только для сорта Синтетик было характерно полное расхождение в динамике накопления сухой массы корней и интенсивности транспирации листьев. У растений сортов Леда и Кировская 89 совпадали направления изменения обоих параметров между 4 и 5 неделями опыта, у сорта Кипрез – между 1 и 2 неделями, у сорта Рушник – между 1 и 3 неделями, и у сорта Вятка 2 – между 2 и 4 неделями. Совпадение динамики изменения сухой массы корневой системы и интенсивности транспирации может указывать на взаимосвязь изучаемых процессов: снижение (увеличение) функциональной активности корневых систем происходит за счет одновременного снижения (увеличения) относительной массы корня.

В целом же, для большинства сортов динамика данных двух процессов скорее обратная, т. е. повышение относительной массы корня сопровождается относительным понижением интенсивности транспирации. В данном случае можно предположить несколько иной характер действия донорно-акцепторной системы: ухудшение работы корневых систем, отражающееся в понижении относительной интенсивности транспирации, приводит к перераспределению фотоассимилятов в сторону корня, способствуют его усиленному росту, что влечет за собой постепенное повышение функциональной активности корневых систем. Но между этими двумя процессами существует временной сдвиг. Другими словами, существует промежуточный элемент системы (метаболический пул ассимилятов), который и приводит к указанному временному сдвигу.

Для накопления массы растений есть только один источник пластических веществ – фотосинтез. Поскольку этот процесс происходит в надземных органах, динамика изменения листового аппарата растений будет отражать, во-первых, степень влияния эдафического стресса на надземную часть растений, а во-вторых, степень согласованности работы всего растительного организма. Повышение запроса на фотоассимиляты со стороны, во-первых, растущих листьев, а во-вторых, корневых систем, испытывающих стрессовое воздействие эдафических факторов, может быть удовлетворено как за счет увеличения ассимилирующей поверхности, так и за счет более эффективной ее работы.

Так же как и в случае с корневыми системами, увеличение массы листьев может происходить за счет увеличения площади листа, утолщения листовой пластинки и одновременного действия обо-

их факторов. Поэтому нами оценивалась динамика и площади, и массы листа, а в виде показателя, отражающего его толщину, была использована поверхностная плотность листа (ППЛ).

У сортов Вятка 2, Кипрез, Леда и Синтетик масса и площадь листьев изменялись практически в одном направлении и в одинаковой степени. При этом у первых двух сортов изменение относительной толщины листьев практически совпадало с динамикой первых двух показателей. У сорта Леда динамика изменения относительной толщины листовой пластинки совпадала с динамикой площади и массы листьев в первую половину опыта, затем направление ее изменения стало противоположным первым двум параметрам. У сорта Синтетик противоположность изменения ППЛ началась чуть раньше – после 2 недель стрессового воздействия. Для сорта Рушник совпадали динамики изменения параметров площади листа, ППЛ и массы листьев, за исключением того, что относительная масса листьев на последней неделе опыта снизилась, а первые два показателя, наоборот, повысились. У сорта Кировская 89 в период между 2 и 4 неделями направление изменения массы и площади листьев не совпадали, и в данном случае параметр ППЛ изменялся параллельно с параметром массы, а не площади листьев. Для сортов Кипрез, Вятка 2 и Леда можно отметить совпадение характера динамики чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ) с изменениями листового аппарата. Другими словами, эти три сорта в условиях действия стрессового фактора в большей степени, чем остальные сорта сохранили функциональное состояние своего листового аппарата. Растения сортов Кировская 89 и Рушник показали более тесную связь изменения относительных параметров ЧПФ с массой листьев, чем с их площадью. И, наконец, для растений сорта Синтетик характерна наименьшая степень совпадения динамики изменения физических размеров листовых пластинок и чистой продуктивности фотосинтеза.

Таким образом, растения сортов Кипрез, Вятка 2 и Леда в условиях действия стрессового эдафического фактора (повышенное содержание ионов алюминия при низкой величине pH) более стабильно, чем остальные сорта, поддерживают рост клеток листьев (параллельно изменяя массу и площадь листьев), причем наилучшие совпадения отмечены для сорта Вятка 2. Сорт Кировская 89 отличается наиболее плавной динамикой изменения изученных показателей роста листового аппарата. Сорта Рушник и Синтетик в наибольшей степени из изученных сортов демонстрируют разбалансированность процессов нарастания площади и массы листовых пластинок под воздействием стрессора.

Устойчивость протекания самого процесса фотосинтеза в стрессовых условиях можно косвенно оценить по таким показателям, как содержание фотосинтетических пигментов и их распределение между светособирающими комплексами (ССК) и реакционными центрами фотосистем. Как следует из полученных данных, среди сортов озимой ржи четко выделяется сорт Кировская 89: для него характерно практически полное совпадение динамики содержания фотосинтетических пигментов в единице массы листа при практически постоянном (на уровне контроля) соотношении доли светособирающего комплекса хлоропластов. Постоянство последнего параметра говорит об устойчивости фотосинтетического аппарата к действию стрессора – сохранение его структуры (а, следовательно, и функционирования). Это обеспечивает сбалансированность образования как энергетических соединений, так и пластических веществ для роста и развития растения.

Ближе всего к сорту Кировская 89 по данным параметрам стоит сорт Леда, для которого также характерна синхронность изменения содержания пигментов и почти постоянный уровень доли ССК в фотосистемах 1 и 2, который резко снизился только после четвертой недели опыта. Однако сам характер изменения содержания пигментов скорее носит характер обратный сорту Кировская 89. Если у последнего содержание пигментов к концу опыта значительно превосходило контрольные значения (на 35–50 %), то у сорта Леда уступало контролю (15–25 %). Следующим можно признать сорт Кипрез, для которого также характерна практически постоянная доля пигментов в ССК фотосистем, но при этом к концу опыта содержание *хлорофилла а* превышало контрольные значения, а доля пигментов в ССК снизилась.

Снижение содержания фотосинтетических пигментов в листьях растений сорта Вятка 2 сопровождалось постепенным снижением доли ССК, т. е. растения этого сорта в ответ на стрессовое воздействие перестроили сами фотосинтетический аппарат: увеличили относительную долю реакционных центров, что, вероятно, при снижении содержания хлорофиллов помогает поддерживать энергетические потребности растения.

Сорт Синтетик был единственным, у которого доля пигментов в ССК показывала постепенный рост, и при этом содержание *хлорофилла а* значительно снизилось. Другими словами, недостаток пигментов растения этого сорта, в отличие от сорта Вятка 2, компенсировали увеличением числа светособирающих единиц. То, что собирание энергии света листьями сорта Синтетик шло достаточно эффективно, может свидетельствовать и снижение относительного содержания каротиноидов, играющих роль дополнительных светосборщиков. Однако низкий относительный уровень содержания каротиноидов может иметь негативные последствия, поскольку именно пигментам этой группы принадлежит основная роль в тушении избыточной энергии света, поглощенного листьями растений. Особенно опасным избыточное поглощение света (когда доля светособирающих комплексов повышается, а реакционных центров падает) становится в условиях высоких температур воздуха: устьица листьев закрываются, и отвод тепловой энергии за счет испарения внутрилиственной воды становится невозможным.

Наибольшую разбалансированность изменения относительного содержания пигментов показали растения сорта Рушник. Интересно отметить, что на фоне структурной стабильности хлоропластов (доля ССК практически не отличается от контрольных значений в ходе всего опыта) к концу адаптационного периода относительное содержание пигментов в листьях этого сорта снизилось на 20–25 %.

Поскольку известно, что 80 % урожая зерна обеспечивается за счет работы флагового, подфлагового листьев и верхнего междоузлия, нами были проведены полевые исследования с целью установить степень влияния повышенной кислотности почвы, объясняемой высоким содержанием подвижных ионов алюминия, на накопление фотосинтетических пигментов и на структуру пигментного комплекса этих частей растений озимой ржи. Для этого в ходе вегетационных сезонов 2008–2010 гг. у двенадцати сортов озимой ржи разного эколого-географического происхождения в условиях нейтрального (рН 6,5; следы подвижного алюминия) и кислого (рН 3,8; содержание подвижного алюминия около 16 мг/100 г почвы) почвенных участков Фаленской селекционной станции НИИСХ Северо-Востока в период «колосение – начало цветения» отбирали пробы флаговых, подфлаговых листьев и верхнего междоузлия с двадцати индивидуальных растений каждого сорта на обоих вариантах почвенных фонов.

Полученные данные подтверждают, что пигментный аппарат листьев разных сортов озимой ржи неодинаково реагировал на изменение условий роста корневых систем. При этом нам удалось показать, что изменение фотосинтетического аппарата разных органов одного и того же сорта (разные листья и междоузлие) отличаются как по направлению, так и по величине этих изменений.

Так, содержание *хлорофилла а* повысилось во флаговом листе у 2 сортов, в подфлаговом – у одного сорта, а в междоузлии – у 5 сортов. Если снижение показателя в листьях отмечено для 8 сортов, то в междоузлии – только у 4. При этом только для сортов Леда и Графиня было характерно снижение относительного содержания пигмента во всех исследуемых органах растений. По данному показателю выделился также сорт Сэра 2 – для него отмечено повышение содержания пигмента в подфлаговом листе и в верхнем междоузлии при неизменном содержании во флаговом листе.

Содержание *хлорофилла b* в подфлаговом листе не увеличилось ни у одного из сортов, у 9 сортов оно снизилось и только у 3 сортов (Флора, Сэра 2 и Кипрез) осталось на уровне контроля. Растения сорта Сэра 2 не продемонстрировали изменения содержания пигмента ни в одном из исследованных органов; у растений сортов Графиня и Леда, как и в случае с *хлорофиллом а*, во всех органах содержание пигмента значительно уменьшилось. У сортов Флора и Фарет во флаговом листе отмечено одинаковое по направлению и величине изменение содержания обеих форм хлорофилла, а у сортов Сармат и Кировская 89 повышение содержания *хлорофилла b* шло на фоне снижения содержания *хлорофилла а*. Растения сортов Флора и Кипрез не изменили содержания в подфлаговом листе ни *хлорофилла а*, ни *хлорофилла b*. Для верхнего междоузлия более характерным было повышение содержания пигмента (у половины изученных сортов), еще у 3 сортов оно не изменилось.

В целом для пяти сортов озимой ржи (Леда, Кипрез, Ниоба, Графиня и Фарет) совпадало направление изменения содержания обеих форм хлорофилла во всех исследованных органах; для двух сортов – Фаленская 4 и Кировская 89 изменение содержания пигментов было противоположным также во всех органах. Для остальных сортов совпало только изменение содержания пигментов в подфлаговом листе.

Что касается структурных перестроек фотосинтетического аппарата (распределения пигментов между светособирающими комплексами и реакционными центрами фотосистем), то необходимо отметить, как общую закономерность, сохранение этой структуры (т. е. неизменность под влия-

нием стрессового воздействия) в половине исследованных случаев. Особо выделились сорта Ниоба (не обнаружено достоверных изменений структуры во всех органах) и Графиня (в отличие от первого сорта содержание пигментов в светособирающих комплексах значительно снизилось в обоих исследованных листьях и в междоузлии).

Также стоит отметить тот факт, что для флагового листа и верхнего междоузлия более характерно повышение доли пигментов в светособирающих комплексах, а для подфлагового листа, наоборот, повышение содержания пигментов в реакционных центрах фотосистем. Можно предположить, что стрессовое воздействие в первом случае сильнее нарушает процессы улавливания световой энергии (поэтому растение стремится увеличить число светособирателей), а в случае подфлагового листа сильнее нарушается процесс трансформации световой энергии в высокоэнергетические соединения. Возможно, под влиянием стрессора в исследованных органах растений озимой ржи в разной степени нарушается отток пластических веществ – в подфлаговом листе он замедляется, а в верхнем междоузлии и флаговом листе, наоборот, ускоряется. Поэтому в первом случае для преобразования уловленной энергии необходимы новые реакционные центры (имеющиеся в большей степени блокированы уже созданными пластическими веществами по принципу обратной связи), а во втором случае из-за повышенного оттока для синтеза пластических веществ не хватает исходного материала.

В качестве дополнительных светосборщиков в растении выступают молекулы каротиноидов. Как показывают полученные нами данные, у трети исследованных сортов содержание этих пигментов повысилось в ответ на стрессовое воздействие, а у четверти всех сортов – не изменилось. В остальных 40 % случаев наблюдалось снижение содержания каротиноидов. Растения сорта Ниоба подтверждают сказанное выше о перестройке самого фотосинтетического аппарата растений озимой ржи под влиянием выращивания на алюмокислой почве. У этого сорта не отмечено ни изменений в распределении хлорофиллов между светособирающими комплексами и реакционными центрами, ни изменений содержания каротиноидов в исследованных органах растения. В целом для остальных вариантов опыта можно сказать, что в случае флагового листа и верхнего междоузлия у 66 % сортов изменения доли хлорофиллов в светособирающем комплексе совпадает по направлению с изменением содержания каротиноидов, тогда как для подфлагового листа, наоборот, у 66 % сортов эти изменения противоположны по направлению.

### Выводы

1. У всех изученных сортов озимой ржи к концу 5 недели стрессового воздействия развитие корневой системы достигло уровня 80–90 % от контроля. Для большинства сортов повышение относительной массы корня сопровождается относительным понижением интенсивности транспирации. Вероятно, между этими двумя процессами существует промежуточный элемент системы донорно-акцепторных связей (метаболический пул ассимилятов), который и приводит к указанному временному сдвигу.

2. Изменения физических параметров листовых пластинок (площади, массы и поверхностной плотности) под влиянием алюминия носит сортоспецифический характер.

3. Для сортов Кипрез, Вятка 2 и Леда отмечено совпадение характера динамики чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ) с изменениями массы и площади листьев: эти три сорта в условиях действия стрессового фактора в большей степени, чем остальные сорта сохранили функциональное состояние своего листового аппарата. Растения сортов Кировская 89 и Рушник показали более тесную связь изменения ЧПФ с массой листьев, чем с их площадью. Для растений сорта Синтетик характерна наименьшая степень совпадения динамики изменения физических размеров листовых пластинок и чистой продуктивности фотосинтеза.

4. Структурно-функциональная перестройка пигментного аппарата листьев имела сортоспецифический характер и не имела тесной связи с уровнем алюмоустойчивости корневых систем.

5. Характер изменений фотосинтетического аппарата разных органов одного и того же сорта (разные листья и междоузлие) отличается как по направлению, так и по величине. Содержание *хлорофилла а* повысилось во флаговом листе у 2 сортов, в подфлаговом – у одного сорта, а в междоузлии – у 5 сортов. Если снижение показателя в листьях отмечено для 8 сортов, то в междоузлии – только у 4. Содержание *хлорофилла b* в подфлаговом листе не увеличилось ни у одного из сортов, у 9 сортов оно снизилось и только у 3 сортов осталось на уровне контроля. В целом для пяти сортов озимой ржи (Леда, Кипрез, Ниоба, Графиня и Фарет) совпадало направление изменения содержания

обоих форм хлорофилла во всех исследованных органах, для двух сортов (Фаленская 4 и Кировская 89) изменение содержания пигментов было противоположным также во всех органах. Для остальных сортов совпало только изменение содержания пигментов в подфлаговом листе.

6. Необходимо отметить как общую закономерность сохранения структуры фотосистем хлоропластов (т. е. неизменность под влиянием стрессового воздействия распределения пигментов между светособирающими комплексами и реакционными центрами) в половине исследованных случаев. Особо выделились сорта Ниоба (не обнаружено достоверных изменений структуры во всех органах) и Графиня (в отличие от первого сорта содержание пигментов в светособирающих комплексах значительно снизилось в обоих исследованных листьях и в междоузлии). Для флагового листа и верхнего междоузлия более характерно повышение доли пигментов в светособирающих комплексах, а для подфлагового листа, наоборот, повышение содержания пигментов в реакционных центрах фотосистем.

7. У трети исследованных сортов озимой ржи содержание каротиноидов повысилось в ответ на стрессовое воздействие, а у четверти всех сортов не изменилось. В остальных 40 % случаев наблюдалось снижение содержания каротиноидов. В целом для флагового листа и верхнего междоузлия у 66 % сортов изменения доли хлорофиллов в светособирающем комплексе совпадают по направлению с изменением содержания каротиноидов, тогда как для подфлагового листа, наоборот, у 66 % сортов эти изменения противоположны по направлению.

8. Показанные различия говорят о возможности направленной селекции озимой ржи на повышение эффективности работы фотосинтетического аппарата в условиях почвенных стрессов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Hoekenga O.A., Maron L.G., Piñeros M.A., Cançado G.M. A., Shaff J., Kobayashi Y., Ryan P.R., Dong Bei, Delhaize E., Sasaki T., Matsumoto H., Yamamoto Y., Koyama H., Kochian L.V. *AtALMT1*, which encodes a malate transporter, is identified as one of several genes critical for aluminum tolerance in Arabidopsis // PNAS. 2006. Vol. 103(25). P. 9738–9743.
2. Kochian, L.V. Cellular Mechanisms of Aluminum Toxicity and Resistance in Plants // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1995. Vol. 46. P. 237–260

#### CONDITIONS OF FORMATION OF THE WOOD FALSE RINGS IN TRANSCAUCASIA

*Lobzhanidze E.D.<sup>1</sup>, Chkoidze M.S.<sup>1</sup>, Lobzhanidze V.E.<sup>1</sup>, Tsertsvadze D.K.<sup>2</sup>, Gabunia M.D.<sup>3</sup>*

<sup>1</sup> V. Gulisashvili Institute of Forestry. Tbilisi. Georgia. E-mail: <nqurage@yahoo.com>

<sup>2</sup> G.Peradze University of Tbilisi. Tbilisi. Georgia.

<sup>3</sup> Kutaisi State University. Kutaisi. Georgia.

Abstract. It has been ascertained, that formation of the wood false rings is a frequent phenomenon in Transcaucasia. They may be formed in any period of the year. However, this phenomenon is more often observed in the second half of summer and autumn. False rings are more often formed in the branches, then in the stems. The definite period should exist between the first and second foliation for formation the false rings.

#### УСЛОВИЯ ОБРАЗОВАНИЯ ЛОЖНЫХ КОЛЕЦ ДРЕВЕСИНЫ В ЗАКАВКАЗЬЕ

*Лобжанидзе Э.Д.<sup>1</sup>, Чкоидзе М.С.<sup>1</sup>, Лобжанидзе В.Э.<sup>1</sup>, Церцвадзе Д.К.<sup>2</sup>, Габуния М.Д.<sup>3</sup>*

<sup>1</sup> Институт леса им. В.З. Гулисашвили, Тбилиси, Грузия. E-mail: <nqurage@yahoo.com>

<sup>2</sup> Тбилисский университет им. Г.Перадзе, Тбилиси, Грузия

<sup>3</sup> Кутаисский Гос. Университет им. А. Церетели, Кутаиси, Грузия

У древесных растений умеренного пояса, где существует резкое климатическое различие между зимой и летом, вследствие наличия годовой периодичности деятельности камбия, образованный им вегетационный прирост древесины носит явные признаки годичных слоев.

В условиях тропического климата, где на протяжении круглого года температурные условия почти одинаковы, камбий не переходит в состояние покоя, поэтому в стволах и ветвях тропических деревьев не образуются годичные кольца древесины.