

Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования надземно-ползучих многолетних трав. Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161—179.

Серебрякова Т. И., Павлова Н. Р. Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (*Posaceae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 154—167.

Серебрякова Т. И., Петухова Л. В. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. № 6. С. 112—128.

Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я. П. Дідуха. Київ: Глобалконсалтинг, 2009. 912 с.

Scharfetter R. Biographien von Pflanzensippen. Wien, 1953. 546 S.

SUMMARY

The shoot system of *Silene jailensis* N. I. Rubtzov (*Caryophyllaceae*) is composed of monopodial skeleton shoots which consist of cyclic growths. Peduncles are formed from buds in axils of green leaves of terminal rosette completing the growth: their vegetative sphere is completely formed at the first stage, and then generative buds are formed. The phases of the peduncle and inflorescence development from the axil rosette structure are related to certain air temperature in definite seasonal periods. Under unfavorable temperature conditions during realization of these phases, morphological combinations are possible which result in the formation not only of peduncles, but also shoots or renewal, polycyclic monocarpic shoots in the final zone of growth. These structure modifications of shoots perform an adaptation function for the species in case influence of unfavorable conditions complex on the seasonal development of the plants.

УДК 581.824.1

Бот. журн., 2013. т. 98, № 8

© М. А. Гурская,¹ В. Е. Бенькова²

ТИПЫ СВЕТЛЫХ КОЛЕЦ У *LARIX SIBIRICA* И *L. GMELINII* НА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЕ ЛЕСА В УРАЛО-СИБИРСКОЙ СУБАРКТИКЕ

M. A. GURSKAYA, V. E. BENKOVA. TYPES OF LIGHT RINGS IN WOOD
OF *LARIX SIBIRICA* AND *L. GMELINII* AT UPPER TREE-LINE
IN THE URAL-SIBERIAN SUBARCTIC

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН

Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Факс 8 (343) 2606500

E-mail: mgurskaya@yandex.ru

² Институт леса СО РАН

Красноярск, Академгородок, 50/28

Факс 8 (391) 2433686

E-mail: benkova@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.04.2013

Выделены структурные типы светлых годовичных колец, часто встречающиеся на верхней границе леса у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на Полярном Урале (66°54' с. ш. 65°40' в. д., 890 м над ур. м.) и лиственницы Гмелина (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.) на Анабарском плато (71°58' с. ш. 102°27' в. д., 303 м над ур. м.), исходя из морфо-анатомического строения и соотношения ранней и поздней зон годовичных колец. К типу *I* отнесены годовичные гольца без четко выраженной поздней зоны, к типу *II* — кольца, имеющие широкую позднюю зону, составленную из тонкостенных трахеид, к подтипу *Ia* — кольца с очень узкой поздней зоной, состоящей из полностью сформированных трахеид, к подтипу *Ia* — кольца с широкой поздней зоной, первая половина которой состоит из полностью сформированных трахеид, а вторая — из трахеид с крупными полостями и тонкими стенками. Показано, что формирование светлых колец, относящихся к упомянутым структурным типам, обусловлено определенными комбинациями неблагоприятных погодных явлений. Установлено, что доля от площади поперечного сечения клетки, приходящаяся на клеточную стенку, в светлых кольцах типов *I* и *II* и подтипа *Ia* не превышает 0.6, а отношение площади клеточной стенки к площади полости в светлых

кольцах всех типов и подтипов меньше 2. Эти соотношения предлагается использовать в качестве численных критериев идентификации светлых колец.

К л ю ч е в ы е с л о в а: лиственница сибирская, лиственница Гмелина, Урало-Сибирская субарктика, светлые годовичные кольца, морфо-анатомические признаки, климатические факторы

Светлые зоны годовичных колец по сравнению с соседними темными зонами визуально выделяются в древесине вследствие того, что светлая окраска связана с тем, что трахеиды имеют тонкие и в связи с этим слабо лигнифицированные стенки (Kaennel, Scheingruber, 1995). Светлые годовичные кольца образуются в результате изменения синтеза целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина. В древесине деревьев, произрастающих на верхней и полярной границах древесной растительности, светлые кольца встречаются довольно часто. Относительно холодное лето (или его часть) и /или короткий вегетационный сезон часто приводят к тому, что развитие стенок трахеид остается незаконченным (Ваганов, Шашкин, 2000; Fillion et al., 1986, Schweingruber, 1996, 2006; Szeisz, 1996, Gindler, 1999, Girardin et al., 2009, Gurskaya et al., 2012). Такие факторы, как сильные засухи (Ваганов, Шашкин, 2000; Liang, Eckstein, 2006; De Grandpre, et al., 2011), дефолиация насекомыми (Filion, Cournoyer, 1995, Liang, Filion, Cournoyer, 1997), неблагоприятные почвенные условия, особенно условия торфяных болот (Lavioie, Payette, 1997), и даже возрастные изменения в строении годовичных колец (Volney, Mallett, 1992), также могут «спровоцировать» появление светлого кольца.

В научной литературе упоминаются следующие наиболее часто встречающиеся вариации строения светлых годовичных колец.

1. Годовичные кольца с очень узкой поздней зоной, в связи с чем внешняя их граница трудно различима. Были выявлены у представителей *Picea abies* L., произрастающих на высотной границе леса в Альпах (Gindler, 1999; Gindler, Grabner, 2000), *Pinus banksiana* Lamb. — в суровых северных районах Канады и Северной Америки (Volney, Mallett, 1992; Girardin et al., 2009), *Pinus tabulaeformis* Carr. — в засушливых районах Китая (Liang, Eckstein, 2006), *Juniperus sibirica* Burgsd. ssp. *J. nana* Willd. — на полярной границе «древесная растительность—тундра» на п-ове Ямал (Hantemirov et al., 2004).

2. Годовичные кольца с четко выраженной поздней зоной, состоящей из тонкостенных трахеид. Были выявлены у представителей *Pseudotsuga menziensis* (Mirb.) Franko (Yamaguchi, 1983), *Larix laricina* (Du Roi) Koch (Filion, Cournoyer, 1995; Liang, Filion, Cournoyer, 1997), *Larix sibirica* Ledeb. (Hantemirov et al., 2011), произрастающих на полярной границе леса (районы Северной Америки, п-ов Ямал). Анатомические особенности светлых колец этого типа были подробно описаны на примере древесины *Picea glauca* Mill., произрастающей в субарктическом климате на северо-западе Канады (Szeisz, 1996).

Исследования М. А. Гурской с соавт. (Gurskaya et al., 2012) показали, что светлые кольца, образовавшиеся у северо-таежных представителей *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sibirica* Du Tour., могут формироваться как с очень узкой, состоящей из нескольких слоев, так и с широкой поздней зоной, состоящей из тонкостенных клеток. Светлые годовичные кольца обоих типов встречались у северных представителей *Picea mariana* (Fillion et al., 1986; Wang et al., 2000; Delwaide et al., 1991; Lavioie, Payette, 1997), а также у деревьев *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sibirica* Du Tour., произрастающих в суровых условиях северной тайги на территории Западной Сибири (Gurskaya et al., 2012).

В большинстве цитируемых работ образование светлых годовичных колец связывалось с экстремально холодным летним периодом. Установлено, что светлые кольца оказались хорошими индикаторами экстремальных климатических событий,

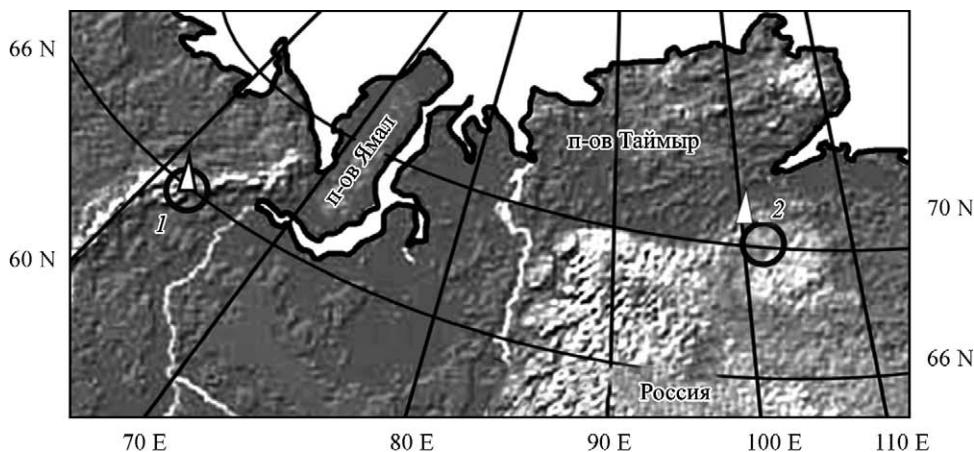


Рис. 1. Расположение мест сбора образцов.

1 — Полярный Урал, 2 — Анабарское плато.

Треугольником обозначены — метеостанции Ра-Из (1) и Хатанга (2).

произошедших на северо-западе Сибири с 762 года, и на п-ове Ямал за последние 4100 лет (Шиятов и др., 2002; Hantemirov et al., 2004, 2011; Gurskaya et al., 2012). Однако, несмотря на многочисленные работы, посвященные исследованию светлых годовичных колец, вопросы, касающиеся встречаемости, структурных особенностей и механизмов их формирования, остаются недостаточно разработанными. В задачи настоящей работы входило:

- выявить и сравнить по количественному соотношению наиболее часто встречающиеся морфо-анатомические типы светлых годовичных колец у деревьев лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) и лиственницы Гмелина (*L. gmelinii*), произрастающих в условиях Урало-Сибирской субарктики на верхней границе леса;

- используя трахеидограммы, описать морфо-анатомические диагностические признаки выявленных типов светлых годовичных колец и дать им количественное определение;

- на примере отдельных светлых колец, принадлежащих определенным морфо-анатомическим типам, описать экстремальные климатические события, обусловившие их появление.

Материал и методика

Места сбора образцов находились в бассейнах р. Сось на Полярном Урале и р. Котуй на Анабарском плато (южная часть п-ова Таймыр) (рис. 1).

Климатические условия районов исследования (использованы данные метеостанций Ра-Из (Полярный Урал, $66^{\circ}54'$ с. ш. $65^{\circ}40'$ в. д., 890 м над ур. м.), расположенной на 500 м выше верхней границы леса, в 6 км от места сбора образцов, и Хатанга (п-ов Таймыр, $71^{\circ}58'$ с. ш. $102^{\circ}27'$ в. д., 33 м над ур. м.), расположенной в 160 км от места сбора образцов)

Климат Полярного Урала в районе исследования субарктический, резко континентальный, в зимний период находящийся под влиянием сибирского антициклона. Сплошное распространение многолетней мерзлоты. Сравнительно большое годовое количество осадков (818 мм), поступающих с атлантическими циклонами. В

летние месяцы из-за довольно высокого давления воздуха над Карским морем, преобладают ветры северного и северо-восточного направления, приносящие арктический холодный воздух (Урал и Приуралье, 1968). Средняя и минимальная температуры в летний период составляют +5.7 и +3.1 °С соответственно; средняя температура июля — +8.7 °С. С июня по август выпадает 285 мм осадков, 40 % из которых — в августе (114 мм). Вегетационный сезон начинается в конце второй декады июня и длится немногим более 50 дней. Древостои состоят преимущественно из лиственницы сибирской (*L. sibirica*).

Анабарское плато подвергается влиянию атлантического сектора Арктики. Климат субарктический. Сплошное распространение многолетней мерзлоты. Летом преобладают северные ветры. По среднегодовой скорости ветра $5 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ п-ов Таймыр считается одним из самых суровых мест на Азиатском континенте (Нурин, 1978). Годовое количество осадков 280 мм (Средняя Сибирь, 1965), что почти в три раза меньше, чем на Полярном Урале. Средняя и минимальная температуры в летний период составляют +9.4 и +5.4 °С соответственно; средняя температура июля — +12.6 °С. С июня по август выпадает 110 мм осадков, причем более половины приходится на июнь — начальный период роста годовичного кольца. Вегетационный сезон начинается в начале второй декады июня и длится 60—65 дней. Древостои на 100 % состоят из лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii*).

Объекты и методы исследования

1) Место исследования на Полярном Урале (далее по тексту — ПУ) находилось на верхней границе «редколесье-тундра» ($66^{\circ}52' \text{ с. ш.}; 65^{\circ}45' \text{ в. д.}, 320 \text{ м над ур. м.}$). Древостой сформирован лиственницей сибирской. Средняя высота деревьев 8.5 м, средний диаметр на высоте груди 10 см, сомкнутость крон 0.1—0.3. С 50 модельных деревьев взяты керны и с 10 — спилы на высоте 0.5—0.7 м от поверхности почвы.

2) Место исследования на Анабарском плато (далее по тексту — АП) находилось на верхней границе «редколесье—тундра» ($70^{\circ}52' 53'' \text{ с. ш.}, 102^{\circ}58' 26'' \text{ в. д.}, 303 \text{ м над ур. м.}$). Древостой сформирован лиственницей Гмелина. Средняя высота деревьев 4.7 м, средний диаметр на высоте груди 8 см, сомкнутость крон 0.2. С 25 модельных деревьев взяты керны и с 5 — спилы на высоте 0.5—0.7 м от поверхности почвы.

Образцы древесины (керны и спилы) перекрестно продатировали и измерили ширину последовательных годовичных колец с точностью 0.01 мм.

Все годовичные кольца на кернах и спилах были визуально проанализированы (7979 годовичных колец у *L. sibirica* и 3938 колец у *L. gmelinii*). В годовичных кольцах с невыраженной границей между ранней и поздней зонами было принято относить к поздней зоне трахеиды, у которых толщина стенки составляла более половины от их радиального размера, а также трахеиды, радиальный размер которых существенно меньше тангентального. По результатам визуального анализа и предварительного анализа измерений параметров трахеид, среди годовичных колец были выделены светлые кольца с различными вариациями строения. По морфо-анатомическим признакам и по соотношению ширины ранней и поздней зон было выделено четыре наиболее часто встречающиеся структурные типы. Детальное анатомическое исследование последних проводилось на специально отобранных для этой цели образцах древесины, представляющих пять модельных деревьев лиственницы сибирской (ПУ) и пять — лиственницы Гмелина (АП). Образцы отбирались, чтобы в каждом из них среди годовичных колец, образованных в XX столетии, встречались

все выявленные типы светлых колец. На этом материале определили количественное соотношение светлых колец, относящихся к выявленным структурным типам, которые были сформированы на ПУ и АП. Заметим, что светлые кольца в стволе дерева формируются разными по ширине. Ранее было показано (Gurskaya et al., 2012), что в последовательности годовичных колец, образовавшихся в процессе роста дерева, средняя ширина светлых колец незначительно отличается от средней ширины всех колец. Этот факт нашел подтверждение и в настоящем исследовании: средняя ширина годовичных колец у лиственницы сибирской (ПУ) составила 0.81 мм, а светлых колец — 0.71 мм. У лиственницы Гмелина (АП) эти показатели были равны 0.46 и 0.43 мм соответственно. Для морфо-анатомического изучения нами выбирались сравнительно широкие светлые кольца, образовавшиеся в один и тот же год у всех пяти деревьев из соответствующего места.

Для описания морфо-анатомических диагностических признаков выявленных типов светлых годовичных колец и разработки количественных критериев последних были выбраны светлые кольца 1958 и 1978 гг., образовавшиеся у упомянутых выше пяти деревьев лиственницы сибирской (ПУ) и светлые кольца 1970 и 1989 гг. у 5 деревьев лиственницы Гмелина (АП). Эти кольца имели четко выраженные морфо-анатомические типовые признаки, которые сравнивались с таковыми у соседних несветлых колец, образованными в предшествующие годы. Для проведения сравнительного анализа рассчитывались соответствующие трахеидограммы. Параметры трахеид, составляющих ряды в годовичном кольце, нормировались к единому числу клеток, равному 30 (методика расчета трахеидограмм разработана Е. А. Вагановым с соавт. (1985)). Усреднением по соответствующим 5 деревьям получили усредненные трахеидограммы.

Микросрезы древесины толщиной 15—35 мкм, которые включали светлые, образованные в упомянутые выше годы, и соседние несветлые кольца, были изготовлены на санном микротоме и окрашены сафранином для повышения контрастности. Измерения тангентального размера (Т), толщины стенок (CWT) и радиального размера полостей трахеид (L) проводились в проходящем свете на установке компьютерного анализа изображений Axio Imager MAT, Version 04/14/2005 (Karl Zeiss Light AG Microscopy). Используя результаты измерений, рассчитывали:

— радиальный размер трахеид

$$D = L + 2 \cdot CWT, \quad (1)$$

— площадь поперечного сечения клеточной стенки

$$CWA = 2 \cdot CWT \cdot (D + T - 2 \cdot CWT), \quad (2)$$

— площадь полости

$$LUM = D \cdot T - CWA, \quad (3)$$

— площадь поперечного сечения трахеиды

$$SC = D \cdot T. \quad (4)$$

Для сравнительной оценки зрелости трахеид и степени сформированности стенок поздних трахеид в светлых и несветлых кольцах рассчитывали долю, приходящуюся на клеточную стенку в общей площади поперечного сечения клетки $CWA_i = CWA/SC$, и индекс клеточной стенки CWA/LUM (Бенькова, Бенькова, 2006).

Результаты

Морфо-анатомические типы светлых годичных колец

На исследованном материале были выделены наиболее часто встречающиеся структурные типы светлых годичных колец исходя из морфо-анатомических особенностей их строения:

Tun I. Относительно широкое годичное кольцо, в котором очень узкая поздняя зона, состоящая из 1—3 слоев поздних трахеид с тонкими клеточными стенками, в связи с чем граница между годичными кольцами слабо различима. Таким было светлое кольцо, образовавшееся в 1989 г. у деревьев *L. gmelinii* на АП (рис. 2, 1). Количество клеток поздней зоны (т. е. клеток, радиальный размер которых в 2 раза меньше тангентального) составляет $20 \pm 6\%$ от общего количества клеток в этом кольце, в то же время в предшествующем несветлом кольце 1988 г. их на 13 % больше ($33 \pm 7\%$).

Tun II. Относительно широкое годичное кольцо, в котором поздняя зона имеет примерно такую же ширину, что и у несветлых колец; поздние трахеиды имеют тонкие стенки и довольно крупные люмены (просветы), в то же время их радиальный размер заметно меньше тангентального. Светлое кольцо этого типа было сформировано в 1958 г. у деревьев *L. sibirica* на ПУ (рис. 2, 2). Количество клеток поздней зоны составляет $28 \pm 9\%$ от общего количества клеток в этом кольце, в предшествующем же несветлом кольце 1957 г. их на 18 % больше ($46 \pm 9\%$).

Нетрудно заметить, что светлые кольца типов *I* и *II* по морфо-анатомическому строению схожи с описанными ранее типами светлых колец (см. выше), которые, по наблюдениям разных авторов, часто встречаются у представителей хвойных разной видовой принадлежности в высоких широтах. Однако, кроме таких колец,

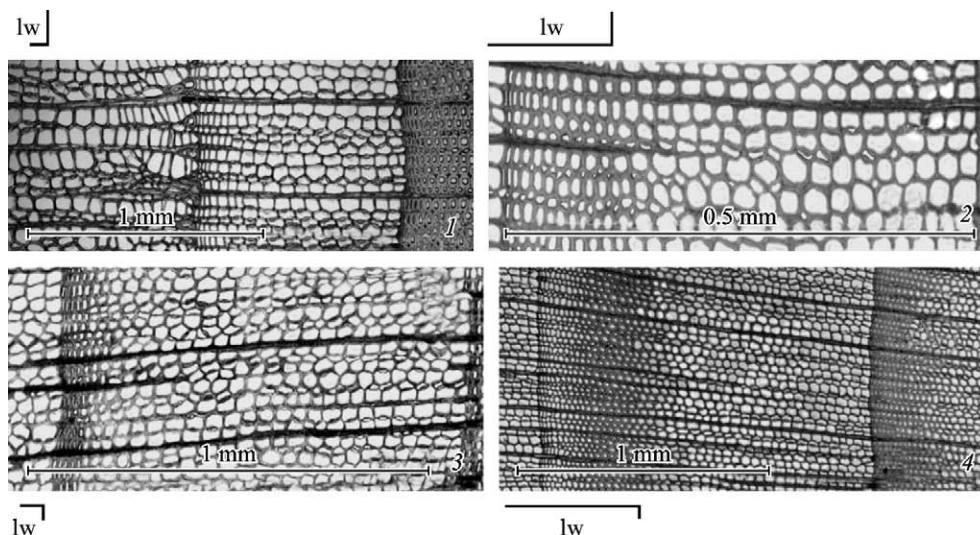


Рис. 2. Морфо-анатомические типы светлых годичных колец, сформировавшиеся у *L. sibirica* на Полярном Урале и *L. gmelinii* на Анабарском плато.

1 — тип *I* (*L. gmelinii*, кольцо 1989 г.); 2 — тип *II* (*L. sibirica*, кольцо 1958 г.); 3 — тип *Ia* (*L. sibirica*, кольцо 1978 г.); 4 — тип *Ia* (*L. gmelinii*, 1970 г.). *lw* — ширина поздней зоны.

нами были выявлены светлые кольца, структура которых представляла собой модификации типов *I* и *II* и которые в литературе не были описаны:

Подтип Ia. Относительно широкое годичное кольцо с очень узкой поздней зоной, состоящей из 1—3 слоев поздних трахеид с полностью сформированными стенками. Примером является годичное кольцо 1978 г., образованное у деревьев *L. sibirica* на ПУ (рис. 2, 3). Количество клеток поздней зоны (т. е. клеток, у которых радиальный размер существенно меньше тангентального) в этом кольце составляет 20 ± 5 % от общего количества клеток, а в предшествующем несветлом кольце 1977 г. — 45 ± 8 % (на 25 % больше).

Подтип IIa. Относительно широкое годичное кольцо, у которого поздняя зона имеет ширину, характерную и для несветлых колец, но при этом первая половина поздней зоны состоит из полностью сформировавшихся поздних трахеид, а вторая — из трахеид с крупными люменами и не полностью сформировавшимися тонкими стенками. Примером является годичное кольцо 1970 г., образованное у деревьев *L. gmelinii* на АП (рис. 2, 4). В нем количество клеток поздней зоны, так же как и в предшествующем несветлом 1969 г., составило 36 ± 10 % от общего количества клеток в кольце.

Соотношение типов и подтипов светлых годичных колец у исследованных деревьев следующее:

L. sibirica (ПУ). Светлые кольца типа *I* составили 2.8 %, типа *II* — 20, подтипа *Ia* — 3.2 и подтипа *IIa* — 3.5 %;

L. gmelinii (АП). Светлые кольца го типа *I* составили 13.5 %, типа *II* — 23.5, подтипа *Ia* — 5.2% и подтипа *IIa* — 0.7 %.

Таким образом, у деревьев обоих видов лиственницы, произрастающих на верхней границе леса Урало-Сибирской субарктики, наиболее часто встречающимися оказались светлые кольца типа *II*; кольца типа *I* у деревьев *L. gmelinii* на АП встречались в 5 раз чаще, чем у *L. sibirica* на ПУ. Кольца подтипов *Ia* и *IIa* в обоих случаях формировались сравнительно редко; особенно редко встречались кольца подтипа *IIa* у *L. gmelinii* на АП (следует отметить, что по своей структуре светлые кольца подтипа *IIa* нехарактерны для деревьев, произрастающих на верхней границе леса в субарктике).

Количественная морфо-анатомическая характеристика структурных типов светлых годичных колец осуществлялась с использованием трахеидограмм. Последние были рассчитаны для описанных выше светлых колец 1958 и 1978 гг. у *L. sibirica* (ПУ) и светлых колец 1970 и 1989 гг. у *L. gmelinii*.

Анализ трахеидограмм светлых годичных колец, представляющих структурные типы *I* и *II* и подтипы *Ia* и *IIa*

Tun I (рис. 3, А). Основным диагностическим анатомическим признаком светлых годичных колец этого типа является не изменяющаяся и/или слабо изменяющаяся площадь поперечного сечения стенок трахеид CWA от внутренней границы кольца к внешней. Так, в светлом кольце 1989 г., образованном у деревьев *L. gmelinii* на АП, этот показатель уменьшился приблизительно на 100 мкм^2 (1).

У светлого кольца 1989 г. (1) значения CWA в 2—3 раза ниже, чем у несветлого кольца предыдущего года (2). Между тем значению площади поперечного сечения трахеид CS светлые и несветлые годичные кольца не различаются.

Tun II (рис. 3, Б). Основным диагностическим анатомическим признаком светлых годичных колец этого типа является площадь поперечного сечения клеточной

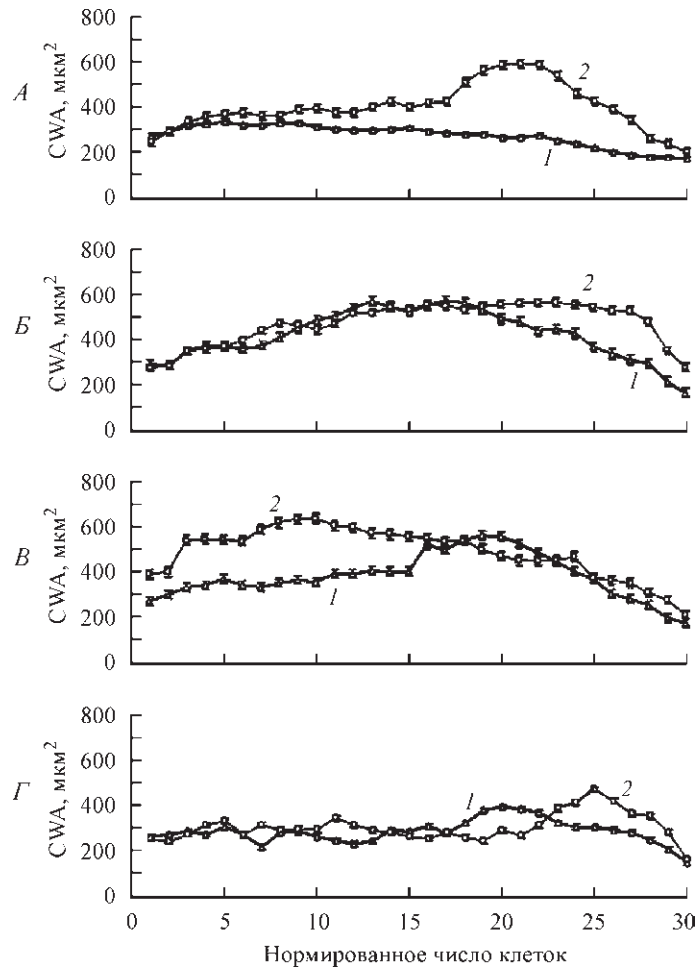


Рис. 3. Трахеидограммы светлых (1) и предыдущих нецветных (2) годовичных колец, построенные по площадям поперечного сечения клеточных стенок CWA и клеток CS.

A(1) — светлое кольцо типа I (1989 г., *L. gmelinii*, АП); B1 — светлое кольцо типа II (*L. sibirica*, 1958 г., ПУ); B(1) — светлое кольцо типа Ia (*L. sibirica*, 1978 г., ПУ); Г(1) — светлое кольцо типа IIa (*L. gmelinii*, 1970 г., АП).

стенки CWA, принимающая максимальные значения в средней части и очень низкие — в последней третьей части кольца. Таким образом, различие между светлыми и нецветными кольцами по этому признаку четко проявляется только в поздней зоне. Так, в светлом кольце 1958 г., сформировавшемся у *L. sibirica* на ПУ (1), значения CWA почти в 2 раза ниже, чем у нецветного кольца 1957 г. (2). Как и в предыдущем случае, светлые и нецветные годовичные кольца неразличимы по площади поперечного сечения трахеид CS (рис. 3, B). Отметим, что по морфологии биотически индуцированные светлые кольца, сформировавшиеся при повреждении пилильщиком лиственничным лиственницы американской (*L. laricina*) (Liang et al., 1997), сходны с климатически индуцированными светлыми кольцами типа II, образовавшимися у лиственниц в Урало-Сибирской субарктике, но при этом у первых количество поздних трахеид и процент поздней зоны был выше.

Подтип Ia (рис. 3, B). Основным диагностическим анатомическим признаком является неизменяющаяся площадь поперечного сечения трахеид CS, составляю-

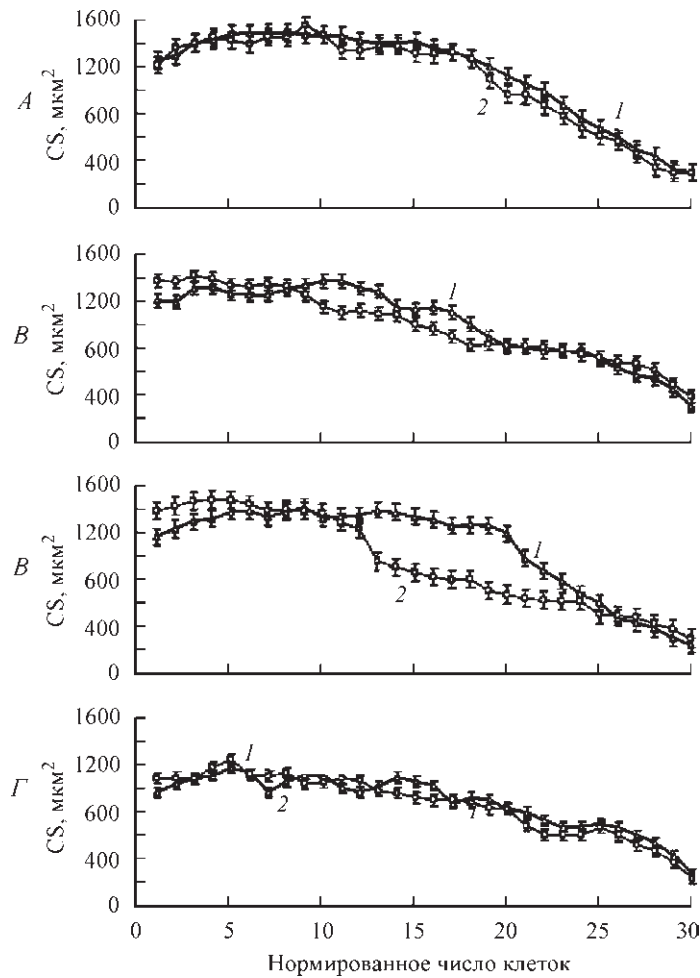


Рис. 3 (продолжение).

щих первые 2/3 части кольца (т. е. раннюю и переходную зоны). Таким образом, отличие светлого кольца от несветлого по этому признаку четко проявляется в поздней части ранней зоны и переходной зоне и выражается в сравнительно крупных клетках, составляющих эти части светлого кольца. Так, у светлого кольца 1978 г., сформировавшегося у *L. sibirica* на ПУ, (рис. 3, B, 1) площадь поперечного сечения трахеид CS поздней части ранней и переходной зон более чем в полтора раза больше, чем у предшествующего несветлого кольца 1977 г. (2). Светлое годовичное кольцо этого подтипа отличается увеличенной шириной ранней и уменьшенной шириной поздней зоны (рис. 2, 3).

Подтип IIa. Основным диагностическим анатомическим признаком является площадь поперечного сечения клеточной стенки CWA, принимающая сравнительно высокие значения в первой части поздней зоны (которые значительно выше таковых в несветлых кольцах) и очень низкие — в последней ее части у внешней границы кольца. Таким образом, различие между светлыми и несветлыми кольцами по этому признаку четко проявляется в виде «флуктуации плотности» (определение дано в Kaennel, Schweingruber, 1995) поздней древесины, что наглядно представле-

но на трахеидограммах по показателю CWA для светлого кольца 1970 г. и несветлого кольца 1969 г. По площади поперечного сечения трахеид CS светлые и несветлые годовые кольца не различаются (рис. 3, Г, 1 и 2). Размеры клеток CS у светлого и несветлого колец неразличимы и изменяются одинаково от внутренней границы к внешней.

Численные критерии выделения светлых годовых колец у *L. sibirica* (Полярный Урал) и *L. gmelinii* (Анабарское плато)

Выше было показано, что диагностическими анатомическими признаками типов и подтипов светлых годовых колец являются значения площади поперечного сечения трахеид и/или их стенок, определенным образом изменяющиеся от внутренней к внешней границе кольца. Площадь просвета и площадь стенки можно считать независимыми исходя из функционального значения этих структурных элементов: если люмены определяют эффективность водного транспорта от корней к кроне, то клеточные стенки обеспечивают сохранность трахеид и водопроводящей системы в целом (Carlquist, 1975, и др.). Поэтому при разработке численных критериев выделения светлых колец мы использовали две «комплексные» характеристики, включающие в себя тот и другой признак: доля, приходящаяся на клеточную стенку в общей площади поперечного сечения клетки $CWA_i = CWA/SC$, и индекс клеточной стенки CWA/LUM . Особенности изменения этих параметров были проанализированы на примере описанных выше светлых колец 1958 и 1978 гг. у *L. sibirica* (ПУ) и светлых колец 1970 и 1989 гг. у *L. gmelinii*.

Нетрудно заметить, что различие по параметру CWA_i между светлыми кольцами, принадлежащими морфо-анатомическим типам *I* и *II* и подтипу *IIa* (рис. 4, 1, 2, 4), и несветлыми кольцами (5 и 6) четко проявляется в последней трети кольца (т. е., с 17-й нормированной клетки на ПУ и с 22-й нормированной клетки на АП). У светлых колец $CWA_i \leq 0.6$, тогда как у несветлых CWA_i заметно больше 0.6. Светлые кольца подтипа *Ia* не следуют этому критерию, поскольку с 25-й нормированной клетки $CWA_i > 0.6$ (рис. 4, 3).

Различие по параметру CWA/LUM между светлыми кольцами, принадлежащими типам *I* и *II* и подтипам *Ia* и *IIa* (рис. 5, 1—4), и несветлыми (4 и 5) также проявляется с 17-й нормированной клетки на ПУ и с 22-й на АП и к тому же проявляется гораздо сильнее, чем по параметру CWA_i . У светлых колец $CWA/LUM < 2$, тогда как у несветлых значения CWA/LUM существенно больше 2.

Мы протестировали все выделенные нами светлые кольца, образовавшиеся в XX в. у исследуемых деревьев. Оказалось, что соотношение $CWA_i \leq 0.6$ для светлых колец типов *I* и *II* и подтипа *Ia* (за исключением подтипа *IIa*), а также соотношение $CWA/LUM < 2$ для типов *I* и *II* и подтипов *Ia* и *IIa* всегда выполнялись. На этом основании мы сформулировали численные критерии выделения светлых годовых колец у деревьев *L. sibirica* и *L. gmelinii*, произрастающих в Урало-Сибирской субарктике.

1) В светлых годовых кольцах (структурных типов *I* и *II* и подтипа *Ia*) доля, приходящаяся на клеточную стенку в общей площади поперечного сечения клетки, не превышает 0.6.

2) В светлых годовых кольцах (структурных типов *I* и *II* и подтипов *Ia* и *IIa*) отношение площади клеточной стенки к площади люмена меньше 2.

Ясно, что показатели CWA_i и CWA/LUM взаимосвязаны и из одного, путем несложных арифметических преобразований можно легко вычислить другое. Однако

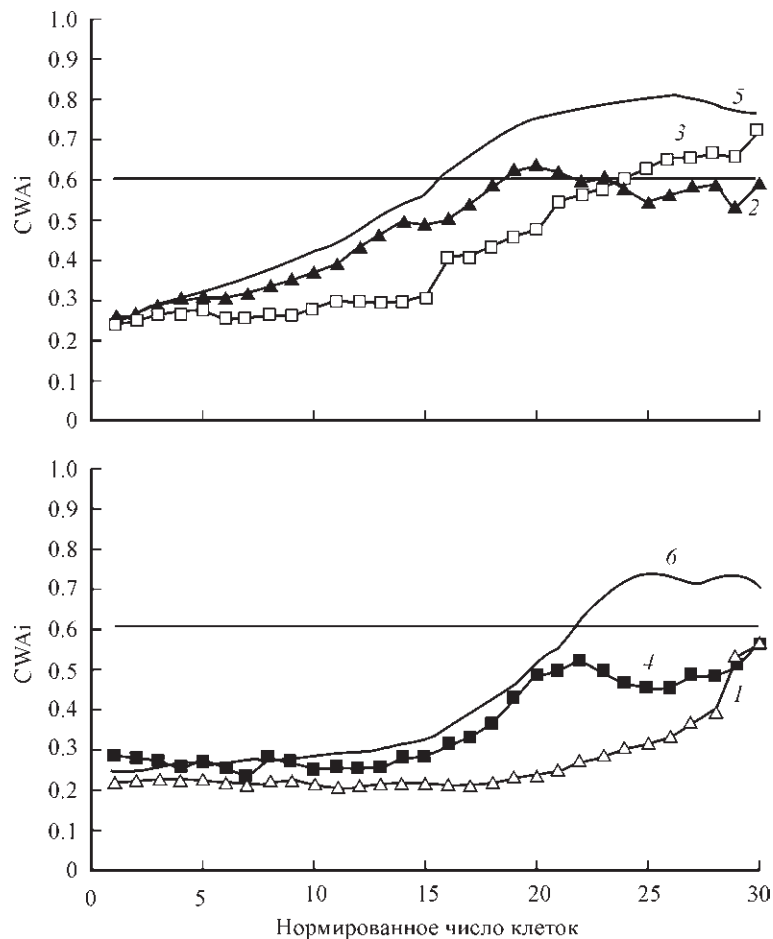


Рис. 4. Доля, приходящаяся на клеточную стенку в общей площади поперечного сечения клетки CWAi в светлых годичных кольцах, образовавшихся у *Larix sibirica* (Полярный Урал) в 1958 г. (2) и 1978 г. (3) и *Larix gmelinii* (Анабарское плато) в 1989 г. (1) и 1970 г. (4).
5, 6 — CWAi в несветлых кольцах 1957 и 1969 гг.

критерий 2, в основе которого лежит соотношение $CWA/LUM < 2$, оказался более универсальным, а поэтому — предпочтительным для исследуемых объектов.

Климатические условия формирования светлых годичных колец

Для анализа климатических условий формирования описанных выше светлых годичных колец были использованы: сезонная динамика минимальной суточной температуры (рис. 6) и суммы осадков за 10 дней, рассчитанной с шагом в 5 дней с 1 июня по 31 августа (рис. 7). Переход минимальной суточной температуры через 0°C принимали за начало вегетационного периода.

Полярный Урал (ПУ). При формировании светлого годичного кольца типа II в 1958 г. у деревьев *L. sibirica* погодные условия имели следующие особенности.

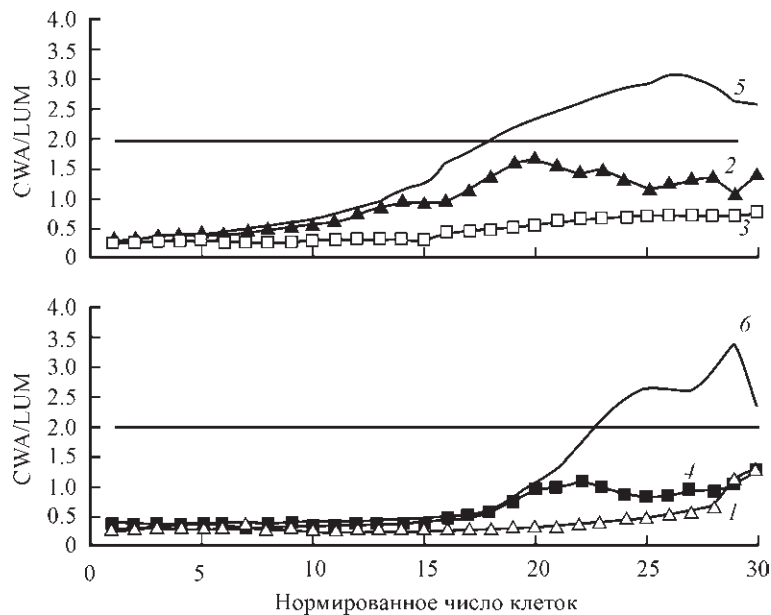


Рис. 5. Отношение площадей поперечного сечения клеточной стенки и люмена CWA/LUM в светлых годичных кольцах, образовавшихся у *Larix sibirica* (Полярный Урал) в 1958 г. (2) и 1978 г. (3) и *Larix gmelinii* (Анабарское плато) в 1989 г. (1) и 1970 г. (4).

5, 6 — CWAi в нецветных кольцах 1957 и 1969 гг.

Минимальная дневная температура принимала устойчивые положительные значения со второй половины июня, что характерно для данного места. В начале июля (2—8 июля) наблюдался длительный заморозок, когда минимальная температура опускалась до -4.4°C . Однако, несмотря на такое сильное похолодание, в годичном кольце 1958 г. отсутствовали морозобойные повреждения ранней части ранней древесины у всех просмотренных образцов. Исходя из этого мы заключили, что рост годичного кольца начался после холодного периода 2—8 июля. Минимальная температура воздуха июля и августа была ниже средних многолетних значений на 0.9 и 2.7°C соответственно. Ранний осенний заморозок был зарегистрирован 6 августа (-0.3°C) (рис. 6, а). Количество осадков за период с июня по август соответствовало среднему многолетнему значению, но распределение их по месяцам было неравномерным. В июне количество осадков соответствовало среднему многолетнему (65 мм), а в августе, напротив, осадков выпало заметно меньше, зато первая половина июля характеризовалась сравнительно обильными осадками (рис. 7).

Вегетационный сезон 1978 г., когда было сформировано светлое кольцо типа Ia у деревьев *L. sibirica*, начался, предположительно, позже обычного, в конце июня (судя по минимальной температуре воздуха, рис. 6). Лето было холоднее в среднем на 2°C , из них июль — на 0.7 , а август — на 1.9°C . В июле наблюдался 15-дневный теплый период со сравнительно высокими минимальными температурами воздуха, а после него — трехдневный заморозок (15—17 июля) с минимальной температурой воздуха -1.3°C . После 25 июля наступил длительный холодный период с заморозками до -1.4°C и минимальной температурой воздуха ниже средних многолетних почти на 3°C (рис. 6). Вегетационный сезон был засушливым: в течение него выпало всего 159 мм осадков, что существенно ниже нормы (285 мм). В июне выпало осадков в два раза меньше, а в августе в 2 раза меньше нормы.

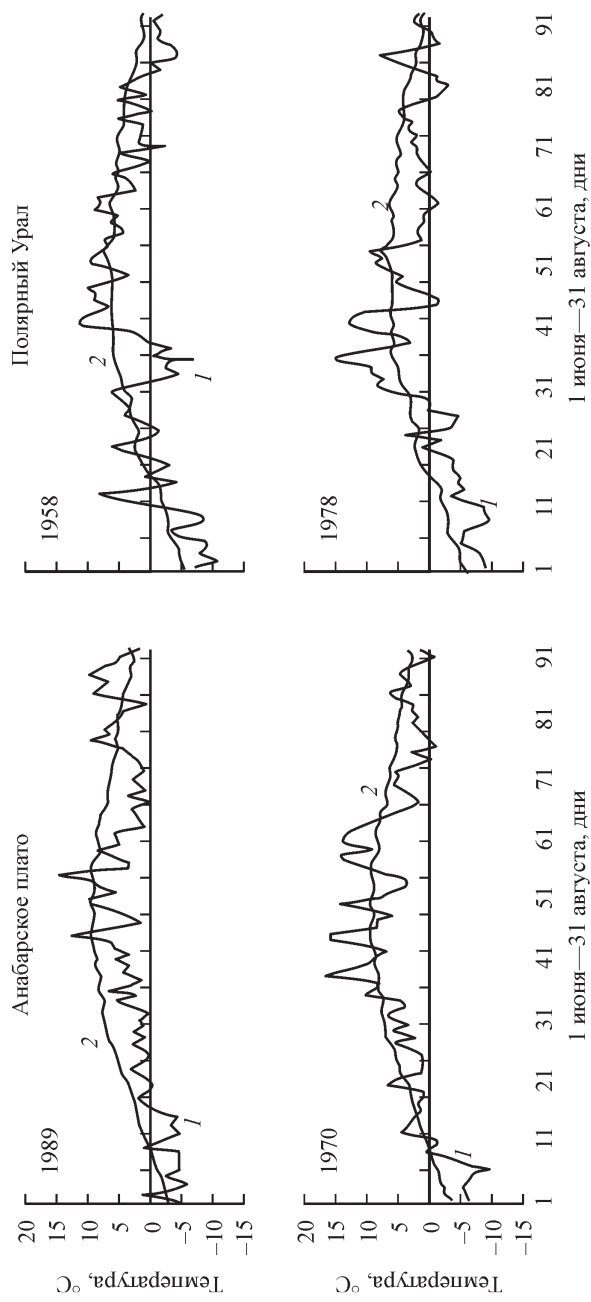


Рис. 6. Минимальная суточная температура воздуха в годы образования светлых колец (1) и среднеголетная минимальная суточная температура воздуха (2), рассчитанная по данным метеостанций Хатанга и Ра-Из с 1950 по 2008 г. для временного интервала 1 июня—31 августа.

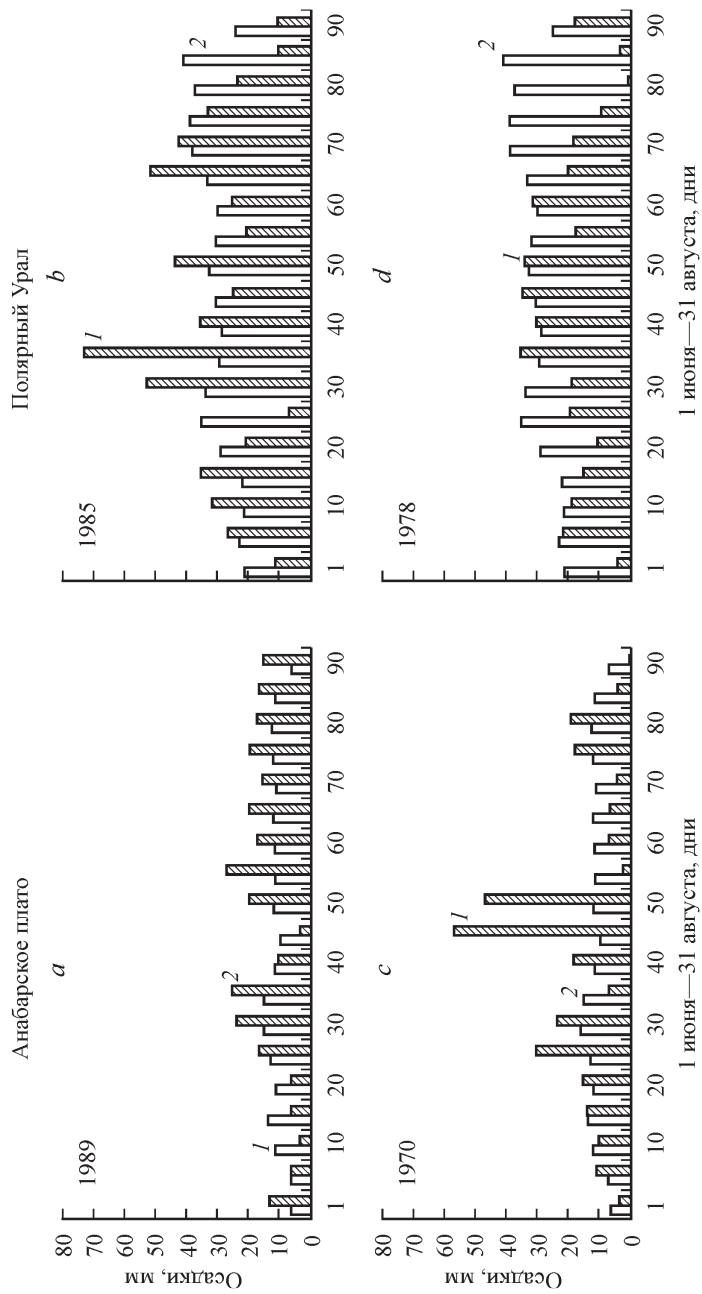


Рис. 7. Суммы осадков за 10 дней, рассчитанные с шагом в 5 дней с 1 июня по 31 августа в годы образования светлых колец (1) и соответствующие среднеемноголетние значения, рассчитанные за период с 1950 по 2008 г. (2) по данным метеостанций Хатанга и Ра-Из.

Анабарское плато (АП). Судя по динамике минимальной температуры воздуха (рис. 6), вегетационный сезон 1989 г., когда было сформировано светлое кольцо типа *I* у деревьев *L. gmelinii*, был очень холодным и коротким; начался он примерно на две недели позже, чем обычно, предположительно после 25 июня. Минимальная температура воздуха в течение лета была ниже средних многолетних значений в среднем на 2.5 °С. Особенно холодным был июнь, холоднее обычного на 3.2 °С. 2 июля и 6 августа наблюдалось понижение минимальной температуры воздуха до +0.2 °С (при этом на почве могли быть заморозки). За лето выпало 141 мм осадков, что превышает среднемноголетнее значение (110 мм). Из них 56 мм выпало в июле и 62 мм в августе (рис. 7).

Такое позднее начало вегетационного сезона, как в рассмотренные выше годы, вполне распространено в Урало-Сибирской субарктике. По результатам фенологических наблюдений Т. В. Карабаиновой, на Таймыре (цит. по: Исследование природы Таймыра, 2006) было установлено, что дата начала охвоения побегов лиственницы Гмелина очень сильно варьирует из года в год в связи с высоким погодичным варьированием июньской температуры воздуха; за 14 лет наблюдений фактическая амплитуда варьирования дат данной фенофазы составила 34 дня: с 10 июня по 14 июля. Очевидно, что и дата начала сезона радиального роста, тесно связанная с началом охвоения побегов (Лобжанидзе, 1961), также сильно варьирует.

Вегетационный сезон 1970 г., когда сформировалось светлое кольцо типа *IIa* у *L. gmelinii*, начался в обычное время, в конце первой декады июня. Однако дневные июньские температуры в среднем были на 1.9 °С ниже средних многолетних значений. Июль был на 0.8 °С теплее, а август на 1.9 °С холоднее нормы. Ранние заморозки наблюдались 13—16 августа (рис. 6). Количество осадков в июне—июле было выше нормы, особенно во второй половине июля (рис. 7).

Таким образом, позднее начало, заморозки в середине и конце сезона вегетации обуславливают формирование светлых колец типа *I* и подтипа *Ia*; частые и продолжительные заморозки в июне и начале июля, экстремально высокое количество осадков в июле и низкая (ниже среднемноголетних) температура августа обуславливают формирование светлых колец типа *II* и подтипа *IIa*. Связь появления светлых колец с количеством осадков не столь однозначна (рис. 7): рассмотренные нами в качестве примера светлые кольца образовались как при экстремально низких (сухой конец сезона 1978 г. на ПУ), так и избыточных осадках (экстремально влажная середина сезонов 1958 г. на ПУ и 1970 г. на АП).

Обсуждение результатов

На верхней границе леса в субарктике, как отмечал С. Г. Шиятов (2002), экстремальные погодные условия вегетационных сезонов часто модифицируют анатомическое строение годичных колец голосеменных растений, что проявляется, в частности, в светлых годичных кольцах. Морфо-анатомические особенности строения светлых годичных колец, обнаруженных нами в древесине *L. sibirica* на Полярном Урале (ПУ) и *L. gmelinii* на Анабарском плато (АП), довольно разнообразны. В то же время по совокупности признаков сравнительно широкие светлые кольца образовали группы, которые получили название «светлые кольца *I* и *II* типов и *Ia* и *IIa* подтипов». Наиболее часто на верхней границе леса Урало-Сибирской субарктики образуются светлые кольца типа *II*, отличающиеся широкой зоной тонкостенных поздних трахеид, кольца типа *I* образуются заметно реже, а кольца подтипов *Ia* и *IIa* — сравнительно редко, из них особенно редко — кольца подтипа *IIa*. У дере-

вьев *L. gmelinii* на АП кольца типа *I* встречались в 4.8 раз чаще, а подтипа *Ila* — в 5 раз реже, чем у *L. sibirica* на ПУ, что обусловлено, очевидно, различием климатических условий в исследуемых районах. Само же разнообразие морфо-анатомических структур (типов и подтипов) светлых колец обусловлено разными комбинациями погодных условий, позволяющими в целом характеризовать сезон роста как неблагоприятный (при этом надо иметь в виду, что различие климатических условий регионов, а также орографических, почвенных, фитоценологических условий произрастания на ПУ и АП также могут вносить определенный вклад в вариабельность структуры светлых годичных колец). Так, неблагоприятные сезоны 1978 г. на ПУ и 1989 г. на АП отличались своим поздним началом, а также заморозками в июле и начале августа (рис. 6, *b*, *c*). Очевидно, что в течение непродолжительного теплого периода перед июльскими заморозками происходило интенсивное деление камбиальных клеток и формирование всех материнских клеток ксилемы, в результате чего образовались сравнительно широкие и схожие по строению светлые кольца типа *I* у *L. gmelinii* на АП и подтипа *Ia* у *L. sibirica* на ПУ. Частые и продолжительные заморозки в июне (рис. 6, *a*) и начале июля (рис. 6, *d*), а главное низкая (ниже средне-многолетних) температура августа с заморозками характеризуют неблагоприятные сезоны 1958 г. на ПУ и 1970 г. на АП. В эти годы в теплый период между июньскими и августовскими заморозками продуцировалось основное количество клеток ксилемы, в результате чего сформировались сравнительно широкие и имеющие сходные признаки светлые кольца типа *II* у *L. sibirica* на ПУ и подтипа *Ila* у *L. gmelinii* на АП. Ранее L. Wang, S. Payette и Y. Bégis (2000) выделили три типа погодных условий, приведших к образованию светлых колец у *Picea mariana*: это продолжительная весна (холодный июнь), холодный летний период в целом, холодный август. Осадкам в этой и других работах отводится незначительная роль. Наши же исследования показали, что факторами, обуславливающими формирование светлых колец у *L. sibirica* и *L. gmelinii* в Урало-Сибирской субарктике, могут быть не только перечисленные в цитируемой работе факторы, но и летние и ранние осенние заморозки, а также определенный характер распределения осадков. Так, рассмотренные нами в качестве примера светлые кольца сформировались на АП как при довольно низких осадках (1970 г.), так и избыточных осадках в конце июля и августе (1989 г.).

Трахеидограммы по площади поперечного сечения клеток и клеточных стенок использовались нами как инструмент для косвенного сравнения особенностей формирования светлых и несветлых колец. Судя по тому, что «конечный» размер клеток в светлых и соседних несветлых кольцах различается довольно слабо, можно утверждать, что процессы роста клеток растяжением у них схожи. Различия выявляются только на стадии синтеза вторичной клеточной стенки. У светлых колец синтез вторичной клеточной стенки начинается или поздно, перед самым концом сезона роста, или не наступает вообще, будучи прерванным внешним воздействием, например, значительным понижением температуры воздуха.

На незрелость поздних трахеид в светлых кольцах указывает низкая доля, приходящаяся на клеточную стенку в общей площади поперечного сечения клетки, и низкий индекс клеточной стенки (т. е. отношение площади клеточной стенки к площади люмена) по сравнению с таковыми в несветлых кольцах. В связи с этим для светлых годичных колец, сформировавшихся у деревьев *L. sibirica* и *L. gmelinii* в Урало-Сибирской субарктике, выполняются следующие критерии: доля, приходящаяся на клеточную стенку в общей площади поперечного сечения клетки в светлых годичных кольцах типов *I* и *II* и подтипа *Ia* не превышает 0.6; отношение площади клеточной стенки к площади люмена в светлых годичных кольцах всех выявленных типов и подтипов — меньше 2.

Заключение

У представителей *Larix sibirica* и *L. gmelinii*, произрастающих в разных климатических условиях Урало-Сибирской субарктики на верхней границе леса, в неблагоприятных погодных условиях формируются светлые годовые кольца, по морфо-анатомическим признакам относящиеся к типам *I* и *II* и подтипам *Ia* и *IIa*. Частота встречаемости типов/подтипов светлых колец на Полярном Урале и Анабарском плато определяется климатическими условиями регионов, вариабельность же их строения обусловлена главным образом разными комбинациями неблагоприятных погодных явлений в период их формирования, а не видовой специфичностью деятельности камбия. Доля, приходящаяся на клеточную стенку в общей площади поперечного сечения клетки в светлых кольцах типов *I* и *II* и подтипа *Ia*, не превышает 0.6; отношение площади клеточной стенки к площади люмена в светлых годовых кольцах всех выявленных типов и подтипов меньше 2. Эти критерии предлагается использовать в качестве численных критериев при выделении светлых годовых колец.

Благодарности

Авторы искренне признательны А. В. Шашкину, руководителю выполняемых в ИЛ СО РАН работ по изучению процессов формирования годовых колец хвойных, за ценные советы и замечания в процессе подготовки статьи.

Работа была выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-90737, 09-04-00179), проекта президиума УрО РАН 12-П-4-1073, а также проекта президиума УрО РАН совместно с СО РАН № 12-С-4-038, интеграционного проекта СО РАН № 69К.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ары-Мас*. Природные условия, флора и растительность / Под ред. Б. Н. Норина. Л., 1978. 190 с.
- Бенькова В. Е., Бенькова А. В.* Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы // Лесоведение. 2006. № 4. С. 28—36.
- Вазанов Е. А., Шашкин А. В.* Рост и структура годовых колец хвойных. Новосибирск, 2000. 232 с.
- Вазанов Е. А., Шашкин А. В., Свидерская И. В., Высоцкая Л. Г.* Гистометрический анализ роста древесных растений. Новосибирск, 1985. 100 с.
- Исследование природы Таймыра*. Четвертичная история, климат, почвы, флора и растительность, животный мир / Под ред. Р. А. Зиганшина, Е. Б. Поспеловой. Красноярск, 2006. Вып. 5. 250 с.
- Лобжанидзе Э. О.* Камбий и формирование годовых колец древесины. Тбилиси, 1961. 159 с.
- Средняя Сибирь: Природные условия и естественные ресурсы СССР / Под ред. И. П. Герасимова и др. М., 1965. 480 с.
- Урал и Приуралье: Природные условия и естественные ресурсы СССР / Под ред. И. П. Герасимова и др. М., 1968. 460 с.
- Хантемиров Р. М., Горланова Л. А., Сурков А. Ю., Шиятов С. Г.* Экстремальные климатические события на Ямале за последние 4100 лет по дендрохронологическим данным // Изв. РАН. Серия Географическая. 2011. № 2. С. 98—102.
- Шиятов С. Г., Хантемиров Р. М., Горланова Л. А.* Тысячелетняя реконструкция температуры лета на Полярном Урале: данные древесных колец можжевельника сибирского и лиственницы сибирской // Археология, этнография и антропология Евразии. Палеоэкология. Каменный век. 2002. № 1. Вып. 9. С. 2—5.
- Carlquist S.* Ecological strategies of xylem evolution. Berkeley, 1975. 409 p.
- De Grandpre L., Tardif J. C., Hessl A.* et al. Seasonal shift in the climate response of *Pinus sibirica*, *Pinus sylvestris*, and *Larix sibirica* trees from semi-arid, north-central Mongolia // Can. J. For. Res. 2011. N 41. P. 1242—1255.
- Delwaide A., Filion L., Payette S.* Spatiotemporal distribution of light rings in subarctic black spruce, Quebec // Can. J. For. Res. 1991. N 21. P. 1828—1832.

- Filion L., Cournoyer L.* Variation in wood structure of eastern larch sawfly in subarctic Quebec, Canada // *Can. J. For. Res.* 1995. N 25. P. 1263—1268.
- Filion L., Payette S., Gauthier L., Boutin Y.* Light rings in sub-arctic conifers as a dendrochronological tool. *Quaternary Res.* 1986. N 26. P. 272—279.
- Gindl W.* Climatic significance of light rings in timberline spruce, *Picea abies*, Austrian Alps // *Arct Alp Res.* 1999. Vol. 31. P. 242—246.
- Gindl W., Grabner M.* Characteristics of spruce *Picea abies* (L.) Karst latewood formed under abnormally low temperatures // *Holzforschung.* 2000. N 54. P. 9—11.
- Girardin M. P., Tardif J. C., Epp B., Conciatori F.* Frequency of cool summers in interior North America over the past three centuries // *Geophys. Res. Lett.* 2009. N 36. P. 5.
- Gurskaya M. A., Hallinger M., Eckstein D., Wilmking M.* Extreme cold summers in western Siberia derived from light rings of conifers // *Phyton.* 2012. N 51. Vol. 1. P. 101—119.
- Hantemirov R. M., Gorlanova L. A., Shiyatov S. G.* Extreme temperature events in summer in northwest Siberia since AD 742 inferred from tree rings // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* 2004. N 209. P. 155—164.
- Kaennel M., Schweingruber F. H.* (compiled). Multilingual glossary of dendrochronology (Russian version by V. E. Benkova, E. A. Vaganov, A. V. Shashkin). Birmensdorf: Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research & Berne, Stutgart, Vienna Haupt Publishers, 1995. 467 p.
- Lavoie C., Payette S.* Late-Holocene light-ring chronologies from subfossil black spruce stems in mires of subarctic Quebec. *The Holocene.* 1997. N P. 129—137.
- Liang C., Filion L., Cournoyer L.* Wood structure of biotically and climatically induced light rings in eastern larch (*Larix laricina*) // *Can. J. For. Res.* 1997. N P. 1538—1547.
- Liang E. Y., Eckstein D.* Light rings in Chinese pine (*Pinus tabulaeformis*) in semiarid areas of north China and their palaeo-climatological potential // *New Phytologist.* 2006. Vol. 171. P. 783—791.
- Schweingruber F. H.* Tree Rings and Environment. Dendroecology. Birmensdorf: Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research & Berne, Stutgart, Vienna Haupt Publishers, 1996. 609 p.
- Schweingruber F. H., Börner A., Schulze E.-D.* Atlas of Woody Plant Stems (Evolution, Structure, and Environmental Modifications). Berlin, Heidelberg, 2006. 230 p.
- Szeicz J. M.* White spruce light rings in northwestern Canada. *Arc. Alp. Res.* 1996. N P. 184—189.
- Volney W. J. A., Mallett K. I.* Light rings and the age of Jack pine trees // *Can. J. For. Res.* 1992. N P. 2011—2013.
- Wang L., Payette S., Bégin Y.* A quantitative definition of light rings in black spruce (*Picea mariana*) at the arctic treeline in northern Quebec, Canada // *Arct., Antarct. And Alp Res.* 2000. N P. 324—330.
- Yamaguchi D. K.* New tree-ring dates for recent eruptions of Mount St. Helens. 1983. N 20, Vol. 2. P. 246—250.
- Yamaguchi D. K., Filion L., Savage M.* Relationship of temperature and light ring formation at subarctic treeline and implications for climate reconstruction. *Quaternary Res.* 1993. N 3. P. 256—262.

SUMMARY

Frequently occurring structural types of light tree rings were distinguished in the wood of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) at the Polar Ural mountains upper tree-line of (66°54'N 65°40'E, 890 m a. s. l.) and Gmelin larch (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.) at the Anabar plateau upper tree-line (71°58' N 102°27' E, 303 m a. s. l.), based on morphological and anatomical characteristics and ratio of early and late wood zones. The type *I* is an annual ring without clear latewood zone. The type *II* is a ring with broad latewood zone of thin wall tracheids. Subtype *Ia* (modification of the type *I*) is a tree ring with a very narrow area completely formed latewood tracheids. Subtype *Ila* (modification of the type *II*) is a ring with a broad latewood zone, the first half of the latter consisting of completely formed tracheids, and the second one of tracheids with large lumens and thin cell walls. The frequency of light ring formation is determined by climatic conditions of the Polar Urals and Anabar Plateau. Structural variability is mainly caused by different combinations of unfavourable weather conditions during the ring growth period. Late beginning of growth periods, frosts in the middle and/or in the end of the vegetative season determine the type *I* and subtype *Ia*. Frequent and long-term frosts in June and early July, extremely high precipitation in July, and low temperature (under long-term average) August increase type *II* and subtype *Ila* light ring formation. The ratio of cross-sectional cell area to cell wall in light rings of types *I* and *II* and subtype *Ia* does not exceed 0.6, ratio of cell wall area to lumen area in light rings of all types is under 2. These relations are proposed as criteria for quantitative identification of light rings.