

УДК 58.009

## РОСТ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

© 2023 г. А. А. Курбатов\*, @, А. В. Сонины\*\*, @@

\*Научно-исследовательский институт биологии КарНЦ РАН, ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

\*\*Институт биологии, экологии и агротехнологий Петрозаводского государственного университета, пр. Ленина, 33, Петрозаводск, 185910 Россия

@E-mail: arkadiy1416@gmail.com

@@E-mail: angella\_sonina@mail.ru

Поступила в редакцию 24.07.2022 г.

После доработки 05.09.2022 г.

Принята к публикации 05.09.2022 г.

На территории Государственного природного заповедника “Кивач” (Северо-запад России, Республика Карелия) в условиях супралиторали побережья реки Суны изучены особенности роста 3-х видов эпилитных лишайников – *Bellemeria alpina*, *Lecidea lapicida*, *Protoparmeliopsis muralis*. Анализировались данные за 11-летний период наблюдения. Для каждого исследуемого таллома с помощью регрессионного анализа создана модель роста, отражающая зависимость площади таллома от года измерения и позволяющая оценить возраст талломов. Получены данные о размерах (см<sup>2</sup>), скорости роста (см<sup>2</sup>/год), возрасте (лет) талломов. Для данных признаков оценен доверительный интервал средних и доверительный интервал возможных значений при вероятности  $P = 95\%$ .

**Ключевые слова:** эпилитные лишайники, модель роста, скорость роста, размер таллома, возраст таллома

**DOI:** 10.31857/S1026347022600674, **EDN:** WJAFKV

Работы по изучению роста разных экологических групп лишайников активно проводятся с середины XX столетия (Platt, Amsler, 1955; Andrews, Webber, 1964; Armstrong, 1974; Innes, 1985; Галанин, 1997; Beschel, 2019). Исследование роста и продолжительности жизни эпилитных лишайников во многом стимулировались практической задачей – использованием этих параметров в лихенометрическом датировании каменных поверхностей геологических и археологических объектов (Галанин, Глушкова, 2003). Также изучение роста эпилитной группы лишайников, восполняет пробел в представлениях о моделях роста лишайников, оценке возраста талломов и продолжительности жизни. Эти знания позволят прогнозировать развитие локальных популяций эпилитных лишайников (численность, размерно-возрастную структуру, проективное покрытие, плотность населения, занимаемую площадь), а при достаточном накоплении данных и развитие сообществ эпилитных лишайников.

В качестве показателя размера и скорости роста талломов чаще всего используется диаметр таллома (Platt, Amsler, 1955; Armstrong, 1974; Галанин, Глушкова, 2003). Модель роста талломов эпилитных лишайников представляется в виде фаз роста (Armstrong, 1974): 1) долинейная (прирост таллома с возрастом нарастает в логарифмиче-

ской прогрессии); 2) линейная (ежегодный прирост постоянный); 3) постлинейная (ежегодный прирост постепенно уменьшается).

Скорость роста и продолжительность жизни лишайников зависят от генетических особенностей конкретного вида и от характеристик места обитания, в частности: климатических условий; химического состава и физических свойств субстрата; а также видового состава синузид (Викторов, 1956; Домбровская, 1963; Innes, 1985; Галанин, Глушкова, 2003). Учитывая различия экологических условий, скорость роста эпилитных лишайников может существенно варьировать не только на региональном уровне, но и на уровне локальных местообитаний и даже внутри одного местообитания (Быков, Давыдов, 2011; Дьякова, Останин, 2013).

Самая медленная скорость роста отмечена у накипных лишайников (0.01–0.70 мм/год) (Турманина, 1979; Beschel, 2019). В связи с этим, по оценкам исследователей, накипные лишайники могут иметь значительно большую продолжительность жизни по сравнению с другими биоморфами лишайников или другими организмами. Так, по оценкам исследователей, в циркумполярных и высокогорных областях продолжительность жизни накипных жизненных форм лишайников может

достигать нескольких тысяч лет (Beschel, 1957; Reger, Rewe, 1969; Calkin, Ellis, 1980). В умеренной зоне средняя продолжительность жизни накипных видов лишайников ниже (500–600 лет) (Галанин, Глушкова, 2003; Галанин, 2012). Оценка возраста талломов лишайников чаще всего проводится косвенными методами, значительно меньше работ касается прямых наблюдений за изменением размеров талломов (Галанин, Глушкова, 2003).

Данная работа продолжает изучение роста эпилитной группы лишайников в условиях Южной Карелии (Курбатов, Сониная, 2020). Целью настоящего исследования являлось изучение особенностей и продолжительности роста лишайников 3-х видов: *Bellemeria alpina* (Sommerf.) Clauzade & Cl. Roux, *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach., *Protomeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение роста эпилитных видов лишайников проведено на территории Государственного природного заповедника “Кивач” (Кондопожский район, Республика Карелия) в условиях средне-таежной подзоны, на диабазовых скальных выходах, в условиях супралиторали побережья реки Суны, в пределах мониторинговых площадок, заложённых в 2007 г.

Объектами исследования являлись: *B. alpina* – беллемерея альпийская, *L. lapicida* – лецидея камнерезная, *P. muralis* – протопармелиопсис настенный, характеризующиеся плагиотропным типом роста, радиальными талломами, одноклеточными эллипсоидными спорами (*B. alpina* – 9–21 × 6–8 мкм, *L. lapicida* – (7.2) 8–12 (16) × (4.5) 6–7.2 (8) мкм, *P. muralis* – 7.1–15 × 5–6 мкм). Виды *B. alpina* и *L. lapicida* имеют накипной ареолированный таллом, *P. muralis* относится к классу накипных диморфных: в центральной части чешуйчато-ареолированный, по краю лопастной таллом. Все виды – эпилиты (*B. alpina*, *L. lapicida* – облигатные эпилиты, *P. muralis* изредка может встречаться на почве или древесине), приуроченные к кислым породам, встречающиеся в Северном полушарии (Purvis *et al.*, 1992; Голубкова и др., 1998). В таксономическом отношении все виды принадлежат к отряду Ascomycota, классу Lecanoromycetes, порядку Lecideales (*B. alpina*, *L. lapicida*) и Lecanorales (*P. muralis*), семействам Lecideaceae (*B. alpina*, *L. lapicida*) и Lecanoraceae (*P. muralis*) (Андреев и др., 2013; Westberg *et al.*, 2021).

Исследование роста талломов проводилось в течение 11 лет (2007–2018 гг.). За указанный период получены данные о росте 14-ти талломов *B. alpina*, 15-ти талломов *L. lapicida* и 17-ти талломов *P. muralis*.

Для получения данных о росте талломов фиксировали изменение размеров талломов по годам.

В качестве показателя, отражающего размер таллома, была использована площадь (см<sup>2</sup>). Фиксирование площади талломов проводили в полевых условиях в сухую солнечную погоду. На прозрачную полиэтиленовую пленку обводились контуры талломов с использованием лупы (×7-кратное увеличение). В лабораторных условиях контуры сканировались вместе с линейкой, по шкале линейки проводилось масштабирование и измерение площади талломов в программе Autocad (Курбатов, Сониная, 2020; Фадеева, Сониная, 2000, 2001). С помощью регрессионного анализа в среде Excel (Ивантер, Коросов, 2003) построены модели роста (зависимость размера таллома (см<sup>2</sup>) от года измерения) для каждого исследуемого таллома. Скорость роста (см<sup>2</sup>/год) и возраст (лет) талломов оценивались по моделям роста. Методом бутстреп (генерировалось 5000 фантомных выборок) в среде R произведен расчет доверительных интервалов средних изучаемых признаков – скорость роста, максимальных размеров и возраста талломов (Мастицкий, Шитиков, 2014). Также оценен интервал возможных значений признаков при вероятности  $P = 95\%$ . (Ивантер, Коросов, 2003). На основе полученных доверительных интервалов возможных значений изучаемых признаков построены теоретические модели роста талломов, прогнозирующие максимальную продолжительность роста и максимальный размер, которые талломы способны достигать в локальной популяции в зависимости от их скорости роста, таким образом, чтобы значения данных параметров оставались в пределах доверительного интервала возможных значений признаков при вероятности  $P = 95\%$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование закономерностей роста у трех видов эпилитных лишайников, заселяющих один скальный выход на побережье реки Суна в условиях Южной Карелии, показало, что талломы исследуемых видов в диапазоне зафиксированных минимальных и максимальных размеров (1–26 см<sup>2</sup>) обладают линейным ростом. На рис. 1, 2, 3 представлены модели роста талломов, отражающие зависимость размера талломов от года измерения. Коэффициент  $a$  в уравнениях таких моделей ( $y = ax + b$ ) соответствует скорости роста таллома. Полученные модели роста позволяют оценивать возраст талломов (рис. 4, 5, 6). Статистические показатели изучаемых параметров талломов (максимальный размер талломов, см<sup>2</sup>; скорость роста, см<sup>2</sup>/год; и возраст, лет) приведены в табл. 1.

Изучаемые параметры талломов имеют нормальное распределение (тест Шапиро–Уилка ( $p > 0.05$ )), что в соответствии с данным законом позволяет провести интервальную оценку статисти-

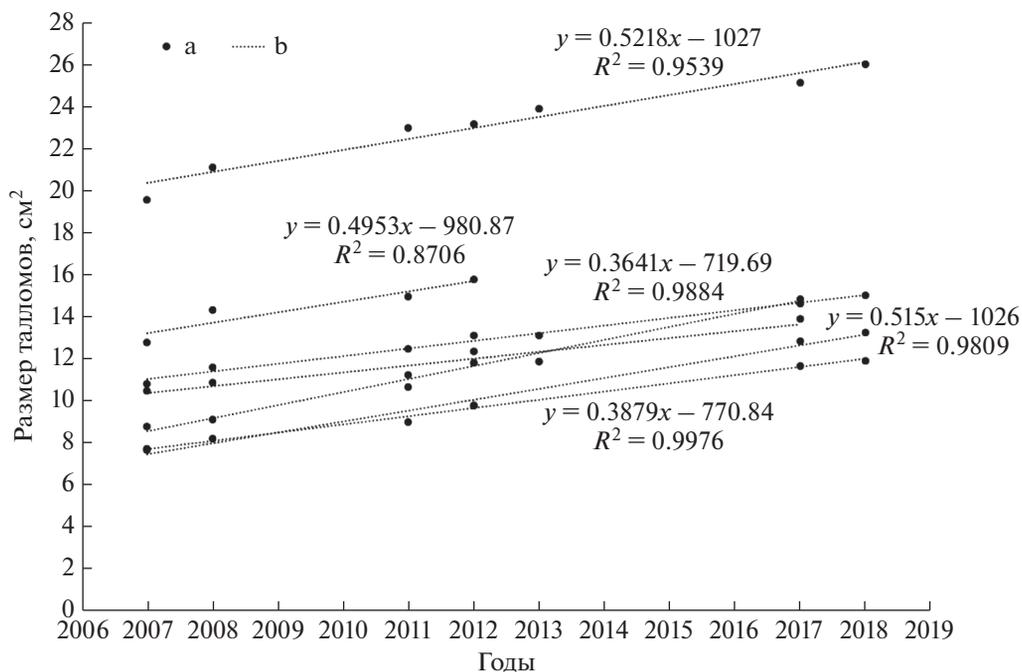


Рис. 1. Рост талломов *Bellemerea alpina*: а – эмпирические данные; б – линия тренда.

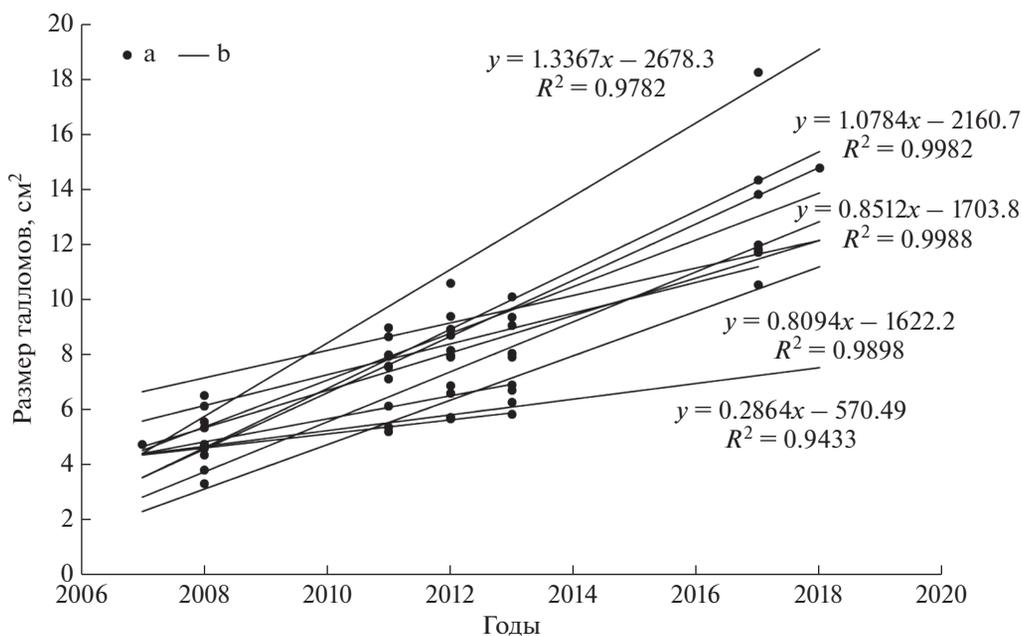


Рис. 2. Рост талломов *Lecidea lapicida*: а – эмпирические данные; б – линия тренда.

стических показателей. Так в табл. 1 приведены доверительные интервалы средних значений изучаемых признаков (при вероятности  $P = 95\%$ ). И, что не менее важно, приведены доверительные интервалы возможных значений изучаемых признаков, исходя из того, что при нормальном распределении признака 95% вариант генеральной

совокупности будет находиться в доверительном интервале  $M \pm 1.96SD$  (табл. 1). При таком расчете 1.96 (квантиль распределения Стьюдента –  $t$ ) корректируется в зависимости от объема выборки. Диапазон значений  $M \pm t \cdot SD$  для размеров талломов, скорости роста, возраста отражает вариацию значений этих признаков в норме, позво-

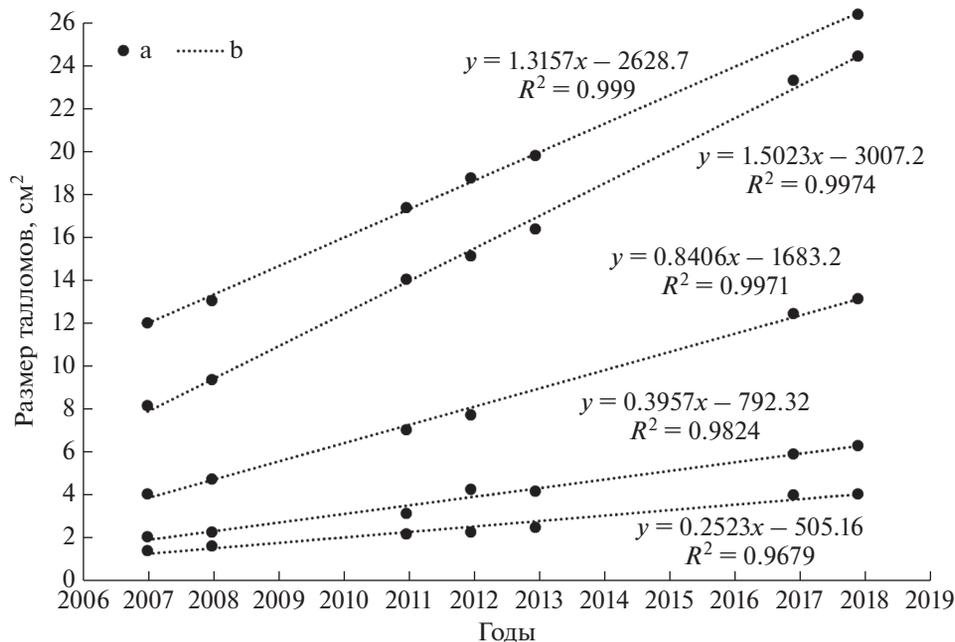


Рис. 3. Рост талломов *Protoparmeliopsis muralis*: а – эмпирические данные; б – линия тренда (Курбатов, Сони́на 2020).

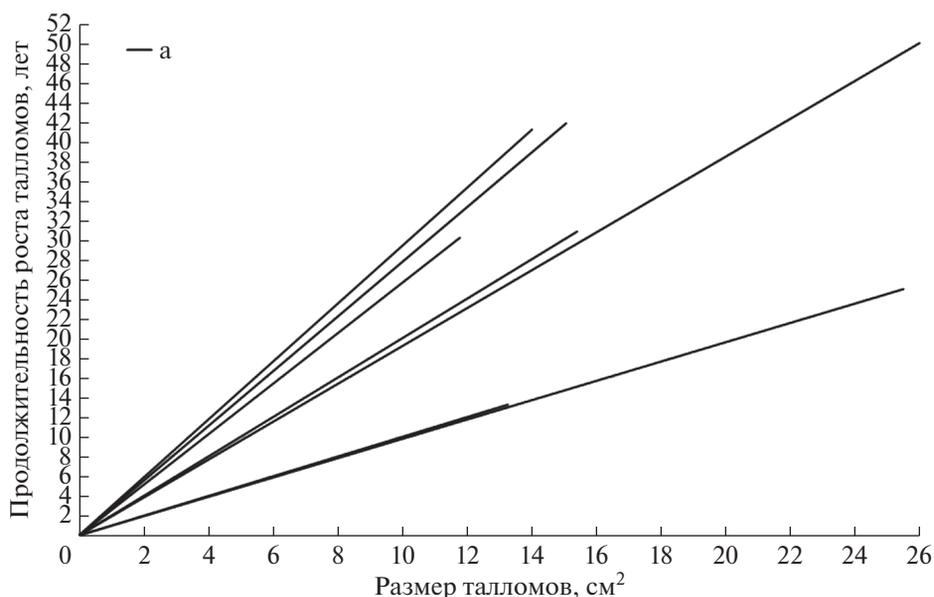


Рис. 4. Продолжительность роста талломов *Bellemerea alpina*, лет: а – теоретические данные.

ляет судить о минимальных и максимальных значениях данных признаков при вероятности 95%. Значения, выходящие за этот диапазон, можно считать аномальными, то есть нехарактерными для локальной популяции. Максимальное значение возраста талломов в интервале  $M + t \cdot SD$  должно соответствовать максимальной продолжительности роста. Данная величина должна быть близка к максимальной продолжительности жиз-

ни, которую некоторые талломы способны достигать в популяции, так как, по нашим наблюдениям, талломы после остановки роста могут полностью разрушаться за несколько лет.

Самой высокой средней скоростью роста обладают талломы вида *P. muralis* ( $M = 0.88 \text{ см}^2/\text{год}$ ), несколько ниже скорость роста у талломов *L. lapicida* ( $M = 0.74 \text{ см}^2/\text{год}$ ). По критериям Стьюдента и Фишера скорость роста этих видов значимо не

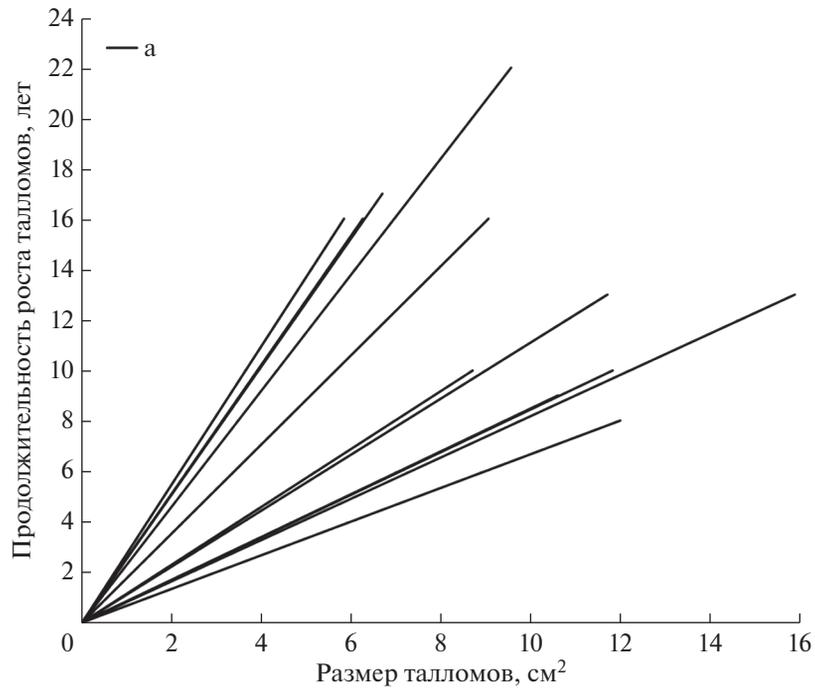


Рис. 5. Продолжительность роста талломов *Lecidea lapicida*, лет: а – теоретические данные.

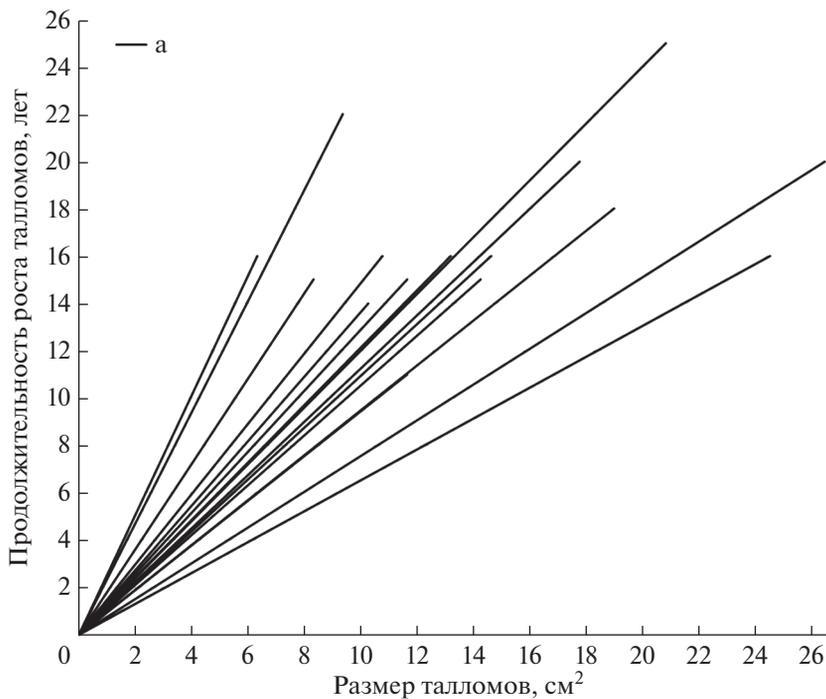


Рис. 6. Продолжительность роста талломов *Protoparmeliopsis muralis*, лет: а – теоретические данные.

отличается ( $p > 0.05$ ). Размеры талломов данных видов отличаются значительно ( $p < 0.05$ ), максимальный зафиксированный размер *L. lapicida* – 18 см<sup>2</sup>, *P. muralis* – 26 см<sup>2</sup>. По продолжительности роста

оба вида не отличаются ( $p > 0.05$ ), максимальный возраст их талломов в пределах доверительного интервала возможных значений при вероятности  $P = 95\%$  может достигать 25 лет (табл. 1).

Таблица 1. Параметры талломов

Параметры	Min	Max	M	M ± t · mM P = 95%		SD	SD ± t · mSD P = 95%		M ± t · SD P = 95%	
				min	max		min	max	min	max
<i>Bellemeria alpina</i>										
CP	0.34	0.62	0.48	0.41	0.54	0.10	0.05	0.12	0.25	0.70
MP	11.79	25.99	17.06	13.89	21.19	5.50	1.18	6.68	4.48	29.65
B	25	50	36	30	43	10	6	11	14	58
<i>Lecidea lapicida</i>										
CP	0.29	1.24	0.74	0.58	0.90	0.29	0.21	0.37	0.17	1.31
MP	5.83	18.24	10.70	9.07	12.41	3.53	2.08	4.46	3.11	18.30
B	8	23	15	13	18	5	3	6	5	25
<i>Protoparmeliopsis muralis</i>										
CP	0.40	1.50	0.88	0.73	1.04	0.31	0.19	0.40	0.20	1.56
MP	6.30	26.39	14.76	11.91	17.93	6.10	3.82	7.49	1.53	28.00
B	11	25	17	15	19	4	2	5	9	25

Примечание: Min – минимальное значение признака; Max – максимальное значение признака; M – среднее значение; SD – стандартное отклонение; P – статистическая вероятность, %; M ± t · mM – доверительный интервал средней; SD ± t · mSD – доверительный интервал стандартного отклонения; M ± t · SD – доверительный интервал возможных значений признака; t – квантиль распределения Стьюдента; min и max – минимальное и максимальное значение входящее в доверительный интервал; CP – скорость роста талломов, см<sup>2</sup>/год; MP – максимальный размер таллома (см<sup>2</sup>) достигнутый за период наблюдений; B – возраст таллома, лет.

Самой медленной скоростью роста, обладает *B. alpina* (M = 0.48 см<sup>2</sup>/год), по скорости роста вид заметно отличается от двух других ( $p < 0.05$ ). *B. alpina*, как и *P. muralis*, может достигать относительно крупных размеров – 26 см<sup>2</sup>. И при этом, в отличие от предыдущих видов, имеет заметно больший возраст ( $p < 0.05$ ), максимальный возраст в пределах доверительного интервала возможных значений – 58 лет (табл. 1).

Очевидные взаимосвязи между размером и скоростью роста талломов позволяют обосновать продолжительность роста талломов и дают представление о их продолжительности жизни. При линейном росте взаимосвязи между данными параметрами талломов выглядит следующим образом:

$$ПР = \frac{P}{CP}, \text{ где}$$

ПР – продолжительность роста, лет; P – размер таллома, см<sup>2</sup>; CP – скорость роста, см<sup>2</sup>/год.

Чем больше максимальный размер таллома, достигаемый в процессе роста и/или меньше его скорость роста, тем продолжительность роста и соответственно продолжительность жизни больше. И наоборот, чем меньше максимально достигаемый размер таллома и/или больше скорость роста, тем меньше продолжительность роста и продолжительность жизни.

Так, относительно большой продолжительности роста *B. alpina* (58 лет) способствуют низкая скорость роста и большие размеры, достигаемые

талломами. Меньшей продолжительности роста *P. muralis* (25 лет), в данном случае, способствует высокая скорость роста, в то время как у *L. lapicida* (25 лет) при относительно одинаковой скорости роста с предыдущим видом – относительно небольшие размеры талломов.

Внутри одной популяции, у талломов с разной скоростью роста, данные взаимосвязи объясняют различия в достигаемых размерах и продолжительности роста. Проведено прогнозирование максимальных размеров и максимальной продолжительности роста талломов, обладающих разной скоростью роста, таким образом, чтобы значения данных параметров оставались в пределах доверительного интервала возможных значений признаков при вероятности  $P = 95\%$ . Теоретически, при достижении одного из параметров верхнего предела доверительного интервала возможных значений рост большинства талломов должен останавливаться. Линейный рост таллома в данном случае выражен уравнением без свободного члена –  $y = ax$ , где коэффициент  $a$  – это скорость роста таллома (см<sup>2</sup>/год);  $x$  – возраст таллома (лет);  $y$  – размер таллома (см<sup>2</sup>). Коэффициент  $a$  на графиках изменяется с шагом 0.1 в пределах диапазона скорости роста конкретного вида (рис. 7, 8, 9).

С помощью данных моделей выявлено, что медленно растущие талломы, за максимальную продолжительность роста, не успевают достигнуть максимальных размеров, характерных для локальной популяции, в силу недостаточной ско-

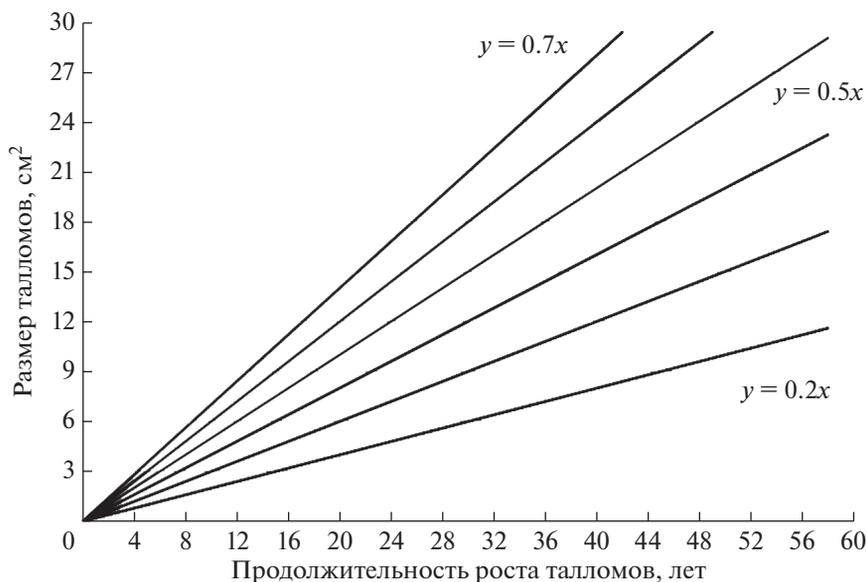


Рис. 7. Прогнозирование размера и возраста талломов *Bellemeria alpina* в зависимости от скорости роста: а – теоретические данные.

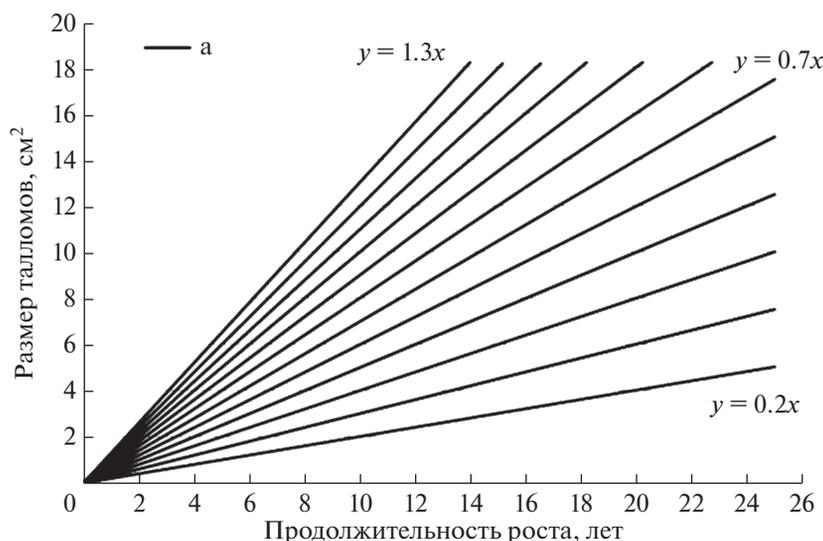


Рис. 8. Прогнозирование размера и возраста талломов *Lecidea lapicida* в зависимости от скорости роста: а – теоретические данные.

рости роста. Талломы, обладающие скоростью роста близкой к средней, могут достигать максимальных размеров и максимальной продолжительности роста, в силу оптимальности скорости роста. Такие талломы могут полностью реализовать потенциал роста, как во времени, так и по размеру. Быстрорастущие талломы значительно быстрее достигают максимальных размеров, поэтому их продолжительность роста и жизни сокращается.

Так, в ряду талломов *B. alpina* со скоростью роста от 0.2 до 0.5 см<sup>2</sup>/год, максимальные размеры

увеличиваются с 5 до 29 см<sup>2</sup>. При скорости роста 0.5 см<sup>2</sup>/год таллом достигает максимальных размеров – 29 см<sup>2</sup> за 58 лет. При увеличении скорости роста 0.6–0.7 см<sup>2</sup>/год рост талломов ограничивается уже достигнутым максимальным размером, вследствие чего, продолжительность роста сокращается с 58 до 42 лет (рис. 7).

В ряду талломов *L. lapicida* обладающих скоростью роста от 0.2 до 0.7 см<sup>2</sup>/год, максимальные размеры увеличиваются с 5 до 18 см<sup>2</sup>. При скорости роста 0.7 см<sup>2</sup>/год за 25 лет происходит достижение

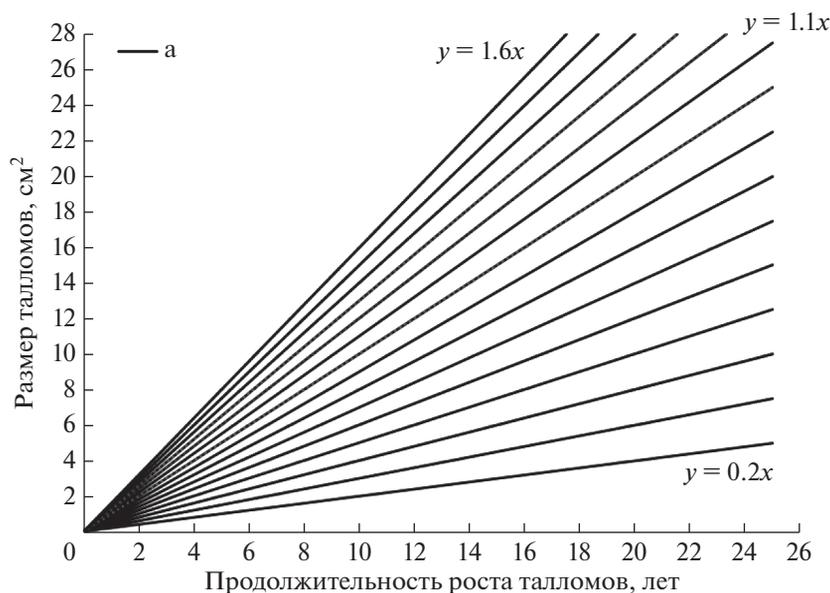


Рис. 9. Прогнозирование размера и возраста талломов *Protoparmeliopsis muralis* в зависимости от скорости роста: а — теоретические данные.

максимального размера —  $18 \text{ см}^2$ . У талломов с более высокой скоростью роста —  $0.8\text{--}1.4 \text{ см}^2/\text{год}$  продолжительность роста сокращается с 25 до 13 лет, в силу указанных выше причин (рис. 8).

Для талломов *P. muralis*, обладающих скоростью роста от  $0.2$  до  $1.1 \text{ см}^2/\text{год}$ , максимальные размеры увеличиваются с 5 до  $28 \text{ см}^2$ . При скорости роста  $1.1 \text{ см}^2/\text{год}$  за 25 лет (прогнозируемая максимальная продолжительность роста) талломы достигают максимального размера —  $28 \text{ см}^2$ . У талломов с более высокой скоростью роста —  $1.2\text{--}1.6 \text{ см}^2/\text{год}$  время роста сокращается с 25 до 17 лет, за счет быстрого достижения талломами максимальных размеров (рис. 9).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В научной литературе сформировалась теория о 3-х фазах роста эпилитных лишайников. Большинство исследований содержат данные о линейной фазе роста талломов, по-видимому, в силу наибольшей продолжительности данной фазы (Armstrong, 1973, 1974; Proctor, 1977; Галанин, Глушкова, 2003). Значительно меньше информации о долинейной фазе роста ювенильных талломов, размером менее  $1 \text{ см}^2$  (Armstrong, 1974; Proctor, 1977) и постлинейной фазе сенильных разрушающихся особей (Hale, 1974).

В качестве показателя в исследованиях роста эпилитных лишайников чаще используется линейная характеристика — диаметр таллома (Armstrong, 1973), как правило, наибольший диаметр таллома, что, по всей видимости, связано с про-

стойкой его измерения в полевых условиях. Часто со временем талломы теряют округлую форму, так как прирост краевой части талломов идет неравномерно, а рост некоторых участков талломов может полностью останавливаться. Поэтому, площадь должна более полно отражать размеры и скорость роста таллома, особенно при многолетних наблюдениях.

В данном исследовании не был проанализирован рост ювенильных талломов (размером менее  $1 \text{ см}^2$ ), что связано с их малым присутствием в синузиях и сложностью фиксирования роста маленьких талломов на субстрате в естественных условиях. По немногочисленным данным литературы скорость роста ювенильных талломов в диаметре увеличивается нелинейно (Armstrong, 1974; Proctor, 1977), талломы в этот период набирают скорость роста. В публикации Проктора (Proctor, 1977) представлены данные роста талломов *Buellia canescens* (Dicks.) De not. У талломов менее  $2.5 \text{ мм}$  отмечается нелинейный рост, у талломов более  $2.5 \text{ мм}$  отмечен линейный рост. Значения скорости роста, соответствующие линейной фазе роста ( $1 \text{ мм}$  в год), появляются при размерах талломов около  $2 \text{ мм}$ . Таллом данного вида фазу нелинейного роста проходит за 5 лет, достигая размера около  $2 \text{ мм}$ , после чего наступает линейная фаза роста. Похожие данные представлены и в публикации Армстронга (Armstrong, 1974) на примере талломов листоватых лишайников *Parmelia conspersa* (Ehrh ex Ach.) Ach. и *P. glabratula ssp. fuliginosa* (Fr. ex Duby.) Laund: переход к линейному росту происходит при диаметре талломов  $2.5 \text{ мм}$  и скорость роста  $1 \text{ мм}$  в год и более. Можно

предполагать, что нелинейная фаза роста проходит относительно быстро. Если перевести размер таллома диаметром ( $d$ ) 2.5 мм в площадь ( $S$ ) округлого таллома

$$S = \pi \frac{d^2}{4},$$

то она составит примерно  $0.05 \text{ см}^2$ , при такой площади таллома можно ожидать переход к линейному росту.

Стоит отметить, что нелинейность роста талломов на графиках также может вызываться, в случае, когда модель роста строится не по каждому таллому в отдельности, а по приростам выборки талломов разных размеров и обладающих разной скоростью роста, что в свою очередь вносит искажение в модель. Наиболее точные модели роста можно строить по каждому таллому в отдельности, но это более трудоемко и требует не один год наблюдений за ростом каждого исследуемого таллома (Armstrong, 1974; Proctor, 1977).

Рост площади талломов исследуемых видов в диапазоне от минимально зафиксированных размеров до максимальных ( $1\text{--}26 \text{ см}^2$ ) происходил линейно. Данные результаты получены на основании 11-летнего периода наблюдений. Старым талломам свойственна фрагментация (разрушение таллома, часто начинающиеся в центральной части), по некоторым данным с этого момента может наступать постлинейная фаза, в которой скорость роста начинает снижаться (Hale, 1974), также существуют сообщения, что скорость роста после начала фрагментации может оставаться на том же уровне (Armstrong, 1974). Учитывая данные настоящего исследования, линейный тренд достаточно хорошо описывает рост площади талломов фактически до максимальных размеров, характерных для исследуемых видов, даже при наличии фрагментации. Вследствие сравнительно небольшой продолжительности жизни исследуемых видов остановка роста может происходить за короткий период, который сложно зафиксировать, а процесс фрагментации продолжится до полного разрушения таллома. По нашим наблюдениям некоторые талломы исследуемых видов после остановки роста могут полностью разрушаться за несколько лет.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Талломы исследуемых видов в диапазоне зафиксированных размеров  $1\text{--}26 \text{ см}^2$  обладают линейным ростом и имеют относительно постоянную скорость роста.

В пределах вероятности  $P = 95\%$ : максимальный размер *V. alpina* составляет  $29.6 \text{ см}^2$ , средняя скорость роста —  $M = 0.48 \text{ см}^2/\text{год}$ , максимальная продолжительность роста — 58 лет; максималь-

ный размер *L. lapicida* —  $18.3 \text{ см}^2$ , средняя скорость роста  $M = 0.74 \text{ см}^2/\text{год}$ , максимальная продолжительность роста — 25 лет; максимальный размер *P. muralis* составляет  $28 \text{ см}^2$ , средняя скорость роста  $M = 0.88 \text{ см}^2/\text{год}$ , максимальная продолжительность роста — 25 лет.

В пределах доверительных интервалов возможных значений изучаемых признаков ( $P = 95\%$ ) спрогнозирована зависимость продолжительности роста и размера таллома от скорости роста. Так медленно растущие талломы, за максимальную продолжительность роста, не успевают достигнуть максимальных размеров, характерных для локальной популяции, в силу недостаточной скорости роста. Талломы, обладающие скоростью роста близкой к средней, могут достигать максимальных размеров и максимальной продолжительности роста, в силу оптимальности скорости роста, то есть полностью реализовать потенциал роста, как во времени, так и по размеру. Быстрорастущие талломы значительно быстрее достигают максимальных размеров, поэтому их продолжительность роста и жизни сокращается.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев М.П., Ахти Т., Войцехович А.А., Гагарина Л.В., Гимельбрант Д.Е., Давыдов Е.А., Конорева Л.А., Кузнецова Е.С., Макрый Т.В., Надеина О.В., Рандлане Т., Сааг А., Степанчикова И.С., Урбанавичюс Г.П. Флора лишайников России. Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. Изд-во: Товарищество науч. изд. КМК, 2013. 532 с.
- Быков Н.И., Давыдов Е.А. Проблемы лихенометрического датирования археологических памятников Алтая. Экология древних и традиционных обществ: материалы науч. конф. Вып. 4. Тюмень: изд-во ИПОС СО РАН, 2011. С. 15–17.
- Викторов С.В. Лишайники как индикаторы литологических и геохимических условий в пустыне // Вестник Московского университета. Сер.: Биология. 1956. № 5. С. 115–119.
- Галанин А.А. Лихенометрический метод в изучении современных геоморфологических процессов на Северо-Востоке России: автореф. дис. канд. геогр. наук. Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 1997. 21 с.
- Галанин А.А., Глушкова О.Ю. Лихенометрия // Вестник РФФИ. 2003. № 3. С. 3–38.
- Галанин А.А. Лихенометрический метод изучения криогенных процессов // Наука и техника в Якутии. 2012. № 1. С. 8–15.
- Голубкова Н.С., Андреев М.П., Котлов Ю.В., Макарова И.И. Определитель лишайников России. Вып. 7. Лецидеевые, Микареевые, Порпидиевые. Н.С. Голубкова (ред) СПб.: Наука, 1998. 166 с.
- Домбровская А.В. Влияние некоторых экологических факторов на распределение и рост кустистых и листоватых лишайников в Хибинах // Ботанический журн. 1963. № 5. С. 742–748.

- Дьякова Г.С., Останин О.В. Лихенометрический метод датирования: возможности и перспективы // География и природопользование Сибири. 2013. № 15. С. 36–44.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск, 2003. 304 с.
- Курбатов А.А., Сони́на А.В. Рост и оценка возраста эпилитного лишайника *Prototermeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy в Южной Карелии // Принципы экологии. 2020. № 1. С. 84–94.
- Мастичкий С.Э., Шитиков В.К. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. Heidelberg – London – Togliatti: Creative Commons Publ., 2014. 401 p.
- Турманина В.И. Пути восстановления природных условий последнего тысячелетия и основные результаты. Ритмы гляциальных процессов. М., МГУ, 1979. С. 24–55.
- Фадеева М.А., Сони́на А.В. Лихенологические исследования онежских петроглифов в связи с оценкой их состояния. Труды Первой российской лихенологической школы. Материалы науч. конф. Петрозаводск, 2000. С. 238–250.
- Фадеева М.А., Сони́на А.В. Скорость роста эпилитных лишайников как показатель деструктивного воздействия лихенобиоты на онежские петроглифы. Актуальные проблемы геоботаники: современные направления исследований в России: методологии, методы и способы обработки материалов. Материалы науч. конф. Петрозаводск, 2001. С. 188–189.
- Andrews J.T., Webber P.J. A lichenometrical study of the northwestern margin of the Barnes Ice Cap. A geomorphological technique // Geogr. Bull. 1964. V. 22. P. 80–104.
- Armstrong R.A. Growth phases in the life of a lichen thallus // New Phytologist. 1974. V. 73. P. 913–918.
- Armstrong R.A. Seasonal growth and growth rate-colony size relationships in six species of saxicolous lichens // New Phytologist. 1973. № 5. P. 1023–1030.
- Beschel R.E. A project to use Lichens as indicators of climate and time. Arctic, Alpine Res, 1957. P. 60.
- Beschel R.E. Dating rock surfaces by lichen growth and its application to glaciology and physiography (lichenometry). Geology of the Arctic. Proc. of the Sci. Conf. University of Toronto Press, 2019. P. 1044–1062.
- Calkin P.E., Ellis J.M. A lichenometric dating curve and its application to Holocene glacier studies in the central Brooks Range, Alaska // Arctic and Alpine Research. 1980. V. 3. P. 245–264.
- Hale M.E. The biology of lichens. London, Edward Arnold Ltd, 1974. 181 p.
- Innes J.L. Lichenometry // Progress in physical geography, 1985. V. 2. P. 187–254.
- Platt R.B., Amsler F.P. A basic method for the immediate study of lichen growth rates and succession // J. Tennessee Academy of Science. 1955. V. 30. P. 177–183.
- Proctor M.C.F. The growth curve of the crustose lichen *Buellia canescens* (Dicks.) de Not // New Phytologist. 1977. V. 3. P. 659–663.
- Purvis O.W., Coppins B.J., Hawksworth D.L., James P.W., More D.M. Lichen Flora of Great Britain and Ireland. Natural History Museum Publications in association with the British Lichen Society, 1992. 710 p.
- Reger R.D., Pewe T.L. Lichenometric dating in the central Alaska Range. The Periglacial Environment. Pewe, T.L. (ed.) Montreal: McGill-Queen's University Press, 1969. P. 223–247.
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala University: Museum of Evolution, 2021. 933 p.

## Growth of Epilithic Lichen under the Conditions of South Karelia

A. A. Kurbatov<sup>1, #</sup> and A. V. Sonina<sup>2, ##</sup>

<sup>1</sup>Scientific Research Institute of Biology, KarRC RAS, st. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

<sup>2</sup>Institute of Biology, Ecology and Agrotechnologies, Petrozavodsk State University, 33 Lenin Ave., Petrozavodsk, 185910 Russia

#e-mail: arkadiy1416@gmail.com

##e-mail: angelella\_sonina@mail.ru

On the territory of the Kivach State Nature Reserve (North-West Russia, the Republic of Karelia) in the supralittoral conditions of the Suna River coast, the growth characteristics of 3 epilithic lichen species – *Bellemeria alpina*, *Lecidea lapicida*, *Prototermeliopsis muralis* – were studied. Data were analyzed over an 11-year follow-up period. For each studied thallus, a growth model was created using regression analysis, which reflects the dependence of the area of the thallus on the year of measurement and makes it possible to estimate the age of the thalli. Data were obtained on the size (cm<sup>2</sup>), growth rate (cm<sup>2</sup>/year), and age (years) of thalli. For these signs, the confidence interval of the means and the confidence interval of possible values were estimated at a probability of  $P = 95\%$ .

**Keywords:** epilithic lichens, growth model, growth rate, thallus size, thallus age