

## Влияние условий местообитания на формирование видового разнообразия лишайников в городских лесах (Петрозаводск, Республика Карелия)

В. Н. Тарасова<sup>1</sup>, М. П. Киркина<sup>2</sup>, С. А. Кутенков<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup>Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Россия

<sup>3</sup>Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

Автор для переписки: В. Н. Тарасова, tarasova1873@gmail.com

**Резюме.** Приведены результаты изучения лишайнофлоры одной из наиболее крупных зеленых зон г. Петрозаводска, расположенной вблизи лыжного центра «Курган». В 11 типах леса заложено и описано 30 пробных площадей, на которых изучено видовое разнообразие лишайников. Всего обнаружено 157 видов, что составляет 50% современного разнообразия Петрозаводского городского округа. В составе выявленной лишайнофлоры два вида являются новыми для Республики Карелия, 24 — для округа, три вида занесены в Красную книгу Республики Карелия, еще три входят в перечень объектов растительного и животного мира, нуждающихся в особом внимании к их природной среде и рекомендованных для биологического надзора. Среди обнаруженных лишайников пять видов являются индикаторами биологически ценных лесов. Полученные результаты свидетельствуют о высокой биологической ценности исследованной территории. Изученная лишайнофлора по-разному представлена в конкретных сообществах лесного массива: число видов на участках площадью 0.06 га варьирует от 8 до 44, то есть вклад видового разнообразия лишайников, обнаруженных на отдельных пробных площадях, в общую лишайнофлору составляет всего 5–28%. Ведущей комплексной характеристикой, определяющей видовой состав лишайников, является разнообразие типов леса, связанное с наличием участков, отличающихся увлажнением и богатством почвы. Другим действующим фактором является давность катастрофического нарушения. Накладываясь друг на друга, они приводят к формированию мозаики сообществ с отличающимся видовым составом лишайников. Дополнительной, относительно независимой в данной выборке характеристикой, является разнообразие субстратов, с увеличением которого число видов возрастает. Выявлена тесная связь между видовым разнообразием лишайников в определенном типе леса и площадью исследования.

**Ключевые слова:** биоразнообразие, встречаемость, давность нарушения, городские леса, кластерный анализ, ординация, площадь исследования, субстратная приуроченность, сукцессии, тайга.

## The influence of habitat conditions on the formation of species diversity of lichens in urban forests (Petrozavodsk, Republic of Karelia)

V. N. Tarasova<sup>1</sup>, M. P. Kirkina<sup>2</sup>, S. A. Kutenkov<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

<sup>2</sup>Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia

<sup>3</sup>Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

Corresponding author: V. N. Tarasova, tarasova1873@gmail.com

**Abstract.** The results of the study of the lichen flora of largest green areas of Petrozavodsk that located near the Kurgan ski center are presented. The territory is covered predominantly by feathermoss spruce forests, which have a typical middle-taiga appearance. In 11 forest types, 30 sample plots were established and described, where the lichen diversity was studied. A total of 157 species was recorded that constitutes 50% of the current diversity of Petrozavodsk. The lichen flora includes two species new to the Republic of Karelia, 24 new to Petrozavodsk, three species listed in the Red Data Book of the Republic of Karelia, and another three species included in the list of plant and animal species requiring special attention to their natural environment and recommended for bio-monitoring. Five lichen species are indicators of biologically valuable forests. The results indicate the high biological value of the studied area. The studied lichen flora is presented differently in specific forest communities: the number of lichen species in plots of 0.06 ha varies from 8 to 44, that is, the contribution of the number of species diversity of lichens found in individual sample plots to total lichen flora is only 5–28%. The leading complex characteristic that defines the species composition of lichens is the diversity of forest types, differing in moisture and soil richness. Another active factor is the age of the catastrophic disturbance. Overlapping each other, they lead to the formation of a mosaic of communities with different species composition of lichens. In addition, relatively independent characteristic in this sample is the diversity of substrates, leading to an increase in the species richness of the communities with an increase in substrate diversity. A close relationship was revealed between the species diversity of lichens in a certain type of forest and the size study area.

**Keywords:** biodiversity, cluster analysis, occurrence, ordination, size area, substrate confinement, successions, taiga, time-after-disturbance, urban forests.

Лишайники являются неотъемлемым компонентом бореальных сообществ, известным высокой чувствительностью к условиям местообитания. Из-за уязвимости к изменениям экологических факторов, связанных как с естественными, так и антропогенными нарушениями, включая различные типы загрязнения, многие виды лишайников являются индикаторами биологически ценных лесов, к которым относятся малонарушенные, старовозрастные, редкие или специфические для региона сообщества (Vyavlenie..., 2009).

Часто лишайники обладают строгой приуроченностью к определенному типу субстрата, поэтому его наличие, количество и состояние являются важными условиями для формирования видового разнообразия этих организмов в отдельных сообществах (Ellis, 2012). С другой стороны, в каждом лесном фитоценозе формируется определенный микроклимат, вследствие трансформации сообществом основных экологических факторов: света, температуры, влажности, ветра (Kitredzh, 1951; Alekseev, 1975; Spur, Barnes, 1984). Имеются данные о влиянии на видовое разнообразие лишайников типа леса, сомкнутости крон, полноты и доли участия различных видов деревьев в древостое (Barkman, 1958; Sömermaa, 1972; Hyvärinen *et al.*, 1992; Bruteig, 1993; и др.). Наконец, давность нарушения — фундаментальная характеристика местообитания лишайников, от которой зависит наличие и качество субстрата, условия местообитания и время, необходимое для развития организмов (Tarasova *et al.*, 2021). Поэтому на формирование лишайноценофлоры в отдельно взятом растительном сообществе решающее влияние оказывает комплекс взаимосвязанных и взаимозависимых условий, таких, как наличие определенных типов субстрата, сочетание экологических факторов, давность нарушения. А в случае постоянно действующего на природные экосистемы антропогенного пресса в этот комплекс включается также и влияние деятельности человека. К наиболее трансформированным антропогенным факторам экосистемам относятся сообщества, развивающиеся в условиях урбанизации (Vyazrov, 2002).

Петрозаводск (61°50'N, 34°20'E) — столица Республики Карелия, промышленный, транспортный и туристический центр Северо-Западного Федерального округа России, расположен на юго-западном берегу Онежского озера. Площадь Петрозаводского городского округа составляет 113 км<sup>2</sup>; население — 235.7 тыс. чел.

В пределах города сохранились относительно крупные фрагменты естественной растительности. Общая площадь лесных внутригородских территорий и массивов, непосредственно примыкающих к застройке и включенных в черту города, составляет около 6 тыс. га (Podgornaya *et al.*, 2013). Среди них еловые леса составляют 41%, сосновые — 31%, березовые — 19%, осиновые — 8%, ольховые — 1% (Platonova, Lantratova, 2009). Влияние загрязнения города на экосистемы этих насаждений зависит от их удаленности от границ жилой и промышленной застройки, основных транспортных магистралей, направления ветров; в среднем, оно оценивается как «слабое». Так, концентрации тяжелых металлов в почве в большинстве зон с естественной растительностью не превышают предельно допустимых концентраций и часто близки к фоновым значениям (Fedorets *et al.*, 2015).

Изученный участок располагается между двумя жилыми микрорайонами «Кукковка» и «Древлянка» и представляет собой лесной массив из сохранившихся естественных сообществ площадью 170 га, который является существенной частью «зеленой зоны» города, а также является местом обитания охраняемых видов (Tarasova *et al.*, 2025). В границах изучения находится три парка, примыкающих друг к другу: «Пригородный», «Архиерейская Дача» и «Студеный Ручей». Объект исследования имеет большое значение для горожан: частично в его пределах расположена республиканская спортивная база «Курган» с пролегающими лыжными трассами, а также места для активного отдыха и занятий спортом.

Территория Петрозаводского городского округа находится на юго-восточной окраине Балтийского щита, на его Карельском блоке, сложенном кристаллическими породами архея и протерозоя (Lukashov, 2003). Коренные породы покрыты чехлом четвертичных отложений, представленных аллювиальными, озерными и болотными осадками. Рельеф местности холмистый, сформирован в результате ледниковой деятельности, перепад высот составляет 55 м (от 90 до 145 м над ур. моря).

Климат умеренно холодный, переходный от морского к континентальному, характеризуется умеренно мягкой зимой и умеренно теплым летом. Среднегодовая температура составляет +3.7 °C, среднемесячная температура января — -8.4 °C, июля — +17.1 °C. В среднем за год выпадает 612 мм осадков (Rasteniya..., 2010).

Почвы — типичные подзолистые, иногда встречаются глеево-подзолистые и ржавоземы. В пойме р. Лососинки преобладают аллювиальные почвы, сформированные на гальке и песке. В местах высокого рекреационного пресса наблюдаются процессы деградации и появление антропогенных типов почв (Medvedeva, Fedorets, 2004).

В районе исследования находится участок водотока реки Лососинки длиной 2.1 км, протекающей примерно посередине зеленой зоны с юга на север. Река мелкая, порожистая, с быстрым течением. На юге участка в Лососинку впадает ручей Студеный — здесь наблюдаются выходы грунтовых вод и заболоченность прилегающих территорий.

На исследованной территории преобладают зеленомошные еловые леса, имеющие типичный среднетаежный облик (Fig. 2). Помимо них встречаются сосняки и вторичные мелколиственные леса (сероольшаники, ивняки и осинники). В их флористическом составе, наряду с аборигенными видами, часто встречаются элементы инвазивной флоры, а также неморальные виды деревьев (*Tilia* sp., *Quercus* sp.) в виде возобновления (Rasteniya..., 2010).

В целом, лесной массив имеет неравномерную степень нарушенности, выражающуюся в типе и давности катастрофического нарушения. Вся его территория в прошлом неоднократно была пройдена рубками (XIX – начало XX вв.), в северной части лесные сообщества сформировались на сельскохозяйственных лугах, которые существовали до середины XX в. Наиболее старые леса, не затронутые повторными рубками с начала XIX в., произрастают на юго-западе массива (Plan..., 2023).

Цель исследования — изучение влияния характеристик местообитания на видовое разнообразие лишайников в одном из крупнейших участков леса в черте г. Петрозаводска.

### Материал и методы

Исследование лишенофлоры выполнено в 2021 и 2023 гг. на основе описания пробных площадей (ПП), местоположение которых было выбрано по космоснимкам и картам лесонасаждений таким образом, чтобы максимально охватить всю площадь, разнообразие биотопов и растительных сообществ (Fig. 1). ПП размером 25 × 25 м (0.06 га) закладывали в различных типах сообществ. Для каждой ПП фиксировали: географическое положение,



Fig. 1. Расположение изученных сообществ (пробных площадей). Цифрами обозначены номера ПП (см. табл. 1) / Location of the studied forest communities (sample plots). Numbers of sample plots are given in Table 1.

географические координаты в системе WGS 84 и высоту над уровнем моря (при помощи GPS/ГЛОНАСС навигатора), тип сообщества, сомкнутость крон (%), сумму площадей поперечных сечений стволов древостоя и валежа ( $\text{м}^2/\text{га}$ ) с учетом породного состава, давность катастрофического нарушения, таксационные параметры древостоя (возраст, высота, диаметр ствола) и доминантные виды напочвенного покрова.

Исходя из того, что изученные сообщества испытывают постоянные нарушения экзогенного характера (загрязнение, рекреация), не оказывающие решающего влияния на естественный ход лесной сукцессии, в данной работе используется термин «катастрофическое нарушение», под которым понимается фактор, запускающий механизмы автогенной сукцессии восстановления леса (Ipatov, Kirikova, 1997). Катастрофическое нарушение может иметь краткосрочный характер (одномоментная сплошная вырубка или пожар) или долгосрочный (эксплуатация луга). Во втором случае оно будет соответствовать моменту прекращения эксплуатации и началу образования древостоя, то есть началу формирования лесного сообщества.

Для определения давности катастрофического нарушения отбирали керны при помощи возрастного бурава в пределах ПП у основания стволов двух-трех самых крупных деревьев. Подсчет возраста деревьев проводили по годовым кольцам древесины в лабораторных условиях с использованием бинокулярного стереоскопического микроскопа (Микромед МС2). Давность катастрофического нарушения определяли по возрасту наиболее старого дерева на ПП. На каждой ПП фиксировали наличие всех типов потенциальных субстратов лишайников, сплошным методом максимально полно выявляли видовое разнообразие лишайников и отбирали образцы видов, требующих камерального определения.

Всего выполнено описание 30 ПП в 11 типах леса: ельники кисличные (всего 4 ПП), ельники хвощово-папоротниковые зеленомошные (2 ПП), ельники черничные зеленомошные (9 ПП); ельники черничные сфагновые (1 ПП), ельники приречные разнотравные (2 ПП), ельники болотно-травяные пойменные и припойменные (2 ПП), ельники болотно-травяные (2 ПП), сосняки черничные зеленомошные (1 ПП), осинники разнотравные (1 ПП), ивняки болотно-травяные (1 ПП), сероольшаники разнотравные пойменные (5 ПП) (Figs. 1, 2).

Основные характеристики изученных сообществ представлены в таблице 1.

Определение видов (всего 1097 образцов) выполнено в лаборатории кафедры ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета с использованием бинокулярного стереоскопического микроскопа (Микромед МС2), микроскопа проходящего света (МИКМЕД-6), ультрафиолетовой камеры (САМАГ UV Cabinet 4) и набора стандартных реактивов (Stepanchikova, Gagarina, 2014). Виды рода *Micarea* были определены в лаборатории лишенологии и бриологии БИН РАН Л. А. Коноровой и С. В. Чесноковым. Названия лишайников приведены в соответствии с последними данными по систематике лишайников и близких к ним грибов (Mitchell *et al.*, 2021; Westberg *et al.*, 2021).

Основными анализируемыми характеристиками являлись количественное (число видов) и качественное (видовые списки) разнообразие лишайников и близких к ним грибов в отдельных сообществах и на разных типах субстрата. К одному типу субстрата относили деревья одного вида (*Picea* sp., *Betula* sp., *Pinus sylvestris* и т. д.), с учетом их состояния (живое/мертвое) и положения (сухостой/валеж). Сильно разложившиеся лежащие деревья и пни, а также камни и почва выделены в отдельные типы субстрата, без дополнительных разделений. Частота встречаемости видов оценена во всей выборке по следующим градациям: очень редко — единичное местонахождение вида; редко — 2–3; эпизодически — 4–6; часто — 7–10; очень часто — 11 и более местонахождений.

Анализ зависимостей числа видов от характеристик местообитания осуществляли на основе однофакторного регрессионного анализа (Ivanter, Korosov, 2003). Оценка сходства видового разнообразия лишайников на разных типах субстрата выполнена в объединенной выборке (30 ПП) на основе использования коэффициента видового сходства Жаккара, максимальное значение которого (1) соответствует полному сходству двух сравниваемых списков видов, минимальное (0) — полному различию. Кластеризация материала была проведена методом гибкой беты (flexible beta) при значении  $\beta = -0.25$ , в качестве меры сходства использован коэффициент Жаккара.

Ординация (градиентный анализ) сообществ проведена методом неметрического многомерного шкалирования (NMS) (Kruskal,

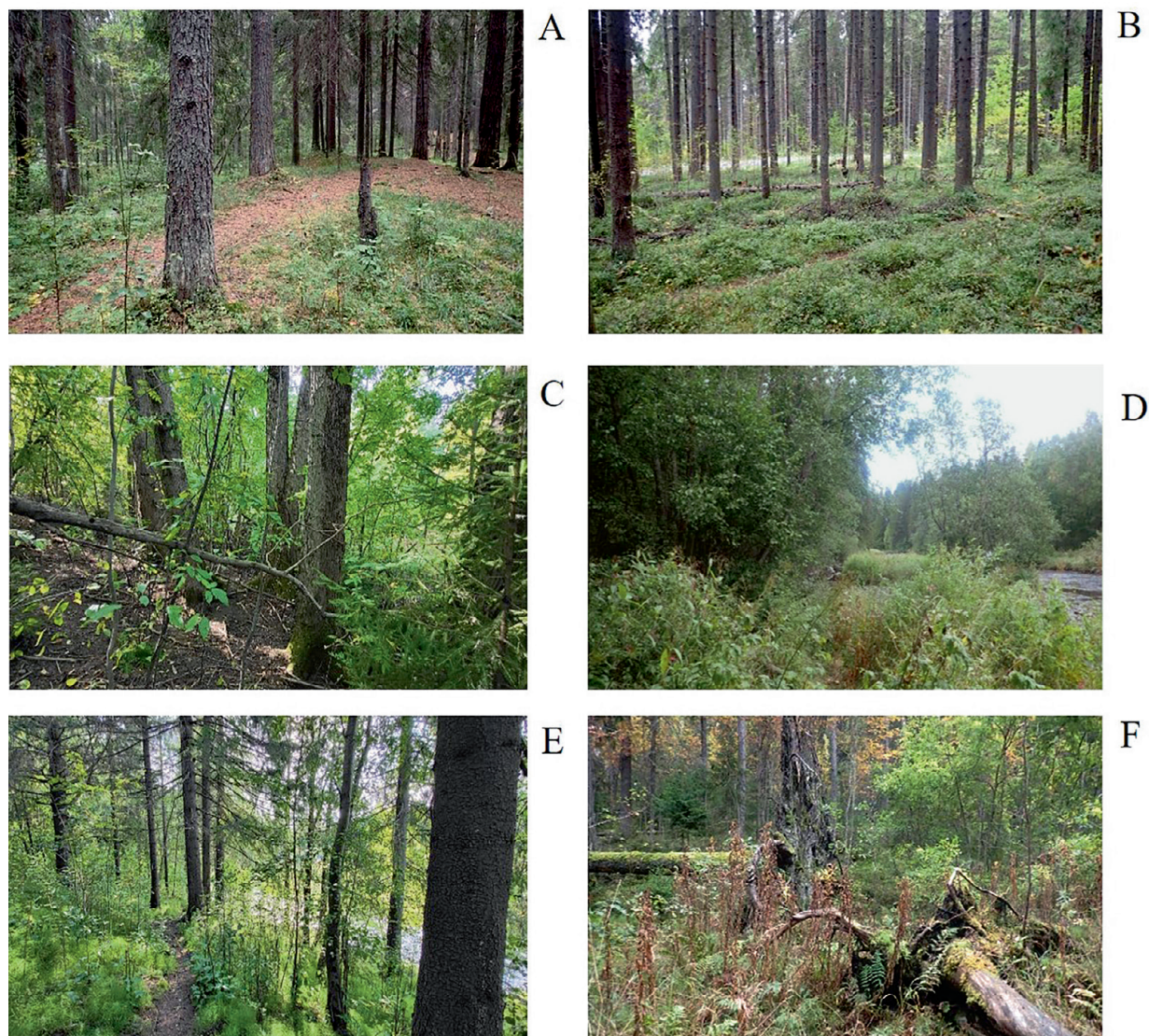


Fig. 2. Изученные сообщества: А – сосняк черничный зеленомошный; В – ельник черничный зеленомошный; С – осинник разнотравный; D – сероольшаник разнотравный пойменный; E – ельник хвощовый зеленомошный; F – ельник болотно-травяной / Studied communities: A – bilberry feathermoss pine forest; B – bilberry feathermoss spruce forest; C – herb-rich aspen forest; D – floodplain herb-rich gray alder woodland; E – horsetail feathermoss spruce forest; F – paludified herb-rich spruce forest.

Wish, 1978) в пакете PC-ORD 6.0 (McCune, Mefford, 2011). Для расчета ординационного пространства использовали порядковые данные о встречаемости лишайников: 0 – вид в сообществе отсутствует, 1 – 1 местонахождение, 2 – 2–5, 3 – > 5 местонахождений, в качестве меры расстояния использован коэффициент Сёренсена-Чекановского. Обоснованность применения данной меры расстояния к порядковым данным показана ранее (Roberts, 1986). Доли общей дисперсии, объясняемые отдельными осями (нагрузки) рассчитывали пост-фактум с использованием коэффициента Сёренсена. Для интерпретации данных использована корреляция Пирсона ( $r$ ) осей ординации с факторами среды.

В обработку были включены следующие показатели: сомкнутость крон древостоя (%); сумма площадей поперечных сечений стволов живых деревьев ( $m^2/га$ ) и отдельно сухостоя, валежа; доли участия в древостое (%) ели и лиственных видов деревьев; давность катастрофического нарушения (лет); число типов субстратов. Кроме того, рассчитана корреляция осей ординации с общим числом видов, а также с числом охраняемых и индикаторных видов лишайников.

### Результаты и обсуждение

На исследованной территории обнаружено 157 видов, в том числе 154 лишайника, два нелихенизированных гриба и один

Table 1

Характеристика изученных лесных сообществ парка «Курган» /  
The main characteristics of studied forest communities of the Kurgan park

№ ПП / no.	Координаты GPS / GPS coordinates	Высота над ур. м., м / Altitude, m a. s. l.	Тип леса / Forest type	Давность ката- строфического нарушения, годы / Time-after- cata- strophic-distur- bance, years	Сомкнутость крон, % / Crown density, %	Сумма сечений стволов деревьев, м <sup>2</sup> /га / Basal area, m <sup>2</sup> /ha		Формула древо- стоя / Tree stand formula	Число видов лишайников, ед. / Number of lichen species, n	
						древостоя / tree stand	сухостоя / standing dead trees			валежа / fallen dead trees
1	61.77017N, 34.34192E	71	Сероольшаник разнотравный пойменный / floodplain herb-rich gray alder woodland	30	95	17	1	3.5	70ОЛ30Ч	30
2	61.77047N, 34.34431E	90	Сероольшаник разнотравный пойменный / floodplain herb-rich gray alder woodland	30	85	12	2.5	3.5	67ОЛ21И12Е	19
3	61.77086N, 34.34567E	93	Осинник разнотравный / herb-rich aspen forest	50	95	19	0	0	73ОС13ОЛ14Ч	39
4	61.76792N, 34.34233E	104	Ельник хвощовый зеленомошный / horsetail feathermoss spruce forest	80	90	19.5	0	0	80Е10ОЛ5Р5И	40
5	61.76668N, 34.34011E	105	Ельник болотно-травяной припойменный / paludified floodplain herb-rich spruce forest	100	70	26	1	1	92Е4ОЛ4Р	26
6	61.76247N, 34.34825E	73	Ельник черничный зеленомошный / bilberry feathermoss spruce forest	80	65	35.5	0	0	99Е1С	29
7	61.76214N, 34.34600E	110	Ельник хвощово-папоротниковый зеленомошный / horsetail-fern feathermoss spruce forest	80	55	31.5	0	0	100Е	35
8	61.76308N, 34.34597E	114	Ельник болотно-травяной / paludified herb-rich spruce forest	90	60	30	0	1.5	95Е3С2ОС	8
9	61.76417N, 34.34344E	120	Ельник черничный зеленомошный / bilberry feathermoss spruce forest	80	60	31.5	0.5	3.5	100Е	24
10	61.76453N, 34.34150E	109	Ельник бруснично-черничный зеленомошный / cowberry-bilberry feathermoss spruce forest	80	60	35	1	2.5	81Е10С9ОС	28
11	61.76311N, 34.34325E	108	Ельник папоротниково-хвощовый приручейный / floodplain fern-horsetail feathermoss spruce forest	90	80	22	2	1	82Е18ОС	28
12	61.76108N, 34.34567E	105	Ельник травяной пойменный / floodplain herb-rich spruce forest	90	40	15	0	0	72Е7ОС7ОЛ7И 7Ч	26
13	61.75975N, 34.34675E	113	Сероольшаник разнотравный пойменный / floodplain herb-rich gray alder woodland	50	85	15	4	0	66ОЛ27И7ОС	44

14	61.76668N, 34.35060E	125	Ельник кисличный / wood sorrel feathermoss spruce forest	80	70	33	1	1	94E 5P 10C	36
15	61.76705N, 34.34827E	123	Ельник черничный зеленомошный / bilberry feathermoss spruce forest	80	85	29	3	0	93E 4P 3И	24
16	61.76892N, 34.34802E	100	Ельник папоротниково-кисличный зеленомошный / fern-wood sorrel feathermoss spruce forest	80	70	27	0	1	94E 4И 2Б	25
17	61.77060N, 34.34452E	82	Сероольшаник разнотравный / пойменный / floodplain herb-rich gray alder forest	50	80	14.5	2	3	62OЛ 28Ч 10И	25
18	61.76758N, 34.34260E	104	Ельник черничный зеленомошный / bilberry feathermoss spruce forest	80	65	20	2	1	100E	27
19	61.76722N, 34.34370E	108	Ельник черничный зеленомошный / bilberry feathermoss spruce forest	80	75	26	3.5	1.5	100E	16
20	61.76617N, 34.34331E	105	Ельник черничный зеленомошный / bilberry feathermoss spruce forest	80	65	34	2	3	100E	19
21	61.76758N, 34.33836E	105	Ельник папоротниково-кисличный зеленомошный / fern-wood sorrel feathermoss spruce forest	80	65	32	0	1	84E 11OC 5C	37
22	61.76164N, 34.34367E	112	Сосняк черничный зеленомошный / bilberry feathermoss pine forest	110	70	28	1	0	50C 46E 4OC	19
23	61.75892N, 34.34578E	116	Сероольшаник разнотравный пойменный / floodplain herb-rich gray alder woodland	50	30	14	0.5	0	100OЛ	18
24	61.76986N, 34.33217E	116	Ельник кисличный / wood sorrel feathermoss spruce forest	120	90	19.5	0	1.5	43E 26P 23И 8OЛ	22
25	61.76781N, 34.32872E	129	Ельник черничный зеленомошный / bilberry feathermoss spruce forest	145	65	24.5	0	1	67E 29C 4P	38
26	61.76447N, 34.32842E	120	Ельник болотно-травяной / paludified herb-rich spruce forest	130	45	18	0	4	75E 19C 6Б	37
27	61.76425N, 34.33308E	104	Ивняк болотно-травяной / paludified herb-rich willow woodland	50	40	11.5	0.5	8	57И 34OЛ 9Б	30
28	61.76167N, 34.33322E	110	Ельник разнотравный приручейный / floodplain herb-rich spruce forest	80	75	22	0.5	3.5	89E 7P 4OЛ	33
29	61.76169N, 34.33461E	111	Ельник черничный зеленомошный / bilberry feathermoss spruce forest	140	80	26.5	3.5	3	87E 13C	37
30	61.76025N, 34.34000E	110	Ельник черничный сфагновый / bilberry peatmoss spruce forest	110	75	21	1	1	71E 24C 5OC	26

Примечание / Note: Названия видов деревьев указаны следующими буквенными обозначениями: Е — ель (*Picea* sp.), Б — береза (*Betula* sp.), ОС — осина (*Populus tremula* L.), И — ива (*Salix* sp.), С — сосна (*Pinus sylvestris* L.), OЛ — ольха серая [*Alnus incana* (L.) Moench], P — рябина (*Sorbus aucuparia* L.), Ч — чермуха (*Padus avium* Mill.) / The following abbreviations are used: E — spruce (*Picea* sp.), B — birch (*Betula* sp.), OS — aspen (*Populus tremula*), И — willow (*Salix* sp.), C — pine (*Pinus sylvestris*), OЛ — gray alder (*Alnus incana*), P — rowan (*Sorbus aucuparia*), Ч — bird cherry (*Padus avium*).

лихенофильный гриб, которые относятся к 21 порядку, 43 семействам и 76 родам. Больше половины лишенофлоры (52%) принадлежит к порядку *Lecanorales* Nannf. — он представлен 11 семействами, 35 родами, 79 видами; 9% относится к порядку *Caliciales* Bessey (14 видов); 5% — к *Peltigerales* Walt. Watson (8). Наиболее крупными семействами являются *Ramalinaceae* C. Agardh и *Parmeliaceae* F. Bercht. et J. Presl (по 20 видов), а также *Lecanoraceae* K rb. (11) и *Cladoniaceae* Zenker (10). К крупнейшим по числу видов относятся роды *Cladonia* P. Browne (10), *Lecanora* Ach. (10), *Micarea* Fr. и *Peltigera* Willd. (по 7 видов), *Chaenotheca* (Th. Fr.) Th. Fr. (6), *Arthonia* Ach. и *Biatora* Ach. (по 5 видов), *Buellia* De Not. и *Scoliciosporum* A. Massal. (по 4 вида).

В составе изученной лишенофлоры два вида были впервые обнаружены на территории Республики Карелия (Kotkova *et al.*, 2024), 24 оказались новыми для территории Петрозаводского городского округа (Tarasova *et al.*, 2025). Согласно нашему исследованию, для лишенофлоры округа в настоящее время известно 414 видов, из которых 79 не подтверждены современными (< 70 лет) находками (Tarasova *et al.*, 2016). Таким образом, на территории общей площадью всего 1.88 га (сумма площадей 30 ПП) обнаружено 38% видового разнообразия лишайников Петрозаводского округа, включая исторические данные, и 50% известного современного разнообразия.

Три вида — *Arthonia vinosa* Leight., *Chaenotheca stemonea* (Ach.) M ll. Arg. и *Psilolechia clavulifera* (Nyl.) Coppins — занесены в Красную книгу Республики Карелия (КК РК), еще три вида — *Calicium denigratum* (Vain.) Tibell, *Chaenotheca brachypoda* (Ach.) Tibell и *Steinia geophana* (Nyl.) Stein — входят в перечень объектов растительного и животного мира, нуждающихся в особом внимании к их природной среде и рекомендованных для биологического надзора (БНДР) (Krasnaya..., 2020). Среди обнаруженных лишайников пять видов [*Arthonia vinosa*, *Buellia arnoldii* Serv t, *Calicium denigratum*, *Chaenotheca brachypoda*, *Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl.] являются индикаторами биологически ценных лесов (БЦЛ) (Vyavlenie..., 2009).

В лишенофлоре преобладают накипные лишайники (71%) — к ним относится 110 видов; кустистых и листоватых значительно меньше — 16% (25 видов) и 13% (22 вида). Высокая доля участия видов с накипными жизненными

формами (не менее 70%) свидетельствует о достаточно полном выявлении видового разнообразия лишайников на определенной территории (Urbanavichus, 2009). Однако необходимо отметить, что такие антропогенные факторы, как атмосферное загрязнение воздуха и рекреация, оказывающие негативное влияние на формирование лишенофлоры, также могут являться причиной снижения доли участия видов листоватых и кустистых жизненных форм в общем разнообразии лишайников изученного лесного массива.

По субстратной приуроченности подавляющее большинство видов — 116 (74%) относится к эпифитной группе; к эпиксильным принадлежат 28 видов (18%), к эпигейным — 11 (7%); к эпибриофитным — два вида (1%). Преобладание эпифитов является характерным явлением для лесных таежных экосистем. Небольшое число видов, произрастающих на почве, с одной стороны, объясняется отсутствием подходящих биотопов (скальных местообитаний, примитивных, слаборазвитых и песчаных почв), а с другой — фактором рекреации в изученных типах сообществ.

Наибольшее число лишайников обнаружено на живых деревьях *Picea* sp. — 60 видов. Как известно, ель отличается наиболее высоким и специфическим разнообразием лишайников (Androsova *et al.*, 2018). Только у основания крупной ели была сделана находка вида *Steinia geophana* (БНДР). Также на данном типе субстрата обнаружены два из четырех местообитания *Chaenotheca stemonea* (КК РК).

В связи с распадом древостоя ели первого поколения и образованием новых структурных компонентов сообщества (сухостоя, валежа и ветровально-вывальных комплексов) появляются новые потенциальные субстраты для развития лишайников. Так, на сухостое ели встречается 46 видов, в том числе *Calicium denigratum* (индикаторный вид БЦЛ). На валежах произрастает 28 видов лишайников, в том числе *Chaenotheca stemonea* и *Psilolechia clavulifera* (КК РК), а также *Chaenotheca brachypoda* (БНДР).

Традиционно на коре лиственных видов деревьев отмечается высокое разнообразие лишайников (Tarasova *et al.*, 2017). Так, на коре *Alnus incana* обнаружено 57 видов, *Sorbus aucuparia* — 56, *Salix caprea* — 46, *Populus tremula* — 43, *Padus avium* — 33 вида. При этом видовой состав лишайников на этих субстратах существенно отличается от разнообразия

лишайников, произрастающих на хвойных породах, — более 50% лишенофлоры района исследования произрастает только на лиственных видах деревьев. Среди них встречается большое число лишайников накипных жизненных форм, относящихся к родам *Buellia*, *Caloplaca* Th. Fr., *Lecanora* и другим, а также листоватых — *Physcia* (Schreb.) Michx., *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr. и др.

Обе находки *Arthonia vinosa* (КК РК), а также *Leptogium saturninum* (индикатор БЦЛ) зарегистрированы на коре живых осин. После гибели дерева лиственных пород продолжают играть существенную роль в поддержании высокого разнообразия лишайников. Так, на сухостое осины и березы сделаны находки *Chaenotheca brachypoda* (БНДР), а на сухостое березы — *Chaenotheca stemonea* (КК РК).

Наименьшее видовое разнообразие лишайников среди изученных видов деревьев зарегистрировано на сосне (22) и березе (19).

Анализ видового сходства с использованием коэффициента Жаккара и кластерного анализа на его основе показал, что видовой состав лишайников, произрастающих на разных типах субстрата, существенно различается. Так, при сравнении любых пар типов субстрата коэффициент Жаккара имеет низкие значения — в пределах от 0 до 0.41. На дендрограмме (Fig. 3) выделяются 5 кластеров субстратов, имеющих максимальное сходство: лиственные породы (*Padus avium*, *Alnus incana*, *Sorbus aucuparia*, *Salix* sp.) (Fig. 3, 1a); *Populus tremula* (живые и валеж) и валеж *Alnus incana*, *Salix* sp. (1b); хвойные породы (живые и сухостойные *Picea* sp. и *Pinus sylvestris*) и близкие к ним живые *Betula* sp. (2a); значительно разложившийся неопределенный вывал и валеж (2b); сборная группа (сухостой различных лиственных пород, вывалы *Picea* sp., почва и камни) (3).

Следствием существенных отличий типов субстрата по видовому составу лишайников является то, что видовое разнообразие в значительной степени будет определяться набором потенциальных субстратов в конкретных лесных фитоценозах.

Анализ встречаемости показал, что находки большей части видов изученной лишенофлоры (88 видов, 56%) зарегистрированы единожды, либо редко (2–3 раза) (Fig. 4). При этом треть всех видов (49) составляет самую крупную группу — группу лишайников с единичными находками. Среди них преобладают лишайники накипной жизненной формы (36 видов, 74%).

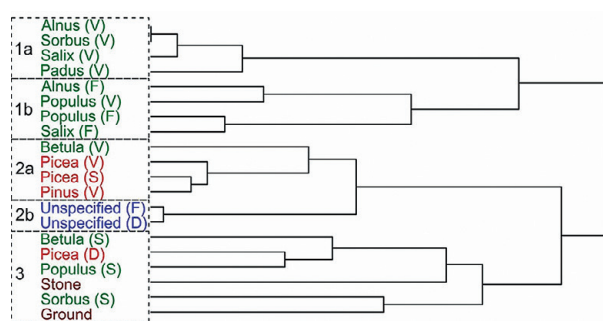


Fig. 3. Результаты кластерного анализа видового состава лишайников на разных типах субстрата.

Типы субстратов: V – живые деревья, S – сухостой, F – валеж, D – вывал. Зеленым отмечены лиственные породы, красным – хвойные породы, синим – порода неопределенна, коричневым – камни и почва / Results of cluster analysis of lichen species composition on different types of substrate. Substrate types: V – living trees, S – stand dead trees, F – fallen dead trees, D – uprooted fallen dead trees. Green – deciduous trees, red – coniferous trees, blue – species undefined, brown – stones and soil.

Многие из них имеют очень мелкие размеры, приурочены к специфическим местообитаниям и действительно встречаются довольно редко, например, *Alyxoria varia* (Pers.) Ertz et Tehler, *Anisomeridium bifforme* (Schaer.) R. C. Harris, виды родов *Arthonia*, *Bacidia* De Not. [включая впервые обнаруженную в Республике Карелия *Bacidina chlorotricula* (Nyl.) Vězda et Poelt], *Calicium* Pers., *Lecanora*, *Lecidea* Ach., *Micarea*, а также *Psilolechia clavulifera*, *Sarcosagium campestre* (Fr.) Poetsch et Schied., *Steinia geophana*, *Strangospora moriformis* (Ach.) Stein, *Toninia populorum* (A. Massal.) Kistenich et al., и др. Однако присутствие в данной группе таких видов, обычно широко распространенных в составе любой европейской таежной лишенофлоры, как *Lepora amara* (Ach.) Hafellner, *Mycobilimbia epixanthoides* (Nyl.) Vitik. et al., *Ochrolechia alboflavescens* (Wulfen) Zahlbr., *Trapeliopsis flexuosa* (Fr.) Coppins et P. James, *T. granulosa* (Hoffm.) Lumbsch, *Xylographa pallens* (Nyl.) Malmgren, *X. vitiligo* (Ach.) J. R. Laundon, *Xylopsora friesii* (Ach.) Bendiksby et Timdal, вызывает большой интерес. Возможно, несмотря на наличие потенциального субстрата, в том числе гниющей древесины, эти виды становятся более редкими в условиях атмосферного загрязнения в городских лесах. Это подтверждается и тем, что такие массовые в тайге виды лишайников листоватых и кустистых жизненных форм, в парке были обнаружены лишь в единичных экземплярах. К ним относятся *Leptogium saturninum*, *Physcia adscendens* H. Olivier, *Ramalina farinacea* (L.) Ach., *R. sinensis* Jatta, *Usnea dasopoga* (Ach.) Nyl.,

*Usnea hirta* (L.) Weber et F. H. Wigg., а также шесть из семи обнаруженных видов рода *Peltigera*. Только четверть всех видов (31) имеют встречаемость «эпизодически» и «часто» и были обнаружены от четырех до 10 раз в изученных сообществах.

К группе видов, имеющих встречаемость «очень часто» (>10 находок), относится всего 28 видов (18%). Эту группу образуют широко распространенные, встречающиеся на большом спектре субстратов в различных типах сообществ, лишайники, такие как *Biatora efflorescens* (Hedl.) Räsänen, *Bryoria fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., виды рода *Cladonia* [*C. bacilliformis* (Nyl.) Glück, *C. cenotea* (Ach.) Schaer., *C. digitata* (L.) Baumg.], *Fuscidea pusilla* Tønsberg, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *H. tubulosa* (Schaer.) Hav., *Tuckermannopsis chlorophylla* (Willd. ex Humb.) Hale, *Parmelia sulcata* Taylor, *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl., *Placynthiella icmalea* (Ach.) Coppins et P. James, *Platismatia glauca* (L.) W. Culb. et C. Culb., *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattson et Lai. Однако среди них встречаются и более высокоспециализированные виды, произрастающие, в основном, на хвойных [*Chaenotheca ferruginea* (Turner et Sm.) Mig., *C. trichialis* (Ach.) Hellb., *Hypocentomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy] или на лиственных [*Arthonia apatetica* (A. Massal.) Th. Fr., *A. mediella* Nyl., *Buellia erubescens* Arnold, *Lecanora chlorotera* Nyl., *L. symmicta* (Ach.) Ach., *Ropalospora viridis* (Tønsberg) Tønsberg, *Stenocybe pullatula* (Ach.) Stein] субстратах.

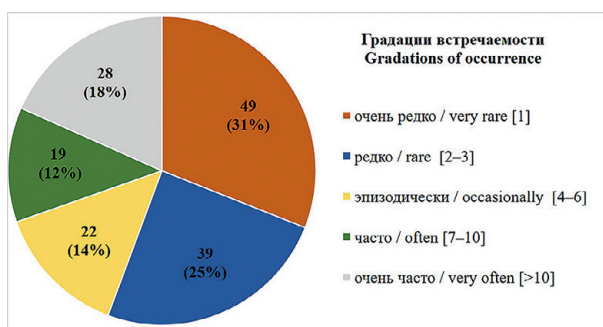


Fig. 4. Число видов лишайников с разной встречаемостью / Number of lichen species with different occurrence.

Полученные данные свидетельствуют о том, что локальная лишайнофлора изученного лесного массива, насчитывающая 157 видов, по-разному представлена на конкретных участках леса размером 0.06 га (ПП), видовая насыщенность которых широко варьирует — от 8 до 44 (табл. 1). Это означает, что вклад видового разнообразия

лишайников, обнаруженных на отдельных ПП, в общую лишайнофлору составляет всего 5–28%. То есть в разных сообществах видовой состав лишайников существенно отличается и обладает определенной специфичностью.

Ординация сообществ методом неметрического многомерного шкалирования (NMS) на основе встречаемости показала, что сообщества одного или нескольких близких типов имеют и большее сходство видового состава лишайников между собой (Fig. 5).

Первая ось ординации с коэффициентом детерминации  $R^2 = 0.54$  представляет собой

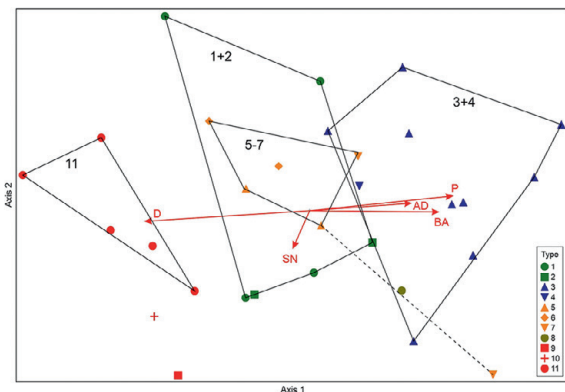


Fig. 5. NMS ординация сообществ по составу лишайнофлоры. Типы леса обозначены значками и соответствующими им цифрами: 1 — ельники кисличные, 2 — ельники хвощово-папоротниковые зеленомошные, 3 — ельники черничные зеленомошные, 4 — ельники черничные сфагновые, 5 — ельники приречейные разнотравные, 6 — ельники болотно-травяные пойменные и припойменные, 7 — ельники болотно-травяные, 8 — сосняки черничные зеленомошные, 9 — осинники разнотравные, 10 — ивняки болотно-травяные, 11 — сероольшяники разнотравные пойменные. Контурами на диаграмме обведены скопления сообществ, принадлежащих к одному или нескольким близким типам. ВА — сумма площадей поперечных сечений живых деревьев, P — доля участия ели в древостое, D — доля участия лиственных видов деревьев в древостое, AD — давность нарушения, SN — число типов субстратов / NMS ordination of communities by lichen flora composition. Forest types are indicated by icons and corresponding numbers: 1 — wood sorrel feathermoss spruce forest, 2 — horsetail-fern feathermoss spruce forest, 3 — bilberry feathermoss spruce forest, 4 — bilberry peatmoss spruce forest, 5 — floodplain herb-rich spruce forest, 6 — paludified floodplain herb-rich spruce forest, 7 — paludified herb-rich spruce forest, 8 — bilberry feathermoss pine forest, 9 — herb-rich aspen forest, 10 — paludified herb-rich willow woodland, 11 — floodplain herb-rich gray alder woodland. The contours in the diagram outline clusters of communities belonging to one or several closely related types. BA — basal area of living trees, P — the proportion of spruce in the stand, D — the proportion of deciduous trees in the stand, AD — the time-after-catastrophic disturbance, SN — the number of substrate types.

выраженный градиент разнообразия лишайников в отдельных сообществах. Распределение сообществ вдоль нее имеет определенные закономерности. В левой части расположены сероольшаники разнотравные пойменные и другие листовенные типы, в центре — ельники травяные и болотно-травяные, в правой — ельники и сосняки черничные зеленомошные и сфагновые. Это указывает на существование отличий типов леса по составу лишеноценофлор. Распределение типов леса вдоль первой оси в значительной степени соответствует градиенту снижения влажности почвы и богатства питания. Однако данные факторы не оценивались в ходе исследований. Из измеренных характеристик наибольшую корреляцию с первой осью ординации имеет доля участия ели в древостое ( $r = 0.73$ ), сумма сечений живых деревьев (0.70) и давность катастрофического нарушения (0.62), отрицательную корреляцию — доля участия листовенных видов деревьев ( $-0.79$ ).

Вторая и третья оси имеют низкие нагрузки ( $R^2 = 0.16$  и  $0.12$ , соответственно). Со второй осью слабо отрицательно коррелирует число типов субстратов ( $r = -0.38$ ), с третьей не выявлено коррелирующих характеристик местообитания среди включенных в это исследование.

Фактором, в значительной степени обеспечивающим фитоценотическое разнообразие лишайников в данном лесном массиве, является давность катастрофического нарушения, определяющая состав древостоя и наличие определенных субстратов (например, коры и древесины листовенных или хвойных видов деревьев). Известно, что в одинаковых лесорастительных условиях в ходе сукцессии леса видовое разнообразие лишайников увеличивается (Tagarova *et al.*, 2019). Однако в данном исследовании число видов не коррелирует значимо с первой осью ординации: сообщества с большим числом видов тяготеют к ее средней части, с меньшим — к краям. Это же подтверждается и прямым сопоставлением числа видов с давностью нарушения (Fig. 6). По-видимому, это объясняется тем, что изученные сообщества произрастают в различных лесорастительных условиях и принадлежат к разным сукцессионным рядам. Особенностью данной выборки является то, что с уменьшением увлажнения и богатства почвы давность катастрофического нарушения увеличивается: наиболее сухие участки пройдены рубками 100–150 лет назад, а более молодые леса сформировались на недавно заброшенных лугах и заливаемых поймах.

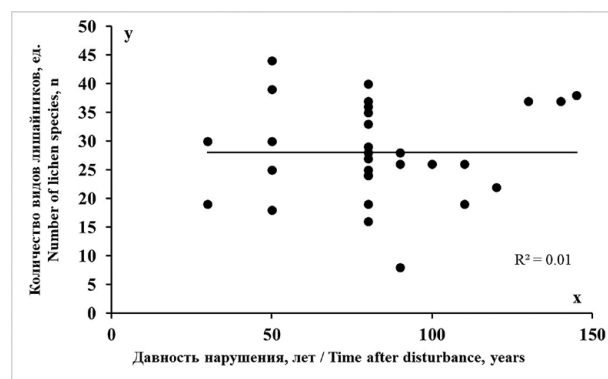


Fig. 6. Число видов лишайников (ось X) в сообществах с разной давностью катастрофического нарушения (ось Y) / Number of lichen species (axis X) in communities with different time-after-catastrophic disturbance (axis Y).

Слабая корреляция числа видов со второй осью ( $r = -0.27$ ) показывает его возможную связь с фактором разнообразия потенциальных типов субстратов в сообществах. Это подтверждается и наличием линейной связи между этими показателями: при увеличении числа субстратов с 1 до 8 видовое разнообразие лишайников возрастает более, чем в 2 раза (Fig. 7). Кроме того, со второй осью коррелирует число видов из списка, рекомендованных для биологического надзора ( $-0.44$ ) и индикаторных видов ( $-0.40$ ).

Таким образом, в условиях городского леса, где отсутствуют старовозрастные участки, ведущей комплексной характеристикой, определяющей видовой состав лишайников, является биотопическое разнообразие, определяющее набор типов леса и наличие определенных типов субстрата в сообществах. Давность катастрофического нарушения, в данной выборке тесно связанная с типами леса, является вторичным фактором. В изученном лесном массиве, в результате деятельности человека, сформировался широкий спектр лесных сообществ, возрастом 30–150 лет, произрастающих в разных лесорастительных условиях, отличающихся степенью увлажнения и богатства почвы, и находящихся на разных стадиях сукцессии леса, которые значительно отличаются по составу лишайников.

Такие характеристики, как давность катастрофического нарушения, тип биотопа и число субстратов, реализуясь в конкретных сообществах, могут как усиливать, так и ослаблять свое действие на видовое разнообразие лишайников. Они комплементарны в том смысле, что при относительно высокой давности нарушения (до 150 лет), на более сухих и бедных

почвах, и при небольшом числе субстратов, число видов в сообществе может быть невысоким, соизмеримым с видовым богатством лишайников в более молодых лесах, и наоборот.

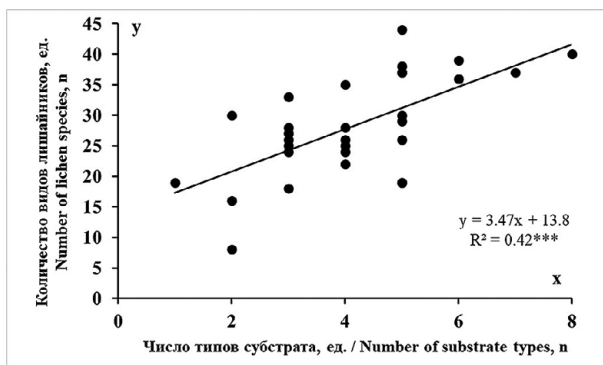


Fig. 7. Зависимость количества видов лишайников от числа типов субстрата в изученных сообществах / Dependence of the number of lichen species on the number of substrates in the studied communities.

В изученных сообществах проявляется тесная связь между выявленным видовым разнообразием лишайников в определенном типе леса и площадью исследования. Так, максимальное общее число видов (103) было обнаружено в ельниках черничных зеленомошных, обследованная площадь которых среди всех изученных типов сообществ максимальна и составляет 0.56 га (9 ПП). Минимальное разнообразие (20–40 видов) зарегистрировано в пределах типов леса, описание которых ограничено всего одной ПП (Fig. 8).

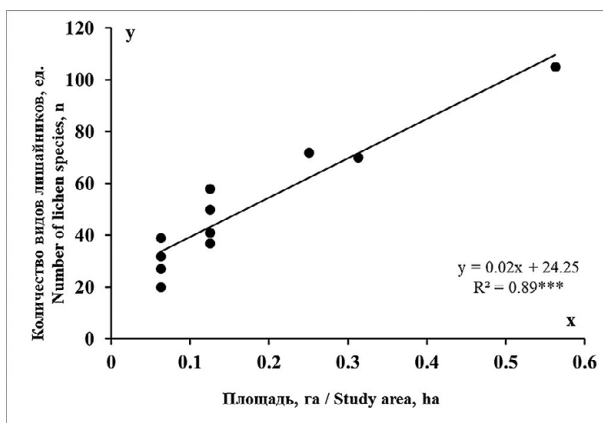


Fig. 8. Зависимость числа видов лишайников, обнаруженных в одном типе леса, от площади исследования (га). Точками показаны 11 изученных типов леса с соответствующей им суммарной площадью исследования / Dependence of the number of lichen species found in one forest type on the study area (ha). The dots represent the 11 forest types studied and their corresponding total study area.

Внутри отдельных типов леса число видов лишайников на ПП существенно варьирует —

иногда более чем в 4 раза, при этом среднее число видов в разных типах леса примерно одинаково. Так, в ельниках черничных зеленомошных число видов изменяется от 16 до 38, в сероольшаниках разнотравных пойменных — от 18 до 44, в ельниках болотно-травяных — от 8 до 37, тогда как средние значения в этих типах составляют 26–27 видов на ПП (табл. 1).

Несмотря на то, что исследованная территория находится в черте крупного города и испытывает антропогенное влияние, ее лишенофлора достаточно разнообразна. В изученных лесных сообществах отмечена половина известного современного видового разнообразия лишайников Петрозаводского городского округа. Нами выявлены новые как для округа, так и для Республики Карелия, а также редкие и индикаторные виды лишайников, что свидетельствует о высокой биологической ценности изученного лесного массива. Видовой состав лишайников в сообществах определяется разнообразием биотопов, давностью катастрофического нарушения и наличием потенциальных субстратов. Общее число видов лишайников, выявленных в одном типе леса, существенно зависит от площади исследования, которая, в свою очередь, определяется общей площадью конкретного фитоценоза в исследованном массиве.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность за определение видов рода *Micarea* Л. А. Коноровой и С. В. Чеснокову, а также анонимным рецензентам за ценные замечания, позволившие значительно улучшить рукопись. Исследования В. Н. Тарасовой выполнены в рамках государственного задания БИН РАН «Растительность Европейской России и Северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации» (№ 121032500047-1). Исследования С. А. Кутенкова выполнены в рамках государственного задания ИБ КарНЦ РАН «Болотные экосистемы в естественных и трансформированных условиях Европейского Севера: разнообразие, динамика, бриофлора и природоохранная ценность» (№ 122031700449-3).

**Вклад авторов.** М. П. Киркина — сбор материала, идентификация полевых сборов, анализ данных, визуализация результатов; С. А. Кутенков — анализ данных, визуализация результатов, картографирование, написание статьи; В. Н. Тарасова — сбор материала, идентификация полевых сборов, анализ данных, написание статьи. Все авторы прочитали и согласны с окончательным представленным вариантом рукописи.

**Конфликт интересов.** Конфликт интересов авторов не заявлен.

### References / Литература

- Alekseev V. A. 1975. *Svetovoi rezhim lesa* [Forest light regime]. Leningrad: 227 p. [Алексеев В. А. 1975. *Световой режим леса*. Л.: 227 с.].
- Androsova V. I., Tarasova V. N., Gorshkov V. V. 2018. Diversity of lichens and allied fungi on Norway spruce (*Picea abies*) in the middle boreal forests of Republic of Karelia (Russia). *Folia Cryptogamica Estonica* 55: 133–149. <https://doi.org/10.12697/fce.2018.55.14>
- Barkman J. J. 1958. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Assen: 628 p.
- Bruteig I. E. 1993. Large-scale survey of the distribution and ecology of common epiphytic lichens on *Pinus sylvestris* in Norway. *Annales botanici Fennici* 30(3): 161–179.
- Byazrov L. G. 2002. *Lishainiki v ekologicheskom monitoringe* [Lichens in ecological monitoring]. Moscow: 336 p. [Бязров Л. Г. 2002. *Лишайники в экологическом мониторинге*. М.: 336 с.].
- Ellis J. C. 2012. Lichen epiphyte diversity: a species, community and trait-based review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14: 131–152. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.10.001>
- Fedorets N. G., Bakhmet O. N., Medvedeva M. V., Ahmetova G. V., Novikov S. G., Tkachenko Yu. N., Solodovnikov A. N. 2015. *Tyazhelye metally v pochvakh Karelii* [Heavy metals in soils of Karelia]. Petrozavodsk: 222 p. [Федоретц Н. Г., Бахмет О. Н., Медведева М. В., Ахметова Г. В., Новиков С. Г., Ткаченко Ю. Н., Солодовников А. Н. 2015. *Тяжелые металлы в почвах Карелии*. Петрозаводск: 222 с.].
- Huvärinen M., Halonen P., Kauppi M. 1992. Influence of stand age and structure on the epiphytic lichen vegetation in the middle-boreal forests of Finland. *The Lichenologist* 24(2): 165–180. <https://doi.org/10.1017/S0024282900500073>
- Ipatov V. S., Kirikova L. A. 1997. *Fitocenologiya* [Phytocenology]. St. Petersburg: 316 p. [Ипатов В. С., Кирикова Л. А. 1997. *Фитоценология*. СПб: 316 с.].
- Ivanter E. V., Korosov A. V. 2003. *Vvedenie v kolichestvennyu biologiyu* [Introduction to quantitative biology]. Petrozavodsk: 304 p. [Ивантер Э. В., Коросов А. В. 2003. *Введение в количественную биологию*. Петрозаводск: 304 с.].
- Kitredzh D. 1951. *Vliyanie lesa na klimat, pochvu i vodnyi rezhim* [Influence of forest on climate, soil, hydrology]. Moscow: 456 p. [Китредж Д. 1951. *Влияние леса на климат, почвы и водный режим*. М.: 456 с.].
- Kotkova V. M., Afonina O. M., Alverdiyeva S. M., Anisimova O. V., Bragin A. V., Cherenkova N. N., Davydov E. A., Dongak D. A.-S., Doroshina G. Ya., Efreimov A. N., et al. 2024. New cryptogamic records. 13. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 58(1): R1–R45. [Коткова В. М., Афонина О. М., Алвердиева С. М., Анисимова О. В., Брагин А. В., Черенкова Н. Н., Давыдов Е. А., Донгак Д. А.-С., Дорошина Г. Я., Ефремов А. Н. и др. 2024. Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. 13. *Новости систематики низших растений* 58(1): R1–R45]. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2024.58.1.R1>
- Krasnaya kniga Respubliki Kareliya* [Red Data Book of the Republic of Karelia]. 2020. Belgorod: 448 p. [Красная книга Республики Карелия. 2020. Белгород: 448 с.].
- Kruskal J. B., Wish M. 1978. Multidimensional scaling. *Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences*: 07–011. <https://doi.org/10.4135/9781412985130>
- Lukashov A. D. 2003. Geomorphological conditions. *Raznoobrazie bioty Karelii: usloviya formirovaniya, soobshchestva, vidy* [Biotic diversity of Karelia: conditions of formation, communities and species]. Petrozavodsk: 13–19. [Лукашов А. Д. 2003. Геоморфологические условия. *Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды*. Петрозаводск: 13–19].
- McCune B., Mefford M. J. 2011. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.0*. MjM Software, Glenden Beach, Oregon.
- Medvedeva M. V., Fedorets N. G. 2004. The study of soils' conditions on the urbanized territory. *Ekologicheskie sistemy i pribory* 7: 5–8. [Медведева М. В., Федоретц Н. Г. 2004. Комплексная оценка состояния почв, находящихся в условиях урбанизации. *Экологические системы и приборы* 7: 5–8].
- Mitchell J. K., Garrido-Benavent I., Quijada L., Pfister D. H. 2021. Sareomycetes: more diverse than meets the eye. *IMA Fungus* 12(1): 6. <https://doi.org/10.1186/s43008-021-00056-0>
- Plan drovosekam Aleksandrovskego zavoda na 1842 god* [Plan for the woodcutters of the Alexandrovsky plant for 1842]. [http://www.etomesto.ru/map-kareliya\\_petrozavodsk-okrest-1842/](http://www.etomesto.ru/map-kareliya_petrozavodsk-okrest-1842/) (Date of access: 26 XI 2023). [План дровосекам Александровского завода на 1842 год. [http://www.etomesto.ru/map-kareliya\\_petrozavodsk-okrest-1842/](http://www.etomesto.ru/map-kareliya_petrozavodsk-okrest-1842/) (Дата обращения: 26 XI 2023)].
- Platonova E. A., Lantratova A. S. 2009. Formation of vegetation cover in the vicinity of Petrozavodsk. *Lesovedenie* 5: 24–33 [Платонова Е. А., Лантратова А. С. 2009. Формирование растительного покрова окрестностей Петрозаводска. *Лесоведение* 5: 24–33].
- Podgornaya M. N., Tarasova V. N., Markovskaya N. V., Markovskaya E. F. 2013. Valuable forest territories of Petrozavodsk municipal district. *Principy ekologii* 1: 51–60. [Подгорная М. Н., Тарасова В. Н., Марковская Н. В., Марковская Е. Ф. 2013. Ценные лесные территории Петрозаводского городского округа. *Принципы экологии* 1: 51–60]. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2013.2041>
- Rasteniya i lishainiki goroda Petrozavodska (annotirovannyye spiski vidov): uchebnoe posobie* [The plants and lichens of the city of Petrozavodsk (annotated lists of species): study book]. 2010. Petrozavodsk: 208 p. [*Растения и лишайники города Петрозаводска (аннотированные списки видов): учебное пособие*. 2010. Петрозаводск: 208 с.].
- Roberts D. W. 1986. Ordination on the basis of fuzzy set theory. *Vegetatio* 66: 123–131. <https://doi.org/10.1007/BF00039905>
- Sõmermaa A. 1972. *Ecology of epiphytic lichens in main Estonian forest types*. Tartu: 117 p.
- Spurr S. G., Barnes V. B. 1984. *Lesnaya ekologiya* [Forest ecology]. Moscow: 749 p. [Спурр С. Г., Барнес В. Б. 1984. *Лесная экология*. М.: 479 с.].
- Stepanchikova I. S., Gagarina L. V. 2014. Collection, identification and storage of lichenological collections. *Flora lishaynikov Rossii. Biologiya, ekologiya, raznoobrazniye, rasprostraneniye i metody izucheniya lishaynikov* [The lichen flora of Russia. Biology, ecology, diversity, distribution, and methods to study lichens]. Moscow;

- St. Petersburg: 204–219. [Степанчикова И. С., Гагарина Л. В. 2014. Сбор, определение и хранение лихенологических коллекций. *Флора лишайников России. Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников*. М.; СПб.: 204–219].
- Tarasova V. N., Androsova V. I., Gorshkov V. V., Ignatenko R. V., Bakka I. Yu., Obabko R. P. 2021. Study of lichen recovery after catastrophic disturbances in boreal forests: methodological aspects and evaluated characteristics. *Theoretical and Applied Ecology* 1: 112–118. [Тарасова В. Н., Андросова В. И., Горшков В. В., Игнатенко Р. В., Баккал И. Ю., Обабко Р. П. 2021. Изучение восстановления лишайникового покрова после катастрофических нарушений в бореальных лесах: методические аспекты и исследуемые характеристики. *Теоретическая и прикладная экология* 1: 112–118]. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2021-1-112-118>
- Tarasova V. N., Kirkina M. P., Konoreva L. A., Chesnokov S. V. 2025. Diversity of lichens in forest communities of the Petrozavodsk city green zone. *Transactions of the Karelian Research Centre RAS* 1: 61–72. [Тарасова В. Н., Киркина М. П., Конорева Л. А., Чесноков С. В. 2025. К разнообразию лишайников в лесных сообществах зеленой зоны г. Петрозаводска. *Труды Карельского научного центра РАН* 1: 61–72]. <https://doi.org/10.17076/bg1981>
- Tarasova V. N., Obabko R. P., Himelbrant D. E., Boychuk M. A., Stepanchikova I. S., Borovichev E. A. 2017. Diversity and distribution of epiphytic lichens and bryophytes on aspen (*Populus tremula*) in the middle boreal forests of Karelia Republic (Russia). *Folia Cryptogamica Estonica* 54: 125–142. <https://doi.org/10.12697/fce.2017.54.16>
- Tarasova V. N., Sonina A. V., Androsova V. I. 2016. Database “Lichens of the city of Petrozavodsk” (certificate of database registration № 2016620538 from 02.03.2016). [Тарасова В. Н., Сониная А. В., Андросова В. И. 2016. База данных «Лишайники г. Петрозаводска» (Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2016620538 от 02.03.2016)].
- Urbanavichus G. P. 2009. The lichen coefficient and its meaning in regional lichen flora studies. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 43: 246–260. [Урбанавичюс Г. П. 2009. Лишайниковый коэффициент и его значение в региональных лихенофлористических исследованиях. *Новости систематики низших растений* 43: 246–260]. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2009.43.246>
- Vyyavlenie i obsledovanie biologicheskii tsennykh lesov na Severo-Zapade Evropeiskoi chasti Rossii. T. 2. Posobie po opredeleniyu vidov, ispol'zuemykh pri obsledovanii na urovne vydelov* [Survey of biologically valuable forests in North-Western European Russia. Vol. 2. Identification manual of species to be used during survey at stand level]. 2009. St. Petersburg: 258 p. [Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Том 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов. 2009. СПб.: 258 с.].
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. *Santesson's checklist of Fennoscandian lichen-forming and lichenicolous fungi*. Uppsala: 933 p.