

**POPULATION DEMOGRAPHY OF RARE SEDGES (*ERIOPHORUM GRACILE* AND *CAREX LIVIDA*) NORTH OF THE ARCTIC CIRCLE IN MURMANSK REGION AND CLIMATE CHANGE IMPACTS**

**I. Blinova**

*Polar-Alpine Botanical Garden-Institute – Subdivision of the Federal Research Centre “Kola Science Centre of Russian Academy of Science”*

[ilbli@yahoo.com](mailto:ilbli@yahoo.com)

**Citation:** Blinova I. 2022. Population demography of rare sedges (*Eriophorum gracile* and *Carex livida*) north of the Arctic Circle in Murmansk Region and climate change impacts // Environmental dynamics and global climate change. V.13. N. 4. P. 202–214.

**DOI:** [10.18822/edgcc134238](https://doi.org/10.18822/edgcc134238)

Климатические изменения за Полярным Кругом привели к повышению годовой температуры воздуха, увеличению сумм минимальных температур в безморозный период и удлинению вегетационного периода. В заболоченных экосистемах наиболее сильным фактором, способным существенно изменить растительный покров, является гидрологический режим. Виды растений, зависящие от уровня грунтовых вод, попадают в первую группу риска исчезновения. В 2014-2016 гг. изучена пространственная организация популяций двух редких видов осоковых (*Eriophorum gracile* и *Carex livida*) на локально встречающихся в Мурманской области богатых минеротрофных травяных болотах. Для этих видов характерно очень низкое (0.2% для *E. gracile*) и низкое (3.1% для *C. livida*) проективное покрытие в пределах относительно крупного болота. Пространственное размещение популяций *E. gracile* в пределах болота происходит на очень маленькой площади (40 м<sup>2</sup>), тогда как *C. livida* занимает относительно репрезентативные покрытия (633 м<sup>2</sup>). *E. gracile* формирует маленькие фрагменты популяции (в среднем 8 м<sup>2</sup>) в разных частях болота со средней удаленностью 70 м. Среднее число генеративных побегов на фрагмент составляет 9-10. Фрагменты популяций *C. livida* – намного крупнее и составляют в среднем 211 м<sup>2</sup> при средней удаленности соседних фрагментов 30 м. Среднее число генеративных побегов на фрагмент достигает примерно 2.5 тысяч счетных единиц. Пространственная структура популяции *E. gracile* соответствует изолированно-фрагментарной раздельно-кластерной, у *C. livida* – изолированно-фрагментарной сплошной. У *E. gracile* отмечены высокие флуктуации численности всей популяции и отдельных фрагментов в разные годы, которые отчасти связаны с температурой воздуха в вегетационный период. Современные климатические сдвиги могут привести к исчезновению *E. gracile* из состава богатых минеротрофных болот, тогда как для *C. livida* такая угроза отсутствует. Обоим видам необходима охрана региональных популяций. Для изучения онтогенеза особей и механизмов внутриклоновой регуляции у этих видов возможно использовать интродукционный потенциал.

**Ключевые слова:** *Eriophorum gracile*, *Carex livida*, Cyperaceae, редкие виды растений, пространственная структура популяции, популяционный мониторинг, Фенноскандия.

**Key words:** *Eriophorum gracile*, *Carex livida*, Cyperaceae, rare plant species, spatial population structure, population monitoring, Fennoscandia.

**SUMMARY**

Climatic changes in Fennoscandia resulted in an increased annual temperature, minimum sum temperatures in non-frost period and a longer growing season [Karlsen et al., 2009; Blinova and Chmielewski, 2015; Marshall et al., 2016; Rantanen et al., 2022]. Hydrological changes in wetlands are predicted [Kreplin et al., 2021], wherein the most crucial changes for vegetation cover are expected from water-level drawdown [Gage and Cooper, 2006; Mäkiranta et al., 2018; Salimi et al., 2021].

Species of Cyperaceae are little studied on the population level globally. Also in Murmansk Region, species from this family were not included in long-term population studies of rare plant species whereas other representatives from 21 families were put in [Blinova, 2009]. Experimental works with sedges is often neglected because of taxonomic difficulties and a lack of methods for study populations of this group [Kitamura et al., 2016; Sosnovska and Danylyk, 2017]. Such difficulties became obvious while the IUCN-red data book testing. Of rare sedges studied in this paper

*Eriophorum gracile* is included in the regional Red data book and *Carex livida* is in the Appendix of this book in the group “Need of monitoring” [Krasnaya..., 2014].

The Murmansk Region (66–70° N), located in the north-eastern corner of Russian Fennoscandia, is a part of the Atlantic-Arctic zone of temperate belt with a rather mild climate. The region is very heterogeneous. Two latitudinal vegetation zones can be distinguished: tundra and taiga. So, many boreal plant species reach here their northern limit of distribution. Our field work has been conducted in the center part of the region in a recently found rich fen [Blinova and Petrovskij, 2014]. Both study species (*Eriophorum gracile* и *Carex livida*) have circumpolar distribution in wetlands of northern hemisphere [Hulten and Fries, 1986], and they are at the northern range in Murmansk Region [Kuzeneva, 1954; Chernov, 1954]. They are polycarpic perennials. An annual shoot has been selected as a counting unit (Fig. 1). In *E. gracile* only the number of generative shoots has been counted in the field. For non-destructive purposes, from herbarium data, the ratio between generative and vegetative shoots was defined as 1:1. The total population size for this species has been estimated from this ratio. In population of *C. livida*, the direct counting in the field has been done on 3–5 small plots (0.25\*0.25 m<sup>2</sup>). Lately this value has been recalculated according to the area of population subset. Clusters and subsets (Fig. 2–3) have been distinguished in population structure according to suggested aggregation patterns of spatial structure in local plant populations [Blinova, 2018]. Marked population subsets have been monitored several times in the growing period in 2014–2016 years. In the field the boundaries and areas of rich fen and populations (including subsets) have been estimated with the help of GPS navigation device Garmin Dakota 20, in the lab all data are further processed using Garmin Software BaseCamp 4.2.5. Nomenclature for vascular plants is given according to S.K. Czerepanov [1995], for mosses after M.S. Ignatov and O.M. Afonina [1992].

Our results show that extremely low (0.2% for *Eriophorum gracile*) and relatively low (3.1% для *Carex livida*) population cover is characteristic for a large long-term monitored fen ((Table 1). Spatial aggregation of *E. gracile* population is structured on very small area (40 m<sup>2</sup>) whereas *C. livida* is established on relatively representative area (633 m<sup>2</sup>). *E. gracile* develops small population subsets (8 m<sup>2</sup> on average) at a distance to next about 70 m in different parts of rich fen (Table 2). Each such subset contains 9–10 mature individuals on average. *C. livida* has larger subsets (211 m<sup>2</sup> on average) at 30 m away from the neighbor. The size of each subset makes c. 2500 generative shoots. The spatial population pattern of *E. gracile* shows isolated subsets with single clusters, whereas of *C. livida* represents isolated subsets with merged clusters. High fluctuations of population size and its subsets are revealed in *E. gracile* from year to year (Fig. 5–6). The number of generative shoots and air temperature in the growing season (June–September) of the current year establish negative relationship (Table 3). However, not only climatic impacts influence population size. These fluctuations varied in population subsets in the same year and were even asynchronous. It implies that it could be a high cost of reproduction in population of *E. gracile*. A similar population dynamics have been revealed in population of *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) [Blinova and Uotila, 2012].

This study in one of the northernmost populations of *Eriophorum gracile* confirms other data from different parts of its distribution area that populations of this species are very fragmented and show high fluctuations in the number of generative shoots [Barr 1996; Käsermann and Moser, 1999; Dickenmann and Keel, 2004; Decker et al., 2006; Chatters and Sanderson, 2014]. An analysis of spatial structure of populations has been pointed out that anemochory of *E. gracile* could be a bottleneck for the population fitness in rich fens conditions, whereas baro- and hydrochory of *C. livida* promotes further seed germination and survival. Moreover, reported low seed viability in *E. gracile* [Barr, 1996; Anleitung..., 2019], could block recruitment in new sites. Additionally, current climate-changed impacts could cause an extirpation of *E. gracile* from floristic composition of rich fens, whereas such a threat is minimal for *C. livida*. Both species need regional protection of their populations. An introduction into culture is essential for further ontogenetic studies and trigger examination of clonal division of labor. The presented work gives methods for collecting the data set in populations of difficult groups like sedges and grasses to estimate their status of rarity by the IUCN-testing.

## ВВЕДЕНИЕ

Глобальное изменение климата затронуло Фенноскандию: повысилась годовая температура воздуха, минимальные температуры в безморозный период, а также увеличился вегетационный период [Karlsen et al., 2009; Blinova and Chmielewski, 2015; Marshall et al., 2016; Rantanen et al., 2022]. В отношении осадков тренды плохо выражены [Aalto et al., 2016; Kivinen et al., 2017], однако изменение гидрологического режима заболоченных территорий прогнозируемо [Kreplin et al., 2021], и именно спад грунтовых вод может модифицировать продуктивность и состав сообществ бореальных болот [Mäkiranta et al., 2018]. На международной конференции “Remote sensing of vegetation at high latitudes in response to climate change and other disturbances” (2021) нами была подчеркнута необходимость многолетних наблюдений за площадью покрытия небольших обводненных понижений (мочажин) и жизненностью популяций редких видов растений на богатых минеротрофных болотах за Полярным Кругом.

Состояние растительного покрова заболоченных территорий тесно связано с этими процессами [Gage and Cooper, 2006; Mäkiranta et al., 2018; Salimi et al., 2021]. Причем сложность оценки

происходящих экосистемных событий вызвана не только недостатком экспериментальных работ [Beier et al., 2012], но часто и полным отсутствием фактических данных по численности компонентов экосистем. Ранее в Мурманской области подробно изучали популяционную биологию представителей редких видов растений из 21 семейства [Блинова, 2009], но осоковые не рассматривались. Семейство осоковых в целом плохо изучено на популяционном уровне, а с редкими видами фактически начали работать после того, как для государственных программ, Красных книг и другого рода учетов потребовались подробные данные по их состоянию в регионах. Для многих видов этой систематической группы отсутствует информация по пространственной организации популяций, и изредка представлены данные по численности [Kitamura et al., 2016; Sosnovska and Danylyk, 2017].

Виды осоковых, выбранные для изучения в данной работе, могут быть связаны с реликтовыми сообществами позднего послеледникового времени [Conaghan and Sheehy Skeffington, 2009; Hájek et al., 2011]. Поэтому оценка их статуса в период климатических изменений особенно актуальна. *Eriophorum gracile* имеет очень локальное распространение в Европе, и на границе ареала особенно редок; был включен в Красную книгу Восточной Фенноскандии [Red ..., 1998], в настоящее время – в Красном списке сосудистых растений Европы [Bilz et al., 2011]. В России вид занесен во многие региональные Красные книги, в том числе в Мурманской [Красная ..., 2014]. *Carex livida* находится в «Перечне объектов животного и растительного мира Мурманской области, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде Мурманской области» [Красная ..., 2014] и ранее в Красных книгах РСФСР [Красная ..., 1988] и Фенноскандии [Red ..., 1998].

Цель данной работы – изучить пространственную структуру и оценить численность популяций *Eriophorum gracile* и *Carex livida* на богатом минеротрофном травяном болоте в центральной части Мурманской области, а также представить прогноз их дальнейшего существования при современных изменениях климата.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Мурманская обл. (66–70° с.ш.) находится в атлантико-арктической климатической зоне умеренного пояса [Яковлев, 1961]. Большая часть ее территории расположена севернее Полярного круга. Наши работы проведены в бассейне р. Нивостровская на участке ее среднего течения, между восточно-юго-восточными окрестностями г. Апатиты и северо-западными склонами г. Долгомитовая [Блинова и Петровский, 2014]. Популяции осоковых изучали на пушицево-пухоносово-осоковом болоте (moch\_fen1), которое относится к минеротрофным низинным болотам.

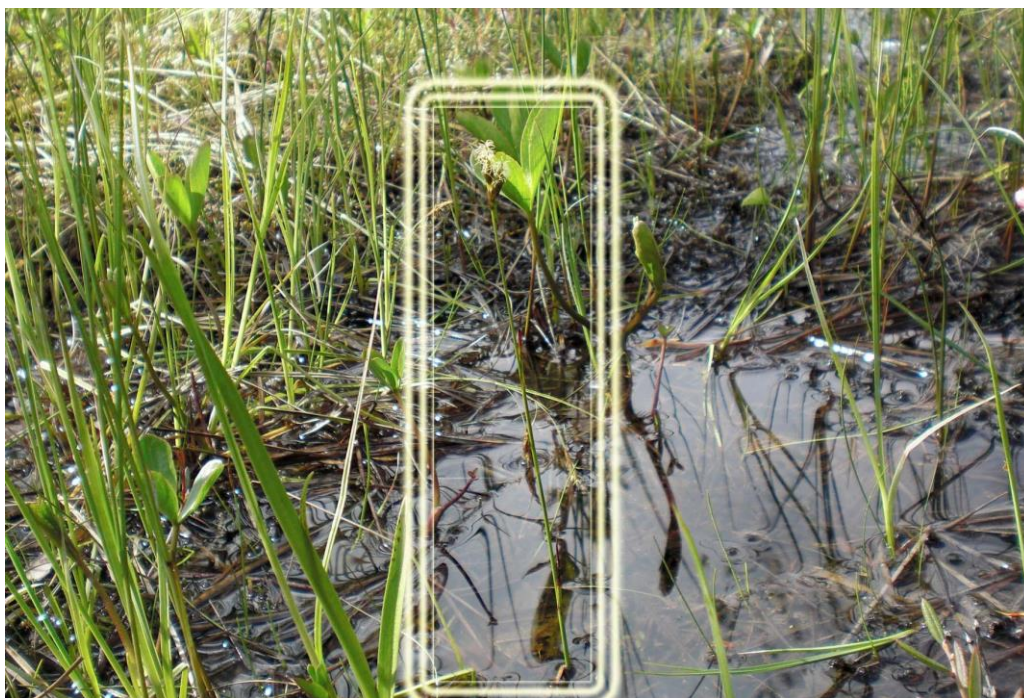
Болотный массив окружен лесной растительностью с участием сосны, ели и березы с можжевельником в кустарниковом ярусе. Мозаичный покров болота представлен участками с доминированием трав (*Menyanthes trifoliata*, *Triglochin maritima*, *Baeothryon alpinum*, *Eriophorum latifolium*, *Pedicularis palustris*, *Carex lasiocarpa*, *Sanguisorba officinalis*). Популяции редких видов растений (*Dactylorhiza incarnata*, *Schoenus ferrugineus*, *Carex hostiana*, *Hammarbya paludosa*, *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Eriophorum gracile*) встречаются спорадически. Моховой покров в пределах всего болота хорошо развит. В приствольных кругах доминируют *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium splendens*, *Straminergon stramineum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, на кочках *Sphagnum warnstorffii*, *Tomenthypnum nitens*, в понижениях *Limprichtia revolvens*, *L. cossonii*, *Campylium protensum*, *C. stellatum*, *Scorpidium scorpioides*. Всего отмечено 149 видов растений.

В центральной части пушицево-пухоносово-осокового болота расположено два небольших озера и ряд мелких линейных топких понижений, примыкающих к ним. В одном из озер присутствуют *Menyanthes trifoliata*, *Utricularia intermedia*, бордюры составляют *Carex livida*, *C. limosa*, *C. paupercula*, *Andromeda polifolia*, мхи *Limprichtia revolvens*, *Scorpidium scorpioides*, а также на небольшом участке *Hammarbya paludosa*. В нескольких небольших заливаемых мочажинах отмечен *Eriophorum gracile*. В другом озере, более глубоком и с приподнятой береговой линией, доминирует *Carex lasiocarpa*. На восточной периферии болота на небольшом топком участке встречаются *Hammarbya paludosa*, *Eriophorum gracile*, в менее обводненной части *Dactylorhiza incarnata*, и ближе к лесной части *Listera ovata*.

Оба вида осоковых (*Eriophorum gracile* и *Carex livida*), выбранные в качестве объектов исследования, – циркумбореальные виды, занимающие обширный ареал в заболоченных местообитаниях холодных и умеренных областях северного полушария [Hulten and Fries, 1986]. В Мурманской области эти виды достигают северного предела в своем распространении [Кузенева, 1954; Чернов, 1954]. Их жизненные формы – схожи. Это – многолетние поликарпические травы,

имеющие длинные ползучие корневища и нарастающие симподиально; склонны к образованию клонов.

Фитоценотической счетной единицей был выбран побег (рис. 1). Как было предложено ранее для изучения популяций редких видов растений [Blinova, 2016], выделяли два иерархических уровня в пространственной структуре популяций: 1-й уровень – агрегация особей в *кластеры*, 2-й уровень – агрегация кластеров в *изолированные популяционные фрагменты*. Под кластером (скоплением) понимали совокупность рамет возле одного или нескольких, расположенных рядом, материнских растений (рис. 2).



**Рисунок 1.** Внешний вид генеративной особи *Eriophorum gracile* на пушицево-пухоносово-осоковом болоте в окрестностях г. Апатиты (Мурманская обл.) в период цветения (25.06.2014).



**Рисунок 2.** Внешний вид генеративных и вегетативных побегов *Carex livida* в кластерах популяции на пушицево-пухоносово-осоковом болоте в окрестностях г. Апатиты (Мурманская обл.) в период цветения (18.06.2015).



Популяционный изолированный фрагмент рассматривали как совокупность из нескольких кластеров, отграниченную от других фрагментов популяции незаселенными участками пространства (рис. 3). Под популяцией понимали *локальную популяцию* в пределах изучаемого болота, состоящую из популяционных фрагментов. Типы пространственной структуры популяций характеризовали по классификации И. В. Блиновой [2018].



**Рисунок 3.** Фрагмент популяции *Eriophorum gracile* на пушицево-пухляково-осоковом болоте в окрестностях г. Апатиты (Мурманская обл.) в период плодоношения (11.08.2015).

В полевых условиях картирование границ болот и популяций (и их фрагментов), а также определение их площадей проводили GPS-навигатором Garmin Dakota 20. В лаборатории отмеченные маршрутные точки и треки переносили из карты памяти GPS-навигатора в программу BaseCamp 4.2.5, установленную на персональном компьютере. Эту же программу использовали для построения карт. Визуализация треков для популяции *Eriophorum gracile* на карте имеет погрешности из-за маленьких площадей. Поэтому определение площадей фрагментов проводили отдельно, непосредственно в поле, и в 3х-кратной повторности. Каждый фрагмент популяции обходили по периферии и использовали функцию навигатора для определения площади.

Закартированные популяционные фрагменты *Eriophorum gracile* обследовали ежегодно в течение 2014-2016 гг., отмечая число генеративных растений и другие характеристики (флористический состав, фазу сезонного развития, экологические характеристики водной среды). У этого вида приоритет отдавался числу генеративных побегов, которые целиком подсчитывали в каждом фрагменте популяции. Это было сделано в целях сохранения малочисленной популяции, поскольку без выкопки или извлечения частей растений из плавающих моховых подушек точный подсчет вегетативных побегов был невозможен. Оценку числа вегетативных побегов делали, исходя из морфологического анализа подземной части собранных в гербарий образцов. Рабочим было принято соотношение 1:1. Однако эта характеристика нуждается в уточнении. Оценка размера популяции только по числу генеративных побегов предпринята в Ирландии и Франции для разноразмерных популяций *E. gracile* [Guyonneau 2006; Conaghan and Sheehy Skeffington, 2009]. Подсчет соотношения числа вегетативных и генеративных побегов у *Carex livida* проводили в 2015 г. на 3–5 площадках маленького размера (0.25\*0.25 м<sup>2</sup>) в тех местах, из которых образцы собирали в гербарий, и в дальнейшем пересчитывали на площади фрагментов. В перспективе для изучаемых видов в полевых условиях возможен более подробный учет их демографической структуры с выделением побегов, различающихся числом листьев, как это показано для более распространенных видов осоковых [Tolvanen and Henry, 2000].

Полевые данные статистически обработаны, в выборках получены средние ( $\bar{X}$ ), стандартное отклонения ( $SD$ ), минимум и максимум значений ( $\min$ – $\max$ ). Для установления связи между

температурным фактором и численностью популяций применяли регрессионный анализ и использовали программу PAST (Hammer et al., 2001). Графическая интерпретация данных проведена с помощью программы EXCEL. Данные по температуре воздуха приведены по метеостанции г. Апатиты.

Номенклатура для сосудистых растений приведена С. К. Черепанову [1995], мохообразных по М. С. Игнатову и О. М. Афоной [1992].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Eriophorum gracile

Площадь, занятая популяцией ergrac1 на обширном пушицево-пухоносово-осоковом болоте площадью 20 243 м<sup>2</sup>, была незначительной и составляла 40 м<sup>2</sup>. Популяция известна с 2014 г. и состояла из пяти фрагментов (в 2014 г. было выявлено только четыре), расположенных в центральной и восточной части болота, на расстоянии 14–123 м друг от друга (рис. 4). Три из них многоугольной формы, размером 9–15 м<sup>2</sup>, повторяли округлую форму мочажин. Два фрагмента – небольшие (1.5–2.4 м<sup>2</sup>) и вытянутые по границе озера.

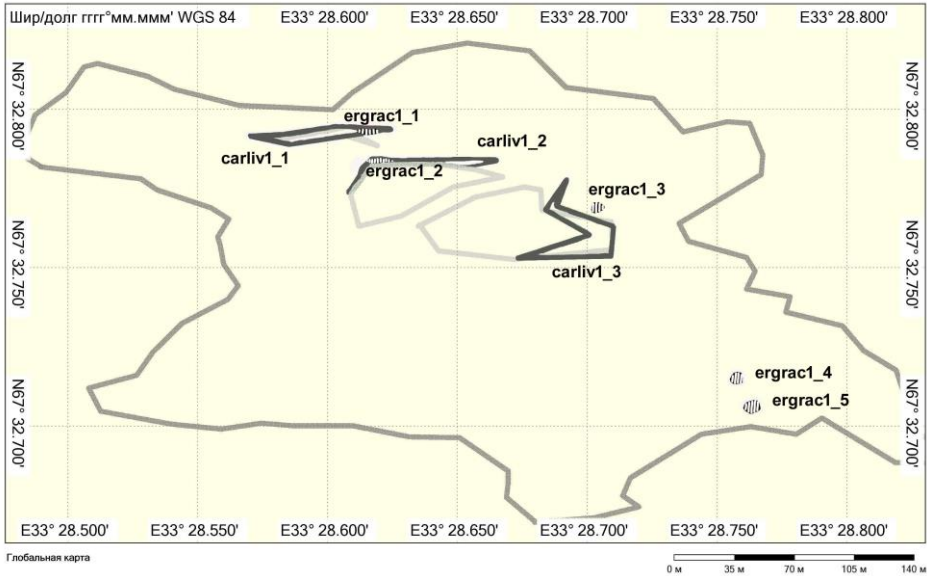


Рисунок 4. Пространственная структура популяций осоковых (*Eriophorum gracile* и *Carex livida*) на пушицево-пухоносово-осоковом болоте в окрестностях г. Апатиты (Мурманская обл.): ergrac1\_1–5 – заштрихованные фрагменты популяций *E. gracile*, выделенные темно-серой линией carliv1\_1–3 – *C. livida*. Дополнительно в центре болота отмечены небольшие озера и другие топкие понижения.

Общая численность популяции составила 96 единиц, средняя численность генеративных побегов в каждом фрагменте – 9–10 (табл. 1, 2).

Таблица 1. Основные демографические характеристики популяций редких видов осоковых *Eriophorum gracile* (ergrac1) и *Carex livida* (carliv1) на пушицево-пухоносово-осоковом болоте в Мурманской области.

Показатели Вид (год)	Площадь болота, м <sup>2</sup>	Площадь популяции, м <sup>2</sup>	Проективное покрытие популяции на болоте, %*	Численность популяции (средняя, min-max), счетные единицы	Средняя плотность популяции на 1 м <sup>2</sup> , счетные единицы
ergrac1 (2014–2016)	20243	40	0.2	96: 48v+48 g (18–170)	2.4
carliv1 (2015)	20243	633	3.1	27852: 20256v+7596g (27852–27852)	44.0

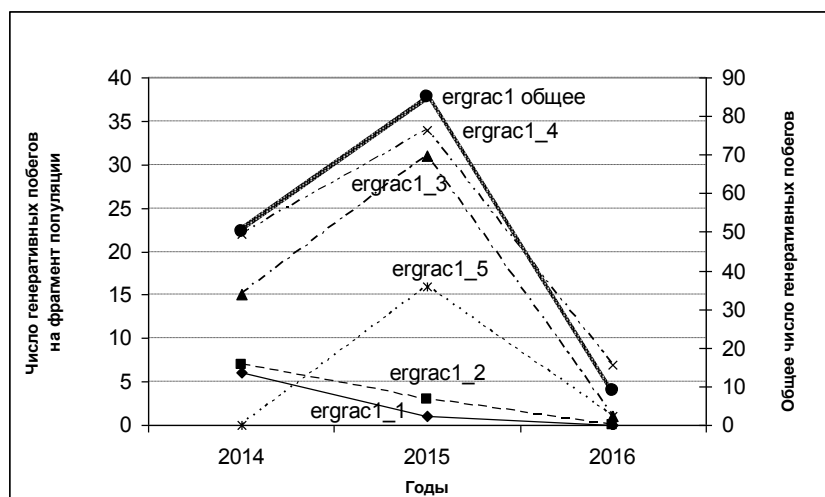
Примечание. Взрослые особи разделены на взрослые вегетативные (v) и генеративные (g). В скобках указаны минимальное (min) и максимальное (max) значения. \*– соответствует относительной площади, занятой популяцией.

**Таблица 2.** Основные структурные характеристики пространственной организации популяций редких видов осоковых на пушицево-пухляково-осоковом болоте в Мурманской области в 2015 г.

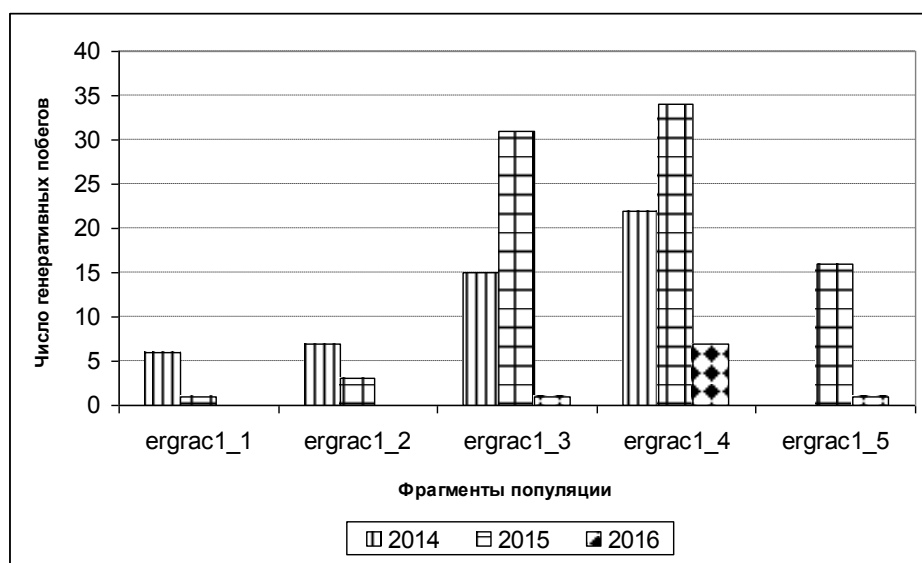
Показатели Вид	Среднее число фрагментов популяции	Средняя площадь фрагмента, м <sup>2</sup>	Среднее число генеративных побегов на фрагмент	Средняя удаленность соседних фрагментов, м
<i>Eriophorum gracile</i>	4.7±0.6 (4–5)	8.0±5.9 (1.5–15)	9.6±8.3 (0–34)	66.3±51.3 (14–123)
<i>Carex livida</i>	3.0±0.0 (3–3)	211.0±125.5 (115–349)	2532.0±1930.0 (998–4699)	30.0±9.9 (23–37)

*Примечание.* Данные приведены в формате  $X \pm SD$ , где  $X$  – среднее арифметическое значение,  $SD$  – стандартное отклонение. В скобках указаны минимальное и максимальные значения.

Мониторинг численности генеративных побегов в 2014–2016 гг. показал высокую динамику их числа:  $48 \pm 38$  особей. В 2015 г. эта численность была наибольшая – 170 единиц (85 генеративных и, исходя из нашей методики подсчета, 85 вегетативных). Популяция – очень малочисленная, число генеративных побегов на фрагмент очень вариабельно по годам (рис. 5) и изменяется от 0 до 34 (рис. 6).



**Рисунок 5.** Изменение численности генеративных побегов в популяции *Eriophorum gracile* на пушицево-пухляково-осоковом болоте в Мурманской области в 2014–2016 г. Общее число генеративных побегов показано на дополнительной оси ординат.



**Рисунок 6.** Изменение численности генеративных побегов в отдельных фрагментах популяции *Eriophorum gracile* на пушицево-пухляково-осоковом болоте в Мурманской области в 2014–2016 г.

Несмотря на то, что трехлетний период исследования недостаточен для полноценного статистического анализа, предварительные данные показывают в популяции *E. gracile* отсутствие связи между числом генеративных побегов и температурой воздуха в вегетационный период предыдущего года и существование умеренной отрицательной линейной связи с температурой воздуха в вегетационный период настоящего года (табл. 3).

Экологические особенности популяции *Eriophorum gracile* в среднем течении р. Нивастровская следующие: очень низкое проективное покрытие (0.2%) в пределах относительно крупного болота; популяция состоит из небольших (1.5–15 м<sup>2</sup>) изолированных фрагментов с разной удаленностью друг от друга (от 14 до 123 м). В структуре фрагментов с низкой плотностью побегов (2.4 на 1 м<sup>2</sup>) можно выделить несомкнутые простые кластеры с генеративными или отдельно с вегетативными побегами. Пространственная структура популяции соответствует изолированно-фрагментарной раздельнокластерной. Требуется дополнительные исследования по онтогенетической структуре кластеров.

**Таблица 3.** Коэффициенты регрессии и статистика для анализа связи числа генеративных побегов *Eriophorum gracile* с температурой воздуха в вегетационный период предыдущего (Т 2013–2015) и настоящего года (Т 2014–2016).

Величины	<i>Coeff.</i>	<i>SE</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>
Переменные					
Число генеративных побегов	94.36	65.12	1.45	0.18	
Т 2013–2015	0.98	2.85	0.34	0.74	0.07
Т 2014–2016	-8.37	4.01	-2.08	0.06	0.31

*Примечание.* Выборка числа генеративных побегов была составлена из данных по каждому фрагменту популяции. *Coeff.* – коэффициент регрессии, *SE* – стандартная ошибка, *t* – критерий, *p* – уровень значимости, *R*<sup>2</sup> – коэффициент детерминации.

#### *Carex livida*

Популяция *carliv1*. на этом же пушицево-пухоносowo-осоковом болоте занимала относительно площадь 633 м<sup>2</sup>. Эта популяция состояла из трех фрагментов, расположенных в центральной части болота, на расстоянии 23–37 м друг от друга (рис. 4). Все они были вытянутой формы, размером 115–349 м<sup>2</sup>, с одной стороны окаймляя центральное озерцо и одно из линейных топких понижений по линии стока. Каждый популяционный фрагмент состоял из сомкнутых кластеров. Общая численность популяции составила около 28 тысяч единиц, средняя численность генеративных побегов в каждом фрагменте – 2.5 тысячи единиц (табл. 1, 2). Число вегетативных рамет превышало генеративные в 3 раза.

Экологические особенности популяции *Carex livida* в среднем течении р. Нивастровская следующие: низкое проективное покрытие (3.1%) в пределах относительно крупного болота; популяция дискретна в пространстве и характеризуется высокой численностью особей. В структуре каждого фрагмента трудно выделить иерархический уровень кластеров в виду относительно высокой плотности побегов (44 на 1 м<sup>2</sup>). Онтогенетическая структура как кластеров, так и фрагментов, а также их численность и межгодовая динамика требуют дополнительного изучения. Пространственная структура популяции соответствует изолированно-фрагментарной сплошной, что отражает оптимальную жизнеспособность популяции при узкой экологической амплитуде.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время все еще недостаточно данных для подробного анализа пространственной структуры редких видов осоковых в Мурманской области. Международный подход, предложенный IUCN, предусматривает стандартизацию для определения статуса редких видов и одним из критериев является размер площади, занимаемой популяцией. Площадь популяций двух видов осоковых в 2015 г. составила 40 м<sup>2</sup> у *Eriophorum gracile* и 633 м<sup>2</sup> у *Carex livida*. Таким образом, у одного вида осоковых (*E. gracile*) она была намного меньше традиционно описываемой в геоботанических исследованиях площади 10 м x 10 м, и была второй по размеру после самых маленьких популяций *Hammarbya paludosa* (Orchidaceae), известной из этого же местообитания [Блинова, 2003]. У второго вида осоковых *C. livida* площадь популяции была больше пробных геоботанических площадей и сопоставима с площадью популяций *Gymnadenia conopsea* (Orchidaceae)



на изучаемых болотах [Blinova, 2016]. Для обоих видов осоковых характерна дискретность популяций, особенно заметная у *E. gracile*. У другой редкой на Украине осоки *Carex dioica* площадь, занятая популяциями варьировала от 900 до 30 тысяч м<sup>2</sup> [Sosnovska and Danylyk, 2017], что, в сравнении с нашими данными по редким осоковым Мурманской области, значительно превышает их площади. Даже эти небольшие сравнения подтверждают редкость обоих видов осоковых в Мурманской области.

Численность генеративных побегов в популяции крайне малочисленна в случае с *Eriophorum gracile* (48±38 побегов в 2014–2016 гг.). Особенностью этого вида являются также высокие флуктуации численности как в разные годы (рис. 5), так и между отдельными фрагментами популяции (рис. 6). Выявлено, что они не являются синхронными, что показывает сильное влияние не только внешних (климатических, особенно изменение температуры и уровня обводненности) факторов, но и внутренних (например, ресурсные потери на цветение и плодоношение). Похожая стратегия развития известна у другого редкого вида из семейства орхидных *Dactylorhiza traunsteineri* [Blinova and Uotila, 2012]. В отличие от маленьких популяций *E. gracile*, численность *Carex livida* составляет тысячи единиц с преобладанием вегетативных рамет. Плотность популяций двух видов на 1 м<sup>2</sup> также отличается: 2–3 побега у *E. gracile* и 44 у *C. livida* (табл. 1). Для сравнения число генеративных побегов *Carex dioica* на Украине на 1 м<sup>2</sup> варьирует от 45 до 241 [Sosnovska and Danylyk, 2017].

Проведенные в разных частях ареала *Eriophorum gracile* исследования также показали, что для многих популяций характерна фрагментированность, тенденции к снижению численности и масштабные флуктуации числа генеративных побегов [Barr 1996; Käsermann and Moser, 1999; Dickenmann and Keel, 2004; Decker et al., 2006; Chatters and Sanderson, 2014]. Пропуски его местонахождений во время вегетации и цветения вполне вероятны, поскольку во время сезонного развития особи наиболее узнаваемы в период плодоношения [Conaghan and Sheehy Skeffington, 2009]. При сильной фрагментированности маленьких популяций и выраженных флуктуациях генеративных побегов вплоть до их полного отсутствия (как в разные годы, так и в отдельных фрагментах популяции) можно легко «потерять» популяцию. Ряд литературных данных об исчезновении исторических популяций и случайных находках на старом месте спустя десятилетия подтверждает это [Barr 1996; Käsermann and Moser, 1999]. Поэтому для этого вида обязательным является картирование местонахождений.

Интересной особенностью популяций *Eriophorum gracile* на южной границе распространения в Штате Пенсильвания (США) был низкий процент жизнеспособных семян (около 5% на побег), возможно из-за несовместимости пыльцы для исключения самоопыления [Barr, 1996]. В условиях эксперимента в Швейцарии семена *E. gracile* не прорастали [Anleitung..., 2019], что может быть также связано с их низким качеством. Поэтому низкое семенное возобновление данного вида представляет уязвимый этап жизненного цикла и требует изучения. В Пенсильвании низкая плодовитость взрослых особей компенсировалась образованием большого числа вегетативных рамет [Barr, 1996]. Также в условиях ботанического сада в Швейцарии вегетативное разрастание у этого вида было успешным: один вегетативный побег давал от 2 до 5 дочерних [Anleitung..., 2019]. Эта особенность в распределении функций между рамами, возможно, является характерной чертой всех осоковых [Charpentier and Stuefer, 1999]. Число вегетативных побегов *E. gracile* превосходило в 5–50 раз число генеративных [Barr, 1996]. Таким образом, при определенных условиях *E. gracile* способен формировать относительно крупные клоны. Однако на северном пределе распространения у этого вида вегетативное разрастание в условиях богатых минеротрофных болот ограничено. Известно, что у некоторых пушиц механизм регулирования численности также напрямую связан с их фенологией [Mark and Chapin, 1989]. Влияние температурного фактора на частоту цветения у осоки *Carex bigelowii* в разных регионах Европы было неоднозначно [Brooker et al., 2001]. В Мурманской области мы не обнаружили связи числа генеративных побегов в популяции *E. gracile* с температурой воздуха во время предыдущего вегетационного периода, тогда как умеренная связь с температурой воздуха настоящего вегетационного периода была (табл. 3).

Онтогенез особей у обоих видов не изучен, и данные о продолжительности жизни отсутствуют, хотя они могли оказаться ключевыми в выявлении уязвимости популяций обоих видов. Известно, что большой жизненный цикл дерновинных осок может составлять 15 и более лет [Алексеев, 2000; Филатова, 2004], а некоторых пушиц – сотни лет [Mark et al., 1985]. Длинные годовые приросты корневищ *Eriophorum gracile* и *Carex livida* свидетельствуют в пользу относительно короткой продолжительности жизни обоих видов, что в меняющихся условиях увлажнения, особенно при пересыхании болот, ведет к быстрому исчезновению. Способы расселения семян отличаются у

исследуемых видов и определяют пространственную структуру их популяций, что сказывается на степени удаленности соседних фрагментов (табл. 2). В контрастных по степени увлажнения и кислотности почвы условиях среды разнос семян ветром у *E. gracile* может негативно отражаться на семенном самоподдержании популяции, тогда как баро- и гидрохория у *C. livida* обеспечивают попадание семян сразу в подходящие экологические условия.

Есть сведения о том, что изучаемые виды осоковых проходили испытания по введению их в культуру в ботанических садах. Так, в Главном ботаническом саду (г. Москва) *Eriophorum gracile* оказался даже перспективным для интродукции [Ландышева, 2009], а в ботаническом саду г. Женевы (Швейцария) составили небольшую инструкцию по его выращиванию [Anleitung..., 2019]. В северных условиях на питомниках Полярно-альпийского ботанического сада-института (г. Кировск) осока *Carex livida* доходила до фазы цветения [Кириллова, 2019]. Поэтому особенности клональной структуры обоих видов могут быть проанализированы в ходе экспериментальных работ. Выявление особенностей перераспределения ресурсов при развитии вегетативных и генеративных рамет позволит уточнить цену репродуктивного усилия.

В окрестностях г. Апатиты, где находится изучаемое болото, температура воздуха в летний период с 1850 г. возросла на 1.2°C, а годовая на 2°C [Демин, 2022]. Такое потепление может привести к сокращению площадей небольших мочажин и уменьшению численности генеративных побегов этой пушицы. Нельзя не учитывать и тот факт, что оба вида – невысокие травы и, особенно в случае с *Eriophorum gracile*, – мелколистные. Эти морфо-функциональные особенности предполагают низкую конкурентоспособность в эпоху климатических изменений [Sporbert et al., 2022]. Поскольку *E. gracile* имеет узкую экологическую амплитуду на богатых минеротрофных болотах, связанную с высоким уровнем грунтовых вод и слабокислой реакцией почвы [Блинова, 2016], то данный вид осоковых может полностью исчезнуть. Короткий жизненный цикл особей *E. gracile* также увеличивает эти шансы. Другой вид осоковых (*Carex livida*), встречающийся по берегам небольших озер и менее зависимый от уровня грунтовых вод, представляется менее уязвимым к климатическим изменениям.

## ВЫВОДЫ

Для изученных популяций осоковых на богатом минеротрофном травяном болоте в центральной части Мурманской области характерны очень низкое (0.2–3.1%) проективное покрытие и изолированно-фрагментарная пространственная структура: раздельнокластерная у *Eriophorum gracile* и сплошная у *Carex livida*.

Численность популяции *Carex livida* составила порядка 30 тысяч счетных единиц и значительно, в 300 раз, превышала популяцию *Eriophorum gracile* (около 100 счетных единиц). Межгодовые флуктуации всей популяции *E. gracile*, а также несинхронные ее отдельных фрагментов, увеличивают уязвимость этого вида и требуют его дифференцированной защиты.

При современных тенденциях климатических изменений с учетом особенностей формирования побеговых систем, высокофлуктуационной популяционной динамики и обратной связи между ростом температур и частотой цветения *Eriophorum gracile* ожидает исчезновение из флористического состава богатых минеротрофных болот. Для *Carex livida* представлен положительный прогноз для развития популяций.

Данные по демографии популяций *Eriophorum gracile* и *Carex livida* в Мурманской области являются основой для проведения их дальнейшего тестирования по системе IUCN с целью установления статуса редкости вида и предлагаемых мер для охраны. Актуальным является продолжение этих работ в других местообитаниях для определения современных границ популяций и выявления площади, потенциально удовлетворяющей экологическим предпочтениям вида. На богатых минеротрофных болотах положительный эффект для популяций *E. gracile* даст расширение сети небольших депрессий, с высоким уровнем грунтовых вод, позволяющих увеличить попадание семян в подходящие для прорастания условия.

Оба вида могут быть введены в культуру для сохранения генофонда редких видов растений. Интродукционный потенциал представляет собой еще и базу для изучения онтогенеза этих видов. Механизм регулирования числа вегетативных и генеративных рамет осоковых может быть установлен в ходе эксперимента.

Представленный подход к изучению демографии популяций редких видов осоковых на территории Мурманской области и многолетнего мониторинга модельных популяций может быть рекомендован для использования в других регионах России. Отработанная методика может быть

использована для изучения популяций корневищных видов растений в луговых и болотных экосистемах. Особенно перспективной она может стать в отношении редких видов осоковых и злаков.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Н. Р. Кирилловой (ПАБСИ) и С. В. Асминг (Кольский филиал Федерального исследовательского центра «Единая геофизическая служба» РАН) за помощь в полевых работах и трем анонимным рецензентам за внимательный разбор данной работы и полезные рекомендации.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ю.Е. 1996. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). М. Ч. 1. 134 с. [Alexeev Yu.E. 1996. Osoki (morfologiya, biologiya, ontogenez, evolutsiya. (in Russian)]
- Блинова И.В. 2003. Материалы к биологии *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (Orchidaceae) в Мурманской области (Россия) // Бюл. МОИП. Отдел биол. Т. 108(6). С. 47–51. [Blinova I.V. 2003. Materialy k biologii *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (Orchidaceae) v Murmanskoi oblasti (Rossiya) // Bull. Moskovskogo Obschestva ispytetelei prirody. Otdel biologicheskii. V. 108(6). P. 47–51. (in Russian)]
- Блинова И.В. 2009. Популяционные исследования редких видов сосудистых растений в Мурманской области // Разнообразие растений, лишайников и цианопрокариот Мурманской области: итоги изучения и перспективы охраны / Под ред. Н.А. Константиновой. СПб. С. 90–100. [Blinova I. V. 2009. Populyazionnye issledovaniya redkikh vidov sosudistyykh rastenii v Murmanskoy oblasti // Raznoobrazie rastenij, lishainikov i zianoprokariot Murmanskoi oblasti: itogi izucheniya i perspektivy okhrany / ed. by N.A. Konstantinova. SPb. P. 90–100. (in Russian)]
- Блинова И.В. 2016. О сопряженности пространственного размещения популяций редких видов орхидных и осоковых с кислотностью и электропроводностью почв на минеротрофном и насыщенном основаниями болоте в Мурманской области (Россия) // Вестник КНИЦ РАН. Т. 4 (27). С. 109–121. [Blinova I.V. 2016. O sopryazhennosti prostranstvennogo rasmesceniya populyazii redkikh vidov orkhidnykh i osokovykh s kislotnostiyu i elektroprovodnostiyu pochv na minerotrofnom i nasycsennom osnovaniyami bolote v Murmanskoy oblasti // Herald of the Kola Science Centre of the Russian Academy of Sciences. V. 4(27). P. 109–121. (in Russian)]
- Блинова И.В. 2018. Редкие виды орхидных и осоковых богатых минеротрофных болот: пространственная и онтогенетическая структура популяций, фитоценоотическое окружение и охрана. Болота северо-восточной Фенноскандии. Рига: Lambert Academic Publishing. 127 с. [Blinova I.V. 2018. Redkie vidy orkhidnykh i osokovykh bogatykh minerotrofnyykh bolot: prostranstvennaya i ontogeneticheskaya struktura populatsii, fitotsenoticheskoe okruzhenie i okhrana. Riga: Lambert Academic Publishing. 127 p. (in Russian)].
- Блинова И.В., Петровский М.Н. 2014. К характеристике минеротрофных травяных болот в центральной части Мурманской области и о необходимости их охраны // Вестник КНИЦ РАН. Т. 18(3). С. 38–55. [Blinova I.V., Petrovskii M.N. 2014. K kharakteristike minerotrofnyykh travyanykh bolot v zentral'noi chasti Murmanskoy oblasti i o neobkhodimosti ikh okhrany// Herald of the Kola Science Centre of the Russian Academy of Sciences. V. 18(3). P. 38–55. (in Russian)]
- Демин В.И. 2022. Создание однородного ряда среднемесячных температур воздуха в Апатитах (Мурманская область) для изучения климатических изменений // Physics of Auroral Phenomena, Proceedings of XLV Annual Seminar / Ed. by A.A. Lubchich. Apatity. P. 144–148. [Demin V.I. 2022. Sozdanie odnorodnogo ryada srednemesyachnykh temperatur vozdukha v Apatitakh (Murmanskaya oblast') dlya izucheniya klimaticheskikh izmenenii // Physics of Auroral Phenomena, Proceedings of XLV Annual Seminar / Ed. by A.A. Lubchich. Apatity. P. 144–148. (in Russian)]
- Игнатов М.С., Афонина О.М. 1992. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. Т. 1. С. 1–87. [Ignatov M. S., Afonina O. M. 1992. Spisok mkhov territorii byvshego SSSR // Arctoa. V. 1. P. 1–87. (in Russian)]
- Кириллова Н.Р. 2019. Современное состояние коллекции аборигенной флоры Мурманской области в Полярно-альпийском ботаническом саду-институте им. Н.А. Аврорина // Вестник Кольского научного центра РАН. Т. 1 (11). С. 30–41. [Kirillova N.R. 2019. Sovremennoe sostoyanie kollektzii aborigennoi flory Murmanskoi oblasti v Polyarno-alpiiskom botanicheskoy sadu-institute imeni N.A. Avrorina // Herald of the Kola Science Centre of the Russian Academy of Sciences. V. 1 (11). P. 30–41. (in Russian)]
- Красная книга Мурманской обл. 2014 / Под ред. Н.А. Константиновой, А.С. Корякина, О.А. Макаровой и В.В. Бианки. Изд. 2-е Сосудистые растения. Кемерово: «Азия-принт». 684 с. [Krasnaya kniga Murmanskoi oblasti. 2014 / Ed. by N.A. Konstantinova, A.S.Koryakin, O.A.Makarova, V.V. Bianki. Izd. 2. Sosudistye rastenia. Kemerovo: "Asia-Print". 584 p. (in Russian)]
- Красная книга РСФСР. 1988. Растения / Под ред. В.Д. Голованова и др. Москва. 605 с. [Krasnaya kniga RSFSR. 1988. Rastenia / Ed. by V.D. Golovanov etc. Moscow. 605 p. (in Russian)]
- Кузенева О.И. 1954. *Carex livida* / Флора Мурманской области. Т. 2. Москва-Ленинград. С. 120–121. [Kuzeneva O.I. 1954. *Carex livida* / Flora Murmanskoi oblasti, V. 2. Moskva-Leningrad. P. 120–121. (in Russian)]
- Ландышева А.С. 2009. Краткие итоги интродукции высших водных растений в Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина РАН // Вестник КрасГАУ. Т. 9. С. 44–51. [Landysheva A.S. 2009. Kratkie itogi introduktsii vysshikh vodnykh rastenii v Glavnom botanicheskoy sadu imeni N.V. Tsitsina RAS // Vestnik Krasnoyarskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta. V. 9. P. 44–51. (in Russian)]

- Филатова И.О. 2004. Биоморфология и онтогенез дерновинных видов рода *Carex* L.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: МГУ. 26 с. [Filatova I.O. 2004. Biomorfologiya i ontogenez dernovinykh vidov roda *Carex* L.: avtoreferat dis ... Ph.D. Moskva: MGU. 26 p. (in Russian)]
- Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 992 с. [Czerepanov S.K. 1995. Sosudistye rastenia Rossii i sopredelnykh gosudarstv. SPb. 992 p. (in Russian)]
- Чернов Е.Г. 1954. *Eriophorum gracile* / Флора Мурманской области. Т. 2. Москва-Ленинград. С. 16–18. [Chernov E.G. 1954. *Eriophorum gracile* / Flora Murmanskoi oblasti, V. 2. Moskva-Leningrad. P. 16–18. (in Russian)]
- Яковлев Б.А. 1961. Климат Мурманской области. Мурманск. 180 с. [Yakovlev B.A. 1961. Klimat Murmanskoi oblasti. Murmansk. 180 p. (in Russian)]
- Aalto J.A., Pirinen P., Jylhä K. 2016. New gridded daily climatology of Finland: permutation-based uncertainty estimates and temporal trends in climate // Journal of Geophysical Research: Atmospheres. V. 121(8). P. 3807–3823. <https://doi.org/10.1002/2015JD024651>
- Anleitung zur Kultivierung seltener Pflanzenarten: Art *Eriophorum gracile*, Zierliches Wollgras. 2019 // Fachstelle Naturschutz Kt. Zürich & Topos. [https://www.infoflora.ch/assets/content/documents/conservation/Fachstelle Naturschutz Kt Zuerich and topos 2019 Anleitung zu r Kultivierung Eriophorum gracile.pdf](https://www.infoflora.ch/assets/content/documents/conservation/Fachstelle_Naturschutz_Kt_Zuerich_and_topos_2019_Anleitung_zu_r_Kultivierung_Eriophorum_gracile.pdf) (the data of access: 10.02.2023)
- Barr C. 1996. Population Study of *Eriophorum gracile* Koch (Cyperaceae) at its Southern Range Limit in Pennsylvania // Barton. V. 59. P. 87–93.
- Beier C., Beierkuhnlein C., Wohlgemuth Th., Penuelas J., Emmett B., Körner Ch., De Boeck H., Christensen J., Leuzinger S., Janssens I., Hansen K. 2012. Precipitation manipulation experiments—challenges and recommendations for the future // Ecology letters. V. 15. P. 899–911.
- Bilz M., Kell S.P., Maxted N., Lansdown R.V. 2011. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg: Publications Office of the European Union. 144 p.
- Blinova I.V. 2016. Spatial population structure of rare orchid species in rich fens in central part of Murmansk Region // Russian Journal of Ecology. V. 47(3). P. 234–240. (in Russian and English).
- Blinova I., Uotila P. 2012. *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in Murmansk Region (Russia) // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. V. 88. P. 67–79.
- Brooker R.W., Carlsson B.Å., Callaghan T.V. 2001. *Carex bigelowii* Torrey ex Schweinitz (*C. rigida* Good., Non Schrank; *C. hyperborea* Drejer) // Journal of Ecology. V. 89(6). P. 1072–1095.
- Charpentier A., Stuefer J. 1999. Functional specialization of ramets in *Scirpus maritimus*: Splitting the tasks of sexual reproduction, vegetative growth, and resource storage // Plant Ecology. V. 141. P. 129–136.
- Chatters C., Sanderson N.A. 2014. Slender Cottongrass *Eriophorum gracile* in the New Forest. Curdridge, Hampshire, UK. 106 p.
- Conaghan J.P., Sheehy Skeffington M. 2009. The distribution and conservation of *Eriophorum gracile* Koch ex Roth (Cyperaceae), Slender Cotton-grass, in Ireland // Watsonia. V. 27. P. 229–238.
- Decker K., Culver D.R., Anderson D.G. 2006. *Eriophorum gracile* W. D. J. Koch (slender cottongrass): a technical conservation assessment. Colorado: USDA Forest Service. 42 p. [https://www.fs.usda.gov/Internet/FSE\\_DOCUMENTS/stelprdb5206985.pdf](https://www.fs.usda.gov/Internet/FSE_DOCUMENTS/stelprdb5206985.pdf)
- Dickenmann R., Keel A. 2004. Aktionsplan Schlankes Wollgras (*Eriophorum gracile* Roth) // AP ZH 1-05. Zürich. 23 p. URL: [https://www.zh.ch/content/dam/zhweb/bilder-dokumente/themen/umwelt-tiere/naturschutz/artenschutz/aktionsplaene-flora/bluetenpflanzen/erriophorum\\_gracile\\_ap.pdf](https://www.zh.ch/content/dam/zhweb/bilder-dokumente/themen/umwelt-tiere/naturschutz/artenschutz/aktionsplaene-flora/bluetenpflanzen/erriophorum_gracile_ap.pdf) (the data of access: 25.02.2022)
- Gage E., Cooper D.J. 2006. *Carex livida* (Wahlenberg) Willdenow (livid sedge): a technical conservation assessment. Colorado: USDA Forest Service, 45 p. [https://www.fs.usda.gov/Internet/FSE\\_DOCUMENTS/stelprdb5206978.pdf](https://www.fs.usda.gov/Internet/FSE_DOCUMENTS/stelprdb5206978.pdf)
- Guyonneau J. 2006. Répartition, état de conservation et écologie de la Linaigrette grêle (*Eriophorum gracile*) dans les tourbières de la chaîne du Jura français // Les Nouvelles Archives de la Flore Jurassienne, n°4. P. 53–64.
- Hájek M., Horsák M., Tichý L., Hájková P., Dítě D., Jamrichová E. 2011. Testing a relict distributional pattern of fen plant and terrestrial snail species at the Holocene scale: a null model approach // Journal of Biogeography. V. 38. P. 742–755.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4(1). 9 p. [https://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Hulten E., Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants: north of the Tropic of Cancer. Vol. I-III. Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Karlsen S., Høgda K., Wielgolaski F., Tolvanen A., Tømmervik H., Poikolainen J., Kubin E. 2009. Growing-season trends in Fennoscandia 1982–2006, determined from satellite and phenology data // Climate Research. V. 39. P. 275–286. <https://doi.org/10.3354/cr00828>
- Kivinen S., Rasmus S., Jylhä K., Laapas M. 2017. Long-Term Climate Trends and Extreme Events in Northern Fennoscandia (1914–2013) // Climate. V. 5 (1). 16 pp. <https://doi.org/10.3390/cli5010016>
- Kitamura K., Kakishima S., Uehara T., Morita S., Tainaka K.-i., Yoshimura J. 2016. The Effects of Rainfall on the Population Dynamics of an Endangered Aquatic Plant, *Schoenoplectus gemmifer* (Cyperaceae) // PLoS ONE. V. 11(6). P. e0157773. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157773>
- Kreplin H.N., Ferreira C.S.S., Destouni G., Keesstra S.D., Salvati L., Kalantari Z. 2021. Arctic wetland system dynamics under climate warming. Water. V. 8(4). 16 pp. <https://doi.org/10.1002/wat2.1526>
- Käsermann C., Moser D.M. 1999. Merkblätter Artenschutz – Blütenpflanzen und Farne. Stand. 344 p.
- Mäkiranta P., Laiho R., Mehtätalo L., Straková P., Sormunen J., Minkkinen K., Penttilä T., Fritze H., Tuittila E.-S. 2018. Responses of phenology and biomass production of boreal fens to climate warming under different water-table level regimes // Global Change Biology. V. 24(3). P. 944–956. <https://doi.org/10.1111/gcb.13934>
- Mark A. F., Fetcher N., Shaver G. R., Chapin III F. S. 1985. Estimated Ages of Mature Tussocks of *Eriophorum vaginatum* along a Latitudinal Gradient in Central Alaska, U.S.A. // Arctic and Alpine Research. V. 17(1). P. 1–5.
- Mark A.F., Chapin F.S. 1989. Seasonal control over allocation to reproduction in a tussock-forming and a rhizomatous species of *Eriophorum* in central Alaska // Oecologia. V. 8. P. 27–34. <https://doi.org/10.1007/BF00377194>



- Marshall G.J., Kivinen S., Jylha K., Vignols R.M., Rees W.G. 2018. The accuracy of climate variability and trends across Arctic Fennoscandia in four reanalyses // *Int. J. Climatol.* V. 38. P. 3878–3895. <https://doi.org/10.1002/joc.5541>
- Rantanen M., Karpechko A.Y., Lipponen A. et al. 2022. The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979 // *Communications Earth & Environment*. V. 3. Article number 168. P. 1–10. <https://doi.org/10.1038/s43247-022-00498-3>
- Red Data Book of East Fennoscandia / Kotiranta H., Uotila P., Sulkava S., Peltonen S.-L. (eds.). 1998. Helsinki. 351 p.
- Salimi Sh., Almuktar S., Scholz M. 2021. Impact of climate change on wetland ecosystems: A critical review of experimental wetlands // *Journal of Environmental Management*. V. 286. N. 112160. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112160>
- Sosnovska S., Danylyk I. 2017. Population structure of *Carex dioica* L. (Cyperaceae) in Ukraine under different growth conditions // *Biodiversity: Research and Conservation*. Vol. 46. P. 19–33.
- Sporbert M., Jakubka D., Bucher S.F., Hensen I., Freiberg M., Heubach K., König A., Nordt B., Plos C., Blinova I., Bonn A., Knickmann B., Koubek T., Linstädter A., Mašková T., Primack R.B., Rosche C., Shah M.A., Stevens A.-D., Tielbörger K., Träger S., Wirth C., Römermann C. 2022. Functional traits influence patterns in vegetative and reproductive plant phenology - a multi-botanical garden study // *New Phytol.* V. 235(6). P. 2199–2210.
- Tolvanen A., Henry G. 2000. Population structure of three dominant sedges under muskox herbivory in the high Arctic // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. V. 32. P. 449–455.

Поступила в редакцию: 16.12.22  
Переработанный вариант: 31.12.22