

УДК 502.753:502.2.05
doi: 10.17223/19988591/53/5

Л.В. Тетерюк¹, О.Е. Валуйских¹, О.Ф. Кирсанова²

¹Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

²Печоро-Илычский природный заповедник, п. Якшиа, Республика Коми, Россия

Распространение, состояние популяций и охрана редких эфемероидов в Республике Коми

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме
«Разнообразие растительного мира западного макросклона
Приполярного Урала» (No. AAAA-A19-119011790022-1).

Приведены данные о распространении, современном состоянии популяций и перспективах сохранения охраняемых эфемероидов (*Anemone altaica*, *A. nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis solida*, *Ficaria verna*, *Gagea samojedorum*) на территории Республики Коми. Показано, что на границе ареала эти виды спорадически встречаются в поймах рек и ручьев, где образуют одно-двувидовые экотопические группировки. Оценка состояния популяций *Anemone altaica*, *A. nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis solida*, *Ficaria verna* на основе анализа численности, онтогенетической структуры и способов самоподдержания, указывает на снижение скорости семенного и вегетативного размножения на границе распространения. Эндемик *Gagea samojedorum* образует крупные популяции с преобладанием молодых особей в предгорных и горных районах Урала. Интенсивность репродукции этого вида обеспечивается вариабельностью вегетативного размножения. Наиболее значимыми угрозами для эфемероидов на границе ареала являются значительная фрагментация популяций и климатические факторы, ослабляющие позиции видов в фитоценозах, лимитирующие их развитие и размножение. Важную роль в сохранении эфемероидов играет система ООПТ Республики Коми, включая объект Всемирного наследия ЮНЕСКО «Девственные леса Коми» и ряд региональных заказников.

Ключевые слова: Красная книга; ООПТ; охраняемые виды; ценопопуляции; европейский северо-восток России.

Для цитирования: Тетерюк Л.В., Валуйских О.Е., Кирсанова О.Ф. Распространение, состояние популяций и охрана редких эфемероидов в Республике Коми // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 53. С. 89–108. doi: 10.17223/19988591/53/5

Введение

Эфемероиды – многолетние травянистые полициклические растения с коротким циклом жизни надземных побегов, приходящимся на весну, и длительным периодом относительного покоя в летний сезон. В эту экологическую группу входят представители разных жизненных форм и таксоно-

мических групп. Представленность во флорах растений с эфемерным типом развития зависит от природных зон. В лесах умеренной зоны Японии весенние эфемероиды составляют не более 6% флоры [1], в горах Памиро-Алая (Центральная Азия) доля эфемероидов составляет около 9%, а в южных частях этой горной системы эфемеры и эфемероиды преобладают [2]. В пустынях раннецветущие эфемероиды являются одним из основных компонентов флоры, достаточно широко представлены и играют важную роль в формировании сообществ, стабилизации дюн [3]. Формирование этой экологической группы, по мнению В.И. Авдеева [4], связано с возникновением степных сообществ и является одним из возможных путей адаптации растений к режиму увлажнения в аридных экосистемах. Однако общепризнанной является точка зрения о зарождении синузии эфемероидов в третичных лиственных лесах и более позднем ее появлении в степных и луговых сообществах, сформировавшихся преимущественно в четвертичный период [5–7]. На примере некоторых эфемероидов показано, что в четвертичный период имело место неоднократное расширение границ их ареалов, связанное с теплым влажным климатом межледниковий, и сокращение области их распространения в настоящее время [8]. Основным направлением адаптаций эфемероидов считают их приспособление к световому режиму широколиственных лесов [7, 9–12]. Благодаря сходному ритму сезонной вегетации представители этой группы способны образовывать весеннюю синузию в широколиственных лесах, степях, пустынных и горных сообществах [3, 8, 10, 13]. Они эффективно используют интенсивный весенний свет для фиксации углерода [14, 15] и накопления запасных веществ в подземных органах в короткие сроки [16]. Стабильность существования эфемероидов зависит от сроков схода снежного покрова, температуры воздуха в период вегетации, влажности почвы [1]. Эфемероиды имеют ограниченные возможности развития под пологом вечнозеленых растений или в лесных сообществах с высокой сомкнутостью [17, 18]. Кроме того, лимитирующими факторами могут выступать весенние заморозки, отсутствие насекомых-опылителей в период цветения, низкая конкурентноспособность и др. Особенности популяционной структуры эфемероидов в зоне широколиственных лесов Российской Федерации детально изучены О.В. Смирновой [10].

Во флоре таежной зоны северо-востока европейской части России доля эфемероидов незначительна и составляет менее 1% от общего числа таксонов [19]. В Республике Коми растения этой экологической группы представлены видами семейств Liliaceae, Ranunculaceae и Papaveraceae. Раннецветущие виды первого семейства из рода *Gagea* (*G. minima* (L.) Ker-Gawl., *G. granulosa* Turcz. и *G. lutea* (L.) Ker-Gawl.) в пределах региона достаточно широко распространены и обильны. Только один вид – *G. samojedorum* Grossh. – включен в списки охраняемых растений региона как эндемик Уральской горной страны [20]. Представители семейств Ranunculaceae – *Anemone altaica* (C.A. Mey.) Holub [syn. *Anemonoides altaica* (C.A. Mey.)

Holub], *Anemone nemorosa* (L.) Holub [syn. *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub], *Anemone ranunculoides* L. [syn. *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub], *Ficaria verna* Huds. и Papaveraceae – *Corydalis solida* (L.) Clairv. – имеют обширные ареалы и играют важную роль в сложении растительного покрова широколиственных и южнотаежных лесов [7, 10, 21]. Однако в пределах Республики Коми они находятся на периферии своих видовых ареалов, представлены изолированными и / или реликтовыми популяциями и охраняются [20]. Из-за биологических особенностей (сжатые сроки вегетации в весенний период, малозаметное присутствие в сообществах в более поздние сроки) и географического местоположения, группа растений эфемероидов нуждается в специальных исследованиях. До настоящего времени на территории региона подобные работы не проводились.

Цель исследований – оценка перспектив сохранения редких раннецветущих эфемероидов на европейском северо-востоке России. Для этого авторами проведена работа по уточнению числа местонахождений видов на территории Республики Коми, составлены карты их распространения; собраны и обобщены сведения о площади, численности и структуре популяций, выявлены лимитирующие факторы.

Материалы и методики исследования

Республика Коми расположена на северо-востоке европейской России (между 59°12'–68°25'N и 45°25'–66°15'E) и охватывает обширную территорию Русской равнины и Урала площадью более 416 тыс. км². На ее территории преобладают темнохвойные леса и только крайний северо-восток региона располагается в полосе кустарниковых тундр. Климат характеризуется значительной суровостью и континентальностью. Вегетационный период (температура воздуха выше 5 °C) длится на юге региона 150 дней, на севере сокращается до 100 дней, а в горных районах длится не более 70 дней. Сход устойчивого снежного покрова в южных районах Республики Коми приходится на апрель–май, а в восточных и северо-восточных – на май–июнь. Наряду с широтными различиями физико-географических условий наблюдаются изменения в направлении с запада на восток – усиливается континентальность климата, возрастает роль сибирских элементов в растительном покрове и т.д. [22].

Для оценки перспектив сохранения редких раннецветущих эфемероидов на европейском северо-востоке России авторами проведена работа по уточнению числа местонахождений видов на территории Республики Коми, составлены карты их распространения; собраны и обобщены сведения о площади, численности и структуре популяций, выявлены лимитирующие факторы. Анализ распространения эфемероидов в пределах Республики Коми проведен по данным авторов, а также сборам, хранящимися в гербариях Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO), Института экологии

растений и животных УрО РАН (SVER), Пермского государственного университета (PERM) и гербарии сосудистых растений Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), МГУ (MW). Названия растений приведены согласно базе данных World Flora Online [23] и перечню (списку) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Республики Коми [20].

Всего проведено обследование 44 ценотических (CP) популяций охраняемых эфемероидов:

Anemone altaica. Северный Урал, верхнее течение р. Печора: CP1 – N61,9930, E58,0567, кордон Собинская Заостровка, остров, пихтово-еловый лес, 22.05.2011; CP2 – N62,0428, E58,2035, устье р. Шайтановка, разнотравно-злаковый луг, 23.05.2011; CP3 – N62,0288, E58,6017, урочище Манские Луки, разнотравно-злаковый луг, 24.05.2011; CP4 – N61,9880, E58,7680, устье р. Ёлма, пойма, разнотравно-злаковый луг, 29.05.2011; CP5 – N62,0437, E58,9958, ниже устья р. Большая Порожная, пойма, разнотравно-злаковый луг, 27.05.2011; CP6 – N62,0588, E 59,2932, ниже устья р. Юргинская, разнотравно-злаковый луг, 28.05.2011. Южный Тиман: CP7 – N62,7569, E55,8641, пойма р. Нижняя Омра, ельник травяной и ивняк крупнотравный, 25.05.2017.

Anemone nemorosa. Северный Урал, верхнее течение р. Печора: CP1 – N61,9960, E58,0613, кордон Собинская Заостровка, злаково-разнотравный луг, 10.06.2014; CP2 – там же, опушка елово-берёзового леса, 10.06.2014; CP3 – N61,9783, E58,0178, кордон Собинская Заостровка, разнотравный елово-берёзовый лес, 12.06.2016.; CP4 – N62,0285, E58,5985, урочище Манские Луки, злаково-разнотравный луг, 13.06.2014; CP5 – там же, опушка берёзово-елового леса, 13.06.2014; CP6 – N61,9886, E58,7671, устье р. Ёлма, разнотравно-злаковый луг, 13.06.2014; CP7 – там же, берёзово-еловый лес, 13.06.2014; CP8 – N62,0426, E58,9837, устье р. Большая Порожная, злаково-разнотравный луг, 20.06.2014; CP9 – там же, елово-березовый лес, 20.06.2014.

Anemone ranunculoides. Вычегодско-Мезенская равнина: CP1 – N59,3750, E49,7719, п. Якуньель, пойма р. Летка, разнотравный луг, 20.05.2018; CP2 – там же, снытево-разнотравный луг, 20.05.2018; CP3 – там же, смешанный лес, 21.05.2018; CP4 – N59,4914, E49,8383, п. Якуньель, пойма р. Летка, разнотравный луг с сосной, 21.05.2018.

Corydalis solida. Южный Тиман: CP1 – N62,7556, E55,8636, пойма р. Нижняя Омра, подошва известнякового склона, ивняк, 20.05.2009. Вычегодско-Мезенская равнина: CP2 – N60,3334, E49,6442, окрестности с. Объячево, бассейн р. Луза, пойма ручья, крупнотравный луг, 29.05.2017; CP3 – там же, притеррасный склон, ивняк, 29.05.2017; CP4 – там же, смешанный лес, 29.05.2017. Северный Урал: CP5 – N62,5722, E58,1860, р. Илыч, разнотравный луг, 29.05.2015. Гряда Чернышева: CP6 – N65,3599, E58,1178, пойма р. Большая Сыня, ивняк и опушка смешанного леса. 2008–2013 гг.

Ficaria verna. Вычегодско-Мезенская равнина: CP1 – N60,3334, E49,6425, окрестности с. Объячево, бассейн р. Луза, пойма ручья, разнотравно-зла-

ковый луг, 29.05.2017; CP2 – N60,3334, E49,6425, там же, крупнотравный луг, 29.05.2017; CP3 – N59,3750, E49,7719, окрестности п. Якунзель, пойма р. Летка, межгривное понижение, разнотравный луг, 21.05.2018; CP4 – N59,3750, E49,7719, там же, снытево-разнотравный луг, 21.05.2018.

Gagea samojedorum. Северный Урал, верхнее течение р. Печора: CP1 – N61,9836, E58,0306, кордон Собинская Заостровка, злаково-разнотравный луг, 02.06.2017; CP2 – N62,0282, E58,1727, кордон Шайтановка, злаково-разнотравный луг, 04.06.2017; CP3 – N61,9880, E58,7689, кордон р. Ёлма, злаково-разнотравный луг, 06.06.2017; CP4 – N62,0348, E58,9548, остров в 500 м ниже урочища Строганая доска, злаково-разнотравный луг, 08.06.2017; CP5 – N62,0266, E58,8384, выше устья р. Ёлма, злаково-разнотравный луг, 09.06.2017; CP6 – N62,0282, E58,1727, урочище Манские Луки, злаково-разнотравный луг, 09.06.2017. Северный Урал, хребет Тельпос-из: CP7 – N63,6622, E59,1159, долина р. Тельпос, ивняк, 21.05.2018; CP8 – N63,6577, E59,1162, там же, березняк аконитовый, 28.06.2017; CP9 – N63,6578, E59,1168, там же, крупнотравная луговина, 29.06.2017; CP10 – N63,6525, E59,1099, там же, травянистый бечевник, 30.06.2017; CP11 – N63,8466, E59,0182, долина р. Тельпос-ю, травянистый бечевник, 28.06.2018; CP12 – N63,8599, E59,0127, там же, березовое редколесье, 30.06.2018; CP13 – N63,8692, E59,0371, там же, каменистый крупнотравный бечевник, 27.06.2018; CP14 – N63,8643, E59,0273, там же, березовое редколесье, 01.07.2018.

Для оценки состояния ценопопуляций (CP) охраняемых эфемероидов использованы подходы и методы популяционной биологии растений [24, 25]. При выделении онтогенетических состояний использовали концепцию дискретного описания онтогенеза с учетом особенностей индивидуального развития видов [10, 26–28]. За счетную единицу у корневищных видов на ранних этапах онтогенеза принята особь, на более поздних – парциальный побег; у корнеклубневых и луковичных – особь. В каждой ценопопуляции заложены трансекты с 40 учетными площадками размером от 0,25 до 1 м², определена площадь и численность особей. В камеральный период рассчитаны базовые онтогенетические спектры видов для региональных популяций (усредненные значения) и прослежена их изменчивость (минимальные и максимальные значения). Возобновление в популяциях характеризовали через индексы восстановления (I_v) и замещения (I_z) [29]. Определена средняя и экологическая плотность растений. В качестве дополнительной характеристики использован показатель максимальной плотности, отражающий наибольшее число особей на учетных площадках.

Результаты исследования и обсуждение

В ходе полевых исследований нами получены данные о распространении, экопической и фитоценотической приуроченности, численности и состоянии популяций эфемероидов.

Anemone altaica – многолетнее травянистое короткокорневищное поликарпическое растение, размножение которого осуществляется вегетативным путем (неглубоко омоложенными особями) и семенами. Это бореальный евросибирский вид с дизъюнктивным ареалом. По территории Республики Коми проходит северная граница распространения вида (рис. 1, В). Произрастает в пойменных сообществах (луга, заросли кустарников, опушки хвойных, смешанных и мелколиственных лесов), на каменистых склонах.

Наиболее крупные популяции *A. altaica* выявлены в верхнем течении р. Печора (на территории Печоро-Илычского заповедника). Ценопопуляции занимают площадь до 40 тыс. м² и насчитывают до нескольких сотен тысяч особей. Плотность размещения растений около 100–200 шт./м², в некоторых местообитаниях превышает 250 шт./м², максимальная плотность особей может достигать 1000–1300 шт./м². Доля цветущих побегов низка (таблица).

Anemone nemorosa – многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищное растение; размножается вегетативным путем (неглубоко омоложенными особями) и семенами. Это неморально-бореальный европейский вид. На территории Республики Коми изолированная популяция на северном пределе распространения вида выявлена в 2014 г. [30]. Вид встречается в верховьях р. Печора на участке протяженностью около 90 км (от окрестностей кордона Собинская Заостровка до устья р. Большая Порожная) (рис. 1, С). Произрастает на разнотравных пойменных лугах в долине р. Печора по ее берегам и островам, на опушках берёзово-еловых травяных сообществ. Во всех обнаруженных местонахождениях *A. nemorosa* произрастает совместно с *A. altaica*, но приурочена к более тенистым местообитаниям.

Ценопопуляции *A. nemorosa* многочисленные – от тысячи до нескольких десятков и сотен тысяч побегов, занимают пойменные экотопы площадью от 5 до 70 тыс. м². Плотность побегов составляет 20–40 шт./м². Однако в некоторых изученных ценопопуляциях плотность не превышала 10 или составляла более 200 побегов на квадратный метр. Доля цветущих растений невелика, до 30% (см. таблицу).

Anemone ranunculoides – многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищное растение, размножается вегетативным путем (неглубоко омоложенными особями) и семенами. Неморальный европейский вид. По территории Республики Коми проходит северо-восточная граница распространения *A. ranunculoides* (рис. 1, D). Места обитания: поймы рек – смешанные и мелколиственные леса, опушки, луга.

Исследованные ценопопуляции вида на юге Республики Коми насчитывают от 150 до 300 и более особей (см. таблицу). Средняя плотность размещения особей варьировала от 1 до 8,4 шт./м², достигая наибольших показателей на пойменных разнотравных лугах. В онтогенетическом спектре *A. ranunculoides* преобладают виргинильные особи (рис. 2). Доля особей прегенеративного периода может достигать 80% от общего числа растений.

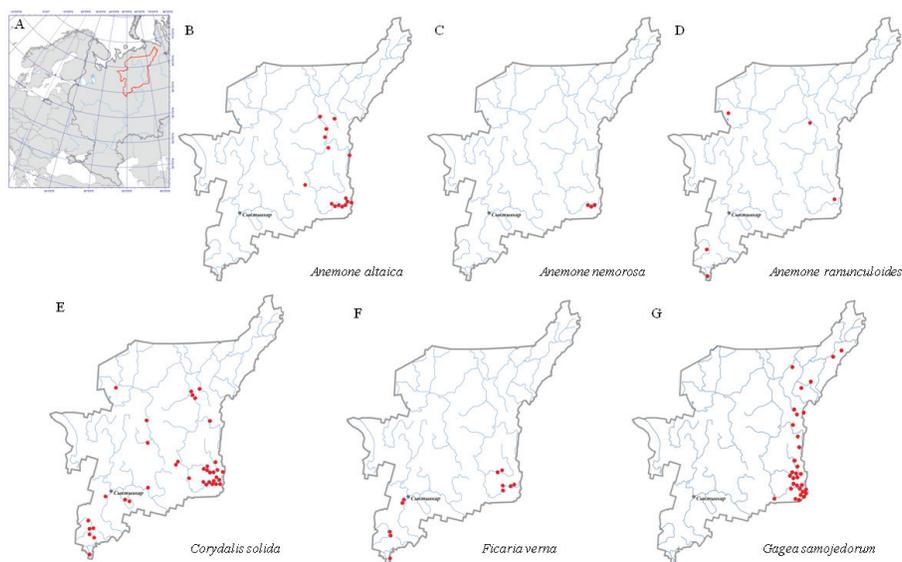


Рис. 1. Местоположение Республики Коми (А) и карты распространения охраняемых видов эфемероидов на территории региона (В–Г)

[Fig. 1. Location of the Komi Republic (A) and distribution maps of protected ephemeroiid species in the region (B-G)]

Популяционные характеристики эфемероидов на территории Республики Коми
[Population characteristics of ephemeroiids in the Komi Republic]

No. CP	Площадь цено-популяци, м ² [Population area, m ²]	Численность, шт. [Population magnitude, pcs]	Плотность средняя / экологическая (максимальная), шт./м ² [The average / environmental (max) density, PCs/m ²]	Доля генеративных особей, % [Percentage of generative individuals]
<i>Anemone altaica</i>				
CP1	4500	> 1000	– / – (848)	3
CP2	40 000	> 4 000 000	120,8 / – (400)	7
CP3	40 000	> 900 000	95,2 / – (544)	21
CP4	> 7000	> 1 500 000	256,0 / – (1328)	1
CP5	24 500	> 4 000 000	183,2 / – (1056)	1
CP6	15 000	> 1 000 000	74,0 / – (624)	10
CP7	3000	> 3000	200 / 670	13
<i>Anemone nemorosa</i>				
CP1	17 000	> 600 000	39,8 / – (448)	12
CP2	2100	> 110 000	56,8 / – (432)	2
CP3	5000	> 70 000	14,4 / – (52)	10
CP4	60 500	> 1 100 000	18,9 / – (528)	4
CP5	2100	> 110 000	56,8 / – (432)	2
CP6	2700	> 1300	<0,5 / – (192)	4
CP7	530	> 16 000	31,2 / – (1104)	9
CP8	1070	> 230 000	217,8 / – (848)	11
CP9	7900	> 300 000	38,4 / – (560)	33
<i>Anemone ranunculoides</i>				
CP1	300	200–300	2,8 / 4,3	48

No. CP	Площадь цено- популяци, м ² [Population area, m ²]	Численность, шт. [Population magnitude, pcs]	Плотность средняя / экологическая (максимальная), шт./м ² [The average / environmen- tal (max) density, PCs/m ²]	Доля генератив- ных особей, % [Percentage of gen- erative individuals]
CP2	300	200–300	5,5 / 9,8	16
CP3	160	150	1,0 / 1,2	33
CP4	300	200–300	8,4 / 9,9	26
<i>Corydalis solida</i>				
CP1	10	до 50	5,0 / –	65
CP2	34	до 50	0,3 / 0,6	40
CP3	400	> 500	8,2 / –	39
CP4	150	< 100	1,3 / 1,5	32
CP5	2400	> 10 000	4,5 / 5,6	31
CP6	3000	до 500	– / –	27–40
<i>Ficaria verna</i>				
CP1	400	> 5000	15,3 / 17,9	11
CP2	300	> 3000	35,0 / 35	11
CP3	110	> 2000	196,0 / –	19
CP4	100	> 2000	83,4 / 91	4
<i>Gagea samojedorum</i>				
CP1	11	> 1000	104,8 / –	11
CP2	63	> 1300	20,9 / –	2
CP3	1224	> 1 100 000	964,0 / –	1
CP4	12 035	> 3 900 000	327,6 / –	3
CP5	7501	> 939 000	125,2 / –	4
CP6	30 000	> 5 376 000	179,2 / –	5
CP7	50	> 1000	113,5 / –	6
CP8	24	> 2000	154,0 / –	6
CP9	600	> 10 000	161,0 / –	18
CP10	300	> 3000	122,0 / –	17
CP11	32	> 3000	168,0 / –	5
CP12	40	> 1000	92,6 / –	10
CP13	50	> 1000	116,9 / –	9
CP14	36	> 500	49,2 / –	9

Corydalis solida – многолетнее травянистое поликарпическое клубневое растение, размножается преимущественно семенным путем. Неморальный европейский вид. На территории Республики Коми *C. solida* находится на северо-восточном пределе распространения (рис. 2). *C. solida* встречается по берегам рек и ручьев в мелколиственных лесах, зарослях кустарников, на лугах.

Исследованные ценопопуляции *C. solida* нормальные, факультативно неполночленные, находятся в устойчивом состоянии (см. таблицу). Численность их варьирует от 50 до 500 особей, плотность размещения растений – от 0,3 до 8,2 шт./м². Для данного вида в центральной части ареала характерен левосторонний онтогенетический спектр [10]. Преобладание генеративных особей в базовом спектре краевых популяций вида на территории Республики Коми (рис. 2) указывает на снижение активности размножения вида на Севере. Несмотря на это, многолетние наблюдения показали, что даже в самой северной на территории региона популяции *C. solida* (бассейн р. Большая Сыня) семенное возобновление происходит регулярно ($I_{\text{в}} = 1,2–2,4$; $I_{\text{з}} = 0,9–1,9$) (см. рис. 3).

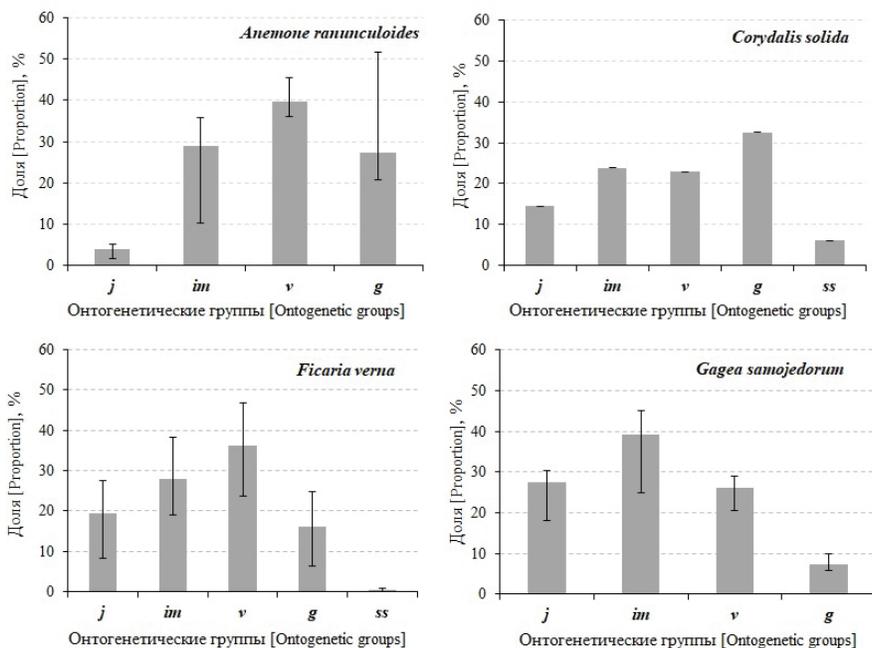


Рис. 2. Базовые онтогенетические спектры популяций охраняемых эфемероидов в Республике Коми. Условные обозначения онтогенетических групп: *j* – ювенильная, *im* – имматурная, *v* – виргинильная, *g* – генеративная, *ss* – субсенильная
[Fig. 2. Basic ontogenetic spectra of protected ephemeroid populations in the Komi Republic. Symbols of ontogenetic groups: *j* - juvenile, *im* - immature, *v* - virginal, *g* - generative, *ss* - subsenile]

В региональной популяции на каждую генеративную особь приходится в среднем около 1,8 молодых растений. Наиболее крупные популяции характерны для верховьев рр. Печора и Илыч.

Ficaria verna – многолетнее травянистое поликарпическое корнеклубневое растение. Размножается преимущественно вегетативным способом за счет образования глубококомлоложенных вегетативных диаспор из придаточных почек на клубнях и выводковых почек в пазухах листьев, семена образует крайне редко. Это неморальный европейский вид, в Республике Коми находится на северном пределе распространения (рис. 1, *F*). Произрастает на пойменных лугах, опушках, во влажных мелколиственных и хвойно-мелколиственных лесах, зарослях кустарников.

Ценопопуляции *F. verna* нормальные, факультативно неполночленные, с плотностью размещения особей от 15 до 196 шт./м² (в среднем – 82,4 шт./м²). Численность популяций достигает нескольких тысяч особей (см. таблицу). В базовом онтогенетическом спектре вида в регионе преобладают виргинильные особи, доля генеративных растений мала (см. рис. 2). Он отличается от спектра, характерного для дефинитивных популяций *F. verna* в зоне широколиственных лесов (в центральной части ареала), где преобладают

ювенильные особи семенного и вегетативного происхождения [10]. Возможно, это связано со снижением активности размножения вида на северной границе ареала. В целом в региональной популяции на каждую взрослую особь, способную к вегетативному и / или семенному размножению, приходится 0,9 молодых подрастающих растений.

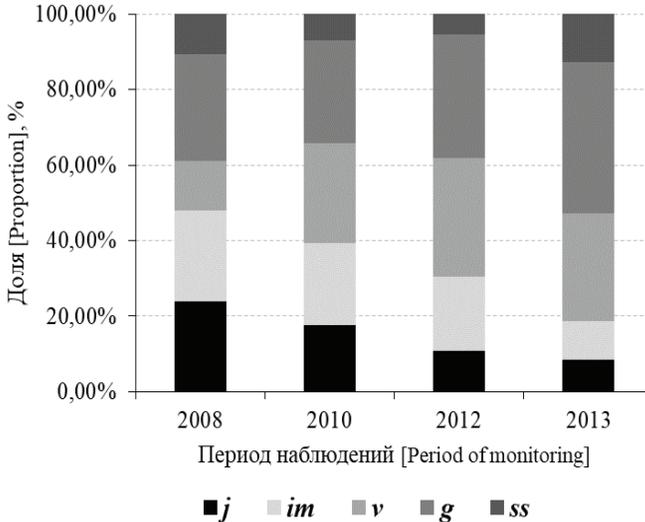


Рис. 3. Динамика онтогенетического спектра наиболее северной популяции *Corydalis solida* в бассейне р. Большая Сыня (гряда Чернышева, Республика Коми).

Условные обозначения онтогенетических групп: *j* – ювенильная, *im* – иматурная, *v* – виргинильная, *g* – генеративная, *ss* – субсенильная

[Fig. 3. Dynamics of the ontogenetic spectrum of the northernmost population of *Corydalis solida* in the basin of the Bolshaya Synya river (Chernyshev ridge, Komi Republic). Symbols of ontogenetic groups: *j* - juvenile, *im* - immature, *v* - virginal, *g* - generative, *ss* - subsenile]

Gagea samojedorum – травянистое многолетнее поликарпическое луковичное растение, которое размножается преимущественно вегетативными зачатками (луковичками, образующимися вместо цветков на видоизмененных цветоносах и в базальной части побега), реже – семенами. Эндемик Урала [31] описан А.А. Гроссгеймом с горы Сабля по сборам В.Б. Сочавы 1927 г. (LE). Ареал *G. samojedorum* охватывает всю цепь Уральских гор от Полярного до Южного Урала. Некоторыми исследователями рассматривается как часть полиморфного вида *G. liotardii* (Sternb.) Schult. & Schult.f. [32, 33]. На территории Республики Коми *G. samojedorum* встречается на Северном и Приполярном Урале, реже – на Полярном Урале и в Приуралье (см. рис. 1, *G*). Вид обитает на сырых высокоотравных лугах в поймах рек и ручьев или безрусловых водотоков, в высокоотравных редколесьях до верхней границы леса в горах и в предгорной таежной зоне [34].

В горах Северного Урала *G. samojedorum* образует многочисленные популяции (от 300 до нескольких тысяч особей и более) с высокой плотностью

растений, которая варьирует от 20 до 964 шт./м². Базовый онтогенетический спектр вида в регионе левосторонний, с преобладанием особей пре-генеративного периода (см. рис. 2). Такой тип спектра в целом характерен для многих представителей рода *Gagea* [10]. При небольшой доле цветущих растений индекс восстановления (I_b) имеет высокие значения и колеблется в разных популяциях *G. samojedorum* от 4,6 до 15,7 (см. таблицу). В среднем в региональной популяции на одну генеративную особь (I_3) приходится 9,9 молодых растений, что указывает на активность процессов самоподдержания. Для всех представителей рода *Gagea* характерны как генеративное, так и вегетативное размножение, причем их соотношение видоспецифично [32, 33]. Для комплекса *Gagea liotardii* s.l., в объеме которого часто рассматривается *G. samojedorum*, характерна изменчивая стратегия вегетативного размножения [35]. Мы считаем, что именно вариабельность вегетативного размножения *G. samojedorum* (формирование нескольких типов луковиц у особей разных возрастных групп) обеспечивает интенсивность репродукции особей при затрудненном образовании семян и способствует устойчивому поддержанию численности популяций вида на Урале. Основная часть региональной популяции находится на территории ООПТ – Печоро-Ильчского заповедника и национального парка «Югыд ва».

В связи с тем что для Республики Коми характерны низкие уровни освоенности территории и плотности населения, антропогенное воздействие на популяции эфемероидов ограничено. Прямые угрозы уничтожения местобитаний возникают при строительстве линейных сооружений, проведении сельскохозяйственных работ в окрестностях населенных пунктов. Снижению численности видов способствует сбор растений на букеты, выкапывание и пересадка эфемероидов на дачные участки. Более значимыми угрозами на границе ареала выступают естественные абиотические и биотические факторы, ослабляющие позиции видов в ценозах, лимитирующие рост и размножение растений, развитие популяций. Особое значение для устойчивого состояния популяций эфемероидов имеют процессы самоподдержания. В обследованных популяциях короткокорневищных *Anemone altaica*, *A. nemorosa*, *A. ranunculoides*, клубнекорневого *Ficaria verna* и луковичного *Gagea samojedorum* поддержание численности осуществляется в основном за счет вегетативного размножения, с образованием клонов. Семенное размножение, играющее второстепенную роль для этих таксонов и в центральной части ареала [10, 36], на Севере затрудняет еще целый ряд факторов. Среди них – снижение числа опылителей. Это может быть критично для облигатных энтомофилов [37], поскольку для представителей рода *Anemone* самоопыление не характерно [38, 39]. Важную роль играет температурный фактор. Семена представителей родов *Anemone* и *Ficaria* имеют длительный период прорастания, для их созревания необходим теплый летний период [40]. Для некоторых видов, в частности для *Anemone nemorosa*, показано, что при продвижении на север недостаток тепла приводит к снижению мас-

сы и процента всхожих семян в популяциях [41]. С учетом того что вид не образует постоянный банк семян [42] и обладает невысокими показателями вегетативного разрастания [43], при недостаточной теплообеспеченности в течение нескольких вегетационных периодов равновесие механизмов самоподдержания периферических популяций в регионе может нарушаться. Среди охраняемых эфемероидов единственным видом, размножающимся только семенным способом, является *Corydalis solida*. Дополнительное давление на популяции этого вида в регионе связано с тем, что *C. solida* является основным кормовым растением для эндемичного подвида редкой охраняемой бабочки *Parnassius mnemosyne timanica* Eisner et Sedykh, 1964 [44]. По сравнению с эндемичным *Gagea samojedorum*, исследованным в основной части своего ареала, в пограничных популяциях эфемероидов (*Anemone altaica*, *A. nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis solida* и *Ficaria verna*) показатели индексов восстановления и замещения значительно ниже.

В настоящее время все вышеперечисленные виды занесены в региональные списки редких и находящихся под угрозой исчезновения растений с категорией редкости 3 (редкие) [20]. Основными критериями для их включения послужили: нахождение популяций на границе ареала, небольшое число и изолированность локалитетов, часто – реликтовый характер и малочисленность популяций, для *Gagea samojedorum* – эндемизм.

Заключение

На территории Республики Коми *Anemone altaica*, *A. nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis solida* и *Ficaria verna* представлены периферическими популяциями на северной / северо-восточной границе ареала. В таежной зоне эти виды отличаются фитоценотической избирательностью, занимая наиболее благоприятные и соответствующие их экологическим требованиям местообитания. Если в центральной части ареала эти таксоны образуют синузидию эфемероидов в зональных типах растительности, то на европейском северо-востоке России их местонахождения разрозненны и часто имеют реликтовый характер. Произрастая в составе пойменных луговых и лесных сообществ, эфемероиды иногда образуют одно–двувидовые экотопические группировки.

Популяции эфемероидов преимущественно линейные, часто – с высокой численностью особей, устойчивые. Самоподдержание в популяциях короткокорневищных *Anemone altaica*, *A. nemorosa*, *A. ranunculoides*, клубнекорневого *Ficaria verna* осуществляется в основном за счет вегетативного размножения, клубневого *Corydalis solida* – только семенным способом. Онтогенетическая структура популяций указывает на снижение интенсивности семенного и вегетативного размножения этих видов на границах распространения. Эндемик Урала *Gagea samojedorum* образует многочисленные популяции с преобладанием молодых особей. Интенсивность репродукции этого вида обеспечивается вариабельностью вегетативного размножения.

Важную роль в сохранении редких эфемероидов в регионе играет система особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Территориальная охрана эфемероидов осуществляется в Печоро-Илычском природном заповеднике и национальном парке «Югид ва», которые входят в объект Всемирного наследия ЮНЕСКО «Девственные леса Коми». В пределах этих ООПТ на Северном Урале сохранились крупные популяции *Gagea samojedorum*, *Anemone altaica* и *Corydalis solida*. Исследованные популяции *Anemone nemorosa* на крайнем юго-востоке республики в границах Печоро-Илычского заповедника – единственные в регионе. Местонахождения охраняемых эфемероидов на Тиманском кряже и гряде Чернышева находятся в границах ряда региональных заказников («Сойвинский», «Понью-Заостренное», «Пижемский», «Сынинский», «Верхне-Локчимский»). Однако значительная часть популяций охраняемых эфемероидов, особенно в южной части Республики Коми, находится вне системы охраняемых территорий и подвержена рискам.

Авторы благодарны за помощь в выполнении работы сотрудникам Института биологии Коми НЦ УрО РАН канд. биол. наук Б.Ю. Тетерюку, канд. биол. наук Н.И. Филиппову и канд. биол. наук И.Н. Стерляговой, а также учителю Т.А. Рыбиной и учащимся общеобразовательной школы No. 56 поселка Сыня (Республика Коми).

Литература

1. Augspurger C.K, Salk C.F. Constraints of cold and shade on the phenology of spring ephemeral herb species // Journal of Ecology. 2016. Vol. 105. PP. 246–254. doi: [10.1111/1365-2745.12651](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12651)
2. Сафаров Н.М. Анализ жизненных форм флоры Центрального Памиро-Алая // Доклады Академии наук Республики Таджикистан. Ботаника. 2013. Т. 56, No. 8. С. 643–648.
3. Qiu Y., Liu T., Zhang C., Liu B., Pan B., Wu S., Chen X. Mapping Spring Ephemeral Plants in Northern Xinjiang, China // Sustainability. 2018. Vol. 10. P. 804. doi: [10.3390/su10030804](https://doi.org/10.3390/su10030804)
4. Авдеев В.И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. 1. Общие аспекты проблемы // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2008. No. 2(18). С. 38–42.
5. Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по флоре и растительности СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1941. Т. 1. С. 183–256.
6. Федоров А.Н. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития флористической основы // Материалы по четвертичному периоду СССР. М. ; Л. : Изд-во Акад. наук СССР, 1952. Вып. 3. С. 49–86.
7. Shorina N.I., Smirnova O.V. The Population Biology of Ephemeroïds // The Population Structure of Vegetation / ed. by J. White. Netherlands : Publisher Springer Netherlands, 1985. PP. 225–240.
8. Li Y., Zhang X.-N., Lv G.-H. Phylogeography of *Ixiolirion songaricum*, a spring ephemeral species endemic to Northwest China // Plant Systematics and Evolution. 2019. Vol. 305, No. 3. PP. 205–221. doi: [10.1007/s00606-018-1563-7](https://doi.org/10.1007/s00606-018-1563-7)
9. Горышина Т.К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав (исследования по экологии, физиологии и фитоценологии). Л. : Изд-во ЛГУ, 1969. 232 с.

10. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. : Наука, 1987. 207 с.
11. Rothstein D.E., Zak D.R. Photosynthetic adaptation and acclimation to exploit seasonal periods of direct irradiance in three temperate, deciduous-forest herbs // *Functional Ecology*. 2001. Vol.15, No. 6. PP. 722–731. doi: [10.1046/j.0269-8463.2001.00584.x](https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00584.x)
12. Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Буболо Л.С., Тютерева Е.В. Структурно-функциональная характеристика эфемероидов бореальной зоны // *Ботанический журнал*. 2011. Т. 96, No. 7. С. 906–917.
13. Whigham D.F. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 2004. Vol. 35. PP. 583–621. doi: [10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105708](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105708)
14. Sparling J.H. Assimilation rates of some woodland herbs in Ontario // *Botanical Gazette*. 1967. Vol. 128. PP. 160–168.
15. Taylor R.J., Pearcy R.W. Seasonal patterns of the CO₂ exchange characteristics of understory plants from a deciduous forest // *Canadian Journal of Botany*. 1976. Vol. 54. PP. 1094–1103.
16. Risser P.G., Cottam G. Carbohydrate cycles in the bulbs of some spring ephemerals // *Bulletin Torrey Botanical Club*. 1968. Vol. 95. PP. 359–369.
17. Eickmeier W.G., Schussler E.E. Responses of the spring ephemeral *Claytonia virginica* L. to light and nutrient manipulations and implications for the “vernal-dam” hypothesis // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1993. Vol. 120. PP. 157–165.
18. Greco D.A., Schamp B.S., Mercer K.A. Canopy effects on abundance and leaf traits of a spring ephemeral: *Erythronium americanum* // *Botany*. 2019. Vol. 97, No. 12. P. 24. doi: [10.1139/cjb-2019-0083](https://doi.org/10.1139/cjb-2019-0083)
19. Мартыненко В.А., Груздев Б.И. Сосудистые растения Республики Коми. Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 2008. 136 с.
20. Красная книга Республики Коми / под ред. С.В. Дёгтевой. Сыктывкар : Коми республиканская типография, 2019. 768 с.
21. Baeten L., De Frenne P., Verheyen K., Graae B.J., Hermy M. Forest herbs in the face of global change: a single-species-multiple-threats approach for *Anemone nemorosa* // *Plant Ecology and Evolution*. 2010. Vol. 143 (1). PP. 19–30.
22. Атлас Коми АССР. М. : Главное управление геодезии и картографии Государственного геологического комитета СССР, 1964. 112 с.
23. World Flora Online. 2019. URL: <http://www.worldfloraonline.org> (дата обращения: 20.10.2019).
24. Ценопопуляции растений: основные понятия и структура / под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М. : Наука, 1976. 215 с.
25. Ценопопуляции растений: очерки популяционной биологии / под ред. Т.И. Серебряковой, Т.Г. Соколовой. М. : Наука, 1988. 184 с.
26. Смирнова О.В., Черемушкина В.А. Род Хохлатка – *Corydalis* Medic. // *Биологическая флора Московской области*. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1975. Вып. 2. С. 48–80.
27. Старостенкова М.М. Род Ветреница // *Биологическая флора Московской области*. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1976. Вып. 3. С. 119–129.
28. Барыкина Р.П. Чистяк весенний // *Биологическая флора Московской области*. М. : Изд-во Моск. ун-та, Аргус, 1995. Вып. 10. С. 75–82.
29. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
30. Кирсанова О.Ф. Раннецветущие растения в верхнем течении реки Печора // *Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН*. 2015. No. 4 (192). С. 9–14.
31. Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области / под ред. В.А. Мухина. Екатеринбург : Голицынский, 2013. 612 с.

32. Leviceh I.G. Phytogeographical analysis of the genus *Gagea* Salisb. (Liliaceae) // Komarovia. 1999. Vol. 1. PP. 45–57.
33. Левичев И.Г. Структурные особенности побегов *Lloydia*, *Gagea*, *Kharkevichia* (Liliaceae) как эволюционная изменчивость модулей мезомной природы у однодольных // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, No. 4. С. 409–452.
34. Лавренко А.Н., Улле З.Г. О новых и редких для Коми АССР видах растений // Ботанический журнал. 1988. Т. 73, No. 2. С. 272–279.
35. Schnittler M., Peterson A., Peterson J., Beisenova S., Bersimbaev R.I., Pfeiffer T. Minor differences with big consequences: reproductive patterns in the genus *Gagea* (Liliaceae) // Flora. 2013. Vol. 208. PP. 591–598. doi: [10.1016/j.flora.2013.09.002](https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.09.002)
36. Ямских И.Е., Чижикова М.И. Состояние ценопопуляций *Anemonoides altaica* С.А. Меу. в южной части Красноярского края // Экология. 2011. No. 4. С. 303–308. doi: [10.1134/S1067413611040205](https://doi.org/10.1134/S1067413611040205)
37. Abrol D.P. Pollination Biology: Biodiversity conservation and agricultural production. London; New York : Springer Dordrecht Heidelberg, 2012. 792 pp.
38. Muller N., Schneller J.J., Holderegger R. Variation in breeding system among populations of the common woodland herb *Anemone nemorosa* (Ranunculaceae) // Plant Systematics and Evolution. 2000. No. 221. PP. 69–76. doi: [10.1007/BF01086381](https://doi.org/10.1007/BF01086381)
39. Демьянова Е.И. О системах скрещивания у охраняемых растений Среднего Урала // Вестник Пермского университета. Биология. 2015. Вып. 2. С. 91–126.
40. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян / отв. ред. М. Ф. Данилова. Л. : Наука. 1985. 348 с.
41. De Frenne P., Graae B.J., Kolb A., Brunet J., Chabrerie O., Cousins S.A.O., Decocq G., Dhondt R., Diekmann M., Eriksson O., Heinken T., Hermy M., Jogar U., Saquez R., Shevtsova A.G., Stanton S., Zindel R., Zobel M., Verheyen K. Significant effects of temperature on the reproductive output of the forest herb *Anemone nemorosa* L. // Forest Ecology and Management. 2010. Vol. 259. PP. 809–817. doi: [10.1016/j.foreco.2009.04.038](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.038)
42. Eriksson O. Seedling recruitment in deciduous forest herbs – the effects of litter, soil chemistry and seed bank // Flora. 1995. Vol. 190. No. 1. PP. 65–70.
43. Verheyen K., Honnay O., Motzkin G., Hermy M., Forster D.R. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach // Journal of Ecology. 2003. Vol. 91. PP. 563–577. doi: [10.1046/j.1365-2745.2003.00789.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00789.x)
44. Татаринев А.Г. География дневных чешуекрылых европейского Северо-Востока России / отв. ред. М.М. Долгин. М : Товарищество научных изданий КМК, 2016. 255 с.

Поступила в редакцию 23.06.2019 г.; повторно 26.11.2020 г.;
принята 21.02.2021 г.; опубликована 31.03.2021 г.

Авторский коллектив:

Тетерюк Людмила Владимировна, канд. биол. наук, доцент, с.н.с. отдела флоры и растительности Севера, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9573-7923>

E-mail: tetryuk@ib.komisc.ru

Валуйских Ольга Евгеньевна, канд. биол. наук, н.с. отдела флоры и растительности Севера, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2359-1731>

E-mail: valuyskikh@ib.komisc.ru

Кирсанова Ольга Федоровна, н.с., Печоро-Илычский государственный природный заповедник (Россия, 167436, Республика Коми, п. Якша, ул. Ланиной, 8).
E-mail: okirsanowa@yandex.ru

For citation: Teteryuk LV, Valuyskikh OE, Kirsanova OF. Distribution, population status and protection of rare ephemerooids in the Komi Republic. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;53:89-108. doi: 10.17223/19988591/53/5 In Russian, English Summary

Lyudmila V. Teteryuk¹, Olga E. Valuyskikh¹, Olga F. Kirsanova²

¹*Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation*

²*Pechoro-Ilychskiy Nature Reserve, Yaksha, Komi Republic, Russian Federation*

Distribution, population status and protection of rare ephemerooids in the Komi Republic

Here, we report the data on modern state and protection prospects of plant species *Anemone altaica* Fisch. ex C.A.Mey., *Anemone nemorosa* L., *Anemone ranunculoides* L., *Ficaria verna* Huds. (Ranunculaceae), *Corydalis solida* (L.) Clairv. (Papaveraceae) and *Gagea samojedorum* Grossh. (Liliaceae) in the taiga zone of the Komi Republic. These ephemerooid species require a special research due to their biological features (short periods of vegetation in the spring and subtle presence in communities at later dates) and geographic localization. One of the species, *Gagea samojedorum* is an endemic of the Urals, other species are presented by populations on the border of their distribution areas. Until recently, studies of early-flowering ephemerooids in the north-east Russia have not been performed. However, such studies become more and more important due to an active industrial development of the North.

To assess the prospects for the conservation of rare early-flowering ephemerooids, we carried out work to clarify the number of locations of species on the territory of the Komi Republic, compiled maps of their distribution (See Fig. 1), collected and summarized information about the area, the number and the structure of 44 coenopopulations (See Tables 1 and 2), as well as identified limiting factors. It is shown that at the edge of the distribution area, ephemerooid species often have fragmented habitat range due to ecological and phytocoenotical preferences. They occur sporadically in the river and stream floodplains (sometimes at limestones) where soils are moist and fertile. In the floodplain meadows and forests, ephemerooids can form one-two species ecotopical assemblages. The populations of ephemerooids are linear, often with a high number of individuals. Self-recovering of short-root *Anemone altaica*, *A. nemorosa*, *A. ranunculoides* and root-tuber *Ficaria verna* is made, mainly, by vegetative reproduction. Tuber species *Corydalis solida* is propagated only by seeds. The ontogenetic structure of populations indicates a decline in seed and vegetative reproduction rate in these species at the edges of distribution areas (See Fig. 2 and 3). The Ural endemic *Gagea samojedorum* occurs in herbal habitats and sparse forests in foothill and mountain areas of the Ural Mountains, where it forms abundant populations with the prevalence of young individuals. A high reproduction rate of *Gagea samojedorum* is due to the variability of vegetative reproduction.

In the Komi Republic, the anthropogenic impact on the ephemerooid species is low due to a low level of industrial development and population. Natural abiotic and biotic factors are more significant here and may weaken species positions in plant communities, as well as limit the growth, development and self-recovering of the populations.

By now, *Anemone altaica*, *A. nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis solida*, *Ficaria verna* and *Gagea samojedorum* have been included in regional Red Books of plants with the protection category 3 (rare). The main reasons for their inclusion are the edge location, small number, isolation of the local populations and often relic origin. *Gagea samojedorum* is also an endemic species. The object of the UNESCO World Heritage List “Virgin Komi Forests” and the number of regional reserves are important for the preservation of ephemeroïd plants in the North.

The paper contains 3 Figures, 2 Tables and 44 References.

Keywords: Red Data Book; Protected Area; protected plants; coenopopulation; European Northeast of Russia.

Funding: This work was carried out within the theme “Diversity of the plant world of the Western macro-slope of the Subpolar Urals” (Project No AAAA-A19-119011790022-1).

Acknowledgments: The authors are deeply grateful to the staff of the Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Boris Teteryuk, Nikolay Filippov and Irina Sterlyagova, as well as to the teacher Tat'yana Rybina and pupils of Secondary School No 56 in Synya Village (Komi Republic).

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Augspurger CK, Salk CF. Constraints of cold and shade on the phenology of spring ephemeral herb species. *J Ecology*. 2016;105:246-254. doi: [10.1111/1365-2745.12651](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12651)
2. Safarov NM. Botanical and geographic analysis of the Central Pamir-Alai flora. *Doklady Akademii nauk Respubliki Tadjikistan = Reports of the Academy of Sciences of the Republic of Tajikistan. Botanika*. 2013;56(8):643-648. In Russian
3. Qiu Y, Liu T, Zhang C, Liu B, Pan B, Wu S, Chen X. Mapping Spring Ephemeral Plants in Northern Xinjiang, China. *Sustainability*. 2018;10:804. doi: [10.3390/su10030804](https://doi.org/10.3390/su10030804)
4. Ardeev VI. Stages of steppe landscapes formation in Euroasia. General aspects of the problem. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2008;2(18): 38-42. In Russian
5. Kleopov YuD. Osnovnye cherty razvitiya flory shirokolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR [Main features of the development of broad-leaved forest flora in the European part of the USSR]. In: *Materialy po flore i rastitel'nosti SSSR* [Materials on the history of flora and vegetation of the USSR]. Komarov VL, Il'in MM, Krashenninikov IM, Lavrenko EM and Maleev VP, editors. Moscow-Leningrad: AN SSSR Publ.; 1941. Vol. 1. pp. 183-256. In Russian
6. Fedorov AN. Istoriya vysokogornoy flory Kavkaza v chetvertichnoe vremya kak primer avtokhtonnoy razvitiya floristicheskoy osnovy [History of the high mountain flora of the Caucasus in the Quaternary as an example of autochthonous development of the tertiary floristic basis]. In: *Materialy po chetvertichnomu periodu SSSR* [Materials for the study of the Quaternary period of the USSR]. Moscow-Leningrad: AN SSSR Publ.; 1952. Vol. 3. pp. 49-86. In Russian
7. Shorina NI, Smirnova OV. The Population Biology of Ephemeroïds. In: *The Population Structure of Vegetation*. White J, editor. Netherlands: Springer Publ.; 1985. pp. 225-240.
8. Li Y, Zhang X-N, Lv G-H. Phylogeography of *Ixiolirion songaricum*, a spring ephemeral species endemic to Northwest China. *Plant Systematics and Evolution*. 2019;305(3):205-221. doi: [10.1007/s00606-018-1563-7](https://doi.org/10.1007/s00606-018-1563-7)
9. Goryshina TK. Rannevesennye efemeroidy lesostepnykh dubrav (issledovaniya po ekologii, fiziologii i fitosenologii) [Early-spring ephemeroïds in forest-steppe oak forests (studies on the ecology, physiology and phytocenology)]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1969. 232 p. In Russian

10. Smirnova OV. Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov [The structure of the herbaceous cover of broad-leaved forests]. Moscow: Nauka Publ.; 1987. 207 p. In Russian
11. Rothstein DE, Zak DR. Photosynthetic adaptation and acclimation to exploit seasonal periods of direct irradiance in three temperate, deciduous-forest herbs. *Functional Ecology*. 2001;15(6):722-731. doi: [10.1046/j.0269-8463.2001.00584.x](https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00584.x)
12. Mamushina NS, Zubkova EK, Bubolo LS, Tyutereva EV. Structural and functional characteristics of ephemeroids of the Boreal Zone. *Botanicheskii zhurnal*. 2011;96(7):906-917. In Russian
13. Whigham DF. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 2004;35:583-621. doi: [10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105708](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105708)
14. Sparling JH. Assimilation rates of some woodland herbs in Ontario. *Botanical Gazette*. 1967;128:160-168
15. Taylor RJ, Pearcy RW. Seasonal patterns of the CO₂ exchange characteristics of understory plants from a deciduous forest. *Canadian J Botany*. 1976;54:1094-1103.
16. Risser PG, Cottam G. Carbohydrate cycles in the bulbs of some spring ephemerals. *Bulletin Torrey Botanical Club*. 1968;95:359-369.
17. Eickmeier WG, Schussler EE. Responses of the spring ephemeral *Claytonia virginica* L. to light and nutrient manipulations and implications for the “vernal-dam” hypothesis. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1993;120:157-165.
18. Greco DA, Schamp BS, Mercer KA. Canopy effects on abundance and leaf traits of a spring ephemeral: *Erythronium americanum*. *Botany*. 2019;97(12):24. doi: [10.1139/cjb-2019-0083](https://doi.org/10.1139/cjb-2019-0083)
19. Martynenko VA, Gruzdev BI. Sosudistye rasteniya Respubliki Komi [Vascular plants of the Komi Republic]. Syktyvkar: Komi scientific center UrB RAS Publ.; 2008. 136 p. In Russian
20. *Krasnaya kniga Respubliki Komi* [The Red Data Book of the Komi Republic]. Degteva SV, editor. Syktyvkar: Komi Republic Printing House; 2019. 768 p. In Russian
21. Baeten L, De Frenne P, Verheyen K, Graae BJ, Hermy M. Forest herbs in the face of global change: a single-species-multiple-threats approach for *Anemone nemorosa*. *Plant Ecology and Evolution*. 2010;143(1):19-30. doi: [10.5091/plecevo.2010.414](https://doi.org/10.5091/plecevo.2010.414)
22. *Atlas Komi ASSR* [Atlas of the Komi ASSR]. Moscow: Main Department of Geodesy and Cartography of the State Geological Committee of the USSR; 1964. 112 p. In Russian
23. *World Flora Online*, 2019. Available at: <http://www.worldfloraonline.org> (accessed: 20.10.2019).
24. *Tsenopopulyatsii rasteniy: osnovnye ponyatiya i struktura* [Plant coenopopulations: basic concepts and structure]. Uranov AA and Serebryakova TI, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1976. 215 p. In Russian
25. *Tsenopopulyatsii rasteniy: ocherki populyatsionnoy biologii* [Plant coenopopulations: essays on population biology]. Uranov AA and Serebryakova TI, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 184 p. In Russian.
26. Smirnova OV, Cheremushkina VA. Rod Khokhlatka [Genus *Corydalis*]. In: *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti* [Biological flora of the Moscow region]. Rabotnov VA, editor. Moscow: Moscow State Univ. Publ.; 1975. Vol. 2. pp. 48-80. In Russian
27. Starostenkova MM. Rod Vetrenitsa [Genus *Anemone*]. In: *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti* [Biological flora of the Moscow region]. Rabotnov VA, editor. Moscow: Moscow State Univ. Publ.; 1976. Vol. 3. pp. 119-129. In Russian
28. Barykina RP. Chistyak vesenniy [Ficaria verna]. In: *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti* [Biological flora of the Moscow region]. Pavlov VN and Tikhomirov VN, editors. Moscow: Moscow State Univ. Publ. and Argus Publ.; 1995. Vol. 10. pp. 75-82. In Russian

29. Zhukova LA. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: Lanar Publ.; 1995. 224 p. In Russian
30. Kirsanova OF. Early-flowering plants at upstream of the river Pechora. *Vestnik Instituta Biologii Komi Scientific Center UrB RAS*. 2015;4(192):9-14. In Russian
31. Kulikov PV, Zolotareva NV, Podgaevskaya EN. Endemichnye rasteniya Urala vo flore Sverdlovskoy oblasti [Endemic plants in the flora of Sverdlovsk region]. Mukhin VA, editor. Yekaterinburg: Goshchitskiy Publ.; 2013. 612 p. In Russian
32. Levichev IG. Phytogeographical analysis of the genus *Gagea* Salisb. (Liliaceae). *Komarovia*. 1999;1:45-57
33. Levichev IG. Structural features of shoot in *Lloydia*, *Gagea*, *Kharkevichia* (Liliaceae) as evolutionary variability of the modules of mesome nature in Monocotyledonis. *Botanicheskii zhurnal*. 2013;98(4):409-452. In Russian, English Summary
34. Lavrenko AN, Ulle ZG. O novykh i redkikh dlya Komi ASSR vidakh rasteniy [On new and rare plant species for the Komi ASSR]. *Botanicheskii zhurnal*. 1988;73(2):272-279. In Russian
35. Schnittler M, Peterson A, Peterson J, Beisenova S, Bersimbaev RI, Pfeiffer T. Minor differences with big consequences: reproductive patterns in the genus *Gagea* (Liliaceae). *Flora*. 2013;208:591-598. doi: [10.1016/j.flora.2013.09.002](https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.09.002)
36. Yamskikh IE, Chizhikova MI. The state of *Anemonoides altaica* C.A. Mey cenopopulations in the Southern Krasnoyarsk region. *Russ J Ecology*. 2011;42(4):333-338. doi: [10.1134/S1067413611040205](https://doi.org/10.1134/S1067413611040205)
37. Abrol DP. *Pollination Biology: Biodiversity conservation and agricultural production*. London–New-York: Springer Dordrecht Heidelberg; 2012. 792 p.
38. Muller N, Schneller JJ, Holderegger R. Variation in breeding system among populations of the common woodland herb *Anemone nemorosa* (Ranunculaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 2000;221:69-76. doi: [10.1007/BF01086381](https://doi.org/10.1007/BF01086381)
39. Dem'yanova EI. About crossing systems of protected plants of the Middle Urals. *Bulletin of Perm University. Biology*. 2015;2:91-126. In Russian, English Summary
40. Nikolaeva MG, Razumova MV, Gladkova VN. Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchikhsya semyan [Handbook of dormant seed germination]. Danilova MF, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1985. 348 p. In Russian
41. De Frenne P, Graae BJ, Kolb A, Brunet J, Chabrierie O, Cousins SAO, Decocq G, Dhondt R, Diekmann M, Eriksson O, Heinken T, Hermy M, Jogar U, Saquez R, Shevtsova AG, Stanton S, Zindel R, Zobel M, Verheyen K. Significant effects of temperature on the reproductive output of the forest herb *Anemone nemorosa* L. *Forest Ecology and Management*. 2010;259:809-817. doi: [10.1016/j.foreco.2009.04.038](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.038)
42. Eriksson O. Seedling recruitment in deciduous forest herbs – the effects of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora*. 1995;190:65-70.
43. Verheyen K, Honnay O, Motzkin G, Hermy M, Forster DR. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *J Ecology*. 2003;91:563-577. doi: [10.1046/j.1365-2745.2003.00789.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00789.x)
44. Tatarinov AG. Geografiya dnevnykh cheshuekrylykh evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii [Geography of diurnal Lepidoptera of the European North-East of Russia]. Dolgin MM, editor. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2016. 255 p. In Russian

*Received 23 June, 2020; Revised 26 November, 2020;
Accepted 21 February, 2021; Published 31 March, 2021.*

Author info:

Teteryuk Lyudmila V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Senior Researcher, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the

Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9573-7923>

E-mail: tetryuk@ib.komisc.ru

Valuyskikh Olga E., Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2359-1731>

E-mail: valuyskikh@ib.komisc.ru

Kirsanova Olga F., Researcher, Pechoro-Ilychskiy Nature Reserve, 8 Laninoy Str., Yaksha, Komi Republic 169436, Russian Federation.

E-mail: okirsanova@yandex.ru