



УДК 582.675.1:581.961

Система рода *Pulsatilla* Mill. (Ranunculaceae)

В. Ф. Зайков^{1, 6*}, А. А. Кечайкин^{1, 7}, М. Г. Куцев^{1, 8}, М. В. Скапцов^{1, 9}, В. И. Дорофеев^{2, 10},
Р. С. Романец^{3, 11}, А. А. Кузнецов^{3, 12}, Е. А. Жолнерова^{1, 13}, М. Г. Хорева^{4, 14},
Д. Ш. Абдилданов^{5, 15}, А. И. Шмаков^{1, 16}

¹ Алтайский государственный университет, пр. Ленина, д. 61, г. Барнаул, 656049, Россия

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, д. 2, г. Санкт-Петербург, 197022, Россия

³ Томский государственный университет, пр. Ленина, д. 36, г. Томск, 634050, Россия

⁴ Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Портовая улица, 18, г. Магадан, 685000, Россия

⁵ Институт ботаники и фитоинтродукции, ул. Тимирязева 36Д, г. Алматы, 050040, Казахстан

⁶ E-mail: vz1703@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1641-9458>

⁷ E-mail: alekseicheaikin@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0754-4698>

⁸ E-mail: m.kucev@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2284-6851>

⁹ E-mail: mr.skaptsov@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4884-0768>

¹⁰ E-mail: vdorofeyev@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3642-197X>

¹¹ Email: romanromanets4990@gmail.com; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3934-6079>

¹² E-mail: ys.tsu@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5553-2958>

¹³ Email: zholnerova.liza@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3697-4811>

¹⁴ E-mail: mkhoreva@ibpn.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2290-3043>

¹⁵ E-mail: abdildanov00@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0681-5468>

¹⁶ E-mail: alex_shmakov@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1052-4575>

* Автор для переписки

Ключевые слова: гербарий, молекулярная генетика, морфология растений, прострел, пыльца, система рода, *Pulsatilla*.

Аннотация. Род *Pulsatilla* (прострел) является сложным в таксономическом плане объектом исследования. Предыдущие работы по созданию системы рода основывались, главным образом, либо на морфологии прикорневых и стеблевых листьев, либо на генетических данных. В нашем исследовании система прострелов была доработана с учетом дополнительного комплекса данных, включающих палинологические, морфологические, молекулярно-генетические и некоторые биологические характеристики. Для этого была описана морфология цветоножек, плодов, прикорневых и мутовчатых листьев, изучены детали поверхности пыльцевых зерен и дополнены генетические данные по некоторым видам. Наиболее значимыми признаками при ревизии системы рода оказались морфология пыльцевых зерен, мутовчатых листьев, андроя: наличие или отсутствие стаминодиев и цвет пыльников. Согласно полученным результатам, нами предложено рассматривать род *Pulsatilla* состоящим из 5 подродов. Подроды *Kostyczewianae* и *Preonanthus* нами приняты в традиционном объеме. Из подрода *Pulsatilla* нами обособлено еще два подрода – *Bungeanae*, *Albanae*, а также выделены новые секции – *Magadanenses*, *Tenuilobeae*.

System of the genus *Pulsatilla* Mill. (Ranunculaceae)

V. F. Zaikov¹, A. A. Kechaykin¹, M. G. Kutsev¹, M. V. Skaptsov¹, V. I. Dorofeyev², R. S. Romanets³,
A. A. Kuznetsov³, E. A. Zholnerova¹, M. G. Khoreva⁴, D. Sh. Abdildanov⁵, A. I. Shmakov¹

¹ Altai State University, Lenina Pr., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation

² Komarov Botanical Institute of RAS, Prof. Popova St., 2, St. Petersburg, 197022, Russian Federation

³ Tomsk State University, Lenina Pr., 36, Tomsk, 634050, Russian Federation

⁴ Institute of the biological problems of the North FEB RAS, Portovaya St., 18, Magadan, 685000, Russian Federation

⁵ Institute of Botany and Phytointroduction, 36D Timiryazev St., Almaty, 050040, Kazakhstan

Keywords: genus system, herbarium, molecular genetics, pasqueflower, plant morphology, pollen, *Pulsatilla*.

Summary. The genus *Pulsatilla* (Pasqueflower) is a taxonomically complex object of study. Previous works on the creation of the genus system were based mainly on either the morphology of basal and cauline leaves or on genetic data. In our study, the system of pasqueflowers was revised taking into account an additional set of data, including palynological, morphological, molecular-genetic and some biological characteristics. For this purpose, the morphology of peduncles, fruits, basal and whorled leaves was described, details of the pollen grain surface were studied and genetic data for some species were supplemented. The most significant features in the revision of the genus system were the morphology of pollen grains, whorled leaves, androecium: the presence or absence of staminodes and the color of the anthers. According to the results obtained, we proposed to consider the genus *Pulsatilla* consisting of 5 subgenera. We have accepted the subgenera *Kostyczewianae* and *Preonanthus* in their traditional volume. From the subgenus *Pulsatilla* we have separated two more subgenera – *Bungeanae*, *Albanae*, and new sections were also identified: *Magadanenses*, *Tenuilobeae*.

Введение

Представители рода *Pulsatilla* Mill. (прострел, или сон-трава) – весьма декоративные растения. Они достаточно давно используются в качестве яркоцветущей ранневесенней культуры в садах и парках (Poletiko, Mishenkova, 1967; Bogatkina, 1985; Grey-Wilson, 2014). Кроме того, растительное сырье ряда видов имеет медицинское значение (Bogatkina, 1985; Cheng et al., 2008; Xu et al., 2012; Ling et al., 2016; Wang et al., 2016; Suh et al., 2017).

Род *Pulsatilla* является представителем умеренных широт всего северного полушария. Его виды здесь встречаются от равнин до альпийского пояса гор. В настоящее время в его составе насчитывается до 40 видов. Большое разнообразие прострелов сосредоточено на Дальнем Востоке России (ок. 11 видов). Это четвертая часть от всех видов. Шесть из них являются узколокальными эндемиками. Поэтому Г. Срамко с соавт. рассматривают Дальний Восток как вторичный центр видообразования (Sramko et al., 2019).

При идентификации прострелов используются морфологические признаки вегетативных

и генеративных органов. Одним из главных видовых отличий является характер расщепления пластинки прикорневых розеточных листьев. Пластинка может быть тройчато-раздельная (*P. chinensis* (Bunge) Regel), пальчато-расщепленная (*P. angustifolia* Turcz., *P. multifida* (E. Pritz.) Juz. и другие представители секции *Patentes*), непарно-перисторасщепленная (дважды- и трижды-) (*P. cernua* (Thunb.) Bercht. et J. Presl, *P. bungeana* C. A. Mey. ex Ledeb., *P. turczaninovii* Kryl. et Serg. и др.) и цельная (*P. integrifolia* (Miyabe et Tatew.) Tatew. et Ohwi ex Vorosch.). Кроме того, прострелы имеют характерную стеблевую мутовку из 3 сросшихся своими основаниями или свободных листьев. Как правило, каждый лист в мутовке может быть пальчато-расщепленным на узкие длинные сегменты (*P. multifida* (E. Pritz.) Juz.), либо быть цельным (*P. astragalifolia* Pobed.).

У представителей подрода *Preonanthus* стеблевые листья не сростаются в основании, они могут быть с хорошо развитыми не только черешками, но и листовыми пластинками, сходными с прикорневыми листьями (*P. aurea* (N. Busch) Juz.), либо более-менее сидячие, но свободные (*P. magadanensis* Khokhryakov et Vorosch.). Цвет-

ки у всех прострелов обоеполюе, актиноморфные, обычно крупные, одиночные, верхушечные, колокольчатые или раскрытые. Листочки простого околоцветника лепестковидные, различной окраски, в количестве 5–6. Между тем, есть виды с куда большим их числом: от 8 до 12 у *P. taraoi* (Makino) Takeda ex Zamelis et Paegle, 7–9 – у *P. archarensis* Kudrin. Андроец многочисленный (неопределенный), тычинки свободные. У большинства представителей, за исключением подрода *Preonanthus* и *Kostyczewianae*, он разделен на наружную стерильную и внутреннюю фертильную части. Наружная часть у такого андроеца представлена железистыми метаморфизированными прямыми, нитевидными стаминодиями. Для рода характерен апокарпный гинецей. Плодолистики состоят из хорошо обособленной расширенной завязи и длинного однородного по ширине или узко конусовидного столбика, густо покрытого длинными простыми волосками. Плод – многоорешек. Плодики – односемянные орешки с перистой летучкой (усохший столбик).

До последнего времени система рода *Pulsatilla* включала в себя от двух до четырех подродов: монотипный подрод *Miyakea* с видом *P. integrifolia*; подрод *Kostyczewianae*, имеющий также один вид, встречающийся в Средней (Кыргызстан) и сопредельной части Центральной (Северо-Западный Китай) Азии; подрод *Preonanthus*, включающий шесть видов, представленных в Европе, Северной Америке, и на Дальнем Востоке; и самый крупный подрод *Pulsatilla*, объединяющий около 30 видов, широко распространенных в Европе, Азии и Северной Америке (Aichele, Schwegler, 1957; Tamura, 1991; Grey-Wilson, 2014). Изучением и разработкой системы рода занимались А. Р. де Кандолле (1818), А. Замельс и В. Пагль (1927), С. В. Юзепчук (Juzepczuk, 1937), Aichele, Schwegler (1957), Tamura (1991), Grey-Wilson (2014), Sramko et al. (2019).

Род *Pulsatilla* демонстрирует сложную картину надвидовой и внутривидовой морфологической изменчивости (Grey-Wilson, 2014), в связи с чем распознавание и идентификация его видов на основе традиционных подходов часто затруднительна, поскольку нередко встречаются растения с наличием переходных (промежуточных) морфологических черт. Примером тому могут послужить *P. turczaninowii* и *P. tenuiloba* (Hayek) Juz., которые хорошо отличаются друг от друга только по количеству пар боковых листочков прикорневых листьев, то есть листо-

вая пластинка с 3 или 4, реже с 5 или 6 парами боковых листочков (Wang et al., 2001). Qiu-Jie Li с коллегами после тщательной проверки образцов этих видов и исследования их популяций обнаружили, что количество листочков у розеточных листьев *P. turczaninowii* и *P. tenuiloba* перекрывается, а у некоторых особей имеется как 4, так и 5 (даже 6) пар боковых листочков (Li et al., 2019).

Понижающие цветки признавались как надежный диагностический признак *P. campanella* Fisch. ex Regel. Однако, этот признак также был обнаружен у *P. ambigua* (Turcz.) Juz., *P. cernua* и *P. dahurica* (Fisch. ex DC.) Spreng. Кроме того, окраска цветков этих видов имеет практически непрерывные переходные оттенки синего (Wang et al., 2001). Таким образом, показано, что имеется ряд признаков, которые не имеют устойчивых характеристик и, в связи с этим, затрудняют выявление границ между видами.

Представители рода *Pulsatilla* часто гибридизируют между собой, в том числе, и на межсекционном уровне, что также затрудняет определение видов, а также границы их ареалов (Akeroyd, 1993; Bakin, 2005; Stepanov, 2014).

Морфология пыльцевых зерен в надвидовой структуре рода *Pulsatilla* использовалась ограниченно (Gray-Wilson, 2014) и до недавнего времени отсутствовали данные по ряду видов. Крупные исследования, посвященные морфологии пыльцевых зерен прострелов были предприняты дважды. В первой работе с помощью световой микроскопии было изучено 19 видов (Huyhn, 1970), во второй с использованием сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) исследовали 18 видов (Xi, 1985). В упомянутых публикациях показано, что для представителей рода *Pulsatilla* характерно несколько типов пыльцевых зерен. Нами были дополнены недостающие данные о морфологии пыльцы ряда видов прострелов (Zaikov et al., 2025). Основываясь на проведенных исследованиях представителей рода *Pulsatilla* можно выявленное разнообразие пыльцы разделить на 4 типа по характеру апертуры: диморфный (дву- и трехбороздный), трехбороздный, рассеянно-бороздный (включая смешанные с трехбороздными), рассеянно-поровый (включая спирально-апертурные).

Разработанные до 2014 г. системы рода (Zamelis, Paegle, 1927; Juzepczuk, 1937; Aichele, Schwegler, 1957; Tamura, 1991; Grey-Wilson, 2014) основывались главным образом на морфоло-

гических признаках вегетативных и генеративных органов. Г. Срамко с коллегами предложили свою систему рода, но основанную только на молекулярно-генетических данных (Sramko et al., 2019). Понимая, что оба принципа исследования по отдельности не дают четкой картины распределения видов в системе рода, в нашем исследовании специально была предпринята попытка выявления надвидовой структуры рода *Pulsatilla* с учетом комплекса признаков по общей морфологии, молекулярной генетике, биологии развития и палинологии.

Ближайшим родственником прострелов является род *Anemone* L., от которого он в первую очередь отличается наличием длинных стилоидиев (носики) у плодиков.

Материалы и методы

Материалом послужили коллекции гербариев LE, ALTB, AA и полевые сборы растений в Западной и Восточной Сибири. Для получения наиболее детальной картины родства использовались методы электронной микроскопии, палинологического и морфологического анализа.

Палинологическое исследование

В нашей работе мы исследовали до настоящего времени недостаточно изученную морфологию пыльцевых зерен вида *P. magadanensis*. Образец был предоставлен сотрудниками гербария MAG: «Магаданская область, Ольский район, окр. г. Магадана, водораздел рек Каме-нушка и Медвежка. 59,6478 с. ш. 150,6014 в. д. [59°38'52" с. ш. 150°36'5" в. д.], среди крупно-глыбовых останцов. 30 V 2010. О. А. Мочалова» (MAG 0013123).

Поверхность пыльцевых зерен изучали с помощью СЭМ без дополнительной обработки из гербарных образцов. Пыльца отбиралась из зрелых пыльников и была зафиксирована на двухсторонней клеевой ленте и покрыта напылением золото-палладиевого сплава. Пыльцевые зерна фотографировали и измеряли при разных увеличениях с помощью SEC SNE – 4500 M в Томском государственном университете (г. Томск, Россия). Форму и апертуру пыльцевых зерен определяли по методике Н. Р. Мейер-Меликян (1999). Скульптура поверхности описывается в соответствии с рекомендациями E. Bucher (2004).

Молекулярно-генетические исследования

В ходе работы было секвенировано 21 образец 14 видов прострелов и использована ранее опубликованная нами информация (Zaikov et al., 2024), а также данные Г. Срамко с коллегами (Sramko et al., 2019). Образцы отобраны из гербарного материала ALTB, AA, LE. Места сбора гербарного материала представлены в приложении на сайте журнала.

Все работы проводились в лаборатории биоинженерии Южно-Сибирского ботанического сада. Экстракция ДНК осуществлялась с использованием набора DiamondDNA (ООО «Научно-производственная фирма “Алтайбиотех”», г. Барнаул).

ITS ядерный регион амплифицировали с использованием праймеров ITS-rew и ITS-for (Kutsev et al., 2014), trnL хлоропластный фрагмент с использованием праймеров trnLff–trnLfr (Taberlet et al., 1991) (табл. 1). Полимеразную цепную реакцию проводили в 50 мкл реакционной смеси с помощью набора для проведения ПЦР Биомастер HS-Taq ПЦР-Color 2x (ООО «Биолаб-микс», г. Новосибирск) в следующем составе на один образец: 25 мкл готовой PCR-смеси, 21 мкл H₂O, по 1 мкл 10 мМ соответствующих праймеров, 2 мкл тотальной ДНК. Очистку продуктов амплификации осуществляли с помощью микроколонок. Секвенирование проводили методом Сэнгера с помощью секвенатора ABI PRISM 3500 XL. Полученные нуклеотидные последовательности были выровнены с помощью алгоритма ClustalW в программе MEGAX (Kumar et al., 2024) с оценкой качества прочтения вручную. Для филогенетического анализа использовали ядерную область ITS1-5,8S-ITS2 и пластидный спейсер *trnL-F*. Для построения деревьев были использованы полученные последовательности, а также уже имеющиеся последовательности из генетического банка NCBI. Филогенетические схемы были построены с применением модели байесовской интерференции (BI). Для анализа BI GTR+G4 была выбрана как наиболее подходящая в raxmlGUI 2.0 (Edler et al., 2020). MrBayes v.3.2.6 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) использовался для BI-анализа с 10 000 000 поколений (случайные деревья отбирались каждые 1000 поколений), отбрасывая первые 25 % деревьев как выгорающие, консенсусное дерево по правилу большинства было вместе с апостериорными вероятностями (PP).

Таблица 1. Праймеры, использованные в работе

Название	Последовательность (5'–3')	Протокол амплификации
trnLff	CGAAATCGGTAGACGCTACG	95 °C – 4 мин; 35 циклов: 95 °C – 20 с, 64 °C – 30 с, 72 °C – 1 мин; 72 °C – 7 мин
trnLFr	ATTTGAACTGGTGACACGAG	
ITS-for	CGTAACAAGGTTTCCGTAG	95 °C – 4 мин; 35 циклов: 95 °C – 20 с, 57 °C – 30 с, 72 °C – 1 мин; 72 °C – 7 мин
ITS-rew	GGAATCCTTGTAAGTTTCTTT	

Результаты и обсуждение

Морфология пыльцевых зерен *Pulsatilla magadanensis*

Пыльцевые зерна редкого и эндемичного вида *P. magadanensis* имели сфероидальную форму. Их размеры колебались от 21,3 до 26,8 мкм (среднее значение – 23,47 мкм). Апертура характеризуется как рассеянно-бороздная, с хорошо выраженными бороздами. Скульптура микрошпиговатая, ширина основания шипиков 0,3–0,4 мкм, высота около 0,3–0,4 мкм. Шипики распределены равномерно. Поверхность бугорчатая (рис. 1).

По характеру апертуры *P. magadanensis* близок к таким видам как *P. aurea* и *P. alpina* из подрода *Preonanthus*. Хотя этот вид отличается морфологически от последних менее развитыми и более короткочерешковыми стеблевыми листьями.

Общий анализ результатов молекулярно-генетических, палинологических и морфологических исследований

В нашем исследовании были секвенированы фрагменты ядерной ДНК (ITS) и хлоропластной ДНК (*trnL*) 21 образца 14 видов прострелов. Для 9 видов нуклеотидная последовательность расшифрована впервые. Основной акцент при исследовании был сделан на пополнение недостающих данных для прояснения внутривидовых взаимоотношений между видами. Суммарно в исследование было включено 56 образцов 38 видов представителей рода *Pulsatilla* и 2 вида для внешней группы.

Филогенетическое дерево, построенное на основе ITS фрагмента ядерной ДНК, представлено на рис. 2. На нем мы видим, как самым первым от общего дерева изолируется *P. kostyczewii*, в системе рода выделяемый в монотипный подрод *Kostyczewiana* (ветвь 1). Для этого вида характерен диморфный тип пыльцы. У исследо-

ванных образцов отмечены двух- и трехбороздные пыльцевые зерна. Данный представитель прострелов хорошо отличается от других строением цветка, который морфологически ближе к цветку ветреницы, а также имеет фиолетовые пыльники. Ему свойственно отсутствие стаминодильных нектарников. Этот признак отмечен также у представителей, объединяемых в подрод *Preonanthus*.

Подрод *Preonanthus* в нашей системе обособился в отдельную ветвь 2. Он включает несколько видов, встречающихся на Дальнем Востоке: *P. sachalinensis* (эндемик о. Сахалин), *P. magadanensis* (узколокальный эндемик Магаданской области), *P. taraoi* (Курильские острова); в Европе: *P. aurea*, *P. alpina* и на западе Северной Америки: *P. occidentalis*. У этих прострелов стеблевые мутовчатые листья черешчатые, несрастающиеся друг с другом. Они хорошо развиты и внешне похожи на прикорневые. Пыльцевые зерна этих прострелов рассеянно-бороздные, в некоторых случаях с примесью трехбороздных. Для *P. sachalinensis* к настоящему времени пыльца не изучена.

У всех остальных прострелов стеблевые мутовчатые листья в различной степени редуцированные, сидячие и сростаются своими основаниями. Морфологически это самая многообразная группа прострелов, которую долгое время объединяли в один подрод (ветви 3, 4, 5).

Представители третьей ветви с двумя видами *P. bungeana* и *P. astragalifolia* встречаются в российской части Сибири (Республика Алтай, Республика Тыва) и в Монголии (преимущественно Монгольский Алтай). От всех остальных прострелов эта группа отличается цельными, либо на верхушке 2–3 зубчатыми мутовчатыми стеблевыми листьями. Пыльники их фиолетовые. Такой же признак ранее был отмечен только для *P. kostyczewii* и *P. reverdattoi*. Пыльца у них трехбороздная, что должно было бы сближать их с соседней четвертой ветвью – subgen. *Pulsatilla*. Эта ветвь объединяет все виды, имеющие трехбороздные пыльцевые зерна. Сюда

входят две клады дальневосточных видов: первая (*P. cernua*, *P. dahurica*, *P. chinensis*, у которых ости (носики) плодиков тонкие, очень длинные с равномерным опушением, прикорневые листья непарно-перисторассеченные у первых двух видов, тройчато-раздельные у *P. chinensis*) и вторая (*P. ajanensis*, *P. tatewakii*, *P. sugawarai*, прикорневые листья которых тройчато-рассеченные).

В следующей кладе объединены виды из Европы (*P. pratensis*, *P. montana*) и Азии (*P. turczaninowii*, *P. ambigua*, *P. chemalensis*). Последние встречаются на юге азиатской части России, в Северо-Восточном Казахстане, в Монголии и Китае. *P. ambigua*, согласно исследованиям Г. Срамко с соавторами, попадает в отдельную кладу с *P. campanella*, а не с *P. turczaninowii* (Sramko et al., 2019). К. Грей-Вилсон также сближает его с первым видом (Grey-Wilson, 2014). Тщательное изучение гербарного материала и протологов позволило нам отобрать для анализа образец из Бурятии (р. Иркут) в наибольшей степени схожий по морфологии с описанием

этого вида. Анализ пыльцевых зерен и результатов последовательности ядерной ДНК показал, что *P. ambigua* ближе к *P. turczaninowii*.

Следующая клада в четвертой ветви оказалась весьма разнородной. Вид *P. integrifolia* (эндемик острова Сахалин), который первоначально описывался в составе монотипного рода *Miyakea* Miyabe et Tatew., позднее рассматривался как прострел в подроде *Myakea*. Уникальность этого вида заключается в том, что он имеет прикорневые листья с цельной пластинкой. В исследовании Г. Срамко с коллегами он сближается с *P. vernalis* и *P. vulgaris* в подроде *Pulsatilla*. Статус данного вида должен быть уточнен исследованием большего количества не только образцов, но и фрагментов его ДНК.

Европейские виды *P. halleri*, *P. taurica*, *P. vulgaris* и *P. grandis* объединяются в одну группу. По морфологическим признакам она близка к видам из соседней клады (*P. pratensis*, *P. montana*, *P. ambigua*). Для выявления более четкого положения данной группы видов также необходимы

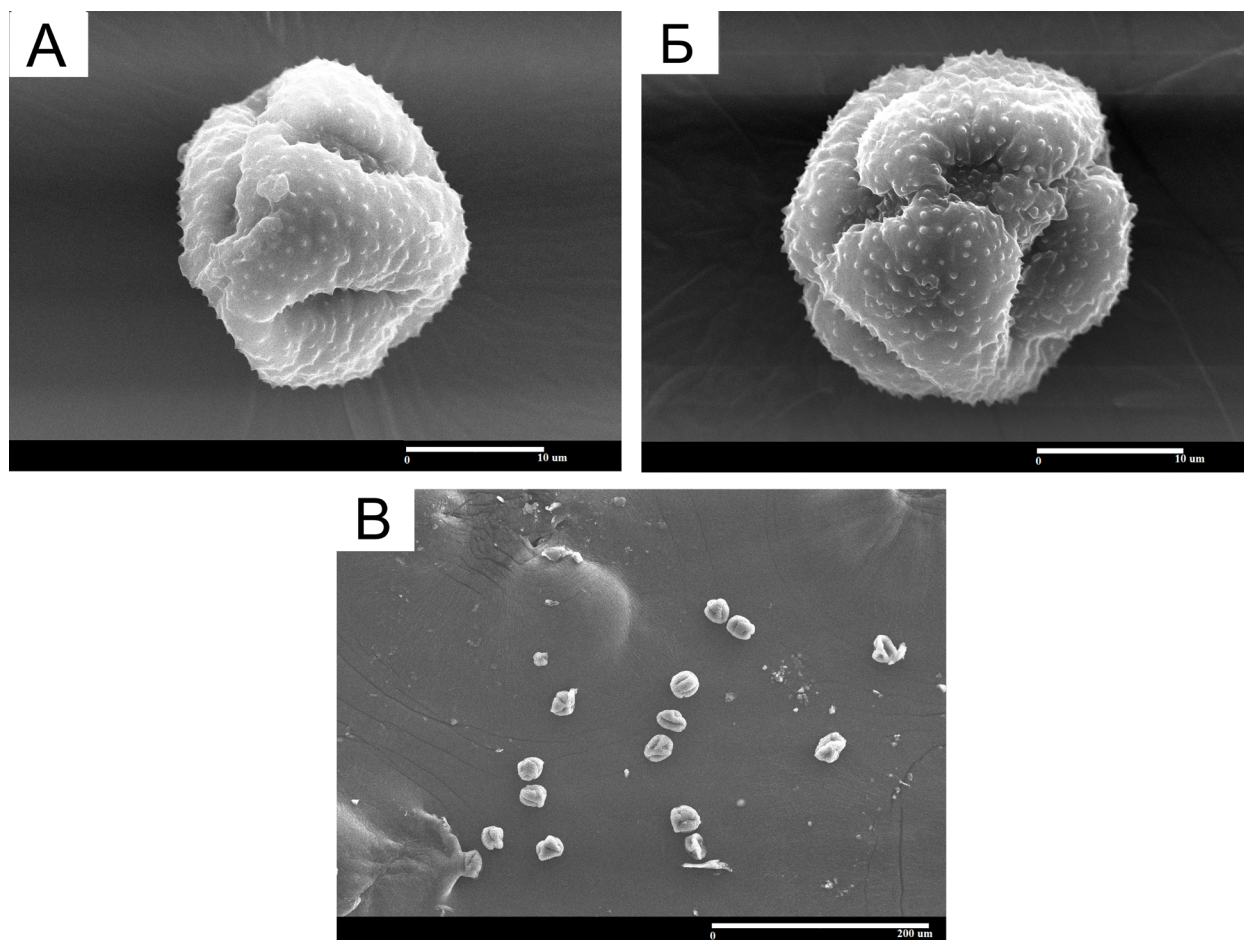


Рис. 1. Электронные фотографии (СЭМ) пыльцевых зерен *P. magadanensis* (цена деления: А – 10 мкм, Б – 10 мкм, В – 200 мкм).

поиски более информативных фрагментов ДНК. Ближайшая к ним клада объединяет прострелы с пальчато-рассеченной пластинкой прикорневых листьев. Нередко все эти виды объединяют в один часто широко понимаемый *P. patens*. Од-

нако, мы полагаем, что это не совсем правильно, поскольку отмеченные морфологические отличия в ряде случаев подкрепляются географической определенностью.

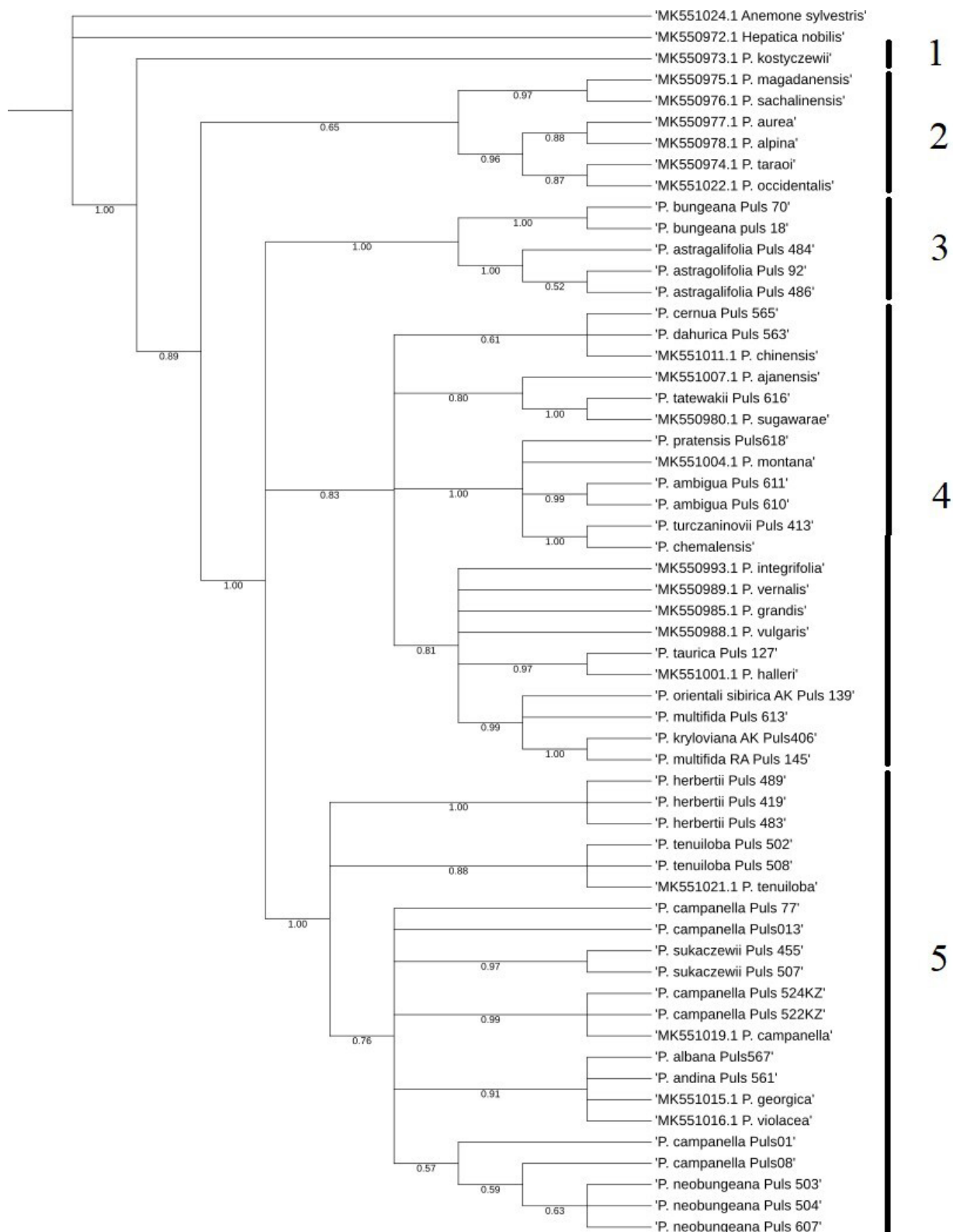


Рис. 2. Филогенетическое дерево в виде кладограммы, построенное на основе ITS ядерного фрагмента ДНК (MrBayes, под узлами указана апостериорная вероятность, PP).

Последняя пятая ветвь филогенетического дерева объединяет все виды с рассеянно-поровой или спиральной апертурой пыльцевых зерен. Первые две клады здесь принадлежат двум видам – *P. tenuiloba* и *P. herbertii*. Для них характерны сильнорасщепленные доли мутовчатых листьев и преимущественно спирально-апертурные пыльцевые зерна. Их распространение связано с Южной Сибирью, где они распространены от Алтая до Забайкальского края, южнее проникая в Монголию и Китай.

Третья крупная кладка включает виды с рассеянно-поровой пылью. Здесь объединяются виды из Юго-Западной Азии – *P. albana*, *P. andina*, *P. georgica* и *P. violacea*.

Неожиданные результаты были получены при изучении *P. campanella*. Образцы этого вида из Казахстана и Кыргызстана попадают в отдельную кладу, явно изолируясь от алтайских образцов.

Полученные нами данные противоречат выводам Q.-J. Li с коллегами (Li et al., 2019), объединившим виды *P. tenuiloba* и *P. turczaninowii*. В нашем исследовании они отличаются как генетически, так и по морфологии пыльцевых зерен. *P. turczaninowii* имеет трехбороздные пыльцевые зерна, а *P. tenuiloba* – спирально-апертурные, реже рассеянно-поровые пыльцевые зерна.

Комбинированное филогенетическое дерево, основанное на ITS ядерном и *trnL* хлоропластном фрагментах ДНК, показало несколько отличий в положении и составе клад (рис. 3). Так, виды с трехбороздными пыльцевыми зёрнами, объединяемые в одну ветвь, были рассредоточены по отдельнымкладам. В то же время виды *P. bungeana* и *P. astragalifolia* оказались ближе к ветви видов с рассеянно-поровыми пыльцевыми зёрнами.

Можно предположить, что межгенный спейсер *trnL* является информативным лишь для части прострелов. Согласно комбинированному филогенетическому дереву (рис. 2), кладка *P. neobungeana* обособилась в сравнении с предыдущим деревом (рис. 1). Поддержка для подрода *Preonanthus* стала также выше и составила 0,93. Между тем фрагмент ITS является самым информативным, что подтверждается не только предыдущими исследованиями (Li et al., 2019; Sramko et al., 2019; Valuyskikh et al., 2020 и др.), но и нашими. В связи с чем, за основу пересмотра системы рода *Pulsatilla* мы решили использовать филогенетическое дерево, построенное на основе ITS ядерного фрагмента ДНК, как наибо-

лее согласующегося с морфологическими признаками.

Система рода

Основываясь на комплексе морфологических признаков и молекулярно-генетических данных, мы предлагаем систему рода *Pulsatilla*, состоящую из 5 подродов (рис. 4). Секционное деление показано на рис. 5.

Genus *Pulsatilla* Mill. 1754, Gard. Dict. Abr., ed. 3: sine pag.

Тип: *P. vulgaris* (L.) Mill. (= *Anemone pulsatilla* L.)

Subgen. 1. *Pulsatilla* – *P.* subgen. *Campanaria* (Endl.) Juz. 1937, Фл. СССР, 7: 289, pro parte. – *Anemone* subgen. *Pulsatilla* sect. *Campanaria* Endl. 1839, Gen. Pl. Ord. Nat.: 845.

Стеблевые мутовчатые листья сидячие, пальчаторасщепленные, редуцированные и сросшиеся своими основаниями. Пыльники желтые. Пыльцевые зерна трехбороздные. Наружные тычинки метаморфизированы (тычиночные нити без пыльников) в стаминодиальные нектарники.

Тип: *P. vulgaris* (L.) Mill.

Sect. 1. *Semicampanaria* Zamels et Paegle, 1927, Acta Hort. Bot. Latv. 2(2–3): 156. – *P.* subgen. *Pulsatilla* sect. *Pulsatilla* ser. *Chinenses* (Juz. ex Aichele et Schweg.) Juz. ex Tamura, 1991, Acta Phytotax. Geobot. 42(2): 181. – *P.* sect. *Pulsatilla* subsect. *Chinenses* Juz. ex Aichele et Schweg. 1957, Feddes Repert. 60(1–3): 62. – *P.* subgen. *Campanaria* ser. *Chinenses* Juz. 1937, Фл. СССР, 7: 290, nom. illeg., descr. ross. – *P.* sect. *Semicampanaria* subsect. *Cernuae* Aichele et Schweg. 1957, Feddes Repert. 60(1–3): 53. – *P.* subgen. *Pulsatilla* sect. *Pulsatilla* ser. *Cernuae* (Aichele et Schweg.) Juz. ex Tamura, 1991, Acta Phytotax. Geobot. 40(2): 181. – *P.* subgen. *Campanaria* ser. *Cernuae* Juz. 1937, Фл. СССР, 7: 303, nom. illeg., descr. ross.

Пластинка прикорневых листьев непарно-перисторассеченная либо тройчатораздельная. Цветки поникающие или полупоникающие. Плодики с длинной тонкой остью (носи́ком), 40–60 мм длиной, по всей длине одинаковой толщины.

Тип: *P. cernua* (Thunb.) Bercht. et J. Presl

Восточная Азия (Дальний Восток России, восточная часть Китая, Корея и Япония).

Pulsatilla cernua (Thunb.) Bercht. et J. Presl, *P. dahurica* (Fisch. ex DC.) Spreng., *P. chinensis* (Bunge) Regel, *P. tongkangensis* Y. N. Lee et T. C. Lee.

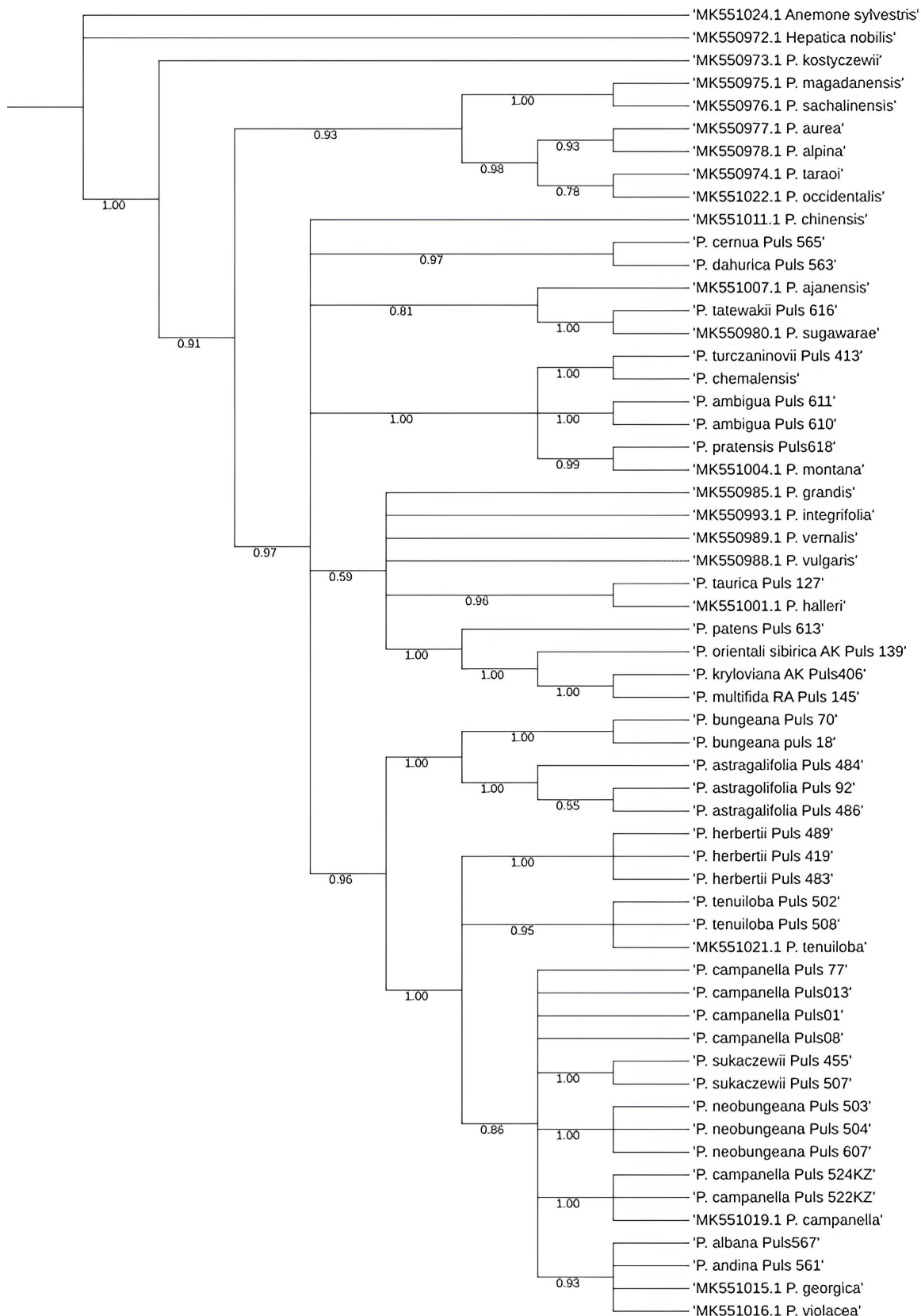


Рис. 3. Комбинированное филогенетическое дерево в виде кладограммы, построенное на основе ITS ядерного и trnL хлоропластного фрагмента ДНК (MrBayes, под узлами указана апостериорная вероятность, PP).

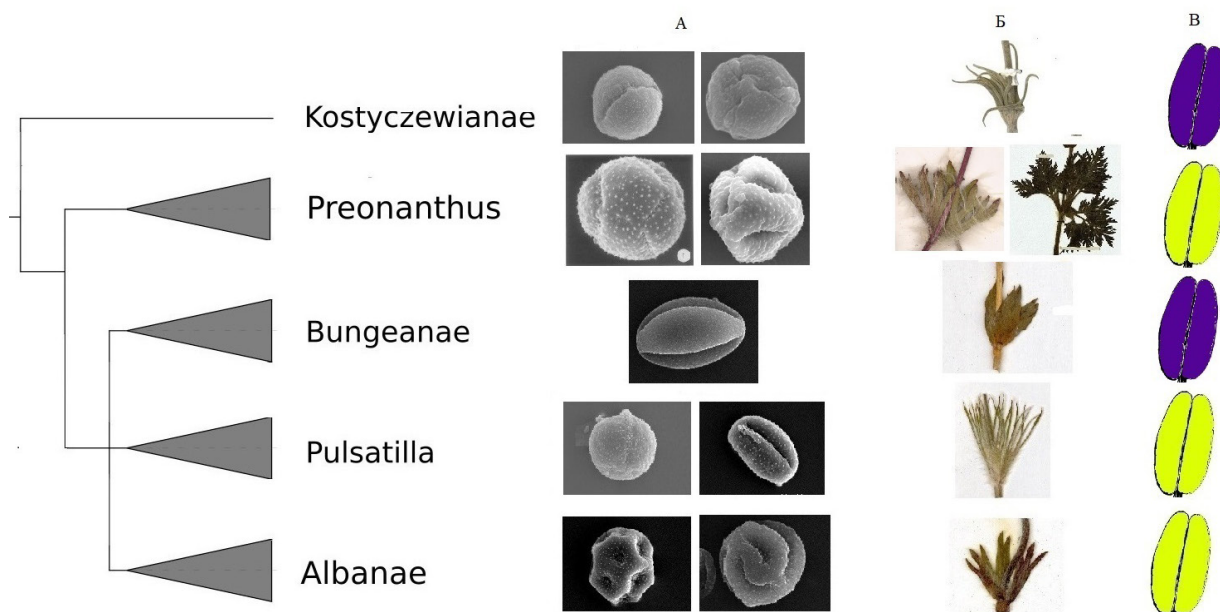


Рис. 4. Положение и характерные признаки подродов рода *Pulsatilla*: А – пыльцевые зерна; Б – стеблевые листья; В – цвет пыльников.

Sect. 2. *Pulsatilla*

Пластинка прикорневых листьев дважды-четырежды непарноперисторассеченная. Ости (носики) плодиков к вершине сужающиеся.

Тип: *P. vulgaris* (L.) Mill.

Subsect. 1. *Pratenses* Aichele et Schweg. 1957, Feddes Repert. 60(1–3): 129, pro parte. – *P. subgen. Pulsatilla* sect. *Pulsatilla* ser. *Pratenses* (Juz. ex Aichele et Schweg.) Juz. ex Tamura, 1991, Acta Phytotax. Geobot. 42(2): 181. – *P. subgen. Campanaria* ser. *Pratenses* Juz. 1937, Фл. СССР, 7: 301, nom. illeg., descr. ross. – *P. sect. Pulsatilla* subsect. *Albanae* Aichele et Schweg. 1957, Feddes Repert. 60(1–3): 103, pro parte.

Цветки поникающие или слегка поникающие. Ость (носик) у плодиков длинная, 35–65 мм длиной.

Тип: *P. pratensis* (L.) Mill.

Европа и Азия (в умеренных широтах).

Pulsatilla pratensis Mill., *P. turczaninovii* Krylov et Serg., *P. ambigua* Turcz. ex Pritz., *P. montana* Reichenb., *P. chemalensis* Zaikov et Shmakov, *P. herba-somnii* Stepanov, *P. archarensis* Kudrin, *P. usensis* Stepanov, *P. millefolium* Ulbr.

Subsect. 2. *Pulsatilla*: *Vulgares* Juz. ex Aichele et Schweg. 1957, Feddes Repert. 60 (1–3): 167. – *P. subgen. Campanaria* ser. *Vulgares* Juz. 1937, Фл. СССР, 7: 293, p. p., nom. illeg., descr. ross.

Цветки прямостоячие или слегка поникающие. Ости плодиков 35–55 мм длиной.

Европа.

Тип: *P. vulgaris* (L.) Mill.

Pulsatilla vulgaris (L.) Mill., *P. taurica* Juz., *P. halleri* Willd., *P. grandis* Wender., *P. rubra* Delarbre.

Sect. 3. *Vernales* Czupov ex Tzvel. 2001, Фл. Восточ. Европы, 10: 91. – *P. sect. Pulsatilla* subsect. *Vernales* Juz. ex Aichele et Schweg. 1957, Feddes Repert. 60 (1–3): 88. – *P. subgen. Pulsatilla* sect. *Pulsatilla* ser. *Vernales* (Juz. ex Aichele et Schweg.) Juz. ex Tamura, 1991, Acta Phytotax. Geobot. 40 (2): 181. – *P. subgen. Campanaria* ser. *Vernales* Juz. 1937, Фл. СССР, 7: 289, p. p., nom. illeg., descr. ross.

Прикорневые листья тройчатораздельные или перистые с небольшим количеством 2–5-лопастных или рассеченных сегментов.

Европа.

Тип: *P. vernalis* (L.) Mill.

Pulsatilla vernalis (L.) Mill.

Sect. 4. *Tatewakianae* (Tamura) Zaikov et Shmakov, **comb. et stat. nov.** – *P. subgen. Pulsatilla* sect. *Pulsatilla* subsect. *Pulsatilla* ser. *Tatewakianae* Tamura, 1991, Acta Phytotax. Geobot. 42(2): 181. – *P. sect. Pulsatilla* subsect. *Tatewakianae* (Tamura) Luferov, 2004, Turczaninowia, 7,1: 50.

Прикорневые листья тройчаторассеченные, боковые сегменты дважды-трижды рассеченные. Цветки поникающие или полупоникающие, появляются одновременно с прикорневыми листьями.

Тип: *P. tatewakii* Kudo

Восточная Сибирь (Якутия, Забайкальский край) и Дальний Восток России.

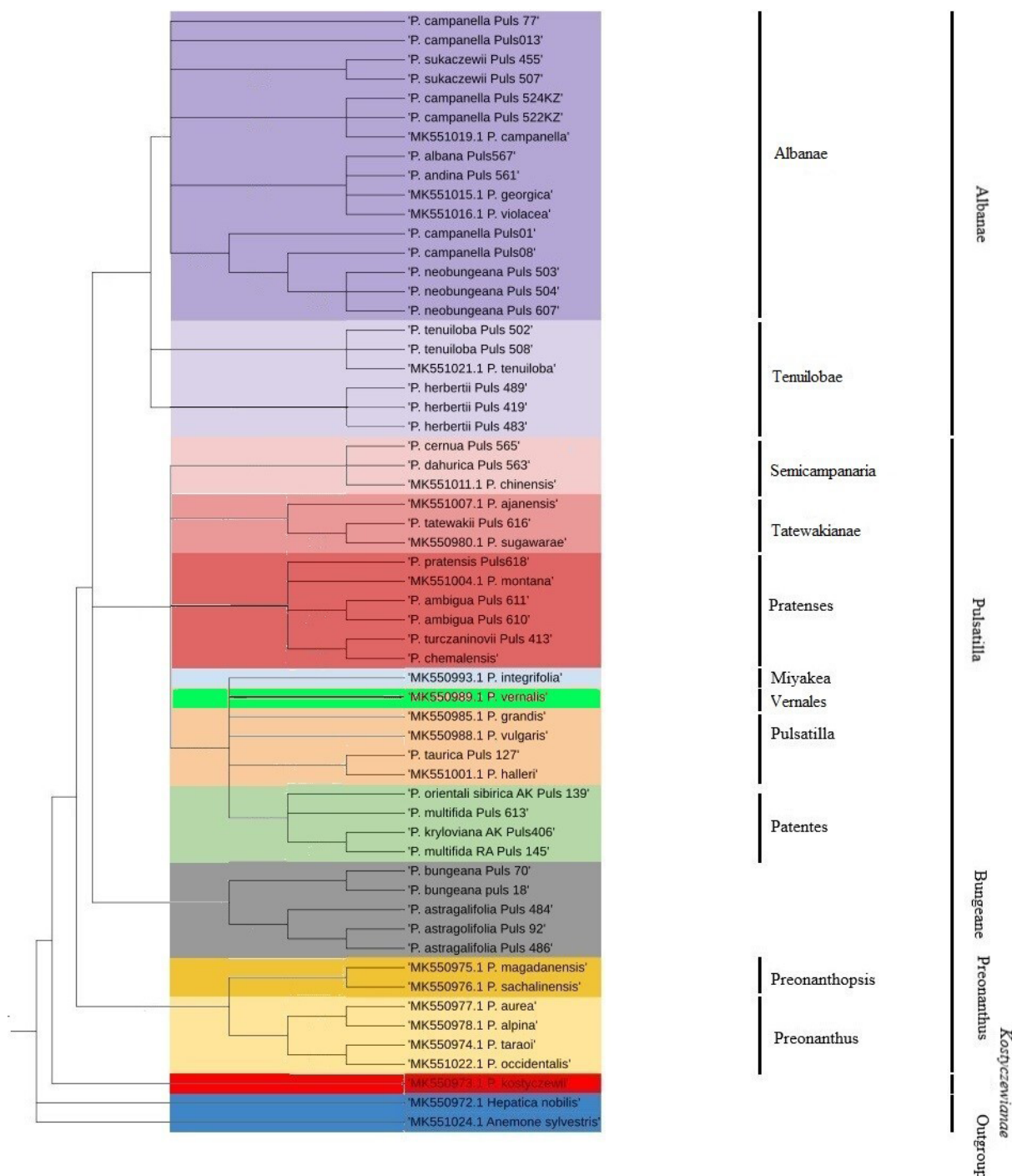


Рис. 5. Разделение рода *Pulsatilla* на подроды (правая вертикаль) и секции (левая вертикаль и цветовой горизонталь).

Pulsatilla ajanensis Regel et Tiling, *P. tatewakii* Kudo, *P. sugawarae* Miyabe et Tatew.

Sect. 5. *Patentes* (Juz. ex Aichele et Shweg.) Churrov ex Tzvelev, 2001, Фл. Восточ. Европы, 10: 91. – *P. sect. Pulsatilla* subsect. *Patentes* Juz. ex Aichele et Shweg. 1957, Feddes Repert. 60(1–3): 64. – *P. subgen. Campanaria* ser. *Patentes* Juz. 1937, Фл. СССР, 7: 295, nom. illeg., descr. ross. – *P. subgen. Pulsatilla*

sect. *Pulsatilla* subsect. *Pulsatilla* ser. *Patentes* (Juz. ex Aichele et Schweg.) Juz. ex Tamura, 1991, Acta Phytotax. Geobot. 42(2): 181.

Прикорневые листья пальчаторассеченные, появляются преимущественно в конце цветения. Цветки прямостоящие.

Тип: *P. patens* (L.) Mill.

Европа, Северная Азия, Северная Америка.

Pulsatilla patens (L.) Mill., *P. multifida* (E. Pritz.) Juz., *P. orientali-sibirica* Stepanov, *P. angustifolia* Turcz., *P. kryloviana* Juz., *P. reverdattoi* Polozhij et A. T. Malzeva, *P. nuttalliana* (DC.) Spreng., *P. uralensis* (Zamelis) Tzvelev.

Sect. 6. *Miyakea* (Miyabe et Tatew.) Starod. 1990, Khorol. Taxon. Rast. Sovetsk. Dal'n. Vost.: 103. – *Miyakea* Miyabe et Tatew. 1935, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14 (1): 2. – *P.* subgen. *Miyakea* (Miyabe et Tatew.) Tamura, 1991, Acta Phytotax. Geobot. 42(2): 182.

Прикорневые листья цельные.

Тип: *P. integrifolia* (Miyabe et Tatew.) Tatew. et Ohwi ex Vorosch. (= *Miyakea integrifolia* Miyabe et Tatew.)

Дальний Восток России (эндемик о-ва Сахалин).

Pulsatilla integrifolia (Miyabe et Tatew.) Tatew. et Ohwi ex Vorosch.

Subgen. 2. *Bungeanae* (Grey-Wilson) Zaikov et Shmakov, **comb. et stat. nov.** – *P.* sect. *Pulsatilla* ser. *Bungeanae* Juz. ex Grey-Wilson, 2014, Pasque-Flowers: 51, pro parte. – *P.* subgen. *Pulsatilla* sect. *Pulsatilla* subsect. *Albanae* Aichele et Shweg. 1957, Feddes Repert. 60(1–3): 103, pro parte. – *P.* subgen. *Campanaria* ser. *Bungeanae* Juz. 1937, Фл. СССР, 7: 298, nom. illeg., descr. ross.

Стеблевые мутовчатые листья сидячие, редуцированные, цельные, на вершине мелкозубчатые, сростающиеся основаниями. Пыльники фиолетовые. Пыльцевые зерна трех-бороздные. Наружные тычинки метаморфизированы в стаминодиальные нектарники.

Тип: *P. bungeana* C. A. Mey. ex Ledeb.

Северная Азия (Республики Алтай и Тыва) и северо-запад Монголии.

Pulsatilla astragalifolia Pobed., *P. bungeana* C. A. Mey. ex Ledeb.

Subgen. 3. *Albanae* (Aichele et Shweg.) Zaikov et Shmakov, **comb. et stat. nov.** – *P.* sect. *Pulsatilla* subsect. *Albanae* Aichele et Shweg. 1957, Feddes Repert. 60 (1–3): 103.

Стеблевые листья мутовчатые редуцированные, пальчаторассеченные на широкие сегменты, сидячие, сростающиеся основаниями. Пыльники желтые. Пыльцевые зерна рассеяно-поровые либо спирально-апертурные. Наружные тычинки метаморфизированы в стаминодиальные нектарники.

Тип: *P. albana* (Stev.) Bercht. et J. Presl

Sect. 1. *Tenuilobeae* Zaikov et Shmakov, **sect. nov.**

Pollen grains spirally apertured or pantoporate. Anthers yellow. Stem whorled leaves palmately dissected.

Typus: *P. tenuiloba* (Hayek) Juz.

Пыльцевые зерна спирально-апертурные или рассеяно-поровые. Пыльники желтые. Стеблевые мутовчатые листья пальчаторассеченные.

Тип: *P. tenuiloba* (Hayek) Juz.

Южная Сибирь (от Алтая до Забайкалья), Монголия и северо-восточная часть Китая.

Pulsatilla tenuiloba (Hayek) Juz., *P. herbertii* Zaikov et Shmakov.

Sect. 2. *Albanae* (Aichele et Shweg.) Zaikov et Shmakov, **comb. et stat. nov.** – *P.* subsect. *Albanae* Aichele et Shweg. 1957, Feddes Repert. 60 (1–3): 103, pro parte. – *P.* subgen. *Pulsatilla* sect. *Pulsatilla* subsect. *Pulsatilla* ser. *Albanae* (Aichele et Shweg.) Juz. ex Tamura, 1991, Acta Phytotax. Geobot. 42 (2): 181, pro parte.

Пыльцевые зерна рассеяно-поровые. Пыльники желтые. Стеблевые мутовчатые листья сидячие, с различной степенью рассечения.

Тип: *P. albana* (Stev.) Bercht. et J. Presl

Северная (юг Россия, Казахстан, Монголия), Юго-Зап. (Россия, Азербайджан, Армения, Турция, Иран), Средняя (Таджикистан, Кыргызстан), Центральная (Китай, Монголия), Восточная (Китай), Южная (север Афганистана, Пакистана и Индии) и Юго-Вост. (Китай) Азия.

Pulsatilla albana (Stev.) Bercht. et J. Presl, *P. andina* (Rupr.) Grossh., *P. violacea* Rupr., *P. campanella* Fisch. ex Regel, *P. neobungeana* Zaikov et Shmakov, *P. sukaczewii* Juz., *P. armena* (Boiss.) Rupr., *P. georgica* Rupr., *P. wallichiana* Ulbr., *P. saxatilis* L. Xu et T. G. Kang.

Subgen. 3. *Preonanthus* (DC.) Zaikov et Shmakov, **comb. et stat. nov.** – *Anemone* sect. *Preonanthus* DC. 1817, Reg. Veg. Syst. Nat. (1818) 1: 193. – *P.* subgen. *Preonanthus* Juz. 1937, Фл. СССР, 7: 287, nom. inval., descr. ross.

Стеблевые мутовчатые листья черешчатые, в основании не сростающиеся, их листовая пластинка трижды непарноперисторассеченная. Пыльники желтые. Пыльцевые зерна рассеяно-бороздные, редко с примесью трехбороздных. Наружные тычинки не метаморфизированы в стаминодиальные нектарники.

Тип: *P. alpina* (L.) Delarbre

Sect. 1. *Preonanthus* (DC.) Grey-Wilson, 2014, Pasque-Flowers: 52. – *Anemone* sect. *Preonanthus* DC. 1817, Reg. Veg. Syst. Nat. (1818) 1: 193. – *A.* subgen. *Pulsatilla* sect. *Preonanthus* (DC.) Endl.

1839, Gen. Pl. Ord. Nat.: 845. – *Preonanthus* Ehrh.
1789, Beitr. Naturk. 4: 149, status ignotus, nomen nudum.

Стеблевые листья с хорошо развитым черешком и развитой листовой пластинкой, похожи на прикорневые листья.

Тип: *P. alpina* (L.) Delarbre

Европа, Дальний Восток России (Курильские острова), Северная Америка (западная часть).

Pulsatilla alpina (L.) Delarbre, *P. aurea* (N. Busch) Juz., *P. taraoi* (Makino) Takeda ex Zämelis et Paegle, *P. occidentalis* Freyn, *P. scherfelii* (Ullep.) Skalicky, *P. nipponica* (Takeda) Ohwi.

Примечание. Фридрих Эрхарт (Ehrhart, 1789) для *P. alpina* (L.) Delarbre (в тексте – *Anemone alpina* L.) приводит дополнительное однословное название – *Preonanthus*, не отвергая принятое. В своем индексе он не очень четко, но напоминает об этом, а на этикетке эксиката № 95 (LE 00019414), кроме упоминания двух названий, какие-либо пояснения отсутствуют. Таким образом, таксономический статус *Preonanthus* Фридрихом Эрхартом нигде не указывается. Однако, С. В. Юзепчук (Juzepczuk, 1937) предположил, что в работе Эрхарта *Preonanthus* приводится в ранге подрода.

Sect. 2. *Magadanenses* Zaikov et Shmakov, **sect. nov.**

Typus: *P. magadanensis* Khokhr. et Vorosch.

Стеблевые листья сидячие или на коротких в основании не срастающихся черешках.

Тип: *P. magadanensis* Khokhr. et Vorosch.

Дальний Восток России. Эндемики.

P. magadanensis Khokhr. et Vorosch., *P. sachalinensis* Hara

Subgen. 4. *Kostyczewianae* (Aichele et Shweg.) Grey-Wilson, 2014, Pasque-Flowers: 52. – *P. subsect. Kostyczewianae* Aichele et Shweg. 1957, Feddes Repert. 60 (1–3): 27. – *P. subgen. Iostemon* Juz. 1937, Флора СССР, 7: 288, nom. inval., descr. ross.

Стеблевые мутовчатые листья сидячие, редуцированные, срастающиеся основаниями, пальчаторассеченные на тонкие сегменты. Пыльники фиолетовые. Пыльцевые зерна диморфные – дву- и трехбороздные. Наружные тычинки не метаморфизированы в стаминодиальные нектарники.

Тип: *P. kostyczewii* (Korsh.) Juz.

Средн. (Кыргызстан) и Центр. (Китай) Азия.

Pulsatilla kostyczewii (Korsh.) Juz.

Ключ для определения подродов и секций

1. Стеблевые мутовчатые листья хорошо развиты, в основании не срастаются (свободные) ..
..... **2. Subgen. *Preonanthus***
+ Стеблевые мутовчатые листья сильно редуцированы, срастаются своими основаниями 3
2. Стеблевые листья с хорошо развитыми черешками и листовыми пластинками **sect. *Preonanthus***
+ Стеблевые мутовчатые листья практически сидячие **sect. *Magadanenses***
3. Наружные тычинки не метаморфизированы в стаминодиальные нектарники
..... **subgen. *Kostyczewianae***
+ Наружные тычинки метаморфизированы в стаминодиальные нектарники (тычиночные нити без пыльников) 4
4. Пыльники фиолетовые, сегменты стеблевых мутовчатых листьев цельные
..... **subgen. *Bungeanae***
+ Пыльники желтые, сегменты стеблевых мутовчатых листьев в той или иной степени рассечены 5
5. Пыльцевые зерна рассеянно-поровые или спирально-апертурные **6. Subgen. *Albanae***
+ Пыльцевые зерна трехбороздные
..... **7. Subgen. *Pulsatilla***
6. Пыльцевые зерна спирально-апертурные, прикорневые листья одиножды- или дважды-трижды-перисторассеченные
..... **sect. *Tenuilobae***
+ Пыльцевые зерна рассеянно-поровые, прикорневые листья преимущественно дважды-перисторассеченные **sect. *Albanae***
7. Плодики (орешки) с длинными остями (носиками), по всей длине одинаковой толщины, прикорневые листья непарноперистые
..... **sect. *Semicampanaria***
+ Плодики с остями (носиками) к вершине сужающимися 8
8. Прикорневые листья с цельной листовой пластинкой **sect. *Miyakea***
+ Прикорневые листья с рассеченной листовой пластинкой 9
9. Прикорневые листья перисторассеченные
..... **sect. *Pulsatilla***
+ Прикорневые листья тройчато-рассеченные или пальчато-рассеченные 10

10. Прикорневые листья пальчато-рассеченные, появляются преимущественно в конце цветения, цветки прямостоячие **sect. *Patentes***
+ Прикорневые листья тройчатые, цветки поникающие или полупоникающие 11
11. Прикорневые листья тройчатые, редко, перистые, зимующие **sect. *Vernales***
+ Прикорневые листья тройчатые, не зимующие. Цветки поникающие или полупоникающие **sect. *Tatewakianae***

Благодарности

Исследования проведены в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации: В. Ф. За-

йков, А. А. Кечайкин, М. В. Скапцов, М. Г. Куцев, А. И. Шмаков (Алтайский государственный университет) – проект № FZMW-2023-0008; согласно темам отдела Гербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН РАН) (рег. номер: АААА-А19-119031290052-1; рег. номер: ААА-А18-118022090078-2) – В. И. Дорофеев (Ботанический институт им. В. Л. Комарова); по Программе развития Алтайского государственного университета на 2021–2030 годы в рамках реализации программы стратегического академического лидерства «Приоритет 2030» – проект «ДНК-маркеры хозяйственно ценных, редких и исчезающих видов растений» – Е. А. Жолнерова.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Aichele D., Schwegler H.-W. 1957. Die taxonomie der Gattung *Pulsatilla*. *Feddes Repert.* 60: 1–230.
- Akeroyd J. R. 1993. *Pulsatilla* Miller. In: T. G. Tutin, N. A. Burges, A. O. Chater et al. (eds.). *Flora Europaea*. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press. Pp. 264–266.
- Bakin O. V. 2005. About the genus *Pulsatilla* Mill. (Ranunculaceae) in the flora of Tatarstan. *Trudy Volzhsko-Kamskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika [Proceedings of Volzhsko-Kamsky National Nature Biosphere Reserve]* 6: 193–198. [In Russian] (Бакин О. В. О роде *Pulsatilla* Mill. (Ranunculaceae) во флоре Татарстана // Труды Волжско-Камского государственного природного заповедника, 2005. Т. 6. С. 193–198).
- Bogatkina V. F. 1985. Genus 29. *Pulsatilla* Mill. In: *Rastitelnyye resursy SSSR: Semeystva Magnoliaceae – Limoniaceae [Plant resources of the USSR: Families Magnoliaceae – Limoniaceae]*. Leningrad: “Nauka”. Pp. 78–82. [In Russian] (Богаткина В. Ф. Род 29. *Pulsatilla* Mill. – Прострел // Растительные ресурсы СССР: Семейства Magnoliaceae – Limoniaceae. Л.: Наука, 1985. С. 78–82).
- Bucher E., Kofler V., Vorwohl G., Zieger E. 2004. *Das Pollenbild der Sudtiroler Honige*. Leifers: Biologisches Labor der Landesagentur für Umwelt und Arbeitsschutz. 37 pp.
- Candolle A. P. de. 1818. *Regni vegetabilis systema naturale*. Vol. 1. Paris. 564 pp.
- Cheng L., Zhang M., Zhang P., Song Z., Ma Z., Qu H. 2008. Silver complexation and tandem mass spectrometry for differentiation of triterpenoid saponins from the roots of *Pulsatilla chinensis* (Bunge) Regel. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 22: 3783–3790. <https://doi.org/10.1002/rcm.3801>
- Edler D., Klein J., Antonelli A., Silvestro D. 2020. A graphical interface and toolkit for phylogenetic analyses using RAxML. *Methods Ecol. Evol.* 12(2): 373–377. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13512>
- Ehrhart F. 1789. Index Phytophylacii Ehrhartiani. In: F. Ehrhart. *Beiträge zur Naturkund.* Vol. 4. Hannover und Osnabrück. Pp. 145–150.
- Grey-Wilson C. 2014. *Pasque-Flowers. The genus Pulsatilla*. Norfolk: “Barnwell Print”. 216 pp.
- Grubov V. I. 1982. *Opredelitel sosudistyykh rasteniy Mongolii (s atlasom) [Key to the vascular plants of Mongolia (with an atlas)]*. Leningrad: “Nauka”. 441 pp. [In Russian] (Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). Л.: «Наука», 1982. 441 с.).
- Gubanov I. A. 1996. *Konspekt flory Vneshney Mongolii (sosudistyye rasteniya) [Conspectus of flora of Outer Mongolia (vascular plants)]*. Moscow: “Valang”. 136 pp. [In Russian] (Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). Под ред. Р. В. Камелина. М.: «Валанг», 1996. 136 с.).
- Huynh K.-L. 1970. Le pollen et la systematique du genre *Pulsatilla*. *Bot. Jahrb. Syst.* 89: 584–607.
- Juzepczuk S. V. 1937. Genus *Pulsatilla*. In: V. L. Komarov (ed.). *Flora URSS [Flora of USSR]*. Vol. 7. Mosqua; Leningrad: Editio Academiae Scientiarum URSS. Leningrad: Publ. of Academy of Sciences of USSR. Pp. 285–307. [In Russian] (Юзефчук С. В. Род *Pulsatilla* // Флора СССР. Под ред. В. Л. Комарова. Т. 7. Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 285–307).
- Kumar S., Stecher G., Suleski M., Sanderford M., Sharma S., Tamura K. 2024. Molecular evolutionary genetics analysis version 12 for adaptive and green computing. *Molec. Biol. Evol.* 41, 12: 1–9.
- Kutsev M. G., Uvarova O. V., Sinitsyna T. A. 2014. *Set of synthetic oligonucleotides for amplification and sequencing its1-5,8s-its2 of vascular plant*. Russian patent № RU 258063 C1. Bul. № 25. [In Russian] (Куцев М. Г., Уварова О. В., Синицына Т. А. Набор синтетических олигонуклеотидов для амплификации и секвенирования ITS1-5.8s-ITS2

сосудистых растений // Патент № RU 258063 C1. Бюл. № 25).

Li Q.-J., Wang X., Wang J.-R., Su N., Zhang L., Ma Y.-P., Chang Z.-Y., Zhao L., Potter D. 2019. Efficient identification of *Pulsatilla* (Ranunculaceae) using DNA barcodes and micro-morphological characters. *Front. Plant Sci.* 10: 1196. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01196>

Ling Y., Lin Z., Zha W., Lian T., You S. 2016. Rapid detection and characterisation of triterpene saponins from the root of *Pulsatilla chinensis* (Bunge) Regel by HPLC-ESI/TOF-MS/MS. *Phytochem. Anal.* 27: 174–183. <https://doi.org/10.1002/pca.2613>

Meyer-Melikian N. R., Severova E. E., Gapochka G. P., Polevova S. V., Tokarev P. I., Bovina I. Y. 1999. *Principy i metody aeropalinologicheskikh issledovaniy* [Principles and methods of aeropalinological studies]. Moscow: MGU Publ. 48 pp. [In Russian] (**Мейер-Меликян Н. Р., Северова Е. Э., Гапочка Г. П., Полевова С. В., Токарев П. И., Бовина И. Ю.** Принципы и методы аэропалинологических исследований. М.: Изд-во МГУ, 1999. 49 с.).

Poletiko O. M., Mishenkova A. P. 1967. *Dekorativnyye travyanistyye rasteniya otkrytogo grunta* [Ornamental herbaceous plants of the open ground]. Leningrad: "Nauka". 207 pp. [In Russian] (**Полетико О. М., Мишенкова А. П.** Декоративные травянистые растения открытого грунта. Л.: «Наука», 1967. 207 с.).

Ronquist F., John P. 2003. Huelsenbeck. «MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models». *Bioinformatics* 19(12): 1572–1574.

Sramko G., Laczko L., Volkova P. A., Bateman R. M., Mlinarec J. 2019. Evolutionary history of the Pasque-flowers (*Pulsatilla*, Ranunculaceae): Molecular phylogenetics, systematics and rDNA evolution. *Mol. Phylogenet. Evol.* 135: 45–61. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.02.015>

Stepanov N. V. 2014. Notes about some species of *Pulsatilla* L. (Ranunculaceae) from the Near-Yenisei Sayan Mountains. *Sist. Zametki Mater. Gerb. Krylova Tomsk. Gosud. Univ.* [Systematic notes on the materials of P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University] 109: 6–19. [In Russian] (**Степанов Н. В.** Заметки о некоторых видах *Pulsatilla* L. (Ranunculaceae) из приенисейских Саян // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та, 2014. Т. 109. С. 6–19).

Suh S. Y., An W. G. 2017. Systems pharmacological approach of *Pulsatillae* radix on treating crohn's disease. *Evid. Based Complement. Alternat. Med.* 1–21. <https://doi.org/10.1155/2017/4198035>

Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Mol. Biol.* 17: 1105–1109. <https://doi.org/10.1007/BF00037152>

Tamura M. A. 1991. New classification of the family Ranunculaceae 2. *Acta Phytotax. et Geobot.* 42(2): 177–187.

Wang X., Fan F., Cao Q. 2016. Modified *Pulsatilla* decoction attenuates oxazolone-induced colitis in mice through suppression of inflammation and epithelial barrier disruption. *Mol. Med. Rep.* 14: 1173–1179. <https://doi.org/10.3892/mmr.2016.5358>

Wang W. C., Fu D. Z., Li L. Q., Bruce B., Brach A. R., Dutton B. E., Gilbert M. G., Kadota Y., Robinson O. R., Tamura M., Warnock M. J., Zhu G., Ziman S. N. 2001. Fam. Ranunculaceae. In: Z. Y. Wu, P. H. Raven, D. Y. Hong (eds.). *Flora of China*. Vol. 6. Beijing: Science Press; St. Louis, Mo.: Missouri Botanical Garden Press. Pp. 133–438.

Xi Y.-Z. 1985. Studies of pollen morphology of *Pulsatilla* Mill. *Acta Phytotax. Sin.* 23: 336–343. URL: <https://www.jse.ac.cn/EN/Y1985/V23/I5/336>

Xu Q.-M., Shu, Z., He W.-J., Chen L.-Y., Yang S.-L., Yang G., Liu Y.-L., Li X.-R. 2012. Antitumor activity of *Pulsatilla chinensis* (Bunge) Regel saponins in human liver tumor 7402 cells *in vitro* and *in vivo*. *Phytomedicine* 19: 293–300. <https://doi.org/10.1016/j.phymed.2011.08.066>

Zaikov V. F., Kechaykin A. A., Skaptsov M. V., Smirnov S. V., Dorofeyev V. I., Anisimov A. V., Batkin A. A., Pankratov S. Yu., Shmakov A. I. 2024. Revision of the series *Bungeanae* of the genus *Pulsatilla* (Ranunculaceae) based on morphological and molecular genetic data. *Turczaninowia* 27, 2: 71–85. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.27.2.9>

Zaikov V. F., Shalimov A. P., Vaganov A. V., Sinitsyna T. A., Kudrin S. G., Kechaykin A. A., Ryabova K. K., Pankratov S. Y., Batkin A. A., Shmakov A. I. 2025. New data on the morphology of pollen of *Pulsatilla* Mill. (Ranunculaceae). *Acta Biologica Sibirica* 11: 773–797. <https://doi.org/10.5281/zenodo.16563435>

Zamels A., Paegle B. 1927. Untersuchungen über den anatomischen Bau der Blattstiele in der Gattung *Pulsatilla* Tourn. *Acta Hort. Botanici Univ. Latv.* 2(2–3): 133–164.