



УДК 582.998/4:581.961+575.858

О двух близкородственных видах *Picris rigida* и *P. hieracioides* (Asteraceae)

А. В. Федорова^{1, 2}, Н. М. Решетникова^{1, 3*}

¹ Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, Ботаническая ул., д. 4, г. Москва, 127276, Россия

² E-mail: alina_77777@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7362-2124>

³ E-mail: n.m.reshet@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0662-8950>

* Автор для переписки

Ключевые слова: вид, зонтиковидное и метельчатое соцветия, опушение обертки, ITS, *Picris*, *trnV-ndhC*.

Аннотация. Статья посвящена решению актуальной таксономической проблемы, связанной с разграничением двух близкородственных видов рода *Picris* (Asteraceae) – *P. hieracioides* и *P. rigida* – на территории европейской части России. В видовом отношении род *Picris* является классическим примером сложной группы полиморфных таксонов со значительной внутривидовой изменчивостью, что порождает различные, порой противоречивые, таксономические концепции. В европейской флористической традиции эти виды нередко рассматриваются в широком смысле как единый полиморфный вид *P. hieracioides* s. l., однако авторы настоящего исследования на основе предварительного морфологического анализа гербарных коллекций (МНА) выявили устойчивые различия, включая опушение обертки (якоревидные волоски различного типа и окраски), форму соцветия (метельчатое у *P. hieracioides* против щитковидного или зонтиковидного у *P. rigida*), характер опушения побегов, а также ряд биологических особенностей (наличие прикорневой розетки в период цветения, жизненная форма, экологическая приуроченность). На основании этих наблюдений авторами была выдвинута гипотеза о видовой самостоятельности *P. rigida*, которая ранее рассматривалась либо как ксероморфная форма *P. hieracioides*, либо как полный синоним. Для проверки морфологически обоснованных границ между двумя видами с использованием молекулярно-генетических методов авторами были отсекарованы и проанализированы нуклеотидные последовательности ядерного маркера ITS1-5,8S-ITS2 и хлоропластного межгенного спейсера *trnV-ndhC*. Филогенетический анализ объединенного выравнивания, выполненный методом максимального правдоподобия, продемонстрировал разделение выборки на две сестринские клады с высокой бутстреп-поддержкой, в соответствии с морфологической дифференциацией.

About two closely related species, *Picris rigida* and *P. hieracioides* (Asteraceae)

A. V. Fedorova, N. M. Reshetnikova

Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Botanicheskaya St., 4, Moscow, 127276, Russian Federation

Keywords: involucre pubescence, ITS, paniculate and umbellate inflorescences, *Picris*, species, *trnV-ndhC*.

Summary. This article addresses a current taxonomic problem concerning the delimitation of two closely related species of the genus *Picris* (Asteraceae) – *P. hieracioides* and *P. rigida* – within the territory of European Russia. At the species level, the genus *Picris* represents a classic example of a complex group of polymorphic taxa with significant intraspecific variation, which gives rise to various, sometimes contradictory, taxonomic concepts. In the European floristic tradition, these two species are often broadly treated as a single polymorphic species, *P. hieracioides* s. l. However, based on a preliminary morphological analysis of herbarium collections (MNA), the authors of the present study have identified consistent differences between them, including involucre pubescence (anchor-shaped hairs of different types and colors), inflorescence shape (paniculate in *P. hieracioides* versus corymbose or umbellate in

P. rigida), stem pubescence patterns, as well as several biological traits (presence of a basal rosette at flowering, life form, and ecological preferences). Based on these observations, the authors hypothesized that *P. rigida* is a distinct species, having previously been treated either as a xeromorphic form of *P. hieracioides* or as a full synonym. To test the morphologically defined boundaries between the two species using molecular genetic methods, the authors sequenced and analyzed nucleotide sequences of the nuclear marker ITS1-5,8S-ITS2 and the *trnV-ndhC* chloroplast intergenic spacer. Phylogenetic analysis of the combined alignment, performed using the maximum likelihood method, demonstrated that the sample set divided into two sister clades with high bootstrap support, in full agreement with the morphological differentiation.

Введение

Род *Picris* L. (Asteraceae Bercht. et J. Presl) широко распространен в Евразии (с центром видового разнообразия в Средиземноморье), Северной Африке, а также интродуцирован в другие регионы (в Северную Америку и Австралию). Род включает от 40 до 50 видов. Разные авторы придерживаются различных внутривидовых таксономических концепций для *P. hieracioides* L. на территории Европы и приводят от 1 до 7 подвидов в пределах этого вида (Sell, 1976; Geltman, 1989; Dostal, 1992; Bolòs, Vigo, 1993; Kerguelen, 1999; Haeupler, Muer, 2000; Rothmaler, 2002; Aeschmann et al., 2004; Greuter, Raab-Straube, 2006–2009). В средней полосе европейской части России внутри рода *Picris* выделяют два вида, не совсем ясного таксономического статуса: *P. hieracioides* и *P. rigida* Ledeb. ex Spreng. (Geltman, 1989; Mayevsky, 2014). Обычно их различают, главным образом, по признаку опушения обертки: *P. hieracioides* на листочках обертки имеет якоревидные тонкие волоски, зеленоватые, или почти черные, для *P. rigida* характерны светлые якоревидные волоски, основание которых сильно расширено (рис. 1). Так как признак опушения позволяет достоверно различать растения только с использованием микроскопа и не всегда надежен (иногда встречаются почти голые формы), довольно часто эти растения понимают, как один полиморфный вид *P. hieracioides* s. l. Такой подход можно наблюдать в международной базе данных “Plants of the World Online” (POWO. URL: <https://powo.science.kew.org/>), а также в большинстве геоботанических описаний и в литературе начала XX в., в том числе в издании «Сорные растения СССР» (Krasheninnikov et al., 1935), где *P. rigida* считается полным синонимом *P. hieracioides* subsp. *hieracioides*. При анализе материала в Гербарии Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (МНА) по роду *Picris* мы заметили, что признак опушения коррелирует и с некоторыми другими морфологическими признаками. Ареалы *P. hieracioides*

и *P. rigida* сменяют друг друга при движении с севера на юг. Мы отметили, что встречаются немногочисленные промежуточные экземпляры, у которых были смешаны признаки обоих видов – как в строении соцветий, так и в опушении корзинок. Это позволило выдвинуть гипотезу, что *P. rigida* может быть ксероморфной формой широко распространенного *P. hieracioides*, которая в условиях недостатка влаги приобрела более густое опушение и компактные размеры. Род *Picris* в таксономическом плане является классическим примером сложной группы близкородственных и полиморфных видов со сложной внутривидовой изменчивостью. В своих исследованиях (Slovák et al., 2009, 2012, 2018) авторы предприняли попытку выяснить эволюционные взаимоотношения внутри группы рода *Picris* (подсекция *Hieracioides* V. N. Vassil. ex Lack) молекулярно-генетическими методами. Было про-

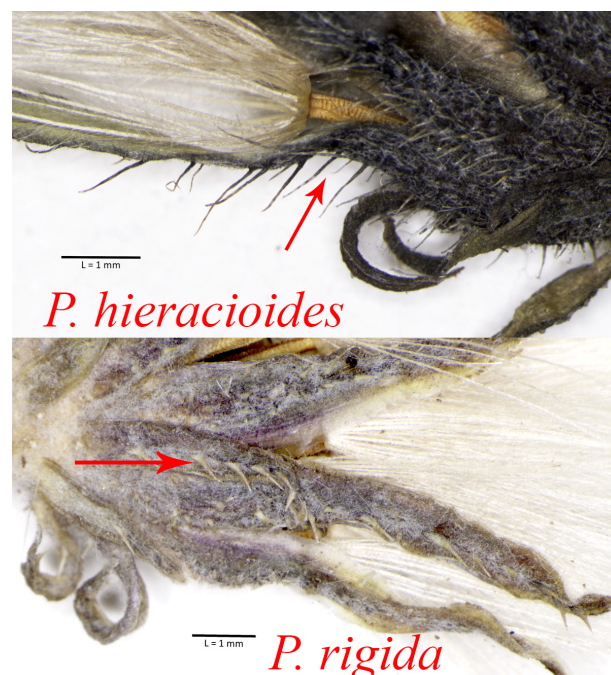


Рис. 1. Опушение обертки: темные неутолщенные книзу волоски у *Picris hieracioides* и светлые колбачковидные утолщенные в основании волоски на обертках у *P. rigida*.

анализировано большое количество образцов из 140 природных популяций (виды *P. hieracioides*, *P. hispidissima* W. D. J. Koch, *P. olympica* Boiss., *P. japonica* Thunb. и *P. nuristanica* Bornm.). Результаты исследований показали, что широко распространенный *P. hieracioides* оказался генетически высоко вариабельным и полифилетичным. Молекулярные данные по ядерному и хлоропластному маркерам не имели совпадений вследствие нескольких причин (неполной сортировки генетических линий, низкой вариабельности молекулярных маркеров и недавнего видообразования, а также присутствия интенсивного потока генов между видами). Филогенетические деревья, построенные разными методами (максимальная парсимония, байесовский), имели низкое разрешение и низкую бутстреп-поддержку. Более четкую, хотя и не полностью разрешенную, картину удалось получить с помощью байесовского коалесцентного анализа (BEAST). Он показал, что *P. olympica* является базальным видом в подсекции, а азиатские виды (*P. japonica* и *P. nuristanica*) – сестринскими по отношению к европейскому кластеру (*P. hieracioides* + *P. hispidissima*). Авторы пришли к выводу, что изученные таксоны представляют собой комплекс генетически близких и морфологически сходных видов, которые пережили недавнюю и очень динамичную эволюцию, и для понимания эволюции быстро дивергирующих и гибридизирующих групп необходим комплексный подход, сочетающий различные методы анализа и учитывающий несколько возможных эволюционных сценариев.

Цель настоящей работы – подтвердить молекулярно-генетическими данными морфологически обоснованные границы между двумя видами рода *Picris* на территории европейской части России: *P. hieracioides* и *P. rigida*. Наши предварительные морфологические критерии позволяют уверенно различать эти два вида; задача исследования – выяснить, соответствует ли этой четкой морфологической дифференциации дифференциация на уровне ДНК-маркеров.

Материалы и методы

Нами были отобраны образцы *P. hieracioides* и *P. rigida* из Гербария им. А. К. Скворцова Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (МНА). Видовая принадлежность образцов была определена по «Флоре СССР» (Vassijev, 1964) и «Флора европейской части СССР» (Geltman,

1989) по морфологическим признакам, традиционно используемым в таксономии *Picris*. Молекулярно-генетическими методами исследовали 14 образцов: *P. rigida* (9), *P. hieracioides* (5), собранных в период с 1987 по 2021 гг. с территорий Белгородской, Волгоградской, Пензенской, Ростовской, Тверской, Калужской, Псковской областей, а также из Донецкой Народной Республики в период цветения. Подробный список всех исследованных образцов (с текстами этикеток) приведен в таблице. Оцифрованные изображения всех исследуемых образцов находятся на сайте Цифрового гербария МГУ (Seregin, 2024). Выделение ДНК, амплификация и секвенирование проводились в соответствии с лабораторными протоколами, описанными в нашей предыдущей работе (Stepanova et al., 2023). Для проведения исследования от всех образцов были получены нуклеотидные последовательности внутреннего (ITS1-5,8S-ITS2) транскрибируемого спейсера ядерной рибосомной ДНК, а также межгенного спейсера *trnV-ndhC*. Последовательности праймеров: NNC-18S10 (AGGAGAAGTC-GTAACAA) и C26A (GTTTCTTTTCCTCCGCT) (Wen, Zimmer, 1996); *trnV* (UAC)X2 (GTCTAC-GGTTTCGARTCCGTA) и *ndhC* (TATTATT-AGAAATGYCCARAAAATATCATATTC) (Shaw et al., 2007). Все секвенированные нуклеотидные последовательности были депонированы в международную базу данных GenBank NCBI; их номера приведены в таблице. Фотографии диагностических признаков выполнены с помощью стереоскопического микроскопа Olympus SZX ZB7 с цифровой камерой Teledyne Lumenera; цветокоррекция осуществлялась в программе Adobe Photoshop CS6. Полученные нуклеотидные последовательности были выровнены с помощью ClustalW в программе BioEdit (Hall, 1999) с последующей оценкой качества прочтения вручную. Индели учитывались как отсутствующие данные для всех образцов. Филогенетический анализ проводили в программе RaxML 8.2.12 (Stamatakis, 2014). Для ML-анализа (Felsenstein, 1981) использовали raxmlGUI 2.0.7 (Stamatakis, 2014; Kozlov et al., 2019; Edler et al., 2021) с моделью GTR + GAMMA (Stamatakis, 2014). Бутстреп-поддержка 1000 реплик. В качестве внешней группы были использованы образцы *Lapsana communis* (MN549152, MN549153) из GenBank (NCBI).

Несмотря на то, что в базе GenBank доступны нуклеотидные последовательности ITS1-5,8S-ITS2 для *Picris* (Slovák et al., 2009, 2012, 2017), мы

намеренно не стали включать эти данные в наше исследование, так как в цитируемых работах авторы нигде не привели комплекс морфологических признаков, по которым определяли видовую принадлежность образцов. Поэтому мы не можем быть полностью уверены в соответствии их понимания видов нашему. Мы использовали только образцы, надежно определенные нами из Европейской России. Результаты филогенетического анализа были визуализированы в программе FigTree v.1.4.3 (Rambaut, Drummon, 2012) с финальным редактированием в программе InkScape v.0.48.2 (<https://inkscape.org/release/inkscape-0.48/>).

Результаты

Филогенетический анализ

Так как филогенетические деревья, построенные для каждого маркера по отдельности, имели сходную топологию, данные по ITS1-5,8S-ITS2 и *trnV-ndhC* IGS были объединены в общее выравнивание. Финальное выравнивание содержало 16 нуклеотидных последовательностей и имело в длину 1242 п. н. (вариабельных признаков – 103, парсимонически информативных признаков – 101). В результате ML-анализа нуклеотидных последовательностей объединенного выравнивания исследуемая выборка разделилась на две сестринские клады с высокими бутстреп-поддержками: *P. rigida* (100) и *P. hieracioides* (100) (рис. 4).

Морфологические различия. *P. hieracioides* растет преимущественно в лесной зоне – встречается по опушкам лесов, на полянах, иногда на зарастающих пойменных лугах, по зарастающим склонам, по придорожным луговинам, нередко на залежах. Этот вид считается обычным среди сорных видов. В большинстве случаев это высокие растения до 1 метра, что, вероятно, является следствием более мезофильных, чем у *P. rigida*, условий обитания. Во «Флоре СССР» отмечено, что прикорневые розетки у *P. hieracioides* ко времени цветения не сохраняются. У растений из гербария МНА, определенных нами как *P. hieracioides*, прикорневая розетка не выражена, во время цветения зеленые прикорневые листья отсутствуют у большинства экземпляров. Этот вид считается двулетним растением, и большинство побегов имеют утолщенную корневую шейку от розеток прошлого года и цветonoсный побег текущего года. Растение имеет глубокие горизонтальные корни, которые способны давать новые розеточные растения, поэтому иногда этот вид считают многолетним (Krashenin-

nikov et al., 1935). Обычно в природе этот вид образует скопления-заросли, по-видимому, за счет развития многочисленных вегетативных розеток. Так как двулетние побеги после цветения отмирают, этот вид является не многолетним, но клонообразующим малолетником. *P. rigida* встречается в лесостепной и степной зонах – растет по опушкам лесов, на поля заходит реже (впрочем, на этот факт может влиять более тщательная обработка полей в черноземной полосе), растет на сухих лугах на лугово-степных склонах, в степях. Высота побегов представителей этого вида в большинстве случаев около 50 см, а прикорневые розетки, как правило, сохраняются и после цветения. По материалам МНА, у большинства растений, определенных как *P. rigida* (всего 56 образцов), розеточные листья отсутствуют (у 33 образцов). У нескольких образцов (15) сохранились розеточные прикорневые листья, однако практически все они уже были засохшие, возможно, некоторые из них могли развиваться в тот же год (и таким образом, мы имеем однолетние экземпляры). Некоторые растения *P. rigida* (у 8 образцов) имеют прикорневой боковой укороченный розеточный побег с зелеными листьями – возможно, развивающийся как цветonoсный на третий год. На некоторых образцах видны остатки розеточных и цветonoсных побегов разных лет. Таким образом, этот вид может быть не только двулетним, а также и многолетним (малолетним). В природе, по нашим наблюдениям, большинство цветonoсных побегов растут (в отличие от предыдущего вида) в небольшом числе.

Изучая гербарный материал (МНА), мы также отметили, что, кроме ранее известного признака опушения обертки (рис. 1), образцы *P. hieracioides* и *P. rigida* имеют еще два четких морфологических отличия.

1. Форма соцветия. Все изученные образцы *P. hieracioides* имеют кистевидное или метельчатое соцветие, основания веточек, несущих корзинки, расставлены (рис. 2). Иногда несколько корзинок на отдельных веточках соцветия могут быть сближены, но в целом соцветие метельчатое, реже щитковидное. Представители *P. rigida* имеют зонтиковидное или щитковидное соцветие, основания веточек, несущих корзинки (или веточек второго порядка) сближены. На этот признак при морфологическом описании вида обращает внимание В. Н. Васильев (Vassijev, 1964). У самых типичных экземпляров все корзинки находятся в одном зонтике. Если экземпляр хорошо развит и несет много корзинок,



Рис. 2. Форма соцветия: с характерно расставленными основаниями цветоносов (*Picris hieracioides*) и с зонтиковидно сближенными основаниями цветоносов (*P. rigida*).

иногда имеются зонтики второго порядка. У некоторых растений (на границе распространения этих двух видов), кроме хорошо выраженного зонтика, имеются и отходящие ниже многочисленные отставленные веточки.

2. Опушение побега. У *P. hieracioides* на побеге, кроме якоревидных, обычно имеются многочисленные простые волоски; паутинистое или звездчатое опушение на корзинках и листьях во время цветения не выражено (иногда встречается у более молодых растений), но по мере развития они оголяются (рис. 3). Листочки обертки вначале покрыты прижатым паутинистым пушком, который обычно сохраняется только в основании корзинки. Как правило, в гербарии листочки обертки темно-зеленые. У *P. rigida* на побегах и листьях, кроме якоревидных волосков, обычно сохраняется звездчатое или паутинистое опушение. Во «Флоре СССР» (Vassijev, 1964) указано, что листочки обертки покрыты сероватым пушком. Иногда встречаются оголяющиеся (по мере развития) образцы, но обычно пушок сохраняется как на листочках обертки, так и на цветоносах под корзинками. В гербарии листочки обертки светло-зеленые, сероватые.

Редко (на северной границе распространения вида) встречаются растения вообще без якоревидных волосков на листочках обертки.



Рис. 3. Отсутствие (*Picris hieracioides*) и наличие (*Picris rigida*) паутинистого опушения стебля под соцветием во время цветения.

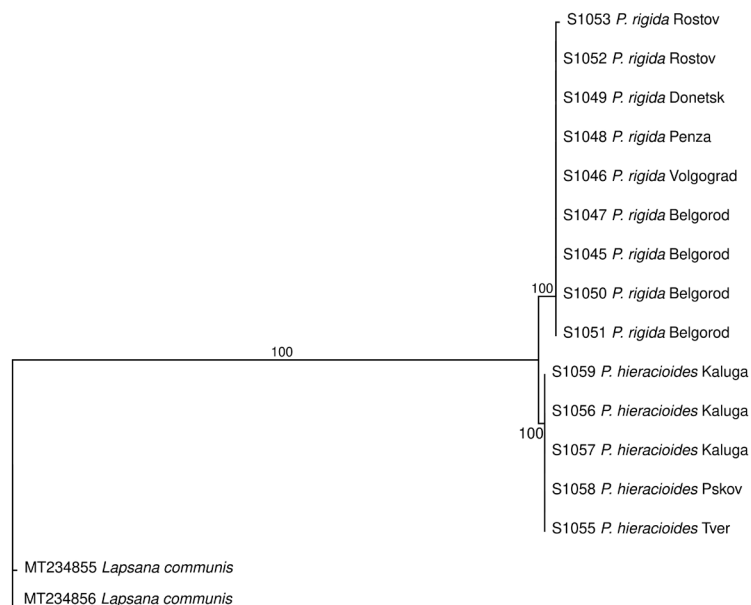


Рис. 4. Результаты ML (Maximum Likelihood) анализа данных объединенного выравнивания (ITS1,2 + *trnV-ndhC* IGS) в программе RaxML ($-\ln L = 2164.810099$). В узлах отмечены значения бутстрепа (> 50).

Промежуточные по морфологическим признакам экземпляры. В целом оба вида сменяют друг друга с севера на юг и являются аллопатрическими. Северная граница распространения *P. rigida* в Нечерноземье проходит приблизительно по р. Оке. Растения промежуточные по морфологическим признакам отмечены преимущественно в долинах рек на переходе от черноземной полосы к Нечерноземью (МНА, MW). В гербарии MW среди почти 300 изученных образцов этой группы нами отмечены только отдельные нетипичные образцы. Так, образцы *P. hieracioides* с зонтиковидным соцветием были собраны из различных областей Нечерноземья (Тверской, Московской, Тульской и даже Вологодской – всего 7 образцов), однако они имеют типичные оголяющиеся листочки обертки. Среди типичных по опушению *P. rigida* имеются всего 2 растения с расставленным соцветием из Казацкой степи и Тамбовской губернии. Растения вообще без характерных волосков на обертке собраны преимущественно в долине р. Оки (и ее ближайших притоков), они имеют и промежуточный характер паутинистого опушения (имеется, хотя и очень тонкое). Вероятно, полиморфизм формы соцветий можно объяснить ва-

риантами гомологических рядов изменчивости по Н. И. Вавилову, а в долине р. Оки, кроме того, и возможной гибридизацией на стыке ареалов этих двух видов. Однако это лишь предположение, требующее дополнительного исследования.

Заключение

Полученные нами данные морфологии и молекулярно-генетического анализа с высокой вероятностью подтверждают разделение данной группы на два самостоятельных вида – *P. rigida* и *P. hieracioides*. В дальнейшем необходимо провести детальное картирование с применением GIS-технологий современных ареалов обоих видов, особенно в зонах симпатрии (например, в долине р. Оки), для мониторинга возможных изменений их границ, а также привлечь дополнительный растительный материал для выявления случаев межвидовой гибридизации *P. hieracioides* и *P. rigida* молекулярно-генетическими методами.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН РАН № 126020916823-0.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Aeschimann D., Lauber K., Moser D. M., Theurillat J. P. 2004. *Flora Alpina*. Bern, Stuttgart, Wien: Haupt Verlag. 2670 pp.
- Bolòs O., Vigo J. 1993. *Flora Dels Països Catalans* In: *Collectanea Botanica* [Botanicheskie sborniki] Vol. 22(2). Barcelona: Instituto Botánico de Barcelona. 79 pp. [In Catalan]

- Dostál J., Červenka M.** 1992. *Velký klíč na určování vyšších rostlin II*. Bratislava: SPN. 1568 pp. [In Slovak]
- Edler D., Klein J., Antonelli A., Silvestro D.** 2021. raxmlGUI 2.0: A graphical interface and toolkit for phylogenetic analyses using RAxML. *Meth. Ecol. Evol.* 12: 373–377. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13512>
- Felsenstein J.** 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach. *J. Mol. Evol.* 17(6): 368–376. <https://doi.org/10.1007/BF01734359>
- Geltman D. V.** 1989. Genus *Picris* L. In: N. N. Tzvelev (ed.). *Flora Partis Europaeae URSS [Flora of the European part of the USSR]*. Vol. 8. Leningrad: "Nauka". Pp. 32–34. [In Russian] (**Гельтман Д. В.** Род Горляуха – *Picris* L. // Флора европейской части СССР. Т. 8. Отв. ред. и ред. тома Н. Н. Цвелев. Л.: Наука. Ленингр. отд.-е, 1989. С. 32–34).
- Greuter W., Raab-Straube E. von** (eds.). 2006–2009. Compositae (pro parte majore). In: *Euro+Med Plantbase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity*. URL: <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/> (Accessed 16 November 2010).
- Haеupler H., Muer T.** 2000. *Farn und Blütenpflanzen Deutschlands*. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer KG. 759 pp.
- Hall T. A.** 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp. Ser.* 41: 95–98.
- Kerguelen M.** 1999. *Index synonymique de la flore de France*. URL: <http://www2.dijon.inra.fr/flore-france/index.htm> (Accessed 16 November 2010).
- Kozlov A. M., Darriba D., Flouri T., Morel B., Stamatakis A.** 2019. RAxML-NG: A fast, scalable and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference. *Bioinformatics* 35(21): 4453–4455. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz305>
- Krasheninnikov I. M., Iljin M. M., Vasilchenko I. T.** 1935. Genus *Picris* L. In: B. A. Keller et al. (eds.). *The weed of USSR*. Vol. IV. Moskou – Leningrad: Editio Academiae Scientiarum URSS. Pp. 323–325. [In Russian] (**Крашенинников И. М., Ильин М. М., Васильченко И. Т.** Род *Picris* L. – Горечник (Горчак) // Сорные растения СССР. Т. IV. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. С. 323–325).
- Mayevsky P. F.** 2014. *Flora sredney polosy yevropeyskoy chasti Rossii [Flora of the central part of the European part of Russia]*. 11th ed. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 635 pp. [In Russian] (**Маевский П. Ф.** Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 635 с.).
- POWO [2025]. *Plants of the World Online*. Kew: Facilitated by the Royal Botanic Gardens. URL: <http://www.plant-softheworldonline.org> (Accessed 26 May 2025).
- Rambaut A., Drummond A. J.** 2012. *FigTree Version 1.4.4*. Edinburgh: University of Edinburgh, Institute of Evolutionary Biology. URL: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree> (Accessed 10 May 2019).
- Rothmaler W.** 2002. *Exkursionsflora von Deutschland*. Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag. 640 pp.
- Sell P. D.** 1976. *Picris* L. In: *Flora Europaea*. Vol. 4. Cambridge: Cambridge University Press. Pp. 159–160.
- Seregin A. P.** (ed.). [2024]. *Moscow Digital Herbarium: Electronic resource*. Moscow: Moscow State University. [In Russian] (**Серегин А. П.** (ред.). Цифровой гербарий МГУ: Электронный ресурс. М.: МГУ, 2024. URL: <https://plant.depo.msu.ru/> [дата обращения: 15.01.2024]).
- Shaw J., Lickey E. B., Schilling E. E., Small R. L.** 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: The tortoise and the hare III. *Amer. J. Bot.* 94: 275–288. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.3.275>
- Slavík B., Štěpánková J., Štěpánek J.** 2004. Genus *Picris* L. In: *Květena České republiky [Flora of the Czech Republic]*. Vol. 7. Praha: Academia. Pp. 720–722. [In Czech]
- Slovák M., Kučera J., Marhold K., Zozomová-Lihová J.** 2012. The morphological and genetic variation in the polymorphic species *Picris hieracioides* (Compositae, Lactuceae) in Europe strongly contrasts with traditional taxonomical concepts. *Syst. Bot.* 37(1): 258–278. <https://doi.org/10.1600/036364412X616828>
- Slovák M., Kučera J., Walter Lack H., Ziffer-Berger J., Melicharková A., Záveská E., Vďačný P.** 2018. Diversification dynamics and transoceanic Eurasian-Australian disjunction in the genus *Picris* (Compositae) induced by the interplay of shifts in intrinsic/extrinsic traits and paleoclimatic oscillations. *Molec. Phylogen. Evol.* 119: 182–195. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.11.006>
- Slovák M., Urfus T., Vít P., Marhold K.** 2009. Balkan endemic *Picris hispidissima* (Compositae): Morphology, DNA content and relationship to polymorphic *P. hieracioides*. *Pl. Syst. Evol.* 278: 178–201.
- Stamatakis A.** 2014. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30: 1312–1313.
- Stepanova N. Yu., Fedorova A. V., Schanzer I. A.** 2023. On the genetic structure of *Eversmannia subspinos* (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch. populations in Russia. *Turczaninowia* 26, 1: 83–94. [In Russian] (**Степанова Н. Ю., Федорова А. В., Шанцер И. А.** О генетической структуре популяций *Eversmannia subspinos* в России // *Turczaninowia*, 2023. Т. 26, № 1. С. 83–94). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.26.1.9>
- Vassijev V. N.** 1964. Genus *Picris* L. In: V. L. Komarov (ed.). *Flora URSS [Flora of USSR]*. Vol. 29. Mosqua; Leningrad: Editio Academiae Scientiarum URSS. Pp. 219–229. [In Russian] (**Васильев В. Н.** Род Горляуха – *Picris* L. // Флора СССР. Под ред. В. Л. Комарова. Т. 29. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. С. 219–229).
- Wen J., Zimmer E.** 1996. Phylogeny and biogeography of *Panax* L. (the ginseng genus, Araliaceae): Inferences from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Molec. Phylogen. Evol.* 6: 167–177. <https://doi.org/10.1006/mpev.1996.0069>