

 pismavavilov.ru

doi 10.18699/letvjgb-2026-12-08

Оригинальное исследование

Анализ изменчивости зеркальной пятирадиальной симметрии чашелистиков в цветках розы (род *Rosa* L.)

М.Д. Голубовский^{1,2}✉*, З. Акулова-Барлоу³✉**

Аннотация. Пятирадиальная симметрия – отличительное свойство живых организмов. Цветки видов роз (род *Rosa* L.) имеют удивительный вариант этой симметрии. Среди пяти чашелистиков два имеют цельные края и чередуются с двумя зубчатыми, а пятый – асимметричный: одна половина цельная, другая зубчатая. Эта особенность была отмечена как парадокс еще столетия назад. Однако систематический анализ уникальной симметрии роз с позиций генетики не проводился. Мы впервые провели подобный анализ. Изучали характер проявления пятирадиальной симметрии у диких видов роз по мировым сводкам флоры и в природе (Северная Америка); в розариях среди старых и новых культиваров и культиваров из частных садов. Большинство видов роз Азии и Северной Америки имеет чашелистики с цельными краями, тогда как большинство видов Европы и множество культиваров имеют цельные и зубчатые чашелистики. Анализ изменчивости привел к выводу, что детерминация симметрии в развитии происходит в одном из двух зеркальных вариантов: R – вправо по часовой стрелке и L – влево. Оба варианта встречаются среди разных цветков одного растения. Выбор R или L варианта у разных культиваров равновероятен. Отклонения от канонической симметрии возникают с ощутимой частотой. По степени стабильности сохранения типичной симметрии культивары генотипически отличаются. Они условно разделены на три группы: относительно устойчивые, с умеренным уровнем отклонений и нестабильные. Основная причина отклонений – утрата зубцов. У четырех супернестабильных культиваров, мозаичных по окраске цветков, доминирует сорт-специфичное изменение числа чашелистиков, их либо 6–7, либо 4–3. Это вызвано удвоением либо срастанием чашелистиков. Среди отклонений симметрии регулярно наблюдали гомеозисы, трансформации чашелистика в лепесток. Все четыре изученные культивара, мозаичные по окраске лепестков, проявляли высокую нестабильность симметрии чашелистиков. Эта связь может быть опосредована действием мобильных элементов, доля которых в геноме роз 35 %. Данное исследование важно для изучения генетического контроля необычной пятирадиальной симметрии роз и ее эволюции.

Ключевые слова: роза; *Rosa* L.; чашелистики; пятирадиальная симметрия; правый и левый варианты; изменчивость симметрии; гомеозис

Для цитирования: Голубовский М.Д., Акулова-Барлоу З. Анализ изменчивости зеркальной пятирадиальной симметрии чашелистиков в цветках розы (род *Rosa* L.). *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;12(2):51-63. doi 10.18699/letvjgb-2026-12-08

Благодарности. Авторы признательны д-ру биол. наук профессору Эмилию Ефимовичу Хавкину за интерес к идее работы и ценные советы, а также д-ру биол. наук Инне Никитичне Голубовской за постоянную поддержку, помощь в исследовании и обсуждении результатов.

Original article

Analysis of variability of mirror pentaradial symmetry of sepals in rose flowers (genus *Rosa* L.)

M.D. Golubovsky^{1,2}✉*, Z. Akulova-Barlow³✉**

Abstract. Pentaradial symmetry is a distinctive property of living organisms. Flowers of rose species (genus *Rosa* L.) have a surprising variant of this symmetry. Among the five sepals, two have entire (smooth) margins and alternate with two toothed margins. The fifth sepal is asymmetric or bipolar, one side smooth, other side toothed. This configuration was noted centuries ago. However, a systematic analysis of the unique symmetry of roses from the standpoint of genetics has not been carried out. We carried out such an analysis for the first time. We studied the expression of pentaradial symmetry in wild rose species according to world flora reports and in nature (North America); in rose gardens among old varieties, new cultivars and varieties from private gardens. Most species of Asia and North America have sepals with entire margins. Whereas most species of Europe and many cultivars have entire and serrated sepals. Analysis of symmetry variability led to the conclusion that symmetry determination in development occurs in one of two mirror images: R – to

¹ Университет Калифорнии, Беркли, Калифорния, США
University of California, Berkeley, USA

² Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия
St. Petersburg Branch of the Institute of the History of Sciences and Technology of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

³ Независимый исследователь, Беркли, Калифорния, США
Independent Researcher, Berkeley, California, USA

✉ *mdgolub@gmail.com, **zakulova@gmail.com

© Голубовский М.Д., Акулова-Барлоу З., 2026

the right clockwise and L – to the left. Both options are found among different flowers of the same plant. The choice of the R or L option in plants of different varieties is equally probable. Deviations from canonical symmetry occur with noticeable frequency. Rose cultivars differ genotypically in the degree of stability of maintaining typical symmetry. They are divided into three groups: relatively stable, with a moderate level of deviations and unstable. The main reason for deviations is the loss of teeth. Four superunstable cultivars mosaic on flower color out of 21 studied had a cultivar-specific variation in the number of sepals, either 6–7 or 4–3. The reason for this deviation was the doubling or fusion of sepals. Among the symmetry deviations, homeotic transformations were regularly observed. All three studied cultivars exhibiting mosaic petal flower coloration also showed increased sepal symmetry instability. This association may be mediated by the insertion of ME in genes controlling both petal color and sepal symmetry. This study is important for further analysis of the genetic control of the unusual fiveradial symmetry of roses and its evolution.

Key words: rose; *Rosa* L.; sepals; fiveradial symmetry; right and left variants; symmetry variability; homeosis

For citation: Golubovsky M.D., Akulova-Barlow Z. Analysis of variability of mirror pentaradial symmetry of sepals in rose flowers (genus *Rosa* L.). *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Lett Vavilov J Genet Breed.* 2026;12(2):51-63. doi 10.18699/letvjgb-2026-12-08

Acknowledgements. The authors are grateful to Dr. Sci. (Biology) Professor Emil Khavkin for his interest in the idea of the work and valuable advice, as well as to Dr. Sci. (Biology) Inna Golubovskaya for her ongoing support, assistance in the research and discussion of the results.

Введение

Симметрия в разных ее вариантах – фундаментальное свойство неорганической и живой природы. «Симметрия... является той идеей, посредством которой человек на протяжении веков пытался постичь и создать порядок, красоту и совершенство», – таков вывод известного математика и физика, исследователя симметрии в косной и живой природе Г. Вейля (1968, с. 37). Симметрия неотъемлемо связана с ходом морфогенеза, строением живых организмов и их эволюцией. Один из видов симметрии – пятирадиальная симметрия – отличительное свойство живой природы (Вейль, 1968; Узоры симметрии, 1980). Она наблюдается у многих видов растений, а также у иглокожих – морских звезд, морских ежей, офиур. В семействе розоцветных Rosaceae Juss., особенно в роде *Rosa* L., ярко воплощается удивительный необычный вариант пятирадиальной симметрии. Из пяти чашелистиков два имеют цельные края и чередуются с двумя зубчатыми, а пятый чашелистик асимметричный: одна его половина цельная, а другая зубчатая. Эта особенность была отмечена еще в древности. В ботанике известна почти тысячелетняя загадка на латинском языке:

Quinque sunt fratres.
Duo sunt barbati,
Duo sine barba nati.
Unus e quinque
Non habet barbam utrinque.

В переводе А.В. Цингера (1954):

Постарайся угадать,
Кто такие братья пять:
Двое бородаты,
Двое безбороды,
А последний, пятый,
Выглядит уродом:
Только справа борода,
Слева нету и следа (с. 71).

В английском переводе:

On a summer's day, in sultry weather,
Five brothers were born together.
Two had beards and two had none,
And the other had but half of one.

Рисунок 1, выполненный с натуры, иллюстрирует типичный вариант симметрии. Размеры чашелистиков (сокр. «чшл») по отношению к венчику специально несколько



Рис. 1. Пятирадиальная симметрия чашелистиков розы (В. Голубовская, пастель. 2000 г.).

Fig. 1. Sepal symmetry in roses (Vita Golubovskaya, pastel, 2000).

увеличены. Сделан акцент на асимметричном чашелистике, который помещен сверху. Ясно видно, что цельнокрайние чашелистики чередуются с зубчатыми, а к цельному краю асимметричного чашелистика примыкает зубчатый. И, напротив, к зубчатому краю примыкает цельнокрайний.

Стоит отметить еще одну особенность роз. Основания чашелистиков, лепестков и тычинок обычно сростаются в особую структуру – расширенное цветоложе, называемое гипантий. После опыления внутри разросшегося мясистого гипантия формируются ложные плоды – многоорешки, или цинародии.

В роде *Rosa* L. описано около 200 видов. В конце XIX в. было известно всего 226 сортов. В XX в. в эпоху гибридиза-

ции и знания законов Менделя было выведено множество новых вегетативно размножаемых сортов, их более специфично называют «культивары»¹. Отдельные селекционеры вывели до ста культиваров и более. Число ныне зафиксированных культиваров во Всемирной Федерации Селекционеров Роз (WFRS) превышает 30 000. Около 10 000 культиваров описаны и проиллюстрированы в прекрасно изданной «Энциклопедии роз» (Botanica's Roses, 1998).

При таком огромном репертуаре роз систематический анализ изменчивости в характере выражения удивительной симметрии чашелистиков не проводился. Исключение составляет оригинальная пионерская статья ботаника О. Кука, посвященная вариациям симметрии чашелистиков у роз (Cook, 1926). Автор акцентировал, что два вида роз, *Rosa omeiensis* Rolfe и *R. sericeae* Lindl., имеют четыре чашелистика вместо типичных пяти. Он описал случаи преобразования чашелистиков в листообразные или лепестковые формы и назвал их термином *metaphanic*: "When character appear outside of their normal position, or sequence in development, or in combination with other characters that normally are distinct" («Когда характер проявляется вне своего обычного положения, или в непривычной последовательности развития, или в сочетании с другими характеристиками, которые обычно отличаются друг от друга»). Этот термин вполне синонимичен общепринятому ныне термину гомеозис, который в 1894 г. ввел в биологию Уильям Бэтсон – один из первых генетиков и автор термина «генетика». Мы впервые провели систематический анализ изменчивости симметрии чашелистиков роз, задуманный более 30 лет назад.

Вариации с асимметричными чашелистиками, подобно розам, встречаются и у других родов из семейства Rosaceae, обладающих пятирадиальной симметрией. Интересно проявление пятирадиальной симметрии у цветков зверобоя (*Hypericum perforatum* L.). Они имеют пять лепестков. У каждого из них один край цельный, а другой край выпуклый и с зубцами по всему краю. В начале цветения каждый лепесток перекрывает соседний вправо или влево по часовой стрелке – зеркальная симметрия. Соотношение правых и левых форм внутри одного растения близко к 1:1. Это весьма напоминает симметрию чашелистиков у роз (Diller, Fenster, 2016).

Феномен зеркальной симметрии структур цветка обнаружен у 11 семейств растений (Lucibelli et al., 2020). Зеркальная (mirror-image) симметрия цветков растений проявляется в двух энантиоморфных фенотипах. Когда либо левосторонние, либо правосторонние элементы структур проявляются у разных цветков на одном растении – мономорфизм симметрии. И диморфизм – когда в популяциях одни растения имеют, к примеру, только левый зеркальный вариант, а другие – только правый. Мономорфизм зеркальной симметрии более распространен и найден в разных семействах, включая однодольные и двудольные. У ряда растений зеркальная симметрия проявляется в расположении лево- и правозакрученных цветков по отношению к оси растения. У видов

рода кислица (*Oxalis pes-caprae* L., *O. brasiliensis* Larrañaga, семейство Oxalidaceae R.Br., nom. cons.) лево- и правозакрученные цветки встречаются на одном растении. У барвинка при исследовании более ста цветков в популяции Калифорнии (США) все они оказались левозакрученными (Акулова-Барлоу, личное наблюдение, 2025). Генетический анализ зеркальной симметрии элементов цветка (энантиостилия) у растений из разных популяций вида *Heteranthera multiflora* (Griseb.) C.N. Horn (Pontederiaceae) показал, что она контролируется аллелями одного менделевского гена с доминированием правостороннего варианта (Jesson, Barrett, 2002), подобно доминированию праворукости над леворукостью у человека.

Согласно общепринятой ныне ABC-модели в ходе развития растения цветковая меристема дает начало четырем органам цветка: чашелистики, лепестки венчика, тычинки и плодолистики. Эти органы закладываются как четыре мутовки, расположенные вокруг флоральной меристемы. Какой орган цветка будет образован, определяется взаимодействием трех основных групп меристемных генов, ABC-модель (Bendahmane et al., 2013; Maio, Moubyaidin, 2024). По своему молекулярному действию эти гены относятся к факторам транскрипции, которые регулируют степень генной активности в данном месте и в данное время. Для образования чашелистиков достаточно действия группы А-генов. Лепестки образуются на основе совместной экспрессии А- и В-генов. Гены В и С совместно определяют появление тычинок. Для формирования пестика достаточно действия группы С-генов. Кроме того, обнаружены и две дополнительные группы гомеозисных генов D и E. Мутации в ABC-генах приводят к разным типам гомеозисов. Так, при мутациях В-генов лепестки преобразуются в чашелистики, а тычинки в плодолистики. При мутациях в А-генах вместо чашелистиков развиваются пестики, а вместо лепестков тычинки. Современные аспекты формирования, геометрии и генного контроля симметрии органов цветка детально проанализированы в обзоре (Maio, Moubyaidin, 2024).

В 2025 г. были сделаны интересные открытия в области фенотипики и молекулярной филогенетики роз. Первое касается удивительной геометрии лепестков. Их необычность в том, что края лепестков роз загибаются вовнутрь. Было проведено математическое и компьютерное моделирование возникновения такого рода геометрии (Castelvecchi, 2025; Zhang et al., 2025). Сделан интересный вывод, что полученные результаты механики развития лепестков роз могут быть использованы в биоинженерии и архитектуре. Вторая новация касается филогенетики рода *Rosa*. Опубликовано масштабное исследование по секвенированию геномов диких и культурных роз. Оно основано на данных по 215 образцам и 707 генам. Изучали последовательности ядерных и хлоропластных генов. Данные суммированы по четырем группам признаков: число листочков сложного листа, строение околоцветника, структура соцветия и цвет лепестков. Предок всех видов роз имел одиночные цветки без соцветий и желтые или белые лепестки. Большая часть разнообразия роз произошла на территории Китая. Там розы эволюционировали в двух регионах – Северном и Южном (Malécot, 2025).

¹ В русскоязычной литературе «культивар» (англ. "cultivar") равноценен термину «сорт», см. Словарь ботанических терминов / [И.А. Дудка, С.П. Вассер, И.Н. Голубинский и др.]; под общ. ред. д.б.н. И.А. Дудки. Киев: Наукова Думка, 1984. – Прим. науч. ред.

Задача нашего исследования состояла в том, чтобы с позиции генетики впервые провести систематическое исследование изменчивости уникальной пятилучевой симметрии роз. Конкретные цели включали:

(i) проанализировать по данным мировых сводок флоры характер распространения видов роз с полностью цельными и видов с цельными и зубчатыми чашелистиками в центре их происхождения (Китай) и в других географических регионах, а также изучить этот полиморфизм среди старых сортов, садовых посадок и разных культиваров;

(ii) установить, происходит ли в ходе развития растений детерминация пятилучевой симметрии в одном из двух зеркальных вариантах: R – вправо по часовой стрелке и L – влево. В случае обнаружения зеркальности следовало установить, возникают ли R и L варианты в разных цветках одного растения, и если да, то с какой вероятностью;

(iii) установить характер отклонений от типичной симметрии, включая число чашелистиков, наличие или отсутствие зубчиков и их модификации, а также возможные гомеозисные вариации в структуре чашечки;

(iv) изучить модификационную и генотипическую изменчивость у культиваров разного происхождения по характеру отклонений от типичной симметрии в разные годы и сезоны;

(v) особо изучить степень отклонений у культиваров с мозаичной, пятнистой бело-розово-красной окраской цветков. Подобный мозаицизм, как правило, есть следствие действия инсерционных мобильных элементов (35 % генома роз), которые приводят к нестабильности разных генов генома и повышенной частоте мутирования. Разумно было проверить, не затрагивает ли нестабильность генов окраски и систему ABC-генов, которые контролируют архитектуру цветка, включая симметрию чашелистиков. Полученные в нашем исследовании данные послужат важной основой для более глубокого изучения фенотипической пятилучевой симметрии роз, закономерностей позиционной информации и анализа генетического контроля симметрии у растений.

Материалы и методы

Первичное описание симметрии проводили следующим образом. Цельнокрайние чашелистики в каждой чашечке обозначали буквой S (smooth), а чашелистики с зубцами – буквой T (tooth), асимметричные чашелистики обозначали TS или ST. За точку отсчета при первичном описании симметрии чашелистиков всегда выбирали цельный чашелистик S в положении «12 часов». Причем так, чтобы справа от него по часовой стрелке находился зубчатый T-чсл и затем снова S-чсл, образуя последовательность S–T–S, когда это возможно. Например, следуя этому правилу, если на рис. 1 нижний справа цельный чашелистик поместить в положение «12 часов», то формула симметрии при движении вправо по часовой стрелке будет S–T–S–TS–T. При таком подходе удобно кодировать формулу симметрии чашелистиков согласно их последовательности цифрами, например: $S^1-T^2-S^3-TS^4-T^5$. Эта формула соответствует L варианту симметрии. R вариант симметрии соответствует формуле $S^1-T^2-S^3-T^4-ST^5$. Положение в чашечке биполярного чашелистика TS или ST служит удобной меткой для различения правого

или левого варианта пятирадиальной симметрии. Подобная терминологическая и цифровая новация позволяет и другим исследователям сопоставлять данные по изменчивости геометрии чашечки и отклонений в их элементах.

Для каждого сорта обычно изучали от 10 до 20 цветков, что соответствует анализу 50–100 чашелистиков. Поскольку проявление симметрии подвержено модификационной и генотипической изменчивости, мы прежде всего изучали изменчивость симметрии среди культиваров, выращенных в одном розарии в сходных условиях и в разные годы. Это сад роз в Беркли, Калифорния – Berkeley Rose Garden. Изучение проводили и в других розариях Калифорнии: Ботанический сад Калифорнийского университета в Беркли (коллекция старых сортов роз из разных внутривидовых подгрупп); розарий в парке Сан-Франциско, Golden Gate Park. Частные садовые посадки роз изучали также на северо-востоке США в окрестности г. Баффало.

Характер симметрии чашелистиков у диких видов роз из разных географических ареалов анализировали по мировым сводкам флоры, а также в природных популяциях Северной Калифорнии в 2011–2025 гг. Отмечали следующие отклонения от канонической симметрии: утрата зубцов или дополнительные зубцы, срастания чашелистиков или их дубликацию, гомеозисы и другие девиации в структуре цветка, такие как фасциации и филлодии. Происхождение и свойства большинства изученных сортов и культиваров роз изучали по дополнительным источникам, например по иллюстрированной сводке «Энциклопедия роз» (Botanica's Roses, 1998).

Результаты

Распространение вариантов симметрии среди диких видов рода *Rosa*. Распространение вариантов симметрии чашечек анализировали по основным мировым сводкам флоры разных стран и континентов (Флора СССР, 1941; Klášterský, 1968; Flora of Turkey..., 1972; Флора Сибири, 1988; Flora of Taiwan, 1993; Flora of China, 2003; Flora of North America, 2015). Данные табл. 1 показывают, что среди 180 видов разного географического происхождения есть виды только с цельными чашелистиками, виды с цельными и зубчатыми чашелистиками, а также виды с внутривидовым полиморфизмом по этому признаку. Европейские виды в большинстве имеют типичную пятирадиальную симметрию с зубчатыми чашелистиками. Но у азиатских видов (основной центр происхождения роз) в большинстве случаев чашечка цельная. По всей видимости, возникновение и фиксация симметрии зубчатости чсл происходило независимо у разных видов, ибо она наблюдается и у аборигенных видов Северной Америки.

Два зеркальных варианта пятирадиальной симметрии. Анализ разнообразия в проявлении симметрии чашелистиков у разных культиваров роз привел нас к предварительному выводу, что в раннем развитии каждой чашечки цветка одного растения детерминируется один из двух зеркальных вариантов симметрии – правосторонний (R) или левосторонний (L). Они выявляются, если при просмотре чашелистиков в каждой чашечке вести изучение согласно указанному методу. Два зеркальных варианта S–T–S–T–ST и

Таблица 1. Форма чашелистиков у диких видов роз разного происхождения
Table 1. The shape of sepals in wild rose species of different origins

Происхождение вида	Форма чашелистиков и число видов*		
	цельная	с зубцами	полиморфизм, цельная и зубчатая
Северная Америка	9	3	7
Европа	4	42	2
Евразия	5	3	2
Азия	68	22	13
Итого	86	70	24

* По данным региональных флор (Флора СССР, 1941; Klášterský, 1968; Flora of Turkey..., 1972; Флора Сибири, 1988; Flora of Taiwan, 1993; Flora of China, 2003; Flora of North America, 2015).

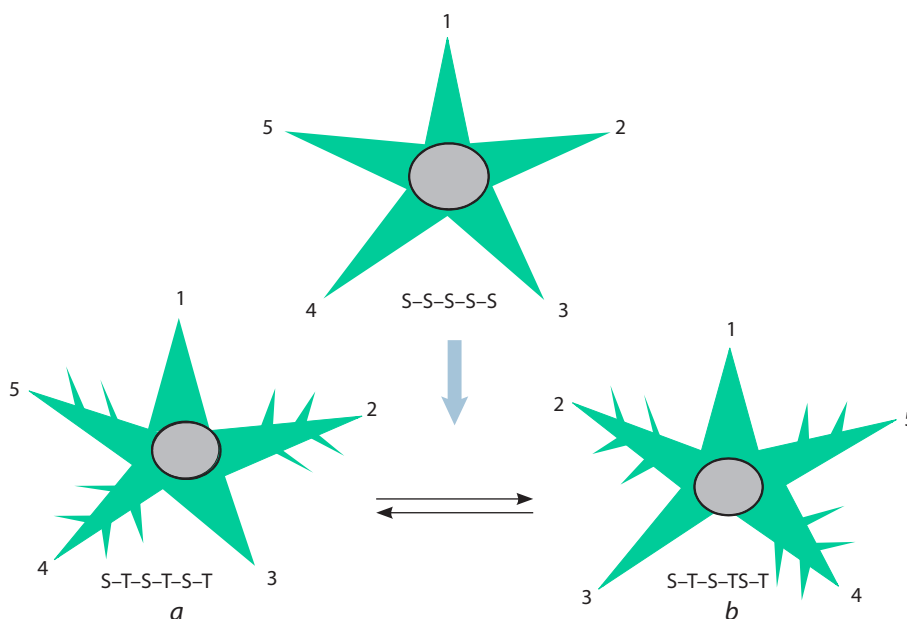


Рис. 2. Схема пятирадиальной зеркальной симметрии чашелистиков у роз. Показаны два типичных зеркальных варианта с чередованием двух цельных (S), двух зубчатых (T) и пятого биполярного чашелистика, одна половина которого цельная, а другая с зубцами (ST или TS). Варианты выявляются, если описание начинается с последовательности S-T-S. Вариант *a* правый (R), если вести отсчет вправо с номера 1 по часовой стрелке: S-T-S-T-ST, вариант *b* левый (L), отсчет с чшл 3 и последовательности S-T-S по часовой по стрелке: S-T-S-TS-T.

Fig. 2. Diagram of the five-radial mirror symmetry of rose sepals. Two typical mirror-image variants are presented, characterized by an alternation of two entire sepals (S), two toothed sepals (T), and a fifth bipolar sepal, one half of which is entire and the other toothed (ST or TS). The variants can be distinguished when the description begins with the S-T-S sequence. Variant *a* represents the right (R) form, if counted clockwise starting from position 1, following the sequence S-T-S-T-ST. Variant *b* represents the left (L) form, if the count begins from sepal 3 and follows the S-T-S sequence clockwise: S-T-S-TS-T.

S-T-S-TS-T различаются прежде всего тем, какие чашелистики соседствуют с асимметричным чашелистиком. Рисунок 2 иллюстрирует этот вывод.

Утрата зубцов – основная причина нарушения канонической симметрии. Утрата зубцов – самое частое отклонение от канонической формулы симметрии. В табл. 2 на примере правой R симметрии представлены теоретически возможные варианты отклонений от типичной формулы симметрии при утрате зубцов у разных T-чшл.

Утрата зубцов возможна одно- или двусторонняя. Принятый подход позволяет предсказать основные отклонения от типичной R или L симметрии у разных чшл с зубцами. Возможны одновременные утраты зубцов у двух T-чшл цветка (они не представлены в табл. 2). Все предсказанные отклонения от типичных R и L формул симметрии чашелистиков встретились при анализе 21 культивара (число изученных

цветков более 200). Они наблюдались также у обычных садовых посадок роз, старых сортов и диких видов. Из данных табл. 2 очевидны следующие особенности отклонений от типичной R симметрии чашелистиков: а) двусторонняя утрата зубцов у T-чшл происходит не реже односторонней; б) двусторонняя утрата происходит в основном у тех чашелистиков, которые соседствуют с биполярным чашелистиком; в) утрата зубцов у асимметричного или биполярного чашелистика – более частое событие по сравнению с такими отклонениями у других чашелистиков.

У одного и того же растения наблюдались цветки и с R, и с L симметрией, причем с равной вероятностью. Эта ситуация характерна для культиваров, которые генотипически различны по степени отклонений от типичной симметрии. Это очевидно из табл. 3, в которой сопоставлены два культивара в отношении двух признаков симметрии: частоты возникно-

Таблица 2. Теоретически ожидаемые и наблюдаемые отклонения от типичного R варианта симметрии S–T–S–T–TS при утрате зубцов у разных чашелистиков

Table 2. Theoretically expected and observed topography of deviations from the typical R variant type symmetry S–T–S–T–TS due to the loss of teeth in different sepals

№ п/п	Топография утраты зубцов у R варианта S ¹ -T ² -S ³ -T ⁴ -ST ⁵	Изменения типичной R формулы симметрии	Число случаев
1	T ² – односторонняя T → TS	S– TS –S–T–ST	1
2	T ² – двусторонняя T → S	S– S –S–T–ST	3
3	T ⁴ – односторонняя T → TS	S–T–S– TS –ST	3
4	T ⁴ – двусторонняя T → S	S–T–S– S –ST	9
5	ST – односторонняя ST → S	S–T–S–T– S	8

Примечание. Формулы симметрии рис. 2. За основу взят R вариант симметрии S–T–S–T–ST; номера S- и T-чсл указаны согласно схеме на рис. 2. Курсивом и синим цветом выделены места утраты зубцов у T-чсл; стрелки обозначают места утраты зубцов. Все предсказанные формы отклонений наблюдались реально, их число указано в правом столбце.

Таблица 3. Варианты R и L симметрии и отклонения от них у двух генотипически различных культиваров Lemoncello и Iceberg

Table 3. Variants of R and L symmetry and deviations from them in two genotypically different cvs Lemoncello and Iceberg

Номер цветка	Формула симметрии	Вариант	Девииации типичной симметрии
Limoncello, 5.12.2019			
1	S–T–S–T–ST	R	
2	S–T–S–TS–T	L	
3	S–T–S–T–ST	R	
4	S–T–S–T–ST	R	
5	S–T–S–T–S	R	
6	S–T–S–T–ST	R	
7	S–T–S–TS–T	L	
8	S–T–S–TS–T	L	
9	S–T–S–TS–T	L	
10	S–T–S–T–ST	R	
Limoncello, 18.04.2025			
1	S–T–S–TS–ST	L	T ⁵ → ST
2	S–T–S–T–ST	R	
3	S–T–S–TS–T	L	
4	S–T–S–TS–T	L	
5	S–T–S–T–ST	R	
6	S–T–S–T–ST	R	
7	S–T–S–TS–T	L	
8	S–T–S–TS–T	L	
9	S–T–S–T–TS	R	
Iceberg, 5.12.2019			
1	S–T–S–T–ST	R	
2	S–T–S–T–ST	R	
3	S–T–S–S–ST	R	T ⁴ → S
4	S–T–S–ST–S	L	T ⁵ → S
5	S–T–S–TS–T	L	
6	S–T–S–TS–ST*	R	T ⁵ → S
7	S–T–S–S–T	L	TS ⁴ → T
8	S–T–S–TS–ST*	L	T ⁵ → ST
9	S–TS–S–TS–ST*	L	T ² → TS; T ⁵ → ST
10	S–T–S–TS–T	L	
11	S–T–S–T–ST	R	
12	S–T–S–TS–T	L	
13	S–T–S–T–S	R	
14	S–T–S–TS–T	L	

Примечание. Здесь и в табл. 5 и 6 формулы симметрии и отклонения от них соответствуют описаниям рис. 2 и табл. 2. Звездочки синего цвета обозначают места гомеозиса, стрелки – места утраты зубцов у T-чсл.

Таблица 4. Две группы культиваров, которые генотипически отличаются в отношении частоты отклонений от типичной R или L симметрии

Table 4. The two groups of cultivars exhibit genotypic differences in the frequency of deviations from typical symmetry

Культивар	Число цветков	Утрата зубцов	Число чашелистиков		Гомеозис
			6–7	4	
Относительно стабильные					
Bewitched	10	2			1
Europeana	10		1		
Flame	10		1		
Limoncello	20				
Marmalade Skies	11	1			
Mardi Gras	10	2			
Mary Rose	10	1			1
Royal Bonica	11				1
Vcero	92, отклонения 11/92 (11.9 %)				
Нестабильные					
Elina	10	4	1		
Iceberg	14	7			
Just Joey	11	7			1
Mount Hood (hybrid)	10	7			1
Tournament of Roses	11	5			1
Vcero	56, отклонения 34/56 (60.7 %)				

вения зеркальных R и L вариантов и отклонений от них при утрате зубцов. Культивар Limoncello изучался дважды, в декабре 2019 г., в конце сезона цветения, и апреле 2025 г., в начале сезона. Проявление типичной симметрии оказалось устойчивым. У растений обоих культиваров возникновение R и L вариантов в разных цветках было равновероятным. Культивар Limoncello проявлял устойчивость в отношении утраты зубцов и сохранения канонической симметрии. Культивар Iceberg оказался нестабильным, среди 14 цветков наблюдалось 7 случаев утраты зубцов у Т-чсл (50 %). Эти данные указывают на явные генотипические различия культиваров по степени устойчивости симметрии.

Генотипические различия культиваров по степени отклонений от типичной пятирадиальной симметрии. Проведенный анализ симметрии у 21 культивара в розарии Беркли (Berkeley Rose Garden) позволил разделить их на три генотипические группы по характеру и числу отклонений от канонической симметрии: культивары относительно устойчивые, с умеренным характером отклонений и нестабильные. В первой группе средняя частота отклонений не превышает 10–13 %, во второй не превышает 30 % и в третьей группе достигает 50 % и выше. В табл. 4 приведены данные изменчивости по двум контрастным группам культиваров: относительно устойчивым и нестабильным. Указаны различия по двум группам признаков: а) частота утраты зубцов и б) число чсл и появлений гомеозисов.

Очевидно, что различия в частоте отклонений характера симметрии у двух групп культиваров касаются в основном степени утраты чашелистиков, тогда как в степени возникновения гомеозисных трансформаций различий между изученными двумя группами культиваров не наблюдается. Этот факт служит доводом об относительно независимом

действии генов, которые контролируют топографию зубцов и гомеозисных генов, контролирующих специфичность возникновения органов цветка. Как будет иллюстрировано далее, гомеозисы проявляются в основном в случаях трансформации части чашелистика в лепесток венчика.

Культивары, мозаичные по окраске цветков, нестабильны и по степени отклонений от типичной симметрии чашелистиков. Мы обнаружили и изучали четыре высоко-нестабильных культивара в коллекции сада роз Беркли: Windermere, Frida Kahlo, Rockin Robin и Scentimental. Они отличались особым характером отклонений от пятирадиальной симметрии. У них доминировали не утрата зубцов у чашелистиков, а изменения в их числе. Вместо обычных пяти чашелистиков возникали чашечки либо с 6–7, либо с 4–3 чашелистиками.

У культивара Windermere шесть цветков из 14 имели по четыре чашелистика. Изменения их числа происходило либо за счет удвоения (дупликация) какого-либо чашелистика, либо за счет частичного или полного срастания двух соседних чашелистиков. Это будет показано далее.

Проявление мозаицизма окраски лепестков у культивара Rockin Robin таково: на бело-розовом фоне видны пятна или блоки пятен красного цвета. Таблица 5 иллюстрирует характер разных отклонений от типичных вариантов R или L симметрии. Изучение проводили дважды в разные сезоны размножения: в конце сезона в декабре 2019 г. и в начале сезона в мае 2025 г. Из 15 цветков в 2019 г. у шести из них наблюдали изменения в числе чашелистиков, четыре цветка имели по 6 чашелистиков и два – по 7. Четыре цветка из 15 имели гомеозисные преобразования чашелистиков. Их фенотипическое проявление будет иллюстрировано далее. Интересно, что в четырех из шести случаев удвоения чаше-

Таблица 5. Девиации симметрии чашелистиков у культивара Rockin Robin с мозаичной окраской цветков
Table 5. Deviations of sepal symmetry in the cv. Rockin Robin exhibiting mosaic color

Номера цветка	Формула симметрии	Утрата зубцов	Число чашелистиков	Гомеозис
Тестирование 5.12.2019				
1	S-T-S-T-S-T		6	
2	S-ST-S-T-ST	$T^2 \rightarrow ST$		
3	S-ST-S-TS-T	$T^2 \rightarrow ST$		
4	S-T-S-S*-*S-T		6	Гомеозис
5	S-T-S-TS-T			
6	S-T-S-S-T-S-T		7	
7	S-T-S-TS-T			
8	S-T-S-TS-T			
9	S-T-S-T-ST			
10	S-T*-*S-T*-*ST			Гомеозисы (2)
11	S-T-S-ST*-*T			
12	S-T-S-TS-T			
13	S-TS-S*-*S-T-ST		6	Гомеозис
14	S-T-S-S-TS-S-TS		7	
15	S-T-S-S-T-ST		6	
Тестирование 12.05.2025				
1	S-S-S-S-S-TS		6	
2	S-S-S-S-TS*-*ST		6	
3	S-S-S-TS-T	$T^2 \rightarrow ST$		
4	S-S-S-S-S-ST		6	
5	S-S-S-S-TS-S-ST		7	
6	S-S-S*-*TS-S	$T^2 \rightarrow S; T^5 \rightarrow S$		Гомеозис
7	S-TS-S-T-ST	$T^2 \rightarrow S$		
8	S-TS-T-T-S*-*T		6	Гомеозис
9	S-T-S-S-TS-S		6	
10	S-T-S-ST-S-TS		6	
11	S-T-S-ST-S-T		6	
12	S-S-S-S-S-T-ST		7	
13	S-T-S-ST-S-TS		6	
14	S-TS-S-T-S-TS		6	
15	S-T-S-TS*-*T-S		6	Гомеозис

Примечание. Звездочки синего цвета обозначают места гомеозиса, стрелки – места утраты зубцов у Т-чсл.

листика исчезал асимметричный (табл. 5). Это указывает на повышенную чувствительность данной зоны к отклонениям в ходе развития цветка.

Повторное исследование этого же культивара в начале сезона размножения (май 2025 г.) показало, что у 12 из 15 цветков (80 %) наблюдались дубликации чашелистиков. В целом, 18 из 30 изученных цветков культивара Rockin Robin более 60 % из них имели 6–7 чашелистиков вместо пяти типичных. Степень утраты зубцов была также повышена: 5/15, или 35 %. У 20 % (6/30) цветков наблюдали гомеозисы, причем в одном цветке гомеозис затрагивал одновременно два чашелистика. При этом часть чашелистика превращалась в лепесток.

Мозаичный по окраске цветков культивар Frida Kahlo оказался высокостабильным по всем трем параметрам симметрии чашечки: числу чашелистиков, утрате зубцов

и гомеозисным трансформациям. Удвоения чашелистиков происходили у 80 % цветков, утрата зубцов – у 40 % чашечек. Таблица 6 показывает характер девиаций симметрии чашелистиков у мозаичного по окраске цветков культивара Frida Kahlo. Гомеозисы у этого культивара наблюдались у 43 % чашечек, в половине случаев они затрагивали более одного чашелистика.

У культивара Sentimental преобладали срастания чашелистиков. Приведенные данные указывают на генотипическую специфику характера нарушений симметрии у разных культиваров. У одних культиваров чаще происходит удвоение чашелистиков, а у других – их срастание.

Фенотипические проявления отклонений от типичной симметрии чашелистиков. На рис. 3 на примере цветков одного садового сорта иллюстрированы два типичных зеркальных варианта симметрии и отклонения от них в случае

Таблица 6. Девиации симметрии чашелистиков у мозаичного по окраске цветков культивара Frida Kahlo
Table 6. Deviations of sepal symmetry in the cv. Frida Kahlo exhibiting mosaic flower colorations

Номера цветка	Формула симметрии	Утрата зубцов	Число чашелистиков	Гомеозис
1	S-T-S-S-T-S-S		7	
2	S-S-S-S-S-S		6	
3	S-T-S-S-T-S-ST		7	
4	S-S-S-S-S-S		6	
5	S*-T-S-TS-TS	T ⁵ to TS		Гомеозис
6	S-T-S-S-S-TS		6	
7	S-T-S-T-S-ST		6	
8	S-TS-S-T-ST	T ² to TS		
9	S-S-S-S-S-S		6	
10	S-S-S-S*-S			Гомеозис
11	S-T-S-S*-S-TS		6	Гомеозис
12	S-T-S-ST-S-T*		6	Гомеозис
13	S-S-S-S-S-S		6	
14	S*-S-S*-S-T	T ² to TS; T ⁴ S to S		Гомеозисы (2)
15	S-S-S-ST-S*-S		6	Гомеозис
16	S-S-S-T*-S	T ² to S; T ⁵ S to S		Гомеозис
17	S-S-S-S-S-S		6	
18	S-S*-S-TS*-S	T ² to S; T ⁵ to S		Гомеозисы (2)
19	S-S-S-S*-ST			Гомеозис
20	S-T-S-ST-S-S		6	
21	S-S-ST-S-ST-S		6	

Примечание. Звездочки обозначают место гомеозиса между двумя чашелистиками; в тех случаях, когда число чашелистиков равно типичному пяти, указан возможный номер зубчатого чашелистика, где произошла утрата зубцов.

утраты зубцов (садовая посадка роз, сорт не определен, Баффоло, 2011 г.). Изученное растение садовой розы (Баффоло, 2011) проявляло высокую степень отклонений от типичной симметрии. У цветков наблюдались не только частая утрата зубчиков, но и нередкие срастания или удвоения некоторых чшл, как видно на рис. 4. На рис. 5 показаны фото гомеозисных трансформаций чашелистика или его части в лепесток на примере того же растения садовой посадки (Баффоло, 2011).

Далее опишем гомеозисные трансформации у разных культиваров (рис. 6). Гомеозисные преобразования чашелистиков в лепестки имеют беспорядочный характер. Ткани чашелистика и лепестка могут быть перемешаны, ткань лепестка может быть только в середине чашелистика или по краям его, либо только в верхней и нижней части.

На рис. 7 фото общего вида растения и фото одного из цветков культивара Rockin Robin, который мозаичен по окраске цветков и в то же время нестабилен по проявлению типичной пятирадиальной симметрии. Хорошо видно, как на белом фоне лепестков появляются клоны клеток разного размера. В них ген красной окраски, будучи инактивирован, становится активен. Такого типа тканевая нестабильность проявления (мозаичность, или variegation) характерна для инсерционного мутагенеза в случаях, когда нормальная экспрессия гена-хозяина инактивирована встроенным мобильным элементом, но при его перемещении или выре-

зании из локуса-хозяина на разных стадиях развития нормальная активность гена восстанавливается (McClintock, 1956, 1978). Можно полагать, что подобные инсерции мобильных элементов, помимо факторов окраски цветка, затрагивают и гены, которые контролируют симметрию чашелистиков.

Обсуждение

В роде *Rosa* насчитывают более двухсот дикорастущих видов роз (шиповников). Они растут в Азии, Европе, Северо-Восточной Африке и Северной Америке. Древнейшие палеонтологические находки роз датируются 35 млн лет назад. Остатки роз были найдены в Древнем Египте, на фресках 1600 г. до н.э. на Крите. Их первое ботаническое описание было сделано Конфуцием (551–479 гг. до н.э.). Садовые розы были известны в Древней Индии и Иране. Персидские поэты называли свою страну Гюлистан (Страна роз). В Европе розы были популярны еще в Древней Греции и Древнем Риме.

Дикие розы были впервые одомашнены как естественный защитный барьер от животных (колючие кустарники). Затем их селективировали в эстетических, орнаментальных, медицинских целях и парфюмерии (Botanica's Roses, 1998). Происхождение разнообразия роз связано со сложной межвидовой гибридизацией и полиплоидией. Около половины диких видов роз – полиплоиды. Их диплоидные кариотипы варьируют от $2n = 14$ до $2n = 56$. В Китае в районе Гималаев

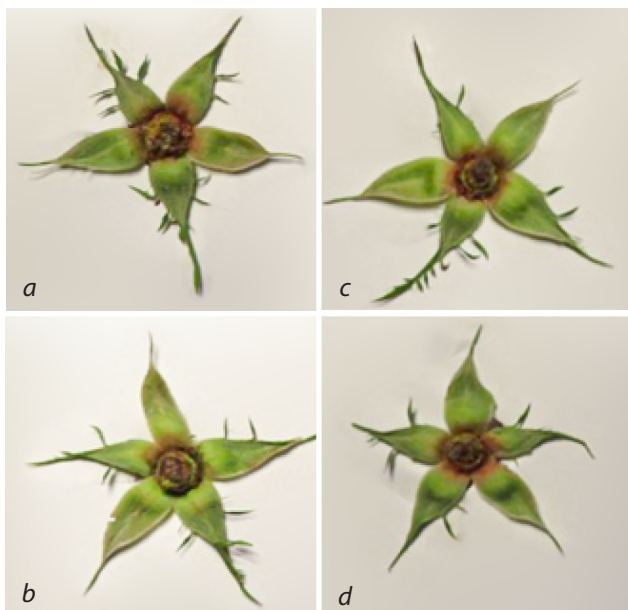


Рис. 3. Нормальные R и L варианты симметрии и их измененные формулы у цветков одного растения из садовой посадки роз. Описание проводили согласно разделу «Материалы и методы», по часовой стрелке начиная с последовательности S–T–S; *a* – типичный вариант R симметрии S–T–S–T–TS; *b* – типичный L вариант S–T–S–TS–T; *c* и *d* – отклонения от L варианта симметрии в случае односторонней утраты зубчиков у T-чашелистиков, согласно формулам (см. табл. 2); *c* – формула симметрии чашелистиков S–ST–S–TS–T; *d* – формула S–TS–S–TS–T.

Fig. 3. Normal R and L symmetry variants and their modified patterns observed in the flowers of a single garden-grown rose plant. Description of symmetry was performed according to the "Materials and Methods" section, starting from the S–T–S sequence in a clockwise direction: *a* – a representative example of the R type symmetry, with the formula S–T–S–T–TS; *b* – the mirror L type variant, characterized by the formula S–T–S–TS–T; *c* and *d* – deviations from the L type symmetry, resulting from unilateral loss of teeth in the T-sepals, as predicted by the formulas (Table 2), *c* – S–ST–S–TS–T; *d* – S–TS–S–TS–T.

был найден уникальный декаплоидный вид роз с $2n = 70$, самое большое число хромосом в этом роде (Bendahmane et al., 2013).

Геномный анализ последних 10–15 лет позволил во многом прояснить цепи межвидовой гибридизации в происхождении диких видов, в особенностях их генотипов и фенотипов. Например, гибридизация тетраплоидного вида *R. gallica* (4n) с диплоидным видом *R. phoenicea* дала начало дамасской розе, вид *R. damascene*. При гибридизации каждый вид роз привносил тот или иной характерный генотипический признак. *R. gallica* (4n) и другие тетраплоидные виды привнесли холодоустойчивость. Диплоидный вид *R. chinensis* привнес повторное цветение, роза *R. foetida* (4n) привнесла доминантный аллель желтой окраски. Аллели китайской розы *R. chinensis* найдены во многих современных сортах – свидетельство обширной гибридизации.

Начиная с XIV в. миссионеры интродуцировали в Европу китайские розы. Они имели более длинный период цветения по сравнению с европейскими видами и привнесли гены желтой окраски цветков, доминантный признак. После скрещивания европейских роз с азиатскими была соз-



Рис. 4. Изменение симметрии в разных цветках одного куста в случаях срастания чашелистиков. 1 – чашечка слева, 5 чашелистиков с типичным вариантом L симметрии S–T–S–TS–T; 2 – чашечка сверху (по часовой стрелке) имеет 4 чшл, у чашелистика слева видно широкое основание и вильчатые кончики, видимый след срастания; 3 – чашечка в центре имеет только 3 чшл, произошло попарное срастание двух чашелистиков, верхний из которых имеет два листовидных кончика, след срастания; 4 – внизу чашечка с 4 чашелистиками, у правого из них ясно видны вильчатые кончики, след срастания.

Fig. 4. Symmetry changes in floral symmetry among different flowers of a single rose bush associated with sepal fusion. 1 – The left calyx consists of five sepals with a typical L type symmetry pattern (S–T–S–TS–T). 2 – The upper calyx (clockwise) comprises four sepals; the left sepal shows a broad base and bifid apices, with a clearly visible trace of sepal fusion. 3 – The central calyx bears only three sepals, resulting from pairwise fusion of two sepals; the upper sepal displays two foliaceous lobes and a distinct fusion line. 4 – The lower calyx has four sepals; the right sepal clearly shows bifid apices and a visible line of fusion.

дана новая группа садовых роз – гибридные чайные розы. Они имели приятный аромат, который напоминал запах завариваемого чая. Эта группа роз характеризуется одним крупным цветком на длинном стебле. Внутренние лепестки плотно собраны в середине, а наружные лепестки отогнуты.

Для создания около 30 тысяч современных культиваров были использованы лишь немногие из дикорастущих видов. Основные из них: *R. chinensis* Jacq. (китайская, или чайная роза), *R. rubiginosa* L. (сладкий, или красно-бурый шиповник), *R. moschata* Mill. (мускусная роза), *R. arvensis* Huds. (полевая роза), *Rosa ×alba* L. (белая роза), *R. gallica* L. (французская, или гальская роза), *Rosa ×damascena* Mill. (дамасская роза), *Rosa ×centifolia* L. (капустная, или столитая роза), *R. gigantea* Collett ex Crép. (гигантская роза), *R. rugosa* Thunb. (морщинистая роза), *R. multiflora* Thunb. (многоцветковая роза), *R. foetida* Herrm. (зловонная, или вонючая роза).

Разнообразие роз условно разделено на несколько искусственных групп: дикие виды, старые садовые розы и новые садовые сорта и культивары (Botanica's roses, 1998). Ста-

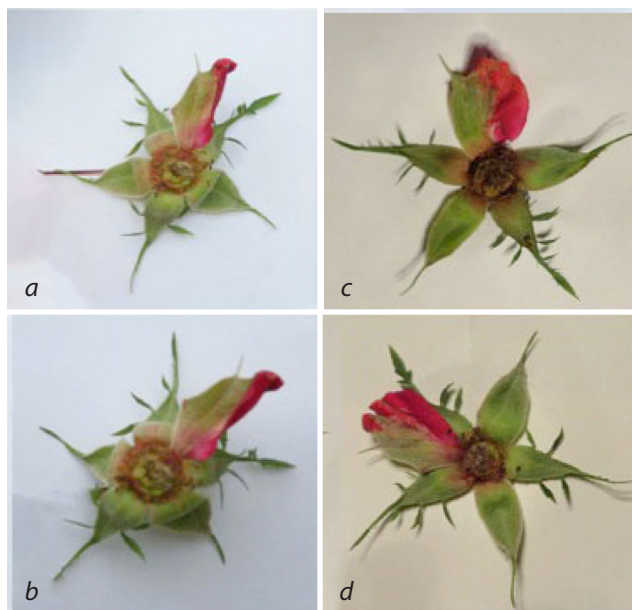


Рис. 5. Гомеозисные трансформации лепестка и чашелистиков: *a, b* – фото гомеозисной трансформации лепестка в чашелистик, показанное с разных позиций; *c* – гомеозис на месте билярного чашелистика ST в случае R симметрии S–T–S–T–ST; *d* – гомеозис в центральной части ST чашелистика, R симметрия S–T–S–T–ST.

Fig. 5. Homeotic transformations of petal and sepals: *a, b* – homeotic transformation of the petal shown from different angles; *c* – homeosis occurring in place of a bipolar sepal in a calyx with R symmetry S–T–S–T–ST; *d* – homeosis in the central region of the calyx with R symmetry S–T–S–T–ST.

рые розы – это все сорта, выведенные до 1867 г. В этом году был впервые представлен первый гибрид чайной розы ‘La France’. К старым розам относятся следующие группы: Alba, Gallica, Damask, Centifolia or Provence, Moss, Portland, China, Tea, Burbon, Noisette, Hybrid Perpetual, Hybrid Musk, Hybrid Rugosa, Bermuda, Mystery Rose. Группа современных роз, полученных после 1867 г., включает: Hybrid Tea, Pernetiana, Polyantha, Floribunda, Grandiflora, Miniature, Climbers, Shrubs, Modern English Rose, Canadian Hardy, Landscape, Patio, Renaissance (Botanica’s Roses, 1998).

Розы, как почти все представители семейства розоцветных, имеют пять лепестков и пять чашелистиков. Однако есть исключения. Среди группы видов юго-западной Азии найдены два близких вида, которые имеют по 4 лепестка и 4 чашелистика: *R. sericea* и *R. omeiensis*. Они произрастают в юго-западной части Китая, Тибете и северной горной части Индии, достигая высот 2000–4000 м. Это кустарники до 2 м высоты с большими красными листообразными шипами и белыми одиночными лепестками.

Вариации с асимметричными чашелистиками, подобно розам, встречаются и у других родов из семейства Rosaceae, обладающих пятирадиальной симметрией. Например, хамебатия листовидная (*Chamaebatia foliolosa* Benth.) имеет чашелистики с зубцами, сходными с розой. В других семействах, у карпобротуса (*Carpobrotus chilensis* N.E. Brown, Aizoaceae Мартынов) чашелистики неодинакового размера, а вместо зубчиков у них прозрачная пленка на краях. То же



Рис. 6. Гомеозисные трансформации чашелистиков у разных культиваров: *a* – зеленая ткань чашелистика и розовая ткань лепестка перемешаны; *b* – половина чашелистика – ткань лепестка, половина – чашелистик; *c* – в середине лепесток, по бокам ткань чашелистика; *d* – гомеозисный чашелистик, в основании ткань лепестка, в верхней части ткань чашелистика; *e* – в середине ткань лепестка, по бокам ткань чашелистика.

Fig. 6. Homeotic transformations of sepals observed in different rose cultivars: *a* – green sepal tissue and pink petal tissue intermixed; *b* – half petal, half sepal; *c* – petal in the middle, sepal on the sides; *d* – petal at the bottom, with sepal tissue on top; *e* – petal in the middle, green sepal tissue on the sides.

самое у аистника кистевидного (*Erodium botrys* (Cav.) Bertol. Geraniaceae Juss.), лютика ползучего (*Ranunculus repens* L., Ranunculaceae Juss.) и некоторых других родов и видов (Акулова-Барлоу, личные наблюдения, 2025). Подобные факты могут служить примером конвергентной эволюции. Возможно, зубчатое строение чашелистиков имеет смысл для полного прикрытия бутона при селекции на многоцветковость. Открытие бутона начинается с зубчатых чашелистиков, а гладкие чашелистики открываются последними.

Установленные в нашем исследовании разнообразные отклонения от типичной симметрии чашелистиков роз интересно обсудить в аспекте современной модели генного контроля структуры цветка у покрытосеменных двудольных видов растений. Модель постулирует, что структуры цветка детерминируются и дифференцируются в ходе развития растения под действием трех классов генов: а) гены идентичности меристемы, б) гены идентичности органов



Рис. 7. Мозаичный по окраске цветков культивар Rockin Robin: *a* – общий вид куста; *b* – отдельный цветок.
Fig. 7. Cultivar Rockin Robin variegated on flower color: *a* – general plant phenotype; *b* – individual flower.

цветка и в) кадастровые гены, которые определяют границы экспрессии генов идентичности. Как уже сказано во введении, гены идентичности подразделяют на три основных ABC-класса. На основе их действия флоральная (цветковая) меристема дает начало четырем органам цветка: чашелистикам, лепесткам венчика, тычинкам и пестику. Эти органы закладываются как четыре мутовки, расположенные вокруг цветковой меристемы. Какой орган будет образован – определяется взаимодействием трех основных групп ABC-генов.

На уровне фенотипа цветка мутации в ABC-генах приводят к разным типам гомеозисов. Так, при мутациях В-генов возникает преобразование лепестков в чашелистики, а тычинок в плодолистики. При мутациях в А-генах вместо чашелистиков развиваются пестики, а вместо лепестков – тычинки. По своему молекулярному действию гомеозисные гены относятся к транскрипционным факторам, которые регулируют степень генной активности в данном месте, в данное время и с данной активностью. Эти гены эволюционно консервативны и имеют общее происхождение – гены-ортологи (Maio, Moubayidin, 2024).

Принципы ABC-модели, предложенные в 1998 г., справедливы и для роз (Bendahmane et al., 2013). У роз идентифицированы транскрипты основных ABC-генов и их белковые продукты, которые контролируют архитектуру цветка на разных стадиях их развития (Bendahmane et al., 2013). У диких видов роз цветки состоят из пяти простых лепестков, а современные розы имеют их двойной набор. Согласно ABC-модели дополнительный набор лепестков возникает вследствие сдвига границы активности между А- и С-генами к центру цветка. В результате происходит гомеозисное преобразование тычинок в лепестки. Этот сдвиг обусловлен действием доминантного гена *AGAMOUS*. При скрещивании сортов с одиночным и двойным венчиком в первом поколении все цветки оказываются двойными – действие доминантного гена.

Эти данные могут быть рассмотрены как одно из молекулярно-генетических воплощений важности позиционной информации в процессе развития растений. Теоретические и концептуальные аспекты позиционной информации растений рассмотрены в обстоятельном интересном исследовании (Чуб, 2010). Автор взял эпиграфом к своей монографии цитату из философского эссе «Заир» Хорхе Луиса Борхеса: «Если бы нам удалось понять хотя бы один цветок, мы бы узнали, кто мы и что собой представляет весь мир» (1984, с. 166). Можно полагать, что культиваров, у которых число чашелистиков отличается от обычных пяти в сторону их увеличения или уменьшения, изменена активность кадастровых генов, которые контролируют структуру цветка. Установленный в нашей работе факт снижения числа чашелистиков до четырех в 50 % случаев у нестабильного культивара *Windermere* моделирует возникновение двух родственных диких видов *R. sericea* и *R. omeiensis*, которые имеют по 4 лепестка и 4 чашелистика.

В чем может состоять установленная в нашей работе нестабильность проявления симметрии чашелистиков у культиваров с мозаичной окраской цветков? Есть все основания полагать, что мозаичность (variegation) окраски связана с действием мобильных элементов, доля которых в геноме роз составляет более 35 % (Hibrand Saint-Oyant et al., 2018). Из них около 80 % относится к классу ретротранспозонов и около 12 % к классу ДНК-транспозонов. Внедряясь в разные локусы, они частично или полностью способны подавлять их активность, вызывая генную нестабильность. Этот факт надежно установлен на многих видах эукариот, начиная с классических работ Барбары Мак-Клинток на кукурузе в 1950-е гг. (McClintock, 1956, 1978; Golubovsky, Manton, 2005; Golubovsky, 2024). Вставки транспозиционных элементов в локусы, которые контролируют образование пигментов, обычно приводят к частичной или полной репрессии генов окраски цветка в клетках. А вырезание или перемещение мобильных элементов в пределах локусов может частично

или полностью восстанавливать активность генов. Иногда возможен и противоположный эффект в тех случаях, когда вставка мобильных элементов происходит в зоне начала транскрипции. Подобный эффект обнаружен у ряда культиваров роз в случае ДНК-транспозона *Rose1*. Его вставка ассоциирована с активностью гена *RcMYB114* в цепи синтеза антоциановых пигментов (Li et al., 2022).

Заключение

Все современные культивары роз получены на основе гибридизации, селекции и поддержания вегетативных гибридов. Гибридизация, как хорошо установлено, может быть стрессовым фактором, который активизирует мобильные элементы и повышает частоту их внедрения в разные локусы генома (инсерционный мутагенез). Инсерции мобильных элементов происходят и в локусы, которые контролируют не только окраску, но и структуру цветков и тем самым вызывают вариации и отклонения от типичной симметрии чашелистиков. Таким образом, мозаицизм окраски цветков может выступать как индикатор генной нестабильности, опосредованной действием инсерционных мобильных элементов. Настоящее исследование важно для дальнейшего изучения генетического контроля необычной пятирадиальной симметрии роз и ее эволюции.

Список литературы / References

- Борхес Х.Л. Заир. В: Борхес Х.Л. Проза разных лет. М.: Радуга, 1984; 95-99
[Borges J.L. Zaire. In: Borges J.L. Prose of different years. Moscow: Raduga Publ., 1984;95-99 (in Russian)]
- Вейль Г. Симметрия. М.: Наука, 1968
[Weyl H. Symmetry. Princeton Univ. Press., 1952]
- Узоры симметрии. Ред. Сенешаль М., Флек Дж. М.: Мир, 1980
[Patterns of symmetry. Seneschal M., Fleck G. (Eds). University of Massachusetts Press, 1977]
- Флора Сибири. Rosaceae. Т. 8. Под. ред. Л.И. Малышева, А.В. Положий. М.: Наука, 1988;121-125
[Flora of Siberia. Rosaceae. V. 8. Moscow: Nauka Publ., 1988;121-125 (in Russian)]
- Флора СССР. Розоцветные (большая часть). Т. 10. Ред. Шишкин Б.К., Юзепчук С.В. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1941;442-505
[Flora of USSR. V. 10. Moscow; Leningrad, 1941;442-505 (in Russian)]
- Цингер А.В. Занимательная ботаника. М.: Советская наука, 1954
[Zinger A.V. Entertaining Botany. Moscow: Sovetskaya Nauka Publ., 1954 (in Russian)]
- Чуб В.В. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов. М.: Бином. Лаборатория знаний, 2010
[Chub V.V. The role of positional information in regulating the development of flower organs and leaf series of shoots. Moscow: Binom. Laboratory of Knowledge Publ., 2010 (in Russian)]
- Bendahmane M., Dubois A., Raymond O., Bris M.L. Genetics and genomics of flower initiations and development in rose. *J Exp Bot.* 2013;64(4):847-857. doi 10.1093/jxb/ers387
- Bond T.E. On sepal phyllody in Roses and some related phenomena. Experimental data and a quantitative interpretation. *New Phytol.* 1945;44(2):220-230
- Botanica's Roses. The Encyclopedia of Roses. Nyman. USA, 1998
- Castelvecchi D. Revealed: the unusual mathematics that gives rose petals their shape. *Nature.* 2025;641(8063):570-571. doi 10.1038/d41586-025-01394-4
- Cook O.F. Metaphanic variation in rose sepals. *J Hered.* 1926;17(11):413-426. doi 10.1093/oxfordjournals.jhered.a102659
- Diller C., Fenster C.B. Corolla chirality does not contribute to directed pollen movement in *Hypericum perforatum* (Hypericaceae): mirror image pinwheel flowers function as radially symmetric flowers in pollination. *Ecol Evol.* 2016;6(14):5076-5086. doi 10.1002/ece3.2268
- Flora of China. V. 9. Wu Z.Y., Raven P.H., Hong D.Y. (Eds). Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2003. Available: http://www.efloras.org/volume_page.aspx?volume_id=2009&flora_id=2
- Flora of North America. V. 9. Magnoliophyta: Picramniaceae to Rosaceae. Edited by Flora of North America Editorial Committee. Oxford, New York: Oxford University Press, 2015. Available: http://www.efloras.org/volume_page.aspx?volume_id=1009&flora_id=1
- Flora of Taiwan. V. 3. Taipei, Taiwan, ROC, 1993;111-119
- Flora of Turkey and the East Aegean Islands. V. 4. Davis P.H., Chamberlain D.F., Matthews V.A. (Eds). Edinburgh Univ. Press, 1972;106-128
- Golubovsky M.D. Beyond Mendel and Morgan to the dynamic genome. *Vavilovia.* 2024;7(3):37-54. doi 10.30901/2658-3860-2024-3-o1
- Golubovsky M.D., Manton K.G. Genome organization and three kinds of heritable changes: general description and stochastic factors (review). *Front Biosci.* 2005;10:335-344. doi 10.2741/1531
- Hibrand Saint-Oyant L., Ruttink T., Hamama L., Kirov I., Lakhwani D., Zhou N.N., Bourke P.M., ... Schijlen E., Bucher E., Debener T., De Riek J., Foucher F. A high-quality genome sequence of *Rosa chinensis* to elucidate ornamental traits. *Nat Plants.* 2018;4(7):473-484. doi 10.1038/s41477-018-0166-1
- Hileman L.C., Kramer E.M., Baum D.A. Differential regulations of symmetry genes and evolution of floral morphologies. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2003;100(22):12814-1219. doi 10.1073/pnas.1835725100
- Jesson L.K., Barrett S.C. The genetics of mirror-image flowers. *Proc Biol Sci.* 2002;269(1502):1835-1839. doi 10.1098/rspb.2002.2068
- Kláštěřský I. *Rosa* L. In: Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. (Eds). Flora Europaea. Vol. 2. Cambridge University Press, 1968;25-32
- Kramer E.M. Floral architecture: regulation and diversity of flower shape and pattern. In: Roberts J.A. (Ed.). Annual Plant Reviews. Vol. 17. Plant Architecture and Its Manipulation. 2018;121-148. doi 10.1002/9781119312994.apr0167
- Li M., Zhang H., Yang Y., Wang H., Xue Z., Fan Y., Sun P., Zhang H., Zhang X., Jin W. *Rosa1*, a transposable element-like insertion, produces red petal coloration in rose through altering *RcMYB114* transcription. *Front Plant Sci.* 2022;13:857684. doi 10.3389/fpls.2022.857684
- Lucibelli F., Valoroso M.C., Aceto C. Radial or bilateral? The molecular basis of floral symmetry. *Genes (Basel).* 2020;11(4):395. doi 10.3390/genes11040395
- Maio K.A., Moubayidin L. 'Organ'ising floral organ development. *Plants (Basel).* 2024;13(12):1595. doi 10.3390/plants13121595
- Malécot V. An evolutionary bouquet for roses. *Nat Plants.* 2025;11(4):672-673. doi 10.1038/s41477-025-01971-5
- McClintock B. Controlling elements and the gene. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol.* 1956;21:197-216. doi 10.1101/sqb.1956.021.01.017
- McClintock B. Mechanisms that rapidly reorganize genome. *Stadler Genet Symposia.* 1978;10:25-48
- Zhang Y., Cohen O.Y., Moshe M., Sharon E. Geometrically frustrated rose petals. *Science.* 2025;388(6746):520-524. doi 10.1126/science.adt0672

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 16.12.2025. После доработки 01.03.2026. Принята к публикации 03.04.2026.