

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СЕТИ ГАПЛОТИПОВ ПЛАСТИДНОЙ ДНК ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНИИ РОДА *ROSA* L. (ROSACEAE)

© 2024 г. И. А. Шанцер\*<sup>@</sup>, А. В. Федорова\*, И. Г. Мещерский\*\*

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

\*\*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Ленинский пр., д. 33, Москва, 119071 Россия

@ E-mail: ischanzer@gmail.com

Поступила в редакцию 26.05.2023 г.

После доработки 25.08.2023 г.

Принята к публикации 29.08.2023 г.

Мы реконструировали генеалогию гаплотипов пластидного межгенного спейсера *ndhC-trnV* и филогенетические отношения крупных таксономических групп в роде *Rosa* с использованием методов статистической парсимонии, максимального правдоподобия и NeighborNet. Согласно полученным нами результатам, большинство видов шиповника может быть объединено в три большие группы, приблизительно соответствующие таксономическим секциям: Pimpinellifoliae, *Rosa* (бывшая Cinnamomeae) и Synstylae + Chinenses + Gallicanae + Caninae. Их отношения мы оцениваем, как широко парафилетические, так как первая группа оказывается предковой для второй и третьей. Четвертую группу, отделенную от первых трех большим числом мутационных шагов, образовали последовательности *R. persica* (подрод *Hulthemia*). Мы полагаем, что *R. persica* вместе с североамериканскими *R. minutifolia* и *R. stellata* (секция Minutifoliae) представляют собой единственные сохранившиеся реликты древней группы шиповников, некогда широко распространенной в северном полушарии. Две филогенетические линии, представленные в рамках гибридогенной секции Caninae возникли независимо друг от друга от разных материнских предков, относящихся к секции Synstylae.

**Ключевые слова:** генеалогия гаплотипов, статистическая парсимония, межгенный спейсер *ndhC-trnV*, метод максимального правдоподобия, алгоритм NeighborNet, систематика, биогеография

**DOI:** 10.31857/S1026347024020023, **EDN:** WDFIHP

К роду *Rosa* разные авторы относят от 150 до 500 видов (Бузунова, 2001; Ku, Robertson, 2003; Wissemann, 2003), распространенных в умеренных областях северного полушария. Точное число дикорастущих видов до сих пор остается предметом дискуссии систематиков. Необычайную сложность рода *Rosa* в отношении классификации и разграничения видов первым отметил еще Карл Линней, снабдивший только этот род специальным комментарием в первом издании “Species Plantarum” (Linnaeus, 1753): “Species Rosarum difficile distinguntur, difficilius determinantur; mihi videtur naturam miscuisse plures vel lusu ex uno plures formasse; hinc qui paucas vidit species facilius eas distinguit, quam qui plures examinavit”. (Виды рода *Rosa* трудны для различения и определения; я видел, как природа, играя, может смешивать многие из них, чтобы получить один новый из множества других; тот, кто видел их мало, различает их легче, чем тот, кто изучил множество).

История таксономического изучения и современное состояние представлений о систематике рода *Rosa* были достаточно подробно описаны в двух обзорных статьях (Wissemann, 2006; Tomljenović,

Pejić, 2018). В них же были рассмотрены ряд молекулярно-филогенетических работ и то влияние, которое они оказали на систематику рода. Кратко резюмируя современное состояние проблемы, можно сказать, что интернет-ресурс The World Checklist of Vascular Plants (The World Checklist, 2022) приводит 367 названий видов и гибридов шиповников, как принятые, и 663 названия, как синонимы. В другой базе данных, Plants Of the World Online (2022), приводятся 271 принятое название видов и гибридов дикорастущих видов шиповников.

Современная классификация рода *Rosa* до сих пор основывается на работах XIX и XX веков, несмотря на довольно большое число молекулярно-филогенетических исследований, выполненных в последние годы. Последняя по времени классификация рода (Wissemann, 2003) мало чем отличается от классификации Редера (Rehder, 1949), которая, в свою очередь, базируется на таксономических концепциях, созданных еще Крепеном (Crépin, 1869; 1891).

Согласно Виземану (Wissemann, 2003), род *Rosa* делится на четыре подрода, наиболее крупный из которых, подрод *Rosa*, в свою очередь,

представлен десятью секциями. В современных таксономических обработках (Ku, Robertson, 2003; Lewis *et al.*, 2022), учитывающих результаты недавних молекулярно-филогенетических исследований, род *Rosa* включает от 2 до 4 подродов и от 10 до 12 секций в пределах подрода *Rosa*. Однако фактически, обычно признаются два подрода: *Hulthemia* с единственным видом *R. persica* и *Rosa*, к которому относят все остальные виды. После консервации родового названия *Rosa* с лектотипом *R. cinnamomea* (International Code, 2006; International Code, 2018) изменилось применение автонима *Rosa* в ранге секции: бывшая секция *Rosa* стала называться *Gallicanae*, а бывшая секция *Cinnamomeae* поменяла свое название на *Rosa*.

Молекулярно-филогенетические исследования XXI века привели к появлению противоречивых филогенетических реконструкций, детальное сравнение которых было проведено в работах Коопмана с соавт. (Coopman *et al.*, 2008) и Фужере-Данезан с соавт. (Fougère-Danezan *et al.*, 2015). Все построенные филогенетические деревья оказались обладающими либо недостаточным разрешением, либо низкими значениями поддержки внутренних узлов дерева. Только в самых недавних работах с использованием тегах однокопийных ядерных генов (Debray *et al.*, 2019) или полных пластидных геномов (Cui *et al.*, 2022) удалось получить деревья с высокой поддержкой базальных и внутренних узлов. К сожалению, эти работы ставили основной целью не реконструкцию филогении рода, как таковую, а оценку пригодности маркеров для реконструкции сетчатой эволюции в роде *Rosa* в первом случае, и происхождение ряда гибридных культиваров во втором. Поэтому обе работы характеризуются недостаточными и несбалансированными выборками таксонов (Приложение, табл. 1). Несмотря на то, что филогенетические деревья разных авторов основаны на разных таксономических выборках и анализе разных маркеров (Приложение, табл. 1), в них наблюдается ряд общих особенностей топологии, таксономическая интерпретация которых в настоящее время стала общепринятой. Так североамериканские виды, ранее традиционно выделявшиеся в отдельную секцию *Carolinae*, во всех исследованиях оказались принадлежащими к кладе, объединяющей виды секции *Rosa* (бывшая *Cinnamomeae*).

Еще одним фактом, подтвержденным большинством молекулярно-филогенетических исследований, стало то, что род *Rosa* подразделяется на две большие клады. Одна из них объединяет преимущественно виды секций *Rosa* и *Pimpinellifoliae*, а другая – преимущественно членов секций *Synstylae* и *Caninae* (Wissemann, Ritz, 2005; Bruneau *et al.*, 2007; Fougère-Danezan *et al.*, 2015; Zhu *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2015; Debray *et al.*, 2019; Cui *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2022). Виды, относимые к секциям *Chinenses*, *Bracteatae*, *Laevigatae* и *Microphyllae* также обычно ассоциированы с этой второй кладой.

В тех случаях, когда в анализ включались множественные образцы видов секции *Caninae*, они либо формировали отдельную кладу, либо разделялись на две или три сестринские клады вместе с западно-евразийскими видами секции *Synstylae* (Wissemann, Ritz, 2005; Fougère-Danezan *et al.*, 2015). Во многих филогенетических работах было выявлено изолированное базальное положение *R. persica* (подрод *Hulthemia*), а также *R. minutifolia* и *R. stellata* (секция *Minutifoliae*), которые в ряде случаев кластеризовались вместе на длинной ветви (Wissemann, Ritz, 2005; Fougère-Danezan *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2022). *Rosa roxburghii* (секция *Microphyllae*), *R. laevigata* (секция *Laevigatae*), *R. banksiae* и *R. cymosa* (секция *Banksianae*) образуют одну или несколько отдельных клад, сестринских по отношению к кладе, образованной видами секции *Synstylae* (Fougère-Danezan *et al.*, 2015; Zhu *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2022), подтверждая таким образом свой секционный таксономический ранг, ранее предполагавшийся на основании морфологических признаков.

Точное положение и родство отдельных видов часто бывает трудно оценить из-за того, что в разных исследованиях были использованы разные наборы таксонов. На самом деле, проблема еще сложнее, так как многие виды, особенно относящиеся к секциям *Caninae* и *Rosa*, сложно надежно определить по морфологическим признакам, вследствие чего разные авторы могли использовать генетически различные образцы под одними и теми же названиями. Многие виды рода *Rosa* могут гибридизировать при совместном произрастании в природе, а также в ботанических садах и питомниках. Это дополнительно осложняет проблему сравнимости разных филогенетических деревьев в связи с возможным гибридным происхождением отдельных образцов.

Другой общей чертой деревьев, полученных разными авторами, представляется то, что многие концевые и внутренние промежуточные ветви оказываются очень короткими или даже имеющими нулевую длину, в то время как некоторые рано дивергирующие внутренние ветви оказываются длинными. Это указывает на недавнее происхождение большинства видов и клад, в то время как немногие из них являются древними и отдаленно родственными остальным. Этот результат был в последнее время подтвержден в работе Жанга с соавт. (Zhang *et al.*, 2022), которые проанализировали полные пластидные геномы 37 видов рода *Rosa*. Данные авторы пришли к выводу, что таксоны подрода *Rosa* прошли быструю одновременную диверсификацию, что и является причиной короткой длины и низкой поддержки ветвей филогенетических деревьев. Они также идентифицировали виды секции *Minutifoliae*, *R. stellata* и *R. minutifolia*, как наиболее рано дивергировавшую кладу, а подрод *Hulthemia* (*R. persica*, под названием *R. berberifolia*) и секцию *Pimpinellifoliae* (представленную

в их работе видами *R. xanthina* и *R. omeiensis*) как следующие последовательные клады.

Все перечисленные выше проблемы с интерпретацией филогенетических деревьев приводят к тому, что обсуждение эволюции шиповников продолжается в рамках устаревших классификаций в попытке привязать выявляемые клады к традиционному секционному делению рода, основанному на морфологии.

Алгоритмы филогенетического анализа могут давать проблематичные результаты, когда сама структура данных не является древовидной (Jacob, Blattner, 2006). В цитированном исследовании авторы анализировали филогению рода *Hordeum* и показали, что глубокая коалесценция (Hudson, 1990) может приводить к неконгруэнтности деревьев, построенных по ядерным и пластидным данным, как в молодых, подверженных быстрому видообразованию группах, так и в старых филогенетических линиях, уходящих в глубину истории рода. Для преодоления этих проблем они реконструировали генеалогические отношения пластидных гаплотипов применив метод статистической парсимонии ко всему роду. Этот же подход был успешно использован для реконструкции филогении и биогеографии подрода *Melanostomium* рода *Allium* (Gurushidze *et al.*, 2010), а также китайских представителей рода *Gagea* (Peterson *et al.*, 2019). Вероятно, такой подход мог бы быть успешным и в случае рода *Rosa*, в котором экстенсивная гибридизация между разными видами сочетается с такими факторами, как недавнее происхождение многих видов и присутствие нескольких старых филогенетически изолированных линий. Это создает сетчатый характер эволюции, который не может быть адекватно отображен в виде дихотомически ветвящихся филогенетических деревьев. В этой ситуации мы предлагаем проведение анализа генеалогических связей пластидных гаплотипов методом статистической парсимонии вместо очередных попыток реконструкции филогенетических деревьев видов. Генеалогия пластидных гаплотипов отражает, главным образом, материнскую линию родства, в меньшей степени подверженную влиянию сетчатого характера эволюции. Насколько это известно в настоящее время, пластиды в роде *Rosa* наследуются строго по материнской линии (Bruneau *et al.*, 2007), хотя в последнее время и появились данные о гетероплазмии у гибридов шиповников (Schanzer *et al.*, 2020). Тем не менее, мы считаем, что прослеживание генеалогий пластидных гаплотипов может оказаться более успешным для оценки границ и эволюционных отношений крупных филогенетических групп шиповников, чем филогенетические реконструкции, основанные на алгоритмах построения деревьев. Данный подход был обоснован Джейкобом и Блаттнером (Jacob, Blattner, 2006) для филогенетического анализа недавно дивергировавших групп, а его использование для анализа рода *Rosa* было предложено Шанцером

(2011). Для того чтобы проследить материнскую линию эволюции у шиповников, минимизировав эффекты сетчатой эволюции на филогенетическую реконструкцию, и выявить границы и эволюционные отношения основных крупных групп в пределах рода мы использовали пластидный межгенный спейсер *ndhC-trnV*. Высокая вариабельность этого региона ДНК была продемонстрирована для разных групп цветковых растений (Shaw *et al.*, 2007), в том числе и непосредственно для рода *Rosa* (Fedorova *et al.*, 2010; Meng *et al.*, 2011; Шанцер и др., 2011; Zhu *et al.*, 2015; Schanzer *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2022). Использование единственного маркера нередко подвергается критике, как недостаточное для филогенетической реконструкции. Однако в нашем случае уже были опубликованы несколько филогенетических реконструкций, построенных по результатам анализа множественных пластидных и ядерных маркеров, что, тем не менее, не позволило добиться лучшего разрешения или более высокой поддержки базальных и внутренних узлов деревьев. В нашем исследовании мы оцениваем потенциал метода сетей гаплотипов для реконструкции эволюции рода *Rosa*. Следует подчеркнуть, что наш подход был нацелен на реконструкцию генеалогии пластидных гаплотипов, а не филогении видов рода *Rosa* как таковой. Мы считаем, что гаплотипы или группы близкородственных гаплотипов (гаплогруппы) могут указывать на тесное родство обладающих ими видов или групп видов. Для проверки состоятельности результатов, полученных по единственному пластидному маркеру, мы также проанализировали небольшую выборку последовательностей полных пластидных геномов, доступных в GenBank, используя метод максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) и алгоритм NeighborNet и сравнили полученные деревья и сплитграфы с нашей сетью гаплотипов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### Материал

Материал для настоящего исследования был по большей части собран нами из естественных популяций шиповников с территории Западной Европы (Германия, Чехия, Венгрия, Хорватия, Италия), Украины, европейской части России, Сибири, Российского Дальнего Востока, Кавказа и Узбекистана. Так как мы ожидали выявления неполной сортировки филогенетических линий для близкородственных недавно дивергировавших групп видов, во всех случаях, где это было возможно, мы включали в анализ несколько индивидуальных растений каждого вида, только 37 видов были представлены единичными последовательностями (Приложение, табл. 2). Ваучерные гербарные образцы мы определяли до уровня вида с использованием определительных

ключей в нескольких “Флорах” (Klásterský, 1968; Бузунова, 2001; Henker, 2003; Ku, Robertson, 2003) и при возможности сравнивали наши образцы с типовыми материалами, хранящимися в Гербариях Санкт-Петербурга (LE), Киева (KW), Львова (LW), Вены (W) и Берлина (B). Так как участок *ndhC-trnV* ранее использовался в молекулярно-филогенетическом исследовании шиповников секций *Synstylae* и *Chinenses* (Zhu *et al.*, 2015), которые были недостаточно представлены в нашей коллекции, мы использовали для нашего исследования ряд последовательностей из базы данных GenBank (Zhu *et al.*, 2015) для дополнения нашей матрицы данных (Приложение, табл. 2). Отбирались только последовательности с образцов, собранных в природе, хотя в нескольких случаях мы включили также и последовательности, полученные из растений местных видов, культивированных в ботанических садах. Мы также использовали несколько последовательностей межгенного спейсера *ndhC-trnV* от образцов таксонов с полными пластидными геномами, опубликованными в GenBank (Jian *et al.*, 2018a; 2018b; Wang Q. *et al.*, 2018; Chen X. *et al.*, 2019; Chen M. *et al.*, 2019; Jeon *et al.*, 2019; Meng *et al.*, 2019; Wang M. *et al.*, 2019; Zhang C. *et al.*, 2019; Zhang S. D. *et al.*, 2019; Zhao *et al.*, 2019; Cui *et al.*, 2020; Yin *et al.*, 2020). Полное выравнивание *ndhC-trnV* содержало 363 последовательности, полученные из образцов нашей коллекции и 140 последовательностей, полученных из базы GenBank, представлявших 101 вид из всех секций рода, кроме североамериканской секции *Minutifoliae* (бывший подрод *Hesperhodos*) представленной двумя видами, *R. minutifolia* и *R. stellata*.

### Выделение ДНК, ПЦР и секвенирование

Тотальную геномную ДНК извлекали из высушенных в силикагеле листьев или из листьев гербарных образцов с использованием коммерческого набора NucleoSpin Plant II DNA extraction kit (Macherey-Nagel, Germany) в соответствии с инструкциями производителя. Участок *ndhC-trnV* амплифицировали с праймерами *ndhC* (ATTAGAAATGYCCARAAAATATCAT) и *trnV*(UAC)x2 (GTCTACGGTTCGARTCCGTA) (Shaw *et al.*, 2007). Праймеры были синтезированы и очищены в ПААГ компанией ООО Синтол (Москва, Россия). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в объеме 20 мкл, содержащем 4 мкл реакционной смеси Ready-to-Use PCR MasterMIX на основе “hot-start” SmarTaq ДНК полимеразы (ООО Диалат, Москва, Россия), 13 мкл деионизированной воды, 3.2 пмоль каждого праймера, и около 1.5–2 нг исследуемой ДНК в амплификаторе MJ Research PTC-220 DNA Engine Dyad Thermal Cycler (БиоРад, США) при следующих условиях: 95 °C-180 с; 95 °C-60 с, 57 °C-40 с, 60 °C-80 с (35 циклов); 57 °C-40 с, 60 °C-80 с (2 цикла). Продукты амплификации проверяли в 1% агарозном геле в 0.5×ТВЕ буфере с окрашиванием

бромидом этидия. Очистку продуктов ПЦР проводили переосаждением в 0.125 моль/л растворе ацетата аммония в 70% этаноле. Очищенные продукты ПЦР секвенировали в обоих направлениях с использованием коммерческого набора ABI PRISM © BigDye™ Terminator v. 3. kit (Applied Biosystems, США) и анализировали на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3730 (Applied Biosystems, США) на базе Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Центра коллективного пользования “Геном” (Москва, Россия) и ООО Синтол (Москва, Россия). Все секвенированные последовательности были опубликованы в базе данных GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), номера последовательностей указаны в табл. 2 (Приложение).

### Анализ данных

Последовательности *ndhC-trnV* были выравнены в программе MAFFT v. 7.147b (Katoh *et al.*, 2002, 2013) с использованием алгоритма L-INS-i с последующим ручным редактированием в программе BioEdit v. 7.0.8.0 (Hall, 1999). Последовательности 45 полных пластидных геномов 29 видов *Rosa* и 10 последовательностей таксонов внешней группы, полученные из GenBank, выравнивали в программе MAFFT с использованием FFT-NS-2 алгоритма выравнивания. Так как выравнивание участка *ndhC-trnV* содержало многочисленные индели, мы оценили его на содержание неинформативных и сомнительно выравненных участков и провели их удаление в программе BMGE v. 1.12 (Criscuolo, Gribaldo, 2010). Оставшиеся индели были кодированы, как единичные мутационные события (Simmons, Ochoterena, 2000) в программе FastGap v. 1.2 (Borchsenius, 2009) и добавлены в конец выравнивания.

Обработанное таким образом выравнивание анализировали с использованием алгоритма статистической парсимонии, описанного в работе Темплтона с соавт. (Templeton *et al.*, 1992) и реализованного в программе TCS v. 1.21 (Clement *et al.*, 2000). Для установления вероятного корня сети гаплотипов, полученной в программе TCS, мы подготовили выравнивание гаплотипов, содержащее одну последовательность на гаплотип, и выравнивание видов, содержащее от одной до нескольких последовательностей на таксон, в зависимости от числа гаплотипов, установленных для каждого вида. Эти выравнивания были проанализированы вместе с последовательностями внешней группы методом максимального правдоподобия в программе raxmlGUI 2.0 beta (Silvestro, Michalak, 2012; Edler *et al.*, 2019), а также методом NeighborNet, реализованным в программе SplitsTree4 (Huson, 1998; Huson, Bryant, 2006). Отдельно методом максимального правдоподобия была проанализирована выборка из 45 полных пластидных геномов, полученных из GenBank. Все анализы были проведены в программе raxmlGUI 2.0 с установками по умолчанию и с использованием

модели GTRGAMMA с параметрами, рассчитанными программой. Значения бутстрепа рассчитывались для 100 реплик (опция быстрого бутстрепа).

Для укоренения деревьев и сетей использовали множественную внешнюю группу, включавшую последовательности *Rubus occidentalis* L. (OK054548), *R. arcticus* L. (OL891648), *R. pedunculosus* D. Don (OQ992654), *R. biflorus* Buch.-Ham. ex Sm. (OQ992653), *R. coreanus* Miq. (MH992398), *R. trifidus* Thunb. (MK465682), *Hagenia abyssinica* J. F. Gmel. (KX008604), *Sanguisorba officinalis* L. (MF678801), *S. tenuifolia* Fisch. ex Link (MH513641) и *Potentilla micropetala* D. Don (KY420021). Таксоны, использованные в качестве внешней группы, отбирались в соответствии с опубликованными филогенетическими деревьями для семейства Rosaceae (Potter *et al.*, 2002; Eriksson *et al.*, 2003; Zhang *et al.*, 2017).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### *Анализ межгенного спейсера ndhC-trnV методом статистической парсимонии*

Последовательности межгенного спейсера *ndhC-trnV* после удаления плохо прочитавшихся участков с обоих концов варьировали по длине от 383 до 475 п.н. Итоговое выравнивание участка *ndhC-trnV* составило 588 позиций. После обрезки сомнительно выравненных участков в программе BMGE и кодирования инделей, как единичных мутационных событий, окончательная длина выравнивания составила 583 позиции. Анализ методом статистической парсимонии в программе TCS позволил объединить идентичные последовательности в 95 гаплотипов. Программа рассчитала максимально возможное число мутационных шагов при 95% вероятности парсимонического решения (лимит парсимонии) равным 10 и объединила все гаплотипы в одну сеть. Включить в анализ какие-либо последовательности внешней группы не удалось из-за значительного превышения лимита парсимонии.

Сеть содержит несколько замкнутых петель, вызванных гомоплазией. Часть этих петель была нами разрешена с использованием правил, описанных в работе Крэндалла и Темплтона (Crandall, Templeton, 1993). Несколько петель остались не разрешенными, что, однако, не помешало определению отношений большинства гаплотипов (рис. 1). Мы следуем терминологии, изложенной в работе Крэндалла и Темплтона (Crandall, Templeton, 1993), в определении гаплотипов, имеющих единственную связь с другим гаплотипом, как концевых (tip), а имеющих две или более связей с другими гаплотипами, как внутренних (interior) гаплотипов сети. Ниже мы описываем полученную сеть в терминах гаплогрупп (групп родственных гаплотипов) от I до IX, определяемых на основании их положения в сети, а также числу и длине связей между гаплотипами,

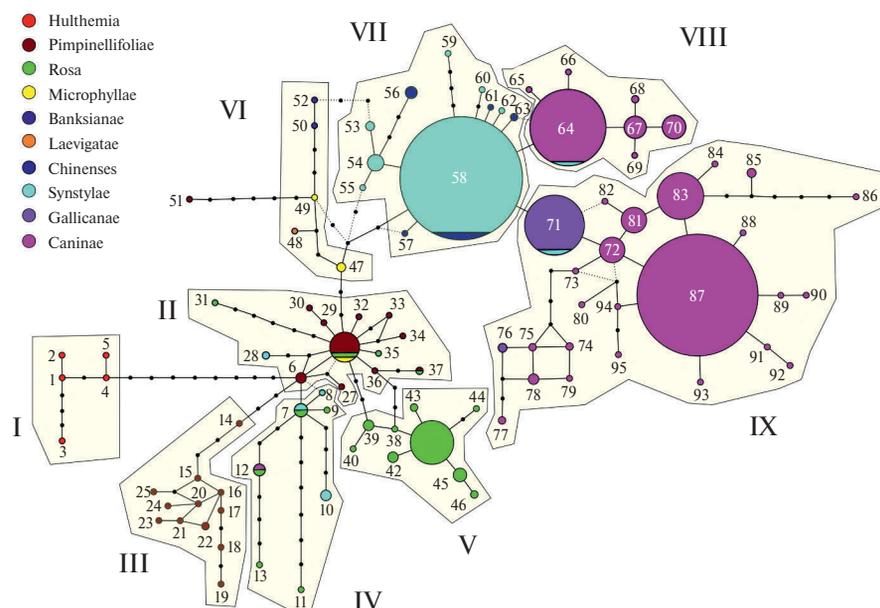
объединяемыми в такую гаплогруппу. Во многих случаях такие гаплогруппы приблизительно соответствуют таксономическим секциям рода *Rosa* с целым рядом примечательных исключений.

Гаплогруппа I представлена гаплотипами с 1 по 5 относящимися к *R. persica* (подрод *Hulthemia*) и находящимися на расстоянии от двух до четырех мутационных шагов друг от друга и на расстоянии девяти мутационных шагов от ближайшего гаплотипа 6 гаплогруппы II. Гаплогруппа I занимает наиболее изолированное положение в сети. Гаплотип 6 принадлежит ко II гаплогруппе и представлен последовательностями *R. spinosissima* из двух местонахождений в Восточных Карпатах и одного во Франции. Во второй гаплогруппе представлены преимущественно гаплотипы видов секции *Pimpinellifoliae* с несколькими исключениями. Это *R. macrophylla* (секция *Rosa*) и *R. praelucens* (секция *Microphyllae*) для которых выявлен тот же внутренний гаплотип 26, что и для ряда образцов *R. kokanica* из нескольких местонахождений в Узбекистане; *R. glomerata* (секция *Synstylae*) представленная двумя образцами, обладающими одним и тем же концевым гаплотипом 28; *R. acicularis*, *R. prattii* и *R. moyesii* (секция *Rosa*) представленные концевыми гаплотипами 31, 35 и 37, соответственно. Гаплогруппа II занимает центральное положение в сети и прямо или косвенно оказывается анцестральной для всех остальных групп.

Гаплогруппа III также представляет секцию *Pimpinellifoliae* и содержит гаплотипы от 14 до 25, выявленные у образцов *R. kokanica* из единственного местонахождения в Узбекистане.

Гаплогруппа IV представлена гаплотипами от 7 до 13, большей частью принадлежащими видам секций *Rosa* и *Synstylae*. Гаплотип 12 оказался общим для образцов, относящихся к секциям *Rosa* и *Caninae*. Два гаплотипа (11 и 12) североамериканских представителей секции *Rosa* (*R. palustris* и *R. nutkana*) также принадлежат к этой гаплогруппе.

Гаплогруппа V представлена гаплотипами от 38 до 46, выявленными у оставшихся евроазиатских и североамериканских представителей секции *Rosa*. Гаплогруппа VI представляет собой филогенетическую линию с многочисленными отсутствующими в выборке промежуточными гаплотипами, к которой относятся гаплотипы представителей олиготипных секций *Microphyllae*, *Laevigatae* и *Banksianae*. Как видно на рис. 1, при первичном анализе эта линия образовала обширную замкнутую петлю, вызванную гомоплазией, разорванную нами согласно правилам, изложенным в работе Крэндалла и Темплтона (Crandall, Templeton, 1993). Гаплотип 51 удален от этой группы на расстояние в шесть мутационных шагов и представляет собой единственный образец *R. omeiensis* (секция *Pimpinellifoliae*). Мы не включили его в состав шестой гаплогруппы, так как его положение изменчиво при разных способах анализа данных (см. ниже).



**Рисунок 1.** Сеть гаплотипов *ndhC-trnV* рода *Rosa*, построенная методом статистической парсимонии. Гаплогруппы обозначены римскими цифрами и оконтурены. Размер кружков коррелирует с числом последовательностей, объединенных в один гаплотип. Черные точки обозначают отсутствующие промежуточные гаплотипы, не обнаруженные среди проанализированных образцов. Разрешенные замкнутые петли обозначены точечным пунктиром. Цвета гаплотипов и обозначения в легенде (в верхнем левом углу) соответствуют таксономическим секциям рода *Rosa*. Соответствие номеров гаплотипов видам и секциям приведено ниже (подробнее см. табл. 2 в Приложении):

**I: 1–5: subgen. Hulthemia:** 1–5 *R. persica*;

**II–IX: 6–95: subgen. Rosa:**

**II: 6+26–37: sect. Pimpinellifoliae:** 6 *R. spinosissima*; 26, 29–30, 32–34, 36 *R. kokanica*; 27 *R. koreana*; 37 *R. graciliflora* + sect. *Rosa*: 26 *R. macrophylla*; 31 *R. acicularis*; 35 *R. prattii*; 37 *R. moyesii* + sect. *Microphyllae*: 26 *R. praelucens* + sect. *Synstylae*: 28 *R. glomerata*

**III: 14–25: sect. Pimpinellifoliae:** 14–25 *R. kokanica*

**IV: 7–13: sect. Rosa:** 7 *R. caudata*, *R. davidii*; 9 *R. multibracteata*; 11 *R. palustris*; 12 *R. acicularis*, *R. nutkana*; 13 *R. acicularis* + sect. *Synstylae*: 7 *R. abyssinica*; 8 *R. glomerata*; 10 *R. multiflora*, *R. multiflora* var. *cathayensis* + sect. *Caninae*: 12 *R. canina*, *R. stylosa*, *R. sancti-andreae*

**V: 38–46: sect. Rosa:** 38 *R. cinnamomea*; 39 *R. pendulina*, *R. willmottiae* var. *glandulifera*, *R. fedtschenkoana*; 40 *R. fedtschenkoana*; 41 *R. amblyotis*, *R. cinnamomea*, *R. rugosa*, *R. davurica*; 42 *R. davurica*; 43–44 *R. cinnamomea*; 45 *R. arkansana*, *R. woodsii*; 46 *R. palustris*

**VI: 47–52: sect. Microphyllae:** 47, 49 *R. roxburghii*; + sect. *Laevigatae*: 48 *R. laevigata* + sect. *Banksianae*: 50 *R. banksiae*; 52 *R. cymosa* + sect. *Pimpinellifoliae*: 51 *R. omeiensis*

**VII: 53–63: sect. Synstylae:** 53 *R. degenensis*, *R. soulieana*, *R. soulieana* var. *sungpanensis*; 54 *R. derongensis*, *R. duplicata*, *R. lichiangensis*, *R. soulieana*; 58 *R. anemoniflora*, *R. brunonii*, *R. multiflora*, *R. multiflora* var. *cathayensis*, *R. filipes*, *R. fujisanensis*, *R. helenae*, *R. henryi*, *R. kwangtungensis*, *R. lasiosepala*, *R. longicuspis*, *R. lucieae*, *R. maximowicziana*, *R. paniculigera*, *R. pricei*, *R. rubus*, *R. sambucina*, *R. shangchengensis*, *R. longicuspis* var. *sinowilsonii*, *R. transmorrisonensis*, *R. uniflorella*, *R. weisiensis*; 59 *R. shangchengensis*; 60 *R. setigera*; 62 *R. pricei* + sect. *Chinenses*: 56 *R. odorata*, *R. odorata* var. *gigantea*, *R. odorata* var. *pseudoindica*; 57 *R. odorata* var. *gigantea*; 58 *R. chinensis* var. *spontanea*, *R. chinensis* cult. 'Old Blush'; 61, 63 *R. lucidissima* + sect. *Synstylae* × sect. *Rosa*: 58 *R.* × *archipelagica*

**VIII: 64–70: sect. Caninae:** 64 *R. tomentosa*, *R. villosa*, *R. rubiginosa*, *R. elliptica*, *R. marginata*, *R. turcica*, *R. glauca*, *R. sicula*, *R. agrestis*, *R. gremlii*, *R. hungarica*; 65 *R. villosa*; 66 *R. rubiginosa*; 67 *R. rubiginosa*, *R. agrestis*, *R. micrantha*; 68 *R.* × *canina*, *R. pygmaea*; 69 *R. sicula*; 70 *R. rubiginosa*, *R. sicula*, *R. canina*, *R. gremlii* + sect. *Synstylae*: 64 *R. sempervirens*

**IX: 71–95: sect. Caninae:** 72 *R. pygmaea*, *R. corymbifera*; 73–75, 78–79 *R. pygmaea*; 77 *R. rubiginosa*; 80 *R. canina*; 81 *R. canina*, *R. pygmaea*, *R. rubiginosa*, *R. chomutoviensis*; 82 *R. pygmaea*; 83 *R. canina*, *R. pygmaea*, *R. rubiginosa*, *R. chomutoviensis*, *R. schmalhauseni*, *R. subpomifera*; 84–85 *R. canina*; 86 *R. marginata*; 87 *R. pygmaea*, *R. canina*, *R. subcanina*, *R. corymbifera*, *R. caryophyllacea*, *R. caesia*, *R. montana*, *R. cuneicarpa*; 88 *R. glauca*; 89 *R. corymbifera*; 90 *R. pygmaea*; 91–92 *R. arabica*; 93 *R. agrestis*; 94–95 *R. canina* + sect. *Gallicanae*: 71, 76 *R. gallica* + sect. *Synstylae*: 71 *R. arvensis*, *R. phoenicia*

Базальный гаплотип этой гаплогруппы (47), представленный тремя образцами *R. roxburghii*, является анцестральным для этой филогенетической линии, а также для гаплогруппы VII, представляющей большинство последовательностей секции *Synstylae* и все последовательности секции *Chinenses*. Большинство образцов, вошедших в эту гаплогруппу, относятся к разным видам обеих секций, обладающим одним и тем же внутренним гаплотипом 58.

Гаплогруппа VII и гаплотип 58, в частности, представляются анцестральными для двух филогенетических линий, представленных гаплогруппами VIII и IX. Эти гаплогруппы представлены близкородственными гаплотипами, различающимися между собой дистанциями в один мутационный шаг. К ним относится подавляющее большинство образцов видов секции *Caninae*. Гаплогруппа VIII представлена гаплотипами от 64 до 70, представляющих виды секции *Caninae* (большинство представителей подсекций *Rubigineae*, *Rubrifoliae*, *Trachyphyllae* и *Vestitae*, а также несколько последовательностей видов подсекции *Caninae*). Базальный для гаплогруппы внутренний гаплотип 64 встречается также у *R. sempervirens*, западно-евразиатского представителя секции *Synstylae*. К гаплогруппе IX относятся гаплотипы от 71 до 95, представляющие оставшиеся виды секции *Caninae* (подсекция *Caninae* и меньшая часть последовательностей представителей подсекций *Rubigineae*, *Rubrifoliae*, *Trachyphyllae* и *Vestitae*) и виды секции *Gallicanae*. К ее базальному внутреннему гаплотипу 71 относится большинство последовательностей *R. gallica*, а также последовательности двух западно-евразиатских видов секции *Synstylae* — *R. phoenicia* и *R. arvensis*.

### Географическое распространение гаплогрупп

Картирование географического распространения гаплогрупп (с некоторыми экстраполяциями, основанными на знании ареалов ряда таксонов)

выявляет неслучайный паттерн их распространения (рис. 2).

Ареал гаплогруппы I (только *R. persica*) расположен в Средней Азии и северном Иране, достигая на востоке западного Китая. Ареал гаплогруппы II, представленной в основном членами секции *Pimpinellifoliae*, имеет центр в центральном Китае, и прерывистое распространение с очагами, разбросанными на территории СВ Китая, Российского Дальнего Востока, Средней Азии и Европы. Большинство находок приходится на китайскую провинцию Сычуань. Однако центральный и наиболее широко представленный в нашей выборке внутренний гаплотип 26 практически целиком приурочен к горам Узбекистана, с одной находкой в Синцзяне (Китай). Два других гаплотипа были встречены во Внутренней Монголии (северный Китай) и на юге Российского Дальнего Востока. Распространение гаплогруппы III, как уже упоминалось выше, ограничено единственным местонахождением *R. kokanica* в Узбекистане (Приложение табл. 2). Распространение гаплотипов группы IV охватывает умеренную зону Евразии и Северной Америки, достигая Аравийского полуострова и северо-восточной Африки на юге. Оно, однако, неравномерно, и большая часть находок происходит из юго-восточного Китая (провинции Сычуань, Чунцин, Гуйчжоу и Аньхой). Распространение данной гаплогруппы в Северной Америке не вполне ясно, так как в нашей выборке присутствуют только два образца с атлантического и тихоокеанского побережий. Гаплогруппа V является наиболее широко распространенной, практически по всей северной Евразии и Северной Америке. Ее ареал состоит из нескольких отдельных участков в северной Евразии с наиболее удаленным южным фрагментом в Китае в провинции Сычуань. Распространение гаплогруппы VII ограничено юго-восточным Китаем, с центром в провинциях Юннань и Сычуань. Только гаплотип 49 распространен на

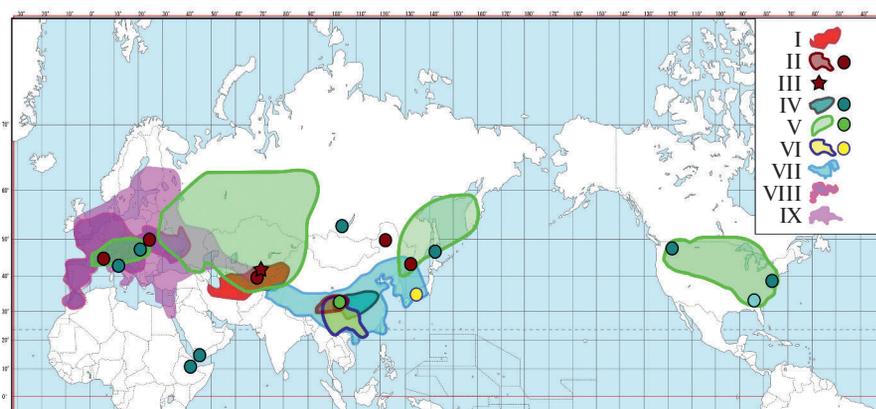


Рисунок 2. Географическое распространение основных гаплогрупп в роде *Rosa*. Цвета соответствуют номерам гаплогрупп на рис. 1 и показаны на легенде в верхнем правом углу.

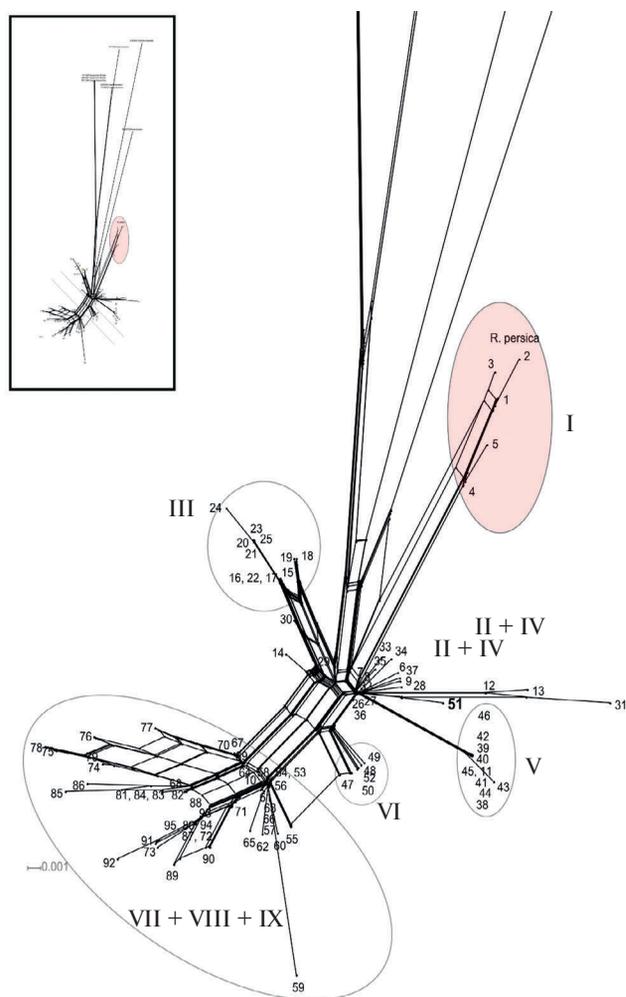
юге Японии (*R. roxburghii* var. *hirtula*). Гаплотипы группы VII распространены по всему южному и центральному Китаю, достигая северного Пакистана на западе, южной Японии на востоке, и юга Российского Дальнего Востока на северо-востоке. Эта гаплогруппа обладает дизъюнктивным ареалом с оторванным от основной его части фрагментом в юго-восточной части Северной Америки (*R. setigera*). Гаплогруппа VIII приурочена в своем распространении к Европе, в юго-западной части ареала достигая Атласских гор в северной Африке. Ареал гаплогруппы IX в основном совпадает с предыдущей гаплогруппой, однако он шире, глубже продвигаясь на север, достигая Средней Азии на востоке и Синайского полуострова на юго-востоке.

#### Анализ гаплогруппов *ndhC-trnV* методом NeighborNet

Так как внешнюю группу не удалось включить в сеть гаплотипов *ndhC-trnV* для рода *Rosa* из-за превышения рассчитанного программой TCS предельного числа мутационных шагов допуская парсимоническое решение, для укоренения сети потребовалось определение корневого гаплотипа. Анализ видového выравнивания в *raxmlGUI* дал плохо разрешенное дерево с низкой или нулевой поддержкой большинства ветвей (не показано). Анализ выравнивания гаплотипов в *SplitTree4* с помощью алгоритма NeighborNet построил сплитграф на котором гаплотипы 1–5 *R. persica* оказались ближайшими к внешней группе (рис. 3). Это позволило нам укоренить сеть гаплотипов, построенную в TCS, на гаплогруппу I, представленную гаплотипами *R. persica* (рис. 1).

Хотя этот анализ был проведен нами, главным образом, с целью укоренения сети, следует отметить, что он выявил примерно те же группы гаплотипов, что и анализ методом статистической парсимонии (рис. 3).

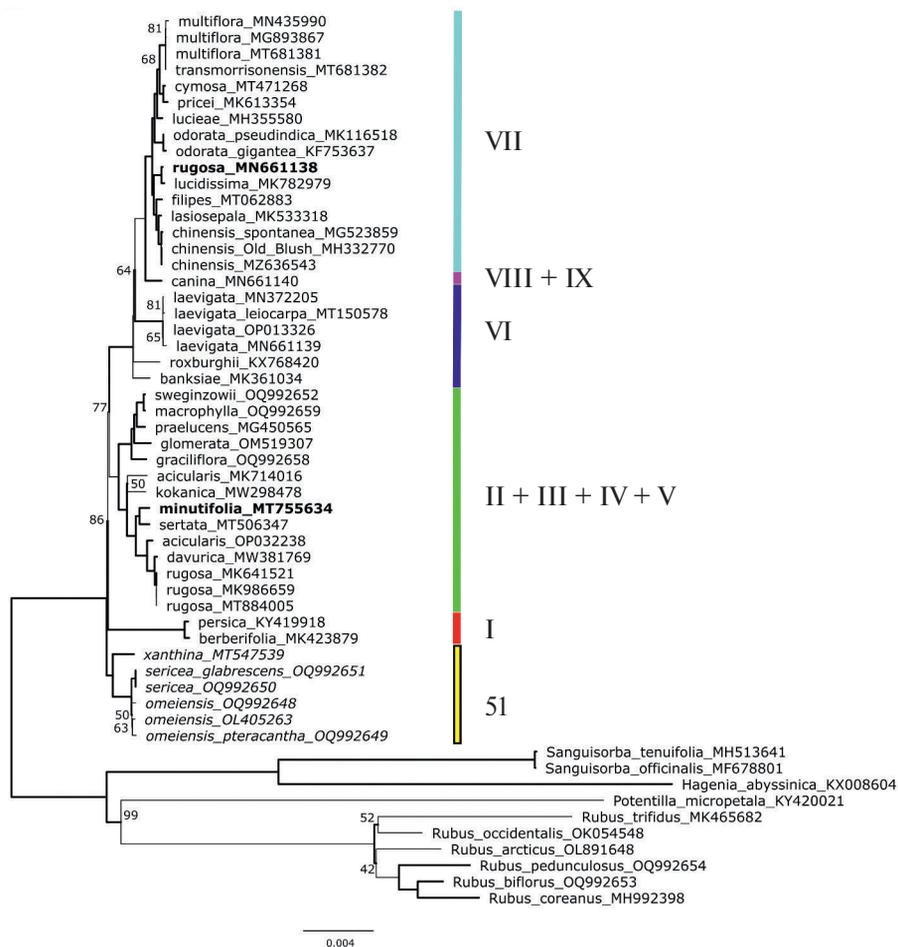
На сплитграфе выделяются три основные группы гаплотипов. Наиболее рано дивергировавшая группа гаплотипов образована плохо разрешенным пучком ветвей, соответствующим гаплогруппам с I по V и представляющих, главным образом, последовательности образцов видов секций *Pimpinellifoliae* и *Rosa*. Среди них, гаплогруппа I, представляющая подрод *Hulthemia*, выглядит расположенной ближе к внешней группе, чем все остальные. Гаплотип 51, располагающийся на длинной ветви, соединенной с гаплогруппой VI в сети TCS, на сплитграфе оказался среди ветвей гаплогрупп II и IV. Терминальная группа объединяет гаплотипы групп с VII по IX, представляющих последовательности образцов видов секций *Synstylae*, *Chinenses*, *Gallicanae* и *Caninae* и расположена дальше всех от внешней группы. Гаплогруппа VI, представляющая последовательности видов секций *Microphyllae*, *Banksianae* и *Laevigatae* расположена между ними.



**Рисунок 3.** Сплитграф NeighborNet гаплотипов *ndhC-trnV* рода *Rosa*. Номера гаплотипов приведены в табл. 2 Приложения. Римские цифры обозначают гаплогруппы, как на рис. 1. Гаплогруппа I выделена закрашенным эллипсом, как корневая. Гаплотип 51 (*R. omeiensis*) выделен полужирным шрифтом, как занимающий иное положение в сети гаплотипов TCS.

#### Анализ полных последовательностей пластидных геномов

Для независимой проверки наших результатов мы проанализировали выравнивание 45 полных пластидных геномов шиповников. Полные пластидные геномы 45 образцов *Rosa* принадлежали к 29 видам и были получены из базы данных GenBank вместе с 10 полными геномами внешней группы. Последовательности видов *Rosa* выравнивали по длине от 156333 до 157391 п.н. Выравнивание было обрезано в программе *BMGE* для удаления ненадежно выравненных участков и в окончательном виде составило 155119 позиций. Анализ методом максимального правдоподобия в программе *raxmlGUI* построил полностью



**Рисунок 4.** Филогенетическое дерево рода *Rosa*, построенное методом максимального правдоподобия по данным полных последовательностей пластидных геномов. Цвета и римские цифры справа обозначают группы гаплотипов и соответствуют гаплогруппам *ndhC-trnV* на рис. 1. Бутстреп поддержки выше 50% показаны над ветвями. Ветви, выделенные жирным, указывают на бутстреп поддержки 100%. Цифра 51 справа от первой дивергирующей клады соответствует номеру гаплотипа *R. omeiensis* в сети гаплотипов на рис. 1, 3. Жирным шрифтом выделены названия неверно таксономически идентифицированных образцов.

разрешенное дерево с хорошими поддержками ветвей (рис. 4), в котором клада *R. persica* (подрод *Hulthemia*) оказалась сестринской по отношению ко всем остальным представителям рода *Rosa*, за исключением последовательностей *R. xanthina*, *R. sericea* и *R. omeiensis*. Последние образовали наиболее рано дивергировавшую кладу, в нашем анализе гаплотипов *ndhC-trnV* представленную только гаплотипом 51 *R. omeiensis*. Положение на дереве (рис. 4) пластомов *R. minutifolia* MT755634 в кладе, объединяющей представителей секций *Rosa* и *Pimpinellifoliae*, и *R. rugosa* MN661138 в кладе, объединяющей представителей секций *Synstylae* и *Chinenses*, вероятно, объясняется неверной таксономической идентификацией исходного материала (Zhao, Gao, 2020; Yin *et al.*, 2020).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

### Укоренение сети

Процедура укоренения критически важна в филогенетических исследованиях, так как топология филогенетического дерева полностью зависит от положения корня (Kinene *et al.*, 2016). Неукорененное дерево или сеть может лишь отграничить отдельные клады, но не может определить их эволюционные отношения. На наиболее хорошо разрешенном дереве семейства *Rosaceae* (Zhang *et al.*, 2017) род *Rosa* является сестринским для клады *Potentilleae*, включающей роды *Potentilla*, *Alchemilla*, *Fragaria*, *Chamaerhodos*, *Dryocallis* и *Sibbaldia*. Эта клада, в свою очередь, является сестринской

по отношению к кладе Agrimonieae. Клада *Rubus* является сестринской по отношению ко всей этой группе. Мы в нашем исследовании гаплотипов *ndhC-trnV* использовали множественную внешнюю группу и установили, что при анализе методом NeighborNet ближайшей к ней оказалась клада, представленная гаплотипами *R. persica* (рис. 3). Проверка этого результата на выборке 45 полных пластидных геномов, в которой были представлены большинство секций рода *Rosa*, подтвердила этот вывод (рис. 4). В нашем анализе, так же как в других филогенетических реконструкциях, основанных на анализе полных пластидных геномов (Cui *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2022), клада *R. persica* оказалась сестринской по отношению к большинству других групп *Rosa*, хотя и не наиболее рано дивергировавшей. В работе Жанга с соавт. (Zhang *et al.*, 2022) наиболее рано дивергировавшей оказалась клада *R. minutifolia* (секция Minutifoliae), следующей рано дивергировавшей кладой, как и в нашем анализе, оказалась клада *R. xanthina* – *R. omeiensis*, и только после нее дивергировала *R. persica*. Этот результат отличается от реконструкции Фужере-Данезан с соавт. (Fougère-Danezan *et al.*, 2015), у которых при анализе пластидных данных клада *R. xanthina* – *R. omeiensis* оказалась поздно дивергировавшей и включенной в их большую кладу ‘С and allies clade’. Тем не менее, анализ разнообразных топологий деревьев, построенных как по отдельным пластидным маркерам, так и по полным пластомам в цитированных выше работах убеждает в правильности укоренения нашей сети на гаплогруппу I.

#### Основные таксономические группы шиповников

Таким образом, *R. persica* и, вероятно, также североамериканские *R. minutifolia* и *R. stellata* (секция Minutifoliae: не анализировалась в нашем исследовании), могут представлять собой наиболее рано дивергировавших представителей рода *Rosa*. Их родство было реконструировано в двух филогенетических исследованиях рода (Wissemann, Ritz, 2005; Fougère-Danezan *et al.*, 2015). Мы полагаем, что эти виды могут быть единственными сохранившимися до наших дней потомками древней и в настоящее время практически вымершей группы шиповников, широко распространенной в северном полушарии в олигоцене (Becker, 1963; Kvaček, Walther, 2004; Kellner *et al.*, 2012). Хотя они морфологически не схожи друг с другом и ранее помещались в два разных подрода, *Hulthemia* и *Hesperhodos*, соответственно, у них все же есть ряд сходных черт. Гипантии у всех трех видов обладают необычно широкими отверстиями (до 4–5 мм) и снаружи покрыты длинными острыми щетинками. У видов из других клад гипантии гораздо более закрытые, с отверстиями, не превышающими 2–3 мм в диаметре. Исключение, которое мы обсуждаем ниже, составляет только *R. roxburghii*.

Гаплотип 6 (*R. spinosissima*) является корневым для двух гаплогрупп, или филогенетических линий III и IV. Линия III в нашем исследовании представлена исключительно гаплотипами *R. kokanica*, желтоцветкового вида из Средней Азии. Необычное гаплотипическое разнообразие этого вида, представленного 12 гаплотипами, заслуживает специального исследования. Мы предполагаем, что оно могло возникнуть вследствие длительной изоляции популяций этого вида в предгорьях Тянь-Шаня во время плейстоценовых оледенений. Линия, или гаплогруппа, IV представлена 7 гаплотипами видов, относящихся к секциям *Rosa*, *Synstylae* и *Caninae*, распространенных в разных частях обширного ареала рода, а также большим числом промежуточных гаплотипов отсутствующих в выборке. Вероятно, это остатки какой-то древней группы гаплотипов, большая часть которой в настоящее время вымерла, сохранившиеся отчасти вследствие гибридизации.

Таким образом, в нашем исследовании гаплотип 6 оказывается базальным по отношению к гаплогруппам III и IV и корневым для гаплогруппы II, отличаясь единственной мутацией от ее центрального и наиболее широко распространенного гаплотипа 26. Последний занимает центральное положение не только в своей гаплогруппе, но и во всей сети. Фактически, он является корневым для двух основных филогенетических линий *Rosa*, представленных, с одной стороны, гаплогруппой V, объединяющей большинство представителей секции *Rosa*, а с другой – всеми оставшимися гаплогруппами с VI по IX, объединяющих представителей секций *Microphyllae*, *Banksianae*, *Laevigatae*, *Synstylae*, *Gallicanae* и *Caninae*.

Последовательности представителей секции *Pimpinellifoliae* представлены только в группах II и III, в то время как основная масса последовательностей видов секции *Rosa* принадлежат группам VI и V. Тем не менее, гаплотипы нескольких видов секции *Rosa*, таких как *R. prattii*, *R. moyesii*, *R. acicularis* и *R. macrophylla*, принадлежат к гаплогруппе II. Это может быть объяснено как неполной сортировкой филогенетических линий, как в случае *R. macrophylla* (внутренний гаплотип 26), так и гибридизацией или ошибочной секционной идентификацией в случае трех других видов (концевые гаплотипы 31, 35, 37). В частности, *R. acicularis* в нашей сети представлена неродственными или отдаленно родственными гаплотипами 12, 13, 31, что можно объяснить гибридизацией и вымиранием большей части гаплотипов этого циркумбореального высокополиплоидного вида в ледниковое время, который заслуживает специального исследования на адекватно большем материале. Присутствие внутреннего гаплотипа 26 у *R. praelucens* (секция *Microphyllae*), другого высокополиплоидного (декаплоидного:  $2n = 10x = 70$ ; Jian *et al.*, 2010) вида эндемичного для китайской провинции Юннань, вероятнее всего может быть связано с гибридизацией, возможно, неоднократной, с видами секций *Rosa* и/или *Pimpinellifoliae*

(Fougère-Danezan *et al.*, 2015). Морфологически этот вид очень сходен с диплоидной *R. roxburghii*, однако на филогенетических деревьях, построенных по пластидным маркерам, регулярно оказывается в составе клады, общей с видами секции *Rosa* (Fougère-Danezan *et al.*, 2015; Cui *et al.*, 2022). Концевые гаплотипы 8, 10, 28, представленные у видов секции *Synstylae*, также вероятнее всего присутствуют в гаплогруппах II и IV в результате событий гибридизации видов этой секции с представителями секций *Pimpinellifoliae* и *Rosa*. Особо следует отметить нестабильное положение в сети и на сплитграфе гаплотипа 51, представленного у *R. omeiensis*. В нашем исследовании это была единственная последовательность представителя китайских видов секции *Pimpinellifoliae*, к которым относятся также *R. sericea* и *R. xanthina*. При анализе полных пластидных геномов эта группа часто оказывается наиболее рано дивергировавшей. Все это говорит о неоднородности секции *Pimpinellifoliae*, включающей в себя, вероятно, различных потомков исходной группы шиповников, морфологическое сходство которых может быть обусловлено общими плезиоморфиями.

Гаплогруппы с VII по IX объединяют последовательности видов секций *Synstylae*, *Chinenses*, *Galliana* и *Caninae*. Эти гаплогруппы, вероятно, произошли от гаплогруппы II, занимающей центральное положение в нашей сети гаплотипов. Гаплогруппа VI расположена между ними и, вероятно, включает остатки в настоящее время почти вымершей группы шиповников, промежуточной между секциями *Pimpinellifoliae* и *Synstylae*. Отношения между гаплотипами этой группы менее определены из-за присутствия множественных промежуточных гаплотипов, отсутствующих в выборке. Тем не менее, в соответствии с этими результатами, *R. roxburghii* (секция *Microphyllae*, гаплотип 47) представляется анцестральной для видов секций *Banksianae* и *Laevigatae*. Эти виды также обладают широко раскрытыми гипантиями с большим отверстием, признаком примитивным с морфологической точки зрения.

Гаплогруппа VII включает большинство видов секции *Synstylae* и все виды секции *Chinenses*. Последняя отличается от первой главным образом свободными столбиками: у видов секции *Synstylae* столбики, сросшиеся в общую колонку. Хотя у видов этой секции они и свободны, однако далеко выступают из узкого отверстия гипантия, сильно напоминая этой чертой членов секции *Synstylae*. Все образцы *R. chinensis* обладают внутренним гаплотипом 58, общим с большинством видов секции *Synstylae*; *R. odorata* представлена концевыми гаплотипами 56 и 57, а *R. lucidissima* — концевыми гаплотипами 61 и 63, все из которых являются производными от гаплотипа 58. Таким образом, секция *Chinenses* не образует монофилиетической группы и, вероятно, должна рассматриваться в рамках секции *Synstylae*.

Гаплотипы секции *Caninae* образуют две отчетливо различные филогенетические линии

(гаплогруппы VIII и IX) производные от гаплотипа 58, т.е. от секции *Synstylae*. В обоих случаях базальные внутренние гаплотипы 64 и 71 этой секции являются общими также и для западно-евразийских видов секции *Synstylae*. В случае гаплогруппы VIII это *R. sempervirens*, распространенная в Средиземноморье. В случае гаплогруппы IX это европейская *R. arvensis* и западно-азиатская *R. phoenicia*, обладающие гаплотипом 71, общим также и для *R. gallica* из секции *Galliana*. Это подтверждает предшествующие результаты других авторов (Fougère-Danezan *et al.*, 2015; Zhu *et al.*, 2015), у которых западно-азиатские и европейские виды секции *Synstylae* также оказались в тех же кладах, что и виды секции *Caninae*. Тот факт, что западные виды секции *Synstylae* обладают базальными внутренними гаплотипами, принадлежащими к двум ветвям секции *Caninae* делает их или их непосредственных предков вероятными анцестральными видами этой секции. Таким образом, характерный для секции *Caninae* специфический тип гетерогамного мейоза независимо возникал в ходе эволюции этой группы по крайней мере дважды. Этот результат подтверждается также детальными цитогенетическими исследованиями нескольких западноевропейских представителей секции *Caninae* (Herklotz *et al.*, 2018; Lunerová *et al.*, 2020).

#### Особенности эволюции рода *Rosa*

Результаты проведенного нами анализа выявляют в широком смысле парафилиетические отношения между основными крупными таксономическими группами шиповников: группа *Synstylae*—*Caninae* (гаплогруппы с VII по IX), так же, как и *Rosa* (гаплогруппы III и V) представляет собой потомка группы *Pimpinellifoliae* (гаплогруппы II и IV).

Эти заключения подтверждаются географическим распространением гаплогрупп и таксономических секций (рис. 2). Гаплогруппа I и виды секции *Minutifoliae* распространены дизъюнктивно в Средней Азии и на западе Северной Америки, соответственно. Мы полагаем, что подобный характер ареала этой группы подтверждает ее реликтовую природу. В ископаемом состоянии шиповники встречаются с верхнего эоцена, причем в олигоцене представители рода присутствуют в многочисленных местонахождениях как в Азии, так и в Европе и Северной Америке (Becker, 1963; Kvaček, Walther, 2004; Kellner *et al.*, 2012). Однако остатки представлены, главным образом, отдельными листочками сложных листьев, шипами, и в единичных случаях цветками, плодами или сложными листьями, что не позволяет идентифицировать их точнее, чем до уровня рода. Молекулярное датирование филогенетического дерева в работе Фужере-Данезан с соавторами (Fougère-Danezan *et al.*, 2015) не противоречит этим данным. Согласно ему, диверсификация главных клад произошла в среднем—верхнем олигоцене. В это же время происходит дивергенция

клады *R. minutifolia* — *R. persica*. Диверсификация современных секций произошла в миоцене — плиоцене. Таким образом, олигоценовые находки не могут быть сопоставлены с современными секциями, а рано дивергировавшие *R. minutifolia* и *R. persica*, вероятно, представляют собой потомков вымершей первичной группы роз. Гаплогруппы со II по V, представленные видами таксономических секций *Pimpinellifoliae* и *Rosa*, широко распространены в Евразии и Северной Америке. Хотя виды первой из секций в Северной Америке отсутствуют, в Евразии их ареал обширен, хотя и тоже имеет прерывистый характер. Мы полагаем, что такой характер ареала указывает на длительное присутствие представителей этой секции на данной территории.

Географическое распространение гаплогрупп с VII по IX, представленных видами секций *Synstylae*, *Chinenses*, *Gallicanae* и *Caninae*, напротив, является непрерывным (за исключением североамериканской *R. setigera* из секции *Synstylae*) и менее широким. Ареал секции *Synstylae* ограничен преимущественно южным и восточным Китаем с несколькими видами, достигшими в своем распространении западной Азии и Европы. Ареал секции *Caninae* ограничен Европой и Западной и Средней Азией. Олиготипные секции *Chinenses* и *Gallicanae* обладают небольшими ареалами, включенными в более обширные ареалы соответствующих гаплогрупп. Подобный тип ареалов указывает на относительную молодость перечисленных секций, возникновение которых согласно результатам молекулярного датирования не превышает плиоценового времени, т.е. 5–6 млн лет назад (Fougère-Danezan *et al.*, 2015).

Таким образом, результаты нашего исследования приводят нас к заключению, что в пересмотре нуждается не система рода *Rosa*, как таковая, которая достаточно адекватно отражает существующие группы родства, а таксономическое положение отдельных видов. Наименее изученная в таксономическом и филогенетическом отношении секция *Pimpinellifoliae* представляется нам анцестральной для всех остальных секций рода, за исключением потомков наиболее древней и практически вымершей группы, представленной в настоящее время двумя североамериканскими (виды секции *Minutifoliae*) и одним центральноазиатским (*R. persica*) видом. Парафилия большинства групп связана с их недавним возникновением и быстрой диверсификацией, сопровождавшимися активной гибридизацией между молодыми видами, вследствие чего предковые группы не вымерли и существуют в настоящее время наряду со своими потомками.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование было выполнено в рамках государственного задания Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН № 122042700002-6

и, отчасти, поддержано грантами РФФИ № 16-04-01390 и 19-04-01308. Авторы также благодарны Министерству науки и высшего образования РФ за финансовую поддержку Центра коллективного пользования “Гербарий ГБС РАН”, грант № 075-15-2021-678.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны следующим коллегам за помощь в сборе или получении образцов из различных природных местонахождений: К. Тоджибаеву (Ботанический институт НАН, Узбекистан), Г. Шрамко (Университет Дебрецена, Венгрия), Е. А. Чубарь (Национальный научный центр морской биологии, Россия), Ю. К. Виноградовой (ГБС РАН, Россия), В. Херклотцу (Шенкенбергский естественноисторический музей, Германия), В. М. Остапко (Донецкий ботанический сад, ДНР), А. А. Кагало (Институт экологии Карпат НАН, Украина), И. Бартишу (Институт ботаники, Чехия), М. Г. Пименову (МГУ им. М. В. Ломоносова, Россия), А. Элькорди (Соханский университет, Египет), а также кураторам Гербариев МНА, LE, KW, B, BP, DE за возможность изучения и деструктивного отбора материала.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бузунова И. О. *Rosa* L. // Флора Восточной Европы / Ред. Цвелев Н. Н. С.-Пб.: Мир и семья, 2001. Т. 10. С. 329–361.
- Шанцер И. А. Филогения и систематика недавно дивергировавших групп на примере рода *Rosa* // Труды Зоологического института РАН. 2011. Приложение № 2. С. 202–216.
- Шанцер И. А., Вагина А. В., Остапко В. М. Критическое исследование шиповников (*Rosa* L.) заповедника “Хомутовская степь” // Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 3. С. 38–49.
- Borchsenius F. FastGap 1.2. Department of Biosciences, Aarhus University, Denmark. 2009. Published online at [http://www.aubot.dk/FastGap\\_home.htm](http://www.aubot.dk/FastGap_home.htm)
- Becker H. F. The fossil record of the genus *Rosa*. Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1963. V. 90. P. 99–110.
- Bruneau A., Starr J. R., Joly S. Phylogenetic relationships in the genus *Rosa*: new evidence from plastid DNA sequences and an appraisal of current knowledge // Syst. Bot. 2007. V. 32. № 2. P. 366–378. doi:10.1600/036364407781179653
- Chen M., Zhang C., Gao X. The complete plastid genome sequence of *Rosa pricei* (Rosaceae) // Mitochondrial DNA Part B. 2019. V. 4. № 1. P. 1918–1919. doi:10.1080/23802359.2019.1611394
- Chen X., Liu Y., Sun J., Wang L., Zhou S. The complete plastid genome sequence of *Rosa acicularis* in Rosaceae // Mitochondrial DNA Part B. 2019. V. 4. № 1. P. 1743–1744. doi:10.1080/23802359.2019.1610100

- Clement M., Posada D., Crandall K. A. TCS: a computer program to estimate gene genealogies // *Molec. Ecol.* 2000. V. 9. P. 1657–1659.  
doi: 10.1046/j.1365-294x.2000.01020.x
- Crandall K. A., Templeton A. R. Empirical tests of some predictions from coalescent theory with applications to intraspecific phylogeny reconstruction // *Genetics*. 1993. V. 134. P. 959–969.  
doi: 10.1093/genetics/134.3.959
- Crépin F. Nouvelle classification des roses // *Extrait du Journal des Roses*. Drosne: Melun E., 1891. V. 3–5. P. 3–30.
- Crépin F. *Primitiae monographiae Rosarum*. Matériaux pour servir à l'histoire des Roses. Gand, Marché aux Grains: Annoot-Braeckman, 1869.
- Criscuolo A., Gribaldo S. BMGE (block mapping and gathering with entropy): a new software for selection of phylogenetic informative regions from multiple sequence alignments // *B.M.C. Evol. Biol.* 2010. V. 10: 210.  
doi: 10.1186/1471-2148-10-210
- Cui W. H., Zhong M. C., Du X. Y., Qu X. J., Jiang X. D., Sun Y. B., Wang D., Sui-Yun Chen S. Y., Hu J. Y. The complete plastid genome sequence of a Rambler rose, *Rosa wichuraiana* (Rosaceae) // *Mitochondrial DNA Part B* 2020. V. 5. № 1. P. 252–253.  
doi: 10.1080/23802359.2019.1700198
- Cui W. H., Du X. Y., Zhong M. C., Fang W., Suo Z. Q., Wang D., Dong X., Jiang X. D., Hu J. Y. Complex and reticulate origin of edible roses (*Rosa*, Rosaceae) in China // *Horticulture Research*. 2022. V. 9: uhab051.  
doi: 10.1093/hr/uhab051
- Debray K., Marie-Magdelaine J., Ruttink T., Clotault J., Foucher F., Malécot V. Identification and assessment of variable single-copy orthologous (SCO) nuclear loci for low-level phylogenomics: a case study in the genus *Rosa* (Rosaceae) // *BMC Evol. Biol.* 2019. V. 19: 152.  
doi: 10.1186/s12862-019-1479-z
- Eidler D., Klein J., Antonelli A., Silvestro D. raxmlGUI 2.0 beta: a graphical interface and toolkit for phylogenetic analyses using RAxML // *bioRxiv*. 2019.  
doi: 10.1101/800912
- Eriksson T., Hibbs M. S., Yoder A. D., Delwiche C. F., Donoghue M. J. The phylogeny of Rosoideae (Rosaceae) based on sequences of the internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA and the *trnL*/F region of plastid DNA. // *Int. J. Pl. Sci.* 2003. V. 164. № 2. P. 197–211.  
doi: 10.1086/346163
- Fedorova A. V., Schanzer I. A., Kagalo A. A. Local differentiation and hybridization in populations of wild roses in W Ukraine // *Wulfenia*. 2010. V. 17. P. 99–115.
- Fougère-Danezan M., Joly S., Bruneau A., Gao X. F., Zhang L. B. Phylogeny and biogeography of wild roses with specific attention to polyploids // *Ann. Bot. (Oxford)*. 2015. V. 115. P. 275–291.  
doi: 10.1093/aob/mcu245
- Gurushidze M., Fritsch R. M., Blattner F. R. Species-level phylogeny of *Allium* subgenus *Melanocrommyum*: Incomplete lineage sorting, hybridization and *trnF* gene duplication // *Taxon*. 2010. V. 59. № 3. P. 829–840.  
doi: 10.2307/25677671
- Hall T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic Acids Symposium Series*. 1999. V. 41. P. 95–98.
- Henker H. 25. *Rosa*. / *Gustav Hegi – Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, 2<sup>nd</sup> ed. Weber H. E. (Ed.). Berlin: Parey Buchverlag, 2003, B. 4. T. 2C. P. 1–108.
- Herklotz V., Kovařík A., Lunerová J., Lippitsch S., Groth M., Ritz C. M. The fate of ribosomal RNA genes in spontaneous polyploid dogrose hybrids [*Rosa* L. sect. *Cani-nae* (DC.) Ser.] exhibiting non-symmetrical meiosis // *Plant J.* 2018. V. 94. P. 77–90.  
doi: 10.1111/tpj.13843
- Hudson R. R. Gene genealogies and the coalescent process // *Oxford Surv. Evol. Biol.* 1990. V. 7. P. 1–44.
- Huson D. H. SplitsTree: A program for analyzing and visualizing evolutionary data // *Bioinformatics*. 1998. V. 14. P. 68–73.
- Huson D. H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // *Molec. Biol. Evol.* 2006. V. 23. P. 254–267.
- International code of botanical nomenclature (Vienna code) / Eds McNeil J., Barrie C. F. R., Burdet H. M. et al. Ruggell, Liechtenstein: Gantner Verlag, 2006. 568 p.
- International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. / Eds Turland N. J., Wiersema J. H., Barrie F. R., Greuter W., Hawksworth D. L., Herendeen P. S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T. W., McNeill J., Monro, A. M., Prado J., Price, M. J., Smith G. F. // *Regnum Veg.* 2018. V. 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books, 2018.  
doi: 10.12705/Code.2018
- Jacob S. S., Blattner F. R. A plastid genealogy of *Hordeum* (Poaceae): long-term persisting haplotypes, incomplete lineage sorting, regional extinction, and the consequences for phylogenetic inference // *Molec. Biol. Evol.* 2006. V. 23. № 8. P. 1602–1612.  
doi: 10.1093/molbev/msl018
- Jeon J.-H., Kim S. C. Comparative analysis of the complete chloroplast genome sequences of three closely related East-Asian wild roses (*Rosa* sect. *Synstylae*, Rosaceae) // *Genes (Basel)*. 2019. V. 10. № 1: 23.  
doi: 10.3390/genes10010023
- Jian H.-Y., Zhang H., Tang K.-X., Li S.-F., Wang Q.-G., Zhang T., Qiu X.-Q., Yan H.-J. Decaploidy in *Rosa praelucens* Byhouwer (Rosaceae) endemic to Zhongdian Plateau, Yunnan, China // *Caryologia*. 2010. V. 63. P. 162–167.
- Jian H. Y., Zhang Y. H., Yan H. J., Qiu X. Q., Wang Q. G., Li S. B., Zhang S. D. The complete plastid genome of a key ancestor of modern roses, *Rosa chinensis* var. *spontanea*, and a comparison with congeneric species // *Molecules*. 2018a. V. 23: 389.  
doi: 10.3390/molecules23020389
- Jian H. Y., Zhang S., Zhang T., Qiu X. Q., Yan H. J., Li S. B., Wang Q. G., Tang K. X. Characterization of the complete plastid genome of a critically endangered

- decaploid rose species, *Rosa praelucens* (Rosaceae) // Conservation Genet. Resources. 2018b. V. 10. P. 851–854.  
doi:10.1007/s12686-017-0946-3
- Katoh K., Misawa K., Kuma K., Miyata T. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform // Nucl. Acids Res. 2002. V. 30. P. 3059–3066.  
doi: 10.1093/nar/gkf436
- Katoh K., Standley D. M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability // Molec. Biol. Evol. V. 2013. V. 30. P. 772–780.  
doi: 10.1093/molbev/mst010
- Kellner A., Benner M., Walther H., Kunzmann L., Wissemann V., Ritz C. M. Leaf architecture of extant species of *Rosa* L. and the Paleogene species *Rosa lignitum* Heer (Rosaceae) // International Journal of Plant Sciences. 2012. V. 173. № 3. P. 239–250.
- Kinene T., Wainaina J., Maina S., Boykin L. M. Rooting trees, methods for. / Encyclopedia of Evolutionary Biology. Ed. Kliman R. M. Oxford: Academic Press, 2016. V. 3. P. 489–493.
- Kláštěský I. *Rosa* L. / Flora Europaea. Eds Tutin T. et al. Cambridge: Cambridge University Press: 1968. V. 2. P. 25–32.
- Koopman W. J. M., Wissemann V., De Cock K., Van Huylbroeck J., De Riek J., Sabatino G. J. H., Visser D., Vosman B., Ritz C. M., Maes B., Werlemark G., Nybom H., Debener T., Linde M., Smulders M. J. M. AFLP markers as a tool to reconstruct complex relationships: a case study in *Rosa* (Rosaceae) // Amer. J. Bot. 2008. V. 95. № 3. P. 353–366.  
doi: 10.3732/ajb.95.3.353
- Ku T. C., Robertson K. R. *Rosa* Linnaeus / Flora of China. Eds Wu C. Y., Raven P. H. Beijing/St. Louis: Science Press/Missouri Botanical Garden Press, 2003. V. 9. P. 339–381.
- Kvaček Z., Walther H. Oligocene flora of Bechlejovice at Děčín from the neovolcanic area of the České středohoří Mountains, Czech Republic // Acta Mus. Nat. Pragae, Ser. B, Hist. Nat. 2004. V. 60. № 1–2. P. 9–60.
- Lewis W. H., Ertter B., Bruneau A. *Rosa* L. // Flora of North America North of Mexico / Eds Editorial Committee. V. 9. Available online: [http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora\\_id=1&taxon\\_id=128746](http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=128746). (Accessed: 10.11.2022)
- Linnaeus C. Species Plantarum. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753. V. 1. P. 491–492.
- Liu C., Wang G., Wang H., Xia T., Zhang S., Wang Q., Fang Y. Phylogenetic relationships in the genus *Rosa* revisited based on *rpl16*, *trnL-F*, and *atpB-rbcL* sequences // Hort. Sci. 2015. V. 50. № 11. P. 1618–1624.
- Lunerová J., Herklotz V., Laudien M., Vožárová R., Groth M., Kovařík A., Ritz C. M. Asymmetrical canina meiosis is accompanied by the expansion of a pericentromeric satellite in non-recombining univalent chromosomes in the genus *Rosa* // Ann. Bot. (Oxford). 2020. V. 125. № 7. P. 1025–1038.  
doi:10.1093/aob/mcaa028
- Meng J., Fougère-Danezan M., Zhang L.-B., Li D.-Z., Yi T.-S. Untangling the hybrid origin of the Chinese tea-roses: evidence from DNA sequences of single-copy nuclear and chloroplast genes // Plant Syst. Evol. 2011. V. 297. P. 157–170.  
doi:10.1007/s00606-011-0504-5
- Meng J., Jiang H., Linna Zhang L., He J. Characterization of the complete plastid genome of an important Chinese Old Rose *Rosa odorata* var. *pseudindica*. // Mitochondrial DNA Part B. 2019. V. 4. № 1. P. 679–680.  
doi:10.1080/23802359.2019.1572469
- Peterson A., Harpke D., Peterson J., Harpke A., Peruzzi L. A pre-Miocene Irano-Turanian cradle: Origin and diversification of the species-rich monocot genus *Gagea* (Liliaceae). // Ecol. & Evol. 2019. V. 9. № 10. P. 5870–5890.  
doi:10.1002/ece3.5170
- Plants of the World online (POWO). Available online: <http://plantsoftheworldonline.org/> (Accessed 7 August 2022).
- Potter D., Gao F., Bortiri P. E., Oh S.-H., Baggett S. Phylogenetic relationships in Rosaceae inferred from chloroplast *matK* and *trnL-trnF* nucleotide sequence data // Plant Syst. Evol. 2002. V. 231. P. 77–89.  
doi:10.1007/s006060200012
- Rehder A. *Rosa* L. / Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America, 2nd ed., New York: Macmillan, 1949. P. 426–451. Ritz C. M., Schmuths H., Wissemann V. Evolution by reticulation: European dogroses originated by multiple hybridization across the genus *Rosa* // J. Heredity. 2005. V. 96. № 1. P. 4–14.
- Schanzer I. A., Fedorova A. V., Galkina M. A., Chubar E. A., Rodionov A. V., Kotseruba V. V. Is *Rosa* × *archipelagica* (Rosaceae, Rosoideae) really a spontaneous inter-sectional hybrid between *R. rugosa* and *R. maximowicziana*? Molecular data confirmation and evidence of paternal leakage // Phytotaxa. 2020. V. 428. № 2. P. 93–103.  
doi:10.11646/phytotaxa.428.2.3
- Shaw J., Lickey E. B., Schilling E. E., Small R. L. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: The tortoise and the hare III. // Am. J. Bot. 2007. V. 94. № 3. P. 275–288.  
doi:10.3732/ajb.94.3.275
- Silvestro D., Michalak I. raxmlGUI: a graphical front-end for RAxML // *Organisms Diversity Evol.* 2012. V. 12. P. 335–337.  
doi:10.1007/s13127-011-0056-0
- Simmons M. P., Ochoterena H. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses // Syst. Biol. 2000. V. 49. № 2. P. 369–381.  
doi:10.1093/sysbio/49.2.369
- Templeton A. R., Crandall K. A., Sing C. F. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation // Genetics. 1992. V. 132. P. 619–633.
- The World Checklist of Vascular Plants (WCVP). Ed. Govaerts R. H. A. Available online: <https://wcvp.science.kew.org/> (Accessed 7.08.2022).

- Tomljenović N., Pejić I. Taxonomic review of the genus *Rosa* // *Agric. Conspect. Sci.* 2018. V. 83. № 2. P. 139–147.  
https://hrcak.srce.hr/203011
- Wang M., Zhang C., Li M., Gao X. The complete plastid genome sequence of *Rosa banksiae* var. *normalis* (Rosaceae) // *Mitochondrial DNA Part B.* 2019. V. 4. № 1. P. 969–970.  
doi:10.1080/23802359.2019.1580163
- Wang, Q., Hu H., An J., Bai G., Qunli Ren Q., Liu J. Complete plastid genome sequence of *Rosa roxburghii* and its phylogenetic analysis // *Mitochondrial DNA Part B.* 2018. V. 3. № 1. P. 149–150.  
doi:10.1080/23802359.2018.1431074
- Wissemann V. Beauty and the bastards. Intensive hybridization controls the evolution of wild roses // *B.I.F. FUTURA.* 2006. V. 21. P. 158–163.
- Wissemann V. Conventional taxonomy (wild roses). / *Encyclopedia of rose science.* Eds Roberts A. V., Debenner T., Gudín S. Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 111–117.
- Wissemann V., Ritz C. The genus *Rosa* (Rosoideae, Rosaceae) revisited: molecular analysis of nrITS-1 and *atpB-rbcL* intergenic spacer (IGS) versus conventional taxonomy // *Bot. J. Linn. Soc.* 2005. V. 147. P. 275–290.  
doi:10.1111/j.1095-8339.2005.00368.x
- Yin X., Liao B., Guo S., Liang C., Pei J., Xu J., Chen S. The plastids genomic analyses of *Rosa laevigata*, *R. rugosa* and *R. canina* // *Chinense Medicine.* 2020. V. 15: 18.  
doi:10.1186/s13020-020-0298-x
- Zhang C., Li S.-Q., Xie H.-H., Liu J.-Q., Gao X.-F. Comparative plastid genome analyses of *Rosa*: Insights into the phylogeny and gene divergence // *Tree Genet. Genomes.* 2022. V. 18: 20.  
doi:10.1007/s11295-022-01549-8
- Zhang C., Xiong X., Gao X. The complete plastid genome sequence of *Rosa laevigata* (Rosaceae) // *Mitochondrial DNA Part B.* 2019. V. 4. № 2. P.: 3556–3557.  
doi:10.1080/23802359.2019.1674200
- Zhang J., Esselink G. D., Che D., Fougère-Danezan M., Arens P., Smulders M. J. M. The diploid origins of allopolyploid rose species studied using single nucleotide polymorphism haplotypes flanking a microsatellite repeat // *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 2013. V. 88. № 1. P. 85–92.  
doi:10.1080/14620316.2013.11512940
- Zhang S. D., Jin J. J., Chen S. Y., Chase M. W., Soltis D. E., Li H. T., Yang J. B., Li D. Z., Yi T. S. Diversification of Rosaceae since the Late Cretaceous based on plastid phylogenomics. // *New Phytol.* 2017. V. 214. № 3. P. 1355–1367.  
doi:10.1111/nph.14461
- Zhang S. D., Zhang C., Ling L. Z. The complete plastid genome of *Rosa berberifolia* // *Mitochondrial DNA Part B.* 2019. V. 4. № 1. P. 1741–1742.  
doi:10.1080/23802359.2019.1610093
- Zhao L., Zhang H., Wang Q.-G., Ma C. L., Jian H.-Y. The complete plastid genome of *Rosa lucidissima*, a critically endangered wild rose endemic to China // *Mitochondrial DNA Part B.* 2019. V. 4(1). P. 1826–1827.  
doi:10.1080/23802359.2019.1613198
- Zhao X., Gao C. The complete plastid genome of *Rosa minutifolia* // *Mitochondrial DNA Part B.* 2020. V. 5(3). P. 3320–3321.  
doi: 10.1080/23802359.2020.1817807
- Zhu Z. M., Gao X. F., Fougère-Danezan M. Phylogeny of *Rosa* sections *Chinenses* and *Synstylae* (Rosaceae) based on plastid and nuclear markers // *Molec. Phylogen. Evol.* 2015. V. 87. P. 50–64.  
doi:10.1016/j.ympev.2015.03.014

## A haplotype network approach to reconstruct the phylogeny of *Rosa* L. (Rosaceae)

© 2024 Ivan A. Schanzer<sup>\*\*</sup>, Alina V. Fedorova<sup>\*</sup>, Ilya G. Meschersky<sup>\*\*</sup>

<sup>\*</sup> Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Botanicheskaya str., 4, Moscow 127276 Russia

<sup>\*\*</sup> A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskiy pr. 33, Moscow 119071 Russia

<sup>\*</sup>E-mail: ischanzer@gmail.com

We used plastid *ndhC-trnV* intergenic spacer to reconstruct genealogy of haplotypes and phylogenetic relationships of major taxonomic groups of the genus *Rosa*. We analyzed the data using statistical parsimony, Maximum Likelihood and NeighborNet approaches. According to our results, the majority of species may be subdivided into three groups roughly corresponding to taxonomic sections *Pimpinellifoliae*, *Rosa* (former *Cinnamomeae*) and *Synstylae* + *Chinenses* + *Gallicanae* + *Caninae*. We assess their relationships as broadly paraphyletic, since the first group appears to be ancestral to the second and the third. The fourth group distanced from these three by many mutational steps consists of *R. persica* (subgenus *Hulthemia*) sequences. We argue that *R. persica* together with North American *R. minutifolia* and *R. stellata* (section *Minutifoliae*) probably represent the only remnants of an ancient group of roses widely distributed in the Northern Hemisphere in Oligocene. Two major lineages of the section *Caninae* arose independently from different ancestors belonging to *Synstylae*.

**Keywords:** haplotype genealogy, statistical parsimony, *ndhC-trnV* intergenic spacer, Maximum Likelihood, NeighborNet algorithm, taxonomy, biogeography

Таблица 1. Краткая информация по молекулярно-филогенетическим исследованиям рода *Rosa*.

Источник	Число видов*	Число образцов*	Смещенность таксономической выборки	Внешняя группа	Пластидные маркеры	Ядерные маркеры
Ritz <i>et al.</i> , 2005	58	125 (mostly ITS1 clones)	sect. <i>Caninae</i> избыточная выборка, sect. <i>Synstylae</i> недостаточная выборка	без внешней группы	нет	ITS1
Wisemann, Ritz, 2005	61	66	sect. <i>Caninae</i> избыточная выборка	<i>Rubus</i>	<i>atpB-rbcL</i>	ITS1
Bruneau <i>et al.</i> , 2007	67	79	sect. <i>Rosa</i> избыточная выборка	<i>Potentilla</i>	<i>trnL-trnF</i> , <i>psbA-trnH</i>	нет
Коорман <i>et al.</i> , 2008	46	92	sect. <i>Caninae</i> избыточная выборка, sect. <i>Synstylae</i> и <i>Rosa</i> недостаточная выборка	<i>Rubus</i>	нет	AFLP
Zhang <i>et al.</i> , 2013	36	55	sect. <i>Caninae</i> избыточная выборка	без внешней группы	нет	Rc06 SNPSTR
Fougère-Danezan <i>et al.</i> , 2015	101	от 55 до 129	не очевидно	<i>Rubus</i> (хп); без внешней группы (яд)	<i>psbA-trnH</i> , <i>trnL-F</i> , <i>trnS-G</i> , интроны <i>trnL</i> , <i>trnG</i>	GAPDH
Liu <i>et al.</i> , 2015	32	48	sect. <i>Caninae</i> недостаточная выборка	<i>Rubus</i> , <i>Spiraea</i>	<i>trnL-trnF</i> , <i>atpB-rbcL</i> , интрон <i>rrp116</i>	нет
Zhu <i>et al.</i> , 2015a	60	123	sect. <i>Rosa</i> , <i>Pimpinellifoliae</i> , <i>Caninae</i> недостаточная выборка	<i>Potentilla</i> , <i>Rubus</i>	<i>ndhC-trnV</i> , <i>ndhF-rpl32</i> , <i>ndhJ-trnF</i> , <i>psbJ-petA</i>	ITS, GAPDH
Debray <i>et al.</i> , 2019	15	15	sect. <i>Caninae</i> отсутствует в выборке	<i>Fragaria</i> , <i>Geum</i> , <i>Potentilla</i> , <i>Rubus</i>	нет	теги ортологичных однокопийных генов
Zhang <i>et al.</i> , 2022	37	44	sect. <i>Caninae</i> недостаточная выборка	<i>Dasiphora</i> , <i>Fragaria</i>	полные хп геномы	нет
Cui <i>et al.</i> , 2022	37	53	sect. <i>Caninae</i> , <i>Pimpinellifoliae</i> недостаточная выборка	<i>Fallugia</i> , <i>Fragaria</i> , <i>Potentilla</i> , <i>Rubus</i>	полные хп геномы	фазированные риботипы ITS1 и ITS2
данное исследование	101	503	не очевидно, отсутствует sect. <i>Minutifoliae</i>	<i>Agrimonia</i> , <i>Hagenia</i> , <i>Potentilla</i> , <i>Rubus</i>	<i>ndhC-trnV</i> , полные хп геномы	нет

Примечание. \* Исключая культивары гибридного происхождения

Таблица 2. Изученные таксоны, образцы и номера последовательностей в GenBank.

Вид	Число изученных образцов	Галлотип ndhC-trnV	Географический регион	Номера GenBank	Подрод или секция по Виземанну (Wissemann, 2003)
<i>R. abyssinica</i> R.Br. ex Lindl.	4	7	Йемен, Эфиопия	КМ352638, КМ352639, КМ352640, КМ352641	Synstylae
<i>R. acicularis</i> Lindl.	3	12, 13, 31	Китай (Внутренняя Монголия), Россия (Сахалин, В Сибирь)	МК714016, <b>МК848158</b> , <b>МТ302309</b>	Rosa
<i>R. agrestis</i> Savi	3	64, 67, 93	Словакия, Марокко	<b>МТ302278</b> , <b>МТ302289</b> , <b>МТ302300</b>	Caninae/ Rubigineae
<i>R. amblyotis</i> C.A.Mey.	4	41	Россия (Камчатка, Сахалин)	КМ352696, <b>МК848155</b> , <b>МК848156</b> , <b>МК848157</b>	Rosa
<i>R. anemoniflora</i> Fortune ex Lindl.	2	58	Китай (Фуцзянь)	КМ352642, КМ352643	Synstylae
<i>R. arabica</i> Crép.	2	91, 92	Египет (Синай)	<b>МТ302324</b> , <b>МТ302325</b>	Caninae/ Rubigineae
<i>R. archipelagica</i> Tchubar	3	58	Россия (Дальний Восток)	<b>МК848172</b> , <b>МК848173</b> , <b>МК848196</b>	Rosa Synstylae
<i>R. arkansana</i> Porter	1	45	Китай, культ.	КМ352644	Rosa
<i>R. arvensis</i> Huds.	5	71	Италия, Нидерланды, Венгрия	КМ352645-КМ352648, <b>МТ302311</b>	Synstylae
<i>R. banksiae</i> R.Br.	1	50	Китай (Юннань)	МК361034	Banksianae
<i>R. brunonii</i> Lindl.	2	58	Китай (Тибет), Пакистан	КМ352649, КМ352650	Synstylae
<i>R. caesia</i> Sm.	1	87	Франция	КМ352651	Caninae/Caninae
<i>R. canina</i> L.	51	12, 70, 80, 81, 83, 84, 85, 87, 94, 95	Украина, Россия (Европейская часть, Крым), Франция, Узбекистан, Чехия, Марокко, Италия, Венгрия, Черногория	<b>HQ404961-HQ404979</b> , <b>KJ886967</b> , КМ352652, <b>МТ273175-МТ273176</b> , <b>МТ279070</b> , <b>МТ279147-МТ279149</b> , <b>МТ279156</b> , <b>МТ279170-МТ279171</b> , <b>МТ279176</b> , <b>МТ279178-МТ279180</b> , <b>МТ279182</b> , <b>МТ279186-МТ279187</b> , <b>МТ279192</b> , <b>МТ302285-МТ302286</b> , <b>МТ302288</b> , <b>МТ302290</b> , <b>МТ302292</b> , <b>МТ302298</b> , <b>МТ302302-МТ302305</b> , <b>МТ302312-МТ302314</b>	Caninae/Caninae
<i>R. × canina</i>	1	68	Украина	<b>МТ279071</b>	Caninae
<i>R. caryophyllacea</i> Besser	1	87	Украина	<b>HQ404989</b>	Caninae/ Rubigineae
<i>R. caudata</i> Baker	1	7	Китай (Сычуань)	КМ352656	Rosa
<i>R. chinensis</i> Jacq. var. <i>spontanea</i> (Rehder & E.H.Wilson) T.T.Yu & T.C.Ku	5	58	Китай (Хубей, Ганьсу, Чунцин, Гуичжоу)	КМ352657-КМ352660, <b>MG523859</b>	Chinenses

Вид	Число изученных образцов	Гаплотип ndhC-trnV	Географический регион	Номера GenBank	Подрод или секция по Виземану (Wissemann, 2003)
<i>R. chinensis</i> Jacq. cult. 'Old Blush'	1	58	Китай, культ.	MN332770	Chinenses
<i>R. chomutoviensis</i> Chrshnan. & Lasebna	3	81, 83	Украина	MT279088-MT279089, MT279111	Caninae
<i>R. cinnamomea</i> L.	7	38, 41, 43, 44	Нидерланды, культ., Россия (Европейская часть)	KM352712, MT302299, MT302323, MT302326-MT302329	Rosa
<i>R. corymbifera</i> Borkh.	11	72, 87	Украина, Россия (Крым)	HQ404986, MT273177-MT273186	Caninae/Caninae
<i>R. cuneicarpa</i> Galushko & Bagath. ex Buzunova	1	87	Россия (Дагестан)	MT302306	Caninae/Caninae
<i>R. cymosa</i> Tratt.	1	52	Китай (Гуанси)	KM352661	Banksianae
<i>R. davidii</i> Crép.	1	7	Китай (Сычуань)	KM352662	Rosa
<i>R. davurica</i> Pall.	5	41, 42	Китай (Гирин), Россия (Приморский край)	KM352663, MK848168-MK848171	Rosa
<i>R. degenensis</i> T.C.Ku	1	53	Китай (Юннань)	KM352664	Synstylae
<i>R. derongensis</i> T.C.Ku	1	54	Китай (Сычуань)	KM352665	Synstylae
<i>R. duplicata</i> T.T.Yu & T.C.Ku	2	54	Китай (Тибет, Юннань)	KM352666-KM352667	Synstylae
<i>R. elliptica</i> Tausch ex Tratt.	1	64	Франция	KM352668	Caninae/Rubigineae
<i>R. fedtschenkoana</i> Regel	2	39, 40	Узбекистан	MT279175, MT279181	Rosa
<i>R. filipes</i> Rehder & E.H.Wilson	3	58	Китай (Сычуань)	KM352669-KM352671	Synstylae
<i>R. fujisanensis</i> Makino	1	58	Япония	KM352672	Synstylae
<i>R. gallica</i> L.	38	71, 76, 87	Украина, Франция, Греция, Венгрия, Россия (Крым)	HQ404939-HQ404955, KM352673, MT273141-MT273150, MT273156, MT273187-MT273195	Galicanae
<i>R. glauca</i> Pourr.	2	64, 88	Украина, Германия	MT302264, HQ404995	Caninae/Rubrifoliae
<i>R. glomerata</i> Rehder & E.H.Wilson	3	8, 28	Китай (Сычуань)	KM352677-KM352679	Synstylae
<i>R. graciliiflora</i> Rehder & E.H.Wilson	1	37	Китай (Сычуань)	KM352680	Pimpinellifoliae
<i>R. gremlii</i> (Christ) Christ ex Gremli	6	64, 70	Германия	MT302293-MT302297, MT302301	Caninae/Rubigineae

Вид	Число изученных образцов	Гаплотип ndhC-trnV	Географический регион	Номера GenBank	Подрод или секция/подсекция по Виземанну (Wissemann, 2003)
<i>R. helenaе</i> Rehder & E. H. Wilson	6	58	Китай (Сычуань, Юннань, Чунцин, Хубэй, Ганьсу)	KM352681-KM352686	Synstylae
<i>R. henryi</i> Boulenger	8	58	Китай (Чунцин, Чжэцзян, Хэнань, Хунань, Фуцзянь)	KM352687-KM352694	Synstylae
<i>R. hungarica</i> A. Kern.	2	64	Венгрия	MT302307-MT302308	Caninae/ Rubigineae
<i>R. kokanica</i> (Regel) Regel ex Juz.	32	15, 16, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 29, 30, 32, 33, 34, 36	Узбекистан	MT279140-MT279146, MT279151-MT279152, MT279154-MT279155, MT279157-MT279160, MT279162-MT279169, MT279172-MT279174, MT279177, MT279183-MT279185, MT279190-MT279191	Pimpinellifoliae
<i>R. koreana</i> Kom.	1	27	Россия (Приморский край)	МК848166	Pimpinellifoliae
<i>R. kwangtungensis</i> T. T. Yu & Tsai	1	58	Китай (Гуандун)	KM352697	Synstylae
<i>R. laevigata</i> Michx.	1	48	Китай (Гуанси)	KM352702	Laevigatae
<i>R. lasiosepala</i> F. P. Metcalf	3	58	Китай (Гуанси, Юннань)	KM352698-KM352700	Synstylae
<i>R. laxa</i> Retz.	1	39	Китай (Синьцзян)	KM352701	Rosa
<i>R. lichiangensis</i> T. T. Yu & T. C. Ku	2	54	Китай (Юннань)	KM352703, KY419934	Synstylae
<i>R. longicuspis</i> Bertol.	3	58	Китай (Гуйчжоу, Сычуань, Юннань)	KM352704-KM352706	Synstylae
<i>R. longicuspis</i> Bertol. var. <i>sinowilsonii</i> (Hemsl.) T. T. Yu & T. C. Ku	2	58	Китай (Гуйчжоу, Юннань)	KM352747-KM352748	Synstylae
<i>R. lucidissima</i> H. Lév.	3	61, 63	Китай (Гуйчжоу, Юннань)	KM352710-KM352711, MK782979	Chinenses
<i>R. luciae</i> Franch. & Rochebr.	3	58	Китай (Гуандун), Корея	KM352707-KM352708, MG727864	Synstylae
<i>R. macrophylla</i> Lindl.	1	26	Китай (Тибет)	KR105779	Rosa
<i>R. marginata</i> Wallr.	12	64, 72, 73, 86, 87	Украина, Россия (Европейская часть, Крым), Франция, Венгрия	HQ404960, KJ886959, KJ886961, KJ886963, KM352755, MT273163-MT273168, MT302310	Caninae/ Trachyphyllae
<i>R. marrettii</i> H. Lév.	5	41	Россия (Сахалин)	МК848159-МК848163	Rosa

Вид	Число изученных образцов	Гаплотип ndhC-trnV	Географический регион	Номера GenBank	Подрод или секция по Виземанну (Wissemann, 2003)
<i>R. maximowicziana</i> Regel	14	58	Китай (Тирин), Корея, Россия (Приморский край)	KM352713, MG727865, MK848165, MK848174-MK848175, MK848177, MK848179, MK848181, MK848183-MK848184, MK848188-MK848189, MK848194-MK848195	Synstylae
<i>R. micrantha</i> Borrer ex Sm.	1	67	Италия	MT302291	Caninae/Rubigineae
<i>R. montana</i> Chaix	1	87	Франция	KM352714	Caninae/Caninae
<i>R. moyesii</i> Hemsl. & E.H. Wilson	1	37	Китай (Сычуань)	KM352715	Rosa
<i>R. multibracteata</i> Hemsl. & E.H. Wilson	1	9	Китай (Сычуань)	KM352716	Rosa
<i>R. multiflora</i> Thunb.	5	10, 58	Китай (Гуйчжоу, Чунцин, Шаньдун), Корея	KM352717-KM352718, KM352720, MG727863, MG893867	Synstylae
<i>R. multiflora</i> Thunb. var. <i>cathayensis</i> Rehder & E.H. Wilson	3	10, 58	Китай (Аньхой, Чунцин)	KM352653-KM352655	Synstylae
<i>R. nutkana</i> C.Presl	1	12	США (Монтана)	MT302321	Rosa
<i>R. odorata</i> (Andrews) Sweet	1	56	Китай (Юннань)	KM352721	Chinenses
<i>R. odorata</i> (Andrews) Sweet var. <i>gigantea</i> (Crépin) Rehder & E.H. Wilson	4	56, 57	Китай (Юннань)	KF753637, KM352674-KM352676	Chinenses
<i>R. odorata</i> (Andrews) Sweet var. <i>pseudoinдика</i> (Lindley) Rehder	1	56	Китай (Юннань)	MK116518	Chinenses
<i>R. omeiensis</i> Rolfe	1	51	Китай (Сычуань)	KM352722	Pimpinellifoliae
<i>R. palustris</i> Marshall	2	11, 46	США (Мэриленд, Мичиган)	KM352723, MT302330	Rosa
<i>R. paniculigera</i> (Makino ex Koidz.) Makino ex Momiy.	2	58	Япония	KM352724-KM352725	Synstylae
<i>R. pendulina</i> L.	1	39	Австрия	KM352726	Rosa
<i>R. persica</i> J.F.Gmel.	5	1, 2, 3, 4, 5	Китай (Синьцзян), Узбекистан	KY419918, MK423879, MT279153, MT279188-MT279189	подрод Hulthemia
<i>R. phoenicia</i> Boiss.	1	71	Турция	KM352727	Synstylae
<i>R. porrectidens</i> Chrshan. & Lasebna	1	87	Украина	HQ404956	Gallicanae или Caninae

Вид	Число изученных образцов	Гаплотип ndhC-trnV	Географический регион	Номера GenBank	Подрод или секция/подсекция по Виземану (Wissemann, 2003)
<i>R. praelucens</i> Bijnh.	1	26	Китай (Юннань)	MG450565	подрод Plathyrhodon, или секция Microphyllae
<i>R. prattii</i> Hemsl.	1	35	Китай (Сычуань)	KR105778	Rosa
<i>R. pricei</i> Hayata	3	58, 62	Китай (Тайвань)	KM352729--KM352730, MK613354	Synstylae
<i>R. pygmaea</i> M. Bieb.	61	68, 72, 74, 75, 78, 79, 81, 83, 87, 90	Украина, Россия (Европейская часть, Крым)	HQ404957-HQ404959, KJ886958, KJ886960, KJ886962, KJ886964-KJ886965, MT279078, MT273169-MT273174, MT273196, MT279072-MT279077, MT279091-MT279109, MT279120-MT279139	Galliscanae или Caninae
<i>R. roxburghii</i> Tratt.	4	47, 49	Китай (Гуйчжоу, Сычуань), Япония	KM352695, KM352731, KX768420, KY419960	подрод Plathyrhodon, или секция Microphyllae
<i>R. rubiginosa</i> L.	39	64, 66, 67, 70, 77, 81, 83	Украина, Россия (Европейская часть), Марокко, Венгрия, Германия, Чехия, Черногория	KJ886943-KJ886945, KJ886947, KJ886951, KJ886953-KJ886955, KJ886957, MT302284, MT279079-MT279087, MT279090, MT302258-MT302261, MT302266-MT302277, MT302287, MT302315-MT302316	Caninae/Rubiginiae
<i>R. rubiginosa</i> L. x <i>R. villosa</i> L.	2	87	Россия (Европейская часть)	KJ886966, KJ886968	Caninae Vestitae
<i>R. rubus</i> H. Lévl. & Vaniot	6	58	Китай (Юннань, Ганьсу, Гуандун, Гуйчжоу, Хунань)	KM352732-KM352733, KM352735-KM352738	Synstylae
<i>R. rugosa</i> Thunb.	12	41	Россия (Приморский край)	MK848167, MK848176, MK848178, MK848180, MK848182, MK848185-MK848187, MK848190-MK848193	Rosa
<i>R. sambucina</i> Koidz.	2	58	Китай (Тайвань)	KM352739-KM352740	Synstylae
<i>R. sancti-andreae</i> Degen & Trauttm.	1	12	Венгрия	MT302263	Caninae/Vestitae
<i>R. schmalhauseni</i> Chrshan.	1	83	Украина	MT279110	Caninae/Caninae
<i>R. sempervirens</i> L.	3	64	Италия	KM352741-KM352743	Synstylae
<i>R. setigera</i> Michx.	1	60	США	KM352744	Synstylae
<i>R. shangchengensis</i> T.C.Ku	2	58, 59	Китай (Хэнань, Аньхой)	KM352745-KM352746	Synstylae
<i>R. sicula</i> Tratt.	5	64, 69, 70	Марокко	MT302279-MT302283	Caninae/Rubiginiae

Вид	Число изученных образцов	Гаплотип ndhC-trnV	Географический регион	Номера GenBank	Подрод или секция по Виземану (Wissemann, 2003)
<i>R. soulieana</i> Crép.	5	53, 54, 55	Китай (Юннань, Сычуань, Тибет)	КМ352749-КМ352753	Synstylae
<i>R. soulieana</i> Crép. var. <i>sungpanensis</i> Rehder	1	53	Китай (Сычуань)	КМ352754	Synstylae
<i>R. sp. 1</i>	1	14	Узбекистан	<b>MT279150</b>	
<i>R. sp. 2</i>	1	26	Узбекистан	<b>MT279161</b>	
<i>R. spinosissima</i> L.	4	6	Украина, Франция	<b>HQ404992-HQ404994, КМ352728</b>	Pimpinellifoliae
<i>R. stylosa</i> Desv.	1	12	Венгрия	<b>MT302265</b>	Caninae/Caninae
<i>R. subcanina</i> (Christ) Vuk.	6	87	Украина	<b>HQ404980-HQ404985</b>	Caninae/Caninae
<i>R. subpomifera</i> Chrshan.	1	83	Украина	<b>MT279112</b>	Caninae/Vestitae
<i>R. tomentosa</i> Sm.	2	64	Украина	<b>HQ404990-HQ404991</b>	Caninae/Vestitae
<i>R. transmorrisonensis</i> Hayata	1	58	Китай (Тайвань)	КМ352756	Synstylae
<i>R. turcica</i> Rouy	4	64	Россия (Крым)	<b>MT273159-MT273162</b>	Caninae/Rubigineae
<i>R. uniflorella</i> Buzunova	1	58	Китай (Чжэцзян)	КМ352757	Synstylae
<i>R. villosa</i> L.	9	64, 65	Россия (Европейская часть), Венгрия	<b>KJ886942, KJ886946, KJ886948-KJ886950, KJ886952, KJ886956-KJ886957, MT302262</b>	Caninae/Vestitae
<i>R. weistsensis</i> T.T.Yu & T.C.Ku	2	58	Китай (Юннань)	КМ352758-КМ352759	Synstylae
<i>R. willmotiae</i> Hemsl. var. <i>glandulifera</i> T.T.Yu & T.C.Ku	1	39	Китай (Сычуань)	КМ352760	Rosa
<i>R. woodsii</i> Lindl.	5	45	США (Вайоминг, Монтана)	<b>MT302317-MT302320, MT302322</b>	Rosa

Примечание. Жирным выделены номера последовательностей, полученных в ходе настоящего исследования