

МУТАГЕНЕЗ И ФИЛОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ

© В. Г. Гриф

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

Рассматриваются генные, хромосомные и геномные мутации. Материалом для сравнительного изучения типов мутагенеза послужили данные по отдельным семействам семенных растений с разным эволюционным возрастом, обладающих разными жизненными формами. Показано, что у наиболее древних голосеменных растений преобладает примитивный механизм генных мутаций. В процессе эволюции к нему добавились хромосомный и геномный типы мутагенеза, которые позволяют создавать новые гены без нарушения функций исходных систем. Рассматривается связь между различными жизненными формами растений и типами мутагенеза.

Ключевые слова: мутации, мутагенез, типы мутагенеза, полиплоидия, полиплоидный ряд, числа хромосом, филогенез.

Мутации — это изменения последовательности нуклеотидов в ДНК хромосом, передающиеся по наследству и влияющие на признаки и свойства растений. Мутации бывают спонтанными и индуцированными какими-либо мутагенными факторами. Следует думать, что самые первичные точечные мутации появились с возникновением организованного генетического аппарата — прохромосом. По современным представлениям, мутагенез — это процесс, лежащий в основе эволюции многоклеточных организмов.

Различают следующие виды мутаций (Ригер, Михаэлис, 1967; Riger et al., 1976): 1) генные (или точечные мутации) — когда одна или несколько пар нуклеотидов заменяются другими, причем такие замены не нарушают морфологию кариотипа, т. е. это наследуемые изменения, ведущие к появлению новых аллелей, не связанных с цитологически заметными перестройками хромосом; 2) хромосомные мутации — анеуплоидии, aberrации (инверсии, транслокации, дупликации, нехватки — связанные с эффектом положения) и репарации; 3) геномные мутации, т. е. изменения числа хромосомных наборов (авто- и аллоплоидия); 4) плазменные мутации; 5) пластидные мутации.

Для сравнительного анализа типов мутагенеза в различных таксонах растений были использованы главным образом два источника: Атлас «Хромосомные числа цветковых растений» (1969 г., изд-во «Наука»), содержащий сведения о 35 000 видах растений мировой флоры с начала изучения хромосом в конце XIX в. до 1968 г., и «Index to plant chromosome numbers», периодически издаваемый в США с 1969 г. по настоящее время (сначала под ред. R. J. Moore, а затем — P. Goldblatt). К настоящему времени вышло из печати 16 выпусков, в которых собрана информация о числах хромосом еще около 126 000 видов, что соответствует примерно половине видов мировой флоры цветковых растений (300 000 видов). Это большое достижение, позволяющее сделать ряд выводов об эволюции и филогении растений.

Выбор материала для сравнительного изучения механизмов мутагенеза и филогенеза у растений определялся разнообразием систематики жизненных форм (Тахтаджян, 1966, 1987). Было отобрано 15 семейств древесных растений, 13 семейств трав и 11 больших семейств смешанного состава.

Типы мутагенеза определяли по характеру распределения хромосомных чисел в родах выбранных семейств. Для каждого рода отбирали соматические числа хромосом с учетом их определений разными авторами (от десяти до сотен). Например, *Primula* L. — $2n = 16(10)$, $18(28)$, $20(12)$, $22(89)$, $24(23)$, $26(1)$, 30 , $32(4)$, $36(6)$, $40(12)$, $60(3)$, $66(3)$ и $72(3)$. Очевидно, что у представителей рода *Primula* L. содержатся четыре коротких полиплоидных ряда с основными числами $x = 8, 9, 10$ и 11 ($x = 8, 2n = 16$ и 32 ; $x = 9, 2n = 18, 36$ и 72 ; $x = 10, 2n = 20, 30, 40$ и 60 ; $x = 11, 2n = 22$ и 66). Также очевидно, что $2n = 26$ — ошибка определения. Еще пример для древесных растений — *Rododendron* L. $2n = 26(\approx 300)$, $52(30)$, $78(20)$ и $104(4)$, т. е. наблюдается четкий октаплоидный ряд. Следовательно, у обоих родов наблюдается третий (геномный) тип мутагенеза, так как только в этом случае выделяются четкие полиплоидные ряды.

Голосеменные (*Gymnospermae*). Многочисленные виды семенных папоротников были основой первичного многообразия голосеменных в их бурном развитии на всех континентах земного шара. Голосеменные возникли около 300 млн лет назад, т. е. на 100—150 млн лет раньше покрытосеменных растений. Расцвет голосеменных наблюдался примерно 150 млн лет назад, затем произошло вымирание большинства родов. Но и сейчас они занимают значительное место во флорах северных и южных районов земного шара (сем. Сосновых, Кипарисовых, Подокарповых и др.). В настоящее время они представлены 800 видами древесных растений, реже кустарниками. Трав среди голосеменных нет, что является одним из доказательств в пользу первичного происхождения древесных. Голосеменные в современной флоре

Таблица 1

Числа хромосом голосеменных (*Gymnospermae*)

Но- мер	Порядок	Семейство	Род	Количество видов	Число хромо- сом (2n)	
I	<i>Cycadales</i> <i>Ginkgoales</i> (Гингковые)	<i>Cycadaceae</i> L. Rich (Саговниковые)	<i>Cycas</i> L. (Саговник)	17	<u>22</u> , 24	
		<i>Zamiaceae</i> Reichenb. (Замиевые)	<i>Ceratozamia</i> Brongn. (Цератозамия)	5	<u>16</u> , 24	
			<i>Dioon</i> Lindl. (Дион)	3	<u>18</u> , 20, 24	
			<i>Encephalartos</i> Lehm. (Энцефалартос)	19	16, <u>18</u>	
			<i>Macrozamia</i> Miq. (Макрозамия)	15	16, <u>18</u> , 24	
			<i>Zamia</i> L. (Замия)	24	16, <u>18</u> , 24	
II	<i>Coniferales</i> (Хвойные)	<i>Pinaceae</i> Lindl. (Сосновые)	<i>Ginkgo</i> L. (Гингко)		24	
III			<i>Abies</i> Mill. (Пихта)	≈50	24	
	<i>Araucariaceae</i> Henk. (Араукария)		<i>Cedrus</i> Trewp. (Кедр)	6	24	
			<i>Larix</i> Mill. (Лиственница)	30	24	
			<i>Picea</i> Dietr. (Ель)	47	24	
			<i>Pinus</i> L. (Сосна)	68	24	
			<i>Tsuga</i> (L.) Carr. (Тсуга)	12	24	
			<i>Agathis</i> Saltis (Агатис)	5	26	
			<i>Araucaria</i> Juss. (Араукария)	20	26	
			<i>Athrotaxis</i> D. Don. (Атротаксис)	3	22	
			<i>Cryptomeria</i> D. Don. (Криптомерия)	3	22	
			<i>Cunninghamia</i> R. Br. (Кунногамия)	5	22	
			<i>Gliptostrobus</i> Endl. (Глиптостробус)	3	22, 23	
			<i>Taxoidea</i> Hayata (Таксоидея)	5	22	
			<i>Sequoia</i> Endl. (Секвойя)	1	22, 66?	
	<i>Cupressaceae</i> Bartl. (Кипарисовые)		<i>Callitris</i> Vent. (Каллитрис)	12	22	
			<i>Chamaecyparis</i> Spah. (Кипарисовик)	8	22	
			<i>Cupressus</i> L. (Кипарис)	23	22	
			<i>Juniperus</i> L. (Можжевельник)	55	22, 33 (44)	
			<i>Thuja</i> L. (Тuya)	4	16, 22, 24 (33)	
			<i>Dacridium</i> Soland. (Дакридум)	4		
			<i>Phyllocladus</i> L. et A. Rich. (Филлокладус)	3		
			<i>Podocarpus</i> L. Herit (Многоплодник)	40	20, 22, 24, 32, 34, 36, 40	
			<i>Cephalotaxaceae</i> F. Neger.	6	20, 22, 24	
			<i>Taxaceae</i> S. Gray	14	24	
IV	<i>Gnetales</i> (Гнетовые)	<i>Ephedraceae</i> Dumort	<i>Torreya</i> Arn. (Торрея)	3	22	
		<i>Welwitscheaceae</i> Markgraf	<i>Ephedra</i> L. (Эфедра)	50	14, 24, 28, 36	
		<i>Gnetaceae</i> Blume (Гнетовые)	<i>Welwitschia</i> (Вельвичия)	1	42 (84)	
			<i>Gnetum</i> L. (Гнетум)	6	24, 44, 48	

Примечание. В таблице не приводятся данные конца XIX—начала XX в., если они противоречат современным данным, а также виды, взятые под сомнение у авторов (Муратова, Круклис, 1988).

представлены 15 семействами, 100 родами и примерно 800 видами древесных растений (табл. 1).

К настоящему времени кариологически изучено около 80 % видового состава голосеменных. Для голосеменных характерны постоянство соматического числа хромосом у каждого вида и удивительно небольшой разброс основного числа хромосом — от 8 до 13. У голосеменных не наблюдается полипloidизации. Исключением является гигантская секвойя ($2n = 66$). Редко встречающиеся полиплоиды в проростках семян голосеменных поги-

бают очень быстро. Также редко в митозе у голосеменных наблюдаются хромосомные aberrации. Все это показывает, что для голосеменных характерен первый тип мутагенеза, т. е. за счет замен пар нуклеотидов без больших нарушений кариотипа.

В настоящее время число хромосом установлено почти у всех видов голосеменных, и хотя эта характеристика кариотипов недостаточна для решения многих вопросов кариосистематики, однако на основе этих данных можно получить интересные выводы о многообразии ме-

ханизмов мутагенеза. Так, у хвойных преобладает первый тип мутагенеза, т. е. за счет изменения нуклеотидного состава гена. В этом случае возникновение нового гена или иные изменения генотипа, ведущие к появлению новых структурных и функциональных признаков, происходят при сохранении морфологических характеристик кариотипа — числа хромосом, их размеров, центромерного индекса и т. д.

Для голосеменных характерны крупные хромосомы, $2n = 16—24$, редко больше за счет анеуплоидии (полипloidии?). Содержание ДНК на геном 4с — примерно от 14 до 100 pg (Муратова, Круклис, 1981). В метафазе у сосновых ($2n = 24$) хромосомы мета- и субметацентрические размером 25—15 мкм. В других порядках хромосомы тоже крупные. Так, у *Cycas* от 8 до 18 мкм, две пары (I и II) — субметацентрики, шесть пар — телоцентрики и последние три пары — метацентрики. У *Padocarpus* первые три пары — метацентрики, а остальные — телоцентрики. У всех телоцентриков диаметр короткого плеча меньше толщины длинного плеча (Ehrendorfer, 1970, 1980, 1983).

Среди видов древесных покрытосеменных некоторые таксоны не содержат полиплоидов, а у голосеменных их вообще нет. Можно предположить, что существует закономерная связь между жизненной формой растений и полипloidией. Например, древовидные растения (многолетние, с длительным периодом созревания, медленным развитием, длительным периодом плодоношения и высокой устойчивостью) прекрасно приспособлены к суровым условиям Севера и являются образующими породами российской и канадской тайги. Отсутствие полиплоидных форм у голосеменных и некоторых таксонов древовидных покрытосеменных можно объяснить изменением ядерно-плазменных отношений из-за чрезмерного увеличения количества ДНК. Вероятно, существует некоторый порог, разный у различных таксонов и зависящий от объема ядра, числа хромосом, их размеров и т. д. Имея резерв времени по крайней мере в сотни миллионов лет, голосеменные смогли эволюционировать, чтобы удержать свои позиции, но не смогли продвинуться дальше в своем развитии. Остается загадкой, почему голосеменные не смогли «воспользоваться» явно более прогрессивными типами мутагенеза: хромосомными перестройками (аберрациями) и полипloidией, позволяющими создавать новое без нарушения исходного. Однообразие хромосом хвойных объясняется характером мутагенеза первого типа, позволяющего сохранить кариотип в ходе эволюции.

Голосеменные растения морфологически и кариологически менее разнообразны, чем покрытосеменные. Количество видов последних в 400 раз больше. Число хромосом у разных видов голосеменных колеблется в соматических тканях только от 16 до 44. Сами хромосомы тоже слабо различаются как по размерам, так и морфологически. Большинство хромосом мета- и субметацентрики, их очень трудно идентифицировать. Единственный признак, позволяющий делать это, — вторичные перетяжки, но и этот признак не очень надежен. У других родов голосеменных первые три и последняя пара хромосом — мета- и субметацентрики, а остальные пары — телоцентрики.

Все виды голосеменных — диплоиды с основными числами 8, 10 и 12, за исключением одного вида секвой. Необходимо отметить очень небольшую вариабельность основного числа хромосом ($2n = 16—24$) по сравнению с

покрытосеменными ($2n = 4—200$). Голосеменные эволюционировали на основе первого типа мутагенеза около 100 млн лет до появления покрытосеменных и сохранились до настоящего времени. Некоторые древесные виды голосеменных занимают большие площади. Первое место в России занимают лиственничные леса. Кроме того, среди покрытосеменных нет видов, которые живут больше 2000 лет, как секвойя.

Покрытосеменные (*Angiospermae*). Этот тип соудистых растений возник около 150 млн лет назад и в настоящее время представлен 300 000 видов самых разных жизненных форм — от деревьев, которые были, вероятно, первичны во многих филогенетических линиях, до однолетников и эфемеров. Для некоторых групп древесных покрытосеменных растений характерен первый тип мутагенеза, не затрагивающий морфологии и пloidности хромосомного набора (*Fagaceae*, *Aceraceae*, *Aquifoliaceae*, *Caricaceae* и *Lauraceae*) (табл. 2). Другая, большая, часть древесных покрытосеменных имеет четкие полиплоидные ряды (например, у *Betula* $2n = 28$, 56 и 84; у *Magnolia* $2n = 38$, 76 и 114) (табл. 3). Полипloidия — самый распространенный тип мутагенеза. Он преобладает у покрытосеменных благодаря своим преимуществам — возможности увеличения количества генов при сохранении целостности исходного генома и его функций. Хромосомный тип мутагенеза позволяет переносить гены в геномы путем анеуплоидии. Этот тип мутагенеза чаще всего встречается у растений с вегетативным размножением. Геномный тип мутагенеза получил самое большое распространение среди травянистых растений, более половины из них — полиплоиды (табл. 4). В некоторых семействах число полиплоидов достигает 90 % (например, *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ranunculaceae* и *Rosaceae*). Степень пloidности ограничена, с одной стороны, размером клеточного ядра, а с другой — размером и числом хромосом. В результате у многих таксонов возникают более короткие, но более многочисленные полиплоидные ряды (табл. 5, 6).

Полипloidия возникает в результате ауто- или аллогоибридизации. У ряда древесных таксонов отсутствуют полиплоиды или их очень мало (*Aceraceae*, *Aquifoliaceae*, *Vitaceae*, *Cariaceae* и др. — табл. 2). Наиболее распространена полипloidизация среди травянистых растений. Эволюционно травы являются наиболее молодой жизненной формой, причем более половины видов трав — полиплоиды. Один из наиболее интересных примеров — род *Carex* L. семейства *Cyperaceae* Jessc. $2n = 16—212$. Полипloidия у представителей этого рода настолько высока, что часто не позволяет выделить полиплоидный ряд. Многие авторы предполагают, что столь необычное внутривидовое и внутриродовое число хромосом обусловлено наличием диффузного центромера. Однако при этом почему-то не учитывают тот факт, что в этом случае в процессе деления клеток должны сохраняться все образующие фрагменты хромосом. Тем не менее у классического объекта с диффузным центромером — *Luzula* — и у других родов существуют строгие хромосомные ряды и не встречается хромосомных фрагментов и других хромосомных нарушений.

Полипloidия — самый распространенный тип мутагенеза. Он преобладает у покрытосеменных благодаря своим преимуществам: возможности увеличения количества геномов при сохранении целостности исходного генома и его функций. Хромосомный тип мутагенеза позволяет внедрять гены в другие геномы вместе с хромо-

Таблица 2

Деревья с первым типом мутагенеза — генным

Семейство	Характеристика
<i>Aceraceae</i> Juss.	В основном деревья. 2 рода, 150 видов, изучено 163. Можно допустить, что изучены все виды. Установлены 2 случая $2n = 26$ и 52 и 1 вид <i>Acer rubrum</i> L. с четким анеуплоидным рядом $2n = 62, 72, 75, 100$ и 104. У остальных полиплоидов нет. Жизнеспособность проростков не определяли
<i>Aquifoliaceae</i> Burtl.	Деревья. 80 родов, 600 видов. Исследовано 20 видов. <i>Ilex</i> L., $2n = 40$. I тип мутагенеза
<i>Buxaceae</i> Loisel.	Деревья. 5 родов, 60 видов, исследовано 30 видов. <i>Buxus</i> , $2n = 28$. Исключение — <i>Buxus sinica</i> , $2n = 56$. Другие роды — $2n = 28$ или 56
<i>Caricaceae</i> Dum.	Деревья (кустарники). Тропическая и субтропическая Америка. 4 рода, около 35 видов, исследовано 20 видов, все $2n = 18$. <i>Carica</i> L. $2n = 38$. I тип мутагенеза
<i>Eucryphaceae</i> Englicher	Деревья. Чили, Юго-Восточная Австралия. 1 род, 6 видов. $2n = 32$. Полиплоиды не обнаружены. I тип мутагенеза
<i>Fagaceae</i> Dum.	Деревья. 8 родов, 900 видов, $x = 12$. <i>Fagus</i> L., изучено 8 видов, все $2n = 24$. <i>Quercus</i> L., изучено около 200 видов, $2n = 24$
<i>Grossulariaceae</i> D. C.	Кустарники. 1 род, 150 видов. $2n = 16$, $x = 8$. <i>Ribes</i> L., изучено около 150 видов. Полиплоиды отсутствуют. I тип мутагенеза
<i>Lauraceae</i> Jess.	Деревья, кустарники. 50 родов, 2000 видов, у большинства изученных родов $2n = 24$. Исключения: <i>Litsea</i> , $2n = 24$ и 48 и <i>Laurus</i> , $2n = 24$ и 48
<i>Palmae</i> Juss.	Примитивные и древние древовидные. 260 родов, 3400 видов. <i>Cocos</i> , 11 видов, $2n = 32$. <i>Sabal</i> Adams, 12 видов, $2n = 36$
<i>Pittosporaceae</i> R. Br.	Деревья, кустарники. Австралия, Южная Африка. Изучено около 60 видов. <i>Pittosporum</i> Banks, $2n = 24$. <i>Sollya</i> , $2n = 24$. I тип мутагенеза

сомами (анеуплоидия) или их фрагментами, и в этом достоинство этого типа мутагенеза. Он чаще всего встречается у вегетативно размножающихся растений. У погдавляющего количества видов растений число циклов полиплоидизации ограничено, не более октаплоидов.

Чтобы понять причины ограничения степени полиплоидизации, достаточно одного примера. Если в основе полиплоидного ряда даже небольшое основное число

хромосом — 7, то через 5 циклов полиплоидизации число хромосом увеличится до 224, а через 7 циклов — до 896 хромосом и т. д. Это одна из причин появления ограничения пloidности, а также причина появления вместо одного длинного полиплоидного ряда до трех одновременно, со степенью пloidности не выше октаплоида. Три таких ряда в сумме образуют примерно 450 хромосом. Возникновение таких рядов обеспечивает обогаще-

Таблица 3

Деревья с третьим типом мутагенеза — геномным

Семейство	Характеристика
<i>Betulaceae</i> S.F. Gray	Деревья и кустарники. 6 родов, 130 видов. <i>Betula</i> L., изучено 55 видов, $x = 14$, четкие полиплоидные ряды: $2n = 28, 42$ (3x), 56, 70 и 84. <i>Alnus</i> Mill., $2n = 28, 42$ (3x) и 56. Остальные 4 рода исследованы меньше, диплоиды
<i>Magnoliaceae</i> Juss.	12 родов, 210 видов, изучено около 50. <i>Magnolia</i> , $x = 19$. $2n = 38, 76, (95)$ и 114. У двух родов (<i>Illicium</i> и <i>Schisandra</i>) $2n = 28$. У остальных родов $2n = 38$
<i>Salicaceae</i> Mirbel	3 рода, около 500 видов. <i>Populus</i> , $2n = 38, 57$ (3x), 76, изредка В.п. <i>Salix</i> , изучено около 130 видов, $2n = 38, 57$ (3x), 76, 114, 152 и 190
<i>Theaceae</i> Mirbel	29 родов, 500 видов. <i>Camellia</i> L., изучено 120 видов, $x = 10$. $2n = 10, 30, 50, 60, 90$ и 120. <i>Stewartia</i> L., $2n = 30$. <i>Thea</i> L., $2n = 30$. Оба рода диплоиды, так как $2n = 15$ мало вероятно
<i>Ulmaceae</i> Mirbel	Примитивные деревья и кустарники. 16 родов, 150 видов. <i>Ulmus</i> , изучено 20 видов, $2n = 28, 56$ и 84

Примечание. Здесь и в табл. 4—6: В.п. — внутривидовая полиплоидия, В.хр. — В-хромосомы, f — хромосомные фрагменты, с.в. (cuil. var.) — культивары.

Таблица 4

Травы — Однодольные (III тип мутагенеза — геномный)

Семейство	Характеристика
<i>Commelinaceae</i> R.Br.	40 родов, 700 видов. Многолетние травы. $2n = 12—150$, $x = 6$, В.хр. — 1—16. <i>Tradescantia</i> L. Два полиплоидных ряда с $x = 6$, $2n = 12$ и 24; $x = 8$, $2n = 16$ и 32. <i>Commelina</i> L. $2n = 20—150$, В.хр. нет! В.п. III тип мутагенеза
<i>Cyperaceae</i> Juss.	95 родов, 3800 видов. Травы. $2n = 10?$, 16—190. В.хр. нет. Обширная В.п. Правильная В.п. — <i>Carex humiliss.</i> , $2n = 36$ и 72. <i>Cyperus</i> L. $2n = 16—208$. Полипloidия характерна для всего семейства. Анеуплоидия. Анеуплоидная В.п. <i>Carex scirpoidea</i> , $2n = 62$, 64 и 66. Вероятно, II и III типы мутагенеза
<i>Poaceae</i> Burnhart	700 родов, 8000 видов. Травы, в основном многолетние, реже одно- и двухлетние или вторично древовидные. <i>Bambusoideae</i> , 7 видов с $2n = 72$. Половина родов с $x = 7$, четверть — с $x = 10$ и около десятой части — диплоиды. Редко три- и пентаплоиды (<i>Agrostis</i> L. и <i>Chloris</i> Swartz). <i>Poa</i> — В.п. Культурные злаки с основным числом $x = 7$, но полиплоидные ряды с разными геномами. У пшеницы (<i>Triticum</i>) изучено 62 вида с $x = 7$, $2n = 14(9)$, 28(23), 42(19), 56(2) и 70(1). У <i>Triticum</i> $x = 7$, состоит из разных геномов. Пшеницы произошли в результате гибридизации и полиплоидизации. <i>Secale cereale</i> L., все виды $2n = 14$. Число соматических хромосом у семейства $2n = 4—180$. Очень редко роды с двумя четкими $x = 9$ и 10 (<i>Panicum</i>) и 7 и 10 (<i>Glycerium</i>). <i>Poaceae</i> — семейство, в котором нет никаких сомнений: эволюция и мутагенез III типа (!)
<i>Iridaceae</i> Juss.	70 родов, 1500 видов. Многолетние травы (луковицы, корневища и клубни). Очень много с.в. <i>Crocus</i> L., изучено более 200 видов. $2n$ — всевозможные хромосомные числа от 6 до 30, а также 9 и 15. <i>Iris</i> L., изучено около 150 видов, $2n = 16$ и дальше все кратные числа до 72 и 84. В этих двух случаях хромосомные ряды образуются плохо, начинаясь с $2n = 32$. В.хр. до 12—13. Преобладает II тип мутагенеза (хромосомный)
<i>Juncaceae</i> Juss.	2 рода, 350 видов. Травы, одно- и многолетние. Четкие полиплоидные ряды, никаких анеуплоидных фрагментов. <i>Luzula</i> D. C., изучено около 170 видов, В.хр. очень редко. <i>Juncus</i> L., изучено 245 видов, полиплоидные ряды с $x = 6$ и 20
<i>Liliaceae</i> Juss.	10 родов, 470 видов. Травы (луковицы). <i>Tulipa</i> L. и <i>Lilium</i> L., изучено около 200 видов, почти все $2n = 24$. Вероятно, <i>Liliaceae</i> эволюционировали по II типу мутагенеза
<i>Trilliaceae</i> Cheval.	<i>Trillium</i> Ker.-Gawl. $2n = 10, 15, 20$ и 30 с очень большими хромосомами до 40 мкм и длительным митотическим циклом около 100 ч
<i>Orchidaceae</i> Juss.	800 родов, до 30 000 видов. Аутотрофные и сапрофитные травы. Многолетние. В большинстве видов несколько разных соматических чисел хромосом ($2n = 10—32, 34, 36, 38, 40$ и 42). <i>Bulbophyllum</i> , $2n = 38(100)$ и 40(8) и т. д. 10 % видов с одним соматическим числом. Встречаются полиплоидные ряды: <i>Oncidium</i> Schwarz, $2n = 28(9)$ и 56(34) (!). Геномная полиплоидия очень редко. Чаще хромосомный II тип

Примечание. Здесь и в табл. 6 после соматического числа хромосом в скобках указано количество видов с таким числом хромосом.

ние генофонда без чрезмерной перегрузки клеточного ядра. Ограничения различаются у разных растений, что зависит в первую очередь от отношения величины интерфазного ядра к суммарному объему хромосом или количеству ДНК на геном, которое максимально различается у цветковых растений в 2000 раз (Grif, 2000).

В результате кариологических исследований установлено, что более половины видов цветковых растений — полиплоиды (до 90 % у некоторых семейств — *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae* и др.). Полиплоидия приводит к резкому кратному увеличению генетического материала, управляющего развитием всех структур и функций организма. Увеличение генетического материала приводит к повышению уровня рекомбильной изменчивости и гетерозиготности. В литературе указывается, что количество полиплоидов зависит от географической широты произрастания и климата (Соколовская, Стрелкова, 1962; Дмитриева, Парфе-

нов, 1991; Назарова, Гукасян, 2004, и др.), но более вероятно, что оно определяется типом мутагенеза, в данном случае — геномным. На это указывает успешное существование голосеменных (хвойных), у которых не обнаружено полиплоидов. Об этом же свидетельствует отсутствие полиплоидии у наиболее древних современных видов деревьев (семейств *Aceraceae* Juss., *Fagaceae* Dum., *Pittosporaceae* R. Br. и др.). В табл. 3 приведены и другие семейства явно более позднего происхождения — *Betula* L., *Alnus* Mill., *Salix* Mirbel и др. со степенью полиплоидии до гексаплоидной (*Alnus* Mill. с $2n = 28, 56$ и 112) и, следовательно, с другими механизмами повышения устойчивости. В табл. 2 приводятся примеры, когда у рода одно основное число $x = 14$, а хромосомные числа рода представлены $2n = 28, 42, 56$ и 112 (*Alnus*). У *Plantaginaceae* (*Plantago* L.) $2n = 8, 10, 12, 16, 20, 24$ и 36, а реальные полиплоидные ряды — $x = 8$, $2n = 16$ и 32; $x = 10$, $2n = 20$ и 30; $x = 12$, $2n = 24$ и 36. Таким образом,

Таблица 5

Травы — Двудольные (III тип мутагенеза — геномный)

Семейство	Характеристика
<i>Asteraceae</i> Dum.	1000 родов, 20 000 видов. Травы, одно-, двух- и многолетние (деревья и кустарники — редко). Изучено около 100 родов. Родов, у которых нет полиплоидов, 7. Родов с 1х около 12, содержащих 3х и 5х — 5 (<i>Hieracium</i> , <i>Taraxacum</i> и др.). Соматические числа хромосом от $2n = 4$ до $2n = 200$. Хромосомные числа рода <i>Aster</i> L. — $2n = 10, 12, 16, 18, 20, 32, 36, 40, 46, 48, 50, 64$ и 72, состоят из четырех коротких полиплоидных рядов: $x = 5$: 10, 20, 40 и 50; $x = 6$: 12, 36 и 48; $x = 8$: 16, 32 и 64; $x = 9$: 18, 36 и 72. Встречается В.п.: <i>Artemisia maritima</i> , $2n = 18, 36, 54$ и др., В.хр. III тип мутагенеза
<i>Apiaceae</i> Lindl.	300 родов, 3000 видов. Травы, одно- и многолетние. $2n = 8—160$, x — среднее от 4 до 11, чаще 11. <i>Heracleum</i> L., изучено 170 видов, все $2n = 22$. В основе полиплоидных рядов 1х (один геном). III тип мутагенеза
<i>Caryophyllaceae</i> Juss.	80 родов, 2100 видов. Травы, одно- и многолетние. $2n = 10—162$, $x = 6—36$. У <i>Lychnis</i> L. $2n = 24, 48$ и 72, В.п. Часто анеупloidные «ряды» (<i>Cerastium</i> L. и <i>Arenaria</i> L.). Четкие полиплоидные ряды у <i>Dianthus</i> L., <i>Melandrium</i> L. и <i>Silene</i> L.
<i>Ranunculaceae</i> Juss.	45 родов, 2000 видов. Полиплоидные ряды с $x = 7$ или $x = 8$, только у двух родов (<i>Ranunculus</i> и <i>Anemona</i>) 7 и 8, у <i>Ranunculus</i> $2n = 14, 16, 24$ (3х), 28, 32, 40 (5х), 48 и 64, составляющих три полиплоидных ряда с $x = 7$, $2n = 14$ и 28; с $x = 8$, $2n = 32$, 40 и 64. Только несколько родов с диплоидными видами. III тип мутагенеза
<i>Primulaceae</i> Vent.	30 родов, 800 видов. Многолетние травы. Почти все роды имеют по нескольку x : так, у <i>Primula</i> L. изучено около 300 видов, $2n = 16, 18, 20, 22, 24, 26, 30, 32, 36, 40, 44, 60, 64, 66, 72$ и 146. Полиплоидные ряды: $x = 8$, $2n = 16, 32$ и 64; $x = 9$, $2n = 18, 36$ и 72; $x = 10$, $2n = 20, 30, 40, 60$ и 70; $x = 11$, $2n = 44, 66$ и 88. <i>Dodecatheon</i> L., $2n = 44, 66$ и 88. В.хр., В.п., f. III тип мутагенеза

Таблица 6

Семейства с разными жизненными формами

Семейство	Характеристика
<i>Asclepiadaceae</i> R.Br.	250 родов, 3000 видов. Травы, деревья, лианы. Изучено около 350 видов. <i>Asclepias</i> L., все $2n = 22$ и 24. <i>Stapelia</i> L., $2n = 22$ и 44. Остальные изученные роды — диплоиды
<i>Ericaceae</i> Juss.	400 родов, 3500 видов. Деревья, кустарники, травы. Изучено около 500 видов. <i>Rododendron</i> L., $2n = 26(400), 52(30), 78(\approx 20)$ и 104(4). Остальные роды — диплоиды
<i>Euphorbiaceae</i> Juss.	300 родов, 7500 видов. Деревья, кустарники, травы. Исследовано около 500 видов. Соматические числа хромосом рода <i>Euphorbia</i> L.: $2n = 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24, 26, 28, 30...100...200$. Остальные роды небольшие. II и III типы мутагенеза
<i>Fabaceae</i> Lindley	650 родов, 18 000 видов. Деревья, кустарники, травы. <i>Acacia scorpoidea</i> Vight., $2n = 52, 104$ и 208. Изучено около 130 видов. <i>Mimosa</i> , $2n = 26$ и 52. Изучено около 45 видов. Больше половины изученных рядов с 1х. Много В.п. <i>Astragalus</i> L., $2n = 16, 20, 22, 24, 26, 28, 32, 44, 48, 64, 82$ и 160. В.п. = 10. Полиплоидные ряды: $x = 8$, $2n = 16, 32$ и 64; $x = 12$, $2n = 24$ и 48. Для такого большого семейства родов с полиплоидными рядами очень мало ($2n$ и $4n$). <i>Caragana</i> Lam, $2n = 16$ и 32. Можно предположить, что здесь II и III типы мутагенеза
<i>Moraceae</i> Link.	60 родов, 1500 видов. Деревья, кустарники, травы. <i>Morus</i> L., изучено около 20 видов, $x = 14$, $2n = 28$ и 56. <i>M. athayana</i> , $2n = 28$ и 112, с.в. <i>Ficus</i> L., изучено около 200 видов, $x = 13$, $2n = 26$ и 52. <i>Dorstenia</i> L., изучено около 40 видов, $2n = 24, 26, 28, 30, 32, 36, 40, 42$ и 48
<i>Myrtaceae</i> Juss.	100 родов, 3000 видов. Деревья, кустарники, травы. <i>Eucalyptus</i> L'Herit., изучено около 100 видов. $2n = 22$ и 66. <i>Myrtus</i> L., 15 видов, $2n = 22$. <i>Verticordia</i> D.C., изучено около 65 видов, $2n = 16, 18, 22, 32, 36, 44$ и 66. Полиплоидные ряды: $x = 8$, $2n = 16$ и 32; $x = 9$, $2n = 18$ и 36; $x = 11$, $2n = 22, 44$ и 66. У большинства изученных родов $x = 22$
<i>Onagraceae</i> Juss.	20 родов, 650 видов. В основном травы. <i>Epilobium</i> L., изучено 280 видов, $2n = 18, 36$ и 72. <i>Oenothera</i> L., изучено около 370 видов. $2n = 14, 28$ и 56. <i>Fuchsia</i> L., изучено около 85 видов, $2n = 22$ и 44. Четкие полиплоидные ряды $2x—4x—6x$. III тип мутагенеза

Таблица 6 (продолжение)

Семейство	Характеристика
<i>Rosaceae</i> Juss.	115 родов, 3000 видов. Деревья, кустарники, многолетние травы. Полиплоидные ряды с 1x на род. В.п. тоже правильная. <i>Rubus</i> L., изучено около 350 видов, $2n = 14, 21, 28, 35, 42, 49, 56, 63$ и 84. В.п. — 42 вида. <i>Rosa</i> L., изучено около 340 видов, $2n = 14, 21, 28, 35, 42$ и 56. <i>Malus</i> Mill., $2n = 34, 51$ и 68. <i>Prunus</i> L., $2n = 16$ и 32. <i>Pyrus</i> L., $2n = 24$. У многих родов хромосомные числа начинаются с $2n = 34$, реже 32: очевидно, вторичные. III тип мутагенеза
<i>Rubiaceae</i> Juss.	450 родов, 7000 видов. Деревья, кустарники, травы. <i>Coffea</i> L., изучено около 40 видов. В.п. (22, 44, 66 и 88). <i>Gardenia</i> Ellis, $2n = 22$ у всех изученных 22 видов. Полиплоиды есть только у одного рода <i>Galium</i> L., 23 вида, $2n = 22, 44, 66$ и 88
<i>Rutaceae</i> Juss.	150 родов, 1600 видов. Деревья, кустарники (травы). <i>Citrus</i> , изучено около 50 видов, $2n = 18$ у всех. В.п. = 18, 27 и 36
<i>Solanaceae</i> Juss.	85 родов, 2300 видов. Травы, кустарники, (деревья). <i>Solanum</i> L., изучено около 430 видов, $2n = 24_{(226)}, 36_{(11)}, 46_{(4)}, 48_{(40)}, 60_{(4)}, 72_{(34)}$ и $120_{(1)}$ (3x, 5x и 7x, вегетативное размножение). <i>Datura</i> L., изучено 60 видов, $2n = 24$

очевидно, что для разных видов современных деревьев в зависимости от происхождения могут быть характерны разные типы мутагенеза. Содержание полиплоидов в разных семействах и флорах различно и зависит от истории их происхождения. Древние флоры с большим количеством реликтов и эндемиков отличаются меньшим содержанием полиплоидов, чем «молодые».

Все приведенные в первой части табл. 2 семейства — растения с I типом мутагенеза (точечным). Под вопросом остаются только семейства *Agavaceae* и *Buxaceae*. Особенно выделяется небольшое монотипное семейство *Grossulariaceae* с 1 родом и 150 видами, из которых уже изучено около 120 видов с $2n = 16$. Это нетипично, поскольку этот род давно введен в культуру, а для культурных растений характерен высокий уровень полиплоидизации.

Определение количественной характеристики родов с разным типом мутаций у цветковых растений произошло на родах, содержащих 15 видов и более. Количество родов с одним соматическим числом хромосом у всех видов составляет примерно 15 %, причем следует допустить, что с увеличением количества видов с установленными числами хромосом количество таких родов будет уменьшаться. Больше половины родов в хорошо изученных семействах содержит по 2—3 коротких полиплоидных ряда (тетра-, гекса- и октаплоида). И наконец, около 15 % составляют роды с анеуплоидными числами хромосом.

Во второй части табл. 3 приведены семейства древесных с типичным III типом мутагенеза, в том числе несколько родов семейства *Salicaceae* с высокой степенью полиплоидии (*Populus* и *Salix*). Как правило, в таких случаях образуется 3—4 ряда с последовательными основными числами вплоть до октаплоида. Причин может быть несколько. Самая вероятная — это существующий «порог» отношения объема интерфазного ядра к количеству ДНК в геноме. У растений с очень большими хромосомами (*Trillium*, *Vicia*, *Faba*, *Paris*, *Alisma* и др.) или у видов с небольшим размером клеток и ядер степень пloidности не выше 8x (табл. 3). Этот раздел можно было бы расширить за счет тропических семейств, но они, как правило, плохо изучены — 1—2 рода по 3—5 видов, а это недостаточная выборка. К таким семействам относятся: семейство *Actinidiaceae* Varrtiogh., 3 рода, изу-

ченено примерно 30 видов, $2n = 58, 116$ и 174; семейство *Combretaceae* R. Br., 18 родов, 500 видов, изучено 7 родов, 20 видов, $2n = 22, 24, 26$ и 48; семейство *Battiscombeiaceae* Kunth., 28 родов, 190 видов, изучено 6 родов, 11 видов, $2n = 56, 72, 80 \dots 150$ и др.

Изучение количества ДНК на диплоидный геном у цветковых растений показало, что у однодольных различие в содержании ДНК почти в 3 раза больше, чем у двудольных (от 5 до 235 pg у однодольных и от примерно 5 до 80 pg у двудольных) (Bennett, 1972, 1998; Bennett et al., 1976, 1982, 1991, 1995, 1997). Кроме того, установлена четкая корреляция между количеством ДНК и полиплоидией у разных таксонов растений: чем меньше ДНК на геном (и мельче хромосомы), тем больше полиплоидов и выше степень пloidности у этих семейств.

Обращает на себя внимание тот факт, что у культурных злаков (пшеницы, ржи, ячменя, кукурузы и овса) количество ДНК на диплоидный геном составляет от 20 до 40 pg, что больше, чем у большинства изученных цветковых растений. Возможно, в этом заключается причина их окультуривания, поскольку и у диких пшениц (*Triticum monosaccum* и др.) гены такие же (Grif, 2000).

Таким образом, в филогенезе растений огромную роль играют резервная (избыточная) ДНК и полиплоидия как механизм возникновения полигении и эволюции жизненных форм. Полигенные системы, образующиеся при полиплоидии, — это механизм сохранения целостности исходного генома. Виды одного рода могут различаться лишь очень небольшим числом генов и, следовательно, не должны значительно различаться по количеству ДНК. Однако сравнение видов одного рода у самых разных семейств цветковых растений показывает, что они могут различаться по этому признаку в 4—15 раз, что возможно только за счет «избыточной» ДНК, которая составляет более 90 % генома.

Полиплоидия в узком смысле этого термина — не всегда мутация. Это зависит от природы пloidности. Для автополиплоидов — это возникновение полигенных систем, увеличивающих возможности мутагенеза за счет увеличения генетического материала, и «защита» существующих жизненно важных генов от мутации благодаря полигенности. Для аллополиплоидов — это мутация с возникновением потенциально нового таксона за счет предшествующей гибридизации и восстановление

его fertильности. Необходимо отметить, что анеуплоидные растения у злаков встречаются не так уж часто, однако полиплоидные ряды в своей основе всегда имеют анеуплоидное число хромосом помимо основного числа хромосом. Например, $x = 7, 8, 9$ или 10 (редко 11). У многих видов описаны случаи внутривидовой полипloidии. Образование полиплоидов и полиплоидных рядов может быть связано с механизмом восстановления fertильности (табл. 4, 5). Количество ДНК при этом увеличивается строго соответственно степени пloidности, однако оно может уменьшаться в онтогенезе.

У растений кроме полипloidии, обеспечивающей увеличение генетического материала, существует за-программированное в онтогенезе увеличение ДНК в некоторых органах и тканях — политения, полинемия, эндомитоз и анеуплоидия. Политенные хромосомы обнаружены в гаустериях и антиподах зародышевых мешков некоторых лилейных. Эндомитозы встречаются в мери-стемах корней гречихи, шпината и других видов и, воз-можно, связаны с образованием боковых и дополнитель-ных корней. Во всех этих случаях в растущих клетках нарушается процесс деления, но продолжается редупликация хромосом. Все эти процессы преформированы в ходе морфогенеза, и их значение в ускорении процессов метаболизма в нужном месте и в нужное время очень велико.

Таким образом, и полипloidия, и другие механизмы увеличения количества генетического материала играют важную роль в филогенезе и онтогенезе растений.

Автор выражает благодарность сотрудникам Лабо-ратории биосистематики и цитологии Ботанического ин-ститута им. В. Л. Комарова РАН за моральную поддерж-ку и А. М. Ефимову, Э. М. Мачсу и В. С. Чупову за по-мощь в работе.

Список литературы

- Болховских З. В., Гриф В. Г., Захарьева О. И., Мамвеев Т. С. 1969. Хромосомные числа цветковых растений. Л.: На-ука. 926 с.
- Дмитриева С. А., Парфенов В. И. 1991. Кариология флоры как основа цитогенетического мониторинга. Минск: Наука. 229 с.
- Муратова Е. Н., Круклис М. В. 1981. Содержание ДНК у голосеменных растений. Успехи соврем. биол. 91 (1) : 29—48.
- Муратова Е. Н., Круклис М. В. 1988. Хромосомные числа голосеменных растений. Новосибирск: Наука. 118 с.
- Назарова Э. А., Гукасян А. Г. 2004. Числа хромосом цветковых растений флоры Армении. Ереван. 169 с.
- Rigep P., Michaelis A. 1967. Генетический и цитогенетиче-ский словарь. М. 607 с.
- Соколовская А. П., Стрелкова О. С. 1962. О закономерно-стях географического распространения полиплоидных видов растений. В кн.: Полипloidия у растений. Тр. Москов. о-ва испытателей природы. 5 : 83—89.
- Тахтаджян А. Л. 1966. Систематика и филогения цветко-вых растений. Л.: Наука. 611 с.
- Тахтаджян А. Л. 1987. Систематика магнолиофитов. Л.: Наука. 439 с.
- Bennett M. D. 1972. Nuclear DNA content and minimum ge-neration time in herbaceous plants. Proc. Roy. Soc. London. B. 181 : 109—135.
- Bennett M. D. 1998. Plant genome values: how much do we know? Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 95 : 2011—2016.

Bennett M. D., Leitch I. J. 1995. Nuclear DNA amounts in An-giosperms. Ann. Bot. 76 : 113—176.

Bennett M. D., Leitch I. J. 1997. Nuclear DNA amounts in An-giosperms — 583 new estimates. Ann. Bot. 80 : 169—196.

Bennett M. D., Smith J. B. 1976. Nuclear DNA amounts in An-giosperms. Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 274 : 227—274.

Bennett M. D., Smith J. B. 1991. Nuclear DNA amounts in an-giosperms. Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 334 : 309—343.

Bennett M. D., Smith J. B., Heslop-Harrison A. 1982. Nuclear DNA amounts in angiosperms. Proc. Roy. Soc. London. B. 216 : 179—199.

Ehrendorfer F. 1970. Evolutionary significance of chromosomal differentiation patterns in Gymnosperms. New York: Columb. Univ. Press. 219 p.

Ehrendorfer F. 1980. Polyploidy and distribution. In: Polyploidy and distribution. W. H. Lewis (ed.). 40—60.

Ehrendorfer F. 1983. Quantitative and qualitative differentiatio-n of nuclear DNA in relation to plant systematics and evolution. In: Proteins and nucleic acids in plant systematics. U. Jensen et al. (eds). 3—35.

Grif V. G. 2000. Some aspects to plant karyology and karyo-systematics. Int. Rev. Cytol. 196 : 131—175.

Index to plant chromosome numbers for 1968 / Edited by R. J. Moore. Netherlands: Utrecht. 114 p.

Index to plant chromosome numbers for 1969 / Edited by R. J. Moore. Netherlands: Utrecht. 112 p.

Index to plant chromosome numbers for 1970 / Edited by R. J. Moore. Netherlands: Utrecht. 134 p.

Index to plant chromosome numbers for 1971 / Edited by R. J. Moore. Netherlands: Utrecht. 120 p.

Index to plant chromosome numbers for 1972 / Edited by R. J. Moore. Netherlands: Utrecht. 104 p.

Index to plant chromosome numbers for 1973—1974 / Edited by R. J. Moore. Netherlands: Utrecht. 257 p.

Index to plant chromosome numbers for 1975—1978 / Edited by P. Goldblatt. Missouri Botanical Garden Press. 533 p.

Index to plant chromosome numbers for 1979—1981 / Edited by P. Goldblatt. Missouri Botanical Garden Press. 427 p.

Index to plant chromosome numbers for 1982—1983 / Edited by P. Goldblatt. Missouri Botanical Garden Press. 424 p.

Index to plant chromosome numbers for 1984—1985 / Edited by P. Goldblatt. Missouri Botanical Garden Press. 250 p.

Index to plant chromosome numbers for 1986—1987 / Edited by P. Goldblatt, Dale E. Johnson. Missouri Botanical Garden Press. 243 p.

Index to plant chromosome numbers for 1988—1989 / Edited by P. Goldblatt, Dale E. Johnson. Missouri Botanical Garden Press. 230 p.

Index to plant chromosome numbers for 1990—1991 / Edited by P. Goldblatt, Dale E. Johnson. Missouri Botanical Garden Press. 261 p.

Index to plant chromosome numbers for 1992—1993 / Edited by P. Goldblatt, Dale E. Johnson. Missouri Botanical Garden Press. 276 p.

Index to plant chromosome numbers for 1994—1995 / Edited by P. Goldblatt, Dale E. Johnson. Missouri Botanical Garden Press. 208 p.

Index to plant chromosome numbers for 1996—1998 / Edited by P. Goldblatt, Dale E. Johnson. Missouri Botanical Garden Press. 188 p.

Index to plant chromosome numbers for 1998—2000 / Edited by P. Goldblatt, Dale E. Johnson. Missouri Botanical Garden Press. 297 p.

Rieger R., Michaelis A., Green M. M. 1976. Glossary of genetics and cytogenetics. Jena: VEB. 647 p.

Поступила 26 XII 2006

MUTAGENESIS AND PLANT PHYLOGENESIS

V. G. Grif

V. L. Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg

There are two types of genetic mutations — nuclear and cytoplasmic. We consider genic, chromosomal and genomic nuclear mutations in several seed plant families characterized by different evolutionary age and life forms. «Atlas of chromosome numbers of flowering plants» published in our laboratory in 1969 and containing information about 35 000 species and periodical «Index to plant chromosome numbers» (USA) covering in all about 150 000 species were used for comparative study of chromosome numbers. *Gymnosperms* originated approximately 300 000 000 years ago and represented predominantly by arboreous and shrub forms are characterized by practically total lack of polyploidy and rare aneuploidy, thus the evolutionary progress in this group has been provided by genic mutations. The morphology of chromosomes in *Gymnosperms* is much more uniform as compared with *Angiosperms* — all 200 species of Conifers have 24 large meta- and submetacentric chromosomes. This group originated twice later includes 300 000 species with wide range of living forms — from initial arboreous to ephemeric ones. Therefore, the dominating type of mutations for some groups of *Angiosperms* as *Fagaceae*, *Aceraceae*, *Aquifoliaceae*, *Caricaceae* and *Lauraceae* is genic one. The major part of arboreous *Angiosperms* has clear polyploid series like $2n = 28, 56, 84$ (*Betula*) and $2n = 38, 76, 114$ (*Magnolia*). Polyploidy is the prevalent type of mutagenesis because of the advantage consisting in amplification of total number of genes against a background of preservation of the genome integrity. The chromosomal type of mutations prevalent in groups with asexual reproduction provides the flow of genes between genomes as a result of aneuploidy. Genomic mutations are observed mostly in herbaceous plants. In such groups as *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ranunculaceae* and *Rosaceae* we observe up to 90 % of polyploid species. Due to such ploidy restrictions like the size of karyon, and the size and the number of chromosomes numerous shorter polyploid series are observed in this group. Hence primitive mutations are prevalent in ancient *Gymnosperms*. Chromosomal and genomic mutations arose later providing gene flow without functional changes of source genomes.

Key words: mutations, types of mutagenesis, polyploid series, chromosome numbers, phylogeny.