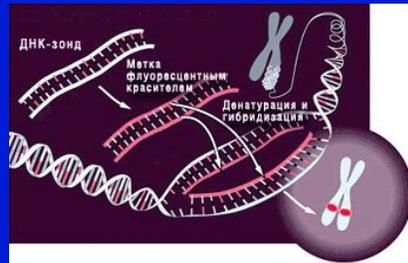




**Казахский национальный университет
имени аль-Фараби**

ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ



**Лекция 10. Тема «Происхождение и прогрессивная эволюция
генетических систем»**

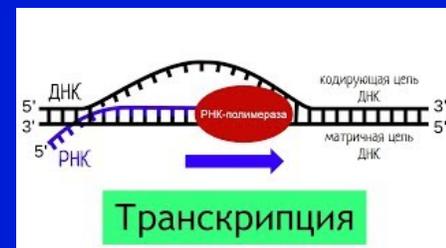
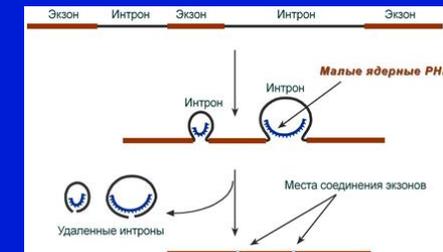
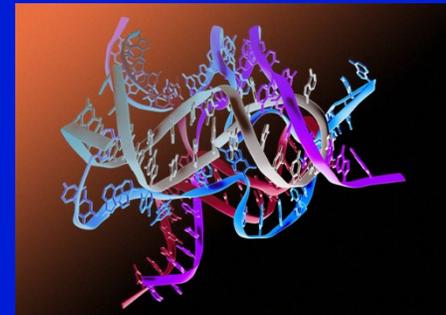
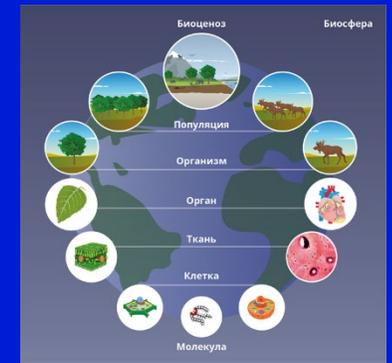


**Лектор - Колумбаева Сауле Жанабаевна,
д.б.н., профессор кафедры молекулярной биологии и генетики
(к. 526; тел. 8-777-250-91-81);**

2023 г.

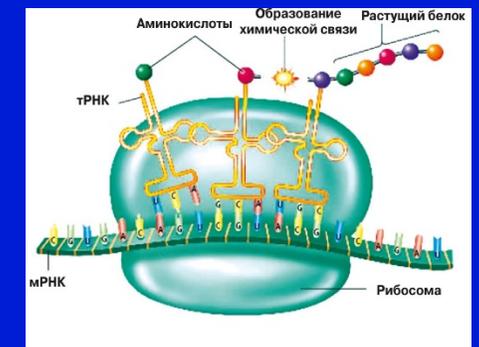
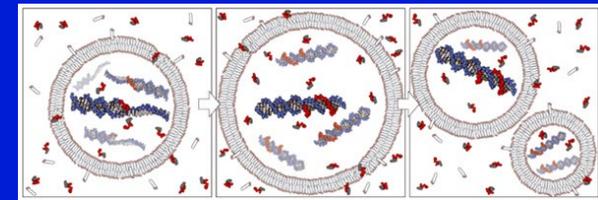
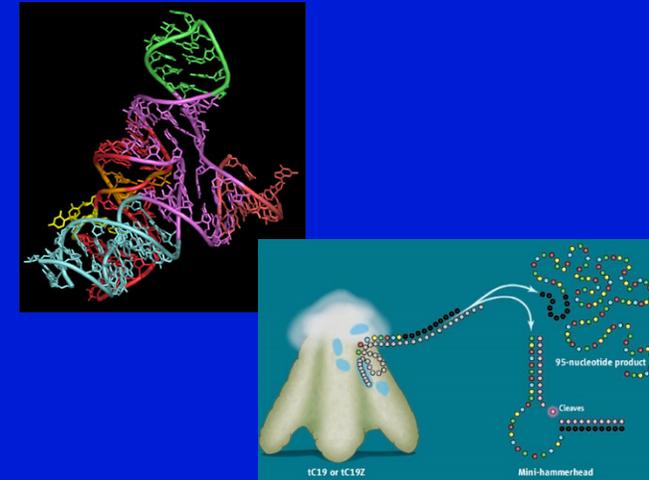
МОЛЕКУЛЯРНЫЙ УРОВЕНЬ ЖИЗНИ

- Согласно монофилетической схеме изначально возникли организменный и популяционно-видовой уровни жизни, а затем – экосистемный.
- Наличие каталитической функции РНК (рибозимы) делает ее, по мнению многих ученых, «первой молекулой жизни». Гипотеза РНК-мира (РНК может синтезировать РНК) продолжает получать подтверждения.
- РНК выступают катализаторами не только трансляции, но и сплайсинга. На стадии транскрипции в клеточном ядре на основе ДНК происходит синтез молекулы РНК.
- У эукариот гены состоят из *экзонов* (кодирующих) и *интронов* (некодирующих) последовательностей. При созревании РНК интроны вырезаются, а экзоны могут сшиваться в разных сочетаниях - альтернативный сплайсинг, что свидетельствует о возможности одного и того же гена кодировать несколько вариантов белков. Увеличивается многообразие белков и компактность хранения генетической информации.
- Большинство исследователей считают, что вначале была только РНК – и как хранилище генетической информации, и как катализатор процессов жизнедеятельности.



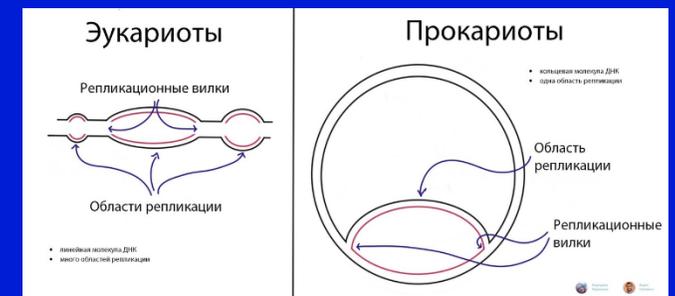
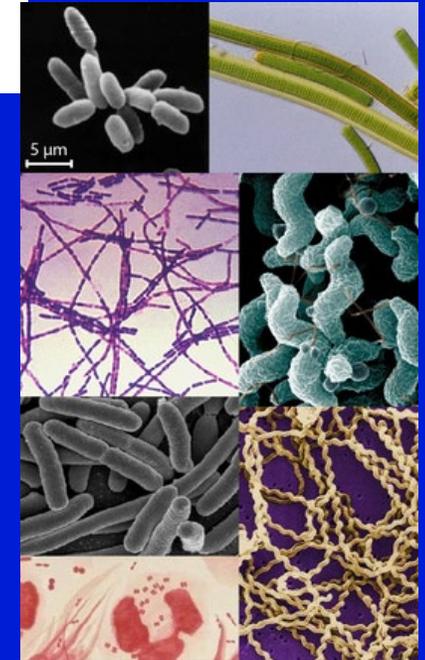
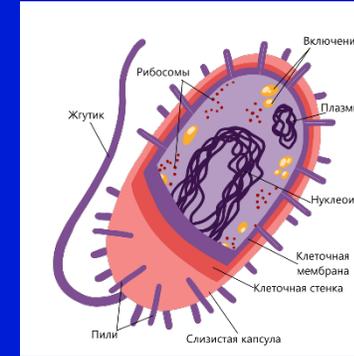
МОЛЕКУЛЯРНЫЙ УРОВЕНЬ ЖИЗНИ

- В соответствии с Дарвиновской эволюцией именно конкуренция за субстрат привела к отбору тех рибозимов, которые за счет спонтанных мутаций показали повышенную скорость размножения. При этом процесс идет без участия белковых ферментов.
- В 2008 г. были созданы искусственные протоклетки (пузырьки с липидной оболочкой), способные поглощать нуклеотиды из окружающей среды и осуществлять репликацию РНК или ДНК.
- Поведение протоклеток зависит от температуры – в тепле активно «питаются» нуклеотидами из окружающей среды, а на холоде - активно используют эти нуклеотиды для матричного синтеза РНК.
- Подобные *простейшие генетически самовоспроизводящиеся системы (сайзеры)* после возникновения претерпели эволюционные изменения. Возникновение триплетного генетического кода было *глобальным ароморфозом* – основой матричного биосинтеза белков, образуемых из 20 типов аминокислот.



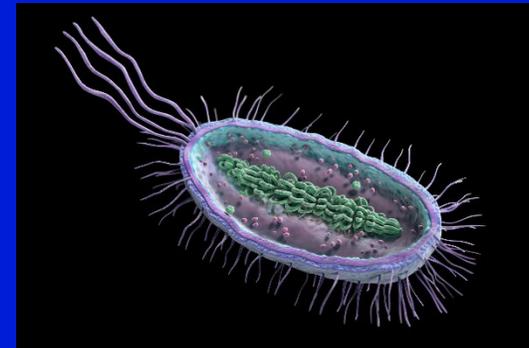
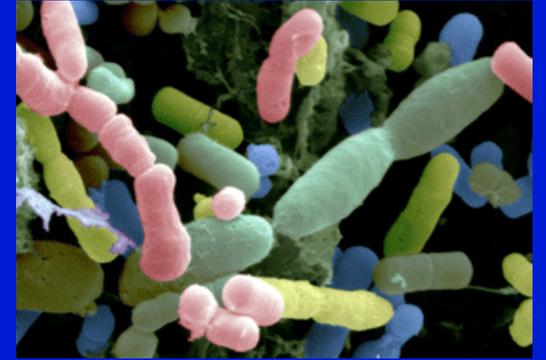
ПРОКАРИОТЫ

- Первые клеткоподобные организмы – *прогеноты* – появились предположительно около 3,8 млрд лет.
- Сайзеры в результате усложнения превратились в *геномы*. Возникли высокоточные системы репликации и репарации ДНК.
- Появились *прокариоты* с характерными чертами: гаплоидность; пассивная сегрегация хромосом, ассоциированная с мембраной; отсутствие хроматина; малый размер клеток; пиноцитоз; отсутствие компартментов и диффузионный внутриклеточный транспорт.
- Возникновение *горизонтального переноса генов*, усложнение метаболизма бактериальных клеток.



ПРОКАРИОТЫ

- Благодаря разнообразию метаболитов замкнулись биогеохимические циклы, что стало основой формирования биосферы.
- Сформировались *метагеномы* – общие пулы метаболитов и генов, взаимодействующих друг с другом бактериями разных видов.
- Информационная емкость метагеномов может возрастать без увеличения размеров отдельного генома.
- В таких сообществах роль компартментов играют бактерии с разным метаболизмом. Это своеобразный условный «многоклеточный» организм.



ЭУКАРИОТЫ

- Эукариоты возникли около 2 млрд лет назад.
- У прокариот шла эволюционная «отработка» основных метаболических путей на основе мутационного процесса.
- Огромное значение для развития биосферы имело возникновение и распространение цианобактерий, осуществлявших кислородный фотосинтез, в результате чего в атмосфере Земли появился кислород в больших количествах, определивший последующее развитие растений и животных.
- Домен (надцарство) эукариот около миллиарда лет назад разделился на царства животных, растений и грибов. У эукариот эволюция осуществлялась значительно быстрее, так как трансформации подвергались в основном регуляторные генетические системы за счет перестроек хромосомного аппарата и гетерохроматиновых модификаций.



ЭУКАРИОТЫ

➤ Характерными особенностями эукариот были:

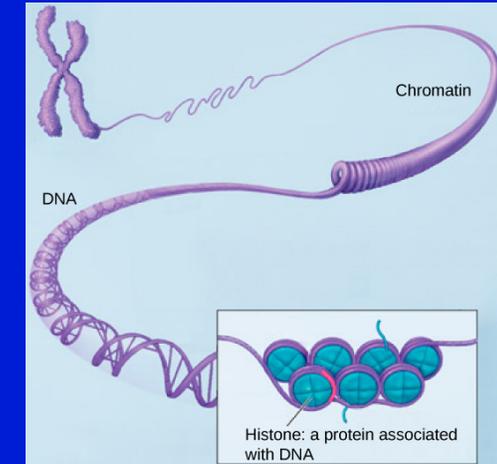
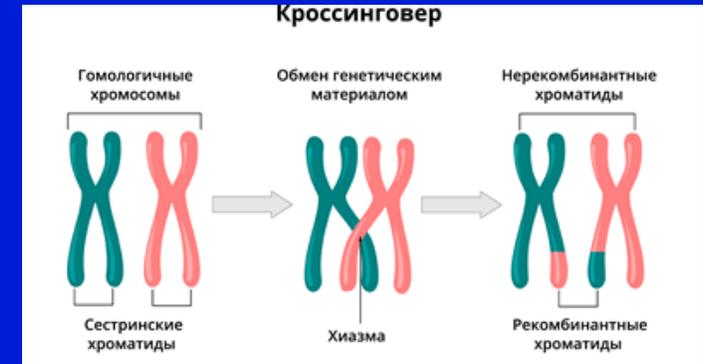
- исключительно низкая плотность белок-кодирующих последовательностей ДНК; у прокариот – около 95% геномной ДНК, у эукариот – около 5%;

- появление хроматина (ДНК + белок), обеспечивающего упаковку ДНК и упорядоченную сегрегацию хромосом при клеточных делениях;

- появление диплоидности и кроссинговера;

- нуклеосомная организация ДНК в хромосомах.

➤ У эукариот возникла *экзон-интронная структура*, позволяющая увеличивать сложность генетических программ регуляции экспрессии генов без существенного увеличения размеров геномов.



ЭУКАРИОТЫ

- У эукариот структурно-функциональная организация генома приобрела качественно более высокий уровень сложности, что обеспечило формирование *генных сетей* – групп координировано функционирующих генов, контролирующих развитие фенотипических признаков организма.
- В отличие от прокариот, которые обладают широчайшим спектром метаболических путей, носящих биохимическую адаптивность, эукариоты имеют адаптации, связанные в основном с морфологией и физиологией.
- Прогрессивная эволюция эукариот, сформировавшихся симбиотическим путем, по-видимому, была предопределена тем, что их геном (в отличие от прокариот) был оформлен в виде настоящего клеточного ядра. При этом особенное значение имеет появление хроматина или гетерохроматина (комплекс ДНК–белок). Это было (наряду с появлением триплетного кода) глобальным ароморфозом – образованием принципиально новой регуляторной наследственной системы, лежащей в основе биологического прогресса.

Физиологические адаптации

Накопление жира



Железы, выделяющие растворы солей, расположены у самых глаз крокодила, и кажется, будто хищник плачет.



Верблюд может обходиться без воды, теряя при этом до 40 % веса тела.



Морфологические адаптации

У бобров, выдр, водоплавающих птиц, лягушек – перепонки между пальцами.

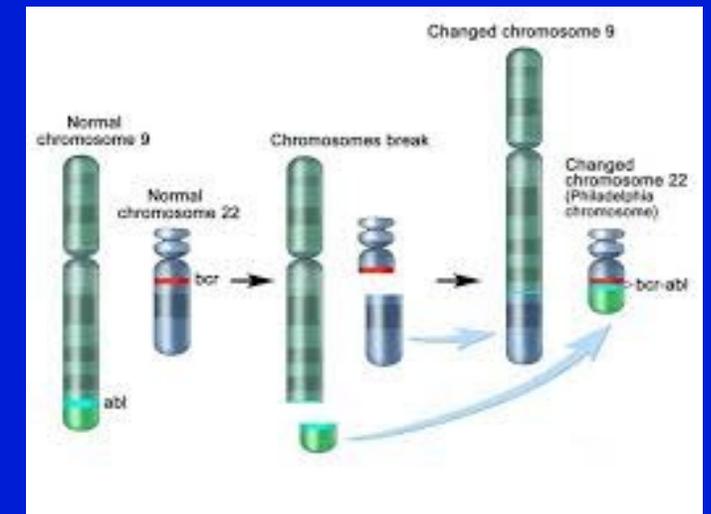
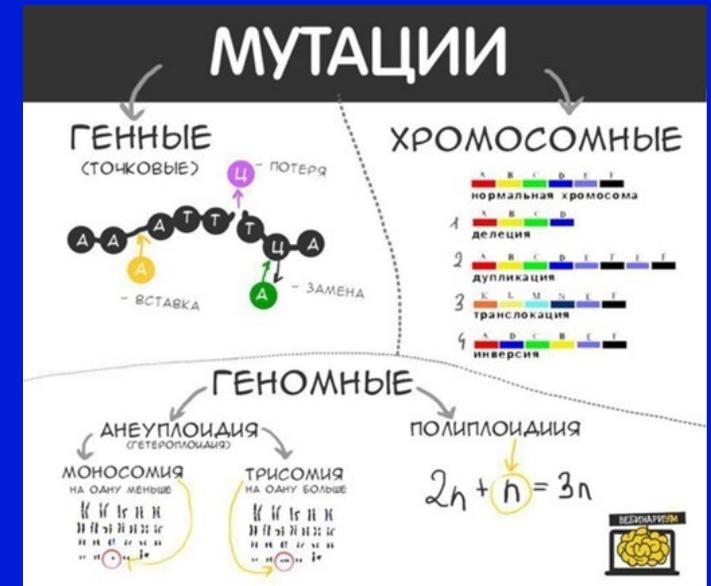


➤ Появление хромосомного аппарата у эукариот привело к появлению принципиально новых типов мутаций, связанные с изменениями в линейной структуре, количестве и пространственной организации хромосом (хромосомные, геномные и системные мутации).

➤ Эти мутации, как правило, необратимы, что и предопределяет *основной закон биологической эволюции – ее необратимость.*

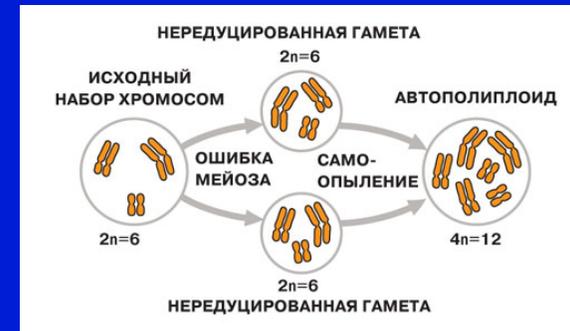
➤ В отличие от хромосомных перестроек, молекулярные мутации типа замещений нуклеотидов, как правило, обратимы, и поэтому у эукариот они не имеют большого макроэволюционного значения.

➤ Процессы видообразования у эукариот всегда сопряжены с перестройками хромосомного аппарата и модификациями гетерохроматина.



МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

- Мутационный процесс - основа наследственной изменчивости и элементарный эволюционный материал.
- Существуют разные типы мутаций: генные, хромосомные, геномные и системные. С эволюционной точки зрения важно различать мутации в соматических тканях и мутации в генеративных системах, именно последние – эволюционно значимы.
- **Генные мутации** – эволюционно первый тип мутаций, возникший у живых организмов.
- Молекулярная эволюция связана с мутациями различных типов: делециями, дупликациями, заменой нуклеотидов. Генетический код – вырожденный, поэтому замена третьего нуклеотида не приводит к замене аминокислоты. Замена нуклеотидов в структурных генах мало связана с морфологической эволюцией, тогда как изменения в числе хромосом коррелируют с ней.

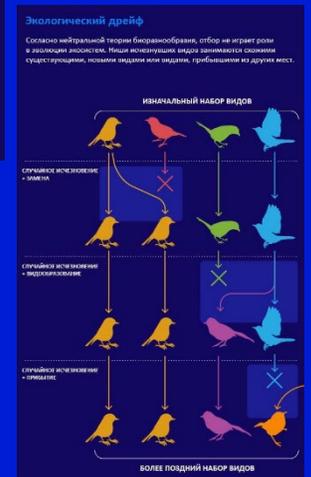
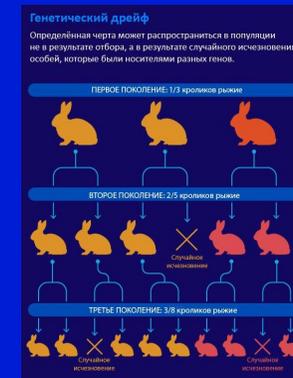
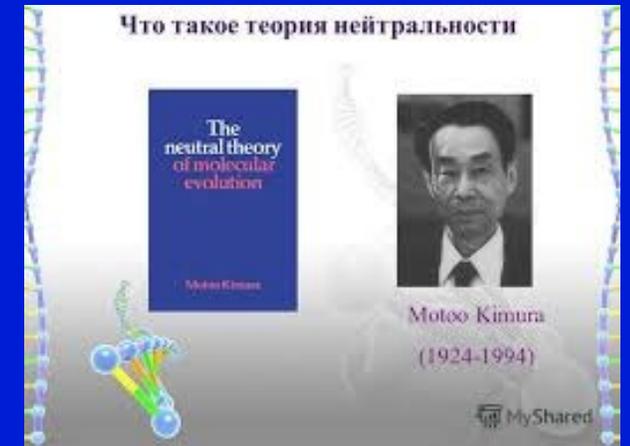


➤ **Концепция молекулярной нейтральной эволюции**, предложенная М. Кимурой в 1968 г., утверждает, что большинство генных мутаций имеет нейтральный по отношению к естественному отбору характер.

➤ Согласно концепции М. Кимуры большая часть внутривидовой изменчивости (особенно в малых популяциях) обусловлена не действием отбора, а как правило случайным дрейфом мутантных нейтральных аллелей.

➤ Большинство всех фиксируемых в процессе эволюции мутаций являются относительно нейтральными; фиксация возникает на основе случайного дрейфа.

➤ В соответствии с концепцией геномная последовательность эволюционирует равномерно, при этом полезные мутации, подверженные естественному отбору, редки и ими можно пренебречь.



- Согласно «нейтральной» концепции доминирующим способом отбора является не дарвиновский отбор на основе адаптивных мутаций, а отсекающий (очищающий) отбор, удаляющий вредные мутации, при этом допускается фиксация нейтральных мутаций путем генетического дрейфа.
- Концепция молекулярной нейтральной эволюции противоречит *синтетической теории эволюции (СТЭ)*, т.к. утверждает, что большинство зафиксированных в ходе эволюции мутаций, не подвержены дарвиновскому (позитивному) отбору.
- По теории М. Кимуры мутации, которые были почти нейтральными во время их фиксации, не были неважными для эволюции. Они составляют резервуар аллелей и могут использоваться естественным отбором в меняющихся условиях среды (феномен, важный как для микро-, так и для макроэволюции).
- У гаплоидных организмов любая возникшая мутация проверяется естественным отбором и сохраняется или элиминируется. У диплоидных организмов с половым процессом судьба вновь возникшей мутации определяется ее свойствами: доминантность–рецессивность; пенетрантность–экспрессивность; адаптивность–нейтральность.

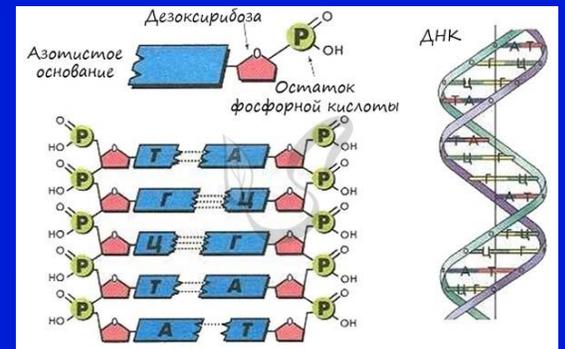
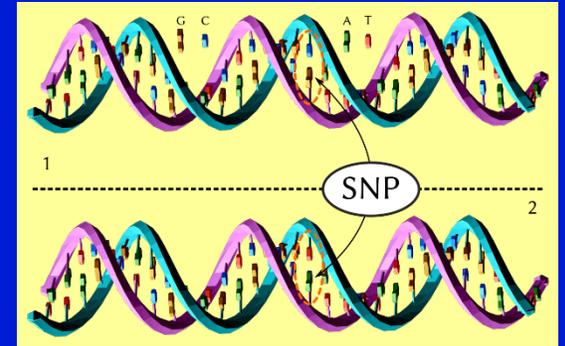


Генные мутации

- **Генные мутации** (замены нуклеотидов и др.) отличаются от всех других возможностью **повторного возникновения** в одних и тех же генах.
- Важный аспект генных мутаций - **мутирование** может осуществляться в **прямом и обратном направлении** (аллель *A* мутирует в аллель *a*, и аллель *a* мутирует в аллель *A*). Прямое мутирование встречается значительно чаще.
- Частота возникновения генной мутации выражается числом гамет с определенной мутацией за одно поколение по отношению к общему числу гамет. Средняя частота - 1×10^{-6} , т.е. 1 мутация на 1 млн генов.
- В природных популяциях дрозофил отмечены вспышки мутабельности отдельных генных локусов в сотни раз выше нормы. Подобные вспышки были спровоцированы встраиванием мобильного генетического элемента (МГЭ) вблизи конкретного генного локуса.



- На молекулярном уровне имеются жесткие ограничения по характеру спектра мутационных изменений в ДНК. Наблюдается конкуренция нуклеозидтрифосфатов (предшественников нуклеотидов) за место посадки на фермент.
- Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова подчеркивает параллелизм в возникновении однотипных мутаций в пределах семейства. Существуют данные о неслучайном распределении хромосомных разрывов по длине хромосом.
- Вышеперечисленные примеры говорят о неслучайности мутаций. Случайность мутаций заключается только в том, что нарушение структуры ДНК может возникнуть в любом сайте (генном локусе).
- Ряд ученых считают, что представление о случайности мутаций требует серьезного пересмотра.



ХРОМОСОМНЫЕ И ГЕНОМНЫЕ МУТАЦИИ

- **Хромосомные мутации** – изменения в структуре хромосом, возникающие вследствие перегруппировки, выпадения или добавления участков хромосом (инверсии, транслокации, делеции и дупликации).
- Хромосомные мутации уникальны по происхождению; повторное возникновение одной и той же хромосомной мутации практически исключено.
- **Геномные мутации** – изменения в числе хромосом. Существуют кратные изменения в числе хромосом (полиплоидия, гаплоидия), уменьшение или увеличение числа отдельных хромосом (гетероплоидия, анеуплоидия, робертсоновские слияния и др.).

КЛАССИФИКАЦИЯ МУТАЦИЙ		
ГЕННЫЕ	ХРОМОСОМНЫЕ	ГЕНОМНЫЕ
① Замена нуклеотида	① Делеция	Изменение количества хромосом: полиплоидия, анеуплоидия ($2n+n=3n$)
② Вставка нуклеотида	② Инверсия	
③ Выпадение нуклеотида	③ Дупликация	
	④ Транслокация	Ⓜ

ХРОМОСОМНЫЕ И ГЕНОМНЫЕ МУТАЦИИ

Хромосомные мутации:

- Синдром Лежена
- Катаракта
- Глаукома
- Синдром Марфана
- Патологии пальцев



Геномные мутации:

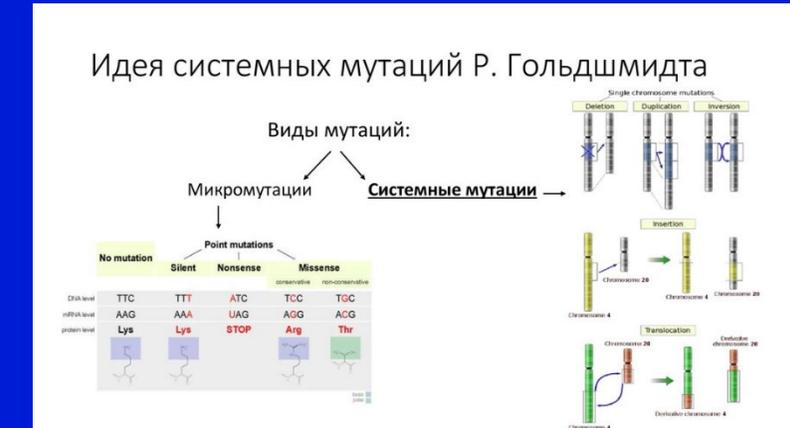
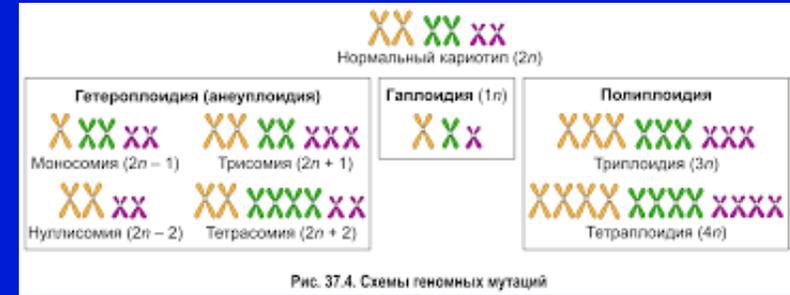
- Увеличение или уменьшение на одну хромосому, не расхождение хромосом при мейозе.

47, XX 21+ или 47, XY 21+	Синдром Дауна
47, XXУ	Синдром Клайнфельтера
45, XO	Синдром Шерешевского – Тернера

- Полиплоидные особи генетически изолированы от всех остальных особей вида. Они часто более устойчивы к действию экстремальных факторов. Полиплоидные ряды видов известны для картофеля, белого клевера, люцерны, тимофеевки и др. растений.
- Другой тип полиплоидии связан с гибридизацией (*аллополиплоидия*), объединением геномов сравнительно близких видов.

СИСТЕМНЫЕ МУТАЦИИ

- Системные мутации – это изменения в пространственной организации хромосом в интерфазном ядре (открыл В. Стегний, 1979 г.).
- Системные мутации обнаружены в герминативных клетках двукрылых насекомых, обладают строгой видоспецифичностью.
- Обусловлены перестройкой хромоцентрального аппарата – изменением структуры хромоцентра вплоть до исчезновения; появляется (или исчезает) прикрепление центромерных, теломерных и латеральных хромосомных локусов к ядерной оболочке.



ВЕЛИЧИНА ГЕНОМА И СЛОЖНОСТЬ ОРГАНИЗМОВ

- Геномы различных многоклеточных организмов (от плоских червей до человека) содержат сходное количество функциональных генов (~17 тыс. у червей, 14 тыс. у дрозофилы и 22 тыс. у человека).
- Не существует корреляции между количеством функциональных генов и сложностью организма. Многие системы генов, найденные у примитивных медуз, также существуют и функционируют у человека, однако при этом полностью отсутствуют у насекомых.
- Переход от одноклеточных к многоклеточным сопровождается изменениями в генах (появляется множество принципиально новых генов), разница между геномами различных многоклеточных, хотя эволюционное расстояние между ними огромно, существенно менее велика.
- В процессе эволюции многоклеточных гены дуплицировались, изменялись, но принципиально новые гены почти не появились.

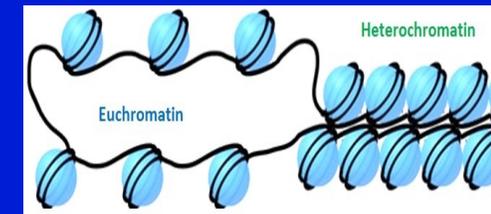
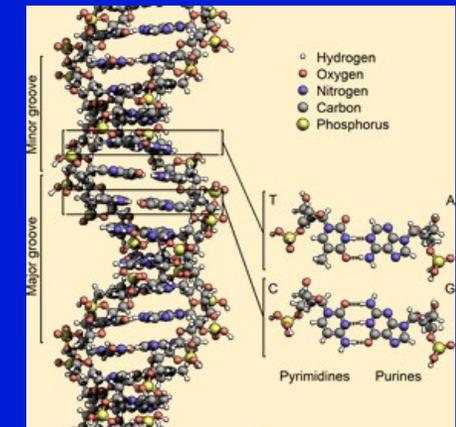
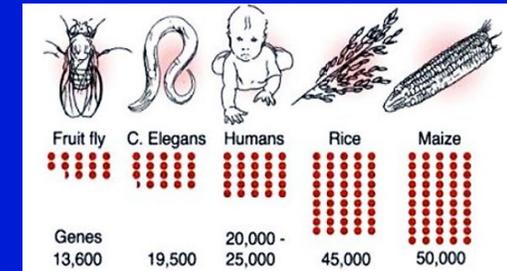


Хромосомный набор клеток

Малярийный плазмодий	2	Кошка	60
Дрозофила	8	Лошадь	64
Абрикос, лук	16	Собака, курица	78
Прыткая ящерица и лисица	38	Голубь	80
Ясень и человек	46	Сазан	104
Шимпанзе и таракан	48	Краб	254



- Некодирующая часть генетического материала эукариот - сателлитная, «эгоистическая», «сорная» или «бросовая» ДНК и т.п.
- Эта инертная и более простая по строению часть ДНК, состоящая преимущественно из совокупности высокоповторяющихся последовательностей, объединена в блоки, называемые гетерохроматином.
- Гетерохроматин способен инактивировать соседние структурные гены и тем самым контролировать время появления в клетке тех или иных генных продуктов.
- У прокариот преобладают структурные гены (~ 95% от геномной ДНК), а у эукариот их часть составляет только ~ 5% от геномной ДНК.
- Величина геномной ДНК у прокариот ~ $0,5 \times 10^7$ пар нуклеотидов (около 4 500 генов), у эукариот - от $1,3 \times 10^7$ до $1,3 \times 10^{11}$ пар нуклеотидов.
- Величина гаплоидного генома (С) у эукариот парадоксально не соответствует уровню сложности организмов: у амёбы ~ 290 млрд пар нуклеотидов (максимум 670 млрд), у человека – максимум 250 млрд пар нуклеотидов.



C-парадокс

C-парадокс - такое явление, когда величина гаплоидного генома C у примитивных эукариот выше по сравнению с высокоорганизованными эукариотами.

ДНК примитивных эукариот состоит из многократно (тысячи и миллионы раз) повторенных коротких последовательностей ничего не кодирующих нуклеотидов.

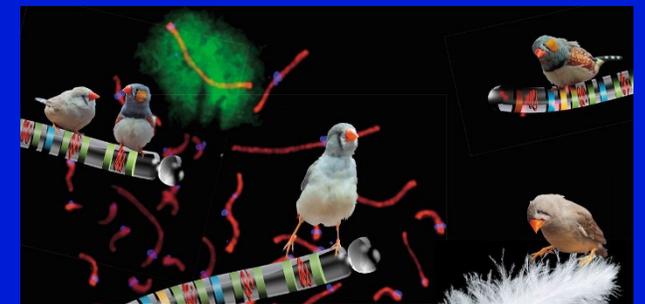
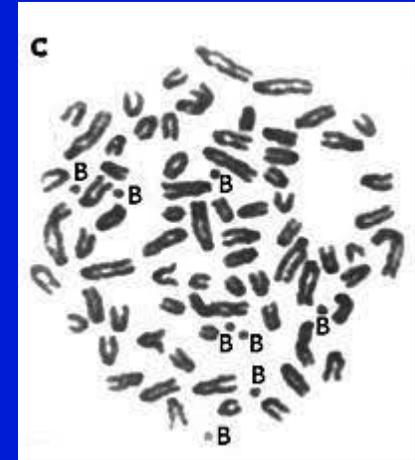
У двоякодышащих рыб, возникших 400 млн лет назад, геном был в 10–15 раз больше, чем у млекопитающих, возникших 100 млн лет назад.

В пределах близких таксонов (родов, семейств) также отмечаются существенные вариации в величине геномов. У тритона геном в 7 раз больше, чем у шпорцевой лягушки, хотя число структурных генов у них примерно одинаково.

Величина генома C коррелирует со степенью неблагоприятности климата. Повышение содержания ДНК – признак климатического (экологического, почвенного) неблагополучия.

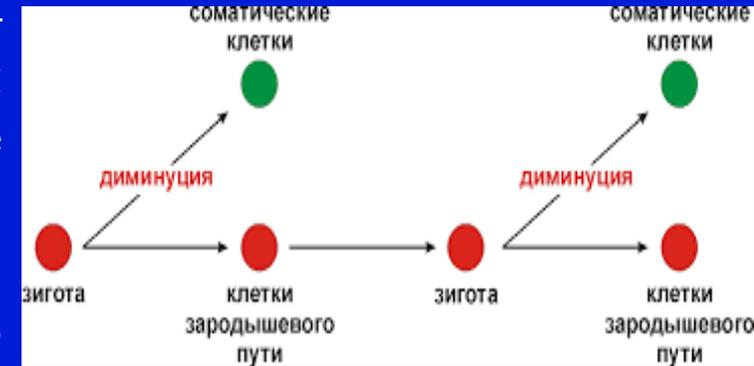


- Загадочным является выявление у 1 800 видов животных и растений дополнительных В-хромосом.
- Это нормальные хромосомные образования с центромерой, теломерой и достаточно протяженными гетерохроматическими участками, состоящими в основном из плотно упакованной высокоповторяющейся ДНК.
- Избыточная ДНК играет большую роль в разнообразных процессах регуляции работы кодирующих генов.
- В-хромосомы возникают из хромосом нормального основного набора (А-хромосом). В-хромосомы – это частный случай variability гетерохроматических участков, но только протекающей вне основного А-генома.
- В-хромосомы играют значительную роль в процессах видовой адаптации. Генетическая основа – изменение частоты рекомбинаций, так как В-хромосомы изменяют частоту и распределение хиазм в мейозе, характерен для широко распространенных видов мышей.



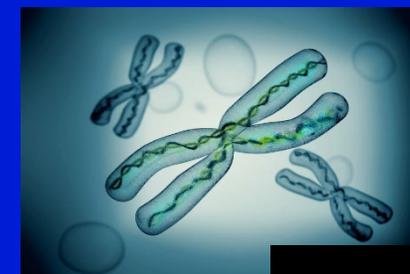
ДИМИНУЦИЯ ХРОМАТИНА

- Диминуция хроматина (от лат. *diminutio* – уменьшение) – запрограммированная потеря соматическими клетками части генетического материала в зиготе многоклеточных животных в процессе эмбрионального развития (в основном у беспозвоночных).
- Диминуция наблюдается у представителей двукрылых насекомых, паразитических круглых червей (нематод), веслоногих ракообразных, а также миксиновых.
- Механизмы диминуции различаются, но общим является потеря в основном повторяющейся и некодирующей ДНК и происходит это только в зачатках соматических тканей.
- Встречается и у простейших, например, у инфузорий. У некоторых циклопов диминуция хроматина может составлять до 99% ДНК.
- Как и С-парадокс, диминуция хроматина – загадочное явление, не имеющее пока убедительного объяснения с точки зрения эволюционной значимости.



ПРИНЦИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОМ–СРЕДА

- В 1985 г. М.Д. Голубовский (популяционный генетик) предложил геном разделить на две подсистемы, состоящих из **облигатных и факультативных компонентов (ОК и ФК)** и имеющих свои особенности изменчивости.
- Наряду с мутационной изменчивостью, он выделяет вариационную и эпигенетическую (эпигенную) формы наследственных изменений.
- **Облигатный компонент (ОК)** включает в себя структурные гены, локализованные в хромосомах, и органеллы цитоплазмы (прежде всего митохондрии).
- **Факультативный компонент (ФК)** включает в себя последовательности ДНК и РНК, количество и топография которых могут свободно варьировать в разных клетках и у разных организмов.

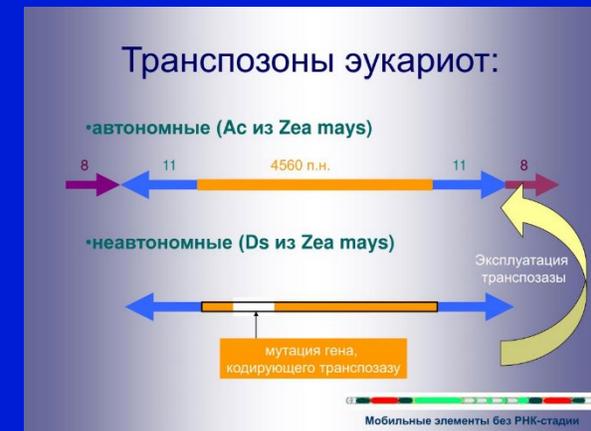
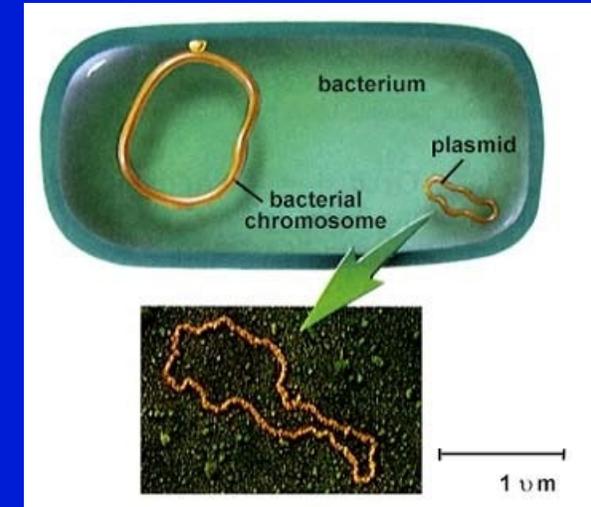


➤ В факультативный компонент входят: 1) фракции повторенной ДНК (высокие повторы 10⁵–10⁷ раз, умеренные повторы 10–10⁵ раз); 2) мобильные гены; 3) плазмиды; 4) псевдогены; 5) встроенные вирусы; 6) амплифицированные сегменты; 7) кольцевые ДНК и РНК; 8) В-хромосомы; 9) ДНК и РНК-цитобионты.

➤ Между ОК и ФК осуществляется взаимодействие:

- *переход ОК → ФК* в процессе амплификации;
- *переход ФК → ОК*: инсерционные вставки мобильных генов и вирусные внедрения.

➤ Важное методологическое значение для эволюционной биологии имеет концепция М. Голубовского (2000 г.) о *взаимодействии среды, факультативного и облигатного компонентов генома*. Концепция *взаимодействия среды – ФК – ОК* объясняет быстрые изменения в наследственной системе эукариот, имеющие важное эволюционное значение.

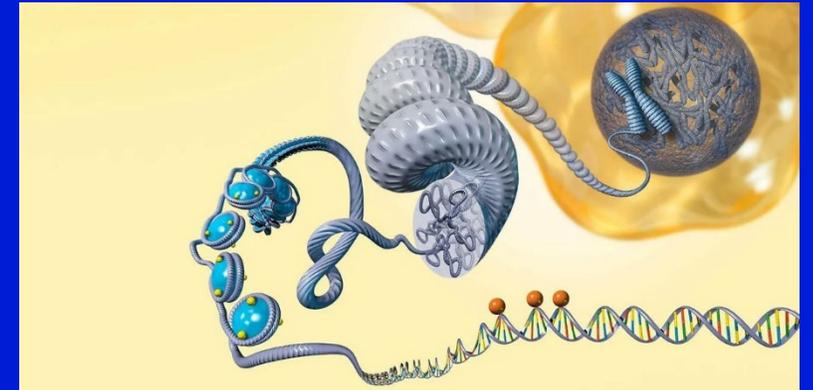


ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИИ ЭУКАРИОТ

➤ Эпигенетика – раздел генетики, изучающий наследуемые изменения активности генов во время роста и деления клеток, не затрагивающие последовательность нуклеотидов в ДНК.

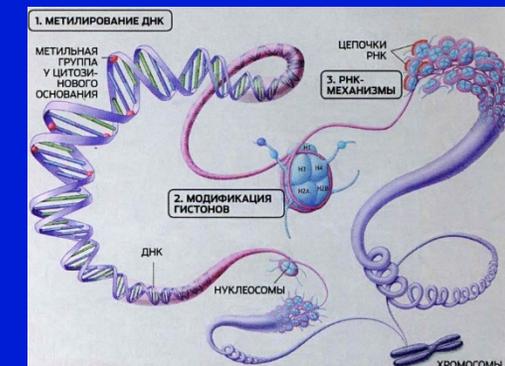
➤ Прогрессивное эволюционное преобразование онто- и филогенеза осуществляется за счет наследуемой дифференциальной экспрессии генов. Регуляция работы генетического аппарата может осуществляться на нескольких уровнях:

- изменение нуклеотидной последовательности ДНК;
- эпигенетические модификации;
- модификация гистонов;
- изменения структуры хроматина в трехмерном пространстве интерфазного ядра;
- эффект положения гена (изменение генного окружения);



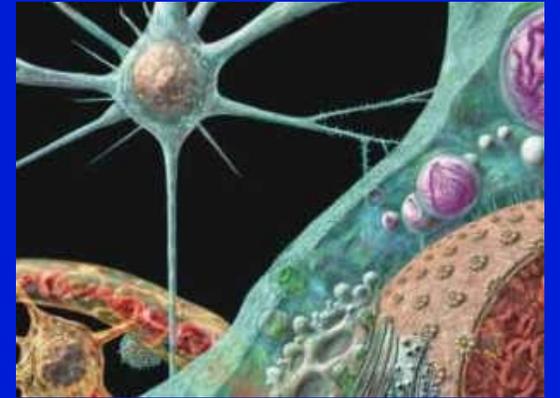
➤ Эпигенетические модификации основаны в основном на метилировании ДНК, модификации гистонов и регуляции микро-РНК.

➤ Метилирование ДНК (добавление метильной группы к цитозину внутри CpG-динуклеотидов) у животных, является известным эпигенетическим механизмом у эукариот.



ПРИОННАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

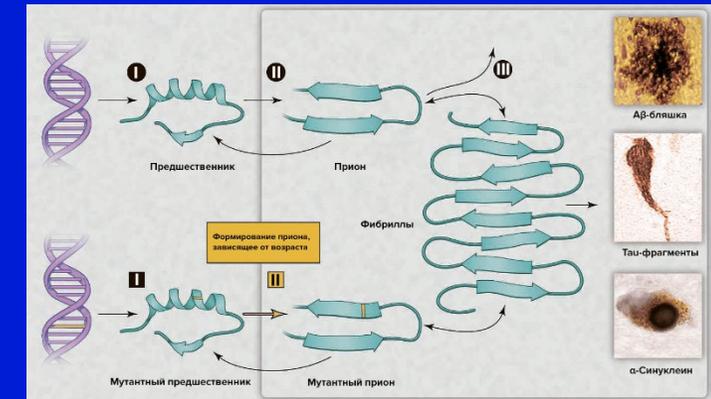
- Прионы - тип белков с аномальной третичной структурой, инфекционные агенты, существующие в двух формах – нормальной и патогенной.
- Ген PRPN, кодирующий прионовый белок, имеется у многих млекопитающих, птиц и у низших эукариот. У человека этот ген расположен в коротком плече хромосомы 20.
- Эволюционно прион, как нормальный белок, присутствовал в нервных клетках у млекопитающих, но изменив пространственную конфигурацию, приобрел два новых свойства:
 - устойчивость к протеазам, т.е. организм не может этот белок уничтожить;
 - способность стимулировать такое же неправильное сворачивание других прионов.
- Модифицированный прион не переваривается в желудке и, попав в периферические нервы, заставляет «неправильно» сворачиваться все прионы в нервных клетках. В результате развивается болезнь Крейтцфельдта–Якоба с летальным исходом.



«Прионные болезни» – особый класс смертельных нейродегенеративных заболеваний человека и животных, возбудителем которых является прион – низкомолекулярный белок, устойчивый к инактивирующим воздействиям: высоким температурам, ионизирующей радиации, ультрафиолету и др.

Прионные болезни – это часть группы болезней, обозначенной как «конформационные болезни» или «болезни нарушенного фолдинга», при которых аномалии в формировании пространственной структуры белка приводят к образованию амилоидов – агрегатов фибриллярной структуры, состоящих из растворимых в норме клеточных белков.

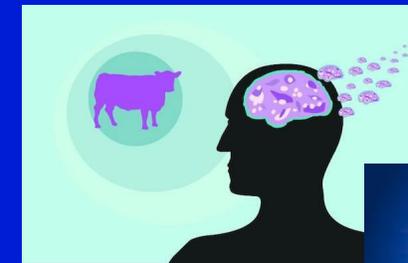
Особую «популярность» эти заболевания приобрели в связи с данными об инфекционности коровьего бешенства для человека. Это не только имеет эпидемиологический аспект, но также акцентирует возможность межвидового переноса прионной инфекции.



➤ Основной путь приобретения прионных заболеваний – поедание зараженной пищи. Считается, что прионы могут оставаться в окружающей среде в останках мертвых животных, а также присутствуют в моче, слюне и других жидкостях и тканях тела.

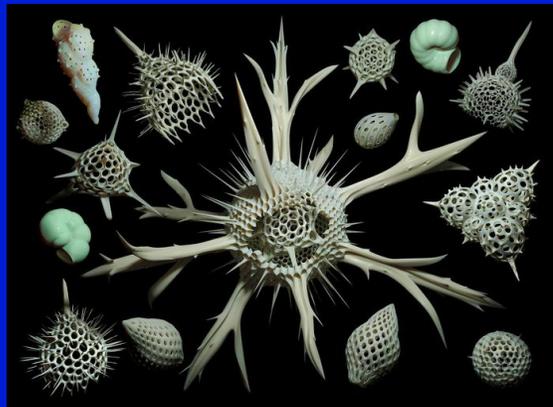
➤ Предполагается, что в клетке наряду с классическими матрицами последовательности ДНК и РНК, кодирующими чередование аминокислотных остатков в белках, могут существовать и конформационные, или пространственные, матрицы, определяющие пространственную укладку полипептидов и тем самым ответственные за явления эпигенетического наследования и эпигенетической изменчивости.

➤ Белковая наследственность внешне противоречит центральной догме молекулярной биологии, согласно которой нуклеиновые кислоты служат единственным способом передачи наследственной информации). В настоящее время считается, что, хотя прионы и способны к переносу информации без участия нуклеиновых кислот, они не могут передавать информацию на нуклеиновые кислоты.



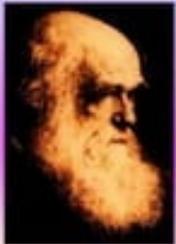


*Чарлз Дарвин в учении об эволюции путем
естественного отбора дал причинное объяснение
саморазвитию живой природы, появлению видового
многообразия, в том числе человека, что до сих пор
является сильнейшим аргументом против любого
религиозного мировоззрения*



Спасибо за внимание!

Первой действительно научной эволюционной теорией является теория **Чарльза Дарвина** (1809-1882г.), опубликованная им в 1859 году в книге «О происхождении видов путем естественного отбора» (или сохранении благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь).



Он объяснил:

- основные закономерности эволюции
- происхождение видового разнообразия
- приспособленность живых организмов
- доказав, что наследственность, изменчивость и борьба за существование присущи всему живому
- вывел основной эволюционный фактор - *естественный отбор*.

Основные положения СТЭ

- единица эволюции – популяция.
- элементарный материал эволюции – мутационная и рекомбинативная изменчивость.
- элементарные факторы эволюции: естественный отбор, мутации, популяционные волны, дрейф генов, изоляция
- элементарное эволюционное явление – стойкое направленное изменение генофонда популяции.

СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) – современная эволюционная теория, которая является синтезом различных дисциплин, прежде всего, генетики и дарвинизма и опирается на палеонтологию, систематику, молекулярную биологию.

Все сторонники синтетической теории признают участие в эволюции трех факторов:

