

УДК 575.82

ЭВОЛЮЦИЯ ПУТЕМ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА И ЕЕ АЛЬТЕРНАТИВЫ

© 2013 г. П.М. Бородин

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: borodin@bionet.nsc.ru;
Новосибирский национальный исследовательский государственный университет,
Новосибирск, Россия

Поступила в редакцию 28 мая 2013 г. Принята к публикации 1 ноября 2013 г.

ВВЕДЕНИЕ

Эволюционную биологию преподавать трудно. Дарвиновская идея эволюции путем естественного отбора случайных наследственных отклонений встречает мощное сопротивление нашего разума по нескольким причинам.

1. Эволюция настроила наш разум таким образом, что он во всем пытается искать план, цель и смысл. Те особи, которые жили одновременно с нашими предками, но не обладали этой склонностью, проигрывали в приспособленности и потомков не оставили. Отсюда такая популярность конспирологических теорий. Нам трудно поверить, что метеорит падает на наш дом случайно, а не для того, чтобы нам навредить. Нам трудно поверить, что так сложно устроенные и так идеально приспособленные к среде обитания организмы могли возникнуть из простых форм путем естественного отбора случайных наследственных отклонений, а не были созданы для определенной цели по заранее продуманному плану. На этих наших вполне естественных предубеждениях базируются идеи «разумного плана».

2. Мы видим, как хорошо живые организмы приспособляются к изменению условий. Мы знаем, что упражнение мышц делает их более сильными и крупными. Обучение приводит к образованию полезных навыков. Мы склонны экстраполировать назад изменения, которые происходят у нас на глазах. Идея о том, что сложные инстинкты животных возникли за

счет обучения, а наследственные – адаптации – за счет физиологических приспособлений, кажется нам интуитивно верной. В этом причина живучести ламаркистских идей.

3. Наш разум – результат миллионов лет эволюции – хорошо справляется с минутами, часами и днями, с трудом воспринимает годы, а миллионы лет для него пустой звук. За краткие годы нашей жизни мир вокруг нас, конечно, меняется, но мыши остаются мышами, а воробьи – воробьями. Поэтому так привлекательна идея о неизменности видов. Нам трудно представить себе, что мыши и воробьи, а вместе с мышами и все млекопитающие (включая и нас с вами), а вместе с воробьями и все птицы, происходят от общего предка, который жил на Земле 324,5 млн лет назад (<http://www.timetree.org/>). Мышь и воробей так мало похожи друг на друга, что кажется невероятным их происхождение от

Дарвиновская идея эволюции путем естественного отбора наилучшим образом объясняет возникновение адаптаций, видообразование и возникновение более высоких таксонов (макрэволюцию). Она подтверждается всей совокупностью палеонтологических находок, результатами секвенирования геномов, исследованиями в области биологии развития и нейробиологии.

Преподавание эволюции в современных условиях должно учитывать естественные предубеждения студентов и массивную антидарвиновскую пропаганду.

этого самого общего предка за счет накопления мелких случайных различий. Наш разум не привык оперировать с долгими временами и мелкими различиями. Мы скорее поверим в большой скачок. Поэтому такой популярностью до сих пор пользуются сальтационистские идеи эволюции.

Наши студенты приходят к нам в аудитории со всеми перечисленными выше врожденными предубеждениями. Телевидение, радио, газеты и журналы, миллионы страниц Интернета неустанно работают против дарвиновской идеи эволюции. Каждый день мы слышим и читаем, что британские (японские, российские – нужно подчеркнуть) ученые доказали, что никакой эволюции нет, а если она есть, то идет скачками в заранее заданном направлении, и что вообще Ламарк был прав, а Дарвин заблуждался. Именно с этими представлениями приходят к нам студенты. А мы начинаем рассказывать им про уравнение Харди–Вайнберга, дрейф генов, правило Бергмана и модусы филэмбриогенеза. Они успешно сдают нам экзамены и живут дальше в гармонии со своими заблуждениями.

Преподавание эволюционной биологии радикальным образом отличается от преподавания анатомии и физиологии. Из 100 аргументов против дарвиновской идеи эволюции 99 начинаются словами «я не могу поверить, что...». Наша задача заключается в том, чтобы показать нашим студентам, что дарвиновская идея эволюции не является предметом веры. Она дает убедительное и непротиворечивое объяснение фантастического разнообразия почти идеально приспособленных живых существ. Она была высказана более полутора веков назад и с тех пор прошла бесчисленное множество очень строгих проверок фактами, полученными в результате наблюдений и прямых экспериментов. Именно этим она отличается от альтернативных точек зрения.

Противники дарвиновской идеи эволюции постоянно жалуются, что эволюция преподается безальтернативно. Давайте пойдём им навстречу и рассмотрим альтернативы. Лучше всего это делать не на уровне общих рассуждений, а на конкретных примерах.

Здесь будет представлено нескольких примеров из современной литературы, которые касаются трех ключевых проблем эволюцион-

ной биологии: возникновения адаптаций, видообразования и макроэволюции. Мы рассмотрим факты, дарвиновские объяснения этих фактов, а затем предложим студентам объяснить их с альтернативных точек зрения.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ АДАПТАЦИЙ

Эхолокация дельфинов и летучих мышей – один из самых поразительных примеров адаптации. Человечество пришло к идее радара только в 20-м веке. Трудно поверить в то, что слепой отбор случайных мутаций мог создать такое чудо техники. Сторонники идеи «разумного замысла» верят, что эхолокационные устройства были созданы по определенному плану. Дарвиновская идея эволюции не требует веры. Она объясняет наблюдаемые факты. При этом дарвиновские объяснения должны отвечать двум очень строгим ограничениям.

1. Новые функции не возникают *de novo*. Они складываются из мелких случайных изменений в уже существующих функциях.

2. Ни одно изменение не должно идти во вред его носителю.

Можно думать, что способность к эхолокации – это, наверное, измененная способность воспринимать звуки. Известно, что слепые люди способны ориентироваться по слуху. Известно также, что эта способность улучшается в результате упражнений. Так, может быть, прав Ламарк, и летучие мыши с дельфинами унаследовали эти улучшения от их усиленно тренировавшихся предков?

Мы не можем проследить, как это происходило, но, проанализировав современные виды, можем установить различия в устройстве систем восприятия звуков между «эхолокаторами» и животными, не способными к эхолокации.

Исследователи проанализировали последовательности генов, контролирующих синтез трех белков: Cdh23, Pcdh15 и Otof (Shen *et al.*, 2012). Эти белки участвуют в восприятии и передаче звукового сигнала. В анализ были включены дельфины, две группы видов летучих мышей, способных к эхолокации, и одна группа неспособных, а также коровы, лошади, собаки, мыши и человек. Оказалось, что эти последовательности, как и большинство последовательностей ДНК, в основном эволюционировали

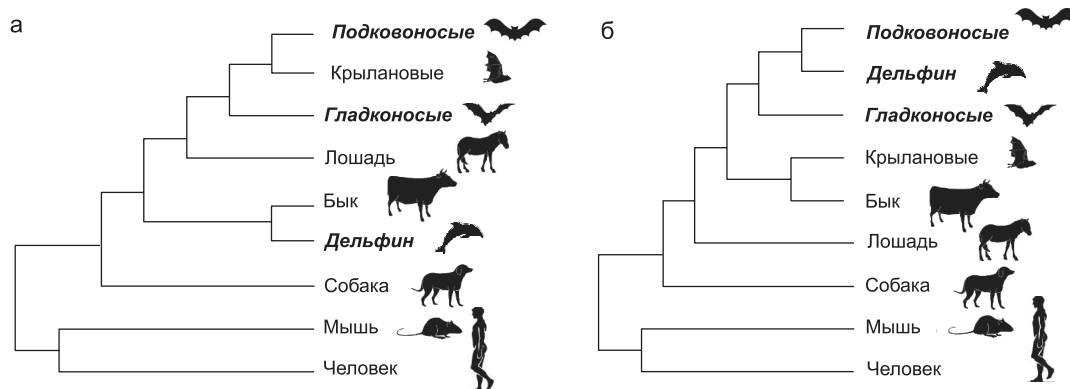


Рис. 1. Филогенетические деревья гена *Otof* млекопитающих, построенные на основе сравнения нуклеотидных последовательностей (а) и на основе сравнения несинонимичных замен и последовательностей аминокислот (б).

Курсивом обозначены виды, способные к эхолокации, прямым шрифтом – не способные (модифицировано по: (Shen *et al.*, 2012. P. e1002788)).

в нейтральном режиме. Число синонимичных различий между видами было пропорционально времени их дивергенции, определенному по палеонтологическим находкам и по другим последовательностям ДНК (рис. 1, а). Однако в каждом из трех слуховых белков обнаружили позиции, по которым неродственные, но способные к эхолокации виды (дельфины и летучие мыши) были практически идентичны и сильно отличались от родственных каждому из них, но не способных к эхолокации видов (рис. 1, б). Всего было 58 таких позиций.

Теперь, когда мы знаем факты, попытаемся объяснить их с использованием дарвиновской идеи и ее альтернатив.

Дарвиновское объяснение выглядит следующим образом. В генах, отвечающих за синтез белков, от которых зависит восприятие звукового сигнала, постоянно возникают мутации. Синонимичные мутации, которые не затрагивают функцию белка, фиксируются в разных видах в результате дрейфа генов с примерно одинаковой скоростью. Несинонимичные мутации, грубо нарушающие функцию белка, отсеиваются стабилизирующим отбором. Несинонимичные мутации, слегка меняющие функцию белка, диапазон его реакций на звуковые волны разной длины, подхватываются движущим отбором. Чем короче длина волны, тем больше ее разрешающая способность и тем меньше энергии затрачивается на генерацию звука. При этом оказывается, что наилучшее восприятие ультразвука обес-

печивают строго определенные аминокислоты в строго определенных позициях этих белков. Они и фиксируются параллельно и независимо в разных филогенетических линиях.

Ламарковское объяснение предполагает наследование результатов упражнения. Упражнение слуха в данном конкретном случае подразумевает улучшение способности центральных анализаторов к фильтрации информативных сигналов от белого шума. Предложите студентам объяснить, каким образом такая тренировка может привести к тому, что в половых клетках тренирующихся особей произойдут направленные замены одних нуклеотидов на другие в генах, которые экспрессируются в сенсорных клетках внутреннего уха.

Сальтационная гипотеза предполагает, что новые органы и функции возникают за счет единичных макромутаций, ведущих к согласованному изменению существующих функций. В реальности мы наблюдаем последовательное и одновременное замещение нуклеотидов в 58 позициях.

Наконец, в рамках идеи «разумного замысла» мы должны допустить, что автор этого замысла случайно тасовал нуклеотиды в синонимичных позициях и старательно подбирал соответствующие несинонимичные замены. В чем же был его замысел? В том, чтобы снабдить одних своих созданий (дельфинов и летучих мышей) эффективным средством истребления других созданий (рыб и насекомых)?

ВИДООБРАЗОВАНИЕ

В последнее время некоторые оппоненты дарвиновской эволюции смягчили свою позицию. Они перестали отрицать, что естественный отбор случайных мутаций обеспечивает локальные адаптации. Однако, по их мнению, все это – внутривидовые изменения: летучие мыши, хоть с эхолокацией, хоть без нее, остаются летучими мышами, а микроэволюция не ведет к образованию новых видов.

По поводу определения вида идут нескончаемые споры. Тем не менее большинство исследователей сходятся в признании продуктивности биологической концепции вида (Cooper, Orr, 2004). В рамках этой концепции образование нового вида определяется как возникновение репродуктивной изоляции. Взяв этот критерий за основу, мы можем обнаружить в научной литературе множество примеров незавершенного видообразования, т. е. когда видообразование происходит на наших глазах.

Один из таких примеров – видообразование у *Craseonycteris thonglongyai* – свиноносой летучей мыши (Puechmaille *et al.*, 2011). Ее еще называют мыш-шмель. Средний вес тела этого создания – 2 г. Этот вид населяет две географически изолированные территории. Одна популяция обитает в Мьянме, другая – на севере Таиланда. Они достоверно отличаются друг от друга по маркерам ядерного и митохондриального геномов. Время их дивергенции оценивается примерно в 400 тыс. лет. В настоящее время обмен генами между ними практически не происходит. Кроме того, эти две популяции различаются по частотным характеристикам звуков, которые они используют для эхолокации и коммуникации. Известно, что у летучих мышей звуковые характеристики являются основным критерием, по которому они отличаются своих от чужих. Дивергенция по этому признаку ведет к репродуктивной изоляции. Таким образом, популяции Мьянмы и Таиланда отвечают критериям видов: они репродуктивно изолированы и различаются по биологически важным признакам.

Анализ показал, как эти различия возникают из внутривидового разнообразия. Исследователи обнаружили в таиландской популяции, занимающей довольно протяженный

ареал, клинальные различия по частоте аллелей и по характеристикам сонограмм, т. е. по тем же признакам, что отличают ее от популяции, обитающей в Мьянме. Внутривидовые генетические и акустические различия были пропорциональны географическому расстоянию между локальными колониями летучих мышей. Более того, в образцах ДНК, собранных на краях ареала, где сонограммы проявляют наибольшие различия, исследователи выявили следы разнонаправленного движущего отбора в одном из генов эхолокации – *RBP-J*. Этот отбор мог быть обусловлен тем, что на разных краях ареала мышам-шмелям приходилось конкурировать за добычу с разными видами летучих мышей. Соответственно, успех приносили разные смещения режимов эхолокации.

Таким образом, мы видим, как дивергенция внутри вида, обусловленная пространственной изоляцией и приспособлением к локальным условиям, со временем приводит к формированию репродуктивной изоляции и видообразованию. Мы также видим, что для объяснения этого процесса нам не нужно привлекать ни вмешательство потусторонних сил, ни внутреннее стремление летучих мышей к видообразованию, ни возникновение специальных «видообразовательных» макромутаций.

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

Наиболее либеральные противники дарвиновской идеи эволюции соглашаются, что и видообразование может происходить по законам микроэволюции (мутации, отбор, дрейф генов). Однако они категорически утверждают, что для объяснения происхождения таксонов выше видового (родов, семейств, отрядов) эти законы неприменимы. Последователи идеи «разумного замысла» настаивают на неизменности высших таксонов. Сторонники сальтаций объясняют макроэволюцию макромутациями.

Рассмотрим дарвиновские и альтернативные объяснения макроэволюции на примере эволюции китообразных (рис. 2).

Палеонтологические находки 1990–2000-х годов позволили восстановить историю постепенного превращения мелких наземных парнокопытных в гигантов моря – китов (Thewissen *et al.*, 2009). Ископаемые остатки свидетель-

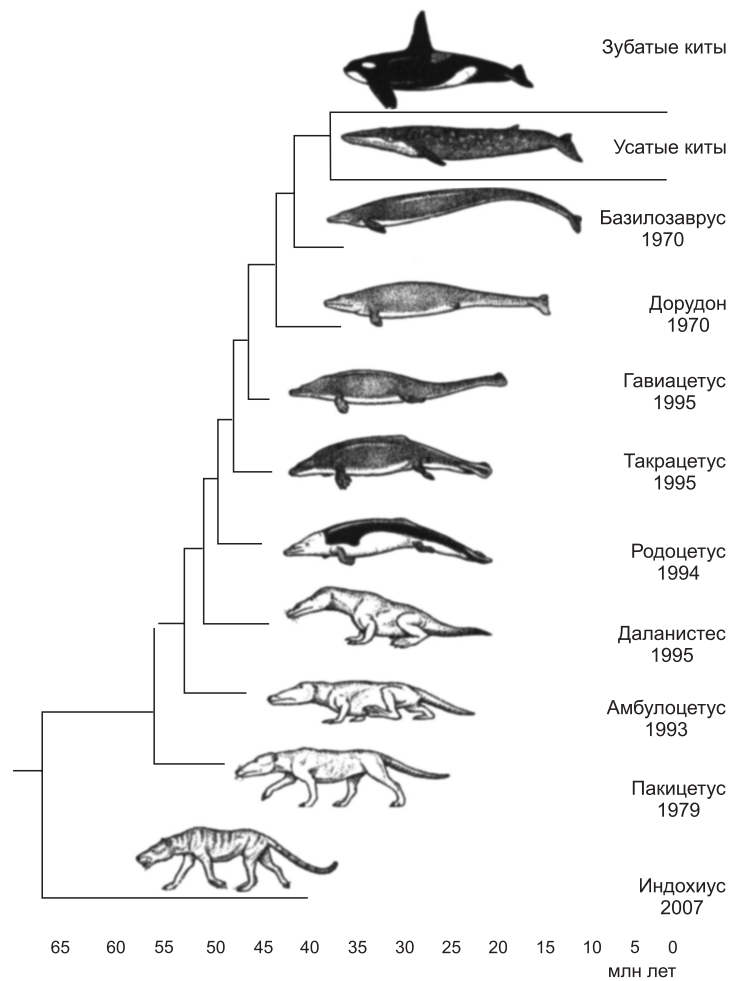


Рис. 2. Филогенетическое дерево китообразных по палеонтологическим данным.

Рядом с названием вида указано время его описания. Шкала в млн лет.

ствуют, что древний предок современных китообразных пакиетус, который жил около 50 млн лет назад, был обитателем прибрежной зоны. Он был ростом с собаку и весил около 20 кг. Его конечности были устроены по образцу копытных, а устройство внутреннего уха сближало его с современными китами.

Амбулоетус — ходячий кит (45 млн лет назад) был ростом с морского льва, весил около 200 кг, имел довольно длинные конечности, хорошо приспособленные как для плавания, так и для хождения по дну, и длинный хвост, тоже полезный для плавания, хотя пока еще очень мало похожий на мощный хвостовой плавник кита. Родоетус (43 млн лет назад) сделал следующий и уже необратимый шаг в море. Его конечности сильно уменьшились, а тазовый пояс практически отделился от позво-

ночника. И наконец, 40 млн лет назад появился базилозаврус. Его передние конечности уже полностью преобразовались в мощные плавники, но он еще сохранял тазовый пояс, а на его рудиментарных задних конечностях все еще были пальцы. Длина его тела достигала 15 м. Его массу тела оценивают от 7 до 70 т.

Можно ли объяснить эти преобразования с использованием того механизма микроэволюции, который нам известен — отбора случайно возникающих наследственных вариантов, или нам требуются иные законы?

Рассмотрим изменение размеров в линии китообразных от 20 кг до 7 т за 10 млн лет.

Могло оно произойти скачком за счет одной макромутации? Все, что нам известно сегодня о механизмах действия генов в развитии, противоречит этому допущению. За 100 лет

исследований спонтанных и индуцированных мутаций и 30 лет практики геной инженерии ничего подобного получить не удалось.

Упражнения, конечно, очень полезны для увеличения мышечной массы, но не в таких же пределах.

Способен ли отбор слабых наследственных отклонений увеличить массу тела с 20 кг до 7 т за 10 млн лет?

Воспользуемся классическим аппаратом генетики количественных признаков (Фолкнер, 1985). Если мы допустим, что смена поколений занимает 10 лет, коэффициент наследуемости по массе тела равен 0,5, а селекционный дифференциал равен средней массе тела в каждом поколении плюс 1 %, то при таких пессимистических допущениях мы получим ожидаемое значение не за 10 млн, а за 11740 лет (1174 поколения).

Попробуйте решить обратную задачу и рассчитать, какими должны быть значения селекционного дифференциала и коэффициента наследуемости, чтобы за 10 млн лет превратить пакицетуса в базилозавруса. Вы удивитесь, какими ничтожными окажутся эти значения.

Скорость эволюции количественных признаков измеряют в дарвинах (Haldane, 1949). Один дарвин равен натуральному логарифму измене-

ния признака за миллион лет. В этих единицах скорость изменения веса от пакицетуса до базилозавруса составила 8,55 дарвина. Много это или мало? Геометрическая средняя скорость изменений, достигнутых за счет искусственного отбора, составляет 60000 дарвинов (от 12000 до 200000), скорость изменений, происходящих при колонизации новых территорий, – 370 дарвинов (от 0 до 80000 (Gingerich, 1983)). Из этих данных следует, что в случае китов отбор действовал не в полную силу.

Теперь зададимся вопросом, можем ли мы доверять реконструкциям палеонтологов о происхождении китов от древних парнокопытных. Иными словами: есть ли какие-нибудь независимые свидетельства в пользу близкого родства китов и парнокопытных. Такие свидетельства есть. Они базируются на сравнении последовательностей ДНК.

За последние 25 лет опубликована большая серия работ, в которых разные последовательности ДНК китов сравнивались с гомологичными им последовательностями копытных (Price *et al.*, 2005; Kullberg *et al.*, 2006; Murphy *et al.*, 2007). Эти сравнения дали поразительный результат: оба подотряда китообразных отличаются от бегемотов – представителей

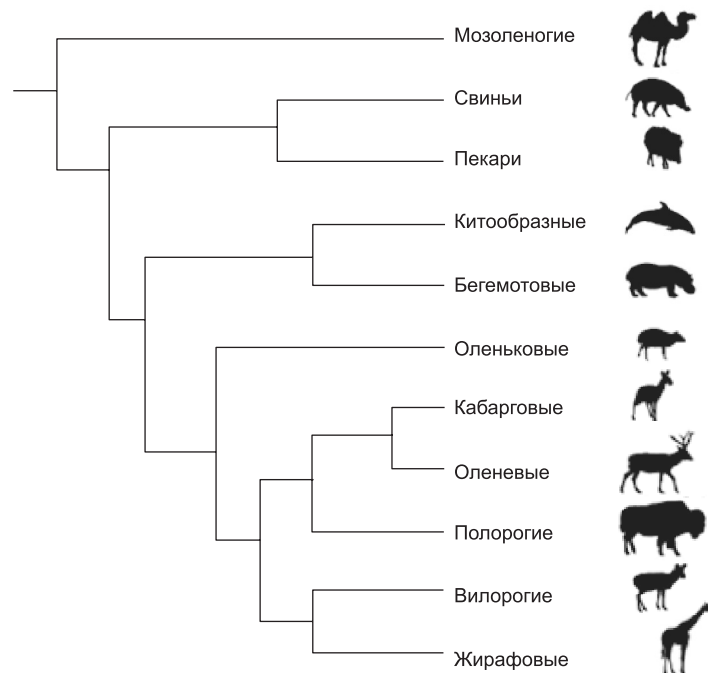


Рис. 3. Филогенетическое древо китопарнокопытных, построенное на основе сравнения последовательностей ДНК (модифицировано по: (Price *et al.*, 2005. Р. 445–473)).

одного-единственного семейства парнокопытных – меньше, чем остальные семейства парнокопытных отличаются друг от друга. Иными словами, молекулярно-генетические данные свидетельствуют, что киты вовсе не произошли от парнокопытных: они остались в пределах отряда парнокопытных! Теперь этот отряд называется – китопарнокопытные.

Свидетельства родства китов с парнокопытными мы находим в их анатомии и эмбриологии. У китов, как и у всех остальных млекопитающих, начинают развиваться зачатки задних конечностей. Остановка их развития и дегенерация происходят у дельфинов на пятой неделе эмбрионального развития. Было показано, что остановка в развитии обусловлена отсутствием в зачатке задней конечности белка **Sonic hedgehog (Shh)**, одного из важнейших морфогенов. В свою очередь, **Shh** не экспрессируется в данной зоне потому, что там отсутствует его регулятор **Hand2** (Thewissen *et al.*, 2006).

Эти нарушения не связаны с утратой самих генов. Никаких макромутаций здесь не происходило. Данные палеонтологии показывают: редукция тазового пояса происходила постепенно. При переходе к водному образу жизни естественный отбор перестал строго контролировать развитие полноценных задних конечностей. Это привело к накоплению мутаций в регуляторных районах генов, вовлеченных в контроль развития задних конечностей.

Поразительно сходно по механизму, хотя и в совершенно другом направлении, шла эволюция передних конечностей у летучих мышей. Естественный отбор на увеличение длины пальцев передней конечности привел к тому, что у эмбрионов расширилась (по сравнению с лабораторными мышами) зона активности **Shh** в почке конечности, а затем возникла вторая волна индукции этого морфогена, но уже в районе развивающихся фаланг (Hockman *et al.*, 2008).

Таким образом, вся совокупность фактов, накопленных разными науками: палеонтологией, молекулярной генетикой и генетикой развития – убедительно свидетельствует о том, что макроэволюция китообразных получает исчерпывающее объяснение в рамках дарвиновской идеи эволюции. Напротив, все альтернативные объяснения сталкиваются с непреодолимыми трудностями.

Данные палеонтологии показывают, что процесс шел постепенно, а не путем скачков. Хромосомные перестройки, которые сторонники сальтационизма называют системными мутациями, крайне редко фиксировались в филогенетической линии китообразных: гораздо реже, чем во всех остальных линиях данного отряда. Если в эволюционной линии свиней и пекарей скорость фиксации была 1,76 перестроек за 1 млн лет, то в линии китов она была в 25 раз меньше – 0,07 перестроек за 1 млн лет (Kulemzina *et al.*, 2009).

Казалось бы, сторонникам ламаркизма история с китами должна нравиться. Действительно, копытные, перейдя к водному образу жизни, перестали упражнять задние конечности и они у них, как и следовало ожидать, атрофировались.

Однако, как только мы начинаем разбирать детали этого процесса в рамках идеи наследования приобретенных признаков, несостоятельность ламаркизма становится очевидной. Не существует механизмов трансформации неупражнения конечностей у взрослых животных в наследуемые изменения экспрессии генов, вовлеченных в дифференцировку зачатка конечности у их эмбрионов.

Попытайтесь рассмотреть данные по палеонтологии, эмбриологии, сравнительной анатомии и молекулярной генетике китообразных с точки зрения идеи разумного замысла. Что разумного в том, чтобы создавать обитателей моря на основе копытного прототипа? Зачем было создавать сначала прибрежные, затем полуводные и, наконец, водные варианты, что мешало создать китов сразу в том виде, как они есть сейчас? Что разумного в плане развития, который предусматривает сначала формирование, а затем дегенерацию задних конечностей у всех китов, сначала закладку, а потом резорбцию зубов у усатых китов? Если это называется разумным планом, то что тогда называть безумным планом?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На этих нескольких примерах я попытался показать вам объяснительную силу дарвиновской идеи эволюции и слабость альтернативных объяснений. Этот подход мне кажется весьма продуктивным в современной ситуации. Преподавателю эволюции приходится работать

против неверных суждений об эволюции, уже сложившихся у студентов и распространяемых средствами массовой информации. Мы не можем делать вид, что этих заблуждений не существует. Мы должны показать, что именно дарвиновская идея эволюции наилучшим образом объясняет потрясающее разнообразие изумительно приспособленных живых организмов. Она подтверждается все новыми и новыми палеонтологическими находками, результатами секвенирования геномов, исследованиями в области биологии развития и нейробиологии.

Мы должны показывать нашим студентам блеск и нищету альтернативных гипотез. Блеск их обычно проявляется в элоквентной критике дарвиновской идеи эволюции, в провозглашении глобальных принципов, в апелляциях к Платону, Аристотелю и Блаженному Августину, в терминологии с греческими корнями. Как только мы отвлекаемся от высоких материй и просим объяснить реальные факты, нищета альтернатив становится очевидной.

ЛИТЕРАТУРА

- Coyne J.A., Orr H.A. Speciation: Sinauer Associates Sunderland, MA, 2004.
- Gingerich P.D. Rates of evolution: effects of time and temporal scaling // *Science*. 1983. V. 222. P. 159–161.
- Haldane J.B.S. Suggestions as to quantitative measurement of rates of evolution // *Evolution*. 1949. P. 51–56.
- Hockman D., Cretokos C.J., Mason M.K. *et al.* A second wave of Sonic hedgehog expression during the development of the bat limb // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2008. V. 105. P. 16982–16987.
- Kulemzina A.I., Trifonov V.A., Perelman P.L. *et al.* Cross-species chromosome painting in Cetartiodactyla: reconstructing the karyotype evolution in key phylogenetic lineages // *Chromosome Res.* 2009. V. 17. P. 419–436.
- Kullberg M., Nilsson M.A., Arnason U. *et al.* Housekeeping genes for phylogenetic analysis of eutherian relationships // *Mol. Biol. Evol.* 2006. V. 23. P. 1493–1503.
- Murphy W.J., Pringle T.H., Crider T.A. *et al.* Using genomic data to unravel the root of the placental mammal phylogeny // *Genome Res.* 2007. V. 17. P. 413–421.
- Price S.A., Bininda-Emonds O.R., Gittleman J.L. A complete phylogeny of the whales, dolphins and even-toed hoofed mammals (Cetartiodactyla) // *Biol. Rev.* 2005. V. 80. P. 445–473.
- Puechmaille S.J., Gouilh M.A., Piyapan P. *et al.* The evolution of sensory divergence in the context of limited gene flow in the bumblebee bat // *Nat. Commun.* 2011. V. 2. P. 573.
- Shen Y.-Y., Liang L., Li G.-S. *et al.* Parallel evolution of auditory genes for echolocation in bats and toothed whales // *PLoS Genet.* 2012. V. 8. P. e1002788.
- Thewissen J., Cooper L.N., George J.C., Bajpai S. From land to water: the origin of whales, dolphins, and porpoises // *Evol. Edu. Outreach.* 2009. V. 2. P. 272–288.
- Thewissen J.G.M., Cohn M.J., Stevens L.S. *et al.* Developmental basis for hind-limb loss in dolphins and origin of the cetacean bodyplan // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2006. V. 103. P. 8414–8418.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Бородин П.М. «Происхождение видов...». 150 лет спустя // *Информ. вестник ВОГиС*. 2009. V. 13. P.
- Докинз Р. Самое грандиозное шоу на земле: доказательства эволюции. М.: Астрель: Corpus, 2012 г.
- Марков А.В. Антидарвинизм как симптом интеллектуальной деградации (размышления, навеянные дарвиновским юбилеем) // *В защиту науки*. 2009. Т. 6. P. 24–30.
- Марков А.В. Рождение сложности. М.: Астрель: Corpus, 2010.
- Фолкнер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. Агропромиздат, 1985.
- Циммер К. Эволюция. Триумф идеи. М.: Альпина нон-фикшн, 2011 568 с.

ИСТОЧНИКИ В ИНТЕРНЕТЕ

- Антропогенез.РУ: Эволюция человека.
<http://antropogenez.ru/>
- Библиотека публикаций (в том числе учебников) по эволюционной биологии
<http://evolbiol.ru/>
- Конспект лекций А.В. Маркова
<http://evolbiol.ru/nes01.htm>
- Сочинения студентов НГУ по книге Ч. Дарвина «Происхождению видов».
<https://sites.google.com/site/darwinupdated/>
- Элементы науки. Постоянно обновляющиеся обзоры новостей эволюционной биологии
<http://elementy.ru/>
- Оценка времени дивергенции между любыми двумя современными видами живых организмов
<http://www.timetree.org/>