Вестник Томского государственного университета. 2015. № 397. С. 60–64. DOI: 10.17223/15617793/397/11

УДК 141: 57.011

А.В. Суховерхов

НЕГЕНЕТИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ НАСЛЕДОВАНИЯ И НОВЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ

Представлены современные междисциплинарные исследования в области негенетических систем наследования. Показано их значение для пересмотра «современного эволюционного синтеза» и развития в эволюционной теории новых системных подходов. Рассмотрены эпигенетические, поведенческие, социокультурные и экологические системы наследования, изучена их роль в эволюции биологических и социальных систем, происхождении культуры и языка.

Ключевые слова: теория эволюции; новый эволюционный синтез; негенетические системы наследования; знаковые системы; кумулятивная культурная эволюция.

1. ***Насколько современен «современный эволюционный синтез»?*** На сегодняшнем этапе научного развития «классическая» модель эволюции представлена так называемой синтетической теорией эволюции, или современным эволюционным синтезом. Она признана многими учеными и позволяет эффективно объяснять общие основания эволюционных процессов. Тем не менее наука не стоит на месте и все новые открытия в естественнонаучных и гуманитарных областях позволяют пересмотреть и дополнить существующую теорию эволюции [1].

В свете новых исследований ученые критикуют такие ключевые идеи «современного эволюционного синтеза», как: 1) «генноцентризм», или крайний «генетический детерминизм», 2) сведение наследственности только к генетическому наследованию и 3) рассмотрение случайных мутаций ген и естественного отбора в качестве основных «движущих сил» эволюции [2–4]. Накопление новых данных в изучении эволюции содействовало, в частности, появлению работ в области «систем наследования» (inheritance systems) и «негенетических систем наследования» (non-genetic inheritance systems), которые имеют значение для анализа происхождения и развития не только биологических, но и социальных систем. Также происходит интенсивное развитие системных подходов (системной биологии, теории геннокультурной коэволюции, расширенного эволюционного синтеза, теории развивающихся систем и др.), показывающих не только эволюцию «снизу вверх» – от генов к индивидам и системам, но и эволюцию «сверху вниз» – от систем к индивидам и генам [1, 6, 8]. Все это позволяет ученым говорить о необходимости разработки «нового», или «третьего эволюционного синтеза» [5–8].

Изучение негенетического и / или «внебиологического» наследования занимает особое место в развитии междисциплинарных исследований, объединяющих естественные и гуманитарные науки. Оно позволяет пересмотреть движущие силы эволюции в природе и обществе, показать надындивидуальный и кумулятивный характер социальной эволюции и выявить общие основания функционирования, трансляции и воспроизведения биологических и социальных систем. Наиболее известные работы в этой и смежных областях представлены такими учеными, как Н.П. Наумов, М.К. Петров, А.Б. Казанский, А.Л. Маркель, М. Фельдман, Л. Кавалли-Сфорц, Ч. Ламсден, Э. Уилсон, Е. Яблонка, М. Лам, Р. Бойд, П. Ричарсон, Р. МакЭлрит, Е. Даншен, А. Месоуди [1, 9].

Цель данной работы состоит в рассмотрении и систематизации негенетических систем наследования, изучении их роли в эволюции биологических и социальных систем. В связи с этим в работе пересматриваются некоторые теоретические и методологические принципы «классической» теории эволюции, представленной «современным эволюционным синтезом», и анализируются новые концепции эволюционного процесса, основанные на системных подходах и новых научных открытиях.

2. ***Классификация негенетических систем наследования.*** Наиболее известным автором, который объединяет результаты различных исследований в рассматриваемом вопросе, является Е. Яблонка. Она совместно с такими учеными, как М. Лам, Э. Авиталь и Э. Сатмари предложила учитывать в эволюции четыре системы наследования: *генетическую, эпигенетическую, поведенческую и символическую* [10–11]. По их мнению, приняв данную четырехмерную перспективу, «можно построить более глубокую и сложную теорию эволюции, в которой ген не является единственным фокусом естественного отбора» [10. С. 2]. К этой классификации может быть также добавлено *«экологическое наследование»*, или *«наследование экологических ниш»*, сформулированное Дж. Одлинг-Сми, К. Лаландом и М. Фельдманом, и близкая к нему по содержанию концепция «расширенного фенотипа» (extended phenotype), представленная в работах Р. Докинза [12–14]. Помимо этого, в последние годы проводится всестороннее изучение механизмов наследования признаков, осуществляющееся посредством *«родительского эффекта»* (parental effects), или *«родительского влияния»*, в котором объединены самые различные виды наследования [15–16].

В контексте изучения негенетических систем передачи признаков («инклюзивного наследования») Е. Даншен и его коллеги призывают пересмотреть «геноцентрическое» понимание *фенотипической пластичности* и рассмотреть ее как сложное явление со множеством системных градаций [8, 17]. Ученые предлагают включить в это понятие не только *физиологические* изменения, вызванные физическими взаимодействиями генотипа с *природной средой* и случайными ошибками в ходе индивидуального развития, но и множество других поведенческих и социокультурных характеристик (часто надындивидуаль-

ных), которые передаются через поколения посредством негенетического наследования и позволяют адаптироваться не только к природной, но и к *наследуемой* социальной среде [17. С. 2312–2313].

В новой концепции фенотипической пластичности возрождается идея Ж. Ламарка о наследуемости фенотипических признаков, которую Е. Яблонка и другие исследователи выражают в понятии «мягкое наследование» [18]. В отличие от механизмов «жесткого», генетического наследования, мягкое наследование, по мнению Е. Даншена и А. Поршвиля, является более пластичным и представляет собой «механизм быстрого реагирования» на изменения среды. К таким негенетическим системам наследования авторы относят «эпигенетические маркеры» (epigenetic marks), РНК-опосредованное наследование, культурное и экологическое наследование [17. С. 2314].

Рассмотрим подробнее упомянутые системы наследования и их значение для эволюции в целом и для происхождения культуры и языка в частности.

3. ***Негенетические системы наследования и их роль в эволюции.*** Е. Яблонка и М. Лам отмечают, что *эпигенетическое наследование* может пониматься в широком и узком значении. В широком смысле к нему относят разные негенетические системы наследования, начиная с клеточной наследственности (cell heredity) и заканчивая наследованием посредством социального обучения и символической коммуникации [19. С. 243]. Но чаще понятие «эпигенетическое наследование» используется в узком смысле для обозначения переноса изменчивости от материнских клеток к дочерним, при котором «вызванные средой и регулируемые индивидуальным развитием изменения или изменения, которые являются результатом помех в развитии (developmental noise), передаются последующим поколениям клеток или организмов» [19. С. 243]. Эпигенетическое наследование осуществляется, например, посредством метилирования ДНК и модификации гистонов и, согласно Е. Яблонки и М. Лам, изучено у всех организмов (бактерий, простейших, грибов, растений и животных) [19. С. 244–246]. По мнению ученых, влияние эпигенетического наследования на эволюцию (например, на сальтационные эволюционные изменения) происходит благодаря модификации направления отбора генетических изменений, что определяется изменениями частот мутаций, транспозиций и рекомбинаций [18. С. 393–394; 19. С. 246–247].

Эпигенетическое наследование и широко понимаемая фенотипическая пластичность являются важным основанием для поддержания и развития кумулятивного характера *поведенческого и культурного* (знаково-символического) наследования. Их изучение показывает, что индивидуальное развитие формируется (направляется) не только природной средой, но и «социально-опосредованным обучением» (socially mediated learning), которое основано как на простом подражании, так и на целенаправленных, системно-организованных процессах обучения [10, 20–23].

В рамках исследований поведенческих и культурных систем наследования показано, что с их появлением произошел переход от индивидуального к системному характеру эволюционного развития и наследование происходит уже не только индивидуальных, но и системных «признаков». «С точки зрения эволюции культура может быть определена как часть фенотипической вариативности (phenotypic variance), которая наследуется посредством социального обучения. При таком ее определении культурные вариации (cultural variation) становятся частью инклюзивной наследственности (inclusive heritability) и, благодаря этому, открытыми к эволюции через естественный отбор по способу, сходному с генетическими вариациями» [22. С. 303].

Необходимо отметить, что изучение «поведенческого наследования» во многих работах проводится в рамках исследований «культурных традиций» в природе (например, передачи навыков использования орудий труда дельфинами или наследование песенных «диалектов» у птиц), и поэтому во многих смыслах рассматривается именно как культурное наследование [1. С. 5; 21–22]. Специфика именно *поведенческого наследования* заключается в том, что в нем новые признаки (системные характеристики) «накапливаются» в действиях сородичей и транслируются последующим поколениям благодаря «запечатлению» (импринтингу), подражанию и обучению. Это отличает его от *культурного наследования*, в котором репрезентация и трансляция наследственной информации осуществляются в условных, культурно обусловленных, знаково-символических системах, и от *экологического наследования*, в котором наследование опосредовано абиотическими, биотическими и социальными изменениями физической среды.

«Культурные традиции» были обнаружены у насекомых, рыб, птиц и млекопитающих, а наличие признаков *кумулятивных* социальных традиций – у обезьян и воронов [21]. По мнению исследователей, данное наследование создает условия для более быстрой адаптации к среде, чем генетическое наследование, и формирует условия для новой, менее случайной и более целесообразной формы эволюции – социокультурной [23–24]. Необходимо также отметить, что транслируемые формы поведения часто имеют надындивидуальный и «волновой» характер и не могут быть сведены или объяснены только генетической предрасположенностью к тем или иным формам поведения. Данный тип наследования может изучаться не только на примере биологических, но и социальных систем, в которых также присутствуют «волновые» процессы [25].

«Культурному наследованию» («социальной памяти», «социокоду», «мемам», «культургену») и его сопоставлению с генетическим наследованием посвящено большое количество работ. Наиболее известными исследованиями в этой области являются «теория двойного наследования» (dual inheritance theory), или «теория геннокультурной коэволюции» (gene-culture coevolution), представленная такими учеными, как Л.Л. Кавалли-Сфорц, М.У. Фельдман, Р. Бойд, П. Ричардсон, Р. МакЭлрит, и работы М.К. Петрова, М.А. Розова, В.С. Степина, посвященные «внебиологическому» кодированию информации и «социальной памяти» [23, 26–28].

Исследователями показано, что в обществе, благодаря кумулятивному характеру социокультурного развития, массив необходимых форм деятельности и знаний значительно превышает возможности отдельных индивидов и не может кодироваться и транслироваться только посредством механизмов генетического наследования. Для их трансляции в ходе эволюции возникают знаковые, внебиологические средства кодирования («социокод»), которые имеют надличностный характер и существуют относительно независимо от отдельного индивида или даже поколения людей, обеспечивая воспроизведение и регуляцию социальных систем [20. С. 30–43; 27. С. 46–50; 28]. Более того, учеными показано, что кумулятивный характер развития социальных систем оказывает обратное влияние и на кумулятивную эволюцию биологических систем, в частности культурных растений [23. С. 453].

Важно отметить, что язык и другие знаковые системы, которые обусловливают направление и поступательность индивидуального и общественного развития (формируя, например, понятийное и логическое (научное) мышление, творческие способности, «социальную память»), сами являются частью общих механизмов культурного наследования и предполагают социально опосредованное обучение для их наследования, т.е. они являются и объектами, и средствами репрезентации и трансляции наследственной информации [29, 30].

Ряд исследователей считают, что более фундаментальные предпосылки для появления языка, культуры и кумулятивной социальной эволюции заложены в *экологическом наследовании*. К нему ученые относят вызванные жизнедеятельностью организмов глобальные и локальные трансформации среды: изменение химического состава и температуры атмосферы, морей и океанов; образование и изменение состава почвы; территориальные метки, тропы, норы, курганы, плотины и др. Благодаря их регулятивным, сигнальным и информационным функциям эти изменения, накапливаясь в среде, обусловливают направление и содержание индивидуального и надындивидуального развития. Изучение этого типа наследования представлены: 1) работами Дж. Одлинг-Сми, К. Лаланда, М. Фельдмана, посвященными «наследованию экологических ниш»; 2) концепцией «биологического сигнального поля» Н.П. Наумова и / или «информационно знакового поля» Д.П. Мозгового, Г.С. Розенберга и 3) трудами Т.А. Себеока, К. Кулля, Т. Марана в области экосемиотики и биосемиотики [31–34].

Исследование негенетических систем наследования показывает, что современная эволюционная теория не может быть основана лишь на одностороннем «генетическом детерминизме» и «мутационном индетерминизме». Для понимания эволюционного развития и объяснения происхождения таких системных явлений, как язык, культура, наука, недостаточно опираться только на изучение *индивидуальных* механизмов генетического кодирования и случайные мутации генов, позволяющие создавать, сохранять и аккумулировать полезные признаки. Аккумулирующая и транслирующая функция присуща также *надындивидуальным* природным, биологическим и социальным системам, которые, благодаря «мягкому наследованию», делают эволюцию не такой случайной. Поэтому исторические процессы развития исследователи все чаще рассматривают не столько как эволюцию отдельных организмов или видов, сколько как эволюцию систем, в которых «эволюция снизу» дополняется «эволюцией сверху», а равномерные, градуалистические процессы развития сменяются стремительными и скачкообразными [6, 35]. Этот подход создает теоретическую и методологическую основу, в частности, для объяснения происхождения и развития языка, дополняя более популярные в последние годы биологические и когнитивные подходы, в которых язык понимается исключительно как *индивидуальная способность*, а не как распределенная (distributed), надындивидуальная, социокультурная знаковая система, определяющая развитие этой способности и ее конкретное экологическое и социальное содержание [29, 36].

Как отмечают многие исследователи, сохранение, накопление и трансляция последующим поколениям знаний, системной и структурной организации, которая была достигнута предыдущим поколением, являются условием *поступательного развития* биологических и социальных систем. У человека совершенствование *системного* развития стало возможным также благодаря появлению более высокой степени *индивидуальной* (фенотипической) *пластичности развития*, которая значительно превосходит аналогичные в природе. Все это позволяет поддерживать кумулятивные процессы в культуре, интенсивный и экстенсивный характер общественного прогресса.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Суховерхов А.В.* Эволюционная теория: поиск новых парадигм // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ). Краснодар : КубГАУ, 2014. № 07 (101). С. 1–21.
2. *Noble D., Jablonka E., Joyner M.J., Müller G.B., Omholt S.W.* Evolution evolves: physiology returns to centre stage // The Journal of Physiology. 2014. Vol. 592(11). P. 2237–2244.
3. *Mesoudi A., Blanchet S., Charmantier A., Danchin E., Fogarty L., Jablonka E., Laland K.N., Morgan T.J.H., Müller G.B., Odling-Smee F.J., Pujol B.* Is non-genetic inheritance just a proximate mechanism? A corroboration of the Extended Evolutionary Synthesis // Biological Theory. 2013. Vol. 7 (3). P. 189–195.
4. *Noble D.* A theory of biological relativity: no privileged level of causation // Interface Focus. 2012. Vol. 2. P. 55–64.
5. *Любарский Г.Ю.* Третий эволюционный синтез // Химия и жизнь. 2014. № 5. С. 40–44.
6. *Назаров В.И.* Эволюция не по Дарвину: системный взгляд на эволюцию // Экология и жизнь. 2008. № 9. С. 10–17.
7. *Гродницкий Д.Л.* Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62, № 2. С. 99–109.
8. *Danchin E., Charmantier A., Champagne F.A., Mesoudi A., Pujol B., Blanchet S.* Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution // Nature Reviews Genetics. 2011. Vol. 12 (7). P. 475–486.

9. *Суховерхов А.В.* Общая теория биологической и социальной памяти: семиотический и процессуальный подходы // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ) . Краснодар : КубГАУ, 2011. № 10 (74). С. 1–17.
10. *Jablonka E., Lamb M.J.* Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life. MIT Press. 2005.
11. *Jablonka E., Lamb M.J., Avital E.* Lamarckian mechanisms in Darwinian evolution // Trends in Ecology and Evolution. 1998. Vol. 13. P. 206–210.
12. *Laland K.N., Odling-Smee F.J., Feldman M.W.* Niche construction, biological evolution, and cultural change // Behavioral and Brain Sciences. 2000. Vol. 23. P. 131–175.
13. *Odling-Smee F. J.* Niche inheritance: a possible basis for classifying multiple inheritance systems in evolution // Biological Theory. 2007. Vol. 2 (3). P. 276–289.
14. *Докинз Р.* Расширенный фенотип: длинная рука гена. М., 2010.
15. *Маркель А.Л.* Физиологическая генетика // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014. Т. 18, № 1. С. 112–124.
16. *Badyaev A.V., Uller T.* Parental effects in ecology and evolution: mechanisms, processes and implications // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2009. Vol. 364. P. 1169–1177.
17. *Danchin E., Pocheville A.* Inheritance is where physiology meets evolution // The Journal of Physiology. 2014. Vol. 592 (11). P. 2307–2317.
18. *Jablonka E., Lamb M.J.* Soft inheritance: challenging the modern synthesis // Genetics and Molecular Biology. 2008. Vol. 31 (2). P. 389–395.
19. *Jablonka E., Lamb M.J.* The epigenome in evolution: beyond the modern synthesis // Информационный вестник. ВОГиС. 2008. Т. 12, № 1 (2). С. 242–254.
20. *Петров М.К.* Язык, знак, культура. М., 1991.
21. *Dean L.G., Vale G.L., Laland K.N., Flynn E., Kendal R.L.* Human cumulative culture: a comparative perspective // Biological Reviews. 2014. Vol. 89 (2). P. 284–301.
22. *Danchin E., Blanchet S., Méry F., Wagner R.H.* Do invertebrates have culture? // Communicative and Integrative Biology. 2010. Vol. 3. P. 303–305.
23. *McElreath R.* The coevolution of genes, innovation and culture in human evolution // Mind the gap: tracing the origins of human universals / eds. P.M. Kappeler, J.B. Silk (), Berlin, Heidelberg : Springer-Verlag, 2010. P. 451–474.
24. *Марков А.В.* Гены управляют поведением, а поведение – генами // Элементы большой науки / Новости науки. 2008. URL: http://elementy.ru/news/430913 (дата обращения: 05.03.2015).
25. *Розов М.А.* Социум как волна (Основы концепции социальных эстафет) // Феномен социальных эстафет : сб. статей. Смоленск, 2004. С. 5–35.
26. *Boyd R. Richerson P.* The origin and evolution of cultures. Oxford : Oxford University Press, 2005.
27. *Степин В. С.* Цивилизация и культура. СПб. : СПбГУП, 2011.
28. *Степин В.С., Горохов В.Г., Розов М.А.* Философия науки и техники. М., 1999. URL: http://society.polbu.ru/stepin_sciencephilo/ch15_i.html (дата обращения: 05.03.2015).
29. *Суховерхов А.В.* Лингвистический детерминизм, кумулятивная эволюция и рост научного знания // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ). Краснодар : КубГАУ. 2015. № 01 (105). С. 1–23.
30. *Sukhoverkhov A.V., Fowler C.A.* Why language evolution needs memory: systems and ecological approaches // Biosemiotics. 2014. DOI 10.1007/s12304-014-9202-3.
31. *Наумов Н.П.* Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вестник АН СССР. 1975. № 2. С. 55–62.
32. *Мозговой И.П., Розенберг Г.С.* Сигнальное биологическое поле млекопитающих: теория и практика полевых исследований. Самара, 1992.
33. *Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П.* Теория сигнального поля в экологической семиотике. URL: http://ryk-kypc1.narod.ru/biosem-article2.html (дата обращения: 05.03.2015).
34. *Maran T., Kull K.* Ecosemiotics: main principles and current developments // Geografiska Annaler Series B-Human Geography. 2014. Vol. 96 (1). P. 41–50.
35. *Поздняков А.А.* Критика эпигенетической теории эволюции // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70, № 5. С. 383–393.
36. *Данилова М.И., Спасова Н.Э., Суховерхов А.В.* Происхождение, эволюция и специфика естественного языка и коммуникации в природе // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ). Краснодар : КубГАУ, 2015. № 01 (105). С. 1–20.

Статья представлена научной редакцией «Философия, социология, политология» 26 июня 2015 г.

NON-GENETIC INHERITANCE SYSTEMS AND NEW EVOLUTIONARY SYNTHESIS

Tomsk State University Journal, 2015, 397, 60–64. DOI: 10.17223/15617793/397/11
Sukhoverkhov Anton V. Kuban State Agrarian University (Krasnodar, Russian Federation). E-mail: ksau2009@gmail.com
Keywords: theory of evolution; new evolutionary synthesis; non-genetic inheritance systems; sign systems; cumulative cultural evolution.

The article presents the current interdisciplinary research in the field of non-genetic inheritance systems "extended inheritance", "soft inheritance", "inclusive heritability"). It shows their significance for the revision of "modern evolutionary synthesis" ("synthetic theory of evolution") and for the development of new systems approaches explaining evolutionary processes in general and the origins of culture and language in particular. The work considers the epigenetic, ecological, behavioral and cultural inheritance systems and their roles in the evolution of biological and social systems. On that point, a new paradigm of phenotypic plasticity and the limitations of the model of evolution based only on the idea of genetic inheritance (gene mutation, natural selection) are examined. It is shown that due to non-genetic inheritance systems, evolution gains distributed, supraindividual and system properties that enable the origin of culture, language, science and other cumulative social achievements. In systems with such "soft inheritance", the accumulation, transmission and reproduction of successful results (characteristics, structural organization, cultural "traits", traditions) occur via transgenerational biological, ecological and social system processes. It makes possible *active* and *cumulative* adaptation of systems to the ever-changing environment, for instance, by new forms of behavior or creation of "ecological niches" that help to adjust faster than by "hard" genetic inheritance. At the same time, products of these activities generate feedback effects on systems, determining the direction of their evolution and new types of "selective pressure". Thus, natural and social systems turn into "medium" of inheritance and "start-up" for the development and evolution of *individuals* (organisms). The work emphasizes that such a non-genetic inheritance system as ecological inheritance is crucial for the origin of culture; in its turn, cultural inheritance is essential

for emergence and evolution of language (languages) whose nature cannot be reduced only to genes (genetic evolution) or to innate cognitive abilities of particular individuals.

REFERENCES

1. Sukhoverkhov, A.V. (2014) Evolutionary theory: the search for new paradigms. *Nauchnyy zhurnal KubGAU – Scientific Journal of KubSAU*. 07 (101). pp. 1–21. (In Russian).
2. Noble, D. et al. (2014) Evolution evolves: physiology returns to centre stage. *The Journal of Physiology*. 592(11). pp. 2237–2244. DOI: 10.1113/jphysiol.
3. Mesoudi, A. et al. (2013) Is non-genetic inheritance just a proximate mechanism? A corroboration of the Extended Evolutionary Synthesis. *Biological Theory*. 7 (3). pp. 189–195.
4. Noble, D. (2012) A theory of biological relativity: no privileged level of causation. *Interface Focus*. 2. pp. 55–64. DOI: 10.1098/rsfs.2011.0067
5. Lyubarskiy, G.Yu. (2014) Tretiy evolyutsionnyy sintez [The third evolutionary synthesis]. *Khimiya i zhizn'*. 5. pp. 40–44.
6. Nazarov, V.I. (2008) Evolyutsiya ne po Darvinu: sistemnyy vzglyad na evolyutsiyu [The Evolution not in the Darwinian way: a systematic look at the evolution]. *Ekologiya i zhizn'*. 9. pp. 10–17.
7. Grodnitskiy, D.L. (2001) Epigeneticheskaya teoriya evolyutsii kak vozmozhnaya osnova novogo evolyutsionnogo sinteza [Epigenetic theory of evolution as a possible basis for a new evolutionary synthesis]. *Zhurnal obshchey biologii – Journal of General Biology*. 62 (2). pp. 99–109.
8. Danchin, E. et al. (2011) Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nature Reviews Genetics*. 12 (7). pp. 475–486. DOI :10.1038/nrg3028
9. Sukhoverkhov, A.V. (2011) General theory of biological and social memory: semiotic and proces-sual approaches. *Nauchnyy zhurnal KubGAU – Scientific Journal of KubSAU*. 10 (74). pp. 1–17. (In Russian).
10. Jablonka, E. & Lamb, M.J. (2005) *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. MIT Press.
11. Jablonka, E., Lamb, M.J. & Avital, E. (1998) Lamarckian mechanisms in Darwinian evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. 13. pp. 206–210. DOI: 10.1016/S0169-5347(98)01344-5
12. Laland, K.N., Odling-Smee, F.J. & Feldman, M.W. (2000) Niche construction, biological evolution, and cultural change. *Behavioral and Brain Sciences*. 23. pp. 131–175.
13. Odling-Smee, F.J. (2007) Niche inheritance: a possible basis for classifying multiple inheritance systems in evolution. *Biological Theory*. 2 (3). pp. 276–289. DOI: 10.1162/biot.2007.2.3.276
14. Dawkins, R. (2010) *Rasshirennyy fenotip: dlinnaya ruka gena* [Extended phenotype: the long arm of the gene]. Moscow: Astrel'.
15. Markel', A.L. (2014) Physiological genetics. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 18 (1). pp. 112–124. (In Russian).
16. Badyaev, A.V. & Uller, T. (2009) Parental effects in ecology and evolution: mechanisms, processes and implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 364. pp. 1169–1177. DOI: 10.1098/rstb.2008.0302.
17. Danchin, E. & Pocheville, A. (2014) Inheritance is where physiology meets evolution. *The Journal of Physiology*. 592 (11). pp. 2307–2317. DOI: 10.1113/jphysiol.2014.272096
18. Jablonka, E. & Lamb M.J. (2008) Soft inheritance: challenging the modern synthesis. *Genetics and Molecular Biology*. 31 (2). pp. 389–395. DOI: http://dx.doi.org/10.1590/S1415-47572008000300001
19. Jablonka, E. & Lamb, M.J. (2008) The epigenome in evolution: beyond the modern synthesis. *Informatsionnyy vestnik. BOGiS – The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*. 12: 1 (2). pp. 242–254.
20. Petrov, M.K. (1991) *Yazyk, znak, kul'tura* [Language, sign, culture]. Moscow: Nauka.
21. Dean, L.G. et al. (2014) Human cumulative culture: a comparative perspective. *Biological Reviews*. 89 (2). pp. 284–301. DOI: 10.1111/brv.12053
22. Danchin, E. et al. (2010) Do invertebrates have culture? *Communicative and Integrative Biology*. 3. pp. 303–305.
23. McElreath, R. (2010) The coevolution of genes, innovation and culture in human evolution. In: Kappeler, P.M. & Silk, J.B. (eds.) *Mind the gap: tracing the origins of human universals*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
24. Markov, A.V. (2008) Geny upravlyayut povedeniem, a povedenie – genami [Genes control the behavior, and behavior the genes]. *Elementy bol'shoy nauki. Novosti nauki*. [Online]. Available from: http://elementy.ru/news/430913. (Accessed: 05th March 2015).
25. Rozov, M.A. (2004) Sotsium kak volna (Osnovy kontseptsii sotsial'nykh estafet) [Society as a wave (bases of the concept of social relays)]. In: Rozov, M.A. (ed.) *Fenomen sotsial'nykh estafet* [The phenomenon of social relays]. Smolensk: Smolensk State Pedagogical University.
26. Boyd, R. & Richerson, P. (2005) *The origin and evolution of cultures*. Oxford: Oxford University Press.
27. Stepin, V.S. (2011) *Tsivilizatsiya i kul'tura* [Civilization and culture]. St. Petersburg: SPbGUP.
28. Stepin, V.S., Gorokhov, V.G. & Rozov, M.A. (1999) *Filosofiya nauki i tekhniki* [The philosophy of science and technology]. [Online]. Available from: http://society.polbu.ru/stepin_sciencephilo/ch15_i.html. (Accessed: 05th March 2015).
29. Sukhoverkhov, A.V. (2015) Linguistic determinism, cumulative evolution and development of scientific knowledge. *Nauchnyy zhurnal KubGAU – Scientific Journal of KubSAU*. 01 (105). pp. 1–23. (In Russian).
30. Sukhoverkhov, A.V. & Fowler, C.A. (2014) Why language evolution needs memory: systems and ecological approaches. *Biosemiotics*. 04: 8 (1). pp. 47–65. DOI: 10.1007/s12304-014-9202-3.
31. Naumov, N.P. (1975) Biologicheskie (signal'nye) polya i ikh znachenie v zhizni mlekopitayushchikh [Biological (signal) fields and their importance in the life of mammals]. *Vestnik AN SSSR*. 2. pp. 55–62.
32. Mozgovoy, I.P. & Rozenberg, G.S. (1992) *Signal'noe biologicheskoe pole mlekopitayushchikh: teoriya i praktika polevykh issledovaniy* [Signal mammalian biological field: theory and practice of field research]. Samara: Samara State University.
33. Vladimirova, E.D. & Mozgovoy, D.P. (2002) *Teoriya signal'nogo polya v ekologicheskoy semiotike* [The theory of the signal field in ecological semiotics]. [Online]. Available from: http://ryk-kypc1.narod.ru/biosem-article2.html. (Accessed: 05th March 2015).
34. Maran, T. & Kull, K. (2014) Ecosemiotics: main principles and current developments. *Geografiska Annaler Series B-Human Geography*. 96 (1). pp. 41–50. DOI: 10.1111/geob.12035
35. Pozdnyakov. A.A. (2009) A critique of the epigenetic theory of evolution. *Zhurnal obshchey biologii – Journal of General Biology*. 70 (5). pp. 383–393. (In Russian).
36. Danilova, M.I., Spasova, N.E. & Sukhoverkhov, A.V. (2015) Origin, evolution and distinctive features of language and communication in nature. *Nauchnyy zhurnal KubGAU – Scientific Journal of KubSAU*. 01 (105). pp. 187–208. (In Russian).

Received: 26 June 2015