

УДК 141: 57.011

UDC 141: 57.011

**ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ:
ПОИСК НОВЫХ ПАРАДИГМ****EVOLUTIONARY THEORY: THE SEARCH
FOR NEW PARADIGMS**

Суховерхов Антон Владимирович
к. филос. н., доцент
*Кубанский государственный аграрный
университет, Краснодар, Россия*

Sukhoverkhov Anton Vladimirovich
Cand. Phil. Sci, associate professor
Kuban State Agrarian University, Krasnodar, Russia

Работа посвящена изучению современных моделей эволюции, основанных на новых открытиях. Проведена систематизация интегративных и системных подходов в исследовании эволюции, учитывающих недостатки «синтетической теории эволюции». Рассмотрены направления и междисциплинарные перспективы развития «нового эволюционного синтеза»

The article is devoted to the study of contemporary models of evolution based on new scientific discoveries. Integrative and systems approaches in the study of evolution that take into account deficiencies of “modern evolutionary synthesis” are systemized. Work also considers the directions and interdisciplinary perspectives of development of the “new evolutionary synthesis”

Ключевые слова: ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ, НОВЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ, НЕГЕНЕТИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ НАСЛЕДОВАНИЯ, СИМБИОГЕНЕЗИС, СИСТЕМНЫЕ ПОДХОДЫ

Keywords: THEORY OF EVOLUTION, NEW EVOLUTIONARY SYNTHESIS, NON-GENETIC INHERITANCE SYSTEMS, SYMBIOGENESIS, SYSTEMS APPROACHES

1. Научная эволюция эволюционной теории

Многие ученые отмечают, что в настоящее время доминирующее положение в объяснении процессов эволюции занимает «современный эволюционный синтез» или «синтетическая теория эволюции», сформировавшаяся в 30–50-е годы XX века [15, 34]. Тем не менее, в последние годы все новые открытия и нерешенные вопросы в этой области ведут к тому, что многие исследователи предлагают полностью или частично пересмотреть общие принципы понимания и объяснения эволюционного процесса, представленного в синтетической теории [3, 6, 33, 41]. Для обозначения новой парадигмы, учитывающей недостатки предшествующей, предлагаются такие понятия и концепции, как «новый эволюционный синтез», «третий эволюционный синтез», «расширенный эволюционный синтез» (extended evolutionary synthesis), «пост-неодарвинизм» (post-neodarwinism), «холистический дарвинизм» (holistic darwinism) [7, 25, 26, 30]. Пока не ясно, какое из этих понятий победит в борьбе за выживание и станет основным, но уже сейчас видно, что новый эволюционный синтез реализует си-

стемный подход и идет по пути объединения разных теорий и в целом, действительно, является холистическим. А. Г. Васильев и И. А. Васильева пишут: «Фактически в настоящее время мы вновь находимся на стадии неопределенности выбора и равновеликости разных эволюционных направлений и идей, которая наблюдалась в начале XX века. Номогенетические представления Л. С. Берга и С. В. Мейена сегодня хорошо сочетаются со взглядами Ч. Дарвина и Ж.-Б. Ламарка. Такое сочетание представлений условно можно обозначить как «номогенетический ламаркодарианизм» [1, с. 28]. Систематизируя различные работы в области эволюции, можно выделить следующие недостатки «современного эволюционного синтеза», которые подвергаются критике многими исследователями:

1. Преобладание «генно-центрической парадигмы», или «генетического детерминизма» и сведение систем наследственности только к генетическому наследованию.
2. Механистический и редуционистский подход к объяснению биологических явлений, рассматривающий эволюцию как развитие, идущее снизу-вверх, от частей к целому.
3. Рассмотрение случайных мутаций генов и естественного отбора в качестве основных (универсальных) определяющих факторов эволюции.
4. Представление о том, что эволюционный процесс является древовидным, восходящим от общего предка, и каждая ветвь которого дает начало новому самостоятельному виду.
5. Градуалистическая модель эволюции, объясняющая формирование новых признаков или видов, благодаря постепенному эволюционному развитию.

В современных исследованиях данные положения дополняются или опровергаются следующими утверждениями:

1. Исследования генетической наследственности должны быть дополнены негенетическими системами наследования.

2. Редукционистская модель развития как идущего снизу-вверх, от частей к целому дополнены системными и холистическими подходами в понимании эволюции, идущих сверху – вниз, от изменения целого (системы) к изменению частей.
3. Противопоставить теории естественного отбора теории, которые основаны, например, на идеи «универсального» симбиогенезиса и самоорганизации как вариантов *системной* адаптации к среде, основанной на кооперации и «синергетическом эффекте».
4. Существует необходимость разработки «ризомных» моделей эволюционного развития, применительно к ее ранним и поздним (социокультурным) этапам.
5. Дополнение теории постепенных эволюционных изменений исследованиями революционных и скачкообразных (сальтационных) изменений.

Задача данной работы состоит: 1) в рассмотрении современных моделей эволюции, учитывающих новые открытия в разных областях знаний; 2) в изучении и систематизации интегративных, междисциплинарных и системных подходов в исследовании эволюции; 3) разработке теоретико-методологического аппарата для изучения биологических и социальных систем и актуальных проблем эволюции.

Прежде всего, остановимся на современных междисциплинарных исследованиях, изучающих различные негенетических систем наследования (non-genetic inheritance systems) и рассмотрим их значение для понимания процессов эволюции и пересмотра модели эволюции, основанной лишь на концепции генетического наследования.

2. Негенетические системы наследования

Развитие концепции так называемого «расширенного эволюционного синтеза» (extended evolutionary synthesis) [32] исходит из того, что, помимо генетических механизмов наследования и эволюции, существуют другие

системы, определяющие индивидуальные и надындивидуальные характеристики и обуславливающие наследование и воспроизведение биологических и социальных систем. Наиболее влиятельными работами в области негенетических систем наследования и/или «мягкого наследования» (soft inheritance) являются исследования Е. Яблонки и М. Лам [32, 34]. Опираясь на идеи Дж. Мейнард Смита, Э. Сатмарии других исследователей, они, помимо генетического наследования, предлагают учитывать *эпигенетическое, поведенческое и символическое (культурное) наследование* [32]. Кроме этих систем, изучаются также такое явление, как «*экологическое наследование*», предложенное в работах Дж. Одлинг-Сми, К. Лаланда и М. Фельдмана [38, 42]. Рассмотрим содержание и значения данных негенетических систем наследования для понимания эволюции.

Е. Яблонка и М. Лам, рассматривая **эпигенетическое наследование**, показывают на примере многочисленных исследований, что, вопреки взглядам сторонников «жесткого наследования» (hard inheritance), приобретенные признаки могут наследоваться последующими поколениями посредством эпигенетических механизмов [33, 34]. По их мнению, эпигенетическое наследование представляет собой перенос на клеточном уровне изменчивости от материнских клеток к дочерним. Это наследование реализуется, например, благодаря метилированию ДНК и модификации гистонов [33, с. 243–246]. По мнению Е. Яблонки и М. Лам, эпигенетическое наследование и его механизмы определяют не только направление отбора генетических изменений, но могут напрямую влиять на возникновение этих изменений. Например, наследственные изменения в хроматине влияют на генетическую изменчивость посредством изменения частот мутаций, транспозиций и рекомбинаций [33, с. 246–247].

Если эпигенетическое наследование определяет развитие и эволюцию на клеточном уровне, то **поведенческое наследование** реализуется уже на уровне поддержания и воспроизведения социальных систем. По классифи-

кации Е. Яблонки и М. Лам в данном типе наследования новые (поведенческие) признаки «накапливаются» *в поведении* сородичей и транслируются, благодаря подражанию и социально опосредованному обучению (socially mediated learning) [32, с.154–191]. Существуют множество примеров поведенческого наследования: «традиции» использования орудий, например, у дельфинов [37], существование меняющейся «культуры питания» (diet culture) [47], социально наследуемые «диалекты» у пчел, птиц и китообразных [46, 27], и даже наличие признаков кумулятивной социальной традиции обезьян [48]. Данные формы поведения, зачастую, имеют надындивидуальный (волновой) характер и не могут быть сведены или объяснены только генетическим наследованием и некоторыми авторами относятся к культурному наследованию.

Следующий тип наследования – **экологическое наследование** – был предложен Дж. Одлинг-Сми для описания явления «наследования через внешнюю среду давления естественного отбора, созданного деятельностью организмов, конструирующих экологические ниши» [42, с. 276]. По мнению Дж. Одлинг-Сми, К. Лаланда и М. Фельдмана, организмы (экосистемы) являются не только продуктами среды (естественного отбора), но и ее активными создателями. Например, живые организмы меняют температуру и химический состав воздуха, морской воды, почвы, прокладывают тропы, строят норы, курганы, плотины и т.д. Накапливая результаты биологической активности, среда (биотические трансформации) начинает выступать внешним экологическим источником наследования, формирующим характер и направление естественного отбора [38, 42].

В работах отечественных исследователей, таких как Н. П. Наумов И. П. Мозговой, Г. С. Розенберг, Э. Д. Владимирова и, в рамках экосемиотики и биосемиотики, такими учеными, как Т. А. Себеок, К. Кулль, Т. Маран [20] было рассмотрено сходное значение *сигнально-информационных и знаковых систем* в процессах регуляции и наследования в экосистемах, показана

роль внешней среды в хранении, аккумуляции и передаче данной информации. В частности, Н. П. Наумовым была разработана концепция «биологического сигнального поля», как совокупности специфических и неспецифических изменений (трансформаций) окружающей среды организмами, которые несут сигнальную, информационную и регулятивную функции [12, с. 55]. По их биологическому значению Н. П. Наумов приравнивал «биологические сигнальные поля» к кодированию информации в геноме и воспитанию детей родителями (у высших животных) [12, с. 56].

Экологическое наследование создало предпосылки для появления и развития **культурного наследования**. Наиболее известной теорией, представляющей ее, является «теория двойного наследования» (dual inheritance theory), или «теория генно-культурной коэволюции» (gene-culture coevolution), разработанная Л. Л. Кавалли-Сфорцем, М. У. Фельдманом, Р. Бойдом, П. Ричардсоном и Р. Мак Элритом [19, с. 10–12; 23, 40]. Согласно данной теории, генетическая эволюция на определенном этапе дополняется кумулятивной культурной эволюцией и культурным наследованием, которые создают совершенно новые условия развития и воспроизведения уже социальных систем и оказывают обратное влияние на эволюцию, обусловленную генетическим наследованием.

В отечественной традиции сходные исследования проводились М. К. Петровым, А. И. Коротяевым, С. А. Бабичевым и В. С. Степиным в работах, посвященных «внебиологическому», или «социальному кодированию» информации [5, 14, 17]. В частности, А. И. Коротяев и С. А. Бабичев отмечают, что на определенном этапе эволюции генетическая информация (кодирование) дополнилось умственной, или интеллектуальной информацией, кодируемой посредством языка. Данная информация определила формирование человека как социального существа и содействовала общественному развитию за счет накопления и передачи знаний [5, с. 158–170].

Определяющая роль аккумулирующего культурного наследования в поддержании, воспроизведении и развитии социальных систем, а также его надындивидуальный, распределенный (distributed) и системный характер говорят в пользу того, что на определенном этапе развития эволюция стала реализовываться уже не столько на индивидуальном (микро) уровне и снизу – вверх, сколько на социальном (макро) уровне и сверху – вниз.

3. От целого к частям или эволюция сверху – вниз

Характеризуя основные принципы современной синтетической теории эволюции, Д. Л. Гродницкий пишет: «С точки зрения синтетической теории, эволюция представляет собой изменение генофондов популяций, происходящее под действием естественного отбора. Как следствие, синтетическая теория считает эволюционно значимой только ту часть фенотипической изменчивости, которая основана на изменениях генотипа и поэтому может быть передана потомству уже в следующем поколении. Изменчивость генотипа возникает благодаря мутациям и рекомбинации, т.е. полностью случайно, вне зависимости от состояния внешней среды и самого генотипа» [3, с. 99–100].

В. И. Назаров называет данное объяснение механистическим, тип причинности – «восходящей причинностью», а взгляд на эволюцию – «эволюцией снизу» [11]. Учитывая односторонний характер синтетической теории, в отечественной и зарубежной литературе появляются модели, которые можно назвать эктерналистскими. Согласно им, внешние изменения (условий) природной среды или экосистемы являются первичными по отношению к морфологическим (поведенческим) характеристикам и, благодаря адаптивности живых систем, *неслучайным* образом определяют новые фенотипические (поведенческие) признаки, которые наследуются, оказывая обратное влияние на генотип и направление вектора естественного отбора.

Таким образом, в данной модели основополагающее влияние на наследственность оказывает не геном, а встроенность (embeddedness) различного уровня биосоциальных систем в среду (природную и социальную) и необходимость адаптации к ней не только на морфологическом уровне, но и поведенческом и социальном. Поэтому многие исследователи дополняют эволюцию снизу – вверх эволюцией сверху – вниз.

«Традиционное иерархическое представление биологии выглядит примерно так: ДНК → мРНК → белок → белковые взаимодействия → метаболические пути → метаболические сети → клетки → ткани → органы → организмы → популяции → экология. Тем не менее, существует также обратная связь от экологии к организмам, к метаболическим путям и к ДНК, которая не следует строго тем же путем. Биологическая информация имеет несколько важных особенностей: она работает на нескольких иерархических уровнях организации в одно и то же время и, таким образом, действительно, встроена (embedded)» [31, с. 123].

Наиболее известным примером, иллюстрирующим влияние сверху – вниз, является «эффект Болдуина». Например, приобретенная (инновационная) способность скрываться от хищника на деревьях будет содействовать выживанию и, как следствие, изменению поведения и физиологии, а, благодаря передаче данной формы поведения последующим поколениям, через подражание («социально опосредованное обучение», «поведенческое наследование») данная форма поведения «впишется» в генотип. По словам А. В. Маркова, данная способность к обучению и ее развитию придает эволюции более «целенаправленный» и «осмысленный» характер. Поэтому многими учеными признается частичный телеономический (teleonomy) характер эволюционного процесса [7].

Эволюционное развитие за счет регуляции сверху – вниз не обязательно требует морфологических и генетических изменений. Исследования в области биосемиотики, теории развивающихся систем, теории двойного

наследования показывают, что с появлением сложных биосоциальных систем процессы регуляции приобрели распределенный (distributed) и надындивидуальный характер. Генетическая регуляция и аккумуляция опыта была дополнена социальной регуляцией и негенетическими системами наследования, создавшими условия для «кодирования», трансляции, воспроизведения и развития уже социальных систем, направляющих индивидуальное развитие [30, 49].

Роль факторов среды, значение онтогенетической пластичности и первичность фенотипических изменений и их обратное влияние на генотип показаны также в работах Е. Яблонки, М. Лам, посвященных исследованиям в области эпигенетики и мягкого наследования (soft inheritance), а также в рамках «эпигенетической теории эволюции». Рассмотрим далее значение этих и других исследований в доработке (критике) модели эволюции, основанной на случайной мутации генов [34, 15].

4. Неслучайные мутации, закономерный отбор

Одними из популярных аргументов, призванных поставить под сомнение эволюцию посредством случайных мутаций генов, являются: «теорема о бесконечных обезьянах», «дилемма Холдейна», «кошмар Дженкина», также известного как «аргумент захламления» («swamping argument»), и «софизм Хойла» (Hoyle's fallacy) – «торнадо на свалке».

Смысл этих аргументов состоит в следующем:

1. Скорость эволюции при признании модели случайных мутаций будет слишком мала, чтобы объяснять появление новых видов и прошедший эволюционный процесс. Подобно тому, как мала вероятность того, что одна из бесконечного количества обезьян напечатает путём случайного нажатия на клавиши хотя бы одну страницу из «Гамлета» У. Шекспира или путем случайного набора действий включит кофеварку и заварит чашечку кофе.

2. Эволюционно полезные признаки будут нивелироваться (захламляться) последующими мутациями и скрещиванием с особями, не обладающими данным признаком.
3. Появление жизни, клетки и других более сложных систем из более простых составляющих путем случайных событий или мутации генов так же возможна, как после торнадо, пронесшегося по свалке, собрать Боинг 747 из материалов, находящихся на ней.

Одно из решений первой проблемы высказал Р. Докинз, предложивший в работе «Слепой часовщик» понятие «аккумулирующего отбора» (cumulative selection) как антитезу случайному единичному отбору (single-step selection) [26, с. 45]. Чтобы продемонстрировать его в действии, он разработал компьютерную программу «Weasel program», которая начиная со случайного набора букв взятых из фразы Гамлета «Сдаётся мне, что оно похоже на ласку» (Me thinks it is like a weasel) «порождала» из исходного набора букв «случайные мутации», формирующие следующие «поколения» и выбирала совпадение близкое к искомой фразе. Программа, благодаря данному аккумулярующему отбору, пришла к искомой фразе за 43 «поколения» [26, с. 45–49].

Во многом сходное решение существует и в эпигенетической теории эволюции, предлагающей понятие «стабилизирующего отбора» («органического» «косвенного», «совпадающего») [3, с. 100] и обосновывающей концепцию «наследования приобретенных признаков в виде генетической ассимиляции морфозов» [3, с. 102].

Согласно данной теории, стабилизирующий отбор – это новые условия среды, создающие относительно устойчивую траекторию развития морфозов (нетипичных фенотипов) в онтогенезе, которая направляет и сокращает изменчивость в популяции и закрепляется генетической ассимиляцией данных морфозов. Д. Л. Гродницкий отмечает, что сторонники синтетической теории считают необходимым для возникновения генетической изменчивости, достаточной для эволюции, либо высокую числен-

ность популяций, либо несколько сотен поколений. Но исследования Г. Х. Шапошникова показывают, что генетическая ассимиляция морфоза при партеногенезе достижима в условиях лабораторного опыта для небольшого числа особей в течение 10–15 поколений [3, с. 102]. Это говорит о наличии направленности генетической ассимиляции или аккумуляции признаков.

Данный подход позволяет решить вторую проблему – нивелирование полезных признаков. По словам Д. Л. Гродницкого сторонники синтетической теории предлагают решить данную проблему апелляцией к тому, что вероятность повтора случайных событий достаточно велика в очень больших популяциях. По мнению исследователя, данный аргумент не может быть принят, так как чем больше численность, тем меньше вероятность встречи партнеров, обладающих сходными генотипами. В связи с этим «геносочетание, допускающее селективно выгодное проявление скрытой рецессивной мутации, будет разрушено в первом же поколении потомства: новые адаптивные признаки должны исчезать, едва появившись» [3, с. 105].

Эпигенетическая теория эволюции подтверждает ранее изложенные взгляды Л. С. Берга о номогенезе как эволюции на основе закономерностей, которые захватывают одновременно массы особей, а не уникальных индивидов. Поэтому «кошмар Дженкина» может быть решен номогенетической и эпигенетической теориями, так как, согласно Д. Л. Гродницкому, встреча разнополых особей, обладающих одним морфозом, не является маловероятным событием, поскольку морфоз формируется не случайно и присутствует одновременно у многих особей популяции [3, с. 104–105].

Интерес с точки зрения понимания «механизмов» эволюции также представляют такие явления, как альтернативный сплайсинг и экзаптация, «идущие в обход» или дополняющие генетические мутации. В частности, «альтернативный сплайсинг» обозначает явление, при котором из одного кодирующего фрагмента гена может быть получено несколько разных белков благодаря редактированию «первичного транскрипта», или Пре-мРНК

(precursor m RNA, pre-mRNA), состоящей из экзонов – смысловых частей и «бессмысленных» – интронов. Это создает своеобразную полисемантическую ДНК, позволяющую повышать адаптируемость организма без изменений структуры генов. Исследования показали, что чем сложнее вид, тем выше явление альтернативного сплайсинга и что, возможно, именно оно, а не усложнение структуры гена, и лежит в основе усовершенствования видов. Как отмечает Е. Б. Наймарк, сплайсинг дает в полтора – два раза большую скорость накопления новых вариантов, чем прямые мутации генов. Например, человек, при огромной разнице в строении и способностях, отличается от мыши всего на один процент белок-кодирующих генов. Достигается это именно через вариации с кодированием белка, реализующиеся при альтернативном сплайсинге [8,13].

5. Развитие сложных систем, симбиогенезис

Зачастую, адаптация к среде и эволюция в целом происходят не за счет случайного изменения в генах отдельного индивида, а образования новых систем, состоящих из отдельных организмов, так, например, формировались клетка, многоклеточные организмы и такие «супреорганизмы» как социальные системы. Данные системы обладают свойствами, которых нет в составляющих их элементах, но, благодаря им, появляются новые адаптационные (метаболические, структурные, организационные, эволюционные) преимущества. Поэтому для решения приведенной выше третьей проблемы о возникновении и развитии сложных систем наиболее эффективными являются системные и холистические модели. Например, сторонник «холистического дарвинизма» П. Корнинг к данным системным подходам относит: теорию симбиогенезиса (symbiogenesis theory), теорию сети и сетевой динамики (network theory and network dynamics), теорию конструирования экологических ниш (niche construction theory), эмерджентизм (emergence theory), тео-

рию эволюционно развивающихся систем (evolutionary developmental systems theory), системную биологию (systems biology) и теорию генно-культурной коэволюции (gene-culture co-evolution theory) [24, с. 15].

Данные подходы рассматривают эволюцию как системный процесс, основанный на единстве внешних и внутренних, биологических и социальных причин развития. В этой модели эволюция реализуется не столько благодаря борьбе, сколько кооперации и синергии, осуществляющейся на разных взаимосвязанных уровнях, начиная с генов и заканчивая экосистемами и социальными системами.

В частности, «симбиогенная теории эволюции» (symbiogenic theory of evolution) представлена работами Ж. Саппа, Н. Гонтьер и Ф. Царрапицо, которые опираются на идеи К. Мережсковского и Л. Маргулис о возникновении органоидов эукариотической клетки (митохондрий, гидрогеносом и пластид) посредством симбиогенезиса. Ф. Царрапицо отмечает, что биологи зачастую рассматривают симбиоз как курьез, странное и исключительное явление и второстепенный аспект изучения эволюции [21, с.135]. В действительности же различные примеры демонстрируют, что с экологической точки зрения, каждое растение и животное, должно рассматриваться как «суперорганизм» или симбиом (symbiome), который в свои гены включает гены из клеточных органелл (митохондрий и/или хлоропластов), и генетическую информацию из симбионта бактерий [22, с. 117].

В связи с этим он отмечает, что эукариоты не являются генетически уникальными объектами и любой организм следует рассматривать как сложную биологическую экосистему, состоящую из взаимозависимых частей, живущих в симбиозе. Более того, естественный отбор действует именно на генофонд (genepool) всей системы организмов, а не отдельного его представителя [21, с. 138].

П. Корнинг, выдвигающий «гипотезу синергетизма» (The Synergism Hypothesis), как одного из движущих сил эволюции, заимствует у Дж. Мей-

нард Смита понятие «синергетический отбор» (synergistic selection) как раз для описания явлений, в которых «естественным отбором» «тестируется» не отдельная особь, а система, например, пчелиный улей или крупные колонии береговых ласточек [24, с. 16, 31-32]. Он называет также данное явление «отбор функциональной группы» (functional group selection).

По мнению Н. Гонтьер, понятие «симбиогенезис» может стать такой же универсальной категорией для объяснения эволюции, как и «естественный отбор». Поэтому данное понятие может быть применимо не только для объяснения биологических явлений, но и социокультурных. Например, любая культура является симбиозом, гибридом, лоскутным одеялом, состоящим из разных культур. Развитие естественных языков также является композиционным и симбиотическим и имеет сходные признаки с эволюцией биологических видов [29, с. 176–179]. Данный «универсальный симбиогенезис» Н. Гонтьер определяет как «процесс, посредством которого формируются новые объекты благодаря взаимодействиям между (различными) ранее самостоятельно осуществившими объектами» [29, с. 175].

Приведенные выше исследователи сходятся во мнении, что одним из механизмов появления сложных систем и совершенствования адаптации к «вызовам» среды являются процессы самоорганизации и кооперации, дающие новый, синергетический эффект, формирующий новые системы с новыми свойствами, для которых борьба за выживание и естественный отбор являются лишь одними из множества системных факторов в их эволюции. Поэтому Ф. Царрапицо говорит, что «серия синергетических и кооперационных эффектов создает широкие возможности для творчества и функциональные преимущества, которые содействовали появлению сложных и функционально интегрированных биологических систем, через эволюцию самоорганизации, автокатализа и более высокой сложности» [22, с. 118].

6. «Ризомные» модели эволюции

Такие исследователи, как Е. Яблонка, М. Лам, В. Мерхи, Д. Рауль, А. В. Марков и многие другие говорят о том, что эволюцию особенно на ее ранних стадиях нельзя описывать по образу дерева, формирующегося путем постепенных изменений и образующего новые виды (ветви) от общего предка [9, 33, 41].

Исследования адаптации и эволюции бактерий и такого явления, как латеральная, или горизонтальная трансмиссия генов (horizontal genetransfer) показывают, что на ранних этапах эволюции происходило «естественное редактирование» генома и обмен генетической информацией между разными видами бактерий. В биологии таким горизонтальным (латеральным) переносом генов называют передачу или включение фрагмента генетической информации в геном другого организма, не являющегося его потомком (часто другого вида или даже царства). Данный тип передачи отличается от классической «вертикальной», осуществляющийся от предка к потомку, и характерен главным образом для простейших. Эволюционное значение такой передачи генов всесторонне исследуется в работах, посвященных коммуникации и социальной организации жизнедеятельности бактерий [51]. Исследования показывают также, что горизонтальный обмен наследственной информацией, например посредством хлоропластов, существует и у растений [35, 44]. В связи с этим А. В. Марков отмечает: «Данные геномики позволяют утверждать, что в ходе эволюции происходили генные переносы как внутри царств, так и между ними. Предполагается, что на самых ранних этапах эволюции существовало некое общее генное «коммунальное хозяйство». Картина эволюционных связей в мире предковых прокариот представляла собой не столько дерево, сколько своего рода мицелий с переплетенной сетью горизонтальных переносов в самых разнообразных и неожиданных направлениях» [9]. В. Мерхи и Д. Рауль также подчеркивают, что геномы – это коллекции генов

с различной эволюционной историей, которые не могут быть представлены в форме отдельного древа жизни и у которых невозможно найти общего предка [41, с. 2]. Для обозначения данной «корневой системы» эволюции они применяют понятие «ризомы» (термин ранее использовался Ж. Делёзом и Ф. Гваттари для описания нелинейной организации культуры), а эволюционное дерево рассматривают скорее как систему, в которой не предок (ствол) дает начало разным потомкам (ветвям), а разные предки (ветви, корни) сформировали общего потомка [41, с. 11].

Как уже отмечалось выше, на примере работы Н. Гонтьер ризомный принцип на ранних этапах эволюции схож с более поздним, культурным наследованием и культурной эволюцией, которая также реализуется через активное смешение и симбиоз традиций, знаний, культур [29].

Данные исследования показывают, что природа в ходе эволюции не только рассчитывает на случайные мутации ген и ожидает выживания самых «везучих», но активно «корректирует» геном с учетом вызовов окружающей среды. Важно подчеркнуть, что такая корректировка происходит не только на уровне отдельного организма, сколько систем организмов, активно обменивающихся генетическим материалом. Поэтому А. В. Марков и другие исследователи отмечают, что горизонтальный генетический обмен сходен по реализуемым задачам с половым размножением, и каждый из этих способов обмена наследственным материалом обладает своими эволюционными преимуществами [9, 28].

7. Скорости эволюции: пунктуализм vs. градуализм

Как уже отмечалось, «современный эволюционный синтез» основан на идее постепенности эволюционного процесса, пассивно накапливающего, благодаря генетическим мутациями, и естественному отбору полезные признаки. «Вызовами» данной теории являются концепции «пунктуализма» (прерывистого равновесия), «сальтационизма» и «некогерентной эво-

люции» [11, 43]. Данные теории показывают, что развитие на определенных этапах происходит скорее революционно, чем эволюционно, учитывая скорость и сложность происходящих изменений. Например, сторонники некогерентных этапов эволюции считают, что появление эукариотической клетки, многоклеточности, полового размножения, планов строения, цветка, теплокровности, плаценты и интеллекта совершались именно в такие «кризисные» периоды [11, 15].

Ряд исследователей не склонны преувеличивать значение, например, теории «пунктуализма». По мнению Д. Л. Гродницкого и других ученых, данная теория может быть вписана в синтетическую теорию эволюции и сочетаться, а не опровергать градуалистическую модель. В исследованиях М. Пагел, Ц. Вендитти и А. Меаде, сопоставивших длины ветвей «эволюционных деревьев», также показано, что всего 22 % различий в ДНК возникло во время кратких периодов интенсивного видообразования, а 78 % постепенно накапливались во время «градуалистических» периодов [43].

К другим аргументам, опровергающим теорию постепенного эволюционного развития, относятся рассмотренные выше явления активной горизонтальной трансмиссии генов, существование систем «мягкого наследования» и симбиогенезис. В частности, Ф. Царрапицо отмечает, что: «Начиная с образования эукариотических клеток, симбиогенез, становится главным эволюционным механизмом в создании и поддержании биомов, как и фундаментом биоразнообразия, основанном на стремительном эволюционном новообразовании, бросающем вызов дарвиновской постепенности».[22, с.118].

8. Заключение

Главный вывод, который можно сделать из «нового эволюционного синтеза» – это необходимость изучать эволюцию и ее причины не только с точки зрения генов и на примере изменений отдельного организма, попу-

ляции или вида, сколько через изучение взаимодействий физических, биологических и социальных систем, то есть, скорее, как эволюцию систем.

Все новые открытия показывают, что необходима теоретическая диверсификация факторов эволюционного развития, учитывающая помимо естественного отбора и случайной мутации генов, такие явления, как латеральная трансмиссия генов, альтернативный сплайсинг, эпигенетическое наследование, «эффект Болдуина», экзаптация, симбиогенезис, самоорганизация, наследование экологических ниш, социокультурное наследование и множество других, не охваченных данной работой явлений.

Следует подчеркнуть, что изучение эволюции не может быть делом только естественных наук. Биологические теории эволюции должны и дополняются исследованиями в гуманитарных областях. В частности, теорией генно-культурной коэволюции, анализом надындивидуальных социокультурных систем, имеющих волновую природу и изучением небιологических систем наследования (поведенческих, культурных, знаково-символических), обуславливающих кумулятивный характер общественного, а тем самым и индивидуального развития [16, 17, 19].

На современном этапе развития исследований в области эволюции необходима разработка нового системного подхода в науке. Как отмечает Г. Ю. Любарский, описание эволюции имеет очень высокую сложность и сопротивляется любому обобщению, поэтому, по его словам, «постсовременная теория эволюции», как и современная наука, представляют собой сложную систему дополнительных взглядов, для которой характерна разработка частных теории для разных аспектов эволюции и отказ от всеобъемлющей и универсальной теории [6, с. 44]. Поэтому наука в определенном смысле реализует в себе общие принципы эволюции, которая формируется как результат, складывающийся из множественных и композиционных решений. Научные исследования также должны в ходе своей эволюции стать более композиционными, напоминающими лоскутное полотно, работа над которым еще не завершена.

Список литературы

1. Васильев А. Г., Васильева И. А. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценологического кризиса // Вестник Нижегородского государственного университета им. Н.М. Лобачевского. Сер. биол. 2005. № 1(9). С. 27–38.
2. Владимирова Э. Д., Мозговой Д. П. Теория сигнального поля в экологической семиотике. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://ryk-kypc1.narod.ru/biosem-article2.html>
3. Гродницкий Д. Л. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62, № 2. С. 99–109.
4. Казанский А. Б. Расширенное понимание механизмов наследования и естественного отбора: конструирование экологических ниш и стигмергия // Чарльз Дарвин и современная биология: тр. междунар. науч. конф. 21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. СПб., 2010. С. 782–788.
5. Коротяев А. И, Бабичев С. А. Роль Генетической и умственной систем информации в возникновении и развитии жизни на Земле. Нальчик: Эльбрус, 2009. 240 с.
6. Любарский Г. Ю. Третий эволюционный синтез // Химия и жизнь. 2014. № 5. С. 40–44.
7. Марков А. В. Гены управляют поведением, а поведение – генами // Элементы большой науки / Новости науки. 2008 [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://elementy.ru/news/430913>
8. Марков А. В. Почти все человеческие гены кодируют более одного белка // Элементы, 2008. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://elementy.ru/news/430905>
9. Марков А. В. Горизонтальный перенос генов и эволюция. Доклад в Институте Общей Генетики, 2008. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://evolbiol.ru/1gt2008/1gt2008.htm>
10. Мозговой И. П., Розенберг Г. С. Сигнальное биологическое поле млекопитающих: теория и практика полевых исследований. Самара, 1992. 119 с.
11. Назаров В. И. Эволюция не по Дарвину системный взгляд на эволюцию // Экология и жизнь. 2008. № 9. С. 10–17.
12. Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вест. АН СССР, 1975. № 2. С. 55–62.
13. Наймарк Е. Б. В эволюции приматов важную роль играл альтернативный сплайсинг // Элементы, 2012. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://elementy.ru/news/431959>
14. Петров М. К. Язык, знак, культура. М., 1991. 238 с.
15. Поздняков, А. А. Критика эпигенетической теории эволюции // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70, № 5. С. 383–393.
16. Розов М. А. Социум как волна (Основы концепции социальных эстафет) // Феномен социальных эстафет: Сборник статей. Смоленск, 2004. С. 5–35.
17. Степин В. С. Цивилизация и культура. СПб., 2011. 408 с.
18. 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) [Электронный ресурс]. Краснодар: КубГАУ, 2011. №10(74).
19. Суховерхов А. В. Теория развивающихся систем и другие системные подходы в исследовании эволюции // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ) [Электронный ресурс]. Краснодар: КубГАУ, 2013. №88(04). С. 1–21.

20. Суховерхов А. В. Экологический подход в исследовании языка, коммуникации и познания // Вестник Томского государственного университета. Философия. Социология. Политология, 2013. № 4 (24). С. 48–54.
21. Carrapiço F. How symbiogenic is evolution? // *Theory in Biosciences*, 2010. Vol. 129(2-3). P. 135–139.
22. Carrapiço F. The Symbiotic Phenomenon in the Evolutive Context. In *Special Sciences and the Unity of Science*, Pombo, O., Rahman, S., Torres, J.M., Symon, J. (Eds). Springer, 2012. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://azolla.fc.ul.pt/documents/SymbPhen2012.pdf>
23. Cavalli-Sforza, L. L. and M. Feldman. *Cultural Transmission and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, 1981.
24. Corning, P. A. *Holistic Darwinism: Synergy, cybernetics, and the bioeconomics of evolution*. Chicago: University of Chicago Press, 2005.
25. 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.
26. Dawkins, R. *The Blind Watchmaker*. London: Penguin, 1991.
27. Garland E. C., Goldizen A. W., Rekdahl M. L., Constantine R., Garrigue C., Hauser N. D., Poole M. M., Robbins J., Noad M. J. Dynamic Horizontal Cultural Transmission of Humpback Whale Song at the Ocean Basin Scale // *Current Biology*, 2011. Vol. 21(8). P.687–691.
28. Gladyshev, E., M. Meselson, I. Arkhipova. Massive horizontal gene transfer in *Bdeloid rotifers*. // *Science*, 2008. Vol. 320. P. 1210–1213.
29. Gontier N. Universal symbiogenesis: an alternative to universal selectionist accounts of evolution. *Symbiosis*, 2007. Vol. 44. P.167–181.
30. Griffiths, P.E., Stotz, K. How the mind grows: A developmental perspective on the biology of cognition // *Synthese*, 2000. Vol. 122 (1-2). P. 29–51.
31. Hernandez, L.M. & Blazer D.G. (Eds.). *Institute of Medicine. Genes, behavior, and the social environment: Moving beyond the nature/nurture debate. Committee on Assessing Interactions Among Social, Behavioral, and Genetic Factors in Health. Board on Health Sciences Policy. Washington, DC: The National Academies Press. 2006.*
32. Jablonka E., Lamb M. J. *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. MIT Press, 2005. 462 p.
33. Jablonka E., Lamb M.J. The epigenome in evolution: beyond the modern synthesis // *Информ. вестник. ВОГиС*. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 242–254.
34. Jablonka E. Lamb M. J. “Soft inheritance: challenging the modern synthesis,” *Genetics and Molecular Biology*, 2008. Vol. 31(2). P. 389–395.
35. Katz L. A. Lateral gene transfers and the evolution of eukaryotes: theories and data // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2002. Vol. 52(5). P. 1893–1900.
36. Kull, K. Ecosystems are made of semiotic bonds: Consortia, umwelten, biophony and ecological codes. *Biosemiotics*, 2010. Vol. 3(3). P. 347–357.
37. Krutzen, M., Mann, J., Heithaus, M. R., Conner R. C., Bejder, L., Sherwin, W. B. Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2005. Vol.102 (25). P. 8938–8943.
38. 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.
39. Maran, T. Towards an Integrated Methodology of Ecosemiotics: The Concept of Nature-Text. *Sign Systems Studies*, 2007. Vol. 35(1/2). P. 269–293.

40. McElreath, R. The coevolution of genes, innovation and culture in human evolution. In P.M. Kappeler & J.B. Silk (Eds.), *Mind the gap: tracing the origins of human universals*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2010. P. 451–474.
41. Merhej V., Raoult D. Rhizome of life, catastrophes, sequence exchanges, gene creations, and giant viruses: how microbial genomics challenges Darwin. *Frontiers in cellular and infection microbiology*. 2012. Vol. 2 (113). P. 1–17.
42. 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.
43. Pagel, M., Venditti, C. and Meade, A. 2006. Large punctuational contribution of speciation to evolutionary divergence at the molecular level. *Science*, 314(5796). P.119–121.
44. Richardson A. O., Jeffrey D. P. Horizontal Gene Transfer in Plants // *Journal of Experimental Botany*, 2007. Vol. 58. P. 1–9.
45. Stegemann S., Keuthe M., Greiner S., Bock R. Horizontal transfer of chloroplast genomes between plant species. // *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012. Vol. 109 (7). P. 2434–2438
46. Su S., Cai F., Si A., Zhang S., Tautz J., Chen S. East Learns from West: Asiatic Honeybees Can Understand Dance Language of European Honeybees // *PLoS One*, 2008. Vol. 3(6) [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0002365>
47. van der Post, D. J., Hogeweg, P. Cultural inheritance and diversification of diet in variable environments. *Animal Behaviour*, 2009. Vol. 78. P. 155–166.
48. Whiten A., Spiter, A., Horne, V., Bonnie K., Lambeth S., Schapiro S., de Waal F. Transmission of multiple traditions within and between chimpanzee groups // *Current Biology*, 2007. Vol. 17(12). P. 1038–1043.
49. Wimsatt, W. C., Griesemer, J. Reproducing Entrenchments to Scaffold Culture: The Central Role of Development in Cultural Evolution. In R. Sansom & R. Brandon (eds.), *Integrating evolution and development: From theory to practice*, Cambridge, MA: MIT Press, 2007. P. 227–323.

References

1. Vasil'ev A. G., Vasil'eva I. A. Jepigeneticheskie perestrojki populjacij kak verojatnyj mehanizm nastuplenija biocenoticheskogo krizisa // *Vestnik Nizhegorodskogo gosudarstvennogo universiteta im. N.M. Lobachevskogo. Ser. biol.* 2005. № 1(9). S. 27–38.
2. Vladimirova Je. D., Mozgovoj D. P. Teorija signal'nogo polja v jekologicheskoj semiotike. [Jelektronnyj resurs]. – Rezhim dostupa: <http://ryk-kypc1.narod.ru/biosem-article2.html>
3. Grodnickij D. L. Jepigeneticheskaja teorija jevoljucii kak vozmozhnaja osnova novogo jevoljucionnogo sinteza // *Zhurnal obshhej biologii*. 2001. T. 62, № 2. S. 99–109.
4. Kazanskij A. B. Rasshirenoe ponimanie mehanizmov nasledovaniya i estestvennogo otbora: konstruirovanie jekologicheskikh nish i stigmergija // *Charl'z Darvin i sovremennaja biologija: tr. mezhdunar. nauch. konf. 21–23 sentjabrja 2009 g., Sankt-Peterburg. SPb.*, 2010. S. 782–788.
5. Korotjaev A. I, Babichev S. A. Rol' Geneticheskoy i umstvennoj sistem informacii v vzniknovenii i razvitii zhizni na Zemle. *Nal'chik: Jel'brus*, 2009. 240 s.
6. Ljubarskij G. Ju. Tretij jevoljucionnyj sintez // *Himija i zhizn'*. 2014. № 5. S. 40–44.
7. Markov A. V. Geny upravljajut povedeniem, a povedenie – genami // *Jelementy bol'shoj nauki / Novosti nauki*. 2008 [Jelektronnyj resurs]. – Rezhim dostupa: <http://elementy.ru/news/430913>

8. Markov A. V. Pochti vse chelovecheskie geny kodirujut bolee odnogo belka // *Jelementy*, 2008. [Jelektronnyj resurs]. Rezhim dostupa: <http://elementy.ru/news/430905>
9. Markov A. V. Gorizontal'nyj perenos genov i jevoljucija. Doklad v Institute Obshhej Genetiki, 2008. [Jelektronnyj resurs]. Rezhim dostupa: <http://evolbiol.ru/lgt2008/lgt2008.htm>
10. Mozgovoj I. P., Rozenberg G. S. Signal'noe biologicheskoe pole mlekopitaju-shhih: teorija i praktika polevyh issledovanij. Samara, 1992. 119 s.
11. Nazarov V. I. Jevoljucija ne po Darvinu sistemnyj vzgljad na jevoljuciju // *Jekologija i zhizn'*. 2008. № 9. S. 10–17.
12. Naumov N. P. Biologicheskie (signal'nye) polja i ih znachenie v zhizni mlekopitajushhih // *Vest. AN SSSR*, 1975. № 2. S. 55–62.
13. Najmark E. B. V jevoljucii primatov vazhnuju rol' igral al'ternativnyj splajzing // *Jelementy*, 2012. [Jelektronnyj resurs]. Rezhim dostupa: <http://elementy.ru/news/431959>
14. Petrov M. K. Jazyk, znak, kul'tura. M., 1991. 238 s.
15. Pozdnjakov, A. A. Kritika jepigeneticheskoy teorii jevoljucii // *Zhurnal obshhej biologii*. 2009. T. 70, № 5. S. 383–393.
16. Rozov M. A. Socium kak volna (Osnovy koncepcii social'nyh jestafet) // *Fenomen social'nyh jestafet: Sbornik statej*. Smolensk, 2004. S. 5–35.
17. Stepin V. S. Civilizacija i kul'tura. SPb., 2011. 408 s.
18. Suhoverhov A. V. Obshhaja teorija biologicheskoy i social'noj pamjati: semioticheskij i processual'nyj podhody // *Politematicheskij setevoj jelektronnyj nauchnyj zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta (Nauchnyj zhurnal Kub-GAU)* [Jelektronnyj resurs]. Krasnodar: KubGAU, 2011. №10(74).
19. Suhoverhov A. V. Teorija razvivajushhihsja sistem i drugie sistemnye podhody v issledovanii jevoljucii // *Politematicheskij setevoj jelektronnyj nauchnyj zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta (Nauchnyj zhurnal KubGAU)* [Jelektronnyj resurs]. Krasnodar: KubGAU, 2013. №88(04). S. 1–21.
20. Suhoverhov A. V. Jekologicheskij podhod v issledovanii jazyka, kommunikacii i poznanija // *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Filosofija. Sociologija. Politologija*, 2013. № 4 (24). S. 48–54.
21. Carrapiço F. How symbiogenic is evolution? // *Theory in Biosciences*, 2010. Vol. 129(2-3). P. 135–139.
22. Carrapiço F. The Symbiotic Phenomenon in the Evolutive Context. In *Special Sciences and the Unity of Science*, Pombo, O., Rahman, S., Torres, J.M., Symon, J. (Eds). Springer, 2012. [Jelektronnyj resurs]. – Rezhim dostupa: <http://azolla.fc.ul.pt/documents/SymbPhen2012.pdf>
23. Cavalli-Sforza, L. L. and M. Feldman. *Cultural Transmission and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, 1981.
24. Corning, P. A. *Holistic Darwinism: Synergy, cybernetics, and the bioeconomics of evolution*. Chicago: University of Chicago Press, 2005.
25. 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.
26. Dawkins, R. *The Blind Watchmaker*. London: Penguin, 1991.
27. Garland E. C., Goldizen A. W., Rekdahl M. L., Constantine R., Garrigue C., Hauser N. D., Poole M. M., Robbins J., Noad M. J. Dynamic Horizontal Cultural Transmission of Humpback Whale Song at the Ocean Basin Scale // *Current Biology*, 2011. Vol. 21(8). P.687–691.
28. Gladyshev, E., M. Meselson, I. Arkhipova. Massive horizontal gene transfer in Bdeloid rotifers. // *Science*, 2008. Vol. 320. P. 1210–1213.

29. Gontier N. Universal symbiogenesis: an alternative to universal selectionist accounts of evolution. *Symbiosis*, 2007. Vol. 44. R.167–181.
30. Griffiths, P.E., Stotz, K. How the mind grows: A developmental perspective on the biology of cognition // *Synthese*, 2000. Vol. 122 (1-2). P. 29–51.
31. Hernandez, L.M. & Blazer D.G. (Eds.). Institute of Medicine. Genes, behavior, and the social environment: Moving beyond the nature/nurture debate. Committee on Assessing Interactions Among Social, Behavioral, and Genetic Factors in Health. Board on Health Sciences Policy. Washington, DC: The National Academies Press. 2006.
32. Jablonka E., Lamb M. J. *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. MIT Press, 2005. 462 p.
33. Jablonka E., Lamb M.J. The epigenome in evolution: beyond the modern synthesis // *Inform. vestnik. BOGiS*. 2008. T. 12. № 1/2. S. 242–254.
34. Jablonka E. Lamb M. J. “Soft inheritance: challenging the modern synthesis,” *Genetics and Molecular Biology*, 2008. Vol. 31(2). R. 389–395.
35. Katz L. A. Lateral gene transfers and the evolution of eukaryotes: theories and data // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2002. Vol. 52(5). P. 1893–1900.
36. Kull, K. Ecosystems are made of semiotic bonds: Consortia, umwelten, biophony and ecological codes. *Biosemiotics*, 2010. Vol. 3(3). R. 347–357.
37. Krutzen, M., Mann, J., Heithaus, M. R., Conner R. C., Bejder, L., Sherwin, W. B. Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2005. Vol.102 (25). R. 8938–8943.
38. Laland K.N., Odling-Smee F.J., Feldman M.W. Niche construction, biological evolution, and cultural change. *Behavioral and Brain Sciences*, 2000 Vol. 23. R. 131–175.
39. Maran, T. Towards an Integrated Methodology of Eco-semiotics: The Concept of Nature-Text. *Sign Systems Studies*, 2007. Vol. 35(1/2). P. 269–293.
40. McElreath, R. The coevolution of genes, innovation and culture in human evolution. In P.M. Kappeler & J.B. Silk (Eds.), *Mind the gap: tracing the origins of human universals*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2010. R. 451–474.
41. Merhej V., Raoult D. Rhizome of life, catastrophes, sequence exchanges, gene creations, and giant viruses: how microbial genomics challenges Darwin. *Frontiers in cellular and infection microbiology*. 2012. Vol. 2 (113). R. 1–17.
42. Odling-Smee, F. J. Niche inheritance: a possible basis for classifying multiple inheritance systems in evolution. *Biological Theory*, 2007. Vol. 2 (3). R. 276–289.
43. Pagel, M., Venditti, C. and Meade, A. 2006. Large punctuational contribution of speciation to evolutionary divergence at the molecular level. *Science*, 314(5796). R.119–121.
44. Richardson A. O., Jeffrey D. P. Horizontal Gene Transfer in Plants // *Journal of Experimental Botany*, 2007. Vol. 58. P. 1–9.
45. Stegeman S., Keuthe M., Greiner S., Bock R. Horizontal transfer of chloroplast genomes between plant species. // *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012. Vol. 109 (7). P. 2434–2438
46. Su S., Cai F., Si A., Zhang S., Tautz J., Chen S. East Learns from West: Asiatic Honey-bees Can Understand Dance Language of European Honeybees // *PLoS One*, 2008. Vol. 3(6) [Elektronnyj resurs]. – Rezhim dostupa: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0002365>
47. van der Post, D. J., Hogeweg, P. Cultural inheritance and diversification of diet in variable environments. *Animal Behaviour*, 2009. Vol. 78. P. 155–166.
48. Whiten A., Spiter, A., Horne, V., Bonnie K., Lambeth S., Schapiro S., de Waal F. Transmission of multiple traditions within and between chimpanzee groups // *Current Biology*, 2007. Vol. 17(12). P. 1038–1043.

49. Wimsatt, W. C., Griesemer, J. Reproducing Entrenchments to Scaffold Culture: The Central Role of Development in Cultural Evolution. In R. Sansom & R. Brandon (eds.), *Integrating evolution and development: From theory to practice*, Cambridge, MA: MIT Press, 2007. P. 227–323.