

SONDERDRUCK

aus

3 | 2022

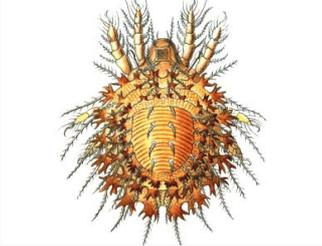
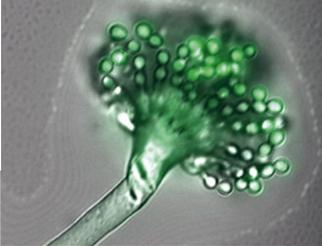
VBio

Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland

MYKOLOGIE
Lebensbedrohliche
Pilzinfektionen

**BODEN-
ORGANISMEN**
Hornmilben

ÖKOLOGIE
Chemodiversität
bei Pflanzen



BIOLOGIE

IN UNSERER ZEIT

Fleischproduktion 2.0

Fabel oder Tatsache?

Nichtgenetische Vererbung

DENIS MEUTHEN



Mit Mechanismen der nichtgenetischen Vererbung können Organismen folgende Generationen über den Zustand der Umwelt informieren, ohne die eigene Basensequenz zu verändern. Das ermöglicht ihren Nachkommen eine vorteilhafte Anpassung an veränderte Umwelten in Zeiträumen, die für eine genetische Evolution zu kurz sind. Nach einem kurzen historischen Rückblick werden zuerst die Mechanismen der nichtgenetischen Vererbung vorgestellt. Es folgen eine Diskussion der Bedingungen für deren Evolution und eine Präsentation aktueller Forschungsthemen.

Jean-Baptiste de Lamarck behauptete am Anfang des 19. Jahrhunderts, dass Lebewesen im Laufe ihres Lebens vorteilhafte Anpassungen an die Umwelt erwerben und diese an die Nachkommen weitergeben. Doch es dauerte nicht lange, bis die Forschungsergebnisse von Darwin und Mendel die Mechanismen genetischer Veränderung, genetischer Vererbung und natürlicher Selektion erklärten. Dadurch stellte sich Lamarcks Evolutionstheorie als falsch heraus, und über ein Jahrhundert lang wurde jegliche Möglichkeit der Anpassung von Organismen an ihre Umwelt innerhalb einer Generation sowie eine nichtgenetische Vererbung solcher Merkmale dem Reich der Fabeln zugeordnet [1]. Doch schon in den 1930er Jahren stellte man fest, dass Ähnlichkeiten zwischen Eltern und ihren Nachkommen nicht nur mit genetischer Vererbung zu erklären sind. Pferdezüchter bemerkten, dass die Fohlen von großen Stuten schneller wuchsen als jene von kleinen

Stuten [2]. Da dieser Effekt unabhängig von der Körpergröße der Väter war, wurde eine rein genetische Vererbung als unwahrscheinlich betrachtet. Nur wenig später beobachtete man, dass angefressene Exemplare des Acker-Rettichs (*Raphanus repbanistrum*) Nachkommen erzeugten, welche mehr bittere Senfölglykoside enthalten und somit für Pflanzenfresser ungenießbar sind [3]. Auch in Wasserflöhen (*Daphnia cucullata*) zeigte sich, dass Mütter aus Umwelten mit vielen räuberischen Mückenlarven Nachkommen produzierten, die Strukturen für eine effektive Verteidigung wie große Helme und Stacheln besaßen [3]. Doch erst mit dem technologischen Fortschritt der letzten Jahre wurden die Mechanismen hinter der nichtgenetischen Vererbung verständlich.

Mechanismen der nichtgenetischen Vererbung

Generell ist ein Teil der Variationsbreite von Merkmalen auf umweltbedingte Variation zurückzuführen. Dieser Teil wird inzwischen unter dem Begriff ► phänotypische Plastizität eingeordnet. *Phaino* ist das griechische Wort für „ich erscheine“, *typos* steht für „Gestalt“, während *plastikos* „zur Verformung oder Modellierung“ bedeutet. Abgeleitet von diesen Worten versteht man unter phänotypischer Plastizität also die Fähigkeit von Individuen, ihr Erscheinungsbild in Abhängigkeit von der Umwelt zu verformen. Diese Fähigkeit resultiert vor allem daraus, dass Mechanismen existieren, welche bestimmen, wie oft einzelne Gensequenzen abgelesen, also transkribiert und translatiert werden. Solche Mechanismen werden unter dem Begriff ► Epigenetik zusammengefasst und lassen sich als mit der DNA assoziierte „Lesezeichen“ verstehen [4]. Solche „Lesezeichen“ können Methylgruppen sein, die direkt mit einzelnen Basen auf der DNA verbunden sind. Alternativ können Histone – Proteine, auf denen die DNA aufgewickelt ist – verändert werden. Zu den Histonmodifikationen gehört beispielsweise das Anhängen von Methylgruppen, Phosphatgruppen, Acetylgruppen, Ubiquitinen oder anderen funktionellen Gruppen. Diese Veränderungen beeinflussen Gensequenzen sowie regulatorische Elemente und wirken sich so auf die Auslesungshäufigkeit von Genen aus. Auch Chromatin-Remodeling-Komplexe greifen an Histonen an, und können so ganze Chromosomenregionen freilegen oder unzugänglich machen. Es gibt zudem genetische Regionen, welche ihre Position auf dem Genom verändern können, was als Nebeneffekt ihre Auslesungshäufigkeit beeinflusst. Sie werden als transponierbare Elemente bezeichnet. Darüber hinaus existieren sequenzspezifische Proteine, auch als Transkriptionsfaktoren bekannt, welche die Auslesung ihrer Zielgene beeinflussen können. Umweltveränderungen können Transkriptionsfaktoren aktivieren oder deaktivieren. Unter Umständen können diese Proteine sogar ihre eigene Transkription beeinflussen und dadurch Rückkopplungsschleifen erzeugen. Transkriptionsfaktoren interagieren zudem mit anderen epigenetischen Mechanismen und

binden beispielsweise in Abhängigkeit von Methylierungen besser oder schlechter an ihre Zielsequenzen. Auch nach der Transkription können epigenetische Mechanismen wirken. Kurze, nichtcodierende microRNA-Stränge können sich an mRNA-Stränge binden und so deren Translation verstärken oder verhindern. Dieser Mechanismus ist als RNA-Interferenz bekannt. Diese epigenetischen Mechanismen führen in Konsequenz zu einer Veränderung des Erscheinungsbildes, welches nicht nur die Physiologie, sondern auch Morphologie, Verhalten und Lebensgeschichte der Lebewesen beinhaltet.

Aus der Veränderung des Erscheinungsbildes ergibt sich die erste Möglichkeit nichtgenetischer Vererbung. Mütter können in ihren Eizellen nämlich zusätzlich zu ihrer Erbinformation andere Substanzen wie Nährstoffe, Hormone, Immunzellen oder Antikörper einlagern. Die Menge dieser Substanzen kann dabei durch die elterliche Umwelt beeinflusst werden. In anderen Worten: Sie ist eine Konsequenz der Auswirkung der phänotypischen Plastizität auf die Physiologie eines Individuums. Beispielsweise wirkt sich eine Umwelt mit viel Nahrung sowohl positiv auf das Wachstum der Mutter als auch auf die Menge an Nährstoffen in ihren Eizellen aus. Das bietet dem Nachwuchs ebenfalls einen unmittelbaren Wachstumsvorteil. Säugetiere können ihrem Nachwuchs über die Plazenta und die Muttermilch noch mehr von diesen Substanzen liefern. Auch Väter können dem Nachwuchs über ihre Samenflüssigkeit – oder bei Insekten über Spermienpakete – Nährstoffe weitergeben.

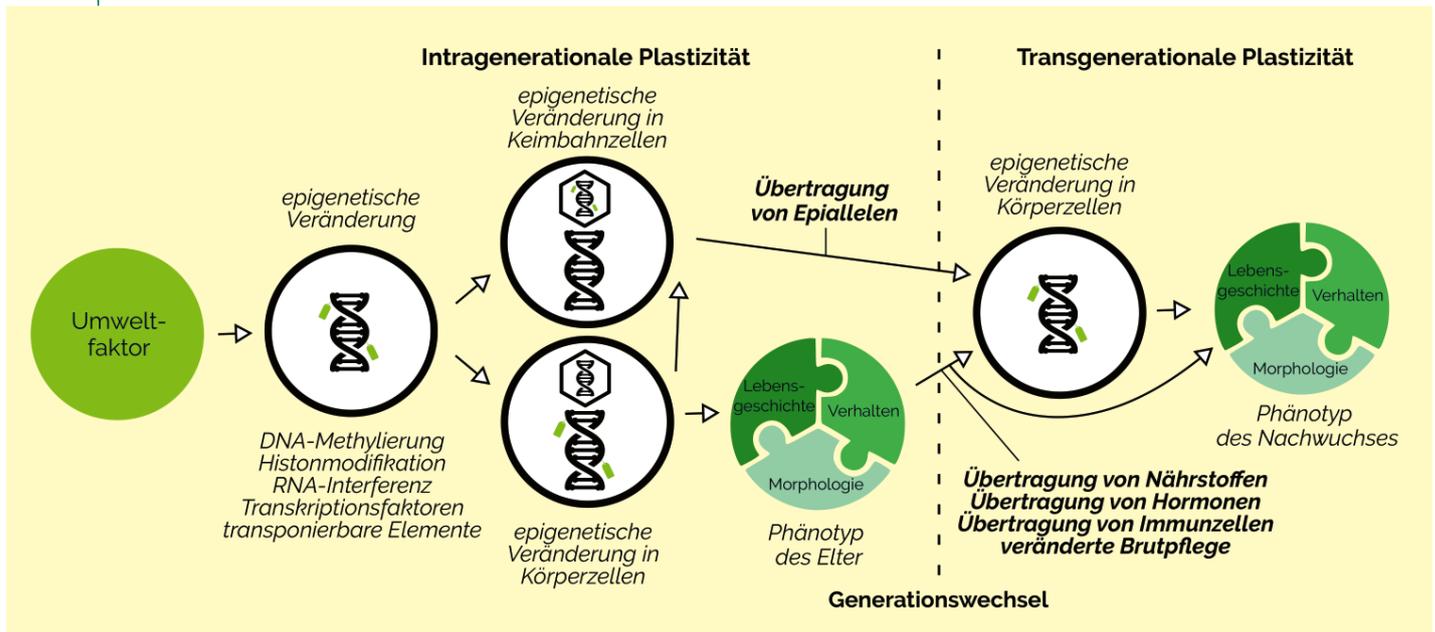
Eine zweite Möglichkeit, wie sich der Phänotyp der Eltern direkt auf den Nachwuchs auswirken kann, ist die Brutpflege. Während dieser kommunizieren Eltern mit ihrem Nachwuchs taktil, akustisch oder über chemische Botenstoffe. Bei eierlegenden Tieren können die sich entwickelnden Embryonen teils bereits vor der Geburt elterliche Signale wahrnehmen. So können weitere Informationen nichtgenetisch weitergegeben werden wie beispielsweise Melodien bei Vögeln oder Informationen über die Anwesenheit von Räubern bei Fischen. Die dritte Möglichkeit der nichtgenetischen Vererbung ist die Übermittlung von ► Epiallelen, d. h. der veränderten epigenetischen Information, über die Keimbahn. So können epige-

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 283 erklärt.

IN KÜRZE

- Nichtgenetische Vererbung **spielt in der Evolution eine wichtige Rolle**. Sie erfolgt über die Übertragung von Nährstoffen, Hormonen, Immunzellen und Epiallelen sowie eine veränderte Brutpflege.
- Umweltinformationen aus vielen verschiedenen Quellen müssen integriert werden, um einen **optimal angepassten Phänotyp** zu entwickeln.
- Die **relative Priorität jeder Information** ist von Art und Umweltfaktor abhängig. Es verbleiben jedoch noch viele offene Fragestellungen.

ABB. 1 | MECHANISMEN NICHTGENETISCHER VERERBUNG



Im Rahmen intragenerationaler Plastizität verursacht ein veränderter Umweltfaktor epigenetische Veränderungen (z. B. Methylierungen, Histonmodifikationen, RNA-Interferenzen, Transkriptionsfaktoren, transponierbare Elemente) in Keimbahnzellen und Körperzellen. Die epigenetischen Veränderungen in Körperzellen führen zu einer Veränderung des Phänotyps der Eltern, wirken sich also z. B. auf deren Verhalten, Morphologie und Lebensgeschichte aus. Nichtgenetische Vererbung über Generationen kann entweder aus einer Weitergabe von Epiallelen aus Keimbahnzellen oder aus dem veränderten Phänotyp der Eltern (Übertragung von Nährstoffen, Hormonen, Immunzellen oder veränderte Brutpflege) resultieren. Diese übermittelten Informationen können sich entweder direkt auf den Phänotyp des Nachwuchses auswirken oder das Epigenom in den Körperzellen des Nachwuchses und dadurch deren Phänotyp modifizieren. Dieser Prozess wird auch als transgenerationale Plastizität bezeichnet.

netische Muster früherer Generationen zu epigenetischen Veränderungen in den Körperzellen des Nachwuchses führen. Das wird dann unmittelbar im Erscheinungsbild der nächsten Generation sichtbar. Unabhängig vom genauen Mechanismus wird die nichtgenetische Vererbung auch als ► transgenerationale Plastizität bezeichnet. Damit grenzt sie sich von der ► intragenerationalen Plastizität ab, welche nur den Einfluss der Umwelt innerhalb einer Generation bezeichnet (Abbildung 1). Die Effekte transgenerationaler Plastizität sind nicht zu unterschätzen. Eine Studie bei dem Fadenwurm *Caenorhabditis elegans* kam kürzlich zu dem Ergebnis, dass solche Effekte ungefähr gleich stark ausfallen wie eine Akkumulation von genetischen Mutationen über 250 Generationen [5].

Evolution von phänotypischer Plastizität und nichtgenetischer Vererbung

Vorteilhafte phänotypische Plastizität ist ein Produkt der Evolution. Als solche ist sie nicht omnipräsent, sondern existiert nur bei einigen Lebewesen im Zusammenhang mit ausgewählten Umweltfaktoren. Das liegt daran, dass diese Fähigkeit auch Kosten mit sich bringt, welche durch Vorteile aufgewogen werden müssen. Die erste Bedingung zur Evolution der Plastizität ist, dass sich Umwelten zeitlich und räumlich innerhalb eines Habitats verändern. Gleichzeitig dürfen diese Fluktuationen nicht

zu kurzfristig ausfallen, da eine plastische Anpassung Zeit benötigt. Zweitens muss sich der optimale Phänotyp innerhalb dieser Spannweite von Umwelten unterscheiden. Drittens müssen verlässliche Signale existieren, welche diese Umweltveränderungen vorhersagen oder erkennbar machen. Sind diese Bedingungen nicht erfüllt, würde sich eine unveränderliche Ausprägung eines Allrounder-Phänotyps gegenüber der Plastizität evolutionär durchsetzen [6].

Für die Evolution vorteilhafter nichtgenetischer Vererbung ist die zuverlässige Vorhersagbarkeit von Umwelten über Generationen hinaus elementar wichtig. Sollten Umwelten nämlich kurzfristig fluktuieren oder Elterntiere regelmäßig abwandern, würde sich in der Evolution eine ausschließlich persönliche Einschätzung der Umwelt als vorteilhafter herausstellen. Dieser Umstand wird besonders relevant, wenn sich die nichtgenetische Vererbung über mehrere Generationen erstreckt. Denn es ist oft eine Herausforderung, die Umweltbedingungen, welche viele Generationen später herrschen werden, zuverlässig vorherzusagen. Deshalb evolviert eine derartige ► multigenerationale Plastizität nur in einem eng gesteckten Rahmen. Die Generationszeiten müssen im Verhältnis zur Umweltveränderung kurz ausfallen. Gleichzeitig darf sich die Umwelt nur in geringem Maß ändern, und die Signale zur Einschätzung der Umwelt müssen relativ ungenau sein.

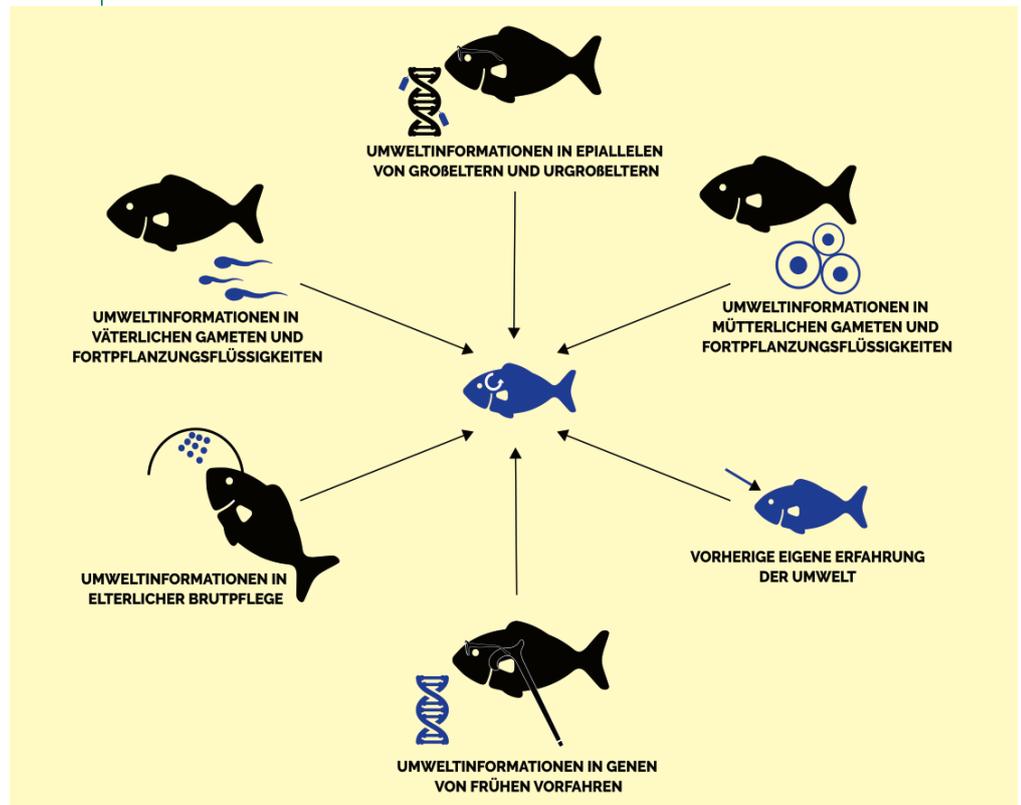
Das wird an einem Beispiel multigenerationaler nichtgenetischer Vererbung beim Fadenwurm *C. elegans* deutlich. Dieser schnelllebige Organismus hat eine Generationszeit von drei Tagen und lebt im Bodengrund, welcher Temperaturveränderungen nur langsam annimmt. Gleichzeitig können Individuen anhand persönlicher Einschätzung ihrer Umwelt zukünftige Temperaturveränderungen im Boden nur ungenau vorhersagen. Deshalb werden in diesem Modellsystem temperaturinduzierte epigenetische Veränderungen mindestens 14 Generationen lang weitergegeben [7].

Integration nichtgenetischer Information

Bei Vorhandensein nichtgenetischer Vererbung können Informationen über die Umwelt von vielen verschiedenen Quellen bezogen werden (Abbildung 2). Gene übermitteln Informationen von frühen Vorfahren. Nichtgenetische Vererbung übermittelt Informationen von Urgroßeltern, Großeltern, Vätern und Müttern. Die Umwelt kann zudem ebenfalls persönlich wahrgenommen werden. Hierbei ergibt sich die Frage, wie diese Informationen, welche sehr unterschiedlich ausfallen können, integriert werden sollten. Ein Ansatz hierzu findet sich in der Informationstheorie.

Der Satz von Bayes bietet eine mathematische Regel, wie Informationen aus verschiedenen Quellen, welche zu unterschiedlichen Zeiten gesammelt wurden, optimal integriert werden können. Er wurde im 18. Jahrhundert von einem Priester aus London mit einer Vorliebe für Mathematik entwickelt: Thomas Bayes wollte aus dem Wissen eines Ereignisses in der Vergangenheit die Wahrscheinlichkeit eines ähnlichen zukünftigen Ereignisses berechnen können. Seine Idee war, basierend auf vorherigem Wissen eine erste Einschätzung vorzunehmen und diese bei Erwerb neuen Wissens anzupassen. Der Satz von Bayes beschreibt dementsprechend einen Verrechnungsmechanismus, mit dem vorheriges Wissen und neue Informationen optimal miteinander zu einem neuen Wissensstand kombiniert werden können. Weil dieser Ansatz zur Integration von Informationen auch für andere Organismen optimal sein sollte, wird er seit kurzem auch als Konzept vorgeschlagen, um die Auswirkungen von verschiedenen Informationen auf den Phänotyp von Organismen zu verstehen [8]. Um eine optimale plastische Anpassung zu erzielen, sollte ein Organismus also seinen Wissens-

ABB. 2 | INTEGRATION VON UMWELTINFORMATIONEN

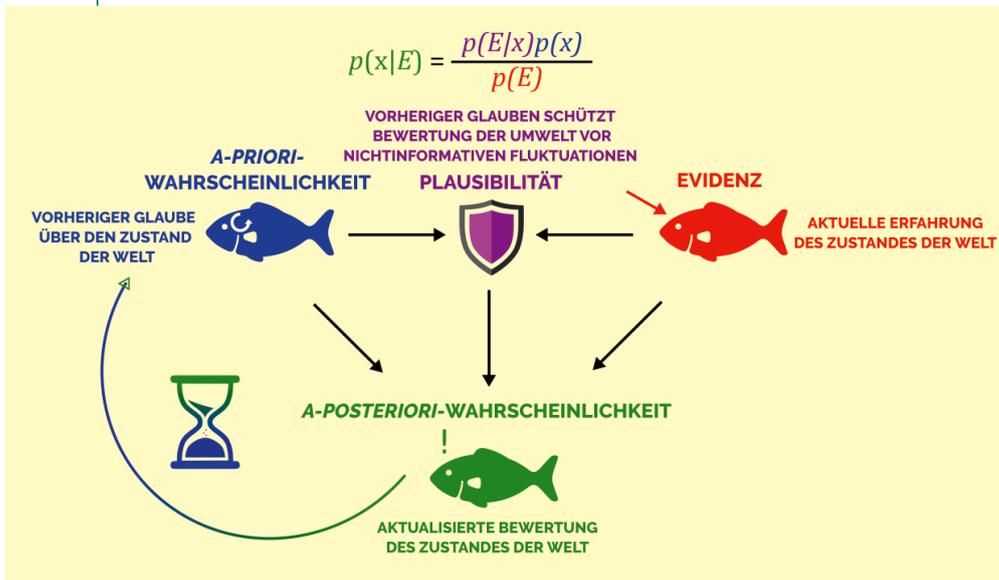


Verschiedene Quellen von Informationen über die Umwelt können zur Entwicklung eines optimalen Phänotyps integriert werden. Informationen finden sich in den Genen von frühen Vorfahren, in den Epiallelen von Großeltern und Urgroßeltern, in mütterlichen und väterlichen Gameten und Fortpflanzungsflüssigkeiten sowie in der Art und Weise der elterlichen Brutpflege. Darüber hinaus kann die Umwelt auch persönlich wahrgenommen werden.

stand über die Umwelt (*A-posteriori*-Wahrscheinlichkeit) nach der Beobachtung eines Ereignisses (Evidenz) unter Berücksichtigung vorherigen Wissens (*A-priori*-Wahrscheinlichkeit) und einer Plausibilitätsfunktion aktualisieren (Abbildung 3). Durch diesen Mechanismus wird der Einfluss nichtinformativer kurzfristiger Umweltfluktuationen auf den Phänotyp gering gehalten. Die Verbindung des Satzes von Bayes und der Evolutionstheorie führte zu vielen neuen Erkenntnissen. Darunter finden sich Hinweise zur relativen Relevanz der verschiedenen Informationsquellen (Abbildung 2).

Eine erste Erkenntnis ist, dass die Bedeutung der Information von früheren Generationen mit jeder weiteren Generation abnehmen sollte. Das liegt daran, dass die Relevanz einer früher erworbenen Information mit zunehmendem zeitlichen Abstand abnimmt. Daraus folgt, dass die Effekte der Umwelt früherer Generationen mit jeder Generation schwächer werden sollten, was bereits bei vielen Arten empirisch bestätigt werden konnte. Beispielsweise stellte man in *Daphnia ambigua* fest, dass die durch Umweltvariation induzierte veränderte Genexpression in der dritten Generation schwächer ausfällt als in der zweiten [9].

ABB. 3 | EINSCHÄTZUNG DER UMWELT



Die Integration von Umweltinformationen lässt sich mit Hilfe des Satzes von Bayes mathematisch beschreiben. Zu jedem Zeitpunkt wird die A-priori-Wahrscheinlichkeit (d. h. der vorherige Glaube über den Zustand der Welt) mit der Evidenz (d. h. die aktuelle Erfahrung des Zustandes der Welt) integriert, um eine Plausibilität, welche vor nichtinformativen Umweltfluktuationen schützt, zu formen. Aus Plausibilität, A-priori-Wahrscheinlichkeit und Evidenz formt sich anschließend die A-posteriori-Wahrscheinlichkeit, d. h. die aktualisierte Bewertung des Zustandes der Umwelt. Dieser Prozess wiederholt sich kontinuierlich und wird deshalb in der Informationstheorie als Bayes'sche Aktualisierung bezeichnet.

Informationen von Müttern oder Vätern?

Während bekannt ist, dass die Umwelt von beiden Eltern Auswirkungen auf den Phänotyp von Nachkommen haben kann, hängt es von der Art ab, welcher Elter die wichtigere Rolle einnimmt. Wie bereits erläutert, ist die Fähigkeit von Individuen, die Umweltbedingungen der nächsten Generation vorherzusagen, eine Bedingung für die Evolution von vorteilhafter nichtgenetischer Vererbung. Das ist nur möglich, wenn sich Individuen langfristig in derselben Umwelt aufhalten, in welcher ihre Nachkommen vertreten sein werden. Dementsprechend ist das Geschlecht, welches stationärer ist, meistens auch dasjenige, welches einen größeren Teil zur nichtgenetischen Vererbung beiträgt [10]. In vielen Arten gibt es zudem nur ein Geschlecht, welches die Brutpflege durchführt. Verständlicherweise kann unter solchen Umständen auch nur ein Geschlecht über die Brutpflege Informationen an den Nachwuchs vermitteln. Beispielsweise betreiben bei der Dickkopflritze (*Pimephales promelas*) nur die Männchen Brutpflege. Dementsprechend haben bei dieser Art die Väter einen größeren Einfluss auf den Phänotyp der Nachkommen als die Mütter [11]. Darüber hinaus unterscheiden sich Mütter und Väter in Hinblick auf die zur Verfügung stehenden Mechanismen der nichtgenetischen Vererbung. Mütter können in ihren Eizellen Nährstoffe, Hormone und Immunzellen unterbringen, was bei den Spermien der Väter nicht möglich ist. Auch die Vererbung von Epiallenen kann bei Müttern und Vätern unterschied-

lich erfolgen. Beispielsweise unterscheiden sich väterliche und mütterliche Methylome in Nicht-Säugetieren darin, in welcher Form sie an den Nachwuchs vererbt werden. Methylome aus Spermien können ohne Modifizierung übermittelt werden, während mütterliche Methylome stark reorganisiert werden. Daraus ist bei Nicht-Säugetieren eine größere Relevanz der väterlichen Umwelt auf das Methylom des Nachwuchses ableitbar. Bei Säugetieren hingegen ist die Situation komplexer, da das Methylom während der Entwicklung der Zygote komplett zurückgesetzt wird. Väterliche Methylome werden während dieses Prozesses im Vergleich zu mütterlichen schneller demethyliert, was bei Säugetieren eine größere Relevanz der mütterlichen Umwelt auf das Nachwuchs-Methylom nahelegt.

Informationen von früheren Generationen oder eigene Wahrnehmung?

Eine weitere Erkenntnis ist, dass die relative Bedeutung der nichtgenetisch vererbten Informationen vom Entwicklungsstadium des Nachwuchses abhängt. Juvenile Organismen sollten sich mehr auf Informationen früherer Generationen verlassen, während bei adulten Lebewesen die eigene Wahrnehmung der Umwelt an Relevanz zunimmt. Das liegt erstens daran, dass eine Anpassung des Phänotyps ein langwieriger Prozess ist – es kann Wochen bis Monate dauern, bis dieser Prozess vollendet ist. Deshalb ist es ein Vorteil, diesen Prozess basierend auf vererbten Informationen schon unmittelbar nach der Entstehung der Zygote beginnen zu können – also lange bevor Lebewesen über entwickelte Sinne zur Wahrnehmung der Umwelt verfügen. Auch ist die Entwicklung der Sinne selbst nach der Geburt oft nicht abgeschlossen, wodurch eine eigene Einschätzung der Umwelt im frühen Lebensstadium nicht möglich ist. Auch nach abgeschlossener Sinnesentwicklung und erstmaliger vollständiger Wahrnehmung der Umwelt bleiben nichtgenetisch vererbte Umweltinformationen erst einmal relevant. Das liegt daran, dass vererbte Informationen über einen längeren Zeitraum gesammelt wurden und so einen akkuraten Mittelwert der Umweltbedingungen darstellen. Im Gegensatz dazu ist die erstmalige eigene Wahrnehmung der Umwelt anfällig gegenüber nichtinformativen Umweltfluktuationen. Erst mit zunehmendem Alter sollte die vererbte Information an Relevanz verlieren. Das liegt daran, dass Lebewesen dann einen verlässlichen Mittelwert der eigenen Wahrnehmung der Umwelt erstellen können, wel-

cher zudem aktueller ist. Diese beschriebenen Muster wurden bereits mehrfach in empirischen Studien nachgewiesen. Beispielsweise sind die Effekte elterlicher Umwelten in juvenilen *Daphnia cucullata* stärker als in adulten [3].

Aktuelle Forschungsthemen

Während es viele Beispiele vorteilhafter nichtgenetischer Vererbung gibt, kann diese auch Nachteile haben. Beispielsweise haben Menschen, deren väterliche Großväter während des Zweiten Weltkrieges hungern mussten, im Schnitt eine um fünf Jahre kürzere Lebenserwartung [12]. Auch Stress und Vergiftungen können negative Konsequenzen für spätere Generationen haben. Deshalb ist es Gegenstand aktueller wissenschaftlicher Diskussionen, ob nichtgenetische Vererbung im Durchschnitt vorteilhaft ist oder nicht. Eine der Schwierigkeiten hierbei ist der momentane Mangel an Studien, welche sich mit tatsächlicher transgenerationaler Plastizität befassen. Hierbei muss nämlich konkret mit einem Umweltfaktor gearbeitet werden, der eine elterliche Vorhersage der Eltern über die Umwelt der Nachkommen erlaubt. Leider befassten sich bisher viele Studien lediglich mit einer Konditionsweitergabe über Generationen, was zwar regelmäßig zu großen Effekten führt, aber wenig mit der Vorhersage zukünftiger Umwelten zu tun hat [13]. Während nachgewiesen ist, dass Epiallele über Generationen weitergegeben werden, ist der detaillierte Mechanismus der Vererbung von mütterlichen und väterlichen Epiallelen noch unklar. Das macht es auch schwierig einzuschätzen, welcher Anteil der elterlichen Epiallele sich tatsächlich im ► Epigenom des Nachwuchses wiederfindet. Beispielsweise fand man in einer aktuellen Studie bei Menschen heraus, dass während der ersten Teilungszyklen einer Zygote kein Methylohm zu finden ist. Erst in späteren Zyklen erfolgt eine Neumethylierung durch bisher noch nicht vollständig verstandene Mechanismen [14].

Aktuelle mathematische Modelle der Evolution, welche auf dem Satz von Bayes basieren, führen zu interessanten testbaren Theorien. Eine Vorhersage ist, dass Plastizität in juvenilen Lebewesen höher ausfallen sollte als im Adultstadium. Die Dauer der Periode hoher Plastizität sollte allerdings negativ mit der Zuverlässigkeit der Signale zur Erfassung von Umweltveränderungen korrelieren [8]. Denn bei nichtinformativen Signalen sollte die Umwelt über einen längeren Zeitraum selbst erfasst werden, um eine anschließende vorteilhafte plastische Anpassung zu erlauben. Bei sehr zuverlässiger nichtgenetisch vererbter Information sollte die Umwelt nach der Embryonalentwicklung hingegen nur noch zu wenig weiterer plastischer Anpassung führen. Da es schwer ist, die relative Zuverlässigkeit von Signalen über Umweltveränderungen vergleichend einzuschätzen oder sie direkt zu manipulieren, wird es noch dauern, bis empirische Beweise zu diesen Theorien vorliegen.

Kürzlich fanden erste Studien empirische Hinweise auf ► Telegonie. Darunter versteht man die Theorie, dass Männchen den weiblichen Körper markieren können, so dass der Nachwuchs auch Merkmale früherer Paarungspartner trägt, obwohl spätere Paarungspartner die Väter sind. Bei der Fliege *Telostylinus angusticollis* wurde die Körpergröße der Nachkommen tatsächlich von der Kondition des vorherigen männlichen Paarungspartners beeinflusst und nicht von dem Partner, welcher die Eizellen befruchtete [15]. Auch wenn es noch unklar ist, welche Bedingungen die Evolution von Telegonie begünstigen, hätte dieser Prozess interessante Konsequenzen für die Evolution der Partnerwahl. Unter diesen Umständen würden sich nämlich Männchen durchsetzen, welche die Kondition des vorherigen Partners eines Weibchens beurteilen können. So können sie sich gezielt mit Weibchen verpaaren, deren vorheriger Partner eine hohe Kondition hatte. Bei Vorhandensein von Telegonie würde diese Strategie die Qualität der Nachkommen des Männchens erhöhen. Auch eine andere Weibchenwahl würde so begünstigt. Während die Eizellen heranwachsen, sollten die Weibchen sich nämlich mit Männchen, welche eine hohe Kondition haben, verpaaren. Nach der Reifung der Eizellen sollten sie hingegen Partner mit der besten genetischen Kompatibilität bevorzugen. Die Telegonie stellt somit ein neues, spannendes Forschungsgebiet innerhalb der nichtgenetischen Vererbung dar.

GLOSSAR

Epiallel: Das spezifische epigenetische Muster eines Genortes.

Epigenetik: Mechanismen, welche durch Regulierung der Genexpression – ohne Manipulation der Basensequenz – zu Veränderungen in Organismen führen.

Epigenom: Die Gesamtheit der epigenetischen Veränderungen des Genoms einer Zelle.

Informationstheorie: Teilbereich der Wahrscheinlichkeitstheorie und Statistik. Mathematische Darstellung von Informationen sowie von deren Übertragung und Verarbeitung.

Intragenerationale Plastizität: Einfluss der selbst wahrgenommenen Umwelt auf den eigenen Phänotyp.

Methylohm: Die Gesamtheit der Methylierungen des Genoms einer Zelle.

Multigenerationale Plastizität: Einfluss der Umwelt früherer Generationen auf den Phänotyp einer mindestens zwei Generationen später nachfolgenden Generation.

Phänotypische Plastizität: Die Fähigkeit von individuellen Genotypen, in verschiedenen Umwelten verschiedene Phänotypen auszubilden.

Telegonie: Die auf Aristoteles zurückzuführende Theorie, dass Nachkommen die Eigenschaften eines vorherigen Paarungspartners der Mutter vererbt bekommen können.

Transgenerationale Plastizität: Einfluss der Umwelt früherer Generationen auf den Phänotyp einer nachfolgenden Generation.

Zusammenfassung

Die nichtgenetische Vererbung wurde lange vernachlässigt, stellt sich aber heutzutage als wichtiges Forschungsthema heraus. Die Übermittlung von Nährstoffen, Hormonen, Immunzellen, Epiallelen und eine veränderte Brutpflege kann zu einer vorteilhaften Anpassung der Nachkommen an die Umwelt führen. Nur wenig fluktuierende, langfristig gut vorhersagbare Umweltfaktoren begünstigen die Evolution von nichtgenetischer Vererbung. Die vielen übermittelten Informationen früherer Generationen müssen mit eigenen Erfahrungen integriert werden, um sich optimal an Umwelten anpassen zu können. Der Satz von Bayes bietet hierbei einen auf der Wahrscheinlichkeitsrechnung basierenden mathematisch optimalen Ansatz, korrekte Schlüsse über den Zustand der Umwelt zu ziehen. Dabei ist die relative Priorität jeder Informationsquelle von den natürlichen Bedingungen jeder Art abhängig. Die nichtgenetische Vererbung bleibt ein faszinierendes Forschungsgebiet mit vielen spannenden offenen Fragestellungen.

Summary

Non-genetic inheritance – fable or fact?

Non-genetic inheritance has been long neglected, but has nowadays turned out to be an important research topic. The transfer of nutrients, hormones, immune cells, epialleles and an altered parental care can lead to a beneficial adaptation of offspring to their environment. Only environmental factors that fluctuate little and are well predictable in the long-term facilitate the evolution of non-genetic inheritance. The wide range of information passed on by earlier generations has to be integrated with own assessments in order to be able to adapt to the environment. Based on probability calculation, Bayesian updating offers a mathematically optimal approach to draw correct conclusions about the state of the environment. However, the relative priority of every source of information depends on the natural conditions of each species. Non-genetic inheritance remains a fascinating research field with a lot of exciting open questions.

Schlagworte:

phänotypische Plastizität, transgenerationale Plastizität, nichtgenetische Vererbung, Epigenetik

Literatur

- [1] M. J. West-Eberhard (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20, 249–278.
- [2] A. Walton et al. (1938). The maternal effects on growth and conformation in Shire horse-Shetland pony crosses. *Proc. Roy. Soc. B* 125, 311.
- [3] A. A. Agrawal et al. (1999). Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature* 401, 60–63.
- [4] J. M. Wagner et al. (2010). Lesezeichen im Buch des Lebens. *Epigenetik. Pharm. Unserer Zeit* 39, 176–182.
- [5] L. M. Johnson et al. (2020). Short-term heritable variation overwhelms 200 generations of mutational variance for metabolic traits in *Caenorhabditis elegans*. *Evolution* 74, 2451–2464.
- [6] C. K. Ghalambor et al. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct. Ecol.* 21, 394–407.
- [7] A. Klosin et al. (2017). Transgenerational transmission of environmental information in *C. elegans*. *Science* 356, 316–319.
- [8] J. A. Stamps et al. (2016). Bayesian models of development. *Trends Ecol. Evol.* 31, 260–268.
- [9] N. R. Hales et al. (2017). Contrasting gene expression programs correspond with predator-induced phenotypic plasticity within and across generations in *Daphnia*. *Mol. Ecol.* 26, 5003–5015.
- [10] J. J. Herman et al. (2014). How stable 'should' epigenetic modifications be? Insights from adaptive plasticity and bet hedging. *Evolution* 68, 632–643.
- [11] D. Meuthen et al. (2021). Paternal care effects outweigh gamete-mediated and personal environment effects during the transgenerational estimation of risk in fathead minnows. *BMC Ecol. Evol.* 21, 187.
- [12] G. Kaati et al. (2007). Transgenerational response to nutrition, early life circumstances and longevity. *Eur. J. Hum. Genet.* 15, 784–790.
- [13] A. Sánchez-Tójar et al. (2020). The jury is still out regarding the generality of adaptive 'transgenerational' effects. *Ecol. Lett.* 23, 1715–1718.
- [14] H. Guo et al. (2014). The DNA methylation landscape of human early embryos. *Nature* 511, 606–610.
- [15] A. J. Crean et al. (2014). Revisiting telegony: offspring inherit an acquired characteristic of their mother's previous mate. *Ecol. Lett.* 17, 1545–1552.

Verfasst von:



Denis Meuthen, geb. 1984, 2004–2010 Biologiestudium an der Universität zu Köln und der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn. 2016 Promotion zum Dr. rer. nat. (Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn). 2017–2019 Postdoktorand an der University of Saskatchewan. 2020–2022 Postdoktorand an der Universität Bielefeld. Seit Juli 2022 Freigeist-Fellow und Nachwuchsgruppenleiter an der Universität Bielefeld.

Korrespondenz

Dr. Denis Meuthen
AG Evolutionsbiologie
Universität Bielefeld
Konsequenz 45
33615 Bielefeld
Email: denis.meuthen@uni-bielefeld.de

VERANSTALTUNGSTIPP

22. September 2022

Carlo Klein & Wolfgang Nellen

Wir CRISPRn uns durch die Apokalypse – Science und Science Fiction der genetischen Optimierung

Vortrag/Workshop (kostenlos)

Future Space, Wilhelmstr. 2, 34117 Kassel





Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland

**GEMEINSAM
FÜR DIE**

BIEWISSENSCHAFTEN

Gute Gründe, dem VBIO beizutreten:

- Werden Sie Teil des größten Netzwerks von Biowissenschaftlern in Deutschland
- Unterstützen Sie uns, die Interessen der Biowissenschaften zu vertreten
- Nutzen Sie Vorteile im Beruf
- Bleiben Sie auf dem Laufenden – mit dem VBIO-Newsletter und dem Verbandsjournal „Biologie in unserer Zeit“
- Treten Sie ein für die Zukunft der Biologie



www.vbio.de

Jetzt beitreten!

