

**ПРОБЛЕМА НАСЛЕДОВАНИЯ  
ПРИБРЕТЕННЫХ ПРИЗНАКОВ  
В ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ**  
*от Спенсера и Вейсмана  
до наших дней*

**И. И. Дзеве́рин**

Институт зоологии имени И. И. Шмальгаузена  
НАН Украины

# Терминология и некоторые предварительные замечания



Л. Я. Бляхер  
Проблема  
наследования  
приобретенных  
признаков

...”для доказательства наследования приобретенного признака необходимо показать, что у родителей новый признак приобретен, а не унаследован, и что у их потомков измененный признак унаследован, а не приобретен ими в течение индивидуальной жизни”.

Бляхер Л. Я. Проблема наследования приобретенных признаков. М.: Наука, 1971.

Как правило, наследование приобретенных признаков предполагает (явно или неявно) адекватную изменчивость.

Почему вообще возможны целесообразные реакции, и как получается, что именно они наследуются?

# Август Вейсман (1834-1914)

- Организм состоит из сомы и зародышевой плазмы
- Наследственны только те изменения, которые затрагивают зародышевую плазму
- Наследственность локализована в клеточном ядре, хромосомы — механизм точного распределения наследственного материала между потомками

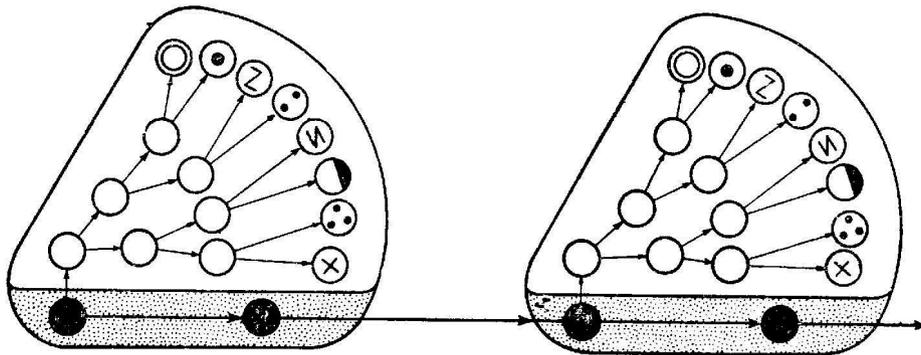
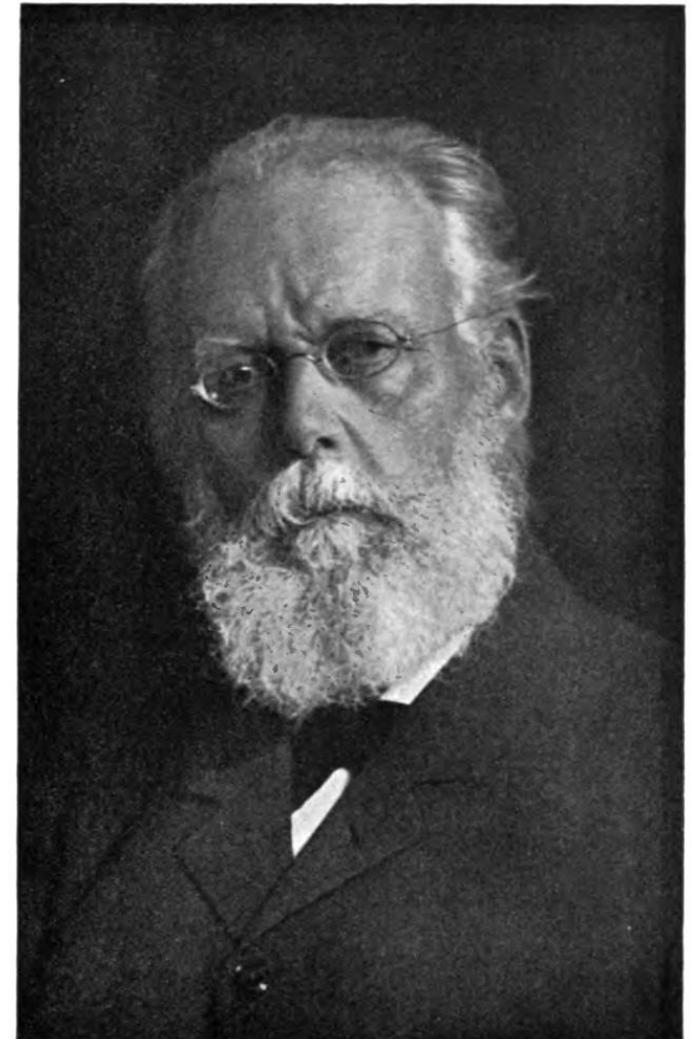


Рис. 35. Схема неравнонаследственного деления клеток развивающегося зародыша и непрерывности зародышевой плазмы.

Слева — материнский организм; справа — дочерний. Участок с точками — зачатковый путь; черные кружки — половые клетки. Половые клетки дочерней особи — только от половой клетки материнского организма (непрерывность зародышевой плазмы). Белый фон — сома; светлые кружки — соматические клетки; различные значки в кружках — специализированные клетки — продукты неравнонаследственного деления. Зигота (первый слева кружок каждой особи) также претерпевает неравнонаследственное деление; его продукты: половая клетка и сома.

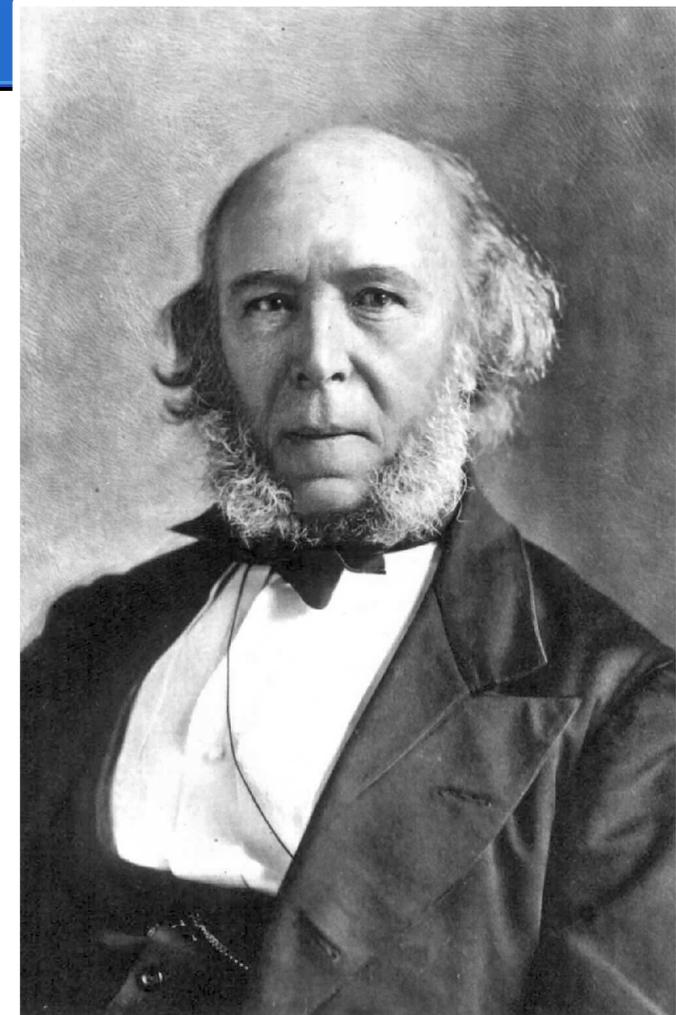


Wikipedia

*August Weismann*

# Герберт Спенсер (1820-1903)

- Оригинальная эволюционная концепция:
  - Прямое и косвенное уравнивание
  - Возрастание роли прямого уравнивания в эволюции
- “Либо была наследственность приобретенных признаков, либо вовсе не было эволюции”:  
“Недостаточность естественного отбора”, 1893



Herbert Spencer at the age of 73  
Wikipedia

# Дискуссии о наследовании приобретенных признаков в начале XX века

- Косвенные аргументы:
  - например, данные о том, что фактор, вызывающий изменение, может отличаться от фактора, приспособлением к которому является это изменение
- Прямые экспериментальные подтверждения и опровержения.
- Концепция модификационной изменчивости как выражения экологической пластичности
- К 30-м — 40-м гг. убеждение о невозможности наследования приобретенных признаков прочно утвердилось в науке. Центральная догма молекулярной биологии (Crick, 1958), казалось бы, поставила окончательную точку.



Полярная ива  
Wikipedia

*Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Descendenzproblem. Versuch einer methodologischen Kritik des Erklärungsprinzips und der botanischen Tatsachen des Lamarckismus von C. Detto. VI u. 214 S. G. Fischer, Jena 1904. Preis M. 4.—.*

Der Grundgedanke des vorliegenden Buches ist, nachzuweisen, daß das Erklärungsprinzip von Lamarck, die Theorie der direkten Anpassung, deshalb unhaltbar sei, weil es auf einer methodisch unzulässigen Voraussetzung beruhe. Der Gedankengang des Verfassers läßt sich sehr bequem an den vorausgeschickten sechs Thesen erkennen, die deshalb mitgeteilt werden mögen.

„1. Die beiden überhaupt möglichen Betrachtungsweisen des gegebenen, die physikalische und die psychologische Methode schließen

Рецензия на книгу С. Detto, 1904  
[http://zs.thulb.uni-jena.de/receive/jportal\\_jparticle\\_00281372](http://zs.thulb.uni-jena.de/receive/jportal_jparticle_00281372)

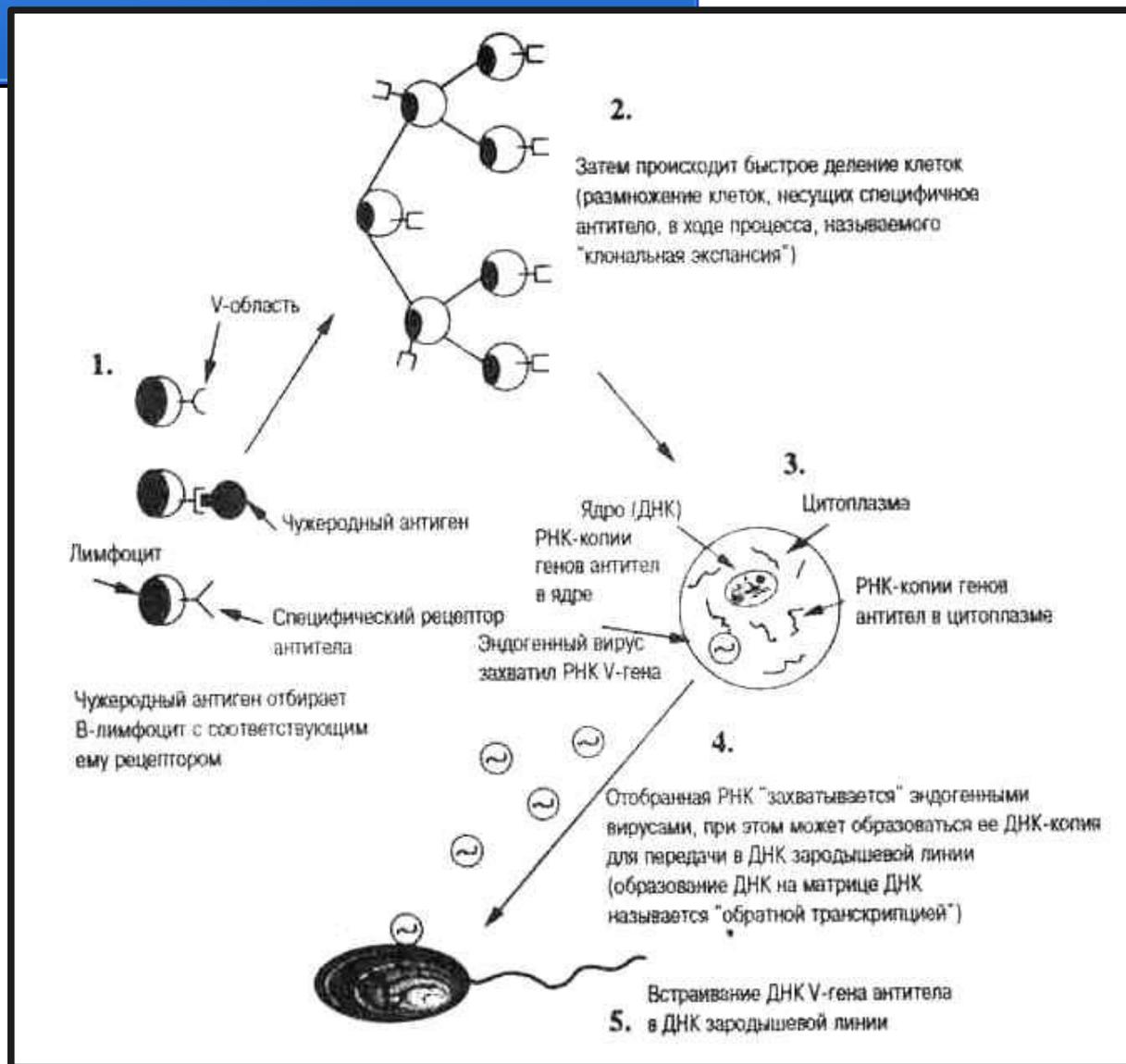
# Возрождение идеи наследования приобретенных признаков в последние десятилетия

*Чаще всего выдвигаемые концепции*

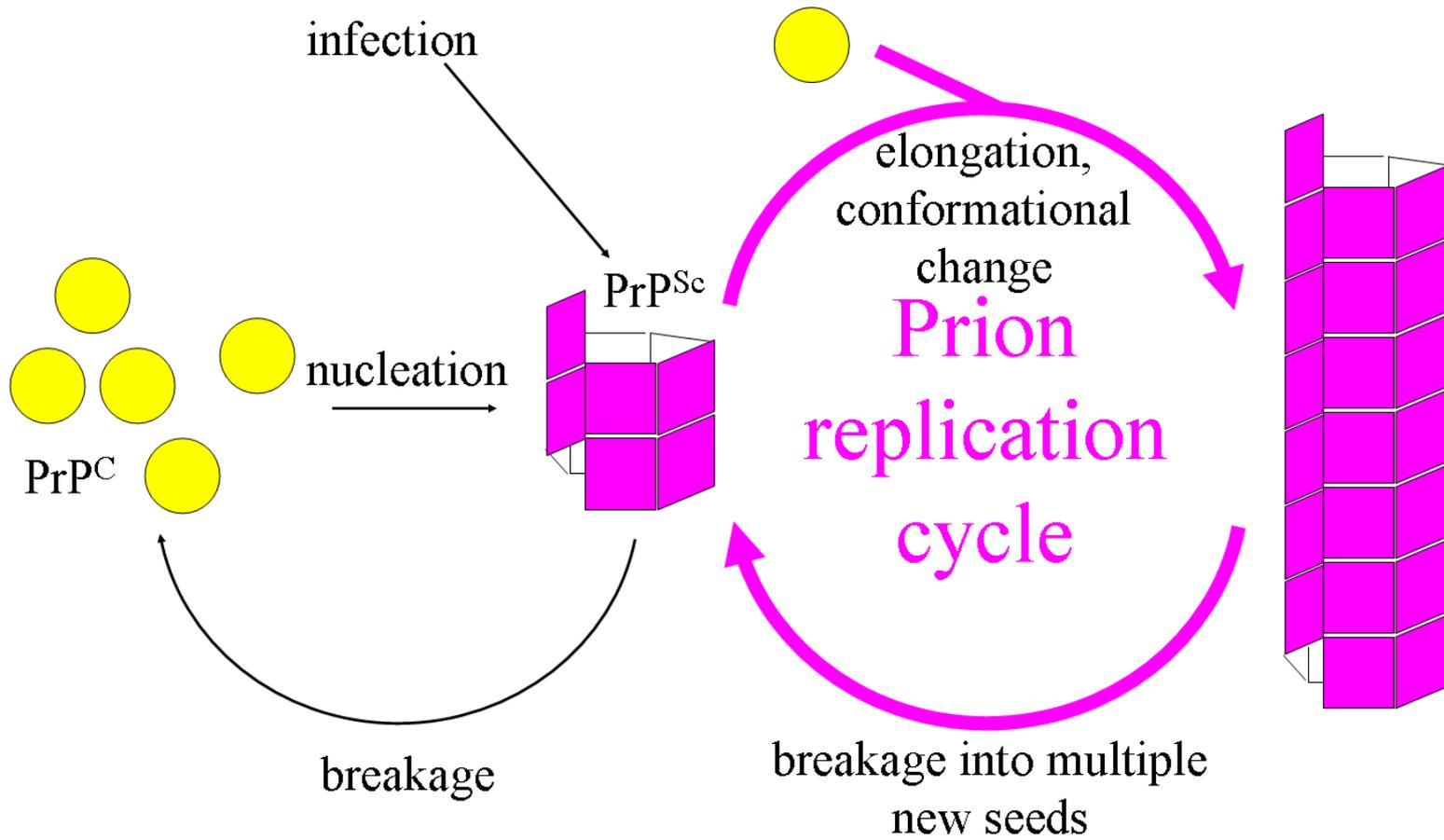
- Обратная транскрипция
- Прионы
- Передача эпигенетических изменений следующим поколениям
- Параллелизм наследственных и ненаследственных изменений

# Обратная транскрипция

- Не может рассматриваться как пример наследования приобретенных признаков. Нет передачи информации от фенотипа к генотипу. Только между генотипами.
- Э. Стил: сочетание идей обратной транскрипции и соматического мутагенеза.



# Прионы



Фибриллярная модель размножения прионов  
Wikipedia

# Передача эпигенетических изменений следующим поколениям

- Метилирование ДНК, микроРНК, другие механизмы
- Исключительно важны в онтогенезе и жизнедеятельности, но едва ли в эволюции: тенденция к затуханию (длительные модификации)
- Многочисленные теоретические и методические проблемы (ср. эксперимент Dias & Ressler, 2014 и опыты, проведенные в 20-х — 30-х гг. прошлого века в лабораториях И. П. Павлова и Н. К. Кольцова)



nature  
neuroscience

Home | Current issue | Comment | Research | Archive ▾ | Authors & referees ▾ | About the journal ▾

home ▶ archive ▶ issue ▶ article ▶ abstract

ARTICLE PREVIEW  
view full access options ▶

NATURE NEUROSCIENCE | ARTICLE

Parental olfactory experience influences behavior and neural structure in subsequent generations

Brian G Dias & Kerry J Ressler

Affiliations | Contributions | Corresponding authors

Nature Neuroscience 17, 89–96 (2014) | doi:10.1038/nn.3594  
Received 21 September 2013 | Accepted 01 November 2013 | Published online 01 December 2013 | Corrected online 09 December 2013

Citation Reprints Rights & permissions Article metrics

**Abstract**

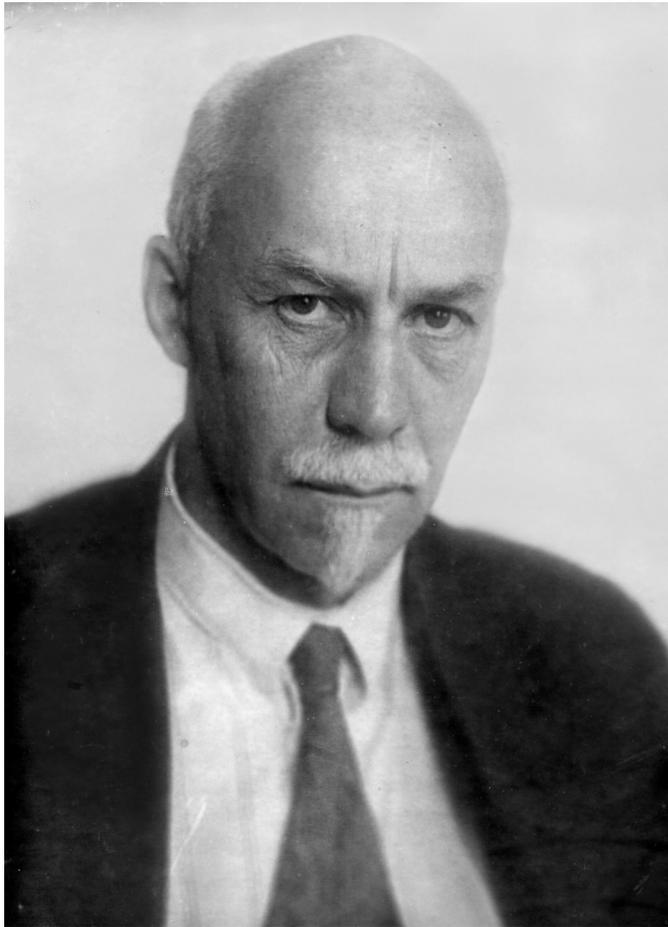
Abstract • Change history • References • Author information • Supplementary information

Using olfactory molecular specificity, we examined the inheritance of parental traumatic exposure, a phenomenon that has been frequently observed, but not understood. We subjected F0 mice to odor fear conditioning before conception and found that subsequently conceived F1 and F2 generations had an increased behavioral sensitivity to the F0-conditioned odor, but not to other odors. When an odor (acetophenone) that activates a known odorant receptor (*Olf151*) was used to condition F0 mice, the behavioral sensitivity of the F1 and F2 generations to acetophenone was complemented by an enhanced neuroanatomical representation of the *Olf151* pathway. Bisulfite sequencing of sperm DNA from conditioned F0 males and F1 naive offspring revealed CpG hypomethylation in the *Olf151* gene. In addition, *in vitro* fertilization, F2 inheritance and cross-fostering revealed that these transgenerational effects are inherited via parental gametes. Our findings provide a framework for addressing how environmental information may be inherited transgenerationally at behavioral, neuroanatomical and epigenetic levels.

# Параллелизм наследственных и ненаследственных изменений

- Органический отбор, гармонический отбор, эффект Болдуина: **J. M. Baldwin**, 1896, 1902; **H. F. Osborn**, 1896, 1897; **L. Morgan**, 1896-1899
- Косвенный отбор: **В. С. Кирпичников**, 1935-1947
- Отбор совпадающих мутаций: **Е. И. Лукин**, 1935-1942
- Стабилизирующий отбор: **И. И. Шмальгаузен**, 1937-1947
- Генетическая ассимиляция: **С. Н. Waddington**, 1942-1961
- Эпигенетическая теория эволюции: **М. А. Шишкин**, с 1984 г.

# Теория стабилизирующего отбора

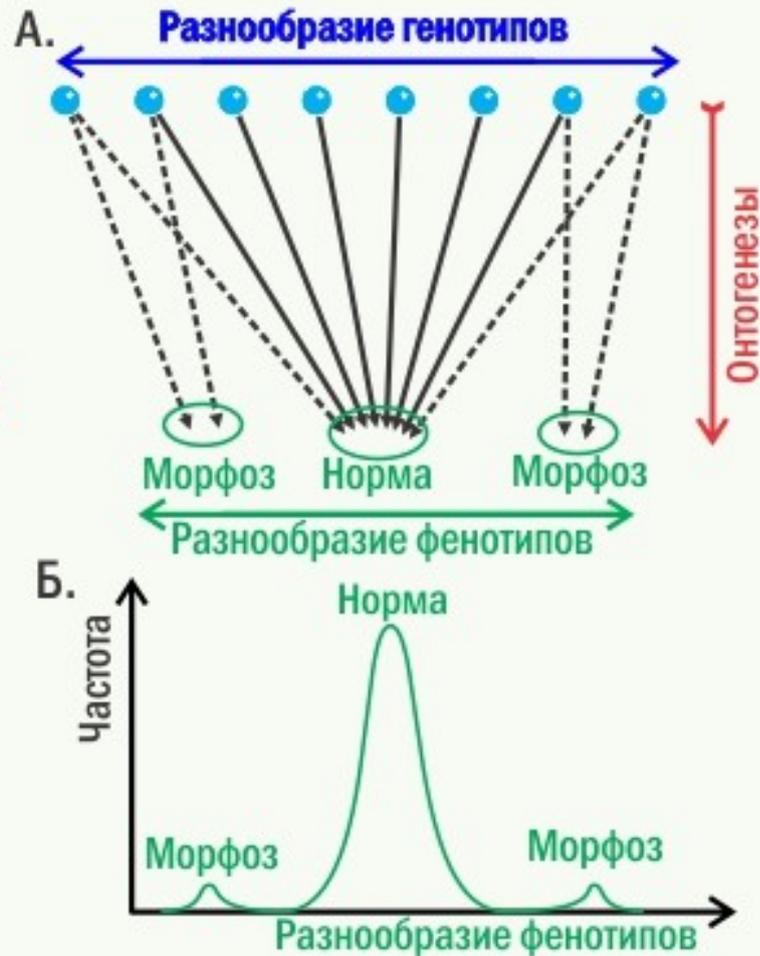


И. И. Шмальгаузен,  
1934

- “Нельзя отождествлять стабильность с наследственностью. Суть стабилизации не в переходе или замене ненаследственной основы наследственной и не в переходе фенотипических изменений в генотипические”. Шмальгаузен И. И., 1947. Юбилейный сборник, посвященный тридцатилетию Великой Октябрьской Социалистической революции. Ч. 2. С. 265.
- “В результате получается кажущееся наследственное фиксирование конкретной модификации, как будто возникшей под влиянием внешних факторов. В действительности происходит лишь смена факторов развития адаптивного признака, который уже раньше входил в унаследованную норму реакции”. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. С. 409.

# Эпигенетическая теория эволюции

Представление  
об онтогенезах  
с точки зрения ЭТЭ



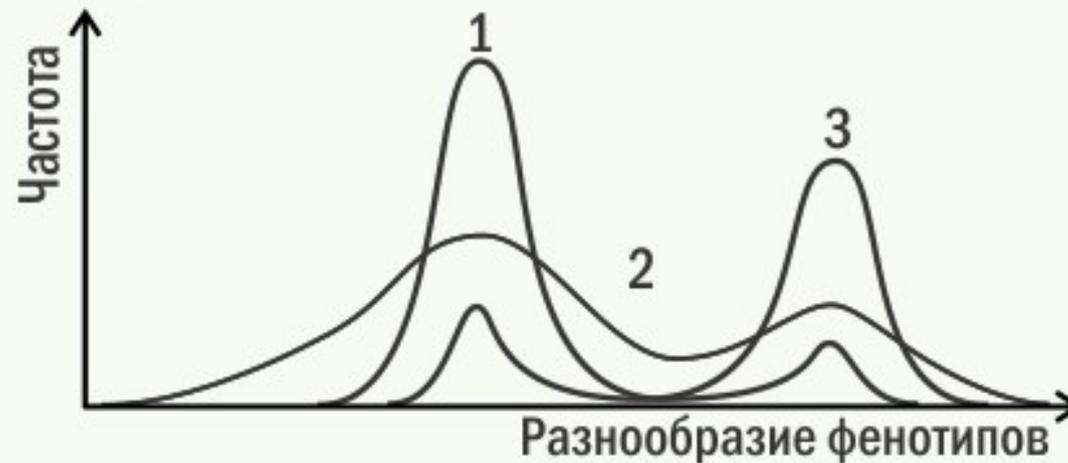
Шабанов Д. А., 2013. Эпигенетическая теория эволюции: состояние и перспективы  
[https://batrachos.com/%D0%94%D0%BE%D0%BA%D0%BB%D0%B0%D0%B4\\_%D0%AD%D0%A2%D0%AD](https://batrachos.com/%D0%94%D0%BE%D0%BA%D0%BB%D0%B0%D0%B4_%D0%AD%D0%A2%D0%AD)

# Эпигенетическая теория эволюции

Результаты отбора согласно СТЭ

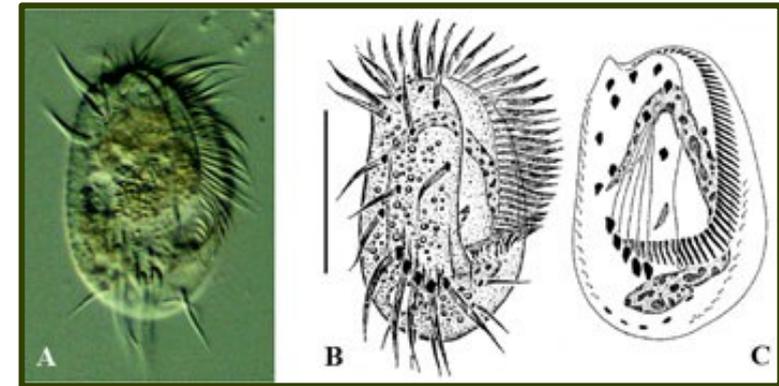


Результаты отбора согласно ЭТЭ



# Эксперименты Г. Ф. Гаузе (1940, 1984): адаптация у инфузории *Euplotes vannus*

Соленость	Реакция
1%	Движущий отбор (нет модификаций для пресной воды)
2.5%	<b>Норма</b>
5%	Морфозы (в одном случае — также стабилизирующий отбор)
7%	Движущий отбор



Views from life (A, B) and after protargol impregnation (C).  
Scale bars = 80  $\mu$ m

<http://www2.ouc.edu.cn/akfs/ciliate/asp/TableOfContents.asp?AutoID=117>

Гаузе Г. Ф. в кн.: Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 5-105.



# Эксперимент К. Уоддингтона: генетическая ассимиляция у дрозофилы

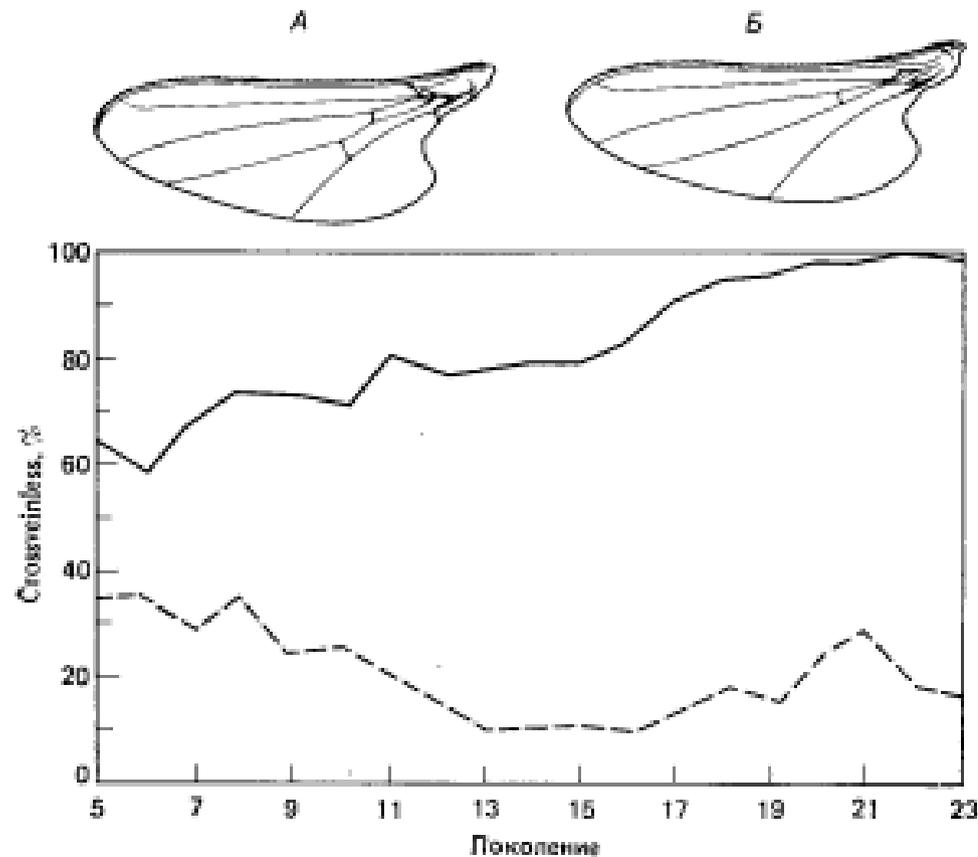


Рис. 4.9. Развитие у дрозофилы крыльев без поперечных жилок (crossveinless) под действием теплового шока. А. Нормальное крыло. Б. Крыло crossveinless; такое крыло может превратиться в нормальное в результате отбора среди мух с этим признаком после теплового шока (сплошная линия); штриховая линия — результаты отбора среди мух, которые не реагировали на тепловой шок.

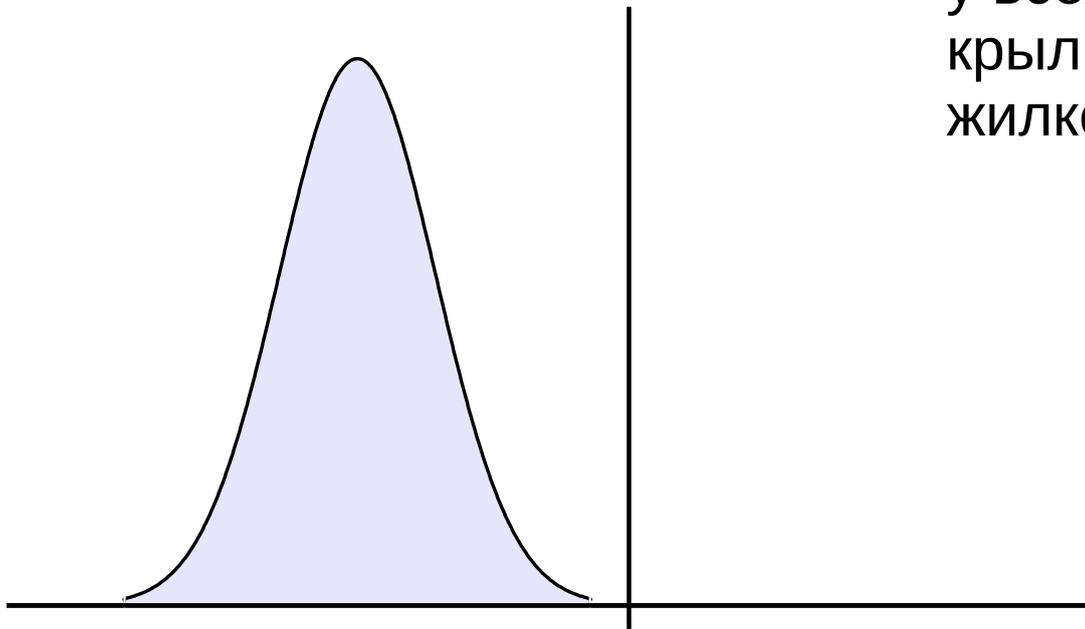
Кейлоу П. Принципы эволюции. М.: Мир, 1986

# Эксперимент К. Уоддингтона: генетическая ассимиляция у дрозофилы

Интерпретация по:

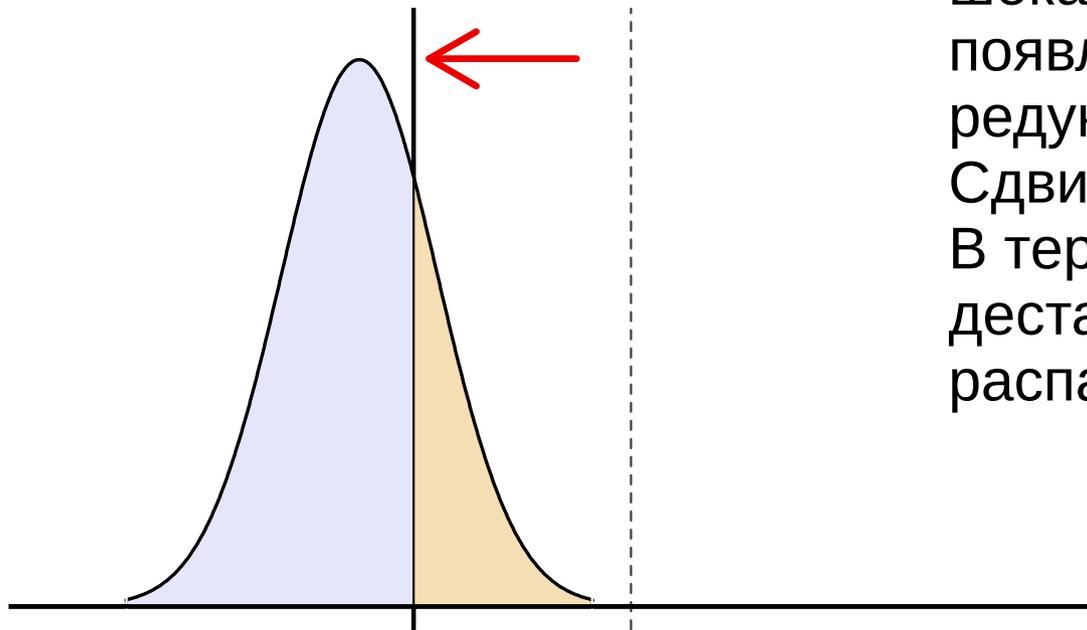
Фолконер Д. С. Введение в генетику количественных признаков. М.: Агропромиздат, 1985.

Исходное распределение:  
у всех мух в популяции  
крылья с поперечной  
жилкой.



# Эксперимент К. Уоддингтона: генетическая ассимиляция у дрозофилы

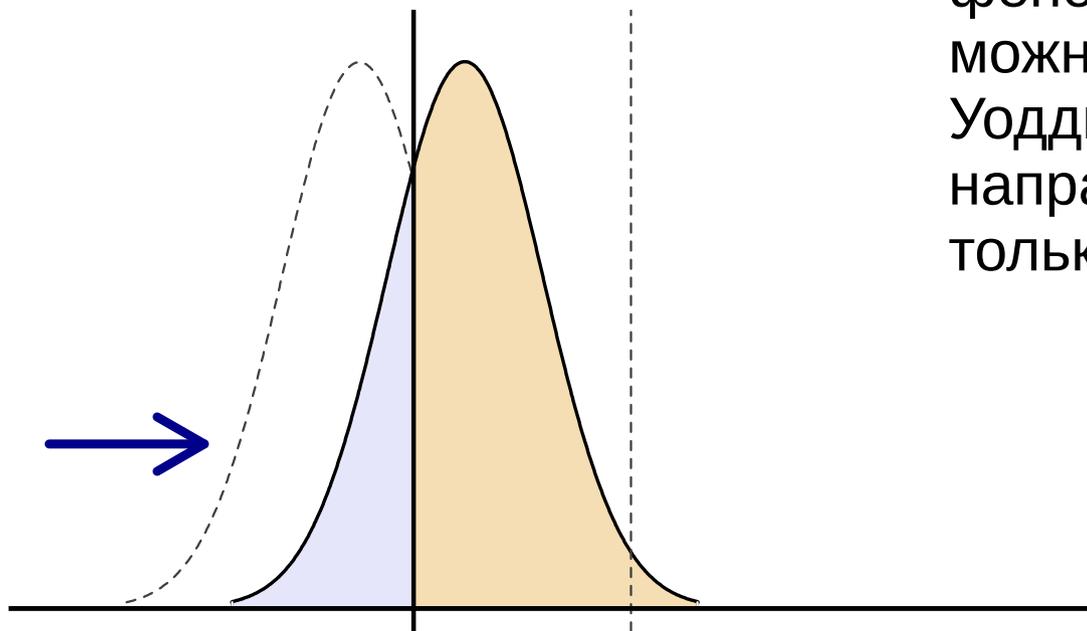
Интерпретация по: Фолконер, 1985



Воздействие теплового шока на куколок привело к появлению особей с редукцией жилки.  
Сдвиг порога.  
В терминах ЭТЭ:  
дестабилизация признака,  
распад прежней нормы.

# Эксперимент К. Уоддингтона: генетическая ассимиляция у дрозофилы

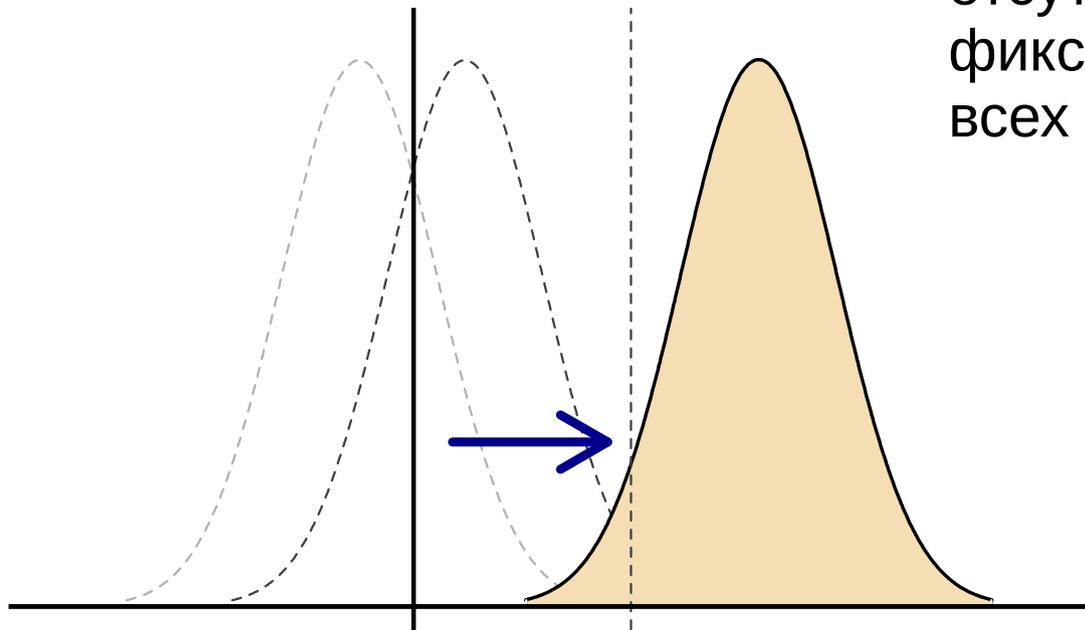
Интерпретация по: Фолконер, 1985



Поскольку появились  
фенотипические различия,  
можно вести отбор.  
Уоддингтон вел его в обоих  
направлениях, я покажу  
только плюс-линию.

# Эксперимент К. Уоддингтона: генетическая ассимиляция у дрозофилы

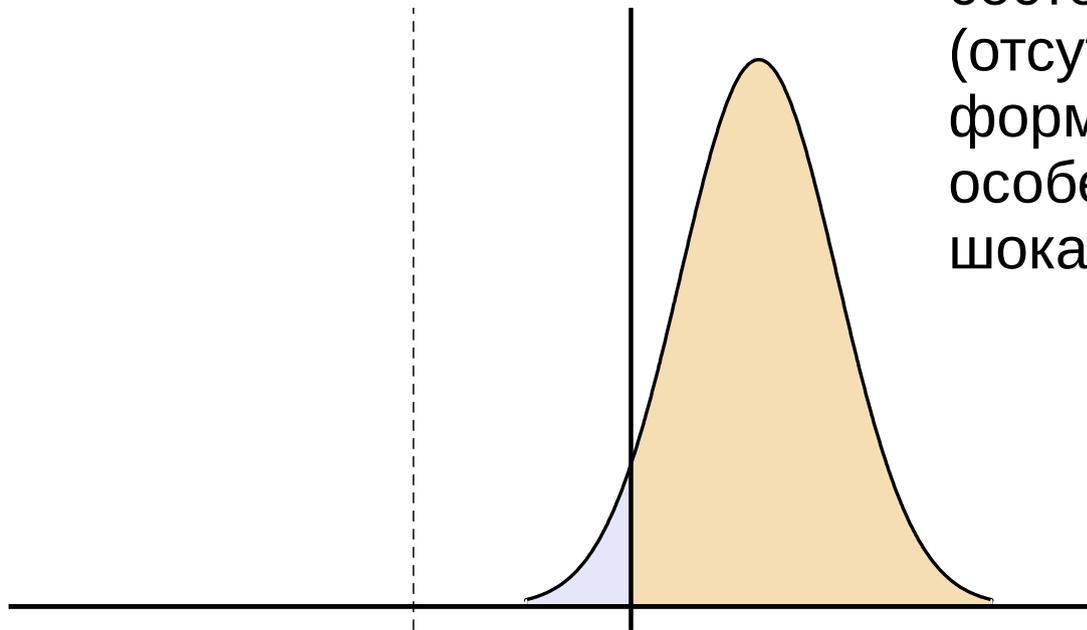
Интерпретация по: Фолконер, 1985



После длительного отбора  
отсутствие жилки  
фиксируется практически у  
всех особей в популяции.

# Эксперимент К. Уоддингтона: генетическая ассимиляция у дрозофилы

Интерпретация по: Фолконер, 1985



В конце концов новое состояние признака (отсутствие жилки) формируется у многих особей уже и без теплового шока, при старом пороге.

# “Аутентичный механизм по Ламарку”

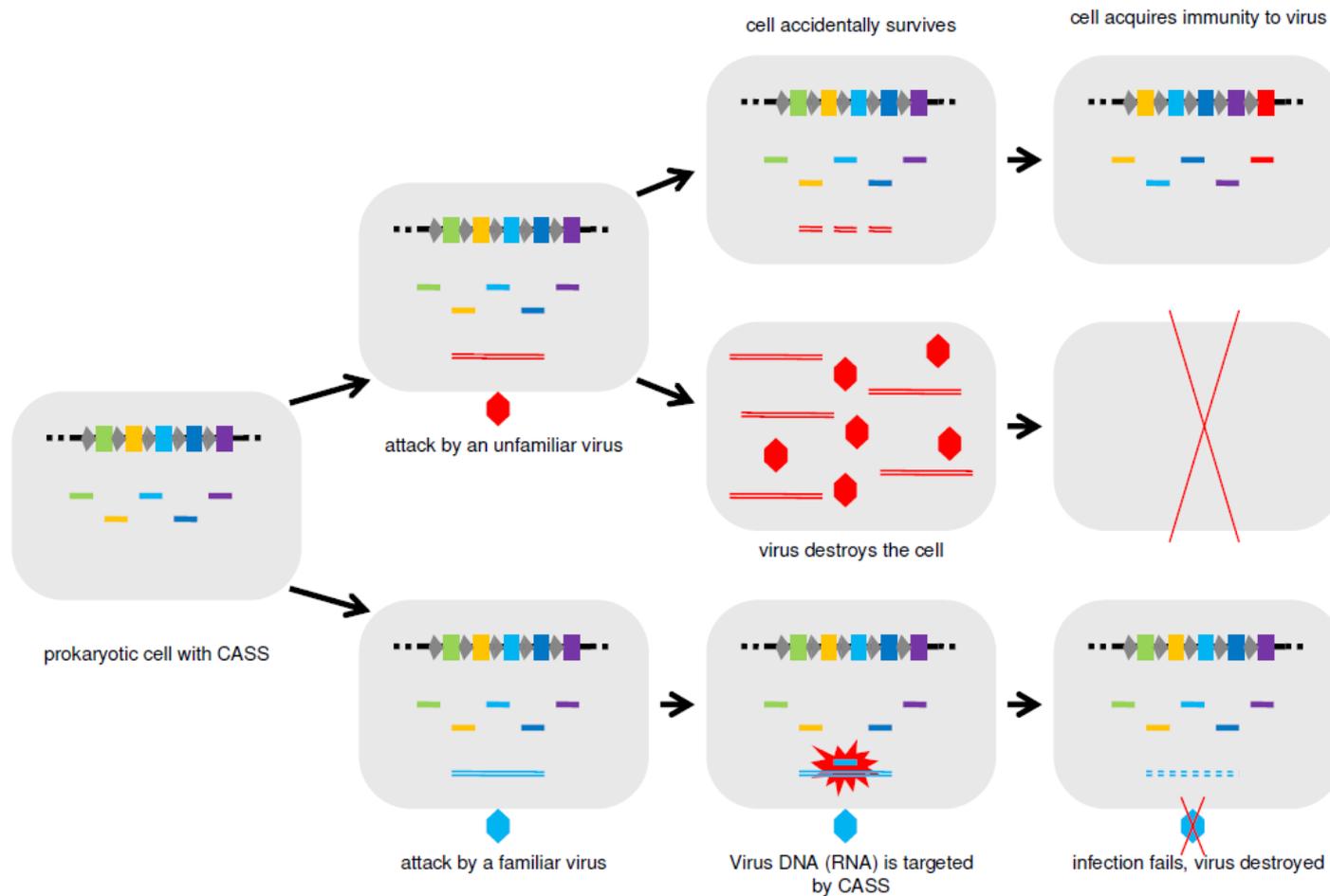


Figure 2  
The mechanism of CASS: a bona fide Lamarckian system.