

Gendrift

In der Populationsgenetik bezeichnet der Ausdruck „Gendrift“ den zufälligen, nicht auf andere Evolutionsfaktoren zurückführbaren Erwerb oder Verlust von Genen. Im Gegensatz zur natürlichen Selektion ist Drift fitnessunabhängig und kann daher zum Erwerb nicht-adaptiver Merkmale führen. Drift gibt es in allen natürlichen Populationen, die im Gegensatz zu Idealpopulationen endlich groß sind, womit Genfrequenzen zufälligen Schwankungen durch sog. „Stichprobenfehler“ unterliegen. Theodosius Dobzhansky (1937) illustrierte dies durch das blinde Ziehen aus einer Urne mit gleich vielen Kugeln unterschiedlicher Farbe: Obwohl statistisch eine Gleichverteilung zu erwarten ist, resultieren endliche Ziehungen oft in zufälligen Abweichungen vom Erwartungswert. Da größere Abweichungen wahrscheinlicher sind, je kleiner die Stichprobe ist, verläuft Evolution durch Drift in kleinen Populationen rascher als in großen. John Gulick (1889) illustrierte das Phänomen anhand des zufälligen Auslöschens einer Teilpopulation nach einer Naturkatastrophe sowie der Entwicklung einer Population aus einer isolierten Teilpopulation („Gründereffekt“; s.u.). Arend und Anna Hagedoorn (1921) zeigten mittels der Mendelschen Genetik, wie es innerhalb einer Population zum zufälligen Verlust einzelner Merkmale kommen kann. Sewall Wright schließlich fasste solche Effekte als „accidents of sampling“ (1932, 360) zusammen und prägte die Bezeichnung „Drift“. Heute steht dieser Ausdruck für eine Reihe unterschiedlicher Phänomene.

Auf phänotypischer Ebene verändert sich bei der *zufallsbedingten Elternauswahl* („indiscriminate parent sampling“) die Verteilung eines Merkmals in der Folgegeneration aufgrund einer im Hinblick auf dieses Merkmal zufälligen Auslese in der Elterngeneration (z.B. Millstein 2002). Erlegt etwa ein farblinder Räuber zufällig nur Tiere einer bestimmten Fellfarbe, so kann sich in der Folgegeneration die Häufigkeit dieser Fellfarbe ändern, obwohl sie für das Überleben der Elterntiere irrelevant war.

Auf genotypischer Ebene hat bei der *zufallsbedingten Gametenauswahl* („indiscriminate gamete sampling“) der unterschiedliche Gensatz der verschiedenen Keimzellen eines heterozygoten Elternteils keinen Einfluss darauf, welche davon zu heterozygoten Nachkommen beigesteuert werden (z.B. Millstein 1997).

Edward und Peter Dodson (1985) nennen weiterhin die *zufällige Zusammenstellung von Genen zu Gameten* („random assortment of genes into gametes“) als eigenständige Variante von Drift: Bei der Bildung von Gameten aus elterlichen Chromosomenpaaren kommt es zu zufälligen Kombinationen, und einzelne Gene können auf einem Chromosom zufällig verschieden angeordnet sein. Roberta Millstein (1997) argumentiert hingegen dafür, dass es sich dabei um einen Fall zufallsbedingter Elternauswahl handelt.

Als „*Flaschenhalseffekt*“ („bottleneck effect“) werden Fälle bezeichnet, in denen eine Population auf wenige Individuen dezimiert wird und sich anschließend wieder zur vollen Größe entwickelt. Verwandt damit ist der sog. „*Gründereffekt*“ („founder effect“) (Mayr 1942), bei dem eine Subpopulation, in der nur ein kleiner Teil des ursprünglichen Genpools repräsentiert ist (im Extremfall ein einziges befruchtetes Weibchen), entweder passiv (z.B. durch zufällige Abtrennung einiger Individuen) oder *aktiv* (z.B. durch Migration oder die Vertreibung von Jungtieren) isoliert wird. Beide Effekte gehen im Gegensatz zu den zuvor genannten Varianten mit drastischen Schwankungen der Populationsgröße einher.

John Beatty (1992) nennt zudem unter Bezug auf Wright (1949) *Schwankungen evolutionärer Prozesse* („fluctuations in the rates of evolutionary processes“) – etwa wechselnde Wetterbedingungen, die einen immer anders gerichteten Selektionsdruck ausüben. Robert Brandon (1990) schließlich identifiziert ein *driftähnliches Phänomen*: Gleich gute Genotypen können in einer unregelmäßig selektiven Umwelt zufällig unterschiedliche Fitnesskonsequenzen haben (z.B. zwei gleich gute Samensorten, die auf ein Feld mit sehr fruchtbaren und weniger fruchtbaren Teilen ausgesät werden).

Traditionell wurde Drift als Erklärung für die Ausbildung nicht-adaptiver Merkmale angesehen. Mit dem Erstarken des *Selektionismus* in den 1950er und 1960er Jahren jedoch galt natürliche Selektion zunehmend als einziger signifikanter Faktor und Drift wurde im Wesentlichen zum Platzhalter für nicht verstandene natürliche Ausleseprozesse degradiert. Im Gegensatz dazu sieht der *Neutralismus* (Kimura 1983) Drift als Hauptfaktor in Evolutionsprozessen. Die Bewegung begann mit Motoo Kimuras (1968) These, dass die Zahl von Mutationen zu groß und viele Mutationen zudem *selektiv neutral* seien (d.h. nicht zu einer Änderung des Phänotyps führten), womit sie gegen natürliche Auslese immun seien. Drift lässt sich in diesem Zusammenhang als derjenige Faktor verstehen, der die Häufigkeitsverteilung neutraler Mutationen bestimmt (Kimura und Crow 1965). Nachdem der Selektionismus die Existenz neutraler Mutationen anfangs gänzlich leugnete, verlagerte sich die Debatte zwischen Neutralisten und Selektionisten zunehmend auf die Frage, welchen relativen Beitrag Drift und natürliche Auslese zur Evolution leisten. Beatty (1984) argumentiert allerdings dafür, dass die dabei vorausgesetzte klare Trennung von Drift und natürlicher Auslese unmöglich ist. Millstein (2002) wendet ein, Beatty übersehe, dass der Ausdruck „Drift“ zum einen für *Prozesse*, zum anderen für *Resultate* („outcomes“) stehen könne, und dass Drift als Prozess verstanden eindeutig von natürlicher Auslese unterscheidbar sei.

In der Wissenschaftsphilosophie herrscht Uneinigkeit darüber, ob Drift ein realer kausaler Prozess oder bloß ein statistisches Phänomen ist. *Instrumentalisten* wie Alexander Rosenberg (1988) oder Timothy Shanahan (1992) zufolge gibt es in der Evolution keinen Zufall. Der Ausdruck „Drift“ ist lediglich ein Sammelbegriff für alle bislang unbekannt, *de facto* deterministischen, Evolutionsfaktoren. Für *Realisten* wie Elliott Sober (1993/1984) oder Millstein (1996, 2006) hingegen ist Zufall nicht bloß die statistische Wiedergabe unseres Unwissens, sondern ein objektiver Teil der Welt. Drift ist folglich kein instrumentalistisches

Hilfsmittel, sondern neben natürlicher Selektion ein realer kausaler Faktor im Evolutionsprozess.

#Literatur

Beatty, John (1984): „Chance and natural selection“. In: *Philosophy of Science* 51: 183-211.

Beatty, John (1992): „Random drift“. In: E. Keller und E. Lloyd (Hg.), *Keywords in Evolutionary Biology*, London, 273-281.

Brandon, Robert (1990): *Adaptation and environment*. Princeton.

Dobzhansky, Theodosius (1937): *Genetics and the origin of species*. New York.

Dodson, Edward und Dodson, Peter (1985): *Evolution: process and product*. Boston.

Gulick, John (1889): „Intensive segregation, or divergence through independent transformation“. In: *Journal of the Linnean Society of Zoology* 23: 312-380.

Hagedoorn, Arend und Hagedoorn, Anna (1921): *On the relative value of the processes causing evolution*. Nijhoff.

Kimura, Motoo (1968): „Evolutionary rate at the molecular level“. In: *Nature*, 217: 624-626.

Kimura, Motoo (1983): *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge.

Kimura, Motoo und Crow, James (1965): „The number of alleles that can be maintained in a finite population“. In: *Genetics* 49: 725-738.

Mayr, Ernst (1942): *Systematics and the origin of species*. New York.

Millstein, Roberta (1996): „Random drift and the omniscient viewpoint“. In: *Philosophy of Science* 63: 10–18.

Millstein, Roberta (1997): *The chances of evolution: an analysis of the roles of chance in microevolution and macroevolution*. Minneapolis.

Millstein, Roberta (2002): „Are random drift and natural selection conceptually distinct? “. *Biology and Philosophy* 17: 33–53.

- Millstein, Roberta (2006): „Natural selection as a populational-level causal process“. In:
British Journal of Philosophy of Science 57: 627–53.
- Rosenberg, Alexander (1988): „Is the theory of natural selection a statistical theory?“. In:
Canadian Journal of Philosophy, suppl. vol. 14: 187-207.
- Shanahan, Timothy (1992): „Selection, drift, and the aims of Evolutionary theory“. In: P.
Griffiths (Hg.), Trees of Life: Essays in Philosophy of Biology, Dordrecht, 131–161.
- Sober, Elliott (1993): The nature of selection [1984]. Chicago.
- Wright, Sewall (1932): „The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in
evolution“. In: Proceedings of the VI International Congress of Genetics 1: 356-366.
- Wright, Sewall (1949): „Adaptation and selection“. In: G. Jepson, G. Simpson und E. Mayr
(Hg.), Genetics, Paleontology and Evolution, Princeton, 365-389.