

Malthus' und Paleys anhaltender Einfluss auf die Evolutionstheorie

Veiko Krauß

Excellence Cluster of Plant Science (CEPLAS),
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf und
Universität zu Köln

Wesentliche Quellen des
Darwinismus:
1. William Paley (1743 -1805)



nach ihm besitzen Lebewesen eine **universelle Adaptiertheit an Zwecke**, welche nur auf einen Schöpfergott zurückgeführt werden könne

machte den Begriff der **Angepasstheit** populär, wonach sich ein Merkmal völlig seiner Funktion unterordnet

beeindruckte auch den jugendlichen Darwin vor der Beagle-Weltreise

Teleologie, im Adaptionismus wurde später der Begriff Teleonomie im Sinne von „als ob ein Zweck vorliegen würde“ verwendet

siehe Richard Dawkins „Der blinde Uhrmacher“



Wesentliche Quellen des Darwinismus:

2. Thomas Robert Malthus (1766 -1834)

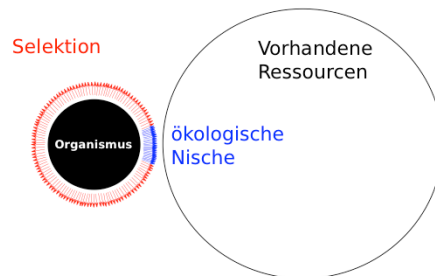
Prinzip der **Konkurrenz zwischen einzelnen Individuen**, resultierend aus einer naturgesetzlichen Überproduktion von Nachkommen

bot damit eine mathematisch folgerichtige, einflussreiche Erklärung für soziale Ungleichheit und für die **Notwendigkeit der Selektion** an

nach der Beagle-Weltreise

Ronald Fisher definierte später (1930) den „malthusian parameter of population increase (m)“ als einen grundlegenden Faktor seines „fundamentalen Theorems der natürlichen Selektion“

Darwins Pangenesis-Modell der Variation



- ermöglichte **optimale Anpassung** im Sinne Paleys
- Überschätzung der Variation und ihres positiven Anteils gab **Konkurrenz** im Sinne Malthus' eine **wesentliche Rolle als Evolutionsfaktor**

Rasmus G Winther, J Hist Biol, 2000 vol. 33 (3) pp. 425-455

für Darwin war die Veränderung der Umweltbedingungen Voraussetzung für die Entstehung der Variation

Darwin akzeptierte darüber hinaus Umweltverhältnisse als richtungsweisend für Variation, daher die größere Pfeildichte in Richtung der ökologischen Nische

die unendlich kleinen Schritte der Variation waren auch auf den Einfluss Charles Lyells geologischen Aktualismus zurückzuführen und wurden bereits von Thomas Henry Huxley in Frage gestellt, letztere sah auch größere Schritte der Variation als wichtig an, was Darwin ausdrücklich bestritt.

starke innerartliche Konkurrenz zwischen den Organismen ist hier nötig, um die vielen Variationen in „falsche“ Richtungen zu entfernen

Die Krise des Darwinismus zu Beginn des 20. Jahrhunderts

- Variation besteht aus unterschiedlich stark ausgeprägten, **diskreten Mutationen** (Mendel, Bateson, de Vries)
- bei **reinen Linien** hat Selektion keine Wirkung (Johannsen)



Mutationen sind **selten**, zeigen eine unregelmäßige Intensitätsverteilung und bestimmen daher die Evolutionsrichtung mit, Selektion ist allein nicht kreativ (**mutationistisches Evolutionsmodell**)

Das Pangenesis-Modell der Variation und damit das selektions- und konkurrenzbetonte Evolutionsmodell Darwins schienen unhaltbar

Fishers Restauration des Darwinismus

- unter Einfluss des jüngsten Sohns Darwins, Leonard Darwin, bestritt der Mitbegründer der „Synthetischen Theorie der Evolution“, Ronald A. Fisher, diese Argumente in folgender Weise:
 - (1) Mutationen mit größeren Effekten seien grundsätzlich ohne evolutionäre Bedeutung, weil sie zu selten seien
 - (2) die allgemeine Seltenheit der Mutationen sei nicht maßgeblich für die Wirkung der Selektion, weil sich diese hauptsächlich aus einem über längere Zeit angereicherten „Genpool“ vieler verschiedener Allele speise
- die Mutationisten wurden von Fisher zudem in zweierlei Hinsicht fehlinterpretiert:
 - (1) Sie würden der Selektion keine oder nur eine untergeordnete Rolle im Evolutionsprozess zubilligen
 - (2) Sie wären davon ausgegangen, dass ausschließlich oder vor allen Mutationen mit großen Effekt evolutionäre Bedeutung hätten („Saltationismus“)

Ronald Aylmer Fisher, The Genetical Theory of Natural Selection, Oxford 1930; Norberto Serpente, J Hist Biol, 2016 vol. 49 pp. 461-494

Fisher wischte also nicht nur die Argumente der Mutationisten mit haltlosen Einwänden vom Tisch, sondern unterstellte ihnen selbst auch noch wissenschaftlich ungerechtfertigte Ansichten, die sie gar nicht hatten

Genomduplikationen sind oft quasi-neutrale Mutationen mit starken Folge-Effekten

Vorkommen

- Wirbeltiere
- Blütenpflanzen
- Bäckerhefe
- Pantoffeltierchen

Wirkung

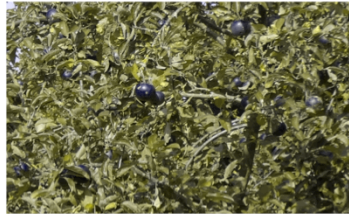
- Subfunktionalisierung und Neofunktionalisierung von Genen
- erhöhen die Veränderbarkeit von Organismen (z.B. wurden polyploide Pflanzen signifikant häufiger Nutzpflanzen als diploide Pflanzen)

Ayelet Salman-Minkov et al., Nature Plants, 2016 vol. 2 p. 16115

Fishers gescheiterte Behauptung „selten, also unwichtig“ gegen Mutationen mit großen Effekt basiert auf Darwins Modell und auf seiner zeitbedingten Unkenntnis des konkreten Selektionswertes verschiedener Mutationstypen

Genduplikationen des Menschen: 1. Dreifarbsehen

- Farbsehen wird durch Varianten des Rezeptors OPSIN vermittelt
- Verdopplung des Gens führte während der Evolution der Affen über wenige folgende Punktmutationen zur Neuentstehung eines besonders im langwelligen (rötlichen) Bereich empfindlichen Rezeptors
- Resultat: ohne eine phänotypisch ursprünglich bedeutungslose Verdopplung hätte der neue Rezeptor und damit das Dreifarbsehen nicht entstehen können



Alison K Surridge et al. Trends in Ecology & Evolution, 2003 vol. 18 (4) pp. 198-205

Rot: L-OPSIN, 562nm Optimum

Früchte sehen oder nicht sehen kann überlebenswichtig sein: Protanopie oder Rotblindheit (links) entspricht der Farbsichtigkeit unserer Vorfahren

Genduplikationen des Menschen: 2. Stärkeverwertung

- das Enzym **Amylase**, welches Stärke beim Kauen im Mund in Zucker verwandelt, hat sich in den letzten 200.000 Jahren beim Menschen stark vermehrt (bis zu 15 Kopien)
- mit dieser Vermehrung eines sonst kaum veränderten Gens ist eine bessere Stärkeverwertung verbunden
- allerdings bleibt die Kopienzahl offensichtlich instabil, weil hintereinanderliegende Kopien schnell wieder verloren gehen können

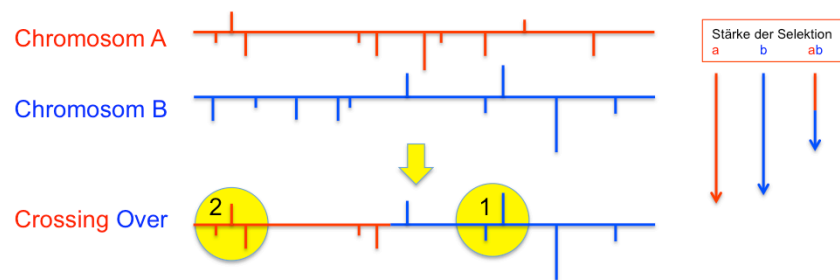


- manche Variationen führen zu anhaltend instabiler Vererbung, d.h. die Wahrscheinlichkeit von Veränderungen hängt auch von der Struktur des genetischen Materials selbst ab

George H Perry et al., Nat Genet, 2007 vol. 39 (10) pp. 1256-1260

AMY1 (das im Speichel exprimierte Gen) ist gemeint, nicht AMY2 (im Darm aktiv)

Kein Genpool, auch nicht mit Rekombination

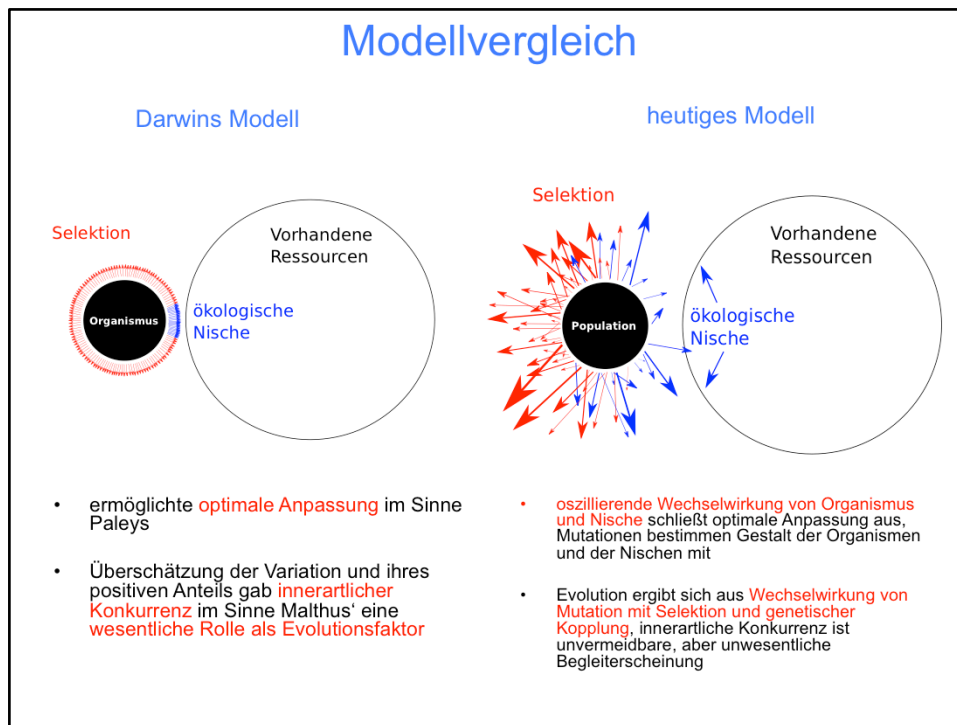


- Gene sind in Chromosomenform miteinander verbunden
- trotz Meiose können sich daher vor- oder nachteilige Minderheiten-Allele nur in der **Summe** ihrer Vor- oder Nachteile durchsetzen
- Rekombination dient dabei der zufälligen Zusammenstellung, wobei durch nachfolgende Selektion die schlechteren Kombinationen wegfallen
- dadurch können sich **auch** (1) nachteilige Allele in der Nähe vorteilhafter durchsetzen und (2) vorteilhafte Allele durch benachbarte nachteilige Allele verschwinden (**Draft**)

Mensch: Schrider und Kern, Mol Biol Evol, 2017 vol. 34 (8) pp. 1863-1877
E. coli: Rohan Maddamsetti et al., Genetics, 2015 vol. 200 (2) pp. 619-631

Strich nach oben: Mutation mit vorteilhaften Phänotyp

Strich nach unten: Mutation mit nachteiligen Phänotyp



die unendlich kleinen Variationen waren auch auf den Einfluss Charles Lyells (Geologe, Aktualismus) zurückzuführen und wurden bereits von Thomas Henry Huxley in Frage gestellt, letztere sah auch größere Schritte der Variation als wichtig an, was Darwin ausdrücklich bestritt.

horizontaler Teilvektor = Selektionsrelevant
 vertikaler Teilvektor = Verschiebung der Nische

E. coli – Langzeitversuch (LTEE)

umfassendstes Beispiel einer echten Evolutionsbeobachtung

Belege für alle Elemente des gegenwärtigen Modells



Fig 2. Experimental populations of *E. coli*, centered on the population that evolved the ability to use citrate in the LTEE. Photo by Brian Baer and Neeraj Hajela, Michigan State University (<https://commons.wikimedia.org/wiki/index.php?curid=4277502>).
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1006668.g002>

Beispiele:

- (1) sympatrische Artbildung: Aus einer einheitlichen Population bilden sich Nutzer unterschiedlicher Nischen
- (2) hohe Mutationsraten führen trotz Selektion zu Fitnessverlust wegen genetischer Kopplung
- (3) Interferenz: Insgesamt vorteilhaftere Allelkombinationen verdrängen weniger vorteilhafte (absolute Kopplung)
- (4) Jede sich durchsetzende Merkmalsveränderung verändert die Richtung der Selektion
- (5) Kontingenz: Jede der 12 Populationen erwarb eine andere Kombination neuer Allele, obwohl sich alle unter den gleichen Bedingungen entwickeln

Richard E Lenski, PLoS Genet, 2017 vol. 13 (4) p. e1006668

seit 1988 an der Michigan State University an 12 ursprünglich genetisch identischen Bakterienpopulationen durchgeführt (30jähriges Jubiläum im Februar)

mehr als 60.000 Bakteriengenerationen ausgewertet mittels systematischer Sequenzierungen des gesamten Genoms in 500-Generationen-Abständen

zu (1) Etablierung der Citratnutzung als Substrat in *E. coli*

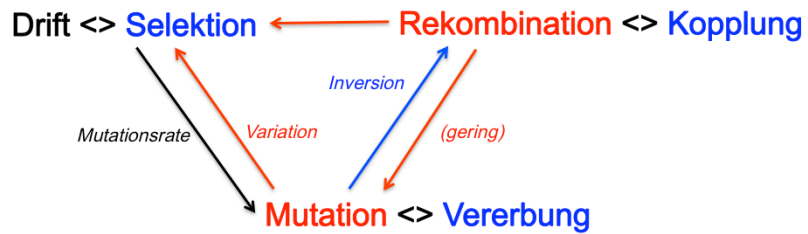
zu (2) hypermutable Populationen, zunächst begünstigt unter stark veränderten Bedingungen, tendierten zu Antimutations-Mutationen, die den weiteren Fitnessverlust bremsten

zu (3) kein Genpool, sondern striktes Nacheinander der Mutationen

zu (4) manche Mutationen sind erst vorteilhaft, wenn zuvor bestimmte andere Mutationen eingetreten sind (Epistasie), konkret: Citrat-Nutzung

zu (5) Selektion bestimmt nicht allein die Richtung der Evolution

Die interaktive Rolle der Evolutionsfaktoren



- Evolution ist das Ergebnis der **Wechselwirkung der Evolutionsfaktoren** (nur zentrale Faktoren sind dargestellt)
- jeder der Evolutionsfaktoren hat – in Abhängigkeit von den anderen Faktoren – **Einfluss auf Richtung UND Betrag der Evolution**, ihre Einflüsse sind deshalb leider nicht getrennt quantifizierbar
- allein ist **Selektion nur ein Sieb**, kein kreativer Gestalter (kein „blinder Uhrmacher“ wie in Paleys Gleichnis)
- **Anpassung** ist als Zustands- UND als Prozessbezeichnung **irreführend**, weil Wechselwirkungen gemeinsam die resultierende Richtung der Evolution bestimmen -> besser ist es, von **Aneignung** der Umwelt durch die Organismen zu sprechen (Johannsen und Krüger 2005)

Veiko Krauß, Gene Zufall Selektion, Springer Verlag 2014, Johannsen, Krüger (2005), Schülervorstellungen zur Evolution, Ber Inst Didaktik Biologie, 14, 23-48

rot = fördernd
 blau = hemmend
 schwarz = ambivalent

Wissenschaftliche Leistungen aus heutiger Sicht

- **Charles Darwin (1859)**: Begründung wissenschaftlicher Evolutionstheorie, Beschreibung der Selektion als Evolutionsfaktor
- **William Bateson (1894)**: Begründung der Genetik, erkannte Bedeutung diskontinuierlicher Mutationen für die Evolution
- **Wilhelm Johannsen (1903)**: Selektionsexperiment an reinen Linien belegte Trennung von Mutationen und Modifikationen (Fluktuationen) und zeigte Seltenheit der Mutationen (kein Genpool!)
- **Thomas Hunt Morgan (1903)**: Vererbung hält ohne Selektion Veränderungen stabil
- **Hugo de Vries (1905)**: Selektion als Sieb für Mutationen
- **Reginald Punnett (1915)**: Modell der Selektion einzelner Allele
- **Ronald Fischer (ab 1918)**: konnte bei Entwicklung der Populationsgenetik auf zahlreichen Vorarbeiten der Mutationisten aufbauen (z.B. Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, Genetik quantitativer Merkmale)

Arlin Stoltzfus and Kele Cable, J Hist Biol, 2014 vol. 47 (4) pp. 501-546

die Überbewertung des Beitrags Darwins bei gleichzeitiger, teilweise verfälschender Herabsetzung der Beiträge anderer, die im angeblichen Synonym der Evolutionstheorie, dem Darwinismus, zu Ausdruck kommt, ist ungerechtfertigt

außer Darwin und Fischer werden alle genannten Biologen als Mutationisten bezeichnet

Paley und Malthus heute

Paley: „Die Vorstellungskraft der meisten Menschen reicht nicht aus, um sich diese gewaltige Zeitdimension vor Augen zu führen. Sie liegt ironischer Weise außerhalb des Wahrnehmungs- und Vorstellungsbereichs, auf den der Mensch **evolutionsbiologisch optimiert** ist.“

„Die Dinge sind so, wie sie sein sollten!“

Malthus: „‘Gute Gene‘ können Gene sein, die zu einem stärkeren Körperbau, erhöhter Vitalität, **besserer Konkurrenzfähigkeit**, einer besseren Immunabwehr oder einer höheren Attraktivität als Paarungspartner beitragen.“

„Konkurrenz verbessert alles!“

Diese populären Vorurteile sind heute leider noch so virulent wie vor 200 Jahren!

zum Paley-konformen Zitat (aus Dreesmann et al. (2011), „Evolutionsbiologie. Moderne Themen für den Unterricht“ S. 32):

diese Zeitdimension ist schlicht nicht erlebbar, dass hat nichts mit einen angeblich optimierten Vorstellungsbereich zu tun!

Adaptionismus ist letztlich evolutionsfeindlich, weil er von einen optimalen Endzustand der Organismen ausgeht, der dem Schöpfungsmythos entstammt

Zum Malthus-konformen Zitat (aus Dreesmann et al. (2011), S. 32):

Konkurrenzfähigkeit umfasst hier alles und sagt deshalb nichts aus, sie ist hier ein zirkulärer Begriff

Malthusianismus hat sich mit Entstehung des Genzentrismus gegenüber Darwins Zeiten sogar noch verstärkt