

Ökologie 2

(Populations- und
Evolutionbiologie)

Hinweise zu den Kärtchen

Die Kärtchen wurden für die Prüfung nach dem WS 2004/2005 bei
Schiestl, F. P. & Schmid Hempel, P. geschrieben.

Erstellt von: Thomas Kuster (3. Semester, D-UWIS)

Verfügbar via: <http://fam-kuster.ch>

Abundanz (abundance)

Die Anzahl der Individuen in einer Population; ein Sammelbegriff für Dichte, Prävalenz, etc.

Adaptation
(adaptation)

Merkmal, das einem Organismus mit höherer Wahrscheinlichkeit erlaubt zu überleben und zu reproduzieren als wenn das Merkmal nicht vorhanden wäre.

Aggregierte Verteilung (aggregated distribution)

Verteilung, bei der die Individuen näher zusammen sind, als nach Zufall zu erwarten.

Allel
(allele)

eine Variante eines Genes, welches an einem bestimmten Locus vererbt wird; eine bestimmte Sequenz von Nucleotiden.

Allopatrische Speziation (allopatric speciation)

Artbildung via geographisch getrennte Areale.

Asexuelle Fortpflanzung (asexual reproduction)

Erzeugung von Nachkommen ohne sexuelle Befruchtung des Eis.

Autosom
(autosome)

Jedes Chromosom ausser den Geschlechtschromosomen.

Chromosom
(chromosome)

Eine Struktur welche die DNA trägt und enthält. Besteht u.a. aus verschiedenen Proteinen.

Diploid
(diploid)

Zwei Sätze von Genen und Chromosomen enthaltend.

Disjunkte Verteilung (disjunct distribution)

Eine Verteilung auf geographisch getrennte Areale.

Diskrete Generationen (discrete generations)

Eine Aufeinanderfolge von Generationen, bei der eine beendet wird, bevor die nächste beginnt.

Disruptive Selektion (disruptive selection)

Selektion, welche Abweichung in beiden Richtung vom Populationsmittel favorisiert.

Eukaryot
(eukaryote)

Organismen, bei denen die Zellen einen Kern (Nukleus) aufweisen.

Exponentielles Wachstum (exponential growth)

Ein Prozess, bei dem die Zunahme der Individuenzahl direkt proportional zu der Grösse der Population ist.

Fekundität
(fecundity)

Die Anzahl Nachkommen, Eier, des ersten Stadiums des Lebenszyklus, welche pro Individuum produziert wird.

Fundamentale Nische
(fundamental niche)

Die grösste Nische, welche durch eine Art bei Fehlen interspezifischer Interaktionen besetzt werden kann.

Funktionale Antwort
(functional response)

Fressrate des Räubers als Funktion der Beutedichte.

Gamete
(gamete)

Eine reproduktive Zelle; Eier, Spermien bei Tieren, Eizellen und Pollen bei Pflanzen.

Geklumppte Verteilung
(aggregated, clumped distribution)

Verteilung, bei der die Individuen näher zusammen sind als nach Zufall zu erwarten.

Gen
(gene)

Ein Stück DNA, welches für ein Protein codiert (oder für Teile davon).

Genfluss
(gene flow)

Die Bewegung von Genen zwischen Populationen.

Genpool
(gene pool)

Alle Gene einer Population zu einem bestimmten Zeitpunkt.

Gerichtete Selektion (directional selection)

Selektion, welche über die Zeit eine Änderung in einer bestimmten Richtung in einer Population verursacht.

Gründereffekt
(founder effect)

Die Gründung neuer Populationen durch eine kleine Anzahl Individuen. Genetisch gesehen, der Verlust an genetischer Variabilität in diesem Prozess.

Habitat
(habitat)

Der Platz, an dem ein Organismus lebt.

Haploid
(haploid)

Einen Satz von Genen und Chromosomen enthaltend.

Heritabilität
(heritability)

Der Anteil der gesamten phänotypischen Varianz, der auf individuelle Unterschiede im Genotyp zurückgeht.

Heterozygote
(heterozygotes)

Individuen, die an einem betrachteten Locus zwei verschiedene Allele tragen.

Heteorzygosität
(heterozygosity)

Anteil der Individuen einer Population, die an den betrachteten Loci heterozygot sind.

Heterosis
(heterosis)

Selektionsvorteil für Heterozygote über Homozygote.

Homozygote
(homozygotes)

Individuen, die an einem betrachteten Locus zwei gleiche Allele tragen.

Hybrid
(hybrid)

Nachkommen der Paarung zweier verschiedener Arten („Bastarde“).

Kapazität K
(carrying capacity)

Eine (hypothetische) Obergrenze, der Anzahl Individuene einer Population, die in einem bestimmten Areal existieren können.

Klad
(clade)

Eine Satz von Arten mit gemeinsamem Vorfahren.

Kladismus
(cladism)

Eine Methode der phylogenetischen Klassifikation.

Klassifikation (classification)

Zuordnung von Organismen in ein hierarchisches Schema. Drei Methoden sind: Kladismus, evolutionäre Klassifikation, phänetische Klassifikation.

Klon
(clone)

Ein Satz genetisch identischer Individuen.

Koevolution (coevolution)

Evolution in zwei oder mehr Arten, wobei die evolutiven Änderungen in einer Art die Evolution der anderen beeinflusst.

Kohorte
(cohort)

Eine Gruppe von Individuen einer Population, welche das gleiche Geburtsdatum aufweisen.

Life history

Das zeitliche Muster des Wachstums, Differentiation, Reproduktion und Tod eines Individuums.

Logistisches Wachstum (logistic growth)

Eine bestimmte Form des dichtabhängigen Wachstums, bei der die Wachstumsrate in linearer Beziehung zu der Differenz der aktuellen Populationsgrösse und einer Obergrenze steht.

Locus
(locus)

Ein Platz auf dem Genom (Chromosom), der von Genen (Allelen) eingenommen werden kann.

Meiose (meiosis)

Eine spezielle Art der Zellteilung, bei der der (meist) diploide Satz von Chromosomen reduziert wird, um haploide Gameten zu bilden.

Mendel'sche Vererbung (Mendelian inheritance)

Die Art der Vererbung, welche durch einfache Weitergabe von Allelen an Loci dominiert wird. Gilt für alle diploiden Organismen.

Mikroevolution (microevolution)

Evolutionäre Veränderungen in kleinem Rahmen; bezieht sich auf die Ebene der Art und darunter. Betrachtet Genfrequenzen in Populationen.

Vorgänge die von Generation zu Generation statt finden, wie in den Prinzipien von Darwin beschrieben.

Mischende Vererbung
(blending inheritance)

eine historisch einflussreiche, faktisch jedoch falsche Auffassung, dass Organismen eine Mischung elterlicher Erbfaktoren besitzen, die sie also solche weitervererben.

Natürliche Selektion (natural selection)

Prozess, bei dem gut angepasste Formen in ihrer Häufigkeit über die Generationen ansteigen, relativ zu schlechter angepassten Formen.

Netto-Reproduktionsrate
(basic or net reproductive rate)

Die durchschnittliche Anzahl Nachkommen, die von den Individuen einer Population produziert wird.

Nische
(niche)

Der Ausschnitt aus einem ökologischen Parameter-Raum, in dem eine Art existieren und reproduzieren kann.

Numerische Antwort
(numerical response)

Räuberdichte als Funktion der Beutedichte.

Ontogenese (ontogeny)

Die Entwicklung eines Individuums aus der Zygote.

Panmixis
(panmixis)

zufällige Paarungen innerhalb einer Population.

Parapatrische Speziation (parapatric speciation)

Artbildung, bei der die neue Form sich in einem mit der bestehenden Art zusammenhängenden Areal ausbildet.

Phylogenese (phylogeny)

„Der Stammbaum des Lebens“; die sich verzweigenden Beziehungen der Lebewesen untereinander, welche durch ihre gemeinsame Abstammung entstanden sind.

Population
(population)

Ein Satz von Individuen, die einen Genpool bilden.

Anzahl Individuen der gleichen Art welche sich untereinander (potentiell) fortpflanzen.

In der Praxis wird die Abgrenzung meist definiert nach dem Sinn und Zweck der Studie.

Quantitatives Merkmal
(quantitative character)

ein Merkmal, das kontinuierliche Variation in seiner Ausprägung aufweist.

Realisierte Nische
(realized niche)

Die Nische, in der eine Art lebt, wenn seine Räuber, Konkurrenten, etc. anwesend sind.

Rekombination
(recombination)

Ein Ereignis während der Meiose, bei dem Chromsomen sich überkreuzen und Gene ausgetauscht werden, so dass die entstehenden Gameten neue Kombinationen von Allelen erhalten.

Reproduktionswert
(reproductive value)

Der erwartete relative Beitrag eines Individuums (einer Klasse von Individuen) an der Population in der nächsten Generation.

Rezessiv
(recessive)

Ein Allel a ist rezessiv gegen A , falls der Phänotyp von Aa demjenigen von AA entspricht, jedoch aa verschieden ist.

Stabilisierende Selektion (stabilizing selection)

Selektion, bei der Typen nahe beim Populationsmittel bevorteilt werden.

Taxon (Taxa)
(taxon)

Jede benannte taxonomische Gruppe, zB. die Familie der Katzenartigen (Felidae).

Taxonomie (taxonomoy)

Die Lehre von der biologischen Klassifikation.

Zygote
(zygote)

Die aus Fusion männlicher und weiblicher Gameten entstehende Zelle.

Prinzipien der Darwin'schen Evolution durch natürliche Selektion

Falls:

1. Variation in den Formen existieren (Phänotypische Variation)
2. Ein Teil dieser Variation erblich ist (Heritabilität)
3. Die Formen in einer bestimmtem Umwelt unterschiedlich gut geeignet sind (Selektion)

Dann:

1. wird zwingend Evolution stattfinden, d. h. nacheinanderfolgende Generationen werden modifiziert, und
2. die geeignetsten Formen für die jeweiligen Umweltbedingungen werden häufiger, d. h. es findet Adaption statt.
3. Ändern sich die Umweltbedingungen kann es durch unterschiedliche Anpassungen zur Bildung von neuen Arten kommen.

funktionslose Struktur
(vestigial structures)

Sind Reste früherer funktionsfähiger Strukturen, daher muss ein Wandel über die Zeit stattgefunden haben, d. h. Arten sind nicht konstant

Beispiele: Becken- und Beinknochen im Körperinnern moderner Wale, Blinddarm im Mensch

Sukzessionen sind geordnet

Abgeleitete Formen sind immer jünger (in jüngeren Gesteinsschichten zu finden) und typischerweise in der gleichen geographischen Region zu finden.

Sparsamste Erklärung ist ein kontinuierlicher Wandel der Arten über die Zeit

Übergangsformen

Arten welche nicht immer eindeutig einer heute existierenden Kategorie zugeordnet werden können

Beispiel: Käferschnecke (Myotis), welche Mollusken und Arthropoden verbindet.

Homologie

Gleiche Strukturen die Aufgrund ihreres gemeinsamen Ursprungs gleich sind (Vergleiche: Analogie gleich jedoch keine gemeinsamen Ursprung).

Makroevolution (macroevolution)

Evolution in grossem Rahmen; bezieht sich auf Ebenen oberhalb der Art.

Vorgänge wie Artbildungen und das Entstehen, die Radiation oder Extinktion von Stammeslinien.

Artbegriff

- Morphologisches Artkonzept: Kriterium ist die Morphologische Ähnlichkeit. Relativ einfach anzuwenden, wichtig bei Organismen, bei denen weitere Angaben fehlen, z, B. bei Fossilien.
- Phylogenetisches (evolutionäres) Artkonzept: Kriterium ist die gemeinsame Abstammung (Monophylie). Nachteil: erfordert genaue Kenntnis der Abstammung.
- Biologisches Artkonzept: Kriterium ist die reproduktive Isolation, d. h. zur Art gehört wer untereinander fertile Nachkommen zeugen kann. Sinnvoll aus biologischer Sicht, schwierig bei asexuellen Arten oder Fossilien.

Allopatrische Artbildung

Eine Population (einer Art) wird durch geographische Barrieren zweigeteilt. In der gegenseitigen Isolation evolvieren die Populationen auseinander. Vermutlich der häufigste Artbildungsprozess.

Parapatrische Artbildung

Ein Gradient in der Umwelt bewirkt unterschiedliche Evolution in verschiedenen Teilen des Areals. Dies führt später zu reproduktiver Isolation

Lebensdauer von Arten

Arten altern offenbar nicht, d. h. die Wahrscheinlichkeit eine weitere Zeitperiode zu überleben hängt nicht davon ab, wie lange die Art schon existiert. Dies führt zu einer geometrischen Verteilung der Überlebensdauer von Arten und höheren Taxa. Steht im starken Gegensatz zum Verlauf der Überlebenskurve von Individuen. Van Valen schlug vor, dass dieser Verlauf ein Resultat von dauernd anhaltender Koevolution zwischen Arten und ihren Feinden oder Konkurrenten ist.

Radiation

Wenn eine (oder wenige) Arten sich rasch in eine Vielzahl neuer Arten diversifizieren. Eine Ursache ist oft die Verfügbarkeit neuer ökologischer Räume bzw. Nischen. Häufig bei Kolonisierung von Inseln, überlebenden Gruppen nach eine Extinktion (Beispiele: kambrische Explosion, Veränderungen nach Massenextinktion). Neue „Erfindungen“ der Evolution, z. B. Federn, wodurch der Luftraum effizient genutzt werden konnte.

Stasis

Mehr oder weniger gleichbleibende Formen über lange Zeiträume, ist assoziiert mit einem Lebensraum, der sich wenig ändert, der um einen langfristigen Mittelwert pendelt oder der relativ spezielle Bedingungen (hoher Salzgehalt, Isolation,...) bietet. Beispiele: Ginkgo, Fische der Gattung *Amia*.

Extinktion

„Auslöschung“ von Arten.

Im Mittel ca. alle 25 Mio. Jahre, kürzere Extinktionszeiten sind häufiger (Häufigkeit ist linksschief).

Es gibt fünf auffällig grosse Extinktionsereignisse: („The Big Five“)

Wer überlebt?

Taxa mit weiter geographischer Verbreitung oder lokal häufigere Arten, ebenso Arten die als normalen Teil ihres Lebenszyklus über Verbreitungsstadien verfügen (z. B. planktotische Larven).

Wie lange geht es bis sich die Biota erholt hat?

5 bis 15 Mio. Jahren

Evolution und Systematik

Makroevolution ist im wesentlichen ein Prozess bei dem durch Spaltung neu Arten entstehen. Dies ist ein sehr grobes Bild lässt jedoch verstehen wieso die Gliederung der Lebewesen in einem System aller Organismen hierarchisch erfolgt, d. h. tiefere Stufen werden jeweils in höheren Stufen vereinigt. Die hierarchische Gliederung reflektiert die tatsächliche Abstammung und Verwandtschaft der Formen, sie ist ein Spiegelbild der Evolution und Spaltungen der Abstammungslinien. Zuerst eingeführt von: Carl von Linné

Populationsgenetik
genetische Variation
Ökologische Genetik
Quantitative Genetik

Die Populationsgenetik untersucht die natürlicherweise vorkommenden genetischen Unterschiede zwischen Individuen. Diese Unterschiede bilden in ihrer Gesamtheit die genetische Variation.

Ökologische Genetik: Untersuchungen welche ökologische wichtige Merkmale (d. h. mit starkem Einfluss auf die Fitness) betrifft. Dieses Gebiet umfasst typischerweise nebst der Populationsgenetik auch die Quantitative Genetik (eine Erweiterung der Populationsgenetik auf die gleichzeitige Betrachtung vieler Gene).

Selektion

Ökologische Faktoren (z. B. Räuber, Trockenheit, Konkurrenten) verursachen Selektion auf die untersuchten Merkmale (spezialisierte Räuber fressen z. B. vor allem grosse Individuen), Haben diese Merkmale erbliche Komponente, verändern sich die Merkmale im Laufe eines Evolutionsprozess, es entstehen Anpassungen (Adaptation)

Molekulare Marker

Molekulare Marker basieren alle auf irgendeiner Anwendung der Elektrophorese

Protein (Enzym-) Elektrophorese: Produkte der Gene werden direkt analysiert. Allele entsprechen dabei den Allozymen (auch Isozyme)

RFLP's (Restriction Fragment Length Polymorphism): DNA-Probe wird mit Restriktionsenzymen zerschnitten, verschieden lange Fragmente entstehen

PCR-Reaktion (Polymerase Chain Reaction)

RAPD (Randomly Amplified Polymorphic DNA): Primers mit zufälliger Sequenz; **AFLP** (Amplified Fragment Length

Polymorphism): wie RFLP jedoch wird eine definierte Sequenz angehängt, diese wird im nächsten Schritt von entsprechenden Primers erkannt.; **Mikrosatelliten** (auch VNTR (Variable Number of Tandem Repeats)): Primer mit bestimmten Wiederholungen (Tandems oder Triplets), nützliche Marker für verschiedene Allele;

DNA-Sequenzierung: Aufwändig, Komplikationen mit diploiden Genomen

AFLP's und Mikrosatelliten werden am häufigsten benutzt.

Allelfrequenzen

Eine Frequenz ist die relative Häufigkeit eines Allels unter den N Individuen bzw. $2N$ Allelen im Genpool und an einem bestimmten Locus vorkommen. Übliche Schreibweise: A , a Allele an einem Locus

$$p = \text{Frequenz des Allels } A \quad (0 \leq p \leq 1)$$

$$q = \text{Frequenz des Allels } a \quad (0 \leq q \leq 1)$$

Falls nur A und a gilt: $p + q = 1$

Genotypfrequenz

Der Genotypo entspricht der Kombination der Allele am betrachteten Locus. Bei einem Locus mit 2 Allelen P (AA) homozygoter, Q (aa) homozygoter, H (Aa) heterozygoter Genotyp und $P + Q + H = 1$. Berechnungen mit N Individuen:

$$p = \frac{2n_{AA} + n_{Aa}}{2N}$$

$$q = \frac{2n_{aa} + n_{Aa}}{2N}$$

Phänotypische Plastizität (phenotypic plasticity)

Phänotypische Plastizität ist zu beobachten wenn der gleiche Genotyp in verschiedenen Umwelten unterschiedliche Phänotypen produziert (Genotyp-Umwelt-Interaktion). Die Reaktionsnorm (reaction norm) eines Genotyps ist die Gesamtheit aller möglichen Phänotypen welcher dieser Genotyp in verschiedenen Umwelten hervorrufen kann.
Z. B. Blütenfarbe bei Hortensie

Genetische Kopplung

A_1 mit p_1 und B_1 mit q_1 am Locus 1 sowie A_2 (p_2) B_2 (q_2), damit wäre Genotyp A_1A_2 : $f(A_1A_2) = p_1p_2$ usw., oft wird jedoch etwas anderes Beobachtet. Ist dies der Fall spricht man von Kopplung (linkage) bzw. vom Kopplungs-Ungleichgewicht:

$$D = f(A_1A_2)f(B_1B_2) - f(A_1B_2)f(B_1A_2)$$

D liegt im Bereich von $-0.25 \cdots 0.25$

Antwort auf Selektion

Eine Population kann nicht beliebig auf Selektion antworten, weil die Genetik Randbedingungen setzt. Speziell ist das Ausmass der Heritabilität für ein selektionsiertes Merkmal entscheidend. Die Antwort ist gegeben durch:

$$R = h^2 S$$

Selektionsdifferential: S , Heritabilität: h^2 , Antwort: R

Populationsgrösse, Veränderung

Populationsgrösse $N(t)$ verändert sich durch: Geburtsrate (Natalität), Sterberate (Mortalität), Rate der Abwanderung (Emigration) und Rate der Zuwanderung (Immigration)

Randbedingungen
(constraints)

Adaptation ist nicht beliebig möglich. Randbedingungen schränken den Bereich des möglichen ein (z. B. Säugetiere haben keine Federn, Blinder Fleck im Auge der Säugetiere), es kann keine Lösung gefunden werden (z. B. müssen die Nerven immer durch die Netzhaut).

Trade-off
(Abtausch)

Typischerweise sind zwei Merkmale negativ korreliert („Fünfer und Wegli Problem“). Z. B. können Pflanzen nicht gleichzeitig gross und viele Blüten machen, da die Ressourcen für die Produktion limitiert sind.

Seneszenz, warum gibt es sie?

Seneszenz (Alterung):

„Platz machen“ für Junge:

Ein Eltern der nicht Platz machen würde, hätte einen enormen Vorteil, er könnte weiter Nachkommen produzieren, die erst noch den Platz der anderen beanspruchen würden.

„Rate-of-living“-Theorie:

Seneszenz wird durch Akkumulation von irreparabler Schäden an Zellen und Geweben verursacht daher sollte: Alterung und Lebensdauer mit der metabolischen Rate des Organismus korrelieren und die Kapazität der Reparatur durch Evolution im Maximum fixiert sein, beides trifft nicht wirklich zu. Jedoch korreliert die Lebensdauer der Zellen (Blutzellen) mit der Lebensdauer

Evolutionäre Theorie des Alterns:

Mutations-Akkumulation: Wird nicht weg-selektioniert da sie erst im höherem Alter wirkt und daher den Fitnesswert nicht stark beeinflusst.

Antagonistische Pleiotropie: Mutation kann mehr als ein Merkmal beeinflussen d. h. sie ist pleiotrop. Z. B. Mutationen führt zu höherer Fekundität im jungem Alter dafür aber früher zum Tod (Trade-off).

Anzahl und Grösse der Nachkommen

In semelparen (nur einmal fortplanzenden) Lebenszyklen sollten Individuen so viele Nachkommen wie möglich produzieren. In iteroparen sieht die Situation anders aus.

Die Gelegegrösse:

Trade-off zwischen Eieranzahl und Ressourcen welche die Eltern zur Fütterung der Jungen bereitstellen können.

Anzahl und Grösse der Nachkommen:

Trade-off zwischen vielen und grossen Nachkommen. Z. B. führte die geschützte Zucht von Lachsen zu kleineren Lachsen. Der Selektionsdruck durch Räuber zu grossen Nachkommen ist kleiner geworden.

Optimierung

Welche Zielgrösse soll maximiert werden?

Hier immer die Fitness des Individuums.

Was sind die Entscheidungsvariablen?

Nicht alle Variablen liegen in der „Entscheidungsgewalt“ des Individuums (z. B. Fellfärbung), solche die es jedoch sind (z. B. Grösse der Nachkommen, Verweildauer, Blütezeitpunkt) gehören zu den Entscheidungsvariablen und charakterisieren das Strategie-Set, d. h. alle möglichen Strategien welche das Individuum verfolgen kann.

Was sind Randbedingungen (constraints) und trade-offs?

Nicht alle Entscheidungen sind möglich (z. B. rascher wachsen), Randbedingung. Trade-off erlaubt eine gewisse Kombination von Merkmalen zu wählen (z. B. grösser Nachkommen dafür wenige oder kleine dafür viele).

Nahrungserwerb

Optimale Diätwahl

Räuber können aus einem Angebot (Beute 1 (besser) oder 2) ihre Wahl treffen.

Welche Diät soll der Räuber einhalten?

γ Netto-Gewinnaufnahme

T gesamte Zeit für Nahrungserwerb

T_S Zeit für die rein Suche ohne Fressen

E_i Netto-Energiegehalt

h_i Bearbeitungszeit (handling time)

λ_i Begegnungsrate

Generalist:

$$\gamma_G = \frac{E}{T} = \frac{T_S(\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2)}{T_S(1 + (\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2))}$$

Spezialist:

$$\gamma_S = \frac{E}{T} = \frac{T_S(\lambda_1 E_1)}{T_S(1 + (\lambda_1 h_1))}$$

Räuber sollte sich spezialisieren falls $\gamma_S > \gamma_G$

$$\frac{1}{\lambda_1} < \frac{E_1}{E_2} h_2 - h_1$$

„Angsthase“-Spiel (chicken game)

Z. B. zwei Personen rassen in einem Auto aufeinander derjenige der ausweicht hat verloren.

Strategie-Set: Welche Strategien sind überhaupt möglich?

Auszahlungsmatrix (pay-off matrix)

Handlung von Spieler 1	Handlung von Spieler 2	
	Weiterfahren	Ausweichen
Weiterfahren	-1000	100
Ausweichen	-100	0

Auszahlungen:

$$W_{\text{Weiterfahren}} = -1000p + 100q$$

$$W_{\text{Ausweichen}} = -100p + 0q$$

Die beiden Strategien sind gleichwertig falls

$W_{\text{Weiterfahren}} = W_{\text{Ausweichen}} \Rightarrow \hat{p} = 0.1$ also sollte jeder Spieler in 10% der Fälle weiterfahren.

Gefangen-Dilemma (prisoner's dilemma)

Zwei Angeklagte werden eines Verbrechens beschuldigt und in zwei separaten Zellen gehalten. Jeder Angeklagte muss dabei eine Entscheidung (Strategie) in Unkenntnis der Strategie des anderen fällen

Handlung von Spieler 1	Handlung von Spieler 2	
	Kooperation	Verrat
Kooperation	R	S
Verrat	T	P

Da $T > R > P > S$ und zusätzlich $R > (S + T)/2$ gilt, ist Verrat immer besser egal was der Opponent wählt. Obwohl Kooperation für beide besser wäre, da man sich der Kooperation des anderen nicht sicher sein kann ist die nicht-kooperative Lösung des Spiels (Nash-Gleichgewicht) stabil. Ausgehen von solchen Überlegungen wurde das Konzept der **Evolutionstabilen Strategie (evolutionarily stable strategy, ESS)** entwickelt.

Eine ESS bedeutet, dass - falls sie von allen Individuen in der Population verwendet wird- eine (seltene) Mutanten-Strategie unter Wirkung der natürlichen Selektion nicht mehr in diese Population eindringen kann.

Selektionswirkung

Selektion kann auf verschiedene Arten wirken

Stabilisierend:

Stabilisierende Selektion kann eine Ursache für das Phänomen der Stasis sein (z. B. Geburtsgewicht des Menschen)

Gerichtet:

Führt zu einer Veränderung innerhalb einer Stammeslinie (z. B: Grössenzunahme, in Zuchtprogrammen üblich) dieses Phänomen wird Anagense genannt.

Disruptiv:

Beide extrem Werte eines Merkmals haben einen Vorteil (z. B. Schnabel Form bei Finken (da grosse und kleine Samen, wenige dazwischen), hohe oder niedrige Anzahl Chaetae (Haare) in einem Experiment mit Drosophila), die Population bewegt sich rasch auseinander und kann zur Artbildung führen.

Fluktuierend:

Häufige Richtungsänderung der Selektion, führt zur geringen Wirkung über längere Zeiträume.

Frequenzabhängige Selektion (frequency-dependent selection)

Selektion, bei der die Fitness eines Genotyps von seiner relativen Häufigkeit in der Population abhängt.

Positiv-frequenzabhängige Selektion:

Fitness steigt mit der Häufigkeit des Phänotyps (z. B. Häufigkeit einer Warnfärbung, falls das Tier auch wirklich Giftig ist).

Negativ-frequenzabhängige-Selektion:

Fitness sinkt mit der Häufigkeit des Phänotyps (z. B. Selektion welche auf einen Nachahmer (Mimet) eines warngefärbten Modells wirkt (Mimikry)).

Sexuelle Selektion („Grundlagen“)

Organismen müssen nicht nur überleben sondern auch erfolgreich reproduzieren, dies führt zur sexuellen Selektion (fertility selection) (Vergleiche: Natürliche Selektion (viability selection), welche auf die Eigenschaften zugunsten des Überlebens einwirkt).

Prinzip von Bateman:

Mit der Evolution der Anisogamie aus der Isogamie entsteht eine wichtige Asymmetrie in der Investition in die Nachkommen:

„Männchen“: per Definition: viele, kleine Gameten (Spermien). Kleine Investition pro Gamete (für alle Gameten kann die Investition durchaus grösser sein).

„Weibchen“: per Definition: wenige, grosse Gameten (Eier). Grosse Investition pro Gamete.

Männchen sollten daher kompetitiv sein und Zugang zu möglichst vielen Geschlechtspartner haben. Weibchen sollten dagegen wählerisch sein, um ihre grosse Investition mit dem richtigen Geschlechtspartner zu realisieren.

Intra-sexuelle Selektion

Intra-sexuelle Selektion:

Wirkt unter den Mitglieder desselben Geschlechts. Sie ist wichtiger im kompetitiveren Geschlecht (in der Regel das Männchen). Beruht auf dem Zugang zum anderen Geschlecht d. h. Zugang zu Paarung und Fertilisation der Gameten, kann auf verschiedene Arten geschehen: Vorteile in der prä-Kopulationsphase gegenüber Mitgliedern des gleichen Geschlechts z. B. durch „Waffen“ wie Hörner, Geweihe, ... oder auch effektive Taktiken um den sexuellen Selektionsdruck zu Umgehen z. B. „sneakers“ (z. B. Fische befruchten bereits abgelegten, besamten Laich), Satellitenmännchen (z. B. Frösche die sich neben einem Frosch mit lauter Stimme aufhalten, falls ein Weibchen kommt fangen sie es ab).

Vorteil nach erfolgreicher Kopulation, wird oft unter dem Phänomen Spermienkonkurrenz zusammengefasst, z. B. Spermien des Vorgängers entfernen, Nachfolger hindern (Pfropfen).

Besonders drastische Methode ist der Infanzid (Vater tötet nicht eigene Kinder).

Inter-sexuelle Selektion

Zugang des einen Geschlechts (in der Regel die Männchen) zum anderen, wird durch die Selektion des anderen Geschlechts beeinflusst.

Wahl durch Weibchen (female choice):

Wahlkriterien und Merkmale (**Ornamente**) die beachtet werden sind verschieden.

Kryptische Wahl durch die Weibchen:

Phänomene der differentiellen Befruchtung bzw. Entwicklung der Zygote, je nach Vaterschaft. Weibchen „wählen“ damit unter den Spermien unterschiedliche Väter aus. Die Mechanismen, nach denen solche Prozesse ablaufen, sind schlecht verstanden.

Adaptiver Wert der Wahl durch das
Weibchen

Systematische sinnesphysiologische Präferenz (sensory bias): Sinnesapparat der Weibchen ist auf Feindvermeidung, Beuteerkennung usw. ausgerichtet. Männchen können dies ausnützen (räuberisches Verhalten auslösen). Solche Präferenzen sind per se nicht adaptiv für die sexuelle Selektion sondern ein Nebenprodukt der natürlichen S.

Vorteile durch Aquisition von Ressourcen: Männchen werden gewählt weil sie gleichzeitig wichtige Ressourcen für die Aufzucht der Nachkommen kontrollieren bzw. als „Hochzeitsgeschenk“ überbringen.

Fisher's runaway Prozess: Weibchen wählen um selber attraktivere Söhne zu haben. Kann aufgrund anfänglicher Unterschiede von selbst u immer grösseren Ornamenten eskalieren („runaway“), vorausgesetzt: (a) Söhne erben überdurchschnittliche grosses Ornament von ihren Vätern, (b) Töchter erben Präferenzen für das grosse Ornament. (a) und (b) muss genetisch korreliert sein (Genetische Kovarianz). Das Ornament ist arbiträr auf seine Wirkung für das Überleben des Trägers.

Weibchen erhalte „gute Gene“: Weibchen wählen erbliche Eigenschaften, welche für das Überleben wichtig sind (z. B. Resistenz gegen vorherrschende Krankheitserreger).

Extra-Paar Kopulation und Vorteil von Mehrfachpaarungen

Der Vorteil der Weibchen bei Paarung mit vielen Männchen ist nicht offensichtlich (höhere Kosten (Zeit und Energie), Risiko von übertragbaren Krankheiten und keine Erhöhung der Nachkommenanzahl). Untersuchungen zeigen jedoch einen Vorteil bei Extra-Paar Kopulationen (zusätzliche Paarung neben dem eigentlichen Partner) für die Nachkommen. Ebenso führt die Meerfachpaarung zu höherer genetischer Diversifizierung. Dies ist ein Vorteil bei Krankheiten innerhalb des Familienverbands (Wirtsgenotypen spielen bei Parasiten eine entscheidende Rolle).

Umkehr der Geschlechterrollen

Weibchen wird zum konkurrierenden Geschlecht. Die Brutpflege obliegt dann typischerweise dem Männchen. Der limitierende Faktor ist dabei die Kapazität des Männchens für die Brutpflege aufzukommen. Grösse der Bruttasche bei den Seepferdchen, grösse der Flügeldecken bei Wasserwanzen.

Altruismus

Unter Altruismus versteht man Handlungen welche einen Empfänger begünstigen (seine Fitness erhöhen) und den Handelnden benachteiligen, ist scheinbar im Widerspruch zu den Grundprinzipien der biologischen Evolution.

„Green-beard“ Effekt:

Altruisten erkennen sich gegenseitig und lassen ihre Hilfe nur anderen Altruisten zukommen (z. B. Schleimpilz).

Reziproker Altruismus:

Hilfe wird zwischen den Individuen reziprok ausgetauscht. Dadurch kann eine stabile Situation entstehen, nach einer Runde des gegenseitigen Austauschs von Hilfe zwischen den gleichen Individuen ist die Fitnessbilanz positiv (z. B. Vampirfledermäuse).

Soziale Insekten

Faktoren für Evoluion des Sozialverhaltens: Ökologische Faktoren, besserer Schutz in grossen Gruppen, Demographie, Phylogenetische Voraussetzungen, Verwandtschaftsgrad (**Hymenopteren:** Geschlecht wird durch Haplo-diplo-Mechanismus bestimmt. Dadurch sind Schwestern zu $\frac{3}{4}$ verwandt, Brüder zu $\frac{1}{2}$ und Bruder zu Schwester $\frac{1}{4}$, dies macht deutlich weshalb es so auffällig viele soziale Arten unter den Hymenopteren gibt.)

Stufe	Kriterien			Beispiele
	Gemeinsame Brutpflege	Reproduktive Arbeitsteilung	Überlappende Generationen	
Solitär bzw. kommunal, sub-sozial	-	-	-	die meisten Insekten Andrena
Quasi-sozial	+	-	-	einig. Bienen Wespen
Semi-sozial	+	+	-	Furchenbienen
Eusozial	+	+	+	Ameisen Wespen einig. Bienen Termiten

Sozietät im Tierreich

Verschiedene Stufen der Sozietät nach zunehmenden Integrationsgrad:

Solitär lebende Tiere: Ausser zur Paarungszeit Einzelgänger.

Brutpflege Weibchen (Katzen (ohne Löwen), Bären)

Aggregation, anonymer Schwarm: Individuen können am Verband teilnehmen oder nicht (Fischschwärme, Möwen, kommunal nistende Vögel, Wespen, Bienen, einige Huftiere)

Einfache Sozietäten: Kleiner oder grössere Familienverbände.

Hilfeleistung bei Jungaufzucht (Löwen, Murmeltiere, viele Huftiere, Primaten)

Eusoziale (hochsoziale) Gesellschaften: reproduktive

Arbeitsteilung (Nacktmulle, soziale Insekten)

Physisch verschmolzene Sozietät: Individuen einer Sozietät bilden physisch einen „Super“-Organismus, Individuen übernehmen einen Teil der Funktionen analog Organen in einem Individuum (Moostierchen, Korallen, Staatsquallen)

Bemerkenswert ist, dass die Komplexität der sozialen Integration bei phylogenetisch älteren und primitiveren Gruppen am grössten ist.

Eltern-Nachkommen-Konflikt
Geschwister-Konflikt
(sib-sib-competition)

Eltern-Nachkommen-Konflikt:

Da die Nachkommen zu sich selbst mit $r = 1$ verwandt sind, die Eltern jedoch nur zu $r = \frac{1}{2}$ kommt es zu einem genetischen Interessen-Konflikt, dieser wird sichtbar im „Entwöhnungs-Konflikt“ (weaning conflict).

Aus Sicht der Eltern ist die Investition in die Nachkommen (Brutpflege) lohnend falls, $C > B$ ist, für die Nachkommen ist die Schwelle doppelt so gross $C > \frac{1}{2}B$.

Geschwister-Konflikt (sib-sib-competition):

Aus denselben Gründen gibt es auch Konkurrenz zwischen Geschwistern um Nahrung oder elterliche Pflege. In extremen Fällen kann es zum **Geschwistermord (siblicide)** kommen.

Merkmale (?-morph)

Informative Merkmale sind homolog (Homologie), d. h. beruhen auf einer gemeinsamer Abstammung.

Apomorphie: ein abgeleitetes Merkmal, welches nur in einer Gruppe vorkommt, d. h. eine evolutive Neuheit in bezug auf den Rest des Stammbaums.

Synapomorphie: ein abgeleitetes Merkmal gemeinsamer Abstammung (d.h. modifiziert im Vergleich zum gemeinsamen Vorfahren), das bei mehreren Taxa vorkommt. Enthält die meisten Informationen über den wahren Stammbaum, werden deshalb vor allem in der **Kladistik** als Kriterium zu Gruppierung von Taxa verwendet.

Autapomorphie: ein abgeleitetes Merkmal, das nur bei einer bestimmten Gruppe vorkommt.

Plesiomorphie: ein ursprüngliches Merkmal, d. h. schon im Vorfahren vorhanden.

Symplesiomorphie: ein gemeinsames, ursprüngliches Merkmal in einer Gruppe.

Homoplasie: eine Ähnlichkeit aufgrund gleicher Funktion aber nicht wegen gemeinsamer Abstammung (Analogie).

Identifikation von Homologie

Unabhängig von der Methode ist es stets von Wichtigkeit, die Homologie von Merkmalen in verschiedenen Taxa festzustellen, dazu gibt es eine Reihe von Kriterien:

- Lages des Merkmals, des Organs im Gesamtbau des Körpers, z. B. gegenseitige Lage der Knochen in den Extremitäten bei Wirbeltieren)
- Der Feinbau eines Organs z. B. Gewebestruktur
- Die Einreihung in fossile Belege
- Der Vergleich mit der embryonalen Struktur und Lage

Identifikation von Polarität

Wichtig für die Rekonstruktion ist auch die Richtung der Evolution eines Merkmals, d. h. dessen **Polarität**. Folgende Kriterien stehen zur Verfügung:

- Einreihung in den fossilen Belegen, sofern diese datierbar sind.
- Vergleich mit der embryonalen Struktur, gemäss Biogenetischem Prinzip, dass die Ontogenese eine Rekapitulation der Phylogenese darstellt. Dies gilt nur beschränkt und muss im Einzelfall verifiziert werden.
- Die Verwendung einer **Outgroup**, d. h. eines verwandtschaftlich in der Nähe stehenden Taxons, das aber nicht zu der betrachteten Gruppe gehört, für die der Stammbaum erstellt werden soll. Die Merkmale der Outgroup zeigen demgemäss den ursprünglichen Zustand falls sie die Merkmale mit der betrachteten Gruppe teilen. Sowohl die Outgroup wie die betrachtete Gruppe, haben einen gemeinsamen Vorfahren

Prinzip der Sparsamsten Erklärung
(parsimony)
Maximum-likelihood Verfahren

Prinzip der Sparsamsten Erklärung, wird verwendet wenn es mehrer Erklärungen gibt. Diejenige Erklärung ist am wahrscheinlichsten, welche die minimalste Anzahl von Annahmen benötigt. In der phylogenetischen Rekonstruktion entspricht dies dem Prinzip der kleinstmöglichen Anzahl von notwendigen evolutionären Änderungen, die einen hypothetischen Stammbaum erfordern.

Prinzip der maximalen Wahrscheinlichkeit

(Maximum-likelihood): Prinzip der sparsamsten Erklärung ist zwar logisch fundiert muss aber nicht den richtigen Stammbaum geben. Bei dieser Methode werden aus einer Datenmatrix die Wahrscheinlichkeit des Vorliegens eines möglichen Stammbaum berechnet. Wird vor allem für die Rekonstruktion anhand von DNA-Sequenzen benutzt. Dabei müssen die Werte der evolutionären Änderungen zwischen den Basen C, G, A und T bekannt sein. Die Methode steht daher den phänetischen Klassifikationsverfahren nahe.

Schulen der Klassifikation

Phänetische Klassifikation: Die Methode beruht auf Ähnlichkeiten von Merkmalen. Ein Satz verschiedener Merkmale wird betrachtet und in ein Ähnlichkeits-Mass umgesetzt (mittels multivarianter Statistik), dabei kann die Ähnlichkeit zum nächsten Nachbar oder zum durchschnittlichen Nachbar gemessen werden, die Wahl der Methode ist arbiträr und beeinflusst event. die Anordnung der Taxon.

Kladistische (Phylogenetische) Klassifikation: Gruppiert die Taxa ausschliesslich nach der Neuheit ihrer gemeinsamen Abstammung (Teilung einer Art in zwei Stammeslinien). Die praktischen Probleme sind allerdings beträchlich. Wichtig sind sog. gemeinsame abgeleitete (homologe) Merkmale (Synapomorphien). Benutzt nur einen bestimmten Teil der Merkmale zur Gruppierung alle anderen werden ignoriert. Basiert auf monophyletischen Gruppen. Ein gültiger Stammbaum wird als Kladogramm bezeichnet.

Evolutionäre Klassifikation: Benutzt sowohl phänetische wie kladistische Elemente und benutzt ebenfalls Homologien unterscheidet aber nicht zwischen abgeleiteten (mono-) und ursprünglichen (paraphyletische) Homologien.

Anwendungen der Phylogenese

Herkunft von Krankheiten:

Z. B. HIV-Virus ist wahrscheinlich mindestens drei Mal unabhängig von einem Tierreservoir (Affen) auf den Mensch übergesprungen.

Geographische Verteilung gewisser Gruppen:

Hat eine Gruppe nach der geographische Trennung evoluiert leben sie nur in bestimmten Regionen (z. B. Beuteltiere) ansonsten in verschiedenen Regionen (z. B. Laufvogel ind Afrika, Südamerika, Australien).

Evoluieren Arten, die miteinander interagieren, gemeinsam (Koevolution)?:

Bei symbiontischen oder parasitischen Beziehungen bestätigt die phylogenetische Beziehung in vielen Fällen eine Parallelität der Stammbäume, die auf eine enge Form der Koevolution hindeutet.

Verwandschaft des Menschen

Konsens ist folgender Stammbaum:

Ordnung: Primaten Superfamilie: Hominoidea Familien: Hylobatidae (Hylobates) (Gibbons) und Hominidae mit Unterfamilien: Ponginae (Pongo) (Orang Utan) und Homininae (Gorilla, Pan, Homo)

Abspaltung Mensch Schimpansen vor $\approx 4.6 - 5$ Mio Jahre beide zusammen vor $\approx 5 - 7$ Mio. Jahren von den anderen Affen.

Geographischer Ursprung des Menschen

Die enge stammesgeschichtliche Verwandtschaft des Menschen mit den grossen Affen Afrika legt nahe, dass der Mensch (die Gattung Homo) in Afrika entstanden ist. Diese These wird durch Fossilienfunde (sind sehr genau datierbar) gestützt. Die Fossilienreihe zeigt deutlich alle Übergänge zwischen grossen Affen und dem modernen Menschen (sie ist jedoch nicht lückenlos). Ein dauerndes Problem ist die Einordnung in bestimmte Linien, da die Evolution des Menschen sehr komplex war und mehrere Arten/Linien gleichzeitig nebeneinander gelebt haben. Der tiefere afrikanische Ursprung kann jedoch als gesichert gelten, da alle verfügbaren Daten darauf hindeuten.

Evolution der Gattung Homo

Einordnung der Fossilien und der molekularen Evidenz ergibt ein Bild einer sehr heterogenen Evolutionsgeschichte über die letzten ≈ 5 Mio. Jahre in der näheren Verwandtschaft des Menschen. Entscheidene Schritte sind wohl vor $\approx 2 - 3$ Mio. Jahre geschehen, als sich die Gattung Homo von den anderen Stammeslinien getrennt hat. Es gab über mehrere Mio. Jahre mehrere Stammeslinien von Hominiden parallel nur die Linie Homo hat überlebt.

Out-of-Africa-Hypothese (a), (b): einmalige Auswanderung aus Afrika mit nachfolgender Radiation.

multi-regionale Entstehung (c): die verschiedenen Formen des Menschen evoluierten mehrfach in verschiedenen Regionen unabhängig voneinander Daten sind am meisten mit Version (a) kompatibel, da zum Beispiel alle heutigen Populationen genetische Untergruppen der afrikanischen sind, zudem würde eine Multiregionale Hypothese (c) eine Trennung der Linien vor $\approx$ erfordern, die Molekular Uhr datiert dies Spaltung jedoch auf 300'000 - 700'000 Jahre.

Evolution spezifischer menschlicher Merkmale

Aus biologischer-anthropologischer Sicht gibt es eine Reihe von Merkmalen, die beim Menschen speziell ausgeprägt sind und daher den Menschen ausmachen.

Werkzeug gebrauch:

Obwohl auch von Tieren bekannt ist die Nutzung durch den Menschen deutlich komplexer und elaborierter. Die besondere Morphologie des menschlichen Daumens (Muskulatur, Knochenform) eignen sich gut zur feinen Manipulation von Gegenständen.

Sprache:

Auch die Sprache im Sinne abstrakter Kommunikation ist nicht auf den Menschen beschränkt (z. B. Tanzsprache Honigbiene). Die Fähigkeiten des Menschen sind deutlich komplexer und stellt daher auch physiologische Anforderungen an die Lauterzeugung, das Gehör und an die neurale Verarbeitung der Signale im Gehirn. Einzigartig für den Menschen ist das die Sprachfähigkeit in einer bestimmten Hirnregion konzentriert ist.

Populationswachstum (Formeln)
Exponentiell (Dichte unabhängig)
Logistische (Dichte abhängig)
allgemeines diskretes Wachstum

Exponentiell:

$$\frac{dN}{dt} = rN \Rightarrow N(t) = N_0 e^{rt}$$

Logistisch:

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K - N}{K}$$

allgemeines diskretes:

$$N_{t+1} = \frac{N_t R}{1 + (aN_t)^b}$$

Lebenstafeln

Netto-Reproduktionsrate

Generationszeit

Fisher's Reproduktionswert

Lebenstafeln

Kohorten-Tafeln (= Horizontale Tafel): alle Individuen mit gleichem Geburtsdatum

Statische Tafel (= Vertikale Tafel): Populationsdaten zu einem bestimmten Zeitpunkt

Stationäre Altersverteilung falls $N = \text{konstant}$.

Netto-Reproduktionsrate:

$$R_0 = \sum_x l_x m_x$$

Generationszeit:

$$T_C = \frac{\sum_x x l_x m_x}{R_0}$$

Fisher's Reproduktionswert:

$$V_x = m_x + \sum_{t=x+1}^{\infty} \frac{l_t}{l_x} m_t$$

Migration

Veränderung unter Immigration:

$$\Delta p = -m(p - P)$$

Inzucht

Führt zur Abnahme der Heterozygoten und zur Zunahme der Homozygoten. Verlust Heterozygotität nach t Generationen Inzucht:

$$H_t = H_0(1 - F)^t$$

F -Wert Inzuchts-Koeffizient: vergleicht den Anteil der Heterozygoten (H) mit denen unter zufälliger Paarung (H_0):

$$F = \frac{H_0 - H}{H_0} \text{ wobei } H_0 = 2pq$$

„Inseltheorie“,
Habitatfragmentierung

Art-Areal-Beziehung:

$$S = cA^z \text{ oder } \log S = c + z \log A$$

? nicht nur A???

Moderne Synthese (modern synthesis)

Die Synthese des Konzepts der natürlichen Selektion mit demjenigen der Mendel'schen Vererbung („Neo-Darwinismus“).

Zeigte in den Jahren 1930 bis 1950 schlüssig, dass die Vorgänge der Mikroevolution in die Vorgänge der Makroevolution übergehen.

Polymorphismus (polymorphism)

Situation, in der eine Population mehr als eine Variante enthält, z. B. mehr als ein Allel an einem betrachteten Locus. Einfaches Beispiel sind die Farbe der Erbsen von Gregor Mendel (grün, gelb).

Assortative Paarung (assortative mating)

(Positiv) assortive Paarung:

Tendenz, das Gleiche sich mit Gleichem paart (Körpergrösse, ökonomischerstatus bei Menschen), falls diese Eigenschaft auf genetische Faktoren zurück geht führt dies zu erhöhter Homozygotie.

Negative assortive Paarung:

Paarung von Individuen mit gegensätzlichen Eigenschaften (Phänotypen), führt zu erhöhter Heterozygotie. Beispiel Selbst-Inkompatibilität von Pflanzen.

Migration
(migration)

Die gerichtete Bewegung von Individuen zwischen Populationen, sind sie in der Lage zu reproduzieren erfolgt ein Genfluss.

Berechnung (Migration erfolgt mit der Rate m):

$$p_t = P + (p_0 - P)(1 - m)^t$$

Phänotyp (phenotype)

Phänotypischer Wert (phenotypic
value)

Die Merkmale eines Organismus; bestimmt durch Genotyp und Umwelt.
Phänotypischer Wert (P):

Ist das Merkmal von Interesse (z. B. Körpergrösse) $P = G + E$ wobei G der genotypische Wert ist und E die Abweichung verursacht durch die Umwelt.

Genotyp (genotype)

Genotypischer Wert (genotypic
value)

Der Satz von 2 Genen (Allelen) an einem Locus, bzw. an mehreren betrachteten Loci.

Genotypischer Wert (G):

Ist derjenige Wert, welcher der durchschnittlichen Expression des Genotyps über alle Umwelten entspricht.

Dominanz
(dominance)

Ein Allel A ist dominant über a , falls der Phänotyp der Heterozygoten Aa der gleiche ist wie für AA .

Fitness
(fitness)

Ein relatives Mass für den Erfolg im Überleben und Reproduktion. Oft die durchschnittliche Anzahl von Nachkommen für einen bestimmten Genotyp (bzw. Individium), relativ zu der Anzahl anderer Typen in der Population.

$$\text{Fitness} = \text{Überleben} \cdot \text{Reproduktion}$$

Nennen Sie Faktoren, welche die Anzahl und Grösse der Nachkommen von Organismen beeinflussen können.

Reproduktionserfolg (übers ganze Leben), Reproduktionserfolg der Nachkommen, Überlebenswahrscheinlichkeit der Jungen, Zeit zur Suche des Wirts bei parasitoiden Wespen, Qualität des Host.

Nennen Sie Vor- und Nachteile des
Biologischen Artkonzepts

Vorteil:

Kriterium ist Unterbrechung des Genflusses; macht Sinn, weil Arten als diskrete Genpools gesehen werden.

Nachteil:

nicht anwendbar bei: **nicht**überlappenden Populationen, asexuellen Arten, Fossilien.

Definieren Sie folgende Begriffe:
Homologie, Konvergenz,
Parallelismus, Reversion,
Homoplasy, Apomorphie,
Plesiomorphie, Autoapomorphie

Homologie: ein Merkmal zweier Gruppen, das von einem gemeinsamen Vorfahren vererbt ist.

Konvergenz: ein Merkmal zweier Gruppen ist nicht von einem gemeinsamen Vorfahren abzuleiten, sondern durch einen ähnliche Selektionsdruck mehrfach unabhängig entstanden.

Parallelismus: ein unabhängiges Merkmal ist in zwei Gruppen über denselben Entwicklungsweg entstanden.

Reversion: durch Mutation wird ein Merkmal in die Ursprüngliche Form zurückgeführt.

Homoplasy: Reversion und Konvergenz

Apomorphie: ein abgeleitetes Merkmal (bezogen auf eine bestimmte Gruppe); d. h. eine evolutionäre Novität;

Plesiomorphie: ein ursprüngliches Merkmal; d. h. es wurde vom Vorfahren vererbt.

Autapomorphie: ein abgeleitetes Merkmal, das nur bei einer bestimmten Gruppe vorkommt.

Welches sind die Voraussetzungen
für die Evolution von Reziprokem
Altruismus?

Kosten für Handelnden sind kleiner als Vorteile für Empfänger.

Individuen, die auf altruistisches Verhalten nicht reagieren, müssen irgendwie bestraft werden.

Individuen sollten wiederholt miteinander interagieren.

Es müssen viele Gelegenheiten zu altruistischem Verhalten gegeben sein.

Individuen sollten ein gutes Gedächtnis haben.

Gegenseitige Kosten und Nutzen sollten ähnlich sein.

Wie beurteilen sie die
Verwandtschaftsbeziehungen
zwischen modernen Menschen und
heute lebenden Menschenaffen?

Neueste Phylogenien: Mensch und Schimpanse nächstverwandt,
Gorilla Schwesterart dazu, Orang Utan Schwesterart zu der Gruppe
Mensch, Schimpanse und Gorilla

Wieviel genetische Differenz gibt es ungefähr zwischen Mensch und Schimpanse (Prozentsatz)?

2%

2 Punkte

Was ist sexuelle Selektion?

Selektion, welche bei der Paarung wichtig ist, d. h. für den Zugang zu Geschlechtspartner und Sicherstellung der Elternschaft (auch als Fertilitäts-Selektion bekannt; fertility selection).

3 Punkte

Nennen Sie zwei Punkte, die sexuelle Selektion zu einem wichtigen Prozess machen und die auch dafür verantwortlich sind, dass Weibchen die knappe Ressource darstellen:

Reproduktionserfolg von Männchen variiert mehr als derjenige von Weibchen.

Weibchen investieren mehr pro Nachkomme / pro Gamete als Männchen

3 Punkte

Nennen Sie mindestens drei wichtige Bedingungen, die für das Zustandekommen von Fisher's Fluchtprozess (runaway process) nötig sind. Dieser Prozess kann erklären, wieso Männchen oft auffällige sekundäre Geschlechtsmerkmale (z. B. auffälliges Gefieder bei Vogel-Männchen) haben.

- Söhne tragen Ornament und variieren darin.
- Töchter haben Präferenz und variieren darin
- Ornament und Präferenz sind korreliert (genetische Kovariation).

6 Punkte

Definiere und gib ein Beispiel:
Life history Merkmal (Life history
trait)

Merkmale, die direkt mit Ueberlebens-Wahrscheinlichkeit und Reproduktionserfolg des Organismus zusammenhängen.

Beispiele:

Körpergröße bei Geburt. Wachstumsrate. Alter und Grösse bei Geschlechtsreife. Alters- und Geschlechtsspezifische Investition und Sterberaten. Anzahl und Geschlecht der Nachkommen. Lebensdauer.

2 Punkte

Definiere und gib ein Beispiel:
Trade off

Ein Zusammenhang / Beziehung zwischen zwei oder mehreren Merkmalen, welcher die Evolution beschränkt. Dieser Zusammenhang wird durch eine negative Korrelation beschrieben.

Beispiele:

Wachstum vs. Reproduktion. Gegenwärtige vs. zukünftige Reproduktion. Reproduktion vs. Ueberlebenschance.

2 Punkte

Definiere und gib ein Beispiel:
Altruismus (Altruism)

Altruismus liegt vor, wenn ein Individuum, welches die Hilfe leistet (der Donor), Kosten für die eigene Fitness trägt, während der Empfänger der Hilfe (der Rezipient) einen Fitnessvorteil erhält. Altruismus ist oft durch Verwandten-Selektion (kin selection) favorisiert.

Beispiele:

Alarmrufe bei Murmeltieren. Helfer am Nest bei Vögeln. Arbeiterinnen bei sozialen Insekten, welche Brut aufziehen.

2 Punkte

Definiere und gib ein Beispiel:
Eltern-Nachkommen Konflikt
(Parent-offspring conflict)

Der Fitnesswert einer bestimmten elterlichen Investition ist für Eltern und Nachkommen aus genetischen Gründen nicht symmetrisch. Für die Nachkommen ist die Investition für sich selbst mehr wert als die gleiche Investition, welche an die Geschwister geht. Für Eltern sind aber beide gleich wertvoll. Nachkommen verlangen deshalb für sich mehr elterliche Investition als die Eltern geben sollten.

Beispiele:

für Konfliktpunkte: Zeitpunkt der Entwöhnung. Konkurrenz zwischen Geschwistern.

2 Punkte

Definiere und gib ein Beispiel:
Sympatrische Artbildung (Sympatric
speciation)

Sympatrische Artbildung geschieht im gleichen Areal. Keine physische Trennung liegt vor. Die reproduktive isolation passiert vor dem Erreichen einer neuen Nische. Erfolgt eher im Zentrum als am Rande des Verbreitungsgebiets.

Beispiele:

Rhagoletis- Fliegen. Viele Herbivoren

2 Punkte

Eine Hypothese für die Evolution von Alterung (Seneszenz) beruht auf dem sog. pleiotropischen Antagonismus. Danach kann Alterung evolvieren, falls Mutationen auftauchen, welche einen „trade-off“ verursachen, speziell, wenn diese Mutationen positive Fitness-Effekte früh und negative Fitness-Effekte spät im Leben erzeugen. Beispielsweise mehr Paarungserfolg früh aber höhere Mortalität spät. Falls nun eine Mutation auftaucht, die umgekehrt funktioniert - also negative Effekte früh im Leben und positive Effekte spät im Leben - könnte eine solche Mutante sich durchsetzen (Antwort Begründen)?

Antwort (ja / nein):

Ja

Begründung:

Falls der positive Effekt spät im Leben genügend gross ist, um die frühen, negativen Effekte aufzuheben. Voraussetzung ist, dass der positive Effekt noch vor dem Ende der Reproduktionszeit eintritt.

10 Punkte

Was ist eine Monophyletische Gruppe?

Ein Taxon mit Arten, welche alle vom gemeinsamen Vorfahren-Taxon abstammen.

2 Punkte

Was ist eine Paraphyletische Gruppe?

Ein spezifisches Taxon oder Teil eines phylogenetischen Baums bzw. Gen-Stammbaums, welcher sich von einem gemeinsamen Vorfahren ableitet aber nicht alle Nachkommen dieses Vorfahren einschliesst.

2 Punkte

Was ist eine Polyphyletische Gruppe?

Eine taxonomische Gruppe, welche von Vorfahren in mehr als einem Taxon abgeleitet ist. Die Arten haben keinen gemeinsamen Vorfahren
2 Punkte

In einigen Tierarten, wie Vögel und Säugetieren, kommt es regelmässig vor, dass ein junges Geschwister das andere tötet. Beispielsweise beginnen die Jungen der Tüpfelhyäne kurze Zeit nach der Geburt miteinander zu kämpfen. Oft wird dabei eines der beiden Jungen getötet. Dabei schaut die Mutter zu und interveniert nicht.

- (a) Wie kann ein solches Verhalten der Geschwister bzw. der Mutter evolvieren?
- (b) Aus der Sicht des gewinnenden Jungen: wie gross muss der Fitness-Vorteil relativ zu den Kosten der Geschwistertötung sein?
- (c) wie gross muss dieses Verhältnis aus der Sicht der Mutter sein, damit sie nicht interveniert?

(a)

Verwandtenselektion (kin-selection), speziell durch
Geschwister-Konkurrenz und Eltern-Nachkommen Konflikt (sib-sib
competition, parent-offspring conflict)

(b)

Nutzen $>$ Kosten, insbesondere:

Nutzen $>$ 2 Kosten, da Geschwister zur Hälfte die gleichen Gene trägt.

(c)

Nutzen $>$ Kosten, da Mutter gleich verwandt mit beiden Nachkommen.

Beachte: Diese Bedingung ist eher erfüllt als die obige, d. h. Mutter
interveniert

10 Punkte

Anagense

Gerichtete Selektion, führt zu evolutionen Veränderungen innerhalb einer Stammeslinie.

Nahrungserwerb (foraging)
Optimale Verweildauer in einem
Patch

Ein Räuber kann nur an einer bestimmten Stelle (Patch) Nahrung erhalten, um zum nächsten Patch zu gelangen benötigt er die Zeit τ .

Wie lange ist die optimale Verweildauer in einem Patch?

γ Rate der Netto-Energieaufnahme, $E(t)$ ist die kumulative Netto-Energieaufnahme während des Aufenthalts im Patch
 t Verweildauer im Patch

$$\max \gamma = \frac{E(t)}{\tau + t} \Rightarrow E'(t) = \frac{E(t)}{\tau + t} = \gamma$$

Lösung grafisch: Gerade $(-\tau, 0)$ an $E(t)$ ergibt $t_{optimal}$

Selektion

Selektion gegen rezessive Allele

Selektion gegen dominante Allele

Heterosis

Frequenzabhängig Selektion
(frequency-dependent selection)

Gegen vollständig rezessive Allele (a): Sind nur im homozygoten rezessiven Genotyp sichtbar

$$q_1 = \frac{q - sq^2}{1 - sq^2} \Rightarrow \Delta q = \frac{-spq^2}{1 - sq^2} \Rightarrow \text{Abnahme des rezessiven Allels}$$

falls homozygoter Zustand lethal Selektionskoeffizient $s = 1$. Bis zur Halbierung der Frequenz von a sind $t = \frac{1}{q_0}$ Generationen nötig.

Gegen vollständig dominante Allele: Elimination von A aus der Population, Tempo ist proportional zu p .

$$p_1 = \frac{p(1 - s)}{1 - s + sq^2} \Rightarrow \Delta p = \frac{-spq^2}{1 - s + sq^2}$$

Vorteil für Heterozygote (Heterosis): Aa ist am fittesten (z. B. Sichelzellen-Anämie bei Menschen).

$$q_1 = \frac{q - rq^2}{q - sp^2 - rq^2} \Rightarrow \hat{q} = \frac{s}{s + r} \text{ bzw. } \hat{p} = \frac{r}{s + r}$$

Frequenzabhängig: positiv: häufigere Gruppen sind fitter; **negativ:** seltene sind fitter z. B. Bates'sche Mimikry.

Quantitative Genetik (Verteilung
eines Merkmales in der Population)

Definition Varianz

Heritabilität, im engeren Sinne

Heritabilität, im weiteren Sinne

Varianz-Zerlegung für Merkmale

Antwort auf Selektion

Definition Varianz:

$$V(x) = \frac{1}{n} \sum_i^n (x_i - \bar{x})^2$$

bei empirisch gemessenen Werten wird $\frac{1}{n}$ oft durch $\frac{1}{1-n}$ ersetzt.

Heritabilität (Erblichkeit), ermitteln grafisch: Mittleres Merkmal der Eltern gegen Nachkommen aufzeichnen: Steigung = h^2 :

im engeren Sinne: $h^2 = \frac{V_A}{V_P}$

im weiteren Sinne: $h^2 = \frac{V_G}{V_P}$

Varianz-Zerlegung für Merkmale:

$$V_P = \underbrace{V_A + V_D + V_I}_{V_G} + \dots + V_E + V_{E \cdot G} + \dots$$

Antwort auf Selektion:

$$R = h^2 S \text{ d. h. } R \propto V_A$$

R : Antwort auf Selektion, S : Selektionsdifferential

Geneffekt
(gene action)

Beschreibt die Wirkung eines Gens (bzw. Allels) auf den Phänotyp.

Additiv:

Jedes Allele beeinflusst die Fitness zu einem Teil.

Domiant:

Ein (vollständig oder partiell) dominantes Allel beeinflusst die Fitness überproportional

Wirkung	keine Interaktion	Interaktion vorhanden
Innerhalb der gleichen Loci	additiv	Dominanz
zwischen verschiedene	additiv	Epistase

Sympatrische Artbildung

Teile der Population evoluieren in verschiedene Richtungen, selbst wenn sie zur gleichen Zeit am gleichen Ort leben. Ein umstrittener Prozess, doch ist inzwischen klar geworden, dass er sehr viel häufiger ist als man ursprünglich annahm. Speziell der Prozess der Sexuellen Selektion kann zu sympatrischer Artbildung führen

Antwort Prüfungsfrage:

Sympatrische Artbildung geschieht im gleichen Areal. Keine physische Trennung liegt vor. Die reproduktive isolation passiert vor dem Erreichen einer neuen Nische. Erfolgt eher im Zentrum als am Rande des Verbreitungsgebiets.

Beispiele:

Rhagoletis- Fliegen. Viele Herbivoren

Inklusive Fitness und Verwandtenselektion

Hilfe, die bevorzugt an Verwandte gegeben wird, wird mit höherer Wahrscheinlichkeit die Gene für diesen altruistischen Akt zur Replikation verhelfen. Das Mass, in dem dies geschieht, wird durch **Inklusive Fitness** (IF , **inclusive fitness**) charakterisiert:

$$IF = (1 - c) + rb$$

b = Nutzen, c Kosten der Hilfe, r Verwandtschaftskoeffizient ($0 \leq r \leq 1$), $w = 1$ Grundfitness unabhängig von der Hilfe.

Altruismus setzt sich durch falls $IF > 1 \Rightarrow rb - c > 0$ (**Hamilton**).

Verwandtschaftskoeffizient:

$$r = \sum_i \left(\frac{1}{2}\right)^k$$

k Anzahl der Abschnitte auf einem Pfad, i Anzahl Verbindungen.

Bispiele: Präriehund (mehr Alarmrufe falls Verwandte betroffen), Bienenfresser (Jungtiere helfen vorallem ihren Verwandten Brutpaaren)

Erkennen von Verwandtschaft (kin recognition): Durch Duft (Pheromone), akustische Signale, Vertrautheit im gemeinsamen Nest, individuelle Erkennung.

Mutation

Veränderung unter Mutation

Mutations-Selektions-Balance für

rezessive Allele

Mutations-Selektions-Balance für
dominante Allele

Veränderung unter Mutation:

$$p_t = p_0 e^{-\mu t}$$

Mutations-Selektions-Balance für rezessive Allele:

a ist ein rezessives Allel mit niedriger Frequenz $q \ll 1$ mit Selektionsnachteil s im Zustand aa , gleichzeitig entsteht es dauernd aus A neu durch Mutation mit der Rate μ . Im Gleichgewicht

$$spq^2 \approx \mu p \Rightarrow q \approx \sqrt{\frac{\mu}{s}}$$

Dadurch wird a in der Population aufrecht erhalten. Es entsteht genetischer Polymorphismus (z. B. Achondroplasie bei Menschen)

Mutations-Selektions-Balance für dominante Allele:

$$\hat{p} = \frac{\mu}{s}$$

Mutation (Vorgänge die zu Mutation führen)

Punktmutation/Substitution:

Eine Base wird durch eine andere ersetzt, falls Änderung des Codons wird ein andere Variante des Proteins codiert

Insertion oder Deletion:

Stück DNA wird eingeschoben oder eliminiert ergibt event. Frame Shift, wichtige Ursachen solcher Mutationen sind Transposons (transposable elements)

Chromosomale Rearrangements:

Z. B. Inversion und Translokationen ganzer Genstücke

Genduplikation:

Ganze Gene werden dupliziert z. B. durch Fehler während der Rekombination. Sind wichtige Quelle neuer Gene.

Evolution an mehreren Loci
Linkage disequilibrium
(Kopplungs-Ungleichgewicht)
Epistase

Linkage disequilibrium (Kopplungs-Ungleichgewicht):

Eine Situation, in der die Frequenzen der Haplotypen (z. B. Gameten) von denjenigen abweichen, die bei freier Kombinierbarkeit der Loci zu erwarten wären.

$$D = p_{11}p_{00} - p_{01}p_{10}$$

Epistase:

Interaktion zwischen den Allelen an zwei (oder mehr) verschiedenen Loci. Beispiel die Präsenz eines Allels B beeinflusst den genotypischen Wert des Allels A am Locus 1

$$E = w_{11}w_{00} - w_{10}w_{01}$$

Gendrift
(genetic drift)

Zufällige Änderungen in Genfrequenzen, z. B. verursacht durch stochastische Prozesse bei kleinen Populationsgrößen.

Resultat: Verlust oder Fixierung von Allelen.

Die Wahrscheinlichkeit der Fixierung eines Allels ist gleich $\frac{k}{2N_e} = p$ (k ist die Anzahl Kopien des Allels) also gleich der Frequenz.

Beachte: $N_e = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f}$ wobei N_m Anzahl Männchen und N_f Anzahl Weibchen ist.

Die Frequenz von Allele die unter schwacher Selektion (s) stehen wird vorallem durch Drift verändert $s < \frac{1}{2N_e}$.

Varianz unter Drift:

$$\sigma_t^2 = pq \left(1 - \left(1 - \frac{1}{2N} \right)^t \right)$$

Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (Hardy-Weinberg-equilibrium)

Die Frequenzen der Genotypen für eine unendlich grosse, zufalls-paarende (diploid, sexuell) Population, welche keinen evolutiven Kräften (keine Selektion, Genfluss, Drift, Mutation,...) unterliegt.

Genotyp: AA Aa aa

Frequenz: $p^2 = P$ $2pq = H$ $q^2 = Q$

zudem gilt $P + H + Q = 1$ wodurch folgende Frequenzen erwartet werden: $p^2 = P$, $q^2 = Q$, dieses Gleichgewicht wird schon nach einer Generation erreicht.

Frequenz von A:

$$p_1 = P_1 + \frac{H_1}{2} = p^2 + \frac{2pq}{2} = p$$

Frequenz von a:

$$q_1 = Q_1 + \frac{H_1}{2} = q^2 + \frac{2pq}{2} = q$$

Beachte $p + q = 1$

Einheit der Evolution

Muss folgende 5 Punkte erfüllen: zeigt Variation, hat erbliche Eigenschaften, kann sich replizieren, ist langlebig und wird manchmal nicht perfekt kopiert.

Das **Gen (die genetische Information)** ist diejenige Einheit die am besten die bekannten Kriterien für den Evolutionsprozess durch natürliche Selektion erfüllt. Evolution ist daher im wesentlichen eine Veränderung der genetischen Information über die Generationen als Folge verschiedener Evolutionsprozesse. Ausnahmen: Bei höheren Tieren gibt es das Phänomen der **Tradition**, bei dem Eigenschaften nicht genetisch vererbt werden („**epigenetische Vererbung**“) sondern durch individuelles Lernen von der vorhergehenden Generation.

Nicht in Frage kommen folgende Einheiten:

Das (physische DNA-Molekül, Genotyp (wird bei sexuellen Organismen in jeder Generation zerstört), Individuum, Gruppe, Population, Lebensgemeinschaft, Ökosystem