Zusammenfassung: Introduction to Evolutionary Biology HS2016

1.Einführung

Evolution:

* Definition: Biologische Änderung über eine Zeit hinweg
* Basis: Phänotypen (Charaktere, Merkmale) variieren in einer Population und ihre Frequenz ändert sich über eine Zeit hinweg

Aristoteles: scala naturae

Carl von Linné: Systematische Klassifikation -> 3 Reiche: Tiere, Pflanzen, Mineralien

Jean- Baptiste de Lamarck: Vererbung von erworbenen Merkmalen

Georges Cuvier: Katastrophale Ereignisse führen zum Aussterben von Spezies

Charles Lyell: Uniformitäts-/ Geologieprinzip: Graduelle Prozesse formten die Welt gleich, wie sie sich heute verändert

The Origin of Species (1859, Charles Darwin) :

* Abstammung mit Veränderung (Mikro- und Makroevolution, Artenbildung)
* Natürliche Selektion
* Adaption (survival of the fittest)

Beweise für Mikroevolution (Spezies ändern über eine Zeit hinweg):

* Beobachtungen von Populationen, Anatomien

Beweise für Makroevolution (Neue Lebensformen entstehen aus älteren):

* Sukzession und Extinktionen
* Übergangsformen (Zwischen Dinosaurier und heutigen Vögeln gibt es Zwischenstufen (Brückentiere))
* Gemeinsamer Vorfahre

Beweise für Artenbildung:

* Ringspezies:

Homologie: Ähnlichkeiten wegen einem gemeinsamen Vorfahren

Die drei Domänen des Lebens: Eukaryoten, Bakterien, Archaeen

2.Natürliche Selektion

Thomas Maltus: Ökonom, forschte an Menschenpopulationen und Nahrungsressourcen -> Nahrungskurve linear, Populationskurve exponentiell -> Beim Schnittpunkt kollabiert das System

Evolution ist eine deduktive Schlussfolgerung aus 4 Postulaten:

* Alle Populationen haben variable Individuen
* Variationen zwischen Individuen sind vererbbar
* Einige Individuen überleben besser und sind erfolgreicher bei der Fortpflanzung als andere
* Überleben und Fortpflanzung sind nicht zufällig, aber die Individuen, welche besser an die Umwelt angepasst sind, überleben besser

Lamarck’sche Evolution:

* Alle Individuen sind gleich, keine anfängliche Variation
* Individuen passen sich an während ihrer Lebensphase
* Vererbung von erhaltenen Veränderungen (führt zur langfristigen adaptiven Evolution)
* Fazit: Individuen und Populationen evolvieren

Darwin`sche Evolution:

* Anfängliche Variation zwischen Individuen
* Selektion wirkt auf Individuen, was zu unterschiedlichem Erfolg beim Überleben und Fortpflanzen führt
* Vererbung von überlebenden Allelen
* Fazit: Natürliche Selektion und Abstammung mit Veränderungen führen zu Evolution

Natürliche Selektion (vs. Evolution):

* Natürliche Selektion wirkt auf Individuen, die Konsequenzen auf Populationen
* Natürliche Selektion wirkt auf Phänotypen, Evolution besteht aus Allelfrequenzänderungen
* Natürliche Selektion wirkt auf existierende Merkmale
* Natürliche Selektion führt zu Adaption, nicht Perfektion
* Natürliche Selektion ist nicht zufällig und nicht stufenweise steigernd
* Natürliche Selektion gibt keine Hinweise auf die Zukunft, aber lehrt von der Vergangenheit
* Evolution ist immer ein Schritt hinter der Gegenwart

3.Phylogenie

Polytomie: Verzweigung in mehrere gleichberechtigte Glieder

Apomorphie: Ggt. von Plesiomorphie, abgeleitetes Merkmal, neu erworben

Synapomorphie: abgeleitetes homologes Merkmal, das Schwestertaxa gleich haben, nützlich für Stammbaumanalyse, kann durch Mutationen entstehen oder verschwinden

Autoapomorphie: abgeleitetes Merkmal, nur bei einem terminalen monophyletischen Taxon

Plesiomorphie: Ggt. von Apomorphie, ursprüngliches Merkmal, gleich wie Vorfahre

Monophyletisch: Alle Nachfahren eines Vorfahrens, «Klade» genannnt, haben mind. zwei Taxa

Polyphyletisch: Nachfahren von verschiedenen Vorfahren

Paraphyletisch: Enthält nicht alle Nachfahren

Parsimonie: Sparsamkeitsprinzip, immer die einfachste Theorie wählen bei der Stammbaumanalyse

Bootstrapping- Methode: Basen einer Genomsequenz, welche auf irgendeine Morphie zutreffen, auswählen und mehrmals zufällig neu zusammensetzen (Pseudoreplikate), die Anordnungsmöglichkeit, welche am meisten vorkommt, hat die grösste Wahrscheinlichkeit, dem echten Stammbaum zu entsprechen

Maximum Likelihood- Methode: Ein Stammbaum wird vorgeschlagen, zusammen mit den Astlängen und dem DNA- Sequenzen- Model wird der Stammbaum mit dem höchsten Likelihood gefunden, Rechnung: Likelihood von vorgeschlagenen Stammbaum = Wahrscheinlichkeit von (DNA- Sequenzen/vorgeschlagener Stammbaum, Astlängen, DNA- Sequenzen)

4.Kooptation und Mutation

Induktion: Von Einzelfällen auf das Allgemeine schliessen, z.B. Mit Rezept gelingt der Kuchen, ohne nicht -> Schlussfolgerung: Ein Kuchen gelingt immer, wenn man das Rezept befolgt.

Deduktion: Von allgemeinen Aussagen auf das Spezielle schliessen, z.B. Wenn alle Menschen sterblich sind, und ich ein Mensch bin, dann bin ich sterblich.

Kooptation: Prozess, bei welchem eine Struktur oder ein System mit einer Funktion zu einer anderen Funktion wechselt/ eine neue Funktion erhält.

Myxococcus xanthus:

* Bewegung:
  + A motility: Individuelle Bewegung
  + S motility: Gruppenbewegung durch Zell- Zell- Interaktionen (IV- Pili an den Zellpolen und Fibrillen), auf weichem Agar
  + Schwärme bewegen sich am besten fort, indem sie beide motility-Systeme benutzen.
* Jagd: Externe Verdauung von Bakterien, Hefen und Pilzen durch Sekretion von Antibiotika und Verdauungsenzymen
* Entwicklung: Austausch von interzellulären Signalen führt dazu, dass einige Zellen zu Sporen werden
* Experiment (Beispiel für Kooptation): genetischer Knock- out der Fähigkeit zur Pilinproduktion -> Keine Pili -> Rückgewinnung von S motility auf weichem Agar?

Ergebnis: Zwei unabhängige Kolonien, beide erholten sich von der Deletion und bildeten die Fähigkeit für S motility auf weichem Agar, jedoch ist die Deletion immer noch vorhanden, evolved cooperative motility wurde durch A motility gesteuert -> Beobachtung eines neuen sozialen Merkmals, Kooptation eines existierenden Merkmals (A motility) mit einer neuen Funktion (A motility gesteuerte Bewegung auf weichem Agar)

Begriffe auf Folie 42: Transition vs. Transversion, Indels, Selektionskoeffizient, paralog vs. ortholog etc.

Berechnungen:

* Durchschnittliche Mutationsrate pro Basenpaar pro Generation?

#Mutationen total / (#Basenpaare\*#Generationen\*#Abstammungen)

* Durchschnittliche Mutationsrate pro Gen pro Generation?

#Mutationen total / (#Gene\*#Generationen\*#Abstammungen)

5.Populationsgenetik I

Populationsgenetik:

* Bezieht sich auf Darwins Theorie der natürlichen Selektion und Mendels Gesetzen der Vererbung
* Erklärt Änderungen der Allelfrequenzen, Genotypfrequenzen und Phänotypfrequenzen
* Definiert Evolution als Allelfrequenzänderung in der Population

Charaktertypen:

* Diskret, z.B. Blütenfarben rot, weiss oder blau
* Quantitativ, z.B. Bohnenform entspricht Gaussschen Glockenkurve

Heritabilität: Varianz(Genotyp) / Varianz(Phänotyp), H=1 für Umwelteinflüsse=0 (lineare Gerade), H=0 für Umwelteinflüsse=1 (Punkte um Mitte verstreut)

Reale Populationen: Drift, Selektion, Migration, Mutation, Partnerwahl & Gametenselektion (sexuelle Selektion)

Hardy- Weinberg- Population: Ideale Population, Nullhypothese

* Population unendlich gross
* Zufällige Paarung
* Keine Evolution (d.h. keine Selektion, Mutation, Migration, Drift)

Gesamtzahl einer Population = N

Gesamtzahl der Allele = 2\*N (2, wenn diploide Organismen betrachtet werden)

Genotypfrequenzen: f(Genotyp, z.B. AA) = Anzahl Individuen / 100

Allelfrequenzen: f(Allel, z.B. A) = √(f(Genotyp) = Summe aller mit dem Allel / Gesamtzahl der Allele

* p^2 + 2pq + q^2 = 1

Es dauert 1 Generation, bis eine Population im HWG ist, falls sie nicht evolviert.

Falls Aufgabe: Vergleichen Sie erwartete und beobachtete Genotypenanzahl -> f(Genotyp, z.B. AA)\* 2N = Zahl

-> mit gegebener Anzahl Individuen des jeweiligen Genotyps vergleichen, fall gleich: HWG, sonst nicht HWG

Selektionskräfte:

* Gerichtete Selektion: Mittelwert ändert, verschiebt sich zu einem Phänotyp
* Zerreissende Selektion: Breite (=Streuung, Varianz) wird grösser, verschiebt sich zu den beiden Extremen («Loch in Mitte»)
* Stabilisierende Selektion: Breite wird kleiner, d.h. Peak schmaler, verschiebt sich zum mittleren Phänotyp
* Frequenzabhängige Selektion: Fitness eines Phänotypes hängt von seiner Frequenz in der Population ab
  + Positiv: Phänotyp wird häufiger, wenn er oft vorkommt (häufiger Phänotyp super)
  + Negativ: Phänotyp wird seltener, wenn er oft vorkommt (häufiger Phänotyp schlecht, v.a. bei Krankheitserregern, weil kein Allel fixiert werden kann)

Selektionskoeffizient s und Fitness:

* Fitness = 1 – s
* je grösser s, desto schneller ändern sich Allelfrequenzen
* Wenn Fitness = 1 -> Genotyp ist fixiert
* Wenn Fitness < 1 -> Genotyp verschwindet irgendwann
* Durchschnittliche Fitness der Population vor der Selektion: w = p^2\*w(AA) + 2pq\*w(Aa) + q^2\*w(aa)
* Genotypfrequenz nach der Selektion, d.h. Einfluss der Selektion: f(Genotyp) = p^2\*w(Genotyp) / w
* Allelfrequenz nach der Selektion: f(Allel) = p` = f(AA) + 0.5\*f(Aa) -> Vergleich mit ursprünglicher Allelfrequenz zeigt Zu- bzw. Abnahme

6.Populationsgenetik II

Arten der Selektion: siehe Mitschrift 26.10.2016

* Gegen rezessive Allele:
  + anfangs viele w(-/-), d.h. schnelle Evolution, jedoch immer langsamer bei Näherung an 0%
  + deshalb sind rezessive Krankheiten schwierig auszurotten
  + weniger effektive Selektion
  + rezessive Kurve negativ exponentiell, dominante positiv exponentiell
* Gegen dominante Allele:
  + anfangs dominante Allele 100%, d.h. langsame Evolution, dann plötzlicher Abfall bis 0% (schnelle Evolution)
  + darum effektivere Selektion
  + rezessive Kurve Ggt. zu dominante Kurve (plötzlicher Anstieg, dann Fixierung)
* Gegen Homozygote:
  + Allele fangen bei versch. Werten an und stabilisieren sich irgendwo in der Mitte
  + Overdominance der Heterozygoten -> führt zu stabilem GGW (Heterozygoten im Vorteil, Fitness steigt bis zum stabilen GGW)
* Gegen Heterozygote:
  + theoretisch ein GGW bei 0.5, aber sobald ein bisschen weiter oben -> rast nach oben und wenn weiter unten -> rauscht nach unten
  + Underdominance der Heterozygoten -> führt zu instabilem GGW (Homozygoten im Vorteil, Fitness tief beim instabilen Punkt und steigt in beide Richtungen bis GGW)

Mutationen:

* Durch falsche DNA-Replikation
* Die meisten Mutationen sind negativ, es wird dagegen selektiert, der Level wird in Populationen determiniert durch das Mutations-Selektions-GGW1
* Mutationsrate μ = #Mutationen / (Zeit\*Genetic target, oft das ganze Genom)
* Trade-off zwischen Stabilität und Evolvierbarkeit: Verhindern von negativen μ (tiefe Mutationsrate) und gewinnen von positiven μ (hohe Mutationsrate)
* Während Anpassung kann durch neue Mutationen der «Fitness-Berg» bestiegen werden, nur solche mit hoher Fitness erreichen die Spitze (optimale Anpassung). Je näher an der Spitze, desto langsamere Anpassung, Steigung wird nie 0, aber immer flacher (Kurve ist exponentiell)
* Zu hohe Mutationsraten führen dazu, dass die Fitness nicht so stark explodiert, aber höher ist, weil die meisten Mutationen negativ sind und somit schneller mehr ausselektiert werden

1GGW zwischen der Rate, bei der neue negative Mutationen erscheinen und der Rate, bei der gegen diese Mutationen selektiert wird (negative Selektion)

Formel für negative rezessive Allele: q^ = √(μ/s)

Formel für negative dominante Allele: q^ = μ

(q^=GGW-Frequenz des mutanten Alles, μ=Mutationsrate des mutanten Allels, s=Selektionskoeffizient gegen das mutante Allel)

Genetische Drift (Zufallsevolution):

* Im Gegensatz zu Selektion, welche einen Grund hat, geschieht genetische Drift zufällig, das heisst die Fitness steigt zufällig
* Durch zufälliges Überleben von Allelen
* Haben die grösste Auswirkung in kleinen Populationen und wenn die natürliche Selektion am schwächsten ist
* Führt nicht zu Anpassung (weil dann immer natürliche Selektion vorhanden ist)
* Wa. der Allelfixierung durch genetische Drift = Allelfrequenz in der Population = #Allelkopien / (2\*#Individuen) -> je grösser die Population, desto länger dauert es, bis Fixierung oder Verlust der Allelfrequenz, nur die Populationsgrösse entscheidet darüber
* Genetische Drift reduziert Heterozygosität mit der Zeit -> H(neu) = H(alt)\*(1 – 1 / (2\*N)), wobei 1–1/(2\*N) der abnehmende %-Satz ist
* Effektive Populationsgrösse N(e): Nur die zählen, die sich fortpflanzen, sensitiv bei ungleicher Geschlechterverteilung (je höher die Ungleichheit, desto tiefer N(e) und desto höher der Effekt der genetischen Drift) -> N(e) = (4\*N(m)\*N(w)) / ((N(m)+N(f))

Populationsgenetik III

Migration:

* Homogenisiert Allelfrequenzen in Populationen (ausser Selektion wirkt entgegen)
* Kontinent-Insel-Modell: Kontinent hat grossen Einfluss auf den Genpool der Insel, aber die Insel hat nur einen kleinen Einfluss auf den Genpool des Kontinents

Führt zu Variation in evolvierenden Populationen: Mutationen und Rekombinationen

Determiniert Schicksal der Variation: Selektion, genetische Drift, Migration und non-random mating (indirekt)

Unzufällige Partnerwahl (non-random mating, NRM):

* Assortative mating (AM): es wird zwischen positiv (like and like mating) und negativ (opposites attract) unterschieden
* Inzucht: häufigste Form von NRM, reduziert Heterozygositätsfrequenz relativ zu Hardy-Weinberg, kann zur Reduzierung der Fitness führen
  + Selbstbefruchtung: extremste Form der Inzucht, führt zum Verlust der Heterozygoten (f(Heterozygoten) = (2\*p\*q) / (2^3)) -> schlecht, weil Heterozygoten oftmals besser wegen grösserer Diversitätsmöglichkeit

Kopplung (genetic linkage):

* Kopplung zwischen 2 Loci existiert, falls sie auf dem gleichen nicht-rekombinanten Stück eines Chromosoms sind, d.h. in nuklearen Chromosomen von sexuellen Diplonten und in nicht-rekombinanten Organismen/Organellen
* Falls 2 Loci gekoppelt sind, kann Selektion auf einem Loci das evolutionäre Schicksal des anderen Loci bestimmen (hitchhiking-effect)
* Kopplungs-GGW (linkage equilibrium):
  + Häufigkeiten der Haplotypen\* in einer Population (\*haploider Genotyp «Haplotyp» ist die Kombination der Allele mehrerer gekoppelten Gene eines einzelnen Chromosoms) entsprechen den erwarteten Frequenzen (erwartete Frequenzen mit Formel unten ausrechnen und mit wahren bzw. beobachteten Frequenzen vergleichen)
  + Hardy-Weinberg mit 2 Loci statt nur 1, d.h. nicht nur Allelfrequenzen, sondern auch Chromosomfrequenzen
  + die Frequenzen von B und b sind gleich wie auf den Chromosomen mit A und a
  + Unter HWG und Kopplungs-GGW ändern sich die Haplotypfrequenzen nicht über Generationen
  + Genotypfrequenz g unter HWG: (eigentlich Haplotypfrequenz), A und B sind Allele
    - g(AB) = f(AB) = f(A)\*f(B)
    - g(Ab) = f(Ab) = f(A)\*f(b)
    - g(aB) = f(aB) = f(a)\*f(B)
    - g(ab) = f(ab) = f(a)\*f(b)
    - Falls die beobachteten Frequenzen gleich den berechneten sind, sind die beiden gekoppelten Gene im GGW
* Kopplungs-UnGGW (linkage disequilibrium):
  + - Allele im Kopplungsungleichgewicht tendieren dazu, zusammen vererbt zu werden
    - Durch Selektion auf Multi-Locus-Genotypen, genetische Drift und Migration
    - Allele erscheinen häufiger oder seltener als Haplotyp, als mit der Formel unten berechnet
    - KopplungsUNgleichgewichtskoeffizient D = g(AB)\*g(ab) – g(Ab)\*g(aB), D = 0, falls im GGW, nicht =0, falls UnGGW
* Kopplung bezieht sich auf Stellen auf Chromosomen, aber Kopplungs-GGW und Kopplungsun-GGW sind Charakteristika von Populationen

8. Speziation (Artbildung)

Spezies: kleinste evolutionell unabhängige Einheit, kein Genfluss zwischen verschiedenen Spezies

Formen der Speziation: mit räumlicher Trennung und Zeit erklärbar

* Räumliche Trennung:
  + Allopatrisch: neue Spezies von geographisch isolierten Populationen, Zerstreuung (einige gehen rüber in anderes Gebiet) oder Vikarianz (alle zusammen, dann wird das Gebiet getrennt)
  + Peripatrisch: Spezialfall von allopatrisch, wird v.a. bei Inseln verwendet, bottleneck effect, neue Spezies von einer kleinen Population, welche am Rand einer grossen isoliert wird
* Keine räumliche Trennung:
  + Parapatrisch: neue Spezies von gleichmässig verteilten Population (blaue Gruppe, dann rote, dann grüne)
  + Sympatrisch: neue Spezies von innerhalb einer Population (Mischmasch aus blau, rot, grün), Ausnutzung von Nischen, oft bei Parasiten (Spezialisierung auf Wirt)

Artkonzepte: oft wird eine Mischung aus mehreren Konzepten angewendet

* Morphologisches Spezieskonzept (MSC):
  + basiert auf Phänotypen
  + +: einfach, intuitiv, für Fossilien, für asexuelle Spezies
  + -: subjektiv, Phänotyp nicht immer gut erkennbar (kryptische Spezies), konvergente Evolution
* Biologisches Spezieskonzept (BSC):
  + basiert auf Genfluss, d.h. Reproduktionsbarrieren, v.a. durch allopatrische Artbildung, Ringarten
  + +: häufigste Form der Artbildung bei sexuellen Organismen, Darwin- und Mendelgenetik anwendbar
  + -: absolute Limiten des Genflusses nicht bestimmbar, irrelevant für asexuelle, ausgestorbene und hybridisierende Spezies
* Phylogenetisches Spezieskonzept (PSC):
  + basiert auf Stammbäumen
  + +: vielseitig anwendbar (wobei Phylogenie notwendigerweise auf morphologischen Merkmalen basiert -> ähnliche Probleme wie MSC), basiert auf genetischer Abweichung
  + -: arbeitsintensiv, teuer, am genauesten, wenn Millionen von Generationen betrachtet werden (nicht kurzfristig), abstrakte Definition (hat wenig mit Biologie zu tun)
* Ökologisches Spezieskonzept (ESC):
  + basiert auf ökologischen Nischen
  + +: allgemeine Betrachtung von Evolution (beinhaltet ökologische und biologische Aspekte), relevant für schnelle Artbildungsevents, gute Beschreibung der sympatrischen Artbildung
  + -: schwer anwendbar ohne ökologische Informationen, ökologische Spezies sind meistens erst kürzlich entstanden/jung, Schwierigkeiten bei der Identifikation ökologischer Spezies, das oft morphologisch ähnlich

Menschliche Evolution:

Menschenaffen: verglichen mit Affen haben sie keinen Schwanz, ein grösseres Gehirn, beweglichere Gelenke und unterschiedliche Arm- und Schulterstrukturen

Incomplete lineage sorting: Konflikt zwischen dem genetischen Stammbaum und dem Spezies-Stammbaum. Der genetische Stammbaum zeigt, dass Schimpansen und Gorillas näher miteinander verwandt sind, weil sie ähnlichere Allele haben, doch der Artenstammbaum sagt, dass Schimpansen und Menschen näher verwandt sind, weil sie mehr Gene teilen. Lösung: mehr Gene verwenden oder Gene betrachten, welche den Artenstammbaum reflektieren.

Betrachtung der gesamten Genome von Schimpansen, Gorillas und Menschen zeigt, dass die Unterschiede zwischen Mensch und Schimpanse im Durchschnitt zwischen 0 und 1 liegen, zwischen Mensch und Gorilla zwischen 1 und 2, also sind Menschen näher mit den Schimpansen verwandt.

Im Primatenstammbaum sind die Äste der Menschen viel kürzer als die der Affen, d.h. dass unterschiedliche Populationen der Menschen sich sehr ähneln.

Theorien der menschlichen Entwicklung (Homininen) nach der Trennung von den Schimpansen:

* Progressive Evolution: eine einzige Linie, aufbauend auf dieser, unwahrscheinlich
* Aufspaltende Evolution: Stammbaum mit verschiedenen Knotenpunkten, wahrscheinlicher

Menschliche Linie von alt bis neu: die Gehirne wurden nach unten immer grösser

1. Sahelanthropus tchadensis: vorne homininenähnlich (flaches Gesicht), hinten schimpansenähnlich (kleines Gehirn)
2. Gracile Australopithecines: z.B. «Lucy», Australopithecus africanus und Australopithecus afarensis, liefen auf zwei Beinen
3. Robust Australopithecines: Paranthropus robustus und Paranthropus boisei, «nutcracker man», assen vor allem Gras
4. Transitional Australopithecines: Homo habilis und Homo rudolfensis, flaches Gesicht
5. Homo ergaster und Homo erectus
6. Homo sapiens und Homo neanderthalensis: Koexistenz

Es gab mehrere Auswanderungswellen aus Afrika, wobei Homo sapiens erst mit einer späteren Welle auswanderte

Modelle der menschlichen Evolution: Aus heutiger Sicht entstand der moderne Mensch aus einer Mischung aus den Modellen «Afrikanische Auswechslung» und «Hybridisierung und Assimilierung»

* Afrikanische Auswechslung: Homo sapiens evolvierte in Afrika und migrierte dann nach Europa und Asien, wo er die lokalen Formen ersetzte ohne Hybridisierung
* Hybridisierung und Assimilierung: Homo sapiens evolvierte in Afrika und migrierte dann nach Europa und Asien, wo er viele der lokalen Formen ersetzte, wobei es Hybridisierungen gab zwischen den neuen und den ursprünglichen Bewohnern
* Multiregional: Homo sapiens entwickelte sich unabhängig in Europa, Asien und Afrika mit Genfluss zwischen den Populationen, darum sind die heutigen Menschen trotzdem eine einzige Spezies.
* Kandelaber: rassistisches Modell, Homo sapiens entwickelte sich unabhängig in Europa, Asien und Afrika ohne Genfluss zwischen den Populationen, darum sind die Menschen heute so unterschiedlich.

9. Sex und Adaption

Wissenschaftliche Evolution im 16./17. Jahrhundert: Überarbeitung oder Ablehnung vieler aristotelischer Ideen

Andreas Vesalius:

* Begründer der modernen Anatomie
* Erfinder der praktischen Vortragsweise: sezierte direkt vor den Studenten während der Vorlesung
* Wurde berühmt durch seine extrem detaillierten Zeichnungen für Anatomiestudenten
* Entdeckte wichtige Unterschiede zwischen Arten, welche Darwin später u.a. nutzte

Paradoxon: Sex verdünnt die Gene um die Hälfte. Egal ob Sex oder kein Sex, die Anzahl der Nachkommen pro Mutter und der Überlebens- und Reproduktionserfolg der Nachkommen wird nicht beeinflusst.

Männliche Brut- und Nachkommenspflege kann die Fitness der Weibchen erhöhen

Meiose mit crossing over und Sex zwischen nicht verwandten Individuen führen zu Rekombination von Genen.

Nachteile von Sex:

* Verdünnung der eigenen Gene um die Hälfte
* Aufwand der Partnersuche
* Aufwand des Erfüllens der Erwartungen des Partners
* Risiko der Krankheitsübertragung
* Risiko der unfruchtbaren Nachkommenszeugung
* Bringt nichts in Populationen im Kopplungsgleichgewicht

Vorteile von Sex:

* Driftmodell: Entfernt unvorteilhafte multi-Locus Allelkombinationen, welche ohne Sex fixiert werden könnten (Muller´s Ratchet, weil irreversibel, nur durch Sex rückgängig machbar, asexuelle kleine Populationen driften in Richtung Akkumulation von immer mehr schlechten Mutationen, solche mit den wenigsten schlechten Mutationen gehen wegen Drift verloren)
* Selektionsmodell: Erlaubt der Selektion, neue vorteilhafte multi-Locus Allelkombinantionen zu fördern, welche ohne Sex nicht entstanden wären
* Reduziert linkage disequilibrium. Gekoppelte Gene werden mit crossing over getrennt und können nur überleben, wenn sie sich alleine durchsetzen. Wenn sie im GGW sind, z.B, ohne Evolution, dann nützt Sex jedoch nichts.
* Mullers´s Ratchet verhindern
* Generiert schnell Diversität

Sex kann je nach Umweltbedingungen schädlich oder vorteilhaft sein. Falls sich die Umwelt schnell ändert und anpasst, ist Sex gut (Koevolution), falls die Umwelt sich jedoch nicht schnell ändert und man mal die optimale Anpassung gefunden hat, bräuchte es gar keine genetische Neukombination (Sex schlecht). Sex ist also da, um mit höherer Wahrscheinlichkeit schnelle neue Varianten zu kreieren, welche fitter sind in neuen Umgebungen (z.B. Schnecken: je mehr Parasiten, desto mehr Sex)

Die Vorteile von Sex, das Muller´s ratchet zu stoppen sind nur langfristig bedeutend. Kurzfristig sind trotzdem asexuelle Weibchen im Vorteil gegenüber sexuellen Weibchen.

Anpassung:

* Nicht alle biologischen Merkmale sind Anpassungen
* Anpassungen sind Merkmale, die die Fitness erhöhen
* Testen, ob eine Ausprägung eine Anpassung ist:
  + Experimentierung: Testgruppen, alle unterscheiden sich durch eine kontrollierte Variable
  + Beobachtung
  + Vergleichung: Testen, ob Korrelationen zwischen Variablen vorhanden

Design eines Experiments:

1. Präzise Fragestellung
2. Hypothesen
3. Testplan, welche alle Hypothesen beinhaltet
4. Kontrollgruppen
5. Alle Gruppen haben gleiche Bedingungen bis auf die getestete Variable
6. Randomisierung
7. Wiederholung, um zu prüfen, ob Korrelationen zwischen den Variablen vorhanden sind und ob sie auf Kausalität zurückzuführen sind.

Achtung! Von Korrelation kann nicht selbstverständlich auf Kausalität geführt werden. Z.B. können Muster auf phylogenetischen Ursachen basieren und nicht auf Selektion (d.h. wenn Gruppen von Populationen z.B. ähnliches Verhalten zeigen, kann es sein, dass dies so ist, weil sie näher miteinander verwandt sind). Erst wenn Korrelation auftritt, nachdem man phylogenetische Beziehungen ausgeschlossen hat, kann es sein, dass Kausalität reflektiert wird.

10.Adaption und sexuelle Selektion

William Harvey:

* Blut pump vom Herz in einem Kreislauf
* Essen wird nicht von Leber in Blut umgewandelt
* Körper sind Maschinen, welche mit einem Mechanismus funktionieren
* Suchte nach mechanistischen Regeln in der Biologie, so wie man in der Physik gefunden hat
* Gründete die moderne Embryologie

Nicholas Steno:

* Zeigte, dass Muskeln die Form ändern, nicht das Volumen
* Gründete die Wissenschaft der Stratographie in der Geologie
* Horizontale Gesteinsschichten repräsentieren die Zeit, je weiter unten, desto älter
* Fossilien sind Abbilder von Leben zu verschiedenen Zeiten und Gesteinsschichten formen sich mit der Zeit

Carolus Linnaeus (= Carl von Linné):

* Begründer der binomialen Nomenklatur
* Begründer der modernen Ökologie

Comte de Buffon:

* Beeinflusste Lamarck und Darwin
* Schrieb «Histoire Naturelle» als Ziel, das gesamte Wissen der Naturwissenschaften zu vereinen
* Vereinte Berechnungen mit der Wahrscheinlichkeitstheorie
* Argumentierte, dass Leben eine lange Geschichte hat mit spontaner Generation
* Änderungen von Arten wegen verschiedenen Ursachen
* Biogeographie: Verschiedene Regionen können verschiedene biologische Kommunen haben, trotz ähnlicher Umwelt

Erasmus Darwin

* Charles Darwins Grossvater
* Formulierte eine der ersten Theorien über Evolution in «Zoomania»
* Diskutierte, wie Wettbewerb und sexuelle Selektion Änderungen in Arten bewirken könnten

Sexuelle Selektion:

* Selektion des Paarungserfolges, welcher den Reproduktionserfolg beeinflusst
* Am stärksten, wenn Paarungsgelegenheiten den Reproduktionserfolg limitieren
* Asymmetrische Brutpflege: Weibchen investieren oft mehr. Reproduktion in Weibchen ist normalerweise durch die Anzahl Eizellen oder mögliche Schwangerschaften limitiert, bei Männchen durch die Anzahl Gelegenheiten zur Zeugung (nicht durch Anzahl Spermien!). Der Elternteil, welcher mehr investiert (i.d.R. Weibchen) ist limitiert durch Ressourcen und Zeit, nicht potentielle Partner und ist wählerischer bei der Partnerwahl. Der Teil, der weniger in die Nachkommen investiert (i.d.R. Männchen) ist limitiert durch die Anzahl Partner, nicht Ressourcen und Zeit. Führt zu grösserem intrasexuellen Wettbewerb. Bsp.1: keine Brutpflege, M geben Spermien, W legen Eier -> Für M je mehr Paarungen, desto mehr Nachkommen. Gilt nicht bzw. weniger für W. Bsp.2: W legen Eier in M, M tragen sie aus -> nicht Sex per se ist der determinierende Faktor in der sexuellen Selektion
  + Spermien- und Ejakulatgenerierung
  + Ei-generierung
  + Embryo- und Fötusausbrütung und -ernährung
  + Partnerpflege
  + Schutz der Jungen
* Intrasexuelle Selektion:

Wettbewerb zwischen Männchen durch:

* Kämpfe

Bsp. Iguanas: Grössere Männchen gewinnen, also wird nach ihnen selektiert

* Spermienwettbewerb

Bsp. Fliegen: Produzieren mehr Spermien, wenn andere M da sind

Bsp. Fliegen: Haben Hörner a Penis, welche Spermien von anderen M aus W rauslöffeln

Andere Bspe.: W bewachen, lange Kopulation, Pheromone an W, damit unattraktiv für andere M usw.

* Töten von fremden Jungen

Bsp. Löwen

* Hinterhältigkeit

Bsp. Iguanas: Kleine M haben weniger Kopulationen, die genug lange daurern wegen Störung durch grössere M -> Kleine M bereiten Ejakulat schon vorher vor und lagern es in einer Tasche

Bsp. Fisch: Kleine Fische warten in Versteck und schnellen hervor, sobald W Eier abgelegt hat (statt wie die grossen zu kämpfen)

* Intersexuelle Selektion:
  + Weibliche Auslese

Bsp. Vögel: W bevorzugen M mit langen Schwanzfedern -> M haben lange Federn, obwohl eigentlich aufwändig und riskant

Bsp. Frosch: W bevorzugen M, die lange singen. Bei Experiment mit Unterschied von zwei kurz singenden nimmt W signifikant das länger singende von den beiden kurzen. Bei Vergleich mit zwei lang singenden nicht so signifikant, da eh beide genug lange singen, kommt nicht darauf an, ob einer noch ein bisschen länger

Gründe für die weibliche Auslese:

* Gute Gene Hypothese: lange singende M produzieren Nachkommen mit höherer Fitness
* M übergeben Geschenke: W wollen Nahrung als Gegenleistung für Sex, wählen solche mit grosser Beute (Bsp. Fliegen)
* M nutzen sensorische Fehlschläge von W aus: Bsp. Wassermilben -> M platzieren Spermienpaket und bringen Wasser zum vibrieren, W reagieren instinktiv und schnappen danach
* Sexy sons: Attraktive M werden eher gewählt -> W mit attraktiven Söhnen werden durch natürliche Selektion gefördert, weil diese Söhne mehr Nachkommen haben
* Sexuelle Selektion an Weibchen: Wenn mehr Partner zu erhöhter Fitness führt
* Menschen: M hatten stärkere sexuelle Selektion als W, weil M mehr töten und zwar vor allem M.

11.Sozialität

William Paley:

* Watchmaker Analogy
* Schlussfolgerte, dass eine ausgeklügelte biologische Komplexität ein intelligentes Design mit sich bringt

Georges Cuvier:

* Demonstrierte, dass viele Arten ausgestorben sind
* Glaubte an fixierte Arten, nicht an Evolution, weil die ausgestorbenen Arten gleich aussahen wie die lebenden Spezies
* Katastrophismus: Ein Modell des Aussterbens, wobei Spezies durch katastrophale Ereignisse aussterben

Etienne Geoffroy St. Hilaire:

* Archetypisches Denken: Definierte Organismen anhand der Form, statt der Funktion
* Transmutation: Spezies können in neue Arten umwandeln mit der Zeit
* Definierte das Prinzip der Homologie
* Publizierte Ideen der Evolution durch natürliche Selektion

William Smith:

* Datierte Gesteinsschichten und schloss daraus, dass die Erde viel älter als ein paar tausend Jahre alt war

Charles Lyell:

* Uniformitarianismus: Die Erde entstand durch viele kleine Veränderungen
* Viele beobachtbare Prozesse können die Erde ändern, z.B. Tiden

Kooperation und Konflikt:

* Intraspezifisch, d.h. zwischen Individuen der gleichen Spezies
  + Gruppengrösse
  + Zeit, die zusammen verbracht wird
  + Anzahl der Interaktionen innerhalb der Gruppe
  + Arten der Interaktionen innerhalb der Gruppe
* Interspezifisch, d.h. zwischen verschiedenen Arten

Vorteile für Gruppenbildung: müssen das Überleben und die Reproduktion verbessern

* Schutz:
  + Schwarmeffekt (many-eyes effect): Zusammen sieht man den Feind schneller
  + Viel Beute, dann ist die Wahrscheinlichkeit kleiner, dass man selbst gefressen oder von Parasiten befallen wird
  + Gemeinsame Verteidigung, z.B. Löwen
  + Schutz vor Kälte, Dehydrierung, Giften, pH-Schwankungen
* Ressourcen, die alleine nicht erreichbar wären:
  + Einen Partner finden
  + Profitieren von sozialen Gesten anderer, z.B. weniger Engergieaufwand beim Fliegen oder Schwimmen in der Gruppe
  + Jagen in Gruppen

Nachteile von Gruppen:

* Wettbewerb mit anderen Gruppenmitgliedern um Ressourcen und Partner
* Höheres Ansteckrisiko

Gruppenformierung: Falls das Leben in einer Gruppe die individuelle Reproduktion bevorteilt, wird für Verhalten, welche zur spontanen Gruppenbildung beitragen, selektiert. Wenn dann eine Gruppe existiert, beeinflusst die Selektion das Verhalten der Individuen in der Gruppe.

Interaktionsverhalten: Kosten und Ertrag werden mit der Fitness der Nachkommen gemessen

* Keine Interaktion oder neutrale Interaktion: Soziale Gesten, welche keinem schaden oder helfen
* Egoismus: Soziale Gesten, welche einem selber nützen, aber andere schädigen
* Boshaftigkeit: Soziale Gesten, welche sowohl einem selbst, als auch anderen, schaden
* Kooperation: Sozial Gesten, welche sowohl einem selbst, also auch anderen, nützen
* Altruismus: Soziale Gesten, welche einem selber schaden, aber anderen nützen

Altruismus

* Kooperatives Verhalten wird altruistisch, sobald Betrüger auftauchen.
* Formen von Altruismus:
  + Ökonomisch, aber nicht-reproduktiver Altruismus: Anderen helfen, ohne die eigene Fitness oder die Fitness der eigenen Nachkommen zu beeinträchtigen
  + Reproduktiver Altruismus: Anderen helfen und somit die eigene Fitness oder die der eigenen Nachkommen beeinträchtigen
* Wieso wird Altruismus beibehalten in der Evolution, obwohl solches Verhalten die eigene Fitness verringern?
  + Verwandtschaftsselektion:
    - Selektion kann Merkmale bevorzugen, welche die eigene Fitness verringern, aber die Fitness von nahe verwandten erhöhen.
    - Verwandte teilen eher Allele, welche Kooperation und Altruismus fördern als nicht-Verwandte. Z.B. warnen Präriehunde eher, wenn sie mit der Kohorte verwandt sind.
    - Definition: Selektion für Allele, welche von nahe Verwandten geteilt werden und welche zur Verringerung der eigenen Fitness führen, aber vorteilhaft für die Verbreitung der Allele unter Selektion
    - Hamilton-Regel: r\*B – C > 0, dann kann Altruismus beibehalten/bevorzugt werden durch Verwandtschaftsselektion. Wobei r = Koeffizient der Verwandtschaft, Wahrscheinlichkeit, dass die homologen Allele in zwei Individuen identisch sind durch die Abstammung, B = Fitnesserhöhung des Empfängers, C = Fitnessverringerung des Gebers. Altruismus kommt am ehesten vor, wenn die Vorteile für den Empfänger gross, die Verluste des Gebers klein und der Empfänger und Geber nahe verwandt sind.

Koeffizient der Verwandtschaft r:

* + - * Geschwister: r = 0.5
      * Halbgeschwister: r = 0.25
      * Cousins: r = 0.125
  + Gegenseitiger Altruismus:
    - Betrüger müssen bestraft werden
    - In stabilen Gruppen, in denen wiederholte Interaktionen zwischen den gleichen Individuen möglich sind
    - Individuen mit gutem Gedächtnis
    - Braucht viele Möglichkeiten zur Interaktion während der Lebenszeit
    - Individuen sind abhängig voneinander
  + Multi-level Selektion: Price-Gleichung, nicht Prüfungsstoff
* Arten des Fitnessgewinns:
  + Direkt: Entsteht direkt an einem Individuum, das ein kooperatives Merkmal zeigt. Diese Art des Fitnessgewinns wird durch natürliche Selektion bevorzugt auf dem Level von Individuen
  + Indirekt: Entsteht an Verwandten des Individuums, das ein kooperatives Merkmal zeigt. Diese Art des Fitnessgewinns wird durch natürliche Selektion bevorzugt auf höherem Level als nur das Individuum selbst.

Direkte Fitness und indirekte Fitness zusammen ergeben die «inklusive Fitness».

* Eusozialität: Verhalten der Staatenbildung, z.B. Bienen, Nacktmulle

12.Lebensgeschichte, Altern und Krankheiten

Jean-Baptiste Lamarck:

* Das Leben wird durch natürliche Prozesse verändert
* Merkmale, die angeeignet wurden, werden an die Nachkommen vererbt.

Thomas Malthus:

* Exponentielle Population vs. lineare Nahrungsproduktion führt zum Kollaps

Ein perfekter Organismus würde geschlechtsreif auf die Welt kommen, konstant gesunde Nachkommen produzieren und ewig leben. Aber solche Organismen existieren nicht, da physikalische Grenzen der Energie- und Ressourcenaufnahme existieren und biologische Prozesse über längere Zeit entstehen.

Trade-off: Man erwartet, dass natürliche Selektion die Kombination von Merkmalen bevorzugt, welche den Reproduktionserfolg maximiert.

Seneszenz: Je älter man wird, desto mehr sinken Fertilität und Überleben

3 Hypothesen, weshalb Organismen altern und sterben:

* Biologisches Limit: Organismen haben die obere Grenze des Möglichen erreicht. Ist falsch, weil künstliche Selektion und Mutationen die Lebensspanne verlängern können.
* Akkumulation von neutralen oder schädlichen Mutationen: Selektion ist schwach gegen Allele, die erst spät im Leben schädlich werden, da die Individuen mit den schlechten sich wahrscheinlich schon fortgepflanzt haben, bevor die schlechten Allele wirken konnten oder sie schon gestorben sind, bevor die Allele wirken konnten. Solche Allele akkumulieren in Populationen wegen Mutationsselektions-GGW oder genetischer Drift.
* Antagonistische (ein Merkmal wird gefördert, eines verschlechtert) Pleiotropie (Mutation mit mehreren Effekten): Mutationen, welche Reproduktion früh im Leben erhöhen, beschleunigen das Altern. Das heisst, viele Nachkommen, aber selber stirbt man früh.

Evolution von Krankheiten:

John Snow: Fertigte Karte von kranken Menschen

Louis Pasteur: Wahrscheinlich sind verschiedene Mikroorganismen verantwortlich für verschiedene Krankheiten

Robert Koch: Ein Bakterium ist verantwortlich für Cholera

Alexander Fleming: Entdeckte Penicillin

Grippevirus:

* Solche mit den meisten ausgetauschten AA in Hemagglutinin (evolviert schnell, wird vom Immunsystem erkannt) haben die höchste Wahrscheinlichkeit, Vorfahren der in Zukunft überlebenden zu sein.
* Neuraminidase: auf Membranen von Viren, definiert die Wirtsarten, d.h. welche Spezies befallen werden.

Nosokomiale Infektionen: Infektionen in Spitälern

Durch weniger Antibiotikaverschreibungen sinken zwar die resistenten Kranheitserregerstämme. Doch auch in Abwesenheit von Antibiotika werden Stämme resistent, wegen dem Wettbewerb zwischen empfindlichen und resistenten (evolvierte kompensatorische Mutationen in Abwesenheit von Antibiotika). Die Antibiotikaresistenz geht also nicht einfach weg, indem man aufhört, Antibiotika zu verschreiben, darum sollte man eher gegen die Resistenz vorgehen.

Virulenz: Das, was eine Krankheit ausmacht, der Schadensgrad, der durch die Infektion am Wirt verrichtet wird.

3 Gründe, weshalb Pathogene ihre Wirte schädigen:

* Trade-off zwischen Virulenz und Ausbreitung: Je höher die Vermehrung, desto kränker wird der Wirt
* Kurzsichtige Evolution zwischen den Wirten (z.B. Polio)
* Zufällige Evolution (z.B. Tetanus)

Ausbreitungsarten:

* Vertikal: Zelldivision, nur Verdopplung möglich
* Horizontal: Sekretion von viralen Partikeln, indem die Zelle platzt, hohe Verbreitungsrate

Zoonosen: Übertragung von Tieren auf Menschen und umgekehrt

Fieber: Bei Menschen unklar, ob vorteilhaft

13.Experimentielle Evolution

Evolutionsexperimente zeigen, dass Evolution repetitiv ist, die Evolutionsraten über eine Zeit und den Zusammenhang zwischen Evolution, Genetik, Phänotyp und Fitness.

Muster der Makroevolution sind vollständig durch die Populationsgenetik der Mikroevolution beschrieben.

Stephen Jay Gould: Das Band des Lebens

Kambrische Explosion: Entstehung fast aller heutigen Tierstämme (Makroevolution)

Adaptive Radiation: Aufteilung einer wenig spezialisierten Art in verschiedene spezialisierte Arten

Muller Plot: Abfolge von verschiedenen entstehenden Einheiten

Long-term evolution experiment (LTEE) with E. coli:

* Die Fitnessevolution ist parallel in allen Populationen (beschränkte Wachstumskurve)
* Die Fitnessevolution wird immer langsamer und später praktisch linear
* Die Fitnesskurve ist beschränkt, die molekulare Evolutionskurve fast linear steigend
* Hypermutatoren haben auch eine beschränkte Fitnesskurve, aber höher. Die Evolutionskurve geht steil nach oben. D.h. sie evolvieren und adaptieren schneller

Mechanismen, die die Evolutionsrate beeinflussen:

* Periodische Selektion
* Negative Epistasie (Wenn zwei Mutationen zusammen zu einer schlechteren Fitness führen, als wenn die Mutationen einzeln wären. Negative Epistasie auf schlechten Allelen führen zu einer grösseren Fitnessabnahme als wenn die schlechten Allele alleine wären. Auf guten Allelen führt dies zu kleineren Fitnesszunahme als wenn alleine) zwischen neuen Mutationen
* Klonale Störung zwischen konkurrierenden Linien mit gleicher Fitness



Lila, gelb und violett werden mitfixiert

Zwei Geschlechter = zweifache Kosten, weil M sich nicht direkt fortpflanzen. Sex verdünnt die Gene um die Hälfte und verlangsamt die Reproduktion, aber sexuelle Rekombination erhöht die Adaptionsrate durch Verminderung der klonalen Störug und durch effizientere Sortierung der guten und schlechten Mutationen. Sexuelle Organismen erhöhen ihre Fitness schneller. Ausserdem ist die Anzahl von bedeutungsvollen Mutationen höher, d.h. positive Selektion, da Rekombination positive Allele bevorzugt und die schlechten verschwinden. Asexuelle können die schlechten Mutationen nicht durch Rekombination loswerden, sie müssen viele unbedeutsame Mutationen «mitschleppen».

Multizellularität ist unabhängig voneinander mind. 25 Mal entstanden in der Geschichte. Es gibt 2 Theorien, wieso mehrzellige Organismen entstanden sind: 1. weil die Vielzelligkeit vor Fressfeinden schützt und 2. wegen der Selektion durch Sedimentation. D.h. solche, die Cluster bilden, sedimentieren schneller und die einzelnen werden einfach weggespült.

14.Geschichte und Prüfungsinformation

Moderne Synthese: Verbindung von Mendels Regeln der Vererbung und Darwins Theorie der Evolution um mechanistische Details des der natürlichen Selektion zu Grunde liegenden Prozesses zu verstehen.

Darwins 4 Postulate der Evolution:

* Individuen in einer Population sind in vielen Merkmalen unterschiedlich wegen Mutationen, welche neue Allele bilden und sich in jeder Generation neu kombinieren.
* Individuen vererben ihre Allele ihren Nachkommen.
* In jeder Generation sind einige Individuen erfolgreicher beim Überleben und bei der Fortpflanzung als andere.
* Individuen, welche überleben und sich fortpflanzen, sind die mit den am besten an die Umwelt angepassten Allelen.

Fazit der Postulate: Allele, die in Verbindung zu einer höheren Fitness stehen, erhöhen ihre Frequenz von einer Generation in die nächste.

Wichtige Vertreter:

* + Theodor Dobzhansky: Einer der ersten, der Genetik auf natürliche Populationen anwendete, fasste die mathematischen Grundlagen der Populationsgenetik zusammen und zeigte, dass natürliche Populationen mehr Variabilität haben als mathematische Modelle voraussagten.
  + George Gaylord Simpson: Einflussreicher Paläontologe, Mikroevolution (Änderung der Allelfrequenz) ist genügend, um Makroevolution (Speziation) zu erklären, die Geschwindigkeit der Evolution gibt Informationen über die Art (Modus) der Evolution.
  + Ernst Mayr: Evolutionsbiologe und Systematiker, entwickelte das biologische Artenkonzept (BCS).