

Der Genpool einer Population – das Hardy-Weinberg-Modell

Für zwei allele Gene lässt sich die Vererbung über Kombinationstabellen nachvollziehen. Dabei wird betrachtet, welche Kombinationen möglich sind und wie häufig diese bei bestimmten Verpaarungen in der Elterngeneration auftreten. In der Regel kommen allele Gene in einer Population nicht gleich häufig vor. Die Verteilung ist nicht sofort durch Phänotypen ersichtlich, wenn eine Eigenschaft rezessiv vererbt wird. Für den autosomal dominant-rezessiven Erbgang lassen sich aber einfache Zusammenhänge ableiten, wenn man verschiedene Fälle betrachtet:

Fall 1: Die allelen Gene A und a liegen in etwa gleichhäufig vor:

Der Anteil a und A beträgt jeweils 50 %.

Das entspricht der Wahrscheinlichkeit von $p=0,5$ für das erste allele Gen A und $q=0,5$ für das zweite allele Gen a ($q+p$ ist immer 1).

Das Auftreten der homozygoten rezessiven Variante aa, ergibt sich für zufällige Paarungen dann aus dem Produkt q mal q gleich q^2 , in diesem Fall also 0,25 bzw. 25 %.

Fall 2: Die allelen Gene A und a liegen unterschiedlich oft vor.

In eine Population, in der A z. B. einen Anteil von 90 % hat, es also mit einer Wahrscheinlichkeit von $p=0,9$ vorliegt, findet sich das Allel a mit einer Wahrscheinlichkeit von $1-p=q=0,1$. Folglich taucht der rezessive Phänotyp mit q^2 noch seltener auf, er hat nur eine Wahrscheinlichkeit von 0,1 mal 0,1, also 0,01 bzw. 1 %.

Fall 3: Die Verteilung der Phänotypen ist bekannt.

Helle Fellfarben werden oft rezessiv vererbt (das entspricht q^2). Schätzt man z. B. den Anteil der hellen Tiere einer Population auf 1 % ergibt sich aus der Wahrscheinlichkeit $q^2=0,01$ mit der Wurzel aus 0,01 die Wahrscheinlichkeit von $q=0,1$ bzw. 10 %.

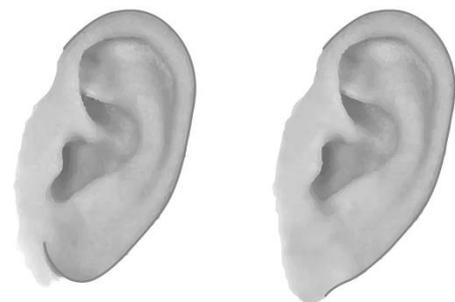
Mit $1-q=p$ folgt das dominante Allel mit $p=0,9$ oder 90 % Anteil. Es sind dann auch $0,9$ mal $0,9=0,81$ oder 81 % der Tiere homozygot vom Typ AA. Das entspricht p^2 . Es bleibt dann noch den Anteil der heterozygoten Tiere (Aa) zu ermitteln. Das sind alle anderen, also $100\% - 1\% - 81\% = 18\%$.

1 Fallbeispiele für quantitative Analysen

Godfrey Hardy (1877–1947) und Wilhelm Weinberg (1862–1937) haben diesen einfachen, mathematischen Zusammenhang formalisiert. Insgesamt kann die Wahrscheinlichkeit nicht mehr als 1 betragen. Betrachtet man nun die alle möglichen Kombination der allelen Gene ergibt sich das Hardy-Weinberg-Modell: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$.

Da es sich hier um die Betrachtung von Wahrscheinlichkeiten handelt, gilt allgemein, je mehr Individuen die Population bilden, desto mehr entspricht der jeweils errechnete Wert der Realität. Eine starke Ein-oder Abwanderung kann die Verteilung der allelen Gene verändern. Ebenso beeinflusst Selektionsdruck die Verteilung langfristig.

Etwa 4 % der Menschen haben ein sogenanntes angewachsenes Ohrläppchen. Diese Eigenschaft wird rezessiv vererbt.



2 Ohrläppchen

- 1 Berechnen Sie jeweils den Anteil der homozygot rezessiven Varianten und den Anteil der heterozygoten Genotypen für a) $A=0,6$; b) $A=0,95$ und c) $a=0,7$.
- 2 Ermitteln Sie mit dem Hardy-Weinberg-Modell den Anteil der heterozygoten Merkmalsträger für das angewachsene Ohrläppchen (Abb. 2).
- 3 Begründen Sie, warum ihr Erwartungswert für die Gesamtpopulation des Menschen nicht unbedingt für Ihren Kurs zutreffen muss.

ARBEITSBLATT

Der Genpool einer Population — das Hardy-Weinberg-Modell

Lösungen

- Anteil der homozygoten, rezessiven Varianten:

 - $(1 - A) = a$, der Anteil der Homozygoten ist dann mit a^2 gegeben, also folgt: $(1 - 0,6) = 0,4$ und $(0,4)^2 = 0,16$, das entspricht 16%.
 - Ähnlich a) folgt: $(1 - 0,95) = 0,05$ und $(0,05)^2 = 0,0025$, was wiederum 0,25% entspricht.
 - Hier muss einfach a^2 bestimmt werden, mit $(0,7)^2 = 0,49$ folgt dann schnell ein Anteil von 49%.

Der Anteil der heterozygoten Genotypen ergibt sich jeweils aus A mal a und ist dann jeweils für a) mit 48%, für b) mit 9,5% und für c) mit 42% gegeben.
- $1 = p^2 + 2pq + q^2$. Dann ergibt sich durch Umstellen: $2pq = 1 - q^2 - p^2$.
Da aus $q^2 = 0,04$ mit $0,2$ folgt, errechnet sich für $p = 0,8$ und für $p^2 = 0,64$.
 $1 - 0,04 - 0,64 = 0,32$ (32%)
- Die menschliche Population ist sehr groß, sie entspricht daher annähernd einer idealen Population. Ein Klassenverband ist nur ein zufälliger, kleiner Ausschnitt. Es können hier Abweichungen aufgrund statistischer Schwankungen vorliegen. Bei kleinen Populationen von Lebewesen führen die statistischen Schwankungen zu unsicheren Aussagen. Bei sehr kleinen Gruppen kann es sogar zur zufälligen Auslöschungen von allelen Genen über die Generationen kommen (Gendrift, Isolation).

Praktische Tipps

Weitere Vereinfachung bei der Berechnung der fehlenden Werte

Auf dem Arbeitsblatt wird das Modell sehr kleinschrittig eingeführt. Das dient dazu, Berührungspunkten mit der mathematischen Formulierung zu begegnen. Sie können die einzelnen Schritte weiter vereinfachen, wenn Sie die Schülerinnen und Schüler dazu auffordern, einzelne Teilrechnungen nachzuvollziehen oder auszuformulieren. Erst der geübte Umgang mit der Formel führt zu der gewünschten Vereinfachung. Für einige ist es auch schwer nachvollziehbar, warum Wahrscheinlichkeiten multipliziert werden. Hier kann es helfen, Formulierungen vorzugeben. Beispiel: Wenn ein Allel mit $p = 0,4$ vorkommt, ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein Elternteil dieses Allel hat, 40% und nur 40% von diesen Elternteilen werden auch einen Partner mit diesem Allel antreffen. 40% von 40% ergibt 16% oder die Wahrscheinlichkeit 0,16. Das entspricht eben genau 0,4 mal 0,4. Das sich mit der Umkehrung die Wurzel ergibt, ist im Allgemeinen nicht schwer zu vermitteln.

Vereinfachung der Aufgaben auf dem Arbeitsblatt

Ähnliches gilt auch für die Lösungen der Aufgaben. Eine Schülerin oder ein Schüler kann den Lösungsweg jeweils im Detail beschreiben. Für die Errechnung der heterozygoten Anteile müssen dann verschiedene Lösungsansätze zugelassen werden.

Die zweite Aufgabe ist für viele Schülerinnen und Schüler schon zu sehr formalisiert. Wenn etwa am Anfang eine mathematisch versierte Schülerin oder ein Schüler die Aufgabe schnell löst und Sie im Stoff weitergehen, verliert man einen Teil der Klasse. Es ist daher besser, andere dann den Lösungsweg erklären zu lassen oder durch andere Beispiele (s. auch Zusatzaufgaben) die Lösungsstrategie zu wiederholen.

In der Aufgabe 3 können auch konkrete Beispiele angesprochen werden. So kann hier die Verwendung von Zuchtbüchern in zoologischen Gärten zur Inzuchtvermeidung diskutiert werden. Die dahinterstehende Planung dient auch der Vermeidung der genetischen Drift und korrigiert damit zufällige Schwankungen. Sie konstruiert eine künstliche, ideale Population. Hinweise zur Bedeutung der idealen Population und der damit verbundenen Modelkritik finden Sie in dem entsprechenden Absatz auf Seite 378 im Lehrband.

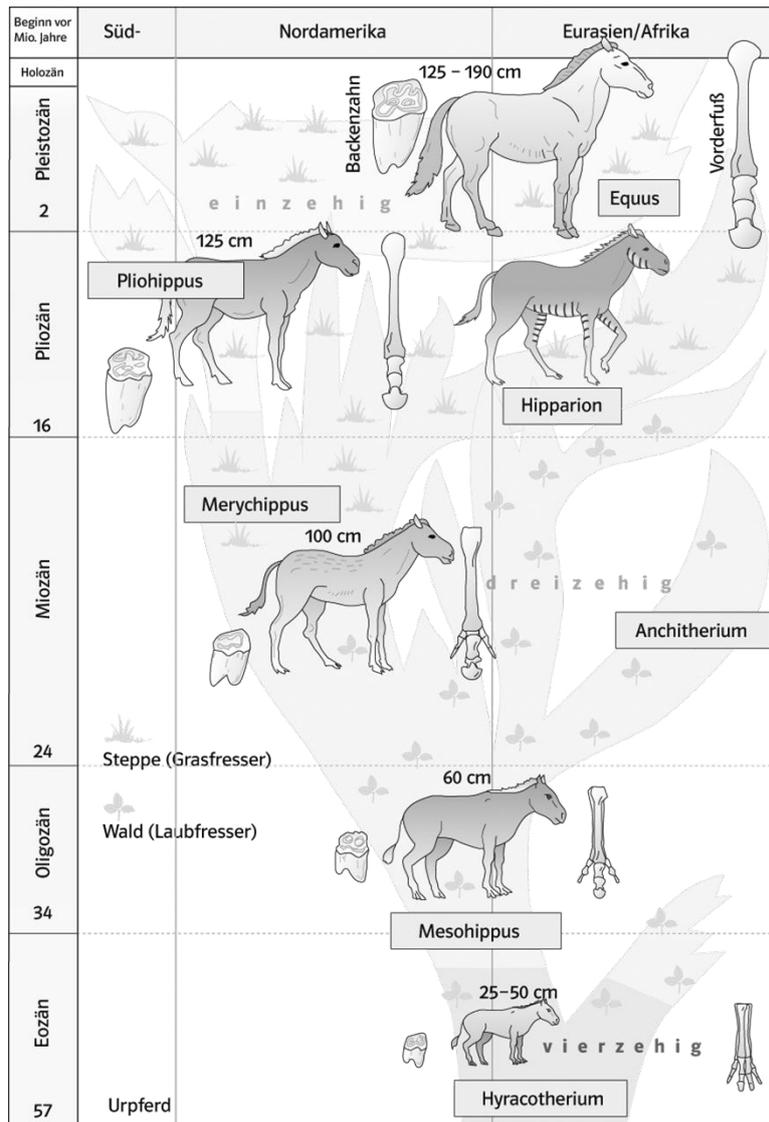
Zusatzaufgaben

Beispiele rezessiver Vererbung

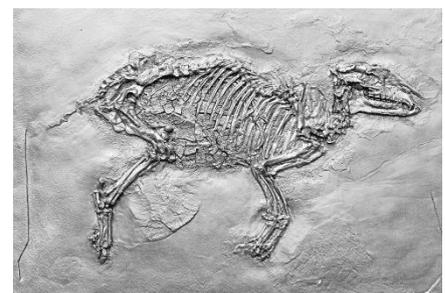
Es gibt viele Eigenschaften und Krankheiten, die rezessiv vererbt werden. Schülerinnen und Schüler können selbst recherchieren oder für vorgegebene Beispiele (Bluterkrankheit, PKU, Irisfarbe, biegsamer Daumen usw.) den Anteil der Merkmalsträger aus der Häufigkeit der entsprechenden Phänotypen berechnen. Wenn verschiedene Ergebnisse zusammengetragen werden, kann schnell eine Konsequenz des quadratischen Zusammenhangs nachvollzogen werden: Die Anzahl der Betroffenen (Quadrat) sinkt viel schneller als die Anzahl der Merkmalsträger (linear). Die Schülerinnen und Schüler können auch selbst mit einbezogen werden. Allerdings sollte hier bei den taxiierten Eigenschaften sensibel darauf geachtet werden, dass ein direktes Schließen auf die Eltern vermieden wird.

Stammbaum der Pferde

In der Nähe von Darmstadt (Hessen) befindet sich die Grube Messel, ein stillgelegter Tagebau, aus der schon mehrere 10 000 Fossilien aus der Zeit von vor 48 Millionen Jahren geborgen werden konnten. Zu den bekanntesten Funden gehören Fossilien der Gattung *Propalaeotherium*, ein indirekter Vorfahre der Pferdeartigen (Abb. 1). Bisher konnten einige vollständige Exemplare an unterschiedlichen Fundorten in Europa dokumentiert werden. Aus ihnen lässt sich schließen, dass die Tiere bis zu 53 cm groß waren und einen gekrümmten Rücken hatten. An den Vorderextremitäten besaßen sie vier und an den Hinterextremitäten drei Zehen. Sie waren Waldbewohner und ernährten sich von Früchten, Samen und Blättern. Ihre Backenzähne waren vergleichsweise klein ausgeprägt. Obwohl sie als Urpferd bezeichnet werden, tauchen sie im Stammbaum der Pferde nicht auf.



1 Möglicher Stammbaum der Pferde



2 Urpferd aus der Grube Messel

- 1 Beschreiben Sie die Entwicklung ausgehend von der Gattung *Hyracotherium* bis zur rezenten Gattung *Equus* anhand der Abbildung 1.
- 2 Erklären Sie, dass es zur Entwicklung des einzeiligen Fußskelett kam.
- 3 Erklären Sie, dass *Propalaeotherium* nur als indirekter Vorfahre der Pferde gilt und nicht in den Stammbaum der Pferde integriert ist (Abb. 1).

ARBEITSBLATT

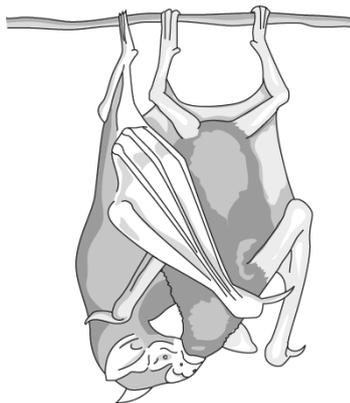
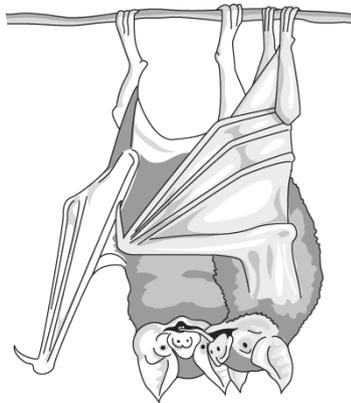
Stammbaum der Pferde

Lösungen

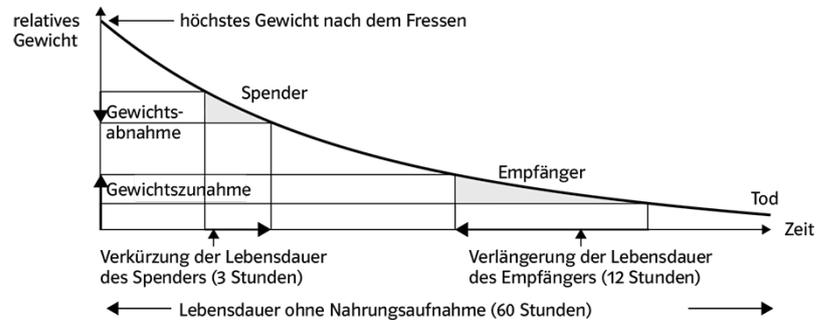
- 1 *Hyracotherium* lebte während des Eozäns und war lediglich 25–50 cm groß. Es hatte vier Zehen und kleine Backenzähne. Im Vergleich dazu war *Mesohippus* mit 60 cm etwas größer. Es lebte während des Oligozäns, hatte nur noch drei Zehen und größer ausgeprägte Backenzähne. Im Miozän lebte die Gattung *Merychippus*. Die Tiere waren ca. 100 cm groß und hatten ebenfalls drei Zehen. Auffällig sind die wiederum größeren Backenzähne. Diese und alle vorher beschriebenen Funde waren Waldbewohner und Laubfresser. Die während des Pliozäns lebende Gattung *Pliohippus* war 125 cm groß, hatte wiederum größere Backenzähne und besaß nur noch einzeilige Extremitäten. Außerdem war es Steppenbewohner und dementsprechend Grasfresser. Die als heutige Pferde bekannte Gattung *Equus* kam während des Pleistozän auf. Sie sind einzeilig, haben vergleichsweise noch einmal vergrößerte Backenzähne und sind zwischen 125–190 cm groß. Auch sie zählen zu den Steppenbewohnern und Grasfressern. Die Entwicklung zur heute rezenten Gattung *Equus* fand in Nordamerika statt.
- 2 Die mittlere Zehe hat sich mit der Zeit deutlich verstärkt. *Hyracotherium* hatte noch vier Zehen, wobei die zweite Zehe von links schon ein leicht abgewandeltes Aussehen hatte. Zuerst bildet sich die letzte Zehe in der Abbildung 2 rechts zurück. Bei *Merychippus* ist die mittlere Zehe schon deutlich ausgeprägt und die beiden links und rechts davon stark zurückgebildet. Beim *Pliohippus* sind diese beiden überhaupt nicht mehr als Zehen erkennbar. Es bleibt eine sehr ausgeprägte Mittelzehe übrig. Grund für diese Entwicklung ist die Anpassung an den jeweiligen Lebensraum. Während *Hyracotherium* noch auf weichem Waldboden lebte, änderten sich die Umweltbedingungen nach und nach. *Merychippus* lebte in der Steppe. Dort ist der Boden wesentlich härter, was eine Verstärkung der Mittelzehe begünstigt.
- 3 *Propalaeotherium* lebte vor ca. 48 Millionen Jahren während des Eozäns. Dem Stammbaum der Abbildung 2 kann man entnehmen, dass *Hyracotherium*, der Vorfahre der heutigen Pferde, zwar zur gleichen Zeit gelebt hat, die daraus entstehende Stammeslinie der rezenten *Equus*-Gattung jedoch in Nordamerika zu finden ist. Zwar sind im Stammbaum auch Seitenlinien in Eurasien/Asien dokumentiert, diese sind jedoch alle ausgestorben. Da *Propalaeotherium* nicht im Stammbaum gekennzeichnet ist, hat diese Gattung keine direkte Verbindung zu dem zur gleichen Zeit lebenden *Hyracotherium*. Offensichtlich gibt es keine Nachfahren von *Propalaeotherium*, die mit der Evolution der Pferde in Verbindung gebracht werden können. Da jedoch die Lebensweise von *Propalaeotherium* und *Hyracotherium* sehr ähnlich war, spricht man davon, dass *Propalaeotherium* zumindest ein indirekter Vorfahre der Pferdeartigen ist.

Vampire helfen sich gegenseitig

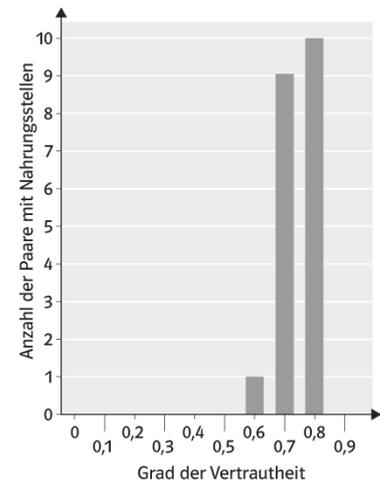
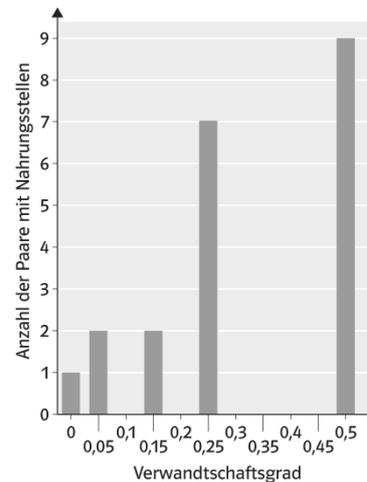
Beim *Gemeinen Vampir*, einer in Zentralamerika lebenden, nachtaktiven Fledermausart, lässt sich ein interessantes Verhalten beobachten. Die Tiere ernähren sich vom Blut größerer Säugetiere. Kommt ein Tier morgens nach erfolgloser Jagd zum Schlafplatz zurück, bettelt es Artgenossen um Nahrung an. Dabei handelt es sich nicht immer um Verwandte. Bekommt ein Vampir länger als zwei Nächte keine Nahrung, verhungert er. In einer Reihe von Experimenten ließ man einzelne Individuen hungern und beobachtete dann das Verhalten der Tiere, wenn man sie zu sattten Artgenossen setzte.



1 Fütterung bei Vampiren (Empfänger und Spender)



2 Gewichtsveränderungen bei hungrigen und sattten Vampiren



3 Rolle des Verwandtschaftsgrades und der Vertrautheit

- 1 Beschreiben Sie die Abbildung 2.
- 2 Geben Sie an, welchen Vor- bzw. Nachteil dem Spender und dem Empfänger jeweils entsteht.
- 3 Ermitteln Sie mithilfe der Abbildungen 2 und 3 die den Versuchen zugrundeliegende Fragestellung.
- 4 Verwenden Sie die Begriffe „Fitnessgewinn“ und „-verlust“, um zu erläutern, inwiefern es sinnvoll ist, wenn nicht verwandte und verwandte Individuen Artgenossen mit Futter versorgen.
- 5 Diskutieren Sie, warum es biologisch sinnvoll sein kann, dass Vampire nur an sehr vertraute Nichtverwandte Futter spenden.

ARBEITSBLATT

Vampire helfen sich gegenseitig

Lösungen

- 1 Ohne Nahrungsaufnahme können die Vampire 60 Stunden überleben. Der Spender gibt einen Teil seiner Nahrung ab und verkürzt damit seine eigene Lebensdauer ohne weitere Nahrung um ca. drei Stunden. Die abgegebene Nahrung verlängert das Leben des Empfängers ohne weitere Nahrung um ca. zwölf Stunden.
- 2 Vorteil Empfänger: Gewichtszunahme bzw. Verlängerung des Lebenszeit
Nachteil Spender: Gewichtsabnahme bzw. Verringerung der Lebenszeit
- 3 „Von welchen Faktoren ist es abhängig, ob Vampire Nahrung an Artgenossen abgeben?“
- 4 Wenn durch das Abgeben von Futter verwandte Individuen überleben, erhöht sich damit automatisch auch die indirekte Fitness und damit die Gesamtfitness des Spendertieres (Fitnessgewinn) und gleicht den direkten Fitnessverlust durch die Futterspende wieder aus, da die Wahrscheinlichkeit erhöht wird, dass die Gene, die Empfänger und Spender gemeinsam haben, in die nächste Generation gelangen. Beim Abgeben an nicht verwandte Individuen ergeben sich für den Spender ohne „Gegenleistung“ nur Fitnessverluste.
- 5 Obwohl das Spenden von Futter an nicht verwandte Tiere mit einem Fitnessverlust des Spendertieres einhergeht (siehe Aufg. 4), kommt es trotzdem zu dieser Verhaltensweise, da dadurch für einen späteren Zeitpunkt „vorgesorgt“ werden kann, falls das Spendertier einmal selber erfolglos von der Jagd zurück kommt und dann mit der „Rückzahlung der Schuld“ rechnen kann. Hierbei handelt es sich um den reziproken Altruismus. Je höher die Wahrscheinlichkeit ist, dass man später „mitversorgt“ wird, desto eher wird die Verhaltensweise gezeigt werden.

Zusatzinformation

Eingeschränkter Geschmackssinn bei Vampir-Fledermäusen

Verschiedene Studien zeigen, dass einseitige Ernährung dem Geschmackssinn schadet, so auch bei den Vampir-Fledermäusen, die allem Anschein nach „verlernt“ haben, Bitterstoffe wahrzunehmen. Die drei verschiedenen Arten dieser Fledermäuse haben u.a. ihre einseitige Nahrung gemeinsam, da sie sich ausschließlich vom Blut anderer Tiere ernähren. Dies hatte evolutionäre Folgen: Sie können die Geschmacksrichtung bitter nicht mehr wahrnehmen. Das ist deshalb von Bedeutung, da es genau dieser Geschmack ist, der in der Natur vor Giftstoffen warnen kann. Fast alle natürlich vorkommenden Gifte haben nämlich einen bitteren Geschmack.

In einer Studie wurde ein Gen der drei Vampir-Arten mit dem von elf anderen Fledermaus-Arten verglichen. Dieses Gen codiert für ein Protein, das nach dem Schlüssel-Schloss-Prinzip an die Bitterstoff-Moleküle binden kann und somit für das Erkennen dieser Stoffe verantwortlich ist. Dieses Gen wurde bei den Vampirfledermäusen insofern verändert, dass es zur Bildung eines nicht mehr bindenden Rezeptors führt bzw. nicht mehr abgelesen werden kann. Zusätzlich existieren bei den drei Vampir-Arten überdurchschnittlich viele sog. Pseudo-Gene, die nicht mehr für funktionsfähige Proteine codieren. Diese Veränderungen im Genom der Vampire führt nun dazu, dass sie den Geschmack „bitter“ nicht oder nur noch eingeschränkt wahrnehmen können. Bei Tieren mit anderen, vielfältigeren Nahrungsquellen würde dies einen Selektionsnachteil bedeuten, da sie ständig der Gefahr ausgesetzt wären, giftige Stoffe zu sich zu nehmen ohne es zu bemerken. Das trifft nicht bei den Vampiren mit ihrer einzigen Nahrung zu. Da das Blut im Blutkreislaufsystem ihrer Beute nicht schlecht wird, brauchen Sie die Warnung vor bitter schmeckenden Giften nicht und haben in diesem Fall keinen Selektionsnachteil. Weiterführende Studien zeigten, dass auch die Fähigkeit, süß und umami wahrzunehmen, bei den Vampiren nicht vorhanden ist.

Wie auch bei anderen Lebewesen, wird bei den Vampiren eine Einschränkung in einem Sinn durch die bessere Ausprägung anderer ausgeglichen. So können die Vampire besser Wärme wahrnehmen, besser riechen und verfügen zusätzlich über eine Echolotung. Dies sind die Sinne, mit denen sie ihre homoiothermen Beutetiere bei Dunkelheit besser aufspüren können und geeignete Bissstellen auf der Haut schnell finden. Der Speichel betäubt die Bissstelle und verhindert die Blutgerinnung.

Zusatzaufgabe

Eingeschränkter Geschmackssinn bei den Vampiren

Aus dem obigen Text könnte man die wesentlichen Aussagen als kleines Handout vorbereiten, um daraus einen zusätzlichen Arbeitsauftrag für leistungsstarke Schülerinnen und Schüler zu konzipieren. Diese sollen den Text analysieren, um dann die Gründe für das Verschwinden der Fähigkeit des Bitter-Wahrnehmens der Vampirfledermäuse zu analysieren.

Die kulturelle Evolution

Die synthetische Evolutionstheorie ermöglicht uns einen umfassenden Einblick in die biologischen Vorgänge der Menschwerdung. Allerdings wird man schnell feststellen, dass zwischen den ersten Vertretern des *Homo sapiens* und uns Menschen im 21. Jahrhundert diverse Unterschiede bestehen.

Neben der biologischen Evolution existiert bei uns Menschen auch eine kulturelle Evolution. Anders als bei der biologischen Evolution beruhen Fertigkeiten und Fähigkeiten nicht auf einer genetischen Weitergabe, sondern auf einer mündlichen und schriftlichen Tradierung über Generationen hinweg. Aspekte der kulturellen Evolution werden demnach nicht allein von den Eltern an die Nachkommen weitergegeben, sondern auch zwischen Nichtverwandten.

Nonverbale Kommunikation	aufrechter Gang	verbale Kommunikation	freiwerdende Hände	Naturreligion
künstlerische Darstellungen	Werte und Normen	Schrift	Werkzeuge	Zunahme des Gehirnvolumens
Lernen und Gedächtnis	Werkzeugherstellung	Sprache	Mobilität	Werkzeuggebrauch
Waffengebrauch	Haltung von Haus- und Nutztieren	Züchtung und Anbau von Nutzpflanzen	Jagen und Sammeln	Sesshaftigkeit
soziale Strukturen	Gesetze	politische Organisation	Technologie	Wissenschaft
Gruppengröße	Infektionskrankheiten	Internet	Kooperation	Krieg
Ethik	Kunst und Musik	Literatur	Denkfähigkeit	Geld und Kapital
Theologie	soziale Netzwerke	Berufe	Handel	Erfindungen

- 1 Schneiden Sie die Karten aus und erstellen Sie mithilfe der Karten eine Concept-Map zur kulturellen Evolution, indem Sie die einzelnen Begriffe mithilfe von Pfeilen in Beziehung zueinander setzen.
- 2 Diskutieren Sie, inwiefern man auch bei Schimpansen von einer kulturellen Evolution sprechen kann. Zusätzliche Informationen erhalten Sie in Sachbüchern und dem Internet.

