

Schriften zu Genetischen Ressourcen

Schriftenreihe des Informationszentrums für Genetische Ressourcen
(IGR)

Zentralstelle für Agrardokumentation und -information (ZADI)

Band 9

Abstammung der europäischen Hausschafe und Phylogenie der eurasischen Wildschafe

Dissertation
zur Erlangung des akademischen Grades
doctor rerum agriculturalarum
vorgelegt der Humboldt-Universität Berlin
Landwirtschaftlich-Gärtnerischen Fakultät
Institut für Nutztierwissenschaften

von Dipl.-Ing. agr.
Arne Ludwig
aus Niederwiesa

Berlin, im Mai 1997

Gutachter: 1. Prof. Dr. G. Leuthold (Humboldt-Universität Berlin)
2. Prof. Dr. F. Pirchner (Innsbruck)
3. Prof. Dr. K. Schellander (Universität Bonn)
4. Dr. J. Plötner (Museum für Naturkunde Berlin)

Dissertationskolloquium: 15. Dezember 1997

Herausgeber: Zentralstelle für Agrardokumentation und -information
(ZADI)
Informationszentrum für Genetische Ressourcen (IGR)
Villichgasse 17, D – 53177 Bonn
Postfach 20 14 15, D – 53144 Bonn
Tel.: (0228) 95 48 - 200
Fax: (0228) 95 48 - 149
Email: igr@zadi.de

Druck: Druckerei Roesberg
Geltorfstr. 52
53347 Alfter-Witterschlick

Schutzgebühr 17,- DM

ISSN 0948-8332

© ZADI Bonn, 1998

Danksagungen

An erster Stelle möchte ich mich bei Prof. Dr. G. Leuthold, Dr. habil. W. Leucht und Dr. J. Plötner bedanken. Ihr fachliches Interesse am Fortgang der Arbeiten und Ihre Unterstützung in organisatorischen Fragen waren eine große Hilfe. Die Anwendung von Sequenzvergleichen für phylogenetische Fragestellungen stellte zu Beginn der Untersuchungen und zum Teil auch jetzt noch sowohl für Landwirte als auch für Zoologen eine völlig neue Methode dar. Die Freiheiten diesen Weg einzuschlagen, wurden mir von meinen Betreuern eingeräumt. Dafür sei Ihnen herzlich gedankt.

Die Arbeiten wurden im Rahmen einer Kooperation zwischen dem Fachgebiet Züchtungsbiologie und molekulare Tierzucht der HU, dem Institut für Systematische Zoologie des Museums für Naturkunde Berlin und der Arbeitsgruppe Populationsökologie und Evolutionsbiologie der Universität Bremen durchgeführt. Mein Dank gilt allen Mitarbeitern der genannten Institute, die zum Gelingen der Arbeit maßgeblich beigetragen haben.

Für die Übernahme der Koreferate sei Prof. Dr. F. Pirchner (Innsbruck) und Prof. Dr. K. Schellander (Universität Bonn) gedankt.

Besonderer Dank gilt Prof. Dr. D. Mossakowski und Dr. F. Prüser (Universität Bremen). Sie ermöglichten mir den Einstieg in die Methoden der molekularen Zoologie. Außerdem stellten Sie mir verschiedene Programme zur Auswertung zur Verfügung.

Frau A. Ludwig sei herzlich gedankt für die vielen wertvollen Tips und die allzeit gewährte Unterstützung. Eine große Hilfe bei der Durchführung der morphometrischen Analysen war Herr J. Knoll.

Den Mitarbeitern der Arbeitsgruppe Reproduktionsbiologie am Institut für Zoo- und Wildtierforschung Berlin, im besonderen Frau S. Auls, Frau J. Veits und Herrn D. Lieckfeld, danke ich für die Unterstützung bei der automatischen Sequenzierung.

Bedanken möchte ich mich auch bei allen Kollegen, welche mir Material für meine Untersuchungen zur Verfügung stellten. Stellvertretend sei auf Dr. A. Feiler (Tierkundemuseum Dresden), Herrn M. Stöck (Universität Halle), Prof. Dr. Ch. Pitra und Frau S. Fischer (Institut für Zoo- und Wildtierforschung Berlin), Dr. G. Laker (Macaulay Land Use Research Institute, Aberdeen, Großbritannien), Prof. Dr. E. Meyer (University of Natal, Pietermaritzburg, Süd Afrika) und Prof. Dr. Erochin (Timirjassow-Akademie, Moskau) verwiesen. Vom Tierpark Berlin und vom Zoo Berlin wurden mir gleichfalls Proben überlassen. Den Kustoden Dr. R. Angermann im Museum für Naturkunde Berlin, Dr. R. Kraft der Zoologischen Staatssammlung München und Dr. J. Wussow der Julius-Kühn-Sammlung Halle sei gedankt für die Möglichkeiten zur Nutzung Ihrer Sammlungen.

Für die kritischen Anmerkungen und wertvollen Hinweise zum Manuskript danke ich Frau A. Ludwig, Dr. F. Prüser (Stuttgart) und Herrn Ch. Wolter (Berlin).

Zusammenfassung

Es wurden morphologische, genetische und phylogenetische Analysen zur Abstammung der europäischen Hausschafe und der Phylogenie der eurasischen Wildschafe durchgeführt.

Den Schwerpunkt der Arbeit bildeten Sequenzanalysen. Analysiert wurde mittels PCR und Cycle Sequenzierung ein ca. 400 Bp langer variabler Abschnitt des mitochondrialen 12S ribosomalen RNA-Gens. In die Untersuchungen wurden folgende Wildformen einbezogen: *Ammotragus lervia*, *Capra aegagrus*, *Ovis ammon*, *O. musimon*, *O. orientalis*, *O. vignei*, *Oreamnos americanus* und *Pseudois nayaur* sowie folgende Rassen: Black Persian, Boreray, Hebridean, Merinofleischschaf, Moorschnucke, North Country, Romanov, Soay und Skudde. Alle untersuchten Hausschafe wiesen in ihren Sequenzen eine hohe Ähnlichkeit mit dem Europäischen Mufflon, *O. musimon*, auf. Die phylogenetischen Analysen der Hausschafe erbrachten neben der Monophylie der europäischen Hausschafe noch Gruppierungen von *O. musimon* und Moorschnucke (95%ige Wahrscheinlichkeit) und Boreray und Skudde (97%ige Wahrscheinlichkeit). Alle Hausschafe und *O. musimon* spalteten sich von den anderen Wildschafen mit 78%iger Wahrscheinlichkeit ab. Für die untersuchten Rassen wurde damit auf eine Abstammung von *O. musimon* geschlossen.

Mit Hilfe des Neighbor-Joinings ordneten sich alle Wildschafe zu einem gemeinsamen Cluster. *A. lervia*, *C. aegagrus* und *P. nayaur* bildeten ein weiteres Cluster. Außerhalb dieses Clusters stand *Or. americanus*. Diese Gruppierungen wurden durch phylogenetische Analysen mittels PAUP Vers. 3.1.1 bestätigt. Ein Bootstrapwert von 92% bei 1.000 Replikationen unterstützte das Clade *C. aegagrus* und *P. nayaur*. Die Abspaltung der Gruppierung *A. lervia*, *C. aegagrus* und *P. nayaur* wurde mit 51%iger Wahrscheinlichkeit präferiert. Mit 50% spalteten sich die Wildschafe von den anderen Formen ab. Eine weitere Differenzierung innerhalb der Wildschafe wurde nur für die Taxa *O. ammon* und *O. orientalis* erreicht. Das gemeinsame Clade wurde mit einem Bootstrapwert von 77% unterstützt.

Vergleichend zu den Sequenzanalysen wurden bei den Wildschafen noch multivariate morphometrische Untersuchungen durchgeführt. Es wurden 17 Oberkiefermaße von 125 adulten männlichen Wildschafen mittels Tasterzirkel abgenommen. Mit Hilfe der Canonischen Diskriminanzanalyse gelang die Differenzierung der Taxa *O. ammon*, *O. canadensis*, *O. dalli* und *O. musimon*. Die Taxa *O. orientalis* und *O. vignei* wiesen eine hohe morphologische Ähnlichkeit auf.

Beim Vergleich der Ergebnisse der Sequenzanalysen mit denen der morphometrischen Untersuchungen variierte die Stellung des Taxons *O. orientalis*. Alle anderen Taxa differenzierten sich sowohl sequenzanalytisch als auch morphometrisch. Das unterstützte die Einteilung der Wildschafe in verschiedene Arten nach NADLER et al. (1973) auf der Basis der verschiedenen Chromosomenzahlen. Strittig blieb die Stellung von *O. orientalis*.

Alle in dieser Arbeit ermittelten Sequenzen sind in der EMBL-Genbank gespeichert.

Weiterhin wurden die genetische Variabilität und die genetischen Ähnlichkeiten ausgewählter Hausschafe und Wildformen mittels RAPD (30 Primer) und Proteinelektrophorese (15 Loci) analysiert. Dazu wurden weitere Rassen (Bentheimer Landschaf, Gotlandschaf, Kubischewsker Rasse, Ostfriesisches Milchscharf, Rauhwolliges Pommersches Landschaf, Romney-Marsh, Russisches Langwollschaf, Schwarzköpfiges Fleischschaf, Sowjetisches Fleischschaf und Südurschaf) zusätzlich analysiert. Die Ergebnisse erbrachten eine hohe genetische Ähnlichkeit basierend auf der genetischen Distanz nach NEI (1972) zwischen den Ostfriesischen Milchscharfen und den Schwarzköpfigen Fleischschafen. Die RAPD-Analysen zeigten eine hohe genetische Ähnlichkeit zwischen den russischen Rassen und den Romney-Marsh Schafen sowie den deutschen Rassen. Außerhalb dieser Cluster standen die Bentheimer Landschaft, die Moorschnucken und die *O. musimon*.

Summary

Title: Origin of European domestic sheep and phylogeny of Eurasian wild sheep

Phylogenetic relationships, morphologic and genetic similarity within and between different wild forms and domestic sheep were tested. 262 specimens of 9 wild forms and 19 breeds were included in the comparison. 158 domestic sheep were investigated by 15 enzym loci and 205 animals of 14 breeds and 1 wild form, *O. musimon*, by RAPD (30 primer) analyses.

The main results of this study are based on sequence analyses. A mitochondrial 12S ribosomal DNA fragment of about 400 nucleotides was amplified by PCR and directly sequenced of following species: *Ammotragus lervia*, *Capra aegagrus*, *Ovis ammon*, *O. musimon*, *O. nivicola*, *O. orientalis*, *O. vignei*, *Oreamnos americanus* and *Pseudois nayaur*, and nine sheep breeds: Black Persian, Boreray, Hebridean, Merino, Moorschnucke, North Country Cheviot, Romanov, Skudde and Soay. The sequence homology within the wild sheep varied between 95% and 99% and within the domestic sheep between 90,7% and 97,7%. Multiple alignment of the sequences and genetic distance calculation showed that *O. musimon* was grouped together with all domestic sheep and *Pseudois* together with *Capra* and *Ammotragus*. A bootstrap value of 92% (1.000 replications) confirmed the grouping of *P. nayaur* and *C. aegagrus*. All Asiatic sheep species formed a second cluster, with close relationship between *O. ammon* and *O. orientalis*. These results are supported by phylogenetic analyses according to the principle of parsimony (PAUP, version 3.1.1). The clade, *O. ammon* and *O. orientalis*, was separated by a bootstrap value of 77%. The analyses also support the monophyletic origin of European domestic sheep. As a result of this study it is concluded that *O. musimon* is the ancestor of all analysed domestic sheep.

In this study Moorschnucke was the breed which showed the highest genetic similarity with the ancestor species *O. musimon*. The Moorschnucke are bred in a small area in Germany and were crossbred only with other Schnucken flocks for many centuries. Moreover, the small population size, artificial selection and inbreeding supported the processes of haplotype fixations. The parsimony analyses supported this clade with a bootstrap value of 95%. The genetic similarity and the bootstrap value of 97% between the Scottish breed Boreray and the Baltic breed Skudde shows the influence of Scandinavian sheep on British flocks during the Viking age. Soay and Hebridean are distributed on the Scottish Island Hebrides, so their genetic similarity reflects the small geographic distances between the distribution areas. The small genetic distance between Merino and Black Persian is likely to be the result of crossbreeding between South African Merino and Black Persian.

All sequences were saved in the EMBL genbank.

In contrast to the genetic investigations 17 different meristic features of the upper jaw of 130 adult male specimens of wild sheep were analysed with multivariate methods. The morphological similarities of the different forms were analysed by using cluster analysis and canonical discriminant analysis. In contrast to the univariate analyses clear differences were found between *O. ammon*, *O. canadensis*, *O. dalli*, *O. musimon* and *O. nivicola*. Both cluster analysis and canonical discriminant analysis demonstrated that *O. nivicola* is morphologically more similar to the North-American forms *O. canadensis* and *O. dalli* than to Eurasian species. The cluster of the *O. vignei* and *O. orientalis* could not be separated.

The results of phylogenetical, morphological and genetical analyses supported previous phylogenetic relationships based on cytogenetic analysis for the following forms: *O. ammon*, *O. canadensis*, *O. dalli*, *O. musimon* and *O. nivicola*.

Investigations of genetic variability within domestic sheep (including following breeds: Bentheimer Landschaf, Gotlandschaf, Kubischewsker Rasse, Merino, Moorschnucke, Ostfriesisches Milchschaft, Rauhwolliges Pommersches Landschaf, Romanov, Romney-Marsh, Russisches Langwollschaf, Schwarzköpfiges Fleischschaf, Skudde, Sowjetisches Fleischschaf and Süduralschaf, and *O. musimon*) based on RAPD and enzyme analyses showed high similarity within and between Russian breeds and Romney-Marsh, and within German breeds.

Inhaltsverzeichnis

Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen

1	Einführung und Ziele der Arbeit	1
2	Kenntnisstand	2
2.1	Systematik der Gattung <i>Ovis</i>	2
2.2	Hypothesen zur Abstammung der Hausschafe	4
2.3	Die Anfänge der Schafzucht und die Herausbildung erster Rassen	5
2.4	Untersuchungen zum Einfluß der Domestikation auf den Genotyp	7
2.5	Hypothesen zur Erklärung der hohen Divergenzzeiten bei Haustieren	9
2.6	Untersuchungen am mitochondrialen Genom von Haustieren	10
2.6.1	Besonderheiten der mtDNA von Säugetieren	10
2.6.2	Analysen zur Abstammung von Haustieren am mtGenom	11
3	Material und Methode	13
3.1	Morphologische Analysen	13
3.1.1	Morphometrische Messungen	13
3.1.2	Erläuterungen zur Diskriminanzanalyse	14
3.2	Biochemische und molekulare Untersuchungen	16
3.2.1	Tiermaterial	16
3.2.2	Proteinelektrophoretische Untersuchungen	27
3.2.3	Random Amplified Polymorphic DNA-Analyse (RAPD)	30
3.2.4	Sequenzanalyse	32
3.2.5	Distanzverfahren	35
3.2.5.1	Auswertung der elektrophoretischen Daten	35
3.2.5.2	Auswertung der RAPD-Muster	37
3.2.5.3	Auswertung der Sequenzdaten	38
3.2.5.4	Algorithmen und ihre Anwendung	39
3.2.5.5	Parsimonie-Verfahren	39
3.2.5.6	Homoplasie-Indizes	41
3.2.5.7	Bootstrap-Analyse	41
3.2.5.8	Verteilung der Topologielängen (Skewness)	42
4	Ergebnisse	44
4.1	Morphometrie	44
4.1.1	Korrelationen zwischen den morphometrischen Parametern	44
4.1.2	Ergebnisse der Diskriminanzanalyse	47
4.2	Biochemische Analysen	50
4.2.1	Proteine in Einzeldarstellung	50

4.2.2	Allelfrequenzen	54
4.2.3	Berechnung der genetischen Distanz nach NEI (1972)	55
4.3	Random Amplified Polymorphic DNA-Analyse	56
4.3.1	RAPD-Muster in Einzeldarstellung	56
4.3.2	Tanimoto-Koeffizient und Bandsharingrate	65
4.3.3	Graphische Darstellung der genetischen Ähnlichkeiten	66
4.4	Sequenzanalysen	69
4.4.1	Variation der 12S ribosomalen DNA	69
4.4.2	Nukleotidaustausche des 12S rDNA Fragments	76
4.4.3	Abschätzung des Homoplasiegehaltes des Datensatzes	78
4.4.4	Jukes-Cantor-Distanz auf Basis der Sequenzanalyse	79
4.4.5	Tajima-Nei Distanz auf Basis der Sequenzanalyse	84
4.4.6	Ergebnisse der phylogenetischen Auswertung	88
5	Diskussion	92
5.1	Vorteile und Nachteile der eingesetzten Verfahren	92
5.2	Eignung von DNA-Datensätzen zur Untersuchung phylogenetischer Beziehungen	98
5.3	Phylogenie der Gattung <i>Ovis</i>	100
5.4	Phylogenie der Taxa <i>Ammotragus lervia</i> , <i>Oreamnos americanus</i> und <i>Pseudois nayaur</i>	103
5.5	Mono- oder Polyphyly der europäischen Hausschafe	105
5.6	Maßnahmen zum Schutz seltener Rassen	108
6	Literaturverzeichnis	111
Anhang		119

Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen

AAT	Aspartat-Aminotransferase, EC 2.6.1.1
Ab	Albumin
AK	Adenylatkinase
Bp	Anzahl der Basenpaare
CAN	Canonischer Faktor
GPI	Glucosephosphat-Isomerase, EC 5.3.1.9
Hb	Hämoglobin
LDH	Lactat-Dehydrogenase, EC 1.1.1.27
MDH	Malat-Dehydrogenase, EC 1.1.1.37
Me	Malat-Enzym, EC 1.1.1.40
MEGA	Molecular Evolutionary Genetics Analysis, Vers. 1.01
mt	mitochondrial
PAUP	Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Vers. 3.1.1
PGM	Phosphoglucomutase, EC 2.7.5.1
Prot.-C	Protein-C
r	ribosomal
RAPD	Random Amplified DNA-Analyse
SOD	Superoxid-Dismutase, EC 1.15.1.11
UPGMA	Unweighted Pair Group Method Average
W1	Condylbasallänge: Hinterrand der Condyli occipitales - Prosthion
W2	Basallänge: Basion - Prosthion
W3	Kleine Schädellänge: Basion - Prämolare
W4	Prämolare - Prosthion
W5	Gesichtsschädellänge: Nasion - Prosthion
W6	Mediane Stirnlänge: Akrokranion - Nasion
W7	Obere Hirnschädellänge: Akrokranion - Supraorbitale
W8	Gesichtslänge: Supraorbitale - Prosthion
W9	Orbitalabstand: Endorbitale - Prosthion
W10	Größte Länge des Nasenbeins: Nasion - Rhinion
W11	Dentallänge: Postdentale - Prosthion
W12	Länge der Backzahnreihe gleich Alveolenmaß
W13	Größte Innenhöhe einer Orbita
W14	Laterale Länge de Os Incisivum: Abstand zwischen Nasointermaxillare und Prosthion
W15	Kleinste Breite der Facies parietalis gleich Parietalbreite: zwischen den stärksten Einziehungen der Lineae temporales
W16	Größte Breite über die Orbitae = Stirnbreite = größte Breite des Schädels: Ectorbitale - Ectorbitale
W17	Wangenbreite: Breite über die Tubera malaria

Es gibt keine allgemeingültigen Definitionen für das Benennen von Verwandtschaftsdiagrammen. Im Rahmen dieser Arbeit wurden folgende Begriffe verwandt:

Dendrogramm:	Ergebnis eines Distanzverfahrens
Phylogramm:	Ergebnis einer Verwandtschaftsanalyse
Most-Parsimony-Tree (MPT):	sparsame Topologie, gewurzelttes Ergebnis oder Zwischenergebnis einer Parsimonyanalyse.

Der Begriff Stammbaum wurde im weitesten Sinne gebraucht.

1 Einführung und Ziele der Arbeit

Die menschliche Ernährung hängt heute zu 80 Prozent von weniger als zwei Dutzend Pflanzen und Tierarten bzw. Sorten und Rassen ab. Die Gründe dafür liegen im starken Leistungsdruck innerhalb der Landwirtschaft. Es werden nur die Rassen züchterisch bearbeitet, welche die höchsten Erträge versprechen. Damit sterben immer mehr alte Landrassen aus. Gleichzeitig verengt sich mit der Haltung nur weniger Rassen die genetische Basis für der menschlichen Ernährung immer mehr. Diese Landrassen sind oft über Jahrhunderte herausgezüchtet worden. Sie sind meist an spezifische Umweltfaktoren adaptiert. Das damit verbundene genetische Material, welches unter veränderten Umweltbedingungen zukünftig essentiell werden kann, verschwindet unwiederbringlich. Auch wird es immer schwieriger Aussagen, über die Entstehung der Haustiere und ihrer verwandtschaftlichen Strukturen zu treffen. Vieles im Zusammenhang mit diesen Problemen ist nach wie vor unklar.

Sicher ist, daß während des Neolithikums der Übergang vom Nahrungssammeln zur Nahrungsproduktion erfolgte. Die primären Domestikationszentren lagen wahrscheinlich auf den Gebieten der heutigen Türkei, Syriens und des Irak. Die ältesten nachweisbaren Knochenfunde domestizierter *Canis lupus* L., 1758 sind ca. 16.000 Jahre alt. Zeitlich schloß sich die Domestikation von Ziege und Schaf an. Das Schaf wurde nach heutigem Erkenntnisstand um 9.000-7.500 v. Chr. in den vorderasiatischen Bergländern domestiziert. Eine zweite Domestikation folgte um 7.000-6.000 v. Chr. in Griechenland und Osteuropa. Gegenwärtig existieren verschiedene Hypothesen über die Stammformen der Hausschafe. Ähnlich umstritten ist die Phylogenie der Gattung *Ovis*. Die systematischen Gliederungen reichen von einer Art mit 28 Unterarten bis zu sieben Arten.

Mit der Aufdeckung des maternalen Erbganges mitochondrialer DNA von Säugetieren ist es heute möglich, sowohl die Frage der Mono- oder Polyphyly zu untersuchen, als auch Anhaltspunkte über die Phylogenie der Gattung *Ovis* und der Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Schafrassen zu erhalten.

Das Hauptziel der Untersuchungen war ein Beitrag zur Klärung der Mono- oder Polyphyly der europäischen Hausschafe. Weiterhin sollte die genetische Ähnlichkeit ausgewählter Schafrassen mittels verschiedener mathematischer Modelle analysiert werden. Als Beiträge zur Phylogenie der eurasischen Wildschafe wurden sowohl molekulargenetische als auch morphologische Untersuchungen durchgeführt.

2 Kenntnisstand

2.1 Systematik der Gattung *Ovis*

Fossile Nachweise schafartiger Tiere liegen aus dem späten Tertiär, vor ca. 3,5 Mio. Jahren, vor. Damals existierte nach heutigem Erkenntnisstand ein sympatrisches Verbreitungsgebiet verschiedener Schafformen (BEUTLER 1996). Funde von Wildschafen sind in Asien und Osteuropa von der Grenze des Pliozän zum Pleistozän bis zur Gegenwart relativ häufig. In Mittel- und Westeuropa sind derartige Nachweise selten. Bei den ersten Nachweisen handelt es sich um argaliartige Wildschafe (*Ovis antiqua* POMMEROL, 1879) aus China und Südfrankreich. Die großen Wildschafe starben wahrscheinlich in Europa im mittleren Pleistozän aus und wurden durch kleinere mufflonartige Tiere (*Ovis savini* NEWTON, 1882) ersetzt. Funde von Wildschafen bis zum Neolithikum, die den rezenten Formen entsprechen, gibt es aus Usbekistan, Ungarn, Deutschland und Italien (KURTEN 1968). Zurückgedrängt bzw. ausgerottet wurden die Wildschafe erst durch den Menschen. In vorgeschichtlicher Zeit, etwa vor 3.000-4.000 Jahren, verschwanden die argaliartigen Wildschafe (*Ovis ammon* L., 1758) aus Europa. Die Vertreter der Gattung *Ovis* kommen heute auf einigen Mittelmeerinseln, in Asien und Nordamerika vor. *Ovis musimon* SCHREBER, 1782 ist mittlerweile von Korsika und Sardinien aus in vielen Gebieten Europas eingebürgert worden (Übersicht in HERRE und RÖHRS 1990).

Die Klärung der Frage, ob die Hausschafe monophyletischen oder polyphyletischen Ursprungs sind, setzt eine systematische Bewertung der rezenten Wildschafformen voraus.

Die Aufgliederung hinsichtlich einzelner Arten oder Unterarten ist umstritten (GRUBB 1990). Einige Autoren (HALTENORTH 1963, NIETHAMMER und KRAPP 1986, BENECKE 1994) fassen alle rezenten Formen zu einer "Großart" *Ovis ammon* LINNÉ, 1758 zusammen. Diese gliedert sich in bis zu 28 eurasische und 9 nordamerikanische Unterarten. In neueren Arbeiten wurde die Zahl der Unterarten stark reduziert. Bestärkt wird die These einer "Großart" dadurch, daß alle überprüften Wildschafformen (*O. ammon*, *Ovis orientalis* GMELIN, 1774, *O. musimon*) untereinander und mit Hausschafen fruchtbar fortpflanzungsfähig sind. Andere Autoren (vgl. CORBET 1978) erkennen zwei Arten (*Ovis canadensis* SHAW, 1804 und *O. ammon*) an. Neuere Arbeiten zur Systematik von Wildschafen sprechen dagegen von sechs oder sieben Arten (Tab. 1). Diese Einteilung basiert auf zytogenetischen Analysen von NADLER et al. (1973), KOROBITSYNA et al. (1974) und VALDEZ et al. (1978). Danach gibt es bei Wildschafen vier verschiedene Chromosomensätze. Das Schneeschaf *Ovis nivicola* ESCHSCHOLZ, 1829 kommt auf der Halbinsel Kamschatka sowie in Nord- und Nordostsibirien vor und besitzt einen doppelten Chromosomensatz von 52. Zur Gruppe der Wildschafe mit einem doppelten Chromosomensatz von 54 zählen *O. canadensis*, *Ovis dalli* NELSON, 1884, *O. musimon* und *O. orientalis* sowie fast alle bisher untersuchten Hausschafe, *Ovis aries* LINNÉ, 1758. Einzelne Romney-Schafe wiesen einen Chromosomensatz von 52 (homozygot),

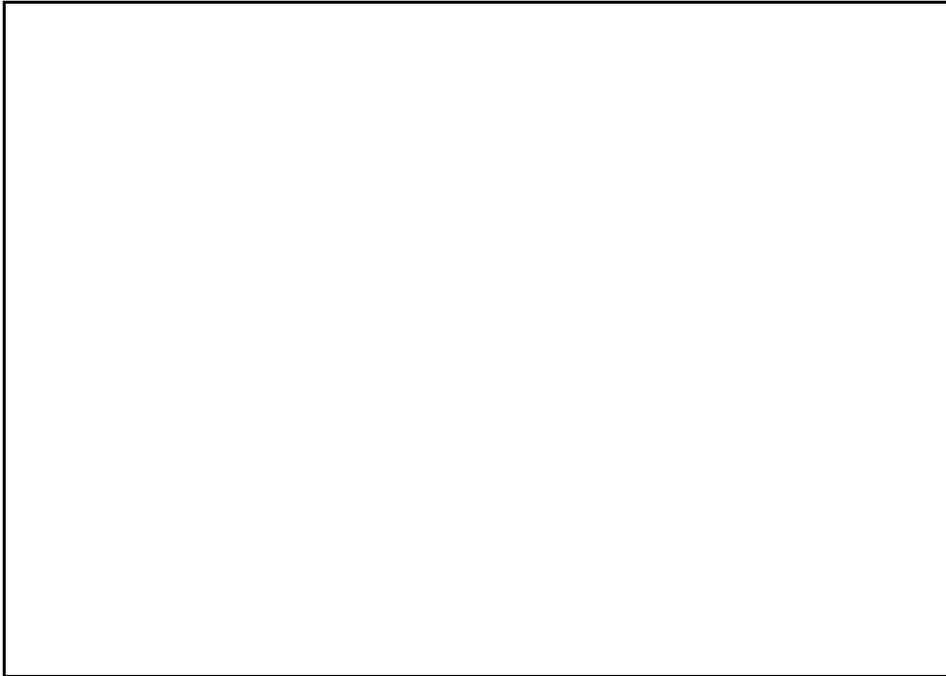
bzw. 53 (heterozygot) auf (BRUÉRE und MILLIS 1971). Es handelte sich dabei um extrem ingezüchtete Linien. Die in den zentralasiatischen Gebirgslandschaften lebenden *O. ammon* besitzen einen doppelten Chromosomensatz von 56. Der doppelte Chromosomensatz des vom Nordostiran über Mittelasien bis Tadshikistan und Afghanistan verbreiteten *O. vignei* ist 58. Zwischen *O. ammon* und *O. orientalis* existieren Hybriden mit $2n = 55$ und zwischen *O. ammon* und *O. vignei* mit $2n = 57$. Kreuzungen zwischen *O. musimon* und den anderen eurasischen Wildschafformen sind durch die geographische Trennung unter natürlichen Bedingungen nicht möglich. Gleiches gilt für *O. nivicola*. Bei den nordamerikanischen Wildschafen ist über Hybriden zwischen *O. canadensis* und *O. dalli* nichts bekannt. Kreuzungsversuche zwischen *O. canadensis* und *O. musimon* sowie zwischen *O. canadensis* und *O. aries* waren erfolgreich (GRAY 1972).

Tab. 1: Unterschiedliche Ansichten über die systematische Gliederung der Gattung *Ovis*

Tab. 1: Different views concerning the systematic status of the genus *Ovis*

Verbreitung	Chromosomen	Arten nach NADLER et al. 1973	CORBET 1978	CORBET und HILL 1980	HONACKI et al. 1982	CORBET und HILL 1987	GRUBB 1990
Korsika, Sardinien	54	<i>musimon</i>	<i>ammon</i>		<i>musimon</i>	<i>orientalis</i>	<i>aries</i>
Zypern	54	<i>musimon</i>	<i>ammon</i>	<i>orientalis</i>	<i>aries</i>	<i>orientalis</i>	<i>aries</i>
Türkei, W-Iran	54	<i>orientalis</i>	<i>ammon</i>		<i>aries</i>	<i>orientalis</i>	<i>aries</i>
Afghanistan Pakistan Iran	58	<i>vignei</i>	<i>ammon</i>	<i>vignei</i>	<i>vignei</i>	<i>vignei</i>	<i>vignei</i>
Pamir; China	56	<i>ammon</i>	<i>ammon</i>	<i>ammon</i>	<i>ammon</i>	<i>ammon</i>	<i>ammon</i>
Sibirien, Kamschat.	52	<i>nivicola</i>	<i>ammon</i>	<i>nivicola</i>	<i>nivicola</i>	<i>nivicola</i>	<i>nivicola</i>
Alaska, Kanada	54	<i>dalli</i>	<i>canadensis</i>	<i>dalli</i>	<i>dalli</i>	<i>dalli</i>	<i>dalli</i>
Nord-amerika	54	<i>canadensis</i>	<i>canadensis</i>	<i>canadensis</i>	<i>canadensis</i>	<i>canadensis</i>	<i>canadensis</i>

Die Systematik von GRUBB (1990) zählt folgende sechs Arten auf: *O. ammon*, *O. aries*, *O. canadensis*, *O. dalli*, *O. nivicola* und *O. vignei*. Ausgehend von der Erstbeschreibung eines Tieres aus der Mufflongruppe werden *O. musimon* und *O. orientalis* zu *O. aries* zusammengefaßt. Dies unterstellt, daß alle Hausschafe von mufflonartigen Wildschafen



abstammen. Die Systematik von CORBET und HILL (1987) führt *O. orientalis* als eigenständige Art. Die Stellung von *O. musimon* innerhalb der Gattung *Ovis* wird kontrovers diskutiert. *O. musimon* wird sowohl als Synonym für *O. orientalis*, als verwilderte Hausschafform oder als eigenständige Art geführt, wobei autochtone *O. musimon* nach Auffassung von NIETHAMMER und KRAPP (1986) nur auf Korsika und Sardinien vorkommen (Abb. 1).

Abb. 1: Verbreitung der unterschiedlichen Formen der Gattung *Ovis* (nach Grubb 1990)

Fig. 1: Distribution area of the genus *Ovis* (see Grubb 1990)

Aufgrund der Unterschiede in der Anzahl der Chromosomen und der erheblichen morphologischen Variabilität erfolgte somit die Einteilung in sechs Arten (*O. ammon*, *O. canadensis*, *O. dalli*, *O. nivicola*, *O. orientalis* und *O. vignei*) und *O. aries* für die Hausschafe. Strittig blieb die Stellung von *O. musimon*.

2.2 Hypothesen zur Abstammung der Hausschafe

Die Suche nach den Stammformen der Haustiere beschäftigt die züchtungsbiologische Grundlagenforschung schon lange. Speziell bei den Hausschafen existieren unterschiedliche Hypothesen. Nach ZEUNER (1967) und SMIDT (1982) war das Europäische Mufflon (*O. musimon*) in Europa die Ursprungsform der kurzschwänzigen Landschafts- (z.B. Heidschnucke). Der Argali (*O. ammon*), welcher hauptsächlich in den osteuropäischen und westasiatischen Steppen vorkommt, ist mit hoher Wahrscheinlichkeit der Vorfahre der Merino- sowie der Fettschwanz- und Fettsteiþschafe. Andere Autoren (z.B. SAMBRAUS 1991) halten *O. musimon* für die einzige Stammform der heutigen Schafressen. Ob es sich bei *O. ammon* und *O. musimon* überhaupt um zwei Arten im Sinne der zoologischen Systematik handelt, ist ebenso umstritten. Es wird angenommen, daß zum Zeitpunkt der Domestikation in den vorderasiatischen Bergländern sowohl argaliartige als auch mufflonartige Wildschafe vorkamen (KÖNIG 1990). Erst durch den Einfluß des Menschen wurden beide Formen getrennt.

Eine weitere asiatische Wildschafform ist das Urialschaf (*O. vignei*). Nach ADAMETZ (1926) soll auch diese Form domestiziert worden sein.

Mit großer Wahrscheinlichkeit sind die nordamerikanischen Formen *O. canadensis* und *O. dalli* sowie das sibirische Schneeschaf (*O. nivicola*) nicht domestiziert worden. Im Verlauf des Pleistozäns wurden die nordamerikanischen Formen von ihren asiatischen und europäischen Verwandten getrennt. Aus den Schafarten der Alten Welt wurden dann die heutigen Schafressen gezüchtet.

2.3 Die Anfänge der Schafzucht und die Herausbildung erster Rassen

In Vorderasien dienten die domestizierten Schafe zunächst ausschließlich der

Fleischgewinnung. Von Südwestanatolien breitete sich die Landwirtschaft nach Europa (ZOHARY und HOPF 1988, RENFREW 1991, MEDJUGORAC 1995) aus. Seit ca. 8.000 Jahren gibt es Hausschafe auf dem Balkan. Von dort kamen sie vor 7.000-6.000 Jahren nach Süd-Ungarn und in das Karpatenbecken. In Mitteleuropa breiteten sich Hausschafe vor 6.000 Jahren aus. Auf der kimbrischen Halbinsel leben sie seit rund 5.000 Jahren. 1.000 Jahre später erreichten sie die britischen Inseln und Skandinavien (HERRE und RÖHRS 1990).

Besonders in der älteren Tierzuchtliteratur liegen eine Reihe von Beschreibungen prähistorischer Schafrassen vor. Eine der ersten Beschreibungen einer prähistorischen Schafrasse ist die des Torfschafes, *Ovis aries palustris* von RÜDIMEYER (in HILZHEIMER 1926). Es handelte sich um kleine, langschwänzige Tiere mit langem hirschähnlichem Gesicht. Die Hörner sind im Querschnitt zweischneidig, was entweder auf das juvenile Alter der Tiere oder auf eine Abstammung vom Asiatischen Mufflon zurückgeführt wird, denn *O. orientalis* verfügt über pervertierte Hörner (rechtes Horn rechtsdrehend, linkes Horn linksdrehend). Die Spitzen erleiden eine Umdrehung der Windung, so daß sie anstatt abwärts aufwärts zeigen. Prähistorische Darstellungen weisen auf die damalige weite Verbreitung des Torfschafes hin. Schon 2.000 Jahre vor einer Verbreitung in Griechenland gab es Tiere dieses Types in Mesopotamien. Reliktvorkommen existierten um 1900 noch auf den vorgelagerten schottischen Inseln.

Ein anderes prähistorisches Schaf ist *Ovis aries palaeoegypticus* (HILZHEIMER 1926). Die älteste Abbildung ist die Schieferplatte von Gizeh, sie stammt aus der Zeit der Eroberung Ägyptens durch die späteren Ägypter. Es war ein langbeiniges, langschwänziges Tier mit starker Mähnenausbildung bei den Widdern. Das korkenzieherartig gewundene Gehörn stand waagrecht vom Kopf des Bockes ab. In der dynastischen Zeit traten Schlappohren und hornlose Mutterschafe auf. Zur Zeit der 18. Dynastie starb die Rasse aus. Mögliche Nachfahren sind das Dinkaschaf, Ebtai- und Bischarinschaf. Entscheidenden Einfluß auf das Zurückdrängen des *Ovis aries palaeoegypticus* dürfte die Herausbildung der ertragreicheren Fettschwanzschafe gehabt haben. Diese beginnt mit der 12. Dynastie. Der Fettschwanz war wahrscheinlich Selektionsmerkmal mit hoher Priorität. Aus religiösen Gründen war der Verzehr von Schweinefleisch tabu, somit bildete der Fettschwanz eine wertvolle Nahrungsgrundlage. Eine genaue Darstellung dieser Tiere existiert mit der Widderallee von Karnak. ADAMETZ (1926) fand auf den ältesten sumerischen Siegelzylindern (ca. 4.000 v. Chr.) ein Schaf mit gleicher Hornform, allerdings ein Wollschaf. Neben diesem ist ein zweites Schaf abgebildet, welches deutlich auf ein *O. vignei* hinweist. Möglich ist, daß gezähmte *O. vignei* über den Mittelmeerhandel nach Ägypten gelangten. Noch um 1900 gab es in manchen Gegenden Vorderasiens Schafrassen gleichen Typs. Diese an Zackelschafe erinnernden altsumerischen Schafe verschwanden nach 1900 jedoch völlig. Von Ägypten aus verbreitete sich diese Rasse über ganz Afrika, wobei aus Arabien ständig neue Rassen hinzukamen. Als Nachfahre gilt mit hoher Wahrscheinlichkeit die Rasse Black Persian.

Die Wollschafe stammen wahrscheinlich aus den Gebieten der Sumerer oder der Phönizier. Die älteste Darstellung eines Webstuhles ist ca. 2.700 Jahre alt und befindet sich auf einer Statue des Manishtusu. Wahrscheinlich liegen dort die Wurzeln der Merinozucht. Um 3.000 v. Chr. erschienen in Ägypten die ersten kurzschwänzigen Wollschafe. Ca. 1.000 Jahre später entstanden erste Abbildungen von Wollschafen mit Fettschwänzen. In dieser Zeit wurde entweder eine neue Rasse importiert oder sie resultierte aus der Anpassung der Tiere an die veränderten Klimabedingungen.

In Europa kam zum Ende des Neolithikums die größte aller bisher beschriebenen prähistorischen Rassen, *Ovis aries studeri* (DÜRST und GAILLARD 1902) auf. Die ersten Abbildungen stammen aus der Situla in Bologna, Italien. Im Querschnitt besaßen sie deutlich dreieckige Hörner mit einer vorderen Breitseite. Wahrscheinlich ist es in reiner Form ausgestorben, allerdings gilt das Soayschaf als potentieller Nachfahre. Es wird auch diskutiert, ob die kurzschwänzigen Schafe Nordeuropas (z.B. Moorschnucke) oder die Milchschaafvorläufer, die Marschschafe, Nachkommen sind. Die ersten hornlosen Schafe in Europa traten während der Bronzezeit auf.

Auf ca. 1.400 v. Chr. datieren die ersten Nachweise von Fellen, welche den heutigen Karakulfellen in ihrer Struktur entsprachen. Diese sind hethitischen Ursprungs und stammen folglich aus Kleinasien.

Eine andere Wurzel der europäischen Schafzucht soll auf dem griechischen Archipel gelegen haben (DÜRST und GAILLARD 1902). Dabei handelte es sich um zackelschafartige Tiere, welche sich von Griechenland über die Insel Kreta, den Balkan, Rumänien und Ungarn ausbreiteten. Entscheidenden Einfluß auf die heutigen Schafrassen, hatte die Verbreitung der Merinoschafe während des römischen Reiches. Die alten vorrömischen Schafe waren viel kleiner. Sie hatten ein kurzes, dunkles Fell sowie einen kurzen Schwanz und normalerweise vier oder mehr Hörner. Die römischen Schafe hatten lediglich zwei Hörner oder waren hornlos. Aufgrund des höheren ökonomischen Nutzens breiteten sich die Wollschafe rasch aus. Nur in Reliktvorkommen, z.B. auf den schottischen Inseln, hielten sich einige primitive Formen (Boreray, Hebridian).

2.4 Untersuchungen zum Einfluß der Domestikation auf den Genotyp

Unbestritten hat die künstliche Selektion den Phäno- und Genotyp der einzelnen Schafrassen geprägt. In den letzten Jahren sind deshalb eine Reihe von Untersuchungen mit dem Ziel durchgeführt worden, den Einfluß der Domestikation auf den Phäno- und Genotyp von Haustieren festzustellen (BUIS und TUCKER 1983; ORDAS und PRIMITIVO 1986 u. a.). Am auffälligsten ist dieser Einfluß bei morphologischen Merkmalen.

Die Selektion erfolgte hauptsächlich nach bestimmten Leistungsmerkmalen, und der Selektionsdruck lag unter den Bedingungen der künstlichen Selektion um ein Vielfaches höher als unter dem Einfluß der natürlichen Selektion. Nur bestimmte Elterntiere brachten ihre Gene in den Genpool der einzelnen Rasse ein. Das waren die Tiere, die am besten dem angestrebten Zuchtziel entsprachen. In der Entstehung und Zucht von Rassen wechselten sich häufig Reinzuchtphasen und Hybridisierungen ab.

Die große Variabilität des Phänotyps kann letztlich aus einer hohen Variabilität des Genotyps resultieren. KIMURA (1983) stellte die These auf, daß Veränderungen der Primärstruktur codierender Bereiche des Genoms den Verlauf der Evolution auf molekularem Niveau demonstrieren. Ausgehend davon, daß die meisten Mutationen neutral oder quasineutral auf die Funktion von Proteinen wirken, werden in der Evolutionsforschung Proteine als Marker zum Nachweis für die verwandtschaftlichen Strukturen zwischen einzelnen Populationen eingesetzt. WANG et al. (1990 a) untersuchten 447 Tiere elf verschiedener Schafrassen und 92 Schafe von Wildformen bzw. von Kreuzungen zwischen einzelnen Wildformen proteinelektrophoretisch. Bei den Wildformen handelte es sich um *O. canadensis* sowie Kreuzungen zwischen *O. ammon* und *O. musimon* sowie zwischen *O. orientalis* und *O. musimon*. Die Einteilung der Schafrassen erfolgte nach ihren Nutzungsrichtungen in Haarschafe, Pelzschafe, Wollschafe und Fleischschafe. Zu den Haarschafen wurden Tiere der Rassen Sant Croix und Barbados, zu den Pelzschafen Tiere der Rassen Karakul, Romanov und Finnenschafe, zu den Wollrassen die Booroola Merino, Rambulet, Targhee und Columbia sowie zu den Fleischschafen Tiere der Rassen Hampshire und Suffolk gerechnet. Ermittelt wurden die genetischen Distanzen nach NEI (1972) zwischen den Rassen und Wildformen, ferner die Anzahl der Allele pro Locus sowie die durchschnittliche Heterozygotie. Die Ergebnisse brachten keine eindeutige Zuordnung von bestimmten Allelfrequenzen zu bestimmten geographischen Regionen, zu einzelnen Wildtypen oder zu den festgelegten Nutzungsrichtungen. Die Anzahl der gefundenen Allele zeigte aber signifikante Unterschiede zwischen den Wildformen bzw. deren Kreuzungen und den domestizierten Schafen. Die Dickhornschafe (*O. canadensis*) wiesen die geringste genetische Variabilität aller untersuchten Schafe auf. Das ist umso interessanter, als alle domestizierten Schafrassen eine höhere genetische Variabilität hatten. Im Durchschnitt lag der Heterozygotiegrad bei den domestizierten Rassen bei 0,230. Die für die einzelnen Rassen ermittelten Heterozygotiegrade schwankten zwischen 0,008 und 0,358.

Eine klare Trennung gelang WANG et al. (1990 b) über das Erythrozyten-Protein (EP). So kommen bei allen untersuchten Wildformen und Rassen sowohl EP-1A und EP-1B Allele vor (Ausnahme Finnenschaf - kein EP-1B Allel), wobei bei den untersuchten Dickhornschafen nur EP-1B Allele nachgewiesen werden konnten. Die Autoren schlußfolgerten daraus, daß sich die EP-1A Allele erst nach der Trennung der Wildformen bei der Stammart der europäischen und asiatischen Schafarten bildeten. Einschränkung muß zu diesen Befunden von WANG et al. (1990 a, b) bemerkt werden,

daß die Anzahl der Tiere bei einigen Rassen (z.B. Karakul: 20 Tiere) und Wildformen (z.B. Kreuzung zwischen *O. orientalis* und *O. musimon*: 28 Tiere) zu gering war. Außerdem wurden nur 9 Loci pro Individuum untersucht. NEI (1975) empfiehlt, mindestens 30 Tiere pro Population und 30 Loci pro Tier zu untersuchen

Ähnliche Analysen führten ZANOTTI-CASATI et al. (1987) an vier alpinen Schafrassen durch. Sie ermittelten Genfrequenzen von vier Blutgruppen- und sechs Blutproteinloci vier autochthoner Schafrassen. Die genetischen Distanzen wurden mit Hilfe der taxonomic distance (SNEATH und SOKAL 1973) und der τ Distanz (KIDD und CAVALLI-SFORZA 1974) berechnet, welche proportional zur Evolutionszeit sein soll (KIDD et al. 1980, ASTOLFI et al. 1983, GRAML et al. 1986). Beide Modelle wiesen eine hohe Korrelation zueinander auf. Die Distanzwerte variierten zwischen 0,0882 und 0,1372. Werden die berechneten Distanzen ins Verhältnis zur Divergenzzeit gestellt, ergeben sich Werte, welche weit über den Erwartungen liegen. MANWELL und BAKER (1977) berechneten die genetische Distanz zwischen dem Poll Dorset, einer englischen Schafrasse, und dem Australischen Merino auf der Grundlage einer elektrophoretischen Studie an 30 Proteinloci. Sie ermittelten einen Distanzwert von 0,01393, das entspricht einer theoretischen Divergenzzeit von 69.700 Jahren (NEI 1972).

Vergleichbare Untersuchungen von BUIS und TUCKER (1983) erbrachten für sechs Schafrassen genetische Distanzen zwischen 0,181 und 0,308, das ergibt eine Divergenzzeit von 905.000 Jahren bis 1,54 Mio. Jahren.

OISHI und TOMITA (1976) ermittelten zwischen neun europäischen und asiatischen Schweinerassen Distanzwerte von 0,243 bis 0,646. Die auf der Basis der genetischen Distanzen errechneten Divergenzzeiten lagen zwischen 1,215 Mio. Jahren und 3,23 Mio. Jahren.

Für 13 europäische Pferderassen bestimmten BLOCKUIS und BUIS (1979) eine genetische Distanz von 0,142 bis 0,533. Daraus ergeben sich völlig unrealistische Divergenzzeiten von 710.000 Jahren bis 2,665 Mio. Jahren.

Die genetische Variabilität und Differenzierung bei 28 Isoenzymssystemen von 25 Feldhasen, 14 Wildkaninchen und 24 Rassekaninchen wurde durch HARTL (1987) getestet. Es konnte ein genetischer Distanzwert zwischen Wildkaninchen und Rassekaninchen von 0,0288 errechnet werden. Die Divergenzzeit sollte demnach ca. 144.000 Jahre betragen. Die aus den Daten ermittelte Divergenzzeit von 2.430.000 Jahren zwischen Hasen und Wildkaninchen stimmt gut mit paläontologischen Befunden überein. PETERKA und HARTL (1992) untersuchten die genetische Distanz zwischen 189 Rassekaninchen zehn verschiedener Rassen und 45 Wildkaninchen. Die berechneten Distanzwerte schwankten zwischen 0,001 und 0,0371. Die daraus resultierenden Divergenzzeiten geben die Autoren mit 5000 Jahren bis 185.500 Jahren an. Die genetischen Distanzen waren zwischen Haus- und Wildkaninchen nicht größer als zwischen den

einzelnen Rassen.

2.5 Hypothesen zur Erklärung der hohen Divergenzzeiten bei Haustieren

Ein Vergleich der ermittelten Divergenzzeitwerte mit archäologischen Funden bei Haustieren ergibt erhebliche Differenzen. Die genauen Ursachen sind gegenwärtig nicht bekannt. Als Möglichkeiten kommen Verschiebungen in der effektiven Populationsgröße und -struktur sowie die künstliche Selektion oder Hybridisierungsprozesse in einem frühen Stadium des Domestikationsprozesses in Betracht (MANWELL und BAKER 1977). Andere Autoren (CHAKRABORTY und NEI 1977, AYLVA und VALENTINE 1979, SCHERER und SONTAG 1986) sehen die Ursachen auch in funktionellen Besonderheiten von Proteinen oder länger andauernden, extremen Isolationsphasen in kleinsten Populationen (bottleneck-effect) und damit verbunden in einer beschleunigten Fixierung von Mutationen.

Die genetische Drift spielt ebenso wie die Mutationsrate als Evolutionsfaktor eine entscheidende Rolle für die Erklärung dieser Effekte. Sie ist sehr stark abhängig von der effektiven Populationsgröße (N_e , NEI 1975). Durch die Domestikation wurde nur eine begrenzte Anzahl von Individuen (im Extremfall nur Nachfahren einer Kreuzung) zu einer Population zusammengefaßt, somit erhöhte sich die Wirkung der genetischen Drift. Nach MAYR (1967) ergeben sich folgende Konsequenzen:

- die Population besitzt auf Grund ihrer geringen Größe nur einen Teil der ursprünglichen genetischen Variabilität der Ausgangspopulation,
- genetische Drift verschiebt die Zusammensetzung der Population auch gegen die determinierende Selektion,
- in den ersten Generationen kommt es zu starker Inzucht, die Homozygotie steigt an und die Wirkung der genetischen Drift erhöht sich,
- Neumutationen entstehen und werden wegen der inneren Struktur der Population nun teilweise anders ausgelesen als in der Ausgangspopulation,
- durch die Inkorporation neuer, durch Mutation entstandener Allele, ändert der Genpool seine ursprüngliche Zusammensetzung und strebt nun in eine neue Richtung,
- bei entsprechenden Umweltfaktoren adaptiert der Genpool an die vorliegenden ökologischen Faktoren.

SPERLICH (1973) weist darauf hin, daß die Chance für die Inkorporation einer Neumutation in den Genpool bei polychromosomalen Populationen relativ gering und bei monochromosomalen, homozygoten Populationen dagegen wesentlich höher ist. KIMURA (1983) verweist darauf, daß die Wahrscheinlichkeit für die Manifestation einer Mutation im Genpool bei $1/4 N_e$ liegt. Ähnlich scheinen auch die Verhältnisse für spontan entstehende Letalfaktoren zu sein (SPERLICH 1973). Damit kommt es in der ersten Phase zu relativ vielen Veränderungen im Genpool der einzelnen Populationen,

worauf ein Abschnitt folgt, in welchem der Genpool relativ konstant bleibt.

Für die Selektion spielten jedoch konkrete Allele bzw. Allelfrequenzen keine direkte Rolle. Es wurde ausschließlich nach phänotypischen Gesichtspunkten (Milch-, Fleisch-, Wolleleistung o.a.) selektiert. Nur die Individuen, die am weitesten an den Rassestandard heranreichten, wurden zur Zucht herangezogen. Gleichzeitig kam es zur indirekten Verschiebung von Allelfrequenzen. Das bedeutet, daß die künstliche Selektion weitgehend von Zufallsfaktoren unabhängig war. Da nur eine begrenzte Anzahl von Tieren für die Zucht benötigt wurde, verschob sich das Geschlechterverhältnis. Durch die Restriktion der männlichen Tiere stieg die Wirkung der genetischen Drift auf das 25fache an (WANG et al. 1990 a).

2.6 Untersuchungen am mitochondrialen Genom von Haustieren

2.6.1 Besonderheiten der mtDNA von Säugetieren

Die Sequenzierung der mtDNA verschiedener Spezies hat das Wissen über die Organisation und Funktion des zytoplasmischen Genoms erweitert (SACCONE 1994). Das mtGenom von Säugetieren ist klein (ca. 16000 Bp) und relativ uniform im Vergleich von Vertebraten und Invertebraten. Es wird heute allgemein davon ausgegangen, daß das mtGenom in einem frühen Stadium der Evolution zu dieser minimalen Größe geschrumpft ist (BROWN et al. 1979).

Mitochondriale DNA wird nach heutigem Kenntnisstand innerhalb von Säugetierspezies maternal vererbt (GYLLENSTEN et al. 1985). Sie unterliegt einer wesentlich höheren Mutationsrate als genomische single-copy DNA und ist damit für phylogenetische Untersuchungen besonders geeignet (BROWN 1983, KOCHER et al. 1989, HIENDLEDER 1993a, HIENDLEDER und WASSMUTH 1993b). Die Ursachen für die schnellere Evolution mtDNA von Säugetieren liegen in der höheren Mutationsrate und der schnelleren Manifestation von Mutationen im mtGenom. Die Evolutionsrate (E) wird berechnet aus der Mutationsrate pro Population (M) und der Fixationsrate (F):

$$E = M \cdot F \text{ (BROWN et al. 1979).}$$

Die höhere Mutationsrate begründet sich in einem ineffizienten mtDNA Replikationskomplex, dem Fehlen eines Reparatursystems für Thymin-Dimere und den stark eingeschränkten oder völlig fehlenden Möglichkeiten tierischer mtDNA zur Reparatur anderer Mutationen. Begünstigend wirken die Replikation durch Polymerase γ und das Fehlen von Histonen. Die höhere Fixationsrate ist in der geringeren funktionellen Bedeutung, des einzelnen mtGenoms zu suchen. Jedes Mitochondrium verfügt über 4-10 der ca. 16000 Bp langen doppelsträngigen DNA-Moleküle und die einzelne Zelle kann bis zu hundert Mitochondrien besitzen. Aufgrund der Vielzahl von Kopien der mtGenome in einer Zelle hat eine Mutation in einem mtGenom keinen oder nur einen geringen Effekt auf die Fitneß des betroffenen Tieres. Thermostabilitätsanalysen mitochondrialer rRNA-Gene belegen die spürbar schnellere Veränderung als bei vergleichbaren genomischen rRNA-Genen (DAVID 1972 in BROWN

et al. 1979). Die höhere „turnover“ Rate der mtDNA führt ebenfalls zu einer leichteren Manifestation von Mutationen.

Neuere Untersuchungen sprechen dafür, daß ausgewählte mitochondriale Gene über Äquivalente (Pseudogene) in der genomischen DNA verfügen. Durch Vergleiche der unterschiedlichen Mutationsraten zwischen diesen Genen wurde die verschieden schnelle Evolution mitochondrialer und genomischer DNA nachgewiesen. Über diese Differenzen wurden Schätzungen zu „bottleneck“-Effekten vorgenommen.

2.6.2 Analysen zur Abstammung von Haustieren am mtGenom

Es sind verschiedene Untersuchungen zwischen Haustieren und ihren potentiellen Vorfahren durchgeführt worden (WATANABE et al. 1985, HIENDLEDER und WASSMUTH 1993b, LOFTUS et al. 1994). WATANABE et al. (1985) wiesen die Beeinflussung verschiedener Schweinerassen durch europäische und asiatische Stammformen nach und schlossen auf einen polyphyletischen Ursprung der Hausschweine. Mit Hilfe mtDNA-Sequenzen gelang LOFTUS et al. (1994) der Nachweis, daß sowohl *Bos indicus* als auch *Bos taurus* Einfluß auf die heutigen Rinderrassen hatten. Bei der Untersuchung von afrikanischen und eurasischen Rinderrassen teilten die mitochondrialen Sequenzen diese in zwei maternale Linien. Alle untersuchten europäischen und afrikanischen Rassen fielen in eine Linie, während die asiatischen Tiere die andere Linie bildeten. Die ermittelte Divergenzzeit zwischen beiden mitochondrialen Linien lag bei 200.000 Jahren bis 1 Mio. Jahren. Damit muß der letzte gemeinsame Vorfahre bereits vor dem vermeintlichem Beginn der Domestikation gelegen haben.

HIENDLEDER und WASSMUTH (1993b) führten Restriktionsanalysen im mitochondrialen Genom von verschiedenen Wild- und Hausschafen durch. *O. musimon* und *O. orientalis gmelini* zeigten eine hohe Homologie. Eine untersuchte Probe *O. ammon polii* unterschied sich deutlich von den anderen untersuchten Wildschafen. Es handelte sich dabei um die einzige Probe eines Wildtieres, alle anderen Tiere stammen aus den Zoos in Alma-Ata und Baku bzw. aus deutschen Wildgehegen. Über 200 Hausschafe der Rassen Merinolandschaf, Rhönschaf, Ostfriesisches Milchschaaf sowie lokaler kasachischer und aserbaidtschanischer Rassen wurden als Vergleichsbasis genutzt. Alle europäischen Rassen wiesen ein Restriktionsmuster analog dem von *O. musimon* auf. Die asiatischen Rassen besaßen einzelne Schnittstellen von *O. vignei* und der untersuchten Formen von *O. ammon*. Sonst ähnelten die Restriktionsmuster stark *O. musimon*. Allerdings eine Schnittstelle kam ausschließlich bei *O. vignei* und einer Hausschafform vor. Diese Ergebnisse werden von Sequenzanalysen des 3'-Strichendes des mitochondrialen Cytochrom b-Gens von *O. ammon*, *O. aries*, *O. musimon* und *O. vignei* gestützt (HIENDLEDER et al. 1991, HIENDLEDER und WASSMUTH 1993b).

3 Material und Methode

3.1 Morphologische Analysen

Untersuchungsobjekte waren Schädel von Wildschafen aus folgenden Sammlungen:

- dem Institut für Systematische Zoologie des Museums für Naturkunde der HUB,
- der Julius-Kühn-Sammlung der Landwirtschaftlichen Fakultät der Universität Halle/Sa.,
- dem Tierkundemuseum Dresden und
- der Zoologischen Staatssammlung München.

In die Untersuchung wurden zuerst alle Schädel einbezogen, die keine zu starken Beschädigungen aufwiesen. Dies war bei 130 Schädeln der Fall (vgl. Tab. 1, Anhang). Zu einem späteren Zeitpunkt stellte sich heraus, daß in die statistische Auswertung nur Schädel mit kompletten Messreihen einbezogen werden können, so daß fünf Schädel mit zum Teil verwachsenen Nasenbeinen bzw. beschädigten Oberkiefern nicht mehr für die weiteren Untersuchungen verwendet wurden.

Die 125 untersuchten Schädel stammen laut Inventarverzeichnissen der jeweiligen Sammlungen von folgenden Wildformen des Schafes:

- 44 Exemplare von *Ovis ammon*,
- 29 Exemplare von *Ovis musimon*,
- 31 Exemplare von *Ovis vignei*,
- 8 Exemplare von *Ovis nivicola* und
- 13 Exemplare von *Ovis orientalis*.

3.1.1 Morphometrische Messungen

Insgesamt wurden an jedem Schädel 17 verschiedene Messungen mit dem Tasterzirkel bzw. Meßschieber durchgeführt. Um die Messfehler zu begrenzen, wurden alle Maße dreimal abgenommen. Die weiteren Auswertungen wurden dann mit den berechneten arithmetischen Mittelwerten durchgeführt. Folgende Parameter wurden erfaßt (vgl. LUDWIG und KNOLL im Druck):

W1 = Condylbasallänge: Hinterrand der Condyli occipitales - Prosthion

W2 = Basallänge: Basion - Prosthion

W3 = Kleine Schädellänge: Basion - Prämolare

W4 = Prämolare - Prosthion

W5 = Gesichtsschädellänge: Nasion - Prosthion

W6 = Mediane Stirnlänge: Akrokranion - Nasion

W7 = Obere Hirnschädellänge: Akrokranion - Supraorbitale

- W8 = Gesichtslänge: Supraorbitale - Prosthion
- W9 = Orbitalabstand: Endorbitale - Prosthion
- W10 = Größte Länge des Nasenbeins: Nasion - Rhinion
- W11 = Dentallänge: Postdentale - Prosthion
- W12 = Länge der Backzahnreihe gleich Alveolenmaß
- W13 = Größte Innenhöhe einer Orbita
- W14 = Laterale Länge des Os incisivum: Abstand zwischen Nasointermaxillare und Prosthion
- W15 = Kleinste Breite der Facies parietalis gleich Parietalbreite: zwischen den stärksten Einziehungen der Lineae temporales
- W16 = Größte Breite über die Orbitae = Stirnbreite = größte Breite des Schädels: Ectorbitale - Ectorbitale
- W17 = Wangenbreite: Breite über die Tubera malaria

3.1.2 Erläuterungen zur Diskriminanzanalyse

Die ermittelten Daten wurden mit Hilfe der Canonischen Diskriminanzanalyse ausgewertet (Programmpaket SAS, SAS Inst. Inc., USA). Bei dieser Methode werden die untersuchten Individuen einer von mehreren vorgegebenen Klassen zugeordnet. Die vorgegebenen Klassen entsprachen den sieben potentiellen Arten.

Bei der Diskriminanzanalyse handelt es sich um ein multivariates Trennverfahren. Merkmale, die für sich allein genommen keinerlei Signifikanz zeigen, und die daher bei der traditionellen univariaten Betrachtung meist übersehen werden, erhalten unter Umständen in ihrer multivariaten Verbindung eine enorme Aussagekraft.

Bei anderen statistischen Verfahren ist die Untersuchung einer großen Menge von Merkmalen und deren Wechselbeziehungen im Bezug auf vorgegebene Gesamtheiten meist nicht möglich. Dagegen wird bei der Diskriminanzanalyse die zum Teil große Menge von Ausgangsmerkmalen zu einer kleinen Menge von Merkmalen mit einem möglichst hohen Informationsgehalt transformiert. Dadurch erhält man eine übersichtliche Darstellung der im Datenmaterial vorhandenen Zusammenhänge.

Von den verschiedenen Verfahren der Diskriminanzanalyse wurde hier mit der Canonischen Diskriminanzanalyse gearbeitet. Zur Trennung von Individuen auf der Basis von mehreren Merkmalen werden sogenannte canonische Faktoren (CAN1, CAN2, CAN3, ... ,CANn) verwendet, die linearen Kombinationen der quantitativen Variablen entsprechen. Für die Trennung sind dann die Kombinationen verantwortlich, welche die Differenz zwischen den Klassen am besten widerspiegeln. Entscheidend sind dabei nicht die Einzelwerte, sondern die Mittelwerte der einzelnen Klassen. Für die grafische Darstellung wurden dann der erste (CAN1) und der zweite canonische Faktor (CAN2) genutzt.

CAN1 berechnet sich aus dem Merkmal m , welches der Größe nach innerhalb der untersuchten Individuen abgestuft wird. Es werden also $b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3 + \dots + b_mx_m$ Merkmale gebildet. Das heißt, um ein Element der Stichprobe 1 sind die Merkmale 1,2,3 ... m gemessen, jeder Meßwert $x_1, x_2, x_3, \dots, x_m$ wird mit einem Faktor $b_1, b_2, b_3, \dots, b_m$ multipliziert. Danach werden alle erhaltenen Werte der einzelnen Merkmale addiert.

CAN2 steht in keiner Beziehung zu CAN1, da er von einer hypothetischen Normalverteilung der Parameter ausgeht. Es entfällt daher der Parameter, welcher für die Trennung entlang der ersten canonischen Achse verantwortlich ist. Unter Zugrundelegung der für CAN1 geltenden Formel erfolgt eine erneute Berechnung der nicht korrelierenden Anteile.

3.2 Biochemische und molekulare Untersuchungen

3.2.1 Tiermaterial

Insgesamt wurden 262 Tiere von neun Wildformen und 19 Rassen in die Untersuchungen einbezogen. 158 Schafe von acht Rassen wurden proteinelektrophoretisch analysiert. Mittels Zufallsprimern wurden die RAPD-Muster von 205 Tieren 14 verschiedener Rassen und 20 *Ovis musimon* bestimmt. Außerdem wurde bei 55 Tieren (neun Wildformen und zehn Rassen) ein Abschnitt des 12S ribosomalen RNA-Gens sequenziert. Eine Übersicht des Tiermaterials geben Tabelle 2 und 3.

Tab. 2: Übersicht über Herkunft und Anzahl der untersuchten Individuen

Tab. 2: Origin of studied species and number of individuals used in this study

Wildform	Herkunft	RAPD	Sequenzanalyse (12S rDNA)
<i>Ammotragus lervia</i>	Zoo Berlin, Atlas-Gebirge Nordafrika		n = 3
<i>Capra aegagrus</i>	IZW-Berlin, Kaukasus		n = 3
<i>Ovis ammon</i>	Tierpark Berlin, Mongolei		n = 3
<i>Ovis musimon</i>	Deutschland (Harz, Schorfheide)	n = 20	n = 3
<i>Ovis nivicola</i>	Zoo Dresden, (Nowosibirsk, Rußland)		n = 1
<i>Ovis orientalis</i>	Wildfänge (Nuratau-Geb., Usbekistan)		n = 3
<i>Ovis vignei</i>	IZW-Berlin, Rußland		n = 3
<i>Oreamnos americanus</i>	IZW-Berlin, USA		n = 3
<i>Pseudois nayaur</i>	Tierpark Berlin, China		n = 3

Tab. 3: Übersicht über die in die Untersuchungen einbezogenen Hausschafe
 Tab. 3: List of breeds and number of individuals used in this study

Rasse	Herkunft	Protein - elektro - phores e	RAP D	Sequenz- analyse (12S rDNA)
Bentheimer Landschaf	Lehnitz, Kiel	n = 20	n = 20	
Black Persian	Pietermaritzburg, RSA			n = 3
Boreray	Aberdeen, UK			n = 3
Gotlandschaf	Lehnitz	n = 20	n = 20	n = 3
Hebridean	Aberdeen, UK			n = 3
Kubischewsker Rasse	Moskau, Rußland		n = 7	
Merinolandschaf	Lehnitz, Kiel	n = 20	n = 20	n = 3
Moorschnucke	Lehnitz, Kiel	n = 19	n = 19	n = 3
North Country Cheviot	Aberdeen, UK			n = 3
Ostfriesisches Milchschaf	Lehnitz, Kiel	n = 20	n = 20	
Rauhw. Pomm. Landschaf	Lehnitz	n = 19	n = 19	
Romanov	Moskau, Rußland		n = 12	n = 3
Romney-Marsh	Moskau, Rußland		n = 7	
Russisches Langwollschaf	Moskau, Rußland		n = 7	
Schwarzköpfiges Fleischschaf	Lehnitz	n = 20	n = 20	
Skudde	Lehnitz, Kiel	n = 20	n = 20	n = 3
Soay	Aberdeen, UK			n = 3

Rasse	Herkunft	Protein - elektro - phores e	RAP D	Sequenz- analyse (12S rDNA)
Sowjetisches Fleischschaf	Moskau, Rußland		n = 7	
Süduralschaf	Moskau, Rußland		n = 7	

Kurzbeschreibung der untersuchten Wildformen

Die Gattungen *Capra* (Ziegen) L., 1758, *Ammotragus* (Mähnenspringer) BLYTH, 1840, *Pseudois* (Blauschafe) HODGSON, 1846, *Oreamnos* (Schneeziegen) RAFINESQUE, 1817 und *Ovis* (Schafe) LINNE, 1758 werden der Gattungsgruppe *Caprini* (Ziegenartige) der Unterfamilie *Caprinae* (Böcke) GILL, 1877 der Familie Bovidae (Hornträger) GRAY, 1872 der Unterordnung Ruminantia (Wiederkäuer) SCOPOLI, 1877 und der Ordnung Artiodactyla (Paarhufer) zu geordnet (GRUBB 1990).

In älteren Arbeiten werden Tiere der Art ***Ammotragus lervia* PALLAS, 1777** als eine Urform der afrikanischen Schafrassen genannt. Das Taxon *Ammotragus* wird allgemein als eine eigenständige Gattung geführt (GRUBB 1990, CORBET und HILL 1987). Es handelt sich um eine monotypische Gattung. Diese Gattung besitzt sowohl Merkmale der Gattung *Ovis* als auch der Gattung *Capra*. Allerdings sind Tiere dieser Art den Wildziegen sehr ähnlich. Sie kommen ausschließlich in den Gebirgen Nordafrikas vor. Durch den unterseitig haarlosen Schwanz, dem Vorhandensein von Unterschwanzdrüsen, dem Fehlen von Voraugen- und Zwischenzehendrüsen und der Wirbelform, besteht eine höhere morphologische Ähnlichkeit zu den Ziegen als zu den Tieren der Gattung *Ovis*. Serologische Analysen rücken die Gattung *Ammotragus* näher zu den Schafen. *A. lervia* sind lehmgelb bis rotbraun gefärbte Tiere. Beide Geschlechter verfügen über gleich ausgebildete Gehörne und über eine charakteristische Halsmähne. Es sind vorzügliche Kletterer.

Die Bezoarziege, ***Capra aegagrus* L., 1758** kommt bzw. kam in Südosteuropa, im Kaukasus, in Transkaukasien, in Kleinasien, Turkmenien und Belutschistan vor (CORBET und HILL 1987). Durch den großen Jagddruck hat sich ihr Bestand in den letzten Jahren stark verringert. Sie ist die potentielle Stammform der Hausziegen. Die Färbung variiert erheblich, meist sind es dunkelgraue oder schwarze Tiere. Innerhalb der sympatrischen Verbreitung von *Capra hircus* und den anderen *Capra*-Arten kommt es nicht zur Hybridisierung, diese wurde unter Zoobedingungen aber erreicht. Die Systematik der Gattung *Capra* ist im Fluß.

Die Systematik der Gattung *Ovis* wurde NADLER et al. (1973), GRUBB (1990) und CORBET und HILL (1987) entnommen.

Verbreitet ist ***Ovis ammon* L., 1758** im Altai, der Wüste Gobi, dem Tien-Shan, dem Kara-Tau-Gebirge und in Tibet. Das Argalischaf ist das größte Wildschaf. Ausgewachsene Widder erreichen eine Kopf-Rumpflänge von 180 - 200 cm, eine Schulterhöhe von 110 - 125 cm und ein Gewicht von 95 - 180 kg. Sie sind hellbraun gefärbt und besitzen keinen Sattelfleck. Der Kehlfleck ist weiß, gelblich oder grau. Der helle Schwanz ist kurz und schmal. Die Halsmähne der Widder bildet keinen Behang. Die Widder tragen lange und massive Hörner. Es sind die größten Trophäen aller Wildschafe. Die Hornspitzen sind nach außen gerichtet. Das Gehörn ist schneckenförmig mit hohem Basisumfang, besitzt mehr als eine Windung und die Frontalkanten sind abgerundet. Beide Geschlechter besitzen Hörner. Der Bestand von *O. ammon* ist stark gefährdet, die Populationsgröße im Hauptverbreitungsgebiet, der Mongolei, liegt bei kaum mehr als hundert Tieren. Sie unterliegen dem CITES-Status I, d.h. stark gefährdet oder vom Aussterben bedroht (GRUBB 1990). Trotzdem werden in der Mongolei und China Jagdlizenzen erteilt.

Vor der letzten Eiszeit kamen mufflonartige Schafe in ganz Mittel- und Südeuropa vor. Durch die Vergletscherung wurden die Tiere nach Süden verdrängt. Durch den Menschen wurden sie in Europa ausgerottet, Restbestände überlebten nur auf Sardinien und Korsika. Da aber Sardinien und Korsika bereits seit dem Pliozän (ca. 5,3 Mio. Jahre) vom Festland getrennt waren (SCHÜLE 1993), ist nicht sicher, ob diese Inseln von Wildschafen besiedelt waren. Es kann es sich bei den rezenten Mufflons auf Korsika und Sardinien auch um verwilderte Hausschafe handeln. Im 19. Jahrhundert wurden Mufflons in verschiedenen Gebieten Europas ausgesetzt. Der Bestand auf Korsika und Sardinien wird auf 1000-1500 Schafe geschätzt. ***Ovis musimon* SCHREBER, 1782** ist eine kleine Schafform. Ausgewachsene Tiere weisen eine Schulterhöhe von 65 - 75 cm, eine Kopf-Rumpflänge von 110 - 130 cm und ein Gewicht von 25 - 50 kg auf. Der Körper ist dunkelkastanienbraun gefärbt. Auf beiden Seiten ist ein großer, weißer Sattelfleck. Widder tragen auf der Halsunterseite eine schwarze Mähne aus verlängerten Haaren. Der weiße Spiegel an der Hinterseite ist klein und scharf von der dunklen Körperfarbe abgesetzt. Er wird durch einen breiten, dunklen Schwanz unterteilt. Das Gehörn der Widder ist schneckenförmig, selten besitzt es mehr als eine Windung oder ist sichelförmig. Es weist keine Wülste auf und wächst kreisförmig nach hinten. Die Weibchen tragen nur kurze Hörner (deutlich schwächer ausgebildet als bei den Widdern) oder sind hornlos.

***Ovis nivicola* ESCHSCHOLTZ, 1829** ist auf der Halbinsel Kamtschatka und in Sibirien bis zum Fluß Lena verbreitet. Es ist ein mittelgroßes Schaf mit dunkelgrauem Sommer- und hellem Winterfell. Das Gehörn bildet nicht ganz einen Kreis. Die Frontalseiten der Hörner sind von außen nach innen geneigt. Die Hornoberfläche besitzt keine Querfurchen, der Hornanstieg ist sehr steil. Beide Geschlechter sind behörnt. Seit 1956 steht diese Art völlig unter Schutz. Die Bestände sind seit dem Bestehen der Schutzmaßnahmen wieder angewachsen. Die Siedlungsdichte beträgt 9-11 Tiere je 10 km². Jungtiere machen 15 Prozent der Population aus. Hochgerechnet auf das Verbreitungsgebiet wird auf einen Gesamtbestand von 50.000 Schafen geschlossen. Allerdings dürfte die reale Populationsgröße wesentlich geringer sein. Im CITES-Abkommen wird die Art als Status I geführt (GRUBB 1990). Die Blutprobe, welche zur Sequenzierung eingesetzt wurde, stammt aus dem Zoo Dresden. Es handelt sich um ein weibliches Tier, das unmittelbar vorher aus Nowosibirsk (Rußland) importiert worden war.

Die kleinste der rezenten Wildschafarten ist ***Ovis orientalis* GMELIN, 1774**. Die Körperfarbe ist hell- bis rotbraun. Meist ist ein heller Sattelfleck vorhanden. Die Widder besitzen am unteren Teil des Halses und auf der Brust eine schwarze Mähne. Der weiße Spiegel ist klein aber breit. Die Hörner wachsen bogenförmig, nach hinten gerichtet und mit den Spitzen dem Hals zugewandt. Die Frontalkanten sind deutlich abgesetzt. Die weiblichen Schafe dieser Form sind meist hornlos. Tiere dieser Art sind, in Mittelasien und auf Zypern zu finden. Bei den in die Untersuchungen einbezogenen Schafen handelt es sich um *O. o. severzovi* (Severtzow Bergschaf) aus dem Nuratau-Gebirge (Usbekistan). Im Rotbuch der UdSSR (KRASNAJA-KNIGA SSSR 1985) wurde die Art als im Gesamtverbreitungsgebiet sehr selten geführt. Das Areal der vom Aussterben bedrohten Mufflonschafe erstreckt sich auf den Nuratau sowie die Ausläufer des Pamir-Alai-Gebirges, die Mal'guzar-Berge, und den Osthang des Aktau-Gebirges. Außerdem soll eine isolierte Wüstenpopulation in der Kyzylkum-Wüste existieren (BOGDANOV in STÖCK 1996). Früher war die Art wesentlich weiter verbreitet. Ihr Verbreitungsgebiet umfaßte zu Beginn dieses Jahrhunderts die gesamte Kyzylkum-Wüste sowie die

angrenzenden Gebirgsregionen. Der heutige Bestand wird auf kaum mehr als tausend Tiere geschätzt (KRASNAJA-KNIGA SSSR 1985). Außerhalb des Naturschutzgebietes ist die Art durch Wilderei und Konkurrenzdruck von Haustieren vom Aussterben bedroht. Im Sommer halten sich die Tiere am Tage bevorzugt über 1200 NN auf. Zur Paarungszeit treten im Schutzgebiet ca. 600-800 Schafe auf. Im Frühjahr erhöht sich die Zahl der Tiere durch Migration lammender Weibchen auf ca. 1100 Schafe. Die Art unterliegt dem internationalen Artenschutzabkommen und wird im CITES-Status I geführt. Die Blutproben der untersuchten Tiere wurden freundlicherweise von Herrn M. Stöck im Rahmen des Nuratau-Naturschutzprojektes aus Usbekistan mitgebracht.

Urialschafe, ***Ovis vignei* BLYTH, 1841**, kommen vom Kaspischen Meer im Norden, bis nach Kaschmir im Osten und Oman auf der arabischen Halbinsel im Süden vor. Im Iran überschneidet sich das Verbreitungsgebiet mit *O. orientalis* und *O. ammon*. Es sind Schafe mittlerer Größe. Die Kopf-Rumpflänge beträgt 110 - 145 cm, die Schulterhöhe 88 - 100 cm und das Gewicht 36 -87 kg. Die Körperfarbe ist hellbraun. Der Sattelfleck fehlt und die Widder besitzen einen breiten, weißen Wangenbart. Dahinter folgt eine Halsmähne, die im vorderen Teil hell gefärbt ist und zur Brust dunkel wird. Urialschafe besitzen einen langen, schmalen und hellen Schwanz. Die Trophäen der Widder sind geringelt, mit Wülsten versehen und teilweise gekielt. Die Spitzen laufen schräg aufeinander zu oder sind leicht nach außen abgedreht. Der Bestand von *O. vignei* ist stark gefährdet. Sie unterliegen dem CITES-Status I (GRUBB 1990).

Die Gattung *Oreamnos* ist den westeurasischen Gemsen ähnlicher als den Formen der Gattung *Capra*. ***Oreamnos americanus* DE BLAINVILLE, 1816** ist die einzige Art dieser Gattung (GRUBB 1990). Diese hausziegengroßen Schneeziegen kommen in den höheren Gebirgsregionen Nordwestamerikas bis in die Hochgebirge Alaskas vor. Es sind ausgezeichnete Kletterer. Sie besitzen ein leuchtend weißes Fell und schwarze Hörner und Hufe. Nacken, Widerrist, Kreuzgegend und Kruppe sind von mähnenartigen Haarschöpfen bedeckt. Die Lebensweise gleicht der vieler Hochgebirgstiere. In der kälteren Jahreszeit ziehen sie in die Täler und im Sommer in die Gebirgsregionen. Vergleichbar den Gemsen besitzen die Schneeziegen hinter jedem Horn eine Drüse, mit deren Sekret Pflanzen markiert werden. *Oreamnos americanus* wurde früher bejagt, seit einigen Jahren stehen sie unter strengem Schutz. Es wurden Umsiedlungsprogramme versucht, um diese Art in anderen Regionen wieder anzusiedeln.

Von allen rezenten *Caprini* ist am wenigsten von den Angehörigen der Gattung *Pseudois* bekannt. Es wird allgemein von zwei Arten, *Pseudois nayaur* (Großes Blauschaf) und *Pseudois schaeferi* (Zwergblauschaf) ausgegangen. Das wesentliche Unterscheidungsmerkmal beider Arten ist die Körpergröße. ***Pseudois nayaur* HODGSON, 1833** lebt nur in den süd- und südöstlichen Randgebieten Tibets von Kaschmir im Westen, über Sikkim bis Westchina (GRUBB 1990). Es fehlt völlig auf der zentraltibetischen Hochfläche. Soweit bekannt, ähnelt das Große Blauschaf dem nordafrikanischen Mähnenchaf. Allerdings fehlen ihm sowohl der Bart als auch die Mähne. Die Oberseite ist braungrau gefärbt. Den namensgebenden Blauton zeigt nur das 1. Winterkleid der Lämmer. Ganz selten werden *Pseudois nayaur* in Tierparks oder Zoologischen Gärten gezeigt, selbst Museumsmaterial von dieser Wiederkäuerart gehört zu den größten Seltenheiten. Da keine exakten Zahlen über die Populationsgröße vorhanden sind, existieren auch keine Zucht- oder Schutzprogramme.

Kurzbeschreibung und Abstammungsgeschichte der untersuchten Rassen Deutsche Rassen und Schafe des Ostseeraumes

Ein Teil der Tiere stammt aus der Außenstelle Lehnitz des Instituts für Grundlagen der Nutztierwissenschaften der Landwirtschaftlich-Gärtnerischen Fakultät der Humboldt-Universität Berlin, die anderen Schafe wurden von der Veterinärmedizinischen Fakultät der Universität Kiel zur Verfügung gestellt.

Erste Hinweise auf die Rasse **Bentheimer Landschaft** finden sich in der Beschreibung des gewöhnlichen deutschen Schafes, das seine Verbreitung von den südlichen Niederlanden bis zur Schweiz und von Frankreich bis Böhmen hatte (MAY in SAMBRAUS 1994). Die meisten Tiere sollen in Franken, Schwaben, Württemberg, Thüringen, Mecklenburg und einigen Rheingebieten vorgekommen sein. In der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts breitete die Rasse sich vom Unterrhein aus. Ursprünglich war das Bentheimer Landschaft in der niederländischen Provinz Drenthe beheimatet. Von da kam es in die angrenzende Grafschaft Bentheim. Dort erfolgten Kreuzungen mit bodenständigen Heideschafen, aber nicht mit Schnucken (SAMBRAUS 1994). Tiere dieser Rasse sind großrahmige, langbeinige Schafe mit langer Mittelhand, schmalen Kopf mit deutlich geramstem Nasenrücken und langen Ohren. Die Wolle ist reinweiß, jedoch haben die Tiere an Beinen und Kopf dunkelbraune Flecken. Die Rasse fand nie größere Verbreitung. Sie blieb bis heute auf den Raum Bentheim im Emsland beschränkt. Züchterisch bearbeitet wird diese Rasse erst seit 1934. Die Gesellschaft zur Erhaltung alter und gefährdeter Haustierrassen e.V. stufte die Populationsgröße als alarmierend ein (GEH-Bericht 1995).

Die **Gotlandschafe** sind kleine bis mittelgroße Tiere mit silbergrauer bis dunkelbrauner Wolle. Die Behaarung ist von minderwertiger Qualität. Früher besaßen die Tiere Hörner, heute wird auf Hornlosigkeit gezüchtet. Die Rasse kommt von der Insel Gotland und ist hauptsächlich in Schweden, Dänemark und Norddeutschland verbreitet. Es ist die älteste schwedische Schafrasse. Die Population umfaßt jetzt ca. 1000 Tiere. Häufig erfolgten Paarungen mit Milchschafen und anschließende Verdrängungskreuzungen mit Gotlandschafböcken. Die Anfänge der Gotlandschafzucht sind nicht bekannt. Gezüchtet wird auf Wollertrag, Frohwüchsigkeit, Genügsamkeit, Widerstandsfähigkeit und Eignung zur Einzelhaltung.

Rassen mit feiner Wolle werden gemeinhin als Merinorassen bezeichnet. Ob allerdings alle Schafe mit einer solchen Wolle von den im 18. Jahrhundert nach Mitteleuropa eingeführten spanischen **Merinoschafen** abstammen, ist zu bezweifeln. So hat es z.B. in Oberitalien schon im 16./17. Jahrhundert Feinwollschafe gegeben. In Deutschland begann die Zucht der Merinos mit den Importen aus Spanien im 18. Jahrhundert. Die importierten Tiere wurden Mitte des 18. Jahrhunderts zur Veredlung der entsprechenden Landschaftsrassen eingesetzt. 1887 erschien das süddeutsche, weißköpfige Schaf als eigenständige Rasse auf der ersten DLG-Ausstellung. Die Weiterzucht erfolgte durch weitere Einkreuzung von Merinos. So entstand das "Württembergische Schaf", welches seit 1906 als Merino bezeichnet wird. Heute wird unterschieden zwischen Merinolandschafen, Merinofleischschafen und Merinolangwollschafen. Merinolandschafe wurden in das Weiße Alpenschaf der Schweiz und andere Rassen eingekreuzt. Hochzuchten befinden sich heute hauptsächlich in Australien und Neuseeland. Eine Besonderheit der Merinos ist das bei ihnen vorkommende Booroola-

Gen. In Deutschland werden die meisten Tiere im Süden gehalten. Merinoschafe sind mittelgroß bis rahmig mit straffem, breitem Rücken. Besonderer Wert wird auf die gute Marschfähigkeit gelegt. Die Mutterschafe haben eine jährliche Wollmenge von vier bis fünf Kilogramm.

Bis Mitte des 19. Jahrhunderts war es üblich, nur von Heidschnucken zu sprechen. Interessant ist, daß es sich ursprünglich um gehörnte, farbige Schafe handelte und erst seit ca. 1850 weiße Tiere bekannt sind. Gleichzeitig bildete sich auch das Merkmal der Hornlosigkeit heraus (SAMBRAUS 1994). Aufgrund der hervorragenden Anpassung an Feuchtbiotope werden die Tiere heute als **Moorschnucke** oder **Weißer Hornlose Heidschnucke** bezeichnet. Moorschnucken wurden seit Jahrhunderten im Zuchtgebiet in Niedersachsen gehalten. Durch die harte Selektion wurde eine hohe Widerstandsfähigkeit und Anpassung an karge Böden erreicht. Wahrscheinlich ist die Rasse mit anderen Schnuckenformen verwandt. Heute gibt es nur noch geringe Bestände. Gekennzeichnet sind Tiere dieser Rasse durch einen sehr feinen Knochenbau und einen länglichen Kopf mit kleinen Ohren. In der Roten Liste der bedrohten Nutztierassen wird der Bestand der Moorschnucken als kritisch angesehen.

Ostfriesische Milchschafe haben weltweit die größte Verbreitung aller Milchschafassen gefunden und erfreuen sich besonders in Entwicklungsländern großer Beliebtheit. Bei den Ostfriesischen Milchschaafen handelt es sich um großrahmige, langwollige Tiere. Ursprünglich war die Rasse in Ostfriesland beheimatet, dort war sie bereits im 16. Jahrhundert wegen ihrer hohen Fruchtbarkeit bekannt. Später wurde sie als "Kuh des kleinen Mannes" gehalten. 1892 gründete sich die erste Zuchtgenossenschaft. Seit 1908 unterliegt die Rasse einer planmäßigen Herdbuchzucht. Es wird auf Fruchtbarkeit und vor allem auf Milchleistung gezüchtet. Von 1926 an wird die Milchleistung kontrolliert und seit dieser Zeit erfolgte ein weltweiter Export von Zuchttieren. Da diese Rasse die höchste Milchleistung besitzt, ist davon auszugehen, daß sie weitgehend in Reinzucht gehalten wurde. Heute werden Ostfriesische Milchschafe in ganz Deutschland, der Schweiz und in vielen anderen Gebieten gezüchtet. Schwerpunkte der Zucht liegen im Weser-Ems-Gebiet und in Nordrhein-Westfalen.

Rauhwollige Schafe sind aus verschiedenen Gebieten Europas bekannt. Wahrscheinlich wurden sie unabhängig voneinander in Anpassung an bestimmte klimatische Bedingungen gezüchtet. Das **Rauhwollige Pommersche Landschaf** ist eine sehr alte Schafrasse, welche aus einer Kreuzung des frühen Zaupelschafes mit dem Hannoverschen Schaf hervorgegangen ist. In Schlesien gab es schon im 13. Jahrhundert mischwollige Schafe. Diese breiteten sich nach Polen, Preußen und Pommern aus. Seit ca. 200 Jahren wird die Rasse züchterisch bearbeitet. Zu Beginn des 19. Jahrhunderts erfolgte die Kreuzung mit Merinoböcken, später wurden englische Fleischschafassen angepaart. Nur in den abgelegenen Ostseegebieten hielten sich kleinere, reinrassige Bestände. In älterer Literatur wurde das Rauhwollige Pommersche Landschaf teilweise mit unter dem Namen Skudde geführt. Allerdings unterscheiden sich Skudde und Rauhwolliges Pommersches Landschaf doch deutlich. Das Rauhwollige Pommersche Landschaf besitzt einen behaarten Schwanz, bräunliche Wolle und einen relativ großen Rahmen. Auch überlappen die Zuchtgebiete beider Rassen nicht (SAMBRAUS 1994). Die analysierten Tiere gehen wahrscheinlich auf zwei Stammherden zurück, welche nach dem ersten Weltkrieg im Kreis Greifswald gebildet wurden. Aus diesen Herden gelangten kleinere Gruppen in verschiedene Gebiete

Mecklenburgs. Die GEH (1995) stufte den Bestand des Rohwolligen Pommerschen Landschaftes als alarmierend ein.

Diese Rasse, **Schwarzköpfiges Fleischschaf**, stammt im wesentlichen von englischen Fleischschafzuchten (Suffolk, Hampshire, Oxford) ab. Die Tiere wurden ab 1870 in Deutschland eingeführt. Der Grund für die Importe war der Rückgang der Wollpreise und die damit steigende Bedeutung der Fleischproduktion. Zuerst bestanden die englischen Rassen noch nebeneinander. Nach dem ersten Weltkrieg wurden sie zu einer Rasse gekreuzt. In der DDR wurde an das Deutsche Schwarzköpfige Fleischschaf die englische Rasse Suffolk angepaart. Der Züchtungsprozeß begann Ende der 60er Jahre und hat sich bis in die Gegenwart erstreckt. Dabei wurden durch begrenzte Einkreuzungen der Rassen Hampshire, Oxford Down, Clun Forest und Dorset Down die Wachstumsintensität und die Schlachtkörperqualität deutlich verbessert. Zum Manifestieren der Leistungsparameter wurden die weißköpfigen Rassen Ile de France, Berrichon du Cher und Texel angepaart. Die Einkreuzung der ausländischen Fleischschafzuchten war auf die Entwicklung einer einheitlichen Fleischschafpopulation ausgerichtet. Daher unterlag diese einer strengen Selektion nach den Ergebnissen der Leistungsprüfung und nach ihrer Anpassung an die gegebenen Umweltbedingungen bezüglich Fruchtbarkeit und Vitalität. Im Freistaat Bayern und Österreich liegen die Hochburgen der Zucht des Schwarzköpfigen Fleischschafes in den deutschsprachigen Gebieten. Das Hauptziel der Zucht besteht darin, Vatertiere zur Erzeugung von Mastlammhybriden zu produzieren. Es handelt sich um ein mittelrahmiges Schaf mit tiefer Brust, langem Rücken und guter Keulenausbildung.

Erst in den 70ziger Jahren ist die **Skudde** wieder in den Blickpunkt züchterischen Interesses gerückt. Das Interesse verbindet sich vor allem mit dem Bestreben, alte, primitive Nutztierassen aus unterschiedlichen Gründen vor dem Aussterben zu bewahren. Trotzdem gilt die Skudde als in ihrer Existenz gefährdet (Quelle: GEH 1995). Es handelt sich um eine mischwollige, kurzschwänzige Rasse aus dem südöstlichen Ostseeraum. Die Skudde ist weder identisch mit dem in Ostpreußen einst verbreiteten langschwänzigen Landschaft noch mit dem rohewolligen Landschaft Ostpreußens (KNABE et al. 1988). Alle drei Rassen wurden zu Beginn des Jahrhunderts in landwirtschaftlichen Statistiken und Publikationen trotz unterschiedlicher Abstammung unter einer Rassenbezeichnung geführt. Daher bestehen auch heute noch Irritationen hinsichtlich der Rassendifferenzierung. Es wird angenommen, daß die Skudde eine sehr alte lokale Rasse aus dem Südwesten Litauens ist. Der Name leidet sich wahrscheinlich aus dem litauischen Scheuchruf "škùd(i)" ab (KNABE et al. 1988). Die größten Bestände kommen heute im Baltikum und in Polen vor. Die meisten der in Deutschland gehaltenen Skudden sind Nachkommen von Tieren aus dem Tierpark Hellabrunn bei München. Diese Tiere stammen aus dem Memelgebiet (Klaipeda, Litauen) und sollen die letzten ihrer Rasse nach dem zweiten Weltkrieg in Deutschland gewesen sein. Es sind kleinrahmige, grauweiße, seltener schwarze oder bronzefarbene Tiere, mit relativ großem Kopf und kleinen Ohren. Die Wolle ist von minderwertiger Qualität. Die Tiere gelten als wertvolle Genreserve.

Britische Rassen

Bedingt durch die Insellage Großbritanniens konnten sich eine Reihe primitiver Rassen halten. Großbritannien ist aber auch das Land, welches als erstes eine moderne Tierzucht betrieben hat. Die Blutproben der britischen Rassen wurden von Tieren aus dem Macaulay Land Use Research Institute (Aberdeen, Großbritannien) genommen.

Der Name der Schafrasse **Boreray** leitet sich von der gleichnamigen schottischen Insel ab. Diese gehört zur Inselgruppe der Äußeren Hebriden. Vermutlich ist es die seltenste aller schottischen Schafrassen. Sie entstand im 19. Jahrhundert als Kreuzung zwischen Scottish-Blackface mit einer Hebridean-Abart, der alten Rasse Scottish-Dunface. Borerays besitzen eine schwarze oder hellbraune Wolle an Nacken, Brust und Kopf. In der Regel haben beide Geschlechter zwei Hörner. Die Hörner der Widder sind spiralförmig gewunden. Es sind kleine Tiere, vom Phänotyp den Skudden ähnlich und normalerweise nur auf der Heimatinsel, Boreray in der St.-Kilda Inselgruppe anzutreffen.

Die Hebriden sind eine große Inselgruppe vor der Küste Schottlands im Nord Atlantik. Dort leben die **Hebridean** Schafe. Über den Ursprung ist so gut wie nichts bekannt. Sicher ist, daß sie schon seit mehreren Jahrhunderten dort existieren. Diese Rasse zeigt eindeutig römische Einflüsse. Tiere dieser Rasse sind größer als die anderen auf den Hebriden heimischen Rassen (Boreray, Soay). Gewöhnlich sind sie mehrhörnig. Hebridean sind meist schwarz oder dunkel gefärbt, aber auch weiße Tiere sind nicht selten. Früher war diese Rasse über ganz Schottland verbreitet, wurde dann aber später von Scottish Blackface verdrängt.

Ein Schaftyp der sich gegen Ende des 19. Jahrhunderts in den South Country (Hill Cheviot, Großbritannien) entwickelte, ist das **North Country Cheviot**. Im Jahre 1792 nahm SIR JOHN SINCLAIR 500 Schafe aus den Cheviot Hill's mit nach Caithness und züchtete durch Kreuzung mit Lincoln, Ryeland und Merino die ersten North Country Cheviot. Es ist eine der größten Rassen der Hill-Schafe. Die Wolle wird zur Produktion traditioneller schottischer Kleidung genutzt.

Eine der britischen Inselgruppen im Nord Atlantik sind die St.-Kilda Inseln. Die Inseln sind vulkanischen Ursprungs und besitzen ein äußerst rauhes Klima. Nach der zweitgrößten Insel sind die dort heimischen **Soay** Schafe benannt. Wann diese Schafe auf die Inseln kamen, ist unbekannt. Aber es soll vor über 3000 Jahren gewesen sein (CLUTTON-BROCK 1994). Soay Schafe sind die primitivste, rezente Rasse in Europa. Ihre Morphologie entspricht dem der neolithischen Hausschafe. Häufig haben sie eine braune Fellfarbe, seltener cremefarben oder schwarz. Beide Geschlechter besitzen Hörner. Das Vlies ist von minderer Qualität. Um 1930 wurden 107 Schafe von der Insel Soay auf die Nachbarinsel Hirta gebracht. Sie vermehrten sich schnell, bereits 1952 wurden 1114 Stück gezählt. Diese Rasse ist aufgrund ihrer zyklischen Populationsstruktur Gegenstand der populationsgenetischen Forschung. Alle drei oder vier Jahre verenden 70% des Gesamtbestandes an Soay Schafen auf St.-Kilda. Nach einem solchen "Crash" sind die weiblichen Tiere extrem frühreif und die meisten bekommen Zwillinge (CLUTTON-BROCK 1994). Ähnliche Phänomene sind weniger ausgeprägt bei korsischen Mufflons beschrieben.

Romney-Marsh sind seit dem 14. Jahrhundert in der gleichnamigen englischen Gegend beheimatet. Die exakten Ursprünge sind nicht bekannt. Es sind hornlose Schafe. Die Wolle besitzt eine gute Qualität und ist in der Regel weiß. Es sind anspruchsvolle Schafe, gezüchtet auf eine gute Fleischbeschaffenheit und hohe Masttagszunahme. Die untersuchten Tiere stammen aus den Beständen der All-Unions-Ausstellung in Moskau.

Russische Rassen

Die Einteilung der russischen Schafe in Rassen erfolgte erst Mitte der 60er Jahre durch das Akademiemitglied IWANOV (zitiert in BENIAMINOW 1984). Sie entspricht sehr willkürlichen Gesichtspunkten. Folglich ist die nachvollziehbare Rassengeschichte in den Gebieten der ehemaligen Sowjetunion sehr kurz. Trotzdem wurde eine Auswahl russischer Rassen in die Untersuchungen einbezogen. Den analysierten Schafen wurden Blutproben auf der Moskauer-All-Unions-Ausstellung abgenommen.

Romanov Schafe stammen ursprünglich aus dem Bezirk Tutajev (Rußland). Zurückgeführt wird diese Rasse auf die nordischen Kurzschwanzschafe. Durch Selektion auf Fruchtbarkeit und Fellqualität entstand diese Rasse gegen Ende des 17. Jahrhunderts aus bodenständigen Schafen.

Es sind anspruchslose Tiere mit guter Milchleistung und hoher Fruchtbarkeit. Die Schafe sind relativ kleinrahmig und schwarz-weiß gefärbt. Bei Böcken wird an Hals und Rücken Mähnenbildung beobachtet. Von älteren Lämmern und ausgewachsenen Tieren werden qualitativ hochwertige Pelze gewonnen.

Kubischewsker Rasse, Russisches Langwollschaf, Sowjetisches Fleischschaf und Süduralschaf sind Fleischschafassen lokaler Prägung. Sie sind entstanden aus lokalen Rassen und Kreuzungen mit englischen und deutschen Fleischschafen. Teilweise beschränken sich die Bestände nur auf einzelnen Kooperativen.

Als einzige afrikanische Rasse wurde das **Black Persian** in die Untersuchungen einbezogen. Es handelt sich bei den Tieren dieser Rasse um Haarschafe. Black Persian ist eine der am weitesten verbreiteten Rassen in Afrika. Die ersten Black Persian sollen zu Zeiten der Sumerer über den Mittelmeerhandel nach Ägypten gelangt sein. Von dort breitete sich die Rasse in ganz Afrika aus. Es handelt sich um mittelgroße Tiere. Das Erkennungszeichen dieser Schafe ist ihr schwarzer Kopf. Die restliche Behaarung ist weiß. Die Rasse ist hervorragend an das heiße Klima und das karge Futter der Savannen adaptiert. Hauptsächlich wird diese Rasse von der schwarzen Bevölkerung gehalten. Die untersuchten Proben kamen aus dem Department of Animal Science, University of Natal, Pietermaritzburg, South Africa von Prof. E. Meyer.

3.2.2 Proteinelektrophoretische Untersuchungen

Die Untersuchung von Allozym polymorphismen ist heute fester Bestandteil der biologischen und landwirtschaftlichen Grundlagenforschung. Viele Probleme und Fragen konnten erst durch die Anwendung elektrophoretischer Methoden geklärt werden. Gerade für die Analyse von Proteinen hat sich diese Methode hervorragend bewährt, weil sich verschiedenartige Proteine meist charakteristisch in Größe und Ladung unterscheiden. Diese Charakteristika sind unter konstanten Bedingungen (pH-Wert, Stromstärke, Spannung, Puffersystem, u.a.) für das einzelne Protein typisch.

Eines der grundlegenden Probleme der Populationsgenetik und Evolutionsforschung ist die Frage nach der Häufigkeit des Auftretens von Polymorphismen und daraus resultierend die Anzahl der polymorphen Genloci (SPERLICH 1973). Es werden Enzyme ausgewählt und nach elektrophoretischen Varianten untersucht. So kann indirekt auf

einen Polymorphismus am codierenden Genort geschlossen werden. Elektrophoretische Trennbarkeit eines Enzyms bedeutet, daß Unterschiede in der elektrophoretischen Beweglichkeit von funktionsgleichen Proteinen vorliegen. Die Ursachen dafür können verschiedene Allele sein. Es gibt aber noch andere Ursachen für die Unterschiede in der elektrophoretischen Beweglichkeit. So können genetisch unabhängige Proteine, die von verschiedenen Loci codiert werden, vorliegen. Ein Beispiel dafür ist die MDH aus Mitochondrien und Zytoplasma. Ebenfalls können Heteropolymere (Hybriden) aus mindestens zwei genetisch unabhängigen Polypeptidketten (z.B. LDH) vorliegen. Es ist ebenso möglich, daß eine Polypeptidkette durch Abspaltung unterschiedlich großer Peptide modifiziert wird (z.B. Chymotrypsin) oder identische Untereinheiten sich zu Di-, Tri- oder noch größeren Homopolymeren zusammenlagern (z.B. GDH).

Isolation der Enzyme

Die Entnahme der Blutproben erfolgte aus der Aorta Carotis. Zu diesem Zweck wurde die Aorta Carotis angestaut und danach wurden ca. 15 ml Blut entnommen. Anschließend erfolgte die Reinigung des Blutes nach folgendem Protokoll:

- der Blutkuchen wurde mit physiologischer Kochsalzlösung im Verhältnis 1:1 vermischt und zwei Minuten bei 2100 U/min zentrifugiert,
- der Überstand wurde abgehoben und mit einem Gemisch von NaCl-Lösung (0,07%ig) und Di-Mercaptoethanol im Verhältnis von 1000:1 gewaschen.
- 2 min Zentrifugation bei 2500 U/min und Entfernung des Überstandes,
- Einfrieren der Proben über Nacht, um die Blutzellen zu zerstören und die Enzyme freizusetzen,
- bis zur weiteren Verwendung wurden die Proben bei -26°C eingefroren. Eine längere Lagerzeit als vier Wochen sollte vermieden werden, da es sonst zu einem starken Aktivitätsverlust kommt.

Herstellen der Gele und Auftragen der Proben

Die Trennung der Enzyme erfolgte in einem 11,5%igen Stärkegelgemisch (Starch S-4501, SIGMA, Deutschland und Toronto starch 07378, BIOMOL, Deutschland im Verhältnis 1:1). Zur Lösung der Stärke wurden folgende Gelpuffer angewandt (SHAW und PRASSED 1970):

- pH 6,0: 7,7 mM Tris + 3 mM Citrat,
- pH 7,0: 9 mM Tris + 2,8 mM Citrat,
- pH 7,2: 0,33 M NaH₂PO₄ und
- pH 6,5: 0,33 M NaH₂PO₄ .

Zur Herstellung der Gele wurde das Gemisch aus Stärke und Gelpuffer unter ständigem Schütteln auf ca. 80°C erhitzt und anschließend in einer Absaugflasche entgast, danach wurde das Gel in eine Elektrophoreseapparatur der Firma LABORTECHNIK FRÖBEL GmbH, Deutschland gegossen. Nach einer einstündigen Lagerung des Gels bei 4-6°C im Kühlschrank wurden die Proben mit Hilfe von Filterpapierblättchen (FN 14) aufgesaugt und in die durch die Kämme freigehaltenen Schlitze aufgetragen. Das gebrauchsfertige Gel enthielt zweimal 22 Probenreservoirs.

Trennvorgang und Elektrophoresebedingungen

Als Elektrodenpuffer dienten folgende Puffer (SHAW und PRASSED 1970):

- pH 6,0: 220 mM Tris + 90 mM Citrat,
- pH 6,0: 100 mM NaH₂PO₄,
- pH 6,5: 330 mM NaH₂PO₄,
- pH 7,0: 134 mM Tris + 43 mM Citrat und
- pH 7,4: Tris + Weinsäure.

Für die Trennung der PGM wurde ein diskontinuierliches Puffersystem verwendet, dabei wurde ein Phosphatpuffer (pH 7,2; 0,33 M NaH₂PO₄) als Gelpuffer und der Tris + Weinsäure-Puffer als Elektrodenpuffer eingesetzt. Die Trennung der anderen Enzyme erfolgte in kontinuierlichen Puffersystemen (LUDWIG 1993).

Das Gel war mit dem Elektrodenpuffer über doppelt gefaltete Filterpapierbrücken (SCHLEICHER und SCHÜLL Nr.: 1573) verbunden. Um ein Austrocknen der Gele, während des Trennvorganges zu verhindern, wurden diese mit dünner Folie abgedeckt. Die Laufzeit variierte in Abhängigkeit der dargestellten Enzyme zwischen drei Stunden (LDH-1, LDH-2 und PGM), vier Stunden (ME und MDH-1), fünf Stunden (AAT, SOD), zehn Stunden (MDH-2) und 15 Stunden (AK, CK und GPI). Die Stromstärke schwankte zwischen 15 mA und 45 mA bei variabler Spannung.

Darstellung der Enzyme

Nach erfolgter Trennung wurden die Filterpapierplättchen mit einer Pinzette entfernt, die Glasplatte mit dem Gel aus der Halterung gehoben und mit Hilfe einer Schneidvorrichtung in mehrere horizontale 2 mm dicke Schichten geschnitten. Jede Schicht konnte entsprechend des anzufärbenden Enzyms mit der dafür spezifischen Färbelösung (SHAW und PRASSED 1970, HARRIS und HOPKINSON 1976, ALLENDORFER et al. 1977) übergossen werden. Es wurden folgende Enzyme angefärbt:

Adenylatkinase	(AK)	EC 2.7.4.3,
Glucosephosphat-Isomerase	(GPI)	EC 5.3.1.9,
Aspartat-Aminotransferase	(AAT)	EC 2.6.1.1,
Lactat-Dehydrogenase	(LDH)	EC 1.1.1.27,
Malat-Dehydrogenase	(MDH)	EC 1.1.1.37,
Malat-Enzym	(Me)	EC 1.1.1.40,
Phosphoglucomutase	(PGM)	EC 2.7.5.1 und
Superoxid-Dismutase	(SOD)	EC 1.15.1.1.

Bezeichnung der Enzyme und Allele

Ausgehend von der Wanderungsgeschwindigkeit der Allelprodukte der einzelnen Loci erhielt dasjenige, welches am weitesten in Richtung Anode wanderte, den Buchstaben a, die anderen wurden analog der Wanderungsgeschwindigkeit in alphabetischer Reihenfolge bezeichnet. Wenn bei einem Enzym zwei genetisch verschieden codierte Varianten vorlagen (vgl. MDH, LDH), wurde das am weitesten anodisch laufende Enzym mit 1 bezeichnet und das langsamer laufende Enzym mit 2.

Gesamtproteintrennung in Agarose

Die Trennung des Gesamtproteins erfolgte in einer horizontalen Elektrophoreseapparatur der Firma LABORTECHNIK FRÖBEL GmbH. Die Stammpuffer wurden nach Arbeitsanleitungen von WEEKE (1973) hergestellt.

Puffer 1:	Natriumdiethylbarbiturat	(13,0 g/l)
	Barbitursäure	(2,1 g/l)
Puffer 2:	Glyzin	(56,2 g/l)
	Tris-hydroxymethyl-aminomethan	(45,2 g/l)

Beide Puffer wurden im Verhältnis 1:1 gemischt. Der pH-Wert dieses Puffergemisches lag bei 8,8 und die Ionenkonzentration betrug 0,08. Zur Herstellung des Gebrauchspuffers wurde das Gemisch mit Aqua bidest im Verhältnis 1:1 verdünnt. Die Lösung wurde als Gel- und Elektrodenpuffer eingesetzt.

Die elektrophoretische Trennung der Proteine erfolgte nach folgendem Protokoll:

- Herstellen der 1%igen Agarosegele folgender Zusammensetzung:
 - Agarose IEF (PHARMACIA, Deutschland) (10 g)
 - Polyethylenglykol (20 g)
 - Gebrauchspuffer (1000 ml),
- Erhitzen der Agarose im Wasserbad auf 95°C,
- Abkühlen auf 60°C und Gießen des Gels auf Glasplatten (26,5 cm x 18

- cm),
- 1 h Polymerisation im Kühlschrank bei 4°C,
 - in die Probenreservoirs wurden 2 µl gereinigtes Blut aufgetragen,
 - die Elektrophorese lief bei 4°C im Kühlschrank, die Spannung betrug 100 V und die Stromstärke variierte von 34 mA bis 85 mA. Die Trennzeit lag bei 12 h.

Die Färbung der Platten erfolgte unter Verwendung der angeführten Färbelösung (STRAUBE et al. 1980):

- Coomassie Brilliantblau G-250 (50 g),
- Ethanol, 96%ig, rein (4500 ml),
- Eisessig (1000 ml),
- Aqua dest. (4500 ml),

Dabei wirkte die Färbelösung ca. 10 min ein. Danach wurde das Agarosegel mittels folgender Lösung entfärbt:

- Ethanol, 96%ig (4500 ml),
- Eisessig (1000 ml),
- Aqua dest. (4500 ml)

Die Entfärbung wurde gestoppt als die einzelnen Banden deutlich sichtbar waren.

3.2.3 Random Amplified Polymorphic DNA-Analyse (RAPD)

Eine Modifikation der Polymerase Kettenreaktion (PCR) (MULLIS und FALOONA 1986a/b) ist die Amplifikation zufällig ausgewählter DNA-Regionen (RAPD). Dabei diente eine DNA-abhängige DNA-Polymerase zur Vermehrung willkürlich gewählter DNA-Abschnitte, die von zwei unspezifischen Oligonukleotiden begrenzt werden. Seit einiger Zeit wird diese Methode zur Differenzierung verschiedener taxonomischer Kategorien genutzt. Die durchgeführten RAPD-Analysen basieren auf den von WELCH und McCLEALLAND (1990) und WILLIAMS et al. (1990) publizierten Methoden. Es wird mit unspezifischen Primern, sogenannten Zufallsprimern, gearbeitet. Diese sind meist zwischen 10-20 Bp lang und werden sowohl als Sense- als auch als Antisenseoligonukleotid eingesetzt. Es erfolgt von den Bindungsstellen des jeweiligen Primers eine ungerichtete Amplifikation zufälliger Länge.

Die DNA wurde mit Hilfe von QIAamp blood kits (QIAGEN, Hilden, Deutschland) isoliert. Das Reaktionsgemisch:

- InViTaq DNA Polymerase (InViTek, Berlin, Deutschland) 2,5 units
- dNTP (Epicentre Technologies, UK) je 2,5 mM
- OptiPerformTM Buffer (InViTek, Berlin, Deutschland) 500 mM KOH, 160 mM (NH₄)₂SO₄, 0,1% Twenn-20
- Mg²⁺-Lösung (InViTek, Berlin, Deutschland) 0,1 mM
- Primer(vgl. Tab. 4) 25 mM

zuzüglich 25 ng DNA je Probe und aufgefüllt auf 50 µl Volumen mit ddH₂O, wurden in einem EPPENDORF-Mastercycler 5330 nach folgendem Protokoll amplifiziert: 30 Zyklen je 1 min bei 93°C, 30 s bei 36°C und 30 s bei 72°C. Insgesamt wurden 30 Primer getestet. Zwölf eingesetzte Zufallsprimer, welche polymorphe Muster erbrachten, sind in Tabelle 4 aufgeführt:

Tab. 4: Codename und Sequenz der eingesetzten Oligonukleotide
 Tab. 4: Name and sequence of primer used in this study

Code	Sequenz
OPB-01 (Operon Tech. Inc., USA)	GTTTCGCTCC
OPB-02 (Operon Tech. Inc., USA)	TGATCCCTGG
OPB-03 (Operon Tech. Inc., USA)	CATCCCCCTG
OPB-04 (Operon Tech. Inc., USA)	GGACTGGAGT
OPB-05 (Operon Tech. Inc., USA)	TGCGCCCTTC
OPB-06 (Operon Tech. Inc., USA)	TGCTCTGCCC
OPB-07 (Operon Tech. Inc., USA)	GGTGACGCAG
OPB-08 (Operon Tech. Inc., USA)	GTCCACACGG
OPB-15 (Operon Tech. Inc., USA)	GGAGGGTGTT
Primer 3	ACGGTCTTGG
[GATA] ₄	GATAGATAGATAGATA
[GACA] ₄	GACAGACAGACAGACA

Die amplifizierte DNA wurde in 1,4%igen Agarosegelen getrennt und im Anschluß mit Ethidiumbromid dargestellt.

3.2.4 Sequenzanalyse

Von allen praktizierten molekularen Methoden liefert die Sequenzanalyse die genauesten Informationen über die Struktur der DNA. Methodisch bedingt, wird jeweils nur ein verhältnismäßig kleiner Abschnitt des Gesamtgenoms erfaßt. Speziell die Analyse der ribosomalen RNA-Gene hat sich weithin etabliert (WHITE et al. 1990). Für diese Sequenzen spricht, daß sie in so gut wie allen Organismen vorhanden sind und eine breite Palette an hochkonservativen und hochvariablen Bereichen aufweisen. Für die hier durchgeführten Sequenzanalysen wurde der variable Abschnitt des mitochondrialen 12S rRNA-Gens ausgewählt (Abb. 2).

Abb. 2: Lage

des gewählten Abschnittes der 12S rDNA im mitochondrialen Genom

Fig. 2: Part of the analysed 12S ribosomal DNA

Dieser Abschnitt wurde mittels PCR nach folgendem Protokoll amplifiziert:

Taq-Polymerase (Boehringer Mannheim, Deutschland)	2 units
dNTP (Epicentre Technologies, UK)	je 2,5 mM
OptiPerform™ Buffer (InViTek, Berlin, Deutschland)	500 mM KOH, 160 mM (NH ₄) ₂ SO ₄ , 0,1% Twenn-20
Mg ²⁺ -Lösung (InViTek, Berlin, Deutschland)	0,5 mM
Primer 1 [GGGATTAGATACCCCACTAT]	25 mM
Primer 2 [CACACCGCCCGTCACCCTCCTCAAATAG]	25 mM

zuzüglich 10 ng DNA je Probe, aufgefüllt auf 50 µl Volumen mit ddH₂O.

Primer 1 wurde im Rahmen dieser Arbeit in Anlehnung an die 12S rDNA-Sequenz von *Bos taurus* entwickelt. Primer 2 entspricht dem Originalprimer H1478 von KOCHER et al. (1989).

Die PCR erfolgte nach 6 min Denaturierung bei 94°C in 30 Zyklen; 30 sec.-94°C, 30 sec.-55°C, 30 sec.-74°C, in einem EPPENDORF-Mastercycler 5330 (Eppendorf-Netheler-Hinz GmbH, Deutschland).

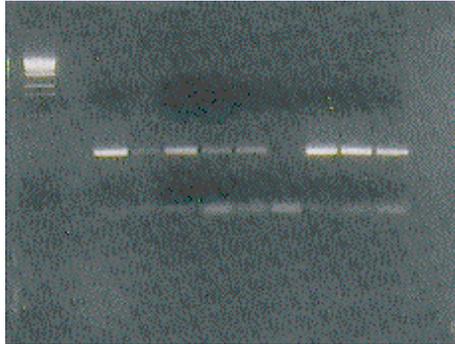


Abb. 3: 12S rDNA-Fragmente verschiedener Wildformen

Fig. 3: 12S rDNA fragments of several taxa

Danach wurden die gewonnenen Fragmente in einem 1,4%igen NuSieve-Agarosegel (FMC, Rockland, USA) getrennt und ausgeschnitten. Es folgte die Gelelution mit Hilfe des QiaEx-Kits (QIAGEN, Hilden, Deutschland) nach dem Firmenprotokoll. Die DNA-Konzentration der eluierten Fragmente wurden spektrometrisch und gelelektrophoretisch gemessen.

Cycle Sequenzig

Die DNA-Sequenzen der hier vorliegenden Arbeit wurden mit dem Automatischen Sequencer 373A der Firma ABI (Perkin-Elmer, USA) ermittelt. Der Sequenzierungsreaktion liegt die enzymatische Methode von SANGER (1981) zugrunde. Eine DNA-abhängige DNA-Polymerase, die entsprechenden Primer, Desoxy-Nukleotide (dATP, dCTP, dGTP und dTTP) sowie spezielle ddNTP's (fluoreszenz markiert) und die Proben-DNA wurden nach dem Standardprotokoll der Firma ABI (Perkin-Elmer, USA) inkubiert; Reaktionsgemisch -"DyeTerminator-Kit" (Taq-Polymerase, Puffer, dNTP's), Dye-ddNTP's wurden mit 6 µl Proben-DNA (0,25 µg/µl) und 2,5 µl Sequenzierprimer (10 pM) versetzt, mit 2 µl ddH₂O auf 20 µl aufgefüllt.

In einem Perkin-Elmer 2400-Cycler wurden die Proben folgendem Programm; 15 sec. 94°C, 10 sec. 55°C und 4 min. 62°C, mit 25 Zyklen unterzogen.

Anschließend folgte die Aufreinigung der Fragmente zur Entfernung überschüssiger Farbstoffe, dNTP's und Primerreste mittels einer DNA-Fällung (50 µl 3 mM Natrium-Acetat + 150 µl 99%iges Ethanol) und eines Waschschrilles mit 250 µl 70%igen Ethanol. Das Pellet wurde dann getrocknet und im Auftragspuffer (50 mM EDTA/Formamid 1:5) aufgenommen. Die Sequenzamplifikate wurden 2 min bei 96°C inkubiert, im Eisbad abkühlt und aufgetragen. Die Trennung erfolgte in 6%igen Polyacrylamidgelen. Als Elektrodenpuffer diente 1x TBE.

Polyacrylamidgel:	10x TBE-Puffer:
5,7% Acrylamid	0,89 M Tris
0,3% bis-Acrylamid	0,89 M Borsäure
7 M Harnstoff	20 mM EDTA
89 mM Tris	
89 mM Borsäure	
2 mM EDTA	

Durch Zugabe von 1 ml 10%igem Ammoniumpersulfat und 50 µl TEMED zu 100 ml Gellösung wurde die Polymerisation gestartet.

Um Polymerisationsfehler der Taq-Polymerase und andere Unsicherheiten zu vermeiden, wurden Sequenzierungen des Sense- und Antisensestranges vorgenommen. Jede Sequenzierung wurde dreimal wiederholt. Jeder Lauf wurde mit seinem Gegenstück verglichen, um Lesefehler sowie vom Analyseprogramm nicht erkannte Positionen zu identifizieren.

3.2.5 Distanzverfahren

Es gibt eine Vielzahl von Distanzverfahren. Den meisten Distanzverfahren ist gemeinsam, daß sie nicht zwischen Synapomorphien, Sympleiomorphien und Parallelismen unterscheiden. Das wird von den Vertretern der Phylogenetischen Systematik stark kritisiert (FARRIS 1985). Im Gegensatz zu DNA-Sequenzen werden Alloenzymdaten und RAPD-Daten vorwiegend mit solchen Verfahren ausgewertet. In dieser Arbeit wurden sowohl die UPGMA-Clusterung als auch das Neighbor-Joining-Verfahren angewandt. Distanzverfahren sind nur sehr eingeschränkt oder gar nicht geeignet zur Untersuchung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Taxa, sie treffen aber Aussagen zur genetischen Ähnlichkeit der untersuchten Taxa.

Korrigierte genetische Distanzen wurden zur Darstellung der intraspezifischen Variabilität genutzt.

Berechnung der genetischen Distanz

Die Genetische Distanz nach NEI (1972), der Tanimoto-Koeffizient und die Bandsharingrate wurden mittels des Programms BIOSOFT (PLÖTNER 1991) ermittelt. Die Berechnungsverfahren für die genetischen Distanzen auf der Basis der Sequenzdaten, Jukes-Cantor-Distanz (JUKES und CANTOR 1969) und Tajima-Nei-Distanz (TAJIMA und NEI 1984), sind dem Programm MEGA (KUMAR et al. 1993) entnommen. Mittels dieser Programme wurden auch die Clusteranalysen und die Neighbor-Joining-Verfahren durchgeführt.

3.2.5.1 Auswertung der elektrophoretischen Daten

Auf der Grundlage der ermittelten Allelfrequenzen war ein genetischer Vergleich der untersuchten Schafrassen möglich. Die Allelfrequenzen (f_j) wurden nach der Formel:

$$f_j = \frac{2 H_o + H_e}{2n}$$

mit: H_o = der Anzahl der für das Allel j homozygoten Individuen
 H_e = der Anzahl der für das Allel j heterozygoten Individuen
 n = Anzahl der untersuchten Probanden,

berechnet (FERGUSON 1980).

Die Allelfrequenzen bildeten die Basis für die Berechnung der genetischen Identitäten bzw. Distanzen. Die Identitäten und Distanzen wurden nach den Formeln von NEI (1972) ermittelt. Nach NEI (1972) ist die mittlere genetische Identität (I) zwischen zwei Populationen (X und Y) durch die Formel:

$$D_{xy} = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^p (f_{xij} - f_{yij})^2}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^p f_{xij}^2 + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^p f_{yij}^2}$$

charakterisiert. f_{xij} ist hier die Frequenz des j-ten Allels des i-ten Locus in der Population X und f_{yij} die Frequenz des j-ten Allels des i-ten Locus in der Population Y.

Aus der mittleren genetischen Identität kann die mittlere genetische Distanz (D_{xy}) errechnet werden:

$$D_{xy} = -\ln I_{xy} \quad \text{vgl. NEI (1972)}$$

Dabei wird berücksichtigt, daß sich die im Ergebnis proteinelektrophoretischer Untersuchungen erhaltenen Elektromorphen nur in ihren Wanderungsgeschwindigkeiten unterscheiden können und damit keine Aussagen zu möglichen Unterschieden in ihren Aminosäuresequenzen gemacht werden.

Nach dieser Formel kann D_{xy} als Maß der mittleren Anzahl der elektrophoretisch nachweisbaren Substitutionen, welche während der Divergenzzeit zweier Populationen (X und Y) von einem gemeinsamen Vorfahren akkumuliert wurden, interpretiert werden (FERGUSON 1980). Unter den Voraussetzungen, daß 1) die Evolutionsrate homologer Proteine in verschiedenen Linien gleich ist und 2) der Allozym polymorphismus neutral bzw. quasineutral ist, d.h. alle Allozyme den gleichen Selektionswert besitzen, kann die genetische Distanz als Maß für die Verwandtschaft verwendet werden.

Eine Vielzahl von Untersuchungen, die zu diesem Problem durchgeführt wurden, bestätigten, daß homologe Proteine in annähernd konstanten Raten selbst innerhalb verschiedener Linien (Taxa) evolvieren. Somit können sie als molekulare Uhren zur Bestimmung von Divergenzzeiten zwischen einzelnen Rassen genutzt werden (FITCH und LANGLEY 1976).

Die Berechnung der mittleren Heterozygotie (H) pro Rasse erfolgte nach folgender Formel:

$$H = \frac{1 - \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^p f_{xij}^2}{n}$$

Aus der ermittelten mittleren Heterozygotie wurde die mittlere Homozygotie pro Rasse berechnet. Die mittlere Homozygotie (H_o) ist die Differenz der mittleren Heterozygotie zu eins:

$$H_o = 1 - H$$

3.2.5.2 Auswertung der RAPD-Muster

Tanimoto-Koeffizient

Als Maß für die Übereinstimmung der erhaltenen RAPD- und PCR-Fingerprinting-Muster wurden die TANIMOTO-Koeffizienten (HENRION et al. 1988) nach folgender Formel:

$$T_{ij} = \frac{X_i + X_j}{X_i + X_j + Y_{ij}}$$

ermittelt,

mit x_i = Anzahl der Banden, die nur bei RAPD-Muster i vorhanden sind,
 x_j = Anzahl der Banden, die nur bei RAPD-Muster j vorhanden sind,
 y_{ij} = Anzahl der Banden, die sowohl bei i als auch bei j vorkommen.

Bandsharingrate

Das wichtigste Maß von multi locus DNA-fingerprints ist der Anteil der gemeinsamen Elektrophorese-Banden β_{ij} zweier Taxa i und j (KRAWCZAK und SCHMIDTKE 1994). Die Bandsharingrate wurde nach folgender Formel berechnet:

$$\beta_{ij} = 0.5 \cdot (S_{ij}/n_i + S_{ij}/n_j)$$

wobei: n_i = Anzahl der Banden bei Rasse i,
 n_j = Anzahl der Banden bei Rasse j,
 S_{ij} = Anzahl der beiden gemeinsamen Banden sind.

Die Berechnung der Dendrogramme erfolgte mittels UPGMA-Clusteranalyse (SNEATH und SOKAL 1973).

3.2.5.3 Auswertung der Sequenzdaten

Ein erster Vergleich der Sequenzen wurde mit Hilfe eines Alignments (Clustal V, HIGGINS 1992) durchgeführt. Der Algorithmus geht an die Primärstruktur völlig mechanistisch heran und bezieht keine biologische Relevanz in den Vergleich ein. Jedes Alignment wurde deshalb unter biologischen Gesichtspunkten nachbearbeitet. Ribosomale RNA-Moleküle stellen bereits nach der Transkription und Reifung

funktionale Moleküle dar. Somit ist die Berücksichtigung möglicher Sekundärstrukturen ein wichtiger Punkt.

Jukes-Cantor-Distanz

Der Jukes-Cantor-Distanz liegt ein relativ einfaches Modell zur Ermittlung genetischer Distanzen zugrunde. Es handelt sich um einen für multiple Substitutionen korrigierten Wert. Zwischen Transitionen und Transversionen wird nicht unterschieden. Es erfolgt auch keine Korrektur für eine unterschiedliche Basenverteilung.

$$d = -3/4 \ln(1 - 4/3p)$$

mit p = Anzahl der Substitutionen dividiert durch die Länge der Sequenzen.

Tajima-Nei-Distanz

Besonders mitochondriale Sequenzen weichen häufig von der Normalverteilung der vier Basen

ab. Ausgehend von der Jukes-Cantor-Distanz versucht die Tajima-Nei-Distanz, diese ungleichen Basenfrequenzen zu berücksichtigen. Der von TAJIMA und NEI (1984) aufgestellte Algorithmus basiert auf folgender Formel:

$$d = -b \ln\left(1 - \frac{p}{b}\right)$$

$$\text{mit } b = 0.5 \left(1 - \sum_{i=1}^4 g_i^2 + p^2/c\right)$$

$$\text{und } c = 4 \sum_{i=1}^4 \sum_{j=i+1}^4 x_{ij} / (2g_i g_j)$$

(g_i und g_j sind die Frequenzen der Nukleotide i und j (i, j A, T, C, G) und x_{ij} die relative Frequenz des Nukleotidpaars i und j ; p ist wie bei der Jukes-Cantor-Distanz definiert).

3.2.5.4 Algorithmen und ihre Anwendung

Unweighted Pair Group Method with Arithmetic means (UPGMA)

Bei der Analyse von Daten werden häufig zwei grundlegende Ziele unterschieden. Das erste besteht in der Häufung von Proben mit geringen Distanzen. Diese Gruppen sind

nicht zwangsläufig mit evolutionären, taxonomischen Einheiten identisch. Sie verdeutlichen jedoch die zwischen den Proben bestehenden genetischen Ähnlichkeiten. Vorausgesetzt werden bei diesen Verfahren ultrametrische Distanzwerte. Am häufigsten wird das aus der Statistik übernommene UPGMA-Clusterverfahren (SNEATH und SOKAL 1973) eingesetzt.

Neighbor-Joining

Die zweite Zielsetzung besteht in der Ermittlung der evolutionären Entwicklung der analysierten Taxa. Im Gegensatz zur UPGMA-Analyse benötigt das Neighbor-Joining keine ultrametrischen Distanzwerte als Grundlage. Ultrametrische Distanzwerte liegen nur vor, wenn die analysierten Merkmale in allen einbezogenen Taxa die gleiche Evolutionsgeschwindigkeit aufweisen. Für molekulare Merkmale heißt das, daß eine perfekte molekulare Uhr vorliegen muß (PRÜSER 1996). Gerade das wird aber oft angezweifelt (WÄGELE 1994).

Das Neighbor-Joining bildet nicht einfach Cluster, sondern sucht nach dem ungewurzelten Phenogramm mit der kürzesten Gesamtlänge. Damit ist dieses Verfahren nicht so anfällig für die Gruppenbildung aufgrund von Plesimorphien wie andere phenetische Methoden. Der exakte Algorithmus ist mehrfach beschrieben, z.B. bei SWOFFORD und OLSON (1990).

3.2.5.5 Parsimonie-Verfahren

Das Grundprinzip der Parsimonie ist das Finden von Verzweigungen minimaler Länge auf Basis der erfaßten Eigenschaften der untersuchten Formen. Es wird versucht, die der Datenmenge zugrunde liegende Struktur mit den wenigsten evolutionären Änderungen von Knoten zu Knoten zu finden. Diese Verzweigungsdiagramme beruhen auf der Berechnung sogenannter "Wagner trees" (FARRIS 1970). Es gibt verschiedene Parsimonie-Modelle. Für Sequenzdaten wird wegen der primären Unabhängigkeit der Mutationen und Veränderungen von Basenpositionen oft die FITCH-Parsimonie angewandt. Bewirken spezifische Prozesse ungleiche Mutationshäufigkeiten einzelner Basen, muß das berücksichtigt werden. Gleichfalls wichtig ist die Berücksichtigung der Sekundärstrukturen einer Sequenz. Die einzelnen Basen können eine unterschiedliche Wertigkeit für diese Strukturen besitzen. Austausch an Stellen mit hoher Wertigkeit können als „verstärktes“ evolutionäres Ereignis gewertet werden. In gewissem Maße wird dem über das Prinzip der Gewichtung bestimmter Charaktere in phylogenetischen Programmen (z.B. PAUP) Rechnung getragen.

Die Suche nach dem sparsamsten Verzweigungsdiagramm, dem Most-Parsimonious-Tree, besteht aus zwei Schritten. Zuerst wird die ungewurzelte Topologie ermittelt, welche die wenigsten Merkmalsänderungen erfordert. Im zweiten Schritt wird durch das Setzen einer Wurzel die Topologie in ein Stammbaum überführt. In dieser Arbeit erfolgte die Positionierung der Wurzel durch die Vorgabe von Außengruppenvertretern in der Datenmatrix. Jede Topologie läßt sich nach der Vorgabe einer Wurzel in mehrere Stammbäume überführen. Daher werden Monophyla erst in diesem Schritt, bei welchem die Leserichtungen der Merkmale über den Vergleich mit der Außengruppe bestimmt werden, begründet.

Es gibt unterschiedliche Verfahren zum Finden des Most-Parsimonious-Tree.

Unterschieden wird zwischen heuristischen Verfahren, stichprobenartiger Suche, und exakten Verfahren, diese finden immer den Most-Parsimonious-Tree. Welche der Verfahren eingesetzt werden, ist abhängig vom verwendeten Datensatz. Bei Datensätzen mit mehr als zwölf Taxa ist der Rechenaufwand für exakte Verfahren nicht realisierbar. Es wird dann auf heuristische Verfahren zurückgegriffen. Die zugrunde liegenden Algorithmen und Suchstrategien sind in SWOFFORD und OLSON (1990), KITCHING (1992) und MEIER (1992) detailliert geschildert.

Die Most-Parsimony-Trees wurden mit Hilfe des Programms PAUP Ver. 3.1.1. (SWOFFORD 1993) berechnet. Dabei wurden sowohl der exakte Branch-and-Bound Modus als auch heuristische Verfahren herangezogen. Die eingesetzte Addition-Sequenz-Option war "random-addition" mit jeweils zehn Replikationen. Als Branch-Swapping Algorithmus wurde "tree bisection and reconnection" (TBR) gewählt. Der benutzte Suchmodus wird im Ergebnisteil jeweils mit angegeben. Traten Topologien auf, welche durch keine Merkmalsänderungen unterstützt wurden, wurden diese durch die "collapse option" in weiche Polytomien umgeschrieben.

Alle Sequenzdaten wurden als "unordered" bzw. "non-additive characters" aufgefaßt, somit konnte die FITCH-Parsimonie angewandt werden. Das entsprach in PAUP der Grundeinstellung.

Erfolgten unterschiedliche Gewichtungen aufgrund der Sekundärstruktur der 12S ribosomalen RNA oder wurden Transition/Transversions-Gewichtungsschemata erstellt, sind diese im Ergebnisteil aufgeführt. Bei rDNA-Datensätzen treten häufig Alignmentlücken, sogenannte gaps, bedingt durch Insertionen und Deletionen, auf. Diese wurden als unbekannte Merkmalszustände aufgefaßt.

Wurden mehr als ein Most-Parsimonious-Tree gefunden, wurden diese in Form eines Strict-Consensus-Tree zusammengefaßt.

3.2.5.6 Homoplasie-Indizes

Für das Auffinden exakter Topologien stellen Homoplasien, d.h. Rückmutationen und Parallelismen, ein nicht zu unterschätzendes Problem dar. Unterschiedliche Datensätze führen zu Topologien, die in verschiedenem Maße durch Homoplasien beeinträchtigt werden. Zur Quantifizierung der Homoplasieeffekte wurden Homoplasie-Indizes entwickelt (KLUGE und FARRIS 1969, FARRIS 1989, SWOFFORD 1993).

CI (Ensemble Consistency Index) ist die minimal notwendige Anzahl an Merkmalsänderungen (M) dividiert durch die Anzahl der Merkmalsänderungen in der untersuchten Topologie.

RI (Ensemble Retention Index) ist als $(G-S)/(G-M)$ definiert, wobei G die maximal mögliche Anzahl an Merkmalsänderungen ist.

RC (Ensemble Rescaled consistency Index) ist $RI \cdot CI$.

Mit dem Programm PAUP können alle drei Indizes errechnet werden. Zu beachten ist, daß CI vom Anteil der variablen aber nicht der informativen Positionen ("Autapomorphien") beeinflusst wird. Daher sollten bei der Berechnung von CI und RC

alle Autapomorphien ausgeschlossen werden. Für die mit Step-Matrix gewichteten Datensätze (unterschiedliche Wertung von Transitionen und Transversionen) konnten keine Indizes berechnet werden.

3.2.5.7 Bootstrap-Analyse

Bootstrapwerte stellen ein Maß für die Wahrscheinlichkeit ermittelter Gruppierungen einzelner Taxa dar.

Unter Bootstrap-Analyse (FELSENSTEIN 1985) wird das Prinzip der Wiederholung ein und derselben Methode mit verschiedenen Kombinationen der Ausgangsdatenmatrix verstanden. Ziel dieser systematischen Wiederholungen ist es, das Ergebnis mehrfach abzusichern. Eine Bootstrap-Replikation bedeutet die einmalige Ausführung einer ursprünglichen Suchmethode. Es werden aus dem originalen Datensatz möglichst viele, mindestens jedoch 100 Datensätze gleicher Größe erstellt. Dabei kann die Häufigkeit der einzelnen Taxa innerhalb der Datensätze variieren. Einzelne Merkmale können dabei mehrmals ausgewählt werden oder gänzlich fehlen. Für jeden dieser Datensätze wird ein Most-Parsimonious-Tree mit derselben Suchoption wie beim Originaldatensatz berechnet. Anschließend wird ermittelt, wie häufig die einzelnen Taxapaarungen auftraten. Für die in den Phylogrammen enthaltenen Verzweigungen werden Bootstrap-Werte ermittelt, welche die Sicherheit dieser Aufspaltungen ausdrücken. Die gefundenen Phylogramme werden in einem Majority-Rule-Consensus-Tree zusammengefaßt. Erst damit lassen sich Aussagen über die evolutionäre "Wahrscheinlichkeit" der Verzweigungen treffen (SWOFFORD 1993).

Bedingt durch die zufällige Auswahl der Merkmale ist es unwahrscheinlich, daß Gabelungen die im originalen Phylogramm nur durch ein Merkmal bedingt sind, in den Ergebnissen der generierten Datensätze wiederzufinden sind. Die Bootstrap-Werte für derartig schwach begründete Verzweigungen sind relativ klein. Umgekehrt werden Taxapaare, welche durch viele Merkmale unterstützt werden, entsprechend hoch bewertet.

Die Bootstrap-Analysen wurden mit der Bootstrap-Option von PAUP Ver. 3.1.1. ermittelt. Die Anzahl der Replikationen war abhängig von der Größe des Datensatzes und des eingesetzten Suchalgorithmus. Es wurden 1.000 Replikationen berechnet. Es wurden nur Bootstrapwerte über 50 angegeben.

3.2.5.8 Verteilung der Topologielängen (Skewness)

Die Verteilung der Längen für die Gesamtzahl der möglichen Topologien ist ein guter Anhaltspunkt für den Homoplasiegehalt eines Datensatzes (HILLIS 1991), wobei die Verteilung der Längen der Summe der Merkmalsänderungen entspricht. Für eine gegebene Anzahl von Taxa kann eine definierte Zahl von Topologien ermittelt werden (FELSENSTEIN 1978) (Tab. 5).

Tab. 5: Theoretische Anzahl von Topologien in Abhängigkeit der Taxazahl
Tab. 5: Theoretical number of tree-length frequencies in relation to number of taxa

Anzahl der Taxa	Anzahl der Topologien
2	1
3	1
4	3
5	15
6	105
7	945
8	10395
9	135135
10	2027025

Wird die Längenverteilung der Topologien in Form eines Säulendiagramms dargestellt, ergibt sich für Datensätze mit einem hohen Homoplasiegehalt eine der Normalverteilung genäherte Verteilungsform. Eine rechtsseitige Schiefe spricht für einen widerspruchsfreien Datensatz. Als Maß für die Beschreibung dieser schiefen Verteilung, Skewness, hat sich der Schiefewert g_1 (SOKAL und ROHLF 1981) bewährt:

$$g_1 = \frac{\sum_{i=1}^n (T_i - \bar{T})^3}{ns^3}$$

mit n = Anzahl der Topologien der Länge T und
 s = Standardabweichung.

Werte um Null beschreiben eine an die Normalverteilung genäherte Verteilungsform. Negative Werte symbolisieren eine nach rechts verschobene Verteilung. Der absolute Wert für g wird auch von der Gesamtzahl der Taxa beeinflusst. Mit zunehmender Taxazahl nimmt der Schiefewert ab.

Die Längenverteilung der Topologien wurde mit Hilfe der Exhaustive-Search-Option in PAUP 3.1.1. berechnet und in Form eines Säulendiagramms graphisch dargestellt.

Eingesetzte Software

Die phylogenetischen Analysen und erfolgten mittels PAUP Version 3.1.1. (SWOFFORD 1993). Die Berechnungen der genetischen Distanzen auf der Basis der Sequenzanalysen wurden mit dem Programm MEGA (KUMAR et al. 1993) durchgeführt. Die NEI-Distanz, die Bandsharingrate und der TANIMOTO-Koeffizient wurden mit dem Programm BIOSOFT (PLÖTNER 1991) ermittelt.

4 Ergebnisse

4.1 Morphometrie

Der bei Wildschafen bekannte Geschlechtsdimorphismus überlagert bei der Einbeziehung aller Individuen die Trennung der einzelnen Formen. Die Werte weisen zum Teil eine recht hohe Schwankungsbreite auf. Da die Anzahl der Wildschafschädel begrenzt war, wurden alle zur Verfügung stehenden Schädel unabhängig vom Alter der Tiere vermessen. Ein direkter Vergleich nur auf der Basis der ermittelten Meßwerte ist schwierig. Deutlich erkennbar ist aber, daß die Mittelwerte der Gesichtslänge (W8) bei den männlichen und weiblichen Tieren von *O. ammon* (266,4 bzw. 187,3 mm) deutlich größer sind als diejenigen von *O. musimon* (189,1 bzw. 165,8 mm). Tabelle 6 gibt einen Überblick über die ermittelten Schädelmaße von 125 Widdern.

4.1.1 Korrelationen zwischen den morphometrischen Parametern

Die Koeffizienten der zwischen den einzelnen Parametern gefundenen Korrelationen ergaben Werte zwischen 0,463 und 0,996 (Tab. 7).

Der höchste Wert (0,996) ist dabei die Korrelation zwischen der Condylbasallänge (W1) und der Basallänge (W2). Diese beiden Parameter hatten auch die höchste Korrelation zu den anderen Parametern. So beträgt z.B. die Korrelation zwischen der Basallänge und der Gesichtsschädellänge (W5) 0,975.

Weitere hohe Korrelationen bestanden zwischen der Gesichtslänge (W8), der Länge des Tränenbeins (W9) sowie der Dentallänge (W11) und den jeweils anderen Parametern.

Der kleinste Wert (0,463) ergab sich bei der Korrelation zwischen der Länge der Backzahnreihe (W12) und der Parietalbreite (W15), die auch insgesamt die geringsten Korrelationen zu anderen Parametern aufwies (z.B. zum Abstand Prämolare - Prosthion: 0,614).

Niedrige Korrelationen bestanden auch zwischen der größten Länge des Nasenbeins (W10) sowie der größten Mastoidbreite (W13) und den anderen Parametern.

Tab. 6: Mittelwerte und Standardabweichung (in mm) der erfaßten Parameter bei 125 Oberschäden des Taxons *Ovis*

Tab. 5: Mean and standard deviation (mm) of analysed values of 125 skull of the genus *Ovis*

Parameter	<i>O. ammon</i> (n = 44)	<i>O. canadensis</i> (n = 12)	<i>O. dalli</i> (n = 9)	<i>O. musimon</i> (n = 21)	<i>O. nivicola</i> (n = 7)	<i>O. orientalis</i> (n = 9)	<i>O. vignei</i> (n = 28)
W1	233-374 323.8?33.22	275-322 302.7?16.04	262-292 277.7?9.54	201-244 229.4?10.55	260-276 270.4?5.86	201-262 240.8?20.61	215-287 250.5?17.66
W2	231-374 321.7?34.98	275-320 300.7?16.20	262-291 275.2?9.18	201-241 227.7?10.20	259-274 269.6?5.53	201-259 238.8?19.43	213-283 247.7?17.31
W3	164-270 235.8?23.54	201-239 220.7?12.40	192-213 200.1?6.97	153-179 170.8?6.66	192-206 201.1?6.04	156-197 179.8?14.07	158-210 185.8?12.41
W4	41-109 87.1?12.21	74-94 82.8?6.37	72-85 76.8?4.47	48-67 57.9?4.89	67-79 71.7?4.75	45-74 59.9?7.88	47-76 63.0?6.78
W5	104-251 197.3?30.19	153-187 175.6?9.78	141-174 153.6?9.70	106-147 126.7?9.61	134-152 145.4?6.63	111-149 136.8?11.49	115-168 142.0?13.35
W6	132-218 159.6?14.74	141-178 159.4?11.29	143-164 150.3?7.76	112-132 123.8?6.00	143-166 149.6?7.91	99-140 127.4?13.49	111-145 131.4?9.13
W7	86-157 131.5?16.76	107-139 126.0?10.24	115-133 124.0?6.02	84-107 94.1?6.18	107-125 119.1?6.47	83-111 99.6?9.88	82-122 105.1?10.87
W8	198-362 290.6?35.64	246-298 261.0?27.42	212-259 239.3?14.9	165-211 194.4?11.22	213-241 230.4?9.74	178-220 208.2?15.69	185-242 214.4?15.61
W9	124-237 198.1?23.38	171-198 183.5?10.29	148-174 163.2?7.43	113-139 129.0?7.07	150-158 154.6?2.94	113-153 139.1?12.40	122-170 145.8?12.62
W10	79-169 125.2?19.10	85-121 109.7?10.38	79-105 88.7?9.18	67-108 84.0?8.73	74-94 84.7?7.67	74-93 87.9?5.84	69-106 91.5?8.76
W11	90-212 174.0?20.86	155-179 166.9?7.99	142-158 151.2?4.76	105-136 126.1?7.73	142-145 142.7?2.14	104-147 129.3?13.23	117-154 137.2?8.78
W12	61-112 87.5?10.38	76-90 83.8?5.63	66-79 72.1?3.98	56-86 67.4?6.18	66-75 70.3?3.35	57-74 68.0?6.71	65-79 72.5?3.68
W13	46-60 54.1?3.26	47-54 50.2?1.96	44-48 46.0?1.22	38-45 42.4?1.86	43-50 46.0?2.08	39-49 44.8?3.15	42-49 45.6?1.66
W14	65-150 120.7?17.50	75-108 96.9?8.81	77-90 83.6?4.10	58-80 69.3?7.25	77-118 92.6?12.92	52-92 78.8?11.43	67-103 83.6?10.48
W15	39-102 65.8?15.18	47-76 60.3?9.28	47-59 52.2?4.09	36-54 45.2?4.69	39-72 60.4?11.89	40-57 47.2?5.97	37-56 46.4?4.73
W16	126-202 175.2?17.91	148-180 168.9?10.25	149-170 158.4?7.25	108-132 120.9?6.26	153-175 164.9?8.86	107-136 126.7?9.59	113-151 133.8?9.37
W17	74-110 94.8?9.93	81-107 94.1?7.54	81-95 87.9?5.09	59-74 69.2?3.96	78-88 80.3?8.60	58-81 73.1?7.29	63-87 74.6?5.79

Tab. 7: Korrelationskoeffizienten der untersuchten Parameter
 Tab. 7: Correlation coefficients for analysed parameters

Parameter	W1	W2	W3	W4	W5	W6	W7	W8	W9
W1	1.0	1.00	0.99	0.95	0.97	0.91	0.88	0.97	0.99
W2		1.0	0.99	0.96	0.97	0.91	0.87	0.97	0.99
W3			1.0	0.92	0.96	0.91	0.89	0.96	0.97
W4				1.0	0.92	0.85	0.80	0.92	0.96
W5					1.0	0.79	0.85	0.95	0.97
W6						1.0	0.85	0.87	0.88
W7							1.0	0.83	0.83
W8								1.0	0.97
W9									1.0
W10									
W11									
W12									
W13									
W14									
W15									
W16									
W17									

	W10	W11	W12	W13	W14	W15	W16	W17
W1	0.90	0.96	0.84	0.90	0.92	0.82	0.95	0.92
W2	0.90	0.96	0.84	0.90	0.92	0.83	0.95	0.92
W3	0.90	0.94	0.84	0.90	0.91	0.83	0.95	0.92
W4	0.82	0.95	0.77	0.83	0.89	0.75	0.90	0.86
W5	0.93	0.95	0.84	0.88	0.91	0.79	0.91	0.88
W6	0.75	0.85	0.73	0.80	0.80	0.77	0.90	0.87
W7	0.79	0.79	0.67	0.76	0.75	0.76	0.88	0.85
W8	0.89	0.93	0.82	0.89	0.90	0.83	0.93	0.91
W9	0.89	0.97	0.85	0.89	0.93	0.79	0.93	0.91
W10	1.0	0.86	0.81	0.84	0.85	0.78	0.84	0.82
W11		1.0	0.89	0.85	0.91	0.75	0.90	0.88
W12			1.0	0.78	0.80	0.64	0.78	0.79
W13				1.0	0.85	0.78	0.86	0.84
W14					1.0	0.74	0.87	0.82
W15						1.0	0.82	0.82
W16							1.0	0.92
W17								1.0

4.1.2 Ergebnisse der Diskriminanzanalyse

Auf Grundlage der ermittelten morphometrischen Parameter der untersuchten Schafsschädel (vgl. Tab. 6) erfolgte die Canonische Diskriminanzanalyse. Wurden die ermittelten Daten aller adulten männlichen Schädel in die Diskriminanzanalyse einbezogen (Abb. 4), so ergaben sich Überschneidungen zwischen einzelnen Wildschafformen. Der erste und der zweite Canonische Faktor (CAN1 und CAN2) wurden am stärksten durch W10 und W17 beeinflusst. Für CAN1 spielte neben dem Parameter W10 auch W12 eine Rolle, während der CAN2 von W16 und W6 abhängig war. Es konnten drei große Gruppen unterschieden werden. Eine Gruppe bildeten *O. canadensis*, *O. dalli* und *O. nivicola*. *O. musimon*, *O. orientalis* und *O. vignei* sowie *O. ammon* gruppierten sich zu zwei weiteren Gruppen. Zwischen diesen Gruppen existierten Übergänge. Durch den CAN2 wurden *O. dalli* und *O. nivicola* sowie teilweise *O. canadensis* abgetrennt.

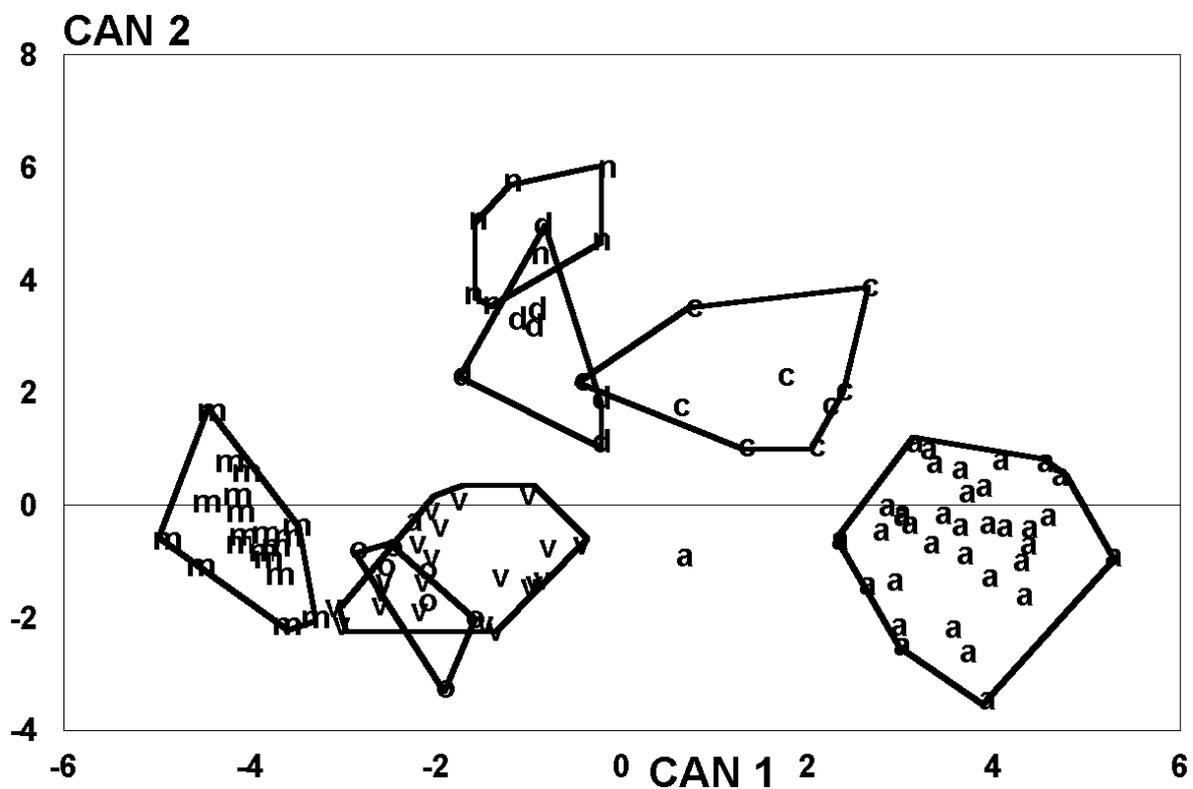


Abb. 4: Verteilung aller adulten männlichen Tiere (a- *O. ammon*, c- *O. canadensis*, d- *O.dalli*, m- *O. musimon*, n- *O. nivicola*, o- *O. orientalis* und v- *O. vignei*) entlang der ersten und zweiten Canonischen Achse

Fig. 4: Plot of CAN1 and CAN2, adult male specimens only (symbol is value of species; a- *O. ammon*, c- *O. canadensis*, d- *O.dalli*, m- *O. musimon*, n- *O. nivicola*, o- *O. orientalis* and v- *O. vignei*)

CAN1 trennte die eurasischen Taxa (Abb. 5). Es wurde eine klare Abspaltung der *O. ammon* durch den CAN1 erreicht. Zwei Tiere von *O. ammon* befanden sich deutlich außerhalb des Clusters dieser Form. Der CAN2 trennte *O. musimon* von den anderen Formen. *O. orientalis* und *O. vignei* gruppierten sich zusammen.

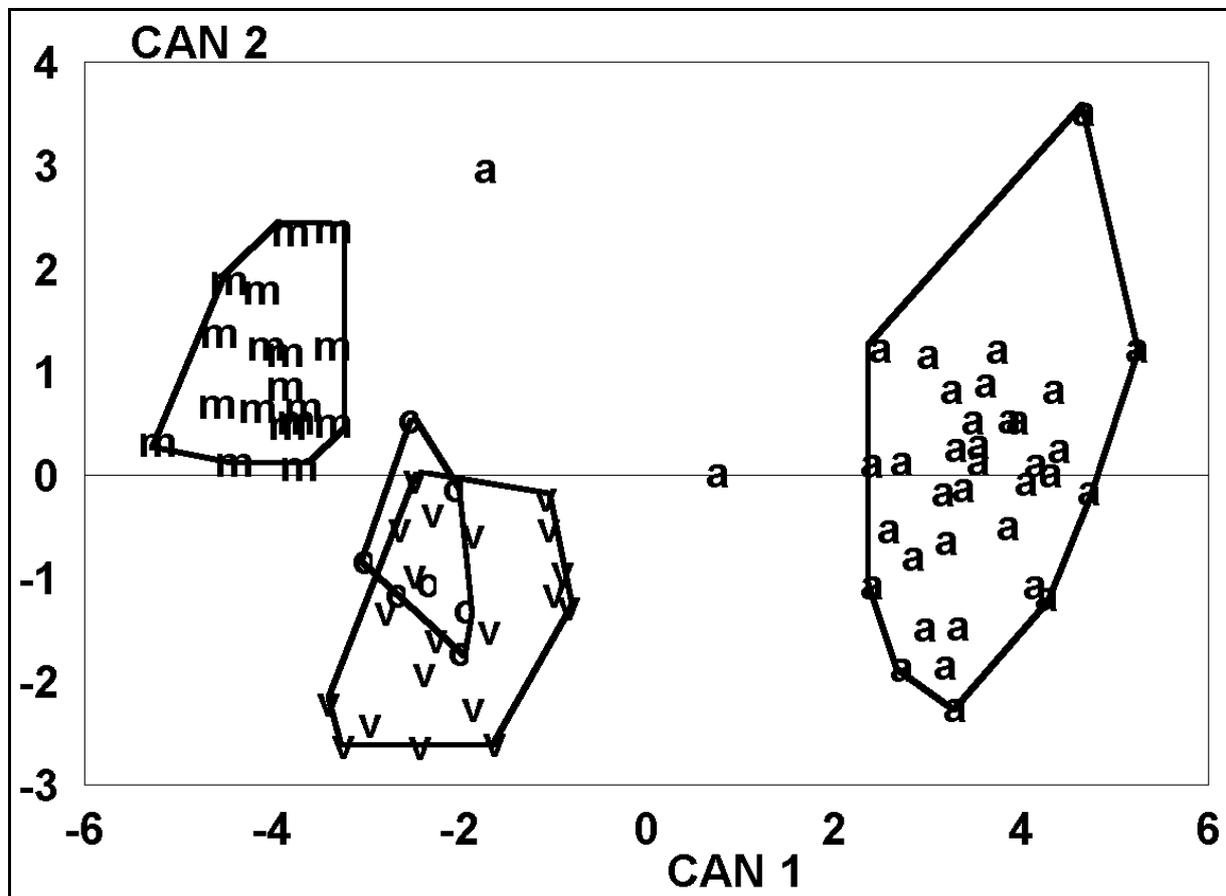


Abb. 5: Verteilung der männlichen Individuen (a- *O. ammon*, m- *O. musimon*, o- *O. orientalis* und v- *O. vignei*) entlang der ersten und zweiten **Canonischen Achse**

Fig. 5: Plot of CAN1 and CAN2, adult male specimens only (symbol is value of species; a- *O. ammon*, m- *O. musimon*, n- *O. nivicola*, o- *O. orientalis* and v- *O. vignei*)

In Abbildung 6 wurden *O. canadensis*, *O. dalli* und *O. nivicola* getrennt von den anderen Formen analysiert. Durch den CAN1 wurden *O. canadensis* und *O. dalli* von *O. nivicola* abgespalten. *O. canadensis* und *O. dalli* wurden durch den CAN2 getrennt.

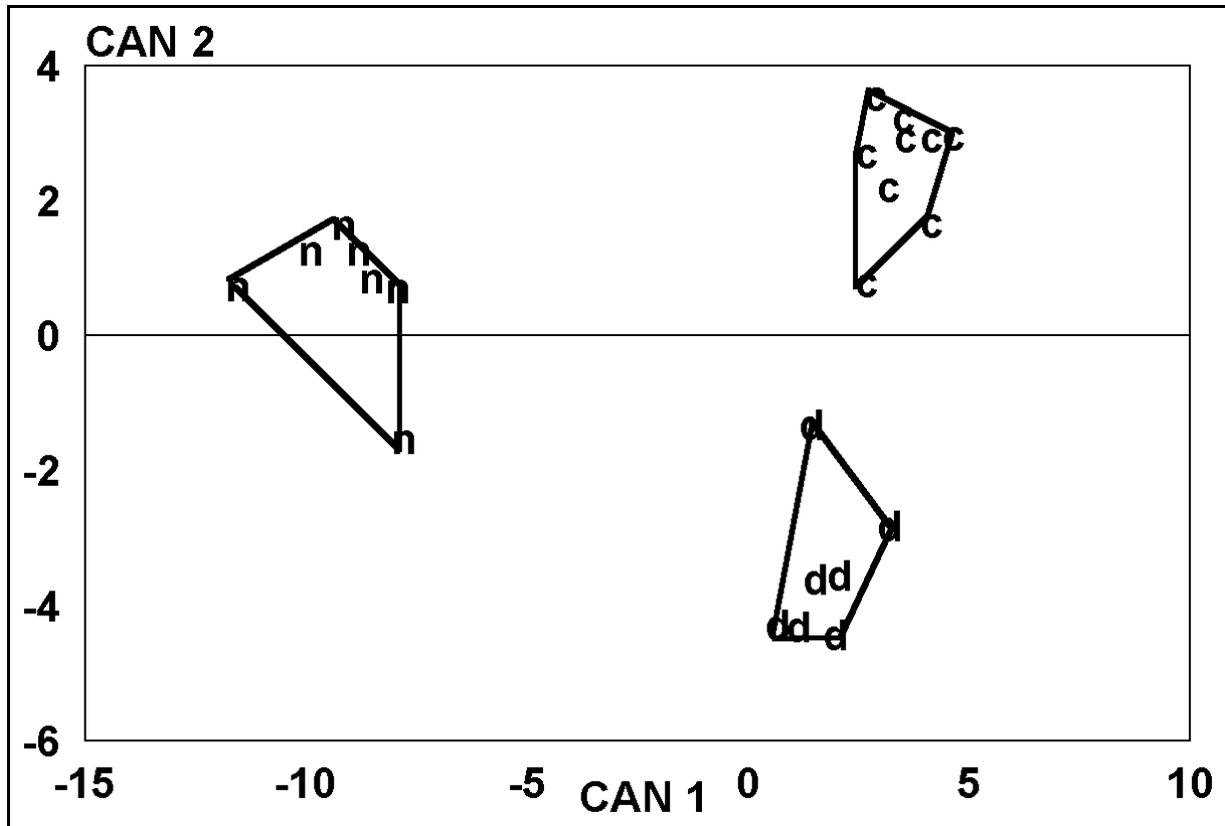


Abb. 6: Verteilung der männlichen Individuen (c- *O. canadensis*, d- *O. dalli* und n- *O. nivicola*) entlang der ersten und zweiten Canonischen Achse

Fig. 6: Plot of CAN1 and CAN2, adult male specimens only (symbol is value of species; c- *O. canadensis*, d- *O. dalli* and n- *O. nivicola*)

4.2 Biochemische Analysen

4.2.1 Proteine in Einzeldarstellung

Von den 15 untersuchten Proteinsystemen erwiesen sich sechs als polymorph (LDH-1, MDH-1, MDH-2, ME, PGM-2 und Hb). Die ausführliche Darstellung der Zymogramme der einzelnen Enzyme erfolgte in LUDWIG (1993).

Die **Aspartat-Aminotransferase** (AAT) ist ein Dimer. In den durchgeführten Versuchen wurden für diesen Locus ausschließlich homozygote Tiere gefunden. Das nachgewiesene Allel wurde mit a bezeichnet.

Die **Adenylat-Kinase** (AK) besitzt eine Monomerstruktur. Bei der AK besaßen alle untersuchten Schafe das gleiche elektrophoretische Muster. Auch nach sehr langer Trennzeit (15 h) konnte nur eine Bande nachgewiesen werden (LUDWIG 1993). Alle untersuchten Tiere waren homozygot, aa.

Die **Glukosephosphat-Isomerase** (GPI) wies von allen untersuchten Enzymen die höchste Aktivität auf. Bei einer Trennzeit von fünf Stunden konnten zwei verschiedene Loci gefunden werden. Beide Loci, **GPI-1** und **GPI-2** waren monomorph. GPI-1 wurde der am weitesten anodisch gelaufene Typ bezeichnet und analog dazu der weiter katodisch liegende Locus als GPI-2.

Die **Lactat-Dehydrogenase** (LDH) war das erste Enzym, bei dem die Existenz von Isoenzymen sicher nachgewiesen werden konnte (BERGMEYER und WIEME 1970). In fast allen Geweben höherer Tiere sind durch Elektrophorese verschiedene LDH Banden nachweisbar. Die LDH ist ein Tetramer. Bei den hier durchgeführten Versuchen wurden zwei unterschiedliche Loci gefunden. Als LDH-1 wurde das im elektrischen Feld schneller anodisch laufende Enzym bezeichnet, dementsprechend das langsamere als LDH-2. Das Muster der **LDH-1** wies unterschiedliche Banden auf. Die Konzentration der LDH-1 war wesentlich höher als die der LDH-2. Das spiegelte sich in der Farbintensität der gefundenen Banden wider. Allerdings ist die Auswertung des Allels a kompliziert, da die Bande des Allelproduktes relativ langgezogen ist (LUDWIG 1993) und über seine Lage keine eindeutige Differenzierung zum Allel b möglich ist. Für die Homozygotie spricht, daß die für Heterotetramere typische intensivere Färbung der mittleren Banden fehlt. Die Trennung der Allele b und c ist durch die unterschiedliche Wanderungsgeschwindigkeit offensichtlich. Alle untersuchten Ostfriesischen Milchschafe, Schwarzköpfigen Fleischschafe und Merinolandschafe waren homozygot, aa. Die Rauhwolligen Pommerschen Landschafe und die Bentheimer Landschafe wiesen sowohl das Allel a als auch das Allel c in den Kombinationen aa und cc auf. Die Moorschnucken waren homozygot, bb. Bei den Skudden waren 18 Schafe homozygot, bb und zwei homozygot, cc. Zwischen der LDH-1 und LDH-2 bildeten sich ein bis zwei Hybridbanden. Die **LDH-2** wies nur eine Bande auf. Es konnten keine unterschiedlichen Allele nachgewiesen werden.

Von der **Malat-Dehydrogenase** (MDH) existieren zwei Typen, die durch verschiedene

Loci codiert werden. Die MDH-1 ist im Zytoplasma lokalisiert und die MDH-2 in den Mitochondrien. Beide Enzyme besitzen unterschiedliche Substrataffinitäten und pH-Optima. Das Mitochondrienenzym (M-Enzym) ist gekennzeichnet durch eine Hemmung bei Oxalacetatkonzentrationen über 0,1 mM, während das Zytoplasmaenzym nicht gehemmt wird. Die Auswertung der Zymogramme ist sehr kompliziert. Besonders über die Heterogenität des M-Enzyms liegen widersprüchliche Angaben vor. So weisen verschiedene Autoren darauf hin, daß die Mobilität der MDH mit steigender Konzentration sinkt (BERGMEYER und WIEME 1970). Das Muster der MDH war gekennzeichnet durch zwei Typen mit sehr unterschiedlichen Wanderungsgeschwindigkeiten, welche mit MDH-1 und MDH-2 bezeichnet wurden. Die gefundenen Elektromorphen sprachen für die Existenz von zwei Allelen für die **MDH-1**. Es wurden keine heterozygoten Tiere gefunden. Bei den Ostfriesischen Milchschaften, den Moorschnucken, den Rauhwolligen Pommerschen Landschaften und den Schwarzköpfigen Fleischschafen trat nur das a-Allel auf. Bei 14 Skudden konnte das Allel a und bei sechs Tieren das b-Allel nachgewiesen werden. Die Merinolandschafe und Bentheimer Landschaft zeigte die gleiche Verteilung der Allele. Für das Enzym **MDH-2** wurden ebenfalls zwei Allele ermittelt. Von den untersuchten Ostfriesischen Milchschaften waren je fünf Tiere homozygot, aa und bb, die restlichen zehn Schafe heterozygot, ab. Die untersuchten Skudden und Merinolandschafe besaßen alle das b-Allel. Alle Moorschnucken und Schwarzköpfigen Fleischschafe wiesen die homozygote Kombination aa auf. Vierzehn der Rauhwolligen Pommerschen Landschaften waren homozygot, aa, die anderen homozygot, bb. Das gleiche Verhältnis ergab sich bei den Bentheimer Landschaften. Alle untersuchten Tiere waren homozygot. Subbanden traten bei beiden Typen (MDH-1 und MDH-2) nicht auf.

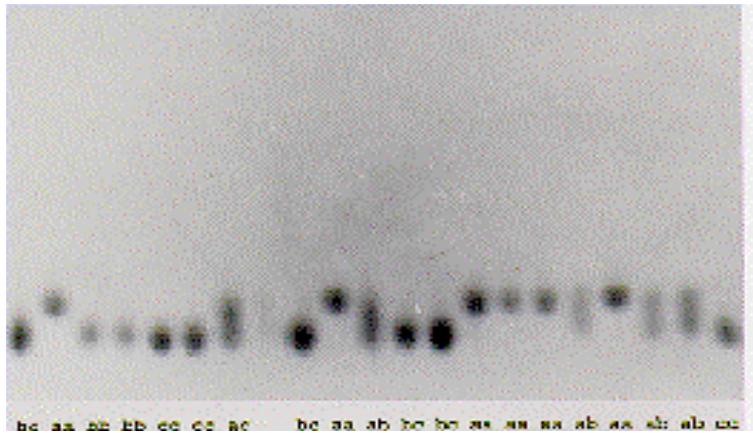
Das gefundene Muster des **Malat-Enzyms** (ME) spricht für die Existenz von drei Allelen. Alle drei Allele wurden durch einen Locus codiert. Es trat je Allel nur eine Bande auf. Interessanterweise wurden keine heterozygoten Tiere gefunden. Von den untersuchten Milchschaften waren alle Tiere homozygot, aa. Für die Skudden konnte sowohl das a-Allel (14 Tiere) als auch die Allele b (vier Tiere) und c (zwei Tiere) ermittelt werden. Auch bei den untersuchten Merinolandschaften traten die drei verschiedenen Allele auf. Dominierend war dabei das a-Allel (12 Tiere). Sechs Tiere wiesen das b-Allel auf und zwei das c-Allel. Alle untersuchten Rauhwolligen Pommerschen Landschaften waren homozygot, aa. Dreizehn Moorschnucken wiesen das a-Allel auf und sechs Tiere waren homozygot, bb. Von den untersuchten Schafen der Rasse Bentheimer Landschaft waren sieben Tiere homozygot, aa, bb sowie sechs Schafe homozygot, cc. Bei den Schwarzköpfigen Fleischschafen wurde nur das a-Allel gefunden.

Die **Phosphoglucomutase** (PGM) findet sich als glykolytisches Enzym im Zytoplasma. Nach den erhaltenen Zymogrammen wird auf das Vorkommen von zwei Loci geschlossen. Es konnten für den Locus **PGM-1** nur homozygote Tiere nachgewiesen werden. Bei den gefundenen Mustern handelt es sich um je eine intensiv gefärbte Bande. Die **PGM-2** wies zwei Allele auf. Alle Ostfriesischen Milchschafe, die Skudden, die Rauhwolligen Pommerschen Landschaften und die Moorschnucken waren homozygot, aa. Je fünf Merinolandschafe waren homozygot, aa und bb. Die restlichen zehn heterozygot, ab. Die gleiche Verteilung ergab sich für die Schwarzköpfigen

Fleischschafe. Von den untersuchten Bentheimer Landschafen waren dreizehn Tiere homozygot, aa und sieben homozygot, bb.

Das erhaltene Muster des Enzyms **Superoxid-Dismutase** (SOD) spricht dafür, daß alle untersuchten 40 Tiere einen Locus und ein Allel besaßen. Dieses Enzym war gekennzeichnet durch eine geringe Wanderungsgeschwindigkeit. Alle Schafe waren homozygot, aa.

Alle untersuchten Individuen wiesen für das **Albumin** (Ab) das gleiche Bandenmuster auf. Die gefundenen Elektromorphen weisen auf die Existenz eines Allels codiert durch einen Locus hin.



Die elektrophoretische Trennung des **Hämoglobins** (Hb) bei Schafen ist schon mehrfach durchgeführt worden (LI 1991, WOOD et al. 1993). Dabei wurden drei

Allele nachgewiesen. In dieser Arbeit wurden ebenfalls drei Allele, die vermutlich durch einen Locus codiert werden, gefunden (Abb. 7).

Abb. 7: Darstellung der gefundenen Hämoglobintypen
Abb. 7: Haemoglobine zymograms

Die Muster (aa, bb und cc) der homozygoten Tiere sind gekennzeichnet durch je eine intensiv gefärbte Bande. Die heterozygoten Elektropherogramme wiesen länger gestreckte Banden auf. Für die Interpretation der Kombination bc spricht, daß die Bande wesentlich intensiver gefärbt ist als bei den homozygoten Mustern bb und cc. Darüber hinaus nimmt sie durch ihre Wanderungsgeschwindigkeit eine Zwischenstellung zwischen den Banden des b-Allels und des c-Allels ein.

Bei den Ostfriesischen Milchschaften wurden die Allele a, b und c gefunden. Davon waren vier Tiere heterozygot ac und ein Schaf war heterozygot bc.

Von den zwanzig Skudden wiesen je fünf Tiere die Kombination bb und cc auf, die anderen Skudden waren heterozygot, bc. Die Elektropherogramme der Merinolandschafe zeigten alle drei Allele. Von den heterozygoten Kombinationen wurde nur die Variante ab bei zwei Schafen gefunden. Die Muster der Rauhwolligen Pommerschen Landschaften sprachen dafür, daß sowohl heterozygote, ac Schafe als auch homozygote, cc Tiere vorhanden waren. Bei den untersuchten Moorschnucken trat nur das a-Allel auf. Die Allele a und b wurden bei den Bentheimer Landschaften gefunden. Dreizehn Tiere war homozygot, aa, die anderen waren heterozygot, ab. Die Schwarzköpfigen Fleischschafe waren homozygot, cc, sowie heterozygot, ab.

Das **Protein-C** (Prot.-C) besaß bei der durchgeführten Gesamtproteinfärbung die geringste Wanderungsgeschwindigkeit. Ähnlich dem Albumin sprach auch hier das gefundene Elektropherogramm für die Existenz eines Allels, welches durch einen Locus codiert wird. Alle untersuchten Tiere wiesen das gleiche Muster auf, eine intensiv gefärbte Bande. Die Bezeichnung dieser Bande mit Prot.-C erfolgte in Anlehnung an die Arbeit von WANG et al. (1990 b).

4.2.2 Allelfrequenzen

Tab. 8: Allelfrequenzen der untersuchten Schafrassen auf der Basis von 15 Loci

Tab. 8: Proteins examined, enzyme commission number and allelic frequencies between analysed breeds

	Rasse	Ostfries. MS	Skudde	Merino- landschaf	Rauhwo- ll. Pomm. LS	Moor- schnucke	Benth. Landsc- haf	Schwar- zk. FS
Proteinloci	Allel	n = 20	n = 20	n = 20	n = 19	n = 19	n = 20	n = 20
AAT E.C.2.6.1. 1	a	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
AK E.C.2.7.4. 3.	a	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
GPI-1 E.C.5.3.1. 9	a	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
GPI-2 E.C.5.3.1. 9	a	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
LDH-1 E.C.1.1.1. 27	a b c	1.000	0.900 0.100	1.000	0.300 0.700	1.000	0.500 0.500	1.000
LDH-2 E.C.1.1.1. 27	a	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
MDH-1 E.C.1.1.1. 37	a b	1.000	0.700 0.300	0.700 0.300	1.000	1.000	0.700 0.300	1.000
MDH-2 E.C.1.1.1. 37	a b	0.500 0.500	1.000	1.000	0.700 0.300	1.000	0.700 0.300	1.000
ME E.C.1.1.1.	a b	1.000	0.700 0.200	0.550 0.300	1.000	0.700 0.300	0.350 0.350	1.000

Rasse	1	2	3	4	5	6	7
2-Skudde	0.897	0.879	0.105	0.104	0.132	0.150	0.153
3-Merinolandschaf	0.944	0.900	0.863	0.127	0.206	0.077	0.062
4-Rauhw. Pommer. Landschaf	0.957	0.900	0.879	0.926	0.126	0.087	0.177
5-Moorschnucke	0.882	0.876	0.813	0.881	0.972	0.087	0.150
6-Bentheimer Landschaf	0.920	0.860	0.924	0.913	0.915	0.814	0.105
7-Schwarzköpfiges Fleischschaf	0.962	0.857	0.939	0.918	0.837	0.899	0.854

Der Homozygotiegrad variierte zwischen 0,814 und 0,972. Den größten Wert wiesen die Moorschnucken auf und den größten Heterozygotiegrad besaßen die Bentheimer Landschafe. Die genetischen Distanzen schwankten von 0,038 und 0,206, wobei die größte genetische Distanz zwischen den Moorschnucken und den Merinolandschafen gefunden wurde. Die höchste genetische Ähnlichkeit bestand bei diesem Modell zwischen Ostfriesischem Milchschaaf und Schwarzköpfigem Fleischschaf.

4.3 Random Amplified Polymorphic DNA-Analyse

4.3.1 RAPD-Muster in Einzeldarstellung

Zwölf der eingesetzten 30 RAPD-Primer erbrachten zwischen den untersuchten Schafen reproduzierbare Unterschiede (Abb. 8). Die Zahl der erzeugten Amplifikate variierte zwischen den einzelnen Sonden zum Teil erheblich. Teilweise traten rassetypische Banden auf. Die Reproduzierbarkeit der Fragmente lag unter 70%.

Bei Einsatz des Primers **OPB-01** variierte die Anzahl der gefundenen Banden zwischen zwei (Bentheimer Landschaft) und sieben (Sowjetisches Fleischschaf und Süduralschaf). Dieser Primer erbrachte ein homogenes Muster. Einzig die Fragmente bei ca. 2500 Bp (Moorschnucke, Sowjetisches Fleischschaf und Süduralschaf) sowie bei ca. 1000 Bp (Moorschnucke und Skudde) brachten eine Trennung einzelner Rassen. Die Wildschafe verfügten über zwei Amplifikate (ca. 2100 Bp und 750 Bp), welche bei keiner Hausschafform nachgewiesen wurden.

Mittels **OPB-02** wurden neun verschiedene Banden amplifiziert. Das größte Fragment mit geschätzter Länge von 2500 Bp trat nur bei den Moorschnucken auf. Eine Bande von ca. 700 Bp Länge war, ausschließlich bei den Romanovschafen und den *O. musimon* zu finden. Die Wildschafe wiesen auch die geringste Zahl von Banden (zwei) auf. Eine klare Trennung zwischen den Rassen des Ostseeraumes sowie den deutschen Rassen und den Romney-Marsh und den russischen Rassen wurde durch die Fragmente bei 500 Bp, 480 Bp, 344 Bp und 300 Bp erzielt.

Eine gute Differenzierung der russischen Rassen gelang mit Hilfe des Primers **OPB-03**. Die Merinolandschafe, die Schwarzköpfigen Fleischschafe, die Ostfriesischen Milchschafe, die Rauhwolligen Pommerschen Landschaft, die Gotlandschafe, die Skudden, die Bentheimer Landschaft und die Moorschnucken zeigten sehr einheitliche Muster. Die Unterscheidung der einzelnen Rassen gelang nur im niedermolekularen Bereich. *O. musimon* besitzt als einzige Form bei ca. 2500 Bp ein Fragment.

Das Bandenmuster der Sonde **OPB-04** unterscheidet sich zwischen den Formen nur in zwei Amplifikaten. Das Fragment bei 650 Bp trat nur bei den Moorschnucken auf. Diese Rasse verfügt auch gemeinsam mit den Skudden über eine Bande bei 500 Bp. Erwähnenswert ist außerdem das Fehlen der Amplifikate bei 1200 Bp bei den Moorschnucken und 700 Bp bei den Moorschnucken und *O. musimon*.

Wesentlich variabelere Muster wurden mit dem Oligonukleotid **OPB-05** erzielt. Die Länge der zehn amplifizierten Fragmente variierte von 3050 Bp bis 500 Bp und die Gesamtzahl der Amplifikate schwankte zwischen zwei und sechs. Das größte Fragment war ca. 3050 Bp lang. Es trat bei allen Formen mit Ausnahme der Russischen Langwollschafe, der Moorschnucken, der Bentheimer Landschaft und der *O. musimon* auf. Die Bande bei 1700 Bp wurde für die Ostfriesischen Milchschafe, die Schwarzköpfigen Fleischschafe und die Skudden nachgewiesen. Bei 1500 Bp wurde für alle untersuchten Schafe ein Amplifikat erzeugt. Die wenigsten Banden wiesen die

O. musimon auf. Die Moorschnucken besaßen als einzige Rasse bei 950 Bp eine Bande. Moorschnucke, Bentheimer Landschaft, Skudde, Gotlandschaf und *O. musimon* wiesen ein gemeinsames Amplifikat bei ca. 500 Bp auf. Die anderen Fragmente verteilten sich gleichmäßig über alle untersuchten Tiere.

Der Primer **OPB-06** brachte eine Vielzahl von Amplifikaten. Das längste Fragment war ca. 4100 Bp lang und kam ausschließlich bei den Moorschnucken vor. Die 2200 Bp (außer Bentheimer Landschaft), 1700 Bp, 1100 Bp und die 750 Bp langen Fragmente wurden bei allen Rassen amplifiziert. Das 600 Bp lange Fragment wurde bei den Bentheimer Landschaften, den Moorschnucken und den Süduralschafen nachgewiesen. Die Moorschnucken besaßen das Muster mit den meisten und die *O. musimon* mit den wenigsten Fragmenten. Einige Amplifikate (2000 Bp, 1600 Bp) kamen nur bei den westeuropäischen Rassen (außer Romney-Marsh) vor, andere nur bei den russischen Schafen und der Rasse Romney-Marsh. Dieser Primer scheint durch die hohe Zahl von Amplifikaten nur bedingt für eine Charakterisierung von Rassen geeignet.

Der Einsatz von **OPB-07** brachte acht Amplifikate zwischen 2200 Bp und 500 Bp. Mit fünf Banden wiesen die Romney-Marsh Schafe die größte Zahl auf. Eine Bande wurde bei ca. 1000 Bp bei allen untersuchten Schafen gefunden. Die anderen Fragmente wurden jeweils nur bei einigen Rassen amplifiziert. Insgesamt waren die gefundenen Muster gut vergleichbar und übersichtlich.

In die Auswertung wurden bei **OPB-08** Fragmente einer Größe von 2036 Bp bis 350 Bp einbezogen. Die gefundenen Muster der RAPD-Analysen dieses Primers waren sehr homogen. Auffallend war, daß alle russischen Rassen sowie die Romney-Marsh Schafe das gleiche Muster besaßen. Rasse- und wildschaftstypische Amplifikate wurden nur bei 400 Bp (Moorschnucke) und bei 350 Bp (Moorschnucke, Bentheimer Landschaft und *O. musimon*) nachgewiesen. Das längste Amplifikat (2036 Bp) kam bei allen domestizierten Schafen nicht aber bei der Wildform *Ovis musimon* vor. Bei 1800 Bp konnte bei allen Rassen außer den Bentheimer Landschaften und den Moorschnucken sowie den *O. musimon* ein Fragment amplifiziert werden. Insgesamt handelte es sich um ein Oligonukleotid, welches verhältnismäßig viele Amplifikate erzeugte.

Mit Hilfe des Oligonukleotids **OPB-15** wurden neun Fragmente amplifiziert. Das größte lag bei ca. 1800 Bp und war nur bei den Moorschnucken und den *O. musimon* vorhanden. Die Fragmente bei 1400 Bp und bei 246 Bp wurden ausschließlich bei *O. musimon* gefunden. Die Moorschnucken und die Skudden hatten als einzige ein Fragment bei ca. 900 Bp und die Skudden außerdem auch noch bei ca. 800 Bp.

Die Anzahl der Amplifikate bei **Primer 3** variierte zwischen 16 (Rauhwollige Pommersche Landschaft) und 7 (Moorschnucken). Zwei Fragmente bei 1800 Bp und 1300 Bp waren bei fast allen Schafen vertreten. Deutlich hebt sich das Muster der Moorschnucken und der *O. musimon* von den anderen Tieren ab. Dieser Primer scheint sehr gut, für eine Rassecharakterisierung mittels RAPD geeignet zu sein. Die Wiederholbarkeit der einzelnen Fragmente lag mit 90% deutlich über der

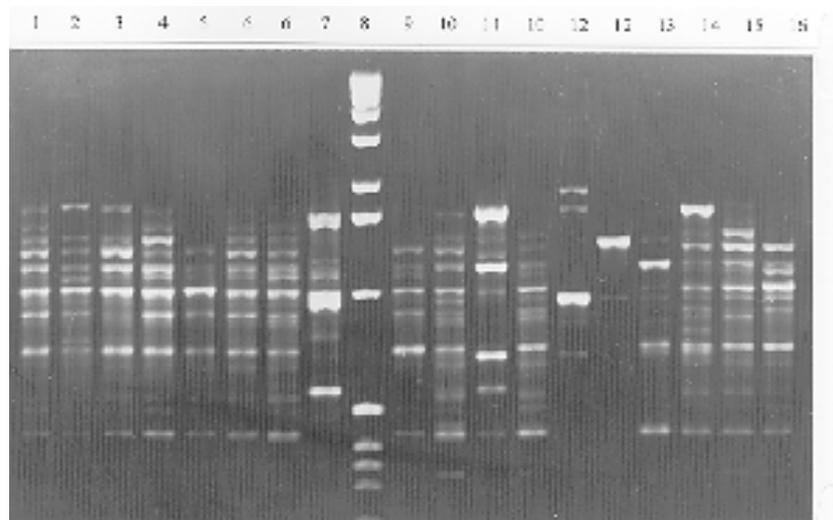
Wiederholbarkeit der RAPD-Muster anderer Oligonukleotide.

Wesentlich variabler ist das Muster bei Einsatz des Primers **[GATA]₄**. Die Schafe weisen eine höhere Gesamtzahl von Banden auf. Die meisten Fragmente treten bei den Rassen Ostfriesisches Milchschaaf, Merinolandschaaf, Bentheimer Landschaaf, Schwarzköpfiges Fleischschaaf und Gotlandschaaf auf. Die *O. musimon* hatten mit neun die geringste Zahl von Amplifikaten. Die gefundenen Muster variierten nur unwesentlich. Dieser Primer scheint für die Typisierung von Rassen wenig geeignet.

Insgesamt wurden sechs Banden beim Einsatz des Primers **[GACA]₄** gefunden. Bande 1 (1600 Bp) trat bei allen Tieren außer den *O. musimon* auf. Die zweite Bande lag bei 1200 Bp und wurde für folgende Rassen: Ostfriesisches Milchschaaf, Bentheimer Landschaaf, Moorschnucke, Schwarzköpfiges Fleischschaaf, Skudde, Romanov sowie *O. musimon* nachgewiesen. Bande 3 (ca. 800 Bp) war ausschließlich bei den untersuchten Moorschnucken vorhanden. Das kürzeste Fragment (500 Bp) wurde bei allen russischen Rassen, den Romney-Marsh Schafen und den Moorschnucken gefunden.

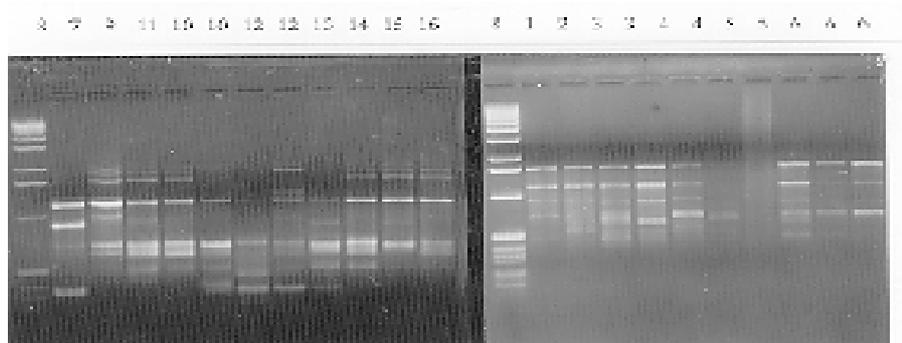
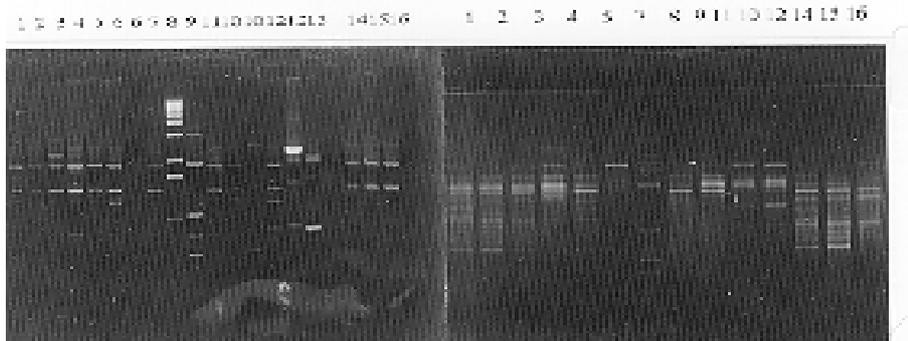
Abb. 8: RAPD-Muster der untersuchten Rassen: Ostfries. Milchschaaf (OMS), Merinofleischschaaf (MFS), Rauh. Pomm. Landschaaf (RPL), Bentheimer Landschaaf (BLS), Moorschnucke (MOS), Schwarzköpfiges Fleischschaaf (SFS), Skudde (SKU), Gotlandschaaf (GOT), Romanov (ROM), Russisches Langwollschaf (RLW), Sowjet. Fleischschaaf (SOF), Süduralschaaf (SUS), Romney-Marsh (RMA), Kubischewsker Rasse (KUR) und *Ovis musimon* (Om); als Längenmaker wurde Gibco-BRL (Firma GIBCO, Deutschland) aufgetragen

Fig. 8: RAPD bands of analysed breeds: Ostfries. Milchschaaf (OMS), Merinofleischschaaf (MFS), Rauh. Pomm. Landschaaf (RPL), Bentheimer Landschaaf (BLS), Moorschnucke (MOS), Schwarzköpfiges Fleischschaaf (SFS), Skudde (SKU), Gotlandschaaf (GOT), Romanov (ROM), Russisches Langwollschaf (RLW), Sowjet. Fleischschaaf (SOF), Süduralschaaf (SUS), Romney-Marsh (RMA), Kubischewsker Rasse (KUR) and *Ovis musimon* (Om); lane Mar. contains size marker Gibco-BRL (GIBCO Inc., Germany)



RAPD-Muster bei Einsatz des Primers 3
RAPD bands obtained with primer 3

Die RAPD-Muster der einzelnen Rassen entsprechen folgender Einteilung (numbers represents following taxa): 1-KUR, 2-RMA, 3-SUS, 4-SOF, 5-RLW, 6-ROM, 7-O.m., 8-Mar., 9-GOT, 10-SKU, 11-SFS, 12-MOS, 13-BLS, 14-RPL, 15-MFS und 16-OMS

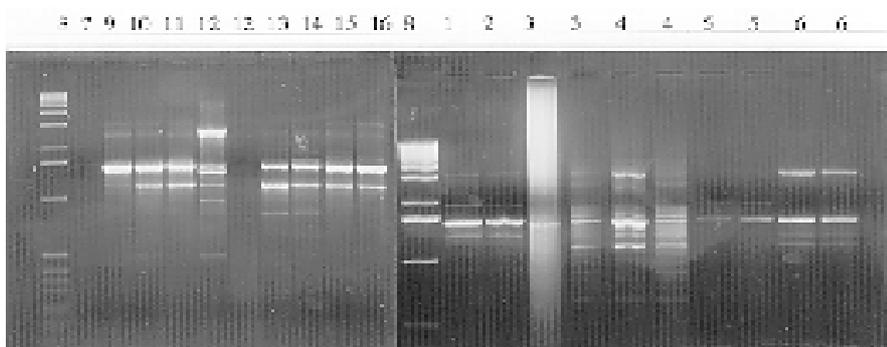
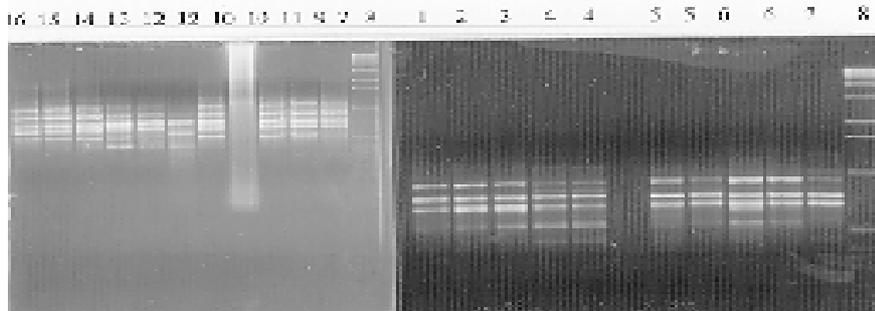


RAPD-Muster bei Einsatz von OPB-01
RAPD bands obtained with OPB-01

RAPD-Muster bei Einsatz von OPB-02
RAPD bands obtained with OPB-

RAPD-Muster bei Einsatz von OPB-03
RAPD bands obtained with OPB-03

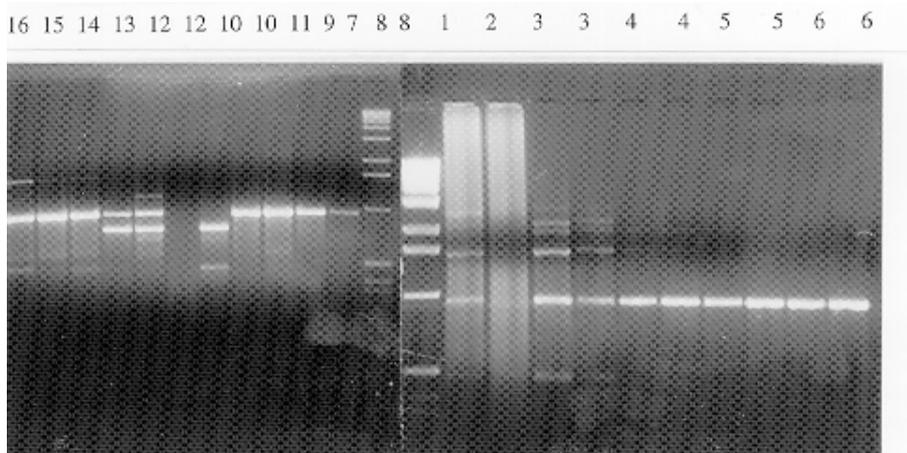
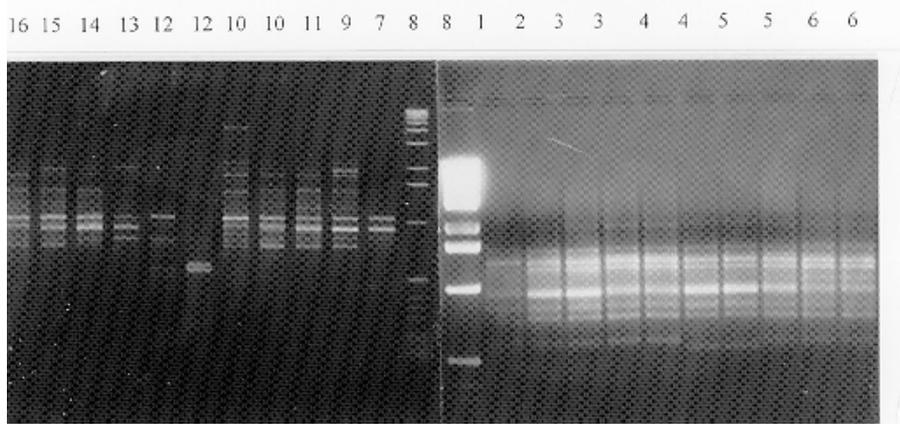
Die RAPD-Muster der einzelnen Rassen entsprechen folgender Einteilung (numbers represents following taxa): 1-KUR, 2-RMA, 3-SUS, 4-SOF, 5-RLW, 6-ROM, 7-O.m., 8-Mar., 9-GOT, 10-SKU, 11-SFS, 12-MOS, 13-BLS, 14-RPL, 15-MFS und 16-OMS



RAPD-Muster bei Einsatz von OPB-04
RAPD bands obtained with OPB-04

RAPD-Muster bei Einsatz von OPB-05
RAPD bands obtained with OPB-05

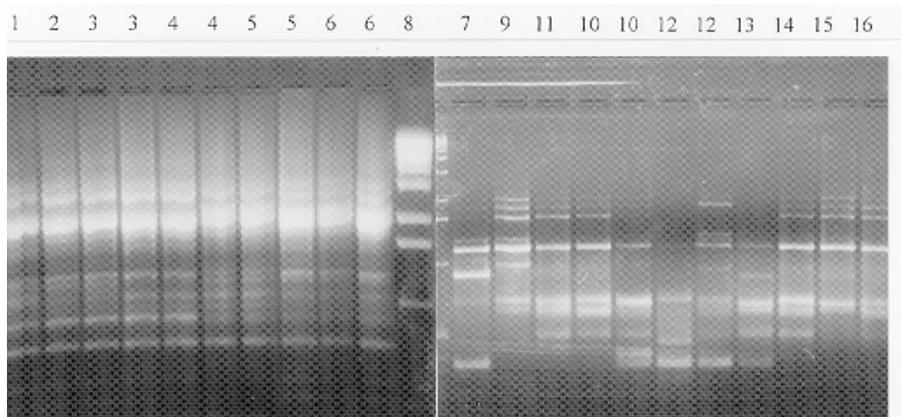
Die RAPD-Muster der einzelnen Rassen entsprechen folgender Einteilung (numbers represents following taxa): 1-KUR, 2-RMA, 3-SUS, 4-SOF, 5-RLW, 6-ROM, 7-O.m., 8-Mar., 9-GOT, 10-SKU, 11-SFS, 12-MOS, 13-BLS, 14-RPL, 15-MFS und 16-OMS



RAPD-Muster bei Einsatz von OPB-06
RAPD bands obtained with OPB-06

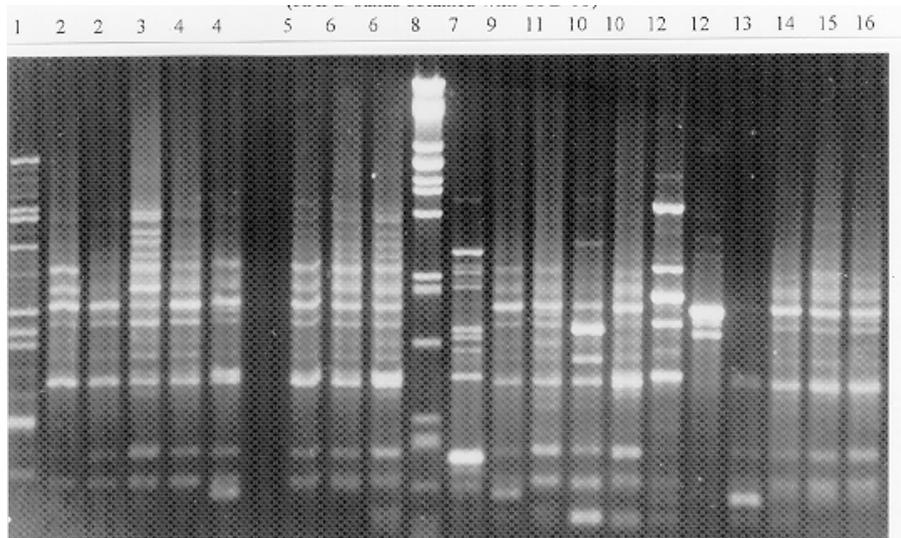
RAPD-Muster bei Einsatz von OPB-07
RAPD bands obtained with OPB-07

Die RAPD-Muster der einzelnen Rassen entsprechen folgender Einteilung (numbers represents following taxa): 1-KUR, 2-RMA, 3-SUS, 4-SOF, 5-RLW, 6-ROM, 7-O.m., 8-Mar., 9-GOT, 10-SKU, 11-SFS, 12-MOS, 13-BLS, 14-RPL, 15-MFS und 16-OMS

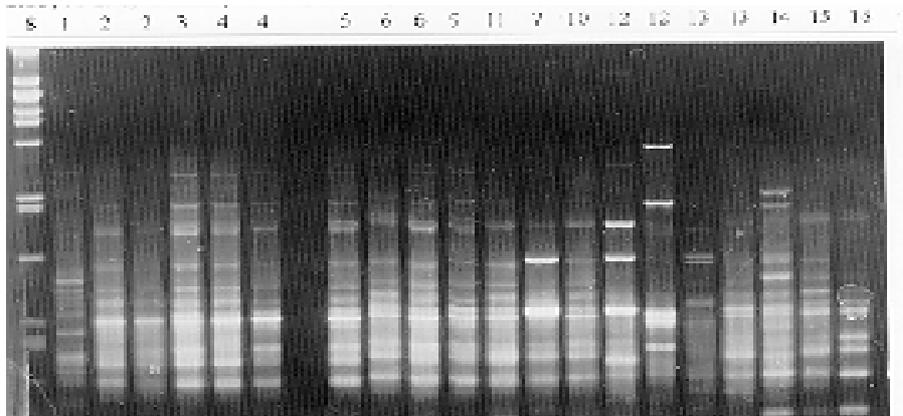


RAPD-Muster bei Einsatz von OPB-08
RAPD bands obtained with OPB-08

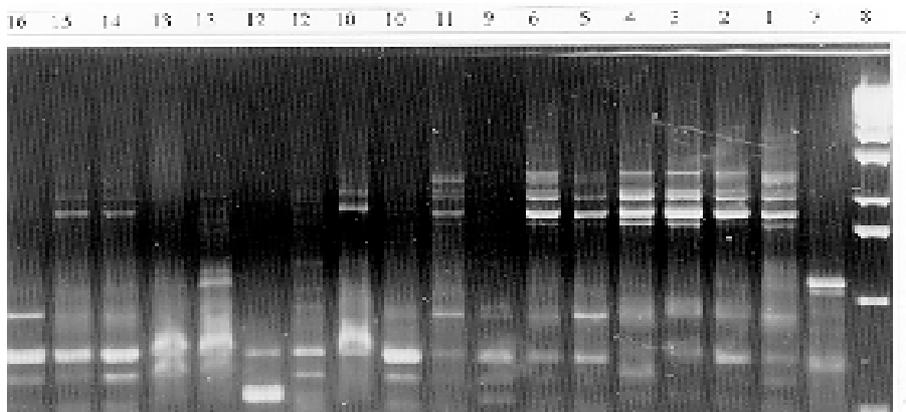
RAPD-Muster bei Einsatz von OPB-15
RAPD bands obtained with OPB-15



Die RAPD-Muster der einzelnen Rassen entsprechen folgender Einteilung (numbers represents following taxa): 1-KUR, 2-RMA, 3-SUS, 4-SOF, 5-RLW, 6-ROM, 7-*O.m.*, 8-Mar., 9-GOT, 10-SKU, 11-SFS, 12-MOS, 13-BLS, 14-RPL, 15-MFS und 16-OMS



RAPD-Muster bei Einsatz von [GATA]₄



RAPD bands obtained with [GATA]₄

RAPD-Muster bei Einsatz von [GACA]₄
 RAPD bands obtained with [GACA]₄

4.3.2 Tanimoto-Koeffizient und Bandsharingrate

Der Tanimoto-Koeffizient schwankte von 0,101 (Romney-Marsh zu Kubischewsker Rasse) bis 0,708 (Romney-Marsh zu *O. musimon*). Die Werte der Bandsharingrate variierten von 0,050 bis 0,524 (vgl. Tab. 10). Sowohl beim Tanimoto-Koeffizient als auch bei der Bandsharingrate bestand zwischen den Romney-Marsh Schafen und der Kubischewsker Rasse die größte genetische Ähnlichkeit. Am weitesten distanzierten sich die *O. musimon* im Vergleich zu den anderen Schafen.

Tab. 10: Tanimoto-Koeffizient der untersuchten Schafe über der Diagonalen und Bandsharingrate unterhalb der Diagonalen

Tab. 10: Tanimoto distance above diagonal and bandsharingrate below diagonal

Rasse	1	2	3	4	5	6	7	8
1-Ostfriesisches Milchschaaf		0.14 9	0.27 4	0.45 3	0.58 7	0.19 9	0.40 2	0.30 1
2-Merinolandschaaf	0.08 7		0.20 4	0.44 1	0.62 5	0.13 3	0.39 2	0.32 0
3-Rauhw. Pommer. Landschaaf	0.17 1	0.11 5		0.43 4	0.63 6	0.23 1	0.36 4	0.35 3
4-Bentheimer Landschaaf	0.30 6	0.29 6	0.26 5		0.57 2	0.49 0	0.56 6	0.47 2
5-Moorschnucke	0.41 0	0.45 6	0.46 1	0.39 8		0.56 8	0.56 1	0.47 7
6-Schwarzköpfiges Fleischschaaf	0.11 3	0.06 8	0.13 4	0.34 4	0.41 7		0.36 7	0.31 9

Rasse	9	10	11	12	13	14	15
7-Skudde	0.489	0.501	0.448	0.453	0.528	0.512	0.623
8-Gotlandschaf	0.464	0.449	0.414	0.433	0.493	0.474	0.584
9-Romanov		0.239	0.206	0.193	0.152	0.168	0.675
10-Russisches Langwollschaf	0.140		0.146	0.172	0.178	0.166	0.633
11-Sowjetisches Fleischschaf	0.112	0.073		0.109	0.123	0.144	0.627
12-Süduralschaf	0.105	0.106	0.073		0.179	0.195	0.609
13-Romney-Marsh	0.095	0.089	0.066	0.109		0.101	0.708
14-Kubischewsker Rasse	0.102	0.083	0.072	0.117	0.506		0.699
15- <i>O. musimon</i>	0.478	0.465	0.463	0.445	0.524	0.521	

4.3.3 Graphische Darstellung der genetischen Ähnlichkeiten

Die in den Abbildungen 9, 10 und 11 dargestellten Dendrogramme spiegeln die zwischen den untersuchten Rassen bestehenden genetischen Ähnlichkeiten wider. Die Clusterung der Distanzwerte erfolgte mittels UPGMA.

Auf der Basis der genetischen Distanzen nach NEI (1972) ergibt sich die größte genetische Ähnlichkeit zwischen den Ostfriesischen Milchschaften und den Schwarzköpfigen Fleischschafen. An dieses Cluster gruppieren sich in folgender Reihenfolge die Rassen: Merinolandschaf, Bentheimer Landschaf, Rauhwolliges Pommersches Landschaf, Skudde und Moorschnucke. Die Moorschnucken nehmen damit eine Außenstellung in Bezug auf die anderen untersuchten Rassen ein.

Abb. 9: UPGMA Dendrogramm basierend auf den Genetischen Distanzen (NEI 1972)

Fig. 9: UPGMA dendrogram based on the genetic distances (NEI 1972)

Bestärkt wird diese Stellung durch die Dendrogramme auf der Basis von Tanimoto-Koeffizient und Bandsharingrate. Beide Dendrogramme ergeben ein ähnliches Bild. Die russischen Rassen und die Romney-Marsh Schafe bilden ein Cluster. Parallel gruppieren sich die Merinolandschafe, die Schwarzköpfigen Fleischschafe, die Ostfriesischen Milchschafe, die Rohwolligen Pommerschen Landschafe, die Gotlandschafe und die Skudden zueinander. Anschließend vereinigen sich beide Cluster. Außerhalb dieses Komplexes stehen die Bentheimer Landschafe, die Moorschnucken und die *O. musimon*. Zwischen beiden Dendrogrammen variiert die Gruppierung der russischen Rassen. Mit Hilfe des Tanimoto-Koeffizienten lagern sich Romney-Marsh und Kubischewsker Rasse sowie Sowjetisches Fleischschaf, Süduralschaf und Russisches Langwollschaf zusammen. Eine Zwischenstellung nimmt die Rasse Romanov ein.

Abb. 10: UPGMA Denrogramm basierend auf den Tanimoto-Koeffizienten

Fig. 10: UPGMA dendrogram based on Tanimoto distance values

Im Dendrogramm auf Basis der Bandsharingrate besteht bei diesen Rassen zwischen Romney-Marsh und Kubischewsker Rasse die höchste genetische Ähnlichkeit. Daran gliedern sich in folgender Reihenfolge die Romanovschafe, die Sowjetischen Fleischschafe, Süduralschafe und Russischen Langwollschafe an. Sonst gleichen sich beide Dendrogramme.

Abb. 11: UPGMA Dendrogramm basierend auf der Bandsharingrate
Fig. 11: UPGMA dendrogram based on bandsharingrate

4.4 Sequenzanalysen

4.4.1 Variation der 12S ribosomalen DNA

Vor der Erstellung des Alignments wurden Sense- und Antisensesequenz verglichen und gegebenenfalls die Sequenz korrigiert. Das Alignment (Abb. 12) wurde mit Hilfe des Programms CLUSTAL V (HIGGINS et al. 1992) erstellt und von Hand verbessert. Für das Auftreten paraloger Sequenzen der dritten Domäne des 12S ribosomalen RNA-Gens konnten keine Hinweise gefunden werden. Bei den gewonnenen Sequenzen handelt es sich daher um orthologe Sequenzen, d.h. um homologe, die die Herkunft der Taxa widerspiegeln (FITCH 1970, WILLIAMS 1992). In der Sequenztabelle wurde die Sequenz des ersten Taxons voll ausgeschrieben. Übereinstimmungen mit dieser Sequenz wurden für die folgenden Taxa als Punkte dargestellt und nur abweichende Basen aufgeführt. Alignmentlücken sind durch "-" abgebildet. Die Sequenz von *Bos taurus* (ANDERSON et al. 1982) wurde der Genbank entnommen. Die DNA Sequenzen für den ausgewählten 12S rDNA Abschnitt wurden für Wild- und Hausschafe ermittelt. Ergänzend dazu wurden die Sequenzen einiger Bovidae analysiert. Tabelle 11 gibt einen Überblick über Sequenzlängen und die Verteilung der Nukleotide in den einzelnen Sequenzen.

Tab. 11: Basenverteilung der 12S ribosomalen DNA Sequenzen in Prozenten [%]

Tab. 11: Nucleotide composition of the analysed 12S rDNA sequences in percent

	A[%]	T[%]	C[%]	G[%]	A/T[%]	C/G[%]	Total	
<i>C. aegagrus</i>	37.2	22.4	22.2	18.1	59.6	40.3	392	
<i>P. nayaur</i>	38.3	23.7	20.8	17.2	62.0	38.0	389	
<i>A. lervia</i>	36.9	22.6	21.5	19.0	59.5	40.5	390	
Merino	36.4	22.6	20.8	20.3	59.0	41.1	390	
Hebridean	37.7	23.2	21.9	17.3	60.9	39.2	393	
Soay	36.7	23.6	22.6	17.1	60.3	39.7	368	
North Country	37.9	23.4	20.9	17.8	61.3	38.7	393	
Moorschnucke	37.2	23.1	19.5	20.3	60.3	39.8	390	
Romanov	36.8	23.1	21.6	18.5	59.9	40.1	389	
Boreray	36.9	22.0	22.7	18.4	58.9	41.1	396	
Skudde	36.8	23.6	21.6	18.0	60.4	39.6	394	
Black Persian		36.3	21.3	21.8	20.5	57.6	42.3	380
<i>O. musimon</i>	38.3	22.7	20.7	18.4	61.0	39.9	392	
<i>O. ammon</i>	38.4	21.7	21.7	18.2	60.4	39.6	391	
<i>O. orientalis</i>	38.4	22.0	21.2	18.4	60.1	39.9	391	
<i>O. nivicola</i>	38.4	23.0	21.0	17.6	61.4	38.6	391	
<i>O. vignei</i>	37.9	21.9	21.4	18.8	59.8	39.2	393	
<i>Or. americanus</i>	36.4	22.8	22.3	18.5	59.2	39.8	390	

<i>B. taurus</i>	39.2	23.3	20.0	17.4	62.5	37.4	390
Mittelwerte	37.			18.4			
	5	22.7	21.4		60.1	39.8	

Abb. 12: Alignment der DNA-Sequenzen der dritten Domäne der 12S rDNA

Abb. 12: Alignment of third domain of 12S ribosomal DNA

	1	60
<i>C.aegagrus</i>	AGCCCT--AA ACACAAA-TA ATTACAGAAA -CAAAATTAT TCGCCAGAGT ACTACCGGCA	
<i>P.nayaur</i>T.....A.....	
<i>A.lervia</i>T.....A.....G.....	
MerinoT.A.....	
HebrideanT.A.....	
SoayT.....T.A.....	
North CountryT.A.....	
Moorschnucke	...-C..T..AT.....T.A.....T.T.....G.....T.	
RomanovT.A.....	
EorerayCTA.....A.....T.A.....	
SkuddeT...T.....T.A.....	
Black PersianCCT.....T.A.....	
<i>Q.musimon</i>	...G.C.....A.....T.A.....	
<i>Q.ammon</i>T.AG.....	
<i>Q.orientalis</i>T.AG.....	
<i>Q.nivicola</i>T.AG.....	
<i>Q.vignei</i>	.C.....T.....T.AG..A.....	
<i>Qr.americanus</i>	CC.....C ..T.....A.-.....	
<i>B.taurus</i>G.....T.....TA...	
	61	120
<i>C.aegagrus</i>	ACAGCCCGAA ACTCAAAGGA CTTGGCGGTG CTTTATACCC TT-CTAGAGG AGCCT-GTTC	
<i>P.nayaur</i>	
<i>A.lervia</i>	
Merino	
Hebridean	
Soay	
North Country	
MoorschnuckeGG.....C.....A.GA.....A..C.	
Romanov	
EorerayA.....	
SkuddeT.....	
Black Persian	
<i>Q.musimon</i>	
<i>Q.ammon</i>	
<i>Q.orientalis</i>G.....	
<i>Q.nivicola</i>	
<i>Q.vignei</i>	
<i>Qr.americanus</i>	T.....C.....	
<i>B.taurus</i>TTA.....T.....	

	121	180
<i>C.aegagrus</i>	TAT-AATCGA T-AAACCCCG ATAAACCTCA CCAATCCTT- GCTAATACAG T-CTATATA-	
<i>R.nayaur</i>T.....	
<i>A.lervia</i>	.GAT.....G...T.....	
MerinoCTG.....	
HebrideanA.....A	
Soay	
North Country	
MoorschnuckeT.....G..G..A..G.	
Romanov	
EorerayC.....T.....CC..	
Skudde	...T.....	
Black Persian	
<i>O.musimon</i>	
<i>O.ammon</i>	..CT.....A.....	
<i>O.orientalis</i>	..T.....G.....T.....	
<i>O.nivicola</i>	
<i>O.vignei</i>	
<i>Or.americanus</i>T.....T.....	
<i>B.taurus</i>T.....	
	181	240
<i>C.aegagrus</i>	CCGCCATCTT C-AGCAAACC CTAAAA--A GGAACAAAAG TAAGCTCCTT --CACAAACAC	
<i>R.nayaur</i>AA.....	
<i>A.lervia</i>C.....AGG.....AA.....T.G...	
Merino	..CG--.....T.G.....G...GG..GGT....	
HebrideanCAA..G.....CC.T.AA..AGTG....	
SoayT.....G..C...A..TA..GTT....	
North CountryA..G.....AA..A.T....	
MoorschnuckeA..G.....T...AA..A.T....	
RomanovT..G.....A..G.T.....AA..AGT....	
EorerayC.....-T..AA..G.....AA..A.T....	
SkuddeT..AA..G.....AA..A.T....	
Black Persian	G.G..A.- - - - G.-C..CCG..G.....AA..G.TG...	
<i>O.musimon</i>A..G.....TA.ATA.T....	
<i>O.ammon</i>G.....A.....AA..A.T.G...	
<i>O.orientalis</i>A.....AA..A.T.G...	
<i>O.nivicola</i>AA..A.T.TT..	
<i>O.vignei</i>GA.....AA..A.T.G...	
<i>Or.americanus</i>A.-.....AA.....TG....	
<i>B.taurus</i>A.....GTAA..T.TG.T..	

	241	300
<i>C.aegagrus</i>	GTAA-AGACG TTAGGTCAAG G-TGTAACCC ATGGAATGGG AAGA---AAT GGGCTACATT	
<i>R.nayaur</i>	A.....	
<i>A.lervia</i> A.....	T.....	
Merino A.....	G.....T...G....GG-...G.....	
Hebridean	A.....T C..... A...T...T....G-T. A.....	
Soay	A...C.... C.....T.....T.....T.G	
North CountryA.....	T.A. TAT.G.GT. G.TTAGA.T.	
Moorschnucke	A.C.....T...G.....G.....	
Romanov	A.....T...G.....	
Boreray A...C....	T...G... CC..AG-...T....	
Skudde A...C....	T...G... CC..A.-...T....	
Black PersianA.....	G.....A G..CG....AG.-.....	
<i>O.musimon</i>	A.....T...G.....	
<i>O.ammon</i>	A.....	
<i>O.orientalis</i>	A.....	
<i>O.nivicola</i>	A.....T.....	
<i>O.vignei</i> A.....	T...G.....	
<i>Or.americanus</i> A.....	T.....	
<i>B.taurus</i> A....A.....	T...A.GT.	
	301	360
<i>C.aegagrus</i>	TTCTACCTTA AGAAAA--TT AATACGA-AA GCCATTATGA AATTAATGAC CAAA-GGA-G	
<i>R.nayaur</i>	
<i>A.lervia</i>C.	T.CG.	
Merino-C.	T.AG.	
Hebridean-C.T.T. ...C.....AG.C.....	
Soay	..T...-CGT.AG.	
North Country..T...-C.	T.AG.	
Moorschnucke-C.T.AG.	
Romanov-C.T.AG.-C.....	
Boreray-C. .G...T.	AG.	
Skudde-C. .G...T.	AG.	
Black Persian.....-C.	T.AG.	
<i>O.musimon</i>-C.T.AG.	
<i>O.ammon</i>-C.T.CAG.	
<i>O.orientalis</i>-C.T.CAG.	
<i>O.nivicola</i>CC.AT.AG.	
<i>O.vignei</i>-C.	T.CAG.	
<i>Or.americanus</i>-C.	T.T.C....G.	
<i>B.taurus</i> C....ACC. ...G..TCAA GCA-.....	.TT.....CC..A.	

	361	420
<i>C.aegagrus</i>	GATTTAGTAG TAAACTAAGA ATAGAGT--G CTTAGTT-GA A-TTAGGCCA TGAAGCACGC	
<i>P.nayaur</i> T..... TTA	
<i>A.lervia</i>CC.....---	
MerinoC.....C.....	
HebrideanC.....TG.C.....G--	
SoayC.....G.....C.....	
North CountryC.....C.....	
MoorschnuckeCT..G.....AA.....C.....C.....T..	
RomanovC.....C.....C.....C.....T.....A	
EorerayC.....AGTG.....C.....	
SkuddeC.....C.....	
Black PersianC.....C.....	
<i>Q.musimon</i>C..C.....AA.....T..C..G.C.....T..	
<i>Q.ammon</i>C.....C.....	
<i>Q.orientalis</i>C.....C.....	
<i>Q.nivicola</i>C.....	
<i>Q.vignei</i>C.....G.G.G.....	
<i>Or.americanus</i>C.....T..C...GG GA.GCACGC.	
<i>B.taurus</i>C.....	
	423	
<i>C.aegagrus</i>	GCC	
<i>P.nayaur</i>	---	
<i>A.lervia</i>	---	
Merino	---	
Hebridean	---	
Soay	---	
North Country	---	
Moorschnucke	---	
Romanov	---	
Eoreray	---	
Skudde	---	
Black Persian	---	
<i>Q.musimon</i>	---	
<i>Q.ammon</i>	---	
<i>Q.orientalis</i>	---	
<i>Q.nivicola</i>	---	
<i>Q.vignei</i>	---	
<i>Or.americanus</i>	---	
<i>B.taurus</i>	---	

Basenverteilung und Sekundärstruktur des untersuchten Sequenzabschnittes

Mitochondriale Sequenzen weichen häufig von der gleichmäßigen Verteilung der vier Basen ab (SPRINGER und KIRSCH 1993, SPRINGER und DOUZERY 1996). Die ermittelten Sequenzdaten weisen einen hohen A/T und einen niedrigeren G/C-Anteil aus. Der A/T-Gehalt variierte zwischen 57,6% und 62,0% sowie der G/C-Gehalt zwischen 38,0% und 42,3%. Die berechneten Mittelwerte (A/T-60,1% und G/C-39,8% liegen in dem Bereich, der bei anderen Mammalia bekannten Werte (z.B. *Bos taurus*: A/T-62,5% und G/C 37,4%; ANDERSON et al. 1982). Die Sekundärstruktur von Teilen der zweiten und der kompletten dritten Domäne der 12S ribosomalen RNA wird in Abb. 13 dargestellt. Stems, Bereiche gepaarter Basen, und loops, Bereiche ungepaarter Basen, wechseln sich miteinander ab.

Die Substitutionsrate in den Bereichen ungepaarter Basen ist höher als in den Helixabschnitten. Vergleichend werden in Tab. 12 die Substitutionen der einzelnen stems zwischen Wildschafen (*O. musimon*) und Hausschafen (Merinolandschaf) gegenübergestellt.

Tab. 12: Substitutionen der einzelnen Helixabschnitte zwischen Merinolandschaf und *O. musimon*

Fig. 12: Nucleotide substitutions between Merinosheep and *O. musimon* for different stems

Stem-Nummer	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
Anzahl der Substitutionen	0	0	1	0	2	0	0	6	1	1	0	0	0	0

Nukleotidaustausche traten bei Merinofleischschaf und *O. musimon* nur in den Helixabschnitten 26, 28, 31, 32 und 33 auf. Der Helixabschnitt 31 war der variabelste. Die anderen Abschnitte waren konservativer. Verglichen über alle untersuchten Formen einschließlich *Bos taurus* sind die stems 25, 26, 27, 29, 30, 32, 33 und 37 als konservativ zu bezeichnen. In diesen Abschnitten sind nur einzelne oder keine Substitutionen zu verzeichnen. Die Helixabschnitte 31, 36 und 28 sind wesentlich variabler.

Die folgenden Tabellen 13, 14 und 15 geben einen Überblick über die ermittelten Nukleotidaustausche in der Primärstruktur der untersuchten mtDNA Fragmente. Das Verhältnis von Transitionen zu Gesamtaustauschen bei den Wildformen schwankt zwischen 0,33 und 0,77. Für die domestizierten Schafe liegen die Quotienten zwischen 0,27 und 0,46 und zwischen Haus- und Wildschafen variieren die Werte von 0,17 bis 0,68.

Abb. 13: **Strukturmodell der dritten Domäne der 12S rRNA von *O. musimon* nach SPRINGER und DOUZERY (1996)**

Fig. 13: Secondary structure of the third domain of 12S rRNA of *O. musimon* based on SPRINGER und DOUZERY (1996)

4.4.2 Nukleotidaustausche des 12S rDNA Fragments

Die gefundenen Substitutionsraten sind in den folgenden Tabellen aufgeführt. Die Substitutionsraten zwischen den Hausschafen waren größer als zwischen den Wildformen bzw. den Haus- und Wildschafen.

Tab. 13: Nukleotidaustausche des 12S rDNA Fragments zwischen den Wildformen, über der Diagonalen: Absolute Anzahl der Transitionen und Transversionen (ns/nv), unter der Diagonalen: Verhältnis Transitionen zu Gesamtaustauschen (ns ÷ Total)

Tab. 13: Substitutions of 12S rDNA fragments within species, above diagonal: total number of transitions and transversions (ns/nv), below diagonal: transition/substitution ratio (ns ÷ Total)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1- <i>C. aegagrus</i>		4/6	13/6	15/10	14/4	13/4	12/4	15/6	16/14	28/16
2- <i>P. nayaur</i>	0.40		12/6	11/12	14/6	13/6	12/6	15/8	14/14	29/14
3- <i>A. lervia</i>	0.68	0.66		13/14	11/6	11/5	12/6	12/8	14/13	32/14
4- <i>O. musimon</i>	0.60	0.47	0.48		10/10	9/10	7/10	6/11	11/22	28/20
5- <i>O. ammon</i>	0.77	0.70	0.64	0.50		1/2	6/2	5/4	16/13	29/12
6- <i>O. orientalis</i>	0.76	0.68	0.68	0.47	0.33		5/2	4/4	14/14	28/12
7- <i>O. nivicola</i>	0.75	0.66	0.66	0.41	0.75	0.55		5/4	13/14	23/13
8- <i>O. vignei</i>	0.71	0.65	0.60	0.35	0.55	0.50	0.55		13/12	28/14
9- <i>Or. americanus</i>	0.53	0.50	0.51	0.50	0.51	0.50	0.48	0.52		29/22
10- <i>B. taurus</i>	0.63	0.67	0.69	0.58	0.70	0.70	0.63	0.66	0.56	

Tab. 14: Absolute Anzahl der Transitionen und Transversionen (ns/nv; über der Diagonalen) und Verhältnis Transitionen zu Gesamtaustauschen (ns ÷ Total, unter der Diagonalen) zwischen den Hausschafen

Tab. 14: Substitutions within domestic sheep, above diagonal: total number of transitions and transversions (ns/nv), below diagonal: transition/substitution ratio (ns ÷ Total)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1-Merino		9/14	7/12	12/14	13/24	7/10	12/14	8/10	10/9
2-Hebridean	0.39		7/15	11/15	14/27	7/12	12/17	8/13	10/17
3-Soay	0.36	0.31		5/11	14/26	7/13	10/15	6/11	9/14
4-North Country	0.46	0.42	0.31		13/31	8/15	10/19	6/15	8/17
5-Moorschnucke	0.35	0.34	0.33	0.29		11/26	11/30	9/24	11/27
6-Romanov	0.41	0.36	0.35	0.34	0.29		8/14	5/10	8/10
7-Boreray	0.46	0.41	0.40	0.34	0.26	0.36		4/7	11/15
8-Skudde	0.44	0.38	0.35	0.27	0.27	0.33	0.36		9/12
9-Black Persian	0.52	0.37	0.39	0.32	0.28	0.44	0.42	0.42	

Tab. 15: Absolute Anzahl der Transitionen und Transversionen (ns/nv) und in Klammern das Verhältnis der Transitionen zu Gesamtaustauschen (ns ÷ Total) zwischen den Haus- und Wildschafen

Tab. 15: Total number of transitions and transversions (ns/nv) and in parenthesis transition/substitution ratio (ns ÷ Total) between wild sheep and domestic sheep

	<i>O. musimon</i>	<i>O. ammon</i>	<i>O. orientalis</i>	<i>O. vignei</i>	<i>O. nivicola</i>
Merino	7/14 (0.33)	13/6 (0.68)	11/6 (0.64)	11/6 (0.64)	11/8 (0.57)
Hebridean	7/15 (0.31)	14/9 (0.60)	13/9 (0.59)	12/11 (0.52)	11/9 (0.55)
Soay	8/13 (0.38)	12/9 (0.57)	11/9 (0.55)	10/11 (0.47)	9/9 (0.50)

	<i>O. musimon</i>	<i>O. ammon</i>	<i>O. orientalis</i>	<i>O. vignei</i>	<i>O. nivicola</i>
North Country	7/19 (0.26)	9/11 (0.45)	8/11 (0.42)	8/11 (0.42)	10/13 (0.43)
Moorschnucke	5/23 (0.17)	17/20 (0.45)	14/22 (0.38)	12/24 (0.33)	13/22 (0.52)
Romanov	5/14 (0.26)	11/6 (0.64)	10/6 (0.62)	8/6 (0.57)	8/8 (0.50)
Boreray	6/18 (0.25)	14/10 (0.58)	13/10 (0.56)	11/10 (0.52)	12/13 (0.48)
Skudde	4/14 (0.22)	10/6 (0.62)	9/6 (0.60)	8/8 (0.50)	7/6 (0.53)
Black Persian	6/17 (0.26)	13/8 (0.61)	11/9 (0.55)	11/12 (0.47)	11/8 (0.57)

4.4.3 Abschätzung des Homoplasiegehalts des Datensatzes

Das Verhältnis der Transitionen zu den Gesamtaustauschen ($ns \div Total$) war für die Sequenzpaare des 12S rDNA Abschnittes relativ klein. Die einzelnen Werte sind in den vorangegangenen Tabellen aufgeführt. Werte von 0,7 oder höher zeigen an, daß der vorliegende Anteil an Transitionen eine Sättigung dieser Basenaustausche mit multiplen Substitutionen unwahrscheinlich erscheinen läßt (PRÜSER 1996). Bei den vorliegenden Datensätzen war daher ein hoher Homoplasiegehalt, bei den Transitionen zu erwarten. Die geringsten Quotienten ($ns \div Total$) wurden zwischen den Hausschafen und Wildschafen untereinander sowie zwischen Haus- und Wildschafen gefunden. Wesentlich höher waren die Werte zwischen den Wildschafen und den Vertretern der anderen Gattungen.

Die Verteilung der Topologielängen bestätigt das Ergebnis. Der 12S rDNA-Datensatz aller Taxa nähert sich stark einer Normalverteilung an. Ausdruck findet das in den geringen Schiefewerten. Eine Trennung des Datensatzes in Wildformen und Hausschafe erbrachte eine Linksschiefe für die domestizierten Tiere sowie eine Rechtsschiefe für die Wildformen (Abb. 14).

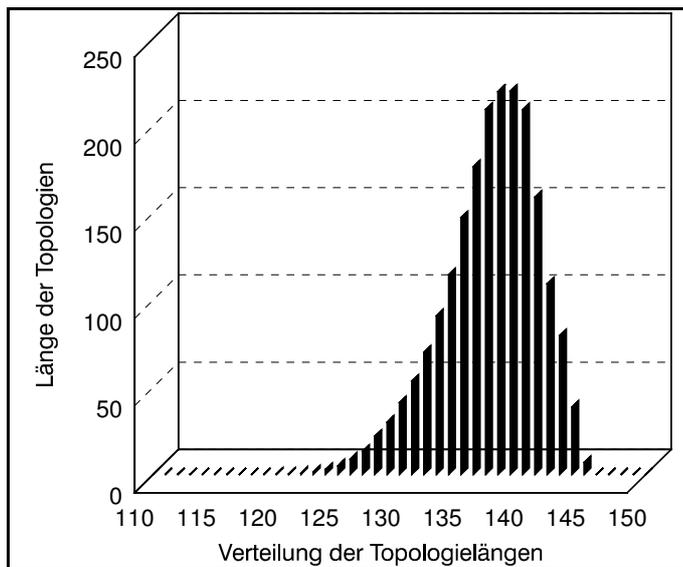


Abb. 14: Verteilung der Topologielängen für den Datensatz der Wildformen, PAUP: alle möglichen Topologien: 2.019.683, ungewichtet: $g_1 = -0,62$

Fig. 14: Distribution of tree lengths of the sequences of wild forms, PAUP: all tree-length frequencies: 2.019.683, not weight: $g_1 = -0,62$

Allgemein wird von einem höheren Homoplasiegehalt in den Transitionen ausgegangen. Um derartige Effekte zu korrigieren, wurden verschiedene Gewichtungen vorgenommen. Die unterschiedlichen Wertungen der Transitionen und Transversionen erbrachten keine wesentlichen Veränderungen der Schiefewerte. Es wurde daher auf eine graphische Darstellung verzichtet.

4.4.4 Jukes-Cantor-Distanz auf Basis der Sequenzanalyse

Die folgenden Tabellen weisen die berechneten Distanzwerte aus. Auf deren Basis erfolgte die Erstellung der Dendrogramme.

Tab. 16: Jukes-Cantor-Distanz (Option: Pairwise deletion) zwischen den untersuchten Wildformen für den untersuchten Abschnitt der 12S rDNA, Standardfehler unterhalb der Diagonalen

Tab. 16: Jukes Cantor distance values (option: pairwise deletion) within wild forms of 12S rDNA (above diagonal), below diagonal: standard errors

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1- <i>C. aegagrus</i>		0.026	0.067	0.047	0.045	0.051	0.042	0.110	0.056	0.082
2- <i>P. nayaour</i>	0.008		0.061	0.053	0.050	0.048	0.047	0.119	0.061	0.076
3- <i>O. musimon</i>	0.013	0.013		0.053	0.050	0.073	0.045	0.135	0.042	0.090
4- <i>O. ammon</i>	0.011	0.012	0.012		0.007	0.045	0.020	0.113	0.023	0.079
5- <i>O. orientalis</i>	0.011	0.011	0.017	0.004		0.042	0.018	0.111	0.020	0.076
6- <i>A. lervia</i>	0.011	0.011	0.014	0.011	0.010		0.048	0.130	0.053	0.074
7- <i>O. nivicola</i>	0.010	0.011	0.011	0.007	0.006	0.011		0.098	0.023	0.073
8- <i>B. taurus</i>	0.017	0.018	0.020	0.018	0.017	0.019	0.016		0.116	0.145
9- <i>O. vignei</i>	0.012	0.013	0.010	0.007	0.007	0.012	0.007	0.018		0.067
10- <i>Or. americanus</i>	0.015	0.014	0.016	0.014	0.014	0.014	0.014	0.021	0.013	

Tab. 17: Jukes-Cantor-Distanz (Option: Pairwise deletion) zwischen den untersuchten Hausschafen für den untersuchten Abschnitt der 12S ribosomalen DNA, Standardfehler unterhalb der Diagonalen

Tab. 17: Jukes Cantor distance values (option: pairwise deletion) within domestic sheep of 12S rDNA (above diagonal), below diagonal: standard errors

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1-Merino		0.062	0.053	0.073	0.102	0.045	0.070	0.048	0.052
2-Hebridean	0.013		0.062	0.070	0.114	0.051	0.079	0.056	0.076
3-Soay	0.012	0.013		0.044	0.118	0.056	0.071	0.047	0.068
4-North Country	0.014	0.014	0.011		0.122	0.061	0.078	0.055	0.069
5-Moorschnucke	0.017	0.018	0.019	0.018		0.102	0.114	0.090	0.109
6-Romanov	0.011	0.011	0.012	0.013	0.017		0.059	0.039	0.058
7-Boreray	0.014	0.015	0.014	0.014	0.018	0.012		0.028	0.071
8-Skudde	0.011	0.012	0.011	0.012	0.016	0.010	0.008		0.057
9-Black Persian	0.012	0.014	0.014	0.014	0.018	0.012	0.014	0.012	

Tab. 18: Jukes-Cantor-Distanz (Option: Pairwise deletion) zwischen den untersuchten Haus- und Wildschafen, Standardfehler in Klammern

Tab. 18: Jukes Cantor distance values (option: pairwise deletion) between domestic sheep and wild sheep, paranthesis: standard errors

	<i>O. musimon</i>	<i>O. ammon</i>	<i>O. orientalis</i>	<i>O. vignei</i>	<i>O. nivicola</i>
Merino	0.056 (0.012)	0.050 (0.011)	0.045 (0.011)	0.050 (0.011)	0.045 (0.011)
Hebridean	0.059 (0.012)	0.062 (0.013)	0.059 (0.012)	0.061 (0.013)	0.053 (0.012)
Soay	0.059 (0.013)	0.059 (0.013)	0.056 (0.012)	0.059 (0.013)	0.050 (0.012)
North Country	0.069 (0.013)	0.053 (0.012)	0.050 (0.011)	0.061 (0.012)	0.050 (0.011)
Moorschnucke	0.075 (0.014)	0.101 (0.017)	0.099 (0.011)	0.098 (0.016)	0.096 (0.016)
Romanov	0.050 (0.011)	0.045 (0.011)	0.042 (0.016)	0.042 (0.010)	0.037 (0.010)
Boreray	0.064 (0.013)	0.064 (0.013)	0.061 (0.010)	0.067 (0.013)	0.056 (0.012)
Skudde	0.047 (0.011)	0.042 (0.010)	0.039 (0.013)	0.042 (0.010)	0.034 (0.009)
Black Persian	0.064 (0.013)	0.058 (0.012)	0.055 (0.010)	0.063 (0.013)	0.052 (0.012)

Es kamen zwei unterschiedliche Verfahren zum Einsatz. Diese brachten bei den Wildformen Unterschiede in den Dendrogrammen. Bei der UPGMA-Clustering lagerten sich *O. ammon*, *O. orientalis*, *O. nivicola* und *O. vignei* zusammen. Daran schloß sich *A. lervia* an. Das zweite Cluster bildeten *C. aegagrus* und *P. nayaur*. Erst danach gruppierte sich *O. musimon* in das Dendrogramm ein. *Or. americanus* und *B. taurus* nahmen eine Randstellung ein (Abb. 15). Aufgrund der Stellung von *O. musimon* wurde deutlich, daß das Verfahren der UPGMA-Clustering für phylogenetische Fragestellungen wenig geeignet ist.

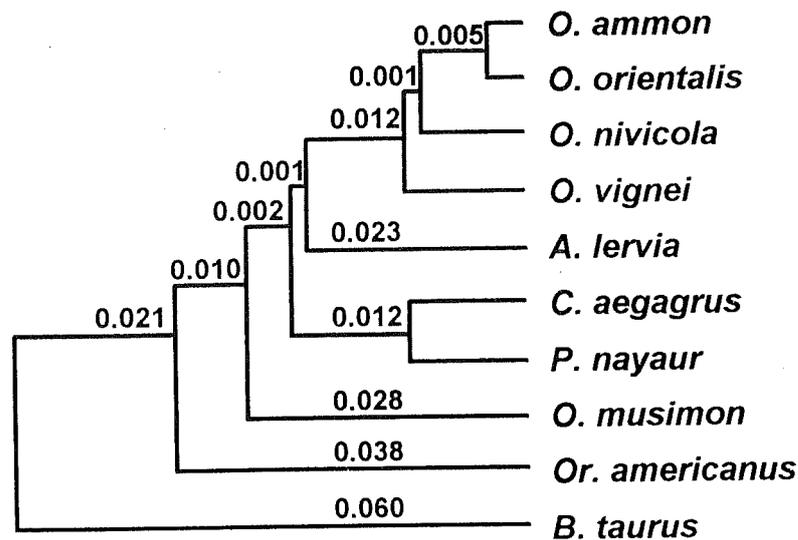


Abb. 15: UPGMA Dendrogramm der Wildformen basierend auf der Basis der Jukes-Cantor-Distanz

Abb. 15: UPGMA dendrogram of analysed wild forms based on the Jukes Cantor distances

Mit Hilfe des Neighbor-Joining-Verfahrens wurde für die untersuchten Wildformen eine hohe genetische Ähnlichkeit für die Taxa *A. lervia*, *P. nayaur* und *C. aegagrus* ermittelt. An dieses Cluster lagerte sich *Or. americanus* an. Das andere Cluster wurde von den Wildschafformen gebildet. Es kam zu einer klaren Trennung dieser beiden Cluster. *O. musimon* nahm eine Stellung innerhalb der Wildschafe ein. Diese Form lagerte sich mit *O. vignei* zusammen. Die andere Gruppierung bestand aus *O. ammon* und *O. orientalis*. An diese beiden wurde *O. nivicola* angefügt. Die Randstellung von *B. taurus* blieb bestehen (Abb. 16).

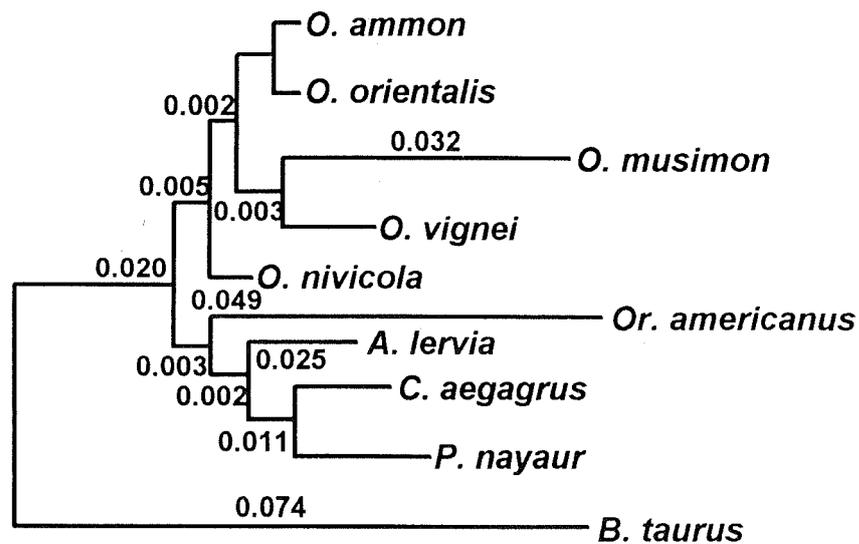


Abb. 16: Neighbor-Joining Dendrogramm der untersuchten Wildformen auf der Basis der Jukes-Cantor-Distanz

Abb. 16: Neighbor joining dendrogram of analysed wild forms based on the Jukes Cantor distances

Die UPGMA und Neighbor-Joining Dendrogramme variierten auch bei den Hausschafen. Übereinstimmend wurden bei beiden Verfahren die Cluster Boreray und Skudde sowie Soay und North Country gefunden. Die Randstellung der Moorschnucken trat gleichfalls in beiden Dendrogrammen auf (Abb. 17, 18). Mittels der UPGMA-Clusterung gruppierten sich die Merinolandschafe und Romanov zusammen. Dem widersprach das Dendrogramm auf Basis des Neighbor-Joining Verfahrens, wo die Merinolandschafe und Black Persian sowie Romanov und Hebridean ein Cluster bildeten. Die Rassen Black Persian und Hebridean besaßen im UPGMA-Dendrogramm eine Einzelstellung.

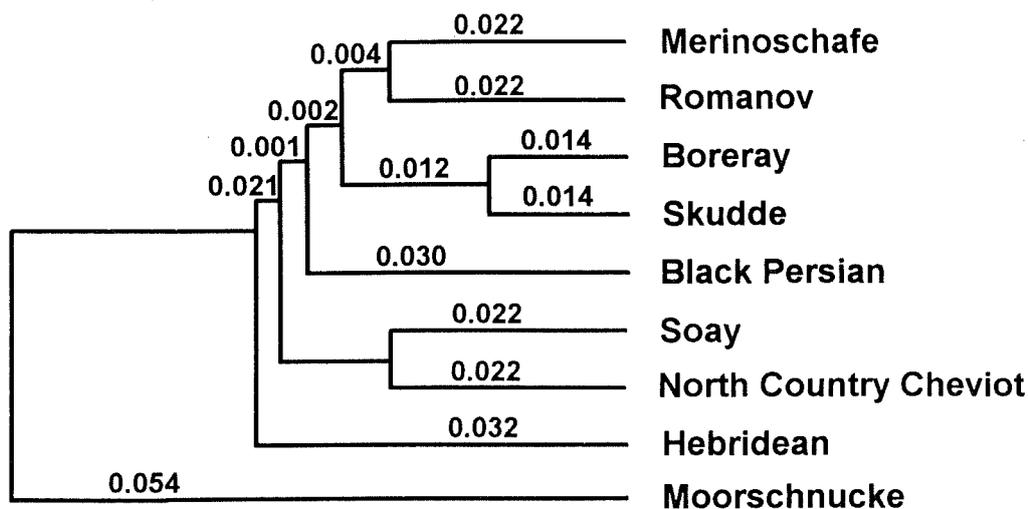


Abb. 17: UPGMA Dendrogramm der untersuchten Hausschafe auf der Basis der Jukes-Cantor-Distanz

Abb. 17: UPGMA dendrogram of analysed domestic sheep based on the Jukes Cantor distances

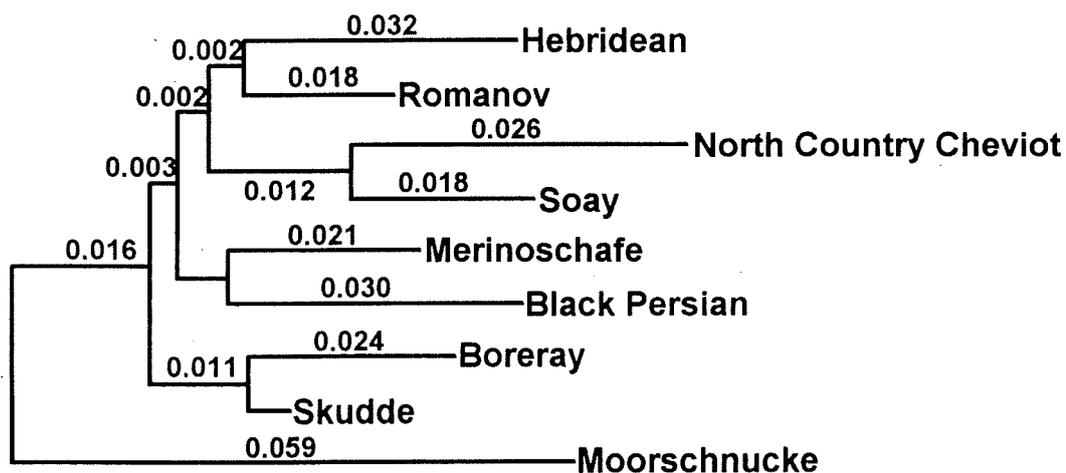


Abb. 18: Neighbor-Joining Dendrogramm der untersuchten Schafrassen auf der Basis der Jukes-Cantor-Distanz

Abb. 18: Neighbor joining dendrogram of analysed domestic sheep based on the Jukes Cantor distances

4.4.5 Tajima-Nei Distanz auf Basis der Sequenzanalyse

Parallel zur Jukes-Cantor Distanz wurde die Tajima-Nei Distanz berechnet (vgl. Tab. 19-21).

Tab. 19: Tajima-Nei Distanz (Option: Pairwise deletion) zwischen den untersuchten Wildformen für den untersuchten Abschnitt der 12S ribosomalen DNA, Standardfehler unterhalb der Diagonalen

Tab. 19: Tajima-Nei distance values (option: pairwise deletion) within wild sheep (above diagonal), below diagonal: standard errors

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1- <i>C. aegagrus</i>		0.026	0.068	0.048	0.045	0.051	0.042	0.114	0.056	0.082
2- <i>P. nayaur</i>	0.008		0.062	0.054	0.051	0.048	0.048	0.124	0.062	0.077
3- <i>O. musimon</i>	0.014	0.013		0.053	0.050	0.073	0.045	0.138	0.042	0.091
4- <i>O. ammon</i>	0.011	0.012	0.012		0.007	0.045	0.021	0.117	0.023	0.080
5- <i>O. orientalis</i>	0.011	0.012	0.011	0.004		0.043	0.018	0.114	0.021	0.077
6- <i>A. lervia</i>	0.012	0.011	0.014	0.011	0.010		0.048	0.134	0.054	0.074
7- <i>O. nivicola</i>	0.010	0.011	0.011	0.007	0.007	0.011		0.100	0.023	0.074
8- <i>B. taurus</i>	0.019	0.020	0.021	0.019	0.019	0.021	0.017		0.119	0.149
9- <i>O. vignei</i>	0.012	0.013	0.010	0.007	0.007	0.012	0.008	0.019		0.068
10- <i>Or. americanus</i>	0.015	0.014	0.016	0.015	0.015	0.014	0.014	0.022	0.014	

Tab. 20: Tajima-Nei Distanz (Option: Pairwise deletion) zwischen den untersuchten Hausschafen, Standardfehler unterhalb der Diagonalen

Tab. 20: Tajima-Nei distance values (option: pairwise deletion) within domestic sheep (above diagonal), below diagonal: standard errors

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1-Merino		0.063	0.054	0.073	0.103	0.045	0.070	0.048	0.053
2-Hebridean	0.013		0.063	0.071	0.115	0.051	0.079	0.056	0.076
3-Soay	0.012	0.013		0.045	0.119	0.057	0.072	0.048	0.068
4-North Country	0.014	0.014	0.011		0.123	0.062	0.078	0.056	0.069
5-Moorschnucke	0.017	0.018	0.019	0.019		0.102	0.114	0.090	0.109
6-Romanov	0.011	0.011	0.012	0.013	0.017		0.059	0.040	0.058
7-Boreray	0.014	0.015	0.014	0.014	0.018	0.012		0.028	0.072
8-Skudde	0.011	0.012	0.011	0.012	0.016	0.010	0.008		0.058
9-Black Persian	0.012	0.015	0.014	0.014	0.018	0.013	0.014	0.012	

Tab. 21: Tajima-Nei Distanz (Option: Pairwise deletion) zwischen den untersuchten Haus- und Wildschafen, Standardfehler in Klammern

Tab. 21: Tajima Nei distance values (option: pairwise deletion) between domestic sheep and wild sheep, paranthesis: standard errors

	<i>O. musimon</i>	<i>O. ammon</i>	<i>O. orientalis</i>	<i>O. vignei</i>	<i>O. nivicola</i>
Merino	0.056 (0.012)	0.051 (0.012)	0.046 (0.011)	0.051(0.011)	0.045 (0.011)
Hebridean	0.059 (0.012)	0.062 (0.013)	0.059 (0.012)	0.062 (0.013)	0.054 (0.012)
Soay	0.059 (0.013)	0.060 (0.013)	0.057 (0.013)	0.059 (0.013)	0.051 (0.012)
North Country	0.070 (0.014)	0.053 (0.012)	0.050 (0.013)	0.061 (0.011)	0.050 (0.011)
Moorschnucke	0.076 (0.014)	0.102 (0.017)	0.099 (0.011)	0.099 (0.017)	0.096 (0.016)
Romanov	0.050 (0.011)	0.045 (0.011)	0.042 (0.017)	0.042 (0.010)	0.037 (0.010)
Boreray	0.064 (0.013)	0.065 (0.013)	0.062 (0.010)	0.067 (0.013)	0.056 (0.012)
Skudde	0.048 (0.009)	0.042 (0.010)	0.039 (0.013)	0.042 (0.010)	0.034 (0.009)
Black Persian	0.064 (0.013)	0.058 (0.013)	0.056 (0.010)	0.064 (0.012)	0.053 (0.012)

Die ermittelten Dendrogramme entsprachen denen der Jukes-Cantor-Distanz. Die höchste genetische Ähnlichkeit bei den untersuchten Wildformen bestand zwischen *C. aegagrus* und *P. nayaur* sowie zwischen *O. ammon* und *O. orientalis*. Die beiden gefundenen Cluster, Wildschafe sowie *C. aegagrus*, *P. nayaur*, *A. lervia* und *Or. americanus*, wurden bei beiden Distanzmodellen nachgewiesen (Abb. 19, 20). Die wenig wahrscheinliche Stellung von *O. musimon* trat jeweils bei der UPGMA-Clusterung auf.

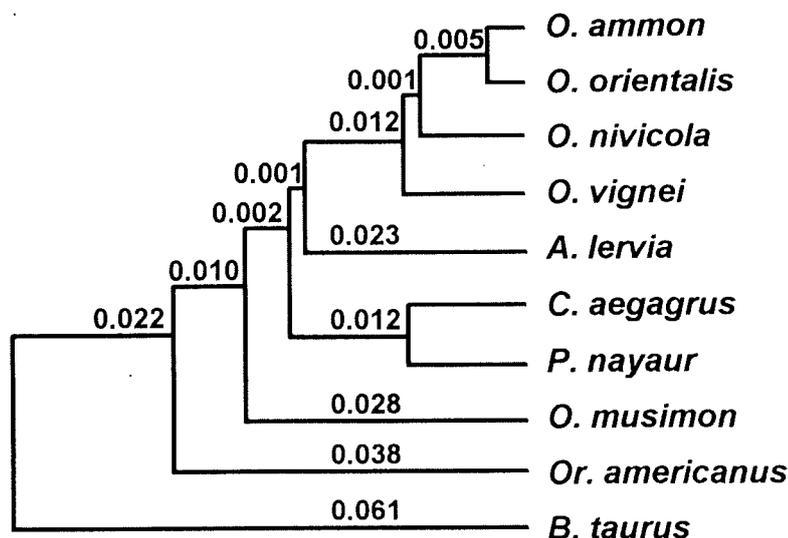


Abb. 19: UPGMA Dendrogramm der untersuchten Wildformen auf der Basis der Tajima-Nei-Distanz

Fig. 19: UPGMA dendrogram of analysed wild forms based on the Tajima Nei distances

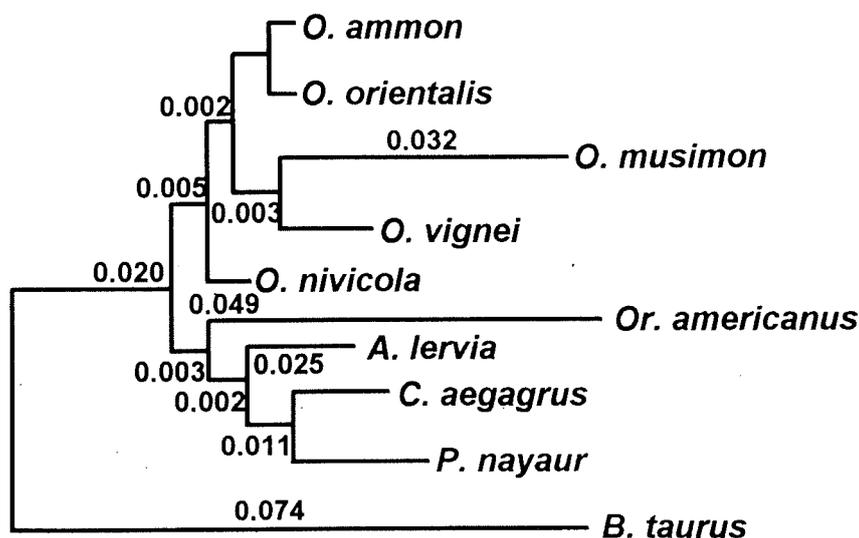


Abb. 20: Neighbor-Joining Dendrogramm der untersuchten Wildformen auf der Basis der Tajima-Nei-Distanz

Fig. 20: Neighbor joining dendrogram of analysed wild forms based on the Tajima Nei distances

Analog den Wildformen erbrachte die Berechnung der Hausschaf-Dendrogramme auf Basis der Tajima-Nei-Distanz keine Unterschiede zu den Dendrogrammen mittels der Jukes-Cantor-Distanz. Die größte genetische Ähnlichkeit bestand zwischen den Rassen Boreray und Skudde sowie zwischen Soay und North Country. Die basale Stellung der Moorschnucken blieb bestehen. Die Merinolandschafe, die Romanov, die Black Persian und die Hebridean variierten in den UPGMA und Neighbor-Joining Dendrogrammen (Abb. 21, 22).

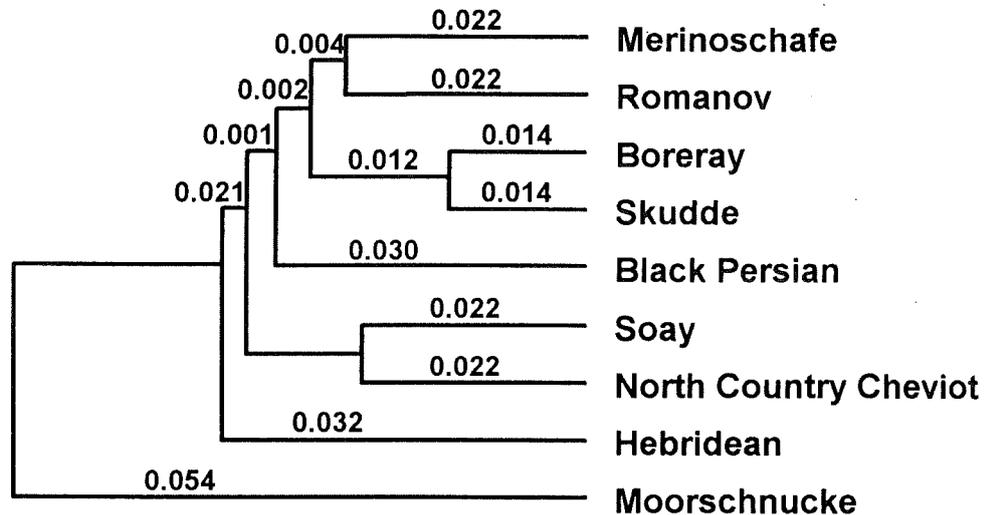


Abb. 21: UPGMA Dendrogramm der untersuchten Hausschafe auf der Basis der Tajima-Nei-Distanz

Fig. 21: UPGMA dendrogram of analysed domestic sheep based on the Tajima Nei distances

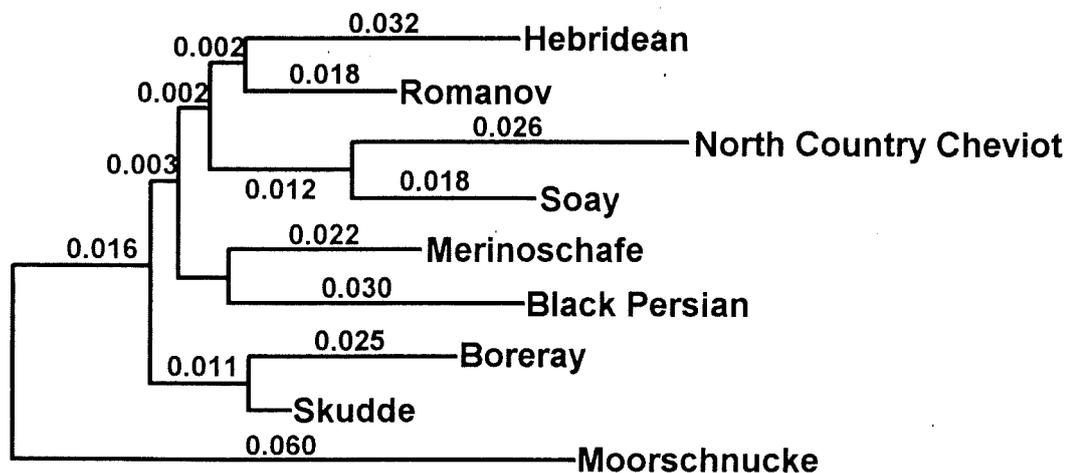


Abb. 22: Neighbor-Joining Dendrogramm der untersuchten Hausschafe auf der Basis der Tajima-Nei-Distanz

Fig. 22: Neighbor joining dendrogram of analysed domestic sheep based on the Tajima Nei distances

4.4.6 Ergebnisse der phylogenetischen Auswertung

Bei den phylogenetischen Analysen wurde die Sekundärstruktur der 12S ribosomalen RNA berücksichtigt. Es erfolgte eine Berechnung getrennt nach Stem- und Loopabschnitten. Abschließend wurden in die Bootstrapanalysen die Gesamtsequenzen einbezogen. Die Trennung nach Stem- und Loopabschnitten erbrachte, daß die gefundenen verwandtschaftlichen Strukturen hauptsächlich auf Substitutionen in den loops zurückzuführen waren.

Phylogenie der untersuchten Wildformen

Der Einfluß der unterschiedlichen Bereiche der Sekundärstruktur ist in Form der gefundenen Most-Parsimonious-Trees in den Abb. 23 und 24 dargestellt. Zur Unterstreichung der Stellung von *O. musimon* wurde die afrikanischen Black Persian Schafe (Ausschluß von Hybridisierungseffekten) hinzugezogen. Aufgrund der geringeren Zahl von Substitutionen in den Helixabschnitten wurde aus allen möglichen Bäumen ein Strict-Consensus-Tree gebildet. Als Außengruppe wurde *B. taurus* festgelegt. Die größte Verwandtschaft besteht zwischen den Taxa *C. aegagrus* und *P. nayaur*. An dieses Cluster lagert sich die Art *A. lervia* an. Eine zweite Gruppierung bilden die verschiedenen Wildschafformen. Auf der Basis der loops kommt es zur Zusammenlagerung von *O. orientalis* und *O. ammon*. Daran lagern sich *O. vignei* und *O. nivicola* an. Eine basale Stellung in diesem Cluster nimmt *O. musimon* ein. Neben den Gruppierungen der Wildschafe und der Gattungen *Capra*, *Ammotragus* und *Pseudois* steht die Gattung *Oreamnos*.

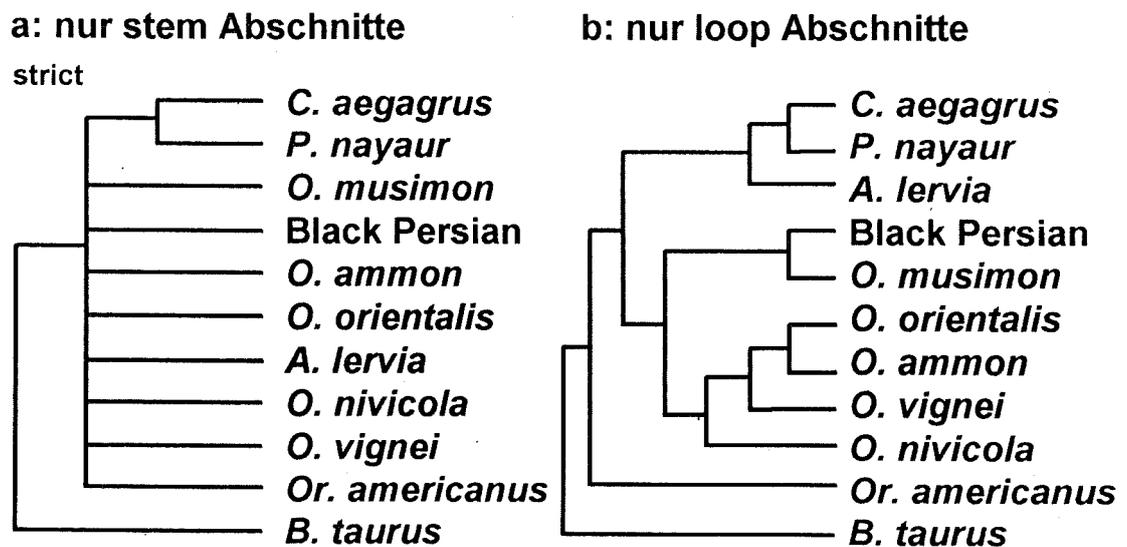


Abb. 23: Most-Parsimonious-Trees der untersuchten Wildformen, a: nur stems / b: nur loops, PAUP, Branch-and-Bound, Addition sequence, simple

Fig 23: Most-Parsimonious-Trees of analysed wild forms, a: stems only / b: loops only, PAUP, Branch-and-Bound, Addition sequence, simple

Die Bootstraberechnungen unterstützen die nachgewiesene Verwandtschaft von *C. aegagrus* und *P. nayaur* mit einem Wert von 92%. Ein relativ hoher Bootstrabwert mit 77% wurde auch zwischen *O. orientalis* und *O. ammon* gefunden. Für das Clade *C. aegagrus*, *P. nayaur* und *A. lervia* wurde eine Wahrscheinlichkeit von 51% berechnet. Die Wildschafe spalteten sich mit einem Wert von 50% ab.

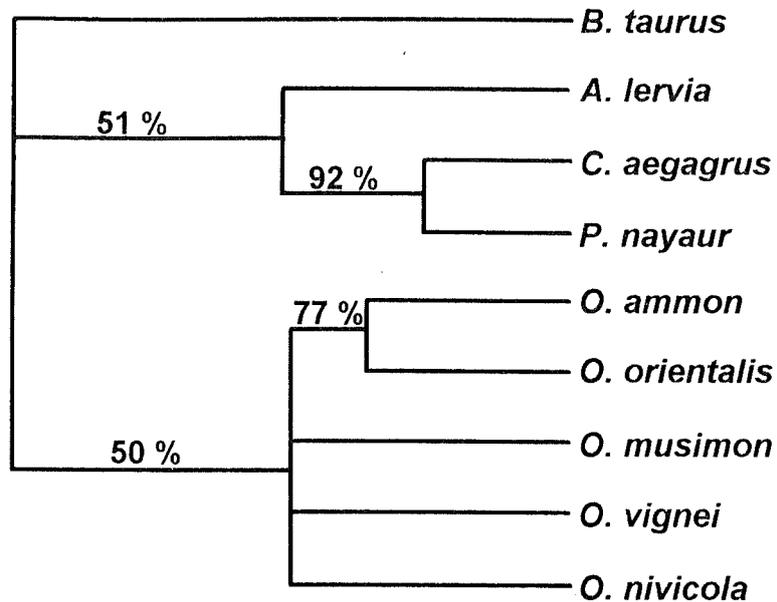


Abb. 24: Majority-Rule-Consensus-Tree der Wildformen, 1000 Bootstrap-Replikationen, PAUP, Branch-and-Bound, Addition sequence, simple
Fig. 24: Majority-Rule-Consensus-Tree of wild forms, 1000 bootstrap replications, PAUP, Branch-and-Bound, Addition sequence, simple

Phylogenetische Untersuchungen der europäischen Hausschafe

Es erfolgte eine getrennte Berechnung nach den Substitutionsraten in den stems und loops. Ausschlaggebend für die gefundenen Verwandtschaftsverhältnisse waren hauptsächlich die Substitutionen in den loop-Regionen (Abb. 25, 26). Auf der Basis dieser Nukleotidaustausche spalteten sich die Wildschafe auf. In einem Clade wurden die Hausschafe und *O. musimon* zusammengefaßt. Das andere Clade bildeten die asiatischen Wildschafe. Wurden nur die Substitutionen der Helixabschnitte berücksichtigt, lagerten sich die Rassen Boreray und Skudde sowie die *O. musimon* und die Moorschnucken zusammen. Die phylogenetische Stellung der anderen Taxa bzw. Rassen blieb unklar. Als Außengruppe wurde *O. nivicola* vorgegeben.

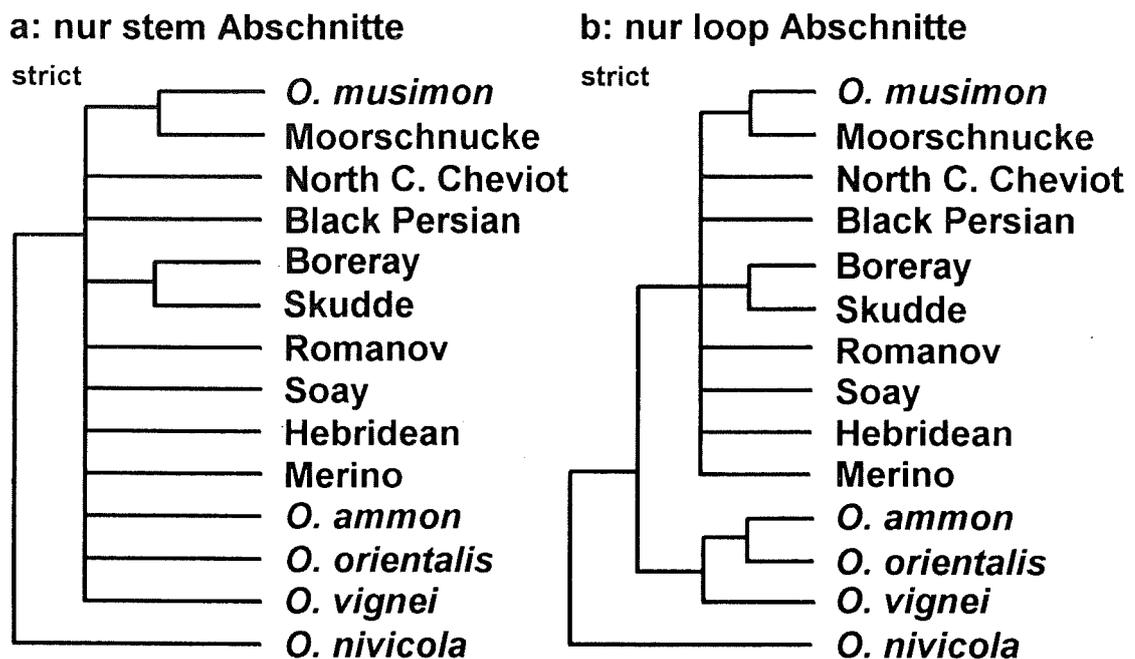


Abb. 25: Most-Parsimonious-Tree der Haus- und Wildschafe, a: nur stems / b: nur loops, PAUP, Branch-and-Bound, Addition sequence, simple

Fig. 25: Most-Parsimonious-Tree of domestic sheep and wild sheep, a: stems only / b: loops only, PAUP, Branch-and-Bound, Addition sequence, simple

Die Bootstrapanalysen bestätigten die Gruppierungen zwischen den Skudden und den Boreray sowie zwischen den *O. musimon* und den Moorschnucken (Abb. 26). Die gefundenen Bootstrapwerte bei 1.000 Replikationen lagen bei 97% (Skudden/Boreray) und 95 % (*O. musimon*/Moorschnucken). Alle untersuchten Hausschafe gruppierten sich zusammen mit *O. musimon*. Die Monophylie dieses Clades wurde durch einen Bootstrapwert von 78% belegt. Eine weitere Trennung der Hausschafe wurde nicht erreicht oder auftretende Gruppierungen wurden nicht durch Bootstrapwerte über 50% unterstützt.

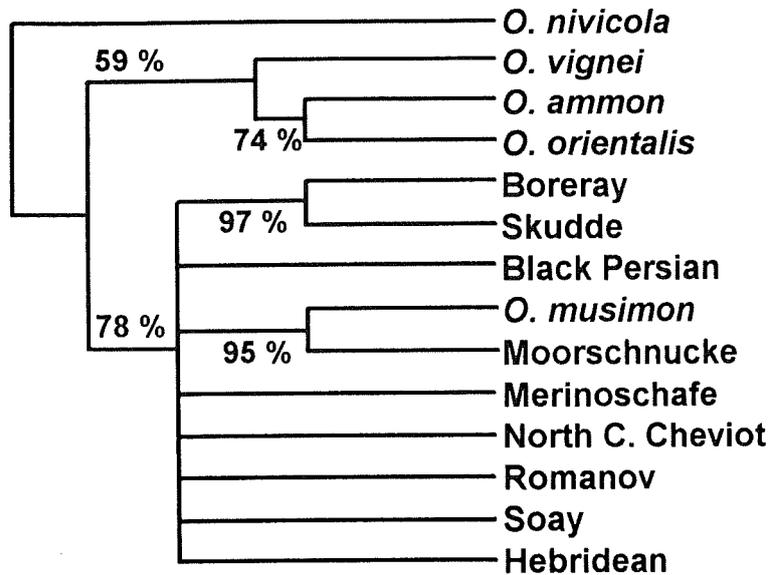


Abb. 26: Majority-Rule-Consensus-Tree der Haus- und Wildschafe, 1000 Bootstrap-Replikationen, PAUP, Branch-and-Bround, Addition sequence, simple
 Fig. 26: Majority-Rule-Consensus-Tree of domestic sheep and wild sheep, 1000 bootstrap replikations, PAUP, Branch-and-Bround, Addition sequence, simple

5 Diskussion

5.1 Vor- und Nachteile der eingesetzten Verfahren

Werden die zwischen einzelnen Taxa existierenden genetischen Distanzen zusammengefaßt, ergeben sich Ähnlichkeitsmatrizes. Die dabei zugrunde gelegten Distanzmodelle basieren meist auf dem gleichen Prinzip. Es wird versucht, die Mutationsrate um den Wert der Rückmutationen zu korrigieren. Zusätzlich fließen verschiedene Faktoren mit unterschiedlicher Gewichtung ein. Die Unterschiede in den einzelnen Distanzmodellen erfordern das Überprüfen der Sicherheit der Ergebnisse mit verschiedenen Modellen.

In dieser Arbeit wurden je zwei Distanzmodelle auf der Basis von Sequenzdaten und von RAPD-Daten angewandt. Zusätzlich wurde die genetische Distanz nach Nei (1972), basierend auf proteinelektrophoretischen Daten, dargestellt.

Genetische Distanz nach NEI (1972)

Proteinpolymorphismen sind die bei Haustieren am häufigsten eingesetzten Marker zur Analyse genetischer Ähnlichkeiten (MANWELL und BAKER 1977, HIENDLEDER et al. 1991). MANWELL und BAKER (1977) untersuchten die genetische Distanz nach NEI (1972) zwischen der britischen Rasse Poll Dorset und dem Australischen Merino. Auf der Basis der Allelfrequenzen von 30 Loci berechneten sie die genetische Distanz. Der gefundene Wert lag mit 0,1393 im Bereich der in dieser Arbeit zwischen anderen Rassen ermittelten genetischen Distanzen. BUIS und TUCKER (1983) untersuchten holländische Landschaftsrassen sowie Ostfriesische Milchschafe. Die auf der Basis der berechneten Distanzen durchgeführten UPGMA-Analysen erbrachten eine Abspaltung der Ostfriesischen Milchschafe an der Basis des Dendogramms. Die Autoren vermuteten eine Zugehörigkeit der Ostfriesischen Milchschafe zu den deutschen Rassen, besonders zu den Heidschnucken. Nahe verwandt den Heidschnucken sind die Moorschnucken. Diese nahmen in den in dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen gleichfalls eine basale Stellung ein, was sich aus der Zuchtgeschichte der Rasse erklären läßt. Moorschnucken wurden über Jahrhunderte in einem relativ begrenzten Gebiet in Niedersachsen gehalten und züchterisch bearbeitet. Eine Verwandtschaft wird nur zu anderen Schnuckenformen angenommen. Die effektive Populationsgröße der Moorschnucken ist relativ klein. Der gegenwärtige Zuchtbestand umfaßt nicht mehr als 1.000 Tiere (LEUCHT 1997, mdl. Mitteilung). Die geringe effektive Populationsgröße kann in einer Zunahme der Homozygotie resultieren. Das wird durch die vorliegenden Berechnungen bestätigt. Von allen untersuchten Rassen wiesen die Moorschnucken den höchsten Homozygotiegrad auf.

Die Ostfriesischen Milchschafe bildeten ein Cluster mit den Schwarzköpfigen Fleischschafen. Wiederholt fanden Kreuzungen von Ostfriesischen Milchschaften mit

Schwarzköpfigen Fleischschafen zur Verbesserung der Fleischleistung statt. Dabei kam es zur Durchmischung beider Genpools. Die Angliederung der Merinolandschafe an dieses Cluster resultierte aus den wechselseitigen Kreuzungen der Merinoschafe mit den Schwarzköpfigen Fleischschafen. Trotzdem besitzen beide Rassen eine genetische Distanz von 0,062. Der Wert ist halb so hoch wie der von MANWELL und BAKER (1977) gefundene Distanzwert zwischen Australischem Merino und Poll Dorset. RYDER (1973) postulierte eine Divergenzzeit von 2.000 Jahren zwischen den britischen Rassen und den Merinoschafen. Der Wert ist so hoch, daß der letzte Genaustausch zur Zeit des Römischen Reiches mit der Ausbreitung der Wollschafe erfolgt sein müßte. Wird der Distanzwert von MANWELL und BAKER (1977) zugrunde gelegt, ist die Divergenzzeit zwischen Schwarzköpfigen Fleischschaf und Merinolandschaf ca. 1.000 Jahre. Auch dieser Wert ist zu hoch, wenn bedacht wird, daß beide Rassen einen Teil ihrer Wurzeln in lokalen deutschen Landschaftsrassen besitzen.

Auffallend ist, daß mit abnehmender effektiver Populationsgröße die genetische Distanz zu den anderen Rassen zunimmt. Die Landschaftsrassen zweigten sich basal vom Phänogramm ab. Auch waren die über die genetischen Distanzen geschätzten Divergenzzeiten zwischen den Rassen zu hoch. Für natürliche Populationen wird die elektrophoretisch nachweisbare Codon-Austauschrate je Locus und Jahr mit $\alpha = 10^{-7}$ angegeben (MANWELL und BAKER 1977). Die daraus abgeleitete Divergenzzeit liegt weit vor dem Beginn der Domestikation. Die Ursachen können in einer höheren Austauschrate oder im Verlust bestimmter Allelvarianten liegen. NEI (1972) stellte seine Formel zur Berechnung der genetischen Distanz unter der Bedingung einer konstanten Populationsgröße auf. Die genetische Distanz erhöht sich, wenn die Populationsgröße abnimmt oder die Population sogenannte „bottlenecks“ durchläuft. Sie steigt dramatisch an, wenn die effektive Populationsgröße über mehrere Generationen bei weniger als zehn Tieren lag (CHAKRABORTY und NEI 1977). Gerade bei den Landschaftsrassen unterlag die Populationsgröße großen Schwankungen. Entscheidenden Einfluß auf die genetischen Distanzen besitzt auch die Zuchtstruktur der einzelnen Rassen. Bei den Landschaftsrassen handelt es sich um geschlossene Systeme, d.h. Kreuzungen mit anderen Rassen waren selten oder sind ganz auszuschließen. Die meisten dieser Rassen sind in Reinzucht gehalten worden. Der Einsatz nur weniger Zuchttiere führte zu einem Anstieg der genetischen Drift. Die Formel von WRIGHT (1931):

$$N_e = \frac{4N_f N_m}{N_f + N_m}$$

mit N_e = effektive Populationsgröße,
 N_f = Anzahl weiblicher Tiere und

N_m = Anzahl männlicher Tiere,

erklärt den Anstieg der genetischen Drift. MANWELL und BAKER (1977) berechneten für den Einsatz eines Schafbockes je 100 Mutterschafe einen Anstieg der genetischen Drift auf das 25fache. Die genetische Drift erhöht sich auch durch die Verkürzung der Generationsfolge. Hausschafe besitzen, bedingt durch eine optimierte Haltung, ein wesentlich kürzeres Generationsintervall als die Wildformen.

Ein weiterer Einflußfaktor auf die genetischen Distanzen ist die Migration. Rassen sind selten in sich abgeschlossene Einheiten. Sie können in bestimmten Maße überlappen und ineinander übergehen (PIRCHNER 1996). Die Überlappung einzelner Rassen kann sehr unterschiedlich sein. Merinoschafe, welche zur Verbesserung der Wolleistung in sehr viele Rassen eingekreuzt wurden, besitzen folglich fließende Übergänge zu einer Vielzahl von Rassen. Als Beispiel können die Merinolandschafe und die Schwarzköpfigen Fleischschafe dienen. Durch diese Hybridisierungen kam es zum Genaustausch und zur Verschiebung von Allelfrequenzen. Die Überlappung sinkt oftmals mit einer abnehmenden wirtschaftlichen Bedeutung. Landschaftsrassen, welche meist in geringen Populationsgrößen vorkommen, verfügen oft über einen homogenen Genpool. Da nur äußerst selten sogenannte "private alleles" gefunden werden, haben Verschiebungen von Allelfrequenzen einen signifikanten Einfluß auf die Distanzwerte.

NEI (1976) weist auf den Einfluß der Selektion über die genetische Drift auf die genetische Distanz hin. MANWELL und BAKER (1977) ordnen der Selektion 97% und der genetischen Drift 3% am Anstieg der Distanzwerte im Vergleich von domestizierten Tieren und Wildformen zu. Unbestritten führten eine gezielte Selektion in differierende Richtungen bzw. Zuchtziele zu einem Anstieg der Distanzen. Die analysierten Proteinmarker werden aber zufällig ausgewählt, d.h. ein direkter Einfluß der künstlichen Selektion auf die untersuchten Markersysteme ist in der Regel nicht nachweisbar. Der Versuch des indirekten Nachweises einer Kopplung zwischen Markern und Leistungsmerkmalen, basierend auf einer Einteilung nach Nutzungsrichtungen, brachte kein Ergebnis. Es konnten keine spezifischen Allele den einzelnen Zuchtrichtungen zugeordnet werden. Das stimmte mit den Untersuchungen von WANG et al. (1990a) überein. Die Ursachen liegen in der Komplexität der genetischen Systeme, welche Leistungsmerkmale bedingen. Damit ist ein Einfluß der künstlichen Selektion auf die genetischen Distanzen hauptsächlich über die abnehmenden effektiven Populationsgrößen und die gleichzeitig ansteigende Wirkung der genetischen Drift und nicht über die künstliche Selektion direkt erklärbar.

Es ist schwierig, die Ursachen für die überhöhten Distanzwerte prozentual auf die einzelnen Faktoren zu verteilen. Den größten Einfluß besitzt aber zweifellos die genetische Drift.

Distanzmodelle auf Basis der RAPD-Muster

Die Untersuchung von genetischen Ähnlichkeiten auf der Basis von RAPD-Analysen erfreute sich in den letzten Jahren großer Beliebtheit (z. B. MENGERS et al. 1993). Es ist möglich, mittels dieser Methode selbst eng verwandte Linien zu differenzieren und zu charakterisieren. Leider unterliegt die Reproduzierbarkeit großen Schwankungen. In dieser Arbeit wurde eine Reproduzierbarkeit von ca. 70% erreicht. Der Wert für die einzelnen Primer schwankte zum Teil erheblich. Das liegt in der Struktur, der durch die Primer erfaßten Sequenzabschnitte. Je höher der G/C-Gehalt eines verwendeten Primers war, umso größer war seine Reproduzierbarkeit. Trotz des häufigen Einsatzes dieser Methode liegen nur wenig Untersuchungen über die von RAPD-Analysen erfaßten Sequenzabschnitte vor. Analysen von LORENZ (1995) zeigen, daß überwiegend repetitive Sequenzabschnitte erfaßt werden. Der Anteil codierender Sequenzen bzw. strukturell bedeutender Abschnitte des Genoms liegt bei unter 30%. Die von ihm ermittelten Anteile organeller und genomischer Amplifikate sind aufgrund der unterschiedlichen Genomstruktur von Prokaryonten und Eukaryonten nicht vergleichbar.

RAPD-Analysen sind unabhängig der gefundenen Einschränkungen gut zur Vorselektion geeignet. MENGERS et al. (1993) präferierten diese Methode für die genetische Unterscheidung verschiedener Rinderrassen. Die Autoren heben die zufällige Auswahl der Primerbindungsstellen und damit die zufällige Wahl der untersuchten "Genorte" hervor.

Die in dieser Arbeit eingesetzten Modelle, Tanimoto-Koeffizient und Bandsharingrate, brachten ähnliche Phänogramme. Die gefundene hohe genetische Ähnlichkeit von den britischen Romney-Marsh Schafen und der Kubischewsker Rasse basiert auf der Einkreuzung von Romney-Marsh Schafen zur Verbesserung der Fleischqualität in russische Rassen. Die Kubischewsker Rasse ist aus den britischen Romney-Marsh Schafen und einer lokalen russischen Landrasse, den grobwolligen Tscherkas-Schafen gezüchtet worden. Der geschätzte Genanteil der Rasse Romney-Marsh liegt bei 75%. Die Kubischewsker Rasse war die erste Fleischwollrasse in Rußland. Entstanden sie erst um 1948. Das geringe Alter der russischen Rassen bedingt auch die ermittelten hohen genetischen Ähnlichkeiten. Die Sowjetischen Fleischschafe wurden erst 1987 als Rasse anerkannt. Die sowjetischen und russischen Rassen sind das Ergebnis einer intensiven Kreuzungszucht. Dabei wurde eine großflächige Durchmischung der Genpools der einzelnen Rassen erreicht. Erschwerend für phylogenetische Untersuchungen wirkt außerdem die willkürliche Einteilung der Rassen. Damit war es nahezu unmöglich, Aussagen zum Alter oder der Verwandtschaft der russischen Schafrassen zu treffen bzw. müssen alle Rassen als ein gemeinsamer Genpool betrachtet werden.

Die zweite gefundene große Gruppe bildeten die deutschen Rassen und die Rassen

des Ostseeraums. Die größte genetische Ähnlichkeit bestand dabei zwischen den Merinolandschafen und den Schwarzköpfigen Fleischschafen. Das kann durch Hybridisierungen dieser Rassen zur Verbesserung der Fleisch- sowie der Wolleleistung erklärt werden. An dieses Cluster schloß sich die Rasse Ostfriesisches Milchschaaf an. Danach kamen die lokalen Rassen des Ostseeraums. Bei den Ostfriesischen Milchschafen ist davon auszugehen, daß sie aufgrund des vordergründigen Zuchtziels der Verbesserung der Milchleistung weitgehend in Reinzucht gehalten wurden. LEUCHT (1997, mdl. Mitteilung) verweist darauf, daß in die untersuchten Populationen der Rassen Gotlandschaf und Rauhwolliges Pommersches Landschaf zur Verbesserung der Wollqualität vereinzelt Merinoschafe eingekreuzt wurden. Trotzdem stehen die Ostfriesischen Milchschafe näher zu den Merinoschafen als die Gotlandschafe und die Rauhwolligen Pommerschen Landschaft.

Ausschlaggebend dafür kann die geringere effektive Populationsgröße der Landschaftsrassen im Vergleich zu den Ostfriesischen Milchschafen sein. Durch diese geringere effektive Populationsgröße erhöht sich die Wirkung der genetischen Drift. Besonders die von RAPD-Analysen hauptsächlich erfaßten Abschnitte ohne codierende Funktion werden davon beeinflusst. Auf diesen Teilen des Genoms lastet kein direkter Selektionsdruck. Da der Anteil codierender Bereiche vermutlich gering ist, steuert die künstliche Selektion der genetischen Drift nicht entgegen.

Außerhalb der Gruppen der russischen und der deutschen Rassen ordneten sich zwei Landschaftsrassen, die Bentheimer Landschaft und die Moorschnucken sowie die *O. musimon* an. Die basale Stellung der *O. musimon* entspricht den Erwartungen. Interessant ist die Stellung der Bentheimer Landschaft. Im Gegensatz zu den Berechnungen der genetischen Distanz nach NEI (1972) auf Basis der Proteindaten, gruppierte sich diese Rasse hinter den Skudden und Rauhwolligen Pommerschen Landschaften in das Phänogramm ein.

Vergleich der genetischen Distanz nach Nei (1972) und der Bandsharingrate

Proteinelektrophoresen werden hauptsächlich zur Trennung von Populationen eingesetzt. RAPD-Analysen eignen sich z. B. zur Charakterisierung von Inzuchtstämmen (WOODWARD et al. 1992). Ein Vergleich dieser Verfahren setzt voraus, daß die unterschiedliche Datenbasis verglichen wird. Enzymelektrophoresen untersuchen ausschließlich kodierende Bereiche des Genoms, RAPD-Analysen dagegen überwiegend repetitive Sequenzen. Die Evolutionsgeschwindigkeit der damit erfaßten Abschnitte differiert zum Teil erheblich. Auf den Proteinen lastet ein direkter Selektionsdruck. Allerdings entwickelte KIMURA (1983) die Neutralitätstheorie unter dem Eindruck der großen Variabilität von Enzymloci. Diese Variabilität resultiert aus den vorhandenen unterschiedlichen selektiven Möglichkeiten. Repetitive Sequenzen besitzen keine codierende Funktion und sind somit weitgehend frei von Selektion. Sie erfüllen möglicherweise strukturelle Funktionen innerhalb der Chromosomen, das heißt,

es besteht kein Selektionsdruck auf die Sequenz, wohl aber auf das Vorhandensein, den G/C-Gehalt und die Länge. Die strukturelle Bedeutung der repetitiven Sequenzen und der daraus resultierende Selektionsdruck auf diesen Abschnitten im Vergleich zu dem direkten Selektionsdruck, welcher auf Proteingenen lastet, ist somit geringer einzuschätzen.

Die in dieser Arbeit gefundene Korrelation (Abb. 27) lag über der von WIMMERS et al. (1996). WIMMERS et al. (1996) verglichen RAPD-Analysen mit Mikrosatelliten. Der ermittelte Korrelationskoeffizient lag unter 0,40. Gleichzeitig fanden die Autoren aber einen Korrelationskoeffizienten von 0,88 zwischen Mikrosatelliten und DNA-Fingerprints. Beide Methoden besaßen im Gegensatz zu den RAPD-Analysen eine hohe Reproduzierbarkeit.

Abb. 27: Vergleich von Nei-Distanz und Bandsharingrate (Werte den Tab. 8 und 9 entnommen)

Fig. 27: Comparison of genetic distance (Nei 1972) and bandsharingrate (values see table 8 and 9)

Der gefundene Wert von 0,49 für die Korrelation Nei-Distanz und Bandsharingrate bzw. von 0,50 für Nei-Distanz und Tanimoto-Koeffizient relativierte auch die Aussagegenauigkeit der einzelnen Methoden.

Distanzmodelle auf Sequenzbasis

Die ermittelten Sequenzen der einzelnen Taxa bildeten eine Merkmalsmatrix. Mittels dieser Merkmalsmatrix war es möglich, phylogenetische Untersuchungen durchzuführen und genetische Ähnlichkeiten zwischen den Rassen zu berechnen. Zwischen den Hausschafen und den Wildformen bestehen zum Teil erhebliche Unterschiede in der effektiven Populationsgröße. Die Sequenzstruktur wird von der Dynamik der Zeit beeinflusst, d.h. eine geringere oder abnehmende Populationsgröße führt zu kürzeren Divergenzzeiten. Bei konstanter Populationsgröße erhöht sich durch die Selektion die Distanz. Eine zunehmende Populationsgröße gleicht diese Zunahme der Divergenzzeit aus. Gerade die effektive Populationsgröße bei Haustierrassen unterliegt z .T. erheblichen Schwankungen. Das machte eine Trennung der Datensätze erforderlich. Bei den Hausschafen bildeten sich bei beiden Distanzmodellen folgende Cluster: Hebridean und Romanov, Soay und North Country, Merino und Black Persian sowie Boreray und Skudde. Interessant ist die genetische Ähnlichkeit zwischen den Skudden und den Boreray. Beides sind Rassen mit einem ähnlichem morphologischen Typ. Die Skudden sind eine Rasse des Baltikums und die Rasse Boreray ist auf den Schottland vorgelagerten Äußeren Hebriden beheimatet. Die gefundenen Ergebnisse sprechen für eine Durchmischung der Genpools beider Rassen oder für eine gemeinsame genetische Basis. Es liegen keine Hinweise auf Hybridisierungen in den letzten zweihundert Jahren vor. Allerdings wurden sowohl Schottland als auch das Baltikum wiederholt durch die Wikinger ausgeplündert bzw. besiedelt. Dabei kann es zur Verschleppung lokaler Schafrassen vom Baltikum nach England und von England ins Baltikum gekommen sein. Möglich ist auch, daß durch Handel oder im Zuge der Unterwerfung der Angelsachsen durch die Normannen im 11. Jahrhundert Schafe aus den baltischen Gebieten nach England und Schottland gebracht wurden. LYDEKKER (1912) verweist auf den Einfluß norwegischer Schafrassen auf die schottischen Rassen. Die durchgeführten Parsimonieanalysen bestätigten den hohen Grad an Verwandtschaft zwischen diesen Rassen. Diese wird durch einen Bootstrapwert von 97% unterstützt. Somit könnte es sich bei den Boreray um Restbestände der von den Wikingern eingeschleppten Schafe handeln. Die Rassen Soay besitzen zu den North Country eine höhere genetische Ähnlichkeit als zu den anderen Rassen (Boreray, Hebridean) der Äußeren Hebriden. Die Unterschiede in der ermittelten DNA-Sequenz reichen aber nicht

aus, um eine eindeutige Zuordnung der beiden Rassen zu treffen. Somit könnte die Gruppierung der Soay und North Country, der Romanov und der Hebridean sowie der Black Persian und der Merinolandschafe zufällig sein. Bei derartigen Vergleichen existieren zwischen den untersuchten Individuen drei Arten von Ähnlichkeiten: erstens die ererbte, auf Verwandtschaft beruhende, zweitens eine mutative, hervorgerufen durch gleiche Mutationen in getrennten Linien und drittens eine zufällige Ähnlichkeit, wo durch Rückmutationen die tatsächliche ererbte Ähnlichkeit überlagert wird. Der Einfluß der mutativen und der zufälligen Ähnlichkeiten auf die genetischen Distanzen ist umso höher je geringer die Divergenzzeit zwischen den untersuchten Taxa ist. Um solch mutative oder zufällige Ähnlichkeiten handelt es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit bei diesen Gruppierungen. Die durchgeführten phylogenetischen Analysen erbrachten nur für die Clades Boreray und Skudde sowie Moorschnucke und *O. musimon* eine Bestätigung. Die Moorschnucken nehmen bei allen Verfahren eine Randstellung ein. Die Moorschnucken sind von allen untersuchten domestizierten Schafen der ermittelten Stammform der europäischen Hausschafe, den *O. musimon*, am ähnlichsten.

5.2 Eignung von DNA-Datensätzen zur Untersuchung phylogenetischer Beziehungen

Die Untersuchung von Verwandtschaftsverhältnissen versucht, historische Prozesse zu rekonstruieren. Das basiert häufig auf der Interpretation von Indizien. Das Ergebnis dieser Interpretationen ist der ermittelte Stammbaum. Leider besitzen diese Indizien (Merkmale) eine unterschiedliche Aussagefähigkeit, d.h. neue Merkmale können zur Korrektur eines gefundenen Stammbaumes führen. Die Rekonstruktion von Stammbäumen ist daher ein kontinuierlicher Prozeß, welcher eine stetige kritische Überarbeitung erfordert. Die Zunahme der Merkmale führt auch zu einer Herauskristallisierung wahrscheinlicher und weniger wahrscheinlicher Verwandtschaftshypothesen. Mathematisch betrachtet sind derartige Untersuchungen Grenzwertprozesse. Die vorliegenden Stammbäume reflektieren, die auf der Basis dieser Datensätze wahrscheinlichsten Stammbaumhypothesen.

Das Aufstellen von Stammbäumen auf der Basis von DNA-Sequenzen hat sich erst in den letzten Jahren etabliert. Bei der DNA-Sequenzierung besteht eine große Auswahl zwischen codierenden und nichtcodierenden DNA-Abschnitten. Häufig wird auf mitochondriale Sequenzen zurückgegriffen. Die am meisten sequenzierten mitochondrialen Gene sind das Cytochrom-b Gen, die 12S rDNA und die 16S rDNA. Die relativ geringe Variabilität der mt rDNA liegt an den komplexen strukturellen Wechselwirkungen zwischen Teilen des dreidimensional gefalteten RNA-Moleküls und deren Bedeutung für proteinsynthetische Prozesse (SPRINGER und DOUZERY 1996, JOGER 1996). Es ist zur Zeit nur wenig über die konstruktiven Zwänge der ribosomalen Architektur bekannt. Aus diesem Grund war es wichtig, das Alignment auf der Basis des Sekundärstrukturmodell der 12S ribosomalen RNA aufzustellen. Die gefundenen

Substitutionsraten in den loops waren wesentlich höher als in den Helixabschnitten. Mit zunehmendem evolutionären Abstand der einzelnen Taxa erhöht sich gerade bei den strukturell wenig bedeutenden Substitutionen in den loop-Abschnitten die Gefahr der zufälligen Identität der einzelnen Linien. Dadurch wird häufig die Vergleichbarkeit der Evolutionsgeschwindigkeiten der untersuchten Sequenzen in den einzelnen Taxa angezweifelt. Abhängig von der hypothetischen Divergenzzeit der untersuchten Taxa eignen sich verschiedene Gene bedingt durch ihren Homoplasiegehalt unterschiedlich gut für eine Rekonstruktion der Phylogenie (PRÜSER 1996). Relativ wenig phylogenetische Informationen enthalten langsam evolvierende Sequenzabschnitte. Der Vorteil dieser Sequenzen besteht aber darin, daß der Homoplasiegehalt durch parallele Basenaustausche und Rückmutationen gering ist. Anders verhält es sich bei schnell evolvierenden Abschnitten. Dort ist mit einem wesentlich höheren Homoplasiegehalt zu rechnen. Die damit erfaßten Rückmutationen und parallelen Basenaustausche können die phylogenetischen Beziehungen überlagern. Der analysierte 12S ribosomale DNA-Abschnitt zählt zu den schneller evolvierenden Bereichen des mitochondrialen Genoms. Die ermittelten Quotienten von Transitionen zu Gesamtaustauschen zeigen an, daß bei den untersuchten 12S rDNA-Daten mit einem erhöhten Homoplasiegehalt zwischen den untersuchten Wildformen zu rechnen ist. Der Homoplasiegehalt scheint, mit zunehmender Divergenzzeit zwischen den Linien anzusteigen. Gleichzeitig konnte nur ein geringer Homoplasiegehalt zwischen den Hausschafen ermittelt werden.

Auch wird bei diesen Analysen, anders als bei morphologischen Merkmalen, nur ein kleiner Ausschnitt des Gesamtgenoms erfaßt. Deshalb sollte zur Abschätzung der Wahrscheinlichkeit des gefundenen Stammbaumes immer eine Überprüfung mit entsprechenden statistischen Verfahren erfolgen. In dieser Arbeit waren das die Berechnung der Topologielängen (HILLIS 1991) und die Bootstrap-Analyse (FELSENSTEIN 1985). Die Bootstrap-Analyse basiert auf dem Verfahren des "resamplings". Bedingung für das stochastische Entnehmen von Stichproben ist die Unabhängigkeit und Gleichverteilung der Merkmale. Die Bootstrapanalysen setzen einen hohen Schwellenwert für das Erreichen der Signifikanzgrenze. Damit ein Bootstrapwert von 95% (dies entspricht der Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha = 0.05$) erreicht wird, muß ein Ast durch drei eindeutige Synapomorphien begründet sein (FELSENSTEIN 1985). Belegen aber nur zwei Merkmale widerspruchsfrei einen Ast wird dieser als nicht signifikant abgelehnt. Bei morphologischen Vergleichen reicht in der Regel ein Merkmal aus. In dieser Arbeit wurde auf die Signifikanz der Verzweigungen verzichtet, d.h. es wurden auch Bootstrapwerte unter 95% angezeigt. Die ermittelten Bootstrapwerte sollen einen Anhaltspunkt dafür liefern, wie wahrscheinlich bestimmte Verzweigungen im Stammbaum sind. Die Datenbasis, die den Berechnungen zugrunde liegt, ist mit ca. 400 bp eher klein. Allerdings konzentrierten sich die Analysen auf den variablen Abschnitt des 12S rRNA-Gens. Dieser Abschnitt wurde, wegen seines hohen Aussagewertes für phylogenetische Fragestellungen, von KOCHER et al. (1989) empfohlen. Es ist die Frage, ob längere oder andere Sequenzabschnitte eindeutiger Aussagen ermöglichen hätten.

HIENDLEDER und WASSMUTH (1993b) untersuchten einen Abschnitt des Cytochrom-b Gens. Die gefundene Variabilität war zu gering, um Aussagen über die Abstammung und die Phylogenie eurasischer Wild- und Hausschafe zu treffen. Das große Problem derartiger Untersuchungen an rezenten Wildschafformen ist deren geringe Populationsgröße. Sie ermöglicht es nicht auf hochvariable Bereiche (z. B. D-Loop, ITS-Regionen usw.) zurückzugreifen, weil die Variabilität innerhalb der Populationen aufgrund des zur Verfügung stehenden Probenmaterials nicht erfaßt werden kann. Somit könnte sowohl die rassenspezifische als auch die innerartliche Variabilität die zwischen den Taxa ermittelten Variabilitäten überlagern. Der untersuchte Abschnitt durfte also innerhalb einer Population keine oder nur eine äußerst geringe Variabilität aufweisen. Je Wildform bzw. Rasse wurden drei Tiere sequenziert. Der analysierte Abschnitt der 12S ribosomalen DNA zeigte innerhalb der Wildformen bzw. Rassen keine Variabilität. Die vorausgesetzte Haplotypenfixierung innerhalb der maternalen Linien wurde bestätigt.

Trotz aller Einschränkungen ist die Entstehungsgeschichte der Rassen und die Verwandtschaft der Wildformen an ihren Genomen ablesbar. Das eingesetzte Parsimoniemodell ermöglichte begründete Rückschlüsse auf diese Prozesse. Damit erfolgte eine Näherung an die Logik der phylogenetischen Systematik (WÄGELE 1994), d.h. es konnte eine Stammbaumhypothese mit Merkmalen begründet werden. Es wird bei den phylogenetischen Berechnungen zwischen Symplesimorphien, Synapomorphien und Konvergenzen unterschieden. Genetische Distanzmodelle, welche mit Hilfe von UPGMA bearbeitet werden, unterscheiden nicht zwischen phylogenetisch wertvollen, begründbaren, und nutzlosen Informationen. Der reine Unterschied in der Sequenz gibt den Ausschlag für die Gruppierung der einzelnen Taxa innerhalb des Phänogramms.

5.3 Phylogenie der Gattung *Ovis*

Die erste zusammenfassende Arbeit zur Phylogenie der Gattung *Ovis* wurde von OEHMISCHEN (1923) erstellt. In seine Untersuchungen bezog er das Sammlungsmaterial des Zoologischen Instituts Berlin und der Hallenser Sammlung ein. Auf der Basis von vergleichenden Messungen des Gehörns teilte er die eurasischen Wildschafe in fünf selbständige Gruppen ein. Diese Gruppen bezeichnete er als *O. hodgsoni*, *O. poloi*, *O. ammon*, *O. nivicola* und *O. borealis*. *O. hodgsoni* entspricht dem heutigen *O. vignei*, nur war sein damaliges Verbreitungsgebiet wesentlich ausgedehnter. Es reichte von Nordost-Indien über Nepal bis nach Tibet. *O. poloi* und *O. ammon* werden heute unter *O. ammon* zusammengefaßt. *O. nivicola* und *O. borealis* sind Schneeschafe und gelten in der neueren Systematik als Tiere einer Art (GRUBB 1990, CORBET und HILL 1987). Abschließend bemerkte OEHMISCHEN (1923), daß die Ergebnisse der Messungen am Skelett nicht den Erwartungen entsprachen. Das einwandfreie Erkennen von Rassemerkmalen und eine deutliche Abgrenzung der Arten durch bestimmte Proportionen wurde nicht erreicht. Trotzdem wurden einige Unterschiede gefunden.

Dabei kann es sich um Rasse- bzw. Artmerkmale oder um die erfaßte individuelle Variabilität handeln. Ein univariater Vergleich benötigt für derartige Untersuchungen ein großes Datenmaterial. Erschwerend kam weiter das unterschiedliche Alter der Individuen hinzu, welches ein Aufstellen von bestimmten Normen in der Differenzierung unmöglich machte.

Den Nachteilen eines Vergleichs nur einzelner Merkmale wurde mittels des multivariaten Analyseverfahrens der Canonischen Diskriminanzanalyse begegnet. Übereinstimmend mit der Systematik von GRUBB (1990) bzw. CORBET und HILL (1987) basierend auf den Untersuchungen von NADLER et al. (1973), KOROBITSYNA et al. (1974) und VALDEZ et al. (1978) wurde eine klare Differenzierung der Formen *O. ammon*, *O. musimon* und *O. nivicola* erreicht. *O. orientalis* und *O. vignei* gruppieren sich zusammen. Das Cluster bestehend aus *O. vignei* und *O. orientalis* ordnete sich zwischen *O. ammon* und *O. musimon* ein. Für die Formen *O. ammon*, *O. musimon* und *O. nivicola* entsprach das den Ergebnissen von OEHMISCHEN (1923). Allerdings grenzte sich *O. ammon poloi* nicht von den übrigen *O. ammon* Unterarten ab. Sowohl die Analyse nach Arten als auch nach Fundorten brachte keine Differenzierung der untersuchten *O. ammon*. Gleiches galt auch für die beiden Schneeschafformen *O. nivicola nivicola* (Kamtschatka-Schneeschaf) und *O. nivicola borealis* (Ostsibirisches Schneeschaf). Trotz des auf die Halbinsel Kamtschatka beschränkten Vorkommens von *O. nivicola nivicola* gelang keine Trennung zu den *O. nivicola borealis*. Eine klare Differenzierung gelang zwischen den asiatischen Wildschafen und den *O. musimon*. *O. musimon* wurde durch den CAN1 von den anderen Formen abgegrenzt. Auch KESPER (1953) gelang das. Im Unterschied zu KESPER (1953) wird diese Form aber als Art geführt und nicht als Unterart. KESPER (1953) teilte trotz klarer Unterschiede die eurasischen Wildschafe in eine Art mit drei Unterarten und einer Vielzahl von Varietäten ein. Als Grund führte er die Kreuzungsversuche von JULIUS KÜHN an. Allerdings verwies bereits OEHMISCHEN (1923) darauf, daß die Zuordnung der Kreuzungstiere von KÜHN fehlerhaft war. So waren z. B. die aufgeführten "Persischen-Argali" eindeutig *O. vignei*. Die fehlerhafte Zuordnung der Kreuzungstiere durch JULIUS KÜHN wird durch die Diskriminanzanalyse bestätigt. Die von JULIUS KÜHN verwendeten Wildschafe ließen sich sowohl mit Hausschafen als auch mit mufflonartigen Tieren kreuzen. *O. ammon* Individuen wurden, wird die heutige Systematik (GRUBB 1990) zugrunde gelegt, bei diesen Untersuchungen nicht einbezogen. Auch war die Lebensdauer der Kreuzungstiere zu gering, um Aussagen über mögliche Einschränkungen ihrer Fertilität zu treffen.

Werden vergleichend die Ergebnisse der Sequenzanalysen betrachtet, so gruppieren sich *O. orientalis* und *O. ammon*. Diese Gruppierung wird durch einen Bootstrapwert von 74% unterstützt. Zwischen *O. ammon* und *O. orientalis* wurden von NADLER et al. (1971) Hybriden nachgewiesen. Aufgrund des maternalen Erbganges der mitochondrialen DNA von Säugetieren kann es sich durchaus um mitochondriale Haplotypen einer Form, bzw. um Hybriden handeln. Allerdings treten unter natürlichen Bedingungen Hybriden selten

auf. Auch ist das Verbreitungsgebiet der einbezogenen *O. orientalis* räumlich von den anderen Wildschafformen isoliert. Aufgrund der hohen genetischen Ähnlichkeit von *O. orientalis* mit *O. ammon* und der hohen morphologischen Ähnlichkeit von *O. orientalis* und *O. vignei*, ist der Status dieser Form kritisch zu hinterfragen. Es ist nicht davon auszugehen, daß es sich um eine eigenständige Art handelt. *O. musimon* ließ sich sowohl auf DNA-Ebene als auch bei den vergleichenden morphologischen Untersuchungen klar von den anderen Formen trennen. Die gefundene hohe genetische Distanz wird auch durch geologische Untersuchungen gestützt. Der letzte Landkontakt zwischen dem Festland und Korsika, bzw. Sardinien existierte vor ca. 5,3 Mio. Jahren (SCHÜLE 1993). Die Unterschiede in der DNA-Sequenz zwischen *O. musimon* und den asiatischen Wildschafen lassen auf eine längere Zeit zurückliegende Trennung des Genpools von *O. musimon* von diesen Formen schließen. Argaliartige Wildschafe existierten in Europa sympatrisch mit mufflonartigen Tieren bis vor ca. 3.000-4.000 Jahren. Das Hauptverbreitungsgebiet der argaliartigen Wildschafe lag aber in Zentralasien, das der mufflonartigen Formen in Europa (KOROBITSYNA et al. 1974). Die argaliartigen Wildschafe hatten in Zentraleuropa ihr westlichstes Verbreitungsgebiet. Mufflonartige Schafe kamen bis zu den Steppengebieten der heutigen Ukraine vor. Trotz der räumlichen Überschneidung beider Populationsgebiete sprechen die gefundenen Sequenzunterschiede für eine länger zurückreichende Trennung beider Genpools. Es ist somit davon auszugehen, daß trotz sympatrischer Populationen keinen oder nur einen begrenzten Genaustausch zwischen diesen Formen gegeben hat. Möglich ist aber auch, daß es durch die exponierte Insellage der rezenten Populationen von *O. musimon* auf Korsika und Sardinien zu Verzerrungen kommt. So können auf dem Festland durchaus Hybridisierungen stattgefunden haben. Allerdings müßte sich dann Haplotypen von *O. ammon* im Genpool der domestizierten Schafe finden lassen. Das ist in dieser Arbeit nicht gelungen. *O. musimon* kann somit als eigenständige Art geführt werden.

In Übereinstimmung mit KESPER (1953) wurde aufgrund der vergleichenden morphologischen Untersuchungen eine größere morphometrische Ähnlichkeit von *O. nivicola* zu den nordamerikanischen Formen als zu den eurasischen Wildschafen nachgewiesen. Auch KNOLL (1997) bestätigt dieses Ergebnis. Es ist bekannt, daß die Vertreter der Gattung *Ovis* ihr Ursprungsgebiet in Asien hatten. Reste eiszeitlicher Schafe sind aus Europa und Asien bekannt. Nach Nordamerika gelangten die Wildschafe im älteren Jung-Pleistozän (Illinoian). Dort wurden sie durch das Inlandeis der Kaltzeiten nach Süden verdrängt. Aus diesen Formen bildeten sich die *O. canadensis* heraus. Nach dem Zurückweichen des Eises drangen im Jungpleistozän neuerlich Wildschafe von Eurasien über die damals landfeste Behringbrücke nach Nordamerika vor. Diese Schneeschafformen bildeten die Grundlage zur Herausbildung von *O. dalli* (THENIUS 1972). Eine mögliche Erklärung der größeren morphometrischen Ähnlichkeit von *O. nivicola* zu den nordamerikanischen Formen als zu den eurasischen Wildschafen ist, daß nach der Besiedlung Nordamerikas die Wildschafe durch das sich

ausbreitende Eis nach Süden verdrängt wurden, anschließend erfolgte eine Neubesiedlung der nördlichen Teile des Kontinents. Dem zurückweichenden Eis folgten die Schafe und gelangten in postglazialer Zeit sekundär wieder nach Asien. Dort nahmen sie den freien Lebensraum in Besitz, dehnten sich nach Westen bis zum Siverma-Gebirge und nach Süden bis zum Jablonoi-Gebirge aus. In den südlicheren Gebieten existierten bereits argaliartige Wildschafe.

KOROBITSYNA et al. (1974) fassen die Arten *O. canadensis*, *O. dalli* und *O. nivicola* zu einem Subgenus *Pachyceros* zusammen. *O. nivicola* wird als der primitivste Vertreter des Subgenus *Pachyceros* betrachtet. *O. canadensis* und *O. dalli* sollen sich beide aus einem *nivicola*-ähnlichen Vorfahre entwickelt haben. Sich anschließende Migrationsprozesse und Isolationsphasen bedingt durch glaziale und interglaziale Barrieren führten zur Herausbildung dieser Arten. Paläontologische und verhaltensbiologische Studien scheinen diese Hypothese zu unterstützen (GEIST 1971). GUTHRIE und MATTHEWS (1971) weisen auf die Bedeutung der Behringsee-Region als ein Zentrum für die Herausbildung von kälteadaptierten Säugetierarten der nördlichen Hemisphäre hin. Die gefundenen Sequenzunterschiede von *O. nivicola* unterstützten die große morphologische Distanz zu den anderen eurasischen Arten.

KESPER (1953) trennt in seiner Arbeit die asiatischen Wildschafe in zwei "Rassenkreise". Zu dem ersten „Rassenkreis“ zählen die Tiere der Varietäten: *ammon*, *karelini*, *poloi*, *hodgsoni*. Er faßt sie unter dem Artnamen *O. ammon* zusammen. Aufgrund der untersuchten Ausprägung des Gehörns gelang ihm eine klare Differenzierung zu den anderen Formen. Dieses Ergebnis wird durch die vorliegenden diskriminanzanalytischen Befunde bestärkt. Auch in dieser Arbeit trennt *O. ammon* sich klar von den anderen Formen, was für den Artstatus dieser Form spricht. Die genetischen Analysen unterstützen dieses Ergebnis. Den zweiten „Rassenkreis“ definiert KESPER (1953) mit den Varietäten *orientalis*, *ophion*, *armeniana*, *anatolica*, *gmelini*, *urmania*, *ersikinei*, *isphahanica*, *arcal*, *cycloceros*, *dolgopolovi*, *vignei*, *borchariensis*, *punjabiensis*, *blanfordi* und *laristanica* zusammen. Die wichtigste Erkenntnis daraus ist, daß aufgrund der von ihm untersuchten Merkmale keine Trennung zwischen *O. orientalis* und *O. vignei* möglich war. Die Ergebnisse der Canonischen Diskriminanzanalysen zeigen eine hohe morphologische Ähnlichkeit von *O. vignei* und *O. orientalis*. Es existiert ein fließender Übergang zwischen diesen Formen. Sowohl OEHMISCHEN (1923) als auch KNOLL (1997) kommen auf der Basis unterschiedlicher Methoden zu dem gleichen Resultat. Aufgrund der Sequenzunterschiede von *O. vignei* zu den anderen Formen ist der Artstatus dieser Form gerechtfertigt.

5.4 Phylogenie der Taxa *Ammotragus lervia*, *Oreamnos americanus* und *Pseudois nayaur*

Die systematische Stellung der Gattungen *Ammotragus* und *Pseudois* ist umstritten. Die

Gattungen *Ammotragus* und *Pseudois* besitzen morphologische, verhaltensbiologische und biochemische Merkmale der Gattungen *Capra* und *Ovis* (JOPE 1976, GRAY und SIMPSON 1980, WANG und HOFFMANN 1987, GRUBB 1990). Die Vertreter der Gattungen *Ammotragus* wurden ursprünglich als *Antilope lervia* PALLAS, 1777, dann als *Ovis tragelaphus* AFZELIUS, 1815 bezeichnet (GRAY und SIMPSON 1980). Fossile Funde sind nur aus Afrika bekannt. *Ammotragus lervia* ist eine sehr ursprüngliche Form. GEIST (1971) bezeichnet *Ammotragus* sogar als lebendes Fossil. Verschiedene Studien zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen zu den anderen Caprini haben die kontroverse Diskussion nur verschärft. MANWELL und BACKER (1977) untersuchten verschiedene Serumproteine und ordneten *Ammotragus* näher zu den Ziegen als zu den Schafen. Die Ergebnisse der Autoren sind aber sehr widersprüchlich interpretierbar. In je fünf der 30 Loci entsprachen die gefundenen Allele von *Ammotragus* den Ziegen oder den Schafen. Die restlichen Loci waren *Ammotragus* typisch, d.h. sie kamen weder bei Ziegen noch bei Schafen vor oder waren bei allen Formen in gleicher Ausprägung vorhanden. HIGHT und NADLER (1976) konnten gleichfalls keine abschließende Klärung der systematischen Stellung dieser Gattung finden. Auch sie tendieren aber für eine engere Verwandtschaft der Gattung *Ammotragus* mit der Gattung *Capra*. Serumproteinanalysen (SCHMITT 1963) und Immunoglobulinkreuzreaktionen (CURTAIN und FUDENBERG 1973) stellen *Ammotragus* näher zu den Formen der Gattung *Ovis*. MANWELL und BAKER (1975) führten Aminosäuresequenzvergleiche des Hämoglobins durch. Sie fanden eine höhere Ähnlichkeit mit der Sequenz des Hämoglobins von domestizierten Ziegen. Die Vergleiche der Sequenzen des Abschnittes der 12S rDNA aus dieser Arbeit bestätigen die Ergebnisse der Sequenzvergleiche von MANWELL und BAKER (1975). *Ammotragus* bildet gemeinsam mit *Capra* und *Pseudois* ein Clade. Der Bootstrapwert von 51% unterstützt diese Gruppierung. Allerdings ist der Bootstrapwert zu gering, um daraus ein Schwestergruppenverhältnis abzuleiten. Unterstützend wirkt, daß Hybridisierungen nur zwischen Tieren der Gattungen *Ammotragus* und *Capra* nachgewiesen wurden (GEIST 1971). Vergleichbare Experimente verliefen zwischen den Gattungen *Ammotragus* und *Ovis* erfolglos. Zwischen den nordafrikanischen *Ammotragus* und den eurasischen Gattungen *Capra*, *Pseudois* und *Ovis* existiert eine geographische Trennung. Durch diese geographische Trennung lastet auf den Merkmalen, die zur reproduktiven Isolation führen, kein Selektionsdruck. Die Ausbildung reproduktiver Barrieren ist somit zufällig. Die durchgeführten Sequenzanalysen stützen die Hypothese von GEIST (1971) und ANSELL (1971), welche *Ammotragus* den Formen der Gattung *Capra* zuordnen. Der gefundene Bootstrapwert deutet aber auch an, daß die Stellung der Gattung *Ammotragus* unklar bleibt. Die Einbeziehung weiterer Sequenzabschnitte sollte abschließende Klärung verschaffen.

Anders verhält es sich bei der Gattung *Pseudois*. Deren phylogenetische Beziehungen zu den anderen Caprini werden zwar gleichfalls kontrovers diskutiert (WANG und HOFFMANN 1987, GRUBB 1990), aber die durchgeführten Sequenzvergleiche ordnen *Pseudois nayaur* in ein Clade mit *Capra aegagrus*. Elektrophoretische Untersuchungen

verschiedener Haarproteine verweisen auf eine enge Verwandtschaft von *Pseudois* und *Ammotragus* (DARSKUS und GILLESPIE 1971). Verglichen wurden diese Gattungen mit verschiedenen Formen der Gattung *Ovis* und *Capra*. Aufgrund der wenigen Untersuchungen zur vergleichenden Morphologie und Osteologie der Blauschafe (WANG und HOFFMANN 1987) wird dieser Gattung, aber eine engere Verwandtschaft zu den Formen der Gattung *Ovis* zuerkannt (GÖTZE, im Druck). Die geringen Sequenzunterschiede zwischen *Pseudois nayaur* und *Capra aegagrus* widerlegen das. Der hohe Bootstrapwert von 92% zeigt, daß der Datensatz die Gruppierung von *Pseudois nayaur* mit *Capra aegagrus* stark unterstützt. Das steht in Übereinstimmung mit SCHALLER (1977). Er bezeichnet die Formen der Gattung *Pseudois* als primitive Ziegen mit einigen konvergenten, schafähnlichen Merkmalen. Aufgrund der geringen Substitutionsrate zwischen den Gattungen *Capra* und *Pseudois* könnte davon ausgegangen werden, daß es sich um eine evolutionär junge Abspaltung aus dem Ast der Gattung *Capra* handelt. Diese Annahme unterstützen fossile Funde (THENIUS 1969). Die ältesten fossilen Funde von Tieren dieser Gattung werden auf etwa 220.000-250.000 Jahre datiert (THENIUS 1972). Allerdings sind fossile Funde äußerst rar ("Archaeological Team" 1975 in WANG und HOFFMANN 1987). Fossile Funde sind auch nur geeignet, um ein Mindestalter festzulegen. Das Fehlen von Fossilien heißt nicht zwangsläufig, daß die Art noch nicht vorhanden war. Zumal es sich bei den Vertretern der Gattung *Pseudois* um seltene Arten handelt, welche ausschließlich in Hochgebirgsregionen vorkommen. Die Klärung der Frage, ob die Gattung *Pseudois* als eigenständige Gattung geführt werden soll oder ihre Vertreter zu den Formen der Gattung *Capra* gehören, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten.

Die Einordnung der monotypischen Gattung *Oreamnos* unterlag vielen Wandlungen. Anfänglich wurde *Oreamnos americanus* zu den nordamerikanischen Dickhornschafen (*Ovis canadensis*) gerechnet (CHESTER et al. 1975). Zeitweise wurde *Oreamnos* den Gattungen *Capra* und *Rupicapra* (BLAINVILLE 1816) zugeordnet. Untersuchungen zur phylogenetischen Stellung von *Oreamnos americanus* sind sehr selten. WURSTER und BENIRSCHKE (1968) analysierten die Chromosomen von *Oreamnos* und *Rupicapra*. *Oreamnos americanus* und *Rupicapra rupicapra* besitzen die gleiche Zahl von jeweils 60 Chromosomen. Sie weisen aber zum Teil erhebliche Unterschiede in der Struktur auf. GROPP et al. (1970) gruppiert *Oreamnos* zu den Caprini. NADLER (1968) verglich *Oreamnos americanus* mit *Ovis dalli*. Er konnte auf der Basis von Serumproteinelektrophoresen erhebliche Unterschiede feststellen. Die 12S rDNA-Sequenz wurde als potentielle Außengruppensequenz ermittelt. Die Unterschiede in der 12S rDNA-Sequenz zu den anderen Formen spricht dafür, daß *Oreamnos americanus* nicht zu den Formen der Gattung *Capra* zählt. *Oreamnos americanus* gruppierte sich nicht zu den Gattungen *Ammotragus*, *Pseudois* und *Capra*. Es sollte aber keine abschließende Klärung der systematischen Stellung der Gattung *Oreamnos* erfolgen. Die Sequenzunterschiede sprechen allerdings für die Einteilung von GRUBB (1990). Eine Klärung der phylogenetischen Beziehungen zu den anderen Caprini erfordert die

Einbeziehung von Vertretern weiterer Gattungen, z. B. *Rupicapra*.

5.5 Mono- oder Polyphylie der europäischen Hausschafe

Es sind in den zurückliegenden Jahrzehnten mit Ausnahme von *O. nivicola* nicht nur alle eurasischen Wildschafformen als Stammformen der Hausschafe diskutiert worden sondern auch die Vertreter der Gattungen *Pseudois* und *Ammotragus*. JULIUS KÜHN (zitiert in OEHMISCHEN 1923) stellte als erster die These der Monophylie der Hausschafe auf. Auf der Basis seiner Kreuzungsversuche sah er *O. musimon* als alleinige Stammform der domestizierten Schafe an. An anderer Stelle wurde bereits auf die falsche Zuordnung des Wildschafmaterials verwiesen. Trotzdem belegen die durchgeführten phylogenetischen Untersuchungen auf der Basis mitochondrialer Sequenzen die Monophylie der europäischen Hausschafe. Das steht im Widerspruch zu den Untersuchungen von TURARBEKOV et al. (1987). Die Autoren führten Hybridisierungsexperimente mitochondrialer Klone an *O. musimon*, *O. ammon* und verschiedenen Schafrassen durch. Die überwiegende Zahl der erfaßten Hausschafe wiesen mufflontypische Klone auf. Einige britische Rassen (z.B. Lincoln) konnten keiner der beiden Wildformen zugeordnet werden. Bei den Rassen Arkhomerino und Karakul wurden Klone von *O. ammon* gefunden. Trotzdem vermuteten TURARBEKOV et al. (1987), daß der überwiegende Teil der Hausschafrassen direkte Mufflonabkömmlinge sind. MEL`NIKOVA et al. (1995) untersuchten mittels RAPD-Analyse die Abstammung der Hausschafe und postulierten eine polyphyletische Abstammung. Allerdings sind RAPD-Analysen wenig geeignet für derartige Untersuchungen und Schlußfolgerungen.

In die Analysen sind hauptsächlich ursprüngliche Rassen eingeflossen. Die gezielte Auswahl der untersuchten Rassen sollte Rückkreuzungseffekte von Haus- und Wildschafen ausschließen. Derartige Hybridisierungen würden aufgrund des maternalen Erbganges mitochondrialer DNA die tatsächlichen Wurzeln der europäischen Schafrassen überlagern. Die Großbritannien vorgelagerten Äußeren Hebriden besitzen einige alte Schafrassen, wo derartige Hybridisierungen unwahrscheinlich sind. Auch gibt es keine Hinweise auf prähistorische Wildschafvorkommen auf diesen Inseln. Die Entstehungsgeschichte dieser Rassen wird auf die vorrömische Zeit datiert. Für einen Teil davon wurde *O. orientalis* als Stammform diskutiert (DÜRST und GAILLARD 1902, HILZHEIMER 1926), was mit diesen Untersuchungen widerlegt wurde. *O. musimon* ist auf der Basis der mitochondrialen DNA-Sequenzen eindeutig näher mit diesen Rassen verwandt als die asiatischen Wildschafe. Diese Annahme wird durch das gemeinsame Clade aller analysierten Hausschafrassen mit *O. musimon* belegt.

ADAMETZ (1926), HILZHEIMER (1926) sowie HIENDLEDER et al. (1991) diskutieren *O. vignei* als eine mögliche Stammform der domestizierten Schafe. HIENDLEDER et al. (1991) untersuchte auf der Basis der Sequenz des Cytochrom-b Gens sowie von RFLP-Analysen verschiedene Wildschafarten und Hausschafrassen. Er fand bestimmte RFLP-

Muster bei lokalen asiatischen Hausschafen, welche er klar *O. vignei* zuordnete. Er schloß auf einen direkten Einfluß dieser Form auf die domestizierten Schafe generell. Dem widersprechen die gefundenen Ergebnisse. Die Untersuchungen zeigen keinen direkten Einfluß von *O. vignei* auf die europäischen Schafrassen. Diese Art besitzt nach heutigem Kenntnisstand (HIENDLEDER et al. 1991, 1993b) nur Einfluß auf asiatische Rassen. Es ist aber nicht auszuschließen, daß derartige Ergebnisse auf Hybridisierungen zwischen lokalen Rassen und den dort heimischen *O. vignei* zurückzuführen sind. Somit konnte die oft diskutierte Abstammung der Hausschafe von den *O. vignei* nicht bestätigt werden. Die Sequenz des 12S rRNA-Gens der Black Persian weist eine höhere genetische Ähnlichkeit zu den *O. musimon* als zu den *O. vignei* auf. Das weist eindeutig auf *O. musimon* als Stammform dieser Rasse hin. *O. vignei* scheidet somit als Stammform der europäischen Hausschafe und der afrikanischen Rasse Black Persian aus.

Für *O. ammon* konnte gleichfalls kein direkter Einfluß auf die europäischen Schafrassen nachgewiesen werden. Nach ZEUNER (1967) und SMIDT (1982) soll diese Art der Vorfahre der Merinoschafe sein. Die Wurzeln der Merinozucht lagen im Zweistromland (BENECKE 1994). Die Sumerer waren die ersten, welche eine gezielte Zucht von domestizierten Tieren durchführten oder zumindest die ersten, welche sie aufzeichneten. Über den Mittelmeerhandel gelangten diese Zuchttiere nach Ägypten und nach Griechenland. Von dort erfolgte die Ausbreitung der Feinwollschafe. Die Feinwollschafe verdrängten aufgrund ihres höheren ökonomischen Nutzens die lokalen Hausschafe Europas fast völlig. Das war die zweite Ausbreitungswelle von domestizierten Schafen in Europa. Als mögliche Stammformen der Feinwollschafe werden sowohl *O. ammon* als auch *O. vignei* geführt. Die durchgeführten Untersuchungen zeigten jedoch, daß die Merinoschafe einer höheren genetischen Ähnlichkeit zu *O. musimon* als zu den asiatischen Formen besaßen.

Es ist davon auszugehen, daß alle europäischen Rassen ihre genetischen Wurzeln in der gleichen Stammform hatten. Nach dem heutigen Wissensstand zur neolithischen Revolution breiteten sie sich im Zuge der Völkerwanderungen von Anatolien über den Balkan nach Zentraleuropa aus. Es ist durchaus möglich, daß es zu umfangreichen Hybridisierungen mit lokalen Wildformen (*O. musimon*) kam. Ähnliche Prozesse sind bei MEDJUGORAC (1995) von europäischen Rinderrassen beschrieben. Ihm gelang es mit Hilfe von Gengradienten die Ausbreitungsgeschichte nachzuweisen. Solche Analysen sind auf der Basis des gewählten Sequenzabschnittes nicht möglich. Da von den Wildschafformen nur eingeschränktes Tiermaterial zur Verfügung stand, mußte ein entsprechend konservativer Abschnitt gewählt werden. Die gefundene Variabilität war zu gering, um Gradienten zu berechnen. Es ist aber auch möglich, daß Hausschafe aus den Ursprungsgebieten der Domestikation nicht oder in keinem größeren Umfang Europa erreichten. Möglicherweise waren die domestizierten Tiere, welche aus Zentralasien mitgebracht wurden, weniger gut anpassungsfähig an die klimatischen

Bedingungen Europas. Sie wären dann in der Frühphase der neolithischen Revolution in Europa ausgestorben, bzw. durch lokale Wildformen verdrängt worden. Es kann sich bei der Verbreitung der Landwirtschaft in Europa auch um einen kulturellen Prozeß gehandelt haben, d.h. die Nachbarpopulation lernt von der "Erfinder"-Population (ZVELEBIL und ZVELEBIL 1988 in MEDJUGORAC 1995). In beiden Fällen hätten die lokalen humanen Populationen auf die in Europa verbreiteten Wildschafe zurückgreifen müssen. In den europäischen Regionen kamen zu dieser Zeit mit hoher Wahrscheinlichkeit ausschließlich *O. musimon* vor. Die zweite große Ausbreitungswelle von domestizierten Schafen folgte zur Zeit des römischen Reiches. Es handelte sich um die Ausbreitung der Feinwollschafe in Europa. Die ersten Merinos stammen aus den Gebieten der Sumerer. Werden die Transportmöglichkeiten der damaligen Zeit berücksichtigt, ist davon auszugehen, daß vorwiegend Schafböcke importiert wurden. Diese wurden mit den lokalen Hausschafen gekreuzt. Diese Hybriden bildeten dann die Grundlage der "Wollschafzucht" in Europa. Da mitochondriale DNA maternal vererbt wird, blieben die ursprünglichen maternalen Linien erhalten. Während des 17./18. Jahrhunderts erfolgte im Zuge der Merinozucht eine nochmalige Durchmischung des Genpools der europäischen Rassen. Unabhängig dieser Hybridisierungen der europäischen Hausschafe kann auf der Basis der mitochondrialen Sequenzen auf eine Abstammung aller untersuchten Rassen von *O. musimon* geschlossen werden. Ein Einfluß von anderen Wildschafformen konnte nicht nachgewiesen werden. Sollte er existiert haben, ist er als äußerst gering einzustufen.

5.6 Maßnahmen zum Schutz seltener Rassen

In den letzten Jahren werden verstärkt Anstrengungen zur Erhaltung alter Haustierrassen unternommen. Über das Prinzip der Arche-Höfe wird versucht, möglichst viele Rassen in Lebendtierbeständen zu sichern. Durch Subventionen wird die Erhaltung reinrassiger Bestände unterstützt. Es ist aber unbestritten nicht finanzierbar, alle gefährdeten Rassen in Lebendtierbeständen zu erhalten. Als Entscheidungshilfe, ob eine Rasse geschützt werden soll oder nicht, werden oft Untersuchungen zur genetischen Variabilität durchgeführt. Diese Untersuchungen können aufgrund der Rassenvielfalt nur regional begrenzt sein. Es ist unmöglich, alle Rassen einzubeziehen. Die Differenzierung erhaltenswerter Rassen von weniger schutzwürdigen Beständen ist ein wichtiges Problem.

MEDJUGORAC (1995) rät bei der Entscheidungsfindung, ob eine Rasse schutzwürdig ist oder nicht, einen genetischen Vergleich der betreffenden Populationen mit Nachbarpopulationen und sogenannten Ankerrassen. Als Ankerrassen bezeichnet er Rassen mit folgenden Eigenschaften:

1. Die Populationen sollen über die Randgebiete des betreffenden Kontinents verteilt sein,

2. es sollte sich um die ältesten, lokalen Rassen handeln, und
3. sie sollten eine stabile und sichere Populationsgröße besitzen.

Ankerrassen sollen einbezogen werden, um Verzerrungen der genetischen Distanzen zu vermeiden. Werden diese Forderungen schon für die Vergleichspopulationen erhoben, ist es sehr schwer, den genetischen Status der vom Aussterben bedrohten Rasse zu beurteilen. Die vorgeschlagene Analyse von Mikrosatelliten-Systemen läßt vielleicht Aussagen zur genetischen Ähnlichkeit zu, aber der Aussagewert für phylogenetische Fragestellungen ist methodisch bedingt gering. Auch bestehen mit derartigen Methoden kaum Aussichten zur Beurteilung des durch den Genpool der Rasse erfaßten genetischen Potentials. Ausnahmen bilden die Analyse von Mikrosatelliten-Markern, welche sich in den Introns einzelner Gene befinden und eng korreliert sind mit bestimmten Merkmalen. MENGERS et al. (1993) empfehlen sogar die Analyse von nichtcodierenden Abschnitten der DNA aufgrund ihrer hohen Substitutionsrate. Bedingt durch die geringen Unterschiede in den codierenden Regionen ist es sehr schwer verlässliche Distanzschätzungen vorzunehmen. Substitutionen in diesen Abschnitten sind zufällig und unterliegen keinem Selektionsdruck. Somit sind Untersuchungen nichtkodierender, strukturell unbedeutender Abschnitte des Genoms denkbar ungeeignet um Aussagen, zum "Wert" einer Rasse zu treffen. Untersuchungen am mitochondrialen Genom könnten da weiterhelfen. Gelänge es, die rezenten Rassen in maternale Linien einzuteilen, könnte damit eine wichtige Entscheidungshilfe gegeben werden. Der größte Vorteil von Sequenzanalysen gegenüber allen anderen Methoden (Mikrosatelliten, RFLP, RAPD, Enzymelektrophoresen) ist die Vergleichbarkeit. Das heute bekannte Spektrum an Sequenzen ermöglicht die Wahl aus einer breiten Palette zwischen stark konservierten bis zu hochvariablen Abschnitten des Genoms. Das und die 100%ige Reproduzierbarkeit machen die Sequenzierung gegenwärtig zur Methode der Wahl.

Aufgrund, der in jedem Fall vorliegenden geringen Populationsgröße bei gefährdeten Rassen ist davon auszugehen, daß eine Vielzahl von Loci homozygot sind, d.h. die genetische Verarmung des Rassengenpools tritt bereits mit dem Rückgang der effektiven Populationsgröße auf. Den höchsten Homozygotiegrad bei der Analyse von 15 Proteinloci besaßen bei diesen Untersuchungen die Moorschnucken, eine Rasse mit einem sehr hohen Gefährdungsgrad. Die geringe Populationsgröße führt zwangsläufig zu einem Anstieg der genetischen Distanzen. Das verzerrt die phylogenetischen Beziehungen genauso wie die ermittelten genetischen Ähnlichkeiten. Die Distanzwerte beruhen fast ausschließlich auf der Verschiebung der Allelfrequenzen. Selten werden Allele gefunden, welche rassespezifisch sind.

Es wird allgemein oft vom Verlust seltener Allele gesprochen. Seltene Allele liegen aber meist in geringen Allelfrequenzen vor. Eine Einengung der effektiven Populationsgröße führt zu einem Anstieg der genetischen Drift. Somit sind die seltenen Allele die ersten,

welche durch die Wirkung der genetischen Drift zufällig verschwinden. Eine Vielzahl von wertvollen Allelen gehen bereits in dieser Phase unwiederbringlich verloren. Übrig bleiben hauptsächlich Allele, welche in wahrscheinlich allen Rassen mehr oder weniger häufig vorhanden sind bzw. seltene Allele, welche sich im Genpool der speziellen Rassen zu einem hohen Prozentsatz manifestieren konnten. Da jedoch im einzelnen heute noch nicht klar ist, welche Allele es genau sind, die als wertvoll eingestuft werden, erfolgt die Selektion der Zuchttiere in Hinblick auf diese Allele mehr oder weniger zufällig, besonders da derartige Rassen meist von "Liehabern" gehalten werden. Für diese spielt der ökonomische oder genetische Wert ihrer Tiere eine untergeordnete Rolle.

Oftmals wird heute versucht, über intensive Reinzuchtprogramme aus den letzten verbliebenen Exemplaren einer Rasse einen neuen Zuchtbestand zu errichten. Es ist aber unwahrscheinlich, daß eine aus nur wenigen verbliebenen Tieren aufgebaute Population, den gleichen Genpool besitzt, wie sie ihn vor dem Absinken der effektiven Populationsgröße besaß. Eine Alternative würde der Versuch darstellen, die Allele über Hybridisierungen zwischen seltenen, potentiell aussterbenden Rassen zu erhalten. Sicherlich ist das nicht der Idealzustand, aber es könnte die genetische Basis wesentlich erweitern. Die Populationsgrößen erhöhen sich und die vermuteten wertvollen Allele würden zumindest teilweise gesichert. Gleichzeitig würde durch das Ausnutzen von Heterosiseffekten ein gewisser wirtschaftlicher Nutzen erreicht werden.

Anders gestaltet sich das Problem bei solchen Rassen, in denen spezielle Resistenzen gegen Krankheiten oder typische Merkmalsausprägungen bekannt sind. Verwiesen sei hier nur auf den hohen Grad von Moderhinkeresistenz bei den Moorschnucken oder das Booroola-Gen bei einigen Merinopopulationen. Dort ergibt sich zwangsläufig ein Schutzstatus.

Ein anderer Aspekt der Erhaltung seltener Rassen ist deren kultureller Wert. Wie arm wäre eine landwirtschaftliche Kulturlandschaft bestehend aus nur wenigen Hochleistungsrassen. Die Existenz dieser Vielzahl von Haustierrassen ist auch das Produkt einer Tierzucht unter wechselnden Umwelt- und Marktbedingungen, damit reflektieren die Landrassen auch Phasen der gesellschaftlichen Entwicklung. Der Erhalt vieler dieser Rassen, welche die Menschheitsentwicklung prägten, sollte auch ein vordringliches Anliegen der Politik sein. Zumal eine Einengung der genetischen Basis der Tierzucht auch die Grundlage der menschlichen Ernährung einschränkt. Wie hoch die Gefahr des Verlustes einzelner Bausteine der menschlichen Ernährung ist, hat die BSE-Krise gerade in den letzten Jahren deutlich gemacht. Der massive Export von Zuchttieren birgt auch die Gefahr der Verbreitung von Krankheiten.

6 Literaturverzeichnis

- ADAMETZ L. (1926): Lehrbuch der Allgemeinen Tierzucht. Springer Verlag, Wien.
- ALLENDORFER, F.W., MITCHEL N., RYMAN N., STAHL G. (1977): Isozyme loci in brown trout (*Salmo trutta* L.): detection and interpretation from population data. *Hereditas*, **86**, 179-190.
- AMMERMAN A.J., CAVALLI-SFORZA L.L. (1984): The neolithic transistion and the genetics of populations in Europe. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- ANDERSON S., DE BRUIN M.H.L., COULSON A.R., EPERON I.C., SANGER F., YOUNG I.G. (1982): Complete sequence of bovine mitochondrial genome. *Nature*, **290**, 457-464.
- ANSELL W.F.H. (1971): Order Artiodactyla. In *The mammals of Africa, an identification manual* (ed. Meester J., Setzer H.W.). Smithsonian Institution Press, Washington, 1-84.
- ASTOLFI P., PAGNACCO G., GUGLIELMINO-MATESSI C.R. (1983): Phylogenetic analysis of native Italian cattle breeds. *Z. f. Tierzuchtung und Züchtungsbiologie*, **100**, 87-100.
- AYLA F.J., VALENTINE F.J. (1979): *Evolving: The theory and process of organic evolution*. Menlo Park, Ca.: Benjamin/Cummings, 117-120.
- BENECKE N. (1994): *Der Mensch und seine Haustiere*. Theiss Verlag, Stuttgart.
- BENIAMINOW A.A. (1984): *Pordii Obez Mira*. Koloc, Moskwa.
- BERGMEYER H.U., WIEME R. (1970): *Methoden der Enzymatischen Analyse*. Akademie Verlag, Berlin.
- BEUTLER A. (1996): Die Großtierfauna Europas und ihr Einfluß auf Vegetation und Landschaft. *Natur und Kulturlandschaft*, **1**, 51-106.
- BLAINVILLE H.M.D. DE (1816): Sur plusieurs especes d'animaux Mammiferes de l'ordre des Ruminants. *Bull. Soc. Philomathique de Paris*, ser **3**, 3 (zitiert in CHESTER et al. 1975).
- BOLKHUIS H.J., BUIS R.C. (1979): Genetic relationships between breeds of horses and ponies in the Netherlands. *Anim. Blood Groups and Bioch. Genetics*, **4**, 141-146.
- BÖKÖNYI S. (1976): The vertebrate fauna from Anza. In *Neolithic Mazedonia, as reflected by excavations at Anza, Southwest Yugoslavia*. (ed. GIMBUTAS M.). *Monumenta Archaeologica*, Los Angeles, 313-374.
- BROWN W.M., GEORGE M., WILSON A.C. (1979): Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **76/4**, 1967-1971.
- BROWN W.M. (1983): Evolution of animal mitochondrial DNA. In *Evolution of genes and proteins* (ed. NEI M., KOEHN R.R.). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 62-88.
- BRUÉRE A.N., MILLIS R.A. (1971): Observations on the incidence of Robertsonian translocation and associated testicular changes in a flock of New Zealand Romney sheep. *Cytogenetics*, **10**, 260-272.
- BUIS R., TUCKER E. (1983): Relationships between rare breeds of sheep in the netherlands as based on blood-typing. *Animal Blood Groups Bioch. Genetics*, **14**, 17-26.
- CHAKRABORTY R., NEI M. (1977): Bottleneck effekts on average heterozygosity and genetic distance with the stepwise mutation model. *Evolution*, **31**, 347-356

- CHESTER B., RIDEOUT B., HOFFMANN R. (1975): *Oreamnos americanus*. Mammalian Species, **63**, 1-6.
- CLUTTON-BROCK, T. (1994): Counting Sheep. Natural History **103/Nu. 3**, 29-35.
- CORBET G.B. (1978): The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. British Museum (Natural History) and Cornell Univ. Press, London and Ithaca.
- CORBET G.B., HILL J.E. (1980): A World List of Mammalian Species. British Museum London.
- CORBET G.B., HILL J.E. (1987): A World List of Mammalian Species. Second Edition. British Museum London.
- CURTAIN C.C., FUDENBERG H.H. (1973): Evolution of the immunoglobulin antigens in the Ruminantia. Biochem. Genet., **8**, 301-308.
- DARSKUS R.L., GILLESPIE J.M. (1971): Breeds and species differences in the hair proteins of four genera of Caprini. Australian J. Biol. Science, **24**, 515-524.
- DÜRST J.U., GAILLARD C. (1902): Studien über die Geschichte des Altägyptischen Hausschafes. Libraire Emile Bouillon, Paris.
- FARRIS J.S. (1970): Methods of computing Wagner Trees, Syst. Zool., **19**, 83-92.
- FARRIS J.S. (1985): Distance data revisited. Cladistics, **1**, 67-85.
- FARRIS J.S. (1989): The retention Index and the Rescaled Consistency Index. Cladistics, **5**, 417-419.
- FELSENSTEIN J. (1978): The number of evolutionary trees. Systematic Zoology, **27**, 27-33.
- FELSENSTEIN J. (1985): Confidence limits on phylogenies: An approach using the Bootstrap. Evolution, **39 (4)**, 783-791.
- FERGUSON A. (1980): Biochemical systematics and evolution. Blackie, Glasgow, London.
- FITCH W.M. (1970): Distinguishing homologous from analogous proteins. Syst. Zool., **19**, 99-113.
- FITCH W.M., LANGLEY C.H. (1976): Protein evolution and molecular clock. Fed. Proc., **35**, 2092-2097.
- GEH-Bericht (1995): Schwerpunkt Schafe und Ziegen. (ed. FELDMANN A., MENDEL CH., STIER C.). Gesellschaft zur Erhaltung alter und gefährdeter Haustierrassen e.V., 74-77.
- GEIST V. (1971): Mountain sheep: A Study in Behavior and Evolution. University of Chicago Press, Chicago.
- GÖTZE G. (1998, im Druck): Morphometrische Untersuchungen an *Pseudois nayaur*. Dissertation Universität München.
- GRAML R., OHMAYER G., PIRCHNER F., ERHARD L., BUCHBERGER J., MOSTAGEER A. (1986): Biochemical polymorphism in Egyptian Baladi cattle and their relationship with other breeds. Animal Genetics, **17**, 61-76.
- GRAY A.P. (1972): Mammalian hybrids: a check-list with bibliography. Second ed. Commonwealth Agriculture Bureaux, Slough, England.
- GRAY G.C., SIMPSON C.D. (1980): *Ammotragus lervia*. Mammalian Species, **144**, 1-7.
- GRZIMEK B. (1988): Grzimek's Enzyklopädie. Band V, Kindler-Verlag, München.
- GROPP A., GIERS R., FERNANDEZ-DONOSO R., TIEPOLO L., FRACCARO M. (1970): The chromosomes of the chamois (tribe Rupricapriini Simpson). Cytogenetics, **9**, 1-8.
- GRUBB P. (1990): Artiodactyla. In Mammal Species of the World, A Taxonomic and Geographic Reference (ed. WILSON E., REEDER D.). Smithsonian Institution

- Press, Washington and London.
- GUTHRIE R.D., MATTHEWS J.V. (1971): The Cape Deceit fauna-early Pleistocene mammalian assemblage from the Alaskan artic. *Quaternary research*, **1**, 474-510.
- GYLLENSTEN U., WHARTON D., WILSON A.C. (1985): Maternal Inheritance of mitochondrial DNA during backcrossing of two Species of Mice. *J. Hered.*, **76**, 321-324.
- HALTHENORTH T. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla 1(18). In *Handbuch der Zoologie* (ed. de Gruyter). Berlin.
- HARRIS H., HOPKINSON D.A. (1976): *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.
- HARTL G.B. (1987): Biochemical differentiation between the Wild Rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) the Domestic Rabbit and the Brown Hare (*Lepus europaeus* Pallas). *Z. zool. Sytem. Evol.*, **24**, 309-316.
- HENRION G., HENRION A., HENRION R. (1988): *Beispiele zur Datenanalyse mit BASIC-Programmen*. Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin.
- HERRE W., RÖHRS (1990): *Haustiere zoologisch gesehen*. Springer Verlag, Berlin.
- HIGHT M.E., NADLER C.F. (1976): Relationship between wild sheep and goats and the aoudad (Caprini) studied by immuno-diffusion. *Comp. Biochem. Physiol.*, **54B**, 265-269.
- HILLIS D.M. (1991): Discriminating between phylogenetic signal and random noise in DNA sequences. In *Phylogenetic Analyses of DNA Sequences* (ed. MIYAMOTO M., CRACRAFT J.), Oxford University Press, Oxford, 90-128.
- HIENDLEDER S., HECHT W., WASSMUTH R. (1991): Ovine mitochondrial DNA: mapping and sequencing data in comparison with bovine mtDNA. *Genetic Selection Evolution*, **23 suppl. 1**, 148-151.
- HIENDLEDER S. (1993a): Detailed restriction map of sheep mitochondrial DNA. *Archiv für Tierzucht*, **36**, 511-517.
- HIENDLEDER S., WASSMUTH R. (1993b): *Molekulargenetische Untersuchungen zur Abstammung der Hausschafe*. 1. Symposium des Inst. für Tierzucht und Tierhaltung, Halle/Sa. 9/10.12.1993.
- HIGGINS D.G., BLEASBY A.J., FUCHS R. (1992): CLUSTAL V, improved software for multiple sequence alignment. *CABIOS*, **8(2)**, 189-191.
- HILZHEIMER M. (1926): *Natürliche Rassengeschichte der Haussäugetiere*. Walter de Gruyter & Co, Berlin, Leipzig.
- HONACKI I. J., KINMAN K. E., KOEPL J. W. (1982): *Mammal Species of the World*. Lawrence, Kansas.
- JÖGER U. (im Druck, 1996): *Molekulargenetische Methoden in der phylogenetischen Rekonstruktion*. Zoologische Beiträge Berlin.
- JOPE E.M. (1976): The evolution of plants and animals under domestication: the contribution of studies at the molecular level. *Phil. Trans. Royal Soc. Series B*, **275**, 99-109.
- JUKES T.H., CANTOR C.R. (1969): Evolution of protein molecules. In *Mammalian protein metabolism* (ed. MUNRO H.N.) Academic Press,

New York.

- KESPER K.D. (1953): Phylogenetische und entwicklungsgeschichtliche Studien an der Gattungen *Capra* und *Ovis*. Dissertation, Universität zu Kiel.
- KIDD K.K., CAVALLI SFORZA L.L. (1974): The role of genetic drift in the differentiation of Icelandic and Norwegian cattle. *Evolution*, **28**, 381-395.
- KIDD K.K., STONE W.H., CRIMELLA C., CARENZI C., CASATI M., ROGNONI G. (1980): Immunogenetic and population genetic analyses of Iberian cattle. *Animal blood Groups and Biochemical Genetics*, **11**, 21-38.
- KIMURA M. (1983): *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge Univers. Press, Cambridge.
- KITCHING I.J. (1992): *Cladistics- A practical course in systematics*. The Systematics Association Publication, **10**, Clarendon Press, Oxford.
- KLUGE A.G., FARRIS J.S. (1969): Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systemic Zoology*, **18**, 1-32.
- KNABE P., FISCHER A., LEUCHT W. (1988): Die Skudde - eine Rassenstudie. *Archiv für Tierzucht* **31** (1), 83-90.
- KNOLL J. (1997): Vergleichende Untersuchungen zur morphologischen Variabilität der Gattung *Ovis*. Diplomarbeit Humboldt-Universität zu Berlin.
- KOCHER T.D., THOMAS W.K., MEYER A., EDWARDS S.V., PÄÄBO S., VILLABLAN CA, VILLABLAN F.X., WILSON F.X., WILSON A.C. (1989): Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **86**, 6196-6200.
- KÖNIG K.H. (1990): *Schafzucht*. Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin.
- KOROBITSINA K.V., NADLER C.F., VORONTZOW N., HOFFMANN R. (1974): Chromosomes of the Siberian snow sheep, *Ovis nivicola*, and implications concerning the origin of amphiberinean wild sheep (subgenus *Pachyceros*). *Quaternary Research*, **4**, 235-245.
- KRAWCZAK M., SCHMIDTKE J. (1994): *DNA-Fingerprinting*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, Oxford.
- KRASNAJA KNIGA SSSR (1985): *Redkie i nachodja_iesja pod ugrosoj is_esnovenaija vidy_ivotuych vastenii*. Band 1/2, Lesnaja Prmmyšlennost. Moskwa.
- KUMAR S., TAMURA K., NEI M. (1993): *MEGA: Molecular Evolutionary Genetics Analysis*, Vers. 1.01. The Pennsylvania State University, University Park, PA 16802.
- KURTEN B. (1968): *Pleistocene Mammals in Europe*. Aldine, Chicago.
- LI Q. (1991): Haemoglobin polymorphism. *Genomics*, **9**, 488-499.
- LUDWIG A. (1993): Vergleichende Untersuchungen zur morphologischen und biochemischen Variabilität verschiedener Schafrassen. Diplomarbeit, Humboldt-Universität zu Berlin.
- LUDWIG A., PLÖTNER J. (1995): Vergleichende Untersuchungen zur genetischen Ähnlichkeit verschiedener Schafrassen auf der Basis von proteinelektrophoretischen und RAPD-Daten. DGfZ-Tagung Hannover, **B 18**.
- LUDWIG A., KNOLL J. (Im Druck, 1998): Multivariate morphometrische Analysen der Gattung *Ovis* Linneaus, 1758 (Mammalia,

- Caprinae). Z.
Säugetierkunde.:
- LOFTUS R., MACHUGH D., BRADLEY D. SHARP P., CUNNINGHAM P. (1994): Evidence for two independent domestications of cattle. *Proc. Natl. Acad. Sci, USA*, **91**, 2757-2761.
- LORENZ M. (1995): PCR-Fingerprint Analyse: Untersuchungen ausgewählter Fragmente der Prokaryoten *Prochlorococcus marinus*. Dissertation, Humboldt-Universität zu Berlin.
- LYDEKKER R. (1912): *The Sheep and his Cousins*. Allen Company-LTD, London.
- MANWELL C., BAKER C. M.A. (1975): *Ammotragus lervia*. Progenitor of the domesticated sheep or specialized offshoot of caprine evolution? *Experientia*, **31**, 1370-1371.
- MANWELL C., BAKER C.M.A. (1977): Genetic distance between the Australian Merino and the Poll Dorset Sheep. *Genetical Research*, **29**, 239-253.
- MAYR E. (1967): *Artbegriff und Evolution*. Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- MEDJUGORAC I. (1995): Genetischer Polymorphismus in Rinderrassen des Balkan und Phylogenie europäischer Rinder. Dissertation Universität München.
- MEIER R. (1992): Der Einsatz von Computern in phylogenetischen Analysen- eine Übersicht. *Zoologischer Anzeiger*, **229 (3/4)**, 106-133.
- MEL`NIKOVA M.N., GRECHKO V., MEDNIKOV M. (1995): Investigation of genetic Divergence and Polymorphism of Nuclear DNA in Species and Population of Domestic and Wild Sheep. *Genetika*, **31(8)**, 1120-1131.
- MENGENS A., SCHWENGER B., SIMON D. (1993): Schätzung der genetischen Distanz bei Rinderrassen auf DNA-Ebene. DGfZ Vortragsveranstaltung 1993, Göttingen, **D23**.
- MULLIS K.B., FALOONA F.A. (1986a): Specific Enzymatic Amplification of DNA *in vitro*: the Polymerase Chain Reaction. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **51**, 263-273
- MULLIS K.B., FALOONA F.A. (1986b): Specific Synthesis of DNA *in vitro* via a Polymerase-catalysed Chain Reaction. *Meth. Enzymology*, **155**, 335-350.
- NADLER C.F. (1968): Serum protein analyses of *Oreamnos americanus* (mountain goat) and comparsion of serea from Canadian and Alaskan *Alces alces* (moose) and *Ovis dalli* (sheep) *Comp. Biochem. Physiol.*, **25**, 1121-1124
- NADLER C.F., LAY D.M., HASSINGER J.D. (1971): Cytogenetic Analyses of wild sheep populations in northern Iran. *Cytogenetics*, **10**, 137-152.
- NADLER C.F., KOROBITSINA R.S., HOFFMANN R., VORONTZOW N. (1973): Cytogenetic differentiation, geographic distribution and domestication in Palearctic Sheep (*Ovis*). *Z. Säugetierkunde*, **38**, 109-125.
- NADLER C.F., HOFFMANN R., WOOLF A. (1974): G-bandpatterns, chromosomal homologies, and evolutionary relationships among wild sheep, goats, and aoudads (Mammalia, Artiodactyla). *Experientia*, **30**, 744-746.
- NEI M. (1972): Genetic distance between populations. *American Naturalist*, **106**, 283-292.
- NEI M. (1975): *Molecular Population Genetics and Evolution*.- North-Holland, Amsterdam.
- NEI M. (1976): Mathematical models of speciation and genetic distance. In *Population Genetics and Ecology* (ed. KARLIN S., NEVO E.), 723-766.
- NIETHAMMER J., KRAPP F. (1986): *Handbuch der Säugetiere Europas: Band 2/II- Artiodactyla (Suidae, Cervidae, Bovidae)*. AULA-Verlag, Wiesbaden.

- OEHMISCHEN K. (1923): Die argaliartigen Wildschafe mit besonderer Berücksichtigung des Materials im Tierzuchtinstitut Halle. Dissertation, Vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg.
- OISHI T., TOMITA T. (1976): Blood groups and serum protein polymorphisms in the Pitman-Moore and Ohmini Strains of miniature pigs. *Animal Blood Groups and Bioch. Genetics*, **7**, 27-32.
- ORDAS J.G., PRIMITIVO F.S. (1986): Genetic variation in blood proteins within and between Spanish dairy sheep breeds. *Animal Genetics*, **17**, 255-266.
- PETERKA M., HARTL G.B. (1992): Biochemical-genetic variation and differentiation in wild and domestic rabbits. *Z. zool. System. Evol.*, **30**, 129-141.
- PIRCHNER F. (1996): Verwandtschaft und Phylogenie deutscher Rinderrassen. Vergleichende Aspekte der Nutzung und Erhaltung pflanzen- und tiergenetischer Ressourcen (Tagungsbericht), **5**, 158-170.
- PRÜSER F. (1996): Variabilität mitochondrialer DNA-Sequenzen und Phylogenie der Gattung *Carabus* LINNÉ 1758. Dissertation, Universität Bremen.
- RENFREW C. (1991): Before Babel: Speculations on the origins of linguistic diversity. Cambridge University Press, Cambridge.
- RYDER M.L. (1973): The use of the skin and coat in studies of changes following domestication. In *Domestikationsforschung und Geschichte der Haustiere* (ed. J. Matalocsi), 163-168.
- SACCONI C. (1994): The evolution of mitochondrial DNA. *Current Opinion in Genetics and Development*, **4**, 875-881.
- SAMBRAUS H.H. (1989, 1991): Atlas der Nutztierassen. Ulmer, Stuttgart, 272S.
- SAMBRAUS H.H. (1994): Gefährdete Nutztierassen: Ihre Zuchtgeschichte, Nutzung und Bewahrung. Ulmer, Stuttgart.
- SANGER F. (1981): Determination of Nucleotide Sequences in DNA. *Science*, **214**, 1205-1210.
- SCHALLER G. B. (1977): Mountain monarchs; wild sheep and goats of the Himalaya. University Chicago Press, Chicago.
- SCHERER S., SONTAG CH. (1986): Zur molekularen Taxonomie und Evolution der *Anatidae*. *Z. zool. System. Evol.*, **24**, 1-19.
- SCHMITT J. (1963): *Ammotragus lervia* Pallas, Mähnschaf oder Mähnenziege? *Z. Säugetierkunde*, **28**, 7-12.
- SCHÜLE W. (1993): Mammals, vegetation and the initial human settlement of the Mediterranean islands: a palaeoecological approach. *J. Biogeography*, **20**, 399-412.
- SHAW C. R., PRASSAD R. (1970): Starch gel electrophoresis of enzymes - a compilation of recipes. *Bioch. Genetics*, **4**, 297-320.
- SMIDT D. (1982): Lehrbuch der Tierzucht.- Band 2, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- SNEATH P.H.A., SOKAL R.R. (1973): Numerical taxonomy. W.H. FREEMAN & Co., San Francisco.
- SOKAL R.R., ROHLF R. (1981): Biometry. W.H. Freeman, San Francisco.
- SPERLICH D. (1973): Populationsgenetik. Gustav Fischer Verlag Jena, Jena.
- SPRINGER M.S., KIRSCH J. (1993): A molecular Perspective on the Phylogenie of Placental Mammals based on Mitochondrial 12S rDNA Sequences, with special reference to the Problem of the Paenungulata. *J. Mol. Evol.*, **1(2)**, 149-166.

- SRINGER M.S., DOUZERY E. (1996): Secondary structure and patterns of evolution among mammalian mitochondrial 12S rRNA Molecules. *J. Mol. Evol.*, **43**, 357-373.
- STÖCK, M. (1996): Zur Biologie und zum Schutz des Kyzylkum- oder Severtzov-Schafes (*Ovis ammon severtzovi*)- eine der wesentlichen Zielarten in einem künftigen Biosphärenreservat "Nuratau-Gebirgssystem und angrenzende Kyzylkum-Wüste". *ProNURATAU*, 102-108.
- STRAUBE W., KLAUSCH B., HOFMANN R. (1980): Charakterisierung von Immunpräzipitaten in Gelen. In *Immunologische Arbeitsmethoden* (ed. FRIEMEL H.). 2. Auflage, Gustav-Fischer-Verlag, Jena.
- SWOFFORD D.L., OLSEN G.J. (1990): Phylogeny reconstruction. In *Molecular Systematics* (ed. HILLIS D.M., MORITZ C). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 411-501.
- SWOFFORD D.L. (1993): *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (PAUP v 3.1.1)*. Illinois Natural History Survey, Champaign, 1991.
- TAJIMA F., NEI M. (1984): Estimation of evolutionary distance between nucleotide sequences. *Mol. Biol. Evol.*, **1**, 269-285.
- THENIUS E. (1969): *Handbuch der Zoologie. Band 8 (2. Teil): Die Stammesgeschichte der Säugetiere*. Fischer Verlag Jena, 478-80.
- THENIUS E. (1972): *Die Verbreitungsgeschichte der Mammalia- Grundzüge der Faunen und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere*. Fischer Verlag Jena, 260.
- TURARBEKOV M.Z., ERTAEV E., LOMOV A., MEDNIKOV B. (1987): Origin of the domestic sheep according data of molecular hybridisation of DNA. *Doklady Akademii NAUK SSSR*, **296(1)**, 251-252.
- URANIA TIERREICH- SÄUGETIERE (1992): (ed. PETZSCH H, PICHOCKI R., Urania-Verlagsgesellschaft mbH, Leipzig.
- VALDEZ R., NADLER C.F., BUNCH T.D. (1978): Evolution of Wild Sheep in Iran. *Evolution*, **32**, 56-72.
- VAN GELDER R.C. (1977): Mammalian hybrids and generic limits. *Amer. Mus. Novitates*, **2635**, 1-25.
- WÄGELE W.J. (1994): Rekonstruktion der Phylogenese mit Hilfe von DNA-Sequenzen, Anspruch und Wirklichkeit. *Natur und Museum*, **7**, 225-232.
- WANG S., FOOTE W.C., BUNCH T.C. (1990 a): Genetic Variability In Domestic and Wild Sheep Based On Blood Protein Characters. *Comp. Biochem. Physiol./B-Comp. BC*, **96**, 201-207.
- WANG S., FOOTE W.C., BUNCH T.C.(1990 b): A Polymorphic Protein Character of Red Blood Cells (EP-1) in Domestic and Wild Sheep. *J. Heredity (USA)*, **81 (3)**, 206-208.
- WANG X., HOFFMANN R.S. (1987): *Pseudois nayaur* and *Pseudois schaeferi*. *Mammalian Species*, **278**, 1-6.
- WATANABE T., HAYASHI Y., OGASAWARA N., TOMOITA T. (1985): Polymorphism of mitochondrial DNA in pigs based in restriction endonuclease cleavage patterns. *Biochemical Genetics*, **23**, 105-113.
- WELCH J., MCCLEALLAND M. (1990): Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucl. Acid Research*, **18**, 7213-7218.
- WEEKE B. (1973): Crossed immunoelectrophoresis.- *Scand. J. Immunology, Suppl.*, **1**,47.
- WHITE T.J., BRUNS T., LEE S., TAYLOR J. (1990): Amplification and direct sequencing of

- fungal ribosomal RNA-Genes for phylogenetics. In PCR-Protocols - A Guide to Method and Applications, Academic Press Inc., 315-321.
- WILLIAMS J.G.K., KUBELIK A.R., LIVAK K.J. RAFALSKI J.A. , TINGEY S.V. (1990): Polymorphism Amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. Nucl. Acid Research, **18**, 6531-6535.
- WILLIAMS D.M. (1992): DNA analysis: theory. In Cladistics - A practical course in systematics (ed. FOREY P. L., HUMPHRIES C.J., KITCHING I.J., SCOTLAND R.W., SIEBERT D.J., WILLIAMS D.M.). The Systematic Association Publication, **10**, Clarendon Press, Oxford, 89-101.
- WIMMERS K., SCHRÖDER A., PONSUKSILI S. (1996): Schätzung genetischer Variation beim Huhn mittels DNA-Fingerprinting, RAPD und Mikrosatelliten. Vortragstagung der DGfZ/GfT 1996 in Hohenheim, **B20**.
- WOOD N.J., PHUAS S., DAVIDSON B. (1993): Polymorphism in an A- and T-rich element in the beta-haemoglobin locus in sheep. Animal Genetics, **24**, 71.
- WOODWARD S.R., SUDWEEKS J., TEUSCHER C. (1992): Random sequence oligonucleotide primer products which segregate in inbred strain. Mammalian Genom, **3**, 73-78.
- WRIGHT S. (1931): Evolution in Mendelian populations, Genetics, **16**, 97-159.
- WURSTER D.H., BENIRSCHKE K. (1968): Chromosome studies in the superfamily Bovidea. Chromosoma, **25**, 152-171.
- ZANOTTI CASATI M., GANDINI G.C., LEONE P., ROGNONI G. (1987): Genetic relationship among four sheep breeds of the Italian Alpine Ark. J. Animal Breeding and Genetics, **105**, 135-142.
- ZEUNER F. (1967): Geschichte der Haustiere. Bayrischer Landwirtschaftsverlag München, Wien, Basel.
- ZOHARY D., HOPF M. (1988): Domestication of Plants in the Old World. The origin and Spread of cultivated Plants in West Asia, Europe and the Nile Valley. Clarendon Press, Oxford.

Anschrift des Autors

Arne Ludwig
Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei
Abt. IV, Biologie und Ökologie
PF.: 850123
12561 Berlin
e-mail: al@igb-berlin.de

Tab. 1: Form, Herkunft und Fangdatum der in die morphologischen Analysen einbezogenen Individuen

Tab. 1: Species, museum, sample no., origin and catching date of morphological analysed specimens

Lfd. Nr.	Samml.	Inv.Nr.	Form	Herkunft	Fangdatum
1	Berlin	68712	<i>O. ammon</i>	Turkestan	17.03.05
2	Berlin	3306	<i>O. ammon</i>	Nepal	
3	Berlin	93198	<i>O. ammon</i>	Tienschan	
4	Berlin	93196	<i>O. ammon</i>	Tienschan	
5	Berlin	14899	<i>O. ammon</i>	Altai/Hagenbeck	
6	Berlin	68682	<i>O. ammon</i>	Pamir	
7	Berlin	68660	<i>O. ammon</i>	Kriegerowski/Narynsk	27.11.07
8	Berlin	68675	<i>O. ammon</i>	Pamir	
9	Berlin	92824	<i>O. ammon</i>	Tienschan	
10	Berlin	8137	<i>O. ammon</i>	unbekannt	
11	Berlin	68668	<i>O. ammon</i>	Naryn-Becken	
12	Berlin	68674	<i>O. ammon</i>	Pamir	
13	Berlin	43041	<i>O. ammon</i>	Scheitan-Ula-Gebirge	05.11.30
14	Berlin	14900	<i>O. ammon</i>	Tibet	
15	Berlin	92828	<i>O. ammon</i>	Tienschan	
16	Berlin	68672	<i>O. ammon</i>	Pamir	
17	Berlin	48890	<i>O. ammon</i>	China	05.05.35
18	Berlin	2631	<i>O. ammon</i>	unbekannt	21.03.05
19	Berlin		<i>O. ammon</i>	Pamir	
20	Berlin		<i>O. ammon</i>	Himalaya	
21	Berlin		<i>O. ammon</i>	Gr. Chingang/Ost-Mongolei	
22	Berlin		<i>O. ammon</i>	Tierpark Berlin	
23	Halle	Opol1	<i>O. ammon</i>	unbekannt	05.02.06
24	Halle	Oamalt1	<i>O. ammon</i>	unbekannt	
25	Halle	Oamalt2	<i>O. ammon</i>	Hagenbeck Hamburg	14.01.1899
26	Halle	OamItld1	<i>O. ammon</i>	Hagenbeck Hamburg	
27	München	1906/1240	<i>O. ammon</i>	Ladak/Kaschmir	16.03.05
28	München	1855/1	<i>O. ammon</i>	Gnari Khorsum/Tibet	28.01.05
29	München	1906/1239	<i>O. ammon</i>	Ladak/Kaschmir	16.03.05
30	München	1906/1217	<i>O. ammon</i>	Sary-dschaß/Tienschan	16.03.05
31	München	1909/207	<i>O. ammon</i>	Naryngebiet/Tienschan	22.03.05

32	München	1906/1220	<i>O. ammon</i>	Aksai-Plateau/Tienschan	16.03.05
33	München	1962/227	<i>O. ammon</i>	Zoo Hellabrunn	11.10.62
34	München	1962/143	<i>O. ammon</i>	Zoo Hellabrunn	05.07.62
35	München	1964/214	<i>O. ammon</i>	Zoo Hellabrunn	17.05.05
36	München	1972/141	<i>O. ammon</i>	Zoo Hellabrunn	25.05.05
37	München	1909/213	<i>O. ammon</i>	Aksai-Plateau/Tienschan	22.03.05
38	München	1909/215	<i>O. ammon</i>	Aksai-Plateau/Tienschan	22.03.05
39	München	1906/1235	<i>O. ammon</i>	Kapkek-Tal/Tienschan	19.03.05
40	München	1906/1225	<i>O. ammon</i>	Kapkek-Tal/Tienschan	17.03.05
41	München	1906/1231	<i>O. ammon</i>	Adür-tör/Tienschan	17.03.05
42	München	1909/216	<i>O. ammon</i>	Aksai-Plateau/Tienschan	22.03.05
43	München	1929/199	<i>O. ammon</i>	Pamir	11.04.05
44	München	1929/193	<i>O. ammon</i>	Pamir	12.04.05
45	Berlin	14774	<i>O. canadensis</i>	Montana	
46	Berlin	68659	<i>O. canadensis</i>	Bärensee/USA	19.01.07
47	Berlin	37705	<i>O. canadensis</i>	White River	13.11.13
48	Berlin	8127	<i>O. canadensis</i>	unbekannt	
49	Berlin	8319	<i>O. canadensis</i>	Zoologischer Garten	28.08.1896
50	Berlin	43621	<i>O. canadensis</i>	Ridell Creek/Yukon	01.09.07
51	Berlin		<i>O. canadensis</i>	Rocky Mountains/USA	
52	Berlin		<i>O. canadensis</i>	Black Hills/USA	
53	Halle	Ocrocro3	<i>O. canadensis</i>	Mexiko	
54	Halle	Ocrocro2	<i>O. canadensis</i>	unbekannt	19.07.06
55	Halle	Ocrv5	<i>O. canadensis</i>	Westkanada/Idaho	
56	München	1903/4007	<i>O. canadensis</i>	NO-Amerika	17.03.05
57	Berlin	17	<i>O. dalli</i>	Paul Niedieck	04.10.07
58	Berlin	68658	<i>O. dalli</i>	Bären-See/USA	18.12.06
59	Berlin	37704	<i>O. dalli</i>	White River/Yukon	
60	Berlin	68670	<i>O. dalli</i>	Alaska	10.12.1898
61	Berlin	37703	<i>O. dalli</i>	White River/Yukon	
62	Berlin		<i>O. dalli</i>	Kenai/Alaska	
63	Berlin		<i>O. dalli</i>	Rocky Mountains/ Kanada	
64	Berlin	4	<i>O. dalli</i>	Paul Niedieck	04.10.07
65	Dresden	4886	<i>O. dalli</i>	Cooks-Insel/Alaska	24.03.05
66	Berlin	68706	<i>O. musimon</i>	Sardinien	20.02.11
67	Berlin	11527	<i>O. musimon</i>	Sardinien	
68	Berlin	22777	<i>O. musimon</i>	Sardinien	
69	Berlin	22773	<i>O. musimon</i>	Sardinien	

70	Berlin	7514	<i>O. musimon</i>	Deutschland	01.11.41
71	Berlin	7511	<i>O. musimon</i>	Mecklenburg	01.11.41
72	Berlin	7512	<i>O. musimon</i>	Mecklenburg	01.11.41
73	Berlin	7513	<i>O. musimon</i>	Schlesien	01.11.41
74	Berlin	4131	<i>O. musimon</i>	Korsika	07.02.05
75	Berlin	22775	<i>O. musimon</i>	Sardinien	
76	Berlin		<i>O. musimon</i>	Korsika	
77	Dresden	10412	<i>O. musimon</i>	Sardinien	24.04.05
78	Dresden	9292	<i>O. musimon</i>	unbekannt	
79	Dresden	10417	<i>O. musimon</i>	Ogliostro/ Sardinien	19.11.06
80	Dresden	13722	<i>O. musimon</i>	Tharandter Wald	07.01.1878
81	Dresden	10416	<i>O. musimon</i>	Sardinien	16.04.05
82	Dresden	10415	<i>O. musimon</i>	Sardinien	16.04.05
83	Halle	Oemf12	<i>O. musimon</i>	Korsika	16.09.1899
84	Halle	Oemf25	<i>O. musimon</i>	Korsika	04.03.05
85	Halle	Oemf24	<i>O. musimon</i>	unbekannt	11.03.1887
86	Halle	Oemf13	<i>O. musimon</i>	unbekannt	18.09.01
87	Berlin	68654	<i>O. nivicola</i>	Kamtschatka	18.12.06
88	Berlin	68653	<i>O. nivicola</i>	Kamtschatka	18.12.06
89	Berlin	14777	<i>O. nivicola</i>	Kamtschatka	
90	Berlin	68661	<i>O. nivicola</i>	Jakutsk/ Nordost-Sibirien	
91	Berlin	14775	<i>O. nivicola</i>	Kamtschatka	
92	Berlin		<i>O. nivicola</i>	Kamtschatka	
93	Dresden	3232	<i>O. nivicola</i>	Tenschinsk/Kamtschatka	08.03.05
94	Berlin	14901	<i>O. orientalis</i>	Vorderasien	
95	Berlin		<i>O. orientalis</i>	Zypern	
96	Berlin		<i>O. orientalis</i>	Armenien	
97	Berlin		<i>O. orientalis</i>	Süd-Iran	
98	Halle	Oovan1	<i>O. orientalis</i>	unbekannt	24.11.01
99	Halle	Okmf7	<i>O. orientalis</i>	Zypern	
100	Halle	Okmf5	<i>O. orientalis</i>	Zypern	
101	Halle	Okmf6	<i>O. orientalis</i>	Zypern	
102	München	1956/177	<i>O. orientalis</i>	Schiras	07.05.05
103	Berlin	68678	<i>O. vignei</i>	Burmah	
104	Berlin	42629	<i>O. vignei</i>	N.W. Himalaya	
105	Berlin	42628	<i>O. vignei</i>	N.W. Himalaya	
106	Berlin		<i>O. vignei</i>	Süd-Pakistan	
107	Dresden	10424	<i>O. vignei</i>	Zoo Leipzig	

108	Dresden	10427	<i>O. vignei</i>	Indien/Hassanab-Tal	23.04.05
109	Dresden	10435	<i>O. vignei</i>	unbekannt	13.04.05
110	Dresden	2171	<i>O. vignei</i>	Tibet	06.03.05
111	Dresden	1171	<i>O. vignei</i>	Turkmenensteppe	21.02.05
112	Dresden	2224	<i>O. vignei</i>	Turkmenensteppe	06.03.05
113	Dresden	10428	<i>O. vignei</i>	Nordindien	
114	Halle	Our17	<i>O. vignei</i>	unbekannt	
115	Halle	Our 21	<i>O. vignei</i>	Zoo Leipzig	05.06.06
116	Halle	Our10	<i>O. vignei</i>	unbekannt	
117	Halle	Our22	<i>O. vignei</i>	unbekannt	16.01.1899
118	Halle	Our8	<i>O. vignei</i>	unbekannt	
119	Halle	Oark11	<i>O. vignei</i>	unbekannt	
120	Halle	Oark8	<i>O. vignei</i>	unbekannt	
121	Halle	Oark7	<i>O. vignei</i>	unbekannt	
122	Halle	Our26	<i>O. vignei</i>	Kalkutta	30.12.1891
123	Halle	Our23	<i>O. vignei</i>	unbekannt	03.12.00
124	Halle	Our25	<i>O. vignei</i>	unbekannt	24.01.1888
125	Halle	Our8	<i>O. vignei</i>	unbekannt	
126	München	1973/333	<i>O. vignei</i>	Zoo Hellabrunn	12.12.73
127	München	1987/39	<i>O. vignei</i>	unbekannt	09.06.05
128	München	1963/216	<i>O. vignei</i>	Zoo Hellabrunn	16.05.05
129	München	1957/213a	<i>O. vignei</i>	Persien	09.05.05
130	München	1957/213	<i>O. vignei</i>	Persien	09.05.05

Schriften zu Genetischen Ressourcen

- Band 1 **Erhaltung pflanzengenetischer Ressourcen in der Land- und Forstwirtschaft**
Tagungsband eines Symposiums vom 9. - 11. November 1994 in Witzenhausen
Hrsg.: J. Kleinschmit, F. Begemann und K. Hammer, 1995, 15,- DM
- Band 2 **In-situ-Erhaltung pflanzengenetischer Ressourcen in der Bundesrepublik Deutschland am natürlichen Standort und on farm**
Tagungsband eines Symposiums vom 11. - 13. Oktober 1995 in Bogensee
Hrsg.: F. Begemann und R. Vögel, 1996, 15,- DM
- Band 3 **Zugang zu Pflanzengenetischen Ressourcen für die Ernährung und Landwirtschaft – der Diskussionsprozeß in Deutschland**
Hrsg.: F. Begemann, 1996, 15,- DM
- Band 4 **Evolution und Taxonomie von pflanzengenetischen Ressourcen – Festschrift für Peter Hanelt**
Hrsg.: R. Fritsch und K. Hammer, 1996, 15,- DM
- Band 5 **Vergleichende Aspekte der Nutzung und Erhaltung pflanzen- und tiergenetischer Ressourcen**
Tagungsband eines Symposiums vom 07. - 09. Oktober 1996 in Mariensee
Hrsg.: F. Begemann, C. Ehling und R. Falge, 1996, 15,- DM
- Band 6 **Charakterisierung und Evaluierung von Koriander (*Coriandrum sativum* L.) und taxonomische Implikationen**
Axel Diederichsen, 1997, 15,- DM
- Band 7 **Bestimmung der optimalen Keimtemperatur für die routinemäßige Keimfähigkeitsbestimmung zahlreicher Arten aus dem Genus *Allium* L.**
Carl-Eckhard Specht, 1997, 15,- DM
- Sonderband **4. Internationale Technische Konferenz der FAO über Pflanzengenetische Ressourcen - Konferenzbericht, Leipziger Deklaration, Globaler Aktionsplan und Weltzustandsbericht**
Sonderband, kostenfrei
- Band 8 **Züchterische Nutzung pflanzengenetischer Ressourcen – Ergebnisse und Forschungsbedarf**
Tagungsband eines Symposiums vom 29.09. bis 01.10.1997 in Gatersleben
Hrsg.: F. Begemann, 1998, 15,- DM

Weitere Publikationen, die beim Informationszentrum für Genetische Ressourcen angefordert werden können:

- Begemann, F. und K. Hammer (Eds.) (1994)
Integration of Conservation Strategies of Plant Genetic Resources in Europe.
Proceedings of an International Symposium on Plant Genetic Resources in Europe held in Gatersleben, Germany, December 6-8, 1993.

- Blümlein, G., A. Oetmann, D. Jiménez Krause, R. Brockhaus, M. Andres und R. Maschka (1995)
Contributions from Germany in the Field of Plant Genetic Resources.
 Selected Bibliography. Editors: Information Centre for Genetic Resources, ZADI and Food and Agricultural Development Centre of the German Foundation for International Development (DSE/ZEL).
- BML (Hrsg.) (1996)
Nutzpflanzen – Vielfalt für die Zukunft.
 Deutscher Bericht zur Vorbereitung der 4. Internationalen Technischen Konferenz der FAO über pflanzengenetische Ressourcen vom 17. - 23. Juni 1996 in Leipzig. (kostenlos)
- BML (Eds.) (1996)
Plant Genetic Resources for Food and Agriculture.
 German National Report (vergriffen)
- BML (Hrsg.) (1996)
Genetische Vielfalt der Nutzpflanzen in Deutschland – Wichtige Ressource für unsere Land- und Forstwirtschaft. Informationsbroschüre. (kostenlos)
- BML (Eds.) (1996)
Plant Genetic Diversity in Germany - A Resource for Agriculture and Forestry. (vergriffen)
- IGR/AID (1996)
Noahs Neffen - vom Erhalt der genetischen Ressourcen
 Videofilm, 30 Minuten. Der Film kann für 29,90 DM beim AID, Konstantinstr. 124, 53179 Bonn, bestellt werden.
- IGR/AID (1996)
Noah's Nephews
 Video, 30 minutes. Available from AID, Konstantinstr. 124, 53179 Bonn, Germany, 29.90 DM.
- IGR (Hrsg.)
IGR-Schlagzeilen
 Wissenswertes zur Erhaltung und Nutzung genetischer Ressourcen für die Ernährung und Landwirtschaft in Deutschland. Informationsblatt des IGR, erscheint vierteljährlich. (kostenlos)

Alle Publikationen sowie weitere relevante Informationen sind im Internet verfügbar unter der URL:
<http://www.genres.de>