

**Untersuchungen zur innerartlichen Systematik,
Phylogeographie und Introgression des
Europäischen Wildschweins (*Sus scrofa*)**



Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades der

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von

Julia Kirschning

Kiel
2009

Referent/in: Prof . Dr. Günther B. Hartl

Koreferentin: Prof. Dr. Manuela Dittmar

Tag der mündlichen Prüfung: 22.01.2010

Zum Druck genehmigt: _____

gez. _____, Dekan

Allen, die sich nicht mit Banalitäten abfinden können.

Allen, die gutes Essen zu schätzen wissen.

Allen, die mehr vom Leben wollen.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung.....	6
1.1	Zielsetzung.....	6
1.2	Phylogenie und Systematik des Wildschweins	7
1.3	Biologie des Wildschweins.....	9
1.4	Wildschwein und Mensch.....	11
1.5	Der Lebensraum Karpaten	13
1.6	Populationsgenetische Arbeitsmethoden	14
1.6.1	Die Markersysteme	14
1.6.1.1	Mitochondriale Kontrollregion.....	15
1.6.1.2	Mikrosatelliten-Analyse	15
1.6.2	Statistische Grundlagen der Populationsgenetik.....	16
1.7	Stand der Wissenschaft.....	17
2	Material und Methoden.....	19
2.1	Probenumfang und –herkunft.....	19
2.2	Die PCR-Primer	21
2.3	Labormethoden.....	22
2.3.1	DNA-Isolation	22
2.3.2	Polymerase-Kettenreaktion (<i>Polymerase chain reaction</i> , PCR).....	23
2.3.3	Sequenzierung der mitochondrialen Kontrollregion.....	24
2.3.4	Genotypisierung der Mikrosatellitenloci.....	24
2.4	Methoden der statistischen Auswertung.....	25
2.4.1	Mikrosatelliten-Analyse	25
2.4.1.1	Datenerfassung	25
2.4.1.2	Nullallele	25
2.4.1.3	Large allele drop-out.....	26
2.4.1.4	Stotterbanden.....	26
2.4.1.5	Koppelungsungleichgewicht.....	26
2.4.1.6	Das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht	27
2.4.1.7	Genetische Variabilität.....	28
2.4.1.8	Differenzierung zwischen den Populationen.....	29
2.4.1.9	Analyse der Molekularen Varianz (AMOVA)	30
2.4.1.10	Korrelation von genetischer und geografischer Distanz (MANTEL-Test).....	31
2.4.1.11	Inzuchtkoeffizient	31

2.4.1.12	Test auf Clusterung.....	32
2.4.1.13	Assignment Tests.....	32
2.4.1.14	Verwandtschaftsbäume.....	33
2.4.2	Mitochondriale Kontrollregion.....	34
2.4.2.1	Datenerfassung.....	34
2.4.2.2	Paarweise Sequenzunterschiede.....	34
2.4.2.3	Verwandtschaftsbäume und Netzwerke.....	34
2.4.2.4	Haplotypendiversität.....	35
2.4.2.5	Nukleotiddiversität.....	36
2.4.2.6	Nettonukleotiddiversität.....	36
2.4.2.7	Paarweise F_{ST} -Werte.....	36
2.4.2.8	AMOVA (Analyse der molekularen Varianz).....	37
2.4.2.9	SAMOVA (Spatial AMOVA).....	37
2.4.2.10	Mismatch Distribution.....	38
3	Ergebnisse.....	39
3.1	Mikrosatelliten-Analyse.....	39
3.1.1	Rohdaten.....	39
3.1.2	Nullallele.....	40
3.1.3	Stotterbanden und <i>Large allele drop-out</i>	41
3.1.4	Koppelungsungleichgewicht.....	41
3.1.5	Das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht.....	42
3.1.6	Genetische Variabilität.....	43
3.1.7	Differenzierung zwischen den Populationen.....	44
3.1.7.1	Private Allele.....	44
3.1.7.2	Paarweise genetische Distanzen.....	45
3.1.7.3	Korrelation von genetischer und geografischer Distanz.....	47
3.1.7.4	Analyse der molekularen Varianz.....	47
3.1.7.5	Inzuchtkoeffizienten.....	49
3.1.7.6	Assignment Tests.....	50
3.1.7.7	Test auf Clusterung.....	52
3.1.7.8	Verwandtschaftsbäume.....	54
3.2	Mitochondriale Kontrollregion.....	58
3.2.1	Haplotypen.....	58
3.2.2	Verwandtschaftsbäume und <i>Median Joining</i> -Netzwerk der Haplotypen.....	59
3.2.3	Variabilität innerhalb der Populationen.....	63
3.2.4	Differenzierung zwischen den Populationen.....	65

3.2.4.1	Paarweise Vergleiche (ND_{net} , F_{ST} und Φ_{ST}).....	65
3.2.4.2	Substrukturierung (AMOVA und SAMOVA).....	67
3.2.4.3	Mismatch Distribution	69
4	Diskussion.....	71
4.1	Methodenkritik	71
4.2	Variabilität innerhalb der Populationen	74
4.3	Differenzierung zwischen den Populationen	77
4.4	Introgression.....	81
4.4.1	Fremde Populationen	81
4.4.2	Domestizierte Schweine.....	83
4.5	Innerartliche Systematik in den Karpaten.....	84
4.6	Phylogeographie und Postglaziale Wiederbesiedelung.....	87
4.7	Bedeutung der Erkenntnisse	92
5	Zusammenfassung.....	94
6	<i>Summary</i>	95
7	Literaturverzeichnis.....	96
8	Anhang.....	107
8.1	Abbildungen und Tabellen	107
8.2	Chemikalienliste	147
8.3	Geräteliste.....	148
9	Danksagungen.....	150
10	Publikationsliste.....	151
11	Wissenschaftlicher Werdegang	152
12	Erklärung.....	154

1 Einleitung

1.1 Zielsetzung

Mit der vorliegenden Arbeit soll ein Beitrag zum Verständnis der Populationsgenetik von großen Säugetieren im Allgemeinen und von Europäischen Wildschweinen im Speziellen geleistet werde.

Die aktuellen Bestände des Europäischen Wildschweins (*Sus scrofa*) in Europa sind ein Ergebnis von verschiedensten Ereignissen, die die Entwicklung und Ausbreitung der Spezies mehr oder weniger nachhaltig beeinflusst haben. Wie die meisten Säugetiere Europas erfuhren die Wildschweine während der letzten Eiszeit eine enorme Kontraktion. Ihr Vorkommen war auf wenige Refugien reduziert. Die darauffolgende Klimaerwärmung und die abschmelzenden Gletscher führten zu einer Wiedereroberung des Kontinents.

Mit der einsetzenden Phase der Domestikation konzentrierte sich das Interesse des Menschen weniger auf die Wildpopulationen und mehr auf die Züchtung und Nutzung von Hausschweinen, die eine Vielzahl von verschiedenen Rassen in Europa und Asien hervorbrachten. Aus kulturellen Gründen wurden Wildbestände zu Beginn der Zeitrechnung wieder verstärkt bejagt. Nicht allein der Nahrungserwerb, sondern in erster Linie die Trophäen standen mehr und mehr im Vordergrund, so dass eine selektive Auswahl getroffen wurde. Mancherorts wurde der Druck der Jagd, die überwiegend dem Adelstand vorbehalten war, so groß, dass die Bestände stark dezimiert wurden und mit Nachzuchtungen in Gehegen und Aussetzung von Tieren gegengesteuert wurde. Um die Trophäenstärke zu verbessern wurden noch in den letzten zwei Jahrhunderten intensivere Eingriffe in die Bestände vorgenommen, indem große, kräftige Tiere aus dem europäischen Osten in die autochthonen Populationen Mitteleuropas eingebracht wurden.

Mit wachsenden Bevölkerungszahlen des Menschen stieg auch die Nachfrage nach Fleisch, so dass der Kontakt zwischen domestizierten und wilden Tieren aufgrund der extensiven Schweinehaltung zunahm und mancherorts noch bis heute andauert. Mitte des 19. Jahrhunderts wurden durch eine Öffnung des Jagdrechtes für jedermann die meisten Wildbestände bis an die Grenze zur Ausrottung getrieben. Nachdem sich diese durch eine erneute Reform erholt hatten und das moderne Jagdrecht eingeführt wurde, trugen die Kriege des 20. Jahrhunderts dazu bei, dass die meisten Populationen, die sich gerade wieder erholt hatten, erneut so stark dezimiert wurden, dass in vielen Gebieten keine Wildschweine mehr existierten. Nach dem Ende des Zweiten Weltkrieges erstarb die Jagdkultur in Deutschland zunächst endgültig, so dass der Grundstein für eine explosionsartige Ausbreitung gelegt war und teilweise noch bis heute anhält, wodurch das Wildschwein lokal zu einem Schädling wurde.

Wildschwein und Mensch haben im Verlauf ihrer gemeinsamen Geschichte wohl in der heutigen Zeit die meisten Berührungspunkte. Jeder dringt immer mehr in die Lebensräume des anderen ein, so dass Konflikte nicht allein durch Jagd und Hege entstehen, sondern auch in der modernen Land- und Forstwirtschaft und dem Straßenverkehr zum Problem geworden sind.

Anhand von Mikrosatelliten- und Sequenzanalysen sollen Einfluss und Auswirkung dieser anthropogen bedingten Faktoren auf den aktuellen Bestand des Europäischen Wildschweins ermittelt und natürlichen Evolutionsprozessen gegenüber gestellt werden. Ziel ist es, anhand von molekulargenetischen und statistischen Methoden, Erkenntnisse über Phylogeographie, innerartliche Systematik und Introgression zu bekommen, anhand derer sich Management-Strategien entwickeln lassen, die sowohl ökonomische als auch ökologische Interessen vereinbaren.

1.2 Phylogenie und Systematik des Wildschweins

Das Europäische Wildschwein *Sus scrofa* gehört zur Gruppe der Paarhufer (*Artiodactyla*), die neben der Schwestergruppe der *Cetacea* in das Taxon *Cetartiodactyla* eingeordnet werden. Die Gruppe der *Neoselenodontia* (Kamele und Wiederkäuer) gilt innerhalb der Paarhufer als Schwestergruppe der *Neobunodontia*, die sich einerseits die Flusspferde (*Hippopotamidae*) andererseits die Schweineartigen teilen; letztere umfassen die Nabelschweine (*Tayassuidae*, Pekaris) und die Echten Schweine (*Suidae*) (HENDRICHS & FREY 2004, GROVES & GRUBB 1993). Rezente Vertreter der Familie der Echten Schweine in Eurasien sind in der Gattung *Sus* sieben Arten (*Sus scrofa*, *S. salvanius*, *S. verrucosus*, *S. barbatus*, *S. philippensis*, *S. cebifrons*, *S. celebensis*) sowie eine Art in der Gattung *Babyrousa* (mit *Babyrousa babyrussa*). Die afrikanischen *Suidae* bilden drei Gattungen mit insgesamt fünf Arten (*Potamochoerus porcus*, *Potamochoerus larvatus*, *Hylochoerus meinertzhageni*, *Phacochoerus africanus*, *Phacochoerus aethiopicus*) (GROVES & GRUBB 1993).

Vor etwa 40 Millionen Jahren trennten sich die Linien der Echten Schweine und der Pekaris voneinander. Letztere sind über den gesamten amerikanischen Kontinent verbreitet, während die Echten Schweine sich vorwiegend auf die alte Welt beschränken (NIETHAMMER & KRAPP 1986). Im unteren Pliozän (etwa vor 3 bis 5 Mio. Jahren) trat die Gattung *Sus* (zwei nicht mehr rezente Arten) in Indonesien und Europa auf (GROVES & GRUBB 1993), die mit der Spezies *S. scrofa* (Linnaeus 1758, Europäisches Wildschwein) bis heute eines der häufigsten landlebenden Säugetiere vorweist und eine enorme Verbreitung erfährt (OLIVER *et al.* 1993).

In Eurasien entwickelte sich eine Vielzahl von Subspezies, die zwar von den Autoren verschiedener Publikationen nicht einheitlich bestätigt werden, aber es besteht der Konsens über mindestens 17 Unterarten (OLIVER *et al.* 1993, bis zu 32 laut GRZIMEK 1979), die von OLIVER (1993) in vier „Rassengruppen“ mit speziellen Körpermerkmalen eingeteilt werden (Östliche Gruppe, Indische Gr., Indonesische Gr., Westliche Gr.). Die Westliche Gruppe ist mit mindestens drei Unterarten in Europa vertreten: *Sus scrofa scrofa*, *S. s. meridionalis* und *S. s. attila* (HERRE 1986, KELM 1938, OLIVER *et al.* 1993).

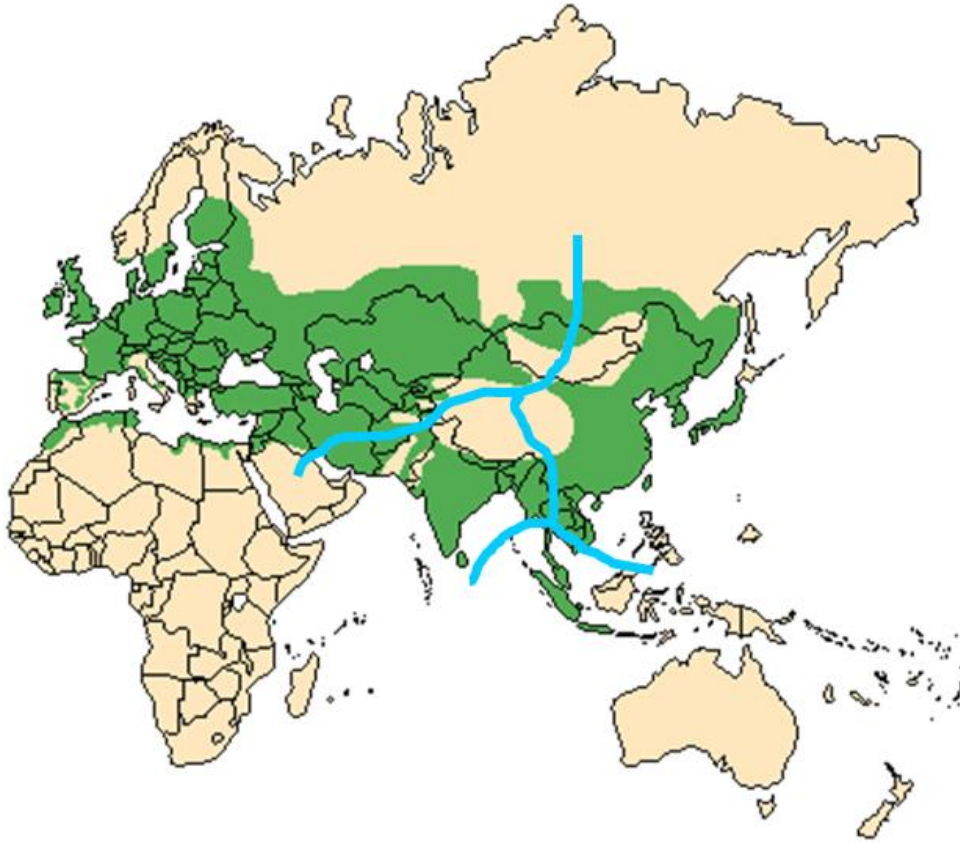


Abbildung 1: Verbreitungsgebiet des Europäischen Wildschweins (Quelle: www.ultimateungulate.com, nach Informationen von OLIVER *et al.* 1993), Grenzen der Rassengruppen ergänzt nach OLIVER (1993)

Neben der Beschaffenheit des Fells (dicht oder spärlich, kurz oder lang) und der Länge des Haarkammes entlang des Rückens sind Körpermaße ein häufig verwendetes Kriterium, um die Wildschwein-Unterarten zu differenzieren. Die größten Tiere finden wir im Kaukasus (*S. s. attila*, in Europa in Ungarn und Rumänien: bis 350 kg), die kleinsten auf der Insel Sardinien (*S. s. meridionalis*, adult etwa 40 kg). Verallgemeinernd lässt sich sagen, dass die Größe der Tiere von Südwesten nach Nordosten zunimmt (NIETHAMMER & KRAPP 1986). Auch Variationen in der Chromosomenzahl finden sich innerhalb derselben Spezies ($2n=36$ bis 38, PORTER 1993).

Die heutige Verbreitung des Europäischen Wildschweins in Europa ist durch die letzte Eiszeit geprägt. Vor 23000 bis 16000 Jahren während des letzten Glazialen Maximums durchzog die südliche Permafrostgrenze Europa (siehe Abbildung 19 im Anhang). Wildschweine sind auf Grund ihrer Biologie (siehe Abs. 1.3) auf permafrostfreie Gebiete angewiesen, weswegen die Populationen dieser Periode auf wenige Refugien (Iberische Halbinsel, Dordogne, Italienische Halbinsel und Balkan-Halbinsel) beschränkt waren (SOMMER & NADACHOWSKI 2006). Nach einem abruptem Temperaturanstieg (SEVERINGHAUS & BROOKS 1999) und dem Rückgang der Gletscher wurden nördliche Gebiete wieder für Wildschweine bewohnbar. Wie die Wiederbesiedelung genau stattgefunden hat, ist bisher unklar, wird aber in dieser Arbeit noch eingehend diskutiert.

Derzeit erobert das Wildschwein in Europa immer nördlichere Gebiete. Noch vor wenigen Jahrzehnten traten in Schleswig-Holstein lediglich einige Exemplare in den südlichsten Gebieten (Lauenburg, 1945) als Standwild auf und wurden nördlich des Nord-Ostsee-Kanals gar nicht

beobachtet (HERRE 1986). Im Jahr 2008 wurden dort bereits hunderte Wildschweine als erlegt gemeldet (Jagd- und Artenschutzbericht 2008, Land Schleswig-Holstein).

Im Osten reicht die Ausbreitung bis an die Pazifikküste. Die nördliche Grenze befindet sich etwa bei 64° nördlicher Breite (GENOV 1994), die globale Erwärmung ermöglicht dem Wildschwein jedoch in weitere Gebiete vorzudringen (GEISSER & RUF 2005). Inzwischen haben die Wildschweine ganz Eurasien bis an den indischen Ozean und über das Mittelmeer hinaus sogar Nordafrika besiedelt. Lediglich die arabische Halbinsel, der Himalaya und die Wüste Gobi wurden von den Wildschweinen nicht erobert. In Australien und Mittel- und Südamerika wurden sie vom Menschen eingebürgert.

1.3 Biologie des Wildschweins

Wie bereits eingangs dargestellt, umfasst der Lebensraum des Europäischen Wildschweins nahezu den halben Eurasischen Kontinent. Diese enorme Verbreitung bietet eine Vielzahl von verschieden gestalteten Habitaten. Während Wildschweine in den gemäßigten Breiten Mitteleuropas bevorzugt in Laub- und Mischwäldern leben, bewohnen sie in Asien tropische Regenwälder, Halbwüsten, Steppen und in Gebirgen Höhen bis zu 4000 m (GRZIMEK 1989, GROVES & GRUBB 1993, WESTHEIDE & RIEGER 2004).

Der enorme Erfolg dieses Tieres liegt in dessen flexiblen Ansprüchen an die Umwelt. Hohe Toleranz gegenüber extremen Temperaturen und eine omnivore Ernährungsweise eröffnen dem Wildschwein nahezu jedes Biotop. Pflanzliche Nahrung wie Früchte, Blätter und Wurzeln können den Bedarf komplett decken, aber auch tierische Kost wie Insekten, Würmer, Eier, kleine Wirbeltiere und sogar Aas können in großem Maße konsumiert werden.

Wildschweine zeigen in verschiedenen Habitaten ganz unterschiedliche Verhaltensweisen. Im Frühjahr wandern in Rumänien ganze Rotten von den Bergen ins Flachland, wo die Landwirtschaft für ein reichliches Nahrungsangebot sorgt. Im Herbst ziehen diese Tiere wieder zurück in die höher gelegenen Wälder, wo durch die Buchel- und Eichelmast wiederum ein Überangebot herrscht. In Deutschland verbringen einige Rotten den ganzen Sommer versteckt in Maisfeldern und verlassen diese nur selten, bis schließlich geerntet wird und sie wieder in die Wälder wechseln (KEULING, STIER & ROTH *et al.* 2008).

Je nach Nahrungsangebot und Region (siehe Abs. 1.2) können männliche Tiere (Keiler) von 50 bis 350 kg schwer werden. Die Körperhöhe schwankt zwischen 55 und 110 cm, die Kopfrumpflänge zwischen 44 und 180 cm. Weibliche Tiere (Bachen) sind in der Regel kleiner (5 bis 12 %)(OLIVER *et al.* 1993, NIETHAMMER & KRAPP 1986, WESTHEIDE & RIEGER 2004). Charakteristisch sind die borstenartigen Haare, meist mit Mähne entlang der Wirbelsäule, die nackte, extrem bewegliche Rüsselscheibe sowie die ständig wachsenden, wurzellosen Canini, die bei Bachen weniger ausgeprägt sind als bei Keilern (NIETHAMMER & KRAPP 1986). Diese „Keilerwaffen“ (bestehend aus den oberen „Haderern“ und den unteren „Gewehren“) werden als Waffe gegen Feinde und männliche Artgenossen verwendet.

Wildschweine treten überwiegend in Rotten auf, die aus Bachen und ihren Jungen (Frischlinge) bestehen. Die Anzahl der Tiere einer Rotte ist stark unterschiedlich. Kleine Rotten bestehen aus nur einer einzelnen Bache (oder wenigen) und deren Frischlingen (Jungtiere des aktuellen Jahres), große oft mehrere Generationen von weiblichen Tieren und zusätzlich männliche Jungtiere aus dem vorigen Jahr (Überläufer). Es wurde aber auch schon von Rotten berichtet, die mehrere Dutzend Tiere umfassen (meist 6 bis 20 Individuen, auch 100 möglich, OLIVER *et al.* 1993). Die älteste Bache führt die gesamte Rotte zu Futterplätzen und geschützten Einständen und bestimmt damit das gesamte Verhalten der Rotte. Oft ist die Leitbache die Mutter oder Tante der übrigen Bachen. Geduldet werden neben den weiblichen Nachkommen lediglich männliche Frischlinge oder Überläufer-Keiler (aus dem vorigen Jahr, OPHOVEN 2005). Ältere Keiler leben überwiegend solitär oder schließen sich zu kleinen Verbänden zusammen.

Die Paarungszeit (Rauschzeit) beginnt etwa Mitte Dezember und dauert einen Monat. Die Leitbache beeinflusst die Rausche der übrigen Bachen vermutlich durch ihr Verhalten, so dass alle Bachen gleichzeitig empfängnisbereit sind (Synchronrausche, HESPELER 2004). In der Rauschzeit schließen sich die Keiler einer Rotte an und verteidigen diese gegen Nebenbuhler. Dabei kann es zu aggressiven Kämpfen kommen, bei denen die durch Bindegewebsplatten verstärkten seitlichen Schulterpartien die Angriffe des Gegners abfangen. Im Durchschnitt begattet ein Keiler drei bis acht Bachen.

Die Geschlechtsreife kann bei Bachen abhängig vom Körpergewicht (ab 25 bis 30 kg) bei gutem Nahrungsangebot schon im Alter von acht bis zehn Monaten eintreten, so dass sie sich ein knappes Jahr nach ihrer Geburt bereits selber reproduzieren (HESPELER 2004). In der Regel nehmen sie aber erst im Jahr darauf an der Fortpflanzung teil. Kommt es in der Rauschzeit nicht zur Befruchtung, wird die Bache nach etwa drei Wochen erneut rauschig. Nach 114 bis 140 Tagen werden in einem Wurfkessel abgeschieden von der Rotte im Schnitt fünf bis sechs Frischlinge geboren, selten zehn oder mehr.

Die Überlebensrate eines Frischlings ist stark abhängig von der Witterung, von Prädatoren und von Parasiten. Im Kaukasus überlebt weniger als die Hälfte der Frischlinge eines Wurfes die ersten sieben Monate, nach zwei Jahren ist der Jahrgang nur noch mit etwa 16 % vertreten (NIETHAMMER & KRAPP 1986). In den ersten Lebenswochen können den Jungtieren auch kleinere Raubtiere (wie Uhu und Fuchs, HEPTNER *et al.* 1966) gefährlich werden. Da in Europa nur noch in wenigen Regionen große Raubtiere wie Bären, Wölfe und Luchse existieren, findet in den meisten Gebieten die Bestandsregulierung hauptsächlich über andere Faktoren statt (Parasiten, Jagddruck, soziale Konflikte; NIETHAMMER & KRAPP 1986).

Wildschweine können in Gefangenschaft bis zu 30 Jahre alt werden (NIETHAMMER & KRAPP 1986), in Freiheit unter guten Bedingungen ist die Lebenserwartung bei der Geburt im Durchschnitt 25 Monate, maximal neun Jahre (NIETHAMMER & KRAPP 1986). Die Zuwachsrate kann unter günstigen Bedingungen 200 % vom Frühjahrsbestand betragen (OPHOVEN 2005, 150 % NIETHAMMER & KRAPP 1986). Die Populationsdichte ist aufgrund ihrer Heimlichkeit schwer zu ermitteln. Sie ist stark abhängig vom Angebot an Nahrung und Deckungsmöglichkeiten. OLIVER *et al.* (1993) beziehen sich auf mehrere Studien, wenn sie für Europa etwa fünf Individuen pro km² und für asiatische Populationen zwischen 27 und 72 Individuen pro km² annehmen.

Wildschweine verhalten sich territorial, wobei die Grenzen des Reviers jedoch nicht starr sind (KEULING *et al.* 2007). SINGER *et al.* (1981) ermittelten für eine Population in Tennessee (USA) per Telemetrie eine Aktionsfläche von 3,1 km² für weibliche und 3,5 km² für männliche Tiere (5 bis

20 km² laut OLIVER *et al.* 1993). Wanderdistanzen von 10 km in einer Nacht (siehe Abs. 1.4) sind nicht ungewöhnlich (SODEIKAT & POHLMAYER 2003). Im Alter von 14 bis 19 Monaten zeigen männliche Überläufer ein verstärktes Wanderungsverhalten, während die Bachen in den Rotten bleiben (NIETHAMMER & KRAPP 1986). Nicht selten siedeln Wildschweine im Laufe ihres Lebens in Gebiete über, die bis zu 250 km von ihrem Geburtsort liegen (OLIVER *et al.* 1993).

1.4 Wildschwein und Mensch

Die Anpassungsfähigkeit des Wildschweins und die günstigen Bedingungen, die die Landwirtschaft in Mitteleuropa bietet, führen lokal zu explosionsartigen Bestandszunahmen. Der besonders in den letzten Jahren häufig angebaute Mais bietet den Rotten den ganzen Sommer über Nahrung und einen geschützten Lebensraum (KEULING, STIER & ROTH 2008). Subventionen machen den Maisanbau und die damit verbundene Biogasproduktion für Landwirte besonders rentabel, führen aber dazu, dass in einigen Gebieten über weite Flächen hinweg Monokulturen entstehen. So werden auch die norddeutschen Gebiete immer stärker von Wildschweinen besiedelt (Jagd- und Artenschutzbericht 2008, Land Schleswig-Holstein).

Die Jagd auf Wildschweine ist fast überall in Europa die einzige Maßnahme, die Bestandsentwicklung zu beeinflussen, da lediglich in wenigen Regionen die Natur diese Aufgabe durch große Raubtiere wie den Wolf (u. U. auch Bär) effektiv übernimmt. Ein großes Interesse haben vor allem die Landwirte, deren Felder und Wiesen durch Wildschweine auf der Nahrungssuche stark beschädigt werden können (Wildschäden)(KEULING, STIER & ROTH 2008a, SCHLEY *et al.* 2008, BIEBER & RUF 2005, GEISSER & REYER 2005).

Mit der Ausübung der Jagd beeinflusst der Mensch die Populationsdynamik erheblich. Das ausgeprägte Sozialverhalten der Tiere wird extrem gestört, wenn aus einer Rotte die Leitbache herausgenommen wird. Es kommt zu abnormem Verhalten, bei dem häufiger Wildschäden und Verkehrsunfälle auftreten. Die Synchronität der Rausche fällt weg und alle geschlechtsreifen Bachen können nach kurzer Zeit ganz unabhängig von der Jahreszeit empfängnisbereit sein, so dass sich die Anzahl der Nachkommen pro Jahr verdoppeln (oder mehr) kann (OPHOVEN 2005).

Bis vor etwa 160 Jahren war die Jagd auf Hochwild, wozu das Wildschwein zählt, dem Adel vorbehalten. Bereits im Mittelalter wurde (WENDT 1907) der Bestand gehegt und durch den Abschuss nach Trophäe (möglichst große Canini) die Selektion beeinflusst. Starke Tiere wurden aus anderen Regionen wie zum Beispiel Rumänien oder Ungarn (19. und 20. Jhd., NIETHAMMER 1963) nach Deutschland gebracht, um das „Blut aufzufrischen“ und die Trophäenstärke zu verbessern (mündliche Mitteilung R. Unici).

Kurz nach dem Zweiten Weltkrieg wurde die Jagd in Deutschland aufgrund des allgemeinen Waffenverbots nahezu komplett eingestellt und die bis dahin in ihrem Bestand extrem stark dezimierten Wildschweine konnten sich ungehindert vermehren (SÁEZ-ROYUELA & TELLERÍA 1986, HESPELER 2004). Bis heute konnte die Zahlen aufgrund der schwierigen Bejagung nicht reduziert werden. Das vorsichtige Verhalten der Tiere ermöglicht nicht einmal eine verlässliche Bestandsschätzung.

Die Anpassungsfähigkeit der Schweine erreicht einen Höhepunkt, wo die sonst so scheuen Tiere in unmittelbarer Nähe von menschlichen Siedlungen leben. Während Wildschweine in den meisten Gebieten überwiegend dämmerungs- und nachtaktiv sind, zeigen sie dort, wo sie gar nicht bejagt werden, ein überwiegend tagaktives Verhalten. In Berlin werden immer wieder Wildschweine am Tag auf öffentlichen Plätzen angetroffen. Die Nahrungsgrundlage bilden neben Kleintieren und Früchten aus zum Beispiel Kleingärten und Friedhöfen zusätzlich Abfälle. Während sie dort die Nähe des Menschen dulden, verhalten sich dieselben Individuen gewohnt scheu, wenn am Waldrand ein Jäger wartet (HESPELER 2004).

Die Nutzung des Schweines als Haustier begann im Holozän (vor etwa 9000 Jahren), also nach dem Ende der letzten Eiszeit (BENECKE 1993). Archäologische Funde und genetische Studien weisen auf den Beginn der Domestikation im Nahen Osten im Bereich des Fruchtbaren Halbmonds hin (PORTER 1993, GIUFFRA *et al.* 2000). Es gibt allerdings auch Hinweise, dass in verschiedenen Regionen unabhängig Wildschweine domestiziert wurden (LARSON *et al.* 2005, GIUFFRA *et al.* 2000). In der frühen Neuzeit wurden in Europa ostasiatische Hausschweine in die bereits bestehenden Rassen eingekreuzt, um die Fleischqualität und -quantität zu verbessern (PORTER 1993).

Durch extensive Schweinehaltung (Haltung im Freien) in vielen Ländern Europas in der Vergangenheit (und mancherorts noch heute (z. B. GENOV *et al.* 1991)) vermischten sich die Genpools von Haus- und Wildschweinen (bes. Korsika und Italien). Beweise dafür findet man zum Beispiel in der auffallend abweichenden Fellfärbung einiger Wildschweine (HESPELER 2004, Abbildung 2) und in der Genetik (SCANDURA *et al.* 2008).



Abbildung 2: Wildschweine an der Jagdstrecke (Herbst 2007), links wildfarben (Segeberg), rechts mit Hausschwein-Färbung (Kogel)

1.5 Der Lebensraum Karpaten

Die Karpaten sind ein Hochgebirge im südöstlichen Teil von Mitteleuropa. Sie erstrecken sich zwischen 43 und 50° nördlicher Breite und 16 und 27° östlicher Länge (Abbildung 3). Der Gebirgszug verläuft in einem 1450 km langen Bogen beginnend im Nordwesten mit Ausläufern in Österreich und durchquert Tschechien, die Slowakei, Ungarn, Polen, die Ukraine, Rumänien und endet schließlich im Osten Serbiens. Die Breite des Bogens beträgt zwischen 50 und 150 km. Von den etwa 162000 km² gehört der überwiegende Teil zu Rumänien. Über die höchsten Gipfel (2655 m) verfügt die Hohe Tatra im nördlichen Teil (zu Slowakei und Polen). Die Waldgrenze schwankt zwischen 1150 und 1900 m, so dass knapp 60 % der Fläche mit Wald (27 % Laub-, 18 % Nadel- und 15 % Mischwald) bedeckt sind. Etwa 27 % entfallen auf die Landwirtschaft. Die Karpaten bilden das größte zusammenhängende Waldgebiet Europas (RUFFINI *et al.* 2006).

Neben 17 Millionen Menschen bieten die Karpaten einer Vielzahl von Tier- und Pflanzenarten Lebensraum, darunter viele bedrohte. Es ist das einzige intakte Ökosystem Europas, das großen Raubtieren wie Luchs, Braunbär und Wolf gleichzeitig so viel Raum gibt, dass eine stabile Populationsgröße erhalten bleibt. Aufgrund der Einzigartigkeit gibt es Bestrebungen von verschiedenen Organisationen, darunter die Europäische Union, die Ökoregion „Karpaten“ zu bewahren (RUFFINI *et al.* 2006).



Abbildung 3: Satellitenbild von Teilen Mittel- und Osteuropas, Quelle: Google™ Earth rot eingezeichnet: Karpaten

Die Wälder der Karpaten und die umliegenden Felder bieten auch dem Europäischen Wildschwein einen idealen Lebensraum. Überwiegend Wölfe aber auch Bären und Luchse regulieren die Populationsgröße. Während die Bestände in Deutschland bereits bedenkliche Ausmaße annehmen (siehe oben), wird dem Wild in Rumänien sogar per Gesetz Futter gesichert, das Jagdrevierinhaber den Tieren bereitstellen müssen.

1.6 Populationsgenetische Arbeitsmethoden

Die Populationsgenetik versucht, durch genetische Analysen den gegenwärtigen Zustand einer Population in Hinblick auf Variabilität und Differenzierung aufzudecken. Desweiteren sollen vergangene Ereignisse, die Veränderungen des Genpools verursacht haben, rekonstruiert werden und Vorhersagen für die Zukunft gemacht werden.

Mutationen verursachen Variabilität. Durch Rekombination (*Crossing over* oder Paarung) wird eine Vielzahl von Genotypen geschaffen, deren Phänotypen verschieden gut an die Umwelt angepasst sind. Evolutionsfaktoren (wie z. B. Selektion, Migration, Gendrift, etc.) bestimmen die Zusammensetzung des Genpools. Durch die Betrachtung eines Genortes (Locus) bei einer Vielzahl von Individuen einer Population¹ kann die Populationsgenetik Rückschlüsse auf den Einfluss der Evolutionsfaktoren ermöglichen und damit ein Modell erstellen, anhand dessen man die Vergangenheit und Gegenwart darstellen und auch Prognosen für die Zukunft des Fortbestandes der Population machen kann.

1.6.1 Die Markersysteme

Die Ansprüche, die an einen guten populationsgenetischen Marker gestellt werden, können nicht alle in einem System verwirklicht werden. Das Verfahren sollte nicht nur schnell und günstig sein, sondern auch möglichst viele verlässliche Daten liefern. Kein Markersystem erfüllt alle diese Kriterien, jedoch die Kombination verschiedener Methoden kann zumindest den Ansprüchen an Datenmenge und Aussagekraft gerecht werden. HALLIBURTON (2004) definierte ein gutes genetisches Markersystem durch Kodominanz², einen hohen Polymorphiegrad und die Einbeziehung einer großen Anzahl von Loci.

Das menschliche Genom umfasst $3,2 \times 10^9$ Basenpaare (bp). Davon sind lediglich 3 % kodierend (Gene), von denen wiederum nur 1 % der Nukleotide Variationen vorweisen. Die übrigen 97 % bestehen aus Strukturen, deren Basensequenz nicht direkt für die Proteinbiosynthese wichtig ist (CAMPBELL 2006). Die Verwendung dieser selektiv-neutralen Abschnitte als Marker hat den Vorteil, dass Mutationen nicht so schnell wieder verschwinden und über viele Generationen hinweg bestehen bleiben können. So ist es möglich, Populationen zu vergleichen, die sich bereits

¹ Der Begriff „Population“ wird hier nicht im eigentlichen Sinn (=Fortpflanzungsgemeinschaft) verwendet, sondern, wie HALLIBURTON (2004) vorschlägt, wird sie als Gesamtheit der in einem lokalen Bereich beprobten Individuen betrachtet.

² Wenn heterozygote Individuen von homozygoten zu unterscheiden sind; ist nicht möglich, wenn der Phänotyp betrachtet wird und es dominante und rezessive Allele gibt

vor langer Zeit voneinander getrennt haben. Die Kontrollregion der mitochondrialen DNA (*D-loop*) und Mikrosatelliten (auch STR = *Short tandem repeats*) gehören zu solchen neutralen Markern.

1.6.1.1 *Mitochondriale Kontrollregion*

Ein sehr beliebtes molekulares Markersystem ist die Sequenzanalyse der Kontrollregion der mitochondrialen DNA. Mitochondrien sind Organellen in eukaryotischen Zellen, die entsprechend der Endosymbiontentheorie vor etwa zwei Milliarden Jahren (KLUG, CUMMINGS & SPENCER 2007) als prokaryotische Zelle (aerobes Proteobakterium) aufgenommen wurden. Statt verdaut zu werden blieb das Ur-Mitochondrium als Symbiont im Cytoplasma der Wirtszelle erhalten. Diese gewann so das Potential, aus organischen Verbindungen Energie zu gewinnen.

Die Mitochondrien besitzen ein eigenes (ringförmiges) Genom, auf dem die eigene rRNA, tRNA und viele Proteine der Atmungskette kodiert sind. Im Verlauf der Evolution wurden viele ursprünglich mitochondriale Gene in die nukleäre DNA eingebaut (KNOOP UND MÜLLER 2006). Das hat dazu geführt, dass die Mitochondrien gegenwärtig nicht mehr autonom überleben können. Ihre Teilung wird jedoch noch immer unabhängig von der Teilung der Wirtszelle gesteuert, wobei allerdings die Replikation der mtDNA von Enzymen gesteuert wird, die im Zellkern kodiert sind (KLUG, CUMMINGS & SPENCER 2007).

In jeder eukaryotischen Zelle befindet sich je nach Zelltyp (abhängig vom Energiebedarf) eine Vielzahl von Mitochondrien, die wiederum zwischen fünf und zehn Kopien (bei Wirbeltieren) der eigenen DNA enthalten (KLUG, CUMMINGS & SPENCER 2007). Das bei Schweinen etwa 16700 Basenpaare (bp) umfassende Molekül (FERNANDEZ & ALVES, eingereicht) enthält nur wenig nicht-kodierende Bereiche, darunter den *Displacement-loop (D-loop)* mit der Kontrollregion. In diesem Abschnitt befinden sich zwei hoch variable Bereiche von wenigen hundert bp, die als Hypervariable Region I und II (HV I und II) bezeichnet werden (MADEA 2003). Die Mutationsrate innerhalb der Kontrollregion beträgt für Huftiere mindestens 4 % pro bp in einer Million Jahren (RANDI *et al.* 1998, maximal 20 % laut BIRUNGI & ARCTANDER (2000)). Aufgrund ihrer hohen Mutationsrate wird die Kontrollregion als *mutational hotspot* bezeichnet (STONEKING 2000).

Die besondere Eignung der mitochondrialen Kontrollregion für populationsgenetische Untersuchungen liegt vor allem in der Neutralität gegenüber Selektion und in der großen Menge an DNA-Replikaten einer Zelle, die den Zugang zum Ausgangsmaterial enorm erleichtert. Die rein maternale Vererbung (nur sehr wenige Ausnahmen, SCHWARTZ & VISSING 2002) der mtDNA ermöglicht eine direkte Zurückverfolgung der mütterlichen Linie. Allgemein haben Sequenzen (im Vergleich zu Mikrosatelliten) den Vorteil, dass frühere Mutationen meist ihre Spuren hinterlassen und noch sichtbar sind. Weil das Genom haploid vorliegt kann eine Sequenzierung problemlos durchgeführt werden, ohne dass ein weiteres Allel die ohnehin empfindliche Analyse erschwert.

1.6.1.2 *Mikrosatelliten-Analyse*

Etwa 5 % des menschlichen Kerngenoms (Maus: 10 %) bestehen aus repetitiven Sequenzen (KLUG, CUMMINGS & SPENCER 2007), in denen 50000 Mikrosatelliten-Loci enthalten sind

(HALLIBURTON 2004). Mikrosatelliten sind Abschnitte der nukleären DNA, überwiegend außerhalb von Genen, die aus meist zehn- bis zwanzigmal wiederholten kurzen (2 bis 5 bp) Einheiten (z. B. ACACAC) bestehen (tandemrepetitiv). Die Variabilität der Mikrosatelliten kommt durch Längenpolymorphismus zustande. Als Ursache hierfür wird das Phänomen *Polymerase slippage* („Rutschen“ der Polymerase) angenommen, bei dem die Polymerase während der Replikation dieser vielen Wiederholungseinheiten eine (oder mehrere) auslässt oder zusätzlich einfügt (HALLIBURTON 2004). Dabei entsteht ein neues, längeres beziehungsweise kürzeres Allel, das an die Nachkommen vererbt werden kann.

Eine hohe Mutationsrate von größenordnungsmäßig 10^{-3} Nukleotiden pro Locus und Generation (JARNE & LAGODA 1996; GOLDSTEIN & POLLOCK 1997) und die Neutralität der Loci gegenüber dem Selektionsdruck führt häufig im Laufe der Zeit zu einer Vielzahl (oft zehn oder mehr) verschiedener Allele (HALLIBURTON 2004). Dieses hochpolymorphe Markersystem basiert schließlich nicht wie die Analyse der mitochondrialen Kontrollregion auf der Bestimmung von Nukleotidsequenzen, sondern auf der Ermittlung der Allellängen im diploiden Individuum (Genotyp: homozygot = zwei gleiche Allele, heterozygot = zwei unterschiedliche Allele). Um statistisch aussagekräftige Ergebnisse zu bekommen, werden mehrere Loci kombiniert angewendet.

1.6.2 Statistische Grundlagen der Populationsgenetik

Die Aussagekraft der Ergebnisse von populationsgenetischen Analysen steht in engem Zusammenhang mit der Repräsentativität der Stichprobe. In der Theorie wird aus einer Menge von Individuen zufällig eine Teilmenge herausgenommen und analysiert. Wenn die Wahrscheinlichkeit, ausgewählt zu werden, für alle Individuen gleich groß ist, erhalten wir bei ausreichend großem Stichprobenumfang ein recht gutes Abbild der Gesamtmenge. Da in der Populationsgenetik keine gleichartigen Kugeln aus einem Beutel gezogen werden, sondern viele unvorhersehbare Faktoren (Verhalten des Tieres, des Jägers, etc.) die Wahl der Probe beeinflussen, kann man von keiner absolut repräsentativen Stichprobe sprechen.

Deshalb werden in der Statistik Verfahren angewendet, die dieses Problem berücksichtigen und gegebenenfalls den Fehler korrigieren. Mit dem *Bootstrapping* zum Beispiel wird bei der Berechnung von Verwandtschaftsbäumen aus den ermittelten Daten ein multipler Datensatz erstellt. Dabei wird bei jeder Kopie der Daten ein Teil gelöscht beziehungsweise vervielfacht. Damit simuliert man verschiedene Stichproben aus derselben Gesamtmenge. Das Ergebnis wird dann so dargestellt, dass man ablesen kann, wie häufig dieser Datensatz zum gleichen Ergebnis führt. Damit wird die Qualität der Ergebnisse einschätzbar.

Bei der Verwendung von Permutationen werden die Daten zweier Individuen (zweier Gruppen von Individuen) teilweise vertauscht und die Analyse erneut durchgeführt. Die Signifikanz der zu testenden Hypothese wird durch den Anteil der Ergebnisse ausgedrückt, die mit dem modifizierten Datensatz die Hypothese nicht unterstützen. Zusätzlich wird das Signifikanzniveau bei der Durchführung einer Vielzahl von Tests, die verschiedene Hypothesen auf der Basis des gleichen Datensatzes testen, abhängig von der Anzahl an Tests vermindert (BONFERRONI-Korrektur (CABIN & MITCHELL 2000), siehe Fußnote Seite 42).

Eine weitere Anpassung an die Daten ist die Wahl des Mutationsmodells. Für die mitochondriale Kontrollregion wird das *infinite alleles model* (IAM, KIMURA & CROW 1964) angenommen, bei dem jede Mutation zu einem neuen Haplotypen (allgemein: Allel) führt. Für Mikrosatelliten wird diskutiert, welches Modell verwendet werden sollte. Neben dem IAM wird das SMM (*stepwise mutation model*, OHTA & KIMURA 1973) vorgeschlagen. Da für die Variationen an einem Locus das DNA-Polymerase-„Rutschen“ angenommen wird, geht man davon aus, dass jeweils nur eine einzige Wiederholungseinheit ergänzt oder ausgelassen wird. Damit sind Allele, die nur eine Längendifferenz von einem bp aufweisen, enger verwandt als diejenigen mit größeren Unterschieden (HALLIBURTON 2004). DIRIENZO *et al.* (1994) halten für Mikrosatelliten das TPM (*Two phase model*) am wahrscheinlichsten. Es geht überwiegend von Mutationen nach dem SMM aus (also nur eine Wiederholungs-Einheit), bezieht aber auch die selteneren größeren Mutationsereignisse mit ein. Die verwendeten Computerprogramme bieten meist nur das SMM als Grundlage an, weswegen das TPM in dieser Arbeit nicht weiter beachtet wird.

Bei der Berechnung von Wahrscheinlichkeit gibt es zwei verschiedene Ansätze, die in dieser Arbeit verwendet werden. In beiden Fällen gibt es die Daten, auf deren Basis eine Hypothese (z. B. ein Verwandtschaftsbaum) getestet wird. Der eine Ansatz berechnet die Wahrscheinlichkeit, dass genau diese Daten zustande kommen, wenn die Hypothese zutrifft (*Maximum likelihood*). Die *Bayesianische* Methode berechnet die Wahrscheinlichkeit, dass die Hypothese zutrifft, unter der Vorgabe der Daten (KNOOP & MÜLLER 2006). In beiden Fällen wird die wahrscheinlichste Hypothese ermittelt, das Ergebnis kann aber differieren.

1.7 Stand der Wissenschaft

Mikrosatellitenanalysen und *D-loop*-Sequenzierungen sind sowohl einzeln als auch in Kombination wie in dieser Arbeit populär und wurden bereits auf eine Vielzahl von Wild- und Haustieren angewendet. Die Karpaten wurden in einigen Studien bereits Rothirsche (FEULNER *et al.* 2004) und Braunbären (ZACHOS *et al.* 2008) genauer untersucht. Beide Untersuchungen ergaben einen besonderen genetischen Status der Karpatenpopulationen, der sich im Fall der Rothirsche sogar morphologisch (fehlende Mähne, gräuliche Fellfärbung) bemerkbar macht.

Die Wildschweine Europas wurden bereits in verschiedenen Studien analysiert. HARTL und CSAIKL (1987) haben österreichische Populationen auf Allozym-Polymorphismen untersucht. Die mitochondriale Kontrollregion wurde unter der Fragestellung des Domestikationsursprungs mehrfach untersucht (GIUFFRA *et al.* 2000, LARSON *et al.* 2005), wobei die Analysen mindestens auf den asiatischen Raum ausgeweitet wurde. Die in diesen und weiteren (meist asiatischen) Studien ermittelten *D-loop*-Sequenzen dienten SCANDURA *et al.* (2008) als Grundlage für ihre Arbeit, in der sie drei mitochondriale Linien entdeckten, von der eine asiatischen Ursprungs sein soll, eine weitere nur in Italien auftritt und die dritte in ganz Europa beobachtet wurde. Sie vermuten, dass der einflussreichste Faktor, der die heutigen genetischen Strukturen bestimmt, der Verlauf der postglazialen Wiederbesiedelung ist. Die Fossilienfunde der europäischen Eiszeit-Refugien, die SOMMER und NADACHOWSKI (2006) zusammengetragen haben, gehen mit den Annahmen von SCANDURA *et al.* (2008) konform.

In Bulgarien wurden Wildschweinpopulationen anhand von Mikrosatelliten auf die Ursache für ihre Größenunterschiede hin untersucht (NIKOLOV *et al.* 2009). Dabei wurden große Tiere des Nordens mit kleineren aus den südlichen Bergregionen untersucht. Genetische Unterschiede wurden dort bereits von HARTL *et al.* (1993) anhand von Allozym-Analysen nachgewiesen und auf verschiedene Subspezies zurückgeführt. NIKOLOV *et al.* (2009) konnten diese starke Differenzierung mittels Mikrosatelliten-Analyse bestätigen.

2 Material und Methoden

2.1 Probenumfang und -herkunft

Als Ausgangsmaterial für die DNA-Analysen wurden Muskel- und Hautproben von Wildschweinen verwendet. Dazu wurde Tieren, die im regulären Jagdbetrieb auf Gesellschafts- oder Einzeljagden erlegt worden sind, Gewebe entnommen. Die Art der Jagd beeinflusst das Ergebnis insofern, als bei Gesellschaftsjagden (Drück- oder Treibjagden) oft nahezu alle Tiere, die sich zur gleichen Zeit in einem Gebiet von wenigen Hektar aufhalten und somit vermehrt eng verwandte Tiere wie zum Beispiel Bachen mit Frischlingen erlegt werden. Es kann dabei zu einer schiefen Stichprobe kommen. Die Einzeljagd (Pirsch- oder Ansitzjagd) führt zu einer wesentlich zufälligeren Stichprobe, da ein Jäger aus einer Gruppe nur eines bis wenige Tiere auswählen kann.

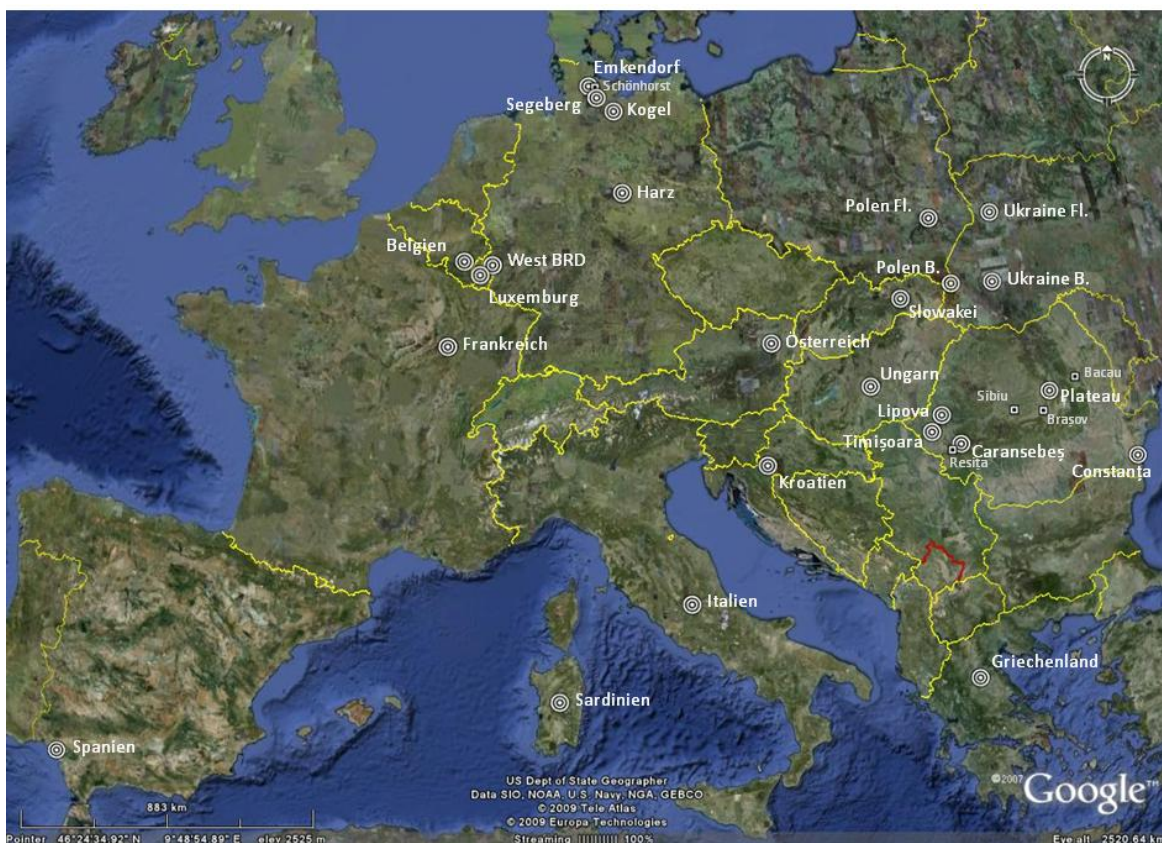


Abbildung 4: Satellitenaufnahme der Populationen (weiße Kreise) bzw. angegliederte Beprobungsgebiete (weiße Kästchen), Quelle: Google™ Earth

Die Wildschweine aus **Kogel (Ko)**, dem **Segeberger Forst (Se)** und aus dem **Harz (Hz)** wurden während Drückjagden im Herbst 2007 erlegt (Stichprobenumfang: siehe Tabelle 4, Karte Abbildung 4, Geografische Koordinaten: Tabelle 20). In **Emkendorf (Em)** und **Schönhorst (Schö)** wurden die Tiere durch Einzeljagden (Saison 2007/08) erlegt und von Christoph Honnen³ beprobt. Sie werden als eine Population gewertet.

Die rumänischen Proben, wurden mit wenigen Ausnahmen von Remus Unici⁴ gesammelt. Sie stammen aus acht verschiedenen Gebieten des Karpaten-Hochlandes (**Caransebeș, Car, Lipova, LP, Reșița, Re, Bacau, Ba, Sibiu, Si, Brașov, Br**) und des im Süden angrenzenden Flachlandes (**Constanța, CT, Timișoara, TM**). Da der Umfang der Proben aus Ba, Re und Br zusammen nur acht beträgt, wurden diese zu der Population **Plateau** zusammengefasst. Zwar befinden sie sich nicht in unmittelbarer Nähe zueinander, bilden aber mehr oder weniger im Osten der Karpaten eine Einheit. Die zwei in Sibiu beprobten Individuen werden der Population Caransebeș hinzugefügt. Die vorwiegende Art der Bejagung im offenen Gelände ist in diesen Gebieten Pirsch oder Ansitzjagd.

Die Sammlung in **Polen**, der **Slowakei (Slo)** und der **Ukraine** wurde überwiegend von Dr. Kajetan Perzanowski⁵ beaufsichtigt. Fünf der polnischen Proben stammen aus dem südlichen Teil der Woiwodschaft Lublin, sieben weitere aus dem Ort Bieszady in den Karpaten. Die slowakischen Wildschweine wurden im Osten und in der südlichen Mitte des Landes beprobt. Die ukrainischen Beprobungsgebiete befinden sich alle im Westen nahe der polnischen Grenze. In der Ukraine und der Slowakei wurde seit 1982 immer wieder einzelnen Wildschweinen Gewebe entnommen, so dass eine direkte Verwandtschaft der Tiere nahezu ausgeschlossen sein dürfte. Die Proben aus der Ukraine und aus Polen wurden für die meisten Berechnungen geteilt in je eine Berg- und eine Flachlandpopulation (**Polen Flach, Polen Berg, Ukr Flach, Ukr Berg**).

Die Proben aus **Luxemburg, Belgien** und **West-BRD (Rheinland-Pfalz)** sind eine von Dr. Alain Frantz⁶ durchgeführte, zufällige Auswahl größerer Sammlungen, die das gesamte Land repräsentieren.

Die **griechischen** Proben (**Gri**) wurden von Evageli Koutsogiannouli und Prof. Zissis Marmuris⁷ zur Verfügung gestellt. In **Kroatien (CRO)** hat sich Nikica Sprem⁸ um die Probenbeschaffung bemüht. Auch diese beiden Stichproben wurden im gesamten Land genommen und repräsentieren damit eine große Fläche.

Die *D-loop*-Sequenzen der Wildschweine in Italien, Sardinien, Spanien, Frankreich, Österreich, Ungarn sowie weitere Sequenzen aus Polen wurden von Dr. Massimo Scandura gesammelt und zur Verfügung gestellt. Sie wurden teilweise bereits publiziert (SCANDURA *et al.* 2008). Die französischen Proben wurden in Haute-Marne genommen, die spanischen in El Coto. Die Populationen Ungarn repräsentiert eine Sammlung aus verschiedenen Gegenden des Landes. Italien bildet einen Zusammenschluss von neun einzelnen Populationen. Die österreichischen Proben wurden in der Nähe von Wien und in Niederösterreich genommen. Die polnischen Wildschweine stammen aus Gizycko im Nordosten Polens und wurden der Population Polen Flach hinzugefügt.

³ Christoph Honnen, Kleinvollstedt, Deutschland

⁴ Remus Unici, Caransebeș, Romania, e-mail: runici@yahoo.com

⁵ Dr. Kajetan Perzanowski, Ustrzyki Dolne, Poland, e-mail: StacjaKarpacka@miiz.waw.pl

⁶ Dr. Alain Frantz, University of Sheffield, Sheffield, United Kingdom, e-mail: alainfrantz@yahoo.co.uk

⁷ Prof. Zissis Marmuris, University of Thessaly, Greece, e-mail: zmamur@bio.uth.gr

⁸ Nikica Sprem, e-mail: nsprem@agr.hr

Für einige Berechnungen wurden benachbarte Populationen zu den Populationsgruppen (siehe Tabelle 10, Abbildungen 4, 21, und 22) N/O BRD (Nordostdeutschland mit Hz, Se, Ko, Em), BeDeLux (Belgien/West-Deutschland/Luxemburg), Balkan (Balkan-Halbinsel mit Griechenland und Kroatien) zusammengezogen. Die Berg- und Flachland-Populationen wurden in den Gruppen Karpaten (Polen Berg, Slo, Ukr Berg, LP, Plateau und Car) und Karpaten-Umgebung (Polen Flach, Ukr Fl, TM und CT) erfasst.

Für die Ermittlung der Koordinaten (Tabelle 21) beziehungsweise geografischen Distanzen (Tabelle 36) der Populationen, die eine größere Fläche oder zwei (oder mehr) Beprobungsgebiete repräsentieren, wurde ein Punkt bestimmt, der etwa in der Mitte der einzelnen Orte liegt. Dieser wurde dann stellvertretend für die Messungen benutzt.

Von den insgesamt 567 gesammelten Gewebeproben konnte mit 17 Stück keine erfolgreiche PCR durchgeführt werden (Tabelle 4). Davon betroffen waren acht Proben aus der Ukraine und eine aus der Slowakei, bei denen der Verdacht der Überlagerung des Gewebes besteht (tw. mehr als 20 Jahre alt). Desweiteren viel eine kroatische Probe ganz aus, weil das von den Kollegen zur Verfügung gestellte Volumen des Isolats nicht ausreichte. Bei sieben weiteren konnte der Grund für ein Versagen nicht geklärt werden. Neben diesen 17 wurden ein Individuum lediglich aus der Sequenzanalyse sowie drei aus der Mikrosatelliten-Analyse auf Grund mangelhaften Erfolges bei der Amplifikation *a posteriori* ausgeschlossen.

A priori ausgeschlossen von der Mikrosatelliten-Analyse wurden Individuen aus Populationen, die überrepräsentiert gegenüber anderen vorlagen (Belgien, Griechenland, Luxemburg, West-BRD). Dabei wurde nur jede vierte beziehungsweise zweite Probe untersucht (siehe Tabelle 4). Somit liegt für die Mikrosatelliten-Auswertung ein Stichprobenumfang von 335, für die Sequenzanalyse von 546 Stück vor.

Gelegentlich fielen bei einzelnen Individuen ein oder zwei Loci aus. Die meisten Statistikprogramme sehen diesen Fall vor und verwenden die lückenhaften Daten, ohne dass die Aussagekraft negativ beeinflusst wird. In Fällen, in denen weniger als die Hälfte der Daten vorlagen, wurden sie von den Berechnungen ausgeschlossen.

2.2 Die PCR-Primer

Die für die Polymerasekettenreaktionen (PCR, siehe Abs. 2.3.2) benötigten Oligonukleotide (Primer) sind in verschiedenen Laboratorien entwickelt worden und in der Literatur zahlreich zu finden. Zwölf Primer für verschiedene Mikrosatelliten-Loci wurden ausgewählt, wobei darauf geachtet wurde, dass die Wiederholungseinheiten aus Dinukleotiden bestehen (einfachere Auswertung) und sie möglichst auf verschiedenen Chromosomen liegen (siehe Tabelle 1). Die vier Loci S0083, S0084, S0096 (ELLEGREN *et al.* 1993) und S0353 (ROBIC *et al.* 1995) wurden im Verlauf der Laborexperimente zunächst getestet, dann aber verworfen, weil sie auch nach Modifikation der PCR-Bedingungen keine befriedigenden Ergebnisse hervorbrachten.

Tabelle 1: Verwendete Primer. Name des Locus, DNA-Sequenz, Sequenz der Wiederholungseinheit (Wied.-Einh.), Annealing-Temperatur (T_A) in °C, Chromosom (Chr), Literaturangabe

Locus	Sequenz in 5'-3'-Richtung	Wied.-Einh.	T_A	Chr.	Quelle
S0001	GAA GCC AAA GAG ACA ACT GC GTT CTT TAC CCA CTG AGC CA	(GT) ₂₄	54-56	4	FREDHOLM <i>et al.</i> 1993
S0005	TCT TCC CTC CTG GTA ACT A GCA CTT CCT GAT TCT GGG TA	(AC) ₂₉	55-57	5	FREDHOLM <i>et al.</i> 1993
S0007	TTA CTT CTT TGG ATC ATG TC GTC CCT CCT CAT AAT TTC TG	(TG) ₂₃	56	14	FREDHOLM <i>et al.</i> 1993
S0062	AAG ATC ATT TAG TCA AGG TCA CAG TCT GAT AGG GAA CAT AGG ATA AAT	(GT) ₁₆	53-59	18	FREDHOLM <i>et al.</i> 1993
S0070	GGC GAG CAT TTC ATT CAC AG GAG CAA ACA GCA TCG TGA GC	(CA) ₁₈	58-60	10	FREDHOLM <i>et al.</i> 1993
S0097	GAC CTA TCT AAT GTC ATT ATA GT TTC CTC CTA GAG TTG ACA AAC TT	(GT) ₂₈	56-57	4	ELLEGREN <i>et al.</i> 1993
S0121	TTG TAC AAT CCC AGT GGA ATC C AAT AGG GCA TGA GGG TGT TTG A	(CA) ₁₈	52-53	?	ROBIC <i>et al.</i> 1994
S0228	GGC ATA GGC TGG CAG CAA CA AGC CCA CCT CAT CTT ATC TAC ACT	(AC) ₁₇	52-55	?	ROBIC <i>et al.</i> 1994
D-loop CTR22L CTR515H	TTC GTA TGC AAA CCA AAA CG GCT GAT TAG TCA TTA GTC C	-	50-52	-	FICKEL & HOHMANN 2006

2.3 Labormethoden

2.3.1 DNA-Isolation

Das Muskel- beziehungsweise Hautgewebe wurde nach der Entnahme bei etwa -20°C gekühlt und schnellstmöglich zusätzlich in 96 %igem Ethanol aufbewahrt. Zur Extraktion der DNA aus dem Zellverband wurde das QIAGEN DNeasy® Blood and Tissue Kit laut Anleitung für tierische Gewebe verwendet.

Nach einer mechanischen Zerkleinerung mit einem Skalpell von etwa 25 mg des Probenmaterials sorgen Enzyme, verschiedene Puffer und Ethanol dafür, dass sich das Bindegewebe und die Zellmembranen auflösen, die unerwünschten Bestandteile (besonders PCR-inhibierende Moleküle) ausgewaschen werden und lediglich die Nukleinsäuren verbleiben. Eine zusätzliche Inkubation mit RNase A verdaut die in der Lösung befindliche RNA, so dass letztendlich überwiegend DNA im Isolat verbleibt.

Bei jedem Vorgang wurde streng darauf geachtet, dass das Probenmaterial auf keinen Fall mit anderen Proben oder unsterilen Gegenständen in Kontakt kommt. Werkzeuge wurden vor dem Gebrauch mit 1 N HCl-Lösung und VE-Wasser gesäubert und Petrischalen wurden steril verwendet und anschließend entsorgt. Die 200 µl DNA-Isolat wurden bis zur weiteren Verwendung erneut bei -20°C gelagert.

2.3.2 Polymerase-Kettenreaktion (*Polymerase chain reaction, PCR*)

Am Anfang der Analyse der fokussierten DNA-Abschnitte steht deren Vervielfältigung. Eine in der Molekulargenetik häufig angewandte *in vitro*-Methode ist die Polymerase-Kettenreaktion (PCR). Sie ermöglicht die gezielte Herstellung exakter Kopien von bestimmten DNA-Fragmenten wie zum Beispiel der mitochondrialen Kontrollregion oder von Mikrosatelliten-Loci. Dabei wird die bei optimaler Temperatur extrem hohe Aktivität der aus dem thermophilen Bakterium *Thermus aquaticus* isolierten *taq*-Polymerase ausgenutzt (KLUG, CUMMINGS & SPENCER 2007, ALBERTS *et al.* 1999).

Bei der PCR wird das DNA-Isolat in einem Thermocycler zunächst auf 95°C erhitzt (siehe Tabelle 3). Dabei brechen die Wasserstoffbrückenbindungen zwischen den Basen auf und die doppelsträngige DNA wird in ihre Einzelstränge aufgetrennt (*Denaturierung*). Wird das Reaktionsgemisch abgekühlt, gehen die komplementären Basen erneut Paarungen ein und es liegt wieder doppelsträngige DNA vor.

Die Nukleotidsequenzen der in dem Reaktionsgemisch (siehe Tabelle 2) enthaltenen Oligonukleotide (Primer) entsprechen bestimmten Abschnitten auf der DNA, die das zu amplifizierende Fragment in beide Richtungen des Stranges begrenzen, so dass bei der Abkühlung Paarungen zwischen Primern und der einzelsträngigen *template*-DNA an genau dieser Stelle stattfinden (*Annealing*). Die Polymerase lagert sich diesen Primern an und verlängert sie im nächsten Schritt bei 72°C in 5'-3'-Richtung durch die Polymerisation von Dinukleosidtriphosphaten (dNTPs) in exakt der Reihenfolge, die die komplementäre Sequenz vorgibt (*Extension*). Jeder Einzelstrang wird dabei zum Doppelstrang ergänzt, so dass der Sequenzabschnitt zwischen den Primern bereits nach wenigen Minuten in zweifacher Konzentration vorliegt. Bei jeder Wiederholung der Phasen *Denaturierung*, *Annealing* und *Extension* verdoppelt sich die Anzahl der Fragmente. Bei misslungener Amplifizierung können weitere Versuche mit niedrigerer *Annealing*-Temperatur oder erhöhter DNA-Konzentration doch noch erfolgreich sein.

Der Erfolg der PCR wurde im Falle der mitochondrialen Kontrollregion anhand einer Kontrolle auf einem 1,5 %igen Agarose-Gel, das mit Ethidiumbromid (EtBr) versetzt war, verifiziert. Das EtBr lagert sich dabei der DNA an und bildet so einen Komplex, der UV-Licht sichtbar reflektiert. Negative PCR-Produkte wurden verworfen, positive wurden für die Sequenzierung der mitochondrialen Kontrollregion verwendet.

Tabelle 2: Reaktionsansatz für die PCR bei Verwendung von 2 µl (Mikrosatelliten) bzw. 4 µl (mtDNA) Isolat

Bestandteil	Volumen [µl]	
	Mikrosatelliten-PCR	D-loop-PCR
Puffer	7,5	15,0
MgCl ₂ -Lösung	2,25	4,5
dNTP-Mix	1,5	2,0
L-Primer	1,0	1,5
H-Primer	1,0	1,5
<i>taq</i> -Polymerase	0,15	0,3
H ₂ O VE	ad 35,5	ad 71,0

Tabelle 3: Zyklen des Thermocyclers, die Schritte 2. bis 4. werden 40mal zyklisch wiederholt.

	Temperatur [°C]	Dauer
1. Initiale Denaturierung	95	5'00"
2. Denaturierung	95	1'30"
3. Annealing	50 bis 63	1'15"
4. Extension	72	1'30"
5. Terminale Extension	72	10'00"
6. Pause	4	∞

2.3.3 Sequenzierung der mitochondrialen Kontrollregion

Die weitere Bearbeitung der PCR-Produkte wurde von Mitarbeitern im Universitäts-Klinikum Campus Kiel durchgeführt (AG Schreiber). Dort wurde eine zweite PCR unter Anwendung der Kettenabbruchmethode nach SANGER durchgeführt (KLUG, CUMMINGS & SPENCER 2007). Bei dieser Sequenzierungsreaktion werden zusätzlich zu den üblichen Desoxyribonukleotiden (dNTPs: dATP, dCTP, dGTP, dTTP) fluoreszenzmarkierte Didesoxynukleotide (ddNTPs: ddATP, ddCTP, ddGTP, ddTTP) verwendet. Diese ddNTPs könnte man als Stoppnukleotide bezeichnen. Sie haben statt der 3'-OH-Gruppe eine 3'-H-Gruppe, die nach deren Einbau eine weitere Verlängerung des DNA-Stranges unmöglich macht. Da die modifizierten Nukleotide nach dem Zufallsprinzip zur Anwendung kommen, liegen nach ausreichend vielen PCR-Zyklen DNA-Fragmente mit identischer Nukleotid-Reihenfolge in allen erdenklichen Längen vor, bei denen jeweils die letzte Base spezifisch markiert ist.

Diese Produkte werden auf einem Polyacrylamid-Gel beziehungsweise in mit einer Matrix gefüllten Kapillaren (3730 XL DNA Analyzer, Applied Biosystems) der Länge nach aufgetrennt und die Markierung wird durch Laserscan detektiert. Ein Computer registriert die Daten und zeichnet die Werte in Form von Elektropherogrammen auf.

2.3.4 Genotypisierung der Mikrosatellitenloci

Die Produkte der PCR mit den Primern für die verschiedenen Mikrosatelliten-Loci werden ohne weitere Bearbeitung für die Genotypisierung am Kapillarsequenzierer MegaBACE™ 1000 verwendet. Dazu werden geringe Volumina (1 bzw. 2 µl) mit Puffer und einem Längenstandard gemischt und im Sequenzierer nach Anleitung der Hersteller analysiert.

Bei der Genotypisierung von Mikrosatelliten-Loci werden die DNA-Fragmente aus der PCR mit den standardisierten Fragmenten verglichen. Daraus lässt sich Basenpaar-genau die Länge der Allele bestimmen, die das beprobte Individuum charakterisieren und zur statistischen Auswertung benötigt werden. Die Signale werden von einem Computer empfangen, verarbeitet und sofort visualisiert.

2.4 Methoden der statistischen Auswertung

2.4.1 Mikrosatelliten-Analyse

2.4.1.1 Datenerfassung

Die vom Computer empfangenen Rohdaten werden mit dem zu dem Gerät gehörendem Computerprogramm GENETIC PROFILER ver 2.2 von AMERSHAM BIOSCIENCES weiterverarbeitet. Anhand der Längen der Standard-Fragmente schätzt das Programm die Länge der Allele und gibt sie sehr genau an. Es ist in der Regel erforderlich, die Daten noch einmal per Hand und Auge zu bearbeiten, da die Mikrosatelliten-Fragmente tatsächlich manchmal etwas schneller oder auch langsamer als die gleichlangen Standard-Fragmente laufen. Eine genauere Analyse ist aber gut möglich, wenn man alle untersuchten Proben miteinander vergleicht. Man erhält für jedes Individuum einen Genotyp, dem sämtliche folgende Berechnungen zu Grunde liegen.

2.4.1.2 Nullallele

Findet in der Primerbindungsregion eine Mutation statt, kann eine Anlagerung des Primers unter Umständen nicht stattfinden. Ein Allel wird dabei nicht amplifiziert und bei der Genotypisierung bleibt es unentdeckt. Es wird als Nullallel bezeichnet. Wird das andere Allel normal amplifiziert, fällt die Bestimmung des Genotyps fehlerhaft aus: Individuen, die für diesen Locus heterozygot sind, werden als homozygot identifiziert.

Nullallele treten häufiger auf, je größer die effektive Populationsgröße ist, und je weiter die untersuchte Population genetisch entfernt von der Population ist, in der der Locus entdeckt wurde (CHAPUIS & ESTOUP 2007). Mit der Häufigkeit steigt auch die Wahrscheinlichkeit, dass ein Individuum homozygot für ein Nullallel ist beziehungsweise zwei Nullallele verschiedener Längen trägt. Beide Genotypen führen bei der Analyse zu einem Komplettausfall.

Das Auftreten von Nullallelen führt in der weiteren Berechnung zu einer Unterschätzung des Heterozygotenanteils und damit ebenfalls zu einer Unterschätzung der genetischen Variabilität sowie zu einer Überschätzung der genetischen Distanz (CHAPUIS & ESTOUP 2007). Einen Hinweis auf die Existenz von Nullallelen erhält man mit der einhergehenden Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (HWG, siehe Abs. 2.4.1.6). Auf dem Verhältnis von heterozygoten zu homozygoten Individuen basierend wurden Formeln entwickelt, die die Wahrscheinlichkeit für die Existenz von unentdeckten Nullallelen einschätzen sollen (z. B. CHAKRABORTY *et al.* 1992, BROOKFIELD 1996).

Das Computerprogramm MICRO-CHECKER ver 2.2.3 (VAN OOSTERHOUT *et al.* 2004) berechnet diese Wahrscheinlichkeit anhand von vier verschiedenen Formeln für jeden Locus. Die Ergebnisse werden in der Aussage *Null allele present: yes/no* zusammengefasst und eventuell werden Begründungen vorausgenommen.

2.4.1.3 *Large allele drop-out*

Ein weiterer Grund für ein Heterozygotendefizit und damit für eine Abweichung vom HWG ist ein Phänomen, das häufig dann auftritt, wenn die zwei zu amplifizierenden Allele eine große Längendifferenz zueinander aufweisen. Die *taq*-Polymerase bindet bei der PCR an kurzen Fragmenten früher als an längeren, so dass die Vervielfältigung früher beginnt, schneller beendet ist und somit häufiger stattfindet. Die Signale kürzerer Allele sind deshalb in der Regel stärker (*Short allele dominance*) ausgeprägt. Bei besonders großer Längendifferenz werden lange Allele gar nicht mehr wahrgenommen. In diesem Fall spricht man von einem *Large allele drop-out*.

Wie bei Nullallelen (siehe oben) werden beim Auftreten von *Large allele drop-outs* heterozygote Individuen als homozygot eingestuft, was zu einer Fehleinschätzung von Variabilität und Differenzierung führen kann. Anders als bei Nullallelen, wo jedes Allel gleich wahrscheinlich betroffen sein kann, treten beim *Large allele drop-out* vermehrt sehr kurze oder sehr lange vermeintlich homozygote Genotypen auf, während heterozygote Individuen seltener Allele tragen, die einen großen Längenunterschied aufweisen (VAN OOSTERHOUT *et al.* 2004).

Das Computerprogramm MICRO-CHECKER ver 2.2.3 (VAN OOSTERHOUT *et al.* 2004) weist bei einer Abweichung vom HWG, in Verbindung mit einem Homozygoten-Überschuss in den Extrem-Bereichen der Allel-Längen eines Locus, darauf hin, dass ein *Large allele drop-out* vorliegen könnte.

2.4.1.4 *Stotterbanden*

In der Praxis läuft die Amplifikation der Mikrosatelliten oft nicht so fehlerfrei ab, wie in der Theorie beschrieben. Gerade bei Mikrosatelliten, die sich durch eine Vielzahl von Wiederholungen von meist zwei bis vier Nukleotiden auszeichnen, unterlaufen der *taq*-Polymerase häufig charakteristische Fehler, die sich in Form von Stotterbanden bemerkbar machen. Offenbar wird ein Teil der Template-DNA in jedem Zyklus um eine Wiederholungseinheit gekürzt, was bei der Genotypisierung zu einer Darstellung zusätzlicher *Peaks* führt, die je zwei Basenpaare kürzer und meist schwächer ausgeprägt sind (BAKKER, SINKE & PEARSON 2005). Bei der Auswertung kann ein heterozygoter Genotyp mit Allelen, die nur eine Wiederholungseinheit auseinanderliegen, fälschlicherweise als homozygot deklariert werden, weil der Peak des einen Allels sich in die Stotterbanden des anderen einfügt.

Das Programm MICRO-CHECKER ver 2.2.3 (VAN OOSTERHOUT *et al.* 2004) testet zunächst auf Abweichung vom HWG (Abs. 2.4.1.6), und berechnet dann, ob ein Defizit an heterozygoten Genotypen, die nur eine Wiederholungseinheit auseinander liegen (besonders bei langen Allelen), vorliegt (VAN OOSTERHOUT *et al.* 2004).

2.4.1.5 *Koppelungsungleichgewicht*

Bei der Meiose wie auch bei der Befruchtung einer Eizelle werden ganze Chromosomen beziehungsweise einzelne Loci (*Crossing over*) neu kombiniert (rekombiniert), so dass sie in immer wieder neuen Zusammensetzungen auftreten. Ob zwei auf demselben Chromosom

liegenden Allele bei der Rekombination voneinander getrennt werden, ist von deren relativer Lage auf dem DNA-Strang abhängig: Je größer die Distanz zueinander, desto wahrscheinlicher ist die Trennung. Werden zwei Allele häufiger als nach dem Zufallsprinzip gemeinsam vererbt, so spricht man von Koppelung. Treten bestimmte Allelkombinationen übermäßig häufig auf, kann man ein Koppelungsungleichgewicht beobachten (GOLDSTEIN & SCHLÖTTERER 1999). Gekoppelte Loci können auch in unmittelbarer Nähe von Genen liegen, die zwar auf verschiedenen Chromosomen liegen, aber dennoch nicht unabhängig voneinander vererbt werden, weil die Kombination der Allele unter Umständen einen Selektionsvor- oder -nachteil bringen kann (epistatische Wechselwirkung)(FRANKHAM, BALLOU & BRISCOE 2002).

Der Zustand des Koppelungsungleichgewichtes ist meist (nicht bei enger physischer Koppelung) nur die Momentaufnahme eines Zustands zu einem Zeitpunkt, an dem sich das Gleichgewicht nach einem die Frequenz verändernden Ereignis noch nicht wieder eingestellt hat.

Ein solches Ereignis kann eine Mutation sein, die nur wenige (je nach Trennungswahrscheinlichkeit der zwei Loci) Generationen zurück liegt und das neu entstandene Allel sich zum Zeitpunkt der Analyse noch nicht gleichmäßig in der Population verteilt hat. Es tritt dann sehr viel häufiger in der Kombination auf, in der es entstanden ist.

Bei Migration und genetischer Drift ändert sich die Häufigkeit der selektiv neutralen Allele (besonders stark in kleinen Populationen) per Zufallsprinzip. Mitunter befinden sich Mikrosatelliten-Loci in so unmittelbarer lokaler Nähe von Genen, dass eine Trennung durch *Crossing-over* höchst unwahrscheinlich ist. Wenn bei diesen Genen bestimmte Allelkombinationen bevorzugt vererbt werden, wirkt sich das auf die Häufigkeit der Mikrosatelliten-Allele aus, was die Einstellung des Gleichgewichts extrem stark verzögern kann. Auch die Art des Paarungssystems kann Einfluss auf das Gleichgewicht haben, da Individuen in die Analyse einfließen, die sich gar nicht oder im Verhältnis weniger erfolgreich reproduzieren (z. B. Haremsbildung).

Das Computerprogramm ARLEQUIN ver 3.11 (EXCOFFIER *et al.* 2005) testet die verwendeten Mikrosatelliten-Loci paarweise auf ein Koppelungsungleichgewicht. Bei der Berechnung wird von einer Hardy-Weinberg-Verteilung (s. u.) der Genotypen ausgegangen. Weist der p-Wert auf ein signifikantes Koppelungsungleichgewicht hin, so kann zum Beispiel eine Substrukturierung (keine Panmixie) ursächlich sein.

2.4.1.6 Das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht

Von Populationen, die panmiktisch, unendlich groß und ohne Einfluss jeglicher Evolutionsfaktoren sind (also „ideale Populationen“), nimmt man an, dass sie sich im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (HWG) befinden (KLUG, CUMMINGS & SPENCER 2007). Sie erfüllen das Hardy-Weinberg-Gesetz (s. u.), das das Verhältnis von homozygoten zu heterozygoten Individuen angibt.

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

Hardy-Weinberg-Gesetz⁹

⁹ p und q geben die Häufigkeiten zweier Allele eines Locus an

Hieraus folgt, dass sich die Frequenzen der homo- und heterozygoten Genotypen im Laufe der Zeit nicht verändern. Befindet sich eine Population nicht im HWG, so ist mindestens eine Bedingung nicht erfüllt.

Ideale Populationen existieren zwar nur in der Theorie und man wird lediglich eine mehr oder weniger gute Annäherung vorfinden, aber eine Abweichung von der idealen Population geht oft mit einer Abweichung vom HWG einher. Weichen die Werte signifikant vom HWG ab, so liegt der Verdacht nahe, dass die Bedingungen nicht hinreichend erfüllt sind und keine repräsentativen Aussagen gemacht werden können.

$$F = \frac{H_E - H_0}{H_E}$$

Abweichung vom HWG¹⁰

Die Richtung der Abweichung (Überschuss an Homo- bzw. Heterozygoten) gibt einen Hinweis auf die Ursache der Störung (siehe unten: Nullallele, *Large allele drop-out*, Stotterbanden). Kann man Genotypisierungsfehler weitgehend ausschließen, so muss die Ursache für die Abweichung bei den Eigenschaften der Population liegen. Umfasst sie ausreichend Individuen und liegt kein Selektionsdruck vor (Mikrosatelliten sind selektiv neutral), so ist ein Mangel an Panmixie, also eine Substrukturierung der Population möglich (Wahlund-Effekt, HALLIBURTON 2004). Der Test auf Abweichung vom HWG wurde mit dem Programm ARLEQUIN ver 3.11 (EXCOFFIER *et al.* 2005) nach der Methode, die von GUO UND THOMPSON (1992) beschrieben wurde, durchgeführt.

2.4.1.7 Genetische Variabilität

Das Computerprogramm GENEPOP ver 4.0.10 (ROUSSET 2008) zählt die verschiedenen im Rohdatensatz enthaltenen Allele je Locus und je Population aus. Daraus lassen sich Allelfrequenzen und Diversitätsmaße berechnen.

Die *Allelic diversity* (Alleldiversität, N_A) beschreibt die durchschnittliche Anzahl der verschiedenen Allele je Population an einem Locus. Heterozygotie-Werte geben über den Anteil der heterozygoten Individuen in einer Population Auskunft. Die Beobachtete Heterozygotie (H_0) ist dabei der Anteil der im Stichprobenumfang enthaltenen heterozygoten Individuen, während die Erwartete Heterozygotie (H_E , oft auch als Gendiversität bezeichnet) anhand der Allelfrequenzen abschätzt, wie viele heterozygote Individuen in der Population enthalten wären, wenn sie sich im HWG befindet und die Stichprobe zufällig ist.

$$H_0 = \sum_{j \neq i} P_{ij}$$

Beobachtete Heterozygotie¹¹

$$H_E = 1 - \sum p_i^2$$

Erwartete Heterozygotie¹²

Aufgrund der verschiedenen großen Stichprobenumfänge der Populationen ($4 \leq n \leq 41$) ist ein Variabilitätsmaß wie die H_0 nur bedingt aussagekräftig beziehungsweise schlecht untereinander vergleichbar. Ein großer Stichprobenumfang (n) entnommen aus einer Population spiegelt deren Variabilität meist besser wider. Bei einigen Variabilitätsmaßen wird n nicht in die Berechnung einbezogen. So kann eine sehr variable Population mit kleinem n eine rechnerisch

¹⁰ H_E und H_0 : siehe 2.4.1.7

¹¹ P_{ij} : beobachtete Frequenz des Heterozygoten mit den Allelen i und j

¹² p_i : Frequenz des Allels i

gleich große Variabilität aufweisen wie eine genetisch ärmere, wenn sie eine ähnliche Anzahl an verschiedenen Allelen beziehungsweise eine ähnliche Allelverteilung aufweist.

Das Statistik-Programm FSTAT ver 2.9.3.2 (GOUDET 1995) berechnet die *Allelic richness*, ein vom Probenumfang unabhängiges Variabilitätsmaß. Dabei werden alle Populationen künstlich auf den kleinsten vorhandenen Stichprobenumfang reduziert. Die Variabilität der dabei entstehenden Subpopulationen wird so untereinander vergleichbar.

$$A_R = \sum_{i=0}^n \left(1 - \frac{\binom{2N-N_i}{2n}}{\binom{2N}{2n}} \right) \quad \text{Allelic richness}^{13}$$

2.4.1.8 Differenzierung zwischen den Populationen

In der Theorie verbreitet sich ein neues Allel in einer Population kontinuierlich, bis es deren Grenzen erreicht hat. Durch Migration zwischen zwei Populationen schreitet die Verbreitung auch über die Grenzen hinweg voran, wobei deren Geschwindigkeit abhängig von der Migrationsrate ist. Allele, die nicht über alle Populationen hinweg gleichmäßig (mit gleicher Frequenz) im Stichprobenumfang enthalten sind, geben daher Informationen über den Grad der Differenzierung beziehungsweise das Migrationsverhalten zweier Populationen im Vergleich.

Allele, die in einer einzigen Population beobachtet wurden, werden als *Private Alleles* (Private Allele, auch Private Allele, SLATKIN 1985) bezeichnet. Treten sie häufiger in einer Population auf, ist das (je nach geografischer Distanz) ein Hinweis auf einen gestörten Genfluss zu den Nachbarpopulationen und damit ein Zeichen der Differenzierung zwischen den Populationen. Dabei ist es besonders im Hinblick auf die Zielsetzung der Arbeit von Vorteil, nicht allein die Populationen, sondern diese auch grob zusammengefasst zu betrachten.

Paarweise genetische Vergleiche dienen der Quantifizierung des Grades der Divergenz zweier Populationen im direkten Vergleich. Das Computerprogramm ARLEQUIN ver 3.11 (EXCOFFIER *et al.* 2005) bietet zwei Möglichkeiten an, die Differenzierung zu berechnen. Der F_{ST} -Wert (WRIGHT 1951) basiert auf der Annahme des *Infinite Allele Model* (IAM). Ermittelt wird dieser Wert aus der erwarteten Heterozygotie einer fiktiven Gesamtpopulation (H_T), bestehend aus allen Individuen der beiden Populationen, und der gemittelten erwarteten Heterozygotie der einzelnen Populationen (H_S).

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T} \quad \text{F}_{ST}\text{-Wert}$$

Der Wert kann maximal 1 annehmen, was auf eine extrem starke Differenzierung der Populationen hinweist, wohingegen ein $F_{ST}=0$ keine Substrukturierung, sondern eine willkürliche Unterteilung vermuten lässt. ARLEQUIN 3.11 verwendet eine modifizierte Formel, die im Prinzip aber die gleiche Aussage trifft.

Der R_{ST} -Wert (SLATKIN 1995) beschreibt mathematisch gesehen das gleiche, geht aber vom *Stepwise Mutation Model* (SMM) aus. Während beim F_{ST} -Wert lediglich festgestellt wird, ob die Allele zweier Populationen unterschiedlich sind, bezieht der R_{ST} -Wert den Grad der

¹³ N: Gesamtanzahl der Allele, N_i : Anzahl der Allele vom Typ i, n: kleinste Anzahl an analysierten Individuen an einem Locus

Unterscheidung mit ein, basierend auf der Annahme, dass größere Längenunterschiede eine längere Divergenzzeit haben (siehe 1.6.2).

$$R_{ST} = \frac{\bar{s} - s_w}{\bar{s}}$$

R_{ST}-Wert

\bar{s} stellt die doppelte Varianz der Allellängen der fiktiven Gesamtpopulation dar, während s_w die doppelte durchschnittliche Varianz der Allellängen innerhalb der Teilpopulationen ist.

Zwei weitere Methoden für den paarweisen Vergleich haben NEI (1972) und CAVALLI-SFORZA & EDWARDS (1967) entwickelt und kommen im Programm GENETIX 4.05.2 (BELKHIR *et al.* 1996-2004) zur Anwendung. NEI vergleicht die Summe der Wahrscheinlichkeiten, dass zwei entnommene Allele aus der Gesamtgruppe gleich sind, mit demselben Phänomen bezogen auf die zwei Teilpopulationen.

$$D = -\log \left(\frac{\sum_m \sum_i p_{1mi} p_{2mi}}{\sqrt{\sum_m \sum_i p_{1mi}^2} \times \sqrt{\sum_m \sum_i p_{2mi}^2}} \right)$$

Distanz nach NEI (1972)¹⁴

Die Chord-Distanz nach CAVALLI-SFORZA & EDWARDS (1967) weist jeder Population einen Punkt im Koordinatensystem zu, der durch einen von den Allelfrequenzen definierten Vektor bestimmt wird. Die räumliche Distanz zwischen zwei Punkten repräsentiert die genetische Distanz der Populationen.

$$D^2 = 4 \times \frac{\sum_m 1 - (\sqrt{p_{1mi}} \times \sqrt{p_{2mi}})}{\sum_m a_m - 1}$$

Chord-Distanz¹⁵

2.4.1.9 Analyse der Molekularen Varianz (AMOVA)

Eine weitere Methode, um genetische Differenzierung zu ermitteln, ist die Analyse der molekularen Varianz (AMOVA), die – analog zum F_{ST} -Wert – den Anteil der Gesamtvarianz ermittelt, der auf die Substrukturierung zurückzuführen ist. Während bei der Berechnung der bisher erwähnten genetischen Distanzen Populationspaarungen einzeln betrachtet werden, macht die AMOVA eine Aussage über die Qualität der Einteilung in Populationen im Allgemeinen. Darüber hinaus lassen sich weitere Niveaus der Strukturierung beleuchten (Populationsgruppen, Individuen), so dass sich die Gesamtvarianz aller Mikrosatellitendaten anteilig in Teilvarianzen zerlegen lässt, die den einzelnen Niveaus zugeordnet werden (hierarchische AMOVA). Durchgeführt wird die AMOVA mit dem Programm ARLEQUIN ver 3.11 (EXCOFFIER *et al.* 2005).

Für die vorliegende Arbeit wurden die 19 Populationen in fünf Gruppen (siehe Abs. 2.1) aufgeteilt und die AMOVA auf der Basis des SMM (wie R_{ST} -Wert) wie auch des IAM (wie F_{ST} -Wert, siehe Abs. 2.4.1.8) durchgeführt.

¹⁴ m =Anzahl der Loci, p_{1mi} =Wahrscheinlichkeit für das Allel i des Locus m in der Population 1

¹⁵ a_m =Anzahl der Allele am Locus m

2.4.1.10 Korrelation von genetischer und geografischer Distanz (MANTEL-Test)

In der Theorie bedingt die geografische Nähe zweier Populationen unmittelbar deren genetische Nähe. Bei dieser Annahme werden jedoch Faktoren, die den Genaustausch beeinflussen, wie zum Beispiel Migrationsbarrieren oder Translokationen durch den Menschen, vernachlässigt.

Ein Test auf Korrelation von genetischer und geografischer Distanz (nach MANTEL 1967) vermittelt einen Eindruck, ob das Modell der Isolation durch Distanz (*Isolation by distance*, Quelle) zutrifft oder solche Faktoren wirksam sind. ARLEQUIN ver 3.11 (EXCOFFIER *et al.* 2005) verarbeitet die Werte der Populationspaare und berechnet den Korrelationskoeffizienten (r), der, je weiter er gegen eins geht, das *Isolation by distance*-Modell umso mehr unterstützt. Ist r gleich null, so besteht keine Korrelation.

Verwendet werden bei dieser Analyse die Distanzwerte nach NEI (1972) und CAVALLI-SFORZA UND EDWARDS wie auch F_{ST} - und R_{ST} -Werte. Die geografischen Distanzen wurden mithilfe der freien Software Google™ Earth durch paarweises Messen der Distanzen ermittelt. Dabei werden F_{ST} - und R_{ST} -Werte sowie die geografische Distanz nicht direkt in den Berechnungen verwendet. Stattdessen wird der linearisierte F_{ST} - (bzw. R_{ST} -)Wert $[F_{ST}/(1-F_{ST})]$ und der natürliche Logarithmus der geografischen Distanz nach SLATKIN verwendet (ROUSSET 1997).

2.4.1.11 Inzuchtkoeffizient

Inzucht beschreibt die Paarung verwandter Organismen (KLUG, CUMMINGS & SPENCER 2007), die umso wahrscheinlicher ist, je kleiner die Population. Hervorgerufen werden kann sie durch fehlende Panmixie (WAHLUND-Effekt, siehe HALLIBURTON 2004) in einer Population, so dass sich verwandte Individuen häufiger verpaaren als nicht verwandte. Dadurch steigt der Anteil der Homozygoten. Ist die Population sehr klein, kann es sein, dass sie zwar nahezu panmiktisch ist, aber jeder mögliche Geschlechtspartner einen Verwandten darstellt. In diesem Fall wird die Heterozygotie nicht beeinflusst, obwohl die Inzucht außerordentlich stark sein kann (*Pedigree inbreeding*, KELLER & WALLER 2002).

Der hier berechnete Inzuchtkoeffizient F_{IS} bezieht sich auf die Verminderung des Heterozygoten-Anteils, übersieht also eventuell *Pedigree inbreeding*. Alle untersuchten Populationen dürften aber eine ausreichende Größe besitzen, so dass dieses Phänomen ausgeschlossen werden kann.

Die Art des Paarungssystems kann den Grad der Inzucht ebenso entscheidend beeinflussen, wenn es sich dabei um Systeme handelt, wo nur wenige oder ein einzelnes Tier zum Genpool der nächsten Generation beiträgt (effektive Populationsgröße, z. B. extreme Haremsbildung bei Hirschen).

Der Inzuchtkoeffizient (F_{IS}) vergleicht bei der AMOVA das Niveau der Individuen in den Subpopulationen. Er weist durch Werte zwischen -1 und 1 auf den Einfluss von Inzucht ($F_{IS} > 0$) oder Auszucht ($F_{IS} < 0$) innerhalb der Populationen hin.

Das Programm ARLEQUIN ver 3.11 (EXCOFFIER *et al.* 2005) berechnet innerhalb der AMOVA den Inzuchtkoeffizienten über alle Populationen, wie auch zusätzlich einen populationspezifischen F_{IS} -Wert.

$$F_{IS} = \frac{H_S - H_I}{H_S} \quad \text{Inzuchtkoeffizient}^{16}$$

2.4.1.12 Test auf Clusterung

Das Statistik-Programm STRUCTURE 2.3 (PRITCHARD *et al.* 2000) verwendet eine Bayesianische Methode (Abs. 1.6.2), um die Wahrscheinlichkeit zu bestimmen, dass sich eine definierte Menge Individuen in eine bestimmte Anzahl (K) Cluster aufteilt, um letztendlich die wahrscheinlichste Strukturierung zu ermitteln. Die zuvor angenommene Populationszugehörigkeit wird dabei erst einmal vernachlässigt.

Die Basis der Berechnung bilden mögliche Modelle der Clusterung eines bestimmten K, die sich im HWG (Abs. 2.4.1.6) befinden und kein Koppelungsungleichgewicht aufweisen.

Die Analysen wurden mit allen 335 Individuen durchgeführt. Dazu wurden 100000 Schritten in der *Burnin period*, sowie 500000 MCMC¹⁷-Replikate erstellt. Der Test wurde für K von 1 bis 30 mit jeweils 10 Wiederholungen durchgeführt. Jede Wiederholung liefert die logarithmierte Wahrscheinlichkeit für diese Daten ($\ln P(D)=L(K)$). Die gemittelten $L(K)$ geben einen ersten Eindruck von der wahrscheinlichsten Strukturierung: Das K mit dem höchsten Wert für $L(K)$ beschreibt die tatsächliche Anzahl der Cluster (PRITCHARD *et al.* 2000).

Da diese Methode häufig bei asymptotischem Anstieg von $L(K)$ und sie damit kein eindeutiges Ergebnis zulässt, haben EVANNO, REGNAUT & GOUDET (2005) ein Verfahren entwickelt, um die wahrscheinlichsten K-Werte rechnerisch zu ermitteln. Dabei wird derjenige K-Wert als am wahrscheinlichsten angenommen, der relativ zu seinen benachbarten Werten am größten ist.

$$\Delta K = \frac{m(|L(K+1) - 2L(K) + L(K-1)|)}{s[L(K)]} \quad \text{wahrscheinlichstes K}$$

Das Programm visualisiert das Ergebnis anhand eines Diagramms, das die Wahrscheinlichkeit für die Zugehörigkeit zu den Clustern durch farblich eingeteilte Balken für jedes Individuum darstellt.

2.4.1.13 Assignment Tests

Wie auch bei dem von STRUCTURE 2.3 verwendeten Verfahren, werden beim *Assignment test* (=Zuordnungstest) des Programms GENECLASS ver 2 (CORNUET *et al.* 1999) die Individuen auf imaginäre Populationen aufgeteilt, wobei die durch die Eingabedatei definierte Anzahl und die Zusammensetzung der Populationen beibehalten werden. Diese Analyse dient dazu,

¹⁶ H_S = gemittelte erwartete Heterozygotie der Populationen, H_I = gemittelte beobachtete Heterozygotie der Subpopulationen

¹⁷ Markov-Chain-Monte-Carlo: Spezielle Algorithmen zum Ziehen von Stichproben aus Wahrscheinlichkeitsverteilungen (siehe HALLIBURTON 2004)

Immigranten (oder deren Nachkommen) zu identifizieren, um so zum Beispiel auf eventuelle Migrationsbarrieren schließen zu können.

Das Programm GENECLASS ver 2 (CORNUET *et al.* 1999) bietet mehrere Methoden der Berechnung auf der Basis von Bayesianischen Modellen, genetischen Distanzen und Frequenzen an.

Für jedes Individuum wird die Wahrscheinlichkeit berechnet, einer bestimmten Population zugeordnet zu werden. Die Anzahl der Individuen, die korrekt (also der eigenen Population) zugeordnet wurden, sowie ein Qualitätsindex (Mittelwert der Wahrscheinlichkeiten eines jeden Individuums, seiner eigenen Population zugeordnet zu werden), werden angegeben.

Anhand eines Simulationsalgorithmus kann ein multipler Datensatz erstellt werden, der als Basis der Berechnungen dient. Nach der Empfehlung von PIRY *et al.* (2004) wird der Algorithmus von PAETKAU *et al.* (2004) verwendet, der die im Probenumfang enthaltene Varianz bestmöglich reflektiert. Dabei wird für jedes Individuum die Wahrscheinlichkeit berechnet, einer bestimmten Population zugeordnet zu werden.

2.4.1.14 Verwandtschaftsbäume

Eine gute Möglichkeit, Verwandtschaftsverhältnisse beziehungsweise genetische Nähe zu visualisieren, ist die Darstellung von genetischen Distanzen durch dichotom verzweigte Dendrogramme. Das Programmpaket PHYLIP ver 3.66 (FELSENSTEIN 2005) bietet eine Vielzahl von Methoden, von denen einige auf Allelfrequenzen basieren. Aus diesen Daten werden Distanzen nach denselben Methoden berechnet, die in Abschnitt 2.4.1.8 (siehe Distanz nach NEI 1972 und CAVALLI-SFORZA & EDWARDS 1967) bereits beschrieben wurden.

Um den Einfluss einer nicht-repräsentativen Stichprobe zu vermindern, bietet es sich an, zuvor ein *Bootstrapping* durchzuführen. Dieses Verfahren vervielfältigt die vorliegenden Daten zu einem multiplen Datensatz, bei dem in jedem Schritt Teile der Daten zufällig ausgewählt und vervielfacht beziehungsweise weggelassen werden.

Nach der Berechnung der Distanzen wird für jede Matrix ein Verwandtschaftsbaum nach der *Neighbor-Joining*-Methode erstellt. Dieses Verfahren wählt die Knoten der Verzweigungen so, dass „benachbarte“ Populationen, also die mit den geringsten Distanzen zueinander, auch im Dendrogramm direkt miteinander (zunächst zu einem Cluster) verknüpft werden. Nach jeder Verknüpfung werden die Distanzen der verbleibenden Populationen untereinander sowie zum Cluster neu berechnet und wiederum der nächste Nachbar ermittelt. Die Distanz zwischen den Populationen wird dabei durch die Länge der Äste dargestellt.

Mit einem multiplen Datensatz erhält man eine Vielzahl von möglichen Bäumen, aus denen schließlich ein Konsensus-Baum ermittelt wird, der in der Summe seiner Verzweigungen der wahrscheinlichste ist. Für jeden Knoten kann die Anzahl der Bäume im Datensatz angegeben werden, bei denen er in genau dieser Form auftritt.

2.4.2 Mitochondriale Kontrollregion

2.4.2.1 Datenerfassung

Das Computerprogramm BIOEDIT SEQUENCE ALIGNMENT EDITOR (HALL 1999) stellt die Basensequenz sowohl als Elektropherogramm wie auch in Buchstabenfolge dar. Lesefehler beim Laserscan können zum Teil manuell korrigiert werden. Bei unklaren Verhältnissen wurde die Sequenzierung wiederholt oder das Individuum unter Umständen von der Analyse ausgeschlossen.

Die DNA-Abschnitte wurden anschließend auf die gleiche Länge gekürzt, so dass die Sequenzen der Primer nicht mit in die Analysen einbezogen werden. Durch Vergleich der Basenabfolge wurden variable Stellen auffindig gemacht und gleiche Sequenzen zu Haplotypen zusammengefasst.

Bei den folgenden statistischen Analysen wurden zunächst die Haplotypen in den Fokus genommen. Auf der Basis der Verteilung der Haplotypensequenzen in den Populationen wurden Maße für die Variabilität innerhalb der Populationen sowie der Grad der Differenzierung zwischen den Populationen ermittelt.

2.4.2.2 Paarweise Sequenzunterschiede

Die beim paarweisen Vergleich der Haplotypen auffallenden Unterschiede sind auf Mutationen einer Urform zurückzuführen. Haplotypen, die weniger Unterschiede zueinander aufweisen, haben sich – unter der Voraussetzung, dass keine Rückmutationen stattgefunden haben – mit hoher Wahrscheinlichkeit durch ein Mutationsereignis voneinander getrennt, das weniger Generationen zurückliegt als Haplotypen mit vielen paarweisen Unterschieden.

Zusätzlich können die Mutationen in ihrer Häufigkeit unterschiedlich gewichtet werden. In den meisten Fällen sind Transitionen zu finden. Seltener treten Mutationen durch Transversionen oder Deletionen beziehungsweise Insertionen auf. Da zwischen Deletionen und Insertionen im Nachhinein nicht unterschieden werden kann, werden sie in der Analyse nicht differenziert, sondern zusammen als Indels betrachtet.

2.4.2.3 Verwandtschaftsbäume und Netzwerke

Auf der Basis der paarweisen Unterschiede errechnet das Computerprogramm NETWORK ver 4.5.1.0 (BANDELT *et al.* 1999) ein Netzwerk, das die Beziehungen zwischen den Haplotypen optisch darstellt. Die Mutationsarten (Transition, Transversion, Indel) wurden dabei gleich gewichtet.

Die Software verbindet alle Sequenzen unter Verwendung hypothetischer (nicht im Probenumfang beobachtete) Haplotypen miteinander und bildet ein Netzwerk mit allen möglichen, gleichlangen Mutationsketten. Im Gegensatz zu Verwandtschaftsbäumen, sind die Mutationsschritte als ungerichtet anzusehen: Bei einem *Median Joining*-Netzwerk bleibt offen, welcher Haplotyp ursprünglicher ist und welcher sich aus einem anderen entwickelt hat. Anzeträler Haplotypen sind andersherum in einem Netzwerk als solche erkennbar (besonders

häufig), während sie bei einer Darstellung in einem Verwandtschaftsbaum wie alle anderen Haplotypen als Endprodukt einer Entwicklung dargestellt werden.

Verwandtschaftsbäume schlagen eine mögliche evolutive Entstehungsgeschichte vor. Dabei steht eine Vielzahl von Methoden zur Auswahl. Die relativ simple *Maximum Parsimony*-Methode (MP, maximale Sparsamkeit) errechnet den Stammbaum, der die einfachste Erklärung (sparsam an Mutationsschritten) der Entstehung der taxonomischen Einheiten darstellt (KNOOP & MÜLLER 2006).

Für phylogenetische Analysen wird häufig ein weiteres, aufwändigeres Verfahren angewendet. Das *Maximum Likelihood*-Verfahren (ML, maximale Wahrscheinlichkeit) berechnet für jede variable Stelle der DNA-Sequenz die Wahrscheinlichkeit der verschiedenen Variationen (Basen), um letztendlich die Gesamtwahrscheinlichkeit zu ermitteln, dass eine Sequenz aus der anderen hervorgegangen ist beziehungsweise die Evolution der Haplotypen wie in einem bestimmten Baum dargestellt, tatsächlich stattgefunden hat. Der Baum mit der größten Gesamtwahrscheinlichkeit wird als richtig angenommen.

Die Berechnungen der Verwandtschaftsbäume der Haplotypen wurden wie die der Populationen (basierend auf Mikrosatelliten-Daten (Abs. 2.4.1.14)) mit dem PHYLIP-Programmpaket (PHYLIP ver 3.66, FELSENSTEIN 2005) durchgeführt. Es wurde auch hier mit dem *Bootstrap*-Verfahren ein multipler Datensatz erzeugt, so dass aus 100 (für ML, für MP: 1000) Bäumen letztendlich ein Konsensus-Baum erstellt werden kann.

Das Programm *Dnaml* führt die Berechnungen mit dem *Maximum Likelihood*-Verfahren durch. Für den Parsimonie-Baum wurde das Programm *Dnapars* verwendet.

Durch Hinzunahme der DNA-Sequenz einer eng verwandten Art, eröffnet sich die Möglichkeit, den Baum sinnvoll zu wurzeln. Man geht davon aus, dass sich die artfremde Sequenz früher abgespalten hat und stärker divergiert ist, als sich die Haplotypen derselben Art aufgespalten haben. Der Vorteil dieser Ergänzung liegt darin, dass man dem Stammbaum eine Richtung geben kann. Aus der Datenbank NCBI wurde dafür eine entsprechende D-loop-Sequenz des Javanischen Pustelschweines (*Sus verrucosus*) entnommen und in die Stammbaumberechnungen einbezogen.

2.4.2.4 Haplotypendiversität

Die Haplotypendiversität ist ein Maß für die Variabilität innerhalb einer Population. Sie beschreibt die Wahrscheinlichkeit, dass zwei zufällig aus der Population entnommene Individuen einen unterschiedlichen Haplotypen tragen. Dabei wird vernachlässigt, an wie vielen Stellen sich die Haplotypen unterscheiden.

$$HD = \frac{n}{n-1} \left(1 - \sum_{i=1}^a x_i^2 \right) \quad \text{Haplotypendiversität}^{18}$$

Dieser Wert wurde mit dem Computerprogramm DnaSP 4.0 (LIBRADO & ROZAS 2009) für jede Population ermittelt. Die ursprüngliche Formel (NEI 1987) wurde in dem Programm leicht modifiziert.

¹⁸ n : Anzahl der untersuchten Individuen der Population; a : Anzahl der beobachteten Haplotypen innerhalb der Population; x_i : relative Häufigkeit des i -ten Haplotyps in der Population

2.4.2.5 Nukleotiddiversität

Bei der Berechnung der Nukleotiddiversität wird der Divergenzgrad der Haplotypen zweier zufällig aus der Population entnommener Individuen mit einbezogen, indem man den mittleren Sequenzunterschied bestimmt. Es wird also berücksichtigt, wie viele Nukleotidsubstitutionen zwei Haplotypen zueinander aufweisen.

$$ND = \frac{n}{n-1} \sum_{i,j=1}^a v_{Ai} v_{Aj} \delta_{ij} \quad \text{Nukleotiddiversität}^{19}$$

Das Programm DnaSP 4.0 (LIBRADO & ROZAS 2009) wurde verwendet, um die Nukleotiddiversität zu berechnen. Dabei wurde zusätzlich ein Korrekturverfahren nach JUKES und CANTOR (1969) angewendet, um die Möglichkeit von Rückmutationen nicht auszuschließen.

2.4.2.6 Nettonukleotiddiversität

Einen paarweisen Vergleich zwischen zwei Populationen führt das Programm DnaSP 4.0 (LIBRADO & ROZAS 2009) mit der Berechnung der Nettonukleotiddiversität (nach NEI 1987) durch. Sie ist ein Maß für die Distanz und beschreibt die mittlere Sequenzdivergenz zweier Populationen (als eine zusammengefasst, ND_{AB}), die um die Sequenzdivergenz innerhalb der Populationen (ND_A und ND_B) korrigiert ist.

$$ND_{AB} = \sum_{i,j=1}^{a,b} v_{Ai} v_{Bj} \delta_{ij} \quad \text{Nukleotiddiversität über die Populationen A und B}^{20}$$

$$ND_{netAB} = ND_{AB} - \frac{(ND_A + ND_B)}{2} \quad \text{Nettonukleotiddiversität der Populationen A & B}^{21}$$

Wie die Nukleotiddiversität wird auch die Nettonukleotiddiversität nach JUKES und CANTOR (1969, s. o.) korrigiert. Die Angabe von Nettonukleotiddiversitäten ermöglicht eine Abschätzung der genetischen Distanz zwischen zwei Populationen.

2.4.2.7 Paarweise F_{ST} -Werte

Analog zum F_{ST} -Wert auf der Basis von Mikrosatelliten-Daten führt das Programm ARLEQUIN ver 3.11 (EXCOFFIER *et al.* 2005) diese Berechnung mit veränderter Formel für DNA-Sequenzen durch. Auch dieser Wert bezieht sich auf die genetische Differenzierung zwischen zwei Populationen, ausgedrückt durch den Anteil an der Gesamtvarianz, der auf die Varianz zwischen den Populationen zurückzuführen ist. Die Berechnungen wurden ganz ohne sowie mit Korrekturverfahren durchgeführt. Welches Verfahren das für den Datensatz beste zur

¹⁹ n: Anzahl der untersuchten Individuen in der Population; v_{Ai} : relative Häufigkeit des i-ten Haplotyps in Population A; v_{Aj} : relative Häufigkeit des j-ten Haplotyps in Population A; δ_{ij} : relativer Sequenzunterschied von Haplotyp i und j (gen. Distanz); a: Anzahl der Haplotypen in Population A

²⁰ v_{Ai} : relative Häufigkeit des i-ten Haplotyps in Population A; v_{Bj} : relative Häufigkeit des j-ten Haplotyps in Population B; δ_{ij} : relativer Sequenzunterschied von Haplotyp i und j (gen. Distanz); a, b: Anzahl der Haplotypen in Population A bzw. B

Korrektur²¹ der Ergebnisse ist, wurde mit dem Internet-Programm FINDMODEL²² ermittelt. Anhand der Daten wurde von diesem Programm getestet, welches Substitutionsmodell in diesem speziellen Fall das wahrscheinlichste ist. Basierend auf den Aussagen dieses Tests werden die Ergebnisse der F_{ST} -Analyse am genauesten durch das in ARLEQUIN enthaltene Verfahren nach TAMURA UND NEI (1993) mit $\gamma=0,04$ korrigiert. Diese Φ_{ST} -Werte unterscheiden sich in der Regel bei intraspezifischen Vergleichen weniger stark von den F_{ST} -Werten.

Wie in Absatz 2.4.1.10 beschrieben wurden die paarweisen Distanzen (ND_{net} , F_{ST} , Φ_{ST}) auf der Basis der mitochondrialen DNA-Sequenzen unter Verwendung der geografischen Distanzen auf *Isolation by distance* geprüft.

2.4.2.8 AMOVA (Analyse der molekularen Varianz)

Die Analyse der molekularen Varianz ausgehend von Haplotypen wird ebenfalls (wie bei den Mikrosatelliten-Daten, Abs. 2.4.1.9) mit dem Programm ARLEQUIN ver 3.11 (EXCOFFIER *et al.* 2005) berechnet. Die Indizes beschränken sich bei der Sequenz-Analyse jedoch auf die Variabilitäts-Niveaus der Populationen (F_{ST}) beziehungsweise der definierten Gruppen (F_{CT}) in Bezug auf die Totalpopulation sowie auf die der Subpopulationen in Bezug auf die Einteilung in Gruppen (F_{SC}), da Variabilität innerhalb eines Individuums bei diesem Markersystem nicht existiert.

Wie auch bei den paarweisen F_{ST} -Werten wurden die Berechnungen mit konventioneller und mit korrigierter Formel (siehe Abs. 2.4.2.7) durchgeführt und damit Φ_{ST} - und Φ_{CT} -Werte ermittelt.

2.4.2.9 SAMOVA (Spatial AMOVA)

Das Programm SAMOVA (Quelle) teilt die vorhandenen Populationen anhand ihrer Sequenzdaten und geografischen Koordinaten in eine definierte Anzahl von Gruppen ein und wählt dafür die wahrscheinlichste Kombination der Populationen. Die Theorie hinter der Methode basiert auf einer räumlichen (*spatial*) AMOVA. Für alle logisch sinnvollen Kombinationen von Populationen wird eine AMOVA durchgeführt und der Anteil der Gesamtvariabilität, der auf die Differenzierung zwischen den Gruppen zurückzuführen ist (F_{CT} -Wert), ermittelt. Die Gruppierung mit dem höchsten F_{CT} -Wert für eine bestimmte Anzahl von Gruppen wird als wahrscheinlichste Einteilung angenommen.

SAMOVA erstellt für jede dieser wahrscheinlichsten Gruppierungen eine ARLEQUIN-Eingabedatei, mit der dann zusätzlich eine AMOVA mit korrigierter Formel durchgeführt wird, um für jede Anzahl an Gruppe den Φ_{CT} -Wert zu ermitteln.

²¹ Korrektur der durch nicht beachtete Rückmutationen sowie durch ungleichmäßige Verteilung der Substitutionen (γ) entstandenen Fehler

²² <http://www.hiv.lanl.gov/content/sequence/findmodel/findmodel.html>

2.4.2.10 Mismatch Distribution

Mit Hilfe einer *Mismatch Distribution*-Analyse (SCHNEIDER & EXCOFFIER 1999) lassen sich vergangene einschneidende Ereignisse, die den Bestand der Population stark beeinflusst haben (plötzliche Ausbreitung, Besiedelungswellen, Flaschenhals-Effekte), ausfindig machen. Die Sequenzen aller Individuen werden paarweise verglichen und die Unterschiede aus allen Vergleichen festgestellt. ARLEQUIN ver 3.11 (EXCOFFIER *et al.* 2005) zählt anschließend die Häufigkeit für jede Anzahl von Sequenzunterschieden aus. Mit diesen Daten kann ein Diagramm mit dem Programm EXCEL von MICROSOFT OFFICE erstellt werden.

Die Form der Kurve lässt Schlussfolgerungen über den Vorgang der Besiedelung zu. Eine unimodale Verteilung der paarweisen Sequenzunterschiede (einzelner Peak) weist auf eine Bestätigung des *Sudden expansion models* (plötzliche Ausbreitung) hin. Dieses Modell wird als Nullhypothese angenommen und getestet. Abweichungen werden durch weitere *Peaks* des Graphen angedeutet (bimodal) und durch signifikante Werte für den *Harpending's Raggedness index* („H.'s Zackigkeits-Index“, HARPENDING 1994) und die Summe der quadrierten Abweichungen (*squared deviations*) angezeigt. Eine bimodale (oder multimodale) Verteilung der *Mismatch Distribution* ist typisch für Populationen, die nicht durch ein einmaliges Besiedelungsereignis entstanden ist, sondern durch mehrere Wellen der Immigration. Aber auch überstandener *Bottleneck* mit anschließender Wiederausbreitung kann eine erhöhte „Zackigkeit“ und mehrere *Peaks* verursachen.

3 Ergebnisse

Tabelle 4: Proben- und Datenumfang für Sequenz- und Mikrosatelliten-Analysen. Populationen mit * wurden bei vielen Berechnungen in eine Berg- und eine Flachlandpopulation aufgeteilt. Für die Mikrosatelliten-Analysen wurde aus Zeit- und Kostengründen ein reduzierter Stichprobenumfang verwendet.

Populationen	Stichproben- umfang (n)	Sequenzanalysen		Mikrosatelliten-Analysen		
		PCR- Ausfall	Datenumfang	Reduk. von n	PCR- Ausfall	Daten- umfang
Polen*	12		12			12
Slowakei	17	1	16		3	14
Ukraine*	26	8	18		8	18
Lipova	11		11			11
Constanța	6		6			6
Plateau	8	4	4		4	4
Caransebeș	23		23			23
Timișoara	41		41			41
Harz	20		20			20
Segeberg	17		17			17
Kogel	35		35			35
Emkendorf	17		17			17
Luxemburg	82		82	52		30
West-BRD	51	1	50	26	1	24
Belgien	65		65	44	1	20
Griechenland	118	3	115	87	2	29
Kroatien	15	1	14		1	14
Σ	564	18	546	209	20	335

3.1 Mikrosatelliten-Analyse

3.1.1 Rohdaten

Ausfälle bei der Genotypisierung können verschiedene Ursachen haben. Die Lagerung der Gewebeprobe nach der Entnahme spielt dabei eine große Rolle. Verunreinigungen im Isolat und Denaturierung der DNA durch Über- oder falsche Lagerung dürften in der vorliegenden Arbeit im Falle der älteren Proben (Slowakei und Ukraine) einen Teil der Ausfälle herbeigeführt haben. Bei 17 von den 355 untersuchten Individuen haben auch wiederholtes Isolieren und Variationen bei der PCR (siehe Abschnitt 2.3.2) keine auswertbaren Ergebnisse hervorgebracht. Drei weitere Individuen wurden im Nachhinein aus der Mikrosatelliten-Analyse ausgeschlossen, weil mindestens die Hälfte der Allel Daten nicht verfügbar war (siehe Tabellen 4 und 23).

Nur insgesamt 36 (1,3 %) Versuche der Genotypisierung der acht verschiedenen Loci bei den 335 verbleibenden Proben sind fehlgeschlagen. Die Anzahl der Ausfälle je Locus variiert zwischen null (S0001) und sieben Individuen (S0007). Bei 18 der 36 Ausfälle liegt der Fehler bei einem Mangel an DNA-Isolat (Population Kroatien), das nicht im Rahmen der Bearbeitungszeit neu beschafft werden konnte. Die Rohdaten sind in Tabelle 23 im Anhang aufgeführt.

Tabelle 5: Anzahl und Längenvarianz der beobachteten Allele

Locus	Anzahl versch. Allele	Allellängen [bp]
S0001	15	191-219
S0005	25	200-260
S0007	17	159-195
S0062	13	152-208
S0070	11	262-290
S0097	18	207-251
S0121	15	164-194
S0228	8	221-243

Wie man der Tabelle 5 entnehmen kann, wurden an den acht verwendeten Mikrosatelliten-Loci zwischen acht (S0228) und 25 (S0005) Allele beobachtet. Insgesamt wurden in allen 335 Proben an allen Loci 122 verschiedene Allele gefunden. Die Populationen weisen im Durchschnitt zwischen 3,2 und 9,4 Allele je Locus (N_{AL} , siehe Tabelle 9) auf.

In den Populationen Emkendorf und Kroatien ist der Locus S0228 monomorph. Das einzige in diesen Populationen beobachtete Allel (225) wurde auch in allen anderen Populationen mit einer Häufigkeit von 40,0 bis 95,5 % ($\bar{\varnothing}$ 78,4 %) beobachtet.

3.1.2 Nullallele

Die Betrachtung des vollständigen Datensatzes gibt einen ersten Hinweis auf die Existenz von Nullallelen, wenn bei einem Locus besonders häufig die Genotypisierung komplett ausgefallen ist (homozygote Nullallele, siehe Abschnitt 2.4.1.2). Tatsächlich liegen in dieser Arbeit höchstens 2 % der Genotypen eines Locus nicht vor. Zieht man die aus bekannten Gründen fehlenden Individuen ab (Kroatien, siehe Abs. 3.1.1), so verbleiben lediglich 1,5 %. Dieser Anteil ist im Allgemeinen sehr niedrig, so dass diese erste Betrachtung keinen Hinweis auf Nullallele gibt.

Der Test auf Nullallele wurde mit dem Programm MICRO-CHECKER 2.2.3 (VAN OOSTERHOUT *et al.* 2004) für jede der 17 Populationen und jeden der acht Loci unter den in Tabelle 25 im Anhang beschriebenen Voraussetzungen durchgeführt. Die anhand der vier Methoden berechneten Werte sagen in ihrer Gesamtheit aus, dass es bei zwölf Kombinationen Hinweise auf die Existenz von Nullallelen gibt (Tabelle 6).

Tabelle 6: Hinweise auf Nullallele laut MICRO-CHECKER ver 2.2.3 (VAN OOSTERHOUT *et al.* 2004), Auszug aus Tabelle 25 im Anhang

Locus	Populationen mit Hinweisen auf Nullallele
S0001	-
S0005	Griechenland, West-BRD, Luxemburg
S0007	Polen, Ukraine, Kogel, Griechenland
S0062	Timișoara
S0070	-
S0097	Plateau, Griechenland
S0121	-
S0228	Timișoara, West-BRD

Die Populationen Griechenland und Luxemburg sind bereits durch signifikante Abweichungen vom HWG aufgefallen (siehe oben). Wie bereits erwähnt umfassen diese Populationen vergleichsweise große Flächen in denen eine Substrukturierung schon auf Grund der Distanzen wahrscheinlich ist. Dasselbe gilt für die Population West-BRD.

Die Ergebnisse der Nullallel-Analyse in Verbindung mit dem Test auf Abweichungen vom HWG weisen damit darauf hin, dass weitere Berechnungen unter Vernachlässigung der Möglichkeit, dass latente Nullallele im Datensatz enthalten sein könnten, gerechtfertigt sind und ohne Modifikationen (Eliminierung von Loci) durchgeführt werden können.

Sind in einem Datensatz zu einem hohen Anteil Nullallele, wäre die Anwendung einer Korrektur (z. B. nach CAVALLI-SFORZA & EDWARDS 1967) eine Möglichkeit. Wenn jedoch andere Ursachen für den Homozygotenüberschuss verantwortlich sind, würde eine Korrektur die Daten eher verfälschen, da zum Beispiel eine mögliche Substrukturierung überdeckt werden könnte (CHAPUIS & ESTOUP 2007).

3.1.3 Stotterbanden und *Large allele drop-out*

Die Elektropherogramme der verschiedenen Mikrosatelliten-Loci wiesen ein konstantes Muster mit einer Vielzahl von Signalen auf. Stotterbanden waren die Regel und eine stärkere Ausprägung der kürzeren Allele (bei Heterozygoten) konnte fast ausnahmslos festgestellt werden. Der Test auf Genotypisierungsfehler durch Stotterbanden oder *Large allele drop-out* fiel für jede Population an jedem Locus negativ aus.

3.1.4 Koppelungsungleichgewicht

Die Statistik-Programme ARLEQUIN ver 3.1.1 (EXCOFFIER *et al.* 2005), GENETIX 4.05.2 (BELKHIR *et al.* 1996-2004, Tabelle 27) und GENEPOP ver 4.0.10 (ROUSSET 2008, Tabelle 26) wurden verwendet, um die Loci paarweise und für jede Population einzeln auf ein Koppelungsungleichgewicht zu testen. Jedes der Programme berechnet die Werte mit einer anderen Formel, jedoch weist keiner deutlich auf eine Koppelung zweier Loci hin. Tabelle 7 zeigt eine Zusammenfassung der Ergebnisse. Insgesamt treten bei 1428 Vergleichen 30 signifikante p-Werte auf (2,1 %). Zwölf dieser Werte (0,8 %) fallen allein auf die Population Ukraine, wobei dort jeder Locus zumindest einmal betroffen ist, was vermuten lässt, dass nicht eine Kopplung der Mikrosatelliten dafür ursächlich ist, sondern die in der Population herrschenden Bedingungen.

Die Summe der signifikanten p-Werte je Locus liegt zwischen 0 und 3. Bei 17 Vergleichen je Verfahren (für jede Population separat, drei verschiedene Verfahren, insgesamt 51 je Locus-Paarung) weisen weniger als 5,9 % der p-Werte eines Locus-Paares auf ein Ungleichgewicht hin, das durch eine Koppelung hervorgerufen worden sein könnte.

Tabelle 7: Test auf Koppelungsungleichgewicht, durchgeführt mit GENEPOP/ARLEQUIN/GENETIX, angegeben ist die Anzahl der nach der BONFERRONI-Korrektur signifikanten p-Werte bei 17 Vergleichen je Locus-Paar, **über der Diagonalen** aufgeschlüsselt nach Methoden – **unter der Diagonalen**: Anzahl der signifikanten p-Werte

	S0001	S0005	S0007	S0062	S0070	S0097	S0121	S0228
S0001	•	0/0/0	1/0/0	0/1/0	0/0/0	1/0/0	1/0/0	0/0/0
S0005	0	•	1/1/0	0/2/0	0/1/0	0/2/0	0/2/0	0/0/0
S0007	1	2	•	0/1/0	0/0/0	0/0/0	1/0/1	0/0/0
S0062	1	2	1	•	2/1/0	1/0/1	1/1/0	0/1/0
S0070	0	1	0	3	•	1/0/0	1/1/1	0/0/0
S0097	1	2	1	2	1	•	1/1/0	0/0/0
S0121	1	2	1	2	3	2	•	0/0/0
S0228	0	0	0	1	0	0	0	•

3.1.5 Das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht

Basierend auf groben geografischen Zusammengehörigkeiten wurden die 335 Genotypen 17 Populationen zugeordnet (siehe Abs. 2.1). Anhand dieser Einteilung wurde für jede Population und für jeden der acht Loci getestet, ob eine signifikante Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht vorliegt. Mit der BONFERRONI-Korrektur²³ (Abs. 1.6.2) wurde die Signifikanzschwelle der p-Werte von 0,05 auf 0,00625 gesenkt.

Tabelle 8: Test auf Hardy Weinberg-Gleichgewicht mit ARLEQUIN ver 3.11 (EXCOFFIER *et al.* 2005), (100000 Steps in Markov-Chain, 1000 Dememorisation Steps), angegeben sind p-Werte, * signifikante Abweichung vom HWG ($p \leq 0,05$), **signifikante Abweichung nach der BONFERRONI-Korrektur ($P \leq 0,00625$)

	S0001	S0005	S0007	S0062	S0070	S0097	S0121	S0228
Polen	0,61322	0,92675	0,04869*	0,17850	0,48493	0,53764	0,06090	0,40879
Slowakei	0,02035*	1,00000	0,21456	0,71506	0,09180	0,50812	1,00000	1,00000
Ukraine	0,38238	0,23347	0,01445*	0,02675*	0,70335	0,10449	0,06091	0,27092
Lipova	0,73213	0,41378	0,11260	1,00000	0,94842	0,88975	0,03325*	1,00000
Constanța	1,00000	1,00000	1,00000	0,18385	0,39498	1,00000	1,00000	1,00000
Plateau	1,00000	0,31323	1,00000	0,77467	1,00000	0,01347*	0,77655	0,14166
Caransebeș	0,01640*	0,13344	0,20793	0,55160	0,29739	0,43804	0,01485*	1,00000
Timișoara	0,98834	0,48029	0,65568	0,03689*	0,78410	0,31479	0,62970	0,00266**
Harz	0,06789	0,44662	0,50450	0,31009	0,69745	0,20392	0,49504	0,47063
Segeberg	0,36966	0,81387	0,81952	0,74585	0,66538	0,73351	0,81207	1,00000
Kogel	1,00000	0,05519	0,00758*	0,11345	0,90613	0,04733*	0,55385	0,93526
Emkendorf	0,61672	0,03431*	0,56134	1,00000	1,00000	0,34256	0,27884	monom.
Luxemburg	0,13529	0,05919	0,07547	0,00000**	0,22986	0,84635	0,96121	0,61453
West-BRD	0,59243	0,02555*	0,77181	0,03431*	0,07199	0,84563	0,60594	0,08552
Belgien	0,13528	0,92066	0,01899*	0,88735	0,11350	0,55766	0,90297	0,13227
Griechenl.	0,13571	0,00126**	0,00000**	0,27852	0,06662	0,06184	0,04810*	0,75798
Kroatien	0,79573	0,42300	0,04062*	0,48037	0,03261*	0,28049	0,85475	monom.

Nach der Korrektur nach BONFERRONI, weichen die griechischen Proben in zwei Loci (S0005, S0007) signifikant vom HWG ab, in Timișoara und Luxemburg sind es je ein Locus (S0228 bzw. S0062, siehe Tabelle 8). Die Populationen in Griechenland und Luxemburg zeichnen sich dadurch aus, dass ein sehr großes Gebiet beprobt wurde (Abs. 2.1), bei dem man

²³ Bei der Bonferroni-Korrektur teilt man die Signifikanz-Schwelle (0,05) durch die Anzahl der durchgeführten Tests (hier 8 je Population, also $0,05/8=0,00625$).

möglicherweise von Substrukturierung, also nicht von der für ideale Populationen vorausgesetzten Zufallspaarung ausgehen kann.

Der Locus S0228 ist mit nur acht verschiedenen Allelen sehr wenig variabel, was besonders in Emkendorf und Kroatien auffällt. In diesen Populationen kommt nur ein einziges Allel vor (225 bp, Tabelle 9), das auch in allen anderen Populationen im Durchschnitt mit mehr als 77 %iger Häufigkeit vertreten ist. Unter diesen Voraussetzungen ist es nicht unwahrscheinlich, dass eine zufällige Stichprobe einer Population nur dieses eine Allel (und damit eine signifikante Abweichung vom HWG wie in Timișoara) aufweist.

3.1.6 Genetische Variabilität

Die 17 untersuchten Populationen weisen zwischen 26 (Constanța) und 74 (Griechenland) Allele insgesamt und zwischen 3,3 und 9,3 Allele je Locus auf (*Allelic diversity* N_A , siehe Tabelle 9). Die beobachtete Heterozygotie (H_O) beträgt zwischen 0,570 (Kroatien) und 0,715 (Belgien), im Mittel 0,663 und über alle Populationen gemessen 0,667. Die erwartete Heterozygotie (H_E) umfasst die Werte von 0,543 (Constanța) bis 0,794 (Plateau); sie beträgt durchschnittlich 0,703 und über alle Populationen gemessen 0,693. Der für die Stichprobengröße korrigierte Wert der *Allelic richness* (A_R) schwankt zwischen 3,413 (Segeberg) und 7,139 (Griechenland). Die zwei niedrigsten Werte (Segeberg und Emkendorf) reißen im Vergleich zu den übrigen Werten nach unten aus. Der Mittelwert liegt bei 5,765. Die A_R wurde für die meisten Populationen auf der Basis von elf Genotypen berechnet, für die Populationen Plateau und Constanța wurden vier beziehungsweise sechs Genotypen als Grundlage gewählt. Diese Diversitätsmaße haben über die Populationen hinweg analoge Aussagen. Den farbigen Balken in der Tabelle kann man auf den ersten Blick entnehmen, dass sich die Werte für H_E , H_O , N_A und A_R relativ ähnlich verhalten.

Tabelle 9: Anzahl der gefundenen Allele, Stichprobenumfang (n), Summe der Allele an allen Loci einer Population, durchschnittliche Anzahl der Allele je Locus (N_{AL}) bzw. je Population (*Allelic diversity*, N_A), beobachtete (H_O) und erwartete (H_E) Heterozygotie, durchschnittliche *Allelic richness* (A_R) auf der Basis von 11 Genotypen (Constanța 6, Plateau 4) pro Population (Anzahl der Genotypen in Constanța und Plateau <11), die Balken spiegeln die Höhe des Wertes wider.

	n	Anzahl der gefundenen Allele									Σ aller Allele	H_O	H_E	N_A	A_R
		S0001	S0005	S0007	S0062	S0070	S0097	S0121	S0228						
Polen	12	8	9	5	7	6	5	6	3	49	0,677	0,721	6,1	5,993	
Slowakei	14	8	12	5	7	5	5	8	4	54	0,685	0,711	6,8	6,297	
Ukraine	18	8	11	10	6	7	8	7	6	63	0,694	0,74	7,9	6,771	
Lipova	11	5	7	4	5	5	9	6	2	43	0,693	0,673	5,4	5,375	
Constanța	6	4	3	2	4	2	4	4	3	26	0,645	0,543	3,3	4,75	
Plateau	4	5	6	6	5	4	5	5	2	38	0,656	0,794	4,8	3,25	
Caransebeș	23	7	11	4	6	5	9	7	4	53	0,665	0,716	6,6	5,731	
Timișoara	41	6	11	6	7	4	10	9	4	57	0,682	0,713	7,1	5,713	
Harz	20	8	13	10	6	6	7	8	4	62	0,694	0,73	7,8	6,585	
Segeberg	17	3	4	6	4	3	4	3	2	29	0,617	0,561	3,7	3,413	
Kogel	35	6	13	8	6	5	8	5	3	54	0,675	0,694	6,8	5,493	
Emkendorf	17	5	5	5	3	2	4	5	1	30	0,579	0,57	3,8	3,471	
Luxemburg	30	10	13	9	6	6	9	7	3	63	0,706	0,746	7,9	6,193	
West-BRD	24	8	11	8	6	7	8	11	3	62	0,691	0,757	7,8	6,228	
Belgien	20	7	11	10	6	5	8	9	4	60	0,715	0,752	7,5	6,314	
Griechenland	29	8	12	12	8	8	11	9	6	74	0,63	0,765	9,3	7,139	
Kroatien	14	6	8	7	3	6	8	8	1	47	0,652	0,769	5,9	5,752	
über alle	335	15	25	17	13	11	18	15	8	122	0,667	0,693	15,3	7,782	
N_{AL}		6,6	9,4	6,9	5,6	5,1	7,2	6,9	3,2		ø 0,663	ø 0,703	ø 6,4	ø 5,765	

3.1.7 Differenzierung zwischen den Populationen

3.1.7.1 Private Allele

Die Auszählung der privaten (exklusiven) Allele wurde in Bezug auf einzelne Populationen (19²⁴) wie auch auf Populationsgruppen (5) (siehe Tabelle 10) durchgeführt. Insgesamt wurden innerhalb der 122 an den acht Loci beobachteten Allele für die Populationen 19 und für die Gruppen 25 exklusive gefunden. Die meisten (7) wurden in Griechenland ermittelt, welches die einzigen exklusiven Allele der Gruppe Balkan beiträgt. Zwischen einem und drei Allele findet man in sieben weiteren Populationen sowie vier oder fünf in allen übrigen Gruppen. In der kleinsten der 19 Populationen (Plateau, n=4) wurden insgesamt drei exklusive Allele gefunden, die alle demselben Individuum entstammen (Si 1).

An allen acht Loci wurden private Allele gefunden (S0001 nur in Bezug auf die Gruppen). Der mit 25 Varianten variabelste Locus (S0005) zeigt mit sechs gruppenspezifischen Allelen die höchste Anzahl, während S0007 die meisten (17) populationspezifischen Allele liefert.

²⁴ Aufteilung der Populationen Polen und Ukraine in je eine Berg- und eine Flachlandpopulation

Tabelle 10: Private (exklusive) Allele je Population (links in der Spalte) bzw. Populationsgruppe (rechts in der Spalte) und Locus, angegeben ist die Länge der Allele

Population(en)	S0001	S0005	S0007	S0062	S0070	S0097	S0121	S0228	Σ gesamt									
Σ beob. Allele	15	25	17	13	11	18	15	8	122									
Polen Flach																		
Ukraine Fl.					262		178	241	3									
Timișoara				152	262		178	241	4									
Constanța				152					1									
Polen Berg																		
Slowakei																		
Ukraine B.																		
Lipova	197		159	176	270	227			5									
Plateau			159	176	270				3									
Caransebeș																		
Harz		260	195						2									
Segeberg		256																
Kogel		258	195						4									
Emkendorf		260							1									
Emkendorf		258							1									
Luxemburg																		
West-BRD		250	161	170			194		5									
Belgien		254							1									
Belgien			161						1									
Griechenl.		204	167		290	215		223	7									
Griechenl.		204	167		290	225	215	243	7									
Kroatien						225	225	243	7									
Σ	0	1	3	6	4	4	2	3	3	3	3	3	1	2	3	3	19	147

3.1.7.2 Paarweise genetische Distanzen

Bei den vier verschiedenen Verfahren zur Berechnung der genetischen Distanz²⁵ zwischen zwei Populationen (siehe Abschnitt 2.4.1.8, Tabellen 28 und 29) ergaben sich bei 57 von 171 Populationspaaren ausschließlich Werte, die auch nach der BONFERRONI-Korrektur auf eine signifikante Differenzierung hinweisen (siehe Tabelle 30). Weitere 51 Paare erhielten durch drei verschiedene Rechenwege einen signifikanten Wert. Lediglich bei 15 Populationspaaren wies keine einzige Methode auf eine signifikante Differenzierung hin. Dabei handelt es sich in fünf Fällen um Vergleiche zwischen Populationen der nördlichen Karpaten, in sieben Fällen um Vergleiche mit der kleinsten aller Populationen (Plateau, n=4), desweiteren die Paare Luxemburg/Belgien, Griechenland/Ukraine Berg und Polen Flach/Lipova, wobei von diesen nur Luxemburg und Belgien geografische Berührung zueinander aufweisen.

²⁵ Die Begriffe Distanz und Differenzierung werden hier in dem Bewusstsein gleichbedeutend benutzt, dass ihr Inhalt zwar das gleiche beschreibt, der erste sich aber auf absolute, der zweite auf relative Werte bezieht, und damit die Bedeutung nicht gleich ist.

Die Populationen im Einzelnen weisen zwischen 33 und 70 signifikante Vergleiche (von 72) zu allen anderen auf, mit nur 17 Werten bildet die Population Plateau eine Ausnahme. Insgesamt sind 66,5 % aller Werte (910 von 1368) ein deutlicher Hinweis auf eine hohe Differenzierung zwischen den Populationen.

Tabelle 11: Gemittelte Distanzwerte der Populationen zu allen anderen unter Anwendung vier verschiedener genetischer Methoden (siehe Abs. 2.4.1.8) sowie geografische Distanz in km, Korrelationskoeffizient des Tests auf Korrelation (zwischen genetischer und geografischer Distanz) nach MANTEL (1967)

	F _{ST}	R _{ST}	Chord-Dist.	Nei(1972)-Dist.	Geogr. Dist.
Polen Flach	0,1318	0,0527	0,109	0,545	709
Polen Berg	0,1128	0,1555	0,097	0,452	674
Slowakei	0,0872	0,0786	0,079	0,34	643
Ukraine Flach	0,093	0,1078	0,09	0,41	787
Ukraine Berg	0,0112	0,1443	0,105	0,451	727
Lipova	0,1043	0,1358	0,091	0,384	697
Constanta	0,2125	0,1908	0,138	0,724	1087
Plateau	0,1012	0,0695	0,12	0,57	822
Caransebes	0,0904	0,0875	0,085	0,355	739
Timisoara	0,094	0,1143	0,083	0,358	707
Harz	0,1369	0,1685	0,112	0,574	806
Segeberg	0,1617	0,1318	0,102	0,443	921
Kogel	0,1002	0,1142	0,088	0,362	885
Emkendorf	0,2247	0,2536	0,121	0,603	948
Luxemburg	0,1034	0,1312	0,095	0,427	989
West-BRD	0,125	0,1006	0,104	0,573	967
Belgien	0,0047	0,0947	0,101	0,49	985
Griechenland	0,0881	0,0841	0,086	0,094	1194
Kroatien	0,0954	0,0771	0,088	0,347	785
∅	0,1205	0,1207	0,1	0,447	846
Korrel.-Koeff.	0,407	0,325	0,601	0,531	-

Die durchschnittlichen Distanzwerte der einzelnen Populationen (siehe Tabelle 11) zu allen anderen zeigen im Vergleich der vier Methoden an einigen Stellen Abweichungen. Während der mittlere R_{ST}-Wert der Population Polen Flach (0,0527) weit unter dem mittleren Mittelwert aller Populationen liegt (0,1207) und damit der kleinste von allen ist, zeigt dieselbe Population bei den drei anderen Distanzmaßen überdurchschnittlich hohe Mittelwerte an. Ähnlich verhält es sich mit dem mittleren F_{ST}-Wert der Population Ukraine Berg im Vergleich zu den übrigen Distanzen.

Geografisch ist Griechenland von allen anderen Populationen insgesamt am weitesten entfernt (1194 km). Trotz dieser großen Durchschnittsdistanz Griechenlands ist die genetische Distanz in allen vier Mittelwerten auf einem sehr niedrigen Level. Besonders widersprüchlich sind die Vergleiche mit Emkendorf. Die moderaten genetischen Distanzen liegen nur wenig über dem Mittelwert (NEI(1972)- und Chord-Dist.) oder maximal noch sehr deutlich unter dem Höchstwert, die geografische Distanz (1821 km) ist aber die zweithöchste aller paarweisen Vergleiche.

Aus der Perspektive Emkendorfs sind die Verhältnisse ebenso auffällig: Insgesamt hat es (neben Constanța) die höchsten Durchschnittsdistanzen zu allen Populationen (Tabelle 11). Die von Emkendorf am weitesten entfernte Population (Griechenland) weist dabei aber lediglich unterdurchschnittliche (nur $R_{ST}=0,27$ leicht über dem Durchschnitt $\bar{\phi}=0,25$) genetische Distanzwerte auf. Die Unterschiede zu den benachbarten Populationen (Segeberg, 33 km; Kogel, 87 km) sind im Vergleich zu weiter entfernten eher niedrig, dennoch weisen sämtliche Werte auf eine signifikante Differenzierung hin.

Vergleichbare geografische Verhältnisse finden wir in der Gruppe BeDeLux (Belgien, West-BRD und Luxemburg), wo insgesamt nur drei von zwölf Vergleichen signifikante Werte hervorbringen, ganz im Gegensatz zu den schleswig-holsteinischen Populationen mit elf von zwölf signifikanten Vergleichen. Die Populationen der BeDeLux-Gruppe zeigen untereinander sehr niedrige Distanzen, die deutlich unter dem Durchschnitt liegen. Lediglich Chord-Distanz und F_{ST} -Wert weisen auf eine sehr geringe aber signifikante Differenzierung von West-BRD und Luxemburg hin; ebenso die $NEI(1972)$ -Distanz zwischen West-BRD und Belgien.

Innerhalb der Karpaten-Populationen, wo die Populationsdichte am größten ist, finden wir eine weniger deutliche Differenzierung. Von 180 Werten weist ein gutes Drittel (61) auf signifikante Unterschiede hin. Die 14 Vergleiche zwischen den Bergpopulationen der Karpaten ergaben von 56 möglichen Werten 17 Hinweise (30,4 %) auf signifikante Differenzierung, die mit nur einer Ausnahme (R_{ST} von Ukraine Berg/Lipova) unter dem Gesamtmittelwert der jeweiligen Methode liegen. Beim Vergleich der Flachlandpopulationen um die Karpaten miteinander stößt man auf zwölf (von 24) signifikante Werte (50,0 %). Sieben von ihnen sind höher als der Gesamtmittelwert, wobei nur bei einem von diesen Vergleichen Constanța nicht beteiligt ist. Die Differenzierung zwischen Flachland- und Bergpopulationen ist mit knapp einem Drittel signifikanten (von 100) Werten (32,0 %) nicht besonders gut abgesichert, zudem sind nur 13 Werte überdurchschnittlich hoch, zehn Vergleiche davon betreffen Constanța.

3.1.7.3 Korrelation von genetischer und geografischer Distanz

Der MANTEL-Test auf Korrelation zwischen geografischer und genetischer Distanz (siehe Abs. 2.4.1.10, Tabelle 11) ergab eine Bestätigung der *Isolation by distance*-Theorie für die paarweisen Differenzierungswerte F_{ST} und R_{ST} . Sie beide korrelieren höchst signifikant mit einer jeweiligen Abhängigkeit von 0,407 beziehungsweise 0,325 von der geografischen Distanz. Nach ROHLF (1993) ist ein Korrelationskoeffizient kleiner als 0,7 subjektiv als sehr schwach korrelierend zu beurteilen. Den höchsten ermittelten Wert ergab der Vergleich mit der Chord-Distanz (0,557), der aber noch relativ weit unter ROHLFs unterster Schwelle liegt.

3.1.7.4 Analyse der molekularen Varianz

Auch die Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) weist auf Differenzierung der Populationen hin. Mit der Einteilung in Populationsgruppen (wie in Tabelle 10) wurde eine zusätzliche Hierarchieebene geschaffen, so dass die Gesamtvarianz in vier Teile geteilt wurde, die der Teilvarianz der jeweiligen Ebene entsprechen (siehe Abs. 2.4.1.9). Durchgeführt wurden die Berechnungen unter der Annahme des IAM (F-Statistik) sowie des SMM (R-Statistik) (siehe Abs. 1.6.2 und 2.4.1.8).

Es ergab sich dabei ein Anteil von etwa 86 % der Gesamtvarianz (F-Statistik, $F_{IT}=0,145$), der auf die Varianz zwischen den Individuen innerhalb der Populationen zurückzuführen ist (R-Statistik: 83,38 %, $R_{IT}=0,166$), sowie 2,58 % ($F_{IS}=0,032$, R-Statistik: 3,53 %, $R_{IS}=0,039$) für die der Vergleich zwischen den Individuen innerhalb der Populationen ursächlich ist (siehe Tabelle 12).

Den größten Anteil an der Gesamtvarianz nach der Varianz innerhalb der Individuen wird durch die Einteilung in Populationen innerhalb der Gruppen verursacht und führt zu einem Anteil von 7,29 % ($F_{SC}=0,078$, R-Statistik: 7,04 %, $R_{SC}=0,076$). Aus der Einteilung in die fünf Gruppen ergibt sich ein Anteil von 4,18 % ($F_{CT}=0,042$, R-Statistik: 6,04 %, $R_{CT}=0,061$) der Gesamtvarianz. Die AMOVA brachte auf jeder getesteten Ebene eine höchst signifikante Differenzierung hervor, mit Ausnahme des Vergleichs der Individuen innerhalb der Populationen. Die auf der F-Statistik beruhende Berechnung zeigt lediglich eine hoch signifikante Differenzierung, auf der Basis der R-Statistik ergibt sie eine nicht signifikante Differenzierung. Ohne die Einbeziehung der individuellen Variabilität addieren sich die Anteile „Zw. Individuen innerh. Populationen“ und „Innerh. der Individuen“ und ein höchst signifikanter $F_{ST}=0,118$ ($R_{ST}=0,134$) wird ermittelt.

Eine AMOVA der zehn Karpatenpopulationen in zwei Gruppen (siehe Abs. 2.1) ergab einen nicht signifikanten, negativen F_{CT} -Wert von $-0,013$ ($R_{CT}=-0,010$). Bei einer zusätzlichen Berechnung mit der Zusammenfassung aller Individuen des Karpaten-Berglandes einerseits und des Karpaten-Flachlandes andererseits unter Vernachlässigung aller übrigen Populationen, ergab sich eine höchst signifikante Differenzierung, bei der 1,449 % (R-Statistik: signifikant mit 1,863 %) der Variabilität auf diese Einteilung zurückzuführen sind.

Tabelle 12: AMOVA auf Basis der F- (oben) bzw. R-Statistik (unten), 10000 Permutationen, Signifikanzniveau der Differenzierung: +++ höchst signifikant ($p < 0,001$), ++: hoch signifikant ($p < 0,01$), n. s.: nicht signifikant ($p \geq 0,05$)

Hierarchieebene	Freiheitsgrade	Summe der Quadrate	Varianz	Anteil der Varianz	Signifikanzniveau
F-Statistik					
Zwischen Gruppen	4	122,407	0,12928	4,18 %	+++
Zw. Populationen innerh. Gruppen	14	136,997	0,22536	7,29 %	+++
Zw. Individuen innerh. Populationen	316	889,472	0,07978	2,58 %	++
Innerh. der Individuen	335	889,500	2,65522	85,94 %	+++
Σ	669	2038,376	3,08965		
R-Statistik					
Zwischen Gruppen	4	18850,177	23,26451	6,04 %	+++
Zw. Populationen innerh. Gruppen	14	16626,462	27,13280	7,04 %	+++
Zw. Individuen innerh. Populationen	316	110080,865	13,59948	3,53 %	n. s.
Innerh. der Individuen	335	107588,000	321,15821	83,38 %	+++
Σ	669	253145,504	385,15500		

3.1.7.5 Inzuchtkoeffizienten

Die Berechnung des Inzuchtkoeffizienten über alle Populationen ist Teil der AMOVA und wird basierend auf der F- und R-Statistik ermittelt. Es ergaben sich ein hoch signifikanter F-basierter Wert von 0,032 sowie ein nicht-signifikanter Wert auf R-Basis ($\Phi_{IS}=0,039$).

Die in Tabelle 13 aufgelisteten populationspezifischen Inzuchtkoeffizienten befinden sich in dem Intervall von -0,211 (Constanța) bis 0,198 (Plateau) mit einem Mittelwert von 0,01039. In zwei Populationen (Ukraine Flach und West-BRD) gibt es signifikante Hinweise auf Inzucht, die jedoch nach der BONFERRONI-Korrektur (Abs. 1.6.2) ihre Signifikanz verlieren. Lediglich in Griechenland bleibt der Wert auch nach der Korrektur sogar höchst signifikant. Zwei dieser drei Populationen (West-BRD und Griechenland) umfassen ein viele Quadratkilometer großes Gebiet. Andere Populationen, die ebenfalls sehr große Räume umfassen (Luxemburg, Belgien) weisen keine auffälligen Inzuchtkoeffizienten auf.

In sechs der 19 Populationen beobachtet man einen negativen Inzuchtkoeffizienten, der eher auf Auszucht hinweist, jedoch ist keiner der Werte signifikant.

Tabelle 13: Inzuchtkoeffizienten: Populationsspezifische F_{IS} -Indizes, 10000 Permutationen, *signifikant ($p<0,05$), *** höchst signifikant ($p<0,001$), °nach der BONFERRONI-Korrektur signifikante ($p<0,05/19=0,00263$) bzw. höchst signifikante ($p<0,001/19=0,00005$) p-Werte

Population	n	F_{IS}	P-Wert
Lipova	11	-0,03041	0,610396
Plateau	4	0,19745	0,058416
Caransebeș	23	-0,00488	0,485347
Polen Berg	7	0,01935	0,459109
Slowakei	14	0,00722	0,492871
Ukraine Berg	8	-0,09850	0,830891
Timișoara	41	0,04355	0,087426
Constanța	6	-0,21094	0,893069
Polen Flach	5	0,01818	0,480495
Ukraine Flach	10	0,12442	0,025248*
Kroatien	14	0,05926	0,182475
Griechenland	29	0,15188	0,000000***°
Emkendorf	17	-0,18014	0,995050
Segeberg	17	-0,10300	0,949703
Kogel	35	0,02835	0,217921
Harz	20	0,01310	0,328416
Belgien	20	0,03700	0,234455
West-BRD	24	0,08416	0,022871*
Luxemburg	30	0,04127	0,143663
		ϕ 0,01039	

3.1.7.6 Assignment Tests

Das Programm GENECLASS ver 2 (CORNUET *et al.* 1999) wurde auf den gesamten Probenumfang wie auch separat für die Karpaten und deren Umgebung angewendet. Es wurden Einzeltests und Simulationen mit 10000 Schritten durchgeführt. Bei der Analyse der 19 Populationen wurden je nach Methode bei den Einzeltests zwischen 218 (65,1 %) und 238 (71,0 %) der 335 Individuen korrekt, also mit größter Wahrscheinlichkeit (und im ersten Rang) der eigenen Population, zugeordnet (\emptyset 68,2 %, siehe Tabellen 14 und 31²⁶). Der Qualitätsindex dafür beträgt in Mittel 64,87 %. Die Anwendung *Simulation* führte im Vergleich zu den Einzeltests zu einer Verminderung der richtigen Zuordnungen auf durchschnittlich 55,6 % (186 Individuen), die mit einem starken Abfall des Qualitätsindexes einher geht.

Tabelle 14: Ergebnisse der Assignment Tests mit GENECLASS ver 2 (CORNUET *et al.* 1999), in Klammern steht die absolute Anzahl der korrekt zugeordneten Individuen

		Einzeltest		Simulation (10000)		
		Methode	korrekt zugeordnet	Qualitätsindex	korrekt zugeordnet	Qualitätsindex
alle 19 Populationen 335 Individuen		RANNALA & MOUNTAIN (1997)	71,0 % (238)	67,39 %	57,6 % (193)	36,07 %
		BAUDOIN & LEBRUN (2001)	65,1 % (218)	62,16 %	52,8 % (177)	28,99 %
		PAETKAU <i>et al.</i> (1995)	68,4 % (229)	65,05 %	56,4 % (189)	35,15 %
		\emptyset	68,2 % (228)	64,87 %	55,6 % (186)	33,40 %
10 Karpaten-Pop. 129 Individuen		RANNALA & MOUNTAIN (1997)	64,3 % (83)	61,80 %	55,0 % (71)	35,51 %
		BAUDOIN & LEBRUN (2001)	59,7 % (77)	57,64 %	56,6 % (73)	31,4 %
		PAETKAU <i>et al.</i> (1995)	62,8 % (81)	59,69 %	56,6 % (73)	33,38 %
		\emptyset	62,3 % (80)	59,71 %	56,1 % (72)	33,43 %

Vernachlässigt man alle Populationen, die nicht in der näheren Umgebung der Karpaten liegen (siehe Abs. 2.1), so werden durchschnittlich 62,3 % (80 Individuen) im Einzeltest und 56,1 % (72 Individuen) in der Simulation ihrer eigenen Population zugeordnet.

Fasst man die Karpatenpopulationen zu Berg- und Flachland-Populationen zusammen, so werden 69,8 % (90 Individuen) richtig zugeordnet, obwohl es nur noch zwei Gruppen gibt. Bei genauerer Betrachtung stellt man fest, dass aus der Menge der Berg-Individuen lediglich sechs von 67 Tieren (9,86 %) falsch zugeordnet werden, während im Flachland 33 von 62 (53,32 %) Individuen eher dem Bergland zugesprochen werden.

Die Simulation auf der Basis der zehn Karpatenpopulationen ergab für jedes Individuum je einen Wert für die Wahrscheinlichkeit, zu einer der zehn Populationen zu gehören. Die mittlere

²⁶Wenn nicht weiter erwähnt werden lediglich die Ergebnisse aus den Berechnungen nach der Formel von RANNALA & MOUNTAIN (1997) besprochen.

Wahrscheinlichkeit eines Individuums einer bestimmten Population zu einer anderen definierten Population zu gehören, ist in Tabelle 15 zu sehen. Fasst man auch hier die Berg- und Flachlandpopulationen zu zwei Gruppen zusammen und bildet für diese wiederum einen Mittelwert (Tabelle 16), so wird deutlich, dass die Wahrscheinlichkeit für ein Wildschwein aus den Karpaten, durch die Software dem Flachland zugeordnet zu werden, mit 7,7 % deutlich kleiner ist als umgekehrt (11,1 %). Die Wahrscheinlichkeit, der eigenen Population zugeordnet zu werden, beträgt in den Bergen 13,0 % und im Flachland 10,9 %. Eine weitere Simulation mit denselben Individuen, aber mit aufgelöster Populationseinteilung unter Beibehaltung der Berg- und einer Flachland-Gruppe (Daten nicht enthalten), zeigt dieselbe Tendenz der Werte (Tabelle 17).

Tabelle 15: Mittlere Wahrscheinlichkeit eines Individuums einer bestimmten Population (Spalte) von dem Programm GENECLASS ver 2 (CORNUET *et al.* 1999) einer anderen Population (Zeile) zugeordnet zu werden, Bergpopulationen sind durch Fettschrift, Flachlandpopulationen durch Kursivschrift gekennzeichnet; zur Verdeutlichung sind hier und in den folgenden zwei Tabellen die Werte, die sich gegenseitig entsprechen, durch farbige Ziffern gekennzeichnet

	PolBe	Slo	UkrBe	LP	Plateau	Car	<i>TM</i>	<i>PolFL</i>	<i>UkrFL</i>	<i>CT</i>
PolBe	0,298	0,211	0,061	0,038	0,121	0,045	0,010	0,078	0,191	0,000
Slo	0,120	0,335	0,027	0,076	0,160	0,087	0,057	0,088	0,208	0,000
UkrBe	0,031	0,039	0,466	0,006	0,169	0,011	0,008	0,014	0,139	0,000
LP	0,057	0,126	0,043	0,335	0,158	0,216	0,181	0,018	0,132	0,000
Plateau	0,039	0,113	0,062	0,061	0,050	0,235	0,177	0,015	0,131	0,000
Car	0,046	0,096	0,042	0,064	0,181	0,472	0,290	0,013	0,100	0,000
<i>TM</i>	0,040	0,066	0,040	0,081	0,163	0,281	0,437	0,009	0,086	0,000
<i>Pol,FL</i>	0,091	0,316	0,060	0,082	0,112	0,168	0,036	0,199	0,197	0,000
<i>UkrFL</i>	0,109	0,186	0,078	0,031	0,223	0,038	0,015	0,053	0,280	0,001
<i>CT</i>	0,013	0,065	0,007	0,002	0,405	0,005	0,025	0,002	0,149	0,261

Tabelle 16: Mittelwerte für Berg- und Flachland aus Tabelle 15

	Berg	<i>Flachland</i>
Berg	0,1304	0,0771
<i>Flachland</i>	0,1110	0,1094

Tabelle 17: Mittelwerte der Simulation mit aufgelösten Pop. unter Beibehaltung der Berg- und Flachlandgruppen

	Berg	<i>Flachland</i>
Berg	0,4829	0,2850
<i>Flachland</i>	0,4167	0,4315

3.1.7.7 Test auf Clusterung

Die Analysen mit dem Programm STRUCTURE 2.3 (PRITCHARD *et al.* 2000) haben für jedes getestete K (Anzahl der Populationen) zehn Werte für den Logarithmus der Wahrscheinlichkeit der richtigen Einteilung in K Gruppen ergeben, deren Mittelwert $[-m(L(K))]$ in Tabelle 18 zu finden ist. Die sich aus dem Mittelwert und der Standardabweichung ergebenden Werte für ΔK sind ebenfalls aufgelistet.

Neben der Berechnung für den Gesamtprobenumfang wurden aufgrund der Fragestellung dieser Arbeit zusätzlich Tests mit elf (Karpatenpopulationen und Kroatien) beziehungsweise zehn (Karpatenpopulationen) Populationen durchgeführt (Tabelle 18).

Abbildung 5 zeigt die Veränderung der negativen logarithmierten Wahrscheinlichkeit $[-m(L(K))]$; rote Linie] sowie die Entwicklung von ΔK (siehe Abs. 2.4.1.12, blaue Linie) in Abhängigkeit von K. $[-m(L(K))]$ schwankt zwischen 9000 und 11000 mit den höchsten Werten bei den kleinsten und größten K-Werten. Ein weiteres Maximum finden wir bei K=10, in den übrigen Bereichen fallen keine weiteren Gipfel des Graphen auf.

Die ΔK -Werte zeigen wesentlich stärkere Schwankungen. Ein sehr hoher Peak befindet sich bei K=3, zwei kleinere bei K=20 und K=9, wobei letzterer im Gegensatz zu den beiden übrigen mit dem Wert für K=10 zusammen einen „flachen Gipfel“ bildet. Laut EVANNO *et al.* (2005) ist die wahrscheinlichste Anzahl der Cluster bei der Analyse des gesamten Probenumfangs K=3, weil dort der deutlichste und höchste Anstieg von ΔK ist. Interpretiert man die Werte nach PRITCHARD *et al.* (2000), so könnte eine Strukturierung in zehn Cluster vorliegen (Peak bei $-m(L(K))$).

Tabelle 18: Ergebnisse der Analysen mit dem Programm STRUCTURE 2.3 (PRITCHARD *et al.* 2000); mit dem Gesamtdatensatz (19 Populationen) für $K \leq 30$, mit den Karpatenpopulationen plus Kroatien (11 Populationen) sowie nur mit den Karpatenpopulationen (10 Populationen), realistische Maxima sind mit Fettschrift gekennzeichnet

K	Gesamter Probenumfang (19 Pop.)		Karpaten und Kroatien (11 Pop.)		Karpaten (10 Pop.)		K	Gesamter Probenumfang (19 Pop.)	
	$-m(L(K))$	ΔK	$-m(L(K))$	ΔK	$-m(L(K))$	ΔK		$-m(L(K))$	ΔK
1	10639,1	--	4151,4	--	3757,3	--	16	9122,5	0,48
2	10069,1	5,38	4017,9	138,10	3621,0	63,12	17	9102,0	0,01
3	9594,2	9,04	4037,5	2,26	3657,3	13,61	18	9080,2	0,93
4	9479,9	0,15	4041,4	1,81	3594,4	4,44	19	9142,5	1,28
5	9357,2	0,14	4106,7	21,29	3632,6	5,39	20	9115,6	3,74
6	9219,3	1,11	3264,7	0,59	3488,7	11,92	21	9206,0	0,36
7	9178,9	0,28	3954,0	4,07	3491,4	5,98	22	9243,0	1,48
8	9113,3	0,03	4035,5	0,21	3579,5	0,12	23	9546,4	1,38
9	9051,1	2,13	4090,4	1,64	3678,4	1,29	24	9564,7	0,64
10	9231,7	2,01	4252,4	0,49	3901,8	1,08	25	9726,4	0,39
11	9188,7	0,51	4370,0	0,76	3892,1	1,29	26	9779,8	0,18
12	9104,4	1,56	4427,4	2,30	3991,0	0,95	27	9880,7	0,32
13	9109,4	0,91	4630,3	0,79	4019,8	0,49	28	10084,8	0,98
14	9054,0	1,16	4660,0	6,39	4101,2	0,12	29	10079,0	0,61
15	9061,9	1,00	4251,1	--	4196,8	--	30	10200,7	--

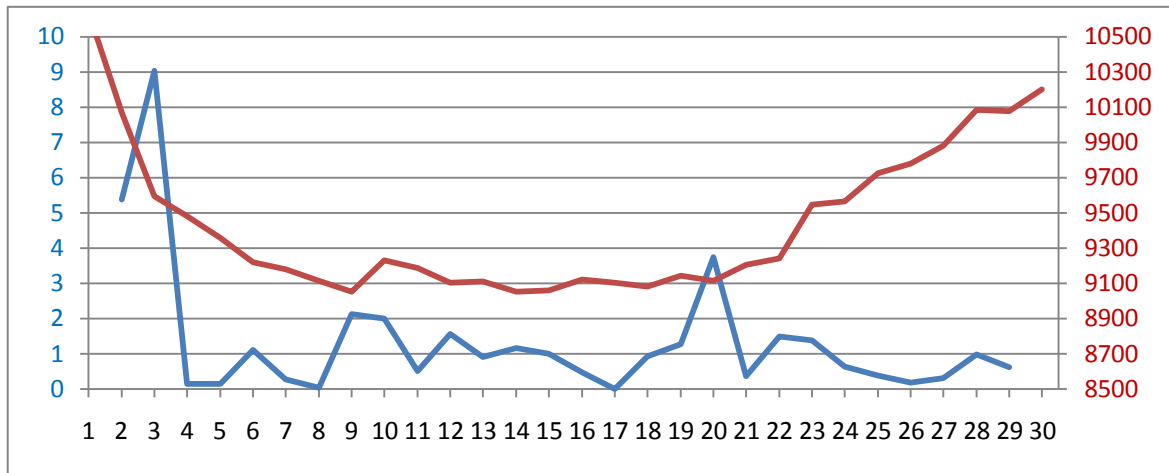


Abbildung 5: Ergebnisse des Tests auf Clusterung für 335 Individuen aus 19 Populationen mit dem Programm STRUCTURE 2.3 (PRITCHARD *et al.* 2000), für $K \leq 30$ (X-Achse) auf der Basis von 10 Wiederholungen für jedes K, **blaue Linie:** ΔK , **rote Linie:** $[-m(L(K))]$

Die schematischen Darstellungen für die wahrscheinlichsten Strukturierungen sind in Abbildung 6 ($K=3$) beziehungsweise im Anhang (Abbildungen 23 bis 29) zu finden. Bei der Annahme von drei Clustern zeigt das Diagramm (Abbildung 5) das höchste Maximum für ΔK . Der Algorithmus fasst die Populationen in und um die Karpaten (1 bis 10) mit jenen in Griechenland (18) und Kroatien (19) zusammen (grün). Auch die westlichen Populationen (BeDeLux, 15-17) bilden gemeinsam mit dem Harz (11) ein Cluster (blau). Es verbleiben die Populationen in Schleswig-Holstein (12 Segeberg, 13 Kogel und 14 Emkendorf) für die dritte Gruppe (rot). Mit wenigen Ausnahmen ist die Zugehörigkeit für alle Individuen einer Population eindeutig.

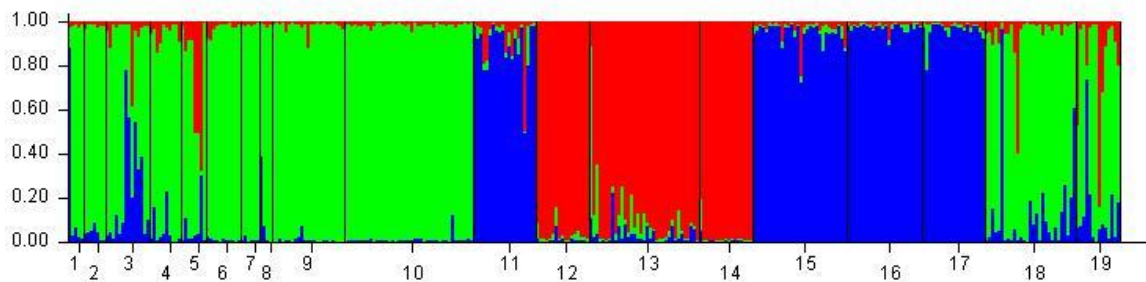


Abbildung 6: Schematische Darstellung der Ergebnisse der Analyse mit dem Programm STRUCTURE, Test auf $K=3$ Cluster für alle 19 Populationen. Für jedes Individuum ist die Wahrscheinlichkeit für die Zuordnung zu einem der drei Cluster in anteilig farbig unterteilten Balken angegeben. Die Zahlen 1 bis 19 bedeuten die Zugehörigkeit zu (vorangenommenen) Populationen. 1 Polen Flach; 2 Polen Berg; 3 Slowakei; 4 Ukraine Flach; 5 Ukraine Berg; 6 Lipova; 7 Constanța; 8 Plateau; 9 Caransebeș; 10 Timișoara; 11 Harz; 12 Segeberg; 13 Kogel; 14 Emkendorf; 15 Luxemburg; 16 West-BRD; 17 Belgien; 18 Griechenland; 19 Kroatien

Die Tests auf weitere Strukturierung bei den übrigen Maxima der ΔK -Werte ergab eine optisch immer undeutlichere Zuordnung. Die Annahme von sechs Clustern (Abbildung 28) behält die Gruppe der Schleswig-Holsteinischen Populationen bei und löst den Harz (11) von der BeDeLux-Gruppe (15-17). Die Individuen aus Caransebeș (9) und Timișoara (10) werden überwiegend zu einem Cluster mit Lipova (6) vereint. Constanța (7) grenzt sich klar von den übrigen rumänischen Populationen ab und ist wie Griechenland (18, hellblau) eingefärbt. Kroatien (19)

zeigt ein diffuses Muster und die nördlichen Populationen der Karpaten (1 bis 5) bilden tendenziell eine Einheit.

Die Annahme von $K=20$ zeigt das zweithöchste Maximum und kommt der vermuteten Strukturierung in 19 Populationen am nächsten (siehe Abbildung 5). Die Eingruppierung ist unter diesen Bedingungen für die Populationen Constanța (7), Harz (11), Segeberg (12) und Emkendorf (14) eindeutig. Deren Individuen werden mit großer Wahrscheinlichkeit zu einem populationspezifischen Cluster zusammengefasst, ohne dass andere Populationen dazu beitragen (siehe Abbildung 29).

Zusätzlich zu den Berechnungen mit dem Gesamtprobenumfang wurden auch Gruppen von Populationen separat analysiert. Die Populationen in der Ukraine (4+5), der Slowakei (3), in Polen (1+2) und Rumänien (6 bis 10) wurden zunächst mit Kroatien (19) zusammen (Abbildungen 26 und 27), später ausschließlich diese getestet (Abbildungen 23 und 24).

Die elf getesteten Populationen (incl. Kroatien) wurden mit der größten Wahrscheinlichkeit in $K=2$ Cluster eingeteilt, ein zweites deutliches Maximum von ΔK findet man bei $K=5$ und bei $K=7$ ein sehr kleines (Abbildung 31). Die Population Constanța (7) bleibt in allen Fällen ungeteilt und bildet schon bei niedrigeren K (mit Ausnahme zweier Individuen der Population Ukraine Flach (4)) einen ganz eigenen Cluster. Die übrigen Populationen werden nicht eindeutig eingeteilt, aber die Individuen innerhalb einer Population zeigen durchgehend eine sehr ähnliche Wahrscheinlichkeitsverteilung (siehe Abbildungen 25 bis 27). Auffällig ist, dass sich die Individuen der Populationen Caransebeș (9) und Timișoara (10) darin sehr ähnlich sind, wie auch die der nordkarpatischen Populationen (1 bis 5) und Kroatien. Der Test auf $K=7$ Cluster isoliert die Population Ukraine Berg (5) mit Ausnahme von zwei Individuen.

Betrachtet man ausschließlich die Populationen des Karpatenraumes, so findet man die größte Unterstützung für $K=2$ (Abbildung 30). Ein weiteres deutliches Maximum gibt es bei $K=6$. Zunächst werden die Populationen Lipova (6), Caransebeș (9) und Timișoara (10) von den übrigen getrennt (Abbildung 23). Bei der Konstellation $K=6$ wird die Population Constanța (7) zusammen mit zwei slowakischen Individuen als eigener Cluster angesehen (siehe Abbildung 24). Lipova (6) ist stark einheitlich gefärbt, einige Individuen aus den Populationen Caransebeș (9) und Timișoara (10) werden jedoch dem gleichen Cluster zugeordnet.

Die Aussagen von $[-m(L(K))]$ sind in allen drei Modellen nur vage. Im Vergleich zu ΔK gibt es teilweise viele nicht konkrete Maxima, die zudem nicht mit denen von ΔK übereinstimmen (besonders Abbildung 5).

3.1.7.8 Verwandtschaftsbäume

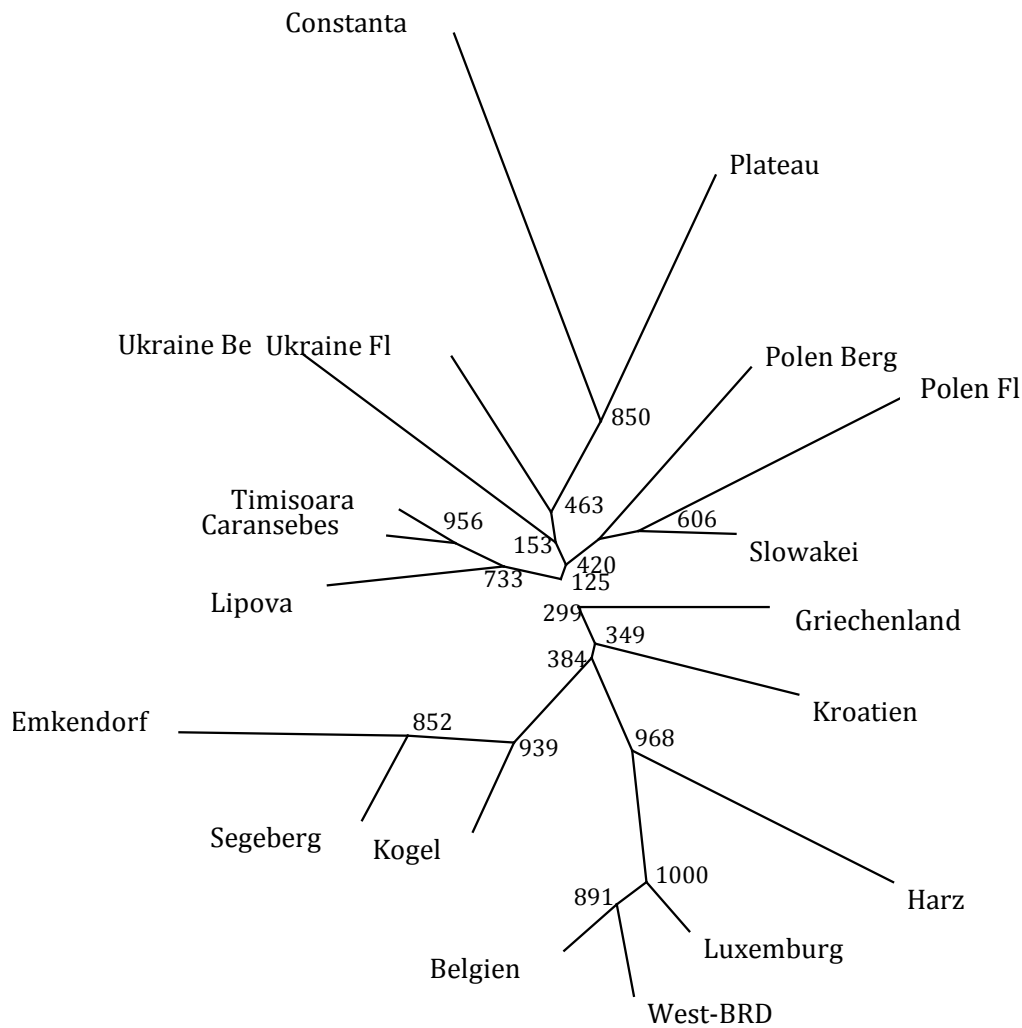
Die auf der Basis von Distanzen nach NEI (1972) und CAVALLI-SFORZA & EDWARDS (1967) entwickelten Bäume zeigen mit kleinen Ausnahmen dieselben Verzweigungen. Der Baum in Abbildung 7 (Chord-Distanzen) siedelt die Population Kogel in der Nähe der übrigen Schleswig-Holsteinischen Populationen an, während die Distanzen nach NEI (1972, Abbildung 8) Kroatien zwischen Kogel einerseits und Emkendorf und Segeberg andererseits setzen. Während Ukraine Berg und Ukraine Flach nach CAVALLI-SFORZA & EDWARDS (1967) gemeinsam auf einem Ast (mit Constanța und Plateau) durch nur zwei Verzweigungen getrennt liegen, wird Ukraine Berg nach NEI (1972) mit Griechenland assoziiert (fünf Verzweigungen Distanz). Der Harz wird einmal den

norddeutschen Populationen zugeordnet (Abbildung 8), einmal eher den südwestlich gelegenen „BeDeLux“-Populationen (Belgien, West-BRD und Luxemburg, siehe Abbildung 7). Im Falle der Populationen Harz und Kogel wird die Version nach CAVALLI-SFORZA & EDWARDS (1967) durch eine sehr hohe *Bootstrap*-Unterstützung (939 bzw. 968) wahrscheinlicher als die nach NEI (1972).

Abgesehen von diesen Unterschieden lassen sich bei beiden Methoden dieselben Cluster identifizieren: Kogel, Emkendorf und Segeberg werden überwiegend auf einem Zweig beobachtet. Das Gleiche gilt für den Cluster Timișoara/Caransebeș/Lipova sowie Belgien/West-BRD/Luxemburg.

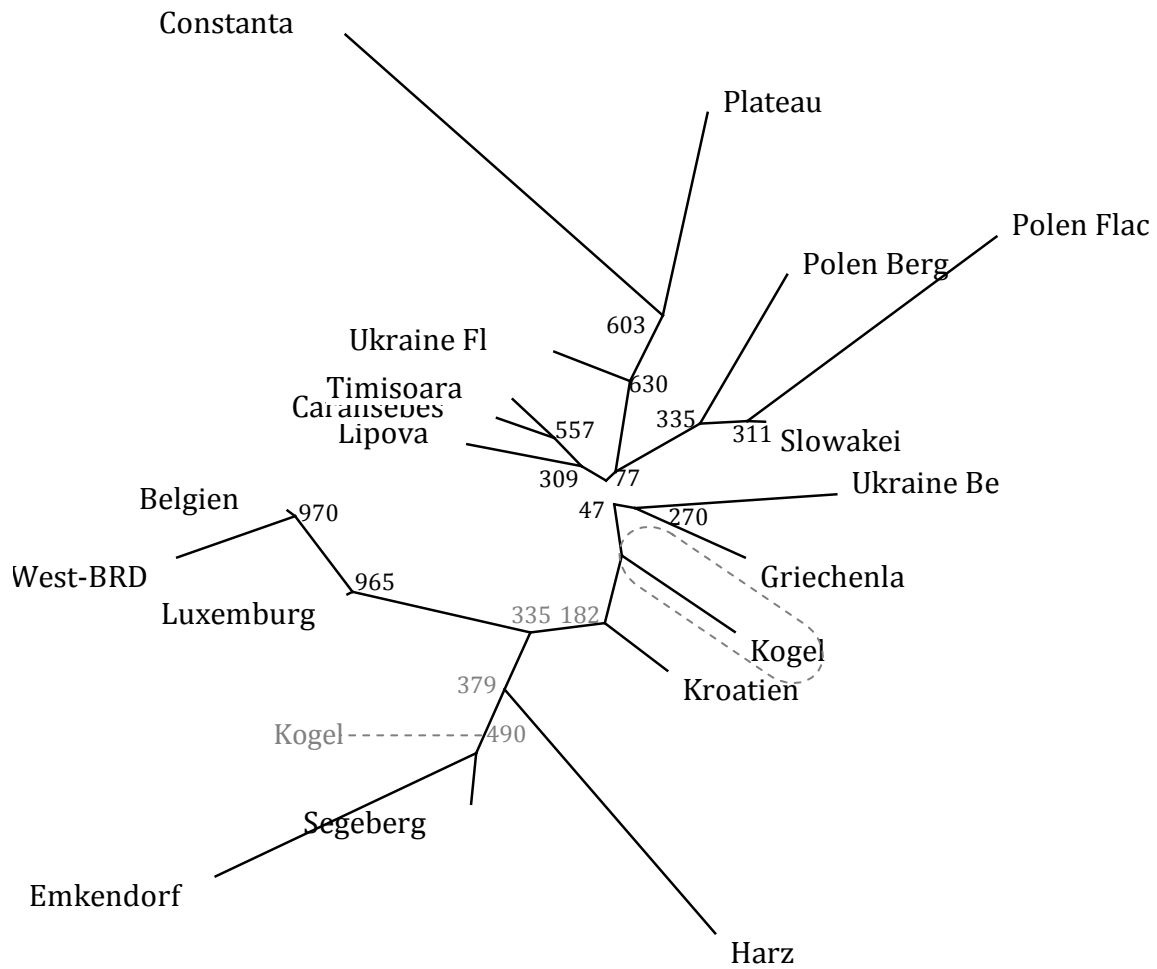
Griechenland und Kroatien nehmen in beiden Bäumen eine zentrale Rolle ein, wobei die Darstellung schlecht unterstützt und damit sehr unsicher ist. Bei einer anderen Darstellung des Baumes wurde die Population Kroatien als Wurzel gewählt, um ein gewurzelttes Phylogramm (siehe Abbildung 32) zu erstellen. Kroatien wird als glaziales Refugium für Wildschweine angenommen (SCANDURA *et al.* 2008) und könnte daher ein Ursprung der postglazialen Wiederbesiedelung sein. Auf diesem Baum teilen sich die Populationen bei beiden Methoden in eine mitteleuropäische (Belgien, West-BRD, Luxemburg, Segeberg, Kogel, Emkendorf und Harz) und eine südosteuropäische (alle Populationen aus der Ukraine, Polen, Slowakei, Rumänien und Griechenland) Gruppe auf.

Die Repräsentativität der Bäume beziehungsweise der einzelnen Verzweigungen wird zum Teil von hohen *Bootstrap*-Werten unterstützt (besonders im Bereich der letzten Verzweigungen, siehe Abbildung 7). Im mittleren Bereich der Bäume ist die Aufspaltung der Populationen recht unsicher, was Werte mit einem Minimum von 47 belegen. Insgesamt wird die Version nach CAVALLI-SFORZA & EDWARDS (1967) besser unterstützt als jene nach NEI (1972).



0.01

Abbildung 7: Verwandtschaftsbaum der Populationen auf der Basis von Distanzen nach **CAVALLI-SFORZA & EDWARDS** (1967, Chord-Distanzen) für Mikrosatelliten, erstellt nach der *Neighbor-Joining*-Methode, die Zahlen an den Verzweigungen geben die jeweiligen *Bootstrap*-Werte an, die Astlängen reflektieren die Distanzwerte (siehe Maßstab).



0.1

Abbildung 8: Verwandtschaftsbaum der Populationen auf der Basis von Distanzen nach NEI (1972) für Mikrosatelliten, erstellt nach der *Neighbor-Joining*-Methode, die Zahlen an den Verzweigungen geben die jeweiligen *Bootstrap*-Werte an, die Astlängen reflektieren die Distanzwerte (siehe Maßstab). Da die Population Kogel nach dem *Bootstrapping* innerhalb des Baumes eine andere Position hat, ist diese Variante in grau ergänzt.

3.2 Mitochondriale Kontrollregion

3.2.1 Haplotypen

Die Sequenzierung des 389 bp langen Abschnitts (siehe Abbildung 9) innerhalb der mitochondrialen Kontrollregion der 564 Individuen (Tabelle 4) ergab einen Datenumfang von 546 Sequenzen, die als Grundlage der weiteren statistischen Analysen dienen. Es wurden 22 verschiedene Haplotypen (HT) identifiziert (siehe Tabelle 19), die sich an insgesamt 25 Nukleotidpositionen unterscheiden.

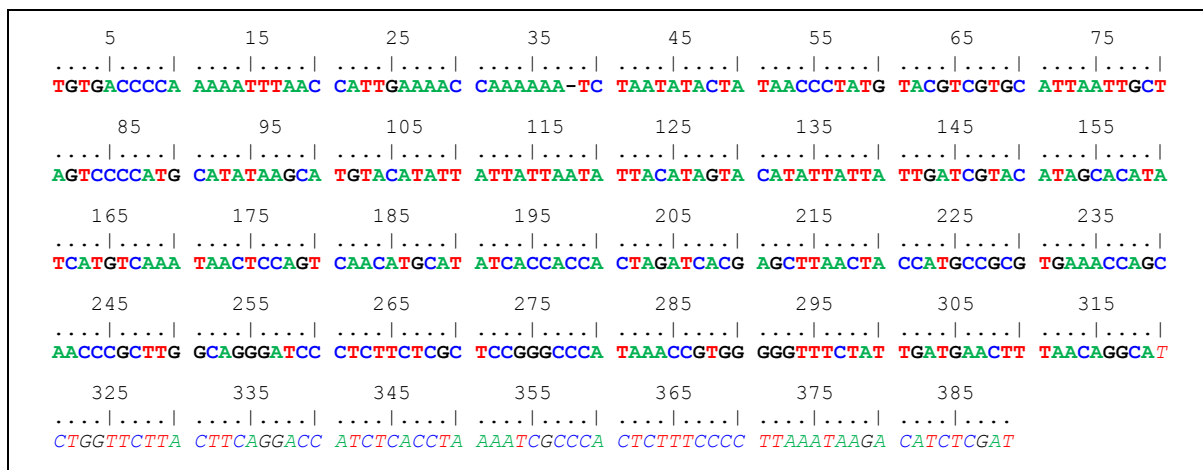


Abbildung 9: DNA-Sequenz (5'-3'-Richtung) des häufigsten Haplotypen (HT A), 389 bp, A: Adenin, C: Cytosin, G: Guanin, T: Thymin; kursive Buchstaben stehen für Basen des Sequenzabschnittes, der in den Berechnungen mit den Daten von SCANDURA *et al.* (2008) keine Beachtung findet

Zwei der 25 Polymorphismen wurden durch Indels hervorgerufen (Position 31 und 38). An Position 14 und 18 finden wir jeweils eine Transversion ($A \leftrightarrow T$). Die übrigen 21 Substitutionen kamen durch Transitionen zustande ($C \leftrightarrow T$, $G \leftrightarrow A$).

Für die auf Sequenzdaten basierenden statistischen Berechnungen wurde der von mir erstellte Datensatz um Sequenzen von weiteren 135 Wildschweinen ergänzt. Diese Individuen stammen aus sechs Regionen, die von dem hier bearbeiteten Stichprobenumfang nicht abgedeckt werden (Italien, Sardinien, Spanien, Frankreich, Österreich und Ungarn). Der polnischen Flachlandpopulation wurden acht Sequenzen hinzugefügt.

Ein Teil dieser Daten ist bereits durch SCANDURA *et al.* (2008) veröffentlicht, alle übrigen Sequenzen stammen von diesem Autor persönlich (siehe Abs. 1.7). Um die Daten kombinieren zu können, mussten vom hinteren (3'-)Ende der Sequenz ein 70 bp langes Stück entfernt werden, so dass im Gesamtvergleich ein 319 bp langes DNA-Fragment von insgesamt 681 Individuen aus 25 Populationen zur Diskussion steht.

Dieser Sequenzkürzung fallen zwei polymorphe Stellen (338 und 347) zum Opfer, so dass die Haplotypen P und B sowie R und G nicht mehr unterschieden werden. Der zweitgenannte Haplotyp wird weiterhin namensgebend sein. Zu den verbleibenden 20 kommen zehn weitere bisher nicht beobachtete Haplotypen, die mit zweistelligen Zahlen benannt werden. Im gesamten Datenumfang finden sich nun 32 polymorphe Stellen (Tabelle 32).

Bei der Auszählung der paarweisen Sequenzunterschiede der 30 Haplotypen (siehe Tabelle 33) ergab sich ein Maximum von 16 Unterschieden bei der Gegenüberstellung der Haplotypen 15 und 81. Im Durchschnitt weisen die Haplotypen in allen Vergleichen zwischen 3,62 (HT A) und 12,90 (HT 15) Nukleotidunterschiede auf (im Mittel 6,63). Die Haplotypen F, G und 15 haben durchschnittlich und mit Abstand mehr Unterschiede (11,4 bis 12,9) als die übrigen (max. 9,0).

Bei der Betrachtung der Haplotypenhäufigkeit (Tabelle 34) fällt auf, dass wenige Haplotypen extrem dominant sind. Der häufigste unter ihnen (HT A) wurde in 155 von 681 Fällen (22,8 %) beobachtet. Zusammen mit den zwei nächst häufigsten Haplotypen (HT B und H) werden bereits 419 Individuen (61,5 %) abgedeckt. Ein Drittel aller Haplotypen weist im Probenumfang nur einen einzigen Träger auf.

Tabelle 19: Polymorphe Stellen der beobachteten 22 Haplotypen (A bis V), angegeben ist jeweils die Position in der 389 bp langen Nukleotidsequenz, die substituierte Base (farblich gekennzeichnet), Transversionen und Indels sind schwarz umrahmt; kursive Schrift kennzeichnet polymorphe Stellen, die durch Sequenzkürzung in den Berechnungen mit den Daten von SCANDURA *et al.* (2008) keine Beachtung findet, äquivalente Tabelle unter Berücksichtigung dieser Daten siehe Tabelle 32

lfde. Nr.	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	n
Position	003	004	005	014	018	025	031	038	040	048	053	064	076	119	174	177	183	189	195	196	201	218	285	338	347	
A	T	G	A	A	A	G	C	-	C	C	A	G	T	T	C	C	A	A	C	C	C	C	C	A	C	139
B					T																					119
C														C												2
D															T							T				7
E								A							T							T				1
F	C					A	-		T	T	G		C		T			G			T	T	T			26
G																							T			21
H					T								C													90
I																T										6
J															T								T			30
K											A															2
L		A													C											5
M					T								C				G				T					1
N	C					A			T	T	G		C				G		T		T	T		T		4
O			G		T																					1
P					T																			G		4
Q				T	T																					1
R																						T		G		32
S																			T					G		47
T					T								C									T				6
U					T									C								T				1
V					T								C	T		G										1
																										546

3.2.2 Verwandtschaftsbäume und *Median Joining*-Netzwerk der Haplotypen

Das auf der Grundlage der Sequenzunterschiede erstellte *Median Joining*-Netzwerk der Haplotypen verdeutlicht deren enge Verwandtschaft (Abbildung 10). Um die 30 Sequenzen in direkten Zusammenhang zu bringen, werden nur wenige (5) hypothetische – also nicht im Probenumfang beobachtete – Haplotypen (schwarze Punkte) in das Netzwerk eingefügt.

Die gleichwertigen Verbindungen zeichnen Netzwerke im Gegensatz zu Stammbäumen aus, da ein Dendrogramm immer nur einen möglichen Evolutionsweg aufzeigen kann. Das Zentrum des Netzwerks bilden die vier Haplotypen A, B, G und H. Sie weisen nicht nur sehr geringe Sequenzunterschiede zu allen anderen Haplotypen (siehe Tabelle 33) auf, sie sind auch mit Abstand am häufigsten vertreten (70,6 %).

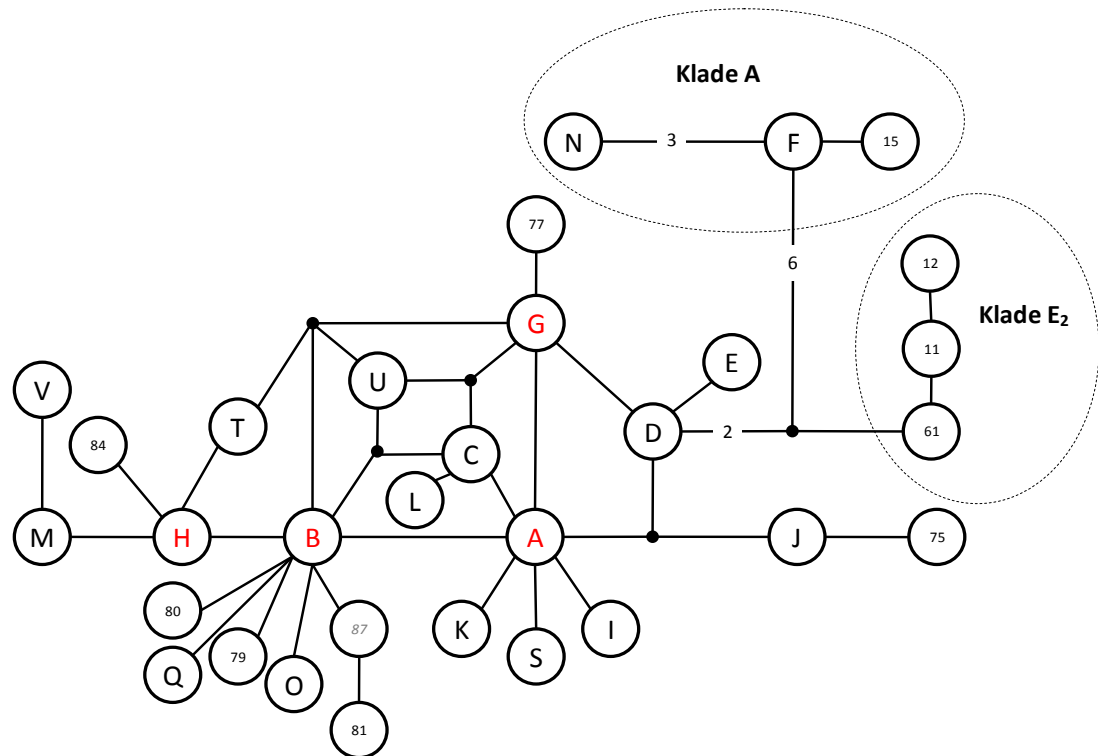


Abbildung 10: Median Joining-Netzwerk der Haplotypen auf der Basis eines 319 bp langen DNA-Fragments; schwarze Punkte stellen hypothetische Haplotypen dar, Zahlen an den Verbindungen zeigen die Anzahl der Mutationsschritte zwischen den Elementen an

Direkte Verbindungen zwischen den Haplotypen bedeuten, dass sie sich in nur einer einzigen Base unterscheiden. Hypothetische Haplotypen (schwarze Punkte) sind eingefügt, wenn Verzweigungen nicht durch gefundene Haplotypen abgedeckt werden. An den Verbindungen sind Zahlen notiert, wenn und um wie viel der Sequenzunterschied zwischen den zu verbindenden Elementen größer als eins ist.

Umrahmt von den häufigsten Haplotypen im Netzwerk befindet sich eine zirkuläre Struktur (Reticulum, BANDEL *et al.* 1999), die in dieser Form (zentral) ein häufiges Phänomen bei Netzwerken ist.

Die Haplotypen, die eine größere Anzahl von Sequenzunterschieden aufweisen und damit im Netzwerk weiter entfernt vom Zentrum und der Mehrzahl der übrigen Haplotypen angesiedelt sind, wurden mit den von SCANDURA *et al.* (2008) veröffentlichten Daten verglichen. Die Gruppe mit den Haplotypen F, N und 15 entspricht demnach der von ihnen definierten asiatischen Klade (A). Die Haplotypen 11, 12 und 61 repräsentieren entsprechend eine europäische Klade (E₂), die

laut SCANDURA und seinen Kollegen ausschließlich auf den Bereich um Italien begrenzt ist. Die übrigen Haplotypen gehören der größten europäischen Klade (E_1) an.

Dem im Fokus stehenden Datensatz wurde für die Erstellung von Verwandtschaftsbäumen ein Haplotyp, der bei einer eng verwandten Art (*Sus verrucosus*) derselben Gattung vorkommt, als Außengruppe hinzugefügt (siehe Abbildungen 11 und 12). Bei der Darstellung als Kladogramm wurde der Baum mit der Außengruppe gewurzelt (siehe Abbildungen 33 und 34). Die Werte an den Astgabeln quantifizieren die Unterstützung durch das *Bootstrap*-Verfahren.

Beide Berechnungsmethoden (MP und ML) ergaben keine eindeutigen Ergebnisse, da die *Bootstrap*-Werte mit wenigen Ausnahmen zu niedrig sind, als dass man sie als gesichert ansehen könnte. Die *Maximum-Parsimony*-Methode mit dem weniger komplizierten Algorithmus setzt mehrfach Haplotypen zu Polytomien zusammen (Gruppen, die sich gleichzeitig von einem gemeinsamen Vorfahren abzweigen scheinen)(siehe Abbildungen 11 und 33).

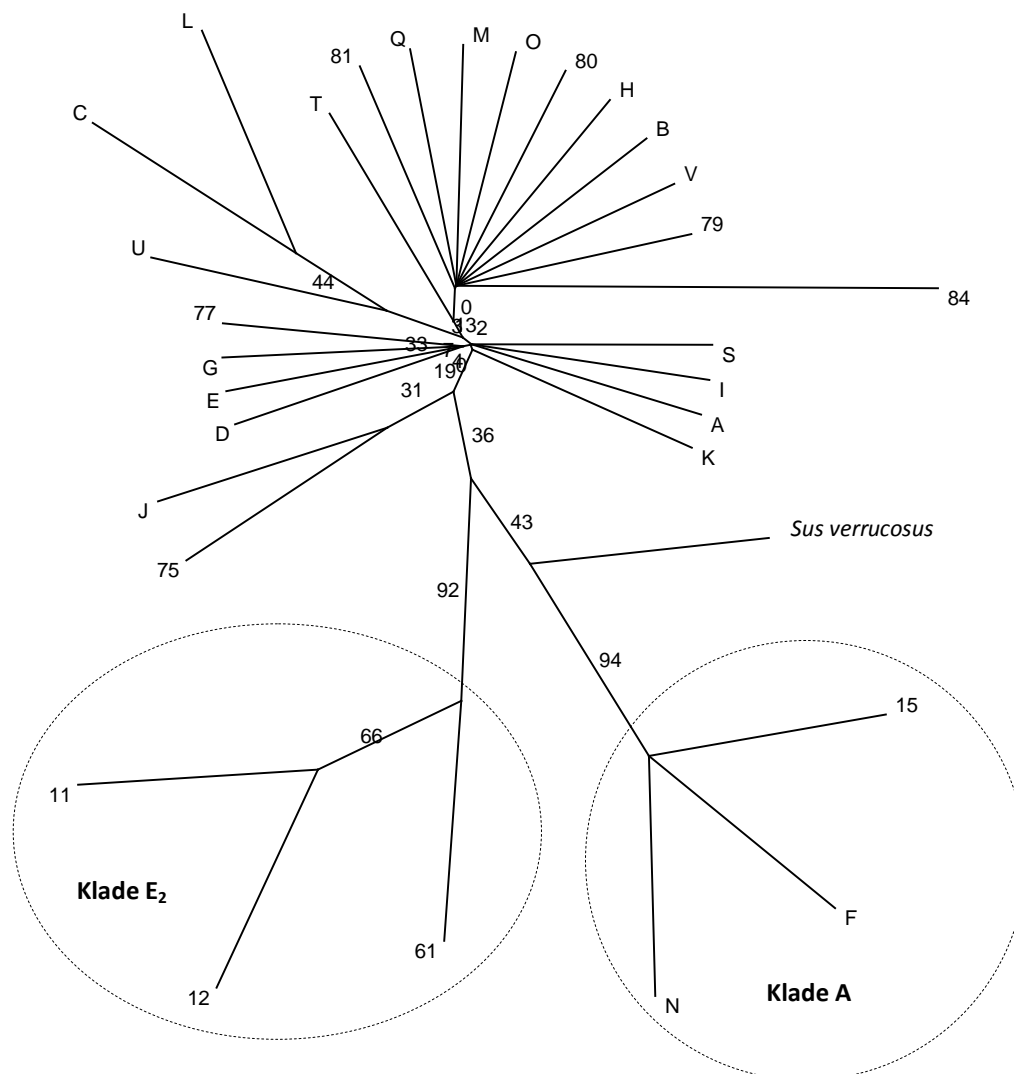


Abbildung 11: Verwandtschaftsbaum der Haplotypen incl. einer Außengruppe (*Sus verrucosus*) in radialer Darstellung, erstellt nach der *Maximum Parsimony*-Methode, der Umfang der *Bootstrap*-Unterstützung (von 100) ist an den Ästen notiert

3.2.3 Variabilität innerhalb der Populationen

Bei der Betrachtung der Verteilung der Haplotypen auf die von mir untersuchten Individuen (Tabelle 20) fallen die Haplotypen A und B nicht nur durch ihre große Häufigkeit auf. Während sich die übrigen Haplotypen auf maximal sechs Populationen beschränken, finden sich HT A und HT B jeweils in 12 von 19 Populationen wieder. Auch nach der Ergänzung um die Daten von SCANDURA *et al.* (2008) setzt sich dieser Trend fort (Tabelle 34).

Tabelle 20: Verteilung der Haplotypen, die im bearbeiteten Probenumfang beobachtet wurden; erweiterter Datensatz siehe Tabelle 34

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	Σ	
Polen Flach	5																						5	
Polen Berg	5			2																				7
Slowakei	11		2	1				2																16
Ukraine Fl.	9				1																			10
Ukraine Berg	3										5													8
Lipova	11																							11
Constanța								6																6
Plateau	2	1		1																				4
Caransebeș	20	1								2														23
Timișoara	37	1		3																				41
Harz		5								15														20
Segeberg		17																						17
Kogel		35																						35
Emkendorf	16	1																						17
Luxemburg		2				15	19	36		9				1										82
West-BRD		19						26		4			1											50
Belgien		21				11	2	21		2				2	1	4	1							65
Griechenland	17	15						3						1				30	47		1	1		115
Kroatien	3	1						2										2		6				14
Σ	139	119	2	7	1	26	21	90	6	30	2	5	1	4	1	4	1	32	47	6	1	1		546

Haplotypen, die im *Median-Joining*-Netzwerk um die häufigsten herum Tendenzen zur Clusterbildung zeigen, wurden in Tabelle 35 in Ähnlichkeits-Gruppen umsortiert. Ebenso wurden eng benachbarte Populationen in acht Populationsgruppen (Abs. 2.1) zusammengefasst. Die Gruppe der Haplotypen um HT A (mit HT S, I, K, C und L) fällt dabei durch eine Konzentration der Verteilung außerhalb der Populationsgruppen BeDeLux, Nord-BRD sowie Spanien/Frankreich auf. In allen übrigen Populationen (mit Ausnahme von Italien und Constanța) wurde der Haplotyp A sehr häufig nachgewiesen. Eine weitere Abweichung dieser Regelmäßigkeit finden wir in der Population Emkendorf in Norddeutschland, wo HT A ebenfalls beobachtet wurde.

Die Haplotypengruppe um HT H finden wir (mit Ausnahme von zwei slowakischen Individuen) ausschließlich in den Populationsgruppen BeDeLux, Spanien/Frankreich, Balkan, Italien und Österreich/Ungarn.

Haplotyp B und seine Nachbarn kommen häufiger außerhalb der Karpatenpopulationen (dort nur 3 von 139 Individuen (2,2 %), sonst 143 von 535 (26,7 %)) ganz im Osten des Beprobungsgebietes vor.

Haplotypen der Klade E₂ (SCANDURA *et al.* 2008) wurden ausschließlich in Italien und Sardinien gefunden, während Vertreter der asiatischen Klade nur in Luxemburg, Belgien, Italien und Griechenland beobachtet wurden.

Die einzelnen Populationen weisen zwischen einem und neun verschiedene Haplotypen auf, was nicht immer auf die Anzahl der beprobten Individuen zurückzuführen ist. Dies spiegelt sich in der Haplotypendiversität (HD) wider, die zwischen 0,0 (in Lipova, Constanța, Segeberg, Kogel und Spanien) und 0,833 (Plateau, n=4, $\sigma=0,049$) schwankt. Im Durchschnitt beträgt sie 0,417 ($\sigma=0,016$). Europa als eine Gesamtpopulation gesehen hat eine HD von 0,854 ($\sigma=0,0$), die damit noch höher ist als das Populationsmaximum.

Die Nukleotiddiversität beträgt in den monomorphen Populationen (s. o.) wiederum 0,0 und erreicht ihr Maximum in Italien mit 1,62 % ($\sigma=0,108$). Im europäischen Durchschnitt beträgt sie 0,365 % ($\sigma=0,074$) und über alle Populationen 0,936 % ($\sigma=0,051$).

Tabelle 21: Haplotypendiversität (HD), Nukleotiddiversität (ND) und geografische Koordinaten der 25 Populationen (incl. der Daten von SCANDURA *et al.* 2008), σ : Standardabweichungen, Populationen mit * basieren mindestens zum Teil auf den Daten von SCANDURA *et al.* (2008)

	n	Anz. HT	HD	σ	ND in %	σ	geogr. Koordinaten
Polen Flach*	13	2	0,462	0,012	0,292	0,07	50°39' N 22°21' E
Polen Berg	7	2	0,476	0,029	0,246	0,089	49°05' N 22°46' E
Slowakei	16	4	0,525	0,019	0,246	0,082	48°54' N 20°47' E
Ukraine Flach	10	2	0,2	0,024	0,103	0,08	50°37' N 24°47' E
Ukraine Berg	8	2	0,536	0,015	0,277	0,064	48°59' N 24°18' E
Lipova	11	1	0	0	0	0	46°06' N 21°43' E
Constanța	6	1	0	0	0	0	44°13' N 28°33' E
Plateau	4	3	0,833	0,049	0,388	0,142	46°16' N 25°39' E
Caransebeș	23	3	0,177	0,011	0,047	0,029	45°24' N 22°13' E
Timișoara	41	3	0,184	0,006	0,085	0,037	45°45' N 21°15' E
Harz	20	2	0,395	0,01	0,307	0,078	51°43' N 11°06' E
Segeberg	17	1	0	0	0	0	53°57' N 10°08' E
Kogel	35	1	0	0	0	0	53°38' N 10°49' E
Emkendorf	17	2	0,118	0,01	0,03	0,026	54°15' N 9°52' E
Luxemburg	82	6	0,716	0,001	1,204	0,118	49°46' N 6°05' E
West-BRD	50	4	0,619	0,002	0,286	0,059	50°00' N 6°31' E
Belgien	65	9	0,767	0,001	1,189	0,169	50°05' N 5°30' E
Griechenland	115	8	0,732	0,001	0,504	0,057	39°52' N 22°00' E
Kroatien	14	5	0,78	0,007	0,469	0,064	45°25' N 15°40' E
Italien*	77	7	0,816	0	1,62	0,108	42°23' N 13°04' E
Sardinien*	12	7	0,803	0,009	0,734	0,277	10°06' N 08°57' E
Spanien*	9	1	0	0	0	0	37°07' N 06°34' E
Frankreich*	9	2	0,222	0,166	0,07	0,053	48°08' N 05°07' E
Österreich*	10	4	0,711	0,014	0,806	0,144	48°10' N 16°03' E
Ungarn*	10	2	0,356	0,025	0,225	0,101	46°59' N 19°20' E
∅	681	3,36	0,417	0,016	0,365	0,074	
ges. Europa*	681	30	0,854	0	0,936	0,051	

3.2.4 Differenzierung zwischen den Populationen

3.2.4.1 Paarweise Vergleiche (ND_{net} , F_{ST} und Φ_{ST})

Die Distanzmaße der Vergleiche zwischen zwei Populationen (ND_{net} , F_{ST} , Φ_{ST}) sind in Tabelle 36 und Tabelle 37 dargestellt. Bei den insgesamt 300 Paarungen wurden für F_{ST} und Φ_{ST} überwiegend signifikante Hinweise auf Differenzierung ermittelt. Die Berechnung der F_{ST} -Werte (Φ_{ST}) ergab 248 (231) signifikante Werte, davon 113 (107) auch noch nach der BONFERRONI-Korrektur (Abs. 1.6.2). Auffällig ist, dass einige Populationen wie Ukraine, Constanța und Harz ausschließlich signifikante F_{ST} -Werte aufweisen, während andere wie zum Beispiel Plateau sich von weniger Populationen signifikant unterscheiden. Die Φ_{ST} -Werte zeigen die gleichen Tendenzen, sind jedoch sehr viel häufiger nicht signifikant.

Die gemittelten F_{ST} - beziehungsweise Φ_{ST} -Werte der Populationen (Tabelle 22) bewegen sich in dem Intervall zwischen 0,177 (Luxemburg) und 0,691 (Constanța) mit einem Mittelwert von 0,418 beziehungsweise 0,132 (Belgien) und 0,7 (Constanța); der Mittelwert beträgt dort 0,400. Die beiden Werte (F_{ST} und Φ_{ST}) verhalten sich über alle Populationen sehr gleichmäßig. Die mittlere Nettonukleotiddiversität der Populationen nimmt Werte zwischen 0,102 (Plateau) und 0,468 % (Frankreich) an. Der Durchschnitt liegt bei 0,266 %. In den meisten Fällen treffen alle drei Werte dieselben Aussagen über die durchschnittliche Differenzierung. Jedoch im Fall von zum Beispiel Italien ist $\emptyset ND_{net}$ überdurchschnittlich hoch (0,349 %), während $\emptyset F_{ST}$ und $\emptyset \Phi_{ST}$ auf eine Differenzierung deutlich unter dem Durchschnitt aufweisen.

Populationen, die sich durch geringe geografische Distanzen ausweisen (<100 km) zeigen in den meisten Fällen erwartungsgemäß kleine genetische Distanzen, die oft weit unter dem der Berechnungsmethode entsprechenden Mittelwert liegen. Bei Vergleichen mit Beteiligung von Emkendorf ergeben sich allerdings regelmäßig überdurchschnittlich hohe, signifikante Werte (F_{ST} und Φ_{ST} , ND_{net} etwas unter dem \emptyset). Nicht signifikante Differenzierung (ohne BONFERRONI-Korrektur) zeigt Emkendorf hingegen zu den meisten Karpatenpopulationen und Griechenland.

West-BRD nimmt im Vergleich zu den Nachbarpopulationen eine genetische Sonderstellung ein. Während die Vergleiche zwischen Luxemburg und Belgien stets nicht-signifikante, extrem niedrige Werte aufweisen, unterscheiden sie sich viel stärker und meist sogar signifikant von West-BRD, obwohl die geografischen Distanzen weit unter hundert Kilometer liegen. Ähnliche Abstände zeigen die Populationen Timișoara, Caransebeș und Lipova zueinander, dabei ist die Differenzierung null oder knapp darüber.

Vergleiche der Flachlandpopulationen der Karpaten untereinander ergaben nur hohe (ND_{net}) oder signifikante Werte (F_{ST} und Φ_{ST}), wenn Constanța am Vergleich beteiligt ist. Zwischen den Bergpopulationen gibt es keine signifikante Differenzierung nach der BONFERRONI-Korrektur, vorher sind zehn von 30 Vergleichen signifikant (neun davon mit Ukraine Berg), in diesen Fällen allerdings auch nur knapp unter dem Mittelwert oder sogar darüber. Die Vergleiche zwischen Berg- und Flachlandpopulationen zeigen wiederum häufiger signifikante beziehungsweise relativ hohe Werte unter Beteiligung der Populationen Constanța und Ukraine Flach, wobei letztere im Kontrast dazu auffällig häufig gar keine oder nur sehr geringe Differenzierung zeigt (z. B. Polen Berg, Slowakei, Plateau).

Tabelle 22: Durchschnittliche paarweise Distanzen, ND_{net} in %, geografische Distanzen in km

	$\bar{\Phi}ND_{net}$	$\bar{\Phi}F_{ST}$	$\bar{\Phi}\Phi_{ST}$	$\bar{\Phi}$ geogr.
Polen Flach	0,449	0,358	0,352	848
Polen Berg	0,165	0,326	0,312	813
Slowakei	0,143	0,281	0,272	758
Ukraine Flach	0,168	0,327	0,322	947
Ukraine Berg	0,373	0,554	0,569	876
Lipova	0,184	0,427	0,404	795
Constanța	0,45	0,691	0,7	1219
Plateau	0,102	0,269	0,264	961
Caransebeș	0,173	0,416	0,398	837
Timișoara	0,169	0,4	0,375	795
Harz	0,371	0,521	0,525	872
Segeberg	0,276	0,629	0,607	1009
Kogel	0,276	0,686	0,664	974
Emkendorf	0,173	0,425	0,407	1038
Luxemburg	0,285	0,177	0,21	981
West-BRD	0,248	0,438	0,415	965
Belgien	0,269	0,181	0,132	1016
Griechenland	0,266	0,28	0,238	1210
Kroatien	0,237	0,394	0,402	799
Italien	0,349	0,18	0,142	993
Sardinien	0,166	0,235	0,184	1279
Spanien	0,426	0,664	0,63	2302
Frankreich	0,468	0,641	0,632	1043
Österreich	0,277	0,356	0,275	728
Ungarn	0,184	0,584	0,574	729
$\bar{\Phi}$	0,266	0,418	0,400	991
Korr.-Koeff.	0,422	0,167	0,167	

Im Vergleich der genetischen mit der geografischen Distanz scheinen die Werte stark unabhängig voneinander zu schwanken. Die Abhängigkeit der genetischen von den geografischen Distanzen wurde mittels eines MANTEL-Tests berechnet. Für F_{ST} beziehungsweise Φ_{ST} mit der geografischen Distanz ergab sich jeweils ein Korrelationskoeffizient von 0,167 mit höchst signifikanten p-Werten. Verglichen mit diesen Werten korreliert die Nettonukleotiddiversität zwar stärker mit der geografischen Distanz (0,422), dennoch sind alle Werte sehr niedrig, so dass der MANTEL-Test (MANTEL 1967, ROHLF 1993) negativ ausfällt.

Die Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) hat im Bezug auf den F_{ST} -Wert (Φ_{ST} -Wert) über alle Populationen (ohne Substrukturierung) einen Anteil von 27,6 % ($\Phi_{ST} = 25,0$ %) an der Gesamtvarianz für die Einteilung der Individuen in Populationen ergeben. Die höchst signifikanten p-Werte lassen die Schlussfolgerung zu, dass die hier zugrunde gelegte Einteilung der Individuen in Populationen gerechtfertigt ist.

3.2.4.2 Substrukturierung (AMOVA und SAMOVA)

Die um eine Hierarchiestufe höhere Einteilung in Populationsgruppen wurde bei der Durchführung von Analysen der molekularen Varianz (AMOVA) in verschiedenen Kombinationen durchgeführt. Die 25 Populationen wurden in neun regionale Gruppen eingeteilt, ohne Beachtung von potenziellen Migrationsbarrieren. Neben den bereits definierten Gruppen Karpaten, N/O BRD, BeDeLux und Balkan (siehe Abs. 2.1) ergänzte nur Sardinien Italien zu einer weiteren. Die übrigen Populationen von SCANDURA *et al.* (2008) blieben einzeln. Der F_{CT} -Wert deutet auf 15,5 % ($\Phi_{CT}=15,8\%$) der Gesamtvariabilität hin, die auf diese Eingruppierung zurückzuführen ist. Die Einteilung der Karpatenpopulationen in je eine Berg- und eine Flachlandregion unter Beibehaltung der übrigen Gruppen führte zu einem F_{CT} -Wert von 0,142 ($\Phi_{CT}=0,146\%$). Damit entfallen 14,2 % der Gesamtvariabilität auf dieses Modell. In beiden Simulationen sind die F_{CT} -Werte höchst signifikant ($p \leq 0,001$), Φ_{CT} -Werte sind signifikant ($p \leq 0,05$).

Der Algorithmus, der dem Programm SAMOVA zugrunde liegt, erbrachte für jede Anzahl an Gruppen von zwei bis 20 die wahrscheinlichste Eingruppierung der 25 Populationen. Der dazugehörige F_{CT} -Wert (Φ_{CT} -Wert) wurde in Abbildung 13 als Diagramm dargestellt.

Die zu den 25 Populationen gehörenden Kurven weisen allgemein einen positiven Trend auf. Das Maximum liegt für beide Berechnungsmethoden bei der Einteilung in 18 Populationen. Außerdem finden wir bei der Einteilung in vier Populationen ein weiteres Maximum mit einem vergleichsweise steilen Anstieg des Φ_{CT} -Wertes. Alle Werte dieser Graphen (mit einer Ausnahme) weisen auf eine signifikante Differenzierung der Gruppen hin, ohne ein eindeutiges Ergebnis zu hervorzubringen.

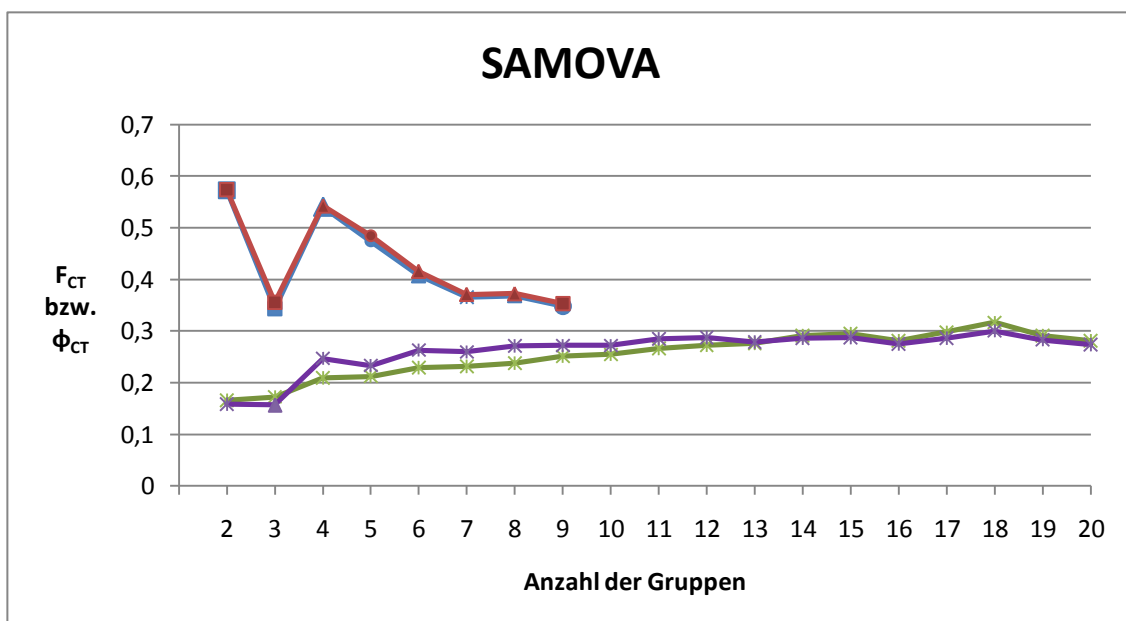


Abbildung 13: Ergebnisse der SAMOVA, zehn Karpatenpopulationen: rote Linie Φ_{CT} , blaue Linie F_{CT} , alle 25 Populationen: violette Linie= Φ_{CT} , grüne Linie= F_{CT} , Signifikanz: Stern=höchst signifikant, Dreieck=hoch signifikant, Kreis=signifikant, Quadrat= nicht signifikant, Basis der Berechnungen bildet das 319 bp lange Fragment der mitochondrialen D-loop-Region von 681 Individuen (incl. SCANDURA *et al.* 2008)

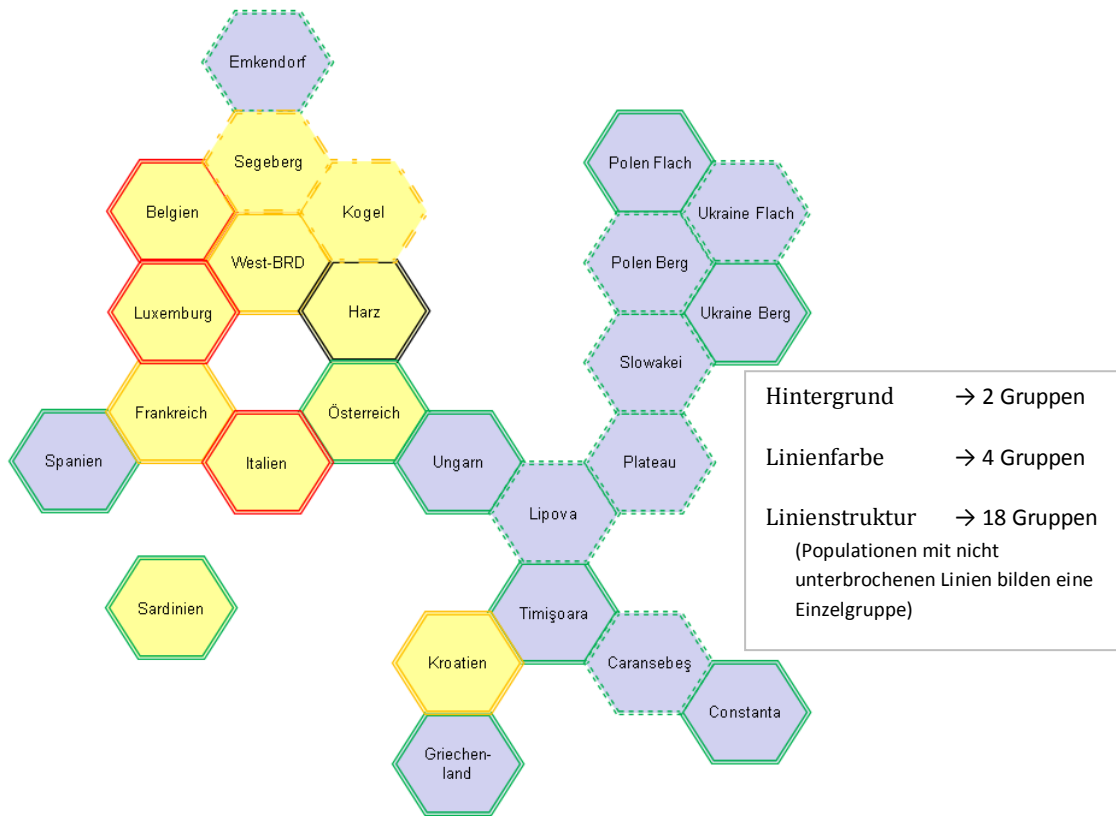


Abbildung 14: Schematische Darstellung der wahrscheinlichsten Gruppierung ermittelt mit dem Programm SAMOVA (DUPANLOUP, SCHNEIDER & EXCOFFIER 2002). Die Anordnung der Sechsecke entspricht in etwa der Lage der Populationen zueinander. Die wahrscheinlichsten Modelle sind durch verschiedene Hintergrund- und Linienfarben (zwei bzw. 4 Gruppen) sowie durch die Linienform (18 Gruppen) illustriert.

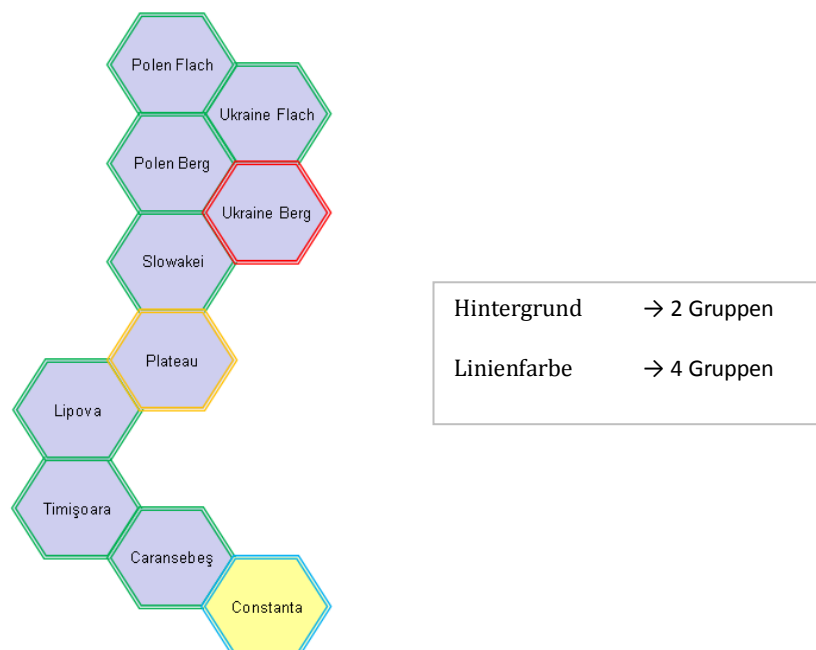


Abbildung 15: Schematische Darstellung der wahrscheinlichsten Gruppierung ermittelt mit dem Programm SAMOVA (DUPANLOUP, SCHNEIDER & EXCOFFIER 2002). Die Anordnung der Sechsecke entspricht in etwa der Lage der Populationen zueinander. Die wahrscheinlichsten Modelle sind durch verschiedene Hintergrund- und Linienfarben illustriert.

Die Einteilung der 25 Populationen in zwei, vier und 18 Gruppen ist in Abbildung 14 schematisch dargestellt. Es fällt auf, dass die Gruppierung in eine östliche und eine westliche Gruppe weitgehend schlüssig ist (Hintergrundfarbe). Spanien und Emkendorf sowie Sardinien und Kroatien bilden Exklaven. Werden vier Gruppen gebildet, so bleibt die östliche erhalten, nimmt aber zusätzlich die Populationen Sardinien und Österreich auf (Linienfarbe). Von den 18 Gruppen bestehen 16 aus einzelnen Populationen. Die Populationen Segeberg und Kogel bilden weiterhin einen Verband, sowie auch sechs der Karpaten-Populationen (Linienstruktur).

Die Konzentration der Analysen auf den Karpatenraum ergab bei der Durchführung der SAMOVA für F_{CT} und Φ_{CT} stark parallele Kurven mit zwei Maxima (Abbildung 13). Die Einteilung in zwei Gruppen (Abbildung 15: lediglich Abspaltung von Constanța) zeigt mit jeweils über 57 % Anteil an der Gesamtvarianz die größte Differenzierung, die Werte beider Berechnungen sind jedoch nicht signifikant ($p=0,096$ bzw. $0,098$). Die Einteilung in vier Gruppen (F_{CT} und $\Phi_{CT} > 54\%$) ist hingegen hoch signifikant und erscheint als wahrscheinlichste Substrukturierung. Neben Constanța bilden auch die Populationen Plateau und Ukraine Berg jeweils eine Gruppe, so dass in diesem Modell die sieben übrigen Populationen (Polen Flach, Polen Berg, Ukraine Flach, Slowakei, Lipova, Timișoara, Caransebeș) zu einer Gruppe zusammengefasst werden.

3.2.4.3 Mismatch Distribution

Die Analyse der *Mismatch Distribution* erbrachte eine Verteilung der Häufigkeiten der paarweisen Sequenzunterschiede, wie sie in Abbildung 16 (blaue Kurve) dargestellt ist. Sie zeigt ein hohes Maximum bei einem Unterschied, zwei weitere vergleichsweise schwache bei sieben beziehungsweise zwölf Sequenzunterschieden. Die Summe der quadrierten Abweichungen (*Sum of squared deviations*, SSD) beträgt $0,0071$, der *Raggedness*-Index nach HARPENDING (1994) $0,0351$. Beide Werte weisen auf keine signifikante Abweichung vom *Sudden expansion*-Modell hin (p -Werte: $0,609$ bzw. $0,096$). Die Ergebnisse einer Simulation auf der Basis der Daten nach diesem Modell sind ebenfalls als Kurven im Diagramm enthalten (grün und rot). Deren Maximum ist mit dem der beobachteten Verteilung identisch, fällt dann aber kontinuierlich. Die Maxima der beobachteten Verteilung lassen bereits durch ihre geringe Abweichung von der simulierten Kurve auf nicht signifikante Werte schließen.

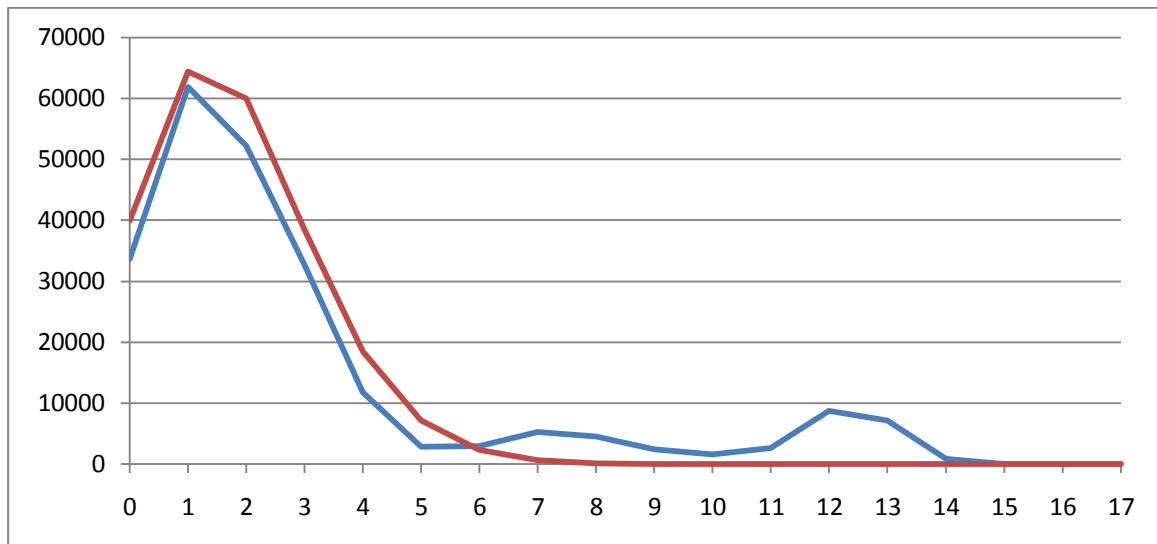


Abbildung 16: Mismatch distribution: Verteilung der paarweisen Sequenzunterschiede, **blau:** beobachtete, **rot:** simulierte

4 Diskussion

4.1 Methodenkritik

Die vorliegende Arbeit wurde nach bestem Wissen und mit gewissenhafter Sorgfalt durchgeführt. Dennoch gibt es einige Schwachpunkte, die kritisch betrachtet werden sollten, damit die Aussagekraft der Ergebnisse richtig eingeschätzt werden kann.

Den unberechenbarsten Faktor stellt der Mensch dar. Bereits im ersten Schritt der Arbeit, der Probenbeschaffung, war eine Vielzahl von verschiedenen Menschen beteiligt, die nach eigenem Ermessen eine Auswahl von Wildschweinen treffen und beproben mussten. Letztendlich ergaben sich dabei Stichprobenumfänge von acht bis 118 Individuen, die in ganz verschiedenen großen Gebieten („Populationen“) gesammelt wurden. Die Länder Griechenland, Kroatien, Belgien und Luxemburg werden über das gesamte Land verteilt mehr oder weniger gleichmäßig repräsentiert; die westdeutschen Proben wurden ebenfalls in einem großflächigen Gebiet gesammelt. Im Gegensatz dazu vertreten einige Populationen nur ein einziges Jagdrevier (<1000 ha, z. B. Emkendorf, Segeberg, Kogel). Um dieser Ungleichheit entgegenzuwirken, wurden einige Populationen bei vielen Berechnungen zusätzlich zu Gruppen zusammengefasst, so dass die Fläche, die sie repräsentieren, und der Probenumfang ausgeglichener sind.

Sämtliche Individuen sind im regulären Jagdbetrieb erlegt worden. Die eingangs erwähnten Unterschiede der Bejagung (Abs. 2.1) haben ebenfalls Einfluss auf die Zusammensetzung der Stichprobe. Gesellschaftsjagden bringen im Vergleich zu Einzeljagden vermehrt verwandte Tiere (aus derselben Rotte) zur Strecke. Dadurch würde eine Verminderung der Variabilität begünstigt.

Die Möglichkeiten bei der Durchführung der Laborarbeiten im Hinblick auf möglichst wenig Kontakt der Proben untereinander, um Kontamination zu vermeiden, waren sehr gut. Die kritischste Phase für die Kontamination ist bereits die Probennahme, die zudem meist nicht von mir selber durchgeführt wurde. Unter diesem Aspekt wurden besonders Gewebestückchen, die „fremd-beprobt“ waren, so bearbeitet, dass ausschließlich Gewebe ohne vorherigen Kontakt mit der Umwelt (aus der Mitte) verwendet wurde. Im weiteren Verlauf wurden die sterilen Aufbewahrungsgefäße stets geschlossen gehalten. Elektropherogramme für Sequenzen von kontaminierten Proben zeigen Überlagerungen der *Peaks*, sofern die Individuen verschiedene Haplotypen tragen. Ist die Kontamination so stark, dass die DNA-Menge aus der Verunreinigung merklich Einfluss hat (gleich hohe *Peaks*), muss die Isolation der DNA aus dem Gewebe erneut durchgeführt werden. Tritt das gleiche Phänomen noch einmal auf, obwohl eine Kontamination ausgeschlossen wird, könnte es sich hierbei um einen äußerst seltenen, aber nachgewiesenen Fall von biparentaler Vererbung (zusätzlich mtDNA des Vaters, „*paternal leakage*“, KNOOP & MÜLLER 2006) handeln. Etwas häufiger sind Mutationen, die zu einem zweiten Haplotypen im selben Organismus führen (Heteroplasmie). Da weder überlagerte *Peaks* noch Genotypen mit mehr als zwei Allelen auftraten, ist eine Kontamination der Proben sehr unwahrscheinlich.

Die Rohdaten, die in dieser Arbeit als Basis für alle statistischen Berechnungen verwendet wurden, sind in erster Linie maschinell erstellt. Die Korrektur von Lesefehlern bei den

Sequenzen und die Wahl des richtigen *Peaks* bei Mikrosatelliten müssen allerdings von menschlicher Hand durchgeführt werden. In beiden Fällen gibt es mitunter keine klaren Ergebnisse. Um die Fehler durch Interpretation der Elektropherogramme so klein wie möglich zu halten, wurde dieser Vorgang sowohl von Sequenzen als auch von Mikrosatelliten stichprobenartig und in Problemfällen mit zeitlicher Distanz wiederholt und in mehrdeutigen Fällen die gesamte Prozedur abermals durchgeführt oder das Individuum ganz ausgeschlossen. DEWOODY, NASON & HIPKINS (2006) empfehlen diese Vorgehensweise zur Verminderung von Fehlern bei der Ermittlung von Mikrosatellitendaten.

Weitere Effekte, die dazu führen, dass der Genotyp falsch bestimmt wird, sind Phänomene wie Nullallele, *Large allele drop-outs* und Stotterbanden. Alle drei verursachen eine Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, die aber nur in geringem Maße festgestellt wurde (Abs. 3.1.5). Hinweise auf *Large allele drop-out* und Stotterbanden ergaben die Tests gar nicht. Die Hinweise auf Nullallele (Abs. 3.1.2) in den Populationen, die besonders große Beprobungsgebiete umfassen, sind sehr wahrscheinlich auf Substrukturierung zurückzuführen (Wahlund-Effekt). Die Population Plateau ist mit nur vier Individuen vertreten, so dass eine Abweichung vom HWG durch Zufall auftreten kann. Auch die künstliche Zusammenfassung dieser vier Individuen, die eigentlich aus drei verschiedenen Gebieten stammen (Abs. 2.1), kann ursächlich sein. Wenige weitere Hinweise zusammen mit extrem wenigen Totalausfällen (1,5 % ohne Kroatien) (evtl. homozygot für Nullallel, siehe FEULNER *et al.* 2004) schränken die Wahrscheinlichkeit, Fehler durch Nullallele im Datensatz zu haben, ein.

Ausfälle durch Mutationen in der Primerbindungsregion kann es auch bei den *D-loop*-Sequenzen geben. Das Individuum würde in diesem Fall nicht falsch eingeschätzt, sondern fiel aus der Analyse komplett heraus. Zwar werden durch diesen Effekt keine falschen Daten erstellt, durch den Wegfall würde aber womöglich die Variabilität beeinflusst, wenn diese Mutation nicht in allen Haplotypen oder in allen Populationen gleichmäßig auftritt. Die Ursache für einen Teil der 18 Ausfälle bei den Sequenzanalysen ist mit großer Wahrscheinlichkeit auf Überlagerung des Gewebes (Ukraine, Slowakei) beziehungsweise mangelndes Material (Kroatien) zurückzuführen (siehe Abs. 3.1.1). Bei acht Proben ist der Grund ungewiss und ein Ausfall an der Primerbindungsregion kann nicht ausgeschlossen werden, gleichzeitige Ausfälle bei der Mikrosatelliten-Analyse machen diesen Zusammenhang allerdings unwahrscheinlich.

Die Interpretation der Ergebnisse der statistischen Berechnungen ist eine weitere mögliche Fehlerquelle. Die Algorithmen sind vereinfachte Formeln für die bestmögliche Darstellung eines sehr viel komplizierteren und von unzähligen Faktoren beeinflussten Zustands. Es handelt sich hierbei stets um Näherungswerte. Eine allgemeine Gültigkeit kann es schon gar nicht für so viele verschiedene Spezies, auf die sie angewendet werden, geben.

Der Umfang der Datenmenge spielt dabei eine wichtige Rolle. Je mehr Informationen verarbeitet werden können, desto genauere Aussagen können gemacht werden. Zum einen muss der Probenumfang ausreichend groß sein, zum anderen sollten möglichst viele Marker verwendet werden. Berechnungen sind mit kleinen Datensätzen möglich, verlieren aber an Genauigkeit, die sich in großen Standardabweichungen und nicht signifikanten p-Werten widerspiegelt. Neben den ungleichmäßig großen Gebieten ist in dieser Arbeit zusätzlich die Anzahl der vorhandenen Daten pro Gebiet (zw. 4 und 118) sehr unterschiedlich. HOLSINGER UND WEIR (2009) betrachten einen Stichprobenumfang von mehr als 20 Individuen pro Gebiet als mittelgroß bis groß und damit als ausreichend. Das trifft auch für die meisten Populationen in dieser Arbeit zu. Diese

Schwankungen werden in einige Berechnungen einbezogen, die übrigen müssen differenziert betrachtet werden.

Die Anzahl der Marker und die Kombination von nukleären und mitochondrialen Sequenzen, die in dieser Arbeit zur Anwendung gekommen ist, verspricht eine recht gute Repräsentativität. Häufig werden populationsgenetische Arbeiten an nur einem Markersystem durchgeführt (z. B. KIRSCHNING *et al.* 2007, LARSON *et al.* 2005, NIKOLOV *et al.* 2009), das je nach Fragestellung ausreichend sein kann. Um einen Überblick über innerartliche Systematik, Phylogeographie und Introgression einer Art zu bekommen, empfiehlt sich eine Kombination der Methoden, die sicherlich noch besser hätte ausgebaut werden können. Eine größere Anzahl von Mikrosatelliten ist nicht unüblich (z. B. NIKOLOV *et al.* 2009, FEULNER *et al.* 2004, ZACHOS *et al.* 2007). Allerdings sind die acht ausgewählten Loci mit insgesamt 122 verschiedenen Allelen vergleichsweise polymorph, was die Beobachtungen der Erstbeschreiber (FREDHOLM *et al.* 1993, ELLEGREN *et al.* 1993 und ROBIC *et al.* 1994) teils bestätigt, überwiegend aber übertrifft. Die zehn von NIKOLOV *et al.* (2009) verwendeten Loci ergaben in 352 Wildschweinen dieselbe Anzahl an Allelen. Das in den hier verwendeten Loci enthaltene Potential ist also ausreichend, die Populationen zu differenzieren (siehe paarweise gen. Distanzen, überwiegend signifikant) und die Daten mit denen anderer Arbeiten zu vergleichen.

Die im Rahmen dieser Arbeit ermittelten *D-loop*-Sequenzen umfassen eine Länge von insgesamt 385 bp, die vergleichbar mit anderen modernen Sequenzstudien ist (*Sus scrofa*: GIUFFRA *et al.* 2000: 440bp, SCANDURA *et al.* 2008: 411bp). Anhand von lediglich 192 bp der Kontrollregion wurden für die innerartlich Systematik von Schneegänsen bedeutende Entdeckungen gemacht (Einteilung in Kladen, BAKER & MARSHAL 1997).

D-loop-Sequenzen eignen sich gut, um den Datensatz mit Sequenzen aus online-Datenbanken oder früheren Studien zu ergänzen, was bei Mikrosatelliten auf Grund von zu großen Abweichungen in der individuellen Allelbestimmung nicht zu empfehlen ist; dort ist lediglich der Bezug auf die Variabilitäts- und Differenzierungsmaße unter Umständen möglich. Da aber häufig (wie auch in dieser Arbeit) nur die Sequenzlänge, nicht aber der Abschnitt exakt übereinstimmen, muss bei der Kombination der eigenen mit den fremden Sequenzen oft eine Kürzung (hier: um 18 %) durchgeführt werden, die einen Verlust an Variabilität zur Folge haben kann (hier: Verlust von zwei Haplotypen, Abs. 3.2.1).

Der Probenumfang inklusive der fremden Haplotypen, der für die meisten Berechnungen auf der Basis von Sequenzen verwendet wurde, beträgt 681. Für ein Gebiet wie Europa ist das eine vergleichsweise große Stichprobe. Das spiegelt auch das *Median-Joining*-Netzwerk (Abs. 3.2.2) wider: Innerhalb eines Clusters ist die Anzahl der hypothetischen Haplotypen, die also nicht im Probenumfang beobachtet wurden, sehr gering (vier innerhalb der Klade E₁). Ein größerer Stichprobenumfang in diesem Gebiet würde sehr wahrscheinlich nicht viel mehr Haplotypen hervorbringen.

Die Annahme von Modellen wie zum Beispiel die Mutationsmechanismen IAM und SMM (auch TPM, siehe Abs. 1.6.2) für Mikrosatelliten ermöglichen genauere Aussagen mit oftmals besseren p-Wert-Unterstützungen. Welche dieser Modelle tatsächlich zutreffen, ist bisher nicht bewiesen. Aus diesem Grund ist es ratsam, die Daten mit möglichst vielen Methoden zu bearbeiten und alle in Frage kommenden Modelle zumindest zu bedenken.

4.2 Variabilität innerhalb der Populationen

Die Variabilität von Wildschweinen wurde bereits anhand von Allozym-Analysen untersucht und mit der anderer Spezies der gleichen Region verglichen. HARTL *et al.* (1993) haben zusätzlich Rehe und Rothirsche aus denselben Gebieten unter vergleichbaren Bedingungen analysiert und dabei für Wildschweine eine um mehr als die Hälfte niedrigere Variabilität festgestellt. Dieser Trend setzt sich für die mitochondriale Kontrollregion fort. SKOG *et al.* (2009) berechneten die Variabilität für 587 Rothirsche aus elf europäischen Ländern und Algerien (28 Beprobungsgebiete) innerhalb eines 332 bp langen *D-loop*-Fragments. Die Bedingungen entsprechen in etwa denen dieser Studie, wenn die aus SCANDURA *et al.* (2008) übernommenen Daten ignoriert werden. Während die europäischen Hirsche insgesamt 58 Haplotypen ergaben, wurden in Wildschweinen lediglich 22 Haplotypen beobachtet. Die Haplotypendiversität (HD) der Wildschweine unter Hinzunahme der zusätzlichen Daten aus SCANDURA *et al.* (2008) ist mit einem Wert von 0,854 noch immer deutlich niedriger als der der Hirsche (HD=0,96). Die Nukleotiddiversität (ND) zeigt einen noch deutlicheren Unterschied: Mit einer ND von 0,03 sind die Hirsche etwa achtmal variabler als die Wildschweine (ND=0,00365), dabei schätzen SKOG *et al.* (2009) diesen Wert für einen so großen Stichprobenumfang sehr niedrig ein. Ähnliche Ergebnisse findet man bei FEULNER *et al.* (2004) und ZACHOS *et al.* (2007). Letztere haben für eine Rothirsch-Population in Schleswig-Holstein (Hasselbusch) eine artspezifisch „extrem niedrige“ ND von 0,00337 festgestellt, die symptomatisch für die dort auftretenden Inzuchtdepressionen sein sollen.

Der Vergleich der Variabilität auf der Basis von Mikrosatelliten in verschiedenen Studien an Wildschweinen gestaltet sich etwas schwieriger, da die Kombinationen der Loci in keinem Fall mit der in dieser Arbeit übereinstimmen. NIKOLOV *et al.* (2009) haben an zehn verschiedenen Loci von insgesamt 352 Wildschweinen 131 unterschiedliche Allele gefunden. Sie sind also im Vergleich zu dieser Arbeit (mit acht Loci, 335 Individuen und 122 Allelen) etwas umfangreicher. Die trotzdem höheren (bzw. wenig niedrigeren) durchschnittlichen Variabilitätswerte in dieser Arbeit ($H_0=0,663$, $H_E=0,703$, $A_R=5,765^{27}$) lassen sich auf den viel größeren Beprobungsraum (neun Länder) zurückführen: NIKOLOV *et al.* (2009) haben sich auf insgesamt 17 Gebiete in Bulgarien und Deutschland (\emptyset : $H_0=0,582$, $H_E=0,711$, $A_R=5,118$) konzentriert.

Im Vergleich zu den Rothirschen in Hasselbusch (ZACHOS *et al.* 2004, s. o.) fällt dort die erwartete Heterozygotie der von Inzuchtdepressionen betroffenen Population ($H_E=0,66$; $H_0=0,58$) viel niedriger aus als die der untersuchten Wildschweine ($H_E=0,70$; $H_0=0,66$). Die durchschnittliche Variabilität in Form der – aufgrund ihrer Unabhängigkeit gegenüber dem Probenumfang im Allgemeinen bevorzugten – H_E aller Hirsche dieser Studie (0,75) liegt in diesem Fall allerdings wiederum über der der Schweine.

Die von HARTL *et al.* (1993) festgestellte allgemein geringere Variabilität der Wildschweine gegenüber anderen Paarhufern kann in dieser Arbeit für die Spezies Rothirsch also bestätigt werden. Die Reduktion ist bezüglich der mitochondrialen Kontrollregion viel deutlicher als bei den Mikrosatelliten, was ihre von Natur aus höhere Variabilität des nukleären Markers mit sich bringt.

²⁷ bei den hier angestellten Vergleichen der *Allelic richness* ist die Genotypenzahl der kleinsten Population, die die Grundlage der Berechnungen bildet etwa gleich (eigener Wert ± 1), so dass die Werte vergleichbar sind

Die Ergebnisse der beiden Markersysteme in Bezug auf die einzelnen Populationen haben weitgehend gleiche Aussagen. Stärkere Schwankungen finden wir bei der Variabilität der Sequenzen. Populationen mit nur einem Haplotypen sind vor allem diejenigen mit kleinem Stichprobenumfang (Constanța und Lipova) und die norddeutschen Drückjagdreviere (Segeberg und Kogel). Während dies für Constanța und Segeberg auch bezüglich der Mikrosatelliten bestätigt wird, verhält es sich für Lipova und Kogel nicht so. Dort liegen die meisten Werte um den Durchschnitt herum. Erklären lässt sich dieses Phänomen in Populationen mit einem etwa durchschnittlich großen Stichprobenumfang wie Segeberg durch eine eventuelle genetische Verarmung. Die unerwartet niedrigen Variabilitätswerte der Sequenzanalysen der Populationen Kogel und Lipova können ein Hinweis auf eine einzige mütterliche Linie der Individuen innerhalb der Populationen sein, während die Variabilität der Mikrosatelliten durch wechselnde, nicht verwandte Väter erhalten bleibt. Die effektive Populationsgröße (N_e) bezieht sich bei der mtDNA lediglich auf die weiblichen Tiere, die in diesem Modell monomorph sind, während N_e der Mikrosatelliten durch Vater und Mutter gleichermaßen abhängt. Diese Theorie passt zu der allgemeinen Annahme, dass weibliche Wildschweine überwiegend am Ort ihrer Geburt verbleiben, während junge Keiler das Revier verlassen und mitunter weit entfernte Gebiete besetzen (Abs. 1.3). Insgesamt unterstützen die Daten die Annahme von HEWITT (2000), dass südliche Populationen variabler als nördliche sind (siehe unten).

Auffällig ist bei der Betrachtung der schleswig-holsteinischen Populationen Kogel, Emkendorf und Segeberg die insgesamt sehr niedrige Variabilität der Sequenzen, die durch lediglich zwei auftretende Haplotypen (A und B) hervorgerufen wurde. Haplotyp A wurde außerhalb von Emkendorf nur weit östlich von Deutschland in den Karpaten sowie in Kroatien und Griechenland beobachtet. Die Frage nach der Herkunft dieses Haplotypen lässt zwei Möglichkeiten zu. Zum einen könnte er in Emkendorf durch Mutation analog aus Haplotyp B entstanden sein ($T \rightarrow A$), zum anderen können wir es hier mit einer Form der Einwanderung zu tun haben. Letztere Alternative erscheint unter der Annahme, dass in Emkendorf Wildschweine, die aus dem ursprünglichen Gebiet dieses Haplotypen stammen, ausgesetzt wurden (durch mündliche Mitteilung bestätigt), am wahrscheinlichsten, zumal der Wildschweinbestand dort ein noch sehr junger ist (1.2 Phylogenie und Systematik des Wildschweins) und eine Mutation – noch dazu eine Transversion – wahrscheinlich nicht aufgetreten ist. Neben den Umständen der Drückjagden könnte auch diese Jugend der schleswig-holsteinischen Bestände ein Grund für die extrem niedrige Variabilität sein.

In einigen Populationen lässt sich eine hohe Diskrepanz zwischen den Aussagen von HD und ND entdecken. Die Werte der HD in Italien, Belgien und Luxemburg sind zwar weit über dem Mittelwert, befinden sich aber in Gesellschaft von einigen anderen vergleichsweise variablen Populationen. Bei der Betrachtung der ND fällt jedoch auf, dass sie in genau diesen Populationen viel höher ist, als in den übrigen (mind. 32 % niedriger). In Belgien wurden die meisten Haplotypen (neun) gefunden, Italien (sieben) und Luxemburg (sechs) liegen auch weit über dem Durchschnitt von 3,36 Haplotypen, sind damit aber auch auf einem Level mit anderen Populationen mit hoher HD. Die Verteilung der Haplotypen (Tabelle 35) in den drei betroffenen Ländern zeigt einen Anteil von Haplotypen, die der Klade A (siehe Abbildung 10 und Abs. 3.2.2) angehören. Diese Klade wird von der pan-europäischen Klade (E_1) durch mindestens zehn Mutationsschritte getrennt. Die Population in Italien setzt sich neben diesen zwei auch aus der dritten nur dort beobachteten Klade zusammen, die von A durch acht, von E_1 noch durch immerhin vier Mutationsschritte getrennt. Neben der Anzahl von verschiedenen Individuen, die

in Italien, Belgien und Luxemburg nicht ausgesprochen hoch ist, spiegelt die ND auch den enormen Sequenzunterschied der enthaltenen Haplotypen wider.

Unter dem Aspekt der biologischen Fitness gewinnt die genetische Variabilität einer Population für die artenschutzbezogene Populationsgenetik (*Conservation genetics*) an Bedeutung. Neben dem Inzuchtkoeffizient gibt auch die Variabilität einen Eindruck über die Sensibilität gegenüber Infektionen. REED UND FRANKHAM (2003) haben für verschiedene Tierarten eine signifikante Korrelation zwischen Heterozygotie, Populationsgröße und quantitativen Variationsmaßen ermittelt. AMOS UND ACEVEDO-WHITEHOUSE (2009) fanden heraus, dass die Wahrscheinlichkeit für eine Wildschweinpopulation, mit boviner Tuberkulose infiziert zu werden, negativ mit der Heterozygotie an neutralen Markern korreliert. Besonders für Jungtiere (DA SILVA *et al.* 2006: *Marmota marmota*) in Populationen mit geringer Heterozygotie ist die Sterblichkeit sehr hoch. Eine klare Tendenz zugunsten der Nachkommen nicht-verwandter Eltern zeigen auch die von RALLS UND BALLOU (1983) zusammengetragenen Daten für Sterblichkeit von in- und ausgezuchteten Jungtieren verschiedener Säugetierarten. In der bereits erwähnten Rothirsch-Population im Hasselbusch (Schleswig-Holstein, ZACHOS *et al.* 2007) mit starken Anzeichen für eine Inzuchtdepression (verkürzter Unterkiefer) wurden im Vergleich zu verschiedenen europäischen Beständen sowohl bei Mikrosatelliten als auch bei *D-loop*-Sequenzen (HD, ND) eine sehr geringe Variabilität ermittelt.

Für die Wildschweine in den hier untersuchten Gebieten scheint Inzucht kein Problem zu sein. Obwohl die Variabilität der Sequenzen in einigen Populationen extrem niedrig ist, weichen nur wenige (Constanța, Segeberg und Emkendorf) in ihrer erwarteten Heterozygotie vom Mittelwert über alle Populationen ab, so dass die Werte nicht stark streuen. Genau diese Populationen zeigen allerdings neben drei weiteren (Tabelle 13) einen negativen Inzuchtkoeffizient an, der eher auf Auszucht hinweist, aber nicht signifikant ist. Signifikante Hinweise auf Inzucht in den Populationen West-BRD und Ukraine Flach halten der BONFERRONI-Korrektur nicht stand. Lediglich in Griechenland bleibt der höchst signifikante Wert erhalten. Inzucht verursacht einen Anstieg des Homozygotenanteils in der Population, der durch den Inzuchtkoeffizienten ausgedrückt wird. Diese Verschiebung im Genpool kann aber auch andere Gründe haben. Eine latente Substrukturierung in zwei Populationen kann die gleichen Auswirkungen haben (Homozygotenüberschuss), obwohl beide Subpopulationen sich im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befinden (WAHLUND-Effekt, HALLIBURTON 2004). Ein signifikanter Inzuchtkoeffizient bedeutet lediglich, dass keine Panmixie herrscht, sondern verwandte Individuen sich mit größerer Wahrscheinlichkeit miteinander verpaaren als nicht-verwandte.

In Griechenland haben wir es mit einer von den Populationen zu tun, deren Stichprobe im gesamten Land genommen wurde, wobei Griechenland von allen mit etwa 132000 km² mit Abstand die größte Fläche aufweist (Kroatien ca. 56500 km²). Die Wahrscheinlichkeit eines WAHLUND-Effekts ist damit sehr viel größer als in kleinen Probengebieten.

4.3 Differenzierung zwischen den Populationen

Der Grad der Differenzierung zwischen zwei Populationen ist laut der *Isolation by distance*-Theorie proportional zur geografischen Distanz (siehe Abs. 2.4.1.10). Die Ursache für die Differenzierung liegt oft zu einem großen Teil darin, dass sich Individuen, die weiter voneinander entfernt geboren sind, nicht mit gleich großer Wahrscheinlichkeit verpaaren, wie solche aus benachbarten Populationen. Die Populationen einer Spezies zum Beispiel, die im Allgemeinen im Jugendalter weite Wanderungen auf der Suche nach einem Revier eingeht, durchmischen ihren Genpool stärker als solche, die in ihrem Geburtsrevier verbleiben oder nur wenig weit abwandern (Philopatry).

Diese Unterschiede lassen sich auch innerhalb einer Art auf die verschiedenen Geschlechter projizieren, wodurch die Aussagen der hier verwendeten Markersysteme leicht differenziert zu betrachten sind. Bei den Wildschweinen verlassen die jungen Keiler im Alter von ein oder zwei Jahren meist die mütterliche Rotte und ziehen solange umher, bis ein passendes Habitat gefunden ist, das mehrere hundert Kilometer von seinem Geburtsort entfernt liegen kann (siehe Abs. 1.3). Die Bachen sind sehr philopatrisch, bleiben also nach ihrer Geschlechtsreife für gewöhnlich in der Rotte und damit im Revier, in dem sie herangewachsen sind. Nur wenn diese zu groß wird, teilt sie sich in zwei kleinere Rotten auf, von der eine ein neues Revier sucht. Die Interpretation der Ergebnisse der mitochondrialen Sequenzanalysen in Bezug auf die Differenzierung gilt also lediglich für weibliche Tiere, während die Mikrosatelliten-Analysen keinen Unterschied zwischen den Geschlechtern machen (vgl. TIEDEMANN *et al.* 2004 für Eiderenten).

Die Differenzierung der einzelnen Populationen dieser Arbeit wird neben den paarweisen Distanz- und Differenzierungsmaßen F_{ST} , R_{ST} , Φ_{ST} , ND_{net} , Chord und NEI-Distanzen durch die AMOVA ausgedrückt. Im Verhältnis zu den Daten von FEULNER *et al.* (2004) für Rothirsche der Karpaten ist die durchschnittliche Differenzierung der hier untersuchten Wildschweine widersprüchlich. Verglichen mit den Chord-Distanzen (Mikrosatelliten, MS) der Hirsche (zw. 0,020 und 0,0108) scheinen die Wildschweinpopulationen ($\phi=0,100$) stärker unterschieden zu sein (Tab. 11 und 22 Distanzen). Die durchschnittliche NEI-Distanz (MS, $\phi=0,447$) liegt im unteren Bereich des Intervalls für die Karpaten-Hirsche (0,263 bis 1,061), sowie auch die Nettonukleotiddiversität (*D-loop*), die im Mittel für die Wildschweine 0,266 beträgt während dieser Wert bei den Rothirschen zwischen null und 1,280 liegt. Die geringen Unterschiede im Bereich der Sequenzanalysen lassen sich zum Teil durch die wenigen Sequenzunterschiede der Haplotypen erklären. Im Durchschnitt hat jeder Haplotyp 6,63 unterschiedliche Nukleotide zu allen anderen. Unter Vernachlässigung der Haplotypen der Klade A (HT F, N und 15) sinkt der Durchschnitt auf 4,18 Unterschiede. Im *Median joining*-Netzwerk (Abbildung 10) wird diese enge Verwandtschaft deutlich: Nur wenige hypothetische Haplotypen werden benötigt, um das Netzwerk zu erstellen. Zudem gibt es im Probenumfang einige wenige Haplotypen, die extrem häufig auftreten. Von den drei häufigsten Haplotypen A, B und H (Tabelle 35) ist zumindest einer in jeder Population vertreten (Ausnahmen: Constanța und Spanien) und dort zumeist sehr gewichtig vertreten. Einige Populationen sind für einen dieser drei Haplotypen, die ihrerseits jeweils nur ein oder zwei Mutationsschritte voneinander getrennt sind, monomorph. Die mitochondriale Differenzierung der Populationen ist also stark von der Verteilung dieser drei Haplotypen geprägt.

Verglichen mit den Wildschweinen aus der bulgarisch-deutschen Studie umfassen die hier ermittelten F_{ST} -Werte auf der Basis von Mikrosatelliten einen Bereich (0,01-0,36), der nicht nur alle Werte von NIKOLOV *et al.* (2009)(0,02-0,27) einschließt, das Maximum liegt sogar noch ein Drittel über dem der bulgarisch-deutschen Vergleiche. Das kann zum einen an den größeren geografischen Distanzen liegen (Maximaldistanz hier 700 km weiter), zum anderen finden wir diese hohen Werte nur bei Vergleichen, die die Population Emkendorf betreffen. Abgesehen von diesen Werten stimmen die Intervalle der beiden Arbeiten fast überein. Bestätigt werden die Dimensionen der F_{ST} -Werte auch durch SCANDURA *et al.* (2008), die für diese ein Intervall zwischen null und 0,31 ermittelten.

Die beiden Markersysteme sind in ihren Aussagen über die durchschnittliche paarweise Differenzierung weitgehend übereinstimmend. Populationen wie Constanța oder Harz haben über alle Berechnungsmethoden hinweg hohe Werte, wofür zum einen die exklusiven Allele (Constanța eines, Harz zwei, Tabelle 10) ursächlich sein dürften, zum anderen liegt der Schwerpunkt in beiden Populationen bei Haplotypen, die insgesamt selten bis einzigartig sind (HT I bzw. J, Tabelle 34). Dagegen sind Belgiens Differenzierungswerte – trotz Existenz eines exklusiven Allels – überall niedrig und erreichen mit überwiegend omnipräsenten Haplotypen maximal den Durchschnitt. Die Differenzierung durch die Sequenzen ergab allerdings für Emkendorf insgesamt moderate Werte, wohingegen die Mikrosatelliten-Analysen auf die größte durchschnittliche Distanz zu allen andern Populationen hinweist (neben Constanța). Bei genauerer Betrachtung der Einzelwerte Emkendorfs zeigt sich, dass in Bezug auf die Sequenzen die Distanzen zu den benachbarten Populationen vergleichsweise groß sind, während die Mikrosatelliten-Daten dort eine erwartungsgemäß geringe Differenzierung hervorbringen.

Der Einfluss der exklusiven Allele auf die durchschnittlichen paarweisen Distanzen ist nicht immer groß. Griechenland hat an fünf von acht Loci (Tabelle 10, insgesamt 7) Allele, die sonst in keiner Population beobachtet wurden, ist aber eher gering von den übrigen Populationen differenziert. Der Grund liegt in der geringen Frequenz dieser privaten Allele (Tabelle 23), die nicht viel zum eigenen genetischen „Charakter“ beitragen. Sie beeinflussen die hier verwendeten Maße für die Divergenz von Populationen zwar nicht, geben aber dennoch einen Hinweis auf eine eingeschränkte Migration, die eventuell auch nur unidirektional (zu der Population mit den privaten Allelen hin) existiert.

Die Abhängigkeit der genetischen von der geografischen Distanz wurde in dieser Arbeit auf der Basis von mtDNA-Sequenzen nicht, durch Mikrosatelliten aber doch bestätigt. Die höchst signifikante Korrelation mit einem Koeffizienten von 0,407 für die F-Statistik steht im Einklang mit der Studie NIKOLOV's (*et al.* 2009), deren F_{ST} -Werte noch stärker von der geografischen Lage der Populationen abhängig zu sein scheinen. Zu diesen Werten im Kontrast stehen die Daten von SCANDURA *et al.* (2008), die eine nicht signifikante Korrelation mit einer Abhängigkeit von etwa 15 %. Während die Migration zwischen den Populationen dieser Studie teilweise beeinträchtigt zu sein scheint, dürfte der genetische Austausch in den beiden anderen Fällen gleichmäßiger sein. Die Einbeziehung von italienischen Wildschweinen setzt die Alpen als potentielle Migrationsbarriere zwischen die Populationen, die von SCANDURA *et al.* (2008) als kaum überwindbar eingestuft werden.

Die Betrachtung des gesamten Probenumfangs mit seinen einzelnen Populationen und deren Differenzierung liefert durch die AMOVA eine Einschätzung, ob diese Einteilung gerechtfertigt ist. Der globale F_{ST} -Wert ($=0,276$, $\Phi_{ST}=0,250$) auf der Basis der Sequenzanalysen (Abs. 3.2.4.2) deutet in dieser Arbeit auf eine geringe, aber höchst signifikante Differenzierung hin, die viel

niedriger als die der Karpaten-Rothirsche ($=0,617$, FEULNER *et al.* 2004) ausfällt. Der restliche Teil der Gesamtvarianz (72,4 % bzw. 75,0 %) ist auf die Variabilität innerhalb der Populationen zurückzuführen. Dieses Verhältnis steht wiederum im Zusammenhang mit der durchgehend starken Präsenz einzelner Haplotypen (s. o.). Die größere Variabilität der Mikrosatelliten (Abs. 3.1.7.4) führt zu einem höchst signifikanten F_{ST} -Wert, der mit 0,118 ($R_{ST}=0,134$) zwischen den von NIKOLOV *et al.* (2009) ermittelten Werten für deutsche ($F_{ST}=0,133$) und bulgarische Wildschweine ($F_{ST}=0,1326$) liegt. Die Werte für den europaweiten Vergleich von SCANDURA *et al.* (2008) liegen sogar noch etwas höher. In dieser Studie herrschten vergleichbare Bedingungen, was die Anzahl an Proben, Loci und Populationen angeht. Die besondere genetische Stellung der von ihnen untersuchten italienischen Populationen (genetisch teilweise isoliert) lässt eine erhöhte globale Differenzierung erwarten.

Die unterschiedlichen Dimensionen, in denen sich die F_{ST} -Werte der beiden Markersysteme bewegen, sind auf die zusätzliche hohe Variabilität zurückzuführen, die bei der Mikrosatelliten-Analyse in den einzelnen Individuen zu verzeichnen ist. Die verbleibenden 88,2 % der Gesamtvariabilität beziehen sich damit auf die Variabilität zwischen den Individuen einer Population sowie innerhalb der einzelnen Individuen. Die genauere Aufteilung der Varianzanteile unter Einbeziehung einer weiteren Hierarchieebene (Zusammenfassung von Populationsgruppen wie in Tabelle 10) zeigt, dass die Einteilung in Populationen innerhalb dieser Gruppen durchaus gerechtfertigt ist. Ihr fällt ein Anteil von 7,29 % der Gesamtvarianz zu ($F_{SC}=0,078$) und ist damit deutlicher als die Definition der Gruppen in Bezug auf die Totalpopulation (4,18 %, $F_{CT}=0,042$), beides wird aber durch höchst signifikante p-Werte unterstützt. Lediglich die Varianz auf dem Niveau zwischen den Individuen in den einzelnen Populationen ist für die F-Statistik gering ($F_{IS}=0,032$) und „nur“ hoch signifikant, für die R-Statistik ($R_{IS}=0,039$) sogar nicht signifikant. Dies zeigt, dass die Individuen innerhalb einer Population sich genetisch sehr ähneln, während die Populationen untereinander deutlich differieren und die Gruppeneinteilung wieder weniger zur Gesamtvarianz beiträgt.

Mit zwei verschiedenen Analysen wurden die Individuen unabhängig von ihrer Populationszugehörigkeit „umsortiert“. Der *Assignment*-Test behält die durch die Individuen geprägten Eigenschaften der definierten Populationen bei und berechnet für alle Individuen einzeln anhand der Genotypen die Wahrscheinlichkeit, zu einer bestimmten Population zu gehören. Entspricht die Zusammensetzung der Allele nicht dem typischen Muster der eigenen Population, wird das durch diese Analyse deutlich. Je nach Berechnungsmethode würden demnach bis zu knapp 55 % der Wildschweine eher zu anderen als zu ihren eigenen Populationen passen. Ein hoher genetischer Austausch zwischen den Populationen begünstigt diesen Wert, da zum einen benachbarte Populationen sich in ihren Allelfrequenzen ähneln und die falsche Zuordnung nur wenig wahrscheinlicher ist als die richtige. Zum anderen ist gerade die Migration in die Nachbarpopulation am wahrscheinlichsten, so dass im Falle von einigen Populationspaaren nur wenige Dutzend Kilometer überwunden werden müssen, so dass das eingewanderte Individuum zwar der Ursprungspopulation, nicht aber der neuen „Heimat“ und damit falsch zugeordnet wird. Da in dieser Arbeit mindestens zwei geografische Cluster von Populationen (Schleswig-Holstein, BeDeLux, Distanzen unter 100 km) einbezogen wurden, war eine hohe Fehlerquote bei der Zuordnung nicht unwahrscheinlich. Nur 17 Individuen wurden in einer anderen als ihrer eigenen Gruppe (siehe Tabelle 10) zugeordnet.

Die STRUCTURE-Analyse ordnet die Genotypen zu komplett neuen Populationen zusammen, so dass die Aufteilung der Gesamtvarianz sich möglichst weit zugunsten der Varianz zwischen den

Populationen verschiebt und dabei ein Hardy-Weinberg-Gleichgewicht einstellt und kein Koppelungsungleichgewicht auftritt (Abs. 2.4.1.12). Dabei ist die wahrscheinlichste Einteilung, diejenige in drei Gruppen, wobei die beiden vorangenen Cluster BeDeLux und Schleswig-Holstein deutlich bestätigt werden (Abbildung 6) und die Karpaten mit den Balkan-Populationen Griechenland und Kroatien zusammengefasst werden. Die Gruppe in Schleswig-Holstein bleibt auch bei der Annahme von sechs Clustern eine Einheit (Abbildung 28), der Harz stellt sich unter diesen Bedingungen – abgespalten von BeDeLux – als weitgehend eigenständig heraus. Die allmähliche Aufteilung der Karpaten- und Balkangruppe zeigt, dass Constanța als einzige eher zu Griechenland gehört, die Eigenständigkeit aber noch sehr viel dominanter zu sein scheint. Die Simulation für 20 Cluster, welche der zuvor angenommenen Anzahl von 19 Populationen sehr nahe kommt und durch den ΔK -Wert am zweit stärksten unterstützt wird, führt bei den meisten Populationen zu diffuser Farbeinteilung (Abbildung 29). Einen Kontrast zu diesen bilden die Populationen Constanța, Harz, Segeberg und Emkendorf, die durch ihre klare Abgrenzung von anderen und stark einheitliche Zuordnung einen Eindruck von genetischer Eigenständigkeit vermitteln. Emkendorf und Constanța haben sich bereits durch vergleichsweise große paarweise genetische Distanzen hervorgehoben (Mikrosatelliten), während die von Segeberg und Harz überwiegend leicht über dem Durchschnitt liegen. Hinzu kommt bei diesen Populationen (außer Harz), dass sie eine relativ niedrige Variabilität aufweisen. Der spezielle Charakter dieser Populationen wird also nicht nur von dem geprägt, was sie von anderen Populationen unterscheidet, sondern scheinbar in besonderem Maße von der Einheitlichkeit ihrer Individuen.

Die SAMOVA hat im Prinzip dieselbe Aufgabe wie die STRUCTURE-Analyse. Sie funktioniert allerdings auf der Basis von *D-loop*-Sequenzen und sortiert nicht Individuen zu neuen Populationen um, sondern die gegebenen Populationen zu Gruppen, so dass ein möglichst großer Teil der Gesamtvarianz auf die Differenzierung zwischen den Gruppen fällt (maximaler F_{CT} -Wert). Außerdem werden die geografischen Koordinaten der Populationen einbezogen, so dass die Ergebnisse die Realität möglichst gut darstellen. Dabei wird derselbe Algorithmus verwendet, wie bei der AMOVA. Eine vorab durchgeführte AMOVA mit neun Gruppen, die durch ihre geografische Nähe logisch erscheinen, sowie durch eine Anzahl von vier bis sieben private Allele (Mikrosatelliten, Tabelle 10) pro Gruppe unterstützt wurden, ergaben eine höchst signifikante Unterstützung für den F_{ST} -Wert (0,155, Φ_{ST} =0,158). Dieser Wert wird von nahezu allen Modellen, die die SAMOVA-Analyse vorschlägt, mit höchst signifikanten p -Werten übertroffen. Die Kurve der F_{ST} - und Φ_{ST} -Werte steigt weitgehend gleichmäßig, wobei leichte Peak-Bildungen bei vier und 18 Gruppen zu vernehmen sind; das Maximum liegt bei 18 Gruppen. Die schematische Darstellung (Abbildung 14) offenbart aber mit steigender Gruppenzahl die Probleme für die Erklärung der Entstehung dieser Muster. Die Einteilung in zwei Gruppen teilt noch recht plausibel den Osten vom Westen, wobei Emkendorf und Spanien Exklaven bilden. Der Harz steht bei der Einteilung in vier Gruppen bereits alleine, während der Zusammenhang von Belgien und Luxemburg mit Italien auf den ersten Blick nicht erschließbar ist. Die Einteilung in 18 Populationsgruppen löst die Verbindungen zwischen den meisten Populationen auf. Lediglich zwei Gruppen mit mehr als einer Population bleiben bestehen. Segeberg und Kogel weisen beide denselben Haplotypen zu hundert Prozent auf und liegen in unmittelbarer räumlicher Nachbarschaft, was eine Trennung durch das Programm sehr unwahrscheinlich macht. Die andere Gruppe wird von sechs der zehn Karpatenpopulationen und Emkendorf gebildet.

Auf der Basis von Mikrosatelliten sieht die wahrscheinlichste Clusterung etwas anders aus. Neben der Structure-Analyse spiegeln auch die auf der Basis der paarweisen Distanzen nach NEI (1972) und CAVALLI-SFORZA und EDWARDS (1967) entwickelten Verwandtschaftsbäume weitgehend die geografischen Verhältnisse wider (Abbildungen 7 und 8). In beiden Bäumen werden die BeDeLux-Gruppe und die schleswig-holsteinische zum Teil mit hoher *Bootstrap*-Unterstützung bestätigt, wobei sich die Population Harz dazwischen abspaltet. Auch die Karpaten bilden eine taxonomische Einheit, wobei Griechenland einmal auf einen Ast mit Ukraine Berg rückt (Abbildung 8) und sich einmal zusammen mit Kroatien zentral direkt abspaltet (Abbildung 7). Die Verzweigungen, die zu den Populationen außerhalb BeDeLux und Schleswig-Holstein führen, sind mit wenigen Ausnahmen durch niedrige *Bootstrap*-Werte schlecht unterstützt, deutlich wird aber die klare Abgrenzung der Karpaten von diesen westlicheren Populationen.

Die Aussagen, die die Ergebnisse der beiden Markersysteme treffen, sind umfangreich und teilweise sehr unterschiedlich. Insgesamt wird aber deutlich, dass eine Differenzierung zwischen den Populationen durchaus vorhanden ist. Einige Populationen zeigen widersprüchliche oder – bezogen auf ihre geografische Lage – unerwartete Werte, auf die im Folgenden genauer eingegangen wird.

4.4 Introgression

Von Menschen in den letzten Jahrzehnten bis Jahrhunderte durchgeführte oder zumindest herbeigeführte Translokationen von Wild- und Hausschweinen werden immer wieder durch genetische Nachweise bestätigt (NIETHAMMER 1963, APOLLONIO, RANDI & TOSO 1988), sind aber oft in ihrem Umfang nicht dokumentiert. Zum einen wird ihnen wenig Bedeutung beigemessen, zum anderen werden auch noch in jüngerer Vergangenheit trotz gesetzlicher Regelung (§42 Abs. 2 BNatSchG) Tiere ohne Genehmigung aus der Gefangenschaft in die Freiheit entlassen. Dabei spielt auch heute noch (wie vor 200 Jahren) der Gedanke der Verbesserung der Jagdtrophäen eine Rolle. Auch bei nicht bedrohten Tierarten ist jedoch die genetische Integrität möglichst aufrechtzuerhalten, damit die natürliche Entwicklung im vorhandenen Lebensraum nicht beeinträchtigt wird. Das Vermischen des autochthonen Bestandes mit genetisch entfernten Tieren (Auszucht) kann die Reproduktivität einer Population sogar herabsetzen (Auszuchtdepressionen) und ist nicht im Sinne des modernen Artenschutzes (FRANKHAM, BALLOE & BRISCOE 2002).

4.4.1 Fremde Populationen

Introduktionen von Wildschweinen genetisch entfernter Populationen können unter Umständen auch nach einigen Generationen noch nachgewiesen werden, wenn die Anzahl der Tiere ausreichend groß ist, so dass weder genetische Drift noch Selektion oder Migration die fremden Allele aus dem Genpool weitgehend entfernen. Im Fall der Population Emkendorf wurden im Probenumfang Haplotypen gefunden, die dem übrigen genetischen Bild der Wildschweine in Schleswig-Holstein und sogar Europa widersprechen. Die eng benachbarten Populationen Kogel

und Segeberg sind komplett monomorph und zeigen den für Deutschland und die westlicheren Gebiete typischen Haplotyp B (Tabelle 35, Abbildung 4). Der in Emkendorf fast ausschließlich (16 von 17) beobachtete Haplotyp A ist hingegen in keiner westlichen Population außer Emkendorf zu finden. Durch diesen Zustand beeinflusst weisen alle Differenzierungsmaße, die auf Sequenzen beruhen, (Tabellen 36 und 37) auf eine enge Verwandtschaft mit Populationen in den Karpaten und eine große Distanz zu den Nachbarn Segeberg und Kogel hin. Die große geografische Distanz zu einer Gruppe von sechs Populationen der Karpaten hindert den Algorithmus der SAMOVA nicht daran, Emkendorf mit diesen in Verbindung zu setzen, während die übrigen Karpatenpopulationen bereits abgespalten wurden (Abbildung 14). Die F_{ST} - und R_{ST} -Werte der Mikrosatelliten-Daten (Tabelle 29) sind zwar allgemein relativ hoch, die Verteilung ihrer paarweisen Distanzen ist dagegen absolut unauffällig und weist auf eine der *Isolation by distance*-Theorie entsprechenden Verwandtschaft hin. Als Gründe für diese unterschiedlichen Aussagen sind verschiedene Szenarien theoretisch denkbar:

1. Mutation

Der Haplotyp A ist in einer Bache der Population Emkendorf aus dem Haplotypen B durch eine Punktmutation analog entstanden. Dieses Ereignis läge dann einige Generationen zurück, so dass der Haplotyp sich durch maternale Vererbung verbreiten konnte, wobei der Genotyp unverändert bleibt. Wenn nicht Gendrift für die starke Reduktion der/des anderen Haplotypen in der Population gesorgt hat, dann könnte eine Koppelung an einen Selektionsvorteil ursächlich für die große Dominanz sein. Zusätzlich müsste die Migration aus den benachbarten Populationen für weibliche Tiere so sehr eingeschränkt sein, dass in der Zwischenzeit keine Individuen eingewandert sind.

2. Migration

Ein weibliches Wildschwein (oder mehrere) mit diesem Haplotypen ist von Osten her nach Emkendorf eingewandert, ohne sichtbare „Haplotypenspuren“ auf dem Weg zu hinterlassen. Seitdem sind mindestens so viele Generationen vergangen, dass die Nachkommen keinen für den Osten typischen Genotyp mehr darstellen, sondern den direkten Nachbarn angepasst sind. Andersherum dürfte der Zeitpunkt höchstens so lange zurückliegen, dass Migration nur durch männliche Tiere von außen nach Emkendorf hinein stattgefunden hat.

3. Translokation

Die Einführung von mehreren weiblichen Tieren hat vor wenigen Generationen stattgefunden. Diese Tiere stammen nicht direkt aus den östlichen Gebieten, sondern wurden zuvor mit heimischen (männlichen) Tieren vermehrt. Möglich ist, dass anfangs nur ein einziges Weibchen isoliert weitergezüchtet wurde, wobei der Einfluss des Haplotypen in den nachfolgenden Generationen immer 100 % bleibt, der der Genotypen jedoch bereits in der nächsten Generation halbiert wird, und je nach Anzahl der an der Reproduktion beteiligten (heimischen) Männchen würden die seltenen, untypischen Allele einen geringen Anteil ausmachen oder durch Gendrift womöglich sogar verschwinden. Eine Gruppe von weiblichen – vielleicht sogar trächtigen – Wildschweinen, ausgesetzt in ein geeignetes Gebiet, könnte als Gründerindividuen eine Population aufbauen. Da männliche Tiere einen stärkeren Drang zu wandern haben, ist die Wahrscheinlichkeit groß, dass es zur Reproduktion in dem Gebiet kommt, und die Reviertreue der Weibchen (vielleicht auch ein Selektionsvorteil) führt zu einer lokalen Anreicherung des östlichen Haplotypen, wobei die männlichen Tiere für den Genfluss sorgen.

Das Modell der Mutation scheint nicht unmöglich, aber sehr unwahrscheinlich. Besonders Transversionen sind unter den Mutationen sehr selten (<10 %), so dass die Wahrscheinlichkeit, dass genau dieses eine Nukleotid unter 389 anderen so substituiert, dass der häufigste Haplotyp einer anderen Region entsteht, gering ist. Auch dass ein Tier, noch dazu ein Weibchen, das eher zur Reviertreue neigt, extrem weit wandert, dabei unzählige andere Schwarzwildbestände durchquert, ohne sich zu reproduzieren, ist wohl ausgeschlossen. Weitaus wahrscheinlicher ist es, dass ein Tier, das aus dieser östlichen Region entnommen wurde, diesen Haplotypen trägt. Berichte aus der Vergangenheit und das anhaltende Interesse einiger Jäger an starken Tieren und wertvollen Trophäen (Abs. 1.4) unterstützen diese Theorie. Es gibt aber unbestätigte Hinweise (mündl. Mitteilung: Ch. Honnen), dass in den letzten Jahrzehnten in der Gegend um Emkendorf Tiere aus der Gefangenschaft eines Zoos inoffiziell entlassen wurde. Zu dieser Zeit waren die schleswig-holsteinischen Jagdreviere noch nicht so zahlreich mit Wildschweinen besetzt (Jagd- und Artenschutzbericht 2008, Land Schleswig-Holstein) und der Wunsch nach bejagbarem Hochwild führte vereinzelt zu einer Überhege der Bestände. Da sich kein Verantwortlicher offiziell zu diesem Thema geäußert hat, ist die genaue Herkunft der Haplotypen in Emkendorf nicht belegt, die Theorie der Translokation dürfte aber zutreffen.

4.4.2 Domestizierte Schweine

Einen zweiten Fall von regionsuntypischen Haplotypen finden wir in Luxemburg und Belgien, was dazu führt, dass diese zwei Populationen untereinander zwar eine geringe, zum nächsten Nachbarn West-BRD jedoch eine um ein Vielfaches größere Distanz aufweisen (Tabelle 36 und 37). Auch hier gibt es auf Mikrosatelliten basierend keinen Hinweis auf ungewöhnliche Allelfrequenzen. Der Blick auf die Verwandtschaftsbäume der Haplotypen (Abbildungen 11, 12, 33, 34) und das *Median joining*-Netzwerk (Abbildung 10) verrät die ursprüngliche Herkunft der Haplotypen F und N. Beide gehören der von SCANDURA *et al.* (2008) beschriebenen Klade A an, die ihren Ursprung in asiatischen Wildschweinen hat.

Da die Migration von asiatischen Wildschweinen aufgrund der großen Distanz ausgeschlossen werden kann und ein so umfangreiches Mutationsereignis ebenfalls extrem unwahrscheinlich ist, bleibt die wahrscheinlichste Ursache ein durch Menschen hervorgerufener Einfluss. Translokationen asiatischer Wildschweine nach Europa wurden allerdings nicht bestätigt, liegen aufgrund der geringeren Körpergröße auch nicht im Interesse der Jäger. Vielmehr scheinen die Haplotypen über Umweg in den Genpool der belgischen und luxemburgischen Genpools gekommen zu sein.

In den letzten 9000 Jahren (BENECKE 1993) scheinen in Asien wie auch in Europa unabhängig voneinander Domestikationszentren gewesen zu sein, wobei in der frühen Neuzeit ostasiatische Hausschweinrassen mit europäischen gekreuzt wurden (PORTER 1993, LARSON *et al.* 2005, GIUFFRA *et al.* 2000). In Mittelitalien wurden Hausschweine wiederum mit heimischen Wildschweinen hybridisiert und die Nachkommen zu Jagdzwecken aus der Gefangenschaft entlassen (RANDI *et al.* 1989); dort wurden ebenfalls Haplotypen der asiatischen Klade nachgewiesen (Tabelle 35, SCANDURA *et al.* 2008). Dieser Vorgang führt, wenn weibliche Hausschweine verwendet werden, wie auch im Falle Emkendorfs nicht unbedingt zu einem auffälligen Bild bei der Mikrosatelliten-Analyse. Vorstellbar ist diese Praxis auch für Luxemburg, wo bereits illegale Hybridisierungen bei Rothirschen durch ausgesetzte Tiere nachgewiesen wurden (FRANTZ *et al.* 2006).

Unbeabsichtigte Kreuzungen zwischen Wild- und Hausschweinen durch extensive Schweinehaltung (Freilandhaltung in z. B. Wäldern, (GENOV *et al.* 1991)) sind möglich, würden aber weniger in der mitochondrialen DNA sichtbar werden. Weibliche Hausschweine, die von männlichen Wildschweinen gedeckt werden, tragen ihre Ferkel in menschlicher Obhut aus, so dass die Wildpopulation gar nicht beeinflusst wird. Männliche Hausschweine, die sich mit weiblichen Wildschweinen verpaaren, tragen zwar ihren Teil zum Genpool der Wildtiere bei, dies äußert sich allerdings nicht durch die maternal vererbte mtDNA. Hinweise dafür können aber in vielen Populationen Europas mit bloßem Auge bei untypisch gefärbten (blonden) Wildschweinen entdeckt werden (Abbildung 2, KOUTSOGIANNOULI *et al.* im Druck).

Wie groß der Einfluss von Hausschwein-DNA auf die Wildschweinbestände in Luxemburg und Belgien ist, kann anhand dieses Datenumfangs nicht im vollen Umfang eingeschätzt werden. Für die hier verwendeten Proben aus Griechenland und für Hausschweine wurde von KOUTSOGIANNOULI *et al.* (im Druck) bereits eine genetische Analyse am Melanocortin-1-Rezeptor durchgeführt und zum einen ein Unterschied zwischen Haus- und Wildschweinen, zum anderen ein hoher Anteil (5 %) von Hausschwein-DNA im Genpool der Wildtiere nachgewiesen. Der Nachweis von Haplotypen der A-Klade gelang in Griechenland jedoch nur in einem Fall, wobei die Möglichkeiten der *D-loop*-Analyse für diese Zwecke begrenzt sind, da viele Hausschweinrassen domestikationsbedingt Haplotypen der E-Kladen tragen. Ein Nachweis anhand von Mikrosatelliten-Daten (wie bei FRANTZ *et al.* 2006) wird ebenfalls in einer Kooperation mit Kollegen in England angestrebt, so dass die Kombination aller drei Markersysteme mehr Aufschluss geben wird.

4.5 Innerartliche Systematik in den Karpaten

Die Karpaten als Ökosystem bilden einen einzigartigen und noch sehr ursprünglichen Lebensraum für große Säugetiere (Abs. 1.5). Der Einfluss des Menschen auf die Wildbestände ist verglichen mit den meisten Regionen Europas gemäßigt, so dass zumindest ansatzweise das natürliche Gefüge erhalten bleiben beziehungsweise wiederhergestellt werden konnte. Der landschaftliche Kontrast mit dem Umland und die Stabilität der Bedingungen haben im Falle des Rothirsches (*Cervus elaphus*) zu einer genetischen Distanz zwischen den Karpaten-Populationen und denen im Flachland geführt (FEULNER *et al.* 2004), die bereits morphologisch zu erahnen ist. Dieser genetische Sonderstatus drückt sich taxonomisch manchmal durch die Einordnung in die eigene Unterart *Cervus elaphus montanus* aus, wobei aber die Definition von Unterarten im Allgemeinen reine Willkür bleibt.

Auch vergleichende morphologische Beschreibungen von Wildschweinen weisen auf Auffälligkeiten hin, die von THOMAS (1912) in der eigenen Unterart *Sus scrofa attila* mit der *Terra typica* in Rumänien beschreibt (HERRE 1986). Dort einheimische Jäger bemerkten außerdem ein unterschiedliches Verhalten der Wildschweine der Bergregionen im Vergleich zu den Flachlandregionen, die in den Sommermonaten eine Überschneidung der Lebensräume in den niedrigeren Lagen zeigen. Die etwas kleineren, aber insgesamt muskulöseren Bergbewohner verhalten sich in den Kontaktbereichen dominant gegenüber den größeren, im Flachland heimischen Tieren. Besonders die Keiler erobern und verteidigen aggressiv Futter- oder

Ruheplätze. Wenn diese nicht, wie gewöhnlich, das Flachland zur Paarungszeit im Winter wieder verlassen haben, sind sie den Geschlechtsgenossen der tiefer liegenden Gebiete im Kampf um Weibchen oft überlegen und verbannen diese durch Drohverhalten und Kämpfe von den Bachen (mündl. Mitteilung: R. Unici).

In Bulgarien haben GENOV *et al.* (1991) ähnliche Größenunterschiede zwischen den Wildschweinen der Rila-Rhodopen-Bergkette (südl. des Balkan) und der nordöstlichen Ebene festgestellt. Die geringere Größe wird oft als eine Anpassung an die unwirtlichen Lebensbedingungen und den geringeren Sauerstoffgehalt der Luft gewertet (TIMERAS 1952, GORDON *et al.* 1943, FRISANCHO & BAKER 1970). RANDI *et al.* (1992) beobachteten bei den bulgarischen Wildschweinen dieser Gebiete signifikante Divergenz-Maße anhand von Allozym-Analysen. Diese Ergebnisse unterstützen die Beurteilungen von MARKOV *et al.* (1954) und HARTL *et al.* (1993), die die verschiedenen Bestände unterschiedlichen Unterarten zuordnen. NIKOLOV *et al.* (2009) schloss, dass Migration zwischen den Populationen durchaus möglich ist, in den Kontaktzonen aber die größeren Flachland-typischen Keiler dem kleineren Bergtypus körperlich überlegen sind, diese verdrängen und Vermischungen des Genpools damit eingeschränkt werden. Die Verhältnisse in den benachbarten Karpaten ähneln also denen in Bulgarien.

Die in dieser Arbeit ermittelten Daten geben bei erster Betrachtung keine Hinweise auf besondere Differenzierung zwischen Berg- und Flachlandpopulationen. Die Verteilung der Haplotypen ist recht gleichförmig (Tabelle 35), so dass keine auffälligen Sequenz-basierten Ergebnisse für die Gruppen ermittelt werden konnten. Die Bergpopulationen sind insgesamt variabler (Tabellen 9 und 21), was auch bereits für Braunbären der Karpaten im Vergleich zu den übrigen Vorkommen dieser Art anhand von Allozym- und mtDNA-Analysen bereits festgestellt wurde (HARTL & HELL 1994, ZACHOS *et al.* 2008). Der Vergleich der beiden Gebiete zeigt, dass die Differenzierung (Tabellen 28, 29, 36 und 37) zwischen den Populationen innerhalb der Gruppen überwiegend unterdurchschnittlich und im Flachland allgemein größer (teilweise mehr als doppelt so groß) ist als in den Bergen, wobei die durchschnittliche Differenzierung zwischen den Populationen aus verschiedenen Gruppen (fast) immer zwischen den gruppeninternen Werten liegt. Dieses Verhältnis finden wir in den durchschnittlichen paarweisen geografischen Distanzen wieder und könnte darin begründet liegen. Die Differenzierung der zwei Gruppen, die durch die AMOVA ermittelt wurde, ergab nur unter Auflösung der Populationsgrenzen signifikante Werte, die nicht einmal halb so hoch wie die der Rothirsche sind (FEULNER *et al.* 2004). Die Verwandtschaftsbäume (Abbildungen 7 und 8) setzen überwiegend Populationen in enge Beziehung, die auch geografische Nähe zeigen. Bei der Analyse durch das Programm STRUCTURE werden die Proben der zehn Karpatenpopulationen mit größter Wahrscheinlichkeit in sechs Gruppen eingeteilt (Abbildung 24), aus denen man zwar eine lokale Nähe der Populationen Timișoara und Caransebeș ablesen kann, sowie eine Ähnlichkeit der Wahrscheinlichkeitsverteilung in den nördlichen Beständen, eine Abgrenzung der Gruppen voneinander lässt sich aber nicht erkennen. Die Anzahl der Privaten Allele der Gruppen, also diejenigen, die in der einen, aber nicht in der anderen beobachtet wurden, beträgt in den 69 Individuen der Berge 37 und hat einen Anteil von etwa 3,4 % am gesamten Genpool ((8 Loci x 69 Indiv. - 6 fehlende Daten) x 2 Allele) der Karpaten-Proben. Damit ist statistisch gesehen bei einer Anzahl von acht untersuchten Loci mindestens jedes vierte Individuum Träger eines für das Karpaten-Hochland Privaten Allels. Im Flachland wurden 19 Private Allele gezählt; damit ist der Anteil (1,9 %) in den 62 Individuen etwas mehr als halb so hoch wie der im Genpool (8 Loci x 62 Indiv. x 2 Allele) in den Bergen. Die Existenz dieser Differenzierung ist ein

Zeichen für eingeschränkte Durchmischung der Bestände. Die von FEULNER *et al.* (2004) publizierten Daten für Rothirsche zeigen insgesamt eine höhere Anzahl an Privaten Allelen in den Hochlagen (16,6 %) und allgemein eine viel deutlichere Differenzierung zwischen den Populationen der verschiedenen Gruppen (im Vergleich zur gruppeninternen Differenzierung), was für die Autoren kein hinreichender Grund für die Definition einer eigenen Unterart, jedoch aber Hinweis für die Ursprünglichkeit der Rothirschbestände der Karpaten ist.

Ein genauerer Blick auf die Ergebnisse des *Assignment tests* für die Karpaten (Tabellen 15 bis 17) verrät etwas über die Migrationsverhältnisse. Der bei diesen Berechnungen verwendete Algorithmus (RANNALA & MOUNTAIN 1997) hat das Vermögen, in einer Population Migranten zu identifizieren. Die Individuen werden anhand ihrer Genotypen unabhängig ihrer vorgegebenen Zugehörigkeit derjenigen Population zugeordnet, die dem Genotyp am besten entspricht. Bei einer ausreichend guten Differenzierung hat der Genpool jeder Population ein Muster, das sich von den anderen unterscheidet. Verlässt ein Individuum, das Allele aus diesem Genpool trägt, die Population, ist es möglich, durch Vergleich von Genotyp und Genpool den wahrscheinlichsten Ursprung herauszufinden. Bei der alleinigen Analyse der Karpatenpopulation wurden die Individuen aus den Bergen mit durchschnittlich 48,3 %iger Wahrscheinlichkeit der eigenen Gruppe zugeordnet (Rothirsche: 89,5 % FEULNER *et al.* 2004), im Flachland beträgt sie 43,2 % (Tabelle 15). Diese Tabelle zeigt aber auch einen Unterschied in den Anteilen der falschen Zuordnungen der Individuen im Berg- und Flachland. Während die Flachland-Bewohner mit durchschnittlich 41,7 %iger Wahrscheinlichkeit der Berggruppe zugeordnet werden, tragen die Bergbewohner Genotypen, die mit 28,5 %iger Wahrscheinlichkeit in die Flachlandregion gehören. Damit ist die Fehlerrate bei den Wildschweinen der niedrigeren Lagen etwa um die Hälfte höher. Das weist auf einen stärkeren Genfluss von den Berglagen in die Ebene hin, als in entgegengesetzte Richtung.

Mit diesen Werten des *Assignment tests* werden die Aussagen der Jäger, dass die Wildschweine im Sommer aus den Bergen in die Täler wandern, vereinzelt dort bleiben und sich verpaaren, unterstützt. Weil hauptsächlich männliche Tiere dort bleiben, ist der Einfluss auf die mitochondriale DNA sehr gering. Dabei muss die Anzahl der Individuen nicht unbedingt groß sein, wenn sich ein Selektionsvorteil (durch dominantes Verhalten) herausstellt. Die Tiere des Flachlandes erfahren womöglich sogar in den unwirtlichen Höhen aufgrund ihrer Größe einen Selektionsnachteil (NIKOLOV *et al.* 2009).

Da die Differenzierung zwischen den Berg- und Flachlandtieren im Allgemeinen nicht übermäßig hoch ist und sogar bedeutend niedriger als die der Rothirsche (FEULNER *et al.* 2004), ist wohl hier die Benennung von verschiedenen Unterarten noch willkürlicher. Auch weitere Substrukturierungen wie zum Beispiel bei Braunbären in eine Ost- und eine West-Linie (ZACHOS *et al.* 2008) sind aufgrund der Ergebnisse nicht zu vermuten. Der Einfluss der Bestände in den Bergen auf die Flachland-Wildschweine dürfte aufgrund der Ergebnisse des *Assignment tests* größer sein als andersherum, was durch mündliche Mitteilungen bereits angedeutet wurde (s. o.). Aber auch dieser Test zeigt, dass die Unterschiede zwischen den beiden Gruppen deutlich geringer sind als die der Rothirsche. Die Vergleichbarkeit der Daten dieser zwei Spezies ist allerdings beschränkt, da die Rothirsche allgemein sehr viel variabler sind als Wildschweine (Abs. 4.2). NIKOLOV *et al.* (2009) sehen eine Aufspaltung zweier bulgarischer Bestände in Untereinheiten für gerechtfertigt, obwohl die paarweisen Differenzierungswerte nicht verstärkt daraufhin weisen. Die durch eine AMOVA ermittelte 4,33 %ige Differenzierung zwischen den

Gruppen ist für diese Einschätzung von Ausschlag gebend, ist aber in dieser Arbeit noch bedeutend niedriger.

Die Frage, ob eine geringere Differenzierung für eine Definition von zwei taxonomischen Untereinheiten einer weniger variablen Spezies ausreichen kann, muss bejaht werden. Da es aber dafür bisher keine genauen Kriterien gibt, ist es generell sinnvoller, nicht von Unterarten sondern von genetisch divergenten Populationen zu sprechen, die eigene Management-Einheiten darstellen (NIKOLOV *et al.* 2009), zumal der Zeitpunkt der beginnenden Divergenz von Unterarten genauso wie von Arten häufig auf das Pliozän, also mindestens vor 2,5 Millionen Jahren datiert wird (TABERLET *et al.* 1998). Wo aber genau die Grenze zwischen den Einheiten liegt, kann anhand dieses Probenumfangs nicht bestimmt werden. Eine Fortführung der Studie mit einem ausgeweiteten Probenumfang der Region und ein engmaschigeres Netz von Stichproben wären bei dieser Einschätzung hilfreich.

4.6 Phylogeographie und Postglaziale Wiederbesiedelung

Die Phylogeographie ist eine moderne Disziplin, die die Systematik innerhalb von Arten (sowie Unterarten, genetischen Linien, Populationen) anhand von populationsgenetischen Daten ermittelt und diese mit geografischen Informationen kombiniert, um schließlich die historische Ausbreitung zurückzuverfolgen. Dadurch ist es möglich, Ereignisse wie zum Beispiel Populations-Expansionen und -Kontraktionen, Migration, Bottlenecks und deren zeitliche Abfolge aufzudecken, sowie die Größe und Zusammensetzung der ancestralen Populationen einzuschätzen. Die Gesamtheit dieser Faktoren hat zu der aktuellen genetischen Verbreitung der Spezies geführt (EMERSON & HEWITT 2005).

Für diese Zwecke bietet sich neben einer möglichst flächendeckenden Beprobung der Bestände vor allem die Verwendung einer Kombination von Analysen verschiedener neutraler Sequenzmarker an, die nach Möglichkeit unterschiedliche Mutationsraten haben und damit auch eine differentielle Auflösung ermöglichen. Sequenzen haben den Vorteil, dass ancestrale Versionen noch vorhanden und als solche erkannt werden können (Abs. 1.6.1.1). Aber auch Mikrosatelliten-Daten können durch Informationen über Differenzierung zur phylogeographischen Analyse beitragen (EMERSON & HEWITT 2005).

Seitdem der Begriff der Phylogeographie aufgekommen ist (AVISE *et al.* 1987), haben sich eine Vielzahl von Studien mit der Art und Weise der Ausbreitung verschiedener Tiere und Pflanzen in Europa seit Beginn des Holozäns (vor ca. 11700 Jahren, nach der letzten Eiszeit) beschäftigt. Fast die gesamte Flora und Fauna des europäischen Kontinents hatte sich während der Vergletscherung auf wenige eisfreie, südliche Refugien konzentriert. Der populationsgenetische Vergleich vieler Arten in den einzelnen Refugien und die Aufdeckung von Rekolonisationsrouten durch Verfolgung genetischer Linien führten zu einer Reihe neuer Erkenntnisse, die auch im Nachhinein noch allgemeine Gültigkeit bewiesen.

AVISE *et al.* (1987) verglichen Populationen verschiedener Regionen anhand ihrer Verteilung der *D-loop*-Sequenzen und definierten fünf verschiedene, immer wieder auftretende Muster, die durch die phylogeographische Vergangenheit hervorgerufen wurden. Dabei beziehen sie sich auf

die Existenz von Haplotypengruppen (Haplogruppen), die unterschiedlich divergent, nur in bestimmten Regionen oder teilweise (oder ganz) sympatrisch auftreten.

TABERLET *et al.* (1998) schlossen aus einer Vielzahl von Studien, dass überwiegend die Refugien auf der Iberischen und der Balkan-Halbinsel zur Wiederbesiedelung beigetragen haben müssen, während Italien durch die Alpen, teilweise oder ganz isoliert, weniger Einfluss hatte. Weitere Refugien wurden für einzelne Tierarten (z. B. Karpaten für Braunbären und Rothirsche) durch paläontologische Funde bestimmt. An den Kontaktstellen der Ausbreitungsströme bildeten sich sogenannte Suturen (Hybridzonen). Während TABERLET *et al.* (1998) noch anhand von zehn tierischen und pflanzlichen Taxa vier europäische Suturen erkannten, ergaben etwas aktuellere Vergleiche von verschiedenen Arbeiten ein differenzierteres Bild (Zusammenfassung siehe Abbildung 17, HEWITT 2000).

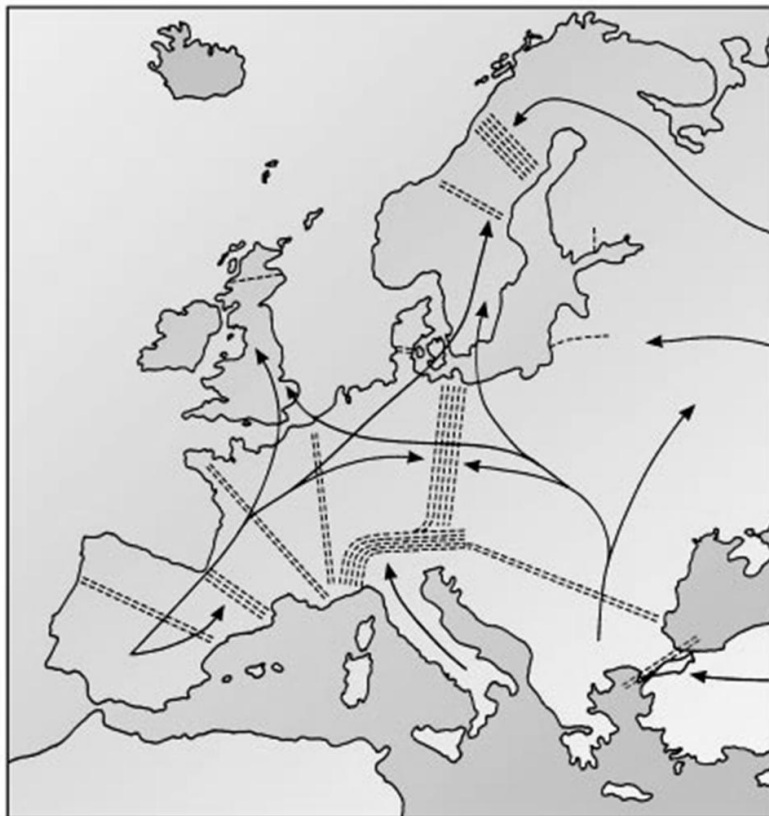


Abbildung 17: Postglaziale Rekolonisationsrouten (Pfeile) und typische Hybridisierungszone (Suturen, unterbrochene Linien) der genetischen Linien der Refugien aus HEWITT 2000

Die Frage nach dem Einfluss der Refugien und der Lage der Suturen griff HEWITT (1999) artspezifisch auf und veröffentlichte beispielhafte Rekolonisationsmuster verschiedener Tier- und Pflanzenarten. Die Muster für die Verbreitung von Braunbär (*Ursus arctos*), Grashüpfer (*Chorthippus parallelus*) und Igel (*Erinaceus spp.*) finden sich in vielen anderen Arten wieder (Abbildung 18). Eine Zusammenfassung einiger Routen findet sich in Abbildung 17. Desweiteren postulierte er ein Prinzip („*Southern richness, northern purity*“), nach dem südliche Gebiete mehr Variabilität zeigen als nördliche. Bei der Wiederbesiedelung des Nordens waren zunächst die Populationen beteiligt, die sich an der nördlichen Grenze des Refugiums befanden. Daraus

resultierte ein mehr oder weniger starker Gründereffekt (HEWITT 2000). Die Phylogeographie einer Art lässt sich also anhand von bereits definierten Modellen weitgehend beschreiben.

Das genetische Muster der Wildschweine Europas ist am stärksten (vor allen anderen Einflüssen) von den Prozessen nach der letzten Eiszeit geprägt (SCANDURA *et al.* 2008). Untersuchungen von paläontologischen Funden haben für die Zeit vor dem Beginn des aktuellen Interglazials (Holozän) keine Nachweise für fossile Überreste von Wildschweinen nördlich der Permafrostgrenze ergeben (Abbildung 19, PAZONYI 2004, SOMMER & NADACHOWSKI 2006). Die meisten Funde wurden in den bereits bekannten Refugien dieses Zeitraums (Iberische Halbinsel, Dordogne, Italienische Halbinsel und Balkan-Halbinsel, nicht aber die Karpaten) entdeckt, so dass angenommen werden kann, dass die Wiederbesiedelung von dort aus stattgefunden hat. Nach welchem Muster (nach HEWITT 1999) dies stattgefunden hat und welchen Beitrag die einzelnen Refugien dazu leisten, konnte bisher nicht zweifelsfrei geklärt werden. Die Ergebnisse einer Arbeit von italienischen Populationsgenetikern soll diese Frage beantworten (SCANDURA *et al.*, unveröffentlichte Daten).

Wie schon bei SCANDURA *et al.* (2008) sind es auch in dieser Arbeit vornehmlich die *D-loop*-Sequenzen, die in die Bewertung dieses Problems einbezogen werden, während Mikrosatelliten-Daten zum Vergleich von Variabilität und Differenzierung verschiedener Bestände herangezogen werden können. Die Verteilung der 30 Haplotypen auf die 25 Populationen (incl. der Daten aus SCANDURA *et al.* 2008) zeigt einen deutlichen Unterschied, der bereits kurz diskutiert wurde. Die Haplotypen A und B prägen das Gesamtbild erheblich, da sie beide zusammen mehr als 44 % der Individuen ausmachen. Ihr Vorkommen ist allerdings nicht gleichmäßig über Europa verteilt, sondern beschränkt sich auf bestimmte Räume. Die Grenze der Verbreitung des Haplotyps A verläuft vom östlichen Alpenrand nach Norden. Westlich von dieser gedachten Linie wurde dieser Haplotyp nur in den Populationen Emkendorf und Sardinien gefunden, die aber aufgrund der als erwiesen geltenden Translokationen von Wildschweinen nicht in die phylogeographische Bewertung einbezogen werden.

Die Verbreitungen der Haplotypen B und H zeigen ganz ähnliche Muster, was auf eine parallele Ausbreitung hindeuten könnte. Diese zwei unterscheiden sich in nur einem von 319 Nukleotiden und wurden überwiegend westlich der gedachten Linie in Deutschland, Belgien, Luxemburg, Italien und Frankreich, aber auch in Kroatien und Griechenland und in geringem Maße auch in den sehr weit östlich gelegenen Karpaten gefunden.

Die Kombination der Haplotypen in den verschiedenen Populationen Europas ist ein Hinweis auf ein Muster der Kategorie V (nach AVISE *et al.* 1987). Das Auftreten von wenigen sehr dominanten und in ihrer Sequenz sehr ähnlichen Haplotypen weist auf einen mittleren Genfluss ohne intensive Fragmentierung und eine Besiedelung nach dem *Sudden expansion*-Modell hin, was durch die *Mismatch distribution* (Abs. 3.2.4.3) unterstützt wird: Die Abweichung von der unimodal verteilten Kurve der Nullhypothese ist nicht signifikant. Die zwei sehr kleinen *Peaks* sind auf die Sequenzen der Kladen E₂ und A zurückzuführen, die in nur geringem Umfang (3,5 bzw. 4,8 %) vertreten sind. Die Haplotypen F, N und 15 (Klade A) wurden sehr wahrscheinlich über Hybridisierungen mit Hausschweinhybriden verschiedener Rassen in den europäischen Genpool eingetragen und scheinen genetisch sogar entfernter zu sein als die als *Outgroup* verwendete Spezies *Sus verrucosus* (Abbildungen 10 und 11). Da der Domestikationsbeginn für Schweine auf etwa 7000 v. Chr. angenommen wird (LARSON *et al.* 2005) und die Kreuzung von asiatischen und europäischen Hausschweinen erst für einen sehr viel späteren Zeitraum angenommen wird (PORTER 1993), können auch die Haplotypen der Klade A vernachlässigt

werden. Hybridisierungen mit Hausschweinen, die ihren (mütterlichen) Ursprung in Europa haben, können nicht identifiziert werden, da sie häufig die gleichen Haplotypen tragen wie ihre urtypischen Verwandten (mehrfache Domestikationsereignisse). Solche Manipulationen können aber für viele Bestände angenommen werden. Die in Kogel gefundene Hausschwein-Färbung bei Wildschweinen und die Ergebnisse von KOUTSOGIANNOULI *et al.* (im Druck) in Verbindung mit dieser Arbeit zeigen, dass ein Wild-Haplotyp kein Beweis für eine von Introgression unbeeinflusste Population ist.

Die übrigen Haplotypen sind weit weniger häufig vertreten; ihr Anteil beträgt durchweg unter 10 %. Sofern sie in mehr als einer Population beobachtet wurden, scheint es keinen geografischen Zusammenhang zu geben, was einen durch Migration bedingten Hintergrund fraglich macht. Sicherlich sind aber nicht alle Haplotypen eines Probengebietes repräsentiert beziehungsweise durch Drift bereits wieder verschwunden, so dass durch ihr Fehlen der Migrationsweg nicht kontinuierlich verzeichnet werden kann. Unregelmäßige Muster können aber auch durch Translokation oder Hausschweinkreuzungen hervorgerufen werden.

Der Ursprung der Wiederbesiedelung nach der letzten Eiszeit wird hauptsächlich für das westliche und das östliche Refugium angenommen, da die Alpen ein für Wildschweine unüberwindbares Migrationshindernis von Italien aus dargestellt haben dürften (TABERLET *et al.* 1998, SCANDURA *et al.* 2008). Hinweise dafür geben die Haplotypen der Klade E₂, die bisher ausschließlich auf der italienischen Halbinsel gefunden wurden. SCANDURA *et al.* (2008) haben für Italien besonders hohe Variabilitätsmaße für mitochondriale und nukleäre Marker ermittelt, die die Repräsentanz einer präglazialen Population wahrscheinlich machen. Da in dieser Arbeit teilweise die gleichen italienischen Proben verwendet wurden, wird die Variabilität für diese Population bestätigt.

Ähnlich hohe Variabilität finden wir auch in den Populationen Griechenland und Kroatien, womit die Hypothese von HEWITT (2000, „*Southern richness, northern purity*“) bestätigt wird. Griechenland als südlichste Population der Balkanhalbinsel hat nach Belgien (neun incl. zwei asiatischer) die meisten Haplotypen (acht) und insgesamt eine recht hohe Haplotypendiversität bei einer nur von Introgressions-belasteten Populationen und Österreich übertroffenen Nukleotiddiversität. Die Population Kroatien umfasst lediglich 14 Individuen, weist aber fünf verschiedene Haplotypen vor, das Verhältnis fällt also relativ stark zugunsten der Haplotypen aus. Damit ist die Haplotypendiversität sogar noch höher als die Griechenlands, die Nukleotiddiversität etwas darunter, aber noch deutlich über dem Gesamtdurchschnitt. Die bedeutend höhere Nukleotiddiversität von Italien liegt darin begründet, dass nur dort sowohl die A- als auch die E₂-Klade neben der E₁-Klade vertreten sind. Diese hohe Variabilität der Balkanpopulationen, wie sie auch in Italien zu finden ist, wird von überdurchschnittlichen Werten für die erwartete Heterozygotie (Mikrosatelliten) unterstützt und könnte ebenfalls ein Relikt aus präglazialen Zeiten sein. Zwar sind in Kroatien und Griechenland nicht unbedingt überall Höchstwerte zu finden, aber mit einer differentiellen Betrachtung in Hinblick auf die Zusammenstellung der Proben (Jagden, Fläche des beprobten Gebietes) und die bereits diskutierten Spezialfälle, die die Variabilität beeinflussen (Introgression, Translokation), sind diese Werte als durchaus hoch einzuschätzen. Bei nur zwei untersuchten Populationen des Balkanraumes wurden neun der 30 Haplotypen gefunden, die im übrigen Europa beobachtet wurden. Damit ist vorstellbar, dass diese Länder tatsächlich als ein Zentrum der Wiederbesiedelung fungiert haben, was durch eine intensivere, flächendeckende Analyse weiter geprüft werden müsste.

Ausschlaggebend für die heutige Verteilung der am stärksten vertretenen Haplotypen dürften verschiedene Verbreitungswege sein. Die vier häufigsten Haplotypen (A, B, G und H) wurden sowohl in Kroatien als auch in Griechenland beobachtet. Haplotyp G ist außerdem nur noch in Belgien, Luxemburg und Spanien zu finden. Da Spanien als eigenes Refugium angesehen wird (SOMMER & NADACHOWSKI 2006), ist der natürliche, durch Migration verursachte Genfluss eher unwahrscheinlich, so dass die spanische Version entweder durch Translokation beziehungsweise Introgression eingebracht wurde, analog entstanden oder ein Relikt anzestraler Polymorphie ist. Die übrigen Vorkommen in Belgien und Luxemburg könnten durch Migration entstanden sein. Dabei ist jedoch auffällig, dass der Haplotyp G in West-BRD gar nicht auftritt, während sonst nur die Hausschweinhaplotypen auf diese beiden Länder beschränkt sind. Ein Ursprung in Hausschweinen ist auch für den Haplotyp G in diesen beiden Populationen nicht unwahrscheinlich.

Der Haplotyp H tritt mit zwei Ausnahmen (Österreich und Slowakei) nur zusammen mit dem Haplotypen B auf. Der Migrationsweg dürfte für beide zunächst gleich gewesen sein, vom Balkan aus in nordwestlicher Richtung. Während sich Haplotyp H mindestens bis nach Luxemburg, Belgien und Frankreich in den Westen ausgebreitet hat, gelangten Träger des Haplotypen B schließlich bis in den Norden Deutschlands.

Ganz im Gegensatz zu den drei vorherigen verbreitete sich der Haplotyp A vom Balkan aus nicht durch die enge Passage zwischen Alpen und Karpaten nach Nordwesten, sondern eher Richtung Nordosten, an der Außenseite der Karpaten entlang bis in deren Norden in Polen. Auch die Mikrosatelliten geben darüber Auskunft. Während die radiale Darstellung der Verwandtschaftsbäume der Populationen (Abbildungen 7 und 8) hauptsächlich die Nähe der Populationen zueinander illustriert, nehmen Kroatien und Griechenland stets eine zentrale Position ein. Der gleiche Baum in einer anderen Darstellung mit der Population Kroatien als künstlich gewählte *Outgroup* zeigt auch auf Mikrosatelliten-Basis, dass sich die Populationen in und um die Karpaten, unter Annahme des Balkans als Zentrum der Wiederbesiedelung, aus einer anderen genetischen Linie (weiter östl., evtl. in Griechenland) entwickelt haben als die westlicheren Populationen.

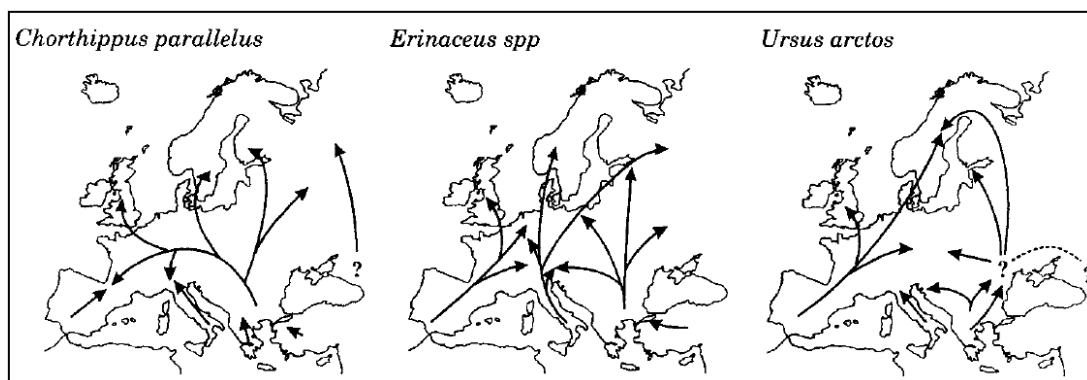


Abbildung 18: Postglaziale Rekolonisationsmuster von Grashüpfer (links), Igel (mitte) und Braunbär (rechts) aus HEWITT (1999)

Anhand dieser vier Haplotypen und der Mikrosatelliten ist eine vage Einschätzung der Migrationsvorgänge möglich. Zumindest für die östliche Hälfte Europas scheint das Refugium auf der Balkanhalbinsel einen enormen Beitrag zur Wiederbesiedelung geleistet zu haben. Die

Rekolonisationsrouten im Osten Europas sind am ehesten mit dem Grashüpfer-Muster nach HEWITT (1999) zu vergleichen, da der Einfluss aus Italien nicht nachgewiesen wurde und ein Refugium innerhalb der Karpaten aufgrund von fehlenden Funden nicht angenommen werden kann. Zudem zeigt die Verbreitung der Haplotypen A und B eine deutliche Aufspaltung innerhalb der Balkan-Linie. In welchem Umfang dies für das westliche Refugium (Dordogne und Iberische Halbinsel) gilt, kann nur durch intensivere Analysen in diesem Raum festgestellt werden. Die Pyrenäen stellten für Rothirsche (SKOG *et al.* 2008), Bären und Igel (HEWITT 1999) bei der Wiederbesiedelung kein Migrationshindernis dar, sie könnten aber die Migration der Wildschweine zumindest so sehr eingeschränkt haben, dass der Druck einer wachsenden Population in Spanien zumindest kanalisiert worden ist. Funde in der Dordogne bestätigen aber auch die Existenz von Wildschweinpopulationen nördlich der Pyrenäen, so dass der Einfluss der Berge keine Rolle spielen muss. Die wenigen Daten aus Frankreich und Spanien widersprechen dem Grashüpfer-Muster nicht, sondern fügen sich recht gut ein. Deutliche Suturen wurden nicht gefunden, was zum einen auf die generell niedrige Variabilität zurückzuführen sein könnte, so dass sich die genetischen Linien verschiedener Refugien nicht bedeutend unterscheiden. Aber eher noch scheint das Fehlen von Hybridisierungszonen mit einer nicht flächendeckenden Beprobung im Zusammenhang zu stehen.

4.7 Bedeutung der Erkenntnisse

Inwiefern die Bestände noch in ihrem Urzustand sind, lässt sich wohl nur durch ein sehr viel engmaschigeres Netz von Proben bestimmen. Der starke Populationsrückgang während des Zweiten Weltkrieges und die darauffolgende rasche Wiederbesiedelung führte mancherorts (Schleswig-Holstein) wohl zu einer noch andauernden sehr geringen Variabilität in Bezug auf *D-loop*-Sequenzen, die aber nicht (mehr) unbedingt anhand von Mikrosatelliten feststellbar ist.

Für das Wildtiermanagement der verschiedenen Länder hat das unterschiedliche Folgen. Im Falle des Europäischen Wildschweins sind die Populationen in den meisten Regionen nicht bedroht, erfahren sogar explosionsartige Bestandsentwicklungen, so dass in der Gesellschaft der Schutz dieser Spezies nicht notwendig erscheint. Der Schutz sollte in diesen Regionen in Zukunft besonders die Vermeidung von Eingriffen in den Genpool durch Translokation und Introgression beinhalten. Wenn auch eine Erhöhung der Variabilität die Folge dieser „Blutauffrischung“ ist, so ist das Erbgut einer natürlichen Wildtierpopulation immer auch das Ergebnis von Anpassung an den Lebensraum (Selektion), die über Generationen hinweg an der Veränderung des Genpools maßgeblich beteiligt war. Die Einbringung von fremder DNA kann das Gleichgewicht zerstören und damit die Fitness der Population herabsetzen (Auszuchtdepression). Diese Arbeit leistet einen Beitrag zur Aufdeckung von genetischen Linien, so dass Translokationen, wenn unbedingt nötig, so durchgeführt werden können, dass sie den Genpool möglichst nicht noch weiter gefährden.

In Ländern wie Rumänien, wo die Dichte wesentlich geringer ist, ist ein naturnahes Management besonders wichtig. In keinem Fall sollten die Bestände durch Translokationen aus anderen Gebieten (besonders Westeuropa) verstärkt werden. Da aber die Jagd auf Wildschweine auch einen ökonomischen Nutzen hat, muss ein Kompromiss gefunden werden. Obligatorische

Fütterungen verbessern die Überlebensrate der Tiere, verändern aber auch den Selektionsdruck und verringern damit die Anpassung an den natürlichen Lebensraum. Wilderei sorgt aber andererseits in beträchtlichem Maße für eine Bestandsreduktion. Die unzugänglicheren Höhen der Karpaten bieten bislang aber in jedem Fall genug Lebensraum, in dem sich eine gesunde Population halten kann. Oberste Priorität hat in dieser Region damit der Schutz des Lebensraums Karpaten.

5 Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurden Wildschweine (*Sus scrofa*) aus neun verschiedenen europäischen Ländern unter populationsgenetischen Gesichtspunkten untersucht.

Bei 546 Individuen wurde ein 319 Basenpaare langes Fragment der mitochondrialen Kontrollregion (*D-loop*) analysiert, verglichen und mit bereits vorhandenen Daten von 135 Tieren aus weiteren sechs Ländern kombiniert. Mit 335 Individuen wurde eine Mikrosatelliten-Analyse für acht verschiedene polymorphe Loci durchgeführt.

Die *D-loop*-Sequenzierung ergab mit den hinzugenommenen Daten 30 Haplotypen, die insgesamt 23 Stellen Polymorphismen aufwiesen. An den acht Mikrosatelliten-Loci wurden zwischen acht und 15 Allele gefunden. Tests auf Nullallele, *Large allele drop-out*, Stottern und Koppelungsungleichgewicht ergaben keine Ergebnisse, die einer weiteren Verwendung aller Daten im Wege stehen könnten.

Die Variabilität der Wildschweinpopulationen schwankte für die beiden Marker, traf aber insgesamt immer recht ähnliche Aussagen. In südlichen Beständen wurde eine höhere Variabilität festgestellt als in nördlichen. Verglichen mit anderen Säugetieren konnte eine verminderte Variabilität bestätigt werden. Die Differenzierung zwischen den 25 (mtDNA) beziehungsweise 19 (Mikrosatelliten) Populationen war überwiegend signifikant, wobei die Mikrosatelliten-Analysen einen viel höheren Grad ergaben. Der Test auf Korrelation zwischen genetischer und geografischer Distanz ergab bei den Sequenzen eine Ablehnung, auf Mikrosatelliten-Basis eine Bestätigung der *Isolation-by-distance*-Theorie.

Im Probenumfang enthaltene Haplotypen, die für asiatische oder domestizierte Schweine typisch sind, ergaben einen Hinweis auf Introgressionen in den Ländern Luxemburg, Belgien, Italien und Griechenland. Translokationen mit Tieren divergenter Linien wurden für die schleswig-holsteinische Population Emkendorf nachgewiesen.

Eine genauere Analyse der Karpaten unter Einbeziehung des Umlandes ergab keine außergewöhnlich große Differenzierung der Bergpopulationen, wie sie zum Beispiel bei Rothirschen nachgewiesen wurde. Ein unausgewogener Genfluss mit Betonung der Richtung von den Bergen ins Flachland konnte anhand von *Assignment Tests* festgestellt werden.

Bestehende Annahmen zur postglazialen Rekolonisation konnten bestätigt und ausgebaut werden, so dass partiell phylogeographische Muster sichtbar werden.

Die Bedeutung der neu gewonnenen Erkenntnisse wurde diskutiert und es wurden Maßnahmen formuliert, die der Erhaltung natürlicher Bestände dienen sollen und von weiteren schweren anthropogenen Manipulationen abraten, so dass ein Kompromiss zwischen ökologischen und ökonomischen Interessen möglich wird.

6 Summary

In the context of this work wild boar from different European countries have been examined under population genetic aspects. A 319 basepair long fragment of the mitochondrial control region (D-loop) has been analyzed in 546 individuals, compared and combined with already existing data of 135 animals from six additional countries. A microsatellite analysis of eight different polymorphic loci has been carried out for 335 individuals.

Including the added dataset the sequencing of the D-loop revealed 30 haplotypes which differed in 23 polymorphic sites. The eight microsatellite loci showed between eight and fifteen alleles. Different tests led to no results for null alleles, large allele drop-outs, stuttering and linkage disequilibrium so all loci were included in subsequent multi-locus analyses.

The variability of the wild boar populations fluctuated depending on the marker but the values gave more or less the same impression. Stocks in the south showed a higher variability than the northern ones. Compared to other mammal species the variability was reduced. The pairwise comparison of the 25 (mtDNA) or 19 (microsatellites) populations revealed predominantly significant differentiation with the data based on microsatellites being more distinctive. The test on correlation between geographical and genetic distances was negative for sequences and positive for microsatellites.

Observed haplotypes which were only common for Asian or domestic pigs indicated the possibility of introgression in Luxembourg, Belgium, Italy and Greece. In one population of Schleswig-Holstein evidence for translocation of animals from divergent stocks has been found.

A more distinct analysis of the Carpathians and the surrounding areas revealed no exceedingly high differentiation of the mountain populations, as it was found for the red deer. By means of assignment tests a non-balanced gene flow was observed with a stronger emphasis on the direction from the mountains to the lowlands.

Former assumptions concerning the postglacial recolonization of the wild boar in Europe could be confirmed and developed so that a phylogeographical pattern appeared which seem to be similar to those recognized for other species.

The importance of the newly gained insights is discussed and measures are outlined which can help to preserve natural stocks in order to point out that severe anthropogenic manipulations should be minimized to provide a compromise between ecological and economical interests.

7 Literaturverzeichnis

- Alberts, B.; Bray, D.; Johnson, A.; Lewis, J.; Raff, M.; Roberts, K. & Walter, P. Simons, K. & Kurzchalia, T., ed. (1999), *Lehrbuch der molekularen Zellbiologie*, Wiley-VCH Verlags GmbH.
- Amos, W. & Aceved-Whitehouse, K. (2009), 'A new test for genotype - fitness associations reveals a single microsatellite allele that strongly predicts the nature of tuberculosis infections in wild boar', *Molecular Ecology Resources* **9**(4), 1102-1111.
- Apollonio, M.; Randi, E. & Toso, S. (1988), 'The systematics of the wild boar (*Sus scrofa* L.) in Italy', *Bollettino di Zoologia* **55**(3), 213-221.
- Avise, J. C.; Arnold, J.; Ball, R. M.; Bermingham, E.; Lamb, T.; Neigel, J. E.; Reeb, C. A. & Saunders, N. C. (1987), 'Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics', *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**(1), 489-522.
- Baker, A. J. & Marshal, H. D. (1997), *Avian Molecular Evolution and Systematics*, Academic Press, chapter Mitochondrial Control Region Sequences as Tools for Understanding Evolution.
- Bakker, S.; Sinke, R. & Pearson, P. (2005), Differences in stutter intensities between microsatellites are related to length and sequence of the repeat, in 'Unravelling the genetics of schizophrenia and ADHD', pp. 81-94.
- Bandelt, H.; Forster, P. & Röhl, A. (1999), 'Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies.', *Molecular Biology and Evolution* **16**, 37-48.
- Baudouin, L. & Lebrun, P. (2001), An operational bayesian approach for the identification of sexually reproduced cross-fertilized populations using molecular markers., in 'Proceedings of the International Symposium on Molecular Markers', pp. 81-93.
- Belkhir, K.; Borsa, P.; Chikhi, L.; Raufaste, N. & Bonhomme, F. (1996-2004), 'GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations', Technical report, Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5171, Université de Montpellier II, Montpellier (France).

-
- Benecke, N. (1993), *Exploitation des Animaux Sauvage à travers le Temps*, Editions AAPDCA. Juan-les-Pins, pp. 233-245.
- Bieber, C. & Ruf, T. (2005), 'Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers', *Journal of Applied Ecology* **42**(6), 1203-1213.
- Brookfield, J. F. Y. (1996), 'A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency', *Molecular Ecology* **5**(3), 453-455.
- Cabin, R. & Mitchell, R. (2000), 'To Bonferroni or not to Bonferroni: when and how are the questions', *Bulletin of the Ecological Society of America* **81**(3), 246-248.
- Campbell, J. N. & Reece, J., ed. (2006), *Biologie*, Pearson Studium.
- Cavalli-Sforza, L. & Edwards, A. (1967), 'Phylogenetic analysis: models and estimation procedures', *American Journal of Human Genetics* **19**(3 part 1), 233-257.
- Chakraborty, R.; Andrade, M.; Daiger, S. & Budowle, B. (1992), 'Apparent heterozygote deficiencies observed in DNA typing data and their implications in forensic applications', *Annals of Human Genetics* **56**(1), 45-57.
- Chapuis, M. & Estoup, A. (2007), 'Microsatellite Null Alleles and Estimation of Population Differentiation', *Molecular Biology and Evolution* **24**(3), 621-631.
- Cornuet, J.; Piry, S.; Luikart, G.; Estoup, A. & Solignac, M. (1999), 'New Methods Employing Multilocus Genotypes to Select or Exclude Populations as Origins of Individuals', *Genetics* **153**(4), 1989-2000.
- Da Silva, A.; Luikart, G.; Yoccoz, N.; Cohas, A. & Allainé, D. (2006), 'Genetic diversity-fitness correlation revealed by microsatellite analyses in European alpine marmots (*Marmota marmota*)', *Conservation Genetics* **7**(3), 371-382.
- Dewoody, J.; Nason, J. D. & Hipkins, V. D. (2006), 'Mitigating scoring errors in microsatellite data from wild populations', *Molecular Ecology Notes* **6**(4), 951-957.
- Dupanloup, I.; Schneider, S. & Excoffier, L. (2002), 'A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations', *Molecular Ecology* **11**, 2571-2581.

- Ellegren, H.; Johansson, M.; Chowdhary, B. P.; Marklund, S.; Ruyter, D.; Marklund, L.; Brauner-Nielsen, P.; Edfors-Lilja, I.; Gustavsson, I.; Juneja, R. K. & Andersson, L. (1993), 'Assignment of 20 Microsatellite Markers to the Porcine Linkage Map', *Genomics* **16**(2), 431-439.
- Emerson, B. C. & Hewitt, G. M. (2005), 'Phylogeography', *Current Biology* **15**(10), 367-371.
- Evanno, G.; Regnaut, S. & Goudet, J. (2005), 'Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study', *Molecular Ecology* **14**(8), 2611-2620.
- Excoffier, L.; Laval, G. & Schneider, S. (2005), 'Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis.', *Evolutionary Bioinformatics Online* **1**, 47-50.
- Felsenstein, J. (2005), 'PHYLIP (phylogeny inference package) version 3.6', *Distributed by the author. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle*, Technical report, Department of Genome Sciences and Department of Biology, University of Washington.
- Fernandez, A. I. & Alves, E., 'Sequence variation in mitochondrial DNA', *Submitted*.
- Feulner, P. G. D.; Bielfeldt, W.; Zachos, F. E.; Bradvarovic, J.; Eckert, I. & Hartl, G. B. (2004), 'Mitochondrial DNA and microsatellite analyses of the genetic status of the presumed subspecies *Cervus elaphus montanus* (Carpathian red deer)', *Heredity* **93**, 299-306.
- Fickel, J. & Hohmann, U. (2006), 'A methodological approach for non-invasive sampling for population size estimates in wild boars (*Sus scrofa*)', *European Journal of Wildlife Research* **52**(1), 28-33.
- Frankham, R.; Ballou, J. D. & Briscoe, D. A. (2002), *Introduction to Conservation Genetics*, Cambridge University Press.
- Frantz, A. C.; Pourtois, J. T.; Heuertz, M.; Schley, L.; Flamand, M. C.; Krier, A.; Bertouille, S.; Chaumont, F. & Burke, T. (2006), 'Genetic structure and assignment tests demonstrate illegal translocation of red deer (*Cervus elaphus*) into a continuous population', *Molecular Ecology* **15**(11), 3191-3203.

- Fredholm, M.; Winterö, A. K.; Christensen, K.; Kristensen, B.; Nielsen, P. B.; Davies, W. & Archibald, A. (1993), 'Characterization of 24 porcine (dA-dC)n-(dT-dG)n microsatellites: genotyping of unrelated animals from four breeds and linkage studies', *Mammalian Genome* **4**(4), 187-192.
- Frisancho, A. R. & Baker, P. T. (1970), 'Altitude and growth: A study of the patterns of physical growth of a high altitude Peruvian Quechua population.', *American Journal of Physical Anthropology* **32**, 279-292.
- Geisser, H. & Reyer, H. (2004), 'Efficacy of Hunting, Feeding, and Fencing to Reduce Crop Damage by Wild Boars', *Journal of Wildlife Management* **68**(4), 939-946.
- Genov, P. (1981), 'Die Verbreitung des Schwarzwildes (*Sus scrofa* L.) in Eurasien und seine Anpassung an die Nahrungsverhältnisse', *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* **27**(4), 221-231.
- Giuffra, E.; Kijas, J. M. H.; Amarger, V.; Carlborg, O.; Jeon, J. & Andersson, L. (2000), 'The Origin of the Domestic Pig: Independent Domestication and Subsequent Introgression', *Genetics* **154**(4), 1785-1791.
- Goldstein, D. B. & Pollock, D. D. (1997), 'Launching Microsatellites: A Review of Mutation Processes and Methods of Phylogenetic Inference', *Journal of Heredity* **88**(5), 335-342.
- Goldstein, D. B. & Schlötterer, C. Goldstein, D. B. & Schlötterer, C., ed. (1999), *Microsatellites - Evolution and Application*, Oxford University Press.
- Gordon, A. S.; Zornetta, F. J.; D'Angelo & Charipper, H. A. (1943), 'Effects of low atmospheric pressure on the activity of the thyroid, reproductive system and anterior lobe of the pituitary in the rat', *Endocrinology* **33**, 366-383.
- Goudet, J. (1995), 'FSTAT (Version 2.9.3.3): A Computer Program to calculate F-Statistics', *Journal of Heredity* **86**, 485-486.
- Groves, C. P. & Grubb, P. (1993), *Pigs, Peccaries and Hippos Status Survey and Action Plan*, IUCN (World Conservation Union), Gland, Switzerland, chapter Taxonomy and Description.
- Grzimeks, B. (1979), *Grzimeks Tierleben – Enzyklopädie des Tierreichs, Bd. 13*, dtv, München.

- Guo, S. & Thompson, E. (1992), 'Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles.', *Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles*. **48**, 361-372.
- Hall, T. A. (1999), 'BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT.', *Nucleic Acids Symposium Series* **41**, 95-98.
- Halliburton, R. (2004), *Introduction to Population Genetics*, Pearson Education International.
- Harpending, R. C. (1994), 'Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution.', *Human Biology* **66**, 591-600.
- Hartl, G. & Csaikl, F. (1987), 'Genetic Variability and Differentiation in Wild Boars (*Sus scrofa ferus* L.): Comparison of Isolated Populations', *Journal of Mammalogy* **68**, 119-125.
- Hartl, G.; Markov, G.; Rubin, A.; Findo, S.; Lang, G. & Willing, R. (1993), 'Allozyme diversity within and among populations of three ungulate species (*Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Sus scrofa*) of Southeastern and Central Europe', *Zeitschrift für Säugetierkunde* **58**, 352-361.
- Hartl, G. B. & Hell, P. (1994), 'Maintenance of high levels of allelic variation in spite of severe bottleneck in population size: the brown bear (*Ursus arctos*) in the Western Carpathians', *Biodiversity and Conservation* **3**, 546-554.
- Hendrichs, H. & Frey, R. Westheide, W. & Rieger, R., ed. (2004), *Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere*, Spektrum Akademischer Verlag.
- Heptner, V. G.; Nasimovic, A. A. & Bannikov, A. G. (1966), *Die Säugetiere der Sowjetunion. Band I: Paarhufer und Unpaarhufer*, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Herre, W. (1986), *Handbuch der Säugetiere Europas Band 2/II Paarhufer*, Niethammer, Jochen and Krapp, Franz, chapter Suidae - Schweine, pp. 36-66.
- Hespeler, B. (2004), *Schwarzwild heute*, BLV Jagdpraxis.
- Hewitt, G. (2000), 'The genetic legacy of the Quaternary ice ages', *Nature* **405**, 907-913.
- Hewitt, G. M. (1999), 'Post-glacial re-colonization of European biota', *Biological Journal of the Linnean Society* **68**(1-2), 87-112.

- Holsinger, K. E. & Weir, B. S. (2009), 'Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting FST', *Nature Reviews Genetic* **10**(9), 639-650.
- Jarne, P. & Lagoda, P. J. L. (1996), 'Microsatellites, from molecules to populations and back', *Trends in Ecology and Evolution* **11**(10), 424-429.
- Jukes, T. & Cantor, C. (1969), *Mammalian Protein Metabolism*, New York: Academic press, chapter Evolution of protein molecules., pp. 21-132.
- Keller, L. F. & Waller, D. M. (2002), 'Inbreeding effects in wild populations', *Trends in Ecology & Evolution* **17**(5), 230-241.
- Kelm, H. (1938), 'Die postembryonale Schädelentwicklung des Wild- und Berkshire-Schweines.', *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte* **43**, 362-369.
- Keuling, O.; Stier, N. & Roth, M. (2008), 'Commuting, shifting or remaining? Different spatial utilisation patterns of wild boar *Sus scrofa* L. in forest and field crops during summer', *Mammalian Biology*.
- Keuling, O.; Stier, N. & Roth, M. (2008), 'How does hunting influence activity and spatial usage in wild boar *Sus scrofa* L.?', *European Journal of Wildlife Research*.
- Keuling, O.; Stier, N. & Roth, M. (2007), 'Annual and seasonal space use of different age classes of female wild boar *Sus scrofa*', *European Journal of Wildlife Research* **54**(3), 403-412.
- Kimura, M. & Crow, J. F. (1964), 'The number of alleles that can be maintained in a finite population', *Genetics* **49**, 725-738.
- Kirschning, J.; Zachos, F.; Cirovic, D.; Radovic, I.; Hmwe, S. & Hartl, G. (2007), 'Population Genetic Analysis of Serbian Red Foxes (*Vulpes vulpes*) by Means of Mitochondrial Control Region Sequences', *Biochemical Genetics* **45**(5), 409-420.
- Klug, W. S.; Cummings, M. R. & Spencer, C. A. (2007), *Genetik*, Pearson Education Deutschland GmbH.
- Knoop, V. & Müller, K., ed. (2006), *Gene und Stammbäume*, Spektrum Akademische Verlag.

- Koutsogiannouli, E. A.; Moutou, K. A.; Sarafidou, T.; Stamatis, C. & Mamuris, Z. (in press), 'Detection of hybrids between wild boars (*Sus scrofa scrofa*) and domestic pigs (*Sus scrofa f. domestica*) in Greece, using the PCR-RFLP method on melanocortin-1 receptor (MC1R) mutations', *Mammalian Biology*.
- Larson, G.; Dobney, K.; Albarella, U.; Fang, M.; Matisoo-Smith, E.; Robins, J.; Lowden, S.; Finlayson, H.; Brand, T.; Willerslev, E.; Rowley-Conwy, P.; Andersson, L. & Cooper, A. (2005), 'Worldwide Phylogeography of Wild Boar Reveals Multiple Centers of Pig Domestication', *Science* **307**(5715), 1618-1621.
- Librado, P. & Rozas, J. (2009), 'DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data', *Bioinformatics* **25**, 1451-1452.
- Madea, B. (2003), *Praxis Rechtsmedizin*, Springer-Verlag, Berlin.
- Mantel, N. (1967), 'The detection of disease clustering and a generalized regression approach', *Cancer Research* **27**, 209-220.
- Nei, M. (1987), *Molecular Evolutionary Genetics*, Columbia Univ. Press, New York..
- Nei, M. (1972), 'Genetic distance between populations.', *American Naturalist* **106**, 283-292.
- Niethammer, G. (1963), *Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa*, Paul Parey Verlag, Hamburg.
- Niethammer, J. & Krapp, F. (1986), *Handbuch der Säugetiere Europas. Band II/2 Paarhufer*, Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Nikolov, I. S.; Gum, B.; Markov, G. & Kuehn, R. (2009), 'Population genetic structure of wild boar *Sus scrofa* in Bulgaria as revealed by microsatellite analysis', *Acta Theriologica* **54**, 193-205.
- Ohta, T. & Kimura, M. (1973), 'A model of mutation appropriate to estimate the number of electrophoretically detectable alleles in a finite population', *Genetical Research* **22**, 201-204.
- van Oosterhout, C.; Hutchinson, W. F.; Wills, D. P. M. & Shipley, P. (2004), 'Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data', *Molecular Ecology Notes* **4**(3), 535-538.
- Ophoven, E. (2005), *Wildtierkunde. Biologie - Merkmale - Bejagung*, Kosmos.

- Paetkau, D.; Calvert, W.; Stirling, I. & C, S. (1995), 'Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears.', *Molecular Ecology* **4**, 347-354.
- Paetkau, D.; Slade, R.; M, B. & A, E. (2004), 'Direct, real-time estimation of migration rate using assignment methods: a simulation-based exploration of accuracy and power.', *Molecular Ecology* **13**, 55-65.
- Pazonyi, P. (2004), 'Mammalian ecosystem dynamics in the Carpathian Basin during the last 27,000 years', *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **212**(3-4), 295-314.
- Piry, S.; Alapetite, A.; Cornuet, J.; Paetkau, D.; Baudouin, L. & Estoup, A. (2004), 'GeneClass2: A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection', *Journal of Heredity* **95**, 536-539.
- Porter, V. (1993), *Pigs. A Handbook to the Breeds of the World*, Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York.
- Pritchard, J. K.; Stephens, M. & Donnelly, P. (2000), 'Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data', *Genetics* **155**(2), 945-959.
- Ralls, K. & Ballou, J. (1983), *Genetics and Conservation: A Reference for Managing Wild Animal and Plant Populations*, Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA, chapter Extinction: lessons from zoos, pp. 164-184.
- Randi, E.; Apollonio, M. & Toso, S. (1989), 'The systematics of some Italian populations of wild boar (*Sus scrofa* L.): a craniometric and electrophoretic analysis.', *Zeitschrift für Säugetierkunde* **54**, 40-56.
- Randi, E.; Mucci, N.; Pirpaoli, M. & Douzery, E. (1998), 'New phylogenetic perspectives on the *Cervidae* (*Artiodactyla*) are provided by the mitochondrial cytochrome b gene', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **265**, 793-801.
- Rannala, B. & Mountain, J. L. (1997), 'Detecting immigration by using multilocus genotypes', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**(17), 9197-9201.
- Reed, D. H. & Frankham, R. (2003), 'Correlation between Fitness and Genetic Diversity', *Conservation Biology* **17**, 230-237.
- Robic, A.; Dalens, M.; Woloszyn, N.; Milan, D.; Riquet, J. & Gellin, J. (1994), 'Isolation of 28 new porcine microsatellites revealing polymorphism', *Mammalian Genome* **5**(9), 580-583.

- Rohlf, F. J. (1993), 'NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate analysis System Version 1.80', Technical report, Department of Ecology and Evolution, State University of New York.
- Rousset, F. (2008), 'genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux.', *Molecular Ecology Resources* **8**, 103-106.
- Ruffini, F. V.; Streifeneder, T. & Eiselt, B. (2006), 'Implementing an international mountain convention. An approach for the delimitation of the Carpathian Convention area', Technical report, European Academy of Bolzano - Institute for Regional Development.
- Scandura, M.; Iacolina, L.; Crestanello, B.; Pecchioli, E.; Di Benedetto, M. F.; Russo, V.; Davoli, R.; Apollonio, M. & Bertorelle, G. (2008), 'Ancient vs. recent processes as factors shaping the genetic variation of the European wild boar: are the effects of the last glaciation still detectable?', *Molecular Ecology* **17**(7), 1745-1762.
- Schley, L.; Dufrêne, M.; Krier, A. & Frantz, A. (2008), 'Patterns of crop damage by wild boar (*Sus scrofa*) in Luxembourg over a 10-year period', *European Journal of Wildlife Research* **54**, 589-599.
- Schneider, S. & Excoffier, L. (1999), 'Estimation of demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: Application to human mitochondrial DNA', *Genetics* **152**, 1079-1089.
- Schwartz, M. & Vissing, J. (2002), 'Paternal Inheritance of Mitochondrial DNA', *New England Journal of Medicine* **347**(8), 576-580.
- Severinghaus, J. P. & Brook, E. J. (1999), 'Abrupt Climate Change at the End of the Last Glacial Period Inferred from Trapped Air in Polar Ice', *Science* **286**(5441), 930-934.
- Singer, F. J.; Otto, D. K.; Tipton, A. R. & Hable, C. P. (1981), 'Home ranges, movements, and habitat use of European wild boar in Tennessee', *The Journal of Wildlife Management* **45**, 343-353.
- Skog, A.; Zachos, F. E.; Rueness, E. K.; Feulner, P. G. D.; Mysterud, A.; Langvatn, R.; Lorenzini, R.; Hmwe, S. S.; Lehoczky, I.; Hartl, G. B.; Stenseth, N. C. & Jakobsen, K. S. (2009), 'Phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*) in Europe', *Journal of Biogeography* **36**(1), 66-77.

- Slatkin, M. (1995), 'A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies', *Genetics* **139**(1), 457-462.
- Slatkin, M. (1985), 'Gene flow in natural populations', *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**(1), 393-430.
- Sodeikat, G. & Pohlmeier, K. (2003), 'Escape movements of family groups of wild boar *Sus scrofa* influenced by drive hunts in Lower Saxony, Germany', *Wildlife Biology* **9** (Supplement 1), 43-52.
- Sommer, R. S. & Nadachowski, A. (2006), 'Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records', *Mammal Review* **36**(4), 251-265.
- Stoneking, M. (2000), 'Hypervariable Sites in the mtDNA Control Region Are Mutational Hotspots', *The American Journal of Human Genetics* **67**(4), 1029-1032.
- Taberlet, P.; Fumagalli, L.; Wust-Saucy, A. & Cosson, J. (1998), 'Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe', *Molecular Ecology* **7**(4), 453-464.
- Tamura, K. & Nei, M. (1993), 'Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees', *Molecular Biology and Evolution* **10**(3), 512-526.
- Thomas, O. (1912), 'The races of the European wild swine.', *Proceedings of the Zoological Society*, 390-393.
- Tiedemann, R.; Paulus, K. B.; Scheer, M.; Kistowski, K. G. V.; Skírnisson, K.; Bloch, D. & Dam, M. (2004), 'Mitochondrial DNA and microsatellite variation in the eider duck (*Somateria mollissima*) indicate stepwise postglacial colonization of Europe and limited current long-distance dispersal', *Molecular Ecology* **13**(6), 1481-1494.
- Timeras, P. S. (1962), *The Physiological Effects of High Altitudes.*, ed. Pergamon Press, New York, chapter Comparison of growth and development of the rat at high altitudes and at sea level.
- Weir, B. S. & Cockerham, C. C. (1984), 'Estimating F-statistics for the analysis of population structure', *Evolution* **38**, 1358-1370.
- Wendt, U. (1907), *Kultur und Jagd. Ein Birschgang durch die Geschichte. I. Band: Das Mittelalter*, Georg Reimer.

-
- Westheide, W. & Rieger, R., ed. (2004), *Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
- Wright, S. (1951), 'The genetical structure of populations', *Annals of Eugenics* **15**(4215), 323-354.
- Zachos, F.; Althoff, C.; Steynitz, Y.; Eckert, I. & Hartl, G. (2007), 'Genetic analysis of an isolated red deer (*Cervus elaphus*) population showing signs of inbreeding depression', *European Journal of Wildlife Research* **53**(1), 61-67.
- Zachos, F. E.; Otto, M.; Unici, R.; Lorenzini, R. & Hartl, G. B. (2008), 'Evidence of a phylogeographic break in the Romanian brown bear (*Ursus arctos*) population from the Carpathians', *Mammalian Biology* **73**(2), 93-101.

8 Anhang

8.1 Abbildungen und Tabellen

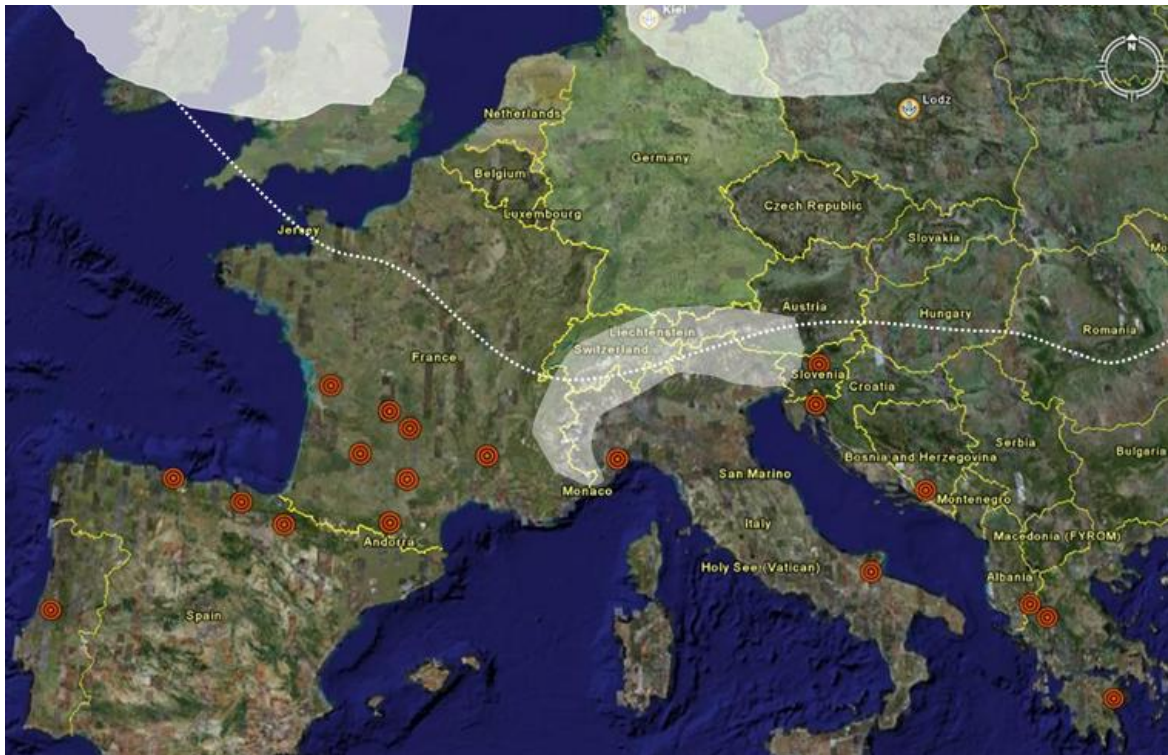


Abbildung 19: Satellitenbild von Europa (ohne Norden), Quelle: Google™ Earth, ergänzt nach TABERLET *et al.* 1998; weiße Flächen: Ausbreitung der Gletscher, weiße Linie: südliche Permafrostgrenze während der maximalen Ausdehnung der letzten Eiszeit (vor 23000 bis 16000 Jahren), farbige Kreise: Nachweise von Fossilien aus dieser Zeit (PAZONYI 2004, SOMMER & NADACHOWSKI 2006)



Abbildung 20: Satellitenbild von Europa (ohne Norden), weiße Kreise bezeichnen die Lage der Populationen, zur genaueren Orientierung siehe Abbildung 21 und Abbildung 22, Quelle: Google™ Earth



Abbildung 21: Detaillierte Satellitenaufnahme der Karpaten-Region, weiße Kreise kennzeichnen Populationen, Quelle: Google™ Earth



Abbildung 22: Satellitenaufnahme der Populationsgruppen BeDeLux (Belgien, West BRD und Luxemburg) und N/O BRD (Emkendorf, Segeberg, Schönhorst, Kogel und Harz), Quelle: Google™ Earth

Tabelle 23: Rohdaten der Mikrosatelliten-Analyse, Private Allele (siehe Abs. 3.1.7.1) sind durch Fettschrift hervorgehoben

Ifde. Nr.	Bez.	Pop (n)	S0001		S0005		S0007		S0062		S0070		S0097		S0121		S0228		
001	Polen 1	Polen Flach (5)	205	211	240	242	179	179	186	186	276	276	239	241	168	184	225	225	
002	Polen 2		201	203	216	234	179	179	188	204	280	282	239	241	184	184	225	225	
003	Polen 3		191	211	224	228	177	177	204	204	276	276	235	239	168	184	229	231	
004	Polen 4		201	205	228	240	179	179	198	200	276	282	239	239	168	184	225	231	
005	Polen 5		199	211	216	228	179	183	198	204	276	280	239	241	168	168	225	231	
006	Slo I 1	Slowakei (14)	203	211	218	226	179	179	204	204	280	282	233	239	164	184	225	225	
007	Slo I 2		199	203	242	246	n.n.	n.n.	204	204	280	282	233	239	n.n.	n.n.	n.n.	n.n.	
008	Slo I 3		205	207	236	242	177	185	198	198	282	282	241	241	168	168	225	225	
009	Slo I 4		201	207	226	240	177	179	188	192	276	280	235	239	168	184	225	225	
010	Slo I 5		201	205	216	224	179	179	198	204	278	280	235	241	168	176	225	229	
011	Slo I 6		201	209	224	226	179	181	198	204	278	284	235	241	168	188	225	225	
012	Slo I 7		207	209	226	244	177	179	188	188	278	282	235	241	164	174	225	225	
013	Slo I 8		201	211	224	234	177	179	190	204	276	280	235	241	168	176	225	227	
014	Slo II 1		201	211	220	242	179	179	188	204	280	280	235	235	168	184	225	231	
015	Slo II 2		201	211	220	246	177	177	198	202	280	284	235	239	184	184	225	225	
016	Slo II 3		205	205	226	234	171	179	204	208	276	276	235	239	180	184	225	229	
017	Slo II 5		205	205	232	234	179	179	198	198	280	280	235	235	168	188	225	225	
018	Slo II 6		207	217	n.n.	n.n.	171	177	188	198	280	280	235	233	184	186	225	225	
019	Slo II 9		201	201	224	242	179	179	188	204	280	280	233	237	168	186	225	225	
020	Ukr I 1		Ukraine Flach (10)	201	203	216	218	169	177	188	204	262	278	239	239	184	186	225	229
021	Ukr I 2			203	211	216	222	179	181	192	192	280	280	239	243	184	184	221	241
022	Ukr I 3			199	203	216	228	179	179	192	204	280	280	239	249	168	184	225	225
023	Ukr I 4			191	205	228	228	179	181	188	204	274	278	237	245	174	184	225	227
024	Ukr I 5			205	209	224	242	177	181	204	204	280	280	233	235	168	174	225	225
025	Ukr I 7	199		203	226	232	169	179	192	192	280	280	233	235	168	182	225	229	
026	Ukr I 8	203		211	226	242	177	179	198	204	280	280	239	241	178	184	225	229	
027	Ukr I 9	203		203	224	248	169	169	200	200	280	282	237	237	184	184	225	225	
028	Ukr I 10	203		203	224	248	169	169	200	200	280	282	237	237	184	184	225	225	
029	Ukr II 1	201		205	226	240	177	181	198	204	278	284	237	243	184	184	225	225	
030	Ukr I 6	Ukraine Berg (8)		191	203	216	224	179	191	198	204	278	280	233	241	168	184	225	231
031	Ukr II 3		199	199	226	228	185	191	202	204	274	280	237	239	168	184	225	225	
032	Ukr II 7		203	203	n.n.	n.n.	171	177	200	204	280	284	237	239	168	184	225	229	
033	Ukr II 11		199	203	216	242	179	193	192	192	276	280	237	245	168	176	225	225	
034	Ukr II 12		199	203	216	242	179	193	192	192	276	280	237	245	168	176	225	225	
035	Ukr II 13		203	219	220	226	183	183	192	204	280	284	243	245	176	176	225	225	
036	Ukr II 14		203	219	220	226	183	183	192	204	280	284	243	245	176	176	225	225	
037	Ukr II 15		203	219	220	226	187	187	192	204	280	284	243	245	176	176	225	225	
038	LP 1	Lipova (11)	203	203	226	226	169	179	188	204	280	282	219	241	168	186	225	225	
039	LP 2		203	203	230	242	179	179	192	204	280	280	235	241	168	186	225	225	
040	LP 3		197	203	226	230	183	183	188	192	280	280	227	241	168	186	225	225	
041	LP 4		203	211	218	230	179	183	188	202	274	276	219	231	184	184	225	225	
042	LP 5		203	203	218	230	183	183	188	198	274	282	231	241	184	184	225	225	
043	LP 6		203	211	216	226	177	179	198	204	276	280	227	231	184	184	225	229	
044	LP 7		201	203	224	236	183	183	202	204	274	280	233	241	176	186	225	225	
045	LP 8		201	201	216	230	179	183	198	202	276	276	219	231	172	184	225	225	
046	LP 9		203	203	216	226	169	179	202	204	276	280	229	233	184	186	225	225	
047	LP 10		201	203	224	236	177	179	198	202	278	280	239	243	164	186	225	225	
048	LP 11		203	207	224	226	183	183	188	204	280	282	219	241	168	186	225	225	
049	CT 1	Cristina (3)	203	203	224	224	181	181	202	202	280	282	231	239	180	182	225	229	
050	CT 2		203	203	224	230	181	181	188	204	282	282	239	243	180	180	221	225	
051	CT 3		199	203	224	224	179	181	188	204	280	282	237	239	174	180	225	225	

Ifde. Nr.	Bez.	Pop (n)	S0001		S0005		S0007		S0062		S0070		S0097		S0121		S0228	
052	CT 4		203	203	200	224	179	181	188	202	280	282	237	239	180	182	225	229
053	CT 5		195	203	200	224	181	181	188	204	280	282	237	243	180	180	225	225
054	CT 6		193	203	224	224	179	181	152	202	280	282	237	237	180	184	225	225
055	Si 1	Plateau (4)	195	197	244	244	159	181	176	192	270	280	207	207	174	180	227	227
056	Ba 3		197	207	224	242	181	187	192	204	276	282	233	239	184	184	225	225
057	Ba 4		203	207	216	226	181	193	192	192	280	280	243	243	164	184	225	225
058	Br 1		201	203	230	242	177	179	198	202	280	282	237	237	168	184	225	225
059	Re 1		203	203	226	228	169	169	188	204	276	280	237	239	164	188	225	225
060	Re2		203	203	226	230	179	183	188	208	276	280	229	239	184	184	225	225
061	Kar 1		203	203	228	244	179	183	198	208	280	280	229	251	168	174	225	225
062	Kar 2	203	209	216	230	179	183	198	208	274	280	229	229	184	188	225	225	
063	Kar 3	201	203	242	244	179	179	188	198	274	280	229	251	168	168	225	225	
064	Kar 4	201	207	226	228	169	183	188	202	280	282	229	241	184	184	225	231	
065	Kar 5	201	203	228	242	169	177	188	198	280	280	239	243	168	188	225	225	
066	Kar 6	199	201	226	230	n.n.	n.n.	192	204	274	276	229	229	164	184	225	229	
067	Kar 7	201	207	226	228	169	183	188	202	280	282	229	241	184	184	225	231	
068	Kar 8	Caransebeş (23)	201	203	242	244	179	179	188	198	274	280	229	251	168	168	225	225
069	Kar 9		201	203	216	224	169	177	188	198	280	282	233	235	168	188	225	229
070	Kar 10		191	205	216	220	179	179	192	202	276	282	219	243	184	186	225	227
071	Kar 11		205	209	216	242	179	179	198	204	280	280	229	237	176	184	225	225
072	Kar 12		201	201	200	230	169	179	202	204	268	282	239	243	168	186	225	225
073	Kar 13		201	207	216	216	177	179	192	208	280	280	219	237	168	168	225	225
074	Kar 14		207	207	224	234	169	179	204	208	280	280	219	237	174	186	225	225
075	Kar 15		201	207	216	226	177	183	202	208	276	276	229	237	168	188	225	225
076	Kar 16		201	207	224	226	177	183	192	202	276	280	237	251	168	188	225	225
077	Kar 17		201	207	224	234	177	183	202	204	280	280	239	251	164	188	225	225
078	Kar 18		201	201	230	238	169	177	188	198	276	276	229	243	188	188	225	231
079	Kar 19		203	203	216	242	179	179	198	204	280	280	229	237	176	184	225	225
080	Kar 20		201	207	224	234	177	183	202	204	280	280	239	251	164	188	225	225
081	Kar 21	203	207	216	238	169	183	192	198	280	280	229	237	168	168	225	225	
082	TM 1	Timișoara (41)	203	203	226	236	177	183	202	204	280	280	219	229	164	174	225	225
083	TM 2		201	203	242	242	169	179	202	208	276	280	237	239	168	174	225	225
084	TM 3		203	211	216	230	177	179	204	204	280	280	229	237	176	184	225	225
085	TM 4		201	207	226	228	169	177	198	208	280	282	231	233	186	188	225	225
086	TM 5		203	203	226	242	177	177	204	204	280	280	219	237	164	176	225	229
087	TM 6		203	205	228	236	169	179	188	198	276	282	229	237	174	186	225	225
088	TM 7		201	203	216	226	177	179	204	208	276	282	229	239	176	184	225	225
089	TM 8		199	203	230	234	177	181	202	204	274	276	231	233	174	176	225	225
090	TM 9		201	205	226	226	177	177	192	192	274	280	235	237	168	188	225	225
091	TM 10		203	203	224	230	179	179	202	202	276	276	229	237	168	184	225	225
092	TM 11		201	201	226	242	169	177	192	192	276	276	237	237	188	188	225	225
093	TM 12		201	203	226	242	169	179	192	208	274	276	219	237	188	190	225	225
094	TM 13		199	205	226	244	179	183	192	192	274	280	237	237	168	168	225	225
095	TM 14		201	203	236	244	169	179	188	188	276	280	229	229	164	184	225	225
096	TM 15		203	205	230	236	179	183	202	204	276	280	231	237	180	188	225	225
097	TM 16		201	201	238	242	177	183	188	192	276	280	231	241	174	184	225	225
098	TM 17		203	203	226	242	177	179	202	208	274	280	229	235	174	188	225	225
099	TM 19	201	207	224	236	175	183	188	192	282	282	239	241	176	190	225	225	
100	TM 20	203	205	236	242	177	183	202	208	276	276	233	237	164	168	225	225	
101	TM 21	201	203	226	242	179	183	188	200	274	280	237	237	176	186	225	225	
102	TM 22	201	203	226	242	169	183	188	188	280	282	219	237	168	174	225	225	
103	TM 23	203	203	226	230	177	179	188	204	276	280	229	229	168	184	225	225	
104	TM 24	201	203	238	242	169	169	188	188	274	276	219	235	164	188	225	225	
105	TM 25	201	211	224	226	179	183	188	198	280	280	237	239	168	174	225	225	
106	TM 26	199	203	220	242	169	183	188	188	280	280	229	239	168	176	225	225	
107	TM 27	201	203	216	226	169	169	188	192	280	282	237	237	188	188	225	225	

Ifde. Nr.	Bez.	Pop (n)	S0001		S0005		S0007		S0062		S0070		S0097		S0121		S0228	
108	TM 28		201	201	242	242	177	183	188	188	276	280	229	229	168	174	225	225
109	TM 29		199	203	216	226	179	183	188	208	280	280	233	243	188	188	229	231
110	TM 30		203	211	226	236	169	183	188	188	280	280	229	229	168	176	225	225
111	TM 31		201	203	236	242	177	183	188	198	276	276	219	237	174	176	225	227
112	TM 32		203	203	226	226	177	183	200	204	280	280	219	229	174	184	225	225
113	TM 33		203	207	228	244	169	183	188	208	276	280	219	243	164	174	225	225
114	TM 34		203	203	236	242	169	179	188	208	276	276	237	239	176	184	225	225
115	TM 35		203	203	242	242	169	181	204	208	274	282	237	239	164	188	225	225
116	TM 36		201	203	236	244	179	183	188	188	276	276	219	237	168	176	227	227
117	TM 37		203	203	230	230	169	179	204	208	280	280	237	239	168	188	229	231
118	TM 38		199	201	216	236	169	183	188	188	280	282	239	239	164	188	225	225
119	TM 39		201	203	242	242	169	169	188	192	276	280	237	251	168	186	225	227
120	TM 40		201	201	236	238	181	183	188	202	276	280	229	231	176	190	225	229
121	TM 41		199	201	236	236	169	177	188	202	274	276	233	239	164	168	225	225
122	TM 42		199	203	236	242	179	183	198	202	276	280	219	233	180	188	225	229
123	H _z 1	Harz (20)	215	215	n.n.	n.n.	175	179	188	190	274	276	223	239	168	186	n.n.	n.n.
124	H _z 2		215	215	222	228	179	181	188	200	284	284	223	239	184	188	227	227
125	H _z 3		211	211	222	226	169	179	188	204	284	288	235	235	186	188	221	225
126	H _z 4		215	217	234	256	179	193	188	188	276	280	239	239	184	188	225	225
127	H _z 5		215	215	226	232	173	177	188	204	280	284	239	241	168	170	225	225
128	H _z 6		203	215	226	228	193	195	190	204	274	284	241	241	168	168	225	227
129	H _z 7		209	215	232	238	175	179	190	190	274	278	239	247	168	188	227	227
130	H _z 8		207	217	234	254	179	193	188	188	280	284	239	239	170	188	225	227
131	H _z 9		203	215	226	228	193	195	190	190	274	284	241	241	168	168	225	227
132	H _z 10		215	215	238	254	169	175	188	188	278	288	239	247	168	168	225	227
133	H _z 11		215	215	228	236	169	189	186	186	278	284	239	247	168	170	225	227
134	H _z 12		201	215	216	228	175	179	188	190	284	284	239	239	168	188	225	225
135	H _z 13		215	215	232	254	179	189	188	190	284	284	219	239	168	188	225	225
136	H _z 14		201	217	234	260	179	187	188	202	274	280	223	241	168	186	225	225
137	H _z 15		215	215	226	236	175	179	188	188	274	276	237	239	168	186	225	225
138	H _z 16		215	215	234	242	175	193	188	188	280	288	223	239	182	188	225	225
139	H _z 17		209	213	256	256	179	189	188	190	280	284	219	239	n.n.	n.n.	225	229
140	H _z 18		215	215	216	248	175	177	188	190	280	284	239	247	164	174	225	225
141	H _z 19		211	215	226	232	179	193	188	188	288	288	239	241	168	186	221	225
142	H _z 20		209	211	234	234	175	187	188	188	278	280	239	247	168	174	227	227
143	Se 1	Segeberg (17)	203	205	226	226	173	177	188	204	274	284	237	243	168	184	225	229
144	Se 2		203	203	226	226	181	189	188	206	280	284	243	245	168	176	225	225
145	Se 3		203	203	226	226	173	177	188	188	280	284	243	243	176	184	225	225
146	Se 4		205	205	226	226	189	189	188	188	284	284	243	243	168	168	225	225
147	Se 5		203	203	226	230	173	177	188	188	280	284	239	243	168	184	225	229
148	Se 6		201	203	226	230	173	179	188	188	280	284	239	245	184	184	225	225
149	Se 7		201	203	226	226	175	179	188	202	280	284	239	239	168	168	225	225
150	Se 8		203	205	226	256	179	189	188	188	280	284	239	243	168	168	225	229
151	Se 9		201	203	226	256	179	189	202	204	280	280	243	245	168	168	225	229
152	Se 10		203	203	226	230	173	173	188	202	280	284	239	243	168	176	225	225
153	Se 11		203	205	226	226	179	189	188	202	284	284	239	243	168	168	225	225
154	Se 12		203	205	226	234	177	179	188	202	280	284	239	243	168	168	225	229
155	Se 13		205	205	226	226	177	189	188	188	280	284	237	239	168	184	225	225
156	Se 14		205	205	226	230	177	189	188	204	280	280	237	239	168	168	225	225
157	Se 15		203	205	226	256	179	189	188	202	274	280	239	243	168	184	225	225
158	Se 16		205	205	226	256	179	179	188	202	280	280	243	245	168	184	225	229
159	Se 17		203	205	226	230	173	189	188	202	280	284	243	245	184	184	225	225
160	Ko 1	Kogel (35)	203	209	228	234	177	179	192	202	280	280	233	235	176	186	225	225
161	Ko 2		203	205	234	248	181	181	188	198	274	280	239	239	176	192	225	225
162	Ko 3		203	205	226	236	179	179	198	204	274	284	233	239	176	184	225	225
163	Ko 4		203	203	226	246	177	179	202	204	284	284	243	245	184	192	225	229

Ifde. Nr.	Bez.	Pop (n)	S0001		S0005		S0007		S0062		S0070		S0097		S0121		S0228		
164	Ko 5		203	203	226	230	173	179	192	204	284	284	233	239	168	186	225	225	
165	Ko 6		203	203	226	226	179	189	188	192	268	284	245	245	168	192	225	229	
166	Ko 7		205	211	226	246	181	181	188	202	280	284	239	245	168	168	225	225	
167	Ko 8		211	211	218	226	177	187	204	206	280	280	239	249	168	186	225	225	
168	Ko 9		203	211	242	242	181	189	192	204	284	284	245	239	176	176	225	225	
169	Ko 10		201	203	226	252	169	169	188	206	276	276	239	245	168	186	225	225	
170	Ko 11		205	205	226	228	179	179	198	204	274	280	239	239	176	184	225	225	
171	Ko 12		203	213	242	252	169	189	188	188	276	276	239	245	168	168	225	225	
172	Ko 13		203	205	228	234	179	179	202	204	276	280	239	245	192	192	225	229	
173	Ko 14		203	213	242	256	169	179	192	198	274	280	233	239	168	176	225	225	
174	Ko 15		211	213	218	226	177	189	204	206	280	280	239	239	184	186	225	225	
175	Ko 16		201	203	226	256	173	189	204	204	276	280	239	237	176	186	225	225	
176	Ko 17		203	211	242	248	173	189	192	202	280	284	239	245	168	176	225	225	
177	Ko 18		205	205	226	236	169	179	198	204	268	280	233	239	176	192	225	225	
178	Ko 19		203	211	230	234	177	177	202	206	268	284	235	249	168	186	225	229	
179	Ko 20		203	203	236	242	179	189	188	202	276	284	239	245	168	168	225	225	
180	Ko 21		203	203	254	254	179	189	198	202	268	284	239	245	168	168	225	225	
181	Ko 22		203	203	226	226	189	189	188	204	284	284	239	245	176	186	225	225	
182	Ko 23		203	205	228	246	179	179	192	192	268	284	239	245	176	186	225	225	
183	Ko 24		203	203	226	252	169	179	188	192	268	280	245	245	186	186	225	225	
184	Ko 25		203	205	228	246	179	179	188	192	268	280	233	239	186	192	225	225	
185	Ko 26		203	205	228	252	169	179	188	192	276	280	233	243	186	192	225	225	
186	Ko 27		205	211	246	246	169	185	188	202	280	284	239	249	176	176	225	227	
187	Ko 28		203	205	226	228	169	179	188	192	268	284	233	243	186	192	225	225	
188	Ko 29		203	203	224	252	179	179	188	198	268	284	233	245	186	186	225	225	
189	Ko 30		203	203	242	246	173	189	188	202	280	284	239	247	168	186	225	225	
190	Ko 31		203	205	246	246	185	189	188	204	284	284	239	239	184	186	225	229	
191	Ko 32		203	203	226	226	173	179	202	204	276	284	239	245	168	186	225	225	
192	Ko 33		203	211	230	234	177	177	202	206	268	284	235	249	168	186	225	229	
193	Ko 34		203	213	226	252	173	189	188	188	276	280	233	239	168	186	225	225	
194	Ko 35		203	205	226	226	179	179	188	192	268	284	239	245	176	186	225	225	
195	Schö 1		201	203	n.n.	n.n.	177	181	188	202	284	284	235	239	168	184	225	225	
196	Em 1		203	203	258	258	179	189	188	204	284	284	245	245	186	186	225	225	
197	Em 2		203	205	226	258	179	189	188	204	284	284	245	245	168	186	225	225	
198	Em 3		205	215	230	258	179	189	188	204	284	284	245	245	168	186	225	225	
199	Em 4		211	215	230	256	177	189	188	202	284	284	245	245	168	192	225	225	
200	Em 5		205	211	230	256	177	177	188	188	284	284	243	243	168	192	225	225	
201	Em 6	Emkendorf (17)	203	205	228	230	177	189	188	188	284	284	239	245	168	186	225	225	
202	Em 7		203	215	230	230	189	189	188	188	284	284	245	245	168	168	225	225	
203	Em 8		201	205	230	256	177	189	188	188	284	284	243	245	168	186	225	225	
204	Em 9		203	205	230	258	177	179	188	188	284	284	239	243	176	186	225	225	
205	Em 10		203	211	226	256	179	185	188	188	284	284	239	245	176	192	225	225	
206	Em 11		203	215	230	256	179	189	188	188	284	284	243	245	168	186	225	225	
207	Em 12		201	203	230	256	177	179	188	188	284	284	239	243	186	192	225	225	
208	Em 13		211	215	230	256	179	189	188	204	280	284	243	245	168	192	225	225	
209	Em 14		203	205	226	256	177	189	188	204	284	284	245	245	168	186	225	225	
210	Em 15		203	205	230	256	177	179	188	202	284	284	245	245	168	186	225	225	
211	Em 16		203	205	230	256	177	179	188	188	284	284	243	245	176	192	225	225	
212	Lux 1		Luxemburg (30)	211	211	242	242	179	179	188	188	276	276	235	235	168	168	225	225
213	Lux 2			201	211	226	232	179	193	192	192	280	284	235	235	168	172	221	225
214	Lux 3			193	201	234	250	179	193	188	188	n.n.	n.n.	233	235	168	168	n.n.	n.n.
215	Lux 4			201	211	226	234	179	193	188	192	274	284	235	235	168	184	221	225
216	Lux 5			213	213	220	226	179	179	188	188	276	280	235	243	176	182	225	229
217	Lux 6	201		209	220	242	175	175	190	204	280	288	219	233	168	184	221	229	
218	Lux 7	201		217	244	248	179	193	188	188	284	288	233	247	176	184	225	225	
219	Lux 8	211		213	220	238	171	179	204	204	274	276	223	233	168	186	221	225	

Ifde. Nr.	Bez.	Pop (n)	S0001		S0005		S0007		S0062		S0070		S0097		S0121		S0228	
220	Lux 9		201	201	232	248	179	193	190	204	280	284	233	235	168	186	225	229
221	Lux 10		201	211	244	252	179	193	188	204	274	280	235	245	168	184	225	225
222	Lux 11		201	211	234	234	181	187	190	204	276	276	223	233	176	176	225	225
223	Lux 12		201	213	220	226	179	179	188	188	274	284	219	223	168	176	225	229
224	Lux 13		201	211	220	232	179	193	188	188	276	288	219	235	168	186	229	229
225	Lux 14		209	215	242	252	173	179	170	188	276	280	219	239	168	176	221	225
226	Lux 15		205	213	232	252	175	187	190	206	276	280	219	233	168	184	225	225
227	Lux 16		211	213	242	246	179	181	188	204	280	284	233	235	168	176	225	225
228	Lux 17		203	215	220	242	177	179	188	188	276	276	223	235	168	168	229	229
229	Lux 18		201	201	226	226	193	193	190	204	274	280	235	235	184	186	225	229
230	Lux 19		211	211	244	246	179	185	188	206	276	276	223	235	182	184	225	229
231	Lux 20		211	211	220	220	179	179	188	188	276	284	223	223	184	186	225	225
232	Lux 21		211	211	252	254	177	185	190	204	276	280	223	233	168	172	225	229
233	Lux 22		211	211	226	236	181	185	188	204	284	284	223	235	168	176	225	229
234	Lux 23		207	207	244	244	193	193	188	188	274	284	243	247	184	184	225	225
235	Lux 24		207	211	244	244	179	187	188	204	280	284	235	247	168	184	225	225
236	Lux 25		207	211	244	252	179	193	188	188	282	284	235	243	168	184	225	225
237	Lux 26		201	211	232	246	179	181	188	204	284	288	233	235	168	176	225	225
238	Lux 27		203	211	226	226	171	171	188	206	282	288	223	235	n.n.	n.n.	n.n.	n.n.
239	Lux 28		201	211	248	252	177	193	170	170	280	284	219	233	176	186	229	229
240	Lux 29		201	203	220	234	179	179	190	204	274	284	235	241	180	184	225	229
241	Lux 30		201	211	244	252	179	193	188	188	284	288	233	245	176	184	225	225
242	AL 31		201	211	232	248	177	179	188	188	280	284	235	241	172	174	221	221
243	AL 33		201	209	226	226	185	185	192	192	n.n.	n.n.	223	223	168	190	229	229
244	AL 35		201	209	252	254	179	179	188	204	276	280	223	241	168	176	221	225
245	AL 37		205	209	234	248	179	179	170	170	280	284	233	241	168	176	225	229
246	AL 39		201	209	234	240	179	187	188	190	280	284	219	233	168	172	221	225
247	AL 41		201	201	220	228	179	185	190	190	288	288	233	235	168	174	229	229
248	AL 43		205	215	252	254	179	187	188	190	282	282	223	233	168	168	225	225
249	AL 45		201	213	226	226	185	193	188	204	274	282	233	233	168	168	225	229
250	AL 47		201	205	226	226	193	193	188	190	274	284	233	233	168	194	225	225
251	AL 49		205	211	220	226	179	193	188	204	280	288	235	235	168	168	221	229
252	AL 51		209	209	228	252	177	179	190	190	276	276	233	239	168	190	229	229
253	AL 55		201	211	220	226	175	179	188	206	276	276	233	243	168	174	225	229
254	AL 57		201	219	220	246	177	179	190	206	276	288	233	233	168	172	229	229
255	AL 83		201	213	220	252	177	179	188	204	268	284	223	233	168	176	225	225
256	AL 85		203	209	220	252	179	179	170	204	274	274	223	241	168	168	221	225
257	AL 87		209	211	220	234	179	179	206	206	280	282	233	233	168	168	221	221
258	AL 89		211	219	250	250	179	185	188	190	276	284	223	239	168	182	229	229
259	AL 91		209	211	226	252	179	179	188	188	280	284	223	241	180	184	229	229
260	AL 93		201	209	220	220	179	193	204	206	276	280	233	237	168	186	225	225
261	AL 95		201	209	220	220	179	193	204	206	276	280	233	237	168	186	225	225
262	AL 97		211	219	220	220	179	185	188	190	276	284	223	239	168	182	229	229
263	AL 99		201	209	220	220	177	177	170	188	276	276	233	235	174	188	225	229
264	AL 101		209	211	234	252	191	193	190	204	276	280	219	235	168	168	221	229
265	AL 103		209	211	220	252	171	179	188	204	284	284	223	235	168	176	225	225
266	AL 104		201	213	220	254	179	193	170	204	282	284	241	241	168	180	225	225
267	AL 106		201	211	216	234	179	179	188	188	282	282	219	233	176	190	225	229
268	AL 108		201	211	220	236	175	177	188	188	276	280	233	241	168	182	225	225
269	AL 110		211	211	220	220	179	185	190	192	276	288	233	233	168	194	221	225
270	AL 112		201	215	220	238	179	179	188	190	284	284	233	233	184	194	221	229
271	AL 114		209	211	220	252	191	193	188	188	276	276	223	233	186	186	221	221
272	AL 116		201	213	220	252	185	187	188	188	276	276	233	233	168	186	225	225
273	AL 118		201	211	234	236	171	187	188	190	276	276	239	243	168	186	225	225
274	AL 144		201	203	248	250	177	181	170	188	276	276	219	235	168	176	221	225
275	AL 146		211	211	220	226	179	185	188	204	280	288	233	241	168	168	221	225

Ifde. Nr.	Bez.	Pop (n)	S0001		S0005		S0007		S0062		S0070		S0097		S0121		S0228	
276	AL 148		213	215	252	254	179	193	188	204	280	282	235	235	168	186	227	227
277	AL 150		201	213	220	234	185	193	170	204	276	280	235	243	168	168	225	225
278	AL 152		201	213	220	220	179	179	188	204	280	282	219	235	168	186	221	225
279	AL 156		201	205	236	252	179	179	190	204	284	284	233	235	176	184	229	229
280	AL 158		201	211	220	232	179	193	188	190	276	280	233	235	168	168	221	225
281	AL 160		211	211	220	236	179	179	188	202	276	288	233	233	168	176	225	229
282	AL 162		201	211	232	234	179	187	188	190	276	284	219	241	176	186	225	225
283	AL 164		201	211	220	226	187	187	190	190	280	284	233	239	168	184	225	229
284	AL 166		209	213	220	236	161	177	188	204	280	288	233	243	168	168	225	225
285	AL 168		205	213	n.n.	n.n.	171	171	188	192	n.n.	n.n.	207	239	168	172	225	229
286	Gri 4		201	203	226	244	169	179	188	202	268	268	237	239	172	184	225	225
287	Gri 5		201	211	242	242	173	177	188	204	278	290	215	243	176	176	225	225
288	Gri 6		201	215	224	224	175	177	188	188	280	284	241	243	176	176	225	225
289	Gri 7		201	201	224	238	175	175	188	202	278	284	215	215	176	176	225	225
290	Gri 8		201	211	238	242	177	177	188	204	278	284	215	243	176	176	225	225
291	Gri 9		211	215	204	204	179	179	190	190	274	278	237	247	176	184	225	243
292	Gri 10		201	203	224	244	177	177	202	202	268	284	237	241	176	176	225	225
293	Gri 11		203	203	224	242	173	179	188	192	280	280	235	235	176	176	225	225
294	Gri 12		203	203	216	242	177	177	192	204	280	280	235	237	172	176	225	225
295	Gri 13		203	203	224	242	179	179	188	188	274	284	n.n.	n.n.	172	176	n.n.	n.n.
296	Gri 14		203	203	238	238	189	189	188	188	284	284	215	239	164	176	225	225
297	Gri 15		203	203	224	242	169	177	188	192	280	284	235	237	170	172	225	225
298	Gri 16		201	209	236	236	183	183	202	202	268	274	237	237	168	184	225	225
299	Gri 17		203	203	238	238	177	181	202	208	274	280	225	241	176	184	225	227
300	Gri 18		201	201	232	232	173	183	202	202	280	282	239	241	170	184	225	227
301	Gri 19		203	207	224	238	193	193	188	204	268	274	235	237	172	184	225	225
302	Gri 20		203	205	220	220	179	183	n.n.	n.n.	n.n.	n.n.	237	237	n.n.	n.n.	225	227
303	Gri 21		201	207	224	236	175	183	202	202	268	268	235	241	168	184	225	225
304	Gri 22		201	209	236	242	173	179	188	202	280	284	235	237	172	176	225	229
305	Gri 23		203	205	216	220	175	179	188	202	274	290	237	237	168	180	227	229
306	Gri 84		199	203	226	244	191	193	188	204	280	280	225	239	176	176	225	229
307	Gri 85		203	203	238	238	173	185	192	202	276	284	225	231	164	174	225	225
308	Gri 86		203	207	238	244	173	193	204	204	280	282	233	239	176	188	223	225
309	Gri 87		201	203	226	240	185	191	202	204	280	280	229	237	184	184	225	225
310	Gri 88		203	203	220	220	173	179	n.n.	n.n.	n.n.	n.n.	231	237	n.n.	n.n.	225	229
311	Gri 89		203	207	220	220	177	177	204	204	280	280	235	235	170	184	225	225
312	Gri 90		199	207	224	234	179	179	200	204	280	284	241	241	174	176	225	225
313	Gri 91		203	205	224	238	177	193	190	202	278	282	215	239	170	188	225	229
314	Gri 92		207	209	226	238	167	175	204	206	276	280	241	241	164	174	221	225
315	BIE 1		201	203	226	228	183	185	198	204	280	284	241	241	184	184	225	229
316	BIE 2		199	211	222	224	179	179	192	198	274	280	235	241	184	184	225	225
317	BIE 3		209	217	224	224	177	179	204	204	274	280	241	243	174	176	225	225
318	BIE 4		201	211	224	234	179	185	198	198	276	280	239	241	168	188	225	225
319	BIE 5		201	211	224	228	177	179	204	204	274	280	241	243	168	176	225	225
320	BIE 6		201	209	226	242	181	181	204	208	268	280	233	243	164	176	225	225
321	BIE 7		201	209	228	230	177	177	204	204	268	280	241	243	174	174	225	225
322	CR 1		201	201	230	238	185	189	188	198	280	282	239	245	182	186	225	225
323	CR 2		205	215	224	224	175	177	188	188	280	282	229	235	186	188	225	225
324	CR 3		203	215	238	238	175	175	188	204	280	280	229	233	176	188	225	225
325	CR 4		201	205	228	232	179	179	188	188	268	288	239	239	168	188	225	225
326	CR 5		207	207	n.n.	n.n.	n.n.	n.n.	188	204	268	288	237	237	168	168	225	225
327	CR 6		201	207	224	242	179	179	188	198	276	282	233	237	168	176	225	225
328	CR 7		201	201	224	230	177	177	188	188	280	280	237	237	180	184	225	225
329	CR 8		201	211	226	230	179	189	188	198	280	280	n.n.	n.n.	182	192	225	225
330	CR 9		211	211	230	236	175	183	188	188	280	280	235	237	186	192	225	225
331	CR 11		211	205	224	226	n.n.	n.n.	188	188	280	280	233	251	168	184	225	225

lfde. Nr.	Bez.	Pop (n)	S0001		S0005		S0007		S0062		S0070		S0097		S0121		S0228	
332	CR 12		201	203	230	242	179	179	188	188	282	282	237	241	168	186	225	225
333	CR 13		207	215	242	242	179	185	204	204	n.n.	n.n.	235	237	n.n.	n.n.	225	225
334	CR 14		203	211	226	226	169	177	188	188	n.n.	n.n.	229	251	168	184	n.n.	n.n.
335	CR 15		203	207	n.n.	n.n.	175	177	188	204	280	284	n.n.	n.n.	168	176	n.n.	n.n.

Tabelle 24: Individuelle Zuordnung der Haplotypen, lfde. Nr. bezieht sich auf die **Tabelle 23**, fehlende lfde. Nr. deutet auf fehlende Mikrosatelliten-Daten hin

lfde. Nr.	Bez.	Haplotyp	Pop-Bez.	lfde. Nr.	Bez.	Haplotyp	Pop-Bez.	lfde. Nr.	Bez.	Haplotyp	Pop-Bez.	lfde. Nr.	Bez.	Haplotyp	Pop-Bez.
001	Polen 1	A	Polen Flach	038	LP 1	A	Lipova	077	Kar 17	A	Timișoara	116	TM 36	A	Harz
002	Polen 2	A		039	LP 2	A		078	Kar 18	A		117	TM 37	A	
003	Polen 3	A		040	LP 3	A		079	Kar 19	A		118	TM 38	A	
004	Polen 4	A		041	LP 4	A		080	Kar 20	A		119	TM 39	A	
005	Polen 5	A		042	LP 5	A		081	Kar 21	A		120	TM 40	A	
006	Slo I 1	C	043	LP 6	A	082		TM 1	A	121		TM 41	A		
007	Slo I 2	A	044	LP 7	A	083		TM 2	A	122		TM 42	A		
008	Slo I 3	A	045	LP 8	A	084		TM 3	A	123		Hz 1	J		
009	Slo I 4	A	046	LP 9	A	085		TM 4	A	124		Hz 2	J		
010	Slo I 5	C	047	LP 10	A	086		TM 5	A	125		Hz 3	J		
011	Slo I 6	A	048	LP 11	A	087		TM 6	A	126		Hz 4	J		
012	Slo I 7	A	049	CT 1	I	088	TM 7	A	127	Hz 5		B			
013	Slo I 8	D	050	CT 2	I	089	TM 8	A	128	Hz 6		B			
014	Slo II 1	A	051	CT 3	I	090	TM 9	A	129	Hz 7		J			
015	Slo II 2	A	052	CT 4	I	091	TM 10	A	130	Hz 8		J			
016	Slo II 3	A	053	CT 5	I	092	TM 11	A	131	Hz 9	B				
	Slo II 4	H	054	CT 6	I	093	TM 12	A	132	Hz 10	B				
017	Slo II 5	A	055	Si 1	B	094	TM 13	A	133	Hz 11	B				
018	Slo II 6	H	056	Ba 3	A	095	TM 14	A	134	Hz 12	J				
	Slo II 7	A	057	Ba 4	A	096	TM 15	B	135	Hz 13	J				
019	Slo II 9	A	058	Br 1	D	097	TM 16	A	136	Hz 14	J				
020	Ukr I 1	A	059	Re 1	A	098	TM 17	A	137	Hz 15	J				
021	Ukr I 2	A	060	Re2	K	099	TM 19	D	138	Hz 16	J				
022	Ukr I 3	A	061	Kar 1	A	100	TM 20	A	139	Hz 17	J				
023	Ukr I 4	E	062	Kar 2	A	101	TM 21	A	140	Hz 18	J				
024	Ukr I 5	A	063	Kar 3	A	102	TM 22	A	141	Hz 19	J				
025	Ukr I 7	A	064	Kar 4	A	103	TM 23	A	142	Hz 20	J				
026	Ukr I 8	A	065	Kar 5	A	104	TM 24	A	143	Se 1	B				
027	Ukr I 9	A	066	Kar 6	A	105	TM 25	A	144	Se 2	B				
028	Ukr I 10	A	067	Kar 7	A	106	TM 26	D	145	Se 3	B				
029	Ukr II 1	A	068	Kar 8	A	107	TM 27	A	146	Se 4	B				
030	Ukr I 6	A	069	Kar 9	B	108	TM 28	A	147	Se 5	B				
031	Ukr II 3	A	070	Kar 10	A	109	TM 29	A	148	Se 6	B				
032	Ukr II 7	A	071	Kar 11	A	110	TM 30	A	149	Se 7	B				
033	Ukr II 11	L	072	Kar 12	K	111	TM 31	A	150	Se 8	B				
034	Ukr II 12	L	073	Kar 13	A	112	TM 32	A	151	Se 9	B				
035	Ukr II 13	L	074	Kar 14	A	113	TM 33	A	152	Se 10	B				
036	Ukr II 14	L	075	Kar 15	A	114	TM 34	A	153	Se 11	B				
037	Ukr II 15	L	076	Kar 16	A	115	TM 35	D	154	Se 12	B				

ifde. Nr.	Bez.	Haplotyp	Pop- Bez.	ifde. Nr.	Bez.	Haplotyp	Pop- Bez.	ifde. Nr.	Bez.	Haplotyp	Pop- Bez.	ifde. Nr.	Bez.	Haplotyp	Pop- Bez.
155	Se 13	B		206	Em 11	A			AL 16	F			AL 68	F	
156	Se 14	B		207	Em 12	A			AL 17	H			AL 69	H	
157	Se 15	B		208	Em 13	A			AL 18	H			AL 70	H	
158	Se 16	B		209	Em 14	A			AL 19	F			AL 71	F	
159	Se 17	B		210	Em 15	A			AL 20	H			AL 72	J	
160	Ko 1	B		211	Em 16	A			AL 21	F			AL 73	J	
161	Ko 2	B		212	Lux 1	H			AL 22	J			AL 74	H	
162	Ko 3	B		213	Lux 2	B			AL 23	J			AL 75	F	
163	Ko 4	B		214	Lux 3	H			AL 24	H			AL 76	G	
164	Ko 5	B		215	Lux 4	H			AL 25	H			AL 77	G	
165	Ko 6	B		216	Lux 5	H			AL 26	J			AL 78	G	
166	Ko 7	B		217	Lux 6	F			AL 27	H			AL 79	G	
167	Ko 8	B		218	Lux 7	G			AL 28	F			AL 80	G	
168	Ko 9	B		219	Lux 8	H			AL 29	H			AL 81	G	
169	Ko 10	B		220	Lux 9	H			AL 30	H			AL 82	B	
170	Ko 11	B		221	Lux 10	G			242	AL 31	H		255	AL 83	B
171	Ko 12	B		222	Lux 11	H			AL 32	H			AL 84	H	
172	Ko 13	B		223	Lux 12	H			243	AL 33	J		256	AL 85	H
173	Ko 14	B		224	Lux 13	J			AL 34	J			AL 86	H	
174	Ko 15	B		225	Lux 14	J			244	AL 35	H		257	AL 87	H
175	Ko 16	B		226	Lux 15	F			AL 36	J			AL 88	H	
176	Ko 17	B		227	Lux 16	H			245	AL 37	H		258	AL 89	B
177	Ko 18	B		228	Lux 17	B			AL 38	H			AL 90	B	
178	Ko 19	B		229	Lux 18	J			246	AL 39	M		259	AL 91	H
179	Ko 20	B		230	Lux 19	H			AL 40	H			AL 92	B	
180	Ko 21	B		231	Lux 20	H			247	AL 41	H		260	AL 93	H
181	Ko 22	B		232	Lux 21	H			AL 42	H			AL 94	B	
182	Ko 23	B		233	Lux 22	H			248	AL 43	H		261	AL 95	H
183	Ko 24	B		234	Lux 23	G			AL 44	H			AL 96	H	
184	Ko 25	B		235	Lux 24	G			249	AL 45	H		262	AL 97	B
185	Ko 26	B		236	Lux 25	G			AL 46	B			AL 98	B	
186	Ko 27	B		237	Lux 26	H			250	AL 47	B		263	AL 99	B
187	Ko 28	B		238	Lux 27	H			AL 48	B			AL 100	H	
188	Ko 29	B		239	Lux 28	H			251	AL 49	B		264	AL 101	B
189	Ko 30	B		240	Lux 29	F			AL 50	H			AL 102	B	
190	Ko 31	B		241	Lux 30	G			252	AL 51	H		265	AL 103	B
191	Ko 32	B			AL 1	G			AL 52	J			266	AL 104	H
192	Ko 33	B			AL 2	G			AL 54	H			AL 105	F	
193	Ko 34	B			AL 3	G			253	AL 55	B		267	AL 106	F
194	Ko 35	B			AL 4	G			AL 56	B			AL 107	P	
195	Schö 1	B			AL 5	G			254	AL 57	B		268	AL 108	F
196	Em 1	A			AL 6	G			AL 58	H			AL 109	B	
197	Em 2	A			AL 7	H			AL 59	H			269	AL 110	H
198	Em 3	A			AL 8	F			AL 60	F			AL 111	B	
199	Em 4	A			AL 9	F			AL 61	F			270	AL 112	B
200	Em 5	A			AL 10	G			AL 62	H			AL 113	H	
201	Em 6	A			AL 11	H			AL 63	J			271	AL 114	P
202	Em 7	A			AL 12	H			AL 64	H			AL 115	P	
203	Em 8	A			AL 13	F			AL 65	H			272	AL 116	F
204	Em 9	A			AL 14	N			AL 66	H			AL 117	H	
205	Em 10	A			AL 15	H			AL 67	H			273	AL 118	H

Ifde. Nr.	Bez.	Haplotyp	Pop-Bez.	Ifde. Nr.	Bez.	Haplotyp	Pop-Bez.	Ifde. Nr.	Bez.	Haplotyp	Pop-Bez.	Ifde. Nr.	Bez.	Haplotyp	Pop-Bez.
AL 119	P			Gri 2	R			Gri 54	S			Gri 105	A		
AL 120	F			Gri 3	S			Gri 55	B			Gri 106	R		
AL 121	B			286 Gri 4	R			Gri 56	A			Gri 107	R		
AL 122	O			287 Gri 5	S			Gri 57	S			Gri 108	A		
AL 123	H			288 Gri 6	S			Gri 58	S			Gri 109	S		
AL 124	F			289 Gri 7	S			Gri 59	R			Gri 110	R		
AL 125	H			290 Gri 8	S			Gri 60	R			Gri 111	B		
AL 126	F			291 Gri 9	B			Gri 61	R			Gri 112	R		
AL 127	F			292 Gri 10	R			Gri 62	S			Gri 113	R		
AL 128	F			293 Gri 11	S			Gri 63	S			Gri 114	R		
AL 129	F			294 Gri 12	S			Gri 64	S			Gri 115	R		
AL 130	B			295 Gri 13	S			Gri 65	R			Gri 116	R		
AL 131	B			296 Gri 14	S			Gri 66	R			315 BIE 1	A		
AL 132	B			297 Gri 15	S			Gri 67	R			316 BIE 2	D		
AL 133	B			298 Gri 16	S			Gri 68	R			317 BIE 3	A		
AL 134	H			299 Gri 17	S			Gri 69	R			318 BIE 4	D		
AL 135	B			300 Gri 18	S			Gri 70	R			319 BIE 5	A		
AL 136	H			301 Gri 19	S			Gri 71	R			320 BIE 6	A		
AL 137	N			302 Gri 20	S			Gri 72	S			321 BIE 7	A		
AL 138	F			303 Gri 21	S			Gri 73	H			322 CR 1	A		
AL 139	B			304 Gri 22	S			Gri 74	H			323 CR 2	R		
AL 140	B			305 Gri 23	S			Gri 75	S			324 CR 3	T		
AL 141	B			Gri 24	B			Gri 76	S			325 CR 4	H		
AL 142	G			Gri 25	S			Gri 77	R			326 CR 5	T		
AL 143	B			Gri 26	R			Gri 78	H			327 CR 6	A		
274 AL 144	H			Gri 27	R			Gri 79	R			328 CR 7	R		
AL 145	B			Gri 28	R			Gri 80	R			329 CR 8	A		
275 AL 146	H			Gri 29	R			Gri 81	S			330 CR 9	B		
AL 147	H			Gri 30	R			Gri 82	A			331 CR 11	T		
276 AL 148	H			Gri 31	W			Gri 83	B			332 CR 12	H		
AL 149	H			Gri 32	S			306 Gri 84	B			333 CR 13	T		
277 AL 150	H			Gri 33	S			307 Gri 85	B			334 CR 14	T		
AL 151	H			Gri 34	U			308 Gri 86	B			335 CR 15	T		
278 AL 152	N			Gri 35	S			309 Gri 87	A						
AL 153	H			Gri 36	S			310 Gri 88	A						
279 AL 154	H			Gri 37	S			311 Gri 89	A						
AL 155	B			Gri 38	S			312 Gri 90	B						
280 AL 156	B			Gri 39	S			313 Gri 91	B						
AL 157	G			Gri 40	S			314 Gri 92	B						
281 AL 158	Q			Gri 41	V			Gri 93	A						
AL 159	B			Gri 42	S			Gri 94	A						
282 AL 160	B			Gri 43	S			Gri 95	A						
AL 161	B			Gri 45	S			Gri 96	B						
283 AL 162	B			Gri 46	S			Gri 97	A						
AL 163	H			Gri 47	S			Gri 98	A						
284 AL 164	J			Gri 48	S			Gri 99	A						
AL 165	B			Gri 49	B			Gri 100	B						
285 AL 166	J			Gri 50	A			Gri 101	A						
AL 167	H			Gri 51	A			Gri 102	A						
AL 168	H			Gri 52	S			Gri 103	B						
Gri 1	R		☐ ☐	Gri 53	S			Gri 104	S						

Tabelle 25: Ergebnisse der Nullallel-Analyse, durchgeführt mit MICRO-CHECKER ver 2.2.3 (VAN OOSTERHOUT *et al.* 2004) (Confidence Interval 95 %, Number of Randomisation 1000x)

Polen					
Locus	Null Present	Oosterhout	Chakraborty	Brookfield 1	Brookfield 2
S0001	no	-0,1279	-0,1034	-0,1034	0
S0005	no	-0,0499	-0,0455	-0,0435	0
S0007	yes	0,177	0,2308	0,15	0,15
S0062	no	0,1282	0,1479	0,1037	0,1037
S0070	no	-0,087	-0,0573	-0,0518	0
S0097	no	-0,1061	-0,0835	-0,0754	0
S0121	no	0,108	0,1181	0,0898	0,0898
S0228	no	0,0676	0,0254	0,0129	0,0129
One locus shows evidence for a null allele. This population is possibly in Hardy Weinberg equilibrium with locus S0007, showing signs of a null allele.					
Slowakei					
S0001	no	0,0215	0,0207	0,0182	0,0182
S0005	no	-0,07	-0,0629	-0,0629	0,0714
S0007	no	0,0556	0,0421	0,0299	0,2029
S0062	no	0,0669	0,0701	0,0557	0,0557
S0070	no	0,0783	0,0876	0,0653	0,0653
S0097	no	-0,0531	-0,0458	-0,0401	0
S0121	no	-0,045	-0,04	-0,0365	0,1252
S0228	no	-0,1586	-0,0558	-0,0255	0,2145
No loci show evidence for a null allele. This population is probably in Hardy Weinberg equilibrium.					
Ukraine					
S0001	no	-0,0528	-0,0349	-0,0304	0
S0005	no	-0,0448	-0,0392	-0,0379	0,0799
S0007	yes	0,1029	0,1237	0,1015	0,1015
S0062	no	0,0631	0,0876	0,0679	0,0679
S0070	no	-0,0597	-0,0529	-0,044	0
S0097	no	-0,0015	-0,0056	-0,0051	0
S0121	no	0,0771	0,0833	0,0645	0,0645
S0228	no	0,0049	-0,012	-0,0067	0
One locus shows evidence for a null allele. This population is possibly in Hardy Weinberg equilibrium with locus S0007, showing signs of a null allele.					

Lipova					
Locus	Null Present	Oosterhout	Chakraborty	Brookfield 1	Brookfield 2
S0001	no	-0,0342	0,0038	0,0027	0,0027
S0005	no	-0,0548	-0,0526	-0,05	0
S0007	no	0,0863	0,0833	0,0603	0,0603
S0062	no	-0,1464	-0,123	-0,123	0
S0070	no	-0,021	-0,0173	-0,0146	0
S0097	no	-0,1074	-0,0901	-0,0901	0
S0121	no	-0,0003	0	0	0
S0228	no	-0,0465	-0,0233	-0,0038	0
No loci show evidence for a null allele. This population is probably in Hardy Weinberg equilibrium.					
Constanța					
S0001	no	-0,2614	-0,0909	-0,0588	0
S0005	no	-0,2706	-0,1077	-0,0693	0
S0007	no	-0,2929	-0,1077	-0,0909	0
S0062	no	-0,0956	-0,0811	-0,0732	0
S0070	no	-0,5918	-0,2632	-0,2336	0
S0097	no	-0,1159	-0,1009	-0,0909	0
S0121	no	-0,3578	-0,1294	-0,1009	0
S0228	no	-0,2706	-0,1429	-0,0693	0
No loci show evidence for a null allele. This population is probably in Hardy Weinberg equilibrium.					
Plateau					
S0001	no	-0,1466	-0,1228	-0,0566	0
S0005	no	0,0372	0,04	0,2727	0,0345
S0007	no	-0,1699	-0,1228	0,0345	0
S0062	no	-0,0359	-0,0435	-0,1228	0
S0070	no	-0,0608	-0,0667	-0,037	0
S0097	yes	0,3301	0,5152	0,2982	0,2982
S0121	no	-0,0359	-0,0435	-0,037	0
S0228	no	0,366	1	-0,1228	0,2727
One locus shows evidence for a null allele. This population is possibly in Hardy Weinberg equilibrium with locus S0097, showing signs of a null allele.					

Caransebeş					
Locus	Null Present	Oosterhout	Chakraborty	Brookfield 1	Brookfield 2
S0001	no	0,0246	0,0271	0,0223	0,0223
S0005	no	-0,0432	-0,0417	-0,0407	0
S0007	no	0,0121	0,0028	0,0024	0,118
S0062	no	-0,1085	-0,0958	-0,0958	0
S0070	no	0,0719	0,0676	0,0473	0,0473
S0097	no	-0,0606	-0,0569	-0,0542	0
S0121	no	0,092	0,0939	0,0756	0,0756
S0228	no	0	0	0	0,9089

No loci show evidence for a null allele.

This population is probably in Hardy Weinberg equilibrium.

Timișoara					
Locus	Null Present	Oosterhout	Chakraborty	Brookfield 1	Brookfield 2
S0001	no	-0,0105	-0,0117	-0,0095	0
S0005	no	0,0163	0,0151	0,0135	0,0135
S0007	no	-0,055	-0,0505	-0,0463	0
S0062	yes	0,0847	0,0885	0,0716	0,0716
S0070	no	0,0457	0,0445	0,0341	0,0341
S0097	no	0,0259	0,0244	0,0214	0,0214
S0121	no	-0,0266	-0,0269	-0,0255	0
S0228	yes	0,1456	0,1759	0,0586	0,0586

Several loci show evidence for a null allele.

This population is possibly in Hardy Weinberg equilibrium with loci S0062, S0228, showing signs of a null allele.

Harz					
Locus	Null Present	Oosterhout	Chakraborty	Brookfield 1	Brookfield 2
S0001	no	0,1126	0,1011	0,0698	0,0698
S0005	no	-0,0003	0,0008	0,0007	0,0984
S0007	no	-0,117	-0,0944	-0,0944	0
S0062	no	0,0678	0,0888	0,061	0,061
S0070	no	-0,0071	-0,0103	-0,0091	0
S0097	no	-0,0283	0,0088	0,0073	0,0073
S0121	no	-0,0626	-0,0592	-0,0539	0,0903
S0228	no	0,0775	0,0993	0,0613	0,196

No loci show evidence for a null allele.

This population is probably in Hardy Weinberg equilibrium.

Segeberg					
Locus	Null Present	Oosterhout	Chakraborty	Brookfield 1	Brookfield 2
S0001	no	0,0342	0,0392	0,0275	0,0275
S0005	no	-0,3152	-0,1166	-0,0838	0
S0007	no	-0,0373	-0,0348	-0,0313	0
S0062	no	-0,1522	-0,1114	-0,0855	0
S0070	no	-0,1555	-0,1224	-0,0992	0
S0097	no	-0,1256	-0,1019	-0,0911	0
S0121	no	0,0552	0,0539	0,0352	0,0352
S0228	no	-0,1956	-0,0968	-0,0483	0

No loci show evidence for a null allele.

This population is probably in Hardy Weinberg equilibrium.

Kogel					
Locus	Null Present	Oosterhout	Chakraborty	Brookfield 1	Brookfield 2
S0001	no	-0,0171	-0,0046	-0,0035	0
S0005	no	0,0489	0,0507	0,0445	0,0445
S0007	yes	0,0984	0,1103	0,0874	0,0874
S0062	no	-0,0485	-0,0463	-0,0434	0
S0070	no	0,0193	0,0193	0,0162	0,0162
S0097	no	-0,0863	-0,0684	-0,0616	0
S0121	no	0,0075	0,0114	0,0097	0,0097
S0228	no	-0,1041	-0,0459	-0,0148	0

One locus shows evidence for a null allele.

This population is possibly in Hardy Weinberg equilibrium with locus S0007, showing signs of a null allele.

Emkendorf					
Locus	Null Present	Oosterhout	Chakraborty	Brookfield 1	Brookfield 2
S0001	no	-0,1496	-0,1193	-0,1153	0
S0005	no	-0,152	-0,1089	-0,1009	0,0871
S0007	no	-0,1346	-0,1135	-0,1057	0
S0062	no	-0,2523	-0,099	-0,0612	0
S0070	no	-0,0299	-0,0149	-0,0016	0
S0097	no	0,0623	0,0423	0,0296	0,0296
S0121	no	-0,134	-0,1087	-0,1012	0
S0228	no	0	0	0	0

No loci show evidence for a null allele.

This population is probably in Hardy Weinberg equilibrium.

Luxemburg					
Locus	Null Present	Oosterhout	Chakraborty	Brookfield 1	Brookfield 2
S0001	no	0,0316	0,0363	0,0301	0,0301
S0005	yes	0,07	0,0738	0,0647	0,0647
S0007	no	0,0147	0,0282	0,0233	0,0233
S0062	no	0,1084	0,1099	0,0791	0,0791
S0070	no	-0,0253	-0,0247	-0,0223	0,076
S0097	no	-0,032	-0,0323	-0,0293	0
S0121	no	-0,0576	-0,0502	-0,0452	0,0689
S0228	no	0,0402	0,044	0,0284	0,2046

One locus shows evidence for a null allele.

This population is possibly in Hardy Weinberg equilibrium with locus S0005, showing signs of a null allele.

West-BRD					
Locus	Null Present	Oosterhout	Chakraborty	Brookfield 1	Brookfield 2
S0001	no	-0,0918	-0,0798	-0,076	0
S0005	yes	0,0906	0,0975	0,0796	0,0796
S0007	no	-0,0038	0,0204	0,0164	0,0164
S0062	no	0,0308	0,0462	0,0386	0,0386
S0070	no	0,0593	0,0713	0,0593	0,1488
S0097	no	0,0211	0,0171	0,0147	0,0147
S0121	no	-0,0972	-0,0647	-0,0549	0
S0228	yes	0,1956	0,2571	0,1588	0,1588

Several loci show evidence for a null allele. This population is possibly in Hardy Weinberg equilibrium with loci S0005, S0228, showing signs of a null allele.

Belgien					
Locus	Null Present	Oosterhout	Chakraborty	Brookfield 1	Brookfield 2
S0001	no	-0,0743	-0,0625	-0,0571	0
S0005	no	-0,0716	-0,0599	-0,0564	0,0794
S0007	no	0,0951	0,0941	0,0756	0,0756
S0062	no	-0,0422	-0,0381	-0,0324	0
S0070	no	0,0846	0,0907	0,0717	0,1776
S0097	no	0,0512	0,0484	0,0402	0,0402
S0121	no	-0,028	-0,0221	-0,0189	0
S0228	no	0,0648	0,0878	0,0603	0,0603

No loci show evidence for a null allele.

This population is probably in Hardy Weinberg equilibrium.

Griechenland					
Locus	Null Present	Oosterhout	Chakraborty	Brookfield 1	Brookfield 2
S0001	no	0,0647	0,0525	0,042	0,042
S0005	yes	0,1385	0,1668	0,133	0,133
S0007	yes	0,1411	0,1625	0,1294	0,1294
S0062	no	0,0881	0,0973	0,0769	0,2103
S0070	no	0,0681	0,0664	0,0555	0,1882
S0097	yes	0,0801	0,0842	0,0712	0,1422
S0121	no	0,06	0,0456	0,038	0,179
S0228	no	-0,0329	-0,0318	-0,0177	0,1334

Several loci show evidence for a null allele.

This population is possibly in Hardy Weinberg equilibrium with loci S0005, S0007, showing signs of a null allele.

Kroatien					
Locus	Null Present	Oosterhout	Chakraborty	Brookfield 1	Brookfield 2
S0001	no	0,0642	0,0635	0,0535	0,0535
S0005	no	0,0975	0,1132	0,0926	0,3116
S0007	no	0,1374	0,1472	0,1128	0,3344
S0062	no	-0,0012	0,0204	0,0123	0,0123
S0070	no	0,1344	0,1273	0,0886	0,3341
S0097	no	0,0458	0,0421	0,0363	0,269
S0121	no	-0,0569	-0,0541	-0,0518	0,1019
S0228	no	0	0	0	0,378

No loci show evidence for a null allele.

This population is probably in Hardy Weinberg equilibrium.

Tabelle 26: Test auf Koppelungsungleichgewicht mit GENEPOP version 4.0.10 (ROUSSET 2008), signifikante p-Werte nach der BONFERRONI-Korrektur sind $p < (0,05/476) = 0,000105$

Markov chain parameters

Dememorisation: 10000, Batches: 100, Iterations per batch : 5000

Pop Locus#1 Locus#2 P-Value S,E, Switches

Pop	Locus#1	Locus#2	P-Value	S,E,	Switches
BIE 7	S0001	S0005	1	0,000000	9930
BIE 7	S0001	S0007	1,000000	0,000000	19831
BIE 7	S0005	S0007	1,000000	0,000000	12020
BIE 7	S0001	S0062	1,000000	0,000000	15600
BIE 7	S0005	S0062	0,109212	0,011390	9035
BIE 7	S0007	S0062	0,142356	0,007729	17593
BIE 7	S0001	S0070	0,325784	0,010710	21112
BIE 7	S0005	S0070	1,000000	0,000000	12071
BIE 7	S0007	S0070	0,582802	0,007289	24217
BIE 7	S0062	S0070	0,547038	0,009975	19252
BIE 7	S0001	S0097	1,000000	0,000000	19324
BIE 7	S0005	S0097	1,000000	0,000000	11514
BIE 7	S0007	S0097	0,230276	0,008326	21263
BIE 7	S0062	S0097	0,090652	0,007602	17120
BIE 7	S0070	S0097	0,163298	0,006939	23152
BIE 7	S0001	S0121	0,343402	0,011869	15861
BIE 7	S0005	S0121	1,000000	0,000000	9269
BIE 7	S0007	S0121	0,118176	0,007163	18335
BIE 7	S0062	S0121	1,000000	0,000000	14482
BIE 7	S0070	S0121	0,460266	0,010893	19510
BIE 7	S0097	S0121	1,000000	0,000000	17882
BIE 7	S0001	S0228	0,624200	0,006019	34036
BIE 7	S0005	S0228	1,000000	0,000000	24765
BIE 7	S0007	S0228	0,444390	0,007107	35231
BIE 7	S0062	S0228	0,623844	0,008155	30115
BIE 7	S0070	S0228	0,211332	0,004909	38544
BIE 7	S0097	S0228	0,164704	0,005013	33582

BIE 7	S0121	S0228	0,988644	0,001029	30935
Sloll9	S0001	S0005	No information		
Sloll9	S0001	S0007	1,000000	0,000000	14079
Sloll9	S0005	S0007	No information		
Sloll9	S0001	S0062	1,000000	0,000000	8122
Sloll9	S0005	S0062	No information		
Sloll9	S0007	S0062	0,458766	0,014116	14372
Sloll9	S0001	S0070	1,000000	0,000000	9039
Sloll9	S0005	S0070	No information		
Sloll9	S0007	S0070	0,019220	0,003083	15485
Sloll9	S0062	S0070	0,020252	0,003464	11368
Sloll9	S0001	S0097	1,000000	0,000000	14575
Sloll9	S0005	S0097	No information		
Sloll9	S0007	S0097	0,480652	0,010177	22396
Sloll9	S0062	S0097	0,073342	0,005303	17887
Sloll9	S0070	S0097	0,189440	0,008357	19069
Sloll9	S0001	S0121	1,000000	0,000000	8384
Sloll9	S0005	S0121	No information		
Sloll9	S0007	S0121	1,000000	0,000000	14507
Sloll9	S0062	S0121	1,000000	0,000000	8427
Sloll9	S0070	S0121	1,000000	0,000000	9792
Sloll9	S0097	S0121	0,324852	0,011527	15602
Sloll9	S0001	S0228	1,000000	0,000000	25803
Sloll9	S0005	S0228	No information		
Sloll9	S0007	S0228	0,929760	0,003130	31732
Sloll9	S0062	S0228	0,908874	0,003931	26962
Sloll9	S0070	S0228	0,673488	0,007101	27140
Sloll9	S0097	S0228	1,000000	0,000000	35183
Sloll9	S0121	S0228	0,902662	0,003581	26567
Ukrll15	S0001	S0005	0,001188	0,001188	7943
Ukrll15	S0001	S0007	0,001442	0,000817	8769
Ukrll15	S0005	S0007	0,000000	0,000000	5972
Ukrll15	S0001	S0062	0,000000	0,000000	18818
Ukrll15	S0005	S0062	0,000000	0,000000	15269
Ukrll15	S0007	S0062	0,009760	0,002682	13253

UkrII15	S0001	S0070	0,000000	0,000000	14583
UkrII15	S0005	S0070	0,000064	0,000064	9342
UkrII15	S0007	S0070	0,013572	0,003102	10326
UkrII15	S0062	S0070	0,006136	0,001465	20726
UkrII15	S0001	S0097	0,001238	0,000880	11394
UkrII15	S0005	S0097	0,000000	0,000000	6717
UkrII15	S0007	S0097	0,002364	0,001547	7781
UkrII15	S0062	S0097	0,002296	0,001014	16726
UkrII15	S0070	S0097	0,000424	0,000424	12947
UkrII15	S0001	S0121	0,004540	0,001039	15050
UkrII15	S0005	S0121	0,000000	0,000000	9528
UkrII15	S0007	S0121	0,004964	0,001691	10649
UkrII15	S0062	S0121	0,025382	0,003218	21424
UkrII15	S0070	S0121	0,017806	0,003285	16628
UkrII15	S0097	S0121	0,000034	0,000034	13541
UkrII15	S0001	S0228	0,201606	0,006899	24657
UkrII15	S0005	S0228	0,023536	0,002779	17670
UkrII15	S0007	S0228	0,049564	0,003874	20150
UkrII15	S0062	S0228	0,388868	0,006843	32398
UkrII15	S0070	S0228	0,314290	0,008632	25795
UkrII15	S0097	S0228	0,256560	0,008256	23056
UkrII15	S0121	S0228	0,176946	0,007098	26864
LP 11	S0001	S0005	0,382058	0,008608	22791
LP 11	S0001	S0007	0,824576	0,004061	44031
LP 11	S0005	S0007	1,000000	0,000000	32392
LP 11	S0001	S0062	1,000000	0,000000	22652
LP 11	S0005	S0062	1,000000	0,000000	14771
LP 11	S0007	S0062	1,000000	0,000000	32501
LP 11	S0001	S0070	1,000000	0,000000	22819
LP 11	S0005	S0070	0,139232	0,008603	14786
LP 11	S0007	S0070	1,000000	0,000000	32300
LP 11	S0062	S0070	0,153648	0,008882	14881
LP 11	S0001	S0097	1,000000	0,000000	18986
LP 11	S0005	S0097	1,000000	0,000000	12140
LP 11	S0007	S0097	0,301492	0,009300	27183

LP 11	S0062	S0097	0,104400	0,009468	12092
LP 11	S0070	S0097	0,096352	0,008930	11860
LP 11	S0001	S0121	0,330984	0,006842	30650
LP 11	S0005	S0121	0,433768	0,009100	21796
LP 11	S0007	S0121	0,858928	0,003782	41690
LP 11	S0062	S0121	0,417456	0,008465	21715
LP 11	S0070	S0121	0,059008	0,004147	21964
LP 11	S0097	S0121	0,310248	0,009898	18316
LP 11	S0001	S0228	0,644094	0,003092	54519
LP 11	S0005	S0228	1,000000	0,000000	50227
LP 11	S0007	S0228	0,635702	0,002511	72406
LP 11	S0062	S0228	0,460694	0,003387	50448
LP 11	S0070	S0228	1,000000	0,000000	50186
LP 11	S0097	S0228	0,634936	0,003081	46675
LP 11	S0121	S0228	0,639254	0,003325	51876
CT 6	S0001	S0005	1,000000	0,000000	80470
CT 6	S0001	S0007	1,000000	0,000000	174887
CT 6	S0005	S0007	1,000000	0,000000	183214
CT 6	S0001	S0062	1,000000	0,000000	50081
CT 6	S0005	S0062	1,000000	0,000000	80648
CT 6	S0007	S0062	1,000000	0,000000	174645
CT 6	S0001	S0070	1,000000	0,000000	83568
CT 6	S0005	S0070	0,166796	0,000997	111332
CT 6	S0007	S0070	1,000000	0,000000	250058
CT 6	S0062	S0070	1,000000	0,000000	82696
CT 6	S0001	S0097	1,000000	0,000000	41742
CT 6	S0005	S0097	1,000000	0,000000	71518
CT 6	S0007	S0097	0,399420	0,001820	149947
CT 6	S0062	S0097	1,000000	0,000000	41805
CT 6	S0070	S0097	0,669942	0,002329	83267
CT 6	S0001	S0121	0,399008	0,004026	56955
CT 6	S0005	S0121	1,000000	0,000000	88723
CT 6	S0007	S0121	0,602888	0,001529	158372
CT 6	S0062	S0121	0,399846	0,004390	57018
CT 6	S0070	S0121	1,000000	0,000000	96980

CT 6	S0097	S0121	1,000000	0,000000	46015
CT 6	S0001	S0228	0,699766	0,002660	80649
CT 6	S0005	S0228	0,802374	0,001584	114352
CT 6	S0007	S0228	1,000000	0,000000	183759
CT 6	S0062	S0228	0,695196	0,002938	80296
CT 6	S0070	S0228	0,167266	0,001114	111282
CT 6	S0097	S0228	1,000000	0,000000	71012
CT 6	S0121	S0228	0,463004	0,002683	88890
Br 1	S0001	S0005	No information		
Br 1	S0001	S0007	No information		
Br 1	S0005	S0007	No information		
Br 1	S0001	S0062	No information		
Br 1	S0005	S0062	No information		
Br 1	S0007	S0062	No information		
Br 1	S0001	S0070	No information		
Br 1	S0005	S0070	No information		
Br 1	S0007	S0070	No information		
Br 1	S0062	S0070	No information		
Br 1	S0001	S0097	No information		
Br 1	S0005	S0097	No information		
Br 1	S0007	S0097	No information		
Br 1	S0062	S0097	No information		
Br 1	S0070	S0097	No information		
Br 1	S0001	S0121	No information		
Br 1	S0005	S0121	No information		
Br 1	S0007	S0121	No information		
Br 1	S0062	S0121	No information		
Br 1	S0070	S0121	No information		
Br 1	S0097	S0121	No information		
Br 1	S0001	S0228	No information		
Br 1	S0005	S0228	No information		
Br 1	S0007	S0228	No information		
Br 1	S0062	S0228	No information		
Br 1	S0070	S0228	No information		
Br 1	S0097	S0228	No information		

Br 1	S0121	S0228	No information		
Re2	S0001	S0005	0,068950	0,008834	8202
Re2	S0001	S0007	0,004028	0,001176	25338
Re2	S0005	S0007	0,002404	0,001045	12579
Re2	S0001	S0062	0,001064	0,000722	10994
Re2	S0005	S0062	0,000000	0,000000	5528
Re2	S0007	S0062	0,000000	0,000000	18894
Re2	S0001	S0070	0,240076	0,012131	19293
Re2	S0005	S0070	0,000688	0,000483	11886
Re2	S0007	S0070	0,751828	0,006816	37021
Re2	S0062	S0070	0,223162	0,013381	15480
Re2	S0001	S0097	0,221758	0,015513	11236
Re2	S0005	S0097	0,000000	0,000000	5640
Re2	S0007	S0097	0,026974	0,003795	17258
Re2	S0062	S0097	0,004910	0,002382	8101
Re2	S0070	S0097	0,004122	0,001516	15902
Re2	S0001	S0121	0,028134	0,004913	12031
Re2	S0005	S0121	0,000054	0,000039	6354
Re2	S0007	S0121	0,002104	0,000643	21398
Re2	S0062	S0121	0,000000	0,000000	8724
Re2	S0070	S0121	0,104346	0,008213	17024
Re2	S0097	S0121	0,007924	0,002840	9157
Re2	S0001	S0228	0,242030	0,007491	30591
Re2	S0005	S0228	0,341326	0,009609	23675
Re2	S0007	S0228	0,305048	0,005255	38766
Re2	S0062	S0228	0,420358	0,009782	27355
Re2	S0070	S0228	0,001084	0,000356	39552
Re2	S0097	S0228	0,005756	0,000940	28649
Re2	S0121	S0228	0,066832	0,003771	28902
TM 42	S0001	S0005	0,100924	0,017484	6772
TM 42	S0001	S0007	0,183776	0,014563	16584
TM 42	S0005	S0007	0,985100	0,004193	6426
TM 42	S0001	S0062	0,560120	0,021561	11534
TM 42	S0005	S0062	0,936222	0,013807	3994
TM 42	S0007	S0062	0,464102	0,024427	11217

TM 42	S0001	S0070	0,159550	0,008931	27042
TM 42	S0005	S0070	0,098966	0,011406	11859
TM 42	S0007	S0070	0,578668	0,012229	27490
TM 42	S0062	S0070	0,677320	0,016615	19642
TM 42	S0001	S0097	0,018108	0,005037	7765
TM 42	S0005	S0097	0,029254	0,013638	2538
TM 42	S0007	S0097	0,243112	0,023782	7369
TM 42	S0062	S0097	0,017006	0,006499	4736
TM 42	S0070	S0097	0,223626	0,018637	13430
TM 42	S0001	S0121	0,914250	0,010800	8464
TM 42	S0005	S0121	0,311540	0,034684	2715
TM 42	S0007	S0121	0,179868	0,021118	7961
TM 42	S0062	S0121	0,012508	0,005609	5070
TM 42	S0070	S0121	0,727568	0,014294	15105
TM 42	S0097	S0121	0,288644	0,033365	3145
TM 42	S0001	S0228	0,940264	0,004475	21192
TM 42	S0005	S0228	0,907036	0,010150	11829
TM 42	S0007	S0228	0,602426	0,011551	21850
TM 42	S0062	S0228	0,580608	0,015825	16898
TM 42	S0070	S0228	0,798540	0,005981	33082
TM 42	S0097	S0228	0,315522	0,013772	12532
TM 42	S0121	S0228	0,462078	0,013481	14273
Hz 20	S0001	S0005	0,334780	0,028115	4396
Hz 20	S0001	S0007	0,600154	0,022018	6641
Hz 20	S0005	S0007	0,087830	0,016160	3666
Hz 20	S0001	S0062	0,545682	0,019329	12252
Hz 20	S0005	S0062	1,000000	0,000000	8730
Hz 20	S0007	S0062	0,027988	0,005042	12808
Hz 20	S0001	S0070	0,058910	0,010309	6479
Hz 20	S0005	S0070	0,127564	0,021358	3633
Hz 20	S0007	S0070	0,091728	0,011280	6027
Hz 20	S0062	S0070	0,562400	0,014634	12418
Hz 20	S0001	S0097	0,036246	0,006619	11909
Hz 20	S0005	S0097	0,002806	0,001641	7642
Hz 20	S0007	S0097	0,048908	0,005965	11714

Hz 20	S0062	S0097	0,614314	0,011784	21791
Hz 20	S0070	S0097	0,715926	0,013361	11877
Hz 20	S0001	S0121	0,537276	0,017164	10428
Hz 20	S0005	S0121	0,171394	0,016564	6333
Hz 20	S0007	S0121	0,020686	0,004596	9138
Hz 20	S0062	S0121	0,719676	0,010366	17606
Hz 20	S0070	S0121	0,008216	0,001825	9540
Hz 20	S0097	S0121	0,843454	0,007379	16567
Hz 20	S0001	S0228	0,037382	0,003405	26812
Hz 20	S0005	S0228	0,438170	0,012586	21398
Hz 20	S0007	S0228	0,609000	0,008958	28180
Hz 20	S0062	S0228	0,517888	0,008192	41570
Hz 20	S0070	S0228	0,357946	0,009943	26938
Hz 20	S0097	S0228	0,495030	0,006220	43025
Hz 20	S0121	S0228	0,146174	0,004790	54805
Se 17	S0001	S0005	0,976958	0,000590	134241
Se 17	S0001	S0007	0,040418	0,002838	49041
Se 17	S0005	S0007	0,266750	0,006679	43050
Se 17	S0001	S0062	0,763916	0,002968	95058
Se 17	S0005	S0062	0,995412	0,000401	79634
Se 17	S0007	S0062	0,821252	0,006122	26590
Se 17	S0001	S0070	0,450020	0,003666	87333
Se 17	S0005	S0070	0,282448	0,003373	72281
Se 17	S0007	S0070	0,997258	0,000600	22853
Se 17	S0062	S0070	0,290678	0,005179	47583
Se 17	S0001	S0097	0,135094	0,003087	76087
Se 17	S0005	S0097	0,924696	0,002353	64583
Se 17	S0007	S0097	0,073816	0,006767	16891
Se 17	S0062	S0097	0,096816	0,003567	41424
Se 17	S0070	S0097	0,606454	0,006901	35894
Se 17	S0001	S0121	0,208240	0,003019	106698
Se 17	S0005	S0121	0,816608	0,002594	88377
Se 17	S0007	S0121	0,205762	0,008181	29002
Se 17	S0062	S0121	0,967508	0,001701	59511
Se 17	S0070	S0121	0,813648	0,004112	52741

Se 17	S0097	S0121	0,878490	0,004285	45899
Se 17	S0001	S0228	0,824572	0,001192	244283
Se 17	S0005	S0228	0,168726	0,001617	214016
Se 17	S0007	S0228	0,709782	0,003338	134315
Se 17	S0062	S0228	0,845520	0,001273	176627
Se 17	S0070	S0228	0,337322	0,001725	169058
Se 17	S0097	S0228	0,499242	0,002007	157774
Se 17	S0121	S0228	0,436996	0,001834	192304
Ko 35	S0001	S0005	0,116092	0,016290	9155
Ko 35	S0001	S0007	0,004244	0,001618	12979
Ko 35	S0005	S0007	0,396944	0,032607	4171
Ko 35	S0001	S0062	0,001230	0,001038	14302
Ko 35	S0005	S0062	0,007424	0,003626	4342
Ko 35	S0007	S0062	0,035986	0,008833	7069
Ko 35	S0001	S0070	0,085478	0,006664	27500
Ko 35	S0005	S0070	0,223204	0,016491	10382
Ko 35	S0007	S0070	0,030456	0,004569	15423
Ko 35	S0062	S0070	0,000058	0,000043	16798
Ko 35	S0001	S0097	0,095012	0,009958	16295
Ko 35	S0005	S0097	0,086068	0,014529	6337
Ko 35	S0007	S0097	0,189858	0,017045	9263
Ko 35	S0062	S0097	0,216914	0,017781	10111
Ko 35	S0070	S0097	0,205686	0,012584	20040
Ko 35	S0001	S0121	0,210246	0,012070	17814
Ko 35	S0005	S0121	0,154452	0,020068	6301
Ko 35	S0007	S0121	0,023384	0,005086	9535
Ko 35	S0062	S0121	0,078738	0,011680	10493
Ko 35	S0070	S0121	0,990380	0,001741	21773
Ko 35	S0097	S0121	0,006648	0,002515	12978
Ko 35	S0001	S0228	0,584130	0,006153	51795
Ko 35	S0005	S0228	0,559884	0,007048	34944
Ko 35	S0007	S0228	0,065520	0,003774	38856
Ko 35	S0062	S0228	0,256614	0,006169	44278
Ko 35	S0070	S0228	0,523864	0,004962	66478
Ko 35	S0097	S0228	0,048642	0,002547	43148

Ko 35	S0121	S0228	0,041086	0,002117	50151
Schö 1	S0001	S0005	0,924150	0,005537	15883
Schö 1	S0001	S0007	0,315472	0,010173	20676
Schö 1	S0005	S0007	0,680810	0,007952	28860
Schö 1	S0001	S0062	0,806000	0,003578	79397
Schö 1	S0005	S0062	0,849822	0,002840	74492
Schö 1	S0007	S0062	0,255244	0,003575	93982
Schö 1	S0001	S0070	0,645632	0,004540	34419
Schö 1	S0005	S0070	1,000000	0,000000	35923
Schö 1	S0007	S0070	1,000000	0,000000	42170
Schö 1	S0062	S0070	0,472602	0,001698	108505
Schö 1	S0001	S0097	0,746964	0,008299	25353
Schö 1	S0005	S0097	0,674730	0,006372	37524
Schö 1	S0007	S0097	0,213074	0,007296	35141
Schö 1	S0062	S0097	0,127012	0,002464	108125
Schö 1	S0070	S0097	0,593052	0,003628	45156
Schö 1	S0001	S0121	0,066610	0,007862	15729
Schö 1	S0005	S0121	0,473570	0,010797	21396
Schö 1	S0007	S0121	0,149490	0,007126	22383
Schö 1	S0062	S0121	0,844962	0,003155	81299
Schö 1	S0070	S0121	0,588658	0,004756	33923
Schö 1	S0097	S0121	0,331454	0,008469	27373
Schö 1	S0001	S0228	No contingency table		
Schö 1	S0005	S0228	No contingency table		
Schö 1	S0007	S0228	No contingency table		
Schö 1	S0062	S0228	No contingency table		
Schö 1	S0070	S0228	No contingency table		
Schö 1	S0097	S0228	No contingency table		
Schö 1	S0121	S0228	No contingency table		
Lux 30	S0001	S0005	0,438008	0,039459	2818
Lux 30	S0001	S0007	0,049828	0,016181	4397
Lux 30	S0005	S0007	0,002646	0,001862	2581
Lux 30	S0001	S0062	0,917326	0,009781	8854
Lux 30	S0005	S0062	0,349554	0,026931	6152
Lux 30	S0007	S0062	0,011742	0,003379	8358

Lux 30	S0001	S0070	0,607526	0,020903	7589
Lux 30	S0005	S0070	1,000000	0,000000	4249
Lux 30	S0007	S0070	0,561478	0,023842	6689
Lux 30	S0062	S0070	0,817294	0,011108	12821
Lux 30	S0001	S0097	0,753620	0,024992	4930
Lux 30	S0005	S0097	1,000000	0,000000	2786
Lux 30	S0007	S0097	0,480630	0,028819	4938
Lux 30	S0062	S0097	0,641126	0,017318	10190
Lux 30	S0070	S0097	0,524602	0,023935	7747
Lux 30	S0001	S0121	0,875162	0,014745	7435
Lux 30	S0005	S0121	0,371564	0,030464	3999
Lux 30	S0007	S0121	0,134924	0,017100	7088
Lux 30	S0062	S0121	0,298866	0,015077	11851
Lux 30	S0070	S0121	0,791696	0,012821	11254

Lux 30	S0097	S0121	0,529544	0,022665	7566
Lux 30	S0001	S0228	0,038112	0,003390	31303
Lux 30	S0005	S0228	0,011398	0,002784	22084
Lux 30	S0007	S0228	0,249022	0,010861	28069
Lux 30	S0062	S0228	0,007432	0,001263	38076
Lux 30	S0070	S0228	0,816288	0,006192	41594
Lux 30	S0097	S0228	0,941846	0,003292	31569
Lux 30	S0121	S0228	0,601822	0,009183	37719
AL 103	S0001	S0005	0,088346	0,011634	6160
AL 103	S0001	S0007	0,247284	0,017474	8766
AL 103	S0005	S0007	0,729686	0,017639	7614
AL 103	S0001	S0062	0,216506	0,018994	7365
AL 103	S0005	S0062	0,304912	0,022599	6207
AL 103	S0007	S0062	0,225308	0,016767	8791

Tabelle 27: Ergebnisse des Tests auf Koppelungsungleichgewicht mit dem Programm GENETIX 4.05.2 (BELKHIR *et al.* 1996-2004), Wahrscheinlichkeiten sind in % angegeben, signifikante Werte nach der BONFERRONI-Korrektur sind $p < (5\%/476) = 0,0105\%$

	Pop. regroupées	Polen	Slowakei	Ukraine	Lipova	Constanta	Plateau	Caransebeş	Timișoara	Harz	Segeberg	Kogel	Emkendorf	Luxemburg	West-BRD	Belgien	Griechenland	Kroatien
S0001- S0005	4,0	45,9	77,4	4,9	96,0	100	93,1	5,8	13,5	41,0	97,9	7,1	54,4	17,1	70,3	4,3	10,8	11,4
S0001- S0007	1,2	75,1	45,7	21,1	78,0	100	51,4	2,4	60,3	16,4	5,3	3,6	18,5	14,3	76,4	8,1	90,5	74,8
S0001- S0062	7,6	74,8	57,0	10,1	29,5	41,4	49,8	1,6	0,9	47,2	75,0	4,6	98,5	63,5	78,9	25,1	3,9	2,4
S0001- S0070	21,9	20,0	63,0	10,3	58,5	100	92,8	21,3	14,7	75,7	88,6	0,1	11,6	11,2	10,1	10,1	29,4	81,3
S0001- S0097	19,6	26,4	47,7	33,4	86,0	63,9	100	30,6	8,9	29,9	21,6	6,3	26,8	18,3	72,2	31,6	2,5	41,9
S0001- S0121	38,6	50,5	50,6	15,8	55,4	20,1	42,7	28,7	60,6	83,1	22,9	11,2	7,0	69,3	55,2	64,7	33,5	19,5
S0001- S0228	12,3	41,9	74,4	27,3	46,2	27,2	49,3	0,9	58,5	0,7	100	68,2	-	10,6	18,6	8,5	5,2	-
S0005- S0007	47,7	35,3	74,3	59,7	41,2	100	100	2,7	15,9	63,5	18,2	7,1	31,0	26,6	72,4	23,4	44,2	28,3
S0005- S0062	8,3	22,7	85,6	3,7	20,6	67,1	41,6	0,8	5,5	20,2	82,1	0,9	12,6	72,3	33,4	97,2	21,6	73,1
S0005- S0070	13,1	45,8	39,5	0,1	19,3	16,1	17,4	0,1	6,0	17,7	10,8	15,3	94,0	70,5	80,4	44,8	30,0	0,9
S0005- S0097	2,8	69,7	72,4	33,5	22,6	78,4	100	8,5	31,2	35,2	80,8	12,2	34,5	29,6	34,1	46,3	0,1	22,9
S0005- S0121	52,1	64,6	51,0	1,2	20,6	72,7	73,1	3,0	63,2	2,8	49,7	9,9	29,7	34,8	55,6	26,8	17,5	54,1
S0005- S0228	0,1	75,9	96,2	12,4	91,2	31,1	100	6,0	69,4	46,1	5,4	13,2	-	67,1	12,5	35,1	23,0	-
S0007- S0062	15,3	7,5	72,9	1,2	69,0	100	26,6	37,9	5,2	7,8	6,0	0,6	15,6	8,0	60,8	62,6	1,5	23,8
S0007- S0070	14,3	35,3	16,4	8,1	59,9	50,5	100	64,9	17,7	35,3	95,8	8,1	77,1	20,9	84,1	32,7	69,1	88,0
S0007- S0097	2,3	3,9	76,2	71,7	49,3	32,1	100	11,1	14,3	21,5	35,7	4,5	0,9	3,5	0,8	6,7	45,3	12,2
S0007- S0121	51,0	11,0	74,2	56,0	95,1	29,3	100	1,3	2,8	32,5	11,2	57,0	0,0	41,9	43,3	24,4	32,8	10,9
S0007- S0228	22,2	49,1	80,9	74,3	36,0	100	100	27,9	89,3	82,4	35,3	3,3	-	3,9	29,8	34,2	20,6	-
S0062- S0070	13,5	66,7	90,8	4,4	5,0	83,9	90,8	38,3	38,8	19,3	33,3	10,2	45,6	31,1	68,2	24,4	11,1	72,1
S0062- S0097	4,7	13,5	79,2	43,9	10,0	45,5	100	24,4	53,9	33,1	47,8	0,0	1,7	27,0	7,9	27,3	43,2	90,7
S0062- S0121	54,2	38,4	38,4	21,4	8,6	6,4	43,8	7,4	24,3	74,3	45,4	1,7	24,2	26,9	20,0	27,5	35,5	12,9
S0062- S0228	16,1	97,5	28,2	68,1	53,1	52,5	100	15,9	66,7	71,7	60,9	13,5	-	33,8	30,1	96,0	3,9	-
S0070- S0097	0,0	11,2	18,3	25,3	1,2	47,4	22,9	7,4	69,0	13,5	55,4	33,9	100	81,8	31,7	79,1	2,7	97,3
S0070- S0121	81,4	41,2	43,2	2,8	0,5	100	51,1	31,5	97,2	18,9	97,0	17,2	57,6	83,7	42,9	0,0	0,2	66,9
S0070- S0228	8,9	11,1	73,3	51,6	100	17,4	76,2	8,8	1,7	11,4	48,5	25,1	-	89,9	10,1	37,3	10,6	-
S0097- S0121	36,4	0,2	22,5	13,9	1,2	26,8	54,6	17,8	31,9	37,3	48,2	45,7	1,4	4,8	7,6	15,1	14,6	31,3
S0097- S0228	3,1	18,1	92,7	31,7	34,7	34,6	100	4,8	18,3	46,4	88,9	8,9	-	37,5	14,2	15,3	0,8	-
S0121- S0228	20,0	47,4	70,7	56,4	57,6	26,9	27,0	53,3	31,6	77,0	28,2	7,0	-	42,8	5,8	25,4	19,0	-

Tabelle 28: Über der Diagonalen Distanzen nach NEI (1972) - unter der Diagonalen Chord-Distanzen nach CAVALLI-SFORZA & EDWARDS (1967), berechnet mit GENETIX 4.05.2 (BELKHIR *et al.* 1996-2004) auf der Basis von Mikrosatelliten, 1000 Permutationen, signifikante Werte nach (BONFERRONI-Korrektur: P-Wert < 0,000263) sind hervorgehoben

	Polen Flach	Polen Berg	Slowakei	Ukraine Flach	Ukraine Berg	Lipova	Constanta	Plateau	Caransebes	Timisoara	Harz	Segeberg	Kogel	Emkendorf	Luxemburg	West-BRD	Belgien	Griechenland	Kroatien
Polen Flach	•	0,40	0,25	0,40	0,62	0,45	0,94	0,70	0,39	0,51	0,59	0,65	0,48	0,89	0,45	0,50	0,45	0,63	0,53
Polen Berg	0,09	•	0,19	0,30	0,38	0,31	0,69	0,46	0,28	0,38	0,70	0,59	0,45	0,77	0,46	0,57	0,54	0,31	0,36
Slowakei	0,06	0,06	•	0,26	0,41	0,27	0,69	0,43	0,19	0,28	0,49	0,40	0,31	0,60	0,23	0,35	0,29	0,28	0,19
Ukraine Flach	0,08	0,08	0,06	•	0,28	0,27	0,46	0,26	0,23	0,27	0,68	0,40	0,31	0,75	0,52	0,70	0,66	0,30	0,35
Ukraine Berg	0,11	0,09	0,10	0,08	•	0,30	0,69	0,39	0,31	0,29	0,75	0,39	0,26	0,57	0,53	0,67	0,61	0,25	0,45
Lipova	0,09	0,08	0,07	0,08	0,09	•	0,54	0,41	0,16	0,17	0,65	0,39	0,26	0,58	0,45	0,66	0,51	0,25	0,29
Constanta	0,15	0,14	0,13	0,11	0,15	0,13	•	0,48	0,60	0,53	1,02	0,70	0,60	0,94	0,96	1,17	1,02	0,47	0,54
Plateau	0,14	0,11	0,10	0,09	0,11	0,10	0,11	•	0,33	0,38	0,91	0,61	0,54	0,98	0,68	0,99	0,81	0,43	0,48
Caransebes	0,08	0,07	0,06	0,07	0,09	0,05	0,13	0,08	•	0,09	0,55	0,38	0,31	0,64	0,43	0,56	0,49	0,25	0,18
Timisoara	0,09	0,08	0,06	0,07	0,09	0,05	0,12	0,09	0,02	•	0,54	0,36	0,26	0,58	0,41	0,57	0,45	0,19	0,18
Harz	0,12	0,12	0,10	0,11	0,14	0,12	0,17	0,16	0,11	0,11	•	0,43	0,42	0,43	0,38	0,49	0,42	0,53	0,37
Segeberg	0,13	0,12	0,10	0,10	0,10	0,10	0,13	0,13	0,10	0,10	0,11	•	0,20	0,26	0,43	0,54	0,54	0,37	0,31
Kogel	0,11	0,09	0,08	0,08	0,09	0,08	0,14	0,12	0,09	0,08	0,10	0,06	•	0,24	0,37	0,52	0,44	0,26	0,30
Emkendorf	0,15	0,14	0,12	0,13	0,13	0,12	0,16	0,17	0,13	0,13	0,11	0,05	0,06	•	0,47	0,71	0,57	0,50	0,39
Luxemburg	0,12	0,10	0,06	0,11	0,11	0,10	0,16	0,13	0,11	0,10	0,08	0,11	0,08	0,12	•	0,15	0,10	0,37	0,28
West-BRD	0,12	0,10	0,07	0,11	0,12	0,12	0,17	0,16	0,11	0,11	0,09	0,12	0,09	0,13	0,03	•	0,10	0,60	0,48
Belgien	0,11	0,11	0,07	0,12	0,12	0,10	0,16	0,14	0,11	0,10	0,08	0,12	0,09	0,12	0,03	0,03	•	0,49	0,34
Griechenland	0,12	0,08	0,06	0,08	0,08	0,08	0,12	0,11	0,07	0,06	0,09	0,09	0,08	0,12	0,08	0,09	0,09	•	0,23
Kroatien	0,10	0,09	0,06	0,09	0,12	0,08	0,12	0,12	0,06	0,06	0,09	0,09	0,07	0,09	0,09	0,10	0,09	0,07	•

Tabelle 29: Über der Diagonalen: Paarweise R_{ST} -Werte - Unter der Diagonalen: Paarweise F_{ST} -Werte berechnet mit dem Programm ARLEQUIN ver 3.11 (EXCOFFIER *et al.* 2005) auf der Basis von Mikrosatelliten, 10000 Permutationen, signifikante Werte nach BONFERRONI-Korrektur (p-Wert < 0,000263) sind hervorgehoben

	Polen Flach	Polen Berg	Slowakei	Ukraine Flach	Ukraine Berg	Lipova	Constanta	Plateau	Caransebes	Timisoara	Harz	Segeberg	Kogel	Emkendorf	Luxemburg	West-BRD	Belgien	Griechenland	Kroatien
Polen Flach	•	0,00	-0,03	-0,02	0,02	0,07	0,11	0,02	-0,02	0,04	0,16	0,02	0,03	0,24	0,13	0,07	0,08	-0,02	0,05
Polen Berg	0,08	•	0,08	0,06	0,06	0,15	0,21	0,20	0,03	0,17	0,26	0,17	0,12	0,36	0,25	0,18	0,19	0,08	0,23
Slowakei	0,04	0,03	•	0,03	0,12	0,09	0,21	0,04	0,00	0,03	0,15	0,09	0,04	0,25	0,11	0,07	0,08	-0,01	0,07
Ukraine Flach	0,08	0,06	0,05	•	0,13	0,07	0,11	0,09	-0,01	0,08	0,24	0,14	0,07	0,30	0,21	0,17	0,15	0,05	0,07
Ukraine Berg	0,14	0,08	0,10	0,05	•	0,16	0,07	0,17	0,08	0,22	0,23	0,07	0,16	0,31	0,22	0,14	0,15	0,10	0,19
Lipova	0,11	0,07	0,07	0,06	0,07	•	0,09	0,03	0,01	0,08	0,27	0,23	0,18	0,40	0,19	0,13	0,12	0,04	0,12
Constanta	0,26	0,21	0,21	0,14	0,21	0,18	•	0,13	0,09	0,25	0,30	0,19	0,26	0,39	0,29	0,21	0,17	0,16	0,17
Plateau	0,11	0,07	0,07	0,00	0,05	0,07	0,13	•	0,04	-0,03	0,14	0,14	0,09	0,22	0,01	0,00	0,00	-0,02	-0,04
Caransebes	0,09	0,06	0,04	0,05	0,07	0,04	0,18	0,04	•	0,05	0,23	0,12	0,11	0,32	0,18	0,13	0,12	0,01	0,06
Timisoara	0,12	0,10	0,07	0,06	0,07	0,04	0,17	0,06	0,02	•	0,22	0,17	0,10	0,30	0,11	0,09	0,11	0,01	0,07
Harz	0,13	0,16	0,12	0,14	0,16	0,16	0,25	0,15	0,13	0,13	•	0,16	0,14	0,14	0,05	0,06	0,04	0,17	0,05
Segeberg	0,22	0,20	0,15	0,14	0,15	0,15	0,27	0,18	0,14	0,14	0,16	•	0,11	0,21	0,16	0,11	0,11	0,09	0,07
Kogel	0,12	0,12	0,08	0,08	0,06	0,07	0,19	0,10	0,09	0,08	0,11	0,08	•	0,12	0,12	0,15	0,14	0,08	0,03
Emkendorf	0,30	0,28	0,23	0,25	0,23	0,24	0,36	0,29	0,23	0,21	0,18	0,15	0,12	•	0,16	0,22	0,20	0,27	0,16
Luxemburg	0,10	0,11	0,05	0,11	0,12	0,12	0,23	0,11	0,11	0,10	0,09	0,15	0,10	0,18	•	0,01	0,02	0,09	0,04
West-BRD	0,10	0,12	0,08	0,13	0,14	0,15	0,25	0,14	0,13	0,13	0,11	0,17	0,13	0,23	0,03	•	-0,01	0,05	0,03
Belgien	0,09	0,12	0,06	0,13	0,13	0,12	0,24	0,12	0,11	0,11	0,09	0,17	0,11	0,20	0,01	0,01	•	0,06	-0,01
Griechenland	0,13	0,07	0,06	0,06	0,05	0,06	0,15	0,06	0,06	0,05	0,11	0,13	0,07	0,19	0,08	0,12	0,10	•	0,02
Kroatien	0,14	0,10	0,05	0,08	0,13	0,08	0,20	0,10	0,04	0,04	0,09	0,13	0,08	0,18	0,06	0,10	0,07	0,05	•

Tabelle 30: Über der Diagonalen: Anzahl der Hinweise auf Signifikante Differenzierung basierend auf den Distanztests (siehe Tabellen 28 und 29), unter der Diagonalen: Geographische Distanzen, in km

	Polen Flach	Polen Berg	Slowakei	Ukraine Flach	Ukraine Berg	Lipova	Constanta	Plateau	Caransebeş	Timișoara	Harz	Segeberg	Kogel	Emkendorf	Luxemburg	West-BRD	Belgien	Griechenland	Kroatien	Anz. signi. Werte (von 72)
Polen Flach	*	0	0	0	1	0	1	1	2	3	3	4	4	4	3	2	2	2	1	33
Polen Berg	174	*	0	0	1	1	2	0	2	4	3	3	2	4	4	4	4	2	3	39
Slowakei	222	138	*	1	3	1	1	0	3	3	4	3	4	4	4	3	4	3	1	42
Ukraine Flach	173	228	343	*	1	2	1	0	2	3	4	4	4	4	4	3	3	3	3	42
Ukraine Berg	233	120	257	183	*	2	1	0	3	3	4	2	4	3	4	3	4	0	2	41
Lipova	508	338	312	549	377	*	2	0	1	2	4	4	4	4	4	3	4	1	2	41
Constanța	852	705	783	762	621	577	*	1	2	4	2	2	3	4	3	3	2	3	2	39
Plateau	546	387	466	486	320	315	300	*	0	0	2	2	2	3	1	2	1	1	1	17
Caransebeş	582	418	399	617	436	85	516	275	*	1	4	3	4	4	4	4	4	3	3	49
Timișoara	548	388	357	598	427	50	600	330	80	*	4	4	4	4	4	4	4	3	3	57
Harz	794	876	758	964	988	995	1539	1223	1071	995	*	3	3	4	3	3	3	4	4	61
Segeberg	907	1021	926	1063	1127	1197	1714	1392	1277	1203	256	*	3	4	3	3	3	4	4	58
Kogel	854	965	871	1012	1072	1141	1659	1338	1222	1149	213	56	*	4	3	3	3	4	4	62
Emkendorf	927	1048	961	1082	1151	1235	1748	1428	1315	1243	288	33	87	*	4	4	4	4	4	70
Luxemburg	1160	1208	1070	1334	1325	1230	1805	1504	1291	1214	411	543	538	563	*	2	0	3	3	56
West-BRD	1125	1173	1044	1299	1294	1206	1787	1484	1276	1193	376	505	501	527	40	*	1	3	3	53
Belgien	1195	1246	1113	1368	1365	1278	1854	1552	1345	1266	433	540	540	550	51	71	*	3	3	52
Griechenland	1198	1021	999	1212	1029	685	729	668	605	650	1551	1790	1735	1821	1652	1643	1704	*	3	49
Kroatien	764	671	548	889	766	474	1023	781	499	434	778	1028	978	1063	866	854	918	793	*	49

Tabelle 31: Ergebnisse des Assignment tests
(GENECLASS), die drei wahrscheinlichsten Zuordnungen für ein bestimmtes Individuum in eine der 19 Populationen

Assigned sample	rank 1	score %	rank 2	score %	rank 3	score %
PolFl/Pol1	PolFl	94,633	Slo	5,362	UkrFl	0,002
PolFl/Pol2	Slo	74,018	Car	21,236	LP	3,432
PolFl/Pol3	PolBe	72,025	Slo	16,178	UkrFl	9,606
PolFl/Pol4	PolFl	99,989	Slo	0,006	UkrFl	0,005
PolFl/Pol5	PolFl	95,177	UkrBe	3,136	Car	0,853
PolBe/BIE1	UkrBe	79,64	LP	8,501	UkrFl	4,487
PolBe/BIE2	UkrFl	98,572	Slo	0,749	PolFl	0,385
PolBe/BIE3	PolBe	99,978	Grie	0,019	Slo	0,001
PolBe/BIE4	Slo	98,37	PolFl	1,584	CRO	0,041
PolBe/BIE5	PolBe	99,993	LP	0,002	UkrFl	0,002
PolBe/BIE6	Grie	52,121	Plateau	32,398	Slo	9,714
PolBe/BIE7	PolBe	99,657	Car	0,334	UkrFl	0,009
Slo/SloI1	LP	91,168	UkrFl	8,089	Slo	0,572
Slo/SloI2	UkrFl	78,81	UkrBe	6,308	Slo	3,722
Slo/SloI3	CRO	97,804	PolFl	1,320	Slo	0,796
Slo/SloI4	Car	47,699	Slo	20,162	Grie	8,272
Slo/SloI5	Slo	75,578	PolFl	18,539	UkrFl	3,561
Slo/SloI7	Grie	98,437	Slo	1,016	Car	0,524
Slo/SloI8	PolBe	57,44	Bel	23,945	Grie	7,376
Slo/SloII1	Slo	45,729	Lux	43,852	PolFl	9,958
Slo/SloII2	Slo	96,997	Ko	0,902	PolBe	0,828
Slo/SloII3	PolFl	57,977	Slo	20,422	Bel	13,175
Slo/SloII5	Slo	96,783	CRO	1,620	PolFl	1,420
Slo/SloII6	Slo	89,275	CRO	9,144	LP	0,853
Slo/SloII9	CRO	98,686	Car	0,685	TM	0,463
Slo/SloI6	PolBe	97,371	Slo	2,549	UkrFl	0,073
UkrFl/UkrI1	LP	98,471	Slo	0,908	UkrFl	0,497
UkrFl/UkrI2	Plateau	81,968	UkrFl	16,502	PolBe	1,437
UkrFl/UkrI3	UkrBe	76,102	UkrFl	11,427	PolFl	9,886
UkrFl/UkrI4	UkrFl	84,025	Hz	4,266	PolFl	4,216
UkrFl/UkrI5	Slo	91,253	PolBe	8,710	UkrFl	0,017
UkrFl/UkrI7	UkrFl	71,882	Slo	10,459	UkrBe	6,058
UkrFl/UkrI8	Slo	56,867	PolBe	36,347	LP	3,969
UkrFl/UkrI9	UkrFl	99,964	CT	0,020	Plateau	0,010
UkrFl/UkrI10	UkrFl	99,964	CT	0,020	Plateau	0,010
UkrFl/UkrII1	Slo	92,552	UkrFl	4,575	Grie	0,883
UkrBe/UkrII3	PolBe	40,863	UkrFl	37,052	Car	8,696
UkrBe/UkrII7	UkrFl	97,843	Se	1,741	Grie	0,238
UkrBe/UkrII11	UkrBe	99,997	Plateau	0,002	TM	0,001
UkrBe/UkrII12	UkrBe	99,997	Plateau	0,002	TM	0,001
UkrBe/UkrII13	UkrBe	100	Grie	0,000	PolBe	0,000
UkrBe/UkrII14	UkrBe	100	Grie	0,000	PolBe	0,000
UkrBe/UkrII15	UkrBe	100	Lux	0,000	Ko	0,000
UkrBe/UkrI6	PolFl	45,83	UkrFl	37,516	Slo	11,942
LP/LP1	LP	90,889	TM	6,404	Car	2,570
LP/LP2	Car	45,542	TM	23,609	Slo	8,432
LP/LP3	LP	99,971	Car	0,022	TM	0,006
LP/LP4	LP	99,991	TM	0,009	Car	0,000
LP/LP5	LP	99,999	TM	0,001	Car	0,000
LP/LP6	LP	95,3	PolFl	2,711	Slo	0,887
LP/LP7	LP	66,7	TM	31,798	Grie	1,344
LP/LP8	LP	96,579	TM	2,287	Car	1,130
LP/LP9	Car	62,927	TM	31,653	LP	5,407
LP/LP10	Slo	72,926	TM	17,257	Car	7,648
LP/LP11	LP	74,685	Car	22,356	TM	2,360
CT/CT1	CT	100	Plateau	0,000	Grie	0,000
CT/CT2	CT	99,988	Plateau	0,012	UkrFl	0,000
CT/CT3	CT	99,604	UkrFl	0,308	TM	0,051
CT/CT4	CT	100	UkrFl	0,000	Plateau	0,000
CT/CT5	CT	99,998	Plateau	0,002	UkrFl	0,000

Assigned sample	rank 1	score %	rank 2	score %	rank 3	score %
CT/CT6	CT	98,33	Plateau	1,668	UkrFl	0,001
Plateau/Si1	Plateau	97,255	CT	2,741	PolBe	0,002
Plateau/Ba3	Slo	85,98	LP	9,188	UkrFl	3,274
Plateau/Ba4	UkrBe	77,252	UkrFl	8,667	Grie	6,866
Plateau/Br1	Car	76,237	TM	21,509	CRO	2,125
Car/Car1	Car	93,527	TM	6,472	PolBe	0,000
Car/Car2	Car	99,866	TM	0,128	LP	0,004
Car/Car3	Car	93,738	TM	6,154	CRO	0,102
Car/Car4	Car	97,319	TM	2,276	LP	0,399
Car/Car5	Car	76,376	TM	22,943	UkrFl	0,373
Car/Car6	TM	98,796	LP	0,553	PolBe	0,327
Car/Car7	Car	97,319	TM	2,276	LP	0,399
Car/Car8	Car	93,738	TM	6,154	CRO	0,102
Car/Car9	TM	71,14	Slo	18,808	UkrFl	6,808
Car/Car10	Bel	92,074	TM	3,532	LP	2,287
Car/Car11	Car	72,659	Slo	22,115	UkrFl	2,409
Car/Car12	LP	81,995	Car	13,892	CRO	2,102
Car/Car13	Car	93,538	TM	6,371	Plateau	0,066
Car/Car14	Car	90,237	TM	9,705	Slo	0,055
Car/Car15	Car	64,681	TM	35,319	Grie	0,000
Car/Car16	Car	95,471	TM	4,521	CRO	0,005
Car/Car17	Car	99,663	TM	0,302	Slo	0,016
Car/Car18	Car	54,02	TM	45,958	CRO	0,022
Car/Car19	Car	47,467	TM	40,199	UkrBe	10,811
Car/Car20	Car	99,663	TM	0,302	Slo	0,016
Car/Car21	Car	95,952	TM	4,045	LP	0,002
Car/Re1	TM	97,241	Car	2,754	CRO	0,002
Car/Re2	TM	64,483	Car	26,793	LP	8,708
TM/TM1	TM	98,722	LP	1,181	Car	0,095
TM/TM2	TM	92,505	Car	7,487	Grie	0,007
TM/TM3	TM	36,237	Car	27,229	CRO	24,179
TM/TM4	Car	67,566	TM	31,391	CRO	0,994
TM/TM5	TM	95,624	Car	3,028	Grie	0,716
TM/TM6	TM	98,499	Car	1,162	CRO	0,338
TM/TM7	Car	74,169	TM	25,521	LP	0,209
TM/TM8	PolBe	56,138	TM	43,221	Grie	0,444
TM/TM9	TM	61,731	Car	30,398	UkrFl	3,421
TM/TM10	Car	92,219	LP	4,346	TM	3,348
TM/TM11	TM	93,204	Car	6,785	Plateau	0,009
TM/TM12	TM	99,717	Car	0,283	LP	0,000
TM/TM13	TM	51,612	Car	30,635	UkrBe	17,387
TM/TM14	TM	98,448	Car	1,481	LP	0,063
TM/TM15	TM	99,981	LP	0,007	Grie	0,006
TM/TM16	TM	77,153	Grie	20,623	Car	1,591
TM/TM17	TM	87,04	Car	12,798	Grie	0,160
TM/TM19	Grie	72,169	CRO	23,444	LP	3,707
TM/TM20	TM	99,983	Car	0,015	Grie	0,002
TM/TM21	TM	98,907	Car	0,503	CRO	0,283
TM/TM22	TM	98,577	Car	1,419	CRO	0,003
TM/TM23	Car	59,576	LP	22,011	TM	16,056
TM/TM24	TM	95,963	Car	4,026	Hz	0,006
TM/TM25	CRO	56,833	TM	26,800	Car	9,440
TM/TM26	Car	60,418	TM	36,560	Grie	2,811
TM/TM27	TM	58,982	Car	40,899	UkrFl	0,114
TM/TM28	TM	90,479	Car	9,422	CRO	0,096
TM/TM29	Car	92,182	TM	7,787	UkrBe	0,029
TM/TM30	TM	91,787	CRO	5,072	LP	3,127
TM/TM31	TM	99,998	Car	0,002	LP	0,000
TM/TM32	TM	92,034	Car	4,075	LP	3,831
TM/TM33	Car	93,62	TM	6,380	LP	0,000
TM/TM34	TM	99,955	Grie	0,025	Car	0,014
TM/TM35	TM	99,616	Car	0,340	Grie	0,036
TM/TM36	TM	99,967	Car	0,021	Grie	0,010
TM/TM37	Car	95,4	TM	4,597	CRO	0,002
TM/TM38	TM	99,628	Car	0,355	Grie	0,013
TM/TM39	Car	90,887	TM	9,019	CRO	0,054

Assigned sample	rank 1	score %	rank 2	score %	rank 3	score %
TM/TM40	TM	99,874	Grie	0,121	LP	0,006
TM/TM41	TM	99,956	LP	0,032	Grie	0,009
TM/TM42	TM	99,957	LP	0,036	Car	0,006
Hz/Hz1	Hz	99,947	Lux	0,030	W-BRD	0,021
Hz/Hz2	Hz	99,995	UkrFl	0,005	PolBe	0,000
Hz/Hz3	CRO	68,789	Lux	14,477	W-BRD	5,118
Hz/Hz4	Hz	99,999	Slo	0,000	PolFl	0,000
Hz/Hz5	Hz	88,389	Grie	11,363	CRO	0,227
Hz/Hz6	Hz	99,998	W-BRD	0,001	UkrBe	0,001
Hz/Hz7	Hz	100	Grie	0,000	Bel	0,000
Hz/Hz8	Hz	100	Slo	0,000	Grie	0,000
Hz/Hz9	Hz	100	W-BRD	0,000	UkrBe	0,000
Hz/Hz10	Hz	100	CRO	0,000	Bel	0,000
Hz/Hz11	Hz	100	Grie	0,000	PolFl	0,000
Hz/Hz12	Hz	100	CRO	0,000	W-BRD	0,000
Hz/Hz13	Hz	100	Bel	0,000	W-BRD	0,000
Hz/Hz14	Hz	57,849	Lux	28,613	Bel	8,770
Hz/Hz15	Hz	65,584	CRO	34,310	TM	0,085
Hz/Hz16	Hz	99,587	CRO	0,265	Lux	0,145
Hz/Hz17	Hz	39,458	Bel	29,704	W-BRD	16,248
Hz/Hz18	Hz	98,888	Grie	1,111	Bel	0,000
Hz/Hz19	Hz	83,172	Bel	15,418	Lux	1,014
Hz/Hz20	Hz	100	Slo	0,000	Bel	0,000
Se/Se1	Se	99,976	Ko	0,015	Grie	0,007
Se/Se2	Ko	94,515	Se	4,714	Em	0,771
Se/Se3	Se	99,975	Ko	0,016	Grie	0,008
Se/Se4	Se	96,39	Em	3,608	Ko	0,002
Se/Se5	Se	99,993	Ko	0,007	Em	0,000
Se/Se6	Se	99,798	Ko	0,187	Em	0,009
Se/Se7	Se	96,9	Hz	2,015	Ko	0,753
Se/Se8	Se	99,966	Em	0,019	Ko	0,016
Se/Se9	Se	99,782	Ko	0,203	Em	0,015
Se/Se10	Se	99,705	Ko	0,294	Em	0,001
Se/Se11	Se	99,165	Em	0,705	Ko	0,130
Se/Se12	Se	94,729	Ko	5,261	Em	0,003
Se/Se13	Se	99,959	CRO	0,024	Ko	0,016
Se/Se14	Se	95,005	CRO	4,867	Ko	0,116
Se/Se15	Se	99,937	Ko	0,061	Em	0,002
Se/Se16	Se	99,975	Ko	0,024	Em	0,001
Se/Se17	Se	99,987	Ko	0,012	Em	0,002
Ko/Ko1	Ko	43,543	Car	41,420	Slo	9,457
Ko/Ko2	Ko	99,979	UkrFl	0,017	Se	0,002
Ko/Ko3	Ko	98,467	Slo	1,315	TM	0,043
Ko/Ko4	Ko	95,816	Se	3,254	Em	0,826
Ko/Ko5	Ko	99,994	Em	0,002	Se	0,002
Ko/Ko6	Ko	99,977	Se	0,012	Em	0,010
Ko/Ko7	Ko	98,978	Se	0,732	Em	0,270
Ko/Ko8	Ko	81,162	UkrFl	15,276	Slo	2,194
Ko/Ko9	Ko	99,929	UkrBe	0,059	Em	0,007
Ko/Ko10	Ko	99,992	LP	0,003	Lux	0,002
Ko/Ko11	Ko	79,808	PolBe	9,436	UkrFl	5,141
Ko/Ko12	Ko	99,998	CRO	0,001	Lux	0,000
Ko/Ko13	Ko	99,953	PolFl	0,047	Car	0,000
Ko/Ko14	Ko	99,891	TM	0,035	UkrBe	0,030
Ko/Ko15	Ko	99,914	UkrFl	0,050	Slo	0,016
Ko/Ko16	Ko	54,731	Se	39,509	CRO	5,000
Ko/Ko17	Ko	99,999	UkrBe	0,000	Grie	0,000
Ko/Ko18	Ko	98,85	CRO	1,148	Slo	0,002
Ko/Ko19	Ko	99,999	Em	0,001	PolBe	0,000
Ko/Ko20	Ko	99,983	Se	0,008	Em	0,007
Ko/Ko21	Ko	98,953	Se	0,581	Em	0,416
Ko/Ko22	Em	64,203	Ko	34,814	Se	0,983
Ko/Ko23	Ko	100	UkrBe	0,000	Em	0,000
Ko/Ko24	Ko	100	UkrFl	0,000	LP	0,000
Ko/Ko25	Ko	100	CRO	0,000	UkrFl	0,000
Ko/Ko26	Ko	99,998	UkrFl	0,001	Car	0,000

Assigned sample	rank 1	score %	rank 2	score %	rank 3	score %
Ko/Ko27	Ko	99,971	Slo	0,020	Grie	0,009
Ko/Ko28	Ko	99,999	UkrFl	0,001	CRO	0,000
Ko/Ko29	Ko	99,322	CRO	0,672	LP	0,003
Ko/Ko30	Ko	99,986	Hz	0,007	Se	0,006
Ko/Ko31	Ko	99,927	Em	0,061	Se	0,006
Ko/Ko32	Ko	99,914	Se	0,078	Em	0,004
Ko/Ko33	Ko	99,999	Em	0,001	PolBe	0,000
Ko/Ko34	Ko	99,997	Lux	0,002	Bel	0,001
Ko/Ko35	Ko	99,994	Em	0,006	Se	0,000
Em/Schö1	Se	44,726	Ko	28,410	Grie	19,988
Em/Em1	Em	99,997	Ko	0,003	Se	0,000
Em/Em2	Em	99,974	Ko	0,025	Se	0,001
Em/Em3	Em	100	Ko	0,000	CRO	0,000
Em/Em4	Em	100	Ko	0,000	Se	0,000
Em/Em5	Em	99,997	Se	0,002	Ko	0,000
Em/Em6	Em	95,095	Ko	4,873	Se	0,027
Em/Em7	Em	99,989	Se	0,011	CRO	0,000
Em/Em8	Em	99,989	Se	0,011	Ko	0,000
Em/Em9	Em	99,997	Se	0,002	Ko	0,001
Em/Em10	Ko	60,763	Em	39,227	Se	0,005
Em/Em11	Em	100	Se	0,000	Ko	0,000
Em/Em12	Em	99,995	Ko	0,004	Se	0,001
Em/Em13	Em	99,988	Ko	0,010	Se	0,001
Em/Em14	Em	99,807	Ko	0,158	Se	0,035
Em/Em15	Em	99,979	Ko	0,014	Se	0,006
Em/Em16	Em	99,98	Se	0,017	Ko	0,003
Lux/Lux1	Lux	55,109	PolFl	24,038	Slo	18,685
Lux/Lux2	Lux	38,691	W-BRD	34,069	Bel	27,042
Lux/Lux3	Bel	56,036	W-BRD	43,241	Lux	0,711
Lux/Lux4	Lux	98,527	W-BRD	1,322	Bel	0,145
Lux/Lux5	Bel	78,271	Lux	16,721	W-BRD	5,008
Lux/Lux6	Lux	41,6	Bel	32,220	W-BRD	26,178
Lux/Lux7	Lux	99,994	Bel	0,005	Hz	0,000
Lux/Lux8	Bel	89,808	W-BRD	5,687	Lux	4,505
Lux/Lux9	Lux	47,19	Bel	36,783	W-BRD	16,025
Lux/Lux10	Lux	100	W-BRD	0,000	Bel	0,000
Lux/Lux11	Bel	82,207	Lux	17,229	W-BRD	0,557
Lux/Lux12	Lux	75,496	W-BRD	24,268	Bel	0,237
Lux/Lux13	Bel	54,009	Lux	43,486	W-BRD	2,505
Lux/Lux14	Bel	71,172	W-BRD	27,462	Lux	1,058
Lux/Lux15	Bel	73,972	W-BRD	22,742	Lux	3,286
Lux/Lux16	Lux	83,4	Ko	15,797	Slo	0,793
Lux/Lux17	Lux	83,469	W-BRD	14,524	Bel	1,939
Lux/Lux18	Lux	97,654	W-BRD	2,257	Bel	0,058
Lux/Lux19	Lux	99,843	W-BRD	0,157	Slo	0,000
Lux/Lux20	Lux	79,503	Bel	16,744	W-BRD	3,750
Lux/Lux21	W-BRD	96,987	Bel	3,004	Lux	0,009
Lux/Lux22	Bel	59,79	Lux	39,662	W-BRD	0,246
Lux/Lux23	Lux	87,984	Grie	11,379	Plateau	0,635
Lux/Lux24	Lux	99,922	Slo	0,072	Grie	0,005
Lux/Lux25	Lux	99,983	Bel	0,015	Grie	0,002
Lux/Lux26	Lux	99,36	Bel	0,449	Slo	0,163
Lux/Lux27	W-BRD	83,816	Lux	15,230	Bel	0,858
Lux/Lux28	W-BRD	53,427	Bel	43,402	Lux	3,171
Lux/Lux29	W-BRD	57,256	Grie	24,953	Slo	12,840
Lux/Lux30	Lux	99,992	Bel	0,008	W-BRD	0,000
W-BRD/AL31	Bel	71,962	Lux	18,187	W-BRD	8,154
W-BRD/AL33	W-BRD	90,335	Lux	5,105	Bel	3,208
W-BRD/AL35	W-BRD	78,523	Bel	18,821	Lux	2,656
W-BRD/AL37	W-BRD	58,477	Bel	39,760	Lux	1,699
W-BRD/AL39	Bel	86,348	W-BRD	10,374	Lux	3,276
W-BRD/AL41	W-BRD	99,809	Bel	0,183	Lux	0,008
W-BRD/AL43	Bel	99,167	Lux	0,601	W-BRD	0,232
W-BRD/AL45	Lux	52,288	W-BRD	44,568	Bel	3,143
W-BRD/AL47	Lux	41,556	W-BRD	34,797	Bel	23,640
W-BRD/AL49	Lux	51,132	W-BRD	26,754	Bel	22,113

Assigned sample	rank 1	score %	rank 2	score %	rank 3	score %
W-BRD/AL51	W-BRD	99,921	Bel	0,079	PolFl	0,000
W-BRD/AL55	Lux	81,986	W-BRD	11,282	Bel	6,709
W-BRD/AL57	W-BRD	99,088	Lux	0,897	Bel	0,015
W-BRD/AL83	Lux	46,045	Bel	41,109	W-BRD	12,840
W-BRD/AL85	W-BRD	67,352	Lux	31,901	Bel	0,746
W-BRD/AL87	W-BRD	99,067	Bel	0,775	Lux	0,157
W-BRD/AL89	W-BRD	70,829	Bel	19,968	Lux	9,202
W-BRD/AL91	Lux	95,032	Bel	4,033	W-BRD	0,925
W-BRD/AL93	W-BRD	98,828	Bel	0,599	Lux	0,557
W-BRD/AL95	W-BRD	98,828	Bel	0,599	Lux	0,557
W-BRD/AL97	W-BRD	99,264	Bel	0,627	Lux	0,109
W-BRD/AL99	W-BRD	94,979	Slo	2,690	Bel	2,290
W-BRD/AL101	Bel	93,057	W-BRD	4,591	Lux	2,351
W-BRD/AL103	Lux	93,512	Bel	6,030	W-BRD	0,458
Bel/AL104	W-BRD	92,054	Bel	6,594	Lux	1,352
Bel/AL106	W-BRD	67,323	TM	18,333	Bel	8,189
Bel/AL108	Lux	43,525	CRO	36,738	Bel	9,841
Bel/AL110	Bel	54,628	W-BRD	45,297	Lux	0,075
Bel/AL112	W-BRD	42,566	Lux	30,884	Bel	26,541
Bel/AL114	W-BRD	99,4	Lux	0,555	Bel	0,045
Bel/AL116	Bel	96,284	W-BRD	1,960	Lux	1,756
Bel/AL118	Bel	99,19	Lux	0,804	W-BRD	0,004
Bel/AL144	Lux	99,307	W-BRD	0,693	Bel	0,000
Bel/AL146	W-BRD	81,568	Bel	15,617	Lux	2,807
Bel/AL148	Lux	52,295	Bel	33,448	Hz	7,244
Bel/AL150	Bel	50,057	Lux	37,391	W-BRD	12,552
Bel/AL152	Bel	90,663	Lux	6,282	W-BRD	3,054
Bel/AL156	Lux	92,263	Bel	4,615	W-BRD	3,004
Bel/AL158	Bel	42,389	Lux	36,402	W-BRD	21,209
Bel/AL160	Bel	92,246	Lux	7,324	W-BRD	0,394
Bel/AL162	Bel	64,724	Lux	34,366	W-BRD	0,790
Bel/AL164	W-BRD	58,847	Lux	21,629	Bel	19,489
Bel/AL166	Bel	96,071	Lux	2,855	W-BRD	1,071
Bel/AL168	W-BRD	72,827	Lux	22,257	Slo	2,220
Grie/OI4	Grie	92,986	Car	6,883	TM	0,075
Grie/OI8	Grie	99,996	PolBe	0,003	Slo	0,000
Grie/OI12	Grie	83,979	CRO	15,819	PolBe	0,192
Grie/OI16	Grie	99,999	CRO	0,001	Slo	0,000
Grie/OI20	Grie	99,993	CRO	0,003	PolBe	0,002
Grie/Ki3	Hz	99,461	Lux	0,277	Grie	0,069
Grie/La3	Grie	99,999	Car	0,000	PolBe	0,000
Grie/La7	Grie	97,228	Ko	2,446	Slo	0,171
Grie/Vr3	Grie	86,175	UkrBe	7,672	TM	3,307
Grie/Vr7	Grie	99,39	Ko	0,273	LP	0,260
Grie/Pil3	Grie	60,502	Em	29,310	Se	8,477
Grie/Alm1	Grie	99,363	UkrFl	0,632	CRO	0,003
Grie/Ar1	Grie	75,591	Car	11,775	TM	11,264
Grie/GK1	Grie	90,477	TM	8,899	PolBe	0,361
Grie/EI2	Grie	93,418	LP	2,440	PolFl	1,466
Grie/Vav4	Grie	99,998	CRO	0,002	Car	0,000
Grie/Kon2	Grie	56,53	TM	20,662	UkrBe	15,615
Grie/Mu3	Grie	98,566	LP	0,787	CRO	0,636
Grie/BD5	Grie	99,998	Slo	0,001	Ko	0,001
Grie/BD11	Grie	66,182	TM	33,597	Car	0,133
Grie/Pt3	Grie	73,6	UkrBe	26,390	Slo	0,004
Grie/Pt7	Grie	99,997	Plateau	0,003	UkrBe	0,000
Grie/Pt11	Grie	78,01	Plateau	16,119	CRO	3,133
Grie/Pt15	UkrBe	45,677	Car	23,875	Plateau	9,198
Grie/Pt19	Grie	93,581	CT	3,497	UkrBe	2,716
Grie/Dr1	Slo	71,512	Grie	28,343	Lux	0,041
Grie/Dr5	PolBe	86,67	Slo	13,285	UkrBe	0,022
Grie/Ser2	Grie	100	Slo	0,000	Hz	0,000
Grie/Ser7	Hz	59,293	PolBe	36,070	Slo	1,711
CRO/CR1	CRO	99,996	Em	0,003	Ko	0,000
CRO/CR2	CRO	99,996	Grie	0,002	Slo	0,001
CRO/CR3	CRO	82,924	Grie	17,013	TM	0,061

Assigned sample	rank 1	score %	rank 2	score %	rank 3	score %
CRO/CR4	Hz	79,788	W-BRD	13,888	PolFl	5,018
CRO/CR5	CRO	98,882	Car	0,895	Grie	0,163
CRO/CR6	Slo	81,895	Car	8,906	TM	5,590
CRO/CR7	CRO	47,862	TM	45,357	Car	3,845
CRO/CR8	CRO	99,707	Ko	0,264	LP	0,016
CRO/CR9	CRO	97,017	TM	2,289	LP	0,682
CRO/CR11	CRO	93,376	Slo	5,704	UkrFl	0,495
CRO/CR12	TM	37,37	CRO	28,800	Car	21,706
CRO/CR13	CRO	43,712	Grie	41,547	Slo	14,381
CRO/CR14	TM	84,414	Car	11,808	LP	2,811
CRO/CR15	Grie	91,24	Lux	3,366	Se	2,635

Folgende sieben Abbildungen: Schematische Darstellung der Ergebnisse der Analyse mit dem Programm STRUCTURE 2.3 (PRITCHARD *et al.* 2000). Für jedes Individuum ist die Wahrscheinlichkeit für die Zuordnung zu einem der Cluster in anteilig farbig unterteilten Balken angegeben. Die Zahlen 1 bis 10 bedeuten die Zugehörigkeit zu (vorangenenomenen) Populationen. 1 Polen Flach; 2 Polen Berg; 3 Slowakei; 4 Ukraine Flach; 5 Ukraine Berg; 6 Lipova; 7 Constanța; 8 Plateau; 9 Caransebeș; 10 Timișoara; 11 Harz; 12 Segeberg; 13 Kogel; 14 Emkendorf; 15 Luxemburg; 16 West-BRD; 17 Belgien; 18 Griechenland; 19 Kroatien

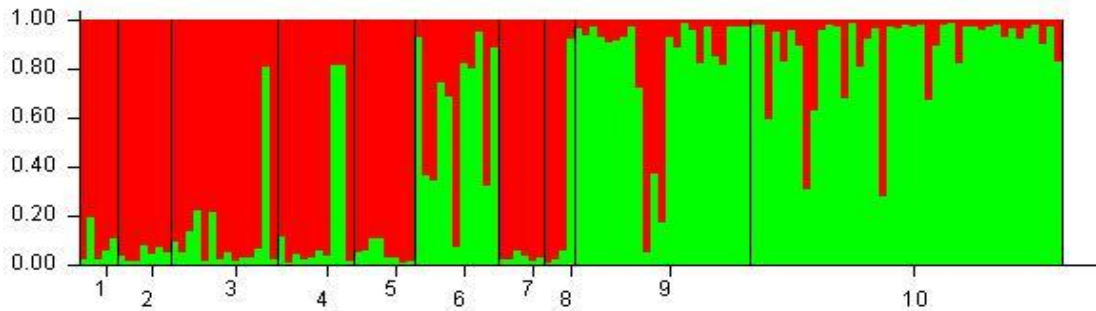


Abbildung 23: Test auf K=2 Cluster für 10 Populationen der Karpaten

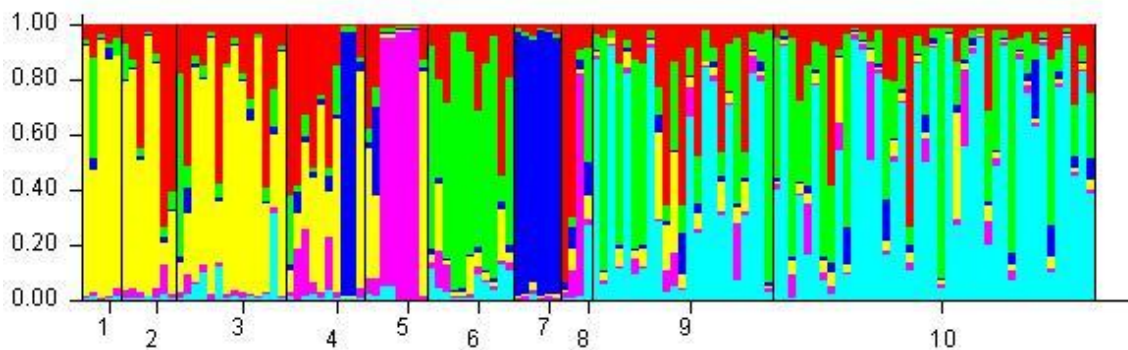


Abbildung 24: Test auf K=6 Cluster für 10 Populationen der Karpaten

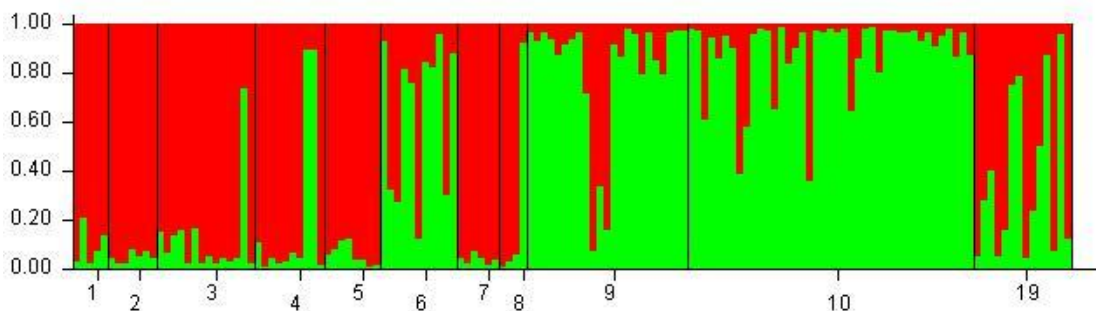


Abbildung 25: Test auf K=2 Cluster für 11 Populationen der Karpaten und Kroatien.

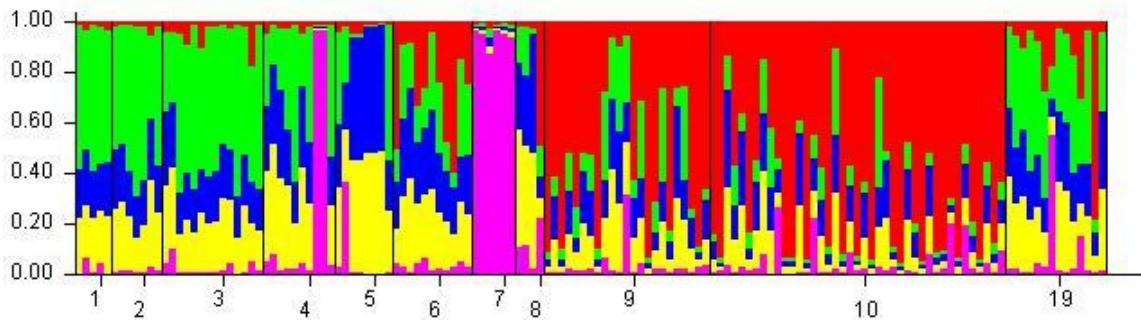


Abbildung 26: Test auf K=5 Cluster für 11 Populationen der Karpaten und Kroatien

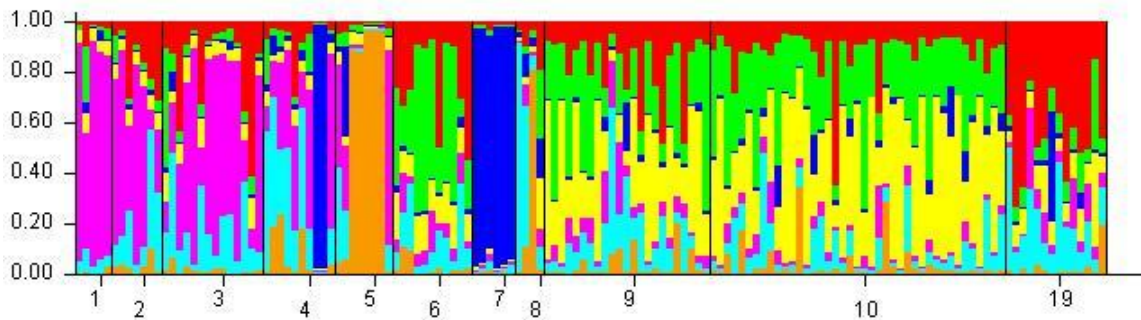


Abbildung 27: Test auf K=7 Cluster für 11 Populationen der Karpaten und Kroatien

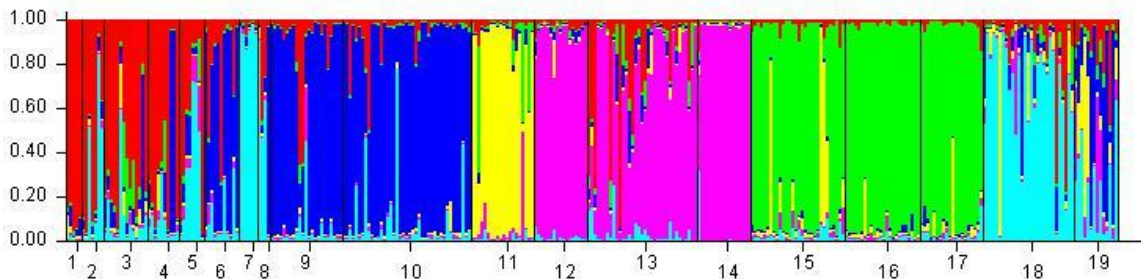


Abbildung 28: Test auf K=6 Cluster für alle 19 Populationen.

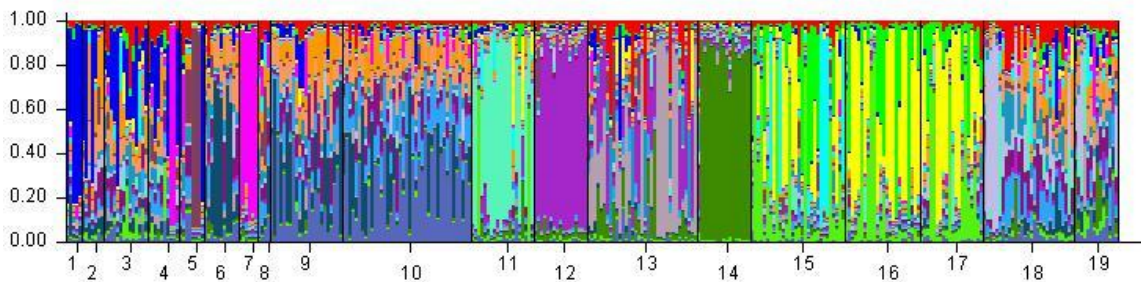


Abbildung 29: Test auf K=20 Cluster für alle 19 Populationen.

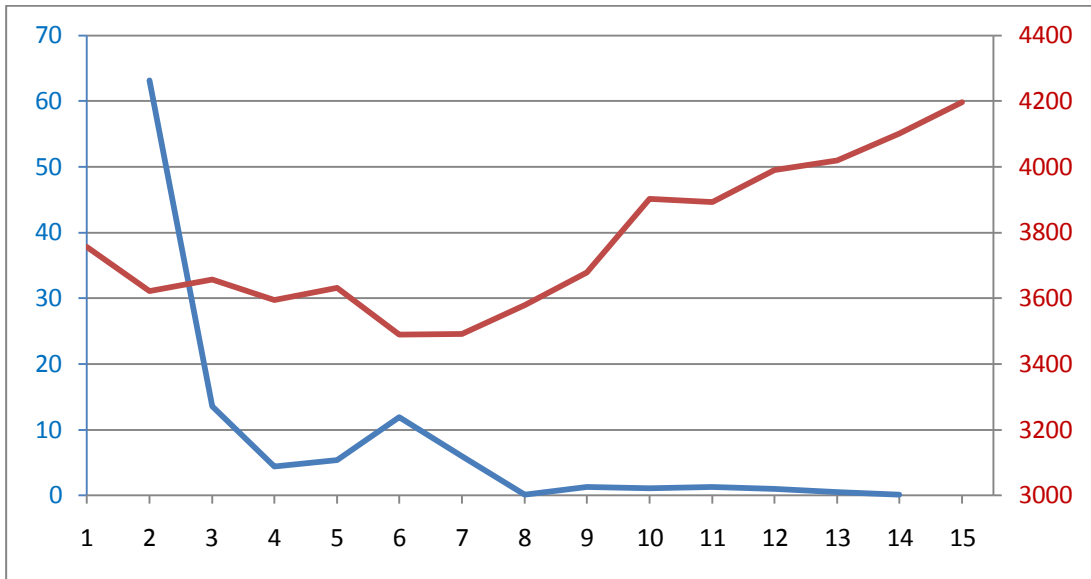


Abbildung 30: Ergebnisse der Analyse mit dem Programm STRUCTURE 2.3 (PRITCHARD *et al.* 2000), für 10 Karpatenpopulationen in $K \leq 15$ (X-Achse) auf der Basis von 10 Wiederholungen für jedes K, **blaue Linie:** ΔK , **rote Linie:** $[-m(L(K))]$

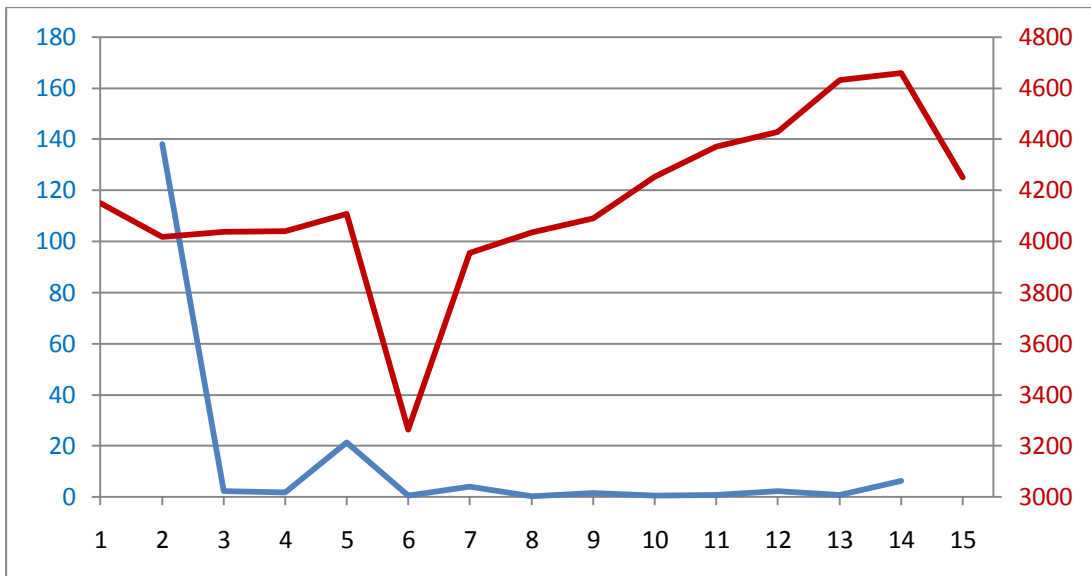
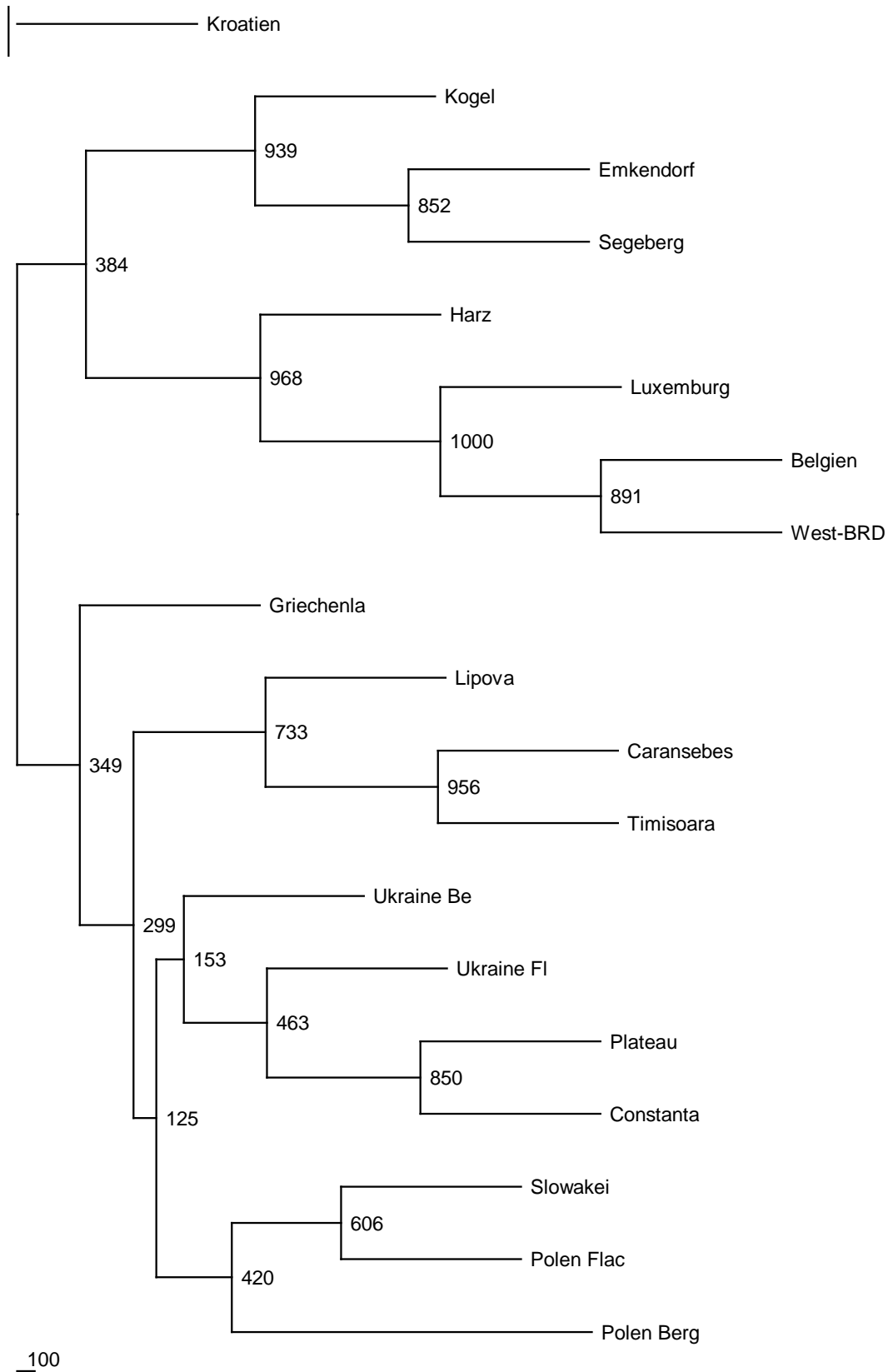


Abbildung 31: Ergebnisse der Analyse mit dem Programm STRUCTURE 2.3 (PRITCHARD *et al.* 2000), für die 10 Karpatenpopulationen und Kroatien in $K \leq 15$ (X-Achse) auf der Basis von 10 Wiederholungen für jedes K, **blaue Linie:** ΔK , **rote Linie:** $[-m(L(K))]$



_100

Abbildung 32: Verwandtschaftsbaum der Populationen auf der Basis der Distanzen nach CAVALLI-SFORZA & EDWARDS (1967, Chord-Distanzen), erstellt nach der *Neighbor-joining*-Methode, die Zahlen an den Verzweigungen geben die jeweiligen *Bootstrap*-Werte an. Der Baum wurde mit der Population Kroatien *gerootet* (gewurzelt).

Tabelle 32: Polymorphe Stellen der beobachteten 30 Haplotypen inklusive der Daten von SCANDURA *et al.* (2008), angegeben ist jeweils die Position in der 389 bp langen Nukleotidsequenz, die substituierte Base (farblich gekennzeichnet), Transversionen und Indels sind schwarz umrahmt

	lfde. Nr.	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34		
	Posi- tion	003	004	005	014	018	022	025	031	038	040	048	053	064	076	109	135	136	148	162	171	174	177	183	189	195	196	201	218	241	282	285	315	338	347	n	
Haplotypen	A	T	G	A	A	A	G	C	-	C	C	A	G	T	T	T	T	T	C	T	C	C	A	A	C	C	C	C	A	A	C	A	A	C	155		
	B					T																														146	
	C															C																				2	
	D																					T							T							12	
	E									A												T							T							1	
	F	C						A	-		T	T	G			C						T			G			T	T			T				26	
	G																												T							62	
	H						T									C																				118	
	I																						T													6	
	J																					T										T				34	
	K													A																						2	
	L		A													C																				5	
	M															C								G				T								2	
	N	C						A			T	T	G			C									G		T	T			T				T	4	
	O			G																																1	
	Q																																				1
	S																										T							G		47	
	T															C																				6	
	U																C																				1
	V															C							T		G												1
	11							G				T	G									C	T		G				T							15	
	12							G				T	G									C	T		G											8	
	15	C						A	-		T	T	G			C		C							G			T	T			T				3	
	61							G				T	G												G				T							1	
	75													A									T													13	
	77																													T		G				1	
	79																																			1	
	80																														G					1	
	81																					T												G		1	
	84															C		C																		5	
																																			681		

Tabelle 34: Verteilung der 30 beobachteten Haplotypen auf die 25 Populationen, incl. der Daten von SCANDURA *et al.* (2008)

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	Q	S	T	U	V	11	12	15	61	75	77	79	80	81	84	Σ	
Polen Fl. MS	9									4																						13
Polen Berg	5			2																												7
Slowakei	11		2	1				2																								16
Ukraine Flach	9				1																											10
Ukraine Berg	3											5																				8
Lipova	11																															11
Constanța									6																							6
Plateau	2	1		1																												4
Caransebeș	20	1									2																					23
Timișoara	37	1		3																												41
Harz		5								15																						20
Segeberg		17																														17
Kogel		35																														35
Emkendorf	16	1																														17
Luxemburg		2				15	19	36		9				1																		82
West-BRD		19						26		4		1																				50
Belgien		25				11	2	21		2				2	1	1																65
Griechenland	17	15					30	3						1			47		1	1											115	
Kroatien	3	1					2	2																								14
Italien		18						19																								77
Sardinien	3	4											1									15	8	3	1	13	1		1	1	1	12
Spanien							9																									9
Frankreich		1						8																								9
Österreich	1			3				1																							5	10
Ungarn	8			2																												10
Σ	155	146	2	12	1	26	62	118	6	34	2	5	2	4	1	1	47	6	1	1	15	8	3	1	13	1	1	1	1	5	681	

Tabelle 35: Verteilung der 30 beobachteten Haplotypen auf die 25 Populationen, incl. der Daten von SCANDURA *et al.* (2008), Spalten und Zeilen umsortiert nach Haplotypengruppen bzw. Populationsgruppen

	Klade E ₁																				Klade E ₂			Klade A			Σ					
	S	A	I	K	C	L	V	M	84	T	H	B	81	80	79	O	Q	U	J	75	77	G	D	E	61	11		12	15	F	N	
Polen Berg		5																					2									7
Slowakei		11			2					2													1									16
Ukraine Berg		3				5																										8
Lipova		11																														11
Plateau		2									1												1									4
Caransebeş		20		2							1																					23
Polen Fl. MS		9																4														13
Ukraine Flach		9																						1								10
Constanța			6																													6
Timișoara		37									1												3									41
Harz											5							15														20
Segeberg											17																					17
Kogel											35																					35
Emkendorf		16									1																					17
Luxemburg										36	2							9			19							15	1		82	
West-BRD							1			26	19						4															50
Belgien										21	25					1	1	2			2							11	2		65	
Spanien																					9											9
Frankreich										8	1																					9
Griechenland	47	17					1			3	15						1				30								1		115	
Kroatien		3							6	2	1										2											14
Italien										19	18								13	1												77
Sardinien		3					1				4	1	1	1										3	1							12
Österreich		1						5		1													3									10
Hungary		8																					2									10
Σ	47	155	6	2	2	5	1	2	5	6	118	146	1	1	1	1	1	1	34	13	1	62	12	1	1	15	8	3	26	4	681	

Tabelle 36: Über der Diagonalen: geografische Distanzen in km ermittelt mit Google™ Earth – Unter der Diagonalen: F_{ST}-Werte berechnet mit dem Programm ARLEQUIN ver 3.11 (EXCOFFIER *et al.* 2005) auf der Basis von D-loop-Sequenzen, 10000 Permutationen, signifikante Werte (p<5 %) sind in Fettschrift dargestellt, BONFERRONI-korrigierte signifikante Werte sind unterstrichen; rechnerisch negative Werte wurden gleich Null gesetzt, eigene Daten ergänzt mit denen von SCANDURA *et al.* (2008)

	Polen Flach	Polen Berg	Slowakei	Ukraine Flach	Ukraine Berg	Lipova	Constanta	Plateau	Caransebeş	Timisoara	Harz	Segeberg	Kogel	Emkendorf	Luxemburg	West-BRD	Belgien	Griechenland	Kroatien	Italien	Sardinien	Spanien	Frankreich	Österreich	Ungarn
Polen Flach	*	174	222	173	233	508	852	546	582	548	794	907	854	927	1160	1125	1195	1198	764	1163	1572	2705	1265	494	388
Polen Berg	0,07	*	138	228	120	338	705	387	418	388	876	1021	965	1048	1208	1173	1246	1021	671	1060	1480	2705	1297	502	347
Slowakei	0,13	0,05	*	343	257	312	783	466	399	357	758	926	871	961	1070	1044	1113	999	548	942	1356	2564	1156	358	239
Ukraine Fl.	0,10	0,00	0,00	*	183	549	762	486	617	598	964	1063	1012	1082	1334	1299	1368	1212	889	1281	1698	2879	1447	687	568
Ukraine B.	0,47	0,44	0,37	0,47	*	377	621	320	436	427	988	1127	1072	1151	1325	1294	1365	1029	766	144	1568	2844	1415	615	347
Lipova	0,23	0,25	0,02	0,01	0,62	*	577	315	85	50	995	1197	1141	1235	1230	1206	1278	685	474	804	1231	2538	1273	484	206
Constanta	0,63	0,68	0,58	0,72	0,73	1,00	*	300	516	600	1539	1714	1659	1748	1805	1787	1854	729	1023	1271	1677	3042	1849	1055	781
Plateau	0,05	0,00	0,00	0,00	0,38	0,27	0,66	*	275	330	1223	1392	1338	1428	1504	1484	1552	668	781	1094	1518	2842	1562	755	493
Caransebeş	0,26	0,25	0,04	0,04	0,63	0,00	0,83	0,22	*	80	1071	1277	1222	1315	1291	1276	1345	605	499	810	1234	2562	1323	559	284
Timisoara	0,22	0,12	0,04	0,00	0,63	0,00	0,77	0,12	0,03	*	995	1203	1149	1243	1214	1193	1266	650	434	755	1183	2495	1250	474	200
Harz	0,26	0,42	0,49	0,50	0,62	0,59	0,69	0,36	0,63	0,64	*	256	213	288	411	376	433	1551	778	1050	1308	2135	584	534	796
Segeberg	0,75	0,81	0,63	0,82	0,84	1,00	1,00	0,73	0,86	0,80	0,72	*	56	33	543	505	540	1790	1028	1307	1548	2270	739	767	1011
Kogel	0,83	0,89	0,73	0,89	0,91	1,00	1,00	0,85	0,90	0,84	0,80	0	*	87	538	501	540	1735	978	1264	1516	2272	730	712	954
Emkendorf	0,26	0,28	0,02	0,03	0,65	0,00	0,92	0,25	0,00	0,00	0,62	0,94	0,96	*	563	527	550	1821	1063	1342	1597	2282	759	805	1048
Luxemburg	0,17	0,13	0,16	0,17	0,28	0,20	0,29	0,05	0,23	0,25	0,23	0,23	0,27	0,21	*	40	51	1652	866	928	1107	1733	196	753	1026
West-BRD	0,55	0,55	0,45	0,54	0,65	0,57	0,70	0,41	0,58	0,61	0,60	0,27	0,34	0,57	0,18	*	71	1643	854	897	1123	1774	233	728	1003
Belgien	0,20	0,17	0,17	0,19	0,29	0,21	0,30	0,06	0,24	0,28	0,26	0,15	0,20	0,22	0,02	0,11	*	1704	918	1035	1146	1731	217	798	1074
Griechenl.	0,22	0,10	0,12	0,11	0,39	0,13	0,45	0,03	0,16	0,16	0,48	0,40	0,44	0,14	0,26	0,44	0,29	*	793	796	800	2492	1623	1033	806
Kroatien	0,48	0,36	0,35	0,43	0,55	0,53	0,63	0,21	0,57	0,60	0,58	0,51	0,64	0,55	0,07	0,25	0,08	0,32	*	397	1101	2064	853	306	332
Italien	0,15	0,11	0,16	0,16	0,26	0,18	0,27	0,03	0,21	0,23	0,18	0,21	0,25	0,20	0,10	0,23	0,10	0,28	0,16	*	425	1774	890	685	713
Sardinien	0,24	0,16	0,14	0,19	0,36	0,24	0,44	0,00	0,29	0,36	0,41	0,11	0,21	0,26	0,12	0,18	0,08	0,22	0,17	0,09	*	1387	941	1059	1132
Spanien	0,67	0,57	0,59	0,72	0,78	1,00	1,00	0,60	0,84	0,76	0,72	1,00	1,00	0,93	0,21	0,71	0,27	0,31	0,47	0,24	0,46	*	1549	2210	2389
Frankreich	0,75	0,78	0,65	0,81	0,80	0,95	0,95	0,71	0,87	0,85	0,73	0,91	0,95	0,92	0,14	0,09	0,09	0,53	0,31	0,21	0,31	0,96	*	811	1074
Österreich	0,38	0,28	0,31	0,36	0,47	0,46	0,54	0,13	0,53	0,58	0,47	0,49	0,63	0,50	0,08	0,26	0,09	0,37	0,11	0,13	0,15	0,51	0,26	*	277
Ungarn	0,52	0,35	0,55	0,59	0,69	0,79	0,83	0,36	0,77	0,72	0,54	0,90	0,94	0,79	0,21	0,70	0,28	0,42	0,52	0,18	0,45	0,63	0,86	0,44	*

Tabelle 37: Über der Diagonalen: Φ_{ST} -Werte, berechnet mit dem Programm ARLEQUIN ver 3.11 (EXCOFFIER *et al.* 2005) auf der Basis von mtDNA-Sequenzen, Distanzmethode nach TAMURA & NEI, Gamma=0,04, 10000 Permutationen, signifikante Werte ($p < 5\%$) sind in kleinen Ziffern dargestellt, BONFERRONI-korrigierte signifikante Werte sind unterstrichen – **Unter der Diagonalen: Nettonukleotiddiversität (ND_{net})** zwischen zwei Populationen in % berechnet mit dem Programm DnaSP v5 (LIBRADO & ROZAS 2009) auf der Basis von mtDNA-Sequenzen; rechnerisch negative Werte wurden gleich Null gesetzt, eigene Daten ergänzt mit denen von SCANDURA *et al.* (2008)

	Polen Flach	Polen Berg	Slowakei	Ukraine Flach	Ukraine Berg	Lipova	Constanta	Plateau	Caransebeş	Timisoara	Harz	Segeberg	Kogel	Emkendorf	Luxemburg	West-BRD	Belgien	Griechenland	Kroatien	Italien	Sardinien	Spanien	Frankreich	Österreich	Ungarn
Polen Flach	*	0,07	<u>0,17</u>	0,11	<u>0,50</u>	0,23	<u>0,65</u>	0,04	<u>0,27</u>	<u>0,23</u>	<u>0,25</u>	<u>0,71</u>	<u>0,81</u>	<u>0,27</u>	<u>0,18</u>	<u>0,54</u>	<u>0,11</u>	<u>0,20</u>	<u>0,56</u>	<u>0,08</u>	<u>0,18</u>	<u>0,69</u>	<u>0,75</u>	<u>0,33</u>	<u>0,52</u>
Polen Berg	0,02	*	0,09	0,00	<u>0,47</u>	0,25	<u>0,69</u>	0,00	<u>0,27</u>	0,13	<u>0,41</u>	<u>0,79</u>	<u>0,87</u>	0,30	<u>0,14</u>	<u>0,53</u>	0,08	0,07	<u>0,37</u>	0,03	0,09	<u>0,48</u>	<u>0,78</u>	0,22	0,35
Slowakei	0,05	0,01	*	0,00	<u>0,38</u>	0,00	<u>0,59</u>	0,00	0,01	0,02	<u>0,52</u>	<u>0,58</u>	<u>0,69</u>	0,00	<u>0,23</u>	<u>0,41</u>	<u>0,15</u>	0,07	<u>0,38</u>	<u>0,13</u>	0,07	<u>0,58</u>	<u>0,65</u>	<u>0,22</u>	<u>0,60</u>
Ukraine Flach	0,03	0,00	0,00	*	<u>0,52</u>	0,01	<u>0,78</u>	0,00	0,03	0,00	<u>0,51</u>	<u>0,85</u>	<u>0,91</u>	0,04	<u>0,20</u>	<u>0,50</u>	0,13	0,04	<u>0,46</u>	0,09	0,10	<u>0,75</u>	<u>0,84</u>	<u>0,25</u>	<u>0,63</u>
Ukraine Berg	0,28	0,21	0,15	0,19	*	<u>0,62</u>	<u>0,75</u>	<u>0,42</u>	<u>0,64</u>	<u>0,63</u>	<u>0,66</u>	<u>0,84</u>	<u>0,91</u>	<u>0,65</u>	<u>0,36</u>	<u>0,64</u>	<u>0,29</u>	<u>0,35</u>	<u>0,60</u>	<u>0,27</u>	<u>0,37</u>	<u>0,79</u>	<u>0,82</u>	<u>0,43</u>	<u>0,74</u>
Lipova	0,06	0,03	0,01	0,00	0,18	*	<u>1,00</u>	0,25	0,00	0,00	<u>0,59</u>	<u>1,00</u>	<u>1,00</u>	0,00	<u>0,23</u>	<u>0,51</u>	<u>0,15</u>	0,04	<u>0,54</u>	<u>0,12</u>	<u>0,13</u>	<u>1,00</u>	<u>0,95</u>	<u>0,29</u>	<u>0,79</u>
Constanta	0,37	0,28	0,27	0,26	0,44	0,26	*	<u>0,68</u>	<u>0,83</u>	<u>0,76</u>	<u>0,73</u>	<u>1,00</u>	<u>1,00</u>	<u>0,93</u>	<u>0,39</u>	<u>0,69</u>	<u>0,31</u>	<u>0,41</u>	<u>0,68</u>	<u>0,27</u>	<u>0,38</u>	<u>1,00</u>	<u>0,96</u>	<u>0,50</u>	<u>0,85</u>
Plateau	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	0,00	0,26	*	0,23	0,10	<u>0,37</u>	<u>0,71</u>	<u>0,83</u>	0,25	0,10	<u>0,40</u>	0,02	0,00	0,24	0,00	0,00	<u>0,54</u>	<u>0,73</u>	0,07	0,37
Caransebeş	0,05	0,03	0,00	0,00	0,19	0,00	0,26	0,00	*	0,03	<u>0,63</u>	<u>0,85</u>	<u>0,89</u>	0,00	<u>0,27</u>	<u>0,53</u>	<u>0,20</u>	<u>0,07</u>	<u>0,59</u>	<u>0,16</u>	<u>0,20</u>	<u>0,84</u>	<u>0,87</u>	<u>0,38</u>	<u>0,78</u>
Timișoara	0,04	0,01	0,00	0,00	0,19	0,00	0,26	0,00	0,00	*	<u>0,63</u>	<u>0,77</u>	<u>0,81</u>	0,01	<u>0,29</u>	<u>0,57</u>	<u>0,22</u>	<u>0,08</u>	<u>0,60</u>	<u>0,17</u>	<u>0,24</u>	<u>0,72</u>	<u>0,84</u>	<u>0,45</u>	<u>0,73</u>
Harz	0,12	0,21	0,27	0,26	0,49	0,30	0,56	0,17	0,24	0,27	*	<u>0,72</u>	<u>0,80</u>	<u>0,62</u>	<u>0,17</u>	<u>0,64</u>	<u>0,10</u>	<u>0,48</u>	<u>0,68</u>	<u>0,11</u>	<u>0,40</u>	<u>0,75</u>	<u>0,77</u>	<u>0,52</u>	<u>0,54</u>
Segeberg	0,37	0,28	0,20	0,26	0,44	0,26	0,52	0,13	0,24	0,25	0,43	*	0,00	<u>0,94</u>	<u>0,30</u>	<u>0,21</u>	<u>0,19</u>	<u>0,30</u>	<u>0,52</u>	<u>0,19</u>	0,02	<u>1,00</u>	<u>0,91</u>	<u>0,29</u>	<u>0,89</u>
Kogel	0,37	0,28	0,20	0,26	0,44	0,26	0,52	0,13	0,24	0,25	0,43	0,00	*	<u>0,96</u>	<u>0,34</u>	<u>0,27</u>	<u>0,24</u>	<u>0,33</u>	<u>0,64</u>	<u>0,23</u>	0,08	<u>1,00</u>	<u>0,95</u>	<u>0,44</u>	<u>0,94</u>
Emkendorf	0,05	0,03	0,00	0,00	0,19	0,00	0,26	0,00	0,00	0,00	0,29	0,23	0,23	*	<u>0,25</u>	<u>0,51</u>	<u>0,17</u>	0,06	<u>0,57</u>	<u>0,14</u>	<u>0,14</u>	<u>0,93</u>	<u>0,92</u>	<u>0,34</u>	<u>0,80</u>
Luxemburg	0,32	0,24	0,23	0,28	0,51	0,32	0,58	0,16	0,31	0,29	0,33	0,34	0,34	0,30	*	<u>0,24</u>	0,00	<u>0,40</u>	0,09	<u>0,10</u>	<u>0,22</u>	0,13	<u>0,14</u>	<u>0,14</u>	0,11
West-BRD	0,38	0,27	0,18	0,25	0,44	0,26	0,52	0,13	0,24	0,25	0,37	0,05	0,05	0,23	0,19	*	<u>0,11</u>	<u>0,37</u>	<u>0,27</u>	<u>0,23</u>	<u>0,15</u>	<u>0,70</u>	0,09	<u>0,15</u>	<u>0,72</u>
Belgien	0,35	0,28	0,23	0,29	0,51	0,32	0,58	0,17	0,30	0,29	0,35	0,20	0,20	0,29	0,02	0,09	*	<u>0,33</u>	0,00	<u>0,05</u>	<u>0,13</u>	0,07	0,02	0,04	0,08
Griechenland	0,13	0,17	0,17	0,17	0,37	0,19	0,45	0,13	0,18	0,18	0,46	0,36	0,36	0,18	0,38	0,35	0,36	*	<u>0,29</u>	<u>0,28</u>	<u>0,13</u>	<u>0,24</u>	<u>0,46</u>	<u>0,31</u>	<u>0,40</u>
Kroatien	0,37	0,21	0,17	0,24	0,45	0,27	0,52	0,11	0,25	0,24	0,48	0,19	0,19	0,25	0,11	0,10	0,11	0,25	*	<u>0,14</u>	<u>0,15</u>	<u>0,44</u>	<u>0,29</u>	0,00	<u>0,55</u>
Italien	0,29	0,27	0,30	0,33	0,61	0,38	0,70	0,19	0,36	0,34	0,33	0,40	0,40	0,36	0,17	0,33	0,17	0,35	0,32	*	<u>0,11</u>	<u>0,12</u>	<u>0,20</u>	<u>0,15</u>	0,05
Sardinien	0,17	0,14	0,08	0,12	0,36	0,13	0,45	0,00	0,12	0,12	0,36	0,03	0,03	0,11	0,23	0,07	0,13	0,13	0,12	0,19	*	<u>0,37</u>	<u>0,28</u>	0,07	<u>0,42</u>
Spanien	0,37	0,17	0,29	0,25	0,54	0,32	0,63	0,16	0,32	0,27	0,69	0,63	0,63	0,32	0,44	0,68	0,56	0,23	0,28	0,54	0,40	*	<u>0,97</u>	<u>0,43</u>	<u>0,56</u>
Frankreich	0,61	0,60	0,42	0,56	0,79	0,56	0,88	0,41	0,54	0,55	0,78	0,25	0,25	0,53	0,30	0,04	0,19	0,52	0,15	0,48	0,23	0,88	*	0,12	<u>0,88</u>
Österreich	0,32	0,25	0,21	0,29	0,55	0,32	0,64	0,13	0,31	0,29	0,46	0,26	0,26	0,30	0,16	0,11	0,15	0,27	0,07	0,27	0,14	0,45	0,17	*	<u>0,48</u>
Ungarn	0,02	0,00	0,01	0,00	0,24	0,01	0,33	0,00	0,02	0,00	0,29	0,33	0,33	0,01	0,31	0,37	0,35	0,06	0,26	0,30	0,13	0,20	0,58	0,26	*

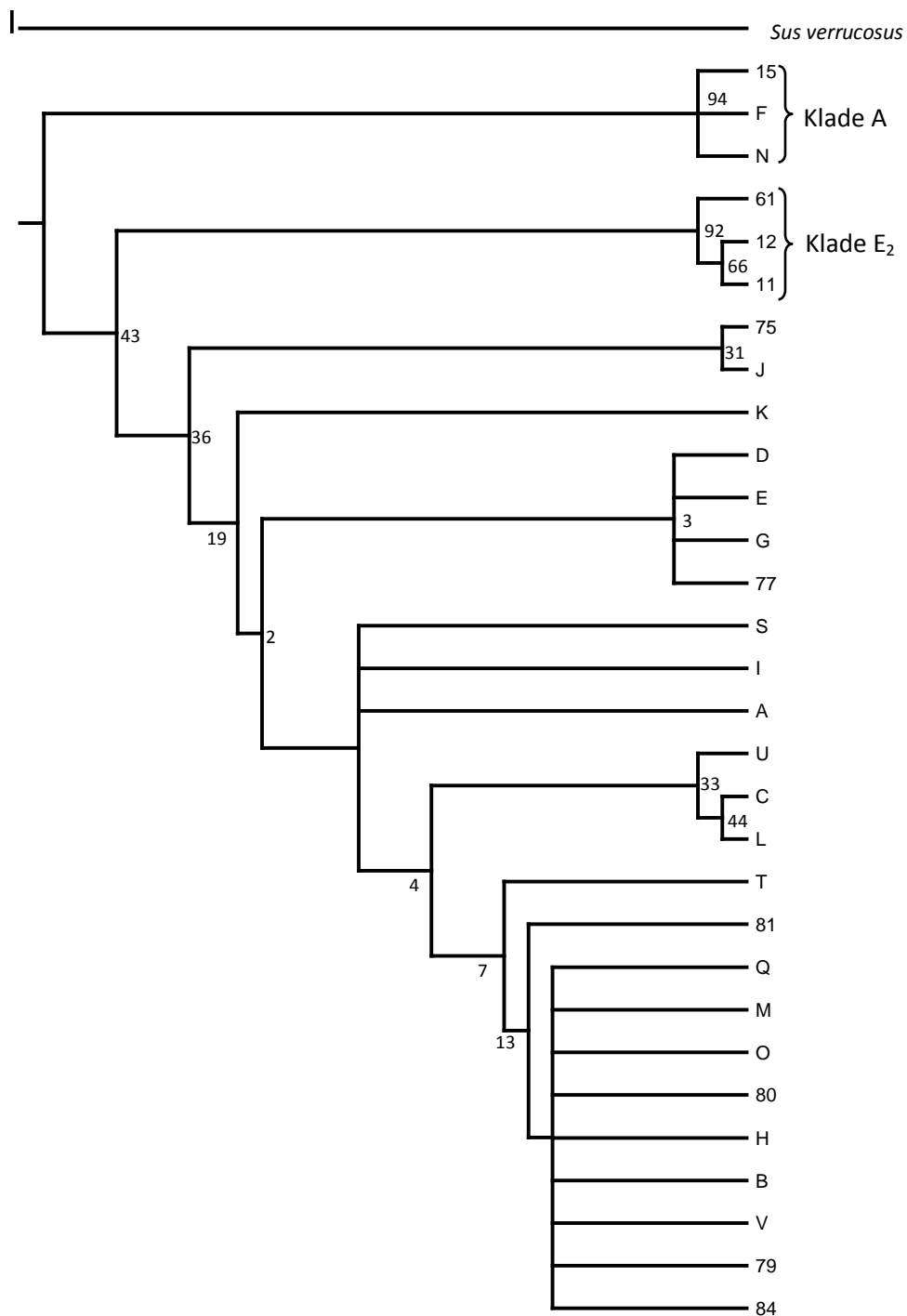


Abbildung 33: Verwandtschaftsbaum der Haplotypen erstellt nach der *Maximum Parsimony*-Methode mit der Software PHYLIP ver 3.66 (FELSENSTEIN 2005), die *Bootstrap*-Werte (1.6.2) an den Verzweigungen zeigen, wie viele der 100 Bäume des multiplen Datensatzes genau diese Aufspaltung vorweisen

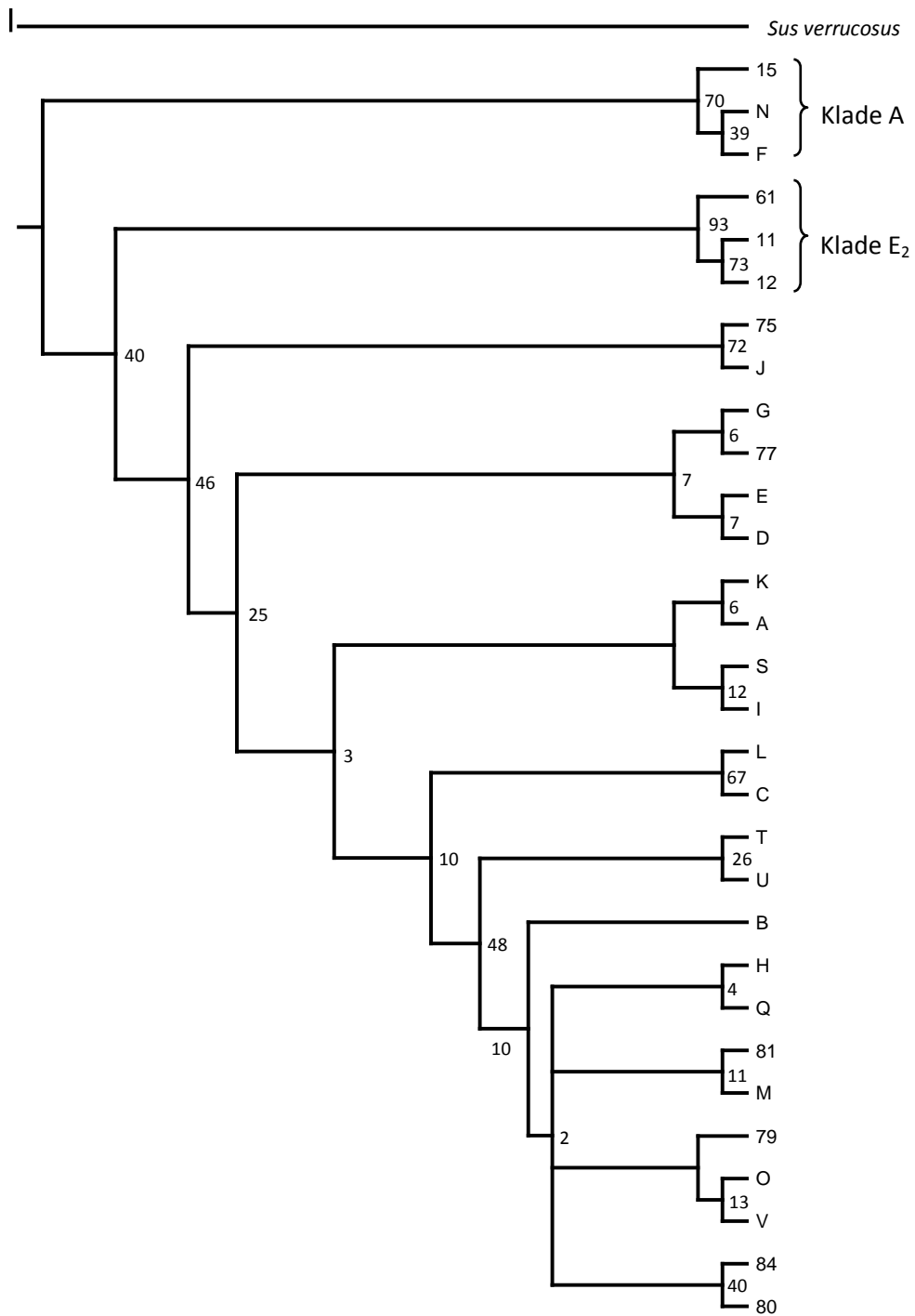


Abbildung 34: Verwandtschaftsbaum der Haplotypen erstellt nach der *Maximum Likelihood*-Methode (ohne *Bootstrapping*) mit der Software PHYLIP ver 3.66 (FELSENSTEIN 2005)

8.2 Chemikalienliste

Agarose	ROTH, K297.3
Borsäure	SIGMA, 233-139-2
dNTP-Mix	MBI-FERMENTAS, # R0242
EDTA-Disodium	GERBU, 1034
Ethanol (70 %)	WALTHER KG KIEL
Ethanol (96-100 %)	WALTHER KG KIEL
Ethidiumbromid-Lösung	SIGMA, E-8751
ET400ROX Größenstandard Loading Dye (Gelladepuffer 6x)	GE Healthcare Qiagen, 239901
Längenstandard (L100+)	Geneo, NM 100
MegaBACE Long Read Matrix	GE Healthcare
MegaBACE Running Buffer	GE Healthcare
MegaBACE Tween Buffer	GE Healthcare
Natriumacetat (NaAc)	MERCK, 1.06268.0250
Natriumhydroxid	MERCK, 106498
Primer: S0001, S0005, S0007, S0062, S0070, S0083, S0084, S0096, S0097, S0121, S0228, S0353, CTR22L, CTR515H	BioTeZ GmbH
RNase A	ROTH, 7156.1
Salzsäure, HCl 32 % (10 N)	ROTH, P074.4
<i>taq</i> -Polymerase, PCR-Puffer und MgCl ₂	PROMEGA, M3178
Tris	SERVA, 37190

Wasser	H ₂ O-bidest, MilliQ Water
E-Puffer (50x)	2 M Tris, 250 mM NaAc, 100 mM EDTA, pH 7,9
DNA-Isolations-Kit	QIAGEN®, DNeasy® Blood and Tissue Kit

8.3 Geräteliste

Automatischer Sequenzierer	APPLIED BIOSYSTEMS, 3730 XL DNA Analyser
Elektrophoresekammern	Pharmacia, GNA-100, GNA-200 EASY-CAST™ ELEKTROPHORESIS SYSTEMS, Model B2 BIOZYM, EasyPhor Medi
Gefrierschränke	LIEBHERR, automatic 29 PRIVILEG, 280
Heizplatte mit Magnetrührer	KIKA® LABORTECHNIK, RH basic
Kapillarsequenzierer	AMERSHAM BIOSCIENCES, MegaBACE™ 1000
Kühlschrank	CLATRONIC, CTC
Mikrowelle	PHILIPS WHIRLPOOL, Space Cube
Pipetten	GILSON PIPETMAN, diverse Volumina
Sofortbildkamera	POLAROID, DS-34 Direct Screen Instant Camera
Spannungsregler	PHARMACIA, LKB Gene Power Supplì (GPS) 200/400
Thermocycler	BIOMETRA®, T-Gradient PERKIN ELMER, Gene Amp PCR System 2400
UV-Leuchttisch	UVITECH, UV-Transilluminator SXT20M
UV-Linker	STRATAGENE , UV Stratalinker 2400

Vortexer	JANKE & KUNKEL KIKA® LABORTECHNIK, VF 2
Waage	BP 2100S, SARTORIUS
Wasserbad	KÖTTERMANN
Zentrifugation	EPPENDORF, Centrifuge 5417C

9 Danksagungen

Mein Dank gilt allen, die mich in den drei Jahren meiner Promotion begleitet und unterstützt haben. Für die Bereitstellung aller Mittel, die Vermittlung von Kontakten und die Möglichkeit der freien Entfaltung danke ich Prof. Dr. Günther B. Hartl.

Für die finanzielle Unterstützung und die wunderbare Betreuung danke ich dem Evangelischen Studienwerk e. V. Villigst.

Christoph Honnen, Dr. Kajetan Perzanowski, Dr. Alain Frantz, Prof. Zissis Marmuris, Nikica Sprem, A. Brammbeer, Detlev von Bülow, Dr. Massimo Scandura, Sabine Bertouille, Hubertus Meyer-Loos, Herrn Nasse und vor allem Remus Unici danke ich für die Bereitstellung von Gewebeproben, DNA-Isolaten oder fertigen Sequenz-Daten.

Der besten Arbeitsgruppe von der Welt danke ich für eine anhaltende angenehme Atmosphäre, fruchtbare Gespräche, ein offenes Ohr und Nachsicht in stressigen Zeiten. Mit Euch verbinde ich eine wunderbare Zeit und ich hoffe, dass ihr euch, wo immer ihr auch seid, so gut aufgehoben fühlt, wie ich und jeden Morgen mit dem gleichen positiven Gefühl zur Arbeit gehen dürft. Frank, Katja, Thurid, Marthe, Juan, Gaya, Ann-Christin, Britt, Basti, Leena, Kerstin und Lotta gehören für mich zu den besten Kollegen, die sich ein Mensch wünschen kann.

Anika, Britt, Ann-Christin und Frank danke ich außerdem bei der Hilfe im Kampf gegen den Fehlerteufel.

Der Schwestergruppe im 10. Stock danke ich für die Gastfreundschaft und die Möglichkeit, ruhige Minuten (manchmal auch mehr) in einer entspannten Pausenatmosphäre bei einer Tasse Kaffee zu verbringen – die manchmal schönste Zeit des Tages...

Für die nötige Abwechslung außerhalb der Arbeitszeit verhalfen mir vor allem Christina, León, Uta, Morten und Stefan, denen ich mich durch ganz besondere Freundschaft verbunden fühle.

Meiner Familie danke ich, dass ich immer einen Platz hatte, wo ich wieder aufgebaut wurde, wenn mal was schief ging, und wo auch mal andere Dinge wichtig waren. Meiner Mutter und Gerd danke ich außerdem für bedingungslose Unterstützung und Rückhalt. Meinem Onkel Hartmut danke ich für seinen Stolz, den er mir entgegenbringt.

10 Publikationsliste

Kirschning, J.; Zachos, F.; Cirovic, D.; Radovic, I.; Hmwe, S. & Hartl, G.

Population Genetic Analysis of Serbian Red Foxes (*Vulpes vulpes*) by Means of Mitochondrial Control Region Sequences
Biochemical Genetics, **2007**, 45, 409-420

Zachos, F. E.; Cirovic, D.; Kirschning, J.; Otto, M.; Hartl, G. B.; Petersen, B. & Honnen, A.

Genetic Variability, Differentiation, and Founder Effect in Golden Jackals (*Canis aureus*) from Serbia as Revealed by Mitochondrial DNA and Nuclear Microsatellite Loci
Biochemistry Genetics, **2009**, 47, 241–250

Zachos, F. E.; Karami, M.; Ibenouazi, Z.; Hartl, G. B.; Eckert, I. & Kirschning, J.

First genetic analysis of a free-living population of the threatened goitered gazelle (*Gazella subgutturosa*)
Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde, , In Press, Corrected Proof, -

11 Wissenschaftlicher Werdegang

Persönliche Daten

Name	Julia Kirschning
Adresse	Knooper Weg 171, 24118 Kiel
Geburtsdatum	01.12.1980
Geburtsort	Hamburg
Staatsangehörigkeit	deutsch
Familienstand	ledig

Schule

1987 - 1991	Besuch der Grundschule am Heidenberger Teich, Kiel
1991 - 2000	Besuch des Gymnasiums im Bildungszentrum Mettenhof, Kiel

Studium

WS 2000/01 – WS 2005/06	Studium der Biologie an der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel mit dem Abschluss Diplombiologin
März 2003	Vordiplom: Gesamtnote „befriedigend“
Januar 2005	Diplomprüfungen: Noten: Hauptfach Zoologie: 1,3; Nebenfächer Anthropologie: 1,3 und Rechtsmedizin: 1,3
März 2005 – Februar 2006	Diplomarbeit zum Thema „Sequenzanalysen zur genetischen Variabilität und Differenzierung serbischer Rotfuchspopulationen (<i>Vulpes vulpes</i>)“ Note 1,3
Mai 2006	Erlangung des Diploms mit der Gesamtnote 1,3

Promotion

seit Dezember 2006	Anfertigung der Dissertation zum Thema „Untersuchungen zur innerartlichen Systematik, Phylogeographie und
--------------------	---

Introgression des Europäischen Wildschweins (*Sus scrofa*)“

Stipendiatin des Evangelischen Studienwerks e. V. Villigst

Wissenschaftliche Vorträge

- Februar 2006 “Variability and differentiation in the Serbian red fox (*Vulpes vulpes*) as revealed by mitochondrial DNA”,
Graduiertentreffen der Studiengruppe Evolutionsbiologie der
DZG, Potsdam, Deutschland
- September 2006 “Variability and differentiation in the Serbian red fox (*Vulpes vulpes*) as revealed by mitochondrial DNA”, 80. Jahrestagung
der German Society of Mammology, Kiel, Deutschland
- September 2007 “The European wild boar (*Sus scrofa*): Phylogeography and
Systematics”, 81. Jahrestagung der German Society of
Mammology
- August 2008 “Population genetics of the Wild boar in Europe”, 7th
International Symposium on Wild boar (*Sus scrofa*) and
Suborder Suiformes, Sopron, Ungarn
- September 2008 “Population genetics of the Wild boar in Europe”, 82.
Jahrestagung der German Society of Mammology, Wien,
Österreich

Mitgliedschaften

Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde

Landesjagdverband Schleswig-Holstein e. V.

Kreisjägerschaft Kiel e. V.

12 Erklärung

Hiermit erkläre ich, Julia Kirschning, geboren am 01.12.1980 in Hamburg, dass diese Abhandlung nach Inhalt und Form meine eigene Arbeit ist. Beiträge von anderen als meiner Person wurden deutlich als solche hervorgehoben.

Diese Arbeit wurde weder im Ganzen noch in Teilen einer anderen Stelle im Rahmen eines Prüfungsverfahrens zur Begutachtung vorgelegt, veröffentlicht oder zur Veröffentlichung eingereicht.

Die Regeln guter wissenschaftlicher Praxis der Deutschen Forschungsgemeinschaft wurden bei der Entstehung dieser Arbeit eingehalten.

Kiel, den

Julia Kirschning