Aus dem Institut für Tierzucht und Vererbungsforschung
der Tierärztlichen Hochschule Hannover

Untersuchung der Verwandtschaftsverhältnisse, Inzucht und genetischen Variabilität in der Population der im Verein Hirschmann e.V. gezüchteten Hannoverschen Schweißhunde

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung des Grades eines
DOKTORS DER VETERINÄRMEDIZIN
(Dr. med. vet.)
durch die Tierärztliche Hochschule Hannover

Vorgelegt von
Lars Lüpke
aus Salzgitter Bad

Hannover 2004

Wissenschaftliche Betreuung: Univ.-Prof. Dr. Dr. habil. O. Distl

1. Gutachter: Univ.-Prof. Dr. Dr. habil. O. Distl

2. Gutachter: Apl.-Prof. Dr. Dr. habil K. Pohlmeyer

Tag der mündlichen Prüfung: 24.05.2004

Meiner Mutter

und

im Andenken an meinen verstobenen Vater

Teile dieser Arbeit wurden in folgenden Zeitschriften veröffentlicht bzw. zur Veröffentlichung eingereicht:

Animal Genetics
Berliner und Münchener Tierärztliche Wochenschrift
Deutsche tierärztliche Wochenschrift
Journal of animal breeding and genetics
Journal of Heredity

Inhaltsverzeichnis

Kapitel l

Einleitung 1

Kapitel 2

Entwicklung von Populationsgröße, Einkreuzungen, Inzucht und Verwandtschaftsverhältnissen bei allen im Zuchtbuch des Vereins Hirschmann e.V. registrierten Hannoverschen Schweißhunden 5

2.1 Einleitung 6

2.2 Material und Methoden 7

2.3 Ergebnisse 11

2.4 Diskussion 21

2.5 Zusammenfassung 27

2.6 Literatur 27

2.7 Development of the population size, contribution of foreign breeds, inbreeding and degree of relationships of the entire Hanoveranian Scenthound population registered in the stud book of the kennel club Hirschmann e.V. 29

Kapitel 3

Analyse der aktuellen Population der im Verein Hirschmann e.V. gezüchteten Hannoverschen Schweißhunde 31

3.1 Einleitung 32

3.2 Material und Methoden 33

3.3 Ergebnisse 37

3.4 Diskussion 45

3.5 Zusammenfassung 50

3.6 Literatur 50

3.7 Analysis of the current population of the Hanoveranian Scenthound bred in the kennel club Hirschmann e.V. 52

Kapitel 4

Microsatellite marker analysis of the genetic variability of Hanoveranian Scenthounds 53

4.1 Introduction 54

4.2 Materials and methods 55

4.3 Results 61

4.4 Discussion 66

4.5 Summary 68

4.6 References 69

Kapitel 5

Characterization of the population structure of Hanoveranian Scenthounds with microsatellite markers 71

5.1 Introduction 72

5.2 Materials and methods 74

5.3 Results 75

5.4 Discussion 80

5.5 Summary 81

5.6 References 82

Kapitel 6

Genetic variation of the mitochondrial DNA in Hanoveranian Scenthounds 85

6.1 Introduction 86

6.2 Materials and methods 87

6.3 Results 88

6.4 Discussion 92

6.5 Summary 95

6.6 References 95

Kapitel 7

Übergreifende Zusammenfassung und Diskussion 97

Summary 109

Anhang 115

Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen

b	Reggressionskoeffizient
bp	Basenpaare
CFA	Chromosom des Canis familaris
DGfZ	deutsche Gesellschaft für Züchtungkunde
D-Loop	Displacement Loop
D_S	Standarddistanz nach Nei
DNA	Desoxyribonukleinsäure
dNTP	Desoxynucleosit Triphosphat
EDTA	Ethylendiamintetraacetat
e.V.	eingetragener Verein
et al.	et alteri
F	Inzuchtkoeffizient
F_{is}	Heterozygotendefizit in den Subpopulationen
F_{st}	Heterozygotendefizit zwischen den Subpopulationen
F_{it}	globales Heterozygotiedefizit
ΔF_1	Zunahme der Inzucht von Generation zu Generation
ΔF_2	Zunahme der Inzucht von Generation zu Generation unter Einbeziehung des Vollständigkeitsindex
ΔF_3	Zunahme der Inzucht von den Eltern auf die aktuelle Population
ΔF_4	Zunahme der Inzucht von den Eltern auf die aktuelle Population unter Einbeziehung des Vollständigkeitsindex
ΔF_5	zu erwartender Inzuchtzuwachs
GE1-5	Subpopulationen 1-5, eingeteilt nach dem deutschen Genanteil
G_{st}	genetische Diversität zwischen Subpopulationen
H_e	erwarteter Heterozygotiegrad (expected), auch genetische Variabiltät H_t
H_o	beobachteter Heterozygotiegrad (observed)
H_s	genetische Diversität innerhalb Subpopulationen
H_t	genetische Diversität der Gesamtpopulation, auch erwarteter Heterozygotiegrad H_e

HWE	Hardy-Weinberg-Equilibrium
HWG	Hardy-Weinberg-Gleichgewicht
IN1-5	Subpopulationen 1-5, eingeteilt nach dem Inzuchtkoeffizienten
ISHV	Internationaler Schweißhunde-Verband
Max	Maximum
mt-DNA	mitochondriale DNA
N	Anzahl
NA	Mean number of alleles
N_e	effektive Populationsgröße
NJ	Neighbor-Joining
p	Irrtumswahrscheinlichkeit
PCR	Polymerase chain reaction / Polymerase Kettenreaktion
PIC	Polymorphism Information Content
R	Verwandtschaftskoeffizient
SAS	Statistical Analysis System
SD	standard deviation / Standardabweichung
SE	standard error / Standardfehler
T_M	annealing temperature
TPM	two-phase microsatellite mutation model
VI	Vollständigkeitsindex
$\bar{x}$	Mittelwert

KAPITEL 1

Einleitung

Einleitung

Seit einzelne Wölfe die Scheu vor den Menschen verloren und gelernt haben ihre Jagdbeute mit dem Menschen zu teilen, sind sie als Jagdhunde zu einem unverzichtbaren Partner des Menschen bei der Verfolgung und Erlegung von Wildtieren geworden. Neueste Untersuchungen schätzten, dass vor etwa 15.000 Jahren die Domestikation des Hundes aus Wölfen began und sie in dieser Zeit ihr Fluchtverhalten und die Aggression gegenüber den Menschen verloren. Seit dieser Zeit profitieren die Menschen von den Jagdinstinkten des Wolfes, die teils durch Zufall, teils durch geplante Zucht bis heute in den Jagdhunden erhalten geblieben sind.

Als Ergebnis einer weit zurückverfolgbaren Zuchtgeschichte ist die Rasse Hannoverscher Schweißhund entstanden. Diese Hunderasse stellt einen hochspezialisierten Jagdhund mit einem klar definierten Einsatzgebiet dar. Der Ursprung der Hunde liegt in der Rassegruppe der Bracken, welche wiederum auf die schon 500 n.Chr. erwähnten Segusier (Keltenbracke) zurückzuführen sind. Von den Bracken wurden diejenigen mit besonders guter Nasenleistung als Leithund geführt. Die Leithunde hatten die Aufgabe durch Auffinden der Fährte den Jäger zum Wild zu führen. Dieser wegen seiner Fähigkeiten als wertvollster Jagdhund angesehene Hund, wurde bis etwa in die Mitte des 18. Jahrhunderts immer weiter veredelt und auf einen äußerst hohen Leistungsstandard gebracht. Besonders der Hochadel hatte ein Interesse, die Zucht dieser besonderen Jagdhelfer zu fördern, um die gesellschaftlich hoch angesehene und wirtschaftlich profitable Jagd zu perfektionieren. So wurde die Zucht der Schweißhunde maßgeblich vom Hannoverschen Jägerhof mit seiner jahrhundertealten Erfahrung aus der Leithundezucht und Führung vorangetrieben und beeinflusst.

Mit der Weiterentwicklung der Waffentechnik und Änderung der Jagdmethoden änderten sich auch die Aufgaben dieser Hunde. Schrittweise fand die Rasse immer stärkere Verwendung bei der Schweißarbeit (‚Schweiß' = aus dem Wildkörper ausgetretenes Blut). Die Schweißarbeit besteht darin, verletztes Wild (Schusseinwirkung, Unfall) auf Grund seiner Fährte zu finden und zu stellen. Während zuerst nur Hunde, die bei der Arbeit auf der Fährte des gesunden Wildes nicht ausreichende Leistungen erbrachten für dieses neue Aufgabengebiet eingesetzt wurden, setzte es sich mit der Zeit durch, nur die besten Hunde für das nun wichtigste Aufgabengebiet einzusetzen. Die Hunde mit diesem neuen Einsatzgebiet wurden als Schweißhunde bezeichnet, obwohl sie gegenüber den Leithunden den

Rassemerkmalen nach fast unverändert blieben. Bis heute ist die Tradition erhalten geblieben, dass die Hannoverschen Schweißhunde zur Festigung der Anlagen oft über ein Jahr lang nur auf Fährten von gesundem Hochwild arbeiten, bevor sie zur Schweißarbeit eingesetzt werden. Seit 1894 wird der Hannoversche Schweißhund im Verein Hirschmann e.V. gezüchtet. Hier wurde auch der Name ‚Hannoverscher Schweißhund' geprägt. Da außerhalb dieses Vereines in Deutschland nur ein äußerst geringer Bestand dieser Hunderasse existiert und auf diese Hunde bei der Zucht vom Verein nicht zurückgegriffen wird, umfasst die Untersuchung alle für die Leistungszucht hierzulande relevanten Hunde (Rassestandard siehe Anhang).

Die Verwendung der Hunde als reine Spezialisten führte zu einer stark reglementierten Zucht und Abgabe der Hunde an ausgewählte Personen. Infolge dessen blieb die Population über einen langen Zeitraum hinweg sehr klein. Jedoch verfügen die wenigen Hannoverschen Schweißhunde über ein außergewöhnlich hohes Leistungsniveau. Dieses Leistungsniveau zu erhalten ist das Ziel des Vereins Hirschmann. Der Problematik der negativen Auswirkungen der Inzucht sind sich die Verantwortlichen des Vereins Hirschmann bewusst, und sie möchten dieser mit Daten aus einer fundierten Untersuchung entgegentreten. Um dieses Ziel zu erreichen, soll ein neuer Weg in der Zuchtgeschichte beschritten werden. Nicht nur eine computergestützte Populationsanalyse, sondern auch eine molekulargenetische Untersuchung der Population des Hannoverschen Schweißhundes sollen helfen, die weitere Zuchtarbeit auf fundierten Erkenntnissen aufzubauen und die Leistung der Hunde für die Zukunft zu sichern.

Für die angestrebte Populationsanalyse stand das Datenmaterial aus dem Zuchtbuch des Vereins Hirschmann und des österreichischen Schweißhundevereins bereit. Es sollten jene Parameter festgestellt werden, die die Population transparent und somit mit anderen Populationen vergleichbar machen. Die Feststellung von genetischer Variabilität und die Schätzung genetischer Distanzen ermöglichten eine Beschreibung und Bewertung der aktuellen genetischen Vielfalt der im Verein Hirschmann gezüchteten Hannoverschen Schweißhunde.

Neben der Analyse der Population des Hannoverschen Schweißhundes soll diese Studie auch notwendige Vergleichswerte für zukünftige Untersuchungen der genetischen Variabilität innerhalb von Hunderassen zur Verfügung stellen. Es soll somit dazu beitragen, kleine, von Inzuchtdepressionen bedrohte Hunderassen zu erhalten.

Die vorliegende Arbeit besteht aus 7 Kapiteln, von denen Kapitel 2 bis 6 bereits veröffentlichte oder zur Veröffentlichung eingereichte Publikationen darstellen. Die Kapitel 2 und 3 beinhalten computergestützte Populationsanalysen der gesamten seit 1894 gezüchteten Population und der aktuellen Population des Hannoverschen Schweißhundes.

Die folgenden Kapitel 4 bis 6 beschreiben die molekulargenetischen Populationsanalysen. In den Kapiteln 4 und 5 wird auf die Untersuchungen unter der Verwendung von Mikrosatelliten Markern eingegangen. Diese hochvariablen Loci der caninen DNA haben heute einen breitgefächerten Einzatzbereich. Hier werden sie eingesetzt, um Erkenntnisse über die genetische Variabilität und Populationsstruktur der Rasse zu erlangen. Das Kapitel 6 beschäftigt sich mit der Analyse der Mutterlinien in der aktuellen Population des Hannoverschen Schweißhundes. Sie wurden anhand der Sequenzierung der hochvariablen D-loop-Region der nur maternal vererbten mitochondrialen DNA bestimmt.

Kapitel 7 enthält eine übergreifende Zusammenfassung und Diskussion der wichtigsten Untersuchungsergebnisse.

KAPITEL 2

Entwicklung von Populationsgröße, Einkreuzungen, Inzucht und Verwandtschaftsverhältnissen bei allen im Zuchtbuch des Vereins Hirschmann e.V. registrierten Hannoverschen Schweißhunden

Lars Lüpke und Ottmar Distl

Berliner und Münchener Tierärztliche Wochenschrift **117** (2004) 63-71

Entwicklung von Populationsgröße, Einkreuzungen, Inzucht und Verwandtschaftsverhältnissen bei allen im Zuchtbuch des Vereins Hirschmann e.V. registrierten Hannoverschen Schweißhunden

2.1 Einleitung

Der Hannoversche Schweißhund ist ein hochspezialisierter Jagdhund, der in Deutschland im Verein Hirschmann e.V. gezüchtet wird. Der Ursprung dieser Hunde liegt in der Rassengruppe der Bracken, welche wiederum auf die Segusier (Keltenbracke) zurückzuführen sind (Barth, 1969). Von den Bracken wurden diejenigen mit besonders guter Nasenleistung als Leithund geführt. Die Leithunde hatten die Aufgabe durch Auffinden der Fährte den Jäger zum Wild zu führen. Dieser wegen seiner Fähigkeiten als wertvollster Jagdhund angesehene Hund wurde bis etwa in die Mitte des 18. Jahrhunderts immer weiter veredelt und auf einen äußerst hohen Leistungsstandard gebracht (Barth, 1969). Mit der Weiterentwicklung der Waffentechnik und Änderung der Jagdmethoden änderten sich auch die Aufgaben dieser Hunde. Schrittweise fand die Rasse immer stärkere Verwendung bei der Schweißarbeit. Die Schweißarbeit besteht darin verletztes Wild (Schusseinwirkung; Unfall) auf Grund seiner Fährte zu finden und zu stellen. Diese Hunde wurden als Schweißhunde bezeichnet, obwohl sie der Rasse nach fast unverändert geblieben sind (Barth, 1969). Die weitere Zucht der Schweißhunde wurde maßgeblich vom Hannoverschen Jägerhof, mit seiner jahrhunderte alten Erfahrung aus der Leithundezucht und Führung, vorangetrieben und beeinflusst. Mit der Gründung des Vereins Hirschmann im Jahre 1894 übernahm dieser die Verantwortung über die Zucht. Er ist der einzige vom Verband für das Deutsche Hundewesen anerkannte Zuchtverein für den Hannoverschen Schweißhund in Deutschland.

Um den hohen Leistungsstandard zu erhalten, werden die Hunde nur an Halter abgegeben, die garantieren können, dass der Hund seine besonderen Fähigkeiten auch anwenden kann. Jede erbrachte Leistung wird im Verein Hirschmann dokumentiert, um die Leistungsentwicklung in der Population verfolgen zu können. Auf Grund der besonderen Zuchtauffassung wurde die Zucht des Hannoverschen Schweißhundes seit der Gründung des Vereins mit einer stark begrenzten Anzahl von Individuen betrieben. Deswegen ist die Zucht des Hannoverschen Schweißhundes der Gefahr zunehmender Inzucht in der weiteren Populationsentwicklung ausgesetzt.

Aus diesem Grunde wurde die gesamte Population der im Verein Hirschmann gezüchteten Hannoverschen Schweißhunde auf Verwandtschaftsverhältnisse untersucht. Weiterhin wird auf Genanteile der eingekreutzten ausländischen Hunde, Inzuchtrate und Inzuchtkoeffizienten aller seit Gründung des Vereins im Zuchtbuch eingetragenen Hunde eingegangen.
Das Ziel der Arbeit ist es, für die Zucht des Hannoverschen Schweißhundes Hinweise zu geben, wie die genetische Variabilität möglichst gut zu erhalten ist, und die mit Inzucht zusammenhängenden Probleme nach Möglichkeit vermieden werden können.
Da außerhalb dieses Vereines in Deutschland nur ein äußerst geringer Bestand dieser Hunderasse existiert und auf diese Hunde bei der Zucht vom Verein nicht zurückgegriffen wird, umfasst die Untersuchung alle für die Leistungszucht hierzulande relevanten Hunde.

2.2 Material und Methoden

2.2.1 Material

Datengrundlage ist das dreiteilige Zuchtbuch des Vereins Hirschmann bis zum Jahr 2002. In diesem Zuchtbuch sind, seit der Gründung des Vereins im Jahre 1894, 2495 Hunde aufgeführt. Nicht alle der registrierten Hunde stammen aus deutscher Zucht. Es wurden sowohl Hunde in das Zuchtbuch aufgenommen, bei denen beide Elternteile, oder nur ein Elternteil aus einem anderen Zuchtbuch stammt. Sofern die Elterntiere von ausländischen Hunden abstammten, wurden auch diese mit ihren Zuchtbuchdaten, soweit verfügbar, in die Grunddatendatei einbezogen. Alle vorhandenen Daten wurden mit dem Programm OPTI-MATE 3.8 (Wrede und Schmidt, 2003) erfasst. Die Tabelle 1 zeigt die Abstammung aller Hannoverschen Schweißhunde, die in die Stammdatei eingegeben wurden.
Bei der Datenaufnahme wurde deutlich, dass 92 im deutschen Zuchtbuch eingetragene Hunde von Hannoverschen Schweißhunden aus dem Zuchtbuch des Österreichischen Schweißhunde Verbandes abstammen. Diese 92 Hunde hatten insgesamt 130 direkte österreichische Vorfahren. Aufgrund dieser hohen Anzahl wurden zur Vervollständigung der Stammbäume auch aus dem österreichischen Zuchtbuch alle Ahnen der in dem deutschen Zuchtbuch aufgeführten österreichischen Hunde in die Stammdatei mit aufgenommen. Die Zahl der zusätzlich aufgenommenen Hunde beträgt 182. Die uns zur Verfügung gestellten österreichischen Zuchtbücher gehen bis in das Jahr 1935 zurück. Somit war es möglich, die Stammbäume der deutschen Hunde weit zurück zu verfolgen und zu komplettieren. Aufgrund

dieses Vorgehens stammen insgesamt 10,8% (312 Tiere) der in den Grunddatensatz aufgenommenen Hunde aus dem Zuchtbuch des Österreichischen Schweißhunde Verbandes.

Tabelle 1
Zuchtbuchabstammung aller in die Grunddatendatei aufgenommenen Hannoverschen Schweißhunde

Zuchtbuch	Gesamt	%	Hündinnen	Rüden
Deutschland	2495	86,39	1176 (47,13%)	1319 (52,87%)
Österreich	312	10,80	179 (57,37%)	133 (42,63%)
DDR	22	0,76	10	12
Ungarn	18	0,62	12	6
Tschechien	16	0,55	9	7
Polen	7	0,24	4	3
Schweiz	6	0,21	3	3
Jugoslawien	5	0,17	3	2
Slowakei	3	0,10	2	1
Frankreich	3	0,10	2	1
Schweden	1	0,03	1	0
Gesamt	2888	100,00	1401 (48,51%)	1487 (51,49%)

Hauptgrund der Vervollständigungen der Stammbäume war es, eine eventuelle Abstammung der österreichischen Elterntiere aus dem deutschen Verband zu berücksichtigen. In gleicher Weise wurde die Abstammung der 4 als direkte Vorfahren aufgeführten Hunde aus der DDR nachverfolgt. In diesem Falle wurden 18 Ahnen aus den DDR-Zuchtbüchern ergänzt. Durch diese Ergänzung der Stammbäume wurden auch mehrere Ahnen aus anderen Zuchtbüchern hinzugefügt. In der Tabelle 2 ist die Anzahl der direkten Elterntiere und die Anzahl der ergänzten Ahnen aus anderen Zuchtbüchern, die in die Stammdatei aufgenommen wurden, dargestellt. Die Verteilung der Geburten pro Jahr ist in Abbildung 1 gezeigt. Auffällig und bedeutsam ist der Rückgang der Geburten während der beiden Weltkriege.

Tabelle 2

Elterntiere und deren Ahnen aus ausländischen Zuchtbüchern

Zuchtbuch	Anzahl direkter Elterntiere	Anzahl indirekter Ahnen
Österreich	130	182
Ungarn	16	2
Tschechien	8	10
Schweiz	6	0
DDR	4	18
Polen	5	2
Jugoslawien	3	2
Frankreich	3	0
Schweden	1	0
Slowakei	0	3
Gesamt	176	219

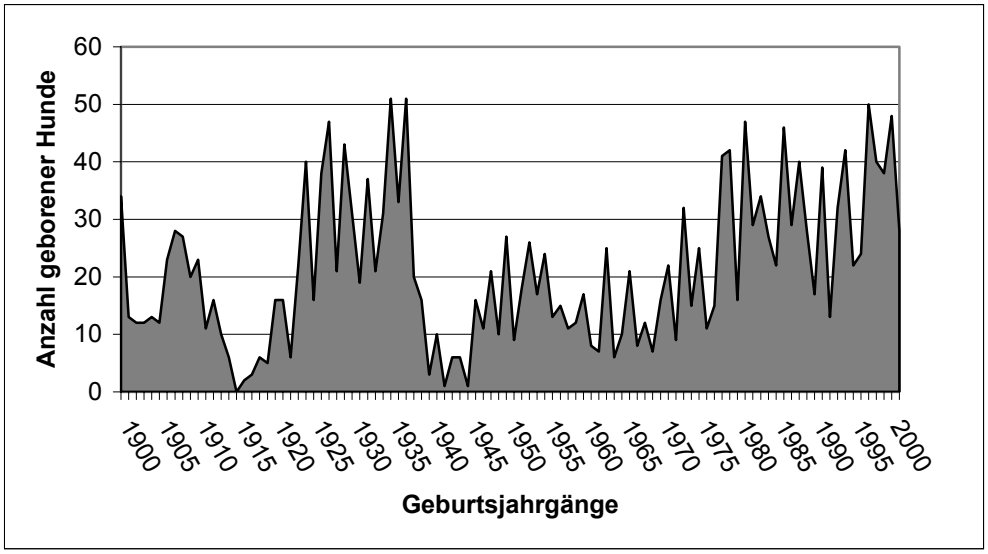

Abbildung 1

Anzahl der Geburten pro Jahr.

2.2.2 Methoden

Nachdem die Daten in dem Programm OPTI-MATE 3.8 (Wrede und Schmidt, 2003) aufgenommen wurden, schloss sich eine Berechnung von Genanteilen mit Hilfe dieses Programms an. Die Genanteile sind ein Maß dafür, in welchem Umfang Hannoversche Schweißhunde aus anderen Zuchtbüchern in die Population der im Verein Hirschmann gezüchteten Hunde eingekreuzt wurden. Die Genanteile der Hunde wurden aufgrund der ältesten bekannten Ahnen (Gründertiere) in den Zuchtbüchern für jeden Hund berechnet. Hier sind die Durchschnittswerte aller im Zuchtbuch aufgeführten Hunde anteilig an der Gesamtpopulation aufgeführt. Da bisher in jedem Land nur ein Zuchtverband für den Hannoverschen Schweißhund besteht, ist die Bezeichnung des Zuchtbuches eines Verbandes mit dem Land, in dem es geführt wird, identisch.

Die Inzuchtraten wurden unter Zuhilfenahme des Vollständigkeitsindexes nach der Methode von WRIGHT (Falconer, 1984) in OPTI-MATE 3.8 geschätzt. Bei der Schätzung nach dieser Methode wurden in diesem Fall acht Generationen berücksichtigt. Der Vollständigkeitsindex ist nach Schmidt et al. (1993) ein Hilfsmittel, um Fehlschätzungen der Inzuchtrate zu verringern. Der Vollständigkeitsindex gibt den Anteil tatsächlicher Inzuchtbindungen von Pedigrees zur Anzahl möglicher Bindungen an. Damit wird die Quantifizierung der Inzuchtunterschätzung bei lückenhafter Abstammung ermöglicht, so dass die Resultate besser vergleichbar werden. Die Inzuchtraten ΔF_1 und ΔF_2 geben den auf zwei verschiedene Arten geschätzten durchschnittlichen Inzuchtzuwachs pro Generation an. ΔF_1 ergibt sich, indem der ermittelte Inzuchtkoeffizient durch die Anzahl der berücksichtigten Ahnengenerationen minus eins dividiert wird. Unter Einbeziehung des Vollständigkeitsindex ergibt sich daraus ΔF_2. ΔF_3 und ΔF_4 geben die Inzuchtzunahme von den Eltern auf die aktuelle Population (= letzte Generation) an. ΔF_4 berücksichtigt wieder den Vollständigkeitsindex. Mit der Inzuchtrate ΔF_5 wird der zu erwartende Inzuchtzuwachs für die kommenden Generationen unter Einbeziehung der aktuellen Zuchtpopulation dargestellt ($\Delta F_5 = 1/(2N_e)$). Die effektive Populationsgröße ($N_e = 4 \times M \times W/(M + W)$, $N_e = 1/(2\Delta F_i)$) ist definiert als die Populationsgröße, die bei einem Paarungsverhältnis von 1:1, gleicher Nachkommenzahl aller Eltern und Zufallspaarung denselben Inzuchtzuwachs aufweist.

Die Inzuchtverursacher und ihr Beitrag zur Gesamtinzucht wurden mit Hilfe des Programmes OPTI-MATE 3.8 unter der Berücksichtigung von zehn Ahnengenerationen ermittelt.

In weitergehenden Auswertungen wurden der Inzuchtkoeffizient und der Verwandtschaftskoeffizient unter Berücksichtigung aller bekannten Ahnen eines jeden Tieres mittels der Prozedur INBREED von SAS (Statistical Analysis System, Version 8.2) berechnet. Die Verwandtschaftskoeffizienten wurden unter Berücksichtigung des Inzuchtkoeffizienten der einzelnen Tiere ermittelt. Um die Entwicklung dieser Parameter über den gesamten Zeitraum zu beobachten, wurde die Population anhand der Geburtsjahrgänge in Gruppen eingeteilt.

Der Inzuchtkoeffizient beschreibt die Wahrscheinlichkeit, dass zwei Allele an einem Genort eines Individuums herkunftsgleich sind. Der Verwandtschaftskoeffizient gibt den durchschnittlich zu erwartenden Anteil herkunftsgleicher Gene zweier Individuen an. Für die Auswertung der Verteilung der berechneten Inzucht- und Verwandtschaftskoeffizienten wurden die Prozeduren MEANS und FREQ von SAS, Version 8.2, verwendet.

2.3 Ergebnisse

2.3.1 Genanteile aus anderen Zuchtbüchern

Die Genanteile aus ausländischen Zuchtbüchern für Hannoversche Schweißhunde an der gesamten im deutschen Zuchtbuch registrierten Population ist aus Tabelle 3 zu entnehmen. Alle eingetragenen Hannoverschen Schweißhunde sind zu 67% auf Vorfahren aus dem deutschen Zuchtbuch zurückzuführen. In der gesamten Population ist der Genanteil der Hunde, die im österreichischen Verband gezüchtet wurden, mit 24,4% hoch. Genanteile aus weiteren Zuchtpopulationen sind in der deutschen Population gering. Hunde, die in schweizer Zuchtbüchern geführt werden, sind mit 2,7% noch am stärksten vertreten. Über einem Anteil von einem Prozent liegen weiterhin nur Hannoversche Schweißhunde, von denen Vorfahren in tschechischen Zuchtbüchern vermerkt sind (1,7%). Ungarische Hunde haben einen Genanteil von 1%. Außerdem sind Genanteile aus der Slowakei (0,7%), Jugoslawien (0,4%), Polen (0,2%) und Frankreich (0,1%) festzustellen. Falls die Zuchtbuchzugehörigkeit der Gründertiere nicht feststellbar war, wurde die Herkunft als unbekannt vermerkt. Der Genanteil, dessen Herkunft unbekannt ist, liegt bei nur 2%. Eine Einkreuzung von anderen Hunderassen ist nicht aufgeführt. Die Verteilung der Genanteile zwischen den Geschlechtern ist sehr ähnlich.

Tabelle 3

Genanteile anderer Zuchtverbände (in %) innerhalb der gesamten deutschen Population des Hannoverschen Schweißhundes

Herkunftsland	Gesamt	Rüden	Hündinnen
Deutschland	68,98	67,14	66,81
Österreich	24,37	24,09	24,68
Ungarn	0,98	1,08	0,86
Tschechien	1,65	1,53	1,79
Schweiz	2,69	2,75	2,63
Jugoslawien	0,37	0,46	0,28
Frankreich	0,06	0,04	0,09
Slowakei	0,73	0,71	0,76
Polen	0,22	0,15	0,3
Unbekannt	1,92	2,02	1,81

Die Tabelle 4 zeigt die Entwicklung der Genanteile in der Population des Hannoverschen Schweißhundes. Die gesamte Population wurde in Geburtsjahrgangsgruppen eingeteilt wurde. Jede Gruppe umfasst 10 Geburtsjahrgänge seit dem Jahr 1900. Nur in der ersten Gruppe sind 13 Geburtsjahrgänge vertreten. Es wird deutlich, dass der Genanteil von Hunden, die nur innerhalb des Zuchtbereiches des deutschen Zuchtbuches gezüchtet werden, in den letzten 50 Jahren stark abnimmt. Während dieser Anteil bis zur Jahrgangsgruppe 1930 bis 1939 noch bei über 95% liegt, sinkt er bis auf 30% in der Jahrgangsgruppe 1990 bis 2002. In dem gleichen Zeitraum steigt der Genanteil von Hunden, die aus dem österreichischen Zuchtbuch stammen, deutlich an. In der Jahrgangsgruppe 1980 bis 1989 liegt er sogar über 50%, nimmt dann jedoch wieder ab und beträgt in der aktuellsten Jahrgangsgruppe noch 46,7%. Genanteile von Hunden aus tschechischen und slowakischen Zuchtbüchern treten ab 1960 auf, wobei der Genanteil von tschechischen Hunden in der jüngsten Jahrgangsgruppe mit 7,1% hoch ist, während die slowakischen Hunde nur auf 2% Anteil kommen. Ab 1970 treten auch Genanteile von Hunden aus Ungarn, der Schweiz und Jugoslawien auf. Die schweizer Hunde sind beim Hannoverschen Schweißhund in drei Geburtjahrgangsgruppen mit ihren Genanteilen stark vertreten: 1970–1979: 7,4%; 1980–1989: 8%; 1990–2003: 5,9%. Die

ungarischen Hunde sind besonders in der jüngsten Gruppe vertreten (4,2%). Die Hannoverschen Schweißhunde, die Genanteile von Hunden aus den Zuchtbüchern von Polen, Jugoslawien und Frankreich aufweisen, nehmen in allen Geburtsjahrgangsgruppen nur einen geringen Prozentsatz ein.

Tabelle 4
Genanteile anderer Zuchtverbände (in %) an den Geburtsjahrgängen der gesamten Population des Hannoverschern Schweißhundes

Herkunfts-land	Geburtsjahrgänge									
	<1910	1910-1919	1920-1929	1930-1939	1940-1949	1950-1959	1960-1969	1970-1979	1980-1989	1990-2002
Deutschland	99,99	98,78	97,11	95,35	74,68	64,60	51,60	35,73	33,20	30,12
Österreich	0	0	0	1,13	23,38	33,11	45,66	48,71	50,41	46,73
Ungarn	0	0	0	0	0	0	0	1,97	0,63	4,17
Tschechien	0	0	0	0	0	0	0,41	2,30	1,57	7,09
Schweiz	0	0	0	0	0	0	0	7,35	7,96	5,85
Jugoslawien	0	0	0	0	0	0	0	0,44	2,04	0,43
Frankreich	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,35
Slowakei	0	0	0	0	0	0	0,41	1,86	1,57	1,99
Polen	0	0	0	0	0	0	0	0	0,79	0,70
Unbekannt	0,01	1,22	2,89	3,36	2,53	2,29	1,29	1,64	1,83	2,55

2.3.2 Inzucht

Inzuchtkoeffizienten

Die Inzuchtkoeffizienten in der gesamten Population wurden auf drei Arten dargestellt. In der Tabelle 5 wurde die Entwicklung der Inzuchtkoeffizienten, wie bei den Genanteilen, mit Hilfe einer Einteilung der Population in Geburtsjahrgangsgruppen verfolgt. Innerhalb der Gruppen wurden die Inzuchtkoeffizienten der betreffenden Tiere gemittelt. So erhält man die durchschnittlichen Inzuchtkoeffizienten für die jeweilige Gruppe. Weiterhin ist der maximale Inzuchtkoeffizient in jeder Gruppe festgehalten. Innerhalb der Geburtsjahrgangsgruppen

wurde zusätzlich eine Unterscheidung zwischen weiblicher und männlicher Population getroffen.

Die mittleren Inzuchtkoeffizienten der männlichen und weiblichen Tiere in allen Geburtjahrgangsgruppen weichen nicht stark voneinander ab. Jedoch schwankt der mittlere Inzuchtkoeffizient vor dem Jahr 1950 auffällig. Gleichzeitig treten große Maximalwerte in diesen Gruppen auf. Die Maximalwerte bei den Rüden und Hündinnen zeigen in mehreren Jahrgangsgruppen starke Unterschiede. Zumeist ist der Maximalwert bei den Hündinnen höher. Nur in den Jahrgängen von 1940 bis 1949 und 1910 bis 1919 liegt der Maximalwert bei den männlichen Tieren höher.

Tabelle 5

Durchschnittliche ($\bar{x}$) und maximale (Max) Inzuchtkoeffizienten (in %) und deren Standardabweichungen (SD) innerhalb von Geburtsjahrgängen der gesamten Population des Hannoverschen Schweißhundes

Geburts-	Gesamt			Hündinnen			Rüden		
jahrgang	$\bar{x}$	± SD	Max	$\bar{x}$	± SD	Max	$\bar{x}$	± SD	Max
1990-2002	9,23	± 4,75	15,55	9,37	± 4,55	15,55	9,17	± 4,94	15,55
1980-1989	9,68	± 4,85	20,58	9,98	± 4,91	19,40	9,41	± 4,80	20,58
1970-1979	8,35	± 6,21	36,50	8,14	± 6,55	36,50	8,57	± 5,85	21,36
1960-1969	8,84	± 5,53	22,33	8,40	± 5,70	21,53	9,14	± 5,43	22,33
1950-1959	8,29	± 4,16	29,52	8,80	± 4,43	29,52	7,83	± 3,85	15,60
1940-1949	4,84	± 5,36	24,93	4,88	± 4,45	15,36	4,81	± 5,99	24,93
1930-1939	8,20	± 5,87	32,73	8,52	± 6,10	32,73	7,93	± 5,66	25,34
1920-1929	3,27	± 5,29	37,98	3,41	± 5,52	37,98	3,14	± 5,06	25,48
1910-1919	1,95	± 4,75	25,00	0,74	± 2,52	12,50	2,69	± 5,59	25,00
< 1910	0,88	± 3,53	28,13	0,82	± 3,25	25,00	0,94	± 3,77	28,13
Gesamte Population	6,35	± 6,01	37,98	6,42	± 6,08	37,98	6,28	± 5,95	28,13

In Tabelle 6 wird dargestellt, wie sich die Inzuchtkoeffizienten in der gesamten Population verteilen. Auch hier wurde eine Aufteilung nach dem Geschlecht der Tiere vorgenommen. Bei 6,25% der Hunde konnte kein Inzuchtkoeffizient berechnet werden, da sie Gründertiere der zu untersuchenden Population darstellen. Der Anteil nicht ingezüchteter Tiere beläuft sich bei allen im Zuchtbuch des Hannoverschen Schweißhundes aufgeführten Tieren auf 23,21%. Bei 20,5% der Hunde liegt der Inzuchtkoeffizient unter 6%. Etwa 43% aller registrierten Hannoverschen Schweißhunde haben einen Inzuchtkoeffizient zwischen 6% und 15%. Nur 6,85% der Hunde zeigen einen Inzuchtkoeffizienten von über 15%. Die männlichen und weiblichen Tiere unterscheiden sich in der Verteilung der Inzuchtkoeffizienten nicht wesentlich.

Tabelle 6

Verteilung der Inzuchtkoeffizienten (in %) in der gesamten deutschen Population des Hannoverschen Schweißhundes

Inzuchtkoeffizient (F)	Gesamt	Hündinnen	Rüden
F nicht berechenbar (Gründertiere)	6,25	6,38	6,14
F = 0	23,21	23,13	23,28
0< F ≤ 3	11,89	10,80	12,81
3< F ≤ 6	8,63	8,77	8,50
6< F ≤ 9	15,11	15,57	14,71
9< F ≤ 12	14,15	14,29	14,03
12< F ≤ 15	13,95	14,63	13,34
F > 15	6,85	6,46	7,2

In Tabelle 7 sind der durchschnittliche und maximale Inzuchtkoeffizient nach Genanteilsgruppen aufgeführt. Unterschieden werden die Genanteile aus dem Zuchtbuch des Vereins Hirschmann und des Österreichischen Schweißhunde Verbandes. Bei fast 50% der Hunde stammen 80 bis 100% der Genanteile von Hunden aus dem deutschen Zuchtbuch. In dieser Gruppe beträgt der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient 3,7% und der Maximalwert erreicht mit 38% den höchsten Wert. Der höchste durchschnittliche Inzuchtkoeffizient liegt

mit 10,4% in der Genanteilsgruppe vor, in der 40 bis 60% der Genanteile von deutschen Hunden stammen. Bei der Einteilung der Population nach der Herkunft der Genanteile aus Österreich wird deutlich, dass hier fast 50 % der im Verein Hirschmann gezüchteten hannoverschen Schweißhunde einen Genanteil zwischen 0 und 20% von Hunden aus dem österreichischen Zuchtbuch aufweisen. Die höchsten durchschnittlichen Inzuchtkoeffizienten treten mit 10,5% und 10,4% in den Gruppen auf, in denen der österreichische Genanteil 80 bis 60% bzw. 40 bis 60% beträgt.

Tabelle 7

Durchschnittliche Inzuchtkoeffizienten ($\bar{x}$, in %), deren Standardabweichungen (SD) und maximale Inzuchtkoeffizienten (Max) für Genanteilsgruppen der gesamten Population Hannoverscher Schweißhunde

Genanteile	Genanteile aus Deutschland				Genanteile aus Österreich			
	Anteil an Population	$\bar{x}$	± SD	Max	Anteil an Population	$\bar{x}$	± SD	Max
80 – 100 %	46,81	3,66	± 5,69	37,98	0,32	4,84	± 10,18	29,52
60 – 79 %	8,18	8,03	± 4,92	22,33	4,69	10,45	± 5,05	21,36
40 – 59 %	12,59	10,43	± 5,53	36,50	31,14	10,35	± 4,27	36,50
20 – 39 %	27,90	9,44	± 4,25	21,36	14,87	6,00	± 5,13	22,33
0 –19 %	4,53	0,84	± 3,05	29,52	48,98	3,53	± 5,61	37,98

Inzuchtrate

Die unterschiedlich definierten Inzuchtraten sind in Tabelle 8 aufgeführt. Im Durchschnitt von acht zurückliegenden Generationen nahm die Inzucht mit ΔF_1 = 0,71% bzw. nach Einbeziehung der Vollständigkeitsindices mit ΔF_2 = 1,53% je Generation zu. Bei der Berechnung der Raten innerhalb der Geschlechter weichen diese nicht wesentlich voneinander ab. Der Inzuchtanstieg von den Elterntieren auf die aktuelle Population beträgt ΔF_3 = 0,84%, unter Berücksichtigung der Vollständigkeitsindices ΔF_4 = 1,22%. Bei diesen Inzuchtraten weichen die Werte der weiblichen Tiere (ΔF_3 = 0,94% ; ΔF_4 = 1,67%) deutlich von denen der männlichen (ΔF_3 = 0,80% ; ΔF_4 = 1,50%) ab. Die künftig zu erwartende Inzuchtrate beträgt in der Gesamtpopulation, bei Rüden und Hündinnen, ΔF_5 = 0,018%.

Tabelle 8

Inzuchtraten (ΔF_{1-5}) für die gesamte Population des Hannoverschen Schweißhundes

Inzuchtrate	Gesamt	Hündinnen	Rüden
ΔF_1 (%)	0,706	0,717	0,696
ΔF_2 (%)	1,525	1,550	1,503
ΔF_3 (%)	0,838	0,939	0,795
ΔF_4 (%)	1,221	1,670	1,449
ΔF_5 (%)	0,018	0,018	0,018

In der Tabelle 9 werden die Inzuchtraten in den einzelnen Geburtsjahrgangsgruppen seit 1950 dargestellt. In den Jahrgängen vor 1950 sind die Inzuchtraten auf Grund zu geringer Pedigree-Informationen auf diese Weise nicht schätzbar. Die Inzuchtzunahme von einer Generation zur nächsten (ΔF_1) nimmt in den 5 Geburtsjahrgangsgruppen kontinuierlich ab. Dies gilt auch bei Einbeziehung der Vollständigkeitsindices in die Schätzung (ΔF_2). Die Raten sinken von ΔF_1 = 1,05% (bzw. ΔF_2 = 1,95%) in der Geburtsjahrgangsgruppe 1950 bis 1959 auf ΔF_1 = 0,72% (bzw. ΔF_2 = 0,91%) in der Gruppe 1990 bis 2002. Die Inzuchtzunahme von den Eltern auf die jeweils letzte Generation innerhalb der Geburtsjahrgangsgruppe ist bei den zwischen 1950 und 1959 geborenen Hunden, auch unter der Einbeziehung der Vollständigkeitsindices, sehr hoch (ΔF_3 = 3,67% ; ΔF_4 = 5,55%). Die Inzuchtraten sinken jedoch schon in der nächsten Geburtsjahrgangsgruppe stark ab. ΔF_3 beträgt nur noch 0,57% und unter Einbeziehung des Vollständigkeitsindex nimmt die Inzucht sogar ab (ΔF_4 = -0,13%). In den darauf folgenden Jahrgängen sind die Inzuchtraten sehr gering. In der Gruppe 1990 bis 2002 steigt der Wert auf ΔF_3 = 1,39% an, er wird jedoch durch die Einbeziehung des Vollständigkeitsindex relativiert (ΔF_4 = 0,13%).

Tabelle 9

Inzuchtraten (ΔF_{1-4}) innerhalb der Geburtsjahrgänge 1950 bis 2002 des Hannoverschen Schweißhundes

Geburtsjahrgangs-gruppe	Inzuchtraten			
	ΔF_1 (%)	ΔF_2 (%)	ΔF_3 (%)	ΔF_4 (%)
1990-2002	0,719	0,908	1,394	0,128
1980-1989	0,969	1,281	0,870	0,538
1970-1979	0,969	1,499	0,350	0,890
1960-1969	1,076	1,538	0,568	-0,132
1950-1959	1,054	1,945	3,671	5,551

Inzuchtverursacher

Es wurde bei 29 Hannoverschen Schweißhunden festgestellt, dass sie mehr als 1% zu der Inzucht in der gesamten Population beitragen. Auffällig ist, dass sich darunter auch 11 Hündinnen befinden. 7 dieser 29 Hannoverschen Schweißhunde sind in dem österreichischen Zuchtbuch verzeichnet (4 Rüden und 3 Hündinnen). Der höchste Anteil, den ein österreichischer Hund an der Inzucht der gesamten deutschen Population hat, wird von einem Rüden verursacht und beträgt 2,45%. Für eine Inzuchtsteigerung von mehr als 3% tragen 5 Hunde bei (3 Rüden und 2 Hündinnen). Sie stammen alle aus dem Zuchtbuch des Vereins Hirschmann. Den höchsten Inzuchtbeitrag von den weiblichen Hunden verursacht eine Hündin mit 4,23% und von den männlichen Hunden ein Rüde mit 5,77%.

2.3.3 Verwandtschaft

Auch die Verwandtschaftskoeffizienten wurden zur Veranschaulichung ihrer Verteilung in der Population in Gruppen eingeteilt (Tabelle 10). Ca. 35% der Tiere weisen einen Verwandtschaftskoeffizienten zwischen 0 bis 5% auf. Kein Verwandtschaftskoeffizient konnte bei 19,13% der Hunde berechnet werden. In die Gruppe 3 (Verwandtschaftskoeffizienten von 5 bis 10%) fallen ca. 16% der Hunde. Eine Verwandtschaft von über 30 % zeigen nur ca. 3%, von über 40% nur 0,8% der

Hannoverschen Schweißhunde. Auch bei einer Gegenüberstellung der Verwandtschaftskoeffizienten nach Geschlechtern sind keine erheblichen Schwankungen der Anteile zwischen Rüden und Hündinnen feststellbar.

Tabelle 10
Verteilung der Verwandtschaftskoeffizienten (in Prozent) in der gesamten Population des Hannoverschen Schweißhundes

Verwandtschafts-koeffizient	Gruppen Nr.	Gesamt	Hündinnen	Rüden
Mittelwert ± SD		7,17 ± 8,68	7,18 ± 8,69	7,16 ± 8,67
R = 0	1	18,22	18,40	18,06
0 < R ≤ 5	2	37,50	37,31	37,66
5 < R ≤ 10	3	15,92	15,84	16,00
10 < R ≤ 15	4	9,95	10,13	9,78
15 < R ≤ 20	5	8,53	8,44	8,62
20 < R ≤ 25	6	5,61	5,58	5,63
25 < R ≤ 30	7	2,43	2,35	2,33
30 < R ≤ 35	8	0,98	0,99	0,97
35 < R ≤ 40	9	0,43	0,43	0,42
40 < R	10	0,53	0,54	0,52
Maximum		76,54	76,54	75,18

SD: Standardabweichung.

Die Tabelle 11 gibt einen Überblick über die Entwicklung der durchschnittlichen und maximalen Verwandtschaftskoeffizienten in der nach Geburtsjahrgängen eingeteilten Population. Die Geschlechter werden zusätzlich getrennt voneinander betrachtet.
Ab dem Geburtsjahrgang 1950 nähert sich der durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient einem Wert von 10% an. Ein Wert von über 11% tritt in der Gruppe 4 (Geburtsjahrgänge 1960 bis 1970) auf. Tiere mit hohen maximalen Verwandtschaftskoeffizienten von über 75% sind in den Gruppen 3, 4 und 8 vorhanden. Die Gruppen mit diesen hohen Werten fallen in besonders zu beachtende Zeiträume. Die Gruppe 8 liegt zeitlich nach dem ersten Weltkrieg.

Die Gruppen 3 und vor allem 4 fallen in den Zeitraum, in dem aufgrund steigenden Bedarfs verstärkt gezüchtet wurde.

Tabelle 11

Durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizienten ($\bar{x}$, in %) dessen Standardabweichungen (SD) und maximale Verwandtschaftskoeffizienten (Max) innerhalb von Geburtsjahrgängen der gesamten Population des Hannoverschen Schweißhundes

Geburts-jahrgänge	Nr.	Gesamt			Hündinnen			Rüden		
		$\bar{x}$	± SD	Max	$\bar{x}$	± SD	Max	$\bar{x}$	± SD	Max
Gesamt		7,17	± 8,68	76,54	7,18	± 8,69	76,54	7,16	± 8,67	75,18
1990-2002	1	10,29	± 9,61	63,24	10,45	± 9,64	63,24	10,14	± 9,57	63,24
1980-1989	2	10,91	± 10,02	67,18	10,83	± 10,03	65,56	10,98	± 10,02	67,19
1970-1979	3	10,49	± 9,76	75,18	10,38	± 9,70	75,18	10,62	± 9,82	66,40
1960-1969	4	11,71	± 9,80	75,18	11,66	± 9,94	74,83	11,75	± 9,71	75,18
1950-1959	5	9,58	± 8,28	70,72	9,46	± 8,22	70,72	9,70	± 8,34	66,90
1940-1949	6	7,61	± 6,95	69,05	7,65	± 7,02	63,52	7,59	± 6,89	69,05
1930-1939	7	6,55	± 6,59	72,98	6,68	± 6,67	72,98	6,44	± 6,51	72,98
1920-1929	8	4,97	± 6,19	76,54	4,85	± 6,08	76,54	5,08	± 6,30	74,95
1910-1919	9	2,35	± 4,01	67,08	2,37	± 4,01	61,03	2,33	± 4,02	67,08
< 1909	10	0,76	± 2,99	69,64	0,71	± 2,83	69,64	0,79	± 3,13	69,64

Vergleichbar zur Darstellung der Werte der Inzuchtkoeffizienten wird in Tabelle 12 der durchschnittliche und der maximale Verwandtschaftskoeffizient in Genanteilsgruppen betrachtet. Dabei sind die Genanteilsherkünfte aus dem österreichischen und dem deutschen Zuchtbuch berücksichtigt. Der durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient ist mit 12% in der Gruppe, in der 40 bis 60% der Genanteile von Schweißhunden, die im Verein Hirschmann gezüchtet wurden, stammen, am höchsten. Der durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient ist mit 75% in dieser Gruppe ebenfalls hoch und wird nur noch von dem Wert (76,5%) in der Gruppe von 80-100% Genanteil aus dem deutschen Zuchtbuch übertroffen. Auch bei den österreichischen Genanteilsgruppen liegt der höchste durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient mit 11,6% in der Gruppe von 40-60%. Außerdem ist in dieser Gruppe der

zweithöchste maximale Verwandtschaftskoeffizient von 75% zu finden, während der höchste Maximalwert (76,5%) in der Gruppe von 0-20% Genanteil aus Österreich auftritt.

Tabelle 12

Durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizienten ($\bar{x}$, in %), deren Standardabweichungen (SD) und maximale Verwandtschaftskoeffizienten (Max) für Genanteilsgruppen der gesamten Population der Hannoverschen Schweißhunde

Genanteile	Genanteile aus Deutschland				Genanteile aus Österreich			
	Anteil an Population	$\bar{x}$	± SD	Max	Anteil an Population	$\bar{x}$	± SD	Max
80 – 100 %	46,81	3,53	± 5,72	76,54	0,32	4,93	± 7,11	70,72
60 – 79 %	8,18	9,38	± 8,35	67,02	4,69	10,59	± 9,50	67,19
40 – 59 %	12,59	11,99	± 10,21	75,18	31,14	11,58	± 10,07	75,18
20 – 39 %	27,90	10,80	± 9,64	67,19	14,87	8,97	± 8,16	67,02
0 – 19 %	4,53	5,04	± 6,39	70,72	48,98	3,50	± 5,68	76,54

2.4 Diskussion

Bei der Betrachtung der Ergebnisse ist grundsätzlich der besondere Verlauf der Zuchtgeschichte der Hannoverschen Schweißhunde zu beachten. Durch den über 100-jährigen, gut dokumentierten Zuchtverlauf ist es möglich, auf Besonderheiten in der Geschichte einzugehen. Ein besonderes Augenmerk ist auf die Situation in den beiden Weltkriegen zu legen. Die Geburtenrate sinkt in diesen Zeiträumen stark ab. Im Zeitraum des ersten Weltkrieges (speziell in den Jahren 1915 bis 1917) wurden nur 11 Hunde geboren, die in das Zuchtbuch aufgenommen wurden (1915 / 6; 1916 / 2; 1917 / 3). In dem Zeitraum des Zweiten Weltkrieges (speziell von 1940 bis 1945) sind es nur 27 Tiere (1940 / 3; 1941 / 10; 1942 / 1; 1943 / 6; 1944 / 6; 1945 /1). Nach diesen Einschnitten musste die Population auf wenigen Tieren wieder aufgebaut werden. Weiterhin ist zu beobachten, dass nach dem zweiten Weltkrieg bis in die Mitte der siebziger Jahre die Geburtenrate sehr niedrig bleibt. Von 1950 bis 1975 liegt die durchschnittliche Geburtenrate bei 16,4 Tieren pro Jahr. Erst mit

Ansteigen der Hochwildbestände, speziell der Schwarzwildbestände, werden verstärkt Hannoversche Schweißhunde gezüchtet, weil der Bedarf an diesen spezialisierten Hunden steigt. Die Geburtenrate stieg auf 31,5 Welpen pro Jahr in den Jahren 1976 bis 2002.

2.4.1 Genanteile aus anderen Zuchtbüchern

Bei der Betrachtung der Entwicklung der Genanteile in den Geburtsjahrgängen wird deutlich, dass den Zuchtverantwortlichen des Vereins Hirschmann die Problematik einer Zucht in einer kleinen Population auf einer sehr schmalen Populationsbasis bewusst ist. Dieser Problematik wird anscheinend entgegen gewirkt. Bereits seit etwa 1940 wird bei der Zucht auf Hannoversche Schweißhunde aus Österreich zurückgegriffen. Der Genanteil der österreichischen Hunde an der deutschen Zucht nimmt in der heutigen Population einen großen Prozentsatz ein. Er ist sogar so groß, dass er gut 15% über dem Anteil von in Deutschland gezüchteten Hunden liegt. Aber auch aus anderen europäischen Ländern werden Hunde eingekreuzt. Ihr Anteil an der deutschen Zucht ist bei weitem nicht so stark wie der österreichische, aber insgesamt beträgt er in der Gruppe der von 1990 bis 2002 geborenen Hunde 20,6 %. Bereits im Jahre 1930 wurde der internationale Schweisshunde-Verband (ISHV) gegründet. In ihm sind heute fast alle europäischen Länder mit ihren anerkannten Schweißhundevereinen vertreten (Puchmüller, 2002). Dass die Zusammenarbeit gut gelingt, ist an diesen Zahlen zu erkennen. Inwiefern jedoch alle Hunde und somit alle Genanteile auf vielleicht wenige deutsche Hunde zurückzuführen sind, lässt sich nur vermuten. Der Versuch, die österreichischen Vorfahren auf die deutschen Hunde zurückzuführen, gelang durch Aufnahme der Stammbäume aus dem Zuchtbuch des Österreichischen Schweißhunde Verbandes nur vereinzelt. Die hier zur Verfügung stehenden österreichischen Bücher gingen nicht weit genug zurück (1935), um verläßliche Aussagen über den Ursprung der in Österreich gezüchteten Hannoverschen Schweißhunde zu machen. Auf Grund der akribischen Zuchtbuchführung in allen Ländern sind die unbekannten Genanteile über den ganzen Populationszeitraum sehr gering. Diese Berechnung der Genanteile darf jedoch nicht darüber hinweg täuschen, dass es sowohl Zuchtlinien mit sehr hohen Anteilen als auch solche mit äußerst geringen Anteilen an ausländischem Blut geben kann.

2.4.2 Inzucht

Bei der Zuchtplanung wird der Inzucht gerade in kleinen Populationen eine große Aufmerksamkeit geschenkt. In der Geschichte der Züchtung von Tieren, sowohl von Nutz- als

auch Heimtieren, sind die Werte, die die Inzucht und ihre Entwicklung in der Population beschreiben, seit langem von hohem Interesse. Die Gefahr von negativen Folgen der Inzucht wie die Inzuchtdepression, das gehäufte Auftreten von Erbdefekten, erhöhte genetische Drift oder das frühzeitige Erreichen eines Selektionsplateaus (Falconer, 1984), steht einer Konsolidierung vieler Leistungsparameter durch ein auf wenigen Zuchttieren basierendem Zuchtprogramm entgegen. In der Zucht des Hannoverschen Schweißhundes ist es vorrangig die Leistung, die es zu erhalten gilt. Primär ist dies die ausgezeichnete Nasenarbeit, gepaart mit Ruhe, Standhaftigkeit und Schärfe am Wild. Das äußere Erscheinungsbild spielt nur insofern eine Rolle, dass es dem Hund eine hervorragende Basis für seine Aufgabe sichert. In der langen Zuchtgeschichte des Hannoverschen Schweißhundes im Verein Hirschmann wurde vor allem zur Zeit der Vereinsgründung, aber auch bis in die fünfziger Jahre hinein oft versucht, die Leistung durch Inzucht zu erhalten oder auch zu steigern. Oft wurde der Verein zu einem solchen Vorgehen durch den speziellen Verlauf der Zuchtgeschichte gezwungen. So gibt es nach Andreas (1957) sowohl in Deutschland als auch in Österreich keinen Hannoverschen Schweißhund mehr, dessen Stammbaum in gerader Ahnenfolge mütterlicherseits nicht eine von fünf Hündinnen benennt, die in dem deutschen bzw. österreichischen Zuchtbuch aufgeführt sind. Ein Ahne aller Hannoverschen Schweißhunde soll die Hündin „Isolde-Hahnenklee“ (Zuchtbuchnummer 581) sein. Dies ist eine Hündin, auf die nach dem ersten Weltkrieg bei der Zucht verstärkt zurückgegriffen werden mußte. Tatsache ist, dass die Leistung unter dieser besonderen Zuchtgeschichte nicht gelitten hat. Eine sehr gewissenhafte Kontrolle der Zucht durch den Verein und ein sehr detaillierter fortlaufender Leistungsnachweis für jeden Hund gewährleistet, dass die Zuchtverantwortlichen ständig über den Stand der Leistung in der Zucht im Bilde sind. Dies führt dazu, dass diesen Hunden eine absolut überdurchschnittliche Leistung nachgesagt wird. Hieraus ist festzustellen, dass der Inzucht und ihrem Verlauf in der Zucht im Verein Hirschmann ein besonderes Augenmerk zukommen muss.

Eine der wichtigsten Feststellungen bei der Auswertung der Inzuchtkoeffizienten ist die, dass in der Geburtsjahrgangsgruppe von 1990 bis 2002 erstmals im Vergleich zu den vorherigen Gruppen kein Inzuchtzuwachs auftritt, sondern die Inzucht abnimmt. Die Schwankungen in den Werten vor 1950 verdeutlichen die zum Teil unzureichende Pedigreeinformation. Gleichzeitig zu diesen Schwankungen treten sehr große Maximalwerte von bis zu 38 % auf. Dies ist ein sicheres Indiz dafür, dass im Verein Hirschmann in den Jahren vor 1950 verstärkt

unter Inkaufnahme von Inzuchtsteigerung gezüchtet wurde. Die Verteilung der Inzuchtkoeffizienten in der gesamten deutschen Population zeigt, dass die Inzuchtkoeffizienten sehr gleichmäßig zwischen Hündinnen und Rüden verteilt sind. Dass ein großer Anteil der im Zuchtbuch aufgeführten Hunde nicht ingezüchtet ist, dürfte wahrscheinlich hauptsächlich auf die Einkreuzung von Hunden aus anderen Zuchtbuchbereichen zurückzuführen sein, da der Anteil der Gründertiere der Population, welche keine Stammbauminformationen aufweisen, bereits berücksichtigt ist.

Insgesamt sind die Inzuchtkoeffizienten gleichmäßig in der Population verteilt. Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient für alle Hunde ist unter Berücksichtigung der Gesamtindividuenzahl von 2495 Hunden mit 6,35% relativ niedrig. Bei diesem Wert ist allerdings zu beachten, dass auch hier viele Tiere aus der Geschichte des Vereins mit einfließen, bei denen die nötigen Ahneninformationen zur Berechnung des Inzuchtkoeffizienten fehlen und dieser Wert somit unterschätzt ist.

Im Vergleich wurde für die im Deutschen Teckelklub 1888 e.V. von 1985 bis 2002 gezüchteten Dackel ein durchschnittlicher Inzuchtkoeffizient von 5,24% bei einer Populationsgröße von etwa 210.500 Hunden berechnet (Gresky, 2003). Beim Deutschen Schäferhund wurde für ca. 78.500 Hunde der Geburtsjahrgänge 1992 bis 2000 ein mittlerer Inzuchtkoeffizient von 0,4% berechnet (Hamann et al., 2003). Für die Population des Entlebucher Sennenhundes (Schweizer Sennenhund Verein für Deutschland e.V.) lag der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient bei 4,64%, wobei 3324 Tiere aus den Geburtsjahrgängen von 1969 bis 2001 berücksichtigt wurden (Heitmann et al., 2003). Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient der im Klub für tibetische Hunde gezüchteten Population der Tibet Terrier betrug bei etwa 6110 Tieren der Geburtsjahrgänge 1979 bis 1999 0,89% (Ketteritzsch et al., 2003). 303 Border Collies der Arbeitsgemeinschaft Border Collie Deutschland e.V. (Geburtsjahrgänge 1983 bis 1998) wiesen insgesamt einen durchschnittlichen Inzuchtkoeffizienten von 2,6% auf (Hoffmann et al., 2003). Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient für die finnische Population der Finnischen Bracke (35.715 Hunde der Geburtsjahrgänge 1983 bis 1992) betrug 3,12% und des Finnischen Spitzes (19.361 Hunde der Geburtsjahrgänge 1978 bis 1982) 7,16% (Karjalainen und Ojala, 1997). In einer Studie in den Niederlanden wurden Populationsparameter an Hunden, die 1994 geboren wurden, für fünf Rassen verglichen. Hierbei wurden folgende durchschnittliche Inzuchtkoeffizienten ermittelt: Berner Sennenhund (n = 3140) 5,6%, Bouvier de Flandres (n = 2903) 4,6%, Boxer

(n = 2330) 6,1%, Golden Retriever (n = 5412) 1,8% und Kooiker Dog (n = 492) 7,0% (Nielen et. al., 2001).

Im Vergleich mit der Literatur zeigt sich somit, dass die durchschnittlichen Inzuchtkoeffizienten in anderen Hundepopulationen niedriger sind als beim Hannoverschen Schweißhund. Dies dürfte zum einen mit der größeren Anzahl der Zuchttiere in den verglichenen Zuchtpopulationen und zum anderen auch mit der Vollständigkeit der Daten für die Berechnung der Inzuchtkoeffizienten zusammenhängen. Da in der vorliegenden Studie versucht wurde, die Abstammungsdaten seit der Gründung des Zuchtvereins möglichst vollständig zu erfassen, dürften die Inzuchtkoeffizienten höher ausgefallen sein als wenn nur limitierte Pedigreeinformation benutzt worden wäre.

Erfreulich ist, dass die Inzuchtzunahme von Generation zu Generation im Vergleich der Geburtsjahrgangsgruppen in den letzten 50 Jahren rückläufig ist. Dies ist ein sicheres Zeichen für eine durchdachte Zuchtstrategie. Die Abnahme der Inzuchtraten ΔF_1 und ΔF_2 ist vor allem bei der Betrachtung der ΔF_3 und ΔF_4 Werte der Geburtsjahrgangsgruppe von 1950 bis 1959 bedeutsam. Gerade in diesen Geburtsjahrgängen liegt die Inzuchtrate ΔF_4 mit 5,55% sehr hoch. Die Einkreuzung von ausländischen Hunden und gezielte Anpaarungen führten schon in der darauffolgenden Geburtenjahrgangsgruppe zum rapiden Rückgang der Inzuchtrate, die auch in den folgenden Generationen gering bleibt.

Bei der Feststellung der Inzuchtverursacher fiel auf, dass die Hunde, die mehr als 1% der Inzucht verursachen, zum Großteil zu der Zeit in der Zucht eingesetzt wurden, als die Gesamtanzahl der Hunde stark dezimiert war. Es spiegelt sich also wieder, dass die Population auf wenigen weiblichen und männlichen Tieren neu aufgebaut werden musste. Ein Beispiel hierfür ist die in der Literatur erwähnte „Isolde Hahnenklee“ (geboren 1921). Sie trägt 3,95% zur Inzucht bei. Ein Hinweis, dass bei geringer Anzahl von Hunden, auf ihr die Population zwischen den Weltkriegen wieder aufgebaut und sich ihr Genanteil in der Population konsolidiert hat.

2.4.3 Verwandtschaft

Innerhalb der Gesamtpopulation der Hannoverschen Schweißhunde beträgt der durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient 7,17%. Hündinnen und Rüden tragen gleichmäßig zu diesem Wert bei. Wenn man die Verteilung der Verwandtschaftskoeffizienten betrachtet, fällt auf, dass über 18% aller Verwandtschaftskoeffizienten den Wert Null haben und knapp 37,5% einen Wert von unter oder gleich 5% aufweisen. Somit liegen über die

Hälfte (55,5%) der Verwandtschaftskoeffizienten unter oder genau auf der fünf Prozentmarke. Bei der Bewertung dieses hohen Anteils muss unbedingt beachtet werden, dass alle Tiere, d.h. auch die Gründertiere, mit in die Berechnung einbezogen wurden. Da diese Tiere aufgrund fehlender Pedigreeinformationen scheinbar mit den anderen aufgeführten Hunden unverwandt sind, wovon in der Realität sicher nicht auszugehen ist, wird der Anteil von Verwandtschaftskoeffizienten des Wertes Null gesteigert. In der Darstellung der durchschnittlichen Verwandtschaftskoeffizienten in den Geburtsjahrgangsgruppen wird dies dadurch belegt, dass trotz hoher maximaler Verwandtschaftskoeffizienten die durchschnittlichen Werte im Vergleich zu den Jahrgängen nach 1950 eher gering sind. Hier senken die niedrigen Verwandtschaftskoeffizienten, welche aus unvollständigen Stammbäumen resultieren, den durchschnittlichen Wert. Einen ähnlichen Effekt üben die aus anderen Zuchtbüchern eingekreuzten Hunde aus. Auch sie sind, wenn ihr Stammbaum gar nicht oder nicht weit genug zurück verfolgt werden konnte, mit der restlichen Population nicht oder nur sehr gering verwandt. Auch hier ist stark zu bezweifeln, ob dies wirklich der Fall ist. Bei Vergleichen mit anderen Populationen muss also in Betracht gezogen werden, zwischen welchen Hunden die Verwandtschaftskoeffizienten berechnet wurden. Gut ein Drittel aller Verwandtschaftskoeffizienten weist einen Wert zwischen 5 und 20% auf. Dieser relativ hohe Anteil führt dazu, dass der durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient auf einen Wert von deutlich über fünf Prozent angehoben wird. Hohe Werte von über 30% treten nur bei 2% aller Hunde auf. Die Maximalwerte in den einzelnen Geburtsjahrgangsgruppen zeigen jedoch, dass einige Tiere mit anderen sehr eng verwandt sind. In den besonders kritischen Zeiten der Zucht mußte auch notgedrungen auf diese eng verwandten Hunde bei der Anpaarung zurückgegriffen werden. Bei der Entwicklung der durchschnittlichen Werte hat die Einkreuzung von ausländischen Hunden sicherlich einen großen Teil zur erstmaligen Senkung des durchschnittlichen Verwandtschaftskoeffizienten in den Geburtsjahrgangsgruppen ab 1960 beigetragen. Auch die maximalen Verwandtschaftskoeffizienten sinken seit den sechziger Jahren ab. Dies ist auch unter Berücksichtigung der Unabwägbarkeiten der beschriebenen Problematik ein Indiz für eine vorausschauende Zuchtplanung. Um niedrige Inzuchtkoeffizienten beim Hannoverschen Schweißhund zu erreichen bzw. zu erhalten, sollten bei jeder geplanten Anpaarung auch Alternativen berücksichtigt werden, die keine oder nur eine geringe Verwandtschaft zu den jeweiligen Paarungspartnern aufweisen.

2.5 Zusammenfassung

Es wird die gesamte seit der Gründung des Vereins Hirschmann (1894) in dem Zuchtbuch registrierte Population (n = 2495) des Hannoverschen Schweißhundes untersucht. Die Berechnungen erfolgten auf der Basis aller zur Verfügung stehenden Pedigreeinformationen. Die Zucht gestaltete sich aufgrund einer geringen Anzahl von Zuchttieren, welche zusätzlich in den beiden Weltkriegen stark dezimiert wurde, schwierig. Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient der gesamten Population betrug 6,35%. Von 1950 bis 1990 stieg der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient von 8,3 auf 9,7%. In der Geburtsjahrgangsgruppe von 1990 bis 2002 fiel der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient auf 9,2% ab. Die Inzuchtraten gingen seit 1950 zurück. Für die letzten 8 Generationen betrug die durchschnittliche Inzuchtzunahme pro Generation 0,71%. Der durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient der Gesamtpopulation lag bei 7,17%, wobei hohe Werte von über 75 % auftraten. Aus 8 anderen europäischen Zuchtbüchern für den Hannoverschen Schweißhund wurden Genanteile in der deutschen Population festgestellt. Den aus Österreich stammenden Hannoverschen Schweißhunden kam mit 24,4% der größte Anteil zu. Der Anteil der Hannoverschen Schweißhunde aus dem deutschen Zuchtbuch machte 67% aus.

2.6 Literatur

Andreas, K. (1957): Schweißhundzucht ist Leistungszucht. Die Pirsch **19,** 42-45.

Barth, W.-E. (1969): Der Hannoversche Schweißhund als Beispiel der Entwicklung eines deutschen Jagdhundes. Diss. agr., Forstliche Fakultät, Georg-August-Universität Göttingen.

Falconer, D.S. (1984): Einführung in die quantitative Genetik. Eugen Ulmer, Stuttgart, 74-95.

Gresky, C. (2003): Genetische Analyse zur Vererbung der Progressiven Retina Atrophie und Katarakt beim Dackel. Diss. med. vet. in Vorbereitung, Tierärztliche Hochschule Hannover.

Hamann, H., T. Kirchhoff, O. Distl (2003): Bayesian analysis of heritability of canine hip dysplasia in German Shepherd Dogs. J. Anim. Breed. Genet. **120**, 258-268.

Heitmann, M., H. Hamann, R. Brahm, H. Grußendorf, C.U. Rosenhagen, O. Distl (2003): Analysis of prevalences of presumed inherited eye diseases in Entlebucher Mountain dogs. In preparation.

Hoffmann, U., H. Hamann, O. Distl (2003): Genetische Analyse von Merkmalen der Leistungsprüfung für Koppelgebrauchshunde. 1. Mitteilung: Leistungsmerkmale. Berl. Münch. Tierärztl. Wschr. **116**, 81-89.

Karjalainen, L., M. Ojala (1997): Generation intervals and inbreeding coefficients in the Finnish Hound and the Finnish Spitz. J. Anim. Breed. Genet. **114**, 33-41

Ketteritzsch, K., H. Hamann, R. Brahm, H. Grußendorf, C.U. Rosenhagen, O. Distl (2003): Genetic analysis of presumed inherited eye diseases in Tibetan Terriers. Vet. J. **166**, in press.

Nielen, A.L., S. van der Beek, G.J. Ubbink, B.W. Knol (2001): Population parameters to compare dog breeds: differences between five Dutch purebred populations. Vet. Quart. **23**, 43-49.

Puchmüller, W. (2002): Rasse Portrait - Die Hannoverschen Schweißhunde. Wild und Hund **9**, 58-61.

SCHMIDT, T., Mayer M., Simon D. (1993): Analyse der westfälischen Rotbuntzucht bezüglich Inzucht, Verwandtschaft und Fremdgenanteilen. Züchtungskunde **65**, 102-111.

Wrede, J., T. Schmidt (2003): OPTI-MATE Version 3.8. Ein Management-Programm zur Minimierung der Inzucht in gefährdeten Populationen. Programmbeschreibung. Institut für Tierzucht und Vererbungsforschung, Tierärztliche Hochschule Hannover.

2.7 Development of the population size, contribution of foreign breeds, inbreeding and degree of relationships of the entire Hanoveranian Scenthound population registered in the stud book of the kennel club Hirschmann e.V.

by Lars LÜPKE and Ottmar DISTL

The entire dog population of Hanoveranian Scenthounds registered since the foundation of the kennel club Hirschmann in the year 1894 was analysed for the development of the inbreeding and relationship coefficient and the contribution of Hanoveranian Scenthound population of foreign countries. The analyses were performed using all available pedigree information. In the history, the breeding of the Hanoveranian Scenthound was difficult because of the low number of breeding dogs which was additionally reduced during World War I and II. The mean coefficient of inbreeding of the entire German population was 6.35%. From 1950 to 1990, the mean coefficient of inbreeding increased from 8.3% to 9.7%. In the birth years from 1990 to 2002, the mean coefficient of inbreeding decreased slightly to 9.2%. The rates of inbreeding decreased since 1950. For the last 8 generations the increase of the coefficients of inbreeding per generation was 0.71%. The mean degree of relationship of the entire population was 7.17%, whereby values higher than 75% were found. Gene contributions of 8 other European stud books for the Hanoveranian Scenthound could be found in the German population. Hereby, the Austrian Hanoveranian Scenthounds have the largest impact on the German population with 24.4%. The proportion of genes from the German stud book amounted to 67%.

KAPITEL 3

Analyse der aktuellen Population der im Verein Hirschmann e.V. gezüchteten Hannoverschen Schweißhunde

Lars LÜPKE und Ottmar DISTL

Deutsche tierärztliche Wochenschrift **111** (2004) 70-75

Analyse der aktuellen Population der im Verein Hirschmann e.V. gezüchteten Hannoverschen Schweißhunde

3.1 Einleitung

Die Population des Hannoverschen Schweißhundes wird in Deutschland unter der Verantwortung des Vereins Hirschmann e.V. gezüchtet. Dieser Verein besteht bereits seit 1894 und kontrolliert seitdem ununterbrochen die Zucht dieser Hunde. Der Verein Hirschmann ist der einzige vom Verband für das Deutsche Hundewesen anerkannte Zuchtverein für den Hannoverschen Schweißhund in Deutschland. Aber auch schon vor der Gründung des Vereins beschäftigte man sich intensiv mit der Zucht von Schweißhunden.

Der Ursprung dieser Hunde liegt in der Rassengruppe der Bracken, welche wiederum auf die Segusier (Keltenbracke) zurückzuführen sind (BARTH, 1969). Von den Bracken wurden diejenigen mit besonders guter Nasenleistung als Leithund geführt. Die Leithunde hatten die Aufgabe durch Auffinden der Fährte den Jäger zum Wild zu führen. Dieser wegen seiner Fähigkeiten als wertvollster Jagdhund angesehene Hund wurde bis etwa in die Mitte des 18. Jahrhunderts immer weiter veredelt und auf einen äußerst hohen Leistungsstandard gebracht (BARTH, 1969). Mit der Weiterentwicklung der Waffentechnik und Änderung der Jagdmethoden änderten sich auch die Aufgaben dieser Hunde. Schrittweise fand die Rasse immer stärkere Verwendung bei der Schweißarbeit. Die Schweißarbeit besteht darin, verletztes Wild (Schusseinwirkung, Unfall) auf Grund seiner Fährte zu finden und zu stellen. Diese Hunde wurden als Schweißhunde bezeichnet, obwohl sie der Rasse nach fast unverändert geblieben sind (BARTH, 1969). Die weitere Zucht der Schweißhunde wurde maßgeblich vom Hannoverschen Jägerhof mit seiner Jahrhunderte alten Erfahrung aus der Leithundezucht und Führung vorangetrieben und beeinflusst.

Heute hat der Zuchtwart außergewöhnlich hohe Kontrollmöglichkeiten über den Ablauf der Zucht nach den Richtlinien des Vereins. Dies führte unter anderem dazu, dass die Population über den langen Zeitraum hinweg sehr klein geblieben ist. Jedoch verfügen die wenigen Hannoverschen Schweißhunde über ein außergewöhnlich hohes Leistungsniveau. Dieses Leistungsniveau zu halten, ist das Ziel des Vereines. Voraussetzung ist die Erhaltung und Verbesserung der Leistungseigenschaften trotz der geringen Populationsgröße. Um mögliche Auswirkungen von genetischer Drift und Inzucht auf das Leistungsniveau einschätzen zu

können, ist es notwendig, die heutige Populationsstruktur der Hannoverschen Schweißhunde zu untersuchen.

Deshalb werden Genanteile der Gründerrassen, Verwandtschaftskoeffizienten, Inzuchtrate und Inzuchtkoeffizienten der aktuell lebenden Hannoverschen Schweißhunde, die im Zuchtbuch des Vereins Hirschmann registriert sind, bestimmt, um die Populationsstruktur zu charakterisieren. Das Ziel der Arbeit ist es, für die Zucht des Hannoverschen Schweißhundes Hinweise zu geben, wie die genetische Variabilität möglichst gut erhalten werden kann, und die Inzucht und die damit zusammenhängenden Probleme vermieden werden können ohne den bisher erreichten Leistungsstandard abzusenken.

3.2 Material und Methoden

In dem Zuchtbuch des Vereins Hirschmann wurden seit seiner Gründung im Jahre 1894 bis Ende 2002 insgesamt 2495 Hannoversche Schweißhunde registriert. Jedoch werden nicht alle im Zuchtbuch aufgeführten Hunde in der Zucht eingesetzt. In den ersten zwanzig bis dreißig Jahren der Zucht wurden häufig nur die Zuchttiere aufgenommen. Später ging man mehr und mehr dazu über, alle Hunde, die unter Aufsicht des Vereins gezüchtet wurden, in dem Zuchtbuch zu vermerken. Aktuell werden also alle Würfe von Zuchttieren in ihrer Gesamtheit aufgenommen.

Von den 2495 im Zuchtbuch registrierten Hunden gelten 334 als lebend. Die Festlegung der Zahl lebender Hunde bereitete Problem, da es im Verein keine Verpflichtung gibt, die gestorbenen Hunde zu melden. Es werden alle Hunde, die nicht definitiv tot sind, oder auf Grund zu hohen Alters nicht mehr leben können, als lebend geführt. Diese 334 Hunde sind als aktuell lebende Population definiert. Die tatsächliche Zahl dürfte aber nicht sehr stark abweichen, da der Zuchtwart einen sehr guten Überblick über die gesamte Population hat. Mit ihm wurde bei der Festlegung der Anzahl der lebenden Hunde Rücksprache gehalten. Alle vorhandenen Daten wurden mit dem Programm OPTI-MATE 3.8 (WREDE u. SCHMIDT, 2003) erfasst.

Von den lebenden 334 Hunde sind 176 (52,7%) Rüden und 158 (47,3%) Hündinnen. Der Anteil der Geschlechter ist also nahezu ausgeglichen. In der Tabelle 1 ist dargestellt, welche Alterstruktur in der aktuellen Population vorliegt. Die Geburtsjahrgänge sind in Dreijahresabschnitte eingeteilt. 60,7% der Hunde sind 6 Jahre alt oder jünger. Die Anzahl der lebenden Hunde in den danach folgenden Geburtsjahrgangsstufen nimmt deutlich ab. Über 6 Jahre und unter 13 Jahren sind 35,7% der Hunde alt. Der geringe Anteil der älteren Hunde ist

größtenteils durch die Gefahren bedingt, denen die Hunde bei ihrer Arbeit ausgesetzt sind (z.B. wehrhaftes Wild, unbeabsichtigte Schußverletzungen).

Tabelle 1
Struktur der lebenden Population des Hannoverschen Schweißhundes.

Geburtsjahr	Alter	Anzahl der Hunde
2000-2002	< 3 Jahre	105
1997-1999	4-6 Jahre	98
1994-1996	7-9 Jahre	64
1991-1993	9-12 Jahre	55
≤ 1990	> 12 Jahre	12

Die Geburtenrate beträgt seit dem Jahr 1991 34,2 Geburten pro Jahr. In dem Zeitraum von 1950 bis 1975 lag diese nur bei 16,4 und in den Jahren 1976 bis 1990 bei 29,6 Geburten pro Jahr. Nicht alle der aufgeführten Hunde stammen aus deutscher Zucht. Es wurden sowohl Hunde in das Zuchtbuch aufgenommen, bei denen beide Elternteile oder nur ein Elternteil aus einem ausländischen Zuchtbuch für Hannoversche Schweißhunde stammten. Von den lebenden Hunden stammen insgesamt 41 Tiere von Vorfahren ab, die in ausländischen Zuchtbüchern für Hannoversche Schweißhunde eingetragen sind. Die Verteilung der Elterntiere nach der Herkunft ist in Tabelle 2 aufgeführt. Hier fällt auf, dass viele Hunde, die ursprünglich aus der Zucht des Österreichischen Schweißhund-Vereines stammen, in die deutsche Population eingekreuzt wurden. Aber auch eine große Anzahl anderer Herkunftsländer sind vertreten. Bei der Datenaufnahme des gesamten Datenmaterials wurde deutlich, dass 92 in das Zuchtbuch des Vereins Hirschmann eingetragene Hannoversche Schweißhunde von Hunden aus dem österreichischen Zuchtbuch abstammen. Um die Stammbäume der aktuell lebenden Hunde zu vervollständigen und eine eventuelle Abstammung der österreichischen Elterntiere aus dem deutschen Verband zu berücksichtigen, wurden die Pedigree-Daten der österreichischen Hunde unter Verwendung der uns zur Verfügung gestellten österreichischen Zuchtbücher übernommen. Die Zahl der zusätzlich aufgenommenen Hunde betrugt 182. Somit stammen 312 Tiere (10,8%) aller in die Grunddatendatei aufgenommenen Tiere aus dem österreichischen Zuchtbuch. Ebenfalls wurde die Abstammung von 4 als direkten Vorfahren aufgeführten Hunden aus der ehemaligen DDR

nachverfolgt, um eine mögliche Verbindung mit dem Zuchtbuch des Vereins Hirschmann herzustellen.

Tabelle 2:
Abstammung von Elterntieren nach dem Herkunftsland der Zuchtverbände.

Herkunft der Eltertiere		Anzahl Tiere in der aktuellen Population
1. Elterntier	2. Elterntier	
Deutschland	Deutschland	293
Deutschland	Österreich	12
Deutschland	Ungarn	2
Deutschland	Frankreich	2
Deutschland	Polen	2
Deutschland	Tschechien	1
Österreich	Österreich	13
Österreich	Slowakei	1
Österreich	Schweden	1
Tschechien	Tschechien	3
Ungarn	Ungarn	2
Polen	Polen	1
Frankreich	Frankreich	1
Gesamt		334

Bei der Eingabe der Daten in das Programm OPTI-MATE 3.8 (WREDE u. SCHMIDT, 2003) wurde jeder Hund mit einem Vermerk versehen, ob er tot ist oder als lebend angesehen wird. So ist es möglich, die Population nicht nur nach den Geburtsjahrgängen der Hunde einzuteilen, sondern auch die Unterscheidung von gesamter und lebender Population für die anschließenden Berechnungen zu treffen. Für die Berechnung der Genanteile wurde von der Zuchtbuchangehörigkeit der Gründertiere in den Pedigrees ausgegangen. Die Genanteile sind somit ein Maß dafür, in welchem Umfang Hannoversche Schweißhunde aus anderen Herkunftsländern in die Population der im Verein Hirschmann gezüchteten Hunde eingekreuzt wurden. Hier sind die Durchschnittswerte der als lebend geführten Hunde anteilig an der lebenden Population aufgeführt. Da bisher in jedem Land nur ein Zuchtverband

besteht, ist die Bezeichnung des Zuchtbuches eines Verbandes mit dem Land identisch, in dem es geführt wird.

Die Inzuchtraten wurden unter Zuhilfenahme des Vollständigkeitsindexes nach der Methode von WRIGHT (FALCONER, 1984) geschätzt. Bei der Schätzung nach dieser Methode wurden in diesem Fall 10 Generationen berücksichtigt. Der Vollständigkeitsindex (VI) ist nach SCHMIDT et al. (1993) ein Hilfsmittel, um Fehlschätzungen der Inzuchtrate zu verringern. Der Vollständigkeitsindex gibt den Anteil tatsächlicher Inzuchtbindungen von Pedigrees zur Anzahl möglicher Bindungen an. Damit wird die Quantifizierung der Inzuchtunterschätzung bei lückenhafter Abstammung ermöglicht, so dass die Resultate besser vergleichbar werden. Die Inzuchtraten ΔF_1 und ΔF_2 geben den auf zwei verschiedene Arten geschätzten durchschnittlichen Inzuchtzuwachs pro Generation an. ΔF_1 ergibt sich, indem der ermittelte Inzuchtkoeffizient durch die Anzahl der berücksichtigten Ahnengenerationen minus eins dividiert wird. Unter Einbeziehung des Vollständigkeitsindex ergibt sich daraus ΔF_2 ($\Delta F_2 = \Delta F_1$ / VI). ΔF_3 und ΔF_4 geben die Inzuchtzunahme von den Eltern auf die aktuelle Population an. ΔF_4 berücksichtigt hierbei wieder den Vollständigkeitsindex. Mit der Inzuchtrate ΔF_5 wird der zu erwartende Inzuchtzuwachs für die kommende Generation unter Einbeziehung der aktuellen Zuchtpopulation dargestellt ($\Delta F_5 = 1/(2N_e)$). Die effektive Populationsgröße ($N_e = 4 \times M \times W/(M + W)$, $N_e = 1/(2\Delta F_i)$) ist definiert als die Populationsgröße, die bei einem Populationsverhältnis von 1:1, gleicher Nachkommenzahl aller Eltern und Zufallspaarung denselben Inzuchtzuwachs aufweist.

In weitergehenden Auswertungen wurden der Inzucht- und Verwandtschaftskoeffizient unter Berücksichtigung aller bekannten Ahnen eines jeden Tieres berechnet. Dafür wurde ein eigenes Programm in der Programmiersprache FORTRAN entwickelt.

Der Inzuchtkoeffizient ist Maß für die Wahrscheinlichkeit, dass zwei Allele an einem Genort eines Individuums herkunftsgleich sind. Der Verwandtschaftskoeffizient gibt den durchschnittlich zu erwartenden Anteil herkunftsgleicher Gene zweier Individuen an. Die Auswertung aller resultierenden Koeffizienten wurde mit SAS, Version 8.2, unter Verwendung der Prozeduren MEANS und FREQ durchgeführt.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Genanteile aus anderen Zuchtbüchern

Wie aus Tabelle 2 hervorgeht, werden im Verein Hirschmann Hannoversche Schweißhunde aus anderen Ländern Europas in die aktuelle deutsche Population eingekreuzt. Aber auch in der Vergangenheit wurde mit Hunden gezüchtet, deren Eltern nicht in dem deutschen Zuchtbuch aufgeführt sind. Um den Einfluss von Zuchttieren aus anderen Populationen auf die aktuelle deutsche Population des Hannoverschen Schweißhundes einschätzen zu können, wurden die Genanteile aller Herkunftsrassen berechnet.

In Tabelle 3 sind die prozentualen Genanteile in der lebenden Population aufgeführt. Auffällig ist, dass die Genanteile von Hunden aus Österreich mit 46,5% um mehr als 15% höher liegen als die Genanteile der aus Deutschland stammenden Zuchttiere (29,8%). Dies veranschaulicht, wie stark hier österreichische Zuchttiere eingekreuzt wurden. Von den anderen Zuchtverbänden, die bei weitem nicht so stark vertreten sind wie Österreich, sind Hunde, die aus Tschechien stammen, mit 7,6% am stärksten vertreten. Schweizer Hunde sind zu 6,1% vertreten, ungarische mit 4,3 % und slowakische mit 2,02%. Außerdem sind Genanteile aus Polen, Frankreich und Jugoslawien in der deutschen Population festzustellen. Ihre Anteile liegen jeweils unter 1 %. Bei den aktuell lebenden Hunden sind 2,7% der Genanteile keinem Zuchtverband zuzuordnen. Die Verteilung der Genanteile der verschiedenen ausländischen Populationen ist zwischen den Geschlechtern ausgeglichen.

In der Tabelle 3 ist auch der Unterschied zwischen der aktuellen und der gesamten deutschen Population in der prozentualen Verteilung der Genanteile zu erkennen. Während in der gesamten Population der Anteil der Zuchttiere aus dem deutschen Zuchtbuch deutlich am höchsten ist und an zweiter Stelle der Anteil der Zuchttiere aus Österreich steht, ist in der aktuellen Population das Verhältnis umgekehrt. In der vergleichenden Tabelle ist auch zu erkennen, dass der Anteil der Hunde aus anderen Zuchtbüchern (Ungarn, Tschechien, Schweiz, Slowakei) in der lebenden Population größer ist als an der gesamten.

Tab. 3: Verteilung der Genanteile (in %) entsprechend der Herkunftspopulationen in der aktuellen deutschen Population und in der gesamten deutschen Population des Hannoverschen Schweißhundes.

Herkunftsland	Aktuelle Population			Gesamte Population
	Gesamt	Rüden	Hündinnen	Gesamt
Deutschland	29,75	29,51	30,01	68,98
Österreich	46,52	45,72	46,51	24,37
Ungarn	4,29	5,08	3,40	0,98
Tschechien	7,59	7,47	7,72	1,65
Schweiz	6,06	5,85	6,29	2,69
Jugoslawien	0,33	0,43	0,22	0,37
Frankreich	0,45	0,28	0,63	0,06
Slowakei	2,02	2,10	1,94	0,73
Polen	0,75	0,57	0,95	0,22
Unbekannt	2,68	2,99	2,33	1,92

3.3.2 Inzucht

Inzuchtkoeffizienten

In der Tabelle 4 wurde die Entwicklung der Inzuchtkoeffizienten mit Hilfe der Einteilung der Population in Altersklassen verfolgt. Innerhalb der Klassen wurden die Inzuchtkoeffizienten der betreffenden Tiere gemittelt und somit der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient und seine Standardabweichung für die jeweilige Klasse ermittelt. Weiterhin ist der maximale Inzuchtkoeffizient in jeder Klasse festgehalten. Innerhalb der Altersklassen wurde zusätzlich eine Unterscheidung zwischen weiblicher und männlicher Population getroffen. Es fällt auf, dass der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient innerhalb der Altersklassen kontinuierlich abnimmt. Er fällt um 2,4% von 11,5% auf 8,1% in den aktuellsten Geburtenjahrgängen. Die Maximalwerte der Inzuchtkoeffizienten stabilisieren sich in den letzten 6 Geburtenjahrgängen bei 15%.

Tabelle 4

Durchschnittliche ($\bar{x}$) und maximale (Max) Inzuchtkoeffizienten (in %) und deren Standardabweichungen (SD) nach Geburtsjahrgängen der aktuellen, der gesamten und der seit 1950 bestehenden deutschen Population des Hannoverschen Schweißhundes.

Geburts-	Gesamt			Hündinnen			Rüden		
jahrgänge	$\bar{x}$	± SD	Max.	$\bar{x}$	± SD	Max.	$\bar{x}$	± SD	Max.
≤ 1990	11,50	± 1,66	14,09	11,68	± 2,41	14,09	11,41	± 1,34	13,82
1991-1993	10,14	± 3,39	13,78	10,24	± 3,28	13,78	10,02	± 3,55	13,78
1994-1996	9,39	± 5,54	15,55	9,83	± 5,67	15,55	9,00	± 5,47	15,55
1997-1999	9,35	± 5,17	15,01	9,00	± 5,08	15,01	9,42	± 5,27	15,01
2000-2002	8,07	± 4,80	15,01	8,78	± 4,67	14,49	7,40	± 4,88	15,01
Aktuell F (%)	9,16	± 4,85	15,55	9,38	± 4,75	15,55	8,97	± 4,75	15,55
Gesamt F (%)	6,35	± 6,01	37,98	6,43	± 6,08	37,98	6,29	± 5,95	28,13
Seit 1950 F (%)	9,03	± 5,09	36,50	9,13	± 5,19	36,50	8,95	± 5,00	22,33

Der mittlere Inzuchtkoeffizient aller lebenden Tiere ist, neben dem maximalen Inzuchtkoeffizienten ebenso der Tabelle 4 zu entnehmen. Die Werte der gesamten Population und aller Hunde, die seit 1950 in das Zuchtbuch aufgenommen wurden, sind ebenfalls dargestellt. Der Mittelwert des Inzuchtkoeffizienten der lebenden Population ist um fast ein Drittel höher als derjenige der Gesamtpopulation. Hierbei ist jedoch auf die geringe Vollständigkeit der Stammbäume der Gründertiere in der Gesamtpopulation Rücksicht zu nehmen. Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient der weiblichen lebenden Tiere ist um ca. 0,4% höher als der Inzuchtkoeffizient der männlichen Hunde. Der maximale Inzuchtkoeffizient ist mit 15,55% in der lebenden Population wesentlich geringer als in der Gesamtpopulation.

In Tabelle 5 ist die Verteilung der Inzuchtkoeffizienten der lebenden Tiere dargestellt. Bei 3 Hunden (0,9%) konnte kein Inzuchtkoeffizient berechnet werden, da sie Gründertiere der zu

untersuchenden Population darstellen. Bei 10,78% der Hunde beträgt der Inzuchtkoeffizient Null. Am häufigsten haben die Hunde einen Inzuchtkoeffizienten zwischen 9 und 15%. Inzuchtkoeffizienten von über 15% kommen zu 5,7% vor. Für die Rüden und Hündinnen ergibt sich eine ähnliche Verteilung der Inzuchtkoeffizienten.

Tabelle 5
Verteilung der Inzuchtkoeffizienten (in %) in der aktuellen deutschen Population des Hannoverschen Schweißhundes.

Inzuchtkoeffizient	Gesamt Anzahl	%	Hündinnen	%	Rüden	%
F nicht berechenbar (Gründertiere)	3	0,90	2	1,27	1	0,57
F = 0	36	10,78	14	8,86	22	13,07
0 < F ≤ 3	14	4,20	3	1,90	11	6,25
3 < F ≤ 6	30	8,98	18	11,40	12	6,82
6 < F ≤ 9	40	11,98	21	13,29	19	10,80
9 < F ≤ 12	98	29,34	40	25,32	58	32,96
12 < F ≤ 15	94	28,15	72	32,91	42	23,86
F > 15	19	5,69	8	5,06	11	6,25

In der Tabelle 6 sind der durchschnittliche und maximale Inzuchtkoeffizient in Genanteilsgruppen aufgeführt. Unterschieden werden die Genanteile aus dem Zuchtbuch des Vereins Hirschmann und dem Österreichischen Schweißhunde Verband. Bei den Gruppen, bei denen die Genanteile aus dem deutschen Zuchtverein dargestellt werden, ist die Gruppe mit 30 bis 39% Genanteil mit 57,5% am stärksten vertreten. In dieser Gruppe wurde der höchste maximale Inzuchtkoeffizient mit 15,6% und der zweithöchste durchschnittliche Inzuchtkoeffizient mit 11,4% festgestelt. Den höchsten durchschnittlichen Inzuchtkoeffizienten (14,2%) besitzt ein Hund der Gruppe, in der 40 bis 49% der Genanteile aus dem deutschen Zuchtbuch stammen. Die Hunde, bei denen nur 0 bis 19% der Genanteile aus dem deutschen Zuchtbuch stammen (11,7%), weisen alle einen Inzuchtkoeffizienten von Null auf.

Tabelle 6

Durchschnittliche Inzuchtkoeffizienten ($\bar{x}$, in %) deren Standardabweichungen (SD) und maximale Inzuchtkoeffizienten (Max) für Genanteilsgruppen der aktuell lebenden Population Hannoverscher Schweißhunde.

Genanteil	Genanteile aus Deutschland				Genanteile aus Österreich			
	Anteil an Population	$\bar{x}$	± SD	Max	Anteil an Population	$\bar{x}$	± SD	Max
> 69%	0	-	-	-	0	-	-	-
60 – 69 %	0	-	-	-	3,29	12,28	± 1,16	15,01
50 – 59 %	0	-	-	-	54,79	12,30	± 1,93	15,55
40 – 49 %	2,69	14,24	± 0,44	14,61	18,26	9,16	± 2,41	14,61
30 – 39 %	57,49	11,36	± 3,24	15,55	10,18	3,03	± 0,83	3,75
20 – 29 %	28,14	7,99	± 3,68	13,56	6,59	0,55	± 0,75	1,53
10 – 19 %	8,68	0	± 0	0	4,49	0	± 0	0
0 – 9 %	2,99	0	± 0	0	2,40	0	± 0	0

Bei der Darstellung der Genanteilsgruppen aus Österreich (Tab. 6) fällt auf, dass hier der größte Anteil der aktuell lebenden Population (54,8%) einen Genanteil aus Österreich aufweist, der zwischen 50 und 60% liegt. In dieser Gruppe ist auch der Hund mit dem höchsten Inzuchtkoeffizienten von 15,6% zu finden, und es liegt der höchste durchschnittliche Inzuchtkoeffizient von 12,3% vor. In der Gruppe, in der 60 bis 70% der Genanteile von österreichischen Hannoverschen Schweißhunden abstammen, ist der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient nur geringfügig niedriger (12,3%) wobei hier nur 3,3% der Population vertreten sind. Auch bei den Genanteilsgruppen, in denen der Anteil aus dem österreichischen Zuchtbuch dargestellt wird, haben 6,9% der Hunde mit einem Genanteil von unter 20% einen Inzuchtkoeffizienten von Null.

Inzuchtrate

Die Inzuchtraten der lebenden Population des Hannoverschen Schweißhundes sind in Tabelle 7 aufgeführt. Im Durchschnitt nahm die Inzucht in den zehn zurückliegenden Generationen mit ΔF_1 = 0,71% bzw. nach Einbeziehung der Vollständigkeitsindices mit ΔF_2 = 0,96% je Generation zu. Bei der getrennten Betrachtung für Rüden und Hündinnen weichen diese Werte nicht wesentlich voneinander ab. Der Inzuchtanstieg von den Elterntieren auf die aktuelle Population beträgt ΔF_3 = 0,01%. Unter Berücksichtigung des Vollständigkeitsindex ergibt sich ΔF_4 = -0,27%. Bei diesen Inzuchtraten weichen die Werte der weiblichen Tiere (ΔF_3 =0,10%; ΔF_4 = -0,094%) deutlich von denen der männlichen (ΔF_3 = -0,41%; ΔF_4 = -0,44%) ab. Ein negativer Wert der Inzuchtrate bedeutet, dass die Inzucht bei den betrachteten Generationen im Durchschnitt abnimmt. Die künftig zu erwartende Inzuchtrate beträgt in der lebenden Population, ΔF_5 = 0,018%. Die effektive Populationsgröße N_e beträgt 70,91. In den betrachteten 10 Generationen liegt der Vollständigkeitsindex bei 73,34%. Populationsgröße und Vollständigkeitsindex weichen bei Rüden und Hündinnen nicht wesentlich von den Werten der aktuellen Gesamtpopulation ab.

Tabelle 7

Inzuchtraten (ΔF_{1-5}), effektive Populationsgröße (N_e) und Vollständigkeitsindex (VI) der aktuellen deutschen Population des Hannoverschen Schweißhundes.

Parameter	Gesamt	Hündinnen	Rüden
N_e	70,91	69,25	72,46
VI (%)	73,34	74,41	72,39
ΔF_1 (%)	0,705	0,722	0,690
ΔF_2 (%)	0,961	0,970	0,953
ΔF_3 (%)	0,010	0,098	-0,407
ΔF_4 (%)	-0,266	-0,094	-0,438
ΔF_5 (%)	0,018	0,018	0,018

3.3.3 Verwandtschaft

Die Verteilung der Verwandtschaftskoeffizienten der lebenden Hunde ist in Tabelle 8 dargestellt. 10,8% aller Verwandtschaftskoeffizienten haben den Wert 0. Am stärksten ist die Gruppe mit einem Verwandtschaftskoeffizienten von 0 bis 5% mit ca. 30,6% vertreten. Die nachfolgenden 4 Gruppen weisen Anteile in einer Größenordnung von ca. 11-14% auf. Höhere Verwandtschaftskoeffizienten (über 25%) treten bei ca. 6,5% der Hunde auf, und Verwandtschaftskoeffizienten von über 40% nur mehr bei knapp 1% der Hunde. Der maximale Verwandtschaftskoeffizient liegt bei Rüden und Hündinnen bei 63% und im Mittel bei 10,2%. Die Verteilung der Verwandtschaftskoeffizienten unterscheidet sich nicht zwischen Rüden und Hündinnen.

Tabelle 8

Verteilung der Verwandtschaftskoeffizienten (in %) in der aktuellen deutschen Population des Hannoverschen Schweißhundes.

Verwandtschafts-koeffizient (R)	Gesamt	Hündinnen	Rüden
R = 0	10,76	10,89	10,65
0 < R ≤ 5	30,64	30,14	31,09
5 < R ≤ 10	13,94	13,33	14,49
10 < R ≤ 15	12,62	12,87	12,40
15 < R ≤ 20	14,60	15,00	14,25
20 < R ≤ 25	10,92	11,15	10,72
25 < R ≤ 30	3,95	4,00	3,61
30 < R ≤ 35	1,45	1,47	1,43
35 < R ≤ 40	0,34	0,34	0,34
40 < R	0,77	0,81	0,73
Mittelwert ± SD	10,23 ± 9,60	10,37 ± 9,65	10,10 ± 9,55
Maximum	63,24	63,24	63,24

In der Tabelle 9 sind der durchschnittlichen Verwandtschaftskoeffizient und der maximale Verwandtschaftskoeffizient nach Genanteilsgruppen aufgeführt. Wie bei der Tabelle 6 werden die Genanteile aus dem Zuchtbuch des Vereins Hirschmann und dem Österreichischen Schweißhunde Verband unterschieden. Bei den Gruppen, bei denen die Genanteile aus dem deutschen Zuchtverein dargestellt werden, ist in der Gruppe mit 30 bis 39% deutschem Genanteil der höchste maximale Verwandtschaftskoeffizient mit 63,3% und der zweithöchste durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient mit 11,6% vertreten. Der höchste durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient (12,3%) ist in der Gruppe vertreten, in der 40 bis 49% der Genanteile aus dem deutschen Zuchtbuch stammen.

Tabelle 9

Durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizienten ($\bar{x}$, in %) dessen Standardabweichungen (SD) und maximale Verwandtschaftskoeffizienten (Max) innerhalb von Teilpopulationen der aktuell lebenden Population des Hannoverschen Schweißhundes.

Genanteil	Genanteile aus Deutschland				Genanteile aus Österreich			
	Anteil an Population	$\bar{x}$	± SD	Max	Anteil an Population	$\bar{x}$	± SD	Max
> 69%	-	-	-	-	-	-	-	-
60 – 69 %	-	-	-	-	3,29	11,29	±10,85	62,91
50 – 59 %	-	-	-	-	54,79	11,77	±11,49	63,24
40 – 49 %	2,69	12,31	±10,23	62,76	18,26	10,61	±10,07	62,76
30 – 39 %	57,49	11,55	±10,05	63,24	10,18	8,46	±8,06	59,78
20 – 29 %	28,14	9,80	±8,91	61,99	6,59	6,45	±6,27	53,77
10 – 19 %	8,68	5,53	±5,65	54,24	4,49	4,11	±4,80	52,78
0 – 9 %	2,99	0,72	±2,87	51,14	2,40	0,001	±2,06	50,00

Bei der Darstellung der Genanteilsgruppen aus Österreich (Tab. 9) fällt auf, dass in der Gruppe, in der 50 bis 59% der Genanteile auf das österreichische Zuchtbuch zurückzuführen sind, der höchste Verwandtschaftskoeffizient von 63,2% zu finden ist, und gleichzeitig der höchste durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient von 11,8% vorliegt. In der Gruppe, in der 60 bis 69% und 40 bis 49% der Genanteile von österreichischen Hannoverschen

Schweißhunden stammen, ist der durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient nur geringfügig niedriger (11,3% bzw. 10,6%).
Hohe durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizienten treten sowohl in den Genanteilsgruppen, die vorwiegend den deutschen wie den österreichischen Einfluss wie repräsentieren, auf. Ebenso verhält es sich mit den maximalen Verwandtschafts- und Inzuchtkoeffizienten.

3.4 Diskussion

Die Geburtenraten zeigen, dass seit 1950 sehr wenige Hunde zur Anpaarung bereitstanden. Es muss weiterhin beachtet werden, dass gerade in den Zeiträumen der beiden Weltkriege die Anzahl der Hannoverschen Schweißhunde stark reduziert wurde, und in der Folgezeit die Zucht auf den wenigen verbliebenen Hunden aufgebaut werden musste. Die augenblickliche Populationsgröße von 334 Hunden ist gering. Unter diesen Gesichtspunkten ist besonderes Augenmerk auf die Einkreuzung bzw. die Genanteile aus anderen Zuchtbüchern des Hannoverschen Schweißhundes und auf die Inzuchtkoeffizienten zu legen.

3.4.1 Genanteile aus anderen Zuchtbüchern

Die Genanteile von Hunden aus dem österreichischen Zuchtbuch an der lebenden Population sind sehr hoch. Grund hierfür ist eine verstärkte Einkreuzung österreichischer Hannoverscher Schweißhunde, die seit Ende des zweiten Weltkrieges zu beobachten ist. Da der Prozentsatz so hoch ausfällt, sind auch andere Gegebenheiten in der Zuchtgeschichte zu beachten. Die Genanteile der Gründertiere wurde mit 100% für das Land angegeben, in dem der betreffende Hund im Zuchtbuch geführt wird. Da zu vermuten ist, dass die österreichischen Hunde ursprünglich aus der deutschen Zucht abstammen, und somit ihre Vorfahren zum großen Teil mit den deutschen Vorfahren übereinstimmen, ist der Genanteil der österreichischen Hunde nicht als völlig „fremdes Blut“ anzusehen. Durch die Verfolgung der österreichischen Stammbäume und ihre Aufnahme in die Grunddatendatei wurde versucht, dieser Tatsache Rechnung zu tragen. Da aber die Stammbäume des österreichischen Zuchtbuches nur bis zum Jahr 1935 zurück reichten, konnte eine Abstammung dieser Hunde von den gleichen Ahnen, die in der deutschen Zucht auftreten, nicht nachgewiesen werden. Deshalb ist aus genetischer Sicht eine Erhöhung der genetischen Variabilität durch das vermehrte Einkreuzen österreichischer Hunde, auch wenn es in diesem hohen Maße geschah, in Frage zu stellen.

Ähnlich verhält es sich mit den Genanteilen aus den anderen europäischen Ländern. Es konnte nicht explizit für jedes Land der Ursprung der Hunde geklärt werden. Aber auch hier ist sehr oft die Abstammung von deutschen Hannoverschen Schweißhunden zu vermuten. Was aus den Werten der Genanteile abgelesen werden kann ist, dass im internationalen Schweißhunde Verband auf eine vermehrte Zusammenarbeit geachtet wird. Dies zeigt insbesondere der Vergleich der Genanteile der lebenden und der gesamten deutschen Population. Hier fällt auf, dass insgesamt die Genanteile aus den anderen europäischen Ländern stark ansteigt. Von einer Verbesserung der Zuchtsituation durch das Erschließen einer breiteren Zuchtbasis ist trotz der Vermutung, dass die ausländischen Hunde auf die gleichen Ahnen zurückgeführt werden können, auszugehen.

3.4.2 Inzucht

Das wichtigste Ziel bei der Planung der Zucht des Hannoverschen Schweißhundes im Verein Hirschmann ist der Erhalt der herausragenden Leistung der Hunde. Das äußere Erscheinungsbild spielt nur insofern eine Rolle, dass es dem Hund eine solide Basis für seine Aufgabe sichert. Gerade aber in so kleinen Populationen, wie es die des Hannoverschen Schweißhundes darstellt, muss auf die Inzucht ein besonderes Augenmerk gelegt werden. Die Gefahr von negativen Folgen der Inzucht wie die Inzuchtdepression, das gehäufte Auftreten von Erbdefekten, erhöhte genetische Drift oder das frühzeitige Erreichen eines Selektionsplateaus (FALCONER, 1984) stehen einer Konsolidierung vieler Leistungsparameter durch ein auf wenige Zuchttiere basierendem Zuchtprogramm entgegen. Bewusst, aber auch durch äußere Gegebenheiten erzwungen, wurde in der Geschichte der Zucht des Hannoverschen Schweißhundes häufig Inzucht angewandt. Vor diesem Hintergrund ist es äußerst wichtig, gerade die Parameter der Inzucht in der aktuell lebenden Population zu untersuchen, um Aussagen über den heutigen Stand der Zucht geben zu können.

Die Entwicklung der durchschnittlichen Inzuchtkoeffizienten in den Altersklassen der aktuell lebenden Population ist sehr positiv. Es liegt eine Verringerung des Wertes um 2,4% in etwa 15 Geburtsjahrgängen vor. Der Wert sinkt somit in der aktuellsten Altersklasse (8,1%) unter den Durchschnitt der aktuell lebenden Population und der Population seit 1950. Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient der aktuell lebenden Population liegt mit 9,2% nur leicht über dem Durchschnitt aller Hunde, die seit 1950 geboren wurden. Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient der gesamten Population ist nur bedingt vergleichbar, da bei diesem die Gründertiere mit ihren fehlenden Pedigreeinformationen berücksichtigt sind. Die maximalen

Inzuchtkoeffizienten der gesamten Population liegen deutlich über denen der lebenden Population und denen der einzelnen Altersklassen. Die maximalen Inzuchtkoeffizienten der lebenden Population sind sogar um mehr als die Hälfte geringer als die der gesamten Population.

Unter Beachtung der Umstände, unter denen die Zucht vorangetrieben wird, wäre ein höherer durchschnittlicher Inzuchtkoeffizient in der aktuellen Population zu erwarten. Dies wurde jedoch durch die Hereinnahme von Hunden aus ausländischen Zuchtbüchern des Hannoverschen Schweißhundes vermieden. Für andere Hundepopulationen wurden geringere durchschnittliche Inzuchtkoeffizienten berechnet. Jedoch ist die Anzahl der Zuchthunde in diesen Zuchtpopulationen meist wesentlich höher. Zum Beispiel wurde für die im Deutschen Teckelklub 1888 e.V. von 1985 bis 2002 gezüchteten Dackel ein durchschnittlicher Inzuchtkoeffizient von 5,24% bei einer Populationsgröße von etwa 210.500 Hunden berechnet (GRESKY 2003). Beim Deutschen Schäferhund betrug der mittlere Inzuchtkoeffizient 0,4% bei ca. 78.500 berücksichtigten Hunden der Geburtsjahrgänge von 1992 bis 2000 (HAMANN et al. 2003). 303 Border Collies der Arbeitsgemeinschaft Border Collie Deutschland e.V. (Geburtsjahrgänge 1983 bis 1998) wiesen insgesamt einen durchschnittlichen Inzuchtkoeffizienten von 2,6% auf (HOFFMANN et al. 2003). Für die Population des Entlebucher Sennenhundes (Schweizer Sennenhund Verein für Deutschland e.V.) lag der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient bei 4,64%, wobei 3324 Tiere aus den Geburtsjahrgängen von 1969 bis 2001 berücksichtigt wurden (HEITMANN et al. 2003). Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient der im Klub für tibetische Hunde gezüchteten Population der Tibet Terrier betrug bei etwa 6110 Tieren der Geburtsjahrgänge1979 bis 1999 im Mittel 0,89% (KETTERITZSCH et al. 2003). Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient für die Population der Finnischen Bracke (35.715 Hunde der Geburtsjahrgänge 1983 bis 1992) und des Finnischen Spitzes (19.361 Hunde der Geburtsjahrgänge 1978 bis 1982) beliefen sich auf 3,12% bzw. 7,16% (KARJALAINEN u. OJALA 1997). Eine Auswertung von Daten von Rassehunden, die 1994 in den Niederlanden geboren wurden, wiesen folgende durchschnittliche Inzuchtkoeffizienten auf: Berner Sennenhund (n = 3140) 5,6%, Bouvier de Flandres (n = 2903) 4,6%, Boxer (n = 2330) 6,1%, Golden Retriever (n = 5412) 1,8% und Kooiker Dog (n = 492) 7,0% (NIELEN et al. 2001).

Die Verteilung der Inzuchtkoeffizienten zeigt, dass für insgesamt 36 Hunde (10,8%) in der aktuellen Population ein Inzuchtkoeffizient von 0% berechnet wurde. Von diesen 36 Tieren gehören 28 zu den Hunden, die in der Tabelle 2 aufgeführt sind, und somit direkt von Hunden

aus anderen Zuchtbüchern abstammen. Mehr als 50% der lebenden Hunde weisen einen Inzuchtkoeffizienten zwischen 10 und 15% auf. Über diesem Wert liegen ca. 6% der Hunde.
Auch die erwartete Inzuchtrate ist als sehr niedrig einzuschätzen, während sie in den letzten 10 Generationen bei 0,71% pro Generation lag. Die Inzuchtzunahme von den Elterntieren auf die aktuelle Population ist unter Einbeziehung des Vollständigkeitsindexes sogar negativ. Das heißt, die Inzucht nimmt von den Elterntieren auf die letzte aufgeführte Generation ab. Diese Abnahme ist bei den männlichen Hunden um fast 0,35% stärker als bei den weiblichen. Diese Tendenz stimmt mit den Werten aus der Entwicklung der Inzuchtkoeffizienten in den Altersklassen überein. Aus den insgesamt sehr niedrigen Inzuchtraten resultiert eine mit 0,02% sehr gering geschätzte Zunahme der Inzucht in der nächsten Generation.
Die effektive Populationsgröße der lebenden Population beträgt 70,91. Diese effektive Populationsgröße N_e ist eine wichtige Kenngröße der Populationsgenetik für die langfristige Entwicklung einer Rasse. Die effektive Populationsgröße ist ein bedeutender Parameter um auch bei unterschiedlicher Anzahl männlicher und weiblicher Zuchttiere den Inzuchtzuwachs und die Zufallsdrift zwischen verschieden großen Populationen vergleichen zu können. Nach den Empfehlungen des Ausschusses der DGfZ zur Erhaltung genetischer Vielfalt bei landwirtschaftlichen Nutztieren (1992) gilt für die Nutztiere, dass zur Einschränkung der Gefahren von Inzucht, Inzuchtschäden und dem zufälligen Genverlust durch genetische Drift ein möglichst großer Zuchttierbestand mit mindestens einer effektiven Populationsgröße von $N_e = 50$ aufrechterhalten werden sollte. Der Richtwert wird bei der Population des Hannoverschen Schweißhundes eingehalten, wodurch der Inzuchtzuwachs auf unter 1 % je Generation gehalten werden kann. Jedoch ist zu beachten, dass nur durch die momentane stärkere Blutzufuhr aus Österreich, Tschechien, Schweiz, Ungarn, Slowakei und anderen europäischen Staaten der Inzuchtzuwachs auf einen sehr geringen Wert gedrückt wird. Nach einigen Generationen wird nach Verbreitung der Zuchtlinien aus dem Ausland die Inzucht wieder soweit fortgeschritten sein, dass danach ein stärkerer Inzuchtanstieg auftritt. Empfehlenswert ist eine längerfristige Planung der Populationsentwicklung unter Berücksichtigung der Inzuchtentwicklung.

3.4.3 Verwandtschaft

Da der Verwandtschaftskoeffizient den durchschnittlich zu erwartenden Anteil herkunftsgleicher Gene zweier Individuen angibt, ist er ein guter Parameter um einen Überblick über die mögliche genetische Variabilität in der aktuellen Population der

Hannoverschen Schweißhunde zu erlangen. Etwa 10% der Verwandtschaftskoeffizienten haben den Wert Null. Das heißt, dass bei den betreffenden Hunden eine Chance besteht, dass sie Träger stark heterozygoten Erbgutes sind. Hier besteht die Verbindung zu der Inzucht in der Population. Je höher die genetische Variabilität bei den zur Zucht zur Verfügung stehenden Hannoverschen Schweißhunden ist, desto geringer ist die Gefahr, dass sich negative Effekte der Inzucht in der Population auswirken können. Unter diesem Gesichtspunkt ist es positiv, dass weniger als ein Prozent der Verwandtschaftskoeffizienten einen Wert von über 40% aufweist. Bei einer Anpaarung von Hunden mit so hohen Verwandtschaftskoeffizienten ist die Chance, dass herkunftsgleiche Gene bei einer Anpaarung aufeinandertreffen, relativ hoch und somit steigt auch die Gefahr für negative Auswirkungen der Inzucht. Unter Beachtung der außergewöhnlichen Bedingungen der Zucht des Hannoverschen Schweißhundes ist es weiterhin erfreulich, dass der Anteil der Verwandtschaftskoeffizienten unter 10% sehr hoch ist. Die Aussagekraft der Verwandtschaftskoeffizienten muss jedoch kritisch betrachtet werden, da die Einkreuzung von Hunden aus anderen europäischen Ländern zu geringeren Verwandtschaftskoeffizienten in der aktuellen deutschen Population führt, obwohl möglicherweise diese Hunde aus dem europäischen Ausland wiederum auf denselben Ursprungsstamm der Hannoverschen Schweißhunde zurückgehen und damit keine neue genetische Variabilität in die aktuelle deutsche Population einbringen. Dies wäre dann zu befürchten, wenn alle europäischen Hannoverschen Schweißhunde auf einen gemeinsamen Stamm von den identischen Vorfahren zurückgeführt werden könnte.

3.5 Zusammenfassung

Der Hannoversche Schweißhund ist ein hochspezialisierter Jagdhund mit einer lange zurückreichenden Zuchtgeschichte. Der Zuchtverein Hirschmann e.V. hat sich zum Ziel gesetzt, ein hohes Leistungsniveau in der kleinen Population des Hannoverschen Schweißhundes zu erhalten. Deshalb soll für die aktuelle Population des Hannoverschen Schweißhundes die Populationsstruktur über die Genanteile der Gründerrassen von anderen europäischen Zuchtvereinen, Verwandtschaftskoeffizienten, Inzuchtrate und Inzuchtkoeffizienten untersucht werden. In die Untersuchung flossen alle aktuellen Hunde (n = 334) ein. Die Stammbäume wiesen über 10 Generationen einen Vollständigkeitsindex von 73,3 % auf. Auffällig ist der Einfluss von Hannoverschen Schweißhunden aus dem österreichischen Zuchtverband. Der Blutanteil der Hunde aus dem österreichischen Zuchtbuch beträgt 46,5 % und ist damit deutlich höher als der aktuelle deutsche Blutanteil mit 29,8 %. Der Blutanteil von tschechischen, schweizer und ungarischen Hunden lag zwischen 4,3 und 7,6 %. Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient der aktuellen deutschen Population beträgt 9,2 % bei einem maximalen Wert von 15,6 %. Für die letzten 10 Generationen beträgt die durchschnittliche Inzuchtzunahme pro Generation 0,71% und unter Berücksichtigung des Vollständigkeitsindex 0,96 %. Von den Elterntieren auf die letzte Generation war eine Inzuchtabnahme von 0,09 % zu verzeichnen. Die erwartete Inzuchtrate für die kommende Generation beträgt 0,02 %. Die effektive Populationsgröße (N_e) hat einen Wert von 70,9 und liegt damit über dem kritischen Grenzwert von N_e = 50. Der durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient der aktuellen Population beträgt 11,2% mit einem Maximalwert von 73,6%. Die momentane Zufuhr von Blutlinien aus dem europäischen Ausland hat dazu geführt, dass eine weitere Inzuchtzunahme vermieden werden konnte.

3.6 Literatur

ANDREAS, K. (1957): Schweißhundzucht ist Leistungszucht. Die Pirsch 19, 42-45.

AUSSCHUSS DER DGfZ ZUR ERHALTUNG GENETISCHER VIELFALT BEI LANDWIRTSCHAFTLICHEN NUTZTIEREN (1992): Empfehlungen zur Erhaltung lebender Tierbestände einheimischer gefährdeter Nutztierrassen. Züchtungskunde 64, 77-80.

BARTH, W.-E. (1969): Der Hannoversche Schweißhund als Beispiel der Entwicklung eines deutschen Jagdhundes. Diss. agr., Georg-August-Universität Göttingen.

FALCONER, D.S. (1984): Einführung in die quantitative Genetik. Eugen Ulmer, Stuttgart, 74-95.

GRESKY, C. (2003): Genetische Analyse zur Vererbung der Progressiven Retina Atrophie und Katarakt beim Dackel. Diss. med. vet. in Vorbereitung, Tierärztliche Hochschule Hannover.

HAMANN, H., KIRCHHOFF, T., DISTL, O. (2003): Bayesian analysis of heritability of canine hip dysplasia in German Shepherd Dogs. J. Anim. Breed. Genet. 120, 258-268.

HEITMANN, M., HAMANN, H., DISTL, O. (2003): Genetic analysis of presumed inherited eye diseases in Entlebucher Mountain dogs. In preparation.

HOFFMANN, U., HAMANN, H., DISTL, O. (2003): Genetische Analyse von Merkmalen der Leistungsprüfung für Koppelgebrauchshunde. 1. Mitteilung: Leistungsmerkmale. Berl. Münch. Tierärztl. Wschr. 116, 81-89.

KARJALAINEN L., OJALA, M. (1997): Generation intervals and inbreeding coefficient in the Finnish Hound and the Finnish Spitz. J. Anim. Breed. Genet. 114, 33-41.

KETTERITZSCH, K., HAMANN, H., DISTL, O. (2003): Genetic analysis of presumed inherited eye diseases in Tibetan Terriers. Vet. J. 166, in press.

NIELEN, A. L., VAN DER BEEK, S., UBBINK, G. J., KNOL, B. W. (2001): Population parameters to compare dog breeds: differences between five Dutch purebred populations. Vet. Quart. 23, 43-49.

PUCHMÜLLER, W. (2002): Rasse Portrait - Die Hannoverschen Schweißhunde. Wild und Hund 9, 58-61.

SCHMIDT, T., MAYER M., SIMON D. (1993): Analyse der westfälischen Rotbuntzucht bezüglich Inzucht, Verwandtschaft und Fremdgenanteilen. Züchtungskunde 65, 102-111.

WREDE, J., SCHMIDT, T. (2003): OPTI-MATE Version 3.8. Ein Management-Programm zur Minimierung der Inzucht in gefährdeten Populationen. Programmbeschreibung. Institut für Tierzucht und Vererbungsforschung, Tierärztliche Hochschule Hannover.

3.7 Analysis of the current population of the Hanoveranian Scenthound bred in the kennel club Hirschmann e.V.

by Lars LÜPKE and Ottmar DISTL

The Hanoveranian Scenthound is a purebred hound with a long breeding history and an exceptional high hunting performance. The kennel club Hirschmann e.V. has the goal to conserve the very high level of performance in the small population of the Hanoveranian Scenthound. Therefore, the structure of the current population was analyzed by estimating the gene contributions of the founder breeds of other European kennel clubs, coefficients of relationships, rates of inbreeding and coefficients of inbreeding. All current dogs (n = 334) were included in this study. The pedigrees had a degree completeness of 73.3% for 10 generations. The large influence of the Hanoveranian Scenthound bred in the Austrian kennel club was obvious. The gene contribution of these dog population was with 46.5% much more higher than the gene contribution from the German population with 29.8%. The gene contribution of Czech, Swiss and Hungarian dogs was between 4.3% and 7.6%. The mean coefficient of inbreeding of the current German population was 9.2% with the maximum at 15.6%. For the last 10 generations the increase of the coefficient of inbreeding per generation was 0.71%, regarding the degree of completeness of the pedigrees the coefficient of inbreeding per generation increased by 0.96%. For the last generation the rate of inbreeding amounted to 0.09%. The rate of inbreeding expected for the next generation is 0.02%. Also the effective population size (N_e) in the current population of the Hanoveranian Scenthound being 70.9 exceeds the critical value of $N_e = 50$. The mean coefficient of relationship in the current population was 11.2% with the maximum at 73.6%. The present incrossing of Hanoveranian Scenthounds from other European countries reduced the coefficient of inbreeding.

KAPITEL 4

Microsatellite marker analysis of the genetic variability of Hanoveranian Scenthounds

Lars Lüpke and Ottmar Distl

Journal of Animal breeding and genetics, zur Veröffentlichung eingereicht

Microsatellite marker analysis of the genetic variability of the breed Hanoveranian Scenthounds

4.1 Introduction

Selective breeding in domestic dogs (Canis familiaris) is likely to have contributed to the large variety of phenotypic variation seen in different dog breeds. Mating among related individuals has often been used in dog breeding to establish new breeds or to fix desired characteristics. The Hanoveranian Scenthound, which has been bred since 1894 in the German Hirschmann kennel club, has been subjected to a large degree of inbreeding (Lüpke and Distl 2004). The population size remained small because these highly specialised Scenthounds were only kept by hunters using them to search for trails.

The well-documented breeding records over a period of more than one hundred years enabled us to estimate both the relationship and inbreeding coefficients as well as the proportions of founder breeds. Thus, we could trace the breeding history of Hanoveranian Scenthounds from 1894 up to the present in terms of population genetic measures such as inbreeding, relationship, coefficients and effective population size.

The number of breeding dogs was drastically reduced during the first and second world wars. Only eleven dogs were born during World War I and 27 during World War II. Inbreeding particularly increased after the world wars due to the low numbers of available breeding animals. At that time the inbreeding coefficient, calculated on the basis of pedigree information since the foundation of the kennel club, rose to about 8%. A further increase to 9.7% was noted in dogs born from 1980 to 1989. The current breeding population exhibits an average inbreeding coefficient of 9.2%. This slight decrease may be a result of incrossings of Hanoveranian Scenthounds bred in other European countries. This fact is reflected by the increase of gene proportions of dogs imported to Germany from other European Hanoveranian Scenthound kennel clubs (Lüpke and Distl 2004).

Previous studies of genetic variation within dog breeds often lacked a characterisation of the structure based on population genetic parameters such as inbreeding and relationship coefficients. Therefore, no comparisons could be made between genetic variability based on molecular genetic markers and traditional measures of genetic structures; furthermore, the properties of the sample collected for marker analysis were unknown with respect to the representativeness of the sample for the population under investigation.

Altet et al. (2001) compared a group of closely related Rottweilers with Labrador retrievers, Golden retrievers and a pool of purebred dogs of different breeds. The genetic variability in Rottweilers was smaller than that of the other groups of dogs but the differences were not significant. Koskinen and Bredbacka (2000) found that the within-population variation of the polymorphic microsatellites was higher in breeds with larger numbers of registered individuals. The largest population, represented by the wirehaired dachshounds in that study, exhibited the largest mean observed heterozygosity, whereas the extremely small Bedlington terrier population displayed a low mean observed heterozygosity identical to that of the Pembroke Welsh corgie, also a small population. A study of genetic variation in 28 American dog breed populations with 100 microsatellites illustrated a total heterozygosity of 0.618 for all breeds, with a range from 0.387 to 0.758. The authors of that study showed that heterozygosity decreased and marker alleles deviated more frequently from Hardy-Weinberg equilibrium in smaller populations and with increasing length of time in a registry (Irion et al. 2003). Furthermore, the breeds with smaller population sizes had about 6% fewer alleles than the breeds with larger populations.

Here we investigated the genetic variability of a small and highly inbred dog population, the Hanoveranian Scenthound, using 16 highly polymorphic microsatellites, and analysed both the relationship and inbreeding coefficients as well as the proportion of genes of founder breeds with marker heterozygosity. In addition, we compared estimates of within-population variability previously reported for small dog populations and for larger populations with low inbreeding rates with our results obtained for Hanoveranian Scenthounds. This study was thus designed to show whether the longstanding inbreeding in Hanoveranian Scenthounds has decreased genetic diversity in this breed and whether the size of marker heterozygosity may be similar to those of other dog breeds of small population size.

4.2 Materials and methods

4.2.1 Sampling of animals and characterization of the sample

In order to collect a representative sample of dogs from the current population of Hanoveranian Scenthounds, we proceeded as follows at the end of 2002: we calculated the population structure of the current population based on relationship and inbreeding coefficients as well as proportions of genes of the founder breeds (dogs bred in the German, Austrian or other European Hanoveranian Scenthound kennel clubs) using all available

pedigree information from 1894 onwards. Then we determined a sample of 92 dogs in our database which showed a distribution and mean of these population parameters identical to those of the total current population comprising 334 animals. Using t-tests and χ^2-tests to compare these parameters among the sample collected and the total current population, we found no significant deviations (Tables 1 and 2). Blood samples were collected from these 92 representative dogs with the support of the Hanoveranian Scenthound kennel club. The 92 dogs sampled were born in 69 different litters between 1990 and 2002 and comprised one animal from 46 litters and two full-sibs from 23 litters. The sample contained 48.9% (n = 46) males and 51.1% (n = 47) females.

Table 1

Mean gene contributions of the founder breeds, mean coefficients of inbreeding and relationship ($\bar{x}$) and maximum (Max.) coefficients of inbreeding and relationship (in %) with standard deviation (SD), for the current German population of the Hanoveranian Scenthound and the sample analysed.

		Current population (n=334)			Sample studied (n=92)		
		$\bar{x}$	± SD	Max.	$\bar{x}$	± SD	Max.
Inbreeding coefficient		9,16	± 4,85	15,56	9,20	± 5,04	15,56
Relationship coefficient		10,23	± 9,60	63,24	10,08	± 3,03	63,24
Gene contribution	Germany	29,75	±8,07	42,78	29,23	±9,18	42,78
	Austria	46,10	±12,79	63,67	45,79	±14,60	63,67
	Hungary	4,29	±11,35	100,00	3,97	±10,92	100,00
	Czech Rep.	7,59	±13,89	100,00	7,94	±10,81	100,00
	Slovakia	2,02	±3,96	50,63	2,00	±3,80	50,63
	other	7,57	±4,56	100,00	8,01	±5,08	100,00
	unknown	2,68	±4,71	50,00	2,95	±6,11	50,00

Table 2

Distribution of inbreeding coefficients (F in %) for the current German population of the Hanoveranian Scenthound and the sample analysed.

	Current population		Sample analysed	
Inbreeding coefficient	Number of dogs	%	Number of dogs	%
F (founders) not calculable	3	0,90	0	0
F = 0	36	10,78	13	14,13
0< F ≤ 3	14	4,20	3	3,26
3< F ≤ 6	30	8,98	7	7,60
6< F ≤ 9	40	11,98	11	11,95
9< F ≤ 12	98	29,34	23	26,08
12< F ≤ 15	94	28,15	27	29,35
F > 15	19	5,69	7	7,61

4.2.2 Microsatellite analyses

For all dogs, genomic DNA was extracted from the EDTA-stabilised blood samples using QIAamp® 96 DNA Blood kit (Qiagen Hilden, Germany) following the manufacturer's protocol. Sixteen microsatellites were chosen from the canine map available from the database provided by the University of Rennes, France (www-recomgen.univ-rennes1.fr /doggy.html), and from previous publications on genetic diversity studies on dogs (Altet et al. 2001; Ichikawa et al. 2001; Fredhölm and Winterö 1995; Kim et al. 2001; Klukowska et al. 2003; Koskinen and Bredbacka 2000; Proschowsky 2003; Veit 2000). The 16 microsatellites were distributed over different autosomes to avoid linkage among markers used. The selection criteria for microsatellites were as follows: high levels of heterozygosity, high polymorphism information content, high number of alleles and verification of these criteria in more than one previous study, and for at least in six dog breeds. Each marker locus was required to exhibit at least five alleles and had a polymorphism information content equal to or greater than 0.5.

The PCR amplification and multiplexing conditions are given in Table 3. We used five multiplex reactions to co-amplify between two and four microsatellites in PCR reactions. Only the microsatellite CPH10 was amplified alone in a separate PCR reaction. The

microsatellites were amplified in a 15-µl reaction mix that contained 1.2 µl 10 x PCR buffer (15 mM $MgCl_2$), 100 µM each dNTP, 1 U Taq-Polymerase (Qbiogene, Heidelberg, Germany), 5´ IRD700 or IRD800-labelled forward primers, and unlabelled reverse primers in the amounts given in Table 3. The amplification was carried out in PTC-100™ or PTC-200 ™ thermocyclers (MJ Research, Inc., Watertown, MA, USA) under the following conditions: an initial denaturation step at 94° C for 4 min followed by 35 cycles at 94° C for 45 s, at maximum annealing temperatures of 58° C for 55 s, and a final extension of 90 s at 72° C. The dilution of PCR products with formamide loading dye in ratios from 0.5 : 10 to 3 : 10 was empirically determined and carried out prior to size fractionating on 6% denaturing polyacrylamide sequencing gels (Rotiphorese® Gel 40, Carl Roth, Karlsruhe, Germany). Gel electrophoresis was performed on a LI-COR 4200S-2 automated sequencer. Allele size was scored independently by two persons against a size standard IRDye™ (LI-COR, Lincoln, NE, USA).

4.2.3 Statistical analysis

Allele frequencies, unbiased estimates for observed (H_O) and expected (H_E) heterozygosity, and the number of alleles per microsatellite were computed using the programme GENEPOP, version 3.3 (Raymond and Rousset 1995). The heterozygote deficit (F_{IS}, Weir and Cockerham 1984) was calculated for each locus and across the total population. Furthermore, GENEPOP was used to test for deviations from Hardy-Weinberg (H-W) equilibrium for all loci. Here we followed the probability test approach of Guo and Thompson (1992). Corrections for multiple significance tests were performed by applying a Bonferroni-Holm correction (Holm 1979). The polymorphism information content (PIC) was calculated by means of the ALLELE module of the programme SAS/Genetics (SAS Institute Inc., Cary NC, USA, 2002). The GLM procedure of SAS, version 8.2. (SAS Institute Inc., Cary NC, USA, 2003), was employed to analyse the relationships of the individual observed heterozygosity (H_O, 0: homozygous for the alleles at the marker locus, 1: heterozygous for the alleles at the marker locus) with the individual inbreeding coefficient (IC), and with the proportion of genes from Hanoveranian Scenthounds bred in Germany (GAG), in Austria (GAA), or in other European countries (GAE):

$$Y_{ijklm} = \mu + b_1 \text{ x } IC_i + b_2 \text{ x } GAG_j + b_3 \text{ x } GAA_k + b_4 \text{ x } GAE_l + e_{ijklm},$$

where Y_{ijklm} is the individual observed heterozygosity for each marker locus; μ is a model dependent constant; $b_1 – b_4$ are linear regression coefficients of the IC, GAG, GAA and GAE on H_O; and e_{ijklm} is the random residual variation.

The marker type (dinucleotide or tetranucleotide repeat) was tested for its influence on the number of alleles (NA), H_O, H_E, F_{IS}, and PIC.

Severe reductions in effective population sizes causing genetic bottlenecks were tested using the programme BOTTLENECK (Cornuet and Luikart 1996). In recently bottlenecked populations the majority of loci will exhibit an excess of heterozygosity and expected heterozygosity under H-W equilibrium thus exceeds the heterozygosity expected in a population at mutation-drift equilibrium (Luikart et al. 1998a).

The excess of such heterozygosity (H_{EQ}) was estimated under the assumption of a two-phase microsatellite mutation model (TPM, Luikart et al. 1998b), with 95% one-step mutations and 5% multistep mutations and under application of the sign test and the Wilcoxon signed rank test. BOTTLENECK was further employed to test for an L-shaped distribution of allele frequencies of each marker locus because such a distribution is not typical for populations that have undergone short but severe bottlenecks (Luikart et al. 1998b).

Table 3

Chromosomal canine location, type of repeat (Rep: Di = Dinukleotid repeat, Te = Tetranukleotid repeat), concentration of primers, infrared dye marking (IRD), first publication, forward (f) and backward (r) primer sequences and motif of microsatellite markers used (superscripts indicate sets of multiplex PCRs).

CFA	Locus	Rep.	Primer (pmol)	IRD	Reference	Primer sequences	Motif
8	*C08.410*[b]	Di	5	700	Ostrander et al. 1995	f: 5'GAGGAAAACCAAGTGATTTTGG3' r: 5'ACCTGCAAGTGACCCTCTCT3'	(CA)19
9	*C09.474*[a]	Di	5	800	Ostrander et al. 1995	f: 5'TTAAGCCTTATTTTGTGTTGGG3' r: 5'TCCAGGAAGTGTCTGCAGG3'	(GT)12
6	*CPH3*[e]	Di	10	700	Fredholm et al. 1995	f: 5'CAGGTTCAAATGATGTTTTCAG3' r: 5'TTGACTGAAGGAGATGTGGTAA3'	(GA)2TA (GA)17
19	*CPH8*[a]	Di	5	800	Fredholm et al. 1995	f: 5'AGGCTCACAATCCCTCTCATA3' r: 5'TAGATTTGATACCTCCCTGAGTCC3'	(CA)18
17	*CPH10*	Di	5	700	Fredholm et al. 1995	f: 5'TGCAAGACATGATATGTGTTTATG3' r: 5'GTGAGAGGCAAAAATGACCA3'	(GT)17
20	*CPH16*[e]	Di	10	800	Fredholm et al. 1995	f: 5'CTACACCAGTTAGGGAATCTAGC3' r: 5'CAGATTCAAATCCACTCTCAGAC3'	(AC)17
23	*FH2001*[c]	Te	5	800	Francisco et al. 1996	f: 5'TCCTCCTCTTCTTTCCATTGG3' r: 5'TGAACAGAGTTAAGGATAGACACG3'	(GATA)14int
1	*FH2016*[e]	Te	10	700	Francisco et al. 1996	f: 5'CATTTTTAAGGATGGAGACAGC3' r: 5'AACAGTGTCCCATGGCCTAC3'	(GAAA)~25
12	*FH2054*[b]	Te	5	800	Francisco et al. 1996	f: 5'GCCTTATTCATTGCAGTTAGGG3' r: 5'ATGCTGAGTTTTGAACTTTCCC3'	(GATA)~16
2	*FH2132*[a]	Te	5	800	Francisco et al. 1996	f: 5'CACTGGGAGTGGAGACTGCT3' r: 5'TGCACAGCCAACTAGAGGTG3'	(GAAA)12 (GGAA)10 (GAAA)~16
3	*FH2137*[c]	Te	5	700	Francisco et al. 1996	f: 5'GCAGTCCCTTATTCCAACATG3' r: 5'CCCCAAGTTTTGCATCTGTT3'	(GAAA)~21
5	*FH2140*[a]	Te	5	700	Francisco et al. 1996	f: 5'GGGGAAGCCATTTTTAAAGC3' r: 5'TGACCCTCTGGCATCTAGGA3'	(GAAA)~18
24	*FH2168*[d]	Te	5	800	Francisco et al. 1996	f: 5'GCAAATTACTTACTTCACTATGCC3' r: 5'TTGCAAGACTTCAACATGGC3'	(CT)15// (GAAA)~20
16	*FH2175*[e]	Te	10	800	Francisco et al. 1996	f: 5'TTCATTGATTTCTCCATTGGC3' r: 5'AGGACTCTAAAAACTTGCCTCC3'	(GAAA)~18
7	*FH2201*[c]	Te	5	700	Francisco et al. 1996	f: 5'ATCAACAATGCATGCCACAT3' r: 5'GAGAACAAATAAATGCAAGCCC3'	(GAAA)~24
11	*FH2319*[b]	Te	5	700	Mellersh et al. 1997	f: 5'GGAACACTGTATCCTCAGTGTCC3' r: 5'TGGGAAGGAAGGAAGTGTTG3'	(GAAA)~50

CFA: Canis familaris autosome

4.3 Results

There was no great variation in allele distributions or NA between marker loci (Table 4). All markers were in H-W equilibrium after the Bonferroni-Holm correction. H_O ranged from 0.45 to 0.85, whereas H_E varied between 0.47 and 0.87 with 3 *(CPH16)* to 12 *(FH2132)* alleles. The PIC was smallest for the locus *CPH16* (0.41) and largest for *FH2201* (0.86) with a mean of 0.61 ± 0.13. Tetranucleotide markers exhibited a larger number of alleles, expected heterozygosity, and PIC than dinucleotide markers. The largest differences among observed and expected heterozygosity were seen in dinucleotide markers, namely *CPH8* (F_{IS} = -0.11) and *CPH16* (F_{IS} = 0.88). Across all loci, the mean F_{IS} estimate was -0.012, which was caused only by the dinucleotide microsatellites. There was a tendency toward a negative regression of the individual inbreeding coefficient on the observed individual heterozygosity per marker with b_1 = -0.904 ± 0.522 ($p = 0.105$). The factors proportion of genes of Hanoveranian Scenthounds bred in Germany, Austria or other European countries showed a slightly positive regression on the individual observed heterozygosity per marker. A reduced model including only the individual inbreeding coefficient and gene proportions of German Hanoveranian Scenthounds revealed a significantly ($p < 0.05$) negative regression coefficient with b_2 = -0.89 ± 0.40 of the individual inbreeding level on the individual observed heterozygosity per marker.

Table 5

Total number of alleles (NA), size of fragments, expected heterozygosity (H_E), observed heterozygosity (H_O), heterozygosity deficit (F_{IS}) und polymorphism information content (PIC) of microsatellite markers used in Hanoveranian Scenthounds and in previously published data.

Present analysis							References		
Locus	Site range (bp)	NA	H_o	H_e	F_{is}	PIC	Authors	NA	Site range (bp)
C08.410	108-120	4	0,61	0,56	-0,088	0,50	Altet et al. 2001 Werner et al. 1996	5-10 4-6	93-122
C09.474	110-118	4	0,75	0,68	-0,099	0,61	Altet et al. 2001	6-9	107-178
CPH3	163-183	6	0,51	0,47	-0,093	0,39	Veit 2000 Klukowska et al. 2002 Proschowsky et al. 2003 Fredholm & Winterö 1995	3-7 7-12 3-4 4-7	 162-190 164-182 162-182
CPH8	198-212	5	0,78	0,71	-0,105	0,66	Veit 2000 Ichiwaka et al. 2001 Fredholm & Winterö 1995	4-7 4-5 5-6	 196-212 186-200
CPH10	158-168	5	0,61	0,60	-0,008	0,56	Ichiwaka et al. 2001 Fredholm & Winterö 1995	6-7 2-8	148-164 147-167
CPH16	160-170	3	0,45	0,50	0,088	0,41	Ichiwaka et al. 2001 Fredholm & Winterö 1995	4-6 4-6	150-176 165-179
FH2001	125-141	5	0,61	0,62	0,022	0,55	Altet et al. 2001 Koskinen et al. 2000 Veit 2000 Ichiwaka et al. 2001	6-10 4-8 3-6 5	120-160 132-158
FH2016	284-312	8	0,82	0,80	-0,023	0,76	Veit 2000	6-10	
FH2054	154-170	5	0,65	0,62	-0,054	0,55	Altet et al. 2001 Koskinen et al. 2000 Veit 2000 Kim et al. 2001 Ichiwaka et al. 2001	4-7 3-7 3-8 11 6-8	140-166 149-177
FH2132	256-344	12	0,67	0,73	0,083	0,70	Koskinen et al. 2000 Veit 2000	5-14 4-9	
FH2137	164-188	7	0,65	0,70	0,063	0,66	Koskinen et al. 2000 Veit 2000	6-8 6-10	
FH2140	128-152	7	0,66	0,69	0,050	0,64	Veit 2000 Klukowska et al. 2002 Proschowsky et al. 2003	3-9 2-9 4	 130-166 135-154
FH2168	203-218	4	0,57	0,52	-0,093	0,46	Koskinen et al. 2000 Veit 2000 Klukowska et al. 2002	4-6 5-10 5-10	 189-233
FH2175	240-268	7	0,73	0,73	-0,001	0,69	Koskinen et al. 2000 Veit 2000	4-8 5-9	
FH2201	156-178	10	0,85	0,87	0,030	0,86	Veit 2000 Proschowsky et al. 2003	5-11 3	 159-167
FH2319	266-334	11	0,84	0,79	-0,061	0,76	Klukowska et al. 2002	10-19	275-351

Table 4

Total number of observed alleles per locus (NA), expected heterozygosity (H_E), observed heterozygosity (H_O), heterozygosity deficit (F_{IS}) and polymorphism information content (PIC) in the Hanoveranian Scenthound and its relation to the the type of microsatellites used (di- or tetranucleotid repeats).

	Over all loci		Dinucleotide loci		Tetranucleotide loci		Test on dependency from the typ of locus	
	$\bar{x}$	± SD	$\bar{x}$	± SD	$\bar{x}$	± SD	p	Significance
NA	6,44	± 2,66	4,50	± 1,05	7,60	± 2,67	0,017	*
H_E	0,661	± 0,114	0,586	± 0,096	0,707	± 0,103	0,036	*
H_O	0,672	± 0,115	0,618	± 0,128	0,704	± 0,099	0,156	n.s.
F_{IS}	-0,012	± 0,065	-0,035	± 0,073	-0,002	± 0,058	0,122	n.s.
PIC	0,609	± 0,131	0,521	± 0,108	0,662	± 0,117	0,030	*

n.s. = not significant ; * $p < 0,05$

Some of the 16 microsatellites analysed here have already been used in several other studies in domestic dogs (Canis familiaris). We compared the genetic variability of our results for all markers (Tables 5 and 6) and an identical subset of markers to those in four previous studies (Table 7).

Koskinen and Bredbacka (2000) assessed within-population variability for five Finnish dog breeds. Only the largest population of wirehaired dachshounds reached a mean H_O comparably high to that in our study (Table 6). Similarly, the mean PICs reported by Ichikawa et al. (2001) were lower than those of our analysis in a group of non-related Labrador retrievers and Beagles of similar population sizes. A further study by Altet et al. (2001) showed PIC values for three dog breeds lower than those of our investigation. Of the nine dog breeds analysed by Veit (2000), only Yorkshire terriers exhibited a higher mean observed heterozygosity, with $H_O = 0.74$.

When we used only identical subsets of microsatellites which were genotyped in our investigation and in one of the previous studies by Fredhölm and Winterö (1995), Koskinen and Bredbacka (2000), Veit (2000), Ichikawa et al. (2001), Altet et al. (2001), or Klukowska et al. (2003), we identified at least between four and eleven identical markers. We calculated

wherever possible the mean H_O and PIC for microsatellites also used in any one of the previous studies. In this comparison the mean PIC of Hanoveranian Scenthounds was found to be PIC = 0.55, which is higher than the re-calculated values for Rottweilers (PIC = 0.52) and Labrador retrievers (PIC = 0.52), but lower than those for Golden retrievers (PIC = 0.62) when we used the data of Altet et al. (2001). The same procedure was applied to the study of Veit (2000) for the mean H_O. Here the Hanoveranian Scenthound was found to exhibit larger H_O values than the Saarloos wolfhound (H_O = 0.58), the Golden retriever (H_O = 0.63), and the Entlebuch mountain dog (H_O = 0.64). Similar or slightly higher estimates for H_O were obtained for Berger de Pyrénées (H_O = 0.66), Rottweilers (H_O = 0.67), German shepherd dogs (H_O = 0.70), Bernese mountain dogs (H_O = 0.70), Beagles (H_O = 0.73), and Yorkshire terriers (H_O = 0.77). The identical marker set used in our study and in the study of Koskinen and Bredbacka (2000) revealed a mean observed heterozygosity of H_O = 0.65 for Hanoveranian Scenthounds. The small population of Bedlington terriers, the larger population of Pembroke Welsh corgies and the very large population of Golden retrievers each had a mean observed heterozygosity of H_O = 0.62, which is lower than that of the Hanoveranian Scenthound.

The programme BOTTLENECK was also used to test for bottlenecks in the recent breeding history of Hanoveranian Scenthounds. Under the assumption of the two-phase microsatellite mutation model (TPM), neither the sign test nor the Wilcoxon sign rank test revealed any significant results ($p = 0.068$ and $p = 0.561$, respectively). Testing dinucleotide and tetranucleotide markers separately under the TPM gave no indication of bottlenecks. In addition, the typical L-like distribution of the allele frequencies found also strongly indicated the unlikelihood of a recent bottleneck.

Table 6

Mean observed heterozygosity (H_O) and polymorphism information content (PIC) in Hanoveranian Scenthounds in comparison to other previously studied dog breeds using all published microsatellites loci (N = number of tested loci in literature)

Literature					Hanoveranian Scenthound	
Authors	N	Dog breeds analysed	H_o	PIC	H_o	PIC
Altet et al. 2001	10	closely related Rottweilers	0,452	0,401	0,672	0,609
		Golden retriever	0,592	0,522		
		Labrador retriever	0,517	0,446		
Ichiwaka et al. 2001	20	Beagle	nd	0,632		0,609
		Labrador retriever	nd	0,566		
Veit 2000	23	Saarloos wolfhound	0,481	nd	0,672	
		Entlebuch mountain dog	0,537	nd		
		Beagle	0,666	nd		
		Golden retriever	0,601	nd		
		German shepherd dog	0,617	nd		
		Berger de Pyrénées	0,606	nd		
		Yorkshire terrier	0,745	nd		
		Bernese mountain dog	0,621	nd		
		Rottweiler	0,627	nd		
Koskinen and Bredbacka 2000	10	Golden retriever	0,61	nd	0,672	
		German shepherd dog	0,62	nd		
		Wirehaired dachshund	0,67	nd		
		Pembroke Welsh corgie	0,55	nd		
		Bedlington terrier	0,55	nd		

n.d. = no data

Table 7

Number (N) and names of loci identical to former studies, average observed heterozygosity (H_O) and polymorphism information content (PIC) for these selected loci in Hanoveranian Scenthounds and other dog breeds reported in the literature.

Compliance of marker sets			Re-calculated values for the identical markers			Hanoveranian Scenthound	
Authors	N	Loci	Dog breeds	H_O	PIC	H_O	PIC
Altet et al. 2001	4	C08.410 C09.474 FH2001 FH2054	closely related Rottweiler	nd	0,519		
			Golden retriever	nd	0,626		0,553
			Labrador retriever	nd	0,520		
Veit 2000	11	CPH3 CPH8 FH2001 FH2016 FH2054 FH2132 FH2137 FH2140 FH2168 FH2175 FH2201	Saarloos wolfhound	0,580	nd		
			Entlebuch mountain dog	0,638	nd		
			Beagle	0,733	nd		
			Golden retriever	0,634	nd		
			German shepherd dog	0,699	nd	0,682	
			Berger de Pyrénées	0,659	nd		
			Yorkshire terrier	0,769	nd		
			Bernese mountain dog	0,698	nd		
			Rottweiler	0,666	nd		
Koskinen and Bredbacka 2000	6	FH2001 FH2054 FH2132 FH2137 FH2168 FH2175	Golden retriever	0,617	nd		
			German shepherd dog	0,700	nd		
			Wirehaired dachshund	0,720	nd	0,647	
			Pembroke Welsh corgie	0,620	nd		
			Bedlington terrier	0,617	nd		

n.d. = no data

4.4 Discussion

The 92 Hanoveranian Scenthounds investigated here were representative for the total current population with regard to inbreeding, relationship coefficients, and composition of proportion of genes from Hanoveranian Scenthounds in European countries. Thus, the results of our

study should be applicable to the total current German population of Hanoveranian Scenthounds.

There was great within-population variation in terms of mean observed heterozygosity and polymorphism information content; this variation often exceeded that reported in previous studies on different domestic dog breeds (Altet et al. 2001; Koskinen and Bredbacka 2000; Veit 2000). Only 2 of 19 reported H_O or PIC values were higher than that of the population of Hanoveranian Scenthounds genotyped here, although most populations analysed in previous studies were larger; this was partly due to the high degree of polymorphism of the marker set chosen, as comparisons with previous studies based only on joint markers revealed that 7 of 17 reported H_O and PIC values were higher than that of the Hanoveranian Scenthound. Previously reported breeds with higher H_O or PIC values were always from larger dog populations such as the German shepherd dog or the wirehaired dachshound (Koskinen and Bredbacka 2000). The most noteworthy outcome of our study was the fact that the mean H_O, the mean H_E and the PIC all were high, despite the small population size and the consistently high level of inbreeding over the last 50 years. Therefore, the diversity indices indicated that the Hanoveranian Scenthound harbours a highly variable gene pool, which has not been lost despite two bottlenecks documented in the breed history (Lüpke and Distl 2004). A further explanation for the maintenance of high diversity in Hanoveranian Scenthounds may be the fact that there were no significant deviations from H-W equilibrium for single loci and across loci. This implies that, despite a mean inbreeding coefficient of 9.2% in the current population, the breeding strategy applied here did avoid producing a deficiency of heterozygotes. Nor were bottlenecks detected by application of the tests proposed by Luikart et al. (1998b). Although studbook records documented migration of Hanoveranian Scenthounds bred in Austria and other European countries, the migration documented by the German kennel club did not influence the level of heterozygosity observed here. The reason for this may be that many of the Hanoveranian Scenthounds from outside Germany can be traced back to the original German dogs, and that the gene pool of these imported dogs may in fact not be larger than the German one.

In conclusion, we found a remarkably high within-population variation of 16 polymorphic microsatellites in a dog population which has been small and highly inbred for a long time. This is particularly noteworthy, as dog breeds with smaller numbers of registered individuals have been shown to exhibit lower within-population diversity and less frequent H-W

equilibrium than larger dog populations (Koskinen and Bredbacka 2000; Irion et al. 2003). Another example of a small dog population with high heterozygosity was shown by Irion et al. (2003) in their comparison of the genetic variability of miniature bull terriers with bull terriers in the United States of America. In that case, outcrossings in the miniature bull terriers and/or genetic bottlenecks in the bull terriers were assumed to be reasons for this finding. Our results for the Hanoveranian Scenthound indicated that the founder animals may have originated from a large gene pool and that, despite two bottlenecks, this gene pool has been conserved by the breeders during the last 50 to 100 years.

4.5 Summary

Genetic variability of the dog breed Hanoveranian Scenthound was analysed using a set of 16 microsatellites. The sample of 92 dogs was representative for the total current population (n = 334, inbreeding coefficient 9.2%, relationship coefficient 11.2%) with respect to the level and distribution of the inbreeding and relationship coefficients. All microsatellites used were in Hardy-Weinberg equilibrium. The average number of alleles was 6.4. The average observed heterozygosity (H_O) was slightly higher than the expected heterozygosity (H_E). Dinucleotide microsatellites exhibited lower polymorphism information content (PIC) than tetranucleotid microsatellites (0.52 versus 0.66). The average PIC was 0.61. The individual inbreeding coefficient was negatively related to the average H_O of all microsatellites, whereas the proportion of genes from incrossings of Hanoveranian Scenthounds from abroad showed no relationships to H_O. We found that the genetic variability in the Hanoveranian Scenthounds analysed here was unexpectedly higher than that previously published for dog breeds of similar population size. Even in dog breeds of larger population size heterogyzosity was seldom higher than that observed here The rather high genetic variability as quantified by polymorphic microsatellites in Hanoveranian Scenthounds may be due to a large genetic variation in the founder animals of this breed and to the fact that this genetic diversity could be maintained despite genetic bottlenecks experienced by this breed in the nineteentwenties and -fifties and despite the presence of high inbreeding and relationship coefficients for more than 50 years.

4.6 References

ALTET, L.; FRANCINO, O.; SANCHEZ, A., 2001: Microsatellite polymorphism in closely related dogs. J. Hered. **92:** 276-279.

CORNUET, J.M.; LUIKART, G., 1996: Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. Genetics **144:** 2001-2014.

FREDHOLM, M.; WINTERO, A.K., 1995: Variation of short repeats within and between species belonging to the Canidae family. Mamm. Genome **6:** 11-18.

GUO, S.W.; THOMPSON, E.A., 1992: Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportions for multiple alleles. Biometrics **48:** 361-372.

HOLM, S., 1979: A simple sequentially rejective multiple test procedure. Scand. J. Stat. **6:** 65-75.

ICHIKAWA, Y.; TAKAGI, K.; TSUMAGARI, S.; ISHIHAMA, K.; MORITA, M.; KANEMAKI, M.; TAKEISHI, M.; TAKAHASHI, H., 2001: Canine parentage testing based on microsatellite polymorphisms. J. Vet. Med. Sci. **63:** 1209-1213.

IRION, D.N.; SCHAFFER, A.L.; FAMULA, T.R.; EGGLESTON, M.L.; HUGHES, S.S.; PEDERSEN, N.C., 2003: Analysis of genetic variation in 28 dog breed populations with 100 microsatellite markers. J. Hered. **94:** 81-87.

KIM, K.S.; TANABE, Y.; PARK, K.; HA, J.H., 2001: Genetic Variability in East Asian Dogs using Microsatellite Loci Analysis. J. Hered. **92:** 398-403.

KLUKOWSKA, J.; STRABEL, T.; MACKOWSKI, M.; SWITONSKI, M., 2003: Microsatellite polymorphism and genetic distances between the dog, red fox and arctic fox. J. Anim. Breed. Genet. **120:** 88-94.

KOSKINEN, M.T.; BREDBACKA, P., 2000: Assessment of the population structure of five Finnish dog breeds with microsatellites. Anim. Genet. **31:** 310-317.

LÜPKE, L.; DISTL, O., 2004: Entwicklung von Populationsgrösse, Einkreuzungen, Inzucht und Verwandtschaftsverhältnissen bei allen im Zuchtbuch des Vereins Hirschmann e.V. registrierten Hannoverschen Schweisshunden. Berl. Münch. Tierärztl. Wschr. **117:** 63-71.

LUIKART, G.; ALLENDORF, F.W.; CORNUET, J.M.; SHERWIN, W.B., 1998A: Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. J. Hered. **89:** 238-247.

LUIKART, G.; SHERWIN, W.B.; STEELE, B.M.; ALLENDORF, F.W., 1998B: Usefulness of molecular markers for detecting population bottlenecks and monitoring genetic change. Mol. Ecology **7:** 963-974.

PROSCHOWSKY, H. F.; OLSEN, J. B.; JEPSEN, B.; FREDHOLM, M., 2003: Evaluation of the present breeding programme against copper toxicosis in Danish Bedlington terriers. Anim. Genet. **34:** 142-145.

RAYMOND, M.; ROUSSET, F., 1995: GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. J. Hered. **86:** 248-249.

VEIT, C., 2000: Wolf und Hund – Anwendungsorientierte Untersuchungen zur Biodiversität und genetischen Distanz ausgewählter Populationen. Diss. med. vet., Tierärztliche Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München.

WEIR, B.S.; COCKERHAM, C.C., 1984: Estimating F-statistics for the analysis of population structure. Evolution **38:** 1358-1370.

KAPITEL 5

Characterization of the population structure of Hanoveranian Scenthounds with microsatellite markers

Lars Lüpke and Ottmar Distl

Animal Genetics, zur Veröffentlichung eingereicht

Characterization of the population structure of Hanoveranian Scenthounds with Microsatellite markers

5.1 Introduction

The current population of the Hanoveranian Scenthound bred in the German kennel club Hirschmann belongs with a number of 334 living animals to the smallest dog populations in Germany. This population is closely related exhibiting an inbreeding coefficient of 9.2% and a relationship coefficient of 11.2%. Incrossings from Hanoveranian Scenthounds bred in other European countries increased in the last decades and lead to a shift of proportions of genes from foreign dogs. In the meanwhile the proportion of genes from Austrian Hanoveranian Scenthounds exceeds the percentage of German Hanoveranian Scenthounds in the current population. So the current proportion of genes from German bred Hanoveranian Scenthounds only reaches 29.8%, whereas Austrian genes amount to 46.5% (Lüpke and Distl, 2004a). Regardless the small population size, the population of Hanoveranian Scenthounds in Germany can be structured into subgroups according to traditional population measures such as inbreeding coefficients and proportions of genes of incrossed foreign Hanoveranian Scenthounds.

The objective of this study was to characterize different subgroups of Hanoveranian Scenthounds established by using inbreeding coefficients and proportions of genes of Hanoveranian Scenthounds bred in Germany. For this purpose, we used a set of highly polymorphic microsatellites to show genetic variability within and between subgroups and to compare genetic differentiation and genetic distances between subgroups. The results of this study should give an answer to the question whether foreign Hanoveranian Scenthounds contribute to an increase of the genetic variability and a decrease of the inbreeding rate in the German population.

Table 1 Number of individuals (ind.) and litters, average coefficients of inbreeding and relationship ($\bar{x}$ in %) and gene contributions of founders with standard deviations (SD) in the current German population of Hanoverian Scenthounds, the tested random sample and subpopulations classified by levels of coefficients of inbreeding (IN1-5) and the German gene contribution of founders (GE1-5).

	Number of		Coefficient of inbreeding			Coefficient of relationship		Gene contribution of founders				
								German			Other countries	
	Ind.	Litters	Variation	x	± SD	x	± SD	Variation	x	± SD	x	± SD
Current population	334	96	0-15,6	9,16	± 4,85	10,23	± 9,60	0-42,8	29,75	± 8,07	67,57	± 8,87
Random sample	92	69	0-15,6	9,20	± 5,04	10,08	± 3,03	0-42,8	29,75	± 9,18	67,71	± 8,97
IN1	19	14	0-3,1	0,80	± 1,28	5,05	± 3,00	0-38,7	16,54	± 11,60	77,38	± 14,41
IN2	18	15	3,2-9,4	7,29	± 1,70	10,21	± 0,95	21,4-39,8	30,54	± 5,46	67,52	± 5,61
IN3	18	12	9,5-11,3	10,79	± 0,51	11,46	± 0,50	26,8-39,1	31,82	± 3,14	65,99	± 3,02
IN4	18	13	11,4-13,5	12,81	± 0,59	11,79	± 0,52	26,1-39,9	33,06	± 3,54	64,78	± 3,52
IN5	19	15	13,6-15,6	14,49	± 0,61	12,08	± 0,44	30,8-42,8	35,15	± 3,45	62,62	± 3,37
GE1	20	14	0-13,6	2,55	± 4,57	5,58	± 3,51	0-26,0	15,02	± 8,72	78,97	± 12,78
GE2	17	15	3,0-12,6	8,20	± 3,25	10,22	± 1,16	26,1-30,5	28,86	± 1,32	69,12	± 1,51
GE3	18	13	7,5-15,6	11,76	± 2,45	11,56	± 0,63	30,6-33,0	32,11	± 0,69	65,65	± 0,77
GE4	18	13	8,9-15,0	12,90	± 1,51	11,90	± 0,28	33,1-34,5	33,61	± 0,37	65,35	± 0,60
GE5	19	14	3,0-15,3	11,16	± 3,87	11,57	± 1,18	34,6-43,0	38,19	± 2,59	59,75	± 2,47

5.2 Materials and methods

5.2.1 Sampling individuals and subdivision into subgroups

The sample of 92 Hanoveranian Scenthounds was subdivided in five subgroups according to the individual inbreeding coefficients (IN1-IN5: IN-groups) of the animals and the proportion of genes from Hanoveranian Scenthounds bred in Germany (GE1-GE5: GE-groups). The IN-groups were represented by 18-19 dogs from 12 to 15 different litters and the GE-groups by 17-20 dogs from 13 to 15 different litters (Table 1). The mean inbreeding coefficients per IN-group varied from 0.8 to 14.5%. The lowest proportions of German genes were 15% to 38.2% per subgroup. With exception of one subgroup, namely IN1 and GE1, the IN- and GE-subgroups were well crossclassified regarding the inbreeding coefficients and proportions of German genes, respectively. The reason for low inbreeding coefficients and low proportions of German genes stems from incomplete pedigrees of imported dogs. Due to this fact, 15 dogs from 11 litters were in both subgroups, IN1 and GE1, at the same time. In the other subgroups not more than 50% of the dogs were identical between the IN- and GE-groups.

5.2.2 Microsatellite analysis

Details on the DNA extraction, multiplex PCR amplifications of the 16 microsatellites and the gelelectrophoresis on an automated sequencer (LI-COR 4200S-2) can be found in Lüpke and Distl (2004b). Microsatellites used were as follows: *C08.410*, *C09.474* (Ostrander et al. 1995), *CPH3*, *CPH8*, *CPH10*, *CPH16* (Fredholm et al. 1995), *FH2001*, *FH2016*, *FH2054*, *FH2132*, *FH2137*, *FH2140*, *FH2168*, *FH2175*, *FH2201* (Francisco et al. 1996) und *FH2319* (Mellersh et al. 1997). The 16 microsatellites chosen were distributed over different autosomes to avoid linkage among markers used. All marker loci showed Hardy-Weinberg equilibrium (Lüpke and Distl, 2004b). The intrabreed genetic differentiation was analyzed by using the F-statistics (Weir and Cockerham 1984), the allele counts per locus (NA), the observed (H_O) and estimated heterozygosity (H_T) and the diversity measures among subgroups H_S, D_{ST}, and G_{ST}. The fixation indices F_{IS}, F_{IT} and F_{ST} (Wright 1951) are related with each other as follows: $1-F_{IT} = (1-F_{IS}) * (1-F_{ST})$. F_{IS} and F_{IT} are measures of the excess or deficit of heterozygotes in the subgroups and in the population as a whole, respectively, and can have negative or positive values. The F_{ST} statistic may be used as a measure of genetic distance among subgroups and its value is always between zero and one. Similar measures of genetic differentiation among subgroups are the D_{ST} and G_{ST} statistics (Nei 1973). G_{ST} is related with D_{ST} through the following expression: $G_{ST} = D_{ST}/H_T$ (Nei 1973). GENEPOP, version 3.3 (Raymond and Rousset 1995) was employed to compute F-statistics and

significance tests for pairwise genetic differentiations among subgroups using a Markov chain algorithm for each locus and Fisher's test across all loci. Furthermore, FSTAT, version 2.9.3 (Goudet 1995) was used to calculate NA, H_O, H_T, H_S and G_{ST}.

The procedure GLM (Generalized Linear Model) of the programme SAS, version 8.2 (Statistical Analysis System, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA, 2003) was applied for testing whether the means of H_O, H_T, F_{IS} and NA are significantly different among the IN- and GE-subgroups. Genetic divergence among subgroups was further qualified with Nei's standard distance D_S (Nei 1972) using FSTAT, version 2.9.3., neighbour-joining (N-J) dendrogram and bootstrap support estimates to indicate statistical reliability for each formed subgroup (given as percentages over 1,000 replicates) were attained using POPULATIONS, version 1.2.98 (Langella 1999) and the drawings were performed with TREEVIEW (Page 1996).

5.3 Results

The mean number of alleles was 6.44 with a range from 3 (*CPH16*) to 12 (*FH2132*) (Table 2). The genetic variability of the sampled dogs reached a value of $H_T = 0.661$ ranging among loci from 0.467 (*CPH3*) to 0.874 (*FH2201*). The global deficit of heterozygotes was $F_{IT} = -0.013$ and the mean excess of heterozygotes for the IN-groups was $F_{IS} = -0.026$ and for the GE-groups $F_{IS} = -0.037$, respectively. The mean coefficient of genetic differentiation among IN-groups showed a value of $G_{ST} = 0.010$ and among GE-groups a value of $G_{ST} = 0.020$. Variation among marker loci was small for G_{ST} estimates. The F_{ST} estimate measured a similar low value for the genetic differentiation among IN-subgroups with $F_{ST} = 0.016$ and among GE-subgroups with $F_{ST} = 0.025$, respectively.

The largest H_O and H_T exhibited the IN1-group with the lowest mean inbreeding coefficient (Table 3). The estimates decreased with increasing mean levels of inbreeding coefficients from IN1 to IN5. In contrast to the H_T-estimates, H_O-estimates and counts of allele numbers did not show the same tendency. Only in IN4-group a deficit of heterozygotes with $F_{IS} = 0.056$ was observed. Among the GE-subgroups H_O, H_T, F_{IS} and NA estimates did not vary very much and no increase or decrease of these measures with the proportion of German genes was detectable.

Table 2

Number of allels (NA), genetic diversity (H_T, H_S,), coefficient of genetic differentiation (G_{ST}) and measured values for heterozygosity deficit (F_{IT}, F_{IS}, F_{ST}) per locus and in all loci and standard errors (SE) for 16 microsatellite loci in the random sample and the subpopulations classified by german gene contribution of founders and of inbreeding coefficients

	Complete random sample			Subpopulations inbreeding (IN1-5)				Subpopulations gene contribution (GE1-5)			
Locus	NA	H_T	F_{IT}	H_S	G_{ST}	F_{IS}	F_{ST}	H_S	G_{ST}	F_{IS}	F_{ST}
C08.410	4	0,558	-0,084	0,551	0,015	-0,106	0,019	0,535	0,040	-0,136	0,052
C09.474	4	0,680	-0,098	0,677	0,004	-0,103	0,005	0,679	0,002	-0,101	0,002
CPH3	6	0,467	-0,095	0,470	-0,007	-0,085	-0,008	0,449	0,038	-0,136	0,046
CPH8	5	0,707	-0,104	0,703	0,005	-0,11	0,006	0,701	0,010	-0,116	0,013
CPH10	5	0,602	-0,005	0,597	0,010	-0,018	0,013	0,582	0,030	-0,039	0,037
CPH16	3	0,499	0,087	0,502	-0,006	0,095	-0,009	0,500	-0,002	0,09	-0,003
FH2001	5	0,622	0,023	0,621	0,001	0,021	0,002	0,617	0,008	0,015	0,009
FH2016	8	0,797	-0,023	0,796	0,002	-0,025	0,002	0,791	0,006	-0,031	0,009
FH2054	5	0,614	-0,045	0,590	0,038	-0,097	0,048	0,586	0,045	-0,103	0,054
FH2132	12	0,730	0,086	0,720	0,013	0,071	0,016	0,731	0,000	0,084	-0,001
FH2137	7	0,699	0,066	0,690	0,010	0,054	0,013	0,668	0,047	0,015	0,06
FH2140	7	0,694	0,052	0,685	0,012	0,038	0,015	0,675	0,028	0,028	0,035
FH2168	4	0,515	-0,089	0,510	0,014	-0,109	0,016	0,510	0,008	-0,103	0,012
FH2175	7	0,732	0,005	0,713	0,026	-0,029	0,034	0,698	0,046	-0,048	0,055
FH2201	10	0,874	0,031	0,873	0,002	0,028	0,002	0,861	0,016	0,014	0,02
FH2319	11	0,787	-0,057	0,774	0,015	-0,077	0,019	0,784	0,004	-0,065	0,005
$\bar{x}$	6,44	0,661	-0,013	0,655	0,010	-0,026	0,016	0,648	0,020	-0,037	0,025
± SE	± 2,66	± 0,114	± 0,017	± 0,113	± 0,011	± 0,017	± 0,003	± 0,116	± 0,018	± 0,017	± 0,006

The pairwise F_{ST} estimates among the IN-groups varied significantly but not among the GE-groups (Table 4). The largest F_{ST} and D_{ST} estimates were seen between IN1 and IN5. The pairwise genetic distance measures appeared smaller the smaller the differences between the mean inbreeding coefficients of the IN-subgroups were and vice versa. The mean D_S estimate for the IN-subgroups was D_S = 0.073 and for the GE-subgroups D_S = 0.095. The GE-subgroups could not be differentiated using pairwise F_{ST} estimates (Table 5). The largest pairwise difference was observed between GE1 and GE5 with F_{ST} = 0.036 and D_S = 0.11, respectively. All pairwise D_S estimates were significant except the difference between GE1 and GE2 as well as between GE1 and GE3.

The dendrogramme for the IN-subgroups clearly showed the large distance between IN1 and IN5 and the shorter distances between IN1 and IN2 as well as between IN4 and IN5 (Figure 1). A small distance of IN3 to IN2 and IN4 is also indicated in the dendrogramme. The corresponding dendrogramme for the GE-subgroups revealed shorter distances among GE-subgroups with similar proportion of German genes, whereby the distances between GE-subgroups with small percentages of German genes were shorter than those with higher percentages of German genes.

Table 3

Genetic diversity (H_T), observed heterozygosity (H_O), heterozygotic deficit (F_{IS}) and number of alleles (NA) for subpopulations classified by German gene contribution of founders and inbreeding coefficients and the entire random sample of Hanoveranian Scenthounds, correlations between H_T, H_O, F_{IS} und NA and the respective subpopulations and the probability value and significance for the addiction of variation of H_T, H_O, F_{IS} and NA for the respective classification in subpopulations.

		H_O	H_T	F_{IS}	NA
subpopulations gene contribution	GE 1	0,678 ± 0,133	0,645 ± 0,122	-0,051	5,25 ± 2,46
	GE 2	0,658 ± 0,172	0,634 ± 0,146	-0,039	5,06 ± 1,88
	GE 3	0,691 ± 0,146	0,654 ± 0,135	-0,058	5,31 ± 2,06
	GE 4	0,637 ± 0,173	0,627 ± 0,167	-0,015	5,00 ± 2,25
	GE 5	0,696 ± 0,186	0,682 ± 0,120	-0,019	5,06 ± 1,98
error probability		p = 0,899	p = 0,397	p = 0,160	p = 0,376
significance		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
subpopulations inbreeding	IN 1	0,711 ± 0,120	0,674 ± 0,107	-0,056	5,19 ± 2,17
	IN 2	0,674 ± 0,156	0,662 ± 0,131	-0,018	5,38 ± 2,09
	IN 3	0,689 ± 0,155	0,652 ± 0,128	-0,060	4,94 ± 1,98
	IN 4	0,611 ± 0,117	0,648 ± 0,122	0,056	5,00 ± 2,10
	IN 5	0,672 ± 0,213	0,639 ± 0,156	-0,053	4,98 ± 1,95
error probability		p = 0,134	p = 0,002	p = 0,675	p = 0,202
significance		n.s.	*	n.s.	n.s.
complete sample		0,672 ± 0,115	0,661 ± 0,114	-0,016	6,44 ± 2,66

n.s. = not significant ; * = significant at $p<0.05$

Table. 4

Average pairwise genetic diversity (G_{ST}), and the heterozygotic deficit (F_{ST}) estimates in 16 microsatellite loci between subpopulations classified by the inbreeding coefficients (IN 1-5) above the diagonal. Below the diagonal: Nei's standard genetic distance (D_S) and error probability (p) for genetic differentiation of the individual subpopulations as a result of their distribution of alleles.

	IN1			IN2			IN3			IN4			IN5	
				G_{ST}	F_{ST}		G_{ST}	F_{ST}		G_{ST}	F_{ST}		G_{ST}	F_{ST}
IN1				0,005	0,011		0,009	0,019		0,001	0,003		0,017	0,035
IN2	0,073	0,080	n.s.				0,003	0,006		0,005	0,010		0,009	0,019
IN3	0,087	<0,001	*	0,061	0,092	n.s.				0,002	0,004		0,007	0,013
IN4	0,057	0,193	n.s.	0,073	0,006	*	0,059	0,219	n.s.				0,001	0,003
IN5	0,116	<0,001	*	0,083	0,002	*	0,070	0,018	*	0,054	0,244	n.s.		
	D_S	p	Sig.	D_S	p	Sig.	D_S	p	Sig.	D_S	p	Sig.		

Correlation between pairwise F_{ST} and difference of the average coefficient of inbreeding of inbreeding-subpopulation from permutationtest p = 0,029 *;

n.s. = not significant ; * = significant at p<0.05

Table 5

Average pairwise genetic diversity (G_{ST}) and for the heterozygotic deficit (F_{ST}) estimates in 16 microsatellite loci between subpopulations classified by contribution of founders above the diagonal. Below the diagonal: Nei's standard genetic distance (D_S) and error probabilities (p) for genetic differentiation of the individual subpopulations as a result of their distribution of alleles.

	GE1			GE2			GE3			GE4			GE5	
				G_{ST}	F_{ST}		G_{ST}	F_{ST}		G_{ST}	F_{ST}		G_{ST}	F_{ST}
GE1				0,007	0,014		0,015	0,029		0,018	0,036		0,012	0,023
GE2	0,070	0,134	n.s.				0,007	0,013		0,014	0,027		0,015	0,029
GE3	0,102	<0,001	*	0,071	0,111	n.s.				0,013	0,026		0,011	0,022
GE4	0,110	<0,001	*	0,095	<0,001	*	0,096	0,003	*				0,014	0,027
GE5	0,095	<0,001	*	0,109	<0,001	*	0,097	<0,001	*	0,102	<0,001	*		
	D_S	p	Sig.	D_S	p	Sig.	D_S	p	Sig.	D_S	p	Sig.		

Correlation between pairwise F_{ST} and difference of the average contribution of founders of subpopulations classified by contribution of founders for the permutationtest p = 0,159 n.s.;

n.s. = not significant ; * = significant at p<0.05

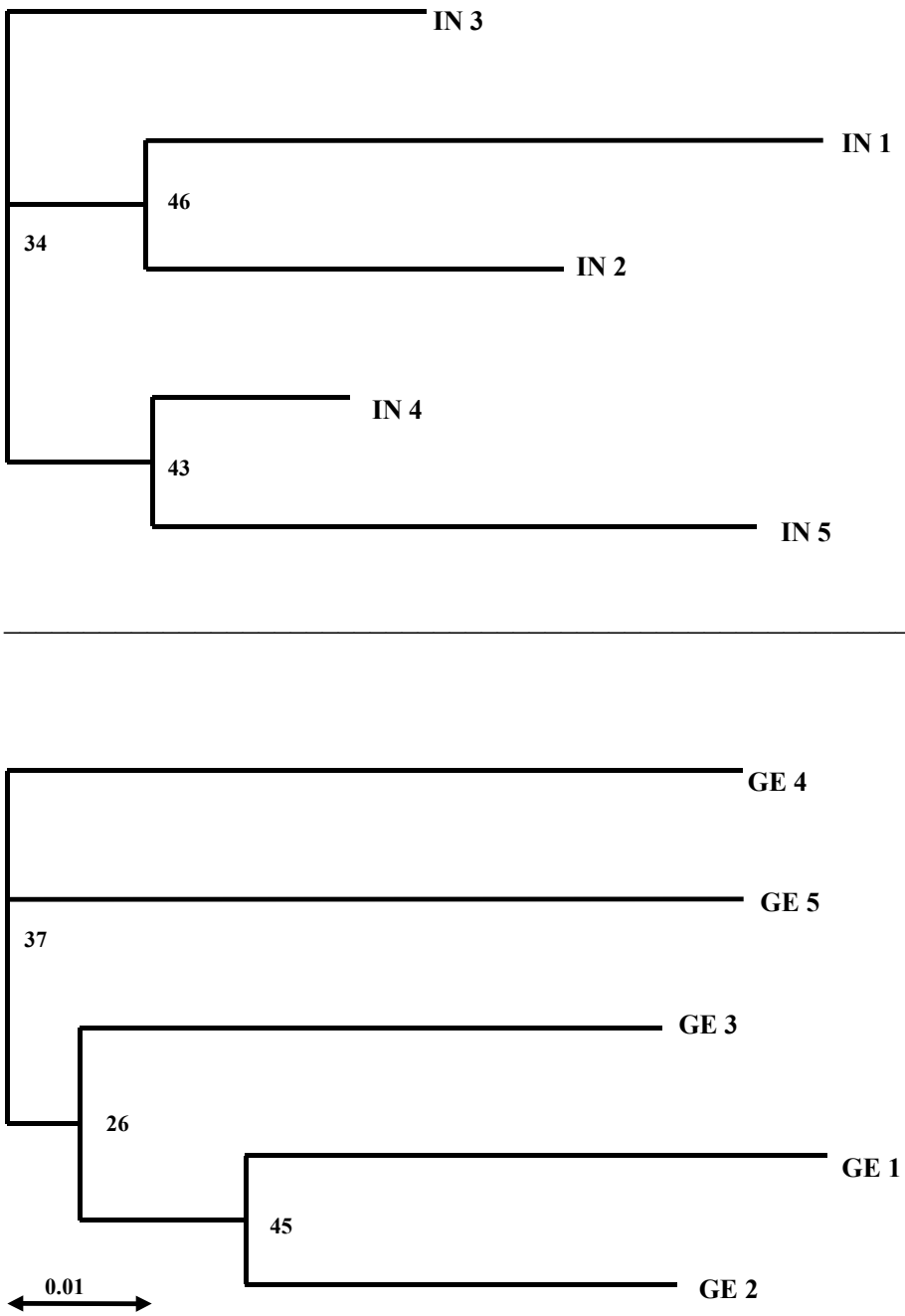

Figure 1

Phylogenetic trees constructed from Nei's Standard Distance (D_S) by the ‚Neighbour-Joining'-Method. At the top the genetic relationships among the inbreeding subpopulations (IN1-5), below among the gene contribution subpopulations (GE1-5) are shown. Numbers represent the percentage of times that a node occurred in 1.000 bootstrap replicates. The scale shows the genetic distance.

5.4 Discussion

We could show a low degree of genetic differentiation among subgroups within the Hanoveranian Scenthound population. The mean F_{ST} estimate among subgroups with different inbreeding levels was F_{ST} = 1.6% (0.016). This value is lower in comparison to values of F_{ST} = 3.7% and F_{ST} = 4.1% reported by Jordana et al. (1992) for subpopulations of Spanish dog breeds and their differentiation among breeds within the same ancestral trunk. Only two of 9 Spanish breeds showed similar F_{ST} estimates for subpopulations as the Hanoveranian Scenthound, whereas all the other breeds had larger F_{ST} estimates.

The degree of genetic differentiation among subgroups with different proportions of German genes was similarly low as that for inbreeding subgroups even if the F_{ST} estimate reached a value of 2.5% (0.025). The D_S estimates for genetic distances were consistent with the F_{ST} and G_{ST} estimates. The pairwise small but significant differences of D_S estimates among the more extreme subgroups, differentiated by inbreeding levels and proportions of German genes, indicated that the more intensive breeding among closer related animals caused drift variance and the migration from foreign dogs into the German population contributed to diversification of the population structure without increasing their heterozygosity. The more foreign genes migrated to the Hanoveranian Scenthound population in Germany, the larger the genetic distance increased. On the contrary for the inbreeding subgroups, isolation through matings with closer related individuals did not necessarily increase the genetic distances among these subgroups. Due to the small population size of German population of Hanoveranian Scenthounds heavy inbreeding may lead to negative side effects such as higher mortality of puppies (Beek et al. 1999, Gresky et al. 2004), and depression of hunting performance and thus, in order to keep inbreeding levels low, matings with closer related animals may be occurred with different clusters of the population and not always within the same cluster of related animals. By adopting such a scheme of breeding strategy, a differentiation of the population into more and more isolated subpopulations is avoided and the genetic variability within subgroups is maintained at a high level.

The degree of differentiation between the two types of subgroups investigated here appears relatively small in comparison to studies where different dog breeds were evaluated using F_{ST} and D_S estimates. However, such comparisons are also dependent of the marker set used. The higher polymorphism a marker set is the larger the distance estimates are. A study with ten different Spanish dog breeds revealed a mean F_{ST} value of 0.099 (9.9%). In contrast to this study, we could only attribute a proportion of 1.6% of the genetic variance to inbreeding subgroups and 2.5% of the genetic variance to subgroups by proportions of German genes. A

further study analysing 11 East Asian native dog breeds with 8 microsatellites showed genetic distances in the range from $D_S = 0.084$ to 0.324 (Kim et al. 2001). The lowest D_S estimates of the latter study were in the same range as the highest D_S estimates of our study. The mean D_S estimates given by Veit (2000) across nine different dog breeds was 0.264 and a relatively high D_S estimate of $D_S = 0.77$ over five different dog breeds was reported by Koskinen and Bredbacka (2000).

In conclusion of our results, we could show a certain but small degree of differentiation among subgroups according to their inbreeding level and proportion of genes from Hanoveranian Scenthounds bred in Germany. We may assume that the dogs migrated from other European countries may belong to the same gene pool of Hanoveranian Scenthounds. Otherwise we would have expected a much larger differentiation among subgroups. In addition, it may be supposed that Hanoveranian Scenthounds exported from Germany to Austria and other European countries may be purebred within kennels and that mixing up with other Scenthound breeds may not happened.

5.5 Summary

The genetic variability of the small and closely related population of the Hanoveranian Scenthound was quantified using microsatellite allele number, observed heterozygosities, expected heterozygosities, measures of genetic diversity, H_T and H_S, coefficients of genetic differentiation, G_{ST}, F_{IS}-, F_{ST}-, F_{IT}-estimates and genetic distances D_s. The sample of 92 dogs was representative for the analysed breed with regard to the mean inbreeding and relationship coefficient and German gene contribution. We subdivided the sample in 5 subpopulations according to the level of the inbreeding coefficients (IN-groups) and the proportions of genes from dogs bred in the German kennel club (GE-groups). Regardless the large differences in mean inbreeding coefficients and the proportions of German genes, all IN- and GE-groups showed a similarly high observed heterozygosity and genetic diversity and a large allele number. The IN-groups with higher inbreeding levels showed a decreasing genetic diversity H_T. The small differences among GE-groups for measures of genetic variability indicated that Hanoveranian Scenthounds from other European countries did not significantly contribute to the genetic diversity of the population analysed here. The mean F_{ST}-estimate among IN-groups was 0.016 and among GE-groups –0.025, whereas the mean H_S-estimate over all IN-groups was 0.655 and over all GE-groups 0.648. The mean pairwise genetic distances using Nei's standard distance showed only a small shift of the allele frequencies as the value among the IN-groups was 0.073 and among the GE-groups 0.095. The small degree of genetic

differentiation among GE-groups supports the assumption of a common gene pool of Hanoveranian Scenthounds.

5.6 References

Beek S. van der, Nielen A.L.J., Schukken Y.H. & Brascamp E.W. (1999) Evaluation of genetic, common-litter and within-litter effects on preweaning mortality in a birth cohort of puppies. ***American Journal of Vetenarian Research*** **60**, 1106-10.

Francisco L.V., Langston A.A., Mellersh C.S., Neal C.L. & Ostrander E.A. (1996) A class of highly polymorphic tetranucleotide repeats for canine genetic mapping. ***Mammalian Genome*** **7**, 359-62.

Fredholm M. & Wintero A.K. (1995) Variation of short repeats within and between species belonging to the Canidae family. *Mammalian Genome* **6**, 11-8.

Goudet J. (1995) FSTAT, Version 1.2, a computer program to calculate F-Statistics. *Journal of Heredity* **86**, 485-6.

Gresky C, Hamann H & Distl O. (2004) Untersuchung des Einflusses von Inzucht auf die Wurfgröße, die Anzahl und den Anteil tot geborener Welpen in der Dackel-Population des DTK 1888 e.V. *Berliner und Münchener Tierärztliche Wochenschrift*, submitted.

Jordana J., Piedrafita J., Sanchez A. & Puig P. (1992) Comparative F statistics analysis of the genetic structure of ten Spanish dog breeds. *Journal of Heredity* **83**, 367-74.

Kim K.S., Tanabe Y., Park K. & Ha J.H. (2001) Genetic Variability in East Asian Dogs using Microsatellite Loci Analysis. *Journal of Heredity* **92**, 398-403.

Koskinen M.T. & Bredbacka P. (2000) Assessment of the population structure of five Finnish dog breeds with microsatellites. *Animal Genetics* **31:** 310-7.

Langella O. (1999) Populations 1.2.28 (12/5/2002). Population genetic software (individuals or populations distances, phylogenetic trees). http://www.pge.cnrs-gif.fr/bioinfo

Lüpke L. & Distl O. (2004) Analyse der aktuellen Population der im Verein Hirschmann e.V. gezüchteten Hannoverschen Schweißhunde. *Deutsche tierärztliche Wochenschrift* **111**, 70-5.

Mellersh C.S., Langston A.A., Acland G.M., Fleming M.A., Ray K., Wiegand N.A., Francisco L.V., Gibbs M., Aguirre G.D. & Ostrander E.A. (1997) A Linkage Map of the Canine Genome. *Genomics* **46**, 326-36.

Nei M. (1972) Genetic distance between populations. *American Naturalist* **27**, 343-6.

Nei M. (1973) Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **70**, 3321-3.

Ostrander E.A., Mapa F.A., Yee M. & Rine J. (1995) Hundred and one new simple sequence repeat-based markers for the canine genome. *Mammalian Genome* **6**, 192-5.

Page R.D. (1996) TreeView: an application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applied Biosci*ence **12**, 357-8.

Raymond M. & Rousset F. (1995) GENEPOP (version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* **86**, 248-9.

Veit, C. (2000) Wolf und Hund - Anwendungsorientierte Untersuchungen zur Biodiversität und genetischen Distanz ausgewählter Populationen. Diss. med. vet. Tierärztliche Fakultät Ludwig-Maximilians-Universität München.

Weir B.S. & Cockerham C.C. (1984) Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**, 1358-70.

KAPITEL 6

Genetic variation of the mitochondrial DNA in Hanoveranian Scenthounds

Lars Lüpke und Ottmar Distl

Journal of Heredity, zur Veröffentlichung eingereicht

Genetic variation of the mitochondrial DNA in Hanoveranian Scenthounds

6.1 Introduction

Hanoveranian Scenthounds are highly specialized hunting dogs that perform very well in searching for trails of wounded game. The current breed of Hanoveranian Scenthounds is believed to originate from dogs considered since the middle ages to be particularly valuable. Thus, their history could be traced back over a very long period of time (Barth, 1969). Breeding was in the hands of the Hanoveranian royal court until the establishment of Hirschmann Kennel Club in 1894. Because of their particular capabilities, even at that time the dogs were in demand by dog breeders in other European countries. Within the framework of the International Scenthound Association (founded in 1930), there was a continuous flow of Hanoveranian Scenthounds to other European countries; however, incrossings of dogs from other countries also occurred in the German population of Hanoveranian Scenthounds (Lüpke and Distl, 2004). There has been a particularly intense exchange of dogs with the Austrian Scenthound Kennel Club in the last 50 years. In the period of the two world wars, the number of Hanoveranian Scenthounds was vastly reduced so that only few dogs were available to build up the population in the 1920s and after 1945 (Lüpke and Distl, 2004).

Here we examine whether new haplotypes resulted from mutations during the long time of isolated breeding, or if haplotypes have remained outside Germany which were lost in that country through bottlenecks experienced by this breed. For this purpose we carried out an analysis of the displacement-loop region (d-loop) of the mitochondrial DNA (mt-DNA) and investigated 16 highly polymorphic microsatellites from a random sample (N = 92) of the current population (N = 334) of the Hanoveranian Scenthounds.

The complete maternally inherited mt-DNA of the domestic dog (Canis familaris) contains approximately 16,700 bp. The length is dependent on the variation of a repetitive element (Kim et al. 1998). The hypervariable region (672 to 674 bp) examined here is one of the three areas of the d-loop region (Tsuda et al. 1997). We used the same d-loop region as in previously published studies on canine mt-DNA (Okumura et al. 1996, Tsuda et al. 1999). The thus far largest study of mt-DNA in 654 dogs was also based on the same d-loop region (Savolainen et al. 2002a). A comparison of the haplotypes was made to determine whether the incrossings of Hanoveranian Scenthounds from other European countries has led to a broadening of the genetic basis due to the increase in the number of different damlines, because the number of dogs imported from other European countries has steadily increased in

the last 30 years in the German population of the Hanoveranian Scenthounds (Lüpke and Distl, 2004).

6.2 Materials and methods

The material analyzed here included 92 DNA samples of Hanoveranian Scenthounds from the current German population. The 92 dogs in this sample were from 69 different litters: one dog from 46 litters, and two full-siblings from 23 litters. The sample collected exactly represented the current population according to the mean values and the distribution of population genetic parameters, e.g., relationship coefficient with a mean value of 10.2%, inbreeding coefficient with a mean value of 9.2% and the gene contribution of Hanoveranian Scenthounds registered in stud books of other European countries.

Genomic DNA was extracted from whole blood samples using the QIAamp 96 DNA Blood Kit (Qiagen, Hilden, Germany). According to the complete sequence of the canine mt-DNA with 16,727 bp (Kim et al., 1998) the following PCR primers were developed for the d-loop region: FP 5'-GTA ACC GCC CTC CCT AG AC-3' and RP 5'-TAC CTG CTT TAG ATC ACT G-'3 . The PCR fragment had 1536 bp and included the entire d-loop region of 1270 bp (GenBank Accession No. NC_002008). PCR was performed in a 15-µl reaction volume containing approximately 30 ng of canine DNA, 10x PCR buffer (15 mM $MgCl_2$), 5x Q-Solution (Qbiogene, Heidelberg, Germany), 100 µM of each dNTP 0.6 U Taq-Polymerase (Qbiogene), and 6 pM of each primer. The amplification was carried out in PTC-200^{TM} thermocyclers (MJ Research, Inc., Watertown, MA, USA) under the following conditions: an initial denaturation step at 94 °C for 4 min, followed by 30 cycles at 94 °C for 45 s, annealing at 58 °C for 45 s and a final extension of 5 min at 72 °C.

Direct DNA sequencing of the PCR product was performed using an infrared-labelled internal sequencing primer IRD700 (5'-CGC CCT CCC TAA GAC TCA AG-3') and a Thermo Sequence flourescent-labelled primer cycle sequencing kit with 7-deaza-dGTP (Amersham Biosciences, Freiburg, Germany). The IRD-labelled chain-terminated fragment was separated according to size on polyacrylamide sequencing gels (SequaGel XR, national diagnostics, Hessle Hull, England). The gel electrophoresis was performed on a LI-COR 4200S-2 automated sequencer (LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA) and read using the LI-COR Base ImagIR version 4.0 software (LI-COR Inc.). Sequences consisting of the first part of the d-loop region were aligned using the Sequencer software version 4.1.4 (Gene Codes

Corporation, Ann Arbor, MI, USA). The analysis of the polymorphisms was made on 500-bp fragments (nucleotides 15,005 to 16,004) of the hypervariable region of the d-loop.

In order to obtain pedigrees as complete as possible, all information about the Hanoveranian Scenthounds in the stud book of the German kennel club since 1894 was analyzed with OPTIMATE 3.8 (Wrede and Schmidt, 2003). In addition, information was included from the Austrian stud book since 1935. The founder dams for all animals represented in our study could be determined from the stud book records. Twelve different founder dams were identified for the sample of dogs analyzed here. Of these 12 female founders, two founder dams were registered in the German stud book and ten founder dams in the stud books of the Hanoveranian Scenthounds from other European countries: two founder dams were from Austria, four from the Czech Republic, two from Poland, and one each from Hungary and France (Table 1).

We used the mt-DNA sequence published by Kim et al. (1998) (NC_002008) asthe reference and the program Arlequin 2.0 (Schneider et al. 2000) for detection of substitutions, insertions, and deletions in the mt-DNA sequences of the Hanoverianian Scenthounds in this study. Furthermore, the mt-DNA determined here was compared with the mt-DNA sequences reported by Savolainen et al. (2002a). The comparisons were made using the Sequencer software version 4.1.4 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, USA).

6.3 Results

We were able to trace 53 of the 69 litters examined here back to two German founder dams (Table 1). The number of generations between the dogs examined here and these founder dams was very large, on average 18.8 and 17.3. Two Austrian founder dams were determined for seven litters. These founder dams were born in 1930 and 1945, and the average number of generations between these founder dams and the analyzed sample was 12.8 and 11.3. The remaining ten litters could be traced back to eight founder dams from four different European countries. There was no stud book information for these animals, so that there were only one or two generations between the examined dogs and the founder dams.

The analysis of the mt-DNA sequences of the 92 Hanoveranian Scenthounds revealed seven different haplotypes in all. The haplotypes of brothers and sisters were always identical. Two haplotypes could be assigned to 90% of the litters: 38 litters showed the haplotype A, and 24 litters the haplotype B (Table 2). A further five haplotypes were similar to the haplotype A

but could be distinguished from haplotype A by a single different polymorphism: AB, AC, AD, AE, and AF

Table 1
Birth year, country of origin by stud book records and length of ancestral lines for the founder dams. Number of analyzed Hanoveranian Scenthounds and litters traced back on founder dams

Founder dam	Birth year	Stud book	Number of ancestry		Generations to founder dam	
			Litters	Dogs	$\bar{x}$	Min - Max
1	1905	Germany	37	52	18,8	17 - 21
2	1900	Germany	16	21	17.3	15 - 19
3	ca. 1930	Austria	4	4	12,8	12 - 13
4	1945	Austria	2	3	11,3	11 - 12
5	unknown	Hungary	2	3	1,3	1-2
6	unknown	Czechia	2	3	1,3	1-2
7	unknown	Czechia	1	1	1	-
8	unknown	Czechia	1	1	1	-
9	unknown	Poland	1	1	1	-
10	unknown	Czechia	1	1	1	-
11	unknown	France	1	1	1	-
12	unknown	Poland	1	1	1	-

The haplotypes AB, AE and AF were present in one litter, haplotype AC in two litters, and haplotype AD in four. Unlike haplotype A, haplotype B showed no subtypes. The most frequent haplotype A could be assigned to founder dam 1 with 32 litters. Haplotype B was present in 14 litters and was assigned to founder dam 2. There was obviously an error in the pedigree of two litters because these two litters were traced back to founder dam 2 according to the stud book records, but this haplotype of founder dam 2 belonged to group B. The haplotype A was also seen in three founder dams which were registered in the Czech Republic or Poland. Besides the haplotype A, haplotype B was found in five founder dams from Austria, the Czech Republic, Poland, France, or Hungary. In three cases, litters traced back to the Austrian founder dam 3 showed the haplotype B. In the 53 litters which could be

traced back to German founder dams, five animals did not show either haplotype A or haplotype B. In the 16 litters which could be traced back to non-German founder dams, four animals showed a haplotype which did not conform to the haplotypes A and B. The haplotype AD was found in two litters of a German founder dam and in two litters of an Austrian founder dam. The haplotypes AE and AF were found only in litters which could be traced back to non-German founder dams, and the haplotypes AB and AC were found only in litters which could be traced back to the German founder dam 2.

Altogether 17 different polymorphisms were found in 16 places of the examined area of the d-loop (Table 3). The polymorphisms could be qualified as follows: 11 were transitions (exchange of a purine base with a purine base or of a pyrimidine base with a pyrimidine base); three were transversions (exchanges of purine bases with pyrimidine bases); and three others were deletions of a base.

We compared the mt-DNA sequences of the Hanoverianian Scenthounds with the the mt-DNA sequence AB007393 cluster A2 as reported by Savolainen et al. (2002b). The haplotype A differed by only two polymorphisms from the mt-DNA sequence AB007393, whereas the haplotype B showed 12 different polymorphisms (Table 4). The two German founder dams could be classified into two different mt-DNA clusters of the study by Savolainen et al. (2002b). The offspring of founder dam 2 (haplotype B) was most similar to cluster C1, which is represented by the breeds German shepherd, Siberian husky, Pitbull, Ryukyu, and Samoyede. The offspring of founder dam 1 (haplotype A) could be assigned to cluster A17, which contains 21 different dog breeds including the Chesapeake Bay, flatcoated and Labrador retrievers, and dogs of the breeds Hokkaido, Kai, Shiba Inu, Finnish lapdog, German shepherd, Greyhound, and Icelandic sheepdog.

Table 2.

Haplotypes determined in the Hanoveranian Scenthounds and assignment of these haplotypes to the founder dams

Founder dam	Stud book	Haplotype	Number of litters per haplotype of founder dam	1 15008	2 15026	3 15111	4 15120	5 15127	6 15139	7 15150	8 15152	9 15210	10 15300	11 15308	12 15412	13 15438	14 15439	15 15463	16 15503
-	- nc_002008		-	C	C	T	T	A	T	T	G	C	T	C	C	G	A	C	A
1	D	A	32	.	.	.	C	G	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	D	AB	1	.	.	.	C	G	A	.	.	.	.	—	.	.	.	.	.
1	D	AC	2	.	.	.	C	G	A	.	.	.	.	.	.	.	.	—	.
1	D	AD	2	.	.	.	C	G	A	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.
2	D	A	2	.	.	.	C	G	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	A	AE	1	.	.	.	C	G	A	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.
4	A	AD	2	.	.	.	C	G	A	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.
6	CZ	A	2	.	.	.	C	G	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	CZ	A	1	.	.	.	C	G	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	CZ	AF	1	.	.	.	C	G	A	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.
9	P	A	1	.	.	.	C	G	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	D	B	14	T	T	C	.	.	G	C	.	T	C	.	T	—	.	.	G
3	A	B	3	T	T	C	.	.	G	C	.	T	C	.	T	—	.	.	G
5	H	B	2	T	T	C	.	.	G	C	.	T	C	.	T	—	.	.	G
10	CZ	B	1	T	T	C	.	.	G	C	.	T	C	.	T	—	.	.	G
11	F	B	1	T	T	C	.	.	G	C	.	T	C	.	T	—	.	.	G
12	P	B	1	T	T	C	.	.	G	C	.	T	C	.	T	—	.	.	G

Table 3

Types and frequencies of polymorphisms and the resulting haplotypes for the litters of Hanoveranian Scenthounds and number of the litters with these haplotypes

Stud book registration of founder dams	Haplo-types	Mutations in comparison to the reference mt-DNA sequence (nc_002008)				Frequencies of the different haplotypes						
		Poly-morphisms	Trans-itions	Trans-versions	Deletions	A	AB	AC	AD	AE	AF	B
Germany	5	15	10	2	3	34	1	2	2	-	-	14
European foreign countries	5	14	11	3	1	4	-	-	2	1	1	8
All	7	17	11	3	3	38	1	2	4	1	1	22

Table 4

Comparison of the haplotypes A and B with the mt-DNA sequence AB007393 (cluster A2) reported by Savolainen et al. (2002a)

Haplotype	Polymorphism													Classification and clusters by Savolainen et al. (2002a)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
AB007393	C	C	T	T	G	A	T	C	T	C	G	C	A	Cluster A2 (AB007393)
A	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	T	.	Cluster A17 (AB007382)
B	T	T	C	.	A	G	C	T	C	T	-	T	G	Cluster C1 (AB007388)

6.4 Discussion

The fact that the German founder dams could be traced back over almost 19 generations points out the precision of the stud book records of the German kennel club. The lines of ancestry ending in the Austrian stud book could also be traced back to the beginning of the

family trees. However, tracing the line of the Austrian founder dam 3 revealed a mistake in the stud book information. A descendent from one of the current litters had been assigned to founder dam 3, but it had the haplotype AE and thus belongs to the group of haplotypes type A. Butr three descendents of founder dam 3 from different litters had haplotype B. Thus the parentage of the dog with the haplotype AE was not correct in the stud book. The haplotype groups A and B are so different from each other that mutation events do not appear very likely to be a reason for the two different haplotypes of the progeny of a founder dam. The same applies to two litters which, according to the family trees, stemmed from founder dam 2, but had haplotype A, unlike 14 other litters with haplotype B. Thus, these two litters could not be descended from this founder dam.

In the two dam lines determined here, two main haplotype groups, A and B, could be distinguished, but no single polymorphisms could be found that deviated from haplotype B. Hanoveranian Scenthounds which could be traced back to dams bred in other European kennel clubs did not differ in their dam lines from dogs with a German founder dam. When more than one litter in the sample originated from a kennel club of another European country, the litters showed both haplotypes A and B. This indicates that both main haplotypes and consequently the two dam lines are widely distributed outside Germany. It will be difficult to identify new dam lines for incrossings in the German Hanoveranian Scenthounds. Unfortunately this also means that the chances of finding dam lines which may have been lost during the world wars are small.

Hanoveranian Scenthounds with non-German mothers showed a 15% higher share of the haplotypes AB, AC, AD, AE, and AF than dogs descended from German founder dams. These latter haplotypes differed by only a single polymorphism from the main haplotype A, which is present in a large proportion of the litters. The haplotypes AB and AC were seen in litters tracing back to German founder dam 1, and the haplotypes AE and AF, only in foreign founder dams. Their pedigrees were too short for identification of the founder dams born at the time when the Hirschmann Kennel Club was founded. On the other hand, the different haplotypes AB to AF could be an indication that under isolation (without the possibility of exchanging of breeding animals) the several small Hanoveranian Scenthound populations have succumbed to a genetic drift.

We compared the nucleotides of the clusters C1 and A17 reported by Savolainen et al. (2002a) with both main haplotypes A and B of the dam lines found here; in view of the peculiarities of the breeds in clusters C1 and A17, we discovered that some of the breeds

exhibit striking characteristics. Of particular interest are the Siberian husky, the Samoyede and the Ryuku. The Siberian husky and the Samoyede are sledge dogs which due to their isolation have for hundreds of years been purebred in small populations (Räber 1993). The Ryuku is a Japanese dog from the island of the same name and has also been bred in isolation for a long time.

The Hokkaido, one of the oldest Japanese dog breeds, whose history can be traced back 3000 years, was assigned to cluster A17 by Savolainen et al (2002a). The ancestors of this breed were concentrated on the island of Hokkaido, and today these dogs are still used for hunting (Adlerkreutz 2000). In addition, the haplotype of the Japanese Kai dog belongs to this cluster A17. The origins of this breed can be traced back to the time before Christ. This dog breed was originally used for hunting game and comes from the mountain area of Fuji and Yamanishi. These Japanese dog breeds have been bred in isolation as long as breeding history has been reported (Adlerkreutz 2000). The Finnish lapdog and the Icelandic sheepdog are found in the cluster A17. They have been bred for hundreds of years in the Finnish woods and in Iceland with little contact to other breeds of dogs, and were used to protect domestic animals. The Icelandic sheepdog was presumably introduced to Iceland during colonization in the 7th century A.D. (Räber 1993).

Here the question arises, as to whether the matching of haplotypes and the joint classification in a cluster of dog breeds which has been bred in isolation for a long time for very specific purposes can simply be explained by chance. The history of the dogs mentioned here can doubtless be traced back so far because of their special capabilities or the isolation of the breeds. Both factors lead to an isolation of the different breeds with reduced or no intercrossings with other dog populations. Because of its special abilities, the Hanoveranian Scenthound had such a good reputation for hundreds of years that this breed was maintained by the nobility (Barth 1969). Breeders have strictly avoided crossbreeding of these exceptional hunting dogs with other dog breeds not so well suited for hunting. On the contrary, inbreeding was used in order to consolidate desired properties of dog lines. Isolation of breeds and the associated inbreeding and strong selection pressure for specific hunting performances may have caused conservation of genetic attributes from early ancestors of the domestic dog in dog breeds now separated geographically.

6.5 Summary

The hypervariable region of the d-loop of the canine mt-DNA was analyzed in a representative sample of 92 Hanoveranian Scenthounds from 69 different litters. The 17 different mt-DNA sequence polymorphisms could be assigned to seven different haplotypes. These haplotypes constituted two groups whose main types A and B were present in 90% of the examined litters. The remaining five haplotypes (AB, AC, AD, AE, and AF) differed from the haplotype A by only one polymorphism, and were thus classified as subtypes of the haplotype A. Nearly all litters (77%) could be traced back on the maternal path of their ancestors to two founder dams, both registered in the German Hirschmann Kennel Club. The other founder dams had their origins in Austria or other European countries. The time span between the current litters and the two earliest German founder dams was about 100 years, or approximately 18 generations; this time span was about 70 years or approximately 12 generations for the two Austrian founder dams. The main haplotype A was identified in 38 litters and could be assigned to one of the earliest German founder dams; the haplotype B was observed in 22 litters descended from the other earliest German founder dam. Hannoveranian Scenthounds from kennel clubs of other European countries were traced back to the same haplotypes of dam lines as found in the German founder dams. Only five litters which could be traced back to one of the two German founder dams belonged to the haplotypes AB, AC, or AD. The haplotype AD was also found in a litter that descended from an Austrian founder dam. In two litters where the founder dams were registered in other European kennel clubs, the haplotypes AE and AF were determined for the Hanoveranian Scenthound; these haplotypes were not seen in German founder dams. According to the classification of Savolainen et al. (2002a) the haplotypes A and B identified in the dam lines of the Hanoverianian Scenthound were assigned to the clusters C1 and A17, where particularly such dog breeds were represented that had been isolated and inbred in their breeding history over hundreds of years and often used as highly specialized hunting dogs.

6.6 References

Adlerkreutz CJ, 2000. Hunderassen aus aller Welt. Müller Rüschlikon, Cham, 249-270.

Barth W-E, 1969. Der Hannoversche Schweißhund als Beispiel der Entwicklung eines deutschen Jagdhundes. Diss agr; Forstliche Fakultät, Georg-August-Universität Göttingen.

Kim KS, Lee SE, Jeong HW, and Ha JH, 1998. The complete nucleotide sequence of the domestic dog (canis familaris) mitochondrial genome. Mol Phylogenet Evol 10:210-220.

Lüpke L and Distl O, 2004a. Entwicklung von Populationsgröße, Einkreuzungen, Inzucht und Verwandtschaftsverhältnissen bei allen im Zuchtbuch des Vereins Hirschmann e.V. registrierten Hannoverschen Schweißhunden. Berl Münch Tierärztl Wschr 117:63-71.

Lüpke L and Distl O, 2004b. Analysis of genetic variability of the breed Hanoveranian Scenthound using Microsatellite Markers. J Anim Breed Genet, Submitted for Publication.

Okumura N, Ishiguro N, Nakano M, Matsui A, and Sahara M, 1996. Intra- and interbreed genetic variations of mitochondrial DNA major non-coding regions in Japanese native dog breeds (Canis familiaris). Anim Genet 27:397-405.

Räber H, 1995. Enzyklopädie der Rassehunde (Band 1). Kosmos, Stuttgart, 573,574,490.

Vila C, Maldonado JE, and Wayne RK, 1999. Phylogenetic relationships, evolution, and genetic diversity of the domestic dog. J Hered 90:71-77.

Wrede J and Schmidt T, 2003. OPTI-MATE Version 3.8. Ein Management-Programm zur Minimierung der Inzucht in gefährdeten Populationen. Programmbeschreibung. Institut für Tierzucht und Vererbungsforschung, Tierärztliche Hochschule Hannover.

Savolainen P, Zhang YP, Luo J, Lundeberg J, and Leitner T, 2002. Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. Science 298:1610-1613.

Savolainen P, Zhang YP, Luo J, Lundeberg J, and Leitner T, 2002b. Available at http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/298/5598/1610/DC1

Schneider S, Roessli D, and Excoffier L, 2000. Arlequin ver. 2.000: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.

Tsuda K, Kikkawa Y, Yonekawa H, and Tanabe Y, 1997. Extensive interbreeding occurred among multiple matriarchal ancestors during the domestication of dogs: evidence from inter- and intraspecies polymorphisms in the D-loop region of mitochondrial DNA between dogs and wolves. Genes Genet Syst 72:229-238.

KAPITEL 7

Übergreifende Zusammenfassung und Diskussion

Übergreifende Zusammenfassung und Diskussion

Untersuchung der Verwandtschaftsverhältnisse, Inzucht und genetischen Variabilität in der Population der im Verein Hirschmann e.V. gezüchteten Hannoverschen Schweißhunde

Von Lars Lüpke

Ziel der vorliegenden Untersuchung war, dem Zuchtverein Hirschmann fundierte Erkenntnisse über die Vergangenheit und den aktuellen Stand der Zucht des Hannoverschen Schweißhundes zur Verfügung zu stellen. Weiterhin sollte versucht werden Möglichkeiten zu finden, wie die genetische Variabilität in der Population des Hannoverschen Schweißhundes möglichst gut erhalten werden kann, und die Inzucht und die damit zusammenhängenden Probleme vermieden werden können, ohne den bisher erreichten Leistungsstandard zu gefährden. Für die geplante moderne populationsgenetische Analyse war es nötig, Methoden einzusetzen, die dem neuesten Stand der wissenschaftlichen Forschung entsprachen. Die Ergebnisse sollen in die Überlegungen zur zukünftigen Zuchtplanung mit einbezogen werden und so zur Erhaltung der Leistung dieser besonderen Jagdhunde beitragen.

In dem Zuchtbuch des Vereins Hirschmann wurden seit seiner Gründung im Jahre 1894 bis Ende 2002 insgesamt 2495 Hannoversche Schweißhunde registriert. Von der Gesamtheit der registrierten Hunde galten zu diesem Zeitpunkt 334 als lebend und sind als aktuell lebende Population definiert. Sofern die Elterntiere von ausländischen Hunden abstammten, wurden auch diese mit ihren zur Verfügung stehenden Zuchtbuchdaten in die Grunddatendatei einbezogen. Aus Österreich stand das gesamte bis 1935 zurückreichende Zuchtbuch zur Verfügung.

Mit Hilfe des im Institut für Tierzucht und Vererbungsforschung der Tierärztlichen Hochschule Hannover entwickelten Programms OPTI-MATE 3.8 (Wrede und Schmidt, 2003) wurden die Abstammungsdaten aller im Verein Hirschmann gezüchteten Hannoverschen Schweißhunde aufgenommen, und somit eine, die gesamte Population umfassende, Pedigree-Datei erzeugt. Mit diesem Programm wurden unter anderem die Genanteile der Gründerpopulationen der Hunde aufgrund der ältesten bekannten Ahnen (Gründertiere) in den Zuchtbüchern für jeden Hund berechnet. Sie sind ein Maß dafür, in welchem Umfang

Hannoversche Schweißhunde aus anderen europäischen Zuchtbüchern des Hannoverschen Schweißhundes eingeführt wurden. In weitergehenden Auswertungen wurden der Inzuchtkoeffizient und der Verwandtschaftskoeffizient unter Berücksichtigung aller bekannten Ahnen eines jeden Tieres mittels der Prozedur INBREED von SAS (Statistical Analysis System, Version 8.2) berechnet.

Aus den Aufzeichnungen im Zuchtbuch des Vereins Hirschmann ging hervor, dass die Zucht des Hannoverschen Schweißhundes im besonderen Maße der Inzucht unterlag. Die Verwendung der Hunde als reine Spezialisten führte zu einer stark reglementierten Zucht und Abgabe der Hunde an ausgewählte Personen. Die Folge war, dass die Population seit über einhundert Jahren sehr klein geblieben ist. Hinzu kamen eine starke Reduktion der Größe der Population während beider Weltkriege und eine sehr geburtenschwache Phase von 1950 bis 1975 (16,4 Geburten pro Jahr). Obwohl die Leistung, durch die sich diese Hunde auszeichnen, weiterhin auf sehr hohem Niveau liegt, stand zu befürchten, dass eventuell Inzuchtdepressionen in der Zucht des Hannoverschen Schweißhundes auftreten könnten.

Die Verantwortlichen des Vereins Hirschmann wollten einen neuen Weg in der Zuchtgeschichte des Hannoverschen Schweißhundes beschreiten. Nicht nur eine computergestützte Populationsanalyse, sondern auch eine molekulargenetische Untersuchung der Population des Hannoverschen Schweißhundes sollte helfen, die weitere Zuchtarbeit auf fundierten Erkenntnissen aufzubauen und die Leistung der Hunde für die Zukunft zu sichern.

Bei der computergestützten Populationsanalyse wurde festgestellt, dass der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient in der aktuellen Population auf 9,2% gesunken war, nachdem er bis auf 9,7% in der Geburtsjahrgangsgruppe von 1980 bis 1989 zugenommen hatte. In den aktuellsten Geburtsjahrgängen (2000 bis 2002) sank der Wert mit 8,1% unter den Durchschnitt der aktuell lebenden Population. Im Vergleich der Geburtsjahrgangsgruppen war die Inzuchtzunahme von Generation zu Generation in den letzten 50 Jahren rückläufig. Von den Elterntieren auf die letzte Generation war eine Inzuchtabnahme von 0,09% zu verzeichnen. Die erwartete Inzuchtrate für die kommende Generation betrug nur 0,02%.

Der höchste durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient trat mit 11,7% in der Geburtsjahrgangsgruppe von 1960 bis 1969 auf. Auch dieser Wert nahm im Verlauf der neueren Zuchtgeschichte ab und betrug in der aktuellen Population 11,2%.

Die Genanteile aus anderen europäischen Zuchtvereinen für den Hannoverschen Schweißhund nahm infolge der Zusammenarbeit in dem 1930 gegründeten Internationalen

Schweißhund-Verband (ISHV) und der daraus resultierenden verstärkten Einkreuzung seit Ende des zweiten Weltkrieges deutlich zu. Der Blutanteil der Hunde aus dem österreichischen Zuchtbuch an der aktuellen deutschen Population betrug 46,5% und war damit sogar deutlich höher als der aktuelle deutsche Blutanteil mit 29,8%. Aus den folgenden acht weiteren Zuchtbüchern für den Hannoverschen Schweißhund wurden Genanteile in der aktuellen deutschen Population festgestellt: Österreich, Tschechien, Ungarn, Polen, Schweiz, Jugoslawien, Slowakei und Frankreich.

Wie hoch die genetische Variabilität in der aktuellen Population ist, und ob die festgestellte Einkreuzung von Hannoverschen Schweißhunden aus dem europäischen Ausland nicht nur zur Verringerung der errechneten Inzucht- und Verwandtschaftskoeffizienten führte, sondern auch zu einer tatsächlichen Steigerung der genetischen Variabilität beitragen konnte, sollte durch die molekulargenetischen Untersuchungen festgestellt werden.

Für diese Untersuchungen wurde aus der aktuellen Population eine Stichprobe von 92 Hunden (27,5%) erhoben. Diese Tiere stammen aus 69 unterschiedlichen Würfen der Geburtsjahrgänge 1990 bis 2002. Aus 46 Würfen wurde je ein Tier und aus 23 Würfen je 2 Vollgeschwister verwendet. 45 Hunde der Stichprobe waren männlich (48,9%) und 47 Tiere weiblich (51,1%). Die Stichprobe repräsentierte die aktuelle Population des Hannoverschen Schweißhundes hinsichtlich Inzuchtkoeffizient, Verwandtschaftskoeffizient und Zusammensetzung nach Genanteilen optimal. Es sollte daher möglich sein, die molekulargenetischen Untersuchungsergebnisse auf die gesamte aktuelle deutsche Population des Hannoverschen Schweißhundes zu übertragen.

Die molekulargenetischen Untersuchungen basierten auf zwei unterschiedlichen Formen der caninen DNA, die aufgrund ihrer hohen Variabilität nicht nur zum Vergleich der genetischen Diversität zwischen verschiedenen Rassen sondern auch innerhalb einer Rasse verwendet werden konnten. Dies sind zum einen die als Mikrosatelliten Marker bezeichneten Bereiche der chromosomalen DNA und zum anderen der hypervariable Bereich der als D-loop bezeichneten Region der mitochondrialen DNA.

Das in dieser Studie verwendete Mikrosatelliten-Marker-Set bestand aus 16 Markern, die alle auf unterschiedlichen Autosomen der caninen DNA lokalisiert waren. Die Mikrosatelliten-Marker wurden aufgrund der Ergebnisse aus bisherigen Studien so ausgewählt, dass eine möglichst hohe Informativität des Marker-Sets voliegt. Aus diesem Grund waren die

Mindestbedingung für die Auswahl, dass eine Anzahl der Allele über 5 und ein Heterozygotiegrad bzw. PIC-Wert über 0,5 vorlag.

Die PCR-Fragmente wurden mit einer Gelelektrophorese unter Zuhilfenahme von einem automatischen Sequenziersystem (LI-COR 4200/S2) aufgetrennt, woraufhin die visuelle Auswertung der Allele erfolgte. Zur weiteren Analyse wurden zunächst die durchschnittliche Anzahl der Allele und die Allelfrequenzen errechnet.

Mit Hilfe des Programms GENEPOP, Version 3.3 (Raymond & Rousset, 1995) wurde getestet, ob sich die untersuchten Loci im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (HWG) befanden. Dabei kam eine „Markov Chain"-Methode zur Schätzung unverzerrter exakter P-Werte zur Anwendung (Guo & Thompson, 1992). Zur Einhaltung des multiplen Testniveaus wurden die P-Werte einer einfachen Bonferroni-Holm-Korrektur (Holm, 1979) unterzogen. Es wurde festgestellt, dass sich die Allelverteilung aller verwendeten Mikrosatelliten-Marker im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befand. Für die Feststellung der genetischen Variabilität in der Population des Hannoverschen Schweißhundes wurden die durchschnittliche Anzahl der Allele, der Polymorphism Information Content (PIC), die beobachtete (H_O) und erwartete Heterozygotie (H_E) sowie das Heterozygotiedefizit (F_{IS}) berrechnet.

Bei dieser Analyse der genetischen Variabilität der Population des Hannoverschen Schweißhundes wurde festgestellt, dass der beobachtete Heterozygotiegrad (H_O) mit 0,672 über dem erwarteten Heterozygotiegrad (H_E) von 0,661 lag und der durchschnittliche Polymorphism Information Content (PIC) über alle Loci 0,609 betrug. Das Heterozygotiedefizit (F_{IS}) betrug -0,012. Um die Ergebnisse bewerten zu können, wurden sie in einer Literaturstudie mit bisherigen Ergebnissen aus Untersuchungen der genetischen Variabilität in 19 Gruppen anderer Hunderassen verglichen. Bei diesem Literaturvergleich wurde festgestellt, dass die hier ermittelten Werte nur von wenigen Hunderassen übertroffen wurden. Diese Hunde repräsentierten jedoch Populationen, die wesentlich größere Populationszahlen aufwiesen als der Hannoversche Schweißhund. Darunter fielen zum Beispiel die von Koskinen und Bredbacka (2000) untersuchten Deutschen Schäferhunde und Rauhaardackel. In anderen Populationen, die im allgemeinen viel größere Hundepopulationen darstellen, wie zum Beispiel den von Altet et al. (2001) untersuchten Labrador Retrievern oder den von Veit (2000) untersuchten Golden Retrievern und Rottweilern oder den von Koskinen und Bredbacka (2000) untersuchten Golden Retrievern, war die genetische Variabilität geringer oder ähnlich wie die des Hannoverschen Schweißhundes. Kleine

Hunderassen, die am ehesten mit der hier untersuchten zu vergleichen wären, zeigten durchweg eine geringere genetische Variabilität. Zu diesen kleinen Hundepopulationen gehörte eine von Altet et al. (2001) untersuchte engverwandte Rottweilergruppe. Ebenso wie die von Veit (2000) untersuchten Saarloos Wolfshunde und Entlebucher Sennenhunde und die von Koskinen und Bredbacka (2000) untersuchten Bedlington Terrier.

Beim Vergleich der Daten der genetischen Variabilität mit anderen Arbeiten fiel auf, dass zwischen den Diversitätsmaßen für Populationen, die auf den insgesamt verwendeten Mikrosatelliten-Marker-Sets beruhen und denen, die auf den mit den jeweiligen Arbeiten identischen Marker-Sets basierten, große Unterschiede bestanden. Dies lässt den Rückschluss zu, dass es bei dem Vergleich der genetischen Variabilität verschiedener Hunderassen anhand von Mikrosatelliten Markern entscheidend darauf ankommt, ob die Ergebnisse auf identischen Markersets beruhen.

In einem weiteren Schritt sollten anhand der Strukturierung der Stichprobe nach der Höhe des Inzuchtkoeffizienten und der deutsche Genanteilen der Gründertiere Diversitätsmaße und genetische Distanzen geschätzt werden, um die Frage zu klären, ob die Zufuhr von Blutlinien aus dem europäischen Ausland zu einer Verringerung der berechneten Inzuchtkoeffizienten und somit auch zu einer tatsächlichen Steigerung der genetischen Variabilität beitragen konnte. Weiterhin sollte geklärt werden, ob eine Abhängigkeit zwischen Diversitätsmaßen und dem Inzuchtkoeffizienten besteht.

Es wurden jeweils 5 Subpopulationen nach der Höhe des Inzuchtkoeffizienten (IN1 – 5) und der deutschen Genanteile (GA1 – 5) der Gründertiere gebildet, wobei in der Inzucht-Subpopulation 1 und der Genanteil-Subpopulation 1 die niedrigsten durchschnittlichen Werte dieser Parameter vertreten waren. In der Genanteil-Subpopulation 1 war somit auch der höchste ausländische Genanteil zu finden. Für diese Subpopulationen wurden Nei's Diversitätsparameter (H_S, H_T, G_{ST}) mit Hilfe des Computerprogramms FSTAT, Version 2.9.3 (Goudet, 1995), berechnet. Hierbei entspricht die geschätzte genetische Variabilität nach Nei (H_T) dem erwarteten Heterozygotiegrad (H_E). H_S ist die durchschnittliche Diversität innerhalb der Subpopulationen und G_{ST} der Anteil der genetischen Diversität, die auf die Diversität zwischen den Subpopulationen zurückgeführt werden. Mit dem Programm GENEPOP, Version 3.3, wurden die Werte F_{IT} und F_{ST} nach Weir und Cockerhams F-Statistik (1984) berechnet. F_{IT} ist eine Maßzahl für das globale Heterozygotiedefizit, F_{IS} für das Heterozygotendefizit in den verschiedenen Subpopulationen und F_{ST} für das

Heterozygotendefizit zwischen den Subpopulationen. Zur Schätzung der genetischen Distanz wurde die Nei's Standard Distanz (D_S) verwendet (Nei, 1972).

Mit Hilfe der Prozedur GLM (Generalized Linear Model) des Programms SAS wurde eine Varianzanalyse für die Einflüsse des individuellen Inzuchtkoeffizienten, Genanteilen aus Deutschland, Österreich und den restlichen europäischen Ländern auf den individuellen Heterozygotiegrad durchgeführt. Ebenso wurde mit der Prozedur GLM berechnet, ob sich die die Werte der Parameter individueller beobachteter Heterozygotiegrad (H_O), geschätzte genetische Variabilität (H_T), Heterozygotiedefizit in den Populationen (F_{IS}) und Anzahl der Allele in den Subpopulationen (NA) in den einzelnen Subpopulationen (IN1 bis 5 oder GA1 bis 5) signifikant unterschieden.

Mit einem Permutationstest wurde getestet, ob eine Abhängigkeit zwischen den paarweisen Differenzen der Mittelwerte für die Inzuchtkoeffizienten der Inzuchtsubpopulationen bzw. der paarweisen Differenzen der Mittelwerte für die deutschen Genanteile der Genanteilpopulationen, und dem paarweisen F_{st}-Wert für die jeweiligen Subpopulationen bestand. Mit dem Programm GENEPOP wurde ermittelt, ob eine Signifikanz für eine paarweise genetische Differenzierung aufgrund der Allelverteilung in den einzelnen Subpopulationen vorlag.

Bei der Varianzanalyse der Einflüsse von individuellen Inzuchtkoeffizienten und Genanteilen auf den individuellen Heterozygotiegrad stellte sich heraus, dass eine negative Regression zwischen dem individuellen Inzuchtkoeffizient ($b = -0{,}904 \pm 0{,}552$, $p = 0{,}105$) und dem individuellen Heterozygotiegrad bestand. Der Heterozygotiegrad eines Hundes nahm im Schnitt um 1% ab, wenn der Inzuchtkoeffizient um 0,9% zunahm. Die Faktoren Genanteil aus Deutschland, Österreich und allen anderen europäischen Zuchtvereinen jedes Hundes zeigten eine sehr geringe positive, nicht signifikant von Null abweichende Regression zu der individuellen Heterozygotie. Wenn nur der individuelle Inzuchtkoeffizient und der deutsche Genanteil bei der Berechnung berücksichtigt wurden, war die negative Regression ($b = -0{,}89 \pm 0{,}40$) zwischen individuellen Inzuchtkoeffizienten und Heterozygotiegrad mit $p = 0{,}029$ signifikant.

Aufgrund der Allelverteilung konnten einerseits die Subpopulationen mit stark differierenden mittleren Inzuchtkoeffizienten untereinander, andererseits die Subpoulationen mit stark differierenden deutschen Genanteilen untereinander signifikant unterschieden werden.

Die Inzuchtsubpopulationen wiesen eine signifikante negative Korrelation zur geschätzten genetischen Variabilität (H_t) auf.

Aufbauend auf die festgestellte signifikante Regression zwischen der geschätzten genetischen Variabilität und der Einteilung in die Inzucht-Subpopulationen waren auch die paarweisen F_{st}-Werte signifikant von der Differenz der Mittelwerte der mittleren Inzuchtkoeffizienten der jeweiligen Inzucht-Subpopulationen abhängig. Die Nei's Standard Distanzen (Nei, 1972) und paarweisen F_{ST} -Werten wurden, mit einer Ausnahme, größer, je weiter die Inzuchtpopulationen aufgrund ihres durchschnittlichen Inzuchtkoeffizienten auseinanderlagen.

Für die Genanteil-Subpopulationen deutete sich eine im Vergleich zu den Inzucht-Subpopulationen geringere Variation der Werte H_S und F_{ST} innerhalb der Genanteil-Subpopulationen und eine größere Variation der Werte G_{ST} und F_{ST} zwischen den Genanteil-Subpopulationen an. Aufgrund der geringfügig höheren Werte für das Heterozygotiedefizit (F_{ST}), sowie den Koeffizienten der genetischen Differenzierung (G_{ST}) zwischen den Genanteil-Subpopulationen ergaben sich im Vergleich zu den Inzucht-Subpopulationen auch geringfügig höhere paarweise F_{ST}- Werte.

Zum einen waren jedoch die paarweisen F_{ST}- Werte nicht signifikant abhängig von der Differenz des Mittelwertes des durchschnittlichen deutschen Genanteils zwischen den entsprechenden Genanteil-Subpopulationen. Zum anderen wurde für die Genanteil-Subpopulationen keine Signifikanz und auch kein Hinweis auf eine Korrelation von H_O bzw. H_T und den Genanteil-Subpopulationen festgestellt.

Aufgrund der im Vergleich zu den Inzucht-Subpopulationen vom Wert her geringfügig höheren, aber ungerichteten Variation der Maßzahlen der Heterozygotie und dem Fehlen einer klar erkennbaren Differenzierung in den Genanteil-Subpopulationen, kann hinsichtlich idealer Kreuzungen zur Erhöhung der genetischen Variabilität in der Population keine Auskunft geben werden.

Dass sich alle Genanteil-Subpopulationen mit hohem (GA3, 4 und 5) von denen mit niedrigem deutschen Genanteil (GA1 und 2) aufgrund der Verteilung der Allele signifikant differenzieren lassen, kann nur einen Hinweis darauf geben, dass eventuell eine Erhöhung der genetischen Variabilität durch Hannoversche Schweißhunde mit unterschiedlich hohen Genanteilen möglich ist. Dies ist jedoch nur eine Tendenz zwischen den benannten Genanteil-Subpopulationen, die zwar zusätzlich durch im Verhältnis höhere Nei's Standard Distanzen

zwischen diesen Genanteil-Subpopulationen bestätigt, aber aufgrund der fehlenden signifikanten Abhängigkeit der Parameter der genetischen Variabilität von der Einteilung der Genanteil-Subpopulationen hier nicht bewiesen werden kann.

Dass sich eine eindeutige Differenzierung der Genanteil-Subpopulationen nicht beweisen liess und keine Regression zwischen den Genanteil-Subpopulationen und der genetischen Variabilität vorlag, kann zum Teil mit den Ergebnissen aus den Untersuchungen der mitochondrialen DNA erklärt werden. Es wurde ein 500 bp großes Fragment der D-loop Region der streng maternal vererbten mt-DNA sequenziert. Die gefundenen 7 Haplotypen konnten in 2 Hauptgruppen eingeteilt werden. Über etwa 18 Generationen (entspricht ca. 100 Jahren) konnten 77% der untersuchten 69 Würfe auf 2 Stammmütter zurückgeführt werden, die im Zuchtbuch des Vereins Hirschmann eingetragen sind. Die 2 Hauptgruppen der Haplotypen konnten diesen beiden Stammmüttern zugeordnet werden. Für die übrigen Würfe konnten 11 weitere Stammmütter bestimmt werden. Diese Stammmütter sind in Zuchtbüchern von ausländischen Zuchtvereinen für den Hannoverschen Schweißhund verzeichnet. Auch sie konnten den beiden Haplotypgruppen zugewiesen werden und repräsentieren somit keine neuen oder über die Zeit der getrennten Zucht erhalten gebliebenen Mutterlinien. Bei den Würfen, die auf mehrere Stammütter aus einem ausländischen Zuchtverein zurückgeführt wurden, waren immer beide Haplotypgruppen vertreten. Damit ist das ausschließliche Auftreten beider Mutterlinien bei den Hannoverschen Schweißhunden im Ausland anzunehmen. Die festgestellten Subtypen von den Haupthaplotypen traten sowohl in den Würfen auf, die auf ausländische Stammmütter als auch in jenen, die auf die zwei deutschen Stammmütter zurückgeführt werden.

Alle Hannoverschen Schweißhunde scheinen somit von zwei Stammmüttern abzustammen. Mütterlicherseits währe somit eine mögliche Erklärung der Schwierigkeiten der genetischen Differenzierbarkeit von den Hunden aus dem Ausland von den Hunden, die in Deutschland gezüchtet wurden, dargelegt. Für die mütterliche Seite ist zu vermuten, dass sich die Hannoverschen Schweißhunde im Ausland nicht so weit durch genetische Drift differnziert haben, dass sie von den Hunden im deutschen Zuchtverein eindeutig zu unterscheiden waren. Um so bemerkenswerter ist die hohe genetische Variabilität der untersuchten Population des Hannoverschen Schweißhundes. Zumal sie auf Grund der Besonderheiten der Zuchtgeschichte im Vorfeld als wesentlich geringer eingeschätzt wurde. Eine mögliche

Erklärung ist, daß bei den Gründertieren der Rasse eine hohe genetische Variabilität vorlag und diese Variabilität über die schwierigen Zeiten der Zucht erhalten geblieben ist.

Um exaktere Aussagen über eine genetische Distanz der ausländischen Hunde zu den in Deutschland gezüchteten und einer möglichen genetischen Differenzierung dieser ausländischen Hunde in der Zeit der getrennten Zucht treffen zu können, sollte versucht werden die Studie in Zusammenarbeit der europäischen Zuchtvereine auf alle zur Verfügung stehenden Zuchttiere in Europa zu erweitern. Koskinen (2003) hat festgestellt, dass für eine Zuordnung von Haushunden zu einer Rasse 50 Hunde der Referenzrasse nötig sind. Wobei der F_{ST}-Wert zwischen den Referenzrassen 0,17 und der erwartete Hetrozygotiegrad 0,6 bei einer Analyse von 10 Mikrosatelliten Loci betragen sollte. In dem Fall des Hannoverschen Schweißhundes handelt es sich zwar um einen Vergleich innerhalb einer Population, der erwartete Heterozygotiegrad lag aber wesentlich höher. Der F_{ST}-Wert der Gruppen mit dem größten und dem niedrigsten durchschnittlichen deutschen Genanteil lag bei 0,11 und war somit geringer als der geforderte. Es ist jedoch denkbar, dass der F_{ST}-Wert bei einer Auswahl von größeren homogeneren Gruppen von Hunden höher ausfällt und somit eine Möglichkeit gegeben ist, die ausländischen Hannoverschen Schweißhunde auf genetischer Basis von den deutschen in Subtypen zu differenzieren. Damit könnten bei der bestehenden guten Zusammenarbeit der Zuchtverbände, die genetische Basis der größeren Populationen (Deutschland, Österreich) durch gezielte Einkreuzungen verbreitert und in den kleinen ausländischen Populationen die Gefahr der Inzucht verringert werden.

Dass eine solche Differenzierung möglich wäre, zeigen die ermittelten Distanzen und F_{ST}-Werte zwischen den Genanteil-Subpopulationen. In bisherigen Studien wurden zwischen einigen Hunderassen niedrigere Werte festgestellt, als hier zwischen den Subpopulationen mit dem niedrigsten und höchsten ausländischen Genanteil. So zum Beispiel bei den von Kim et al. (2001) untersuchten koreanischen Hunderassen Sapsaree und Jindo bzw. dem Jindo und dem sibirischen Husky. Jordana et al. (1992) stellten zwischen zwei spanischen Hunderassen einen wesentlich geringeren F_{ST}-Werte fest, als die hier gefundenen.

Vorraussetzung für eine weitergehende Untersuchung wäre in jedem Fall die Bereitstellung und Aufnahme von vollständigen Pedigrees der ausländischen Zuchtvereine für den Hannoverschen Schweißhund. Weiterhin wäre ein Vergleich der genetischen Diversität mit anderen Schweißhunderassen hinsichtlich Abstammung und Breite der gentischen Basis sehr interessant.

Literatur

Altet L., Francino O. und Sanchez A. (2001): Microsatellite polymorphism in closely related dogs. Journal of Heredity 92, 276-9.

Goudet J. (1995) FSTAT, Version 1.2, a computer program to calculate F-Statistics. Journal of Heredity 86, 485-6.

Guo S.W. & Thompson E.A. (1992): Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportions for multiple alleles. Biometrics 48, 361-372.

Holm S. (1979): A simple sequentially rejective multiple test procedure. Scandinavian Journal of Statistics 6, 65-75.

Jordana J., Piedrafita J., Sanchez A., Puig P. (1992): Comparative F statistics analysis of the genetic structure of ten Spanish dog breeds. Journal of Heredity 83, 367-374.

Kim K.S., Tanabe Y., Park K. und Ha J.H. (2001): Genetic Variability in East Asian Dogs using Microsatellite Loci Analysis. J. Hered. 92, 398-403.

Koskinen M.T. and Bredbacka P. (2000): Assessment of the population structure of five Finnish dog breeds with microsatellites. Animal Genetics 31, 310-317.

Koskinen M.T (2003): Individual assignment using microsatellite DNA reveals unambiguous breed identification in the domestic dog. Anim Genet. 34, 297-301.

Nei M. (1972):Genetic distance between populations. American Naturalist 27, 343-46.

Raymond M. & Rousset F. (1995): GENEPOP (Version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism. Journal of Heredity 86, 248-249.

Veit, C. (2000): Wolf und Hund - Anwendungsorientierte Untersuchungen zur Biodiversität und genetischen Distanz ausgewählter Populationen. Diss. med. vet. Tierärztliche Fakultät Ludwig-Maximilians-Universität München.

Weir B.S. und Cockerham C.C. (1984): Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. Evolution 38, 1358-1370.

Wrede, J., T. Schmidt (2003): OPTI-MATE Version 3.8. Ein Management-Programm zur Minimierung der Inzucht in gefährdeten Populationen. Programmbeschreibung. Institut für Tierzucht und Vererbungsforschung, Tierärztliche Hochschule Hannover.

Summary

Summary

Analysis of relationships, inbreeding, and genetic distances in the population of the Hanoveranian Scenthound bred in the kennel club Hirschamnn e.V.

By Lars Lüpke

The Hanoveranian Scenthound is a purebred hound with a long breeding history and a exceptional high performance. The breeding club Verein Hirschmann e.V. made it its objective to keep this very high standard in the small population of the Hanoveranian Scenthound.

The objective of the present study was to provide consolidated findings about the past and the current state of the breeding of Hanoveranian Scenthounds. Furthermore, possibilities should be found to maintain genetic variability in the population of Hanoveranian Scenthounds as good as possible and to avoid inbreeding and the problems involved were to be found. For the intended modern genetic population analysis it was necessary to use methods according to the best available technologies. The results should be taken into account for breeding strategies and should be conducive to the conservation of the high performance of these specific hounds.

The entire dog population of Hanoveranian Scenthounds registered since the foundation of the kennel club Hirschmann in the year 1894 was analysed for the development of the inbreeding and relationship coefficient, rates of inbreeding and the contribution of Hanoveranian Scenthound population of foreign countries. All dogs alive (n = 334) were analysed separately as the current population. The analyses were performed using all available pedigree information. The pedigrees of the current population show a degree of pedigree completeness of 73.3% over 10 generations.

Besides the German stud book the entire stud book of the Austrian breeding association for the Hanoveranian Scenthound since 1935 was available. Gene contributions of 8 other European stud books to the Hanoveranian Scenthound could be found in the German population. Hereby, the Austrian Hanoveranian Scenthounds have the largest impact on the German population with 24.4%. The proportion of genes from the German stud book amounted to 69%. In the current population the influence of the Hanoveranian Scenthound

from the Austrian breeding club gained in importance. Here was the gene contribution of these dogs with 46.5% is higher than the gene contribution of the German dogs with 29.8%.The gene contributions of Czech, Swiss and Hungarian dogs are between 4.3% and 7.6%. This increase of the gene contributions from other European countrys was a consequence of the incrossing of Hanoveranian Scenthound of abroad as a result of the collaboration with a 1935 founded international Scenthound association.

In the past, the breeding of the Hanoveranian Scenthound was difficult because of the low number of breeding dogs which was additionally reduced during World War I and II. The mean coefficient of inbreeding of the entire German population was 6.35%. From 1950 to 1990 the mean coefficient of inbreeding increased from 8.3% to 9.7%. In the birth years from 1990 to 2002 the mean coefficient of inbreeding decreased slightly to 9.2%. The rates of inbreeding decreased since 1950. For the last 8 generations the increase of the coefficients of inbreeding per generation was 0.71%, considering the degree of pedigree completeness it was 0.96%. The mean coefficient of inbreeding of the current German population is 9.2% and the maximum value is 15.6%. From the parental generation to the last generation there is a rate of inbreeding of 0.09%. The expected rate of inbreeding is 0.02%.The effective population size (N_e) is 70.9 and is higher than the limiting value of $N_e = 50$. The mean degree of relationship of the entire population was 7.17% and of the current population 11.2% with the maximum at 73.6%. The present incrossing of Hanoveranian Scenthounds from other European countries stopped the increase of the inbreeding coefficient.

Genetic variability of the dog breed Hanoveranian Scenthound was analysed using a set of 16 microsatellites. The sample of 92 dogs was representative for the total current population (n= 334, inbreeding coefficient 9.2%, relationship coefficient 11.2%) with respect to the size and distribution of the inbreeding and relationship coefficients. All microsatellites used were in Hardy-Weinberg equilibrium. The average number of alleles was 6.4. The average observed heterozygosity (H_O) showed a slightly larger value than the expected heterozygosity (H_E). dinucleotid microsatellites exhibited a lower polymorphism information content (PIC) than tetranucleotid microsatellites (0.52 versus 0.66). The average PIC reached a value of 0.61.

We were able to show an unexpected high genetic variability in the here analysed Hanoveranian Scenthounds in comparison to previously published data of dog breeds of similar population size and in addition to dog breeds of larger population size. The reasons for the rather high genetic variability in Hanoveranian Scenthounds may be due to a large genetic

variation in the founder animals of this breed. Despite genetic bottlenecks in the twenties and fifties experienced by this breed and high inbreeding and relationship coefficients since more than 50 years, the genetic variability as quantified by polymorphic microsatellites was still on a high level.

To find the reason why this Population showed such a high genetic variability we subdivided the sample in each 5 subpopulations according to the level of the inbreeding coefficient (IN-groups) and the proportions of genes from dogs bred in the German kennel club (GE-groups). The analysing of genetic diversity in these subpopulations should give an answer to the question whether foreign Hanoveranian Scenthounds contribute to an increase of the genetic variability and a decrease of the inbreeding rate in the German population.

The genetic variability in and between the Subpopulations was quantified using microsatellite allele number, observed heterozygosities, expected heterozygosities, measures of genetic diversity, H_t and H_s, coefficient of genetic differentiation, G_{ST}, F_{IS}-, F_{ST}-, F_{IT}-estimates and D_S distances.

Over the complete random sample the individual inbreeding coefficient was negatively related with the average observed heterozygosity of microsatellites, whereas the proportion of genes from incrossings of Hanoveranian Scenthounds from abroad showed no relationships.

After the subdivation of the sample we found that the IN-groups with higher inbreeding levels showed a decreasing genetic diversity H_T. There were no significant differences among GE-groups for measures of genetic variability. The mean F_{ST}-estimate among IN-groups was 0.016 and among GE-groups –0.025, whereas the mean H_S-estimate over all IN-groups was 0.655 and over all GE-groups 0.648. The mean pair wise genetic distances using Nei's standard distance reached value of 0.073 for the IN-groups and 0.095 among the GE-groups. Genetic differentiation among the IN-groups and GE-groups with the largest differences in their mean inbreeding coefficients and proportions of genes of German Hanoveranian Scenthounds was possible.

The problems of finding a dependency of the proportions of genes from german ancestors and the measures of genetic variability could partially be explained by the results of the analysis of the canine mt-DNA d-loop region. The random sample was analysed by using a 500bp sized fragment of the hypervariable region of the d-loop.

Based on 17 different polymorphisms 7 different haplotypes were determined. These haplotypes could be divided into two groups whose groundtypes A and B were represented in

90% of the examined litters. The other 5 halotypes (AB, AC, AD, AE and AF) only differed from the haplotype A because of one polymorphism, and were classed as subtypes of haplotyp A. 77% of the litters could trace the maternal side of their ancestors back to two founder dams. Both of them were registered in the German kennel club. Two founder dams could be traced back to the Austrian breeding association and five to other kennel clubs in European countries. The time span between the actual litters and the two German founder dams was about 100 years or approximately 18 generations. The main haplotype A (N = 38) could be assigned to the German founder dam 1 and the haplotype B (N = 22) to the German founder dam 2. No other motherlines could be found in the examined litters from the foreign breeding club for Hanoveranian Scenthounds. Where more than one litter in the random sample orginated from one foreign kennel club, the litters showed both haplotype A and B. This indicates that both haplotypes main types and consequently the motherlines are well distributed abroad. For the maternal side this could be a reason why the genetic variability of the foreign Hanoveranian Scenthounds could not differ to that dogs bred in the German stud book.

Anhang

Anhang 1 : Einordnung und Rassekennzeichen der Haushunderasse (canis familaris) ‚Hannoverscher Schweißhund'

Einordnung

Bei dem internationalen Dachverband für die Hundezucht Fédération Cynologique Internationale (FCI) ist der Rassestandard des Hannoverschen Schweißhundes unter der Nummer 213 aufgeführt:

Hannoverscher Schweißhund (engl.: Hanoveranian Scenthound)

Ursprung:	Deutschland	
Verwendung:	Nachsuchenhund, Schweißhund	
Klassifikation:	Gruppe 6	Laufhunde, Schweißhunde und verwandte Rassen
	Sektion 2	Schweißhunde, mit Arbeitsprüfung

Rassekennzeichen des Hannoverschen Schweißhundes

(aus dem Zuchtbuch für Hannoversche Schweißhunde des Verein Hirschmann 2002)

Allgemeines Erscheinungsbild

Das allgemeine Erscheinungsbild des leistungsstarken hannoverschen Schweißhundes ist das eines mittelgroßen, wohlproportionierten, kraftvollen Hundes. Gut gestellte, kräftig bemuskelte Vorder- und Hintergliedmaßen befähigen ihn zu ausdauernder Arbeit. Zu hohe Läufe, besonders eine überbaute Vorhand beeinträchtigen die Arbeit mit tiefer Nase und sind typfremd. Die breite Brust bietet der Lunge viel Raum und ermöglicht lange, anstrengende Hetzen. Die leicht faltige Stirn und das klare, dunkle Auge verleihen dem Hannoverschen Schweißhund den für ihn typischen ernsten Gesichtsausdruck. Rassetypisch ist auch die rote Grundfärbung, die vom hellen Fahlrot zur dunkel gestromten, beinahe schwarz wirkenden Färbung variieren kann.

Größe und Gewicht

Widerristhöhe:	Rüden	50 bis 55 cm
	Hündinnen	48 bis 53 cm
Gewicht:	Rüden	30 bis 40 kg
	Hündinnen	25 bis 35 kg

Verhalten / Charakter (Wesen): Ruhige und sichere Wesensart, dabei empfindsam gegenüber seinem Führer und wählerisch – zurückhaltend zu Fremden. Hohe Konzentrationsfähigkeit bei der jagdlichen Nachsuchenarbeit mit ausgeprägter Meutebeziehung zum führenden Jäger.

Spezielle Merkmale zu den Bereichen Oberkopf, Gesichtsschädel, Körper, Gliedmaßen, Haarkleid und Fehler sind dem Zuchtbuch 2002 zu entnehmen.

Danksagung

Herrn Univ.-Prof. Dr. Dr. habil. O. Distl möchte ich herzlich für die Überlassung des Themas und die stets gewährte freundliche Unterstützung und Beratung bei der Anfertigung der Arbeit danken. Im besonderen möchte ich mich für den unermüdlichen Einsatz in der Fertigstellungsphase der Dissertation bedanken.

Ich bedanke mich bei dem ehemaligen 1. Vorsitzenden, Dr. G. Volquardts und den weiteren Vorstandsmitgliedern des Verein Hirschmann für das uns entgegengebrachte Vertrauen und die finanzielle Unterstützung des Projekts. Ganz besonderer Dank gilt dem Zuchtwart Herrn U. Peters und seiner lieben Frau für die außerordentlich gute vertrauensvolle Zusammenarbeit und Ihren Einsatz für die Realisierung dieser Arbeit.

Allen beteiligten Züchtern und Haltern von hannoverschen Schweißhunden, die sich bereiterklärt haben Blutproben ihrer Hunde zu Verfügung zu stellen, gebührt ein ganz großes Dankeschön, ohne ihre rege Beteiligung wäre die Arbeit nicht durchführbar gewesen.

Herrn Dr. Henning Hamann danke ich herzlich für seine Hilfe bei der Behebung von statistischen Problemen und für seine kompetente Betreuung bei der Durchführung vieler Auswertungen.

Herrn Jörn Wrede sei gedankt für seine jederzeit gewährte freundliche Hilfe bei kleinen und großen Computerproblemen, die Aufrechterhaltung der Ordnung im Netzwerk und die Weiterentwicklung des Programms Optimate.

Ein Dankeschön gebührt Frau Böhm und Frau Mrusek für ihre Unterstützung in organisatorischen Dingen.

Herrn S. Neander und Frauke danke ich für die Unterstützung im Labor und die hervorragenden Sequenzen.

Ein extra großes Dankeschön an Frau A. Clark, Sinet, Conny und Claire für ihren großartigen Einsatz in der Endphase der Arbeit. Meiner Doktorandenzimmer-Mitbewohnerin Frida danke

ich herzlich für ihre Geduld mit mir, eine optimale Lebensmittelversorgung und ganz besonders für das gemeinsame Lachen!

Ein gigantisch großes Dankeschön an Susanne, die zwar nur ca. 5 Minuten vor mir fertig geworden ist, dann aber trotzdem wie eine Löwin mit mir bis zum Schluß gekämpft hat. Danke auch für die moralische Unterstützung, das Verständnis und, dass Du immer an mich geglaubt hast.

Mein ganz besonderer Dank gebührt meiner fantastischen Mutter, die immer versucht hat, mir den Rücken freizuhalten und mich auch in sehr schwierigen Zeiten unterstützt hat.