AUFFALLIGE UNTERSCHIEDE IM AUSMASS DER BEI GROSSEN WILDTIERARTEN GEFUNDENEN GENETISCHEN VARIABILITÄT UND IHRE MÖGLICHEN URSACHEN.

HARTL Günther

Forschungsinstitut für Wildtierkunde der Veterinärmedizinischen Universität Wien, 1160 Wien, Savoyenstraße

1.) Bedeutung der genetischen Variabilität

1.1. Phänotypische Variation als Voraussetzung für Anpassung

Als Phänotyp eines Organismus bezeichnet man sein äußeres Erscheinungsbild, das sich aus morphologischen, physiologischen und Verhaltensmerkmalen zusammensetzt. Erblisch bedingte Unterschiede im Phänotyp der einzelnen Individuen einer Population bilden die Grundlage für einen wesentlichen Aspekt der biologischen Evolution, die Anpassung von Populationen an das komplizierte Faktorengefüge ihrer Umwelt durch die natürliche Selektion.

1.2. Phänotyp, Genotyp und Epigenotyp

Das äußere Erscheinungsbild eines Organismus ist das Produkt von Wechselwirkungen seines Genoms mit der Umwelt, wobei dieses bezüglich seiner Funktion selbst ein kompliziertes System von Wechselwirkungen zwischen den einzelnen Genen darstellt, das als Epigenetisches System bezeichnet wird (siehe dazu Mayr 1967, RIEDL 1975, HARTL 1985 a). Während der Begriff "Genom" allgemein für die Gesamtheit der Erbanlagen eines Organismus steht, deutet der Begriff "Genotyp" bzw. "Epigenotyp" eher auf die Einmaligkeit einer bestimmten Kombination von Allelen und ihrer Verschaltung hin, durch die - mit der Ausnahme von eineiigen Zwillingen - jedes Individuum charakterisiert ist. Diese Einmaligkeit ist bei diploiden, sich sexuell fortpflanzenden Organismen vor allem eine Folge von Rekombinationsvorgängen wie dem Umbau von Chromosomen bei der Gametenbildung (Crossing-over) und der Neukombination von Allelen an homologen Genloci in der Zygote.

1.3. Phänotypische Variationen und genetische Variabilität

Abgesehen davon, daß beim Umbau der Chromatiden im Crossing-over selbst neue Gene bzw. Allele entstehen können, beruht die Bedeutung der Rekombination vor allem darauf, daß im Genpool einer Population von vielen Genen eine oder mehrere alternativen Formen vorhanden sind. Wäre in einer hypothetischen Population jedes Gen nur mit einem Allel vertreten, so könnte auch die Rekombination nur wenig zu einer phänotypischen Vielfalt der Individuen beitragen. Ist andererseits in der Fortpflanzungsgemeinschaft ein gewisses Potential an Allelen vorhanden, so kann allein die Rekombination ohne genetischen "Zuschuß" durch neue Mutationen oder Genfluß über viele Generationen hinweg eine breite phänotypische Variabilität erzeugen (MAYR 1967).

Aus dem bisher gesagten folgt, daß phänotypische Variationen im morphologischen und physiologischen Bereich meist einer Vielzahl von Wechselwirkungen zuzuschreiben ist und daher kaum quantifizierbare Aussagen über die genetische Variabilität einer Population oder Art ermöglicht.

Im Gegensatz zu morphologischen und physiologischen Charakteren gibt es auch Merkmale, die aus Unterschieden in ihrer Ausprägung direkt auf das Vorhandensein verschiedener Allele eines einzigen Gens schließen lassen.

Es sind dies neben Blutgruppenfaktoren und Blutproteinen vor allem Systeme multipler molekularer Formen von Enzymen, sogenannte Isoenzymssysteme (siehe dazu MOSS 1982). Mit ihrer Hilfe wurden in den letzten beiden Jahrzehnten Studien zur genetischen Variabilität an einer Vielzahl von Organismen verschiedenster Organisationsstufen des Pflanzen- und Tierreiches einschließlich des Menschen durchgeführt (Übersicht in NEVO 1983).

2.) Genetische Variabilität bei einigen großen Wildtierarten

Im Gegensatz zu Kleinsäugetern liegen bisher nur wenige ausgedehnte biochemisch-genetische Untersuchungen größerer freilebender Säugetierarten vor. Intensiver erforscht wurde nur die genetische Variabilität von Elch (RYMAN et al. 1977, 1980, GYLLENSTEN et al. 1980, WILHELMSON et al. 1978, CAMERON u. VYSE 1978), Rothirsch (BERGMANN 1976, KLEYMANN 1976, GYLLENSTEN et al. 1983, ALBERT 1984), Weißbuck (MANLOVE et al. 1975, 1976, RAMSEY et al. 1979, BACCUS et al. 1983), Damhirsch (PEMBERTON 1984, HARTL et al., im Druck), Wildschwein (STEINMANN 1976, SMITH et al. 1980, HARTL u. CSAIKL, im Druck), Gemse (NASCETTI et al. 1985, MILLER u. HARTL, im Druck) und Robben (NEVDAL 1966 a, b, Mc.DERMID et al. 1972, BONNELL u. SELANDER 1974, SIMONSEN et al. 1982). Einzelstudien liegen z.B. von Polarbär (ALLENDDORF et al. 1979), einigen Caniden (SIMONSEN 1982, FISHER et al. 1978) und Menschenaffen (BRUCE u. AYALA 1979) vor.

Die gefundenen P und H Werte sind einander in Tabelle 1 gegenübergestellt. Ein Vergleich dieser Daten zeigt auffällige Unterschiede im Ausmaß der genetischen Variabilität zwischen den verschiedenen Arten.

Im folgenden sollten nun mögliche Ursachen für die gefundenen Unterschiede im Zusammenhang mit der evolutiven Bedeutung von Proteinpolymerismus erörtert werden.

2.1. Methodisch begründete Ursachen für Unterschiede im Ausmaß der genetischen Variabilität zwischen Arten

Umfaßt eine Stichprobe aus einer Population nur eine sehr geringe Individuenzahl, so werden seltene Allele mit großer Wahrscheinlichkeit nicht erfaßt.

Durch Lebensraumveränderungen und verschiedene Maßnahmen der Wildbewirtschaftung kommt es bei großen Wildtierarten zunehmend zur Bildung von Inselformationen (siehe HARTL 1985 b). Gründereffekte, Inzucht und genetische Zufallsdrift durch intensive Bejagung bewirken in derartigen Fortpflanzungsgemeinschaften oft eine starke Reduktion der genetischen Vielfalt in Protein- und Enzymssystemen (siehe HARTL u. CSAIKL, im Druck). Aus der Untersuchung einer einzigen Population können daher oft keine repräsentativen Daten über die genetische Variabilität der Art gewonnen werden.

Die Probengewinnung bei großen Wildtierarten erfolgt im Zuge des Jagdbetriebes. Da bei intensiv bewirtschafteten Arten Tiere nach Kriterien wie etwa Kondition und Körpergewicht selektiv erlegt werden, liegt keine Zufallsstichprobe aus dem Genpool der Population vor. Das kann dazu führen, daß aufgrund einer Korrelation bestimmter Genotypen mit Abschlußkriterien in der Stichprobe bestimmte Allele nicht vertreten oder überrepräsentiert sind, was in vergleichenden Untersuchungen von selektiv und bei Treibjagden erlegten Wildschweinen nachgewiesen wurde (HARTL et al., in Vorbereitung).

Die Aussagekraft einer Studie hängt nicht nur von der untersuchten Individuenzahl, sondern vor allem auch vom Umfang der Stichprobe aus dem Genom ab (NEI u. ROYCHOUDHURY, 1974; GORMAN u. RENZI, 1979, SELANDER 1976). Beim Vergleich von Polymorphie- und Heterozygotieraten muß beachtet werden, daß vielfach sehr unterschiedliche Anzahlen von Enzym- und Proteinsystemen als Grundlage für die Ermittlung der genetischen Variabilität bei verschiedenen Arten dienen. Zusätzlich spielt eine große Rolle, ob in den vorausgegangenen Untersuchungen jeweils die gleichen Markersysteme studiert wurden. Nach zahlreichen Autoren (Übersicht in SELANDER 1976, WARD 1977, NEVO 1983 und ZOUROS u. HERTZ 1984) gibt es zwischen Enzymen Unterschiede hinsichtlich des zu erwartenden Ausmaßes an Polymorphismen. Derartige Unterschiede zeigen sich auch zwischen Serumproteinen und Enzymen (SARICH 1977). Eine Demonstration der Abhängigkeit von P und H vom untersuchten Enzymset beim Wildschwein findet sich bei HARTL und CSAIKL (im Druck).

2.2. Stochastische Ursachen für Unterschiede im Ausmaß der genetischen Variabilität zwischen Arten

Verluste von genetischer Variabilität aufgrund von Gründereffekt, Inzucht und genetischer Zufallsdrift sind nicht nur auf einzelne Populationen beschränkt. Sie können auch eine ganze Art in einem bestimmten Verbreitungsgebiet betreffen. So ist etwa das in bisherigen Untersuchungen festgestellte weitgehende Fehlen von Variabilität in Proteinen und Enzymen beim Europäischen Damhirsch aufgrund seiner Verbreitungsgeschichte erklärbar. Nach der letzten Eiszeit war diese Art aus Europa verschwunden. Vor etwa 3000 Jahren erfolgte eine Wiedereinbürgerung durch die Phönizier und Römer, ausgehend von sehr kleinen Beständen. Ein derartiges "bottleneck" in der Bestandesgröße kann zu sehr hohen Verlusten von genetischer Variabilität führen (siehe NEI et al. 1975). Um diese Aussage treffen zu können, wäre allerdings eine genetische Untersuchung der heute noch in den asiatischen Rückzugsgebieten lebenden Bestände notwendig. Auch das Fehlen von Variation in den Proteinen des See-Elefanten (BONNELL u. SELANDER 1974) ist durch die drastische Bestandesreduktion im 19. Jahrhundert erklärbar.

Nach der Hypothese der selektiven Neutralität von Proteinpolymorphismen (KIMURA 1968; u. OHTA 1971, NEI 1975 und KIMURA 1979 a, b) ergibt sich das innerhalb dieser Art vorhandene Potential an Enzymvarianten aus der Mutationsrate der einzelnen Gene (siehe AYALA 1977) und der Fortpflanzungsrate bzw. der Populationsgröße der betreffenden Organismen. Bei gleicher Mutationsrate eines Gens in verschiedenen Populationen steigt die Zahl der in der Zeiteinheit auftretenden Varianten mit dem Umfang der in diesem Zeitraum gebildeten Generationen (siehe NEI 1975). Für Unterschiede im Ausmaß der genetischen Variabilität zwischen Arten sind neben diesem Faktor nur noch die bereits erwähnten Engpässe in der Populationsgröße verantwortlich, die Verluste von Variation durch Gründereffekte, Inzucht und genetische Zufallsdrift zur Folge haben können. Dieser weitgehend zufällig bestimmten Evolution auf molekularer Ebene, in der nur ein gewisses Maß an stabilisierender Selektion eine Rolle spielt, wird die nach dem positiven Selektionsprinzip verlaufende Evolution im morphologischen und physiologischen Bereich gegenübergestellt.

2.3. Adaptive Ursachen für Unterschiede im Ausmaß der genetischen Variabilität zwischen Arten

Während das weitgehende Fehlen von Proteinvarianten bei manchen Arten sicher auf stochastische Ursachen im Zusammenhang mit ihrer Verbreitungsgeschichte zurückzuführen ist, spricht inzwischen doch eine Fülle von Befunden dafür, daß einem erheblichen Teil von Proteinpolymorphismen adaptive Bedeutung zukommt.

SELANDER u. KAUFMAN (1973) geben eine der ersten Übersichten über die genetische Variabilität in den Isoenzymssystemen von 46 Tierarten. Während die durchschnittliche Heterozygotierate bei Vertebraten etwa 6 % beträgt, liegt dieser Wert bei Evertrebraten um 15 %. Dieser erhebliche Unterschied wird durch Tierarten (die meisten Vertebraten) und kleinen, relativ immobilen Tierarten (die meisten Evertrebraten) erklärt. Während für erstere die Umwelt in ihrem Verbreitungsgebiet relativ homogen erscheint, bewohnen letztere eine Vielzahl von mehr oder weniger voneinander differenzierten Mikrohabitaten. Nach der "environmental grain" Hypothese ist die optimale Anpassungsstrategie für eine große, mobile Tierart meist ein einzelner Phänotyp, der an den Durchschnitt der ihm am häufigsten begegnenden Lebensbedingungen adaptiert ist, während eine kleine, immobile Art Spezialisten für verschiedenste, in sich gleichbleibende Lebensräume aufweisen muß (LEVINS, 1968).

Zusätzlich trägt eine gesteigerte homöostatische Kontrolle von Körpertemperatur und anderer physiologischer Parameter dazu bei, daß ein Tier seine Umwelt als weniger differenziert erfährt, indem der Organismus gegenüber räumlichen und zeitlichen Schwankungen der Umweltfaktoren besser gepuffert ist. Daraus folgt, daß die Wahrscheinlichkeit für das Vorkommen von Polymorphismen mit steigender homöostatischer Kontrolle sinkt (GILLESPIE, 1974; GILLESPIE u. LANGLEY, 1974).

Seit der Entwicklung dieser Hypothese ist die Zahl elektrophoretischer Untersuchungen stark angestiegen, was zu einer Reihe von Einwänden gegen sie geführt hat.

So findet dieses Modell beispielsweise innerhalb der Säugetiere keine Bestätigung. Die vergleichende Untersuchung zahlreicher Arten ergab keine nennenswerten Unterschiede zwischen großen, mobilen und kleinen über- oder unterirdisch lebenden Formen (NEVO 1978, BACCUS et al. 1983). Innerhalb dieses Taxons scheinen Körpergröße und über- bzw. unterirdische Lebensweise keinen Einfluß auf das Ausmaß an genetischer Variabilität zu haben.

Die Beziehung zwischen Homöothermie und genetischer Variabilität ist noch nicht hinreichend geklärt. Einige Ergebnisse sprechen jedoch dafür, daß Tiere mit besserer Pufferung gegenüber umweltbedingten Temperaturschwankungen weniger Variabilität in bestimmten Enzymssystemen besitzen (siehe z.B. ZOUROS u. HERTZ, 1984).

Wenngleich die "environmental grain" Hypothese in der Fassung von SELANDER und KAUFMAN (1973) nicht alle Variabilitätsunterschiede zwischen verschiedenen Tiergruppen erklären kann, gab sie doch einen Anstoß zu ausgedehnten Forschungen zur Aufhellung der Zusammenhänge zwischen ökologischen Faktoren und der genetischen Vielfalt auf molekularer Ebene.

So zeigen sich nach NEVO et al. (1983) bei 130 untersuchten Säugetierarten Korrelationen zwischen genetischer Variabilität und zahlreichen ökologischen Parametern wie geographischer Verbreitung (weitverbreitet räumlich beschränkt), Habitatausdehnung (Generalisten Spezialisten), Feuchtigkeitsindex (gemäßigt und arid gemäßigt arid) usw.

In weiteren Arbeiten werden auch etwaige Unterschiede im Ausmaß der genetischen Variationen in Enzymsystemen zwischen carnivoren und herbivoren Arten diskutiert (Übersicht in SIMONSEN 1982, BACCUS et al. 1983).

Im Hinblick auf die adaptive Bedeutung von Eiweißpolymorphismen genügt es jedoch nicht, Korrelationen zwischen genetischer Variabilität und den verschiedensten Parametern aufzuzeigen, sondern es gilt auch durch genaue Untersuchungen der physiologischen Funktion der jeweils veränderten Proteine oder Enzyme einen Kausalzusammenhang herzustellen. Diese Vorgangsweise wurde bereits von CLARKE (1975) gefordert und führte in den letzten Jahren bei einigen niederen Tieren zur eindrucksvollen Demonstration der selektiven Bedeutung bestimmter Enzym polymorphismen unter variierenden Umweltbedingungen (Übersicht in WATT, 1985). Die Ermittlung spezieller adaptiver Ursachen für Unterschiede in der Eiweißvariabilität bei großen Wildtierarten bedarf jedoch erst ausgedehnter vergleichender Untersuchungen im Zusammenhang mit ihren ökologischen Ansprüchen, physiologischen Besonderheiten und ihrer Sozialstruktur. Ihre Kenntnis ist aber für die Wildtiergenetik im Zusammenhang mit praktischen Maßnahmen zur Erhaltung der Anpassungsfähigkeit von Populationen von großer Bedeutung.

L i t e r a t u r

- ALBERT, S., 1984: Untersuchung der Hämoglobin-Varianten von Rotwild (*Cervus elaphus*) mit Hilfe der Elektrofokussierung. Inaugural Dissertation, Justus Liebig Univ. Gießen.
- ALLEN DORF, F.W.; CHRISTIANSEN, F.B.; DOBSON, T.; EANES, W.F.; FRYDENBERG, O., 1979: Electrophoretic variation in large mammals. I. The polar bear, *Thalactos maritimus*. *Hereditas* 91: 19-22.
- AYALA, F.J., 1977: The genetic structure of populations. In: Dobzhansky, Ayala, F.J., Stebbins, G.L., Valentine, J.W.: *Evolution*. W.H.Freeman u.Co.: San Francisco.
- BACCUS, R.; RYMAN, N.; SMITH, M.H.; REUTERWALL, C.; CAMERON, D., 1983: Genetic variability and differentiation of large grazing mammals. *J.Mamm.* 64 (1), 109-120.
- BERGMANN, F., 1976: Beiträge zur Kenntnis der Infrastrukturen beim Rotwild Teil II. Erste Versuche zur Klärung der genetischen Struktur von Rotwildpopulationen an Hand von Serumprotein-Polymorphismen. *Z. Jagdwiss.* 22, 28-35.
- BONNELL, M.L.; SELANDER, R.K., 1974: Elephant seals: genetic variation and near extinction. *Science* 814: 908-909.
- BRUCE, E.J.; AYALA, F.J., 1979: Phylogenetic relationships between man and the apes: electrophoretic evidence. *Evolution* 33: 1050-1056.
- CAMERON, D.G.; VYSE, E.R., 1978: Heterozygosity in Yellowstone Park elk, *Cervus canadensis*. *Biochem.Genet.* Vol.16, No. 7/8, 651-657.
- CLARKE, B., 1975: The contribution of ecological genetics to evolutionary theory: detecting the direct effects of natural selection on particular polymorphic loci. *Genetics* 79, 101-113.
- FISHER, R.A.; PUTT, W.; HACKEL, E., 1976: An investigation of the products of 53 gene loci in three species of wild Canidae: *Canis lupus*, *Canis latrans* and *Canis familiaris*. *Biochem. Genet.* Vol. 14, No. 11/12, 963.

- GILLESPIE, J.H.; LANGLEY, C.H., 1974: A general model to account for enzyme variation in natural populations. *Genetics* 76, 837-884.
- GILLESPIE, J.H., 1974: The role of environmental grain in the maintenance of genetic variation. *Am.Nat.* 108, 831-836.
- GORMAN, G.C.; RENZI, J.Jr., 1979: Genetic distance and heterozygosity estimates in electrophoretic studies: effects of sample size. *Copeia*, 242-249.
- GYLLENSTEN, U.; REUTERWALL, C.; RYMAN, N.; STAHL, G., 1980: Geographical variation of transferrin allele frequencies in three deer species from Scandinavia. *Hereditas*, 92, 237-241.
- GYLLENSTEN, U.; RYMAN, N.; REUTERWALL, C.; DRATCH, P., 1983: Genetic differentiation in four European subspecies of red deer. (*Cervus elaphus* L.) *Heredity*, 51 (3) 561-580.
- HARTL, G.B., 1985 a: Zur genetischen Interpretation von Mißbildungen bei Cerviden. *Verh.Ber.Erkr.d.Zoo-tiere* Berlin 27, 75-83.
- HARTL, G.B., 1985 b: Die Bedeutung von Isoenzymuntersuchungen bei Wildtieren für die Ermittlung der Auswirkung anthropogener Umweltveränderungen auf die genetische Populationsstruktur. Tagungsbericht: Das freilebende Tier als Indikator für den Funktionszustand der Umwelt 101-121. Hrsg.Forsch.Inst.f.Wildtierk.d.Vet.med.Univ.Wien.
- HARTL, G.B., CSAIKL, F.: Genetic variability and differentiation in wild boars (*Sus scrofa ferus*): comparison of isolated populations. *J.Mamm.* (in press).
- HARTL, G.B. SCHLEGER, A.; SLOWAK, M.: Genetic variability in fallow deer (*Dama dama* L.) *Anim.Blood Grps. Biochem. Genet.* (in press).
- HARTL, G.B.; SCHÖBER, F.; CSAIKL, F.; SLOWAK, M.: Influence of selective hunting on allele frequency shifts in isolated wild boar populations (in preparation).
- KIMURA, M., 1968: Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*. 217, 624-626.
- KIMURA, M.; OHTA, T., 1971: Theoretical aspects of population genetics. Princeton Univ. Press: New Jersey.
- KIMURA, M., 1979 a: Model of effectively neutral mutations in which selective constraint is incorporated. *Proc. Nat.Acad.Sci. USA*, 76, 3440-3444.
- KIMURA, M., 1979: b: The neutral theory of molecular evolution. *Scient. Am.* 241, 98-126.
- KLEYMANN, M., 1976: Beiträge zur Kenntnis der Infrastrukturen beim Rotwild Teil III. Zur genetischen Struktur von Rotwildpopulationen anhand von Blutgruppenvergleichsuntersuchungen. *Z.Jagdwiss.* 22, 121-134.
- LEVINS, R., 1968: Evolution in changing environments. Princeton Univ.Press: New Jersey.
- MANLOVE, M.N.; AVISE, J.C.; HILLESTAD, H.O.; RAMSEY, P.R., SMITH, M.H.; STRANEY, D.O., 1975: Starch gel electrophoresis for the study of population genetics in white tailed deer. In: W.A. Rogers (ed.): *Proc. Ann. Conf.S.E. Assoc. Game and Fish Comm.* 29, 393-403.
- MANLOVE, M.N.; SMITH, M.H.; HILLESTAD, H.O.; FULLER, S.E., JOHNS, P.E.; STRANEY, D.O., 1976: Genetic subdivision in a herd of white tailed deer as demonstrated by spatial shifts in gene frequencies. *Proc. Ann. Conf.S.E. Assoc. Game and Fish Comm.* 30, 487-492.
- MAYR, E., 1967: *Artbegriff und Evolution*. Paul Parey: Hamburg und Berlin.
- McDERMID, E.M.; ANANTHAKRISHNAN, R.; AGAR, N.S., 1972: Electrophoretic investigation of plasma and red cell proteins and enzymes of Macquarie Island elephant seals. *Anim. Blood Grps. Biochem.Genet.* 3: 85-94.
- MILLER, C.; HARTL, G.B.: Genetic variation in chamois from the Alps (*Rupicapra rupicapra* L.). Proceedings of the first Symposium on Cytogenetics and Biochemical Genetics of Wild Animals (in Press).
- MOSS, D.W., 1982: *Isoenzymes*. Chapman and Hall: London New York.
- NASCETTI, G.; LOVARI, S.; LANFRANCHI, P.; BERDUCOU, C.; MATTIUCCI, S.; ROSSI, L.; BULLINI, L., 1985: Revision of the *Rupicapra* genus III. Electrophoretic studies demonstrating species distinctions of chamois populations from the Alps from those of the Apennines and Pyrenees. In: Lovari, S. (ed.): *Biology and Management of Mountain Ungulates*. Croom-Helm: London 56-62.
- NEI, M.; ROYCHOUDHURY, A.K., 1974: Sampling variances of heterozygosity and genetic distance. *Genetics* 76, 379-390.
- NEI, M.; MARUYAMA, T.; CHAKRABORTY, R., 1975: The bottle neck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29: 1-10.
- NEI, M., 1975: *Molecular population genetics and evolution*. North Holland: Amsterdam.
- NEVDAL, G., 1966 a: Protein polymorphism for identification of harp seal population. *Arbok. Univ. Bergen* 1965. *Mat.-Nat.Ser.* 9: 1-20.

- NEVDAL, G., 1966 b: Hemoglobin and serum proteins in four North Atlantic seals, studied by electrophoresis. Fisk. Dir.Skr.Ser.Hav.Unders. 14: 37-50.
- NEVO, E., 1978: Genetic variation in natural populations: patterns and theory. Theor.Pop.Biol. 13,121-177.
- NEVO, E., 1983: Adaptive significance of protein variation. In: G.S. Oxford, D. Rollinson (eds.) Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance. Academic Press: London, New York.
- NEVO, E.; LAVIE, B.; BEN-SHLOMO, R., 1983: Selection of allozyme. In: M.C. Ratayyi, J.G. Scandalios and G.S. Whitt (eds): Isozymes. Current Topics in Biological and Medical Research. Liss Pub: New York.
- PEMBERTON, J., 1984: A genetic-study of British fallow deer using gel electrophoresis. In: Toth, S. (ed.): The Fallow Deer (dama dama L.), Proceedings of the Symposium Held in Budapest Jan. 16-17 th, 85-88.
- RAMSEY, P.R.; AVISE, J.C.; SMITH, M.H.; URBSTON, D., 1979: Genetics of white tailed deer in South Carolina. J.Wildl. Mgmt. 43, 136-142
- RIEDL, R., 1975: Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution. Paul Parey: Hamburg und Berlin.
- RYMAN, N.; BECKMAN, G.; BRUUN-PETERSEN, G.; REUTERWALL, C., 1977: Variability of red enzymes and genetic implications of management policies in Scandinavian moose (*Alces alces*). Hereditas, 85, 157-162.
- RYMAN, N.; REUTERWALL, C.; NYGREN, K.; NYGREN, T., 1980: Genetic variation and differentiation in Scandinavian moose: are large mammals monomorphic? Evolution, 34, 1037-1049.
- SARICH, V.M., 1977: Rates, sample sizes, and the neutral ity hypothesis for electrophoresis in evolutionary studies. Nature Vol. 265, 24-28.
- SELANDER, R.K.; KAUFMAN, D.W., 1973: Genic variability and strategies of adaption in animals. Proc.Nat.Acad.Sci.USA, Vol. 70, No. 6, pp. 1875-1877.
- SELANDER, R.K., 1976: Genic variation in natural populations. In F.J. Ayala (ed.): Molecular Evolution. Sinauer Associate, Sunderland, Mass. 21-45.
- SIMONSEN, V., 1982: Electrophoretic variation in large mammals II. The red fox, *Vulpes*, the stoat, *Mustela erminea*, the weasel, *Mustela nivalis*, the pole cat, *Mustela putorius*, the pine marten, *Martes martes*, the beech marten, *Martes foina*, and the badger, *Meles meles*. Hereditas 96: 299-305.
- SIMONSEN, V.; ALLENDORF, F.W.; EANES, W.F., KAPEL, F.O., 1982: Electrophoretic variation in large mammals III. The ringed seal, *Pusa hispida*, the harp seal, *Papophilus groenlandicus*, and the hooded seal, *Cystophora cristata*. Hereditas 97: 87-90.
- SMITH, M.W.; SMITH, M.H.; LEHR-BRISBIN, I.Jr., 1980: Genetic variability and domestication in swine. J.Mamm. 61 (1), 39-45.
- STEINMANN, H., 1976: Biochemische Polymorphismen in österreichischen Wildschweinpopulationen (*Sus scrofa ferus*). Diss.Vet.med.Univ.Wien.
- WARD, R.D., 1977: Relationship between enzyme heterozygosity and quaternary structure. Biochem.Genet. 15, (1/2), 123-135.
- WATT, W.B., 1985: Bioenergetics and evolutionary genetics: opportunities for new synthesis. Am.Nat.Vol. 125, pp.118-143.
- WILHELMSON, M.; JUNEJA, K.; BENGTTSSON, S., 1978: Lack of polymorphism in certain blood proteins and enzymes of European and Canadian moose (*Alces alces*). Naturaliste can. 105, 445-449.
- ZOUROS, E.; HERTZ, P.E., 1984: Enzyme function and polymorphism: a test in two *Anolis* lizard species. Biochem. Genet. 22, (1/2), 89-97.

			$\bar{P}$ (%)	$\bar{H}$ (%)	Quelle
Elch (<i>Alces alces</i>)	734	18	23	9,4	RYMAN et al. (1980)
	180-1436	3	23*	4,0	RYMAN et al. (1977)
(<i>Cervus canadensis</i>)	25- 200		24***	4,0	CAMERON u. VYSE (1978)
Rothirsch (<i>Cervus elaphus</i>)	594				(1983)
Weißwedelhirsch (<i>Odocoileus virginianus</i>)	753				MANLOVE et al. (1976) BACCUS et al. (1983)
Damhirsch (<i>Dama dama</i>)	794				PEMBERTON (1984)
	18-118				HARTL et al. (im Druck)
Wildschwein (<i>Sus scrofa ferus</i>)	15				SMITH et al. (1980)
	54				HARTL u. CSAIKL (in. Druck)
Gemse (<i>Rupicapra rupicapra</i> <i>rupicapra</i>)					(1985) HARTL (im Druck)
Mirounga angustirostris	159		24*	0,0	BONNELL u. SELANDER (1974)
Mirounga leonina			18*	27,0	Mc.DERMID et al. (1972)
Pusa hispida	82		21*	9,5	SIMONSEN et al. (1982)
Pagophilus groenlandicus	6		21*	4,8	
Cystophora cristata	10		21*	4,8	
Polarbär (<i>Thalarctos maritimus</i>)	52				ALLENDORF et al. (1979)
Rotfuchs (<i>Vulpes vulpes</i>)	282		21****		SIMONSEN (1982)
Dachs (<i>Meles meles</i>)					
Edelmarder (<i>Martes martes</i>)				0,0	
Steinmarder (<i>Martes foina</i>)	121				
Wiesel (<i>Mustela nivalis</i>)	13				

Tabelle 1: Genetische Variabilität bei großen Wildtierarten.

$\bar{P}$	Polymorphierate
$\bar{H}$	durchschnittlicher Heterozygotiegrad
n_I	Zahl der untersuchten Individuen,
n_P	Zahl der untersuchten Populationen
n_L	Zahl der untersuchten Loci.

Die in verschiedenen Studien gefundene geringe Variabilität wird von den jeweiligen Autoren wie folgt interpretiert:

- Rezenter oder länger zurückliegender Engpaß in der Populationsgröße.
- Engpaß in der Populationsgröße bzw. gezielte Inzucht durch den Menschen.
- Erklärung durch die "environmental grain" Hypothese.
- Erklärung durch unterschiedliche genetische Anpassungsstrategien bei Carnivoren und Herbivoren.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [BFB-Bericht \(Biologisches Forschungsinstitut für Burgenland, Illmitz 1](#)

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: [55](#)

Autor(en)/Author(s): Hartl Günther B.

Artikel/Article: [Auffällige Unterschiede im Ausmass der bei großen Wildtierarten gefundenen genetischen Variabilität und ihre möglichen Ursachen 91-98](#)