

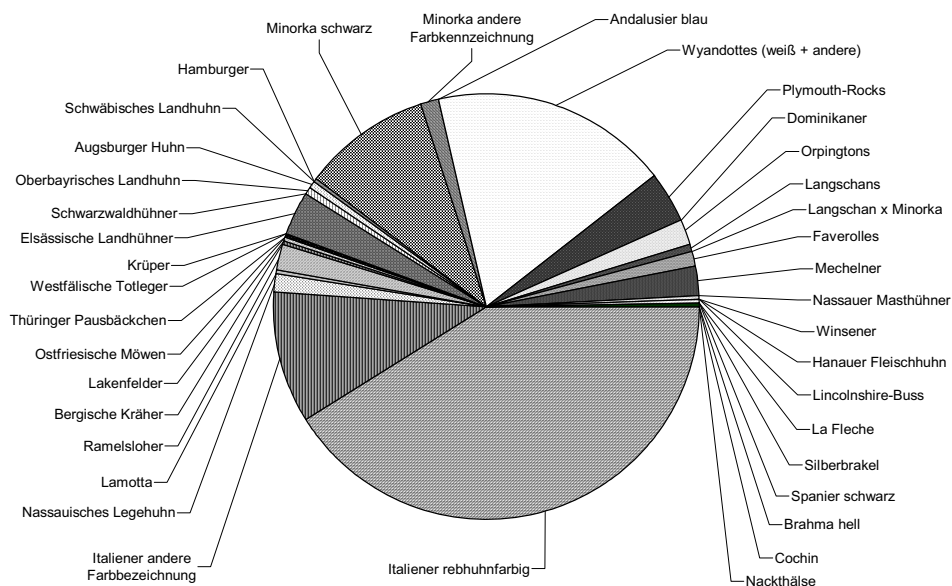
### 3 Genetik und Züchtung

#### 3.1 Genetische Vielfalt beim Haushuhn (St. Weigend)

##### 3.1.1 Einleitung

Was ist eigentlich genetische Vielfalt, warum ist sie gefährdet und weshalb ist sie erhalten? Oftmals werden die Begriffe „genetische Vielfalt“ und „Biodiversität“ benutzt, ohne ihre Bedeutung genau zu hinterfragen.

Genetische Vielfalt ist die durch Erbanlagen bedingte Unterschiedlichkeit zwischen Individuen. Der Phänotyp als Summe aller äußerlich feststellbaren Merkmale eines Individuums ist das Ergebnis des Zusammenwirkens genetischer und umweltbedingter Faktoren. Aus populationsgenetischer Sicht heißt das, dass die phänotypische Varianz aus der genetischen Varianz und der Varianz durch Umwelteinflüsse resultiert. Folglich ist die Variabilität in den Erbanlagen der Schlüssel für genetische Veränderungen phänotypischer Merkmale und folglich die entscheidende Basis für natürliche Selektion und tierzüchterische Maßnahmen.



**Abb. 3.1.1: In Zuchtstationen registrierte Hühnerrassen in Deutschland um 1907 (nach KNISPEL, 1908)**

Ist diese Vielfalt gefährdet? Beim Haushuhn widerspiegelt das breite Spektrum an Rassen und Schlägen die Vielfalt, die sich ausgehend vom Wildhuhn während der Domestikation entwickelt hat. Insbesondere in den letzten 100 Jahren haben Veränderungen sowohl in der Züchtungsmethodik als auch in der landwirtschaftlichen Produktion zu einer enormen Leistungssteigerung und Effizienzverbesserung geführt. Dabei hat es eine erhebliche Konzentration der Zuchtarbeit auf wenige Unternehmen gegeben, die hoch spezialisierte Linien der Mast- und Legerichtung züchten. Diese Zuchtprodukte haben aufgrund ihres hohen Leistungsniveaus schnell eine weite Verbreitung gefunden, und leistungsschwächere Rassen wurden aus der Nutzung verdrängt. Wenn um 1900 noch etwa 40 Rassen allein in den Geflügelzuchtstationen Deutschlands registriert waren (KNISPEL, 1908; Abb. 3.1.1), so beschränken sich heutige Zuchtlinien weltweit auf einige wenige Ausgangsrassen

(CRAWFORD, 1990). Beispielsweise gehen alle wirtschaftlich genutzten Hühner, deren Eier eine weiße Schalenfarbe haben, auf eine einzige Rasse zurück, die Rasse Weißes Leghorn. Obwohl bei Hühnern der braunschalenigen Legerichtung sowie in der Mastrichtung mehr als eine Rasse den Ausgangspool moderner Zuchtlinien bildeten, ist die Situation doch sehr ähnlich.

Das Aussterben von Rassen bedeutet einen Verlust an genetischer Vielfalt. Jedoch ist die Höhe des Verlustes abhängig davon, wie eng verwandt diese Rasse mit anderen, noch existenten Rassen ist, und wie viel Gemeinsames sie mit den wirtschaftlich genutzten Linien aufweisen. Vor diesem Hintergrund wollen wir uns in den nachfolgenden Abschnitten dieses Kapitels mit einigen Aspekten der Domestikation, der Rassenvielfalt und den Möglichkeiten der Quantifizierung genetischer Unterschiede mit neuesten Methoden der Molekulargenetik beim Haushuhn befassen.

### 3.1.2 Taxonomie und Domestikation des Huhnes

Innerhalb der Gattung der Kammhühner werden vier Wildhuhnarten unterschieden (CRAWFORD, 1990): das Rote Kammhuhn (*Gallus gallus*), das Graue Kammhuhn oder Sonnerat-Huhn (*Gallus sonnerati*), das Gelbe Kammhuhn oder Lafayette-Huhn (*Gallus lafayette*) und das Grüne Kammhuhn oder Gabelschwanzhuhn (*Gallus varius*). Es wird angenommen, dass *G. varius* als erste eigenständige Art entstanden ist, und sich später *G. sonnerati* und *G. lafayetti* von *G. gallus* getrennt haben. Beim Roten Kammhuhn (*G. gallus*) unterscheidet man fünf Unterarten. *Gallus gallus gallus* ist in Südostasien, insbesondere in Thailand und in einigen Gebieten Vietnams zu Hause. Diese Unterart hat starke weiße Ohrscheiben und ist der größte Vertreter der Roten Kammhühner. *Gallus gallus murghi* kommt in Indien vor und hat rote Ohrscheiben mit kleinen weißen Innenflächen. *Gallus gallus spadiceus* ist in Burma (Myanmar), Laos und Malaysien zu Hause. Es ist auch in der chinesischen Provinz Yunnan zu finden zusammen mit *Gallus gallus jabouillei*. Beide Unterarten besiedeln nicht nur das gleiche Gebiet, sondern sind auch im Phänotyp sehr ähnlich. *Gallus gallus jabouillei* findet man in Vietnam (Tonking Region), Süd-West-China (Yunnan Region) und in Laos. Es hat kleine rote Ohrscheiben, einen auffallend kleinen Kamm und tiefrote Rückenfedern. *Gallus gallus bankiva* beheimatet die Inseln Java, Bali und Südsumatra in Südostasien. Auffallend sind die lanzettförmigen, an der Spitze abgerundeten Nackenfedern, die bei den anderen Unterarten spitz auslaufen (DEL HOYO et al., 1994; WEST und ZHOU, 1988; ARNOLDS, Mönchengladbach, pers. Mitteilung).

Die erste Tierart, die der Mensch in seine Obhut nahm, war vor ca. 12.000 Jahren der Hund. Erst nach Schaf, Ziege und Rind wurde vor etwa 5.000 bis 7.000 Jahren auch das Huhn in menschlicher Gefangenschaft gehalten. Haushühner erschienen in Mohenjo-Daro im Indus-Tal etwa um 2.600 v. Chr., wobei diese am ehesten auf die Unterart *Gallus g. murghi* zurückgehen dürften (SIX und MÜLLER, 2006). Archäologische Funde in der Hebei-Provinz Chinas deuten daraufhin, dass das Huhn eventuell bereits schon früher, in einem Zeitraum zwischen 5.900 und 5.400 v. Chr., domestiziert wurde (WEST und ZHOU, 1988). Gans und Stockente wurden etwa 2.500 v. Chr. domestiziert, während Truthuhn und Moschusente weniger als 2.000 Jahre vom Menschen gehalten werden.

Wie bei anderen Nutztierarten geht man auch beim Haushuhn von mehrfachen Domestikationsereignissen aus. So weisen neueste wissenschaftliche Untersuchungen darauf hin, dass es mehrere Zentren der Domestikation des Haushuhnes gegeben hat (LIU et al., 2006). Für mindestens drei der fünf Unterarten gibt es molekulargenetische Belege, das sie am heutigen Haushuhn beteiligt sind; *Gallus g. gallus*, *Gallus g. spadiceus* und *Gallus g. jabouillei* (siehe auch Abschnitt 3.1.4.3). Während der Beitrag von *Gallus g. murghi* nicht eindeutig geklärt ist, scheint das Javanische Wildhuhn (*Gallus g. bankiva*) kein direkter Vorfahre unserer Haushühner zu sein (AKISHINONOMIYA, 1994, 1996; LIU et al., 2006; OKA et al., 2007). Das wird auch von ENGELMANN (1984) postuliert, der das Javanische Wildhuhn wegen des stumpfen, abgerundeten Halsgefieders nicht als Vorfahre in Betracht zieht.

Ausgehend von den Domestikationszentren haben sich Hühner nach China, Persien und Ägypten ausgebreitet und gelangten im 7. Jahrhundert v. Chr. in Gebiete nördlich der Alpen. Erste Hinweise auf Hühner im Mittelmeerraum stammen aus dem 8.-6. Jahrhundert v. Chr. (MARKS und KREBS, 1968; WANDEL und WOLTERS, 1996). Um die Zeitwende waren Hühnerrassen bereits in Rom bekannt. Mit den Eroberungszügen der Römer erfolgte eine weitere Ausbreitung nach Nordeuropa. Im Mittelalter fand dann eine Neubelebung der Geflügelzucht statt. So drang der Frankenkönig Karl der Große bereits vor etwa 1100 Jahren darauf, dass auf seinen Gütern Hühner und Gänse in bestimmter Anzahl gehalten wurden. Durch den Dreißigjährigen Krieg wurden jedoch große Teile der Geflügelbestände vernichtet, die erst in den 40iger Jahren des 19. Jahrhunderts wieder anstiegen (ENGELMANN, 1984; MEHNER und HARTFIEL, 1983; MARKS und KREBS, 1968).

Die in Nordwesteuropa beheimateten Hühnerrassen sind verhältnismäßig kleine, bewegliche und fluggewandte Landhühner, die weißschalige Eier legten, weiß-bläuliche Ohrscheiben besaßen und meist schieferblaue Läufe haben. Mit der Einfuhr schwerer Rassen aus Asien um 1850 waren große, hochgestellte Hühnerrassen mit starkem Knochenbau und roten Ohrscheiben nach Europa gekommen, die flugungewandt sind und gelbe bis braunschalige Eier legen. Im Gegensatz zu den leichten Landhuhntypen brüten diese Tiere gern. Zusammen mit den in Europa beheimateten Landhuhnschlägen bildeten sie die Basis für zahlreiche neue Rassen.

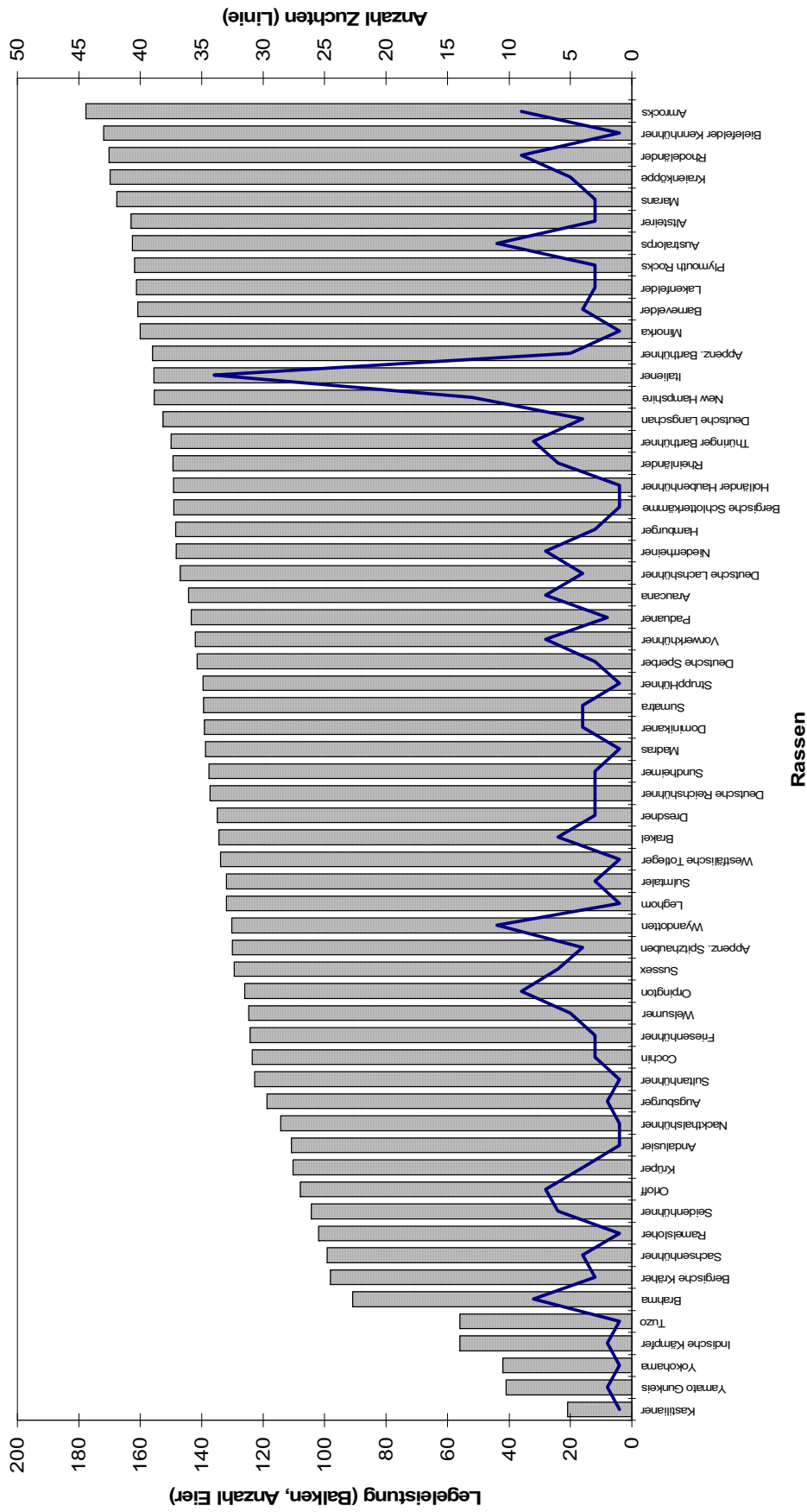
### 3.1.3 Rassegeflügel

Nach 1900 setzte eine nahezu vollständige Trennung zwischen der Wirtschafts- und Rassegeflügelzucht ein. Ein großer Teil der aus einer wirtschaftlichen Nutzung verschwundenen Hühnerrassen haben Freunde in der Rassegeflügelzucht gefunden und werden bis heute von Hobbyzüchtern liebevoll gepflegt. Mit diesen Rassen wird ein wertvolles Stück Kulturgut erhalten.

Ausdruck der stürmischen Entwicklung der Rassegeflügelzucht war die Gründung des ersten „Hühnerologischen Vereins“ in Görlitz im Jahre 1852 durch Robert Oettel. Heute ist der größte Hobbyzuchtverein beim Geflügel in Deutschland der Bund Deutscher Rassegeflügelzüchter e.V. (<http://www.bdrdg.de/>). Dieser Bundesverband wurde im Jahr 1881 gegründet. Er umfasst heute ca. 300.000 Mitglieder und betreut annähernd 1.000 Rassen, die sich aufteilen auf Hühner, Zwerghühner, Rassetauben, Puten und Perlhühner, Gänse und Enten sowie Ziergeflügel. Der BDRG vereint 19 Landesverbände sowie 6 Fachverbände. Einer dieser Fachverbände ist das Zuchtbuch für Leistungsfragen. Das Zuchtbuch beruht auf der Führung von individuellen Zuchtbüchern einzelner Züchter, die in den einzelnen Landesverbänden erfasst und dann an das Bundeszuchtbuch weiter gemeldet werden. Dabei sind verschiedene Kategorien der Zuchtbuchführung zu unterscheiden:

- Gruppe 1: tägliche summarische Erfassung der Legeleistung aller gehaltenen Hennen;
- Gruppe 2: wie Gruppe 1, zusätzlich während der Brutzeit individuelle Fallnest- und Eigewichtskontrolle, Küken aus Einzelschlüpfen können ihrem Vater und ihrer Mutter zugeordnet werden;
- Gruppe 3: wie Gruppe 2, jedoch Hennen ganzjährig individuelle Fallnest- und Eigewichtskontrolle unterzogen. Es werden nur Zuchthähne von Althennen gezogen, die die Mindestleistung laut Musterbeschreibung des BDRG erreicht haben.

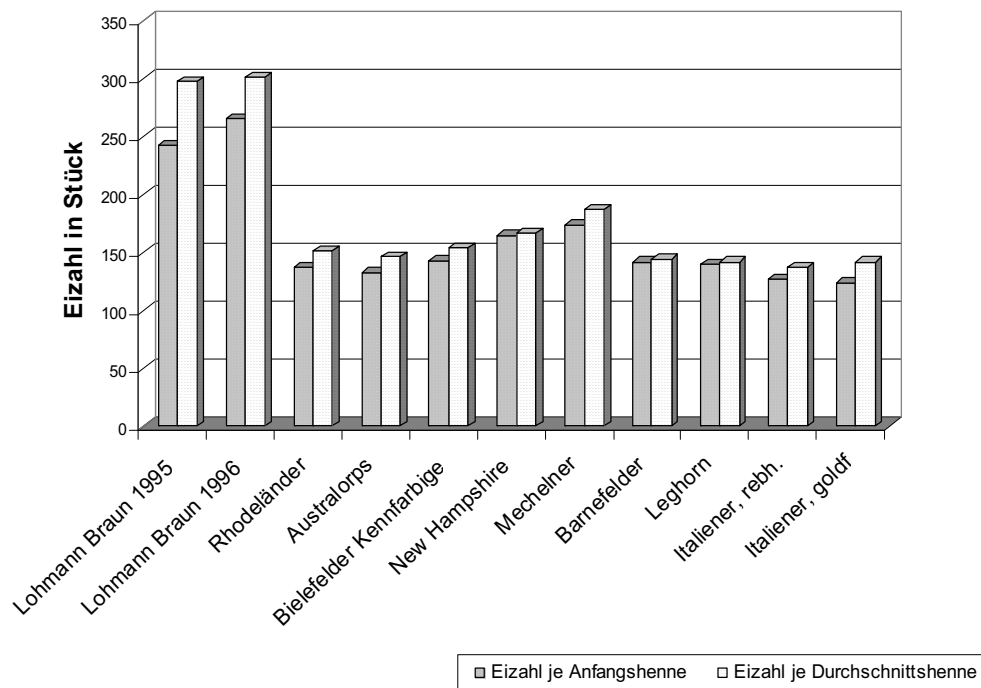
Insbesondere die durch Züchter der Gruppe 3 erhobenen Daten liefern aussagefähige Informationen über das Leistungsniveau einer Rasse. Diesen Züchtern gebührt höchste Anerkennung für die zusätzlich geleistete Arbeit. Leider ist die Anzahl Züchter in dieser Gruppe jedoch sehr klein.



**Abb. 3.1.2: Legelleistungen verschiedener Hühnerrassen (aus: BDRG Informationen 2007)  
[Legelleistung als Balken, linke Skala; Anzahl Zuchten je Rasse als Linie, rechte Skala]**

Das Zuchtbuch des BDRG veröffentlicht jährlich die Ergebnisse der Leistungserhebungen. Ein Eindruck vermittelt Abb. 3.1.2, die auf die Erfassung im Jahr 2006 zurückgeht. Dabei wird die Legeleistung vom 1. Oktober d. J. bis zum 30. September des Folgejahres erfasst. Sie schwankt zwischen einer sehr geringen Anzahl von ca. 20 und 180 Eiern. Bei der Bewertung dieser Ergebnisse muss jedoch berücksichtigt werden, dass diesen Daten keine standardisierte Leistungsprüfung zugrunde liegt und die Anzahl der erfassten Zuchten nur sehr gering ist (dargestellt als Linie in Abb. 3.1.2). Dennoch liefern die Ergebnisse einen Einblick in das Leistungsniveau beim Rassegeflügel.

Eine systematische, zentral koordinierte Erfassung und Auswertung der Leistungsdaten von Rassegeflügel gibt es in Deutschland nicht. In den Jahren 1995 und 1996 wurden in der Hessischen Landesanstalt für Tierzucht in Neu-Ulrichstein einige Rassen aus dem Hobbyzuchtbereich in eine Leistungsprüfung einbezogen (LANGE, 1995 u. 1996; Abb. 3.1.3). Die als Referenztiere geprüften kommerziellen Hybriden Lohmann Braun waren in allen wichtigen Leistungsmerkmalen deutlich überlegen, insbesondere in der Legeleistung und dem Futterverzehr je kg Eimasse. Letzterer war bei den nicht wirtschaftlich genutzten Rassen mit ca. 5 kg/kg Eimasse mehr als doppelt so hoch als bei kommerziellen Hybriden. Jedoch traten unter den gegebenen Prüfbedingungen (Bodenhaltung mit Kotprobe und Scharraum, Fütterung mit Legehennenmehl aus Komponenten des ökologischen Landbaus) bei den kommerziellen Braunlegern überproportional hohe Abgänge infolge von Kannibalismus auf, vor allem im ersten Viertel der Legeperiode.



**Abb. 3.1.3: Vergleich der Legeleistung in 364 Tagen von Hühnern unterschiedlicher Herkunft (LANGE, 1995 und 1996)**

Die Ergebnisse dieser einmaligen Leistungsprüfung sowie die im Zuchtbuch des BDRG erfassten Leistungsdaten verdeutlichen, dass die nicht auf Leistung selektierten Rassen außerhalb der Wirtschaftsgeflügelzucht im direkten Vergleich unter gegebenen Produktionsbedingungen nicht mit Hochleistungshybriden in den Leistungsmerkmalen konkurrieren können. Der Wert dieser Rassen definiert sich also nicht in dem direkt nutzbaren Leistungspotenzial, sondern in Eigenschaften, die nicht immer gleich offensichtlich sind wie Anpassungsfähigkeit, Krankheitsresistenzen, Verhaltensmerkmale oder anderen funktionalen Eigenschaften. Ob und welche Rassen solche erhaltenswerten Merkmale besitzen, ist weitgehend unbekannt. Ihre Identifizierung erfordert detaillierte

Forschungsarbeiten, für die u. a. die Molekulargenetik ein umfangreiches Spektrum an methodischem Rüstzeug zur Verfügung stellt.

Außer dem BDRG bemüht sich auch die Gesellschaft zur Erhaltung alter und gefährdeter Haustierrassen e.V. (GEH) um den Erhalt der Rassenvielfalt beim Geflügel. Die GEH wurde 1981 gegründet und ist eine private Vereinigung von Züchtern, Tierhaltern und Idealisten, die sich mit dem Problem der Erhaltung alter Haustierrassen beschäftigen (SEIBOLD, o.J.). Primäres Ziel der GEH ist die Erhaltung der genetischen Vielfalt innerhalb und zwischen landwirtschaftlichen Nutzierrassen, schwerpunktmäßig durch die Unterstützung von Erhaltungsmaßnahmen bei Lebendbeständen, aber auch dem Anlegen von Reserven aus kryokonserviertem Material. Über Rassebetreuer betreut die GEH gegenwärtig ca. 30 gefährdete Geflügelrassen. Eine Erfassung von Leistungskennzahlen existiert nicht.

Neben Leistungsmerkmalen sind Bestandsgrößen der einzelnen Rassen beim Geflügel wie bei anderen Nutzierrassen eine zentrale Information, der unter anderem auch im Nationalen Fachprogramm zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung tiergenetischer Ressourcen in Deutschland (BMELV, 2008) eine prominente Bedeutung eingeräumt wird. Erste Aktivitäten einer Bestandserfassung beim Geflügel wurden vom BDRG in den Jahren 2000 und 2005 initiiert. Im Jahre 2005 wurden bei den großen Hühnerrassen 16.787 Zuchten erfasst, bei Zwerghühnern waren es 28.322. Insgesamt wurden 99 große Hühnerrassen erfasst, mit durchschnittlich 170 Zuchten und 1.709 Tiere pro Rasse. Das durchschnittliche Geschlechterverhältnis betrug 1:4,7, d. h. 1 Hahn und 4,7 Hennen. Die Bestandsgrößen für diejenigen Hühnerrassen, die auf einer gemeinsamen Liste alter, heimischer und gefährdeter Geflügelrassen des BDRG und der GEH geführt werden, sind in Tabelle 3.1.1 aufgeführt.

Die von den auf der Liste geführten Hühnerrassen zahlenmäßig kleinste, und damit am stärksten gefährdete Rasse sind die Bergischen Schlotterkämme. Demgegenüber weisen die Vorwerkhühner mit 470 Zuchten und 4.648 erfassten Tieren den größten Bestand der auf der Liste geführten Hühnerrassen auf. Im Jahr 2000 wurde dagegen bei den Vorwerkhühnern kein Bestand ermittelt, wobei die Beteiligung an der Bestandserhebung zu diesem Zeitpunkt auch deutlich geringer war. Mit dem Ziel, diese Bestandserhebungen beim Geflügel bundesweit regelmäßig durchzuführen, wurde gemeinsam vom BDRG und GEH ein zweijähriges Projekt begonnen, indem die wesentliche Infrastruktur für eine kontinuierliche Erhebung von Bestandszahlen beim Geflügel entwickelt werden soll., so dass Entwicklungstendenzen in den Bestandsgrößen der einzelnen Rassen zukünftig erkennbar sein werden. Dieses Projekt wird durch die Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung finanziert.

**Tab 3.1.1: Bestandsgrößen von Hühnerrassen der gemeinsamen Liste alter, heimischer und gefährdeter Geflügelrassen des BDRG und der GEH<sup>1</sup> (nach Angaben des BDRG aus der Bestandsrecherche 2005)**

<i>Rasse</i>	<i>Kategorie<sup>1</sup></i>	<i>Zuchten</i>	<i>Hähne</i>	<i>Hennen</i>
Augsburger	1	23	40	164
Bergische Schlotterkämme	1	19	32	161
Bergische Kräher	2	35	73	251
Deutsche Langschan	2	46	79	363
Deutsche Sperber	2	53	91	395
Krüper	2	45	82	314
Ramelsloher	2	34	56	270
Sachsenhühner	2	48	86	450
Sundheimer	3	84	159	635
Lakenfelder	4	104	191	829
Brakel	5	159	258	1270
Deutsche Reichshühner	5	171	315	1373
Deutsches Lachshuhn	5	180	316	1395
Hamburger	5	219	394	1976
Ostfriesische Möwen	5	156	255	1278
Rheinländer	5	365	648	3442
Thüringer Barthühner	5	176	281	1584
Vorwerkhuhn	5	470	768	3880
Westfälische Totläger	5	213	340	1480

<sup>1</sup> Zwischen BDRG und GEH beraten und beschlossen am 29. März 2006 in Offenbach. Liste hat Gültigkeit bis zur nächsten Bestandsrecherche.

<sup>2</sup> Gefährdungskategorie

1 - extrem gefährdet	(< 25 Zuchten erfasst)
2 - stark gefährdet	(≥ 25 bis < 50 Zuchten erfasst)
3 - gefährdet	(≥ 50 bis < 100 Zuchten erfasst)
4 - wenig gefährdet	(≥ 100 bis < 150 Zuchten erfasst)
5 - Beobachtung	(≥ 150 Zuchten erfasst)

### 3.1.4 Erfassung und Bewertung genetischer Diversität beim Geflügel

Mit der Herauszüchtung der Haustiere hat der Mensch die Akkumulation genetischer Unterschiede zwischen Rassen und Populationen erheblich forciert, indem sie genetisch voneinander getrennt und teilweise nach unterschiedlichen Kriterien züchterisch verändert worden. Andererseits werden genetische Unterschiede durch Kreuzungen zwischen Rassen reduziert. Die Definition einer Rasse orientiert sich meistens an einigen wenigen phänotypischen Merkmalen und regionaler Lokalisation. Für die Etablierung von Maßnahmen zur Erhaltung maximaler genetischer Diversität innerhalb einer Art sind jedoch zuverlässige Informationen über genetische Unterschiede zwischen Individuen, Populationen und Rassen notwendig, die auf verschiedenen Ebenen von phänotypischen Merkmalen bis zu molekularen Daten beschrieben werden können.

#### 3.1.4.1 Phänotypische und biochemische Marker

Erste Informationen über Rassenunterschiede werden durch den Vergleich phänotypischer Merkmale erhalten (NIKIFOROV et al., 1998; MOISEYEVA et al., 2003). Solche Marker können in diskrete (z. B. morphologische Charakteristika wie Ohrscheibenfarbe etc.) oder kontinuierliche (z. B. Körpermaße) Merkmale unterschieden werden. Diskrete Merkmale weisen innerhalb von Rassen, die nach vorgegebenen Standards selektiert sind, meist keine

Variabilität auf. Für kontinuierliche Merkmale dagegen fehlen oftmals individuelle Informationen und ihre Erfassung ist wenig standardisiert. In den 1960er bis 1980er Jahren wurden vielfache biochemische Marker (Proteinpolymorphismen) in Biodiversitätsstudien beim Geflügel genutzt (z. B. SINGH und NORDSKOG, 1981; MINA et al., 1991; ROMANOV, 1994). Nachteil dieser Markersysteme ist jedoch ihr geringer Variabilitätsgrad, so dass insbesondere eng verwandte Rassen nicht unterscheidbar sind. Eine andere Informationsquelle stellen immungenetische Marker dar wie beispielsweise das Blutgruppensystem, die ebenfalls in Diversitätsstudien bei Hühnern genutzt wurden (GINTOVT et al., 1981, 1983). Jedoch ist die Typisierung durch sogenannte Kreuzreaktionen kompliziert und ihre Nutzbarkeit in Diversitätsstudien daher begrenzt.

### 3.1.4.2 Molekulare Marker

Was ist ein molekularer Marker? Um diese Frage beantworten zu können, werfen wir zunächst einen kurzen Blick in die Grundlagen der Molekulargenetik.

Das Erbgut eines Individuums ist die Gesamtheit der in den Genen gespeicherter Erbinformationen. Ein Gen ist die Funktionseinheit des genetischen Materials, ein Allel seine Zustandsform. Die Erbinformation wird in bestimmten Teilen eines Gens, den sogenannten Exons, als Triplets (Anordnung von drei Basen) kodiert. Diese bestimmen die jeweilige Aminosäure, und die Aneinanderreihung der Triplets die Sequenz der Aminosäuren, die später das Protein bzw. Peptid ausmachen. Träger der Erbinformation sind Nukleinsäuren (Desoxyribonukleinsäuren; DNA), die im Zellkern lokalisiert sind (nukleäre DNA). Ihre Bausteine sind die Nukleotide, die aus Zuckern, organischen Stickstoffbasen (Adenin [A]; Thymin [T]; Guanin [G]; Cytosin [C]) und Phosphorsäureresten bestehen. Die Nukleotide sind kettenförmig aneinander gereiht. Zwischen zwei Ketten bilden die Basen eine Bindung aus (Basenpaarung, bp), so dass DNA-Moleküle doppelsträngig sind.

Gene, die auf der nukleären DNA lokalisiert sind, befinden sich auf den Chromosomen an bestimmten Positionen. Neben der DNA im Zellkern enthalten auch die Mitochondrien DNA. Mitochondrien sind Organellen im Zytoplasma der Zelle von Eukaryoten, die im Energiestoffwechsel der Zelle eine zentrale Rolle spielen. Die DNA in den Mitochondrien (mt DNA) stammt nur von der Mutter, so dass Mutation die einzige Quelle neuer Variation ist. Die Häufigkeit von Mutationen ist um das 5- bis 10-fache höher als in der DNA des Zellkerns.

Ein Marker ist ein Bereich in der DNA-Sequenz, der zwischen Individuen verschieden ist (polymorph). Entsprechend der Lokalisation im Genom unterscheidet man Marker im inter- und intragenischen Bereich (innerhalb von Genen). Unterschiede können ein einzelnes Nukleotid- oder Basenpaar betreffen (engl. Single Nucleotide Polymorphism; SNP) oder größere Bereiche. Eine spezielle Art des DNA-polymorphismus sind sogenannte Satellitenbereiche, die je nach Größe in Mini- oder Mikrosatelliten unterteilt werden. Es handelt sich um DNA-Sequenzen bestimmter Länge, die sich mehrfach hintereinander wiederholen (repetitive Sequenzen). Die Anzahl der Wiederholungen kann zwischen Individuen variieren. Bei Minisatelliten sind die sich wiederholenden Einheiten 100 bp lang und mehr, während sie bei Mikrosatelliten eine Länge zwischen 1 und 5 bp aufweisen. Mikrosatelliten können dabei einfache Repeatfolge aufweisen, z. B. (GT)<sub>n</sub> oder sich aus unterschiedlichen Repeats zusammensetzen [z. B. (GTA)<sub>n</sub> (AAT)<sub>n</sub>].

In den vergangenen 10 Jahren waren Mikrosatelliten das am häufigsten genutzte Markersystem in Biodiversitätsstudien bei landwirtschaftlichen Nutztieren. Das hat verschiedene Gründe:

- Mikrosatelliten sind hochpolymorph und weisen einen hohen Grad an Heterozygotie auf (Mischerbigkeit).
- Die Allele jedes Mikrosatellitenlocus werden ko-dominant vererbt, d. h. im heterozygoten Zustand sind beide Allele sichtbar.



- Mikrosatelliten sind über das ganze Genom verteilt, und aus so genannten Kartierungsstudien ist die Position jedes einzelnen Mikrosatelliten bekannt.
- Wegen ihrer repetitiven Struktur haben sie keine kodierende Funktion, und daher ohne direkte Wirkung auf den Phänotyp. Man sagt sie sind neutral gegenüber Selektionseinflüssen.

Ein weiterer Vorteil von Mikrosatelliten ist, dass sie mittels Polymerase-Kettenreaktion relativ schnell und zuverlässig bei einer großen Anzahl von Tieren in speziellen Labors analysiert werden können.

### 3.1.4.3 Quantifizierung genetischer Diversität mit molekularen Markern

Zahlreiche Studien in den vergangenen Jahren bei verschiedenen Arten haben gezeigt, dass die Variabilität in der DNA aussagekräftige Informationen über genetische Unterschiede zwischen Individuen, Familien und Populationen liefert. Die meisten Diversitätsstudien beim Huhn mit Mikrosatelliten basierten dabei auf etwa 20 bis 30 Markern, die über mehrere Chromosomen verteilt sind. Jedoch ist festzustellen, dass beim Huhn wie bei anderen Nutztierarten auch, in den verschiedenen Studien unterschiedliche Marker verwendet wurden und die Ergebnisse oft nicht direkt vergleichbar sind (BAUMUNG et al., 2004). Eine Expertengruppe der FAO hat daher eine Liste von 30 Mikrosatelliten innerhalb jeder Tierart erarbeitet, die für Diversitätsstudien bei der jeweiligen Spezies empfohlen wird (HOFFMANN et al., 2004)

Unter Verwendung von Mikrosatelliten wurden beim Haushuhn umfangreiche Untersuchungen im Rahmen des EU-Projektes AVIANDIV<sup>2</sup> (<http://w3.tzv.fal.de/aviandiv/index.html>; HILLEL et al., 2003; WEIGEND et al., 2004) und Nachfolgeprojekten durchgeführt. Die in diese Untersuchungen einbezogenen Populationen umfassten zahlreiche lokale Hühnerrassen Europas, Asiens und Afrikas. Als Referenz waren außerdem Linien aus der Wirtschaftsgeflügelzucht (Legerichtung weiße und braune Eischalenfarbe, Mastrichtung) sowie zwei Unterarten des Roten Kammhuhns (*G. g. gallus* und *G. g. spadiceus*) einbezogen. Eine erste Information über die genetische Variabilität innerhalb einer Population liefert der durchschnittliche Grad der Heterozygotie. Der beobachtete Heterozygotiegrad ( $H_{obs}$ ) an den untersuchten Loci kann direkt durch Zählung heterozygoter Tiere relativ zur Gesamtzahl untersuchter Tiere ermittelt werden. Der unter der Annahme, dass sich die Population im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befindet, erwartete Heterozygotiegrad ( $H_{exp}$ ) einer Population leitet sich aus den Allelfrequenzen der einzelnen Loci ab:

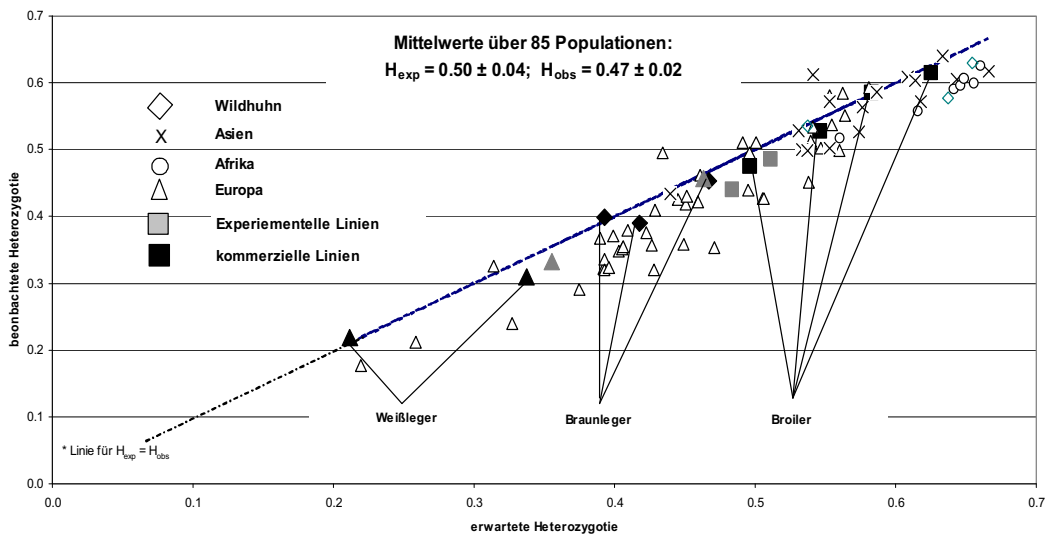
$$H_m = 1 - \sum_{i=1}^n p_{mi}^2$$

Dabei ist  $p_{mi}$  die relative Häufigkeit (Frequenz) des  $i$ -ten Alleles am  $m$ -ten Locus. Der durchschnittliche Heterozygotiegrad wird aus den Einzelwerten jedes Locus kalkuliert.

In der Abbildung 3.1.4 ist der erwartete (X-Achse) und der tatsächlich beobachtete (Y-Achse) mittlere Heterozygotiegrad von 85 Hühnerpopulationen aufgetragen. Die Linie zeigt den Wert an, wenn der erwartete Heterozygotiegrad gleich dem beobachteten wäre. Bei den meisten Populationen ist ein etwas geringerer Heterozygotiegrad zu finden als erwartet, was auf ein geringes Maß an Inzucht innerhalb der Populationen hinweist. Die Wildhuhnpopulationen weisen einen hohen Grad an Heterozygotie auf, während er zwischen den lokalen Rassen

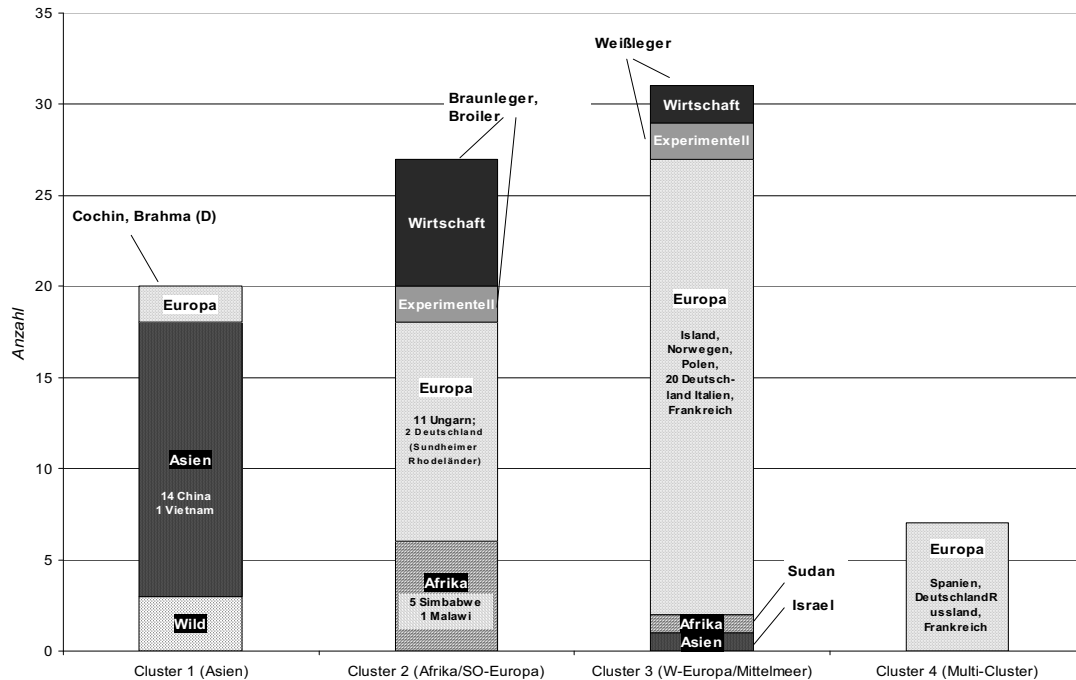
<sup>2</sup> AVIANDIV EU Vertragsnummer. BIO4-CT98-0342 (1998-2000); Weigend, S (Koordinator), M.A.M. Groenen, M. Tixier-Boichard, A. Vignal, J. Hillel, K. Wimmers, T. Burke, and A. Mäki-Tanila (<http://w3.tzv.fal.de/aviandiv>)

Europas erheblich variiert und insgesamt geringer als bei den untersuchten Populationen aus Asien und Afrika ist.



**Abb. 3.1.4: Beobachteter ( $H_{obs}$ ) und erwarteter Heterozygotiegrad ( $H_{exp}$ ) von 85 Hühnerpopulationen basierend auf der Analyse von 29 Mikorsatelliten**

Interessant ist der Vergleich zwischen den Linien der Wirtschaftsgeflügelzucht. Zuchtlinien der Mastrichtung (Broiler) sind offensichtlich variabler als die der Legerichtung. Jedoch lassen sich auch zwischen den Legelinien deutlich Unterschiede erkennen. Die Linien der weißen Legerichtung rangieren am unteren Ende der Skala, während Braunlegerlinien einen mittleren Bereich einnehmen. In der Vergangenheit wurden immer wieder Bedenken geäußert, dass die genetische Variabilität insbesondere in den Zuchtlinien der weißen Legerichtung erheblich eingeschränkt sei, da all diese Linien von einer begrenzten Anzahl Tiere einer einzigen Rasse abstammen (Weißes Leghorn) und seit Generationen einer intensiven Selektion ausgesetzt sind (CRAWFOLD, 1990). Obwohl die Ergebnisse diese Annahme bei den Weißlegern unterstützen, so widerspiegeln alle Linien der Wirtschaftsgeflügelzucht zusammen jedoch eine beachtliche Variabilität. Unterschiede im Polymorphiegrad zwischen Populationen in Abhängigkeit von der Populationsgeschichte und dem Management wurden auch in anderen Studien gefunden (GRANEVITZE et al., 2007).



**Abb. 3.1.5: Gruppierung von 85 Hühnerpopulationen anhand von 29 Mikrosatelliten basierend auf einer Analyse der Populationsstruktur (nach EDING und WEIGEND, 2008)**

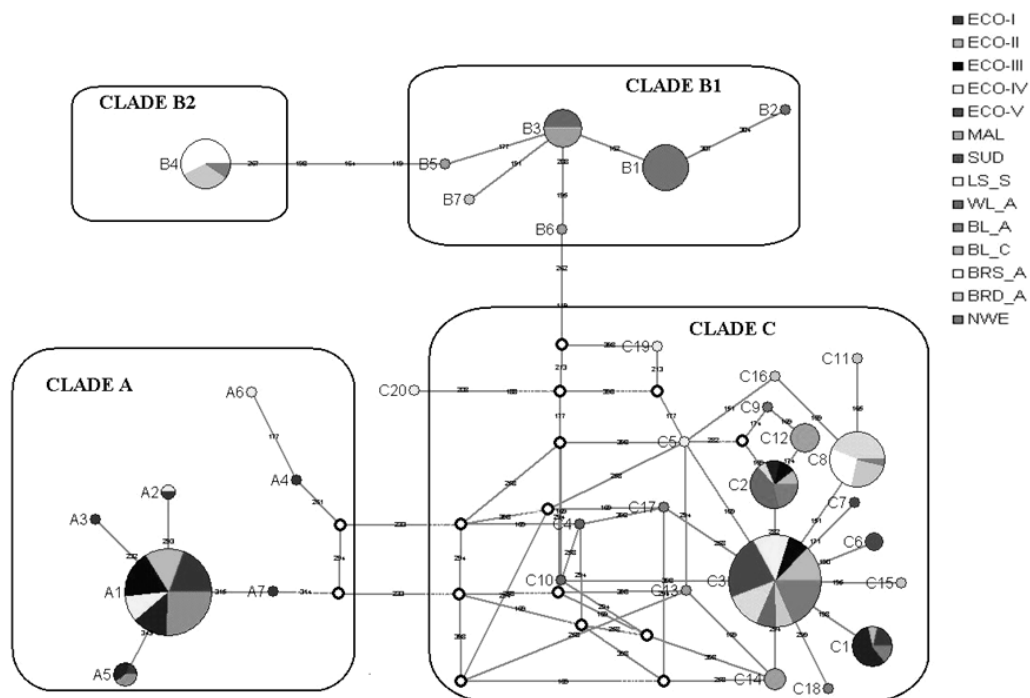
In einer Modellstudie haben ROSENBERG et al. (2001) im Rahmen des AVIANDIV Projektes die Nutzbarkeit von Typisierungen mit Mikrosatelliten für die richtige Zuordnung von Individuen zu den jeweiligen Rassen demonstriert. Unter der Annahme, dass genetisch wenig verwandte Rassen oder Gruppen von Rassen unterschiedliche genetische Eigenschaften tragen, wird eine systematische Gruppierung von Rassen Bedeutung für weitere Studien zur Identifizierung funktioneller Unterschiede haben. Der verwendete Algorithmus, der in das Programmpaket STRUCTURE implementiert ist (PRITCHARD et al., 2000), erlaubt eine Gruppierung von Individuen anhand ihrer Genotypinformationen der analysierten Mikrosatelliten und ist unabhängig von Annahmen, zu welcher Population ein Individuum gehört. Unter Verwendung dieser Methode konnte von EDING und WEIGEND (2008) gezeigt werden, dass sich ein Pool von Hühnerpopulationen aus verschiedenen Kontinenten und mit unterschiedlicher Entwicklungsgeschichte im Wesentlichen in drei große Gruppen unterteilen lässt. (Abb. 3.1.5). Eine vierte Gruppe fasst Populationen zusammen, die keiner der anderen drei Gruppen eindeutig zuordenbar sind.

Auffällig ist, dass die Cluster 1-3 vorrangig geographisch getrennte Populationen enthalten. Im Cluster 1 sind vor allem lokale Populationen aus Asien (China und Vietnam) sowie Wildhühner zu finden. Zwei Rassen jedoch, Cochin und Brahma, die aus Hobbyzuchten in Deutschland stammen, fallen ebenfalls in diese Gruppe. Die Eingruppierung korrespondiert mit ihrer genetischen Abstammung (WANDEL und WOLTERS, 1996). Das zweite Cluster wird dominiert von afrikanischen Hühnern aus Simbabwe und Malawi sowie Hühnerpopulationen aus Ungarn (Südost-Europa). In diesem Cluster findet man auch Zuchtlinien der Mastrichtung und der braunschalen Legerichtung. Das dritte Cluster vereint insbesondere lokale Hühnerrassen Mittel- und Nordeuropas. Interessanterweise finden wir in dieser Gruppe auch eine Population aus dem Sudan und eine andere aus Israel. Zuchtlinien der Weißleger fallen ebenfalls in dieses Cluster, die ihren Ursprung in den Weißen Leghorn haben, einer Rasse die auf das gelbläufige italienische Landhuhn zurückgehen soll (WANDEL und WOLTERS, 1996).

Wie auch bei anderen Nutztierarten wurden beim Huhn Polymorphismen in der mitochondrialen (mt)DNA für phylogenetische Studien genutzt. Die mtDNA ist ein

ringförmiges Molekül, das beim Huhn eine Größe von 16.775 bp hat (DESJARDINS und MORAIS, 1990). Eine Region der mit DNA, der sogenannte „displacement loop“ (D-loop) enthält Elemente, die die Replikation des Moleküls kontrollieren und ist hochpolymorph. AKISHINONOMIYA et al. (1994, 1996) untersuchte die D-loop Region von verschiedenen Gallus-Arten einschließlich dem Roten Kammhuhn (*Gallus gallus*) und einiger domestizierter Rassen. Zusammen mit Ergebnissen von NIU et al. (2002) sprechen diese Daten für eine monophyletische Abstammung unserer Haushühner vom Roten Kammhuhn in Thailand. Neueste Ergebnisse deuten jedoch darauf hin, dass es zu Kreuzungen zwischen Gallus-Arten gekommen sein könnte und möglicherweise das Sonnerat Huhn (*G. sonneratii*) zur Entwicklung unserer Haushühner beigetragen hat (NISHIBORI et al., 2005). Innerhalb der Art *Gallus gallus* wurde von LIU et al. (2006) und OKA et al. (2007) gezeigt, dass verschiedene Wildhuhnpopulationen aus unterschiedlichen Regionen an den Haushühnern beteiligt waren. Das unterstützt die Theorie, dass es beim Haushuhn wie auch bei anderen Nutztierarten mehrfache Domestikationsereignisse gegeben hat, wahrscheinlich in Südostasien und Indien.

MUCHADEYI et al. (2008) untersuchten Sequenzpolymorphismen in D-loop der mit DNA bei afrikanischen Hühnern aus Simbabwe, Malawi und Sudan im Vergleich zu einigen Zuchtlinien aus der Wirtschaftsgeflügelzucht (Braun- und Weißleger, Broiler). Eine Netzwerk-Analyse (Abb. 3.1.6) zeigt die Existenz von drei großen Gruppen (maternale Linien). In einer dieser Gruppen waren sowohl Afrikanische Hühner als auch Tiere der Zuchtlinien zu finden (Clade C), während dessen in einer zweiten Gruppe (Clade A) nur Hühner aus Simbabwe und Malawi auftraten. Ein Abgleich mit DNA-Sequenzen aus der Genbank lässt vermuten, dass der Ursprung der maternalen Linie C (Clade C) in Indien zu suchen ist, während der der maternalen Linie A in Südostasien. Die maternale Linie B trat bei den Hühnern in Simbabwe und Malawi nicht auf, und weist auf einen dritten Ursprung hin.



**Abb. 3.1.6: Netzwerk basierend auf mtDNA D-loop Haplotypen bei Hühnern aus Simbabwe (ECO-I – V), Malawi (MAL) und dem Sudan (SUD) und einigen Rassen aus Europa (NWE) sowie Zuchtlinien aus der Wirtschaftsgeflügelzucht (WL\_A, LS\_S [Weißleger]; BL\_A, BL\_C [Braunleger]; BRS\_A, BRD\_A [Broiler]). Die Größe der Kreise entspricht der Haplotypenfrequenz.**

Wie oben illustriert wird die Erweiterung unseres Wissens über die Mechanismen, die der genetischen Diversität zu Grunde liegen, wesentlich dazu beitragen, Domestikationsereignisse aufzuklären, Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Populationen zu erfassen und genetische Unterschiede quantitativ zu bewerten. Molekulare Methoden stellen dabei unentbehrliche Werkzeuge zur Charakterisierung und letztendlich zur Erhaltung und Schutz genetischer Diversität bei landwirtschaftlichen Nutztieren dar.

### 3.1.5 Genomische Forschungen beim Huhn

Der Kenntniszuwachs und die damit verbundenen technologischen Entwicklungen auf dem Gebiet der Molekulargenetik in den letzten Jahren sind rasant. Während beispielsweise die Entschlüsselung der DNA-Sequenz des Menschen noch viele Jahre in Anspruch genommen hat, so stehen heute Technologien zur Verfügung, mit denen ganze Genome innerhalb weniger Tage analysiert werden können. Im Dezember 2004 wurde in der Zeitschrift „Nature“ über die Ergebnisse der Sequenzierung des Gesamtgenoms des Huhnes berichtet, an dem Forschungsgruppen aus China, Dänemark, Frankreich, Deutschland, Japan, Polen, Singapur, Spanien, Schweden, der Schweiz, Großbritannien und den USA beteiligt waren (International Chicken Genome Sequencing Consortium, 2004). Gegenwärtig sind mehr als drei Millionen SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms = Punktmutationen) bei Huhn in Genbanken registriert (NCBI/SNP-Datenbank, Stichwort „Chicken“; <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sites/entrez>). Daten von dieser Datenbank sind öffentlich zugänglich. Diese SNP-Daten liefern die Grundlage für die Erstellung so genannter MicroChips, auf denen bis zu 50.000 SNPs (in unterschiedlichen Bereichen im Genom) pro Individuum gleichzeitig analysiert werden können. Diese Hochdurchsatztechnologien zusammen mit der Kenntnis der exakten Position der SNPs im Genom eröffnen Möglichkeiten einer genomweiten Analyse zur

- Erstellung von SNP-Profilen für eine bestimmte Rasse oder Population und Quantifizierung des Grades ihrer genetischen Einmaligkeit,
- Identifizierung merkmalsbeeinflussender Bereiche im Genom in Assoziationsstudien bis hin zur Erkennung ursächlicher SNPs,
- Entwicklung von Methoden, mit denen anhand einzelner DNA-Polymorphismen der Wert einer Rasse bestimmt werden kann und
- Entwicklung von Methoden der Selektion anhand molekularer Informationen (Marker-unterstützte Selektion, oder als wesentlich komplexerer Ansatz, genomische Selektion).

Es ist anzunehmen, dass sich die Möglichkeiten der Genomanalysen in naher Zukunft stürmisch weiterentwickeln werden, so dass statt der Analyse diskreter Bereiche des Genoms (einzelne SNPs) in Zukunft die Komplettssequenz der Individuen zur Verfügung stehen wird. Damit werden völlig neue Einblicke in die biologische Rolle einzelner Gene und ihrer komplexen Interaktionen möglich werden.

#### Literatur

- Akishinomiya, F., Miyake, T., Sumi, S., Takada, M., Ohno, S., Kondo, N. (1994) On subspecies of the red junglefowl (*Gallus gallus gallus*) suffices as the metaarchaic ancestor of all domestic breeds. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 91: 12505 - 12509
- Akishinomiya, F., Miyake, T., Takada, M., Shingu, R., Endo, T., Gojobori, T., Kondo, N., Ohno, S. (1996) Monophyletic origin and unique dispersal pattern of domestic fowls. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 93: 6792 - 6795
- Baumung, R., Simianer, H., Hoffmann, I. (2004) Genetic diversity studies in farm animals – a survey. *J. Anim. Breed. Genet.*, 121: 361 - 373

- BMELV (2008) Tiergenetische Ressourcen in Deutschland. Hrsg. Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz
- Crawford, R. (1990a) Poultry genetic resources: evolution, diversity, and conservation. Aus: Poultry Breeding and Genetics (ed. by R. Crawford), Elsevier, Amsterdam, 1990
- Del Hoyo, J., Elliot, A., Sargatal, J. (1994) Handbook of the Birds of the World. ol. 2 New World Vultures to Guineafool. Lynx Editions, Barcelona
- Desjardins, P., Morais, R. (1990) Sequence and gene organization of the chicken mitochondrial genome. A novel gene order in higher vertebrates. *J. Mol. Biol.*, 20: 599 - 634.
- Eding, H., Weigend, S. (2008). Benchmark and sequential safe set analysis of genetic diversity in 85 chicken populations. Proc. 23rd. World's Poultry Congress, Brisbane, Australien
- Engelmann, C., (1984) Leben und Verhalten unseres Hausgeflügels. Neumann Verlag Leipzig-Radebeul
- Gintovt, V.E., Podstreshny, A.P., Kovalenko, V.P., Koziner, M.A., Kosenko, N.F., Sapronova, N.I., Kovalenko, A.T. (1981) Analysis of interlinear and intralinear genetic differentiation of laying hens using markers genes (blood groups). *Genetika*, 17: 873 - 882
- Gintovt, V.E., Podstreshny, A.P., Mashurov, A.M. and Berendyaeva, Z.I. (1983) Study of gene pool of the domestic fowl by the methods of immunogenetic analysis. *Genetika*, 19: 1887 - 1894
- Granevitze, Z., Blum, S., Cheng, H., Vignal, A., Morisson, M., Ben-Ari, G., David, L., Feldmann, M.W., Weigend, S., Hillel, J. (2007) Female-Specific DNA Sequences in the Chicken Genome. *Journal of Heredity*, 98(3): 238 - 242
- Hillel, J., Groenen, M.A.M., Tixier-Boichard, M., Korol, A.B, David, L., Kirzhner, V.M, Burke, T., Barre-Dirie, A., Crooijmans, R.P.M.A., Elo, K., Feldman, M.W., Freidlin, P.J., Mäki-Tanila, A., Ortwin, M., Thomson, P., Vignal, A., Wimmers, K., Weigend, S. (2003) Biodiversity of 52 chicken populations assessed by microsatellite typing of DNA pools. *Genet. Sel. Evol.*, 35(5): 533 - 557
- Hoffmann, I., Marsan, P.A., Barker, S.F., Cothran, E.G., Hanotte, O., Lenstra, J.A., Milan, D., Weigend, S., Simianer, H. (2004) New MoDAD marker sets to be used in diversity studies for the major farm animal species: recommendations of a joint ISAG/FAO working group. In: Proceedings of the 29th International Conference on Animal Genetics, September 11-16th 2004. Meiji University, Tokyo, Japan
- International Chicken Genome Sequencing Consortium (2004) Sequence and comparative analysis of the chicken genome provide unique perspectives on vertebrate evolution. *Nature*, 432(7018): 695 - 716
- Knispel, O. (1908) Die Maßnahmen zur Förderung der Nutzgeflügelzucht in Deutschland nach dem Stande vom Jahre 1907. In: Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftsgesellschaft, Heft 145, Berlin SW. 11
- Lange, K. (1995) Legeleistungsprüfung für Rassegeflügel: Was leisten die alten Rassen? *DGS – Magazin*, 35: 41 - 45
- Lange, K. (1996) Legeleistungsprüfungen – Ergebnisse des 1. Prüfungsdurchganges. *Arche Nova, Unser Land* 10: 25 - 26
- Liu, Y. P., Wu, G. S., Yao, Y. G., Miao, Y. W., Luikart, G., Baig, M., Beja-Pereira, A., Ding, Z. L., Palanichamy, M. G., Zhang, Y. P. (2006) Multiple maternal origins of chickens: out of the Asian jungles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 112 - 9
- Marks, H., Krebs, W. (1968) Unser Rassegeflügel, Hühner, Enten, Gänse, Puten und Perlhühner. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag Berlin
- Mehner, A., Hartfiel, W. (1983) Handbuch der Geflügelphysiologie, Jena, Gustav Fischer Verlag
- Mina, N.S., Sheldon, B.L., Yoo, B.H., Frankham, R. (1991) Heterozygosity at protein loci in inbred and outbred lines of chickens. *Poultry Science*, 70: 1864 - 1872
- Moiseyeva, I.G., Romanov, M.N., Nikiforov, A.A., Sevastyanova, A.A., Semyenova, S.K. (2003) Evolutionary relationships of Red Jungle Fowl and chicken breeds. *Genetics Selection Evolution*, 35: 403 - 423
- Muchadeyi, F.C., Eding, H., Simianer, H., Wollny, C.B.A., Groeneveld, E., Weigend, S. (2008) Mitochondrial DNA D-loop sequences suggest a Southeast-Asian and Indian origin of Zimbabwean village chickens. *Animal Genetics* (im Druck)
- Nikiforov, A.A., Moiseyeva, I.G. and Zakharov, I.A. (1998) Position of Russian chicken breeds in the diversity of Eurasian breeds. *Genetika*, 34: 850 - 851
- Nishibori, M., Shimogri, T., Hayashi, T., Jasue, H. (2005) Molecular evidence for hybridization of species in the genus *Gallus* except for *Gallus varius*. *Anim Genetics*, 36: 367 - 375
- Niu, D., Fu, Y., Luo, J., Ruan, H., Yu, X.P., Cheng, G., Zhang, Y.-P. (2002) The origin and genetic diversity of Chinese native chicken breeds. *Biochem. Genet.*, 40: 163 - 174

- Oka, T., Ino, Y., Nomura, K., Kawashima, S., Kuwayama, T., Hanada, H., Amano, T., Takada, M., Takahata, N., Hayashi, Y., Akishinomiya, F. (2007) Analysis of mtDNA sequences shows Japanese native chickens have multiple origins. *Anim Genetics*, 38: 287 - 93
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P.J. (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945 - 959
- Romanov, M.N. (1994) Using phenetic approaches for studying poultry populations under preservation and breeding. *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Guelph, Canada, 21: 556 - 559
- Rosenberg, N.A., Burke, T., Feldman, M.W., Freidlin, P.J., Groenen, M.A.M., Hillel, J., Mäki-Tanila, A., Tixier-Boichard, M., Vignal, A., Wimmers, K., Weigend, S. (2001) Empirical evaluation of genetic clustering methods using multilocus genotypes from twenty chicken breeds. *Genetics*, 159: 699 - 713
- Seibold, R. (2006) Ziele, Organisation und Arbeitsweise. Gesellschaft zur Erhaltung alter und gefährdeter Haustierrassen e.V.; Internetauftritt/Stand: 15.09.2006; [www.g-e-h.de/geh-allg/geh-allgm.htm](http://www.g-e-h.de/geh-allg/geh-allgm.htm)
- Singh, H. and Nordskog, A.W. (1981) Biochemical polymorphic systems in inbred lines of chickens: a survey. *Biochemical Genetics*, 19: 1031 - 1035
- Six, A., Müller, B. (2006) Vererbung bei Hühnern und Wassergeflügel. Oertel und Spörer Verlag.
- Wandelt, R., Wolters, J. (1996) *Handbuch der Hühnerrassen*. Verlag Wolters, Bottrop
- Weigend, S., Romanov, M.N., Ben-Ari, G., Hillel, J. (2004) Overview on the use of molecular markers to characterise genetic diversity in chickens. *World's Poult. Congr. Exhibition, Participant List and Full Text CD*, Istanbul, Turkey
- West, B., Zhou, B.X. (1988) Did chickens go north? New evidence for domestication. *J. Archacol Sci.*, 15: 515 - 533