

Wo der Mensch auf den Hund kam

Genetische Untersuchungen deuten darauf hin, dass der Ursprung der Domestikation in Europa liegt

von Verena J. Schünemann & Johannes Krause

Der Hund, seit Langem ein treuer Gefährte des Menschen, gilt als das erste vom Menschen domestizierte Tier. Unklar ist jedoch, in welchem Teil der Welt die Domestikation des Wolfs zum Hund erfolgte und ob sich dieser Prozess eventuell sogar unabhängig an mehreren Orten ereignete.

Als mögliche Zentren der Domestikation des Hundes gelten weithin der Nahe Osten sowie Ostasien, worauf vor allem genetische Daten moderner Hunde hindeuten (Wayne & von Holdt 2012). Allerdings sind die ältesten Funde aus diesen Regionen nur ca. 13 000 Jahre alt (Larson et al. 2012). In Europa und Sibirien wurden hingegen Überreste von hundartigen Caniden (Familie der Wölfe und Hunde) entdeckt, die wesentlich älter sind. Diese Tiere begleiteten den Menschen bereits vor ca. 32 000 Jahren, also sogar noch vor dem Höhepunkt der letzten Eiszeit (Germonpre et al. 2009).

Wolf oder Hund?

Allein anhand des Körperbaus lassen sich vor allem frühe Vertreter der Hunde nur unzureichend von Wölfen unterscheiden. Einige Forscher halten die frühen sibirischen Hunde eher für kleine Wölfe und zeigen anhand der Zahnmorphologie, dass die ältesten Hunde wohl erst nach der Eiszeit vor ca. 15 000 Jahren in der Nordschweiz auftraten (Napierala & Uerpmann 2012). Der scheinbare Widerspruch zwischen modernen genetischen Daten und den archäozoologischen Studien lässt sich eventuell damit erklären, dass sich sowohl Hunde- als auch Wolfspopulationen in den letzten 10 000 Jahren in ihrer genetischen Zusammensetzung

verändert haben. Die Migration menschlicher Populationen, der Handel mit Haustieren und der Habitatverlust der Wölfe hatten und haben einen starken Einfluss auf die geografische Verteilung von Hunden und Wölfen. Genetische Daten heutiger Hunde sind daher eventuell nur unzureichend geeignet, den Ort der Domestikation des Hundes aufzuzeigen. In der hier vorgestellten Studie haben wir daher zusammen mit einem internationalen Team (Thalmann et al. 2013) genetische Daten von Hunden aus dem Pleistozän zusammengetragen und mit denen heutiger Hunde und Wölfe verglichen, um so das Zentrum der Hundedomestikation weiter einzugrenzen.

Prähistorische Überreste werden analysiert

Alle prähistorischen Caniden aus unserer Studie wurden zuvor morphologisch untersucht, um festzustellen, ob es sich um Hunde oder Wölfe handelt.

Um die frühen Caniden genetisch zu untersuchen, wurde aus den alten Knochen die Erbsubstanz (DNA) isoliert. Da die prähistorische DNA Tausende von Jahren im Boden verbracht hatte und während dieser Zeit vielen Umwelteinflüssen ausgesetzt war, wies sie starke Schäden auf

und war zum Großteil abgebaut (Pääbo et al. 2004). Die charakteristischen Schäden an der DNA haben aber auch einen positiven Aspekt: Sie dienen als Nachweis dafür, dass es sich tatsächlich um prähistorische DNA handelt, da sie erst nach Hunderten von Jahren auftreten; an moderner DNA sind sie dagegen nicht zu finden (Briggs et al. 2007). Aufgrund der geringen Mengen alter DNA und wegen der genannten Schäden müssen beim Umgang mit prähistorischer DNA besondere Vorkehrungen getroffen werden: So findet die Präparation der DNA in speziellen Reinräumen statt, um Kontaminationen mit moderner DNA zu vermeiden (Abb. 1).

Durch die Lagerung im Boden sind die Knochen außerdem meist stark mit der DNA von Bodenbakterien, Pilzen oder Pflanzen verunreinigt, weshalb die ursprüngliche Caniden-DNA gezielt aus der komplexen Mischung von DNA-Fragmenten angereichert werden muss. Dazu wird sie nach mehreren Bearbeitungsschritten im Labor mithilfe einer „molekularen Angel“, an der nur bestimmte Stücke der DNA hängenbleiben, herausgefischt (Maricic et al. 2010; Stoneking & Krause 2011). Für unsere Untersuchung wurde spezifisch die mitochondriale DNA (mtDNA) der prähistorischen Caniden angereichert. Diese ringförmige DNA stammt aus den Kraftwerken der Zellen, den Mitochondrien, die ihre eigene Erbinformation besitzen. Sie wird von der Mutter an die Nachkommen vererbt; das erlaubt es, den Stammbaum der mütterlichen Linie einer Art oder Population zu rekonstruieren. Die mitochondriale DNA ist für Studien prähistorischer DNA gut geeignet, da in den meisten Körperzellen 500 Mal mehr Kopien vorkommen als die Erbinformation des Zellkerns. Nach der gezielten Anreicherung der mtDNA aus dem Knochenextrakt wurde sie mittels Hochdurchsatz-Sequenzierung ausgelesen und die einzelnen, relativ kurzen DNA-Fragmente mithilfe computergestützter Methoden wieder zusammengesetzt (Thalmann et al. 2013).

Vergleich der mtDNA bringt Klarheit ...

Insgesamt konnten so komplette mtDNA-Genome von 16 prähistorischen Caniden rekonstruiert werden. In einigen Proben war die DNA allerdings nur schlecht erhalten, etwa bei dem ca. 15 000 Jahre alten Hund aus dem Kesslerloch in der Nordschweiz. Die mitochondrialen Genome der prähistorischen Caniden wurden anschließend mit mtDNA von 77 modernen Hunden, Haushunde aus aller Welt und auch wild



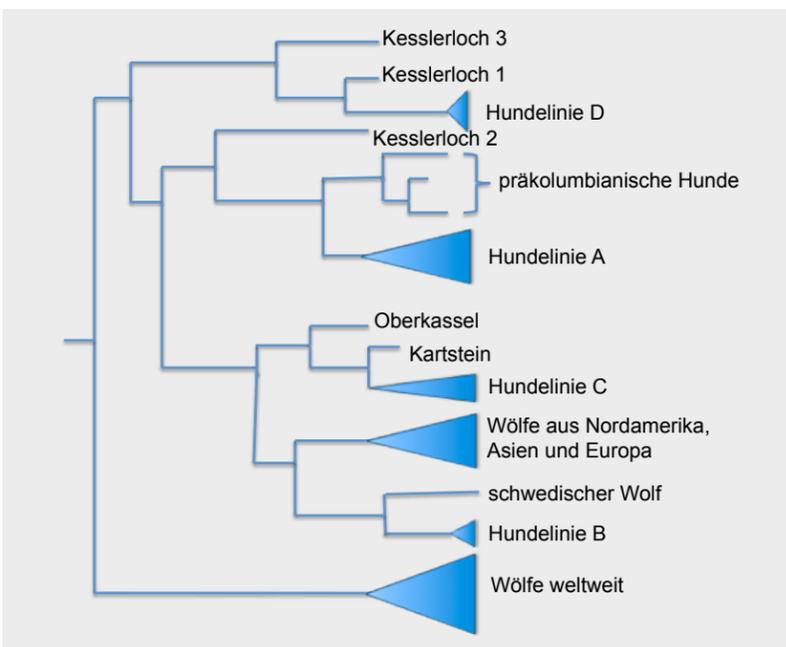
vorkommende Hunderassen wie z. B. der Dingo, 49 Wölfen und 4 Kojoten verglichen, um festzustellen, ob es sich bei den pleistozänen Caniden um genetische Vorfahren oder nahe Verwandte heute lebender Hunde handelt.

▲
Abb. 1
Arbeiten im Reinraum.
Foto: Johannes Krause

... und identifiziert vier Abstammungslinien des modernen Hunds

Auf der Basis der gefundenen Ähnlichkeiten und Unterschiede in den mtDNA-Sequenzen konnte ein Stammbaum erstellt werden, der die modernen Hunde in vier Abstammungslinien (A bis D) gruppiert (Abb. 2), von denen Linie A die Mehrzahl der heutigen Hunde (64%) umfasst. Der Vergleich mit den prähistorischen Funden ergab, dass ein Wolf aus dem Kesslerloch in der Schweiz (datiert auf 14 500 Jahre vor heute) sowie drei präkolumbianische Hunde (die in den USA und in Argentinien gefundenen Überreste wurden auf ein Alter zwischen 8500 und 1000 Jahre vor heute datiert) eine nahe Verwandtschaft zur Linie A der heutigen Hunde aufweisen (Abb. 2). Für die Hunde aus den deutschen Fundstellen Oberkassel und Karstein stellte sich heraus, dass sie nahe mit den modernen Vertretern von Linie C verwandt waren. Zwei weitere Wölfe aus dem Kesslerloch konnten für Linie D als nahe Verwandte identifiziert werden, Linie B wurde auch in heutigen skandinavischen Wölfen gefunden und stellt die jüngste Gruppe heutiger Hunde dar. Die prähistorischen Caniden aus Europa sind enger mit den modernen Hunden aus den Linien A, C und D verwandt

Abb. 2 Vereinfachter Stammbaum, der die Abstammungslinien der vier Hundelinien sowie die der verwandten prähistorischen Caniden zeigt (nach Thalmann et al. 2013). Grafik: Verena J. Schünemann



als mit heutigen Wölfen aus Asien und Amerika, was auf einen europäischen Ursprung heutiger Hunde deutet. Die nächsten Verwandten der Hunde aus Linie B finden sich in heutigen Wölfen aus Europa. Durch die basale Stellung im phylogenetischen Baum der europäischen prähistorischen Caniden zu den präkolumbianischen Hunden kann auch für diese Hunde ein europäischer Ursprung angenommen werden. Somit deuten die bisherigen genetischen Daten prähistorischer Caniden darauf hin, dass die Domestikation der heutigen Hunde in Europa ihren Ursprung nahm (Thalmann et al. 2013).

Die prähistorische DNA kann auch dazu verwendet werden, um den maximalen Aufspaltungszeitraum der einzelnen Hundelinien zu datieren, d. h. den Zeitpunkt zu ermitteln, an dem der letzte gemeinsame Vorfahre (aller vier) Hundelinien lebte. So ergibt sich für die Hundelinie A und ihren nahen Verwandten aus dem Kesslerloch eine Aufspaltung vor maximal 32 100 Jahren vor heute und für die Linie D und ihre Verwandten, ebenfalls aus dem Kesslerloch, ein gemeinsamer Vorfahre bei maximal 18 300 Jahren vor heute. Für die Hunde aus Oberkassel und Karstein und die der nahe verwandten Hundelinie C konnte ein gemeinsamer Vorfahre zwischen maximal 16 000 und 24 000 Jahren vor heute berechnet werden. Da sich anscheinend alle vier Linien aus Wolfslinien entwickelt haben, lässt sich der Ursprung des domestizierten Hundes somit auf einen Zeitraum von 18 800 bis 32 000 Jahre vor heute eingrenzen (Thalmann et al. 2013).

Bei der Wertung des Ergebnisses ist jedoch zu berücksichtigen, dass die mtDNA erstens nur einen kleinen Teil des Gesamtgenoms des Hundes repräsentiert und zweitens nur über die weibliche Linie weitervererbt wird. Den größten Teil des Erbguts macht das Kerngenom aus, das sich im Zellkern befindet. Eine Untersuchung der Zellkern-DNA würde wahrscheinlich ein wesentlich komplexeres Bild ergeben und eventuell Hinweise darauf liefern, ob es zum Beispiel nach der Domestikation zu Einkreuzungen von männlichen Wölfen kam. Zudem sind die bisher untersuchten prähistorischen Proben räumlich und zeitlich begrenzt, prähistorische Caniden aus weiteren möglichen Domestikationszentren, wie dem Nahen Osten oder Ostasien, wurden bisher nicht untersucht. Es wäre denkbar, dass es zu unabhängigen Domestikationen von Hunden im Nahen Osten oder Ostasien kam. Allerdings wurden in diesen Regionen bisher keine

prähistorischen Überreste von Hunden gefunden, die älter als 13 000 Jahre sind (Larson et al. 2012). Die in diesen Gebieten heute vorkommenden Wölfe zeigen zudem keine nähere Verwandtschaft zu den heutigen Hundelinien (Thalmann et al. 2013).

Die genetischen Analysen am Oberkassler Hund und anderen prähistorischen Caniden haben gezeigt, dass es vor mehr als 15 000 Jahren, auf dem Höhepunkt der letzten großen Eiszeit, zu einer Abspaltung der Stammeslinie der heutigen Hunde von der der Wölfe kam. Die nahe Verwandtschaft prähistorischer Hunde und Wölfe aus Europa deutet darauf hin, dass diese Trennung in Europa erfolgte und das westliche Eurasien den wahrscheinlichsten Ort für die Domestikation des Hunds darstellt. Damit ist der Hund das erste domestizierte Tier, und das mehr als 5000 Jahre bevor der Mensch sesshaft wurde und auch andere Tiere wie die Kuh, das Schwein und das Pferd domestizierte. Offenbar fanden die eiszeitlichen Jäger und Sammler im Hund nicht nur einen Jagdhelfer und Beschützer vor Raubtieren, sondern auch einen treuen Gefährten – eine Beziehung, die bis zum heutigen Tag besteht.

Die Autoren

Dr. Verena J. Schünemann studierte ab 2000 an der Universität Tübingen Biochemie und Ur- und Frühgeschichte (Diplom in Biochemie 2006). Von 2007 bis 2010 promovierte sie am Max-Planck-Institut für Entwicklungsbiologie und an der Universität Tübingen im Fach Biochemie. Seit 2010 arbeitet sie als Wissenschaftlerin in der Arbeitsgruppe Paläogenetik an der Universität Tübingen. Gerade ist sie dabei, ihre zweite Promotion im Fach Naturwissenschaftliche Archäologie abzuschließen.



Prof. Dr. Johannes Krause: s. Autoreninfo auf Seite 277



Kontakt (korresp. Autorin): Dr. Verena J. Schünemann, Senckenberg Center for Human Evolution and Palaeoenvironment an der Eberhard Karls Universität Tübingen, Rümelinstraße 23, D-72070 Tübingen; verena.schuenemann@ifu.uni-tuebingen.de

Schriften

Briggs, A. W., Stenzel, U., Johnson, P. L. F., Green, R. E., Kelso, J., Prüfer, K., Meyer, M., Krause, J., Ronan, M. T., Lachmann, M. & Pääbo, S. (2007): Patterns of damage in genomic DNA sequences from a Neandertal. – Proceedings of the National Academy of Sciences USA 104(37): 14616–14621. Germonpre M., Sablin M. V., Stevens R. E., Hedges R. E. M., Hofreiter M., Stiller M. & Depres V. R. (2009): Fossil dogs and wolves from Palaeolithic sites in Belgium, the Ukraine and Russia: osteometry, ancient DNA and stable isotopes. – J. Archaeol. Sci 36: 473–490. Larson G., Karlsson E. K., Perri A., Webster M. T., Ho S. Y., Peters J., Stahl P. W., Piper P. J., Lingaas F., Fredholm M., Comstock K. E., Modiano J. F., Schelling C., Agoulnik A. I., Leegwater P. A., Dobney K., Vigne J. D., Vila C., Andersson L. & Lindblad-Toh K. (2012): Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography. Proc Natl Acad Sci USA 109(23): 8878–83. Maricic T., Whitten M. & Pääbo S. (2010): Multiplexed DNA sequence capture of mitochondrial genomes using PCR products. – PLoS One 5(11): e14004. Napierala H. & Uerpman H. P. (2012): A 'new' palaeolithic dog from central Europe. Int J Osteoarchaeol 22: 127–137. Nobis G. (1979) Der älteste Haushund lebte vor 14000 Jahren. Umschau 79, 610. Pääbo S., Poinar H., Serre D., Jaenicke-Despres V., Hebler J., Rohland N., Kuch M., Krause J., Vigilant L. & Hofreiter M. (2004): Genetic analyses from ancient DNA. Annu Rev Genet 38: 645–679. Stoneking M., Krause J. (2011): Learning about human population history from ancient and modern genomes. Nat Rev Genet 12(9): 603–614. Thalmann O., Shapiro B., Cui P., Schuenemann V. J., Sawyer S. K., Greenfield D. L., Germonpre M. B., Sablin M. V., López-Giráldez F., Domingo-Roura X., Napierala H., Uerpman H. P., Loponte D. M., Acosta A. A., Giemsch L., Schmitz R. W., Worthington B., Buikstra J. E., Druzhkova A., Graphodatsky A. S., Ovodov N. D., Wahlberg N., Freedman A. H., Schweizer R. M., Koenfli K. P., Leonard J. A., Meyer M., Krause J., Pääbo S., Green R. E. & Wayne R. K. (2013): Complete mitochondrial genomes of ancient canids suggest a European origin of domestic dogs. – Science 342(6160): 871–874. Verworm M., Bonnet R. & Steinmann G. (1914): Der diluviale Menschenfund von Oberkassel bei Bonn. Die Naturwissenschaften. Nr. 27: S. 649/650. Wayne R. K. & von Holdt B. M. (2012) Evolutionary genomics of dog domestication. Mamm Genome 23 (1–2): 3–18.