

BERICHT ZUR AUFTRAGSUNTERSUCHUNG

„GENETISCHE UNTERSUCHUNG IM AUFTRAG DES VEREINS NATURSCHUTZPARK LÜNEBURGER HEIDE – UNTERSUCHUNG NR. 10433 – ANALYSE DER ABSTAMMUNG UND DER GENETISCHEN VIELFALT MEHRERER TRAUBENEICHEN-NIEDERWALD-BESTÄNDE AUF DEM WULFSBERG“



Göttingen,

In Zusammenarbeit mit M. Pantelmann und D. Wiedemann

vorgelegt im September 2025

ZIEL

Die im Auftrag des Naturschutzpark e.V. Lüneburger Heide durchgeführte genetische Untersuchung soll historische Traubeneichen-Niederwald-Bestände (Stühbüsche) im Gebiet Wulfsberg prüfen. Durch die intensive Nutzung zur Brennholzgewinnung wurden die Bestände von der Rodung verschont und könnten damit eine besondere genetische Ressource darstellen. Neben der Untersuchung der Artreinheit und der genetischen Differenzierung, auch zwischen den Teilflächen, soll daher eine mögliche Nutzung zur Saatguterzeugung und Potenzial der Naturverjüngung geprüft werden.

PROBENMATERIAL

Die Pflanzenproben wurden am 06.04.2025 durch Mitarbeiter der Firma ISOGEN GmbH & Co. KG mittels Stangenschere geworben. Aus den getrockneten Blättern der Pflanzenprobe wurde DNA mit dem DNeasy 96 Plant Kit (Qiagen GmbH, Hilden, Germany) extrahiert. Zusätzlich wurden Saatgut-Referenzdaten aus Traubeneichen-Erntebeständen im Herkunftsgebiet „Rheinisches- und Saarbergland“ herangezogen, um die genetische Variation von zugelassenem Traubeneichen-Saatgut einschätzen zu können. Alle Proben sind nochmals in Tabelle 1 aufgelistet.

Tabelle 1: Tabelle 1: Probenbezeichnungen, Koordinaten und Probenart sowie Stichprobenanzahl (N) aller Proben.

Probenbezeichnung	Koordinaten	Probenart	N
Fläche 1	53°07'44.1"N 9°54'16.8"E	Pflanzenprobe	29
Fläche 2	53°07'12.2"N 9°54'24.3"E	Pflanzenprobe	32
Fläche 3	53°07'16.5"N 9°54'04.3"E	Pflanzenprobe	24
Fläche 4	53°08'32.9"N 9°49'57.3"E	Pflanzenprobe	11
V_TeI 1	-	Vergleichsprobe Traubeneiche	24
V_TeI 2	-	Vergleichsprobe Traubeneiche	18
V_SeI	-	Vergleichsprobe Stieleiche	46

Insgesamt wurden vier Teilflächen beprobt, die trotz teilweiser geringer geographischer Distanz zueinander phänotypische Unterschiede aufwiesen. Die Flächen 1 und 2 stellten sich als lichte Bestände mit deutlich voneinander trennbaren Gruppen mehrerer Einzelstämme dar. In Fläche 3 ist dichter bestockt und es sind etwas mehr Einzelstämme vorhanden. Insgesamt weisen die Bäume im Vergleich die eine größere Höhe auf. Jedoch waren auch die typischen Stüdbusch-Stöcke deutlich zu erkennen. Diese waren, wie aufgrund der historisch überlieferten Nutzung zu erwarten, tief am Boden teilweise erkennbar miteinander verwachsen. Bis Mitte der 90er Jahre des letzten Jahrhunderts wurden die Flächen 1-3 von britischen Panzertruppen als Übungsgelände genutzt. Die Spuren dieser Nutzung sind im

Relief der Landschaft noch erkennbar. Fläche 4 wurde zwischenzeitlich Teil eines Wirtschaftswaldes und einige der alten Eichen fielen Durchforstungen zum Opfer. Die verbleibenden Individuen können im Bestand durch Zeichen ihrer regelmäßige Rückschnitte durch das Vorhandensein alter Stöcke identifiziert werden. Abbildung 1 setzt die Standorte der vier Stühbüsch in Relation.

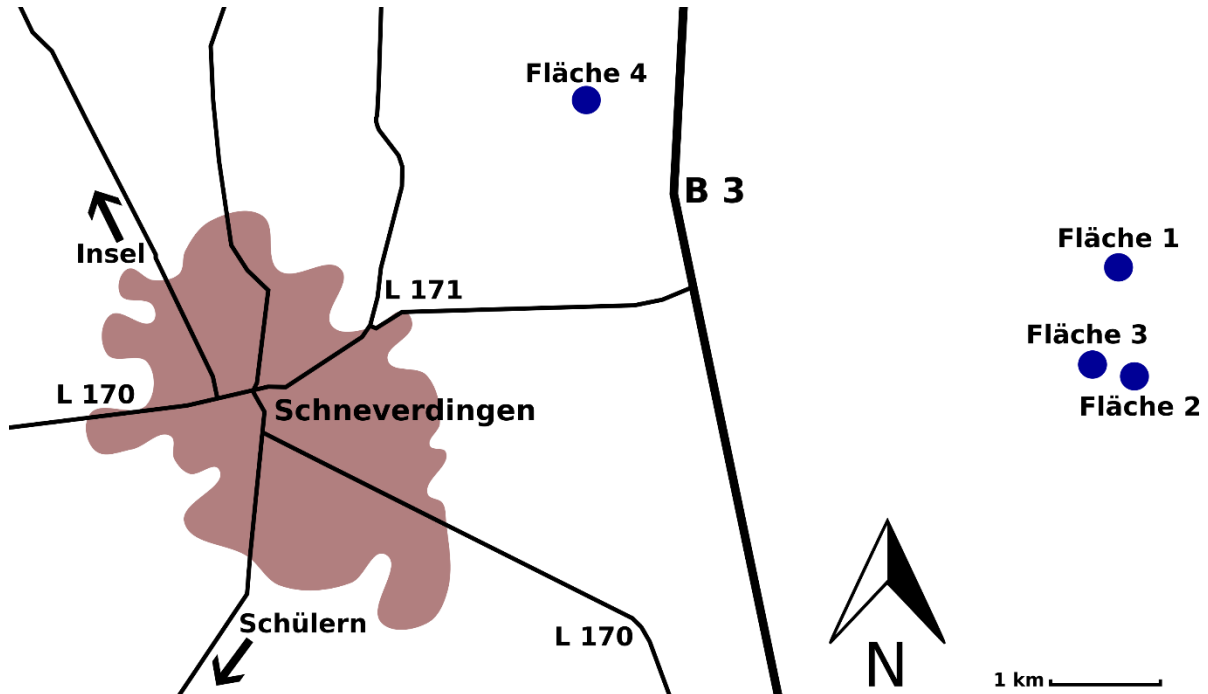


Abbildung 1: Standorte der vier Traubeneichen-Niederwald-Bestände in der Lüneburger Heide.

METHODEN

Im Falle der Eiche werden zwei Arten von DNA-Markern eingesetzt. Chloroplasten-Marker, die nur in mütterlicher Linie über den Samen vererbt werden, lassen Rückschlüsse auf die Verwandtschaft und die Nacheiszeitliche Rückwanderungsgeschichte (siehe Kapitel „Autochthonie und Rückwanderung der Eiche“). Marker im Kerngenom (Kern-Marker) mit einer biparentalen Vererbung spiegeln die genetische Variation der Proben insgesamt wider. Anhand der nuklearen Marker kann eine Einteilung in die beiden Arten Trauben- und Stieleiche erfolgen und die genetische Differenzierung der Proben ermittelt werden. Die Proben wurden hier anhand von acht Kern-Mikrosatelliten-Genmarkern und vier Chloroplasten-Markern analysiert.

Zur Darstellung der individuellen genetischen Abstände wurde eine Hauptkoordinatenanalyse (PCoA) mittels „ape 5.4-1“ (Paradis und Schliep 2019) durchgeführt. Diese basiert auf paarweisen genetischen Abständen zwischen den Individuen als prozentuale Abweichung der Allelvarianten über alle Genorte berechnet in „poppr 2.8.7“. Die Distanzen beruhen daher auf der Anzahl der Unterschiede zwischen zwei Individuen, als Summe aller unterschiedlichen Allele über alle Loci. Diese Art des genetischen Abstands ist dem Maß δ (Gregorius und Roberds 1986) auf Allelebene gleichzusetzen. Die Gruppierung der Individuen innerhalb der Probenkollektive ist als Ellipse dargestellt, die 95% der

Verteilung darstellt. Diese wurden mit dem Paket „car 3.0-10“ (Fox und Weisberg 2011) ermittelt.

Die Analyse zur Populationsstruktur wurde mittels STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al. 2000) durchgeführt. Diese Software untersucht die Wahrscheinlichkeit verschiedener Populationsstrukturen, dabei kann es sich um unterschiedliche, aber verwandter Arten oder die Anzahl geografisch/genetisch differenzierter Provenienzen innerhalb einer Art handeln. Auf dieser Grundlage wird jedes der untersuchten Individuen einer der vorgeschlagenen genetischen Gruppen, auch Cluster (K) genannt, zugeordnet. Das iterative Verfahren gibt schließlich für jedes Individuum die prozentualen Anteile zu den vorgeschlagenen Clustern aus. Diese können auch als Wahrscheinlichkeit der Zugehörigkeit des Individuums zu den jeweiligen Clustern interpretiert werden. Die Berechnungen werden hierbei für verschiedene Anzahlen für K durchgeführt, um verschiedene mögliche Gruppierungen abzudecken. Hierbei wurde eine Clusterzahl (K = genetische Gruppen) von $K = 1$ bis $K = 8$ angenommen und jeweils zehn Iterationen, beruhend auf einem Markov-Chain-Monte-Carlo-Verfahren, mit 10.000 burn-in und 100.000 Schritten durchgeführt. Startpunkt der Iteration war hierbei die Populationszugehörigkeit. Die Ergebnisse der je zehn Iterationen pro angenommener Clusteranzahl wurden mittels CLUMPAK zusammengefasst (Kopelman et al. 2015). Zur Beurteilung der vorliegenden Populationsstruktur wurde die Clustereinteilung mit dem statistisch wahrscheinlichsten Wert für K nach dem Verfahren von (Evanno et al., 2005) gewählt. Die Kalkulation hierzu wurde unter Zuhilfenahme der StructureSelector (Li und Liu, 2018) durchgeführt.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

GENETISCHE VIELFALT UND DIVERSITÄT

Die Mittelwerte der Anzahl verschiedener Allele pro Genort (N_a , oder **genetische Vielfalt**), sowie beobachtete (H_o) und erwartete Heterozygotie (H_e , **genetische Diversität**) übertreffen die jeweiligen Vergleichs-Mittelwerte der beiden Traubeneichen-Referenzproben. Zur Messung der Inzucht wurde der Fixierungs-Index (F) berechnet. Aufgrund der geringen Werte auf den vier Heide-Flächen ist nicht von Inzucht-Verhältnissen innerhalb der verschiedenen Bestände auszugehen (s. Tabelle 1). Eine Verwandtschaft, zum Beispiel durch die Begründung der Stühhübsche aus Einzelbaum-Absaaten ist unwahrscheinlich. Durch die hohe Anzahl Privater Allele (Genausprägungen, die nicht in den übrigen Proben gefunden wurden) innerhalb der vier Teilflächen wird die hohe genetische Diversität innerhalb, sowie zwischen den Beständen unterstrichen. Trotz teilweiser sehr kurzer Entfernungen zwischen den verschiedenen Stühhübschen lassen sich in jeder der Teilflächen eigene private Allele finden. Fasst man die vier Teilflächen zu einer Mischprobe zusammen und vergleicht sie mit der Gesamtheit der Traubeneichen-Vergleichsproben, findet man sogar 37 Genausprägungen, die nicht in den Traubeneichen aus dem Rheinischen- und Saarbergland beobachtet wurden. In den kombinierten Vergleichsproben ließen sich dagegen deutlich weniger private Allele ($P_A = 10$) beobachten. Insgesamt sprechen die gemessenen Werte trotz des umfassenderen Stichprobenumfangs der Heide-Flächen (96 vs. 42) für eine hohe genetische Vielfalt der Stühhübsche.

*Tabelle 1: Genetische Parameter der Untersuchungsprobe und den Referenzproben. N_a : Durchschnittliche Anzahl an Allelen über die Genorte oder **Genetische Vielfalt**, H_o : beobachtete Heterozygotie, H_e : erwartete Heterozygotie (**genetische Diversität**), F : Fixierungs-Index.*

Probe	n	N_a	H_o	H_e	F	Private Allele
Fläche 1	29	10	0,707	0,760	0,057	5
Fläche 2	32	11,5	0,698	0,731	0,039	7
Fläche 3	23	9,8	0,681	0,726	0,035	5
Fläche 4	12	8,3	0,778	0,750	-0,035	2
V_TeI 1	24	10	0,660	0,698	0,097	4
V_TeI 2	18	7,3	0,630	0,728	0,124	4
Heide¹	24	9,9	0,716	0,742	0,024	37*
Vergleich²	21	8,65	0,645	0,713	0,111	10*

¹ Mittelwerte der vier Stühhübsche (Fläche 1-4); ² Mittelwerte der beiden Vergleichsproben Traubeneiche

* für die Berechnung der Privaten Allele wurden alle vier Heideflächen, sowie die beiden Traubeneichen-Vergleichsproben zu jeweils einer Probe zusammengefasst.

Eine Begründung der Flächen aus genetisch eingeschränktem Saat- oder Pflanzmaterial ist unwahrscheinlich. Wahrscheinlicher ist, dass es sich bei den untersuchten Stühhübschen um Überbleibsel ehemals intensiv genutzten, natürlich gewachsenen Bestände handelt, wie sie

in Hanstein 2004 beschrieben sind. Die Bestände eignen sich aufgrund des nicht-vorhandenseins von Inzucht und der gemessenen hohen genetischen Diversität innerhalb der Bestände für eine Samenernte und die natürlichen Verjüngung.

HAUPTKOORDINATENANALYSE

Die Hauptkoordinatenanalyse (Abbildung 2) zeigt den deutlichen genetischen Abstand (Differenzierung) der Stieleichen-Vergleichsprobe von den Traubeneichen-Beständen. Die beiden Referenzproben der Traubeneiche streuen etwas weniger weit um den Mittelpunkt als die kombinierten Heide-Flächen. Dies lässt sich aber durch den geringeren Stichprobenumfang der beiden Vergleichsproben erklären.

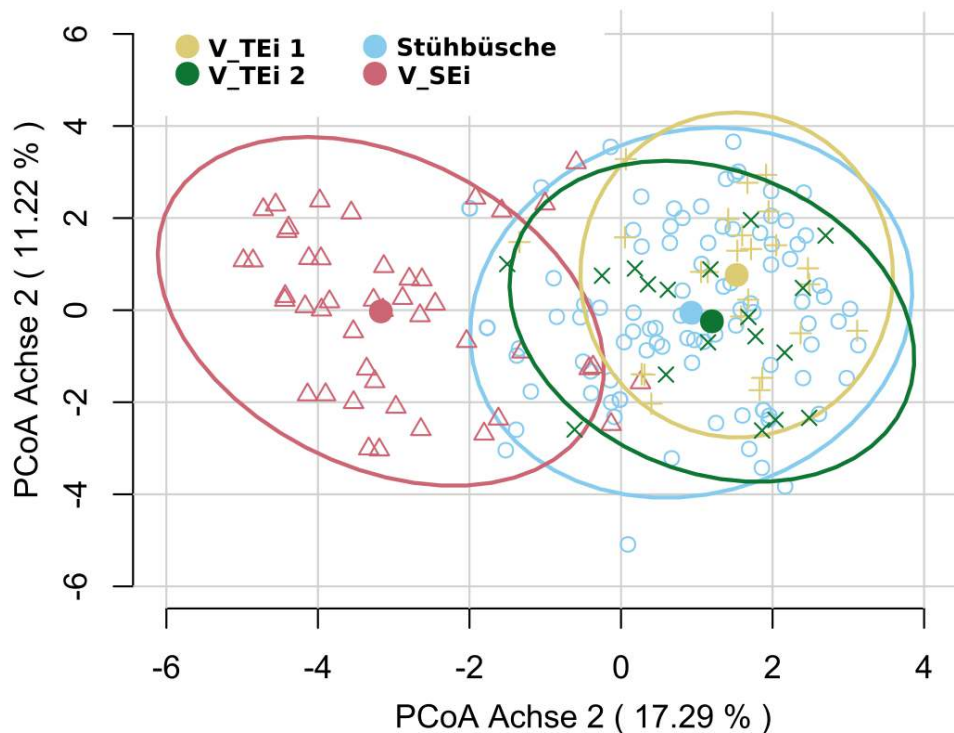


Abbildung 2: Hauptkoordinatenanalyse des genetischen Abstands, als prozentuale Abweichung der Allelausstattung zwischen den Individuen (kleine Symbole). Die Verteilungen der Individuen je Untersuchungskollektiv sind als 95 % Ellipsen mit Mittelpunkt (große Symbole) farblich hervorgehoben.

Ebenfalls wurden die Einzelflächen getrennt in einer Hauptkoordinatenanalyse des genetischen Abstandes betrachtet (Abbildung 3). Hierbei wurden die Daten um Klone und Individuen der Stieleiche bereinigt. Für Klone der Traubeneiche wurden jeweils nur ein Genotyp pro Klongruppe berücksichtigt. Die Zuordnung zur Stieleiche folgt der Analyse der Populationsstruktur (siehe unten).

Die Einzelflächen differenzieren genetisch, wobei sich Fläche 1 und Fläche 4 am wenigsten unterscheiden. Fläche 3 weist die geringste Streuung innerhalb der Fläche selbst auf. Hierbei sind zwei Gruppen an Individuen zu erkennen, die vergleichsweise geringe Differenzierung aufweisen. Dies kann auf mögliche Familienstrukturen (Bäume mit gemeinsamen Eltern) in der Fläche 3 hinweisen. Fläche 2 weist die höchste Streuung und damit Differenzierung der Individuen innerhalb der Fläche auf. Die Stichprobe von Fläche 2 besitzt den größten Stichprobenumfang (N = 32). Da sich dieser jedoch nur unwesentlich von dem von Fläche 1

unterscheidet (N=29), ist dies wahrscheinlich nicht alleinig ausschlaggebend für die große Streuung innerhalb der Probe. Vielmehr ist die eine höhere genetische Vielfalt der Fläche ausschlaggebend.

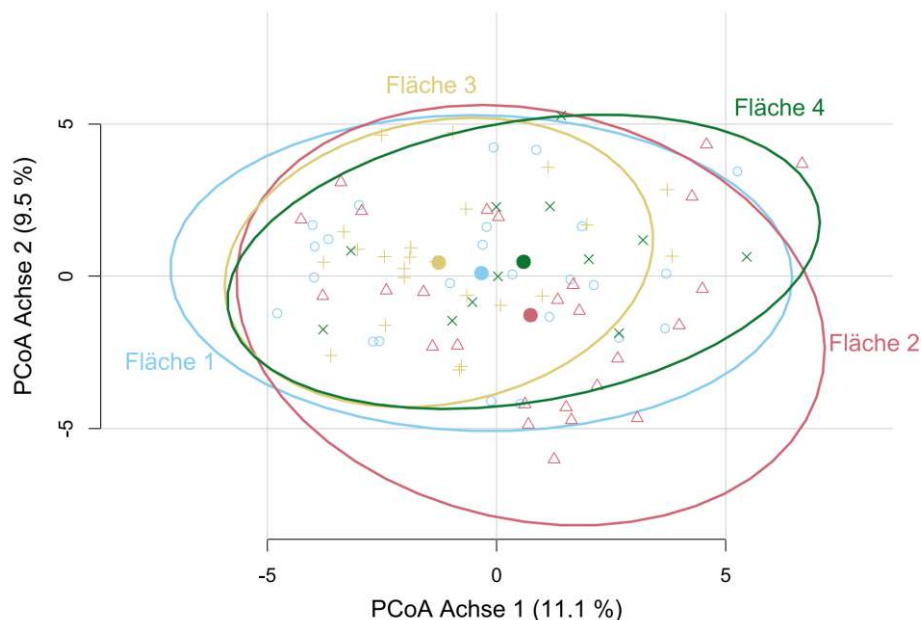


Abbildung 3: Hauptkoordinatenanalyse des genetischen Abstands der Einzelflächen, als prozentuale Abweichung der Allelausstattung zwischen den Individuen (kleine Symbole). Die Verteilungen der Individuen je Untersuchungskollektiv sind als 95 % Ellipsen mit Mittelpunkt (große Symbole) farblich hervorgehoben

POPULATIONSTRUKTUR

Die ermittelte Populationsstruktur anhand der nuklearen Marker (Abbildung 4) lässt ebenfalls eine klare Trennung der beiden Arten Stieleiche und Traubeneiche zu. In der Analyse wird für jedes Individuum eine statistische Zuordnung zu den Gruppen getroffen, die anhand der Farbanteile der Balken dargestellt wird. Die untersuchten Stühbusch-Eichen lassen sich genetisch überwiegend der Traubeneiche zuordnen. Auf den beiden Flächen 1 und 2 befinden sich jedoch auch Individuen der Stieleiche, was auf eine Differenzierung zwischen den Flächen hindeutet. Das Vorhandensein von Stieleichen auf diesen trockenen Standorten ist überraschend. Möglicherweise sind mikrostandörtliche Unterschiede vorhanden, jedoch ist auch von äußerst trockenheitstoleranten Stieleichen auszugehen. Laut Hanstein 2004 treten Wälder oder Waldreste in der Lüneburger Heide, wie die Stühbüsche, auf den eher bessern Standorten auf. Evtl. sind hier mikrostandörtlich im Unterboden vorhanden Lehm ausschlaggebend.

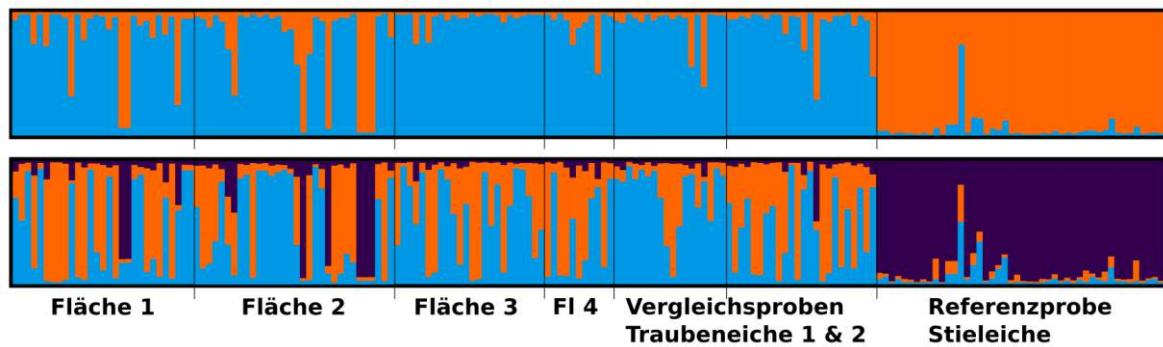


Abbildung 4: Mittlere Clusterzuordnung der Individuen für K = 2 (oben) und K = 3 (unten).

Die paarweisen Differenzierungs- Werte (F_{st}) zwischen allen Proben (vier Teilflächen in der Heide und zwei Traubeneichen-Vergleichsproben aus dem Rheinischen- und Saarbergland) lagen allesamt im Bereich 0,014 bis 0,03. Die genetische Differenzierung ist damit zwischen allen Teilproben vergleichbar. Eine enge Verwandtschaft zwischen den Flächen ist damit eher unwahrscheinlich. Da sich die Stichprobenzahlen unterscheiden und teils recht klein sind, ist dies jedoch nur als These zu verstehen. Jedoch Spricht eben auch die hohe Anzahl an seltenen Allelen die sich zwischen den Flächen unterscheiden dafür.

STRUKTUREN IN DEN FLÄCHEN

Bei der Beprobung wurde nicht nur Flächen repräsentativ gearbeitet, sondern in wenigen Fällen von mehrstämmigen Eichen oder sehr nahe gelegenen Eichen Proben genommen. Dies sollte der Frage nachgehen, ob es sich rein um den durchgewachsenen Stockausschlag der Niederwald-Eichen handelt oder potenziell Hähersaaten oder Ähnliches in Betracht kommt.

Hierbei bilden die so gewonnen Proben 7/8, 19/20, 30/31 (aus Fläche 1), sowie 56/57/58 (aus Fläche 2) jeweils eine Klongruppe (Abbildung 5). Dies bestätigt die Entstehungsgeschichte der Flächen. Bei der Dreier-Klongruppe der Fläche 2 ist zum einen interessant, dass diese der Stieleiche zugeordnet wurde. Zum anderen handelt es sich um einen großen Horst um einen vermeintlichen Lagerplatz oder eine Schützenstellung der britischen Truppenübungen, der einen geschätzten Durchmesser von 2.5-3 m hat. Die Eichen wurden in drei Himmelsrichtungen ohne die Zugangsseite beprobt und teilen dennoch denselben Genotypen. Es sind dennoch auch anderen geographisch sehr nahen Proben vorhanden, bei denen es sich um genetisch unterschiedliche Individuen handelt.

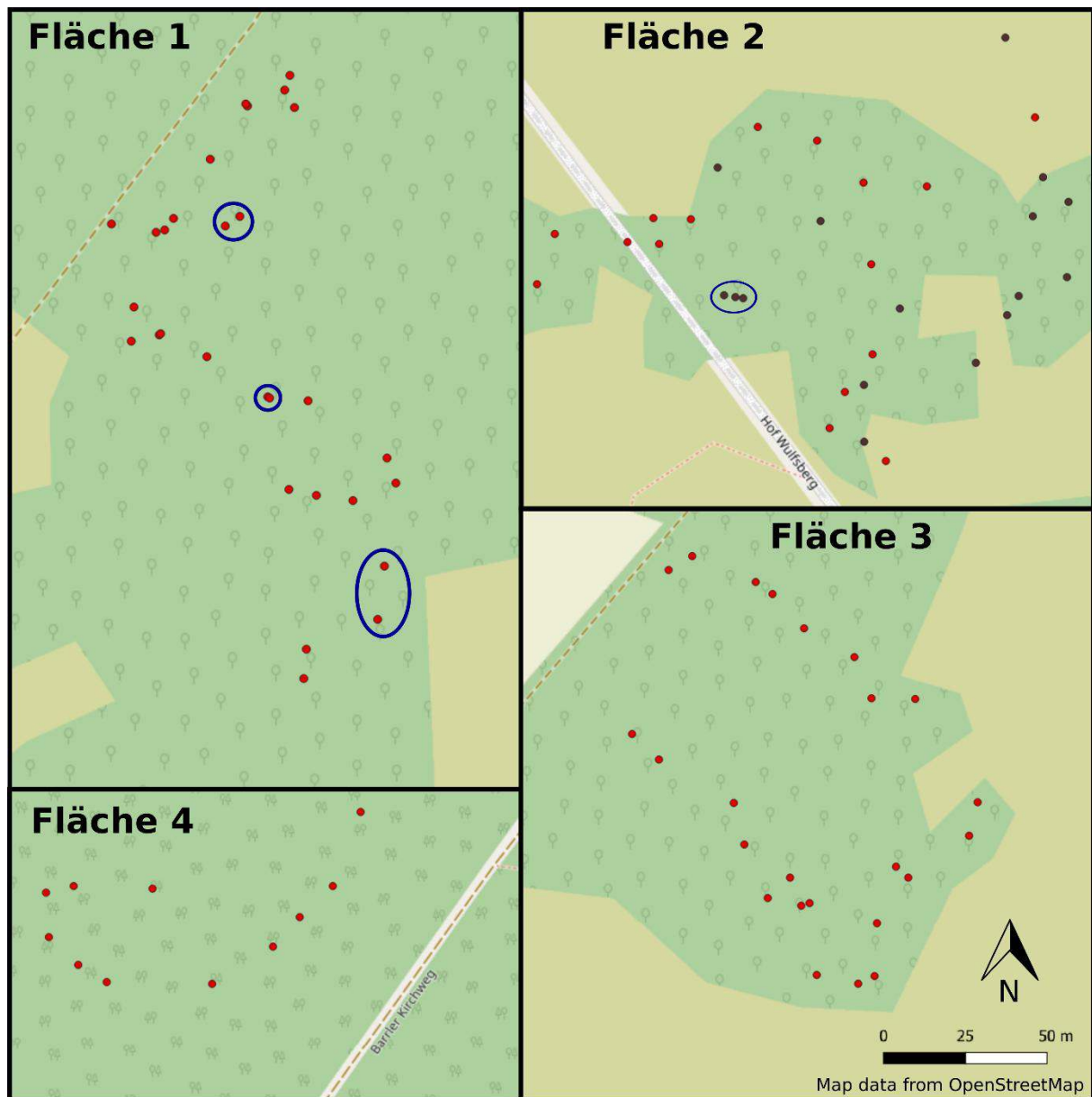


Abbildung 5: Lageschema der Einzelproben auf den vier Teilflächen. Die Farben der Einzelproben entsprechen den jeweiligen Haplotypen (vergleiche Abbildung 6). Alle vier Flächen teilen denselben Maßstab (1:1500). Klongruppen wurden blau hervorgehoben.

Für zwei Proben die als Naturverjüngung angesprochen wurden, konnte kein direkter Elternbaum nachgewiesen werden. Durch die Stichprobe kann eine sichere Identifizierung von Elternbäumen der Fläche jedoch auch nicht vorgenommen werden.

Die auf den Stock gesetzten und eingezäunten Einzelbäume sind genetisch nicht von den übrigen Individuen der Fläche zu unterscheiden.

CHLOROPLASTEN-HAPLOTYPEN

Die Haplotypen-Zusammensetzungen der untersuchten Teilproben aus der Lüneburger Heide lassen sich überwiegend dem Haplotyp 1 zuordnen (Abbildung 6). Damit unterscheiden sich die Bestände in der Heide von den beiden Traubeneichen-Vergleichsbeständen aus dem Rheinischen- und Saarbergland, die ihrerseits ausschließlich die Haplotypen 7, 10/11 und 12 enthalten. Die Teilfläche 2 der Lüneburger Heide fällt außerdem durch einen Anteil von etwa der Hälfte eines zusätzlichen Haplotypen auf. Dieser Haplotyp ist keinem der in Deutschland weit verbreiteten (in Petit et al., 2002) Weißleichen-Chloroplasten-Haplotypen zuzuordnen. Er wurde lediglich in einer neuern Untersuchung deutscher Eichen-Bestände aus dem Rhein-Region (Neophytou und Michiels, 2013) beobachtet. Das Vorkommen dieses seltenen Haplotypen in einem der untersuchten Stühbüsche, bei gleichzeitiger Abwesenheit in den benachbarten, verdeutlicht die hohe genetische Differenzierung und Diversität der einzelnen Bestände und unterstreicht die Bedeutung der historischen Niederwald-Flächen im Hinblick auf die Erhaltung seltener Genotypen.

Interessanterweise entsprechen auch die Stieleichen in der Fläche 2 diesem seltenen Haplotypen. Es ist daher äußerst unwahrscheinlich, dass diese Stieleichen aus anderer Herkunft als die Traubeneichen der Fläche abstammen.

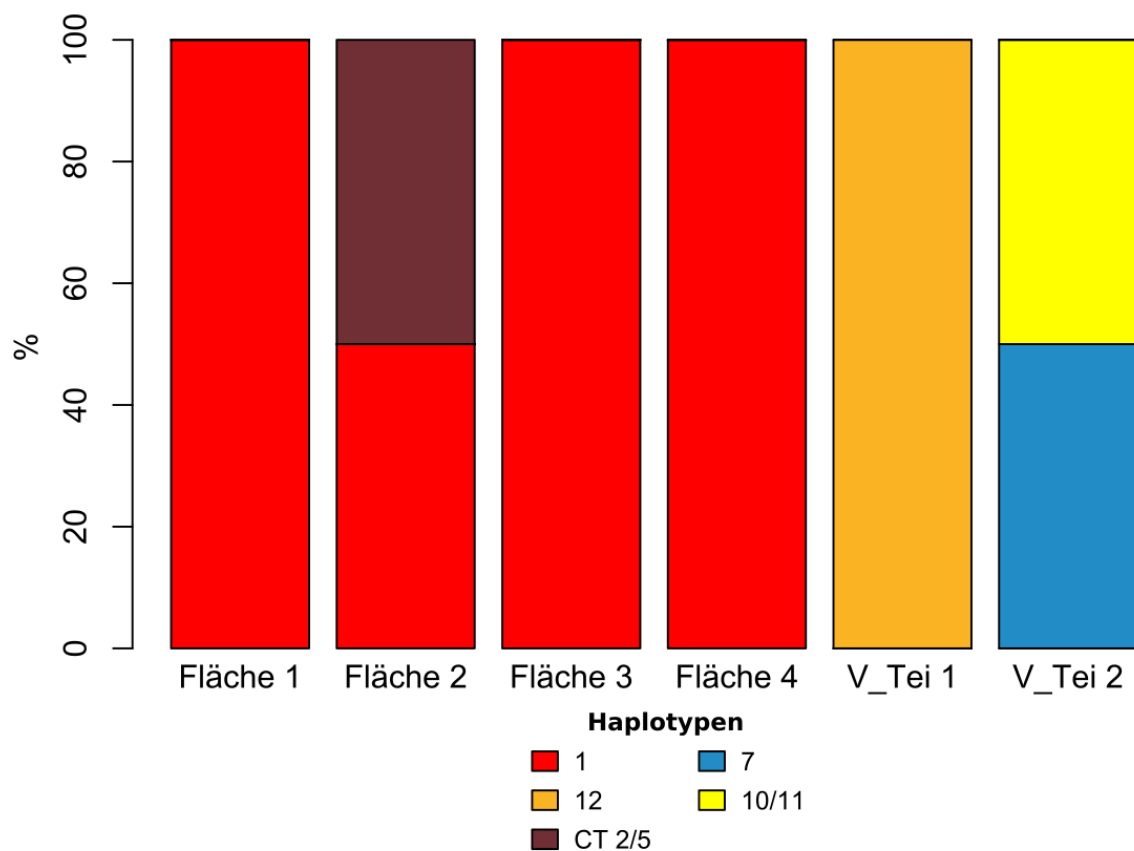


Abbildung 6: Relative Häufigkeiten der Haplotypen in den untersuchten Teilproben.

AUTOCHTHONIE UND RÜCKWANDERUNG DER EICHE

In Abbildung 7 ist die räumliche Verteilung der Haplotypen in Europa dargestellt. Es zeigt sich, dass sich die genetischen Strukturen, die sich während der Eiszeiten in den Refugialgebieten und bei der Rückwanderung ausgebildet haben, innerhalb Europas deutlich unterscheiden. Diese Ergebnisse kann man nutzen, um eine mögliche Autochthonie zu beurteilen. Autochthonie lässt sich niemals beweisen, sondern lediglich widerlegen. Wären in den Traubeneichen-Niederwald-Beständen auf dem Wulfsberg beispielsweise Haplotypen vorgefunden worden, die in Deutschland nicht oder nur extrem selten in den Randbereichen vorhanden sind, so wäre dies ein Indiz gegen die Hypothese der Autochthonie. Hier sei beispielsweise der in grün dargestellte Haplotyp 17 zu nennen. Die untersuchten Proben weisen allerdings den Haplotypen 1 (rot) auf, bzw. enthalten auch einen seltenen Haplotypen der gleichen Rückwanderungsrouten (Neophytou und Michiels, 2013). Der Ursprung dieses Haplotypen liegt mit großer Wahrscheinlichkeit in Süditalien. Nach der letzten Eiszeit wanderten Eichen dieser Haplotypen auf natürlichem Weg nach Mittel- und Nordeuropa. Die Herkunftslinie ist in Deutschland weit verbreitet. Haplotyp 1 tritt daher äußerst häufig auch in Eichenbeständen in Deutschland auf. Somit kann eine Autochthonie der Untersuchungsbestände nicht ausgeschlossen werden. Vielmehr deutet die Lage der Bestände und deren Alter darauf hin, dass diese Eichen ortsansässig sind.

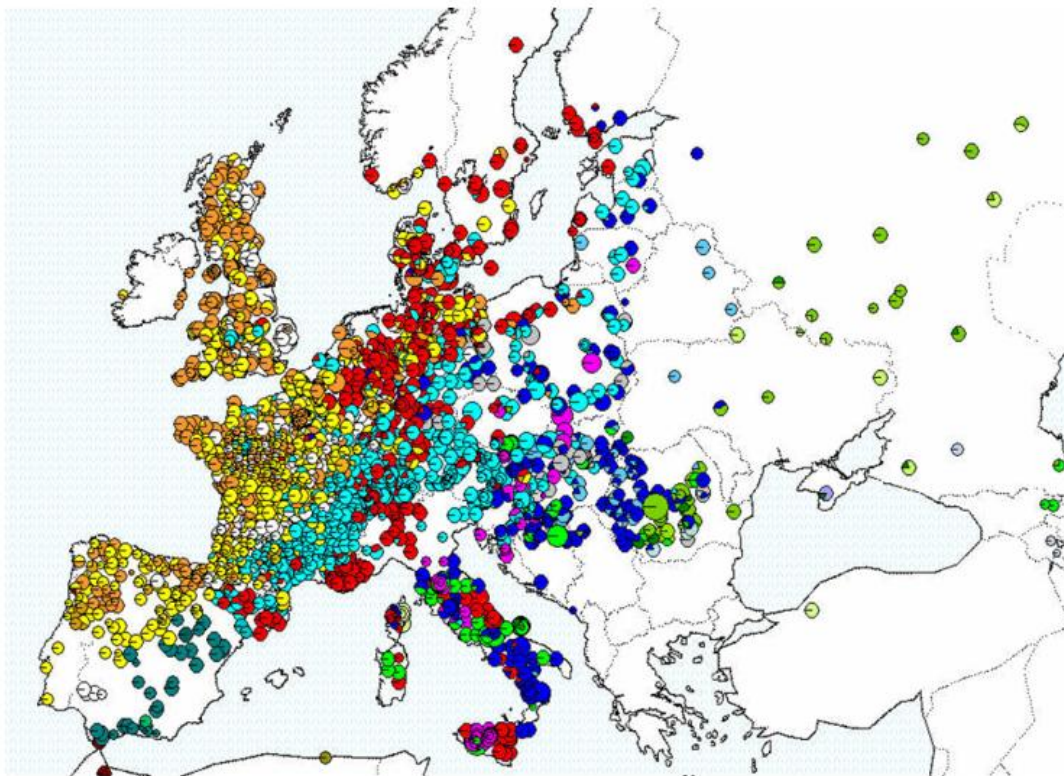


Abbildung 7: Räumliche Verteilung der Haplotypen in Europa, Haplotyp 1 = rot (nach Petit et al. 2002).

SCHLUSSFOLGERUNGEN*

- 1.) Alle untersuchten Traubeneichen-Bestände aus dem Naturpark Lüneburger Heide weisen eine hohe genetische Vielfalt auf, die auf einem vergleichbaren Niveau von deutschen Traubeneichen-Erntebeständen liegen.
- 2.) Weiterhin weisen die Flächen seltene Allele auf, die diese genetische Vielfalt nochmals unterstreichen.
- 3.) Die einzelnen Teilflächen (Stühbüsche) sind genetisch voneinander differenziert.
- 4.) Klonale Strukturen der mehrstämmigen Eichen oder sehr nahestehender Stämme bestätigen die Entstehungsgeschichte der Flächen.
- 5.) Teilfläche 2 ist durch die enthaltenen seltenen Eichen-Haplotypen besonders erhaltenswert.
- 6.) Die Stieleichen in Fläche 2 sind gleichen Ursprungs wie die Traubeneichen dieser Fläche.
- 7.) Für alle Teilflächen der Lüneburger Heide ist eine Naturverjüngung oder die Nutzung zur Erzeugung von Vermehrungsguts zur Erhaltung uneingeschränkt möglich.

*Das Untersuchungsergebnis bezieht sich auf das untersuchte Probenmaterial anhand der eingesetzten Genmarker.

LITERATUR

- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Mol Ecol* 14:2611–2620.
- Fox J, Weisberg S (2011) *An {R} Companion to Applied Regression*, Second. Sage, Thousand Oaks {CA}
- Gregorius H-R, Roberds JH (1986) Measurement of genetical differentiation among subpopulations. *Theor Appl Genet* 71:826–834. <https://doi.org/10.1007/BF00276425>
- Hanstein U (2004) Der Stühbusch in der historischen Heidelandschaft- Zur Landschaftsgeschichte des Naturschutzgebiets Lüneburger Heide und seiner näheren Umgebung. *Jb. Naturw. Verein Fstm. Lbg.* 43, 9-34
- Kopelman NM, Mayzel J, Jakobsson M, Rosenberg NA, Mayrose I (2015) Clumpak: A program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. *Mol Ecol Resour* 15:1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
- Li YL, Liu JX (2018) StructureSelector: A web based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods. *Molecular Ecology Resources*, 18:176–177.
- Neophytou, C., & Michiels, H. G. (2013). Upper Rhine Valley: A migration crossroads of middle European oaks. *Forest ecology and management*, 304, 89-98.
- Paradis E, Schliep K (2019) ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35: 526-528.
- Petit R J, Csaikl U M, Bordács S, Burg K, Coart E, Cottrell J, ... & Kremer A (2002). Chloroplast DNA variation in European white oaks: phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest ecology and Management*, 156(1-3), 5-26.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945–959. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01758.x>