



<https://publications.dainst.org>

iDAI.publications

ELEKTRONISCHE PUBLIKATIONEN DES
DEUTSCHEN ARCHÄOLOGISCHEN INSTITUTS

Dies ist ein digitaler Sonderdruck des Beitrags / This is a digital offprint of the article

Norbert Benecke

10 Jahre archäogenetische Forschungen zur Domestikation des Pferdes. Die Arbeiten der Jahre bis 2018

aus / from

e-Forschungsberichte

Ausgabe / Issue **2 • 2018**

Seite / Page **62–70**

<https://publications.dainst.org/journals/efb/2153/6555> • urn:nbn:de:0048-journals.efb-2018-2-p62-70-v6555.7

Verantwortliche Redaktion / Publishing editor

Redaktion e-Jahresberichte und e-Forschungsberichte | Deutsches Archäologisches Institut

Weitere Informationen unter / For further information see <https://publications.dainst.org/journals/efb>

Redaktion und Satz / **Annika Busching (jahresbericht@dainst.de)**

Gestalterisches Konzept: Hawemann & Mosch

Länderkarten: © 2017 www.mapbox.com

©2018 Deutsches Archäologisches Institut

Deutsches Archäologisches Institut, Zentrale, Podbielskiallee 69–71, 14195 Berlin, Tel: +49 30 187711-0

Email: info@dainst.de / Web: dainst.org

Nutzungsbedingungen: Die e-Forschungsberichte 2018-2 des Deutschen Archäologischen Instituts stehen unter der Creative-Commons-Lizenz Namensnennung – Nicht kommerziell – Keine Bearbeitungen 4.0 International. Um eine Kopie dieser Lizenz zu sehen, besuchen Sie bitte <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

Terms of use: The e-Annual Report 2018 of the Deutsches Archäologisches Institut is published under the Creative-Commons-Licence BY – NC – ND 4.0 International.

To see a copy of this licence visit <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>



10 JAHRE ARCHÄOGENETISCHE FORSCHUNGEN ZUR DOMESTIKATION DES PFERDES



Die Arbeiten der Jahre bis 2018

Zentrale des DAI – Referat Naturwissenschaften

von Norbert Benecke



e-FORSCHUNGSBERICHTE DES DAI 2018 · Faszikel 2

The article presents an overview of 10 years of archaeogenetic research on the domestication of the horse. The large variety of mtDNA lines in recent horses is largely due to the variability of the once domesticated wild populations. Typical coloring patterns of domestic horses appear around 3000 BC. In the transition to the Middle Ages, there is a significant decline in spotted and diluted color phenotypes. In Scythian horse breeding, selection for size and constitution of horses as well as physiological characteristics such as speed and endurance can be demonstrated. The diversity on the Y chromosome was initially high, but gradually decreased over time. After 400 AD, only one haplotype is detectable, as in the case of recent horses. Ambling gaits (pace, tölt) appear for the first time in Western Europe in the early Middle Ages.

Kooperationspartner: Leibniz-Institut für Zoo- und Wildtierforschung, Berlin; Humboldt-Universität Berlin, Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Molekularbiologisches Zentrum; Universität Potsdam, Institut für Biologie und Biochemie.

Förderung: Deutsche Forschungsgemeinschaft (2007–2016), Cluster-Mittel des DAI (2007–2010).

Leitung des Projektes: N. Benecke, A. Ludwig.

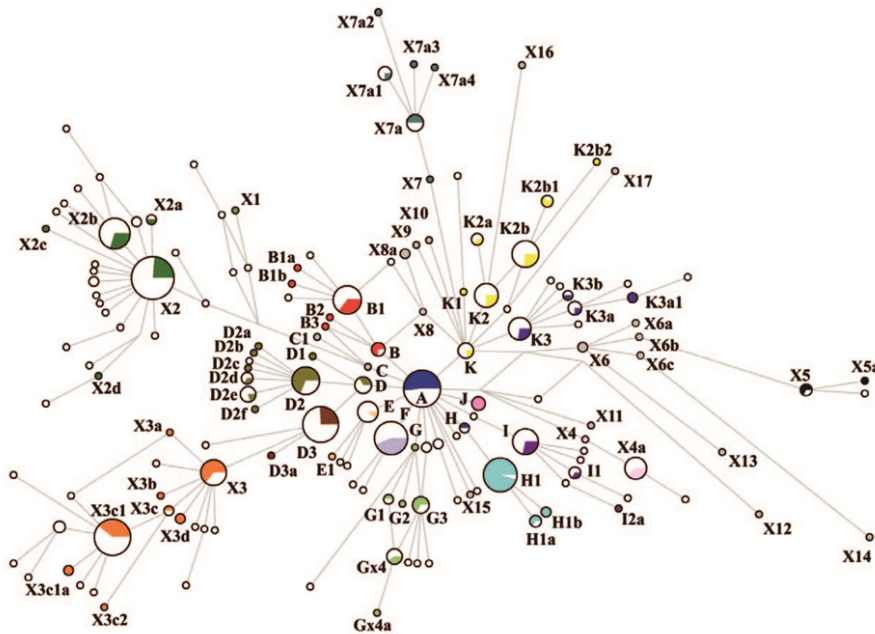
Das Pferd ist ein kulturgeschichtlich bedeutendes Haustier (Abb. 1). Domestizierte Pferde ermöglichten dem Menschen erstmalig, seine Gene, Krankheiten und Kulturen weit über die ihm physisch gesetzte Geschwindigkeit der



Fortbewegung zu verbreiten. Darüber hinaus revolutionierte die Verfügbarkeit von Pferden den Personen- und Warenverkehr in der Alten Welt, und zwar in einem Maße wie dann erst wieder Eisenbahn und Automobil im 19. und frühen 20. Jahrhundert, und sie führte auch zu nachhaltigen Neuerungen in der Kriegsführung.

Der Erforschung von Herkunft und früher Nutzungsgeschichte des Pferdes widmen sich verschiedene biologische bzw. historische Disziplinen. Wichtige Beiträge zu Fragen nach Ort und Zeitpunkt der Haustierwerdung des Pferdes sind lange Zeit vor allem von Seiten der Archäozoologie durch Studien an Knochen- und Zahnresten aus archäologischen Ausgrabungen erbracht worden. Für den Jahrtausende zurückliegenden Zeitraum der Domestikation und die Frühzeit der Pferdehaltung bilden jene Materialien nahezu die einzigen Informationsquellen zu diesem Gegenstand. Allerdings sehen sich archäozoologische Untersuchungen mit verschiedenen, teilweise quellenspezifischen Problemen konfrontiert, die eine sichere Bewertung prähistorischer Pferdereste oft erschweren und somit eine abschließende Klärung der Frage nach der Herkunft der Hauspferde sowie der Wege ihrer frühen Verbreitung bislang verhindern.

Mit den seit einigen Jahren möglichen Untersuchungen an in Knochen und Zähnen konservierter „alter DNA“ bietet sich ein völlig neuer methodischer Ansatz, den Fragen nach den Anfängen der Domestikation des Pferdes sowie seiner Zuchtgeschichte in den anschließenden Zeitepochen nachzugehen. Von den molekularbiologischen Analysen werden Antworten u. a. auf folgende Fragen erwartet: zur genetischen Struktur der nacheiszeitlichen Wildpferde Eurasiens, zur Definition der Stammform(en) der rezenten Pferderassen und zu den Zentren der Domestikation, zur Charakterisierung von genetischen Markern für die Trennung von Wild- und Hauspferden sowie zur Entwicklung von diskreten phänotypischen und physiologischen Eigenschaften bei Hauspferden.

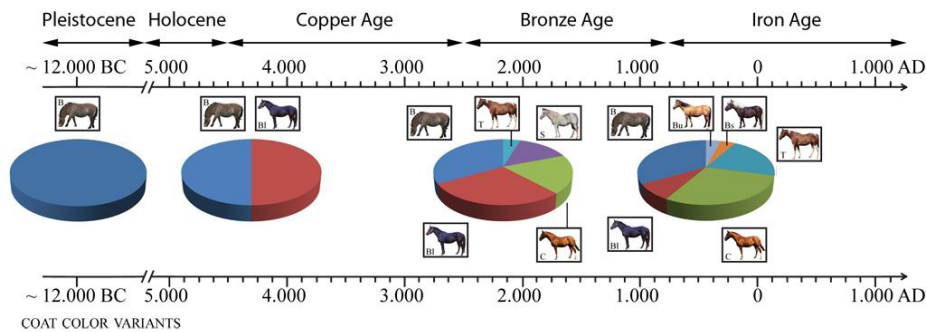


2 Mitochondriale Variabilität bei alten und rezenten Pferden (nach: Cieslak u. a. 2010, Abb. 1). Median-joining Netzwerk der D-Loop-Sequenzen von 601 modernen Pferden (weiß) und 207 archäologischen Pferde-Proben (farbig). Die Kreisgröße korrespondiert mit der Probenzahl. Die Buchstaben/Zahlen kennzeichnen Cluster und Subcluster.

Vor zehn Jahren hat sich in Berlin eine interdisziplinäre Arbeitsgruppe gebildet, aus der – mit Unterstützung durch die DFG und dem Einsatz von Clustermitteln des DAI – verschiedene archäogenetische Studien zur Domestikation des Pferdes hervorgegangen sind. Die Ergebnisse haben Eingang in fünf Dissertationen gefunden und sind in mehreren Publikationen der Fachwelt bekannt gemacht worden. In diesem Beitrag werden wichtige Resultate dieser Arbeiten in einer kurzen Übersicht dargestellt.

Eine erste Studie widmete sich der genetischen Diversität sowie der Herkunft und Entwicklung der mitochondrialen DNA-Linien bei Hauspferden (Cieslak u. a. 2010). Dazu wurden D-Loop-Sequenzen von 207 alten und 1754 modernen Pferden analysiert. Das Probenmaterial stammte aus verschiedenen Teilen Eurasiens von der Iberischen Halbinsel bis Nordost-Sibirien und reichte chronologisch vom Spätglazial bis in die Neuzeit. Für die späte Eiszeit ließ sich eine panmiktische Pferdepopulation dokumentieren. Während des frühen und mittleren Holozäns sind mehr oder weniger getrennte Subpopulationen von Pferden für die eurasische Steppenregion und Iberia nachweisbar. Im Übergang von der Bronze- zur Eisenzeit treten zahlreiche neue Haplotypen im Genpool der östlichen Pferde auf. Diese Daten deuten auf multiple Domestikationsprozesse und wiederholte Introgressionen weiblicher Wildpferde in die Bestände domestizierte Pferde hin. Obwohl vermutlich alle eurasischen Regionen zum Stammbaum moderner Rassen beitragen, haben die meisten Haplotypen ihre genetischen Wurzeln in Osteuropa und Westsibirien. Dafür spricht auch die Beobachtung, dass alte lokale Rassen der Region am Kaspischen Meer die höchste genetische Diversität unter rezenten Pferden aus dem westlichen Eurasien aufweisen.

Bei Pferden aus dem Zeitraum Spät-Pleistozän bis Mittelalter wurden insgesamt 87 mitochondriale Haplotypen festgestellt (Abb. 2). Davon treten 56 bei Hauspferden auf. Von diesen sind wiederum nur 39 Haplotypen bei modernen Pferderassen bekannt. Offensichtlich sind in den vergangenen 6000 Jahren mindestens 17 Haplotypen früher Hauspferde ausgestorben. Die Studie kommt insgesamt zu dem Schluss, dass die große Vielfalt



- 3** Evolution der Fellfarbe bei Pferden (nach: Ludwig u. a. 2009, Abb. 1). Die Ausprägung der Fellfärbung bei prähistorischen Wildpferden (linke Kreisdiagramme: 34 Individuen) sowie bei Pferden aus Osteuropa und Westsibirien aus dem Zeitraum 3000 v. Chr. bis zur Zeitenwende (rechte Kreisdiagramme: 55 Individuen). In den Diagrammen sind die verschiedenen Färbungen nach ihren relativen Anteilen dargestellt. B: Brauner; Bl: Rappe; C: Fuchs; T: Tobiano-Scheckung; S: Sabino-Scheckung; Bu: Braun-Isabell; Bs: Rappsilber.



- 4** Schädel einer Stute aus dem Erdwerk von Salzmünde in Seitenansicht. (© Landesamt für Denkmalpflege und Archäologie Sachsen-Anhalt, J. Lipták)

der mtDNA-Linien bei Pferden nicht ein Ergebnis der modernen Zucht ist, sondern vielmehr auf die Variabilität der wildlebenden Ausgangspopulationen zurückgeht. Dies steht im Einklang mit Resultaten anderer Forschergruppen (Jansen u. a. 2002, Warmuth u. a. 2011).

Eine andere Studie befasste sich mit der Variabilität der Fellfärbung bei Pferden in der Frühzeit der Domestikation (Ludwig u. a. 2009). Wie Experimente zu Domestikationseinflüssen bei Säugetieren nachweisen konnten, führt die Haltung von Tieren unter kontrollierten Bedingungen und bei Selektion auf zunehmend zahmeres Verhalten innerhalb weniger Tiergenerationen zu Veränderungen im Spektrum der Fellfarben. Dies hat wesentlich mit der genetischen Kopplung von Fellfarbe und Verhalten zu tun. Somit kann die Fellfärbung als sensitiver archäologischer Marker für das Einsetzen der Domestikation bei Pferden gelten.

Im Rahmen der Studie wurden acht Mutationen in sechs Genen, die für die Veränderung der Fellfarbe verantwortlich sind, typisiert. Von den insgesamt 152 untersuchten Proben ergaben 89 auswertbare Ergebnisse. Es konnte gezeigt werden, dass es in den Jahrhunderten nach 3000 v. Chr. zu einem schnellen und signifikanten Anstieg an Fellfarbvarianten bei den Pferden aus Osteuropa und Westsibirien kam. Neben den bei spätglazialen und frühholozänen Wildpferden auftretenden Färbungen (Brauner, Rappe) kommen jetzt auch typische Hauspferd-Färbungen (u. a. Fuchs, Tobiano- und Sabino-Scheckung, Braun-Isabell, Rappsilber) vor (Abb. 3).

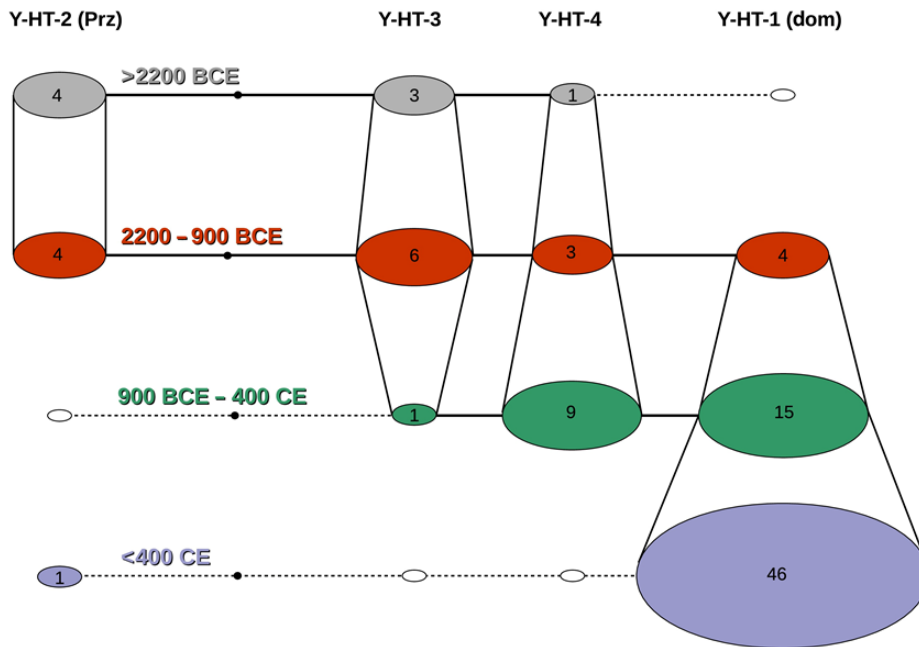
In Mitteleuropa scheint eine frühe Phase der Pferdehaltung mit Kulturen der Jahrhunderte um 3000 v. Chr. wie Salzmünde und Walternienburg-Bernburg in Mitteldeutschland sowie Cham in Bayern verbunden gewesen zu sein (Benecke 2006). Genetische Analysen zur Fellfärbung konnten diese Vermutung jetzt bestätigen: Als ältestes Pferd mit einer für Hauspferde typischen Fellfarbvariation (Tobiano-Scheckung) gilt eine Stute aus dem Erdwerk von Salzmünde bei Halle (Saale) mit einem absoluten Alter zwischen 3370 und 3100 v. Chr. (Benecke u. a. 2013 und Abb. 4).



Wichtige Ergebnisse haben auch die Untersuchungen an den Pferdeskeletten aus dem skythischen Fürstengrabhügel Aržan 2 in der Region Tuva am oberen Jenissej geliefert. Die Nekropole wird in das späte 7. Jahrhundert v. Chr. datiert. Neben mehreren menschlichen Bestattungen fand sich ein Grab mit 14 Pferdeskeletten. Die zoologischen Untersuchungen konnten zeigen, dass die für die Grablege vorgesehenen Pferde nach verschiedenen Kriterien wie Alter, Geschlecht und Körpergröße ausgewählt worden sind. Bei den Tieren handelt es sich um männliche Pferde im besten Nutzungsalter (8–18 Jahre) und von besonderer Körpergröße (Widerristhöhe 135–145 cm). Nach den genetischen Merkmalen (mitochondriale DNA) scheinen die 14 Pferde aus unterschiedlichen Herden zu stammen. Die Bestimmung der Fellfärbung ergab fünf verschiedene Farbausprägungen (Benecke u. a. 2010 und Abb. 5).

Eine seltene Färbung bei Pferden ist das Tigerschecken-Muster, wie es unter rezenten Rassen z. B. bei Knabstruppern auftritt. Interessanterweise fand sich diese Färbung, verursacht durch eine Mutation am Gen TRPM1, auch bei spätglazialen Pferden. Unter 31 Proben von Wildpferden, die daraufhin untersucht worden sind, ließ sich das Tigerschecken-Muster bei Pferden vom Petersfels (Baden-Württemberg) und aus der Kniegrotte (Thüringen) nachweisen (Pruvost u. a. 2011). Somit scheinen eiszeitliche Wandbilder in der Höhle von Pech-Merle, die Pferde mit dieser Färbung zeigen, ein natürliches Vorbild zu haben und weniger, wie auch vermutet, symbolische oder transzendente Konnotationen darzustellen.

Wie weitere Untersuchungen an 96 Proben zeigen konnten, tritt die Tigerscheckung unter Hauspferden nahezu aller Perioden auf (Ludwig u. a. 2015). Ein besonders hoher Anteil von gefleckten Pferden fand sich in der frühbronzezeitlichen Siedlung Kirklareli-Kanligeçit (Thrakien), und zwar bei sechs von 10 untersuchten Tieren. Bei einem Pferd trat dieses Merkmal sogar homozygot auf. In derartigen Fällen kommt es zur sogenannten angeborenen stationären Nachtblindheit. In der mittleren bis späten Bronzezeit scheint das Tigerschecken-Muster weitgehend verschwunden zu sein, was eine Selektion



6 Hengstlinien durch die Zeiten (nach: Wutke u. a. 2018, Abb. 1). Diachrones Netzwerk der vier nachgewiesenen Y-Chromosom-Haplotypen. Die unterschiedenen Perioden sind farblich gekennzeichnet. Die Zahlen stellen die jeweilige Anzahl von Individuen dar, die den Haplotyp in dem Zeitraum aufweisen.

gegen diesen Phänotyp bei frühen Hauspferden nahe legt. Im Zeitraum Eisenzeit bis Mittelalter ist es wieder bei wenigen Pferden nachweisbar.

Einen zusammenfassenden Überblick zum Wandel der Farbenvielfalt bei Hauspferden im Zeitraum Kupferzeit bis Mittelalter gibt die Studie von Wutke u. a. (2016). Sie basiert auf 201 erfolgreich analysierten Proben von Pferden aus Europa und Westsibirien. Der Fokus lag hier auf dem diachronen Auftreten bzw. Fehlen von 14 verschiedenen Farb-Phänotypen. Als allgemeiner Trend zeigte sich ein signifikanter Rückgang von Fleckungs- und Scheckungsmustern sowie Farbaufhellungen insbesondere im Übergang zum Mittelalter. Unter mittelalterlichen Pferden herrschten einfache Farben vor, wobei die kastanienbraune Färbung dominierte.

Während heutige Hauspferde in ihrer mütterlich vererbten mitochondrialen DNA äußerst variable sind, zeigen sie dagegen auf dem väterlich vererbten Y-Chromosom nur eine sehr geringe Variation. Es stellt sich die Frage, ob es sich hier um ein Phänomen der neuzeitlichen Pferdezucht handelt oder ob tatsächlich nur wenige Hengstlinien am Domestikationsprozess beteiligt waren. In einer Studie wurden 16 Y-chromosomale Einzelnukleotid-Polymorphismen bei 96 eurasischen Hengsten (Kupferzeit bis Mittelalter) typisiert (Wutke u. a. 2018). Anhand dieser Y-Chromosomen-Zeitreihe ließ sich zeigen, dass die Y-Chromosomendiversität zunächst hoch war und im Laufe der Zeit schrittweise zurückging (Abb. 6). Der Rückgang an Hengstlinien in den jüngeren Perioden ist weder durch einen Gründereffekt noch zufällige demographische Effekte verursacht, sondern offenbar allein durch künstliche Selektion – zuerst in der Eisenzeit durch Skythen in den Steppen Eurasiens und später in der römischen Pferdezucht.

Alle Pferde beherrschen drei Grundgangarten: Schritt, Trab oder Galopp. Doch einige Pferderassen wie die Islandpferde können zusätzlich noch zwei weitere Gangarten, den Pass und den Tölt. Beide sind für Reiter sehr bequem, weil der Rücken des Pferdes weniger ruckartig auf- und abschwingt wie bei Trab oder Galopp. Die Fähigkeit zu Pass und Tölt ist genetisch bedingt. Nur



Pferde, die eine Mutation im Gen *DMRT3* tragen, lernen diese Gangarten. In einer Studie an 90 Pferden konnte gezeigt werden, dass die entsprechende Mutation erstmals um 850 bei Pferden in England auftrat und nur kurze Zeit danach in größerer Zahl auch bei Pferden auf Island (Wutke u. a. 2016). Erst Jahrhunderte später verbreiteten sich diese sogenannten Gangpferde von Island und England aus auf den europäischen Kontinent. Im Mittelalter galten Gangpferde als besonders wertvoll und wurden beispielsweise als Reitpferde für Adelige oder Frauen eingesetzt und gezielt gezüchtet.

Im Rahmen der vorstehend genannten Studien sind im Laufe der Jahre über 350 archäologisch geborgene Pferdeindividuen aus dem eurasischen Raum genetisch untersucht worden. Dieser große Proben- bzw. Datenbestand ist in den letzten Jahren auch in gemeinsame Projekte mit anderen paläogenetischen Arbeitsgruppen, die zur Domestikationsgeschichte des Pferdes forschen, eingeflossen. Eine Studie, die sich schwerpunktmäßig den Skythen-Pferden Westsibiriens (Aržan, Berel') widmete, konnte Selektionsprozesse an 121 Genorten nachweisen (Librado u. a. 2017). Neben der Fellfärbung betrafen diese Größe und Konstitution der Pferde, physiologische Eigenschaften wie Schnelligkeit und Ausdauer sowie Krankheiten. Es konnte ebenfalls gezeigt werden, dass die skythischen Steppennomaden Zuchtstrategien implementiert hatten, die im Gegensatz zu heute Inzucht vermieden.

In den letzten beiden Jahrzehnten wurde von einigen Spezialisten die Herkunft der frühen Hauspferde Eurasiens aus der in Nord-Kasachstan verbreiteten Botai-Kultur (ca. 3500–3100 v. Chr.) vermutet und als Hypothese der ältesten Pferdedomestikation favorisiert. Eine umfassende genetische Studie zeigt nun jedoch, dass sich die Pferde aus Botai-Siedlungen genetisch von allen bronze- und eisenzeitlichen Hauspferden Europas, Vorder- und Zentralasiens signifikant unterscheiden und zusammen mit den einst in der Mongolei verbreiteten Przewalskipferden (Abb. 7) eine isolierte Gruppe innerhalb der mittel- und spätholozänen Pferde bilden (Gaunitz u. a. 2018). Somit ging wohl von der Botai-Kultur kein nachhaltiger Impuls in Richtung Pferdedomestikation aus. Es zeigt sich vielmehr, dass aus genetischer Sicht

die bronzezeitlichen Pferde Ost- und Südosteuropas (Ungarn, Rumänien, Georgien) an der Wurzel der bislang molekularbiologisch untersuchten frühen Hauspferde Eurasiens stehen. Damit rücken bei der Suche nach dem ältesten Domestikationsgebiet dieses kulturgeschichtlich so wichtigen Haustieres der nordpontische Steppenraum sowie angrenzende Gebiete (z. B. Anatolien) verstärkt in den Blickpunkt der Forschung.

Literatur

- N. Benecke, Late prehistoric exploitation of horses in Central Germany and neighboring areas: the archaeozoological record, in: S. L. Olsen – S. Grant – A. Choyke – L. Bartosiewicz (Hrsg.), *The Evolution of the Human–Equine Relationship*, BAR International Series 1560 (Oxford 2006) 195–208
- N. Benecke – M. Pruvost – Chr. Weber, Die Pferdeskelette – Archäozoologie und Molekulargenetik, in: K. V. Čugunov – H. Parzinger – A. Nagler (Hrsg.), *Der skythenzeitliche Fürstenkurgan Aržan 2 in Tuva*, Archäologie in Eurasien 26 (Mainz 2010) 249–256
- N. Benecke – H.-J. Döhle – A. Ludwig – M. Reißmann – S. Wutke, Zu den Anfängen der Pferdehaltung in Mitteldeutschland, in: H. Meller (Hrsg.), *3300 BC – Mysteriöse Steinzeittote und ihre Welt*. Ausstellungskatalog Landesmuseum Halle/Saale (Mainz 2013) 95–97
- M. Cieslak – M. Pruvost – N. Benecke – M. Hofreiter – A. Morales – M. Reißmann – A. Ludwig, [Origin and history of mitochondrial DNA lineages in domestic horses](#), *PLoS ONE* 5, 12, 2010: e15311 ↗
- T. Jansen – P. Forster – M. A. Levine – H. Oelke – M. Hurles – C. Renfrew – J. Weber – K. Olek, [Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse](#), *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99, 2002, 10905–10910 ↗
- P. Librado – C. Gamba – C. Gaunitz – C. Der Sarkissian – M. Pruvost – A. Albrechtsen – A. Fages – N. Khan – M. Schubert – V. Jagannathan – A. Serres-Armero – L. F. K. Kuderna – I. S. Povolotskaya – A. Seguin-Orlando – S. Lepetz – M. Neuditschko – C. Thèves – S. Alquraishi – A. H. Alfarhan – K. Al-Rasheid – S. Rieder – Z. Samashev – H.-P. Francfort – N. Benecke – M. Hofreiter – A. Ludwig – C. Keyser – T. Marques-Bonet – B. Ludes – E. Crubézy – T. Leeb – E. Willerslev – L. Orlando, [Ancient genomic changes associated with domestication of the horse](#), *Science* 356, 2017, 442–445 ↗
- C. Gaunitz – A. Fages – K. Hanghøj – A. Albrechtsen – N. Khan – M. Schubert – A. Seguin-Orlando – I. J. Owens – S. Felkel – O. Bignon-Lau – P. de Barros Damgaard – A. Mittnik – A. F. Mohaseb – H. Davoudi – S. Alquraishi – A. H. Alfarhan – K. A. S. Al-Rasheid – E. Crubézy – N. Benecke – S. Olsen – D. Brown – D. Anthony – K. Massy – V. Pitulko – A. Kasparov – G. Brem – M. Hofreiter – G. Mukhtarova – N. Baimukhanov – L. Lõugas – V. Onar – P. W. Stockhammer – J. Krause – B. Boldgiv – S. Undrakhbold – D. Erdenebaatar – S. Lepetz – M. Mashkour – A. Ludwig – B. Wallner – V. Merz – I. Merz – V. Zaibert – E. Willerslev – P. Librado – A. K. Outram – L. Orlando, [Ancient genomes revisit the ancestry of domestic and Przewalski's horses](#), *Science* 360, 2018, 111–114 ↗
- A. Ludwig – M. Pruvost – M. Reissmann – N. Benecke – G. A. Brockmann – P. Castañós – M. Cieslak, S. Lippol – L. Llorente – A.-S. Malaspinas – M. Slatkin – M. Hofreiter, [Coat Color Variation at the Beginning of Horse Domestication](#), *Science* 324, 2009, 485 ↗
- A. Ludwig – M. Reissmann – N. Benecke – R. Bellone – E. Sandoval-Castellanos – M. Cieslak – G. G. Fortes – A. Morales-Muñiz – M. Hofreiter – M. Pruvost, [Twenty-five thousand years of fluctuating selection on leopard complex spotting and congenital night blindness in horses](#), *Philosophical Transactions Royal Society B* 370, 2015 ↗

- M. Pruvost – R. Bellone – N. Benecke – E. Sandoval-Castellanos – M. Cieslak – T. Kuznetsova – A. Morales – T. O’Connor – M. Reissmann – M. Hofreiter – A. Ludwig, [Genotypes of pre-domestic horses match phenotypes painted in Paleolithic works of cave art, Proceedings of the National Academy of Sciences vol. 108, no. 46, 2011, 18626–18630](#) ↗
- V. Warmuth – A. Eriksson – M. A. Bower – J. Cañon – G. Cothran – O. Distl – M.-L. Glowatzki-Mullis – H. Hunt – C. Luís – C. M. do Mar Oom – I. T. Yupanqui – T. Ząbek – A. Manica, [European Domestic Horses Originated in Two Holocene Refugia, PLoS ONE 6, 3, 2011](#) ↗
- S. Wutke – N. Benecke – E. Sandoval-Castellanos – H.-J. Döhle – S. Friederich – J. Gonzalez – J. Hallsteinn Hallsson – M. Hofreiter – L. Lõugas – O. Magnell – A. Morales-Muniz – L. Orlando – A. Hulda Pálsdóttir – M. Reissmann – M. Ruttkey – A. Trinks – A. Ludwig, [Spotted phenotypes in horses lost attractiveness in the Middle Ages, Scientific Reports 6, 2016, Art.nr. 38548](#) ↗
- S. Wutke – L. Andersson – N. Benecke – E. Sandoval-Castellanos – J. Gonzalez – J. Hallsteinn Hallsson – L. Lõugas – O. Magnell – A. Morales-Muniz – L. Orlando – A. Hulda Pálsdóttir – M. Reissmann – M. B. Muñoz-Rodríguez – M. Ruttkey – A. Trinks – M. Hofreiter – A. Ludwig, [The origin of ambling horses, Current Biology 26, 15, 2016, R697–R699](#) ↗
- S. Wutke – E. Sandoval-Castellanos – N. Benecke – H.-J. Döhle – S. Friederich – J. Gonzalez – M. Hofreiter – L. Lõugas – O. Magnell – A.-S. Malaspinas – A. Morales-Muñiz – L. Orlando – M. Reissmann – A. Trinks – A. Ludwig, [Decline of genetic diversity in ancient domestic stallions in Europe, Science Advances 4, 4, 2018, eaap9691](#) ↗