

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/388185611>

# Selektionsgenetik der Honigbiene

Book · November 2024

DOI: 10.18174/685191

CITATIONS

0

READS

5

4 authors:



**Pim Brascamp**

Wageningen University & Research

155 PUBLICATIONS 3,159 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



**Aleksandar Uzunov**

Saints Cyril and Methodius University of Skopje

123 PUBLICATIONS 2,543 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



**Piter Bijma**

Wageningen University & Research

55 PUBLICATIONS 628 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



**Manuel Du**

Institute for Bee Research Hohen Neuendorf

37 PUBLICATIONS 289 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

# SELEKTIONSGENETIK DER HONIGBIENE

Pim Brascamp<sup>1</sup>, Aleksandar Uzunov<sup>2</sup>, Piter Bijma<sup>1</sup> und Manuel Du<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Animal Breeding and Genomics, Wageningen University & Research, Wageningen, Niederlande. Evert W. Brascamp <http://orcid.org/0000-0003-2284-0513>, Piter Bijma <http://orcid.org/0000-0002-9005-9131>; <sup>2</sup>Ss. Cyril and Methodius University in Skopje, Faculty of Agricultural Sciences and Food, Skopje, Mazedonien. <http://orcid.org/0000-0003-1240-868X>; <sup>3</sup>Länderinstitut für Bienenkunde Hohen Neuendorf, Hohen Neuendorf, Deutschland. <http://orcid.org/0000-0003-2264-1610>.



Diese Broschüre hat kein Peer-Review-Verfahren durchlaufen. Zitierempfehlung:  
Brascamp, E.W., Uzunov, A., Bijma, P. Du, M. (2024) Selektionsgenetik der Honigbiene, Wageningen University & Research, The Netherlands. <https://doi.org/10.18174/685191>.

Copyright © 2024 Wageningen University & Research, The Netherlands  
[CC-BY-NC-SA](#). Mit dieser Lizenz dürfen Sie das Material *teilen*: das Material in jedwedem Format oder Medium vervielfältigen und weiterverbreiten oder *bearbeiten*: das Material remixen, verändern und darauf aufbauen.

Wenn Sie das Material teilen oder bearbeiten gelten die Bedingungen, die Sie unter dem Link [Deed - Namensnennung-Nicht kommerziell-Share Alike 4.0 International - Creative Commons](#) finden.

Auflage

Übersetzung der ersten englischen Auflage von Oktober 2024 durch Manuel Du.

## Vorwort der englischen Ausgabe

Vor etwa zehn Jahren entwickelten Aleksandar Uzunov und ich erste Gedanken zu einem Artikel, der die Prinzipien der selektiven Honigbienezucht einer Leserschaft von Wissenschaftlern und interessierten praktischen Züchtern vermitteln sollte. Dies mündete zunächst in einem Paper (gemeinsam mit Ralph Böhler) mit dem Titel "The basic concept of honeybee breeding programs", das 2017 in *Bee World* veröffentlicht wurde. Aleksandar nahm großes Interesse an dem Paper wahr und so entstand die Idee, weitere Artikel zu verfassen, die einzelne Aspekte des Ausgangsartikels näher beleuchteten. Es ergaben sich drei weitere Paper, die ebenfalls in *Bee World* erschienen, und sich mit der Startphase von Zuchtprogrammen, der Paarungskontrolle und der Zuchtwertschätzung befassten. Weitere Autoren wurden mit an Bord geholt, sodass auch Manuel Du und Piter Bijma ihre Expertise einbringen konnten.

Aufgrund des großen Interesses an den Artikeln (laut ResearchGate wurden die vier Artikel zusammen bis September 2024 insgesamt 83 mal zitiert und über 17000 mal gelesen) unterbreitete ich Aleksandar Uzunov, dass die Publikation eines Buches zu Zuchtprogrammen bei der Honigbiene eine wertvolle Ergänzung der bisherigen Literatur zu dem Thema darstellen könnte. Die Leserschaft, die ich dabei im Sinn hatte, bestand aus Bienenzüchterinnen und -züchtern oder Zuchtinteressierten ohne tiefe Kenntnisse der Genetik.

Das Buch sollte zwei Aspekte von Bienenzuchtprogrammen abdecken: einerseits eine ausführliche Diskussion von Fragen der praktischen Implementierung, andererseits aber auch eine theoretische Einführung in die quantitative Genetik, die den unterschiedlichen Designs von Zuchtprogrammen zugrunde liegt.

Die vorliegende Broschüre befasst sich mit diesem zweiten Aspekt und sollte in zweierlei Hinsicht als vorläufige Version verstanden werden. Erstens ist es unsere Absicht, das Buch noch um die Fragen der praktischen Implementierung zu erweitern und zweitens nehmen wir gerne Hinweise aus der Leserschaft entgegen, die die Zugänglichkeit und Verständlichkeit des Themas verbessern können.

Pim Brascamp,  
Wageningen, 15. Oktober 2024

### Artikel in der *Bee World*

Uzunov, A., Brascamp, E. W., Böhler, R. (2017). The basic concept of honey bee breeding programs. *Bee World*, 94, 84–87. DOI: 10.1080/0005772X.2017.1345427.

Uzunov, A., Brascamp, E. W., Du, M., Böhler, R. (2022a). Initiation and implementation of honey bee breeding programs. *Bee World*, 99, 50–55. DOI: 10.1080/0005772X.2022.2031545.

Uzunov, A., Brascamp, E. W., Du, M., Böhler, R. (2022b). The relevance of mating control for successful implementation of honey bee breeding programs. *Bee World*, 99(3), 94–98. DOI: 10.1080/0005772X.2022.2088166.

Uzunov, A., Brascamp, E.W., Du, M., Bijma, P., Böhler, R. (2023). Breeding Values in Honey Bees. *Bee World*, 100:1, 9-14, DOI: 10.1080/0005772X.2023.2166737.

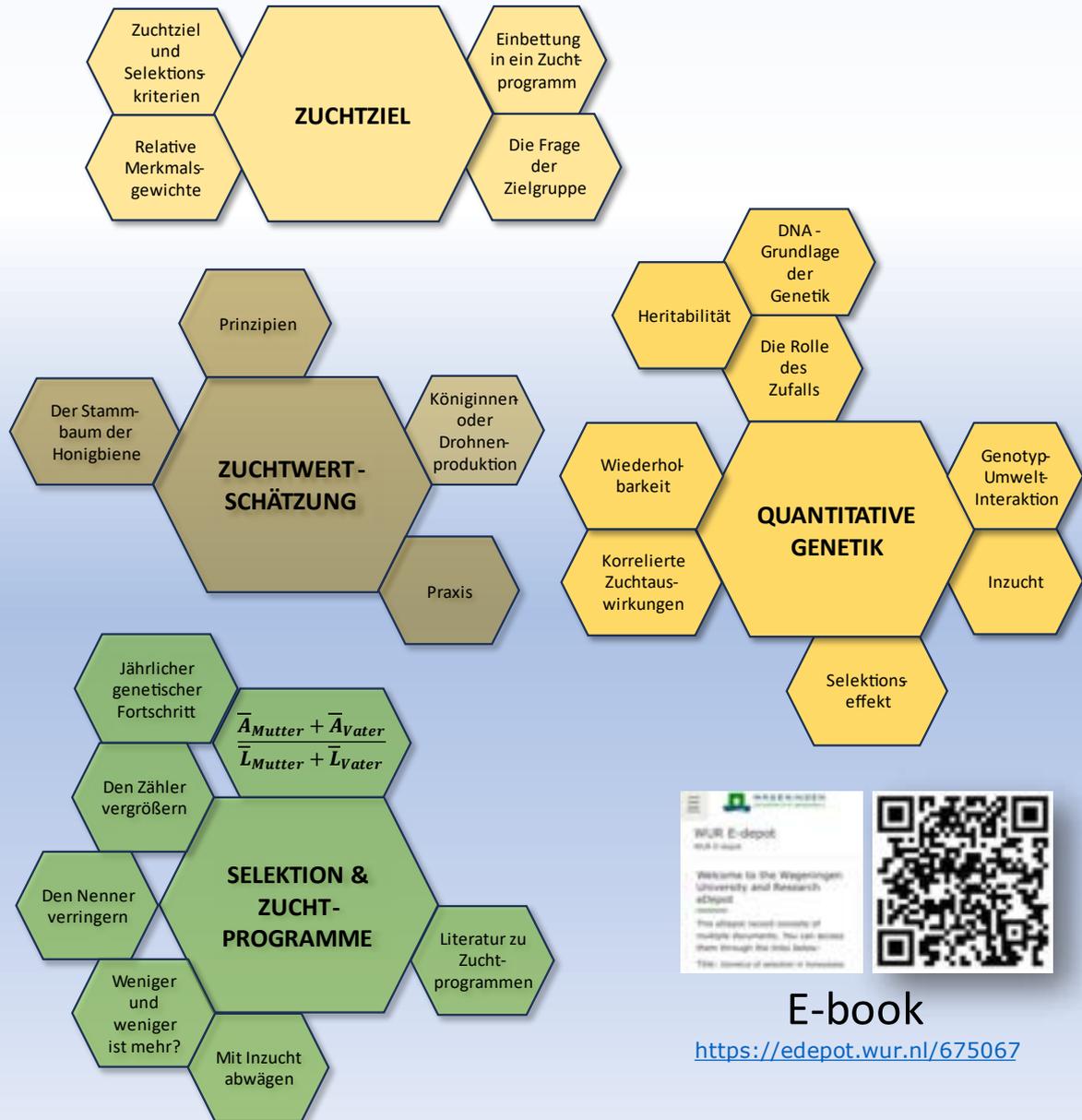
### Fragen und Anmerkungen

bitte an [pim.brascamp@wur.nl](mailto:pim.brascamp@wur.nl)

---

# SELEKTIONSGENETIK DER HONIGBIENE

Pim Brascamp, Aleksandar Uzunov, Piter Bijma, Manuel Du



E-book

<https://edepot.wur.nl/675067>



Veševopisnik „Ca. Ripan in Merzani“ iz George St. Cyril and Methodius University in Skopje Faculty of Agricultural Sciences and Food

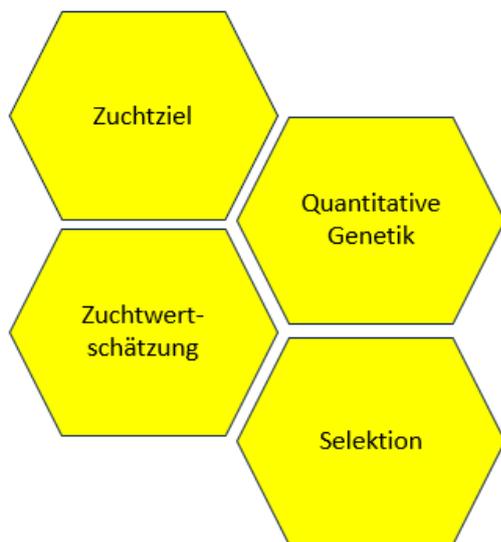
## Inhalt

|  |                    |
|--|--------------------|
| Kapitel 1  |                    |
| Einführung   | <a href="#">4</a>  |
| Literatur  | <a href="#">5</a>  |
| Kapitel 2  |                    |
| Zuchtziele und Selektionsmerkmale                              | <a href="#">6</a>  |
| Einführung   | <a href="#">6</a>  |
| Zuchtziel und Selektionskriterien                              | <a href="#">6</a>  |
| Relevanz der Merkmale im Zuchtziel                             | <a href="#">8</a>  |
| Zuchtziele mit relativen Merkmalsgewichten                     | <a href="#">10</a> |
| Theorie des Zuchtziels und der Selektionskriterien             | <a href="#">12</a> |
| Zuchtziele für unterschiedliche Zielgruppen                    | <a href="#">14</a> |
| Schlussbemerkungen   | <a href="#">15</a> |
| Literatur  | <a href="#">15</a> |
| Kapitel 3  |                    |
| Quantitative Genetik   | <a href="#">17</a> |
| DNA - Grundlage der Genetik                                    | <a href="#">18</a> |
| Die Rolle des Zufalls  | <a href="#">20</a> |
| Heritabilität  | <a href="#">21</a> |
| Wiederholbarkeit   | <a href="#">24</a> |
| Genetische Korrelation und korrelierte Zuchtauswirkungen       | <a href="#">24</a> |
| Genotyp-Umwelt-Interaktion                                     | <a href="#">26</a> |
| Inzucht  | <a href="#">27</a> |
| Selektionseffekte und Selektionsprogramme                      | <a href="#">29</a> |
| Jährlicher genetischer Zugewinn                                | <a href="#">29</a> |
| Literatur  | <a href="#">31</a> |
| Kapitel 4  |                    |
| Zuchtwertschätzung   | <a href="#">32</a> |
| Einführung   | <a href="#">32</a> |
| Zuchtwertschätzung in der Praxis                               | <a href="#">35</a> |
| Der Stammbaum der Honigbiene                                   | <a href="#">35</a> |
| Zuchtwerte für unterschiedliche Verwendungen:                  |                    |
| Königinnenmutter oder Drohnenmutter                            | <a href="#">36</a> |
| Praxis der Zuchtwertschätzung bei der Honigbiene               | <a href="#">37</a> |
| Literatur  | <a href="#">38</a> |
| Kapitel 5  |                    |
| Selektion  | <a href="#">39</a> |
| Einführung   | <a href="#">39</a> |
| Möglichkeit: Die Zuchtwerte der selektierten Eltern verbessern | <a href="#">39</a> |
| Möglichkeit: Das Generationsintervall verringern               | <a href="#">41</a> |
| Veränderungen in den durchschnittlichen Elternzuchtwerten      |                    |
| und im Generationsintervall ausbalancieren                     | <a href="#">42</a> |
| Genetischen Zugewinn und Inzucht ausbalancieren                | <a href="#">43</a> |
| Zuchtprogrammdesigns in der wissenschaftlichen Literatur       | <a href="#">45</a> |
| Schlussbemerkungen   | <a href="#">46</a> |
| Literatur  | <a href="#">46</a> |

## Kapitel 1

# Einführung

Diese Broschüre umfasst vier Kapitel zur Theorie, die dem Design von Zuchtprogrammen bei der Honigbiene zugrunde liegt. Der Text richtet sich an Wissenschaftler und züchterisch tätige Imker ohne große Vorkenntnisse der Genetik. In Teilen diente das Lehrbuch "Animal Breeding and Genetics" (Oldenbroek and Calus, 2024) als Orientierung, das sich ausführlich mit ähnlichen Themen im Kontext anderer landwirtschaftlicher Nutztiere auseinandersetzt.



Im Anschluss an diese Einführung erklärt Kapitel 2 das Konzept des *Zuchtziels*. Dieses gibt die Richtung der genetischen Veränderungen vor, die man sich in der Zuchtpopulation erhofft, und verdient daher beträchtliche Aufmerksamkeit. Dieses Thema erfährt bei anderen Nutztieren reichhaltige Anwendung in Theorie und Praxis; bei der Honigbiene sind die Beispiele jedoch dünn gesät.

Die Theorie, die dem Design von Zuchtprogrammen zugrunde liegt - Kapitel 3 - heißt *Quantitative Genetik*. Das Adjektiv "quantitativ" spiegelt einerseits die Intention wider, genetische Effekte auf Merkmale großemäßig zu erfassen, beschreibt aber auch das

Konzept, dass die meisten Selektionsmerkmale von einer Vielzahl an Genen beeinflusst werden. Obwohl die quantitative Genetik der Honigbiene viele Gemeinsamkeiten mit der quantitativen Genetik anderer Nutztiere aufweist, birgt die Biologie der Honigbiene einige Aspekte, die eine Anpassung der Theorie erfordern. Der erste Aspekt ist, dass Merkmale in der Regel nicht an einzelnen Arbeiterinnen beobachtet werden, wie etwa bei individuellen Milchkühen, sondern für ein Bienenvolk als Ganzes. Zweitens stammen die Arbeiterinnen eines Volkes gewöhnlich von unterschiedlichen Drohnen ab und spalten sich daher in unterschiedliche väterliche Abstammungslinien auf. Ein dritter Aspekt ist, dass Merkmale in der Regel nicht nur von den Arbeiterinnen beeinflusst werden, sondern auch von deren Mutter, der Königin des Volkes. Dieses letzte Phänomen hat allerdings eine Entsprechung bei anderen Nutztieren, wie etwa Schweinen, wo die Gewichtszunahme eines Ferkels sowohl an dessen eigenen Fähigkeiten liegt, als auch an der Fähigkeit der Muttersau, ausreichend Milch bereitzustellen.

In den letzten Jahren ist eine Fülle an Publikationen zur bienenspezifischen quantitativen Genetik erschienen - insbesondere ausgehend vom Länderinstitut für Bienenkunde Hohen Neuendorf (Deutschland) und der Universität Wageningen (Niederlande).

Effiziente Selektion benötigt verlässliche Schätzungen über den Wert der Völker (und Königinnen) für die Zucht. Ein direkt einsichtiger Schätzwert ist die beobachtete Leistung eines Volkes im Vergleich mit den anderen Völkern auf dem selben Stand. Dies ist die einfachste Form einer

*Zuchtwertschätzung*, dem Gegenstand des 4. Kapitels. Es existieren jedoch verlässlichere Schätzwerte und bei anderen Nutztieren hat insbesondere die Einführung des sogenannten Tiermodells für die Zuchtwertschätzung ab den frühen 1980er Jahren zu einer rasanten Beschleunigung des Zuchtfortschritts geführt. Bis vor kurzem war die Anwendung des Tiermodells auf die Honigbiene auf einige wenige Zuchtpopulationen beschränkt; sie verdient jedoch ernsthafte Erwägung, wenn ein Zuchtprogramm aufgesetzt werden soll.

Kapitel 5 beschäftigt sich mit der *Selektion*, speziell mit dem Design von Zuchtprogrammen. Die jährliche genetische Verbesserung hängt davon ab, zu welchem Grad selektierte Eltern ihren nicht selektierten Zeitgenossen überlegen sind. Es wird diskutiert welche Faktoren dies beeinflussen. Ein zweiter essentieller Faktor ist das Generationsintervall, also das durchschnittliche Alter der Eltern wenn die nächste Generation geboren wird. Möglichkeiten, das Generationsintervall zu beeinflussen, werden ebenfalls diskutiert.

Die wiederholte Auswahl einer begrenzten Anzahl Eltern führt über die Jahre zu einem Anstieg der mittleren Inzucht in der Zuchtpopulation. Es gibt jedoch Grenzen der Inzuchtrate, die nicht überschritten werden sollten und das Kapitel befasst sich mit diesen.

Derzeit basiert die Zucht bei den meisten landwirtschaftlichen Nutztieren auf Zuchtwerten, die die Einflüsse von tausenden Variationen in der DNA beinhalten - sogenannte genomische Zuchtwerte. Obwohl es auch bei der Honigbiene Entwicklungen in diese Richtung gibt, werden wir diese in dieser Broschüre nicht weiter ausführen. Derzeit erwarten wir keine weite Verbreitung derartiger Anwendungen bei der Honigbiene.

#### **Literatur**

Oldenbroek, K., Calus, M. (2024) Textbook animal breeding and genetics for BSc-students. 2<sup>nd</sup> Ed. <https://edepot.wur.nl/365432>.

## Chapter 2

# Zuchtziele und Selektionsmerkmale

### Einführung

Eine grundlegende Frage in jedem Zuchtprogramm ist, auf welche Merkmale hin man selektieren soll. Die Antwort auf diese Frage wird unterschiedlich ausfallen, je nachdem, ob beispielsweise Honigertrag der Hauptgrund zur Bienenhaltung darstellt oder ob es eher um die Gewinnung von Gelee Royale geht. Die relativen Wichtigkeiten der Merkmale werden unter Umständen auch davon abhängen, ob die Imkerei als Hobby oder als Beruf ausgeübt wird, oder ob es um die Erhaltung einer seltenen Unterart geht.



Grundsätzlich besteht ein Unterschied zwischen den Eigenschaften, die man durch Selektion verbessern möchte (dem Zuchtziel), und den Merkmalen auf die man selektiert (dem Selektionskriterium).

Beispielsweise kann das Zuchtziel die wünschenswerte Eigenschaft Varroaresistenz beinhalten, während das Selektionskriterium dann Merkmale wie Milbenfall, Befallsrate, PIN-Test, reduzierte Milbenreproduktion (SMR) oder das Putzverhalten umfasst.

Das Kapitel ist wie folgt aufgebaut:

1. Wir beginnen mit einer Diskussion des Unterschiedes zwischen Zuchtziel und Selektionskriterium.
2. Als nächstes geben wir eine Übersicht zur Bestimmung der relativen Wichtigkeiten von Merkmalen im Zuchtziel, wie man also bestimmt, welche Eigenschaften wichtiger sind als andere.
3. Danach diskutieren wir, wie die relative Wichtigkeit von Merkmalen operativ in ein Zuchtprogramm eingebunden werden kann.
4. Im letzten Abschnitt dieses Kapitels behandeln wir die Frage der Zielgruppe. Also die Frage, für was für eine Gruppe von Züchterinnen und Züchtern ein Selektionsprogramm durchgeführt wird.

### Zuchtziel und Selektionskriterien

In der Einführung haben wir Varroaresistenz als ein Zuchtziel und Merkmale wie den PIN-Test als Selektionskriterien bezeichnet. Oftmals sind Merkmale im Zuchtziel (zum Beispiel Sanftmut) gleichzeitig Selektionskriterien. Es ist jedoch wichtig, im Hinterkopf zu behalten, dass hier prinzipiell ein Unterschied besteht. Das Zuchtziel umfasst Eigenschaften, die man durch Selektion verändern will. Das Selektionskriterium beschreibt die Merkmale, die man beobachtet, sodass die Beobachtungen an den Völkern dazu dienen können, die besseren auszuwählen. Besonders, wenn eine Eigenschaft im Zuchtziel schwer oder aufwändig zu bestimmen ist, wird es praktisch sein,

alternative Merkmale auszuwählen, die eine gute Vorhersagekraft besitzen, aber leicht zu erfassen sind.

In seinem Buch "Breeding the honeybee" (deutscher Titel: "Züchtung der Honigbiene") gibt Bruder Adam auf den Seiten 55 bis 65 eine Übersicht von Zuchtmerkmalen in drei Kategorien: Primäre Leistungseigenschaften, sekundäre Leistungseigenschaften und Eigenschaften der Handhabung (Tabelle 1).

**Tabelle 1.** Von Bruder Adam aufgeführte Zuchtmerkmale.

| PRIMÄRE LEISTUNGSEIGENSCHAFTEN  | SEKUNDÄRE EIGENSCHAFTEN   | EIGENSCHAFTEN DER HANDHABUNG   |
|---|---|--|
| <ul style="list-style-type: none"> <li>▪ Fruchtbarkeit</li> <li>▪ Fleiß oder Sammeltrieb</li> <li>▪ Krankheitsresistenz</li> <li>▪ Schwarmträgheit</li> </ul> | <ul style="list-style-type: none"> <li>▪ Langlebigkeit</li> <li>▪ Flügelmacht</li> <li>▪ Geruchssinn</li> <li>▪ Verteidigungsbereitschaft</li> <li>▪ Winterhärte</li> <li>▪ Frühlingsentwicklung</li> <li>▪ Genügsamkeit</li> <li>▪ Autonomie</li> <li>▪ Anordnung der Honigzellen</li> <li>▪ Wachsproduktion und Wabenbau</li> <li>▪ Pollensammeln</li> <li>▪ Rüssellänge</li> </ul> | <ul style="list-style-type: none"> <li>▪ Gutmütigkeit</li> <li>▪ Wabensitz</li> <li>▪ wenig Kittharz</li> <li>▪ wenig Wildbau</li> <li>▪ Sauberkeit</li> <li>▪ Honigverdeckelung</li> <li>▪ Orientierungssinn</li> </ul> |

Bemerkenswerterweise findet Honigertrag keine Erwähnung in Tabelle 1. Vielmehr listet die Tabelle eine Reihe von Merkmalen auf, die einen hohen Honigertrag bei minimalem Einsatz von Zeit und Arbeit ermöglichen. Auf diese Weise interpretiert kann "Honigertrag je Volk pro Einheit von Zeit- und Arbeitskosten" als einzige Eigenschaft des Zuchtziels angesehen werden und alle Merkmale aus Tabelle 1 formen gemeinsam das Selektionskriterium.

Einige Wahlen Bruder Adams lassen sich jedoch durchaus kritisieren. Denn um ein passendes Selektionskriterium zu erhalten, müssen die Merkmale in diesem so nah wie möglich mit dem Zuchtziel verbunden sein. Die Idee hinter der "Rüssellänge" als Selektionskriterium ist zum Beispiel folgende: Arbeiterinnen mit einer längeren Proboscis haben einen Vorteil beim Erreichen schwer zugänglicher Nektarquellen und können daher größere Mengen Honig sammeln. Aber sofern diese Beziehung wirklich existiert, hängt sie wahrscheinlich von den verfügbaren Nektarressourcen in der Umgebung ab und ist jedenfalls nicht wissenschaftlich nachgewiesen. Hingegen ist es sehr einfach, den Honigertrag eines Volkes direkt zu messen und dann auf dieses Merkmal hin zu selektieren. Dadurch wird auch ein direkterer Einfluss auf das tatsächliche Zuchtziel ausgeübt. Sofern tatsächlich eine Verbindung zwischen Proboscislänge und Honigertrag besteht, wird eine Selektion auf längere Rüssel implizit erfolgen. Kurz gefasst: Wer einen höheren Honigertrag wünscht, sollte Völker selektieren, die viel Honig produzieren und nicht Völker mit längeren Rüsseln.

Interessanterweise findet sich die Fähigkeit mit der Varroamilbe umzugehen nicht unter dem Merkmalen in Tabelle 1, was am Hintergrund des Buches liegt. Dieses beschreibt die Erfahrungen und Einsichten, die Bruder Adam seit dem Beginn seiner Zuchtarbeit in Buckfast Abbey in den 1930er

Jahren bis zum Beginn der 1980er Jahre gesammelt hat. Erst ganz zum Ende dieser Periode entwickelte sich Varroa zum dominierenden Problem der Bienenhaltung. Dies zeigt in exzellenter Weise, dass Zuchtziele keinen ewigen Wert besitzen. Neue Eigenschaften können auftreten während alte Eigenschaften ihre Bedeutung verlieren. Ein großes Thema zu Bruder Adams Zeit war beispielsweise die Isle-of-Wight-Krankheit (daher die Listung von Krankheitsresistenz als primäre Leistungseigenschaft), die in der heutigen Bienenzucht keine große Rolle mehr spielt. Als anderes Beispiel mag die Sanftmut dienen. Wenn diese ein ausreichendes Level erreicht hat, kann dem Merkmal in der Selektion ein geringeres Gewicht beigemessen werden.

### Relevanz der Eigenschaften im Zuchtziel

Ein Großteil der Forschung zu Zuchtzielen bei der Honigbiene untersucht die Relevanz von Merkmalen, führt jedoch nicht zu relativen Gewichten, die diesen Merkmalen beigemessen werden. Wir betrachten ein Beispiel um den Unterschied zu verdeutlichen: Nehmen wir an, dass eine Umfrage unter einer Gruppe von Züchterinnen und Züchtern ergeben hat, dass ein gutes Ergebnis beim PIN-Test als wichtiger angesehen wird als ein großer Honigertrag. Diese Ergebnis alleine kann natürlich schon eine wertvolle Information darstellen. Wir nennen solche Informationen "qualitative Informationen". Noch informativer sind jedoch "quantitative Informationen", die eine direkte Abwägung erlauben. Die rein qualitative Information, dass der PIN-Test als wichtiger angesehen wird als der Honigertrag, sagt uns nicht ob ein Volk mit einem PIN-Test-Ergebnis von 80% und einer Honigleistung von 30 kg einem anderen Volk mit 70% PIN-Test-Ergebnis und 40 kg Honigertrag vorzuziehen ist. Oder wie sieht es mit 70% im PIN-Test und 50 kg Honig aus? Wir beginnen in diesem Abschnitt mit praktischen Informationen qualitativer Art und wenden uns im folgenden Abschnitt den quantitativen Informationen zu.

Wir beginnen mit Abbildung 1, die das Ergebnis einer Onlineumfrage darstellt, in der 396 Imkerinnen und Imker aus verschiedenen europäischen Ländern zu ihren Erwartungen an und ihrer Zufriedenheit mit vermarkteten Königinnen befragt wurden. Die Umfrage war Teil des Projektes EurBest.



**Abbildung 1.** Wichtigkeit (links) und Zufriedenheit (rechts) bezüglich vierer Merkmale aus einer Umfrage unter 396 Imkerinnen und Imkern aus verschiedenen europäischen Ländern im Kontext von EurBest (Büchler *et al.*, 2022).

Die Balken für die vier Merkmale Schwarmverhalten, Sanftmut, Honigleistung und Resistenz auf der linken Seite können als Wichtigkeit interpretiert werden, die den Eigenschaften im Zuchtziel zugeordnet werden. Die Abbildung zeigt, dass eine gewisse, jedoch keine sehr starke, Übereinstimmung unter den befragten Züchterinnen und Züchtern besteht. Zum Beispiel erachteten etwa 65% der Befragten Krankheitsresistenz (vornehmlich gegen Varroa) als wichtigstes Merkmal; jedoch befanden gleichzeitig über 5% der Antwortenden dieses Merkmal als am unwichtigsten. Obwohl die Abbildung relevante Informationen zur Definition eines Zuchtziels liefert, ist es schwierig – oder gar unmöglich – daraus relative Gewichte für diese vier Merkmale herzuleiten. Der Vergleich zwischen Wichtigkeit und Zufriedenheit erscheint stimmig. Die Antwortenden zeigten sich mit denjenigen Merkmalen am wenigsten zufrieden, die sie als am wichtigsten erachteten. Trotzdem illustriert der Vergleich der beiden Seiten von Abbildung 1, dass es bei Umfragen zum Informationsgewinn für das Zuchtziel stark darauf ankommt, welche Fragen man in welcher Weise stellt.

Ein anderes Beispiel ist eine Studie zum Zuchtziel in einer kleinen schweizerischen Population der Dunklen Honigbiene mit Imkerinnen und Imkern, die lokal selektierte Bienen mit großer genetischer Diversität bevorzugen (Guichard *et al.*, 2019). Unter anderem wurden die Imkerinnen und Imker gebeten, die Relevanz von acht Merkmalen (Tabelle 2) auf einer Skala von 1 bis 5 zu bewerten. Als Merkmale wurden auch die Einheitlichkeit und die genetische Diversität der Zuchtpopulation erfasst, die für gewöhnlich keine Eigenschaften im Zuchtziel darstellen. Die Tabelle zeigt die Ergebnisse für 99 Imkerinnen und Imker. Bei allen Merkmalen gab es Teilnehmende, die diese mit der Höchstnote 5 bewerteten. Der niedrigste vergebene Note war hingegen von Merkmal zu Merkmal unterschiedlich. Brutgesundheit war eindeutig das als am wichtigsten angesehene Merkmal und wurde durchgängig mit einer 5 bewertet. Für die anderen Merkmale variierten die Einschätzungen. Insgesamt wurde jedoch Honigertrag als unwichtigstes Merkmal angesehen; es erhielt eine Medianbewertung von 3.

**Tabelle 2.** Wichtigkeit von acht Merkmalen, bewertet auf einer Skala von 1 (unwichtig) bis 5 (sehr wichtig) von 99 Teilnehmenden einer Studie. Der Medianwert ist derjenige, für den sich bessere und schlechtere Bewertungen die Waage halten. „Höchste“ und „Niedrigste“ bezeichnet die höchste und niedrigste Bewertung die von mindestens einem Teilnehmer oder einer Teilnehmerin abgegeben wurde.

| MERKMAL                | MEDIAN | HÖCHSTE | NIEDRIGSTE |
|------------------------|--------|---------|------------|
| Honigertrag            | 3      | 5       | 2          |
| Verteidigungsverhalten | 4      | 5       | 1          |
| Schwarmtrieb           | 4      | 5       | 2          |
| Brutgesundheit         | 5      | 5       | 5          |
| Varroaresistenz        | 4      | 5       | 3          |
| Wabensitz              | 4      | 5       | 2          |
| Konformität            | 4      | 5       | 3          |
| Genetische Diversität  | 4      | 5       | 3          |

Die Teilnehmenden wurden außerdem gefragt, wie sie die Relevanz von Varroaresistenz im Vergleich zu anderen Merkmalen einschätzten. Sie sollten sich vorstellen, dass es eine erfolgreiche Zucht resistenter Völker (ohne Behandlung) in der Schweiz gäbe und angeben, welche Einbußen bei anderen Merkmalen dies aus ihrer Sicht kompensieren könnte. Auf diese Weise bewerteten sie den Trade-Off zwischen Selektion auf Varroaresistenz und anderen Eigenschaften. Die Teilnehmenden der Studie bevorzugten resistente Bienen, auch wenn diese weniger Honig produzierten, öfter schwärmten oder aggressiver wären. Doch wie im vorhergehenden Beispiel blieben die Informationen auch hier weitgehend qualitativ, da nicht klar ist, bis zu welchem Ausmaß sie diese Charakteristiken zugunsten der Varroaresistenz opfern würden.

### Zuchtziele mit relativen Merkmalsgewichten

Wir widmen uns noch einmal dem Beispiel aus einem früheren Abschnitt, in dem Imkerinnen und Imker die PIN-Test-Ergebnisse für wichtiger befanden als den Honigertrag. Aus dieser rein qualitativen Information ist nicht ersichtlich, wie viel mehr Honigertrag nötig wäre um einen Rückgang von 10% beim PIN-Test zu kompensieren. Für ein praktisches Zuchtziel ist es wichtig, herauszufinden, an welcher Stelle solche Kippunkte liegen. Oder, anders ausgedrückt, welches Gewicht misst man einer Verbesserung des PIN-Tests um 1% bei und wie viel Gewicht einem um 1 kg verbesserten Honigertrag? Tabelle 3 zeigt die Situation, in der eine Züchterin ein Gewicht von 3 pro 1% PIN-Test-Ergebnis und ein Gewicht von 1 pro kg Honig annimmt. Dadurch wird ein Volk mit einem PIN-Test-Resultat von 80% und 30 kg Honigleistung als gleichwertig zu einem Volk mit nur 70% im PIN-Test aber 60 kg Honigertrag angesehen.

**Tabelle 3.** Gesamtwert eines Volkes wenn die jeweiligen relativen Gewichte für 1% PIN-Test und 1 kg Honig 3 und 1 sind.

|             | GEWICHT<br>JE EINHEIT | VOLK 1 | VOLK 2 | VOLK 3 | VOLK 4 | VOLK 5 |
|-------------|-----------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| PIN-Test    | 3                     | 80     | 70     | 70     | 70     | 70     |
| Honigertrag | 1                     | 30     | 40     | 50     | 60     | 61     |
| Gesamtwert  |                       | 270    | 250    | 260    | 270    | 271    |

Beebreed ([www.beebreed.eu](http://www.beebreed.eu)) ist ein Service zur Schätzung von Zuchtwerten für Völker, der hauptsächlich von Züchterinnen und Züchtern in Deutschland und Österreich genutzt wird. In Kapitel 4 werden wir den theoretischen Hintergrund von Zuchtwerten diskutieren, aber hier befassen wir uns mit ihrer relativen Gewichtung im Zuchtziel. Die Merkmale in Tabelle 4 sind Honigertrag, Sanftmut, Wabensitz, Schwarmträgheit und der Varroa-Index. Der Varroa-Index ist eine Kombination aus PIN-Test und Befallsrate und stellt im Selektionskriterium das Merkmal für Varroaresistenz dar. In Beebreed werden alle Zuchtwerte auf zwei Weisen standardisiert. Der Mittelwert aller erfassten Zuchtwerte der letzten fünf Jahre wird auf den Wert 100 gesetzt und ihre Standardabweichung auf 10. Im Beebreed-System gibt es voreingestellte Gewichte für die fünf Merkmale, durch die man einen sogenannten Gesamtzuchtwert (GZW) erhält. Tabelle 4 verdeutlicht dies. Die voreingestellten Gewichte wurden nicht formal hergeleitet (wie etwa in dem Beispiel, das wir im Anschluss besprechen werden) sondern drücken aus, dass Varroaresistenz als viel wichtiger als jede der vier anderen Eigenschaften angesehen wird. Der Gesamtzuchtwert berechnet sich, indem man den Wert

108 für Honigertrag mit dem Gewicht 0,15 multipliziert, die 120 für Sanftmut ebenfalls mit dem Gewicht 0,15, und so weiter. Sodann werden die fünf Einzelergebnisse aufsummiert. Führt man dies in unseren Beispiel aus, wird man feststellen, dass man als Ergebnis 113,15 für den Gesamtzuchtwert erhält. Führt man dies für alle Völker der Datenbank aus, ergibt sich eine Standardabweichung von unter 10. Doch auf für den Gesamtzuchtwert führt man eine Standardabweichung von 10 herbei, indem man die Ergebnisse entsprechend spreizt.

**Tabelle 4.** Beispiel eines Volkes mit Zuchtwerten für Honigertrag, Sanftmut, Wabensitz, Schwarmträgheit und Varroa-Index, sowie den jeweiligen Merkmalsgewichten und dem resultierenden Gesamtzuchtwert.

| ZUCHTWERTE (MITTELWERT DER LETZTEN FÜNF JAHRE IST 100) |                  |          |           |                      |                  |                           |
|--|------------------|----------|-----------|----------------------|------------------|---------------------------|
|  | HONIG-<br>ERTRAG | SANFTMUT | WABENSITZ | SCHWARM-<br>TRÄGHEIT | VARROA-<br>INDEX | GESAMT-<br>ZUCHT-<br>WERT |
| Gewicht in %   | 15               | 15       | 15        | 15                   | 40               |                           |
| Zuchtwert  | 108              | 120      | 117       | 108                  | 113              | 118                       |

Bei der Selektion von Völkern (und gleichzeitig der Selektion von zukünftigen Königinnen aus diesen Völkern) nach dem Gesamtzuchtwert können Züchterinnen und Züchter die vorgegebenen Gewichte entsprechend ihrer Einsichten und Bedürfnisse anpassen. Tatsächlich benutzen jedoch die meisten Züchterinnen und Züchter die Standardgewichte und für das gesamte Zuchtprogramm an sich ist es wünschenswert, dass sich die von einzelnen Züchterinnen und Züchtern gewählten Gewichte nicht widersprechen. Zusätzlich zu diesen fünf Merkmalen können Daten zu anderen Merkmalen eingegeben werden, für die dann ebenfalls Zuchtwerte geschätzt werden. Natürlich können Züchterinnen und Züchter diese Merkmale bei ihren Selektionsentscheidungen berücksichtigen, auch wenn sie nicht in den Gesamtzuchtwert einfließen. Diese zusätzlichen Merkmale umfassen Winterhärte, Frühlingsentwicklung, Volksstärke, Kalkbrut, Chronisches Bienenlähmungsvirus (CBPV), Nosemose, SMR, Wiederverdeckelung inspizierter Zellen und Wiederverdeckelung infizierter Zellen. Dies zeigt, dass Zuchtsentscheidungen oft sowohl auf formellen Zuchtziel-Merkmalen als auch auf zusätzlichen Beobachtungen oder Überlegungen beruhen.

Die Merkmalsgewichte auf Beebreed wurden aufgrund von groben Abschätzungen und bestenfalls einigen Überschlagsrechnungen festgelegt. Theoretisch ist es jedoch möglich, optimale Merkmalsgewichte auf einer formelleren Basis herzuleiten. Ausführliche Erklärungen hierzu finden sich bei Nielsen, Byrne and Amer (2014).

Bei landwirtschaftlichen Nutztieren werden die Merkmalsgewichte im Zuchtziel häufig als „ökonomische Gewichte“ bezeichnet. Das resultiert daher, dass Nutztierhaltung meist ökonomischen Profiten dient. Ursprünglich wurden die Gewichte meist Merkmal für Merkmal berechnet. Für jede Eigenschaft stellte man sich die Frage: „Was sind die Kosten um das Merkmal um eine Einheit zu verbessern und was ist der sich ergebende Nutzen?“. Die Frage kann zum Beispiel sein „Was sind die Kosten um die Milchleistung einer Kuh in einer Laktation um ein kg zu verbessern und was ist der damit verbundene Nutzen?“. Bei diesem Ansatz muss man vorsichtig sein, das selbe Merkmal nicht mehrfach zu zählen. Ein Teil der Kosten, die mit einer erhöhten Milchleistung einhergehen, sind zum Beispiel Fütterungskosten. Aber wenn Futteraufnahme ebenfalls als Zuchtmerkmal im Zuchtziel

aufgenommen wird, führt dies zu Problemen. Diese wurden gelöst, indem man dazu überging, den landwirtschaftlichen Betrieb als Ganzes als die relevant Entität anzusehen und ein Modell erstellte, das den Gewinn eines Betriebs mit Input-Output-Gleichungen beschreibt. So erhält man in der Regel ein Gleichungssystem, das die Vorgänge auf einem Betrieb darstellt. Dieses sollte alle In- und Outputs sowie die zugehörigen Kosten und Einnahmen des Betriebs beschreiben und somit einen Gesamtgewinn bestimmen. Dann kann man untersuchen, welche Auswirkungen die Veränderung eines Merkmals um eine Einheit auf den Gesamtgewinn hat. Im Laufe der Zeit wurde der Blick auf die landwirtschaftliche Betriebsweise umfassender und Faktoren wie Tierwohl, gesellschaftliche Akzeptanz und Nachhaltigkeit gewannen an Bedeutung und beeinflussten die Zuchtziele. Solche Einflüsse auf das Zuchtziel lassen sich nicht durch Input-Output-Gleichungen beschreiben, da die entsprechenden Merkmale von Meinungen abhängen, die sich zwischen unterschiedlichen Stakeholdern wie Produzenten, Konsumenten, Ladenketten und der Zivilgesellschaft unterscheiden. Eine Möglichkeit, in einer solchen Konstellation zu Gewichten für einzelne Merkmale zu gelangen, sind Fragebögen und Umfragen um Einsicht in die relativen Wichtigkeiten unterschiedlicher Merkmale für die Interessensgruppen zu erhalten. Solche umfragebasierten Ansätze sind für Zuchtziele bei der Honigbiene wohl relevanter als Gleichungen zu Inputs und Outputs.

#### Theorie zu Zuchtziel und Selektionskriterium

In der allgemeinen Theorie ist das Zuchtziel, auch aggregierter Genotyp genannt, eine Liste von Merkmalen (Zuchtwerten), die durch Selektion verbessert werden sollen, mit ihren jeweiligen Gewichten. Das Selektionskriterium (auch Selektionsindex genannt) ist eine Liste von Eigenschaften (Phänotypen), die zu beobachten sind, ebenfalls mit ihren Gewichtungsfaktoren. Diese Gewichtungsfaktoren können mittels der Selektionsindextheorie (Hazel, 1943) hergeleitet werden. Hier besprechen wir einige Punkte um die Theorie zu veranschaulichen. Nehmen wir an, dass das Zuchtziel zwei Merkmale mit gleichen Gewichten umfasst und dass dies gleichzeitig die Merkmale des Selektionskriteriums sind. Wenn das erste Merkmal stark erblich ist (die beobachtete phänotypische Varianz hat hauptsächlich genetische Ursachen) und das zweite Merkmal eine moderate Erblichkeit (Heritabilität) besitzt, dann wird das erste Merkmal im Index stärker gewichtet werden als das zweite. Im Extremfall: Nehmen wir an, dass ein Merkmal sehr wichtig aber überhaupt nicht erblich ist, dann wird es im Selektionsindex ein Gewicht von Null erhalten. Abgesehen von Heritabilitäten beeinflussen auch Korrelationen zwischen Merkmalen die Übersetzung von Gewichten im Zuchtziel zu Wichtungsfaktoren im Selektionsindex.

Der Selektionsindex kann unter Umständen nicht nur Beobachtungen für das Volk beinhalten, für das er berechnet wird, sondern kann auch Beobachtungen an Verwandten miteinbeziehen. Dann spielen die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen dem Volk und seinen Verwandten eine Rolle. Werden Zuchtwerte, wie in Kapitel 4 beschrieben, gemeinsam für alle Merkmale bestimmt, können die Gewichte aus dem Zuchtziel direkt auf die geschätzten Zuchtwerte angewendet werden, weil Heritabilitäten, Korrelationen und genetische Verwandtschaften bereits in die Berechnung der Zuchtwerte eingeflossen sind.

Ein Beispiel für eine vielversprechende Anwendung von Umfragen für Schlachtlämmer findet sich bei Byrne *et al.* (2012). Der Ansatz basiert darauf, Stakeholder nach ihren Präferenzen bezüglich einer Menge paarweiser Vergleiche zu befragen. Wir zeigen diese Methode anhand eines Beispiels für Honigbienen. 21 Mitglieder der Arbeitsgruppe Beebreed Niederlande beantworteten 46 Fragen zur Relevanz unterschiedlicher Merkmale. Wir diskutieren die Methode und geben einige Resultate; ein

wissenschaftlicher Artikel (Brascamp, Bijma und Van der Lans, 2025) ist derzeit in Vorbereitung. Abbildung 2 gibt ein Beispiel für eine dieser Fragen.

|  |                    |                          |
|--|--------------------|--------------------------|
| Honigertrag<br>wie derzeit                     | keine<br>Präferenz | Honigertrag<br>20% höher |
| PIN-Test<br>20% höher                          |                    | PIN-Test<br>wie derzeit  |
| Bitte kreuzen Sie eines der grünen Kästchen an |                    |                          |

**Abbildung 2.** Eine von 46 Fragen zur Relevanz unterschiedlicher Merkmale.

Die Frage repräsentiert eine Auswahlmöglichkeit zwischen zwei Alternativen. Die erste Alternative (links) ist der Fall, dass durch Selektion in der Zukunft erreicht wird, dass der Honigertrag unverändert bleibt und gleichzeitig der Durchschnitt im PIN-Test um 20% höher liegt. Die zweite Alternative (rechts) beschreibt die Situation, dass der zukünftige Honiggewinn um 20% höher liegt, diesmal bei gleichbleibendem PIN-Test. Alle 21 Teilnehmenden beantworteten diese Frage neben 45 weiteren Fragen und balancierten so die Relevanz zweier Merkmale in quantitativer Weise. Nehmen wir beispielsweise an, eine Teilnehmerin setzte ein Kreuz in die linke grüne Box. Die Antwort auf eine andere Frage, bei der das PIN-Test-Ergebnis nur 10% statt 20% besser ausfällt, kann dann immer noch ein Kreuz in der linken Box sein. Es kann jedoch auch passieren, dass hier für die Teilnehmerin ein Kipppunkt erreicht ist und sie das Kreuz nun in die mittlere oder die rechte Box setzt. Die Antworten aller Teilnehmenden auf die 46 Fragen liefern Informationen bezüglich der quantitativen Gewichte, die den einzelnen Merkmalen zukommen sollten. Die berücksichtigten Merkmale waren Honigertrag, Sanftmut, Wabensitz, Schwarmträgheit und PIN-Test.

Tabelle 5 zeigt die Ergebnisse für Honigertrag, Sanftmut und PIN-Test, da sich diese Merkmale als am relevantesten erwiesen. Wahrscheinlich aufgrund der geringen Zahl von 21 Teilnehmenden konnten keine glaubhaften Gewichte für Wabensitz und Schwarmträgheit in Kombination mit den übrigen drei Merkmalen geschätzt werden.

**Tabelle 5.** Gewichte für Honigertrag, Sanftmut und PIN-Test.

| MERKMAL     | EINHEIT IM FRAGEBOGEN | GEWICHT JE EINHEIT | EINHEIT IN DER PRAXIS | GEWICHT JE EINHEIT |
|-------------|-----------------------|--------------------|-----------------------|--------------------|
| Honigertrag | % relativ zum Mittel  | 0.30               | kg                    | 0.25               |
| Sanftmut    | % des Bestwertes      | 3.00               | Punkte, 1-4           | 2.00               |
| PIN-Test    | % ausgeräumter Zellen | 0.10               | % ausgeräumter Zellen | 0.10               |

Die Einheit, die im Fragebogen für den Honigertrag benutzt wurde, war die prozentuale Abweichung vom Standmittel und nicht Kilogramm. Durchschnittliche Honigerträge auf unterschiedlichen Ständen können stark voneinander abweichen, sodass ein zusätzliches Kilogramm Honig für einen Züchter viel mehr bedeuten kann als für einen anderen. Es wurde angenommen, dass die prozentuale Abweichung ein besseres Bild der Relevanz liefert. Für Sanftmut wurde die prozentuale Relation zum Bestwert (=4) anstelle der tatsächlichen Punkte von 1 bis 4 genutzt, da diese Skala einfacher zu interpretieren ist.

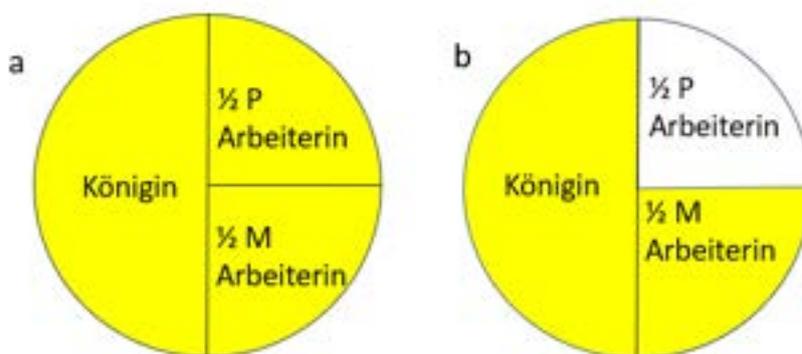
In Tabelle 5, wurden die resultierenden Gewichte für die allgemein benutzten Einheiten kg, Punkte und Prozentpunkte umgerechnet. Ist zum Beispiel der Honigertrag 5 kg über dem Standmittel, die Sanftmut 0,1 Punkte unterhalb des Standmittels und der PIN-Test 5% oberhalb des Standmittels, dann errechnete sich der Gesamtwert als  $0,25 \times 5 - 2,00 \times 0,1 + 0,10 \times 5 = 1,55$ . Natürlich repräsentieren die in dieser Weise bestimmten Gewichte nur die gegenwärtigen aggregierten Präferenzen der 21 Mitglieder der Arbeitsgruppe und nicht unbedingt auch die zukünftigen oder die anderer Gruppen. Auch die Präferenzen von individuellen Mitgliedern können abweichen.

### Zuchtziele für unterschiedliche Zielgruppen

Die Erkenntnis, dass die Gewichte in Tabelle 5 die aggregierten Vorlieben dieser Gruppe von 21 Imkerinnen und Imkern widerspiegelt, verdeutlicht, dass es wichtig ist, eine passende Zielgruppe zu definieren für die die Gewichte und somit das Zuchtziel bestimmt sind. Die zu beantwortende Frage ist: "Welches ist die Zielgruppe, der das Zuchtprogramm nutzen soll?". Das Zuchtziel wird natürlich variieren, je nachdem ob sich die Zielgruppe hauptsächlich für den Erhalt einer Unterart, für hohe Honigerträge, für sanftmütige Bienen in einer urbanen Umgebung oder für Gelee Royale interessiert. Doch auch subtilere Unterschiede können auftreten.

Ein spezielles Problem erwächst aus der Tatsache, dass die Volksleistung bei den meisten Merkmalen sowohl von der Genetik der Königin als auch von der Genetik der Arbeiterinnen abhängt.

Beispielsweise kann sich der Königinneneffekt beim Merkmal Honigertrag durch ihre Eilegekapazität sowie durch pheromonelle Einflussnahme auf das Volk äußern, wohingegen sich der Arbeiterinneneffekt durch Sammeltrieb und Flügelkraft ergeben kann. Abbildung 3 zeigt das relative Gewicht von Königinnen- und Arbeiterinneneffekt im Zuchtziel für zwei Situationen. In der ersten Situation besteht die Zielgruppe aus Imkerinnen und Imkern, die kontrollierte Anpaarung benutzen; in der zweiten Situation hingegen wird in der Zielgruppe freie Anpaarung der Königinnen praktiziert. Beide Zielgruppen arbeiten mit Königinnen, die aus dem Zuchtprogramm stammen, für das wir unser Zuchtziel herleiten.



**Abbildung 3.** Beiträge von Königinnen und Arbeiterinnen mit ihren Eltern zur Volksleistung für kontrollierte (a) und unkontrollierte Anpaarung (b). Gelb zeigt die Genetik, die aus einem Zuchtprogramm stammt, weiß symbolisiert zufällige Genetik (verursacht durch offene Anpaarung).

Abbildung 3a zeigt eine geschlossene Honigbienenpopulation, aus der die Zielgruppe kontrolliert angepaarte Königinnen verwendet. Betrachtet man die Leistung eines Volkes, zeigt der linke Halbkreis, dass der Königinneneffekt für die Hälfte des Zuchtwertes für jedes Merkmal verantwortlich

ist. Der Arbeiterinneneffekt steuert die andere Hälfte bei, wobei die Hälfte dieser Hälfte von den angepaarten Drohnen stammt (paternaler Beitrag, P) und die andere Hälfte von der Königin selbst (maternaler Beitrag, M). Sowohl paternaler als auch maternaler Beitrag zum Arbeiterinneneffekt stammen ursprünglich von Königinnen, die entweder vermittelt ihrer Drohnen Spermazellen oder selbst Eizellen generieren. Prinzipiell kann jede Königin auf maternaler und paternaler Seite zu den Arbeiterinneneffekten beitragen. Daher erhält der Arbeiterinneneffekt im Zuchtziel das gleiche Gewicht wie der Königinneneffekt.

Nehmen wir nun die Situation an, dass aus der Zielgruppe kontinuierlich Königinnen von Züchtern gekauft, diese dann aber frei angepaart werden. Dann ließe sich argumentieren, dass diese Imkerinnen und Imker mit ihren freiverpaarten Königinnen die relevante Zielgruppe des Zuchtprogramms sind. Abbildung 3b zeigt die Situation. Die Bienenzucht hat keine Auswirkung auf die Qualität des paternalen Teils des Arbeiterinneneffekts in den Völkern und somit sollte der Königinneneffekt den doppelten Wert des Arbeiterinneneffekts erhalten. Es ist wahrscheinlich, dass die in Abbildung 3a und 3b dargestellten Situationen in der Praxis nebeneinander auftreten. Man kann dann den Arbeiterinnen- und Königinneneffekt entsprechend der relativen Häufigkeiten der beiden Situationen gewichten.

In der Praxis ist es nicht möglich, zwischen Arbeiterinneneffekt und Königinneneffekt zu unterscheiden, sofern keine statistischen Methoden wie in Kapitel 4 zur Zuchtwertschätzung herangezogen werden. Wenn Zuchtwerte jedoch in dieser Weise bestimmt werden, verdient die Gewichtung von Königinnen- und Arbeiterinneneffekt einige Aufmerksamkeit.

### Schlussbemerkungen

Ein Zuchtziel beschreibt die Eigenschaften, die durch Selektion verändert werden sollen. Für ein operatives Zuchtziel sollten nicht nur die relevanten Merkmale sondern auch ihre relative Wichtigkeit bestimmt werden. Auf diese Weise erhält jedes Volk eine Gesamtbewertung, nach der man die Völker ordnen kann. Es sollte erwähnt werden, dass diese Gewichte sich auf die Eigenschaften im Zuchtziel beziehen und nicht auf die phänotypischen Daten, die man an den Einzelvölkern beobachtet. Der Grund ist, dass Merkmale in ihrer Heritabilität variieren und untereinander korreliert sind. In der Praxis werden die selben Gewichte jedoch auch oft für die reinen Leistungsdaten verwendet, da die nötigen Informationen für eine Umwandlung der Gewichte meist fehlen.

### Literatur

- Brascamp, E.W., Bijma, P., Van der Lans, I. (2025) Derivation of weights for traits in a breeding goal for honeybees. In preparation.
- Brother Adam, 1987. Breeding the honey bee. Northern Bee Book, Scout Bottom Farm, Mytholmroyd, Hebden Bridge, West Yorkshire. This book is a translation of Züchtung der Honigbiene, 1982.
- Büchler, R., Uzunov, A., Costa, C., Meixner, M., Le Conte, Y., Mondet, F., Kovacic, M., Andonov, S., Carreck, N.L., Dimitrov, L., Basso, B., Bienkowska, M., Dall'Olio, R., Hatjina, F., Wirtz, U. (2022) EurBeST – A pilot study testing varroa-resistant bees under commercial beekeeping conditions. American Bee Journal 162(2), 213-215. DOI 10.3896/IBRA.1.52.1.07

- Byrne, T.J., Amer, P.R., Fennessy, P.F., Hansen, P., Wickham, B.W. (2011) A preference-based approach to deriving breeding objectives: applied to sheep breeding. *Animal* 6:5, 778–788. DOI:10.1017/S1751731111002060
- Guichard, M., Neuditschko, M., Fried, P., Soland, G., Dainat, B. (2019) A future resistance breeding strategy against *Varroa destructor* in a small population of the dark honey bee, *Journal of Apicultural Research*, 58:5, 814-823, DOI: 10.1080/00218839.2019.1654966
- Hazel, L.N. (1943) The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics* 28, 476-490.
- Nielsen, H.M., Amer, P.R., Byrne, T.J. (2014) Approaches to formulating practical breeding objectives for animal production systems. *Acta Agriculturae Scand Section A*, 2014 Vol. 64, No. 1, 2-12. DOI:10.1080/09064702.2013.82723

## Kapitel 3

# Quantitative Genetik

### Einführung

Die Intention hinter Selektionsbestrebungen ist es, genetischen Fortschritt zu erzielen. Selektion beinhaltet die Auswahl besserer Völker um eine neue Generation von Königinnen zu generieren, die dann auch mit überlegenen Drohnen befruchtet werden sollten. Die Intention ist, dass diese neue Generation von Königinnen Völker gründen soll, die bessere Leistungen als die Völker der vorherigen Generation erbringen. Es ist jedoch oft nicht einfach zu bestimmen, ob die neue Generation wirklich besser abschneidet als die ältere und es kann sogar vorkommen, dass die neue Generation der alten genetisch überhaupt nicht überlegen ist. Warum ist das so? Warum ist es schwierig Unterschiede zwischen Generationen zu bestimmen und wie kann es sein, dass eine Generation mit überlegenen Eltern genetisch nicht besser ist als die Vorgängergeneration?

Zweck dieses Kapitels ist es, die Probleme greifbar zu machen, die Unterscheidung zwischen Genetik und Umwelt bei der Volksbewertung zu verstehen und Einsicht in die Rolle des Zufalls bei der Vererbung zu erlangen. Unsere Erfahrung zeigt, dass Züchterinnen und Züchter dazu neigen, die Rolle der Genetik zu überschätzen, wenn sie unterschiedliche Völker hinsichtlich ihrer Leistungen vergleichen. Des weiteren tendieren Züchterinnen und Züchter dazu, hervorzuheben, wenn Nachkommen ihren Eltern ähneln und zu ignorieren, dass dies nicht immer der Fall ist.



Wir werden zuerst kurz die DNA als Grundlage der Genetik erklären und dann verschiedene Aspekte der quantitativen Genetik behandeln. Wofür steht hier das Wort "quantitativ"? Aus unserer Sicht signalisiert es, dass wir uns mit komplexen Merkmalen beschäftigen, also mit Merkmalen, die auf physiologischen Prozessen beruhen, von denen jeder wahrscheinlich von mehreren Genen beeinflusst wird. Folglich werden komplexe Merkmale von vielen Genen beeinflusst und nicht nur von einem oder zweien.

Die DNA als Grundlage der Genetik und die Art und Weise der Vererbung der DNA von Eltern auf Nachkommen wird klarstellen, dass der Zufall eine signifikante Rolle spielt. Später werden wir sehen, dass Nachkommen im Mittel ihren Eltern ähneln, dass es aber in der Regel Varianz zwischen den Nachkommen gibt. Ein detaillierteres Studium der quantitativen Genetik erlaubt uns den Grad der Vererbung zu quantifizieren und ermöglicht uns vorherzusagen, zu welchem Grade Nachkommen selektierter Eltern im Mittel eine bessere Leistung erbringen werden als die Vorgeneration.

## DNA - Grundlage der Genetik

Begriffe wie "Genetik" oder "DNA" lassen sich leicht mit verwandten Begriffen assoziieren: zum Beispiel "Gene", "Allele", "Doppelhelix", "Chromosomen" und so weiter. All diese Fachbegriffe können leicht zu Verwirrung führen. In diesem Abschnitt werden wir erklären, was all diese Begriffe bedeuten, wie sie zusammenwirken und was ihre Verbindung zur Bienenzucht ausmacht.

Tatsächlich ist die Genetik von Drohnen etwas einfacher zu beschreiben als die von Königinnen und Arbeiterinnen, weswegen wir unsere Erläuterungen mit dieser Kaste beginnen. Die DNA eines Drohns kann man sich als eine sehr lange Kette von Informationen vorstellen. Tatsächlich ist diese Kette in Form der berühmten Doppelhelix angeordnet, aber für unsere Zwecke spielt dieser geometrische Aspekt keine Rolle. Wir können uns die Kette als gerade und flach vorstellen. Mit "sehr lang" meinen wir, dass die DNA eines Drohns aus ca. 250 Millionen Basiseinheiten besteht. Von kleinen Unregelmäßigkeiten abgesehen stimmt diese Länge der DNA für alle Honigbiendrohnen überein. Gruppen von benachbarten Basiseinheiten (meist mehrere Tausend) bilden funktionelle Einheiten, die sogenannten Gene. Gene können unterschiedliche Proteine codieren und dadurch biochemische Prozesse beeinflussen. Die überwiegende Mehrheit aller Gene trägt für alle Honigbiendrohnen die gleiche Information. Diese Gene definieren den Drohn als eine Honigbiene im Unterschied zu, etwa, einer Banane. Der kleinere Teil der Gene (immer noch etwa 10000), die sich bei unterschiedlichen Drohnen tatsächlich unterscheiden können, führen jedoch immer noch zu großen Unterschieden zwischen Individuen, einfach weil die Gesamtzahl an Basiseinheiten und Genen so groß ist. Meist ist es praktischer, sich die DNA eines Drohns nicht als Kette von 250 Millionen Basiseinheiten vorzustellen, sondern als Kette von ca. 10000 Genen. Da ein Gen aus vielen Basiseinheiten besteht, kann es sehr viele unterschiedliche Ausprägungen annehmen; die Mehrheit der Gene kann sich daher für unterschiedliche Drohnen im Detail unterscheiden. Wir nennen die unterschiedlichen Ausprägungen, die ein Gen annehmen kann, seine *Allele*. Ein noch größerer Blick auf die DNA führt zum Begriff der Chromosomen. Tatsächlich ist die DNA eines Drohns nämlich nicht eine einzelne zusammenhängende Kette, sondern teilt sich in 16 einzelne Segmente, die Chromosomen. Bei der Zellteilung wickeln sich diese Segmente zu der X-förmigen Struktur auf, die man allgemein mit Chromosomen verbindet.

Der Unterschied zwischen weiblichen Bienen (also Königinnen und Arbeiterinnen) und männlichen Bienen (also Drohnen) liegt darin, dass bei weiblichen Bienen die Genetik doppelt vorliegt. Anstelle einer Kette sollte man sich die DNA als zwei Ketten vorstellen. Anstelle von Basiseinheiten gibt es Basenpaare; statt 16 Chromosomen gibt es 16 Paare von Chromosomen und jedes Gen liegt in Form von zwei Allelen vor. Wenn diese beiden Allele identisch sind, sagen wir, dass die Königin oder Arbeiterin bei diesem Gen homozygot ist, anderenfalls nennen wir sie heterozygot. Allgemein nennt man Organismen mit zwei DNA-Ketten diploid, während Organismen, die wie Drohnen nur einen DNA-Strang besitzen, haploid genannt werden. Insgesamt bezeichnet man Honigbienen als haplo-diploid.

Der Grund für die fundamentale Bedeutung der Genetik für die Honigbienezucht liegt darin, dass die DNA vererbt wird. Wenn eine Königin ein unbefruchtetes Ei legt, aus dem sich ein Drohn entwickelt, wird dieser Drohn für jedes Gen eines der beiden Allele der Königin erben. Wenn die

Königin also 10000 Gene mit je zwei Allelen besitzt, gibt es theoretisch  $2^{10000}$  mögliche genetische Konfigurationen, die ein Drohn von einer Königin erben kann. Das ist eine unvorstellbar große Zahl! Diese muss tatsächlich etwas kleiner angesetzt werden, denn die Königin wird bei einigen Genen homozygot sein, sodass es keine Rolle spielt, welches ihrer beider Allele sie weitergibt. Des Weiteren gibt es eine Tendenz, dass benachbarte Gene gekoppelt sind, sodass sie mit hoher Wahrscheinlichkeit von der gleichen der beiden Chromosomenkopien stammen. Dennoch sind die Möglichkeiten der Mendelschen Streuung, also dem Vererben von unterschiedlicher Genetik, enorm und Drohnen, die von der gleichen Königin abstammen, können sich genetisch stark unterscheiden. Wird ein Ei befruchtet um sich sodann in eine weibliche Biene zu entwickeln, stammt eines der beiden Allele an jedem Genort wie bei Drohnen von der Mutterkönigin. Welches der beiden Allele vererbt wird, ist ein Zufallsprozess, der Mendelsche Streuung genannt wird. Benannt ist er nach Gregor Mendel, der die Merkmalsvererbung hauptsächlich bei Erbsen, aber auch bei Honigbienen, untersuchte. Das andere Allele stammt vom Vaterdrohn. Da Drohnen haploid sind, gibt es hier keinen Raum für Mendelsche Streuung. Diese findet statt, wenn der Drohn gebildet wird. Zwei Arbeiterinnen, die den gleichen Vaterdrohn besitzen, unterscheiden sich nur durch die Streuungseffekte der mütterlichen Vererbung. Ein weiterer Treiber der genetischen Varianz innerhalb eines Volkes ist aber natürlich, dass unterschiedliche Arbeiterinnen auch unterschiedliche Vaterdrohnen besitzen können.

Wie wir oben erklärt haben, sind Gene funktionelle Einheiten in der DNA und ihre biochemischen Eigenschaften können verschiedene Merkmale der Honigbiene beeinflussen. Es kann passieren, dass ein einzelnes Gen eine spezifische Eigenschaft vollständig bestimmt. Wenn beispielsweise eine diploide Larve am sogenannten Sex-Gen (*csd*) homozygot ist, beginnt sie sich nicht in eine Arbeiterin sondern in einen diploiden Drohn zu entwickeln. Unter natürlichen Bedingungen werden solche diploiden Drohnen noch in der Entwicklungsphase von den Ammenbienen getötet. Die meisten interessanten Merkmale der Honigbiene, wie das Sammelverhalten oder die Sanftmut, werden hingegen von vielen Genen beeinflusst.

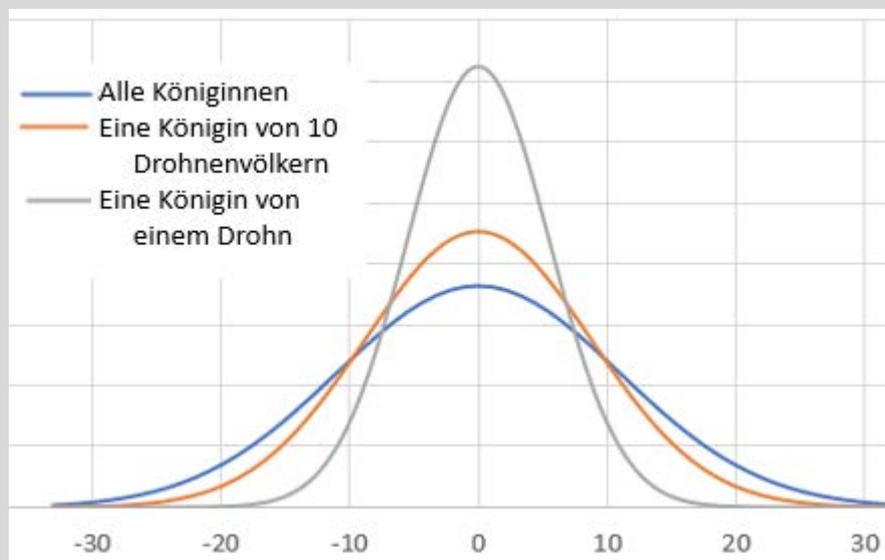
Die generelle Idee besteht darin, dass jedes Allel eines Gens einen kleinen positiven oder negativen Einfluss auf das Merkmal hat. Die genetische Qualität einer Biene (ihr sogenannter wahrer Zuchtwert) ergibt sich als Summe all dieser kleinen Alleleffekte. Tatsächlich ist diese Annahme eine Vereinfachung der Realität, da sich Alleleffekte nicht immer additiv verhalten. Stattdessen kann es zu Interaktionen zwischen unterschiedlichen Genen kommen. Interaktionen zwischen den beiden Allelen eines Gens nennt man Dominanzeffekte, wohingegen Interaktionen zwischen unterschiedlichen Genen Epistaseeffekte genannt werden.

Die generelle Idee hinter jeder Zucht ist, dass sich durch die Selektion von überlegenen Königinnen und Drohnen zur Reproduktion mehr und mehr günstige Allele in der Population ansammeln. Im Allgemeinen ist das tatsächlich das, was man erwarten kann. Man beachte jedoch, dass diese Idee fundamental auf der Annahme beruht, dass sich die meisten Alleleffekte additiv verhalten. Wenn die phänotypische Überlegenheit einer Königin vom Zusammenspiel unterschiedlicher Gene herrührt (also von Dominanz- oder Epistaseeffekten), gibt es keine Garantie, dass ein Nachkomme, der nur die Hälfte der mütterlichen Gene erbt, ebenfalls von solchen Effekten profitieren wird. Dies ist ein Teilgrund, warum überlegene Eltern unterlegenen Nachwuchs haben können.

### Die Rolle des Zufalls

In diesem Paragraph wollen wir die Rolle des Zufalls hervorheben. Betrachten wir eine einzelne Königin, erhält diese eine zufällige Hälfte der Allele ihrer Mutter, die in deren Ei gelandet sind. Dieses Ei verbindet sich mit dem Spermium eines Drohns, welches eine zufällige Hälfte der Allele der Drohnenmutter enthält. Die Abbildung illustriert den großen Einfluss des Zufalls. Die flachste Kurve (blau) zeigt die Verteilung aller genetischen Wertigkeiten (wahre Zuchtwerte) aller Königinnen einer Generation. Nach Definition besitzen die Königinnen einen durchschnittlichen wahren Zuchtwert von 0 kg Honig. Etwa 32% der Königinnen besitzen einen wahren Zuchtwert von mehr als 5 kg Honig. Betrachten wir nun eine jungfräuliche Königin, die die Tochter einer Königin mit wahren Zuchtwert von 0 kg und einem Drohn mit ebenfalls verschwindendem wahren Zuchtwert ist. Natürlich erwarten wir, dass auch der wahre Zuchtwert der Tochter bei 0 kg Honig liegen wird. Es gibt jedoch eine gewisse Streuung um diesen Wert von 0 kg. Die Tochter entwickelte sich aus einem Ei mit einer zufälligen Allelauswahl ihrer Mutter (verbunden mit einer fixen Samenzelle). Die graue Kurve stellt die Wahrscheinlichkeitsverteilung der wahren Zuchtwerte die jungfräuliche Königin dar. Dies kann auch als die Verteilung der wahren Zuchtwerte von vielen Jungfräulichen Königinnen, die alle von der selben Königin und dem selben Drohn abstammen, interpretiert werden. Wenig überraschend ist diese Verteilung enger, aber nicht so scharf wie manche Leserin und mancher Leser es vielleicht erwartet (oder erhofft) hätten. Dazwischen liegt die orangene Kurve. Diese spiegelt den Fall wider, dass eine Königin von einem Drohn abstammt, der unter vielen Drohnen zufällig ausgewählt wurde, wobei alle Drohnen von einer Gruppe von 10 Geschwisterköniginnen produziert wurden.

Beim Betrachten dieser Kurven kann man leicht alle Zuversicht in Bezug auf Vererbung und Selektion verlieren. Dies wäre jedoch ein Fehler. Dennoch sollte man sich der Notwendigkeit bewusst sein, mit großen Völkerzahlen zu arbeiten. Anderenfalls wird man als Züchterin oder Züchter oft durch das Fehlen von nachhaltigen Resultaten enttäuscht werden.



**Abbildung 1.** Verteilungen der wahren Zuchtwerte (kg Honigertrag) aller Königinnen einer Generation (blau), aller möglichen wahren Zuchtwerte einer Einzelkönigin, die aus einem Volk stammt dessen Königin mit Drohnen von 10 Drohnenproduzentinnen angepaart wurde (orange) und von Einzelköniginnen, deren gemeinsame Mutter mit dem Spermia eines einzigen Drohns besamt wurde (grau).

## Heritabilität

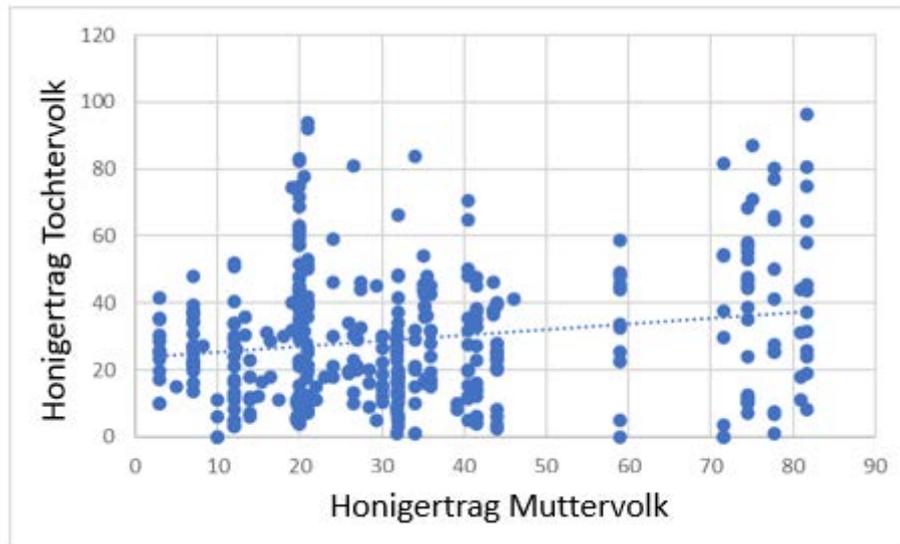
Viele Merkmale der Honigbiene, wie Honigertrag oder Milbenbefall, werden maßgeblich von der Umwelt bestimmt. Steht ein Volk in einer Gegend mit vielen blühenden Pflanzen, wird es mehr Honig produzieren als in einer lebloseren Umgebung. Der erste Schritt zur Bewertung eines Merkmals ist es daher stets, die Umwelteffekte auszufiltern. Selbst bei einfachen Selektionsstrategien, die auf phänotypischer Selektion basieren, sind die attraktivsten Völker nicht unbedingt diejenigen, die die absolute beste Leistung erbringen, sondern diejenigen, die den anderen Völkern in der selben Umgebung am deutlichsten überlegen sind.

Wenn Völker am gleichen Stand und somit in der gleichen Umwelt gehalten werden, können unterschiedliche Gene tatsächlich ein Hauptgrund für beobachtete Unterschiede bei den Völkern sein. Es gibt jedoch natürlich auch andere Einflüsse. Zum Beispiel kann aggressives Verhalten bei der Inspektion eines Volkes durch zufällige Aktionen der Imkerin oder des Imkers oder die zufällige Anwesenheit eines Raubtiers ausgelöst werden. Zusammengefasst nennt man all diese nicht-genetischen Effekte die Residualeffekte eines Merkmals. Insgesamt bestimmt sich die Leistung eines Volkes also aus der Umwelt, den Genen und den Residualeffekten. Die Heritabilität eines Merkmals wie Sanftmut oder Milbenbefall misst für Völker in der gleichen Umgebung, in welchem Ausmaß ihr Phänotyp genetisch bestimmt ist. Der Begriff Heritabilität (= Erblichkeit) wurde gewählt, weil dieser Wert bemisst, wie gut sich ein Merkmal von Generation zu Generation vererben lässt. Erbringt ein Volk eine bessere Leistung als ein anderes Volk in der gleichen Umgebung in Bezug auf ein Merkmal mit hoher Heritabilität, dann liegt diese bessere Leistung wahrscheinlich in besseren Genen begründet. Und da Gene an die Nachkommen weitergegeben werden, ist es wahrscheinlich dass das bessere Volk auch bessere Tochtervölker als das unterlegene Volk generieren wird. Ist die Heritabilität hingegen niedrig, wurde die bessere Leistung des ersten Volkes wahrscheinlich durch zufällige Residualeffekte bewirkt und es gibt keine Garantie, dass auch die Nachkommen eine gute Leistung zeigen werden.

Für gewöhnlich wird die Heritabilität als eine Zahl zwischen 0 und 1 angegeben, wobei 0 bedeutet, dass das Merkmal überhaupt nicht von den Genen beeinflusst wird, während 1 anzeigt, dass es gar keine Residualeffekte gibt und alle Unterschiede zwischen Völkern in der gleichen Umgebung ausschließlich genetischen Ursprungs sind. In der Realität treten die Werte 0 und 1 kaum auf und die Heritabilitäten für einzelne Merkmale liegen irgendwo dazwischen. Zum Beispiel schätzten Hoppe *et al.* (2020) die Heritabilität für Sanftmut auf 0,28 und die Heritabilität für die Varroa-Befallsentwicklung auf 0,05. Dies bedeutet, dass sich Sanftmut einfacher als die Befallsentwicklung über Generationen hinweg vererben lässt. In der Praxis existieren verschiedene konkurrierende Konzepte für "Heritabilitäten" bei der Honigbiene (siehe Textbox) und einige davon erlauben sogar Werte größer als eins.

Wir rekapitulieren: Bei größerer Heritabilität erwartet man, dass Nachkommen eher ihren Eltern ähneln. Abbildung 2 zeigt die Relation zwischen den Honigerträgen von Völkern und denen ihrer Muttervölker aus einem Datensatz niederländischer Bienenzüchter. Jeder Punkt repräsentiert die Kombination eines Volksertrags und des zugehörigen Muttervolkertrags. Eine Linie wurde gezogen, die die lineare Beziehung zwischen beiden Werten am besten repräsentiert, die sogenannte Regressionsgerade. Im Schnitt führte jedes Kilogramm mehr unter den Muttervölkern zu 170 g höherem Ertrag unter den Tochtervölkern. Wohlgedenkt, *im Schnitt*. Wie man anhand der vertikalen

Anordnung von Punkten in der Abbildung erkennen kann, haben die meisten Mütter mehrere Töchter und die Varianz der Honigleistungen der einzelnen Töchter ist erheblich. Dennoch, im Mittel steigt der Honigertrag der Töchter an, wenn sich derjenige der Muttervölker erhöht.



**Abbildung 2.** Honigertrag von Tochtervölkern (vertikale Achse) in Kombination mit dem Honigertrag ihrer Muttervölker (horizontale Achse), beide Angaben in kg.

Ein durchschnittlicher Zugewinn von 0,17 kg Honig der Tochtervölker bei einer Verbesserung der Muttervölker um 1 kg mag gering erscheinen. Man beachte jedoch folgendes: Zunächst einmal wird der Honigertrag nicht nur von den Genen sondern auch von der Umwelt und von Residualeffekten bestimmt. Weiter bestimmt sich die genetische Qualität einer Tochter nicht nur durch ihre Mutter sondern auch durch die Drohnen, mit denen sich die Mutter gepaart hat. Folglich ist das theoretisch zu erwartende Maximum für die Steigung der Regressionsgerade 0,50 für den Fall, dass das Merkmal vollständig erblich ist und sich alle Völker in der gleichen Umgebung befinden. Unter der Annahme, dass alle Völker den gleichen Umweltbedingungen ausgesetzt waren, können wir die Heritabilität aus Abbildung 2 als die doppelte Steigung der Regressionsgerade schätzen,  $2 * 0,17 = 0,34$ . Der Faktor 2 rührt von dem Fakt her, dass die Königin die Hälfte der Genetik der Arbeiterinnen im Volk beisteuert, während die andere Hälfte von den verpaarten Drohnen stammt. In der Praxis werden Heritabilitäten mit aufwändigeren statistischen Methoden geschätzt, die nicht nur Mutter-Tochter-Beziehungen betrachten, sondern alle möglichen Verwandtschaftsbeziehungen, die sich aus dem Stammbaum ergeben. Der gegenwärtige Standard ist die sogenannte Tiermodell-Methodologie, die auch zur Zuchtwertschätzung herangezogen wird, die wir in Kapitel 4 behandeln werden.

Ein Beispiel für geschätzte Heritabilitäten in einem großen Datensatz findet sich in Tabelle 1.

**Tabelle 1.** Geschätzte Heritabilitäten für Honigertrag, Sanftmut, Wabensitz, Schwarmträgheit, PIN-Test und Milbenbefallsentwicklung (MBE) nach Hoppe *et al.* (2020) aus dem Beebreed-Datensatz ([www.beebreed.eu](http://www.beebreed.eu)).

| HONIG | SANFTMUT | WABENSITZ | SCHWARM | PIN-TEST | MBE  |
|-------|----------|-----------|---------|----------|------|
| 0.14  | 0.28     | 0.28      | 0.14    | 0.21     | 0.05 |

Die geschätzte Heritabilität für den Honigertrag in Tabelle 1 unterscheidet sich von dem Wert, den wir aus Abbildung 2 bestimmt haben. Dies ist kein Widerspruch. Der niederländische Datensatz ist nur ein kleiner Teil des großen Beebreed-Datensatzes, der hauptsächlich Völker aus Deutschland und Österreich enthält. Der Schätzwert aus Abbildung 2 basiert auf der Regression von Tochterleistungen auf die Leistungen ihrer Mütter, wohingegen der Wert in Tabelle 1 auf der Tiermodell-Methodologie beruht, die alle Verwandtschaften miteinbezieht. Die Tabelle zeigt, dass die geschätzten Heritabilitäten niedrig (Befallsentwicklung) bis moderat (Honigertrag) sind. Die Schätzwerte liegen durchgängig nicht sehr hoch, was bedeutet, dass die Leistung von Töchtern nicht einfach und sicher vorhergesagt werden kann. Ein verlässlicher Zuchtfortschritt benötigt daher große Populationen.

### Heritabilität

Die Heritabilität ist ein Maß, zu welchem Grad Unterschiede zwischen Individuen vererbt werden können. Beträgt die Heritabilität etwa 0,34, bedeutet dies, dass 34% der beobachteten Unterschiede zwischen Individuen in der gleichen Umgebung durch genetische Unterschiede und 66% durch Residualeffekte bewirkt werden. In Abbildung 2 ist die Steigung der Regressionsgerade 0,17. Dies kann so interpretiert werden, dass die Heritabilität  $2 \times 0,17 = 0,34$  ist, da sich nur die Hälfte der genetischen Unterschiede von Töchtern aus den Müttern ergeben und die andere Hälfte aus den Drohnen, die sich mit den Müttern gepaart haben.

Der Grad, zu dem Unterschiede zwischen Individuen erblich sind, wird als Heritabilität bezeichnet. Um diese mit statistischen Ausdrücken zu definieren, benötigen wir das Konzept der Varianz, welche ein statistisches Maß für Unterschiedlichkeit darstellt. In eine Formel gegossen, bedeutet dies:

$$\text{Heritabilität} = (\text{genetische Varianz}) / (\text{genetische Varianz} + \text{Residualvarianz})$$

Der Nenner, also die Summe aus genetischer Varianz und Residualvarianz, wird auch als phänotypische Varianz bezeichnet.

Oben haben wir die doppelte Steigung der Regressionsgeraden als Schätzwert für die Heritabilität bestimmt. Für Honigbienen ist diese Interpretation aus unterschiedlichen Gründen nicht ganz zutreffend.

Der erste Grund ist nicht spezifisch für die Honigbiene. Doch wie wir am Anfang dieses Paragraphen erklärt haben, sollte ein erster Schritt immer das Ausfiltern der Umwelteinflüsse sein. Wenn wir die Heritabilität direkt aus der Regression ableiten, nehmen wir implizit an, dass alle Völker der gleichen oder zumindest sehr ähnlichen Umwelteinflüssen ausgesetzt waren. Für den hier dargestellten Datensatz ist unklar, in welchem Maße dies der Fall ist, man wird jedoch annehmen müssen, dass die Völker auf unterschiedlichen Testständen mit unterschiedlichen Umweltbedingungen standen.

Ein weiterer Grund liegt darin, dass Merkmale wie Honigertrag nicht nur von der Genetik der Arbeiterinnen, sondern auch von der Genetik der Königin beeinflusst werden. So spielt zum Beispiel die Fähigkeit der Arbeiterinnen, Nektar zu finden, eine Rolle, während die Königin über ihre Pheromone ebenfalls Einfluss auf das Volksverhalten nimmt. Es handelt sich um genetisch voneinander verschiedene Eigenschaften, die sich den Arbeiterinnen und der Königin zuordnen lassen. Eingehende Analysen ermöglichen es, sowohl den genetischen Königinneneffekt als auch den Arbeiterinneneffekt auf ein Merkmal getrennt voneinander zu schätzen. Meist stellt man fest, dass die beiden Effekte negativ miteinander korreliert sind. Die einfache Regressionsanalyse kann diese Effekte nicht voneinander trennen und ist daher strukturell fehleranfällig. Des Weiteren werden Merkmale für Völker und nicht für einzelne Bienen gemessen. Normalerweise liegt der

Faktor 2, den wir benutzt haben, um die Heritabilität aus der Steigung zu bestimmen, dennoch annähernd korrekt, jedoch können sich leichte Abweichungen zeigen.

Die Heritabilität aus der Regressionssteigung zu bestimmen ist nur eine mögliche Schätzmethode. Der gegenwärtige Standard ist die sogenannte Tiermodell-Methodologie, bei der die genetischen Effekte sowohl der Königinnen als auch der Arbeiterinnen geschätzt werden. Eine erfolgreiche Anwendung dieser Methode benötigt jedoch große Datensätze mit Daten über mehrere Generationen. Hoppe *et al.* (2020) liefern hierfür ein gutes Beispiel. Der Wert der Heritabilität hängt von der verwendeten Methode zur Parameterschätzung ab. Daher ist es bei berichteten Heritabilitätswerten wichtig zu wissen, wie diese geschätzt wurden und was genau unter dem Begriff verstanden wird.

### **Wiederholbarkeit**

Der Wiederholbarkeitskoeffizient ist ein Maß zu welchem Grade wiederholte Beobachtungen am selben Volk einander ähneln. Bestimmt man beispielsweise den Varroa-Befall mehrmals, bedeutet eine hohe Wiederholbarkeit, dass Völker, die zu Beginn einen großen Befall haben, diesen auch später zeigen. Wenn es zwei Beobachtungen je Volk gibt, kann die Wiederholbarkeit einfach als Korrelationskoeffizient zwischen der ersten und der zweiten Beobachtung berechnet werden. (Also als Kennzahl, wie nahe die Punkte an der Regressionsgerade liegen, wenn man die zweite Beobachtung gegen die erste aufzeichnet.) Wenn man annimmt, dass wiederholte Beobachtungen das selbe Merkmal beschreiben, wird die Wiederholbarkeit größer sein als die Heritabilität, und zwar um den Grad, zu dem die Residualunterschiede zwischen den Völkern permanent sind. Wenn aber alle Residualunterschiede zwischen Völkern nicht permanent sind und sich andauernd verändern, entspricht der erwartete Schätzwert für die Wiederholbarkeit gerade der Heritabilität. Mit anderen Worten: Der Schätzwert für die Wiederholbarkeit ist die obere Grenze für die Heritabilität. Wenn für jedes Volk nicht zwei sondern mehrere Beobachtungen vorliegen, existieren ebenfalls Techniken zur Berechnung der Wiederholbarkeit, die dem Konzept der Korrelation für zwei Beobachtungen entspricht.

### **Genetische Korrelation und korrelierte Zuchtauswirkungen**

Der Korrelationskoeffizient misst, inwieweit zwei Merkmale gekoppelt sind und somit die Stärke der Tendenz, dass sie gleiches Verhalten zeigen. Wenn man beispielsweise bei 100 Völkern jeweils Sanftmut und Wabensitz bewertet, werden Völker mit einer guten Bewertung für Sanftmut in der Regel auch beim Wabensitz gut abschneiden. Dies ist ein Beispiel für eine starke Tendenz. Misst man hingegen den Milbenbefall von 100 Völkern im Sommer und misst im nächsten Frühjahr die Volksstärke, wird man wahrscheinlich nur eine sehr schwache Tendenz beobachten, möglicherweise eine negative. Hohe Befallsraten gehen oft mit hoher Wintersterblichkeit einher. Allgemein kann der Korrelationskoeffizient Werte zwischen minus 1 und plus 1 annehmen. Ein Wert von 0,8 zwischen Sanftmut und Wabensitz und von -0,3 zwischen Milbenbefall und Frühlingsvolksstärke erscheinen realistisch. Die Korrelationen zwischen Sanftmut und Wabensitz und zwischen Milbenbefall und Volksstärke im Frühjahr beziehen sich auf Beobachtungen an Völkern. Diese werden zum Teil genetische und zum Teil umweltbedingte oder residuale Ursachen haben. Die genetische Korrelation liefert ein Maß für die Kopplung genetischer Zugewinne für zwei Merkmale. Für die Selektion ist die genetische Korrelation deutlich wichtiger als die allgemeine, phänotypische Korrelation. Die genetische Korrelation zwischen Sanftmut und Wabensitz ist hoch. Das heißt, wenn

man seine Völker auf Sanftmut selektiert und den Wabensitz vollkommen außer acht lässt, ist zu erwarten, dass sich nicht nur die Sanftmut im Laufe der Zeit verbessert, sondern auch der Wabensitz durch eine sogenannte korrelierte Zuchtauswirkung. In einem Zuchtprogramm bezieht sich die Selektion immer auf eine begrenzte Anzahl an Merkmalen und man sollte sich der Möglichkeit ungewollter korrelierter Zuchtauswirkungen bewusst sein. Zum Beispiel könnte eine korrelierte Zuchtauswirkung einer Selektion auf Honigertrag sich in einer reduzierten Krankheitsresistenz äußern. Dies ist jedoch eine komplizierte Angelegenheit, denn genetische Korrelationen sind nicht einfach zu bestimmen und können sich für unterschiedliche Populationen voneinander unterscheiden. Um zu wissen, ob Honigertrag und Krankheitsresistenz zusammenhängen, muss man die genetische Korrelation zwischen diesen Merkmalen schätzen und dafür wiederum benötigt man Leistungsdaten. Aber wenn die Leistungsdaten verfügbar sind, könnte man auch einfach (parallel zum Honigertrag) auf eine erhöhte Krankheitsresistenz selektieren. Es ist ein Teufelskreis. Man muss auf unerwünschte korrelierte Zuchtauswirkungen achten, aber es ist sehr schwer diese zu quantifizieren. Und wenn man sie quantifizieren kann, besteht das Problem nicht länger, da man dann die betreffenden Merkmale in das Zuchtziel integrieren kann.

Es gibt statistische Methoden um die Stärke von genetischen Korrelationen zu schätzen. Die Einteilung der beobachteten Korrelation in den genetischen Teil, den umweltbedingten Teil und den Residualteil basiert auf der Beobachtung phänotypischer Korrelationen zwischen verwandten Völkern. An dieser Stelle ist ein Wort der Warnung angebracht. Man benötigt große Datensätze um genetische Korrelationen mit akzeptabler Präzision schätzen zu können und diese Bedingung ist bei der Honigbiene oft nicht erfüllt. Veröffentlichte genetische Korrelationen in der Literatur besitzen häufig eine geringe Präzision oder, in statistischer Sprache ausgedrückt, sie sind mit großen Standardfehlern behaftet.

Tabelle 2 führt die genetischen Korrelationen der Merkmale aus Tabelle 1 auf. Sie stammt aus der gleichen Publikation.

**Tabelle 2.** Genetische Korrelationen zwischen Honigertrag, Sanftmut, Wabensitz, Schwarmträgheit, PIN-Test und Milbenbefalls-Entwicklung (MBE) geschätzt von Hoppe *et al.* (2020) aus dem Beebreed-Datensatz ([www.beebreed.eu](http://www.beebreed.eu)).

|             | SANFTMUT | WABENSITZ | SCHWARM | MBE  |
|-------------|----------|-----------|---------|------|
| Honigertrag | 0.32     | 0.40      | 0.15    |      |
| Sanftmut    |          | 0.89      | 0.31    |      |
| Wabensitz   |          |           | 0.31    |      |
| PIN-Test    |          |           |         | 0.48 |

Die Tabelle führt eine geschätzte Korrelation von PIN-Test mit Milbenbefalls-Entwicklung (MBE) auf, aber nicht mit den anderen Merkmalen. Diese Korrelationswerte wurden nicht geschätzt. Die genetische Korrelation zwischen PIN-Test und MBE ist vorteilhaft, da eine niedrige MBE als positiv gewertet wird. Die genetische Korrelation zwischen Sanftmut und Wabensitz ist sehr hoch. Wie zuvor erklärt führt dies dazu, dass eine Selektion auf Sanftmut unter Missachtung des Wabensitzes dennoch zu einer erheblichen korrelierten Zuchtauswirkung führen würde. Es ist auch beachtenswert, dass alle geschätzten genetischen Korrelationen positiv sind. Es scheint unter diesen Merkmalen also keine widerstreitenden Interessen zu geben.

### Genotyp-Umwelt-Interaktionen

Das Zusammenspiel von Genotyp und Umwelt ist ein wohlbekanntes Phänomen wenn es um lokale Anpassungen von Unterarten oder Bienenpopulationen geht. Unterarten von Honigbienen tendieren dazu, in ihrer ursprünglichen Umweltumgebung bessere Leistungen als anderswo zu erbringen.

Präziser: Nehmen wir zwei Unterarten, sagen wir *Apis mellifera ligustica* (die Italienische Biene) und *Apis mellifera mellifera* (die Dunkle Honigbiene nördlich der Alpen). Ein großangelegtes Europäisches Experiment (Büchler *et al.* 2014) zeigte eine klare Tendenz, dass *A. m. ligustica* den Dunklen Bienen in Italien in Bezug auf Resilienz und Überwinterungsraten überlegen war, während es sich in Dänemark gerade umgekehrt verhielt. In diesem Sinne ist es nicht möglich zu sagen, dass eine Unterart der anderen überlegen sei; vielmehr sind beide optimal an ihre jeweiligen Umwelten angepasst. Es kann jedoch auch vorkommen, dass eine Rasse einer anderen in Bezug auf ein Merkmal in jeder Umgebung überlegen ist. Zum Beispiel wird die Iberische Honigbiene (*A. m. iberiensis*) wohl überall auf der Welt eine größere Aggressivität an den Tag legen als die Kärntner Biene (*A. m. carnica*). Aber das heißt nicht unbedingt, dass hier keine Interaktionen zwischen Genotyp und Umwelt bestehen. Es kann immer noch sein, dass die Unterschiede in der Aggressivität an manchen Orten verstärkt und an anderen Orten abgemildert werden. Auch das ist dann eine Form einer Genotyp-Umwelt-Interaktion.

Ebenso wie man die Genotyp-Umwelt-Interaktionen zwischen Rassen und Umwelten betrachten kann, lohnt sich auch ein Blick auf die Interaktionen von genetischem Zugewinn einzelner Völker und Umwelten. Diese zu quantifizieren ist deutlich schwieriger als bei ganzen Rassen, da ein Volk immer nur in einer Umgebung steht. Dieses Problem kann zum Beispiel gelöst werden indem man Geschwistergruppen in unterschiedlichen Umgebungen untersucht. Eine statistische Methode besteht darin, ein Merkmal, das in zwei unterschiedlichen Umwelten beobachtet wird, als zwei getrennte Merkmale aufzufassen, sodass das erste Merkmal nur in der einen und das zweite Merkmal nur in der anderen Umgebung erfasst wird. Dann schätzt man die genetische Korrelation zwischen diesen beiden Merkmalen. Die allgemeine Vorstellung ist, dass wenn die genetische Korrelation über 0,8 liegt kein Grund besteht von Genotyp-Umwelt-Interaktionen auszugehen. Ist sie jedoch geringer, und insbesondere, wenn sie deutlich geringer ausfällt, sollte man zwei getrennte Selektionsprogramme für die beiden Umgebungen in Erwägung ziehen. In der wissenschaftlichen Literatur findet sich bisher nur ein Beispiel, in dem genetische Korrelationen in dieser Weise bestimmt werden (Brascamp *et al.*, 2022). Der Grund ist wahrscheinlich, dass man große Datenmengen benötigt um belastbare Resultate zu erlangen. Für österreichische Daten (dem von Biene Österreich betriebenen Zuchtprogramm) wurden mehrere genetische Korrelationen geschätzt; beispielsweise zwischen einer Region mit sehr hohen Honigerträgen im Nordosten Österreichs und anderen Regionen. Für Honigertrag lag die Korrelation bei 0,55 und für Wabensitz bei 0,64. Der Schätzwert für Sanftmut war sehr unzuverlässig und für Schwarmträgheit ließ er sich erst gar nicht bestimmen. Dies bestätigt noch einmal, dass derartige Schätzungen große Datensätze benötigen aber suggeriert dennoch, dass unterschiedliche Selektionen für unterschiedliche Regionen in Erwägung gezogen werden könnte. Die Analyse zeigt jedoch auch bedeutende Genotyp-Umwelt-Effekte auf einer deutlich kleineren Skala. Die Autoren der Studie schlussfolgerten, dass eine Selektion auf generelle Anpassungsfähigkeit eine bessere Option darstelle als Selektion auf lokale Adaption.

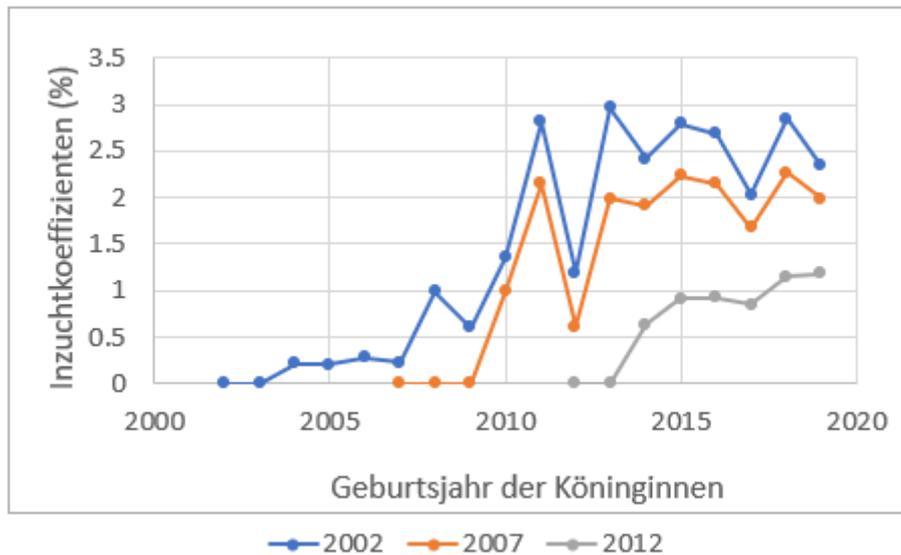
## Inzucht

Nach allgemeiner Vorstellung entsteht Inzucht durch die Paarung nah verwandter Individuen. Der Fokus auf nah verwandte Individuen rührt vermutlich daher, dass die Folgen der Inzucht – die Inzuchtdepression – oft einfach beobachtet werden kann. Der Grad der Inzucht kann durch den Inzuchtkoeffizienten quantifiziert werden und liegt generell zwischen 0 (gar keine Inzucht) und 1 (vollständige Inzucht, das Individuum ist an allen Genen homozygot). Eine Folge von Inzucht bei der Honigbiene sind diploide Drohnen. Diploide Drohnen sind Arbeiterinnen mit homozygotem Sex-Gen. Sie werden früh in ihrem Leben aus dem Volk entfernt. Es gibt nur eine begrenzte Anzahl an Allelen für dieses Sex-Gen, sodass es in vielen Völkern zu einem kleinen Anteil diploider Drohnen kommt. Unter Inzucht erhöht sich dieser Anteil, da es wahrscheinlicher wird, dass die Königin eines Volkes und die Drohnen, mit denen sie sich paart, das gleiche Allel besitzen.

Es gibt zwei Sichtweisen auf die Inzucht.

Die erste ist der Inzuchtkoeffizient einer **individuellen** Königin oder einer durchschnittlichen Arbeiterin im Volk. Der Wert dieses Koeffizienten kann *berechnet* werden, wenn die Stammbäume beider Elternteile bekannt sind. Wenn beide Eltern gemeinsame Vorfahren besitzen, wird der Inzuchtkoeffizient größer als Null sein. Werfen wir noch einmal einen Blick darauf, wer die Eltern einer Königin sind. Dies ist zum einen die Mutter der Königin und zum anderen die Anpaarung der Mutter. Letzteres ist die Königin, die den Vaterdrohn produziert hat, der sich mit der Mutter gepaart hat. Dies ist so, weil die Mutter das Ei und die Anpaarung die Spermazelle bereitstellen, die sich nach ihrer Vereinigung in die Nachkommenskönigin entwickeln. Das Wort *berechnet* ist hier von Bedeutung, denn natürlich wird der berechnete Inzuchtkoeffizient größer je mehr Generationen des Stammbaums bekannt sind. Bezieht man nur eine begrenzte Anzahl an Generationen in die Berechnungen mit ein, gibt der Inzuchtkoeffizient den Grad der Inzucht an, die in diesen Generationen aufgebaut hat.

Die zweite Sichtweise ist die **Veränderung des mittleren** Inzuchtkoeffizienten in einer Population von einem Jahr zum nächsten, die sogenannte Inzuchtrate. Diese Rate kann aus den mittleren Inzuchtkoeffizienten aller Zuchtköniginnen aus unterschiedlichen Jahren berechnet werden. Abbildung 3 zeigt mittlere Inzuchtkoeffizienten von Arbeiterinnen für die Geburtsjahre ihrer jeweiligen Königinnen. Die Abbildung zeigt drei Linien, die allesamt die gleiche Honigbienenpopulation repräsentieren, jedoch mit unterschiedlichen Stammbaumtiefen. Der Graph, der im Jahr 2002 startet, zeigt die Situation, dass die ältesten Königinnen des Stammbaums im Jahre 2002 aufgezogen wurden. Entsprechend starten die Stammbäume für die bei 2007 und 2013 beginnenden Graphen in ebendiesen Jahren. Alle Graphen zeigen einen einheitlichen Trend, nämlich einen Zuwachs von etwa 0,18% pro Jahr; aber wenn ein längerer Stammbaum verwendet wird, sind die durchschnittlichen Inzuchtkoeffizienten höher.



**Abbildung 3.** Inzuchtkoeffizienten von Arbeiterinnen berechnet aus Daten des Zuchtprogramms von Biene Österreich (Brascamp, 2024, unveröffentlicht).

Die Kurve für 2002 entspricht einem Stammbaum der mit Königinnen aus dem Jahr 2002 beginnt; entsprechend für 2007 und 2012.

Für eine Population kann also die *realisierte* Inzuchtrate im Nachhinein berechnet werden. Doch auch die *erwartete* Inzuchtrate kann als Funktion der Anzahl an Zuchtköniginnen und der Anzahl an Drohnenlinien *vorhergesagt* werden. Der Ausdruck "Drohnenlinie" ist etwas vage, ist jedoch gewählt um unterschiedliche Situationen abzudecken. Zum Beispiel den Fall, dass Zuchtköniginnen mit dem Sperma von einzelnen Königinnen besamt werden (dann ist die Anzahl dieser Königinnen relevant) oder den Fall, dass Zuchtköniginnen sich mit Drohnen von einer Geschwistergruppe Drohnenproduzierender Königinnen paaren (dann ist die Anzahl dieser Geschwistergruppen hauptsächlich relevant). In Zuchtprogrammen ist die Anzahl an Zuchtköniginnen für gewöhnlich deutlich höher als die Anzahl an Drohnenlinien. Dann hängt die vorhergesagte Inzuchtrate hauptsächlich von der Anzahl an Drohnenlinien ab. Diese sollte bei etwa 40 liegen um die Inzuchtrate unter dem Konsenswert von 0,5% bis 1% pro Generation zu halten.

Unter Imkerinnen und Imkern herrscht oft der Gedanke vor, dass die Anzahl der väterlichen Abstammungslinien in einem Volk etwas mit der Inzucht zu tun habe. Dies ist ein Irrtum, wie man sich am einfachsten anhand der Erkenntnis klarmacht, dass der Inzuchtkoeffizient der Arbeiterinnen von der Verwandtschaft zwischen der Königin und den Drohnen, mit denen diese sich paart, abhängt und nicht von der Anzahl dieser Drohnen oder den Verwandtschaften der Drohnen untereinander.

Eine Konsequenz der Inzucht ist die Inzuchtdepression. Diese wird gewöhnlich als eine Prozentzahl angegeben, um die sich ein Merkmal verschlechtert, wenn sich der Inzuchtkoeffizient um 1% erhöht. Eine Studie von Bienefeld *et al.* (1989) zeigte, dass Inzucht zu sanftmütigeren und wabensteteren Völkern führt, die schwarmträge sind, aber auch nur eine geringe Honigproduktion zeigen.

Inzuchtdepression wird oft als Folge eines erhöhten Anteils homozygoter Gene erklärt. Speziell denkt man dabei an Gene, die sich bei homozygoter Ausprägung schädlich auswirken. Man sollte meinen, dass diese Erklärung für Honigbienen nicht zutrifft, da Drohnen haploid sind. Bei Drohnen führt daher

die Präsenz nur eines schädlichen Allels zu den schädlichen Effekten, was die Häufigkeit des Alleles in der Population stark beschränken sollte. Stattdessen kann die Inzuchtdepression für ein Merkmal wie Volksstärke in einer zu großen Zahl diploider Drohnen begründet sein.

### **Selektionseffekte und Selektionsprogramme**

Betrachten wir zuerst einmal ein Volk, dessen Königin ihrerseits aus einem sehr guten Volk stammt und sich mit sehr guten Drohnen gepaart hat. Von dieser Königin kann man sich berechtigterweise ein sehr gutes Volk erwarten. Wie wir aber bereits zuvor bemerkt haben, ist diese Königin das Resultat der Verschmelzung eines einzigen Eis und einer einzelnen Samenzelle. Die Qualität dieses Eis und dieser Samenzelle unterliegt einer großen Variation in Bezug auf den Anteil günstiger Allele, die sie enthalten. Die durchschnittliche Qualität der Arbeiterinnen im Volk wird dann von der Qualität der Königin und den variablen Qualitäten der Drohnen, mit denen sich die Königin gepaart hat, positiv oder negativ beeinflusst. Folglich ist die Erwartung eines sehr guten Volkes zwar berechtigt, aber gleichzeitig kann die Leistung in jedem spezifischen Fall auch enttäuschend oder herausragend gut sein. Man beachte, dass sich diese Aussage alleine auf die genetische Variabilität bezieht. Die tatsächliche Leistung des Volkes hängt überdies auch noch von Umwelt- und Residualeffekten ab, die ebenfalls positive oder negative Auswirkungen haben können. Der erwartete Einfluss von Residualeffekten ist gerade der Durchschnitt, weder besser noch schlechter als das Mittel. Dies lässt sich an Abbildung 2 verdeutlichen, da die meisten Gruppen von vertikal angeordneten Punkten den Honigertrag von Völkern darstellen deren Königinnen von der gleichen Mutter abstammen. Obwohl Varianz die wichtigste Einflussgröße auf die Leistung eines individuellen Nachkommens selektierter Eltern ist, verringert sich dieser Effekt, wenn man ein gesamtes Selektionsprogramm betrachtet, in dem viele sehr gute Völker ausgewählt werden um die nächste Königinnengeneration zu erzeugen.

Für ein Zuchtprogramm ist die durchschnittliche Leistung der Völker in einem Jahr - im Vergleich zum Vorjahr - von Bedeutung. Mit anderen Worten, der jährliche genetische Fortschritt. Obwohl diese Kenngröße noch immer zufallsbehaftet ist, wird sie präziser, wenn die Völkeranzahl je Generation steigt. Im verbleibenden Teil dieses Paragraphen werden wir den Effekt der Selektion in einem Zuchtprogramm, sowie den Effekt der Selektion für größere Elterngruppen, oder, statistisch ausgedrückt, die Erwartung des Selektionseffekts.

### **Jährlicher genetischer Zugewinn**

Der jährliche genetische Zugewinn in einer Population wird oft mit  $\Delta G$  bezeichnet (der griechische Buchstabe  $\Delta$  (Delta) steht für "Differenz" und G für "Genetik"). Allgemein gibt es zwei Haupteinflussgrößen für  $\Delta G$ : die genetische Überlegenheit der selektierten Eltern und das Generationsintervall.

Wie wir bereits erklärt haben, hängt die Leistung eines Volkes von seiner Umwelt, seinem Genotyp und Residualfaktoren ab. Wenn ein Volk also 40 kg Honig produziert, kann es sein, dass davon 30 kg der Umwelt zuzuordnen sind, 5 kg den günstigen Genen und 5 kg durch günstige Residualeffekte bewirkt wurden. Aber genetische Effekte und Residualeffekte können auch negative Werte annehmen. Wenn also ein anderes Volk auf dem gleichen Stand nur 25 kg Honig produziert, sind dem Umwelteffekt natürlich immer noch 30 kg zuzuordnen. Doch vielleicht haben schlechte Gene dazu geführt, dass das Volk 4 kg weniger produzierte und ein ungünstiger Zufall (also negative

Residualeffekte) zeitigten eine Einbuße von einem weiteren Kilogramm. Der genetische Einfluss auf ein Merkmal ist es, was als Zuchtwert bezeichnet wird. Zumindest zu Beginn eines Zuchtprogramms wird der durchschnittliche Zuchtwert aller Völker gerade 0 sein. Ziel der Selektion ist es jedoch, überlegene Individuen zur Reproduktion auszuwählen, sodass der durchschnittliche Zuchtwert der selektierten Eltern für gewöhnlich positiv ist.

Wer sind nun aber diese "Eltern"? Die Frage nach den Müttern ist einfach zu beantworten. Es sind diejenigen Königinnen, von denen die nächste Generation Königinnen großgezogen wird. Doch wie sieht es mit den Vätern aus? Spontan mag man an die Drohnen denken, die sich mit den Müttern paaren. Doch diese Sichtweise zöge eine Menge praktischer Probleme nach sich. Der Hauptgrund ist, dass Züchterinnen und Züchter normalerweise nicht in der Lage sind, Drohnen mit günstiger Genetik direkt zu selektieren. Während eines Paarungsflugs ist es unmöglich sicherzustellen, dass ein spezifischer Drohn zum Zuge kommt. Andererseits ist es sehr wohl beeinflussbar, von welchen *Völkern* die Drohnen stammen. Solche drohnenproduzierenden Völker können zudem sinnvoll anhand ihrer Leistungsdaten selektiert werden. Daher werden in der Regel die drohnenproduzierenden Völker und nicht die Drohnen selbst als die Väter in einer Honigbienenpopulation angesehen. Im Falle der instrumentellen Besamung kann der Vater eine einzelne drohnenproduzierende Königin sein. Im Falle von Belegstellen ist der Vater eine Gruppe drohnenproduzierender Königinnen, oft eine Gruppe von Schwesterköniginnen. Nehmen wir nun an, dass die genetischen Überlegenheiten (Zuchtwerte) der selektierten Mütter und Väter als  $\bar{A}_M$  bzw.  $\bar{A}_V$  gegeben sind. Da jeder Nachkomme jeweils die Hälfte der genetischen Information von Mutter und Vater erbt, wird der durchschnittliche Zuchtwert in der nächsten Generation dann  $\frac{\bar{A}_M + \bar{A}_V}{2}$  betragen.

Dieser Wert beschreibt die genetische Verbesserung je Generation. Wir haben  $\Delta G$  jedoch als den *jährlichen* genetischen Zugewinn definiert. Die andere definierende Größe ist daher das Generationsintervall, also die Zeit, die zwischen zwei Generationen vergeht. Das Generationsintervall entspricht dem durchschnittlichen Alter von Eltern zum Zeitpunkt der Geburt ihrer Nachkommen. Natürlich führt ein kürzeres Generationsintervall zu schnellerem genetischen Fortschritt, also zu einem größeren Wert für  $\Delta G$ . Der typische Kreislauf für Mutterköniginnen ist, dass sie im Jahr nach ihrem Schlupf einer Leistungsprüfung unterzogen werden. Basierend auf ihrer Leistung werden sie dann zur Reproduktion selektiert, wenn sie zwei Jahre alt sind. Es gibt jedoch auch Strategien um das mütterliche Generationsintervall auf ein Jahr zu reduzieren. Auf väterlicher Seite hängt das Generationsintervall davon ab, wie Anpaarungen organisiert werden – auf Belegstellen oder per instrumenteller Besamung. Normalerweise liegt es zwischen zwei und drei Jahren. Insgesamt errechnet sich das Gesamtgenerationsintervall als durchschnitt von mütterlichem und väterlichem Generationsintervall:  $\frac{\bar{L}_M + \bar{L}_V}{2}$ .

Der Wert von  $\Delta G$  kann nun als Quotient aus genetischen Fortschritt je Generation und dem Gesamtgenerationsintervall berechnet werden:

$$\Delta G = \frac{(\bar{A}_M + \bar{A}_V)/2}{(\bar{L}_M + \bar{L}_V)/2}$$

Natürlich lässt sich dieser Bruch zu  $\Delta G = \frac{\bar{A}_M + \bar{A}_V}{\bar{L}_M + \bar{L}_V}$  vereinfachen.

Da Zuchtprogramme danach streben, hohe Werte  $\Delta G$  zu erzielen, zielt man gemeinhin auf große genetische Überlegenheiten der selektierten Eltern und kurze Generationsintervalle. Oftmals widersprechen sich diese beiden Zielsetzungen jedoch. Wenn beispielsweise Leistungsprüfungen vereinfacht und gekürzt werden, lässt sich dadurch das Generationsintervall verkürzen. Andererseits wird die Selektion auf Basis solcher unvollständigen Leistungsprüfungen fehleranfälliger, was die Überlegenheit selektierter Eltern begrenzt. Die Aufgabe,  $\Delta G$  zu optimieren, ist daher hochgradig kompliziert. In Kapitel 5 wird sie weiter vertieft.

Ausgangspunkt dieses Kapitels war die Rolle des Zufalls bei der beobachteten Leistung eines Volkes. Der Zufall spielt eine gewichtige Rolle bei der Vererbung: Im Durchschnitt entspricht der Zuchtwert eines Nachkommen dem mittleren Zuchtwert seiner Eltern. Diese Tatsache verwenden wir, wenn wir Zuchtwerte schätzen. Der wahre Zuchtwert wird jedoch zufällig nach oben oder unten abweichen, je nachdem ob das Ei und das Spermium, die von den Eltern produziert wurden, mehr günstige oder ungünstige Allele übertragen bekommen. Des Weiteren beeinflusst die Umwelt, in der das Volk gehalten wird, die Leistungsdaten. Die Zuchtwertschätzung basiert grundlegend auf Erwartungswerten. Das wahrscheinlichste Ergebnis ist, dass ein Nachkomme eine mittlere Anzahl der günstigen Allele von Vater und Mutter erbt und dass auch die Umweltbedingungen in einem gewöhnlichen Bereich liegen. Ist das Zuchtprogramm klein, spielt der Zufall eine große Rolle. Wird das Zuchtprogramm, gemessen an der Anzahl selektierter Eltern, größer, werden sich die tatsächlichen Resultate den Erwartungswerten annähern.

### Literatur

- Büchler, R., Costa, C., Hatjina, F., Andonov, S., Meixner, M.D., Le Conte, Y., Uzunov, A., Berg, S., Bienkowska, M., Bouga, M., Drazic, M., Dyrba, W., Kryger, P., Panasiuk, B., Pechhacker, H., Petrov, P., Kezić, N., Korpela, S., Wilde, J. (2014). The influence of genetic origin and its interaction with environmental effects on the survival of *Apis mellifera* L. colonies in Europe. *Journal of Apicultural Research* 53: 205-214 (2014). DOI: 10.3896/IBRA.1.53.2.03.
- Bienefeld, K., Reinhardt, F., Pirchner, F. (1989). Inbreeding effects of queen and workers on colony traits in the honey bee. *Apidologie*, 20, 439-450. DOI: 10.1051/apido:19890509.
- Brascamp, E.W., Rubinigg, M., Veerkamp, R.F., Bijma, P. (2022). Very local genotype by environment interaction in Austrian honey bees. *Proc. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Rotterdam 3-8 July 2022, 2588-2591. DOI: 10.3920/978-90-8686-940-4\_626.
- Hoppe, A., Du, M., Bernstein, R., Tiesler, F.-K., Kärcher, M., Bienefeld, K. (2020) Substantial genetic progress in the international *Apis mellifera carnica* population since the implementation of genetic evaluation. *Insects* 11, 768. DOI:10.3390/insects11110768.

## Kapitel 4

# Zuchtwertschätzung

### Einführung

Will eine Züchterin oder ein Züchter das beste Volk eines Standes auswählen, bestehen dabei zwei Herausforderungen. Eine Herausforderung ist, sich über die Relevanz der verschiedenen Merkmale klarzuwerden, die es zu beachten gilt. Dies wurde im Kapitel 2 in den Ausführungen zum Zuchtziel besprochen. Die zweite Herausforderung ist es, die Genetik von Residualeffekten zu separieren. Wie wir im Kapitel 3 zur quantitativen Genetik ausgeführt haben, wird die Leistung eines Volkes (der Phänotyp) von Umwelt, Genotyp und zufälligen Residualfaktoren beeinflusst. Innerhalb eines Standes kann man versuchen die Umweltunterschiede zwischen Völkern so weit wie möglich zu



eliminieren. In der Praxis funktioniert dies jedoch oft nicht gut. Trotz zahlreicher Vorkehrungen bleiben die Unterschiede durch geringfügig verschiedene Umwelteinflüsse oft groß. Da die zugrundeliegenden Umwelteinflüsse oft nicht bestimmbar sind (sonst könnte man sie eliminieren), werden diese Effekte den Residualeffekten zugeordnet. Dies zeigt sich am Beispiel der Heritabilitätsschätzungen für verschiedene Merkmale in Tabelle 1 des dritten Kapitels. Diese Werte repräsentieren den Teil der phänotypischen Unterschiede der Völker *eines Standes*, der genetische Ursachen hat. Dabei wurden die Umweltunterschiede zwischen *unterschiedlichen Ständen* so gut es geht herausgerechnet.

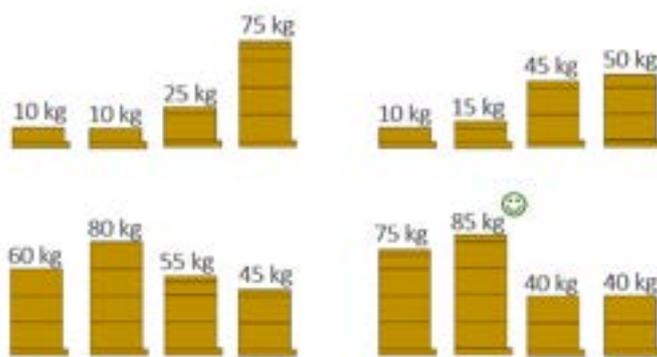
Will eine Züchterin oder ein Züchter die Volksleistungen nicht nur innerhalb eines Standes vergleichen, sondern auch auf verschiedenen Ständen erbrachte Leistungen, tritt eine weitere Schwierigkeit auf, nämlich dass auf den unterschiedlichen Ständen einerseits unterschiedliche Umweltbedingungen herrschen können, andererseits aber auch unterschiedliche genetische Niveaus bestehen können. Der Weg, damit umzugehen, ist, eine Zuchtwertschätzung für die Völker durchzuführen. Die geschätzten Zuchtwerte zielen darauf, die genetische Qualität eines Volkes bestmöglich zu bestimmen und somit die genetische Qualität von Nachzuchtköniginnen bestmöglich vorherzusagen.

Vergleichen wir nun Königinnen an einem Teststand, können wir davon ausgehen, dass sie alle den gleichen Umwelteinflüssen ausgesetzt sind. Unsere beste Vermutung für die nicht-umweltbedingten Einflüsse auf ein Merkmal bei einem Volk ist daher die Differenz zwischen der Leistung  $P$  des Volkes und der durchschnittlichen Leistung  $\overline{Pt}$  aller Völker auf dem Stand. Man erinnere sich jedoch daran, dass diese Differenz nur zum Teil an genetischen Effekten liegt und sich ansonsten aus Residualeffekten erklärt. Der Anteil, zu dem die Genetik verantwortlich ist, ist gerade die Heritabilität  $h^2$ , eine sinnvolle Schätzung für die genetische Qualität (den Zuchtwert) eines Volkes ist daher:

$$\hat{A} = h^2(P - \overline{Pt}).$$

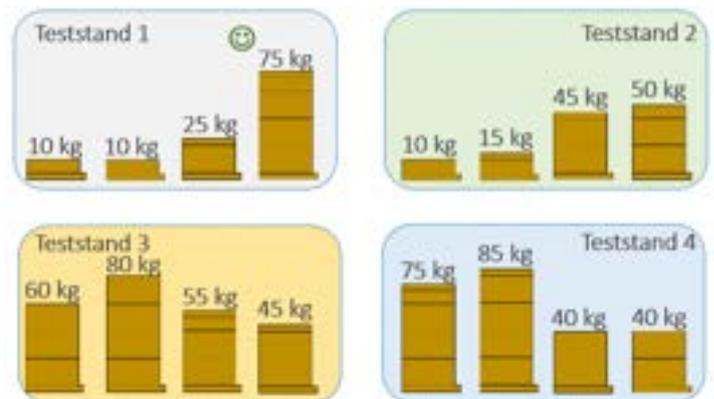
Tatsächlich wird dies in vielen realen Zuchtprogrammen für Honigertrag so umgesetzt; die Leistung wird prozentual zum Durchschnitt des Teststandes angegeben. Das heißt, dass ein Volk, das 25 kg Honig auf einem Stand mit durchschnittlicher Honigleistung von 20 kg erbringt, gleich bewertet wird wie ein Volk mit 50 kg Honig auf einem 40-kg-Stand.

Ein Einwand gegen diese Gleichung ist, dass unterschiedliche Teststände sich nicht nur in Bezug auf ihre Umwelt, sondern auch durch ihr genetisches Niveau unterscheiden. Dies wird insbesondere der Fall sein, wenn sich auf den Ständen unterschiedliche Zuchtlinien befinden. In Abbildung 1 illustrieren wir die zunehmende Komplexität bei der Bestimmung von Zuchtwerten.

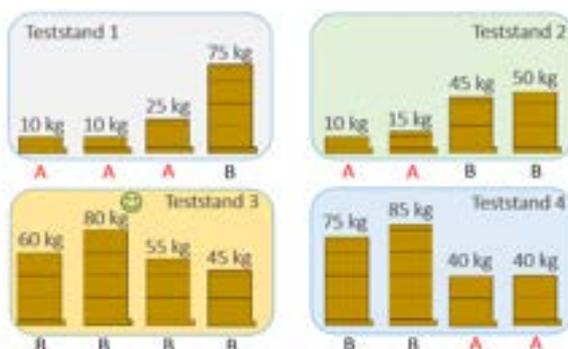


Fall 1 zeigt 16 Völker, deren jährlicher Honigertrag von 10 kg bis 85 kg reicht. Der durchschnittliche Honigertrag beträgt 45 kg. Das Volk mit dem Smiley hat den größten Ertrag erzielt. Ohne weitere Informationen ist dies das Volk, das als am besten zu bewerten ist. Betrachten wir nun Fall 2, in dem die selben 16 Völker auf vier Standorte aufgeteilt sind.

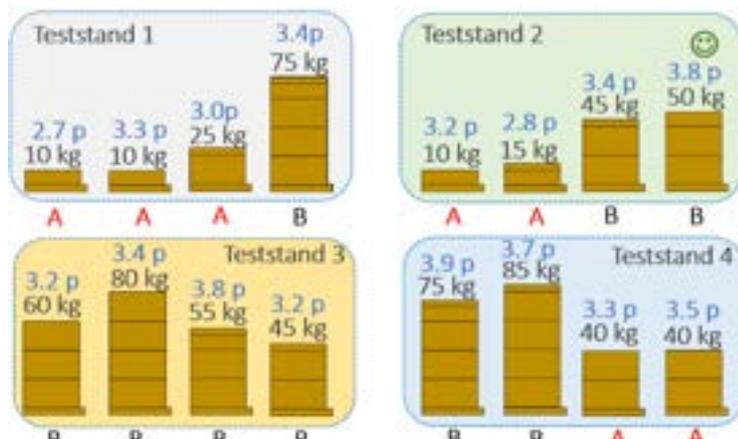
Teststände 1 und 2 zeigen jeweils einen Durchschnitt von 30 kg, Teststände 3 und 4 von 60 kg. Nimmt man an, dass diese verschiedenen Durchschnittswerte von unterschiedlichen Umweltbedingungen herrühren, erscheint das Volk mit dem Smiley als am besten, 45 kg über dem Teststanddurchschnitt.



Fall 3 zeigt den Fall, dass die Völker zwei verschiedenen Geschwistergruppen A und B angehören. Geschwistergruppe B erscheint genetisch klar besser als Geschwistergruppe A,



denn sie zeitigt an allen vier Ständen bessere Leistungen. Das beste Volk könnte nun naheliegender dasjenige sein, das am weitesten vom Standdurchschnitt der Familie B nach oben abweicht (mit Smiley markiert).



**Abbildung 1.** Vier Fälle zur Verdeutlichung der zunehmenden Komplexität der Entscheidung, welches Volk das genetisch Beste ist (angelehnt an Uzunov et al., 2023).

In Fall 4 sind neben den Honigerträgen auch Bewertungen für Sanftmut (1 bis 4 Punkte) bekannt. Betrachtet man diese Werte direkt, erscheint das erste Volk auf dem vierten Stand als am sanftmütigsten. Bezieht man die Teststand-Durchschnitte mit ein, ist dies nicht länger der Fall; dann ist das Volk mit Smiley am besten, nämlich 0,5 Punkte über dem Durchschnitt. Vergleicht man mit dem Geschwistergruppen-Mittel innerhalb der Stände, landet

wiederum ein anderes Volk ganz oben, das dritte Volk von Stand 3.

Im ersten Fall nehmen wir an, dass sich alle 16 Völker auf dem selben Teststand befinden. Wenn dies die einzige Information ist, muss das Volk mit dem höchsten Honigertrag als dasjenige angesehen werden, das wahrscheinlich die beste Genetik besitzt. Fall 2 zeigt die Situation, dass die Völker tatsächlich an vier verschiedenen Ständen platziert sind. Wenn keine Informationen zu genetischen Unterschieden an diesen Ständen vorliegen, lässt sich annehmen, dass die Unterschiede in den Standmitteln von Umwelteffekten herrühren. Dann liefert die Abweichung des Honigertrags eines Volkes vom Standmittel den besten Eindruck der genetischen Qualität. In der Praxis ist dies die zu befolgende Vorgehensweise, wenn nicht, wie unten besprochen, Zuchtwerte geschätzt werden.

Fall 3 führt einen weiteren Komplexitätsgrad ein, nämlich, dass die Völker zu zwei Geschwistergruppen A und B gehören. An jedem Stand erzielen Völker der Geschwistergruppe B einen größeren Honigertrag als Völker der Geschwistergruppe A, was den Schluss zulässt, dass Gruppe B die genetisch bessere Geschwistergruppe ist. Um das beste Volk auszuwählen, erscheint es günstig, dasjenige Volk aus Gruppe B auszuwählen, das am eigenen Stand am weitesten vom Durchschnittswert *dieser Gruppe* nach oben abweicht. Hier ist dies das 80-kg-Volk auf Stand 3. Stand 3 scheint den besten genetischen Wert mit der besten Umwelt zu vereinen, aber vielleicht ist das gar nicht der Fall. Und sicherlich wäre man zögerlich, das Volk mit der höchsten Abweichung vom Geschwistergruppenmittel auszuwählen, wenn dieses sich auf Stand 2 befände. Um die Einflüsse von Umwelt und Genetik auf die Standmittelwerte bestmöglich voneinander zu trennen, sollte man Heritabilitäten in die Überlegungen ebenso miteinbeziehen, wie genetische Verwandtschaften zwischen Eltern und Nachkommen, Cousins, und so weiter.

Fall 4 befasst sich mit der realen Situation, dass sich Selektion nicht nur auf ein einziges Merkmal beschränkt. Neben Honigerträgen sind nun auch Bewertungen der Sanftmut gegeben. Um das sanftmütigste Volk auszuwählen, betrachtet man wieder die Abweichungen vom Standmittel, doch wie im Falle des Honigertrages kann es auch hier genetische Unterschiede zwischen den Testständen geben, was den Auswahlprozess noch einmal verändert. Im Kapitel 2 über das Zuchtziel haben wir diskutiert, wie sich die Informationen bezüglich Honigertrag und Sanftmut kombinieren lassen, sodass eine Gesamtbewertung der Völker möglich ist. In der Realität ist man an mehr als nur zwei

Merkmale interessiert, es gib nicht nur zwei Geschwistergruppen wie in unserem Beispiel und die jeweiligen Verwandtschaften können von "vernachlässigbar" bis "sehr eng" reichen. Wenn Zuchtwerte, wie im Beebreed-Programm ([www.beebreed.eu](http://www.beebreed.eu)), professionell wie bei anderen Nutztieren geschätzt werden, werden auch Heritabilitäten und genetische Verwandtschaften miteinbezogen um die verlässlichsten geschätzten Zuchtwerte und Umwelteffekte an den Testständen zu erhalten. (Bienefeld *et al.*, 2007; Brascamp und Bijma, 2014). Um die Familienverwandtschaften zu berechnen, benötigt man Stammbäume.

### Zuchtwertschätzung in der Praxis

In der Praxis werden Zuchtwertschätzungen für landwirtschaftliche Nutztiere mit spezialisierten Computerprogrammen durchgeführt. Selbiges gilt für die Zuchtwertschätzung bei der Honigbiene via Beebreed. Zu Forschungszwecken, aber auch für Selektionsprogramme, die keine spezialisierten Computerprogramme benutzen, sind allgemeine Computerprogramme verfügbar, die entwickelt wurden um sogenannte Varianzkomponenten zu schätzen. Diese Komponenten können benutzt werden um Heritabilitäten zu schätzen, wobei geschätzte Zuchtwerte gewissermaßen als Nebenprodukte abfallen. Diese Programme können jedoch nicht direkt zur Zuchtwertschätzung bei der Honigbiene verwendet werden. Dies liegt an den Besonderheiten des Honigbienenstammbaums. Leistungen werden nicht für Individuen erhoben, sondern für Völker, die sich als Arbeiterinnengruppen interpretieren lassen. Weiterhin ist der Vater für gewöhnlich keine Einzelkönigin, sondern eine Gruppe. Es gibt ein frei verfügbares Computerprogramm (Brascamp und Bijma, 2019) um den korrekten Stammbaum aus Daten zu rekonstruieren, die die Identifikation einer Königin im Volk, ihre Mutter und ihre Anpaarung umfassen. So wird ein geeigneter Input für allgemeinere Programme generiert. Das Programm kann verschiedene Arten der Paarungskontrolle abbilden, ebenso wie unterschiedliche Anzahlen an Drohnen, die sich mit einer Königin paaren. Das ideale Modell zur Zuchtwertschätzung berücksichtigt sowohl den Einfluss der Arbeiterinnenzuchtwerte als auch des Königinnenzuchtwerts auf die Volksleistung. Der kombinierte Zuchtwert ist dann die Summe der beiden. Kleine Datensätze, die sich über wenige Generationen erstrecken, ermöglichen meist keine getrennte Schätzung der Königinnen- und Arbeiterinneneffekte, da sich die Stammbäume von Königinnen und Arbeiterinnen zu großen Teilen überlappen. Wenn das vollständige Modell keine Ergebnisse liefert, kann ein reduziertes Modell verwendet werden, das nur den Königinneneffekt oder nur den Arbeiterinneneffekt berücksichtigt. Eine Studie von Du *et al.* (2022) suggeriert, dass das Königinnenmodell oft die beste Wahl ist.

### Der Stammbaum der Honigbiene

Bei Nutztieren unterteilen sich die Stammbaumeinträge gewöhnlich in zwei Kategorien: Männchen und Weibchen. Bei Honigbienen ist eine weitere Kategorie vonnöten, wenn sich Beobachtungen nicht auf Königinnen sondern auf Arbeiterinnengruppen beziehen. Somit besitzen Stammbäume von Honigbienen drei Eintragstypen: Königinnen, ihre Arbeiterinnengruppen und Väter. Um einen vollständigen Stammbaum zu konstruieren, sollten für jeden der drei Eintragstypen jeweils Mutter und Vater bekannt sein.

Der Input um einen Stammbaum zu konstruieren ist normalerweise ein Körschein. Solch ein Schein beinhaltet die Identifikationsnummer der Königin, diejenige ihrer Mutter, sowie Informationen zur Anpaarung. Die Anpaarung kann sich im Falle der instrumentellen Besamung auf Drohnen einer einzelnen drohnenproduzierenden Königin (DPK) beziehen, oder aber auf Drohnen, die einer Geschwistergruppe von DPK entstammen. Wie Stammbaumeinträge aussehen, ist in Abbildung 2 für

zwei Fälle dargestellt: dem Fall einer einzelnen DPK und dem Fall einer Gruppe von DPK. In der Praxis können beide Fälle im gleichen Stammbaum auftreten.

| Körschein |        |             |
|-----------|--------|-------------|
| Königin   | Mutter | Anpaarung   |
| A         | B      | eine DPK: C |
| B         | D      | eine DPK: E |
|           |        |             |

| Körschein    |        |                          |
|--------------|--------|--------------------------|
| Königin(nen) | Mutter | Anpaarung                |
| A            | B      | Gruppe von DPK: gC von C |
| B            | D      | Gruppe von DPK: gE von E |
| C            | F      | Gruppe von DPK: gG von G |

| Einträge um die Stammbäume |        |       |
|----------------------------|--------|-------|
| Eintrag                    | Mutter | Vater |
| Königin A                  | B      | E     |
| Arbeiterinnengruppe von A  | A      | C     |
| Vater A                    | B      | E     |

| Einträge um die Stammbäume |        |       |
|----------------------------|--------|-------|
| Eintrag                    | Mutter | Vater |
| Königin A                  | B      | gE    |
| Arbeiterinnengruppe von A  | A      | gC    |
| Vater gC                   | C      | gG    |

**Abbildung 2.** Körscheine in den Fällen einer einzelnen DPK und einer Gruppe von DPK, sowie die Einträge um die Stammbäume daraus zu konstruieren. Großbuchstaben identifizieren Königinnen und Großbuchstaben mit vorangestelltem g identifizieren Gruppen von DPK. Zum Beispiel bezeichnet gC die Gruppe DPK, die aus dem Volk der Königin C gezogen wurde.

Um die Einträge zur Erstellung eines Stammbaumes herzuleiten, benötigt man im Falle einer einzelnen DPK nur zwei Körscheine: den der Königin und den ihrer Mutter. Für den zu einer Königin A zugehörigen Eintrag lässt sich die Mutter aus A's eigenem Körschein entnehmen. Aber um den Vater zu bestimmen, ist der Körschein der Mutter vonnöten. Für den Eintrag der Arbeiterinnengruppe einer Königin A wird nur der Körschein von A selbst gebraucht, da die Arbeiterinnen von ebendieser Königin und ihrer Anpaarung abstammen. Für das Beispiel eine Vaters nehmen wir ebenfalls Königin A. In der Praxis gibt es nur einen Eintrag für Königin A, da diese als Mutter und als Vater fungieren kann.

Im Falle von Gruppen von DPK benötigen wir drei Körscheine, da nun der Vater einen neuen Eintrag benötigt. Wiederum benötigen wir zwei Körscheine für den Eintrag einer Königin (ihren und den ihrer Mutter) und nur einen für eine Arbeiterinnengruppe. Für den Vatoreintrag benötigen wir zudem den Körschein der gemeinsamen Mutter der Gruppe von DPK, in Abbildung 2 ist dies Königin C.

### Zuchtwerte für unterschiedliche Verwendungen: Königinnenmutter oder Drohnenmutter

Normalerweise werden Zuchtwerte zusammen mit der Identifikationsnummer der Königin eines Volkes publiziert. Doch ist es wirklich der Zuchtwert dieser Königin, der uns hauptsächlich interessiert? Wenn wir eine Königin selektieren, dann weil wir hoffen, dass ihre Tochterköniginnen genetisch überlegen sein werden. Aber die Genetik einer Tochter wird nicht alleine von der Genetik ihrer Mutter (also deren eigenem Zuchtwert) beeinflusst, sondern auch von derjenigen der angepaarten Drohnen. Tatsächlich unterscheidet sich eine durchschnittliche Tochterkönigin genetisch nicht von einer zufälligen Arbeiterin. Die phänotypischen Unterschiede rühren nur daher, dass die Königin als Larve mit Gelee Royale gefüttert wurde. Dies bedeutet, dass der Zuchtwert, der für eine Königin publiziert wird, nicht ihr eigener, sondern derjenige ihrer Arbeiterinnengruppe sein sollte. Denn somit ist er die beste Vorhersage für den Zuchtwert einer Nachfolgekönigin. Um es

klarzumachen: Der Zuchtwert, der mit der Identifikationsnummer der Königin eines Volkes publiziert wird, ist der geschätzte Zuchtwert ihrer jungfräulichen Töchter.

Betrachten wir nun den Fall, dass einem Volk Drohnen entnommen werden, statt daraus neue Königinnen großzuziehen. In diesem Fall ist der geschätzte Zuchtwert der Arbeiterinnengruppe irrelevant, da die Arbeiterinnen genetische Informationen der Königin und ihrer Anpaarung vereinigen, wohingegen die Drohnen nur von der Genetik der Königin beeinflusst sind. In diesem Falle ist der relevante geschätzte Zuchtwert daher derjenige der Königin selbst.

Geschätzte Zuchtwerte können dafür verwendet werden, den Zuchtwert einer geplanten Anpaarung vorherzusagen, da sich dieser einfach als Mittelwert der Zuchtwerte von Mutter und Vater berechnet. Das Ergebnis ist dann der Zuchtwert der Arbeiterinnengruppe des geplanten Volkes und zur gleichen Zeit der Zuchtwert jungfräulicher Tochterköniginnen, die aus dieser Anpaarung hervorgehen können. Den geschätzten Zuchtwert einer Königin in einer angedachten Anpaarung haben wir bereits betrachtet. Das ist der Zuchtwert, der für ihre Mutter publiziert ist und somit Relevanz für deren jungfräuliche Königinnen besitzt. Wie verhält es sich nun mit dem Zuchtwert des Vaters? Wenn der Vater aus einer einzelnen DPK besteht, benötigen wir den Zuchtwert dieser DPK selbst, der relevant für die von ihr produzierten Drohnen ist. Setzt sich der Vater jedoch als Gruppe von DPK zusammen, entspricht der Zuchtwert dieser Gruppe demjenigen der Arbeiterinnen in dem Volk aus dem die DPK stammen. Anders ausgedrückt: Der relevante Zuchtwert ist derjenige, der zusammen mit der Mutter der DPK publiziert wird, und der daher Relevanz für deren jungfräuliche Töchter besitzt. Warum ihrer jungfräulichen Töchter? Weil die Anpaarung der DPK für die von ihnen produzierten Drohnen irrelevant ist.

### **Praxis der Zuchtwertschätzung bei der Honigbiene**

Es gibt nur wenige Zuchtprogramme für die Honigbiene, in denen geschätzte Zuchtwerte verwendet werden. Meist basiert die Selektion nur auf der Eigenleistung der Völker, allenfalls wird noch ein Auge auf die Leistung von Vollgeschwistern geworfen. Manchmal wird der genetische Wert einer Königin auch anhand der Leistungen der Völker ihrer Töchter bewertet. Uns sind nur drei praktische Beispiele der Zuchtwertschätzung bekannt, die die Besonderheiten der Honigbiene adäquat berücksichtigen. Dies sind die Zuchtwertschätzung, die im Rahmen von Beebreed ([www.beebreed.eu](http://www.beebreed.eu)) durchgeführt wird, das vom Verband Biene Österreich organisierte Zuchtprogramm und das Zuchtprogramm des französischen Gelee-Royale-Verbands (Basso *et al.*, 2024). Dies steht im Kontrast zu Zuchtprogrammen bei anderen Nutztieren, bei denen Selektion anhand geschätzter Zuchtwerte die Regel darstellen. Da eine erfolgreiche Zuchtwertschätzung einen umfassenden Datensatz über mehrere Generationen benötigt, ist ihre Anwendung in der Praxis nicht immer möglich. Andererseits hat die Zuchtwertschätzung für viele Zuchtprogramme viel zu bieten. Nicht nur weil Leistungen verwandter Völker für jeden geschätzten Zuchtwert miteinbezogen werden, sondern auch (und sogar vorrangig) weil sie eine ordentliche Trennung zwischen genetischen Unterschieden und Umweltunterschieden zwischen unterschiedlichen Testständen ermöglicht.

Geschätzte Zuchtwerte, wie wir sie hier besprochen haben, sind schlicht der Teil des Phänotyps, der der Genetik zugeordnet wird. Folglich besitzen sie die selbe Einheit wie das Selektionsmerkmal. Ein geschätzter Zuchtwert für Honigertrag kann also etwa +6 kg oder –10 kg sein, ein Zuchtwert für

Wabensitz (bewertet von 1 bis 4) könnte 0,12 Wertungspunkte betragen, und so weiter. Es ist leicht, festzustellen, ob ein solcher Zuchtwert positiv oder negativ ist, aber es ist schwierig zu überprüfen, ob ein positiver Zuchtwert, wie etwa +4 kg Honigertrag, ein hoher oder niedriger Wert ist. Um solche Vergleiche zu vereinfachen und einen besseren Überblick zu verschaffen, werden Zuchtwerte in der Praxis standardisiert, indem man sie zu Zahlen mit Mittelwert 100 und einer Standardabweichung von 10 transformiert. Auf diese Weise lassen sich auch Zuchtwerte für verschiedene Merkmale vergleichen und kombinieren, wie wir bereits in Kapitel 2 zum Zuchtziel dargelegt haben. Nach der gesamten Prozedur der Zuchtwertschätzung erhält man daher eine geordnete Liste von Königinnen wie in Tabelle 1. Aus dieser kann man dann die besten Königinnen zur Reproduktion auswählen.

**Tabelle 1.** Jede Königin erhält zwei standardisierte geschätzte Zuchtwerte (gZW) einen für sich selbst und einen für ihrer Arbeiterinnengruppe. Da Königin und Arbeiterinnen miteinander verwandt sind, gehen hohe Zuchtwerte für Königin und Arbeiterinnengruppe oft miteinander einher, das Ranking kann jedoch im Detail voneinander abweichen. Selektiert man Königinnen zur Produktion neuer Königinnen, sollte man sich nach den Arbeiterinnenzuchtwerten richten; selektiert man Königinnen zur Drohnenproduktion ist der geschätzte Zuchtwert der Königin relevant.

|                | Königin 1 | Königin 2 | Königin 3 | Königin 4 | Königin 5 | ... | Königin n |
|----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----|-----------|
| gZW Königin    | 121       | 120       | 112       | 111       | 111       | ... | 79        |
| gZW Arbeiterin | 112       | 120       | 113       | 105       | 106       | ... | 83        |

## Literatur

- Basso, B., Kistler, T., Phocas, F. (2024). Genetic parameters, trends, and inbreeding in a honeybee breeding program for royal jelly production and behavioral traits. *Apidologie* 55, 11. DOI: 10.1007/s13592-023-01055-3.
- Bienefeld, K., Erhardt, K., Reinhardt, F. (2007). Genetic evaluation in the honey bee considering queen and worker effects – A BLUP-Animal Model approach. *Apidologie* 38, 77-85. DOI: 10.1051/apido:2006050
- Brascamp, E.W., Bijma, P. (2014). Methods to estimate breeding values in honey bees. *Genetics Selection Evolution* 46, 53. DOI: 10.1186/s12711-014-0053-9.
- Brascamp, E.W., Bijma, P. (2019). Software to facilitate estimation of genetic parameters and breeding values for honey bees. *Proceedings of the 46th Apimondia Canada: Montréal*. Software and manual at <https://zenodo.org/records/7951334>.
- Du, M., Bernstein, R., Hoppe, A., Bienefeld, K. (2022). Influence of model selection and data structure on the estimation of genetic parameters in honeybee populations. *G3 Genes/Genomes/Genetics*, 12, jkab450. DOI: 10.1093/g3journal/jkab450.
- Uzunov, A., Brascamp, E.W., Du, M., Bijma, P., Büchler, R. (2023). Breeding Values in Honey Bees. *Bee World*, 100, 9-14, DOI: 10.1080/0005772X.2023.2166737.

## Kapitel 5

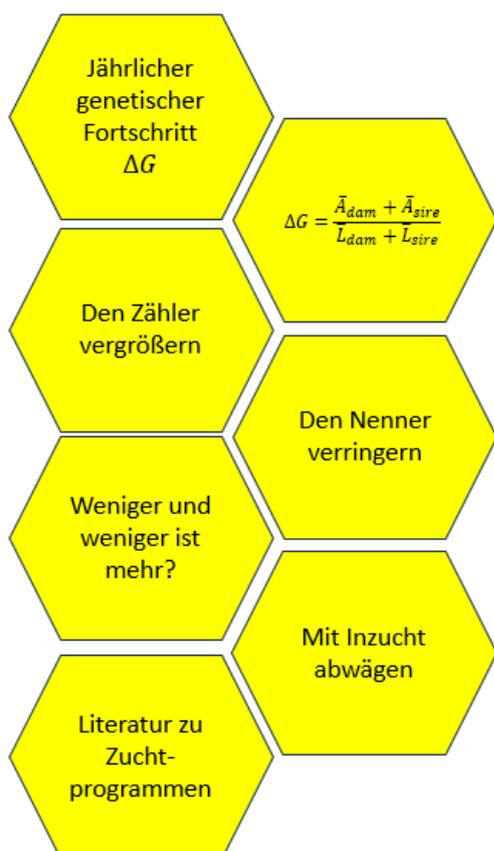
# Selektion

### Einführung

In diesem Kapitel besprechen wir den Aufbau von Zuchtprogrammen oder, präziser, den Effekt des Designs von Zuchtschemas auf den jährlichen genetischen Fortschritt. Der jährliche genetische Fortschritt steht hier für den Unterschied bezüglich durchschnittlicher Zuchtwerte in aufeinanderfolgenden Geburtsjahren. In Kapitel 3 haben wir eine Gleichung eingeführt, die den jährlichen genetischen Zugewinn vorhersagt:

$$\Delta G = \frac{\bar{A}_M + \bar{A}_V}{L_M + L_V}$$

In jedem Jahr werden Mütter und Väter selektiert um die nächste Generation zu produzieren. Der Zähler der Gleichung ist die Summe der mittleren Zuchtwerte der selektierten Mütter und Väter, der Nenner ist die Summe der mittleren Generationsintervalle von Müttern und Vätern.



Zweck dieses Kapitels ist es, die Bedeutung von Zähler- und Nennerterm zu erklären und insbesondere die Möglichkeiten aufzuzeigen,  $\Delta G$  zu steigern indem man den Zähler vergrößert oder den Nenner verkleinert. Zunächst betrachten wir diese beiden Möglichkeiten getrennt voneinander. Oftmals führt jedoch eine Verringerung des Zählers auch zu einer Verringerung des Nenners, sodass es gilt, eine optimale Balance zu finden. Wir werden auch einen Blick auf die Zunahme der Inzucht werfen, die eine unweigerliche Folge der Selektion ist. Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient von Königinnen und Arbeiterinnen steigt von Jahr zu Jahr aufgrund der Selektion einer begrenzten Anzahl Eltern. Dieser Anstieg wird mit  $\Delta F$  bezeichnet. Das Design eines Zuchtprogramms sollte also eine Balance zwischen  $\Delta G$  und  $\Delta F$  finden. Schließlich werden einige Beispiele zum Vergleich von Zuchtprogrammen in der wissenschaftlichen Literatur gegeben.

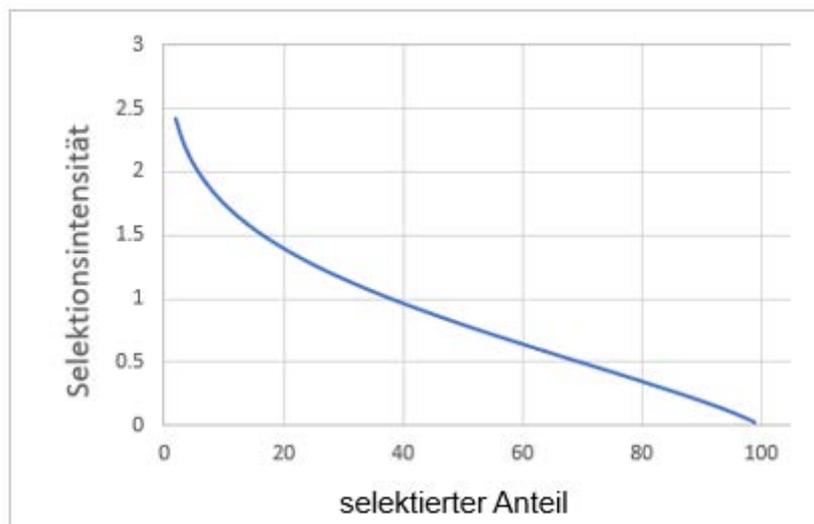
### Möglichkeit: Die Zuchtwerte der selektierten Eltern verbessern

Der durchschnittliche Zuchtwert selektierter Eltern hängt von zwei Faktoren ab. Der erste ist die Genauigkeit der geschätzten Zuchtwerte und der zweite ist die Selektionsintensität. Der durchschnittliche Zuchtwert selektierter Eltern ist proportional zum Produkt der Genauigkeit mit der Selektionsintensität.

Betrachten wir sowohl die Genauigkeit als auch die Selektionsintensität im Detail!

Geschätzte Zuchtwerte sind immer Schätzwerte. Wenn die Zuchtwertschätzung korrekt implementiert ist, werden diese Schätzwerte im Durchschnitt mit den wahren Zuchtwerten übereinstimmen, aber für individuelle Königinnen und Arbeiterinnengruppen kann der Schätzwert vom wahren Wert abweichen. Diese Abweichungen können zwischen Königinnen und Arbeiterinnen variieren, aber je geringer die Varianz, desto größer ist die Genauigkeit. Der einfachste geschätzte Zuchtwert für ein Merkmal ist schlicht der Phänotyp, meist aufgefasst als die Abweichung vom Standmittel. In diesem Fall entspricht die Genauigkeit in etwa der Wurzel des Heritabilitätskoeffizienten. Die Genauigkeit kann erhöht werden, indem man auch die Phänotypen (enger) Verwandter miteinbezieht. Zum Beispiel wird der Zuchtwert jeder einzelnen Königin einer Geschwistergruppe umso genauer, je mehr Königinnen der Geschwistergruppe man in die Leistungsprüfung miteinbezieht. Generell erhöht sich die Genauigkeit geschätzter Zuchtwerte durch akribische Datenführung, konsequente Paarungskontrolle und die Verteilung von Geschwistergruppen auf mehrere Teststände.

Die Selektionsintensität ist eine Funktion des selektierten Anteils. Selektiert man beispielsweise die besten 50% Völker eines Jahrgangs um die nächste Generation zu produzieren, liegt die Selektionsintensität bei 0,8. Selektiert man nur die besten 5%, liegt sie bei 2,1. Abbildung 1 zeigt den Zusammenhang zwischen selektiertem Anteil und Selektionsintensität.

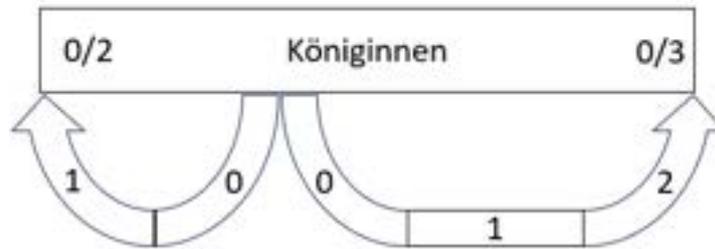


**Abbildung 1.** Der Zusammenhang zwischen selektiertem Anteil und Selektionsintensität.

Betrachten wir nun das Design eines Zuchtprogramms mit einer vorgegebenen Anzahl an Müttern und Belegstellen, von denen jede mit der selben vorgegebenen Anzahl an Drohnenproduzentinnen bestückt ist. Der einfachste Weg, die Selektionsintensität zu erhöhen ist es dann, die Anzahl getesteter Völker zu steigern. Auf diese Weise wird  $\Delta G$  ansteigen, während  $\Delta F$  weitgehend unverändert bleiben wird. Der Nachteil einer solchen Steigerung liegt an den gesteigerten Kosten für die zusätzlichen Leistungsprüfungen. Aufgrund dieser Kosten erscheint es verlockend, das Testvolumen unverändert zu belassen, aber die Anzahl Mütter und Belegstellen zu reduzieren. Auch in diesem Fall ist ein Anstieg von  $\Delta G$  zu erwarten, aber nun wird  $\Delta F$  ebenfalls steigen, weswegen eine Verringerung der Elternzahlen langfristig nicht attraktiv ist.

### Möglichkeit: Das Generationsintervall verringern

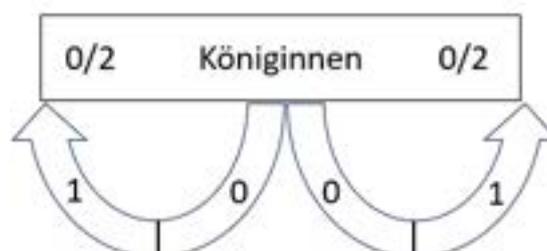
Wir diskutieren diese Möglichkeiten ausgehend von einem Zuchtschema, das häufig implementiert wird, wenn Belegstellen zur kontrollierten Anpaarung verwendet werden. Abbildung 2 zeigt dies.



**Abbildung 2.** Darstellung eines Zuchtprogramms, in dem Königinnen in Jahr 0 selektiert und in Jahr 1 leistungsgeprüft werden (mütterlicher Halbkreis, links). Über den mütterlichen Pfad werden im Jahr 2 neue Königinnen generiert. Ein kleinerer Anteil getesteter Königinnen wird im Jahr 2 ausgewählt um Drohnenproduzentinnen (DPK) zu generieren (väterlicher Pfad, rechts) und da die DPK dann im folgenden Jahr zum Einsatz kommen, werden über den väterlichen Pfad im Jahr 3 Königinnen erzeugt.

Obige Abbildung zeigt Selektion über den mütterlichen Pfad (linker Halbkreis) und über den väterlichen Pfad (rechter Pfad). Die dargestellten Zahlen repräsentieren Jahre. Im Jahr 0 werden Königinnen aus selektierten Völkern aufgezogen. Die neuen Königinnen gründen selbst Völker und werden im Jahr 1 auf Merkmale wie Honigertrag und PIN-Test geprüft. Im Jahr 2 wird ein Teil der getesteten Völker selektiert und im selben Jahr werden neue Königinnen aus den selektierten Völkern nachgezogen. Das Generationsintervall für den mütterlichen Pfad beträgt daher zwei Jahre. Für den väterlichen Pfad wird ein kleinerer Teil der Völker selektiert, von denen die DPK für die Belegstellen nachgezogen werden. Diese DPK werden in Jahr 2 aufgezogen und produzieren in Jahr 3 Drohnen. Auch Nachkommensköniginnen werden in Jahr 3 aufgezogen, sodass das väterliche Generationsintervall drei Jahre beträgt. Man sollte erwähnen, dass die Drohnenproduzentinnen meist Vollgeschwister sind. Sie sind zufällige Nachkommen von Königinnen, die zu diesem Zweck selektiert wurden und werden selbst keiner Leistungsprüfung für Merkmale wie Honigertrag unterzogen.

Gibt es Möglichkeiten, das väterliche Generationsintervall auf zwei Jahre zu reduzieren? Schematisch stellt Abbildung 3 dies dar.

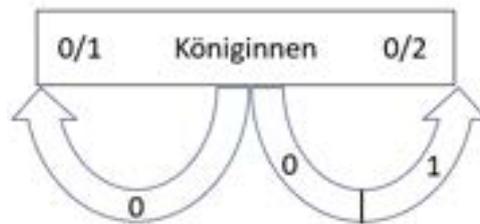


**Abbildung 3.** Ein Zuchtprogramm bei dem sowohl mütterlicher als auch väterlicher Pfad zwei Jahre benötigen.

In dem in Abbildung 3 dargestellten Zuchtprogramm werden die Königinnen einer ausgewählten Gruppe von Völkern, die in Jahr 1 leistungsgeprüft wurden, als Drohnenproduzentinnen herangezogen. Der Unterschied zu Abbildung 2 ist, dass Königinnen nicht selektiert werden um DPK zu produzieren, sondern direkt als Drohnenproduzentinnen ausgewählt werden. Dies reduziert das väterliche Generationsintervall auf zwei Jahre und das mittlere Generationsintervall von  $(2+3)/2=2,5$  auf  $(2+2)/2=2$  Jahre, was eine Reduktion um 20% bedeutet. Im folgenden Abschnitt werden wir diskutieren, dass diese Reduktion auch zu einer Verringerung der Zähler führt. Liegt die Zählerreduktion jedoch bei unter 20%, wird das Zuchtprogramm in Abbildung 3 ein höheres  $\Delta G$  zeitigen als das in Abbildung 2.

Im Wesentlichen gibt es zwei Möglichkeiten, die in Jahr 1 getesteten Völker für den väterlichen Pfad zu verwenden. Der erste ist, mehrere Vollgeschwister und vielleicht mehrere getestete Vollgeschwister zu verwenden. Diese können sowohl auf einer Belegstelle als auch für künstliche Besamung benutzt werden. Die zweite Möglichkeit ist, mehrere Königinnen für Ein-Volk-Besamungen auszuwählen.

Prinzipiell ist es auch möglich, das mütterliche Generationsintervall wie in Abbildung 4 dargestellt zu verkürzen.



**Abbildung 4.** Ein Zuchtprogramm mit auf ein Jahr reduziertem mütterlichem Generationsintervall.

Eine Reduktion des mütterlichen Generationsintervalls auf ein Jahr impliziert, dass nur auf Merkmale selektiert werden kann, die keine volle Saison benötigen um erfasst zu werden. Es erscheint möglich, ein Merkmal wie SMR sinnvoll zu erfassen, Honigertrag jedoch nicht. Das durchschnittliche Generationsintervall in Abbildung 4 ist  $(1 + 2)/2 = 1,5$  Jahre, eine Reduktion um 40%. Dies bedeutet, dass einiger Rückgang im Zähler verschmerzbar ist um immer noch ein höheres  $\Delta G$  mit dem Schema aus Abbildung 4 zu erzielen, als mit denjenigen aus Abbildungen 2 und 3.

### **Veränderungen in den durchschnittlichen Elternzuchtwerten und im Generationsintervall ausbalancieren**

Wir haben bereits erwähnt, dass die Reduzierung des mittleren Generationsintervalls um ein halbes Jahr (Abbildung 3) oder um ein Jahr (Abbildung 4) im Vergleich zu Abbildung 2 zu Lasten des mittleren Zuchtwertes selektierter Eltern geht.

Betrachten wir zunächst den Fall von Abbildung 3. In diesem Fall werden mehrere Vollgeschwisterköniginnen als Drohnenpenderinnen ausgewählt, anstatt, wie in Abbildung 2, ihre Mütter zur Produktion von DPK zu selektieren. Nehmen wir zum Beispiel an, dass wir in Jahr 1 eine Gesamtzahl von 400 getesteten Völkern besitzen, die aus 40 Geschwistergruppen bestehen. Nehmen wir weiter an, dass 20 Belegstellen zur Verfügung stehen, von denen jede mit 10 Vollgeschwister-DPK besetzt ist. Im Falle von Abbildung 3 werden dann 20 von 40 Geschwistergruppen als

Drohenspenderinnen selektiert, während Abbildung 2 ein Zuchtschema zeigt, bei dem 20 von 400 Völkern selektiert werden, von denen dann DPK nachgezogen werden. Offensichtlich führt eine Selektionsquote von 20 aus 40 zu einem geringeren mittleren Zuchtwert der selektierten Eltern als dies bei einer Selektion von 20 aus 400 der Fall ist. Eine Überschlagsrechnung zeigt, dass Abbildung 2 in diesen Szenarien ein höheres  $\Delta G$  zu generieren vermag. In anderen Beispielen wird jedoch das Setup aus Abbildung 3 überlegen sein.

In diesem Beispiel haben wir angenommen, dass die Genauigkeit geschätzter Zuchtwerte in Abbildungen 2 und 3 ähnlich ausfällt. Wir haben folglich nur Unterschiede im selektierten Anteil und damit in der Selektionsintensität berücksichtigt.

Im Vergleich des Zuchtschemas aus Abbildung 4 mit dem aus Abbildung 3 spielen Unterschiede im selektierten Anteil allenfalls eine untergeordnete Rolle. Der einzige Unterschied ist, dass es zwischen den Jahren 1 und 2 zu Volksverlusten kommen kann, sodass man in Abbildung 3 eine geringere Ausgangsbasis zur Selektion besitzt. Wahrscheinlich wird die verringerte Genauigkeit der Zuchtwerte in Abbildung 4 eine gewichtigere Rolle spielen, da einige Merkmale gar nicht beobachtet werden.

### Genetischen Zugewinn und Inzucht ausbalancieren

Wie wir in Kapitel 3 erwähnt haben, kann die Inzuchtrate  $\Delta F$  anhand der Anzahlen Väter und Mütter vorhergesagt werden. Je geringer die Anzahl Mütter und Väter ausfällt, desto größer wird  $\Delta F$ .

Eine Gleichung, die  $\Delta F$  pro Generation vorhersagt, ist

$$\Delta F = \frac{1}{4N_M} + \frac{1}{4N_V},$$

wobei  $N_M$  und  $N_V$  die Anzahlen jährlich selektierter Mütter und Väter bezeichnen. Diese Formel wurde für Säugetiere entwickelt und passt aufgrund der biologischen Besonderheiten nicht vollständig auf den Fall der Honigbiene. Dennoch lässt sich die Formel gut heranziehen, um einen generellen Eindruck von den Dynamiken der Inzuchtentwicklung und ihren Einflüssen, auch bei der Honigbiene, zu gewinnen. Man beachte, dass  $\Delta F$  der Anstieg der mittleren Inzucht von einer Generation zur nächsten bezeichnet. Auf einer jährlichen Basis entspricht  $\Delta F$  pro Jahr dem Wert von  $\Delta F$  je Generation geteilt durch das durchschnittliche Generationsintervall.

Die Vorhersage für  $\Delta F$  kann bei der Planung eines Zuchtprogramms herangezogen werden. Eine wichtige Folgerung aus der Gleichung ist, dass das Niveau von  $\Delta F$  maßgeblich vom Elternteil mit der geringeren Anzahl bestimmt wird. Nimmt beispielsweise  $N_V$  den Wert 10 an, wird  $\Delta F$  etwa 2,5% betragen, unabhängig davon ob  $N_M$  100 oder 1000 ist.

Wie wir in Kapitel 3 diskutiert haben, kann  $\Delta F$  für ein laufendes Zuchtprogramm aus dem Stammbaum errechnet werden. Es ist tatsächlich sinnvoll, das Niveau von  $\Delta F$  regelmäßig zu überprüfen, sobald das Zuchtprogramm tatsächlich läuft. Die Ernährungs- und Landwirtschaftsorganisation der Vereinten Nationen (FAO) rät für nachhaltige Selektionsprogramme,  $\Delta F$  unter 1% pro Generation zu halten. Eine Diskussion hierzu findet sich in Bijma (2000).

Die Gleichung geht von einer geschlossenen Population aus. Das heißt, dass alle Mütter und Väter ihrerseits Nachkommen von Eltern aus der Population sind. Wenn es zum Beispiel gängige Praxis ist, durch freie Paarung genetisches Material einzuführen, wird  $\Delta F$  sehr niedrig ausfallen, sogar wenn

alle Mütter aus der Population stammen. Vorausgesetzt, natürlich, dass die Drohnen, die an der freien Paarung partizipieren von einem großen Pool weitgehend unverwandter Königinnen herrühren. Unter herkömmlichen heutigen Bienenhaltungsbedingungen ist dies eine realistische Annahme.

Überdies geht die Gleichung davon aus, dass in der Population selektiert wird. Ohne Selektion und unter zufälliger Paarung von Müttern und Vätern würde  $\Delta F$  in etwa halbiert. Tatsächlich verhält es sich eigentlich andersherum. Die Gleichung für  $\Delta F$  wurde zunächst für zufällige Paarung ohne Selektion hergeleitet und unter Selektion verdoppelt sich  $\Delta F$  in etwa. Eine weitere Annahme ist, dass es keine extreme Variation in der Anzahl Nachkommen je Mutter und Vater gibt. Wenn beispielsweise eine kleine Gruppe Väter für viele Nachkommen sorgt und viele Väter einen geringen Beitrag leisten, wird die Größe der kleinen Vätergruppe eine bessere Approximation für  $N_V$  liefern als die Gesamtzahl Väter.

Bei der Honigbiene entspricht  $N_M$  der Anzahl selektierter Königinnen, die zur nächsten Generation beitragen. Bei der Ein-Volk-Besamung entspricht auch  $N_V$  der Anzahl selektierter Königinnen, die die Drohnen für die Besamungen stellen. Die Situation gestaltet sich komplizierter, wenn Belegstellen verwendet werden, auf denen eine Geschwistergruppe von DPK die Drohnen produziert. Die Gesamtanzahl an DPK überschätzt  $N_V$  stark, da die DPK auf den Belegstellen eng miteinander verwandt sind. Du *et al.* (2023) haben Approximationen hergeleitet und geschlussfolgert, dass  $N_V$  in diesem Falle als etwas größer als die doppelte Anzahl an Belegstellen angenommen werden sollte. Für zehn DPK je Belegstelle war  $N_V$  2,2 mal die Anzahl der Mütter drohnenproduzierender Königinnen und für 30 DPK je Belegstelle war der Faktor 2,4.

**Tabelle 1.** Voraussagen für die Inzuchtrate je Generation ( $\Delta F$ ) für Zuchtprogramme mit Ein-Volk-Besamung und für Zuchtprogramme mit Belegstellen, bei denen die DPK Geschwister sind.

| <b>Ein-Volk-Besamung</b>                |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Anzahl Mütter                           | 20  | 20  | 40  | 40  | 40  | 60  | 60  | 60  | 60  |
| Anzahl einzelner DPK <sup>1)</sup>      | 10  | 20  | 10  | 20  | 40  | 10  | 20  | 40  | 60  |
| $\Delta F$ (%)                          | 3,8 | 2,5 | 3,1 | 1,9 | 1,3 | 2,9 | 1,7 | 1,0 | 0,8 |
| <b>Mating stations</b>                  |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| Anzahl Mütter                           | 20  | 20  | 40  | 40  | 40  | 60  | 60  | 60  | 60  |
| Anzahl der Mütter von DPK <sup>2)</sup> | 10  | 20  | 10  | 20  | 40  | 10  | 20  | 40  | 60  |
| $\Delta F$ (%)                          | 2,5 | 1,9 | 1,9 | 1,3 | 0,9 | 1,7 | 1,0 | 0,7 | 0,6 |

<sup>1)</sup> Anzahl der Königinnen pro Jahr, die Drohnen zur Ein-Volk-Besamung produzieren.

<sup>2)</sup>  $\Delta F$  wurde unter der Annahme berechnet, dass  $N_V$  die doppelte Anzahl der DPK-Mütter ist.

Bei Ein-Volk-Besamungen kann die Anzahl der Väter prinzipiell groß werden, sogar gleich groß wie die Anzahl Mütter. Tabelle 1 suggeriert, dass etwa 40 bis 60 Väter pro Jahr benötigt werden, um  $\Delta F$  unter 1% pro Generation zu halten, vorausgesetzt, dass die Anzahl Mütter den Wert von 60 übersteigt.

In einem Zuchtprogramm mit Belegstellen entspricht die Anzahl der Mütter von DPK gerade der Anzahl Belegstellen, zumindest unter der Bedingung, dass die DPK in jedem Jahr von einer anderen Gruppe selektierter DPK-Mütter abstammen. Tabelle 1 zeigt, dass etwa 20 Belegstellen benötigt werden um  $\Delta F$  unter 1% zu halten. Für kleine Zuchtprogramme ist dies eine große Herausforderung, sodass für diese die Ein-Volk-Besamung attraktiv erscheint.

Wir wollen betonen, dass es sich hier um Näherungswerte handelt. In der Praxis variieren die Anzahlen an Nachkommen je selektierter Königin oft drastisch. Auch andere Faktoren, wie zum Beispiel die genetische Korrelation zwischen direkten und maternalen Effekten, spielen eine Rolle. Des Weiteren führt eine zuchtwertbasierte Selektion im Vergleich zu phänotypischer Selektion abermals zu einem erhöhten  $\Delta F$ , da es wahrscheinlicher wird, enge Verwandte zu selektieren. Wenn man ein reales Zuchtschema entwirft, bietet es sich daher an, auf Nummer sicher zu gehen und größere Zahlen als in Tabelle 1 suggeriert zu verwenden.

### **Zuchtprogrammdesigns in der wissenschaftlichen Literatur**

Die Gleichung für  $\Delta G$  erlaubt es uns, den jährlichen genetischen Fortschritt für verschiedene Designs von Zuchtprogrammen abzuschätzen. In den vorangegangenen Paragraphen haben wir hierzu einige Beispiele aufgeführt.

In vielen Fällen verlangen die Unterschiede zwischen alternativen Zuchtprogrammen eine tiefergehende Analyse als grobe Überschlagsrechnungen. Hierzu benutzt man meist Computersimulationen. Ein Ansatz basiert darauf, dass man den Phänotyp eines Volkes bestimmt, indem man die Summe aus folgenden vier Größen bildet: der halbe Zuchtwert der Mutter, der halbe Zuchtwert des Vaters, ein Zufallsterm, der die Mendelsche Streuung darstellt (siehe Kapitel 3) und ein zufälliger Summand für die Residualeffekte. Dann selektiert man anhand der simulierten Phänotypen die besten Völker. Ein anderer Ansatz setzt eine Ebene tiefer an und simuliert die Effekte einzelner Gene. Der erste Ansatz geht tatsächlich von einer sehr großen Anzahl Gene aus (prinzipiell unendlich viele), wohingegen der zweite Ansatz geringere Anzahlen zulässt. Beide Ansätze führen zu ähnlichen Ergebnissen, wenn das betrachtete Zeitfenster bei etwa 20 Jahren liegt. Doch langfristig überschätzt der erste Ansatz die Realität, sofern der zweite Ansatz realistischer ist (Plate *et al.* 2019a).

Im folgenden präsentieren wir vier Beispiele solcher Simulationen.

Du *et al.* (2023) untersuchten die Effekte, die sich aus der oben diskutierten Ein-Volk-Besamung (Abbildung 3) ergeben. Oft behindert die begrenzte Verfügbarkeit von Belegstellen die Nachhaltigkeit von Zuchtbestrebungen, da die Inzucht zu schnell ansteigt. Durch die größere Väteranzahl bei der Ein-Volk-Besamung kann dieses Problem umgangen werden.

Plate *et al.* (2019b) untersuchten die Bedeutung der Paarungskontrolle. Im Gegensatz zum einfachen Ansatz in Kapitel 3 nahmen sie nicht an, dass das genetische Niveau der Drohnenpopulation bei offener Paarung über die Jahre konstant bleibt. Sie betrachteten verschiedene Alternativen, bei denen die passive Population (Völker außerhalb des Zuchtprogramms) von den Errungenschaften in der Zuchtpopulation profitiert. Dies kann durch Vermischung der Drohnen in der Luft geschehen oder

durch den Ankauf von Zuchtköniginnen durch Nicht-Züchter. In der Studie wurde gezeigt, dass die kontrollierte Paarung eine Grundvoraussetzung für genetischen Fortschritt ist. Zudem wurde gezeigt, dass die passive Population von den Aktivitäten im Zuchtprogramm profitiert und zwar in solcher Weise, dass  $\Delta G$  in der passiven Population langfristig der genetischen Zugewinnsrate in der Zuchtpopulation entspricht, wenngleich mit einem Zeitversatz. Diese Zeitverschiebung kann mehrere Jahre betragen, wenn der genetische Austausch von der Zuchtpopulation an die passive Population begrenzt ist.

Du *et al.* (2024) untersuchten die unterschiedlichen Auswirkungen von Poolbesamungen und Ein-Volk-Besamungen, sowohl unter Selektion nach Phänotypen als auch unter Selektion nach Zuchtwerten. Wenn nach Phänotypen selektiert wird, erhält man in beiden Fällen sehr ähnliche Inzuchtraten und auch ähnliches  $\Delta G$ . Die Selektion nach Zuchtwerten zeigt jedoch einen großen Vorsprung der Ein-Volk-Besamung in Bezug auf  $\Delta G$ , wobei auch  $\Delta F$  größer wird. Die Autoren bemerken, dass letzteres durch ein gutes Design des Zuchtprogramms vermieden werden kann. Sie bemerken zudem, dass Poolbesamung die Vitalität von Völkern aufgrund der größeren Anzahl väterlicher Abstammungslinien positiv beeinflussen kann. Sie geben zu Bedenken, dass eine Teilung der Population in Zuchtprogramm und eine daran angelehnte passive Population günstig sein könnte. In der Zuchtpopulation sollte dann Ein-Volk-Besamungen durchgeführt werden, in der passiven Population eine Poolbesamung.

Kistler *et al.* (2024) untersuchten ein Zuchtprogramm entsprechend Abbildung 4 mit einem Zuchtprogramm nach Abbildung 3 per Computersimulation. Abbildung 3 wurde durch ein Zuchtprogramm umgesetzt, bei dem Völker auf dem mütterlichen Pfad einer Leistungsprüfung für Honigertrag und Hygieneverhalten unterzogen wurden. Im alternativen Zuchtprogramm entsprechend Abbildung 4 wurde keine Leistungsprüfung für Honigertrag durchgeführt. Die Autoren folgerten, dass das Alternativszenario fast immer besser abschneidet und einen um bis zu 45% höheren genetischen Zugewinn erzielt. Allerdings ging mit diesem höheren genetischen Zugewinn auch ein relativer Anstieg der mittleren Inzucht um 20% bis 35% einher.

### Schlussbemerkungen

In diesem Kapitel wurden Möglichkeiten aufgezeigt,  $\Delta G$  zu steigern. Dies kann durch Veränderung des Zählers oder des Nenners der Vorhersagegleichung geschehen. Die Genauigkeit der geschätzten Zuchtwerte kann durch die Anwendung einer Zuchtwertschätzung im Vergleich zur phänotypischen Selektion gesteigert werden. Die Selektionsintensität kann gefahrenfrei gesteigert werden indem mehr Völker in die Leistungsprüfung miteinbezogen werden, wohingegen eine Verringerung der Anzahl selektierter Eltern zu einer Steigerung von  $\Delta F$  führt. Zudem wurde klargestellt, dass eine gründliche Erwägung des Generationsintervalls beim Design von Zuchtplänen empfehlenswert ist, da die Auswirkungen einer Verringerung des Generationsintervalls meist beträchtlich sind.

### Literatur

Bijma, P. (2000). Long-term Genetic Contributions Prediction of Rates of Inbreeding and Genetic Gain in Selected Populations. PhD-thesis Wageningen University. <https://edepot.wur.nl/198962>, pages 205-206

- Du, M., Bernstein, R., Hoppe, A. (2023) The Potential of instrumental Insemination for sustainable honeybee breeding. *Genes* 14, 1799-. DOI: 10.3390/genes14091799.
- Du, M., Bernstein, R., Hoppe, A. (2024). Comparison of pooled semen insemination and single colony insemination as sustainable honeybee breeding strategies. *R. Soc. Open Sci.* 11: 231556. DOI: 10.1098/rsos.231556.
- Kistler, T., Brascamp, E.W., Basso, B., Phocas, F., Bijma, P. (2024) How partial phenotyping to reduce generation intervals can help to increase annual genetic gain in selected honeybee populations. Non-refereed preprint. Submitted. DOI: 10.1101/2024.10.30.621079.
- Plate, M., Bernstein, R., Hoppe, A., Bienefeld, K. (2019a). Comparison of infinitesimal and finite locus models for long-term breeding simulations with direct and maternal effects at the example of honeybees. *PLoS ONE* 14,, e0213270. DOI: 10.1371/journal.pone.0213270
- Plate, M., Bernstein, R., Hoppe, A., Bienefeld, K. (2019b). The importance of controlled mating in honeybee breeding. *Genet Sel Evol* 51:74. DOI: 10.1186/s12711-019-0518-y.