



# Lehrbrief für Imker

Herausgeber: Zentralvorstand des VKSK

1

## Grundlagen der Bienenzucht (Teil 1)

### Die Entwicklung der Allelen beim ausschließlichen Einsatz der künstlichen Besamung

Imkermeister Dieter Bähr, Wildau

*Unter heutigen Verhältnissen und den räumlichen Gegebenheiten eines dichtbesiedelten Gebietes, wie sie auch für die DDR gelten, ist es nur möglich, die Bienenwirtschaft zu erhalten und in wünschenswertem Maße zu erweitern, wenn es gelingt, die Zucht als unentbehrliches Mittel für die Imkerei und damit für die Steigerung des Honigertrages überzeugend darzustellen. Erfolgreiche Zucht ist meist nicht Einzelleistung, sondern kann mit mehr Effektivität durch kollektive Leistung erbracht werden. Auch Rückschläge – und diese treten immer auf – werden durch das Züchten in der Gemeinschaft schneller und besser überwunden.*

*Es ist eine Tatsache, daß auch bei uns Begriffe wie Reinzucht, Hybridzucht und Passerpaarung oft benutzt werden, obgleich wir von ihrer realen Durchsetzung wohl noch etwas entfernt sind. Hier wird häufig ein gewisses Wunschdenken beschrieben.*

*Mein Hauptanliegen ist es, aufzuzeigen; daß der einzelne Imker, vor allem beim Einsatz der künstlichen Besamung, mit seinen Möglichkeiten überfordert ist. Er kann sich kaum die für eine Selektion erforderliche Anzahl Bienenvölker halten. Mit wenigen Zuchtvölkern gibt es bei der kontrollierten Paarung bereits nach wenigen Generationen einen Leistungsabfall durch Inzucht. Auch ist zu berücksichtigen, daß bei den Bienen zusätzliche Schwierigkeiten durch den geschlechtsbestimmenden Mechanismus auftreten. Wir Einzelzüchter haben in der Bienenzucht mehr Aussicht auf Erfolg, wenn wir uns in gut geführten Zuchtgemeinschaften zusammenschließen. Klar sein muß, daß der Erfolg für die Zuchtgemeinschaft nicht am Anfang steht, sondern sich erst im Laufe der Zeit bei gewissenhafter und konsequenter Arbeit einstellt. Um Rückschläge für Zuchtgemeinschaften so gering wie möglich zu halten, habe ich diesen Lehrbrief erarbeitet. Darin werden feststehende Begriffe der Bienenbiologie und -zucht sowie Zusammenhänge der Vererbung und Auslese erläutert.*

#### Inhaltsübersicht

1. Definitionen
    - 1.1. Evolution
    - 1.2. Zucht
    - 1.3. wissenschaftlich
    - 1.4. empirisch
    - 1.5. Population
    - 1.6. Selektion
    - 1.7. Modifikation
    - 1.8. Heritabilität
    - 1.9. Mutation
    - 1.10. Inzucht
    - 1.11. Proband
    - 1.12. Sex-Allele
  2. Die Vererbung von Sex-Allelen
    - 2.1. Mechanismus der Vererbung von Sex-Allelen
    - 2.2. Normale Verteilung der Sex-Allele in der Spermatheka der Weisel
    - 2.3. Verteilung der Sex-Allele bei Inzucht und künstlicher Besamung (Mutter-Tochter-Paarung)
      - 2.3.1. Eine Möglichkeit des Völkervergleiches
    - 2.4. Verteilung der Sex-Allele bei Inzucht und künstlicher Besamung (Geschwisterpaarung)
    - 2.5. Weitergehende Betrachtung
    - 2.6. Berechnung des Inzuchtkoeffizienten
    - 2.7. Schlußfolgerungen
  3. Mögliche Linienzucht durch computergestützte Auswahl
  4. Ein weiteres Zuchtschema
  5. Weitere Definitionen
    - 5.1. Heterozygotie und Homozygotie
    - 5.2. Heterosis
    - 5.3. Dominanz
  6. Modelldarstellung der Entwicklung von Allelen
  7. Ausblick
  8. Literaturverzeichnis
- Anlage 1 Die Zufälligkeiten beim Würfeln  
Anlage 2 Schema 1: Linie 1, Schema 2: Linie 2

# 1. Definitionen

## 1.1. Evolution

Entwicklung. Stammesgeschichtlich die Entwicklung von niederen Lebensformen zu höheren, aber auch die laufende Anpassung der Organismen an die sich ständig verändernde Umwelt. Wir wollen uns das so vorstellen, als wenn die Organismen auf einer Treppe stehen (Abbildung 1), sa-

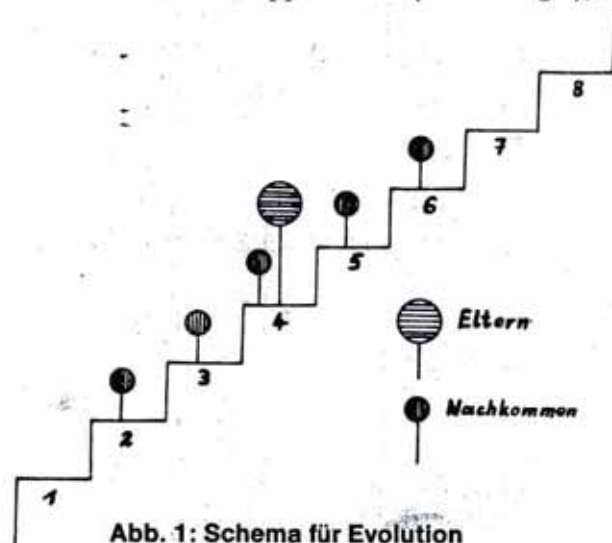


Abb. 1: Schema für Evolution

gen wir auf Stufe 4. Eine positive Entwicklung im Sinne der Anpassung wären beispielsweise die Stufen 6 oder 7, analog dazu für eine negative Entwicklung der Stufen 2 oder 1. Nachkommen dieses Organismus werden nun die Stufen 2, 3, 4, 5, 6 einnehmen. Die Natur prüft so, in welche Richtung die Entwicklung (hier Anpassung) weitergehen soll. In diesem Beispiel sind das jene Nachkommen, welche die Stufen 5 und 6 erreichten und somit am besten – auch besser als ihre Eltern – angepasst sind.

## 1.2. Zucht

Die Zucht ist eine von Menschen gelenkte Evolution mit dem Ziel der Veränderung in eine gewünschte Richtung. Damit ist das wichtigste Merkmal einer Zucht, die beabsichtigte Veränderung der Nachkommen gegenüber den Eltern, beschrieben. Für die Bienen heißt das: Steigerung der Honigleistung. Zucht können wir heute auf wissenschaftlicher oder empirischer Basis durchführen.

## 1.3. wissenschaftlich

Aus der Erkenntnis von Naturgesetzen und mathematischen Zusammenhängen heraus.

## 1.4. empirisch

Aus Erfahrungswerten gewonnen; erfahrungsgemäß. Auf einigen Tierzuchtgebieten wurden auch auf empirischer Basis beachtliche Erfolge erzielt, z. B. bei Hunden, Schafen, Pferden. Diese Erfolge konnten nur über sehr lange Zeiträume erreicht werden, mit kleinen Zuchtfortschritten pro Generation. Die wichtigste Voraussetzung dafür aber war die kontrollierte Paarung.

## 1.5. Population

Mit Population bezeichnen wir Tiere einer Art, die eine Fortpflanzungsgemeinschaft bilden. Wir verstehen darunter einen Bienenstand oder die gezüchteten Bienen eines bestimmten Gebietes.

## 1.6. Selektion

Auswahl. In jeder Tiergruppe, mit der gezüchtet wird, steckt ein gewisses Leistungsvermögen. Merkmale, die diese Gruppe nicht enthält, sind auch nicht herauszuzüchten, es sei denn, daß Mutationen auftreten.

Die Selektion nimmt in der Zucht eine zentrale Stellung ein. Sie ist das entscheidende Mittel des Züchters. Im weitesten Sinne verstehen wir darunter die Auswahl von Tieren mit erwünschten Eigenschaften für die Weiterzucht. Die Natur betreibt eine natürliche Selektion. Schlecht angepasste Tiere sterben aus. Wir betreiben eine künstliche Selektion, d. h. wir legen die Auswahlkriterien fest. Wir sprechen in diesem Zusammenhang von einer gerichteten Selektion. Die gerichtete Selektion verschiebt das Populationsmittel in eine Richtung; der Durchschnittswert wird verändert (Abbildung 2). Jede Selektion teilt eine Population

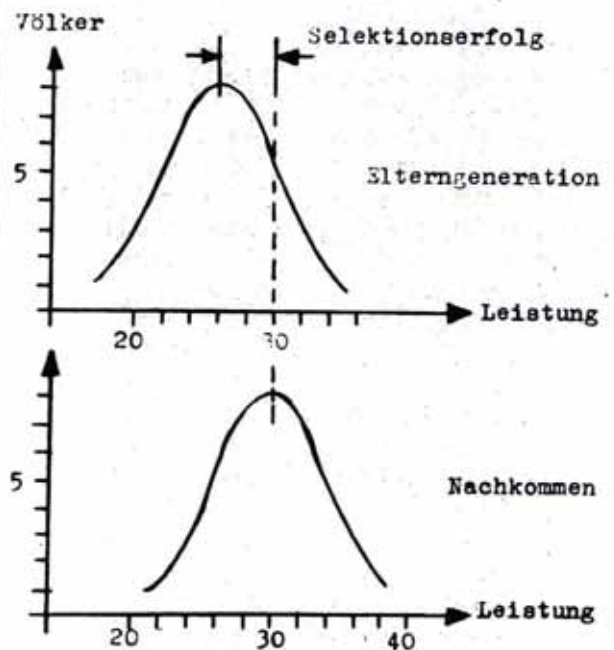


Abb. 2: Grafische Darstellung der Auswirkung von Selektion

in zwei Gruppen: eine, die unter dem Durchschnitt, und eine, die darüber liegt. Die über dem Durchschnitt liegenden Tiere müssen – bevor man sie zur Weiterzucht benutzt – geprüft werden, ob es sich bei der Veränderung wirklich um eine erblich begründete Mehrleistung oder um Modifikationen handelt.

## 1.7. Modifikation

Wir verstehen darunter Veränderungen, die umweltbedingt und nicht erblich sind. Dies sind spezifische Reaktionen der Gene auf Umwelteinflüsse unterschiedlichster Art. Modifikationen sind vor allem Anpassungsreaktionen.

## 1.8. Heritabilität

Erblichkeitsgrad; wie Merkmale vererbt werden. Heritabilität ist die genetische Bestimmungsgröße einer Population. Sie ist Ausdruck der genotypischen und phänotypischen Varianz.

$$h^2 = \frac{g}{g + p}$$

$g$  = genotypische Varianz

$p$  = phänotypische Varianz

Den genotypischen Wert von Zuchttieren erkennen wir um so besser, je besser es uns gelingt, die phänotypische Varianz zu senken oder zu standardisieren. Das bedeutet aber nichts anderes, als die Umwelteinflüsse für die zu prüfende Gruppe gleich zu gestalten. Übertragen auf die Imkerei heißt das, die Leistungsprüfung unter gleichen Umwelt- und Haltungsbedingungen durchzuführen. In der übrigen Tierzucht ist es zwar möglich, die Umweltfaktoren durch Korrekturfaktoren weitgehend auszuschließen; die Korrekturfaktoren beinhalten aber mathematisch sehr aufwendige Verfahren und sind bei der Unterschiedlichkeit einzelner Bienenstände kaum anwendbar.

Die absolute Größe der Leistung hängt von der genetischen Veranlagung und den Umweltbedingungen ab. Höhere Leistungen können nur solange aus einer Gruppe selektiert werden, bis kein Selektionsfortschritt mehr auftritt. Dann ist ein sogenanntes genetisches Plateau dieser Gruppe (Population) erreicht. Wieviel Generationen dies dauert, hängt im wesentlichen von der Größe der Population und dem Selektionsfortschritt ab. Aber auch die Inzucht spielt hier eine entscheidende Rolle. Arbeiten wir mit einer geschlossenen Population, so betreiben wir eine mehr oder weniger starke Inzucht. Der Grad dieser Inzucht hängt vom angewandten Verpaarungsschema ab. Der Inzuchtkoeffizient dieser Population (oder einzelner Tiere daraus) steigt von Generation zu Generation. Er steigt um so schneller, je kleiner die Population ist. Voraussetzung für diese Betrachtungen ist die kontrollierte Paarung. Wird sie nicht eingesetzt, wandert ständig fremdes Material ein (Migration).

Zuchtfortschritte sind mehr oder weniger zufällig und nicht reproduzierbar. Im Verlaufe größerer Zeiträume kann auch ein Zuchtfortschritt eintreten, aber eben nicht der maximal mögliche. Um zu klären, wie sich Zuchtfortschritte bei den unterschiedlichen Verpaarungssystemen gestalten bzw. von welchem Niveau wir ausgehen, wäre der Einsatz von Prüfständen erforderlich. Dieser gegenseitige Vergleich würde uns helfen, wichtige Entscheidungen für die Zucht zu treffen. Die bisher ausgewerteten und beschriebenen Zuchtfortschritte sind unter dem Gesichtspunkt gleichzeitig verbesserter Betriebsweisen zu betrachten. Davon profitieren natürlich auch die Zuchtvölker. Erinnern wir uns: die Erblichkeit (Heritabilität) ist ein Quotient aus genotypischer und phänotypischer Varianz. Die phänotypische Varianz umfaßt auch Haltungsbedingungen (Betriebsweisen).

## 1.9. Mutation

Veränderung des Erbgutes. Es treten bisher nicht vorhandene Anlagen auf. Bei den Bienen kennen wir beispielsweise durch Mutation verursachte unterschiedliche Augenfarben.

## 1.10. Inzucht

Unter Inzucht verstehen wir die Verpaarung von Tieren, die in einem bestimmten Verwandtschaftsverhältnis stehen. Wird in begrenzten Populationen gezüchtet, steigt im Verlauf von Generationen der Inzuchtkoeffizient. Ein Maß für den Inzuchtgrad ist der von Wright (1921) eingeführte Inzuchtkoeffizient  $F$ . Er gibt die Wahrscheinlichkeit an, mit der die beiden Allele eines Genortes herkunftsgleich sind. Er wird in Prozent ausgedrückt. Praktisch wird die Wahrscheinlichkeit angegeben, mit der die Kopie eines Allels von einem gemeinsamen Vorfahren überliefert wird. Die Nachkommen werden dadurch in Allelpaaen gleich. Sind sie gleich, ist dieses Individuum für dieses Allel reinerbig.

Mit der Inzucht sollen erwünschte Merkmale stabilisiert werden. Dies schränkt die Veränderlichkeit ein. Natürlich stabilisieren sich auch unerwünschte Eigenschaften. Nicht selten wurden durch Inzucht z. B. „Stecher“ erzeugt.

Inzucht schränkt die Anpassungsfähigkeit des Organismus ein. Bei den Bienen verändern sich vor allem Körpermerkmale, die Bruttätigkeit, der Bautrieb, das Verteidigungsverhalten sowie der Sammeleifer. Die Inzucht führt also zu einem Vitalitätsabfall, d. h. Inzuchtdepressionen werden durch den Selektionserfolg (Auswahl in Richtung des Zuchtzieles – z. B. höhere Honigleistung) nicht kompensiert. Bei den Bienen treten bis zu einem Inzuchtkoeffizienten  $F = 0,25$  (25 %) keine deutlichen Inzuchtdepressionen auf (Moritz, 1983), so daß in Zuchtprogrammen dies als Grenze der Inzucht angesehen werden sollte. Bienenvölker mit einem größeren Inzuchtkoeffizienten können ihre Leistungsfähigkeit nicht mehr bestätigen und sind somit von der Weiterzucht auszuschließen. Diese Problematik wird uns im Zusammenhang mit den Sex-Allelen und der künstlichen Besamung nochmals beschäftigen.

## 1.11. Proband

nennt man ein Individuum, das aufgrund bestimmter Merkmale oder Eigenschaften (Anomalien) zum Ausgangspunkt genetischer oder genetisch-statistischer Untersuchungen gemacht wird (Familienanalysen, Populationsanalysen).

## 1.12. Sex-Allele

Der Begriff der Sex-Allele ist unter den Züchtern erst so richtig aktuell geworden, seitdem wir die künstliche Besamung der Weisel beherrschen. Kontrollierte Paarung – in der übrigen Tierzucht bereits seit Jahrhunderten eine Selbstverständlichkeit – ist in der Bienenzucht bei natürlicher Paarung schwierig. Selbst auf Inselbelegeinrichtungen ist die Verpaarung (mehrere Geschwister-

völker als Drohnenspender) nicht so eng, wie dies bei der künstlichen Besamung praktiziert werden kann.

Ich glaube sagen zu können, daß uns die Problematik der Sex-Allele einiges abverlangt. Manche Vorstellung werden wir einfach beiseite legen müssen, um nach gangbaren Wegen zu suchen. Diesen Begriff möchte ich ausführlich erläutern.

Sex kommt von dem lateinischen Wort *Sexus* und bedeutet das Geschlecht. Allele sind Zustandsformen von Genen, die in gleichartigen Chromosomen den gleichen Platz (*locus*) einnehmen. Durch die Sex-Allele wird bei den Bienen das Geschlecht festgelegt. Der Mechanismus ist nun folgender: In einem unbefruchteten Ei tritt nur ein Sex-Allel auf, da ja nur ein einfacher (haploider) Chromosomensatz vorhanden ist. So entsteht bei den Bienen ein Drohn. Treten in einem befruchteten Ei mit einem doppelten (diploiden) Chromosomensatz zwei unterschiedliche Sex-Allele auf, so entsteht eine weibliche Biene (Arbeiterin, Weisel). Sind aber in einem befruchteten Ei zwei gleiche Sex-Allele, so entsteht ein Drohn mit einem diploiden Chromosomensatz. Das wird von den Pflegebienen erkannt und die Maden werden kurz nach dem Schlüpfen entfernt. Optisch macht sich so etwas durch Brutlücken auf Arbeiterbrutflächen bemerkbar.

## 2. Die Vererbung von Sex-Allelen

### 2.1. Mechanismus der Vererbung von Sex-Allelen

Das Geschlecht der Nachkommen der Honigbiene wird durch einen Ort (*sex locus*) auf den Chromosomen mit 18 verschiedenen Allelen bestimmt (Mackensen, 1951; Adams et al., 1977). Zur Unterscheidung werden die Allele von den Wissenschaftlern mit kleinen Buchstaben bezeichnet, z. B. a, b, c, ....

Jedes diploide Bienenwesen – also alle weiblichen – besitzt einen doppelten Chromosomensatz und somit zwei Sex-Allele. Angenommen, eine Weisel hat von ihrer Mutter das Sex-Allel a und von ihrem Vater das Sex-Allel b. Damit ist diese Weisel von den Sex-Allelen her definiert. Sie besitzt in jeder ihrer Körperzellen die Sex-Allele a und b. Wie wir wissen, findet bei der Bildung von Geschlechtszellen eine Reduktionsteilung (Meiose) oder Reifeteilung statt, d. h. die entstehenden Eier dieser Weisel besitzen entweder das Sex-Allel a oder b. Die Reduktionsteilung verläuft in zwei Schritten, wobei die Chromosomenzahl halbiert wird.

Da die Drohnen aus unbefruchteten Eiern entstehen, können diese nur die Sex-Allele ihrer Mutter besitzen (z. B. bei der o. g. Weisel a oder b). Aus der Sicht der Sex-Allele teilen sich die Drohnen eines Volkes in zwei Gruppen: a-Drohnen und b-Drohnen, je nach den Sex-Allelen, die ihre Mutter besitzt.

### 2.2. Normale Verteilung der Sex-Allele in der Spermatheka der Weisel

Leider sieht man es den Drohnen nicht an, zu welcher Gruppe sie gehören. Normalerweise paart sich eine Weisel auf dem Hochzeitsflug mit sechs bis zwölf Drohnen. Wir wollen annehmen, daß es sechs verschiedene (verschieden in den Sex-Allelen) waren. Die Anteile des Spermas dieser sechs Drohnen befinden sich nun vermischt in der Spermatheka (Samenblase der Weisel). Wir nehmen an, daß diese Drohnen – und damit das Sperma in der Spermatheka der begatteten Weisel – die Sex-Allele c, d, e, f, g, h besitzen.

Jedes von der Weisel gelegte Ei hat von ihr die Sex-Allele a oder b. Jetzt kommt das Sperma hinzu. Damit sind folgende Kombinationen für befruchtete Eier möglich:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Mutter:	a	a	a	a	a	a	b	b	b	b	b	b
Sperma:	c	d	e	f	g	h	c	d	e	f	g	h

Unter diesen konstruierten Bedingungen wird die Weisel befruchtete Eier mit zwölf verschiedenen Sex-Allelkombinationen legen. Das bedeutet, in diesem Volk gibt es Arbeitsbienen, die ein unterschiedliches Verwandtschaftsverhältnis zueinander haben. Die Weisel wurde von sechs verschiedenen Drohnen begattet, die in unserem Beispiel aus drei verschiedenen Völkern stammen sollen, da ja eine Weisel nur zwei Sex-Allele an ihre Drohnen weitergeben kann. Alle Nachkommen, die Sperma aus dem gleichen Drohnenvolk besitzen, sind Vollgeschwister. Nachkommen von verschiedenen Drohnenvölkern sind nur Halbgeschwister.

Innerhalb eines Wirtschaftsvolkes spielt diese Tatsache eine untergeordnete Rolle.

Das Volk unseres Beispiels soll nun aber Linienbegründer sein. Wir ziehen aus ihm zwölf Weiseln, wissen aber nicht, welche befruchteten Eier mit welchen Sex-Allelkombinationen wir beim Umlarven erwischen. Hier hilft uns für diesen Versuch ein Würfel mit seinen Zufälligkeiten. (Hierzu siehe Anlage 1). Erst bestimmen wir, welches Sex-Allel von der Mutter vererbt wird – also zwölfmal würfeln: eine gerade Zahl bedeutet a und ungerade b.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Mutter:	b	a	a	b	b	a	a	a	b	a	a	b

Von der Mutterweisel mit den Sex-Allelen a und b wurde an ihre entstehenden Tochterweiseln siebenmal das Sex-Allel a und fünfmal b weitergegeben. Diese Eier müssen befruchtet werden – also wieder würfeln:

1 = c; 2 = d; 3 = e; 4 = f; 5 = g; 6 = h  
Es entstanden folgende Kombinationen:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Mutter:	b	a	a	b	b	a	a	a	b	a	a	b
Sperma:	c	d	d	d	c	d	c	f	f	e	c	c

Von den zwölf möglichen Kombinationen haben wir nur sieben Kombinationen getroffen.

Zwei Sex-Allele – in diesem Fall g und h – treten überhaupt nicht mehr auf. Sie sind innerhalb dieser unbegatteten Weiselgruppe erst einmal verloren. Die Gründe dafür sind, daß für die gezogenen zwölf Weiseln die Wahrscheinlichkeit sehr gering ist, daß man alle möglichen Sex-Allel-Kombinationen erhält. Es hätten viel mehr Maden umgelarvt werden müssen, um alle Sex-Allel-Kombinationen in dieser Weiselgeneration zu erhalten.

### 2.3. Verteilung der Sex-Allele bei Inzucht und künstlicher Besamung (Mutter-Tochter-Paarung)

Diese Weiseln müssen nun begattet werden. Wir wollen dies mit der künstlichen Besamung tun. Eine Methode zum Aufbau einer Linie ist der Beginn mit einer Mutter × Tochterpaarung mit einem Inzuchtkoeffizienten von 25 Prozent. Hier ergibt sich gleich eine Schwierigkeit. Von dem aufgezogenen Sperma der Drohnen aus dem Muttervolk kennen wir wiederum nicht die Sex-Allele. Bekannterweise benötigen wir dazu das Sperma von acht bis zehn Drohnen für eine Spritzenfüllung. Also wieder würfeln, wie gehabt: gerade Zahl = a, ungerade Zahl = b.

Für diese erste Spritzenfüllung ergab das bei mir sechsmal b und zweimal a. Besame ich damit die erste Weisel (bc), so kann diese folgende Eier legen:

Weisel (bc) × Drohnen (bbbbbaa)  
Mutter: **b b b b b b b c c c c c c c c**  
Sperma: **b b b b b a a b b b b b a a**

Von den 16 möglichen Ei-Kombinationen fallen sechs mit gleichen Sex-Allelen – hier **bb** – heraus. So entsteht ein Brutaussfall bei diesem Volk von 37,5 Prozent. Wird mit dem aufgezogenen Sperma aber die zweite Weisel besamt, entsteht ein ganz anderes Bild (Woyke, 1972):

Weisel (ad) × Drohnen (bbbbbaa)  
Mutter: **a a a a a a a d d d d d d d d**  
Sperma: **b b b b b a a b b b b b a a**

Die a-Doppelkombinationen fallen heraus; jetzt beträgt der Brutaussfall nur 12,5 Prozent. Betrachten wir beide Völker, so haben diese einen Gesamtbrutaussfall von 25 Prozent. Das entspricht genau dem Inzuchtkoeffizienten, den wir erwartet haben. Daß das hier schon mit zwei Völkern zu beweisen ist, ist reiner Zufall. Normalerweise erhält man den angenäherten Wert erst bei der Betrachtung von vielen Völkern. Wie es sicher vorstellbar ist, kommt man so nicht recht weiter. Jedes Volk hat unterschiedliche Brutaussfälle und ist somit unterschiedlich lebens- und leistungsfähig. Wird nun eine Selektion auf Leistung durchgeführt, selektiert man nicht nur die Leistung der Völker, sondern auch die Brutlücken. Denn ein Volk, wenn es genetisch auch noch so gut veranlagt ist, kann dies mit 37,5 Prozent Brutaussfall schwerer beweisen, als mit 12,5 Prozent.

#### 2.3.1. Eine Möglichkeit des Völkervergleiches

Die Völker, die verglichen werden sollen, müssen

schon gleiche Voraussetzungen besitzen. Da gibt es nun den kleinen Trick: das Sperma von möglichst vielen Drohnen unseres Drohnenvolkes zu mischen, es homogen zu machen, so daß die Sex-Allele a und b gleichmäßig verteilt sind (Moritz, 1983). Besamen wir unsere zwölf Weiseln nun mit dieser Sperma-Mixtur, ergibt das für die ersten zwei Weiseln folgendes Bild:

Weisel (bc) × Drohnen (ab)  
Mutter: **b b c c**  
Sperma: **a b a b**  
Weisel (ad) × Drohnen (ab)  
Mutter: **a a d d**  
Sperma: **a b a b**

In beiden Fällen haben unsere Völker aufgrund gleicher Sex-Allele 25 Prozent Brutaussfall. Diesen Ausfall in gleicher Höhe verzeichnen natürlich auch die anderen zehn Weiseln jeweils in ihrem Brutnest. Das wird verständlich, wenn man weiß, daß alle Tochterweiseln mit ihrer Mutter ein gleiches Sex-Allel besitzen.

Wir wollen uns also merken: Hat die zu besamende Weisel mit den Drohnen, die sie begatten, ein gleiches Sex-Allel, so wird ein Brutaussfall zwischen 0 und 25 Prozent auftreten, je nachdem, wie oft das gleiche Sex-Allel vorhanden ist. Dies sind zwar keine Hochleistungsvölker, aber sie sind wenigstens vergleichbar.

### 2.4. Verteilung der Sex-Allele bei Inzucht und künstlicher Besamung (Geschwisterpaarung)

Wir nehmen an, eine Weisel vom vorigen Jahr mit den Sex-Allelen ad ist Drohnenspender (auch Tochter unserer Ausgangsweisel). Die Drohnen, die zur Besamung der bc-Weisel (also eine Schwester der ad-Weisel) eingesetzt werden, besitzen natürlich die Sex-Allele ad ihrer Mutter.

Weisel (bc) × Drohnen (ad)  
Mutter: **b b c c**  
Sperma: **a d a d**

Wie wir feststellen, hat dieses Volk keinen Brutaussfall. Das wird uns sofort klar, wenn wir bedenken, daß die Eltern kein gemeinsames Sex-Allel besitzen.

Besamen wir mit der gleichen Spermazusammensetzung eine Weisel ad, so ergibt sich folgendes Bild:

Weisel (ad) × Drohnen (ad)  
Mutter: **a a d d**  
Sperma: **a d a d**

Hier beträgt der Brutaussfall 50 Prozent, obwohl es sich um eine Vollgeschwisterpaarung handelt. In bezug auf die Sex-Allele kann in diesem speziellen Fall die Vollgeschwisterpaarung der Selbstung gleichgesetzt werden. Um das Bild abzurunden, nehmen wir noch die Weisel Nr. 4:

Weisel (bd) × Drohnen (ad)  
 Mutter: d d b b  
 Sperma: a d a d

Hier beträgt der Brutausfall 25 Prozent. Wir sehen also, daß es bei einer Vollgeschwisterpaarung drei Möglichkeiten gibt. Erstens kein Brutausfall, zweitens 25 Prozent Brutausfall, drittens 50 Prozent Brutausfall. Völker mit 50 Prozent Brutausfall kann man bis auf Spezialfälle nicht halten. Es sind sogenannte Zwei-Allel-Kombinationen.

## 2.5. Weitergehende Betrachtung

Aber eine Frage sollte uns noch interessieren: Wie geht es weiter? Bei der Mutter-Tochter-Paarung haben alle Völker 25 Prozent Brutausfall. Bei der Geschwisterpaarung ist dies von Zufälligkeiten abhängig. Im dargestellten Fall haben drei Völker 50 Prozent Brutausfall, fünf Völker 25 Prozent und vier Völker keinen Brutausfall. Alle zwölf Weiseln werden mit Sperma eines Geschwistervolkes besamt, das zufällig die Sex-Allele ad hatte.

	1	2	3	4	5	6	
Mutter:	b	a	a	b	b	a	
	c	d	d	d	c	d	
Prozent:	0	50	50	25	0	50	
	7	8	9	10	11	12	
	a	a	b	a	a	b	
	c	f	f	e	c	c	× Drohnen (ad)
	25	25	0	25	25	0	

Um unsere Linie weiterzuführen, selektieren wir nach Leistung: je ein Volk als Weiselnzuchtvolk und als Drohnenvolk. Es können dies die Völker sein, die keinen Brutausfall hatten. Denn sie sind ja favorisiert, zu den besseren Völkern zu gehören. Der Vollständigkeit halber soll noch dargestellt werden, was dabei geschieht: Die Völker, die keinen Brutausfall hatten, besitzen die Sex-Allele bc und bf im Verhältnis 3:1. Damit sind in unseren Zuchtvolkern nur noch die drei Sex-Allele b, c, f.

Erste Möglichkeit:

Weisel (bc) × Drohnen (bf)

Mutter: b c b c

Sperma: b f f b

Alle Völker haben 25 Prozent Brutausfall.

Zweite Möglichkeit:

Weisel (bc) × Drohnen (bc)

Mutter: b c b c

Sperma: b c c b

Diese Völker besitzen alle 50 Prozent Brutausfall und haben eine Zwei-Allel-Kombination erreicht.

Wie wir leicht feststellen, ist es nicht mehr möglich, daß Völker ohne Brutausfall entstehen können. In einem Drei-Allel-Zustand ist man an der Zuchtgrenze angelangt. Eine Generation Zufalls Paarung genügt jedoch, diesen Verlust wieder auszugleichen.

## 2.6. Berechnung des Inzuchtkoeffizienten

In Diskussionen hört man oft, daß in den Linienzuchtprogrammen beim Einsatz der künstlichen Besamung nur mit mäßiger Inzucht gearbeitet würde (z. B. Enkeltöchterpaarung mit einem Inzuchtkoeffizienten von 3,125 oder 6,25 Prozent). Zum Beweis werden dann die bekannten Verpaarungsschemata vorgelegt. Es erscheint mir aber angezeigt, diese Verpaarungsmodelle mit ihren Inzuchtkoeffizienten zu kommentieren.

Der Inzuchtkoeffizient bezieht sich immer auf der einen Seite auf einen Nachkommen der letzten Verpaarung (wir wollen ihn Y nennen), auf der anderen Seite steht der oder stehen die gemeinsamen Vorfahren.

Ein einfaches Beispiel ist die Mutter-Tochter-Paarung (Abbildung 3). Der gemeinsame Vor-

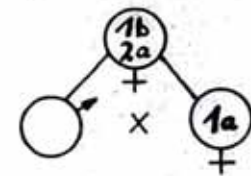


Abb. 3: Paarungsschema der Mutter × Tochterpaarung

fahre der Mutter-Tochter-Paarung ist die Mutter (1b/2a). Um den Inzuchtkoeffizienten zu berechnen, ist es zweckmäßig, ein Pfaddiagramm aufzustellen (Schönmuth, 1985). Dabei geht man, wie schon erwähnt, vom Nachkommen der letzten Paarung aus. Die Eltern dieses Nachkommen sind die Weisel 1a und ihr Partner, der Drohn 1b. Nun werden sowohl auf der mütterlichen, wie auch auf der väterlichen Seite die Vorfahren fixiert, bis man auf beiden Seiten beim gemeinsamen Vorfahre angelangt ist (Abbildung 4).

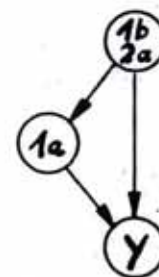


Abb. 4: Pfaddiagramm der Mutter × Tochterpaarung

Ausgehend von den Probanden Y müssen nun die Generationen bis zum gemeinsamen Vorfahren gezählt werden, also mütterlicherseits von der 1a zur 2a = ein Schritt. Mütterlicherseits ist es also eine Generation. Väterlicherseits ist die 1b gleichzeitig der gemeinsame Vorfahre, es liegt keine Generation dazwischen = 0.

Diese Werte setzen wir in die Inzuchtformel von Wright ein.

$$F_Y = 0,5^{(mg + vg + 1)} \cdot (1 + F_A)$$

$F_Y$  = Inzuchtkoeffizient des Probanden Y

mg = Anzahl der Generationen auf der mütterlichen Seite bis zum gemeinsamen Vorfahren  
 vg = Anzahl der Generationen auf der väterlichen Seite bis zum gemeinsamen Vorfahren  
 $F_A$  = Inzuchtkoeffizient der Ahnen (dieser Ausdruck wird in unseren Betrachtungen nicht berücksichtigt)

Eingesetzt ergibt dies:

$$F_Y = 0,5^{(1+0+1)}$$

$$F_Y = 0,5^2 = 0,25$$

Durch Multiplikation des Wertes 0,25 mit 100 erhält man den Inzuchtgrad, hier 25 Prozent, des Probanden Y bei der Mutter-Tochter-Paarung.

Etwas schwieriger ist dies bei einer Vollgeschwisterpaarung zu untersuchen. Wir erstellen wieder ein Pfaddiagramm, ausgehend vom Probanden Y (Abbildung 5).

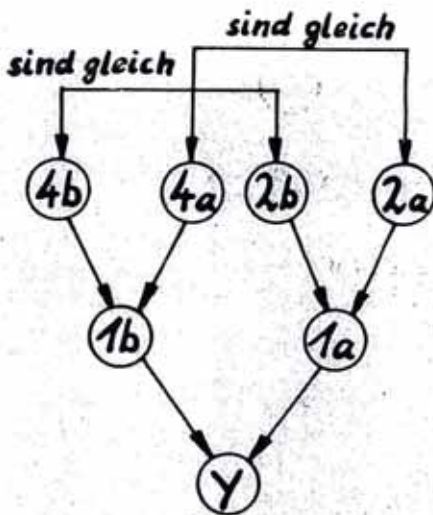


Abb. 5: Pfaddiagramm der Vollgeschwisterpaarung

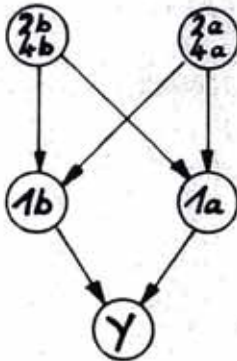


Abb. 6: Pfaddiagramm der Vollgeschwisterpaarung

Nach dem Verpaarungsschema ist die 4b gleich der 2b und die 4a gleich der 2a. Wir wollen unser Pfaddiagramm etwas abwandeln (Abbildung 6).

Wir haben es mit zwei gemeinsamen Vorfahren, jeweils den Eltern dieser Geschwister, zu tun, was bei der Berechnung natürlich berücksichtigt werden muß. Von Y ausgehend ist es über die 1a jeweils eine Generation bis zur 2a und zur 2b, also  $mg = 1$  und  $vg = 1$ . In die Formel eingesetzt:

$$F_{Y \text{ Mut.}} = 0,5^{(1+1+1)} = 0,125.$$

Auf der väterlichen Seite verfahren wir genauso:

$$F_{Y \text{ Vat.}} = 0,5^{(1+1+1)} = 0,125$$

Wir erhalten, da das Pfaddiagramm symmetrisch ist, gleiche Werte. Von Y über 1b jeweils eine Generation bis zur 4a und zur 4b, ergibt ebenfalls einen Wert von 0,125. Den Gesamtinzuchtkoeffizienten  $F_Y$  erhält man durch Addition der Koeffizienten  $F_{Y \text{ Mut.}}$  und  $F_{Y \text{ Vat.}}$ .

$$F_Y = 0,125 + 0,125 = 0,25$$

Der Gesamtinzuchtkoeffizient beträgt also 25 Prozent.

Aber nun zur Enkeltöchterpaarung. Wir wollen davon ausgehen, daß die Weiseln (7a/3a) der gemeinsame Vorfahr ist (Abbildung 7). Vorausge-

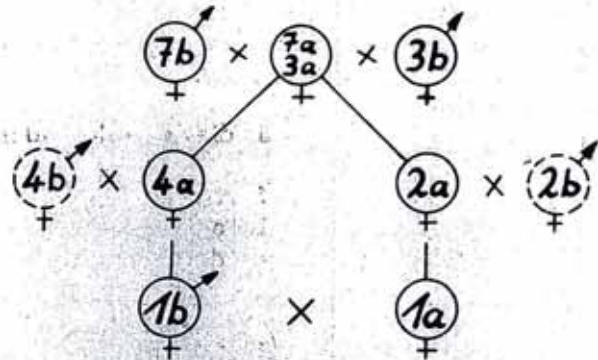


Abb. 7: Paarungsschema der Enkeltöchterpaarung

setzt, daß diese Weisel unterschiedliches Sperma in ihrer Spermatheka hat, also unterschiedliche Partner hatte, sind die 2a und 4a Halbgeschwister. Wir wollen hier ebenfalls das Pfaddiagramm aufstellen (Abbildung 8).

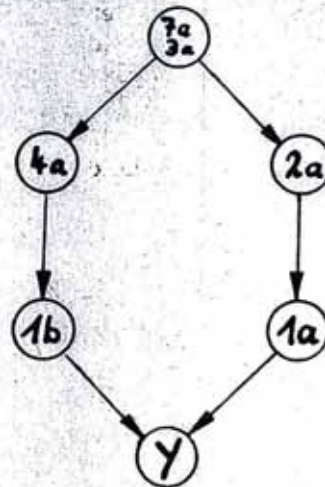


Abb. 8: Pfaddiagramm der Enkeltöchterpaarung

Generationen auf der mütterlichen Seite:

Von 1a über 2a zu 3a = zwei Generationen;

Generationen auf der väterlichen Seite:

Von 1b über 4a zu 7a = zwei Generationen.

In die Formel eingesetzt:

$$F_Y = 0,5^{(2+2+1)} = 0,5^5 = 0,03125$$

Der Inzuchtkoeffizient beträgt somit 3,125 Prozent.

Ist der Partner der Weisel 3a bzw. 7a aber gleich, dann sind die 2a und die 4a Vollgeschwister. Unter diesen Bedingungen verdoppelt sich der Inzuchtkoeffizient auf 6,25 Prozent. Zu klären wäre, wodurch dieser, noch geringe, Inzuchtkoeffizient zustandekommt.

Das ist leicht dadurch zu erklären, daß die Weiseln 4a und 2a linienfremde Partner hatten. In einer Linienzucht kann dieses Verpaarungsschema mit dem angegebenen Inzuchtkoeffizienten also nicht eingesetzt werden. Würden diese Partner zur Linie gehören, ergäbe sich ein anderer, viel höherer, Inzuchtkoeffizient. Es ist wichtig, daß wir die Verwandtschaftsbeziehungen genau kennen, um überhaupt günstige Verpaarungen auswählen zu können.

## 2.7. Schlußfolgerungen

Linienzucht bei gleichzeitig kontrollierter Paarung hat den Nachteil, daß die Linie nach wenigen Generationen aus verschiedenen Gründen wie zu kleinen Populationsgrößen, Sex-Aller-Schwund durch Selektion und Inzuchtdepression nicht mehr zu halten ist. Bevor entsprechend unserem Wissensstand nach Passerpaarungen gesucht werden kann (vom Finden soll vorerst keine Rede sein), werden die Zuchtvolkbestände (unterstützt durch klimatische Extreme oder auch Krankheiten) oftmals so dezimiert, daß die Linie aufgegeben werden muß. Auch hier wird wieder deutlich, wie wichtig Zuchtgemeinschaften sind um mit möglichst vielen Völkern in einer Linie eine kontinuierliche Zuchtarbeit durchzuführen.

**Die Produktion von Wundertieren ist durch die künstliche Besamung wohl nicht möglich, aber für die kontrollierte Paarung ist sie in der Bienenzucht unentbehrlich**

Foto: Roski

Fortsetzung GuK 7/88

