

# Zuchtkonzepte für die Honigbiene

Oktober

## Inhaltsverzeichnis

Einführung.....	2
Teil 1: Genetische Hintergründe von Zuchtmerkmalen.....	2
Teil 2: Die Selektion .....	7
Teil 3: Anwendungsbeispiele.....	10
Teil 4: Optimierung und Umsetzung der Zuchtkonzepte .	11
Teil 5: Ausblick .....	12
Allgemeine Diskussion und Schlussfolgerung.....	14
Literatur .....	14

## Autoren

Matthieu Guichard  
Florence Phocas  
Markus Neuditschko  
Benjamin Basso  
Benjamin Dainat



*Begattungskästchen mit Königinnen, die zum Zweck der gezielten Anpaarung auf eine Belegstation gebracht wurden (Foto: Matthieu Guichard, Agroscope).*

In der Landwirtschaft werden Eigenschaften von Nutzpflanzen und Nutztieren mit Hilfe der Züchtung verbessert. Dies gilt auch für die Honigbiene. Ein intensiver Austausch mit den Bienenzuchtverbänden und -genossenschaften hat jedoch gezeigt, dass die diversen Zuchtkonzepte den Imkerinnen und Imkern im Allgemeinen wenig bekannt sind. Um ihre Fragen zu den Verfahren zu beantworten, die einen genetischen Fortschritt ermöglichen, wird in dieser Publikation die Genetik der Honigbienen und ihre Nutzung im Rahmen der Züchtung erklärt. Anhand der Zuchtauswertung von zwei Schweizer Honigbienenpopulationen werden die verschiedenen Konzepte veranschaulicht. Darüber hinaus werden verschiedene Möglichkeiten vorgestellt, die eine Optimierung des Zuchtfortschritts in den Bienenvölkern ermöglichen. Mit diesem Vorgehen kann das Zuchtpotenzial (Erblichkeit) eines Merkmals bestimmt werden, das eine erfolgreiche Selektion durch den Imker begünstigt.



# Einführung

Der Einfluss der Genetik und der Selektion auf ein Zuchtmerkmal ist für Imkerinnen und Imker schwer abzuschätzen. Diese Schwierigkeit, auf die Züchterinnen und Züchter aller Nutztiere stossen, ist bei Bienen aufgrund ihrer komplexen Biologie und Fortpflanzung noch grösser. Infolgedessen lassen sich Imkerinnen und Imker in Enthusiasten und Skeptiker unterteilen; erstere befürworten die Zucht zur Verbesserung der Leistungseigenschaften, während letztere andere Konzepte vorziehen, um die Leistung der Bienen zu verbessern. Um den Imkerinnen und Imkern besser zu vermitteln, welche Verbesserungen der Bienenvölker durch die Selektion erreicht werden können, beziehungsweise welche Veränderungen sich durch die Umwelt (z. B. Haltung und Behandlung von Bienenvölkern) ergeben, werden die Selektionskonzepte von zwei Schweizer Bienenpopulationen dargestellt.

## Teil 1: Genetische Hintergründe von Zuchtmerkmalen

### 1.1 Qualitative Merkmale

Qualitative Merkmale sind Merkmale, deren Ausprägung durch ein einziges oder eine sehr geringe Anzahl von Genen bestimmt wird. Das historische Beispiel ist der Kreuzungsversuch von Erbsen für die Untersuchung der Farbvererbung, die im 19. Jahrhundert von Gregor Mendel durchgeführt wurde. Anhand der Erkenntnisse aus diesem Versuch wurden die Mendel-Regeln für einfache Erbgänge definiert.

Durch die Kreuzung von Elternlinien von Erbsen (Abb. 1) mit unterschiedlicher Farbausprägung (grüne Samen x gelbe Samen) erhält man einen F1-Hybriden (100 % gelb). Durch die Kreuzung von Individuen der F1-Generation erhält man eine F2-Generation mit dem Verhältnis  $\frac{3}{4}$  gelb und  $\frac{1}{4}$  grün. Dieses Ergebnis zeigt, dass von der F1-Generation «grün» auf die F2-Generation übertragen werden kann, selbst wenn keine grüne Farbe bei den Erbsen der F1-Generation sichtbar ist.

Diese ersten Erkenntnisse zur Farbvererbung wurden durch spätere genetische Studien untermauert und der Faktor «Farbe» wurde einem Gen zugeschrieben, das ein Protein kodiert und sich auf dem Erbsengenom befindet. Das Genom setzt sich aus mehreren Chromosomen zusammen und umfasst die gesamte Erbinformation (DNA) eines Organismus. Chromosomen werden als Träger der Erbinformation bezeichnet und liegen bei den meisten Nutztieren in doppelter Ausführung (mütterlichen und väterlichen Ursprungs) vor. Das Gen und dessen Allelkombinationen (Abbildung 1) sind verantwortlich für die Farbgebung, wobei Allele rezessiv (Farbe «grün») oder dominant (Farbe «gelb») vererbt werden können. Besitzt das Gen zwei rezessive oder dominante Allele, spricht man von Reinerbigkeit/Homozygotie und die Farbgebung entspricht den assoziierten Allelen (siehe Elternlinien). Befindet sich ein dominantes und ein rezessives Allel an einem Genort (Mischerbigkeit/Heterozygotie), wird nur das dominante Allel exprimiert (siehe F1-Generation). Die Farbe der Erbse der F1-Generation ist also gelb, obwohl sie auch das grüne Allel in sich trägt und es an ihre Nachkommen weitergeben kann.

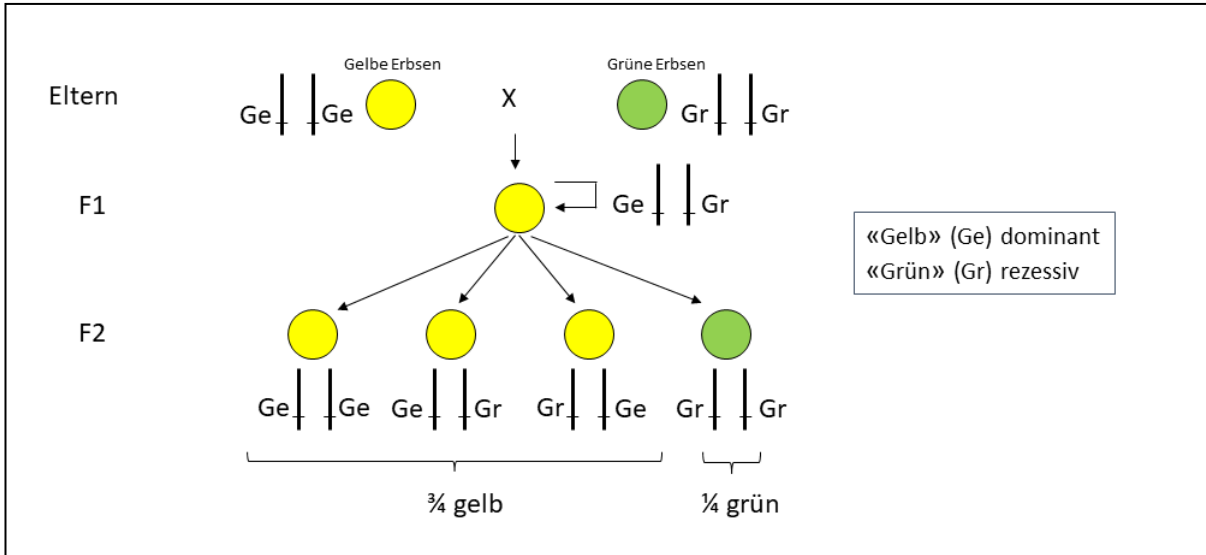


Abbildung 1: Die Kreuzung zweier reinerbigen (homozygoten) Erbsen-Elternlinien (gelb [dominant] und grün [rezessiv]), ergibt eine mischerbige (heterozygote) F1-Generation (100 % gelb). Werden zwei F1-Hybriden gekreuzt, entsteht die F2-Generation mit ¾ gelben Erbsen und ¼ grünen Erbsen. Der F1-Hybrid trägt auf dem «Farb»-Locus das dominante «gelbe» (Ge)-Allel und das rezessive «grüne» (Gr)-Allel, wobei nur das dominante Ge-Allel exprimiert wird («gelbe» Farbe). Bei der F2-Generation sind mehrere Allelkombinationen möglich und es können wieder reinerbige (homozygote) gelbe und grüne Erbsen auftreten.

Dieses einfache Vererbungsmuster kann auch auf die Kombination von mehreren Merkmalen (z. B. Farbe und Oberfläche der Samen) übertragen werden (Abbildung 2). Der F1-Hybrid ist zu 100 % gelb und glatt (dominante Allele), wobei die rezessiven Allele (grün und runzelig) bei nur wenigen F2-Individuen (1/16) reinerbig (homozygot) auftreten.

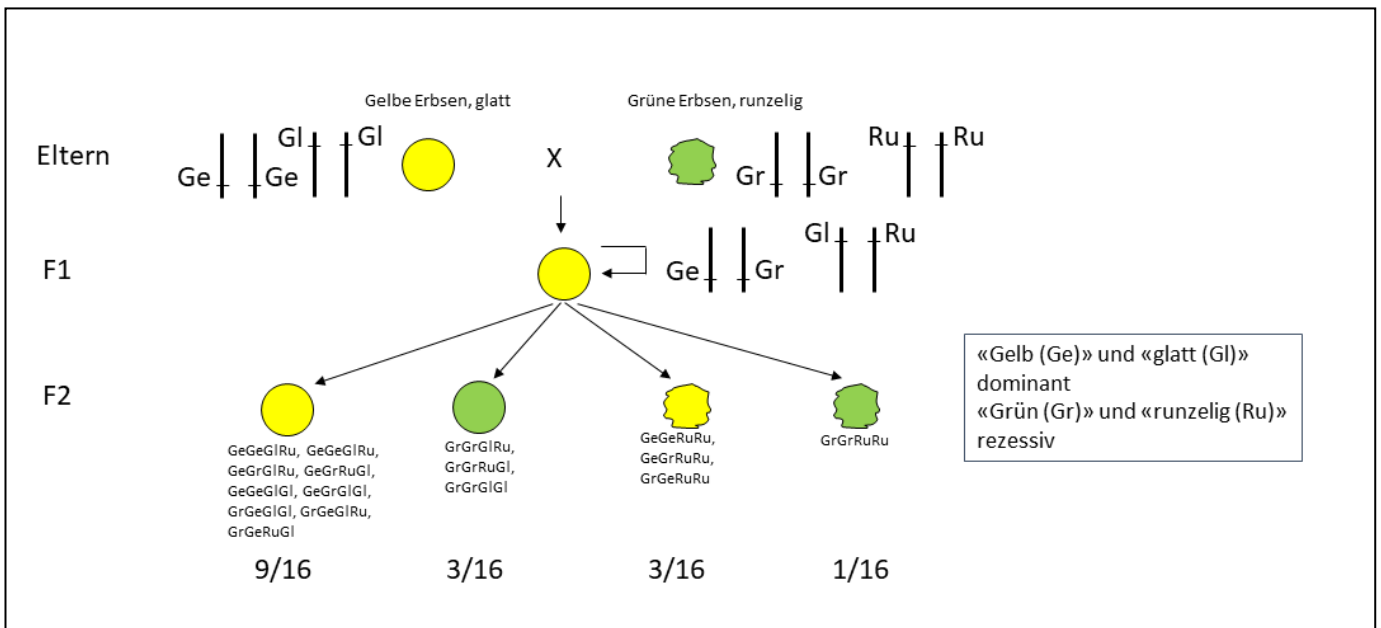


Abbildung 2: Die Kreuzung zweier reinerbiger (homozygoter) Erbsen-Elternlinien (gelb und glatt x grün und runzelig), ergibt eine mischerbige (heterozygote) F1-Generation (100 % gelb und glatt). Aus der Kreuzung von zwei F1-Hybriden entsteht die F2-Generation mit überwiegend gelben und glatten Erbsen (Phänotypen, die jeweils durch die dominanten Allele Ge und Gl kodiert werden) und wenigen grünen und runzeligen Erbsen (Phänotypen, die jeweils durch die rezessiven Allele Gr und Ru kodiert werden).

Merkmale mit einem einfachen Erbgang sind leicht zu modellieren, da nur wenige Gene die Ausprägung (Expression) beeinflussen. Anhand des Erbgangs (dominant oder rezessiv) und der Allelfrequenz (z. B. Verhältnis Allel Gr zu Ge) ist es möglich, das Auftreten von Merkmalen (z. B. Farbe) zu bestimmen. Erschwerend für diese Berechnungen sind ko-dominante (unvollständige Dominanz) Erbgänge, die bei einer völlig identischen Allelkombination eine unterschiedliche Merkmalsausprägung verursachen.

Ein weiterer positiver Aspekt von Merkmalen mit einfachem Erbgang ist, dass sie nur wenig oder gar nicht von der Umwelt beeinflusst werden. Dadurch ist es möglich, die Merkmalseigenschaften einer Population direkt mit dessen Erbgut (Genetik) zu assoziieren. Deswegen beschränkt sich die Variation eines Merkmals auf das Auftreten der entsprechenden Allele, d. h. sind alle Individuen einer Population homozygot, zeigen diese keine Variation in der Ausprägung des Merkmals (z. B. die Farbe «Gelb»).

In der Natur sind es vor allem monogenetische Erbkrankheiten und Fellfarben, die nach den Regeln von Mendel vererbt werden. Das aktuell bekannteste Beispiel bei der Honigbiene ist der Geschlechtsdeterminismus, der durch das *csd*-Gen (Beye *et al.*, 2003) bestimmt wird. Bei befruchteten Eiern und einer heterozygoten Allelkombination des Gens entwickelt sich aus der Larve eine Arbeiterin bzw. eine zukünftige Königin. Bei unbefruchteten Eiern besitzt das Gen nur ein Allel von der Königin (haploid), und aus der Larve entsteht eine überlebensfähige Drohne. Im homozygoten Zustand entsteht aus der Larve eine diploide Drohne, die von den Arbeiterinnen aufgefressen wird.

Da die Anzahl Arbeiterinnen einen starken Einfluss auf die Vitalität eines Honigbienenvolks hat, ist es notwendig, dass es an diesem Genort zu ausreichend vielen heterozygoten Allelkombinationen kommt. Möglicherweise aufgrund dieser Tatsache wurde festgestellt, dass dieser Abschnitt des Bienengenoms extrem variabel ist, und es wurden mehrere Dutzend Allele für dieses Gen beschrieben (Wang *et al.*, 2012).

Weitere monogenetische Merkmale, die nach Mendel-Regeln vererbt werden, sind bei der Honigbiene vor allem Augenfarben (z. B. weissaugige Bienen), Körperfarben (z. B. Cordovan-Mutation, sehr helle Bienen), Missbildungen der Flügel und fehlende Behaarung (Rothenbühler *et al.*, 1968), die eher selten auftreten.

## 1.2 Quantitative Merkmale

In der Bienenzucht ist der Grossteil der Merkmale (z. B. Honig, Hygieneverhalten etc.) quantitativ messbar. Charakteristisch für quantitative Merkmale ist im Vergleich zu qualitativen Merkmalen ein komplexer Erbgang, der im Regelfall zu einer hohen Variation zwischen den Individuen einer Population führt.

Für die Zucht sind vor allem die individuellen Merkmalsvariationen innerhalb einer Population von Bedeutung. In diesem Zusammenhang ist es wichtig, den Mittelwert und die Verteilung eines Zuchtmerkmals zu bestimmen, um festzustellen, ob dieses Merkmal eine Variation innerhalb einer Population zeigt und somit züchterisch bearbeitet werden kann. In Abbildung 3 sind die Verteilungen von vier Zuchtmerkmalen – Honigertrag, Wabensitz, Varroabefall und Hygieneverhalten – graphisch dargestellt. Anhand der Verteilung und den entsprechenden Mittelwerten kann die Leistung eines Volkes über oder unter dem Populationsdurchschnitt liegen, und es kann eine erste Unterteilung der Völker vorgenommen werden. Bei grossen Datenmengen (mehrere tausend Beobachtungen) nähert sich die Verteilung einer Normalverteilung, die auch als «Gaußsche Glockenkurve» bezeichnet wird, mit einer kleinen Anzahl extremer Werte an beiden Enden der Verteilung und einem Grossteil der Werte im Bereich des Mittelwerts der Daten.

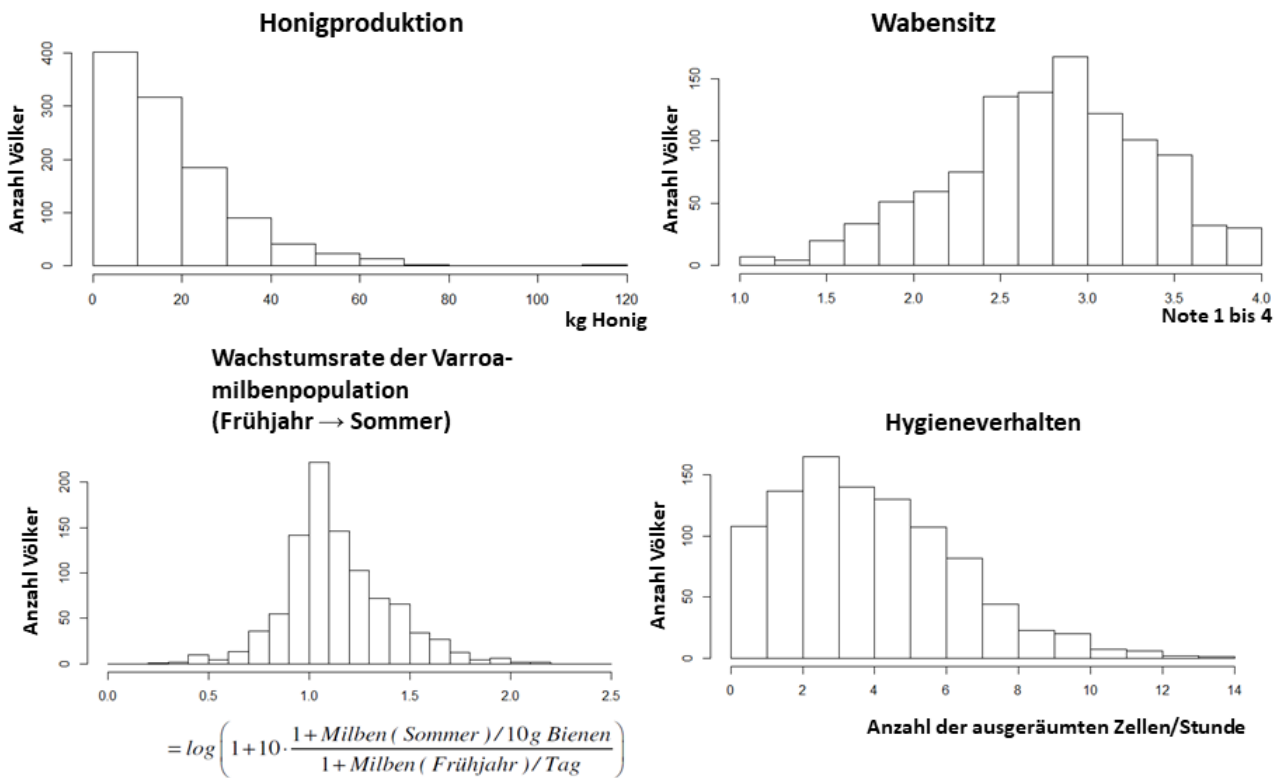


Abbildung 3: Verteilung von vier erfassten Zuchtmerkmalen (Honigertrag, Wabensitz, Varroabefall und Hygieneverhalten): Die Anzahl Bienenvölker und die entsprechenden Leistungen/Beurteilungen sind auf der y- bzw. x-Achse aufgetragen. Bei einigen Merkmalen (z. B. Varroabefall) ist zu erkennen, dass die Daten nahezu normalverteilt sind (wenige extreme Werte an beiden Enden der Verteilung und ein Grossteil der Werte im Bereich des Mittelwerts).



Ein Beispiel für ein qualitatives Merkmal bei Honigbienen ist das Hygieneverhalten, das im Rahmen der Selektion erfasst wird. Die Brutwabe vom linken Volk zeigt mehr ausgeräumte Brutzellen im Vergleich zum rechten Volk. Die Brutwaben beider Völker wurden im Rahmen des Pin-Tests 12 Stunden nach dem Anstechen von 50 Puppen mit einer Insektennadel fotografiert (Fotos: Matthieu Guichard, Agroscope).

Im Vergleich zu qualitativen Merkmalen wird die Ausprägung von quantitativen Merkmalen von vielen Genen (mehrere hundert bis tausend) beeinflusst, deshalb wird der Erbgang dieser Merkmale als polygen bezeichnet (Abbildung 4). Die beteiligten Gene können die Ausprägung des Merkmals unterschiedlich beeinflussen. In der Regel hat die Mehrheit der Gene nur einen schwachen Effekt auf die Ausprägung des Merkmals. Es ist jedoch möglich, dass einige wenige Gene die Ausprägung des Merkmals signifikant beeinflussen. Solche Gene werden dann als QTL (*Quantitative Trait Locus*) bezeichnet. Nur selten oder gar nicht kommt es vor, dass quantitative Merkmale von einem einzelnen Gen kontrolliert werden. Im Allgemeinen unbekannt sind die wechselseitigen Beziehungen, die möglichen Dominanzeffekte und Interaktionen zwischen den Genen (Epistase).

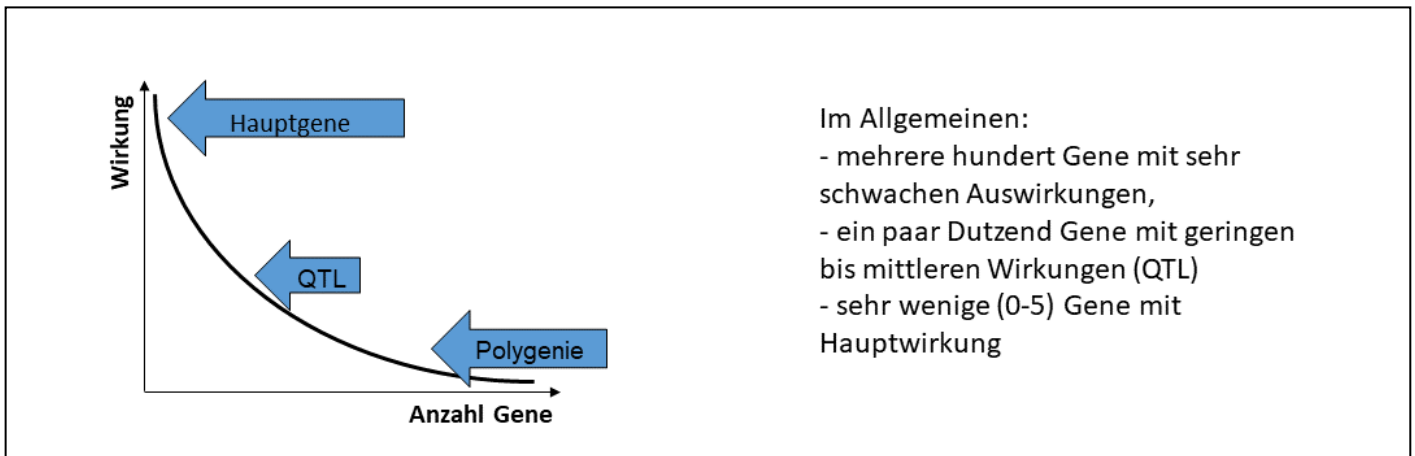


Abbildung 4: Anzahl und Effekt von Genen, die an der Ausprägung eines Merkmals beteiligt sind. An der Ausprägung eines quantitativen Merkmals sind in der Regel mehrere Gene (Polygenie), die unterschiedliche Geneffekte (stark bis schwach) zeigen, beteiligt. Angepasste Abbildung mit freundlicher Genehmigung von Florence Phocas.



Begattungskästchen, das im Rahmen eines Zuchtprogramms für die Befruchtung der Königin an einer ausgewählten Belegstelle verwendet wird (Foto: Matthieu Guichard, Agroscope).

Die Honigproduktion (quantitatives Merkmal) ist ein perfektes Beispiel, um die Vielzahl an möglichen beteiligten Genen darzustellen, da dieses Merkmal von mehreren Faktoren abhängig ist. Zu diesen zählen unter anderem das frühzeitige Erkennen von möglichen Honigressourcen, gute Flugfähigkeit, geringe Anfälligkeit für Plünderungen, Resistenz gegen Krankheiten und Legeleistung der Königin. Alle diese angeführten Eigenschaften werden von mehreren Genen beeinflusst, die indirekt einen Effekt auf die Honigproduktion eines Volkes haben. Somit umfasst das quantitative Merkmal Honigproduktion die additiven Effekte und wechselseitigen Beziehungen zahlreicher Gene, deren Einzeleffekte nur schwer identifizierbar sind. Zusätzlich wird die Honigproduktion stark von den folgenden Umweltbedingungen beeinflusst:

- das Wetter (Niederschlag, Temperatur usw.),
- die geographische Lage des Bienenstocks (Ausrichtung),
- die Honig- und Pollenressourcen (Vorhandensein von Blüten, Nektarproduktion, Blattläuse usw.),
- die chemische Umgebung (in der Landwirtschaft verwendete Pflanzenschutzmittel, die Qualität der Wachsmittelwände, Anti-Varroa-Behandlungen usw.),

- die vorhandenen Räuber (Ameisen und Krankheitserreger),
- die Eigenschaften des Bienenstocks (Grösse, Material usw.),
- die Massnahmen des Imkers (je nach Ausbildung und Technik)
- usw.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Ausprägung von quantitativen Merkmalen (Phänotyp) im Wesentlichen von zwei Faktoren beeinflusst wird:

- (1) Genotyp, der sich aus einer grossen Anzahl von Genen zusammensetzt;
- (2) Umwelt, die sämtliche Umweltfaktoren umfasst (z. B. Wetter, Lage etc.).

Gleichzeitig wird aus dieser Definition ersichtlich, dass verwandte Individuen aufgrund der gemeinsamen Allele (Genotyp) eine gewisse phänotypische Ähnlichkeit zeigen. Dieser Ansatz wurde bereits zu Beginn des 19. Jahrhunderts (Fisher, 1918) anhand eines statistischen Modells beschrieben. Es besagt, dass die Summe der additiven genetischen Effekte der zahlreichen Gene und die entsprechenden Umwelteffekte den Grossteil der beobachteten phänotypischen Variation erklären (Abbildung 5). Wie in jedem statistischen Modell üblich, bezieht sich der Residualwert auf die Abweichungen, die nicht durch die Summe der Genotyp- und Umwelteffekte erklärt werden können.

$$P = G_A + E + \epsilon$$

Phänotypischer Wert («Leistung»)	Additiver genetischer Wert	Umwelteinflüsse	Restwirkung (Residualwert)
----------------------------------	----------------------------	-----------------	----------------------------

Abbildung 5: Das statistische Modell für den Phänotyp (ein bei mehreren Individuen beobachtetes Merkmal). Der beobachtete Phänotyp setzt sich aus den additiven genetischen Effekten, den Umwelteffekten und dem Residualwert (Restwirkung) zusammen.

## Teil 2: Die Selektion

### 2.1 Das Selektionsverfahren

Das Ziel der Selektion besteht darin, aus mehreren Kandidaten zukünftige Zuchttiere auszuwählen, die das Leistungsniveau eines Zuchtmerkmals verbessern (Abbildung 6). Um dieses Ziel zu erreichen, muss die Leistung der ausgewählten Tiere über dem Populationsdurchschnitt liegen, d. h. um das Niveau einer Population zu verbessern, wird eine Selektionsrate angewendet, die zu einer Differenz, genannt Selektionsdifferenz ( $\Delta S$ ), zwischen dem Populationsdurchschnitt und dem Durchschnitt der ausgewählten Königinnen führt. Ziel ist es, eine Selektionsantwort ( $R$ ) zu erhalten, d. h. eine überdurchschnittliche Leistung der Nachkommen, die höher ist als die Leistung der Elterngeneration.

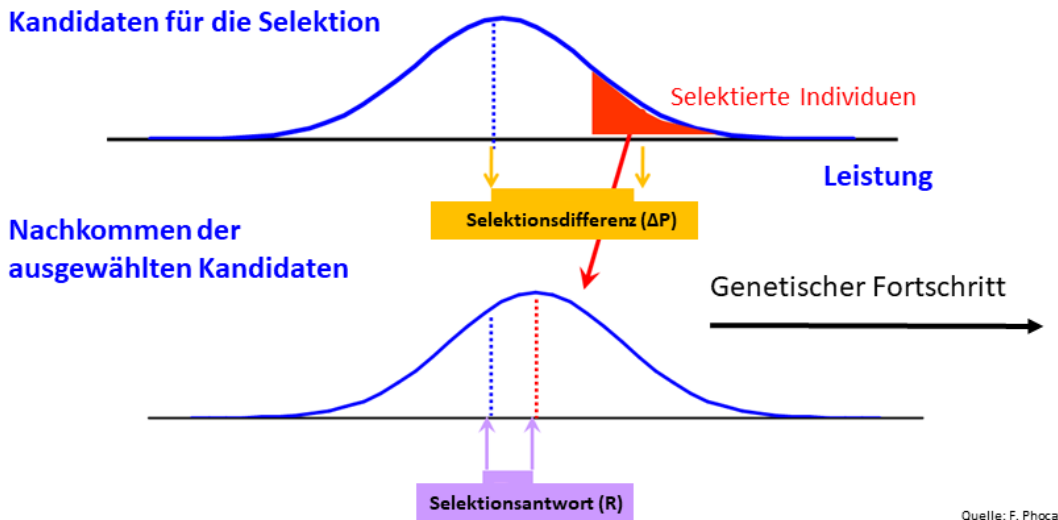


Abbildung 6: Grafische Darstellung eines Selektionsverfahrens. Die obere blaue Kurve stellt die Verteilung für ein quantitatives Merkmal in einer Population dar: Hier ähnelt die Kurve einer sogenannten Normalverteilung, mit wenigen Individuen mit hohen/guten Leistungen und vielen Individuen mit Leistungen nahe am Durchschnitt (hier gleich dem Median der Population, blau gestrichelte Linien). Die besten Individuen dieser Population (roter Bereich) werden als zukünftige Zuchttiere ausgewählt. Die untere Kurve stellt die Populationsverteilung der Nachkommen der selektierten Individuen dar. Das Ziel der Selektion ist es, das Leistungsniveau eines Merkmals über Generationen hinweg zu verbessern (z. B. Bienen, die sanft, produktiv und resistent gegen Krankheitserreger sind). Angepasste Abbildung mit freundlicher Genehmigung von Florence Phocas (Phocas, 2011).

Eine erfolgreiche Selektion und der damit einhergehende genetische Fortschritt können im Laufe der Zeit nur dann erreicht werden, wenn das entsprechende Merkmal eine Variation innerhalb der Population zeigt und diese Variation zumindest teilweise additiven genetischen Ursprungs ist (das Merkmal ist im engeren Sinne vererbbar). Daher ist es wichtig die Selektion von Zuchtköniginnen frei von äusseren Umwelteinflüssen durchführen zu können.

## 2.2 Erbllichkeit eines Merkmals

Die Erbllichkeit, auch Heritabilität ( $h^2$ ) genannt, ist ein wesentlicher Indikator um festzustellen, ob die erfasste phänotypische Variation eines Merkmals auf einen additiven genetischen Ursprung zurückgeführt werden kann. Somit entspricht die Heritabilität dem Teil der phänotypischen Variabilität (beobachtete Variabilität, korrigiert um identifizierte Umwelteinflüsse), der additiven genetischen Ursprungs ist. Die Heritabilität variiert zwischen 0 (kein genetischer Einfluss auf die phänotypische Variabilität) und 1 (die phänotypische Variation des Merkmals ist ausschliesslich genetischen Ursprungs).

Je erblicher ein Merkmal ist, desto wahrscheinlicher ist es, dass es durch eine gezielte Selektion über Generationen erfolgreich verbessert werden kann. Ein Merkmal, das nur eine geringe oder gar keine Heritabilität zeigt, schliesst jedoch nicht aus, dass dieses züchterisch bearbeitet werden kann. Mögliche Gründe für eine geringe Erbllichkeit sind vor allem zu geringe Messgenauigkeiten und nicht identifizierte Umwelteffekte, welche die Identifikation der genetischen Effekte überlagern. Deshalb ist die objektive Erfassung von Merkmalen von zentraler Bedeutung, um bessere Heritabilitäten zu erzielen (durch eine objektive Erfassung der Honigproduktion in Kilogramm beispielsweise lässt sich die Variabilität viel besser identifizieren als mit einer subjektiven Schätzung der Produktion durch den Imker). Ausserdem lässt sich die beobachtete Variabilität weniger gut erklären, wenn wichtige Umwelteinflüsse bei der Analyse des Merkmals nicht berücksichtigt werden (z. B. ein nicht im Datensatz erfasster Einfluss des Bienenstands oder eine Heterogenität der Umweltbedingungen in einem Bienenstand, die vom Imker nicht erfasst wurde). Die Heritabilität kann in kleinen Populationen auch aufgrund einer Abnahme der genetischen Diversität als Folge der gezielten Selektion, von einer Generation zur nächsten, stark schwanken.



Der Teil der phänotypischen Varianz, der nicht additiv-genetischen Ursprungs ist, kann man auf nicht identifizierte Umwelteffekte oder nicht-additive genetische Effekte (dominanter Erbgang) zurückführen. Infolgedessen variiert die Heritabilität je nach Population, Messbedingungen, Schätzmodell und berücksichtigten Umwelteffekten. In der Tat kann die Umweltvariabilität je nach Region mehr oder weniger stark sein. Ausserdem kann ein und dasselbe Merkmal je nach Population unterschiedliche biologische Ursachen haben. Wenn in einer Population die Honigproduktion besonders von der Fähigkeit beeinflusst wird, die Ressourcen zu erkennen, kann sie in einer anderen eher von der Flugkapazität abhängen. Diese Tatsache ist wichtig, weil sie impliziert, dass die in einer bestimmten Population erzielten Ergebnisse nicht automatisch auf eine andere Population übertragbar sind. Beispielsweise ist es möglich, dass sanftmütige Populationen eine geringe Erbllichkeit für die Sanftmut zeigen, während aggressive Populationen eine hohe Erbllichkeit aufweisen, da man bei diesen eine höhere Variabilität des Merkmals erkennen kann (Guichard *et al.*, 2020). Aufgrund dieser Tatsache ist es nötig, populationspezifische Heritabilitätsberechnungen durchzuführen, um jene Merkmale in den entsprechenden Populationen identifizieren zu können, die züchterisch bearbeitet werden können.

### 2.3 Genetische Bewertung von Individuen

Um eine Selektion in einer Population durchführen zu können, müssen die Kandidaten anhand eines Selektionsindex, der das genetische Potenzial jedes Individuums widerspiegelt, rangiert werden. Erst danach ist es möglich, die besten zu selektieren (z. B. die besten 10 aus 100). Dieser Selektionsindex wird allgemein als Zuchtwert bezeichnet und entspricht dem übertragbaren Potenzial auf die Nachkommenschaft, das auf Basis der erfassten Leistungen und Umwelteffekte (z. B. Testumgebung) berechnet bzw. korrigiert wird.

Die Berechnung des Zuchtwerts einer Zuchtkönigin oder eines Volkes berücksichtigt die Eigenleistung und die Leistung der nächsten Verwandten (Vorfahren, Geschwister und Nachkommen), wobei die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den verschiedenen Generationen anhand eines Stammbaums/Pedigree (mütterliche und väterliche Herkunft) bestimmt werden. Ein Tier, dessen nahe Verwandte (Geschwister, Eltern, Nachkommen) sehr hohe Leistungen zeigen bzw. gezeigt haben, wird bei gleicher Eigenleistung potenziell einen besseren Zuchtwert haben als ein Tier, bei welchem die Leistung verwandter Tiere sehr schlecht ist.

Der Zuchtwert eines Individuums kann auch dann berechnet werden, wenn es über keine Eigenleistung verfügt, und zwar auf der Grundlage der erfassten Leistung und der Verwandtschaftsbeziehung zu den nächsten Verwandten. Auf diese Weise kann der Zuchtwert der Nachkommen anhand der Leistung der Eltern vorhergesagt werden. Die Zuchtwerte der Eltern können somit für die Anpaarungsplanung zukünftiger Generationen verwendet werden.

Für die Zuchtwertberechnung können unterschiedliche Ansätze verfolgt werden (Bienenfeld *et al.*, 2007; Brascamp und Bijma, 2014). In den Modellen werden die Effekte von Königinnen oder Arbeiterinnen auf die Leistung untersucht:

#### **Modell, das die beobachteten Leistungen in Abhängigkeit der Königinnen untersucht:**

Leistung des Volks = Populationsdurchschnitt  
 + Genetische Wirkung der Königin des Volks  
 + Umwelteinfluss  
 + Restwirkung

#### **Modell zur Untersuchung der beobachteten Leistungen in Abhängigkeit der Arbeiterinnen des Volks:**

Leistung des Volks = Populationsdurchschnitt  
 + Durchschnittlicher genetischer Effekt der Arbeiterinnen des Volks  
 + Umwelteinfluss  
 + Restwirkung

Die Berechnung von Zuchtwerten wird routinemässig in der Zucht von landwirtschaftlichen Nutztieren (Rinder, Schafe, Ziegen, Kaninchen, Schweine, Fische und Geflügel) eingesetzt. Bis auf wenige Ausnahmen (z. B. Beebreed, [www.beebreed.eu](http://www.beebreed.eu)) wird die Zuchtwertschätzung bei Honigbienen eher selten durchgeführt, da die Honigbiene einige Besonderheiten aufweist, welche die Berechnung erschweren.

Im Vergleich zu den anderen Nutztieren wird die Leistung eines Volkes anhand tausender Individuen (d. h. den Arbeiterinnen) gemessen, die sich nicht fortpflanzen und weder durch ihre Eigenleistung noch durch ihre väterliche Herkunft individuell identifizierbar sind. Dieser Umstand ist auf die komplexe Paarungsbiologie der Königin zurückzuführen, die von 10 bis 20 Drohnen begattet werden kann. Nur durch eine gezielte Paarung, z. B. durch spezielle Begattungsstationen oder künstliche Besamung, ist es möglich, die väterliche Abstammung zu erfassen.

## Teil 3: Anwendungsbeispiele

### 3.1 Daten und Analyse

Das untenstehende Beispiel wurde gemäss der Studie von Guichard *et al.* (2020) angepasst.

In dieser Studie wurden die Heritabilitäten für Zuchtmerkmale berechnet, die im Zeitraum 2010–2018 für zwei Schweizer Bienenpopulationen gemessen wurden. Bei den Populationen handelte es sich um *Apis mellifera carnica* (Société Romande d'Apiculture, SAR, mit insgesamt 1009 getesteten Völkern) und um *Apis mellifera mellifera* (mellifera.ch, MEL, mit insgesamt 1071 getesteten Völkern). Folgende Zuchtmerkmale wurden in den zwei Rassen erfasst: Honigproduktion, Sanftmut, Wabensitz, Schwarmneigung, Ausräumeverhalten von getöteter Brut (Pin-Test) und Varroabefall (Befall im Frühjahr und im Sommer sowie Zuwachsrate zwischen den beiden Perioden). Neben den Zuchtmerkmalen wurden auch die Abstammungsinformationen der Königinnen/Völker in einem Pedigree erfasst. Anhand dieser Informationen wurden die Heritabilitäten (und die damit verbundenen Standardfehler) für die verschiedenen Merkmale berechnet, wobei die Berücksichtigung von Königinnen- und Arbeiterinneneffekten getrennt voneinander erfolgte. Die entsprechenden Heritabilitätswerte und Standardfehler für die einzelnen Zuchtmerkmale sind in Tabelle 1 dargestellt.

Tabelle 1: Heritabilitäten ( $h^2$ ) und jeweilige Standardfehler für die einzelnen Zuchtmerkmale, die in zwei Schweizer Bienenpopulationen (MEL und SAR) erfasst wurden. Die väterliche und mütterliche Abstammung wurde mit dem entsprechenden Arbeiterinnen- (AM) und Königinnenmodell (KM) berücksichtigt.

Merkmal	MEL ( <i>A. m. mellifera</i> )	SAR ( <i>A. m. carnica</i> )
Honigernte	AM: $h^2_A = 0,02 \pm 0,04$ KM: $h^2_K = 0,10 \pm 0,06$	AM: $h^2_A = 0,11 \pm 0,06$ KM: $h^2_K = 0,11 \pm 0,06$
Sanftmut	AM: $h^2_A = 0,34 \pm 0,09$ KM: $h^2_K = 0,32 \pm 0,08$	AM: $h^2_A = 0,02 \pm 0,03$ KM: $h^2_K = 0,02 \pm 0,04$
Wabensitz	AM: $h^2_A = 0,16 \pm 0,07$ KM: $h^2_K = 0,12 \pm 0,06$	AM: $h^2_A = 0,03 \pm 0,04$ KM: $h^2_K = 0,09 \pm 0,05$
Schwarmtrieb	AM: $h^2_A = 0,06 \pm 0,05$ KM: $h^2_K = 0,07 \pm 0,05$	AM: keine Angabe KM: $h^2_K = 0,01 \pm 0,04$
Hygieneverhalten	AM: $h^2_A = 0,19 \pm 0,08$ KM: $h^2_K = 0,18 \pm 0,08$	AM: $h^2_A = 0,06 \pm 0,05$ KM: $h^2_K = 0,09 \pm 0,06$
Zunahme der Varroamilbenpopulation (*)	AM: keine Angabe KM: keine Angabe	AM: keine Angabe KM: keine Angabe

\* Varroa im Frühling und Sommer: idem.

## 3.2 Ergebnisse und Diskussion

Die Ergebnisse aus der Heritabilitätsberechnung zeigen, dass man in den beiden Populationen nur bei wenigen Merkmalen einen züchterischen Fortschritt erwarten kann (z. B. Sanftmut, Wabensitz und Ausräumeverhalten bei der MEL-Population und möglicherweise Honigernte bei der SAR-Population). Für den Grossteil der Merkmale waren die berechneten Heritabilitäten sehr gering oder gar nicht vorhanden (z. B. Varroazunahme). Die geringen Erblichkeiten können verschiedene Ursachen haben, die im folgenden Abschnitt näher erläutert werden.

Wichtige Kriterien für die Heritabilitätsberechnung sind ein über Generationen vollständiger Pedigree und eine objektive Erfassung der Leistung. Die lückenlose Erfassung der Abstammung gestaltet sich in der Honigbienezucht oft schwierig, da es immer wieder zu Völkerverlusten kommt, welche die Berechnung der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Völkern und damit die Zuchtwertschätzung erschweren.

Die Zuchtmerkmale bei der Honigbiene werden in der Regel von den Imkerinnen und Imkern auf einer Skala erfasst. Die Datenverteilung für die Sanftmut und den Wabensitz bei der SAR-Population, bei der die Hälfte der Völker mit den Bestnoten 3,5 und 4 beurteilt wurden, zeigt, dass die aktuelle Datenerfassung nicht optimal verläuft (es kann kaum Variabilität zwischen den Völkern erkannt werden). Diese aktuelle Datenerfassung wird als mögliche Ursache für die niedrigen Heritabilitäten (Tabelle 1) in Betracht gezogen.

Bei der Erfassung der Daten spielt auch die Umwelt (geographische Lage, Demografie, Klima etc.) eine wichtige Rolle. Im Vergleich zu anderen veröffentlichten Studien (erwähnt in Guichard *et al.*, 2020) sind die berechneten Heritabilitäten für den Honigertrag unterdurchschnittlich. Eine mögliche Erklärung für dieses Ergebnis ist das spezielle Klima der Schweiz und die demografische Lage der Bienenpopulation. Wichtig für die Honigproduktion ist die Frühlingstracht, die in der Schweiz jährlich stark schwankt. Des Weiteren ist die Waldhonigproduktion, die von der Temperatur, der Luftfeuchtigkeit und der Blattlauspopulation beeinflusst wird, im Sommer von grosser Bedeutung. Zusätzlich kann die hohe Bienendichte in einzelnen Regionen der Schweiz eine Konkurrenz zwischen den Völkern fördern, die sich am gleichen Standort befinden.

Wie wichtig es ist, die entsprechenden Umweltfaktoren bei der Heritabilitätsberechnung zu berücksichtigen, zeigt der Varroabefall (Frühjahr, Sommer und Zunahme zwischen den zwei Perioden), der in beiden Populationen nicht erblich ist. Aktuell berücksichtigt man bei der Erfassung und der genetischen Analyse des Varroabefalls nur den unterschiedlichen Standort der Völker, da man davon ausgeht, dass die Völker am gleichen Bienenstand den gleichen Umweltbedingungen unterliegen. Diese Hypothese berücksichtigt allerdings nicht eine mögliche Übertragung der Varroamilbe durch Räuberei und Verflug zwischen den Völkern am gleichen Standort bzw. zwischen Bienenvölkern an verschiedenen Standorten (DeGrandi-Hoffman *et al.*, 2016; Frey und Rosenkranz 2014; Frey *et al.*, 2011; Peck und Seeley 2019). Die Wahrscheinlichkeit von Räuberei und Verflug steigt mit der Bienendichte, die, wie bereits erwähnt, in der Schweiz hoch ist. Da diese Phänomene im Umkreis von mehreren Kilometern rund um den Standort der Prüfvölker auftreten, sind Imker nicht in der Lage diese komplexen Umwelteffekte in der Erfassung/Beurteilung des Merkmals zu berücksichtigen. Diese nicht erfassten Umwelteffekte sind möglicherweise auch der Grund, dass für dieses Merkmal keine Erblichkeit in den zwei Populationen berechnet werden konnte.

## Teil 4: Optimierung und Umsetzung der Zuchtkonzepte

### 4.1 Massnahmen zur Optimierung der Zucht

Die Bienezucht (bzw. der jährliche genetische Fortschritt) kann durch verschiedene Massnahmen optimiert werden (Abbildung 9.). Wie bereits in Abschnitt 3.2 beschrieben, basiert eine erfolgreiche Zucht auf einer objektiven Erfassung der Zuchtmerkmale. In diesem Zusammenhang ist es nötig, aktuelle Bewertungsprotokolle zu optimieren und neue objektive Methoden (z. B. bildgestützte Analysen) zu entwickeln. Unabhängig von diesen längerfristigen Massnahmen kann kurz- bis mittelfristig die Selektionsgenauigkeit (Korrelation zwischen Feldmessung und Zuchtwert) und die Selektionsintensität (Anteil der selektierten Königinnen) erhöht werden. Die künstliche Besamung, die routinemässig bei zahlreichen Nutztieren angewendet wird, ermöglicht eine rasche Erhöhung des Selektionsdrucks, da diese Methode eine gezielte Selektion von Drohnen und deren Anpaarung mit den besten

Königinnen ermöglicht. Eines der Hauptziele in der Tierzucht ist die Verkürzung des Generationsintervalls, wodurch sich der genetische Fortschritt schneller verbessert. Kurze Generationsintervalle begrenzen auch das Risiko, die besten Königinnen zu verlieren, bevor sie für die Reproduktion verwendet werden.

Jährlicher genetischer Fortschritt (in % der phänotypischen Standardabweichung)	
$E(\Delta G) = \frac{i \cdot \rho \cdot h}{T}$	mit
	<b>i</b> Selektionsintensität
	<b><math>\rho</math></b> Selektionsgenauigkeit
	<b>h</b> Wurzel der Erblichkeit
	<b>T</b> Generationsintervall

Abbildung 9: Faktoren, die den jährlichen genetischen Fortschritt beeinflussen. Der jährliche genetische Fortschritt nimmt mit der Selektionsintensität (*i*), der Selektionsgenauigkeit ( *$\rho$* ), der Erblichkeit des Merkmals (*h*) und dem sich verkürzenden Generationsintervall (*T*) zu.

## 4.2 Umsetzung im Rahmen der Bienenzucht

Die erfolgreiche Zucht von Honigbienen ist ein komplexer Prozess, bei dem Merkmale objektiv erfasst und die entsprechenden Heritabilitäten/Zuchtwerte für die Völker berechnet werden müssen. Anhand dieser Informationen können in weiterer Folge die besten Königinnen oder Völker bestimmt und für die Anpaarung selektiert werden.

Die Hauptaufgabe eines Zuchtprogramms besteht darin, ein Zuchtziel für die Population oder Rasse zu definieren (z. B. eine signifikante Verbesserung der Sanftmut in den nächsten drei Generationen). Entsprechend diesem Ziel müssen anschliessend objektive Kriterien für die Erfassung des entsprechenden Zuchtmerkmals festgelegt werden, um sicherzustellen, dass das Zuchtmerkmal eine Variation zwischen den einzelnen Völkern zeigt. Vor der Erfassung des Zuchtmerkmals müssen die Königinnen eindeutig identifiziert werden, um zu vermeiden, dass die eigene Königin vor bzw. während der Prüfung vom Volk ersetzt wird (Umweiselung). Um die Leistungen der Bienenvölker an den verschiedenen Standorten zu vergleichen, werden eng verwandte Völker (z. B. Schwesterkolonien) auf alle Prüfstandorte verteilt. Durch diese Vorgehensweise ist es möglich, den Umwelteinfluss des Standortes (geographische Lage, Imker, Temperatur etc.) auf die Leistung zu erfassen und diesen Effekt bei der Berechnung der Heritabilitäten/Zuchtwerte zu korrigieren. Anhand der objektiven Zuchtwerte können dann die Leistungen der Königinnen verglichen werden und die besten für die Anpaarung selektiert werden.

## Teil 5: Ausblick

### 5.1 Genotyp-Umwelt-Interaktionen: Bedeutung lokaler Genressourcen

Neben den additiven genetischen Effekten können auch Genotyp-Umwelt-Interaktionen die Ausprägung eines Merkmals beeinflussen. Genotyp-Umwelt-Interaktionen können unterschiedlich ausgeprägt sein und führen dazu, dass die Expression bestimmter Gene von der Umwelt beeinflusst werden. Solche Interaktionen wurden in einem europäischen Forschungsprojekt auch bei der Honigbiene nachgewiesen, indem man lokale Völker auf mehrere Standorte verteilt hat. Die erfassten Überlebensraten der Völker hat eindrücklich gezeigt, dass sich die Völker in der ursprünglichen Umgebung wesentlich besser entwickelt haben als die re-lokaliserten Völker (Büchler *et al.*, 2014). Dieses Ergebnis zeigt, dass die Verwendung und der Schutz von lokalen Genressourcen für das Überleben der Honigbiene extrem wichtig ist und dass lokal erzielte Selektionserfolge (z. B. Varroa-resistente Bienen) nicht einfach auf andere geographische Regionen übertragbar sind.

Diese nicht-additiven Genwirkungen treten nur in einer konstant bleibenden Umwelt auf. Durch den anhaltenden Klimawandel ist es schwierig vorherzusagen, wie sich lokale Honigbienen entwickeln werden, und ob sie auch in Zukunft optimal an ihre ursprüngliche Umgebung angepasst sein werden. Aktuell gibt es keine wissenschaftlichen Ergebnisse zur Anpassung der Honigbiene an sich rasch verändernde Umweltbedingungen. In diesem

Zusammenhang sei nochmals erwähnt, dass die Umweltbedingungen der Honigbiene neben den geographischen und meteorologischen Standortbedingungen auch die imkerliche Praxis umfassen, die einen grossen Einfluss auf die Ausprägung eines Merkmals haben (Genetik-Imker-Interaktion).

## 5.2 Der Heterosiseffekt

Neben den Genotyp-Umwelt-Interaktionen können auch andere nicht-additive Geneffekte die Leistung eines Volkes beeinflussen. Ein bekanntes Beispiel hierfür ist die Hybridzucht, bei welcher Individuen mit unterschiedlicher reinrassiger Herkunft gekreuzt werden, um die Leistung der ersten Nachkommen (F1-Hybride) überdurchschnittlich zu verbessern. Durch diese Kreuzung steigt die Wahrscheinlichkeit, dass der Nachkomme im Vergleich zu den Eltern neue Allelkombinationen besitzt, die einen positiven Effekt auf die Ausprägung eines Merkmals haben.

Das Auftreten von leistungsstärkeren Merkmalen im Vergleich zur Elterngeneration wird als Heterosiseffekt bezeichnet. Der Effekt ist dabei von der genetischen Beziehung zwischen den Elterngenerationen abhängig, je grösser der genetische Unterschied ist, desto stärker kann der zu erwartende Effekt sein. Kreuzt man allerdings die F1-Hybriden miteinander, nimmt dieser Effekt stark ab, deshalb wird dieses Verfahren auch als Gebrauchskreuzung bezeichnet.

Um langfristig von den Vorteilen des Heterosiseffekts profitieren zu können, müssen die reinrassigen Ursprungsvölker, die für die Gebrauchskreuzung der Produktionsvölker nötig sind, langfristig erhalten werden. Durch dieses 2-Stufen-Verfahren (Erhalt der Elternpopulation und Zucht von Produktionsvölkern) kann die erzielte Leistungsverbesserung über mehrere Generationen fixiert werden.

Bei der Hybridzucht muss aber auch berücksichtigt werden, dass die «Überlegenheit» der Hybriden nicht unbedingt dem Zuchtziel entspricht: Je nach Kreuzung können zum Beispiel Hybridvölker ein verstärktes Abwehrverhalten zeigen und somit die imkerliche Arbeit erschweren.

## Allgemeine Diskussion und Schlussfolgerung

Die anfangs erwähnten Arbeiten von Mendel bilden auch noch heute das Fundament der Vererbungslehre. Die Vererbung von Merkmalen ist in vielen Fällen jedoch wesentlich komplexer und lässt sich nicht mit einem Modell beschreiben, das auf zwei Genen und vier Allelen basiert. Trotzdem wurde in der Vergangenheit vorgeschlagen, solche Modelle für komplexe Merkmale wie das Hygieneverhalten zu verwenden (Rothenbühler, 1964). Diese Vorgehensweise erlaubt keine aussagekräftigen Ergebnisse und erweckt Erwartungen an die Bienenzucht, die nicht der Realität entsprechen.

Die meisten Merkmale werden von mehreren Genen beeinflusst (Polygenie). Deshalb sollten bei der Selektion die Konzepte der quantitativen Genetik angewendet werden. Die erzielten Ergebnisse (Heritabilitäten, genetischer Fortschritt) sind spezifisch für die untersuchten Populationen und können nicht auf andere Populationen übertragen werden. Bei welchen Merkmalen einer bestimmten Population ein genetischer Fortschritt möglich ist, lässt sich nur mit einer sorgfältigen Auswertung der vor Ort gewonnenen Daten feststellen.

Die Selektion ist ein komplexer Prozess und liefert keine kurzfristigen Lösungen. Mit anderen Massnahmen (z. B. Kontrolle des Zustands der Bienenvölker, Bienenhaltung, Wanderimkerei, Behandlungen etc.) lassen sich manche Probleme schneller lösen. So kann eine eigene Kunstschwarmproduktion die Notwendigkeit verringern, nicht schwärmende Völker zu züchten. Ein anderes Beispiel: Die Honigproduktion auf dem Betrieb lässt sich mit einer höheren Anzahl Bienenvölker oder durch eine Wanderung in Gebiete mit mehr Honigressourcen einfacher steigern als durch die Zucht von Bienenvölkern, die mehr Honig produzieren. Nach Anpassung der Betriebsführung an das Produktionsziel kann aber längerfristig ein genetischer Fortschritt erzielt werden, indem die von Jahr zu Jahr erreichten genetischen Fortschritte akkumuliert werden. Die Selektion stellt dann eine langfristige Lösung für den Betrieb und einen Ansatz zur Leistungssteigerung dar. Sie erfordert jedoch einen strengen Rahmen, um wirksam zu sein. Es ist unerlässlich, die durchgeführten Arbeiten zu dokumentieren (Sammlung von Leistungsdaten usw.) und Partnerschaften zwischen Forschenden sowie Imkerinnen und Imkern zu fördern, um diese Ansätze zu steuern (Integration von Heritabilitätsberechnungen, Zuchtwerten, Schätzung des genetischen Fortschritts). Diese Vorgehensweise ermöglicht eine erfolgreiche Selektion von leistungsstarken und lokal angepassten Honigbienen.

## Literatur

Beye M, Hasselmann M, Fondrk MK, Page RE, Omholt SW (2003). The gene *csd* is the primary signal for sexual development in the honeybee and encodes an SR-type protein. *Cell* **114**(4): 419-429.

Bienefeld K, Ehrhardt K, Reinhardt F (2007). Genetic evaluation in the honey bee considering queen and worker effects - A BLUP-animal model approach. *Apidologie* **38**(1): 77-85.

Brascamp EW, Bijma P (2014). Methods to estimate breeding values in honey bees. *Genet Sel Evol* **46**(1): 1-15.

Büchler R, Costa C, Hatjina F, Andonov S, Meixner MD, Le Conte Y *et al.* (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**(2): 205-214.

DeGrandi-Hoffman G, Ahumada F, Zazueta V, Chambers M, Hidalgo G, DeJong EW (2016). Population growth of *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) in honey bee colonies is affected by the number of foragers with mites. *Experimental and Applied Acarology*: 1-14.

Fisher RA (1918). XV.—The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh* **52**(2): 399-433.

Frey E, Rosenkranz P (2014). Autumn Invasion Rates of *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) Into Honey Bee (Hymenoptera: Apidae) Colonies and the Resulting Increase in Mite Populations. *Journal of Economic Entomology* **107**(2): 508-515.

Frey E, Schnell H, Rosenkranz P (2011). Invasion of *Varroa destructor* mites into mite-free honey bee colonies under the controlled conditions of a military training area. *Journal of Apicultural Research* **50**(2): 138-144.

Guichard M, Neuditschko M, Soland G, Fried P, Grandjean M, Gerster S *et al.* (2020). Estimates of genetic parameters for production, behaviour, and health traits in two Swiss honey bee populations. *Apidologie* (28. April 2020). Zugang: <https://doi.org/10.1007/s13592-020-00768-z>.

Peck DT, Seeley TD (2019). Mite bombs or robber lures? The roles of drifting and robbing in *Varroa destructor* transmission from collapsing honey bee colonies to their neighbors. *PloS One* **14**(6:e0218392): 1-14.

Phocas F (2011). Optimization of breeding schemes. *Productions Animales* **24**(4): 341-356.

Rothenbühler WC (1964). Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. 4. Responses of F1 and backcross generations to disease-killed brood. *American Zoologist* **4**(2): 111-123.

Wang Z, Liu Z, Wu X, Yan W, Zeng Z (2012). Polymorphism analysis of *csd* gene in six *Apis mellifera* subspecies. *Molecular Biology Reports* **39**(3): 3067-3071.

#### Impressum

Herausgeber	Agroscope Schwarzenburgstrasse 161 3003 Bern <a href="http://www.agroscope.ch">www.agroscope.ch</a>
Übersetzung	Sprachdienst Agroscope
Auskünfte	Matthieu Guichard <a href="mailto:Matthieu.guichard@agroscope.admin.ch">Matthieu.guichard@agroscope.admin.ch</a>
Redaktion	Markus Neuditschko
Gestaltung	Müge Yildirim
Copyright	© Agroscope 2020
ISSN	2296-7214 (online)
DOI	<a href="https://doi.org/10.34776/at333g">https://doi.org/10.34776/at333g</a>