



Lehrbrief

für Imker

Herausgeber: Zentralvorstand des VKSK

1

Grundlagen der Bienenzucht (Teil 2)

Die Entwicklung der Allelen beim ausschließlichen Einsatz der künstlichen Besamung

Imkermeister Dieter Bähr, Wildau

Nachdem uns im ersten Teil des Lehrbriefes (Beilage zu GuK 6/88) einige grundlegende Begriffe der Bienenbiologie sowie Probleme der Vererbung erläutert wurden, behandelt der Autor im vorliegenden zweiten Teil Modelldarstellungen möglicher Linienzuchten und der Entwicklung von Allelen. Mit Hilfe der Computersimulation konnte ein Optimum gefunden werden zwischen dem Bestreben, erwünschtes Erbgut möglichst lange zu erhalten und dem hierfür erforderlichen Aufwand für die Selektion.

3. Mögliche Linienzucht durch computergestützte Auswahl

Bei einer nichtkontrollierten Paarung führen wir eine scharfe Selektion auf der mütterlichen Seite durch. Dies geschieht, indem wir aus einer möglichst großen Anzahl von Bienenvölkern nur wenige Zuchtvölker (im Extremfall nur eines) selektieren, das unseren Zuchtvorstellungen am nächsten kommt (großer Zuchtfortschritt).

Bei einer kontrollierten Paarung, wie der künstlichen Besamung, ist dies nicht zweckmäßig, wie im folgenden erläutert:

– Wir müssen garantieren, daß sich möglichst viele verschiedene Sex-Allele in unserer Population (Linie) befinden. Erinnern wir uns: Ein Volk liefert nur Drohnen mit zwei verschiedenen Sex-Allelen; ebenso hat eine unbegattete Königin nur zwei Sex-Allele, die bei Inzucht nicht verschieden von den Sex-Allelen sein müssen, die die zur Besamung verwendeten Drohnen hatten.

– Wir müssen uns entscheiden, wieviel Zuchtvölker wir uns überhaupt halten wollen oder können.

– Aufgrund von Zusammenhängen der beiden o. a. Absätze ist festgelegt, wie viele Generationen wir diese Population (Linie) erhalten können.

Im Ergebnis der vom Imker durchgeführten Selektion, die ja den Zuchtfortschritt beinhaltet, werden die Sex-Allele in einer Population (Linie) geringer. Wir wissen nicht, welche Sex-Allele die von uns ausgewählten Völker besitzen, denn die

Auswahl erfolgt nach Kriterien, wie Leistung, Rassemerkmale, Sanftmut usw.

Wir dürfen bei der künstlichen Besamung keine so scharfe Selektion, wie wir es gewohnt sind, durchführen. Das bedeutet, wir müssen mehrere Zuchtvölker auf der mütterlichen Seite zulassen, damit die Sex-Allele in einer Population (Linie) erhalten bleiben und diese Zuchtvölker einen möglichst geringen Brutaussfall aufgrund gleicher Sex-Allele haben.

Mit der Computertechnik ist es nun möglich, Modellrechnungen auch auf dem Gebiet der Zucht durchzuführen (Moritz, 1983). Solche Modelle sind vereinfachte Annäherungen an die Wirklichkeit. Sie beruhen auf bestimmten Voraussetzungen. Die Brauchbarkeit eines solchen Computerprogramms oder Modells hängt davon ab, ob die wesentlichen Zusammenhänge erfaßt werden.

Als erstes wurde untersucht, wie groß eine Population (Linie) sein muß, um diese mit vier verschiedenen Sex-Allelen über zehn Generationen zu erhalten. Dazu wurden 200 Parallelrechnungen durchgeführt, was für den praktischen Gebrauch ausreichend ist. Dabei ist nun herausgekommen, daß man in jeder Generation 24 Zuchtvölker erstellt und daraus acht Völker selektiert (Abbildung 9). Diese selektierten Völker sind die Eltern für die nächste Generation, d. h. es werden wiederum soviel Weiseln nachgezogen, daß es 24 Zuchtvölker bleiben. Ein Volk dient als Drohnenspender.

Bei der Simulation ergibt sich folgendes Bild, vier Sex-Allele am Ausgang vorausgesetzt: Aufgrund gleicher Sex-Allele gibt es drei ver-

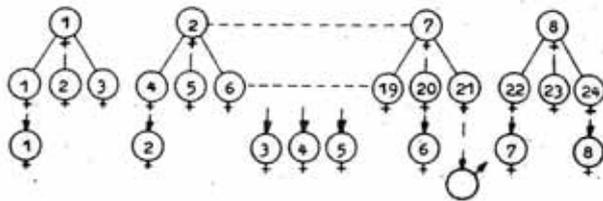


Abb. 9: Selektionsschema der simulierten Zuchtvölker
 a) 8 Zuchtvölker
 b) Vermehrte Völker für die Selektion
 c) 8 Zuchtvölker der nächsten Generation
 d) Drohnenvolk für die nächste Generation

schiedene Gruppen von Völkern (homogenes Sperma vorausgesetzt):

- Völker ohne Brutausfall
- Völker mit 25 Prozent Brutausfall
- Völker mit 50 Prozent Brutausfall.

Von den Sex-Allelen her gesehen würde dies in einer Simulation nun folgendes Bild ergeben:

Von den 24 Völkern haben 3 keinen Brutausfall, 18 Völker haben 25 Prozent und 3 Völker 50 Prozent Brutausfall.

Sex-Allele der Weiseln x Sex-Allele in den Spermatheken (ad)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
a	c	c	b	c	b	b	b	c	b	b	a	b	b	c	c	c	a	b	b	b	a	b	a
b	b	b	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	c	d	d	b	
/	-	-	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	X	/	/	-	X	/	/
Z			Z								Z	Z	Z					Z	D		Z	Z	

- = 0 % Brutausfall
- / = 25 % Brutausfall
- X = 50 % Brutausfall
- Z = Zuchtvolk
- D = Drohnenvolk

Aus diesen 24 Völkern wurden acht Weiseln mit 25 Prozent Brutausfall als Zuchtvölker ausgewählt, es sind dies die Völker 1, 4, 11, 13, 15, 20, 23, 24. Das Volk 21 ohne Brutausfall wird Drohnenvolk für die nächste Generation.

Von diesen acht Zuchtvölkern werden jeweils drei Weiseln nachgezogen und mit dem Sperma von Volk 21 besamt. In der nächsten Generation erhalten wir 11 Völker ohne Brutausfall und 13 Völker mit 25 Prozent Brutausfall. Von den letzteren werden wieder acht Völker selektiert. In diesem Fall waren das Völker mit den Sex-Allelen:

a a a a a a c c
 b b b b b b d d

Als Drohnenvolk für die nächste Generation wurde ein Volk ohne Brutausfall mit den Sex-Allelen bc ausgewählt. Von den acht Zuchtvölkern werden nun wieder jeweils drei Weiseln nachgezogen und mit dem Sperma mit Sex-Allelen bc

besamt. In der nächsten Generation erhalten wir jeweils zwölf Völker mit 0 Prozent und 25 Prozent Brutausfall. Hält man sich an die Regel, immer aus der Gruppe mit 25 Prozent Brutausfall die acht Zuchtvölker zur Weiselzucht auszuwählen und als Drohnenvolk ein Volk ohne Brutausfall, so kann man mindestens zehn Generationen innerhalb der eigenen Linie züchten, ohne eines von den vier Sex-Allelen zu verlieren.

Die Verhältnisse im einzelnen sind zwar in jeder Simulation etwas anders, weil natürlich im Computerprogramm – wie auch in der Realität – vieles von Zufälligkeiten abhängt; es kann aber trotzdem garantiert werden, daß für zehn Generationen die angenommenen vier Sex-Allele erhalten bleiben. Hat man beispielsweise am Anfang aber mehrere verschiedene Sex-Allele, so verringern sich diese auf vier. Will man mehr als vier Sex-Allele behalten, so muß die Anzahl der Zuchtvölker erhöht werden.

Wie leicht abschätzbar, ist der Aufwand beachtlich und eigentlich nur innerhalb einer Zuchtgemeinschaft realisierbar, sofern bei ausschließlicher künstlicher Besamung eine Linie einige Generationen gehalten werden soll.

Man kann diese Völkerzahlen 24/8 herabsetzen, aber dann verringern sich auch die Generationen, über die die Population (Linie) zu halten ist. Weniger als vier Sex-Allele können wir innerhalb einer Population (Linie) auch nicht zulassen, weil damit Völker ohne Brutausfall seltener werden bzw. die Völker mit 50 Prozent Brutausfall, die kaum noch lebensfähig sind, zunehmen.

Ich möchte nochmals darauf hinweisen, daß diese Verhältnisse nur bei ständiger künstlicher Besamung auftreten. Werden Belegstellen beschickt, hat man aufgrund der auftretenden „Fehlpaarungen“ mit den Sex-Allelen meist keine Schwierigkeiten, obwohl sie nicht völlig auszuschließen sind.

4. Ein weiteres Zuchtschema

Wir wollen nun weitere Untersuchungen anstellen. Dazu gehen wir von einer sehr großen Ausgangspopulation aus, die Anzahl der Zuchttiere sei in dieser unendlich (Abbildung 10).

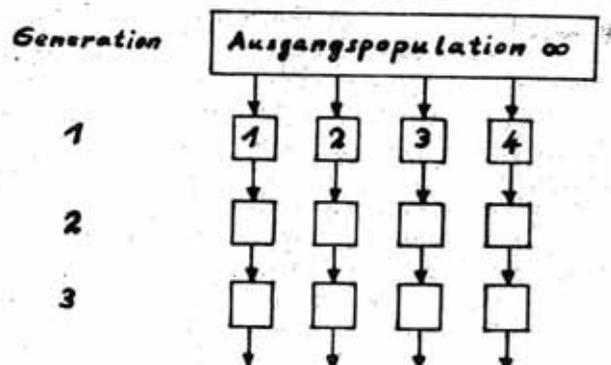


Abb. 10: Schematische Darstellung der Liniengründung

Diese Ausgangspopulation wird nun in Linien aufgeteilt (Schönmuth, 1984):

- Die Paarungen erfolgen nur innerhalb der gleichen Linie;
- die Generationen sind scharf voneinander getrennt;
- die Anzahl der Zuchttiere ist in allen Linien gleich und ändert sich auch nicht in den einzelnen Generationen;
- innerhalb der Linien kommt es zu Zufallspaarungen;
- es findet keine Selektion statt.

Dieses Modell eignet sich sehr gut für eine Computersimulation, und es kann dabei beobachtet werden, wie angenommene Allelpaare (nicht nur Sex-Allele) sich in den einzelnen Generationen verändern.

Es ist festzustellen, daß die Tiere einer Linie sich untereinander immer ähnlicher werden bis zum Extrem in der Simulation, daß alle Tiere gleich sind. Da Zufallspaarung (stets nur innerhalb einer Linie) verabredet ist, kann man beobachten, daß die Linien untereinander sich immer weiter entfremden.

Durch R. E. Page jr. (und andere, 1983) wird ein Zuchtverfahren beschrieben, das auf den oben angeführten Grundlagen beruht.

Die Weiseln einer Generation werden durch ihre Töchter ersetzt und mit einem homogenen Gemisch von Sperma aller Mütter besamt. In der Praxis bedeutet dies, daß alle Zuchtvölker Drohnen spenden, deren Sperma gemischt für die künstliche Besamung der nachgezogenen Töchter verwendet wird, gemäß dem nachfolgenden Schema (Abbildung 11).

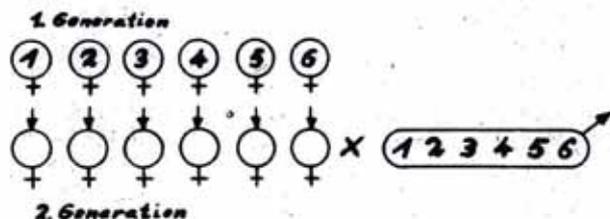


Abb. 11: Verpaarungsschema einer Linie ohne Selektion

Der Vorteil eines solchen Zuchtprogramms besteht darin, daß mit weniger Zuchtvölkern eine bestimmte Anzahl von Sex-Allelen erhalten werden kann.

200 Parallelsimulationen ergaben folgendes Bild:

10 Zuchtvölker	0 Generationen
11 Zuchtvölker	3 Generationen
12 Zuchtvölker	7 Generationen
13 Zuchtvölker	10 Generationen

Die Simulation bestätigte, daß man mit 13 Zuchtvölkern vier verschiedene Sex-Allele über zehn Generationen erhalten kann.

In Einzelfällen der 200 Vergleichssimulationen blieben auch mit nur zehn Zuchtvölkern die vier Sex-Allele einige Generationen hindurch erhalten, aber eben nicht immer. Es ist nie exakt vorauszusagen, durch welchen günstigen Zufall und

wann dies geschieht; die Sicherheit ist zu gering. Wie der mittlere Inzuchtkoeffizient in einer solchen Population steigt, konnte ich nicht untersuchen.

Genetische und mathematische Zusammenhänge der Tierzucht müssen erst erarbeitet und dann umgesetzt werden.

5. Weitere Definitionen

5.1. Heterozygotie und Homozygotie

Wir bezeichnen mit

- Heterozygotie das Auftreten ungleicher Allele in einem oder mehreren Allelpaaren;
- Homozygotie das Auftreten gleicher Allele in einem oder mehreren Allelpaaren.

Betrachten wir einen Genort A mit seinen zwei Allelen, so könnten diese mit 1 oder 2 bezeichnet werden. Betrachten wir diesen Genort bei einem diploiden Individuum, so könnte dieser wegen der zwei Chromosomensätze folgende drei Formen annehmen: 1 2, 1 1 oder 2 2. Im ersten Fall ist das Individuum für seine Nachkommen mischerbig, denn es kann entweder 1 oder 2 auf diese übertragen.

In den beiden anderen Fällen ist das Individuum reinerbig, da die Allele gleich sind. Es ist völlig egal, welches von beiden Allelen übertragen wird (Reduktionsteilung).

Wir kennen die Allele bei den Bienen z. B. von den Sex-Allelen her, nur daß hier der Genort eben 18 verschiedene Allele haben kann.

Betrachtet man nun mehrere Genorte - wir wollen sie A, B, C, D, E, F nennen - so kann ein Individuum folgende zwei Allele an diesen Orten besitzen

	A	B	C	D	E	F
Individuum 1	1	1	1	2	2	1
	2	2	1	1	2	2

und ein Geschwister von diesem

	A	B	C	D	E	F
Individuum 2	2	1	1	2	1	2
	1	1	1	1	2	2

Wie leicht zu erkennen ist, sind sich diese Geschwister in manchen Allelpaaren, wie etwa am Genort C, gleich. Das Individuum 1 ist außerdem am Genort E und das Individuum 2 an den Genorten B und F reinerbig. Wenn diese Genorte nun auf einem Chromosom sitzen, würden diese, von Ausnahmen abgesehen, gekoppelt vererbt werden.

Wir wollen eine Geschwisterpaarung durchführen.

Dabei werden (bezogen auf die zwei vorhergehenden Schemata) auf die Nachkommen folgende Allelreihen übertragen:

	A	B	C	D	E	F
Vom Individuum 1						
die obere Reihe:	1	1	1	2	2	1

Vom Individuum 2
die untere Reihe:

1 1 1 1 2 2

In diesem Beispiel sind die Nachkommen von 1 und 2 in den Allelen A, B, C, D, E reinerbig.

Ein Geschwister aus der gleichen Verpaarung könnte folgende Allelpaare haben:

	A	B	C	D	E	F
Von 1 die untere Reihe:	2	2	1	1	2	2
Von 2 die obere Reihe:	2	1	1	2	1	2

Das ergibt Reinerbigkeit in A, C, F; also etwas anders, als in der vorhergehenden Paarung. Dabei ist der Genort A einmal mit 1, im anderen Fall mit 2, reinerbig. Wie wir sehen, unterstützt Inzucht Reinerbigkeit.

Da es nun für die Honigleistung eines Bienenvolkes keine bestimmten Gene mit ihren Allelen gibt, muß man davon ausgehen, daß eine gute Leistung durch verschiedene Genorte und Genkombinationen hervorgebracht wird. Diese Allele würden dann nicht gekoppelt vererbt, da sie sich auf verschiedenen Chromosomen befinden.

In Zuchtverfahren mit einer auf Leistung gerichteten Selektion werden Tiere mit gleichem Genotyp öfter verpaart, als dies nach dem Zufall zu erwarten wäre.

Will man dagegen die Heterosis ausnutzen, ist es oft günstiger, innerhalb einer Linie Zufallspaarungen zuzulassen und keine Selektion durchzuführen, weil die Selektion unter bestimmten Umständen der Homozygotie entgegenwirkt und der theoretisch zu erwartende Homozygotiegrad nicht erreicht wird.

5.2. Heterosis

Unter Heterosis (auch Heterosiseffekt) verstehen wir die nach bestimmten Kreuzungen auftretende Leistungsüberlegenheit der Nachkommen gegenüber den Vorfahren.

Die Nachkommen mit Leistungsüberlegenheit sind nun oft heterozygot, in ihren Allelen also unterschiedlich. Um solche Heterozygoten zu erhalten, müssen möglichst homozygote Tiere mit unterschiedlichem Genotyp gepaart werden. Also ein Tier, das am Genort A einmal die Allelpaare 1 1 hat, mit einem Tier, was am gleichen Genort die Allelpaare 2 2 besitzt. Der Nachkomme dieser Verbindung besitzt dann am Genort A das Allelpaar 1 2. Damit ist auch eine Erklärung gefunden, warum die Überlegenheit in der nächsten Generation nicht mehr auftritt (heterozygot). Der Heterosiseffekt ist noch nicht restlos erforscht.

Die Erscheinung der Heterosis ist davon abhängig, ob die Allele eines Genortes Dominanz zeigen. Genorte, die keine Dominanz zeigen, können keine Heterosis haben.

5.3. Dominanz

Unter Dominanz verstehen wir das Vorherrschen der Wirkung eines Allels bei der Merkmalsausbildung.

Die Wahrscheinlichkeit, zwei Linien kreuzen zu können, in denen entgegengesetzte Allele (homozygot) fixiert sind, ist größer, wenn diese Linien einen hohen Inzuchtkoeffizienten besitzen.

6. Modelldarstellung der Entwicklung von Allelen

Mich interessierte nun, wie sich willkürlich gewählte Genorte in einem Zuchtschema, in dem jede Mutter durch ihre Tochter ersetzt wird, in den einzelnen Generationen entwickeln. Da jede Tochter das Sperma aller Mütter der Linie über deren Drohen in ihrer Spermatheka hat, herrscht innerhalb der Linie Zufallspaarung. Zur Erklärung: Eine Mutter liefert das unbefruchtete Ei und das Sperma kommt nun von allen möglichen Individuen der Population dazu, nur abhängig vom Zufall, denn in der Spermatheka sind Spermien-Anteile aller möglichen Individuen enthalten.

Festlegungen für die Modelldarstellung:

- Sechs Genorte mit je zwei Allelen sollen betrachtet werden;
- in jeder Generation werden sechs weibliche Tiere mit diesen Genorten dargestellt;
- es sollen zehn Generationen betrachtet werden.

Aus einer Vielzahl von Ergebnissen wählte ich zwei aus, um sie zu kommentieren.

Dieses Zuchtschema habe ich gewählt, da ich von den Sex-Allelen her mit weniger Zuchtvölkern auskomme. Es sollten immer mindestens vier verschiedene Sex-Allele in einer Population enthalten sein. Eigentlich hätten mindestens 13 weibliche Tiere dargestellt werden müssen, denn nur in diesem Fall bleiben die vier Sex-Allele mit Sicherheit über zehn Generationen erhalten. Hier wurden wegen der Übersichtlichkeit aber E'schränkungen zugelassen. Einmal kommt es auch die Entwicklung der betrachteten Allelpaare an; zum anderen wird in diesem Zuchtschema auch nicht selektiert. Dadurch können Genorte leichter homozygot werden. Reproduktionsmerkmale (Honigleistung, Brutleistung) sind besonders empfindlich auf Inzucht und damit auf Homozygotie.

Der Ablauf der Simulation soll kurz beschrieben werden.

Nach den Regeln des Zufalles werden sechs Allelpaare ausgewählt. Wir nennen sie wieder A B C D E F.

A	B	C	D	E	F
1	1	2	1	2	1
2	1	1	2	2	2

Dies sind beispielsweise die sechs Allelpaare einer Weisel (sie besitzt natürlich viel mehr). Davon werden bei der Reduktionsteilung, wiederum nach den Regeln des Zufalles, je sechs Allele auf jedes unbefruchtete Ei übertragen. Dabei können vom Genort A die Allele 1 oder 2 übertragen werden. Anders ist es bei den Genorten B und E. Hier

müssen für B = 1 und für E = 2 übertragen werden, da sie ja reinerbig vorliegen. Diese Genorte können für ein unbefruchtetes Ei folgendermaßen aussehen:

A	B	C	D	E	F
2	1	2	2	2	1

Aber auch jede andere Kombination ist möglich, mit der Einschränkung, daß B immer 1 und E immer 2 sein muß. Nun kommen die Allele vom Sperma hinzu, auch wieder nach den Regeln des Zufalls:

	A	B	C	D	E	F
Ei	2	1	2	2	2	1
Sperma	2	2	1	1	2	1

Wie wir sehen, ist der Genort B nicht mehr reinerbig. In unserer Population befanden sich noch Tiere (Weiseln mit ihren Drohnen), die an diesem Ort nicht reinerbig 1 waren. Dafür sind bei diesem Tier jetzt andere Genorte (A,F) reinerbig geworden. Sind durch Zufall einmal alle Tiere der betrachteten Population an einem Genort reinerbig mit 1 oder 2, so bleibt die Population an diesem Genort auch für die folgenden Generationen so lange reinerbig, wie keine fremden Allele in diese Gruppe eindringen (Migration).

Besonders interessierten mich solche Tiere, die mindestens an fünf Genorten reinerbig sind (hierzu siehe Anlage 2, Schema 1). Wie wir an dem sehr vereinfachten Beispiel sehen, ist der Genort B in dieser Population erst in der vierten Generation reinerbig; A wird es erst in der achten Generation. Manchmal treten in den einzelnen Generationen Tiere auf, die in mindestens fünf Allelpaaaren reinerbig sind. Ab der achten Generation werden immer mehr Tiere in den betrachteten Allelpaaaren gleich. In der zehnten Generation sind dann fünf der sechs Allelpaaare reinerbig. Die Tiere 1, 4 und 5 sind an den betrachteten Genorten ebenso identisch, wie 2, 3 und 6. Es ist zu vermuten, daß die drei letztgenannten sich den erstgenannten angleichen, da am Genort E – und nur darin unterscheiden sie sich ja – die 2 vorherrscht.

In der zweiten Linie sieht es ähnlich aus (Anlage 2, Schema 2). Wiederum sind fünf der sechs betrachteten Allelpaaare in der zehnten Generation reinerbig. Interessant ist hier, daß es am Genort F schon in der dritten Generation nur zwei 2en gab. Die Tiere 1, 3, 4, 5, 6 sind sich in den betrachteten Allelpaaaren völlig identisch, nur Tier 2 ist in einem Allel anders.

Vergleichen wir nun ein Tier der ersten Linie mit einem der zweiten Linie in der zehnten Generation:

	A	B	C	D	E	F
Linie 1 _{T1}	1	2	1	2	2	2
	1	2	1	2	2	2

mit

	A	B	C	D	E	F
Linie 2 _{T1}	2	1	2	2	1	1
	2	1	2	2	1	1

Diese Tiere sind in fünf Genorten (alle außer D) verschieden homozygot. Werden die Tiere Linie 1/Tier 1 mit dem Tier der Linie 2/Tier 1 oder die Tiere der Linie 2/Tier 1 mit dem Tier der Linie 1/Tier 1 verpaart, so sind die Nachkommen bis auf den Genort D heterozygot. Also genau das, was wir wollten. Im Vergleich nun noch die zehnte Generation:

	A	B	C	D	E	F
Linie 1 _{T3}	1	2	1	2	1	2
	1	2	1	2	2	2

mit

	A	B	C	D	E	F
Linie 2 _{T1}	2	1	2	2	1	1
	2	1	2	2	1	1

Hier sind es nur vier Allelpaaare (A,B,C,F), die bei einer Verpaarung mit Sicherheit heterozygot werden können. Beim Genort E in Linie 1_{T3} hängt es davon ab, wie er vererbt wird. Im Ergebnis dessen kann das Allelpaar E sowohl heterozygot als auch homozygot werden.

Aber betrachten wir einmal die zweite Generation:

	A	B	C	D	E	F
Linie 1 _{T4}	1	2	1	1	2	2
	1	2	2	1	2	2

mit

	A	B	C	D	E	F
Linie 2 _{T4}	1	1	2	2	1	1
	1	1	1	2	1	1

Die Nachkommen dieser beiden Tiere wären in vier Allelpaaaren (B,D,E,F) heterozygot.

Die Schwierigkeit liegt darin, daß man im Frühstadium einer Inzuchtlinie nur schwer und mit großem Aufwand den entsprechenden Passer einer zweiten Linie findet, weil die hier dargestellten Allele ja nicht bekannt sind. In den folgenden Generationen ist es gleich schwierig. Erst nach mindestens zehn Generationen wird es auch in diesem Beispiel einfacher, nach Passern zu suchen.

Diese beiden Computer-Linien wählte ich aus etwa 30 Linien aus, da sie gut zueinander passen. Wenn wir bedenken, daß im Realfall mehr als sechs Allelpaaare vorliegen, so ist eigentlich klar, warum es den Züchtern trotz Einsatz der künstlichen Besamung bisher nicht gelungen ist, die Heterosis mit einer Leistungssteigerung von 20 bis 40 Prozent zu nutzen. Die Zuchtprogramme waren einfach zu eng angelegt, die Anzahl der Sex-Allele und gelegentliche Testkreuzungen mit anderen Linien viel zu gering. Wird aber keine künstliche Besamung eingesetzt, ist die Wahrscheinlichkeit, daß Genorte homozygot werden und dies auch bleiben, noch geringer. Leistungssteigerungen sind hier wohl eher auf additive Genwirkungen zurückzuführen.

Erinnern wir uns noch einmal daran, daß durch Inzucht Allelpaaare gleich werden. Geht man in einem Modell davon aus, daß die Allelpaaare 100prozentig heterozygot vorliegen, und wird nun eine

Paarung mit verwandten Tieren mit einem Inzuchtkoeffizienten von 25 Prozent durchgeführt, so würden die Nachkommen zu 25 Prozent homozygot sein. Die Anzahl der heterozygoten Allele würden damit auf 75 Prozent zurückgehen. Wird wiederum eine Paarung mit verwandten Tieren mit einem Inzuchtkoeffizienten von 25 Prozent durchgeführt, dann werden von den 75 Prozent heterozygoten Allelen wiederum 25 Prozent homozygot. Real sind dies 18,75 Prozent, so daß nun insgesamt nur noch 56,25 Prozent heterozygot sind. Es handelt sich hier um Mittelwerte, wie bei allen Zufälligkeiten. Und ob nun gerade die für einen Heterosiseffekt wichtigen Allelpaaire dabei sind, ist nicht sicher. Es kann z. B. ohne weiteres geschehen, daß ausgerechnet das Wehrverhalten der Bienen einem Heterosiseffekt unterliegt, was wir natürlich nicht gewollt hätten.

7. Ausblick

Das diskutierte Beispiel einer Computersimulation wählte ich deswegen, weil ich vermutete, daß man mit relativ wenigen Zuchtvölkern vier Sex-Allele zwar über mindestens zehn Generationen erhalten kann, es dann aber kaum zu Heterosiseffekten durch Homozygotie anderer Allele kommt. Genau dies hat sich bestätigt, und es würde auch in einer Computersimulation etwas nicht stimmen, wenn in einem System unter gleichen Bedingungen einmal die Sex-Allele nicht gleich werden und zum anderen nun Allele gleich werden.

Wie wir aus diesen Ausführungen ersehen, ist die künstliche Besamung ein wichtiger Faktor der Zucht. Wir müssen aber gleichzeitig erkennen, daß sie nicht als Allheilmittel für Zuchtprobleme angesehen werden darf. Wir produzieren mit ihrer Hilfe keine Wundertiere, sondern es wird nur eine kontrollierte Paarung durchgeführt. In der übrigen Tierzucht ist kontrollierte Paarung die Voraussetzung, um überhaupt von Zucht zu sprechen. Bei der Bienenzucht fordert aber die kontrollierte Paarung ihren Preis und dieser ist nicht gering.

Ich kann stets nur wiederholen: Der einzelne Imker sollte immer daran denken, daß eine gerade aufgebaute Zuchtlinie durch den mehrmaligen Einsatz der künstlichen Besamung zusammenbrechen kann. Oft ist er dann gezwungen, auf Material zurückzugreifen, das unter normalen Umständen nicht zur Zucht vorgesehen war. Der eintretende Schaden für das individuelle Zuchtprogramm kann unter Umständen größer sein, als wenn grundsätzlich auf die kontrollierte Paarung verzichtet worden wäre.

Selbstkritisch muß ich in diesem Zusammenhang gestehen, daß ich mir von der künstlichen Besamung mehr versprochen hatte – Inzuchtlinien, Heterosiseffekte sowie gewaltige Leistungssteigerungen. Die erwarteten Vorteile und Gewinne durch die kontrollierte Paarung wollten nicht eintreten. Im Gegenteil, es traten Schwierigkeiten auf. So ist es eigentlich nur verständlich, daß ich anfangs nach Gründen zu suchen, woran es lag, daß die so sehnsüchtig erwarteten Erfolge nicht eintreten wollten. Über zwei Jahre hat es gedauert, bis ich wußte, warum sich viele unserer

Vorstellungen einfach auf Grund von biologischen Gesetzen nicht in die Praxis umsetzen ließen.

Diese Erkenntnisse sind weitgehend in meine Ausführungen eingeflossen. Weitere Fragen bleiben natürlich offen – wir lernen nie aus.

Auf keinen Fall will ich gegen die künstliche Besamung ins Feld ziehen. Wir benötigen die kontrollierte Paarung in der Zucht, vor allem für die Reinerhaltung des Vätertiermaterials auf den Landbelegeinrichtungen. Aber jeder Imker sollte den damit verbundenen Aufwand kennen. Um erfolgreich sein zu können, muß man das erforderliche theoretische Wissen vor der praktischen Anwendung erwerben. Vor einigen Jahren vermutete ich den Aufwand der kontrollierten Paarung in der künstlichen Besamung. Aber dort liegt er nicht so sehr, sondern in der Zuchtvolkhaltung, in der Leistungsprüfung und in organisatorischen Arbeiten.

Dazu macht es sich erforderlich, Prüfstände zu errichten und zu betreiben, zweckmäßigerweise auf Bezirksebene. Eine Möglichkeit hierfür wäre, nicht mehr attraktive Begattungsstände zu Leistungsprüfständen umzuwandeln. Die besten Tiere sollten dann zentral geprüft werden. Herdbuchzuchtbetriebe könnten z. B. beauftragt werden, in regelmäßigen Abständen diese Prüfungen zu wiederholen. Andererseits wäre aufgrund entsprechender Preisregulierungen für Weiseln aus geprüftem Material auch die Gewährung von Entschädigungen für diesen erhöhten Aufwand denkbar. Den größten Vorteil hätten alle Imker aber dadurch, daß die Ergebnisse der Leistungsprüfungen veröffentlicht werden.

Jedem Imker muß klar sein, daß, je größer der erwartete Erfolg sein soll, die Anstrengungen um so größer sein müssen. Keiner sollte sich der Illusion hingeben, er könne ohne konkretes Wissen mit etwas Glück trotzdem erfolgreich sein. Bei Vorgängen, die von Zufälligkeiten abhängen, kann man in der Tat einmal Glück haben, aber leider kann man dies nicht auf Dauer pachten.

8. Literaturverzeichnis

- Adams, J.; Rothman, E. D.; Kerr, W. E.; Paulino, Z. L.; 1977 – Estimation of the number of sex alleles and queen mating from diploid males requeencies in a population of *Apis mellifera*. „Genetics“, 1986: S. 583–596
- Mackensen, O.
Lebensfähigkeit und Geschlechtsbestimmung bei den Bienen.
„Genetics“ V 36 (1951), S. 500–509
- Moritz, R.F.A.
Selektion in wenigen Bienenvölkern (*Apis mellifera* L.)
Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie
V 101 (1984) 5, S. 394–400
- Moritz, R.F.A.
Homogene Mischung von Drohnensperma durch Zentrifugation.
„Journal of Apicultural Research“
22 (1983) 4, S. 249–255

Page, R.E. jun.

Geschlossene Bienenzuchtpopulation.

3. Die Verteilung von Sex-Allelen mit gyne super-
sedure.

„Journal of Apicultural Research“

22 (1983) 3, S. 184-190

Schönmuth, G.

Tierproduktion

Genetische und phylogenetische Grundlagen
(1984)

Züchterische und ökologische Grundlagen (1985)

Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin

Woyke, J.

Paarungskontrolle und Selektion bei der Honig-
biene.

Internationales Symposium Lunz am See/Öster-
reich, August 1972

APIMONDIA-Verlag Bukarest/SR Rumänien

Beispiel

Augen des Würfels

1	2	3	4	5	6	
bei 10 Würfeln geworfen						
1	2	1	2	2	2	= 10

Häufigkeit in Prozent						
10	20	10	20	20	20	

bei 25 Würfeln geworfen						
5	3	6	3	4	4	= 25

Häufigkeit in Prozent						
20	12	24	12	16	16	

bei 100 Würfeln geworfen						
17	16	15	16	16	20	= 100

Häufigkeit in Prozent						
17	16	15	16	16	20	

bei 250 Würfeln geworfen						
40	43	42	42	42	41	= 250

Häufigkeit in Prozent						
16,0	17,2	16,8	16,8	16,8	16,4	

Solche Betrachtungen sind für Modellrechnungen
mit Zufälligkeiten wichtig.

Es lassen sich daraus Rückschlüsse ziehen, wie-
viel Parallelrechnungen notwendig sind, um ei-
nem Mittelwert nahezu kommen. Man kann dar-
aus ablesen, daß 100 Einzelereignisse die unterste
Grenze dafür sind. Die „3“ hat eine Abweichung
vom Mittelwert von minus 10 Prozent und die „6“
von plus 20 Prozent. Dabei muß man berücksichti-
gen, daß dies wiederum nur ein Ereignis von
„100mal gewürfelt“ ist. Wollte man die Streuung
dafür wissen, müßte wiederum 100- bis 250mal
„100mal gewürfelt“ und die Grenzwerte notiert
werden.

Anlage 1

Die Zufälligkeiten beim Würfeln

Die Darstellung der Zufälligkeiten beim Würfeln
wird gegeben, um interessierten Imkern einen et-
was vertieften Einblick in die Gesetzmäßigkeiten
des Zufalls zu gewähren sowie zum besseren Ver-
ständnis der Gesamtproblematik dieses Artikels.

Mit einem Würfel lassen sich sechs zufällige-Er-
eignisse (E) darstellen. Die Wahrscheinlichkeit
(P), daß eine bestimmte Zahl gewürfelt wird, be-
trägt $P(E) = 1/6 = 0,1666$ oder 16,66 Prozent.

Will man mehr als sechs Ereignisse darstellen,
kann man nun nicht einfach zwei Würfel nehmen.
Das wird einem sofort klar, wenn man bedenkt,
daß eine „1“ dann überhaupt nicht mehr auftreten
kann, und daß Zahlen, wie beispielsweise die „6“,
viel häufiger auftreten als etwa eine „12“, weil die
„6“ sich zusammensetzen kann aus $1 + 5, 2 + 4,$
 $3 + 3,$ eine „12“ aber nur aus $6 + 6$.

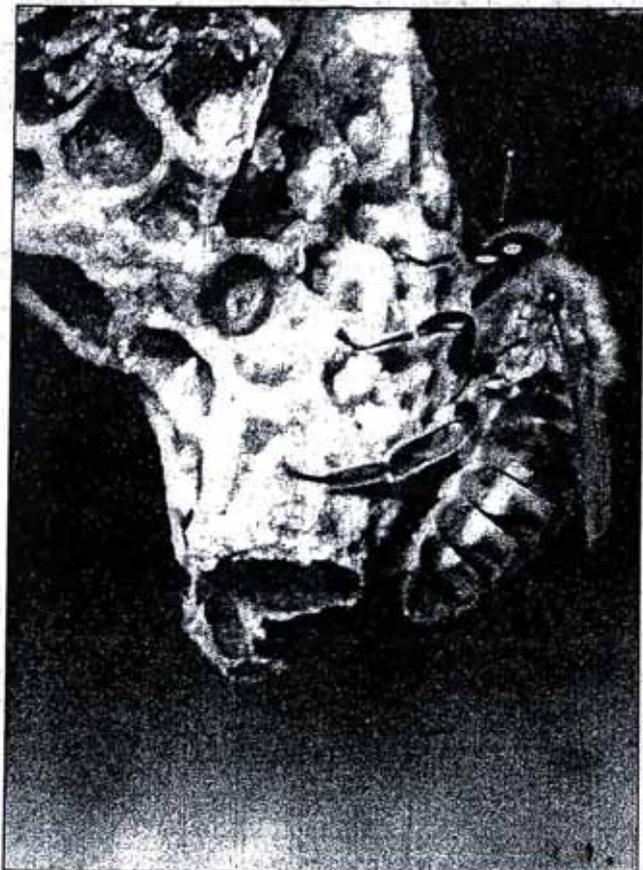
Bei sich ausschließenden zufälligen Ereignissen
wird die Summe der beiden Wahrscheinlichkeiten
wirksam. Die Wahrscheinlichkeit, mit einem Würfel
eine „2“ oder eine „3“ zu würfeln, beträgt da-
nach $1/6 + 1/6 = 1/3$ oder 33,33 Prozent. Wie groß
ist also die Wahrscheinlichkeit, eine „1“ oder eine
„2“ oder eine „3“ oder eine „4“ oder eine „5“ oder
eine „6“ zu würfeln?

$$P = 1/6 + 1/6 + 1/6 + 1/6 + 1/6 + 1/6$$

$$P = 6/6 = 1 \text{ oder } 100 \text{ Prozent}$$

Wenn der Wurf jetzt ausgeführt wird, muß ei-
nes der erwarteten Ereignisse eintreten, es sei
denn, daß der Würfel auf der Kante liegen bleibt
und das wiederum ist unwahrscheinlich.

Hat man es aber mit zwei unabhängig zufälli-
gen Ereignissen zu tun, so multiplizieren sich die
Einzelwahrscheinlichkeiten. Möchte man also mit
einem Würfel bei zwei Würfeln jeweils eine „6“
würfeln, ist die Wahrscheinlichkeit dafür
 $1/6 \times 1/6 = 1/36$ oder 2,7 Prozent. Wird die Au-
genzahl der einzelnen Würfel notiert, dann kann
man feststellen, daß, je öfter gewürfelt wird, sich
die Häufigkeit in Prozent dem Mittelwert von
16,666 immer weiter nähert (siehe oben).



Prachtvolle und leistungsstarke Weiseln sind Im-
kers Lohn für Mühe und Aufwand bei der Zucht

Foto: Archiv (Bichtler)

Schema 1: Kunde 1

Genort:	1.Generation	2.Generation	3.Generation	4.Generation	5.Generation	6.Generation	7.Generation	8.Generation	9.Generation	10.Generation
1.Tier	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F
2.Tier	1 1 2 2 1 2	1 1 1 2 2 2	1 1 1 2 2 2	1 2 2 2 2 2	1 2 1 1 1 2	1 2 1 2 1 2	1 2 1 2 1 2	1 2 1 2 1 2	1 2 1 2 1 2	1 2 1 2 2 2
3.Tier	1 2 2 2 1 1	2 2 2 2 2 1	2 2 2 1 1 2 2	2 2 2 1 1 2 2	2 2 1 1 1 2 2	2 2 1 1 1 2 2	2 2 1 1 1 2 2	2 2 1 1 1 2 2	2 2 1 2 1 2	2 2 1 2 1 2
4.Tier	1 2 2 1 2 2	1 2 1 2 2 2	1 2 1 1 2 2	1 2 1 1 2 2	1 2 1 2 2 2	1 2 1 2 2 2	1 2 1 2 2 2	1 2 1 2 2 2	1 2 1 2 2 2	1 2 1 2 2 2
5.Tier	1 2 1 1 2 2	1 2 2 1 2 2	1 2 2 1 2 2	1 2 2 1 2 2	1 2 2 1 2 2	1 2 2 1 2 2	1 2 2 1 2 2	1 2 2 1 2 2	1 2 2 1 2 2	1 2 2 1 2 2
6.Tier	2 2 2 2 1 1	2 2 2 2 1 1	2 2 2 2 1 1	2 2 2 2 1 1	2 2 2 2 1 1	2 2 2 2 1 1	2 2 2 2 1 1	2 2 2 2 1 1	2 2 2 2 1 1	2 2 2 2 1 1

R: (in diesem Allee reinerbige)

Schema 2: Kunde 2

Genort:	1.Generation	2.Generation	3.Generation	4.Generation	5.Generation	6.Generation	7.Generation	8.Generation	9.Generation	10.Generation
1.Tier	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F	A B C D E F
2.Tier	2 1 1 1 1 2	2 2 2 2 1 2	1 1 2 2 1 1	1 1 2 2 1 1	1 1 2 2 1 1	1 1 2 2 1 1	1 1 2 2 1 1	1 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1
3.Tier	1 1 2 2 1 1	2 2 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1
4.Tier	2 1 2 2 1 2	1 1 2 2 1 1	1 1 2 2 1 1	1 1 2 2 1 1	1 1 2 2 1 1	1 1 2 2 1 1	1 1 2 2 1 1	1 1 2 2 1 1	1 1 2 2 1 1	1 1 2 2 1 1
5.Tier	1 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1
6.Tier	1 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1	2 1 2 2 1 1

R: