

STÄNDIGE KOMMISSION
FÜR BIENENBIOLOGIE

**INTERNATIONALES SYMPOSIUM
LUNZ AM SEE, ÖSTERREICH
AUGUST 1972**

APIMONDIA – VERLAG
BUKAREST, RUMÄNIEN

APIMONDIA
STÄNDIGE KOMMISSION FÜR BIENENBIOLOGIE

*J. Höglre
mit herzlichen Grüßen!*

F. Ruttner

PAARUNGSKONTROLLE
UND SELEKTION
BEI DER HONIGBIENE

LUNZ AM SEE, ÖSTERREICH
1972

III. TEIL
SELEKTION

SEXALLELE UND KONTROLLIERTE PAARUNG

J. WOYKE
POLEN

Bei der Züchtung von Bienenvölkern hoher Leistung sollten die Sexallele große Beachtung finden. Die höchste Produktivität kann nur von Völkern erwartet werden, die Brut von hoher Überlebensrate erzeugen. Eine Königin mit den Sexallelen ab gepaart mit c -Drohnen ($ab \times c$) erzeugt ausschließlich heterozygote Eier mit einer Überlebensrate von 100%. Eine Königin mit den Allelen ab gepaart mit einem a -Drohn wird zwei Sorten von befruchteten Eiern erzeugen: nämlich aa und ab . Von den heterozygoten Eiern (ab) werden sich Arbeitsbienen entwickeln. Aus den homozygoten Eiern aa werden diploide Drohnen entstehen, die von den Arbeitsbienen schon im frühen Larvenstadium aufgefressen werden. Auf diese Weise entwickeln sich Arbeitsbienen nur von 50% der Eier, die von dieser Königin gelegt werden. Diese Königin erzeugt lückenhafte Brut. Das Volk bleibt schwach und wird niemals eine große Ernte bringen.

Königinnen, die natürlich oder künstlich für Wirtschaftszwecke begattet wurden, werden immer mit dem Samen von mehreren Drohnen besamt.

Wenn eine Jungkönigin dieselben Sexallele besitzt wie die Königin in dem Drohnenvolk, dann wird die Jungkönigin nach der Paarung $ab \times a,b$ Eier mit der folgenden Kombination von Sexallelen erzeugen: aa , ab , ba und bb . Auch in diesem Fall werden sich nur aus 50% der Eier Arbeitsbienen entwickeln. Wenn eine junge Königin nur ein einziges Sexallel mit der Drohnenmutter gemeinsam hat, also z.B. das Allel b , dann wird die junge Königin nach der Paarung ($bc \times a,b$) vier Typen von Eiern erzeugen: ab , ac , bb und bc . Arbeitsbienen werden sich nur aus den heterozygoten Eiern, also aus 75% entwickeln. Diese Art von Paarung wird sehr häufig auf Belegstationen vorkommen, wo nur ein einziges Drohnenvolk aufgestellt wurde und die Jungköniginnen mit der Drohnenmutter verwandt sind. Völker mit Königinnen von solchen Belegstellen werden niemals die größtmögliche Volkstärke erreichen. Wenn beide Sexallele der Jungkönigin verschieden sind von denen der Drohnenmutter (z.B. de), dann wird nach der Paarung $de \times a,b$ die Jungkönigin Eier von der Konstitution ad , ae , bd und be erzeugen, die alle verschiedene Sexallele besitzen. Die Jungkönigin wird also Eier mit einer Überlebensrate von 100% erzeugen.

Wir wollen jetzt einige praktische Aspekte der kontrollierten Paarung auf Belegstellen oder durch künstliche Besamung betrachten. Zunächst wird ein Beispiel analysiert, in dem alle Drohnen von einer einzigen Königin erzeugt werden, aber zwei Generationen von Jungköniginnen auf dieser Belegstelle gepaart werden. Die ausgewählte Zuchtmutter, von der die Jungköniginnen nachgezogen wurden, war von Drohnen einer nicht verwandten Königin besamt worden (Sexallele also z.B. $ab \times c,d$). Die Königin in dem Drohnenvolk hat ebenfalls andere Sexallele als die Zuchtmutter ($ef \times ?$). Die Sexallele der Drohnen, die die Drohnenmutter begattet hatten, sind für uns ohne Bedeutung, da sich die Drohnen ja parthenogenetisch entwickeln. Die Kombinationen der Sexallele, die während der Fortpflanzung vorkommen, sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Die Jungköniginnen, die von der Zuchtmutter mit den Sexallelen $ab \times c,d$ abstammen und die begattet wurden von den Drohnen

Tab. 1. KOMBINATION DER SEXALLELE BEI VERWENDUNG DERSELBEN KÖNIGIN IM DROHNENVOLK IN ZWEI AUF EINANDERFOLGENDEN JAHREN

Jahr	Königin im Muttervolk	Königin im Drohnenvolk	Besamte Königinnen	Überlebensrate der Brut
I	$ab \times c,d$	$ef \times \dots$	$ac \times e,f$; $ad \times e,f$; $bc \times e,f$; $bd \times e,f$	100%
II	$ac \times e,f$	$ef \times \dots$	$ae \times ef$; $af \times e,f$; $ce \times e,f$; $cf \times ef$	75%

Tab. 2. KOMBINATION DER SEXALLELE BEI JÄHRLICHEM AUSTAUSCH DER KÖNIGIN IM DROHNENVOLK DURCH EINE TOCHTERKÖNIGIN

Jahr	Kombi- nation	Muttervolk	Königin im Drohnenvolk	Besamte Königinnen	Anteil der Königinnen mit Brut von einer bestimmten Überlebensrate
I	1	$ab \times c,d$	$ef \times \dots$	$ac \times ef; ad \times ef; bc \times ef; bd \times ef$	alle — 100%
	1	$ac \times ef$		$ae \times a,c; af \times a,c; ce \times a,c; cf \times a,c$	alle — 75%
	2	$ad \times ef$		$ae \times ac; af \times a,c; de \times a,c; df \times a,c$	$\left\{ \begin{array}{l} 1/2 — 75\% \\ 1/2 — 100\% \end{array} \right.$
II	3	$bc \times ef$	$ac \times \dots$	$he \times a,c; bf \times a,c; ce \times ac; cf \times a,c$	$\left\{ \begin{array}{l} 1/2 — 100\% \\ 1/2 — 75\% \end{array} \right.$
	4	$bd \times ef$		$be \times a,c; bf \times a,c; de \times a,c; df \times a,c$	alle — 100%
I	1	$be \times a,c$		$ba \times b,e; bc \times b,e; ea \times b,e; ec \times b,e$	alle — 75%
	2	$bf \times a,c$		$ba \times b,e; bc \times b,e; fa \times b,e; fc \times b,e$	$\left\{ \begin{array}{l} 1/2 — 75\% \\ 1/2 — 100\% \end{array} \right.$
III	3		$be \times \dots$		$\left\{ \begin{array}{l} 3/4 — 75\% \\ 1/4 — 100\% \end{array} \right.$
	3	$de \times a,c$		$da \times b,e; dc \times b,e; ea \times b,e; ec \times b,e$	$\left\{ \begin{array}{l} 1/2 — 100\% \\ 1/2 — 75\% \end{array} \right.$
4	$df \times a,c$		$da \times b,e; dc \times b,e; fa \times b,e; fc \times b,e$	alle — 100%	

ef, werden kein einziges Allel gemeinsam haben, und alle werden Brut mit einer Überlebensrate von 100% erzeugen. Alle diese Jungvölker haben die Chance, wieder eine Spitzenleistung zu erbringen. Aber wenn die nächste Generation von Königinnen aufgezogen und mit Drohnen derselben Drohnenzuchtmutter gepaart werden, dann werden 25% der Eier für die Sexallele homozygot sein (Tabelle 1). Wenn also die Königinnen der zweiten Generation mit denselben Drohnen wie der früheren Generation begattet werden, so wird die Überlebensrate der Brut bei allen Königinnen nur 75% betragen. Deshalb ist den Wirtschaftsimkern nicht zu empfehlen, dieselbe Königin zwei Jahre lang auf der Belegstelle als Drohnenlieferantin zu belassen oder solche Drohnen bei der künstlichen Besamung für eine zweite Generation zu benutzen.

Wir wollen jetzt die Situation betrachten, wenn die Königin im Drohnenvolk jedes Jahr ausgewechselt wird. Häufig wird die neue Drohnenmutter des nächsten Jahres aus der Zuchtserie des vergangenen Jahres stammen. Wie Tabelle 1 zeigt, sind im ersten Jahr alle Sexallele im Zuchtvolk und im Drohnenvolk verschieden, deshalb werden alle Jungköniginnen Brut mit einer Überlebensrate von 100% erzeugen und alle können erneut zu Spitzenvölkern werden. Im zweiten Jahr jedoch kann das Resultat ganz verschieden sein, obwohl die Drohnenvölker wiederum aus den Völkern mit höchster Leistung ausgewählt wurden. Das Ergebnis wird davon abhängen, welche Sexallele in den Königinnen des Zuchtvolks und des Drohnenvolkes vorhanden sind. Es ist reiner Zufall, welche Völker ausgewählt werden. In einem Viertel der Fälle hat der Bienenzüchter die Chance, Königinnen mit denselben Sexallelen auszuwählen (Tabelle 2, Jahr II, Fall 1). Dann werden alle Jungköniginnen, die von dieser Zuchtmutter stammen und die von den Drohnen des ausgewählten Vaternvolkes begattet wurden, Brut mit einer Überlebensrate von nur 74% erzeugen. In der Hälfte der Fälle wird der Züchter wahrscheinlich Mütter- und Vaternvölker auswählen, die ein Sexallel gemeinsam haben (Tabelle 2, Jahr II, Fälle 2 und 3). Dann wird die eine Hälfte der Jungköniginnen Brut mit einer Überlebensrate von 75% und die andere Hälfte Brut mit einer Überlebensrate von 100% erzeugen. Schließlich wird der Züchter in einem Viertel der Fälle eine Kombination von Zucht- und Drohnenvölkern herstellen, die kein Sexallel gemeinsam haben. Hier werden alle Jungköniginnen Brut mit einer Schlüpftrate von 100% erzeugen, und wiederum hat jede Königin die Möglichkeit, eine Spitzenkönigin zu werden (Jahr II, Fall 4). Die Wahrscheinlichkeit, daß man eine Kombination trifft, die ausschließlich Königinnen mit einem geschlossenen Brutnest (Überlebensrate 100%) aufweist, ist also ziemlich gering. Am häufigsten wird eine Kombination auftreten, in der die Hälfte der Königinnen Brut mit einer Überlebensrate von 75% erzeugt. Wenn Jungköniginnen von vielen Zuchtmüttern nachgezogen werden, dann können alle diese Kombinationen entstehen, und im Gesamtergebnis wird die Hälfte der Jungköniginnen normale Brut erzeugen und die andere Hälfte lückenhafte Brut.

Im dritten Jahr wird der Züchter für die Zucht der dritten Generation von Jungköniginnen nur Spitzenvölker mit geschlossener Brut auswählen. Falls aber keine Königinnen auftreten, die normale Brut erzeugen, so bedeutet dies, daß im vergangenen Jahr die Kombination Nr. 1 ausgewählt wurde. In diesem Fall bleibt nichts anderes übrig als die alten Königinnen im Zuchtvolk und im Drohnenvolk auszutauschen und die Zuchtarbeit von vorne zu beginnen.

Wenn zwei Spitzenköniginnen als Zucht- und Drohnenmutter ausgewählt werden, so sollte die Brut ihrer Schwestern geprüft werden. Falls bei einigen Schwestern lückenhafte Brut auftritt, so bedeutet dies, daß im vergangenen Jahr die Kombination Nr. 2 oder 3 erfolgt ist. In der Hälfte der Fälle werden beide Königinnen (im Zucht- und im Drohnenvolk) dasselbe Sexallel haben (Tabelle 2, Jahr III, Kombination 1). In der anderen Hälfte der Fälle werden beide Königinnen verschiedene Allele haben (Jahr III, Kombination 2). Im ersten Fall werden alle Jungköniginnen lückenhafte Brut (Überlebensrate 75%) erzeugen.

Tab. 3. KOMBINATION DER SEXALLELE BEI PAARUNG DER JUNGKÖNIGINNEN MIT DROHNEN VON MEHREREN, MITEINANDER VERWANDTEN KÖNIGINNEN

Königin im Muttervolk	Königin im Drohnenvolk	Besamte Königinnen	Anteil der Königinnen mit Brut von einer bestimmten Überlebensrate
2 Drohnenvölker, Möglichkeit 1			
be × a,c	be × ..	ba × b, b, e, f; bc × b, b, e, f;	ec × b, b, e, f; 1/4 75%
bf × a,c	bf × ..	ba × b, b, e, f; bc × b, b, e, f;	fc × b, b, e, f; 1/2 87,5%
de × a,c	= bbef	da × b, b, e, f; dc × b, b, e, f;	ec × b, b, e, f; 1/4 100%
df × a,c		da × b, b, e, f; dc × b, b, e, f;	fc × b, b, e, f;
2 Drohnenvölker, Möglichkeit 2			
be × a,c	be × ..	ba × b, b, d, e, f; bc × b, b, d, e, f;	ec × b, b, d, e, f; alle 87,5%
bf × a,c	df × ..	ba × b, b, d, e, f; bc × b, b, d, e, f;	fc × b, b, d, e, f;
de × a,c	= bdef	da × b, b, d, e, f; dc × b, b, d, e, f;	ec × b, b, d, e, f; fc × b, b, d, e, f;
df × a,c		da × b, b, d, e, f; dc × b, b, d, e, f;	fc × b, b, d, e, f;
3 Drohnenvölker			
be × a,c	be × ..	ba × b, b, d, e, e, f; bc × b, b, d, e, e, f;	ec × b, b, d, e, e, f; 1/2 83,3%
bf × a,c	bf × ..	ba × b, b, d, e, e, f; bc × b, b, d, e, e, f;	fc × b, b, d, e, e, f; x̄ = 87,5%
de × a,c	de × ..	da × b, b, d, e, e, f; dc × b, b, d, e, e, f;	ec × b, b, d, e, e, f; 1/2 91,7%
df × a,c	= bbdeef	da × b, b, d, e, e, f; dc × b, b, d, e, e, f;	fc × b, b, d, e, e, f;
4 Drohnenvölker			
be × a,c	be × ..	ba × b, b, d, e, e, f; bc × b, b, d, e, e, f;	ec × b, b, d, e, e, f; alle 87,5%
bf × a,c	bf × ..	ba × b, b, d, e, e, f; bc × b, b, d, e, e, f;	fc × b, b, d, e, e, f;
de × a,c	de × ..	da × b, b, d, e, e, f; dc × b, b, d, e, e, f;	ec × b, b, d, e, e, f;
df × a,c	= (bbddeeff) = bdef	da × b, b, d, e, e, f; dc × b, b, d, e, e, f;	fc × b, b, d, e, e, f;

Im zweiten Fall wird die Hälfte der Königinnen normale Brut erzeugen. Deshalb ist es nicht möglich, bei einer Auswahl von Zucht- und Drohnenvölkern aus einer Geschwistergruppe, in der lückenhafte Brut vorkommt, eine Königinnengruppe zu erreichen, die ein geschlossenes Brutnest erzeugt. Wenn schließlich die beiden Zuchtköniginnen aus der Gruppe ausgewählt wurden, in der alle Schwestern normale Brut erzeugt haben, so bedeutet dies, daß im Jahr vorher die Kombination Nr. 4 vorgelegen hatte. Nun ist die Situation dieselbe wie am Ende des ersten Jahres. Dies bedeutet, daß man die Königinnen der dritten Generation wieder in vier verschiedene Gruppen teilen kann (Tabelle 2, Jahr III, Kombination 1, 2, 3 und 4), entsprechend den Sexallelen, welche die Königinnen im Zucht- und im Drohnenvolk besitzen.

In einem dieser Fälle werden alle Jungköniginnen normale Brut erzeugen (Tabelle 2, Jahr III, Kombination 4). Man kann also sehen, daß das Ergebnis von der Gruppe abhängt, aus welcher die Königinnen für die Aufzucht von Jungköniginnen und für die Aufzucht der Drohnen ausgewählt wurden. Wenn einige ihrer Schwestern lückenhafte Brut erzeugt haben, besteht keine Möglichkeit, daß alle Königinnen der nächsten Generation normale Brut erzeugen werden. Wenn aber alle Geschwisterköniginnen normale Brut erzeugt haben, dann wird ein Teil der Zuchtmütter Jungköniginnen erzeugen, die nach der Besamung normale Brut hervorbringen werden.

Die Zuchtköniginnen für die Produktion von Jungköniginnen und Drohnen können aber nicht bloß aus einer Geschwistergruppe ausgewählt werden, sondern aus zwei verschiedenen Gruppen. Wurden die beiden Zuchtmütter (für Jungköniginnen und Drohnen) aus zwei verschiedenen Gruppen ausgewählt, in denen einige Geschwister lückenhafte Brut erzeugt haben, dann können die beiden Gruppen hinsichtlich der Sexallele identisch sein, d. h. beide können der Kombination 3 im Jahre II angehören. Daher werden nicht alle, sondern nur ein Viertel der Jungköniginnen normale Brut erzeugen. In der Hälfte der Fälle werden aber die beiden Zuchtköniginnen nicht identisch sein, d. h. die Zuchtmutter wird aus Gruppe 2 und die Drohnenmutter aus Gruppe 3 der Königinnen des II. Jahres entnommen sein. Daher werden die Kombinationen Nr. 3 und Nr. 4 des Jahres III entstehen. Deshalb wird die Hälfte der Jungköniginnen, die von einigen dieser Königinnen entstehen, nach der Besamung lückige Brut hervorbringen. Töchter von anderen Königinnen werden hingegen nach der Besamung normale Brut erzeugen; insgesamt werden $\frac{3}{4}$ der Jungköniginnen normale Brut hervorbringen. Als Ergebnis können Kombinationen entstehen, die identisch sind mit den eben beschriebenen ($\frac{3}{4}$ der Jungköniginnen erzeugen normale Brut); oder die Kombinationen können dieselben sein, als ob die Königinnen aus Gruppen mit durchwegs normaler Brut entnommen werden (dann wird die Hälfte der Jungköniginnen normale Brut erzeugen).

Aus dieser Analyse können einige Schlußfolgerungen für die Praxis gezogen werden. Die Königinnen für die Aufzucht von Jungköniginnen und für die Aufzucht von Drohnen sollten nicht aus einer Geschwistergruppe entnommen werden, in der einige Königinnen lückenhafte Brut erzeugt haben. Denn nur ein Viertel der Jungköniginnen wird dann ein geschlossenes Brutnest erzeugen. Die zwei Zuchtköniginnen können dann aus einer einzigen Geschwistergruppe entnommen werden, wenn alle von ihnen normale Brut erzeugen. Von den Jungköniginnen werden dann einige Geschwistergruppen durchwegs normale Brut erzeugen. Im Durchschnitt aller möglichen Kombinationen wird die Hälfte der Königinnen normale Brut hervorbringen. Werden die zwei Zuchtmütter von zwei verschiedenen Geschwistergruppen ausgewählt, dann kann man in $\frac{3}{4}$ der Tochterköniginnen Kombinationen erwarten, in denen normale Brut entsteht.

Die Paarung einer Jungkönigin kann mit mehreren Drohnen erfolgen, die von einer einzigen Königin abstammen, es können diese Drohnen aber auch von verschiedenen Königinnen stammen. Wenn die Sexallele der Drohnen verschieden sind von denen der Köni-

ginnen, dann werden alle Jungköniginnen normale Brut erzeugen. Aber eine Königin, die mit Drohnen einer anderen Königin gepaart wurde (z. B. ab \times c, d), erzeugt vier Typen von Tochterköniginnen. Deshalb ist es möglich, daß einige dieser Tochterköniginnen sich mit Drohnen paaren, die dieselben Sexallele besitzen wie sie selbst. Die Zahl der Sexallele, die bis jetzt festgestellt wurde, beträgt etwa 12. Wenn sich also eine Jungkönigin mit 12 Drohnen gepaart hat, von denen jeder ein verschiedenes Sexallel besitzt, so wird 1/12 der abgelegten Eier homozygot sein. Die Überlebensrate der Brut dieser Königin wird dann bei 91,7% liegen. Wenn sich eine Königin mit Drohnen, die nur von einer einzigen Königin abstammen, gepaart hat, dann kann Brut mit einer Überlebensrate von 50%, von 75% und von 100% entstehen. Königinnen, die schlechte Brut erzeugen, können hier leicht entdeckt und eliminiert werden. Königinnen, die sich mit Drohnen von vielen Königinnen gepaart haben, werden Brut von einer höheren Überlebensrate als 75% erzeugen; aber es wird oft vorkommen, daß die Überlebensrate dennoch geringer ist als 100%. In diesen Fällen ist es schwierig, solche Königinnen zu entdecken. Bei der Zuchtarbeit sind die Jungköniginnen sehr oft in einem gewissen Maße mit den zur Paarung verwendeten Drohnen verwandt.

Als Beispiel wollen wir die Situation analysieren, wenn die Zuchtmutter und die Drohnenmutter unter den Königinnen ausgewählt wurden, die auf einer Belegstelle mit einem einzigen Drohnenvolk begattet worden waren. Derselbe Fall liegt vor, wenn die Jungköniginnen künstlich mit mehreren Drohnen, die von einer einzigen Königin abstammen, besamt wurden. Die Zuchtmütter für die Jungköniginnen und die Drohnen wurden unter den Jungköniginnen des zweiten Jahres entsprechend der Tabelle 2 ausgewählt. Die möglichen Kombinationen an Sexallelen, die bei Jungköniginnen nach Paarung mit Drohnen von mehreren Müttern auftreten können, sind in Tabelle 3 dargestellt.

Wenn zwei nicht identische Königinnen zur Erzeugung der Drohnen verwendet werden, so sind zwei Möglichkeiten denkbar: Beide Königinnen können ein Allel gemeinsam haben, oder sie haben beide voneinander verschiedene Allele. Im ersten Fall wird 1/4 der Jungköniginnen Brut von einer Überlebensrate von 100% erzeugen (Tabelle 3, 2 Drohnenvölker, Möglichkeit 1). Im zweiten Fall wird keine Königin ein völlig geschlossenes Brutnest aufweisen. Jede Königin wird Brut von 87,5% Überlebensrate erzeugen (Tabelle 2, 2 Drohnenvölker, Möglichkeit 2). Stammen die Drohnen von 3 verschiedenen Königinnen, dann wird die eine Hälfte der Jungköniginnen Brut mit 83,2% Überlebensrate erzeugen und die andere Hälfte eine Überlebensrate von 91,7%. Der Durchschnitt der Überlebensrate wird 87,5% betragen (Tabelle 3). Stammen die Drohnen von vier Königinnen ab, dann werden die Jungköniginnen Brut von 87,5% Überlebensrate hervorbringen (Tabelle 3).

Werden hingegen Jungköniginnen von Drohnen besamt, die von einer einzigen Königin abstammen, dann werden sie entweder Brut mit einer Überlebensrate von 100% oder von 75% erzeugen. Diese letzteren Königinnen können leicht ausgeschieden werden.

Paaren sich die Jungköniginnen mit Drohnen, die von mehreren miteinander verwandten Königinnen abstammen, dann werden sie in den meisten Fällen eine Brut mit einer Überlebensrate von 87,5% erzeugen.

Wenn die Jungköniginnen mit Drohnen von nichtverwandten Königinnen begattet werden, ist die Wahrscheinlichkeit, daß gleichartige Allele zusammentreffen viel geringer als in verwandten Populationen. Aber eine Zunahme der Zahl nichtverwandter Königinnen, welche die Drohnen erzeugen, führt zu Populationen, in denen sämtliche Sexallele vorhanden sind. So besteht immer die Möglichkeit, daß in einer solchen Population sich die junge Königin mindestens mit einem Drohn paaren wird, der dasselbe Sexallel wie sie selbst besitzt.

Aus diesen Überlegungen geht hervor, daß man bei der Zuchtarbeit zur Entwicklung einer besseren Biene immer die Sexallele und die Überlebensrate der Brut in Betracht ziehen muß.