

UNIVERSITÄT HOHENHEIM

LANDESANSTALT FÜR BIENENKUNDE
Dr. Peter Rosenkranz



Telefon (0711) 459 - 2659

Fax (0711) 459 - 2233

Email: bienero@uni-hohenheim.de

Internet uni-hohenheim.de/bienenkunde

Bienenblock 2006

Honigbienengenetik

1. Allgemeines und Begriffserläuterungen

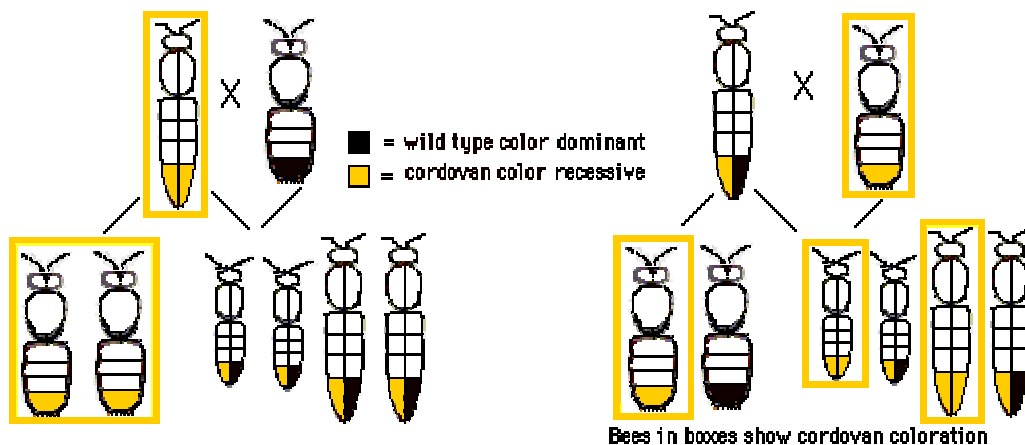
Die Vererbung von Eigenschaften eines Individuums (Körpermerkmale **und** Verhalten) auf seine Nachkommen beruht auf der Wirkung von **Genen**. Gene sind selbstreproduzierbare (z.B. **Mitosen** bei der Zellteilung) Einheiten, die für die Ausprägung von einem (manchmal auch mehreren) Merkmalen des Individuums verantwortlich sind (die Gesamtheit aller Gene bezeichnet man als **Genotyp**, im Gegensatz zum **Phänotyp**, der für die Gestalt des Individuums, also den aus den Genen gebildeten Merkmalen steht). Gene sind fast immer auf den Chromosomen im **Zellkern** einer Zelle lokalisiert. Die **Chromosomen** bestehen letztendlich aus der DNS (**DesoxyriboNukleinSäure**), die in zusammengefalteter Form zusammen mit einigen Hüllproteinen die Chromosomenstruktur bildet. Meist enthält ein Zellkern mehrere Chromosomen (die Anzahl der Chromosomen ist innerhalb einer Art immer gleich). Im allgemeinen sind die Chromosomen in allen Körperzellen eines Individuums identisch (und damit auch die potentiellen Erbanlagen aller Körperzellen). Bei den meisten höheren Tieren liegen die Chromosomen in doppelter, also **diploider**, Ausführung vor (bei der **Honigbiene 2 x 16** Chromosomen). Eines dieser Chromosomen stammt vom Vater, eines von der Mutter. Einen einfachen Chromosomensatz nennt man **haploid** (haploid sind z.B. die Geschlechtszellen, siehe unten). Auf diesen Chromosomen liegen die Gene auf ganz bestimmten Genorten (**Loci**). Auf den beiden **homologen** Chromosomen (so bezeichnet man die vom Vater und Mutter stammenden entsprechenden Chromosomen) sind jeweils an den gleichen Stellen diejenigen Loci vorhanden, die Gene für ein bestimmtes Merkmal enthalten (z.B. Körperfarbe). Solche Gene, die auf einem bestimmten Loci auf beiden Chromosomen vorhanden sind, nennt man **Allele**. Sind die Gene auf den beiden homologen Chromosomen identisch (z.B. gleiche Körperfarbe), so ist das Individuum für den betreffenden Genort **homozygot**. Sind

die Gene unterschiedlich (z.B. verschiedene Körperfarbe) so ist das Individuum für diesen Locus **heterozygot**.

Als **Allel** bezeichnet man einen Genort, der für bestimmte Eigenschaften codiert. Diese Allele, die sich also immer am selben Genort befinden, können in verschiedenen Ausprägungen auftreten (z.B. verschiedene Sexallele bei Honigienen).

Ist die Genwirkung **dominant**, so wird das entsprechende Allel auf dem homologen Chromosom unterdrückt. Dieses Gen ist **rezessiv**. So ist z.B. das Gen für die Mutante "cordovan" (=lederfarben) rezessiv. Das heißt, wenn die Allele am Genort des Chromosoms für die Ausbildung der Körperfarbe unterschiedlich (= heterozygot) sind (cordovan x wildtyp; "**wildtyp**" ist immer die natürliche Ausprägung, in diesem Fall also dunkle Körperfarbe), resultiert daraus eine normal dunkle Biene: das wildtyp-Gen unterdrückt das cordovan-Gen, es ist dominant. Erst wenn auf beiden homologen Chromosomen das cordovan-Gen vorkommt, wird die **cordovan-Mutante** (Mutante = Abweichung vom Wildtyp) ausgeprägt.

Cordovan-Mutanten werden verwendet, um die Paarungssicherheit von Belegstellen zu überprüfen: Bei reinen Cordovan-Königin und Cordovan-Drohnenvölkern auf der Belegstelle treten nur dann wildtypen bei den Nachkommen (Arbeiterinnen) der hier begatteten Königinnen auf, wenn fremde Drohnen von außerhalb der Belegstelle zur Begattung gekommen sind.



Cordovan-Test: Nur wenn Cordovan-Königinnen von Cordovan-Drohnen begattet wurden, sind die Arbeiterinnen Cordovan-farbig. Der Anteil von nicht-Cordovan-Arbeiterinnen ist ein Maß für die „Fehlpaarungen“ auf der Belegstelle (nach Tom Glenn).

Solche „Fehlpaarungen“ lassen sich heute natürlich mit molekularbiologischen Methoden rascher und exakter bestimmen.

2. Sexuelle Fortpflanzung

Bei der sexuellen Fortpflanzung (= geschlechtlichen Fortpflanzung) wird während der Bildung der Geschlechtszellen (**Eizellen** und **Spermien**) zunächst der doppelte Chromosomensatz auf einen einfachen Satz reduziert (Reifeteilung oder Reduktionsteilung oder **Meiose**). Dabei werden aus dem doppelten Chromosomensatz väterliche und mütterliche Chromosomen (mehr oder weniger zufällig) "gemischt".

Nach der **Befruchtung**, also nach Verschmelzung von Ei- und Samenzelle entsteht so wieder ein diploider Organismus (zunächst in Form der befruchteten Eizelle), der durch einfache Zellteilungen (**Mitosen**) bis zur Geschlechtsreife wächst.

3. Mendelsche Regeln

Die Vererbung von Genen folgt bestimmten Gesetzen. Erste Grundlagen hierfür wurden von Gregor Mendel im Jahr 1865 mit seinen 3 Regeln aufgestellt:

Uniformitätsgesetz (1)

Werden zwei reine Linien, die sich in einem Genort unterscheiden (aber innerhalb der Linie für dieses Allel homozygot sind) gekreuzt, so sind die Nachkommen der **F1-Generation** (= 1. Filial- oder Tochtergeneration) für dieses Merkmal einheitlich. Bei dominantem Erbgang entspricht die F1 dem Partner mit dem dominanten Gen, bei **intermediärem** Erbgang gibt es in der F1 Zwischenstufen beider Eltern (z.B. aus Körperfarbe blau und rot wird lila).

Spaltungsgesetz (2)

In der F2-Generation spalten diese Merkmale wieder auf (s. unten) in einem Verhältnis, das vom Erbgang (dominant bzw. intermediär) abhängig ist.

Rekombinationsgesetz (Unabhängigkeitsgesetz) (3)

Die Erbanlagen der beiden Eltern werden bei der Bildung der Geschlechtszellen unabhängig voneinander aufgeteilt.

4. Zusätzliche allgemeine Anmerkungen zur Vererbung:

- Die komplexen Vorgänge bei der Vererbung können natürlich nicht allein durch die Mendelschen Gesetze erklärt werden. Zusätzlich kommt es z.B. bei der Reifeteilung zum Austausch von Chromosomenstücken zwischen väterlichen und mütterlichen Chromosomen ("crossing over"), zwischen bestimmten Genen gibt es "Koppelungen" und bestimmte Gene können auf verschiedene Weise Gene an anderen Loci beeinflussen (**epistatische** Wirkungen).

- Viele Merkmale sind "polygen" beeinflusst. In den meisten Fällen ist also nicht ein Gen allein für ein bestimmtes Merkmal verantwortlich, sondern das Merkmal entsteht durch das Zusammenspiel unterschiedlicher Gene (eventuell auf unterschiedlichen Chromosomen mit unterschiedlichen Wechselwirkungen zueinander). Dies gilt vor allem für komplexe "Merkmale" (z.B. Sammel-Verhalten, Putztrieb oder Krankheitsresistenz).

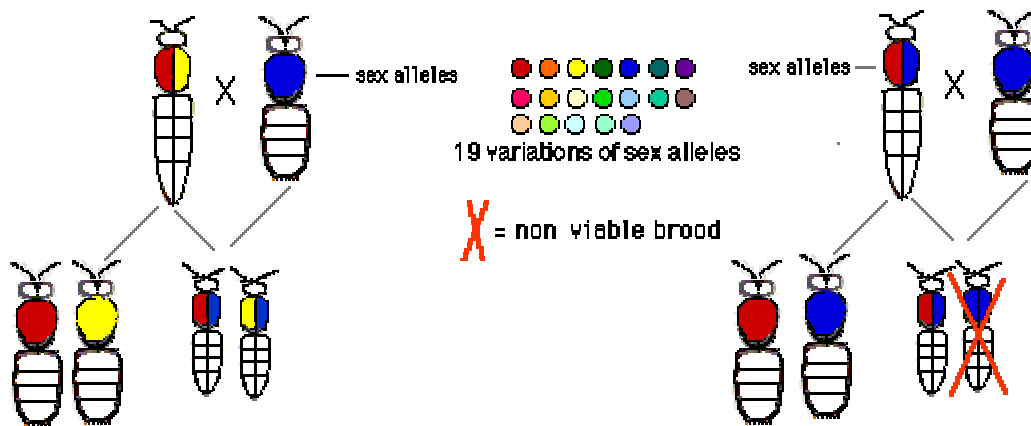
4. Besonderheiten der Honigbienen-genetik

4.1 Geschlechtsbestimmung bei Honigbienen

Normalerweise entstehen Arbeiterinnen und Königinnen (= **Kasten**) aus befruchteten (diploiden) Eiern, die Drohnen aus unbefruchteten (haploiden). Das Geschlecht der Drohnen hängt allerdings nicht direkt davon ab, ob das Ei befruchtet oder unbefruchtet ist. Entscheidend ist vielmehr, dass am Sex-Locus (also der Genort, der für die Geschlechtsbestimmung verantwortlich ist) die beiden Allele homozygot sind. Dies ist grundsätzlich der Fall, wenn nur ein Chromosomensatz wie beim unbefruchteten Ei vorliegt. Aber auch beim befruchteten Ei ist es theoretisch möglich, dass diese Allele am Sex-Locus auf den beiden Chromosomensätzen (väterlich und mütterlich) identisch sind.

Momentan geht man davon aus, dass es 12 - 18 solcher Allele gibt. Im Normalfall ist es sehr unwahrscheinlich, dass bei 18 verschiedenen Sex-Allelen zwei identische auf den beiden Chromosomen auftauchen. Bei steigender Inzucht nimmt aber die Wahrscheinlichkeit dafür zu! Dann würde es diploide (also mit zwei Chromosomensätzen ausgestattete) Drohnen geben. In den seltenen Fällen, in denen dies in der Natur vorkommt, werden die Larven bereits in einem frühen Stadium von den Arbeitsbienen erkannt und ausgefressen. Durch künstliche Aufzucht im Labor können solche Drohnen großgezogen werden. Woran die Putzbienen die diploiden Drohnenarben erkennen, ist bisher unbekannt („Kannibalismuspheromon“?).

Dieses Phänomen ist für die Bienenzucht von besonderer Bedeutung, da wie gesagt derartige diploide Drohnen bei zunehmender **Inzucht** logischerweise verstärkt auftreten (immer mehr Genorte von den mütterlichen und väterlichen Chromosomensätze werden identisch) und dadurch zu Brutausfällen führen. Neben den Brutausfällen führt Inzucht zusätzlich zur Leistungsminderung bei den Arbeitsbienen und damit des gesamten des Bienenvolkes.

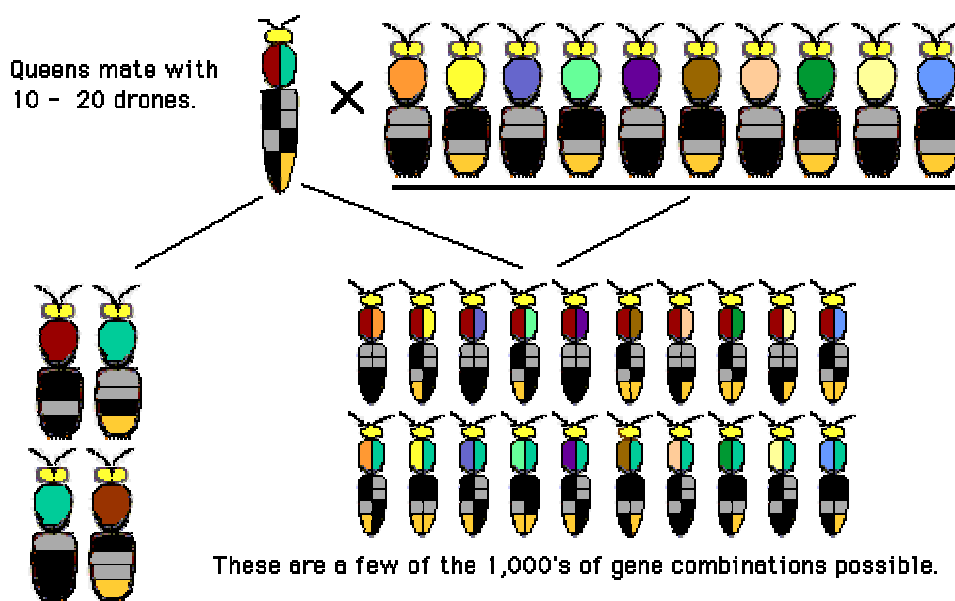


Schema der Geschlechtsbestimmung (nach Tom Glenn).

Durch die Besonderheiten der Geschlechtsbestimmung unterscheidet sich der Erbgang bei Honigbienen von dem anderer Tiere in der Landwirtschaft; er ist in hohem Maße vom Geschlecht abhängig (siehe Abbildungen). Auch die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb des Bienenvolkes zwischen Königin, Arbeiterin und Drohnen ändern sich (zusätzlich kompliziert durch die Mehrfachpaarung, siehe unten).

4.2 Mehrfachpaarungen

Eine Königin paart sich natürlicherweise mit 15 - 20 Drohnen. Dadurch gibt es im Bienenvolk verschiedene Patrilinearlinien (=Vaterlinien) und demzufolge auch Halb- und Vollgeschwister. Berechnungen der Vererbbarkeit von Eigenschaften sowie die Prognosen von Zuchtfortschritten sind daher komplizierter als in der allgemeinen landwirtschaftlichen Praxis.



Schema der Mehrfachpaarung (nach Tom Glenn)

4.3 Auftreten von Kasten

Aus dem absolut gleichem genetischen Material kann sowohl eine Königin als auch eine Arbeiterin entstehen.

4.4 Sozialstaat

Honigbienen leben nicht als Einzelindividuum. Ihre Merkmale und damit die genetische Potenz drückt sich meist erst im Zusammenspiel mehrerer 1000 Individuen aus. Genetische Veränderungen zeigen sich also häufig nicht an der Einzelbiene, sondern am "Superorganismus" Honigbienenvolk.

5. Heritabilität

Entscheidend für den Zuchtfortschritt ist generell, in welchem Umfang bestimmte Merkmale genetisch determiniert und vererbbar sind. Die Merkmale eines Bienenvolkes werden durch genetische (= vererbare) und umweltabhängige Komponenten bestimmt. Um aus einer Population an Bienenvölker erfolgreich selektieren zu können, ist eine genetische Varianz innerhalb der Population (also Unterschiede zwischen den Völkern) notwendig. Diese muß von der umweltabhängigen Varianz getrennt werden. Die genetische Varianz setzt sich wiederum aus additiven Effekten und Dominanzeffekten zusammen, wobei v.a. die additiven Effekte (Bsp.: intermediärer Erbgang) für die Zucht von Bedeutung sind.

Die gesamte Varianz V_g steht mit der Umweltvarianz V_u und der genetischen Varianz V_a (additive Varianz) und V_d (Varianz durch Dominanzeffekte) in folgendem Verhältnis:

$$V_g = V_u + V_a + V_d$$

Die Heritabilität ist nun ein Maß für die Vererbbarkeit eines Merkmals und läßt sich annähernd beschreiben durch:

$$h^2 = V_a/V_g$$

also die additive genetische Varianz geteilt durch die Gesamtvarianz einer Population. Die Heritabilität wird umso größer, je kleiner die umweltabhängige Varianz ist! Je nach Selektionsintensität läßt sich daraus der Zuchtfortschritt abschätzen. Für den Honigertrag beispielsweise werden meist Heritabilitäts-Werte in der Größenordnung von 0,2 (20%) angegeben. Läge beispielsweise das Muttervolk mit 6 kg Honig **über** dem Durchschnitt einer Population und das Muttervolk des Drohnenvolkes (!) 8 kg darüber, so wären bei $h^2=0,23$ bei den Nachkommen Honig-Leistungen von $(14\text{kg}/2)*0,2 = 1,4$ kg über dem Durchschnitt zu erwarten.

In Wirklichkeit sind derartige Berechnungen viel komplizierter, da:

- der genetische Anteil der väterlichen Seite häufig weniger zum Gesamtfortschritt beiträgt als der von mütterlicher Seite (mütterliche Dominanz, evtl. erklärbar durch Eiplasma-Faktoren, die dem viel kleineren Spermium fehlen)
- die Heritabilität für Königinnen und Arbeiterinnen u.U. getrennt bestimmt werden muß (die Königin trägt beispielsweise durch ihre Legetätigkeit zum Honigertrag bei, die Arbeiterinnen durch ihr Sammelverhalten; also zwei total unterschiedliche Ausprägungen, die das gleiche Merkmal beeinflussen).

Diese Beispiele zeigen bereits, dass die quantitativen Prognosen für Zuchtfortschritte bei Honigbienen extrem schwierig sind.