

Schätzung von Populationsparametern für verschiedene Merkmale bei der Honigbiene (*Apis mellifera carnica*)

A Willam, A Eßl

*Institut für Nutztierwissenschaften, Universität für Bodenkultur
A-1180 Wien, Gregor-Mendel-Straße 33, Österreich*

(Eingegangen 5 Oktober 1992; angenommen 2 Februar 1993)

Zusammenfassung — Für die vorliegende Untersuchung standen die Aufzeichnungen von 2864 Bienenvölkern des Institutes für Bienenkunde in Lunz am See und 4 weiterer Imker aus derselben Gegend aus den Jahren 1975 bis 1989 zur Verfügung. Die Parameterschätzung wurde für die Honigleistung der Völker, die Verhaltensmerkmale Ruhe und Schwarmneigung und die Hilfsmerkmale Volksstärke bei Auswinterung und Trachtbeginn sowie Brutstärke bei Trachtbeginn durchgeführt. Als Schätzmethode wurde Restricted Maximum Likelihood (REML) und ein daran anschließendes BENDING-Verfahren herangezogen. Dabei wurde unter Berücksichtigung der fortpflanzungsbiologischen und genetischen Besonderheiten der Honigbiene und der gegebenen Belegstellenstruktur eine durchschnittliche Verwandtschaft von 0,38 zwischen Königinnen, die von einer Mutter abstammten, zugrundegelegt. Die geschätzte Heritabilität für die Honigleistung betrug 0,24, die für Ruhe und Schwarmneigung jeweils 0,08. Die Schätzwerte für die genetischen Korrelationen für die Merkmalskombinationen Honigleistung-Ruhe, Honigleistung-Schwarmneigung und Ruhe-Schwarmneigung lauteten 0,07, 0,15 und -0,17, die analogen phänotypischen Korrelationen 0,06, 0,03 und 0,02. Für die Hilfsmerkmale wurden Heritabilitäten von 0,19, 0,21 und 0,18 ermittelt. Alle genetischen und phänotypischen Korrelationen zwischen den Hilfsmerkmalen und der Honigleistung sowie innerhalb der Hilfsmerkmale wurden positiv (0,24 bis 0,71) geschätzt.

Populationsparameter / Heritabilität / Honigleistung / Verhalten

EINLEITUNG

Ausreichend zuverlässige Kenntnisse über die genetische Variation eines Merkmales sind eine unbedingte Voraussetzung für eine erfolgreiche Zuchtarbeit. In der Bienenzucht sind im Sinne einer wirtschaftlichen Imkerei vor allem die 3 Merkmale Honigleistung, Sanftmut und

Schwarmneigung von Interesse. Die Quantifizierung der Heritabilität für Merkmale bei der Honigbiene bereitet jedoch gewisse Schwierigkeiten. Einerseits ist der durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient (r) aufgrund der fortpflanzungsbiologischen Besonderheiten von mehreren Faktoren (haploider Status der Drohnen, Mehrfachpaarung der Königin, Anzahl Drohnenvöl-

ker pro Belegstelle) abhängig, andererseits ist an der Ausprägung von züchterisch interessanten Merkmalen, wie zum Beispiel der Honigleistung, das ganze Volk beteiligt. Diese Volksmerkmale sind somit Gemeinschaftsresultate der Mutter- und Tochtergeneration (Königin, Arbeiterinnen) eines Volkes.

Für die Schätzung der Heritabilitäten solcher Gemeinschaftsmerkmale sind in der Literatur 2 verschiedene Ansätze zu finden. Beim ersten, dem traditionellen Ansatz, wird das Merkmal einer der beiden Generationen zugeordnet und die entsprechende Verwandtschaftsbeziehung für die Heritabilitätsschätzung herangezogen (Pirchner *et al*, 1960; Vesely und Siler, 1964; Soller und Bar-Cohen, 1967; Böger, 1969; Bar-Cohen *et al*, 1978; Moritz *et al*, 1987). Beim zweiten Ansatz wird davon ausgegangen, daß Gemeinschaftsmerkmale sowohl den durchschnittlichen Phänotyp der Arbeiterinnen, als auch den der Königin repräsentieren (Chevalet und Cornuet, 1982). Bienefeld (1988) betrachtete deshalb die Königinneneffekte als maternale Effekte und legte bei seinen Heritabilitätsschätzungen den Ansatz von Willham (1963) zugrunde. Nach diesem kann die Volksleistung als Linearkombination des Phänotyps der Arbeiterinnen und des diese Leistungsausprägung mitbeeinflussenden maternalen Phänotyps (Königin) verstanden werden. Es wurden dann anhand eines komplexen Verfahrens Heritabilitäten für die Arbeiterinnen- und Königinneneffekte geschätzt.

Der von Bienefeld (1988) verwendete Ansatz ist, rein analytisch gesehen, anspruchsvoller. Eine ausreichend zuverlässige Parameterschätzung ist aber nur mit entsprechend strukturierten, umfangreichen Datensätzen möglich. Der modellmäßig einfachere, traditionelle Ansatz läßt, da die umweltbedingte Königinnenkomponente nicht von der genetischen Komponente unterschieden werden kann, für die Zucht-

einheit 'Bienen Volk' (Königin und Arbeiterinnen) in der Tendenz überhöhte Heritabilitätsschätzwerte erwarten, sollte dafür aber bei gleichem Datenumfang zu stabileren Stichprobenschätzwerten führen. Die in der Tat wenig befriedigenden Ergebnisse von Bienefeld (1988) (große Standardabweichungen, Schätzwerte außerhalb der Parametergrenzen) gaben schließlich den Ausschlag dafür, in der vorliegenden Arbeit den traditionellen Ansatz für die Schätzung der verschiedenen Populationsparameter heranzuziehen. Dabei wurde eine adaptierte Form der Halbgeschwisteranalyse verwendet, wobei anstelle der durchschnittlichen Verwandtschaft von Halbgeschwistern (0,25) die durchschnittliche Verwandtschaft von Königinnen, die von einer Mutter abstammten, eingesetzt wurde. Für diese Verwandtschaft wurde in der vorliegenden Arbeit ein Wert von 0,38 geschätzt.

MATERIAL UND METHODEN

Als Daten standen die Aufzeichnungen von Völkern des Institutes für Bienenkunde in Lunz am See (Österreich) und 4 Imkern aus derselben Gegend zur Verfügung. Die Aufzeichnungen wurden weitestgehend nach den von Ruttner (1972) beschriebenen Richtlinien vorgenommen. Die Daten wurden aus den Standlisten bzw. Stockkarten der Jahre 1975 bis 1989 erhoben. Die Völker standen während dieser Jahre in den 5 Betrieben auf insgesamt 20 verschiedenen Ständen, wobei ein Stand immer nur von demselben Betrieb beschickt wurde. Das Merkmal Honigleistung (HL) wurde am Institut für Bienenkunde durch Wiegen der Waben vor und nach der Schleuderung ermittelt, während in den privaten Betrieben die Honigleistung anhand des Wabengewichtes geschätzt wurde. Die Verhaltensmerkmale Ruhe (RU), eine Kombination von Wabensitz und Sanftmut, sowie Schwarmneigung (SN) wurden mit einem subjektiven Punktesystem von 4 (sehr ruhig und sanft bzw keine Weiselzellen) bis 1 (läuft stark, sehr böse bzw Schwarm abgegangen) bewertet. Die Merkmale Volksstärke bei Auswinterung

(VA) und zu Trachtbeginn (VT) in Form der belagerten Waben zu diesen Zeitpunkten und die Anzahl Brutwaben zu Trachtbeginn (BT) wurden ab dem Jahr 1981 aus den Stockkarten erhoben. In allen Betrieben wurde das gleiche Wabenmaß (Kuntsch) verwendet, sodaß ein Vergleich in der Anzahl aussagefähig ist. Das Merkmal VA wurde je nach Jahr ungefähr in der Zeit von Mitte März bis Anfang April bei der ersten Durchsicht der völker im Frühjahr in den Stockkarten vermerkt, wobei die Feststellung, wann eine Wabe als belagert zu zählen war, subjektiv getroffen wurde. Unter dem Zeitpunkt Trachtbeginn war in normalen Jahren die Zeit zwischen Mitte Mai und Mitte Juni zu verstehen, wenn die dritte Einheit (Honigraum) zugegeben werden mußte. Zu diesem Zeitpunkt wurde wiederum die Anzahl belagerter Waben, die bei einem voll entwickelten Volk maximal 24 (2 Einheiten) sein konnte, und die Anzahl Waben mit Brut in den Stockkarten notiert. Die Merkmale VT und BT sind ebenfalls zu einem gewissen Maße subjektiv erfaßte Kriterien. Im weiteren Bereich von Lunz, in dem alle 5 Betriebe ihre Stände hatten, liefern Löwenzahn und Bergahorn hauptsächlich die Frühtracht, während den weitaus größten Teil der Gesamternte die Waldtracht ausmacht. Unter diesen Gesichtspunkten und somit für den Ökotyp 'Lunzer Carnica' sind auch alle Auswertungen und Ergebnisse zu interpretieren und zu verstehen. In Tabelle I sind die Merkmale deskriptiv zusammengefaßt. Für die jeweiligen Auswertungen mußte der Gesamtdatensatz je nach Modell und Merkmalen reduziert werden.

Für die Schätzung der genetischen Populationsparameter mußte die durchschnittliche Verwandtschaft (r) von Königinnen, die aus demselben Volk stammen, berechnet werden. Diese Verwandtschaft entspricht auch der zweier zufällig herausgegriffener Arbeiterinnen desselben Volkes. Aufgrund der fortpflanzungsbiologischen und genetischen Besonderheiten der Honigbiene hängt r von 2 Annahmen ab, nämlich von wievielen Drohnen eine Königin begattet wird und aus wieviel Drohnenvölkern diese Drohnen stammen. Außerdem kann r nur dann berechnet werden, wenn die Drohnenvölker auf der Belegstelle eine eindeutige Verwandtschaftsstruktur aufweisen; dh die Drohnenvölker bzw deren Königinnen müssen entweder alle von einer Königin abstammen, oder sie dürfen untereinander überhaupt nicht verwandt sein. Für die erste Situation haben Bienefeld *et al* (1989) bzw Bienefeld und Pirchner (1990) eine entsprechende

Berechnungsmethode, die auf Malécot (1948) zurückgeht, vorgestellt und genau beschrieben (Variante A). Diese Methode kann auch für die zweite Situation angewendet werden, wobei sie sich allerdings wegen der Bedingung, daß die Drohnenvölker nicht miteinander verwandt sein dürfen, wesentlich vereinfacht (Variante B). Auf den Belegstellen des Institutes für Bienenkunde in Lunz war die erste Situation fast nie gegeben, weil aus verschiedenen Gründen die Drohnenvölker größtenteils von mehreren Königinnen, die allerdings miteinander verwandt waren (Schwestern, Cousinen, Tanten etc), abstammten. Da die zweite Situation ebenfalls nicht zutraf, wurde als approximativer Schätzwert für die durchschnittliche Verwandtschaft das arithmetische Mittel der nach den Varianten A und B errechneten durchschnittlichen Verwandtschaften herangezogen. Diese betragen für die Variante A 0,4163 und für die Variante B 0,3344, wenn davon ausgegangen wird, daß eine Königin von durchschnittlich 8 Drohnen begattet wird und auf der Belegstelle 10 Drohnenvölker stehen. Für diese Ausgangssituation ergab sich somit eine durchschnittliche Verwandtschaft von $r = (0,4163 + 0,3344) : 2 = 0,3753 \approx 0,38$. Die Auswirkungen anderer Annahmen sind auf r nicht sehr groß. So beträgt die Differenz zwischen den ermittelten r -Werten zweier Extremvarianten - 6 begattende Drohnen pro Königin und 5 Drohnenvölker auf der Belegstelle einerseits bzw 14 begattende Drohen pro Königin und 15 Drohnenvölker auf der Belegstelle andererseits - lediglich $-0,07$.

Die Schätzung der Varianz- und Kovarianzkomponenten erfolgte mit Modell 1 nach der Methode Restricted Maximum Likelihood (REML).

Modell 1: $Y_{ijklm} = \mu + Mut_i + Jahr_j + Betr_k + Stan_{kl} + (Jahr \cdot Betr)_{jk} + e_{ijklm}$

wobei Y_{ijklm} = jeweiliger Merkmalswert; μ = gemeinsame Konstante; Mut_i = zufälliger Effekt der Mutter i ; $Jahr_j$ = fixer Effekt des Jahres j ; $Betr_k$ = fixer Effekt des Betriebes k ; $Stan_{kl}$ = fixer Effekt des Standes 1, getestet innerhalb Betrieb k ; $(Jahr \cdot Betr)_{jk}$ = Wechselwirkung zwischen $Jahr_j$ und $Betr_k$; e_{ijklm} = Restkomponente.

Da REML Normalverteilung der Beobachtungsdaten voraussetzt, wurden alle Merkmale hinsichtlich ihrer Verteilung überprüft, wobei die Merkmale RU, SN und VT nur annähernd eine Normalverteilung zeigten. Nach Searle (1989) können REML-Schätzwerte für Merkmale, die

keine Normalverteilung zeigen, als Iterativ-MINQUE-Schätzwerte (Minimum norm quadratic unbiased estimation) betrachtet werden. Iterativ-MINQUE-Schätzwerte sind im Gegensatz zu MINQUE-Schätzwerten von den Startwerten unabhängig und zeigen asymptotische Normalverteilungseigenschaften.

Wenn beabsichtigt ist, die anhand relativ kleiner Datenumfänge geschätzten Parameter für die Konstruktion eines Selektionsindexus zu verwenden, schlagen Hayes und Hill (1981) das sogenannte BENDING-Verfahren vor. Dieses Verfahren modifiziert die geschätzten Parameter und steigert somit die Effizienz des Selektionsindexus. Für die erhaltenen Varianz-Covarianzmatrizen wurde das von Eßl (1991) weiterentwickelte BENDING-Verfahren zur endgültigen Schätzung der Heritabilitäten und genetischen Korrelationen herangezogen. Bei der Anwendung eines BENDING-Verfahrens existiert noch kein geeigneter Ansatz zur Berechnung der Stichprobenstandardabweichungen für die geschätzten Parameter. Eßl (1991) konnte jedoch anhand einer Computersimulation zeigen, daß das hier verwendete BENDING-Verfahren im Durchschnitt kleinere MSE (mean square error) erwarten läßt als bei einem REML-Verfahren. Damit können die für die REML-Schätzwerte ausgewiesenen Standardabweichungen als Orientierung für die mit dem BENDING-Verfahren geschätzten Parameter verwendet werden.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Bei dem für die Parameterschätzung zur Verfügung stehenden REML-Computerprogramm (Meyer, 1985) konnten keine Verwandtschaften zwischen den Müttern berücksichtigt werden. Da die Lunzer Population seit Jahren relativ geschlossen geführt wird, ist daher davon auszugehen, daß die 'Mütter-Varianzkomponente' im Vergleich zu einer nicht ingezüchteten Population etwas unterschätzt wurde. Dieser Effekt ist bei der Interpretation der genetischen Parameter zu berücksichtigen. Aufgrund der oben beschriebenen Eigenschaften des BENDING-Verfahrens werden nur die Ergebnisse nach Anwen-

dung des BENDING-Verfahrens diskutiert. Für die Berechnungen und die Diskussion wurden die beschriebenen Merkmale nach ihrer Bedeutung für die Wirtschaftlichkeit der Imkerei und des angestrebten Zuchtzieles (ertragsstarke, ruhige, schwarmträge und rassenreine Biene) in zwei Gruppen (Gruppe 1: HL, RU und SN; Gruppe 2: HL, VA, VT und BT) zusammengefaßt. Für die Merkmale der Gruppe 1 standen die Daten des ersten Leistungsjahres von 2060 Völkern, die von 479 Müttern abstammten, zur Verfügung. Die mit Modell 1 geschätzten Populationsparameter für HL, RU und SN sind in Tabelle II zusammengefaßt.

Die geschätzte Heritabilität für das primäre Selektionsmerkmal HL (0,24) liegt, wie bei den meisten Leistungen der landwirtschaftlichen Nutztiere, im mittleren Bereich. Es kann daher eine erfolgreiche züchterische Arbeit auf dieses Merkmal erwartet werden. Vergleiche mit den weitaus meisten Literaturwerten (Pirchner *et al*, 1960; Vesely und Siler, 1964; Soller und Bar-Cohen, 1967; Kriwzow, 1976, Bar-Cohen *et al*, 1978) können nur bedingt angestellt werden, da deren Daten nicht den hier vorliegenden Felddatencharakter hatten. Außerdem wurden je nach Untersuchung verschiedene Verwandtschaftskoeffizienten und Auswertungsmethoden angewandt. Böger (1969) schätzte in seiner Felduntersuchung Heritabilitäten von 0,14 und 0,29, Bienefeld (1988), getrennt für Arbeiterinnen und Königinnen, Heritabilitäten von 0,26 bzw. 0,15

Bienefeld (1988) berechnete für die subjektiv beurteilten Merkmale Aggressivität und Wabensitz für die direkten Arbeiterinneneffekte Heritabilitäten von 0,41 (0,25) bzw 0,91 (0,22) und für die maternalen Königinneneffekte 0,40 (0,25) bzw 0,58 (0,21), wobei auf die in Klammern stehenden beachtlichen Standardabweichungen für die Schätzwerte verwiesen werden muß. Das Aggressionsverhalten wird von

Tabelle I. Mittelwerte (\bar{x}), Standardabweichung (s), Minima (min) und Maxima (max) der erfaßten Merkmale.

Merkmal	Einheit	N	\bar{x}	s	min	max
HL	kg	2864	20,55	16,22	0,0	99,7
RU	Punkte	2832	3,12	0,46	1,0	4,0
SN	Punkte	2721	3,45	0,85	1,0	4,0
VA	Waben	1775	7,23	2,10	2,0	13,0
VT	Waben	1714	19,91	5,13	4,0	24,0
BT	Waben	1662	11,30	2,70	1,0	18,0

sehr vielen Faktoren wie Witterung, Zeitpunkt des Eingriffes in das Volk, Farbe der Kleidung, Geruch und Bewegungsart des Imkers etc beeinflusst. Eine exakte Beurteilung ist deshalb sehr schwer möglich und kann in der praktischen Imkerei zudem nur subjektiv erfolgen. In dieser Untersuchung wurden außerdem noch die 2 Merkmale Sanftmut und Wabensitz im Merkmal RU zusammengefaßt. Unter diesen Gesichtspunkten war die geschätzte Heritabilität

(0,08) in dieser Größenordnung zu erwarten.

Jeder Schwarmvorgang bedeutet eine Schwächung des Volkes und läßt somit eine Verminderung des Honigertrages erwarten, wobei natürlich der Zeitpunkt des Schwärmens (Trachtzeit) diesen Effekt wesentlich beeinflusst. Als Hauptursachen gelten ein zu geringes Platzangebot in der Beute und ein Rückgang der Pheromonkonzentration der Königin (Queen Suben-

Tabelle II. Schätzwerte für Heritabilitäten, genetische und phänotypische Korrelationen und deren Standardabweichungen (2 Zeile) für die Merkmale Ruhe (RU), Schwarmneigung (SN) und Honigleistung (HL), (α = Bendingfaktor)

	vor BENDING			nach BENDING ($\alpha = 0,46$)		
	RU	SN	HL	RU	SN	HL
RU	0,03 0,02	+0,02 0,02	+0,06 0,02	0,08 —	+0,02 —	+0,06 —
SN	-0,90 0,11	0,03 0,02	+0,04 0,02	-0,17 —	0,08 —	+0,03 —
HL	+0,10 0,29	+0,35 0,27	0,32 0,06	+0,07 —	+0,15 —	0,24 —

Oberhalb der Diagonale: Phänotypische Korrelationen (r_p)
 Diagonale: Heritabilität (h^2)
 Unterhalb der Diagonale: Genetische Korrelationen (r_g)

stance) im Volk. Da aber neben diesen 2 Hauptursachen noch eine Vielzahl anderer Faktoren auf das Schwarmverhalten Einfluß ausüben, ist auch bei diesem Merkmal eine exakte inner- und überbetriebliche Bewertung sehr schwierig. Aus diesem Grund entspricht der niedrige Wert der geschätzten Heritabilität (0,08) durchaus den Erwartungen. Das Schwärmen kann durch gezielte Maßnahmen des Imkers relativ gut reguliert werden und nimmt deshalb bei den Züchtern in seiner Bedeutung eine relativ untergeordnete Rolle ein (Bienefeld, 1987). Es sind auch in der Literatur, außer bei Bienefeld (1988), keine Untersuchungen über die Heritabilität des Schwarmverhaltens zu finden. Bienefeld (1988) erhielt hierfür Schätzwerte, die deutlich außerhalb des theoretisch möglichen Parameterraumes liegen.

Die phänotypischen Korrelationen zeigen praktisch keinen Zusammenhang zwischen den Verhaltensmerkmalen RU und SN einerseits und der HL andererseits. Die Korrelation der Verhaltensmerkmale untereinander kann ebenfalls vernachlässigt werden. Diese Ergebnisse werden in ihrer Größenordnung in den Arbeiten von Sudgen und Furgala (1982), Szabo (1982) und Bienefeld (1988) bestätigt. Genetisch besteht zwischen den Verhaltensmerkmalen und der HL ein positiver Trend, was vom züchterischen Standpunkt aus günstig zu beurteilen ist, da bei einer primären Selektion auf HL die Verhaltensmerkmale in die gewünschte Richtung beeinflusst werden. Die von Bienefeld (1988) festgestellte negative Beziehung zwischen dem Schwarmverhalten und der Honigleistung konnte in dieser Untersuchung nicht bestätigt werden. Die schwach negative Korrelation zwischen den Verhaltensmerkmalen muß vorsichtig interpretiert werden. Genetische Korrelationen zwischen Merkmalen mit geringen Heritabilitäten sind bei relativ kleinen Stichprobenumfängen einer hohen Unsicherheit ausgesetzt.

Die Heritabilitäten und genetischen Korrelationen zeigen nach dem BENDING-Verfahren, wie zu erwarten war, eine stabilere Struktur, wobei vor allem die nicht erklärbare, extrem negative genetische Korrelation zwischen den Verhaltensmerkmalen RU und SN deutlich auf $-0,17$ reduziert wurde. Es muß allerdings auch in diesem Zusammenhang auf den subjektiven Charakter und die statistischen Eigenschaften der Verhaltensmerkmale hingewiesen werden.

In Jahren mit schlechten Trachtbedingungen wird die Selektion dadurch erschwert, daß die Variation der Honigleistung durch viele Null-Leistungen eingeschränkt wird. Die Bienenvölker können ihre genetischen Veranlagungen wegen widriger Umweltbedingungen nicht zeigen. Es stellt sich nun die Frage, ob mit Hilfsmerkmalen diesem Problem begegnet werden kann. Als Hilfsmerkmale bieten sich VA, VT und BT (Gruppe 2) an, weil davon ausgegangen werden kann, daß starke Völker bei entsprechenden Trachtbedingungen mehr Honig eintragen. Eine weitere Anwendungsmöglichkeit dieser Hilfsmerkmale wäre in einer vorgezogenen Selektion zu sehen, weil bei Vorliegen der Honigleistung in der Regel aus jahreszeitlichen Gründen keine Nachkommen mehr gezogen werden können. Es könnte das Generationsintervall damit erheblich verkürzt werden.

Für die Auswertung mit Modell 1 (Merkmalmodell) standen die Daten des ersten Leistungsjahres von 1082 Völkern, die von 303 Müttern abstammten, aus den Jahren 1981 bis 1989 zur Verfügung. Der Umfang der Beobachtungen stellt für eine populationsgenetische Analyse sicherlich die untere Grenze dar, und es sind die Ergebnisse daher mit der entsprechenden Vorsicht zu interpretieren. Die Ergebnisse der Parameterschätzung und des anschließenden BENDING-Verfahrens sind in Tabelle III zusammengefaßt.

Tabelle III. Schätzwerte für Heritabilitäten, genetische und phänotypische Korrelationen und deren Standardabweichungen (2.Zeile) für die Merkmale Honigleistung (HL), Brut- und Volksstärke zu Trachtbeginn (BT, VT) und Volksstärke bei Auswinterung (VA), (α = Bendingfaktor)

	vor BENDING				nach BENDING ($\alpha = 0,64$)			
	HL	BT	VT	VA	HL	BT	VT	VA
HL	0,24 0,07	0,45 0,03	0,50 0,03	0,31 0,03	0,23 —	0,47 —	0,50 —	0,28 —
BT	0,15 0,27	0,12 0,06	0,71 0,02	0,31 0,03	0,37 —	0,18 —	0,71 —	0,33 —
VT	0,46 0,18	0,56 0,19	0,21 0,07	0,40 0,04	0,48 —	0,66 —	0,21 —	0,40 —
VA	0,94 0,04	-0,01 0,28	0,31 0,21	0,15 0,04	0,49 —	0,24 —	0,37 —	0,19 —

Oberhalb der Diagonale: Phänotypische Korrelationen (r_p)
 Diagonale: Heritabilität (h^2)
 Unterhalb der Diagonale: Genetische Korrelationen (r_g)

Die geschätzte Heritabilität für HL (0,23) stimmt mit dem aus dem ersten Datensatz errechneten Wert (0,24) sehr gut überein. Für die Hilfsmerkmale ergaben sich heritabilitäten im unteren bis mittleren Bereich, wobei der errechnete Wert für BT (0,18) im Vergleich zu den bei Pirchner *et al* (1960), Vesely und Siler (1964), Soller und Bar-Cohen (1967) und Kriwzow (1976) zitierten Heritabilitäten (0,35; 0,30–0,41; 0,76; 0,24) für die Brutfläche bzw Anzahl Brutzellen doch deutlich niedriger ist. Es muß allerdings berücksichtigt werden, daß die Feststellung der Anzahl Brutwaben im Gegensatz zu der exakten Erfassung der Brutfläche bzw deren Umrechnung in Anzahl Brutzellen ein deutlich ungenaueres Verfahren darstellt und deshalb im wahrsten Sinne des Wortes nur als Hilfsmerkmal betrachtet werden kann.

Die phänotypischen Korrelationen zwischen den Merkmalen BT bzw VT und HL

zeigen eine mittlere positive Ausprägung (0,47 bzw 0,50). Die Beziehung zwischen HL und VA dagegen ist mit 0,28 deutlich weniger eng. Dies kann dadurch erklärt werden, daß VA eher als Maß für die Überwinterungsfähigkeit der Völker als für die Honigleistung zu sehen ist. Weiter weist diese Korrelation darauf hin, daß unter Lunzer Bedingungen die Frühtracht eine relativ geringe Rolle spielt. Die Völker können einen eventuellen Entwicklungsrückstand im Frühling bis zum Beginn der Haupttracht weitgehend wettmachen. Die hohe positive phänotypische Korrelation zwischen BT und VT (0,71) entspricht den Erwartungen, da diese beiden Merkmale in einem ursächlichen Zusammenhang stehen. Die positive phänotypische Korrelation zwischen Honigleistung und Brut- bzw Volksstärke wird in der Literatur bestätigt (Pirchner *et al*, 1960; Soller und Bar-Cohen, 1967; Bar-Cohen *et al*, 1978;

Szabo, 1982; Woyke, 1984a, 1984b; Szabo und Lefkovitch, 1989), wobei aber wegen der groben Erfassung der Merkmale in dieser Arbeit kein direkter Vergleich zulässig ist.

Die genetischen Korrelationen müssen aufgrund des geringen Datenumfanges vorsichtig interpretiert werden. Sie sind alle deutlich positiv, wobei aber die hohe Korrelation zwischen HL und VA (0,49) auffällt und schwer zu erklären ist.

DANKSAGUNG

Für die Bereitstellung der Daten und die fachliche Unterstützung möchten wir uns bei H Pechhacker und seinen Mitarbeitern (Institut für Bienenkunde in Lunz am See/Österreich) herzlich bedanken. Diese Arbeit wurde mit finanzieller Unterstützung des Bundesministeriums für Land- und Forstwirtschaft durchgeführt.

Summary — Estimation of population parameters for several colony traits in the honey bee (*Apis mellifera carnica*).

Considering the reproductive biology of the honey bee which deviates from that of other livestock species population parameters were estimated for production and behavioral traits. Data were sampled from a total of 2 864 performance-tested colonies belonging to the Institute of Bee Research in Lunz am See/Austria and 4 private beekeepers close by over a period of 15 yr (1975–1989). Traits recorded were honey yield (HL), the subjectively judged behavioral traits quietness (RU), a combination of aggressiveness and calmness, and swarming (SN) (score ranging from 1 = worst to 4 = best), and, though not available with all observations, the number of combs covered with bees both after hibernation (VA) and at the beginning of main honey flow (BT). The traits VA, VT and BT were considered to be auxiliary traits for HL. The procedure of perfor-

mance testing was in accordance with the recommendations described by Ruttner (1972). Table I shows the numbers, means, SDs, minima and maxima of the measured colony traits. Population parameters were estimated by an adapted half-sib analysis based on queens using restricted maximum likelihood (REML) methodology followed by a BENDING-procedure (EBl, 1991). The average relationship between 2 randomly chosen females (queens) of a colony depends on the number of drones per queen and the number of drone-producing queens on the mating station. Bienefeld *et al* (1989) described a method to compute this average relationship for the island mating stations in northern Germany. Depending on the structure of the mating stations in Lunz, Bienefeld's method had to be adapted and the average relationship between 2 queens was estimated to be ≈ 0.38 for this population.

The estimated heritability for HL after BENDING was 0.24. This corresponds to many performance traits of other livestock species, and successful breeding can therefore be expected. The respective values for RU and SN were 0.08 each. Phenotypic correlations between these 3 traits were low (+0.02 to +0.06). Genetic correlations between HL and the behavioral traits RU and SN were +0.07 and +0.15, whereas a negative relationship (−0.17) was found between the behavioral traits (table II). The negative correlation has to be interpreted very carefully because genetic correlations between traits with low heritabilities estimated from a small sample ($n = 2\ 064$) are affected by large sampling errors. The estimated heritabilities for the auxiliary traits BT, VT and VA were somewhat lower (0.18, 0.21, 0.19 respectively) than for HL. The phenotypic correlations between BT, VT and HL were 0.47 and 0.50. The correlation between HL and VA was remarkably lower (0.28). This could be explained by VA being a trait for hibernation

ability rather than for honey yield. The estimated genetic correlations have to be interpreted carefully due to the small sample size ($n = 1\ 082$). They were all distinctly positive and the correlation between HL and VA (0.49) was surprisingly high (table III).

population parameters / heritability / honey yield / behavior

Résumé — Estimation des paramètres de la population pour plusieurs caractéristiques de la colonie d'abeilles (*Apis mellifera carnica*). Étant donné que la biologie de la reproduction de l'abeille diffère de celle des autres espèces d'animaux domestiques (bétail), nous avons estimé les paramètres de la population pour des caractéristiques de la production et du comportement. Les données ont été échantillonnées sur une période de 15 ans (1975–1989) à partir de 2 864 colonies testées pour leurs performances et appartenant à l'Institut de recherches apicoles de Lunz am See (Autriche) et à 4 apiculteurs privés proches. Les caractéristiques enregistrées sont le rendement en miel (HL), des traits comportementaux jugés subjectivement : la douceur (RU) et la tendance à l'essaimage (SN) (classée de 1 = la plus forte à 4 = la plus faible) et, bien que non disponibles dans toutes les observations, le nombre de rayons couverts d'abeilles à la sortie de l'hivernage (VA) et au début de la miellée principale (VT) et le nombre de rayons de couvain au début de la principale miellée (BT). Les caractères VA, VT et BT ont été considérés comme des caractères auxiliaires à HL. La procédure pour tester la performance suivait les recommandations décrites par Ruttner (1972). Le tableau I donne les chiffres, les moyennes, les écarts-types, les minimums et maximums des caractères mesurés. Les paramètres de la population ont été estimés par une analyse des demi-fratries basée

sur les reines en utilisant la méthode de la vraisemblance maximum restreinte (REML) puis une procédure BENDING (EBI, 1991). La relation moyenne entre 2 reines d'une colonie choisies au hasard dépend du nombre de mâles par reines et du nombre de reines produisant des mâles à la station de fécondation. Bienefeld *et al* (1989) ont décrit une méthode pour calculer cette relation moyenne pour les stations de fécondation isolées du nord de l'Allemagne. La méthode de Bienefeld a dû être adaptée en fonction de la structure des stations de fécondation de Lunz et la relation moyenne entre 2 reines a été estimée à environ 0,38 pour cette population.

L'héritabilité estimée pour HL après la procédure BENDING est de 0,24. Ceci correspond à de nombreux caractères de performance des autres espèces de bétail et l'on peut donc s'attendre à ce que la sélection soit fructueuse. Les valeurs de RU et de SN sont chacune de 0,08. Les corrélations phénotypiques entre ces caractères sont faibles (+0,02 à +0,06). Les corrélations génétiques entre HL et les caractères comportementaux RU et SN sont de +0,07 et +0,15, tandis qu'il existe une relation négative (–0,17) entre les caractères comportementaux (tableau II). La corrélation négative doit être interprétée avec beaucoup de précautions car les corrélations génétiques entre caractères à faible héritabilité estimée à partir d'un petit échantillon ($n = 2\ 064$) sont entachées de fortes erreurs d'échantillonnage. Les héritabilités estimées pour les caractères auxiliaires BT, VT et VA sont un peu plus faible (0,18, 0,21 et 0,19 respectivement) que pour HL. Les corrélations phénotypiques entre BT, VT et HL sont de 0,47 et 0,50. La corrélation entre HL et VA est nettement plus faible (0,28). Cela peut s'expliquer par le fait que VA est plus un caractère lié à la capacité d'hiverner qu'au rendement en miel. Les corrélations génétiques estimées doivent être interprétées avec prudence en raison

de la taille réduite de l'échantillon ($n = 1\ 082$). Elles sont toutes nettement positives et la corrélation entre HL et VA (0,49) est étonnamment haute (tableau III).

génétique des populations / hérabilité / rendement en miel / comportement

LITERATURLISTE

- Bar-Cohen R, Alpern G, Bar-Anan R (1978) Progeny testing and selecting italian queens for brood area honey production. *Apidologie* 9, 95-100
- Bienefeld K (1987) Selektionskriterien in der Bienenzucht. *Allg Dtsche Imkerztg* 21 (6), 181-184
- Bienefeld K (1988) Vererbung von Leistungseigenschaften bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L). Dissertation, Technische Universität München-Weihenstephan
- Bienefeld K, Reinhard F, Pirchner F (1989) Inbreeding effects of queen and workers on colony traits in the honey bee. *Apidologie* 20, 439-450
- Bienefeld K, Pirchner F (1990) Heritabilities for several colony traits in the honeybee (*Apis mellifera carnica*). *Apidologie* 21, 175-183
- Böger K (1969) Zur Selektion von Bienenvölkern auf Sammelleistung. *Z Bienenforsch* 9, 545-564
- Chevalet C, Cornuet JM (1982) Étude théorique sur la sélection du caractère «production de miel» chez l'abeille. I. Modèle génétique et statistique. *Apidologie* 13, 39-65
- Eßl A (1991) Choice of an appropriate bending factor using prior knowledge of the parameter. *J Anim Breeding Genet* 108, 89-101
- Hayes JF, Hill WG (1981) Modification of estimates of parameters in the construction of genetics indices ("bending"). *Biometrics* 37, 483-493
- Kriwzow NI (1976) Erbllichkeit und Reproduzierbarkeit ökonomisch wertvoller Merkmale bei der zentralrussischen Biene. In: *Genetik, Selektion und Reproduktion bei der Honigbiene*, Apimondia Verlag
- Malécot G (1948) *Les Mathématiques de l'Hérédité*. Masson et Cie, Paris
- Meyer K (1985) Maximum likelihood estimation of variance components for a multivariate mixed model with equal design matrices. *Biometrics* 41, 153-165
- Moritz FA, Southwick EE, Harbo JB (1987) Genetic analysis of defensive behaviour of honeybee colonies (*Apis mellifera* L) in a field test. *Apidologie* 18, 27-42
- Pirchner F, Ruttner F, Ruttner H (1960) Erbliche Unterschiede zwischen Ertragseigenschaften von Bienen. XI. Int Kongr Entomol Wien 2, 510-516
- Ruttner H (1972) Technische Empfehlungen zur Methodik der Leistungsprüfung von Bienenvölkern. In: *Paarungskontrolle und Selektion bei der Honigbiene*. Int Symp Lunz am See (Österreich), Apimondia Verlag, Bukarest, 103-107
- Searle SR (1989) Variance components – some history and a summary account of estimation methods. *J Anim Breeding Genet* 106, 1-29
- Soller M, Bar-Cohen R (1967) Some observations on the heritability and genetic correlation between honey production and brood area in the honeybee. *J Apic Res* 6, 37-43
- Sudgen MA, Furgala B (1982) Evaluation of six commercial honey bee (*Apis mellifera* L) stocks used in Minnesota. Part 2: Aggressiveness and swarming. *Am Bee J* 122 (3), 185-188
- Szabo TI (1982) Phenotypic correlations between colony traits in the honey bee. *Am Bee J* 122 (10), 711-716
- Szabo TI, Lefkovich LP (1989) Effect of brood production and population size on honey production of honey bee colonies in Alberta, Canada. *Apidologie* 20, 157-163
- Vesely V, Siler R (1964) Die Verwendungsmöglichkeit der quantitativen und Populationsgenetik bei der Rassezucht von Bienen. XIX Apimondia Kongress, Teil 2, 534-536
- Willham RL (1963) The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. *Biometrics* 19, 18-27
- Woyke J (1984a) Correlations and interactions between population, length of worker life and honey production by honey bees in a temperate region. *J Apic Res* 23, 148-156
- Woyke J (1984b) Increase in life-span, unit productivity and honey surplus with fumagillin treatment of honeybees. *J Apic Res* 23, 209-212