

## Inzuchtkoeffizient

---

Es gibt verschiedene Arten von Inzuchtkoeffizienten. Hier wird der in [BIENEFELD 1989] verwendet. Das ist auch der, der im Pedigree der Karl Kehrle Foundation unter <https://pedigree.karlkehrle.org/#> berechnet wird.

Dieser Inzuchtkoeffizient (COI) gibt an, wie viele Gene eines Individuum wahrscheinlich homozygot sind. Eine hohe Homozygotie ist in der Zucht von Vorteil, weil die Nachkommen gleichmäßiger sind, vorzugsweise gleichmäßig gut. Es gibt aber auch den Nachteil, dass die meisten krankmachenden Gene rezessiv sind. Durch eine erhöhte Homozygotie steigt dann natürlich die Wahrscheinlichkeit, dass gerade diese Gene homozygot vorkommen und die Individuen krank werden. Voraussetzung dafür ist natürlich, dass die krankmachenden Gene überhaupt im Genpool vorhanden sind. Deshalb wird ein hoher COI auch genutzt, um „nachzuschauen“ ob diese unerwünschten Gene (noch) da sind oder ob das „Herauszüchten“ erfolgreich war.

Bei Bienenvölkern ist zu beachten, dass der Körper der Königin selbst andere Gene hat, als der ihrer Arbeiterinnen. Die Arbeiterinnen bestehen aus der Genetik der Königin plus der Genetik in ihrer Samenblase. Es kann also sein, dass zum Beispiel eine stark ingezüchtete Königin mit Drohnen gepaart wird, die genetisch mit ihr überhaupt nichts zu tun haben. Dann ist der Körper der Königin stark inzüchtig, ihre Arbeiterinnen aber gar nicht. Deshalb wird ein COI für Königinnen und Arbeiterinnen getrennt angegeben. Gemäß [BIENEFELD 1989] führen hohe COI in Arbeiterinnen auch zu unterschiedlichem Verhalten als hohe COI bei Königinnen. Beispielsweise wurde bei einem hohen Königinnen COI beobachtet, dass Völker stechlustiger sind. Das wird damit erklärt, dass weisellose Völker bekanntermaßen aggressiver sind und eine inzüchtige Königin sendet weniger Pheromon aus, was in dem Volk eine weisellose Stimmung propagiert. Ein extrem hoher Arbeiterinnen COI führt dagegen zu sanftmütigen Völkern. Die Erklärung dazu könnte sein, dass die reduzierte Lebenskraft der Arbeiterinnen zu einer Art Lethargie führt. Eine starke Sanftmut kann also durch „sanftmütige Gene“ verursacht werden oder durch eine hohe Inzucht der Arbeiterinnen.

Josef Koller sagte mir, dass laut Herrn Bienefeld eine negative Beeinflussung statistisch erst ab 15 % COI auftreten würde. Hierbei muss zwischen statistischen und tatsächlichen Tieren unterschieden werden. Wenn eine Linie nur 1 % COI hat, heißt das, dass 1 % der Gene reinerbig sind. Wenn in diesem einen Prozent aber gerade ein krankmachendes, rezessives Gen liegt, tritt die Krankheit trotzdem in der Linie auf. Der COI ist also nur ein Hilfsmittel. Niedrige COI Werte garantieren keine Gesundheit und hohe COI Werte können trotzdem gesunde Linien hervorbringen, wenn die reinerbigen Gene alle „gesund“ sind.

## Berechnung des COI

---

Es wird der Verwandtheitsgrad zwischen zwei Eltern benutzt, um zu schätzen, wieviel Prozent der Gene des Kindes homozygot sind. Dazu muss der Verwandtheitsgrad zwischen allen Tieren im Stammbaum berechnet werden. Hierfür ist Matrizenrechnung notwendig. Ich hatte Matrizenrechnung im Studium aber nachdem ich drei wissenschaftliche Paper zur COI Berechnung gelesen habe, bin ich leider trotzdem noch nicht in der Lage diese selbständig per Hand nachzurechnen. Für echte Lebewesen sind die Matrizen sowieso nach zwei oder drei

Generationen so groß, dass diese Berechnungen schon seit den 1970ern nur noch von Computern gemacht werden. In Abb.1 und Abb.2 im Anhang ist ein Eindruck von HENDERSON, wie diese Mathematik in allgemeiner und beispielhafter Form aussieht.

## Verwandtschaftsgrad

---

Mit dem Verwandtschaftsgrad wird angegeben, wie viele Gene von zwei Individuen durchschnittlich identisch sind. Bei zwei Klonen wäre dieser Wert 100 %.

Zwei Vollgeschwister teilen sich durchschnittlich 50 % der Gene. Dies ist allerdings ein statistischer Wert. Bei der Bildung einer Eizelle oder Spermiums werden bekanntermaßen zufällig jeweils das „rechte“ oder das „linke“ Chromosom gewählt. Es ist also möglich, dass ein Kind von der Mutter alle „linken“ Chromosome bekommt und vom Vater ebenfalls seine „linken“. Wenn ein Geschwister dann von der Mutter zufällig alle „rechten“ Chromosome bekommt und vom Vater auch alle von „rechts“ teilen diese beiden Geschwister gar keine Gene. Bei eindrohnbesamten Bienenvölkern kommt das alle 65535 Schwestern einmal vor. Genauso oft kommen Schwestern vor, bei denen beide von der Mutter die linke Seite vererbt bekommen haben. Bei „zweidrohnbesamten“ Völkern müsste eine Königin im Schnitt ca. 4000 Millionen Eier legen, damit solch ein Extremfall vorkommt.

Die meisten Bienen haben aber offensichtlich nicht alle Gene nur von „rechts“ oder nur von „links“, sondern eine zufällige Mischung. Diese Extremfälle sollen demonstrieren, dass der Verwandtschaftsgrad zwar eine feste Prozentzahl angibt, welche Gene aber tatsächlich gleich sind, ist zufällig. In der Praxis können bei Geschwistern mit  $a = 0,5$  auch mal nur 40% der Gene gleich sein oder auch 60%. Da Gentests aufwändig und teuer sind, wird sich mit Angaben zur Wahrscheinlichkeit behelfen, die augenscheinlich für die meisten Zuchtentscheidungen ausreichend sind.

Der Verwandtschaftsgrad sagt allerdings nichts über die Homozygotie aus. Zwei Klone können also zu 100 % verwandt sein, aber trotzdem auf jedem Gen heterozygot.

Bei Bienen ist besonders, dass es Super-, Halb- und Vollschwestern gibt. Je nachdem wie die Begattung war, sind die Arbeiterinnen dann unterschiedlich verwandt. Wenn man umlarvt, um zwei neue Bienenvölker zu erzeugen weiß man nicht, welche Laven man dort nimmt. Es könnte sein, dass man zwei Superschwester umlarvt. Wenn man die daraus entstehenden Völker dann verpaart, hat das neue Volk natürlich einen ganz anderen tatsächlichen Inzuchtkoeffizient, als wenn die beiden Larven nur Halbschwester waren.

BIENEFELD und andere versuchen nun mit Mathematik zu schätzen, wie der Verwandtheitsgrad  $a$  zwischen zwei Völkern ist, siehe Formel 1.  $\Phi$  gibt an, wieviel Prozent der Mütterlichen Gene von den beiden Individuen identisch ist und  $\Phi$ -Strich, wieviel Prozent der väterlichen Gene bei den beiden Individuen identisch sind.

### **Genetic relationship within and between colonies without inbreeding**

The genetic relationship (*a*) between two individuals can be calculated as follows (Malécot, 1948).

$$a = (\Phi + \Phi')/2 \quad (1)$$

where  $\Phi$  = probability of identity of maternal genes in 2 animals;  $\Phi'$  = probability of identity of paternal genes in 2 animals.

Bei zwei Superschwestern, die vom selben Drohn abstammen, ist Phi-Strich beispielsweise 1, weil ihre väterlichen Gene zu 100% identisch sind. Da sie von der selben Mutter abstammen, ist Phi dann 0,5, das heißt ihr Verwandtschaftsgrad  $a_{\text{Super}}$  beträgt  $(0,5 + 1) / 2 = 0,75$ .

Da es sich immer um Schwestern handelt, wird in Abb. 3 nur Phi-Strich behandelt.

Die Wahrscheinlichkeit, ob zwei Larven nun Super-, Voll- oder Halbschwestern sind hängt davon ab, wie oft sich die Königin gepaart hat. Hat sie sich zum Beispiel nur mit drei Drohnen gepaart, wären  $1/3$  aller Larven Superschwestern.

Bei Vollschwestern stammen die beiden Drohnen aus demselben Drohnenvolk. Die Genetik dieser beiden Drohnen ist im Schnitt zu 50% identisch. Phi-Strich ist dann also 0,5. In unserem Beispiel wären also  $1/3$  aller Larven Vollschwestern mit  $a_{\text{Voll}} = (0,5 + 0,5) / 2 = 0,5$ .

Bei Halbschwestern stammen die beiden Drohnen aus verschiedenen Drohnenvölkern. Hier wird das Ganze kompliziert, weil Phi-Strich nun davon abhängt, wie stark die beiden Drohnenvölker verwandt sind. Siehe Formel (7) in Abb. 3.

Zum besseren Verständnis sei hier ein einfacheres Beispiel erlaubt: Es werden zwei Drohnen aus einem einzigen Drohnenvolk verwendet, um eine Königin künstlich zu besamen. Die daraus entstehenden Larven sind entweder Super- oder Vollschwestern. Der Verwandtschaftsgrad  $a_{\text{Super}}$  ist wie oben gezeigt 0,75 und der der Vollschwestern  $a_{\text{Voll}} = 0,5$ . Bei zwei Larven besteht dann eine 50% Chance, dass sie Superschwestern oder Vollschwestern sind. Die durchschnittliche Verwandtschaft aller Larven / Arbeiterinnen in so einem Volk ist dann:  $a_{\text{Durchschnitt}} = 0,5 * a_{\text{Super}} + 0,5 * a_{\text{Voll}} = 0,5 * 0,75 + 0,5 * 0,5 = 0,625$ .

Wenn mit drei Drohnen aus dem selben Volk besamt wird, sind die daraus entstehenden Larven folgendermaßen verwandt:

$$a_{\text{Durchschnitt}} = 1/3 * a_{\text{Super}} + 2/3 * a_{\text{Voll}} = 1/3 * 0,75 + 2/3 * 0,5 = 0,58$$

Für eine Inselbelegstelle geht Abb.3 von sechs Drohnenvölkern und acht Paarungen je Königin aus. Dadurch ergibt sich ein  $a_{\text{Durchschnitt}} = 0,42$  für die Larven einer so angepaarten Königin. Wenn dort außerdem noch eine Schwester von dieser Königin angepaart wird, sind die Larven von diesen zwei Königinnen im Schnitt so verwandt:  $a_{\text{ausZweiVölkern}} = 0,13$ .

Aus diesem Verwandtschaftsgraden kann nun mithilfe der Beziehungsmatrix aus Abb.1 und Abb.2. der Inzuchtkoeffizient berechnet werden. Falls das wirklich im Detail verstanden werden soll, könnten wir Kontakt mit Josef Koller aufnehmen, der hat das nämlich für pedigree.karlkehrle selbst programmiert und kann es uns daher ganz bestimmt ganz genau erklären.

We wish to predict additive genetic merits of many animals from a set of records with unknown fixed effects and random variables in addition to breeding values. Let a general mixed model for such prediction be

$$y = X\beta + Z_1 u + Z_2 a + e \quad [1]$$

where  $y$  is the vector of records,  $X$  is a known matrix,  $\beta$  is an unknown fixed vector,  $Z_1$  is a known matrix,  $u$  is a nonobservable random vector,  $Z_2$  is a known matrix,  $a$  is a nonobservable random vector representing additive genetic merits, and  $e$  is a nonobservable random vector of "errors." We assume that  $u$ ,  $a$ , and  $e$  all have null means and that  $\text{Var}(u) = G\sigma^2$ ,  $\text{Var}(a) = kA\sigma^2$  where  $k$  is a scalar, and  $\text{Var}(e) = I\sigma^2$ .  $G$  and  $A$  are known and nonsingular, and  $A$  is the numerator relationship matrix defined below. It is assumed that  $u$ ,  $a$ , and  $e$  are mutually uncorrelated. The scalar  $\sigma^2$  is possibly unknown.

Henderson (1) has shown that BLUP of  $a$  is  $\hat{a}$ , any solution to

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z_1 & X'Z_2 \\ \hline Z_1'X & Z_1'Z_1 + G^{-1} & Z_1'Z_2 \\ \hline Z_2'X & Z_2'Z_1 & Z_2'Z_2 + k^{-1}A^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{u} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z_1'y \\ Z_2'y \end{bmatrix} \quad [2]$$

The solution to  $\hat{\beta}$  is not necessarily unique, but  $\hat{u}$  and  $\hat{a}$  are unique regardless of the solution to  $\hat{\beta}$  because of the addition of  $G^{-1}$  and  $k^{-1}A^{-1}$  to the usual least squares matrix of coefficients.

In some important applications, either  $[\hat{\beta}' : \hat{u}']$  has relatively few elements or

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z_1 \\ Z_1'X & Z_1'Z_1 + G^{-1} \end{bmatrix}$$

has a large submatrix that is easy to invert (is

equivalent to the genetic relationship between 2

In order to compute the average gene

TECHNICAL NOTE 1729

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
(1)	1.00000	.00000	.00000	.00000	.00000	.00000	.00000
(2)	.00000	1.00000	.00000	.00000	.00000	.00000	.00000
(3)	.50000	.00000	.866025	.00000	.00000	.00000	.00000
(4)	.50000	.50000	.00000	.707107	.00000	.00000	.00000
(5)	.50000	.25000	.433013	.353553	.707107	.00000	.00000
(6)	.75000	.25000	.00000	.353553	.00000	.707107	.00000
(7)	.62500	.25000	.216506	.353553	.353553	.353553	.637378

}

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
(1)	1.00000	.00000	.50000	.50000	.50000	.75000	.62500
(2)	.00000	1.00000	.00000	.50000	.25000	.25000	.25000
(3)	.50000	.00000	1.00000	.25000	.62500	.37500	.50000
(4)	.50000	.50000	.25000	1.00000	.62500	.75000	.68750
(5)	.50000	.25000	.62500	.62500	1.12500	.56250	.84375
(6)	.75000	.25000	.37500	.75000	.56250	1.25000	.90625
(7)	.62500	.25000	.50000	.68750	.84375	.90625	1.28125

}

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
(1)	2.333333	.50000	-.666667	-.500000	.000000	-1.000000	.000000
(2)	.50000	1.50000	.000000	-1.000000	.000000	.000000	.000000
(3)	-.666667	.000000	1.833333	.500000	-1.000000	-1.000000	.000000
(4)	-.50000	-1.00000	.500000	3.000000	-1.000000	-1.000000	.000000
(5)	.000000	.000000	-1.000000	-1.000000	2.615384	.615384	-1.230767
(6)	-1.000000	.000000	.000000	-1.000000	.615384	2.615384	-1.230767
(7)	.000000	.000000	.000000	.000000	-1.230767	-1.230767	2.461534

}

**INVERSE OF RELATIONSHIP MATRIX BY THE SIMPLE METHOD**

Let  $d$  be a vector of the inverse of the squares of each diagonal element of  $L$ . That is,  $d_i = 1/R_{ii}^2$ , as computed in the previous section. In our example, matrix [3],  $d' = [1, 1, 1.333, 2, 2, 2, 2.461534]$ .

Then the elements of  $A^{-1}$  can be computed using  $d$  and a list of sires and dams. We denote the  $ij$ th element of  $A^{-1}$  by  $a^{ij}$ .

- $a^{ii} = d_i + .25 \sum_k d_k$  where  $k$  refers to the progeny of the  $i$ th sire. In our example,  $a^{11} = 1 + (.25)(1.33) \dots + 2 + 2 = 2.33 \dots$  and  $a^{44} = 2 + (.25)(2 + 2) = 3$ .
- $a^{ij} (i < j) = -.5d_j + .25 \sum_k d_k$  if  $j$  is a progeny of  $i$ , or  $-.25 \sum_k d_k$  from the mating of  $i$  with  $j$ . Of course,  $a^{ji} = a^{ij}$  since  $A^{-1}$  is symmetric. For example,  $a^{12} = (.25)(2) = .5$  as a consequence of their common progeny, number 4;  $a^{67} = (-.5)(2.461534) = -1.230767$  as a consequence of 7 being a progeny of 6; and  $a^{14} = (-.5)(2) + (.25)(2) =$

$-.5$  where the first term arises as a consequence of 4 being a progeny of 1 and the second term results from the mating of 1 and 4 to produce 6.

**FURTHER SIMPLIFICATION IN NONINBRED POPULATIONS**

The most laborious aspect of the preceding section is the computation of  $L$  to obtain  $d$ . In a noninbred population, however, this computation is not needed since  $d$  can be written immediately. Only three values are possible, namely  $d_i = 1$  if neither parent of  $i$  is known,  $d_i = 4/3$  if only one parent of  $i$  is known, or  $d_i = 2$  if both parents of  $i$  are known. Thus, in a noninbred population, all of the elements of  $A^{-1}$  can be computed directly by inspection of the list of parents. Also in such a population the contribution to  $a^{ij} (i < j)$  can be either parent-progeny relationship or common progeny, but not both.

These computations for a noninbred population are illustrated with the following list of parents.

Journal of Dairy Science Vol. 58, No. 11

Abbildung 2 Beispiel einer einfachen Beziehungsmatrix

equivalent to the genetic relationship between 2 randomly chosen individual workers from these 2 colonies) from 1 colony have the same dam ( $\Phi = 0.5$ ) but because of the multiple mating of their dam, possibly different paternal descent. Therefore at the island mating stations three values for  $\Phi'$  are possible. The probability ( $P_i$ ) of the three possibilities depends on the number of drones per queen ( $D$ ) and the number of drone-producing queens ( $S$ ) at the island mating stations.

Possibility 1: Descent from the same drone (= same gamete)

$$\Phi_1' = 1, P_1 = 1/D$$

Possibility 2: Descent from different drones of the same drones-producing queen (= different gametes of the same sire, Polhemus *et al.*, 1950)

$$\Phi_2' = 0.5; P_2 = (1 - 1/D) \cdot 1/S$$

Possibility 3: Descent from different drones, which come from different but related ( $a[s]$ ) drone-producing queens

$$\Phi_3' = a(s)/2; P_3 = (1 - 1/D) \cdot (1 - 1/S)$$

The average probability of identity of paternal genes ( $\Phi'$ ) gives

$$\begin{aligned} \Phi' &= \sum \Phi_i' \cdot P_i \quad (2) \\ &= 1 \cdot \frac{1}{D} + \frac{1}{2} \left[ \frac{1}{D} \cdot \frac{1}{S} \right] + \frac{a(s)}{2} \left[ \frac{1}{D} \cdot \frac{1}{S} \right] \quad (3) \end{aligned}$$

The genetic relationship between the drone-producing queens is on average the same as the relationship to be estimated.

$$a = a(s) \quad (4)$$

Since  $a(s)/2 = (0.5 + \Phi'(s))/4$  and  $(5)$

$$\Phi' = \Phi'(s) \quad (6)$$

$\Phi'$  can be expressed as follows

$$\begin{aligned} \Phi' &= \frac{1}{D} + \frac{1}{2} \left[ \frac{1}{D} \cdot \frac{1}{S} \right] + \frac{1}{8} \left[ \frac{1}{D} \cdot \frac{1}{S} \right] \\ &+ \frac{1}{4} \Phi' \left[ \frac{1}{D} \cdot \frac{1}{S} \right] \quad (7) \end{aligned}$$

Which reduces, after some rearrangements, to

$$\Phi' = \frac{7S + 3D + DS - 3}{2(S + D + 3DS - 1)} \quad (8)$$

In order to compute the average genetic relationship between two females from different colonies but identical paternal descent ( $a^*$ ), possibility 1 (same drone) has to be excluded, because drones only mate once. Therefore  $\Phi^*$  results as follows

$$\Phi^* = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{S} + \left[ \frac{S-1}{S} \cdot \frac{a(s)}{2} \right] \quad (9)$$

Like (7) eq. (9) included only the variables  $D$  and  $S$  so (9) can also be expressed as a function of these variables.

$$\Phi^* = \frac{2S + 3D + DS - 2}{2(S + D + 3DS - 1)} \quad (10)$$

Substitution of  $D = 8$  (Laidlaw, 1974; Woyke, 1985) and  $S = 6$  (notes from the bee breeding societies in Lower Saxony) in eqs. (9) and (10) gives

$$\Phi' = 0.3535; a = 0.42675 \quad (11)$$

(within colonies)

$$\Phi^* = 0.2611; a^* = 0.13057 \quad (12)$$

(between colonies)

### Computation of the coefficients of inbreeding ( $F$ )

Heijden *et al.* (1977) and Dempfle (1987) derived efficient methods to compute the numerator relationship matrix (NRM) for large sets of animals

$$NRM = M \cdot D \cdot M' \quad (13)$$

For our purposes only the diagonal elements  $1 + F_i$  (Henderson, 1976) of the NRM have to be calculated.  $F_i$  is the coefficient of inbreeding of animal  $i$  (queen or an "average worker"). The computing technique has been fully described by Bienefeld (1988a).  $M$  is a triangular matrix containing only unity in the diagonal and, in the case of animal  $i$  (row  $i$ ),

$$0.5 \cdot (j^{\text{th}} \text{ row} + k^{\text{th}} \text{ row})$$

in the off diagonals. Animal  $j$  and  $k$  are the parents of  $i$ . The elements of the diagonal matrix  $D$  are the theoretical variances of the deviation of the breeding values of the individuals from the true full sib means. These depend on the information available :