

Wanneer zijn bloemplanten aan hun bestuivers gekomen?

Tekst Henk van der Scheer

Tegenwoordig vormen bloemplanten de grootste groep planten op aarde. Bloemplanten zijn gemakkelijk te herkennen: ze produceren allemaal bloemen. Toch is deze groep evolutionair gezien erg jong. Fossiele bloemplanten kennen we sinds het vroege Krijt, ongeveer 135 miljoen jaar geleden. Waarschijnlijk zijn bloemplanten toch wat ouder, maar hoeveel dan? Daarover verschillen onderzoekers van mening. Toch is dat van belang voor de vraag ‘Wanneer zijn bloemplanten aan hun bestuivers gekomen’. ‘En zijn dat dan honingbijen geweest?’ zullen immers zich afvragen.

Dateren

Het dateren van de ouderdom van soorten was van ouds het privilege van paleontologen die onderzoek doen aan fossiele resten en sporen van organismen. Datering met moleculair-genetische technieken bestond toen nog niet. In die ‘goeie ouwe’ tijd werd de ouderdom afgeleid van de aardlaag waarin de resten en sporen waren gevonden. In het begin van de huidige (21^e) eeuw maakten ook moleculair-genetische methoden het mogelijk om het ontstaan van organismen te dateren aan de hand van veranderingen (mutaties) in het DNA en/of RNA, het genetisch materiaal in iedere cel van een organisme. Daarvoor heb je meestal levende organismen nodig, omdat uit fossiele resten vaak geen genetisch materiaal meer is te verkrijgen. Bijen worden samen met wespen, bladwespen en mieren gerekend tot de groep van vliesvleugeligen (Hymenoptera), met in totaal meer dan 153.000 beschreven en vele onbeschreven insectensoorten, uiteenlopend van sluipwespen, parasitoïden, predators (rovers) en bestuivers. Voor insecten en dus ook bijen zijn dateringen te vinden in de publicaties van Misof e.a. (2014), Peters e.a. (2017) en Rehan (2021). Daarin staan vermeld de evolutie en tijdstippen van uiteengaan van alle belangrijke groepen, gebaseerd op een analyse van veran-

deringen in het DNA en/of RNA, met name veranderingen (mutatiefrequenties) van genen die voor eiwitten coderen (Misof e.a., 2014; Peters e.a., 2017) en een analyse van de aanwezigheid van zogenaamde transposons oftewel ‘springende genen’ in de chromosomen (Rehan, 2021). Dat laatste is met name belangrijk voor het ontrafelen van de gedragsgenetica. Aan beide methoden van dateren kleven voor- en nadelen (Van der Kooi en Ollerton, 2020).

De voordelen van onderzoek aan fossielen zijn dat deze informatie kunnen geven over vorm en rijkdom van een soort en over structuren die geëvolueerd zijn dan wel niet meer bestaan in huidige soorten. De datering is meestal vrij nauwkeurig vast te stellen door de datering van de aardlaag te bepalen waarin het fossiel zich bevindt. De beperking van het dateren van fossielen is, dat structuren lang niet altijd meer te herkennen zijn door het samendrukken van lichaamsdelen in aardlagen. Ook is van belang dat een soort al een tijdje geleefd moet hebben en het liefst in grote aantallen alvorens er voldoende materiaal beschikbaar is voor fossilisatie. Dat betekent dat een fossiele soort waarschijnlijk toch al wat eerder is ontstaan dan de datering van de aard-

Era	Periode	Tijdvak	Miljoen jaar geleden	Fauna en Flora
Kenozoïcum	Kwartair	Holoceen	0,01– heden	moderne mens
		Pleistoceen	2,6 – 0,01	mensachtigen
	Neogeen	Plioceen	5,3 – 2,6	mammoet, wolharige neushoorn
		Mioceen	23 – 5,3	sabeltandtiger
	Paleogeen	Oligoceen	34 – 23	apen, eerste honingbijen
		Eoceen	56 – 34	halfapen
		Paleoceen	66 – 56	sterke uitbreiding zoogdieren
Mesozoïcum	Krijt		145 – 66	eerste bloemplanten en bijen
	Jura		201 – 145	oervogel, eerste vogels
	Trias		252 – 201	eerste zoogdieren en dinosauriërs
Paleozoïcum	Perm		299 – 252	eerste coniferen, libellen
	Carboon		359 – 299	varens, eerste reptielen
	Devoon		419 – 359	eerste amfibieën en insecten
	Siluur		443 – 419	eerste vissen, schelpdieren
	Ordovicium		485 – 443	mossen, eerste landplanten
	Cambrium		541 - 485	trilobieten, eerste inktvissen

Geologische tijdschaal van en evolutie in het Eon (tijdvak) Fanerozoïcum

laag waarin het fossiel is gevonden.

Datering met moleculair-genetische technieken berust op het juist meten van de mutatiefrequentie van een of meer genen, dat wil zeggen meten hoe vaak mutaties voorkomen per tijdseenheid. Een probleem is dat die frequenties niet constant zijn in de tijd en dat die frequenties ook nog eens verschillen tussen soorten. In de praktijk blijkt dat metingen op basis van moleculair-genetische technieken de ouderdom van een organisme nogal eens overschatten.

Afgaande op fossielen zouden de bloemplanten (Angiospermae) moeten zijn ontstaan in het tijdperk van de Jura, ongeveer 175 miljoen jaar geleden, maar via moleculair-genetische technieken wordt bijvoorbeeld de orde van *Nymphaeales*, waarin de meest primitieve bloemplanten zijn gegroepeerd waaronder de waterlelies, gedateerd in het tijdperk van de Trias, ongeveer 225 miljoen jaar geleden. Overigens vond de explosieve uitbreiding van de bloemplanten plaats in het Krijt, een periode van 145-66 miljoen jaar geleden. Tegenwoordig omvat de groep naar schatting 250.000-400.000 soorten. Naaktzadigen (Gymnospermae), waaronder de orde van de Coniferen, gingen de bloemplanten vooraf. De allereerst landplanten, onder andere mossen, zijn vermoedelijk ontstaan in het Ordovicium, 485-443 jaar geleden.

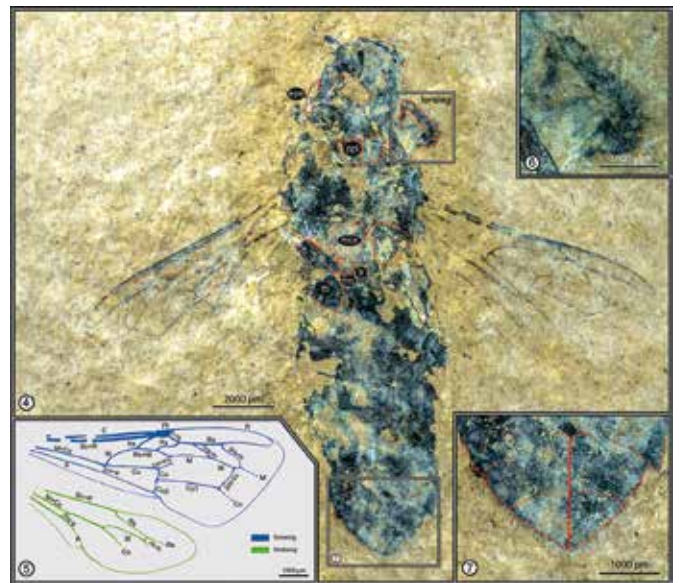
Bestuiving

Algemeen wordt aangenomen dat in het begin bestuiving van naaktzadigen door de wind en door het gespetter van waterdruppels tijdens regen de twee belangrijke bestuivingsmechanismen waren. Daarmee werd de voortplanting van planten ondersteund. Die vormen van bestuiving zouden later vervangen worden door insectenbestuiving, in het bijzonder bestuiving door bijen, vlinders, motten en vliegen (Michez e.a., 2012). De eerste bloemplanten zouden zijn bestoven door *Coleoptera* (kevers) en *Diptera* (tweevleugeligen zoals vliegen en muggen). Naderhand werd ook windbestuiving belangrijk voor bloemplanten. Gewoonlijk produceren die windbestuivers heel veel stuifmeel om de kans op een succesvolle bestuiving, het overbrengen van stuifmeel naar een stamper van dezelfde bloemsoort, zo groot mogelijk te maken. Voorbeelden van huidige windbestuivers zijn elzen, grassoorten, hazelaar en mais. In de evolutie van leven op aarde treedt nogal eens mutualisme op, dat wil zeggen een interactie tussen twee levensvormen waarbij beide voordeel hebben van die interactie (Bronstein e.a., 2006). Insectenbestuiving is zo'n vorm van mutualisme.

Als veel bloemplanten tegelijk bloeien en het aantal insectenbestuivers gering is dan zal competitie tussen de bloemplanten ontstaan om het aantrekken van één of meerdere bestuivers. Het aantrekkelijker maken van de bloemen voor bestuivers kan op meerdere manieren: het hebben van kleurige bloembladen, het produceren van geuren en suikerrijke nectar en het hebben van een afwijkende bloemvorm, zoals een lange bloembuis waardoor alleen langtongige bestuivers bij de nectar kunnen komen. Ook geeft een betere verdeling van de bloeiende soorten over de jaarlijkse bloeiboog iedereen meer kans op het aantrekken van een bestuiver.



Fossiel blad samengedrukt in steen. Foto Chris Briggs



Fossiele honingbij *Apis (Synapis) dalica* Engel & Wappler sp. n.
Bron: ZooKeys 775

Daarnaast zijn er bloemplanten, zoals appels en peren, die zowel worden bestoven door insecten als door de wind. Die planten 'eten van twee walletjes' en vergroten daardoor hun kans op bestuivingssucces. Nog weer anderen vergroten hun kans door zelfbestuiving. In dat geval 'valt' het stuifmeel op de stempel van dezelfde bloem.

Bijen

Bijen vormen de belangrijkste groep van dierlijke bestuivers met meer dan 16.000 soorten. Bijen zijn ontstaan in het Krijt, een periode in de aardse ontwikkeling van 145-66 miljoen jaar geleden. Bijensoorten uit de familie Melittidae zouden de oudsten zijn (Danforth e.a., 2006). Een bekende wilde bij uit deze familie is de kattenstaartdikpoot (*Melitta nigricans*) die vliegt op planten van de grote kattenstaart (*Lythrum salicaria*). Deze bij valt dan ook waar te nemen in de bloeiperiode van die planten. Dat is van juni tot in augustus. Honingbijen zijn echter in een jongere periode ontstaan. Dat heeft te maken met de ontwikkeling van socialiteit vanuit de solitaire gemeenschap van wilde bijen. Die evolutie weer spiegelt zich in de bouw van de verzameling van alle genen op de chromosomen (Rehan, 2021). Naast de DNA bouwstenen van de chromosomen, komt er ook DNA voor als



In het heden: foerageren op liguster. Foto Abe Maaijen

stukjes zogenaamde 'springende genen'. Dat zijn stukjes DNA in een chromosoom die van plaats kunnen verwisselen. Door het verspringen kunnen er veranderingen (mutaties) ontstaan en kan de hoeveelheid DNA toe- of afnemen. Dat zou in het verleden de reden geweest kunnen zijn om de overstap te maken van solitaire bijen naar sociaal levende honingbijen. Die sociale samenlevingsvorm (eusocialiteit) wordt gekarakteriseerd door de aanwezigheid van overlapende generaties, van coöperatieve broedzorg en van gespecialiseerde individuen die zich wel (koningin) of niet (werksters) voortplanten. Eusocialiteit komt voor bij sommige soorten insecten, zoals bijen, wespen en mieren, bij kreeftachtigen en bij zoogdieren.

Honingbijen

Net als bij bloemplanten is er ook bij honingbijen discussie over hun ontstaan. Ook hier hangt het af van de methode van dateren: door onderzoek aan fossielen wordt gedacht aan ruim 25 miljoen jaar geleden (Kotthoff e.a., 2013), maar met moleculair-genetisch onderzoek zouden de huidige honingbijsoorten voor het eerst ongeveer acht miljoen jaar geleden zijn verschenen (Whitfield e.a., 2006, Dogantzis e.a., 2021).

In voorgaande jaren is regelmatig over de verwantschap en afstamming en herkomst van honingbijen geschreven in ons lijfblad. Over de afstamming verschilden de diverse onderzoekers echter voortdurend. Ligt de herkomst van *Apis mellifera* nu in Azië, in Afrika of toch in Europa? De analyses van het DNA in de celkernen van diverse individuen van verschillende soorten nu levende honingbijen gaven inderdaad uitsluitel over de verwantschap, maar over de herkomst bleef men tot op vandaag verschillen. Met een ronkende titel "Thrice out of Africa ..." (Driemaal uit Afrika ..) werd Afrika als de bakermat van de honingbijen aangewezen (Whitfield e.a., 2006). Vorig jaar veranderde die titel boven een ander wetenschappelijk artikel echter in "Thrice out of Asia ..." (Driemaal uit Azië ...). Dat is boven een artikel waarvan Whitfield medeauteur was (Dogantzis e.a., 2021). Het opmerkelijke is dat Dogantzis e.a. (2021) weten dat er fossiele honingbijen zijn gevonden gezien de literatuurlijst bij hun artikel, maar dat ze die niet betrekken bij hun conclusies. Nee, ze richten zich op de huidige honingbijsoorten en hun conclusie is dan ook dat alle huidige honingbijsoorten uit Azië stammen, ook de Westerse honingbij *Apis mellifera* met alle ondersoorten.

Kroongroep

Een volgende vraag is natuurlijk: Waar komen dan de voorouders van die bijen vandaan? Daar geven onder andere de drie volgende publicaties een antwoord op: Misof e.a., 2014; Peters e.a., 2017 en Rehan, 2021. Bijen worden samen met wespen, bladwespen en mieren gerekend tot de groep van vliesvleugeligen (Hymenoptera), met in totaal meer dan 153.000 beschreven en nog vele onbeschreven insectensoorten, uiteenlopend van sluipwespen, parasitoïden, predatoren (rovers) en bestuivers. In genoemde publicaties staan vermeld de evolutie en tijdstippen van uiteengaan van alle belangrijke groepen, gebaseerd op een analyse van veranderingen in het DNA en/of RNA, met name veranderingen (mutatiefrequentie) van genen die voor eiwitten coderen (Misof e.a., 2014; Peters e.a., 2017) en een analyse van zogenaamde transposons oftewel 'springende genen' in de chromosomen (Rehan, 2021). Dat laatste is met name belangrijk voor het ontrafelen van de gedragsgenetica.

Fossiele (honing)bijen zijn vooral gevonden in Europa (Duitsland en Frankrijk), en dateren uit het late Oligoceen en het vroege Mioceen (ongeveer 28-20 miljoen jaar geleden). In die tijd heerste er een warm en nat klimaat. Tot op hoge breedtegraad heersten er tropische temperaturen en boven de poolcirkel was er een gematigd klimaat en groeide er loofbos. Een aantal fossielen bleek duidelijk kenmerken van honingbijen te hebben, zoals een stuifmeelkorfje aan hun achterpoten. Dat wordt algemeen gezien als kenmerkend voor honingbijen, maar soms ontbraken bepaalde eigenschappen om ze te kunnen rekenen tot één van de huidige soorten honingbijen die maar ongeveer acht miljoen jaar oud zijn. De oudere fossielen met enkele ontbrekende kenmerken moeten daarom tot de voorouders van de huidige soorten worden gerekend, tot de zogenaamde kroongroep (aangeduid met CMD; de eerste letter van de *Apis*-soorten *cerana*, *mellifera* en *dorsata*) die wel kenmerken heeft van de genoemde huidige soorten. Die CMD-groep omvat ook uitgestorven soorten zoals *Apis nearctica* uit de VS en *Apis henshawi* uit Duitsland. Die groep wijst op een zeer vroege aanwezigheid in Europa ver vóór het ontstaan van de soort *Apis mellifera* en ver voordat hier de moderne mens, *Homo sapiens*, leefde volgens Kotthoff e.a., 2013; zie ook Van der Scheer en Blacquièrre, 2021. ◆

Literatuurlijst zie aanvullingen op de NBV-site: bit.do/aanvullingen-bijenhouden

