

De achterkant van selectie

Een vergeten oorzaak van honingbijensterfte

Tekst Jacques J.M. van Alphen

Jacques van Alphen was hoogleraar dierecologie verbonden aan het Institute of Biology Leiden (IBL) en aan de Université de Rennes in Frankrijk. Hij is gespecialiseerd in evolutionaire ecologie en gedragsecologie. Van zijn hand verscheen in 2022 'Honingbijen: een natuurlijke en minder natuurlijke historie'. Hierin komen twee centrale thema's aan bod: de ontwikkeling van resistentie tegen varroa in bijenvolken en een pleidooi voor het behoud van de vroeger inheemse zwarte bij. Hij maakt duidelijk welke gevaren en bezwaren kleven aan het imkeren met exotische rassen. Hij toont zich daarbij geen voorstander van teelt in een gesloten populatie, zoals bijvoorbeeld plaatsvindt op paringsstations. In onderstaand artikel werkt hij de genetische kant van deze problematiek nader uit. In dit nummer deel 1 van dit artikel, in augustus volgt deel 2.

Inleiding

Meer dan 40 jaar na de invasie in West-Europa en Noord-Amerika veroorzaken varroa (*Varroa destructor*) en bijbehorende virussen nog steeds hoge sterfte, ondanks chemische bestrijding. Dit roept de vraag op waarom natuurlijke selectie niet heeft geleid tot resistentie van gehouden bijenvolken tegen de mijt in Europa. Die vraag wordt nog dwingender door het feit dat natuurlijke selectie snel heeft geleid tot volledige resistentie in Zuid-Afrika en Zuid-Amerika, maar niet op het noordelijk halfrond. In Zuid-Afrika verspreidde varroa zich snel en bereikte dichtheden tot 50.000 per bijenvolk, maar al na enkele jaren nam de infectie snel af, na 3 tot 5 jaar voor *A. mellifera capensis* en 5 tot 7 jaar voor *A. mellifera scutellata*, tot een niveau waarop varroa niet langer een probleem was (Allsopp 2001). De bijen hadden ook snel resistentie tegen het verkreukeldevleugelvirus (DWV) ontwikkeld (Souza e.a. 2021). Ook in Zuid-Amerika bleek dat snelle natuurlijke selectie resulteerde in verhoogde varroaresistentie en dat de Afro-Amerikaanse bijen een varroainfectie kunnen overleven zonder behandeling (Rozenkranz 1999; Frazier e.a. 2010; Calderón e.a. 2010; Medina en Martin 1999; Martin en Medina 2004; Pinto e.a. 2015).

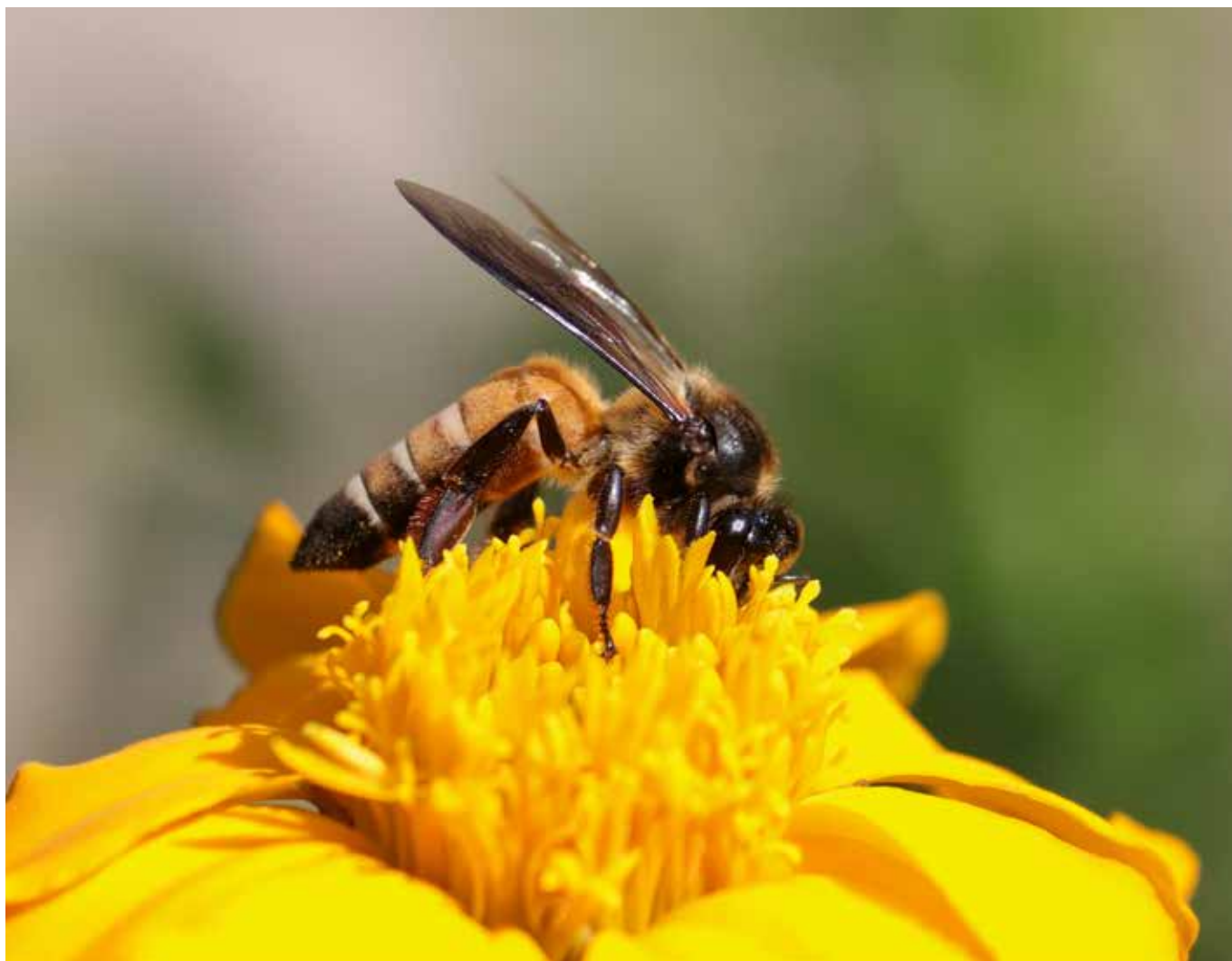
Een belangrijke voorwaarde voor de snelle evolutie van varroaresistentie is de aanwezigheid van wilde of verwilderde volken, die permanent blootgesteld worden aan selectie op varroaresistentie. De belangrijkste eigenschap die zorgt voor resistentie van honingbijen is varroaspecifieke hygiëne (Boecking e.a. 2000), door Amerikaanse onderzoekers *Varroa Sensitive Hygiene* (VSH) genoemd (Harbo en Harris, 2009). VSH is gevonden in alle populaties van varroaresistente bijen. Een tweede gedragskenmerk dat betrokken is bij resistentie tegen varroa is poetsgedrag (*grooming*) om volwassen mijten van volwassen werkbijen te verwijderen en te doden (Van Alphen en Fernhout 2020; Seeley, 2019).



Cape honey bee. Foto Canva-Binty

Aanvankelijk dacht ik dat het antwoord op de vraag waarom natuurlijke selectie het varroaprobleem in Europa en Noord-Amerika niet heeft kunnen oplossen nogal triviaal was. Immers, zowel Zuid-Afrika als Zuid-Amerika hebben hoge dichtheden wilde honingbijen, en gehouden bijen worden daar niet zo intensief beheerd. Bijna alle ingrepen door imkers remmen of verhinderen natuurlijke selectie. Bovendien zijn er veel minder wilde bijenpopulaties in Europa (Visick en Ratnieks, 2022) en in grote delen van Noord-Amerika. Deze verschillen tussen de halfronden zouden de verschillen in de evolutie van varroaresistentie kunnen verklaren.

Toch kan dit niet het complete verhaal zijn. Dat blijkt onder meer uit het onderzoek van de Zweedse onderzoeker Ingmar Fries (Fries e.a. 2003; Fries e.a. 2006). Hij onderzocht of natuurlijke selectie zou leiden tot resistentie tegen varroa en geassocieerde virussen wanneer imkers niet langer ingrijpen in het lot van bijenvolken. Hij verzamelde 150 volken die verschillende bijenrassen vertegenwoordigden die in Zweden werden gehouden: de 'Buckfast' hybride en selectielijnen van de ondersoorten *Apis mellifera carnica* en *A. mellifera ligustica*. Alle volken waren dus door imkers geselecteerd op wenselijke eigenschappen. De hoge sterfte en de observatie dat er geen allelen (= genvarianten) voor varroaspecifiek hygiënisch gedrag



Apis cerana. Foto Canva-Arn timer Ray

aanwezig waren in de overgebleven volken suggereren dat deze allelen ook niet voorkwamen in de 150 volken aan het begin van het experiment en omdat dit een grote steekproef is, dat er zeer weinig allelen voor VSH zijn in de Zweedse populaties van deze rassen. Er was ook geen bewijs van poetsgedrag tegen varroa in de overlevende volken (Locke 2016). De overlevende volken waren in het korte Zweedse seizoen varroatolerant en leken het vermogen te hebben om de voortplanting van mijten te verminderen (Lattorff e.a. 2015). De volken bleken ook meer tolerant voor het verkreukelde vleugelvirus (DWV) (Locke e.a. 2021). Toen ze naar elders werden verplaatst, was de overleving niet beter dan die van volken die niet waren blootgesteld aan natuurlijke selectie (Büchler e.a. 2014). In de meer dan 40 jaar dat varroa in West-Europa voorkomt, is verhoogde tolerantie voor het DWV slechts enkele malen gevonden (Büchler e.a. 2014; De Graaf e.a. 2020; Broecks e.a. 2019). Allelen voor resistentie tegen het DWV zijn dus, net als de allelen voor VSH, uiterst zeldzaam in rasbijen in Europa. De afwezigheid, of in ieder geval de extreme zeldzaamheid van dergelijke allelen, maakt evolutie van resistentie tegen varroa door natuurlijke selectie in Europese commerciële volken van *A.m.ligustica*, *A.m.carnica* en Buckfast erg moeilijk. In dit artikel wordt uitgelegd hoe resistentie-allelen zeldzaam zijn geworden of zijn verdwe-

nen uit beheerde honingbijenpopulaties in Europa (en waarschijnlijk ook in Noord-Amerika). Om te begrijpen hoe dat kan gebeuren, moeten we kijken naar de wapens die bijen door natuurlijke selectie ontwikkeld hebben tegen infectieziekten.

Hoe bijen zich verdedigen tegen infectieziekten

Door hun sociale levensstijl lijken honingbijen kwetsbaarder voor infectieziekten dan niet-sociale dieren. De hoge nesttemperatuur, de vele contacten tussen bijen in een volk en de frequente uitwisseling van voedsel betekenen dat ziekteverwekkers zich snel kunnen verspreiden. De eerste verdedigingslinie wordt gevormd door antibiotica in plantenharsen die de bijen verzamelen om propolis te maken. Een natuurlijk bijennest is omgeven door een omhulsel van propolis (Seeley 2019). Aangezien nectar en stuifmeel ook antiseptische en antibiotische stoffen bevatten, vormen voedselvoorraden van honing en stuifmeel een medicijnkast. Een volgende verdedigingslinie wordt gevormd door afweergedrag, zoals poets- en hygiënisch gedrag. De laatste verdedigingslinie tegen infectieziekten is het immuunsysteem van de bijen.

Bijen worden aangevallen door verschillende bacteriën, schimmels, microsporidia en virussen. Deze hebben een

korte generatietijd en populaties die veel groter zijn dan die van bijen. Als gevolg daarvan produceren ziekteverwekkers vaak mutanten, waarvan sommige kunnen ontsnappen aan bestaande immuunreacties. De vraag is dus hoe bijen zich kunnen wapenen tegen zulke nieuwe varianten.

Herschikking van zeldzame resistentie-allelen en ontwikkeling van nieuwe resistente genotypen

Honingbijen kunnen zich verdedigen tegen nieuwe ziekteverwekkers doordat ze deel uitmaken van een zeer grote populatie, die een reservoir vormt van vaak zeldzame varianten van genen (allelen genoemd). Hieronder wordt beschreven hoe bijen deze zeldzame allelen kunnen inzetten bij nieuwe verdedigingsmechanismen. Bovendien beschikken honingbijen over zeer efficiënte methoden om dergelijke allelen te combineren met die van andere genen, tot nieuwe resistente genotypen. Deze zijn het gevolg van twee ongewone kenmerken: het paringsgedrag van de honingbij en een uitzonderlijk hoge frequentie van genetische recombinatie.

Populatiestructuur

Natuurlijke selectie heeft het paringsgedrag van honingbijen gevormd. Bij gunstig weer ontmoeten darren en koninginnen elkaar op darrenverzamelplaatsen. Baudry e.a. (1998) onderzochten waar de darren in dergelijke darren-hangplekken vandaan komen. De darrenverzamelplaats die zij onderzocht werd bevolkt door darren uit wel 240 verschillende volken en er waren op één dag wel 12.000 darren aanwezig. De gebroeders Ruttner (Ruttner en Ruttner 1972) toonden aan dat de darren van één volk verschillende darrenverzamelplaatsen bezoeken. Jensen e.a. (2005) toonden aan dat darren waarmee een koningin paart wel 15 km van haar nest vandaan kunnen komen. Dit laat zien dat allelen zich ver kunnen verplaatsen in natuurlijke honingbijenpopulaties. Toch zijn de meeste paringen tussen koninginnen en darren afkomstig van dieren die minder ver reizen: negentig procent van de paringen vond plaats binnen een afstand van 7,5 km, en vijftig procent binnen 2,5 km. De 10% paringen tussen bijen die meer dan 7,5 km van elkaar vandaan wonen, zijn belangrijk voor de toegang tot zeldzame gen-varianten. De 90% die paart met partners op kortere afstand zorgt ervoor dat er lokale selectie en aanpassing kan plaatsvinden.

De resultaten van deze studies laten zien dat bijen onder natuurlijke omstandigheden deel uitmaken van een zeer grote goed-gemengde populatie. In een grote gezonde bijenpopulatie zijn er van de meeste genen meerdere allelen en sommige genen kunnen wel 37 allelen hebben (Hassett e.a. 2015). Sommige allelen komen vaak voor, terwijl andere minder vaak voorkomen of ronduit zeldzaam zijn. In kleine populaties gaan zeldzame allelen vaak bij toeval verloren, wanneer ze niet worden doorgegeven aan de volgende generatie. Dit proces wordt genetische drift genoemd. In grote goed-gemengde (*panmictische*) populaties kunnen zeldzame allelen heel lang behouden blijven. Algemene allelen zijn algemeen geworden door natuurlijke selectie. Daarom zijn ze op dit moment waarschijnlijk belangrijk voor de vitaliteit van de populatie. Allelen

kunnen zeldzaam worden als ze geen selectief voordeel bieden. Als het gaat om allelen van genen die betrokken zijn bij het immuunsysteem, kan een zeldzaam allel weer belangrijk worden om een nieuwe ziekteverwekker te bestrijden. Een voorbeeld van een zeldzaam allel dat tolerantie voor varroa geeft en door natuurlijke selectie bijna gefixeerd raakte, werd gevonden in de overlevende volken van het Gotland-experiment (Lattorff e.a. 2015).

Paring en zwermen

Het gedrag van vrouwtjes om met veel mannetjes te paren, wordt *polyandrie* genoemd. Bij honingbijen is de polyandrie extreem: jonge koninginnen paren met wel 10 tot 20 verschillende darren. Het sperma wordt goed gemengd in de spermatheca en wordt willekeurig gebruikt. De koninginnen gebruiken dus sperma van alle darren om hun eitjes te bevruchten (Haberl en Tautz 1998). Dit zorgt ervoor dat de werksters in een volk de nakomelingen zijn van veel verschillende vaders en dus verschillen in erfelijke eigenschappen. De daaruit voortvloeiende variatie kan de verspreiding van ziekteverwekkers in een volk beperken. Honingbijenvolken planten zich voort door deling. Honingbijen zijn uitzonderlijk in de zin dat de oude koningin het volk verlaat met de eerste en vaak enige zwerm. Een dochterkoningin neemt het oude nest over, waardoor de erfelijke samenstelling van het volk voor een groot deel verandert. De jonge koningin draagt 50% van de genen van de oude koningin, maar ze paart met een groot aantal darren, waardoor de nieuwe generatie werksters andere vaders heeft. Tijdens de aanwezigheid van de oude koningin verandert de erfelijke samenstelling van een bijenvolk niet. Ziekteverwekkers met grote populaties en een zeer korte generatietijd kunnen in deze periode echter evolueren en virulenter worden. Selectie binnen een volk gedurende zo'n relatief korte periode bevoordeelt meer virulente ziekteverwekkers omdat deze meer nakomelingen hebben. Wanneer de oude koningin wordt vervangen door een jonge, bevruchte koningin, komen er nieuwe allelen beschikbaar die mogelijk weerstand bieden tegen ziekteverwekkers die in het nest aanwezig zijn. De oude koningin migreert naar een nieuwe omgeving en ontsnapt zo aan een deel van de ziekteverwekkers. Selectie binnen volken op verhoogde virulentie van pathogenen is niet in tegenspraak met de theorie dat verticale transmissie (van één generatie naar de volgende) de evolutie van a-virulentie (hierdoor is een bepaalde ziekteverwekker niet in staat om ziekteverschijnselen te doen ontstaan) bevordert, terwijl horizontale transmissie (binnen een generatie, van het ene volk naar het andere) de evolutie van virulentie bevordert (Fries en Camazine 2001). Selectie op verminderde virulentie gebeurt over een langere tijdspanne door selectie tussen volken: volken met hoogvirulente pathogenen zullen sterven, terwijl volken met minder virulente pathogenen een grotere kans hebben om te overleven. De selectie tussen volken is sterker dan de kortdurende selectie binnen volken voor verhoogde virulentie. ●

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

