

De achterkant van selectie

Een vergeten oorzaak van honingbijensterfte

Tekst Jacques J.M. van Alphen

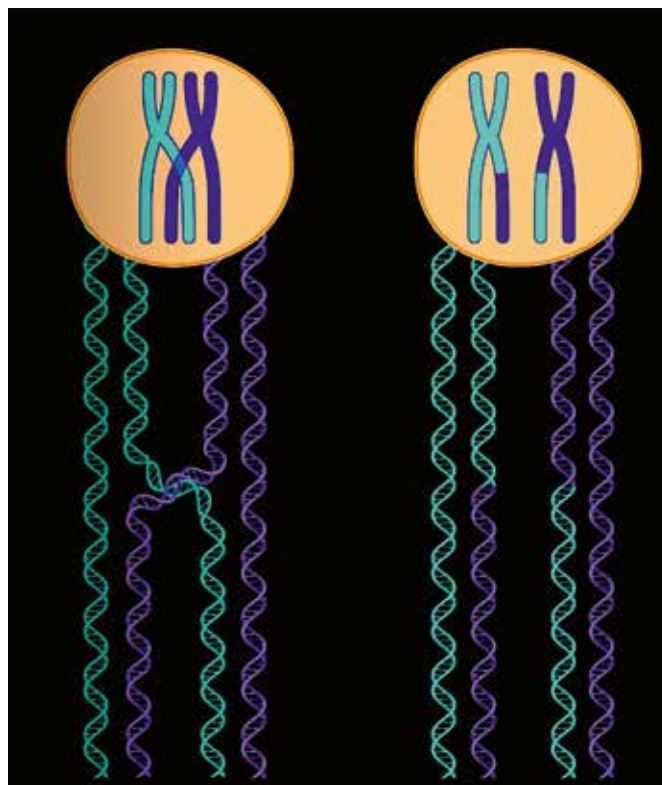
Jacques van Alphen was hoogleraar dierecologie verbonden aan het Institute of Biology Leiden (IBL) en aan de Université de Rennes in Frankrijk. Hij is gespecialiseerd in evolutionaire ecologie en gedragsecologie. Van zijn hand verscheen in 2022 'Honingbijen: een natuurlijke en minder natuurlijke historie'. 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 klevan aan het imkeren met exotische rassen. Hij toont zich daarbij geen voorstander van teelt in een gesloten populatie, zoals bijvoorbeeld plaatsvindt op paringsstations. In de vorige uitgave werkte hij de genetische kant van deze problematiek nader uit. In dit tweede deel bespreekt hij het tweede wapen dat bijen hebben in de strijd tegen ziekteverwekkers: het maken van nieuwe genotypen.

Nieuwe genotypen maken

Het tweede wapen dat bijen hebben in de strijd tegen nieuwe pathogenen is het vermogen om nieuwe genotypen te maken. Dit gebeurt tijdens de productie van eicellen: cellen met twee sets chromosomen (diploïde cellen) produceren dan de haploïde (met één set chromosomen) eicellen. In dat proces komen overeenkomstige chromosomen, geërfd van de twee ouders van de koningin, naast elkaar te liggen. Ze breken op bepaalde plaatsen en de fragmenten worden tussen de chromosomen uitgewisseld. Zo ontstaan nieuwe combinaties van allelen. Dit proces heet recombinatie en vindt plaats in alle organismen die zich seksueel voortplanten.

De extreme recombinatiefrequentie van honingbijen

Geen enkele diersoort heeft zo'n hoge recombinatiefrequentie als de honingbij, hoewel andere eusociale insecten, zoals mieren, termieten en hommels, ook een hoge recombinatiefrequentie hebben. Recombinatie gebeurt bij honingbijen meer dan tien keer vaker dan bij zoogdieren (Kent e.a. 2012; Beye e.a. 2016; Rueppell e.a. 2016). Dit roept de vraag op wat de adaptieve waarde is van zo'n hoge frequentie. Recombinatiefrequentie blijkt erfelijk te zijn en onderworpen te zijn aan natuurlijke selectie. Het maakt het mogelijk om gunstige allelen van verschillende genen samen te brengen op hetzelfde chromosoom, waardoor ze samen overgeërfd kunnen worden (Conlon e.a. 2018). Omdat het ook kan gebeuren dat een bestaande goede combinatie wordt verbroken door recombinatie, bestaat er een optimale recombinatiefrequentie. Akira Sasaki en Yoh Iwasa (1987) onderzochten hoe de optimale recombinatiefrequentie afhangt van de sterkte van selectie. Zij ontdekten dat de recombinatiefrequentie toeneemt



Recombinatie (schematische voorstelling)

naarmate de bedreiging door ziekteverwekkers toeneemt. Op basis hiervan kunnen we concluderen dat honingbijen meer bedreigd worden door ziekteverwekkers dan andere dieren. En dat is wat we al verwachtten op basis van hun levensstijl.

De verdedigingslinie van de honingbij

Een panmictische populatiestructuur (hierbij bestaat de populatie uit individuen die alle dezelfde kans hebben om aan de voortplanting deel te nemen) en een extreem hoge recombinatiefrequentie vormen samen een wapen in de strijd van honingbijen tegen nieuwe bacteriële of virale infecties. Door het paringsgedrag kunnen nieuwe zeldzame allelen worden ingezet, die vervolgens door recombinatie met bruikbare allelen van andere genen kunnen worden gecombineerd tot nieuwe genotypen. Op deze manier kunnen honingbijen compenseren voor hun tragere voortplanting en lagere populatiedichtheid dan die van bacteriën en virussen.

De kunstmatige selectie van rasbijen

Gewapend met het inzicht in hoe natuurlijke populaties honingbijen resistentie tegen nieuwe ziekteverwekkers kunnen ontwikkelen, kunnen we onderzoeken wat er mis gaat bij de selectie van rasbijen. Bijenhouders brengen

maagdelijke koninginnen naar paringsstations, waar ze worden geïnsemineerd door darren met gelijkaardige eigenschappen. Die darren zijn afkomstig van een beperkt aantal volken, waardoor hun koninginnen niet kunnen paren in een goed gemengde, grote populatie. Eigenschappen die imkers vooral willen zijn: een hogere honingopbrengst, minder agressie, minder neiging tot zwermen, en hygiënisch gedrag – allemaal gedragskenmerken die gebaseerd zijn op een groot aantal genen (Kendler en Greenspan 2006). Professionele imkers werken vaak met een aantal verschillende selectielijnen, die later gecombineerd kunnen worden om genetische variatie te garanderen. Selectie op gewenste eigenschappen is heel goed mogelijk, maar strenge selectie heeft bij honingbijen een prijs: namelijk een verminderde weerstand tegen nieuwe ziekten.

Het verlies van zeldzame allelen

Bij selectie op gewenste eigenschappen wordt een kleine steekproef genomen uit een grote populatie. Om bijvoorbeeld de honingopbrengst te verhogen, worden koninginnen vermeerderd uit volken die al een hogere honingopbrengst hadden dan andere volken. Deze procedure wordt dan gedurende meerdere generaties herhaald met de volken van de gekweekte koninginnen. Doordat allelen van genen niet allemaal even vaak voorkomen, is de kans dat een allel mee gaat in de selectie niet voor elk allel even groot. Algemene allelen hebben meer kans om in een steekproef opgenomen te worden dan zeldzame. Als gevolg hiervan verdwijnen zeldzame allelen bij voortdurende selectie. Dit geldt niet alleen voor allelen van genen die betrokken zijn bij eigenschappen waarop geselecteerd wordt, maar ook voor zeldzame allelen van alle andere genen. Daarnaast kan selectie op gewenste eigenschappen de kwetsbaarheid van bijen voor parasieten direct veranderen, bijvoorbeeld selectie op lage agressie, rustig gedrag en verminderde zwermneiging verhoogt de kwetsbaarheid van bijen voor varroa (Blacquière e.a. 2019) en voor Aziatische hoornaars (want agressie is nodig voor verdediging tegen hoornaars).

'Runs of Homozygosity'

In de regel worden gedragskenmerken beïnvloed door veel (>100) verschillende genen, ze zijn door veel verschillende genen bepaald (Guarna e.a. 2017). Veel gedragskenmerken worden gecodeerd door recessieve allelen en komen alleen tot uiting als ze homozygoot zijn. Selectie op zulke eigenschappen resulteert dus in homozygotie van genen die betrokken zijn bij de kenmerkwaarden. Naburige genen kunnen ook homozygoot worden als ze meeliften met geselecteerde gedragsgenen. De ernst van dit probleem in honingbijen is naar verwachting beperkt (Gmel e.a. 2023) in vergelijking met andere soorten. In een homozygote regio van het chromosoom leidt recombinatie niet tot nieuwe combinaties van allelen. Homozygotie belemmert dus de rol van recombinatie bij het creëren van nieuwe genotypen. Het belang van dit mechanisme in het verminderen van genetische variatie bij rasbijen is niet bekend, maar waarschijnlijk is het minder belangrijk dan dat van het verlies van zeldzame allelen.



Koningin met een bevruchtingsteken. Dit is het geslachtsorgaan van een dar die na de paring in het achterlijf blijft zitten. De dar overleeft dit niet.²

Ongewenste paringstechnieken

Om de geselecteerde kenmerken van rasbijen te behouden, is het noodzakelijk dat jonge koninginnen paren met darren van het zelfde ras. Dit wordt bereikt door jonge koninginnen te laten paren op een paringsstation (dat wil zeggen een geïsoleerd gebied, zoals een eiland) waar alleen darren aanwezig zijn van volken met bijen met dezelfde geselecteerde eigenschappen. Om deze reden kunnen rasbijen geen deel uitmaken van een panmictische populatie. De beperkte grootte van de populatie op een paringsstation betekent dat zeldzame allelen nog steeds door toeval verloren kunnen gaan. Veel van de technieken die imkers gebruiken zijn ook gebaseerd op kleine steekproeven uit een veel grotere populatie. Bijvoorbeeld het kweken van koninginnen uit een klein aantal jonge larven van slechts één koningin, of het gebruik van kunstmatige inseminatie, soms met het sperma van slechts één enkele dar (SDI, of single drone insemination). SDI is een instrument om de erfelijkheid bij honingbijen te bestuderen (Harbo en Hoopinggarner 1997; Harbo en Harris 1999). Deze techniek, die in Nederland wordt gebruikt door Arista Bee Research, is niet bedoeld voor selectie, omdat het leidt tot snel verlies van zeldzame allelen. Veel rasbijen worden al tientallen jaren op een dergelijke ongewenste manier gefokt. Het resultaat is dat rasbijen weliswaar de door imkers gewenste eigenschappen hebben, maar niet langer de genetische variatie bezitten om voldoende te reageren op nieuwe ziekteverwekkers of nieuwe varianten van reeds aanwezige ziekteverwekkers.

Andere kosten van selectie

Toen Nearman en van Engelsdorp (2023) een experiment uit de jaren zeventig herhaalden, ontdekten ze dat de mediane levensduur van honingbijen in de VS sinds de jaren zeventig is afgenomen, van gemiddeld 34,3 dagen tot 17,7 dagen. Ze schreven het verschil toe aan varroa en de negatieve effecten van chemische varroabestrijding. Er is

echter een alternatieve hypothese: namelijk dat selectie op een hogere honingopbrengst leidt tot een snellere stofwisseling, waardoor de bijen minder lang leven. Een snellere stofwisseling maakt het ook moeilijker om de winter te overleven. Het verhoogde energieverbruik van overwinterende bijen vermindert de toewijzing van energie aan immuunfuncties, waardoor de overwinterende bijen vatbaarder worden voor ziekte-infecties en het wintervolk meer bijen verliest.

De darrenplaag

Als het verlies aan genetische variatie dat nodig is om bijen resistent te maken tegen ziekten beperkt zou blijven tot het kweken van rasbijen, zou de schade aanvaardbaar zijn. Helaas zijn wilde honingbijen in West-Europa heel zeldzaam geworden, zodat wilde populaties niet langer kunnen fungeren als reservoirs van genetische variatie. Houders van rasbijen sturen hun maagdelijke koninginnen naar een paringsstation, maar laten alle darren die ze produceren vrij rondvliegen. Hierdoor wordt het bestaan van inheemse ondersoorten honingbijen bedreigd door genetische vervuiling.

De massale invasie van exotische darren die jaar na jaar wordt herhaald, belemmert ook de natuurlijke selectie op resistentie tegen bacteriën, virussen en andere ziekteverwekkers in de bijenpopulatie die vrij paart. Dit komt doordat exotische darren allelen hebben verloren die voor resistentie hadden kunnen zorgen. De herhaalde invasie van exotische darren uit rasvolken draagt dus bij aan het zeldzaam worden van resistentieallelen. Als deze zeldzaam zijn, kunnen ze verhinderen dat de goed-gemengde paringsstructuur via lokale natuurlijke selectie zorgt voor resistentie, doordat resistentieallelen weglekken naar naburige populaties met een snelheid die hoger is dan de lokale selectie ten gunste van deze allelen. Daarom moeten houders van rasbijen voorkomen dat hun darren ongecontroleerd paren.

Heterozygotie is geen goede maatstaf voor de gezondheid van de bij

Heterozygotie op zich wordt soms beschouwd als een goede maat voor de 'gezondheid' van een volk, maar dat is niet zo. Om uit te leggen waarom, gebruiken we het voorbeeld van Hassett e.a. (2018) van een gen met 37 allelen in een populatie van Ierse zwarte bijen. Stel nu dat 27 zeldzame allelen verloren gaan door selectie en dat de 10 die overblijven voorkomen met een frequentie van 0,1. Dan heeft slechts één op de 10 darren hetzelfde allel als de koningin. De kans is dan 1/10 dat een bevrucht eitje homozygoot is, dus de kans op heterozygotie is 0,9. Dat is een hoge waarde, terwijl 73% ($27/37 \cdot 100$) van de allelen verloren gaat tijdens selectie! Het voorbeeld is een beetje misleidend, omdat het slechts één locus beschouwt. De boodschap dat het beschermen tegen homozygotie het verlies van zeldzame allelen voor immuniteit niet voorkomt, geldt ook als je een groter aantal genen beschouwt. Als een bijenteler een aantal verschillende selectielijnen gebruikt om heterozygotie te behouden terwijl hij selecteert op een gewenste eigenschap, zullen de zeldzame allelen verloren gaan in elk van de lijnen!

Waarom de bijen ook sterven

In Europa overtrof de wintersterfte in het voorjaar van 2023 van honingbijenvolken ruimschoots de 10-20% die als normaal wordt beschouwd (Roggen en Groenewoud 2023). Het lijkt geen twijfel dat de sterfte van honingbijen ook te wijten is aan het gebruik van insecticiden (Fairbrother e.a. 2014; Fischer e.a. 2014), maar ook aan andere pesticiden zoals fungiciden. Herbiciden hebben een indirect negatief effect op bijen doordat de toepassing ervan heeft geleid tot het verdwijnen van bloeiende kruiden in akkers en weilanden. Daarnaast heeft de moderne landbouw geleid tot habitatverlies doordat het landschap is veranderd: verlies van heggen, vergroting van akkers en versnippering van habitats die geschikt zijn voor bestuivende insecten. Maar de hogere sterfte van beheerde bijenvolken is ook een gevolg van het feit dat rasbijen geen deel uitmaken van een grote vrij-parende honingbijenpopulatie en doordat de allelen die nodig zijn voor resistentie tegen nieuwe ziekten, zoals varroa en bijbehorende virussen, grotendeels uit deze rassen zijn verdwenen als gevolg van selectie door imkers.

Een oplossing

Als imkers alleen de inheemse ondersoorten zouden houden, zou het mogelijk zijn om de panmictische populatiestructuur te herstellen die nodig is om bijen weerbaar te maken tegen nieuwe ziekten. Bovendien, als we ervoor kunnen zorgen dat de inheemse honingbijen terugkeren naar onze bossen, hebben we niet alleen de beschikking over bijen van hobbyimkers maar ook wilde bijen om grote panmictische populaties te vormen. Professionele imkers kunnen dan bijen gebruiken die geselecteerd zijn op de eigenschappen die voor hun beroep gewenst zijn, zolang ze maar selecties van de inheemse ondersoorten gebruiken. Als de geselecteerde bijen van de professionele imkers kwetsbaar worden voor ziekten, kunnen ze de verloren allelen terughalen uit de panmictische populatie. ●

¹Naturalis Biodiversity Centre, The Netherlands; jacques.vanalphen@naturalis.nl.

²Foto Geoffrey R. Williams, Aline Troxler, Gina Retschnig, Kaspar Roth, Orlando Yañez, Dave Shutler, Peter Neumann, Laurent Gauthier, CC BY 4.0, via Wikimedia Commons

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

