

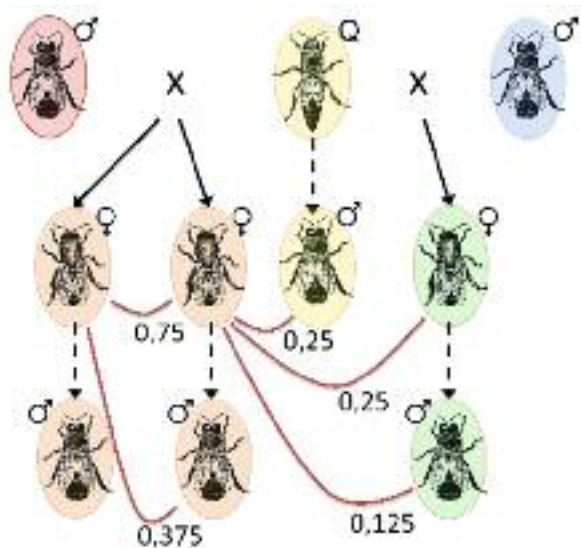
Succes heeft vele vaders

Waarom een jonge koningin het met meerdere darren doet

Theo Elzenga

“Hoeveel nichtjes wegen op tegen een dochter?” of “Hoeveel tantezeggers is een zoon waard?” zijn in de gewone wereld rare vragen. Maar niet binnen de erfelijkheidsleer ofwel genetica. Daar gaat het over de waarde van een zoon of neef voor het doorgeven van de eigen genen. In deze aflevering leg ik uit wat genetisch het effect is van het fenomeen dat een koningin tijdens de bruidsvlucht met meerdere darren paart. En hoe dat verklaart waarom in een volk de meeste eieren die uitkomen door de koningin zijn gelegd en die van een werkster bijna nooit tot een dar uitgroeien. Het blijkt dat werksters zich in het volk als Stasi-agenten gedragen: iedereen houdt iedereen in de gaten. En dat heeft alles te maken met de meervoudige paring van de koningin.

Als we aan iemand willen uitleggen hoe de familiebanden in elkaar zitten, dan hebben we het over: vader-zoon, tante-neef, neef-nicht, enz. Voor een geneticus is het belangrijk om te weten wat de genetische verwantschap in dat soort relaties is. Hoeveel van de genetische aanleg van een vader vind je terug in een zoon of dochter? En hoeveel komt die aanleg overeen tussen een tante en haar nichtje? Bij alle zoogdieren en dus ook bij mensen is het niet zo moeilijk. De helft van het genetisch materiaal van een ouder wordt overgedragen aan de kinderen. De helft van dat van de vader en de helft van dat van de moeder, samen weer een complete set. Zo kan je uitrekenen dat de verwantschap tussen ouder en kind 0,5 (50%) is, tussen grootouder en kleinkind 0,25, tussen broer en zus 0,5, tussen halfbroer en -zus 0,25, tussen neef en nicht 0,125 en tussen identieke tweelingen 1,0.



Figuur 1. Mate van verwantschap tussen werksters onderling en tussen werksters en mannetjes die afkomstig zijn uit onbevuchte eitjes van respectievelijk een koningin, een volle zus en een halfzus. Doorgetrokken pijlen: nakomelingen uit een paring (bevuchte eitjes, dus werksters). Onderbroken pijlen: nakomelingen uit een onbevuchte eitje. De getallen naast de gebogen, rode, lijnen geven exact de onderlinge verwantschap weer. De kleuren symboliseren de verwantschap tussen de verschillende groepen (rode dar, gele koningin en blauwe dar).

Verwantschap in een bijenvolk

Bij de honingbij ligt het anders. Omdat een dar uit een onbevuchte eitje komt, heeft een dar in plaats van een dubbele maar een enkele set chromosomen, de dragers van de genetische informatie. Hij heeft van elk gen maar één enkele kopie, terwijl werksters en koningin er van elk twee hebben (van eikel en spermacel elk één). Dochters krijgen de helft van hun erfelijk materiaal van hun vader. Omdat die maar een enkele set genen heeft, wordt die in zijn geheel via de spermacel overgedragen aan de dochter. De andere helft van het genenmateriaal van een dochter is afkomstig van de koningin. Omdat die een dubbele set heeft, waarvan maar de helft wordt overgedragen aan de dochter, is de relatie tussen moeder en dochter 0,5 terwijl die tussen dar en dochter dus 1,0 is. Twee zusters die bovendien dezelfde dar als vader hebben, zijn daardoor voor 0,75 'aan elkaar gelijk'. Uitleg: via de dar zijn hun genen in ieder geval al voor de helft identiek en voor de andere, van de koningin afkomstige helft zijn ze elk 0,5 gelijk, dus van moeders kant uiteindelijk voor de helft van de helft. Samen 0,75.

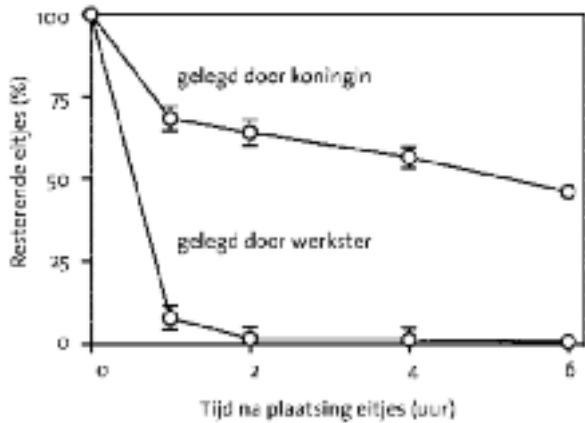
Zussen én halfzussen

Het wordt nog ingewikkelder: de koningin paart tijdens de bruidsvlucht met meerdere darren. Onder de werksters kun je dus volledige zussen vinden (die zoals we boven zagen voor 0,75 verwant zijn), maar er zijn ook halfzussen aanwezig. Die hebben een andere dar als vader (de helft van hun genen is dus in ieder geval al van elkaar verschillend) en die helft van de genen die ze van hun gemeenschappelijke moeder krijgen, is weer 0,5 gelijk. De verwantschap tussen deze halfzussen is dus maar 0,25.

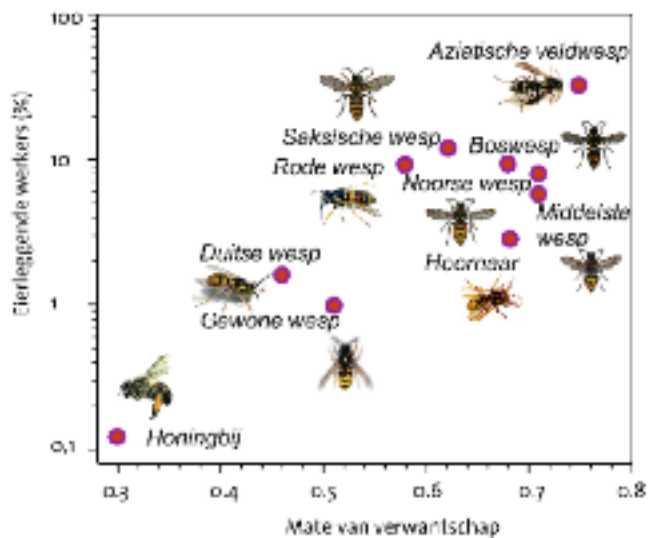
In figuur 1 staan alle verwantschappen tussen de nakomelingen van de werksters - zussen en halfzussen - en hun eventuele zonen - weergegeven. Merk op dat de verwantschap van een werkster met een dar uit een ei gelegd door een koningin (hun beider moeder) 0,25 is, indien gelegd door een volle zus 0,375 en indien gelegd door een halfzus maar 0,125.

Overleven: zorg dat je je genen doorgeeft

Bij de voortplanting draait alles om het doorgeven van zoveel mogelijk genen van jezelf aan de volgende generatie. Omdat een werkster voor de helft dezelfde genen heeft als haar moeder de koningin, draagt ze door haar zorg voor het broed van de koningin indirect ook bij aan het doorgeven van eigen eigenschappen. Als die koningin een onbevuchte ei legt, dan is die werkster daar 0,25 mee verwant. Deze redelijk hoge verwantschap maakt het op zich interessant genoeg om zich in te spannen voor een goede verzorging van die larven. Maar een werkster is zelf ook in staat om een onbevuchte ei te leggen. Met haar eigen ei heeft zij een verwantschap van 0,5, dus als ze keus heeft: meewerken aan het grootbrengen van het ei van de koningin of er zelf een leggen, dan zal ze het laatste kiezen. Vanuit evolutionair perspectief gedacht dan. Op dezelfde manier gedacht zal ze ook liever het ei



Figuur 2. Afname van het aantal eitjes in een raat, ingehangen in een volk op tijdstip 0. De afname van de van werksters afkomstige eitjes is veel sneller en completer dan die van eitjes afkomstig van een koningin.



Figuur 3. Relatie tussen de verwantschap van werksters van verschillende soorten en percentage eierleggende werksters. Bij een soort met onderling weinig verwante werksters, zoals de honingbij, is de sociale controle zo groot dat het praktisch niet voorkomt dat werksters leggen. Bij soorten met sterke onderlinge verwantschap legt een groot deel van de werksters.

Anarchistische werksters

Wat er gebeurt als werksters elkaar niet meer onder controle houden, zien we bij bijen met een genetische afwijking. Deze zgn. anarchistische werksters hebben bijzondere eigenschappen:

- 1 hun eieren worden door andere werksters niet herkend als werkstereieren, waarschijnlijk doordat de geur ervan op die van de koningin lijkt;
- 2 ze zijn niet agressief tegen leggende werksters;
- 3 de eierstokken van anarchistische werksters zijn volledig ontwikkeld. Normaal wordt dat onderdrukt door het koninginnenferomoon. Waarschijnlijk zijn anarchistische werksters minder gevoelig voor dat feromoon. Het eindresultaat is, dat de meeste darren in het volk zonen zijn van werksters.

Onbevuchte werkstereieren

De drie 'zelfzuchtige-werkster'eigenschappen zijn niet te wijten aan één enkele mutatie, maar hebben elk hun eigen genetische achtergrond. Dat deze drie mutaties bij elkaar komen in een volk is – gelukkig – vrij zeldzaam. Volken met anarchistische werksters hebben weinig kans op overleven. Ze maken veel vaker koninginnencellen aan, maar vaak met onbevuchte werkstereieren. Tegen het eind van het seizoen bestaat 80% van het volk uit darren en het is daarmee ten dode opgeschreven.

van een volle zus (waarmee ze een verwantschap heeft van 0,375) verkiezen boven dat van haar moeder. Dus waarom leggen die zussen niet allebei zoveel mogelijk eitjes?

Zussen worden 'tegen elkaar opgezet'

Hier komt de truc van de meervoudige bevruchting om de hoek kijken. Een werkster weet namelijk niet wie haar volle zus en wie haar halfzus is, er staat bij wijze van spreken geen verwantschapscijfer op het ei. Met de eieren van halfzussen heeft een werkster maar een verwantschap van 0,125. En dat is veel lager dan die met de eitjes van de koningin, 0,25. Stel dat een koningin met 10 darren heeft gepaard (in werkelijkheid doet ze dat met 10 tot 20 darren), dan zijn er 9 keer zoveel halfzussen als volle zussen. Als een werkster een eitje legt is de kans dus groot dat dat vanuit het perspectief van een potentiële broedverzorgster door een halfzus gebeurt. Die eitjes hebben voor haar genetisch gesproken nauwelijks waarde: de gemiddelde verwantschap met een eitje van een werkster is domweg te laag. Meewerken aan het grootbrengen van een werksterzoon is dus nadeliger dan verzorgen van een zoon van de koningin.

Praktijk getoetst aan theorie

Onderzoekers hebben waargenomen dat eitjes van eierleggende werksters door andere werksters worden verwijderd (figuur 2) en tegen eierleggende werksters wordt agressief opgetreden. Maar is de relatief lage verwantschap tussen werksters inderdaad de verklaring van dat gedrag?

Deze vraag is op een bijzonder elegante manier beantwoord door Wenseliërs en Ratnieks. Zij vergeleken verschillende sociale soorten waarvan de koninginnen met een enkele, een paar of met veel mannetjes paren. De soorten verschillen daardoor in de mate van verwantschap tussen de werksters. Gevonden werd dat er, als de werksters gemiddeld sterk met elkaar verwant zijn, veel eierleggende werksters voorkomen (figuur 3). En dat er, als ze sterk in verwantschap verschillen, zoals bij de honingbij, nauwelijks eierleggende werksters aanwezig zijn. In die soorten wordt door de werksters bovendien als een soort politieagenten tegen de 'eierlegsters' opgetreden. Precies zoals de theorie voorspelt.

Onderling politieoptreden

Dat de werksters elkaar ervan weerhouden eitjes te leggen is in het voordeel van de koningin. Het zou voor haar onmogelijk zijn alle werksters in haar eentje onder controle te houden. Dat het onderlinge politiewerk effectief is, blijkt wel uit de volgende cijfers: van alle werkers legt 99,99% geen eitjes. Van alle onbevuchte eitjes in een volk is 7% afkomstig van die 0,01% werksters die leggen. Van deze eitjes komt het zelden tot een volwassen dar: slechts 1 op de 1000 is niet afkomstig van de koningin.

Andere voordelen van veelmannerij

Dat de koningin met meerdere darren paart heeft nog andere voordelen. Zie o.a. het artikel van Marie José Duchateau in Bijenhouden maart 2009, blz. 10. Succes heeft bij de in volken levende honingbij dus inderdaad vele vaders.

Voor literatuur zie:

www.bijenhouders.nl >tijdschrift >aanvullende info > oktober.