



Edito

Redactie

Het is alweer eind juli. De excursie van 6 juli naar Friesland was gezellig en leverde gegevens op uit vier uurhokken en in deze FF kunt u de resultaen vernemen. Op 7 september is er nog een excursie gepland, dit keer naar het zuidwesten van Noord-Brabant. Iedereen heeft inmiddels per e-mail al een eerste aankondiging ontvangen. Zie ook de agenda.

Uiteraard zien we uw bijdragen voor het derde nummer van deze jaargang (te verschijnen eind van dit jaar) weer tegemoet.

**André van Loon, Jinze Noordijk & Michiel Hemminga, Redactie
Forum Formicidarum, p/a jinzenoordijk@hotmail.com**

Genetische diversiteit en samenwerking

E. Judith Slaa

Socialiteit

Socialiteit, een samenlevingsvorm waarbij organismen in (permanente) groepen leven, vinden we bij allerlei dieren. Voorbeelden zijn leeuwen die gezamenlijk jagen, bavianen die in grote groepen leven, vogels die groepsgewijs foerageren en mensen die meestal in kleine groepen wonen en vaak in grote organisaties werken. Binnen zulke groepen zien we vaak een taakverdeling tussen individuen, die de groep als eenheid efficiënter zou moeten laten functioneren. In veel gevallen is het van belang dat individuen hun gedrag op elkaar afstemmen, zodat ze gezamenlijk hun prooi kunnen grijpen, zich kunnen verdedigen of onderdak kunnen bouwen.

In de groep van hoogsociale insecten, waar bijvoorbeeld de honingbijen *Apis mellifera* en mieren onder vallen, is socialiteit nog verder ontwikkeld en is er ook taakverdeling met betrekking tot de voortplanting. Meestal is de voortplanting voorbehouden aan één vrouwtje van de groep (de koningin), waarbij de andere vrouwtjes helpen (werksters). Doordat zulke groepen (kolonies) meestal bestaan uit nauw verwante individuen (moeder + dochters) kunnen de werksters toch hun



genen indirect doorgeven aan het nageslacht door het helpen van hun moeder, die immers deels dezelfde genen bezit (*indirect fitness benefits*, Hamilton 1964). Hoge genetische verwantschap binnen de groep lijkt inderdaad nodig geweest te zijn voor de evolutie van hoge socialiteit, waarbij sommige individuen hun eigen voortplanting opgegeven hebben (Hughes et al. 2008). Echter, in de loop van de evolutie heeft ongeveer een derde van alle soorten een hogere genetische diversiteit binnen de kolonie ontwikkeld, doordat koninginnen met meerdere mannetjes zijn gaan paren (polyandry, bv. honingbijen), of omdat meerdere koninginnen samen zijn gaan leven (polygyny).

Genetische diversiteit

Lange tijd was het onduidelijk waarom koninginnen met meerdere mannetjes zouden paren, aangezien de nadelen duidelijk leken: bijvoorbeeld grotere kans om ziektes op te lopen en grotere kans op predatie doordat de koningin langer buiten het nest is. Baanbrekend onderzoek van de laatste tien jaar heeft echter aangetoond dat hogere genetische diversiteit binnen de kolonie het functioneren en dus de fitness van de kolonie kan verbeteren (o.a. studies van de groep van Tom Seeley aan honingbijen). Dit was heel belangrijk, omdat het kan verklaren waarom honingbijkoninginnen met zo veel (gemiddeld 18!) mannetjes paren. Echter, de volgende vraag rijst dan al gauw op: waarom hebben niet alle soorten een hogere diversiteit ontwikkeld? Immers, de meerderheid van de hoogsociale insecten heeft nog steeds kolonies met een lage genetische diversiteit (dus een hoge verwantschap) tussen de individuen.

Genetische diversiteit en koloniesucces

Hoge genetische diversiteit kan koloniesucces (overleving en voortplanting) verhogen. Recente studies hebben aangetoond dat dit op verschillende manieren een effect kan hebben. Ten eerste lijkt het de resistentie tegen ziektes te verhogen. Dit positieve effect is aangetoond in honingbijen, mieren en wespen, en lijkt tot nu toe dus universeel te werken. Ten tweede lijkt het de sociale organisatie in honingbijkolonies te verbeteren. Genetisch diverse kolonies zijn beter in staat om de temperatuur in het nest te handhaven (Jones et al. 2004), ze verzamelen meer nectar en stuifmeel, en ze produceren meer broed, koninginnen en mannetjes (o.a. Matilla & Seeley 2007, 2010). Echter, er bestaan ook studies die zulke effecten niet vinden, en tot nu toe zijn de positieve effecten van genetische diversiteit op kolonie organisatie alleen aangetoond voor honingbijen.



Genetische diversiteit en sociale organisatie in *Myrmica rubra*-kolonies

Tijdens mijn postdoctoraal onderzoek heb ik gekeken naar het effect van genetische diversiteit op het functioneren van kolonies van de gewone steekmier *Myrmica rubra*, een algemene soort in Europa. De koninginnen paren facultatief met meerdere mannetjes. Wilde kolonies variëren daardoor sterk in genetische diversiteit en variëren ook sterk in koloniegrootte (enkele honderden tot duizenden werksters per kolonie). Het is hierdoor een ideale soort om de rol van genetische diversiteit te bestuderen.

Kolonies werden geïmporteerd uit Duitsland en in het lab gehuisvest. Deze kolonies waren relatief klein (≤ 180 werksters) en bevatten slechts één koningin. Door maandelijkse tellingen gedurende een jaar werd de koloniegroei bijgehouden (aantallen werksters en larven). Tijdens twee nestmigratie-experimenten werd de snelheid van migratie gemeten. De gemiddelde genetische verwantschap tussen werksters werd berekend na de observaties met behulp van microsatellietanalyse van 16-32 werksters per kolonie.

Genetische diversiteit en koloniegroei

Kolonies met een hogere genetische diversiteit hadden minder larven aan het eind van het groeiseizoen dan kolonies met een lagere genetische diversiteit, zowel voor het totaal aantal larven als gemeten per volwassen mier (per capita larven). Dit is dus het tegenovergestelde van wat studies aan honingbijen laten zien, waar hogere genetische diversiteit leidt tot de productie van meer broed.

Het effect van genetische diversiteit op koloniegroei (de toename in aantal werksters tijdens het groeiseizoen) was complexer en hing af van koloniegrootte. In kleinere kolonies (minder dan 120 werksters + larven) had genetische diversiteit een negatief effect op koloniegroei. In grotere kolonies was dit effect verdwenen. Het effect van genetische diversiteit op kleine kolonies was dus weer het tegenovergestelde van wat studies aan honingbijen laten zien. Echter, honingbijkolonies zijn zeer groot en onze resultaten laten zien dat het effect van genetische diversiteit op koloniegroei afhangt van koloniegrootte. Het zou dus kunnen zijn dat in grotere kolonies van *M. rubra* eenzelfde positief effect van genetische diversiteit op koloniegroei bestaat als gevonden in honingbijen.

Een meta-analyse van tot nu toe gepubliceerde insectenstudies toont aan dat koloniegrootte inderdaad een sturende rol kan hebben gespeeld in de evolutie van hogere genetische diversiteit: soorten met grotere kolonies vertonen over het algemeen een hogere genetische diversiteit dan soorten met kleinere kolonies. Het



zou zeer interessant zijn om te onderzoeken of een dergelijke correlatie ook voor andere diergroepen bestaat.

Genetische diversiteit en nestmigratie

Nestmigratie is een sociale taak waarbij de gehele kolonie betrokken is. Tijdens nestmigratie is de kolonie kwetsbaar voor predatie en andere externe factoren zoals hitte en lage luchtvochtigheid, die uitdroging tot gevolg kunnen hebben. Als het oude nest verwoest is, is snelle migratie naar een nieuw veilig nest dus van groot belang. De snelheid van migratie lijkt daarom een goede indicator te zijn voor de mate van sociale organisatie. Van nature migreren kolonies van *M. rubra* regelmatig, vooral als ze nog klein zijn. Tijdens de twee experimenten dwongen we de kolonies om te migreren door het oude nest te vernielen (open halen en een fel warm licht erop schijnen, zie figuur 1). In het eerste experiment kwamen de twee nieuwe nestplaatsen pas beschikbaar ná het vernielen van het oude nest. In het tweede experiment waren de twee nieuwe nestplaatsen al beschikbaar vóór het vernielen van het oude nest.

In het eerste experiment, waar de werksters eerst nog een nieuw nest moesten zoeken nadat hun oude nest vernield was, waren kolonies met een hogere genetische diversiteit langzamer in het migreren naar een nieuw nest. Dit kan gedeeltelijk verklaard worden doordat kolonies met een hogere genetische



Figuur 1 Opstelling van de migratie-experimenten. **Links:** Experimentele opzet, met links in de bak het opengehaalde oude nest waarop een fel warm licht schijnt, en rechts in de bak twee nieuwe nestplaatsen (reageerbuisjes, één doorzichtig en één omwikkeld met rood folie). **Rechts:** Detail van het oude nest. Werksters zijn bezig het broed uit het oude nest te halen en slaan het tijdelijk op tegen de buitenrand van het oude nest waar het minder licht en warm is, alvorens het naar een van de nieuwe nestplaatsen te brengen (foto's Judith Slaa)



diversiteit langzamer waren in het vinden van een nieuwe nestplek. Echter, in het tweede experiment, waar kolonies al een nieuw nest gevonden hadden voordat ze moesten migreren, waren kolonies met een hogere genetische diversiteit sneller in het migreren naar een nieuw nest. Dit geeft dus aan dat het effect van genetische diversiteit op migratiesnelheid afhankelijk is van de context.

Conclusie

Deze resultaten laten zien dat genetische diversiteit zowel positieve als negatieve effecten kan hebben op het functioneren van de groep, en dat het effect afhankelijk is van **groeps grootte** en **context**. Dit kan helpen verklaren waarom sommige soorten wel een verhoogde genetische diversiteit hebben ontwikkeld, maar andere soorten niet. Meer kennis over het effect van genetische diversiteit op het functioneren van de groep kan ons helpen begrijpen onder welke (sociale) omstandigheden genetische diversiteit evolutionair gezien gewenst is en wanneer juist niet.

Dankwoord

Deze studie is uitgevoerd aan de Universiteit van Leeds, in samenwerking met Bill Hughes en Paula Chappell, en is mogelijk gemaakt door een fellowship van de Daphne Jackson Trust, gefinancierd door NERC (Natural Environmental Research Council, UK).

Verwijzingen

Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-52.

Hughes, W.O.H., B.P. Oldroyd, M. Beekman & F.L.W. Ratnieks 2008. Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality. *Science* 320: 1213-1216.

Jones, J.C., M.R. Myerscough, S. Graham & B.P. Oldroyd 2004. Honey bee nest thermoregulation: diversity promotes stability. *Science* 305: 402-404.

Mattila, H.R. & T.D. Seeley 2007. Genetic diversity in honey bee colonies enhances productivity and fitness. *Science* 317: 362-364.

Mattila, H.R. & T.D. Seeley 2010. Promiscuous honeybee queens generate colonies with a critical minority of waggle-dancing foragers. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 64: 875-889.

E. Judith Slaa, A.M.G. Schmidlaan 60, 2343 BH Oegstgeest,
judith.slaa@naturalis.nl