

Bijdrage aan de cursus Specialist/Leraar Koninginnenteelt 2014/2015

I Teeltwaardeschatting en selectie

II Selectie op Varroatolerantie

III Beebreed

E.W. Brascamp

pim@brascamp.nl

13 december 2014

Deel I: Teeltwaardeschatting en selectie¹

Vooraf: jargon

In onderstaande tabel heb ik samengevat welke begrippen ik gebruik met daarbij welke termen gebruikt worden in de Nederlandse fokkerij en wat die begrippen zijn in het Duits en het Engels.

| Hier gebruikt | Gangbaar in de fokkerij | | |
|---------------------|--|------------------|-------------------------------------|
| | Nederlands | Duits | Engels |
| Teeltdoel | Fokdoel | Zuchtziel | Breeding goal Breeding objective |
| Basisteelt | Basisfokkerij, kernfokkerij, nucleusfokkerij | Basiszucht | Nucleus |
| Vermeerderingsteelt | Vermeerdering | Vermehrung | Multiplier |
| Gebruiksteelt | Productiefase | Produktionsstufe | Commercial |
| Teeltprogramma | Fokprogramma | Zuchtprogramm | Breeding programme |
| Teeltwaarde | Fokwaarde | Zuchtwert | Breeding value |
| Totaalteeltwaarde | Totaalfokwaarde | Gesamtzuchtwert | Aggregate genotype |

a. Inleiding: begrip teelt- of fokprogramma

Teeltwaardeschatting en selectie zijn twee onderdelen van een teeltprogramma. Een teeltprogramma is een verzameling activiteiten die erop is gericht elke generatie weer betere bijenvolken te krijgen. Dit gebeurt door elke generatie systematisch de betere volken te selecteren om van na te telen. Dat systematisch selecteren vindt vaak plaats binnen een gesloten populatie.

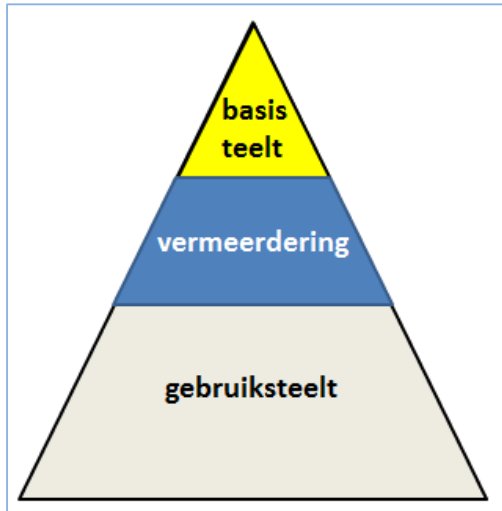
Alvorens in te gaan op onderdelen van een teeltprogramma, eerst iets over de positie van een teeltprogramma in de context van erfelijke verbetering van onze bijen. Dit omdat er veel meer bijenvolken zijn dan er deelnemen aan een teeltprogramma in de zin van systematische selectie. Mijn eerste observatie gaat over vermeerdering van eenmaal verbeterd materiaal (volken/koninginnen); mijn tweede observatie gaat over het toepassen van kruising in relatie tot bijenverbetering. Na aldus teeltprogramma's een plek te hebben gegeven tegen de achtergrond van de imkerijpraktijk, gaat de

¹ Deel I is onder meer gebaseerd op voordrachten die ik heb gehouden in Noordlaren (Buckfast Belangen Verenigd Noord, 1 februari 2014) en Brussel (Symposium "Tolerantieteelt", 10 mei 2014)

rest van deze bijdrage aan de cursus Specialist koninginnenteelt over verschillende onderdelen van teeltprogramma's, in het bijzonder teeltdoel, teeltwaardeschatting en selectie.

Teeltprogramma en vermeerdering en gebruik van verbeterd materiaal

In de situatie van landbouwhuisdieren plaatst men teeltprogramma's vaak in een zogenaamde



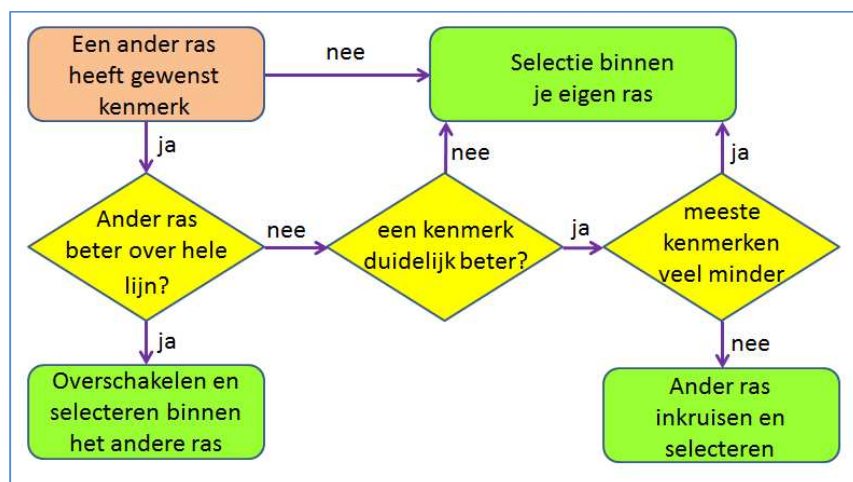
Figuur 1. De productiepiramide

productiepiramide (Figuur 1). In deze figuur wordt het teeltprogramma aangeduid als basisteelt. Daar vindt de erfelijke verbetering van bijvoorbeeld legkippen plaats. In de vermeerderingsfase wordt die verbetering vermenigvuldigd, terwijl in de gebruiksfase – in dit geval - eieren worden geproduceerd. Over het algemeen is het aantal dieren in de basisteelt veel kleiner dan in de vermeerdering en dat weer veel kleiner dan het aantal dieren in de gebruiksfase. In de bijenhouderij is de situatie in principe net zo, maar daar zijn vaak de basisteelt en de vermeerdering niet gescheiden. Tot de basisteelt en vermeerdering rekenen we dan immers die door selectie bezig zijn steeds betere bijenvolken te krijgen (basisteelt) en bovendien als vermeerderaar

optreden doordat gebruiksimkers af en toe al dan niet bevruchte koninginnen van hun afnemen. Wanneer een groep imkers een teeltprogramma wil opzetten is het goed om vanaf het begin na te denken over de vermeerdering: Hoe kunnen andere imkers profiteren van het verbeterde materiaal?

Teeltprogramma en kruising

Bij landbouwhuisdieren (in het bijzonder varkens en pluimvee) vindt basisfokkerij plaats binnen –wat men noemt zuivere- rassen of lijnen. Die worden dan vaak in de vermeerderingsfase (op zogenaamde vermeerderingsbedrijven) onderling gekruist, terwijl in de gebruiksfase (productiebedrijven) kruisingen gebruikt worden voor de productie van bijvoorbeeld eieren. Op die manier wordt enerzijds geprofiteerd van systematische erfelijke verbetering in de basisteelt en anderzijds van kruisingseffecten (heterosis bijvoorbeeld). In deze paragraaf wil ik selectie en kruising wat ruimer bespreken aan de hand van Figuur 2. Daarin zijn allerlei keuzes samengebracht die gemaakt moeten



Figuur 2. Selectie binnen een ras of kenmerken uit een ander ras inkruisen?

worden als men wil starten met een teeltprogramma. Figuur 2 gaat over de situatie dat je wilt selecteren binnen een ras maar toch de vraag stelt of buiten dat ras wat aan verbetering te halen is. In Figuur 2 worden een aantal vragen stapsgewijs langsgelopen. De eerste vraag, linksboven in de figuur, is: Is er een ras met een eigenschap die je graag

in je eigen ras wilt hebben. Als voorbeeld kan Varroatolerantie dienen. Als er een ras is dat die eigenschap in hoge mate heeft, en je eigen ras niet, dan kan je die vraag met “ja” beantwoorden. Vervolgens is een logische vraag of dat andere ras beter is over de hele lijn, voor vrijwel alle kenmerken die je van belang vindt. Is dat het geval, dan kan je maar beter overschakelen op dat andere ras. Is dat niet zo, dan is de vraag of het andere ras duidelijk beter is dan je eigen ras of slechts een beetje beter. Is het maar een beetje beter (terwijl het voor andere eigenschappen minder is, want anders had je de vorige vraag met “ja” beantwoord) dan kan je beter selecteren binnen je eigen ras met eventueel extra aandacht voor –in dit voorbeeld- Varroa. Is dat andere ras duidelijk beter voor dat ene kenmerk, dan zou je je kunnen afvragen of dat andere ras voor de meeste andere kenmerken duidelijk minder is. Wanneer dat het geval is, levert kruisen met dat ras een voordeeltje op (qua Varroa in dit voorbeeld) maar veel nadelen (die andere kenmerken) en voor je dat allemaal door teelt en selectie weer recht hebt gezet ben je zoveel generaties selectie kwijt, dat je ondertussen beter binnen je eigen ras had kunnen selecteren. Alleen wanneer dat andere ras overigens tamelijk vergelijkbaar is met je eigen ras (slechts een beetje minder voor sommige eigenschappen) dan is inkruisen en selecteren in die nieuwe gemengde populatie een goed idee. Binnen die nieuwe gemengde populatie gelden dan weer de regels die voor een teeltprogramma: teeltwaardes schatten en selecteren. Dat inkruisen is bij wijze van spreken een ‘eenmalige’ kwestie. Men doet dat even een jaar of een paar jaren, maakt die mengpopulatie, en start vervolgens het teeltprogramma met die dan gevormde mengpopulatie.

Mijn conclusie uit Figuur 2 is dat het zelden interessant is een kenmerk uit een ander ras in te kruisen omdat de nadelen meestal groter zijn dan de voordelen.

Interessant is natuurlijk dat Buckfast (inmiddels op te vatten als een ras of zo men wil een lijn) ontstaan is door het inkruisen van allerlei rassen in de van oorsprong zwarte Engelse bij. Of het werkelijk inkruisen is van Lingustica in de oorspronkelijke Engelse bij of dat de Engelse bij in wezen vervangen is door Ligustica valt te bezien, maar in elk geval zijn er in latere jaren bijenrassen uit allerlei windstreken aan toegevoegd. De vraag is of broeder Adam dat achteraf ook gedaan zou hebben wanneer hij minder tijd ter beschikking had gehad.

Ik praat in deze cursus niet over het systematisch kruisen van verschillende rassen of lijnen waarbij er basisteelt bedreven wordt met twee of meer rassen of lijnen en in de gebruiksfase gebruik gemaakt wordt van kruisingen. Theoretisch is daar van alles over te zeggen maar ik laat het achterwege omdat systematisch kruisen me in de bijenhouderij niet voor de hand lijkt liggen. Daar is een veel hogere organisatiegraad voor nodig dan in de bijenwereld gangbaar is. Bovendien willen de meeste imkers niet zo iets ingewikkelds.

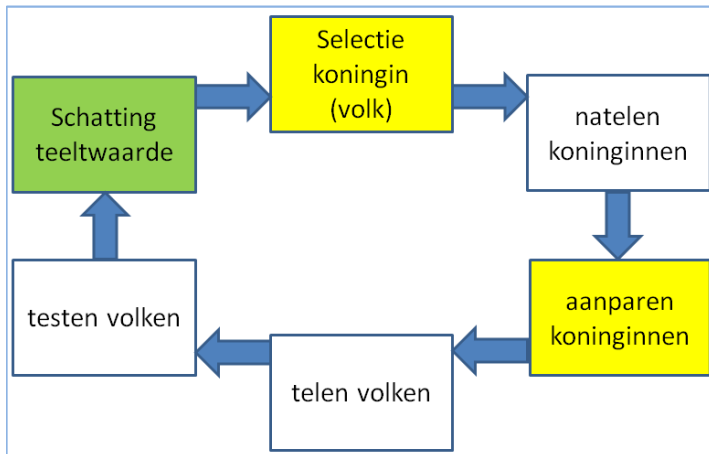
b. De theorie van teeltprogramma's binnen een ras of een lijn

Telen en selectie (teeltkeus) is een cyclisch gebeuren dat plaatsvindt in opvolgende generaties. In principe zijn de activiteiten elke generatie hetzelfde en de doelstelling van selectie is dat gaandeweg, naarmate de generaties voortschrijden, de bijenpopulatie beter wordt. In Figuur 3 is één zo'n cyclus weergegeven.

Allereerst bespreek ik de figuur door de ogen van een individuele koninginnenteler. Daarna vanuit het perspectief van een programma van samenwerkende imkers.

De teeltcyclus voor een individuele teler

Om de figuur te bespreken begin ik bovenaan, bij de selectie van een koningin, of eigenlijk een volk.



Figuur 3. De teeltcyclus met daarin het telen, twee momenten van selectie (de koningin en de aanparing) en één moment van de schatting van teeltwaarde (groen)

Op grond van de kwaliteit ofwel de prestaties van het volk kan een teler het volk kiezen dat hem het meest bevalt (of de volken die hem het beste bevallen). Dat is een **eerste**

selectiestap: het selecteren van de favoriete koningin. Van die koningin kan hij een aantal jonge koninginnen natelen en die paren met darren van gewenste afstamming. Dat is een **tweede selectiestap**: het selecteren van de darren waarmee wordt gepaard. Eigenlijk selecteert men geen darren maar de volken die de darren produceren, darrenvolken met hun

koningin. Dat aanparen vraagt bij bijen bijzondere aandacht omdat van nature jonge koninginnen bevrucht worden tijdens de bruidsvrucht, door tot wel twintig darren. Zonder voorzorgsmaatregelen zal de afstamming van die darren niet bekend zijn waardoor die selectiestap niet tot zijn recht komt. Wat sterk uitgedrukt: Selecteren zonder de darrenkant in de hand te hebben heeft geen zin. De kwaliteit van de volken wordt steeds weer teruggeworpen door het inbrengen van onverbeterde erfelijke aanleg van de darren.

Wil je de darrenkant echt beheersen, dan zijn er twee alternatieven. 1^e de imker gaat met zijn jonge koninginnen naar een bevruchtingseiland of landbevruchtingsstation waar darrenvolken staan van bekende afstamming en kwaliteit. 2^e De jonge koninginnen worden bevrucht door middel van kunstmatige inseminatie met sperma van darren uit volken met bekende afstamming en kwaliteit. Na het paren komt de stap van het telen van volken met daarin de jonge bevruchte koninginnen. Het doen van waarnemingen aan die volken vindt over het algemeen het volgende jaar plaats, na het in- en uitwinteren, en het doel van het waarnemen is inzicht te krijgen in de kwaliteit van de koninginnen en hun volken. Op basis daarvan kan vervolgens weer besloten worden van welke koninginnen na te telen.

In veel gevallen vindt die keuze plaats op grond de waarnemingen zoals die zijn gedaan, zonder verdere bewerking van die waarnemingen. Beter is het de waarnemingen te analyseren en te vertalen in een geschatte teeltwaarde waardoor een veel beter inzicht verkregen wordt in de *vererfbare* waarde van de volken. Dit is van belang omdat de waarnemingen als zodanig niet alleen beïnvloed worden door de genetica van de koningin en haar volk, de erfelijke aanleg, maar ook door omgevingsinvloeden.

In een aparte paragraaf ga ik in op de methodiek van het schatten van teeltwaardes.

De teeltcyclus als onderdeel van een teeltprogramma

Onder een teeltprogramma wordt verstaan een programma met als doel de bijenpopulatie als geheel erfelijk te verbeteren, dat wil zeggen de volken van de deelnemende telers en imkers. Het makkelijkst kan dat worden voorgesteld als een samenwerking van diverse telers die elk voor zich werken aan de verbetering van hun bijenstapel, maar die ook gezamenlijk bijdragen een verbetering

van de populatie als geheel. De teeltcyclus in een selectieprogramma is niet anders dan voor een individuele imker. Figuur 3 geldt dus ook voor een teeltprogramma.

Er zijn echter wel verschillen en het belangrijkste verschil is dat binnen het programma besloten moet worden van welke koningin darrenvolken op bevruchtingseilanden komen te staan of van welke darrenvolken sperma ter beschikking komt voor kunstmatige inseminatie. Zo gezien is de tweede hierboven beschreven selectiestap, de selectie ten behoeve van paring, een beslissing op programmaniveau. Weliswaar beslist de individuele imker zelf naar welk bevruchtingsstation hij reist met z'n jonge koninginnen, of met welke sperma hij koninginnen insemineert, maar welke volken er op de bevruchtingsstations staan is voor de individuele imker een gegeven waarmee hij simpelweg te maken heeft. De beslissing welke volken er staan is een beslissing die op programmaniveau plaatsvindt.

Een ander verschil is dat een individuele imker zijn eigen lijn kan trekken, zelf kan bepalen welke eigenschappen van zijn volken hij belangrijk vindt en welke minder belangrijk. Op programmaniveau moet daar echter een zekere overeenstemming over bestaan zodat er systematisch gewerkt kan worden aan verbetering van de bijenstapel in een bepaalde richting. Die richting wordt aangeduid als het *teeltdoel* en is een belangrijk beleidsonderdeel van een teeltprogramma als geheel.

Dat met een teeltprogramma van samenwerkende telers meer te bereiken is dan door individuele imkers is een kwestie van schaal. Wanneer er veel telers samenwerken komen er jaarlijks gegevens beschikbaar van een grote hoeveelheid koninginnen met hun volken, waaruit de besten geselecteerd kunnen worden voor de bezetting van de bevruchtingsstations. Zo'n scherpe selectie is voor een geïsoleerde teler nooit haalbaar omdat hij slechts kan kiezen uit een beperkt aantal (namelijk zijn eigen) volken. Ook kunnen teeltwaardes voor individuele koninginnen nauwkeuriger geschat worden wanneer de gegevens verzameld door samenwerkende telers en in samenhang met elkaar worden geanalyseerd. Door het grote aantal volken kan scherper worden geselecteerd én de analyse biedt nauwkeuriger inzicht in de erfelijke aanleg van de selectiekandidaten.

c. Onderdelen van een teeltprogramma

In deze paragraaf wordt ingegaan op twee onderdelen van een teeltprogramma die eerder al aan de orde kwamen, namelijk het *teeltdoel* en de *teeltwaardeschatting*. Bovendien wordt besproken welke factoren de snelheid van erfelijke verbetering beïnvloeden.

Teeltdoel = richting

Het teeltdoel is het geheel van eigenschappen waarop men de bijenvolken wil verbeteren. Het geeft een richting weer. Bijvoorbeeld: een hogere honingopbrengst, een sterkere mate van zachtaardigheid, het beter kunnen omgaan met de Varroamijt. Het idee is niet zozeer het streven naar de "perfecte bij" maar het geleidelijk aan verbeteren van de hele bijenstapel voor diverse eigenschappen. Algemeen gesteld zijn er drie groepen eigenschappen te onderscheiden:

- Eigenschappen die te maken hebben met honingopbrengst
- Eigenschappen die te maken hebben met gedrag (van belang voor het omgaan met de bijen)
- Eigenschappen die te maken hebben met weerstand tegen ziekten en plagen

In honingopbrengst komt heel veel samen, want aspecten als haaldrift en gezondheid van werksters spelen een rol, de grootte van het volk en daarmee van het broednest en daarmee het legvermogen van de koningin. Wat het ideale teeltdoelkenmerk is wat betreft honingopbrengst kan onderwerp van discussie zijn. Misschien dat levensproductie als teeltdoel een goede keuze is. Bovendien is die

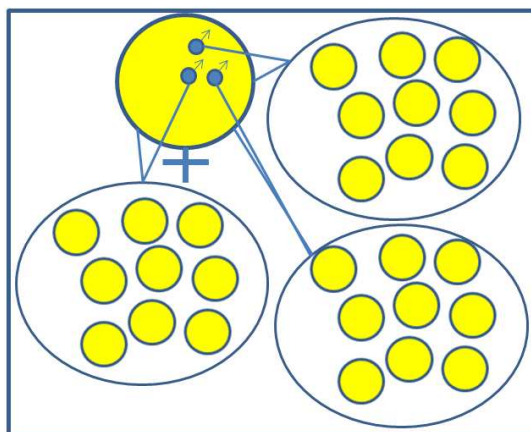
keuze een mooi voorbeeld van het feit dat men noodgedwongen soms wat anders *meet* dan het teeltdoelkenmerk: Men meet bijvoorbeeld de opbrengst in het eerste productiejaar of misschien in de eerste twee. Maar zeker niet de levensproductie, omdat de koningin per definitie dood is wanneer ze haar levensproductie heeft voltooid en dus nateelt niet mogelijk is.

Bij gedrag kan gedacht worden aan eigenschappen die te maken hebben met agressiviteit en zachtaardigheid, maar ook zwermtraagheid.

Bij weerstand tegen ziekten en plagen over de vatbaarheid voor kalkbroed of de capaciteit om te gaan met de Varroamijt. Net zoals bij honingopbrengst is het bij Varroatolerantie de vraag hoe dat kenmerk in het teeltdoel zit. Het kan misschien opgevat worden als de combinatie van de eigenschap van werksters om met Varroa besmet broed op te sporen en te verwijderen, plus de eigenschap van broed om de voortplanting van mijten te verminderen, plus het poetsgedrag van werksters waardoor het instappen van mijten in broed wordt belemmerd, etcetera. Je zult nooit al die individuele onderdelen kunnen meten maar bijvoorbeeld op gezette tijden het aantal gevallen mijten tellen of een maat voor hygiënisch gedrag meten. Ik kom daar in deel II op terug.

Teeltwaardeschatting

Om te kunnen bespreken hoe teeltwaardeschatting in zijn werk gaat is het allereerst van



Figuur 4. Schematische weergave van een volk met daarin de koningin (de grote bol), bevrucht door drie darren (de kleine donkere bolletjes) en drie groepen werksters die allemaal dochters zijn van de koningin, maar waarbij elke groep afstamt van een andere dar.

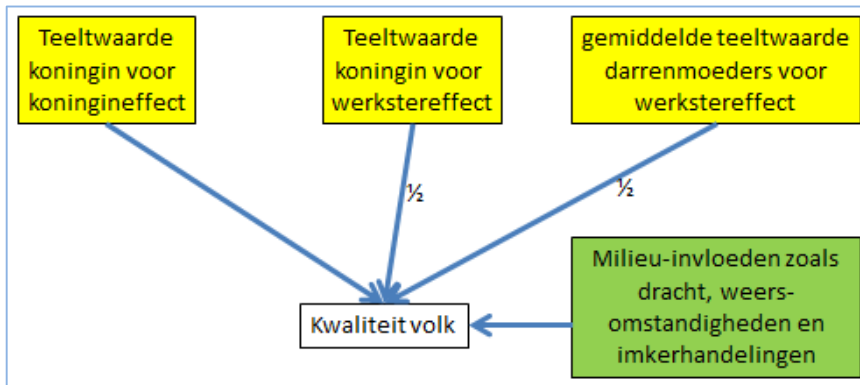
belang te bezien wat de teeltwaarde eigenlijk voorstelt. De teeltwaarde van een koningin is gedefinieerd als de verwachte kwaliteit voor een bepaalde eigenschap van haar nakomelingen onder gemiddelde omgevingsomstandigheden nadat de koningin is aangepaard met gemiddelde kwaliteit darren. (Wanneer nakomelingen gehouden worden onder heel goede omstandigheden mag men betere resultaten verwachten dan de teeltwaarde aangeeft en ook wanneer de koningin wordt gepaard met uitstekende darren dan is dat het geval. Zijn de omstandigheden minder, of zijn de darren van mindere kwaliteit dan geldt het omgekeerde.)

Nu is het is van belang helder te krijgen over welke koninginnen we het precies hebben en over welke nakomelingen. Figuur 4 stelt een volk voor met daarin (linksboven getekend) een koningin die is bevrucht met drie darren. In het volk komen daardoor erfelijk gezien drie werkstergroepen voor die allemaal

afstammen van die ene koningin, maar waarbij elke groep afstamt van een verschillende dar. In werkelijkheid is er in een volk geen sprake van drie groepen werksters maar van 10 tot 20.

Wanneer we het hebben over de verwachte kwaliteit van nakomelingen dan hebben we het eigenlijk over de verwachte kwaliteit van een volk. Honingopbrengst, gedrag en ziekteverstand manifesteren zich immers op het niveau van een volk, niet op het niveau van een individuele werkster in dat volk of van de individuele koningin in dat volk. Wanneer we het dus hebben over de teeltwaarde van een koningin, dan hebben we het over de verwachte kwaliteit van het volk met werksters die van haar afstammen, van het volk dus waarvan ze zelf ook onderdeel uitmaakt. De

kwaliteit wordt dus niet bepaald door één dier maar door de samenwerking van tienduizenden werksters plus hun koningin.



Figuur 5. Erfelijke en milieu-invloeden op de kwaliteit van een volk

Figuur 5 laat zien hoe de kwaliteit van een volk tot stand komt. In de figuur is te zien dat de kwaliteit van een volk beïnvloed wordt door erfelijke factoren (geel) en door omgevingsinvloeden (groen). Er zijn velerlei omgevingsinvloeden. Die hebben te maken met dracht- en

weersomstandigheden, de werkwijze van de imker, ziektedruk en dergelijke.

Erfelijk gezien is in een bijenvolk enerzijds sprake van de invloed van de koningin doordat ze via het uitscheiden van feromonen het gedrag van haar volk beïnvloedt. Ook is het van belang hoeveel eitjes ze per dag legt. Kenmerken dus die beïnvloed worden door de erfelijke aanleg (teeltwaarde) van de koningin zelf, waardoor de koningin zelf invloed uitoefent op eigenschappen van het volk. We noemen dat *koningineffect*. Anderzijds is er sprake van de erfelijke aanleg van de werksters die bepaalt hoe de werksters zich gedragen, hoe het gesteld is met hun haaldrift, of ze in staat zijn met *Varroa* besmette cellen op te sporen en op te ruimen, en dergelijke. We noemen dat *werkstereffect*, dat erfelijk gezien voor de helft bepaald worden door de erfelijke aanleg (teeltwaarde) van de koningin en voor de andere helft door de erfelijke aanleg van de darren die bepaald wordt door de gemiddelde teeltwaarde van de darrenmoeders.

Over het algemeen is het werkstereffect op kenmerken als honingopbrengst, zachtaardigheid of *Varroatolerantie* wat groter dan het koningineffect, maar beide zijn van belang. Een tamelijk ingewikkelde situatie waarmee we bij de teeltwaardeschatting rekening moeten houden. Er bestaan echter goede rekenmethoden om, rekening houdend met de specifieke situatie bij bijen, teeltwaardes inclusief de onderscheiden effecten, te schatten. Die methodes vergelijken in principe volken met andere volken op dezelfde standplaats (onder dezelfde milieu-omstandigheden). Het genetische niveau van de standplaats wordt bepaald door, rekening houdend met de stamboom van de volken, de standplaats te vergelijken met andere standplaatsen. Momenteel is er maar een programma in de wereld waar met zo'n methode teeltwaardes via computermatige statistische berekeningen geschat worden, namelijk *Beebreed*. Daarop wordt in deel III ingegaan.

Factoren die van invloed zijn op de snelheid van erfelijke verbetering

In deze paragraaf schets ik globaal de factoren die de snelheid van erfelijke verbetering beïnvloeden. In Figuur 6 worden ze samengevat. Het driehoekje spreken we uit als 'delta', algemeen symbool voor 'toename'. Bovenaan de figuur staan naast elkaar twee formules waarmee de jaarlijkse erfelijke vooruitgang voor een kenmerk kan worden voorspeld. De ene betreft de situatie waarin je ouderdieren (koninginnen en moeders van darrenvolken) selecteert met bekende teeltwaarde. De verwachte jaarlijkse erfelijke vooruitgang is dan groter naarmate de gemiddelde teeltwaarde van de ouderdieren hoger is. Je zou ook kunnen zeggen: wanneer de selectiedruk hoger is. Bovendien is de jaarlijkse erfelijke vooruitgang hoger naarmate het generatie-interval korter is, dwz wanneer

generaties elkaar sneller opvolgen. De formule kan ook anders worden weergegeven, en staat

$$\Delta G = \frac{\text{teeltwaarde ouders}}{\text{generatieinterval}} = \frac{\text{nauwkeurigheid} \cdot \text{druk} \cdot \text{variatie}}{\text{generatieinterval}}$$

| ΔG | Erfelijke vooruitgang per jaar |
|-------------------|---|
| Nauwkeurigheid | Erfelijkheidsgraad Herhaalde waarneming Waarneming aan zustersvolken (of verdere familie) Relatie met teeltdoelkenmerk |
| Druk | Selectie van top x% |
| Variatie | Erfelijke variatie teeltdoelkenmerk |
| Generatieinterval | Leeftijd ouders bij geboorte volgende generatie |

Figuur 6. Factoren die de jaarlijkse erfelijke verbetering beïnvloeden

ernaast. De gemiddelde teeltwaarde van de ouders is hier letterlijk en figuurlijk het product van hoe nauwkeurig de teeltwaarde is geschat, hoe hoog de selectiedruk is, en hoe groot de erfelijke variatie (de genetische term is spreiding van de teeltwaarde) is. De nauwkeurigheid van de teeltwaardeschatting is hoger naarmate de erfelijkheidsgraad van het kenmerk hoger is of

naarmate er vaker herhaald is gemeten. Wanneer je bijvoorbeeld de mijtval in het voorjaar drie keer telt in plaats van 1 keer dan zal de geschatte teeltwaarde nauwkeuriger zijn. Bovendien wordt de nauwkeurigheid hoger naarmate meer familie-informatie wordt meegenomen. Dus niet alleen metingen aan het volk zelf, maar ook die aan zustersvolken, het oudervolk en volken die verder weg in de stamboom zitten. Bovendien (maar dat wordt wel eens vergeten) wordt de nauwkeurigheid beïnvloed door de mate waarin het gemeten kenmerk iets zegt over het teeltdoelkenmerk. Bijvoorbeeld wordt de nauwkeurigheid van teeltwaardeschatting voor het kenmerk “levensproductie honing” hoger wanneer je niet alleen de opbrengst van het eerste productiejaar meet maar ook die van het tweede productiejaar.

De formule voor ΔG is een heel krachtig hulpmiddel om na te denken hoe een verbeteringsprogramma optimaal in te richten. Een bepaalde maatregel is meestal gunstig voor één van de factoren maar ongunstig voor een ander. Heel algemeen geldt bijvoorbeeld dat een langer generatie-interval vaak samengaat met een lagere selectiedruk (als je langer wacht zijn er minder selectiekandidaten in leven) terwijl aan de andere kant de nauwkeurigheid van teeltwaardeschatting hoger is (je kunt meerdere jaren meten). Om optimale keuzes te maken moet rekening gehouden worden met dit soort plussen en minnen en dan ook nog door tegelijk naar alle kenmerken te kijken die in het teeltdoel zitten.

Teelttechnische bespiegeling over: Met diversiteit naar het doel. Prof Karsten Münstedt, Prof Philip Teischfischer, Gerhard Fasolin (2014). ADIZ 1: 22-24

Het artikel van Münstedt e.a. breekt in wezen een lans voor een grote diversiteit van werksters binnen een volk. Niet te verwarren met de algemene discussie over biodiversiteit. Die laatste discussie gaat over de wenselijkheid van aan de plaatselijke omstandigheden aangepaste, locale, rassen.

Ik waag me niet aan speculatie over de wenselijkheid koninginnen te bevruchten met darren van verschillende rassen. Wel wil ik enige bespiegeling wijden aan de diversiteit van het volk binnen een ras in afhankelijkheid van het paringssysteem.

Ik vertaal de diversiteit van werksters binnen een volk als de gemiddelde familieverwantschap tussen die werksters. Ik vergelijk drie situaties: De situatie 1. dat de bevruchtende darren niet verwant zijn (voortgekomen uit verschillende volken die niet verwant zijn), 2. Beebreed, en 3. de kinderen van een mensenechtpaar, en heb de volk-interne verwantschap uitgerekend. Opgemerkt zij dat binnen Beebreed het gebruikelijk is dat de darrenvolken op bevruchtungsstations nateelt zijn van één en hetzelfde volk waardoor de werksters binnen Beebreedvolken meer verwant zijn dan wanneer de darren onverwant zouden zijn. In onderstaande tabel wat cijfers.

Tabel. De **gemiddelde verwantschapsgraad² van werksters in een volk** (bij de menskinderen: in een gezin) afhankelijk van het aantal bevruchtende darren en het aantal vaders (=darrenproducerende volken). De gemiddelde verwantschapsgraad is gegeven voor de situatie 1^e dat de darren onverwant zijn en 2^e voor Beebreed

| | honingbij | | | | mens |
|--|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| Aantal darren | 18 | 18 | 18 | 3 | |
| Aantal vaders | 18 | 10 | 30 | 3 | 1 |
| Verwantschapsgraad bij onverwante vaders | 0,29 | | | 0,50 | 0,50 |
| Verwantschapsgraad bij vaders als bij Beebreed | | 0,38 | 0,37 | 0,55 | |

In de tabel heb ik het aantal darrenvolken en het aantal vaders gevarieerd. De eerste kolom slaat op de situatie dat bevruchting plaatsvindt met onverwante darren. In die situatie zal het aantal vaders gelijk zijn aan het aantal darren. De 2^e en 3^e kolom slaan op bevruchtungsstations met 10 of 30 darrenvolken. Het aantal bevruchtende darren is in al die drie gevallen 18. De gemiddelde verwantschap tussen werksters bij onverwante darren is 0,29 en bij Beebreed 0,38 of 0,37. Ter vergelijking de 4^e kolom die misschien karakteristiek is voor ki. Daar is de verwantschapsgraad tussen de werksters veel groter, of je de ki nu met sperma van onverwante darren doet of met Beebreeddarren. Bij de mens is de gemiddelde verwantschap tussen kinderen van eenzelfde echtpaar 0,50. Het is duidelijk dat bij Beebreed de verwantschappen hoger zijn dan bij onverwante darren, maar ook weer niet verschrikkelijk veel hoger. Dat de problematiek die is aangedragen door Münsterdt e.a. dramatisch is lijkt me daarom discutabel.

Ook als het probleem niet problematisch is, dan kan je nog de vraag stellen of je in een productiepiramide gebruik kunt maken van het voordeel van de wat grotere variatie van werksters wanneer de darren van onverwante darren afstammen.

In de basisteelt is het denk ik aantrekkelijk het Beebreedsysteem te volgen. Misschien niet eens zozeer vanwege de teeltwaardeschatting (want dat kan ook wanneer darrenvolken niet van één koningin afstammen), maar wel omdat je scherp kunt selecteren. Je kunt een beste koningin uitzoeken om je bevruchtungsstation te bevolken. In de vermeerdering en de gebruiksteelt geldt dit argument niet (of in elk geval veel en veel minder) en dus zou je theoretisch gesproken kunnen overwegen om bevruchtungsstations voor vermeerderingsdoeleinden in te richten met onverwante darrenvolken. (wel met bekende afstamming en teeltwaarde natuurlijk).

² De gemiddelde verwantschapsgraad tussen werksters bij de honingbij zal altijd ergens tussen de 0,25 en 0,75 liggen. Tussen werksters in twee van vaderkant onverwante patriliijnen is die namelijk 0,25 en tussen werksters binnen een patriliijn 0,75. Als er dus maar één patriliijn in een volk zit (zoals bij one-drone-insemination) dan is de gemiddelde verwantschapsgraad 0,75. Als er binnen elke patriliijn maar één werkster is (iets wat in de praktijk niet voorkomt) dan zou de gemiddelde verwantschapsgraad 0,25 zijn.

E.W. Brascamp

Deel II: Selectie op Varroatolerantie³

Inleiding

Sinds begin van de tachtiger jaren van de vorige eeuw wordt de bijenhouderij wereldwijd geplaagd door de Varroamijt. De mijt heeft een tamelijk vredige gastheer-gast-relatie met *Apis cerana*, waar de mijt alleen voortplant in darrenbroed. Op enig moment is de mijt overgesprongen op *Apis mellifera*. Binnen deze soort vindt voortplanting in zowel darren- als werksterbroed plaats. *Apis mellifera* is (nog) niet bestand tegen de mijt. De mijt parasiteert op het broed en verzwakt dat aanzienlijk waardoor de uit het broed voortkomende bijen ook zwakker zijn. Bovendien draagt Varroabesmetting er aan bij dat virusbesmettingen gemakkelijker toeslaan. Zowel door overdracht van virus via de mijt maar ook doordat de mijt openingen in de huid van de pop veroorzaakt waardoor besmetting makkelijker optreedt.

Het belangrijkste instrument om te zorgen dat de honingbij kan leven met de mijt is bestrijding van de mijt. Het is echter aantrekkelijk wanneer de bij bestand zou zijn tegen de mijt door de bij te selecteren op Varroatolerantie of –resistentie. Met tolerantie wordt bedoeld dat de besmetting met (in dit geval) de Varroamijt niet zozeer minder wordt maar dat de bij er mee kan leven. Resistentie betekent dat de bij actief de besmetting met Varroa terugdringt. Erg duidelijk is dat onderscheid niet als je je realiseert dat veel wegen om via selectie van bijen iets te doen tegen Varroa leidt tot een lagere besmetting (resistentie dus?) maar het is aan de andere kant niet zo dat de besmetting dan nul wordt (dus toch maar spreken van tolerantie). Ik spreek verder over tolerantie.

In deel I is als teeltdoelkenmerk aan de orde geweest de combinatie van de eigenschap van werksters met Varroa besmet broed op te sporen en te verwijderen, plus de eigenschap van broed de voortplanting van mijten te verminderen, plus het poetsgedrag van werksters waardoor het instappen van mijten in broed wordt belemmerd, etcetera. Je zou het teeltdoel ook breder kunnen opvatten als het vermogen van de bij om de varroabesmetting laag te houden waardoor het volk zonder bestrijding de winter kan overleven.

Het meten van Varroabesmetting

Er zijn in hoofdzaak twee manieren op Varroabesmetting van een volk te meten. Beide manieren komen neer op tellen. In het ene geval de val van mijten op de varroalade, in het andere geval het tellen van het aantal opzittende bijen.

Het tellen van het aantal opzittende bijen kan door een monster bijen in te vriezen of in alcohol op te nemen en dat monster later te wassen met zeepsop en te overgieten met water (douchen) nadat het monster bijen op de bovenste zeef van een honingzeef is gegoten. De bijen blijven dan op de bovenste zeef liggen en de mijten komen op de onderste zeef. Ook is er de poedersuikermethode

³ Deel II is deels ontleend aan mijn bijdrage aan de Koninginnenteeltdag op 25-1-2014 in Austerlitz en de bijdrage aan de studiedag voor leraren bijenteelt, Austerlitz 4 oktober 2014.

waarbij een monster bijen geschud wordt met poedersuiker. De bijen poetsen dan opzittende bijen af en vallen door een zeef. Het voordeel van de laatste methode is dat de bijen terug kunnen worden gegeven aan het volk.

Selecteren op Varroatolerantie

a. *Groei van de mijtenpopulatie*

Een methode om te selecteren op Varroatolerantie is het meten van de groei van de mijtenpopulatie. Het idee is dat een geringe groei gunstig is. Kennelijk houdt het volk de groei van de mijtenpopulatie onder controle. De simpelste manier van meten is het tellen van mijten op de Varroaplank. Ik ga hier in op twee manieren om dat te doen. De ene manier is die gebezigd wordt door DDB (De Duurzame Bij). In die situatie wordt de mijtenval geregeld geteld en de groei van de mijtenpopulatie bestudeerd door die te relateren aan het aantal vallende mijten. Het verloop van het aantal vallende mijten kan grafisch bestudeerd worden maar kan ook door de gegevens te bewerken. Henk Kok doet het onder meer door het aantal mijten dat valt op te tellen (de cumulatieve mijtenval). Die cumulatieve mijtenval (c) vertoont een zogenaamd exponentieel verloop. Door een wiskundige bewerking van c (het nemen van de zogenaamde natuurlijke logaritme) krijg je een vergelijking die er als volgt uit ziet:

$$\ln(c) = a + b \cdot \ln(t)$$

Het mooie van die vergelijking is dat het een rechte lijn is met een helling. In de vergelijking is $\ln(c)$ de natuurlijke logaritme van de cumulatieve mijtenval, a is een constante (die anders is voor elk volk en $\ln(t)$ is de natuurlijke logaritme van tijd (het weeknummer bijvoorbeeld). Henk Kok is speciaal geïnteresseerd in b (het getal waarmee $\ln(t)$ vermenigvuldigd moet worden om de mijtenpopulatie van een volk goed te beschrijven) omdat die b een mooie maat is voor de helling van de rechte lijn. Hoe kleiner die helling, hoe beter het volk. Deze formule werkt goed in het voorjaar maar gedurende het hele jaar vertoont de mijtenval schommelingen, waarvoor Henk Kok weer andere formules heeft.

Ook in het kader van Beebreed wordt beoogd de groei van de mijtenpopulatie te meten. Voor het 'tellen' van de mijtenval (groei van de mijtenpopulatie) maakt men in Beebreed gebruik van twee verschillende metingen die ongeveer 15 weken uit elkaar liggen. De ene meting gebeurt rond de wilgenbloei in het voorjaar en de tweede begin juli. Rond de wilgenbloei wordt gedurende 3 weken (wekelijks) de mijtenval geteld op de varroaplank en in juli 1 of meerdere keren het aantal opzittende mijten op ca 30 gram bijen. Deze tellingen worden verwerkt in een kengetal voor de groei van de mijtenpopulatie dat ongeveer gelijk is aan

$$\frac{\text{het aantal mijten in de zomer per 10 gram bijen}}{\text{mijtenval in het voorjaar per dag}}$$

Er worden wat bewerkingen⁴ op gedaan om te voorkomen dat door nul moet worden gedeeld of dat de logaritme wordt genomen van nul (dat kan allebei niet). De logaritme wordt genomen omdat dan het kenmerk mooier (symmetrisch) verdeeld is. De precieze bewerking is

⁴ Abschlussbericht über die wissenschaftliche Betreuung bei der Durchführung des Forschungs- und Entwicklungsvorhabens. Einsatz und Erprobung von Prüfparametern zur Selektion einer varroatoleranten Honigbiene in der Praxis – 03UM008 -2007.

$$\log\left(1 + 10 \cdot \frac{1 + \text{aantal mijten zomer per 10 gram bijen}}{1 + \text{mijtval in het voorjaar per dag}}\right)$$

In het Amerikaanse selectieprogramma gericht op Varroatolerantie in Baton Rouge bij het Bijeninstituut van het Amerikaanse Ministerie van Landbouw heeft men de mijtengroei gemeten door gedurende ca 10 weken de ontwikkeling van de mijtenpopulatie te volgen. Dit gebeurde door volken te vormen zonder broed, met een koningin en ca 8000 werksters uit een kooi met heel veel met *Varroa* besmette werksters (Harbo en Harris, 1999)⁵. In die situatie verschillen de volken in het begin alleen qua broed afkomstig van de koningin terwijl de werksterpopulatie in alle volken vergelijkbaar is. Later zijn natuurlijk ook de werksters verschillend. Selectie vond plaats op het aantal mijten na 10 weken gedeeld door het aantal mijten in het begin. In die 10 weken ondergaan de mijten ongeveer 3,7 voortplantingcycli. In één zo'n cyclus zitten mijten deels in het broed (ongeveer 12,5 dag) en deels op de werksters (ongeveer 6,7 dag). Die laatste periode (op de werksters) is veel variabelere dan de eerste. In het onderzoek van Harbo en Harris wordt beschreven hoe de mijtengroei wordt opgedeeld in de toename van het aantal mijten gedurende de aanwezigheid in het broed, de afname van het aantal mijten in de periode op de werksters en het aantal reproductiecycli. De auteurs delen de 10 weken op in drie blokken van ongeveer 3 weken. Ze suggereren dat de variatie in de groei van de mijtenpopulatie in het eerste blok vooral aan het broed ligt (dat moet ook wel, want werksters en mijten zijn vergelijkbaar), maar in het derde blok een eigenschap is van de mijten, die daarbij zouden zijn beïnvloed door het bijenvolk. Ook hebben ze in de verschillende periodes de onderdrukte reproductie (voortplanting) van de mijten bestudeerd.

b. Vertraagde reproductie van mijten

Een andere manier om te kijken naar Varroatolerantie is te kijken naar de onderdrukte reproductie van mijten (suppressed mite reproduction). Die onderdrukte voortplanting van de moedermijt neemt men als volgt waar: in een besmette cel treft men relatief vaak een vrouwtjesmijt zonder jonkies aan.

In het onderzoek van Harbo en Harris (die aanvankelijk selecteerden op trage groei van de mijtenpopulatie) bleek na een aantal jaren dat ze door teeltkeus aan de hand van die trage groei, in feite geselecteerd hadden op onderdrukte voortplanting van de vrouwtjesmijten. Ze concludeerden uit hun onderzoek dat de onderdrukte voortplanting van mijten in het derde blok het meeste perspectief zou bieden. Met die keuze, zo bleek uit het vervolg van hun selectiewerk, hadden ze daarmee vooral een **eigenschap van de werksters** te pakken, en niet van het broed.

Onderdrukte voortplanting van mijten komt bijvoorbeeld ook naar voren in het Gotland-experiment⁶. In dat experiment werden volken geplaatst op het Zweedse eiland Gotland. Er werd bij deze volken geen bestrijding tegen *Varroa* toegepast. Na een aantal jaren bleken er volken overleefd te hebben die –kennelijk– beter omgaan met *Varroa*. Uit onderzoek van Behrens e.a.⁷ komt de suggestie naar voren dat die 'Gotland'tolerantie een **eigenschap is van broed**. Dit hebben deze auteurs onderzocht door F1-koninginnen te telen uit Gotlandvolken (door te paren met darren van niet-Gotlandvolken).

⁵ Harbo J.R., Harris J.W. (1999) Selecting honey bees for resistance to *Varroa jacobsoni*, *Apidologie* 30: 183–196.

⁶ Fries, I., A. Imdorf, and P. Rosenkranz. 2006. Survival of mite infested (*Varroa destructor*) honey bee (*Apis mellifera*) colonies in a Nordic climate. *Apidologie* 37:564–570.

⁷ Behrens D, Qiang Huang, Geßner C, Rosenkranz P, Frey E, Locke B, Moritz RFA, Kraus FB. Three QTL in the honey bee *Apis mellifera* L. suppress reproduction of the parasitic mite *Varroa destructor*. *Ecology and Evolution* 1, 2011: 451-458.

Die F1-koninginnen produceren enerzijds darren waarin Gotlandgenen overheersen en anderzijds darren waarin de andere genen overheersen (en allerlei mengsels). Hun onderzoek suggereert dat er in het darrenbroed twee types zijn waarbij het ene duidelijk veel cellen oplevert met niet-voortplantende vrouwtjesmijten. Doordat die beide types darrenbroed in dezelfde volken voorkomen moet het wel aan het broed liggen en kan het niet aan de werksters liggen.

c. Hygiënisch gedrag: algemeen hygiënisch gedrag en Varroa-Specifieke-Hygiëne (VSH)

Om algemeen hygiënisch gedrag van volken te testen worden poppen gedood en wordt vervolgens gekeken of werksters de cellen openen en de poppen verwijderen. Dat doden kan bijvoorbeeld door aanprikken met een naald (pintest) of bevriezen mbv vloeibare stikstof. In het kader van Beebreed wordt pintest toegepast.

In het eerder genoemde Amerikaanse onderzoek waar selectie op langzame groei van de mijtenpopulatie bleek te komen door onderdrukte voortplanting van vrouwtjesmijten bleek na nog een aantal jaren selecteren dat dit werd veroorzaakt door Varroa Specifieke Hygiëne (Varroa Specific

| | VSH | niet-VSH |
|-------------------------|-----|----------|
| vruchtbare mijten (%) | 0,7 | 6,7 |
| onvruchtbare mijten (%) | 0,5 | 1,4 |

Tabel 1. Effect van VSH op het verwijderen van cellen met vrouwtjes met en zonder jonkies

Hygiene, VSH). Het bleek namelijk dat in VSH-volken in het bijzonder cellen opgespoord en geruimd worden waarin vrouwtjesmijten met jonkies voorkomen en in veel mindere mate cellen met onvruchtbare vrouwtjes. Dit wordt geïllustreerd door Tabel 1 (Harris, Danka en Villa, 2012⁸). De tabel geeft de resultaten op 10 weken na het inhangen van met Varroa besmet broed. Bij niet-VSH was na 10 weken 6,7% van de cellen besmet met voortplantende mijten, terwijl dat bij VSH-volken maar 0,7% was. Doordat in beide types volken

vergelijkbaar besmet broed was gehangen kan je concluderen dat VSH-volken behoorlijk wat broed opruimen. Voor cellen die met onvruchtbare mijten zijn besmet is dat verschil veel kleiner. Die eigenschap van VSH leidt ertoe dat je bij VSH-volken een veel grotere mate onderdrukte mijtvoortplanting ziet dan bij niet-VSH-volken. Bij niet-VSH is de verhouding vruchtbaar: onvruchtbaar 6,7:1,4≈5:1 en bij VSH-volken ongeveer 0,7:0,5≈1:1.

De Amerikaanse onderzoekers gaan ervan uit dat er maar weinig genen in het spel zijn om het verschil tussen VSH- en niet-VSH-volken te verklaren. Ze gaan uit van twee genen met een doorslaggevend effect. Momenteel wordt in Europa op een aantal plekken onderzoek gedaan om die vinding te verifiëren. De toekomst moet uitwijzen hoe het uitpakt.

d. Selectie

Selecteren op Varroatolerantie kan op allerlei manieren. Op basis van bovenstaande noem ik drie manieren die gehanteerd worden:

1. Op langzame groei van de mijtenpopulatie waarbij metingen gebruikt worden zoals bij DDB.
2. Op een combinatie van langzame groei van de mijtenpopulatie en pintest (de Varroa-index). Dit doet men bij Beebreed.

⁸ Harris HW, Danka RG en Villa JD. Changes in Infestation, cell cap condition, and reproductive status of *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) in brood exposed to honey Bees with *Varroa Sensitive Hygiene* (2012), *Annals Entomol Soc America* 105: 512-518

3. Op VSH.

In het geval van Beebreed zij opgemerkt dat er een specifiek programma is dat geïntegreerd functioneert binnen Beebreed. Dat is het AGT-programma (Arbeitsgemeinschaft Toleranzzucht, <http://www.toleranzzucht.de/>). In het AGT-programma wordt in de selectie in het bijzonder aandacht besteed aan Varroatolerantie. Dit gebeurt door niet alleen te selecteren op de hierboven genoemde Varroa-index, maar door bovendien gebruik te maken van speciale AGT-bevruchtungsstations waar de darrenvolken alvorens ingezet te worden, de winter moeten overleven zonder behandeld te zijn tegen Varroa. Op het bevruchtingseiland Norderney staan jaarlijks darrenvolken uit dit programma, die daardoor ter beschikking staan voor elke teler die de vruchten wil plukken van het programma.

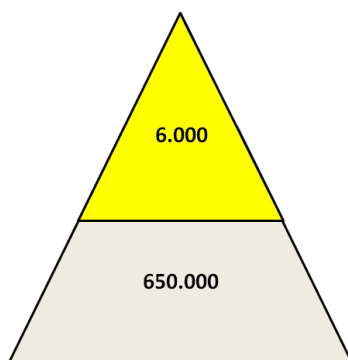
Ten aanzien van selectie op VSH is interessant dat op dit moment op het onderzoeksinstituut in Kirchhain nageteeld wordt van AGT-volken die VSH-gedrag vertonen. Als dat succesvol uitpakt kan je je voorstellen dat binnen afzienbare tijd darrenvolken met VSH-eigenschappen op Norderney verschijnen. Tijdens deze cursus wordt door Bart-Jan Fernhout aandacht besteed aan het selectieprogramma van Arista Bee Research. Dit programma richt zich speciaal op Varroatolerantie via VSH, in eerste instantie gestart met Buckfast. Ik ga daar nu niet verder op in.

E.W. Brascamp

Deel III: Beebreed

De structuur van de bijenpopulatie

Strikt genomen slaat Beebreed op een programma dat is gericht op het schatten van teeltwaardes voor koninginnen. Die teeltwaardes worden jaarlijks in februari gepubliceerd op internet (www.beebreed.eu). De teeltwaardes worden echter ruim gebruikt in een aantal Carnica-teeltprogramma's, met name in de verschillende Duitse bondsstaten, zodat Beebreed ook op te vatten is als de combinatie van basisteelt en vermeerdering met jaarlijks ca 6000 nieuwe koninginnen. Aan de darrenkant wordt enerzijds gewerkt met ki en anderzijds met bevruchtingseilanden en met bevruchtungsstations op het vaste land. De bevruchtingseilanden worden geacht voldoende ver van elkaar te liggen om er zorg voor te dragen dat er alleen darren van de gewenste afstamming rondvliegen. Voor landbevruchtungsstations is dat ook iets om goed



Figuur 7. Het aantal volken in de Duitse productiepiramide

Tabel 2. Karakteristieken van de Duitse basisteelt-vermeerdering (Carnica) op grond van de database van Beebreed (vaders van in 2012 geboren volken). Zie toelichting in de tekst.

| | | | | |
|----------|------|--------|-----|--------|
| volken | 5689 | | | |
| stations | 124 | | | |
| vaders | 116 | volken | gem | gemdar |
| ki | 62 | 2023 | 33 | 2,8 |
| eiland | 12 | 2032 | 169 | 13,5 |
| land | 39 | 1564 | 40 | 16,3 |
| AGT+ | 3 | 70 | 23 | 3,0 |

in de gaten te houden. Figuur 7 is een weergave van de productiepiramide bij de Duitse Imkerbond. Het gaat jaarlijks om ongeveer 6000 geteste volken (Carnica) terwijl de DIB-leden ongeveer 650.000 volken hebben⁹, wat ook het overgrote deel is van de volken in de Bondsrepubliek. Tabel 2 geeft verdere details over de basisteelt-vermeerdering. De cijfers zijn tot stand gekomen door te tellen in de database van Beebreed (www.beebreed.eu), waarin een overzicht staat van darrenvolken die zijn gebruikt. De getallen hebben betrekking op bevruchtingen die hebben plaatsgevonden in 2012. Het betrof in totaal 5.689 volken die voortkomen uit bevruchtingen op 124 "bevruchtungsstations". Onder "bevruchtungsstations" tel ik zowel ki, als eilandbevruchting, als bevruchting op een landbevruchtungsstation. De laatste regel in de tabel (AGT+) slaat op speciale bevruchtingen in het kader van het programma van de Arbeitsgemeinschaft Toleranzucht waarbij de darrenvolken niet waren nageteeld uit één volk. Voor de volledigheid: Er wordt in kader van AGT ook geteeld waarbij wel gebruik wordt gemaakt van zusterdarrenvolken, maar die aanparingen vallen onder de andere

⁹ <http://www.deutscherimkerbund.de/index.php?zahlen-daten-fakten>

categorieën in de tabel. Op de 124 “bevruchtungsstations” was sprake van 116 verschillende afstammings. In een paar gevallen komt dezelfde afstamming voor op verschillende “bevruchtungsstations” voor, in het bijzonder door verschillende ki-plaatsen of door gecombineerde inzet op een eiland en bij ki. De kolom met het kopje volken geeft aan om hoeveel volken het in totaal ging en onder het kopje “gem” staat het gemiddeld aantal volken. Met ki bevrucht komen gemiddeld 33 volken in de database voor. Van eilanden gemiddeld 169, enzovoort. De kolom gemdar geeft het gemiddeld aantal darrenvolken. Met ki is dat meestal ongeveer 3. Op eilanden varieert het heel sterk. Gemiddeld is het 13,5, maar op Norderney stonden er 35 en op Helgoland slechts 3.

De verhouding tussen de basisteelt+vermeerdering en het aantal gebruiksvolken is ongeveer 1:100. Je kunt dus zeggen dat de activiteiten in de basisteelt+vermeerdering een honderdvoudige uitstraling hebben in de bijenhouderij als geheel. Soms heel direct (doordat imkers materiaal betrekken uit de top+vermeerdering) soms ook heel indirect doordat geleidelijk aan de bijenstapel verbetert en standbevruchtende imkers daarvan profiteren.

Behalve in Duitsland wordt er ook aan Carnica gewerkt door middel van Beebreed in Zwitserland en Oostenrijk (respectievelijk 10 “bevruchtungsstations” met 758 volken en 26 “bevruchtungsstations” en 1238 volken) en verder met veel minder volken in België en Nederland. Dit jaar heeft Vlieland voor het eerst als Beebreedbevruchtingseiland gediend.

Selectiebeslissingen

Van welk volk de koninginnen in de darrenvolken op bevruchtingseilanden nateelt zijn, wordt over het algemeen besloten door de leiding van de teeltprogramma’s in de verschillende bondsstaten. Voor ki ligt dat diverser.

Binnen de Duitse teeltprogramma’s is het over het algemeen zo dat de koninginnen in darrenvolken op een bepaald “bevruchtungsstation” nateelt zijn van één en het zelfde volk. Hiermee is de afstamming van de darren waarmee bevrucht wordt uniformer en loopt de teeltwaardeschatting gemakkelijker. Je kunt dit natelen uit één en hetzelfde volk gebruiken om iets te zeggen over de selectiedruk. Jaarlijks worden er van ongeveer 115 volken koninginnen nageteeld ten behoeve van darrenvolken op ongeveer 115 “bevruchtungsstations”. Die 115 volken worden geselecteerd uit ongeveer 6000 volken, een selectie van 1:50. Potentieel een selectie dus van de beste 2%. Nu is dat een te gunstige voorstelling van zaken omdat die 6000 volken in feite bestaan uit bijvoorbeeld 600 groepen van 10 volle-zuster-volken. Zo bezien zou je de selectiedruk kunnen zien als 115:600=1:5 maar dat is weer te pessimistisch. De waarheid ligt er ergens tussenin.

De selectiebeslissingen aan de koninginnenkant ligt geheel bij de imker. De imker bepaalt van welke volken hij nateelt. In principe kan hij binnen zijn eigen stand selecteren, maar hij zou ook af en toe na kunnen telen van een koningin die hem aanstaat van een andere imker.

Bij de selectiebeslissingen is het natuurlijk van groot belang waarop die selectie plaatsvindt. In deel I is aan de orde geweest dat selectie in principe gericht is op het teeltdoel en dat teeltwaardeschatting dient om van een individueel volk (jonge koningin in dat volk) te weten te komen wat haar waarde is voor dat teeltdoel.

Teeltdoel

Binnen Beebreed bestaat het teeltdoel uit 5 kenmerken die zijn weergegeven in Tabel 3.

Tabel 3. De teeltdoelkenmerken bij Beebreed in hun weging

| | honing | zachtaardigheid | raatvastheid | zwermtraagheid | Varroa-index |
|------------|--------|-----------------|--------------|----------------|--------------|
| weging (%) | 15 | 15 | 15 | 15 | 40 |

Het teeltdoel bestaat uit honingopbrengst, drie gedragseigenschappen en de zogenaamde Varroa-index. Die index is de combinatie van twee kenmerken, namelijk de groei van de mijtenpopulatie (volgens de formule in deel II) en de resultaten van de pintest. Om de weging van de kenmerken te begrijpen is het belangrijk te weten dat in Beebreed de spreiding van elke geschatte teeltwaarde wordt gestandaardiseerd. De geschatte teeltwaardes van alle vijf kenmerken krijgen dezelfde spreiding, namelijk 10. In spreidingseenheden worden de eerste vier kenmerken dus even zwaar ingewogen en het vijfde kenmerk (Varroa-index) ongeveer 2½ zo zwaar als de andere kenmerken. Individuele imkers kunnen indien gewenst binnen het teeltprogramma een andere weging kiezen en toepassen.

In deel I is aangegeven dat de kenmerken in het teeltdoel niet dezelfde hoeven te zijn als de kenmerken die je meet. Uit de voorbeelden die daar besproken zijn volgt dat dat eigenlijk heel logisch. In Beebreed is dat echter niet het geval: De teeltdoelkenmerken zijn precies de kenmerken die ook worden gemeten.

Teeltwaardeschatting

De teeltwaardeschatting bij Beebreed gaat uit van Figuur 5 in deel I. Dat wil zeggen dat een meting aan een volk wordt geacht beïnvloed te zijn door de teeltwaarde van de koningin voor een kenmerk (als gevolg van de aanleg voor eilegcapaciteit enz) en door de teeltwaardes van de werksters (als gevolg van gedrag, vliegcapaciteit enz). Beide teeltwaardes worden voor elke koningin apart geschat. De gepubliceerde teeltwaarde is de som van de twee.

Tabel 4 geeft zo'n geschatte teeltwaarde voor een bepaalde koningin (17 27 28 2011) zoals die te vinden is op de website van Beebreed. Die teeltwaardes hebben, zoals eerder gezegd, een spreiding van 10. Bovendien worden ze gestandaardiseerd op een gemiddelde van 100 voor het gemiddelde van alle teeltwaardes van de koninginnen van de laatste vijf jaar.

Tabel 4. Geschatte teeltwaardes van koningin 17 27 28 2011 zoals gepubliceerd in februari 2014.

| | Honig | Sanftmut | Waben-sitz | Schwarmneigung | Varroa-Index | Gesamt-Zuchtwert | Kalk-brut | Körung |
|---------------------------|-------|----------|------------|----------------|--------------|------------------|-----------|--------|
| Wichtung in % | 15 | 15 | 15 | 15 | 40 | -- | -- | A |
| Zuchtwerte in % | 125 | 125 | 124 | 119 | 129 | 133 | 104 | |
| Sicherheit der Zuchtwerte | 0.44 | 0.66 | 0.68 | 0.44 | 0.55 | -- | | |

De koningin in de tabel is een hele goede. Voor alle kenmerken heeft ze een teeltwaarde ruim boven de 100. In de tabel staat bovendien de "Gesamtzuchtwert" (de totaalteeltwaarde) die het resultaat is van het wegen van de teeltwaardes. De gebruikte factoren zijn dezelfde als in Tabel 3.

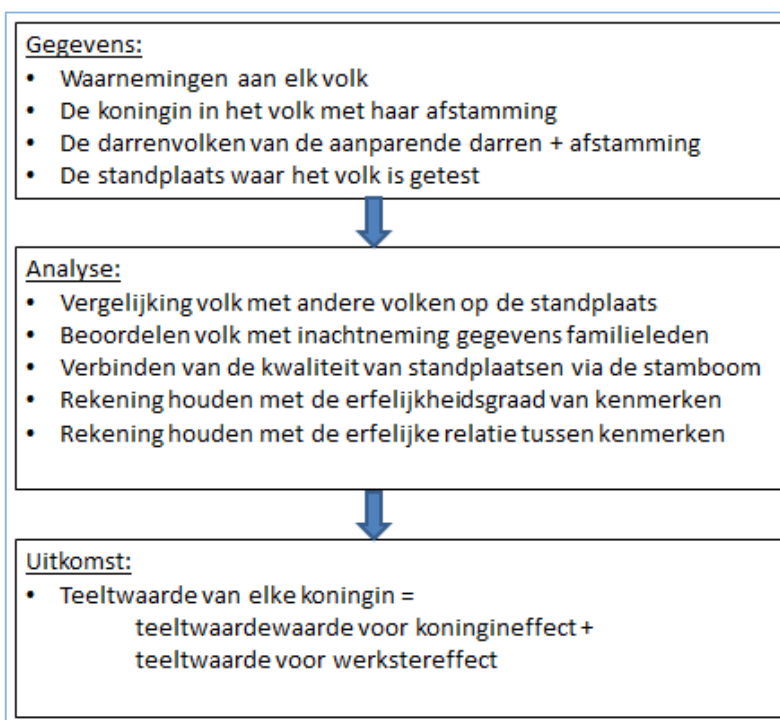
De onderste regel in de tabel vermeldt de betrouwbaarheid waarmee de teeltwaardes zijn geschat. In theorie liggen die tussen nul (de geschatte teeltwaarde zegt niets over toekomstige nakomelingen) en één (absoluut zeker). Ze verschillen wat tussen de kenmerken, wat onder meer wordt veroorzaakt

door een verschil in erfelijkheidsgraad. Sinds kort wordt ook een teeltwaarde voor kalkbroed gepubliceerd, maar nog lang niet alle imkers beoordelen dat kenmerk. Ten slotte (de laatste kolom) vermeldt de tabel dat deze koningin voldoet aan alle rasstandaarden en een zodanig hoge teeltwaarde heeft dat ze in categorie A valt.

Nogmaals opgemerkt zij dat een individuele teler niet de wegingen hoeft te hanteren die staan in Tabel 3 en 4. Hij kan andere wegingen invullen op de website van Beebreed zodat een andere totaalteeltwaarde verschijnt.

Schattingsmethodiek

Nog even iets over de wijze van teeltwaardeschatting. Gebruik wordt gemaakt van een methode die te boek staat als 'multitrait animal model'¹⁰. Achter die woorden gaat verscholen dat de teeltwaarde voor alle eigenschappen (traits) in samenhang wordt geschat (multitrait), gebruik



makend van hun onderlinge erfelijke relaties; Verder dat alle dieren (koninginnen in ons geval en hun volken) door een stamboom met elkaar zijn verbonden.

Het is voor een uitvoerbare analyse heel belangrijk dat er diverse volken op een standplaats staan want een van de basiselementen in de analyse is de vergelijking van volken *binnen* een standplaats. *Binnen* een standplaats wordt de milieu-invloed geacht voor alle volken hetzelfde te zijn. Voor vergelijking van volken *tussen* standplaatsen wordt gebruik gemaakt van de stamboom. Als voorbeeld: In het eenvoudigste geval is er een tweede standplaats met volken van dezelfde afstamming als de

Figuur 8. De teeltwaarde als resultaat van het analyseren van waarnemingen aan een volk, rekening houdend met de darren waarmee een koningin is aangepaard en de standplaats waar het volk is getest.

eerste en de verschillen tussen die standplaatsen wordt in de analyse geacht dan in het geheel niet-erfelijke te zijn (want de afstamming is hetzelfde) maar puur 'omgeving'. In werkelijkheid heeft de analyse te maken met twee standen waar de volken niet dezelfde afstamming hebben maar waarbij

¹⁰ Noticeable Success in Honey Bee Selection After the Introduction of Genetic Evaluation Using BLUP. Kaspar Bienefeld, Klaus Ehrhardt, Fritz Reinhardt, translated by Kirsten S. Traynor. American Bee Journal, August 2008, 739-741

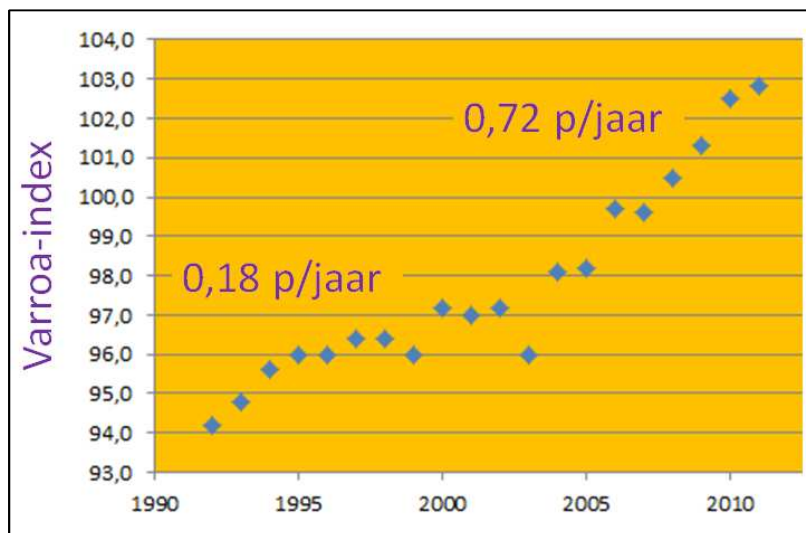
de volken op verschillende standen wel familie van elkaar zijn. In de analyse wordt dan bepaald welk deel van het verschil tussen de standen door omgevingsinvloeden wordt bepaald en welk deel erfelijk van karakter is. Het is duidelijk dat de analyse gemakkelijker (en betrouwbaarder) wordt wanneer er groepen volken van verschillende afstammelingen op eenzelfde stand staan omdat dan het vergelijken van standen beter lukt doordat er meer erfelijke relaties tussen standen zijn. De stamboom wordt dus gebruikt om te kunnen ontwarren welk deel van de verschillen tussen standen veroorzaakt wordt door omgevingsinvloeden en welk deel door de erfelijke kwaliteit van de volken op de stand. De stamboom wordt ook gebruikt om in de teeltwaarde van een volk niet alleen de waarnemingen aan dat volk zelf te verwerken, maar ook de waarnemingen aan alle familieleden. Vanzelfsprekend leveren nauwe verwanten daarbij een grotere bijdrage dan volken die slechts in de verte familie zijn, iets wat zich vertaalt in de analysetechniek: de bijdrage hangt af van de mate van verwantschap die volgt uit de stamboom.

De gemeten kenmerken

De vijf kenmerken in Beebreed worden als volgt door de telers gemeten of beoordeeld. Honingopbrengst wordt gemeten in kg. De zachtaardigheid, raatvastheid en zwermtraagheid wordt een aantal malen subjectief beoordeeld op een schaal van 1-4. Over de manier waarop de Varroa-kenmerken bepaald worden is in deel II al gesproken. Details van het wegen en beoordelen zijn te vinden in het Methodenhandbuch¹¹ van AGT en zijn ook te vinden op www.beebreed.nl.

Erfelijke vooruitgang

In 2013 heeft Prof Kaspar Bienefeld (directeur van het bijeninstituut in Hohen-Neuendorf en verantwoordelijke voor de teeltwaardeschatting van Beebreed) schattingen gepubliceerd¹² van de



Figuur 9. De erfelijke verbetering voor de Varroa-index tussen 1990 en 2011 voor de Carnica bijenpopulatie in Beebreed (naar Bienefeld, 2013).

erfelijke vooruitgang voor honingopbrengst, zachtaardigheid en Varroa-index. De erfelijke verbetering die voor deze index geboekt wordt is weergegeven in Figuur 9 (Bienefeld, 2013). Te zien is dat tussen 1990 en 2004 de erfelijke verbetering beperkt was tot 0,18 eenheden per jaar. In de tien jaren na 2004 was dat 0,72 eenheden per jaar. Die eenheden verwijzen naar eenheden teeltwaarde, waarbij bedacht moet worden

¹¹ http://www.toleranzucht.de/fileadmin/websitedateien/pdf/Methodenhandbuch_2._Auflage_2013-03-13.pdf. Een Nederlandse bewerking staat op www.beebreed.nl, Marjan Brouwer, Rein Kakes en Tieme Wanders, 2008, en aangevuld 2013.

¹² Bienefeld K, 2013. Von der Theorie in die Praxis. Deutsches Bienen-Journal, 8: 20-21

dat de gemiddelde teeltwaarde gelijk gemaakt wordt aan 100 en dat de spreiding van teeltwaardes 10 bedraagt. Bij een verbetering van 1 eenheid per jaar schuift het gemiddelde van de populatie voor dat kenmerk dus in 10 jaar één spreidingseenheid op.

De reden van de splitsing van de twee reeksen punten in twee groepen (tot 2004 en erna) is dat toen ongeveer begonnen is met teeltwaardeschatting met de methode die nu in gebruik is. In Tabel 5 heb ik de resultaten uit het artikel van Bienefeld samengevat voor alle drie kenmerken.

Tabel 5. Erfelijke vooruitgang per jaar in punten teeltwaarde voor honingopbrengst, zachtaardigheid en Varroa-index (Bienefeld, 2013, zie voetnoot 11)

| Kenmerk | 1972-1990 | 1993 ¹ -2012 |
|-----------------|-----------|-------------------------|
| Honingopbrengst | 0,05 | 0,65 |
| Zachtaardigheid | 0,01 | 0,44 |
| | 1993-2004 | 2005 ¹ -2012 |
| Varroa-index | 0,18 | 0,72 |

¹Begin van teeltwaardeschatting. De beginjaren zijn verschillend voor de Varroa-index en voor de overige kenmerken binnen Beebreed.

Samenvatting

1. De erfelijke verbetering van landbouwhuisdieren heeft een stevige theoretische grondslag die gebruik maakt van basisprincipes van de erfelijkheidsleer. De basisprincipes zijn ook van toepassing op honingbijen. Wel moeten aanpassingen gedaan worden die samenhangen met het voortplantingssysteem bij honingbijen. Er zijn twee bijzonderheden bij honingbijen. In de eerste dat groepen werksters afstammen van dezelfde geslachtsceel (een kopie van de dar). In de tweede plaats dat koninginnen paren met 10-20 darren, waardoor de werksters in een volk afstammen van diverse vaders (darrenvolken).
2. Belangrijke ingrediënten van een teeltprogramma zijn teeltdoel (waar wil je naar toe), de gemeten kenmerken (op grond waarvan je teeltwaardes kan schatten) en geschatte teeltwaardes (op grond waarvan je kan selecteren).
3. De jaarlijkse erfelijke vooruitgang is afhankelijk van: de selectiedruk, de nauwkeurigheid waarmee wordt geselecteerd, de erfelijke variatie in teeltdoel en het generatie-interval.
4. Bij honingbijen worden kenmerken (gemeten aan een volk) niet alleen beïnvloed door de erfelijke aanleg van de werksters, maar ook die van de koningin. Bovendien door omgevingsfactoren.
5. Om de (ontwikkeling) van Varroabesmetting te meten is het nuttig het aantal gevallen mijten op de Varroaplank op gezette tijden te tellen.
6. Er is op dit moment discussie over de beste manier waarop Varroatolerantie kan worden gemeten ten behoeve van selectie. Interessant zijn de ontwikkelingen met betrekking tot Varroa Specifieke Hygiëne (VSH). Als selectie op VSH zijn beloften waarmaakt is het zaak het in te bouwen in teeltprogramma's.
7. Beebreed is een systeem van teeltwaardeschatting. De geschatte teeltwaardes worden door verenigingen in verschillende Bondsstaten gebruikt om moeders van darrenvolken te selecteren die gebruikt worden voor ki of geplaatst worden op bevruchtingseilanden of bevruchtungsstations op het vasteland. De geschatte teeltwaardes worden gebaseerd op de metingen verricht aan ca 6000 volken per jaar in Duitsland en aanzienlijke aantallen volken in

Zwitserland en Oostenrijk. In België en Nederland is een groeiende deelname aan Beebreed. Behalve voor de selectie van darrenvolken kunnen de geschatte teeltwaardes ook gebruikt worden door individuele telers om volken te selecteren waarvan nageteeld wordt.