

## Dziedziczenie higienicznego zachowania pszczół

Do zwalczania chorób i pasożytów pszczół używane są powszechnie rozmaite środki chemiczne. Budzi to jednak coraz większy sprzeciw pszczelarzy, konsumentów miodu i przede wszystkim ekologów. Chemiczne zwalczanie chorób pszczół ma jednak wiele ujemnych stron, z których najistotniejsze to:

- Wieloletnie stosowanie ciągle tych samych środków chemicznych przeciwko określonym chorobom czy pasożytom powoduje powstanie oporności organizmów chorobotwórczych na dane leki. Leki te wykazują coraz słabsze działanie na patogeny, aż w końcu w ogóle mogą ich nie niszczyć. W rezultacie powstaje potrzeba tworzenia stale nowych środków.

- W miodzie mogą być pozostałości stosowanych preparatów chemicznych, co znacznie obniża zdrowotną wartość miodu.

Zaniechanie chemicznej walki z chorobami i pasożytami stanie się możliwe dopiero wtedy, gdy będzie się chować pszczoły odporne na określone choroby i pasożyty. Dlatego już od dawna prowadzi się hodowlę odpornościową pszczół. Aby jednak na tej drodze uzyskać znaczny postęp, nie wystarczy wiedza na temat cech określających odporność pszczół na choroby czy pasożyty, ale konieczne jest także poznanie mechanizmów dziedziczenia tych cech. Często bowiem o odporności decyduje nie jeden czynnik genetyczny, ale zespół takich czynników. I tak np. stwierdzono, że o odporności pszczół na zgnilca amerykańskiego decyduje co najmniej parę czynników genetycznych. Już w 1937 r. Park, Pellet i Paddock stwierdzili, że larwy niektórych mieszańców są bardziej odporne na zarażenie tą chorobą niż inne larwy. Pszczoły robotnice niektórych linii filtrują z pokarmu w przedłożdtku więcej bakterii niż inne. Według Woodrowa (1941) pszczoły niektórych linii z łatwością wykrywają komórki z porażonym czerwem, otwierają zasklep i szybko usuwają

porażony czerw. Innym pszczołom praca ta zabiera wiele dni.

Mechanizmy odporności na warrozę zostały dokładniej opisane przeze mnie w „Pszczelarstwie” 11/1988 r. Artykuł na ten temat został przetłumaczony i opublikowany w sześciu zagranicznych czasopiśmie. W niektórych krajach, np. w Danii, zaczęto stosować zalecane w artykule zasady, a wyniki przysyłano do weryfikacji do Zakładu Pszczelnictwa SGGW w Warszawie. Mechanizmy odporności na warrozę polegają między innymi na samoczyszczeniu się pszczół. Robotnice nie tylko same usuwają ze swego ciała pasożyta, ale oczyszczają z pasożytów również swoje siostry (Peng i in. 1987). Szczególnie wyraźnie zachowują się tak pszczoły wschodnie *Apis cerana*. Czas trwania stadium czerwiu zakrytego u niektórych linii pszczół jest krótszy niż u innych (Siuda i Wilde 1996). Na skutek tego potomstwo pasożyta *Varroa destructor* nie osiąga w gniazdach takich pszczół stadium dojrzałego. Podobnie jak przy chorobach niektóre linie pszczół szybciej wykrywają i usuwają z ula poczwarki porażone przez pasożyty.

Ostatnio dużo uwagi poświęca się higienicznemu zachowaniu pszczół. Dr Rothenbuhler stwierdził już w 1964 r., że higieniczne zachowanie wobec zgnilca złośliwego zależy od dwu recesywnych (ustępujących) genów. Gen *u* (uncapping – odklepanie) jest odpowiedzialny za to, że robotnice szybko wykrywają porażony czerw w zasklepienych komórkach i odklepią go. Przy braku tego genu porażony lub martwy czerw długo pozostaje nieodkryty. Gen *r* (remove – usuwanie) jest odpowiedzialny za szybkie usuwanie odkrytego, porażonego czerwiu. Przy braku tego genu porażony lub martwy czerw nie jest usuwany, chociaż zasklep na komórkach został usunięty. Jeżeli pszczoły mają gen *r* i brakuje u nich genu *u*, to usuną martwy czerw dopiero wte-

dy, gdy zostanie on odklepięty przez człowieka, lub gdy gnijący czerw zniszczy zasklep.

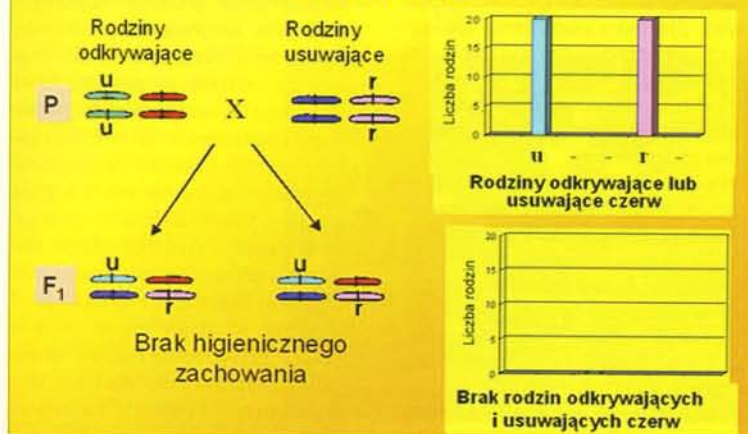
Okazało się, że geny *u* oraz *r* odpowiedzialne są za odklepanie i usuwanie czerwiu, niezależnie od przyczyny uszkodzenia czerwiu. Przyczyną tą mogą być choroby lub pasożyty, np. *V. destructor* lub *T. clareae*. Czerw może zostać zabity także przez człowieka. Ponieważ obecnie wykrywa się coraz częściej uodpornienie *V. destructor* na różne środki chemiczne, dlatego większego znaczenia nabiera wyhodowanie pszczół charakteryzujących się higienicznym zachowaniem.

Dr Rothenbuhler stwierdził, że geny *u* i *r* znajdują się w dwu różnych chromosomach i dziedziczą się niezależnie. Na rys. 1 przedstawiono dziedziczenie tych genów. Skrzyżowano dwie rodzicielskie (P – parents) linie pszczół. Jedna jest homozygotyczna pod względem genu odklepania – *u/u*, lecz nie ma genu usuwania – *r*. Jej skład genetyczny jest więc następujący: *u/u* *+/+* (+ oznacza gen dziki). Druga linia nie ma genu *u*, lecz jest homozygotyczna pod względem genu *r/r*. Jej skład genetyczny to: *+/+* *r/r*. Na rysunku w górnym, prawym rogu przedstawiono fenotypowy układ tych dwu linii. Stosunek rodzin odklepiających czerw (*u*) do usuwających (*r*) wynosi 1 : 1. Po skrzyżowaniu tych dwu linii otrzyma się pokolenie potomne F<sub>1</sub>, (F – filius) o następującym układzie genetycznym:

$$u/u \ +/+ \times \ +/+ \ r/r \ \rightarrow \ u/+ \ r/+$$

Wszystkie osobniki tego pokolenia są heterozygotyczne pod względem obydwu genów. Ponieważ obydwa geny są recesywne, żaden nie ujawni swej działalności. W rezultacie pszczoły nie będą wykazywać zachowania higienicznego. Dla niektórych hodowców jest to wynik szokujący. Po skrzyżowaniu linii pszczół odklepiających martwy czerw z linią usuwającą taki czerw otrzyma się nowe pokolenie, które ani nie odklepi, ani nie usuwa mar-

## Dziedziczenie higienicznego zachowania 1



Rys. 1. Schemat kojarzenia dwu linii pszczoł, z których jedna otwiera martwy czerw (u), a druga usuwa jedynie już otwarty, martwy czerw (r)

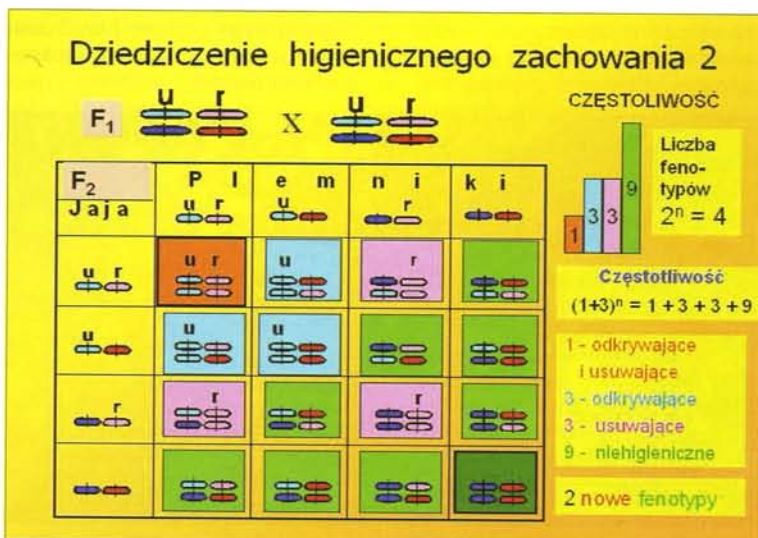
twego czerwii. Należy zaznaczyć, że ten sposób dziedziczenia dotyczy też innych cech. Dlatego może się zdarzyć, że po skrzyżowaniu pszczoł o wysokiej wydajności miodu z pszczołami łagodnymi, uzyska się pokolenie o niskiej produktywności i bardzo agresywnie.

Z reguły pokolenie F<sub>1</sub> wykazuje małą zmienność genetyczną. Segregacja i możliwość wyboru pszczoł o odpowiednim układzie genetycznym następuje dopiero po skrzyżowaniu osobników pokolenia F<sub>1</sub>, a więc w następnym pokoleniu F<sub>2</sub>. Na rys. 2 przedstawiono kojarzenie rodzin F<sub>1</sub> i wynik tego kojarzenia w pokoleniu F<sub>2</sub>. Otóż każda podwójnie heterozygotyczna matka pokolenia F<sub>1</sub> (u/+ r/+) produkuje następujące typy gamet (to jest niezaplodnionych jaj): u/r, u/+, +/r oraz +/+. Przy dwu parach gamet liczba genetycznych kombinacji gamet wynosi  $2 \times 2 = 2^2 = 4$ . Z jaj niezaplodnionych rozwijają się trutnie, które będą produkować plemniki o identycznym układzie genetycznym jak jaja, z których się rozwinęły. Jaja niezaplodnione mogą zostać zapłodnione przez plemniki trutni od heterozygotycznych matek pokolenia F<sub>1</sub>. Gdy więc jedna matka z pokolenia F<sub>1</sub> zostanie zapłodniona przez kilka trutni od drugiej matki pokolenia F<sub>1</sub>, uzyska się w potomstwie F<sub>2</sub> kombinacje genetyczne przedstawione w ramce rysunku 2. Liczba kombinacji

więc czterozygotyczne kombinacje jednej pary genu *u*, a mianowicie: *u/u*, *u/+*, *+/u* oraz *+/+* dają jedynie 2 różne fenotypy, to jest pszczoły odsklepiające komórki z porażonym czerwem (*u/u*) i nieodsklepiające (*u/+*; *+/u*; *+/+*). Jednak stosunek liczbowy tych dwu fenotypów nie jest jednakowy, rozkłada się on w proporcji 1 (odsklepiające) do 3 (nieodsklepiające).

Przy dwu parach genów (*u/+*, *r/+*) liczba różnych fenotypów wynosi 4 ( $2 \times 2 = 2^2$ ) i są to: 1) odsklepiające i usuwające, 2) odsklepiające lecz nieusuwające, 3) nieodsklepiające lecz usuwające, 4) nieodsklepiające i nieusuwające. Przy większej liczbie par genów liczba różnych fenotypów wyniosłaby  $2^n$ , gdzie *n* oznacza liczbę par genów.

Stosunek liczbowy tych 4 różnych fenotypów nie wynosi jednak



Rys. 2. Schemat kojarzenia heterozygotycznego pokolenia F<sub>1</sub>, które nie wykazuje higienicznego zachowania i segregacji genotypów w pokoleniu F<sub>2</sub>

zapłodnionych jaj (zygot), z których rozwijają się robotnice lub matki, wynosi  $2^2 \times 2^2 = 2^{2+2} = 2^4 = 16$ .

Chociaż liczba genetycznych kombinacji wynosi 16, to jednak liczba fenotypów jest mniejsza. Dzieje się tak dlatego, że na skutek obecności genów recesywnych, ekspresja niektórych różnych kombinacji genetycznych jest taka sama. Na przykład trzy genetyczne kombinacje *u/+*, *+/u* oraz *+/+* dają taki sam efekt fenotypowy, pszczoły o takim układzie genetycznym nie odsklepiają komórek z martwym czerwem. Tak

1 : 1 : 1 : 1. Z rys. 2 widać, że odnośnie genu *u* wśród 16 genetycznych kombinacji znajdują się 4 dające fenotypowy efekt odsklepiania komórek i 12 nieodsklepiania. Liczbowy stosunek wynosi 1 : 3, jak podano wyżej. Ten sam stosunek liczbowy dotyczy genu *r* (1 : 3, gdzie 1 to usuwające, a 3 – nieusuwające). Gdy więc uwzględnimy 2 pary genów to stosunek liczbowy fenotypów wynosi  $(1:3) \times (1:3) = (1:3)^2 = 1:3:3:9$ . Tak więc rozkład fenotypów jest następujący: 1 (pszczoły odkrywające porażony czerw i usuwające go):

3 (odkrywające lecz nieusuujące):  
3 (nieodkrywające, lecz usuujące):  
i wreszcie 9 (ani nieodkrywające, ani  
nieusuujące porażonego czerwiu).

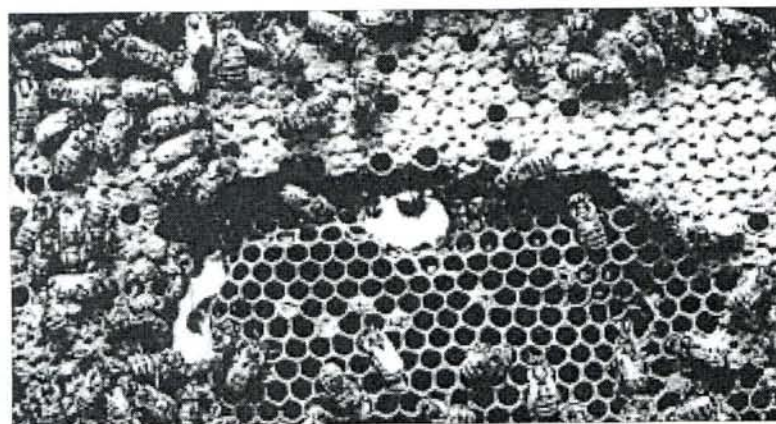
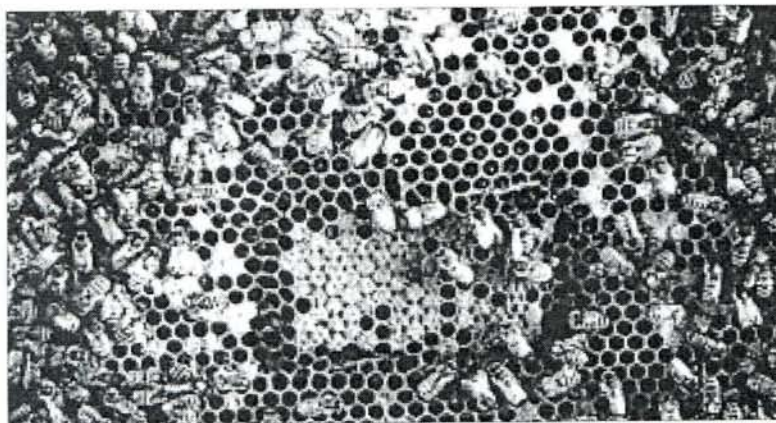
Widać więc, że na skutek niezależnej segregacji dwu par genów (zgodnie z drugim prawem Mendla cechy, których allele nie są w obrębie tej samej pary chromosomów homologicznych, dziedziczą się niezależnie od siebie) pojawiły się w pokoleniu  $F_2$  nowe kombinacje genotypów, wyrażające się w nowych genotypach i fenotypach, których nie było w pokoleniu rodzicielskim. Jedną z nowych kombinacji są pszczoły o higienicznym zachowaniu, które odkrywają i usuwają porażony czerw (pole pomarańczowe na rysunku 2). Drugą kombinację stanowią pszczoły o niehigienicznym zachowaniu, które ani nie odklepią, ani nie usuwają porażonego czerwiu (pola zielone). Jednak wśród tych 9 fenotypów pszczoł niehigienicznych znajduje się 8 genotypów heterozygotycznych, które

mają przynajmniej jeden z genów  $u$  lub  $r$ , i jeden genotyp homozygotyczny, który nie ma żadnego z wymienionych genów (ciemnozielone pole). Zjawisko pojawiania się nowych genotypów i fenotypów w pokoleniu  $F_2$  stanowi genetyczną podstawę hodowli nowych linii pszczoł z cechami, których nie było w pokoleniu rodzicielskim.

Podsumowując należy zdać sobie sprawę, że skrzyżowanie linii pszczoł odklepiających porażony czerw z tymi, które usuwają taki czerw nie jest wystarczające. Nowe pokolenie nie będzie ani odklepić porażonego czerwiu, ani go usuwać. Osobniki pokolenia  $F_1$  to pszczoły o niehigienicznym zachowaniu, które muszą zostać skrzyżowane między sobą, aby uzyskać pokolenie  $F_2$ . Dopiero w tym pokoleniu pojawią się nowe genotypy i fenotypy. Obecnie zadaniem hodowcy jest wyselekcjonowanie osobników o pożądanym cechach i wyprowadzenie od nich nowych, wartościowych linii pszczoł.

Znając genetyczne podstawy higienicznego zachowania pszczoł, hodowca pszczelarz może wyhodować linie pszczoł odpornych pod tym względem na choroby i szkodniki. Najpierw należy znaleźć te rodziny w pasiece, które wykazują wysoki stopień higienicznego zachowania. W tym celu należy wyciąć kawałek zasklepionego czerwiu o wymiarach  $5 \times 6$  cm lub  $10 \times 10$  cm i zamrażać go w zamrażalniku w ciągu 24 godzin. Następnie czerw ten należy wprawić w otwór plastra, z którego został wycięty. Kontrolę stanu czerwiu należy przeprowadzić 24 i 48 godzin po wprawieniu. Rodziny, które otworzyły i usunęły z komórki 95% martwego czerwiu, są uznawane za higieniczne. Niektórzy w inny sposób zabijają czerw, przekłuwają igłą zasklepek i znajdującą się w komórce poczwarkę. Jednak z prof. Wilde stwierdziliśmy w Indiach, że samo uszkodzenie zasklepek powodowało usuwanie czerwiu w rodzinach niehigienicznych, które nie usuwały zamrożonego czerwiu.

Z rodziny, wykazującej wysoki stopień higienicznego zachowania, należy wychowywać nowe matki i trutnie. Nie należy jednak kojarzyć matek i trutni z tej samej rodziny, gdyż spowoduje to pojawienie się czerwiu rozstrzelonego. Można postąpić dwojako. Można np. znaleźć inną niespokrewnioną rodzinę wykazującą higieniczne zachowanie i dopiero wtedy z jednej rodziny wychować trutnie, a z drugiej matki. Kojarzenie następuje przez sztuczne unasienianie. Innym sposobem jest unasienianie matek z rodziny wykazującej higieniczne zachowanie przez trutnie z innej rodziny pozbawionej tej cechy, lecz charakteryzującej się innymi dodatnimi cechami. W rezultacie otrzyma się heterozygotyczne pokolenie  $F_1$ . Dalej należy postępować tak, jak przedstawiono to na rys. 2. W pokoleniu  $F_2$  należy znaleźć higieniczne rodziny, z których można wychowywać matki lub trutnie w celu utrzymania następnych pokoleń.



U góry czerw mrożony przez 24 godz. i wstawiony ponownie do plastra. Na dole czerw mrożony przez 48 godz. po wstawieniu do higienicznej rodziny