

## ミツバチの遺伝的変動係数 Akahira and Sakagami (1959) の再評価

C. W. W. Pirk, H. R. Hepburn and S. E. Radloff

遺伝的変動係数 coefficients of genetic variation は個々のコロニー内、あるいは自然集団内のミツバチの形態形質の表現型の変異を知るための強力な指標であり、また計測可能な形態形質の遺伝的安定性の数量的評価においても有効である (Hepburn et al., 2004). 形態形質の遺伝的データとの組み合わせによってより正確な変異解析が可能となり、さらにこれを用いて多回交尾率を評価することも可能とされている (Oldroyd and Moran, 1983).

私たちはトウヨウミツバチの遺伝的変異の研究の過程で、ニホンミツバチ *A. cerana japonica* とセイヨウミツバチ (イタリアン種) *A. mellifera ligustica* との形態的差異を、複数の形態形質について取り扱った Akahira and Sakagami (1959) の興味深い研究に出会った (訳注: 原著は Akahira, Y. and S. F. Sakagami. 1959. Notes on the differences in some external characteristics between Japanese and European Honeybees (Studies on the Japanese Honeybee *Apis cerana cerana* Fabr. III). *Annotationes Zoologicae Japonenses* 32: 35-42). この論文は、この2種のミツバチについて、種間および種内で、同母の働き蜂および雄蜂、さらに同じ母女王蜂を持つ働き蜂の産卵によって得られた、または未交尾女王蜂から得られた雄蜂の形態計測値について比較して論じている唯一のものである。

すでに生データは失われており、論文化されたデータは統計的な処理がなされていないが、ノンパラメトリックな統計解析であれば適用が可能である。原著者によって解析されたミツバチは、単一の女王蜂から得られたものであり、

その計測値は遺伝的および環境要因を非常に均一に調整した最高の実験条件で得られている。

また倍数体と半数体の個体それぞれが計測されており、このことがミツバチの形態形質の変異の遺伝的背景の解析に付加的に洞察を与えている。実際のところ、形態形質の変異の遺伝的背景を均質化することは、同時に得られる試料数が必然的に制限されることを伴う。私たちは、この重要なデータを、論文化された当時には存在していなかった多変量解析を用いることによって再解析し、Akahira and Sakagami (1959) が研究したミツバチそのものの遺伝的基礎を再構築することにした。

### 材料および方法

私たちはまず Akahira and Sakagami (1959) の手法と用語を置き換えることによって、最新の論文とこの原著との直接比較を可能とした。原著で使用されているミツバチ試料は以下のそれぞれのグループから各 50 匹である。グループは (1) ニホンミツバチ (原著では *A. cerana* としか表記されていない) の同じ交尾済み母女王蜂が産んだ働き蜂 (1a) と雄蜂 (1b) およびこの女王蜂の産んだ働き蜂産卵による雄蜂 (1c), (2) セイヨウミツバチ (訳注: 日本で販売・飼育されている系統という意味で *A. mellifera ligustica* Japanese strain とされている) の同一女王蜂から得られた働き蜂 (2a) と雄蜂 (2b), およびこの女王蜂から得た働き蜂の産卵による雄蜂 (2c), さらに同じ女王蜂から得られた娘の未交尾女王に産ませた未受精卵から発生した雄蜂 (2d) の全 7 グループとなっている。

原著者が測定している形質は、HH: 頭頂上端部と上唇間の距離（頭高）、HW: 両複眼外端部間の最大長（頭幅）、AL: 触角鞭節長、TL: 中胸背板の前後長、TB: 後肢頸節長、BL: 後肢基附節長、BW: 後肢基附節幅、WL: 前翅腋切片から翅端間長（前翅長）、WM: 前翅中央脈および亜中央脈の交点と翅端間長、WW: 前翅最大幅（前翅幅）、RD: 前翅径室最大長、wL: 後翅の中脈と亜縁脈の交点と翅端間長、wM: 後翅肘室基部と翅端間長、wW: 後翅最大幅（後翅幅）、RL: 後翅径脈長、ML: 後翅中脈長、CL: 後翅肘脈長、VL: 後翅扇状脈長、KR: 右後翅前縁線の翅鉤部長、KL: 左後翅前縁線の翅鉤部長、QR: 右後翅前縁線の翅鉤数、QR: 左後翅前縁線の翅鉤数、CI: 前翅肘脈指数となっている。上記のうち CL は不明データがあるため（訳注：セイヨウミツバチの雌においては後翅肘脈が消失または不明瞭であるため原著では計測が行われなかったと考えられる）、以下の解析からは除外した。

ノンパラメトリックな解析方法であるフリードマン検定を、種内グループ間の変動係数の比較に用いた。種間および種内の個々のグループ間の有意差検定には、ボンフェリーニの有意水準補正を伴うウイルコクソンの符号順位と検定を事後検定として用いて、対比較を行った。

## 結果

全 7 グループの、24 形態形質の計測値の平均、標準誤差、変動係数を表 1 に示した。また 2 種それぞれについて、および種間についてはそれぞれ以下のようにまとめた。

### セイヨウミツバチ

働き蜂、雄蜂、働き蜂産卵による雄蜂、未交尾女王蜂産卵による雄蜂の形態形質の再解析を行い、フリードマン検定において 4 グループの変動係数に有意な差があることが示された ( $\chi^2 = 18.1$ ,  $df=3$ ,  $P<0.0001$ )。これに基づき、ウイルコクソン符号順位と検定によって、(1) 働き蜂産卵による雄蜂は働き蜂より有意に大きな変異を示し (2.74,  $P=0.006$ )、(2) 雄蜂は未

交尾女王蜂産卵による雄蜂よりも有意に大きな変異であり (2.54,  $P=0.011$ )、(3) 働き蜂産卵による雄蜂は未交尾女王蜂産卵による雄蜂よりも有意に変異が大きい (2.43,  $P=0.015$ ) ことが示された (表 2)。

### ニホンミツバチ

働き蜂、雄蜂、働き蜂産卵による雄蜂のいずれを較べた場合にも、変動係数に統計的な有意差は得られなかった (Friedman test:  $\chi^2 = 4.3$ ,  $df=2$ ,  $P=0.119$ ) (表 2)。

## 2 種間比較

2 種の働き蜂間では統計的な変動係数に有意な差は見られなかった (ウイルコクソンの符号順位と検定: 0.21,  $P=0.831$ )。また雄蜂についても同様であった (ウイルコクソンの符号順位と検定: 1.49,  $P=0.136$ )。一方で、働き蜂産卵による雄蜂については二種間で有意な差があり、セイヨウミツバチの方が統計的に有意に大きな変異を示した (ウイルコクソンの符号順位と検定: 2.18,  $P=0.030$ )。

## 考察

交尾した女王から得られた働き蜂と雄蜂は同じ巣の中で育てられたものであり、したがって影響しうる環境要因は最低限で、系統誤差として寄与する (Akahira and Sakagami, 1959)。いずれの種内における変異も各グループ内の遺伝的な組成に基づくものであると推定される。それぞれに種について個別に、それから両者を組み合わせて考察する。

セイヨウミツバチについては、Akahira and Sakagami (1959) は単一の母女王蜂から得られた働き蜂と雄蜂、働き蜂産卵による雄蜂、未交尾女王蜂産卵による雄蜂を試料として得ている。これらの雄蜂においては変動係数に関して個々に有意な差が見られた。これは普通とはいえない。というのは、女王蜂から得られた雄蜂は半数体で、母親の遺伝子だけを受け継いでいるはずだからである。一方で、働き蜂は二倍体で、母女王蜂が交尾飛行中に複数の雄と交尾し

表 1 全 7 グループの 24 形態形質ごとの平均、標準誤差および変動係数。Akahira and Sakagami (1959) の原記載データによる (長さの単位は mm)

| 形質* | セイヨウミツバチ <i>Apis mellifera ligustica</i> |       |       |        |       |       |        |       |       |        |       |       | ニホンミツバチ <i>Apis cerana japonica</i> |       |       |        |       |       |        |       |       |    |      |      |
|-----|--|-------|-------|--------|-------|-------|--------|-------|-------|--------|-------|-------|-------------------------------------|-------|-------|--------|-------|-------|--------|-------|-------|----|------|------|
|     | 働き蜂                                      |       |       |        |       |       | 雄蜂     |       |       |        |       |       | 働き蜂                                 |       |       |        |       |       | 雄蜂     |       |       |    |      |      |
|     | 平均                                       | 標準誤差  | 変動係数  | 平均     | 標準誤差  | 変動係数  | 平均     | 標準誤差  | 変動係数  | 平均     | 標準誤差  | 変動係数  | 平均                                  | 標準誤差  | 変動係数  | 平均     | 標準誤差  | 変動係数  | 平均     | 標準誤差  | 変動係数  | 平均 | 標準誤差 | 変動係数 |
| HH  | 3.320                                    | 0.014 | 2.91  | 3.260  | 0.019 | 4.08  | 3.180  | 0.014 | 2.96  | 3.570  | 0.021 | 4.17  | 3.010                               | 0.016 | 3.82  | 3.240  | 0.020 | 4.29  | 3.000  | 0.017 | 3.97  |    |      |      |
| HW  | 3.520                                    | 0.012 | 2.47  | 3.920  | 0.017 | 2.98  | 3.430  | 0.053 | 10.56 | 4.030  | 0.016 | 2.75  | 3.390                               | 0.012 | 2.41  | 3.710  | 0.018 | 3.32  | 3.460  | 0.010 | 2.95  |    |      |      |
| AL  | 2.470                                    | 0.011 | 3.26  | 3.530  | 0.018 | 3.56  | 3.340  | 0.013 | 2.81  | 3.620  | 0.014 | 2.84  | 2.390                               | 0.011 | 2.94  | 2.640  | 0.016 | 3.90  | 2.530  | 0.011 | 2.77  |    |      |      |
| TL  | 3.590                                    | 0.015 | 3.01  | 4.900  | 0.024 | 3.55  | 4.160  | 0.018 | 3.15  | 5.050  | 0.032 | 4.53  | 3.450                               | 0.019 | 3.62  | 4.040  | 0.020 | 3.31  | 3.640  | 0.020 | 3.82  |    |      |      |
| SL  | 0.660                                    | 0.009 | 9.23  | 0.880  | 0.009 | 7.01  | 0.830  | 0.012 | 10.36 | 0.950  | 0.010 | 7.36  | 0.770                               | 0.009 | 7.65  | 0.770  | 0.012 | 10.63 | 0.710  | 0.011 | 10.47 |    |      |      |
| TB  | 2.940                                    | 0.012 | 2.98  | 3.480  | 0.018 | 3.59  | 3.120  | 0.018 | 4.07  | 3.580  | 0.015 | 2.91  | 2.860                               | 0.014 | 3.41  | 3.190  | 0.013 | 2.95  | 2.970  | 0.015 | 3.60  |    |      |      |
| BL  | 1.620                                    | 0.016 | 6.71  | 2.010  | 0.012 | 4.06  | 2.160  | 0.013 | 4.32  | 2.080  | 0.011 | 3.88  | 1.970                               | 0.010 | 3.45  | 2.100  | 0.012 | 3.86  | 1.980  | 0.010 | 3.52  |    |      |      |
| BW  | 0.960                                    | 0.010 | 7.80  | 1.080  | 0.009 | 5.67  | 1.160  | 0.009 | 5.41  | 1.110  | 0.007 | 4.36  | 1.050                               | 0.008 | 5.23  | 1.160  | 0.008 | 4.99  | 1.070  | 0.007 | 4.82  |    |      |      |
| WL  | 8.230                                    | 0.019 | 1.62  | 10.400 | 0.055 | 3.72  | 9.530  | 0.040 | 2.95  | 10.350 | 0.040 | 2.72  | 7.530                               | 0.021 | 2.02  | 8.600  | 0.048 | 3.76  | 7.990  | 0.039 | 3.40  |    |      |      |
| WM  | 4.050                                    | 0.018 | 3.12  | 5.080  | 0.026 | 3.56  | 4.750  | 0.032 | 4.82  | 5.250  | 0.017 | 2.25  | 3.730                               | 0.011 | 1.99  | 4.230  | 0.034 | 5.60  | 4.040  | 0.021 | 3.69  |    |      |      |
| WW  | 2.810                                    | 0.011 | 2.75  | 3.410  | 0.014 | 2.95  | 3.120  | 0.018 | 4.07  | 3.470  | 0.017 | 3.37  | 2.630                               | 0.010 | 2.71  | 3.090  | 0.017 | 3.78  | 2.830  | 0.012 | 3.00  |    |      |      |
| RD  | 2.940                                    | 0.010 | 2.51  | 3.990  | 0.023 | 4.08  | 3.620  | 0.021 | 4.12  | 3.980  | 0.017 | 2.94  | 2.650                               | 0.009 | 2.52  | 3.280  | 0.017 | 3.56  | 3.000  | 0.015 | 3.36  |    |      |      |
| wL  | 5.880                                    | 0.022 | 2.64  | 6.960  | 0.041 | 4.18  | 6.350  | 0.035 | 3.83  | 7.060  | 0.030 | 2.99  | 5.360                               | 0.018 | 2.36  | 6.160  | 0.027 | 3.02  | 5.730  | 0.031 | 3.82  |    |      |      |
| wM  | 2.650                                    | 0.010 | 2.67  | 3.250  | 0.021 | 4.52  | 2.970  | 0.026 | 6.26  | 3.410  | 0.020 | 4.13  | 2.530                               | 0.024 | 6.60  | 3.070  | 0.014 | 3.11  | 2.780  | 0.017 | 4.32  |    |      |      |
| wW  | 1.680                                    | 0.006 | 2.68  | 2.670  | 0.006 | 1.50  | 2.420  | 0.006 | 1.62  | 2.870  | 0.014 | 3.45  | 1.460                               | 0.009 | 4.33  | 2.440  | 0.013 | 3.81  | 2.260  | 0.011 | 3.48  |    |      |      |
| RL  | 1.290                                    | 0.007 | 4.10  | 1.640  | 0.014 | 6.01  | 1.700  | 0.015 | 4.33  | 1.640  | 0.008 | 3.54  | 1.370                               | 0.004 | 1.84  | 1.690  | 0.007 | 2.86  | 1.530  | 0.009 | 4.21  |    |      |      |
| ML  | 1.010                                    | 0.006 | 4.29  | 1.320  | 0.010 | 5.58  | 1.340  | 0.011 | 5.81  | 1.370  | 0.010 | 5.13  | 1.190                               | 0.012 | 7.00  | 1.490  | 0.012 | 5.33  | 1.330  | 0.012 | 6.21  |    |      |      |
| CL  |  |       |       | 0.140  | 0.002 | 8.34  |        |       |       | 0.080  | 0.001 | 8.65  | 0.430                               | 0.009 | 14.20 | 0.880  | 0.020 | 16.24 | 0.370  | 0.024 | 46.30 |    |      |      |
| VL  | 0.990                                    | 0.004 | 3.17  | 1.350  | 0.015 | 7.65  | 1.390  | 0.011 | 5.71  | 1.480  | 0.014 | 6.61  | 1.150                               | 0.006 | 3.76  | 1.680  | 0.009 | 3.80  | 1.470  | 0.010 | 4.86  |    |      |      |
| KR  | 1.070                                    | 0.007 | 4.52  | 1.230  | 0.012 | 6.66  | 1.350  | 0.009 | 4.58  | 1.340  | 0.008 | 4.13  | 1.090                               | 0.007 | 4.42  | 1.270  | 0.008 | 4.46  | 1.170  | 0.008 | 4.70  |    |      |      |
| KL  | 1.060                                    | 0.007 | 4.88  | 1.250  | 0.011 | 6.15  | 1.370  | 0.010 | 5.05  | 1.330  | 0.008 | 3.84  | 1.080                               | 0.006 | 4.51  | 1.270  | 0.008 | 4.28  | 1.170  | 0.008 | 4.61  |    |      |      |
| QR  | 20.580                                   | 0.219 | 7.56  | 18.240 | 0.222 | 8.61  | 19.540 | 0.392 | 14.20 | 24.120 | 0.251 | 7.34  | 18.120                              | 0.214 | 8.25  | 18.300 | 0.194 | 7.50  | 17.180 | 0.228 | 9.38  |    |      |      |
| QL  | 20.640                                   | 0.247 | 8.45  | 18.580 | 0.249 | 9.50  | 19.700 | 0.274 | 9.83  | 23.590 | 0.247 | 7.33  | 18.080                              | 0.173 | 6.63  | 18.480 | 0.236 | 9.03  | 16.960 | 0.196 | 8.15  |    |      |      |
| CI  | 2.430                                    | 0.053 | 15.45 | 1.780  | 0.036 | 14.35 | 1.970  | 0.057 | 20.50 | 2.200  | 0.490 | 16.12 | 5.660                               | 0.150 | 23.70 | 3.310  | 0.059 | 12.75 | 3.410  | 0.064 | 13.35 |    |      |      |

\* 形質名については本文参照

表2 全7グループの23形質\*の変動係数の平均と標準偏差(再計算による)

|            | 平均       | 標準偏差 |
|------------|----------|------|
| セイヨウミツバチ   |          |      |
| 働き蜂        | 4.7 a    | 3.2  |
| 雄蜂         | 5.4 ab   | 2.8  |
| 働き蜂産卵による雄蜂 | 6.1 bc # | 4.3  |
| 処女王産卵による雄蜂 | 4.7 ad   | 2.9  |
| ニホンミツバチ    |          |      |
| 働き蜂        | 5.0 a    | 4.5  |
| 雄蜂         | 4.9 a    | 2.6  |
| 働き蜂産卵による雄蜂 | 5.1 a #  | 2.7  |

異なるアルファベットは種内でそのグループ間の有意差が、#は種間の有意差が、5%水準でみられることを示す

\*表1の24形質よりCL(後翅肘脈長)を除く

ているため、働き蜂が最も変異が大きく、次いでその子である働き蜂産卵による雄蜂の変異が続くべきであろう。何がいったい、この結果をもたらした要因であろうか。

まず第一に、メンデル遺伝を考えに入れ、最初に単一形質に着目するとすれば、異なる表現型は異なる遺伝型を反映しているといえる。この考察では、異なる表現型はそれぞれの形質についての変動係数によって示されている。ミツバチや他の社会性昆虫において女王蜂の交尾相手の子への寄与率は均等ではない(Pamilo, 1993)。さらに有効交尾回数は女王蜂が近縁の雄蜂と交尾することで減少させられる(Pamilo, 1993)。このふたつの事実を考えに入れると、有効交尾回数が減少しうる条件下では働き蜂の間での変異が小さくなることになる。さらに優性劣性遺伝様式によって後代に受け継がれる形質はいくつかあると考えられる(Rothenbuhler et al., 1968; Woyke, 1978)。もし働き蜂が優性対立遺伝子を父親の遺伝子から受け継いでいれば、働き蜂間の変異はさらに小さなものになるであろう。

しかしながら、すべての劣性遺伝子が働き蜂で発現するわけではなく、一方で、働き蜂が単為生殖を始めると、この劣性遺伝子の発現は増加する(図1)。例えば、女王蜂がある特定の形質についてW(白)B(黒)という遺伝子型を持つ場合に、交尾相手の雄がG(灰)という

優性対立遺伝子を持っていた場合、生まれてくる働き蜂の遺伝子型はWGまたはBGとなるが、表現型はGとなる。さらにこのふたつの遺伝子型を持つ働き蜂が産雄単為生殖によって均等に雄蜂を生産した場合、それらの雄では、W, B, およびGの遺伝子を持つものが、それぞれ25, 25, および50%の頻度で出現する。したがって、出現する表現形は、働き蜂産卵による雄蜂において、働き蜂のそれよりもはるかに大きなものになる。

もし優性遺伝子が雌側で継承されている場合には、女王蜂がその遺伝子を同型接合(ホモ)で持っていたにちがいない。なぜなら、もし異型接合(ヘテロ)であれば、働き蜂産卵による雄蜂よりも、働き蜂の中での変異が大きくなることが予想されるからである。その場合、女王蜂が産んだ雄蜂と働き蜂が産んだ雄蜂との間に有意な差があることは考えにくい。雄蜂の側で優性遺伝子が継承される場合には、あるいは近親交配の場合にのみ、変異が小さくなり(Maynard Smith, 1989)、有意な差が見られると考えられる。したがって、変動係数に有意な差が見られたセイヨウミツバチにおいては、交尾回数が少ないことが関与していると考えられ、それゆえ、雄側での優性遺伝子の継承が行われ、近親交配の程度が高かったと考えられる。この点について、原著者らは、使用した女王蜂がイタリアン種(リグスティスカ種) *Apis mellifera ligustica* Spinolaの明らかな特徴を示す雑種系統であったとだけ述べている。

二種のミツバチを識別するのに24の形質が利用可能であったという結論(Akahira and Sakagami, 1959)は、したがって、形態形質、特に遺伝率の高い形質(Oldroyd and Moran, 1983)に関するすべての遺伝的変異の小さい、近交系集団に起因しているといえる。そのため、結論として導かれている、遺伝的変動係数の値は遺伝的安定度の指標となる(Akahira and Sakagami, 1959)という点は、彼らの結果からは支持されない。

ニホンミツバチについては、Akahira and Sakagami (1959)は働き蜂と女王蜂が産んだ

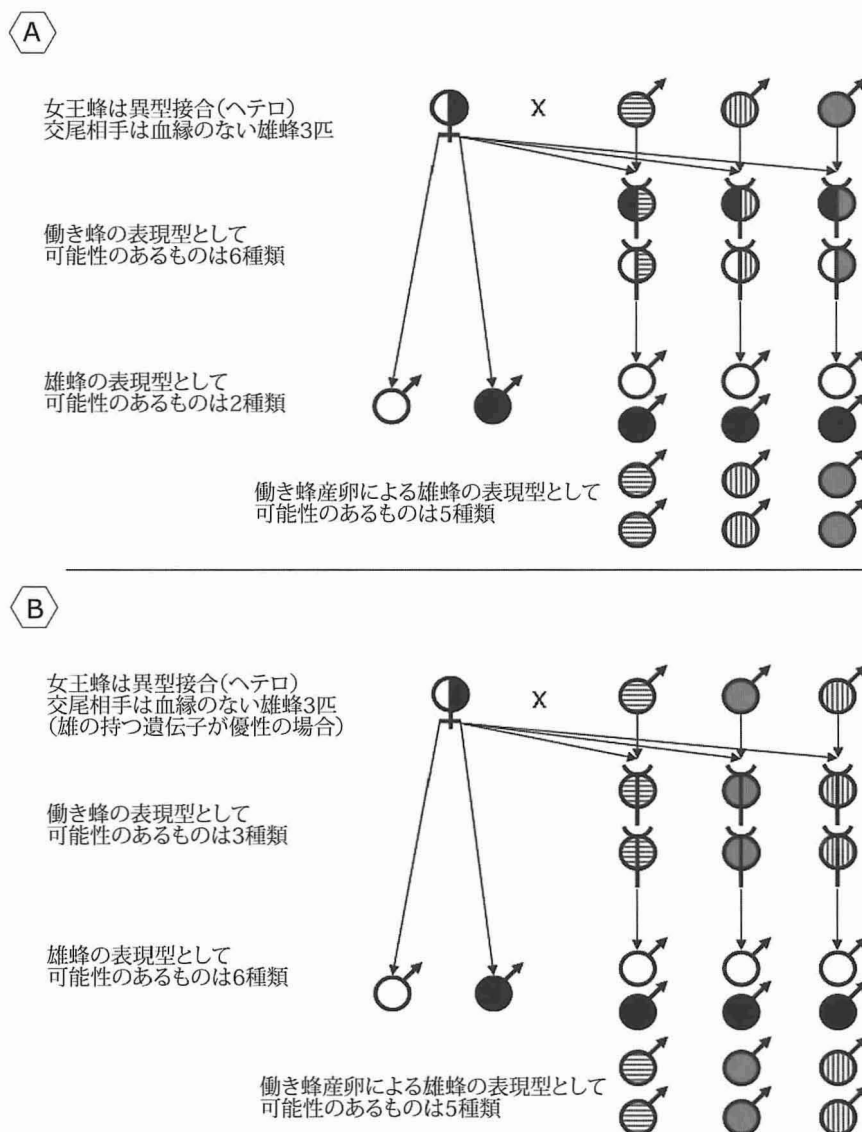


図1 変異に関わる遺伝子の優性劣性、働き蜂、雄蜂および働き蜂産卵による雄蜂における表現型発現の組み合わせ。A) 女王蜂が近縁ではない雄蜂と交尾した場合、B) 女王蜂が優性遺伝子を持つ雄蜂と交尾した場合

雄蜂および同じ母親を持つ働き蜂の産んだ雄蜂を試料として用いている。それらのグループ間では変動係数に有意な差は見られていない。ただ有意な差は見られないものの、変動係数の大小の順序はセイヨウミツバチのそれに匹敵している。例えば、Oldroyd and Moran (1983) によって遺伝率の高い形質といわれるTBとWWというふたつの形質に着目してみる

と、いずれも働き蜂間でよりも、働き蜂が産んだ雄蜂間において変異が大きくなっている。これはニホンミツバチにおいてもこの優性遺伝子の遺伝性があることを示している。

相互排他的とまではいえないが、二者択一的に両種の卵の質が変異に影響を与えている可能性がある。女王蜂は産卵するため、コロニーの子孫を増やすための唯一の個体として選ばれた

ものであるが、働き蜂は女王蜂を失ったときのみ産卵する。女王蜂が産んだ卵の方が働き蜂が産んだものよりも生存価が高いといわれており (Pirk et al., 2004), この高い生存価, つまり卵としての品質の高さが, 女王蜂が産んだ卵による個体の変異を縮小している可能性がある。すなわち, 質的な適正さからの逸脱は希であり, 仮に逸脱した場合にはそうした卵は結果として破壊されてしまう。それとは対照的に, 働き蜂が産んだ卵ではそうした逸脱が頻繁に見られ, かなり広く許容されてしまい, 破壊を免れ, 結果として大きな変異につながる。結果から見ると実際に, 卵の生存価は働き蜂が産んだ場合の方が女王蜂が産んだ場合の2倍であるように見える (前述のように Pirk et al. (2004) の Fig. 1 ではその逆の結果が示されているが)。働き蜂と女王蜂が産んだ卵のこうした差は, 観察された形態形質におけるグループ間の有意差を説明できると考えられる (セイヨウミツバチにおいては働き蜂産卵による雄蜂の変異が女王蜂の産卵による雄蜂の変異よりも有意に大きくなっている)。

セイヨウミツバチとニホンミツバチを較べた場合, 働き蜂, あるいは雄蜂において2種間で変動係数には有意な差が見られていない。しかし, 働き蜂が産んだ雄蜂については2種間で有意な差が見られる。こうした差を比較することが根本的に困難なのは, これが2種の平均的父系頻度が絡んでくる問題だからである。Pamilo (1993) はセイヨウミツバチでの有効父系頻度は13.6, トウヨウミツバチでは11.4であると報告しているが, Palmer et al. (2001) は両種についてそれぞれ14.7と18.8と逆転した値を示している。こうして得られている数値や限られた試料数からでは, 変動係数の差が, 純粋に交尾回数の差を反映していると結論づけることはこの段階では不可能と考えられる。

(著者の住所は下記参照)

翻訳: 中村 純)

## 引用文献

- Akahira, Y. and S. F. Sakagami. 1959. Annotat. Zool. Jpn. 32: 35-42.
- Hepburn, R., P. Neumann and S. E. Radloff. 2004. Naturwissenschaften 91: 447-450.
- Maynard Smith, J. 1989. Evolutionary Genetics. Oxford Univ. Press, Oxford. 325 pp.
- Oldroyd, B. P. and C. Moran. 1983. Aust. J. Biol. Sci. 36: 323-332.
- Palmer, K., B. Oldroyd, P. Franck and S. Hadisoelilo. 2001. Insectes Soc. 48: 327-332.
- Pamilo, P. 1993. Heredity 70: 472-480.
- Pirk, C. W. W., P. Neumann, R. Hepburn, R. F. A. Moritz and J. Tautz. 2004. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 101: 8649-8651.
- Rothenbuhler, W. C., J. M. Kulinovic and W. E. Kerr. 1968. Ann. Rev. Gen. 2: 413-438.
- Woyke, J. 1978. Biology of reproduction and genetics of the honeybee. Final Technical Report for USDA. Bee Culture Division, Warsaw Agricultural University, Warsaw, Poland. 381 pp.
- C. W. W. PIRK<sup>1,2\*</sup>, H. R. HEPBURN<sup>2</sup> and S. E. RADLOFF<sup>3</sup>. Coefficients of genetic variation in honeybees - Akahira and Sakagami (1959) re-visited. *Honeybee Science* (2005) 26(4): 153-158. 1) Department of Zoology and Entomology, University of Pretoria, Pretoria 0002, South Africa, 2) Department of Zoology and Entomology, Rhodes University, Grahamstown 6140, South Africa, 3) Department of Statistics, Rhodes University, Grahamstown 6140, South Africa.

The article by Akahira and Sakagami (1959) on morphological differences between *A. cerana* and *A. mellifera* is the only paper ever to have been published that contains interspecific and intraspecific comparisons of morphometric data for workers and drones from the same mother queen, and drones from laying workers and virgin queens derived from the same original mother queens in *A. cerana* and *A. mellifera*. However, at the time of publication adequate statistics had not yet been developed. We re-analysed the data using non-parametric methods and combine the results with data of heritability of morphometric characters to reconstruct the genetic basis of these bees, showing effects of inbreeding and dominate-recessive inheritance in bees of both species.