

## 謎深いケープミツバチ *Apis mellifera capensis*

H. R. Hepburn

ケープミツバチ *Apis mellifera capensis* についての南アフリカにおける最初の記述は大変古い (De Geer, 1778) が, その1世紀後になってようやく生物学的な特質について関心が払われた (de Villiers, 1883). しかし, その特性が正しく理解されたのは, 1912年のOnionsによる研究によってであった. この養蜂家は, 一連の途方もない時間を費やした観察と, その後の実験によって, このミツバチの亜種の未交尾の働き蜂が未受精の卵を産み, さらにこの卵が倍数体の雌の子孫を残すことが可能だということを明らかにした. しかし, この観察は, Anderson (1963) による再確認実験までの間, 注目されることはなかった. このミツバチはその後, Friedrich Ruttner 教授の注目を引くところとなり, 1976年以降, 数編にわたる論文によってこのケープミツバチに関する情報が世の中に知れ渡った. 彼のこのミツバチに関する業績は他の研究者をも刺激し, 過去25年間に, それより前の200年間に出版されたよりも多くの科学的な研究論文が出されるに至った.

このミツバチについての知識が増大するにつれて, 私たちはケープミツバチの生物学的な特性についていくつか興味深い事実を学んできた. 第一に, 働き蜂は, 有王群でも無王群でも雌を産むことによって子孫を残すことが可能であること (Onions, 1912; Hepburn and Crewe, 1991) がわかった. 第二に, こうした働き蜂の大顎腺から分泌されるフェロモンは働き蜂的な組成から女王蜂的な組成に変わりうるということが確認され (Hemmling et al., 1979), この亜種が他のセイヨウミツバチの亜種のコロニーに侵入し, かつそれに置き換わることの一つ

の証拠となった (Crewe and Velthuis, 1980). 第三に, 卵巣小管は多く, また貯精嚢も他のセイヨウミツバチの亜種に較べてよく発達していることがわかった (Ruttner and Hesse, 1981; Hepburn et al., 1991). こうした事実がケープミツバチをセイヨウミツバチの亜種の中で本当に特例的な蜂にしているといえる (Ruttner, 1988, 1992).

おそらく, このケープミツバチの生物学的特徴を最もよく示すには, 隣接して生息するアフリカ高地に生息するミツバチ亜種で, 南アフリカに自然雑種の出現する地域のある *A. m. scutellata* (以下高地ミツバチ) との比較 (表1, 2) が効果的といえるだろう (Hepburn and Radloff, 1998; ただしその複雑さについては後述する). ケープミツバチの働き蜂は, 雌を産むタイプの単為生殖 (雌性産生単為生殖 thelytokous reproduction) によって倍数体の働き蜂を作り出すことができる一方で, 雄を



図1 ケープミツバチの働き蜂のクローズアップ  
(写真: G. Kastberger)

表1 ケープミツバチ *A.m.capensis* とアフリカ高地ミツバチ *A.m.scutellata* の生物学的特性

項目	ケープミツバチ	高地ミツバチ	備考
働き蜂の卵巣小管	10	5	交雑地域では中間的
働き蜂産卵による倍数体の卵	あり	なし	交雑地域ではあり
産卵働き蜂の生殖性	倍数体・半数体	半数体	交雑地域では両方あり
働き蜂産卵の開始まで	早い	遅い	アフリカ亜種内で相対的に
産卵働き蜂へのコート	あり	なし	
産卵働き蜂の生成フェロモン	女王蜂型:9-ODA主体	働き蜂型:9-ODA痕跡	
産卵働き蜂のタイプ	フェロモンのには女王蜂的または働き蜂的, いずれも産卵はするものとししないものあり	フェロモンのに働き蜂的, 産卵するものとししないものあり	
無王群での闘争	変動あり	見られない	西側地域で普通
無王群での巣の増設	働き蜂巣房	雄蜂巣房	
蜂児のない無王群	新王生産可能	新王生産不可能	ケープミツバチでは数世代可能
無王群での新王受け入れ	排除性高い	受け入れる	
交尾飛行時の風速	14m/秒まで	5m/秒	
交尾飛行時の女王蜂の亡失	多い	少ない	
生殖優位	ごく高い	低い	
他の亜種への侵略性	高い	低い	他のセイヨウミツバチ亜種に対しては双方とも高い
王台形成の抑制	女王蜂および産卵働き蜂	女王蜂のみ	
働き蜂の卵巣小管の発達抑制	女王蜂および産卵働き蜂	女王蜂のみ	
建勢	遅い	早い	
逃去	冬季	夏季	
採餌成功率	マッキーで高く, 他地で低い	マッキーで低く, 他地で高い	
温度恒常性	蜂球形成する	蜂球形成弱い	ケープミツバチは温帯のセイヨウミツバチと同等
従順さ	大変おとなしい	荒い	雑種では中間的
働き蜂の色彩	黒っぽい	明るい黄色	変動大
プロポリスの利用性	高い	低い	経験的にみての差
働き蜂の背板腺	あり	なし	

Hepburn and Crewe (1991) より

表2 ケープミツバチとアフリカ高地ミツバチのマッキー上に境界を持つ分布域の特性

項目	ケープミツバチ	アフリカ高地ミツバチ	備考
地勢	山地から海岸	平地 (多少の起伏あり)	雑種と高地ミツバチの境界は山岳部
土壌	砂礫 (未分化),	ラトゾル, 粘土, または石灰	雑種地帯は高地ミツバチに同じ
気候	地中海性	半乾燥性	雑種地帯は半乾燥性
気温変動	穏やか	極端	雑種地帯は極端
降水量	冬季から年間を通じて	夏季のみ	降水量は西から東に向かって減少
風速	穏やか~強い	弱い~穏やか	雑種地帯は高地ミツバチに同じ
風向 夏季	南東	変動大	冬季と夏季とも雑種地帯は高地ミツバチに同じ
冬季	北西	北西	
生物群系 (バイオーム)	マッキー (Fynbos)	Nama-Karoo および草地	雑種地帯は高地ミツバチに同じ
植生	草地, 低灌木, 灌木林	草地~低灌木	雑種地帯は高地ミツバチに同じ
植物相 (多様性)	多様性高い	多様性低い~中間	雑種地帯は高地ミツバチに同じ
固有植物	多い	少ない~中間	雑種地帯は高地ミツバチに同じ
開花期 最大流蜜期	晩冬~春季	夏季~秋季	
欠乏期	夏季~冬季	冬季	

Hepburn and Crewe (1991) より

産むタイプの単為生殖（雄性産生単為生殖 arrenotokous reproduction）によって半数体の雄蜂を作ることもできる，ただし同じ一匹の働き蜂がこの両方を行うことができるかどうかについて正確なところはわかっていない．実際には，おそらく父系の差によってどちらかになるのだと考えられている（Moritz et al., 1996）．

もうひとつのケープミツバチの特色は，女王蜂を失ってから，あるいは有王群においても，非常に短い時間の内に働き蜂産卵が見られる点である（Hepburn et al., 1988）．ケープミツバチの産卵中の働き蜂は他の亜種の蜂群内で，暴君のように振る舞い，その蜂群の働き蜂の間に retinue 行動（女王蜂の周囲を囲む行動）を起こさせる．これは，ケープミツバチの働き蜂が，女王蜂様のフェロモンを生産しているからである（Crewe and Velthuis, 1980）．ケープミツ

バチの無王群および高地ミツバチの有王あるいは無王群で，時間経過によって4つの異なる働き蜂産卵の段階が見られる．これは，（1）働き蜂が女王蜂的な組成のフェロモンを合成し，産卵するもの，（2）フェロモンの合成は始めるが産卵をしないもの，（3）働き蜂的な大顎腺フェロモンを分泌しながら産卵するもの，（4）働き蜂的なフェロモンを出しながら産卵しないもの，がある．これらは種類を端的に分類したものであり，実際の場面では，働き蜂の数や，働き蜂産卵の期間によって，それぞれの中間的な段階のものがたくさん出現することになる（Hepburn, 1994）．

さらにもうひとつの，ケープミツバチの異常な性質は，無王群において，もし巣を作らせたなら，働き蜂は働き蜂巣房の巣を構築し，これに倍数性の働き蜂の卵を産み付けることである

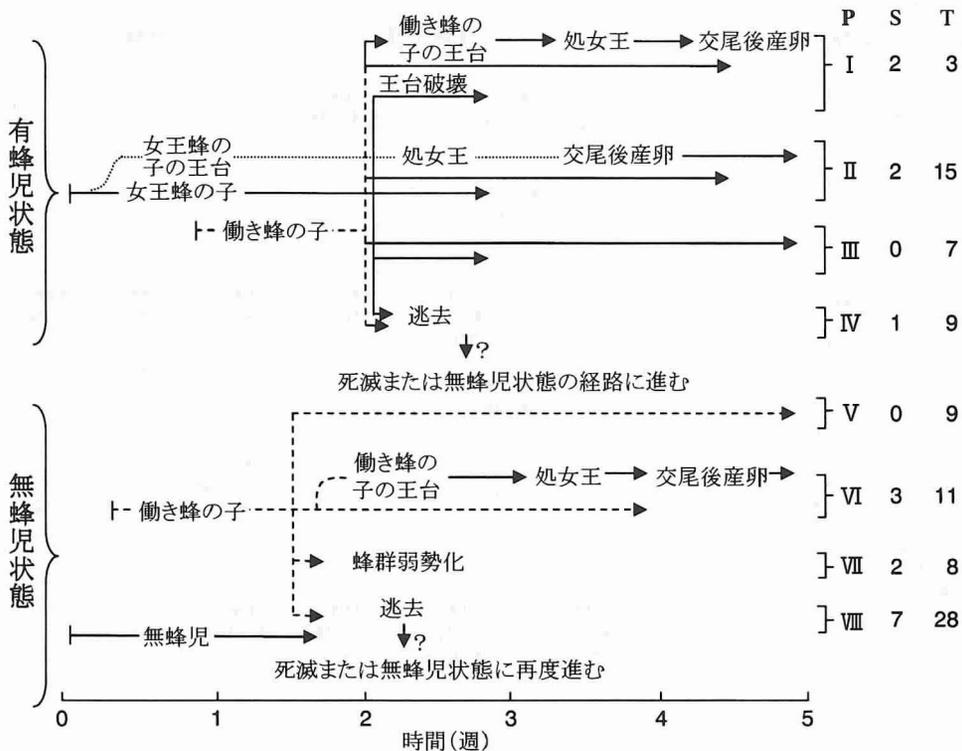


図2 ケープミツバチ有蜂児群，無蜂児群での女王蜂亡失後の経過経路（P）．経路IIだけが「古典的女王蜂更新」である．経路IとVIでは産卵働き蜂あるいは疑似女王蜂による子から女王蜂生産が行われる．経路番号は図中右のP列に上からI～VIIIで表示してある．S列にある数字は，それぞれの経路をたどったものの中で，実際に卵巣発達やフェロモンに関するデータが得られた群数，T列は各経路をたどった過去5年間の総群数（S列のものを含む）．時間軸上の0は女王蜂の亡失時点，各事項の発生時期と期間は，蜂群の状況から推定した．したがって時間的に正確なことを問題とはしていない．

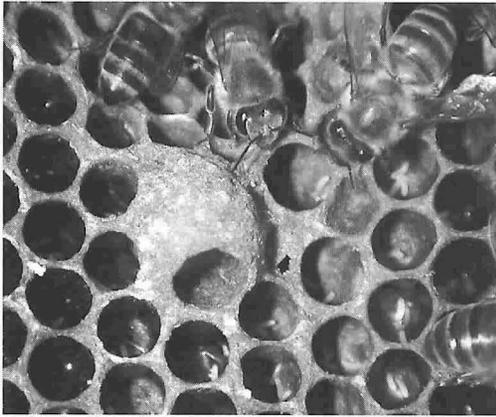


図3 ケープミツバチの産卵働き蜂は同じ巣房の中に複数の卵を産むことは多い。しかし時間の経過につれて一つの巣房に一つの卵が生まれるようになる。こうした卵はクローン娘である。

(写真: G. Kastberger)

(Hepburn et al., 1993; Neumann et al., 2000). これは、他のセイヨウミツバチ亜種の無王状態での行動の好対照である。ケープミツバチの働き蜂が雌を産み出す能力を有するため、女王蜂の亡失という事態は、極めて複雑な状況を招くことになる (Moritz et al., 1998). 例えば、新女王蜂が働き蜂が産んだ倍数体の卵から作られ、雄蜂しか作れない他のセイヨウミツバチの亜種とは異なり、蜂群が遺伝的に破綻する可能性はない。新女王蜂を育てることは確かなことといえるのだが、無王状態に続いて起こるいくつかの社会的な発生過程は、蜂が有蜂児状態か無蜂児かによって異なる (図2).

ある蜂群が無王になったとき、もしその失われた女王蜂の子である無蓋蜂児がいれば、その蜂群は次の4つのうちのいずれかを選ぶ (図

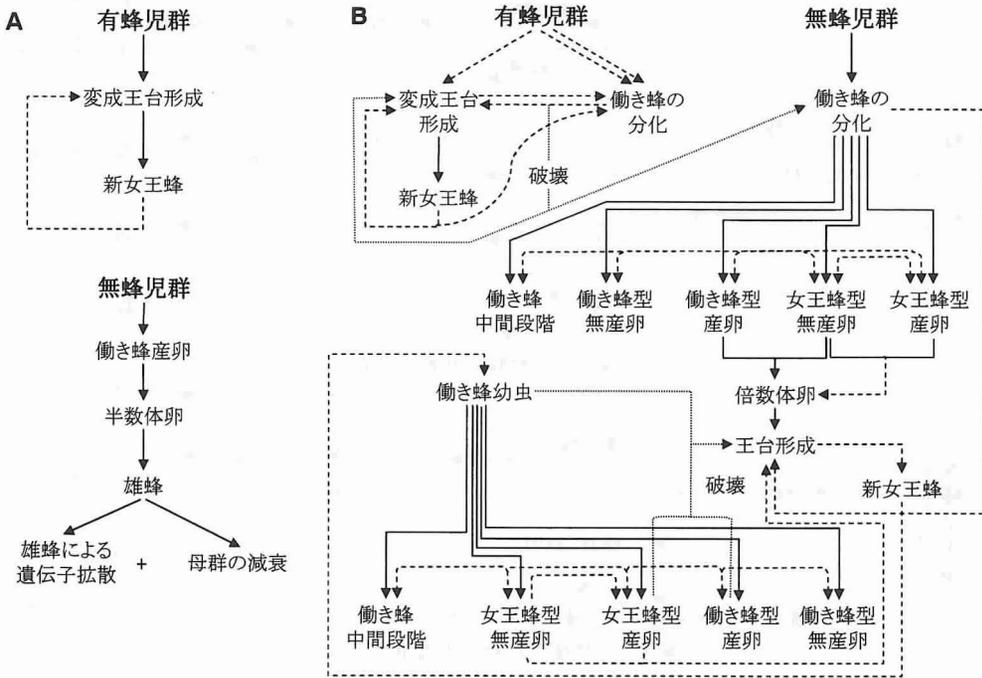


図4 ミツバチにおいて、有蜂児、無蜂児条件下で女王蜂が亡失した際に引き続いて起こることの経過の概要。経過Aでは、ケープミツバチを除くすべてのセイヨウミツバチの亜種で見られると考えられるもの、Bはケープミツバチで可能性のあるすべて。実線は最初の状態から起こりやすい基本的な流れを示している。波線は、この基本線に抑制的に働きかける連続した流れを、点線は、無王状態での生殖または女王蜂の更新という追加的な経路に入り込む場合を示している。図中で産卵働き蜂を5種類に分けているのは最終的に固定されているということの意味していない。相互に変わりうる。図を簡素にするために、中間的な段階のものは排除して考えた (Hepburn, 1994).



図5 ケープミツバチはプロポリスをよく集める。  
わずか3日間で巣門を縮小した。  
(写真: G. Kastberger)

2). (I) いったんは王台を作り始めるが、これをやめ、働き蜂が産んだ倍数体の卵から処女王を作る、(II) 母女王蜂の残した蜂児の中から選んで変成王台を作り、ここから新しい処女王が誕生する、(III) 王台作りさえ行わず、働き蜂産卵が続き、そのまま数世代を過ごす(図3)、(IV) こうした無王で、有蜂児の蜂群は、ただ逃去してしまい、その後どのような道筋をたどるか不明のこともある(Hepburn, 1994)。

蜂児(失われた女王蜂の子)もない無王群の場合には、上記とは異なる4つの可能性がある(図2)。(V) 働き蜂産卵が継続し、数世代にわたっていくつかの系統のクローンが得られるだけ、(VI) 働き蜂が産卵し、単為生殖によって処女王を得る、(VII) こうした働き蜂産卵による小さな蜂群は徐々に衰え、生存に必要な社会的、あるいは代謝上のレベル以下に落ち込んで死滅する、(VIII) 無王で蜂児のない蜂群はただ逃去して、その後どうなるかわからない(Hepburn, 1994)。

ケープミツバチの蜂群で女王が失われた後起こりうる事象を図4にまとめた。これらは、過去数年間に95群で観察された、自然に発生した事象である。ここで問題となるのは、こうした事象が生物学的にどのような意味を持つかである。雌を産み出す単為生殖の利点には、減数分裂に伴う交叉がまったく、あるいはほとんどないこと、子がクローンであるため特定のヘテ

ロ接合がその系統に固定されやすいこと、すべての生殖があたかも単一の個体によって営まれているかのように続くことなどが知られる(Slobodchikoff and Daly, 1971)。これは、こうした生殖的に成功した働き蜂が、自然の個体群における遺伝的な趨勢を自分のクローンである新女王蜂によって急速に変えうることを示している(Hepburn, 1994; Greef, 1996, 1997)。同じことは、例えば、プロポリス集め(図5)の傾向の強いものから、分蜂性の低いもの、新女王蜂導入を決して受け入れない性質を排除したもの、巣の防御性(図6)の強いものまで、何らかの特質に関してミツバチの系統を急速に変化させることにもつながる。

これ以外にもケープミツバチの特質には、風速14 m/秒までの強風下での交尾を好むこと(Tribe, 1983)、多回交尾率が高いこと(Moritz et al., 1996)などがあげられる。交尾率の高さは、働き蜂産卵によって作られた女王蜂の遺伝子組成が、それ以降その個体群が受ける可能性のある不適応な影響を持つ可能性に対して、何らかの新規の優良遺伝子を導入して緩和する働きがあると考えられる。

ケープミツバチにおいては、分蜂や女王蜂更新に対して女王蜂も産卵働き蜂も、大顎腺フェロモンを分泌し、他の働き蜂の卵巣の発達を抑制するのと同じように、王台形成をも抑制する(Wiffler and Hepburn, 1991)。

興味深いことに、まるでトウヨウミツバチの

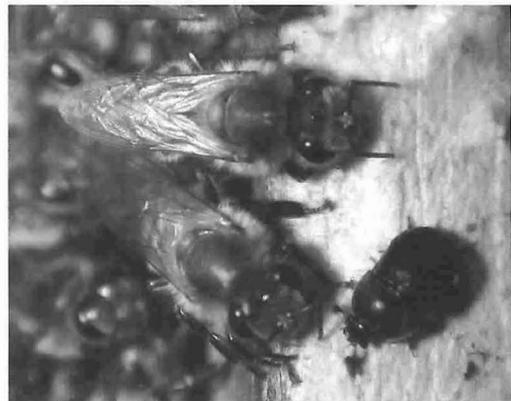


図6 ケープミツバチは注意深く、かつ執拗に small hive beetle のような害敵を追い回す。  
(写真: G. Kastberger)

ようにケープミツバチも生物地理学的に多様であり、ある地域のものは冬季に明らかな渡りをするが、ある地域ではまったくそのような行動は見られない (Hepburn and Jacot-Guillarmod, 1991). またある地域では女王蜂の更新が他地域に較べて顕著に見られる (Allsopp and Hepburn, 1997).

同じことは、無王群の働き蜂間で見られるいわゆる「闘争症候群」でも見られ、ある地域では同じ蜂群内の日齢の異なる働き蜂の大量殺戮が起こるが、別の地域ではそうした現象は発生しない (Anderson, 1963).

ここ数年、ケープミツバチと分布を隣接する高地ミツバチに関する個体群生物学の分野での研究が進められてきた (Hepburn et al., 1998). ケープミツバチはおとなしいが、高地ミツバチは、南アフリカから持ち込まれた南北アメリカで「キラビー」とあだ名されるほどに気性が荒い。前述の通り、両者には自然雑種ができる地域がある (Hepburn et al., 1998).

現在までの解釈では、単純な雑種ができるわけではなく、南アフリカ全土において、より複雑な遺伝子の拡散が起こり、それによってこの地域のミツバチの遺伝的背景が複雑になっていると予想されている。たとえばミトコンドリアDNAのハプロタイプからみると、形態学的に境界だと思われているところよりもさらに数百kmほどケープミツバチが分布を拡大していることがわかる。また「働き蜂産卵による倍数体卵」という特性についても、形態学的にケープミツバチといわれるものが占めている地域の約5倍もの広大な地域に及んでみられる (Hepburn et al., 1998).

これらの結果は、亜種名はすでに意味がなくなっていることを示している。つまり、働き蜂が雌を産み出すケープミツバチ、ケープミツバチと高地ミツバチの雑種、南側の働き蜂が雌を産み出すタイプの高地ミツバチ、北側の働き蜂が雄を産み出すタイプの高地ミツバチのすべてが200kmにも満たない帯状地域に生息しているからである。

ケープミツバチについて生物学的に見ても

興味を引かれるのは、雄を産み出すタイプの高地ミツバチ分布域北側に偶然、雌を産み出すタイプのミツバチが持ち込まれたことである。この5年間で、ケープミツバチ分布域の雌を産む働き蜂が、トランスヴァール地方 (プレトリア地域: 訳注プレトリアはハウテン州にあり、南アフリカの行政上の首都) の商業養蜂の大量の蜂群に寄生して、採蜜量を減少させ、養蜂家が花粉媒介に貸し出すこともできない状態を招いている (Allsopp, 1992). この状態、名付けて「弱小群症候群」は宿主となる蜂群の日齢のたった働き蜂が死に産卵働き蜂の単為生殖による子によって置き換わり、蜂群自体が弱体化することをいう。なぜなら、産卵働き蜂は一日当たり50卵程度 (通常の女王蜂では1500卵程度) と極めて少数の卵しか産まないのだから、蜂量が急激に減少し、商業的には使い道がない状態になる。現在では、寄生率は極めて高いのに、この状態は大型の移動養蜂家に限ってみられ、これは、年間決まったサイクルで蜂群を移動することで、再三寄生されることを繰り返しているからであろう。

こうした状況から、ケープミツバチが高地ミツバチに寄生する機構に関して、政府の調査と研究助成が行われ、過密な蜂場での迷い蜂による結果であろうと結論された。南部では私たち南アフリカローズ大学のグループが、ドイツのマーチンルーサー大学の研究者との協力による多大な実験によって、ケープミツバチが偶然迷い込むものなのか、あるいは積極的に侵入する社会寄生性なのかを確かめた (Neumann et al., 2001).

この実験は、方法論こそ単純だったが、実際にそれをやるのはぞっとするほどたいへんなものだった。3か所の小規模蜂場に時計のように12群の蜂群を輪状に、かつそれぞれの巣箱間距離を2mにして並べた。隣接した蜂場も同じように12群を並べ、両蜂場間の距離を50mとした。調査に用いた蜂群は、ケープミツバチ、高地ミツバチ、両者の雑種のそれぞれの有王・無王群の数を揃え、3蜂場のいずれでもその配置の組み合わせは等しくし、さらに各蜂群は、

日の出の方向や風向きなどについて偏りのないように回転させた。約12000以上の新規羽化蜂（各種類の蜂群からそれぞれ約300匹）に塗料で蜂群が区別できるように印をつけ、各母群に戻し、数週間後に採集した（Neumann et al., 2001）。

すべての蜂群からすべての印をつけた働き蜂を採集した後、これらの蜂が、どの種類の蜂群からどの種類の蜂群に移動したか、あるいはそれが蜂場内か、蜂場間かによってグループ分けした。距離の問題を勘案して、蜂場内移動は単純に「迷い込み」とし、蜂場間の移動に関しては「侵略的分散」とした。実験終了時点で、ケープミツバチはすべての3か所の蜂場に侵略していた。これによってケープミツバチの働き蜂が明らかに侵略性をもっていることが示され、トランスヴァール地方での高地ミツバチへの寄生の基本的な部分を説明することはできるようになった。もちろん、ある働き蜂が侵略を成功させるためにはいくつかの条件が整っている必要がある。例えば、宿主側の侵略の受け入れやすさ、とりわけ防御行動と侵略が起こった後の内勤蜂の行動は、侵略成功要因の中でも重要である。これらの詳細については研究が行われている段階だが、いずれ公表されるだろう。

迷い込みと侵略的分散に関する実験においては、ある一群のケープミツバチが他の蜂群よりも統計的に有意に多い働き蜂を分散させていた。したがって侵略性は遺伝的な背景を持つものと示唆された（Neumann et al., 2001）。同時に、プレトリア大学の研究者によって侵略的なケープミツバチの遺伝型解析が行われた。その結果、トランスヴァール地方の高地ミツバチを侵略するケープミツバチの中に特に侵略しやすい系統があることが確かめられた（未発表）。効果的な隔離の実施に向けて、高地ミツバチの生息地域に（偶然？）持ち込まれた雌を産むタイプのおおもとを突き止める必要性が出てきた。新たなケープミツバチと働き蜂が雌を産む性質の発現地域での個体群分布調査（Hepburn et al., 1998）によって、その後の、環境的、あるいは遺伝的な要素に関する詳細な実験

（Radloff et al., 2001; Hepburn et al., 2001）が可能になった。最終的には、わずか50km四方の地域に働き蜂が雌を産むミツバチがいて、これが確かにケープミツバチであることが示された（Neumann et al., 2001）。

この論文を書いている現在も、高地ミツバチの養蜂家にとっては、雌を産む働き蜂の発現は依然として問題となっている。それにもかかわらず、意図的、あるいは偶然による高地ミツバチ生息地へのケープミツバチの導入が、あたかも大がかりな自然実験とでもいうように行われ、一方でケープミツバチの複雑怪奇な生物学に関して多くの基礎的研究による解明が必要とされている。これは実際に、南米へアフリカミツバチ（ここでいう高地ミツバチ）が導入された後にわかってきた物事にも匹敵して、同等に興味深いことである。これは、日本についても、どんな蜂であれ、土着のものでない蜂を導入する場合には最大限の注意が必要であるという命題を提供していることだと受けとって欲しい。

最後に、10月に南アフリカで開催される国際養蜂会議に、多くの日本の方々が来られるよう期待したい。

（翻訳 中村 純 著者の住所は下記参照）

#### 写真について

本文中で引用したミツバチの写真は、Gerald Kastberger教授（オーストリア）の好意による。

#### 引用文献

- Allsopp, M. H. 1992. South Afric. Bee J. 64:52-55.  
 Allsopp, M. H. and H. R. Hepburn. 1997. J. Apic. Res. 36:41-48.  
 Anderson, R. H. 1963. J. Apic. Res. 2:85-92.  
 Crewe, R. M. and H. H. W. Velthuis. 1980. Naturwissenschaften 67:467-469.  
 De Geer, C. 1778. Mmoires pour servir l'Histoire des Insectes. Vol 7, Mmoir 10, p. 607, Hosselberg, Stockholm.  
 de Villiers, J. H. 1883. Nature 28:5-6.  
 Greeff, J. M. 1996. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B351:617-625.  
 Greeff, J. M. 1997. South Afric. J. Sci. 93:306-308.  
 Hemmling, C., N. Koeniger and F. Ruttner. 1979.

- Apidologie 10:227-240.
- Hepburn, H. R. 1994. Apidologie 25:38-48.
- Hepburn, H. R. and R. M. Crewe. 1991. Apidologie 22:567-580.
- Hepburn, H. R. and A. Jacot Guillarmod. 1991. South Afric. J. Sci. 87:70-73.
- Hepburn, H. R. and S. E. Radloff. 1998. Honeybees of Africa. Springer-Verlag, Berlin.
- Hepburn, H. R., P. Magnuson, L. Herbert and L. A. Whiffler. 1991. J. Apic. Res. 30:13-16.
- Hepburn, H. R., M. H. Villet, G. E. Jones, A. R. Carter, U. I. Simon and W. Coetzer. 1993. South Afric. J. Sci. 89:294-297.
- Hepburn, H. R., S. E. Radloff and S. Fuchs. 1998. Apidologie 29:333-346.
- Hepburn, H. R., S. E. Radloff and P. Neumann. 2001. Apidologie (投稿中).
- Moritz, R. F. A., P. Kryger and M. H. Allsopp. 1996. Nature 384:31.
- Moritz, R. F. A., M. Beye and H. R. Hepburn. 1998. Insectes Soc. 45:277-287.
- Neumann, P., H. R. Hepburn and S. E. Radloff. 2000. Apidologie 31:479-486.
- Neumann, P., S. E. Radloff, R. F. A. Moritz, H. R. Hepburn and S. Reece. 2001. Naturwissenschaften (投稿中).
- Onions, G. W. 1912. South Afric. Agric. J. 1:720-728.
- Radloff, S. E., H. R. Hepburn, P. Neumann and R. F. A. Moritz. 2001. Apidologie (投稿中).
- Ruttner, F. 1976. Apidologie 8: 281-294.
- Ruttner, F. 1988. Biogeography and Taxonomy of Honeybees. Springer-Verlag, Berlin.
- Ruttner, F. 1992. Naturgeschichte der Honigbienen. Ehrenwirth, Munchen.
- Ruttner, F. and B. Hesse. 1981. Apidologie 12: 159-183.
- Slobodchikoff, C.N. and H. V. Daly. 1971. Am. Zool. 11:273-282.
- Tribe, G. D. 1983. South Afric. Bee J. 55:77-87.
- Whiffler, L. A. and H. R. Hepburn. 1991. Apidologie 22:229-236.
- H. R. HEPBURN. The enigmatic Cape honeybee, *Apis mellifera capensis*. *Honeybee Science* (2001) 22(2): 49-56. Apiculture Section, Department of Zoology & Entomology, Rhodes University, South Africa

The Cape honeybee, *Apis mellifera capensis*, is quite unusual in that its unmated laying workers are capable of laying unfertilized eggs

which are diploid and therefore give rise to female offspring. This may occur under queenright or queenless conditions and this offspring may develop into either workers or queens. Likewise the pheromones of the mandibular glands of laying workers are capable of physiologically changing from having a worker-like scent to a very queen-like scent. This becomes very evident when these bees invade or are introduced into colonies of other subspecies because the workers of the now parasitized "host" colony eliminate their own mother queens in favour of this worker "pseudo-queen".

In all other subspecies of *A. mellifera* when colonies are queenless and lack worker brood and queen eggs, the colonies are doomed because arrhenotokous workers can produce only haploid drones. If *A.m.capensis* colonies become queenless but still have mother queen eggs available, several complex possibilities are open to them: (1) produce a new queen from a queen mother egg, (2) begin requeening but then abort the process and produce a queen from a laying worker egg, (3) the colony may just continue as a small "laying worker colony", or (4) they may abscond. If such a colony is queenless and broodless then it may (5) continue as a series of laying worker colonies producing clones, (6) produce a queen from one of the laying worker eggs, (7) small colonies may just dwindle and die, (8) the colony may abscond.

While biologically curious and interesting, these traits of *A.m.capensis* have been disastrous for commercial beekeepers in the northern part of South Africa where *A.m.scutellata* occurs. Inadvertently introduced to the north a decade ago, *A.m.capensis* laying workers invade *A.m.scutellata* colonies and genetically capture them. Such parasitized *A.m.scutellata* colonies exhibit "dwindling colony syndrome" which appears as a quick crash in the total population of the colony because laying workers lay so few eggs/day compared to normal queens.

All that we can say at this point is that we have a deeper biological understanding of Cape bees than 10 years ago; but, we have not solved the problem of *A. m. capensis* invading *A. m. scutellata* colonies nor reduced the severity of this problem for commercial honey production.