

The Cape honeybee (*Apis mellifera capensis*). From laying workers to social parasites

Apis mellifera capensis Escholtz, the Cape honeybee, is characterised by a very peculiar reproductive strategy. As long as colonies are queenright the beekeeper may not notice any difference but as soon as the queen is lost he will notice laying worker activity and the divergence from all other honeybees becomes very obvious even to the laymen. Since workers are not mated they produce unfertilised eggs that usually develop into males. *A. m. capensis* workers however lay parthenogenetically diploid eggs through a process of self-fertilisation, which consequently develop into workers and eventually queens. Laying worker offspring also occurs in queenright colonies, but the beekeeper will usually not be able to identify these unless he uses queen excluders in his colonies and observes worker brood in the honey super.

The other peculiarity of these laying workers is that they can rapidly develop into so-called pseudo queens. These are workers which have both fully activated ovaries and a pheromonal bouquet similar to that of a queen. Such pseudoqueens can suppress ovary activation in other workers and queen rearing in the colony. One might refer to these as an odd biological curiosity had there not been dramatic consequences of the Cape honeybee for commercial beekeeping. The so called “Capensis calamity” caused the collapse of tens of thousands of honeybee colonies in apiaries throughout South Africa. *A. m. capensis* colonies were moved in large numbers from the Cape to the northern provinces by migratory beekeeping. Workers of these colonies invaded *A. m. scutellata* colonies, established themselves as pseudoqueens, replaced the host colonies’ queens, and caused the “*dwindling colony syndrome*”. This social parasitic strategy caused havoc in the beekeeping industry and its impact on native honeybee populations is very unclear.

This special issue of *Apidologie* addresses the biological background on the “Capensis calamity” in a series of review papers, original articles and short communications. The basic principles for identifying *A. m. capensis* (Hepburn and Radloff, Radloff et al.), understanding the pheromonal basis of pseudoqueen establishment (Wossler), and the behavioural basis for social parasitic workers (Neumann and Hepburn) are dealt with in depth. The physiological mechanisms causing reproductive dominance already during larval development are presented by Calis et al. The contributions of Pirk et al., Reece and Martin et al. deal with the problem of how parasitic workers establish themselves in host colonies and how they circumvent the colonial defence systems. Moritz develops a model on the spread of parasitic workers in natural populations and in man kept populations on apiaries.

The studies show that, yes, we do know more about the processes causing the disaster and we probably have identified the major components underlying the Capensis calamity. But, no, what remains open is a solution for beekeeping practice to solve the calamity. A first step has been taken by prohibiting colony transport from the Cape into other provinces of

South Africa. Nevertheless, the prospects for commercial beekeeping may look meagre if parasitic *A. m. capensis* strains have established themselves in the wild honeybee population. A more intensified apicultural practice including queen rearing as well as measures that reduce drifting and worker exchange among colonies may be necessary to enhance restrictive measures on migratory beekeeping.

Most of the papers were presented in a symposium dedicated to this problem on the International Apimondia Congress in Durban 2001. We are grateful to the editors of *Apidologie* to having invited us as guest editors for this special issue. We thank the Deutsche Forschungsgemeinschaft for financial support.

Halle/Saale, December 2001
Robin F.A. Moritz, Peter Neumann
Martin-Luther Universität Halle-Wittenberg

Die Kaphonigbiene (*Apis mellifera capensis*). Von legenden Arbeiterinnen zu sozialen Parasiten

Apis mellifera capensis Escholtz, die Kaphonigbiene, ist durch eine Besonderheit in ihrer Reproduktionsbiologie gekennzeichnet. In weiselrichtigen Bienenvölkern wird der Imker nichts Besonderes erkennen. Sobald das Volk die Königin jedoch verliert und legende Arbeiterinnen auftreten, wird der Unterschied auch für den Laien deutlich sichtbar. Während die Arbeiterinnen aller anderen Honigbienenrassen in der Regel Drohnen erzeugen, sind legende Arbeiterinnen der Kapbienen in der Lage, durch eine Selbstbefruchtung parthenogenetisch diploide Eier zu legen. Aus diesen Eiern entstehen weibliche Individuen, die sich zu Arbeiterinnen und gegebenenfalls Königinnen entwickeln. Legende Kparbeiterinnen kommen auch in weiselrichtigen Völkern vor, aber der Imker wird diese normalerweise nicht erkennen, es sei denn er benutzt Königinnenabsperrgitter und beobachtet Arbeiterinnenbrut im Honigraum.

Eine andere Besonderheit der legendende Kparbeiterinnen ist ihre Eigenschaft, sich rasch in sogenannte Pseudoköniginnen zu entwickeln. Sie haben dann voll aktivierte Ovarien und erzeugen ein Pheromonboquet, das dem der Königin sehr stark gleicht. Als Folge unterdrücken Pseudoköniginnen die Ovaraktivierung in anderen Arbeiterinnen und verhindern die Aufzucht von Königinnen im Volk.

Man wäre geneigt dies als biologische Kuriosität abzutun, wäre da nicht die sogenannte „Capensis Katastrophe“ für die südafrikanische Imkerei, bei der zigtausend Völker zugrunde gingen. Wanderimker transportierten zahlreiche *A. m. capensis* Völker von der Kapregion in die nördlichen Provinzen Südafrikas. Arbeiterinnen dieser Kolonien drangen in die dortigen *A. m. scutellata* Völker ein, etablierten sich als Pseudoköniginnen, ersetzten die Wirtskönigin und führten zum sogenannten „Kolonieschwund-Syndrom“. Dieser Sozialparasitismus der Kapbienen führte zu großem Schaden für die lokale Imkerei. Ein möglicher negativer Einfluss auf die natürlichen Bienenpopulationen ist unklar.

Dieses *Apidologie*-Sonderheft beschäftigt sich mit dem biologischen Hintergrund der „Capensis Katastrophe“ in einer Reihe von Übersichtsartikeln, Originalarbeiten sowie Kurzmitteilungen. Die Identifikation von Kaphonigbienen (Hepburn und Radloff, Radloff et al.), das Verständnis der pheromonalen Grundlagen zur Pseudoköniginetablierung (Wossler) sowie die Verhaltensökologie des Sozialparasitismus (Neuman und Hepburn) stehen im Mittelpunkt der Übersichtsarbeiten. Calis et al. zeigen, dass schon während der Larvalentwicklung die Weichen für die reproduktive Dominanz der Kparbeiterinnen gestellt werden. Pirk et al., Reece und Martin et al. behandeln Mechanismen der Pseudoköniginetablierung im adulten Stadium und sie zeigen wie die Abwehrsysteme des Bienenvolkes umgangen werden. Moritz entwickelt ein Populationsmodell in dem die Ausbreitung der parasitischen Arbeiterinnen in wilden Populationen und am Bienenstand dargestellt werden.

Die Arbeiten zeigen, dass etliche Mechanismen der „Capensis-Katastrophe“ gut verstanden sind. Gleichzeitig wird jedoch deutlich, dass Lösungen für die Imkerei noch ausstehen. In ersten Schritten wurde der Kolonietransport von der Kap- in andere Provinzen Südafrikas untersagt. Die Aussichten für die Imkerei sehen dennoch nicht rosig aus, besonders dann nicht wenn *A. m. capensis* sich als parasitäre Linien in der wilden Honigbienenpopulation etabliert hat. Intensivere Imkerei mit Königinnenzucht und Maßnahmen zur Vermeidung von Verflug könnten zusätzlich erforderlich werden, um den Effekt der Wanderrestriktionen zu verstärken.

Die meisten Arbeiten wurden anlässlich eines Symposiums auf dem Internationalen Apimondia Kongress in Durban 2001 präsentiert. Wir möchten den Herausgebern der *Apidologie* danken, uns die Redaktion dieses Sonderheftes zu übertragen. Wir möchten der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Unterstützung danken.

Halle/Saale, Dezember 2001
Robin F.A. Moritz, Peter Neumann
Martin-Luther Universität Halle-Wittenberg

L'abeille du Cap (*Apis mellifera capensis*). Des ouvrières pondeuses aux parasites sociaux

L'abeille du Cap (*Apis mellifera capensis* Escholtz) se caractérise par une stratégie de reproduction très particulière. Tant que la colonie possède une reine, l'apiculteur peut très bien ne pas noter de différence, mais dès que la reine disparaît, il remarquera une activité de ponte des ouvrières et la différence avec toutes les autres abeilles du genre *Apis* deviendra évidente même pour le profane. Puisque les ouvrières ne se sont pas accouplées, elles produisent des œufs non fécondés qui se développent habituellement en mâles. Mais les ouvrières d'*A. m. capensis* pondent des œufs parthénogénétiquement diploïdes grâce à un processus d'auto-fécondation et ces œufs se développent donc en ouvrières et éventuellement en reines. Les ouvrières pondeuses se rencontrent aussi dans des colonies avec reine, mais l'apiculteur ne pourra généralement les identifier que s'il utilise des grilles à reine et observe le couvain dans les hausses.

L'autre particularité de ces ouvrières pondeuses est de se transformer rapidement en ce qu'on appelle des pseudo-reines. Il s'agit d'ouvrières qui ont à la fois des ovaires pleinement activés et un bouquet phéromonal semblable à celui d'une reine. De telles pseudo-reines sont capables de supprimer l'activation ovarienne chez les autres ouvrières ainsi que l'élevage de reines dans la colonie. On aurait tendance à regarder ce phénomène comme une curiosité biologique étrange si cela n'avait conduit à la « catastrophe Capensis », c'est-à-dire à la mort de milliers de colonies pour l'apiculture sud-africaine. Les ouvrières d'*A. m. capensis* ont envahi les colonies d'*A. m. scutellata*, se sont établies comme pseudo-reines, ont remplacé les reines des colonies hôtes et provoqué le « syndrome du dépérissement des colonies ». Cette stratégie de parasitisme social a fait de grands ravages dans l'industrie apicole et son impact sur les populations d'abeilles indigènes est loin d'être clair.

Ce numéro spécial d'*Apidologie* s'intéresse au contexte biologique de la « catastrophe Capensis » à travers une série d'articles de synthèse, d'articles originaux et de notes scientifiques. Les principes de base de l'identification d'*A. m. capensis* (Hepburn et Radloff, Radloff et al.), la compréhension des bases phéromonales de l'établissement des pseudo-reines (Wossler) et les bases comportementales du parasitisme social des ouvrières (Neumann et Hepburn) sont traités en profondeur. Les mécanismes physiologiques qui conduisent à la dominance de reproduction dès le développement larvaire sont présentés par Calis et al. Les contributions de Pirk et al., de Reece et de Martin et al. traitent des mécanismes d'établissement des pseudo-reines au stade adulte et montrent comment le système de défense de la colonie est contourné. Moritz développe un modèle de dispersion des ouvrières parasites dans les populations naturelles et les populations des ruchers.

Les études montrent que nos connaissances des processus qui conduisent au désastre se sont accrues et que nous avons probablement identifié les principaux facteurs à l'origine de la catastrophe Capensis mais qu'il reste, par contre, à trouver des solutions pour

l'apiculture. Un premier pas a été fait avec l'interdiction de transporter des colonies du Cap dans les autres provinces de l'Afrique du Sud. Les perspectives pour l'apiculture commerciale semblent néanmoins maigres si les souches d'*A. m. capensis* parasites se sont établies dans la population d'abeilles sauvages. Une pratique apicole plus intensive, comprenant l'élevage de reines ainsi que des mesures qui réduisent la dérive et l'échange d'ouvrières entre colonies, peut être nécessaire pour renforcer les mesures restrictives concernant l'apiculture de transhumance.

La plupart des articles ont été présentés à un symposium dédié à ce problème lors du Congrès International d'Apiculture qui s'est tenu à Durban en 2001. Nous exprimons notre reconnaissance aux rédacteurs d'*Apidologie* de nous avoir sollicités comme rédacteurs invités de ce numéro spécial. Nous remercions le Deutsche Forschungsgemeinschaft pour son soutien financier.

Halle/Saale, décembre 2001
Robin F.A. Moritz, Peter Neumann
Martin-Luther University Halle Wittenberg