

اهمیت رفتار بهداشتی کلنی‌های زنبور عسل در مقاومت به کنه‌ی واروآ

۲

سیده بانو حسینی: دانشجوی کارشناسی ارشد ژنتیک و اصلاح نژاد دام دانشگاه زنجان
غلامحسین طهماسبی: استاد پژوهش مؤسسه تحقیقات علوم دامی کشور
مراد پاشا اسکندری نسب: دانشیار گروه علوم دامی دانشگاه زنجان
محمد بابایی: مربی پژوهش مؤسسه تحقیقات علوم دامی کشور

مقدمه

حاد و مزمن^۴ و نوزما^۵ اشاره نمود که سالانه خسارات جبران ناپذیری را به این حرفه وارد می‌کنند. از خطرناک‌ترین آفات زنبور عسل می‌توان به کنه‌ها اشاره کرد. تا کنون بیش از ۱۵۰ گونه کنه در ارتباط با زنبور عسل شناسایی شده است. کنه واروآ جدی‌ترین خطر برای زنبوران عسل به خصوص نژاد اروپایی زنبور عسل معمولی است که گسترش جهانی دارد. این کنه ابتدا از طریق زنبوران هندی به نقاط مختلف آسیا و سپس اروپا وارد شده و در حال حاضر در سراسر جهان انتشار یافته است (۱). در زنبوران عسل معمولی، کنه‌ی واروآ هم بر روی نوزادان کارگر و نر وهم زنبوران بالغ فعالیت دارد و خسارات اقتصادی زیادی را برای پرورش دهندگان این گونه به علت تغذیه از همولنف زنبوران نوزاد و بالغ، انتقال عوامل بیماری‌زای ویروسی، ضعیف

زندگی اجتماعی درون کلنی‌ها همراه با محیط لانه نسبتاً ثابت که در آن هزاران فرد در کنار یکدیگر در تعامل هستند و حضور منابع ذخیره‌ای شهد و گرده، زنبوران عسل را اهدافی جذاب برای عوامل بیماری‌زا و انگل‌ها قرار داده است (۱۱). زنبوران عسل دنیا با انواع بیماری‌های انگلی و بیماری‌زایی دست به گریبان هستند. از عوامل بیماری‌زای زنبور عسل، ویروس‌ها، باکتری‌ها، قارچ‌ها، پروتوزوئاها و ریکتسیاها می‌باشند که در این میان می‌توان به بیماری‌های لوک آمریکایی^۱، لوک اروپایی^۲، لاروگچی^۳، فلجی

1. American Foul Brood (AFB)
2. European Foul Brood (EFB)
3. Chalk brood
4. Acute and Chronic Bee Paralysis Virus

5. Nosema





شدن و نابودی کلنی به همراه داشته است (۴ و ۲).

مهاجرت‌های کنترل نشده‌ی زنبوران توسط انسان منجر به گسترش کنه‌ی واروآ به سراسر جهان شده به طوری که در سال‌های اخیر به اوج خود رسیده است تا جایی که می‌توان آن را خطر جدی برای صنعت زنبورداری در قرن حاضر به حساب آورد. آلودگی زیاد به کنه‌ی واروآ باعث کاهش شدید جمعیت کلنی، کاهش تولید عسل، کاهش موفقیت تولید مثلی ملکه و تنوع جمعیت‌های زنبور عسل و کاهش تعداد زنبوران نر شده است. برخی کلنی‌های زنبور عسل کمتر تحت تاثیر کنه قرار می‌گیرند ولی بعضی با وجود جمعیت بالای کارگران از بین می‌روند. ساماتار^۱ و همکاران (۱۹۹۸) مرگ و میر زنبوران به علت هجوم کنه‌ی واروآ در کلنی‌های درمان نشده را نزدیک به ۱۰۰ درصد بیان نمودند (۳۳). بنابر گزارش سانفورد (۱۹۹۶) کلنی‌های زنبور عسل مدیریت شده‌ای که در فصل زمستان در اثر آلودگی به کنه‌ی واروآ از بین رفته‌اند، ۱۳ میلیون کلنی در سراسر جهان تخمین زده شده است که معادل یک چهارم جمعیت تجاری زنبور عسل است (به نقل از ۳۹). بنا بر گزارش بال (۱۹۹۴)، بال و آلن^۲ (۱۹۸۸) تغذیه کنه از همولنف زنبور به عنوان یک ناقل آلودگی و بررسی است که باعث خسارت شدید به کلنی‌های زنبور در سطح گسترده‌ای از جهان شده است (۷ و ۸). اخیراً کنه‌ی واروآ به عارضه‌ی ناپایداری کلنی^۳ (CCD) به عنوان یک وکتور بیماری در سطح گسترده نسبت داده شده است که باعث ناپدید شدن و از دست دادن سریع جمعیت زنبوران کارگر بالغ می‌شود (۳ و ۴۱).

در مدیریت صحیح و اقتصادی، کاهش هزینه‌ها و افزایش تولید، نقش مهم و بسزایی ایفا می‌کند که بخش عمده‌ای از آنرا کنترل آفات و بیماری‌ها تشکیل می‌دهد. قبل از اقدام به مبارزه با آفات باید به تشخیص دقیق آفات از نظر سیکل زندگی، عادات و رفتار، بررسی نقش آن در اکوسیستم و تخمین انبوهی جمعیت آفت، نوع و میزان خسارت و بررسی سطح زیان اقتصادی آن توجه نمود اخیراً روش‌های جدیدی برای کنترل آفات کشاورزی در حال اجرا است که بنام مدیریت تلفیقی آفات یا کنترل تلفیقی شناخته می‌شود. مدیریت تلفیقی آفات یک راهبرد مبتنی بر اساس اکولوژیکی کنترل آفات می‌باشد که بیشتر بر کنترل طبیعی استوار است. در این روش در صورت ضرورت از سموم شیمیایی استفاده خواهد شد. لذا در راستای کنترل و مبارزه با آفات، شکارچیان و بیماری‌های زنبور عسل توصیه می‌شود تا از طریق غیر شیمیایی از جمله کنترل فیزیکی و تهیه توده‌های مقاوم زنبور عسل به انگل‌ها و پاتوژن‌ها استفاده شود (۱).

یکی از مهمترین مکانیسم‌های دفاعی زنبور عسل در برابر آفات و بیماری‌ها که در برنامه‌های اصلاح نژاد زنبور عسل مورد توجه قرار گرفته،

رفتار بهداشتی^۴ می‌باشد. این رفتار توسط زنبوران کارگر کلنی جهت دفاع در برابر انواع بیماری‌های نوزادان نظیر لوک آمریکایی، لارو گچی و کنه‌ی واروآ انجام می‌گیرد. رفتار بهداشتی شامل تشخیص نوزاد مرده، آلوده و یا غیر طبیعی درون سلول و به دنبال آن درپوش‌برداری^۵ و تخلیه‌ی نوزاد^۶ می‌باشد (۹، ۱۵ و ۲۸). کلنی‌هایی که بیش از ۹۵ درصد نوزاد مرده، آلوده یا غیر طبیعی را در کمتر از ۴۸ ساعت از کندو حذف نمایند، کلنی‌های بسیار بهداشتی محسوب می‌شوند (۶ و ۲۸). رفتار بهداشتی پاسخ ویژه‌ی زنبور عسل به منظور نظافت کلنی از لاروهای آلوده و بیمار است و الزاماً هر کلنی که چنین خصوصیتی داشته باشد یک کلنی مقاوم به بیماری و انگل نخواهد بود (۳۴). نباید تصور کرد زنبوران عسلی که برای رفتار بهداشتی اصلاح می‌شوند دیگر نیاز به دارو ندارند. اما در این زنبوران نیاز کمتری به مصرف داروهای شیمیایی جهت درمان انواع بیماری‌ها وجود دارد و هر گونه کاهش در مصرف انواع سموم و داروهای شیمیایی در کلنی‌ها منجر به کاهش خطر آلودگی در عسل و سایر فرآورده‌های کندو و کاهش هزینه‌های تولید برای زنبورداری تجاری می‌گردد (۳۶).

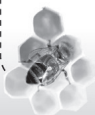
رفتار بهداشتی برای اولین بار توسط پارک^۷ و همکاران (۱۹۳۷) به عنوان مکانیسمی برای کنترل بیماری لوک آمریکایی (AFB)^۸ مورد توجه قرار گرفت (به نقل از ۴۴). اصطلاح رفتار بهداشتی را اولین بار روتن بوهلر^۹ در سال ۱۹۵۶ برای توانایی درپوش‌برداری و حذف نوزادان آلوده از کندو توسط زنبوران کارگر بکار برد. روتن بوهلر در سال ۱۹۶۴ یک مجموعه شش قسمتی از مقالات در خصوص ژنتیک رفتارهای بهداشتی در زنبوران عسل منتشر کرد و نشان داد که این رفتار یک صفت مغلوب است که توسط دو ژن مستقل مغلوب کنترل می‌شود (به نقل از ۴۴). کریسن^{۱۰} و همکاران (۲۰۰۲) گزارش کردند که اساس ژنتیکی رفتارهای بهداشتی بسیار پیچیده است و ژن‌های زیادی در بروز این صفت نقش دارند (۱۹). استانمیروویک و پجوویک^{۱۱} (۲۰۰۲) نشان دادند که بروز رفتارهای بهداشتی نمی‌تواند توسط چند جایگاه محدود توصیف شود، بلکه به صورت پلی ژنیک کنترل می‌گردد (۳۸).

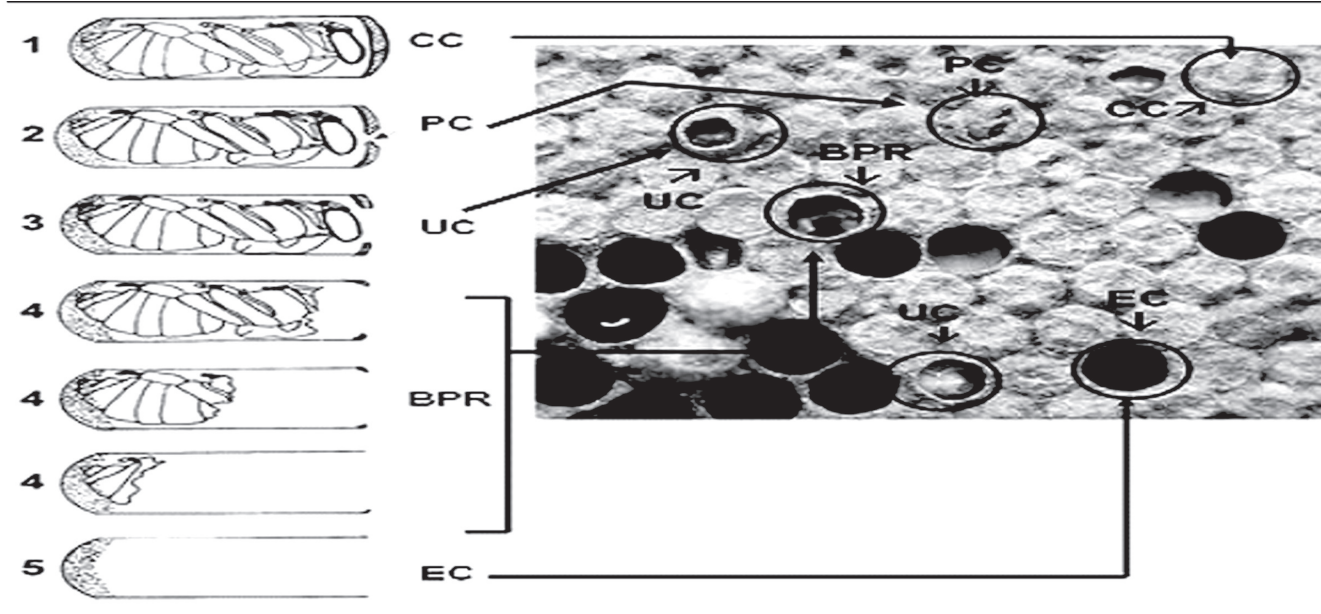
توالی رفتار بهداشتی

رفتارهای بهداشتی برای ادامه حیات جمعیت زنبور عسل بسیار حائز

4. Hygienic behavior
5. Uncapping
6. Removing
7. Park
8. American Foul Brood (AFB)
9. Rothenbuhler
10. Keryn
11. Stanmirovic and Pejovic

1. Sammataro
2. Ball and Allen
3. Colony Collapse Disorder (CCD)





شکل ۱- مراحل رفتار بهداشتی (۱۵).

عسل به خوبی نشان می‌دهد که این رفتار تحت کنترل عوامل ژنتیکی است. پارک (۱۹۳۶) توانست زنبوران عسلی را انتخاب کند که به بیماری لوک آمریکایی مقاوم‌تر بودند و متوجه شد که این صفت تا حدی با سطوح بالاتر رفتار بهداشتی همراه است (۲۷). دو دهه بعد و پس از انجام مطالعاتی که توسط روتن بوهرلر (۱۹۶۴a) انجام گرفت، ماهیت ژنتیکی رفتار بهداشتی نشان داده شد (۳۰). روتن بوهرلر (۱۹۶۴b) پیشنهاد نمود که این رفتار به وسیله آلل‌های مغلوب در دو ژن تحت تاثیر واقع می‌شود و نشان داد که این رفتار یک صفت مغلوب است. وی دو جایگاه ژنی را برای بروز آن پیشنهاد کرد، یک جایگاه منجر به درپوش‌برداری (u) و جایگاه دیگر منجر به تخلیه سلول حاوی لارو مرده (r) می‌گردد (۳۱).

نحوه کار روتن بوهرلر بدین صورت بود که وی با عمل انتخاب در یک جامعه دو لاین در دو جهت مختلف تشکیل داد. یک لاین (مقاوم) که لاروهای مرده و آلوده را به سرعت تخلیه می‌کرد و لاین دیگر (حساس) که لاروهای مرده و آلوده را با سرعت کمی تخلیه می‌نمود. سپس این دو لاین با یکدیگر تلاقی داده شدند. نتایج تحقیقات بر روی این دو لاین هم‌خون نشان داد که ممکن است دو جایگاه ژنی در بروز تفاوت‌های ژنتیکی این صفت درگیر باشد. یکی از جایگاه‌ها در تنظیم درپوش‌برداری و دیگری تخلیه سلول نقش دارند. لاین مقاوم برای دو جایگاه مغلوب می‌باشد (uu,rr) که هم درپوش سلول را بر می‌دارد و هم بقایای سلول را خارج می‌کند. لاین حساس برای دو آلل در این آزمایش هموزیگوت غالب بود (UU,RR). هیبریدهای F_1 برای این دو جایگاه، هتروزیگوت می‌باشند. تلاقی حاصل از آمیزش برگشتی، چهار گروه با فراوانی‌های یکسان ایجاد می‌کند. یک گروه یا کلاس (uu,rr) که برای هر دو جایگاه ژنی هموزیگوت می‌باشد. گروه (uu,Rr) برای یک جایگاه ژنی هموزیگوت مغلوب (درپوش‌برداری) ولی برای جایگاه دیگر هتروزیگوت غالب است (تخلیه‌ی باقی مانده سلول

اهمیت هستند. زیرا این رفتارها از توسعه‌ی بیماری‌های نوزادان و رشد جمعیت کنه‌ی واروآ در کلنی جلوگیری می‌کنند. رفتارهای بهداشتی به وسیله‌ی عوامل ژنتیکی کنترل می‌شوند ولی تحت تاثیر شرایط مختلف آب و هوایی (نظیر رطوبت و دما) و همچنین شرایط کلنی بسیار متغیر می‌باشند (۱۶). بنا بر گزارش اسپواک^۱ (۱۹۹۶) زمان درپوش‌برداری و تخلیه‌ی اکثر سلول‌های آلوده به کنه، چهار تا هفت روز پس از بسته شدن سلول می‌باشد (۳۵). رفتار بهداشتی شامل سه مرحله است:

سوراخ کردن (که در این مرحله زنبوران یک یا دو سوراخ کوچک در درپوش سلول شفیله ایجاد می‌کنند)، درپوش‌برداری و تخلیه‌ی نوزاد. بنا بر گزارش گراماکو و گونکالوز (۲۰۰۹a) تنوع زیادی در توالی رفتارهای بهداشتی زنبوران مشاهده می‌شود که عبارتند از: سلول در پوشیده (CC)^۲، سلول خالی (EC)^۳، سوراخ کردن سلول (PC)^۴، درپوش‌برداری سلول (UC)^۵، مجموع BP+UC+PC، حذف نوزاد به طور قسمتی (جزء به جزء) (BPR)^۶ و سلول خالی (EC) معمولاً کارگران شفیله‌های مرده را از طریق خوردن آنها^۷ حذف می‌نمایند. حذف نوزاد به صورت جزء به جزء توسط کارگران، بیشتر در کلنی‌هایی با رفتار بهداشتی پایین‌تر رخ می‌دهد (۱۵).

اساس ژنتیکی رفتار بهداشتی

مطالعات انجام شده بر روی اساس ژنتیکی رفتار بهداشتی زنبوران

1. Spivak
2. Capped cell
3. Empty cell
4. Punctured cell
5. Uncapped cell
6. Brood partially removed
7. Cannibalism



کارگران به محرک کار و تقاضا برای انجام کار. زنبوران کارگر در انجام رفتار بهداشتی، انعطاف‌پذیری قابل توجهی در پاسخ‌های خود به عوامل محیطی کلنی نشان می‌دهند. درحالی که عامل بالقوه انجام رفتار بهداشتی به طور ژنتیکی تعیین می‌گردد، تقسیم‌بندی رفتار بهداشتی به زیر فعالیت‌ها می‌تواند تحت تاثیر محیط کلنی قرار گیرد. شواهدی تاثیر ترکیب ژنوتیپی کلنی بر رفتار بهداشتی را نشان می‌دهند که عبارتند از: میزان پشتکار در انجام رفتار بهداشتی، تقسیم‌بندی رفتار بهداشتی به زیر کارها، سن زنبوران بهداشتی، بازده رفتار بهداشتی (۵).

عوامل موثر بر بروز رفتار بهداشتی

زنبوران عسل قادر به تشخیص حتی تک سلول حاوی شفیبه یا لارو مرده، بیمار یا غیر طبیعی درون سلول‌های نوزاد می‌باشند (۹). اما با وجود تحقیقات بسیار در این خصوص هنوز روشن نیست که چه مکانیسم‌هایی (عامل فیزیکی و شیمیایی) مسئول شناسایی و حذف نوزاد مرده، آلوده یا آسیب دیده درون سلول‌ها هستند و یا چگونه زنبوران به حذف نوزاد اقدام می‌نمایند (۱۵ و ۲۲). بیان رفتار بهداشتی تحت تاثیر عوامل محیطی (دما، رطوبت، شرایط شان، جریان شهد و ...)، عوامل شیمیایی (فرمون‌ها، بوهای نوزاد مرده، بوهای کنه‌ی انگلی و ...)، عوامل فیزیکی (جنبش‌ها، ارتعاش، نور و ...) و همچنین اثر متقابل بین همه‌ی این عوامل می‌باشد (۱۷). با توجه به مطالعات انجام شده بر روی جنبه‌های مختلف رفتار بهداشتی، نشانه‌های بویایی، عامل اصلی تشخیص نوزاد غیر طبیعی درون سلول در پوشیده است (۱۵). آراتی^۲ و همکاران (۲۰۰۰) بروز رفتار بهداشتی را مربوط به آستانه‌ی پاسخ زنبوران و توانایی آنان در درک یا مشاهده حالت ضروری در آشکار نمودن و انتقال شفیبه‌های مرده می‌دانند. آستانه پاسخ به محرک، پایه‌ی ژنتیکی داشته و در کارگرانی که دارای آستانه‌ی پاسخ به محرک پایین تری باشند، در صورت آغاز وقوع حالت غیر طبیعی می‌توانند شروع به درپوش برداری از سلول‌های شفیبه نمایند (۶). اسپواک (۱۹۹۶) نشان داد رفتار بهداشتی درپوش برداری سلول‌ها و تخلیه‌ی شفیبه‌ها در زمان آلودگی به دو کنه نسبت به زمانی که یک کنه درون سلول‌های شفیبه وجود دارد، بیشتر صورت می‌گیرد. به طوری که تخلیه‌ی شفیبه‌های آلوده به یک کنه، ۴۵/۵ درصد و در صورت آلودگی با دو کنه، ۶۹/۶ درصد بوده است (۳۶). بنا بر گزارش موندراگون^۳ و همکاران (۲۰۰۵) بیشترین میزان بروز رفتار بهداشتی تخلیه‌ی نوزادان، در شرایطی که جمعیت کندو و کنه واروآ در سطح پایینتری بود و جریان شهد متوقف شده بود، مشاهده شد (۲۲). این مشاهده با نتیجه گیری اسپواک و گیلیام^۴ (۱۹۹۳) که گزارش نمودند بروز رفتار بهداشتی وابسته به توانایی کلنی و شرایط محیطی نظیر جریان عسل است (۳۷)، و همچنین با نتایج تحقیق نجفقلیان و همکاران (۲۰۱۱a)

با سرعت کم). گروه (Uu,rr) برای یک جایگاه هتروزیگوت غالب (عدم درپوش برداری) و برای جایگاه دیگر هموزیگوت مغلوب است (تخلیه‌ی باقی مانده سلول). گروه (Rr,Uu) برای هر دو جایگاه هتروزیگوت هستند. یعنی نه درپوش برداری می‌کنند و نه سلول را تخلیه می‌نمایند (۴۲).

موریتز در سال ۱۹۸۸ یک مدل سه جایگاهی (u,r_۱,r_۲) را برای رفتار بهداشتی پیشنهاد کرد، یک جایگاه منجر به درپوش برداری (u) و دو جایگاه دیگر منجر به تخلیه سلول (r_۱,r_۲) می‌گردد (۱۹، ۱۸ و ۴۴). کرین و همکاران (۲۰۰۲) از طریق روش‌های مولکولی و تهیه نقشه‌های ژنتیکی (QTL)، هفت جایگاه صفت کمی را برای رفتار بهداشتی پیشنهاد کردند که هر یک تنها ۹ تا ۱۵ درصد تنوع فنوتیپی مشاهده شده در جمعیت را کنترل می‌کنند (۱۹). مطالعات اخیر نشان می‌دهد که توارث رفتار بهداشتی به صورت پلی ژنیک (تحت تاثیر چند ژن) می‌باشد (۱۸).

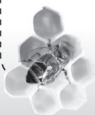
تاثیر ترکیب ژنتیکی کلنی بر میزان رفتار بهداشتی

آراتی و اسپواک (۲۰۰۱) طی تحقیقی از طریق ایجاد کلنی‌هایی با ساختار سنی نرمال اما با نسبت‌های متفاوت زنبوران، متعلق به لاین‌های بهداشتی و غیر بهداشتی، عملکرد رفتار بهداشتی را مورد بررسی قرار دادند. آنان چهار کلنی با صفر، ۲۵، ۵۰ و ۱۰۰ درصد زنبوران کارگر متعلق به لاین بهداشتی ایجاد کردند. نتایج حاصل از تجزیه و تحلیل رفتار زنبوران نشان داد که عملکرد رفتار بهداشتی به نسبت زنبوران بهداشتی در کلنی بستگی دارد و ترکیب ژنوتیپی کلنی بر عملکرد و مکانیسم‌های رفتار بهداشتی موثر است. کلنی‌های حاوی ۱۰۰ درصد زنبوران بهداشتی در انجام کار با وجود عدم پشتکار با کیفیت بیشتری عمل نمودند. در کلنی با ۵۰ و ۱۰۰ درصد زنبوران بهداشتی، رفتار بهداشتی به زیر کارهایی (درپوش برداری و تخلیه) تقسیم بندی شد، بعضی زنبوران درپوش برداری را در شدت بالاتری از تخلیه محتویات سلول انجام دادند. طبق پیشنهاد این محققین عملکرد رفتار بهداشتی و تقسیم بندی آن به زیر کارها تحت تاثیر آستانه پاسخ زنبوران کارگر می‌باشد (۵).

تشکیلات جوامع حشرات در دو سطح می‌باشند: سطح انفرادی که با یک کارگر، مجموعه‌ای از فعالیت‌ها انجام می‌شود و سطح کلنی که در آن، فعالیت‌ها با فعل و انفعالات پیچیده در میان افراد کلنی انجام می‌گیرد (۱۱). مشخصات رفتاری کارگران در یک کلنی به وسیله‌ی فعالیت جمعی آنان تعیین می‌گردد. مطالعات تقسیم کار در زنبور عسل معمولی نشان می‌دهد که کارگران، کارها را بر اساس سن تعریف می‌نمایند. این حالت در کلنی‌ها یک سیستم بسیار انعطاف‌پذیر است که منعکس کننده‌ی توانایی کارگران در پاسخ دائمی به نیازهای در حال تغییر است که توسط عوامل داخل و خارج کلنی تعیین می‌گردد. عوامل مؤثر بر این انعطاف‌پذیری عبارتند از: تغییرات سطوح هورمونی، تنوع ژنوتیپی برای انجام کار، آستانه‌ی پاسخ

2. Arathi
3. Mondragon
4. Spivak and Gilliam

1. Quantitative trait loci



۱- رفتار بهداشتی باعث افزایش دوره‌ی فورتیک، محدودیت رشد جمعیت کهنه‌ها و تولید کهنه‌های نابالغ می‌شود. جذابیت نوزادان در کلنی‌های زنبورانی که اقدام به رفتار بهداشتی می‌نمایند، کم است و کهنه‌ها مدت بیشتری را بر روی زنبوران بالغ سپری می‌کنند تا پیش از شفیرگی وارد سلول‌های نوزاد زنبور گردند. از طرفی زنبوران مسئول رفتار بهداشتی به علت قوی بودن حس بویایی، سریعاً اقدام به تخلیه‌ی شفیره‌ها می‌کنند و از آن جایی که کهنه‌های نوزاد هنوز بالغ نشده‌اند، پس از تخلیه‌ی شفیره‌ی آلوده از بین خواهند رفت. با حذف کهنه‌های نابالغ، رشد جمعیت کهنه محدود خواهد شد.

۲- در زمان درپوش برداری و تخلیه‌ی شفیره‌های آلوده از سلول‌ها، کهنه‌ها توسط زنبوران بهداشتی آسیب دیده و از بین می‌روند. در نتیجه مرگ و میر کهنه‌ی مولد افزایش می‌یابد.

۳- به علت حذف شفیره‌های آلوده، جمعیت کهنه‌های تولیدی به ازاء هر کهنه‌ی ماده بالغ، کاهش می‌یابد (۱۴).

پاسخ ژنوم زنبور عسل به کهنه‌ی واروآ

ناواجاز و همکاران (۲۰۰۸) طی تحقیقی تفاوت‌های میان ژن در دو کلنی مقاوم و دو کلنی حساس به کهنه‌ی واروآ را مورد ارزیابی قرار دادند. آنان مجموعه‌ای از ۱۴۸ ژن شناسایی کردند که بیان متفاوتی داشتند: ۳۲ تنوع با حضور کهنه‌ی واروآ، ۱۱۶ تنوع با ژنوتیپ زنبور و ۲ تا با هر دو. کهنه‌ی واروآ باعث تغییراتی در بیان ژن مرتبط با رشد جنینی، متابولیسم سلول و ایمنی می‌گردد. تحمل زنبوران به واروآ عمدتاً به وسیله‌ی تفاوت‌هایی در بیان ژن‌های تنظیم کننده رشد عصبی، حساسیت عصبی و بویایی مشخص می‌گردد. تفاوت‌ها در بویایی و حساسیت به محرک، دو پارامتری هستند که می‌توانند حداقل در بخشی سبب تحمل زنبور عسل به کهنه‌ی واروآ گردند. تفاوت‌ها در بویایی ممکن است با افزایش رفتارهای نظافت‌گری و بهداشتی مرتبط باشد. این نتایج نشان می‌دهد که تفاوت‌ها در رفتار، بیشتر از سیستم ایمنی زمینه‌ی تحمل به واروآ را فراهم می‌کند و از تغییرات فیزیولوژیکی خاص موجود در زنبوران آلوده دلالت می‌کند. مکانیسم‌های زیربنایی تفاوت‌های ژنتیکی برای تحمل به کهنه‌ی واروآ شناخته نشده است. شناخت این مکانیسم‌ها ممکن است به ابزار جدید مولکولی جهت تشخیص کهنه‌ی واروآ و اصلاح نژاد انتخابی زنبوران عسل مقاوم به کهنه در صنعت زنبورداری منجر گردد (۲۵).

با توجه به معایب و اثرات مخرب کهنه‌کش‌های شیمیایی، اخیراً توجه زیادی به اصلاح نژاد زنبوران عسل مقاوم به کهنه صورت گرفته است. راه‌حل دراز مدت برای کاهش جمعیت کهنه یا کاهش اثر عوامل بیماری‌زای ثانویه، توسعه مقاومت ژنتیکی جمعیت‌های زنبور عسل به این انگل است و پژوهش و پشتکار بیشتر در این زمینه مورد نیاز است (۴۳). در حال حاضر به ناچار درمان‌های شیمیایی برای کنترل کهنه‌ی واروآ در مدیریت زنبوران عسل جهان ضروری هستند (۳۹). در بحث کاربرد مواد شیمیایی هم عقیده

که نشان دادند اندازه‌ی جمعیت زنبوران عسل، عامل مؤثری در بروز رفتار بهداشتی است (۲۴). مشابه نبود. مسترمن^۱ و همکاران (۲۰۰۰) سطح و میزان رفتار بهداشتی در کلنی را وابسته به عوامل ژنتیکی و فیزیولوژیکی زنبوران در یک کلنی دانسته و معتقدند شرایط عصبی-هورمونی، در شروع یا کنترل این رفتارها مؤثر است و شرایط محیطی شامل هر دو جنبه‌ی داخل و خارج کلنی می‌تواند بر میزان رفتار بهداشتی انجام شده در یک کلنی تاثیرگذار باشد (۲۱).

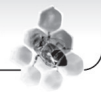
زنبوران مقاوم به کهنه‌ی واروآ

بنا بر گزارش بوچلر^۲ (۱۹۹۴) چندین ویژگی در میزان تحمل زنبوران عسل در برابر کهنه‌ی واروآ دخیل می‌باشند که عبارتند از: جلوگیری از تولید مثل کهنه‌های ماده، رفتار بهداشتی، رفتار نظافت‌گری، طول دوره شفیرگی و جذابیت لارو. جلوگیری از تولید مثل کهنه‌ها احتمالاً مهم‌ترین مکانیسم مقاومت به واروآ در نظر گرفته می‌شود (۱۰). این ویژگی در زنبوران عسل آفریقایی، اروپایی و غربی با درجات متفاوت مشاهده شده است (۲۳). بنا بر گزارش روتنر^۳ و همکاران (۱۹۸۴) کلنی‌های هیبرید نژادی از *A.m.iberica* و *A.m.carnica*، *A.m.ligustica* در اروگوئه، سطوح پایینی از آلودگی را با وجود درصد بالای هجوم ماده‌های بارور (۶۰ تا ۹۰ درصد) حفظ کرده‌اند (۳۲). عدم تولید مثل کهنه‌ی واروآ در کلنی‌های زنبور عسل معمولی توسط آگوآراز^۴ و همکاران (۱۹۹۴) در آرژانتین گزارش شده است. همه کلنی‌های آلوده به کهنه حتی بدون درمان زنده ماندند. این کلنی‌ها حداقل ۴۰ درصد کهنه‌های ماده غیر بارور داشته‌اند (۱۲). گزارش مشابهی نیز توسط پاپاس^۵ (۱۹۹۲) بیان شد. دو تا از کلنی‌های زنبور عسل معمولی او برای هشت سال بدون درمان با کهنه‌ی واروآ آلوده شدند و در حدود ۶۳ و ۶۷ درصد ماده‌های غیر تولید مثلی نشان دادند. در طول چهار سال اول، هجوم کهنه در این دو کلنی، زیر ۱۰ درصد باقی ماند (۲۶). بنا بر گزارش ریتزر^۶ و همکاران (۱۹۹۰) مقاومت به کهنه واروآ در زنبوران *A.m.intermissa* در تونس دیده شده است. ریتزر حدود ۳۰ تا ۵۰ درصد کهنه‌های ماده غیر بارور پیدا نمود که یکی از دلایل افزایش زنده‌مانی کلنی‌ها بود (۲۹ و ۲۰).

سهم رفتار بهداشتی در کنترل جمعیت کهنه‌ی واروآ

بر اساس مطالعات فریز^۷ و همکاران (۱۹۹۷) رفتار بهداشتی از سه راه موجب کاهش جمعیت کهنه‌ی واروآ می‌گردد:

1. Masterman
2. Buchler
3. Ruttner
4. Eguaras
5. Papas
6. Ritter
7. Fries

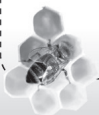


بر این است که در وضعیت طغیان آفات و بیماری ها، در صورت نیاز از مواد شیمیایی مطمئن تر که خطرات و اثرات سوء زیست محیطی کمتری را در پی دارند، استفاده شود (۱). لیکن در درازمدت بررسی و تحقیق بر روی مکانیسم‌های مقاومت ژنتیکی زنبور عسل مخصوصاً رفتار بهداشتی

برای تعیین استراتژی اصلاح نژادی به منظور ایجاد لاین‌های مقاوم در برابر کنه‌ی واروا و برخی بیماری‌های مهم مانند لوک آمریکایی و انتخاب کلنی‌های برتر از نظر این صفات ضرورتی انکار ناپذیر است.

منابع مورد استفاده

۱. بحرینی، ر. ۱۳۸۶. انگل شناسی و آسیب شناسی زنبور عسل. انتشارات آبیژ، ۲۱۷ صفحه.
2. Anderson, D. and Trueman, J. 2000. *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroide) is more than one species. Journal of Experimental Applied Acarology. 24: 165-189.
3. Anderson, D. East, I. J. Cox-Foster, D. Conlan, S. Holmes, E. C. Palacios, G. Kalkstein, A. Evans, J. D. Moran, N. A. Quan, P. L. Geiser, D. Briese, T. Hornig, M. Hui, J. Vanengelsdorp, D. Pettis, J. S. and Lipkin, W. I. 2008. The latest buzz about colony collapse disorder. Journal of original scientific research. 319: 724-725.
4. Antonio, M. 2002. *Varroa destructor* infestation impact on *Apis mellifera carnica* capped worker brood production, bee population and honey storage in a Mediterranean climate. Journal of Apidologie. 33: 271-281.
5. Arathi, H. S. and Spivak, M. 2001. Influence of colony genotypic composition on the performance of hygienic behaviour in the honey bee, *Apis mellifera* L. Journal of Animal Behaviour. 62: 57-66.
6. Arathi, H. S. Burns, I. and Spivak, M. 2000. Ethology of hygienic behaviour in the honey bee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae): behavioral repertoire of hygienic bees. Journal of Ethology. 106: 1-15.
7. Ball, B. V. 1994. Host-parasite-pathogen interactions. Journal of International Bee Research Association . 218: 5-11.
8. Ball, B. V. and Allen, M. F. 1988. The prevalence of pathogens in honey bee (*Apis mellifera*) colonies infested with the parasitic mite *Varroa jacobsoni*. Journal of Annual Applied Biology. 113: 237-244.
9. Boecking, O. and Spivak, M. 1999. Behavioral defenses of honey bee against *varroa jacobsoni* oud. Journal of Apidologie. 30: 141-158.
10. Büchler, R. 1994. V arroat olerance in honey-bees-occurence, c haracters and breeding. Journal of Bee World. 7554-70.
11. Calderone, N. W. and Page, R. E. 1991. Evolutionary genetics of division of labor in colonies of the honey bee (*Apis mellifera*). Journal of American Naturalist. 138: 69-92.
12. Eguaras, M. Marcangeli, J. Fernandez, N. and Garcia, O. 1994. Are there honey bees which are resistant to *Varroa* disease? Journal of Colmenar.1: 9-11.
13. Evans, J. D. Aronstein, K. Chen, Y. P. Hetru, C. Imler, J. L. Jiang, H. Kanost, M. Thompson, G. J. Zou, Z. and Hultmark, D. 2006. Immune pathways and defence mechanisms in honey bees *Apis mellifera*. Journal of Insect Molecular Biology. 15 (5): 645-656.
14. Fries, I. Camazine S. and Sneyd, J. 1997. Pupulation dynamics of *varroa jacobsoni* : a model and a review. Journal of Bee World. 75:5-28.
15. Gramacho, K. P. and Gonçalves, L. S. 2009a. Sequential hygienic behavior in Carniolan honey bees (*Apis mellifera carnica*). Journal of Genetics and Molecular Research. 8 (2): 655-663.
16. Gramacho, K. P. and Gonçalves, L. S. 2009b. Comparative study of the hygienic behavior of Carniolan and Africanized honey bees directed towards grouped versus isolated dead brood cells. Journal of Genetics and Molecular Research. 8 (2): 744-750.
17. Gramacho, K. P. Gonçalves, L. S. Rosenkranz, P. and De Jong, D. 1999. Influence of body fluid from pin-killed honey bee pupae on hygienic behavior. Journal of Apidologie. 30: 367-374.
18. Katia, P. and Spivak, M. 2003. Differeces in olfactory sensitivity and behavioral responses among honey bees bred for hygienic behavior. Journal of Behavioral Ecoogy and Sociobiology 54: 472-479.
19. Keryn, L. Oldroyd, B. P. and Spivak, M. 2002. Seven suggestive quantitative trait loci influence hygienic behavior of honey bees. Journal of Naturwissenschaften. 89: 565-568.
20. Kulinovic, J. M. Deguzm, L.I. and Rindered, E. 1997. Selection of honey bees tolerant or resistant to *varroa jacobsoni*. Journal of Ciheam-options Mediterraneennes. 21: 59-75.
21. Masterman, R. Smith, H. and Soivak, M. 2000. Evalaution Brood odor discrimination abilities in hygienic honey bee (*Apis*



- mellifera*) using proboscis extension reflex conditioning. Journal of insect behavior. 13: 87-101.
22. Mondragon, L. Spivak, M. and Andame, R. 2005. A multifactorial study of resistance of honey bees *Apis mellifera* to the mite *Varroa destructor* over one year in Mexico. Journal of EDP Sciences. 36: 345-358.
 23. Moritz, R. F. A. 1988. Heritability of the postcapping stage in *Apis mellifera* and its relation to Varroaosis resistance. Journal of Hered. 76: 267-270.
 24. Najafgholian, J. Thahmasbi, G. Pakdel, A. and Nehzati, G. 2011a. Effect of population size on the expression of hygienic behavior in the Iranian honey bee (*Apis mellifera meda*). Journal of Biotechnology Resources. 2(04): 364-373.
 25. Navajas, M. Migeon, A. Alaux, C. Martin-Magniette, M. L. Robinson, G. E. Evans, J. D. Cros-Arteil, S. Crauser, D. and Le Conte, Y. 2008. Differential gene expression of the honey bee *Apis mellifera* associated with *Varroa destructor* infection. Journal of BMC Genomics. 9: 301.
 26. Papas, N. 1992. Varroa egg-laying in worker honey brood during the year. Journal of Melissokomiki Epitheorisi. 6: 386-388.
 27. Park, O. W. 1936. Disease resistance and American foulbrood. Journal of American Bee. 74: 12-14.
 28. Perez-Sato, J. A. Chaline, N. Martin, S. J. Hughes, W. H. O. and Ratnieks, F. L. W. 2009. Multi-level selection for hygienic behaviour in Honey bees. Heredity. Journal of Heredity. 102: 609-615.
 29. Ritter, W. Mitchell, P. Bartholdi, M. and Schwendemann, A. 1990. Development of tolerance to *Varroa jacobsoni* of bee colonies in Tunisia. Journal of Apidologie.
 30. Rothenbuhler, W. C. 1964a. Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. I. Responses of four inbred lines to disease-killed brood. Journal of Animal Behaviour. 12: 578-583.
 31. Rothenbuhler, W. C. 1964b. Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of four inbred lines to disease-killed brood. Journal of American Zoologist. 4: 111-123.
 32. Ruttner, F. Marx, H. and Marx, G. 1984. Beobachtungen über eine mögliche Anpassung von *Varroa jacobsoni* an *Apis mellifera* L. in Uruguay. Journal of Apidologie. 15: 43-62.
 33. Sammataro, D. DeGrandi Hoffman, G. Needham, G. and Wardell, G. 1998. Some volatile plant oils as potential control agents for varroa mites (Acari: Varroidae) in honey bee colonies (Hymenoptera: Apidae). American Bee. Journal 138: 681-685.
 34. Spivak M. and Reuter G. S. 1998b. Performance of hygienic honey bee colonies in a commercial apiary. Journal of Apidologie. 29: 291-302.
 35. Spivak, M. 1996. Honey bee hygienic behavior and defense against *Varroa jacobsoni*. Journal of Apidologie. 27: 245-260.
 36. Spivak, M. and Reuter, G. S. 2001. *Varroa jacobsoni* infestation in untreated honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies selected for hygienic behavior. Journal of Economic Entomol. 94: 326-331.
 37. Spivak, M. and Gilliam, M. 1993. Facultative expression of hygienic behaviour of honey bees in relation to disease resistance. Journal of Apicultural Research. 32: 147-157.
 38. Stanmirovic, Z. and Pejovic, D. 2002. Hygienic behavior in disease resistance of two honey bee. ecogeographic varieties (*Apis mellifera carnica*) from Serbia. Journal of Apiacta. 1: 1-4.
 39. Tu, S. Qiu, X. Cao, L. Han, R. Zhang, Y. and Liu, X. 2010. Expression and characterization of the chitinases from *Serratia marcescens* GEI strain for the control of *Varroa destructor*, a honey bee parasite. Journal of Invertebrate Pathology. 104(2):75-82.
 40. Unger, P. and Guzman-Novoa, E. 2010. Maternal Effects on the Hygienic Behavior of Russian 3 Ontario Hybrid Honeybees (*Apis mellifera* L.). Journal of Heredity. 101(1): 91-96.
 41. Van Englesdorp, D. Hayes, J. Underwood, R. M. and Pettis, J. 2007. A survey of honey bee colony losses in the US, fall 2007 to spring 2008. Journal of PLoS ONE. 3: 40-71.
 42. Wilkes, K. and Oldroyd, B. 2002. Breeding Hygienic disease resistant bees. Journal of RIRDC project No. US-39A.
 43. Wilkinson, D. Thompson, H. M. and Smith, G. C. 2001. Modelling biological approaches to controlling Varroa populations. American Bee Journal. 141: 511-516.
 44. Wilson-Rich, N. Spivak, M. Fefferman, N. H. and Starks, P. T. 2009. Genetic, Individual, and Group Facilitation of Disease Resistance in Insect Societies. Journal of Annual Review Entomology. 54: 405-23.