بوم شناسی کنه واروا (*Varroa destructor*)، آفت مهم زنبور عسل اروپایی (*Apis mellifera*)

شهرام دادگستر

دانشجوی دکترای حشره شناسی کشاورزی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران

تاریخ دریافت: تیر ۹۵ **تاریخ پذیرش**: مهر ۹۵

رایانامه: sh_dadgostar@ut.ac.ir

چکیده:

کنه واروا (*Varroa destructor*) مهمترین پارازیت خارجی زنبور عسل می باشد. این بازنگری برهمکنش بین کنه واروا و محیط زیست، میزبان زنبور عسل، واسطه هایی از قبیل مواد تنظیم کننده پیام رسان های شیمیایی برای تعیین چرخه زندگی کنه واروا که روی علایم و سیگنال ها موثر هستند، را مورد بررسی قرار می دهد. گرچه محرک مکانیکی، دما و رطوبت نقش مهمی بازی می کند، اما ارتباط شیمیایی مهمترین محرک می باشد. کایرومون در تمام مراحل چرخه زندگی کنه واروا استفاده می شود و بچه دهی زنبور عسل با فرومون نوزادی، بخشی از فعالیت اختصاصی این ترکیب بعنوان سیگنال های اولیه و آزادکننده است که سازماندهی اجتماعی کلنی های زنبور عسل را تنظیم می کند. کنه واروا (*V. destructor*) مشکل اساسی زنبور داری است و تحقیقات برای کشف روش های جدید کنترل آن وظیفه ضروری برای محققین می باشد. مطالعه مفصل برهم کنش های اکولوژیکی کنه واروا پیش نیازی برای ارائه راهکارهایی در مدیریت این کنه پارازیت می باشد.

کلمات کلیدی: کنه واروا، پارازیتیسم، سمیوکمیکال، رطوبت، کایرومون ها، دما، پاتوژن ها

مقدمه:

تهاجمات بیولوژیکی تهدیدی رایج برای کشاورزی مدرن است و زنبور داری نیز از آن مستثنی نیست که زیان زیادی در طی تاریخ بخصوص سال های اخیر از آن متحمل شده

است. در واقع زنبورداران با بحران جدی کنه واروا (*Varroa destructor*) از سال ۱۹۸۰ روبرو شدند که این پارازیت خارجی باعث نگرانی از بین رفتن زنبور ها در ده سال گذشته شده است [۱].

این کنه پارازیت که در ابتدا *Varroa jacobsoni* و امروزه *V. destructor* شناخته می شود[۲]، اولین بار در سال ۱۹۴۹، خارج از محل طبیعی گسترش آن، در جنوب شرقی آسیا گزارش شد و بعد از آن بسرعت در کل اروپا، آمریکای شمالی و جنوبی، آفریقا و نواحی اقیانوس آرام گسترش یافت[۳، ۴]. در آسیا کنه واروا از میزبان اصلی خود یعنی زنبور عسل هندی (*Apis cerana*) به زنبور عسل اروپایی (*Apis mellifera*) منتقل شد و در اوایل قرن بیستم (دهه ۱۹۷۰) در تمام اروپا گسترش یافت [۳] . اینکه بخواهیم میزان خسارت کنه واروا را بعد از ورود به دنیای غرب بطور قاطع برآورد کنیم کار سختی است. بهرحال واروازیس یکی از مهمترین بیماری های زنبور عسل از نظر آسیب شناسی می باشد[۵، ۶] و در واقع ارزش اقتصادی گرده افشانی و زنبورداری در سراسر جهان میلیاردها دلار می باشد[۷، ۸]که اهمیت اثر کنه واروا روی کلنی های زنبور عسل را نشان می دهد.

کنه واروا یک پارازیت اجباری است که کل دوره زندگی خود را در لانه زنبورها روی بدن نوزادان یا زنبورهای بالغ می گذراند[۵، ۶] . هماهنگی دقیق چرخه زندگی این پارازیت با میزبان خود و توانایی انتقال و فعال سازی عوامل پاتوژنی نقش محوری و اصلی آن را در آسیب شناسی زنبور عسل برجسته می سازد. از زمانیکه بطور شگفت آوری کنه واروا خود را با میزبان جدید (زنبور عسل اروپایی) هماهنگ ساخت، مطالعه اکولوژی کنه و ارتباط آن با میزبان و اهمیت مطالعات مفهوم بیولوژیکی برهم کنش کنه میزبان بیش از پیش مورد توجه قرار گرفت.

اکثر بررسی ها روی کنه واروا (*Varroa destructor*)، توضیحات مناسبی راجع به بیولوژی پیچیده واروا و تاثیر آن روی کنه ارائه می دهد و بیشتر تحقیقات به اثر پارازیتیسم کنه واروا می پردازد. در این مقاله، ما روی اکولوژی کنه واروا تمرکز کرده ایم. ابتدا اطلاعاتی در مورد برهمکنش کنه و محیط زیست را بیان می کنیم و بعد از آن به برهمکنش کنه و میزبان آن *Apis mellifera* مانند سایر ارگانیسم ها، می پردازیم (شکل ۱). ما بر روی محرک های مختلف که در برهمکنش پارازیت- میزبان نقش دارد، شامل انتخاب محل میزبان، تقلید کنه و تشخیص کنه بوسیله زنبورها تمرکز کردیم.

اکولوژی فردی کنه واروا (*Varroa destructor*)

کنه واروا در دمای تامین شده برای کندوی زنبور عسل که نزدیک به ۳۴- ۳۵ درجه سلسیوس می باشد زندگی می کند. اندازه گیری های آزمایشگاهی نشان می دهد دمای بهینه برای کنه واروا ۳۲ ±۲/۹ درجه سلسیوس می باشد [۹]. این دمای بهینه برای کنه های زمستان گذران و کنه های جوان تابستانی متفاوت است[۱۰]. کنه می تواند اختلاف دمای کمتر از یک درجه را تشخیص دهد[۱۱]. کنه واروا ظاهرا در تماس یا زنبور عسل دمای پایین را تحمل می کند و از کلنی های آلوده به کلنی های سالم وارد می شود [۱۲، ۱۳] .

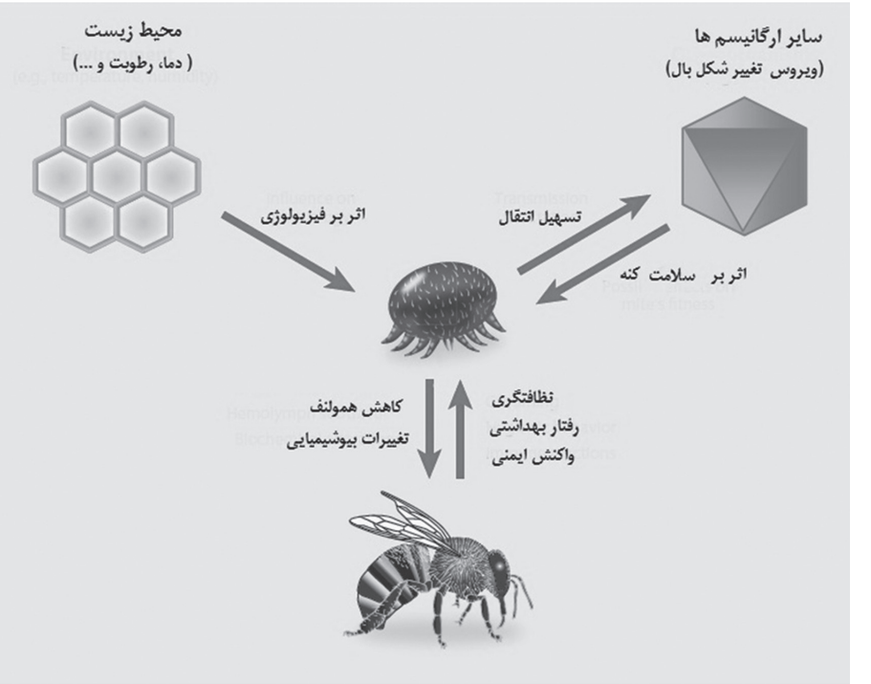
دما همچنین می تواند بر فیزیولوژی کنه اثر بگذارد. در پژوهشی که در شرایط آزمایشگاهی انجام شد، کنه ها در ۳۴/۵ درجه تولید مثل داشتند ولی در دمای ۳۱/۵ درجه سلسیوس هیچ نتاجی تولید نکردند[۱۴]. وقتی که تولید مثل پارازیت ها در لانه نوزادان انجام می شود، بیشترین نرخ تولید مثل کنه در دمای ۳۲/۵ تا ۳۳/۵ درجه اتفاق می افتد[۱۵].

شرایط رطوبتی نیز نقش مهمی بازی می کند بطوری که شرایط بهینه رطوبت برای تولید مثل کنه بین ۵۵٪ تا ۷۰ درصد می باشد و رطوبت بالای این مقدار عامل محدود کننده در تولید مثل کنه است[۱۴، ۱۶، ۱۱] . بطور خلاصه شرایط بهینه رطوبت و دمای موجود در کندو برای تولید مثل کامل کنه واروا ارزشمند است، اگرچه دما در لانه نوزادی از ۳۰/۵ درجه تا ۳۵/۵ درجه سلسیوس متغییر است[۱۸،۱۷]و رطوبت متغییر تر از چیزی است که برای ما شناخته شده است[۱۹].

واکنش به یک پاف هوای تمیز، توسط کنه بصورت مثبت بوسیله بار الکتریکی جذب می شود[۲۰]که ممکن است بدلیل جذب به زنبوران بالغ باشد[۲۱]. اثر نور و لرزش همچنان روی کنه واروا (*V. destructor*) در حال بررسی است[۲۲]، اگرچه هنوز مکانیسم دقیق اینکه روشنایی و محرک های مکانیکی چطور روی بیولوژی و رفتار پارازیت اثر می گذارد، مشخص نشده است.

اکولوژی گروهی کنه واروا (*Varroa destructor*) برهمکنش کنه و زنبور عسل

وقتی تعریفی از رابطه بین کنه و میزبان آن می کنیم، بهتر است در مورد چرخه بیولوژی پارازیت صحبت کنیم [۱۳،۱۴]. چرخه زندگی شامل دو بخش مجزا می باشد: فاز



شکل۱-کنه واروا به زنبور عسل آسیب های زیادی وارد می کند. این آسیب ها باعث واکنش از طرف زنبور عسل می شود. شرایط زیست محیطی همانند سایر عوامل مثل میکرو ارگانیسم ها (ویروس تغییر شکل بال :DWV) باعث برهمکنش پارازیت میزبان می شود.

جابجایی که روی زنبوران بالغ سپری می شود و فاز تولید مثلی که در سلول های نوزادی زنبور سپری می شود(شکل ۲). حمله به سلول های نوزادی، که اوایل فاز تولید مثلی ایجاد می شود، چند ساعت بعد از بسته شدن درب سلول های لاروی زنبور می باشد. داخل لانه های نوزادی، کنه از همولنف زنبور تغذیه می کند و بر دیواره سلول تخمگذاری می کند. کنه در دیواره سلول ها تخم هایی قرار می دهد که اولین آن ها نر و بقیه تخم ها ماده هستند. نتاج با یکدیگر جفتگیری می کنند و بمحض اینکه که زنبورها به بلوغ رسیدند، کنه های بارور و ماده ها بوسیله زنبورهای بالغ شده، سلول ها را ترک می کنند. سپس آن ها به زنبورهای بالغ دیگر منتقل شده و فاز فورتیک را قبل از اینکه مجددا به فاز زاینده وارد شوند، سپری می کنند. کنه های نر نمی توانند خارج از سلول ها زنده بمانند و می میرند. کنه های ماده می توانند دو تا سه دوره را در چرخه زندگی خود بگذرانند.

فاز تولیدمثلی شامل حمله به سلول های نوزادی، تغذیه از مراحل نابالغ زنبور، تقلید شیمیایی برای فرار از تشخیص توسط زنبورهای کارگر، تخم ریزی و جفتگیری توسط کنه می باشد. محرک هایی که شامل برهمکنش دو طرفه بین کنه و زنبور عسل و کنه ها با یکدیگر می باشد شامل مراحل زیر می باشد.

استفاده کنه واروا از فرومون زنبور عسل:

زنبور عسل ترکیبات پیچیده فرومونی برای تولید سیگنال های رهاکننده و اولیه تولید می کند و کنه نیز ترکیبات پیچیده ای مشابه این فرومون ها برای پیدا کردن هدف تغذیه ای و تخمگذاری خود تولید می کند. این هماهنگی پیشرفته به کنه اجازه می دهد تا جستجوی خود را بهینه کند در صورتیکه فرومون زنبور عسل نباید به سرعت آزاد شود. کنه همچنین از اتیل اولئات بعنوان سیگنال جفتگیری استفاده می کند. این مولکول توسط لارو و بالغ زنبور عسل برای اثرات سیگنال رهاسازی و اولیه در داخل کلنی، تولید می شود.

تهاجم سلولی:

کنه واروا (*V. destructor*) حدود ۱۵ تا ۲۰ ساعت قبل از بسته شدن درب های سلول کارگران و ۴۰ تا ۵۰ ساعت قبل از اینکه حجره های نر بسته شود، وارد سلول های نوزادی حاوی لارو می شود[۲۳].

کنه ها بطور مستقیم به حجره ها دسترسی ندارند، مگر اینکه بوسیله سلول های پرستاری که در فواصل کوتاه بین سلول های لاروی حرکت می کنند، منتقل شوند[۲۴].

صرف نظر از بعضی محرک های فیزیکی مثل فاصله از حجره های لاروی و دیواره سلولی[۲۵] ، چندین محرک شیمیایی نیز واسطه جذب یا توقف جذب کنه ها به سلول های نوزادی می باشند. در سال ۱۹۸۹، لِکنت[1] و همکاران[۱۰] از دستگاه بویایی سنج[2] چهار بازویی در دمای کنترل شده (۳۴ درجه) برای نشان دادن استرهای اسید چرب (مثل متیل پالمیتات[3]، اتیل پالمیتات[4] ، متیل لینولئات[5]) استفاده کردند که باعث جذب کنه ها به لارو زنبورعسل می شود.

پس از آن اثرات بازدارنده این ترکیبات بوسیله آزمایش های مختلف دیگر نشان داده شد. دو متیل استر، ترکیب فرومون های نوزادی می باشد که زنبورهای پرستار برای بستن درب سلول های نوزادی از آن ها استفاده می کنند[۲۶] . بنابراین کنه ها از این فرومون بعنوان سیگنال های کایرومونی برای حمله هماهنگ به سلول های حاوی لارو استفاده می کنند که این مثالی از استراق سمع شیمیایی می باشد که اغلب در اکولوژی شیمیایی مشاهده می شود.[۲۷، ۲۸].

دیگر ترکیبات تولید شده بوسیله لاروها همچنین باعث جذب یا مانع جذب کنه ها می شود. ریکلی و همکاران[6] [۲۹]، با استفاده از دستگاه سروسفر[7] دریافتند که پالمتیک اسید[8] اثر جذب کننده دارد. در ارزیابی دیگری متوجه شدند، هیدروکربن های کوتیکولی با زنجیره کربنی متوسط (C_{21}_C_{29})، موجب رفتار بازدارندگی در کنه های ماده می شود[۳۰] . اومیر و همکاران[۳۱] دریافتند واروا های ماده بوسیله لاروهای سن پنجم جمع آوری شده از سلول های نوزادی، ۲۱ ساعت قبل از اینکه درب سلول ها بسته شود، متوقف می شوند. آن ها برخلاف تفاوتی که بین جذب کنه به این دو زیرگونه زنبور وجود دارد، بین استرهای اسید چرب و زنجیره هیدروکربنی (C_{21}_C_{29}) در زنبور اروپایی و آفریقایی تفاوتی نیافتند. آن ها پیشنهاد کردند احتمالا سیگنال های شیمیایی دیگر منجر به حمله کنه ها به سلول های نوزادی می شود.

بر اساس این استدلال، ترجیح انتخاب کنه ها برای زنبورهای پرستار در سلول های نوزادی[۳۲، ۳۳]، احتمالا تنها به فاکتورهای مرتبط با سلول های نوزادی مربوط نمی شود. کنه ها با علایم دیگری زنبورهای پرستار را ترک می کنند و وارد سلول های نوزادی می شوند. بنابراین، مواد جذب کننده دیگری برای سلول های نوزادی تست و منجر به معرفی غذای لاروی زنبور عسل شد؛ این ترکیبات در زمان تهاجم کنه به سلول ها همانند سایر منابع جذب کننده در آن ها وجود دارد[۳۴] . بعدا، ۲هیدروکسی هگزانوییک اسید[9] بعنوان مواد فعال در گسترش کنه در سلول های دربسته و در باز، در شرایط مزرعه و آزمایشگاه شناخته شد[۳۵].

کنه V. destructor تمایل زیادی به سلول های نر دارد. بطور مثال در زنبور نژاد کارنیکا (*Apis mellifera carnica*)، کنه واروا حدود هشت برابر تمایل دارد سلول های نر را نسبت به سایر سلول های کارگر آلوده کند[۳۴]. این ترجیح ممکن است بدلیل مواد جذب کننده بیشتر در حجره های نر[۳۶، ۳۷] یا در غذای لاروی آن ها باشد، همینطور دوره طولانی تر هجوم به سلول ها و همچنین مدت زمان بازدید زنبورهای پرستار آلوده از سلول های نر نسبت به سلول های کارگری متفاوت است. برعکس سلول های ملکه به ندرت به کنه آلوده می شوند، که احتمالا این سلول ها کنه را دفع می کنند[۱۷]. مطالعات آزمایشگاهی در کنار ارزیابی های صحرایی نشان داد که مقادیر زیادی اکتانوییک اسید[10] در ژل رویال وجود دارد که به ندرت در غذای کارگر و نرها یافت می شود. این ترکیب باعث دور کردن کنه از سلول های ملکه می شود که می تواند توضیحی برای آلودگی کمتر در سلول های ملکه ای باشد[۳۸].

در قاب های نوزادی طبیعی است که بعضی از سلول ها را آلوده به یک، دو یا سه کنه ببینیم و در بعضی از سلول ها هیچ کنه ای نیابیم. این نشان می دهد توزیع کنه در سلول ها تصادفی نیست و تجمعی می باشد[۳۱، ۳۳]. این توزیع تجمعی همچنین در شرایط آزمایشگاهی نیز مشاهده شد[۲۱] که در واقع نوعی سازش برای جفتگیری غیر خویشاوندی در کنه به حساب می آید. بهرحال هنوز مشخص نیست این پدیده مربوط به نوعی فرومون تجمعی می باشد یا مربوط به جذابیت لاروی و بعضی از زنبور های

1- Le-Conte et al.
2- Olfactometer
3- Methyl palmitate
4- Ethyl palmitate
5- Methyl linoleate
6- Rikli et al.
7- Servosphere
8- Palmitic acid
9- hydroxy hexanoic acid
10- Octanoic acid

پرستار که کنه های بیشتری را با خود حمل می کنند. البته یافته های دیگر تناقضاتی را نشان می دهد که نمی توان فرضیه تجمع کنه ها را تایید یا رد کرد[۳۹، ۴۰].

این پژوهش ها بطور جامع اثبات نمودند که بر روی آلودگی سلول های نوزادی توسط کنه مطالعه دارد که شامل مکانیسم های پیچیده بوده که شامل ترکیبات جذب یا دفع کننده کنه به سلول های نوزادی و لاروی و همچنین دور کننده های شیمیایی موجود در ژل رویال، می باشد. معرفی ترکیبات جدید که از مواد طبیعی تشکیل شده اند می تواند روش های جدید کنترلی بر اساس رفتار کنه های پارازیت را در اختیار قرار دهد. بهر حال انجام این تلاش ها باعث افزایش دانش ما شده است. استرهای اسید چرب برای به تله انداختن کنه ها مورد آزمایش قرار گرفت، ولی کارایی کمی برای به دام انداختن کنه و کنترل آلودگی کلنی ها با این روش وجود دارد (مشاهدات شخصی لِکنت). سایر مطالعات صحرایی با ترکیبات سمیوکمیکال[11] جدا شده از غذای لارو نیز به نتایج امید بخشی منجر نشد (مشاهدات شخصی نازی[12]). بطور کلی خصوصیات منحصر بفرد سلول های زنبور عسل (مثل دمای بالا و ترکیبات چربی دوست شان های مومی) مانند سایر جنبه های تهاجم پارازیت ها به رفتار زنبور عسل برای برهم زدن تهاجم با استفاده از ترکیبات نیمه شیمیایی می باشد که این چالشی برای محققان می باشد.

تقلید شیمیایی:

توانایی زنبور عسل در تشخیص هم خانه های خود باعث افزایش قدرت زنده مانی این حشره شده است[۱۸]. این توانایی به آن ها اجازه می دهد از دزدیده شدن مواد داخل کلنی خود بوسیله سایر زنبور ها بیگانه، جلوگیری کنند. این موضوع بخصوص در زمان کمبود مواد غذایی در فصل پاییز در کلنی بسیار مهم است. در چنین شرایطی، زنبورها در زمان کمبود ذخیره عسل نمی توانند از سرقت مواد غذایی کلنی جلوگیری کنند و توانایی زنده مانی در زمستان را از دست می دهند.

زنبور عسل هم کندویی های خود را نسبت به زنبور های بیگانه توسط هیدروکربن های کوتیکولی شناسایی می کند[۴۱، ۴۲، ۴۳]. طی فرآیندهای سازشی، کنه های پارازیت این توانایی را دارند که سیگنال های زنبوران عسل یک کلنی را تقلید کنند، بدین ترتیب از خطر شناسایی و انجام رفتار نظافت گری زنبوران کارگر در امان می مانند. مطالعات زیادی روی هیدروکربن های کوتیکولی بدست آمده از کنه ها نشان می دهد، که کنه ها توانایی تقلید شیمیایی هیدروکربن های زنبورعسل مربوط به کلنی خود را بطور مجزا دارند[۴۴، ۴۵] که این باعث افزایش شانس گسترش آن ها در محیط اختصاصی هر کلنی برای آن ها می شود[۴۶].

تغذیه: پس از ورود به سلول، کنه توانایی حرکت بین لارو و دیواره داخلی سلول را دارد تا در نهایت به کف سلول لاروی برسد و در غذای لاروی به دام می افتد[۴۷]. مواد آزاد شده از غذای لاروی بخصوص ۲ هیدروکسی هگزانوییک اسید، احتمالا نقش مهمی در این فرآیند بازی می کنند[۴۸، ۴۹]. وقتی مواد غذایی لارو مصرف می شود، کنه شروع به تغذیه از لارو می کند. بنظر می رسد که فعالیت های کنه مادر و نتاج آن با توجه به مکان و زمان بطور دقیق سازماندهی شده است.[۲۸]. بعضی از الکل های آلیفاتیک C_{17}_C_{22} و آلدهید[13] های C_{19}_C_{22} موجود در دیواره شفیره زنبورها، اثرات بازدارنده رفتار تغذیه ای در کنه *V. destructor* دارد[۲۹].

در طی دوره شفیرگی، تغذیه کنه ها در جاهایی که توسط کنه مادر مشخص شده است، انجام می شود. برای مکیدن همولنف زنبورعسل، کنه مادر یک روزنه در کوتیکول میزبان ایجاد می کند[۲۷]. مکان های تغذیه ای مشابه توسط نتاج مورد استفاده قرار می گیرد اما همچنان اطلاعاتی در مورد انتخاب محل تغذیه، وجود ندارد. کلنی های بزرگ باکتریایی در محل زخم بدن شفیره های کارگر و نر یافت شده است؛ بعضی از آن ها گونه *Melissococcus pluton* می باشد ولی بقیه آن ها ناشناخته است[۵۰]. فعالیت های تغذیه ای کنه برای زنبور عسل بدلیل اثرات مستقیم تغذیه از همولنف و اثرات غیر مستقیم انتقال بیمارگرها توسط کنه های پارازیت حائز اهمیت است.

نویسندگان مختلفی درباره اثرات تغذیه ای واروا روی زنبور عسل مطالعه کرده اند[۱۳]؛ با توجه به حضور همزمان واروا با ویروس ها، چنین اثراتی می تواند به مجموع فعالیت های پارازیت ها و پاتوژن ها مربوط باشد تا اینکه به اثرات کنه به تنهائی. در واقع کنه ها می توانند با حدود ۲۰ ویروس مختلف آلوده شوند که *V. destructor* می تواند اکثر این

11- Semiochemical

12- Nazzi

13- Aldehyde

ویـروس هـا از جملـه ویـروس تغییـر شـکل بـال (DWV) را کـه عامـل اصلـی در کاهـش جمعیـت کلنـی مـی باشـد، حمـل کنـد[۵۱، ۵۲]. حداقـل در مـورد ویـروس تغییـر شـکل بـال، کنـه مـی توانـد ناقـل آن باشـد و حتـی بوسـیله تکثیـر از ژنـوم ویـروس در بـدن خـود، باعـث تقویـت آن شـود[۵۳].

البتـه اثـر رونویسـی ایـن ویـروس در بـدن کنـه، بطـور مفصـل بررسـی نشـده اسـت. همچنیـن واروا مـی توانـد قطعات ویروسـی را بـه بـدن زنبـور منتقـل کنـد و اتصـال آن هـا را بـه بـدن زنبـور تسـهیل بخشـد. ایـن توانایـی مـی توانـد باعـث سـرکوب سیسـتم ایمنـی زنبـور بوسـیله کنـه شـود[۴۵]. بهـر حـال ایـن فرضیـه بعدا تاییـد نشـد و فرضیـه دیگـری بـر اسـاس اسـتفاده از سیسـتم ایمنـی مشـترک مطـرح گردیـد[۵۴، ۵۵]. در واقـع تکـرار تغذیـه بهمـراه آلودگـی در اوایـل دوره شـفیرگی منجـر بـه سـخت و ملانیـزه شـدن مـی شـود[۵۶] ؛ ایـن حالـت در پاسـخ بـه واکنـش ضـد میکروبـی توسـط بـدن زنبـور عسـل ایجـاد مـی شـود. برهمکنـش هـای دیگـری از قبیـل ارتبـاط کنـه و سـویه هـای ویـروس ممکـن اسـت ایجـاد شـود[۵۷] . DWV مـی توانـد بـر واکنـش زنبـور بـه رفتـار تغذیـه ای کنـه و در نتیجـه بـر توانائـی زندگـی کنـه تاثیـر گـذارد[۵۸].

چندیـن نویسـنده[۵۹] بـه کاهـش وزن و کاهـش طـول عمـر شـدید زنبورهـای بالـغ آلـوده کـه تـازه متولـد شـده انـد، بدلیـل کاهـش میـزان پروتییـن همولنـف آن هـا، اشـاره کـرده انـد. از طـرف دیگـر اثـرات مختلـف کنـه واروا روی هیدروکربـن هـای کوتیکولـی مـورد توجـه قـرار گرفتـه اسـت . چالـش های سیسـتم ایمنـی زنبـور بوسـیله لیپوپلـی سـاکاریدها و یـا محرک هـای غیر زنـده سیسـتم ایمنـی منجـر بـه تغییـر سـاختار هیدروکربـن های کوتیکولـی مـی شـود کـه منجـر بـه ایجـاد برخوردهـای مهاجمانـه توسـط زنبورهـای یـک کلنـی مـی شـود. پروفایـل هیدروکربـن هـای کوتیکولـی در زنبورهـای آلـوده بـه ویـروس تغییـر شـکل بـال حتـی در کلنـی هـای سـالم تغییـر مـی کنـد. از طـرف دیگـر مـک دونـل[۱۴] و همـکاران بیـان کردنـد کـه ویـروس هـا مـی تواننـد سـاختار هیدروکربـن هـای زنبـوران بالـغ را تغییـر داده، امـا آن هـا هیـچ تفاوتـی بیـن زنبـوران آلـوده و سـالم مشـاهده نکردنـد. هـم عوامـل و هـم مکانیسـم هـای ایـن برهمکنـش بیـن کنـه، ویـروس و سیسـتم ایمنـی میزبـان بایـد بطـور واضـح در پژوهـش هـا مشـخص شـود.

آنوشـیا و همـکاران[۱۵]، تغییـرات هیدروکربـن هـای کوتیکولـی را بـه افزایـش میـزان آب انتقـال یافتـه از طریـق کوتیکـول مرتبط دانسـت کـه توسـط بسـیاری از نویسـندگان بـه کاهـش وزن زنبـور تعبیـر شـده اسـت. احتمـالا تاثیـر بـر سیسـتم غـدد درون ریـز زنبـور مـی توانـد ایـن فرضیـه را تقویـت کنـد کـه زنبورهـای جوان آلـوده کاوشـگری را زودتـر آغـاز مـی کننـد، درحالیکـه اطلاعـات کمـی در مـورد تغییـر رفتـاری زنبـور هـای آلـوده در داخـل و خـارج کنـدو وجـود دارد .

مطالعـات توالـی های ژنومی زنبور عسـل وجـود یـک مجموعه پیچیـده از اثـرات چندگانـه چندیـن ژن در شـفیره هـای آلـوده بـه کنـه را نشـان داد. نتایج نشـان مـی دهدکه پارازیتیسـم کنـه منجـر به بهـم ریختن توالـی های مرتبـط با سیسـتم ایمنی و مراحـل رشـد و نمـو جنینـی اسـت و در بالغین منجر بـه اختلالات سـاختاری و تغییر شـکل می شـود.

تخمگـذاری : حـدودا ۶۰ سـاعت بعـد از بسـته شـدن درب سـلول هـای نـوزادی، کنـه مـاده اولیـن تخـم خـود را روی دیـواره داخلـی سـلول قـرار مـی دهـد. سـپس هـر ۳۰ سـاعت تـا بیـش از ۶ تخـم بـر روی دیـواره سـلول نـوزادی قـرار مـی دهـد. تخمگـذاری همیشـه اتفـاق نمـی افتـد، همچنیـن درصـد تخمگـذاری بـا توجـه بـه گونـه و زیـر گونـه میزبـان و جنسـیت لارو متفـاوت اسـت. در *Apis cerana* تخمگـذاری بـه نـدرت در سـلول هـای کارگـر انجـام مـی شـود و بـه سـلول هـای نـر محـدود مـی باشـد. برعکـس، ۸۰ و ۹۵ درصـد مـی تواننـد بـه ترتیـب در سـلول هـای کارگـر و نـر *Apis mellifera* تخمگـذاری کننـد[۱۳].

درواقـع کاهـش تخمگذاری در سـلول هـای کارگـر *A. cerana* عامـل مقاومـت ایـن زنبورهـا نسـبت بـه کنـه واروا مـی باشـد. تخمگـذاری موفـق همچنیـن بیـن زیـر گونـه هـای *A. mellifera* نیـز متفـاوت اسـت. بطـور مثـال در زیرگونـه زنبـور آفریقایـی موجـود در آمریـکای جنوبـی، کمتـر از ۵۰ درصـد کنـه هـای مـاده ممکـن اسـت تخمگـذاری کننـد؛ چنـد اختـلاف انـدک نیـز بـرای زیرگونـه اروپایـی مشـاهده شـده اسـت اگرچـه در داخـل زیـر گونـه هـا ممکـن اسـت اختـلاف آلودگـی زیـادی دیـده شـود. بـا ایـن وجـود بایـد توجـه داشـت کـه میـزان تخمگـذاری کنـه نـه تنهـا بـه درصـد زادآوری کنـه مـاده بلکـه بـه تعـداد نتـاج بالـغ شـده قبـل از خـروج زنبورهـای آلـوده، از سـلول و نیـز مـرگ و میر نتـاج کنـه نیـز بسـتگی دارد. هـر دوی ایـن عوامـل بایـد مـورد توجـه قـرار گیـرد.

محـرک هـای القـای تولیـد مثـل در کنـه واروا بعنـوان روش های ارزیابـی کاربـردی مـورد مطالعـه قـرار گرفتـه اسـت. فرضیـه هـای مختلفـی مبنـی بـر اثـرات اولیـه هورمـون هـا یـا کایرومـون هـا

14- McDonel et al.

15- Annoscia et al.

پیشنهاد شده است. در اولین فرضیه، سیگنال هایی که بطور همزمان با هورمون جوانی زنبور بلافاصله بعد از بسته شدن درب سلول های زنبور تولید می شوند باعث تحریک تخمگذاری کنه شده، اما این فرضیه بعدا با انجام آناالیز های بیشتر نادیده گرفته شد.

برای تخمگذاری کنه واروا وجود دو کایرومون مختلف با عملکرد متضاد فرض شده اند. مطالعات اولیه نشان می دهد که فاکتورهای موثر در رشد تخم کنه و تخمگذاری کنه در سلول های لاروی وجود داشته که حدود ۲۴ ساعت بعد از بسته شدن درب سلول ها، فعال می شوند . در مطالعه ای توسط فری و همکاران[۱۶] [۳۲]، مشخص شد زمان ۱۲ و ۳۶ ساعت بعد از بسته شدن درب سلول های کارگر و نر باعث تحریک تشکیل تخم توسط کنه های ماده می شود. در این دوره زمانی توقف یک سیگنال منجر به قطع تحریک تشکیل تخم در کنه ماده می شود. محرک های تحریک تخمگذاری کنه، از لارو زنبور عسل جدا شده است[۳۲] .

ترولر و میلانی[۱۷] ، تولید مثل کنه را بوسیله عصاره پنتانی لارو سن پنجم زنبور عسل در سلول های مصنوعی ژلاتینی، تحریک کردند. فری و همکاران این اقدام را تایید کردند و بیان داشتند اتیل اسید چرب و متیل استر استخراج شده از لارو، عامل تحریک کننده تشکیل تخم در بدن کنه می باشد. بطور کلی این واضح است که عامل تحریک تشکیل تخم در بدن کنه از لارو زنبور عسل قابل استخراج است . میلانی و چیزا[۱۸] ، در مطالعه دیگری با سلول های مصنوعی، دریافتند که غذای جمع آوری شده از سلول های نوزادی، نرخ تخمگذاری کنه را در سلول های مصنوعی حاوی زنبور در حال رشد را افزایش می دهد. .

بطور کلی، نقش ضروری میزبان و محیط سلول ها برای تخم ریزی، پذیرفته شده است. مطالعه روی تولید مثل کنه ها در سلول های آلوده نوزادی منجر به شناسایی محیط زیست سلول ها شد. پس از آن، مقایسه تولید مثل در داخل سلول های ساخته شده مصنوعی، تایید کرد که بدون در نظر گرفتن کنه و میزبان، تخم گذاری فقط در شرایط مناسب انجام می شود. کابررا کوردون و همکاران، با استفاده از روش مطالعاتی جدید زیست سنجی بر روی فعالیت ژن وایتلوژنین[۱۹] ساز کنه دریافتند که تشکیل تخم کنه شرایط مناسب در در سلول های پرورش نوزاد آغاز می شود. در هر صورت تاکنون محرک های تخمگذاری شناسایی نشده اند و این موضوعی برای تحقیقات آینده در کنترل کنه ها، می باشد.

به ترتیب در حدود ۱۸ تا ۳۶ ساعت بعد از بسته شدن درب سلول های کارگر و نر، زنبور یک سیگنال بازدارنده تولید می کند[۳۲]. این سیگنال شناسایی نشده است، ولی گاریدو و روزنکراز[۲۰] [۳۷]، ترکیبات فرار شفیره را که می تواند جلوی آغاز تخمگذاری کنه را بگیرد، نشان دادند. تعداد تخم گذارده شده توسط کنه می تواند در هر سلول متغییر باشد ولی اگر تعداد بیشتری کنه وارد یک سلول شوند، از تعداد تخم های گذارده شده کاسته می شود[۳۵].

در مطالعات آزمایشگاهی مشخص شد، این کاهش تعداد بر اساس ترکیبات شیمیایی آزاد شده از سلول های آلوده است . پس از آن، نازی و همکاران، بیان کردند که هیدروکربن غیر اشباع ۸- هپتادیسین[۲۱] حداقل بخشی از این اثر را ایجاد می کند . اثر بیولوژیکی این ترکیب در شرایط طبیعی نیز تایید شد. جالب اینجاست که صد نانوگرم از این ترکیب باعث کاهش تهاجم به سلول نوزادی می شود که ممکن است کنه از این ترکیب به نفع خود استفاده کند.

جفتگیری:

تقریبا ۶ روز بعد از تخمگذاری، نتاج کنه ها بالغ می شوند[۴۷]. جفتگیری بین نر خارج شده از اولین تخم کنه مادر و تخم های ماده بعدی در حجره های سر بسته و در محل تجمع مدفوع کنه در جایی که کنه ها در آن مدفوع می کنند، صورت می گیرد[۲۷] . مواد منتشره از کنه های ماده تازه متولد شده باعث تحریک نر برای جفتگیری می شود. سه اسید چرب (شامل اولئیک اسید، پالمیتیک اسید و استئاریک اسید) و استرهای اتیل، اجزای فرومونی اصلی رفتارهای جفتگیری نرها می باشند. این ترکیبات شیمیایی همچنین توسط لارو زنبورعسل در مقادیر مناسب تولید می شود که بعنوان سیگنال های اولیه و رهاکننده عمل می کند. برای اطلاعات بیشتر لازم است تحقیقات بیشتری روی اجزا فرومونی ممکن و توانایی کنه در بیوسنتز این ترکیبات، صورت گیرد.

16- Fray et al.
17- Trouiller and Milani
18- Milani and Chisea
19- Vitellogenesis
20- Garrido and Rosenkranz
21- Heptadecene

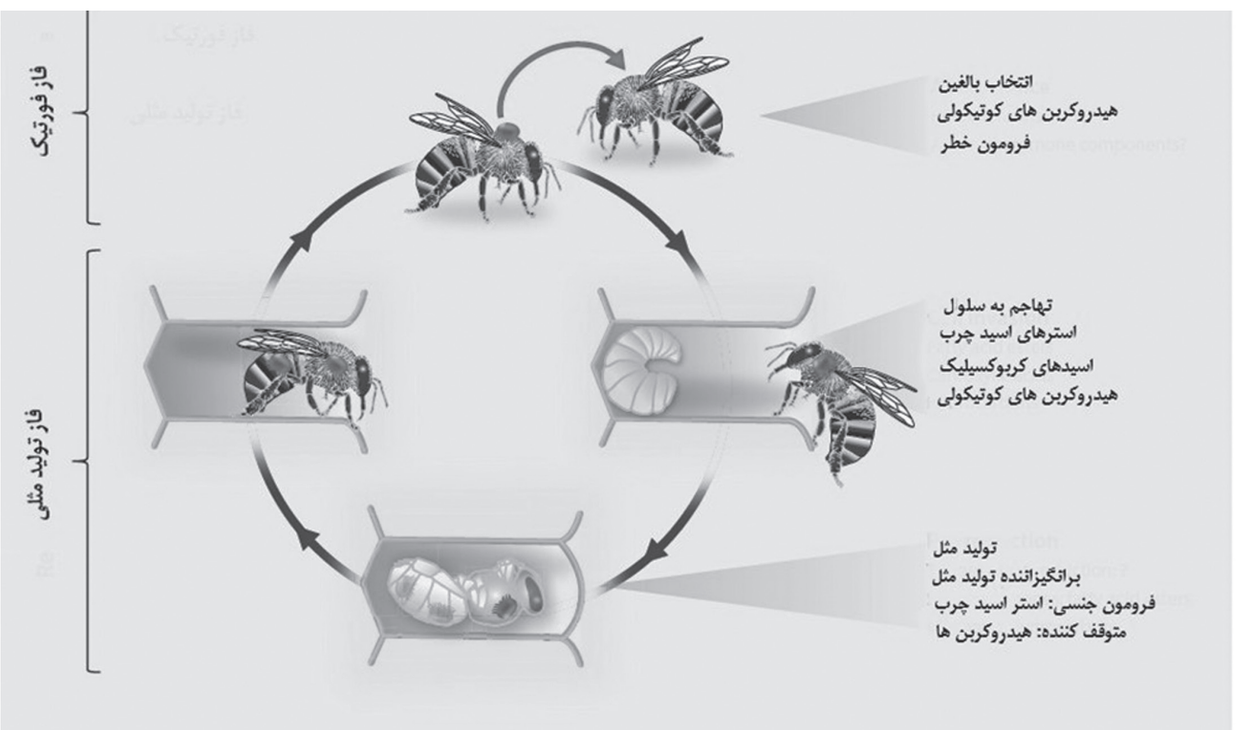
فاز فورتیک:

بمحض خروج زنبورهای بالغ از سلول های نوزادی، کنه های مادر و نتاج آن از سلول ها خارج شده و روی یک زنبور پرستار قرار می گیرند. زمان قرارگیری کنه های روی زنبورها متفاوت است و به تعداد نوزادان زنبور، قدرت کلنی و عوامل دیگر مرتبط است؛ در پژوهشی در هلند مشخص شد زمان مورد نیاز برای اینکه نصف کنه های معرفی شده به یک کلنی و به یک سلول هجوم برند بین ۲ تا ۸ روز است[۱۲]. در این مدت کنه ها مدام خود را بین استرنیت های شکم زنبور ها مخفی می کنند تا یافتن آن ها توسط زنبوران کارگر دشوار باشد. اینکه کنه ها چطور این ناحیه از بدن زنبور را پیدا می کنند ناشناخته است ولی علایم بویایی های شیمیایی-مکانیکی و دمایی احتمالا مورد استفاده قرار می گیرد. ردیابی های رادیواکتیو نشان می دهد کنه در این فاز می تواند از زنبور بالغ تغذیه کند ولی ارتباط غذایی بین کنه و زنبور کاملا مشخص نیست.

در طول فاز فورتیک، کنه ها زنبورهای پرستار را نسبت به زنبورهای کاوشگر ترجیح می دهند. این ترجیح بر اساس بخشی از تاثیرات شیمیایی زنبورهای کاوشگر می باشد[۲۶]. هیدروکربن غیر اشباع ۸- هپتادسن، در مقادیر زیاد در کوتیکول زنبورهای کاوشگر یافت شد که موجب دور کردن کنه ها و عدم انتخاب توسط آن ها می شود. ترجیح زنبورهای پرستار نسبت به کاوشگرها تحت تاثیر سطوح آلودگی کلنی و در نتیجه ی انتقال افقی کنه ها در بین کلنی ها می باشد. کنه ها از این ترکیبات، برای انتخاب بهترین سلول ها بهره برداری می کنند.

در واقع کنه ها با انتخاب زنبورهای پرستار، که بعدا آنان را به درون یک سلول نوزادی منتقل می کنند، موفقیت تولید مثلی خود را افزایش می دهند. بعلاوه، این رفتار، احتمال ریسک فعالیت های برون کلنی زنبوران کاوشگر را که برای هر دوی کنه و زنبور خطر آفرین است را کاهش می دهد.

برعکس انتقال کنه از کلنی های آلوده به کلنی های سالم بوسیله زنبورهای کاوشگر در فصل کمبود جریان شهد که به دزدی از سایر کلنی ها می پردازند، اتفاق می افتد. کراوس[۲۲]، فرض نمود که ترکیبات نیش که باعث مرگ زنبورهای نیش خورده مهاجم می شود، باعث این تغییر میزبان است، اگرچه دز مورد استفاده در این زیست سنجی غیر واقعی بود. برای مشخص شدن ترکیبات شیمیایی این پروسه، مطالعات بیشتری مورد نیاز است.



شکل ۲- چرخه زندگی کنه Varroa destructor که شامل فاز فورتیک روی زنبورهای بالغ و فاز تولید مثلی در سلول های نوزادی می باشد. چندین ماده شیمیایی هر یک از این مراحل زندگی را به یکدیگر مرتبط می سازند.

22- Kraus, 1990

عکس العمل زنبور عسل به پارازیت

رفتار دفاعی در برابر کنه های مسافر و تولید مثل کننده، مستند شده است. در حالتی ویژه، زنبورهای کارگر شرقی (*Apis cerana*) می توانند کنه های متصل به بدن هم کلنی های خود را از بدن آن ها(همانند رفتار نظافت گری)، جدا کنند که این پاسخی است به تقاضای کمک از سوی زنبور آلوده که توسط نوعی رقص بیان می شود. بدین منظور ابتدا زنبورها باید کنه ها را بوسیله سیگنال های شیمیایی منتشره از آن ها، شناسایی کنند. مارتین و همکاران[۲۳] از فاز جامد میکرو اکسترکشن[۲۴] برای مطالعه ترکیبات فرار ساطع شده از کنه ها استفاده کردند و مخلوطی از ترکیبات را معرفی کردند که شاخک زنبورهای کارگر به آن ها واکنش نشان می دهد؛ این ترکیبات متیل و اتیل اولئات می باشند که هر دوی آن ها از ترکیبات فرومونی زنبور و از فرومون های جنسی کنه هستند[۱۳،۲۵].

وقتی زنبورهای پرستار رفتار فوق حساسیت بهداشتی علیه واروا[۲۵] نشان می دهند و سلول های آلوده به واروا را تخلیه می کنند، ممکن است تولید مثل کنه آسیب ببینند. این رفتارها نوعی مقاومت برای زنبورها بوجود می آورد که بوسیله بوهای خارج شده از سلول ها می توانند سلول های آلوده را شناسایی کنند. ترکیبات سمیوکمیکال در این فرآیند شناسایی شده است و نازی و همکاران[۲۶] نشان دادند زنبورها می توانند از زنجیره های کوتاه غیر اشباع هیدروکربن مثل آلکن ۶ پنتادسن، استفاده کنند.

بطور کلی، ترکیبات محرک رفتار بهداشتی، نسبت به کنه ها احتمالا بیشتر توسط زنبورهای آلوده آزاد می شوند که در گذشته تشابه هیدروکربن های کوتیکولی بین کنه و زنبور نشان داده شد[۴۹]که می توان این موضوع را از یک پارازیت آلوده کننده یک حشره اجتماعی انتظار داشت. همچنین رفتار تقلید شیمیایی کنه ها از لیپیدهای کوتیکولی زنبور عسل بصورت غیرفعال و اکتسابی در طول دوره آلودگی ایجاد می شود[۴۹].

بهر حال بررسی محرک های رفتار بهداشتی زنبور عسل زمینه ای است که برای دستیابی به زنبورهای مقاوم به پارازیت ها که مورد از آن بعنوان روشی پایدار برای مدیریت کنه های پارازیت استفاده می شود. بر این اساس، آنالیز ژن های شاخک زنبورهای کارگر در رفتار بهداشتی کنه واروا می تواند نقش کلیدی در مکانیسم های مولکولی بازی کند. مطالعات روی زنبورهای مقاوم، وجود ژن های مرتبط به بوها و واکنش به محرک ها را نشان می دهد. این یافته اهمیت ارتباط شیمیایی بین زنبورها را برای شناسایی کنه، نشان می دهد.

نتیجه گیری

این بازنگری برهمکنش بین کنه واروا، محیط زیست و زنبور عسل را نشان می دهد. تعدادی از علایم موثر در این برهمکنش توسط زنبور و کنه، برای افزایش سازش پذیری استفاده می شود. واضح است کنه واروا برای هماهنگی با میزبان و محیط زیست، از چنین علائمی استفاده نموده و می بایست مجهز به سنسورهای مختلفی در بدن خود باشد. اگرچه محرک های مکانیکی مثل دما و رطوبت نقش مهمی بازی می کنند، ولی ارتباطات شیمیایی نیز کانال مهمی ایجاد می کند.

مقادیر زیادی کایرومون در تمامی چرخه زندگی کنه استفاده می شود؛ اما استفاده از فرمون های نوزادی با عملکرد اولیه و رهاکننده که تنظیم کننده سازمان اجتماعی کلنی زنبورعسل است بسیار با اهمیت است که دلالت بر وجود یک رقابت احتمالی برای برتری بین میزبان و پارازیت دارد. پیچیدگی ارتباطات شیمیایی باعث ایجاد پاسخ های یکسان نمی شود که این اصل اولیه ارتباط بین کنه واروا و زنبور عسل می باشد[۵۸].

چندین سال پس از رسیدن این کنه به دنیای غرب، V. destructor مشکل بزرگ صنعت زنبورداری است و محققان همچنان پژوهش برای روش های کنترل این آفت زنبور عسل را ضروری می دانند. بنابراین، مطالعات مفصل در مورد اکولوژی کنه واروا می تواند جنبه های پنهان زندگی این پارازیت را روشن سازد تا بوسیله آن بتوان به روش های کنترلی جدیدی دست یافت. بعضی از این مطالعات، استراتژی های امید بخشی در مدیریت پایدار این پارازیت بوجود آورده است. روش هایی برای اختلال در کنه برای حس کردن سیگنال های زنبور مثالی از تحقیقات آینده است[۳۰]. اینکه کنه کش ها می توانند کنه واروا را کنترل کنند، و اینکه کنه ها و ویروس ها در کلنی های زنبورعسل یافت شده اند و ارتباط شیمیایی بین کنه واروا و زنبور عسل می تواند از مشکلات مهم در مطالعات اکولوژی

23- Martin et al.

24- Micro extraction

25- Varroa sensitive hygene

26- Nazzi et al.

زنبور عسل باشد که قابل حل است. ترکیبات زیاد فرومونی و کایرومونی بین زنبور عسل و کنه واروا در اکولوژی شیمیایی کنه واروا شناسایی شده است و یکی از بهترین مدل های شناخته شده در اکولوژی شیمیایی بین موجودات می باشد. این مطالعات باید در موارد مختلف ادامه پیدا کند.

خلاصه مطالب گفته شده:

۱- کنه واروا از علایم مختلف نظیر سیگنال های فیزیکی و زیست محیطی در زیست بوم، برای پارازیته کردن زنبور عسل استفاده می کند.

۲- میکرو ارگانیسم های دیگر مثل ویروس ها، در آلودگی کنه و زنبور عسل نقش دارند.

۳- علایم شیمیایی زیادی در ارتباط با کنه واروا و زنبور عسل دخالت دارند.

۴- کنه واروا بر اساس نشانه های فرومونی زنبور عسل، جستجوی خود را با میزبان تطبیق می دهد.

۵- کنه واروا بوسیله تقلید هیدروکربن های کوتیکول زنبور عسل، خود را از شناسایی میزبان محفوظ می دارد. این تقلید بستگی به گونه زنبور عسل دارد.

۶- علایم شیمیایی به زنبورهای کارگر کمک می کند تا کنه واروا را شناسایی کند.

۷- کنه واروا توانایی زنبور عسل را در شناسایی عامل پارازیت با تعدیل ژن های انتقال شیمیایی، دچار تغییر می کند.

مسایل مورد بحث آینده:

۱- برهمکنش بین کنه واروا و میزبان زنبور عسل، بهترین مدل شناخته شده از اکولوژی شیمیایی می باشد که تحقیقات در این مورد باید ادامه یابد.

۲- برای معرفی و تشخیص خصوصیات ترکیبات شیمیایی ایجادکننده برهمکنش بین زنبور عسل و کنه واروا، تلاش های بیشتری لازم است.

۳- رمزگشایی ژنتیکی و پروتئینی در سطح مولکولی بین کنه و پارازیت بوسیله ابزار جدید و قدرتمند مورد نیاز است.

۴- دانشمندان باید از نتایج مربوط به حامل های شیمیایی در کنه واروا و زنبور عسل برای ترکیبات دیگر شامل تقویت کننده، تضعیف کننده و اثرات هم افزایی آن ها، استفاده کنند.

۵- پژوهش های کاربردی باید روی اثرات پیام رسان های شیمیایی در استراتژی های مدیریتی، تمرکز داشته باشد.

منبع ها:

1- Le Conte Y, Ellis M, Ritter W. 2010. Varroa mites and honey bee health: Can Varroa explain part of the colony losses? Apidologie 41:353–63.

2- AndersonDL, Trueman JWH. 2000. *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species. Exp. Appl. Acarol. 24:165–89.

3-Matheson A. 1995. First documented findings of *Varroa jacobsoni* outside its presumed natural range. Apiacta 30:1–8.

4-Oldroyd BP. 1999. Coevolution while you wait: *Varroa jacobsoni*, a new parasite of Western honeybees. Trends Ecol. Evol. 14:312–15.

5-Rosenkranz P, Aumeier P, Ziegelmann B. 2010. Biology and control of *Varroa destructor*. J. Invertebr. Pathol. 103:S96–119.

6-Sammataro D, Gerson U, Needham G. 2000. Parasitic mites of honey bees: life history, implications, and impact. Annu. Rev. Entomol. 45:519–48.

7-Allen-Wardell G, Bernhardt P, Bitner R, Burquez A, Buchmann S, et al. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. Conserv. Biol. 12:8–17.

8-Gallai N, Salles JM, Settele J, Vaissiere BE. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. Ecol. Econ. 68:810–21

9-P¨atzold S, Ritter W. 1989. Studies on the behavior of the honey-bee mite, *Varroa jacobsoni* O., in a temperature gradient. J. Appl. Entomol. 107:46–51.

10-Le Conte Y, Arnold G. 1988. Etude du thermopr´ef´erendum de *Varroa jacobsoni* Oud. Apidologie 19(2):155–64.

11-Le Conte Y, Arnold G. 1987. Influence de l'ˆage des abeilles et de la chaleur sur le comportement de *Varroa*

jacobsoni. Apidologie 18(4):305–20

12-Goodwin RM, Taylor MA, McBrydie HM, Cox HM. 2006. Drift of Varroa destructor-infested worker honey bees to neighbouring colonies. J. Apicult. Res. 45:155–56.

13-Greatti M, MilaniN,Nazzi F. 1992. Reinfestation of an acaricide-treated apiary by *Varroa jacobsoni* Oud. Exp. Appl. Acarol. 16:279–86.

14-Chiesa F, Milani N, D'Agaro M. 1989. Observations on the reproductive behaviour of *Varroa jacobsoni* Oud.: techniques and preliminary results. In Present Status of Varroatosis in Europe and Progress in the Varroa Mite Control, ed. R Cavalloro, pp. 213–22. Luxembourg: EC Publ.

15-Le Conte Y, Arnold G, Desenfant P. 1990. Influence of brood temperature and hygrometry variations on the development of the honey bee ectoparasite *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata: Varroidae). Environ. Entomol. 19:1780–85.

16-Kraus B, Velthuis HHW. 1997. High humidity in the honey bee (*Apis mellifera L.)* brood nest limits reproduction of the parasitic mite *Varroa jacobsoni* Oud. Naturwissenschaften 84:217–18.

17-Rosenkranz P, Engels W. 1994. Genetic and environmental influences on the duration of preimaginal worker development in Eastern (*Apis cerana*) and Western (*Apis mellifera*) honey bees in relation to varroatosis. Rev. Bras. Genet. 17(4):383–91.

18-Becher MA, Moritz RFA. 2009. A new device for continuous temperature measurement in brood cells of honeybees (*Apis mellifera*). Apidologie 40:577–84.

19-Human H, Nicolson SW, Dietemann V. 2006. Do honeybees, *Apis mellifera* scutellata, regulate humidity in their nest? Naturwissenschaften 93:397–401.

20-Kuenen LPS, CalderoneNW. 1998. Positive anemotaxis by Varroa mites: responses to bee odour plumes and single clean-air puffs. Physiol. Entomol. 23:255–64.

21-Colin ME, Richard D, Fourcassie V, Belzunces LP. 1992. Attraction of *Varroa jacobsoni*, parasite of Apis mellifera, by electrical charges. J. Insect Physiol. 38(2):111–17.

22-Kirchner WH. 1993. Visual and vibrational sensitivity in Varroa. Apidologie 41:490–92.

23-Boot WJ, Calis JNM, Beetsma J. 1992. Differential periods of Varroa mite invasion into worker and drone cells of honey bees. Exp. Appl. Acarol. 16(4)295–301.

24-Boot WJ, Beetsma J, Calis JNM. 1994. Behaviour of Varroa mites invading honey bee brood cells. Exp. Appl. Acarol. 18(6):371–79.

25-Goetz B, Koeniger N. 1993. The distance between larva and cell opening triggers broodcell invasion by *Varroa jacobsoni*. Apidologie 24:67–72.

26-Le Conte Y, Arnold G, Trouiller J, Masson C, Chappe B. 1990. Identification of a brood pheromone in honeybees. Naturwissenschaften 77:334–36.

27-Stowe MK, Turlings TCJ, Loughrin JH, Lewis WJ, Tumlinson JH. 1995. The chemistry of eavesdropping, alarm and deceit. PNAS 92:23–28.

28-Zuk M, Kolluru GR. 1998. Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. Q. Rev. Biol.73:415–38

29-Rickli M, Guerin PM, Diehl PA. 1992. Palmitic acid released from honeybee worker larvae attracts the parasitic mite *Varroa jacobsoni* on a servosphere. Naturwissenschaften 79(7):320–22.

30-Rickli M, Diehl PA, Guerin PM. 1994. Cuticle alkanes of honeybee larvae mediate arrestment of bee parasite *Varroa jacobsoni*. J. Chem. Ecol. 20(9):2437–53.

31-Aumeier P,Rosenkranz P, Francke W. 2002. Cuticular volatiles, attractivity of worker larvae and invasion of brood cells by Varroa mites. A comparison of Africanized and European honey bees. Chemoecology 12:65–75.

32- Frey E, Odemer R, Blum T, Rosenkranz P. 2013. Activation and interruption of the reproduction of *Varroa destructor* is triggered by host signals (*Apis mellifera*). J. Invertebr. Pathol. 113:56–62.

33-LeDouxMN,Pernal SF, Higo HA, Winston ML. 2000. Development of a bioassay to test the orientation behaviour of the honey bee ectoparasite, *Varroa jacobsoni*. J. Apicult. Res. 39:47–54.

34-Nazzi F, Milani N, Della Vedova G, Nimis M. 2001. Semiochemicals from larval food affect the locomotory behaviour of *Varroa destructor*. Apidologie 32:149–55.

35-Nazzi F, Milani N, Della Vedova G. 2004. A semiochemical from larval food influences the entrance of Varroa destructor into brood cells. Apidologie 35:403–10.

36-Fuchs S. 1992. Choice in *Varroa jacobsoni* Oud between honey bee drone or workerbrood cells for reproduction. Behav. Ecol. Sociobiol. 31(6):429–35.

37- Garrido C, Rosenkranz P. 2004. Volatiles of the honey bee larva initiate oogenesis in the parasitic mite Varroa destructor. Chemoecology 14:193–97.

38-Trouiller J, Arnold G, Le Conte Y, Masson C. 1991. Temporal pheromonal and kairomonal secretion in the brood of honeybees. Naturwissenschaften 78:368–70.

39-Nazzi F, Bortolomeazzi R, Della Vedova G, Del Piccolo F, Annoscia D, Milani N. 2009. Octanoic acid confers to royal jelly varroa-repellent properties. Naturwissenschaften 96:309–14.

40-Floris I. 1991. Dispersion indices and sampling plans for the honeybee (*Apis mellifera* ligustica Spin.) mite Varroa jacobsoni Oud. Apicoltura 7:161–70.

41-Fuchs S. 1985. Untersuchungen zur quantitativen Absch¨agtzung des Befalls von Bienenv ¨ olkern mit *Varroa jacobsoni* Oudemans und zur Verteilung des Parasiten im Bienenvolk. Apidologie 16:343–68.

42-Chiesa F, Milani N. 1988. Some preliminary observations on the behaviour of *Varroa jacobsoni* Oud. On its natural host under laboratory conditions. In European Research on Varroatosis Control, ed. R Cavalloro, pp. 113–24. Rotterdam, Neth.: Balkema.

43-Martin SJ. 1995. Reproduction of *Varroa jacobsoni* in cells of *Apis mellifera* containing one or more mother mites and the distribution of the cells. J. Apic. Res. 34:187–96.

44-Salvy M, Capowiez Y, Le Conte Y, Cl´ement JL. 1999. Does the spatial distribution of the parasitic mite *Varroa jacobsoni* Oud. (Mesostigmata: Varroidae) in worker brood of honey bee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) rely on an aggregative process? Naturwissenschaften 86:540–43.

45-Cappa F, Bruschini C, Cipollini M, Pieraccini G, Cervo R. 2014. Sensing the intruder: a quantitative threshold for recognition cues perception in honeybees. Naturwissenschaften 101:149–52.

46-Blomquist GJ, Bagn`eres A-G. 2010. Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology. New York: Cambridge Univ. Press.

47-Breed MD, Guzm´an-Novoa E, Hunt GJ. 2004. Defensive behavior of honey bees: organization, genetics, and comparisons with other bees. Annu. Rev. Entomol. 49:271–98.

48-Le Conte Y,Hefetz A. 2008. Primer pheromones in social Hymenoptera. Annu. Rev. Entomol. 53:523–42.

49-Kather R, Drijfhout FP, Shemilt S, Martin SJ. 2015. Evidence for passive chemical camouflage in the parasitic mite Varroa destructor. J. Chem. Ecol. 41:178–86.

50-Nation JL, Sanford MT, Milne K. 1992. Cuticular hydrocarbons from Varroa jacobsoni. Exp. Appl. Acarol. 16(4):331–44.

51-Martin C, Salvy M, Provost E, Bagn`eres AG, Roux M, et al. 2001. Variations in chemical mimicry by the ectoparasitic mite Varroa jacobsoni according to the developmental stage of the host honeybee *Apis mellifera*. Insect Biochem. Mol. Biol. 31:365–79.

52-Kather R, Drijfhout FP, Shemilt S, Martin SJ. 2015. Evidence for passive chemical camouflage in the parasitic mite Varroa destructor. J. Chem. Ecol. 41:178–86.

53-Nazzi F, Milani N, Della Vedova G, Nimis M. 2001. Semiochemicals from larval food affect the locomotory behaviour of Varroa destructor. Apidologie 32:149–55.

54-Nazzi F, Milani N, Della Vedova G. 2004. A semiochemical from larval food influences the entrance of Varroa destructor into brood cells. Apidologie 35:403–10.

55-Donze G, Schnyder-Candrian S, Bogdanov S, Diehl PA, Guerin PM, et al. 1998. Aliphatic alcohols and aldehydes of the honey bee cocoon induce arrestment behavior in *Varroa jacobsoni* (Acari: Mesostigmata), an ectoparasite of *Apis mellifera*. Arch. Insect Biochem. Physiol. 37:129–45.

56-Kanbar G, Engels W. 2003. Ultrastructure and bacterial infection of wounds in honey bee (*Apis mellifera*) pupae punctured by Varroa mites. Parasitol. Res. 90:349–54.

57-Chen YP, Siede R. 2007. Honey bee viruses. Adv. Virus Res. 70:33–80.

58-de Miranda JR, Genersch E. 2010. Deformed wing virus. J. Invertebr. Pathol. 103:S48–61

26. Del Piccolo F, Nazzi F, Della Vedova G, Milani N. 2010. Selection of *Apis mellifera* workers by the parasitic mite *Varroa destructor* using host cuticular hydrocarbons. Parasitology 137:967–73.

59-Gisder S, Aumeier P, Genersch E. 2009. Deformed wing virus: replication and viral load in mites (*Varroa destructor*). J. Gen. Virol. 90:463–67.

60-Yang XL, Cox-Foster DL. 2005. Impact of an ectoparasite on the immunity and pathology of an invertebrate: evidence for host immunosuppression and viral amplification. PNAS 102:7470–75.

61-Nazzi F, Brown SP, Annoscia D, Del Piccolo F, Di Prisco G, et al. 2012. Synergistic parasite-pathogen interactions mediated by host immunity can drive the collapse of honeybee colonies. PLOS Pathog. 8:e1002735.

62-Nazzi F, Pennacchio F. 2014. Disentangling multiple interactions in the hive ecosystem. Trends Parasitol. 30:556–61.

63-Donze G, Guerin PM. 1994. Behavioral attributes and parental care of Varroa mites parasitizing honeybee brood. Behav. Ecol. Sociobiol. 34:305–19.

64-Ryabov EV, Wood GR, Fannon JM, Moore JD, Bull JC, et al. 2014. A virulent strain of deformed wing virus (DWV) of honeybees (Apis mellifera) prevails after Varroa destructor-mediated, or in vitro, transmission. PLOS Pathog. 10(6):e1004230.

65-Yang X, Cox-Foster D. 2007. Effects of parasitization by Varroa destructor on survivorship and physiological traits of Apis mellifera in correlation with viral incidence and microbial challenge. Parasitology 134:405–12 .

66-Weinberg KP, Madel G. 1985. The influence of the mite Varroa jacobsoni Oud. on the protein concentration and the hemolymph volume of the brood of workers bees and drones of the honey bee Apis mellifera L. Apidologie 16:421–36.

67-Bowen-Walker PL, Gunn A. 2001. The effect of the ectoparasitic mite, Varroa destructor on adult worker honeybee (Apis mellifera) emergence weights, water, protein, carbohydrate, and lipid levels. Entomol. Exp. Appl. 101:207–17

68-McDonnell CM, Alaux C, Parrinello H, Desvignes JP, Crauser D, et al. 2013. Ecto- and endoparasite induce similar chemical and brain neurogenomic responses in the honey bee (Apis mellifera). BMC Ecol. 13:25.

69-Martin C, Provost E, Bagn` eres AG, Roux M, Cl´ement JL, Le Conte Y. 2002. Potentialmechanism for detection by Apis mellifera of the parasitic mite Varroa destructor inside sealed brood cells. Physiol. Entomol. 27:175–88.

70-Annoscia D, Del Piccolo F, Nazzi F. 2012. How does the mite Varroa destructor kill the honeybee Apis mellifera? Alteration of cuticular hydrocarbons and water loss in infested honeybees. J. Insect Physiol. 58:1548–55.

71-Richard FJ, Holt HL, Grozinger CM. 2012. Effects of immunostimulation on social behavior, chemical communication and genome-wide gene expression in honey bee workers (Apis mellifera). BMC Genomics 13:558.

72-Richard FJ, Aubert A, Grozinger CM. 2008. Modulation of social interactions by immune stimulation in honey bee, Apis mellifera, workers. BMC Biol. 6:50.

73-Baracchi D, Fadda A, Turillazzi S. 2012. Evidence for antiseptic behavior towards sick adult bees in honey bee colonies. J. Insect Physiol. 58:1589–96.

74-Koeniger N, Koeniger G, Delfinado-Baker M. 1983. Observations on mites of the Asian honeybee species (Apis cerana, Apis dorsata, Apis florea). Apidologie 14(3):197–204.

75-Martin C, Provost E, Bagn` eres AG, Roux M, Cl´ement JL, Le Conte Y. 2002. Potentialmechanism for detection by Apis mellifera of the parasitic mite Varroa destructor inside sealed brood cells. Physiol. Entomol. 27:175–88.

76-Robinson G. 1992. Regulation of division of labor in insect colonies. Annu. Rev. Entomol. 37:637–65.

77-Kralj J, Fuchs S. 2006. Parasitic Varroa destructor mites influence flight duration and homing ability of infested Apis mellifera foragers. Apidologie 37:577–87.

78-Navajas M, Migeon A, Alaux C, Martin-Magniette ML, Robinson GE, et al. 2008. Differential gene expression of the honey bee Apis mellifera associated with Varroa destructor infection. BMC Genomics 9:301.

79-Martin SJ. 1994. Ontogenesis of the mite Varroa jacobsoni Oud. in worker brood of the honeybee Apis mellifera L. under natural conditions. Exp. Appl. Acarol. 18(2):87–100.

80-Ifantidis MD. 1983. Ontogenesis of the mite Varroa jacobsoni in worker and honeybee brood cells. J. Apic. Res. 22:200–6.

81-Rath W. 1999. Co-adaptation of Apis cerana Fabr. and Varroa jacobsoni Oud. Apidologie 30:97–110.

82-Rosenkranz P. 1999. Honey bee (Apis mellifera L.) tolerance to Varroa jacobsoni Oud. in South America. Apidologie 30:159–72.

83-Locke B, Le Conte Y, CrauserD, Fries I. 2012. Host adaptations reduce the reproductive success of Varroa destructor in two distinct European honey bee populations. Ecol. Evol. 2:1144–50.

84-Mondrag´on L, Martin S, Vandame R. 2006. Mortality of mite offspring: a major component of Varroa destructor resistance in a population of Africanized bees. Apidologie 37:67–74.

85- Trouiller J, Milani N. 1999. Stimulation of Varroa jacobsoni Oud. oviposition with semiochemicals from honeybee brood. Apidologie 30:3–12.86-Rosenkranz P, Tewarson NC,

86-Rachinsky A, Strambi A, Strambi C, Engels W. 1993. Juvenile hormone titer and reproduction of Varroa jacobsoni in capped brood stages of Apis cerana indica in comparison to Apis mellifera ligustica. Apidologie 24(4):375–82.

87-Milani N, Della Vedova G, Nazzi F. 2004. (Z)-8-heptadecene reduces the reproduction of Varroa destructor in brood cells. Apidologie 35:265–73.

88-Accorti M, Nannelli R. 1990. Oviposition sequence and developmental time of the offspring of Varroa jacobsoni on drone brood of Apis mellifera ligustica. Apicoltura 6:153–68.

89-Ifantidis MD. 1983. Ontogenesis of the mite Varroa jacobsoni in worker and honeybee brood cells. J. Apic. Res. 22:200–6.

90-Ziegelmann B, Lindenmayer A, Steidle J, Rosenkranz P. 2013. The mating behavior of Varroa destructor is triggered by a female sex pheromone. Apidologie 44:314–23.

91-Ziegelmann B, Tolasch T, Steidle JLM, Rosenkranz P. 2013. The mating behavior of Varroa destructor is triggered by a female sex pheromone. Part 2: identification and dose-dependent effects of components of the Varroa sex pheromone. Apidologie 44:481–90.

92-Le Conte Y, Arnold G. 1987. Influence de l'ˆage des abeilles et de la chaleur sur le comportement de Varroa jacobsoni. Apidologie 18(4):305–20.

93-de D'Aubeterre JP, Myrold DD, Royce LA, Rossignol PA. 1999. A scientific note of an application of isotope ratio mass spectrometry to feeding by the mite, Varroa jacobsoni Oudemans, on the honeybee, Apis mellifera L. Apidologie 351–52.

94-Kraus B, Koeniger N, Fuchs S. 1986. Recognition and preference of bees of specific age by Varroa jacobsoni. Apidologie 17:257–66.

95-Donze G, Guerin PM. 1994. Behavioral attributes and parental care of Varroa mites parasitizing honeybee brood. Behav. Ecol. Sociobiol. 34:305–19.

96-Cervo R, Bruschini C, Cappa F, Meconcelli S, Pieraccini G, et al. 2014. High Varroa mite abundance influences chemical profiles of worker bees and mite-host preferences. J. Exp. Biol. 217:2998–3001.

97-Salvy M, Capowiez Y, Le Conte Y, Cl´ement JL. 1999. Does the spatial distribution of the parasitic mite Varroa jacobsoni Oud. (Mesostigmata: Varroidae) in worker brood of honey bee Apis mellifera L. (Hymenoptera: Apidae) rely on an aggregative process? Naturwissenschaften 86:540–43.

98-Peng YS, Fang Y, Xu S, Ge L. 1987. The resistance mechanism of the Asian honey bee, Apis cerana Fabr., to an ectoparasitic mite, Varroa jacobsoni Oudemans. J. Invertebr. Pathol. 49:54–60.

99-Kraus B. 1990. Effects of honeybee alarm pheromone compounds on the behavior of Varroa jacobsoni. Apidologie 21:127–34.

100-Harbo JR, Harris JW. 2009. Responses to Varroa by honey bees with different levels of Varroa sensitive hygiene. J. Apicult. Res. 48:156–61.

101-Harris JW, Danka RG, Villa JD. 2010. Honey bees (Hymenoptera: Apidae) with the trait of Varroa sensitive hygiene remove brood with all reproductive stages of Varroa mites (Mesostigmata: Varroidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 103:146–52.

102-Nazzi F, Della Vedova G, D'Agaro M. 2004. A semiochemical from brood cells infested by Varroa destructor triggers hygienic behaviour in Apis mellifera. Apidologie 35:65–70.

103-Slessor KN, Winston ML, Le Conte Y. 2005. Pheromone communication in the honeybee (Apis mellifera L.). J. Chem. Ecol. 31:2731–45.

104-Zuk M, Kolluru GR. 1998. Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. Q. Rev. Biol.73:415–38

105- Nazzi F, Brown SP, Annoscia D, Del Piccolo F, Di Prisco G, et al. 2012. Synergistic parasite-pathogen interactions mediated by host immunity can drive the collapse of honeybee colonies. PLOS Pathog. 8:e1002735.

106-Ziegelmann B, Lindenmayer A, Steidle J, Rosenkranz P. 2013. The mating behavior of Varroa destructor is triggered by a female sex pheromone. Apidologie 44:314–23.