

Mechanismen der Varroatoleranz

Bienen verfügen über eine Anzahl vererbbarer Mechanismen, um sich gegen die Varroa zur Wehr zu setzen. Ergeben sich daraus neue Ansätze für die Toleranzzucht?

KARSTEN MÜNSTEDT (*karsten.muenstedt@web.de*) UND
PHILIPP TEICHFISCHER (*philipp.teichfischer@googlemail.com*)

In einer aktuellen Forschungsarbeit wurden verschiedene potenzielle Ursachen des vermehrten Bienensterbens, auch *Colony Collapse Disorder* (CCD) genannt, analysiert und bewertet. Im Rahmen dieser Kausalanalyse wurden letztlich nur **1. die Varroamilbe**, **2. das Verhungern** und **3. Mangelernährung** als Faktoren identifiziert, deren alleiniges Auftreten zum Sterben ganzer Völker führen kann. Als die wahrscheinlichste Ursache der CCD wird in dieser Studie das schädliche Zusammenwirken von Varroamilben und Viren angesehen.¹

Wie schon frühere Analysen zeigt auch diese Untersuchung, dass der

Varroamilbe beziehungsweise derer Bekämpfung eine zentrale Rolle für Bienenzucht und Imkerei zukommt. Über einen langen Zeitraum stand dabei die Bekämpfung der Varroamilbe mit chemisch-synthetischen Akariziden im Vordergrund. Mittlerweile, so zeigt es auch die Analyse von Staveley und Mitarbeitern,¹ wird es für möglich erachtet, dass die Akarizid-Anwendung in Kombination mit anderen Faktoren dem Bienensterben sogar weiteren Vorschub leisten könnte.

Des Imkers Traum: varroatolerante *Apis mellifera*

Bereits seit längerem arbeiten Imker und Bienenwissenschaftler daran, eine varroatolerante Biene zu züchten. Zu diesem Zwecke haben sie umfangreiche Netzwerke für eine Varroatoleranzzucht aufgebaut. Ziel dieser Arbeit ist dabei die Zucht einer varroatoleranten Biene, die auch den Interessen einer wirtschaftlichen Imkerei gerecht wird und die möglichst keine gravierenden Änderungen der herkömmlichen imkerlichen Betriebsweise erfordert. Thomas D. Seeley berichtete auf der Apimondia 2013 in Kiew, dass in den USA seit einigen Jahren wild lebende Bienenvölker auch ohne Varroabehandlung erfolgreich überleben. Ein Schlüsselement sei jedoch der natürliche Schwarmtrieb, da beim Schwärmen der Bienen auch der Fortpflanzungszyklus der Milben unterbrochen würde, während die auf Schwarmverhinderung setzende traditionelle Imkerei den Varroamilben eine kontinuierliche Möglichkeit der Vermehrung bieten würde. Auch Analysen der Primorski-Biene belegen, dass dem Schwärmen eine wichtige Bedeutung bei der Varroatoleranz zukommt.² Der Schwarmtrieb wird jedoch meist nicht positiv bewertet, da verbreitet die Meinung vorherrscht, dass sich mit schwärmenden Völkern keine beziehungsweise geringere Honigerträge erwirtschaften liessen.

Für viele ist zwar klar, dass «Varroatoleranz» wichtig ist, doch erst bei näherer Auseinandersetzung mit dem Thema fällt auf, dass bislang unterschiedliche Ansätze diesbezüglich verfolgt wurden und immer neue Verhaltensmechanismen entdeckt werden, mithilfe derer sich die Biene gegen die Varroamilbe zur Wehr setzt. Zu den verschiedenen Mechanismen, die bei der Biene beobachtet wurden, gehört abgesehen vom oben erwähnten Schwärmen, dass bestimmte Bienen:

1. Die Varroamilben erkennen und attackieren.
2. Ein gesteigertes Putzverhalten aufweisen und es damit den Varroamilben erschweren, sich auf den Bienen zu halten.
3. Substanzen freisetzen oder Eigenschaften haben, die es der Varroamilbe nicht möglich machen, sich in der Larvenzelle zu reproduzieren.
4. Ein Hygieneverhalten zeigen, welches dazu führt, dass die von Milben befallenen Brutzellen geöffnet und die darin befindlichen Bienenlarven beziehungsweise Milben entfernt werden.
5. Ein dem unter 4. genannten entgegengesetztes Verhalten aufweisen und den Zelldeckel einer von Varroamilben befallenen Brutzelle so verstärken, dass die darin enthaltene Bienenlarve nicht schlüpfen kann und mitsamt den in der Zelle enthaltenen Varroamilben abstirbt.
6. Vermehrt bestimmte Arten von Propolis sammeln, die es den Milben und/oder mit den Milben einhergehenden Krankheiten erschweren, sich im Volk auszubreiten.
7. Die Milben auf ihren Sammelflügen abschütteln und so die Milbenpopulation reduzieren können oder milbenbefallene Sammlerinnen nicht zum Stock zurückkehren.

Diese Verhaltensstrategien scheinen auf genetischer Ebene durch unterschiedliche Gene beziehungsweise Genkombinationen repräsentiert zu werden, was bei der Varroatoleranzzüchtung

Die Autoren dieses Beitrages

Karsten Münstedt, Prof. Dr. med.; seit August 2014 Chefarzt der Abteilung für Gynäkologie und gynäkologische Onkologie am Klinikum Offenburg, vorher wissenschaftlicher Mitarbeiter am Fachbereich für Medizin der Justus-Liebig-Universität Giessen.



Forschungsschwerpunkte: gynäkologische Onkologie, Komplementärmedizin, Anwendung von Bienenprodukten in der Medizin / Apitherapie.

Seit etwa 35 Jahren Imker.

Philipp Teichfischer, Dr. phil.; seit 2009 wissenschaftlicher Mitarbeiter am Fachbereich für Geschichte, Ethik und Theorie der Medizin an der medizinischen Fakultät der Otto-von-Guericke-Universität Magdeburg; Studium der Philosophie, Germanistik und Geschichte; Promotion 2008 mit einer Arbeit zur Philosophiegeschichte des 20. Jahrhunderts. Arbeit am germanistischen Institut der Universität Warschau (2008–2009).



Forschungsschwerpunkte: Geschichte der Medizin des 19. Jahrhunderts; Geschichte der Pharmakologie und Toxikologie; Geschichte, Ethik und Theorie der Komplementärmedizin.

Hobbyimker seit 2005. Freiberuflicher Wissenschaftslektor.



Berücksichtigung findet.³ Gerade die züchterische Kombination zweier oder mehrerer verschiedener Verhaltensweisen ist jedoch nicht leicht zu bewerkstelligen. Erst wenn es gelungen ist, die für die jeweiligen Verhaltensmerkmale verantwortlichen Gene in einer Züchtungslinie fest zu verankern, kann die züchterische Kombination von zwei verschiedenen Merkmalen erfolgen.³ Im Zuge dieser verhältnismässig langwierigen Zuchtauslese wäre es möglich, dass es der Varroamilbe gelänge, sich an eine neue Verhaltensweise der Biene anzupassen, wodurch diese züchterischen Erfolge zunichtegemacht würden.

Ideal wäre die Selektion von Königinnen auf der Basis mehrerer der oben genannten Prinzipien. Das hätte den Vorteil, dass sich die Wahrscheinlichkeit von Toleranzentwicklungen aufseiten der Varroamilbe reduzieren liesse. Um einen Überblick über die derzeitigen Erkenntnisse zur Varroatoleranzzucht zu geben, sollen die wichtigsten Daten im Folgenden kurz vorgestellt werden.

1. Erkennen und Attackieren der Varroamilben durch die Biene.

Ausgehend von den Beobachtungen des österreichischen Berufsimkers A. Wallner konnte in verschiedenen Untersuchungen gezeigt werden, dass *Carnica*-Bienen bisweilen den Panzer und die Beine von Varroamilben anknabbern, diese dadurch schädigen und somit die Entwicklung der Varroapopulation beeinflussen können.⁴ Nach diesen Untersuchungen schwankt der Anteil beschädigter Milben zwischen verschiedenen Völkern beträchtlich (von 9,0% bis 36,3%). Es wurde postuliert, dass die Selektion von Völkern mit hohem Anteil von durch Bienen geschädigten Milben dazu beitragen könnte, die Varroapopulation niedrig zu halten. In der Folge hat es einige weitere Untersuchungen zum Thema gegeben. Eine jüngere Untersuchung, dass es Völker im Iran gibt, die höhere Prozentsätze an beschädigten Varroamilben aufweisen.⁵ Die Autoren bringen die Verletzungen aber auch mit dem Putzverhalten der Biene in Verbindung, das nicht

unbedingt explizit gegen die Milbe gerichtet sein muss. Ob die Milben von der Biene erkannt und attackiert werden oder beim Putzen quasi «nebenbei» beschädigt werden, bleibt im Moment unklar.

2. Vermehrtes Putzverhalten.

Bereits Anfang der 1980er-Jahre sah der österreichische Imker Josef Bretschko im Putztrieb ein Schlüsselement für die natürliche Bekämpfung der Varroamilbe. In der Folge bestätigten zahlreiche wissenschaftliche Untersuchungen, dass die höhere Varroatoleranz der afrikanisierten Honigbienen in Latein- und Mittelamerika auf einen stärkeren Putztrieb zurückzuführen ist.⁶ Das Putzverhalten wurde in mehreren Studien, die bis zu vier verschiedene Abwehrmechanismen untersuchten, als der wichtigste Mechanismus identifiziert.^{6,7}

Man unterscheidet das Selbstputzen und das Fremdputzen, bei dem die an einer Biene haftenden Varroamilben von einer anderen Biene entdeckt und dann entfernt werden. Von Varroamilben befallene *Apis cerana*-Bienen führen einen Putztanz aus, um Stockgenossinnen aufzufordern, die Varroamilben zu entfernen. Beim Entfernen der Milbe durch die Biene kann es zu verschiedenen Verletzungen der Milbe kommen.^{6,8} Insofern können Putzen und Attackieren der Varroa auch miteinander einhergehen. Arechavaleta-Velasco und Mitarbeiter⁹ konnten überdies die genetische Grundlage dieser Eigenschaften identifizieren und fanden heraus, dass auf Chromosom 5 insgesamt 27 Gene codiert sind (unter anderem Atlatin, Ataxin und Neurexin-1), die Einfluss auf die Nervenentwicklung und das Verhalten haben. Die genaue Bedeutung bei den Bienen ist allerdings noch nicht restlos geklärt – bei Mäusen führt die Expression von Neurexin-1 zu einem verstärkten Selbst-Putzverhalten; beim Menschen schaffen diese Gene eine Disposition für neurologische Erkrankungen.

Im Rahmen der Zucht könnte sich das Einkreuzen afrikanisierter Bienen als sinnvoll erweisen. Erfahrungen aus Puerto Rico zeigen, dass sich

dort eine sanftmütige afrikanisierte Bienenpopulation etabliert hat, die sich deutlich von der aggressiveren Variante auf dem amerikanischen Festland unterscheidet und genetisch stabil zu sein scheint. Sie weist 11 Gene auf, die mit Varroatoleranz korrelieren. Ihr Genom entspricht der Situation, wie sie zu Beginn der Invasion afrikanisierter Bienen in Texas geherrscht haben dürfte.¹⁰ Möglicherweise hat dort jedoch der kontinuierliche Zustrom weiterer afrikanisierter Bienen dazu geführt, dass der Genomanteil der europäischen Honigbiene weitgehend verdrängt wurde.

3. Faktoren, die die Reproduktion der Varroa hemmen.

An Populationen varroatoleranter Bienen in Avignon (Frankreich) und Gotland (Schweden) konnte gezeigt werden, dass die Fortpflanzung der Varroa auf unterschiedlichste Art und Weise beeinflusst wird. Es wurde nachgewiesen, dass in beiden Populationen höhere Raten von unfruchtbaren Varroamilben, mehr abgestorbener Nachwuchs, weniger männlicher Nachwuchs, eine verzögerte Eiablage und eine geringere Fruchtbarkeit der schlüpfenden Varroamilben auftreten.¹¹ Insgesamt führen die diesem Phänomen zugrunde liegenden Faktoren dazu, dass sich bei den Bienen in Avignon nur 59% der Varroamilben vermehren können, während der Reproduktionserfolg in Kontrollvölkern bei 90% lag. Bei den Gotland-Bienen (Elgon-Bienen) lag der Reproduktionserfolg der Varroa bei 48% im Vergleich zu 78% in den Kontrollvölkern. Das Genom der varroatoleranten Bienen aus Gotland wurde bereits näher erforscht.¹² Es konnte gezeigt werden, dass insgesamt drei Merkmale für die Varroatoleranz verantwortlich sind. Untersuchungen mit Kreuzungen von normalen und varroatoleranten Bienen haben gezeigt, dass keine Varroatoleranz vorhanden ist, wenn nur eines der drei Merkmale auftritt. Erst beim Vorliegen von mindestens zwei Merkmalen ist eine gewisse Varroatoleranz vorhanden, die aber erst beim Vorliegen aller drei Merkmale maximal ausgeprägt ist.¹²



Eine weitere Ursache für die Varroatoleranz könnten unterschiedliche Konzentrationen an Kupfer und Zink im Bienenvolk sein, die bei der Reproduktion von Insekten und Milben eine wichtige Rolle spielen.¹³ Ionen dieser beiden Elemente finden sich aus bislang unbekanntem Ursachen in der Arbeiterinnenbrut bei *Apis cerana* in geringerer Konzentration als bei *Apis mellifera*.

4. Hygieneverhalten, bei dem die von Milben befallenen Brutzellen geöffnet und die Milben entfernt werden.

Der ursprüngliche Wirt der Varroamilbe, die *Apis cerana*-Biene, hat verschiedene Abwehrmechanismen gegen die Varroamilbe entwickelt. Dazu gehört vor allem, dass diese Bieneart ein Hygieneverhalten aufweist, das zum Öffnen der von Varroamilben befallenen Brutzellen führt. Nach dem Öffnen können zwei unterschiedliche Verhaltensweisen beobachtet werden:

1. Die Larven werden aus der Brutzelle entfernt.
2. Nur die Varroamilben werden aus der Brutzelle entfernt – die Zelle wird wieder verschlossen.

Für dieses Verhalten werden zwei unabhängige Sets von Genen verantwortlich gemacht, die je nach Ausprägung dazu führen können, dass Bienen vorkommen, die

- (i) die Zellen öffnen und die Larven entfernen,
- (ii) nur die Brutzellen öffnen,
- (iii) nur die Larven entfernen, wenn die Brutzellen geöffnet sind und
- (iv) weder die Zellen öffnen, noch bei geöffneten Zellen die Larven ausräumen.³

Diese Verhaltensweisen können nicht nur bei *Apis cerana*, sondern auch bei *Apis mellifera* beobachtet werden, wobei die Verhaltensweise, dass nach dem Öffnen der Brutzellen nur die Varroamilben entfernt und die Zellen danach wieder verschlossen werden, überwiegend bei *Apis cerana* vorzukommen scheint.⁸

Eine Untersuchung an afrikanisierten Bienen zeigte zudem, dass eine erhöhte Neigung zum Sammeln von Propolis auch mit einem verbesserten Hygieneverhalten der Bienen

einhergeht.¹⁴ Interessant ist der Befund, dass Kolonien, in denen sich die Königin mit vielen unterschiedlichen Drohnen paarte, ein deutlich besseres Hygieneverhalten aufwies als Kolonien mit einem homogeneren Erbgut.¹⁵ Bienen scheinen aber auch die Schwere der Schädigung zu berücksichtigen, wenn sie die Larve entfernen. Schöning und Mitarbeiter konnten zeigen, dass Larven, die sowohl vom Flügeldeformationsvirus als auch von Varroamilben befallen waren, häufiger aus den Zellen entfernt wurden als Bienen, die nur von Varroa befallen waren. Unterschiede im Geruch der befallenen Larven gelten als Indikatoren für die Bienen, die sie zum Ausräumen der befallenen Larven veranlassen.¹⁶ Interessant ist ebenfalls, dass Bienen, die auf eine verringerte Milbenreproduktionsrate gezüchtet wurden, ein besseres Hygieneverhalten zeigten als die eigens auf gesteigertes Hygieneverhalten gezüchteten Bienen.¹⁷

5. Der Zelleckel der von Varroamilben befallenen Brutzelle wird verstärkt, sodass die Bienenlarve mitsamt den in der Zelle enthaltenen Varroamilben zugrunde geht.

Im Fall von Drohnenbrut scheint *Apis cerana* die Zellen befallener Drohnen nicht zu öffnen, sondern den Zelleckel zu verstärken. Die durch Milben geschwächten Drohnen sind nicht in der Lage, den Zelleckel zu öffnen und sterben mit den Milben in der Zelle ab.⁸

6. Sammeln von bestimmten Propolisarten, welche es den Milben und/oder mit den Milben einhergehenden Krankheiten erschweren, sich im Volk auszubreiten.

Eine aktuelle wissenschaftliche Arbeit untersuchte die Qualität von Propolis in Bienenvölkern mit und ohne Varroatoleranz und stellte fest, dass normale Völker mehr Propolis sammeln als varroatolerante. Ausserdem unterschied sich die jeweils gesammelte Propolis in bestimmten Eigenschaften deutlich voneinander: Der Anteil von vier verschiedenen biologisch aktiven Substanzen (Kaffesäure und Pentenylkaffeaten) war in varroatoleranten Völkern deutlich höher.¹⁸

Möglicherweise stellt die unterschiedliche Zusammensetzung der Propolis einen weiteren Faktor zur Erklärung der Varroatoleranz dar.

7. Sammlerinnen schaffen es, Milben auf ihren Sammelflügen abzuschütteln und reduzieren somit die Milbenpopulation.

Ein Teil der Milben haftet an den Flugbienen. Es konnte gezeigt werden, dass es varroatoleranten Linien häufiger gelingt, auf Sammelflügen die Varroamilben abzuschütteln oder dass milbenbefallene Sammlerinnen solcher Linien nicht mehr zum Stock zurückkehren.¹³ Letzteres Verhalten passt zu der Beobachtung, dass auch bei anderen Bienenkrankheiten befallene Bienen oft aus dem Stock vertrieben werden oder aus eigenem Antrieb nicht wiederkehren.¹⁹ Es stellt sich jedoch die Frage, ob und gegebenenfalls wie viele dieser vertriebenen Bienen eventuell in anderen Völkern Unterschlupf finden und so zur Verbreitung der Varroose beitragen.

Zusammenfassung

Die Zusammenstellung zeigt, dass es unterschiedliche Verhaltensweisen gibt, mithilfe derer es Bienen schaffen können, sich der Varroa zu erwehren. Darüber hinaus konnte aktuell gezeigt werden, dass bestimmte Bienen (Gotland-Bienen) resistenter gegenüber den Virusinfektionen sind, die mit einem Varroabefall einhergehen und so höhere Varroapopulationen ertragen können, ohne zusammenzubrechen.²⁰

Es macht sicher Sinn, im Rahmen der Toleranzzucht soweit wie möglich zu prüfen, inwieweit die verschiedenen Linien beziehungsweise Arten welche Mechanismen nutzen.^{6,21} Sinnvoll erscheint die Selektion von Königinnen, die mehrere positive Eigenschaften in Bezug auf die Varroatoleranz in sich vereinen, wie dies auch bei der varroatoleranten *Apis cerana* sowie der afrikanisierten *Apis mellifera* gefunden werden kann. Dies hat grundsätzlich in Übereinstimmung mit dem Vorgehen der Arbeitsgemeinschaft Toleranzzucht, wie von Ralf Büchler und Mitarbeitern dargestellt,²² zu geschehen.

Interessant ist auch, dass Königinnen mit Varroa-Toleranzeigenschaften



diese auch in der F1-Generation an ihre Nachkommen vererben.²³ Eine Studie zeigte, dass Völker, deren varroatolerante Königinnen sich mit normalen Drohnen paarten, ebenfalls eine Varroatoleranz aufwiesen,²⁴ sodass die Nachzucht von entsprechend positiv-getesteten Königinnen für den Imker Sinn macht.

Natürlich bleiben bei diesem Thema eine ganze Reihe von Fragen offen, die es im Rahmen zukünftiger Forschung zu klären gilt. Es bleibt zu hoffen, dass diesen und weiteren wichtigen Fragen in Zukunft die notwendige Aufmerksamkeit gewidmet wird. ◻

Literatur

1. Staveley, J. P.; Law, S. A.; Fairbrother, A.; Menzie, C. A. (2014) A causal analysis of observed declines in managed honey bees (*Apis mellifera*). *Hum Ecol Risk Assess* 20: 566–591.
2. Rinderer, T. E.; de Guzman, L. I.; Harris, J. W.; Kuznetsov, V.; Delatte, G. T.; Stelzer, J. A.; Beaman, G. D. (2000) The release of ARS Russian honey bees. *American Bee Journal* 140: 305–307.
3. Holm, E. (2010) Queen breeding and genetics. How to get better bees. *Mytholmroyd* (Vereinigtes Königreich).
4. Moosbeckhofer, R. (1992) Beobachtungen zum Auftreten beschädigter Varroamilben im natürlichen Totenfall bei Völkern von *Apis mellifera carnica*. *Apidologie* 23: 523–531.
5. Ardestani, M. M.; Ebadi, R.; Tahmasbi G. (2011) Regular dorsal dimples and damaged mites of *Varroa destructor* in some Iranian honey bees (*Apis mellifera*). *Exp Appl Acarol* 54: 261–268. doi: 10.1007/s10493-011-9443-7.
6. Arechavaleta-Velasco, M. E.; Guzmán-Novoa E. (2001) Relative effect of four characteristics that restrain the population growth of the mite *Varroa destructor* in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Apidologie* 32: 157–174.
7. Guzman-Novoa, E.; Emsen, B.; Unger, P.; Espinosa-Montaña, L. G.; Petukhova, T. (2012) Genotypic variability and relationships between mite infestation levels, mite damage, grooming intensity, and removal of *Varroa destructor* mites in selected strains of worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *J Invertebr Pathol* 110: 314–320. doi: 10.1016/j.jip.2012.03.020.
8. Boecking, O.; Spivak, M. (1999) Behavioral defenses of honey bees against *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie* 30: 141–158.
9. Arechavaleta-Velasco, M. E.; Alcalá-Escamilla, K.; Robles-Rios, C.; Tsuruda, J. M.; Hunt, G. J. (2012) Fine-scale linkage mapping reveals a small set of candidate genes influencing honey bee grooming behavior in response to Varroa mites. *PLoS One* 7: e47269. doi: 10.1371/journal.pone.0047269.
10. Galindo-Cardona, A.; Acevedo-Gonzalez, J. P.; Rivera-Marchand, B.; Giray, T. (2013) Genetic structure of the gentle Africanized honey bee population (gAHB) in Puerto Rico. *BMC Genet* 14: 65. doi: 10.1186/1471-2156-14-65.
11. Locke, B.; Conte, Y. L.; Crauser, D.; Fries, I. (2012) Host adaptations reduce the reproductive success of *Varroa destructor* in two distinct European honey bee populations. *Ecol Evol* 2: 1144–1150. doi: 10.1002/ece3.248.
12. Behrens, D.; Huang, Q.; Gessner, C.; Rosenkranz, P.; Frey, E.; Locke, B.; Moritz, R. F.; Kraus, F. B. (2011) Three QTL in the honey bee *Apis mellifera* L. suppress reproduction of the parasitic mite *Varroa destructor*. *Ecol Evol* 1: 451–458. doi: 10.1002/ece3.17.
13. Rinderer, T. E.; Harris, J. W.; Hunt, G. J.; de Guzman, L. I. (2010) Breeding for resistance to *Varroa destructor* in North America. *Apidologie* 41: 409–424. doi: 10.1051/apido/2010015.
14. Nicodemo, D.; De Jong, D.; Couto, R. H.; Malheiros, E. B. (2013) Honey bee lines selected for high propolis production also have superior hygienic behavior and increased honey and pollen stores. *Genet Mol Res* 12: 6931-8. doi: 10.4238/2013.
15. Kryger, P. (1990) Die Bedeutung der genotypischen Varianz für das hygienische Verhalten der Honigbiene. *Apidologie* 21: 332–333.
16. Schöning, C.; Gisder, S.; Geiselhardt, S.; Kretschmann, Y.; Bienefeld, K.; Hilker, M.; Genersch, E. (2012) Evidence for damage-dependent hygienic behaviour towards *Varroa destructor* parasitised brood in the western honey bee, *Apis mellifera*. *The Journal of Experimental Biology* 215: 264–271. doi:10.1242/jeb.062562.
17. Ibrahim, A.; Spivak, M. (2006) The relationship between hygienic behavior and suppression of mite reproduction as honey bee (*Apis mellifera*) mechanisms of resistance to *Varroa destructor*. *Apidologie* 37: 31–40.
18. Popova, M.; Reyes, M.; Le Conte, Y.; Bankova, V. (2014) Propolis chemical composition and honeybee resistance against *Varroa destructor*. *Nat Prod Res* Jan 31. [Epub ahead of print].
19. Baracchi, D.; Fadda, A.; Turillazzi, S. (2012) Evidence for antiseptic behaviour towards sick adult bees in honey bee colonies. *J Insect Physiol* 58: 1589–1596. doi: 10.1016/j.jinsphys.2012.09.014.
20. Locke, B.; Forsgren, E.; de Miranda, J. R. (2014) Increased tolerance and resistance to virus infections: a possible factor in the survival of *Varroa destructor*-resistant honey bees (*Apis mellifera*). *PLoS One* 9: e99998. doi: 10.1371/journal.pone.0099998.
21. Harbo, J. R.; Harris, J. W. (1999) Selecting honey bees for resistance to *Varroa jacobsoni*. *Apidologie* 30: 183–196.
22. Büchler, R.; Berg, S.; Le Conte, Y. (2010) Breeding for resistance to *Varroa destructor* in Europe. *Apidologie* 41: 393–408. doi: 10.1051/apido/2010011.
23. Boecking, O.; Bienefeld, K.; Drescher, W. (2000) Heritability of the Varroa-specific hygienic behaviour in honey bees (Hymenoptera: Apidae). *J Animal Breed Genet* 117: 417–424.
24. Harbo, J.; Harris, J. (2001). Resistance to *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) when mite-resistant queen honey bees (Hymenoptera: Apidae) were free-mated with unselected drones. *Journal of Economic Entomology* 94: 1319–1323.