



Varroa destructor: una amenaza mortal para la colmena de *Apis mellifera*

Varroa destructor: a mortal threat to *Apis mellifera* hives

F. E. Airahuacho^{1*} , S. S. Rubina²

<https://doi.org/10.51431/par.v3i1.664>

Resumen

La apicultura en el Perú ha crecido en los últimos años, influenciado principalmente por los cultivos como el palto (*Persea americana* Mill.), cuya polinización es asistida por los insectos. Sin embargo, cada año las colmenas de abejas enfrentan graves problemas que disminuyen su población, siendo uno de los causantes principales, el parasitismo por el ácaro *Varroa destructor*. Este ácaro invade celdas de larvas de abejas para reproducirse y evitan ser eliminadas de las mismas por las abejas obreras gracias a una estrategia kairomonal. Varios acaricidas son utilizados para controlar la invasión por varroa, sin embargo, existen reportes que la varroa estaría presentando resistencia a estos plaguicidas, ya sea por mutaciones en los canales de sodio dependientes de voltaje o acetilcolinesterasas, así como un incremento de la actividad desintoxicante. Como alternativa viable a la resistencia de la varroa hacia los acaricidas, se viene seleccionando colmenas con buen comportamiento higiénico, que, mediante acciones específicas como el aseo, minimizan la infestación por el ácaro. La presente revisión expone la información actual relacionada con la biología reproductiva y la alimentación de la varroa dentro de la colmena. Asimismo, describe los posibles mecanismos moleculares que explican la resistencia reportada hacia los acaricidas, proponiéndose la selección de colmenas de buen comportamiento higiénico como estrategia viable para el control de la varroa.

Palabras clave: Comportamiento higiénico, hemolinfa, kairomona, tejido graso

Abstract

Beekeeping in Peru has grown in recent years, mainly by crops such as avocado (*Persea americana* Mill.), whose pollination is assisted by insects. However, bee hives face serious problems that decrease their population, one of them being the parasitism by the mite *Varroa destructor*. This parasite invades the cells of bee larvae to reproduce, and they can avoid being eliminated by worker bees thanks to a kairomonal strategy. Several acaricides are used to control varroa, however, there are reports that this mite is showing resistance to these acaricides, either due to mutations in voltage-gated sodium channels or acetylcholinesterases, as well as an increase in detoxifying activity. As a viable alternative to varroa resistance to acaricides, hives with good hygienic behavior have been selected, which, through specific actions such as grooming, minimize mite infestation. This review presents current information related to the reproductive biology and feeding of varroa within the hive. Likewise, it describes the possible molecular mechanisms that explain the reported resistance to acaricides, proposing the selection of hives with good hygienic behavior as a viable strategy for varroa control.

Keywords: Hygienic behavior, hemolymph, kairomone, fatty tissue

¹ Departamento de Zootecnia, Universidad Nacional José Faustino Sánchez Carrión, Lima, Perú.

² Centro de Educación Técnico Productiva Estatal San Antonio de Padua, UGEL 09, Lima, Perú.

* Autor para correspondencia: fairahuacho@unjfsc.edu.pe

Introducción

Las abejas son consideradas como el grupo más importante de polinizadores debido a su gran número y especialización en recursos florales (Ollerton, 2017). La abeja melífera (*Apis mellifera* L.) tiene un amplio reconocimiento por su papel como polinizador agrícola integral desempeñando un papel fundamental y necesario en la polinización de cultivos debido a su facilidad de transporte, gran número y nivel de domesticación (Iwasaki et al., 2021), no existiendo un polinizador comparable tan fácilmente disponible para una amplia utilización comercial (Klein et al., 2007). Alrededor del 80% de los principales cultivos alimentarios dependen de la polinización por la abeja melífera para producir frutos (Klein et al., 2007), mientras que, en otros cultivos no dependientes exclusivamente de la polinización por insectos mejoran su calidad y rendimiento (Plettner et al., 2017). En la naturaleza, junto a otros polinizadores como aves y murciélagos, las

abejas contribuyen con la salud del ecosistema mediante la polinización cruzada (Decourtye et al., 2019; Ollerton, 2017).

En la actualidad, los polinizadores son afectados por diversos factores de estrés ambiental, que pueden mermar sus poblaciones; siendo en el caso de las abejas el parasitismo por el ácaro *Varroa destructor* Anderson & Trueman, 2000 (Acari: Varroidae), una de las principales plagas a controlar. La varroa es la mayor amenaza para la salud de las abejas melíferas, y causa en el mundo importantes pérdidas económicas a las industrias de la apicultura y la polinización desde que pasó de su hospedante nativo, la abeja asiática *Apis cerana*, a *A. mellifera* (Traynor et al., 2020; Flores et al., 2021); con excepción de Australia, donde el ácaro aún no ha invadido (Plettner et al., 2017). La varroa ha provocado la pérdida de una gran cantidad de colonias de abejas melíferas en numerosos países (Le Conte et al., 2010; Eliash y Mikheyev, 2020), entre ellos el Perú (Figura 1).

Figura 1

Evidencias observables en una colmena infestada por varroa. Varroa en fase de dispersión en abeja obrera adulta integra (A), abeja obrera mutilada por la varroa (B), varroa en larva de abeja obrera (C), colmena tratada con Amitraz - Sayán, mayo del 2021 (D) y colmenas colapsadas pese a tener reserva de alimento - Végueta, julio del 2020 (E).



La varroa causa daños graves a las abejas melíferas, al alimentarse directamente del tejido corporal graso y componentes celulares de abejas inmaduras y maduras (Ramsey et al., 2019) e indirectamente a través de la transmisión de varios virus mortales para las abejas melíferas (Tantillo et al., 2015) y bacterias (Hubert et al., 2015). La infestación de ácaros conduce al acortamiento de la vida útil, malformaciones, pérdida de peso y debilitamiento de la colonia huésped (Garedew et al., 2004, Dainat et al., 2012) y colapso de la colmena (Plettner et al., 2017).

Ciclo biológico de la varroa

El ciclo biológico de la varroa comprende dos etapas: la fase reproductiva y la de dispersión. La fase reproductiva ocurre dentro de una celda de cría de abejas y comienza con la invasión de la varroa a la celda de cría unas horas antes de que se opere una celda que contiene una larva de abeja (Nazzi et al., 2016). La varroa hembra se aparea en ambas etapas, pero la reproducción solo ocurre en la etapa fundadora, que comienza cuando un ácaro hembra encuentra una celda adecuada e inicia la producción de vitelogenina en los ovocitos terminales (Evans et al., 2018). Al entrar a una celda hospedante, la oviposición ocurre secuencialmente, lo que resulta en un solo macho y hasta de 7 a 9 hembras crías por fundadora, dependiendo si es obrera o zángano, respectivamente (Figura 2; Evans et al., 2018).

Martin (1994) determinó que, en la celda de una larva de obrera, la varroa puede depositar de cinco a seis huevos, de los cuales cuatro (1 macho y 3 hembras) pueden alcanzar la madurez, sin embargo, considerando la mortalidad de la descendencia, solo 1.45 hembras alcanzarán la madurez, por cada ácaro madre que se reproduce normalmente, antes de que emergiera la abeja. En la celda de una larva de zángano, los ácaros normales (los que ponen cinco o seis huevos viables) producen cuatro crías adultas hembras, pero dado que solo alrededor del 55% de la población de ácaros produce crías viables, el número medio de crías hembras adultas viables por número total de ácaros madre es de 2 a 2.2 (Martin, 1995). Alattal et al. (2017) determinó el número de varroas adultas por ácaro madre fértil en 2,0 y 2,1 para las subespecies de abejas

melíferas nativas y carníola, respectivamente. El ácaro hembra que invade la celda normalmente pone huevos que producen primero un macho y luego algunas hembras, de modo que cuando la abeja adulta recién eclosionada sale de la celda, las progenies hembras abandonen la celda ya fecundada (Nazzi et al., 2016).

Al nacimiento de una abeja, los ácaros emergen y se transfieren a una abeja adulta, ocurriendo la etapa de dispersión, antes de ingresar a una celda de cría para reproducirse nuevamente. La varroa puede repetir este ciclo dos o tres veces a lo largo de su vida (Nazzi et al., 2016). Cuando una abeja melífera parasitada emerge de su celda, lleva los ácaros hembras maduras (madre y crías) (Traynor et al., 2020). Las crías cambian con frecuencia a una abeja de edad nodriza (Xie et al., 2016) para activar sus ovarios, permitir que los espermátóforos maduren (Häußermann et al., 2016) y alimentarse de abejas adultas (Traynor et al., 2020). En condiciones donde la infestación de ácaros es baja, la varroa parasitará preferentemente a las abejas nodrizas, que con frecuencia tienden a criar y le brinda mayores oportunidades para infestar una celda larvaria de edad apropiada (Traynor et al., 2020). Ante el aumento de ácaros en la colmena, el perfil químico de las nodrizas y recolectoras tiende a traslapar, promoviendo la salida y dispersión de los ácaros a través de las recolectoras (Cervo et al., 2014).

Las crías parasitadas se convierten en abejas adultas que pasan menos tiempo cuidando las crías en la colmena, maduran a un ritmo acelerado (Zanni et al., 2018), contribuyen menos a la productividad de la colonia y son potenciales dispersores de varroa a nuevas colonias (Brosi et al., 2017).

Alimentación de la Varroa

Durante décadas se creyó que la varroa consumía hemolinfa como una garrapata consume sangre. Sin embargo, las piezas bucales y el sistema digestivo de la varroa están estructurados para alimentarse de tejido semisólido a través de la digestión salival extraoral (Ramsey et al., 2018). La investigación de Ramsey et al. (2019) muestra que este parásito no consume hemolinfa, sino que daña a las

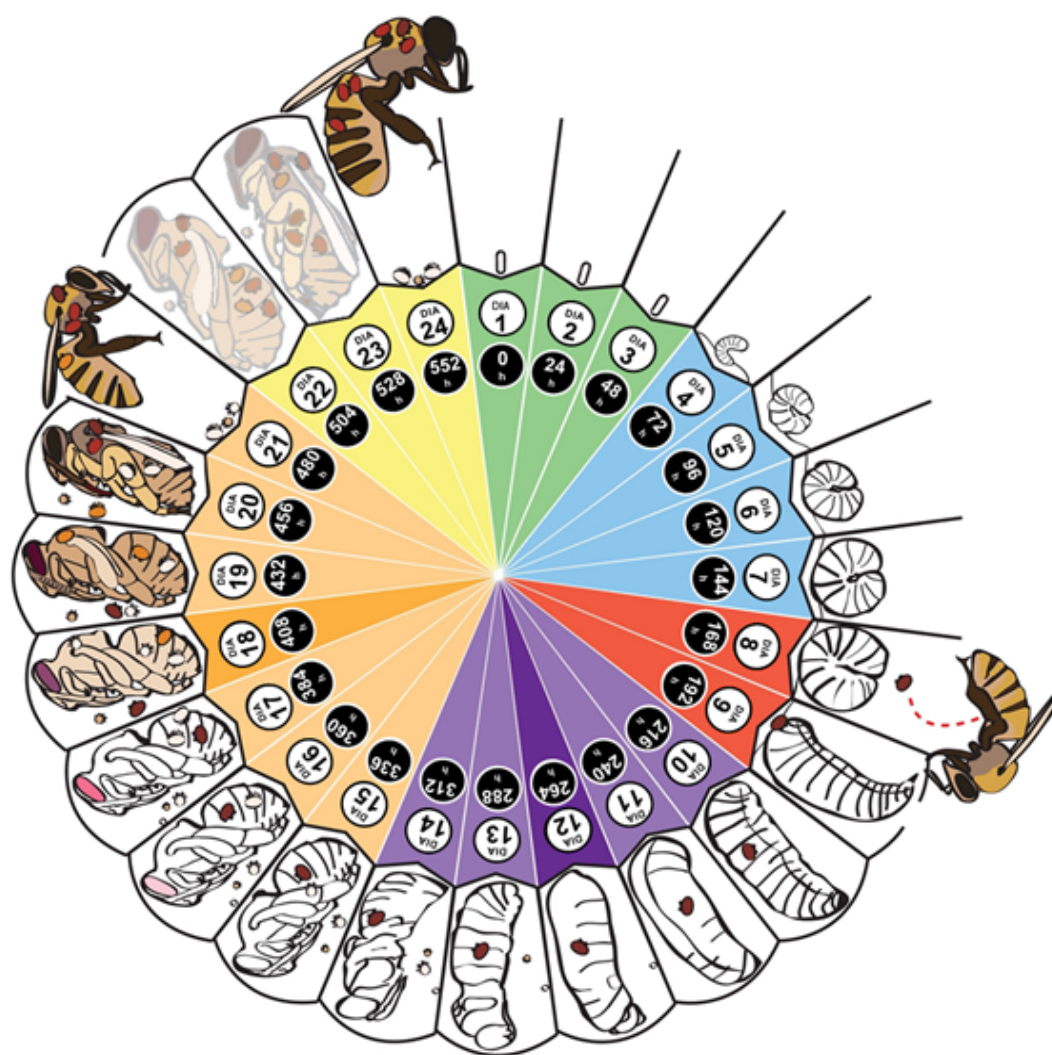
Varroa, la amenaza mortal de la abeja melífera

abejas hospedantes al consumir grasa corporal, un tejido más o menos análogo al hígado de los mamíferos. Asimismo, al alimentar a la varroa con hemolinfa, tejido graso o ambos, los ácaros alimentados con grasa corporal sobrevivieron

más tiempo y produjeron más huevos que los alimentados con hemolinfa, lo que sugiere que la grasa corporal también es parte integral de su dieta cuando se alimentan de crías.

Figura 2

Ciclo reproductivo del ácaro varroa, desde su ingreso hasta poco antes del operculado de la celda



- Huevo
- Etapa larvaria pre-infestación
- Ingreso de varroa dentro de la celda (aprox. 15 h antes del operculado)
- Etapa pre-pupa
- Primer huevo de varroa
- Etapa de pupa
- Varroa macho alcanza la madurez sexual
- Zángano emerge 3 días antes que la obrera

- Acaro fundadora
- Huevo
- Macho proto-/deutoninfa
- Hembra protoninfa
- Hembra deutoninfa
- Macho adulto
- Hembra pre-adulta
- Hembra adulta

Fuente: Evans & Cook (2018).

Ramsey et al. (2019) sugieren que la varroa explota el cuerpo graso como principal fuente de sustento: un tejido integral que cumple una función inmunológica adecuada, desintoxicación de plaguicidas, supervivencia durante el invierno y varios otros procesos esenciales para una abeja saludable. Ramsey et al. (2019), al examinar nidos de crías de abejas obreras observaron que el 88.5% de los ácaros se encontraban ventralmente en el metasoma, debajo de los esterna o terga del tercer segmento del metasoma (Figura 3). No encontraron ácaros en la cabeza de la abeja hospedante, pero observaron que el 4.8% de ácaros ubicados en el mesosoma del hospedante, tenían un comportamiento diferente a los ácaros de los esterna y terga, moviéndose activamente y con las patas sensoriales levantadas, lo que sugiere que buscaban la transferencia a una abeja que pasaba en lugar de alimentarse.

Al alimentarse de los tejidos de las abejas, la varroa actúa como un vector eficaz de patógenos, transmitiendo enfermedades a través de tres fases principales (Traynor et al., 2020): 1) la varroa se alimenta de los tejidos de las abejas, ingiriendo los patógenos que residen en esos tejidos, 2) la varroa se mueve libremente entre diferentes hospedantes individuales, y 3) durante la alimentación, la varroa transmite el patógeno en el nuevo hospedante. Se han detectado muchos virus en las abejas melíferas y constantemente se descubren nuevos virus potenciales (Grozinger & Flenniken, 2019). En la práctica, sólo el virus del ala deformada y el virus de la parálisis aguda de las abejas tienen una clara relación varroa-vector (Martin & Brettell, 2019; de Miranda et al., 2010). Las abejas melíferas infectadas con

virus de ala deformada son menos capaces de diferenciar entre pupas infestadas de varroa y no infestadas (Mondet et al., 2015).

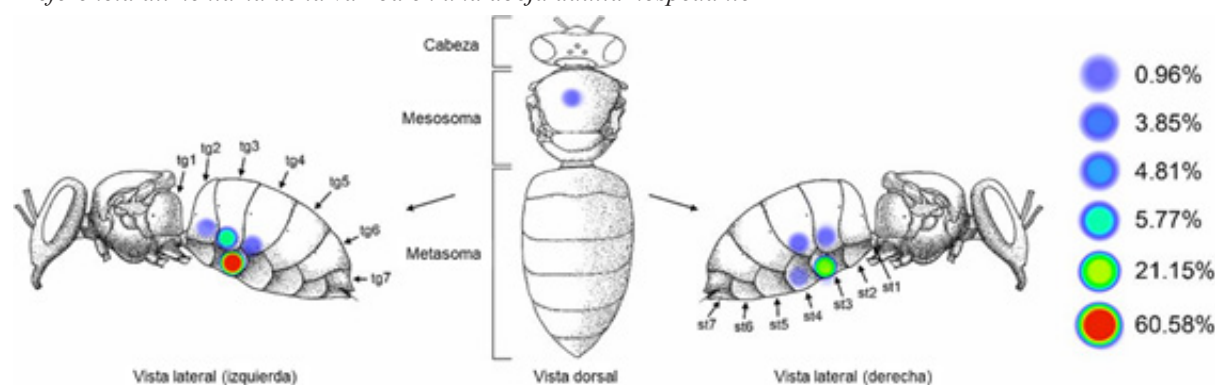
Comunicación kairomonal de la Varroa

Las abejas melíferas y su ectoparásito varroa se comunican a través de señales químicas entre ellas (feromona), pero la varroa también percibe de manera oculta las señales químicas de las abejas (kairomona) (Plettner et al., 2017). Las feromonas son señales químicas utilizados para la comunicación entre miembros de la misma especie (Yew & Chung, 2015), mientras que kairomona se denomina a una sustancia química (feromona) liberada por una especie que es 'detectada' por otra especie que la usa para beneficio propio (Traynor et al., 2020). En la colmena, la varroa detecta las señales químicas específicas propias de las abejas para ubicar a una larva hospedante en el momento adecuado.

Se ha demostrado que la varroa utiliza como kairomona ciertos ésteres de ácidos grasos metílicos y etílicos (Le Conte et al., 1989), además que dichos ácidos grasos son parte de la feromona sexual de la hembra varroa (Ziegelmann & Rosenkranz, 2014). Frey et al. (2013) al introducir varroas en las celdas de cría de 18 h (obreras) y 48 h (zánganos), respectivamente, después del operculado de la celda, la tasa de reproducción de las hembras varroa disminuyó significativamente. Estos investigadores demostraron que sólo las larvas obreras dentro de las primeras 12 h después del operculado de la celda y las larvas de zánganos dentro de las primeras 36 h después del

Figura 3

Preferencia alimentaria de la varroa en una abeja adulta hospedante



Fuente: Ramsey et al. (2019).

operculado de la celda, respectivamente, poseen la capacidad total para activar la reproducción de hembras de varroa. Estos resultados se deberían a que luego de operculada la celda de cría, la mezcla de ésteres de ácidos grasos emitida por la pupa cambia y casi desaparecen, mientras que se incrementan los niveles de tres ésteres metílicos que desencadenarían la maduración reproductiva de las crías hembras de varroa recién emergidas (Frey et al. 2013). Asimismo, estos ésteres metílicos hicieron que las hembras de Varroa en dispersión introducidas artificialmente reabsorban sus huevos y renuncien a la reproducción, probablemente como una señal de que la pupa en la célula está demasiado desarrollada para que la próxima generación de ácaros complete su desarrollo antes de la emergencia de las abejas (Frey et al. 2013).

La cantidad de ésteres de ácidos grasos varían según la edad y el sexo en la cría después de operculada (Figura 4; Frey et al., 2013). En larvas de zánganos recién operculados, la cantidad total de ésteres metílicos (palmitato, estearato, oleato, linoleato y linolenato de metilo) fue aproximadamente cuatro veces mayor comparado con los extractos de obreras; mientras que la cantidad total de ésteres etílicos (palmitato, estearato y oleato de etilo) fue aproximadamente dos veces mayor. En cuanto a la edad, la relación entre ésteres metílicos y

ésteres etílicos cambió significativamente durante las primeras 72 h posteriores al operculado de la celda. Al inicio del operculado, los ésteres metílicos y ésteres etílicos estaban presentes en proporciones similares, mientras que la cantidad de ésteres etílicos disminuyó notablemente a las 24 y 48 h, en larvas de obreras y zánganos, respectivamente, después del operculado de la celda. En las larvas 72 h después del operculado de la celda, solo se detectaron trazas de ésteres etílicos tanto en las larvas de obreras como en la de zánganos.

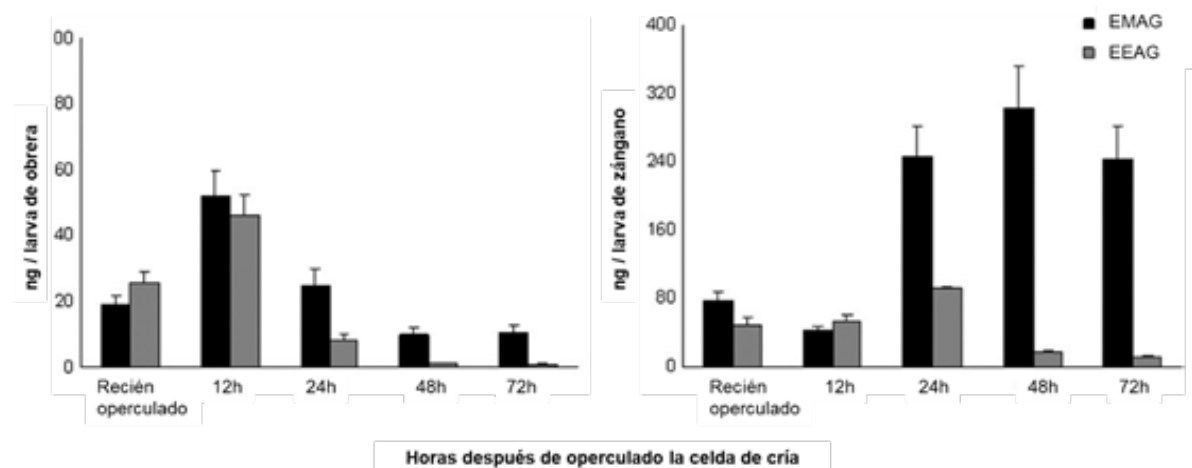
Resistencia de la Varroa a los acaricidas

La lucha contra la varroa comenzó desde principios del siglo XIX, desarrollándose diversas técnicas como procedimientos mecánicos, químicos y naturales, para prevenir pérdidas de colonias (Masry et al., 2020, Spivak y Danka, 2020). Los métodos químicos fueron los que mejor eficacia mostraron en el control de la varroa, por lo que se desarrollaron y utilizaron numerosos acaricidas sintéticos, incluidos los plaguicidas organofosforados, piretroides y formamidina (Evans et al., 2018).

En la actualidad, los acaricidas más utilizados para el control de la varroa son el piretroide tau-fluvalinato, el organofosforado coumaphos y el formamidina Amitraz (Vu et al., 2020); sin embargo, los ácaros habrían desarrollado

Figura 4

Variación del contenido de ésteres metílicos de ácidos grasos (EMAG) y ésteres etílicos de ácidos grasos (EEAG) en la cría de obreras y zánganos dentro de los tres primeros días después de operculado las celdas



Fuente: Frey et al. (2013).

resistencia a todos estos en algún nivel, aunque la formamidina Amitraz sigue siendo muy eficaz (Evans et al., 2018). La resistencia de la varroa a los acaricidas implicaría la coexistencia de múltiples mecanismos que involucran tanto la insensibilidad del sitio objetivo debido a mutaciones en los canales de sodio dependientes de voltaje o acetilcolinesterasas, así como un incremento de la actividad desintoxicante, que involucra un aumento de las actividades de P450 y GST, particularmente para la resistencia a piretroides y actividad de esterasa para resistencia a organofosforados (Vu et al 2020).

Los piretroides sintéticos tau-fluvalinato y flumetrina han demostrado ser muy efectivos en el manejo de este ácaro dentro de los colmenares, pero los programas intensivos de control basados principalmente en un ingrediente activo han dado lugar a muchos informes de resistencia a los piretroides (González-Cabrera et al., 2016). En Europa, una modificación de leucina a valina en la posición 925 (L925V) del canal de sodio dependiente de voltaje (principal sitio objetivo de los piretroides) de la Varroa se correlacionó con resistencia, encontrándose la mutación con alta frecuencia exclusivamente en colmenas con antecedentes recientes de tratamiento con piretroides (González-Cabrera et al., 2013), mientras que en la región sureste de los EEUU se identificaron las mutaciones L925M y L925I en el 98% de los ácaros que sobrevivieron al tratamiento con tau-fluvalinato (González-Cabrera et al., 2016).

El cumafos es un inhibidor de la actividad de la acetilcolinesterasa, que interfiere con la señalización nerviosa al inhibir la degradación hidrolítica del neurotransmisor acetilcolina (Purves et al., 2004); lo que resulta en una hiperexcitación del sistema nervioso y las uniones neuromusculares conduciendo a la parálisis y la muerte (Fukuto, 1990). Dmitryjuk et al. (2014) al evaluar la actividad de las esterasas en los extractos corporales y productos de excreción/secreción del ácaro varroa, observaron que la actividad de todas las enzimas, excepto la acetilcolinesterasa, fue mayor en los productos de excreción/secreción del ácaro (enzimas provenientes principalmente de las glándulas salivales y del sistema digestivo) que

en los extractos corporales. Las adaptaciones metabólicas de las enzimas esterasas de la varroa aumentaría la degradación de cumafos reflejándose la resistencia a este acaricida (Evans et al., 2018).

El amitraz es un veneno de contacto que actúa sobre los receptores de octopamina (Sajid et al., 2020). Amitraz es hidrolizado al metabolito activo N- (2,4-dimetilfenil) -N'-metilformamidina dentro de la varroa (Vu et al 2020). La N- (2,4-dimetilfenil) -N'-metilformamidina es estructuralmente similar a la octopamina y actúa como un agonista del receptor de octopamina (Kita et al., 2017), que conlleva a una sobreestimulación de las sinapsis octopaminérgicas en el SNC que generan temblores y convulsiones en la varroa (Prullage et al., 2011). Aunque se han publicado informes de resistencia al amitraz, siguen siendo escasos y, por lo tanto, los mecanismos de resistencia a este acaricida se desconocen actualmente (Vu et al 2020). La figura 1D muestra una colmena tratada con Amitraz. Los puntos visualizados sobre el papel toalla son varroas muertas.

El comportamiento higiénico de las abejas como estrategia viable para el control de la Varroa

El comportamiento higiénico de las abejas melíferas, se ha estudiado durante más de 80 años con el objetivo de comprender los mecanismos de resistencia a patógenos y parásitos y la salud de las colonias (Spivak y Danka, 2020). El término "comportamiento higiénico" describe la capacidad de las abejas obreras para detectar, destapar y eliminar las crías enfermas y muertas de las celdas minimizando la infestación (Spivak y Reuter, 2001) (Figura 5A). El comportamiento higiénico de las abejas melíferas refleja la inmunidad social frente a parásitos y enfermedades y se considera uno de los principales rasgos de resistencia en un programa genético de cría de abejas (Khan & Ghramh, 2021). El comportamiento higiénico de las abejas es medido mediante ensayos de limpieza de cría muerta (celdas de cría operculada son sacrificadas utilizando alfileres o por congelación) (Palacio et al., 2000; Spivak, 1996). Colmenas de buen comportamiento higiénico muestran resistencia contra enfermedades de las abejas como la

loque americana (Al-Ghamdi et al., 2021), tiza (Palacio et al., 2010), y el destructivo ácaro varroa (Spivak y Danka, 2021).

Khan & Ghramh (2021) investigaron el comportamiento higiénico de razas de abejas *Apis mellifera* en respuesta a un ensayo de muerte por alfiler y células de cría artificiales infestadas de ácaros varroa. Los resultados revelaron que el porcentaje de destapado y remoción de crías muertas fue significativamente mayor en las colonias de abejas italianas comparados con las carniolas. El menor tamaño del ancho de la celda redujo el comportamiento de reproducción del ácaro varroa en comparación con los panales de mayor tamaño de celda. Asimismo, se produjo una mayor infestación del ácaro varroa en las celdas de cría de zánganos en comparación con las celdas de cría obreras en los tipos de panal nuevos y viejos.

La limpieza de las celdas por las obreras sería estimulada por señales olfativas liberadas por la cría dañada (Traynor et al., 2020). Las obreras al ser extremadamente sensibles a estos compuestos abrirían e inspeccionarían periódicamente las celdas de cría en busca de señales olfativas más fuertes (Martin et al., 2020; Traynor et al., 2020). Estas señales olfativas, de comportamiento no volátil, incluyen el ácido oleico, tritriaconteno, heptacoseno y componentes de feromonas de ésteres de la cría (Mondet et al., 2016; McAfee et al., 2018). Asimismo, las pupas infectadas

con virus de la parálisis aguda de las abejas se eliminarían de manera eficiente mediante el comportamiento higiénico sensible a Varroa (Traynor et al., 2020) (Figura 5B).

Las abejas melíferas pueden proteger sus colonias de los ácaros varroa mediante comportamientos específicos, incluido el comportamiento de aseo, denominado en inglés "grooming" (Abou-Shaara, 2017) (Figura 5C). El allogrooming (aseo donde un animal usa sus extremidades, boca u otra parte de su cuerpo para limpiar a otro animal) y el autogrooming contribuyen a la resistencia a la varroa al eliminar los ácaros de las abejas adultas y también al dañar físicamente a los ácaros, evitando que busquen una nueva celda de cría para infestar (Pritchard, 2016). Las abejas pueden iniciar el acicalamiento a través de una "señal de invitación a acicalarse", una danza vibratoria de todo el cuerpo que dura varios segundos, que estimula a otras obreras a acicalar a la danzarina (Traynor et al., 2020). Las acicaladoras utilizan sus mandíbulas y patas delanteras para eliminar con fuerza a los ácaros de las abejas adultas, lo que provoca lesiones a los ácaros o la muerte (Hamiduzzaman et al., 2017).

Conclusiones

Los resultados de las recientes investigaciones sugieren el planteamiento de nuevas estrategias para el control de la varroa. Los acaricidas

Figura 5

Comportamiento higiénico de las abejas, como indicador de selección de colmenas resistentes a la varroa



Fuente: Traynor et al. (2020).

utilizados contra la varroa estaban respaldados en la analogía que la varroa se alimentaba de hemolinfa, similar a una garrapata. Sin embargo, un último descubrimiento indica que la varroa se alimenta del tejido graso corporal, que cumple funciones similares a la del hígado del mamífero. La estrategia viable, no obstante, sería la selección de colmenas de buen comportamiento higiénico antes que la utilización de acaricidas debido al potencial contaminante de los productos apícolas para el consumo humano y del ambiente.

Referencias

- Abou-Shaara, H.F. (2017). Using safe materials to control Varroa mites with studying grooming behavior of honey bees and morphology of Varroa over winter. *Annals of Agricultural Sciences*, 62(2), 205-210. <https://doi.org/10.1016/j.aoas.2017.12.002>
- Alattal, Y., AlGhamdi, A., Single, A., Ansari, M. J., & Alkathiri, H. (2017). Fertility and reproductive rate of Varroa mite, *Varroa destructor*, in native and exotic honeybee, *Apis mellifera* L., colonies under Saudi Arabia conditions. *Saudi journal of biological sciences*, 24(5), 992-995. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2016.12.018>
- Al-Ghamdi, A. A., Al-Ghamdi, M. S., Ahmed, A. M., Mohamed, A., Shaker, G. H., Ansari, M. J., Dorrah, M. A., Khan, K. A., & Ayaad, T. H. (2021). Immune investigation of the honeybee *Apis mellifera* jemenitica broods: A step toward production of a bee-derived antibiotic against the American foulbrood. *Saudi journal of biological sciences*, 28(3), 1528-1538. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.12.026>
- Anderson, D. L., & Trueman, J. W. (2000). *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species. *Experimental & applied acarology*, 24(3), 165-189. <https://doi.org/10.1023/a:1006456720416>
- Brosi, B. J., Delaplane, K. S., Boots, M., & de Roode, J. C. (2017). Ecological and evolutionary approaches to managing honeybee disease. *Nature ecology & evolution*, 1(9), 1250-1262. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0246-z>
- Cervo, R., Bruschini, C., Cappa, F., Meconcelli, S., Pieraccini, G., Pradella, D., & Turillazzi, S. (2014). High Varroa mite abundance influences chemical profiles of worker bees and mite-host preferences. *The Journal of experimental biology*, 217(17), 2998-3001. <https://doi.org/10.1242/jeb.099978>
- Dainat, B., Evans, J. D., Chen, Y. P., Gauthier, L., & Neumann, P. (2012). Dead or alive: deformed wing virus and Varroa destructor reduce the life span of winter honeybees. *Applied and environmental microbiology*, 78(4), 981-987. <https://doi.org/10.1128/AEM.06537-11>
- de Miranda, J. R., Cordoni, G., & Budge, G. (2010). The Acute bee paralysis virus-Kashmir bee virus-Israeli acute paralysis virus complex. *Journal of invertebrate pathology*, 103 Suppl 1, S30-S47. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2009.06.014>
- Decourtye, A., Alaux, C., Le Conte, Y., Henry, M. (2019). Toward the protection of bees and pollination under global change: present and future perspectives in a challenging applied science. *Current Opinion in Insect Science*, 35, 123-131. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.008>
- Dmitryjuk, M., Żółtowska, K., Frączek, R., & Lipiński, Z. (2014). Esterases of *Varroa destructor* (Acari: Varroidae), parasitic mite of the honeybee. *Experimental & applied acarology*, 62(4), 499-510. <https://doi.org/10.1007/s10493-013-9754-y>
- Eliash, N., & Mikheyev, A. (2020). Varroa mite evolution: a neglected aspect of worldwide bee collapses?. *Current Opinion in Insect Science*, 39, 21-26. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.11.004>
- Evans, J. D., & Cook, S. C. (2018). Genetics and physiology of Varroa mites. *Current Opinion in Insect Science*, 26, 130-135. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.02.005>
- Flores, J. M., Gámiz, V., Jiménez-Marín, Á., Flores-Cortés, A., Gil-Lebrero, S., Garrido, J. J., & Hernando, M. D. (2021). Impact of Varroa destructor and associated pathologies on the colony collapse disorder affecting honey bees. *Research in veterinary science*, 135, 85-95. <https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2021.01.001>
- 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*). *Journal of invertebrate pathology*, 113(1), 56-62. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2013.01.007>
- Fukuto, T. R. (1990). Mechanism of action of organophosphorus and carbamate insecticides. *Environmental health perspectives*, 87, 245-254. <https://doi.org/10.1289/ehp.9087245>
- Garedew, A., Schmolz, E., & Lamprecht, I. (2004). The energy and nutritional demand of the parasitic life of the mite *Varroa destructor*. *Apidologie*, 35, 419-430. <https://doi.org/10.1051/apido:2004032>
- González-Cabrera, J., Davies, T. G., Field, L. M., Kennedy, P. J., & Williamson, M. S. (2013). *Peruvian Agricultural Research* 3(1), 40-51, 2021

- An amino acid substitution (L925V) associated with resistance to pyrethroids in *Varroa destructor*. *PloS one*, 8(12), e82941. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082941>
- González-Cabrera, J., Rodríguez-Vargas, S., Davies, T. G., Field, L. M., Schmehl, D., Ellis, J. D., Krieger, K., & Williamson, M. S. (2016). Novel Mutations in the Voltage-Gated Sodium Channel of Pyrethroid-Resistant *Varroa destructor* Populations from the Southeastern USA. *PloS one*, 11(5), e0155332. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155332>
- Grozinger, C. M., & Flenniken, M. L. (2019). Bee Viruses: Ecology, Pathogenicity, and Impacts. *Annual review of entomology*, 64, 205-226. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011118-111942>
- Hamiduzzaman, M. M., Emsen, B., Hunt, G. J., Subramanyam, S., Williams, C. E., Tsuruda, J. M., & Guzman-Novoa, E. (2017). Differential Gene Expression Associated with Honey Bee Grooming Behavior in Response to Varroa Mites. *Behavior genetics*, 47(3), 335-344. <https://doi.org/10.1007/s10519-017-9834-6>
- Häußermann, C. K., Ziegelmann, B., & Rosenkranz, P. (2016). Spermatozoa capacitation in female *Varroa destructor* and its influence on the timing and success of female reproduction. *Experimental & applied acarology*, 69(4), 371–387. <https://doi.org/10.1007/s10493-016-0051-4>
- Hubert, J., Erban, T., Kamler, M., Kopecky, J., Nesvorna, M., Hejdankova, S., Titera, D., Tyl, J., & Zurek, L. (2015). Bacteria detected in the honeybee parasitic mite *Varroa destructor* collected from beehive winter debris. *Journal of applied microbiology*, 119(3), 640–654. <https://doi.org/10.1111/jam.12899>
- Iwasaki, J. M., & Hogendoorn, K. (2021). How protection of honey bees can help and hinder bee conservation. *Current Opinion in Insect Science*, 46, 112-118. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.05.005>
- Khan, K., & Ghramh, H. (2021). An investigation of the efficacy of hygienic behavior of various honey bee (*Apis mellifera*) races toward *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) mite infestation. *Journal of King Saud University - Science*, 33 (3) 101393. <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2021.101393>
- Kita, T., Hayashi, T., Ohtani, T., Takao, H., Takasu, H., Liu, G., Ohta, H., Ozoe, F., & Ozoe, Y. (2017). Amitraz and its metabolite differentially activate α - and β -adrenergic-like octopamine receptors. *Pest management science*, 73(5), 984–990. <https://doi.org/10.1002/ps.4412>
- Klein, A., Vaissière, B., Cane, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S., Kremen, C., Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 303-313. <http://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Le Conte, Y., Arnold, G., Trouiller, J., Masson, C., Chappe, B., & Ourisson, G. (1989). Attraction of the parasitic mite varroa to the drone larvae of honey bees by simple aliphatic esters. *Science*, 245(4918), 638–639. <https://doi.org/10.1126/science.245.4918.638>
- Le Conte, Y., Ellis, M., & Ritter, W. (2010). Varroa mites and honey bee health: can Varroa explain part of the colony losses?. *Apidologie*, 41, 353–363. <https://doi.org/10.1051/apido/2010017>
- Martin, S. J., & Brettell, L. E. (2019). Deformed Wing Virus in Honeybees and Other Insects. *Annual review of virology*, 6(1), 49–69. <https://doi.org/10.1146/annurev-virology-092818-015700>
- Martin, S. J., Hawkins, G. P., Brettell, L. E., Reece, N., Correia-Oliveira, M. E., & Allsopp, M. H. (2020). *Varroa destructor* reproduction and cell re-capping in mite-resistant *Apis mellifera* populations. *Apidologie*, 51, 369-381. <https://doi.org/10.1007/s13592-019-00721-9>
- Martin, S.J. (1994). Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* Oud. in worker brood of the honeybee *Apis mellifera* L. under natural conditions. *Exp Appl Acarol.*, 18, 87–100. <https://doi.org/10.1007/BF00055033>
- Martin, S.J. (1995). Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* Oud. in drone brood of the honeybee *Apis mellifera* L. under natural conditions. *Exp Appl Acarol.*, 19, 199–210. <https://doi.org/10.1007/BF00130823>
- Masry, S.H.D., Abd El-Wahab, T.E. & Rashad, M. (2020). Evaluating the impact of jatrophia oil extract against the Varroa mite, *Varroa destructor* Anderson & Trueman (Arachnida: Acari: Varroidae), infesting honeybee colonies (*Apis mellifera* L.). *Egypt J Biol Pest Control*, 30, 91. <https://doi.org/10.1186/s41938-020-00292-3>
- McAfee, A., Chapman, A., Iovinella, I., Gallagher-Kurtzke, Y., Collins, T. F., Higo, H., Madilao, L. L., Pelosi, P., & Foster, L. J. (2018). A death pheromone, oleic acid, triggers hygienic behavior in honey bees (*Apis mellifera* L.). *Sci Rep.*, 8, 5719. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24054-2>
- Mondet, F., Alaux, C., Severac, D., Rohmer, M., Mercer, A., & Conte, Y. L. (2015). Antennae hold a key to Varroa-sensitive hygiene behaviour in honey bees. *Scientific Reports*, 5, 10454. <https://doi.org/10.1038/srep10454>

- Mondet, F., Kim, S., de Miranda, J., Beslay, D., Le Conte, Y., & Mercer, A. R. (2016). Specific Cues Associated With Honey Bee Social Defence against *Varroa destructor* Infested Brood. *Sci Rep.*, 6, 25444. <https://doi.org/10.1038/srep25444>
- Nazzi, F., & Le Conte, Y. (2016). Ecology of *Varroa destructor*, the Major Ectoparasite of the Western Honey Bee, *Apis mellifera*. *Annual review of entomology*, 61, 417–432. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023731>
- Ollerton, J. (2017). Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 48. <https://doi.org/10.1146/annurev-eolsys-110316-022919>
- Palacio, M. A., Figini, E., Ruffinengo, S., Rodríguez, E., Hoyo, M. D., & Bedascarrasbure, E. (2000). Changes in a population of *Apis mellifera* L. selected for hygienic behaviour and its relation to brood disease tolerance. *Apidologie*, 31, 471–478. <https://doi.org/10.1051/apido:2000139>
- Palacio, M. A., Rodriguez, E., Goncalves, L., Bedascarrasbure, E., & Spivak, M. (2010). Hygienic behaviors of honey bees in response to brood experimentally pin-killed or infected with *Ascosphaera apis*. *Apidologie*, 41(6), 602–612. <https://doi.org/10.1051/apido/2010022>
- Plettner, E., Eliash, N., Singh, N.K., Pinnelli, G.R., & Soroker, V. (2017). The chemical ecology of host-parasite interaction as a target of *Varroa destructor* control agents. *Apidologie* 48, 78–92. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0452-8>
- Pritchard, D. (2016). Grooming by honey bees as a component of *Varroa* resistant behavior. *Journal of Apicultural Research*, 55, 38 - 48. <https://doi.org/10.1080/00218839.2016.1196016>
- Prullage, J. B., Tran, H. V., Timmons, P., Harriman, J., Chester, S. T., & Powell, K. (2011). The combined mode of action of fipronil and amitraz on the motility of *Rhipicephalus sanguineus*. *Veterinary parasitology*, 179(4), 302–310. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2011.03.041>
- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Hall, W. C., LaMantia, A.-S., McNamara, J. O., & Williams, S. M. (Eds.). (2004). *Neuroscience* (3rd ed.). Sinauer Associates.
- Ramsey, S. D., Ochoa, R., Bauchan, G., Gulbranson, C., Mowery, J. D., Cohen, A., Lim, D., Joklik, J., Cicero, J. M., Ellis, J. D., Hawthorne, D., & vanEngelsdorp, D. (2019). *Varroa destructor* feeds primarily on honey bee fat body tissue and not hemolymph. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(5), 1792–1801. <https://doi.org/10.1073/pnas.1818371116>
- Ramsey, S., Gulbranson, C., Mowery, J., Ochoa, R., VanEngelsdorp, D., & Bauchan, G. (2018). A Multi-Microscopy Approach to Discover the Feeding Site and Host Tissue Consumed by *Varroa destructor* on Host Honey Bees. *Microscopy and Microanalysis*, 24(S1), 1258–1259. <https://doi.org/10.1017/S1431927618006773>
- Sajid, Z.N., Aziz, M.A., Bodlah, I., Rana, R., Ghramh, H.A., & Khan, K.A. (2020). Efficacy assessment of soft and hard acaricides against *Varroa destructor* mite infesting honey bee (*Apis mellifera*) colonies, through sugar roll method. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 27, 53 - 59. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.04.017>
- Spivak, M. (1996). Honey bee hygienic behavior and defense against *Varroa jacobsoni*. *Apidologie* 27 (4), 245–260. <https://doi.org/10.1051/apido:19960407>
- Spivak, M., & Danka, R. G. (2021). Perspectives on hygienic behavior in *Apis mellifera* and other social insects. *Apidologie*, 52, 1–16. <https://doi.org/10.1007/s13592-020-00784-z>
- Spivak, M., & Reuter, G. S. (2001). Resistance to American foulbrood disease by honey bee colonies *Apis mellifera* bred for hygienic behavior. *Apidologie*, 32 (6), 555–565. <https://doi.org/10.1051/apido:2001103>
- Tantillo, G., Bottaro, M., Di Pinto, A., Martella, V., Di Pinto, P., & Terio, V. (2015). Virus Infections of Honeybees *Apis Mellifera*. *Italian journal of food safety*, 4(3), 5364. <https://doi.org/10.4081/ijfs.2015.5364>
- Traynor, K. S., Mondet, F., de Miranda, J. R., Techer, M., Kowalik, V., Oddie, M., Chantawannakul, P., & McAfee, A. (2020). *Varroa destructor*: A Complex Parasite, Crippling Honey Bees Worldwide. *Trends in parasitology*, 36(7), 592–606. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2020.04.004>
- Vu, P.D., Rault, L., Jenson, L.J., Bloomquist, J., & Anderson, T. (2020). Voltage-gated chloride channel blocker DIDS as an acaricide for *Varroa* mites. *Pesticide biochemistry and physiology*, 167, 104603. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2020.104603>
- Xie, X., Huang, Z. Y., & Zeng, Z. (2016). Why do *Varroa* mites prefer nurse bees?. *Scientific reports*, 6, 28228. <https://doi.org/10.1038/srep28228>
- Yew, J. Y., & Chung, H. (2015). Insect pheromones: An overview of function, form, and discovery. *Progress in lipid research*, 59, 88–105. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2015.06.001>
- Zanni, V., Değirmenci, L., Annoscia, D., Scheiner, R.,

& Nazzi, F. (2018). The reduced brood nursing by mite-infested honey bees depends on their accelerated behavioral maturation. *Journal of insect physiology*, 109, 47-54. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2018.06.006>

Ziegelmann, B., & Rosenkranz, P. (2014). Mating disruption of the honeybee mite Varroa destructor under laboratory and field conditions. *Chemoecology*, 24, 137-144. <https://doi.org/10.1007/s00049-014-0155-4>