

蜜蜂抗狄斯瓦螨机制的研究进展^{*}

潘 娇¹ 李志国¹ 吴俪楠² 苏松坤^{1**}

(1. 浙江大学动物科学学院 杭州 310058; 2. 浙江省畜牧兽医局 杭州 310020)

摘 要 狄斯瓦螨 *Varroa destructor* 已蔓延至世界各地, 给养蜂生产带来巨大挑战, 被认为是世界养蜂业的主要威胁。因此, 抗螨机制的研究和抗螨蜂种的培育显得尤为重要, 而掌握蜜蜂的抗螨机制则是成功培育抗螨蜂种的前提条件。本文从行为、生理及分子机制等多个不同角度对国内外蜜蜂抗狄斯瓦螨机制研究的最新进展进行了详细的阐述。尤其是从分子水平研究蜜蜂的抗螨机制对选育抗螨蜂种具有重要意义, 将为利用分子遗传辅助标记筛选方法和先进的生物工程技术并结合传统的育种手段成功培育出具有抗螨性能的优良蜜蜂品系奠定基础。

关键词 蜜蜂, 狄斯瓦螨, 抗螨机制, 选育

Research progress of anti-mite (*Varroa destructor*) in honeybee

PAN Jiao¹ LI Zhi-Guo¹ WU Li-Nan² SU Song-Kun^{1**}

(1. College of Animal Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

2. Animal Husbandry and Veterinary Bureau, Zhejiang Province, Hangzhou 310020, China)

Abstract The global spread of *Varroa destructor*, one of the most destructive apicultural pests, has brought huge challenges to beekeeping. Consequently, research on the tolerance mechanisms and breeding of *Varroa* tolerant honey bees has become particularly important. Mastering tolerance mechanisms has become a prerequisite for the successful cultivation of honey bees. This review summarizes major advances in research on behavioral, physiological and molecular tolerance mechanisms to *Varroa destructor*. It is particularly important to study tolerance mechanisms at the molecular level as this can provide a genetic basis for cultivating tolerant breeds bees with the help of marker-assisted selection and advanced modern bio-engineering technologies, in combination with conventional breeding methods.

Key words honey bee, *Varroa destructor*, tolerance character, selective breeding

狄斯瓦螨 (*Varroa destructor*, 大蜂螨) 是蜜蜂的一种体外寄生螨。原本只寄生于东方蜜蜂体上, 但随着东方蜜蜂和西方蜜蜂在世界范围内的相互引进, 狄斯瓦螨已成为西方蜜蜂的主要病虫害之一。狄斯瓦螨靠吸食蜜蜂的血淋巴生存, 受螨危害的幼虫濒于死亡, 羽化的幼蜂体质衰弱、畸形、寿命缩短, 整个蜂群失去生产能力。此外, 狄斯瓦螨还可作为病原携带者, 传播细菌病和病毒病等, 它能够激活蜜蜂体内的病毒增殖、抑制蜜蜂自身的免疫系统, 使蜂群内一些原本无害的病毒对蜂群也造成极大杀伤力, 加快蜂群的灭亡 (Genersch and Aubert, 2010)。在与东方蜜蜂长期协同进化过程中, 狄斯瓦螨对东方蜜蜂的危害性逐渐降低

至不明显, 而对世界各地西方蜜蜂的危害性却越来越显著, 被认为是世界养蜂业的主要威胁。目前, 大多数的养蜂者都是依赖各种杀螨剂以达到控制螨害的目的, 但这些化学药物的频繁使用不但使蜂螨对杀螨剂产生耐药性, 还增加了螨害防治的成本以及引发了蜂产品中药物残留超标问题。尝试过各种化学或生物方法后发现培育抗螨蜂种才是防治及解决螨害问题的最理想方案, 而培育抗螨蜂种的首要前提是掌握蜜蜂的抗螨机制, 为此, 国内外的相关学者进行了大量的抗螨机制研究。有些蜂群在感染螨害后仍能存活, 表现出良好的抗螨性状, 在对这些具有抗螨性状的蜂群进行深入研究后, 发现其存在一种或多种的行

^{*} 资助项目: 现代农业产业技术体系建设专项资金资助 (nycytx-43-kxj4)、浙江省自然科学基金 (R3080306)。

^{**} 通讯作者, E-mail: susongkun@zju.edu.cn

收稿日期: 2011-03-21, 接受日期: 2011-04-28

为或生理特征并决定其具有抗螨性。至今,已研究的蜜蜂抗螨机制可归纳为行为机制、生理机制及分子机制。其中的抗螨行为机制如蜜蜂的卫生行为和梳理行为等是被普遍认可的,但是仅根据抗螨行为机制进行抗螨蜂种的选育是不完善的,因为蜜蜂的卫生行为和梳理行为受到众多因素(如外界蜜粉源条件、温湿度、群势、其它病虫害等)的影响,很难对它们进行准确判断。此外,对整个蜂群的抗螨行为性状在表达量水平上的准确测定更难以把握。如果我们能够从分子水平掌握蜜蜂的抗螨机制,发现与抗螨性状相关的分子遗传标记,就能够很好地避免这一问题。利用分子遗传辅助标记技术并结合相关的抗螨性状共同选育抗螨蜂种,不但能保证选择的准确性,还可以加快选择速度,大大提高选育抗螨蜂种的成功率。

1 抗螨的行为机制

1.1 卫生行为

蜜蜂的卫生行为是指蜜蜂能够检查、咬开封盖房并清除房内已被病害感染的蜜蜂幼虫的一种行为。一般情况下,若要检查蜂群是否具有卫生行为即是检测蜂群在 24、48 h 后对冷冻致死的封盖房幼虫的清除能力(Gilliam *et al.*, 1983)。这一方法被普遍用于检查蜂群对被蜂螨寄生幼虫的清除能力,并以此评估蜂群的抗螨性能强弱。据研究,除了东方蜜蜂具有较好的卫生行为能力,一些西方蜜蜂也表现出良好的对螨害敏感卫生行为,它们具有良好的清除染螨封盖幼虫的能力,且对染螨工蜂幼虫的卫生行为要比对雄蜂幼虫更加显著(Harris, 2008)。

蜜蜂的卫生行为是如何达到抵抗螨害侵袭效果的呢?具有螨害敏感卫生行为的蜜蜂能够高效识别并有效清除蜂螨。当蜜蜂咬开封盖房并清除房内染螨幼虫时,通常会将蜂螨由封盖房转移至负责清除染螨幼虫的其它工蜂体上,这些蜂螨也因此暴露于整个蜂群而被其它蜜蜂攻击和梳理,并在巢脾上消失。Thakur 等(1997)报道,蜜蜂能够发现、抓住和撕咬正在移动的蜂螨,被清除的蜂螨还有可能在蜜蜂的梳理行为过程中被杀死。此外,蜜蜂的卫生行为还可能通过延长螨害的携带传播周期,影响蜂螨的生长发育及繁殖成功率从而达到抗螨效果。

Navajas 等(2008)研究发现,具螨害敏感卫生行为的蜜蜂与螨害易感蜜蜂的基因表达存在显著差异,尤其是前者中与嗅觉刺激反应有关的基因表达量显著高于后者。最近,相关实验也证实了蜜蜂中存在与卫生行为相关的数量性状位点,且发现蜜蜂卫生行为的相关基因与其嗅觉敏感度有密切关系。但是,将蜜蜂的卫生行为作为选育抗螨蜂种的筛选条件仍存在一些局限性,如通常以检测蜜蜂清除“针扎致死的幼虫”的方法来估计蜜蜂清除“感染螨害的幼虫”的能力,但这一方法的科学性至今还存在争议;蜜蜂的卫生行为还受到外界或蜂箱内环境等众多因素的影响,很难对其进行准确测定;此外,蜜蜂卫生行为性状的遗传变异性还有待于进一步研究。

1.2 梳理行为

蜜蜂的梳理行为分为自我梳理与同伴梳理。很难对蜜蜂的梳理行为进行直接观察,但人们已经从其它一些现象推断出蜜蜂存在梳理行为,如蜂箱底板经常会有蜂螨掉落,且都有明显被蜜蜂下颚咬伤的痕迹。蜜蜂的梳理行为受众多生物学和环境因素的影响,因此在判断蜜蜂梳理行为能力方面存在一定困难。目前,人们大多以工蜂清理巢脾所得废渣中被咬死或咬伤的蜂螨比例作为野外条件下衡量蜜蜂梳理行为能力的唯一标准,但同时这也是一项极为困难和耗费时间的工作,因为蜂箱底板废渣中还会发现一些活着且似乎未受损伤的蜂螨,很难甚至无法确认它们是否受到损伤,是否被蜜蜂梳理过。

蜜蜂的梳理行为可损伤或杀死蜂螨,也可导致蜂螨由蜜蜂体上转移至自我梳理蜜蜂身体的其它部位或其它蜜蜂体上,或使蜂螨直接从蜜蜂体上被清除。Peng 等(1987)研究发现,诱放在东方蜜蜂体上的 98% 蜂螨可在短短几分钟内被蜜蜂清除。此外,人们对东方蜜蜂和西方蜜蜂的梳理行为进行了观察与比较,发现西方蜜蜂的梳理行为能力不及东方蜜蜂,这可能也是东方蜜蜂抗螨性优于西方蜜蜂的原因之一。Arechavaleta-Velasco 和 Guzman-Novoa(2001)通过比较两组原始染螨程度相同的基因多样性蜂群中螨数增长情况发现,蜜蜂的梳理行为是蜂群的重要抗螨机制。在螨数增长缓慢的蜂群中,成年蜂体上的寄生蜂螨明显减少,有很多蜂螨都掉落至蜂箱底板上,且大多数

的蜂螨都被蜜蜂撕咬过。

蜜蜂的梳理行为是一种遗传性状,但是它的遗传变异性还存在争议,以至于无法有效地将这一指标独立应用于大规模育种计划的样品采集和筛选过程中。关于蜜蜂的梳理行为是如何发生的问题,至今仍没有定论。Boecking 和 Spivak (1999) 提出,蜜蜂的同伴梳理行为可能是由一种梳理舞蹈行为引起的,但同时与蜂群中存在的蜂螨的特殊气味也有一定关系,螨害含有与蜜蜂寄主类似的表皮碳氢化合物,能够刺激工蜂更有效识别蜂螨并将其清除。

1.3 其它行为

除了卫生行为和梳理行为,蜜蜂的一些其它行为也有可能导致蜜蜂表现出一定的抗螨性。Morse 等 (1991) 曾提出假说,清洁蜂能够识别巢脾上的蜂螨,将其携带出巢脾并丢弃在蜂箱底板或蜂箱外;另外,寄生在采集蜂体上的蜂螨还有可能在蜜蜂外出采集时被丢弃。Kralj (2004) 研究发现,与其它蜜蜂相比,受螨害感染的俄罗斯蜜蜂蜂群中寄生于成年蜂体上的蜂螨没有返回巢脾(即被蜜蜂丢弃)的比例明显较高,也因此一定程度上解释了俄罗斯蜜蜂的抗螨性。此外,蜜蜂对雄蜂幼虫的“埋葬”行为可能也是蜂螨繁殖发育受限的一个重要因素。Boecking 和 Spivak (1999) 通过观察蜂群中雄蜂房和螨害寄生情况发现,蜜蜂除了利用卫生行为和梳理行为清除雄蜂封盖房中的幼虫来降低螨害的寄生数和繁殖率外,当蜂群中大量的雄蜂幼虫被螨害多次感染后,螨害的繁殖成功率和寄生数增长也会下降,因为被螨害多次感染的雄蜂蛹营养流失多,身体损伤严重,即使封盖期已满却无法打开坚硬的封盖房而被“埋葬”在巢房中,从而使封盖房中的蜂螨也无法离开巢房,最终与寄主幼虫同归于尽。据统计,约有四分之一的蜂螨后代会在这个过程中被杀死。

2 抗螨的生理机制

在具有抗螨性状的蜂群中,除了蜜蜂的某些行为活动使其表现出抗螨性状,蜜蜂或蜂螨本身的一些生理或生物学机制也是导致蜜蜂具有抗螨性的重要因素。

2.1 蜜蜂的发育周期

蜜蜂的发育周期直接影响了封盖房中蜂螨的

繁殖。东方蜜蜂工蜂幼虫的封盖期约为 11 d,海角蜜蜂的封盖期仅为 9.5 d,欧洲蜜蜂封盖期则为 12 d。而狄斯瓦螨从卵发育成具有感染力的成年螨需要 10.5 ~ 11.5 d,因此,欧洲蜜蜂的封盖期更能满足蜂螨的成熟发育条件。瓦螨除了寄生于欧洲蜜蜂雄蜂房内,也可在工蜂房中产卵繁殖,从而对欧洲蜜蜂造成了巨大的危害。Büchler 和 Drescher (1990) 通过实验表明,工蜂幼虫封盖期缩短 10% 可以使瓦螨数量降低 30%。因此,选择封盖期短的蜂种有助于培育出具有抗螨性的蜜蜂品系。但同时需要注意的是,并不是所选蜜蜂的封盖期越短越好,因为封盖期短存在两面性,一方面会影响瓦螨在封盖房中繁殖和发育从而降低蜂群中的成熟瓦螨数量;而另一方面,封盖期短就意味着瓦螨的繁殖周期缩短,相同时间内的螨害繁殖总量增加,从而有可能使封盖期短的积极作用受到影响 (Martin, 1998)。

2.2 蜜蜂幼虫的吸引力

不同蜜蜂品系幼虫对瓦螨的吸引力也不同。有人用蜜蜂幼虫对瓦螨的吸引力来衡量巢房中的瓦螨寄生率,但事实上用它来衡量蜂群中的瓦螨繁殖率似乎也很准确。俄罗斯蜜蜂或其它螨害敏感卫生蜜蜂中的雌成螨不育率明显高于其它蜜蜂,其中有一个原因可能就是俄罗斯蜜蜂幼虫对瓦螨的吸引力较小,无法有效地吸引瓦螨在幼虫巢房中繁殖后代 (Rinderer *et al.*, 2010)。相关实验表明,欧洲蜜蜂幼虫对瓦螨的吸引力是海角蜜蜂幼虫对瓦螨吸引力的 2 倍多 (Guzmán-Novoa *et al.*, 1999)。蜜蜂幼虫缺乏对瓦螨的吸引力,从而使瓦螨繁殖率下降的这一特征将在抗螨蜂种选育过程中发挥一定作用。

蜜蜂幼虫对瓦螨的吸引力强弱似乎与幼虫体内的化学物质有关。王星等 (2007) 通过比较东方蜜蜂幼虫和西方蜜蜂幼虫体内的化学物质发现,东方蜜蜂工蜂幼虫体内的游离氨基酸和保幼激素 III 含量显著高于西方蜜蜂,铜和锌的浓度则较低。而铜和锌恰是动物生长发育和繁殖过程中的重要元素,由于影响了靠吸食蜜蜂幼虫体液生存的瓦螨的生长繁殖,东方蜜蜂表现出较好的抗螨性 (McFarlane, 1976; 王星等, 2007)。如果能够成功发现与瓦螨寄生相关的生理、化学机制,必将对培育抗螨蜂种以及成功防治瓦螨提供重要的理论基

础。所提到的生理、化学机制不仅包括了蜜蜂幼虫体内的化学物质,还可能涉及巢脾和幼虫食物的化学成分,因为蜂蛹中含有用于沉积瓦螨排泄物的化学信息素,幼虫食物中也可能含有激发或抑制瓦螨繁殖的化学物质(Nazzi, 2001)。De Guzman 等(2008)研究表明,俄罗斯蜜蜂蜂群中的巢脾是导致其寄生瓦螨不育性增加的重要因素,它的化学组成无法吸引瓦螨繁殖,从而有效降低了蜂群中雌成螨所产的后代数量。

2.3 蜂螨的繁殖力

蜂螨的繁殖力是影响蜂群中螨数增长的关键因素,也是评价一个蜂群抗螨性强弱的重要指标。蜂螨的生殖率和繁殖力与蜂群中的环境因素及蜜蜂的品系特征存在相关性。有实验表明,具有抗螨性的海角蜜蜂与易感螨害的欧洲蜜蜂中的瓦螨繁殖力存在显著差异。瓦螨繁殖力还受到其它因素的干扰,如蜜蜂的卫生行为和梳理行为及瓦螨在蜜蜂寄主上的携带传播时间均会影响整个生命周期中瓦螨的繁殖成功率。此外,蜂群中的雄蜂幼虫比例也是决定蜂群中瓦螨繁殖成功率的重要因素,瓦螨对雄蜂幼虫表现出明显的偏爱性,这种“偏爱”使雄蜂房中的瓦螨寄生率和繁殖率显著高于工蜂房(李建科等,2005)。东方蜜蜂中,瓦螨在工蜂房中表现出不育性,只在雄蜂房中进行繁殖;西方蜜蜂中,虽然工蜂房中也有发现瓦螨繁殖,但雄蜂房中的瓦螨繁殖率远大于工蜂房中,且雄蜂房中寄生的瓦螨对蜂群所造成的危害更大。

据相关研究表明,瓦螨繁殖力可能与不同蜜蜂品系、不同级型蜜蜂或瓦螨本身的一些生理生化特征以及巢房大小有关。瓦螨体内的保幼激素和蜕皮激素能够调节雌螨体内的卵黄原蛋白合成与代谢,从而在瓦螨繁殖过程中发挥重要作用(Cabrera *et al.*, 2009)。最近, Rosenkranz 等(2009a, 2009b)研究发现,并非所有幼虫巢房内的雌成螨都能成功繁殖,有的雌成螨根本不产卵,有的即使产卵也只能发育成雄螨或不具感染力的非健康雌螨。他们还通过相关实验证明,那些无法成功繁殖后代的雌螨体内几乎都含有精子,且将其转移至其它刚刚封盖的巢房中,有 85% 以上的雌螨都能够成功繁殖后代,因此,瓦螨的繁殖力主要取决于寄主而不是瓦螨本身。瓦螨在刚封盖的巢房中繁殖力较强,在大于 24 h 的工蜂幼虫或大

于 48 h 的雄蜂幼虫巢房内几乎不繁殖,这可能与蜜蜂幼虫的表皮化合物组成有关,因为蜜蜂幼虫体表的某些化合物能够挥发出特殊气味从而抑制或激发瓦螨繁殖,且这些特殊挥发性气味是随着幼虫的发育日龄不同而发生变化的。因此他们推测,根据蜜蜂表皮组成进行筛选合适蜂群并杂交选育将有可能提高欧洲蜜蜂的抗螨性。此外, Piccirillo 和 De Jong(2003)通过相关实验发现,瓦螨寄主巢房的大小也是影响瓦螨繁殖力的重要因子。一定范围内,瓦螨在空间较小的巢房里繁殖能力强,而在较大巢房里的繁殖能力弱,且较大巢房发育的蜜蜂不但个体发育好,生产性能优,抗病抗逆能力也强,因此使用新脾或巢房较大的脾饲养蜜蜂,可以提高蜂群的抗螨性(周婷等,2006)。

3 抗螨的分子机制

蜜蜂基因组测序工作的完成为从分子水平进一步研究蜜蜂的抗螨机制提供了重要依据。如果能够在分子水平掌握蜜蜂的抗螨机制,发现影响蜜蜂抗螨性状的基因,我们就可以通过观察蜜蜂的 DNA 片段而直接筛选出所需的抗螨基因,并利用基因工程技术培育抗螨蜂种。因此,在分子水平研究蜜蜂的抗螨机制,获得抗螨蜂种的分子遗传辅助标记,对培育抗螨蜂种具有重要意义。Hospital(2009)认为,当确定抗螨性显性基因的难度较大、成本较高时,分子遗传辅助标记选择显得尤为重要。蜜蜂的卫生行为和梳理行为等一些性状几乎都是最理想的抗螨性状,但是很难对它们进行准确的定性及定量检测,而分子遗传辅助标记选择则有可能避免这一问题,直接通过确定目标基因的等位位点而加快选择速度和提高选择准确度。

寻找抗螨性状相关基因的方法主要有 2 种。一种方法是利用微阵列技术对抗螨蜜蜂和螨害易感蜜蜂进行研究和比较,找出差异表达的基因,再作进一步分析和验证。微阵列技术的优点是可以从行为和生理水平描述基因表达模式,从而获得与抗螨性状相关的目的基因,缺点是蜜蜂样本的遗传背景差异会影响基因表达,从而使所得实验结果的准确度不够理想。Navajas 等(2008)就通过这种方法对染螨蛹和未染螨蛹的基因表达情况进行了研究,共发现 32 个差异表达基因,在未染螨蛹中,17 个上调基因,15 个下调基因。上调表

达的基因多与调节蜜蜂的神经发育,神经敏感性以及嗅觉发育等有关,它们可能通过调节蜜蜂识别和清除染螨幼虫行为从而影响蜜蜂的抗螨性,当然这一结论还需要进一步研究证实。尽管至今还未完全掌握抑制蜜蜂染螨现象的分子机制,但在未染螨蛹中上调表达的基因中发现了编码酪羟化酶的 *pale* 基因,*pale* 基因同时还是蜜蜂头部多巴胺合成的必需基因,而多巴胺在蜜蜂的头部发挥重要作用,它能够刺激蜜蜂的神经系统敏感性,还包括神经发育、行为与认知、运动活动、学习能力以及行为积极性等方面,这些积极作用均有助于蜜蜂在卫生行为和梳理行为等方面表现出良好的抗螨性 (Vergoz *et al.*, 2007; Navajas *et al.*, 2008)。另一种方法是用数量性状基因座定位 (quantitative trait locus, QTL) 技术在染色体区域寻找影响抗螨性状的相关基因,因为 QTL 技术对所有遗传性状都是适用的,通过研究影响性状表达的数量性状基因的数量及它们的相关效应,估算该基因在染色体上的位置。该方法基于的假设是蜜蜂的抗螨性状受多个基因共同影响,与这些基因相关的分子虽然经历了减数分裂过程,但它与抗螨性状仍存在必然的相关性,同时蜜蜂的遗传图谱显示,蜜蜂的减数分裂重组率显著高于其它的真核生物,这一特点使染色体距离的分辨率变高,从而有助于寻找抗螨性状相关的基因 (Lapidge *et al.*, 2002)。

Zhang 等 (2010) 通过构建双抑制消减杂交库对西方蜜蜂和东方蜜蜂感染狄斯瓦螨后的差异基因表达进行了研究。在双抑制消减杂交库中,他们发现了 289 条高品质序列,且在 26 个重叠群中聚集成 132 个特异性序列簇,还发现了 106 种单态,其中东方蜜蜂中发现 49 种,西方蜜蜂中发现 83 种。通过 BLAST 数据系统,他们还发现 85% 的序列有对应的已知基因,15% 的序列则未见描述。经 GO 分析,将 51 条特异性序列分成不同的功能类别。采用 RT-PCR 技术进一步验证发现,大多数的差异表达基因参与了蜜蜂的物质代谢和神经信号传导过程,这些差异表达基因中,有 8 个基因分别代表不同的调控模式。尤其是诱导瓦螨后,*hex110* 基因在东方蜜蜂中表达上调,在西方蜜蜂中则表达下调,*hex110* 基因能够抑制蜜蜂体内保幼激素的可用性,而保幼激素 III 恰能够影响瓦螨进入幼虫巢房和促进蜂螨的卵黄细胞分化,是刺

激瓦螨繁殖的重要物质。这一实验结果为理解 2 个蜂种对感染狄斯瓦螨的不同分子机制提供了一些信息。

4 展望

长久以来,人们对蜜蜂抗螨机制进行了多方位、深层次的研究,虽然在某些方面也取得了一定成绩,但总的研究进展仍然相对缓慢,仍存在很多空白领域需要进一步研究和探索。随着螨害对世界养蜂所造成的威胁越来越大,人们对抗螨机制和抗螨蜂种的研究变得越来越迫切。目前,已取得的关于抗螨机制的研究成果多为行为水平或生理水平的研究,且许多机制仍遭受质疑,没有得到非常有力的实验事实支持。尤其是国内外关于抗螨的分子机制方面的研究鲜有报道,恰恰掌握抗螨的分子机制又是极为重要的,有助于彻底解开寄主-蜂螨的寄生关系和抗性之谜。此外,要想成功培育抗螨蜂种解决目前的螨害问题,那么从分子水平掌握抗螨机制,找出抗螨性状相关的基因,利用分子遗传辅助标记和基因工程技术选育抗螨新蜂种无疑是一个最有效、最长远的发展方向。

参考文献 (References)

- Arechavaleta-Velasco M, Guzman-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.
- Boecking O, Spivak M, 1999. Behavioral defenses of honey bees against *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie*, 30:141—158.
- Büchler R, Drescher W, 1990. Variance and heritability of the capped developmental stage in European *Apis mellifera* L. and its correlation with increased *Varroa jacobsoni* Oud. infestation. *J. Apicult. Res.*, 29(3):172—176.
- Cabrera AR, Donohue KV, Roe RM, 2009. Regulation of female reproduction in mites: A unifying model for the Acari. *J. Insect Physiol.*, 55(12):1079—1090.
- De Guzman L, Rinderer T, Frake A, 2008. Comparative reproduction of *Varroa destructor* in different types of Russian and Italian honey bee combs. *Exp. Appl. Acarol.*, 44(3):227—238.
- Genersch E, Aubert M, 2010. Emerging and re-emerging viruses of the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Vet. Res.*, 41

- (6):54.
- Gilliam M, Taber III S, Richardson GV, 1983. Hygienic behavior of honey bees in relation to chalkbrood disease. *Apidologie*, 14(1):29—39.
- Guzmán-Novoa E, Vandame R, Arechavaleta ME, 1999. Susceptibility of European and Africanized honeybees (*Apis mellifera* L.) to *Varroa jacobsoni* Oud. in Mexico. *Apidologie*, 30(2/3):173—182.
- Harris JW, 2008. Effect of brood type on *Varroa*-sensitive hygiene by worker honey bees. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 101(6):1137—1144.
- Hospital F, 2009. Challenges for effective marker-assisted selection in plants. *Genetica*, 136(2):303—310.
- Kralj J, 2004. Parasite-host interactions between *Varroa destructor* Anderson and Trueman and *Apis mellifera* L.: Influence of parasitism on fight behaviour and the loss of infested foragers. Johann Wolfgang Goethe University of Frankfurt am Main. 122.
- Lapidge KL, Oldroyd BP, Spivak M, 2002. Seven suggestive quantitative trait loci influence hygienic behavior of honey bees. *Naturwissenschaften*, 89(12):565—568.
- Martin S, 1998. A population model for the ectoparasitic mite *Varroa jacobsoni* in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Ecol. Model.*, 109(3):267—281.
- McFarlane JE, 1976. The influence of dietary copper and zinc on the growth and reproduction of the house cricket. *Can. Entomol.*, 108(4):387—390.
- Milani N, Pechhacker H, Della Vedova G, 1999. Reduced fertility in a European population of *Varroa jacobsoni* Oudemans. *Apidologie*, 30(5):435—436.
- Morse RA, Miksa D, Masenheimer JA, 1991. *Varroa destructor* resistance in the US honey bees. *Am. Bee J.*, 131(7):433—434.
- Navajas M, Migeon A, Alaux C, Magniette ML, Robinson GE, Evans JD, Cros-Arteil S, Crauser D, Le Conte Y, 2008. Differential gene expression of the honey bee *Apis mellifera* associated with *Varroa destructor* infection. *BMC Genomics*, 9(1):1—11.
- Nazzi F, Milani N, Vedova GD, Nimis M, 2001. Semiochemicals from larval food affect the locomotory behaviour of *Varroa destructor*. *Apidologie*, 32(2):149—155.
- Peng YS, Fang YZ, Xu SY, Ge LS, 1987. The resistance mechanism of the Asian honey bee, *Apis cerana* Fabr., to an ectoparasitic mite *Varroa jacobsoni* Oudemans. *J. Invertebr. Pathol.*, 49(1):54—60.
- Piccirillo A, De Jong D, 2003. The influence of brood comb cell size on the reproductive behavior of the ectoparasitic mite *Varroa destructor* in Africanized honeybee colonies. *Gen. Mol. Res.*, 2(1):36—42.
- Rinderer TE, Harris JW, Hunt GJ, De Guzman LI, 2010. Breeding for resistance to *Varroa destructor* in North American. *Apidologie*, 41(3):409—424.
- Rosenkranz P, Aumeier P, Ziegelmann B, 2009. Biology and control of *Varroa destructor*. *J. Invertebr. Pathol.*, 103(Suppl.):96—119.
- Rosenkranz P, Frey E, Odemer R, Mougél F, Solignac M, Locke B, 2009. Variance of the reproduction of the parasitic mite *Varroa destructor* and its significance for host resistance at the individual level. Apimondia Congress. Proceedings des 41. Apimondia-Kongresses. 1—25.
- Thakur RK, Bienefeld K, Keller R, 1997. *Varroa* defense behavior in *Apis mellifera carnica*. *Am. Bee J.*, 137:143—148.
- Vergoz V, Schreurs HA, Mercer AR, 2007. Queen pheromone blocks aversive learning in young worker bees. *Science*, 317(5836):384—386.
- Zhang Y, Liu XJ, Zhang WQ, Han R, 2010. Differential gene expression of the honey bees *Apis mellifera* and *A. cerana* induced by *Varroa destructor* infection. *J. Invertebr. Pathol.*, 56(9):1207—1218.
- 李建科, 张兰, 郭国富, 2005. 利用雄蜂选育抗螨蜂种的潜力. 中国养蜂, 56(9):7—9.
- 王星, 王强, 代平礼, 刘锋, 周婷, 2007. 蜜蜂幼虫血淋巴游离氨基酸和微量元素含量的差异对其抗螨特性的影响. 昆虫知识, 44(6):859—862.
- 周婷, 张青文, 王强, 姚军, 黄双修, 2006. 蜜蜂巢房大小影响狄斯瓦螨的繁殖行为. 昆虫知识, 43(1):89—93.