نشریه علوم دامی

شماره ۱۵۰، بهـار ۱۴۰۵
ص‌ص: ۱۲۱~۱۳۸
(مقاله مروری)

رفتار بهداشتی در زنبورعسل (*Apis mellifera* L.): مزایا و معایب آن

• **عطاله رحیمی** (نویسنده مسئول)

بخش تحقیقات علوم دامی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی کردستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، سنندج، ایران.

تاریخ دریافت : اردیبهشت ۱۴۰۴ تاریخ پذیرش : مرداد ۱۴۰۴

شماره تماس نویسنده مسئول: ۰۹۱۱۹۰۷۴۹۹۵

Email: ata.rahimi@areeo.ac.ir

شناسه دیجیتال (DOI):10.22092/ASJ.2025.369560.2497

چکیده

رفتار بهداشتی زنبورعسل به عنوان یک ویژگی بالقوه مرتبط با مقاومت در برابر آفات و بیماری‌های زنبورعسل به ویژه کنه‌واروآ در نظر گرفته شده و بروز آن در زنبورهای کارگر به مصونیت اجتماعی کلنی‌های زنبورعسل کمک می‌کند. توانایی زنبورهای کارگر در تشخیص و حذف نوزادان مرده یا غیر طبیعی از انتقال و انتشار بیماری‌های نوزادان به داخل کلنی‌ها جلوگیری می‌کند. در طول پنج دهه گذشته، این رفتار به طور گسترده مورد مطالعه قرار گرفته و در چندین برنامه تحقیقاتی مورد اصلاح و بهبود قرار گرفته است. تا دهه ۱۹۹۰، هیچ دیدگاه جدیدی در مورد کارآمدی این رفتار در برابر بیمارهای لوک آمریکایی و لارو گچی وجود نداشته است. در دو دهه اخیر، مطالعات وسیعی در مورد تأثیر بروز رفتار بهداشتی زنبورها در برابر کنه‌واروآ صورت گرفته که این موضوع بحث در مورد کارایی رفتار بهداشتی زنبورها را در برابر این آفت دامن می‌زند. برنامه‌های اصلاح نژادی روی رفتار بهداشتی زنبورها نشان داده‌اند که انتخاب برای یک صفت خاص ممکن است بر سایر صفات نیز تأثیر بگذارد. بنابراین، در این بررسی مزایا و معایب بروز رفتار بهداشتی زنبورها در کلنی، تأثیر آن روی سایر صفات مهم اقتصادی و نتایج مطالعات قبلی در مورد این رفتار را از اواخر دهه ۱۹۹۰ تاکنون مورد بررسی و بحث قرار خواهیم داد. به طور کلی، به نظر می‌رسد مزایای بروز رفتار بهداشتی زنبورها برای کلنی‌ها و پرورش دهندگان زنبورعسل تا حدود زیادی بیشتر از هزینه‌های آن است.

واژه‌های کلیدی: زنبورعسل، رفتار بهداشتی، تأثیرگذاری، لارو گچی، لوک آمریکایی، کنه‌واروآ.

Copyright: © 2025 by the authors. This is an open access, peer-reviewed article published by **Research Journal of Livestock Science** (https://asj.areeo.ac.ir/) and distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited

Research Journal of Livestock Science No 150 pp: 121-138

Hygienic behavior in honey bee (*Apis mellifera L.*): its drawbacks and benefits

By: Ataollah Rahimi[1]
1:Animal Science Research Department, Kurdistan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Sanandaj, Iran Corresponding author email: ata.rahimi@areeo.ac.ir

Received: May 2025 **Accepted: August 2025**

Hygiene behavior of honey bee has been considered as a potential trait associated with resistance to honey bee pests and diseases especially the *Varroa destructor*, and its expression in worker bees contributes to the social immunity of honey bee colonies. The ability of workers to detect and remove unhealthy or dead brood prevents the transmission of brood diseases inside the colony. Over the last five decades, this behavior has been extensively studied and improved in several research and breeding programs. Until the 1990s, there have been no major new insights on the efficiency of this behavior against American foulbrood and chalkbrood. In the last two decades, extensive studies have been conducted on the hygienic behavior of bees against the *Varroa destructor*, fueling the debate regarding the efficiency of hygienic behavior against this parasite. Breeding programs have shown that selection for one particular trait might also affect other traits. Thus, we also review the cost of trade-offs between hygienic behavior and other economically important traits for bee breeders. Generally, the benefits of hygienic behavior seem to largely outweigh its costs for both colonies and bee breeders.

Key words: Honey bee, Hygienic behavior, efficiency, *Varroa destructor*, Chalkbrood; American foulbrood.

مقدمه

حشرات اجتماعی به‌خصوص زنبورعسل (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758) بالاترین درجه سازماندهی اجتماعی را در بین حیوانات خشکی‌زی نشان می‌دهند (Taheri Imam Kandi و همکاران، ۲۰۲۴). تقسیم کار در کلنی‌های آنها توسط یک سیستم طبقاتی پشتیبانی می‌شود. در این سیستم، یک ملکه کار تولیدمثل و تخمریزی را در کلنی انجام می‌دهد که در راستای اجرای این امر توسط کارگرهای عقیم که سایر امور کلنی مثل پرستاری از نوزادان، ساخت لانه، جستجوی غذا و دفاع از کلنی را انجام می‌دهند، حمایت می‌شود. کارایی این سیستم می‌تواند بقاء و تولیدمثل کلنی را افزایش و موفقیت حشرات اجتماعی را بیشتر کند (Spivak و Danka، ۲۰۲۱). با این حال، زندگی در کلنی-ها گاهی ممکن است باعث کاهش توانایی بقاء و تولیدمثل افراد نیز بشود زیرا زندگی داخل کلنی منجر به تماس بیشتر بین افراد و انتقال آفات و بیماری‌ها را تسهیل می‌کند. در حشرات اجتماعی از جمله زنبورعسل، زنبورها سیستم ایمنی فردی خود را با دفاع ایمنی جمعی تقویت کرده و این امر خطر انتقال آفات و بیماری‌ها را در کلنی محدود می‌کنند (Wilson-Rich و همکاران، ۲۰۰۹). برای مثال، رفتار بهداشتی زنبورهای عسل یک سازگاری مهم است که به ایمنی اجتماعی کلنی‌ها کمک می‌کند (Cremer و همکاران، ۲۰۰۷).

رفتار بهداشتی زنبورها به عنوان تشخیص و حذف نوزادان ناسالم یا مرده توسط زنبورهای کارگر در کلنی توصیف می‌شود. تحقیقات اولیه در مورد این رفتار به تأثیر آن بر انتقال لاروهای آلوده به بیماری باکتریایی لاروها (لوک آمریکایی[1]) محدود می‌شود (Rothenbuhler، ۱۹۶۴). با این حال، مطالعات بعدی نشان داد که این رفتار رشد بیماری‌های قارچی نوزادان (Gilliam و همکاران، ۱۹۸۸) و تا حدودی جمعیت آفات منجمله کنه‌ها (به-خصوص کنه‌واروآ (*Varroa destructor* Anderson &

[1] - American foulbrood

(Trueman, 2000) را نیز در کلنی‌های زنبورعسل محدود می‌کند (Boecking و Drescher، ۱۹۹۱؛ Snyder و همکاران، ۲۰۲۴).

مطالعات میدانی مختلفی برای تعیین کمیت بروز رفتار بهداشتی زنبورها در کلنی‌های زنبورعسل طراحی و در سال‌های گذشته اجرا شده است (Buchler و همکاران، ۲۰۱۳). بیشتر این مطالعات از یک پروتکل پیروی می‌کردند: (۱) قسمتی از شان حاوی لارو یا شفیره به صورت مصنوعی آلوده، عفونی یا کشته می‌شد و (۲) پس از یک دوره زمانی مشخص درصد سلول‌های تمیز شده توسط زنبورهای کارگر ارزیابی و ثبت می‌شد. ارزیابی‌های اولیه رفتار بهداشتی زنبورها مستقیماً روی حذف لاروهای تیمار شده با پاتوژن هدف (باکتری، قارچ یا کنه) متکی بودند. ارزیابی‌های دیگری نیز برای تعیین کمیت کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر عوامل بیماری‌زا به طور غیرمستقیم از طریق روش‌های حذف نوزادان کشته‌شده با روش انجماد یا فریز کردن (FKB[2]) و حذف نوزادان کشته‌شده با روش سوزن زدن (PKB[3]) انجام شده است (Newton و Ostasiewski، ۱۹۸۶). این دو روش ارزیابی در مقایسه با بررسی‌های مستقیم، بسیار راحت‌تر و کم هزینه‌تر تشخیص داده شده‌اند (Panasiuk و همکاران، ۲۰۰۸). با این حال، باید احتیاط کرد زیرا حذف نوزادان کشته شده در کلنی همیشه با حذف نوزادان بیمار یا انگلی مرتبط نیست (Palacio و همکاران، ۲۰۱۰؛ Seltzer و همکاران، ۲۰۲۲). همه این ارزیابی‌ها به طور گسترده در برنامه‌های تحقیقاتی در پنج دهه گذشته مورد استفاده قرار گرفته‌اند. از آن جمله می‌توان به نمونه‌هایی شامل زنبورهای بهداشتی Minnesota در ایالات متحده آمریکا، زنبورهای بهداشتی Arbeitsgemeinschaft Toleranzzucht در آلمان و هیبریدهای بهداشتی در چندین کشور اروپایی اشاره کرد. با این حال، مزایای بهبود رفتار بهداشتی زنبورها و اینکه آیا هزینه‌هایی مرتبط با این رفتار در سطح کلنی وجود دارد یا خیر، هنوز مشخص نشده است. مقایسه بین مزایا و هزینه‌های رفتار بهداشتی زنبورها در کلنی مشخص خواهد کرد که آیا گنجاندن بهبود رفتارهای بهداشتی در برنامه‌های اصلاح نژادی زنبورها ارزشمند است یا خیر. بنابراین، در اینجا ما هزینه‌ها و مزایای بالقوه رفتار بهداشتی زنبورها در سطح کلنی را بررسی می‌کنیم و براساس بررسی‌های قبلی انجام شده از اواخر دهه ۱۹۹۰ (Spivak و Gilliam، ۱۹۹۸ a,b؛ Boecking و Spivak، ۱۹۹۹) تا کنون، توصیه‌های لازم را ارائه خواهیم کرد. شواهد قابل توجهی وجود دارد که کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر بیماری‌های لوک آمریکایی و نوزاد گچی[4] را تأیید می‌کنند. چگونه زنبورهای بهداشتی می‌تواند موفقیت تولیدمثل کنه‌واروآ و جمعیت آن را به طور بالقوه در ترکیب با سایر صفات کاهش می‌دهند، نیاز به بررسی بیشتری برای درک این موضوع دارد. به هر حال، در ادامه مطلب دانش فعلی در مورد مزایا و هزینه‌های رفتار بهداشتی زنبورها درکلنی‌های زنبورعسل ارائه خواهد شد.

کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر بیماری لوک

رفتار بهداشتی ابتدا به عنوان مکانیسمی در زنبورها برای مقاومت در برابر بیماری لوک آمریکایی مورد مطالعه قرار گرفت. بیماری لوک آمریکایی یک بیماری بسیار مسری در نوزادان زنبورعسل (لارو) است که توسط باکتری پنی‌باسیلوس لاروا (*Paenibacillus larvae*) ایجاد می‌شود (Hansen و Brodsgaard، ۱۹۹۹). تحقیقات اولیه در مورد این موضوع از دهه ۱۹۳۰ تا ۱۹۷۰ پایه گذاری و نتایج آن اساس مطالعات بعدی را تشکیل داد. تأثیر رفتار بهداشتی زنبورها در برابر بیماری لوک آمریکایی توسط Spivak و Gilliam (۱۹۸۸b) به طور گسترده‌ای بررسی شده است. در این مطالعات، بروز رفتار بهداشتی زنبورها در سطح کلنی عمدتاً از طریق حذف نوزادانی که به صورت مصنوعی با اسپورهای باکتری پنی‌باسیلوس لاروا آلوده شده بودند، ارزیابی شد. بعدها، Spivak و Reuter (۲۰۰۱a) دریافتند که می‌توان از روش حذف نوزادان کشته‌شده با روش انجماد یا فریز کردن برای پرورش موفقیت‌آمیز کلنی‌های مقاوم به این بیماری استفاده کرد.

کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر بیماری لوک آمریکایی به

[2] - Freeze-killed brood
[3] -Pin-killed brood
[4] - Chalkbrood

حذف شفیره‌های آلوده قبل از مرحله عفونی باکتری به ویژه قبل از اسپورزایی در ۱۰ تا ۱۱ روز پس از تفریخ تخم بستگی دارد. لاروها فقط زمانی می‌میرند که باکتری‌ها در درون بدن آنها اسپورزایی کرده باشند. در نتیجه، باکتری‌های عامل این بیماری ممکن است در کلنی‌های بهداشتی با تکثیر محدود و بدون علائم قابل مشاهده هم وجود داشته باشند (Spivak و Reuter ، ۲۰۰۱a). علاوه بر رفتارهای بهداشتی، عوامل دیگری نیز ممکن است در مقاومت زنبورها در برابر بیماری لوک آمریکایی دخیل باشند. برای مثال، گزارش شده است که ژل‌رویال لارو زنبورعسل، رشد عامل بیماری لوک آمریکایی را مهار می‌کند و این پتانسیل بازدارندگی در مراحل مختلف رشد لاروی و کلنی‌ها متفاوت است (Wedenig و همکاران، ۲۰۰۳). علاوه براین، تنوع قابل توجهی در واگیری بیماری لوک آمریکایی در بین سویه‌ها/ژنوتیپ‌های مختلف زیرگونه *P. l. larvae* مشاهده شده است (Genersch و همکاران، ۲۰۰۵). با این حال، Spivak و Gilliam (۱۹۹۸b)گزارش کردند رفتار بهداشتی زنبورها مکانیسم اصلی مقاومت در برابر بیماری لوک آمریکایی است. برخلاف بیماری لوک آمریکایی، مطالعات کمی در مورد کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر بیماری لوک اروپایی (EFB[5]) انجام شده و هیچ نتیجه‌گیری واضحی از آن مطالعات حاصل نشده است. این مطالعات محدود هم در مورد کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر بیماری لوک اروپایی توسط Spivak و Gilliam (۱۹۹۸a) انجام شده از آن زمان هم تاکنون چیزی از نتایج آن منتشر نشده است. این محققان گزارش کردند که حذف شفیره‌های آلوده توسط زنبورهای کارگر احتمالاً برای جلوگیری از شیوع بیماری لوک اروپایی در کلنی غیرضروری است زیرا، عامل بیماری لوک اروپایی، *Melissococcus plutonius*، اسپور تولید نمی‌کند و به همین خاطر بقای کمی در کلنی‌ها دارد و مقاومت و گسترش این بیماری در مقایسه با بیماری لوک آمریکایی در کلنی‌ها بسیار محدود است (Forsgren، ۲۰۱۰).

کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر بیماری لارو گچی

بیماری لارو گچی توسط قارچ *Ascosphaera apis* ایجاد می‌شود. در اثر رشد این قارچ بدن لارو با پوشش میسلیومی پوشانده شده که پس از خشک شدن، کل بدن لارو تبدیل به جسم مومیایی سفید رنگ می‌شود. رفتار بهداشتی به عنوان مکانیسم اصلی مقاومت زنبورها در برابر بیماری لارو گچی نیز توصیف شده است (Gilliam و همکاران، ۱۹۸۸). محققان گزارش کردند عوامل دیگری مثل عوامل فیزیولوژیکی خاص زنبورها (Holloway و همکاران، ۲۰۱۳) و باکتری‌های آنتاگونیست (Omar و همکاران، ۲۰۱۴) نیز در ایجاد مقاومت زنبورها در برابر بیماری لارو گچی دخیل هستند. مطالعات اولیه روی رفتار بهداشتی به عنوان مکانیسم اصلی مقاومت زنبورها در برابر بیماری لارو گچی توسط Spivak و Gilliam (۱۹۹۸a) انجام شده است و تحقیقات روی کارایی این رفتار زنبورها در برابر این بیماری تا ۱۵ بعد از آن ادامه داشته است. همانند بیماری لوک آمریکایی، به نظر می‌رسد کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر لارو آلوده به بیماری لارو گچی به تشخیص زود هنگام لاروهای جوان آلوده بستگی دارد (Invernizzi و همکاران، ۲۰۱۱). بنابراین، با بروز رفتار بهداشتی توسط زنبورها لاروهای آلوده قبل از هاگ‌زایی قارچ حذف می‌شوند که این امر از گسترش بیماری در سراسر کلنی جلوگیری می‌کند.

روش ارزیابی استفاده شده برای تعیین کمیت بروز رفتار بهداشتی، تأثیر زیادی بر نتایج گزارش شده در مقالات منتشر شده دارد. برای مثال، نتایج مطالعات نشان داده است که رفتار بهداشتی زنبورها در مقابله با بیماری لارو گچی هنگام اندازه‌گیری حذف لاروهای مومیایی شده (Gilliam و همکاران، ۱۹۸۳) یا حذف لاروهای کشته شده با روش سوزن (Invernizzi و همکاران، ۲۰۱۱) مؤثر بوده است. اما براساس نتایج مطالعات دیگری، همبستگی معنی‌داری بین حذف نوزادان کشته شده به روش فریز کردن توسط زنبورها با مقاومت در برابر بیماری لارو گچی مشاهده نشد (Spivak و Gilliam، ۱۹۹۳). نتایج پژوهش

[5] - European foulbrood

دیگری نشان داد ارزیابی روش حذف نوزادان کشته شده به روش فریز کردن برای انتخاب و پرورش کلنی‌های بهداشتی بدون داشتن علائم بالینی بیماری نوزاد گچی کارآمد است (Spivak و Reuter، ۲۰۰۱a). در عمل، ممکن است تحریکات ایجاد شده در زنبورها برای حذف نوزادان کشته شده به روش فریز کردن در مقایسه با حذف نوزادان مومیایی شده به دلیل آلودگی به بیماری لارو گچی و حذف نورادان کشته شده به روش سوزن خیلی کمتر باشد. صرف نظر از روش ارزیابی، کلنی‌ها باید با قارچ *Ascosphaera apis* به چالش کشیده شوند تا وضعیت مقاومت آنها در برابر بیماری لارو گچی مشخص شود. از طرف دیگر، مطالعات بعدی نشان داده است که یک ترکیب فرار، فنتیل استات، از لاروهای آلوده به قارچ *Ascosphaera apis* منتشر می‌شود که این ترکیب رفتار بهداشتی زنبورها را القاء می‌کند که این موضوع لازم است در یک بررسی اختصاصی‌تر مورد مطالعه قرار گیرد (Swanson وهمکاران، ۲۰۰۹). برای درک کامل فرآیند بازرسی، برداشتن درب سلول شفیرگی و حذف نوزاد گچی شده، Palacio و همکاران (۲۰۱۰) زنبورهای علامت‌گذاری شده را به صورت جداگانه در کلنی‌های بهداشتی و غیربهداشتی مورد مشاهده قرار دادند. همانطور که انتظار می‌رفت هر سه کار (بازرسی، برداشتن درب سلول شفیرگی و حذف نوزاد گچی) توسط درصد بالاتری از زنبورهای بهداشتی در مقایسه با زنبورهای غیربهداشتی انجام شد. همچنین، زنبورهای بهداشتی در مقایسه با زنبورهای غیر بهداشتی، لاروهای گچی شده را سریع‌تر تشخیص دادند. این شروع سریع‌تر کارها توسط زنبورهای بهداشتی منجر به این موضوع شد که کل فرآیند (بازرسی، برداشتن درب سلول و حذف نوزاد گچی) به زمان کمتری برای تکمیل شدن نیاز داشته باشد. بنابراین، منجر به مقاومت بیشتر آنها در برابر بیماری لارو گچی شد.

کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر کنه‌واروآ

کنه‌واروآ انگل خارجی زنبورعسل معمولی است. میزبان اصلی آن زنبورعسل شرقی (*Apis cerana* Fabricius, 1793) است و در ابتدا فقط محدود به این گونه زنبورعسل بود اما بعداً از طریق نقل و انتقالات کندو، ملکه و سایر اداوات زنبورداری به گونه *Apis mellifera* منتقل شد و در حال حاضر در تمام مناطق زنبورداری دنیا پراکنده شده است. امروزه، کنه‌واروآ به یک مشکل عمده برای کلنی‌های زنبورعسل معمولی تبدیل شده و به عنوان بزرگ‌ترین تهدید برای صنعت زنبورداری دنیا در نظر گرفته می‌شود (Dietemann و همکاران، ۲۰۱۳؛ Ramsey و همکاران، ۲۰۲۱؛ Rahimi و Parichehreh ، ۲۰۲۴a؛ Rahimi و همکاران، ۲۰۲۵). کنه‌واروآ روی میزبان اصلی خود، زنبورعسل هندی، خسارت چندانی ندارد و رابطه میزبان- انگلی متعادلی دارند از دلایل این امر می‌توان به تولیدمثل محدود انگل روی میزبان، رفتارهای دفاعی میزبان مانند رفتارهای نظافتگری، بهداشتی (Boecking و Spivak، ۱۹۹۹) و مسدود کردن منافظ درب سلول شفیرگی (Rath، ۱۹۹۲، ۱۹۹۹) توسط زنبورهای کارگر این گونه‌ی زنبورعسل اشاره کرد. مسدود کردن منافظ درب سلول شفیرگی برای عدم خروج زنبور از آن سلول یک توانایی خاص در زنبورهای کارگر گونه زنبورعسل هندی است. این رفتار زمانی اتفاق می‌افتد که شفیره زنبورهای نر این گونه توسط تعداد زیادی کنه آلوده شده باشند که زنبورهای کارگر این گونه با مسدود کردن منافظ درب سلول شفیرگی و پلمپ کردن آن از خروج شفیره زنبور نر و کنه‌های بالغ از سلول جلوگیری می‌کنند. در نتیجه، کنه‌ها در سلول به همراه شفیره‌ی نر می‌میرند و بدین ترتیب زنبورها با بروز این رفتار از آلودگی بیشتر کلنی توسط کنه‌واروآ جلوگیری می‌کنند (Boecking، ۱۹۹۹). اخیراً، در مطالعه‌ای مکانیسم مقاومت دیگری به نام آپوپتوز اجتماعی[6] در زنبورعسل هندی کشف شده است (Page و همکاران، ۲۰۱۶). این مکانیسم شامل حساسیت بالای زنبورهای کارگر نابالغ زنبورعسل هندی به کنه‌واروآ است که منجر به مرگ شفیره‌های کارگر و حذف بعدی آنها از طریق رفتار بهداشتی زنبورهای کارگر این گونه زنبورعسل می‌شود.

تولیدمثل کنه‌واروآ در گونه زنبورعسل *A. cerana* به شدت محدود است زیرا تولیدمثل این کنه فقط روی نوزادان زنبور نر که در ماه‌های خاصی از سال پرورش داده می‌شوند، انجام می‌گردد.

[6] - Social apoptosis

در حالیکه، در گونه زنبورعسل *A. mellifera*، که به طور موثری روی شفیره‌های کارگر نیز تولیدمثل می‌کند (Boot و همکاران، ۱۹۹۷). عدم تولیدمثل کنه روی شفیره‌های کارگر زنبورعسل گونه *A. cerana* برای توضیح رابطه همزیستی بین زنبورعسل گونه *A. cerana* و کنه‌واروآ کافی است (Fries و همکاران، ۱۹۹۴). در مقابل، اکثر کلنی‌های زنبورعسل گونه *A. mellifera* به سرعت توسط جمعیت کنه‌واروآ از بین می‌روند. برای جلوگیری از تلفات سنگین کلنی‌ها، استفاده دوره‌ای از کنه‌کش‌ها توسط زنبورداران ضروری است. یک راه حل پایدارتر، پرورش انتخابی زنبورهای عسل مقاوم به کنه‌واروآ است (Rahimi و Parichehreh ، ۲۰۲۴b). این مقاومت به عنوان توانایی یک کلنی در جلوگیری از رشد جمعیت کنه تعریف می‌شود (Harbo و Harris، ۲۰۰۹). در میان صفاتی که می‌توانند به طور بالقوه توانایی مقاومت طبیعی در زنبورها را فراهم کنند، رفتار بهداشتی احتمالاً بیشترین تاثیر را داشته و به طور گسترده در برنامه‌های اصلاح نژادی مورد بررسی قرار گرفته است. هرچند کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر کنه‌واروآ همچنان یک موضوع بحث برانگیز است.

براساس نتایج مطالعات Spivak، (۱۹۹۶)، Spivak و Reuter، (۱۹۹۸) و Boecking و Spivak، (۱۹۹۹)، فرض بر این است که رفتار بهداشتی زنبورها از چهار مسیر در مقاومت کلی کلنی نسبت به کنه‌واروآ نقش دارد (۱)- کنه‌های نابالغ با جدا شدن از شفیره‌ها می‌میرند و بدین ترتیب تعداد فرزندان زنده کنه به ازای هر کنه بالغ کاهش می‌یابد، (۲)- دوره فورتیک[۷] کنه‌های ماده بالغ طولانی‌تر می‌شود، (۳)- مرگ و میر کنه‌های بالغ هنگام فرار از سلول شفیرگی (مثلاً از طریق رفتار نظافتگری) افزایش می‌یابد و (۴)- کنه‌هایی که شفیره میزبان را از بین بردند، هنگام هجوم مجدد به شفیره جدید در مرحله تولیدمثلی صحیح نیستند و در نتیجه این کنه‌های مهاجم مجدد تمایلی به تولیدمثل موفقیت‌آمیز ندارند (Kirrane و همکاران، ۲۰۱۱). همه این مسیرها بر این فرض استوارند که زنبورهای کارگر گونه *A. mellifera* قادر به شناسایی و حذف مؤثر شفیره‌های آلوده به کنه‌واروآ هستند. با این حال، شواهدی وجود دارد که تأثیر رفتار بهداشتی زنبورهای کارگر گونه *A. mellifera* را در کنترل کنه‌واروآ تأیید و یا رد می‌کند. برای مثال، Flores و همکاران (۲۰۰۱) گزارش کردند که زنبورهای کارگر گونه *A. mellifera* قادر به حذف حتی ۱ ٪ شفیره‌های کارگر آلوده شده به صورت مصنوعی با یک کنه در طول یک دوره ۲۴ ساعته نبودند. افزایش قابل توجه در پاسخ به حذف شفیره‌های آلوده تنها زمانی مشاهده شد که دو یا سه کنه در هر سلول شفیرگی وجود داشت (به ترتیب ۸ و ۱۶/۶ ٪ حذف شفیره آلوده). این نتایج ممکن است تحت تأثیر چندین امر متناقض قرار گیرد. (۱)- احتمالاً دوره ۲۴ ساعته برای بررسی تاثیر رفتار بهداشتی زنبورها خیلی کوتاه باشد، (۲)- شفیره‌ها در مرحله‌ی پایانی شفیرگی آلوده شده باشند و (۳) تعداد کم کلنی-های مورد مطالعه (فقط شش کلنی). طی انجام چهار آزمایش مشابه، Boecking و همکاران (۲۰۰۰) نرخ حذف شفیره‌های آلوده کارگر نسبتاً بالاتری را گزارش کردند که میانگین آنها از ۱۴/۹ ± ۱۶/۷ تا ۱۹/۳ ± ۳۲/۴ ٪ متغیر بود. در این مطالعه، شفیره-های سن صفر تا ۶ ساعت بعد از درپوش گذاری درب سلول را با برداشتن گوشه‌ای از درب سلول و اضافه کردن کنه آلوده کردند و حذف محتویات سلول آلوده را ۱۰ روز پس از عملیات آلوده کردن سلول در جمعیت‌هایی با تعداد ۵۵ تا ۹۲ کلنی ثبت کردند. این مقایسه نشان داد که شرایط مختلف مورد استفاده در ارزیابی‌ها ممکن است منجر به نتیجه‌گیری‌های متناقض شود. شرایط مورد استفاده در مطالعه Boecking و همکاران (۲۰۰۰) بسیار نزدیک‌تر به شرایط مزرعه/ زنبورستان بود و نشان داد که رفتار بهداشتی زنبورها برای بخش قابل توجهی از سلول‌های آلوده کارآمدتر است. به‌طور غیرمنتظره‌ای، de Guzman و همکاران (۲۰۱۵) با اجرای مطالعه مشابه، نرخ حذف شفیره‌های آلوده کارگر بالاتری را در کلنی‌های زنبورعسل ایتالیایی(۷/۳ ± ۶۱/۹ ٪) و روسی (۲ ± ۸۷/۹ ٪) پس از گذشت ۸ روز از آلوده شدن گزارش کردند. این نرخ بالای حذف شفیره‌های آلوده تا حدودی با نحوه‌ی علامت‌گذاری کنه‌ها در این مطالعه مرتبط بود. علاوه بر شرایط آزمایش، عوامل دیگری نیز ممکن است در تنوع حذف

[۷] - Phoretic

شفیره‌های آلوده به کنه‌واروآ ارتباط داشته باشند. برای مثال، نتایج مطالعات Schoning و همکاران (۲۰۱۲) نشان داد حضورکنه‌های ناقل ویروس تغییر دهنده شکل بال (DWV[8]) در حجره‌ها باعث افزایش نرخ حذف کنه توسط زنبورهای کارگر می‌شود.

در مطالعات مختلف نقش رفتار بهداشتی زنبورها در ایجاد مقاومت آنها در برابر کنه‌واروآ با تعیین کمیت همبستگی بین تعداد کنه‌ها و رفتار بهداشتی زنبورها نسبت به نوزادان کشته‌شده بررسی شده است. در برخی مطالعات، همبستگی منفی معناداری بین تعداد کنه‌های روی زنبورها و بروز رفتار بهداشتی زنبورها مشاهده شد. این همبستگی از متوسط (مثلاً r = -0.42؛ Muli و همکاران، ۲۰۱۴) تا بالا (مثلاً r = -0.96؛ Pinto, و همکاران، ۲۰۱۲) به ترتیب با استفاده از ارزیابی حذف نوزادان کشته شده به روش فریز کردن و حذف نوزادان کشته شده به روش سوزن زدن متغیر بود. نتایج یک مطالعه‌ای در دهه (۱۹۹۰) نشان داد که حذف نوزادان آلوده به کنه با حذف نوزادان مرده همبستگی ضعیفی دارد (Boecking و Drescher، ۱۹۹۲).

مطالعات مشابهی در یک دوره طولانی‌تر برای بررسی رابطه بین رفتار بهداشتی زنبورها در مقابل نوزادان کشته‌شده و رشد جمعیت کنه‌ها انجام شد. نتایج نشان داد تنها در صورتی می‌توان رفتار بهداشتی زنبورها را به عنوان یک مکانیسم مقاومت در برابر کنه-واروآ در نظر گرفت که به طور قابل توجهی مانع رشد جمعیت کنه‌ها شود. در اینجا، دوباره مطالعات مختلف نتایج متضادی را نشان دادند. در یک مطالعه‌ای، Mondrag و همکاران (۲۰۰۵) نشان دادند رفتار بهداشتی کلنی‌هایی که روش ارزیابی انتخاب آنها از طریق حذف نوزادان کشته شده به روش فریز کردن انجام شده است تغییرات در اندازه جمعیت کنه‌ها را در طول یک سال نشان نمی‌دهند. این محققان گزارش کردند تنها دو مکانیسم مهم بر رشد جمعیت کنه‌ها تأثیرگذار هستند که این دو مکانیسم شامل باروری کنه‌ها و رفتار نظافتگری زنبورها بود که قبلا هم توسط Harbo و Hoopingarner، (۱۹۹۷) گزارش شده بود. با این حال، در این مطالعات، هیچ کلنی "بسیار بهداشتی"مشاهده نشد (یعنی قادر به حذف ۹۵ ٪ نوزادان مرده در طی ۴۸ ساعت). در مقابل، Al Toufailia و همکاران (۲۰۱۴) همبستگی منفی معنی‌داری (r2 = 0.19) را بین حذف نوزادان کشته شده به روش فریز کردن و رشد جمعیت کنه‌ها در طول تقریباً یک سال گزارش کردند. این محققان گزارش کردند این رابطه کاملاً به دلیل تأثیر چند کلنی بسیار بهداشتی (به عنوان داده‌های پرت) بوده است. این نتایج نشان می‌دهد که ممکن است آستانه‌ای وجود داشته باشد که بالاتر از آن، توانایی حذف نوزادان مرده با توانایی حذف نوزادان آلوده به کنه مرتبط باشد. همچنین، این آستانه توضیح می‌دهد که چرا رشد جمعیت کنه‌ها فقط در کلنی‌های بسیار بهداشتی با مشکل مواجه می‌شود. در مطالعه دیگری، Spivak وReuter (۲۰۰۱b) همچنین گزارش کردند که کلنی‌های بهداشتی که انتخاب آنها براساس ارزیابی حذف نوزادان کشته شده به روش فریز کردن صورت گرفته است در مقایسه با کلنی‌های تجاری تا یک سال بدون درمان کنه‌های کمتری روی زنبورهای بالغ و نوزادان کارگر داشتند. با این حال، این محققان کلنی‌های بهداشتی را تنها براساس ارزیابی حذف نوزادان کشته شده به روش فریز کردن در مطالعه حاضر انتخاب نکرده بودند بلکه این انتخاب براساس صفات دیگری نیز از جمله توانایی زمستانگذرانی کلنی، قدرت کلنی در بهار و عدم وجود بیماری نوزادان در کلنی‌ها انجام شده است. این عوامل ممکن است مستقل از رفتار بهداشتی، در افزایش یا کاهش تعداد کنه‌ها در کلنی‌ها نقش داشته باشند. علاوه بر این، این مطالعه تنها برای آزمایش اینکه آیا کلنی‌های بهداشتی قادر به کاهش رشد جمعیت کنه‌ها هستند یا خیر، طراحی نشده بود. در نهایت، این محققان گزارش کردند که انتخاب کلنی بهداشتی تنها براساس روش ارزیابی حذف نوزادان کشته شده به روش فریز کردن نمی‌تواند کلنی‌هایی را ایجاد کند که بدون کنترل کنه‌واروآ به طور نامحدود زنده بمانند. نتایج مطالعات دیگری نشان داد که کلنی‌های بهداشتی در مقایسه با کلنی‌های غیر بهداشتی تعداد کنه کمتری روی زنبورهای بالغ و نوزادان داشتند که در نتیجه پیشنهاد شد با انتخاب و پرورش کلنی‌های بهداشتی می‌توان مقاومت نسبی در کلنی‌ها نسبت کنه-

[8] - Deformed Wing Virus

واروآ ایجاد و مصرف سموم کنه‌کش را در زنبورستان‌ها کاهش داد (Taheri Imam Kandi و همکاران، ۲۰۲۳؛ Rahimi و Parichehreh، ۲۰۲۴b).

علیرغم افزایش تعداد مطالعات در این زمینه، هنوز کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر کنه‌واروآ به طور قاطع مشخص نیست. علت اصلی این اختلاف نظرها احتمالاً استفاده مرسوم از روش‌های ارزیابی حذف نوزادان کشته شده (ارزیابی براساس روش‌های PKB و FKB) برای استنباط رفتار بهداشتی زنبورها در برابر کنه‌واروآ است. Danka و همکاران (۲۰۱۳) گزارش کردند زمانیکه تعداد کنه‌ی کمی در کلنی‌ها وجود دارد در این شرایط به نظر می‌رسد لاین‌های بهداشتی پرورش‌یافته براساس این سنجش‌ها (انتخاب لاین‌های بهداشتی براساس روش‌های ارزیابی PKB و FKB) نمی‌توانند در حذف نوزادان آلوده به کنه در کلنی‌ها کارآمد باشند. علاوه براین، این محققان بیان کردند انتخاب کلنی‌های بهداشتی براساس این دو روش ممکن است قادر به انتخاب مطلوب و ایجاد کلنی‌های مقاوم به کنه‌واروآ که قادر به زنده ماندن بدون درمان‌های دوره‌ای هستند، نباشند. در واقع، استفاده مکرر از این سنجش‌ها (روش‌های ارزیابی PKB و FKB) برای انتخاب مطلوب کلنی‌های بهداشتی باعث کمبود دانش در مورد کارایی واقعی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر کنه-واروآ شده است. تعیین کمیت حذف شفیره‌هایی که به طور مصنوعی با یک کنه در هر سلول آلوده شده‌اند، ممکن است زمان‌بر باشد؛ بنابراین، در این مورد بهترین روش سنجش براساس روش PKB و FKB است. امید است که روش‌های ارزیابی جدید رفتار بهداشتی زنبورها به گونه‌ای طراحی شوند که این نوع رفتار را بهتر شبیه‌سازی کنند و در عین حال به اندازه کافی ساده و سریع باشند تا امکان استفاده از آنها در برنامه‌های اصلاح نژادی فراهم شود. چنین روش‌هایی منجر به فنوتیپ‌های دقیق‌تری می‌شوند که می‌توانند به بهبود انتخاب به کمک نشانگر، چه با استفاده از رویکردهای ژنومی (Tsuruda و همکاران، ۲۰۱۲) و چه با استفاده از رویکردهای پروتئومیکی (Guarna و همکاران، ۲۰۱۵) کمک کنند.

ارتباط رفتار بهداشتی با رفتار Varroa Sensitive Hygiene (VSH)

یک صفت مرتبط با رفتار بهداشتی که برای افزایش مقاومت زنبورها در برابر کنه‌واروآ در پروژه‌های اصلاح نژادی مورد انتخاب قرار گرفته است، صفت Suppression of mite reproduction (SMR) است. به طور خاص، کلنی‌ها براساس موفقیت پایین تولیدمثل کنه (ناباروری) روی نوزادان کارگر براساس این صفت انتخاب می‌شوند (Harbo و Hoopingarner، ۱۹۹۷). پس از سال‌ها انتخاب، Ibrahim و Spivak (۲۰۰۶) لاین‌های SMR و بهداشتی (HYG) (انتخاب شده براساس روش ارزیابی FKB) را با هم مقایسه کردند. این محققان گزارش کردند که موفقیت تولیدمثل کنه در کلنی‌های SMR در مقایسه با کلنی‌های HYG کمتر است. همچنین، این محققان نشان دادند که حذف شفیره‌های آلوده به کنه در کلنی-های SMR در مقایسه با کلنی‌های HYG به طور قابل توجهی بیشتر است. در مطالعه دیگری، Harbo و Harris (۲۰۰۵) با بررسی مکانیسم مسئول SMR نشان دادند که موفقیت پایین تولیدمثل کنه در کلنی‌های SMR عمدتاً توسط نوعی رفتار بهداشتی که شفیره‌های آلوده به کنه‌های تخمگذار را هدف قرار می‌دهد، ایجاد می‌شود. بعداً اسم صفت SMR توسط Harris (۲۰۰۷) به Varroa Sensitive Hygiene (VSH) تغییر داده شد که این رفتار VSH بر مکانیسم اصلی مسئول SMR تمرکز دارد. با این حال، مکانیسم‌های دیگری نیز در موفقیت پایین تولیدمثل کنه‌ها (یا ناباوری کنه) در لاین‌های نوزاد SMR نقش دارند که این عوامل یکی از دلایل تغییر نام صفت SMR به VSH است. برای مثال، اگر به زنبورهای کارگر کلنی‌های SMR اجازه داده نشود که نوزادان آلوده را از بین ببرند، کنه‌ها روی نوزادان کلنی SMR همچنان موفقیت تولیدمثلی به طور قابل توجه پایین‌تری را در مقایسه با نوزادان کلنی‌های HYG نشان می‌دهند (Ibrahim و Spivak، ۲۰۰۶). این امر نشان می‌دهد که احتمالاً اثر نوازد با یک مکانیسم فیزیولوژیکی خاص با

کاهش تولیدمثل کنه مرتبط است. همچنین، مشخص شده است که شانه مومی ساخته شده توسط زنبورهای عسل روسی (RHB[9]) در کاهش موفقیت تولیدمثل کنه‌ها نقش دارد احتمالاً این کاهش به دلیل ترکیبات بازدارنده در شانه مومی و هم از نوزادان باشد (de Guzman و همکاران، ۲۰۰۸). علاوه بر این، در تلاقی بین لاین‌های HYG و SMR، کلنی‌های هیبرید HYG/SMR در مقایسه با کلنی‌های HYG حاوی کنه‌های کمتری (هم روی زنبورهای بالغ و هم داخل سلول نوزادان) بودند (Ibrahim و همکاران، ۲۰۰۷). این نتایج نشان می‌دهد که اصلاح کلنی‌های زنبورعسل براساس صفت SMR در برابر کنه‌واروآ ممکن است نه تنها منجر به بهبود رفتار SMR زنبورها در جهت کاهش تولیدمثل کنه روی نوزادان آلوده بلکه منجر به بهبود چندین صفت دیگر نیز می‌شود.

مطالعات Harris و همکاران در سالهای (۲۰۰۹ و ۲۰۱۰) نشان داد رابطه بین موفقیت پایین تولیدمثل کنه‌ها و حذف بهداشتی شفیره‌های آلوده به کنه در کلنی‌های SMR/VSH پیچیده‌تر از آن چیزی است که قبلاً تصور می‌شد. این محققان گزارش کردند که کلنی‌های VSH مسلماً نوزادان آلوده به کنه را حذف می‌کنند، چه کنه‌ها با موفقیت تولیدمثل کرده باشد یا نکرده باشد. اگرچه فرضیه VSH مرتبط با باروری کنه را نمی‌توان به طور کامل رد کرد اما فرضیه‌های دیگری باید در این راستا آزمایش شوند (Harris و همکاران، ۲۰۱۰). به طور خاص، برداشتن درب سلول‌های شفیرگی توسط زنبورهای کارگر بهداشتی احتمالاً تولیدمثل کنه را از طریق یک یا چند مورد زیر مختل می‌کند: (۱): باز کردن درپوش سلول شفیره آلوده توسط زنبورهای کارگر VSH تولیدمثل کنه بارور موجود در سلول را مختل می‌کند (Harris و همکاران، ۲۰۱۰؛ Rinderer و همکاران، ۲۰۱۰)، (۲): احتمالاً کنه‌هایی که از سلول‌های بدون درپوش شفیرگی فرار می‌کنند یا خارج می‌شوند پس از حمله مجدد به شفیره میزبان جدید، قادر به تولیدمثل موفقیت‌آمیز نباشند (Harris و همکاران، ۲۰۱۰؛ Kirrane و همکاران، ۲۰۱۱) و (۳) احتمالاً کنه‌ها روی شفیره میزبان در سلول‌های درپوش برداری شده که دوباره توسط زنبورهای کارگر درپوش‌گذاری می‌شوند قادر به تولیدمثل نباشند (Harris و همکاران، ۲۰۱۰؛ Kirrane و همکاران، ۲۰۱۱). در پژوهشی دیگر، Kirrane و همکاران (۲۰۱۱) گزارش کردند ناهمزمانی بین مرحله رشد شفیره و وضعیت تولیدمثلی کنه بر موفقیت تولیدمثلی کنه‌ها تأثیر می‌گذارد که این امر از فرضیه‌های بالا (فرضیه ۲ و ۳) پشتیبانی می‌کند. با این حال، هنوز هیچ مدارک معتبری وجود ندارد که نشان دهد این رفتار درپوش برداری سلول‌های شفیره و درپوش گذاری مجدد آن (و ناهمزمانی بعدی بین مراحل) مسئول ناباروری کنه در کلنی‌های SMR/VSH هست. بنابراین، در حال حاضر مشخص نیست که دقیقاً چگونه رفتار بهداشتی زنبورها نسبت به کنه‌واروآ باعث کاهش موفقیت تولیدمثلی کنه‌ها یا ناباروری کنه در کلنی‌های SMR/VSH می‌شود.

رفتار VSH ترکیبی امیدوارکننده از صفات برای افزایش مقاومت زنبورهای عسل در برابر کنه‌واروآ است (Danka و همکاران، ۲۰۱۶) و درک دقیق ارتباط این رفتار با موفقیت پایین تولیدمثل کنه‌ها (یا ناباروری کنه) به چگونگی کمیت رفتار VSH در یک کلنی کمک می‌کند (Danka و همکاران، ۲۰۱۶). مطالعات قبلی معمولاً رفتار VSH را با اندازه‌گیری تأثیر آن بر تولیدمثل کنه و رشد جمعیت کنه تعیین کرده‌اند نه با اندازه‌گیری خود رفتار VSH. در ابتدا، رفتار SMR/VSH با اندازه‌گیری درصد کنه‌های نابارور در کلنی‌هایی که قبلاً براساس رشد کم جمعیت کنه در آنها انتخاب صورت گرفته بود، تعیین شد (Harbo و Harris، ۲۰۰۵؛ Harris، ۲۰۰۷). نرخ تخم‌گذاری کنه نیز برای اصلاح انتخابی کلنی‌ها براساس رفتار VSH پیشنهاد شده است (Harbo و Harris، ۲۰۰۹). در یک مطالعه‌ای، Villa و همکاران (۲۰۰۹) یک روش ساده برای تعیین کمیت رفتار VSH با اندازه‌گیری تغییر در آلودگی یک شان آلوده شده به طور طبیعی در طول یک هفته بررسی، توسعه و ارائه دادند. از آن زمان تاکنون، این روش در مطالعات متعددی برای بررسی رفتار VSH مورد استفاده قرار گرفته است و به عنوان روش اصلی برای تعیین کمیت رفتار VSH در کلنی‌های زنبورعسل توصیه شده است

[9] - Russian honey bee

(Kirrane و همکاران، ۲۰۱۵؛ Tsuruda و همکاران، ۲۰۱۲؛ Rinderer و همکاران، ۲۰۱۰).

با نگاهی به تاریخچه اصلاح کلنی‌های VSH و ویژگی‌های استفاده شده برای ارزیابی آن، ممکن است این سوال پیش بیاید که چرا رفتار VSHبه عنوان حذف بهداشتی نوزادان آلوده به کنه‌واروآ تعریف شده است، اما هرگز کمیت آن با اندازه‌گیری حذف بهداشتی نوزادان آلوده به کنه (به صورت مصنوعی) تعیین نشده است. در یک پژوهشی، Harbo و Harris (۲۰۰۹) گزارش کردند که انتخاب کلنی‌ها صرفاً براساس حذف بهداشتی نوزادان آلوده به کنه (که قرار است تعریف رفتار VSH باشد) ممکن است منجر به شناسایی عناصر تعیین‌کننده رفتار VSH، یعنی (۱) حذف شفیره‌های آلوده و (۲) عدم حذف شفیره‌های آلوده به کنه‌هایی که تخم نمی‌گذارند، نشود. بنابراین، حذف بهداشتی نوزادان آلوده لزوماً به وضعیت تولیدمثل کنه بستگی ندارد (Harris و همکاران، ۲۰۰۹، ۲۰۱۰)، بنابراین تعریف فعلی در مورد رفتار VSH گیج کننده است زیرا هم ویژگی رفتاری بالغین (یعنی حذف بهداشتی نوزادان آلوده به کنه) و هم اثرات ناشی از این ویژگی (در مورد تولیدمثل و جمعیت کنه) را در بر می‌گیرد.

شاید اکنون زمان آن رسیده باشد که تعریف رفتار VSH را فقط به حذف بهداشتی نوزادان آلوده به کنه محدود کنیم. این امر همچنین از گنجاندن سایر ویژگی‌های مؤثر در موفقیت پایین تولیدمثل کنه (مثلاً ویژگی‌های مرتبط با اثر نوزاد) و سایر ویژگی‌های مؤثر در رشد پایین جمعیت کنه جلوگیری می‌کند. رفتار VSH نباید به عنوان یک اصطلاح عمومی به ترکیبی از صفات موثر در حذف نوزادان آلوده اشاره داشته باشد. در مطالعه اخیر، Harris و همکاران (۲۰۱۰) حتی اظهار داشتند که اصلاح رفتار VSH در آینده باید روی حذف شفیره‌های آلوده به کنه متمرکز شود. نتایج حاصل از انتخاب اخیر رفتار VSH بر اساس این معیار حذف نشان می‌دهد که احتمالاً صفات دیگری در کاهش تولیدمثل کنه‌ها موثر هستند که تا الان شناسایی نشده‌اند حتی اگر کلنی‌ها به طور مؤثری نوزادان آلوده به کنه را حذف کرده باشند (Danka و همکاران، ۲۰۱۶). بنابراین، تحقیقات بیشتری لازم است تا مشخص شود که چگونه رفتار VSH زنبورهای بالغ (به‌طور بالقوه در ترکیب با سایر ویژگی‌ها) به عنوان یک مکانیسم مقاومت زنبورها در کاهش موفقیت تولیدمثلی کنه و رشد جمعیت کنه نقش دارد.

ارتباط رفتار بهداشتی با سایر صفات

انتخاب برای یک صفت جدید در برنامه‌های اصلاح نژادی نباید پیشرفت حاصل شده در سایر صفاتی که قبلاً برای آنها انتخاب و اصلاح انجام شده است را تحت تاثیر و یا به‌خصوص کاهش دهد. برای مثال، اگر انتخاب برای رفتار بهداشتی بالا منجر به ایجاد کلنی‌هایی با تولید عسل کم، بچه‌دهی بالا یا رفتار تهاجمی بالا شود، این برنامه برنامه‌ی اصلاح نژادی مطلوبی نخواهد بود. چنین مبادله یا ارتباط بین دو صفت ممکن است در طول انتخاب برای هر صفتی رخ دهد و برای اصلاحگر هزینه ایجاد کند. یک مثال کلاسیک، کاهش باروری است که به موازات انتخاب برای تولید شیر در گاوهای شیری رخ داده است (Windig و همکاران، ۲۰۰۶). در ادامه مطلب، مبادله‌های بالقوه‌ای‌که در اصلاح رفتار بهداشتی زنبورها دخیل هستند، بررسی و ارائه خواهد شد.

از نظر اقتصادی، مهمترین ویژگی کلنی‌های زنبورعسل خدمات گرده افشانی آنهاست (Gallai و همکاران، ۲۰۰۹؛ Rahimi و همکاران، ۲۰۲۲ و ۲۰۲۳). تا آنجا که مشخص است تحقیقات در مورد رابطه بین رفتار بهداشتی زنبورها و توانایی آنها در گرده-افشانی گل‌ها هنوز تکمیل نشده است. در کنار گرده‌افشانی، تولید عسل صفت اصلی زنبورعسل برای زنبورداران است (Asnaashari و همکاران، ۲۰۲۵). تاکنون مطالعات کمی در مورد اینکه آیا انتخاب برای رفتار بهداشتی زنبورها می‌تواند صفت تولید عسل کلنی‌ها را به خطر بیندازد یا خیر، انجام شده است. در یک مطالعه‌ای، Spivak و Reuter (۱۹۹۸) مقایسه‌ای بین ۴۹ کلنی بهداشتی و ۴۶ کلنی تجاری اصلاح نشده انجام و گزارش کردند که کلنی‌های تجاری به طور متوسط ۲۶ ٪ عسل کمتری در مقایسه با کلنی‌های بهداشتی تولید کردند. با این حال، این محققان گزارش کردند که عملکرد پایین‌تر کلنی‌های تجاری ممکن است

ناشی از منبع تامین کننده شهد باشد. در مقایسات مشابه دیگری، ۱۸ کلنی غیربهداشتی به طور متوسط ۴۵ ٪ عسل کمتری در مقایسه با ۱۸ کلنی بهداشتی تولید کردند که در این بررسی هر دو نوع کلنی با بیماری لوک آمریکایی آلوده شده بودند (Spivak و Reuter، ۲۰۰۱a). به طور غیرمنتظره‌ای، یکی از کلنی‌های غیربهداشتی از بیماری لوک آمریکایی بهبود یافت و در مقایسه با سایر کلنی دیگر در آزمایش عسل بیشتری تولید کرد. در پژوهش دیگری، Garcia و همکاران (۲۰۱۳) با استفاده از ۱۰ کلنی انتخاب‌شده برای صفات تولید عسل و بره‌موم، همبستگی مثبت و معنی‌داری بین رفتار بهداشتی زنبورها و تولید عسل مشاهده کردند. در این مطالعه، حجم نمونه بسیار کوچک بود؛ بنابراین پیشنهاد کردند که این همبستگی باید در جمعیت‌های بزرگ‌تر برای دستیابی به نتایج دقیق‌تر بررسی شود. همچنین، در مطالعات دیگری نیز همبستگی مثبت و معنی‌داری بین صفت تولید عسل و کلنی‌های بهداشتی گزارش شد (Taheri Imam Kandi و همکاران، ۲۰۲۳؛ Rahimi و Parichehreh ، ۲۰۲۴b). به طور کلی، نتایج حاصل از این مطالعات نشان داد که انتخاب برای افزایش رفتار بهداشتی و افزایش صفت تولید عسل امکان‌پذیر است و حتی ممکن است بین این صفات همبستگی مثبتی چشم-گیری نیز وجود داشته باشد.

همچنین، مبادلات ژنتیکی بین بهبود رفتار بهداشتی زنبورها با صفات ثانویه تولیدی کلنی‌ها مانند مانند بره‌موم و ژل رویال در برخی مطالعات مورد بررسی قرار گرفته است. برای مثال، از بره-موم در کلنی‌ها برای جلوگیری از عفونت‌ها و کمک به ایمنی کلنی استفاده می‌شود. بنابراین، ممکن است با برخی رفتارهای مقاومتی مانند رفتار بهداشتی مرتبط باشد. مطالعات نشان داده است کلنی‌هایی که تولید بره‌موم بالایی دارد در مقایسه با کلنی‌هایی که تولید بره‌موم کمتری دارند تمایل بیشتری به بهداشتی بودن دارند (Nicodemo و همکاران، ۲۰۱۳). در مقابل، Garcia و همکاران (۲۰۱۳) با بررسی رفتار بهداشتی دو نسل از زنبورهای عسل آفریقایی شده همبستگی معنی‌داری را بین تولید بره‌موم و رفتار بهداشتی در این زنبورها مشاهده نکردند. علاوه بر این، Wielewski و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند تولید ژل رویال با رفتار بهداشتی احتمالاً سازگار است. نتایج مطالعه این محققان نشان داد که انتخاب برای رفتار بهداشتی مانع پیشرفت‌های حاصل در صفات تولیدی ثانویه نمی‌شود و همبستگی مثبتی بین آنها وجود دارد.

علاوه بر صفات تولیدی، بروز برخی صفات رفتاری مانند رفتار تهاجمی و بچه‌دهی نیز برای زنبورداران مهم است. در یک برنامه اصلاح نژادی اطلاع از این موضوع که آیا کلنی‌های بهداشتی در مقایسه با کلنی‌های غیر بهداشتی رفتار تهاجمی و صفت بچه‌دهی بیشتر یا کمتری دارند، برای اصلاحگر مهم است ولی متأسفانه منابع علمی در این زمینه محدود است که نتایج آنها در این بررسی ارائه شود. در یک مطالعه‌ای، Guzman Novoa و همکاران (۲۰۰۲) همبستگی‌های ژنتیکی بین صفات رفتاری متعددی را در جمعیت‌های زنبورعسل اروپایی و آفریقایی‌شده بررسی کردند. این محققان به طور غیرمنتظره‌ای گزارش کردند که رفتار بهداشتی زنبورها همبستگی ژنتیکی مثبت و معنی‌داری با تمایل به دویدن زنبورها روی سطح شان، پرواز کردن از روی شان و آویزان شدن از شان‌ها داردکه همه رفتارها، رفتارهایی هستند که معمولاً زنبورداران کمتر به آنها توجه و اهمیت کمتری برای زنبورداران دارند. با این حال، در این مطالعه همبستگی معنی‌داری بین رفتار بهداشتی زنبورها و رفتار نیش زدن مشاهده نشد.

در مطالعات دیگری همبستگی‌های فنوتیپی رفتار بهداشتی زنبورها با سایر صفات مورد بررسی قرار گرفت. برای مثال، Garcia و همکاران (۲۰۱۳) همبستگی فنوتیپی معنی‌داری را بین رفتار بهداشتی و رفتار بهاجمی زنبورها در ۳۰ کلنی زنبورعسل آفریقایی‌شده مشاهده نکردند. محققان قبلی هم از جمله Kefuss و همکاران (۱۹۹۶) نیز نتایج مشابه مطالعه Garcia و همکاران (۲۰۱۳) گزارش کردند. در مقابل، Uzunov و همکاران (۲۰۱۴) در یک مطالعه‌ای روی کلنی‌های زنبورعسل سرتاسر اروپا نشان دادند که رفتار تهاجمی زنبورها با رفتار بهداشتی همبستگی مثبت دارد. براساس این نتایج، محققان از این باور عمومی که زنبورهای تهاجمی بهداشتی‌تر هستند، حمایت کردند. با این حال، در این

مطالعه رفتار تهاجمی زنبورها از طریق یک سیستم امتیازدهی مشاهده‌ای (در چهار سطح) که توسط اپراتورهای متعدد در هر کشور تکمیل شده بود، ارزیابی شد. در نتیجه، اعتبار این مجموعه داده‌ها و همبستگی آنها ممکن است مورد تردید باشد (یعنی به دلیل عدم هماهنگی بین اپراتورها).

بنابراین، در مجموع نمی‌توان از نتایج این مطالعات نتیجه‌گیری قطعی در مورد رابطه بین رفتار بهداشتی و سایر صفات رفتاری ارائه داد. با این حال، بعید به نظر می‌رسد که بیان/بروز یک ویژگی رفتاری ناخواسته از طریق انتخاب برای رفتار بهداشتی بدون اینکه اصلاً مورد توجه قرار گیرد، افزایش یافته باشد. علاوه بر این، انتظار نمی‌رود همبستگی نزدیکی بین این صفات رفتاری براساس ژنتیک آنها وجود داشته باشد زیرا صفات رفتاری معمولاً چندژنی هستند (Oxley و همکاران، ۲۰۱۰). در نتیجه، ارتباط نزدیک بین دو دسته رفتارهای پیچیده و بسیار متفاوت در زنبورعسل، نیازمند عدم تعادل لینکاژی بزرگی است که این امر با توجه به فراوانی بالای نوترکیبی موجود در زنبورهای عسل بعید به نظر می‌رسد (Wallberg و همکاران، ۲۰۱۵).

تا به امروز، مبادلات بین رفتار بهداشتی زنبورها و سایر صفات عمدتاً از طریق همبستگی‌های فنوتیپی توصیف و بررسی شده‌است. با این حال، برای اهداف انتخاب تعیین همبستگی ژنتیکی بین رفتار بهداشتی و سایر صفات مهم است. چنین اطلاعاتی به پیش‌بینی چگونگی تغییر سایر صفات در پاسخ به انتخاب برای رفتار بهداشتی کمک می‌کند. علاوه بر این، شناسایی ژن‌های پایه این صفات به مطالعات مربوط به عدم تعادل لینکاژی و پیش‌بینی صفاتی که ممکن است با انتخاب برای رفتار بهداشتی به خطر بیفتند، کمک می‌کند.

هزینه کم رفتار بهداشتی زنبورها برای کلنی

یکی دیگر از مزایای رفتار بهداشتی زنبورها برای کلنی هزینه بسیار محدود (پایین) آن است. دفاع از کلنی ممکن است در زنبورهای عسل و به طور کلی حشرات اجتماعی پرهزینه باشد (Cremer و همکاران، ۲۰۰۷). برای مثال، رفتار نیش زدن زنبورهای عسل به عنوان نوعی خودکشی از نوع دوستانه توصیف می‌شود که پس از آن زنبور کارگر ارزش خود را برای کلنی از دست می‌دهد (Cunard و Breed، ۱۹۹۸). به دلیل بروز رفتار بهداشتی، ممکن است بخشی از نوزادان سالم به اشتباه در کلنی‌های بسیار بهداشتی حذف شوند. با این حال، این فرضیه توسط Bigio و همکاران (۲۰۱۴) رد شد. این محققان نشان دادند که حذف نوزادان مرده و سالم ارتباطی با هم ندارند. هزینه دیگر رفتار بهداشتی که می‌تواند کلنی‌های زنبورعسل را تحت تأثیر قرار دهد، مبادلات ژنتیکی بالقوه بین پاسخ ایمنی کارگران و رفتار بهداشتی است که این موضوع یک پاسخ اجتماعی محسوب می‌شود. در مطالعات بعدی، Harpur و همکاران (۲۰۱۴) نشان دادنداین نوع مبادلات متقابل در کلنی‌ها وجود ندارد. در نتیجه، انتخاب برای رفتار بهداشتی بعید به نظر می‌رسد که ایمنی کارگران را به خطر بیندازد. در اینجا، ایمنی اجتماعی در زنبورعسل احتمالاً به عنوان یک مکمل ضروری برای کاهش تعداد ژن‌های ایمنی ذاتی در مقایسه با حشرات غیراجتماعی عمل می‌کند (Evans و همکاران، ۲۰۰۶).

نتیجه‌گیری

با تأیید بررسی‌های قبلی (Spivak و Gilliam، ۱۹۹۸a,b) در مورد اثرات مثبت رفتار بهداشتی، نتیجه می‌گیریم که رفتار بهداشتی زنبورها در برابر برخی از بیماری‌های نوزادان مانند بیماری‌های لوک آمریکایی و نوزاد گچی مؤثر است. اما، نتیجه‌گیری قطعی در مورد کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر کنه‌واروآ دشوار به نظر می‌رسد. نظرات متفاوت محققان در مورد کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر کنه‌واروآ تا حدودی احتمالاً به دلیل استفاده از روش‌های ارزیابی‌های غیرمستقیم این رفتار در برابر کنه‌واروآ است. از آنجایی که ارزیابی رفتار بهداشتی زنبورها براساس آلودگی مصنوعی نوزادان زمان‌بر و پرزحمت است. بنابراین، ارزیابی رفتار بهداشتی زنبورها براساس روش کشتن شفیره‌ها به روش فریز کردن ترجیحاً پیشنهاد می‌شود. اگرچه زنبورهای کارگر قادر به شناسایی و حذف نوزادان آلوده به کنه‌واروآ هستند (Boecking و همکاران، ۲۰۰۰)، اما هنوز

مشخص نشده است که چه نسبتی از نوزادان آلوده باید از یک کلنی حذف شوند تا مانع از رشد وگسترش جمعیت کنه‌واروآ در کلنی شوند. علی‌رغم بحث‌های مرتبط با روش‌های ارزیابی، رفتار بهداشتی زنبورها نسبت به کنه‌واروآ در ترکیب با سایر صفات احتمالاً بر موفقیت تولید مثلی کنه تأثیر می‌گذارد هرچند مکانیسم دقیق آن هنوز نیاز به بررسی بیشتری دارد. از آنجایی که رفتار بهداشتی زنبورها در چندین برنامه اصلاح نژادی برای مقاومت در برابر کنه‌واروآ مورد مطالعه قرار گرفته است، اما فهمیدن این موضوع که آیا انتخاب برای این رفتار به تنهایی برای تولید کلنی‌های مقاوم به کنه‌واروآ کافی است یا اینکه این رفتار باید در ترکیب با سایر صفات انتخاب شود تا به مقاومت واقعی برسیم، نیاز به مطالعات بیشتری دارد. یک رویکرد مدل‌سازی جمعیت به تعیین کمیت، ارزیابی و درک بهتر تأثیر رفتار بهداشتی زنبورها روی رشد جمعیت کنه‌ها کمک می‌کند.

هزینه‌های افزایش و بهبود رفتار بهداشتی زنبورها از نظر اثرات متقابل آن با سایر صفات برای زنبورداران محدود به نظر می‌رسد. نتایج مطالعات مختلف نشان دادند که هیچ صفات تولیدی یا رفتاری زنبورها با رفتار بهداشتی در تضاد نیست اما تحقیقات بیشتری لازم است تا اثرات منفی آن را روی سایر صفات به طور کامل رد کند. برنامه‌های اصلاح نژادی در جمعیت‌های بزرگ می‌تواند چارچوب ایده‌آلی برای تحقیقات آینده در مورد همبستگی‌های ژنتیکی بین رفتار بهداشتی زنبورها و سایر صفات فراهم کند. هیچ گونه مبادلات ژنتیکی آشکاری بین رفتار بهداشتی و ایمنی ذاتی زنبورها مشاهده نشد که این موضوع نشان دهنده هزینه کم رفتار بهداشتی زنبورها برای کلنی است. همچنین، به نظر می‌رسد رفتار بهداشتی به ایمنی اجتماعی کلنی کمک می‌کندکه این امر با کاهش تعداد ژن‌های مرتبط با ایمنی فردی مرتبط است.

به طور کلی، می‌توان تصمیم گیری کرد که مزایای حاصل از بیان رفتارهای بهداشتی زنبورها تا حد زیادی از هزینه‌های آن برای کلنی بیشتر است. در نتیجه، بهبود بیان رفتار بهداشتی زنبورها از طریق برنامه‌های اصلاح نژادی پیشنهاد می‌شود، حتی اگر کارایی رفتار بهداشتی زنبورها در برابر کنه‌واروآ نامشخص باشد. بروز این رفتار می‌تواند محافظت از کلنی‌ها را در برابر بیماری‌های لوک آمریکایی و نوزاد گچی تضمین کند. بنابراین، انتخاب برای افزایش بیان رفتار بهداشتی زنبورها و استفاده از زنبورهای مقاوم بایستی در یک رویکرد مدیریت تلفیقی آفات (IPM) جای گیرد که این موضوع از استفاده مکرر زنبورداران از کنه‌کش‌های شیمیایی برای کنترل کنه‌واروآ جلوگیری کرده و شیوع بیماری‌های نوزادان را در کلنی‌های زنبورعسل کاهش می‌دهد.

منابع

Bigio, G., Al Toufailia, H.M. and Ratnieks, F.L.W. (2014). Honey bee hygienic behaviour does not incur a cost via removal of healthy brood. *Journal of Evolutionary Biology*. 27: 226–230. doi:10.1111/jeb.12288

Boecking, O., Bienefeld, K. and Drescher, W. (2000). Heritability of the Varroa-specific hygienic behaviour in honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 117: 417–424. doi:10.1046/j.1439-0388.2000.00271.x

Boecking, O. (1999). Sealing up and non-removal of diseased and *Varroa jacobsoni* infested drone brood cells is part of the hygienic behaviour in

Al Toufailia, H.M., Amiri, E., Scandian, L., Kryger, P. and Ratnieks, F.L.W. (2014). Towards integrated control of varroa: Effect of variation in hygienic behaviour among honey bee colonies on mite population increase and deformed wing virus incidence. *Journal of Apicultural Research*. 53: 555–562. doi:10.3896/ibra.1.53.5.10

Asnaashari, M., Ayarani-Najaran, Z., Shahrampour, D. and Rahimi, A. (2025). Quality Assessment of Native Iranian Cedar and Citrus Honeys: Bioactive Components, Antioxidant Activity, and Estrogenic Properties in MCF-7 Cells. *Journal of Food Quality*. 2025 (1): 4928391, 13. https://doi.org/10.1155/jfq/4928391

Apis cerana. *Journal of Apicultural Research*. 38: 159–168. doi:10.1080/00218839.1999.11101006

Boecking, O. and Drescher, W. (1991). Response of *Apis mellifera* L colonies infested with *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie*. 22: 237–241. doi:10.1051/apido:19910308

Boecking, O. and Drescher, W. (1992). The removal response of *Apis mellifera* L. colonies to brood in wax and plastic cells after artificial and natural infestation with *Varroa jacobsoni* Oud. and to freeze-killed brood. *Experimental and Applied Acarology*. 16: 321–329. doi:10.1007/bf01218574

Boecking, O. and Spivak, M. (1999). Behavioral defenses of honey bees against *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie*. 30: 141–158. doi:10.1051/apido:19990205

Boot, W.J., Tan, N.Q., Dien, P.C., Huan, L., Dung, N. and Long, L.T. (1997). Reproductive success of *Varroa jacobsoni* in brood of its original host, *Apis cerana*, in comparison to that of its new host, *A. mellifera* (Hymenoptera: Apidae*). Bulletin of Entomological Research*. 87: 119–126. doi:10.1017/ S0007485300027255

Buchler, R., Andonov, S., Bienefeld, K., Costa, C., Hatjina, F., Kezic, N., … Wilde, J. (2013). Standard methods for rearing and selection of *Apis mellifera* queens. In V. Dietemann, J.D. Ellis & P. Neumann (Eds.), The COLOSS BEEBOOK, Volume I: Standard methods for *Apis mellifera* pest and pathogen research. *Journal of Apicultural Research*. 52(1): doi:10.3896/IBRA.1.52.1.07

Cremer, S., Armitage, S.A.O. and Schmid-Hempel, P. (2007). Social immunity. *Current Biology*. 17: R693–R702. doi: 10.1016/j.cub.2007.06.008

Cunard, S.J. and Breed, M.D. (1998). Post-stinging behavior of worker honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 91: 754–757. doi:10.1093/aesa/91.5.754

Danka, R.G., Harris, J.W. and Dodds, G.E. (2016). Selection of VSH-derived "Pol-line" honey bees and evaluation of their Varroa-resistance characteristics. *Apidologie*. 47. 483–490. doi:10.1007/s13592-015-0413-7

Danka, R.G., Harris, J.W., Villa, J.D. and Dodds, G.E. (2013). Varying congruence of hygienic responses to *Varroa destructor* and freeze-killed brood among different types of honey bees. *Apidologie*. 44: 447–457. doi:10.1007/s13592-013-0195-8

De Guzman, L.I., Rinderer, T.E. and Frake, A.M. (2008). Comparative reproduction of *Varroa destructor* in different types of Russian and Italian honey bee combs. *Experimental and Applied Acarology*. 44: 227–238. doi:10.1007/s10493-008- 9142-1

De Guzman, L.I., Rinderer, T.E., Frake, A.M. and Kirrane, M.J. (2015). Brood removal influences fall of *Varroa destructor* in honey bee colonies. *Journal of Apicultural Research*. 54: 216– 225. doi:10.1080/00218839.2015.1117294

Dietemann, V., Nazzi, F., Martin, S.J., Anderson, D., Locke, B., Delaplane, K.S., … Ellis, J.D. (2013). Standard methods for varroa research. In V. Dietemann, J.D. Ellis & P. Neumann (Eds.), The COLOSS BEEBOOK, Volume II: Standard methods for *Apis mellifera* pest and pathogen research. *Journal of Apicultural Research*.52(1): doi:10.3896/IBRA.1.52.1.09

Evans, J.D., Aronstein, K., Chen, Y.P., Hetru, C., Imler, J.L., Jiang, H., … Hultmark, D. (2006). Immune pathways and defense mechanisms in honey bees *Apis mellifera*. *Insect Molecular Biology*. 15: 645–656. doi:10.1111/j.1365-2583.2006. 00682.x

Flores, J.M., Ruiz, J.A., Ruz, J.M., Puerta, F. and Bustos, M. (2001). Hygienic behaviour of *Apis mellifera iberica* against brood cells artificially infested with varroa. *Journal of Apicultural Research*. 40: 29–34. doi:10.1080/00218839.2001.11101046

Forsgren, E. (2010). European foulbrood in honey bees. *Journal of Invertebrate Pathology*.103(Suppl.), S5–S9. doi:10.1016/ j.jip.2009.06.016

Fries, I., Camazine, S. and Sneyd, J. (1994). Population dynamics of *Varroa jacobsoni*: A model and a review. *Bee World*. 75. 5–28. doi:10.1080/0005772X.1994.11099190

Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J. and Vaissie`re, B.E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with

pollinator decline. *Ecological Economics*. 68: 810–821. doi: 10.1016/j.ecolecon.2008.06.014

Garcia, R.C., Oliveira, N.T.E.d., Camargo, S.C., Pires, B.G., Oliveira, C.A.L.d., Teixeira, R.d.A. and Pickler, M.A. (2013). Honey and propolis production, hygiene and defense behaviors of two generations of Africanized honey bees. *Scientia Agricola*. 70: 74–81. doi:10.1590/S0103-90162013000200003

Genersch, E., Ashiralieva, A. and Fries, I. (2005). Strain-and genotype-specific differences in virulence of *Paenibacillus larvae* subsp. larvae, a bacterial pathogen causing American foulbrood disease in honey bees. *Applied and Environmental Microbiology*. 71: 7551–7555. doi:10.1128/AEM.71.11.7551- 7555.2005

Gilliam, M., Taber, S., Lorenz, B.J. and Prest, D.B. (1988). Factors affecting development of chalkbrood disease in colonies of honey bees, *Apis mellifera*, fed pollen contaminated with *Ascosphaera apis*. *Journal of Invertebrate Pathology*. 52: 314–325. doi:10.1016/0022-2011(88)90141-3

Gilliam, M., Taber, S. and Richardson, G.V. (1983). Hygienic behavior of honey bees in relation to chalkbrood disease. *Apidologie*. 14: 29–39. doi:10.1051/apido:19830103

Guarna, M.M., Melathopoulos, A.P., Huxter, E., Iovinella, I., Parker, R., Stoynov, N., … Foster, L.J. (2015). A search for protein biomarkers links olfactory signal transduction to social immunity. *BMC Genomics*. 16: 63. doi:10.1186/ s12864-014-1193-6

Guzman-Novoa, E., Hunt, G.J., Page, R.E. and Fondrk, M.K. (2002). Genetic correlations among honey bee (Hymenoptera: Apidae) behavioral characteristics and wing length. *Annals of the Entomological Society of America*. 95: 402–406. doi:10.1603/0013-8746(2002)095[0402: GCAHBH]2.0.CO;2

Hansen, H. and Brødsgaard, C.J. (1999). American foulbrood: A review of its biology, diagnosis and control. *Bee World*. 80: 5–23. doi:10.1080/0005772X.1999.11099415

Harris, J.W. (2007). Bees with Varroa Sensitive Hygiene preferentially remove mite infested pupae aged ≤ five days post capping. *Journal of Apicultural Research*. 46: 134–139. doi:10.1080/00218839.2007.11101383

Harbo, J.R. and Harris, J.W. (2009). Responses to Varroa by honey bees with different levels of Varroa sensitive hygiene. *Journal of Apicultural Research*. 48: 156-161.doi:10.3896/ibra.1.48.3.02

Harbo, J.R. and Harris, J.W. (2005). Suppressed mite reproduction explained by the behaviour of adult bees. *Journal of Apicultural Research*. 44: 21–23. doi:10.1080/ 00218839.2005.11101141

Harbo, J.R. Hoopingarner, R.A. (1997). Honey bees (Hymenoptera: Apidae) in the United States that express resistance to *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata: Varroidae). *Journal of Economic Entomology*. 90: 893–898. doi:10.1093/jee/90.4.893

Harpur, B.A., Chernyshova, A., Soltani, A., Tsvetkov, N., Mahjoorighasrodashti, M., Xu, Z. and Zayed, A. (2014). No genetic tradeoffs between hygienic behaviour and individual innate immunity in the honey bee, *Apis mellifera*. *PLoS ONE*. 9: e104214. doi: 10.1371/journal.pone.0104214

Harris, J.W., Danka, R.G. and Villa, J.D. (2009). Hygienic activity toward varroa mites in capped brood is not dependent on mite reproductive status. *American Journal of Bee*. 149: 587–588.

Harris, J.W., Danka, R.G. and Villa, J.D. (2010). Honey bees (Hymenoptera: Apidae) with the trait of varroa sensitive hygiene remove brood with all reproductive stages of varroa mites (Mesostigmata: Varroidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 103: 146–152. doi:10.1603/ an09138

Holloway, B., Tarver, M.R. and Rinderer, T.E. (2013). Fine mapping identifies significantly associating markers for resistance to the honey bee brood fungal disease, Chalkbrood. *Journal of Apicultural Research*. 52: 134–140. doi:10.3896/ ibra.1.52.3.04

Ibrahim, A., Reuter, G.S. and Spivak, M. (2007). Field trial of honey bee colonies bred for mechanisms of resistance against *Varroa destructor*. Apidologie. 38: 67–76. doi:10.1051/ apido:2006065

Ibrahim, A. and 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. doi:10.1051/ apido:2005052

Invernizzi, C., Rivas, F. and Bettucci, L. (2011). Resistance to chalkbrood disease in *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) colonies with different hygienic behavior. *Neotropical Entomology*. 40: 28–34. doi:10.1590/S1519 566X2011000100004

Kirrane, M.J., de Guzman, L.I., Holloway, B., Frake, A.M., Rinderer, T.E., & Whelan, P.M. (2015). Phenotypic and genetic analyses of the varroa sensitive hygienic trait in Russian honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies. *PLOS ONE*. 10: e0116672. doi: 10.1371/journal.pone.0116672

Kefuss, J., Taber III, S., Vanpoucke, J. and Rey, F. (1996). A practical method to test for disease resistance in honey bees. *American Bee Journal*. 136: 31–32. doi:10.1603/EC11035

Kirrane, M.J., De Guzman, L.I., Rinderer, T.E., Frake, A.M., Wagnitz, J. and Whelan, P.M. (2011). Asynchronous development of honey bee host and *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) influences reproductive potential of mites. *Journal of Economic Entomology*. 104: 1146–1152. doi:10.1603/EC11035

Muli, E., Patch, H., Frazier, M., Frazier, J., Torto, B., Baumgarten, T., … Grozinger, C. (2014). Evaluation of the distribution and impacts of parasites, pathogens, and pesticides on honey bee (*Apis mellifera*) populations in East Africa. *PLoS ONE*. 9: e94459. doi: 10.1371/journal. pone.0094459

Newton, D. and Ostasiewski, N. (1986). A simplified bioassay for behavioral resistance to American Foulbrood in honey bees (*Apis mellifera* L.). *American Bee Journal*. 126: 278–281.

Nicodemo, D., De Jong, D., Couto, R. and Malheiros, E. (2013). Honey bee lines selected for high propolis production also have superior hygienic behavior and increased honey and pollen stores. *Genetics and Molecular Research*. 12: 6931– 6938. doi: 10.4238/2013.December.19.12

Omar, M.O., Moustafa, A.M., Ansari, M.J., Anwar, A.M., Fahmy, B.F., Al-Ghamdi, A. and Nuru, A. (2014). Antagonistic effect of gut bacteria in the hybrid Carniolan honey bee, *Apis mellifera carnica*, against *Ascosphaera apis*, the causal organism of chalkbrood disease. *Journal of Apicultural Science*. 58: 17–27. doi:10.2478/jas-2014-0002

Oxley, P.R., Spivak, M. and Oldroyd, B.P. (2010). Six quantitative trait loci influence task thresholds for hygienic behaviour in honey bees (*Apis mellifera*). *Molecular Ecology*. 19:1452– 1461. doi:10.1111/j.1365-294X.2010. 04569.x

Palacio, M.A., Rodriguez, E., Goncalves, L., Bedascarrasbure, E. and Spivak, M. (2010). Hygienic behaviors of honey bees in response to brood experimentally pin-killed or infected with *Ascosphaera apis*. Apidologie. 41: 602–612. doi:10.1051/ apido/2010022

Panasiuk, B., Skowronek, W. and Bien´kowsk, M. (2008). Influence of genotype and method of brood killing on brood removal rate in honey bee. *Journal of Apicultural Science*. 52: 55–65.

Pinto, F.d.A., Puker, A. and Barreto, L. (2012). The ectoparasite mite *Varroa destructor* Anderson and Trueman in southeastern Brazil apiaries: Effects of the hygienic behavior of Africanized honey bees on infestation rates. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterina´ria e Zootecnia*. 64: 1194–1199. doi:10.1590/S0102-09352012000500017

Rath, W. (1992). The key to varroa: The drones of *Apis cerana* and their cell cap. *American Bee Journal.*

Rath, W. (1999). Co-adaptation *of Apis cerana* Fabr. and *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie*. 30: 97–110. doi:10.1051/apido:19990202

Rahimi, A., Bahmani, H.R. & Mahdavi, V. (2025). Acaricidal and insecticidal activity of plant extracts of *Ferola pseudalliacea, Smyrnopsis aucheri, Satureja sahendica and Prangos ferulacea* for the control of *Varroa* mite in honey bee colonies. *Research on Animal Production.* 16 (1):167-179. https://doi.org/0.61186/rap.16.1.167

Rahimi, A. & Parichehreh, S. (2024a). Evaluation and introduction of a new plant-based formulation to control Varroa mite (*Varroa destructor*) in

honey bee colonies (*Apis mellifera*). *Journal of Entomological Society of Iran*. 44(4): 417-428. https://doi.org/ 10.61186/jesi.44.4.5

Rahimi, A., Parichehreh, S.H. (2024b). Evaluation of the Uncapping & Removing hygienic behaviors of Iranian honey bee colonies (*Apis mellifera meda*) against Varroa mite (*Varroa destructor*) in Kermanshah province. *Research Journal of Livestock Science*. 44:3-16. https://doi.org/10.22092/asj.2023.363059.2330

Rahimi, A., Mirmoayedi, A., Kahriz, D., Zarei, L. and Jamali, S. (2023). Genetic characterization of Iranian honey bees, *Apis mellifera meda* Skorikow, 1929, based on microsatellite DNA polymorphism. *Biochemical Genetics*. 61 (2): 1-25. https://doi: 10.1007/s10528-023-10368-y

Rahimi, A., Mirmoayedi, A., Kahriz, D., Zarei, L. & Jamali, S. (2022). Molecular genetic diversity and population structure of Iranian honey bee (*Apis mellifera meda*) populations: Implications for breeding and conservation. *Journal of Plant diseases and protection*. 129: 1-12. doi:10.1007/s41348-022-00657-w

Ramsey, S.D., Ochoa, R., Bauchan, G., Gulbronson, C., Mowery, J.D., Mowery, A., Lim, D., Joklik, J., Cicero, J.M., Ellis, J.D., Hawthorne, D. and VanEngelsdorp, D. (2021). *Varroa destructor* feeds primarily on honey bee fat body tissue and not hemolymph. Proceedings of the National Academy of Sciences, the Nederland, 29 Jun 2019. 116(5): 1792-1801. https://doi: 10.1073/pnas.1818371116.

Rinderer, T.E., Harris, J.W., Hunt, G.J. and de Guzman, L.I. (2010). Breeding for resistance to *Varroa destructor* in North America. *Apidologie*. 41: 409–424.

Rothenbuhler, W.C. (1964). Behaviour genetics of nest cleaning in honey bees. I. Responses of four inbred lines to disease- killed brood. *Animal Behaviour*. 12: 578–583. doi:10.1016/0003-3472(64)90082-X

Schoning, C., Gisder, S., Geiselhardt, S., Kretschmann, I., Bienefeld, K., Hilker, M. and Genersch, E. (2012). Evidence for damage-dependent hygienic behaviour towards *Varroa destructor*-parasitised brood in the western honey bee, *Apis mellifera*. *Journal of Experimental Biology*. 215: 264–271. doi:10.1242/jeb.062562

Seltzer, R., Kamer, Y., Kahanov, P., Splitt, A., Bieńkowska, M., Hefetz, A. and Soroker, V. (2022). Breeding for hygienic behavior in honey bees (*Apis mellifera*): a strong paternal effect. *Journal of Apicultural Research*. 62(3): 419–428. https://doi.org/10.1080/00218839.2022.2140927

Spivak, M. and Danka, R. G. (2021). Perspectives on hygienic behavior in *Apis mellifera* and other social insects. *Apidologie*. 52(1): 1–16. https://doi.org/10.1007/s13592- 020-00784-z

Spivak, M. (1996). Honey bee hygienic behavior and defense against *Varroa jacobsoni*. Apidologie. 27: 245–260. doi:10.1051/apido:19960407

Spivak, M. and Gilliam, M. (1998a). Hygienic behavior of honey bees and its application for control of brood diseases and varroa. Part II. Studies on hygienic behaviour since the Rothenbuhler era. *Bee World*. 79: 169–186. doi:10.1080/ 0005772X.1998.11099408

Spivak, M. and Gilliam, M. (1998b). Hygienic behavior of honey bees and its application for control of brood diseases and varroa. Part I. Hygienic behavior and resistance to American foulbrood. *Bee World*. 79: 124–134. doi:10.1080/ 0005772x.1998.11099394

Spivak, M. and Reuter, G.S. (1998). Performance of hygienic honey bee colonies in a commercial apiary. *Apidologie*. 29: 291–302. doi:10.1051/apido:19980308

Spivak, M. and Gilliam, M. (1993). Facultative expression of hygienic behaviour of honey bees in relation to disease resistance. *Journal of Apicultural Research*. 32: 147–157. doi:10.1080/00218839.1993.11101300

Spivak, M. and Reuter, G.S. (2001a). Resistance to American foulbrood disease by honey bee colonies *Apis mellifera* bred for hygienic behavior. *Apidologie*. 32: 555–565. doi: 10.1051/apido:2001103

Spivak, M. and Reuter, G.S. (2001b). *Varroa destructor* infestation in untreated honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies selected for hygienic behavior. *Journal of Economic*

Entomology. 94: 326–331. doi:10.1603/0022-0493-94.2.326

Snyder, P., Martin, J., Herman, J.J., Franklin, s., Wagoner, K.M., Soroker, V. and Rueppell, O. (2024). The impact of honey bee (*Apis mellifera*) group size on hygienic behavior performance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 78: 52. https://doi.org/10.1007/s00265-024-03471-6

Swanson, J.A.I., Torto, B., Kells, S.A., Mesce, K.A., Tumlinson, J.H. and Spivak, M. (2009). Odorants that induce hygienic behavior in honey bees: Identification of Volatile Compounds in Chalkbrood-Infected Honey bee Larvae. *Journal of Chemical Ecology*. 35: 1108–1116. doi:10.1007/s10886-009-9683-8.

Taheri Imam Kandi, R., Ghafari, M., Rahimi, A. and Hashemi, A. (2024). A Study of Hygienic and Grooming Behaviors in the Iranian Honeybee (*Apis mellifera meda*) Colonies Against Varroa destructor. *Sociobiology*. 71(2): e10302. https://doi: 10.13102/sociobiology. v71i2.10302

Tsuruda, J.M., Harris, J.W., Bourgeois, L., Danka, R.G. and Hunt, G.J. (2012). High-resolution linkage analyses to identify genes that influence varroa sensitive hygiene behavior in honey bees. *PLoS ONE*. 7: e48276. doi:10.1371/journal. pone.0048276

Uzunov, A., Costa, C., Panasiuk, B., Meixner, M., Kryger, P., Hatjina, F., … Le Conte, Y. (2014). Swarming, defensive and hygienic behaviour in honey bee colonies of different genetic origin in a pan-European experiment. *Journal of Apicultural Research*. 53: 248–260. doi:10.3896/IBRA.1.53.2.06

Villa, J.D., Danka, R.G. and Harris, J.W. (2009). Simplified methods of evaluating colonies for levels of Varroa Sensitive Hygiene (VSH). *Journal of Apicultural Research*. 48: 162–167. doi:10.3896/IBRA.1.48.3.03

Wallberg, A., Gle´min, S. and Webster, M.T. (2015). Extreme recombination frequencies shape genome variation and evolution in the honey bee, *Apis mellifera*. *PLOS Genetics*. 11: e1005189. doi: 10.1371/journal.pgen.1005189

Wedenig, M., Riessberger-Galle´, U. and Crailsheim, K. (2003). A substance in honey bee larvae inhibits the growth of *Paenibacillus larvae larvae*. *Apidologie*. 34: 43–51. doi:10.1051/ apido:2002043

Wilson-Rich, N., Spivak, M., Fefferman, N.H. and Starks, P.T. (2009). Genetic, individual, and group facilitation of disease resistance in insect societies. Annual Review of Entomology. 54: 405–423. doi: 10.1146/annurev.ento.53.103106.093301

Wielewski, P., De Alencar Arnaut De Toledo, V., Martins, E.N., Costa-Maia, F.M., Faquinello, P., Lino-Lourenc¸o, D.A., Sereia, M.J. (2012). Relationship between hygienic behavior and *Varroa destructor* mites in colonies producing honey or royal jelly. *Sociobiology*. 59: 251–274.

Windig, J.J., Calus, M.P.L., Beerda, B. and Veerkamp, R.F. (2006). Genetic correlations between milk production and health and fertility depending on herd environment. *Journal of Dairy Science*. 89: 1765–1775. doi:10.3168/jds. S0022-0302 (06)72245-7