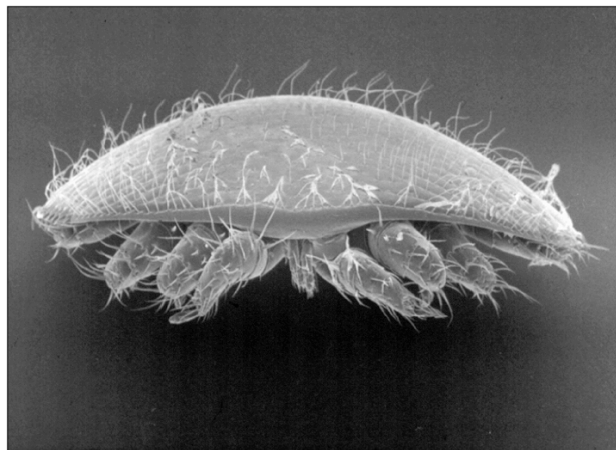


Avel för tolerans mot varroakvalster hos honungsbin



– en förstudie

Ingemar Fries
Ekologiska institutionen, SLU
Box 7044, 75007 Uppsala

Avel för tolerans mot varroa hos honungsbin – en förstudie

Innehållsförteckning

Uppdraget	1
Genomförande	1
Toleransmekanismer	3
<i>Binas täcktid</i>	5
<i>Rensnings- och putsningsbeteende</i>	7
Rensningsiver	7
Putsbeteende	8
<i>Andelen infertila (icke äggläggande) varroahonor</i>	9
<i>Reducerad fekunditet hos moderkvalstren</i>	11
<i>Ynglets attraktionskraft</i>	11
<i>Cellstorlek</i>	12
Urval på speciella karaktärer – exempel	13
<i>Hygieniskt beteende – SMR –VSH</i>	15
<i>Ryska bistammar</i>	17
<i>Tyskt avelsarbete för varroatolerans</i>	18
Icke verifierade avelsupplägg	20
Urval med genetiska markörer	21
Naturligt urval	21
<i>Gotland</i>	21
<i>Frankrike</i>	23
<i>USA</i>	23
<i>Brasilien</i>	24
Slutsatser	24
Rekommendationer	25
<i>Urvalskriterier</i>	25
<i>Tröskelvärden för angreppsgrad</i>	27
Slutord	28
Referenser	29

Avel för tolerans mot varroa hos honungsbin – en förstudie

Uppdraget

Svensk Biavel har uppdragit åt Ingemar Fries vid SLU att undersöka möjligheten att bedriva avel för varroatolerans hos honungsbin i Sverige. I ett första steg skall uppdraget undersöka vad som hittills framkommit i projekt som genomförts och som pågår världen över. Studien skall i första hand innehålla vetenskapligt framtagna fakta som har eller kan ha betydelse för utveckling av varroatolerans. I den mån kunskap och erfarenhet, som bedöms ha väsentlig betydelse för varroatolerans, har erhållits på annat sätt skall studien också omfatta dessa delar.

I uppdraget ingår också att lämna förslag till utformning av ett avelsprogram för varroatolerans som kan genomföras i Sverige. Av uppdraget framgår att detta program bör vara anpassat till förhållanden inom svensk biodling och vara möjligt att integrera i Svensk Biavels avelsmodell. I förslaget bör lämplig metodik för bedömning av varroatolerans och beskrivning av selektionskriterier beskrivas.

Genomförande

Arbetet har i första hand genomförts genom litteratursökning i databasen Web of Science med olika kombinationer av sökorden "Varroa", "breeding", "tolerance", "resistance", "mellifera", och efterföljande litteraturstudier, som komplement till en egen referenssamling. Vidare har samtal i ämnet förts specifikt för detta ändamål med Dr. Ralph Büchler, Kirchhain, Dr. Peter Rosenkranz, Stuttgart, Professor Kaspar Bienenfeld, Hohen Neuendorf, Professor Marla Spivak, Dr. Yves le Conte samt konsulent Preben Kristiansen,.

Bakgrund

Varroakvalstret (*Varroa destructor*), med de virussjukdomar kvalstret fungerar som vektor för, medför att de allra flesta bisamhällen som angrips i ett

nordiskt klimat dör 3-4 år efter att parasiten först etablerats. Dessa samhällen kan innehålla uppåt 10 000 kvalster i samhällena, om kvalstertillväxten inte begränsas (Korpela et al., 1993). När parasiten funnits en tid i en population av bin ökar sannolikt virusinfektionernas omfattning och skador och sammanbrott sker redan vid lägre angreppsnivåer. För att biodlingen inte skall näst intill utplånas måste varroakvalstret därför bekämpas. En aktuell genomgång av parasitens biologi och hur den kan bekämpas med olika metoder återfinns i Rosenkranz et al. (2010).

Varroakvalstret på våra europeiska bin, *Apis mellifera*, kommer ursprungligen från det asiatiska biet, *Apis cerana*, där det finns fler arter av varroakvalster, som inte gjort det värdsifte vi sett hos *Varroa destructor* (Anderson & Trueman, 2000). Det asiatiska biet, skadas inte av angreppen då de utvecklade egenskaper som gjort att parasiterna inte kan ta överhanden i samhället. Den viktigaste egenskapen är att det i praktiken enbart förekommer reproduktion hos parasiten på drönaryngel, eftersom angripet arbetaryngel snabbt rensas ut (Rath & Drescher, 1990). Angripet drönaryngel tar lång tid att rensa ut på grund av den kraftiga kokongen, och eftersom drönarynglet är känsligt och ofta dör vid multipla varroahonor i cellen så dör varroakvalstren med dem (Boecking, 1993). Ett effektivt putsbeteende, där bina hjälper varandra att angripa foretiska kvalster har också dokumenterats hos *A. cerana* (Peng et al., 1987), men beteendet har inte visat att nedfallna kvalster blir mer skadade än hos europeiska bin (Fries et al., 1996). Simuleringar visar också att med enbart reproduktion på drönaryngel tillväxer inte varroapopulationen till skadliga nivåer (Fries et al., 1993), speciellt om kvalstren samtidigt begravs i cellerna vid multipla angrepp som dödar puppan. Problemet med varroakvalster hos de europeiska bina är att reproduktionen fungerar bra både på arbetar- och drönaryngel, även om det senare föredras (Fuchs, 1990). Samtidigt produceras flera kvalsteravkommor per cellangrepp (Ifantidis, 1984; Martin, 1995). Det ter sig osannolikt att europeiska bin skulle utveckla den karaktär (solida kokonger hos drönare) som gör att parasiten begravs med värden vid kraftiga angrepp. Däremot ter det sig mer sannolikt att förmågan att upptäcka och avlägsna angripet yngel kan förbättras, eftersom egenskapen redan existerar i varierande grad hos europeiska bin (Arathi & Spivak, 2001). Att göra urval för

utrensning av dött yngel, s.k. rensningsiver, ger genomsnittligt lägre angrepp av varroakvalster i samhällen i fält (Spivak and Reuter, 2001) men förmågan att specifikt upptäcka och avlägsna celler med reproduktion av varroa (Harbo & Harris, 2009) har en större inverkan på varroapopulationens utveckling (Ibrahim et al., 2007).

Under senare år har det visat sig att också europeiska honungsbin kan överleva med angrepp av varroakvalster. Redan tidigt visade det sig att de afrikaniserade bina i Sydamerika inte dukade under för angreppen, bl. a. därför att en stor andel kvalsterhonor var infertila på arbetaryngel (Camazine, 1986; 1988). Senare har reproduktionspotentialen på arbetaryngel förbättrats, men likväl utan att samhällen skadas nämnvärt av angreppen eftersom populationstillväxten avtar när tätheten ökar. Detta har man inte fullt ut kunnat förklaras (Vandame et al., 1995; Medina et al., 2002). En viktig orsak till kvalstertolerans hos afrikaniserade bin trots fertilitet hos kvalstren i paritet med europeiska bin ser ut att vara en högre dödlighet hos varroakvalstrets avkomma, också hos hannarna, vilket dämpar kvalstrets populationstillväxt (Mondragon et al., 2006). När varroakvalstret kom till den afrikanska kontinenten i slutet av 1990-talet (Allsopp et al., 1997) visade det sig mycket snart att parasiten inte behövde bekämpas för att bina skulle klara sig, trots att reproduktionspotentialen hos parasiten initialt såg ut att utgöra ett väsentligt hot (Allsopp, 2006). En bättre utrensningsförmåga hos afrikanska bin (Fries & Raina, 2003) kan ha del i den större motståndskraften (Frazier et al., 2010), men frånvaron av bekämpningsmedel mot kvalster kan också spelat in för att karaktärer som bidrar till tolerans skall kunna komma till uttryck (Frazier et al., 2010).

Toleransmekanismer

Varroakvalstrets ursprungliga värd, det asiatiska honungsbiet *A. cerana* kan inte korsas med det europeiska honungsbiet, *A. mellifera*. Däremot går det utmärkt att korsa afrikanska raser av *A. mellifera* (t. ex. *Apis mellifera scutellata*) med europeiska raser. Bin med afrikanska gener skadas inte heller av angreppen vare

sig i Sydamerika eller i Sydafrika (Rosenkranz et al., 2010; Allsopp, 2006). På 1950-talet togs afrikanska drottningar till den sydamerikanska kontinenten för genetiska experiment. Samhällen med afrikanska bin svärmade och har givit upphov till den population som idag kallas afrikaniserade bin, eller populärt mördarbin. Dessa bin är inget annat än afrikanska bin som visserligen hybridiseras med europeiska bin (som tidigare tagits till Sydamerika av européer), men som genom svärmningens förlopp och återkorsningar afrikaniserats igen (Caron, 2001). Det är dessa afrikaniserade bin som i Sydamerika inte skadas alls eller i ringa omfattning av varrooangrepp. Egenskaper som utgör grunden för de afrikaniserade binas motståndskraft kan få betydelse för avelsarbete med europeiska bin för att producera bin med motståndskraft mot varroakvalster. Hittills har dock försök i Europa att öka varroatoleransen genom att avla bin med avseende på en bestämd toleransmekanism haft mycket begränsad framgång. Vissa undersökningar visar däremot att det genom urval, inte för enskilda parametrar, utan för ren överlevnad, går att få även europeiska bin att överleva varrooangrepp. Den sortens urval liknar det naturliga urval som värd och parasit skulle utsättas för om inte människans medverkade i systemet med biodling och olika behandlingsmetoder. Faktum är att där populationer av bin med europeiskt ursprung uppkommit som inte kräver behandling för överlevnad, så rör det sig uteslutande om bin och kvalster som utsatts för naturligt urval, inte riktad avel genom människans försorg. Vad som skett i Sydamerika eller Nordafrika, där det också finns *A. mellifera* som överlever varrooangrepp (Ritter, 1990; Ritter et al., 1990), vet vi inte. Vad som än hänt är det inte dokumenterat. I Europa, men även i Nordamerika är emellertid bilden i dag en annan, eftersom det nu finns dokumenterade skeden att lära av. I såväl Frankrike (le Conte et al., 2007) som i norra USA (Seeley, 2007) börjar det återvända populationer av vilda bisamhällen, i synnerhet i områden där inflytandet från biodlingen är begränsad. På Gotland har försök i isolerade bigårdar visat att efter en massiv utslagning av den största andelen samhällen så planar dödligheten av samhällen ut och vissa samhällen kan svärma och föröka sig igen efter 6-8 år utan varroabekämpning (Fries et al., 2006) Erfarenheterna från Gotland visar också att även om samhällen kan överleva relativt länge, så skadas de fortfarande i

betydande omfattning och är i många fall inte att betrakta som honungsproducenter. Likväl är dessa erfarenheter hoppfulla eftersom de visar att det går att etablera ett balanserat värd-parasitförhållande mellan varroakvalster och europeiska bin, som innebär att varroaangripna bin överlever utan bekämpningsåtgärder. Det som är mindre tilltalande är de stora förluster av bisamhällen som blir resultatet om man använder naturligt urval som arbetsätt för att få bin som inte kräver bekämpning av kvalster för att överleva. Kortsiktigt och lokalt skulle en sådan politik t.o.m. kunna leda till ett oacceptabelt pollinationsunderskott, för att inte tala om förlusterna biodlarna skulle vidkännas. Inte desto mindre är det en realitet att effektiv bekämpning av kvalster innebär att det som är negativt för parasiten (eller virus), att vara höggradigt virulent och döda värden, dvs. säga av den gren man själv sitter på, inte längre blir negativt. Biodlaren tar hela tiden bort kvalster så att skadeverkningarna (på både värd och parasit) undviks och ser på så vis till att ett system etableras som kräver ständig parasitbekämpning.

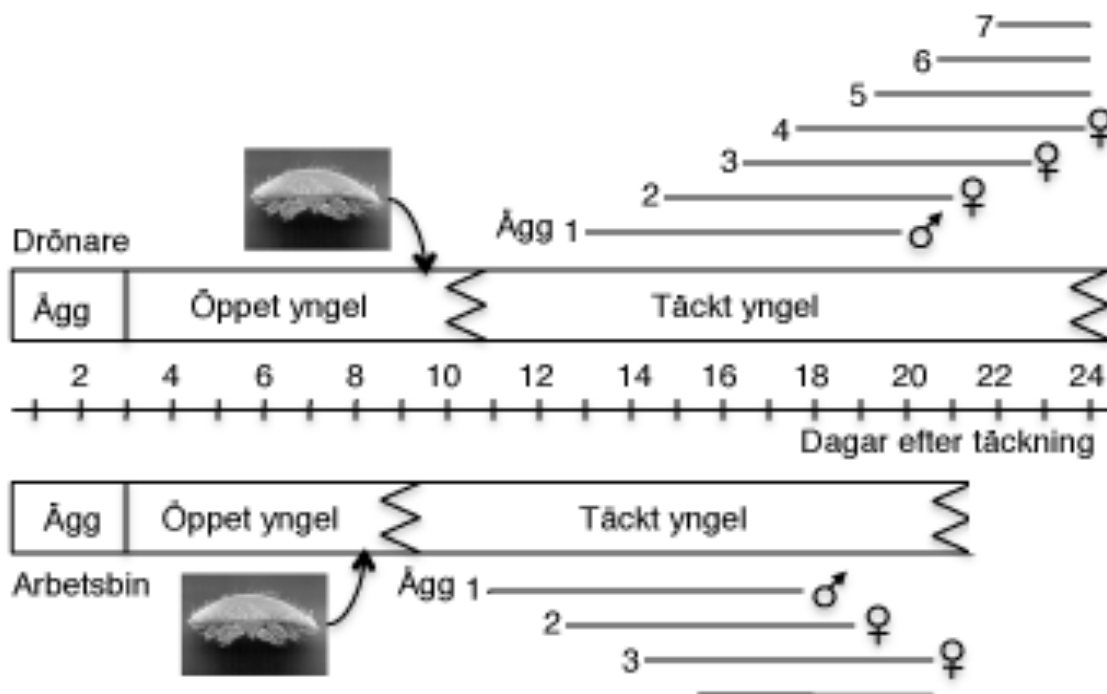
Slutsatsen måste bli, att de förluster som en strategi med naturligt urval medför är oacceptabla. Men det går inte heller att bortse från att det är olika faktorerers samlade skadeverkningar på bisamhället som är det bästa urvalskriteriet för varroatolerans. Det innebär inte att man skall låta bli att odla på bestämda karaktärer, men det betyder att för utvärdering av effekt räcker det inte med att utvärdera avelsframstegen i just den karaktären. Framstegskriterier måste kopplas till kvalstrens populationstillväxt och i sista hand till skador på bisamhällen.

De viktigaste enskilda karaktärer som kan ha betydelse för utveckling av motståndskraft hos bina och reducerad populationstillväxt hos kvalstren, är i) binas täcktid, ii) rensnings- och putsningsbeteende, iii) andelen infertila (icke äggläggande) varroahonor, iv) reducerad fekunditet hos moderkvalstren, samt v) ynglets attraktionskraft (Fries & Camazine, 1993). Även storleken på bicellerna (vi) har diskuterats mycket under senare år och kommenteras nedan.

Binas täcktid

Antalet döttrar som hinner nå könsmognad och få sperma överfört till sig är beroende av hur länge bicellen är förseglad. När biet kryper ut upphör kvalstrets vidare möjlighet till reproduktion och parning i den yngelkullen (Schulz, 1986). Afrikanska biraser har generellt en kortare utvecklingstid än de europeiska. *Apis mellifera scutellata* (basen för de afrikaniserade bina i Sydamerika) har en genomsnittlig täcktid på c:a 11,2 dygn, emedan krainerbiets genomsnittliga täcktid uppmätts till c:a 12,0 dygn (Moritz, 1985). På dansk blandras har täcktiden som uppmätts varit något kortare än vad som redovisats för krainerbin och mätningar på svensk blandras har givit medelvärden på 11,8 dygn (Schousboe, 1986).

Beräkningar har gjorts som tyder på att förkortning av täcktiden



Figur 1. Antalet möjliga parade dotterkvalster är beroende av täcktidens längd. Drönarens längre täcktid gör att fler kvalster hinner bli parade. Bilden visar maximalt möjliga antal dotterkvalster per cell med ett moderkvalster. I realiteten är det genomsnittliga antalet döttrar lägre på grund av en mängd faktorer som försenad äggläggning, juvenil mortalitet, eller infertilitet hos kvalsterhonorna

med bara någon timme skulle kunna påverka populationstillväxten av kvalster

avsevärt (Büchler & Drescher, 1990). Arvbarheten för egenskapen täcktid är relativt hög och beräkningar mellan 0,8 – 0,3 har angivits varför den egenskapen föreslagits som ett effektivt sätt att med avel för en riktad egenskap öka binas motståndskraft mot varroakvalster (Le Conte & Cornuet, 1994; Moritz, 1985). Täcktiden är emellertid inte enhetlig säsongen igenom, så skall urval göras för karaktären täcktid måste även variationen i täcktid över säsongen klarläggas (Schousboe, 1990). Att täcktiden har betydelse för varroapopulationens utveckling är tydligt, men huruvida det i en given population av bin och kvalster går att motverka tillväxten av kvalster genom urval för kortare täcktid hos bina, är inte lika givet. Kvalstren har ett betydligt kortare generationsintervall än bina och är generellt mycket anpassningsbara. De kan därför förväntas anpassa sig till ett avelsarbete för kortare täcktid genom att kvalster med kortare utvecklingstid har störst chans att överleva. Dessutom visar det sig att angrepp av kvalster i en enskild cell i sig förlänger den cellens täcktid, vilket motverkar effekten av att avla för kortare täcktid (Bienefeld & Zadtke, 2007). En sammantagen bedömning av tillgängliga data måste vara att avel för kortare täcktid som enskild parameter har liten sannolikhet att öka motståndskraften mot varroakvalster.

Rensnings- och putsningsbeteende

Rensningsiver

Den huvudsakliga orsaken till att det asiatiska biet *Apis cerana* är resistent mot varroakvalster beror på att det inte förekommer reproduktion i arbetaryngel, då allt angripet sådant yngel avlägsnas (Rath & Drescher, 1990). Beteendet är väl utvecklat hos det asiatiska biet, men även europeiska bin upptäcker, avtäcker och avlägsnar varrooangripet yngel (Spivak, 1996). Undersökningar har emellertid visat på mycket stora skillnader mellan samhällen i detta avseende både hos europeiska (Spivak, 1996) och afrikanska biraser (Fries & Raina, 2003). Det finns en positiv korrelation mellan utrensning av artificiellt avdödat yngel (fruset) och avlägsnande av varrooangripna celler (Boecking & Drescher, 1992) men det verkar inte vara ett direkt samband mellan utrensningsiver och utrensning av

varrooangripna celler, även om fältundersökningar har visat att användande av bin med god utrensningssiver ger lägre angreppsgrad av kvalster i fält (Spivak & Reuter, 1998). Vi vet inte hur bina upptäcker att cellen är angripen, kanske är det inte kvalstrens närvaro i sig, utan virusinfektioner hos larven eller puppan, som upptäcks.

När bina rensar ut angripet yngel så skadas sannolikt i de flesta fall inte de vuxna kvalstren utan släpps åter lösa i samhället. Det innebär i praktiken att inga, eller mycket få kvalster, avlägsnas och att effekten av beteendet egentligen bara leder till ett genomsnittligt längre intervall mellan parasitens yngelomgångar. Allt tyder alltså på att det är gynnsamt att odla drottningar efter sådana mödrar vars avkomma visar ett effektivt rensningsbeteende, även om effekten på varroakvalster är begränsad. Data som visar att rensningssiver kan vara del av förklaringen till varför afrikaniserade bin klarar angrepp av varroakvalster har publicerats (Guerra et al., 2000), men också motsatsen har dokumenterats (Aumeier et al., 2000).

Undersökningar visar att rensningssiver och karaktären att upptäcka och avlägsna varrooangripet yngel åtminstone till del är olika egenskaper. Det som ursprungligen uppfattades som hög andel infertila varroahonor hos bisamhällen som avlats för varroatolerans (Harbo & Harris, 2001) har senare visat sig vara en förmåga hos dessa bin att selektivt upptäcka och avlägsna yngel i celler där varroakvalstret reproducerar sig (Harbo & Harris, 2009) (Varroa Sensitive Hygiene – VSH). Det är av stort intresse att notera att när VSH -bin friparats med oselekerade drönare har en betydande del av motståndskraften mot varroakvalster bevarats (Harbo & Harris, 2001). I fältförsök där VSH -bin jämförts med bin med god rensningsförmåga och kontrollbin visar det sig att varroapopulationen tillväxer minst hos VSH -bin och mest hos icke selekterade kontrollbin (Ibrahim et al., 2007). Att göra urval för karaktären VSH kan med stor sannolikhet väsentligt öka motståndskraften mot varroakvalster hos europeiska bin. Ett stort problem är emellertid att karaktären är svår att undersöka utan betydande arbetsinsatser. Vanlig rensningssiver, å andra sidan, är relativt lätt att undersöka och kan därför vara en mer realistisk strategi, även om effekten på

varroakvalster inte är lika direkt som urval för VSH.

Putsbeteende

En komponent i de asiatiska binas motståndskraft mot varroakvalster har angivits vara ett aggressivt beteende mot kvalstren (Peng et al., 1987). Bina putsar varandra och skadar kvalstren mekaniskt genom de kraftiga käkarna. Europeiska bin har spår av samma beteende men i en omfattning som saknar praktisk betydelse när det undersökts (Büchler et al., 1992). Möjligen har inte putsningsbeteendet hos bina undersökts i tillräcklig omfattning. Vissa bin i ett bisamhälle putsar andra bin i hög utsträckning och fungerar under lång tid som "putsare" och andelen sådana specialister varierar mellan samhällen (Kolmes, 1989).

Helt klart har europeiska bin också möjlighet att skada kvalster som sitter på de vuxna bina. I nedfallet av kvalster från bisamhällen påträffas alltid skador på ben och/eller ryggsköld hos en andel av kvalstren. En del av skadorna har med stor säkerhet orsakats av bina och det har registrerats en tendens till att samhällen med hög andel skadade kvalster har genomsnittligt färre antal kvalster (Moosbeckhofer, 1992; Arechavaleta-Velasco & Guzman-Novoa, 2001). Detta har tagits till intäkt för att det är meningsfullt att bedriva ett urvalsarbete baserat på andel skadade kvalster i nedfallet (Bienefeld et al., 1999) och fältmässigt har bin med sk. "killer factor" propagerats för (Wallner, 1994). Men när de undersökts har de inte visat sig vara mer motståndskraftiga mot kvalster än andra bin (Liebig, 1997). Undersökningar på Gotland och i Tyskland har också visat att även döda kvalster får skador av binas hantering (Rosenkranz et al., 1997) och andra studier visar att putsbeteende inte alltid resulterar i skadade kvalster (Aumeier, 2001). Sannolikt har också putsbeteendets betydelse hos det asiatiska biet övervärderats och det saknas idag tillräckligt underlag för att bedöma egenskapens relativa betydelse för varroatolerans (Fries et al., 1996; Murilhas, 2000). En sammantagen bedömning av tillgängliga data måste vara att avel för ett ökat putsbeteende som enskild parameter (mätt som andel skadade kvalster i nedfallet) har liten

sannolikhet att öka motståndskraften mot varroakvalster.

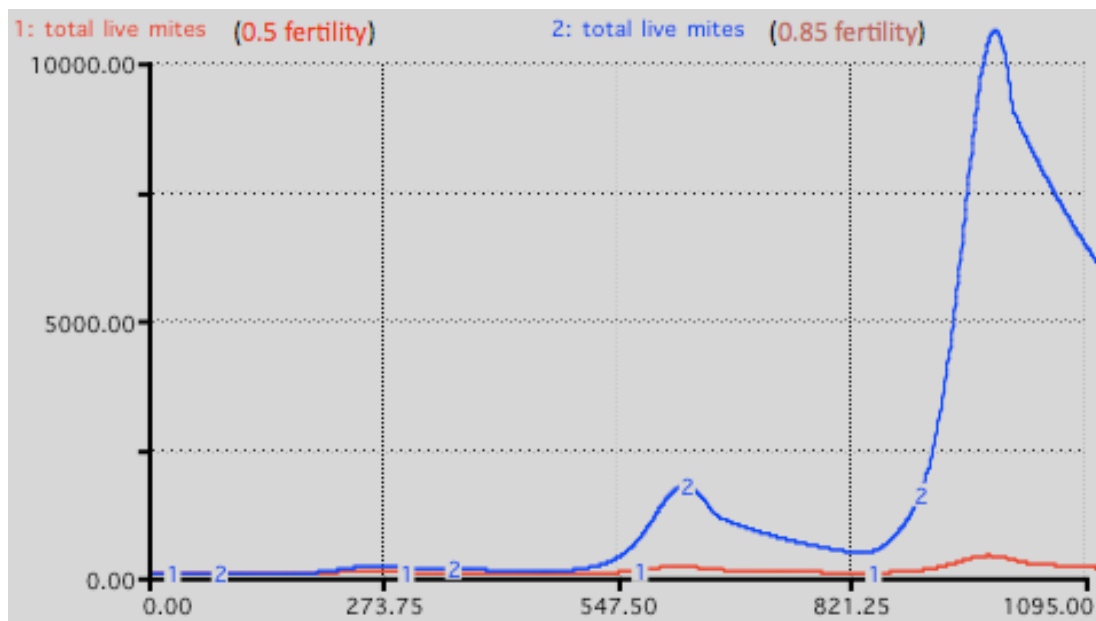
Andelen infertila (icke äggläggande) varroahonor

Afrikaniserade bin i Sydamerika har visat sig inte skadas av varroakvalster i en omfattning som motiverar bekämpning. Det visade sig tidigt att andelen kvalsterhonor som producerade avkomma på arbetaryngel bara var omkring 50 % i Brasilien (Camazine, 1986). Matematisk simulering visar att fertilitet på arbetaryngel är en mycket viktig faktor som påverkar varroapopulationens tillväxt och till stor del kan förklara varroatolerans hos afrikaniserade bin (Fries et al., 1994). I ett svenskt klimat är infertilitet på arbetaryngel i den omfattningen tillräckligt för att varroapopulationen i stort sett förblir stabil (se fig 2).

Det har senare visat sig att fertilitetsgraden har förändrats och närmar sig den hos europeiska bin i Europa också hos afrikaniserade bin (Guzman-Novoa et al., 1999; Medina et al., 2002). Trots det behöver bina inte behandlas mot varroakvalster för att undvika skador, eftersom kvalsterpopulationen inte når de höga nivåer de gör hos europeiska bin (Vandame et al., 2000). Orsakerna är inte klarlagda, men flera faktorer har ansetts ha betydelse hos afrikaniserade bin jämfört med europeiska biraser, såsom bättre putsbeteende (Moretto et al., 1991a), lägre attraktionskraft hos ynglet (Guzman-Novoa, 1996), eller klimateteffekter (Moretto et al., 1991b). Sammantaget går det inte att slutligt avgöra vad det är som gör att afrikaniserade bin är toleranta mot varroakvalster.

Genetiskt är de afrikaniserade bina inget annat än bin, sannolikt *Apis mellifera scutellata*, som importerades från Afrika på 1950-talet till Brasilien för genetiska experiment (Caron, 2001). Av olika skäl har dessa bin trängt undan de populationer av honungsbin som tidigare importerats till Sydamerika och representerar genetiskt i stort sett ett rent afrikanskt arv (Caron, 2001). Det är inte känt om processen som lett fram till kvalsterresistens hos dessa bin föregåtts av en utslagning av bisamhällen, eftersom spridningen av dem samtidigt i grunden förändrade förutsättningarna för biodling där de bredd ut sig. År 1997 påvisades varroakvalster för första gången på den afrikanska kontinenten, i Sydafrika

(Allsopp et al., 1997) och har nu spritt sig norrut till en rad länder i Östafrika



Figur 2. Populationsutvecklingen hos varroakvalster med en startpopulation om 100 kvalster efter tre år (x-axeln anges i dagar efter angrepp) och en fertilitetsgrad hos moderkvalster om 85% (blå linje – normal nivå hos europeiska bin) eller 50% (röd linje - dokumenterat hos afrikanserade bin) i ett nordiskt klimat. Simulering baserad på en matematisk modell (Calis et al., 1999).

(Frazier et al., 2010). Tidiga studier av kvalstrens reproduktion i *A. m. scutellata* samhällen antydde god reproduktion och att en utslagning av bisamhällen kunde förväntas (Martin et al., 2002). I kvalstrets spridningsfront har begränsade förluster av bisamhällen observerats, tillsammans med mycket höga kvalstertal (Allsopp, 2006). Skadorna har emellertid varit begränsade också initialt och efter 5-6 år med kvalster kan bipopulationen (*A. m. scutellata*) betraktas som tolerant utan skador och utan bekämpning av kvalster (Allsopp, 2006). För Kapbiet (*Apis mellifera capensis*) har anpassningen till kvalstren gått ännu snabbare (Allsopp, 2006).

Sammantaget kan sägas att en förhöjd andel infertila kvalster på afrikanska bin antagligen bidragit till att dessa bin utvecklat kvalstertolerans. Samtidigt är det inte hela förklaringen. Egenskapen är relativt arbetsam att mäta och lämpar sig därför knappast för riktat avelsarbete i praktiken.

Reducerad fekunditet hos moderkvalstren

Infertilitet i det här sammanhanget betyder att äggläggning inte förekommer överhuvudtaget. Fekunditet avser egentligen det antal ägg som produceras men ges här en utvidgad betydelse till att omfatta det antal ägg som leder till parad honlig avkomma. När äggläggningen påbörjas sent, om inga hannar produceras, eller om dessa dör innan de fullbildats, kan även fertila kvalsterhonor sakna förmåga att producera fertil avkomma som bidrar till populationstillväxten. Fullbildade dotterkvalster som inte blir parade kommer inte vidare att lägga ägg som utvecklas vare sig till honor eller hannar (Martin et al., 1997). Det har visat sig att en viktig orsak till att afrikaniserade raser tål angrepp av varroakvalster bättre än europeiska raser är kopplat till reducerad fekunditet då avkomman, och då ofta hannarna, dör på ett tidigt stadium i högre utsträckning än hos europeiska biraser (Mondragon et al., 2006). I Afrika har fekunditeten hos kvalstren på arbetaryngel varit i nivå med vad som registrerats för europeiska biraser (Martin & Kryger, 2002), varför den tolerans dessa bin uppvisar fortfarande inte är klarlagd.

Om fertiliteten är arbetsam att mäta så är det ännu mer arbetskrävande att i detalj dokumentera avkommans sammansättning i angripna celler för att bedöma antal möjlig parad honlig avkomma. I ett försök att undersöka hur egenskapen reducerad fekunditet kunde användas för avelsändamål blev slutsatsen att egenskapen inte överfördes på förväntat sätt till avkomman (DeGrandi-Hoffman et al., 2002) och därför inte lämpade sig som avelskriterium.

Ynglets attraktionskraft

Yngel med olika genetisk bakgrund har olika attraktionskraft för varroakvalster (Büchler, 1989). Däremot har det inte gått att avgöra vad det är för faktorer som gör att yngel från europeiska biraser invaderas snabbare än motsvarande yngel hos afrikaniserade bin (Aumeier et al., 2002). En lägre attraktionsgrad hos ynglet innebär en längre genomsnittlig foretisk period för kvalstren, med en resulterande långsammare populationsutveckling. Att mäta

unglets relativa attraktionskraft på kvalstren är arbetskrävande och lämpar sig knappast som en karaktär lämpad för riktat avelsarbete.

Cellstorlek

I Sverige har föreställningen att små celler påverkar varroakvalstrets populationsutveckling negativt fått väsentlig spridning och propagerats för under lång tid (ex. Österlund, 2001a, 2001b, 2001c, 2004, Idestrom, 2002). Huruvida cellstorlek är en avelsfråga kan diskuteras, men diskuteras här därför att föreställningen haft betydelse för svensk biodling under det senaste decenniet.

Frågan om huruvida små celler i någon avgörande mening påverkar varroakvalstrets beteende eller varroapopulationens utveckling kan anses som avgjord genom seriöst genomförda kontrollerade jämförande försök. Taylor et al. (2008) har undersökt om cellstorleken påverkar angreppsgraden eller reproduktionen i cellerna. Slutsatsen var att inget tyder på att små celler minskar varroakvalstrets reproduktion men att angreppsgraden i cellerna i bisamhällen med små celler var signifikant högre. Data beträffande reproduktion bekräftar observationerna av Davidsson (1992). Författarna konkluderar att manipulation av cellstorleken inte är en lösning på kvalsterproblemen på Nya Zeeland.

I en norsk tvåårig studie där man utgått från 20 samhällen uppdelade på 10 samhällen med små celler och 10 med konventionellt vax kunde ingen påverkan på varroapopulationen påvisas. Undersökningen finns redovisad i Bitidningen (Sæther Myskja & Helland, 2006)

I en studie i Florida, USA som sträckte sig över mer än ett år jämförde Ellis et al. (2009) varroapopulationens utveckling i 30 samhällen, 15 med små celler och 15 med vanligt vax. Man visar att under de förhållanden som rått i Florida har det inte gått att påvisa någon effekt på varroapopulationen mot bakgrund av olika cellstorlek i bisamhällen.

I tre upprepade studier på samma tema med 20 samhällen i varje test (10 små celler, 10 kontroll) som pågick under 40, 12 respektive 16 veckor i Georgia, USA är resultaten än mer nedslående om man trott att små celler skulle ha

betydelse för att kontrollera varroakvalster (Berry et al., 2010). Resultaten visar en statistiskt säkerställd högre angettgrad i yngel med små celler, högre andel kvalster i ynglet, samt högre angreppsgrad på vuxna bin vid slutmätningarna. En populärvetenskaplig sammanfattning av undersökningen har publicerats i en amerikansk bitidning (Berry, 2009). Slutsatsen är att små celler inte minskar varroapopulationens tillväxt, om små celler alls påverkar kan det vara i motsatt riktning.

Även om det finns enskilda studier där resultaten antyder att varroakvalstret kan påverkas negativt av små celler (ex. Martin & Kryger 2002, Message & Goncalves, 1995) har inte det budskapet längre någon tyngd. Om man väger samman de uppgifter som går att utvärdera måste slutsatsen bli att de biodlare som försöker begränsa varroaangreppen med enbart små celler löper risk att förlora sina bisamhällen.

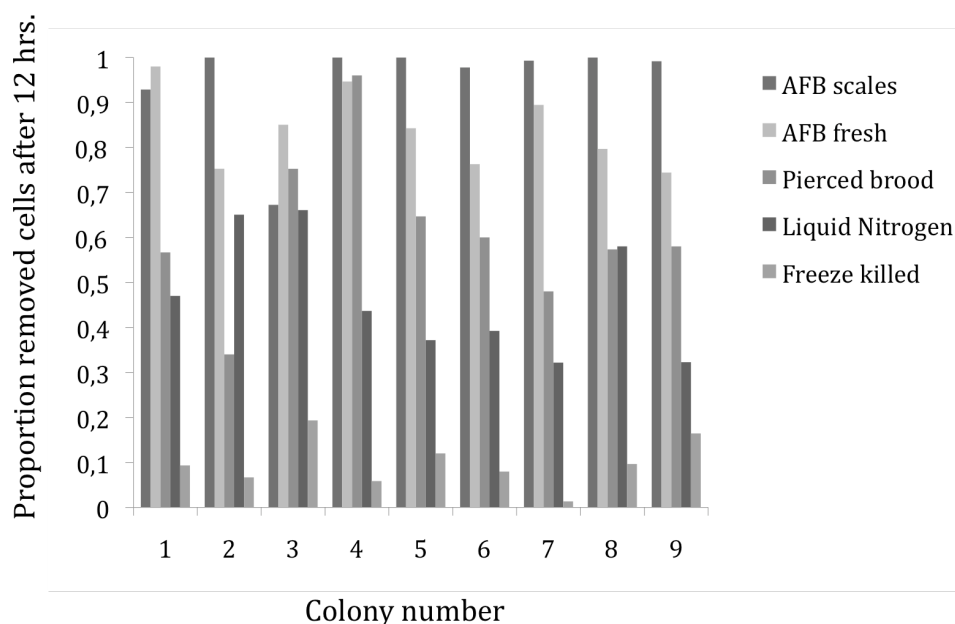
Urval på speciella karaktärer - exempel

En rad olika initiativ har tagits för att avla fram bin som är resistent mot varroakvalster och litteraturen är full av mer eller mindre fullbordade omdömen om arbeten som varit lyckosamma i det avseendet. I de allra flesta fall rör det sig om enskilda personer som beskriver sin lyckade erfarenhet, eller andra som refererar till någon eller några individer som bedriver biodling framgångsrikt utan att bekämpa kvalster. Uppgifter av den karaktären omfattas inte av uppdraget med föreliggande förstudie, som den definierats av uppdragsgivarna, om de inte kan bedömas vara av speciellt värde. I första hand behandlas därför uppgifter som kunnat verifieras av andra och/eller har publicerats efter oberoende granskning. Det betyder inte att observationer som inte verifierats av oberoende källor nödvändigtvis saknar substans. Däremot kan de inte ligga till grund för avelsurval eller för hur sådant kan bedrivas, innan uppgifterna bekräftats på ett vederhäftigt sätt. Ett fåtal sådana exempel behandlas också i det här sammanhanget eftersom uppgifterna fått stor genomslagskraft. Generellt kan sägas att avelsarbete inriktat på enskilda karaktärer kan förbättra motståndskraften för varroakvalster men det

finns inga exempel på att sådana bisamhällen överlever långsiktigt, utan varroabekämpning, när de utsätts för överlevnadstester (Büchler et al., 2002).

Hygieniskt beteende - allmänt

Urval för ökad städförmåga hos bin har utomordentligt stor effekt på motståndskraft mot yngelsjukdomar, speciellt amerikansk yngelröta (se Spivak & Gilliam, 1998 för en översikt). Det har också visat sig i fältförsök att bisamhällen med ett utpräglat hygieniskt beteende har genomsnittligt en lägre angreppsgrad av varroakvalster, men att effekten inte är dramatisk (Spivak & Reuter, 1998). För avelsändamål bör egenskapen hygieniskt beteende alltid ingå som en del, även om effekten på varroakvalster är begränsad. Genom att döda yngel och utvärdera hur snabbt det rensas ut kan jämförelser mellan samhällens avelsvärde göras.



Figur 3. Andel yngelceller (N=50) som rensats ut efter 12 timmar hos nio olika bisamhällen (yngelröteskal, färsk täckt yngelröta, nåldödat yngel, fryst yngel med flytande kväve resp. frysbox. (Lindström et al., 2010)

Avdödning kan ske medelst frysning (utskärning och frysbox eller med flytande kväve i fält, figur 4) (Taber, 1982; Spivak & Reuter, 1998), eller genom att nåldöda yngel (Newton & Ostasiewski, 1986). I en jämförelse mellan metoder visade

det sig att så mycket som 30 % av ynglet som nålbehandlats inte dog av åtgärden, varför metodens värde har ifrågasatts (Spivak & Downey, 1998). I praktiken visar svenska undersökningar emellertid att det går att få hög dödlighet på nålbehandlat yngel om det



Figur 4. Att hålla flytande kväve i en plastcylinder fryser ynglet omedelbart. Foto: M. Spivak.

genomförs med omsorg (Lindström et al., 2010). När olika metoder jämförs med den hastighet som sjukt yngel rensas ut är nåldödat yngel det som mest liknar sjukt yngel i utrensningshastighet (se Figur 3, sid 15.).

Nåldödat yngel är en enkel och snabb metod som kan rekommenderas om inte många samhällen skall utvärderas. I sådana fall kan frysning med flytande kväve göras mer effektivt eftersom många ramar kan tas ur samhällen och behandlas mer eller mindre samtidigt.

Hygieniskt beteende – SMR -VSH

I ett avelsprogram i Kalifornien som uppnått ökad motståndskraft för varroakvalster gjordes urval ursprungligen för andel infertila kvalster, sk. SMR-bin (Suppressed Mite Reproduction) (Harbo & Hoopingarner, 1997). I en studie som jämförde varroapopulationens utveckling hos bin med god städförmåga, sk. SMR-bin och kontrollbin var reproduktionen hos kvalstren likartad, men populationstillväxten av kvalster långsammast hos SMR-bin och snabbast hos kontrollbin (Ibrahim et al., 2007). Det har visat sig att den höga andelen infertila kvalster hos SMR-bin inte berodde på fertilitetsfaktorer hos kvalstren, utan berodde på att bina i hög utsträckning rensade ut arbetarceller där kvalstret

reproducerade sig, men inte de med infertila moderkvalster, med resultatet att andelen infertila kvalster överskattades (Harbo & Harris, 2005). På grund av beteendet att rensa ut celler där varroakvalster reproducerar sig har termen Varroa Sensitive Hygiene – VSH myntats (Harbo & Harris, 2009). Genom att fripara dessa varroatoleranta linjer har man också visat att F1-generationen i hög utsträckning vidmakthåller god tolerans (Harbo & Harris, 2001).

Det är tydligt att europeiska bin har förmåga att upptäcka och avlägsna arbetarceller där varroakvalstret reproducerar sig. Eftersom den egenskapen är högt utvecklad hos kvalstrets ursprungliga värd, *Apis cerana* och är en väsentlig del i den artens kvalstertolerans (Rath & Drescher, 1990) kan VSH visa sig vara en mycket viktig egenskap för att bygga upp kvalstertolerans hos europeiska bistammar. Tyvärr är egenskapen arbetsam att mäta, som redogjorts för ovan räcker det inte ens att notera andel fertila moderkvalster. Därför blir egenskapen svår att använda för fältmässigt avelsarbete så länge det inte går att finna en eller flera genetiska markörer för egenskapen. Den praktiska konklusionen blir att mäta kvalsterpopulationens tillväxt över tid och avla på samhällen med lägst kvalstertillväxt. Harris & Harbo, (1999) menar emellertid att populationstillväxten hos kvalstren skall mätas, men att det också är viktigt att klargöra vilka reproduktionsparametrar som ligger bakom en reducerad kvalstertillväxt. För att förklara skeendet är det naturligtvis riktigt, för att nå praktiska avelsresultat är det emellertid sannolikt tillräckligt att jämföra hur snabbt kvalstertillväxten är mellan olika potentiella avelssamhällen. För att utnyttja VSH-bin mer allmänt i biavel för varroatolerans, distribueras sperma för inseminering till intresserade biodlare i USA (Rinderer et al., 2010). Information om förfaringssätt finns på www.glenn-apiaries.com. Karaktären VSH är sannolikt viktig för utvecklandet av bistammar med varroatolerans mer generellt och det har föreslagits att den typen av bin alltid bör ingå i strategier för att minska beroendet av läkemedel mot varroakvalster (Delaplane et al., 2005).

Ryska bistammar

Till USA har importerats bin från östra delen av Ryssland med utvecklad tolerans mot varroakvalster (Rinderer et al., 2001). I fältförsök har det visat sig att bisamhällen med dessa linjer behöver varroabekämpning, men att antalet kvalster i sådana samhällen är mycket lägre och att bekämpningen därför kan vara mindre effektiv (Rinderer et al., 2003). När ryska bistammar korsats med andra bin som utvecklat viss motståndskraft mot varroakvalster (t.ex. SMR-bin) har de resulterande hybriderna haft ytterligare bättre motståndskraft (Harris & Rinderer, 2004). Den lägre populationstillväxten av kvalster hos de ryska bilinjerna beror på flera faktorer, som lägre attraktionsgrad hos ynglet, sämre reproduktion hos kvalstren och förlängd foretisk period hos moderkvalstren (Guzman et al., 2007; Guzman et al., 2008).

De positiva rapporter om de ryska bistammarna som kommit från USA har motiverat att de också testats i Europa och i Kanada. I Tyskland har direktimporterade drottningar under två år utvärderats vid flera institut och även om tillväxten av kvalster varit reducerad i sådana bisamhällen har bedömningen gjorts att andra kvaliteter hos dessa bin, såsom låg honungsproduktion, utpräglat försvarsbeteende och svärmdrift (Berg et al., 2004, 2005) gjort dem ointressanta för tyska förhållanden (Peter Rosenkranz, 2010, personlig information). Samma omdömen görs av Pierre Giovenazzo från Quebec i Kanada som också direktimporterat dessa bilinjer för testning (Pierre Giovenazzo 2010, personlig information). En sammantagen bedömning är att de ryska bistammarna visar att flera faktorer kan bidra till ökad varroatolerans, men att de aktuella bina har andra egenskaper som gör dem olämpliga i praktisk biodling i Europa. I en aktuell genomgång kring dessa bin från USA, hävdas motsatsen (Rinderer et al., 2010), men min samlade bedömning är att dessa bin sannolikt inte kommer att få betydelse för den vidare utvecklingen mot varroaresistenta bin i Europa, annat än genom kunskap om de karaktärer som utmärker just deras motståndskraft.

Tyskt avelsarbete för varroatolerans

De kanske mest ambitiösa och omfångsrika ansträngningar att avla fram varroatoleranta bin, åtminstone av det som dokumenterats och som kan utvärderas, har under åren gjorts i Tyskland. Till stor del har det tyska arbetet fungerat som modell också för inriktningen i många andra europeiska länder. Framförallt är det arbeten vid biinstituten i Kirchain och i Hohen Neuendorf som förtjänar att tas hänsyn till. I Hohen Neuendorf har man studerat enskilda egenskaper såsom täcktid och putsbeteende (Bienefeld et al., 1999; 2007) men också inkluderat en parameter med varroatolerans i den avelsmodell med utvärdering av avelsvärden med BLUP (Best Linear Unbiased Prediction) man utvecklat (Bienefeld et al., 2007). Förutsatt att indata för egenskapen varroatolerans har hög kvalitet, finns goda förutsättningar att kunna kombinera den egenskapen med andra produktionsegenskaper som också är önskvärda och metoden har redan visat sig kunna ge väsentliga generella avelsframsteg (Bienefeld et al., 2008) även om framstegen med just varroatolerans är mycket begränsade. För mer information om BLUP och avelsarbete med bin, se www.beebreed.eu.

Det arbete man bedrivit i Kirchain har beskrivits i en rad publikationer (Büchler, 1990; 1993;1994.; 1997; 2000) och nyligen sammanfattats i en omfattande översikt som även omfattar andra tyska ansträngningar (Büchler et al., 2010).

I ett försök att koordinera avelsarbetet för varroatolerans i Tyskland bildades 2003 det sk. Arbeitsgemeinschaft Toleranzzucht (AGT) (se www.toleranzzucht.de). Utgångspunkten var att i) identifiera bisamhällen med låg tillväxt av kvalster i en större population där det redan förekommer registreringar av avelsvärden. ii) värdering av överlevnaden utan bekämpning hos potentiella avelssamhällen. iii) selektion på drönarsidan under selektionstryck från obehandlade varroaangrepp.

i) registrering av avelsvärden

Motståndskraften mot varroa beräknas på basis av kvalsterpopulationens tillväxttakt kombinerat med värden för utrensningssiver (nåldödat yngel) för att ge ett toleransindex. Arbete pågår för att skapa ett kombinerat avelsindex för alla karaktärer, inklusive honungsproduktion, svärmtröghet, kakfasthet etc.

ii) värdering av överlevnaden utan bekämpning hos potentiella avelssamhällen.

Bistyrkan på våren jämfört med bistyrkan på hösten ger ett mått på övervintringsförmågan. Om angreppsgraden på vuxna bin är mindre än ett kvalster per hundra bin i juli och aldrig går över tio kvalster per hundra bin, bör ingen bekämpning av kvalster ske (vid högre angrepp sker behandling för att undvika sammanbrott av samhällen och spridning av kvalster).

iii) selektion på drönarsidan

Angrepp av varroakvalster ger drönare från kraftigt angripna samhällen en lägre fitness (Büchler et al., 2006). Det utnyttjas på de parningsplatser som används inom AGT, där bekämpning i drönarsamhällen inte sker mot kvalster om inte angreppsgraden på vuxna bin överstiger 10%.

Ett utmärkande drag för det tyska arbetet är således att inte avla för specifika karaktärer, utan inrikta arbetet på urval för de stammar där kvalsterpopulationen tillväxer långsammast. I varje samhälle som ingår i testerna tas ett biprov (minst 30 gram per samhälle, vilket motsvarar drygt 300 bin) i början av juli från översta lådan. Antal kvalster på bina jämförs med det naturliga nedfallet kvalster under 3–4 veckor på våren. Genom att använda tiden för sälgens blomning kan en viss standardisering för olikheter i klimatzoner uppnås. Tekniken att mäta populationsutvecklingen på detta relativa vis blir oberoende av angreppens storlek, så länge inte angreppen är så allvarliga att de skadar samhällets utveckling och har visat sig fungera väl i praktiken (Büchler et al., 2010). För det praktiska avelsarbetet har man ett stort antal biodlare spridda i Tyskland som registrerar hur bin med olika genetisk bakgrund presterar för en rad karaktärer, inklusive enkla test för varroapopulationens tillväxttakt som beskrivits. Biodlarnas

datamaterial kan bearbetas av lokala administratörer som registrerar uppgifterna i en databas, men kan också registreras direkt av biodlaren om han får sådan behörighet. Databasen administreras av biinstitutet i Hohen Neuendorf där också avelsvärden för olika drottningar beräknas med BLUP, som tidigare beskrivits.

I mer kontrollerade studier har man även i Kirchhain i systergrupper gjort små avläggare med skakbin med kända mängder kvalster och sedan avdödat småsamhällen och räknat kvalster efter en viss tid (Büchler, 2010, personlig information). Det ger visserligen en bra jämförelse av kvalsterpopulationens tillväxt mellan grupper av bin med olika härstamning, men lämpar sig inte för avelsarbete i större skala.

Icke verifierade avelsupplägg

I Frankrike har John Kefuss importerat nordafrikanska bin (*Apis mellifera intermissa*) och inte bekämpat kvalster i dessa samhällen (Kefuss et al., 2004). Då samhällen överlevt utan behandling och även hybrider med lokala franska bistammar visat ökad motståndskraft behöver enligt Kefuss et al. (2009) ingen bekämpning mot varroa användas i hans bisamhällen. Det finns inga uppgifter om vad som betingar motståndskraften, bara uppgifter om att angreppsgraden över tid reducerats (Kefuss et al., 2009). Mig veterligt finns inte oberoende jämförande undersökningar som visar värdet av Kefuss bin beträffande varroatolerans. Det kan röra sig om lokala anpassningar, men kan också vara så att dessa bin verkligen kan få betydelse för att snabba på utvecklingen mot mer varroaresistenta bin i Europa. En jämförande studie med andra europeiska bistammar är i högsta grad påkallad.

I USA, men även i Sverige, har de arbeten Erickson (2000) publicerat rönt relativt stor uppmärksamhet. Utgångspunkten är att inte bekämpa och att arbeta med lokalt anpassade bistammar. Då arbetet skett i Arizona kan det inte uteslutas att det åtminstone till del handlat om afrikaniserade bin. Det är enligt min mening inte möjligt att utvärdera om bina ifråga kan få betydelse för biavel för varroatolerans med det underlag som finns tillgängligt.

I Bitidningens septemhernummer 2010 finns ett antal exempel från USA på individer som anger att de varit framgångsrika i sin avel för större kvalstertolerans (Ideström, 2010). Exempelen är av den karaktären att det inte går att verifiera de omdömen som ges. Eftersom det inte kan uteslutas att uppgifter av denna typ har substans, med exempel också från Europa, borde man överväga att satsa de resurser som krävs för att faktiskt utvärdera egenskapen varroatolerans hos utvalda delar av bipopulationen. Lämpligen bör då bin testas där det finns trovärdiga indikationer på att någon form av varroatolerans kan finnas.

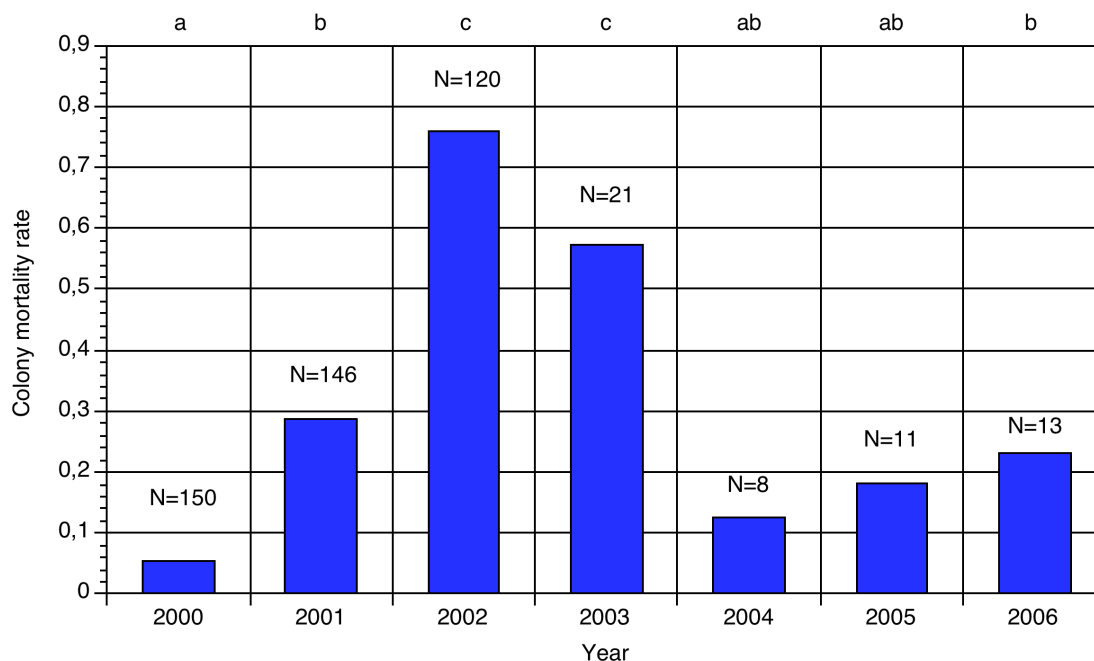
Urval med genetiska markörer

Sedan genomet hos *Apis mellifera* har sekvenserats (The Honey Bee Genome Sequencing Consortium, 2006) har nya möjligheter öppnats för att kunna göra urval direkt på genetiska markörer för varroatolerans. Det finns idag inga genetiska markörer definierade men eftersom det finns europeiska bin som är toleranta mot kvalsterangrepp bör det vara en tidsfråga innan sådan information blir tillgänglig. Eftersom det kan förväntas att kvalstertolerans inte har en enkel genetisk bakgrund, utan är sammansatt av en rad olika egenskaper är det inte sannolikt att urval för enskilda identifierade gener kommer att vara framgångsrikt. Inledningsvis kan man förvänta sig att det kan identifieras sk. Quantitative Trait Loci (QTLs). QTIs är inte det samma som gener, utan DNA-sekvenser som är kopplade till de gener som ger det fenotypiska uttryck som är av intresse. Arbete med att identifiera QTLs för varroatolerans pågår för närvarande både i Europa (inom projektet BEE DOC under ledning av Professor Robin Moritz) och i USA (inom projektet Managed Pollinator CAP, under ledning av Professor Keith Delaplane). Ett exempel på kartläggning av QTL's för motståndskraft mot sjukdomar hos honungsbin är de arbeten som gjorts med amerikansk yngelröta (Lapidge et al., 2002). Att kartlägga QTLs för en viss egenskap kan betraktas som det första steget till att identifiera och sedan sekvensera individuella gener som sedan kan användas som markörer.

Naturligt urval

Gotland

Om varroakvalster inte bekämpas dör de allra flesta samhällen efter 3-4 år i ett nordiskt klimat (Korpela et al., 1993). Studier från Gotland visar emellertid att om bipopulationen är tillräckligt stor, är det sannolikt att inte samtliga bin dör ut (Fries et al., 2006) och att en anpassning mellan värd och parasit kommer till stånd som säkrar bådas långsiktiga överlevnad. På Gotland har vi dessutom visat att den förbättrade överlevnaden av bisamhällen som överlevt utan bekämpning beror på karaktärer hos bina och inte hos kvalstren (Fries & Bommarco, 2007). Under normala förhållanden kunde man förvänta sig en ömsesidig anpassning, men den europeiska populationen varroakvalster är extremt genetiskt homogen och härstammar sannolikt från ett fåtal individer och kan betraktas som en klon (Solignac et al., 2005). Varroakvalstrets biologi (med parning mellan en hane och hans systrar i de täckta cellerna) och deras genetik (haploida hannar och diploida honor) motverkar genetisk variation, varför man kan förvänta sig en större anpassningsförmåga i bipopulationen. Överlevnad hos de gotländska bina beror inte på att de fått svärma fritt (Fries et al., 2003). Reducerad produktion av yngel, i synnerhet drönaryngel, kan vara en förklaring (Fries & Bommarco, 2007), men senare undersökningar visar att den viktigaste egenskapen sannolikt är att bina med den här härstamningen konsekvent producerar färre parade kvalsterhonor per cellangrepp, jämfört med kontrollbin (Locke & Fries, 2010). Om de gotländska bina som överlevt sedan 1999 utan kvalsterbekämpning kan få någon betydelse för vidare avelsarbete kan ifrågasättas. I Tyskland har de visserligen, som på Gotland, visat på bättre överlevnad jämfört med tyska bin, men samtidigt visat sig känsliga för andra sjukdomar (Rosenkranz, 2010, personlig information). Om bina dessutom producerar mindre samhällen, som ett svar på angreppen, är det inget en honungsproducent är bekant av. Likväl är det min mening att det är viktigt att framgent upprätthålla en population bin där ingen bekämpning av kvalster sker samt att undersöka om materialet genom riktad seminering kan komma till användning för att förbättra andra bistammars varroatolerans i Sverige.



Figur 5. Andel bisamhällen som dött över vintern under sju år i ett gotländskt försök utan kvalsterbekämpning. Olika bokstäver ovanför staplarna anger vilka skillnader som är signifikanta ($p < 0,05$).

Frankrike

Efter observationer att vilda bisamhällen börjat återkolonisera skogarna i Frankrike (Avignon och Le Mans) samlades ett antal sådana samhällen in och jämfördes med samhällen där det bedrevs bekämpning av varroakvalster. Dessutom samlades samhällen in där biodlare uppgivit att de inte bekämpat varroakvalster i åtminstone två år för samma typ av jämförelser. Totalt ingick drygt 80 bisamhällen (överlevare) och ett ungefärligt motsvarande antal kontrollbin. Undersökningen pågick i 7 år och de sk. överlevarna hade en dödlighet som över den tiden inte skilde sig från behandlade bisamhällen. Däremot var honungsskörden sämre i obehandlade samhällen (le Conte et al., 2007). Varför dessa bin klarar kvalsterangreppen bättre har inte klarlagts, men preliminära undersökningar tyder på att andelen infertila kvalsterhonor är avsevärt större i obehandlade samhällen (Locke, 2010, personlig information). Det finns planer att kombinera de franska och gotländska bin som beskrivits ovan.

USA

I nord-östra USA i staten New York finns ett stort skogsområde, Arnot Forest, där vildbipopulationen monitorats ända sedan 1970-talet (Seeley, 2007). I samband med att varroakvalster kom till området försvann också de vilda bisamhällen man studerat. Senare har emellertid vildbin återkommit och finns nu åter i området (Seeley, 2007). Anledningen till att dessa vilda bisamhällen överlever med varroakvalster är inte klarlagt, men de undersökningar som gjorts antyder att det kan vara en ömsesidig anpassning mellan värd och parasit (Seeley, 2007), i motsats till vad vi sett på gotländska bin.

Brasilien

På en ö utanför den Brasilianska kusten, finns en relativt stor ö, Island of Fernando de Noronha. Till ön fördes 1984 europeiska bin av rasen *A. m. ligustica* tillsammans med varroakvalster. Det bedrivs begränsad biodling på ön och ingen vet vad som egentligen skett. Men efter 12 visat sig att det fortfarande finns fler bisamhällen på ön än som introducerats och att dessa överlever med varroakvalster utan att kvalstren behöver bekämpas (de Jong & Soares, 1997)). Återigen är orsakerna till binas överlevnad inte kända.

Slutsatser

Genom riktat urval går det att förbättra binas motståndskraft mot varroakvalster. Däremot verkar det som om urval för enskilda parametrar, som t.ex. rensningsivert eller andel skadade kvalster i nedfallet inte är en framkomlig väg. Sannolikt beror det på att tolerans mot kvalster kan vara sammansatt på en mängd olika sätt och att det i slutändan är en kombination av egenskaper som är nödvändigt, en kombination som kan se olika ut i olika geografiska områden och hos olika bin. Historien visar att angrepp av varroakvalster på de flesta platser antagligen inte utrotar arten *A. mellifera*. De allra flesta bin dör sannolikt om ingen

bekämpning sker, åtminstone i Europa, men efter något eller några decennier återhämtar sig den spillra bisamhället som överlevt och kan bygga upp en ny livskraftig population, trots angrepp av varroakvalster. De bin som överlever genom naturligt urval kan ha förlorat för biodling och produktivitet flera önskvärda egenskaper. Vad exemplen emellertid visar är att även våra raser av europeiska bin på sikt kan överleva med varroakvalster utan att dessa måste bekämpas. Problemet är vägen dit. Att utsätta den svenska bipopulationen för ett naturligt urval i detta sammanhang är uteslutet, med de konsekvenser för pollinering i allmänhet och biodlingen i synnerhet, en sådan ansats skulle leda till. Att fortsätta bekämpa kvalster så effektivt att eventuella skillnader i tolerans inte visar sig, leder å andra sidan till att biodlingen allt framgent är hänvisad till att bekämpa varroakvalster. Slutsatsen måste bli att finna en medelväg, en strategi som medför att det går att skilja på bisamhället med bättre och sämre motståndskraft mot varroakvalster. Med hänsyn taget till vad som sagts ovan angående urval för enskilda parametrar, torde den enda realistiska möjligheten till aktivt urval vara att studera och jämföra hur snabb tillväxten av kvalster är i bisamhället med olika genetisk bakgrund, samtidigt som man tillåter varroapopulationen i alla samhällen växa så att man balanserar på skadenivån.

I korthet kan man säga att framgångsrik biodling med varroakvalster i ett svenskt klimat handlar om att producera friska vinterbin som inte varit hårt parasiterade av kvalster. Det är fullt förenligt med både god honungsskörd och god övervintring att ha relativt mycket kvalster i bisamhället under vår och försommar. Därför måste det vara under den tiden som kvalstrens tillväxttakt moniteras och att bekämpning sätts in i tid för att producera friska vinterbin, om bestämda tröskelvärden (i nedfall av kvalster eller angreppsgrad på bina) överskrids under en förutbestämd del av sommaren. Vilka sådana tröskelvärden bör vara och när de skall förläggas i tiden kan behöva utredas. De kan sannolikt också vara olika för olika delar av Sverige.

Rekommendationer

Urvalskriterier

Mot bakgrund av vad som redovisats kan det vara realistiskt att begränsa arbetet för ökad kvalstertolerans till två karaktärer, i) allmän rensningsiver; ii) varroapopulationens tillväxttakt.

i) allmän rensningsiver

Ämnet har behandlats ovan (sid. 14) och karaktären är enligt uppgift redan integrerat i Svensk Biavels avelsmodell. Metoder och tillvägagångssätt kommenteras därför inte vidare. Som tidigare angivits ger urval för rensningsiver endast begränsad effekt på varroakvalster, men eftersom det också finns positiva, om än begränsade effekter beträffande motståndskraft mot varroa bör karaktären tas med även i detta sammanhang.

ii) varroapopulationens tillväxttakt

Att mäta varroapopulationens tillväxttakt i olika bisamhällen bör ge det bästa måttet för varroatolerans. Metoden måste för att vara användbar för praktisk biodling, kombinera ett högt informationsvärde, samtidigt som utvärderingen är lätt att genomföra. Dessutom måste metoden medge mätningar i bisamhällen med olika parasiteringsgrad, eftersom det är orealistiskt att kunna standardisera varroaangreppens storlek.

Vi kan utgå från att varroapopulationens tillväxttakt är exponentiell och att tillväxten rör sig om ungefär 2,5% per dag förutsatt att det finns fri tillgång på yngel och att kvalsterangreppen inte är så stora att de påverkar bisamhällets utveckling (Calatayud & Verdu, 1993, 1995). Mängden drönaryngel som produceras kan vara en komplikation, men i detta sammanhang bör det vara en fördel om fullstarka samhällen producerar begränsat med drönaryngel. Genom att uppskatta kvalsterpopulationens storlek mellan två tidpunkter med fri reproduktion för kvalstren kan ett mått för tillväxttakten erhållas som är jämförbart mellan olika samhällen, oavsett angreppsgrad och åtminstone till del

oberoende av antal dagar mätningarna omfattar enligt formeln

$$I. \quad \chi = e^{r \cdot d}$$

där χ = det antal multiplar med vilket populationen tillvuxit
e = den naturliga logaritmen
r = tillväxttakten per dag
d = antal dagar under vilket mätningen skett

Exempel: Mätningen har skett under 65 dagar (d = 65). Kvalsterpopulationen beräknas ha ökats från 100 till 580 (= 5,8). Formel I kan skrivas som

$$II. \quad r = \ln \chi / d$$

Vilket ger $r = \ln(5,8)/65 = 0,027$

Alltså en tillväxttakt om 2,7% per dag. Detta mått bör gå att jämföra mellan samhällen och utgöra grund för bedömningen av varroatolerans.

Mätningar av varroapopulationens tillväxt bör enbart ske i fullstarka samhällen (en nedre gräns definierad) och med fullt fungerande drottningar. Förslagsvis påbörjas mätningen någon eller några dagar efter att bina kunnat flyga på blommande sälj för första gången. Detta eftersom det är först med ordentlig tillgång på färskt pollen som yngelsättningen tar ordentlig fart. Ett prov om c:a 300 levande bin tas i yngelrummet och antalet kvalster vaskas fram, vilket ger ett mått på antalet kvalster per bi. Undersökningar i fält visar att en sådan provtagning ger en förvånansvärt god prediktion av den totala angreppsgraden i ett bisamhälle (Lee et al., 2010), med en precision som eventuellt vara tillfyllest i detta sammanhang. För att öka precisionen i enskilda samhällen kan prover behöva undersökas både från yngel och bin, samt yngel och bimängd uppskattas. (Lee et al., 2010). Ett andra prov på bin (eller både bin och yngel med uppskattning av bimängd och yngelmängd) tas någon gång i början av juli på motsvarande sätt och (se formel I. ovan) beräknas (antal kvalster per bi i prov 2 (eller per samhälle) / antal kvalster per bi i prov 1 (eller per samhälle)). Därefter beräknas tillväxttakten, som beskrivits i formel II., och används för att jämföra bisamhällen med olika

genetisk bakgrund för deras relativa motståndskraft mot kvalster.

Tröskelvärden för angreppsgrad

Som tidigare redogjorts för får inte de bin som skall bli vinterbin vara hårt parasiterade. Samtidigt måste varroapopulationerna få tillväxa till nivåer som gör mätningar meningsfulla. Man bör överväga om bekämpning alls skall ske om det vid provtagningen i juli inte bedöms nödvändigt för samhällets överlevnad påföljande vinter. I Tyskland anges tröskelvärdet för bekämpning till 10% angrepp på vuxna bin i juli (Büchler et al., 2010). Sannolikt bör tröskelvärdet inte vara väsentligt högre i Sverige, men den saken kan behöva utredas närmare, dels om det går att höja taket tack vare vår relativt kortare reproduktionssäsong, dels om värdet bör vara detsamma för hela landet. Undersökningar på Gotland har visat att vid angreppsgrader på vuxna bin runt 30-35% och uppåt i yngelfria samhällen på hösten, ökar utvintringsriskerna dramatiskt (Fries et al., 2006). En angreppsgrad på 10% på de vuxna bina i samhällen med täckt yngel i juli kan därmed tänkas producera en angreppsnivå som närmar sig utvintringsriskerna, också i Sverige. Man kan också tänka sig att genomföra bekämpning som har begränsad effektivitet, men är tillräcklig för att bina skall övervintra. Detaljerna för hur och när bekämpning av kvalster skall ske, inom ramen för ett avelsarbete för varroatolerans, går emellertid utanför ramen för föreliggande utredning varför de frågeställningarna bör behandlas i särskild ordning.

Slutord

Ambitionen i föreliggande utredning har varit att ge en bild av vilka möjligheter som finns att utvärdera bisamhällets relativa tolerans mot varroakvalster för att kunna använda informationen för avelsarbete. Mycket talar för att de viktigaste karaktärerna hos bin som motstår kvalsterangrepp är hygieniskt beteende (VSH) och/eller minskad fertilitet/fekunditet hos moderkvalster. Dessa karaktärer är mycket arbetsamma att mäta, varför den mest

praktiska lösningen syns vara att monitera varroapopulationens tillväxt, oavsett bakomliggande karaktärer. Det som föreslås är till del baserat på tyska upplägg, men utgår enbart från prover på bin, då sådana prover ger en bättre bild än nedfallsräkningar, även om det finns yngel i samhällena (Lee et al., 2010). Givetvis är det påkallat att under fältmässiga betingelser testa det som utredningen föreslår, innan det implementeras i full skala.

Referenser

- Allsopp, M., 2006, Analysis of *Varroa destructor* infestation of southern African honey bee populations. MS Thesis, University of Pretoria, Pretoria, South Africa.
- Allsopp, M., Govan, V., Davison, S., 1997, Bee health report: Varroa in South Africa. *Bee Wld.* 78, 171-174.
- Anderson, D.L., Trueman, J.W.H., 2000, *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species. *Exp. Appl. Acarol.* 24, 165-189.
- Arathi, H.S., Spivak, M., 2001, Influence of colony genotypic composition on the performance of hygienic behaviour in the honeybee, *Apis mellifera* L. *Animal Behaviour* 62, 57-66.
- 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.
- Aumeier, P., 2001, Bioassay for grooming effectiveness towards *Varroa destructor* mites in Africanized and Carniolan honey bees. *Apidologie* 32, 81-90.
- Berg S., Fuchs S., Koeniger N., Rinderer T.E. 2004, Preliminary results on the comparison of Primorski honey bees, *Apidologie* 35, 552–554.
- Berg S., Fuchs S., Koeniger N., Rinderer T.E., Büchler R. 2005, Less mites, less honey – comparing Primorski honey bee lines with Carnica lines in Germany, in: Kaatz H.H., Becher M., Moritz R.F.A. (Eds.), *IUSSI Halle, Bees, Ants and Termites – Applied and fundamental research*, Regensburg, p. 36.
- Berry, J.A. 2009, Small cell foundation and *Varroa* mites. *Bee Culture* 137 nr 11, 49-51
- Berry, J.A., Owens, W.B., Delaplane, K.S., 2010, Small-cell comb foundation does not impede *Varroa* mite population growth in honey bee colonies. *Apidologie* 41, 40-44.
- Bienefeld, K., Ehrhardt, K., Reinhardt, F., 2007, Genetic evaluation in the honey bee considering queen and worker effects - A BLUP-animal model approach. *Apidologie* 38, 77-85.
- Bienefeld, K., Ehrhardt, K., Reinhardt, F., 2008, Bee breeding around the world - Noticeable success in honey bee selection after the introduction of genetic evaluation using BLUP. *Am. Bee J.* 148, 739-742.
- Bienefeld, K., Zautke, F., 2007, Suitability of the trait postcapping stage of brood for selecting varroa-resistant honey bees. *Zuchtungskunde* 79, 209-218.
- Bienefeld, K., Zautke, F., Pronin, D., Mazeed, A., 1999, Recording the proportion of damaged *Varroa jacobsoni* Oud. in the debris of honey bee colonies (*Apis mellifera*). *Apidologie* 30, 249-256.
- Boecking, O., 1993, Vergleich der Abwehrmechanismen von *Apis cerana* und *Apis mellifera* gegen die Varroamilbe. *Allg. Dtsch. Imkerztg.* 27, 23-27.
- Boecking, O., 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. *Exp. Appl. Acarol.* 16, 321-329.
- Büchler, R., 1989, Attractivity and reproductive suitability for the Varroa-mite of brood from different origin, In: Cavalloro, R. (Ed.) *Present status of varroa in Europe and progress in the varroa mite control*. Commission of the European communities, Luxemburg, pp. 139-145.
- Büchler, R., Drescher, W., Tornier, I., 1992, Grooming behaviour of *Apis cerana*, *Apis mellifera* and *Apis dorsata* and its effect on the parasitic mites *Varroa jacobsoni* and *Tropilaelaps clareae*. *Exp. Appl. Acarol.* 16, 313-319.

- Büchler, R., 1990, Possibilities for selecting increased *Varroa* tolerance in central European honeybees of different origins. *Apidologie* 21, 365-367.
- Büchler, R., 1993, Erfahrungen in der Resistenzzucht - Möglichkeiten und Chancen bei der Carnica. *Bienenvater* 114, 59-65.
- Büchler, R., 1994, Varroa tolerance in honey bees - occurrence, characters and breeding. *Bee Wld.* 75, 54-70.
- Büchler, R., 1997, Aktuelle Ergebnisse zur Selektion auf Varroatoleranz. *Allg. Dtsch. Imkerztg.* 31, 10-15.
- Buchler, R., 2000, Design and success of a German breeding program for Varroa tolerance. *Am. Bee J.* 140, 662-665.
- Büchler R., Berg S., Kezic N., Pechhacker H., van Praagh J., Bubalo D. (2002) Survival test without treatment against Varroosis – the island project in Croatia, *Apidologie* 33, 493–494.
- Buchler, R., Berg, S., Le Conte, Y., 2010, Breeding for resistance to *Varroa destructor* in Europe. *Apidologie* 41, 393-408.
- Büchler R., Moritz R., Garrido C., Bienefeld K., Ehrhardt K. 2006, Male fitness in relation to colony development and varroosis infection, *Proceedings of the 2nd European conference of apidology*, 10–14.09, Prague, pp. 44–45.
- Calatayud, F., Verdu, M.J., 1993, Hive debris counts in honey bee colonies: a method to estimate the size of small populations and rate of growth of the mite *Varroa jacobsoni* Oud. (Mesostigmata: Varroidae). *Exp. Appl. Acarol.* 17, 889-894.
- Calatayud, F., Verdu, M.J., 1995, Number of adult female mites *Varroa jacobsoni* Oud. on hive debris from honey bee colonies artificially infested to monitor mite population increase (Mesostigmata: Varroidae). *Exp. Appl. Acarol.* 19, 181-188.
- Calis, J.N.M., Fries, I., Ryrie, S.C., 1999, Population modelling of *Varroa jacobsoni*. *Apidologie* 30, 111-124.
- Camazine, S., 1986, Differential reproduction of the mite *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata, Varroidae), on Africanized and European honey bees (Hymenoptera, Apidae). *Annales of the Entomological Society of America* 79, 801-803.
- Camazine, S., 1988, Factors affecting the severity of *Varroa jacobsoni* infestations on European and Africanized bees, In: Needham, G.R., Page, R.E, Jr. (Ed.) *Africanized honey bees and bee mites*. Ellis Horwood Ltd., Chichester, pp. 444-451.
- Caron, D.C. 2001. *Africanized honey bees in the Americas*. A.I. Root Co., Medina, Ohio, USA, 228 pp.
- Davidsson M (1992) Betydelsen av vaxcellernas storlek hos bina, *Apis mellifera*, för varroakvalstrets, *Varroa jacobsoni*, reproduktion. Examensarbete 49. Husdjurens Utfodring och Vård, Sveriges Lantbruksuniversitet, Uppsala, Sweden
- De Jong, D., Soares, A.E.E., 1997, An isolated population of Italian bees that has survived *Varroa jacobsoni* infestation without treatment for over 12 years. *Am. Bee J.* 137, 742-745.
- Delaplane K.S., Berry J.A., Skinner J.A., Parkman J.P., Hood W.M. 2005, Integrated pest management against *Varroa destructor* reduces colony mite levels and delays treatment threshold, *J. Apic. Res.* 44, 157–162.
- Ellis, A.M., Hayes, G.W., Ellis, J.D., 2009, The efficacy of small cell foundation as a varroa mite (*Varroa destructor*) control. *Exp. Appl. Acarol.* 47, 311-316.
- Frazier, M., Muli, E., Conklin, T., Schmehl, D., Torto, B., Frazier, J., Tumlinson, J., Evans, J.D., Raina, S., 2010, A scientific note on *Varroa destructor* found in East Africa; threat

- or opportunity? *Apidologie* 41, 463-465.
- Fries, I., Bommarco, R. 2007. Possible host-parasite adaptations in honey bees infested by *Varroa* mites. *Apidologie* 38, 525-533.
- Fries, I., Camazine, S., Sneyd, J., 1994, Population dynamics of *Varroa jacobsoni*: a model and a review. *Bee Wld.* 75, 5-28.
- Fries, I., Imdorf, A., Rosenkranz, P. 2006, Survival of mite (*Varroa destructor*) infested honey bee (*Apis mellifera*) colonies in a Nordic climate. *Apidologie* 37, 564-570.
- Fries, I., Hansen, H., Imdorf, A., Rosenkranz, P. 2003. Swarming in honey bees (*Apis mellifera*) and varroa mite (*Varroa destructor*) population development in Sweden. *Apidologie* 34, 389-397.
- Fries, I., Suresh, R., 2003, American foulbrood and African honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Economic Entomology* 96, 1641-1646..
- Fries, I., Wei, H., Shi, W., Chen, S.J., 1996, Grooming behavior and damaged mites (*Varroa jacobsoni*) in *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera ligustica*. *Apidologie* 27, 3-11.
- Fuchs, S., 1990, Preference for drone brood cells by *Varroa jacobsoni* Oud in colonies of *Apis mellifera carnica*. *Apidologie* 21, 193-199.
- Guzman-Novoa, E., Sanchez, A., Page, R.E., Garcia, T., 1996, Susceptibility of European and Africanized honeybees (*Apis mellifera* L.) and their hybrids to *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie* 27, 93-103.
- Guzman-Novoa, E., Vandame, R., Arechavaleta, M.E., 1999, Susceptibility of European and Africanized honey bees (*Apis mellifera* L.) to *Varroa jacobsoni* Oud. in Mexico. *Apidologie* 30, 173-182.
- Guzman, L.I.d., Rinderer, T.E., Frake, A.M., 2007, Growth of *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) populations in Russian honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies. *Ann. Ent. Soc. Am.* 100, 187-195.
- Guzman, L.I.d., Rinderer, T.E., Frake, A.M., 2008, Comparative reproduction of *Varroa destructor* in different types of Russian and Italian honey bee combs. *Exp. Appl. Acarol.* 44, 227-238.
- Harbo, J., R., Harris, J., W., 2001, Resistance to *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) when mite-resistant queen honey bees (Hymenoptera: Apidae) were free-mated with unselected drones. *J. Econ. Entomol.* 2001; 94 (6), 1319-1323.
- Harbo, J.R., Harris, J.W., 2005, Suppressed mite reproduction explained by the behaviour of adult bees. *J. Apic. Res.* 44.
- Harbo, J.R., Harris, J.W., 2009, Responses to *Varroa* by honey bees with different levels of *Varroa* Sensitive Hygiene. *J. Apic. Res.* 48, 156-161.
- Harbo, J.R., Hoopingarner, R.A., 1997, Honey bees (Hymenoptera: Apidae) in the United States that express resistance to *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata: Varroidae). *J. Econ. Entomol.* 90, 893-898.
- Harris, J.W., Harbo, J.R., 1999, Low sperm counts and reduced fecundity of mites in colonies of honey bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* 92, 83-90.
- Harris, J.W., Rinderer, T.E., 2004, *Varroa* resistance of hybrid ARS Russian honey bees. *Am. Bee J.* 144, 797-800.
- Ibrahim, A., Reuter, G.S., Spivak, M., 2007, Field trial of honey bee colonies bred for mechanisms of resistance against *Varroa destructor*. *Apidologie* 38, 67-76.
- Ideström, P., 2002, Störst är bäst, eller...? *Bitidningen* 2010 nr 9, 6-9.
- Ideström, P., 2010, I bigården. *Bitidningen* 2002 nr 6, 11-13.
- Ifantidis, M.D., 1984, Parameters of the population dynamics of the *Varroa* mite of honeybees.

- J. Apic. Res. 23, 227-233.
- Kolmes, S.A., 1989, Grooming specialists among worker honey bees. Anim. Behav. 37, 1048-1049.
- Korpela, S., Aarhus, A., Fries, I., Hansen, H., 1993, *Varroa jacobsoni* Oud. in cold climates: population growth, winter mortality and influence on survival of honey bee colonies. J. Apic. Res. 31, 157-164.
- Lapidge, K.L., Oldroyd, B.P., Spivak, M., 2002, Seven suggestive quantitative trait loci influence hygienic behavior of honey bees. Naturwissenschaften 89, 565-568.
- Le Conte, Y., Cornuet, J.M., 1989, Variability of the post-capping stage duration of the worker brood in three different races of *Apis mellifera*, In: Cavalloro, R. (Ed.) Present status of varroaosis in Europe and progress in the varroa mite control. Commission of the European communities, Luxemburg, pp. 171-175.
- Le Conte, Y., De Vaublanc, G., Crauser, D., Jeanne, F., Rousselle, J.C., Becard, J.M., 2007, Honey bee colonies that have survived *Varroa destructor*. Apidologie 38, 566-572.
- Lee, K.V., Moon, R.D., Burkness, E.C., Hutchison, W.D., Spivak, M., 2010, Practical Sampling Plans for *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) in *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) Colonies and Apiaries. J. Econ. Entomol. 103, 1039-1050.
- Liebig, G., 1997, Varroakillerfaktor im Test: Keine Varroaresistenz erkennbar. Bienenvater 118, 6-10.
- Lindström, A., Korpela, S., Fries, I. 2010, Comparison of the hygienic behaviour of honey bees (*Apis mellifera*) toward brood killed by several methods and by American foulbrood (*Paenibacillus larvae*). I manuskript.
- Locke, B., Fries, I. 2010, Characteristics of honey bee colonies (*Apis mellifera*) in Sweden surviving *Varroa destructor* mite infestation. Apidologie, in review.
- Martin, S., 1995, Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* Oud. in drone brood of the honey bee *Apis mellifera* L. under natural conditions. Exp. Appl. Acarol. 19, 199-210.
- Martin, S., Holland, K., Murray, M., 1997, Non-reproduction in the honeybee mite *Varroa jacobsoni*. Experimental & Applied Acarology 21, 539-549.
- Martin, S.J., Kryger, P., 2002, Reproduction of *Varroa destructor* in South African honey bees: Does cell space influence Varroa male survivorship? Apidologie 33, 51-61.
- Message, D., Gonçalves, L.S., 1995, Effect of the size of worker brood cells of Africanized honey bees on infestation and reproduction of the ectoparasitic mite *Varroa jacobsoni* Oud. Apidologie 26, 381-386.
- Medina, L.M., Martin, S.J., Espinosa-Montano, L., Ratnieks, F.L.W., 2002, Reproduction of *Varroa destructor* in worker brood of Africanized honey bees (*Apis mellifera*). Exp. Appl. Acarol. 27, 79-88.
- Mondragon, L., Martin, S., Vandame, R., 2006, Mortality of mite offspring: a major component of *Varroa destructor* resistance in a population of Africanized bees. Apidologie 37, 67-74.
- Moretto, G., Gonçalves, L.S., De Jong, D., 1991a, Africanized bees are more efficient at removing *Varroa jacobsoni* - preliminary data. Am. Bee J. 131, 434.
- Moretto, G., Gonçalves, L.S., De Jong, D., Bichhuet, M.Z., 1991b, The effects of climate and bee race on *Varroa jacobsoni* infestations in Brazil. Apidologie 22, 197-203.
- Moritz, R.F.A., 1985, Heritability of the postcapping stage in *Apis mellifera* and its relation to varroaosis resistance. J. Heredity 76, 267-270.
- Moosbeckhofer, R., 1992, Beobachtungen zum Auftreten beschädigter Varroamilben im

- natürlichen Totenfall bei Völkern von *Apis mellifera carnica*. *Apidologie* 23, 523-531.
- Murilhas, A., 2000, Grooming behaviour towards *Varroa jacobsoni* in four strains of *Apis mellifera*. *Apiacta* 35, 13-24.
- Newton, D.C. and Ostasiewski, N.L. 1986. A simplified bioassay for behavioural resistance to American foulbrood in honey bees. (*Apis mellifera* L.) *Am. Bee J.* 126, 278-281.
- Peng, Y.S., Fang, Y., Xu, S., Ge, L., 1987, The resistance mechanism of the Asian honey bee *Apis cerana* Fabr. to an ectoparasitic mite, *Varroa jacobsoni* Oudemans. *J. Invertebr. Pathol.* 49, 54-60.
- Rath, W., Drescher, W., 1990, Response of *Apis cerana* Fabr towards brood infested with *Varroa jacobsoni* Oud and infestation rate of colonies in Thailand. *Apidologie* 21, 311-321.
- Rinderer, T.E., Guzman, L.I.d., Delatte, G.T., Stelzer, J.A., Lancaster, V.A., Kuznetsov, V., Beaman, L., Watts, R., Harris, J.W., 2001, Resistance to the parasitic mite *Varroa destructor* in honey bees from far-eastern Russia. *Apidologie* 32, 381-394.
- Rinderer, T.E., Guzman, L.I.d., Delatte, G.T., Harper, C., 2003, An evaluation of ARS Russian honey bees in combination with other methods for the control of Varroa mites. *Am. Bee J.* 143, 410-413.
- Rinderer, T.E., Harris, J.W., Hunt, G.J., de Guzman, L.I., 2010, Breeding for resistance to *Varroa destructor* in North America. *Apidologie* 41, 409-424.
- Ritter, W., Michel, P., Bartholdi, M., Schwendeman, A., 1990. Development of tolerance to *Varroa jacobsoni* in bee colonies in Tunisia. In: *Proc. Int. Symp. Recent Res. Bee Pathol.*, 5 – 7 Sept. 1990, Gent, Belgium, pp. 54-59.
- Ritter, W., 1990, Entwicklung einer Varroatoleranz in Bienenvölkern in Tunesien. *Allg. Dtsch. Imkerztg.* 24, 7-10.
- Rosenkranz, P., Fries, I., Boecking, O., Stürmer, M., 1997, Damaged *Varroa* mites in the debris of honey bee colonies with and without brood. *Apidologie* 28, 427-437.
- Rosenkranz, P., Aumeier, P., Ziegelmann, B., 2010, Biology and control of *Varroa destructor*. *J. Invertebr. Pathol.* 103, S96-S119.
- Sæther Myskja, L. Helland, S. 2006, Resultat från ett cellstorleksförsök i Norge. *Bitidningen* 2006 nr 6, 14-15
- Schousboe, C., 1986, Undersøgelse af forseglingsperiodens længde hos honningbiyngel (*Apis mellifera* L.) med henblik på forbedring af resistens mod *Varroa*-miden (*Varroa jacobsoni* Oud.). *Tidskr. Planteavl* 90, 293-299.
- Schousboe, C., 1990. Seasonal variation in duration of capped stage in the development of bee brood. In: *Proc. Int. Symp. Recent Res. Bee Pathol.*, 5 – 7 Sept. 1990, Gent, Belgium, pp. 52-53.
- Schulz, A.E., 1984, Reproduction and Population-Dynamics of the Parasitic Mite *Varroa jacobsoni* Oud - and Its Dependence on the Brood Cycle of Its Host, *Apis mellifera* L. *Apidologie* 15, 401-419.
- Seeley, T.D., 2007, Honey bees of the Arnot Forest: a population of feral colonies persisting with *Varroa destructor* in the northeastern United States. *Apidologie*, 19-29.
- Solignac M., Cornuet J.M., Vautrin D., Le Conte Y., Anderson, D. (2005) The invasive Korea and Japan types of *Varroa destructor*, ectoparasitic mites of the Western honeybee (*Apis mellifera*), are two partly isolated clones, *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 272, 411–419.
- Spivak, M., 1996, Honey bee hygienic behavior and defense against *Varroa jacobsoni*. *Apidologie* 27, 245-260.

- Spivak, M., Gilliam, M., 1998, Hygienic behaviour of honey bees and its application for control of brood diseases and varroa. Part I. Hygienic behaviour and resistance to American foulbrood. *Bee World* 79, 124-134.
- Spivak, M., Reuter, G.S., 1998, Performance of hygienic honey bee colonies in a commercial apiary. *Apidologie* 29, 291-302.
- Spivak, M., Reuter Gary, S., 2001, *Varroa destructor* infestation in untreated honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies selected for hygienic behavior. *J. Econ. Entomol.* 2001, 94, 326-331.
- Taylor, M.A., Goodwin, R.M., McBrydie, H.M., Cox, H.M., 2008, The effect of honey bee worker brood cell size on *Varroa destructor* infestation and reproduction. *J. Apic. Res.* 47, 239-242.
- The Honey Bee Genome Sequencing Consortium, 2006, Insights into social insects from the genome of the honey bee *Apis mellifera*. *Nature (London)* 443, 931-949.
- Vandame, R., Otero-Colina, G., Colin, M., 1995. Dinámica comparativa de las poblaciones de *Varroa jacobsoni* en colmenas de abejas europeas y africanizadas en Córdoba, Ver. In: IX Seminario Americano de Apicultura 1995, Colmina, Mexico, pp. 61-62.
- Vandame, R., Colin, M.E., Morand, S., Otero-Colina, G., 2000, Levels of compatibility in a new host-parasite association: *Apis mellifera*/*Varroa jacobsoni*. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 78, 2037-2044.
- Wallner, A., 1994, Der Varroakillerfaktor. *Deutsches Bienen Journal* 2, 372-374.
- Österlund, E., 2001a, Vilken storlek på bin och celler är mest naturlig? *Bitidningen* 2001 nr 1, 7-10.
- Österlund, E., 2001b, Fungerar 4,9 i Sverige? *Bitidningen* 2001 nr 3, 18-19.
- Österlund, E., 2001c, Vad gör du åt varroan? *Bitidningen* 2001 nr. 6, 12-14.
- Österlund, E. 2004, Hur går det i dag för bina på små celler? *Bitidningen* 2004 nr 1, 4-9.