



Détecter les lignées VSH, quel test utiliser ?

Coline HUBLART



Telle est la question qui m'avait été posée par le CARI et à laquelle j'ai tenté de répondre dans le cadre de mon mémoire de fin d'études. L'objectif, mettre en place un protocole simple, efficace et rapide de détection d'abeilles présentant le caractère VSH (Varroa Sensitive Hygienic). Ce dernier se traduit par une grande aptitude des abeilles à détecter et éliminer le couvain d'ouvrière operculé, infesté par des femelles de *Varroa destructor* avec une descendance.

A terme, le test mis au point devrait permettre d'identifier rapidement les lignées VSH et dès lors d'orienter les élevages vers des colonies plus tolérantes aux varroas.

N° de ruche	Pedigree de la colonie (année, race de la reine x race des mâles)	Modèle de ruche
3v	05, P569 x A211	Langstr.
15v	04, P416 x B216	Langstr.
3	B03(JPD) = 05, B67(IK) x B158(PJ)	NM
40	B40(JPD) = 05, B67(IK) x B158(PJ)	NM
20	06, B21(IK)	NM
67	05, B7(IK)	NM
45	B45(JPD) = 06, B7(IK) x A19(PJ)	NM
27	06, B93(AB)	NM
38	06, B93(AB)	NM
50	B82(JPD) = 06, B7(IK) x A255(PJ)	NM
82	B50(JPD) = 06, B7(IK) x A255(PJ)	NM

(JPD) : Jean-Paul Demonceau ; (IK) : Imkerei Kober ; (PJ) : Paul Jungels ; (AB) : André Bosseaux ; B : Buckfast ; A : Athos ; P : Primorsky

Ce comportement hygiénique complexe mis en évidence et sélectionné aux USA empêche la reproduction des acariens dans le couvain d'ouvrière et permet aux colonies qui le développent d'être tolérantes à la varroase (voir A & Cie 115, 6-2006 : « SMR ou VSH ? »). Harbopense que le caractère VSH est contrôlé par un nombre inconnu de gènes additifs : plus il y a de gènes présents, plus le comportement s'exprime fortement (fig.1).

Le comportement VSH d'une colonie s'exprime en pourcentage. Il dépend du taux de gènes VSH des abeilles adultes, celui-ci peut varier entre 0 et 100 % selon leur patrimoine génétique et la composition globale de la colonie. Plus elle sera peuplée d'abeilles au fort taux VSH, plus elle sera efficace dans sa lutte contre les varroas.

MISE EN PLACE DES TESTS

En pratique, mon travail a porté sur la mise en place de trois tests sur une dizaine de colonies. Deux analyses ont étudié directement le caractère VSH : contrôle du couvain d'ouvrière en situation d'infestation « artificielle » et naturelle. La troisième analyse a étudié pour ces mêmes colonies le caractère hygiénique avec le test bien connu de l'azote liquide. Pour tenir compte du niveau d'infestation de varroase et de la disponibilité du matériel expérimental, nous avons débuté le travail par le test en condition d'infestation artificielle du couvain.

Les deux tests VSH utilisent comme marqueur le contrôle des varroas qui ne pondent pas par rapport aux femelles varroas en ponte. La proportion de varroas sans œufs est directement corrélée au pourcentage de gènes VSH de la colonie. Comme les Américains, nous avons choisi un seuil de 35 % de varroas sans œufs (35 % de gènes VSH) pour appeler une colonie « VSH + ». Seules ces dernières semblent intéressantes pour les programmes de sélection.

Le matériel expérimental biologique est composé de deux ruches varroasées et de neuf ruches de pedigree connu provenant de ruchers situés en région liégeoise (ruchers de Jean-Paul Demonceau). Les deux ruches non traitées l'année antérieure provenaient de la région namuroise (ruches de Szanislo Szöke). Elles présentaient une population d'acariens importante dès la sortie de l'hiver.

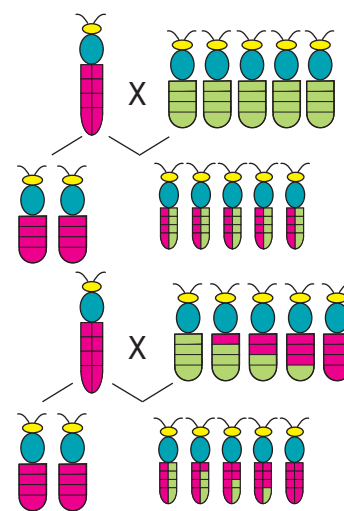


Fig.1 VSH - Légende : 50 % de caractère est obtenu en une génération. Un croisement d'environ la moitié de VSH semble donner une bonne abeille tolérante à l'acarien. Tous les mâles issus d'une reine 100 % VSH le sont également quelle que soit sa fécondation. Plus il y aura de mâles porteurs de ce caractère, plus il sera exprimé.



PREMIER TEST VSH

Fin mars, nous avons débuté le premier test VSH : contrôle du couvain d'ouvrière en situation d'infestation « artificielle ». Vu qu'à cette période de l'année, le niveau d'infestation des colonies est relativement faible, ce test a nécessité la présence de deux ruches bien infestées en varroas. Le principe est de placer un cadre pondu dans une colonie infestée et de le retirer juste après operculation pour le placer par la suite dans une colonie dont on doit tester le comportement VSH. Le tableau ci-dessous indique les différentes périodes de transferts de cadres d'une ruche à l'autre en parallèle avec le cycle de développement de l'ouvrière. Pour arriver au bout d'un test, il faut en moyenne 20 jours : deux jours pour que la reine adopte le cadre avant d'y pondre et 18 jours de maturation du couvain d'ouvrière. Voici le détail de ces différentes opérations :

- jour 0 : ouvrir la ruche et placer un double cadron pour la ponte (5 min.)
- jour 3 : visiter la ruche pour voir où en est la ponte (5 min.)
- jours 4 - 6 : ouvrir la ruche, prendre un cadron et le placer dans la ruche varroasée (10 min.)
- jours 11 - 12 : ouvrir la ruche varroasée et placer le cadron operculé dans la ruche à tester (10 min.)
- jours 19 - 21 : prendre le cadron et le contrôler (+/- 2h00)

A. PONTE

On introduit un cadre étiré au milieu de la ruche à tester. Il est important de visiter souvent la ruche pour déterminer le jour exact de la ponte.

Il est conseillé de laisser le cadre dans la ruche jusqu'à ce que les œufs soient éclos. Si le cadre est transféré dans la ruche à varroa plus tôt, les abeilles

Les différentes étapes du protocole en fonction du développement de l'ouvrière

jours	Stades	Couvain	Cadres tests
1	/	/	Introduction des cadres (A)
2	/	/	
3	Œuf vertical		
4	Œuf incliné	O	
5	Œuf couché	U	
6		V	Transfert des cadres dans ruche varroas (B)
7		E	
8	LARVE	R	
9		T	
10			
11	15 heures avant l'operculation de la cellule : entrée des varroas.		
12			Transfert du cadre dans une ruche test (C)
13			
14		O	
15		P	
16		E	
17	NYMPHE	R	
18		C	
19	yeux noirs	U	Contrôle (D)
20		L	
21		E	
22			
23	IMAGO		

risquent de déplacer ou d'enlever les œufs et d'ainsi retarder l'expérience.

B. TRANSFERT DANS LA RUCHE VARROASÉE

Les cadres occupés par les larves d'un ou deux jours sont introduits dans la ruche infestée de varroas. Ils y restent jusqu'à operculation du couvain jusqu'au moment où la larve est âgée de 9 jours.

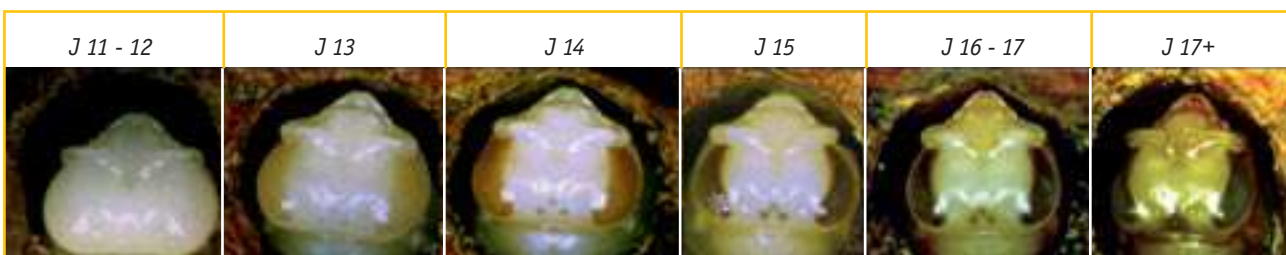
C. TRANSFERT DANS RUCHE TEST

Les cadres operculés sont introduits dans les ruches que l'on veut tester. Trois à quatre jours avant la naissance des abeilles (17 - 18 jours après la ponte), les cadres sont retirés.

D. CONTRÔLE

L'observation s'effectue sur des nymphes âgées de plus de 17 jours car dépassé cet âge, les nymphes ne sont plus nettoyées. Ces nymphes s'identifient par leur corps au teint bronzé et leurs yeux noirs.

Les cadres retirés des ruches sont examinés. A l'aide de brucelles, on ôte l'opercule puis la nymphe. Sur celle-ci et à l'intérieur de la cellule, on recherche attentivement les varroas que l'on identifie. Des fèces blanchâtres sur la paroi à mi-hauteur de la cellule, facilement observables, indiquent la présence de varroas (fig.2). Pour pouvoir regarder au fond de la cellule sans trop se fatiguer les yeux, on utilise une lampe froide (fibre optique) ainsi qu'une loupe d'un grossissement de 2.5 (fig.3).



Age des nymphes en fonction de la couleur des yeux et de la peau. L'observation peut se réaliser lorsque la nymphe est âgée de plus de 17 jours. Après 17 jours, les nymphes infestées de varroas reproductifs ne sont plus nettoyées.

Montage-photos réalisé par Renaud Lavend'Homme

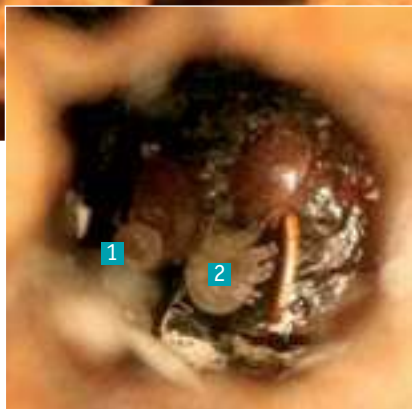


Fig.2 : Cellules désoperculées possédant une progéniture de varroa

1. Mâle
2. Protonymphe
3. Deutonymphe
4. Acarien adulte

Fig.3 : Matériel pour l'observation, loupe grossissement 2.5, lampe fibre optique et brucelles



La quantité de femelles varroas fondatrices à dénombrer doit être supérieure ou égale à trente. Cette valeur statistiquement représentative de la population de varroas est utilisée dans les tests de Harbo et Harris. Pour chaque cellule infestée, on doit pouvoir dire si le varroa est reproductif ou non. Pour chaque cadre testé, on prend note du nombre de cellules désoperculées, varroas reproductifs et varroas non reproductifs.

Varroa reproductif (VR) = présence de progéniture ou d'œufs

Varroa non reproductif (VNR) = absence de progéniture et d'œufs

$$\% \text{ VSH} = (\text{VNR} \times 100) / (\text{VNR} + \text{VR});$$

$$(\text{VNR} + \text{VR}) \geq 30$$

Lorsque le contrôle est fini, on réintroduit le cadre de couvain prêt à éclore dans les ruches infestées pour maintenir le nombre d'abeilles et de varroas à un bon niveau. Le tableau suivant présente les résultats obtenus lors de ce premier test.

Par manque de temps, nous n'avons pas pu répéter ce test et les conclusions que nous pouvons en tirer ne sont que provisoires.

Aucune ruche ne possède de résultats supérieurs à 35 % de VSH nécessaires à la mise en place d'un programme de sélection. Seul le score de la ruche 3v (30 % VSH) approche du seuil espéré. Par contre, la ruche 27 (3.3 % VSH) a un résultat très bas par rapport à la moyenne. Ces mesures, prises d'avril à mai, donnent une appréciation du taux de base de

Tableau : résultats du premier test VSH

N° de ruche	Date du contrôle	Pedigree de la colonie	Nombre de cellules désoperculées	V.R.	V.N.R.	Varroas comptés	VSH (%)	Provenance varroas
3v	13/04	05, P569xA211	136	21	9	30	30	3v
3	15/04	05, B67(IK)xB158(PJ)	202	24	6	30	20	15v
40	20/04	05, B67(IK)xB158(PJ)	538	27	3	30	10	3v
20	21/04	06, B21(IK)	390	26	4	30	13.3	3v
67	21/04	05, B7(IK)	435	24	6	30	20	3v
82	27/04	06, B7(IK) x A255(PJ)	840	25	5	30	16.7	15v
50	27/04	06, B7(IK) x A255(PJ)	457	3	1	4	25	15v
38	28/04	06, B93(AB)	439	26	4	30	13.3	3v
27	28/04	06, B93(AB)	488	29	1	30	3.3	3v
45	05/05	06, B7(IK) x A19(PJ)	440	27	3	30	10	3v
15v	05/05	04, P416xB216	432	14	3	17	17.7	15v
Moyenne +/- écart-type							15.2 +/- 7.7	

Résultats non significatifs car femelles fondatrices comptées : < 30



Rucher de Jean-Paul Demonceau à Blegny. Les deux ruches varroasées sont à droite.

varroas non reproductifs à cette période de l'année. En faisant la moyenne des résultats représentatifs (varroas comptés ≥ 30), on obtient un taux de varroas non reproductifs de 15.2 % +/- 7.7.

On obtient des résultats très différents pour des colonies de même pedigree (3 et 40 ; 82 et 50 ; 38 et 27). Les résultats de la ruche 50 et 15v ne sont pas significatifs car on trouve moins de 30 varroas. Je pense que ces résultats sont dus au peu de varroas présents dans la ruche 15v. Cette dernière, beaucoup moins peuplée et plus lente au démarrage printanier que la ruche 3v, s'est probablement vidée de ses varroas tout au long des tests. De fait, le contrôle de la première ruche (3) s'est réalisé rapidement en ouvrant 202 cellules alors que les suivantes ont pris beaucoup plus de temps : 840 cellules pour trouver 30 varroas (82), 457 cellules pour trouver 4 varroas (50) et 432 cellules pour trouver 17 varroas (15v).

ATTENTIONS ET AMÉLIORATIONS À APPORTER

Les problèmes rencontrés lors de ce premier test peuvent être solutionnés. C'est ainsi le cas du manque d'uniformité du matériel, de la ponte dans les cadrons et de l'organisation du travail, contrôle des cellules, nombre de varroas dans les cellules.

- Les ruches varroasées n'étaient pas du même modèle que les ruches à tester. Nous avons donc été obligés de visser une latte au-dessus des cadres Normal Maß pour pouvoir les insérer dans les ruches varroasées Langstroth. Cela prend un peu plus de temps lors des transferts. L'idéal est donc de travailler avec le même modèle de ruche.
- Le temps qui s'écoule entre l'introduction du cadre à pondre et le retrait du cadre pondu (larve de un à deux jours) est aléatoire. Pour toutes les expériences réalisées, cela a pris entre 4 et 7 jours. C'est le paramètre le moins maîtrisable de cette expérience. Une visite intermédiaire a souvent été réalisée avant d'enlever le cadre pondu pour le transférer dans la ruche varroa. Il est possible de bloquer la reine sur le cadre (encagement, ruchette) pendant 24 heures, mais ce serait une manipulation supplémentaire.
- Cette méthode demande du temps et de la patience. Si plusieurs colonies sont à tester, les interventions sont à regrouper et un planning est indispensable pour économiser son temps. Sur une période totale de 41 jours (26/03 au 5/05), nous avons testé onze colonies en allant travailler au rucher 14 jours. Cette période de 41 jours est longue mais inévitable car nous possédions trop peu de ruches très infestées, et donc de varroas,

pour pouvoir tester les onze ruches en même temps.

- Le contrôle d'un cadre (désoperculation de 300 cellules) prend en moyenne 90 minutes. Contrôler plus de quatre cadrons sur une journée est très difficile. Les cellules contenant une famille d'âge avancé de varroas sont faciles à observer vu l'agitation dans le fond ou sur la nymphe et les taches blanchâtres (fèces) sur les parois. Par contre, les cellules qui abritent seulement une femelle fondatrice avec ou sans œufs se voient beaucoup moins bien. Il faut bien orienter le faisceau lumineux dans chaque cellule et passer en revue toutes les parois avant de préciser la contenance de la cellule.
- L'originalité de ce test est qu'il est loisible de le démarrer tôt dans la saison, lorsque les ruches à tester ont peu de varroas, voire pas du tout. Mais toute la difficulté est de trouver à cette même période des ruches chargées de varroas et de maintenir dans ces ruches pourvoyeuses de varroas une population importante d'acariens. Moins il y aura de varroas, plus il y aura de cellules à désoperculer et plus le contrôle sera long. Si on veut tester un grand nombre de ruches, il faut travailler avec plusieurs ruches bien infestées afin de regrouper les interventions et ainsi économiser son temps.

N° de ruche	% VSH mi- juillet	% VSH fin juillet	Moyenne % VSH	Taux de varroas dans le couvain mi-juillet	Taux de varroas dans le couvain fin-juillet	Taux moyen de varroas dans le couvain
15 v	13,3	20	16,65 +/- 4,74	12,7	29,4	21,05 +/- 11,81
3	23,3	20	21,65 +/- 2,33	6,2	5,2	5,7 +/- 0,7
40	13,3	15,4	14,35 +/- 1,48	13,9	36,6	25,25 +/- 16,05
20	13,3	16,7	15 +/- 2.4	19,9	22,4	21,15 +/- 1,77
67	18.2	13.3	-	3,7	5,4	4,55 +/- 1,20
45	33.3	16.7	-	3	2	2,5 +/- 0,7
27	13,3	16,7	15 +/- 2.4	10,4	25,9	18,15 +/- 10,96
38	-	-	-	0,3	0,3	0,3 +/- 0,0
50	6,7	13,3	10 +/- 4.7	6,1	5,9	6 +/- 0,1
82	10	13,3	11,65 +/- 2,33	62,5	88,2	75,35 +/- 18,17
Moyennes	13.3 +/- 5.1	16.5 +/- 2.8		13.9 +/- 18.1	22.1 +/- 26.6	

Résultats non significatifs car femelles fondatrices comptées : < 30



Pour maintenir, après chaque contrôle, la population d'abeilles et de varroas dans les ruches varroasées, il est indispensable de remettre les cadres. Le couvain non observé peut alors encore contenir des varroas et donner naissance à de jeunes abeilles. Une autre méthode qui n'a pas été mise en œuvre pour ces tests afin d'optimiser le nombre de varroas susceptibles de coloniser les cadres tests consiste à bloquer la ponte de la reine de la ruche varroasée avant l'introduction des cadres. L'absence de couvain dans la ruche infestée augmente l'effectif de varroas, qui pourront alors infester le couvain test.

SECOND TEST VSH, À ABANDONNER

Le second test VSH, réalisé en juillet sur du couvain d'ouvrière en situation d'infestation naturelle, est proche du premier test. Cependant, plus rapide, il ne nécessite pas de ruches varroasées intermédiaires mais doit se pratiquer sur des colonies varroasées. Ce test est plus facilement réalisable en fin de saison apicole lorsque la population d'acariens est élevée et que la population d'abeilles diminue. Il permet également de connaître le taux de varroas dans le couvain d'ouvrière.

Les résultats indiquent que les ruches les moins infestées de varroas ne permettent pas de calculer le % de VSH. Si nous avons été confrontés à une colonie présentant un caractère VSH+, il n'aurait pas été possible de la détecter à moins de désoperculer des milliers de cellules, ce qui est impraticable. Dans le cas d'une colonie VSH+, ce comportement ne peut être quantifié.

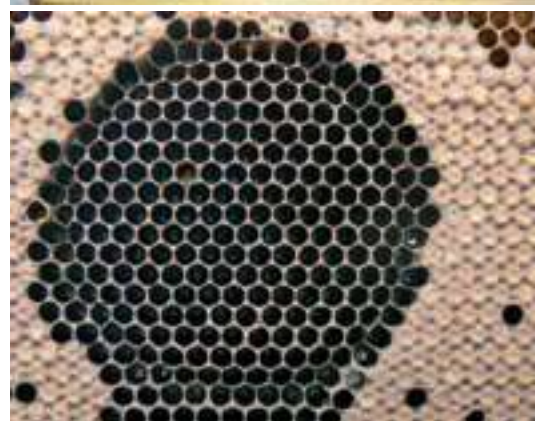
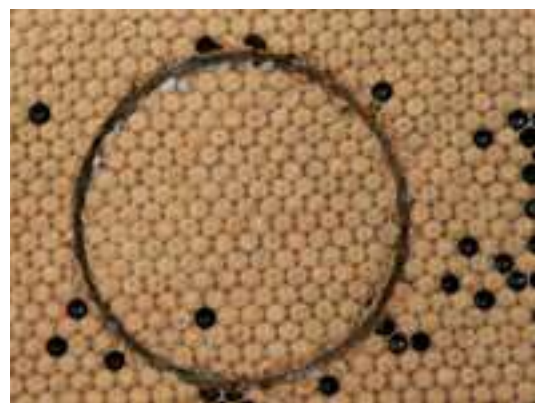
N° de ruche, pedigree	% HYG. t = 48h
15v (04. P416 x B216)	42.9
3 (05.B67(IK) x B158(PJ))	58.4
40 (05.B67(IK) x B158(PJ))	77.2
20 (06.B21(IK))	65.6
82 (06.B7(IK) x A255(PJ))	15.9
50 (06.B7(IK) x A255(PJ))	51.1
67 (05.B7(IK))	82.6
45 (06.B7(IK) x A19(PJ))	99.4
27 (06.B93(AB))	91.8
38 (06. B93(AB))	96
Moyenne +/- écart-type	68.1+/-26.6

LE TEST HYGIÉNIQUE, EXCELLENT PRÉLIMINAIRE

La dernière expérience est le test hygiénique à l'azote liquide. Il consiste, comme son nom l'indique, à congeler une portion de couvain d'ouvrière operculé, à l'introduire dans la ruche et à constater la vitesse de son nettoyage (Spivak M. et Reuter G., 2005). Cette vitesse est corrélée à l'habileté de la colonie à enlever les parasites du couvain. Si après 48 heures, 95% des cellules sont nettoyées, alors la colonie est peut-être VSH. D'après les résultats, seules les colonies 45 et 38 pourraient être VSH.

Le test à l'azote liquide, sous confirmation des résultats, a dévoilé le caractère hygiénique des colonies 45 et 38 Buckfast. Ces deux mêmes ruches présentent peu de varroas dans le couvain d'ouvrière (voir test 2). Ce caractère est présent dans les colonies belges, et donc plus aisément détectable. S'il ne permet pas à l'abeille de se défendre seule contre *Varroa destructor*, il rend possible la diminution des traitements et opérations apicoles qui, rappelons-le, ont un coût

Un cadre de couvain est prélevé dans la ruche à tester. Il est déposé à plat et un tube en PVC est enfoncé à l'endroit où il y a le plus de cellules operculées. Ensuite, le tube est enlevé et la zone qu'il recouvrait est photographiée afin de connaître le nombre de cellules non operculées avant son nettoyage. Le tube est réinséré. Lentement et à deux reprises, 300 ml d'azote liquide sont versés à l'aide d'un récipient gradué. Cinq minutes après l'opération, quand les cellules qui entourent le tube sont dégelées, on enlève ce dernier et on place le cadre muni d'une punaise à son emplacement initial dans la ruche. Quarante-huit heures plus tard, ce cadre est photographié. La photo permet de dénombrer les cellules désoperculées et nettoyées. Le caractère hygiénique est exprimé en pourcentage de cellules nettoyées.





important pour les apiculteurs et peuvent présenter de nombreux inconvénients. Et cela dans l'attente de la découverte de lignées VSH !

En 2007, Ibrahim et Spivak ont montré qu'il était maintenant possible de maintenir chez *Apis mellifera* ce trait hygiénique par les accouplements naturels des reines. Dans le sud-est du Texas, plusieurs apiculteurs disposant d'un « stock » important d'abeilles hygiéniques de divers patrimoines génétiques ont assuré la mise en place de lignées naturellement pourvues de ce caractère.

EN CONCLUSION

Au terme de mon mémoire, j'ai pu conclure que le « contrôle du couvain d'ouvrière en situation d'infestation artificielle » pourrait être efficace dans la détection des lignées VSH mais ne remplit pas les critères de simplicité et de rapidité souhaités. Ce test aurait cependant dû être répété afin de valider son efficacité. Le « contrôle du couvain d'ouvrière en situation d'infestation naturelle » ne permet pas d'identifier les colonies qui ont peu de varroas dans le couvain. Le test hygiénique à l'azote liquide n'assure pas la détection d'éventuelles lignées VSH. Il semble néanmoins intéressant à réaliser en préliminaire de tests VSH plus laborieux. En effet, il autorise une première sélection. Il est impossible qu'une colonie non hygiénique puisse être VSH. Par contre, une colonie fortement hygiénique pourrait l'être.

Femelle varroa sur nymphe



PERSPECTIVES

Quelles sont les leçons que nous pouvons tirer afin d'améliorer, à l'avenir, nos travaux ? Tout d'abord, il est souhaitable de procéder en premier lieu au test hygiénique et ainsi éliminer d'emblée les colonies qui ne peuvent être porteuses du caractère VSH. Cela permet de réduire rapidement et efficacement l'échantillon et de se concentrer sur les seules colonies susceptibles d'être VSH. Seules celles ayant obtenu un pourcentage hygiénique supérieur à 95 % sont alors soumises au test du « contrôle du couvain d'ouvrière en situation d'infestation artificielle ». Les ruches dévoilant un résultat positif ($\geq 35\%$ VSH) sont à nouveau testées pour confirmer les résultats. Et ainsi, un programme d'addition et de fixation des gènes de tolérance VSH par insémination peut débuter. A l'heure actuelle, aucune solution n'a été trouvée afin de simplifier ce protocole. Les contraintes expérimentales, l'approvisionnement et la manipulation d'azote liquide, trouver des ruches varroasées et y maintenir la population de varroas, la longueur du test VSH et ses multiples opérations réparties sur une vingtaine de jours le rendent pratiquement inaccessible aux apiculteurs. L'appui d'organismes comme le CARI reste indispensable.

NOTES PERSONNELLES ET RÉFLEXIONS

Si les tests n'autorisent pas de considérations définitives, ils ouvrent quelques pistes de réflexion. La ruche 3v, de lignée Primorsky Athos, non traitée l'année précédente, est la seule à avoir présenté un pourcentage de VSH proche du seuil espéré (30 % de VSH). Par contre, les colonies Buckfast, traitées chaque année, semblent détenir très peu de caractère VSH (3.3 à 23.3 % de VSH). Ces constats, qui doivent être traités avec prudence, recourent ceux de M. Renaud Lavend'homme, un apiculteur chevronné. Ils nous amènent à nous interroger sur l'orientation actuelle des études en Belgique, qui s'effectuent prioritairement sur des colonies de patrimoine connu qui possèdent d'indéniables qualités apicoles comme la Buckfast. Il est vrai qu'y détecter des lignées VSH constituerait un résultat hautement apprécié par les apiculteurs. Ils ne seraient pas obligés de se soumettre à nouveau au long et difficile travail auquel ils se sont astreints pour les sélectionner. Y a-t-il espoir de trouver ce caractère de tolérance dans cette « race » ? En sélectionnant cette abeille pour sa douceur et sa productivité (une colonie VSH posséderait un couvain hétérogène et produirait moins de miel), l'apiculteur n'a-t-il pas été à l'encontre du développement du caractère VSH ? Peut-être aurions-nous davantage de chances de trouver des abeilles VSH dans des colonies marginales ? Marginales dans le sens qu'elles rencontrent une ou plusieurs des caractéristiques suivantes : absence de certaines qualités apicoles traditionnelles (par exemple : douceur, productivité, couvain homogène, etc.), non traitées depuis des années, faible présence de varroas...

- Coline Hublart (2007) : *Mise en place d'un test de détection de lignées d'abeilles mellifères (Apis mellifera L.) présentant le caractère VSH (Varroa Sensitive Hygienic) - Mémoire ISI Huy - Gembloux - 85 p.*
- Harbo & Harris (2005) : *The number of genes involved in the SMR trait American Bee Journal 145(5) : 430*
- Renaud Lavend'Homme (2007) : *SMR ou VSH ? enfin expliqué Abeilles & Cie n°115, p. 30-31*
- Spivak M. et Reuter G. (2005) : *A sustainable approach to controlling honey bee diseases and varroa mites Sustainable Agriculture Research & Education 03AGI2005, p. 1-6*
- Ibrahim & Spivak (2007) : *Field trial of honey bee colonies bred for mechanisms of resistance against Varroa destructor. Apidologie 38, p. 67-76*