

ETUDE DU THERMOPRÉFÉRENDUM DE *VARROA JACOBSONI* OUD.

Yves LE CONTE et Gérard ARNOLD

Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés
I.N.R.A.-C.N.R.S. (U.A. n° 1190), F-91440 Bures-sur-Yvette

RÉSUMÉ

Le thermopréférendum de *Varroa jacobsoni* Oud. a été mesuré d'une part en fonction de la température ambiante, et d'autre part en fonction de son âge.

Le thermopréférendum moyen est de $32,6 \pm 2,9$ °C, c'est-à-dire qu'il correspond exactement à la température optimale de reproduction de l'acararien. Il augmente en fonction de la température ambiante : quand celle-ci varie de 21 °C à 34,5 °C, il passe de 31,0 °C à 34,2 °C. Il augmente également en fonction de l'âge, à partir de l'émergence jusqu'à l'âge de 6 jours, puis diminue légèrement par la suite.

42 % des varroas se localisent à une température qui correspond à la température du couvain de mâles (entre 30 et 34 °C), alors que 19 % choisissent une température qui correspond davantage à la température du couvain d'ouvrières (entre 34 et 36 °C).

L'étude de l'influence de la température ambiante sur la position du varroa sur l'abeille a permis de montrer que le nombre de varroas qui se répartissent sur le thorax est inversement proportionnel à la température ambiante, quand celle-ci est inférieure à 28 °C.

Varroa jacobsoni Oud. est un acararien qui parasite à la fois le couvain et les adultes des colonies d'*Apis cerana* Fabr. et d'*Apis mellifica* L. Il se reproduit dans le couvain avec une préférence pour le couvain de mâles (SULIMANOVIC *et al.*, 1982 ; TEWARSON, 1983 ; SCHULZ, 1984). Dans la colonie d'abeilles, la température varie selon les zones. Elle est d'environ 25 °C dans les régions dépourvues de couvain mais recouvertes d'ouvrières. Au niveau du couvain d'ouvrières, elle est de 34 à 36 °C au centre, tandis qu'à la périphérie, et dans le couvain de mâles, elle est comprise entre 30 et 34 °C (RIBBANDS, 1953 ; SIMPSON, 1961 ; KRONENBERG, 1979 ; KRONENBERG and HELLER, 1982 ; RITTER, 1982). A l'émergence de la jeune abeille, le varroa quitte la cellule pour parasiter une abeille plus âgée, en général une abeille nourrice (KRAUS *et al.*, 1986 ; LE CONTE et ARNOLD, 1987). La reconnaissance de l'hôte (abeille), et qui plus est, de son stade (larve, adulte), ainsi que de son sexe (ouvrière,

mâle), implique l'utilisation par le varroa de plusieurs types de signaux parmi lesquels les signaux chimiques, thermiques et vibratoires paraissent devoir jouer un rôle prépondérant (LE CONTE et ARNOLD, 1986). Il a été en particulier montré que la chaleur émise par l'ouvrière adulte est un stimulus qui intervient de façon importante lors de l'attraction du varroa ; les capacités de discrimination thermique de celui-ci sont d'ailleurs élevées puisqu'il est capable de détecter une différence de température de 1,1 °C minimum (LE CONTE et ARNOLD, 1987).

Les données présentées ci-dessous s'inscrivent dans le cadre de nos recherches visant à préciser le rôle des facteurs thermiques dans les relations abeille-varroa. Elles concernent d'une part la mesure du thermopréféréndum du varroa, et d'autre part l'influence de la température ambiante sur la localisation du parasite sur l'abeille.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le thermopréféréndum est étudié à l'aide d'un dispositif constitué par une barre de cuivre (80 × 4 × 2 cm) chauffée à une extrémité par une résistance thermostatée, et refroidie à l'autre extrémité par un bain de glace. Le gradient thermique obtenu est d'environ 1 °C par cm. Des thermosondes (YSI, précision ± 0,5 °C) réparties le long du gradient, permettent de mesurer les températures tous les 0,5 cm grâce à des perforations situées sur un des côtés de la barre.

Cinq varroas sont placés sur le dispositif à la position correspondant à la température ambiante. Les varroas se déplacent, et s'immobilisent en général en moins de 5 min, au niveau de la température choisie. La position ainsi que la température sont alors relevées. Le dispositif est nettoyé à l'alcool, puis rincé à l'eau distillée entre chaque répétition. L'expérience est réalisée dans une chambre climatisée dont la température ambiante varie de 21 à 34,5 °C (21, 25, 28, 31 et 34,5 °C), et dont l'humidité relative est de 70 ± 5 %, et la luminosité de 500 lux environ. Pour chaque température, 50 à 100 varroas sont testés, soit au total 2 800 varroas. Ceux-ci proviennent de couvain d'abeilles d'été (juillet). Ils sont prélevés à l'émergence des ouvrières et sont donc d'un âge compris entre quelques heures et 2 jours au maximum ; à ce stade, ils présentent une cuticule de couleur claire. Ils sont ensuite disposés sur des abeilles ouvrières maintenues en cagette jusqu'au moment du test. L'expérience porte sur des varroas âgés de quelques heures à 15 jours ; l'incertitude sur leur âge est de 2 jours au maximum. Les résultats sont traités à l'aide d'une analyse de variance à 2 facteurs.

Pour l'étude de l'influence de la température ambiante sur la localisation des varroas sur les abeilles, 100 ouvrières nourrices parasitées chacune avec un varroa, sont placées dans une cagette (9,5 × 8,5 × 6 cm), elle-même disposée dans une étuve (H.R. : 60 %). Six températures sont testées : 18, 21, 25, 28, 31 et 34 °C. La position des varroas est relevée après une heure d'expérience.

RÉSULTATS

1) *Thermopréféréndum de Varroa jacobsoni*

Le thermopréféréndum moyen des 2 800 varroas testés est de 32,6 ± 2,9 °C, toutes températures confondues (Tableau 1). 90 % des varroas

TABLE 1. — Analyse du thermopréférendum de *Varroa* en fonction de son âge et de la température ambiante
 TABLE 1. — *Varroa's thermopréferendum in relation to its age and to ambient temperature*

Age (jours) (days)	0	1	2	3	4	6	8	10	15	Moyenne Mean
21 °C	31,0 ± 4,6	29,9 ± 2,7	30,9 ± 2,5	30,4 ± 2,6	31,7 ± 2,7	31,3 ± 2,9	31,6 ± 3,5	30,9 ± 2,4	30,9 ± 2,7	31,0 ± 2,9
25 °C	29,5 ± 3,2	30,4 ± 2,9	30,9 ± 3,5	31,4 ± 3,1	32,3 ± 2,9	31,7 ± 3,4	34,1 ± 3,7	32,0 ± 3,8	34,1 ± 3,3	31,8 ± 3,3
28 °C	31,9 ± 3,4	31,8 ± 2,9	32,8 ± 3,2	32,0 ± 2,8	32,4 ± 3,5	34,2 ± 3,0	32,2 ± 3,1	33,0 ± 3,5	32,1 ± 3,2	32,5 ± 3,2
31 °C	32,7 ± 2,3	32,6 ± 3,4	32,9 ± 3,4	33,3 ± 2,5	33,3 ± 2,8	34,5 ± 2,0	34,6 ± 2,8	34,2 ± 2,1	33,5 ± 1,8	33,5 ± 2,6
34,5 °C	33,2 ± 3,4	33,2 ± 2,5	33,1 ± 2,1	35,0 ± 2,6	35,1 ± 2,2	35,2 ± 2,5	33,5 ± 2,1	35,5 ± 2,3	33,7 ± 3,3	34,2 ± 2,6
Moyenne Mean	31,6 ± 3,4	31,6 ± 2,9	32,1 ± 2,9	32,4 ± 2,9	33,0 ± 2,8	33,4 ± 2,8	33,2 ± 3,0	33,1 ± 2,8	32,9 ± 3,3	32,6 ± 2,9

se distribuent dans une gamme de températures comprise entre 28 et 38 °C. Parmi eux, 42 % préfèrent une température comprise entre 30 et 34 °C, qui représente la température du couvain de mâles, alors que 19 % choisissent une température comprise entre 34 et 36 °C, qui représente la température du couvain d'ouvrières. Le reste des varroas se répartit entre 20 et 30 °C (23 %) et de 36 à 40 °C (15 %). Moins de 1 % des varroas choisissent une température supérieure à 40 °C, et meurent rapidement.

Le thermopréférendum de varroa augmente significativement ($p < 0,01$) en fonction de la température ambiante (T.A.), quel que soit son âge (Fig. 1). Il passe en moyenne de $31,0 \pm 2,9$ °C (T.A. : 21 °C) à $34,2 \pm 2,6$ °C (T.A. : 34,5 °C) (Tableau 1).

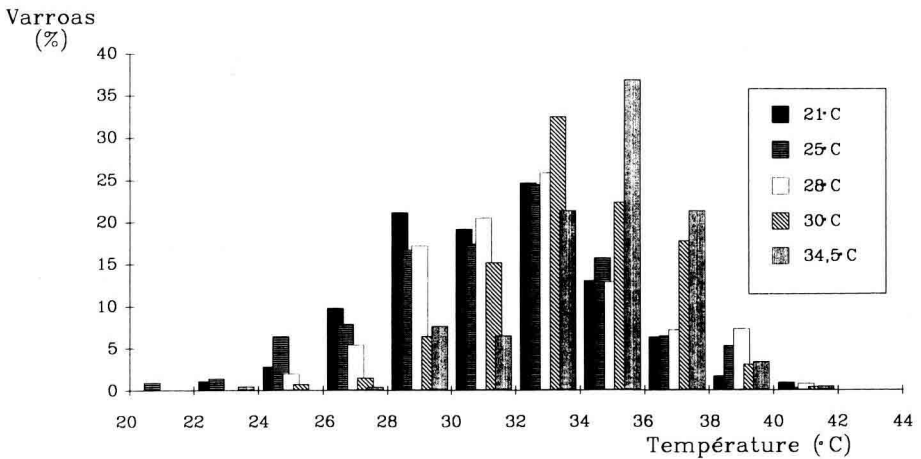


FIG. 1. — Etude de la répartition des varroas en fonction de la température ambiante

FIG. 1. — Varroa's distribution in relation to ambient temperature

Le thermopréférendum moyen varie également, de façon significative ($p < 0,025$), en fonction de l'âge du varroa. De 31,6 °C à l'émergence, il passe à 33,4 °C à l'âge de 6 jours, puis diminue légèrement jusqu'à l'âge de 15 jours (32,9 °C). Cette évolution se retrouve quelle que soit la température ambiante.

2) Localisation des varroas sur le corps de l'abeille

Les varroas se disposent uniquement sur l'abdomen et sur le thorax de l'abeille. Leur taux de répartition varie significativement en fonction de la température ambiante (Fig. 2). Le nombre de varroas qui se répartissent sur le thorax est inversement proportionnel à la température ambiante. Pour une

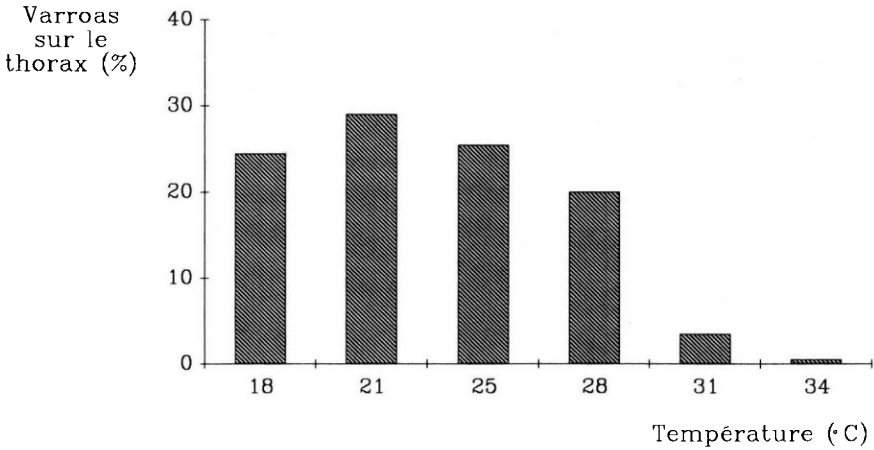


FIG. 2. — Pourcentage de varroas localisés sur le thorax de l'abeille en fonction de la température ambiante

FIG. 2. — Rate of Varroa on honeybee thorax in relation to ambient temperature

température inférieure à 25 °C, 25 à 30 % des varroas se trouvent sur le thorax. Quand la température est supérieure à 28 °C environ, cette proportion diminue et devient très faible : moins de 5 % à partir de 31 °C.

DISCUSSION

Plusieurs types de signaux interviennent lors de l'attraction du varroa par l'abeille, en particulier des signaux chimiques, thermiques et vibratoires (LE CONTE et ARNOLD, 1986). En cela, les modalités de la sélection de l'hôte par le varroa semblent comparables à ce qui est décrit par ailleurs. L'importance des facteurs thermiques a en particulier été démontrée dans le cas de certaines relations entre des acariens parasites et leurs hôtes (BALASKOV, 1972 ; WEBB, 1979). Chez les insectes parasitoïdes également, bien que les signaux chimiques jouent un rôle majeur dans les relations hôte-parasite (LEWIS *et al.*, 1982 ; KAISER *et al.*, 1988), des paramètres physiques sont impliqués (VINSON, 1976). Parmi ceux-ci, la température joue probablement un rôle, bien que très peu de travaux l'aient actuellement démontré.

Selon la phase de son cycle, le varroa parasite les abeilles adultes ou le couvain. Le rôle des signaux chimiques émis par les abeilles adultes semble important, puisque même des insectes qui ne produisent plus ni chaleur ni

vibrations (par exemple des ouvrières et des mâles morts) sont encore attractifs (KRAUS *et al.*, 1986). Les signaux chimiques émis par le couvain sont également importants puisque des extraits de larves sont très attractifs pour les varroas (LE CONTE *et al.*, en préparation) ; l'analyse chimique de ces composés est actuellement en cours (TROUILLER *et al.*, en préparation).

Les facteurs thermiques sont impliqués dans les relations abeilles-varroas à la fois en tant que paramètres de l'environnement intervenant dans le développement et la reproduction de l'acarien, et comme signal émis par l'abeille en association avec les stimulus chimiques.

Ainsi, nous avons montré que le comportement du varroa dans un gradient thermique est particulièrement bien adapté à sa reproduction puisque son thermopréférendum moyen (32,6 °C) est identique à la température optimum de reproduction (32,5 °C) (FREMUTH, 1985).

Les températures relevées au niveau du couvain sont en moyenne de 34 à 36 °C pour le couvain d'ouvrières (KRONENBERG, 1979 ; KRONENBERG and HELLER, 1982 ; RITTER, 1982), et de 30 à 34 °C pour le couvain de mâles (RIBBANDS, 1953 ; SIMPSON, 1961). Par ailleurs, la température du couvain d'ouvrières peut parfois dépasser 41 °C pendant 1 à 2 heures (VILLA *et al.*, 1987). Ces augmentations de température au centre du couvain affectent vraisemblablement moins la périphérie du rayon où se trouve le couvain de mâles. Le thermopréférendum du varroa qui varie de 31,6 à 33,4 °C, correspond donc davantage aux températures du couvain de mâles qu'à celles du couvain d'ouvrières. De plus, l'existence de températures très supérieures au thermopréférendum du varroa dans le couvain d'ouvrières pourrait également être une des causes de la préférence du varroa pour le couvain de mâles. Ces données sont en accord avec les mesures de répartition des varroas dans les colonies, puisque le couvain de mâles est 8 fois plus parasité que le couvain d'ouvrières (SULIMANOVIC *et al.*, 1982 ; SCHULZ, 1984).

Chez les abeilles adultes, le varroa parasite davantage les nourrices que les autres ouvrières (KRAUS *et al.*, 1986), et évite les ouvrières de moins de 2 jours (LE CONTE et ARNOLD, 1987). La différence de température entre ces 2 catégories d'abeilles pourrait intervenir dans le choix du varroa : les nourrices, qui réchauffent le couvain, ont une température élevée alors que les abeilles de moins de 2 jours produisent peu de chaleur (LE CONTE et ARNOLD, 1987). Toutefois, des facteurs chimiques attractifs émis par les nourrices, ou même des facteurs répulsifs éventuellement émis par les très jeunes abeilles, pourraient également intervenir lors du choix de l'hôte par le varroa.

Le thermopréférendum du varroa varie en fonction de l'âge ; il est maximum à un âge compris entre 4 et 10 jours. Pour un âge donné, il

augmente en fonction de la température ambiante. L'écart type est compris entre 2 et 4 °C, ce qui indique une certaine dispersion des valeurs qui avait déjà été signalée par ROSENKRANZ (1985). Nous n'avons pas testé le fait de savoir si cette variabilité est intraspécifique ou intra-individuelle : Pour chaque individu, le thermopréférendum est-il strictement défini (variabilité intraspécifique), ou correspond-il plutôt à une zone de température de quelques degrés (variabilité intra-individuelle) ?

Sur les abeilles adultes, le varroa se trouve principalement sur le thorax ou sur l'abdomen (KRAUS *et al.*, 1986), dont les températures moyennes sont respectivement de 31 à 34,5 °C et de 28 à 34 °C (HEINRICH, 1979 ; HEINRICH, 1980). Tandis que l'abdomen est le site exclusif de prélèvement d'hémolymphe (RITTER, 1981), le choix du thorax, qui est l'élément producteur de chaleur chez l'ouvrière, semble bien être lié à la recherche d'une température plus élevée. En effet, alors qu'à une température ambiante comprise entre 31 et 34 °C, moins de 3,5 % des varroas se disposent sur le thorax, ce pourcentage est multiplié par 7 quand la température ambiante est comprise entre 18 et 28 °C.

La virulence de la varroatose semble pouvoir s'expliquer par les conditions de développement très favorables que le varroa rencontre dans les colonies d'*Apis mellifica*. Outre les facteurs trophiques, qu'il prélève dans l'hémolymphe de l'abeille, le varroa y trouve sa température optimum de développement. Son thermopréférendum est en effet exactement compris dans les limites de température du couvain, en particulier du couvain de mâles. Le rôle des facteurs thermiques dans les interactions abeilles-varroas pourrait donc être double. Ceux-ci pourraient agir à la fois comme un des facteurs nécessaires à un développement et à une reproduction optimum des acariens, et comme signal, en association avec les stimulus chimiques, lors de l'orientation vers les larves d'abeilles. Bien que le varroa puisse discriminer de très faibles écarts de température (1,1 °C) (LE CONTE et ARNOLD, 1987), il n'est pas démontré qu'il utilise cette information comme critère de reconnaissance des différentes catégories d'abeilles adultes, lorsqu'il passe de l'une à l'autre à certaines phases de son cycle de développement.

La part respective prise par les signaux chimiques et thermiques lors de l'attraction du varroa par l'abeille n'est pas encore connue. Il est possible qu'ils agissent en synergie, probablement avec d'autres facteurs de l'environnement tels que le taux d'humidité et la teneur en gaz carbonique.

La connaissance du thermopréférendum du varroa en fonction de l'âge et de la température ambiante était une étape indispensable et préalable à la caractérisation des autres facteurs impliqués dans l'attraction du varroa. Elle permet en particulier d'aborder l'étude du rôle des facteurs chimiques dans des

situations expérimentales qui prennent en compte de façon rigoureuse les facteurs thermiques.

Reçu pour publication en mars 1988.

Accepté pour publication en avril 1988.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient le D^r C. MASSON pour les discussions critiques au cours de ce travail, M. R. CHARLES, ainsi que la Station de Zoologie et d'Apidologie de l'INRA à Montfavet pour son accueil.

Cette recherche a été financée par un contrat du Ministère de l'Environnement (S.R.E.T.I.E.), n° 87278 et un contrat de la C.E.E. (D.G.VI), n° 1013.

SUMMARY

STUDY OF THE THERMOPREFERENDUM OF *VARROA JACOBSONI* OUD.

The thermopreferendum of *Varroa jacobsoni* and the position of the mite on the body of the honeybee were studied in order to determine the relationship between the distribution of the *Varroa* mite inside the honeybee colony and temperature.

Materials and methods :

The thermopreferendum was studied by means of a device which produced a thermal gradient of 1 °C/cm. Five *Varroa* mites were placed at the point in the gradient that corresponded to ambient temperature. After 5 min, when the *Varroa* mites stopped moving, the temperature of their position was measured using thermocouples. This experiment was repeated varying ambient temperature (21, 25, 28, 31 and 34,5 °C) and varroa's age (0 to 15 days). Fifty to 100 *Varroa* mites were tested in each experiment.

Number of *Varroa* mites on the honeybee thorax (which produces heat) was studied as a function of ambient temperature. One hundred workers, each with one *Varroa* mite, were placed in a room at different temperatures (18, 21, 25, 28, 31 and 34 °C). The position of the *Varroa* mite on the body of the honeybee was noted after one hour.

Results :

The mean thermopreferendum of the 2800 *Varroa* mites tested was $32,6 \pm 2,9$ °C. It is exactly the optimum temperature of reproduction of *Varroa* (32,5 °C), and it corresponds to the brood temperature, especially the drone-brood temperature (30-34 °C). The thermopreferendum increased in relation to the ambient temperature (A.T.). When the A.T. changed from 21 °C to 34,5 °C, the thermopreferendum moved from 31,0 °C to 34,2 °C (table 1). Moreover, it varied significantly in relation to the age of *Varroa* (Fig. 1).

The distribution of *Varroa* mites on the bee body varied significantly in relation to the ambient temperature (Fig. 2). The number of *Varroa* mites on the honeybee thorax is in inverse ratio to the ambient temperature.

ZUSAMMENFASSUNG

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE THERMOPRÄFERENZ VON *VARROA JACOBSONI* OUD.

Die Thermopräferenz von *Varroa jacobsoni* und die Position der Milbe auf dem Körper der Honigbiene wurden untersucht, um die Beziehung zwischen der Verteilung von Varroa im Bienenvolk und der Temperatur aufzuklären.

Material und Methoden

Das Thermopreferendum wurde mit einem Gerät, das einen Thermogradienten von 1 °C pro cm produziert, gemessen. Fünf Varroas wurden an die Stelle gesetzt, die der Umgebungstemperatur entsprach. Nach fünf Minuten, die Varroas hatten zu dieser Zeit im allgemeinen ihre Bewegung schon wieder eingestellt, wurde die Temperatur mit einer Thermosonde (YSI, Präzision $\pm 0,5$ °C) gemessen. Das Experiment wurde mit verschiedenen Umgebungstemperaturen (21, 25, 28 31 und 34,5 °C) und verschiedenem Alter der Varroas (0 bis 15 Tage) durchgeführt. Zu jedem Test wurden 50 bis 100 Varroas herangezogen.

Die Anzahl an Varroas, die auf dem Bienenthorax (welcher Wärme produziert) sitzen, wurde in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur protokolliert. Dazu wurden 100 Arbeitsbienen, jeweils mit einer Varroa, in einen kleinen Käfig gesetzt und verschiedenen, konstanten Temperaturen (18, 21, 25, 28, 31 und 34 °C) ausgesetzt. Die Position der Varroa auf dem Körper der Honigbiene wurde nach einer Stunde protokolliert.

Ergebnisse

Das mittlere Thermopreferendum von 2800 Varroas war $32,6 \pm 2,9$ °C. Dies entspricht exakt der optimalen Reproduktionstemperatur (32,5 °C) von Varroa und deckt sich mit der Bruttemperatur, besonders der Drohnenbrut (30-34 °C). Das Thermopreferendum erhöhte sich in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur (A.T.). Während sich die Umgebungstemperatur von 21 °C auf 34,5 °C änderte, verschob sich das Thermopreferendum von 31,0 °C auf 34,2 °C (Tab. 1). Außerdem änderte sich das Preferendum signifikant zum Alter der Varroa (Abb. 1).

Die Verteilung der Varroas auf dem Bienenkörper variierte signifikant in Bezug auf die Umgebungstemperatur (Abb. 2). Die Anzahl der Varroas auf dem Thorax der Honigbiene war umgekehrt proportional zur Umgebungstemperatur.

BIBLIOGRAPHIE

- BALASKOV Y.S., 1972. — Bloodsucking ticks (Ixodidae) - Vectors of diseases of man and animals. *Misc. Publ. Entomol. Soc. Am.*, **8**, 160-376.
- FREMUTH W., 1985. — Einfluss der Temperatur auf die Wirts - Parasit Beziehung Biene - *Varroa* Milbe. *Apidologie*, **16** (3), 211-212.
- HEINRICH B., 1979. — Thermoregulation of african and european honeybees during foraging, attack, and hive exits and returns. *J. exp. Biol.*, **80**, 217-229.
- HEINRICH B., 1980. — Mechanisms of body-temperature regulation in honeybees, *Apis mellifera*, *J. exp. Biol.*, **85**, 73-87.
- KAISER L., PHAM-DELEGUE M.H., MASSON C., 1988. — Olfactory responses of *Trichogramma maidis*, II. Effect of chemical cues and behavioural plasticity. (Soumis pour publication).

- KRAUS B., KOENIGER N., FUCHS S., 1986. — Unterscheidung zwischen Bienen verschiedenen Alters durch *Varroa jacobsoni* Oud. und Bevorzugung von Ammenbienen im Sommerbienenvolk. *Apidologie*, **17** (3), 257-266.
- KRONENBERG F., 1979. — Colonial thermoregulation in honey bees. Doctoral thesis, Stanford University, Stanford, CA.
- KRONENBERG F., HELLER H.C., 1982. — Colonial thermoregulation in honey bees. *J. Comp. Physiol.*, **148**, 65-76.
- LE CONTE Y., ARNOLD G., 1986. — Implied sensory signals in the honeybee-varroa relationships. 2nd Meeting of the E.C. varroa Experts'group, Thessaloniki 26-28 sept. 1984. (Sous presse).
- LE CONTE Y., ARNOLD G., 1987. — Influence de l'âge des abeilles et de la chaleur sur le comportement de *Varroa jacobsoni*. *Apidologie*, **18** (4), 305-320.
- LEWIS W.J., NORDLUND D.A., GUELDNER R.C., 1982. — Semiochemicals influencing behaviour of entomophages: role and strategies for their employment in pest control. In: *Les médiateurs chimiques*, (Versailles, Nov. 1981), Les colloques de l'INRA, INRA ed., 225-242.
- RIBBANDS C.R., 1953. — *The behaviour and social life of honeybees*. London. Bee Research Association, 352 p.
- RITTER W., 1981. — Varroatosis, a new disease of the bee *Apis mellifera*. *Anim. Res. Development*, **14**, 17-35.
- RITTER W., 1982. — Experimenteller Beitrag zur Thermoregulation des Bienenvolks (*Apis mellifera*). *Apidologie*, **13** (2), 169-195.
- ROSENKRANZ P., 1985. — Temperaturpräferenz von *Varroa jacobsoni* und Verteilung des Parasiten im Brutnest von *Apis mellifera*. *Apidologie*, **16** (3), 213-214.
- SCHULZ A.E., 1984. — Reproduktion und Populationsentwicklung der parasitischen Milbe *Varroa jacobsoni* Oud. in Abhängigkeit vom Brutzyklus ihres Wirtes *Apis mellifera* L., *Apidologie*, **15** (4), 401-420.
- SIMPSON J., 1961. — Nest climate regulation in honey bee colonies. *Science*, **133**, 1327-1333.
- SULIMANOVIC D., RUTTNER F., PECHHACKER H., 1982. — [Studies on the biology of reproduction in *Varroa jacobsoni*]. *Honeybee Sci.*, **3** (3), 109-112. (In Japanese).
- TEWARSON N.C., 1983. — Fortpflanzungsphysiologische Untersuchungen an *Varroa jacobsoni*: Eiablage und Schlüpfen der Erstlarve. *Allg. Dtsch. Imkerztg.*, **8**, 277-280.
- VILLA J.D., GENTRY C., TAYLOR O.R., 1987. — Preliminary observations on thermoregulation, clustering, and energy utilization in African and European honey bees. *J. Kansas Entomol. Soc.*, **60** (1), 4-14.
- VINSON S.B., 1976. — Host selection by insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.*, **21**, 109-133.
- WEBB J.P., 1979. — Host locating behavior of nymphal *Ornithodoros concanensis* (Acarina: Argasidae). *J. Med. Entomol.*, **16** (5), 437-447.