



ARTÍCULO ESPECIALIZADO

***Varroa destructor* en Latinoamérica: una introducción a la biología, ecología y control en la región**

Giselle Fuentes^{1,2}, Azucena Iglesias^{1,2}, Giulia Mitton^{1,2}, Facundo Ramos^{1,3}, Constanza Brasesco^{1,2} y Matías Maggi^{1,2}

¹ Instituto de Investigaciones en Producción Sanidad y Ambiente (IIPROSAM), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Centro Científico Tecnológico Mar del Plata, CONICET. Centro de Asociación Simple CIC PBA, Mar del Plata, Argentina.

² Centro de Investigación en Abejas Sociales, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina.

³ Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT), Mar del Plata, Argentina.

E-mail de contacto: gisellefuentes07@gmail.com

Recibido: 14 Noviembre 2022; Aceptado: 29 Diciembre 2022

Resumen

El ectoparásito de *Apis mellifera*, *Varroa destructor*, es uno de los principales problemas para la apicultura mundial. La siguiente revisión indaga en investigaciones relacionadas con la parasitosis, con principal énfasis en los estudios llevados a cabo en Latinoamérica. Desde los primeros registros de la parasitosis y hasta la actualidad, se presenta una recopilación de la biología, ecología, virus asociados a *Varroa*, mecanismos de control con acaricidas de síntesis y resistencia a los mismos, así como la interacción del ácaro con abejas de linajes africanos. Finalmente, se integra y discute la relación de los conocimientos en el área con la actividad apícola y los mecanismos actuales de control natural.

Palabras clave: *Varroa destructor*, *Apis mellifera*, abejas africanizadas, acaricidas.

***Varroa destructor* in Latin America: an introduction to biology, ecology and control in the region**

Abstract

Varroa destructor is the ectoparasite of *Apis mellifera* that causes one of the main problems for beekeeping worldwide. The following review summarizes research related to parasitism, mainly those developed in Latin America. Since the first records of parasitosis to the present, a compilation of the biology, ecology, viruses associated with *Varroa*, control mechanisms with synthetic acaricides and resistance to them is presented, as well as the interaction of the mite with bees of African lineage. Finally, the relationship of knowledge in the area with beekeeping activity and current natural control mechanisms is integrated and discussed.

Keywords: *Varroa destructor*, *Apis mellifera*, africanized bees, acaricides.

INTRODUCCIÓN

Originalmente llamado *Varroa jacobsoni*, y actualmente conocido como *Varroa destructor* (Anderson & Trueman, 2000), este ectoparásito de *Apis mellifera* ha sido involucrado en el declive poblacional observado en las colonias de abejas manejadas por el

hombre en los últimos años (Le Conte *et al.*, 2010). Esta consideración en cuanto a sus consecuencias para la apicultura, son el resultado, inicialmente, del éxito en la dispersión a nivel mundial de este parásito.

Varroa destructor fue reportado por primera vez en 1949 en el sureste de Asia. Allí ocurrió un salto desde su hospedador natural *Apis cerana* hacia la abeja

européa *A. mellifera*. Se cree que este evento ocurrió debido al transporte de colonias de *A. mellifera* al este de Rusia o al lejano Oriente en la primera mitad del siglo XX (Oldroyd, 1999), permitiendo la propagación del parásito y la infestación del nuevo hospedador. Posteriormente, la eventual dispersión a nivel mundial no demoró en ocurrir registrándose al ácaro en Pakistán, Japón, China, Bulgaria, Paraguay, Alemania y Estados Unidos entre los años 1952 y 1987 (Rosenkranz *et al.*, 2010). Los reportes del ácaro en diferentes regiones del mundo se siguen registrando hasta la actualidad: Canadá (1989), Gran Bretaña “Reino Unido” (1992), Nueva Zelanda (2000), Irlanda (2001), Hawái (2007), Madagascar (2010), Mauritius (2014), La Reunión “Océano Índico” (2017), y Fiji (2018). Así, a lo largo de siete décadas, el patrón global de migración de *V. destructor* deja en evidencia el papel del comercio mundial de abejas manejadas por el hombre en la propagación del ácaro, como también la falla en las medidas preventivas de leyes internacionales (o el cumplimiento efectivo de éstas, cuando existen), entre otras variables (Sammataro *et al.*, 2000). Hoy podemos hablar de escasos sitios libres del ácaro, como las Islas Chatham de Nueva Zelanda; la isla y la región continental aislada del extremo norte de Terranova y Labrador en Canadá, la Isla de Man en el Reino Unido, y algunas otras regiones aisladas. De éstos, la isla de Man y Australia, lograron eliminar exitosamente los eventos de propagación detectados en su territorio (Peck, 2021). Recientemente, Australia se vio alertada por la presencia de *Varroa* en colmenares testigo dispuestos estratégicamente para detectar de forma temprana la llegada de enfermedades de las abejas que suelen acceder a través de enjambres que se aposentan en barcos. Este hecho ocurrido en el puerto de Newcastle, norte de Sídney, se intenta controlar actualmente decretando zonas de exclusión y eliminando las colmenas afectadas (<https://apiculturaymiel.com>).

***V. destructor* EN LATINOAMÉRICA**

Latinoamérica, luego del primer registro en Paraguay (Rosenkranz *et al.*, 2010), *Varroa* se registró en Argentina en 1976 (Montiel & Piola, 1976) y luego en 1978 en Uruguay (Invernizzi *et al.*, 2011). Tres años más tarde ocurrió la introducción del ácaro desde Paraguay a Brasil (De Jong *et al.*, 1982) y, recién luego de la década de 1990, se registró en Chile y Venezuela (Principal *et al.*, 1991; Casanova & Perruolo, 1992). En

varias regiones originalmente libres de la enfermedad, la vigilancia rigurosa y sensible a las invasiones del ácaro fueron insuficientes o nulas, por lo que se estima que sus primeros reportes podrían ser de algunos años posteriores a la llegada del ácaro a la región (Peck, 2021).

En América del Sur, la presencia de *Varroa* se relaciona directamente con la pérdida de colonias, siendo Argentina, Chile y Uruguay los países más afectados (Maggi *et al.*, 2013; 2016; Antúnez *et al.*, 2015). En estos países, las mayores pérdidas se presentan en climas fríos y templados, y en híbridos de abejas de razas europeas. Los análisis de prevalencia de *Varroa* en Chile, Uruguay y Argentina indicaron un porcentaje de más del 70% en 2013 (Maggi *et al.*, 2016). Al mismo tiempo, en Santa Fe, Argentina, se comenzaban a considerar factores atenuantes como la mala nutrición, las condiciones climáticas y las reinas viejas (Giacobino *et al.*, 2014). A fines de la década de 1990, se detectaron pérdidas invernales asociadas al ácaro en diferentes regiones de América Latina (Eguaras & Ruffinengo, 2006; Invernizzi *et al.*, 2011; Maggi *et al.*, 2013), lo que provocó un cambio en la forma de tratar la enfermedad, ya que previamente las infestaciones se controlaban utilizando principalmente acaricidas sintéticos, con una sola cura al año, o incluso sin tratamiento con acaricidas (Eguaras & Ruffinengo, 2006; Invernizzi *et al.*, 2011). Si bien en varios países se fueron implementando y desarrollando planes de acción a medida que se producía la propagación de *Varroa*, la mayoría de las colonias colapsaron luego de la infestación, por lo que los apicultores se vieron obligados a desarrollar pautas de manejo que se fueron regulando y actualizando conforme se iba aprendiendo más sobre este parásito (Peck, 2021).

En la actualidad, el nuevo paradigma del control de *V. destructor* no se basa en eliminar por completo a los ácaros, sino en reducir su impacto sin dañar a las abejas melíferas. Esto se logra a través de diferentes estrategias desarrolladas en un manejo integrado de plagas (MIP) orientado al ácaro y que busque un enfoque holístico centrado en la comprensión completa de la biología de *V. destructor* y la estrecha relación con su hospedador (Vilarem *et al.*, 2021). A este escenario, debemos sumarle también el conocimiento del ambiente donde se está manejando la interacción “ácaro/abeja”. A modo de ejemplo, será diferente un MIP para *V. destructor* en un ambiente de escasa floración que en otro con elevada floración, donde la colonia estará sujeta a un menor estrés nutricional. Por

último, se debe tener presente que la apicultura depende de la presencia de diversos recursos nutricionales para la abeja melífera a escala de paisaje (de Groot *et al.*, 2021) y, si tenemos en cuenta que la apicultura y la polinización tienen un valor económico de miles de millones de dólares en todo el mundo (Gallai *et al.*, 2009), es importante considerar la interacción con otras actividades económicas como la agricultura y el uso del suelo. En Argentina, por ejemplo, la intensificación de la agricultura industrial basada en la liberación de soja transgénica en 1996, ha impactado negativamente en el rendimiento y la producción de miel. Desde entonces, la expansión del área cultivada con soja se ha ido correlacionando con la disminución del rendimiento promedio de miel. Como consecuencia, los valores de su producción actualmente son menores a la mitad del máximo alcanzado al comienzo de este período (de Groot *et al.*, 2021). Considerando a Argentina el país con mayor número de colmenas del hemisferio sur, posicionada como primer exportador y tercer productor (Blengino, 2014) que destina el 95% de su producción a la exportación abasteciendo principalmente a Estados Unidos, Alemania y Japón (SENASA, 2019), la actividad apícola puede ser vulnerada no sólo por las patologías, climas y mal manejo de plagas sino también por los cambios en las actividades agroeconómicas del país.

CICLO DE VIDA

Muchos años de investigación han permitido conocer al detalle la sincronización del ciclo de vida de

Varroa con el ciclo de las abejas y las particularidades del ácaro que lo hacen reproductivamente tan exitoso.

El ciclo de vida de *V. destructor* se divide en dos etapas (Figura 1). La etapa conocida tradicionalmente como forética, actualmente llamada de dispersión (Villareme *et al.*, 2021), es la fase donde los ácaros se encuentran sobre el cuerpo de las abejas adultas, desplazándose y alimentándose de sus cuerpos grasos (Kuenen & Calderone, 1997; Ramsey *et al.*, 2019). Estructuralmente, las hembras adultas de *V. destructor* presentan el cuerpo aplanado dorso-ventralmente, lo que les permite esconderse entre los tergos de las abejas. Presentan sus piezas bucales modificadas para penetrar la cutícula de la abeja y alimentarse. Durante la etapa de dispersión, permanecen sobre las abejas adultas durante un período variable de tiempo, desde unos pocos días hasta varias semanas (Kuenen & Calderone, 1997), tiempo suficiente para que se produzca la activación del ovario y maduración de los espermatozoides (Traynor *et al.*, 2020). El fin de este período depende de la temporada y la disponibilidad de cría en las colonias. La segunda etapa, llamada fase reproductiva, comienza cuando el ácaro hembra ingresa a una celda de cría de obrera o de zángano cuando faltan entre 15 y 20 horas para que dicha celda sea operculada por las obreras (Boot *et al.*, 1993). Una vez en el interior de la celda, se esconden de las abejas nodrizas sumergiéndose en el alimento líquido restante de la cría, dejando los peritremas modificados sobresalir como un tubo de la superficie del fluido para respirar (Donzé & Guerin, 1997). La hembra invasora perfora el cuerpo de la pupa de abeja con sus quelíceros, y este

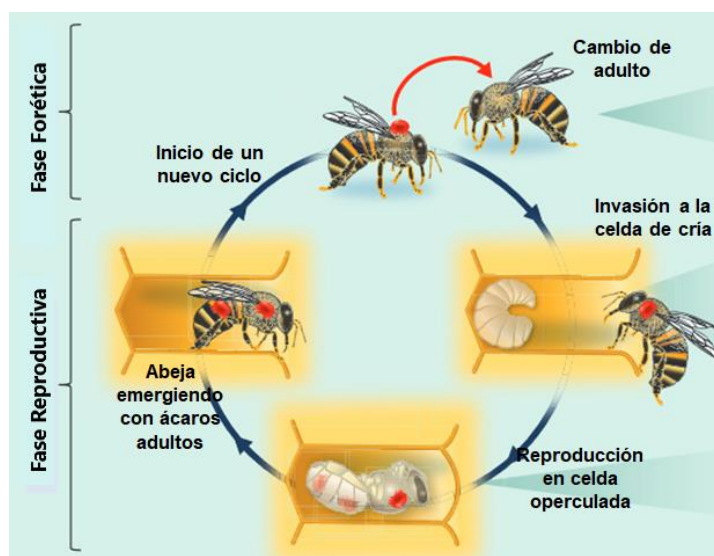


Figura 1. Ciclo simplificado de *Varroa destructor*. Etapa forética y reproductiva, junto al desarrollo de *Apis mellifera*. Modificado de Nazzi & Le Conte (2016).

orificio permanece abierto debido a los anticoagulantes de la saliva del parásito y la supresión de los procesos de curación (Becchimanzi *et al.*, 2020; Traynor *et al.*, 2020). El orificio sin cicatrizar dejará disponible el acceso al alimento para sus futuras crías. Luego de algunas horas, comienza la ovogénesis (Rosenkranz & Garrido, 2004) y la hembra que ingresó grávida a la celda, pone el primer huevo 60 horas luego de que la celda haya sido operculada. La primera cría en nacer es siempre macho (haploide) y las posteriores, hembras (diploides). Estas crías de *Varroa* pasan por varios estadios: huevos-larvas, protoninfa ambulatoria, protoninfa inmóvil, deutoninfa ambulatoria, deutoninfa inmóvil y adulto (Martín, 1994). Una vez alcanzada la etapa adulta, se producen múltiples eventos de apareamiento entre hermano y hermanas, en caso de infestación única (Donzé *et al.*, 1996), o entre individuos no emparentados, cuando una misma celda ha sido infestada inicialmente por más de una hembra madre (Beaurepaire *et al.*, 2017). Una vez que la abeja emerge de la celda, con ella también lo hacen los ácaros hembra nacidos en su interior y la o las madres fundadoras, mientras el macho que había nacido primero, muere (Kraus, 1994). Así, la siguiente generación de ácaros emerge y comienza una nueva etapa de dispersión o reproducción.

En Sudamérica, los estudios sobre parámetros reproductivos de *V. destructor* son fragmentados. En Argentina, se estudió la variación en los niveles de reproducción según las estaciones del año, observándose mayor reproducción del parásito en primavera y gran proporción de hembras no reproductivas en el otoño previo (Marcangeli *et al.*, 1992). Además, se ha comprobado que la distribución dentro de la colmena no es uniforme, encontrándose zonas con alta concentración de parásitos y zonas libres de ellos (Eguaras *et al.*, 1994; Marcangeli, 1994). En Costa Rica, un estudio exhaustivo permitió determinar los tiempos de alimentación de los ácaros según el estadio de las larvas de abejas, hasta incluso las preferencias por las zonas de defecación de los ácaros coincidente con la zona anal de las larvas (Calderón *et al.*, 2009). Considerando la amplia diversidad de climas y ambientes en Latinoamérica, es importante poder ampliar y actualizar estas investigaciones en otros puntos de la región para tener un mejor panorama sobre las poblaciones de ácaros infestando colonias de abejas.

FACTORES QUE INFLUYEN EN EL ÉXITO DE LA INFESTACIÓN

Si bien en una colonia la disponibilidad de larvas a parasitar es un factor importante en el crecimiento poblacional de *Varroa*, no es el único factor influyente (Garrido *et al.*, 2003). La cría de zánganos, en comparación con la cría de obreras, es preferida e infestada por un mayor número de ácaros (Boot *et al.*, 1993). Esto se debe, entre otras cosas, a la forma de la celda de zánganos; la cual es más grande y profunda que la de las obreras. Además, son operculadas tiempo después que las de obreras, aumentando la posibilidad de que un ácaro se acerque e ingrese a estas celdas de mayor superficie (Goetz & Koeninger, 1993; Boot *et al.*, 1995). En Argentina, un estudio mostró una correlación positiva entre el ancho de la celda y la tasa de invasión de *Varroa* tanto para celdas de zánganos como de obreras; además, se encontró que los ácaros madre infértiles eran más frecuentes en las celdas más pequeñas (Maggi *et al.*, 2009). En Costa Rica, se demostró que un alto porcentaje de ácaros que no se reprodujeron en celdas de obreras, lo hicieron exitosamente luego de ser transferidos a celdas con cría de zánganos, demostrando lo esencial que es este tipo de cría para el desarrollo y crecimiento de *V. destructor* en colonias de abejas africanizadas (Calderón-Fallas, 2019). Por otro lado, la decisión de invadir o no una celda, está influenciada por sustancias químicas volátiles que los ácaros perciben de la larva contenida de la celda (Boot *et al.*, 1994; Rickli *et al.*, 1994). Estos compuestos volátiles podrían estar relacionados con la preferencia de *Varroa* hacia las celdas de panales viejos por sobre los panales de cría recién construidos (Piccirillo & De Jong, 2004). El éxito reproductivo de *Varroa* está influenciado, además, por el tiempo de desarrollo de la cría, el comportamiento higiénico, el comportamiento de acicalamiento, la capacidad reproductiva y el genotipo de los ácaros (De Guzmán *et al.*, 2007).

ENFERMEDADES ASOCIADAS A *Varroa destructor*

A nivel poblacional, en colonias altamente infestadas por *Varroa*, es evidente la reducción de abejas adultas, el reemplazo de reinas, la presencia de abejas arrastrándose frente a las colmenas (Hung *et al.*, 1995), y una marcada reducción en el peso de las abejas infestadas recién emergidas (De Jong *et al.*, 1982; Beetsma *et al.*, 1989). Además, puede verse reducida la capacidad reproductiva de la colonia ya que disminuyen significativamente las chances de

apareamiento de los zánganos que fueron parasitados por *Varroa* durante su desarrollo en comparación con las de los zánganos de colonias no infestadas (Villa *et al.*, 2009). *Varroa destructor* inocula una amplia variedad de microorganismos mientras se alimenta de las abejas a las cuales parasita (Gisder & Genersch, 2021). Considerable evidencia demuestra que las colonias infestadas por el ácaro eventualmente colapsan como resultado de infecciones secundarias, y de éstas, los virus activados y transmitidos por el ácaro son los más importantes (Ball, 1996). Además, *V. destructor* puede inducir la inmunosupresión de su hospedador, lo cual potenciaría las infecciones de los virus (Yang & Cox-Foster, 2007). Por lo tanto, en colonias con altas tasas de infestación por *Varroa*, estos virus se vuelven infectivos y prevalecen en forma latente (Ball, 1989).

Aunque las barreras físicas y químicas generalmente evitan que los patógenos ingresen al cuerpo de la abeja, los patógenos ocasionalmente atraviesan estas defensas y comienzan a multiplicarse. Cada vez que estas barreras físicas y químicas se rompen, las abejas melíferas pueden protegerse activamente de la infección empleando una respuesta inmunitaria innata que representa una segunda línea de defensa y ocurre inmediatamente después de la infección (Evans *et al.*, 2006; Chen & Siede, 2007). En este sentido, los virus agravan la situación de la colonia de abejas con presencia de *Varroa*, y cuanto mayor sea la infestación, mayores serán las cargas virales a las que la colonia debe enfrentarse (Carreck *et al.*, 2010). El virus de las alas deformes (DWV), por ejemplo, causa deformidades en las alas de las abejas al impedir su incremento de volumen normal durante las últimas etapas del desarrollo en la celda. El virus de las celdas reales negras (BQCV) afecta a las reinas en desarrollo, cuyas paredes de la celda y pupas oscurecen, y mueren posteriormente. Los virus de la parálisis, como el virus de la parálisis lenta de las abejas (SBPV), el virus de la parálisis crónica de las abejas (CBPV) y el virus de la parálisis aguda de las abejas (ABPV), causan diversos grados de parálisis o letargo en las abejas muy infectadas, lo que conduce a su muerte prematura. El virus de la cría ensacada (SBV) afecta a las larvas de *A. mellifera*, mientras que el virus Kashmir de la abeja (KBV) debilita la capacidad de las abejas para hacer frente a otros microbios patógenos (Anderson, 1995). Además, *V. destructor* crea las condiciones ideales dentro de una colonia para el desarrollo del hongo patógeno *Ascosphaera apis*, agente causal de la cría

yesificada (Puerta *et al.*, 1990).

La detección de estos virus es muy importante para el control del estado sanitario de los apiarios. En Argentina, a la fecha, se han detectado 10 virus que afectan a las abejas, de los cuales DWV; SBV; ABPV y CBPV entre otros, son transmitidos por ácaros (Salina *et al.*, 2021). Recientemente se detectaron variantes las variantes A y B del virus de las alas deformes en las mismas muestras de abejas adultas de colonias de Argentina (Brasero *et al.*, 2020). En Colombia, un estudio reciente reveló la prevalencia de solo cuatro virus asociados a *Varroa* (DWV 19,88 %, BQCV 17,39 %, SBV 23,4 % y ABPV 10,56 %) (Tibatá *et al.*, 2021). En Uruguay están presentes los virus DWV, CBPV, SBV y BQCV de amplia distribución en el mundo (Antúnez *et al.*, 2005; 2006). En Brasil se han identificado los virus DWV, ABPV, BQCV, IAPV, SBV y VDV-1 (Chagas *et al.*, 2019). Recientemente en Ecuador, se encontraron infecciones simples y coinfecciones con ABPV y SBV, y se detectaron los virus BQCV y DWV por primera vez (Bravi *et al.*, 2020).

FORMAS DE TRANSMISIÓN DE LOS VIRUS

Las amplias interacciones sociales entre individuos, el estrecho contacto físico, y la estructura genética homogénea, hacen que las colonias de abejas sean especialmente vulnerables a la infección y transmisión de virus (Chen *et al.*, 2006; Chen & Siede, 2007). La forma en que estos patógenos se transmiten naturalmente están bien estudiadas; puede ocurrir de forma vertical, de la reina a su descendencia o cuando una colonia enjambra, y, tanto las abejas que permanecen como las que se marchan, se encuentran altamente infestadas por ácaros. La forma de transmisión horizontal, específicamente a través de un vector como *Varroa*, se puede dar por robo de miel entre colmenas no relacionadas y/o por deriva de abejas infestadas que logran ingresar al nido de otra colonia. En el primer caso, la transmisión de los virus asociados puede darse tanto si el foco de *Varroa* se encuentra en la colonia pillada o pilladora. Por ejemplo, cuando una colonia está altamente infestada por ácaros, las cargas virales aumentan debido a que *Varroa* se establece como vector biológico y mecánico de ciertos virus; el debilitamiento de la colmena crea el escenario ideal para que abejas de colonias vecinas ingresen a robar miel y se infesten (Peck, 2021). Algunas hipótesis de

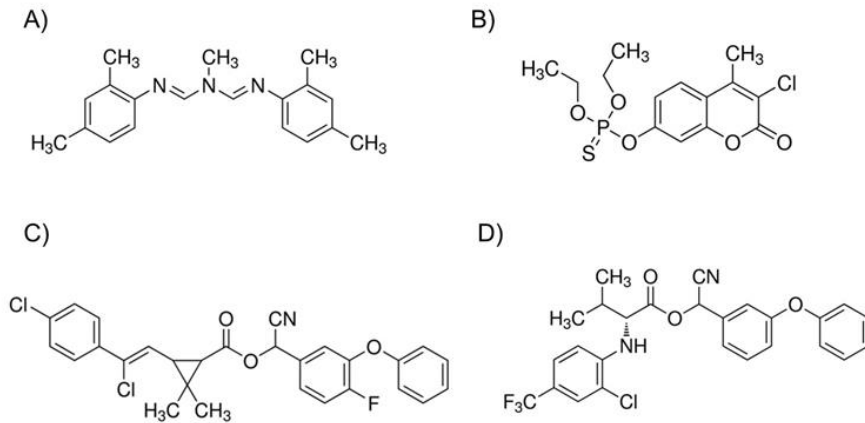


Figura 2. Estructura química de los acaricidas de síntesis A) Amitraz; B) Cumafós; C) Flumetrina; D) tau-fluvalinato.

transmisión no probadas concluyentemente incluyen transmisión sexual entre zánganos y reinas durante el apareamiento (Mortensen & Ellis, 2018) y la transmisión indirecta por flores en el campo (Pettis *et al.*, 2003). En línea con esto, se ha detectado la presencia del DWV en muestras de polen de plantas nativas de EEUU, y se lo ha descrito como un virus asociado al polen de diversas plantas con la potencialidad de ser transmitido a colonias susceptibles vía polen infectado (Fetters *et al.*, 2022). Por otro lado, algunas prácticas de manejo de los apicultores podrían ser fuente de propagación de la infestación, como el saneamiento deficiente, cuestiones de manipulación entre colmenas como traslado de abejas y trasplante de marcos de huevos, crías o miel, como también mantener distancias insuficientes entre colmenas para evitar la ocurrencia de deriva y eventual transmisión de ácaros (Peck & Seeley, 2019).

CONTROL

En la década de 1970, los apicultores comenzaron a utilizar acaricidas de síntesis para el control del ácaro (Marchetti *et al.*, 1984). La preferencia por estos pesticidas surge debido a su fácil aplicación, bajo costo y alta efectividad (Eguaras & Ruffinengo, 2006). Sin embargo, la utilización de tratamientos químicos puede provocar algunas consecuencias indeseables como toxicidad para las abejas (Johnson *et al.*, 2009), residuos en los productos de la colmena (Mullin *et al.*, 2010), y favorecer la propagación de mutaciones de resistencia contra estos acaricidas cuyo uso excesivo los vuelve obsoletos al disminuir la capacidad de controlar las infestaciones de *Varroa* (González-

Cabrera *et al.*, 2018; Mitton *et al.*, 2021; 2022). Los tres principios activos y los principales acaricidas duros utilizados para el tratamiento contra *V. destructor* son los piretroides tau-fluvalinato y flumetrina, el organofosforado cumafós y la formamidina amitraz. Sus modos de acción son bien conocidos actualmente. El tau-fluvalinato cambia la cinética del canal de sodio dependiente de voltaje, haciendo que la membrana axonal permanezca despolarizada e induciendo la parálisis del ácaro (Wieczorek *et al.*, 2020). El cumafós actúa como un inhibidor de la acetilcolinesterasa e impide la señalización nerviosa (Fukuto, 1990; Belzunces *et al.*, 2012). Por último, el amitraz tiene un efecto tóxico al interactuar con los receptores de octopamina involucrados en el sistema nervioso de los insectos (Evans *et al.*, 1980) e inhibe la neurotransmisión conduciendo a la parálisis (Dudai *et al.*, 1987) (Figura 2).

En América del Sur, algunas investigaciones dejaron en evidencia el dramático efecto negativo que afecta la supervivencia de colonias de abejas, debido al uso de acaricidas de síntesis que contaminan productos apícolas, como la adulteración y contaminación de cera (Medici *et al.*, 2012). Las propiedades lipofílicas de estas moléculas acaricidas facilitan su acumulación en los productos apícolas, especialmente en la cera, exponiendo no solo al ácaro a la sustancia acumulada, sino también a las abejas (Hillier *et al.*, 2013; Kast *et al.*, 2021). Por ejemplo, el agregado de parafina en los panales de cría reciclados mejora la supervivencia de las larvas debido a la disminución en la concentración de residuos de pesticidas como el cumafós y fluvalinato (Medici *et al.*, 2012). Las larvas desarrolladas en base de cera de abeja sin parafina, expuestas a mayor

concentración de residuos contaminantes, resultaron más vulnerables a los efectos tóxicos de los acaricidas. Por otro lado, y asociado a la presencia de acaricidas, algunos estudios demostraron déficit locomotor (Charreton *et al.*, 2015) o deterioro de la memoria olfativa (Gashout *et al.*, 2020) en las abejas. Otra desventaja a tener en cuenta es la incapacidad de los acaricidas duros de llegar a las crías operculadas, afectando al ectoparásito solo fuera del estado reproductivo (Villarem *et al.*, 2021).

Actualmente, los apicultores utilizan una amplia gama de diferentes sustancias, técnicas de aplicación y métodos para mantener controladas las poblaciones de ácaros en las colmenas (Ruffinengo *et al.*, 2014). Como se señaló anteriormente, el paradigma para el control de *Varroa* se basa en la aplicación de diferentes estrategias, de las cuales se podrían destacar cuatro puntos principales que serán abordados más adelante:

- Estrategias para reducir el crecimiento de las poblaciones de *V. destructor* (métodos biotécnicos). Estos métodos implican una serie de manipulaciones para eliminar los ácaros de la colonia y limitar el crecimiento de la población de parásitos (Eguaras & Ruffinengo, 2006)
- Seguimiento y control. Esta herramienta básica permite la detección precoz de parásitos en la colmena antes de que se produzcan daños irreversibles. Giacobino *et al.* (2016) determinaron que el monitoreo y el tratamiento invernal pueden ser fundamentales para controlar la población de ácaros durante el ciclo de producción de miel.
- Tratamientos sanitarios con sustancias toxicológicas y respetuosas con el medio ambiente.
- Búsqueda de hospedadores (abejas) tolerantes a los parásitos.

RESISTENCIA A ACARICIDAS DE SÍNTESIS

Si bien son alarmantes los efectos negativos sobre las abejas que conlleva la acumulación de residuos tóxicos en los productos apícolas, también lo son los fenómenos de resistencia. Debido al gran uso de los acaricidas de síntesis se ha generado una fuerte presión de selección sobre las poblaciones de ácaros a estos compuestos, lo que ha generado la aparición de resistencia en distintas regiones del mundo (Mitton *et al.*, 2022). Latinoamérica no es la excepción, y se han detectado poblaciones de ácaros resistentes a estos compuestos debido principalmente a su uso

generalizado (Maggi *et al.*, 2016). Han surgido a lo largo de los años, poblaciones de ácaros resistentes a cumafós, amitraz y flumetrina (Maggi *et al.*, 2009; Aldea & Rodríguez, 2014). Este proceso fue evidenciado cuando en Argentina y Uruguay se detectó una disminución de la eficacia del fluvalinato en zonas donde habían sido utilizados por muchos años (Fernández & García, 1997; Invernizzi *et al.*, 2011, Maggi *et al.*, 2011; Mitton *et al.*, 2016). En Argentina en particular, se han reportado fenómenos de resistencia a los acaricidas en distintas poblaciones de *Varroa* a lo largo de los años (Maggi *et al.* 2009; Mitton *et al.*, 2018). También se ha demostrado que la presencia de acaricidas en cera de abejas afecta la susceptibilidad de *V. destructor*. Ha sido comprobada la correlación positiva entre los niveles de cumafós encontrados en cera de abejas y los índices de resistencia a este acaricida organofosforado (Medici *et al.*, 2015). Los fenómenos de resistencia cruzada donde los individuos desarrollan resistencia a más de un compuesto, ya sea principios activos de la misma o distinta clases química pero que presentan un modo de acción similar (Eguaras & Ruffinengo, 2006), también se han detectado en poblaciones de *V. destructor* entre los piretroides flumetrina y tau-fluvalinato (Thompson *et al.*, 2002; Floris *et al.*, 2020). En las áreas donde estos procesos fueron identificados, se comenzó a implementar el uso de métodos alternativos como el cumafós y el amitraz (Elzen & Westervelt, 2002). Sin embargo, al igual que lo ocurrido con los piretroides, se generó nuevamente un intenso y abusivo uso de estas moléculas para el control de *Varroa*, reportándose nuevamente evidencias de resistencia (Mathieu & Faucon, 2000; Rodríguez-Dehaibes *et al.*, 2005).

El proceso de resistencia de los ácaros a los acaricidas tiene sus bases en la relación entre la genética, la estructura y la dinámica poblacional de estos parásitos (Sakai *et al.*, 2001; Moro *et al.*, 2021). Si bien a priori podría parecer que la biología reproductiva de *Varroa* está regida por una intensa endogamia, son eventualmente efectivos los eventos de apareamiento cruzado, cuando dos o más hembras fundadoras infestan la misma celda. Genéticamente, ello se traduce en más loci heterocigotas (Dynes *et al.*, 2016). Estos eventos de coinfección ocurren durante las temporadas de verano/otoño en zonas de climas templados, cuando el número poblacional de *Varroa* es mayor que el número de crías en la colmena y, por consiguiente, la disponibilidad de celdas de cría susceptibles a la infección se reduce. Esto aumenta las

probabilidades de que dos o más hembras fundadoras coincidan en una misma celda a infestar. Por el contrario, durante la estación primaveral, las infestaciones son casi exclusivamente únicas debido al exceso de cría de abejas en comparación con el parásito (Villareem *et al.*, 2021). Así, la diversificación genética del parásito es alta con una estructura dinámica a lo largo del tiempo, ya que varía según la disponibilidad de cría en la colonia (Beaurepaire *et al.*, 2017). Otro factor que contribuye a la diversificación genética de *Varroa* es la transmisión horizontal mencionada anteriormente. El cronograma estacional del hospedador es un parámetro clave para la resistencia genética a los acaricidas (Roush *et al.*, 1987). Esto es debido a que la consanguinidad aumenta la frecuencia de homocigotos con alelos resistentes a las moléculas incluso antes de cualquier cura. De acuerdo con la estructura y la dinámica genética de la población, el tratamiento debe ocurrir durante el período de cruzamiento (Beaurepaire *et al.*, 2017).

MECANISMOS COMPORTAMENTALES DE RESISTENCIA AL ÁCARO POR PARTE DE LAS ABEJAS

Las colonias de abejas presentan una elaborada organización social. Esta característica se considera inmunológicamente ventajosa, ya que le confiere

mecanismos especiales para defenderse de infecciones y patógenos que les permiten mejorar la supervivencia (Evans & Pettis, 2005). Frente a patógenos o parásitos, los hospedadores pueden controlar su impacto mediante tolerancia o resistencia a los mismos (Clarke, 1986). La tolerancia se define como la capacidad del hospedador para reducir el efecto del parásito; mientras que la resistencia se define como la capacidad del hospedador para reducir la reproducción del parásito (Schmid-Hempel, 2011). Así, una vez infestadas, las abejas pueden limitar el daño causado por una carga parasitaria determinada, o pueden atacar directamente a los parásitos y, por lo tanto, reducir dicha carga (Raberg, 2009). El problema potencial asociado a las abejas tolerantes es la posibilidad de soportar una mayor carga de parásitos y, por lo tanto, actuar como un reservorio de parásitos para las colonias susceptibles en los alrededores (Mitton *et al.*, 2022)

En este sentido, los tipos de respuesta más estudiados hacen referencia a aquellos comportamientos descubiertos en las abejas resistentes. Peck y colaboradores (2021) elaboraron una lista de estos rasgos de resistencia a *Varroa*, los cuales son detallados en la tabla 1.

Muchos de estos rasgos han sido estudiados en Argentina y Uruguay comparando abejas resistentes y susceptibles a *Varroa*. En ambos casos, las colonias resistentes mostraron mayor comportamiento higiénico

Tabla 1: Listado de rasgos de resistencia detallados por Peck *et al.* (2021).

Rasgo de Resistencia	Mecanismo de acción
Comportamiento higiénico de la cría	Implica el desoperculado y la eliminación de crías enfermas o muertas que son detectadas por las obreras de la colonia a partir de señales químicas emitidas a través de los opérculos de las celdas de cría. Este rasgo permite a las abejas eliminar crías infectadas con una serie de patógenos.
Comportamiento higiénico sensible a <i>Varroa</i>	Describe una versión más específica del comportamiento higiénico de cría generalizado. Las abejas pueden diferenciarse por su capacidad para detectar y eliminar crías que contienen ácaros en reproducción, lo que demuestra un comportamiento higiénico sensible a la reproducción de ácaros, y no a la higiene generalizada de la cría.
Supresión de la reproducción de ácaros	Originalmente descrito como un mecanismo desconocido a través del cual las abejas de alguna manera impedían que los ácaros se reprodujeran en las celdas de cría. Investigaciones posteriores revelaron que las pupas de abejas con este rasgo no impedían directamente la reproducción de los ácaros, sino que desoperculaban y vaciaban higiénicamente las celdas que contenían ácaros que se reproducían, esto no ocurría en celdas con ácaros que no se estaban reproduciendo.
Acicalamiento (Grooming en inglés)	Las abejas individuales pueden sacarse ácaros de sus cuerpos y pueden o no dañarlos en el proceso. Este es uno de los pocos rasgos de resistencia dirigido a los ácaros en la fase forética y no en la reproductiva.
Comportamiento de desoperculado y operculado	Las abejas con este rasgo desoperculan las celdas infestadas de ácaros, lo que interrumpe su reproducción y apareamiento. En lugar de eliminar las pupas, como en las líneas higiénicas, las colonias con este rasgo vuelven a opercular las celdas de cría y permiten que las pupas de abejas continúen desarrollándose.
Reducción del tiempo de desarrollo	Dado que los ácaros ponen huevos a intervalos regulares mientras se reproducen en las celdas de cría, si la celda se mantiene operculada por un período más corto, puede reducir significativamente el éxito reproductivo de los ácaros.
Abejas "sobrevivientes"	Son las poblaciones de abejas que persisten a pesar de la infestación de ácaros y sin ningún tratamiento contra los ácaros. Los estudios de estas abejas en todo el mundo han encontrado niveles elevados de uno o más rasgos conocidos de resistencia a los ácaros, y es posible que aún se descubran nuevos rasgos.

y menor infestación por ácaros foréticos que las abejas susceptibles. En Argentina, además, se observó mayor supervivencia y población después de la invernada y evidencia de comportamiento de acicalamiento (Grooming en inglés) con mayores porcentajes de ácaros atacados por las abejas en comparación a las colonias susceptibles (Russo *et al.*, 2020). En Uruguay, las abejas resistentes mostraron una carga viral más baja del virus DWV que las susceptibles (Mendoza *et al.*, 2020). Un estudio reciente en Uruguay también resalta la importancia de los comportamientos de autoacicalamiento y acicalamiento entre pares (auto y allogrooming en inglés) que diferencian a las abejas africanizadas de las europeas en cuanto a la resistencia a *Varroa* (Invernizzi *et al.*, 2022).

ABEJAS AFRICANIZADAS

En el año 1956, con el objetivo de establecer colonias de abejas mejor adaptadas al clima tropical, se introdujo en el sur de Brasil, la subespecie de abeja melífera africana *Apis mellifera scutellata* (Schneider *et al.*, 2004). Tiempo después, ocurrió una fuga accidental de reinas africanizadas (Kerr, 1967), que ocasionó una de las más espectaculares invasiones biológicas (Pinto *et al.*, 2005), ya que sus descendientes comenzaron un proceso de expansión por todo el continente americano (Winston, 1992). Este proceso de africanización, involucró el flujo de genes bidireccional tanto materno como paterno entre las abejas melíferas europeas y africanizadas (Pinto *et al.*, 2005). La abeja melífera africanizada se asemeja a *A. m. scutellata* en cuanto a comportamientos defensivos y reproductivos, la búsqueda de alimento y una alta adaptabilidad a condiciones ecológicas tropicales (Sheppard *et al.*, 1999; Diniz *et al.*, 2003). Pero una de las características distintivas de las abejas africanizadas es que presentan comportamientos higiénicos y de aseo que les confieren resistencia a enfermedades (Corrêa-Marques *et al.*, 2000; Invernizzi *et al.*, 2016), entre ellas, a los ácaros *Varroa*. Esto puede verse reflejado en diferentes estudios llevados a cabo en Brasil y México donde se demuestra que las colonias africanizadas tienen menores tasas de infestación por *Varroa* que los linajes europeos (Mondragon *et al.*, 2005; Medina *et al.*, 2022). Por tal motivo, luego de la expansión por Latinoamérica, el ácaro comenzó a ser menos virulento en las regiones tropicales y subtropicales de Argentina, Brasil, Uruguay y Venezuela donde se encontraban abejas africanizadas, comparado con regiones

templadas donde la ocurrencia del proceso de africanización no era tan evidente (Casanova 2000; Invernizzi *et al.*, 2011). Si bien está demostrado que con el proceso de selección resultan colonias con tasas de infestación de *V. destructor* más bajas, prevalencia y niveles más bajos de DWV y una mayor supervivencia de colonias de invierno (de la Mora *et al.*, 2020), esta ventaja no debe pensarse como un tipo de inmunidad. Un estudio en México demostró que las abejas africanizadas también se ven afectadas negativamente por el parasitismo de *V. destructor* y las infecciones por DWV, apuntando al desarrollo de la inmunidad celular, la integridad del ala, y el tiempo de vida útil (Reyes-Quintana *et al.*, 2019). La estrecha relación con las condiciones ambientales se evidencia por ejemplo en Argentina, cuya extensión territorial abarca diferentes regiones climáticas de norte a sur. Allí, las abejas melíferas africanizadas dominan en las regiones semitropicales del norte, con una disminución gradual de norte a sur, como resultado de la expansión de *A. m. scutellata* (Porrini *et al.*, 2022). Otro ejemplo lo proveen los reportes de altos niveles de infestación en las regiones frías de Brasil (Moretto *et al.*, 1991). Algo similar sucede en Costa Rica donde las mayores tasas de infestación se producen en la temporada de lluvias en comparación con la temporada seca (Calderón-Fallas *et al.*, 2022). Un estudio exhaustivo que incluyó colonias de las cinco regiones apícolas de México (Domínguez-Ayala *et al.*, 2016), demostró que la mayor frecuencia de haplotipos africanos se encontró en las regiones apícolas tropicales de la costa del Golfo, península de Yucatán, y la región de la costa del Pacífico; mientras la menor frecuencia de haplotipos africanos se observó en la región norte, donde predominan los haplotipos europeos de abejas. Si bien en un comienzo, la africanización de las abejas melíferas resultó en un menor rendimiento de miel en climas templados, los apicultores aprendieron a manejarlas para reducir su impacto y hacerlas más productivas (Guzman-Novoa *et al.*, 2020).

En este contexto, se observan opiniones encontradas entre los apicultores, como también son diferencias en las maneras de tratar a las colmenas según los niveles de infestación que atraviesen. Así, incluso en las mismas regiones, algunos apicultores utilizan la selección, especialmente por comportamiento higiénico, sin recurrir al tratamiento químico, manteniendo colonias altamente productivas sin ningún tipo de control (Message *et al.*, 2012). En cambio otros, utilizan controles químicos contra *V.*

Tabla 2. Listado de algunas investigaciones con compuestos naturales para el control de *Varroa destructor* llevados a cabo en Latinoamérica.

País	Compuestos	Método	Trabajo
México	Acido fórmico	al 65% en colmenas	Espinosa-Montaño & Guzmán-Novoa (2007)
México	Timol	12,5 g de timol por aplicación 25 g de timol por aplicación En colmenas	Espinosa-Montaño & Guzmán-Novoa (2007)
Cuba	Aceite esencial de <i>Piper aduncum subsp. ossanum</i>	Efecto acaricida por exposición completa y a los vapores	Pino <i>et al.</i> (2011)
Cuba	Aceite esencial de <i>Schinus molle</i>	Se prepararon siete tratamientos (aceite esencial + Tween 80 en concentraciones de 5; 10; 15; 25; 50; 75 y 100%, respectivamente) en colmenas	Huamán & Silva (2020)
Perú	Aceite esencial de Orégano (<i>Origanum vulgare</i>)	En colmenas	Chambi Tacca & Condori Apaza (2016)
Honduras	Infusiones de <i>Cymbopogon sp.</i> , <i>Eucaliptus sp.</i> , <i>Citrus aurantium</i> y <i>Mentha sp.</i>	En colmenas	Cueto <i>et al.</i> (2020)
Argentina	Ácido oxálico	En colmenas	Martínez Fhürer & López (2018)
Perú	Cumafós, Amitraz, Acido oxálico y Timol	Colmenas	Reyes <i>et al.</i> (2020)
México	Extractos de <i>Lonchocarpus punctatus</i> , <i>Critonia aromatisans</i> , <i>Cymbopogon citratus</i> y <i>Plectranthus amboinicus</i>	Toxicidad aguda residual en vial	Treviño Ortiz (2020)
Argentina.	Extractos de <i>S. molle</i>	En colmenas	Guala <i>et al.</i> (2014)
Ecuador	<i>Ruta graveolens</i>	En colmenas	Jumbo Benítez <i>et al.</i> (2019)
México	Extractos de <i>Allium sativum</i> , <i>Laurus nobilis</i> , <i>O. vulgare</i>	En colmenas	Reina Fuentes <i>et al.</i> (2022)
Uruguay	Acido oxálico	En colmenas	Invernizzi <i>et al.</i> (2022)
Chile	Aceite esencial de lavanda y laurel	Bioensayos	Neira <i>et al.</i> (2004)
Chile	Aceite esencial de <i>Austrocedrus chilensis</i>	Bioensayos	Acuña San Martín (2015)
Costa Rica	Aceite esencial de <i>A. sativum</i>	En colmenas	Rivera-Hernández (2017)
Argentina	Aceites esenciales de <i>Tagetes minuta</i> L	En colmenas	Chamorro <i>et al.</i> (2011)
Chile	Aceite esencial de Eucalipto	En colmenas	Ahumada <i>et al.</i> (2018)
Argentina	<i>Thymus vulgaris</i> (tomillo), <i>L. nobilis</i> (laurel), <i>Lavandula officinalis</i> (lavanda), <i>Lavandula hybrida</i> (lavandin)	Bioensayos	Damiani <i>et al.</i> (2009)
Argentina	Aceite esencial de <i>Acantholippia seriphoides</i> , <i>S. molle</i> , <i>Wedelia glauca</i> ,	Bioensayos	Ruffinengo <i>et al.</i> (2005)
Argentina	Mezcla binaria de compuestos de aceites esenciales (Timol, Felandreno, Eucaliptol, Cinamaldehído, Mirceno y Carvacrol)	Bioensayos	Brasceso <i>et al.</i> (2017)
Argentina	Aceites esenciales de 4 variedades de <i>Humulus lupulus</i>	Bioensayos	Iglesias <i>et al.</i> (2020)
Argentina	Extractos de <i>H. lupulus</i>	Bioensayos	Iglesias <i>et al.</i> (2021)

destructor en lugar de seguir las recomendaciones de selección por resistencia (Maggi *et al.*, 2016).

ACARICIDAS ORGÁNICOS

En las últimas décadas, la búsqueda de tratamientos que no generen resistencia, no afecten negativamente a las abejas y resulten a la vez, amigables con el medio ambiente, ha conducido a las investigaciones por un camino de infinitas posibilidades que involucra alternativas naturales de todo tipo. Por ejemplo, las aplicaciones y los usos potenciales de los metabolitos secundarios de las plantas son muy numerosos, tanto como de estos compuestos existen en muchas especies de plantas de la tierra (Gurib-Fakim, 2006). Comúnmente se aíslan de las plantas mediante la recuperación de aceites esenciales y se utilizan en muy diversas aplicaciones, entre ellas, como insecticidas (Dhifi *et al.*, 2016). Así, se han logrado obtener diferentes medicamentos veterinarios destinados al control de *V. destructor* con principios activos como el alcanfor, eucaliptol, ácido fórmico, ácido láctico, mentol, ácido oxálico y timol, entre otros. Estos medicamentos han sido autorizados de acuerdo a las normas de la Unión Europea y sin límites máximos de residuos en alimentos de origen animal (Multinelli, 2016).

En la Tabla 2 se informan, de manera sencilla, el desarrollo de algunas investigaciones en el control de *V. destructor* en los últimos años en distintos países de Latinoamérica, específicamente aquellas que involucran compuestos de origen orgánico. Entre la gran variedad de productos y alternativas, se pueden encontrar diferentes respuestas a los aceites esenciales de especies vegetales con antecedentes de uso como compuestos farmacológicos o insecticidas. Por otro lado, surgen enfoques nuevos al analizar las características acaricidas de especies vegetales autóctonas de cada región.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Es importante reconocer los enormes avances que hubo en materia de comprender la dinámica de *Varroa*, y su interacción con la abeja melífera y los distintos ambientes y situaciones particulares que podemos encontrar en Latinoamérica. Sin embargo, aún hay regiones donde la información es escasa y fragmentada. En este sentido, resulta de prioridad para la estos territorios fortalecer el sistema científico-técnico

focalizado en las problemáticas vinculadas a la sanidad apícola. La amplia variedad de climas y ambientes complejiza esta situación, generando incluso que en un mismo país existan diversos umbrales de tolerancia a la varroosis impactando, en consecuencia, en los potenciales MIP a desarrollar para *V. destructor*.

En contraste a lo que ocurre en Europa, en América Latina se presenta el fenómeno de africanización en las poblaciones de abejas. Este evento surgido en Brasil, generó un antes y después para la apicultura de la región. Para la interacción abeja-ácaro-ambiente, la situación se vuelve aún más compleja, al punto de que dependiendo del tipo de híbrido de abeja que se considere, el tratamiento de la parasitosis es motivo de debate. Tal es así, que existen apicultores que consideran innecesario tratar sus colonias. Sin embargo, otros apicultores trabajan con híbridos a los cuales incorporan genética europea y diversos tratamientos sanitarios. En este contexto, profundizar las investigaciones en las variantes de interacción ácaro/abeja resulta de importancia para los nuevos contextos sanitarios mencionados.

En los países donde los climas son templados y los linajes europeos de abejas prevalecen, el desmedido uso de tratamientos con acaricidas de síntesis ha generado fenómenos de resistencia a los acaricidas y presencia de residuos en cera. Ante este panorama, en los últimos años se han incrementado los estudios sobre compuestos orgánicos con actividad acaricida frente a *V. destructor* enfatizando en opciones que generen el menor impacto a las abejas y al ambiente (Brasero *et al.*, 2017; Iglesias *et al.*, 2020).

Es importante remarcar que, al analizar la interacción ácaro/abeja, no se debería obviar el contexto del ambiente en el que se insertan. La abeja melífera se enfrenta a diversos estresores en los diferentes ambientes y, en muchos casos, bajo las diferentes prácticas de uso de suelo que se llevan a cabo. Por ende, además de analizar aspectos meramente vinculados a la interacción parásito/hospedador, dependiendo de la pregunta científica que se esté haciendo, es importante contextualizar el sistema de estudio en el ambiente que se inserta.

Probablemente, una de las principales debilidades en el estado del arte vinculado a las varroosis son los desbalances existentes en el sistema científico tecnológico latinoamericano. Es evidente que, países como Argentina, Uruguay, Chile, Costa Rica, México y Brasil tienen una marcada trayectoria en el campo de sanidad apícola y, en especial, en el control de *Varroa*.

Resulta importante generar un fortalecimiento en las capacidades científico-técnicas de otros países de la región para poder ampliar los conocimientos existentes.

Finalmente, son los apicultores quienes deciden el modo de manejar sus colmenas en función a sus necesidades y recursos. Es importante poner al alcance, tanto de pequeños como grandes productores, los conocimientos generados en las investigaciones. De esta manera, herramientas que promueven la sustentabilidad de la actividad apícola, como la selección de abejas por comportamiento higiénico y la selección de abejas sobrevivientes para el tratamiento contra *Varroa*, podrían encontrarse más frecuentemente entre las opciones de manejo de las colonias de *A. mellifera*.

REFERENCIAS

- Acuña San Martín, D.A. (2015). Evaluación del efecto acaricida del aceite esencial de *Austrocedrus chilensis* sobre hembras adultas de *Varroa destructor*. Universidad de Concepción, Facultad de Ciencias Veterinarias, Departamento de Patología y Medicina Preventiva, Chillán. <http://repositorio.udec.cl/jspui/handle/11594/4072>
- Ahumada, M., Marcos, J., & Bañares, G. (2018). Determinación del efecto de tres concentraciones de aceite esencial de Eucalipto para el control ecológico de la Varroasis en colmenas en producción en Los Molles, Región de Valparaíso, Chile. *Investigación en Ciencia Animal*, 2(2), 642-643. <https://repositorio.uvm.cl/handle/20.500.12536/1551>
- Aldea P., Rodríguez, R. (2014). Factors affecting sanitary control of *Varroa destructor* in Chile. The IV COLOSS Workshop on “*Varroa* control strategies” in Bled, Slovenia May 22- 23. *Abstract book* pp. 32
- Anderson, D.L., & Trueman, J.W. (2000). *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species. *Experimental & Applied Acarology*, 24, 165–189. <https://doi.org/10.1023/a:1006456720416>.
- Anderson, D.L. (1995). Viruses of *Apis cerana* and *Apis mellifera*. In: *The Asiatic Bee Hive: Apiculture, Biology, and Role in Sustainable Development in Tropical and Subtropical Asia* (ed. P.G. Kevan), 161–170. Cambridge, ON, Canada: *Enviroquest*, Ltd.
- Antúnez, K., Anido, M., Branchiccela, B., Harriet, J., Campa, J., Invernizzi, C., Santos, E., Higes, M., Martín-Hernández, R., & Zunino, P (2015). Seasonal variation of honeybee pathogens and its association with pollen diversity in Uruguay. *Microbial Ecology*, 70, 522–533 <https://doi.org/10.1007/s00248-015-0594-7>
- Ball, B.V. (1989). *Varroa jacobsoni* as a virus vector. In Cavalloro R. (Eds.) *Present status of varroaosis in Europe and progress in the varroa mite control. Commission of the European Communities, Udine, Italy*, pp. 241–244. <https://repository. Rothamsted.ac.uk/item/86679/varroa-jacobsoni-as-a-virus-vector-cec-report-eur-11932>
- Ball, B.V. (1996). Honey bee viruses: a cause for concern. *Bee World*, 77, 117–119. <https://doi.org/10.1080/0005772X.1996.11099302>
- Beaurepaire, A.L., Krieger, K.J., & Moritz, R.F. (2017). Seasonal cycle of inbreeding and recombination of the parasitic mite *Varroa destructor* in honeybee colonies and its implications for the selection of acaricide resistance. Infection, genetics and evolution. *Journal of Molecular Epidemiology and Evolutionary Genetics in Infectious Diseases*, (50), 49-54 <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2017.02.011>
- Becchimanzi, A., Tatè, R., Campbell, E.M., Gigliotti, S., Bowman, A.S., & Pennacchio, F. (2020). A salivary chitinase of *Varroa destructor* influences host immunity and mite's survival. *PLoS pathogens*, 16(12), e1009075. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1009075>
- Belzunces, L.P., Tchamitchian, S., & Brunet, J. (2012). Neural effects of insecticides in the honey bee. *Apidologie*, 43, 348-370. <https://doi.org/10.1007/s13592-012-0134-0>
- Blengino C. Sector Apícola (2014). Alimentos Argentinos. Ministerio de Agroindustria, Presidencia de la Nación. Buenos Aires, Argentina. <http://www.alimentosargentinos.gob.ar/contenido/sectores/otros/apicola/informes/2014> pd. Consultado 20 Feb, 2017.
- Brascesco, C., Gende, L.B., Negri, P., Szawarski, N., Iglesias, A., Eguaras, M.J., Ruffinengo, S.R., & Maggi, M.D. (2017). Assessing in vitro acaricidal effect and joint action of a binary mixture between essential oil compounds (Thymol, Phellandrene, Eucalyptol, Cinnamaldehyde, Myrcene, Carvacrol) over ectoparasitic mite *Varroa destructor* (Acari: Varroidae). *Journal of Apicultural Science*, 61, 203-215. <http://dx.doi.org/10.1515/jas-2017-0008>
- Brascesco, C., Quintana, S., Di Gerónimo, V., Genchi García, M.L., Sguazza, G., Bravi, M.E & Maggi, M. (2020). Deformed wing virus type a and b in managed honeybee colonies of Argentina. *Bulletin of Entomological Research*, 29, 1-11. <https://doi.org/10.1017/S000748532000036X>
- Bravi, M.E., Avalos, J., Rosero, H., Maldonado, G., Reynaldi, F.J., & Genchi-García M.L. (2020). Comunicación breve: Detección molecular de virus de abejas en Ecuador. *Revista Española de Investigación Agraria*, 18 (1), e05SC02. <https://doi.org/10.5424/sjar/2020181-15779>
- Boot, W.J., Calis, J.N., & Beetsma, J. (1993). Invasion of *Varroa jacobsoni* into honey bee brood cells: a matter of chance or choice? *Journal of Apicultural Research*, 32(3-4), 167–174. <https://doi.org/10.1080/00218839.1993.1110130>.
- Boot, W.J., Sisselaar, D.J., Calis, J.N., & Beetsma, J. (1994). Factors affecting invasion of *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) into honeybee, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae), brood cells. *Bulletin of Entomological Research*, 84(1), 3-10. <https://doi.org/10.1017/S0007485300032168>
- Boot, W., Van Baalen, M., & Sabelis, M. (1995). Why do varroa mites invade worker brood cells of the honey bee despite lower reproductive success? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 283–289. <https://doi.org/10.1007/BF00165837>
- Casanova, O., & Perruolo, G. (1992). Parasitic diseases of the honey bee *Apis mellifera* in Tachira, Venezuela. *Vida Apícola*, 54, 20–24. ISSN 0213-1015.
- Casanova, O. (2000). Evolución del comportamiento grooming contra *Varroa jacobsoni* (Acari: Dermanicidae) en abejas

- africanizadas (*Hymenoptera: Apidae*) en el estado Táchira, Venezuela. *Revista Científica UNET*, 12(1), 1–10.
- Calderón-Fallas, R.A. (2019). Comportamiento reproductivo del ácaro *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) en celdas con cría de obrera y zángano en abejas africanizadas (*Apis mellifera*) en condiciones tropicales. *Ciencias Veterinarias*, 37(2),
- Calderón-Fallas, R.A., Van Veen, J.W., Olate-Olave, V.R., Verde, M., Doorn, M., Vallejos, I., & Orozco-Delgad, J.V. (2022). Africanized honey bee colonies in Costa Rica: First evidence of its management, brood nest structure and factors associated with varroa mites infestation. PREPRINT (Version 1) available at *Research Square* <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs1903135/v1>
- Carreck, N.L., Ball, B. V., & Martin, S.J. (2010). Honey bee colony collapse and changes in viral prevalence associated with *Varroa destructor*. *Journal of Apicultural Research*, 49, 93–94. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.49.1.13>
- Chagas, D., Monteiro, F., Hubner, S., Lima, M., & Fischer, G. (2019). Viruses that affect *Apis mellifera* and their occurrence in Brazil. *Ciência Rural*, 49. <https://doi.org/10.1590/01038478cr20181042>.
- Chambi Tacca, E.G., & Condori Apaza, G.R. (2016). *Formulación y evaluación de un acaricida a base de aceite esencial de orégano (Origanum vulgare) para el control de ácaros (Varroa destructor) en colmenas de abeja (Apis mellifera)*. Repositorio Institucional – UNAS. Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa. Tesis. <http://repositorio.unsa.edu.pe/bitstream/handle/UNSA/3222/IQchtaeg04.pdf?isIlowed=y&sequence=1>
- Chamorro, E.R., Sequeira, A.F., Velasco, G.A., Zalazar, M.F., & Ballerini, G.A. (2011). Evaluation of *Tagetes minuta* L. essential oils to control *Varroa destructor* (Acari: Varroidae). *The Journal of the Argentine Chemical Society*, 98, 39–47. https://www.researchgate.net/publication/259197297_EVALUATION_OF_Tagetes_minuta_L_ESSENTIAL_OILS_TO_CONTROL_VARROA_DESTRUCTOR_ACARI_VARROIDAE
- Charreton, M., Decourtye, A., Henry, M., Rodet, G., Sandoz, J.-C., Charnet, P., & Collet, C. (2015). A locomotor deficit induced by sublethal doses of pyrethroid and neonicotinoid insecticides in the honeybee *Apis mellifera*. *PLoS ONE*, 10(12), e0144879. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144879>
- Chen, Y.P., Pettis, J., Collins, A., & Feldlaufer, M.F. (2006). Prevalence and transmission of honey bee viruses. *Applied and Environmental Microbiology*, 72, 606–611. <https://doi.org/10.1128/AEM.72.1.606-611.2006>
- Chen, Y.P., & Siede, R. (2007). Honey bee viruses. *Advances in Virus Research*, 70, 33–80. [https://doi.org/10.1016/S00653527\(07\)70002-7](https://doi.org/10.1016/S00653527(07)70002-7)
- Clarke, D.D. (1986). Tolerance of parasites and disease in plants and its significance in host-parasite interactions. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(3), 810.
- Corrêa-Marques, M.H., Issa, M.R.C., & Jong, D.D. (2000). Classification and quantification of damaged *Varroa jacobsoni* found in the debris of honey bee colonies as criteria for selection? *American Bee Journal*, 140(10), 820–824. https://www.researchgate.net/publication/289830032_Classification_and_quantification_of_damaged_Varroa_jacobsoni_found_in_the_debris_of_honey_bee_colonies_as_criteria_for_selection
- Cueto, P., José, M., Estevez, B., & José, A. (2020). *Evaluación del efecto acaricida de las infusiones de Cymbopogon sp., Eucalyptus sp., Citrus aurantium y Mentha sp., en el control de Varroa destructor en Apis mellifera L.* Tesis. Zamorano: Escuela Agrícola Panamericana. <http://hdl.handle.net/11036/6842>
- Damiani, N., Gende, L.B., Bailac, P., Marcangeli, J.A & Eguaras, M.J. (2009). Acaricidal and insecticidal activity of essential oils on *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Parasitology Research*, 106(1), 145–152. <https://doi:10.1007/s00436-009-1639-y>
- de Groot, G.S., Aizen, M.A., Sáez, A., & Morales, C.L (2021). Large-scale monoculture reduces honey yield: The case of soybean expansion in Argentina. *Agriculture, ecosystems & environment*, 306, 107203. <https://doi:10.1016/j.agee.2020.107203>
- Diniz, N.M., Soares, A.E., Sheppard, W.S., & Del Lama, M.A. (2003). Genetic structure of honeybee populations from southern Brazil and Uruguay. *Genetics and Molecular Biology*, 26, 47–52. <https://doi:10.1038/sj.hdy.6800875>.
- De Guzman, L., Rinderer, T.E., & Frake, A. (2007). Growth of *Varroa destructor* populations in Russian honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies. *Annals of the Entomological Society of America*, 100, 187–195. [https://doi.org/10.1603/00138746\(2007\)100\[187:GOVDAV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/00138746(2007)100[187:GOVDAV]2.0.CO;2)
- de la Mora, Á., Emsen, B., Morfin, N., Borges, D., Eccles, L., Kelly, P.G., Goodwin, P.H., & Guzmán Novoa, E. (2020). Selective breeding for low and high *Varroa destructor* growth in honey bee (*Apis mellifera*) colonies: initial results of two generations. *Insects*, 11(12), 864. <https://doi.org/10.3390/insects1112084>.
- De Jong, D., ROMA, D., & Gonçalves, L. (1982). A comparative analysis of shaking solutions for the detection of *Varroa jacobsoni* on adult honeybees. *Apidologie*, 13, 297–306. <https://doi:10.1051/apido:19820308>.
- Dhifi, W., Bellili, S., Jazi, S., Bahloul, N., Mnif, W. (2016). Essential oils' chemical characterization and investigation of some biological activities: A critical review. *Medicines*, 3, 25. <https://doi:10.3390/medicines3040025>
- Donzé, G., Herrmann, M., Bachofen, B., & Guerin, P. (1996). Effect of mating frequency and brood cell infestation rate on the reproductive success of the honeybee parasite *Varroa jacobsoni*. *Ecological Entomology*, 21(1), 17–26. <https://doi:10.1111/j.13652311.1996.tb00261.x>
- Domínguez-Ayala, R., Moo-Valle, H., May-Itzá, W., Medina-Peralta, S., & Quezada-Euán, J. (2016). Stock composition of northern neotropical honey bees: mitotype and morphotype diversity in Mexico (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 47(5), 642–652. <https://doi:10.1007/s13592-015-0414-6>.
- Dudai, Y., Buxbaum, J., Corfas, G., & Ofarim, M. (1987). Formamidines interact with *Drosophila* octopamine receptors, alter the flies' behavior and reduce their learning ability. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 161(5), 739–746. <https://doi.org/10.1007/BF00605015>

- Dynes, T.L., De Roode, J.C., Lyons, J.I., Berry, J.A., Delaplane, K.S., & Brosi, B.J. (2016). Fine scale population genetic structure of *Varroa destructor*, an ectoparasitic mite of the honey bee (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 48(1), 93–101. <https://doi.org/10.1007/s13592016045-7>
- Eguaras, M., Marcangeli, J., & Fernandez, N. (1994). Influence of the parasitic intensity on *Varroa jacobsoni* Oud. Reproduction. *Journal of Apicultural Research*, 33, 155–159. <https://doi.org/10.1080/00218839.1994.11100863>
- Eguaras, M., & Ruffinengo, S. (2006) Estrategias para el control de *Varroa*. Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina. <https://dsbamartin.blogspot.com/2007/09/estrategias-para-el-control-de-varroa.html>
- Elzen, P.J., & Westervelt, D. (2002). Detection of coumaphos resistance in *Varroa destructor* in Florida. *American Bee Journal*, 142(4), 291–292. https://www.researchgate.net/publication/279705797_Detection_of_coumaphos_resistance_in_Varroa_destructor_in_Florida
- Espinosa-Montaña, L.G., & Guzmán-Novoa E. (2007). Eficacia de dos acaricidas naturales, ácido fórmico y timol, para el control del ácaro *Varroa destructor* de las abejas (*Apis mellifera* L.) en Villa Guerrero, Estado de México, México. *Veterinario Méx.*, 38(1), 9–19. https://www.researchgate.net/publication/26462740_Eficacia_de_dos_acaricidas_naturales_acido_formico_y_timol_para_el_control_del_acaro_Varroa_destructor_de_las_abejas_Apis_mellifera_L_en_Villa_Guerrero_estado_de_Mexico_Mexico
- Evans, P.D., & Gee, J.D. (1980). Action of formamidine pesticides on octopamine receptors. *Nature*, 287(5777), 60–62. <https://doi.org/10.1038/287060a0>
- Evans, J.D., Aronstein, K., Chen, Y.P., Hetru, C., Imler, J., Jiang, H., Kanost, M., Thompson, G., Zou, Z., & Hultmark, D. (2006). Immune pathways and defence mechanisms in honey bees *Apis mellifera*. *Insect Molecular Biology*, 15, 645–656. <https://doi.org/10.1111/j.13652583.2006.00682.x>
- Evans, J.D., & Pettis, J.S. (2005). Colony-level impacts of immune responsiveness in honey bees, *Apis mellifera*. *Evolution*, 59(10), 2270–2274. <https://doi.org/10.1111/j.00143820.2005.tb00935.x>
- Fernández, N., & García, O. (1997). Disminución de la eficacia del fluvalinato en el control del ácaro *Varroa jacobsoni* en Argentina. *La Gaceta del Colmenar*, 4, 14–18. <https://cienciaspecuarias.inifap.gob.mx/index.php/Pecuarias/article/view/1451>
- Fetters, A.M., Cantalupo, P.G., Wei, N., Robles, M.T., Stanley, A., Stephens, J.D., Pipas, J.M., & Ashman, T.L. (2022). The pollen virome of wild plants and its association with variation in floral traits and land use. *Nature Communications*, 13(1), 523. <https://doi.org/10.1038/s41467-02228143-9>
- Floris, I., Pusceddu, M., & Satta, A. (2020). Correction: Floris, I., et al. How the infestation level of *Varroa destructor* affects the distribution pattern of multi-infested cells in worker brood of *Apis mellifera*. *Veterinary Science*, 7, 136. <https://doi.org/10.3390/vetsci7040202>
- Fukuto, T.R. (1990). Mechanism of action of organophosphorus and carbamate insecticides. *Environmental health perspectives*, 87, 245–254. <https://doi.org/10.1289/ehp.9087245>
- Gallai, N., Salles, J.M., Settele, J., & Vaissiere, B.E., (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, 68, 810–21. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Garrido, C., Rosenkranz, P., Paxton, R.J., & Goncalves, L.S. (2003). Temporal changes in *Varroa destructor* fertility and haplotype in Brazil. *Apidologie*, 34, 535–541. <https://doi.org/10.1051/apido:2003041>
- Gashout, H.A., Guzman-Novoa, E., Goodwin, P.H., & Correa-Benítez, A. (2020). Impact of sublethal exposure to synthetic and natural acaricides on honey bee (*Apis mellifera*) memory and expression of genes related to memory. *Journal of Insect Physiology*, 121, 104014. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2020.104014>
- Giacobino, A., Bulacio Cagnolo, N., Merke, J., Orellano, E., Bertozzi, E., Masciangelo, G., Pietronave, H., Salto, C., & Signorini, M. (2014). Risk factors associated with the presence of *Varroa destructor* in honey bee colonies from east-central Argentina. *Preventive Veterinary Medicine*, 115(3-4), 280–287. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2014.04.002>
- Giacobino, A., Molineri, A., Bulacio Cagnolo, N., Merke, J., Orellano, E., Bertozzi, E., Masciangelo, G., Pietronave, H., Pacini A., Salto, C., Signorini, M. (2016). Key management practices to prevent high infestation levels of *Varroa destructor* in honey bee colonies at the beginning of the honey yield season. *Preventive Veterinary Medicine*, 131, 95–102. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2016.07.013>
- Gisder, S., & Genersch, E. (2021). Direct evidence for infection of *Varroa destructor* mites with the bee-pathogenic deformed wing virus variant b, but not variant a, via fluorescence in situ hybridization analysis. *Journal of Virology*, 95, 5. <https://journals.asm.org/doi/10.1128/JVI.01786-20>
- Goetz, B., & Koeninger, N. (1993). The distance between larva and cell opening triggers brood cell invasion by *Varroa jacobsoni*. *Apidologie*, 24, 67–72. <https://doi.org/10.1051/apido:19930108>
- Gonzalez-Cabrera, J., Bumann, H., Rodriguez-Vargas, S., Kennedy, P.J., Krieger, K., Altreuther, G., Hertel, A., Hertlein, G., Nauen, R., & Williamson, S. (2018). A single mutation is driving resistance to pyrethroids in European populations of the parasitic mite, *Varroa destructor*. *Journal of Pest Science*, 91, 1137–1144. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-0968-y>
- Guala, M.S., Matías, O., Lapissonde, H.V.E., & Pérez, G.A. (2014). Acaricide effect of raw essential oil from aguaribay (*Schinus molle* L.) and their fractions in beehives (*Apis mellifera*), regarding the chemical composition. *Información tecnológica*, 25(2), 151–156. <http://dx.doi.org/10.4067/S071807642014000200017>
- Gurib-Fakim, A. (2006). Medicinal plants: Traditions of yesterday and drugs of tomorrow. *Molecular Aspects of Medicine*, 27, 1–93. <https://doi.org/10.1016/j.mam.2005.07.008>
- Guzman-Novoa, E., Morfin, N., de la Mora, A., Macías-Macías, J.O., Tapia-González, J.M., Contreras-Escareño, F., Medina-Flores, C.A., Correa-Benítez, A., & Quezada-Euán, J.J. (2020). The process and outcome of the africanization of honey bees in Mexico: Lessons and future directions. *Frontiers in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.608091>

- Hillier, N.K., Frost, E.H., & Shutler, D. (2013). Fate of dermally applied miticides fluvalinate and amitraz within honey bee (Hymenoptera: Apidae) bodies. *Journal of Economic Entomology*, 106(2), 558–565. <https://doi.org/10.1603/ec12300>
- Huamán, N., & Silva, G. (2020). Efecto acaricida de aceite esencial de molle (*Schinus molle*) en el control de *Varroa destructor* en colmenas de abejas (*Apis mellifera*). *Agroindustrial Science*, 10 (2), 145-151. <http://dx.doi.org/10.17268/agroind.sci.2020.02.04>
- Hung, A.C, Adams, J.R., & Shimanuki, H. (1995). Bee parasitic mite syndrome (II): the role of varroa mite and viruses. *American Bee Journal*, 135, 702–704. <https://agris.fao.org/agrissearch/search.do?recordID=US9564925>
- Iglesias, A., Mitton, G., Szawarski, N., Cooley, H., Ramos, F., Meroi-Arcerito, F., Brasesco, C., Ramirez, C., Gende, L., Eguaras, M., Fanovich, A., & Maggi, M. (2020). Essential oils from *Humulus lupulus* as novel control agents against *Varroa destructor*. *Industrial Crops and Products*, 158, 113043. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.113043>
- Iglesias, A., Gimenez Martinez, P., Ramirez, C., Mitton, G., Meroi Acerito, F.R., Fangio, M.R., Churio, M.S., Fuselli, S., Fanovich, S., Eguaras, M., & Maggi, M. (2021). Valorization of hop leaves for development of eco-friendly bee pesticides. *Apidologie*, 52, 186-198. <https://doi.org/10.1007/s13592-020-00808-8>
- Invernizzi, C., Antúnez, K., Campa, J., Harriet, J., Mendoza, Y.E., Santos, E., & Zunino, P. (2011). Situación sanitaria de las abejas melíferas en Uruguay. *Veterinaria*, 47, 15–27. <https://www.revistasmvu.com.uy/index.php/smvu/article/view/176>
- Invernizzi, C., Zefferino, I., Santos, E., Sánchez, L., & Mendoza, Y. (2016) Multilevel assessment of grooming behavior against *Varroa destructor* in Italian and Africanized honey bees. *Journal of Apicultural Research*, in press. <https://doi.org/10.1080/00218839.2016.1159055>
- Invernizzi, C., Antúnez, C., Arredondo, D., Branchiccela, B., Castelli, L., Juri, P., Mendoza, Y., Nogueira, E., Salvarrey, S., & Santos, E. (2022). Health situation of honey bees in Uruguay: News from the last decade. *Veterinary (Montevideo)*, 58(217), e20225821704. <https://doi.org/10.29155/VET.58.217.4>
- Johnson, R.M., Pollock, H.S., & Berenbaum, M.R. (2009). Synergistic interactions between in-hive miticides in *Apis mellifera*. *Journal of Economic Entomology*, 102, 474–479. <https://doi.org/10.1603/029.102.0202>
- Jumbo Benítez, N.C., Fernández Guarnizo, P., Sisalima, R., & Balcázar, M. (2019). Preparation of a natural acaricide based on the essential oil of the graveolens route for the control of varroa (*Varroa jacobsoni* Oudemans) in bees (*Apis mellifera*). *Revista del Colegio de Médicos Veterinarios del Estado Lara*, 9(17).
- Kast, C., Kilchenmann, V., & Charrière J.D. (2021). Long-term monitoring of lipophilic acaricide residues in commercial Swiss beeswax. *Pest Management Science*, 77(9), 4026-4033. <https://doi.org/10.1002/ps.6427>
- Kerr, W.E., & Nielsen, R.A. (1967). Sex determination in bees (*Apinae*). *Journal of Apicultural Research*, 6(1), 3-9. <https://doi.org/10.1080/00218839.1967.11100154>
- Kraus, B. (1994). Factors influencing host choice of the honey bee parasite *Varroa jacobsoni* Oud. *Experimental of Applied Acarology*, 18, 435-443. <https://doi.org/10.1007/BF00051525>
- Kuennen, L.P., & Calderone, N.W. (1997). Transfers of *Varroa* mites from newly emerged bees: preferences for age- and function-specific adult bees (Hymenoptera: Apidae) *Journal of Insect Behaviour*, 10, 213–228. <https://doi.org/10.1007/BF02765554>
- Le Conte, Y., Ellis, M., & Ritter, W. (2010). *Varroa* mites and honey bee health: Can *Varroa* explain part of the colony losses? *Apidologie*, 41, 353–63. <https://doi.org/10.1051/apido/2010017>
- Maggi, M., Ruffinengo, S., Damiani, N., Sardella, N., & Eguaras, M. (2009) A first detection of *Varroa destructor* resistance to coumaphos in Argentina. *Experimental of Applied Acarology*, 47(4), 317–320. <https://doi.org/10.1007/s10493-008-9216-0>
- Maggi, M.D., Ruffinengo, S.R., Mendoza, Y., Ojeda, P., Ramallo, G., Floris, I., Eguaras, M.J. (2011). Susceptibility of *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) to synthetic acaricides in Uruguay: *Varroa* mites' potential to develop acaricide resistance. *Parasitology Research*, 108, 815–821.
- Maggi, M., Ruffinengo, S., Negri, P., Brasesco, C., Medici, S., Quintana, S., Szawarski, N., Gimenez-Martinez, P., De Piano, F., Revainera, P., Mitton, G., & Eguaras, M. (2013). *The status of bee health and colony losses in Argentina*. In Cameron Molley (Eds.): *Honeybees: Foraging Behavior, Reproductive Biology and Diseases*. Nova Publishing Group. pp. 212-234. https://www.researchgate.net/publication/308174532_The_status_of_bee_health_and_colony_losses_in_Argentina
- Maggi, M., Antúnez, K., Invernizzi, K., Aldea, P., Vargas, M., Negri, P., Brasesco, C., De Jong, D., Message, D., Weinstein Teixeira, E., Principal, J., Barrios, C., Ruffinengo, S., Rodriguez Da Silva, R., & Eguaras, M. (2016). Honeybee health in South America. *Apidologie*, 47, 835–854. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0445-7>
- Marcangeli, J.A., Eguaras, M.J., & Fernandez, N. (1992). Reproduction of *Varroa jacobsoni* (Acari: Mesostigmata: Varroidae) in temperate climates of Argentina. *Apidologie*, 23(1), 57-60. <https://doi.org/10.1051/apido:19920106>
- Marcangeli, J. (1994). *Reproducción diferencial del ácaro ectoparásito Varroa jacobsoni Oud. (Acari: Gamasida: Varroidae) en celdas de cría de obreras y zánganos de Apis mellifera L. (Hymenoptera: Apidae)*. Tesis Doctoral, Univ. Nac. Mar del Plata, 129 p.
- Marchetti, S., Barbattini, R., & D'agaru, M. (1984). Comparative effectiveness of treatments used to control *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie*, 15, 363-378. <https://doi.org/10.1051/apido:19840401>
- Martin, S.J. (1994). Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* Oud. in worker brood of the honeybee *Apis mellifera* L. under natural conditions. *Experimental and Applied Acarology*, 18, 87–100. <https://doi.org/10.1007/BF00055033>
- Martínez Fhürer, C., & López, G. (2018). Estudio de la eficacia acaricida del ácido oxálico en colonias de *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) en un colmenar en el partido de La Plata, provincia de Buenos Aires. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/69206>

- Mathieu, L., & Faucon, J.P. (2000). Changes in the response time for *Varroa jacobsoni* exposed to amitraz. *Journal of Apicultural Research*, 39(3-4), 155-158. <https://doi.org/10.1080/00218839.2000.11101036>
- Medici, S., Castro, A., Sarlo, G., Marioli, J., & Eguaras, M. (2012). The concentration effect of selected acaricides present in beeswax foundation on the survival of *Apis mellifera* colonies. *Journal of Apicultural Research*, 2, 164–168. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.51.2.03>
- Medici, S., Maggi, M., Sarlo, E., Ruffinengo, S., Marioli, J., & Eguaras, M. (2015). The presence of synthetic acaricides in beeswax and its relationship with the development of resistance in *Varroa destructor*. *Journal of Apicultural Research*, 54(3), 267-274. <https://doi.org/10.1080/00218839.2016.1145407>
- Medina, L.M., Martin, S.J., Espinosa-Montañón, L., & Ratnieks, F.L. (2002). Reproduction of *Varroa destructor* in worker brood of Africanized honey bees (*Apis mellifera*). *Experimental and Applied Acarology*, 27(1), 79-88. <https://doi.org/10.1023/A:1021579113907>
- Mendoza, Y., Tomasco, I.H., Antúnez, K., Castelli, L., Branchiccela, B., Santos, E., & Invernizzi, C. (2020). Unraveling honey bee-*Varroa destructor* interaction: multiple factors involved in differential resistance between two Uruguayan populations. *Veterinary Science*, 7(3), 116. <https://doi.org/10.3390/vetsci7030116>
- Message, D., Teixeira, E.W., & De Jong, D. (2012). *Situação da sanidade das abelhas no Brasil*. In: Polinizadores no Brasil: Contribuição e perspectivas para a biodiversidade. Orgs. V.L. Imperatriz-Fonseca, D.A.L. Canhos, D.A. Alves, A.M. Saraiva - São Paulo. Editora da Universidade de São Paulo, 488 p <https://repositorio.usp.br/item/002304064>
- Mitton, G., Quintana, S., Mendoza, Y., Eguaras, M., Maggi, M., Ruffinengo, S. (2021). L925V mutation in voltage-gated sodium channel of *Varroa destructor* populations from Argentina and Uruguay, with different degree of susceptibility to pyrethroids. *International Journal of Acarology*, 47 (5), 374-380. DOI: 10.1080/01647954.2021.1914158
- Mitton, G., Szawarski, N., Ramos, F., Fuselli, S., Meroi Arcerito, F., Eguaras, M., Ruffinengo, S., & Maggi, M. (2018). *Varroa destructor*: when reversion to coumaphos resistance does not happen. *Journal of Apicultural Research*, 57(4), 536–540. <https://doi.org/10.1080/00218839.2018.1475038>
- Mitton, G., Meroi Arcerito, F., Cooley, H., Fernández de Landa, G., Eguaras, J., Ruffinengo, S., & Maggi, M. (2022) More than sixty years living with *Varroa destructor*: a review of acaricide resistance. *International Journal of Pest Management*. <https://doi.org/10.1080/09670874.2022.2094489>
- Mondragón, L., Spivak, M., & Vandame, R. (2005). A multifactorial study of the resistance of honeybees *Apis mellifera* to the mite *Varroa destructor* over one year in Mexico. *Apidologie*, 36(3), 345-358. <https://doi.org/10.1051/apido:2005022>
- Montiel, E & Piola, G. (1976). *A new enemy of bees*. In: Varroasis a honey bee disease. Bucharest, Romania: Apimondia Publishing House. p 36-37.
- Moretto, G., Gonçalves, L., De Jong, D., & Bichuette, M. (1991). The effects of climate and bee race on *Varroa jacobsoni* Oud infestations in Brazil. *Apidologie*, 22(3), 197-203. <https://doi.org/10.1051/apido:19910303>
- Moro, A., Blacquièrre, T., Panziera, D., Dietemann, V., & Neumann, P. (2021). Host-parasite co-evolution in real-time: Changes in honey bee resistance mechanisms and mite reproductive strategies. *Insects*, 12(2), 120. <https://doi.org/10.3390/insects12020120>
- Mortensen, A.N., & Ellis, J.D. (2018). The effects of artificial rearing environment on the behavior of adult honey bees, *Apis mellifera* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72, 92. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2507-5>
- Mullin, C.A., Frazier, M., Frazier, J.L., Ashcraft, S., Simonds, R., Vanengelsdorp, D., & Pettis, J.S. (2010). High levels of miticides and agrochemicals in North American apiaries: implications for honey bee health. *Plos One*, 5, e9754. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009754>
- Mutinelli, F. (2016). Veterinary medicinal products to control *Varroa destructor* in honey bee colonies (*Apis mellifera*) and related EU legislation—an update. *Journal of Apicultural Research*, 55(1), 78-88. <https://doi.org/10.1080/00218839.2016.1172694>
- Nazzi, F., & Le Conte, Y. (2016). Ecology of *Varroa destructor*, the major ectoparasite of the Western honey bee, *Apis mellifera*. *Annual Review of Entomology*, 61, 417-32. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023731>
- Neira M.C., Heinsohn P.P., Carrillo Ll, R., Báez, M., & Fuentealba, J. (2004). The effect of lavender and laurel essential oils on *Varroa destructor* Anderson & Trueman (Acari: Varroidae). *Agricultura Técnica* (Chile), 64(3), <http://dx.doi.org/10.4067/S0365-28072004000300003>
- Oldroyd, B.P. (1999). Coevolution while you wait: *Varroa jacobsoni*, a new parasite of western honeybees. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 312–315. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01613-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01613-4)
- Peck, D. (2021). *The parasitic mite Varroa destructor: history, biology, monitoring, and management*. In: Honey bee medicine for the veterinary practitioner <https://doi.org/10.1002/9781119583417.ch20>
- Peck, D.T., & Seeley, T.D. (2019). Mite bombs or robber lures? The roles of drifting and robbing in *Varroa destructor* transmission from collapsing honey bee colonies to their neighbors. *PLoS One*, 14(6), e0218392. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218392>
- Piccirillo, G.A., & De Jong, D. (2004). Old honey bee brood combs are more infested by the mite *Varroa destructor* than are new brood combs. *Apidologie*, 35(4), 359-364 <https://doi.org/10.1051/apido:2004022>
- Pettis, J.S., Ochoa, R., & Orr, J. (2003). Interception of a live *Varroa* mite on imported cut flowers in the United States. *International Journal of Acarology*, 29, 291–292. <https://doi.org/10.1080/01647950308684342>
- Pino, O., Sánchez, Y., Rodríguez, H., Correa, T.M., Demedio J., & Sanabria, J.L. (2011). Chemical characterization and acaricidal activity of the essential oil from *Piper aduncum* subsp.ossanum against *Varroa destructor*. *Revista de Protección Vegetal*, 26(1), 52-61. https://www.researchgate.net/publication/283606243_Chemical_characterization_and_acaricidal_activity_of_the_essential_oil_from_Piper_aduncum_subsp_Ossanum_against_Varroa_destructor
- Pinto, M.A., Rubink, W.L., Patton, J.C., Coulson, R.N., & Johnston, J.S. (2005). Africanization in the United States: replacement of feral European honeybees (*Apis mellifera* L.)

- by an African hybrid swarm. *Genetics*, 170(4), 1653-1665. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.035030>
- Porrini, L.P., Quintana, S., Brasesco, C., Maggi, M., Porrini, M.P., Garrido, M., & Eguaras, M. (2022). Current genetic diversity of managed and commercially produced *Apis mellifera* colonies in Argentina inferred by wing geometric morphometrics and COI-COII mtDNA locus. *Apidologie*, 53(5), 1-17. <https://doi.org/10.1007/s13592-022-00970-1>
- Principal, J., Samtos Moros, V., & Laguna, F. (1991) Varroasis en Venezuela. In: Proceeding XII Congreso Venezolano de Entomología. Mérida, Venezuela. p 22
- Puerta, F., Serrano, J., Sánchez, R.T., Ruiz, M.B., Álvarez, F.P., & Salcedo, M.H. (1990). Antifungal activity of selected products against *Ascospaera apis*. In vitro studies. *Revista Iberoamericana De Micología*, 7, 103-106. <https://www.semanticscholar.org/paper/Antifungal-activity-of-selected-products-against-In-Puerta-Serrano/7ad925be6f55740d3032262d8091ee35ab806d78?ort=relevance&citationIntent=background>
- Raberg, L., Graham, A.L., & Read, A.F. (2009). Decomposing health: tolerance and resistance to parasites in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364(1513), 37–49. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0184>
- Ramsey, S., Ochoa, R., Bauchan, G., & vanEngelsdorp, D. (2019). *Varroa destructor* feeds primarily on honey bee fat body tissue and not hemolymph. *PNAS*, 116(5), 1792-1801. <https://doi.org/10.1073/pnas.1818371116>
- Reyes, F., Vargas, J., Martos, A., & Chura, J. (2020). Eficacia de cuatro acaricidas sobre el ácaro *Varroa destructor*. *Anales Científicos*, 81 (1): <https://doi.org/229-242.10.21704/AC.V81I1.1633>
- Reyes-Quintana, M., Espinosa-Montaño, L.G., Prieto-Merlos, D., Koleoglu, G., Petukhova, T., Correa-Benítez, A., & Guzman-Novoa, E. (2019). Impact of *Varroa destructor* and deformed wing virus on emergence, cellular immunity, wing integrity and survivorship of Africanized honey bees in Mexico. *Journal of invertebrate Pathology*, 164, 43–48. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2019.04.009>
- Reyna Fuentes, J.H., Martínez González, J.C., Silva Contreras, A., & López Aguirre, D. (2022). Effect of three vegetable grinds against the *Varroa destructor* mite in colonies of *Apis mellifera*. *Nova Scientia*, 14(28). <https://doi.org/10.21640/ns.v14i28.3019>
- Rickli, M., Diehl, P.A., & Guerin, P.M. (1994). Cuticle alkanes of honeybee larvae mediate arrestment of bee parasite *Varroa jacobsoni*. *Journal of Chemical Ecology*, 20, 2437–2453. <https://doi.org/10.1007/BF02033212>
- Rivera-Hernández, E.J. (2017). Eficacia de aceite esencial de *Allium sativum* en colmenas de *Apis mellifera* para control del ácaro *Varroa destructor*, en Costa Rica. Universidad Nacional, Costa Rica. <http://hdl.handle.net/11056/18256>
- Rodríguez-Dehaibes, S.R., Otero-Colina, G., Sedas, V.P., & Jiménez, J.A. (2005). Resistance to amitraz and flumethrin in *Varroa destructor* populations from Veracruz, Mexico. *Journal of Apicultural Research*, 44(3), 124-125. <https://doi.org/10.1080/00218839.2005.11101162>
- Rosenkranz, P., Aumeier, P., & Ziegelmann, B. (2010). Biology and control of *Varroa destructor*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S96–S119. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2009.07.016>
- Rosenkranz, P., & Garrido, C. (2004). Volatiles of the honey bee larva initiate oogenesis in the parasitic mite *Varroa destructor*. *Chemoecology*, 14(3-4), 193-197. <https://doi.org/10.1007/s00049-004-0278-0>
- Roush, R.T., & McKenzie, J.A. (1987). Ecological genetics of insecticide and acaricide resistance. *Annual Review of Entomology*, 32(1), 361–380. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.32.010187>
- Ruffinengo, S., Eguaras, M., Floris, I., Faverin, C., Bailac, P., & Ponzi, M. (2005). LD₅₀ and repellent effects of essential oils from Argentinian wild plant species on *Varroa destructor*. *Journal of Economic Entomology*, 98(3), 651–655. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-98.3.651>
- Ruffinengo, S., Maggi, M., Marcangeli, J., Eguaras, M., Principal, J., Barrios, C., De Piano, F., Mitton, G. (2014) Integrated Pest Management to control *Varroa destructor* and its implications to *Apis mellifera* colonies. *Zootecnia Tropical*, 32(2), 149-148.
- Russo, R.M., Liendo, M.C., Landi, L., Pietronave, H., Merke, J., Fain, H., Muntaabski, I., Palacio, M.A., Rodríguez, G.A., Lanzavecchia, S.B., & Scannapieco, A.C. (2020). Grooming behavior in naturally *Varroa*-resistant *Apis mellifera* colonies from north-central Argentina. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 590281. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.590281>
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K., & Weller, S.G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), 305–332. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.08>
- Salina, M.D., Genchi Garcia, M.L., Bais, B.B., Bravi, M.E., Brasesco, M.C., Maggi, M., Pecoraro, M., Larsen, A., Sguazza, H., & Reynaldi, F. (2021). Viruses that affect Argentinian honey bees (*Apis mellifera*). *Archives of Virology*, 166(6), 1533-1545. <https://doi.org/10.1007/s00705-021-05000-6>
- Sammataro, D., Gerson, U., & Needham, G. (2000). Parasitic mites of honey bees: Life history, implications, and impact. *Annual review of entomology*, 45, 519-548. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.519>
- Schmid-Hempel, P. (2011). Evolutionary parasitology: the integrated study of infections, immunology, ecology, and genetics. *Oxford University Press*, England; p. 223. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199229482.001.0001>
- Schneider, S., DeGrandi-Hoffman, G., & Smith, D. (2004). The African honey bee: factors contributing to a successful biological invasion. *Annual Reviews in Entomology*, 49(1), 351-376. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123359>
- Sheppard, W.S., Rinderer, T.E., Garnery, L., & Shimanuki, H. (1999). Analysis of Africanized honey bee mitochondrial DNA reveals further diversity of origin. *Genetics and Molecular Biology*, 22(1) <https://doi.org/10.1590/S1415-47571999000100015>
- Thompson, H.M., Brown, M.A., Ball, R.F., & Bew, M.H. (2002). First report of *Varroa destructor* resistance to pyrethroids in the UK. *Apidologie*, 33(4), 357–366. <https://doi.org/10.1051/apido:2002027>
- Tibatá, V.M., Sanchez, A., Palmer-Young, E., Junca, H., Solarte, V.M., Madella, S., Ariza, F., Figueroa, J., & Corona, M.,

- (2021). Africanized honey bees in Colombia exhibit high prevalence but low level of infestation of *Varroa* mites and low prevalence of pathogenic viruses. *PLoS ONE*, 16(5), e0244906. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0244906>
- Traynor, K., Mondet, F., de Miranda, J., Techer, M., Kowallik, V., Oddie, M.A., Chantawannakul, P., & McAfee, A. (2020). *Varroa destructor*: A complex parasite, crippling honey bees worldwide. *Trends in Parasitology*, 36, 592–606. <https://doi:10.1016/j.pt.2020.04.004>
- Treviño Ortiz, N.S. (2020). *Evaluación del efecto de extractos de Lonchocarpus punctatus, Critonia aromatisans, Cymbopogon citratus y Plectranthus amboinicus sobre Varroa destructor e inocuidad en su hospedero Apis mellifera y levaduras asociadas*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Posgrado en Ciencias Biológicas. Mérida, Yucatán, México.
- Villa, J.D., Danka, R.G., & Harris, J.W. (2009). Simplified methods of evaluating colonies for levels of *Varroa* sensitive hygiene (VSH). *Journal of Apicultural Research and Bee World*, 48, 162–167. <https://doi:10.3896/IBRA.1.48.3.03>
- Vilarem, C., Piou, V., Vogelweith, F., & Vétillard, A. (2021). *Varroa destructor* from the laboratory to the field: Control, biocontrol and IPM perspectives - A Review. *Insects*, 12(9), 800. <https://doi.org/10.3390/insects12090800>.
- Wieczorek, P., Frąckowiak, P., & Obrępańska-Stęplowska, A. (2020). Evaluation of the expression stability of reference genes in *Apis mellifera* under pyrethroid treatment. *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi:10.1038/s41598-020-73125-w>
- Winston, M.L. (1992). The biology and management of Africanized honey bees. *Annual review of entomology*, 37(1), 173-193. <https://doi:10.1146/annurev.en.37.010192.001133>
- Yang, X., & Cox-Foster, D.L. (2007). Effects of parasitization by *Varroa destructor* on survivorship and physiological traits of *Apis mellifera* in correlation with viral incidence and microbial challenge. *Parasitology*, 134(3), 405–412. <https://doi:10.1017/S0031182006000710>

Derechos de Autor (c) 2022 Giselle Fuentes



Este texto está protegido por una licencia [Creative Commons 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

Usted es libre para Compartir —copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato— y Adaptar el documento —remezclar, transformar y crear a partir del material— para cualquier propósito, incluso para fines comerciales, siempre que cumpla la condición de:

Atribución: Usted debe dar crédito a la obra original de manera adecuada, proporcionar un enlace a la licencia, e indicar si se han realizado cambios. Puede hacerlo en cualquier forma razonable, pero no de forma tal que sugiera que tiene el apoyo del licenciante o lo recibe por el uso que hace de la obra.

[Resumen de licencia](#) [Texto completo de la licencia](#)



REVISTA CIENTÍFICA DE
ABEJAS Y APICULTORES

EUNK - Revista Científica de Abejas y Apicultores

Editorial EUNK

www.eunk.org

ISSN en línea: 2953-3740

Volumen 1 (2022), Número 2

<https://doi.org/10.52559/eunk.v1i2.30>

ARTÍCULO ESPECIALIZADO