Nevşehir Bilim ve Teknoloji Dergisi TARGİD Özel Sayı 228-235 2016
DOI: 10.17100/nevbiltek.89583
URL: http://dx.doi.org/10.17100/nevbiltek.89583

Bombus Arısı Hastalık ve Parazitleri

Bahar Argun Karslı[1,*], Fehmi Gürel[1]

[1]*Akdeniz Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Zootekni Bölümü, Antalya*

Öz

Bombus arıları doğal ve tarımsal ekosistemlerdeki dünyanın en önemli tozlaştırıcıları olarak bilinmektedir. Bu nedenle, bazı bombus arısı türleri ticari olarak yetiştirilmekte ve bitkisel üretimde tozlaşma amacıyla yoğun olarak kullanılmaktadır. Ancak, son yıllarda doğal bombus arısı populasyonları ve tür çeşitliliği bütün dünyada azalmaktadır. Habitat parçalanması, pestisit kullanımı ve yanlış tarımsal uygulamalar bu azalış ve yok oluşların önemli sebepleri arasında sayılırken, özellikle parazit ve patojenlerin önemli miktarda koloni kayıplarına yol açtığı belirlenmiştir. Ticari ve doğal bombus kolonileri çok sayıda iç ve dış parazitler, protozoa, virüs, bakteri ve nematod gibi hastalık yapan organizmalara maruz kalmaktadır. En sık bildirilen bombus arısı patojenleri *Nosema bombi, Crithidia bombi, Apicystis bombi* mikrosporları bir trake akarı olan *Locustacarus buchneri* ve *Sphaerularia bombi* nematodudur. Genellikle bu parazitler koloni kurma, ömür uzunluğu, hayatta kalma ve üreme-gelişme üzerine olumsuz etkilere sahiptirler. Bu yüzden, bombus arısı hastalık ve parazitleri hakkında yeterli bilgi sahibi olunması ve doğru bir şekilde tanımlanması çok önemlidir. Böylece hem hastalıkların yayılması önlenebilecek hem de kolonilerin sağlıklı gelişimi ve tozlaşma etkinliği arttırılacaktır. Bu derlemede, bombus arılarında en yaygın görülen hastalıklar, yayılma yolları ve hastalığa sebep olan parazitler hakkında bilgiler özetlenmiştir.

Anahtar Kelimeler: Akar, Bombus arısı, Nematod, Parazit, Protozoa

Bumblebee Diseases and Parasites

Abstract

Bumblebees are recognized as one of the world's most important pollinators in agricultural and natural ecosystems. Therefore, some bumblebee species are commercially produced and extensively used for greenhouse pollination. On the other hand in recent years, the natural abundance and diversity of bumblebee species is in decline all over the world. There are many factors regarding the causes of bumblebees decline, climate change, habitat fragmentation with diminished floral resources and pathogens. Natural and commercially bumblebee colonies are exposed to many pathogenic internal and external parasites. The most commonly reported bumblebee protozoan pathogens are the microsporodium *Nosema bombi*, *Crithidia bombi*, *Apicystis bombi*, the tracheal mite, *Locustacarus buchneri* and the nematode *Sphaerularia bombi*. Generally, these parasites have detrimental effects on colonization, survival and reproduction. Therefore, the accurately identification and control of bumble bee diseases and parasites are very important. Thus, both the spread of the disease can be prevented and the healthy development of the colonies will increase pollination efficiency. In this review, the most common bumblebees diseases, ways of spread and information about disease-causing parasites are summarized.

Keywords: Mite, Bumblebee, Nematode, Parasite, Protozoa

[*] e- mail: bhrargun@akdeniz.edu.tr

1. Giriş

Dünyada yaklaşık 20 bin türü tanımlanan arılar, doğal florada genetik çeşitliliğin ve üremenin kültür bitkilerinde ise verimliliğin sağlanmasında tozlaştırıcı olarak vazgeçilmezdirler [1]. Bal arılarına göre daha iri yapılı, yoğun tüylü ve göz alıcı renklere sahip olan bombus arıları bal arılarından sonra hem doğal hem de kültüre alınmış bitkilerin en önemli tozlaştırıcılarıdır. Yaklaşık 250 türü tanımlanan bombus arıları başta Avrupa olmak üzere Asya, Kuzey Afrika ve Amerika'ya kadar geniş bir yayılma alanına sahiptir [2, 3, 4]. Tozlaşmadaki önemleri yaklaşık yüz yıl önce belirlenen bombus arıları, 25 yıldır da kitlesel olarak üretilmekte ve örtü altı yetiştiricilikte tozlaştırıcı olarak yaygın bir şekilde kullanılmaktadır. Dünyada yılda bir milyondan fazla ticari üretilmiş bombus kolonisi tozlaşma amacıyla kullanılmaktadır. Üretilen kolonilerin %90'nından fazlasını *B. terrestris* türü oluşturmaktadır. Tüm dünyada bir taraftan bombus arılarının tozlaşma amacıyla kullanımına yönelik yoğun bir ilgi ve talep oluşmakta diğer taraftan ise ticari olarak üretilmiş bombus arılarının kullanımı sonucunda ekosistem üzerinde oluşabilecek olası olumsuz etkiler tartışılmaktadır [5].

Bombus arıları, yaşam dönemlerinin farklı evrelerinde çeşitli iç ve dış parazitler, protozoa, virüs ve bakteri gibi hastalık yapan organizmaların saldırısı altındadır [6]. Doğal bombus populasyonlarında yaygın olan bu patojenler bombus ana arılarının yuva kuramamalarına, ömürlerinin kısalmasına, yuva kuranların ise yavrularının gelişmemesine, ana arıların ölmesine ve kolonilerin sönmesine neden olmaktadır. Doğal bombus populasyonlarında olduğu gibi kitlesel üretim yapan işletmelerde de bu patojenlerin bulunması büyük ölçeklerde arı ölümlerine, verimliliğin düşmesine ve maliyetlerin artmasına yol açmaktadır [7]. Günümüzde kitlesel üretimi yapılan *B. terrestris* kolonileri doğal yayılma alanı dışındaki ülkelerde (Asya ve Güney Amerika) dahil olmak üzere 50'den fazla ülkeye ithal edilmekte ve çok sayıda kültür bitkisinde tozlaşma amacıyla kullanılmaktadır [5]. Son yıllarda ticari üretilmiş bombus kolonilerinin tozlaşma amacıyla yaygın ve yoğun kullanımı; yuva yeri ve besin kaynakları bakımından yerel arı populasyonları ile rekabet, yerel arı populasyonları ile melezlenme ve ticari üretilmiş kolonilerden doğal populasyonlara hastalık ve parazitlerin yayılması gibi olası olumsuz etkilerin tartışılmasını ve araştırılmasını gündeme getirmiştir.

2. Mikrosporlar – Protozoa

2.1. Nosema bombi

Bombus arılarının hastalıkları arasında, *Nosema* oldukça yaygındır. Bu hastalığa *N. bombi* adı verilen bir (protozoan) mikrosporidia sebep olmaktadır ve konak içinde spor formunda bulunmaktadır. *N. bombi* sporlarının boyutlarının 2.66-7.35 µm arasında değiştiği ve her birinin 1-4 çekirdekli, oval yada füze görünümünde olduğu belirtilmiştir [6, 8]. Çoğunlukla *B. terrestris, B. agrorum, B. hortorum, B. latreillelus, B. lapidarius, B. sylvarum, Apis mellifera* L. ve *A. florea* arılarında saptanmıştır [9, 10, 11] ve görülme sıklığı erkekler arasında % 50'nin üzerinde iken, işçiler arasında ise % 55 civarındadır [12].

Bir bombus arısı kolonisi *N. bombi* ile 3 yolla enfekte olmaktadır: Birincisi, enfekte olarak kışlamış kraliçe aracılığıyladır. Bu durumda hastalık yavaş yavaş ilerlemektedir. Çünkü kışlayan ana arıda *Nosema* olduğu zaman, sonraki mevsimsel döngüye kadar, yani parazitten ölen işçiler başlayana kadar enfeksiyon ortaya çıkmamaktadır. İkinci bulaşma yolu işçiler aracılığıyladır. *Bombus* spp. kolonisine larval aşamasında bulaşık olan işçiler aracılığıyla *N. bombi* tanıtıldığında, enfeksiyon sonraki

jenerasyonlara ve enfekte olmamış yetişkinlere iletilmektedir [13]. Bir çalışmada, *Bombus lucorum* kolonileri larval aşamasında *N. bombi* sporlarına maruz bırakılmışlardır. Bu kolonilerde, *N. bombi* enfeksiyonunun kurulması ve yayılmasının larval gelişim sırasında parazite maruz kalan işçilerin oranına bağlı olduğu bulunmuştur. Yetişkin işçilerde enfeksiyon meydana gelse bile, larval döneminde enfekte olanlar kadar etkin enfeksiyon oluşmadığı gözlemlenmiştir [14]. *B. terrestris* ile yapılan daha önceki çalışmalar da bireysel larva enfeksiyonunun yetişkin işçilerin enfeksiyonundan çok daha kolay ve etkili olduğunu desteklemektedir [15, 16, 17]. Üçüncü bulaşma yolu ise yiyecek aracılığıyladır. Enfeksiyon *N. bombi* sporları içeren gıda alımı yoluyla gerçekleşir. *Nosema* sporları arıların dışkılarıyla yayılır ve enfekte olan yiyeceklerin yenmesiyle yeni konaklara bulaşır [13, 17, 18].

N. bombi sporlarının ilk olarak malpighi tüplerini [19] ikincil olarak sindirim sistemleri, yağ dokusu ve beyin dahil sinir dokularını enfekte ettikleri tespit edilmiştir [11]. Enfekte olan bombus arılarında yağ dokusunda azalma, yumurtalıklarında küçülme ve malpighi tüplerinin fonksiyonunun bozulması sonucu arıların kanının daha akıcı olduğu bildirilmiştir [9]. *Nosema'*lı bombus arılarının yaşayabilirliğinin azaldığı, ömürlerinin kısaldığı ve enfekte kolonilerde daha az kraliçe üretildiği ve kraliçelerin koloni kurma özelliklerinin önemli ölçüde azaldığı saptanmıştır. Ayrıca hayatta kalan erkek arı sayısında ve sperm miktarlarında azalma tespit edilirken, çitleşmeye hazır genç arılarda da önemli miktarda düşüş görülmektedir [13, 15, 20].

2.2. Crithidia bombi

Crithidia bombi kamçılı bir trypanozom olup, vücut büyüklükleri 4.9-6.9 µm x 1.5- 2.4 µm ve 3.4-5.4 µm x 3.4-5.4 µm ve kuyruk uzunluğu da 8-12 µm olarak saptanmıştır [21]. Sıklıkla *Bombus impatiens, Bombus trophallaxis, B. terrestris, Bombus lucorum* ve *Bombus muscorum* arılarını enfekte ettiği saptanmıştır ve bombus arılarını ortalama % 10-30 civarında enfekte ettiği belirtilmiştir [22, 23].

C. bombi sporlarının konukçu üzerinde çok hızlı çoğaldığı ve konukçusuna çok çabuk uyum sağladığı belirtilmiştir. Böylece parazitin neden olduğu enfeksiyon koloni içinde kolayca yayılmaktadır [24]. *C. bombi* konağın bağırsağını hedef seçer ve çok sayıda parazit hücresi orta bağırsak ve rektum duvarını kaplar. Enfeksiyondan birkaç gün sonra, bu hücreler ve konağın dışkısıyla dışarı atılırlar ve konak enfektif hücrelerle, kuluçka tarağı veya diğer yuva malzemeleriyle temasa geçtiğinde bulaşma meydana gelmektedir [22, 25]. *C. bombi* hücreleri enfeksiyon sonrası yaklaşık 5 gün içinde görülebilir, 10-14 güne kadar dışkıdaki hücrelerin sayısı en üst seviyeye kadar artmaktadır. İlkbaharda hibernasyondan çıkan kraliçelerin bir kısmı *C. bombi* enfeksiyonlarını barındırmaktadır. Bunlar enfekte kraliçe olabilir ya da koloni kurmakta başarılı olamazlar [26]. Ancak, bir kez ortaya çıktıklarında, yiyecek aramaya başlarlar ve diğer kraliçelere de bulaştırabilirler. Enfekte bir kraliçenin yönetiminde kurulan bir kolonin işçileri kesinlikle enfekte olacaktır. Sezon ilerledikçe, koloniler büyürler ve *C. bombi* hem kolonilerin içinde hem de toplayıcı işçiler tarafından çiçeklere bulaşma yoluyla koloniler arasında iletilmektedir.

Crithidia bombi koloni üretimi ve işçilerin yiyecek arama davranışlarını etkilerken, ömür uzunluklarını etkilememekte ve tek başına ölümlerine sebep olmamaktadır [8, 27, 28, 29]. Örneğin, deneysel olarak enfekte olmuş işçiler normalden farklı bir ölüm artışı göstermemektedir. Sadece işçiler gıda erişiminin kısıtlı olması gibi bir strese girdiği zaman, etkiler meydana gelmektedir. Açlık ile ölüm

oranının % 50'den fazla arttırılabildiği belirtilmiştir [30]. Öte yandan, enfeksiyon koloninin sosyal dokusunu etkilemektedir. Tipik olarak, bazı işçiler kraliçenin kontrolünden kaçarlar ve kendi yumurtalarını yumurtlayabilirler. Özellikle, koloni döngüsünün sonuna doğru kurucu ana arının etki ve üstünlüğünün kaybolduğu rekabet aşamasında, kraliçe ve onun işçileri arasında üreme çatışması ortaya çıkmaktadır [31]. Enfekte kolonilerin işçileri enfekte olmamış kolonilerin işçilerinden daha geç yumurtlarlar. Çünkü enfeksiyon, kraliçe ve işçilerin çatışmasını geciktirir ve enfekte koloniler daha "sosyal" olarak kabul edilebilir. Ek olarak, enfekte kolonilerde ilk kraliçeler ve erkekler, sağlıklı kolonidekilerden birkaç gün daha sonra görünürler [12]. Bu ilk bakışta küçük bir farktır, ama hibernasyon boyunca hayatta kalabilen kraliçe üzerine büyük etkileri olabilmektedir.

2.3. *Apicystis bombi (Mattesia bombi)*

Apicystis bombi bombus türlerinde görülen yayılma potansiyeli yüksek bir protozoadır. Yapılan bir çalışmada *A. bombi* doğadan toplan bombus kraliçe, işçi ve erkek arılarının sindirim sistemlerinde ve yağ dokularında tespit edilmiştir [32]. Sporlarının büyüklükleri 11.4-14.4 µm x 3.6-5.4 µm olarak bildirilmiştir. Parazit *Bombus affinis, B. vagans, B. bimaculatus, B. fervidus, B. impatiens, B. terricola, B. hortorum* ve *B. terrestris* türlerinde teşhis edilmiştir [32, 33].

A. bombi çok hızlı bir yayılım gösterdiği için dikkat edilmesi gereken bir parazittir. Birincisi, yüksek virulansa sahiptir. İşçi ölümlerinde artış görülür. Ayrıca sebep olduğu fiziksel ve davranışsal etkilerden dolayı koloni kurulamaz [18, 23]. İkinci olarak, generalizmdir. Son yıllarda *A. mellifera'*da dahil Kuzey Amerika ve Avrupa'da 20'nin üstünde bombus türü üzerinde kaydedilmiştir [6, 34, 35]. Üçüncü olarak da ticari kolonilere bulaşma ve bu kolonilerden lokal populasyonlara bulaşabilme potansiyelidir.

3. Akarlar

3.1. Locustacarus buchneri

Locustacarus buchneri parazitleri bombus arılarına özelleşmiş, trake ve abdomendeki hava keselerinde yaşayan oldukça yaygın bir iç parazittir. Araziden toplanan bombus arılarında saptanan *L. buchneri* akarının prevalansı % 10-20 arasında değişmektedir [6]. *L. buchneri* yumurta, larviform ve erginler olarak adlandırılan yaşam formları gösterirler. Ergin olan dişiler yaklaşık 0.7 mm uzunluğunda, yuvarlak görünümlü ve sarı renklidir. Dişi larviformlar ise şeffaf renkli ve 0.4 mm uzunluğundadır. Yetişkin erkek ve larviform dişi aktifken, yetişkin dişi hareketsizdir. Erkek akarların ağız parçaları gelişmemiştir ve konağı terk etmezler. Erkek akarlar dişilerden daha küçüktürler. Sadece yetişkin dişiler bombus arılarının trakeleri içinde hemolenfle beslenebilmektedirler. *L. buchneri* ile enfekte kraliçe arılar canlılığını sürdürmekte ancak enfeksiyonun yoğun olduğu kraliçelerin abdomenleri küçülmekte, ishale yakalanmakta, yuva kurmakta gecikme, birinci yumurta kümesinden sonra yumurtlamayı bırakmakta ve yavru üretimini durdurmaktadırlar [36].

L. buchneri'nin dişileri diyapozdaki kraliçe arının trakesinde kışlamaktadır. İlkbaharda kraliçe diyapozdan çıkınca, dişi akarlar hemolenfle beslenmeye başlarlar ve yumurtalıkları gelişir. Dişi ve erkek akarlar konak arı üzerinde çiftleşirler ve dişi akarlar yumurtlamak için başka arıların trakelerine geçerler. Yaklaşık bir hafta sonra, dişi akarlar yumurtlamaya başlarlar ve bir dişi parazit 50 civarında yumurta

bırakır. Genellikle yumurtalar arasındaki erkek ve dişi akarların sayısı eşittir. Larviform dişi akarlar işçi arıların trakelerinden trake duvarlarına geçerler ve büyümek için gömlek değiştirirler. Bu döngü birkaç kez tekrarlanır ve akar koloni içinde çoğalır. Yaz ortası, erkek arılar ve yeni gelişen kraliçe arılar yuvayı terk ederler. Erkek arılar bazen başka yuvalara girerek akarları getirebilirler ya da yeni kraliçelerle çiftleşmek için ayrıldıklarında larviform dişi akarları taşırlar. Yalnızca larviform dişi akarlar yeni kraliçeleri enfekte ederek, üzerinde kışlarlar ve nesillerini devam ettirebilirler. Çünkü işçi arılar, erkek arılar ve yaşlı kraliçe bir sonraki sezona dek yaşayamazlar [36].

4. Nematodlar

4.1. Sphaerularia bombi

S. bombi bombus arısının vücudunda sıklıkla karşılaşılan bir nematoddur. Nematodun boyu 1-2 mm uzunluğunda iken uterusunun kapladığı alan 15-20 mm'dir [37]. Yalnızca kraliçe ya da kraliçe olacak arıları enfekte etmektedirler [38]. Çiftleştikten sonra toprak altında diyapoza giren kraliçe arılar bu parazitle enfekte olurlar. Enfeksiyon arılardaki corpora allata gelişimini engelleyerek, yumurtalık gelişimlerinin kısıtlanmasına neden olmaktadır. Enfekte kraliçeler kışı geçirebilmekte, ancak yeni bir koloni kuramamaktadırlar ve böylece nematodun çoğalmasına olanak sağlamaktadırlar [39]. *S. bombi* ile enfekte bir kraliçe arıdan yaklaşık 100 bin nematod larvası ve yumurtası meydana gelmekte ve bunlar diğer arılara bulaşmaktadır. Bulaşıklık oranı ilkbaharda *B. terrestris*'de % 48.8'e diğer türlerde ise % 90'a kadar ulaşmaktadır [6]. Nemli mevsimlerde enfeksiyon oranı yüksekken, kurak mevsimlerde düşüktür [40, 41].

5. Sonuç

Dünyada ticari olarak üretilen ve tozlaşma amacıyla kullanılan *B. terrestris* kolonilerinin % 10'dan fazlası (150-200 bin koloni/yıl) ülkemizde üretilmekte ve kullanılmaktadır. Bu nedenle ticari üretilmiş *B. terrestris* kolonilerinden doğal arı populasyonlarına hastalık ve parazitlerin taşınması Türkiye için çok daha önemli ve öncelikli bir konudur. Ayrıca Türkiye'de faaliyet gösteren ticari bombus arısı işletmelerinin zaman zaman hastalık ve parazitler nedeniyle çok ciddi üretim kayıpları yaşadıkları da bilinmektedir. Bu göstergeler de ticari firmalar tarafından üretilen kolonilerin hastalık ve parazitler açısından risk taşıdığını ve hem ticari üretimin daha verimli yapılması hem de ekolojik risklerin azaltılması için hastalık ve parazitlerin saptanması ve mücadele yöntemlerinin belirlenmesi konularında çalışmaların yoğunlaştırılması gereğini ortaya koymaktadır.

6. Kaynaklar

[1] Michener C. D., "The Bees of the World" *The Johns Hopkins University Press*, pp. 913, Baltimore and London, 2000

[2] Wildmer A., Hempel P. S., Estoup A., Scholl A., "Population genetic structure and colonization history of *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) from the Canary Islands and Madeira" ***Heredity***, 81, 563-572, 1998

[3] Goka K., Okabe K., Yoneda M., Niwa, S., "Bumblebee commercialization will cause worldwide migration of parasitic mites" ***Molecular Ecology***, 10, 2095-2099, 2001

[4] Hingston A. B., Smedley J. M., Driscol D. A., Corbett S., "Extent of Invasion of Tasmanian Native Vegatation by the Exotic Bumblebee *Bombus terrestris* (Apoidea: Apidae)" ***Australian Ecology,*** 27, 162–172, 2002

[5] Velthuis H. H. W., Doorn A., "A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination" ***Apidologie,*** 37, 421-451, 2006

[6] MacFarlane R. P., Lipa J. J., Liu H. J., "Bumble bee pathogens and internal enemies" ***Bee World***, 76(3), 130–148, 1995

[7] Eldeniz N., "Ege ve Akdeniz Kıyı şeridinde doğal olarak kışlayan Bombus (*Bombus terrestris* L.) ana arılarında bazı hastalık ve parazitlerinin tanısı ve enfeksiyon oranlarının saptanması" Çukurova Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, *Yüksek Lisans tezi*, 43s, Adana, 2000

[8] Shykoff J. A., Schmid-Hempel P., "Genetic relatedness and eusociality: parasite-mediated selection on the genetic composition of groups" ***Behavioral Ecology and Sociobiology***, 28, 371–376, 1991

[9] Fantham H. B., Porter A., "The morphology, biology and economic importance of *Nosema bombi*, parasitic in various bumble bees (Bombus spp.)" ***Annals of Tropical Medicine and Parasitology***, 8, 623–638, 1914

[10] Tay W. T., O'Mahony E. M., Paxton R. J. "Complete rRNA gene sequences reveal that the microsporidium *Nosema bombi* infects diverse bumblebee (*Bombus* spp.) hosts and contains multiple polymorphic sites" ***Journal of Eukaryotic Microbiology***, 52, 505- 513, 2005

[11] Larsson J. I. R. "Cytological variation and pathogenicity of the bumble bee parasite *Nosema bombi* (Microspora, Nosematidae)" ***Journal of İnvertebrate Pathology***, 94, 1-11, 2007

[12] Shykoff J. A., Schmid-Hempel P., "Incidence and effects of parasites in natural populations of bumble bees in Switzerland" ***Apidologie***, 22, 117-125, 1991

[13] Van der Steen J. J. M., "Infection and transmission of *Nosema bombi* in *Bombus terrestris* colonies and its effect on hibernation, mating and colony founding" ***Apidologie***, 39, 273-282, 2008

[14] Rutrecht S. T., Brown M. J. F., "Within colony dynamics of *Nosema bombi* infections: disease establishment, epidemiology and potential vertical transmission" ***Apidologie***, 39, 504-514, 2008

[15] Eijnde J., Vette N., "Nosema infection in honeybees (*Apis mellifera* L.) and bumblebees (*Bombus terrestris* L.)" ***Proceedings of the section experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society***, 4, 205-208, 1993

[16] Schmid-Hempel P., Loosli R., "A contribution to the knowledge of Nosema infections in bumble bees, Bombus spp" ***Apidologie***, 29, 525–535, 1998

[17] Rutrecht S. T., Klee J., Brown M. J. F., "Horizontal transmission of *Nosema bombi* to its adult bee hosts: effect of dosage, spore source and host age" ***Parasitology***, 134: 1719-1726, 2007

[18] Fisher R. M., Pomeroy N., "Incipient colony manipulation, Nosema incidence and colony productivity of the bumble bee *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae)" ***Journal of the Kansas Entomological Society*** 62(4), 581-589, 1989

[19] Fries I., Camazine S., "Implications of horizontal and vertical pathogen transmission for honey bee epidemiology" ***Apidologie***, 32, 199-214, 2001

[20] Otti O., Schmid-Hempel P., "Nosema bombi: a pollinator parasite with detrimental fitness effects" ***Journal of Invertebrate Pathology***, 96, 118-124, 2007

[21] Lipa J. J., Triggiani O., "*Chrithidia bombi* sp.n., a flagellata parasite of a bumble-bee (*Bombus terrestris* L.) (Hymenoptera; Apidae)" ***Acta Protozoologica***, 27(3/4), 287-290, 1980

[22] Schmid-Hempel P., "Parasites in social insects" *Princeton University Press*, Princeton, 1998

[23] Schmid-Hempel P., "On the evolutionary ecology of host-parasite interactions: adressing the question with regard to bumblebees and their parasites" ***Naturwissenschaften***, 88, 147-158, 2001

[24] Imhoof B., Schmid-Hempel P., "Colony success of *Bombus terrestris* and microparasitic infections in the field" ***Insectes Sociaux***, 46, 223–238, 1998

[25] Schmid-Hempel P., Schmid-Hempel R., "Transmission of a pathogen in *Bombus terrestris*, with a note on division of labour in social insects" ***Behavioral Ecology Sociobiology***, 33, 319–327, 1993

[26] Brown M. J. F., Schmid-Hempel R., Schmid-Hempel P., "Strong context-dependent virulence in a host parasite system: reconciling genetic evidence with theory" ***Journal of Animal Ecology***, 72, 994-1002, 2003

[27] Schmid-Hempel P., Durrer S., "Parasites, floral resources and reproduction in natural populations of bumblebees" ***Oikos***, 62, 342–350, 1991

[28] Gegear R. J., Otterstatter M. C., Thomson J. D., "Does parasitic infection impair the ability of bumblebees to learn flowerhandling techniques?" ***Animal Behaviour***, 70, 209-215, 2005

[29] Gegear R. J., Otterstatter M. C., Thomson J. D., "Bumblebee foragers infected by a gut parasite have an impaired ability to utilize floral information." ***Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences***, 273, 1073–1078, 2006

[30] Brown, M., Loosli R., Schmid-Hempel P., "Condition-dependent expression of virulence in a trypanosome infecting bumblebees" ***Oikos***, 91: 421–427, 2000

[31] Dutchateau M. J., Velthuis H. H., "Development and reproductive strategies in *Bombus terrestris* colonies" ***Behaviour***, 107(3/4), 186-207, 1988

[32] Lui H. J., Macfarlane R. P., Pengelly D. H., "*Mattesia bombi* n. sp. (Neogregarinida: Ophrocystidae); a parasite of Bombus (Hymenoptera: Apidae)" ***Journal of Invertebrate Pathology***, 23, 225-231, 1974

[33] Lipa J. J., Triggiani O., "A newly recorded Neogregarine (Protozoa, Apicomplexa), parasite in honey bees (*Apis mellifera*) and bumblebees (*Bombus* spp.)" ***Apidologie***, 23(6), 533-536, 1992

[34] Lipa J. J., Triggiani O., "Apicystis gen nov and *Apicystis bombi* (Liu, Macfarlane & Pengelly) comb nov (Protozoa: Neogregarinida), a cosmopolitan parasite of *Bombus* and *Apis* (Hymenoptera: Apidae)" ***Apidologie***, 27(1), 29–34, 1996

[35] Plischuk S., Meeus I., Smagghe G., Lange C. E., "*Apicystis bombi* (Apicomplexa: Neogregarinorida) parasitizing *Apis mellifera* and *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) in Argentina" ***Environmental Microbiology Reports***, 3(5), 565–568, 2011

[36] Husband R. W., Sinha R. N., "A revision of the genus *Locustacarus* with a key to genera of the family Podapolipidae (Acaria)" ***Annals of the Entomological Society of America***, 63(4), 1152-1162, 1970

[37] Alford D. V., "*Sphaerularia bombi* as a parasite of bumble bees in England" ***Journal of Apicultural Research***, 8, 49–54, 1969

[38] Sayama K., Kosaka H., Makino S., "The first record of infection and sterilization by the nematode Sphaerularia in hornests (Hymenoptera, Vespidae, Vespa)" ***Insectes Sociaux***, 54, 53-55, 2007

[39] Prys-Jones O. E., Corbet S. A., "Bumblebees" *Richmond Publishing*, Slough, England. pp. 92, 1991

[40] Macfarlane R. P., Griffin R. P., "New Zealand distribution and seasonal incidence of the nematode, *Sphaerularia bombi* Dufour, a parasite of bumblebees" ***New Zealand Journal of Entomology***, 17, 191–199, 1990

[41] Husband R. W., "*Bombacarus buchineri* (Acarina: Podapolidae) in North America" *Proceeding of the 2nd International Congress of Acarology*, 287-288, 1969