

Bulletin épidémiologique Santé animale - alimentation

Novembre 2017
Numéro spécial abeilles

Le petit coléoptère des ruches (*Aethina tumida*) aux États-Unis, parasite ravageur des colonies d'*Apis mellifera*

Kelly Kulhanek & Dennis VanEngelsdorp

Auteur correspondant : dennis.vanengelsdorp@gmail.com
University of Maryland, Department of Entomology, College Park, Maryland, États-Unis

Résumé

Le petit coléoptère des ruches a été identifié pour la première fois en Floride en 1998 et il est maintenant établi dans tous les États américains, sauf en Alaska. Des introductions ont également eu lieu en Amérique du Sud, en Europe, en Australie et en Asie. On sait que les petits coléoptères des ruches ne causent pas de dégâts significatifs aux fortes colonies d'abeilles mellifères africaines dans leur aire d'enzootie, comme c'est le cas dans les sous-races européennes. Les adultes peuvent vivre, sans se reproduire, jusqu'à 16 mois dans une colonie et se reproduire rapidement plus tard, produisant un effondrement rapide des colonies. Les larves sont les plus destructrices. Les larves, comme les adultes, mangent du couvain, du pollen et du miel. Le petit coléoptère des ruches est mieux contrôlé en maintenant de fortes colonies. Les bonnes pratiques apicoles aident à réduire au minimum les larves de coléoptères qui s'établissent dans les colonies. Plusieurs méthodes ont été développées pour contrôler le SHB à la fois dans et en dehors des colonies. Placer des pièges à l'intérieur de la ruche est une méthode habituelle de contrôle. On s'inquiète également de la propagation du coléoptère à des hôtes non-*Apis*, tels que les bourdons et les abeilles sans dard (*Austroplebeia* et *Trigona*). Un autre risque est représenté par le grand coléoptère africain des ruches (*Oplostomus fuliginus*) qui pourrait potentiellement menacer les États-Unis ou l'Australie en raison de conditions environnementales appropriées.

Mots-clés

Petit coléoptère des ruches, *Aethina tumida*, États-Unis

Abstract

A review of american small hive beetle (aethina tumida) as pests in apis mellifera colonies

*Small hive beetle was first identified in Florida in 1998 and the beetles are now established in every US state except Alaska. Introductions have occurred also in South America, Europe, Australia, and Asia. Small hive beetles are not known to cause significant damage to strong African honey bee colonies in their endemic range as they do in European sub-races of honey bees. Adult SHB can live, without reproducing, for up to 16 months in a colony and reproduce quickly later on producing rapid colony collapse. SHB larvae are the most destructive stage. The larvae, like the adults, eat brood, pollen, and honey. SHB are best controlled by maintaining strong colonies. General good beekeeping practices will help minimize larval beetles from establishing in colonies. Several methods have been developed to control SHB both in and outside colonies. In hive traps is a common control method. There is also concern over SHB spreading to non-*Apis* hosts, such as bumble bees and stingless bees (*Austroplebeia* and *Trigona*). Another risk is represented by the large African hive beetle (*Oplostomus fuliginus*) that could potentially threaten US or Australia due to suitable environmental conditions.*

Keywords

Small hive beetle, Aethina tumida, USA

Le petit coléoptère des ruches, *Aethina tumida* (Coleoptera: Nitidulidae), autrefois circonscrit à l'Afrique, est désormais introduit ou établi dans la plupart des régions où l'on élève des abeilles (*Apis mellifera* spp.) (Neumann et al., 2016). Dans les colonies d'abeilles mellifères africaines saines (*A. mellifera scutellata*), les coléoptères et leurs larves font peu de dégâts; leur population s'accroît uniquement si la colonie quitte la ruche ou devient si faible qu'elle ne parvient plus à assurer sa protection (Lundie, 1940; Neumann et al., 2016). Il y a une vingtaine d'années, lorsque le petit coléoptère des ruches (SHB, de l'anglais small hive beetle) a commencé à être disséminé au-delà de sa région d'enzootie originelle, il a rencontré les sous-espèces d'abeille mellifère européennes, beaucoup plus sensibles (Hood, 2000). La première année où les apiculteurs ont été attentifs aux infestations en Floride, le coléoptère a provoqué des pertes à hauteur de 3 millions de dollars américains, y compris chez les colonies fortes d'abeilles (Ellis et al., 2002). Bien que l'adoption de pratiques apicoles différentes, notamment la manipulation des rayons et la vitesse d'extraction, ait permis de réduire les dégâts causés par le SHB, il reste un nuisible important en élevage d'abeilles. Nous présentons dans cet article la biologie, l'étiologie du SHB, ainsi que les pratiques qui permettent de minimiser les dégâts causés par ce nuisible.

Histoire de la dissémination du petit coléoptère des ruches

Le SHB (Figure 1) a été identifié pour la première fois en dehors de sa région d'enzootie à St Lucie, en Floride, en juin 1998 (Hood, 2000). Par la suite, des coléoptères qui avaient été détectés dans une ruche près de Charleston, en Caroline du Sud en 1996, sans être identifiés, se sont avérés être des SHB. En 2003, cinq ans après sa première identification, le SHB s'était disséminé jusqu'au Dakota du Nord, et à l'ouest jusqu'au Texas (Hood, 2004). Bien qu'il soit enzootique dans des régions chaudes et tempérées, le coléoptère est désormais établi, tout au long de l'année, dans de nombreuses régions des États-Unis, y compris dans des états où les hivers sont longs (Neumann et al., 2016). Les SHB adultes sont capables d'hiverner au sein de la grappe que forment les abeilles en hiver, en se regroupant et en bénéficiant ainsi d'une enveloppe isolante que font la masse d'ouvrières produisant de la chaleur (Atkinson et Ellis, 2012; Schäfer et al., 2011). Actuellement, on retrouve le SHB dans tous les états des États-Unis, sauf en Alaska (Neumann et al., 2016).

Le SHB a d'abord été détecté dans le Sud-Est des États-Unis, haut lieu de la production de reines et paquets d'abeilles (Schiff et Sheppard, 1995), en plus d'être le lieu d'hivernage pour de nombreux apiculteurs professionnels transhumants (USDA-NASS, 2017). Ainsi, la rapide



Figure 1. Petit coléoptère des ruches adulte (*Aethina tumida*). Crédit photo: Sam Droege, USGS Patuxent Wildlife Research Center, Bee Inventory and Monitoring Lab

expansion du SHB a été facilitée par ces installations apicoles qui déplacent les abeilles dans différents états (Annand, 2011; Gordon et al., 2014; Neumann et Elzen, 2004).

Même sans le déplacement des abeilles et de matériel apicole, les études ont montré que le SHB pouvait survivre jusqu'à cinq jours sans se nourrir ni boire (Pettis et Shimanuki, 2000). Il semble également capable de survivre et d'achever un cycle de vie en se nourrissant uniquement de fruits, voire même de viande (Arbogast et al., 2010; Arbogast et al., 2009; Buchholz et al., 2008; Ellis et al., 2002; Keller, 2002; Neumann et Elzen, 2004; Neumann et al., 2016). Ces résultats sont inquiétants quant à la facilité avec laquelle ce nuisible peut se propager, car ils montrent qu'il est capable de voler et de se reproduire avec d'autres régimes alimentaires, ce qui constitue des voies possibles d'expansion de l'habitat du SHB (Arbogast et al., 2009).

Dégâts causés par le petit coléoptère des ruches

Le SHB n'est pas réputé pour causer d'importants dégâts aux fortes colonies d'abeilles africaines, dans ses régions d'enzootie (Neumann et Elzen, 2004). Les apiculteurs sud-africains ont, cependant, rencontré des problèmes, quand le SHB pénètre dans le miel stocké, ou lorsqu'il est présent dans les colonies faibles (Lundie, 1940). Les conséquences ne sont pas aussi dramatiques que les dégâts importants que le SHB provoque dans d'autres sous-espèces européennes d'abeilles mellifères. Les abeilles africaines sont plus agressives envers les intrus et plus susceptibles de désertir en conditions de stress. Ces deux comportements contribuent certainement à la tolérance de cette sous-espèce à ce nuisible (Hepburn et al., 1999; Neumann et Elzen, 2004). Plusieurs autres traits comportementaux peuvent contribuer à l'apparente tolérance des abeilles africaines, notamment une tendance accrue à collecter de la propolis et à l'utiliser pour rétrécir l'entrée de la ruche, afin d'en faciliter le gardiennage contre les intrus (Neumann et Elzen, 2004). Les sous-espèces africaines et européennes sont capables toutes deux d'emprisonner le SHB: les ouvrières rassemblent les coléoptères dans un coin de la ruche et le surveillent ou fabriquent une prison avec un mur en propolis. Les SHB ainsi rassemblés ou emprisonnés ne peuvent plus se reproduire (Neumann et al., 2016; Neumann et al., 2001). Les abeilles africaines sont plus enclines à adopter ce comportement unique et plus efficaces dans sa mise en œuvre (Ellis et al., 2003; Ellis et al., 2004; Ellis et al., 2003).

En dépit des comportements destinés à réduire le nombre des SHB, ceux-ci peuvent rapidement atteindre un nombre problématique. Cela



Figure 2. Larves de petit coléoptère des ruches infectant une pelote de pollen. Crédit photo: Dan Wyns, Bee Informed Partnership

s'explique par le fait que les SHB utilisent une approche « temporiser et attendre » (Neumann et al., 2016). Une petite population de SHB adultes peut vivre, sans se reproduire, jusqu'à seize mois dans une colonie, sans se faire repérer ou en étant emprisonnés. Même emprisonnés, les coléoptères sont capables continuer à s'alimenter en trompant les abeilles gardiennes pour qu'elles régurgitent le contenu de leur estomac, que les coléoptères peuvent alors consommer (Ellis, 2004; Hood, 2004). Le SHB vient tapoter le labium des abeilles avec ses antennes, imitant ainsi le comportement d'autres abeilles ouvrières pour stimuler l'échange de nourriture (Ellis et al., 2002). En augmentant ainsi leur durée de vie, ces SHB à longue vie ont une plus grande chance que leur colonie hôte s'affaiblisse, ce qui leur permet de se reproduire rapidement. En l'absence de mesure de contrôle, les populations de coléoptères peuvent se multiplier rapidement : 80 SHB adultes peuvent engendrer plus de 36 000 adultes en 63 jours (Murrle et Neumann, 2004).

Avec des infestations de SHB de cette ampleur, les colonies d'abeilles européennes peuvent s'effondrer en à peine dix jours (Neumann et al., 2010). C'est au stade larvaire que les SHB sont les plus destructeurs. Les larves, comme les adultes, mangent le couvain, le pollen et le miel (Hood, 2000). En se nourrissant, les larves détériorent les rayons de miel non extrait et le matériel apicole stocké car en plus de se nourrir à partir des produits de la ruche, elles défèquent et les excréments entraînent la fermentation du miel (Hood, 2000; Neumann et Elzen, 2004), ce qui le rend impropre à la consommation, tant pour les abeilles que pour l'Homme (Hood, 2000). Ainsi, les cadres de miel récolté, s'ils sont stockés trop longtemps avant extraction, sont rapidement altérés par le SHB. Il suffit de deux ou trois coléoptères pour produire suffisamment de larves capables de détruire un lot de hausses (Lundie, 1940). La destruction rapide des colonies faibles, l'altération de rayons mal stockés et l'altération des récoltes non-extraites sont autant de façons dont le SHB peut dévaster une exploitation apicole.

Contrôler les dégâts causés par le petit coléoptère des ruches

La meilleure façon de contrôler les SHB est de maintenir les colonies fortes en adaptant le volume de la ruche de sorte que les abeilles puissent parcourir et défendre l'ensemble des cadres, doit permettre de limiter les dégâts causés aux colonies sur le terrain. Un cadre qui n'a pas été suffisamment surveillé par les abeilles laisse la possibilité aux coléoptères de s'y cacher et d'y pondre des œufs, donnant ainsi naissance à une population larvaire délétère (Hood, 2004; Neumann et al., 2016). L'adoption de bonnes pratiques apicoles permettra de minimiser l'établissement de larves de coléoptères dans les colonies d'abeilles. Ces pratiques consistent notamment à maximiser la population d'abeilles adultes en contrôlant les parasites et les maladies du couvain, les problèmes liés à la reine (défaut de pointe, orphelinage, colonies bourdonneuses), et en évitant les pertes brutales de population adulte, comme par l'essaimage et l'exposition aux pesticides (Hood, 2000). Il ne faut pas fournir trop de nourriture aux colonies car les larves de SHB peuvent se rassembler et vivre dans les nourrisseurs à sirop, les pâtes sucrées, et en particulier les sources de protéines, notamment les suppléments alimentaires sous forme de pâtes protéinées (Figure 2) (Hood, 2004).

Le contrôle des coléoptères avant et après l'extraction du miel exige de bonnes pratiques en matière d'hygiène. Congeler les rayons permet de tuer les SHB, à tous les stades de développement, et peut empêcher ou arrêter une épidémie qui débute (Hood, 2004). Les œufs de SHB sont sensibles à la dessiccation ; par conséquent, conserver les cadres à une faible humidité peut minimiser les dégâts causés par les larves de SHB (Neumann et al., 2013).

Plusieurs méthodes ont été développées pour contrôler le SHB, tant à l'intérieur qu'à l'extérieur des colonies. (Hood, 2000; Hood,

2004; Neumann et Ellis, 2008; Neumann et al., 2016). À l'extérieur de la colonie, les populations de SHB sont limitées en traitant le sol devant les colonies avec de la perméthrine. (Hood, 2000). Les larves quittent la colonie pour se transformer en chrysalides dans le sol, ce qui les expose à l'insecticide (Neumann et Elzen, 2004). L'épandage de terre de diatomées sur le sol devant l'entrée des ruches a également été utilisé, mais cette méthode a une efficacité limitée (Buchholz et al., 2009). L'utilisation d'appâts, de pièges lumineux et d'ennemis naturels constituent d'autres moyens de contrôle utilisés à l'extérieur des colonies. Les appâts et les pièges lumineux sont faciles à mettre en œuvre et sont efficaces sur de grandes zones, mais les captures dépendent de la saisonnalité, de la température et du degré d'infection des colonies (Neumann et al., 2016). Les ennemis naturels, notamment les champignons et les nématodes qui tuent les larves dans la terre, sont également efficaces. En pratique, toutefois, ces traitements ne pas sont largement adoptés en raison de la nécessité de les mettre en œuvre au bon moment (Neumann et al., 2016; Pettis et Shimanuki, 2000; Spiewok et Neumann, 2006a).

Il existe actuellement sur le marché de nombreux pièges à placer dans la ruche. Pour beaucoup, leur fonctionnement repose sur la propension du SHB à se cacher au fond ou dans les coins de la colonie (Neumann et al 2016). Ils fournissent aux coléoptères un endroit obscur où se protéger des abeilles. Les pièges comportent souvent un matériau capable de tuer les coléoptères une fois piégés, comme des pesticides (coumaphos) ou de les maintenir à l'intérieur du piège, par exemple une huile végétale. L'inventivité des apiculteurs a également permis de développer des solutions alternatives, souvent non validées, notamment l'utilisation de lingettes à poussière non parfumées (par ex. Swiffer ND) ou des serviettes en papier. Lorsqu'on les place dans la colonie, les abeilles les mâchent, ce qui en fait une fine toile fibreuse dans laquelle les œufs de SHB restent piégés (Neumann et al 2016). Les apiculteurs ont également remarqué que le fait d'écraser les SHB avec un lève-cadres est un moyen efficace et plaisant de contrôle des nuisibles (Figure 3).

État des lieux à l'échelle mondiale

Au cours des vingt dernières années, le SHB a été disséminé dans le monde entier, depuis sa zone d'enzootie en l'Afrique sub-saharienne. Il a été introduit en Amérique du Nord et du Sud, en Europe, en Australie et en Asie (Figure 4). Le SHB a été découvert en dehors de sa zone d'enzootie pour la première fois en 1998 aux États-Unis et est désormais bien établi dans l'ensemble du pays, y compris à Hawaï (Neumann et al., 2016). Il a également été découvert en Égypte (2001) et en Australie (2002) où n a connaissance de cinq



Figure 3. Apiculteur utilisant un lève-cadres pour maîtriser une infestation sévère de SHB dans un nourrisseur. Crédit photo : Dan Reynolds, Bee Informed Partnership



Figure 4. Carte des régions d'enzootie du SHB (gris foncé) et des pays dans lesquels il a été détecté (rouge). Toutes les introductions n'ont pas entraîné l'établissement de populations de SHB

épisodes d'introduction (Richmond, 2002; Kununurra, 2008; Perth, 2008, Naracoorte, 2012, Renmark, 2014).

Au Canada, la première détection de SHB date de 2002, et a été suivie de plusieurs autres introductions dans différentes régions du pays (Alberta et Manitoba, 2006; Québec, 2008, 2009; Ontario, 2008, 2013), mais ce n'est que depuis peu que le coléoptère est bien établi dans certaines régions, et sa dissémination est limitée par des zones de quarantaine (Dubuc, 2013; Neumann *et al.*, 2016).

Le SHB s'est récemment propagé à deux autres continents, via les Philippines (2014; Brion, 2015) et le Brésil (2015; Al Toufailya *et al.*, 2017). En Asie, après les Philippines, il a été détecté en Corée du Sud (2017; Lee *et al.*, 2017). En Amérique du Nord, on l'a récemment également détecté à Cuba (2012; Lóriga Peña *et al.*, 2014), au Salvador (2013) et au Nicaragua (2014) (Neumann *et al.*, 2016).

L'Europe a fait preuve d'une extrême prudence, au cours des vingt dernières années, afin de réduire au minimum le risque d'introduction du coléoptère sur le continent. En Europe, de nombreuses régions, en particulier le pourtour méditerranéen, ont un climat chaud et des sols secs et sablonneux, conditions optimales pour la croissance du SHB. Le SHB a été détecté à Lisbonne, au Portugal en 2004, mais les colonies ont été détruites, ce qui a empêché le coléoptère de se disséminer et de s'établir. En 2014, il a été détecté en Italie (Mutinelli, 2014; Palmeri *et al.*, 2015). Les colonies infectées, y compris celles en zone de quarantaine, ont été détruites. Depuis, il a été détecté ailleurs, y compris en Italie, mais les populations ne sont pas encore établies grâce à la surveillance et à la vigilance, aux protocoles de mise en quarantaine, et la destruction rapide des colonies infectées (Granato *et al.*, 2017).

Le SHB chez les autres espèces

On craint également que le SHB puisse se propager chez d'autres hôtes que les abeilles, comme les bourdons (*Bombus spp.*). Il peut en effet facilement infester les colonies de bourdons (Spiewok et Neumann, 2006b), et se reproduire dans les colonies sauvages de *Bombus impatiens* (Neumann et Elzen, 2004). Les bourdons ne montrent pas les mêmes comportements de défense face au SHB, et ces défenses pourraient être moins efficaces que celles des abeilles mellifères (Hoffmann *et al.*, 2008).

Les abeilles mélipones d'Australie (*Austroplebeia* et *Trigona*) sont une autre espèce d'abeilles sociales qui pourrait être un hôte potentiel du SHB (Halcroft *et al.*, 2011). Le SHB envahit naturellement les abeilles mélipones en Afrique de l'Ouest (*Dactylurina staudingerii*

(Mutsaers, 2006). Elles adoptent des comportements de défense au SHB, notamment la momification, la destruction des œufs et des larves et l'éjection des adultes (Halcroft *et al.*, 2011). Ces résultats montrent que ces abeilles pourraient être armées pour résister à une invasion de SHB, mais les véritables effets d'un changement d'hôte sont en réalité impossibles à prévoir.

Le grand coléoptère des ruches

Le grand coléoptère africain des ruches est un autre ravageur des colonies d'abeilles mellifères originaire d'Afrique (*Oplostomus fuliginosus*). Ce coléoptère, qui mesure en moyenne 2,1 cm de long, est plus grand que les abeilles (Oldroyd et Allsopp, 2017). Ces insectes parasites se rassemblent en groupes pouvant aller jusqu'à 700 adultes, dans une colonie où ils mangent les larves, les pupes, les rayons le miel et le pollen (Fombong *et al.*, 2013). Les abeilles africaines s'accommodent de ces atteintes en nettoyant les dégâts, mais il se peut que d'autres sous-espèces d'abeilles européennes puissent en souffrir (Oldroyd et Allsopp, 2017). Ces coléoptères pourraient aisément proliférer aux États-Unis et en Australie, où les types de sol et le climat sont très adaptés à leur développement. En outre, ils ont une longévité importante et hivernent dans du fumier, ce qui constitue de nombreuses voies de dissémination possibles à moyenne et grande distance, par exemple via le matériel agricole ou la terre, en plus du matériel apicole (Oldroyd et Allsopp, 2017). Le grand coléoptère africain des ruches doit faire l'objet d'une surveillance pour éviter sa propagation à grande échelle.

Conclusion

Le petit coléoptère des ruches est un insecte parasite délétère dans les colonies d'abeilles européennes, en particulier pour les apiculteurs aux États-Unis. Il peut gravement compromettre la survie des colonies, et exploiter ou affaiblir une colonie déjà touchée par les nombreuses autres causes de mortalité de l'abeille mellifère (pesticides, parasites, agents pathogènes, utilisation du territoire) (Kulhanek *et al.*, 2017). Malgré des mesures de contrôle strictes, le SHB devrait probablement se propager davantage, car de nombreuses régions où le climat est optimal pour le SHB ne sont, à ce jour, pas touchées. La rapide et large dissémination du petit coléoptère des ruches à travers le monde est le parfait exemple de ce qu'est une invasion biologique. Les apiculteurs et les scientifiques doivent continuer à rechercher des moyens de détection, de protection et de contrôle mieux adaptés pour lutter contre ce nuisible.

Références bibliographiques

- Al Toufalia, H., Alves, D. A., Bená, D. d. C., Bento, J. M., Iwanicki, N. S., Cline, A. R., Ratnieks, F. L. (2017). First record of small hive beetle, *Aethina tumida* Murray, in South America. *Journal of Apicultural Research*, 56(1), 76-80.
- Annand, N. (2011). Investigations on small hive beetle biology to develop better control options.
- Arbogast, R. T., Torto, B., & Teal, P. E. (2010). Potential for population growth of the small hive beetle *Aethina tumida* (Coleoptera: Nitidulidae) on diets of pollen dough and oranges. *Florida Entomologist*, 93(2), 224-230.
- Arbogast, R. T., Torto, B., Willms, S., & Teal, P. E. (2009). Trophic habits of *Aethina tumida* (Coleoptera: Nitidulidae): their adaptive significance and relevance to dispersal. *Environmental Entomology*, 38(3), 561-568.
- Atkinson, E. B., & Ellis, J. D. (2012). Temperature-dependent clustering behavior of *Aethina tumida* Murray in *Apis mellifera* L. colonies. *Journal of Insect Behavior*, 25(6), 604-611.
- Brion, A. (2015). Small hive beetle poses threat to bee industry. *The Philippine Star*, [online] <http://www.philstar.com/agriculture/2015/02/22/1426217/small-hive-beetle-poses-threat-bee-industry> (Accessed on 09 June 2015).
- Buchholz, S., Merkel, K., Spiewok, S., Pettis, J. S., Duncan, M., Spooner-Hart, R., & Neumann, P. (2009). Alternative control of *Aethina tumida* Murray (Coleoptera: Nitidulidae) with lime and diatomaceous earth. *Apidologie*, 40(5), 535-548.
- Buchholz, S., Schäfer, M. O., Spiewok, S., Pettis, J. S., Duncan, M., Ritter, W., & Neumann, P. (2008). Alternative food sources of *Aethina tumida* (Coleoptera: Nitidulidae). *Journal of Apicultural Research*, 47(3), 202-209.
- Dubuc, M. (2013). Small hive beetle infestation (*Aethina tumida*), Canada. Retrieved from http://www.oie.int/wahis_2/public/wahid.php/Reviewreportwww.oie.int/wahis_2/public/wahid.php/Reviewreport?page_refer=MapFullEventReport&reportid=14742
- Ellis, J., Hepburn, H., Ellis, A., & Elzen, P. (2003). Social encapsulation of the small hive beetle (*Aethina tumida* Murray) by European honeybees (*Apis mellifera* L.). *Insectes Sociaux*, 50(3), 286-291.
- Ellis, J., Pirk, C., Hepburn, H., Kastberger, G., & Elzen, P. (2002). Small hive beetles survive in honeybee prisons by behavioural mimicry. *Naturwissenschaften*, 89(7), 326-328.
- Ellis, J. D. (2004). The ecology and control of small hive beetles (*Aethina tumida* Murray).
- Ellis, J. D., Jr., Delaplane, K. S., & Hood, W. M. (2002). Small hive beetle (*Aethina tumida* Murray) weight, gross biometry, and sex proportion at three locations in the Southeastern United States. *American Bee Journal*, 142(7), 520-522.
- Ellis, J. D., Jr., Hepburn, R., & Elzen, P. J. (2004). Confinement of small hive beetles (*Aethina tumida*) by Cape honey bees (*Apis mellifera capensis*). *Apidologie*, 35(4), 389-396.
- Ellis, J. D., Jr., Neumann, P., Hepburn, R., & Elzen, P. J. (2002). Longevity and reproductive success of *Aethina tumida* (Coleoptera: Nitidulidae) fed different natural diets. *Journal of Economic Entomology*, 95(5), 902-907.
- Ellis Jr, J. D., Holland, A. J., Hepburn, R., Neumann, P., & Elzen, P. J. (2003). Cape (*Apis mellifera capensis*) and European (*Apis mellifera*) honey bee guard age and duration of guarding small hive beetles (*Aethina tumida*). *Journal of Apicultural Research*, 42(3), 32-34.
- Fombong, A. T., Mumoki, F. N., Muli, E., Masiga, D. K., Arbogast, R. T., Teal, P. E., & Torto, B. (2013). Occurrence, diversity and pattern of damage of *Oplostomus* species (Coleoptera: Scarabaeidae), honey bee pests in Kenya. *Apidologie*, 44(1), 11-20.
- Gordon, R., Bresolin-Schott, N., & East, I. (2014). Nomadic beekeeper movements create the potential for widespread disease in the honeybee industry. *Australian Veterinary Journal*, 92(8), 283-290.
- Granato, A., Zecchin, B., Baratto, C., Duquesne, V., Negrisolo, E., Chauzat, M.-P., & Mutinelli, F. (2017). Introduction of *Aethina tumida* (Coleoptera: Nitidulidae) in the regions of Calabria and Sicily (southern Italy). *Apidologie*, 48(2), 194-203.
- Halcroft, M., Spooner-Hart, R., & Neumann, P. (2011). Behavioral defense strategies of the stingless bee, *Austroplebeia australis*, against the small hive beetle, *Aethina tumida*. *Insectes Sociaux*, 58(2), 245-253.
- Hepburn, H. R., Reece, S. L., Neumann, P., Moritz, R. F. A., & Radloff, S. E. (1999). Abscinding in honeybees (*Apis mellifera*) in relation to queen status and mode of worker reproduction. *Insectes Sociaux*, 46(4), 323-326.
- Hoffmann, D., Pettis, J., & Neumann, P. (2008). Potential host shift of the small hive beetle (*Aethina tumida*) to bumblebee colonies (*Bombus impatiens*). *Insectes Sociaux*, 55(2), 153-162.
- Hood, W. M. (2000). Overview of the small hive beetle, *Aethina tumida*, in North America. *Bee World*, 81(3), 129-137.
- Hood, W. M. (2004). The small hive beetle, *Aethina tumida*: a review. *Bee World*, 85(3), 51-59.
- Keller, J. J. (2002). Testing effects of alternative diest on reproduction rates of the small hive beetle, *Aethina tumida*.
- Kulhanek, K., Steinhauer, N., Rennich, K., Caron, D. M., Sagili, R. R., Pettis, J. S., & Tarpy, D. R. (2017). A national survey of managed honey bee 2015–2016 annual colony losses in the USA. *Journal of Apicultural Research*, 1-13.
- Lee, S., Hong, K.-J., Cho, Y. S., Choi, Y. S., Yoo, M.-S., & Lee, S. (2017). Review of the subgenus *Aethina* Erichson s. str. (Coleoptera: Nitidulidae: Nitidulinae) in Korea, reporting recent invasion of small hive beetle, *Aethina tumida*. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 20(2), 553-558.
- Lóriga Peña, W., Fonte Carballo, L., & Demedio Lorenzo, J. (2014). Reporte de *Aethina tumida* Murray (Coleoptera, Nitidulidae) en colonias de la abeja sin aguijón Melipona beecheii Bennett de Matanzas y Mayabeque. *Revista de Salud Animal*, 36(3), 201-204.
- Lundie, A. (1940). The small hive beetle, *Aethina tumida*. *The Small Hive Beetle, Aethina tumida*. (220).
- Murrle, T., & Neumann, P. (2004). Mass production of small hive beetles (*Aethina tumida*, Coleoptera: Nitidulidae). *Journal of Apicultural Research*, 43(3), 144-145.
- Mutinelli, F. (2014). The 2014 outbreak of small hive beetle in Italy. *Bee World*, 91(4), 88-89.
- Mutsaers, M. (2006). Beekeepers' observations on the small hive beetle (*Aethina tumida*) and other pests in bee colonies in West and East Africa. Paper presented at the Proceedings of the 2nd EurBee Conference, Prague, Czech Republic.
- Neumann, P., & Ellis, J. D. (2008). The small hive beetle (*Aethina tumida* Murray, Coleoptera: Nitidulidae): distribution, biology and control of an invasive species. *Journal of Apicultural Research*, 47(3), 181-183.
- Neumann, P., & Elzen, P. J. (2004). The biology of the small hive beetle (*Aethina tumida*, Coleoptera: Nitidulidae): gaps in our knowledge of an invasive species. *Apidologie*, 35(3), 229-247.
- Neumann, P., Evans, J. D., Pettis, J. S., Pirk, C. W., Schäfer, M. O., Tanner, G., & Ellis, J. D. (2013). Standard methods for small hive beetle research. *Journal of Apicultural Research*, 52(4), 1-32.
- Neumann, P., Hoffmann, D., Duncan, M., & Spooner-Hart, R. (2010). High and rapid infestation of isolated commercial honey bee colonies with small hive beetles in Australia. *Journal of Apicultural Research*, 49(4), 343-344.
- Neumann, P., Pettis, J. S., & Schäfer, M. O. (2016). Quo vadis *Aethina tumida*. *Apidologie*, 47(3), 427-466.
- Neumann, P., Pirk, C. W. W., Hepburn, H. R., Solbrig, A. J., Ratnieks, F. L. W., Elzen, P. J., Baxter, J. R. (2001). Social encapsulation of beetle parasites by Cape honeybee colonies (*Apis mellifera capensis* Esch.). *Naturwissenschaften*, 88, 214-216.
- Oldroyd, B. P., & Allsopp, M. H. (2017). Risk assessment for large African hive beetles (*Oplostomus* spp.)—a review. *Apidologie*, 1-9.
- Palmeri, V., Scirtò, G., Malacrino, A., Laudani, F., & Campolo, O. (2015). A scientific note on a new pest for European honeybees: first report of small hive beetle *Aethina tumida*, (Coleoptera: Nitidulidae) in Italy. *Apidologie*, 46(4), 527-529.
- Pettis, J., & Shimanuki, H. (2000). Observations on the small hive beetle, *Aethina tumida* Murray, in the United States. *American Bee Journal*, 140(2), 152-155.
- Pettis, J. S., & Shimanuki, H. (2000). Observations on the small hive beetle, *Aethina tumida* Murray, in the United States. *American Bee Journal*, 140, 152-155.
- Schäfer, M. O., Ritter, W., Pettis, J. S., & Neumann, P. (2011). Concurrent parasitism alters thermoregulation in honey bee (Hymenoptera: Apidae) winter clusters. *Annals of the Entomological Society of America*, 104(3), 476-482.
- Schiff, N. M., & Sheppard, W. S. (1995). Genetic analysis of commercial honey bees (Hymenoptera: Apidae) from the southeastern United States. *Journal of Economic Entomology*, 88(5), 1216-1220.
- USDA National Agricultural Statistics Service (2017). Honey Bee Colonies.
- Spiewok, S., & Neumann, P. (2006a). Cryptic low-level reproduction of small hive beetles in honey bee colonies. *Journal of Apicultural Research*, 45(1), 47-48.
- Spiewok, S., & Neumann, P. (2006b). Infestation of commercial bumblebee (*Bombus impatiens*) field colonies by small hive beetles (*Aethina tumida*). *Ecological Entomology*, 31(6), 623-628.