

[wikipedia](#)

Michal Lenický, Lukáš Hleba

Slovenská Poľnohospodárska Univerzita v Nitre, Fakulta Biotechnológie a Potravinárstva, Katedra mikrobiológie

Wolbachia

Hmyz je veľmi rozmanitou skupinou organizmov, preto nie je divu, že tu nachádzame symbiózu s mikroorganizmami. Tieto symbiotické mikroorganizmy často ovplyvňujú fyziológiu, biochémiu, vývoj, morfogénu, reprodukciu a ďalšie vlastnosti ich hostiteľského hmyzu a môžu prispievať k zdatnosti hostiteľa pozitívne alebo negatívne (Narita et. al, 2007). Wolbachia je jednou z najrozšírenejších endosymbiotických baktérií vo svete zvierat. Infikuje veľmi rozmanitú škálu článkonožcov a nematód, ľudovo tiež nazývaných hlísty alebo škrkavky. V súčasnosti sa odhaduje že až 2/3 celosvetovej populácie hmyzu sú infikované touto baktériou. Wolbachia má široké spektrum asociácií od čisto parazitických vzťahov po vzájomnú symbiózu. Vyznačuje sa najmä schopnosťou ovplyvňovať reprodukčný proces svojich hostiteľov, ako aj ochranou hmyzích hostiteľov pred vírusmi alebo zvýšenou odolnosťou voči insekticídum (Taylor et. al., 2018). Táto baktéria bola poprvýkrát nájdená v reprodukčných tkanivách komára piskľavého v roku 1924 dvojicou vedcov, a to pánom Marshallom Hertigom spolu so Simenonom Wurt Wolbachom. Domnievali sa, že sa jedná o nemenovanú rickettsiu, ktorá infikovala vajíčka komára piskľavého. O takmer 12 rokov neskôr ju Hertig na počesť svojho spolupracovníka oficiálne menoval *Wolbachia pipens* (Hertig a Wolbach, 1924).

Prenos

Wolbachie sú obligátnymi endosymbiotickými proteobaktériami, čo znamená, že prežívajú vo vnútornom prostredí tela hostiteľa a sú to teda vnútrobunkové parazity. Sú polymorfné, teda mnohotvaré s veľkosťou od 0,2 do 4 μm . Táto vnútrobunková baktéria sa vo všeobecnosti prenáša iba z infikovaných samičiek na svojich potomkov. Infikovaní samci na svojich potomkov wolbachiu však neprenášajú. Je to spôsobené tým, že vajíčka ako pohlavné bunky samičiek sú väčšie ako spermie samcov a môžu obsahovať baktérie vo vnútri vajíčka. Nakoľko sú však spermie menšie, nemajú taký obsah cytoplazmy, v ktorej by sa mohli baktérie prenášať na potomkov. Takáto asymetria v schopnosti prenosu baktérie z hostiteľa na potomkov vysvetľuje mnohé z účinkov, ktoré wolbachia má. Je zodpovedná za vyvolanie množstva reprodukčných zmien, ktoré umožňujú jej šírenie a udržiavanie v prírodných populáciách (Stouthamer, 2009).



Parazitické účinky na hostiteľa

- Cytoplazmatická nekompatibilita
- Usmrcovanie samcov
- Partenogenéza
- Manipulácia meiózy
- Ovplyvnenie životaschopnosti
- Zníženie plodnosti
- Zmena správania

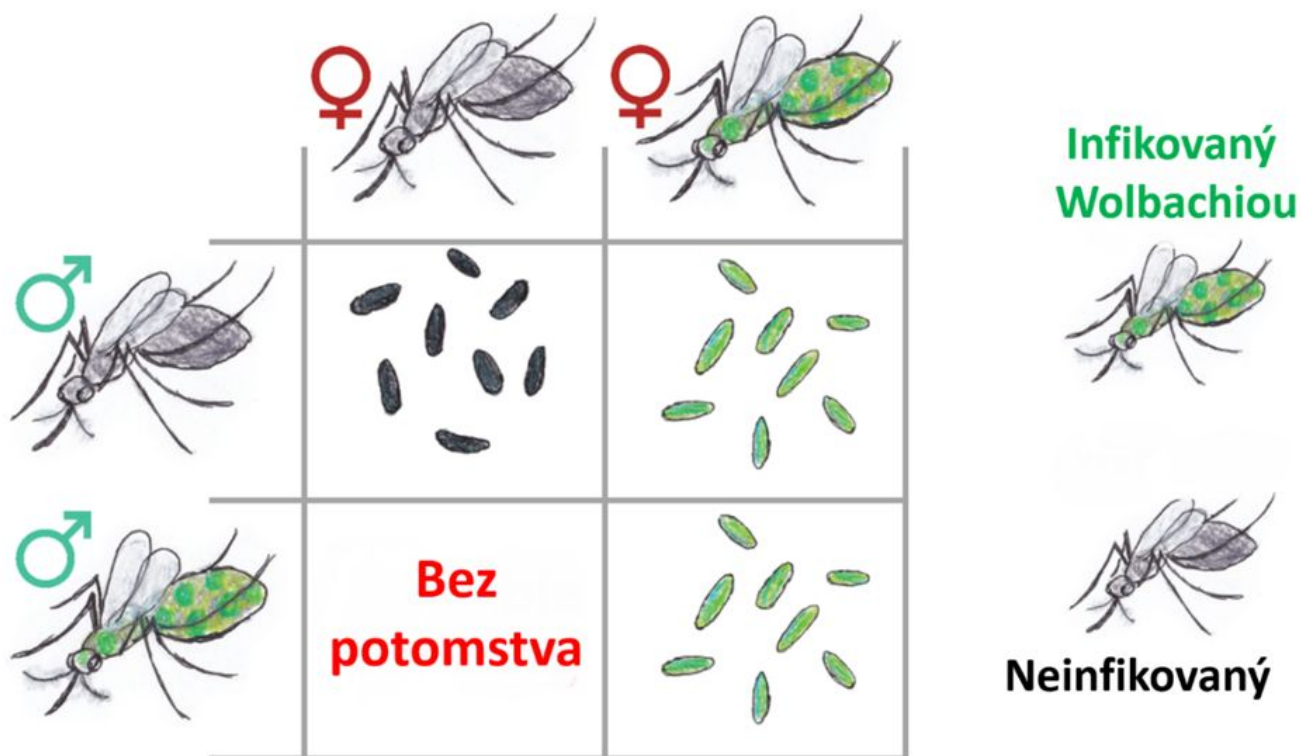
Priaznivé účinky na hostiteľa

- Vývoj plodnosti hostiteľa a jeho prežitie
- Ochrana pred patogénmi
- Metabolické zabezpečenie
- Výživa
- Oogenéza

Hostitelia wolbachie obklopujúci mikrograf z elektrónovej mikroskopie spolu so zhrnutím parazitických a prospešných účinkov (Taylor et al., 2018)

Cytoplazmatická nekompatibilita

Je jedným z najznámejších a pravdepodobne najviac sa vyskytujúcich známych účinkov wolbachie. Spôsobuje usmrcovanie embryí, keď sa infikovaní samci spoja s neinfikovanými samicami alebo samicami infikovanými iným typom wolbachie (Hoffmann a Turelli, 1997). Aj keď molekulárny mechanizmus účinku zatiaľ nie je úplne známy, predpokladá sa však, že spermie infikovaných samcov sa počas spermatogenézy, teda samotného vývoja pohlavných buniek spermií v pohlavných orgánoch samcov, nejakým spôsobom modifikujú tak, že iba u vajíčok infikovaných rovnakým typom wolbachie môžu takéto spermie správne fungovať a oplodniť vajíčko. Mohli by sme ho považovať za mechanizmus, ktorým si baktéria zabezpečuje prežitie. Ak spermie infikovaného samčeka oplodnia neinfikované vajíčko, dochádza k zastaveniu embryonálneho vývinu v dôsledku nesprávne kondenzovaných otcovských chromozómov. Infikované samičky sú plne plodné bez ohľadu na infekčný status samčeka (Pionsot, 2003). Nielenže je možné, že rôzne populácie v rámci druhu sú infikované odlišnou wolbachiou, ale vyskytujú sa aj takzvané superinfekcie, čo znamená, že hostiteľ je napadnutý niekoľkými typmi wolbachie. Jedinci infikovaní dvoma rôznymi wolbachiami môžu byť nekompatibilní s jedincami infikovanými iba jedným z týchto dvoch typov. V týchto situáciách by sa dvojité infekcie mali šíriť po celej populácii a vytlačiť jedinou infekciu (Stouthamer, 2009).



Scháma kríženia Wolbachie (University of Melbourne - blog)

Avšak práve táto schopnosť wolbachie vyvolávať cytoplazmatickú nekompatibilitu umožňuje vytvorenie nového prístupu ku kontrole chorôb prenášaných komármi. Choroby prenášané komármi, ako je malária alebo horúčka dengue, spôsobujú obrovské problémy v súvislosti so zdravím ľudí žijúcich v tropických oblastiach. Kmene wolbachie sa aplikujú na zdravé samičky komárov, ktoré sa následne vypustia do exponovaných oblastí a znižujú životaschopnosť dospelých jedincov, ovplyvňujú ich reprodukciu a súčasne narúšajú replikáciu patogénov (Guruprasad, 2014). Wolbachia nám poskytuje účinnú biologickú metódu manipulácie s populáciou komárov a súčasne znižuje prenos chorôb na ľudí (Guruprasad et. al., 2014). Tento prístup je zároveň aj šetrnejší k životnému prostrediu v porovnaní s inými prístupmi založenými na aplikácii insekticídov, teda chemických látok zabíjajúcich hmyz (Walker, 2011).

Wolbachia vyvolávajúca partenogézu, asexuálna reprodukcia samíc

Wolbachia u svojich hostiteľov môže indukovať partenogézu, čo je druh rozmnožovania, kedy dochádza k vzniku embrya z vajej bunky bez oplodnenia, známe u mnohých ôs a niektorých strapiek. Infikované samičky môžu produkovať potomstvo z oplodnených, ale aj neoplođených vajíčok (Stouthamer, 2009). Zaujímavé je, že Wolbachia indukuje

partenogézu iba u haplodiploidného hmyzu, čo znamená, že samičky majú diploidný počet chromozómov, teda dve sady a pochádzajú z oplodneného vajíčka a naopak, samčekovia majú haploidný počet, teda iba jednu chromozómovú sadu (Weeks, 2001). V neoplodnených infikovaných vajíčkach, ktoré obsahujú iba jednu chromozómovú sadu, wolbachiaspôsobuje zdvojnásobenie počtu chromozómov. Toto zdvojenie sa docieli modifikáciou prvého mitotického delenia vo vajíčku. Táto modifikácia zapríčiní, že sa z vajíčka vyvinie samička, vo väčšine populácii, u ktorých je známa wolbachiou-indukovaná partenogéza, pozostáva celá populácia zo samíc (Stouthamer, 2009).

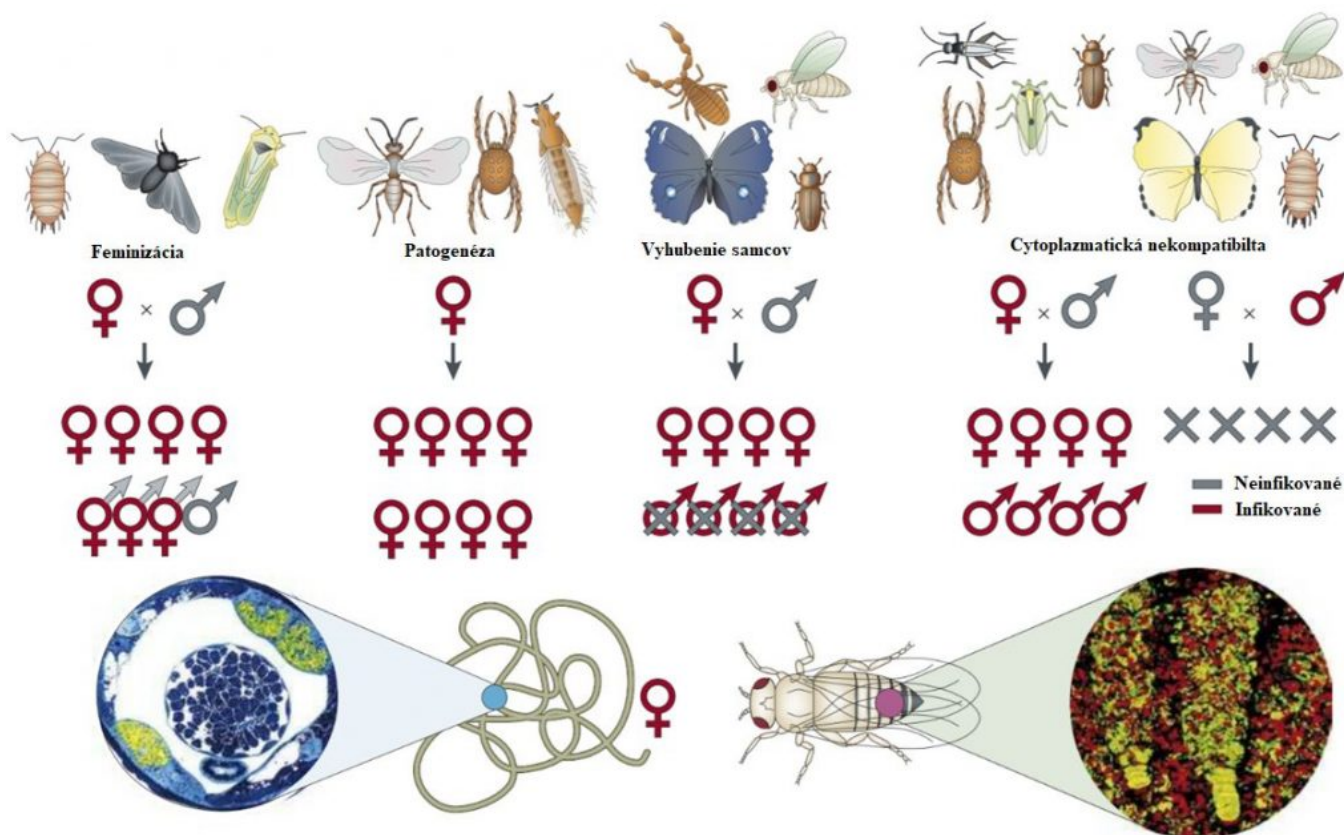
Feminizácia - fyzický vývoj a reprodukcia genetických samcov ako samíc

U viacerých druhov isopód, známych tiež ako rovnakonôžky, spôsobuje wolbachia zmenu pohlavia, kedy sa genetické samce menia na funkčné samice (Stouthamer, 2009). Výskumy preukázali, že „stupeň feminizácie“ je v úzkom spojení s koncentráciou wolbachie v tkanivách hostiteľa (Jaenike, 2009). Wolbachia taktiež podnecuje epigenetické preprogramovanie a súčasne intriguje s biosyntézou hmyzích hormónov tak, aby sa stimulovala syntéza predovšetkým samičích hormónov. Baktéria potláča funkciu androgénnej žľazy a v dôsledku toho dochádza k premene samcov na reprodukčne schopné samičky (Werren, 1997). Pričom feminizované samce sa vyznačujú aj intersexuálnymi fenotypmi, čo znamená, že samice majú horný pygofer, čo je posledný brušný segment niektorých druhov hmyzu, ktorý je typický sekundárny sexuálny znak u samcov. Wolbachiou vyvolaná feminizácia ničí populácie bezstavovcov (Negri, 2008).

Selektívne zabíjanie samcov

Je známe, že rôzne druhy vnútrobunkových mikroorganizmov indukujú usmrcovanie iba samčích potomkov infikovaných samíc. Baktéria wolbachie spôsobuje chyby v kaskádach chemických reakcií nevyhnutných na určovanie pohlavia u hmyzieho hostiteľa (Arai et al., 2019). Wolbachia má túto schopnosť u niektorých chrobákov a motýľov, ktoré sa vyskytujú vo východnej Afrike. Základom selektívneho zabíjania samčích potomkov je aby dcérske samičky profitovali zo smrti svojich bratov. Aj keď mechanizmus zabíjania samcov nie je doposiaľ úplne známy, predpokladá sa, že môže existovať produkcia akéhosi konštitutívneho faktora, ktorý spôsobuje smrť u samcov. Výskumy ukazujú, že smrť nastáva v dvoch štádiách. Prvé štádium je spojené s gastruláciou, čo je proces pri ontogenéze jedinca. Gastrulácia je spojená s abnormálnymi vzormi mitotického procesu, ktorý vedie k usmrcovaniu línie samcov. Druhé štádium je spojené so sfarbením nekrotických, teda usmrtených embryí, ktoré majú tmavú farbu v dôsledku rozpadu vnútorných štruktúr

a prasknutia jadra (Hurst et. al, 2000). Vysvetlíme si to na prípade *Coccinella septempunctata*, teda lienky obyčajnej. Lienky kladú vajíčka do zhukov a prežité lariev sa výrazne zvýši, ak sa im krátko po vyliahnutí podarí nájsť potravu. Ak matka infikovaná wolbachiou nakladie vajíčka do hniezda, vyliahnuté dcéry samičiek konzumujú ako prvé mŕtve vajíčka ich bratov. Takáto prítomnosť selektívneho zabíjania samcov môže viesť v populácii k extrémnym nepomerom pohlavia v prospech samičiek (Stouthamer, 2009).



Reprodukčné fenotypové prejavy Wolbachia u bezstavovcov (Werren et al., 2008)

U bezstavovcov wolbachia spôsobuje štyri rôzne reprodukčné fenotypové prejavy.

- Feminizácia vedie k tvorbe genetických samcov, ktorí sa vyvíjajú ako samice.
- Indukcia partenogenézy spôsobuje vylúčenie samcov z reprodukcie.
- Selektívne zabíjanie samcov vylučuje infikovaných samcov v prospech prežitia infikovaných samičiek.
- Cytoplazmatická nekompatibilita bráni infikovaným samcom úspešne sa páriť so samičkami, ktoré nemajú rovnaký typ wolbachie.

Prierez samca *Onchocerca ochengi*, ktorý je infikovaný wolbachiou (vľavo dole).

Wolbachia je znázornená žltou farbou vo vaječníkoch samice *Drosophila simulans* (vpravo dole) (Weeren, 2008).

Použitá literatúra

Arai, H., Lin, S. R., Nakai, M., Kunimi, Y., & Inoue, M. N. (2019). Closely Related Male-Killing and Nonmale-Killing Wolbachia Strains in the Oriental Tea Tortrix *Homona magnanima*. *Microbial Ecology*, 1-10.

Guruprasad, N. M., Jalali, S. K., & Puttaraju, H. P. (2014). Wolbachia-a foe for mosquitoes. *Asian Pacific Journal of Tropical Disease*, 4(1), 78-81.

Hertig, M., & Wolbach, S. B. (1924). Studies on rickettsia-like micro-organisms in insects. *The Journal of medical research*, 44(3), 329.

Huigens, M. E., & Stouthamer, R. (2003). Parthenogenesis associated with Wolbachia. *Insect symbiosis*, 1, 247-266.

Iturbe-Ormaetxe, I., Walker, T., & O'Neill, S. L. (2011). Wolbachia and the biological control of mosquito-borne disease. *EMBO reports*, 12(6), 508-518.

Jaenike, J. (2009). Coupled population dynamics of endosymbionts within and between hosts. *Oikos*, 118(3), 353-362.

Moret, Y., Juchault, P., & Rigaud, T. (2001). Wolbachia endosymbiont responsible for cytoplasmic incompatibility in a terrestrial crustacean: effects in natural and foreign hosts. *Heredity*, 86(3), 325-332.

Narita, S., Kageyama, D., Nomura, M., & Fukatsu, T. (2007). Unexpected mechanism of symbiont-induced reversal of insect sex: feminizing Wolbachia continuously acts on the butterfly *Eurema hecabe* during larval development. *Appl. Environ. Microbiol.*, 73(13), 4332-4341.

Negri, I., Franchini, A., Mandrioli, M., Mazzoglio, P. J., & Alma, A. (2008). The gonads of *Zyginidia pullula* males feminized by *Wolbachia pipientis*.

Pan, X., Thiem, S., & Xi, Z. (2017). Wolbachia-Mediated Immunity Induction in Mosquito Vectors. In *Arthropod Vector: Controller of Disease Transmission, Volume 1* (pp. 35-58). Academic Press.

Poinsot, D., Charlat, S., & Mercot, H. (2003). On the mechanism of Wolbachia-induced cytoplasmic incompatibility: Confronting the models with the facts. *Bioessays*, 25(3), 259-265.

Resh, V. H., & Cardé, R. T. (Eds.). (2009). *Encyclopedia of insects*. Academic Press.

Taylor, M. J., Bordenstein, S. R., & Slatko, B. (2018). Microbe Profile: Wolbachia: a sex selector, a viral protector and a target to treat filarial nematodes. *Microbiology*, 164(11), 1345.

Walker, T., & Moreira, L. A. (2011). Can Wolbachia be used to control malaria?. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 106, 212-217.

Weeks, A. R., & Breeuwer, J. A. J. (2001). Wolbachia-induced parthenogenesis in a genus of phytophagous mites. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1482), 2245-2251.

Werren, J. H. (1997). Biology of wolbachia. *Annual review of entomology*, 42(1), 587-609.

Taylor, M. J., Bordenstein, S. R., & Slatko, B. (2018). Microbe Profile: Wolbachia: a sex selector, a viral protector and a target to treat filarial nematodes. *Microbiology*, 164(11), 1345.

Werren, J. H., Baldo, L., & Clark, M. E. (2008). Wolbachia: master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology*, 6(10), 741-751.