# بیولوژی باکتری ولباخیا و اثرات متقابل آن با حشرات

**[*]محمد مهرآبادی و علیرضا بندانی**
دانشجوی کارشناس‌ارشد حشره‌شناسی و دانشیار گروه گیاهپزشکی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران، کرج
[*]پست الکترونیک: mmehrabadi@ut.ac.ir

## چکیده

جنس *Wolbachia* دسته‌ای از باکتری‌ها است که دارای ارتباط نزدیکی با ریکتسیاها می‌باشند و مانند سایر ریکتسیاها درون سلولی اجباری بوده و عمدتاً در بافت‌های تولید مثلی بندپایان دیده می‌شوند. این باکتری‌ها از طریق سیتوپلاسم تخم به نسل بعد منتقل می‌شوند. ولباخیا اولین بار توسط هرتینگ و ولباخ در بافت تولید مثلی پشه Culex pipiens مشاهده گردید و پس از آن در بسیاری از راسته‌های حشرات یافت شد. این باکتری دارای پراکنش گسترده‌ای است و گفته می‌شود که دارای گسترده‌ترین پراکنش را در بین باکتری‌های پارازیت درون سلولی می‌باشد. این گستردگی ناشی از حضور این باکتری در بافت تولیدمثلی حشرات و از طرفی تغییراتی است که در سیستم تولید مثلی میزبان به‌وجود می آورد.این باکتری در میزبان‌های خود تغییراتی شامل ناسازگاری سیتوپلاسمی، القای بکرزایی و ماده‌سازی به‌وجود می‌آورند. مهمترین تغییر این باکتری در میزبان خود، ناسازگاری سیتوپلاسمی است. این حالت زمانی اتفاق می‌افتد که یک نر آلوده به این باکتری با یک ماده غیرآلوده جفت‌گیری می‌کند. ناسازگاری سیتوپلاسمی ممکن است تک سویه (آلوده به یک استرین از ولباخیا)، دوسویه (آلوده به دو استرین از ولباخیا) و یا حتی با استرین‌های مختلفی از این باکتری آلوده باشد. در این مقاله، بیولوژی باکتری ولباخیا شامل فیلوژنی و پراکنش، مکانیسم عمل و کاربرد آن در کنترل بیولوژیک بحث شده و زمینه‌ای دارای پتانسیل برای تحقیقات بیشتر نیز مطرح می‌شود.

***واژه‌های کلیدی***: *Wolbachia*، زیست‌ناسی، ناسازگاری سیتوپلاسمی، مکانیسم عمل.

## مقدمه

باکتری‌های جنس *Wolbachia* ریکتسیاهایی هستند که از طریق سیتوپلاسم انتقال پیدا می‌کنند و در بافت‌های تولید مثلی (بیضه‌ها و تخمدان‌ها) طیف وسیعی از بندپایان وجود دارند. این باکتری‌ها عامل تعدادی تغییرات تولید مثلی، شامل ناسازگاری سیتوپلاسمی[1] بین استرین‌ها و گونه‌های مرتبط، تلقیح بکرزایی[2] و مونث‌سازی ژنتیکی نرها[3]، در میزبان‌هایشان هستند. این تغییرات تولیدمثلی میزبان، نتایج انتخابی را برای این باکتری در بردارد، (گونه‌هایی از این باکتری در بافت‌های سوماتیک نیز شناسایی شده است) ولباخیا پراکنش بسیار گسترده‌ای دارد. بررسی‌های اخیر نشان

1- Cytoplasmic Incompatibility (CI)
2- Parthenogenes Inducing (PI)
3- Feminizing



Archive of SID
www.SID.ir

می‌دهد که این باکتری‌ها در بیش از ١٦ درصد گونه‌های حشرات، شامل هریک از راسته‌های اصلی حشرات، وجود دارند ولباخیا در خرخاکی‌ها[1]، کنه‌ها و حتی نماتدها نیز دیده شده است. محدوده پراکنش ولباخیا در بندپایان و دیگر شاخه‌های جانوری هنوز تعیین نشده است (٢، ٣، ٤ و٧).

ولباخیا اخیرا علاقه قابل توجهی را به چند دلیل در بین محققان به خود اختصاص داده است (٤). نکته اول پراکنش گسترده این باکتری و تاثیر آن بر میزبانش است، ولباخیا بر فرآیندهای تکاملی مهمی دلالت دارد (١٦). علاوه بر آن، چگونگی پراکنش سریع این باکتری نیز توجه زیادی را به خود جلب کرده است. دوم این که، این باکتری‌های درون سلولی به‌عنوان تغییردهندگان مراحل اولیه رشد، نمو و فرآیندهای میتوزی در میزبان‌هایشان شناخته شده‌اند. در نتیجه، ولباخیا ممکن است که برای مطالعات پایه‌ای در موارد فوق مورد استفاده قرار گیرد. سوم، علاقه وافری در خصوص استفاده از این باکتری در کنترل بیولوژیک به‌عنوان یک عامل میکروبی (دشمن طبیعی)، به‌منظور افزایش باروری دشمنان طبیعی (باکتری PI) یا به‌عنوان ناقلی برای گسترش تغییرات ژنتیکی مطلوب در جمعیت‌های حشرات وجود دارد. در سال‌های اخیر مطالعات بسیار گسترده‌ای در زمینه نحوی عمل، بیولوژی جمعیت و تحول و تکامل ولباخیا صورت گرفته است (٢٠). ما در اینجا خلاصه‌ای از این تحقیقات و نتایج اخیر را مرور می‌کنیم.

**تاریخچه کشف باکتری**

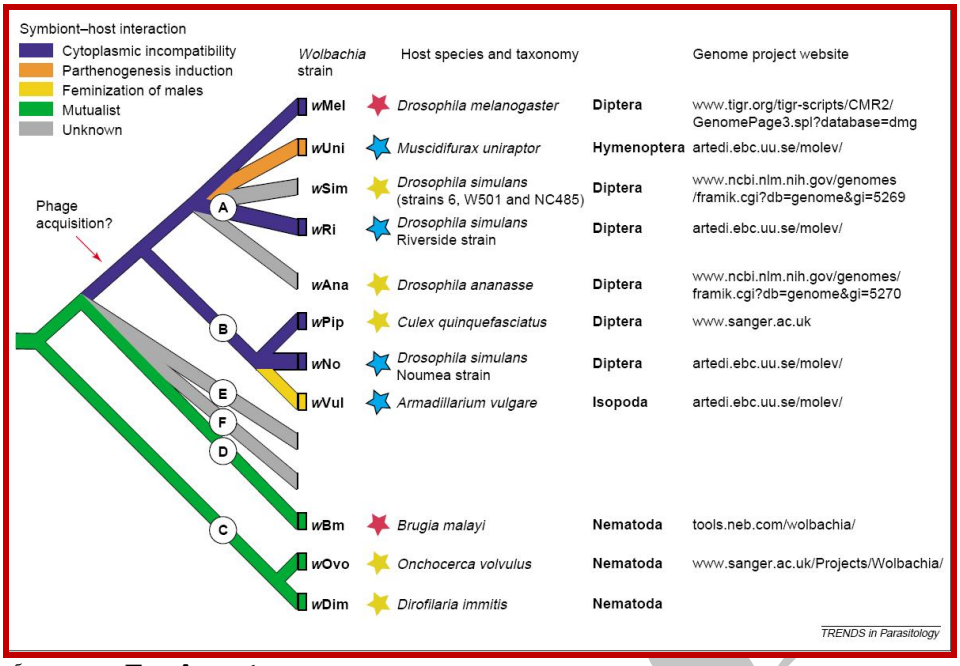
باکتری‌های درون سلولی اولین بار توسط هرتینگ و ولباخ در بافت‌های تولید مثلی پشه *Culex pipiense* در سال ١٩٢٤ میلادی گزارش شدند. این ریکتسیاها در نهایت *Wolbachia pipiense* نامیده شدند. در دهه ١٩٥٠، گللوویچ و لاوان پی بردند که برخی از کراس‌های خاص درون گونه‌ای پشه‌های *Culex* غیر بارور بودند به‌عبارت دیگر، آنها یا تولید نتاج کمتری داشتند و یا این‌که اصلاً دارای نتاج نبودند. لاوان اظهار داشت که این فاکتور ناسازگاری دارای الگوی وراثت سیتوپلاسمیک است (به‌عبارت دیگر از طریق جنس ماده و نه از طریق جنس نر به نسل بعد منتقل می‌شود) و این پدیده را ناسازگاری سیتوپلاسمی نامگذاری کرد. تا اوایل دهه‌ی ١٩٧٠، ارتباطی بین این دو کشف برقرار نشد تا این‌که ین و بار (٢٣)، اظهار داشتند که CI با حضور عوامل ریکتسیایی مرتبط است و این فرضیه را با کاربرد آنتی‌بیوتیک به‌منظور حذف عوامل فوق اثبات کردند. پس از کاربرد آنتی‌بیوتیک، دیده شد که نرهایی از استرین‌های آلوده با ماده‌هایی از همان استرین که با مواد آنتی بیوتیکی تیمار شده بودند، ناسازگار بودند، درحالی که کراس عکس آن سازگاز بود (ناسازگاری یکطرفه). در ٢٥ سال بعد، نمونه‌هایی از CI در طیف وسیعی از حشرات شامل: سوسک آرد، سرخرطومی یونجه، زنبورهای پارازیتوئید، پشه Aedes و مگس میوه مشاهده گردید. CI اولین مورد کشف شده به‌عنوان عامل کاهنده در تعداد نتایج حاصل از کراس بین گونه‌های مشخص بود و توارث سیتوپلاسمی آن در کراس‌های بعدی نشان داده شد. در برخی موارد، حضور این باکتری در تخمدان یا اندام تناسلی نر با روش‌های میکروسکپی، با کاربرد آنتی‌بیوتیک‌ها یا با حرارت‌دهی تایید گردید. با این حال، ارتباطات فیلوژنتیک بین باکتری‌های CI یافت شده در بافت‌های تولید مثلی حشرات میزبان مختلف تا اوایل دهه ١٩٩٠ ناشناخته بود (١، ٦ و ٨).

[1]- Isopoda



Archive of SID

www.SID.ir




**شکل ۱- پروژه ژنوم ولباخیا در حال انجام و تعیین توالی است. برای این باکتری شش بالاگروه (A تا F) بر اساس آنالیز ژن‌های 16SrRNA و WSP و ftsZ در نظرگرفته شده است. تعیین توالی کامل ژنوم در شکل با ستاره قرمز، تعیین توالی ناتمام با ستاره زرد و عدم تعیین توالی با ستاره آبی نشان داده شده است. همچنان که در شکل دیده می‌شود، ولباخیا از سمت همزیستی به سمت پارازیتی سوق پیدا کرده است.**

در تحقیقات مرتبط، موارد گوناگونی از میکروارگانیسم‌هایی که از طریق جنس ماده (انتقال سیتوپلاسمی) به نسل بعدی منتقل می‌شدند، کشف گردیدند به‌طوری که نسبت جنسی یا تعیین جنسیت را در میزبان‌های بندپایشان تغییر می‌دادند. میکرو ارگانیسم‌های تغییر دهنده‌ی نسبت جنسی شامل پروتوزوئرهایی هستند که کشتن نر را در پشه‌ها و ماده‌زایی را در آمفیپودها القا می‌کنند. از دیگر باکتری‌های کشنده جنس نر که از طریق مادر (جنس ماده) به نسل بعدی منتقل می‌شوند می‌توان به اسپیروپلاسماها در مگس‌های میوه، انتروباکتریا در زنبورهای وحشی و ریکتسیا در کفشدوزک‌ها اشاره کرد. دو مورد از یافته‌ها به خصوص در ارتباط با *Wolbachia* مهم بودند. اولین مورد، کشف لگراند و کولگائوس درخصوص فاکتورهایی که از طریق سیتوپلاسم به نسل بعد منتقل می‌شدند و باعث تلقیح ماده‌زایی در خرخاکی‌ها می‌شدند، و دوم کشف استوتامر و همکاران مبنی بر این‌که بکرزایی ماده زایی در برخی استرین‌های زنبور تریکوگراما می‌تواند با تیمارهای آنتی‌بیوتیکی درمان شود، به‌عبارت دیگر استرین‌های تیمار شده با آنتی‌بیوتیک به نر زایی باز می‌گشتند (۱۱ و ۲۰).

## فیلوژنی و پراکنش ولباخیا

بیشتر ریکتسیاها قابلیت کشت در محیط کشت‌های مصنوعی را ندارند و این محدودیت مطالعات تجربی را در خصوص این میکروارگانیسم‌ها مشکل می‌سازد. پیشرفت و توسعه‌ی روش‌های مولکولی بخصوص PCR و استفاده از



Archive of SID
www.SID.ir

توالی 16S rDNA برای فیلوژنی میکروارگانیسم ها، مطالعات این سری از باکتری‌ها را تسهیل کرده است. ریکتسیاها باکتری‌های انگلی هستند که در درون سلول‌های بافت‌های میزبانشان به‌سر می‌برند. اعضای این خانواده متعلق به زیرردهٔ آلفا پروتئوباکتریا هستند[1]. ریکتسیا ها به‌طور معمول در بندپایان وجود دارند و تعدادی از آن‌ها با بندپایان منتقل می‌شوند و عامل بیماری در پستانداران می‌باشند (٤ و ٨).

فیلوژنی بر اساس توالی 16S rDNA نشان داد که ولباخیا با سایر ریکتسیاها دارای ارتباط مونوفیلیتیک است. جنس *Wolbachia* دارای دو زیرشاخه (A وB) با حدود ۲ درصد واگرایی در توالی 16S rDNA می‌باشد. وجود این دو زیرشاخه همچنین با ژن‌های کدکننده پروتئین نیز تایید شد. *Wolbachia pipienis*، یک گونه القاکننده ناسازگاری سیتوپلاسمی است که گونه تیپ جنس *Wolbachia* می‌باشد و متعلق به شاخه B در این جنس است. گونه‌ای دیگر از این جنس *Wolbachia persicae* است و بررسی‌ها نشان داده است که متعلق به گاما باکتریوم‌ها است و بنابراین، با ریکتسیاهای واقعی غیروابسته است (شکل ۱) (۲ و ۳).

نزدیکترین باکتری‌ها به ولباخیا، گروهی از ریکتسیاها هستند که شامل گونه‌های، *E. equii*، *E. canis*، *Cowdria ruminata* و *Anaplasma marginale* می‌باشند که انگل خون پستانداران هستند و با بندپایان منتقل می‌شوند. باکتری‌هایی موجود در جنس *Rickettsia* شامل چندین گونه بیماریزا هستند که توسط بندپایان منتقل می‌شوند و از جمله آن‌ها می‌توان به عامل بیماری‌های تب خالدار کنتاکی و بیماری تیفوس اشاره کرد که مورد اخیر مشابه باکتری‌های یافت شده در کفشدوزک‌ها است و باعث مرگ نرها شده و از طریق سیتوپلاسم انتقال می‌یابد. اگر چه بیشتر باکتری‌های ذکر شده انگل پستانداران هستند و با بندپایان منتقل می‌شوند، اما ولباخیا تنها در بافت‌های تولید مثلی بندپایان یافت شده است و هیچ شاهدی مبنی بر بیماری‌زا بودن این باکتری‌ها در پستانداران وجود ندارد، ولی با توجه به طیف وسیع میزبان‌های این باکتری و قدرت سازگاری آن در میزبان، بایستی در این زمینه تحقیقات بیشتری صورت پذیرد (۲ و ۱۵).

بر اساس تعیین توالی ژن‌های ftsz و 16S rDNA در ژنوم ولباخیا، استرین‌های هفت‌گانه‌ای را برای این باکتری در نظر گرفته‌اند و آن‌ها را از A تا F نامگذاری کرده‌اند. گروه‌های A وB در بندپایان، C وD در نماتدها، E در پادمان[2] و گروه F در موریانه‌ها مشاهده شده و باعث آلودگی آن‌ها می‌گردند. گروه‌های A وB برای میزبان‌های خود ضروری نیستند (البته با چند مورد استثنا)، به این معنی که با حذف آن‌ها از میزبان (تیمارهای حرارتی و آنتی‌بیوتیکی استاندارد)، میزبان قادر به ادامه زندگی طبیعی خود خواهد بود. به‌عبارت دیگر این دو گروه برای میزبان خود نوعی انگل بشمار می‌روند و در بسیاری از راسته‌های حشرات پراکنش دارند. بنظر نمی‌رسد این دو گروه از باکتری‌های ولباخیا دارای میزبان اختصاصی باشند. به‌عنوان مثال زنبور پارازیتوئید *Leptopilina heterotomas* و میزبانش یعنی مگس میوه *Drosophila simulan* به استرین یکسانی از ولباخیا آلوده می‌شوند. علاوه بر آن، فیلوژنی ولباخیا با میزبان‌هایشان همخوانی ندارد، پس می‌توان نتیجه گرفت که ولباخیا دارای انتقال افقی بین میزبان‌های مختلف است (۱۷ و ۱۸).

1- Alpha-Proteobacteria
2- Springtails (Collembola)



Archive of SID

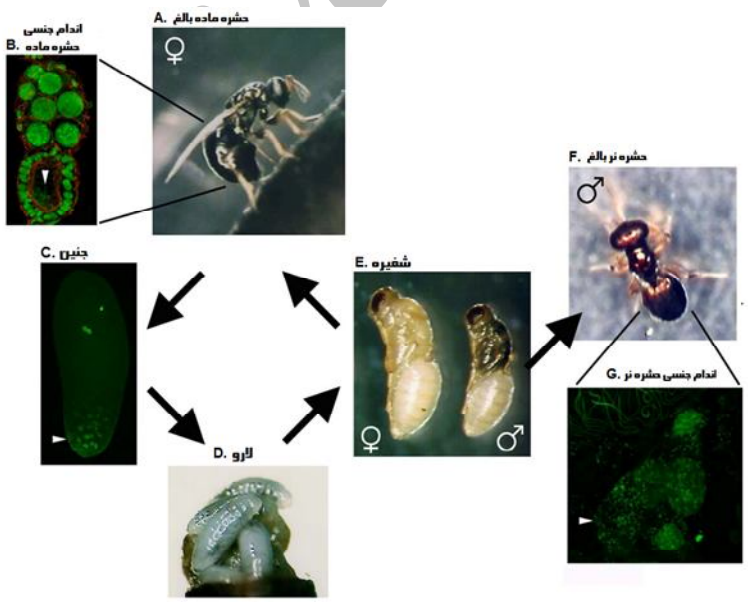
www.SID.ir

گروه‌های C و D فقط در یک خانواده از نماتدها (Onchocercidae *or filarial nematodes*) دیده شده‌اند، که این نماتدها عامل بیماری در پستانداران هستند. برخلاف ولباخیاهای آلوده کننده حشرات (گروه‌های A و B)، این گروه از ولباخیا برای میزبان‌هایشان ضروری هستند، به این معنی که با حذف این باکتری از نماتدها اثرات نامطلوبی بر روی میزان بقا و زاداوری نماتدها به‌وجود می‌آید. از طرفی، باکتری‌های این گروه‌ها دارای میزبان تخصصی هستند. روابط گروه‌های E و F با میزبان‌هایشان ناشناخته است (۱۹). در این مقاله، به بررسی و توضیح روابط بین گروه‌های A و B با حشرات پرداخته شده است.

**انتقال افقی یا بین تاکسونی**

مطالعات مولکولی به‌خوبی نشان‌دهنده انتقال افقی باکتری ولباخیا هستند. یکی از استرین‌های شاخه A این باکتری (Adm) دارای انتقال افقی بسیار وسیعی است. این باکتری از راسته‌های مختلف حشرات شامل Lepidoptera، Coleoptera و Hymenoptera جداسازی شده است و این خود بیانگر انتقال افقی این باکتری در بین راسته‌های مختلف حشرات می‌باشد. انتقال افقی در B-Wolbachia نیز ردیابی شده است به‌طوری‌که در باکتری‌های جدا شده از زنبور پارازیتوئید *Nasonia giraulti* و مگس میزبانش (*Protocalliphora*) دارای قرابت بسیار نزدیک شجره‌ای هستند. این یافته اظهار می‌دارد که انتقال بین تاکسونی انگل و میزبانش به‌عنوان یک مکانیسم تبادل این باکتری امکان‌پذیر است. دیگر روش دارای پتانسیل این تبادل، انتقال براثر روابط شکارگر و شکار می‌باشد (۱۵).

انتقال عمودی (درون گونه‌ای، انتقال از جنس ماده به نتایج) به‌عنوان یک پیش نیاز برای انتقال افقی است و فراوانی این باکتری را درون یک گونه از میزبان بالا می‌برد و پس از آن، انتقال افقی باعث انتقال و تبادل این باکتری در سطح وسیع و بین گونه‌ای می‌گردد (شکل ۲) (۱۳ و ۱۲).




**شکل ۲- نمایی از انتقال عمودی باکتری ولباخیا توسط جنس ماده در زنبور *Nasonia vitripennis* (ترام و همکاران، ۲۰۰۳) (اقتباس از منبع شماره‌ی ۱۳)**



www.SID.ir

**پراکنش باکتری ولباخیا**

ولباخیا دارای پراکنش گسترده‌ای است به‌طوری که تا سال۱۹۹۷ از ۸۰ گونه حشره، ۱۷ گونه از خرخاکی‌ها ، یک گونه کنه و یک گونه نماتد یافت شده است و محدودیتی برای پراکنش این باکتری شناخته نشده است (مسلماً تاکنون بر تعداد این میزبان‌ها افزوده شده است). بررسی اخیر در مورد حشرات *Neotropical* وجود این باکتری را در حدود ۱۶ درصد از گونه‌های را از راسته‌های Coleoptera، ,Diptera، Hemiptera/Homoptera، Hymenoptera، Lepidoptera و Orthoptera نشان داد. مطالعات و بررسی حشرات *Neotemprate* نیز نتایج بالا را تایید کرد. سایر نواحی جغرافیایی نیز بایستی از این لحاظ بررسی گردند. با این وجود، بر اساس نتایج حاصل از مناطق مورد مطالعه و از طرفی تعداد گونه‌های حشرات (۱۰ تا ۳۰ میلیون گونه)، تخمین زده می‌شود که تعداد گونه‌های حشرات آلوده به این باکتری حدود ۱/۵ تا ۵ میلیون گونه باشند و این پراکنش، باکتری ولباخیا را فراوانترین باکتری در میان باکتری های انگل قرار می دهد (۱۴ و۱۶).

ولباخیا در خرخاکی‌های خشکی‌زی نیز پراکنش دارد و در ۱۷ گونه متعلق به تمام گروه‌های اصلی Oniscidea یافت شده است. استرین‌هایی از این باکتری که ماده‌زایی را در خرخاکی *Armadillidium vulgar* ایجاد می‌کند، به میزان زیادی با استرین‌های موجود در حشرات همبستگی دارند. این موارد نشان دهنده انتقال افقی این باکتری بین حشرات و سخت‌پوستان (خرخاکی‌ها) می‌باشد. وجود ولباخیا در کنه‌ها وسعت میزبانی این باکتری را در بندپایان نشان می‌دهد و گزارش آن از نماتدها (نماتد فیلاریا) حاکی از آن است که این باکتری حتی در شاخه‌هایی غیر از بندپایان نیز دارای میزبان می‌باشد. مطالعات بیشتری در این زمینه نیاز است تا تنوع میزبانی این باکتری تعیین شود (۷ و ۹).

ولباخیا ظاهرا دارای قدرت تحمل نسبت به شرایط سلولی میزبان‌های مختلف می‌باشد. این یافته با چندین مطالعه و بررسی که با روش ریزتزریق[1] این باکتری را از گونه‌ی آلوده به میزبان جدید انتقال دادند، اثبات شده است. نمونه‌ای بارز از این تحقیقات، موفقیت در انتقال باکتری‌های CI B-Wolbachia از پشه *Aedes albupictus* به مگس *Drosophilla simulans* بوده است. حدس زده می‌شود زمانی که ولباخیا با میزبان خود برای مدت زیادی همزیستی داشته باشد از قدرت انتقال افقی این باکتری کاسته می شود که این موضوع هنوز اثبات نشده است (۱۴). در ادامه استرین‌های ولباخیا بحث خواهد شد.

**ناسازگاری سیتوپلاسمی**

ناسازگاری حاصل ازولباخیا (استرین CI)[2]، یک ناسازگاری تولیدمثلی بین اسپرم و تخم است که به‌طور معمول در گونه های دیپلوئید منجر به مرگ زایگوت و در گونه‌های هاپلو- دیپلوئید منجر به نرزایی می‌گردد. باکتری‌ها از طریق تخم‌ها (جنس ماده) انتقال می‌یابند و تاکنون استثناهایی نیز مشاهده شده است که در موارد نادر، انتقال از طریق اسپرم

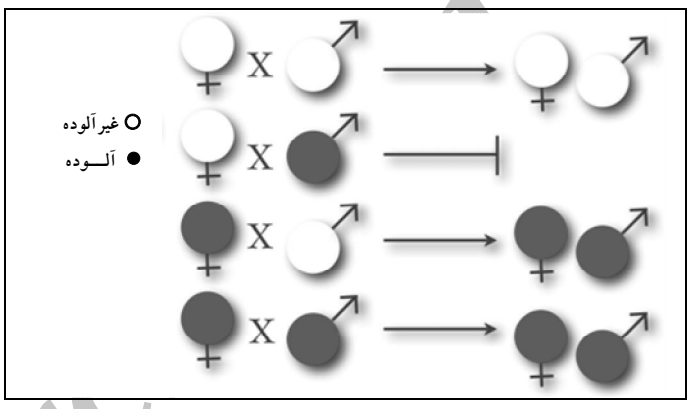
1- Microinjection
2- Cytoplasmic Incompatibility



Archive of SID

www.SID.ir

نیز صورت می‌پذیرد. CI دارای دو فرم تک سویه[1] و دوسویه[2] می‌باشد (۱۰). ناسازگاری تک سویه به‌طور معمول زمانی رخ می‌دهد که اسپرم حاصل از نر آلوده به ولباخیا با یک سلول تخم غیرآلوده تلقیح انجام دهد (تلقیح درعکس این حالت، یعنی اسپرم نر غیر آلوده با سلول تخم آلوده، کاملا سازگار است). ناسازگاری دوسویه زمانی اتفاق می افتد که هردو فرد نرو ماده به این باکتری (البته سویه های مختلف) آلوده باشند و اسپرم و تخمک حاصل از این افراد با یکدیگر کراس انجام دهند ( اگرهردو فرد به سویه های یکسانی از این باکتری آلوده باشند، تلقیح بین آن‌ها کاملاً سازگار است) (۱۰ و ۱۱). نکته‌ی قابل توجه این است که ماده‌های آلوده به این باکتری دارای نتاج بیشتری نسبت به افراد سالم هستند و از طرفی اسپرم‌های آلوده دارای قدرت رقابت بیشتری نسبت به اسپرم‌های غیرآلوده در تلقیح تخمک هستند. با توجه به این تغییرات می‌توان دریافت که این باکتری برای پراکنش هرچه بیشتر خود کنترل میزبان را در دست می‌گیرد و در آن به این منظور تغییراتی بوجود می‌آورد. به‌طورکلی، CI مکانیسمی است که این باکتری برای افزایش بقای خود بکار می‌برد، چراکه با این کار تلاقی‌هایی را که منجر به تولید ماده‌های آلوده می‌گردد، تسهیل شده ولی دیگر حالات کمتر اتفاق می‌افتد، و این به‌دلیل آن است که ولباخیا از طریق ماده آلوده به نسل بعد منتقل می‌شود و درنتیجه هرچه تعداد این افراد در جمعیت بالاتر رود، احتمال پراکنش و تکثیر این باکتری نیز افزایش می‌یابد (۱۵ و ۱۸).




**شکل ۳- قانون اصلی ناسازگاری: هنگامی که نر آلوده به ولباخیا با ماده غیرآلوده تلقیح انجام دهد، حاصل ناسازگاری است (که در گونه‌های دیپلوئید منجر به مرگ جنین و در گونه های هاپلودیپلوئید منجر به نرزایی می‌گردد) و کراس های دیگر سازگار هستند.**

### القای بکرزایی[3]

استوتامر و همکاران (۱۹۹۹) دریافتند که تیمار برخی از ماده‌های استرین‌های ماده‌زای *Trichogramma* با آنتی‌بیوتیک منجر به تغییر حالت آنها به نر زایی می‌گردد (۱۰).

1- Unidirectional
2- Bidirectional
3- PI *Wolbachia*



www.SID.ir

ولباخیا اکنون در محدوده وسیعی از زنبورهای پارازیتوئید، از جمله در جنس‌های *Trichogramma*، *Aphytis*، *Encarcia*، *Leptopilina* و *Muscidifurax* یافت شده است. کارهای بعدی صورت گرفته در این خصوص نشان داد که این تغییر حالت با باکتری‌های ولباخیا در ارتباط است. تیمارهای حرارتی و آنتی‌بیوتیکی با حذف این باکتری‌ها باعث تغییر حالت این زنبورها از ماده‌زایی به نر زایی می‌گردد. این‌که آیا باکتری‌های PI در دیگر راسته‌های حشرات غیر از بال غشائیان وجود دارند یا خیر، هنوز ناشناخته مانده است. البته گزارشی از وجود این باکتری در سرخرطومی *Naupactus tesselatus* ارائه شده است. باکتری های PI در هر دو شاخه A و B ولباخیا وجود دارند. بیشترین مطالعه مکانیسم‌های سیتوژنتیکی این باکتری در زنبور *Trichogramma* صورت گرفته است. میوز نرمال است و تغییرات در میتوز اتفاق می‌افتد. در اولین تقسیم میتوز، متراکم شدن کروموزوم در پروفاز بخوبی ایجاد می‌شود ولی در متافاز، مهاجرت کروموزوم‌ها به‌خوبی صورت نمی‌پذیرد و منجر به دیپلوئید شدن هسته می‌گردد[1](۱۵).

در خصوص تعیین مکانیسم تکثیر شدن گامت‌ها مطالعات دقیقی مورد نیاز است، اما مکانیسم احتمالی اختلال در سنتروزوم‌ها یا تشکیل رشته‌های دوکی شکل، اتصال رشته‌ای دوکی به کروموزم‌ها، یا کینتیک دوک‌ها است. گونه‌های هاپلودیپلوئید برای مور حمله قرار گرفتن توسط این باکترها سازگار شده‌اند. در گونه‌های هاپلو دیپلوئید (با تک لوکوس تعیین‌کننده جنسیت) تکثیر شدن گامت به‌طور معنی‌داری کمتر رخ می‌دهد و این به‌خاطر پاکسازی نرها از جمعیت است. به‌عبارت دیگر تکثیر شدن گامت در این حشرات رخ نمی‌دهد چرا که اگر این عمل رخ دهد، به‌جای تولید ماده‌های دیپلوئید، نرهای دیپلوئید تولید می‌شوند (۱۷).

باکتری‌های PI در جمعیت های بکرزا که ماده‌های بیشتری تولید می‌کنند، سریع‌تر از دو جنسی‌ها تکثیر می‌شوند. اگر انتقال باکتری در گونه‌ای به‌طورکامل اتفاق بیفتد، آن گونه برای این باکتری ثابت می‌شود وبکرزایی کامل رخ می‌دهد (مانند جنس *Encarsia*). هنگامی که شرایط فوق حاکم شود (استرین‌های بکرزا) این گونه‌ها بطریقه ژنتیکی از جمعیت‌های دوجنسی جدا می‌شوند و در نهایت منجر به بکرزایی غیرقابل تغییر در آن‌ها می‌گردند مانند آنچه که در مورد برخی گونه‌ها از جمله جنس نر *Encrsia formusa* رخ داده است و دیگر قابلیت جفت‌گیری را ندارند. درمقابل، جمعیت‌های *Trichogramma dieon* حالت پلی‌مرفیسم را در برابر آلودگی به استرین PI نشان می‌دهند، به‌طوری که حالت‌های متنوعی از بکرزایی و تولید مثل جنسی را نشان می‌دهند. موارد فوق احتمالاً زمانی که انتقال این باکتری کامل نیست یا کارایی ماده‌های PI به تراکم وابسته است، اتفاق می‌افتند. علاقه بسیاری به استفاده و کاربرد این باکتری در کنترل بیولوژیک به‌منظور افزایش ماده‌زایی در زنبورهای پارازیتوئید وجود دارد. القای بکرزایی در این زنبورها فوایدی در بردارد: (الف). گونه‌های بکرزا نتاج بالاتری و رشد جمعیت بیشتری دارند. (ب) در تولید کلونی و پایدار شدن آن موفق‌ترند، چرا که برای جفت‌گیری نیازی به تماس جنس نرو ماده نیست. (ج) در رهاسازی انبوهی بهای کمتری صرف می‌شود چرا که از تولید نرها ممانعت به‌عمل می‌آید. نکته مهمی که در خصوص باکتری‌های PI وجود دارد این است که آیا احتمال انتقال آن‌ها به میزبان جدید از طریق ریزتزریق وجود دارد (مانند آنچه که در مورد

1- Gammet duplication



Archive of SID

www.SID.ir

باکتری‌های CI انجام شده است) یا خیر، چرا که اینکار کارایی این باکتری‌ها را در کنترل بیولوژیک دوچندان می‌کند (۷ و ۱۷).

### ج) مونث سازی (ماده سازی)[1]

این استرین از باکتری ولباخیا از سخت پوستان گزارش شده و اخیرا در *Ostrinia furnacalis* و *Zyginidia pullula* یافت شده است. بهترین نمونه در این زمینه *Armadillidium vulgare* است که مطالعات زیادی روی آن صورت گرفته است. این باکتری در این گونه با سرکوب و ممانعت از یک غده‌ی آندروژنیک نرها رابه ماده‌ها تبدیل می‌کند (البته گونه‌های حدواسط نیز حاصل می‌شود). مکانیسم عمل این باکتری‌ها در *A. vulgare* مورد مطالعه قرار گرفته است. تست‌های استاندارد در خصوص تعیین جنسیت در این سخت پوست نشان داد که ماده‌ها هتروگامت (ماده‌ها ZW و نرها ZZ) هستند. حضور این باکتری‌ها و یا دیگر فاکتورهای مونث‌سازی با فراوانی قابل ملاحظه منجر به کاهش کروموزوم تعیین‌کننده جنسیت نر می‌گردد (W) و بنابراین، مکانیسم تعیین‌کنندهی جنسیت را تضعیف می‌کند. اثر ثانویه این عمل، تجمع ژن‌های سرکوبگر تعیین‌کننده جنسیت نر در جمعیت‌ها می‌باشد (۵ و ۱۲).

### منابع


1.Bourtzis, K. 2007. Wolbachia-induced cytoplasmic incompatibility and insect pest population control. Entomological Research, 37: 2–10.

2.Hoffman, A.A. and Turelli, M. 1988. Unidirectional in compatibility in *Drosophila simulans*: inheritance, geographic variation and fitness effects. Genetics, 119: 435–44.

3.Hoffman, A.A. Turelli, M. and Harshman, L.G. 1990. Factors affecting the distribution of cytoplasmic incompatibility in *Drosophila simulans*. Genetics, 126: 933–48.

4.Mehrabadi, M. and Bandani, A.R. 2008. Biology of Wolbachia and mechanisms of induced cytoplasmic incompatibility (CI) in insects. 23th ICE congress. Durban, South Africa.

5.O'Neill, S.L. 1989. Cytoplasmic symbiontsin Tribolium confusum. J. Invertebr.Pathol. 53:132–34.

6.Poinsot, D. Charlat, S. and Mercot, H. 2003. On the mechanism of Wolbachia-induced cytoplasmic incompatibility: confronting the models with the facts. Bioassays, 25: 259-265.

7.Presgraves, D. C. 1999. A genetic test of the mechanism of Wolbachia-Induced cytoplasmic incompatibility in drosophila. Genetics 154: 771–776.

8.Rousset, F. Bouchon, D. Pintureau, B. Juchault, P. and Solignac, M. 1992. Wolbachia endosymbionts responsible for various alterations of sexuality in arthropods. Proc. R. Soc. London Ser. B, 250: 91–98.

9.Srenier1, G., Pintureau1, B., Heddi1, A., Lassabliere1, F., Jager1, C., Louis, C. and Khatchadourian, C. 1998. Successful horizontal transfer of Wolbachia symbionts between Trichogramma wasps. Proc. R. Soc. 265: 1441-1445.

10.Stouthamer, R., Breeuwer J.A.J. and Hurst G.D.D. 1999. Wolbachia pipientis: Microbial manipulator of arthropod reproduction, Annu. Rev. Microbiol, 53: 71–102.


1- Feminizing *Wolbachia*



Archive of SID

www.SID.ir

11.Tagami, U., Doi, M., Sugiyama, K., Tatara, A. and Saito, T. 2006. Wolbachia-induced cytoplasmic incompatibility in Liriomyza trifolii and its possible use as a tool in insect pest control. Biological Control, 38: 205–209.
12.Tram, U., Fredrick, K., Werren, J.H. and Sullivan, W. 2006. Paternal chromosome segregation during the first mitotic division determines Wolbachia-induced cytoplasmic incompatibility phenotype. Cell science, 119: 3655-3663.
13.Tram, U., Ferree, P.M. and Sullivan, W. 2003. Identification of Wolbachia-host interacting factors through cytological analysis. Microbes Infect., 5: 999-1011.
14. Tram U., and Sullivan W. 2002. Role of delayed nuclear envelope breakdown and mitosis in Wolbachia-induced cytoplasmic incompatibility. Science, 296: 1124–1126.
15.Turelli, M. 1994. Evolution of incompatibility-inducing microbes and their hosts. Evolution 48: 1500–13.
16.Vavre, F., Dedeine, F., Quillon, M., Fouillet, P., Fleury, F. and Boulétreau M. 2001. Within-species diversity of Wolbachia-induced cytoplasmic incompatibility in haplodiploid insects. Evolution, 55: 1710–1714.
17.Werren, J.H. 1997. Biology of Wolbachia. Annu. Rev. Entomol. 42, 587-609.
18.Werren J.H. Zhang, W. and Guo L.R. 1995. Evolution and phylogeny of Wolbachia: reproductive parasites of arthopods. Proc.R. Soc., 251: 55–71.
19.Yen, J.H. and Barr, A.R. 1971. New Hypothesis of the cause of cytoplasmic incompatibility in *Culex pipiens* L. Nature 232: 657-658.
20.Zabalou, S., Riegler, S., Theodorakopoulou, M., Stauffer, C. Savakis, C. and Bourtzis, C. 2004. Wolbachia-induced cytoplasmic incompatibility as a means for insect pest population control. PNAS, 101: 15042–15045.

Archive of SID



www.SID.ir