

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra mikrobiologie, výživy a dietetiky



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Endosymbiotické bakterie asociované s domácími roztoči
Bakalářská práce**

Eliška Třešňáková

Výživa a potraviny

doc. Mgr. Jan Hubert, Ph.D.

© 2022 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci „Endosymbiotické bakterie asociované s domácími roztoči“ jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 22. 4. 2022

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala svému vedoucímu bakalářské práce doc. Mgr. Janu Hubertovi, Ph.D., za jeho ochotu, trpělivost a bezodkladnost při kontrole sepsaných kapitol, věcné připomínky a rovněž za jeho odborné rady a konzultace k tématu. Dále bych ráda poděkovala panu Martinu Markovičovi za pomoc při finálních úpravách.

Tato práce byla podpořena projektem číslo 22-15841K Grantové agentury České republiky (GAČR).

Endosymbiotické bakterie asociované s domácími roztoči

Abstrakt

Prachoví a skladištní roztoči (Acari) jsou pro člověka významní z hlediska jejich schopnosti produkovat alergeny. Tito roztoči vstupují do řady symbiotických vztahů s nejrůznějšími bakteriálními rody, mezi nejčastější patří intracelulární bakterie *Cardinium*, *Wolbachia* a střevní bakterie *Bartonella*. *Cardinium* je gram-negativní bakterie z kmene Bacteroidetes. Žije endosymbiotickým/endoparazitickým způsobem života a nalézá se primárně ve tkáních reprodukčních orgánů svého hostitele, což i umožňuje její vertikální přenos z matky na potomstvo. Zároveň je k nalezení v dalších somatických tkáních roztočů a pozorován byl i horizontální přenos. Napadá celé spektrum členovců (Arthropoda), včetně domácích roztočů. Řadí se mezi reprodukční parazity a ve svém hostiteli způsobuje cytoplazmatickou inkompatibilitu, partenogenezi a feminizaci. Gram-negativní bakterie *Wolbachia* se řadí do třídy Alphaproteobacteria. Jedná se rovněž o endosymbiotický/endoparazitický organismus, který se nachází téměř ve všech typech tkáních svého hostitele. Přenášena je, stejně tak jako v případě *Cardinium*, primárně vertikálně přes matku na potomstvo, ale byl pozorován i přenos horizontální. Je řazena mezi reprodukční parazity a mezi její způsoby manipulace hostitelem se řadí cytoplazmatická inkompatibilita, partenogeneze, feminizace a „male-killing“. *Bartonella* je rod gram-negativních bakterií ze třídy Alphaproteobacteria. Od té doby, kdy byla poprvé popsána v roce 1909, drtivá většina výzkumů byla zaměřených na druhy, které jsou hematotropními parazity savců (Mammalia), včetně člověka. Tyto druhy jsou přenášeny hematofágním hmyzem na finálního hostitele. Až v posledních dvou desetiletích se výzkum zaměřil i na výskyt a význam bakterie *Bartonella* u členovců, jenž se neživí krví savců, tedy i domácích roztočů. Zde její úloha, vyplývající z nedávných studií, spočívá v recyklaci dusíkatého odpadu a rozkladu sekundárních metabolitů rostlin ve střevu svého hostitele. Tato bakalářská práce poskytuje kompilaci informací o biologii a ekologii endosymbiotických bakterií *Cardinium*, *Wolbachia* a střevní bakterie *Bartonella* u skladištních a domácích roztočů.

Klíčová slova: roztoči, endosymbiotické bakterie, *Bartonella*, *Wolbachia*, *Cardinium*

Endosymbiotic bacteria associated with house mites

Abstract

Stored product and house dust mites are of medical importance for human due to their allergen production. These mites have number of symbiotic relationships with a variety of bacterial genera, the most known are intracellular parasites *Cardinium* and *Wolbachia* and gut symbiont *Bartonella*. *Cardinium* is a gram-negative bacteria from the strain Bacteroidetes. It is an endosymbiotic organism and is located in the reproductive organs tissues, which also allows its vertical transmission from mother to offspring. It can be also found in other somatic tissues of its host and horizontal transmission has been observed. Bacteria infects whole spectrum of arthropods, including mites. It is a reproductive parasite causing cytoplasmic incompatibility, parthenogenesis and feminization in its host. Gram-negative bacteria *Wolbachia* belongs to the class Alphaproteobacteria. The mode of life is endosymbiotic/endoparasitic, similar as *Cardinium*. The bacterium have been found in almost all types of somatic tissues of its host. As in the case of *Cardinium*, it is primarily transmitted vertically through mother to offspring, but horizontal transmission has also been observed. It is considered a reproductive parasite and its methods of host manipulation include cytoplasmic incompatibility, parthenogenesis, feminization and „male-killing“. *Bartonella* is a genus of gram-negative bacteria in the class Alphaproteobacteria. Since it was first described in 1909, the majority of researches has focused in species that are hematotropic parasites of mammals, including humans. These species are transmitted by hematophagous insects to the final host. Only in the last two decades has the research focused in the occurrence and significance of the bacteria in arthropods that do not feed on the blood of mammals, hence the domestic mites. Based on recent studies, its role is to recycle nitrogenous waste and to degrade the secondary plant metabolites in gut of its host. This thesis provides a review of the occurrence, biology and ecology of *Cardinium*, *Wolbachia* and *Bartonella* in stored product and house mites.

Keywords: mites, endosymbiotic bacteria, *Bartonella*, *Wolbachia*, *Cardinium*

Obsah

1 Úvod.....	I
2 Cíl práce.....	II
3 Definice pojmů používaných v této bakalářské práci	III
4 Literární rešerše	IV
4.1 Skladištní a prachoví roztoči.....	IV
4.2 Bakteriální rozmanitost v roztočích (Acari)	VIII
4.3 <i>Candidatus Cardinium hertigii</i>	IX
4.3.1 Fylogenetické rozdělení.....	X
4.3.2 Morfologie a lokalizace v hostiteli	X
4.3.3 Spektrum hostitelů	XI
4.3.4 Přenos bakterie.....	XII
4.3.5 Fenotyp a způsob manipulace hostitelem.....	XII
4.4 <i>Wolbachia pipientis</i>	XIV
4.4.1 Fylogenetické rozdělení.....	XIV
4.4.2 Morfologie a lokalizace v hostiteli	XV
4.4.3 Spektrum hostitelů	XV
4.4.4 Přenos bakterie.....	XVI
4.4.5 Fenotyp a způsob manipulace hostitelem.....	XVI
4.5 <i>Bartonella</i>	XVIII
4.5.1 Fylogenetické rozdělení.....	XVIII
4.5.2 Morfologie a lokalizace v hostiteli	XIX
4.5.3 Spektrum hostitelů	XIX
4.5.4 Přenos bakterie.....	XX
4.5.5 Fenotyp a způsob manipulace s hostitelem	XXI
5 Závěr	XXV
6 Seznam literatury.....	XXVI

1 Úvod

Řád roztoči (Acari) se řadí do třídy pavoukovci (Arachnida), podkmen klepítkatci (Chelicerata), kmen členovci (Arthropoda) (Chaisiri et al. 2015). Přestože bylo popsáno téměř 48 200 druhů roztočů (Halliday et al. 2000), má se za to, že jich na světě existuje až půl milionu (Kettle 1984). Domácí roztoči obývají všechna prostředí spojená s člověkem, jako například domy, nábytek či sklady potravin (Spieksma 1997). Řád roztoči (Acari) je jedna z největších a nejvíce biologicky různorodých skupin ze třídy pavoukoců (Arachnida) (Evans 1992). Roztoči jsou také často přehlíženými vektory onemocnění v porovnání s klíšťatovci (Ixodida) či s jiným hematofágním hmyzem, ačkoli u jedinců vyskytujících se v přítomnosti obratlovců (Vertebrata) byla nalezena řada patogenních bakterií, a to konkrétně u nadčeledí: Dermanyssoidea, Acaroidea, Cheyletoidea a Trombiculoidea. Z důvodu její významnosti pro lidské zdraví, se nejvíce výzkumů zaměřuje ve spojitosti s roztoči na bakterii *Orientia tsutsugamushi*, která je původcem onemocnění křovinný tyfus. Tato bakterie z řádu Rickettsiales se nachází u larev roztočů řádu Trombiculidae (Chaisiri et al. 2015). Roztoči jsou rovněž potencionálními vektory a rezervoáry některých patogenních bakterií hospodářských zvířat (Chaisiri et al. 2015). Například bakterie *Erysipelothrix rhusiopathiae*, původce onemocnění erysipel, a *Salmonella gallinarum*, způsobující slepičí tyfus, byly nalezeny v krev sajícím parazitickém roztoči čmelíku kuřím (*Dermanyssus gallinae*) (Chirico et al. 2003).

Roztoči vstupují do řady symbiotických vztahů s jinými organismy, mnohdy jsou hostiteli více než jednomu druhu endosymbiotických organismů najednou (Zhu et al. 2018). Pojem symbióza byl poprvé použit Antonem de Barym v roce 1879 jako trvalý vztah mezi dvěma nebo více odlišnými organismy po alespoň určité části jejich životního cyklu. Endosymbióza je speciální typ symbiózy, kdy se jeden organismus, většinou prokaryotní, nachází uvnitř těla druhého organismu. V některých případech je prokaryotní organismus izolován přímo v eukaryotní buňce jejich hostitele a nemůže být kultivován v běžných laboratorních podmínkách (Gil et al. 2004).

Hmyz (Insecta) je jedna z nejvíce rozmanitých skupin organismů, předpokládá se, že 15–20 % všech hmyzích zástupců žije v symbiotickém vztahu s bakteriemi (Buchner 1965). V případě členovců (Arthropoda) je toto číslo dokonce vyšší, více než 30 % zástupců tohoto kmene je osidlováno různorodými bakteriemi, které s největší pravděpodobností ovlivňují jejich životní projevy (Duron et al. 2008a). Endosymbiotické organismy mohou poskytovat esenciální živiny, ochranu před patogeny či napomáhat s přizpůsobením ke změnám okolního prostředí. Mezi endosymbiotické bakterie řadíme rovněž reprodukční parazity, jako jsou například bakterie *Wolbachia*, *Cardinium*, *Spiroplasma* a *Bartonella*, které mají schopnost manipulovat s reprodukčním fenotypem hostitele s využitím cytoplazmatické inkompatibility, partenogeneze či feminizace (Zhu et al. 2018).

V mé bakalářské práci se zaměřím na bakteriální endosymbiotické bakterie prachových a skladištních roztočů, které běžně nalezneme v našich domovech či skladech užitkových rostlin a potravin.

2 Cíl práce

Cílem této bakalářské práce bylo vytvořit literární rešerši popisující endosymbiotické bakterie skladištních a prachových roztočů a vliv těchto bakterií na fitness a životní projevy roztočů vyskytujících se ve člověkem vytvořených habitech.

3 Definice pojmů používaných v této bakalářské práci

Cytoplazmatická inkompatibilita = Spermie od nakaženého samce je inkompatibilní s vajíčkem samice, která není infikována stejnou skupinou bakterie, z tohoto spojení se tak nevyvinou noví jedinci a embryo zaniká (Werren et al. 2008).

Feminizace = Způsobení nerovnováhy v poměru samců a samic u infikovaných hostitelů. Tato nerovnováha je výsledkem přeměny geneticky předurčených samců v plnohodnotné samice, čímž si bakterie zajišťuje přenos na následující generaci (Werren et al. 2008).

„male-killing“ = Výrazná převaha samičích potomků nad samčími, zapříčiněnou bakteriálně vyvoláním úhynem samčích embryí (Schneider et al. 2012).

Partenogeneze = Vývin nového jedince z neoplovněného samičího vajíčka samčí pohlavní buňkou. U roztočů se vykytuje arrhenotokie, kdy se z neoplovněných vajíček vyvíjejí samci (Werren et al. 2008).

4 Literární rešerše

4.1 Skladištní a prachoví roztoči

Taxonomicky můžeme rozdělit skupiny roztočů, které nalezneme v prachu lidských obydlí, do tří nadčeledí: Glycyphagoidea, Acaroidea, Analgoidea. Právě v těchto třech taxonech se nachází drtivá většina významných druhů roztočů z hlediska produkce alergenů. Každá z těchto nadčeledí je asociována s určitými živočichy. Glycyphagoidea jsou převážně spojeny se savci, Acaroidea s hmyzem, ptáky a savci a Analgoidea téměř jen s ptáky. Tato sdružení přivedla nezávisle zástupce každé nadčeledi do kontaktu s lidmi a jejich domovy prostřednictvím aktivit jejich antropofilních hostitelů. Právě touto cestou došlo k posunům stanovišť na prach domácností (Colloff 2009).

Prachoví roztoči jsou s člověkem asociováni více než jakýkoliv jiný volně žijící živočich. Tito roztoči se živí mikroskopickými houbami, bakteriemi a starými lidskými pokožkovými buňkami, které se nachází v prachu domácností. Enzymy produkované trávicí soustavou roztočů jsou silným alergenem vyvolávajícím astmatické záchvaty či jiné alergické reakce, a to hlavně u osob, které trpí atopií, to znamená, že mají genetickou predispozici k alergickým reakcím (Colloff 2002). Většina alergenů jsou biochemicky aktivní molekuly a zahrnují enzymy, inhibitory enzymů a proteiny zapojené v mezibuněčných transpotech, regulačních procesech, buněčných a tkáňových strukturách. Enzymatická povaha mnoha alergenů nalezených v prachu domácností nám napovídá, že jejich nejvýznamnějším zdrojem je trávicí systém prachových roztočů. Trávicí systém roztočů je v porovnání s trávicím systémem savců neefektivní a je částečně nitrobuňčný. Relativně velké množství enzymů, které by se v organismech s mimobuněčným trávením rozložilo a částečně obnovilo, je tak roztoči vylučováno do domácího prostředí (Colloff 2009). Celosvětově nejvíce rozšířenými druhy prachových roztočů, které často stojí za vyvoláním alergických reakcí u člověka, jsou: *Dermatophagoides farinae*, *Dermatophagoides pteronyssinus*, *Euroglyphus maynei* a *Blomia tropicalis* (Arlian et al. 2002).

Skladištní roztoči jsou častými škůdci nacházející se ve skladech obilí. Největší riziko vyplývající z přítomnosti roztočů je rovněž produkce alergenů, která může ohrozit nejen pracovníky, kteří přicházejí do styku se skladovaným obilím a moukou, ale může mít vliv i na zdraví populace, která kontaminované výsledné produkty konzumuje (Arlian 2002). Mezi další negativní vlivy skladištních roztočů se řadí jejich konzumace skladovaného obilí či semen. Roztoči fungují také jako vektory pro mikroorganismy, mnohé z nich jsou toxigenní, jejich přenos do skladovaných produktů představuje tak další riziko kontaminace potravin (Hubert et al. 2004). Mezi nejčastěji vyskytující druhy skladištních roztočů se řadí: *Acarus siro*, *Tyrophagus putrescentiae*, *Tyrolichus casei*, *Aleuroglyphus ovatus*, *Lepidoglyphus destructor*, *Carpoglyphus lactis* (Erban & Hubert 2008).

Symbiotické nebo výživové vztahy mezi roztoči a mikroskopickými organismy jsou považovány za hlavní důvod přežití domácích roztočů v prostředí blízkosti člověka. Přesný princip, kterým je toho docíleno, má dvě hypotézy. Za prvé, domácí roztoči mohou buď přímo trávit strukturní proteiny (keratin, elastin a kolagen), druhá možnost je, že konzumují a/nebo interagují s mikroorganismy, jenž se rovněž vyskytují v prachu domácností a metabolizují tyto proteiny (Colloff 2009). Hubert et al. (2019b) podpořili druhou teorii, když identifikovali mikroorganismy *Kocuria*, *Staphylococcus*, *Aspergillus* a *Saccharomyces* možnými zdroji živin pro zkoumané druhy prachových roztočů *Dermatophagoides pteronyssinus* a *Dermatophagoides farinae*. Domácí roztoči mají také schopnost využít živiny z bakterií nebo mikroskopických hub získaných rozrušením jejich buněčné stěny za pomoci bakteriolytické/lysozymální aktivity (Erban & Hubert 2008).

Složení symbiotických mikroorganismů se u jednotlivých druhů roztočů liší (Lee et al. 2019). Dle Lee et al. (2019), kteří pozorovali odlišnosti v mikrobiotě prachových roztočů *Dermatophagoides farinae* a *Dermatophagoides pteronyssinus* a skladištního roztoče *Tyrophagus putrescentiae*, mohou tyto odlišnosti v zastoupení mikroorganismů ovlivňovat schopnost roztoče vyvolat alergickou reakci.

Tabulka č.1: Přehled významných skladištních a prachových roztočů dle Erban & Hubert (2008)

Čeleď	Druh roztoče	Český název	Význam	Popsal
Acaridae		skladokazovití	skladištní roztoči	
	<i>Acarus gracilis</i>	skladokaz štíhlý [#]		Hughes, 1957
	<i>Acarus siro</i>	skladokaz moučný ^{#,*} roztoč moučný [*]		Linné, 1758 [#] Linnaeus, 1758 [*]
	<i>Aleuroglyphus ovatus</i>	skladokaz oválný [#]		(Troupeau, 1879)
	<i>Rhizoglyphus robini</i>	kořenohub Robinův [#] roztoč kořenový [*]		Claparède, 1869
	<i>Sancassania berlesei</i>	kořenohub Berlesův [#]		(Michael, 1903)
	<i>Tyroborus lini</i>			Oudemans, 1924
	<i>Tyrophagus casei</i>	sýrohub obecný [#] roztoč sýrový ^{†,*}		Oudemans, 1910
	<i>Tyrophagus neiswanderi</i>	sýrohub Neiswanderův [#]		Johnson & Bruce, 1965
	<i>Tyrophagus putrescentiae</i>	sýrohub zhoubný [#] roztoč zhoubný ^{†,*}		(Schrank, 1781)
Aeroglyphidae			skladištní roztoč	
	<i>Aeroglyphus robustus</i>			(Banks, 1906)
Carpoglyphidae		mlékohubovití	skladištní roztoči	
	<i>Carpoglyphus lactis</i>	mlékohub obecný [#] roztoč mlékohub [*] roztoč mléčný [*]		(Linné, 1767) [#] (Linnaeus, 1758) [*]
	<i>Carpoglyphus passularum</i>			Robin, 1869
Chortoglyphidae			skladištní roztoč	
	<i>Chortoglyphus arcuatus</i>	roztoč slámový [§]		(Troupeau, 1879)

Pokračování tabulky č. 1

Čeleď	Druh roztoče	Český název	Význam	Popsal
Echimyopodidae			prachový roztoč	
	<i>Blomia tropicalis</i>			van Bronswijk & de Cock, 1974
Glycyphagidae		peříčkovcovití	skladištní roztoči	
	<i>Glycyphagus domesticus</i>	peříčkovec domácí ^{#,*} roztoč domácí ^{‡,*}		(De Geer, 1778) [#] (de Geer, 1778) [*]
	<i>Lepidoglyphus destructor</i>	peříčkovec zhoubný ^{#,*} roztoč ničivý ^{‡,*}		(Schrank, 1781)
Pyroglyphidae		prachovkovití	prachoví roztoči	
	<i>Dermatophagoides farinae</i>	prachovka americká [#] roztoč postelový [*] roztoč domácí [*] americký roztoč z prachu [*]		Hughes, 1961
	<i>Dermatophagoides pteronyssinus</i>	prachovka prachová [#] evropský roztoč z prachu [*]		(Trouessart, 1898) [#] Trouessart, 1897 [*]
	<i>Euroglyphus maynei</i>	prachovka holubí [#]		Cooreman, 1950 [#] (Cooreman, 1950) [*]

Legenda: # Kůrka (2005), * Stejskal (2004); § Haragsim (2005); ‡ česká synonyma, která Antonín Kůrka (2005) nedoporučuje používat.

4.2 Bakteriální rozmanitost v roztočích (Acari)

Roztoči (Acari) jsou spojovány s 85 bakteriálními rody, patřících do 25 řádů a 7 kmenů. Nejčastěji vyskytující se bakterie u roztočů jsou *Cardinium*, *Wolbachia*, *Orientia*, následující druhy *Bartonella*, *Anaplasma* a *Rickettsia* (Chaisiri et al. 2015).

Symbiotické organismy mohou být obligátní nebo fakultativní, žijí uvnitř či vně hostitelské buňky, ovlivňují svého hostitele pozitivně, negativně anebo nemají rozeznatelný fenotyp (Chaisiri et al. 2015). Některé symbiotické bakterie mohou být prospěšné pro svého hostitele v určitých podmínkách, ale při změně těchto podmínek začnou ti samí jedinci působit negativně (Hoy & Jeyaprakash 2008).

Typy vztahů mezi roztoči a bakteriemi mohou být rozděleny do následujících čtyř skupin: 1) požitá bakterie; 2) střevní symbionti; 3) parazité nebo symbiotické organismy; 4) patogenní bakterie (Hubert et al. 2016a)

Cardinium a *Wolbachia* jsou významnými endosymbiotickými bakteriemi u celé řady roztočů, včetně skladištních a prachových druhů. Mají schopnost manipulovat s reprodukcí roztočů a tím hrát velkou roli v jejich životním cyklu (Chaisiri et al. 2015). *Bartonella* na druhé straně je považována za patogenní organismus pro celou řadu savců, včetně člověka a využívá členovce jako vektory pro svůj přenos (Kosoy et al. 2012).

Princip vztahů nejen mezi roztoči a jejich bakteriálními symbionty je složitá problematika, kdy nelze organismy mnohdy označit jedním definovaným pojmem. Některé druhy bakterií mohou mít navíc k hostiteli mutualistický a parazitický vztah zároveň. Důležité je rovněž zmínit, že symbióza není vždy rovnoměrný vztah, kdy obě zúčastněné strany prosperují stejným dílem. Jeden organismus z tohoto vztahu obvykle prosperuje více, někdy mnohdy mnohem více než druhý. Tyto situace jsou často pozorovány při endosymbióze mezi hmyzem (Insecta) a mikroorganismy (Ishikawa 2003). Bakterie *Wolbachia* je výstižným příkladem, kdy její mutualistický vztah vychází z toho, že ve svém hostiteli zvyšuje odolnost stimulováním imunitního systému a zároveň vyvolává antioxidační odpověď organismu, čímž se podílí na udržení redoxní rovnováhy (Zug a Hammerstein 2015), ale je současně označována za reprodukčního parazita, který manipuluje s reprodukcí hostitele ve prospěch svého přenosu (Werren 1997).

Pro jejich význam a rozšíření mezi roztoči se budu v následujících kapitolách mé bakalářské práce podrobněji zabývat bakteriálními endosymbiotickými bakteriemi *Cardinium* a *Wolbachia* a střevní bakterií *Bartonella*.

4.3 *Candidatus Cardinium hertigii*

Bakterie *Cardinium* je nedávno objevená skupina organismů vytvářející nový monofyletický taxon, který spadá do kmene Bacteroidetes. Žije symbiotickým způsobem života a je schopna manipulovat s reprodukčním systémem jejich hostitele nejrůznějšími způsoby (Breeuwer et al. 2012). Většina výzkumů zaměřené na parazity reprodukčního systému se v předchozích letech soustředila především na bakterii *Wolbachia*, důvodem bylo hlavně její široké rozšíření mezi členovci (Arthropoda), spolu s jejími významnými schopnostmi manipulovat s reprodukcí hostitele. Objev bakterie *Cardinium* je velmi zajímavý, protože není příbuzná bakterií *Wolbachia*, přesto vykazuje pozoruhodnou shodu ve fenotypu (Breeuwer et al. 2012).

Cardinium byla poprvé pozorována v buněčných kulturách klíštěte *Ixodes scapularis* jako neznámý intracelulární prokaryotní organismus tyčinkového tvaru, s řadou trubiček vybíhající z cytoplazmatické membrány (Kurti et al. 1996). V roce 2001 byly podobné symbiotické bakterie dle Weeks et al. (2001) popsány jako organismy manipulující s reprodukčním systémem členovců (Arthropoda), jelikož způsobovaly feminizaci u roztoče *Brevipalpus obovatus*, dle Zchori-Fein et al. (2001) způsobovaly také partenogenezi u parazitoidních vos *Encarsia pergandiella*. A poněvadž genová sekvence 16S rRNA těchto bakterií vykazovala 96% až 98% podobnost mikroorganismům nalezených v buněčných kulturách klíštěte, byly klasifikovány do kmene Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides (CFB) (Nakamura et al. 2009).

Následně vyšlo najevo, že bakterie v této skupině vyvolávají cytoplazmatickou inkompatibilitu (CI) (Hunter et al. 2003). Postupně se tedy tyto bakterie v dřívějších studiích začaly označovat pojmy CFB či organismy podobné cytofágům, dokud Zchori-Fein et al. (2004) nenavrhl vědecký název *Candidatus Cardinium hertigii*. Od té doby jsou pro zjednodušení bakterie označovány jako *Cardinium* (Nakamura et al. 2009).

Noel & Atibalentja (2006) našli bakterii podobnou *Cardinium* u hlístic parazitujících na rostlinách, a to konkrétně u druhů: *Globodera rostochiensis*, *Heterodera goettingiana* a *Heterodera glycines*. Fylogenetická analýza 16S rRNA a gyrB genu bakterie nalezené u *Heterodera glycines* odhalila 93% a 81% sekvenční shodu s homologními geny nalezených u *Candidatus Cardinium hertigii*. Tudíž pro endosymbiotické bakterie hlístic *Heterodera glycines* byl jimi navržen vědecký název *Candidatus Paenicardinium endonii*.

4.3.1 Fylogenetické rozdělení

Nakamura et al. (2009) rozdělil bakterie podobné *Cardinium* do tří monofyletických skupin na základě jejich rozdílného sekvenování 16S rRNA genu a sekvenování amonokyselin pomocí genu GyrB. Skupina A, která se dříve nazývala *Cardinium* a byla nalezena u vos *Encarsia*, infrařádu Fulgoromorpha (ang. planthoppers), roztočů (Acari) a celé řady dalších členovců (Arthropoda). Skupina B, dříve nazývaná *Candidatus Paenicardinium endonii* a vyskytující se u hlístic parazitujících na rostlinách. Nakonec skupina C, jejíž zástupci se nacházejí u pakomárů *Culicoides*.

Dle výsledků tohoto sekvenování Nakamura et al. (2009) rovněž navrhl jednotný druhový název *Candidatus Cardinium hertigii* pro všechny tři skupiny. Jelikož obecně se má za to, že 3% odlišnost v sekvenování 16S rRNA genu je nezbytná pro určení specifity bakterie k určitému druhu hostitele. V případě *Cardinium* nejvyšší množství substitucí 16S rRNA genu bylo 7,2 % mezi bakteriemi získaných z vos *E. pergandiella*, tedy zástupců ze skupiny A a zástupci skupiny B, dříve nazývaných *Paenicardinium*. Tato hodnota je srovnatelná s rozdílnou sekvencí 16S rRNA genu dalších druhů endosymbiotických bakterií, například *Wolbachia pipientis*, *Buchnera aphidicola*, *Carsonella ruddii*, *Portiera* a *Termblaya*. Tudíž i v tomto případě je vhodné navržené monofyletické skupiny klasifikovat v rámci jednoho druhu (Nakamura et al. 2009).

4.3.2 Morfologie a lokalizace v hostiteli

Dle Kitajima et al. (2007) má *Cardinium* tvar oválný či eliptický, dosahuje velikosti až 4–5 µm na délku a 0,5–1 µm na šířku. Buňka bakterie je uzavřena plazmatickou membránou a tenkou gram-negativní buněčnou stěnou, obsahuje také malé ribozomy a fibrilární DNA, tak jako ostatní prokaryota. Typické pro *Cardinium* je její nevšední struktura, která je charakteristická přítomností svazku tenké trubkovité struktury, připomínající mikrotubuly, uspořádané kolmo k boční části těla bakterie. Funkce této struktury zůstává prozatím neznámá (Kitajima et al. 2007).

Bakterie se přímo nachází v cytoplazmě napadené hostitelské buňky (Kitajima et al. 2007), tím se liší od bakterie *Wolbachia*, kterou nalezneme oddělenou od cytoplazmy hostitele membránově vytvořenou vakuolou (Louis & Nigro 1989).

Cytologické výzkumy ukázaly, že *Cardinium* nalezneme převážně ve tkáních reprodukčních orgánů hostitele, a to především uvnitř folikulů a sesterských buněk (Matalon et al. 2007). V případě blanokřídlých (Hemiptera) se bakterie nacházela i na povrchu bakteriocytů molice (Aleyrodoidea) *Bemisia tabaci* (Skaljic et al. 2010) a v tukovém tělesu a slinných žlázách kříška (Cicadellidae) *Scaphoideus titanus* (Sacchi et al. 2008). U roztočů rodu *Brevipalpus* je rozmístění bakterie *Cardinium* naprosto odlišné, *Cardinium* byla nalezena ve všech tkáních těchto roztočů, například v pokožkových buňkách, svalech, tkáních oka a trávicího systému, nervových buňkách, tukové tkáni, buňkách trachejí, vaječnicích, vajíčkách, ale dokonce i v částech těla jako jsou nohy a palpy (Kitajima et al. 2007). Zda se tato zvláštnost vyskytuje pouze u rodu *Brevipalpus* nebo je obecnou charakteristikou pro ostatní druhy roztočů není zatím prozkoumáno (Breeuwer et al. 2012).

4.3.3 Spektrum hostitelů

Výskyt *Cardinium* byl pozorován u několika řádů z podkmene šestinohých (Hexapoda): blanokřídlí (Hymenoptera), polokřídlí (Hemiptera), zde řadíme i stejnokřídlé (Homoptera), dvoukřídlé (Diptera), dále také u některých řádů z podkmene klepítkatci (Chelicerata): pavouci (Araneae), klíš'atovci (Ixodida), čmelíkovci (Mesostigmata), sametkovci (Prostigmata) (Chang et al. 2010). *Cardinium* je hojně rozšířena mezi členovci a zdá se, že je její výskyt častější u pavoukoců (Arachnida) v porovnání s ostatními druhy hmyzu (Breeuwer et al. 2012). Dle Nakamura et al. (2009) byl značný výskyt *Cardinium* zaznamenán u infrařádu Fulgoromorpha (planthoppers), kdy u 47,4 % z testovaných jedinců byla detekována tako bakterie, dále u čeledi sviluškovití (Tetranychidae) 40,9 % a pakomárce (Culicoides) 16 %. Rovněž vysoká četnost výskytu byla pozorována u roztočů (Acari) 31,6 % (Week et al. 2003) a pavouků (Araneae) 22 % (Duron et al. 2008b).

4.3.3.1 Výskyt u roztočů (Acari)

Bakterie *Cardinium* byla nalezena u 45 druhů roztočů, které náležely do 3 řádů a 14 čeledí. Nejčastěji je její přítomnost popisována v souvislosti s čeledí Tetranychidae, dále se vyskytovala u více než jednoho druhu roztoče čeledí Phytoseiidae, Acaridae, Glycyphagidae, Pyroglyphidae a Tenuipalpidae (Zhang et al. 2016). Dle Erban et al. (2020) je extrémně rozšířená v prachovém roztoči *Dermatophagoides farinae* (92–99 % infikovaných jedinců) a častější výskyt byl u samic v porovnáním se samci.

Podrobnější výskyt *Cardinium* u skladištních a prachových roztočů je k nalezení v příložené tabulce č. 2.

4.3.3.2 Způsob identifikace *Cardinium* v hostiteli

Cardinium nelze kultivovat mimo hostitelskou buňku (Zhang et al. 2016). Její výskyt ale i dalších dědičných bakterií je běžně určován polymerázovou řetězovou reakcí (PCR), pomocí více či méně specifických párů primerů. Nejčastěji využívaným nástrojem této reakce v bakteriálních studiích je 16S rRNA gen (Breeuwer et al. 2012). Přehled detekčních primerů je k nalezení v tabulce č.3.

Obecně je však screening založený na PCR u *Cardinium* i dalších dědičných bakterií náchylný k řadě úskalí. Vysoká specificita primerů se vyhne amplifikaci kontaminujících bakterií, která by mohla vyústit ve falešně pozitivní výsledek. Nevýhodou této specificity jsou naopak i falešně negativní výsledky, které jsou způsobeny, pokud má *Cardinium* nebo jí příbuzné bakterie lehce odlišné sekvence genu, než na které jsou zaměřeny námi zvolené primery (Breeuwer et al. 2012).

Mezi další faktory způsobující nejistotu o stavu infekce hostitele patří nestálá hustota výskytu bakterií v napadené tkáni a jejich odlišné rozložení mezi spektrem hostitelů, rovněž ale i odlišné podmínky mezi laboratořemi. Jedním ze způsobů, jak tento problém vyřešit, je použití rozdílných primerových setů pro stejný gen (Breeuwer et al. 2012).

4.3.4 Přenos bakterie

Vztah mezi symbiotickým organismem a hostitelem často záleží na způsobu přenosu symbionta. Pokud je symbiotický organismus přenášen vertikálně, tedy z rodičů na potomky, neměl by mít negativní účinek na hostitele, jelikož s úbytkem hostitelské populace, způsobené symbiontem, by se snížila četnost samotného organismu (Lipsitch et al. 1995). Pro symbionta je tak výhodnější zlepšit kondici hostitele. U vertikálně přenášených symbiontů je předpoklad vývoje mutualistických vztahů s hostitelem. Pokud je organismus přenášen vertikálně pouze skrz samice, může zvýšit svou četnost manipulací s reprodukcí hostitele (Werren & O'Neill 1997).

Výskyt občasného horizontálního přenosu, může mít vliv na vztah mezi hostitelem a symbiotickým organismem, jelikož i jedinci se silným negativním efektem na kondici hostitele se tímto způsobem udrží v populaci (Lipsitch et al. 1995). Horizontální přenos může mít rovněž za následek infekci více symbiotických organismů u jednoho hostitele, v některých těchto případech je za následek soutěž mezi symbionty, která vyústí ve zvýšenou virulenci s následkem vyšší patogenity (van Baalen & Sabelis 1995).

Stejně jako u ostatních intracelulárních mikroorganismů, má se za to, že bakterie *Cardinium* je přenášená vertikálně, skrz cytoplazmu vajíček z matky na potomky. Toto tvrzení je založeno na faktu, že *Cardinium* nalezneme v cytoplazmě reprodukčních orgánů. Tímto se neliší od jiných intracelulárních symbiontů, například *Wolbachie* (Breeuwer et al. 2012).

Groot (2006) studoval přenos *Cardinium* mezi blízkými příbuznými roztoči rodu *Brevipalpus*, kdy porovnával fylogenezi symbiotických bakterií a hostitele s využitím bakteriálního gyr B genu a hostitelského mitochondriálního genu cytochromoxidázy I. I přes většinovou shodu v sekvenci genů, zde byly pozorovány četné neshody, které by ukazovaly na výskyt horizontálního přenosu bakterií v rámci rodu, ale i mezi nimi. Zároveň pozoroval dvojité i trojitě infekce skupin *Cardinium*, což indikuje horizontální přenos mezi rody roztoče (Groot 2006).

Přítomnost bakterie v somatických tkáních, především ve slinných žlázách a zažívacím systému, rovněž umožňuje horizontální přenos (Breeuwer et al. 2012).

4.3.5 Fenotyp a způsob manipulace hostitelem

Cardinium je považována za reprodukčního parazita (Harris et al. 2010). Bylo pozorováno, že způsobuje cytoplazmatickou inkompatibilitu (CI) u roztoče *Estetramychus suginamensis* (Gotoh et al. 2007), *Bryobia sarothamni* (Ros & Breeuwer 2009) a roztoče drůbeže *Dermanyssus gallinae* (De Luna et al. 2007). Dále partenogenezi u červců (Coccoidea) (Provencher et al. 2005), feminizaci u roztoče *Brevipalpus phoenicis* (Groot & Breeuwer 2006), s její infekcí byla zároveň zaznamenána i zvýšená plodnost hostitele (Weeks & Stouthamer 2004).

Pozorované reprodukční fenotypy připisované *Cardinium* jsou překvapivě podobné těm, které jsou pozorovány u hostitelů bakterie *Wolbachia* (Harris et al. 2010). Chigira & Miura (2005) pozorovali výskyt *Cardinium* u roztoče

Brevipalpus californicus, kdy nakažené samice produkovaly téměř jen samičí potomstvo, kdežto jedinci, na které byla aplikována antibiotika a bakterie u nich tak nadále nebyla přítomna, měli za potomstvo ze 78 % samce.

4.4 *Wolbachia pipientis*

Bakterii *Wolbachia* poprvé popsal Hertig a Wolbach v roce 1924 jako intracelulární organismus podobný bakterii *Rickettsia* v pohlavních buňkách komára *Culex pipiens*, v roce 1936 byla Hertigem pojmenována *Wolbachia pipientis*. Od jejího objevu v první polovině 20. století byla *Wolbachia* nalezena v překvapivě širokém rozmezí hostitelských druhů, převážně patřících do kmene členovců (Arthropoda) (Schneider et al. 2012).

Rod *Wolbachia* patří do čeledi Anaplasmataceae, řádu Rickettsiales, třída α -Proteobacteria (Dumler et al. 2001), *Wolbachia pipiens* je jediný druh spadající do tohoto rodu, proto je převážně tato bakterie nazývána jen jejím rodovým jménem (Schneider et al. 2012).

4.4.1 Fylogenetické rozdělení

Na základě sekvence bakteriálního genu 16S rRNA, genu *ftsZ* a genu kódující vnější povrch proteinu WSP byla infekce bakterií *Wolbachia* rozdělena do osmi skupin: A - H (Lo et al. 2002). Infekce způsobené skupinami A, B a E jsou primárně spojovány se členovci (Arthropoda), kdežto skupiny C a D se nacházejí u hlístic (Nematoda) (Lo et al. 2007). Mezi skupiny objevené v pozdější době patří F, nacházející se u členovců (Arthropoda) a hlístic (Nematoda) (Lo et al. 2007), G vyskytující se u pavouků (Araneae) (Rowley et al. 2004) a skupina H u termitů (Isoptera) (Bordenstein & Rosengaus 2005). V nedávné době Ros et al. (2009) navrhl vytvoření dalších tří skupin: I nalezené u blech (Siphonaptera); J u spirur (Spirurida) a hlístic (Nematoda), nakonec K u sametkoců (Prostigmata) a roztočů (Acari).

V poslední době se však začalo debatovat o přesnosti nejnověji objevených skupin, jelikož analýza více lokusů založená na systému typizace multilokusové sekvence (MLST) ukázala, že doteď využívaný *wsp* lokus není vhodný pro určování skupin bakterie, protože je ovlivněn vysokými rekombinačními frekvencemi a silným diverzifikačním výběrem, čímž nesprávně vyhodnocuje nové bakteriální skupiny (Schneider et al. 2012). Dle Baldo & Werrena (2007) by i skupina G měla být vyřazena, v novějších fylogenetických analýzách se tedy uvádí rozdělení bakterie *Wolbachia* do sedmi skupin: A, B, C, D, E, F, H (Gerth et al. 2014).

4.4.2 Morfologie a lokalizace v hostiteli

Wolbachia je intercelulární gram-negativní bakterie (Schneider et al. 2012), má tvar koku či bacilu velikosti mezi 0,8–1,5 μm (Hertig 1936). Je obklopena třemi membránami, přičemž ta nevdálenější od mikroorganismu tvoří útvar podobný vakuole, který je určený každé jednotlivé bakterii zvlášť (Louis & Nigro 1989).

Přestože je bakterie *Wolbachia* přenášena vertikálně, z matky na potomky, nevyskytuje se pouze v reprodukčních orgánech hostitele (Schneider et al. 2012). Vyskytuje se všech typech tkání, například ve svalech, trávicím systému, mozku, tělesném tuku nebo slinných žlázách larev (Clark et al. 2005), v pohlavních žlázách infikovaného hostitele mají však vyšší četnosti výskytu, právě z důvodu způsobu jejich přenosu (Clark & Karr 2002).

Výskyt *Wolbachia* v hostiteli lze dokázat mnoha způsoby (Schneider et al. 2012), Hertig (1936) ukázal, že jsou lehce pozorovatelně s použitím Giemsova barviva, dále bylo v průběhu let pro detekci bakterie využíváno fluorescenční barvivo DAPI (4',6-diamidin-2-fenylindol) (O'Neill & Karr 1990). Nejpřesnější současně využívanou metodou detekce je použití vysoce citlivé polymerázové řetězové reakce (PCR). Nevýhodou této metody je však nutnost použití dalších doplňujících metod jako jsou hybridizace DNA či sekvenční analýza, aby se předešlo chybným výsledkům nebo kontaminaci (Schneider et al. 2012). Přehled detekčních primerů vyžívaných při PCR reakcích je k nalezení v tabulce č.3.

4.4.3 Spektrum hostitelů

Analýzy provedené metodou PCR ukázaly, že okolo 20 % členovců je infikováno bakterií *Wolbachia* (Werren et al. 1995). Byla nalezena u 23,3 % jedinců octomilky obecné (*Drosophila melanogaster*) (Clark et al. 2005), 23 % z 39 druhů zástupců štěnicovitých (Cimicidae) (Sakamoto et al. 2006). V některých studiích byl výskyt bakterie ještě vyšší, dle Kyei-Poku et al. (2005), byla *Wolbachia* přítomna ve všech 25 populacích 19 druhů vši Anoplura a Mallophaga. Rovněž ji bylo infikováno 50 % z 50 druhů mravenců (Formicidae) odebraných v Indonésii (Wenseleers et al. 1998) a 28,1 % z 89 komárů (Culicidae) pocházejících z jihovýchodní Asie (Kittayapong et al. 2000).

Wolbachia osidluje nejen zástupce členovců (Arthropoda), ale je k nalezení u celé řady dalších bezobratlých (Invertebrata) (Gotoh et al. 2003). Dle Bouchon et al. (1998) 26 % z 85 druhů stejnonožců (Isopoda) a dle Bandi et al. (1998) 9 z 10 druhů hlístic (Nematoda) byly infikovány *Wolbachia*.

4.4.3.1 Výskyt u roztočů (Acari)

Výskyt *Wolbachia* u roztočů (Acari) byl potvrzený u *Metaseiulus occidentalis* (Phytoseiidae) a svlušky chmelové (*Tetranychus urticae*) (Tetranychidae) (Johanowicz & Hoy 1996), u 6 z 16 druhů svluškovitých (Tetranychidae) a 4 z 11 predátorských roztočů (Phytoseiidae) (Breeuwer & Jacobs 1996). Gotoh et al. (2003) zkoumal 42 druhů roztočů (Acari), přičemž *Wolbachia* byla přítomna u 7 z nich (16,7 %), a to rodu: *Panonychus*, *Shizotetranychus*, *Oligonychus* a *Tetranychus*.

V rámci domácích roztočů byla *Wolbachia* v dosavadních výzkumech detekována pouze u zástupce *Tyrophagus putrescentiae* (Klimov et al. 2020), jelikož studie, které by se zaměřovaly na výskyt této bakterie u ostatních zástupců skladištních a prachových roztočů, nebyly prozatím provedeny. Podrobnější informace o detekci endosymbiotických bakterií v prachových a skladištních roztočích jsou k dispozici v tabulce č. 2.

4.4.4 Přenos bakterie

Wolbachia se primárně přenáší vertikálně přes matku na potomky, a to prostřednictvím cytoplazmy vajíček samice. Otcovský přenos je nepravděpodobný z důvodu odstranění spermatické cytoplazmy v průběhu pozdější spermatogeneze a oplodnění vajíčka (Clark et al. 2002). Aby byl tak přenos bakterie efektivní, zaměřuje se *Wolbachia* především na samičí hostitelské rodové linie, s čímž souvisí i její schopnost manipulovat s reprodukcí hostitele ve prospěch svého přenosu (Schneider et al. 2012).

Rovněž jako bakterie *Cardinium*, *Wolbachia* má schopnost přenášet se i horizontálně (Groot 2006), tento způsob přenosu byl pozorován v rámci hostitelského druhu (Ahrens & Shoemaker 2005), ale i mezi odlišnými druhy hostitelů (Werren et al. 1995).

4.4.5 Fenotyp a způsob manipulace hostitelem

Z důvodu co nejefektivnějšího přenosu, se bakterie zaměřuje na samičí linii hostitele, kdy ovlivňuje reprodukci hostitele, tak aby zajistila svůj mezigenerační přenos (Schneider et al. 2012).

Cytoplazmatická inkompatibilita (CI) je nejčastěji popisovaný projev *Wolbachia* v hostiteli. Již v roce 1971 Yen a Barr objevili schopnost bakterie vyvolat cytoplazmatickou inkompatibilitu v populaci komára *Culex pipiens* s využitím antibiotické léčby (Schneider et al. 2012). Od té doby byla pozorována u pavoukoců (Arachnida), stejnonožců (Isopoda) a několika dalších řádů hmyzu (Insecta). Tento jev spočívá v tom, že spermie od samce nakaženého bakterií *Wolbachia* je inkompatibilní s vajíčkem samice, které není infikováno stejnou skupinou této bakterie, z tohoto spojení se tak nevyvinou noví jedinci a embryo zaniká (Werren et al. 2008). Cytoplazmatická inkompatibilita probíhá za pomoci dvou odlišných mechanismů, u samců vyvolá modifikaci spermií během spermatogeneze, a naopak tuto modifikaci zachovává v embryech, které jsou infikovány stejnou skupinou *Wolbachia* (Werren 1997).

Samičí partenogeneze (thelytokie) vyvolaná přítomností *Wolbachia* v hostiteli je méně častá než cytoplazmatická inkompatibilita a byla pozorována jen u druhů, u kterých se za normálních podmínek vyskytuje arrhenotokie, kdy se z neoplozených vajíček vyvíjejí samci. Mezi tyto druhy řadíme zástupce roztočů, blanokřídlých (Hymenoptera) a třásnokřídlých (Thysanoptera) (Werren et al. 2008). Namísto toho, aby se z neoplozeného vajíčka vyvinul samec, infikované samice produkují jen dcery, které jsou následně, na rozdíl od samců, schopné nadále přenášet bakterii na další generaci potomků (Schneider et al. 2012). Tato partenogeneze vyvolaná *Wolbachia* spočívá v rozrušení buněčného cyklu v brzkém embryonálním vývoji, které vyústí diploidní vývoj neoplozeného vajíčka, a tudíž k líhnutí samičích potomků (Stouthamer et al. 1999).

Z dalších způsobů manipulace reprodukci hostitelé můžeme zmínit feminizaci způsobující nerovnováhu v poměru samců a samic u infikovaných hostitelů. Ta je výsledkem přeměny geneticky předurčených samců v plnohodnotné samice, čímž je zajištěn přenos na následující generaci (Werren et al. 2008). S přítomností *Wolbachia* je rovněž dáván do souvislosti takzvaný „male-killing“, ten se vyznačuje výraznou převahou samičích potomků nad samčími, zapříčiněnou bakteriálně vyvolaným úhynem samčích embryí. Tento fenotyp je rovněž spojován s poměrně širokou škálou dalších bakterií, jako příklad lze uvést druhy *Rickettsia*, *Flavobacteria*, *Spiroplasma* a *Arsenophonus* (Schneider et al. 2012). I přesto, že jsou tyto bakterie široce rozšířené mezi členovci (Arthropoda), samotný jimi vyvolaný „male-killing“ je poměrně vzácný (Sheeley & McAllister 2009).

4.5 *Bartonella*

Bartonella je rod malých gram-negativní bakterií čeledi Bartonellaceae, který patří do třídy Alphaproteobacteria (Birtles et al. 1995). Jeho zástupci jsou 0,3–1,7 µm velké bakterie s hemotropním způsobem života, jenž je charakteristický dlouhotrvající infekcí uvnitř erytrocytů savčího hostitele (Kopecký et al. 2013). Přenášeny jsou krev-sajícími členovci (Arthropoda) (Kosoy et al. 2010) a také škrábnutím či kousnutím zvířat (Maguiña et al. 2009).

Poprvé byl popsán druh *Bartonella bacilliformis* Albertem L. Bartonem v roce 1909 a až do 90. let to byl jediný známý zástupce, kdy započalo četné rozšiřování tohoto bakteriálního rodu (Vayssier-Taussat et al. 2009). Do dnešní doby bylo v literatuře popsáno 30–40 druhů této bakterie, záleží na způsobu počítání těchto nově popsaných druhů, jelikož nebyly prozatím stanoveny jednotné podmínky pro definici nového druhu tohoto bakteriálního rodu (Kosoy et al. 2012).

Dle Birtles (2005) lze bakterie *Bartonella* označit, na rozdíl od jejich taxonomicky nejbližších druhů, „elegantními hemotropními parazity“. Tato „elegance“ je charakteristická nízkou prevalencí klinické manifestace v porovnání s vysokou prevalencí infekce. Tato strategie umožňuje *Bartonella* využít hostitele způsobem, který napomáhá jejímu přenosu. Během infekce savčího hostitele napadají a usídlují se tyto bakterie ve vyzrálých erytrocytech (Birtles 2005). Dále se také zaměřují na buňky cévního endotelu, což zahrnuje neobvyklý mechanismus buněčné invaze s využitím prozánětlivého fenotypu a tvorbu vazoproliferativních tumorů (Dehio 2001). Pro porovnání, geneticky nejbližší druh *Bartonella* jsou bakterie *Brucella*, které nejsou spojovány s pojmem hemotropický parazitismus, ale napadají a dělí se v makrofázích svého hostitele. Zatímco u ostatních půdních a bakterií spojovaných s rostlinami z třídy Alphaproteobacteria není známo, že by napadaly savce (Kosoy et al. 2012).

4.5.1 Fylogenetické rozdělení

Rod *Bartonella* byl přes 80 let reprezentován jedním druhem *Bartonella bacilliformis* až do roku 1993 (Kosoy et al. 2012), kdy Brenner et al. (1993) tento rod poměrně rozšířil popisem nových druhů: *Bartonella quintana* combination nova, *Bartonella vinsonii* comb. nov., *Bartonella henselae* comb. nov., a *Bartonella elizabethae* comb. nov.

Tento návrh nových druhů byl založen na výsledcích DNA-DNA hybridizace a následným porovnáním s již existujícími sekvencemi bakteriální 16S rRNA (Brenner et al. 1993). Od té doby se zprávy a popisy nových druhů rodu *Bartonella* a jejich genotypů objevují u mnoha zástupců savců, například hlodavců, netopýřů, hmyzožravých a masožravých pevninských savců, domácích i divokých přežvýkavců, mořských savců a primátů (Kosoy 2010). Valentine et al. (2007) popsal případ, kdy *Bartonella* byla přítomna u mořské želvy, což byl jediný zaznamenaný případ nesavčího hostitele do té doby.

Výsledkem této izolace a částečné charakterizace velkého množství savčích hostitelů byla spousta bakteriálních genetických vláken prohlášena za nové druhy či nové „candidatus“ druhy. Počet takto nově navržených druhů je těžké spočítat, obzvláště pokud jsou pouze

publikovány v odborných databázích, ale jejich genomy se nepřibývají v genetické databázi GenBank. Klasifikace rodu *Bartonella* se tak stává velmi nepřehlednou a v budoucnu je tak možné, že druhy doteď klasifikované do rodu *Bartonella* by se rozdělily do rozdílných rodů, které by nadále spadaly pod čeleď Bartonellaceae. Tento taxonomický problém se samozřejmě netýká pouze *Bartonella*, ale je typický pro spoustu bakteriálních taxonů, avšak právě pro *Bartonella* je výrazný z důvodů vysoké genetické variability a ekologické plasticity (Kosoy et al. 2012).

Pro snadnější orientaci Kosoy et al. (2012) navrhl rozdělit *Bartonella* do tří druhových komplexů, které by reprezentovaly jednotlivé fylogenetické linie a specifické životní formy. Tyto komplexy by představovaly: 1. variaci jednotlivých odlišných druhů, jako například *Bartonella bacilliformis*; 2. geneticky blízce příbuzné druhy společně s příbuznými vlákny a genotypy, které jsou žijí v blízkosti a jejich ekologické nika je podobná, jenž představuje spojení se specifickými savčími hostiteli a hmyzími vektory (například *Bartonella elizabethae*); 3. „super“ druhy, například *Bartonella vinsonii*, zahrnující všechny dříve identifikované poddruhy, candidatus druhy a genotypy.

Důvod pro takovéto rozdělení je usnadnění výzkumníkům udělování formálních názvů nově objevených vláken a genotypů, zároveň by mohlo dojít k eliminaci nesprávného použití pojmu candidatus, který obecně nereflektuje žádnou specifickou definici. Místo toho může být vlákno či genotyp popsán jako součást druhového komplexu (Kosoy et al 2012).

4.5.2 Morfologie a lokalizace v hostiteli

Bartonella jsou malé, 0,3–0,6 μm široké a 1,0–1,7 μm dlouhé, nevytvářející kapsule, nesporulující, gram-negativní bakterie tyčinkovitého tvaru. Přítomnost infekce bakterií *Bartonella* se stanovuje s využitím sérologie, PCR metod či pozorováním napadených tkání nebo organismů (Diddi et al. 2013).

V případě členovců (Arthropoda) je k nalezení ve střevě, což by napovídalo i způsobu přenosu z vektoru na hostitele (Dehio et al. 2004). U finálních hostitelů se nachází ve vyzrálých erythrocytech a buňkách cévního endotelu (Dehio 2001). Přehled specifických primerů využívaných pro detekci bakterií *Bartonella* je k nalezení v tabulce č. 3.

4.5.3 Spektrum hostitelů

Finálním hostitelem bakterie *Bartonella* jsou savci (Mammalia), u některých druhů i člověk. Nalezneme je v krvi hostitele, především v erythrocytech. Způsobují infekci, která se u lidí nazývá bartonellóza (Maguiña et al. 2009).

Aby byla bakterie ke svému finálnímu hostiteli přenesena využívá vektorů, jimiž jsou nejčastěji krev sající členovci (Kosoy et al. 2012). Nejznámější vektory pro *Bartonella* asociované s člověkem a velkými savci jsou písečná moucha (Phlebotominae) *Lutzomyia verrucarum*, lidská veš *Pediculus humanus humanus*, blechy (Siphonaptera) *Ctenocephalides felis* a *Pulex irritans*, nakonec klíšťata (Ixodida) *Ixodides* spp., *Dermacentor* spp., *Rhipicephalus sanguineus*, *Haemaphysalis* spp. (Tsai et al. 2011).

Do nedávné doby byly všechny popsané druhy bakterie i *Bartonella* izolovány z krevního řečiště savců, nebo z krev sajících členovců (Arthropoda). Až Kešnerová et al. (2016) izolovali bakterii, která náležela do třídy Alphaproteobacteria, ze zadního střeva včely medonosné (*Apis mellifera*). Na základě její velmi blízké podobnosti sekvencování 16 rRNA genu a fylogenetické pozici s bakterií *Bartonella tamiae* byla klasifikována novým druhem rodu *Bartonella* a byl pro ni navržen název *Bartonella apis* sp. nov. Tento druh se zdá rovněž podobný bakterii detekované ve střevu býložravých tropických mravenců (Formicidae) (Kešnerová et al. 2016).

4.5.3.1 Výskyt u roztočů (Acari)

Dle Melter et al. (2012) roztoči rodu *Dermanyssus* spp., vyskytující se u holubů, by mohli být vektorem bakterie *Bartonella quintana*, jenž způsobuje tzv. „zákopovou horečku“. Dle autora mohlo touto cestou dojít k výskytu tohoto onemocnění u rodiny žijící v podkrovním bytě na severu Česka v létě 2007.

Z pohledu prachových a skladištních roztočů *Bartonella* je nejhojněji zastoupená skupina bakterií v mikrobiotě zástupců *Dermatophagoides farinae* a *Tyrophagus putrescentiae* (Lee et al. 2019). Dle Hubert et al. (2016a) se *Bartonella* dále nachází například u skladištních roztočů *Carpoglyphus lactis*, *Acarus siro*, *Aleuroglyphus ovatus*, *Sancassania berlesei*, *Tyroborus lini* a prachového roztoče *Blomia tropicalis*. Tento druh bakterie *Bartonella* je příbuzný *Bartonella apis*, která není parazitická a nalézá se ve střevě včel medonosných (*Apis mellifera*).

Podrobnější přehled jednotlivých skladištních a prachových roztočů a jejich endosymbiotických bakterií je k nalezení v tabulce č. 2.

4.5.4 Přenos bakterie

Bakterie *Bartonella* využívá ke svému přenosu vektory ve formě hematofágního hmyzu, ale může být rovněž přenášena škrábnutím či kousnutím infikovaným zvířetem (Walker et al. 2006). Lidská veš (*Pediculus humanus humanus*) tak přenáší *Bartonella quintana*, původce onemocnění zvané zákopová horečka, písečné mouchy *Lutzomyia* spp. jsou vektory pro *Bartonella bacilliformis*, která způsobuje horečku Oroya, blechy (Siphonaptera) a klíšťata (Ixodida) jsou spojována s *Bartonella hensalae*, která stojí za nemocí z kočičího škrábnutí, dále blechy jsou dávány do souvislosti rovněž s přenosem *Bartonella taylorii* a *Bartonella grahamii* u myši (*Mus*). U ostatních druhů, včetně roztočů, je přenos skrze vektory jen předpokládám, ale nebyl prozatím dokázán (Vayssier-Taussat et al. 2009).

4.5.5 Fenotyp a způsob manipulace s hostitelem

4.5.5.1 Patogenní organismus člověka a savců

Bakterie *Bartonella* je považována za oportunistický patogen člověka, ale i dalších savců. Ke svému přenosu využívá členovce, a to především hematofágní hmyz. Prozatím nebyla provedena studie, která by dokazovala, že by *Bartonella* měla významný vliv na chování členovců, u kterých je přítomna a předpokládá se, že pro ni mají pouze roli vektorů (Kim et al. 2018)

U člověka stojí za vyvoláním několika onemocnění, které můžeme souhrnně označit bartonelóza. Řadíme sem Carrionovu chorobu, za kterou stojí *Bartonella bacilliformis*, má dvě fáze: 1. akutní horečka Oroya, jenž se vyznačuje horečkou, hemolytickou anémií, bolestí hlavy, bledostí a svalovou bolestí; 2. chronická fáze, nazývaná rovněž veruga, se projevuje nebolestivými výrůstky na kůži připomínající bradavice. Chronická fáze může přetrvávat týdny, ale i roky po odeznění fáze akutní. V dnešní době se případy objevují ve vyšší míře v Peru, dále ojediněle v Kolumbii a Ekvádoru (Maguiña et al. 2009).

Rovněž sem patří zákopová horečka, která byla poprvé popsána během první světové války u vojáků v zákopech (Vinson 1973). Způsobuje ji *Bartonella quintana*, v dnešní době se objevuje u jedinců ve špatných socioekonomických podmínkách s nedostatečnou osobní hygienou. Průběh nemoci je spíše mírný a mezi příznaky patří malátnost, nechť k jídlu, nadměrné pocení, bolesti hlavy, bledost a svalová bolest (Maguiña et al. 2009).

Nakonec stojí za zmínku nemoc z kočičího škrábnutí, poprvé byla popsána v roce 1931, za jejím vznikem stojí *Bartonella henselae*, jejímž rezervoárem, jak lze odvodit z názvu onemocnění, je kočka domácí (*Felis catus*), na kterou se přenesou z blech (Siphonaptera) (Maguiña et al. 2009). Každý rok je ve Spojených Státech nahlášeno více než 40 000 případů (Margileth a Hayden 1993). 5–10 dní po poškrábání kočkou se mohou objevit papulární léze, dalšími projevy jsou malátnost, únava, bolesti hlavy, zvětšené lymfatické uzliny. Pouze 10–20 % infekcí bývá symptomatických, příznaky většinou během 2 měsíců pomalu ustupují, mohou je ale vystřídat chronické obtíže (Maguiña et al. 2009).

4.5.5.2 Endosymbiotický organismus členovců

Vzhledem k epidemiologickému a zoologickému významu se většina vědeckých prací zaměřovala na výzkum druhů bakterie *Bartonella* nalezených u člověka či dalších savců. Jejich výskyt a význam u členovců (Arthropoda), kteří se neživí krví savců nebyl po dlouhou dobu předmětem studií (Kešnerová et al. 2016).

Bakterie, které jsou asociovány s těmito zástupci členovců vytváří hluboce zakořeněné sesterské linie patogenních druhů *Bartonella* (Kešnerová et al. 2016). U jedinců býložravých tropických mravenců (Formicidae) několik důkazů naznačovalo, že mohou tyto bakterie hrát roli v příjmu dusíku jeho hostitele, buď tím způsobem, že by vázaly vzdušný dusík nebo recyklovaly vyloučené odpadní produkty (Russell et al. 2009).

Hydrolýza moči je katalyzována enzymem ureázou, která štěpí kyselinu močovou na amoniak a oxid uhličitý. Amoniak je poté přeměněn na aminokyselinu glutamin syntézou, která je kódována genem *glnA*. Bakteriální ureáza je vícepodjednotkový proteinový komplex,

který se skládá ze tří strukturních podjednotek a několika doplňkových proteinů. Tento shluk genů kódující všechny podjednotky ureázy byl nalezen u bakterie přítomné u mravence *Harpegnathos saltator*, společně s *glnA* genem zodpovědným za syntézu glutaminu a sousedícím genem, který má schopnost regulace GlnA proteinu a v důsledku toho ovlivňuje i množství přítomného dusíku. Na druhé straně geny, které by bakteriím dávaly schopnost vázat vzdušný dusík nebyly přítomny (Neuvonen et al. 2016).

U zástupců *Bartonella apis*, jenž jsou endosymbiotické bakterie včel medonosných, byl rovněž přítomný shluk genů kódující produkci ureázy pro rozklad kyseliny močové, hlavní odpadní produkt vylučovaný hmyzem do zadního střeva, kde se současně nachází i *Bartonella*. Nicméně geny pro dva klíčové enzymy chyběly, což by napovídalo, že *Bartonella apis* není schopna sama rozkládat kyselinu močovou. Zvláštností v genomu této bakterie byla přítomnost genů schopných degradace sekundárních metabolitů rostlin. Sekundární metabolity rostlin jsou přítomny v pylu a nektaru a mohly by být tak využívány včelími střevními symbionty pro produkci energie a aminokyselin. Stejně tak by mohla tato schopnost degradace sekundárních metabolitů rostlin být přínosná pro další býložravé hmyzí hostitele bakterií rodu *Bartonella*. Bohužel, zda-li je tato vlastnost společná pro všechny zástupce tohoto bakteriálního rodu, nebo jen pro linii *Bartonella apis* není z dosavadních studií jasné (Segers et al. 2017).

Z dosavadních dat vyplývá, že význam výskytu bakterie *Bartonella* u členovců, kteří neslouží jako vektor, je s největší pravděpodobností střevní symbiont se schopností recyklovat dusíkatý odpad svého hostitele (Neuvonen et al. 2016) a degradovat sekundární metabolity rostlin (Segers et al. 2017). Zároveň se objevují hypotézy, že patogenní zástupci rodu *Bartonella* se vyvinuly ze zástupců asociovaných s hmyzem. A to tím způsobem, že evoluční ztráta genů, zodpovědných za tvorbu ureázy umožnila způsoby krevního přenosu, čímž se *Bartonella* rozšířila do široké škály savčích hostitelů (Neuvonen et al. 2016).

Bartonella byla nalezena i u prachových roztočů, kteří se neživí krví savců, a tak touto cestou nedochází k jejich přenosu (Billeter et al. 2008). Valerio et al. (2005), kteří se zabývali jejím výskytem u zástupců *Dermatophagoides farinae* a *Dermatophagoides pteronyssinus*, se domnívají, že infekce touto bakterií přispívá k tvorbě endotoxinů působících jako alergeny, a to z důvodu nadbytku lipopolysacharidů způsobené přítomností bakterie.

Pro hlubší porozumění vztahů mezi zástupci rodu *Bartonella* a jejich hostitelů z řad členovců (Arthropoda) bude zapotřebí více nových studií.

Tabulka č. 2: Výskyt endosymbiotických bakterií *Cardinium*, *Wolbachia* a *Bartonella* u skladištních a prachových roztočů.

Čeleď	Druh roztoče	Význam roztoče	<i>Cardinium</i>	<i>Wolbachia</i>	<i>Bartonella</i>
Acaridae					
	<i>Acarus siro</i>	skladištní roztoč	+ Kopecký et al. (2013)		+ Hubert et al. (2012)
	<i>Aleuroglyphus ovatus</i>	skladištní roztoč	+ Kopecký et al. (2013)		+ Hubert et al. (2016a)
	<i>Sancassania berlesei</i>	skladištní roztoč	+ Kopecký et al. (2013)		+ Hubert et al. (2016a)
	<i>Tyroborus lini</i>	skladištní roztoč	+ Kopecký et al. (2013)		+ Hubert et al. (2016a)
	<i>Tyrophagus putrescentiae</i>	skladištní roztoč	+ Kopecký et al. (2013)	+ (Hubert et al. 2019a)	+ Lee et al. (2019)
Aeroglyphidae					
	<i>Aeroglyphus robustus</i>	skladištní roztoč	+ Kopecký et al. (2013)		
Carpoglyphidae					
	<i>Carpoglyphus lactis</i>	skladištní roztoč	+ Kopecký et al. (2013)		
Chortoglyphidae					
	<i>Chortoglyphus arcuatus</i>	skladištní roztoč	+ Kopecký et al. (2013)		
Echimyopodidae					
	<i>Blomia tropicalis</i>	prachový roztoč	+ Kopecký et al. (2013)		+ Hubert et al. (2016a)
Glycyphagidae					
	<i>Glycyphagus domesticus</i>	skladištní roztoč	+ (Kopecký et al. 2013)		
	<i>Lepidoglyphus destructor</i>	skladištní roztoč	+ Kopecký et al. (2013)		+ Hubert et al. (2016a)
Pyroglyphidae					
	<i>Dermatophagoides farinae</i>	prachový roztoč	+ Kopecký et al. (2013)		+ Kim et al. (2018)
	<i>Dermatophagoides pteronyssinus</i>	prachový roztoč	+ Kopecký et al. (2013)		+ Valerio et al. (2005)

Legenda: + = Pozitivní výsledek detekce bakterie u roztoče.

Tabulka č. 3: Tabulka detekčních primerů pro bakterie *Cardinium*, *Wolbachia* a *Bartonella* dle Hubert et al. (2016b).

Specifita	Název	Primer 5'–3'	T_m (°C)	Délka (bp)	Autor
<i>Cardinium</i>	Card4	CTTAACGCTAGAACTGCGA	55	800	Kopecký et al. 2013
	Card6	TCAAGCTCTACCAACTCC			
	Card1F	CGCATGCAATCTACTTTACAC	55	1314	Hubert et al. 2016b
	Card1R	GCCACTGTCTTCAAGCTCTAC			
<i>Wolbachia</i>	WpF	TTGTAGCCTGCTATGGTATAACT	52	900	O'Neill et al. 1992
	WpR	GAATAGGTATGATTTTCATGT			
<i>Bartonella</i>	Bart 1F	TGTCWCCGAYCCAGCCK	63	920	Kopecký et al. 2014
	Bart 2R	TGTCTCCGACCCAGCCT			

5 Závěr

Prachoví a skladištní roztoči obývají prostředí člověka, vyskytují se v prachu domácností a skladovaných potravinách. Mají schopnost produkovat alergeny. Řada roztočů navazuje vztahy s mikroorganismy, z nichž část jsou endosymbiotické bakterie, tedy žijí alespoň část jejich života uvnitř buněk hostitele.

Cardinium a *Wolbachia* jsou považovány za reprodukční parazity a manipulují s reprodukcí svého hostitele ve prospěch svého přenosu. Způsobují cytoplazmatickou inkompatibilitu, partenogenezi a feminizaci.

Bartonella je především známá jako hematotropní parazit savců, včetně člověka využívající krev sající členovce pro svůj přenos. Až v posledních letech se výzkum zaměřuje na její roli u ostatních zástupců kmene členovci, tedy i prachových a skladištních roztočů. Z dostupných dat vyplývá, že zde plní úlohu střevního endosymbiotického organismu se schopností recyklovat vyloučený dusík a degradovat sekundární metabolity rostlin.

Tato bakalářská práce shrnula základní popis endosymbiotických bakterií skladištních a prachových roztočů, *Cardinium*, *Wolbachia* a *Bartonella*, a jejich vliv na hostitele z dostupných odborných publikací.

6 Seznam literary

- Ahrens ME, Shoemaker D. 2005. Evolutionary history of *Wolbachia* infections in the fire ant *Solenopsis invicta*. *BMC Evolutionary Biology* **5** (e35) DOI: 10.1186/1471-2148-5-35.
- Arlian LG. 2002. Arthropod allergens and human health. *Annual Review of Entomology* **47**:395–433.
- Arlian LG, Morgan MS, Neal JS. 2002. Dust mite allergens: ecology and distribution. *Current Allergy and Asthma Reports* **2**:401–411.
- Baldo L, Werren JH. 2007. Revisiting *Wolbachia* supergroup typing based on WSP: spurious lineages and discordance with MLST. *Current Microbiology* **55**:81–87.
- Bandi C, Anderson TJ, Genchi C, Blaxter ML. 1998. Phylogeny of *Wolbachia* in filarial nematodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **265**:2407–2413.
- Billeter SA, Levy MG, Chomel BB, Breitschwerdt EB. 2008. Vector transmission of *Bartonella* species with emphasis on the potential for tick transmission. *Medical and Veterinary Entomology* **22**:1–15.
- Birtles RJ, Harrison TG, Saunders NA, Molyneux DH. 1995. Proposals to unify the genera *Grahamella* and *Bartonella*, with descriptions of *Bartonella talpae* comb. nov., *Bartonella peromysci* comb. nov., and three new species, *Bartonella grahamii* sp. nov., *Bartonella taylorii* sp. nov., and *Bartonella doshiae* sp. nov. *International Journal of Systematic Bacteriology* **45**:1–8.
- Birtles RJ. 2005. Bartonellae as elegant hemotropic parasites. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1063**:270–279.
- Bordenstein S, Rosengaus RB. 2005. Discovery of a novel *Wolbachia* supergroup in Isoptera. *Current Microbiology* **51**:393–398.
- Bouchon D, Rigaud T, Juchault P. 1998. Evidence for widespread *Wolbachia* infection in isopod crustaceans: molecular identification and host feminization. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **265**:1081–1090.
- Breeuwer JAJ, Jacobs G. (1996). *Wolbachia*: intracellular manipulators of mite reproduction. *Experimental & applied acarology*, **20**:421–434.
- Breeuwer JAJ, Ros VID, Groot TVM. 2012. *Cardinium*: the next addition to the family of reproductive parasites. Pages 207–224 in Zchori-Fein E, Bourtzis K, editors, *Manipulative Tenants: Bacteria Associated with Arthropods*. CRC Press, Boca Raton.
- Brenner DJ, O'Connor SP, Winkler HH, Steigerwalt AG. 1993. Proposals to unify the genera *Bartonella* and *Rochalimaea*, with descriptions of *Bartonella quintana* comb. nov., *Bartonella vinsonii* comb. nov., *Bartonella henselae* comb. nov., and *Bartonella elizabethae* comb. nov., and to remove the family Bartonellaceae from the order Rickettsiales. *International Journal of Systematic Bacteriology* **43**:777–786.
- Buchner P. 1965. *Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms*. Interscience Publishers, New York.
- Clark ME, Veneti Z, Bourtzis K, Karr TL. 2002. The distribution and proliferation of the intracellular bacteria *Wolbachia* during spermatogenesis in *Drosophila*. *Mechanisms of Development* **111**:3–15.

- Clark ME, Anderson CL, Cande J, Karr TL. 2005. Widespread prevalence of *Wolbachia* in laboratory stocks and the implications for *Drosophila* research. *Genetics* **170**:1667–1675.
- Colloff M. 2002. House Dust Mites. Pages 381–384 in Pimentel D, editor. *Encyclopedia of Pest Management*. Marcel Dekker, Inc., USA.
- Colloff MJ. 2009. Dust Mites. Springer, Dordrecht.
- De Luna CJ, Moro CV, Guy JH, Zenner L, Sparagano OAE. 2009. Endosymbiotic bacteria living inside the poultry red mite (*Dermanyssus gallinae*). Pages 105–113 in Sparagano OAE, editor. *Control of Poultry Mites (Dermanyssus)*. Springer, Dordrecht.
- Dehio C. 2001. *Bartonella* interactions with endothelial cells and erythrocytes. *Trends in Microbiology* **9**:279–285.
- Dehio C, Sauder U, Hiestand R. 2004. Isolation of *Bartonella schoenbuchensis* from *Lipoptena cervi*, a blood-sucking arthropod causing deer ked dermatitis. *Journal of Clinical Microbiology* **42**:5320–5323.
- Diddi K, Chaudhry R, Sharma N, Dhawan B. 2013. Strategy for identification & characterization of *Bartonella henselae* with conventional & molecular methods. *Indian Journal of Medical Research* **137**:380–387.
- Dumler JS, Barbet AF, Bekker CP, Dasch GA, Palmer GH, Ray SC, Rikihisa Y, Rurangirwa FR. 2001. Reorganization of genera in the families Rickettsiaceae and Anaplasmataceae in the order Rickettsiales: unification of some species of *Ehrlichia* with *Anaplasma*, *Cowdria* with *Ehrlichia* and *Ehrlichia* with *Neorickettsia*, descriptions of six new species combinations and designation of *Ehrlichia equi* and ‘HGE agent’ as subjective synonyms of *Ehrlichia phagocytophila*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* **51**:2145–2165
- Duron O, Bouchon D, Boutin S, Bellamy L, Zhou L, Engelstädter J, Hurst GD. 2008a. The diversity of reproductive parasites among arthropods: *Wolbachia* do not walk alone. *BMC Biology* **6** (27) DOI: 10.1186/1741-7007-6-27.
- Duron O, Hurst GDD, Hornett EA, Josling JA, Engelstädter J. 2008b. High incidence of the maternally inherited bacterium *Cardinium* in spiders. *Molecular Ecology* **17**:1427–1437.
- Erbán T, Hubert J. 2008. Digestive function of lysozyme in synanthropic acaridid mites enables utilization of bacteria as a food source. *Experimental and Applied Acarology* **44**:199–212.
- Erbán T, Klimov P, Molva V, Hubert J. 2020. Whole genomic sequencing and sex-dependent abundance estimation of *Cardinium* sp., a common and hyperabundant bacterial endosymbiont of the American house dust mite, *Dermatophagoides farinae*. *Experimental and Applied Acarology* **80**:363–380.
- Evans GO. 1992. *Principles of Acarology*. CAB International, Wallingford.
- Gerth M, Gansauge M-T, Weigert A, Bleidorn C. 2014. Phylogenomic analyses uncover origin and spread of the *Wolbachia* pandemic. *Nature Communications* **5** (e5117) DOI: 10.1038/ncomms6117.
- Gil R, Latorre A, Moya A. 2004. Bacterial endosymbionts of insects: insights from comparative genomics. *Environmental Microbiology* **6**:1109–1122.

- Gotoh T, Noda H, Hong X-Y. 2003. *Wolbachia* distribution and cytoplasmic incompatibility based on a survey of 42 spider mite species (Acari: Tetranychidae) in Japan. *Heredity* **91**:208–216.
- Gotoh T, Noda H, Ito S. 2007. *Cardinium* symbionts cause cytoplasmic incompatibility in spider mites. *Heredity* **98**:13–20.
- Groot TVM. 2006. The Effects of Symbiont Induced Haploid Thelytoky on the Evolution of *Brevipalpus* Mites [PhD thesis]. University of Amsterdam, Amsterdam.
- Groot TVM, Breeuwer JAJ. 2006. *Cardinium* symbionts induce haploid thelytoky in most clones of three closely related *Brevipalpus* species. *Experimental & Applied Acarology* **39**:257–271.
- Halliday RB, OConnor BM, Baker AS. 2000. Global diversity of mites. Pages 192–203 in Raven PH, Williams T, editors. *Nature and Human Society: The Quest for a Sustainable World: Proceedings of the 1997 Forum on Biodiversity*. National Academy Press, Washington, DC.
- Haragsim O. 2005. Včelí úl – roztočů ráj (1. část). *Moderní včelař* **2**(zima): 3–3.
- Harris LR, Kelly SE, Hunter MS, Perlman SJ. 2010. Population dynamics and rapid spread of *Cardinium*, a bacterial endosymbiont causing cytoplasmic incompatibility in *Encarsia pergandiella* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Heredity*, **104**:239–246.
- Hertig M. 1936. The rickettsia, *Wolbachia pipientis* (gen. et sp. n.) and associated inclusions of the mosquito, *Culex pipiens*. *Parasitology* **28**:453–486.
- Hoy MA, Jeyaprakash A. 2008. Symbionts, including pathogens, of the predatory mite *Metaseiulus occidentalis*: current and future analysis methods. Pages 329–347 in Bruin, J, van der Geest LPS, editors. *Diseases of Mites and Ticks*. Springer, Dordrecht.
- Hubert J, Stejskal V, Münzbergová Z, Kubátová A, Váňová M, Žďárková E. 2004. Mites and fungi in heavily infested stores in the Czech Republic. *Journal of Economic Entomology* **97**:2144–2153.
- Hubert J, Kopecký J, Perotti MA, Nesvorná M, Braig HR, Ságová-Marečková M, Macovei L., Zurek L. 2012. Detection and identification of species-specific bacteria associated with synanthropic mites. *Microbial Ecology* **63**:919–928.
- Hubert J, Kopecky J, Sagova-Mareckova M, Nesvorna M, Zurek L, Erban T. 2016a. Assessment of bacterial communities in thirteen species of laboratory-cultured domestic mites (Acari: Acaridida). *Journal of Economic Entomology* **109**:1887–1896.
- Hubert J, Stejskal V, Nesvorna M, Aulicky R, Kopecky J, Erban T. 2016b. Differences in the bacterial community of laboratory and wild populations of the predatory mite *Cheyletus eruditus* (Acarina: Cheyletidae) and bacteria transmission from its prey *Acarus siro* (Acari: Acaridae). *Journal of Economic Entomology* **109**:1450–1457.
- Hubert J, Nesvorna M, Klimov P, Dowd SE, Sopko B, Erban T. 2019a. Differential allergen expression in three *Tyrophagus putrescentiae* strains inhabited by distinct microbiome. *Allergy* **74**:2502–2508.
- Hubert J, Nesvorna M, Kopecky J, Erban T, Klimov P. 2019b. Population and culture age influence the microbiome profiles of house dust mites. *Microbial Ecology* **77**:1048–1066.

- Hunter MS, Perlman SJ, Kelly SE. 2003. A bacterial symbiont in the Bacteroidetes induces cytoplasmic incompatibility in the parasitoid wasp *Encarsia pergandiella*. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences **270**:2185–2190.
- Chaisiri K, McGarry JW, Morand S, Makepeace BL. 2015. Symbiosis in an overlooked microcosm: a systematic review of the bacterial flora of mites. Parasitology **142**:1152–1162.
- Chang J, Masters A, Avery A, Werren JH. 2010. A divergent *Cardinium* found in daddy long-legs (Arachnida: Opiliones). Journal of Invertebrate Pathology **105**:220–227.
- Chigira A, Miura K. 2005. Detection of ‘*Candidatus Cardinium*’ bacteria from the haploid host *Brevipalpus californicus* (Acari: Tenuipalpidae) and effect on the host. Experimental & Applied Acarology **37**:107–116.
- Chirico J, Eriksson H, Fossum O, Jansson D. 2003. The poultry red mite, *Dermanyssus gallinae*, a potential vector of *Erysipelothrix rhusiopathiae* causing erysipelas in hens. Medical and Veterinary Entomology **17**:232–234.
- Kešnerová L, Moritz R, Engel P. 2016. *Bartonella apis* sp. nov., a honey bee gut symbiont of the class Alphaproteobacteria. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology **66**:414–421.
- Kettle DS. 1984. Medical and Veterinary Entomology. Croom Helm, London.
- Kitajima EW, Groot TVM, Novelli VM, Freitas-Astúa J, Alberti G, de Moraes GJ. 2007. *In situ* observation of the *Cardinium* symbionts of *Brevipalpus* (Acari: Tenuipalpidae) by electron microscopy. Experimental and Applied Acarology **42**:263–271.
- Kim JY, Yi M-H, Hwang Y, Lee JY, Lee I-Y, Yong D, Yong T-S. 2018. 16S rRNA profiling of the *Dermatophagoides farinae* core microbiome: *Enterococcus* and *Bartonella*. Clinical & Experimental Allergy **48**:607–610.
- Kittayapong P, Baisley KJ, Baimai V, O’Neill SL. 2000. Distribution and diversity of *Wolbachia* infections in Southeast Asian mosquitoes (Diptera: Culicidae). Journal of Medical Entomology **37**:340–345.
- Klimov PB, Mwangi E, Merckx J, Duarte MVA, Wäckers FL, Vangansbeke D. 2020. *Thyreophagus plocepasseri* sp. n., a new parthenogenetic species of acarid mites (Acariformes: Acaridae) from Kenya. Systematic and Applied Acarology **25**:2250–2262.
- Kopecky J, Perotti MA, Nesvorna M, Erban T, Hubert J. 2013. *Cardinium* endosymbionts are widespread in synanthropic mite species (Acari: Astigmata). Journal of Invertebrate Pathology **112**:20–23.
- Kopecky J, Nesvorna M, Hubert J. 2014. *Bartonella*-like bacteria carried by domestic mite species. Experimental and Applied Acarology, **64**:21-32.
- Kosoy MY. 2010. Ecological associations between bacteria of the genus *Bartonella* and mammals. Biology Bulletin **37**:716–724.
- Kosoy M, Hayman DTS, Chan K-S. 2012. *Bartonella* bacteria in nature: where does population variability end and a species start? Infection, Genetics and Evolution **12**:894–904.

- Kurtti TJ, Munderloh UG, Andreadis TG, Magnarelli LA, Mather TN. 1996. Tick cell culture isolation of an intracellular prokaryote from the tick *Ixodes scapularis*. *Journal of Invertebrate Pathology* **67**:318–321.
- Kůrka A. 2005. České názvy živočichů VI.: Pavoukovci (Arachnida) II.: Roztoči (Acari). Národní muzeum (zoologické oddělení PM), Praha.
- Kyei-Poku GK, Colwell DD, Coghlin P, Benkel B, Floate KD. 2005. On the ubiquity and phylogeny of *Wolbachia* in lice. *Molecular Ecology* **14**:285–294.
- Ishikawa I. 2003. Insect Symbiosis: An Introduction. Pages 1-21 in Bourtzis K, Miller T, editors. *Insect Symbiosis*. CRC Press LLC, Boca Raton.
- Johanowicz DL, Hoy MA. 1996. *Wolbachia* in a predator–prey system: 16S ribosomal DNA analysis of two phytoseiids (Acari: Phytoseiidae) and their prey (Acari: Tetranychidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **89**:435-441.
- Lee J, Kim JY, Yi M-H, Hwang Y, Lee I-Y, Nam S-H, Yong D, Yong T-S. 2019. Comparative microbiome analysis of *Dermatophagoides farinae*, *Dermatophagoides pteronyssinus*, and *Tyrophagus putrescentiae*. *Journal of Allergy and Clinical Immunology* **143**:1620–1623.
- Lipsitch M, Nowak MA, Ebert D, May RM. 1995. The population dynamics of vertically and horizontally transmitted parasites. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **260**:321–327.
- Lo N, Casiraghi M, Salati E, Bazzocchi C, Bandi C. 2002. How many *Wolbachia* supergroups exist? *Molecular Biology and Evolution* **19**:341–346.
- Lo N, Paraskevopoulos C, Bourtzis K, O’Neill SL, Werren JH, Bordenstein SR, Bandi C. 2007. Taxonomic status of the intracellular bacterium *Wolbachia pipientis*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* **57**:654–657.
- Louis C, Nigro L. 1989. Ultrastructural evidence of *Wolbachia rickettsiales* in *Drosophila simulans* and their relationships with unidirectional cross-incompatibility. *Journal of Invertebrate Pathology* **54**:39–44.
- Maguiña C, Guerra H, Ventosilla P. 2009. Bartonellosis. *Clinics in Dermatology* **27**:271–280.
- Margileth AM, Hayden GF. 1993. Cat scratch disease: from feline affection to human infection. *New England Journal of Medicine* **329**:53–54.
- Matalon Y, Katzir N, Gottlieb Y, Portnoy V, Zchori-Fein E. 2007. *Cardinium* in *Plagiomerus diaspidis* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Journal of Invertebrate Pathology* **96**:106–108.
- Melter O, Arvand M, Votýpka J, Hulínská D. 2012. *Bartonella quintana* transmission from mite to family with high socioeconomic status. *Emerging Infectious Diseases* **18**:163–165.
- Nakamura Y, Kawai S, Yukuhiro F, Ito S, Gotoh T, Kisimoto R, Yanase T, Matsumoto Y, Kageyama D, Noda H. 2009. Prevalence of *Cardinium* bacteria in planthoppers and spider mites and taxonomic revision of “*Candidatus Cardinium hertigii*” based on detection of a new *Cardinium* group from biting midges. *Applied and Environmental Microbiology* **75**:6757–6763.

- Neuvonen M-M, Tamarit D, Näslund K, Liebig J, Feldhaar H, Moran NA, Guy L, Andersson SGE. 2016. The genome of Rhizobiales bacteria in predatory ants reveals urease gene functions but no genes for nitrogen fixation. *Scientific Reports* **6** (e39197) DOI: 10.1038/srep39197.
- Noel GR, Atibalentja N. 2006. ‘*Candidatus Paenicardinium endonii*’, an endosymbiont of the plant-parasitic nematode *Heterodera glycines* (Nemata: Tylenchida), affiliated to the phylum Bacteroidetes. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* **56**:1697–1702.
- O’Neill SL, Karr TL. 1990. Bidirectional incompatibility between conspecific populations of *Drosophila simulans*. *Nature* **348**:178–180.
- O’Neill SL, Giordano R, Colbert AM, Karr TL, Robertson H. 1992. 16S rRNA phylogenetic analysis of the bacterial endosymbionts associated with cytoplasmic incompatibility in insects. *Proceedings of the national academy of sciences*, **89**:2699-2702.
- Provencher LM, Morse GE, Weeks AR, Normark BB. 2005. Parthenogenesis in the *Aspidiotus nerii* complex (Hemiptera: Diaspididae): a single origin of a worldwide, polyphagous lineage associated with *Cardinium* bacteria. *Annals of the Entomological Society of America*, **98**:629-635.
- Ros VID, Breeuwer JAJ. 2009. The effects of, and interactions between, *Cardinium* and *Wolbachia* in the doubly infected spider mite *Bryobia sarothamni*. *Heredity* **102**:413–422.
- Ros VID, Fleming VM, Feil EJ, Breeuwer JAJ. 2009. How diverse is the genus *Wolbachia*? Multiple-gene sequencing reveals a putatively new *Wolbachia* supergroup recovered from spider mites (Acari: Tetranychidae). *Applied and Environmental Microbiology* **75**:1036–1043.
- Rowley SM, Raven RJ, McGraw EA. 2004. *Wolbachia pipientis* in Australian spiders. *Current Microbiology* **49**:208–214.
- Russell JA, Moreau CS, Goldman-Huertas B, Fujiwara M, Lohman DJ, Pierce NE. 2009. Bacterial gut symbionts are tightly linked with the evolution of herbivory in ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**:21236–21241.
- Sacchi L, Genchi M, Clementi E, Bigliardi E, Avanzati AM, Pajoro M, Negri I, Marzorati M, Gonella E, Alma A, Daffonchio D, Bandi C. 2008. Multiple symbiosis in the leafhopper *Scaphoideus titanus* (Hemiptera: Cicadellidae): details of transovarial transmission of *Cardinium* sp. and yeast-like endosymbionts. *Tissue and Cell* **40**:231–242.
- Sakamoto JM, Feinstein J, Rasgon JL. 2006. *Wolbachia* infections in the Cimicidae: museum specimens as an untapped resource for endosymbiont surveys. *Applied and Environmental Microbiology* **72**:3161–3167.
- Segers FH, Kešnerová L, Kosoy M, Engel P. 2017. Genomic changes associated with the evolutionary transition of an insect gut symbiont into a blood-borne pathogen. *ISME Journal* **11**:1232–1244.
- Sheeley SL, McAllister BF. 2009. Mobile male-killer: similar *Wolbachia* strains kill males of divergent *Drosophila* hosts. *Heredity* **102**:286–292.

- Schneider D, Miller WJ, Riegler M. 2012. Arthropods shopping for *Wolbachia*. Pages 149–174 in Zchori-Fein E, Bourtzis K, editors, Manipulative Tenants: Bacteria Associated with Arthropods. CRC Press, Boca Raton.
- Skaljac M, Zanic K, Ban SG, Kontsedalov S, Ghanim M. 2010. Co-infection and localization of secondary symbionts in two whitefly species. *BMC Microbiology* **10** (142) DOI: 10.1186/1471-2180-10-142.
- Spieksma FTM. 1997. Domestic mites from an acarologic perspective. *Allergy* **52**:360–368.
- Stejskal V. 2004. Jména škůdců. DDD servis, Praha.
- Stouthamer R, Breeuwer JAJ, Hurst GDD. 1999. *Wolbachia pipientis*: microbial manipulator of arthropod reproduction. *Annual Review in Microbiology* **53**:71–102.
- Tsai Y-L, Chang C-C, Chuang S-T, Chomel BB. 2011. *Bartonella* species and their ectoparasites: selective host adaptation or strain selection between the vector and the mammalian host? *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases* **34**:299–314.
- Valentine KH, Harms CA, Cadenas MB, Birkenheuer AJ, Marr HS, Braun-McNeill J, Maggi RG, Breitschwerdt EB. 2007. *Bartonella* DNA in loggerhead sea turtles. *Emerging Infectious Diseases* **13**:949–950.
- Valerio CR, Murray P, Arlian LG, Slater JE. 2005. Bacterial 16S ribosomal DNA in house dust mite cultures. *Journal of Allergy and Clinical Immunology* **116**:1296–1300.
- van Baalen M, Sabelis MW. 1995. The dynamics of multiple infection and the evolution of virulence. *American Naturalist* **146**:881–910.
- Vayssier-Taussat M, Le Rhun D, Bonnet S, Cotté V. 2009. Insights in *Bartonella* host specificity. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1166**:127–132.
- Vinson JW. 1973. Louse-borne diseases worldwide: trench fever. Pages 76–79 in Pan American Health Organisation, editor. *Proceedings of the International Symposium on the Control of Lice and Louse-borne Diseases*. World Health Organization, Washington, DC.
- Walker DH, Maguiña C, Minnick M. 2006. Bartonellosis. Pages 454–462 in Guerrant RL, Walker DH, Weller PF, editors. *Tropical Infectious Diseases: Principles, Pathogens, & Practice*, Elsevier Churchill Livingstone, Philadelphia.
- Weeks AR, Marec F, Breeuwer JAJ. 2001. A mite species that consists entirely of haploid females. *Science* **292**:2479–2482.
- Weeks AR, Velten R, Stouthamer R. 2003. Incidence of a new sex-ratio-distorting endosymbiotic bacterium among arthropods. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**:1857–1865.
- Weeks AR, Stouthamer R. 2004. Increased fecundity associated with infection by a *Cytophaga*-like intracellular bacterium in the predatory mite, *Metaseiulus occidentalis*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **271**:S193–S195.
- Wenseleers T, Ito F, Van Borm S, Huybrechts R, Volckaert F, Billen J. 1998. Widespread occurrence of the microorganism *Wolbachia* in ants. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **265**:1447–1452.
- Werren JH. 1997. Biology of *Wolbachia*. *Annual Review of Entomology* **42**:587–609.

- Werren JH, O'Neil SL. 1997. The evolution of heritable symbionts. Pages 3–41 in O'Neill SL, Hoffmann AA, Werren JH, editors. *Influential Passengers: Inherited Microorganisms and Arthropod Reproduction*. Oxford University Press, Oxford.
- Werren JH, Baldo L, Clark ME. 2008. *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology* **6**:741–751.
- Werren JH, Windsor D, Guo LR. 1995. Distribution of *Wolbachia* among neotropical arthropods. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **262**:197–204.
- Yen JH, Barr AR. 1971. New hypothesis of the cause of cytoplasmic incompatibility in *Culex pipiens* L. *Nature*, **232**:657-658.
- Zhang Y-K, Chen Y-T, Yang K, Hong X-Y. 2016. A review of prevalence and phylogeny of the bacterial symbiont *Cardinium* in mites (subclass: Acari). *Systematic and Applied Acarology* **21**:978–990.
- Zchori-Fein E, Gottlieb Y, Kelly SE, Brown JK, Wilson JM, Karr TL, Hunter MS. 2001. A newly discovered bacterium associated with parthenogenesis and a change in host selection behavior in parasitoid wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**:12555–12560.
- Zchori-Fein E, Perlman SJ, Kelly SE, Katzir N, Hunter MS. 2004. Characterization of a 'Bacteroidetes' symbiont in *Encarsia* wasps (Hymenoptera: Aphelinidae): proposal of '*Candidatus Cardinium hertigii*'. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* **54**:961–968.
- Zhu Y-X, Song Y-L, Zhang Y-K, Hoffmann AA, Zhou J-C, Sun J-T, Hong X-Y. 2018. Incidence of facultative bacterial endosymbionts in spider mites associated with local environments and host plants. *Applied and Environmental Microbiology* **84** (e02546-17) DOI: 10.1128/AEM.02546-17.
- Zug R, Hammerstein P. 2015. *Wolbachia* and the insect immune system: what reactive oxygen species can tell us about the mechanisms of *Wolbachia*-host interactions. *Frontiers in microbiology*, 6 (e1201) DOI: 10.3389/fmicb.2015.01201.