

УДК 576.6:579.881

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ СИМБИОНТЫ И ПАТОГЕНЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ФИТОСЕИДНЫХ КЛЕЩЕЙ (*Phitoseiidae*, *Mesostigmata*)

© 2022 г. Б. В. Андрианов*

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия

*e-mail: andrianovb@mail.ru

Поступила в редакцию 30.06.2022 г.

После доработки 30.06.2022 г.

Принята к публикации 30.06.2022 г.

С помощью методов ДНК-идентификации и метабаркодинга охарактеризован микробиом фитосейидных клещей, выявлены симбиотические и патогенные виды микроорганизмов, связанных с фитосейидными клещами факультативно и облигатно. Микробиом клещей состоит из кишечных бактерий и грибов и внутриклеточных бактерий и микроспоридий, обычных у фитосейидных клещей. Как и в случае других групп членистоногих, инфекция фитосейидных клещей внутриклеточными симбиотическими бактериями *Wolbachia* и *Cardinium* вызывает в популяции клещей сдвиг в соотношении полов в пользу самок и цитоплазматическую несовместимость между инфицированными и неинфицированными популяциями клещей одного вида. Использование внутриклеточных симбиотических бактерий открывает возможность получения биоконтрольных популяций, состоящих исключительно из самок, не способных скрещиваться с дикими представителями своего вида, что существенно для избегания распространения патогенных бактерий. В биоконтрольных популяциях фитосейидных клещей с помощью ДНК-диагностики выявлены патогенные бактерии и микроспоридии, устранение которых может повысить жизнеспособность и эффективность применения фитосейидных клещей в практике сельского хозяйства.

Ключевые слова: *Wolbachia*, ITS, цитоплазматическая несовместимость, метабаркодинг, биоконтрольные популяции

DOI: 10.31857/S0042132422050039

ВВЕДЕНИЕ

Систематика фитосейидных клещей

Семейство фитосейидных клещей (*Phitoseiidae*) является объектом многочисленных исследований различных аспектов своей биологии, в связи с большим практическим значением некоторых его представителей (Gerson et al., 2003). Семейство включает более 2557 видов мелких (менее 1 мм) хищных клещей, распространенных всесветно, кроме Антарктиды (Demite et al., 2014, 2022; Tixier et al., 2020). Систематика группы претерпела ряд ревизий, в ходе которых известные виды относили к разным родам, что привело к появлению многочисленных синонимов у применяемых в практике сельского хозяйства видов клещей (Chant, McMurtry, 2007). В качестве примера можно привести список синонимов трех широко применяемых видов. *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt, 1951) – синонимы: *Typhlodromus occidentalis* или *Galendromus occidentalis*; *Neoseiulus californicus* (McGregor, 1954) – синонимы: *Amblyseius californicus*, *Typhlodromus californicus*; *Neoseiulus cucumeris*

(Oudemans, 1930) – синонимы: *Typhlodromus cucumeris*, *Typhlodromus thripsi*, *Amblyseius cucumeris*, *Typhlodromopsis cucumeris*, *Neoseiulus coprophilus*, *Neoseiulus bellinus*, *Neoseiulus thripsi*, *Neoseiulus cucumeris*. Состояние систематики других видов фитосейидных клещей аналогичное (Tixier et al., 2011; Tsolakis et al., 2012). Так как в настоящее время нет возможности провести унификацию названий фитосейидных клещей, в обзоре используются названия видов из оригинальных работ.

Биология биоконтрольных популяций фитосейидных клещей

Фитосейиды питаются в основном растительными клещами, а также трипсами, белокрылками и другими, сравнимыми с ними по размеру представителями микрофауны. В периоды голодания клещи способны выживать, питаясь пылью растений и сладкими выделениями листьев и тлей (McMurtry et al., 2013). Особое значение имеет способность ряда видов фитосейид эффективно предотвращать вспышки численности паутиных клещей в условиях закрытого грунта. Для борь-

бы с вредителями стабильные биоконтрольные популяции ряда видов фитосейидных клещей поддерживают на протяжении многих лет в условиях искусственного разведения. Поддержание высокой жизнеспособности биоконтрольных популяций фитосейидных клещей является актуальной задачей. Фитосейиды эффективны в подавлении численности растительноядных клещей, так как скорость роста популяции фитосейид больше скорости роста популяции растительноядных клещей. В оптимальных условиях популяция *Neoseiulus californicus* удваивается каждые 4 дня (Marafeli et al., 2014). Индивидуальное развитие включает стадию яйца, откладываемого на субстрат, личинки, которая обычно не питается и малоподвижна, протонимфы, дейтонимфы и взрослой особи. За свою жизнь самка откладывает до 70 очень крупных, в сравнении с размером клеща, яиц. Характер питания протонимф и дейтонимф не отличается от питания взрослых форм клещей (Abdalla et al., 2001; Hoy, 2011). Клещи и их нимфы очень подвижны, активно ищут жертву и для питания им достаточно одной особи жертвы. С этим связано второе преимущество, определяющее успех фитосейидных клещей, в сравнении с другими агентами биоконтроля. Этим преимуществом является их способность питаться вредителями на начальной стадии роста их популяции, пока плотность популяции вредителя очень низка и растениям не нанесен существенный ущерб.

Системы размножения фитосейидных клещей

Основными системами размножения в группе фитосейидных клещей является аррентокия и парагаплоидия (Cruickshank, Thomas, 1999). Для различения этих стратегий требуются детальные исследования кариотипа самцов и самок. У *Metaseiulus occidentalis* взрослые самки имеют хромосомный набор $2n = 6$, а взрослые самцы гаплоидны $n = 3$, что указывает на аррентокию, но так как самцы развиваются из оплодотворенных яиц, то потеря одного хромосомного набора должна происходить в ходе эмбриогенеза, что позволяет определить систему размножения *Metaseiulus occidentalis* как парагаплоидию (Hoy, 1979; Nelson-Rees et al., 1980). Для популяций фитосейидных клещей характерно численное преобладание самок. Доля самок у разных видов и в разных биоконтрольных популяциях различается от 52 до 97%. Обычно находится в интервале 75–90% (Dyer, Swift, 1979). У большинства видов самки не способны давать жизнеспособное потомство без оплодотворения (Колодочка, 1975; Hoy, 2011). Тем не менее, при разведении разных видов фитосейид регулярно обнаруживаются линии без самцов или с единичными самцами. Впервые партеногенез у фитосейид был обнаружен у *Amblyseius elongatus* (Kennett, 1958). Преимущественно партеногенетически раз-

множается *Amblyseius herbarius* и *Neoseiulus tunus* (Колодочка, 1974; Ana et al., 2017). Самцы у этих видов изредка встречаются. У *Amblyseius agrestis* и *Amblyseius aurescens* самцы не наблюдались при разведении в течение полугода. Этим видам свойственен настоящий партеногенез или телитокция (Колодочка, 1975; Гапонюк, 1989). Распределение телитокции у фитосейид не связано с экологическими особенностями. *Amblyseius agrestis* обитает в лесной подстилке, тогда как *Amblyseius aurescens* и *Neoseiulus tunus* встречаются на листьях винограда, сои, дикорастущих растений и питаются паутиными клещами (Гапонюк, 1989; Ana et al., 2017).

С точки зрения разведения биоконтрольных популяций телитокция крайне желательна, так как позволяет выращивать только самок, которые эффективнее поедают вредителей, кроме того при телитокции нет риска скрещивания клещей с близкими видами или особями своего вида, но цитоплазматичеки не совместимы с данной биоконтрольной популяцией. Такие неэффективные скрещивания не только бесплодны, но и создают риск инфицирования биоконтрольной популяции бактериальными патогенами. В настоящее время для получения партеногенетических популяций фитосейидных клещей применяется поиск популяций с нужными свойствами в природе. Вероятность существования партеногенетической популяции в природе у данного вида обосновывается наличием этих популяций у других видов фитосейидных клещей. Такой поиск может быть трудоемким и неэффективным. Тестирование 13 100 самок *Metaseiulus occidentalis* из 59 лабораторных линий и изолятов из природы не выявило партеногенетической популяции (Hoy, Cave, 1986).

Микробиом фитосейидных клещей

У ряда видов фитосейидных клещей известны внутриклеточные симбиотические бактерии *Wolbachia*, *Cardinium* и *Spiroplasma*, вызывающие сильный сдвиг в соотношении полов в сторону самок и потенциально способные вызывать партеногенез (Breeuwer, Jacobs, 1996; Johanowicz, Hoy, 1996; Weeks et al., 2003; Enigl, Schausberger, 2007; Hoy, Jeyaprasath, 2008; Wu, Hoy, 2012a; Sourassou et al., 2014; Famah et al., 2014). Кроме сдвига в соотношении полов, внутриклеточные бактерии могут вызывать у фитосейидных клещей одностороннюю или двустороннюю цитоплазматическую несовместимость (Johanowicz, Hoy, 1996; Wu, Hoy, 2012b). Наиболее полно изучена цитоплазматическая несовместимость, вызванная бактериями у клещей *Metaseiulus occidentalis* и *Neoseiulus paspalivorus*. Клещи используются для контроля численности коковского клеща. Разные биоконтрольные популяции клещей *Metaseiulus occidentalis* и *Neoseiulus paspalivorus* инфицированы разными внутриклеточными бактериями из родов *Cardinium* и *Wolba-*

chia. Если состав бактерий различается между линиями, то наблюдается цитоплазматическая несовместимость и потомства не образуется. Обработка антибиотиками позволяет устранить цитоплазматическую несовместимость и получить межлинейные гибриды, в том числе от линий из географически удаленных местообитаний, что указывает на незначительность генетических отличий популяций клещей одного вида в разных частях ареала и решающую роль бактериальных симбионтов в развитии цитоплазматической несовместимости (Sourassou et al., 2014).

Так как внутриклеточные симбиотические бактерии инфицируют как фитосейидных клещей, так и паутиных клещей, возникает вопрос о возможности межвидового переноса бактерий между видами клещей от жертвы к хищнику. Получены некоторые данные в пользу данного предположения. Сравнительный анализ микробиома *Metaseiulus occidentalis* и его жертвы — двупятнистого паутиного клеща *Tetranychus urticae* выявил *Wolbachia* у обоих видов. *Wolbachia* из этих клещей принадлежат к одной группе, что следует из сравнения нуклеотидных последовательностей трех генов *Wolbachia*: *16S rRNA*, *wspA* и *wspB*. Эти гены оказались идентичны у хищника и его жертвы, что предполагает недавний горизонтальный перенос *Wolbachia* (Hoy, Jeyaparakash, 2005).

Аналогичные результаты получены при сравнительном анализе гена *Wolbachia 16S rRNA* в экспериментальной системе хищник—жертва *Neoseiulus cucumeris*—*Tyrophagus putrescentiae* (Pekas et al., 2017).

Биоконтрольные популяции фитосейид могут заражаться не только симбиотическими бактериями, но и бактериальными патогенами от своих жертв, что может резко снизить жизнеспособность биоконтрольной популяции. Хроническая инфекция биоконтрольных популяций *Phytoseiulus persimilis* бактерией *Acaricomus phytoseiuli* приводит к снижению продолжительности жизни и плодовитости клещей, а также к малой активности клещей в поедании паутиных клещей, что делает такие биоконтрольные популяции неэффективными или безответственными (non-responding) (Gols et al., 2007). Эти данные указывают на необходимость регулярного контроля микробиоты биоконтрольных популяций фитосейид, устранения патогенов и субклонирования популяций для сохранения ими полезных свойств.

МИКРОБИОМ СИСТЕМЫ ХИЩНИК—ЖЕРТВА

Применение методов полногеномного секвенирования и метабаркодирования ДНК микробиома позволили охарактеризовать микробиом отдельных представителей фитосейидных клещей. Микробиом клещей состоит из кишечных

бактерий и грибов и внутриклеточных бактерий и микроспоридий, обычных у фитосейидных клещей (Bjornson, Keddie, 1999; Becnel et al., 2002; Olsen, Hoy, 2002; Hoy, Jeyaparakash, 2008). Для понимания процесса формирования микробиома фитосейидных клещей необходимо включить в рассмотрение не только самих фитосейидных клещей, но и их жертв. Работ, в которых использован такой комплексный подход пока немного и их следует рассмотреть подробнее. В работе (Pekas et al., 2017) проанализирована система, образованная хищным клещом *Neoseiulus cucumeris* и его жертвой — удлинённым гнилостным клещом *Tyrophagus putrescentiae*. Для описания были взяты две популяции *Neoseiulus cucumeris*: одна — массового разведения и вторая, лабораторная, — с признаками заболевания неизвестной природы. В каждой из популяций хищника и их жертвы обитали совместно и их разделяли перед анализом. Всего получено и отсекументировано шесть библиотек *16S rRNA*-генов *Neoseiulus cucumeris* по три из каждой популяции и шесть библиотек *16S rRNA*-генов *Tyrophagus putrescentiae*. Хищники и их жертвы разделялись перед получением библиотек и анализировались отдельно. Полученные данные сравнивались с сиквенсами трех библиотек *16S rRNA*-генов *Tyrophagus putrescentiae*, которые поддерживались в чистой культуре без хищных клещей. Всего идентифицировано 75 видов бактерий. Как и ожидалось, большинство видов бактерий были малочисленными и представленными не во всех библиотеках. Такие виды можно рассматривать как случайные. Виды, найденные во всех шести проанализированных выборках *Neoseiulus cucumeris*, представлены в табл. 1.

Основой микробиома *Neoseiulus cucumeris* является обычная сапрофитная бактерия *Staphylococcus kloosii*. На ее долю приходится 72 и 61% всех бактерий в обеих популяциях *Neoseiulus cucumeris*. Еще 12 и 14% приходится на *Staphylococcus saprophyticus*. Эти бактерии по существу и составляют кишечную микрофлору клещей. Интересно, что они полностью отсутствуют у гнилостных клещей в чистой культуре, но появляются в значительном количестве — 40% при совместном обитании. Логично предположить, что гнилостные клещи заражаются от экскрементов *Neoseiulus cucumeris*, которые содержат эти бактерии. Среди постоянно встречающихся бактерий *Neoseiulus cucumeris* выявляется необычно много внутриклеточных симбиотических бактерий. К ним относятся: *Solitalea-like*, *Wolbachia*, *Cardinium*, *Blattabacterium-like*, и возможно *Bartonella queenslandensis*. Тем не менее, вероятно, что ни одной из этих бактерий нет в составе постоянного микробиома этих линий *Neoseiulus cucumeris*, так как они могут попадать в клещей с пищей. Именно эти виды бактерий составляют основу микробиома растительноядного клеща *Tyrophagus putrescentiae*. Эти клещи при куль-

Таблица 1. Массовые виды бактерий, ассоциированных с *Neoseiulus cucumeris*

Вид бактерии	GenBank ID. Последовательности <i>16S rRNA</i> -гена с максимальным сходством с новыми последовательностями клещей	Сходство, %	Экологическая группа
<i>Staphylococcus kloosii</i>	NR_024667	99	Сапрофит
<i>Staphylococcus cohnii</i>	NR_037046	99	Сапрофит
<i>Staphylococcus saprophyticus</i>	NR_074999	99	Сапрофит
<i>Staphylococcus lentus</i>	NR_043418	99	Сапрофит
<i>Bartonella queenslandensis</i>	NR_116176	95	Малоизучен. Виды из рода <i>Bartonella</i> , факультативно внутриклеточные бактерии
<i>Solitalea</i> -like (Sphingobacteriales)	Нет последовательностей с высоким сходством	–	Внутриклеточный симбионт
<i>Wolbachia</i> sp. <i>wRi</i>	NR_074437	99	Внутриклеточный симбионт
<i>Wolbachia</i> endosymbiont	NR_074127	97	Внутриклеточный симбионт
<i>Bacillus cereus</i>	NR_074540	99	Сапрофит
<i>Cardinium</i> (Cytophagales)	Нет последовательностей с высоким сходством	–	Внутриклеточный симбионт
<i>Brevibacterium siliguriense</i>	NR_115086	97	Сапрофит
<i>Brevibacterium iodinum</i>	NR_026241	98	Сапрофит
<i>Kocuria koreensis</i>	NR_116745	96	Оппортунистический патоген
<i>Blattabacterium</i> -like (Flavobacteriaceae)	Нет последовательностей с высоким сходством	–	Внутриклеточный симбионт

тивировании в чистой культуре имеют микробиом, на 99% состоящий из различных внутриклеточных симбиотических бактерий. Многие из них остаются не изученными, нет и зарегистрированных последовательностей этих видов в базе данных GenBank.

Существенных отличий микробиома здоровой и больной популяции *Neoseiulus cucumeris* в данном исследовании не было обнаружено. *Brenneria salicis* (GenBank ID: NR_114714) – единственный вид бактерий, который был найден только в больной популяции с низкой плотностью и отсутствовал в здоровой. Кроме того, эта фитопатогенная бактерия, вызывающая заболевание ксилемы у растений, отсутствовала в чистой культуре гнилостного клеща, но при совместном культивировании с *Neoseiulus cucumeris* гнилостный клещ заразился ей, и она обнаруживалась в его микробиоме с низкой плотностью (около 2% всей бактериальной популяции). Возможно, *Brenneria salicis* патогенна не только для растений, но и для членистоногих.

Примечательно почти полное отсутствие у *Neoseiulus cucumeris* типичных для человека кишечных бактерий. Бактерии из родов *Escherichia*, *Lactococcus*, *Leuconostoc* и *Propionibacterium* присутствуют в числе 75 идентифицированных видов бактерий, но в очень малых количествах.

Таким образом, при подробном рассмотрении микробиомов хищных клещей и их жертв – растительноядных клещей наблюдаются радикальные отличия. Их микробиомы в норме не имеют

ничего общего, тогда как при рассмотрении только списков выявленных видов бактерий можно сделать вывод о существенном сходстве микробиомов хищника и его жертвы и активном взаимодействии симбиотических бактерий фитосейидными клещами от своих жертв. Такой случай был подробно исследован в системе *Metaseiulus occidentalis*–*Tetranychus urticae* (Wu, Hoy, 2012b). Паутиновый клещ стабильно инфицирован *Wolbachia*, а у *Metaseiulus occidentalis* определяется инфекция двумя внутриклеточными бактериями *Wolbachia* и *Cardinium*. Обе бактерии выявляются на всех стадиях развития, включая стадию яйца. На этом основании был сделан вывод о недавнем горизонтальном переносе *Wolbachia* от паутинового клеща к хищному (Hoy, Jeunprakash, 2005). Но если модифицировать протокол тестирования бактерий, включив стадию голодания 72 ч перед выделением суммарной ДНК из клещей и промыть яйца 0.3%-ным раствором гипохлорита натрия перед выделением ДНК, то *Wolbachia* не будет определена, а *Cardinium* будет выявляться, что указывает на то, что именно *Cardinium* является внутриклеточным симбионтом *Metaseiulus occidentalis* и ответственен за феномен цитоплазматической несовместимости у этого вида (Wu, Hoy, 2012a), а вывод о межвидовом переносе *Wolbachia* в данном случае не подтвердился.

Вероятно, все виды фитосейидных клещей инфицированы внутриклеточными бактериями. Ин-

Таблица 2. Стабильные симбиотические системы фитосейид бактерий и микроспоридий

Вид фитосейидного клеща	Микроорганизм	Симптомы персистенции бактерии или микроспоридии в популяции клещей	Источник
<i>Phytoseiulus persimilis</i>	Бактерия <i>Acaricomes phytoseiuli</i>	Накопление двулучепреломляющих кристаллов в ногах. Инфицированные клещи малоподвижны и не проявляют охотничьего поведения в ответ на химические сигналы растений поврежденных паутиными клещами (синдром отсутствия реакции). Клещи заражаются от больных клещей и от их испражнений	Schütte et al., 2006, 2008 Gols et al., 2007
<i>Phytoseiulus persimilis</i>	Бактерия <i>Rickettsiella phytoseiuli</i>	Обнаруживается в линиях клещей лабораторного разведения, но не у клещей из природных популяций. Инфекция бессимптомна	Šut'áková, 1994
<i>Neoseiulus cucumeris</i> , <i>Neoseiulus barkeri</i>	Микроспоридия	Сокращение продолжительности жизни, сокращение плодовитости. Передача патогена преимущественно вертикальная, но возможно заражение при контакте со спорами и больными клещами.	Beerling, van der Geest, 1991a,b
<i>Metaseiulus occidentalis</i>	Микроспоридия <i>Oligosporidium occidentale</i>	Сдвиг соотношения полов в сторону самок. Морфология клещей без нарушений, но активность инфицированных клещей снижена. Передача возбудителя вертикальная и горизонтальная при каннибализме	Olsen, Hoy, 2002 Becnel et al., 2002
<i>Metaseiulus occidentalis</i>	Бактерия <i>Serratia marcescens</i> , <i>Rickettsia</i> -like bacteria, <i>Enterobacter</i> , <i>Bacteroidetes</i>	Нарушение пищеварения и прилипание клещей к субстрату	Hoy, Jeyaprakash, 2005, 2008
<i>Phytoseiulus persimilis</i>	Микроспоридия <i>Microsporidium phytoseiuli</i>	Сдвиг соотношения полов в сторону самок. Сокращение продолжительности жизни, плодовитости и потребления добычи. Передача возбудителя преимущественно вертикальная	Bjornson, Keddie, 1999 Olsen, Hoy, 2002
<i>Euseius fnlandicus</i>	<i>Cardinium</i>	Неизвестно	Enigl, Schausberger, 2007
<i>Neoseiulus californicus</i>	<i>Spiroplasma</i>	Неизвестно	Enigl, Schausberger, 2007
<i>Metaseiulus occidentalis</i>	<i>Cardinium</i>	Цитоплазматическая несовместимость	Wu, Hoy, 2012a
<i>Neoseiulus paspalivorus</i>	<i>Wolbachia</i> , <i>Cardinium</i>	Цитоплазматическая несовместимость	Famah et al., 2014

тегральное рассмотрение всех внутриклеточных микроорганизмов с помощью микроскопии, без определения видов микроорганизмов, показывает, что все три случайно отобранных вида фитосейид: *Phytoseiulus persimilis*, *Typhlodromips swirskii* и *Neoseiulus cucumeris* содержат бактерии в клетках кишечника, мальпигиевых сосудах и грибоподобные организмы (возможно микроспоридии) – в

клетках наружных покровов ног и идиосомы (Sumner-Kalkun et al., 2020). Из этой работы следует, что любая биоконтрольная популяция фитосейид является тройственным симбиозом, образованным клещом, бактериями и грибоподобными организмами. Симбиоз есть всегда, но иногда он включает патогены, а иногда обеспечивает высокую жизнеспособность клещей.

СИМБИОЗ ФИТОСЕЙИДНЫХ КЛЕЩЕЙ, БАКТЕРИЙ И МИКРОСПОРИДИЙ

В данном обзоре не рассматриваются грибные патогены фитосейидных клещей, хотя грибные инвазии обычны в популяциях клещей. Часто их причиной становятся неспециализированные виды грибов, поражающие широкий спектр членистоногих разного систематического положения. Такие инвазии можно считать случайным явлением. Бактериальные патогены, микроспоридии и внутриклеточные симбиотические бактерии более специфичны, и связи в такой симбиотической системе более стабильны. Виды фитосейидных клещей, для которых доказана персистенция определенных бактерий и микроспоридий, перечислены в табл. 2.

В инфицированных микроспоридиями популяциях фитосейидных клещей, как правило, присутствуют как зараженные, так и свободные от инфекции особи. Поэтому расчищение популяции путем субклонирования от одной самки с последующим микроскопическим тестом на наличие микроспоридий в тканях полученных сублиний клещей является наиболее эффективным методом (Bjornson, Keddie, 2001; Olsen, Hoy, 2002). Другим эффективным методом устранения микроспоридий из популяции клещей является тепловая обработка. При выращивании клещей *Metaseiulus occidentalis* при температуре 32–35°C в течение нескольких дней происходит инактивация микроспоридий, в результате чего отложенные обработанной самкой яйца на содержат возбудителя и от них можно получить чистую линию (Olsen, Hoy, 2002).

Пробиотические бактерии, стимулирующие скорость роста популяции и повышающие устойчивость клещей, изучены мало. Сообщалось о повышенной плодовитости *Metaseiulus occidentalis*, инфицированных *Cytophaga-Flavobacterium* (Weeks, Stouthamer, 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение микробиома клещей создает основу для совершенствования биоконтрольных популяций фитосейидных клещей и повышения эффективности их применения для защиты растений и создания биоконтрольных популяций клещей с заданными свойствами. Очищение биоконтрольных популяций от патогенных микроорганизмов может быть достигнуто с помощью пробиотической диеты, применения антибиотиков и субклонирования популяций. Дальнейшие исследования внутриклеточных симбиотических бактерий *Wolbachia* и *Cardinium* и искусственное заражение линий фитосейидных клещей симбиотическими бактериями может позволить получить партеногенетические линии клещей, более эффективные и стабильные, в качестве агентов биоконтроля.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда в рамках научного проекта № 22-24-00727.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит исследований с участием живых организмов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гапонюк И.Л. Обнаружение телитокки у хищного клеща *Amblyseius aurescens* (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Вестн. зоол. 1989. Т. 4. С. 82.
- Колодочка Л.А. Случай телитокки у хищного клеща *Amblyseius herbarius* (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Экология. 1974. Т. 4. С. 95.
- Колодочка Л.А. Случай телитокки у хищного клеща *Amblyseius agrestis* (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Вестн. зоол. 1975. Т. 2. С. 84–85.
- Abdalla A.A., Zhang Z., Masters G.J., McNeill S. *Euseius finlandicus* (Acari: Phytoseiidae) as a potential biocontrol agent against *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae): life history and feeding habits on three different types of food // Exp. Appl. Acarol. 2001. V. 25. P. 833–847. <https://doi.org/10.1023/a:1020431531446>
- Ana C.C.C., Peterson R.D., Felipe S.R.A. et al. Complementary description of *Neoseiulus tunus* (De Leon) (Acari: Mesostigmata: Phytoseiidae) and observation on its reproductive strategy // Acarologia. 2017. V. 57. P. 591–599. <https://doi.org/10.24349/acarologia/20174178>
- Becnel J.J., Jeyaprakash A., Hoy M.A. et al. Morphological and molecular characterization of a new microsporidian species from the predatory mite *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) (Acari, Phytoseiidae) // Invert. Pathol. 2002. V. 79. P. 163–172.
- Beerling E.A.M., van der Geest L.P.S. Microsporidiosis in mass-rearings of the predatory mites *Amblyseius cucumeris* and *A. barkeri* (Acarina: Phytoseiidae) // Proc. Exp. Appl. Entomol. 1991a. V. 2. P. 157–162.
- Beerling E.A.M., van der Geest L.P.S. A microsporidium (Microspora: Pleistophoridae) in mass-rearings of the predatory mites *Amblyseius cucumeris* and *A. barkeri* (Acarina: Phytoseiidae): analysis of a problem // IOBC/WPRS Bull. 1991b. V. 14. P. 5–8.
- Bjornson S., Keddie B.A. Effects of *Microsporidium phytoseiuli* (Microsporida) on the performance of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) // Biol. Control. 1999. V. 15. P. 153–161.
- Bjornson S., Keddie B.A. Disease prevalence and transmission of *Microsporidium phytoseiuli* infecting the predatory mite, *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) // J. Invert. Pathol. 2001. V. 77. P. 114–119. <https://doi.org/10.1006/jipa.2001.5008>

- Breeuwer J.A.J., Jacobs G. Wolbachia: intracellular manipulators of mite reproduction // Exp. Appl. Acarol.* 1996. V. 20. P. 421–434.
- Chant D.A., McMurtry J.A.* Illustrated keys and diagnoses for the genera and sub-genera of the Phytoseiidae of the World. West Bloomfield: Indira Publishing House, 2007. 220 p.
- Cruickshank R.H., Thomas R.H.* Evolution of haplodiploidy in dermanyssine mites (Acari: Mesostigmata) // *Evolution.* 1999. V. 53. P. 1796–1803.
- Demite P.R., McMurtry J.A., de Moraes G.J.* Phytoseiidae Database: a website for taxonomic and distributional information on phytoseiid mites (Acari) // *Zootaxa.* 2014. V. 3795. P. 571–577.
- Demite P.R., de Moraes G.J., McMurtry J.A. et al.* Phytoseiidae Database 2019. Available at: <http://www.lea.es-alq.usp.br/phytoseiidae/> Accessed 15 Aug. 2022.
- Dyer J.G., Swift F.C.* Sex ratio in field populations of phytoseiid mites (Acarina: Phytoseiidae) // *Ann. Entomol. Soc. Am.* V. 72. Iss. 1. P. 149–154. <https://doi.org/10.1093/aesa/72.1.149>
- Enigl M., Schausberger P.* Incidence of the endosymbionts *Wolbachia*, *Cardinium* and *Spiroplasma* in phytoseiid mites and associated prey // *Exp. Appl. Acarol.* 2007. V. 42. P. 75–85.
- Famah S.N., Hanna R., Breeuwer J.A. et al.* The endosymbionts *Wolbachia* and *Cardinium* and their effects in three populations of the predatory mite *Neoseiulus paspalivorus* // *Exp. Appl. Acarol.* 2014. V. 64. P. 207–221. <https://doi.org/10.1007/s10493-014-9820-0>
- Gerson U., Smiley R.L., Ochoa T.* Mites (Acari) for pest control. Oxford, UK: Blackwell Science, 2003. 539 p.
- Gols R., Schutte C., Stouthamer R. et al.* PCR-based identification of the pathogenic bacterium, *Acaricomes phytoseiuli*, in the biological control agent *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) // *Biol. Control.* 2007. V. 42. P. 316–325. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.06.001>
- Hoy M.A.* Parahaploidy of the “arrhenotokous” predator, *Metaseiulus occidentalis* (Acarina: Phytoseiidae) demonstrated by x-irradiation of males // *Entomol. Exp. Appl.* 1979. V. 26. P. 97–104.
- Hoy M.A.* Agricultural acarology: introduction to integrated mite management. Boca Raton: CRC Press, 2011. 430 p. <https://doi.org/10.1201/b10909>
- Hoy M.A., Cave F.E.* Screening for thelytoky in the parahaploid phytoseiid, *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) // *Exp. Appl. Acarol.* 1986. V. 2. P. 273–276.
- Hoy M., Jeyaprakash A.* Microbial diversity in the predatory mite *Metaseiulus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) and its prey, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) // *Biol. Control.* 2005. V. 32. P. 427–441.
- Hoy M.A., Jeyaprakash A.* Symbionts, including pathogens, of the predatory mite *Metaseiulus occidentalis*: current and future analysis methods // *Exp. Appl. Acarol.* 2008. V. 46. P. 329–347. <https://doi.org/10.1007/s10493-008-9185-3>
- Johanowicz D.L., Hoy M.A.* *Wolbachia* in a predator–prey system: 16S ribosomal DNA analysis of two phytoseiids (Acari: Phytoseiidae) and their prey (Acari: Tetranychidae) // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1996. V. 89. P. 435–441. <https://doi.org/10.1093/aesa/89.3.435>
- Kennett C.E.* Some predacious mites of the subfamilies Phytoseiinae and Aceosejinae (Acarina: Phytoseiidae, Aceosejidae) from central California with descriptions of new species // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1958. V. 51. P. 471–479.
- Marafeli P.P., Reis P.R., da Silveira E.C. et al.* Life history of *Neoseiulus californicus* (McGregor, 1954) (Acari: Phytoseiidae) fed with castor bean (*Ricinus communis* L.) pollen in laboratory conditions // *Biol. Braz. J. Biol.* 2014. V. 74 (3). P. 691–697. <https://doi.org/10.1590/bjb.2014.0079>
- McMurtry J.A., de Moraes G.J., Sourasso N.F.* Revision of the lifestyles of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) and implications for biological control strategies // *Syst. Appl. Acarol.* 2013. V. 18. P. 297–320.
- Nelson-Rees W.A., Hoy M.A., Roush R.T.* Heterochromatinization, chromatin elimination and haploidization in the parahaploid mite *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) (Acarina: Phytoseiidae) // *Chromosoma (Berl.)*. 1980. V. 77. P. 263–276.
- Olsen L.E., Hoy M.A.* Heat curing *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) (Acari: Phytoseiidae) of a fitness-reducing microsporidium // *Invert. Pathol.* 2002. V. 79. P. 173–178.
- Pekas A., Palevsky E., Sumner J.C. et al.* Comparison of bacterial microbiota of the predatory mite *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) and its factitious prey *Tyrophagus putrescentiae* (Acari: Acaridae) // *Sci. Rep.* 2017. V. 7 (2). P. 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00046-6>
- Schütte C., Gols R., Kleespies R.G. et al.* Novel bacterial pathogen *Acaricomes phytoseiuli* causes severe disease symptoms and histopathological changes in the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari, Phytoseiidae) // *J. Invert. Pathol.* 2008. V. 98. P. 127–135. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2008.03.006>
- Schütte C., Kleijn P.W., Dicke M.A.* Novel disease affecting the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari, Phytoseiidae): 1. Symptoms in adult females // *Exp. Appl. Acarol.* 2006. V. 38. P. 275–297. <https://doi.org/10.1007/s10493-006-0015-1>
- Sourassou N.F., Hanna R., Breeuwer J.A.J. et al.* The endosymbionts *Wolbachia* and *Cardinium* and their effects in three populations of the predatory mite *Neoseiulus paspalivorus* // *Exp. Appl. Acarol.* 2014. V. 64 (2). P. 207–221. <https://doi.org/10.1007/s10493-014-9820-0>
- Sumner-Kalkun J.C., Baxter I., Perotti M.A.* Microscopic analysis of the microbiota of three commercial Phytoseiidae species (Acari: Mesostigmata) // *Exp. Appl. Acarol.* 2020. V. 81. P. 389–408. <https://doi.org/10.1007/s10493-020-00520-3>
- Šut'áková G.* Phenomenon of *Rickettsiella phytoseiuli* in *Phytoseiulus persimilis* mite // *Acta Microbiol. Immunol. Hungarica.* 1994. V. 41. P. 411–414.
- Tixier M.S., Douin M., Kreiter S.* Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata) on plants of the family Solanaceae: results of a survey in the south of France and a review of world biodiversity // *Exp. Appl. Acarol.* 2020. V. 81. P. 357–388. <https://doi.org/10.1007/s10493-020-00507-0>
- Tixier M.S., Hernandez-Akashi F., Guichou S., Kreiter S.* The puzzle of DNA sequences of Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata) in the public GenBank database // *Inv. Syst.* 2011. V. 25. P. 389–406.

- Tsolakis H., Tixier M.S., Kreiter S., Ragusa S.* The genus concept within the family Phytoseiidae (Acari: Parasitiformes). Historical review and phylogenetic analyses of the genus *Neoseiulus* Hughes // *Zool. J. Linn. Soc.* 2012. V. 165. P. 253–273.
- Weeks A.R., Stouthamer R.* Increased fecundity associated with infection by a cytophaga-like intracellular bacterium in the predatory mite, *Metaseiulus occidentalis* // *Proc. Biol. Sci.* 2004. V. 271. (Suppl. 4). P. S193–S195. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0137>
- Weeks A.R., Velten R., Stouthamer R.* Incidence of a new sex-ratio-distorting endosymbiotic bacterium among arthropods // *Proc. Biol. Sci.* 2003. V. 270. P. 1857–1865. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2425>
- Wu K., Hoy M.A.* *Cardinium* is associated with reproductive incompatibility in the predatory mite *Metaseiulus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) // *J. Invert. Pathol.* 2012a. V. 110. P. 359–365.
- Wu K., Hoy M.A.* Extended starvation reduced and eliminated *Wolbachia*, but not *Cardinium*, from *Metaseiulus occidentalis* females (Acari: Phytoseiidae): a need to reassess *Wolbachia*'s status in this predatory mite? // *J. Invert. Pathol.* 2012b. V. 109. P. 20–26. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2011.09.005>

Bacterial Symbionts and Pathogens in Populations of the Phytoseid Mites (Phytoseiidae, Mesostigmata)

B. V. Andrianov*

Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*e-mail: andrianovb@mail.ru

The application of DNA-identification and metabarcoding made it possible to characterize the phytoseid mite microbiome and identify symbiotic and pathogenic microorganism species associated with the phytoseid mites facultatively and obligatorily. The mite microbiome consists of intestinal bacteria and fungi and intracellular bacteria and microsporidia, common in phytoseid mites. As in the case of other arthropod groups, infection of phytoseid mites with the intracellular symbiotic bacteria *Wolbachia* and *Cardinium* causes a shift in the sex ratio in favor to females in the mite population and cytoplasmic incompatibility between infected and uninfected populations of the same species. The use of intracellular symbiotic bacteria opens the possibility of obtaining biocontrol populations consisting exclusively of females which will have no opportunity to mate with wild representatives of their species, which is essential for avoiding the spread of pathogenic bacteria in biocontrol populations. In biocontrol populations of phytoseid mites, pathogenic bacteria and microsporidia have been revealed by DNA-identification and their elimination can increase the viability and efficiency of phytoseid mites in agricultural practice.

Keywords: *Wolbachia*, ITS, cytoplasmic incompatibility, metabarcoding, biocontrol populations