Le api desiderano avere funghi: rassegna delle associazioni di api con funghi non patogeni

Rutkowski e altri

Downloaded from https://academic.oup.com/femsec/advance-article/doi/10.1093/femsec/fiad077/7221646 by guest on 10 July 2023

riduzione

Come molti altri insetti, le api interagiscono con i microbi con effetti che vanno dal benefico al parassita. Gli studi sulle simbiosi microbiche nelle api si sono concentrati in modo sproporzionato sui gruppi di api eusociali, che sono noti per avere un microbioma intestinale batterico centrale piccolo e ben conservato che aumenta l'immunità e viene trasmesso attraverso le generazioni attraverso l'ambiente sociale dell'alveare (Kwong et al. 2017). Studi emergenti suggeriscono che le associazioni batteriche possono anche fornire benefici nutrizionali e protettivi alle api solitarie, nonostante manchino di un microbioma centrale

Sebbene la maggior parte della ricerca fino ad oggi si sia concentrata sui batteri associati alle api, vi è un crescente riconoscimento del fatto che i microbiomi delle api sono complessi e contengono parassiti unicellulari, virus e funghi.

I funghi associati alle api sono stati generalmente studiati come agenti patogeni (Evison & Jensen 2018), saprofiti di provviste immagazzinate o indicatori di cattiva salute delle api. I funghi associati alle api meglio studiati sono quelli del genere Ascosphaera, specializzati in habitat associati alle api e che includono specie patogene per le larve delle api (Aronstein & Murray 2010, Maxfield-Taylor et al. 2015, Ravoet et al. 2014 ) così come quelli che crescono saprofiticamente sul polline immagazzinato (Skou & King 1984, Vandenberg & Stephen 1983). Inoltre, i funghi del genere Aspergillus possono essere patogeni opportunisti delle api adulte e larvali (Becchimanzi & Nicoletti 2022) e possono produrre micotossine tossiche per le api (Niu et al. 2011, Kostić et al. 2019). I microsporidi del genere Vairimorpha (ex Nosema), che sono strettamente correlati ai funghi, possono infettare un'ampia gamma di specie di api e causare la nosemiasi (Grupe & Quandt 2020, Martín-Hernández et al. 2018). Al di fuori delle interazioni patogene, la presenza di funghi all'interno delle api è stata tradizionalmente considerata un segno di stress; le api stressate da nosemiasi, xenobiotici o temperature invernali calde ospitano una maggiore abbondanza di funghi nel loro tratto gastrointestinale (Borsuk et al. 2013, Gilliam 1973, Gilliam et al. 1974, Maes et al. 2021, Ptaszyńska et al. 2016a, 2016b , 2021, Rada et al.1997). All'interno delle scorte di api immagazzinate, alcuni funghi agiscono come microbi deterioranti e possono contribuire alla mortalità delle larve delle api, specialmente nelle specie di api solitarie (Batra et al. 1973, Lunn et al. 2022, Pitts-Singer 2015). Tuttavia, vi è un crescente riconoscimento del fatto che non tutti i funghi associati alle api indicano malattia o decadimento; alcuni possono essere commensali o addirittura mutualistici.

Le api ospitano diverse comunità di funghi non patogeni (Echeverrigaray et al. 2021, Grabowski & Klein 2017, Inglis et al. 1993a, Jacinto-Castillo et al. 2022). Negli ultimi decenni, e con una maggiore accessibilità dei metodi di sequenziamento del DNA, questi simbionti fungini sono stati caratterizzati in associazione con una crescente diversità di specie di api e il loro ruolo all'interno della salute e dell'ecologia delle api ha iniziato a essere esaminato. Qui, sintetizziamo i risultati di 148 studi di associazioni ape-fungo non patogene. Riassumiamo i taxa fungini che sono più comunemente associati alle api, le differenze nelle comunità fungine tra le varie specie di api e gli habitat associati alle api, le potenziali vie attraverso le quali questi funghi vengono acquisiti e i loro effetti sul comportamento, la sopravvivenza e la riproduzione delle api. Discutiamo inoltre delle prove dell’interruzione con fungicida di queste associazioni e identifichiamo le attuali lacune nella nostra comprensione delle interazioni tra api e funghi.

Chi sono i funghi associati alle api?

I funghi sono un gruppo eterogeneo di organismi con circa 150.000 specie descritte (Species Fungorum 2023) e circa 2,2-3,8 milioni di specie totali, la maggior parte delle quali non descritte (Hawksworth & Lücking 2017). I funghi associati alle api appartengono più comunemente al phylum Ascomycota (Fig. 1). I funghi possono anche essere classificati in base alle loro forme di crescita (lieviti o muffe) piuttosto che per parentela filogenetica, e alcuni hanno molteplici forme di crescita, crescendo come lieviti in alcune condizioni ecologiche e come funghi filamentosi in altri ambienti (Nadal et al. 2008).

I funghi più frequentemente associati alle api sono i lieviti dei generi Starmerella, Metschnikowia, Zygosaccharomyces e Candida (Fig. 1). I lieviti crescono tipicamente come singole cellule e si riproducono principalmente asessualmente. Dal punto di vista ecologico, sono limitati agli habitat che forniscono quantità significative di carbonio a basso peso molecolare e la loro forma di crescita li rende più competitivi nei substrati liquidi o ad alta umidità (Lachance & Starmer 1998). Pertanto, non sorprende che i lieviti siano comuni negli habitat ricchi di zucchero associati alle api, compreso il nettare floreale e le provviste immagazzinate come il miele (Fig S1). I lieviti di Starmerella sono stati notati per le loro interazioni specifiche con le api e per la loro presenza nei fiori visitati dalle api (Lachance et al. 2001), suggerendo una forte dipendenza dei lieviti dalle api come ospiti e vettori. I lieviti associati alle api sono generalmente osmotolleranti, con i lieviti Zygosaccharomyces che mostrano un'osmotolleranza particolarmente forte, in grado di crescere su terreni fino al 70% p/p di glucosio (Brysch-Herzberg 2004). Questo li rende ben adattati ad habitat come il miele, che può raggiungere concentrazioni zuccherine altrettanto elevate (Sohaimy et al. 2015). Oltre ad essere osmotolleranti, Starmerella, Zygosaccharomyces e alcune Wickerhamiella mostrano anche una preferenza per lo zucchero fruttosio come fonte di carbonio (Gonçalves et al 2020, Leandro et al. 2014). La fruttofilia è rara tra gli altri lieviti e questa caratteristica può contribuire al successo di questi gruppi negli habitat associati alle api, che spesso contengono alti livelli di fruttosio, in parte a causa della conversione del saccarosio in glucosio e fruttosio da parte delle api (Cheng et al. 2019, De-Melo et al.2017, Sohaimy et al.2015).

Le api si associano anche a muffe, funghi che crescono con la diffusione del micelio, che includono i generi Cladosporium, Aspergillus e Penicillium (Fig. 1). A differenza dei lieviti, le muffe sono spesso meno specializzate nei loro habitat e possono crescere su un'ampia varietà di fonti di carbonio, compresi polisaccaridi complessi (Bennett 2009). Le muffe sono comunemente presenti nel polline floreale e nelle provviste di polline immagazzinate. I funghi all'interno di questi generi associati alle api sono diversi e abitano un'ampia gamma di habitat e ruoli ecologici, inclusi patogeni delle piante (ad esempio Alternaria), patogeni delle api (ad esempio Aspergillus flavus, Foley et al. 2014; Ascosphaera, Evison & Jensen 2018) e saprotrofi.

Come si acquisiscono i funghi associati alle api?

Acquisizione da risorse floreali

Le risorse florali sono la principale fonte di cibo per la maggior parte delle specie di api, quindi le specie fungine presenti nel nettare e nel polline contribuiscono direttamente alle comunità nei nidi delle api e nei tratti gastrointestinali delle api. Molti dei funghi più comunemente isolati dai nidi e dai corpi delle api sono anche abitanti frequenti del nettare e del polline dei fiori, tra cui Starmerella, Metschnikowia, Aspergillus e Cladosporium (Fig. 2), e probabilmente provengono dalle piante. In effetti, i cambiamenti negli habitat delle api (e presumibilmente nei pool di specie microbiche) come l'esposizione a nuovi fiori, spostamento dell'alveare o cambiamenti stagionali, sono riflessi dai cambiamenti nella comunità fungina associata alle api (Callegari et al. 2021, Hall et al. 2021, Kakumanu et al. 2016, Ludvigsen et al. 2021, McFrederick et al. 2018 , Rothman et al.2019). I fiori probabilmente forniscono anche un hub attraverso il quale i funghi commensali o mutualistici possono essere diffusi tra singole api o specie di api (Brysch-Herzberg 2004; McFrederick et al 2012), come è stato dimostrato per la diffusione di patogeni fungini (Evison & Jensen 2018; Graystock et al 2020).

Le comunità fungine nelle scorte immagazzinate dalle api divergono dalle comunità floreali col passare del tempo, probabilmente a causa dell'aggiunta di secrezioni di api, modifiche al cibo immagazzinato e/o condizioni ambientali all'interno del nido. Le provviste sono immagazzinate in nidi spesso rivestiti di resina, secrezioni ghiandolari o altri materiali ampiamente antimicrobici (Chui et al. 2021, Hefetz 1987, Shanahan e Spivak 2021), filtrando le specie fungine non adattate. Nelle api sociali, la temperatura dell'alveare è regolata e mantenuta più calda della temperatura ambiente, intorno ai 35°C durante i mesi estivi attivi (Fahrenholz et al. 1989), il che può avere un ulteriore impatto sulla composizione delle comunità fungine negli approvvigionamenti (Friedle et al. 2021). Le modifiche alle stesse provviste immagazzinate riducono anche il rischio di contaminazione da parte di microbi patogeni o saprotrofici. Nelle api mellifere, nei bombi e nelle api senza pungiglione, il nettare floreale viene modificato per produrre miele riducendo il contenuto di acqua e aggiungendo glucosio ossidasi e peptidi antimicrobici, risultando in un liquido con un alto contenuto di zucchero che può essere superiore al 70% p/p (De -Melo et al.2017, Souza et al.2006) e proprietà antimicrobiche generali (Israili 2014, Suntiparapop et al.2011). Altre provviste, come il pane delle api o molte provviste di nido d'api solitarie, vengono create mescolando insieme nettare e polline, producendo una provvista che è spesso (ma non sempre) più solida del miele Queste preparazioni sono generalmente acide (4-4,5 pH) a causa dell'aggiunta di glucosio ossidasi da parte delle api operaie e della proliferazione di batteri lattici, che producono acido gluconico e ciò si aggiunge alla natura antimicrobica di queste (Anderson & Mott 2023, Gilliam 1979, Herbert & Shimanuki 1978, Sinpoo et al. 2017).

Gli impatti di queste modifiche alla struttura della comunità fungina sono stati meglio illustrati da studi sul pane d'api delle colonie di Apis mellifera. Le comunità fungine nel pane d'api inizialmente assomigliano molto a quelle che si trovano nelle risorse floreali, ma diminuiscono in diversità e abbondanza nel tempo man mano che le provviste vengono alterate e immagazzinate (Detry et al. 2020, Disayathanoowat et al. 2020, Friedle et al. 2021, Sinpoo et al. 2017). Molti taxa associati ai fiori, come Metschnikowia, diminuiscono in abbondanza e normalmente non sono isolati dalle provviste immagazzinate (Fig. 2). Tuttavia, altri taxa fungini, tra cui Starmerella e Zygosaccharomyces, persistono in queste nuove condizioni e possono persino aumentare in abbondanza nel tempo (Detry et al. 2020).

Meccanismi potenziali: funghi come nutrimento, disintossicazione o protezione da agenti patogeni?

Sono stati ipotizzati alcuni meccanismi per spiegare gli effetti positivi dell'aggiunta di funghi sulla salute delle api, compresi i benefici nutrizionali derivanti dal consumo di cellule fungine e dei metaboliti associati. Il mutualismo nutrizionale è stato documentato in altri insetti che si associano ai funghi, con funghi che forniscono vitamine del gruppo B, amminoacidi o steroli ai loro insetti ospiti (Biedermann & Vega 2020). È noto che i funghi producono steroli necessari per lo sviluppo in una specie di ape senza pungiglione, come discusso sopra (Menezes et al. 2015, Paludo et al. 2018). I funghi possono anche fungere da fonte di cibo diretta. Nelle scorte di polline e nel miele, i funghi possono raggiungere densità comprese tra 103 e 106 ufc/g per i lieviti e <101-103 per i funghi filamentosi (Anderson & Mott 2023, Disayathanoowat et al. 2020, Echeverrigaray et al. 2021, Inglis et al. 1992a, Inglis e altri 1992b, Inglis e altri 1993a, Kačániová e altri 2004, Nardoni e altri 2015, Rosa e altri 2003, Teixeira e altri 2003). Queste abbondanti cellule fungine possono costituire una porzione sostanziale delle diete delle api. L'analisi isotopica degli amminoacidi provenienti da api di varie famiglie ha collocato le api come onnivore invece che strettamente erbivore, potenzialmente a causa del consumo di materia microbica (Steffan et al. 2019). Nell'ape solitaria Osmia ribifloris, la sterilizzazione delle scorte di polline per rimuovere i microbi ha ridotto il tasso di sviluppo larvale e la concentrazione di acidi grassi specifici rispetto alle scorte non sterilizzate, supportando ulteriormente il ruolo nutrizionale dei funghi nella salute delle api (Dharampal et al. 2019) . Tuttavia, questi effetti benefici dipendevano dall'identità del microbo ed erano più pronunciati quando i microbi venivano isolati dal polline di piante ospiti appropriate per O. ribifloris (Dharampal et al. 2020). In altri sistemi i funghi mediano la disintossicazione della dieta. Dato che il polline è spesso ricco di metaboliti secondari delle piante (Palmer-Young 2019) e che la tossicità del polline può influenzare l'uso del polline dell'ospite (Rivest & Forrest 2020), i funghi potrebbero plausibilmente essere coinvolti nella disintossicazione dei composti del polline per il consumo da parte delle larve, ma a nostra conoscenza questo non è stato documentato.

I funghi potrebbero anche giovare alle api riducendo la crescita di agenti patogeni o microbi deterioranti negli approvvigionamenti attraverso la competizione microbica-microbica, sebbene le prove di ciò siano contrastanti. Nei test di crescita in vitro, S. bombi, W. bombiphila e M. reukaufii hanno ridotto la sopravvivenza del parassita delle api Crithidia bombi (Pozo et al. 2019). I test su piastra hanno trovato prove contrastanti che i funghi associati al polline possono ridurre la crescita dei patogeni delle api. Ad esempio, Aspergillus, Cladosporium, Mucor, Penicillium, Rhizopus e Talaromyces isolati dalle provviste e dalle viscere delle api mellifere hanno inibito la crescita di Ascosphaera apis (Disayathanoowat et al. 2020, Gilliam et al. 1988,). Tuttavia, un altro studio sui funghi isolati dalle viscere dei bombi, tra cui S. bombi, W. bombiphila e Zygosaccharomyces rouxii, non ha trovato prove di inibizione delle larve di Paenibacillus, Melissococcus plutonius, C. bombi o A. apis nei saggi di crescita (Praet et al., 2018). È possibile che questa variazione nella capacità inibitoria sia dovuta a differenze a livello di ceppo tra le specie fungine, come è stato osservato per diversi ceppi batterici associati alle api (Praet et al. 2018). Oltre ai saggi di crescita in vitro, diversi studi associativi collegano la presenza di funghi a una maggiore resistenza alle malattie ea minori carichi patogeni. Nelle api mellifere, l'aumento del comportamento igienico di una colonia e una minore abbondanza di A. apis erano associati a una maggiore abbondanza di funghi di generi non-A. apis (Gilliam et al. 1988).

I funghi possono anche influenzare l'immunità delle api, come è stato documentato per i batteri nel microbioma intestinale delle api (Bonilla-Rosso et al. 2018). La stimolazione immunitaria è stata dimostrata nella falena Galleria mellonella, dove il pretrattamento con Saccharomyces cerevisiae ha protetto le larve dalle successive infezioni di Candida albicans (Bergin et al. 2006). Allo stesso modo, S. cerevisiae ha aumentato la risposta immunitaria a Escherichia coli nella vespa sociale Polistes dominula (Meriggi et al. 2019). Al contrario, l'esposizione delle api operaie a Wickerhamomyces anomalus, un lievito associato all'intestino, ha abbassato l'espressione genica immunitaria (Tauber et al. 2019). Nel complesso, poiché tutti gli studi attuali sull'inibizione dei patogeni da parte dei funghi associati alle api sono stati associativi o basati su saggi di crescita in vitro, sono necessarie ulteriori ricerche per determinare se i funghi ambientali o simbiotici influenzino la progressione della malattia nelle singole api o nelle colonie e se ciò sia mediato da interazioni microbo-microbo o modulazione della risposta immunitaria delle api.

offerto da https://app.vetrinalive.it/savorelli-gianni-prodotti-per-apicoltura5505

Bee Boost ,Apistan, Apivar ,Apiguard etc. da Savorelli Gianni Ditta dal 1997 ad oggi aiImmagine migliori prezzi

tel 3396634688