

doi: 10.3969/j.issn.1674-0858.2016.02.31

虫瘿与其生物群落及寄主植物间的关系

申 洁, 董颖颖, 王义平*

(浙江农林大学林业与生物技术学院, 浙江临安 311300)

摘要: 虫瘿是自然界极其常见的生物现象, 是植物与昆虫互作的奇特产物。本文对虫瘿生物群落多样性、虫瘿与其生物群落的关系以及虫瘿与寄主植物的关系进行概述, 探讨了致瘿昆虫在虫瘿形成中的作用、植物化学对致瘿昆虫产卵交配行为的影响以及植物激素在虫瘿形成中的作用, 最后对虫瘿今后的研究方向进行了讨论, 为虫瘿的致瘿生物学及其瘿内生物相互关系的进一步研究奠定基础。

关键词: 虫瘿; 生物群落; 致瘿昆虫; 植物化学; 植物激素

中图分类号: Q968.1; S433

文献标志码: A

文章编号: 1674-0858 (2016) 02-0445-06

The relationships between insects galls and its biological community and their host plants

SHEN Jie, DONG Ying-Ying, WANG Yi-Ping* (School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A. & F. University, Linan 311300, Zhejiang Province, China)

Abstract: Galls are extremely common in nature, which are the peculiar product of the interaction between insects and plants. This paper mainly present the biological community diversity of insects galls, the relationship between insects galls and its biocenosis, the relationship between galls and their host plants. At same time, the role of gall maker and plant hormone in the process of the gall formation were also involved. Additionally, the influence of plant chemistry to gall insects spawning and mating behavior were also reported. Finally, the future research orientation are discussed. This review can make a foundation for the further study of the biology of gall-forming and the mutual relation of organism within insects galls.

Key words: Insect galls; biocenosis; gall makers; plant chemistry; plant hormone

虫瘿是植物组织遭受昆虫取食或产卵的刺激后, 细胞加速分裂和异常分化而长成的畸形瘤状物或突起 (刘世彪等, 2008)。致瘿生物主要包括昆虫、线虫、细菌及真菌等, 其中昆虫诱导产生的虫瘿最为复杂, 是进化生物学及生态学研究热点, 也是多交叉学科的新研究方向。致瘿昆虫种类繁多, 主要涉及的致瘿类群有双翅目 *Diptera*、膜翅目 *Hymenoptera*、半翅目 *Hemiptera*、缨翅目 *Thysanoptera*、鳞翅目 *Lepidoptera*、鞘翅目 *Coleoptera* 等 6 目 13000 余种。其中, 瘿蜂和瘿蚊

是主要的致瘿昆虫 (贾春枫和刘志琦, 2004)。致瘿昆虫的寄主植物种类繁多, 从草本到木本、蕨类到维管植物、阔叶树到针叶树、从陆生到水生植物, 甚至在寄生植物上都能够找到虫瘿 (邵淑霞等, 2012)。寄主植物和致瘿生物共同决定了虫瘿的形态结构, 且不同寄主植物和致瘿生物形成的虫瘿形态结构各异, 表现为一定的专一性 (Stone and Schonrogge, 2003)。大多数虫瘿的结构从外到内分为厚壁营养层、内生薄壁组织、空泡薄壁组织和营养层等 (Stone and Schonrogge,

基金项目: 国家自然科学基金 (31472032, 31071970); 浙江省自然科学基金 (杰出青年基金) (R14C040002); 浙江农林大学校基金

作者简介: 申洁, 男, 1990 年生, 硕士, 研究方向为昆虫分类及有害生物防治, E-mail: aifusen315@126.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: wyp@zafu.edu.cn

收稿日期 Received: 2015-05-11; 接受日期 Accepted: 2015-11-25

2003)。虫瘿的形成是昆虫和植物在生物进化和自然选择中达成的一种平衡。虫瘿对农林生产一般是有利的，但它又是一种潜在的生物资源。因此，加强对虫瘿的研究，全面了解虫瘿的致瘿生物学、瘿内生物群落结构、以及虫瘿与寄主植物的相互关系，对减少其危害、挖掘其潜在的经济价值具有重要的意义。

1 虫瘿及其生物群落

1.1 虫瘿的生物群落组成

虫瘿内除致瘿昆虫外常有其它生物种群：客居生物、寄生生物和真菌等。客居生物自身不能形成虫瘿，以虫瘿组织为食。客居生物可分为两类，一类是本身幼虫虫室建立在虫瘿组织外围，不会引起致瘿昆虫的死亡，为非致死性客居生物；另一类是本身在致瘿昆虫的虫室内完成自身的生长发育，引起致瘿昆虫的死亡，为致死性客居生物（Stone *et al.*, 2002）。寄生生物即天敌，它们完全以致瘿昆虫为主要的食物来源。有研究表明，瘿蜂致瘿所形成的虫瘿内，大多数寄生蜂为抑生型寄生蜂，被其寄生后致瘿昆虫不能存活（Schönrogge *et al.*, 1995）。寄生生物通常包含广泛的寄生类群，很少有相对专一的寄生天敌。真菌是引起致瘿昆虫群落死亡的重要因素。有研究表明，植物组织的生长通常伴随有大量真菌菌丝的生长，内生真菌能够引起致瘿昆虫的死亡，但部分虫瘿组织富含单宁酸，对抑制真菌的感染有一定的作用（Wilson and Carroll, 1997）。另外，一些以植物叶片或直接以虫瘿组织为食的捕食者能够引起致瘿昆虫的死亡。如啄木鸟和一些啮齿类动物能够取食或破坏较大且坚硬的虫瘿，致使瘿内幼虫死亡（Shorthouse and Rohfritsch, 1993）。

1.2 虫瘿对其生物群落结构的影响

致瘿昆虫导致虫瘿的形成，而虫瘿的形成又会对致瘿昆虫的生长发育产生影响，两者之间存在复杂而密切的关系。虫瘿-致瘿昆虫能被其他生物寄生甚至重寄生，形成一个具有多级营养关系和丰富生物多样性的生物群落。虫瘿表型多样性、环境条件以及寄主植物等因素，都对虫瘿的生物群落结构有一定影响。

除了瘿蚊以真菌为食外，致瘿昆虫大多取食植物组织或汁液，获得生长所需的营养（Price *et al.*, 1987）。许多虫瘿包含高度分化的营养组

织，相对于正常组织来说，含有大量营养，为幼虫的生长发育提供有利条件。同时，虫瘿的形成有利于保护致瘿昆虫远离非生物因素的影响。如在未成熟的虫瘿内，内部相对湿度比外部高 40%，虫瘿内相对湿度甚至接近 100%。而致瘿昆虫羽化后的成熟虫瘿，内外相对湿度的差异仅有 3%（Plantard and Hochberg, 1998）。这表明虫瘿能够保持瘿内环境的湿度，保护致瘿昆虫免受干旱条件的影响。

天敌寄生是导致致瘿昆虫种群死亡的重要因素，虫瘿的形态结构对保护致瘿昆虫免受天敌危害有重要作用（Price and Clancy, 1986）。有研究表明，在较小的虫瘿中的瘿蜂更易受到天敌的攻击（Ito and Hiji, 2004）。这可能由于较大的虫瘿能够提供更多的营养资源，并且能够保护瘿蜂不被寄生。此外，瘿壁硬度和厚度、虫瘿外表面的绒毛等都显著的减少了天敌对致瘿昆虫的袭击（Bailey *et al.*, 2009）。一些学者对虫瘿的研究表明，虫瘿组织中多酚氧化酶的活性较高，而多酚氧化酶通过参与木质素的合成和细胞壁蛋白的交联化作用来促进细胞壁的增厚，导致虫瘿不易受到其他生物的捕食和入侵，对生活在虫瘿内的昆虫起到一定的保护作用（汪少飞等, 2014）。同时，虫瘿组织的化学组分也对致瘿昆虫有一定的保护作用。Hartley 和 Westphal 等对虫瘿中的酚类物质是否能够抵抗天敌寄生进行了研究，结果表明，虫瘿组织一般都含有高含量的酚类混合物如单宁酸等，单宁酸对大多数昆虫有毒害作用，能够保护致瘿昆虫免于被寄生或捕食，降低致瘿昆虫死亡率（Westphal and Bronner, 1981; Hartley, 1999）。捕食也是导致致瘿昆虫幼虫死亡的一个重要因素，捕食频率是随着虫瘿大小的增加而增加，寄生率却与之相反（Stone *et al.*, 2012）。因此，虫瘿最适合的大小，可能是天敌寄生和捕食者捕食两者协同作用的结果（László *et al.*, 2014）。

不同形态结构的虫瘿，寄生类群也不尽相同。例如对梨瘿蜂属的 *Diplolepis mayri* 和 *Diplolepis rosae* 形成的虫瘿研究发现，*D. mayri* 形成的虫瘿内寄生蜂的多样性更高（László and Tóthmérész, 2013）。致瘿昆虫通常在较大的发育较晚的虫瘿中发育成熟，而寄生类群则更易出现在较小的发育较早的虫瘿中（Ito and Hiji, 2002）。然而也有一些学者指出，大多数寄生生物和寄居生物比致瘿昆虫有更长的羽化期和滞育期（Maxwell *et al.*, 2011）。

除了虫瘿的形态结构及发育时期对瘿内生物群落的影响外, 环境气候的不同也会导致瘿内生物群落结构的差异。寄生蜂种类与虫瘿的大小及外界气候关系表明, 不同的寄生蜂能够利用虫瘿特性选择最适合自身生长发育的虫瘿作为寄生对象, 而且在夏季较早的时候出现的虫瘿, 寄居生物的多样性较高。然而, 在夏末时期, 寄生生物种类则更多 (Joseph *et al.*, 2011)。虫瘿内寄居生物的多样性与寄主植物类群也有显著关联, 木本植物的虫瘿内寄居生物类群更加丰富 (Maxwell *et al.*, 2011)。而且, 致瘿昆虫在寄主植物上的寄生部位不同, 寄生蜂的种类也有很大差别。生长在花序上的虫瘿比生长在叶片上得虫瘿寄生率低。这可能是因为在花序上生长的虫瘿更易脱落, 不适合寄主生物在瘿内的长期发育 (Ito and Hijii, 2000)。

2 虫瘿与其寄主植物的关系

虫瘿可发生在各种植物 (如种子植物、蕨类、苔藓、地衣及藻类等) 上, 但主要发生在被子植物——特别是双子叶植物 (各种草本植物、藤本植物、灌木和乔木) 上 (贾春枫和刘志琦, 2004)。蚜虫虫瘿的寄主植物涉及 5 科 9 属 46 种之多, 存在着较丰富的多样性 (张合彩等, 2006)。其中绵蚜亚科的虫瘿主要结在榆科榆属植物上, 瘿绵蚜亚科的虫瘿主要结在杨柳科杨属植物上, 五节根蚜亚科的虫瘿主要结在漆树科黄连木属和盐肤木属植物上。致瘿昆虫在寄主植物上的寄瘿部位也比较复杂, 植物的根、茎、叶片、花、果实、种子等各个部位都可以形成虫瘿。如瘿绵蚜科的虫瘿致瘿部位有叶片、主脉、侧脉、叶柄、复叶、总轴以及嫩枝等, 其中以在叶片上形成虫瘿者居多, 其次是在主脉和嫩枝上, 而寄生于漆树科植物上的五节根蚜亚科的蚜虫, 可在盐肤木 *Rhus chinensis* 羽状复叶总轴上形成虫瘿 (张合彩等, 2006)。

致瘿昆虫与其寄主植物存在密切联系, 通常被形容为寄生关系。昆虫产卵行为发生在虫瘿形成前, 在这个过程中, 寄主植物的物理或化学作用影响致瘿昆虫的产卵; 而产卵反过来又会决定致瘿昆虫的发育及存活 (Stone and Schonrogge, 2003; 郭瑞等, 2012)。大部分虫瘿的产生对寄主植物是有害的, 然而也有研究表明, 虫瘿能够引

发植物的生理变化进而提高植物防御抵抗冻害的机制。桉树枝瘿姬小蜂 *Leptocybe invasa* Fisher & LaSalle 感染的桉树对冻害是不易感的, 而且有虫瘿产生的植株耐冻性更好 (Rocha *et al.*, 2013)。虫瘿的形成会导致植物产生一系列的生理生化反应, 导致营养物质和次生物质含量的改变及保护酶活性的变化。超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 和多酚氧化酶 (PPO) 是细胞内防御系统中重要的保护酶。研究表明, 受刺桐姬小蜂 *Quadrastichus erythrinae* 危害后受害叶片内保护酶 (SOD、CAT、POD、PPO) 活性显著提高, 说明刺桐姬小蜂虫瘿的形成诱导刺桐的保护酶产生, 表现出了明显的防御反应 (汪少飞等, 2014)。虫瘿的出现不仅提高了植物的抗害性, 而且在植物的致瘿和非致瘿部分, 植物叶片的一些生理改变: 蛋白质、吸光度、叶绿素等都有很大的不同 (Rocha *et al.*, 2013)。而且, 致瘿昆虫似乎可以控制虫瘿的形状, 导致高浓度的营养物质和代谢物的聚集。一些研究表明, 虫瘿的形成能够阻碍植株叶片的光合作用, 抑制树叶的生长, 使植株更多的能量传递到虫瘿组织, 以保证其生长发育 (Fay *et al.*, 1993)。然而, 也有一些学者指出, 产生虫瘿的植物叶片具有更高的光合速率, 这可能是因为植物的补偿性光合作用机制 (Raman, 2011)。

3 虫瘿的形成机制

虫瘿是致瘿昆虫所释放的某种物质刺激植物而产生的, 但其形成机理尚不明确。致瘿昆虫在虫瘿的形成过程中仅仅是起启动作用。虫瘿生长发育一旦开始, 即使致瘿昆虫离开或被天敌寄生、捕食后, 虫瘿仍会生长 (Stone *et al.*, 2002)。有些学者认为, 致瘿昆虫释放的化学物质刺激植物、改变了植物体内生长素及赤霉素等酶的活性, 促使细胞不断分裂增长导致虫瘿形成。同时, 虫瘿形成过程中还存在致瘿昆虫与其寄主植物间大量的化学物质的相互作用。

3.1 致瘿昆虫在虫瘿形成中的作用

许多学者认为, 致瘿昆虫在虫瘿的形成中起到决定性的作用 (Weis *et al.*, 1988), 而且对致瘿昆虫系统发育学的研究也证实了昆虫与虫瘿之间的密切关系。对蚜虫、蓟马、瘿蜂、叶蜂等致瘿类群的研究发现, 致瘿昆虫对虫瘿大小、形状以

及寄生部位等具有决定作用 (Weis *et al.*, 1988)。

致瘿昆虫成功致瘿的关键是克服寄主植物的防御体系。研究表明, 致瘿昆虫为了避免植物产生的化学伤害, 它们利用自身的酶化系统, 使其具有毒性的组织处于最外层, 而包围幼虫的内层组织没有毒性, 以此来减少伤害, 利于其生长 (Allison and Schultz, 2005)。化学物质在致瘿昆虫、虫瘿组织以及非虫瘿组织中的含量差别较大, 表明幼虫能够操纵寄主植物营养为自身的生长发育提供有利条件。研究表明, 叶蜂能够操控寄主植物而导致植物组织的膨大, 而且虫瘿中酚醛树脂化合物的浓度比叶片低 (Kolehmainen *et al.*, 1994)。水杨酸有杀菌活性, 能够保护卵和幼虫免受病原物的伤害。研究发现, 水杨酸、茉莉酸和水杨酸前体物质, 在许多昆虫的幼虫中都可以检测到, 并且比植物组织中的浓度更高 (Tooker and Helms, 2014)。虫瘿组织中的氮含量并不随着寄主植物氮含量的增加而增加, 而且虫瘿组织中的氮水平比非虫瘿组织低。金小蜂虫瘿在形成初期, 钙含量相对较低, 但是铜、镍、铁、锌的含量却很高 (Williams and Cronin, 2004)。

致瘿昆虫唾液与虫瘿组织的产生有重要联系, 唾液酶类能帮助刺吸式昆虫对植物进行穿刺, 破坏植物的防御反应。刺吸式昆虫唾液中的多聚半乳糖醛酸酶、碱性磷酸酯酶、蔗糖酶多酚氧化酶等, 可能是某些植物特定病理反应的激发子, 同时昆虫唾液中的氨基酸和蛋白酶还是引起植物虫瘿的原因之一 (严盈等, 2008)。而且, 在昆虫的唾液中还发现少量的生长素、细胞分裂素及其他植物激素, 这可能与虫瘿的产生有关 (Hori, 1992)。

因此, 致瘿昆虫的活动对在虫瘿形成过程中起着决定性作用。对桉树枝瘿姬小蜂的研究结果表明, 桉树枝瘿姬小蜂成虫在桉树枝叶上产卵, 卵的发育刺激了枝叶细胞分化和增殖, 生长素在梢头聚集, 导致嫩梢、叶柄肿大 (吴耀君等, 2012)。

3.2 植物化学与虫瘿形成的关系

致瘿昆虫的产卵行为以及卵的生长发育是导致虫瘿形成的重要因素。致瘿昆虫的性信息素的合成、交配行为及产卵行为等, 都可能受到寄主植物化学物质的影响。因此, 寄主植物特性及其环境因素在诱导虫瘿形成过程中也具有间接作用。

在许多致瘿昆虫中, 寄主植物的次生代谢产

物能够作为性信息素的前体化合物, 诱导昆虫的成功交配。研究发现, 植物生物碱在灯蛾的整个生活史中都作为无毒的氮氧化合物存在, 雄性的灯蛾能取食植物并将能将生物碱转化为求偶的信息素从味刷释放出来 (Hartmann *et al.*, 2004)。除了植物的次生代谢产物, 寄主植物的花和营养器官的挥发物在诱导昆虫产卵, 进而导致虫瘿形成的过程中发挥着重要作用 (Reisenman *et al.*, 2010)。如刺激叶蜂产卵的物质即为酚醛糖苷 (Roininem *et al.*, 1999)。膜翅目致瘿昆虫在选择寄主植物时, 就是被寄主植物特殊的挥发物所吸引, 引发致瘿昆虫的产卵行为, 导致了虫瘿的形成 (Fay *et al.*, 1993)。瘿蜂科昆虫大部分在栎属植物上形成虫瘿, 这可能是因为栎属植物的挥发性物质对瘿蜂科昆虫的吸引力更强, 也表明致瘿昆虫在选择寄主植物时并不具有绝对专一性。致瘿昆虫所需营养来源于其寄主植物, 寄主植物的营养品质越高, 生长活力越高, 昆虫的产卵的数量可能也会越多 (Tooker and Helms, 2014)。因此, 大部分致瘿昆虫会选择生长旺盛的植物及其部位致瘿。研究表明, 光合作用强的植物周围 CO_2 浓度较高, 这种浓度可能是致瘿昆虫检测植物生长活力的一种标准 (Langan *et al.*, 2001)。此外, 植物叶片边界层的挥发物以及 CO_2 浓度对卵的发育也有重要影响 (Woods, 2010)。

3.3 植物激素与虫瘿形成的关系

植物激素对虫瘿形成的影响有两种假说。Hartley (1999) 认为致瘿昆虫诱导的虫瘿的生长发育与细菌诱导的虫瘿相似, 这可能与酚类物质与吲哚乙酸或者吲哚乙酸氧化酶的相互作用有关。许多虫瘿中富含吲哚乙酸和吲哚乙酸氧化酶以及酚类物质 (如水杨酸等), 酚类对吲哚乙酸及吲哚乙酸氧化酶有抑制作用。而 Miles (1999) 认为虫瘿组织需要大量的氧气来维持其营养能力, 氧气可能会抑制吲哚乙酸氧化酶的活性, 导致吲哚乙酸水平局部增加并影响了细胞生长。

植物激素在虫瘿以及致瘿昆虫中的动态变化, 与虫瘿的生长发育密切相关。相关研究表明, 在致瘿昆虫及其虫瘿组织中含有高浓度的植物激素 (Bartlett and Conner, 2014), 植物激素 (生长素和细胞分裂素) 在虫瘿形成过程中可能起到关键作用。通过人为因素来控制虫瘿的形成有很多限制因素, 但注射植物激素的混合物诱导了一些类似虫瘿结构的产生 (Conner *et al.*, 2012), 部分证明

了植物激素在虫瘿形成中的重要作用。一些研究表明, 即使将寄主植物的顶芽和叶(产生植物激素的部位) 去掉, 虫瘿仍继续生长, 表明了虫瘿是产生植物激素的部位 (Tooker and De Moraes, 2011)。然而, 也有学者认为植物激素的合成是由昆虫自身完成的 (Yamaguchi *et al.*, 2012)。比如一种在柳树上致瘿的叶蜂 *Pontania bridgmannii*, 通过酶转化作用合成生长素, 并且通过表皮和口器来分泌生长素于幼虫周围, 这些幼虫还含有大量细胞分裂素, 是对照叶片含量的上千倍, 雌性成虫的附腺也发现高含量的细胞分裂素及其前体细胞 (Nyman *et al.*, 2000)。对于致瘿叶蜂来说, 细胞分裂素的增加与其取食行为相关, 生长素却与之无关。一些致瘿昆虫的幼虫中含有高浓度的生长素, 但是生长素主要存在于植物中, 这表明幼虫操控生长素的聚集, 这可能是虫瘿产生的必要条件 (Tooker and De Moraes, 2011)。生长素同样在金小蜂的幼虫中发现, 它在刺槐上形成的虫瘿中, 在幼虫中的生长素的浓度比在虫瘿组织中的浓度高几千倍, 并且生长素的浓度在雌性个体中更高, 雌性幼虫产生的虫瘿个体更大 (Dorchin *et al.*, 2009)。而且, 虫瘿内部生长素的含量与虫瘿的大小呈负相关, 较小的虫瘿生长旺盛, 含有更高浓度的生长素 (Tooker and Helms, 2014)。与生长素相似, 细胞分裂素同样在多种致瘿昆虫都有发现, 在虫瘿的生长发育中具有重要作用。研究发现, 在双翅目和鳞翅目的致瘿昆虫中, 幼虫中细胞分裂素的浓度是周围虫瘿组织浓度的 50 – 60 倍 (Dorchin *et al.*, 2009)。在木虱科幼虫中, 细胞分裂素浓度是虫瘿组织 40 倍, 非虫瘿组织的 200 倍 (Straka *et al.*, 2010)。此外, 赤霉素等一些其他的植物激素也与虫瘿的形成有一定关联。

4 展望

虫瘿是包括了致瘿昆虫、寄主植物、寄居动物、天敌以及一些共生的细菌、真菌的多营养层组织, 各个营养层之间存在复杂的联系。致瘿昆虫的致瘿类别及其多样性都很高, 生活习性复杂, 因此首先要明确其基本的生物学和分类及其寄主植物等。瘿室内部物种群落结构组成及其相互关系、虫瘿形态结构对瘿内生物群落结构的影响以及虫瘿与寄主植物的相互关系等, 值得深入研究。昆虫对植物的刺激导致了虫瘿的形成, 但是虫卵

如何克服植物组织本身的防御作用, 在其内部继续生长发育还有待研究。此外, 虫瘿的形成机理, 致瘿昆虫产卵或取食如何诱导虫瘿形成, 致瘿昆虫的生殖系统中是否携带有病毒、细菌或真菌等致瘿因子, 将是未来研究的重点。虫瘿是一个跨越多个学科的研究, 除了动植物学方面的基本研究和生态学等的探讨外, 在医学方面的应用也有待发展。

参考文献 (References)

- Allison SD, Schultz JC. Biochemical responses of chestnut oak to a galling cynipid [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, 31: 151 – 166.
- Bartlett L, Conner EF. Exogenous phytohormones and the induction of plant galls by insects [J]. *Arthropod – Plant Interactions*, 2014, 8 (4): 339 – 348.
- Bailey R, Schonrogge K, Cook JM, *et al.* Host niches and defensive extended phenotypes structure parasitoid wasp communities [J]. *PLoS Biology*, 2009, 7 (8): 1 – 12.
- Conner EF, Bartlett L, Otoole S, *et al.* The mechanism of gall induction makes galls red [J]. *Arthropod Plant Interact*, 2012, 6: 489 – 495.
- Dorchin N, Hoffmann JH, Stirk WA, *et al.* Sexually dimorphic structures correspond to differential phytohormone contents in male and female larvae of a pteromalid wasp [J]. *Physiological Entomology*, 2009, 34: 359 – 369.
- Fay PA, Hartnett DC, Knapp AK. Increased photosynthesis and water potentials in *Silphium integrifolium* galled by cynipid wasps [J]. *Oecologia*, 1993, 93: 114 – 120.
- Guo R, Wang YP, Wu H. The diversity of insects galls and relationships between insects galls and their host plants and environment [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2012, 34 (3): 370 – 376.
- 郭瑞, 王义平, 吴鸿. 虫瘿多样性及其与寄主植物和环境间的关系 [J]. *环境昆虫学报*, 2012, 34 (3): 370 – 376.
- Hartley SE. Are gall insects large rhizobia? [J]. *Oikos*, 1999, 84: 333 – 342.
- Hartmann T, Theuring C, Beuerle T, *et al.* Acquired and partially de novo synthesized pyrrolizidine alkaloids in two polyphagous arctiids and the alkaloid profiles of their larval food – plants [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30: 229 – 254.
- Hori K. Insect secretions and their effect on plant growth, with special reference to hemipterans. In: *Biology of Insect – induced Plant Galls* [M]. New York: Oxford University Press, 1992, 157 – 170.
- Ito M, Hijii N. Roles of gall morphology in determining potential fecundity and avoidance of parasitoid attack in *Aphelonyx glanduliferae* [J]. *The Japanese Forestry Society*, 2004, 9: 93 – 100.
- Ito M, Hijii N. Factors affecting refuge from parasitoid attack in a cynipid wasp, *Aphelonyx glanduliferae* [J]. *Population Ecology*,

- 2002, 44: 23–32.
- Ito M, Hijii N. Life – history traits in the parasitoid complex associated with Cynipid galls on the three species of Fagaceae [J]. *Entomological Science*, 2000, 3 (3): 471–479.
- Jia CF, Liu ZQ. The peculiar insect galls [J]. *Entomological Knowledge*, 2004, 41 (6): 603–607. [贾春枫, 刘志琦. 奇特的虫瘿 [J]. *昆虫知识*, 2004, 41 (6): 603–607]
- Joseph MB, Gentles M, Pearse IS. The parasitoid community of *Andricus quercuscalifornicus* and its association with gall size, phenology and location [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2011, 20: 203–216.
- Kolehmainen J, Roininen H, Jukuntti R. Importance of phenolic glucosides in host selection of shoot galling sawfly, *Euura amerinae*, on *Salix pentandra* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, 20: 2455–2466.
- Liu SB, Zhang DG, Gong SJ. The galls of plants and gall – forming insects [J]. *Bulletin of Biology*, 2008, 43 (6): 17–21. [刘世彪, 张代贵, 龚双姣. 植物的虫瘿与成瘿昆虫 [J]. *生物学通报*, 2008, 43 (6): 17–21]
- László Z, Tóthmérész B. The enemy hypothesis: Correlates of gall morphology with parasitoid attack rates in two closely related rose cynipid galls [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2013, 103 (3): 326–335.
- László Z, Solyom K, Prázmári H, et al. Predation on rose galls: Parasitoids and predators determine gall size through directional selection [J]. *PLoS ONE*, 2014, 9 (6): e99806.
- Langan AM, Wheeler CP, Dunleavy PL. Does the small white butterfly (*Pieris rapae* L.) aggregate eggs on plants with greater gas exchange activity? [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2001, 14: 459–468.
- Maxwell B, Joseph MG, Ian SP. The parasitoid community of *Andricus quercuscalifornicus* and its association with gall size, phenology, and location [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2011, 20: 203–216.
- Miles PW. Aphid saliva [J]. *Biological Review*, 1999, 74: 41–85.
- Nyman T, Widmer A, Roininen H. Evolution of gall morphology and host-plant relationships in willow-feeding sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae) [J]. *Evolution*, 2000, 54 (2): 526–533.
- Price PW, Clancy KM. Interactions among three trophic levels: Gall size and parasitoid attack [J]. *Ecology*, 1986, 67 (6): 1593–1600.
- Price PW, Fernandes GW, Waring GL. Adaptive nature of insect galls [J]. *Environmental Entomology*, 1987, 16: 15–24.
- Plantard O, Hochberg ME. Factors affecting parasitism in the oak-galler *neuroterus quercusbaccarum* (Hymenoptera: Cynipidae) [J]. *Oikos*, 1998, 81: 289–298.
- Raman A. Morphogenesis of insect – induced plant galls: Facts and questions [J]. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2011, 206: 517–533.
- Reisenman CE, Riffell JA, Bernays E, et al. Antagonistic effects of floral scent in an insect-plant interaction [J]. *The Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. 2010, 277: 2371–2379.
- Rocha S, Branco M, Vilas BL, et al. Gall induction may benefit host plant: A case of a gall wasp and eucalyptus tree [J]. *Tree Physiology*, 2013, 33: 388–397.
- Roininen H, Price, PW, Jukunen-tiitto R, et al. Oviposition stimulant for a gall-inducing sawfly, *Euura lasiolepis*, on willow is a phenolic glucoside [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1999, 25: 943–953.
- Schonrogge K, Stone GN, Crawley MJ. Spatial and temporal variation in guild structure: Parasitoids and inquilines of *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae) in its native and alien ranges [J]. *Oikos*, 1995, 72: 51–60.
- Shao SX, Ruan ZY, Yang ZX, et al. Insect galls: The peculiar product of the interaction between plants and insects [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2012, 34 (3): 363–369. [邵淑霞, 阮桢媛, 杨子祥, 等. 虫瘿 – 昆虫与植物互作的奇特产物 [J]. *环境昆虫学报*, 2012, 34 (3): 363–369]
- Stone GN, Lohse K, Nicholls JA, et al. Reconstructing community assembly in time and space reveals enemy escape in a western palaearctic insect community [J]. *Current Biology*, 2012, 22: 1–6.
- Stone GN, Schonrogge K, Atkinson RJ, et al. The population biology of Oak Gall Wasps (Hymenoptera: Cynipidae) [J]. *Annual Review of Entomology*, 2002, 47: 633–660.
- Stone GN, Schonrogge K. The adaptive significance of insect gall morphology [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, 8 (10): 512–522.
- Straka JR, Hayward AR, Emery NR. Gall – inducing *Pachypsylla celtidis* (Psyllidae) infiltrate hackberry trees with high concentrations of phytohormones [J]. *Journal of Plant Inter*, 2010, 5: 197–203.
- Shorthouse JD, Rohfritsch O. Biology of insect-induced galls [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1993, 86 (1): 122–123.
- Tooker JF, Helms AM. Phytohormone dynamics associated with gall insects, and their potential role in the evolution of the gall – inducing habit [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2014, 40: 742–753.
- Tooker JF, De Moraes CM. Feeding by a gall – inducing caterpillar species increases levels of indole – 3 – acetic and decreases abscisic acid in *Solidago altissimastems* [J]. *Arthropod – Plant Interactions*, 2011, 5: 115–124.
- Woods HA. Water loss and gas exchange by eggs of *Manduca sexta*: Trading off costs and benefits [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2010, 56: 480–487.
- Wang SF, Yuan Yi, Liu JQ, et al. Enzyme activities in the galls of *Erythrina variegata* induced by *Quadrastichus erythrinae* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2014, 36 (3): 354–358. [汪少妃, 袁毅, 刘建强, 等. 刺桐姬小蜂成瘿过程中虫瘿内几种酶的活性变化 [J]. *环境昆虫学报*, 2014, 36 (3): 354–358]
- WeisAE, Walton R, Crego CL. Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers [J]. *Annual Review of Entomology*, 1988, 33: 467–486.
- Westphal E, Bronner R. Changes in leaves of susceptible and resistant *Solanum dulcamara* infested by the gall mite *Eriophyes cladophthirus* (下转第 456 页)

- 32 (3): 347–352. 吴国星, 朱家颖, 高熹, 等. 重金属镉与铜在棕尾别麻蝇体内的积累和排泄研究 [J]. 环境昆虫学报, 2010, 32 (3): 347–352]
- Xiao GR, Fan QW, Wang XH, *et al.* Huntington disease arises from a combinatory toxicity of polyglutamine and copper binding [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110 (37): 14995–15000.
- Xia Q, Zhu W, Liao Y, *et al.* Migration of Cu^{2+} in black soldier flies and its effects on the development [J]. *Journal of Zunyi Medical University*, 2014, 37 (3): 300–303. 厦墙, 朱伟, 廖业, 等. Cu^{2+} 在黑水虻体内迁移及对其发育影响 [J]. 遵义医学院学报, 2014, 37 (3): 300–303]
- Yang QW, Shu WS, Lin Z, *et al.* Compound pollution and ecological evaluation of heavy metals from mining waste water to soil – rice plant system [J]. *Journal of Agro – Environment Science*, 2003, 22 (4): 385–390. 杨清伟, 束文圣, 林周, 等. 铅锌矿废水重金属对土壤 – 水稻的复合污染及生态影响评价 [J]. 农业环境科学学报, 2003, 22 (4): 385–390]
- Yue LR, Jia SB, Zhao Y, *et al.* The influence of heavy metal copper on three kinds of *springtails* [J]. *Bulletin of Biology*, 2011, 46 (1): 51–54. 岳丽蕊, 贾少波, 赵岩, 等. 重金属铜对 3 种跳虫的影响 [J]. 生物学通报, 2011, 46 (1): 51–54]
- Zhang LY, Zhan XF, Tan LF, *et al.* Study on Copper sulphate to control *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse) larvae [J]. *Acta Parasitol. Med. Entomol. Sin.*, 2010, 17 (4): 218–223. 张令要, 詹先发, 谭梁飞, 等. 硫酸铜溶液应用于白纹伊蚊幼虫控制的研究 [J]. 寄生虫与医学昆虫学报, 2010, 17 (4): 218–223]
- Zhou QQ, Zhao Y, Fan XC, *et al.* The growth toxicity and reproductive toxicity of the CuSO_4 to fruit flies [J]. *School of Chemistry and Life Science*, 2014, 31 (2): 67–69. 周巧巧, 赵云, 范洵策, 等. CuSO_4 对果蝇的发育毒性与生殖毒性 [J]. 湖北第二师范学院学报, 2014, 31 (2): 67–69]

(上接第 450 页)

- (Acarina, Eriphyoidea) [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1981, 59: 875–882.
- Wilson D, Carroll GC. Avoidance of high-endophyte space by gall-forming insects [J]. *Ecology*, 1997, 78 (7): 2153–2163.
- Wu YJ, Chang MS, Sheng S, *et al.* A study on anatomical structure of insect gall of *Leptocybe invasa* Fisher & LaSalle [J]. *China Forestry Science and Technology*, 2012, 26 (1): 63–65. 吴耀君, 常明山, 盛双, 等. 桉树枝瘿姬小蜂虫瘿结构解剖研究 [J]. 林业科技开发, 2012, 26 (1): 63–65]
- Williams MA, Cronin JT. Response of a gall-forming guild (Hymenoptera: Cynipidae) to stressed and vigorous prairie roses [J]. *Environmental Entomology*, 2004, 33: 1052–1061.
- Yamaguchi H, Tanaka H, Hasegawa M, *et al.* Phytohormones and willow gall induction by a gall-inducing sawfly [J]. *New Phytologist*, 2012, 196: 586–595.
- Yan Y, Liu WX, Wan FH. Roles of salivary components in piercing – sucking insect – plant interactions [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2008, 51 (1): 537–544. 严盈, 刘万学, 万方浩. 唾液成分在刺吸式昆虫与植物关系中的作用 [J]. 昆虫学报, 2008, 51 (1): 537–544]
- Zhang HC, Qiao GX, Zhang GX. A study on diversity of aphid galls in Pemphigidae [J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 2006, 31 (1): 48–54. 张合彩, 乔格侠, 张广学. 瘿绵蚜科虫瘿的多样性研究 [J]. 动物分类学报, 2006, 31 (1): 48–54]