

五倍子蚜与寄主树的互作研究进展*

查玉平^{1**} 雷朝亮² 陈京元¹

(1. 湖北省林业科学研究院, 武汉 430075; 2. 华中农业大学, 湖北省昆虫资源利用与害虫可持续治理重点实验室, 武汉 430070)

摘要 五倍子 *Galla chinensis* 是五倍子蚜寄生在盐肤木属植物叶片上形成的虫瘿。五倍子蚜与寄主树的互作研究是提高人工培育五倍子技术的重要理论基础, 也是解析昆虫-植物互作机制的重要途径。本文综述了近十年来国内外关于五倍子蚜-寄主树的互作机制研究, 并提出了今后的研究重点, 以期对五倍子人工培育技术提供理论支撑。

关键词 五倍子; 五倍子蚜; 寄主树; 互作

Progress in research on the interaction between the Chinese gallnut aphid and its host-tree

ZHA Yu-Ping^{1**} LEI Chao-Liang² CHEN Jing-Yuan¹

(1. Hubei Academy of Forestry, Wuhan 430075, China; 2. Key Laboratory of Insect Resource Utilization & Sustainable Pest Management of Hubei Province, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract The Chinese gallnut aphid, *Galla chinensis*, forms galls on trees of the genus *Rhus*. The interaction between this aphid and its host trees provides an important theoretical basis for improving the artificial cultivation of gallnuts, and to analyze insect-plant interactions. This paper reviews research on the interaction between *G. chinensis* and host trees, both in China and overseas over the past decade, and suggests topics for future research with the goal of providing theoretical support for improving the artificial cultivation of *G. chinensis*.

Key words *Galla chinensis*; gallnut aphid; host tree; interaction

虫瘿是致瘿昆虫与寄主植物防御及环境的长期协同进化形成的结果 (Martinez, 2010)。虫瘿作为昆虫-植物互作的奇特产物, 一直是昆虫学的研究焦点之一。当今, 国内外学者一般都认为虫瘿是致瘿昆虫改变植物发育过程而造成的 (Stern, 1995), 虫瘿的形成是由致瘿昆虫所控制的 (Weis *et al.*, 1988)。对致瘿昆虫而言, 虫瘿具有许多方面的功用, 例如: 作为栖息地, 抵御不良气候和天敌, 提供营养等 (Price *et al.*, 1987; Morris *et al.*, 2002; Tosaka and Nishida, 2007)。五倍子 *Galla chinensis* 就是五倍子蚜虫在盐肤木属 (*Rhus* L.) 植物的复叶叶翅或小叶上寄生形成的一类虫瘿总称 (雷朝亮, 2011), 包

括肚倍、角倍和倍花三大类。

与其他危害农林生产的虫瘿不同, 五倍子富含单宁, 是重要的资源昆虫产物之一, 是我国传统的林特产品和出口创汇商品 (杨子祥, 2011)。因此, 关于五倍子蚜-寄主树的互作机制的研究早在 20 世纪 40 年代就已有文献报道 (蔡邦华和唐觉, 1943)。但是, 早期关于五倍子的研究基本上集中在五倍子的形态分类 (唐觉, 1956; 向和, 1980)。五倍子蚜的生物学习性 (唐觉, 1976; 张传溪等, 1977) 等。20 世纪 80 年代到 21 世纪初, 五倍子生产开始涉及人工培育, 研究内容不仅扩展到五倍子蚜、寄主树和寄主藓的人工培育 (雷朝亮等, 1995; 张燕平等, 1996)、环境

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划项目 (2018YFD0600403)

**第一作者 First author, E-mail: zhayuping@163.com

收稿日期 Received: 2019-03-01; 接受日期 Accepted: 2019-03-15

因子对五倍子产量的影响 (邱明生等, 1999)、五倍子蚜的分子生物学研究 (杨子祥等, 2006), 而且在五倍子蚜-寄主树的互作机制研究方面也有了一些发展, 比如角倍蚜 *Schlechtendalia chinensis* (Bell) 致瘿数与盐肤木叶片序数密切相关, 而且盐肤木叶片含氮高不利于角倍蚜寄生 (张燕平等, 2000, 2001), 青麸杨长势旺盛有利于肚倍蚜 *Kaburagia rhusicola* Takagi 致瘿 (荣秀兰等, 2002)。

近年来, 随着现代生物技术的飞速发展, 五倍子蚜-寄主树的互作机制研究取得了更多的成就, 不仅为昆虫-植物互作机制提供了重要的解析途径, 而且为人工培育五倍子提供了科学依据。本文综述了近十年来国内外关于五倍子蚜-寄主树的互作机制研究, 并提出了今后的研究重点, 以期对五倍子人工培育技术提供理论支撑。

1 寄主树与五倍子蚜行为的互作

1.1 五倍子蚜上树与取食

五倍子蚜是转寄主昆虫, 春季五倍子蚜由冬寄主藓迁飞到寄主树上 (雷朝亮, 2011)。五倍子蚜具有极强的寄主专一性, 在寄主转移过程中, 嗅觉起着非常重要的作用。寄主树挥发物对五倍子春迁蚜具有显著的引诱效果 (查玉平等, 2018), 而且不同时期寄主树挥发物组成不同 (图 1), 当迁飞初期进入高峰期、末期时, α -蒎烯等萜烯类物质在寄主树挥发物中成为主导类化合物。因此, 推断在迁飞期, 醛、醇、酯、烷烃等化合

物的逐渐下降, 以及萜烯类转为主导类化合物, 是导致五倍子蚜向寄主树迁飞的诱因 (郑华等, 2017)。

五倍子蚜主要取食寄主树的韧皮部汁液中的养分来满足自身发育需要。五倍子蚜取食阶段基本上是在虫瘿内完成的, 因此虫瘿的形态结构对五倍子蚜取食行为影响较大。虫瘿的外壁、中层和内壁组织结构之间存在较大差异, 特别是内壁的细胞小、间隙大、无层次感, 与其他两层细胞紧密结合的结构大不相同 (李芒, 2011)。五倍子蚜取食是通过口器直接穿透寄主植物组织细胞, 取食路径呈直线, 并数次改变刺探方向的方式到达维管束的韧皮部筛管 (图 2) (刘平等, 2011, 2014)。随着五倍子的不断生长, 栅栏组织消失, 取而代之的是薄壁组织。虫瘿内腔从没有乳汁道和维管束最终形成发达的乳汁道和维管束, 并贯穿多个纵向截面, 以利于蚜虫接近维管束取食 (Liu *et al.*, 2014)。反之, 这些组织结构变化使得虫瘿外壁增厚的薄壁组织可以储存大量的防御物质——单宁, 从而让寄主树有更强的防御能力, 这是蚜虫与寄主树协同进化的重要依据 (Martinez, 2010)。

1.2 五倍子蚜栖息与繁殖

五倍子蚜的干雌阶段是生活在虫瘿内的, 虫瘿为蚜虫提供庇护避开不利环境 (刘平, 2014), 并提供充足的食物资源 (王超, 2018)。虫瘿随瘿内虫口数量增长而逐渐长大 (图 3), 两者之间呈极显著正相关, 因此虫瘿的体积也可用于

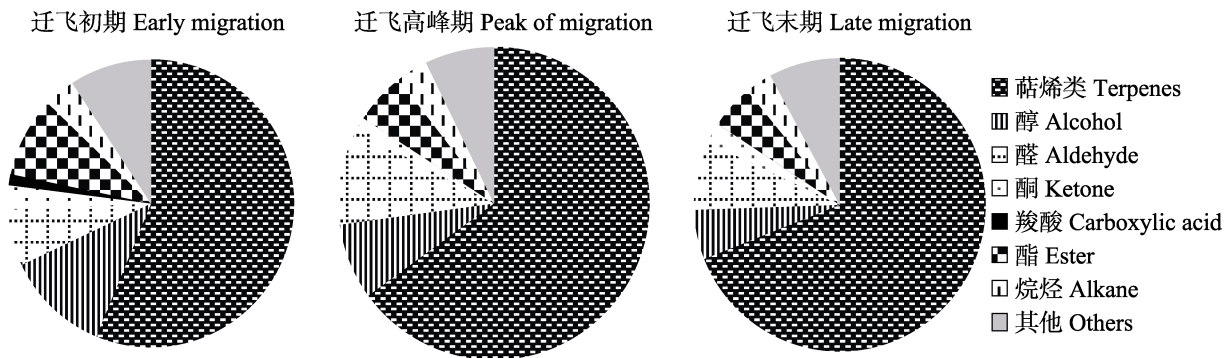


图 1 寄主树青麸杨挥发物组成变化
Fig. 1 Changes of volatiles composition from host plants, *Rhus Potaninii*

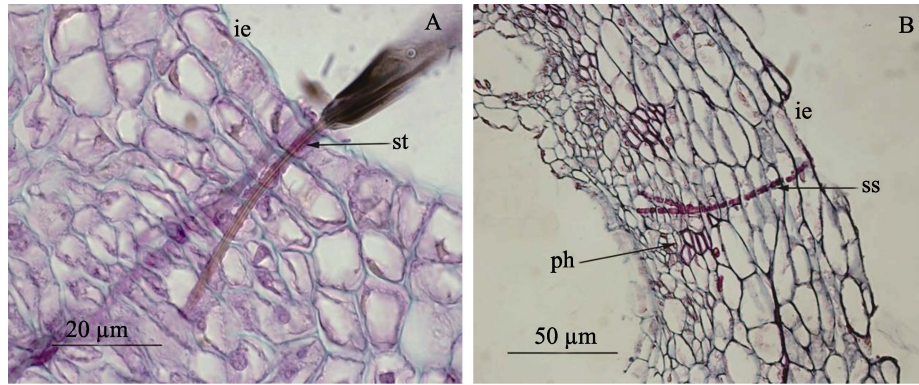


图 2 瘿壁内倍蚜的取食路径 (刘平, 2014)

Fig. 2 Feeding traces of the aphids in gall wall (Liu, 2014)

A. 蚜虫口针刺入瘿壁; B. 多次穿刺所致的叉状路径。

A. Detail showing tip of aphid rostrum with stylets inserted into gall wall;

B. Showing branching trace due to multiple probing.

ph: 韧皮部; ss: 唾液鞘; st: 口针; ie: 虫瘿内表皮。

ph: Phloem; ss: Saliva sheath; st: Stylets; ie: Inner epidermis of gall.

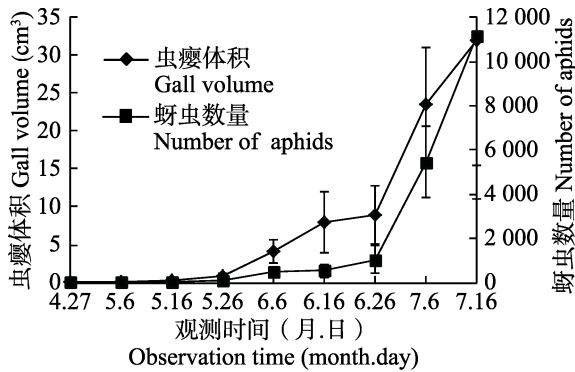


图 3 虫瘿体积与瘿内肚倍蚜蚜虫种群数量的变化图 (查玉平等, 2016)

Fig. 3 Changes in gall volume and number of aphids of *Kaburagia rhusicola* inside the gall (Zha *et al.*, 2016)

衡量五倍子蚜的干母适应度 (Shao *et al.*, 2013; 查玉平等, 2016)。

五倍子虫瘿结构复杂,为五倍子蚜提供了一个良好的种群栖息繁衍的场所。虫瘿外壁长有分布气孔的绒毛,以抵御其他食草动物的攻击。虫瘿内壁凹凸不平,并分布大量的缝隙和孔,便于蚜虫附着以及蜜露的排泄 (陆沁等, 2018)。无论天气如何,瘿内温度的变化幅度小于外界环境的变化幅度,处于一个相对稳定的状态。瘿内的相对湿度则一直稳定在 99.9%-100% 的饱和状态 (刘平, 2014)。此外,五倍子虫瘿大小与瘿内迁飞蚜繁殖能力密切相关。大虫瘿 ($67.0 \pm$

$4.2) \text{ cm}^3$ 内的迁飞蚜单头产若蚜量和怀卵量最大,其次是中虫瘿 ($28.2 \pm 0.8) \text{ cm}^3$ 内的迁飞蚜,最小的是小虫瘿 ($5.4 \pm 0.3) \text{ cm}^3$ 内的迁飞蚜,也就是说虫瘿体积越大,瘿内迁飞蚜单头产若蚜量和怀卵量越大 (唐翊峰等, 2014)。

2 五倍子蚜-寄主树的生理生化互作机制

2.1 五倍子蚜的唾液蛋白及抗氧化

五倍子蚜干母唾液是诱导虫瘿形成的主要物质。唐翊峰 (2014) 采用“双层膜夹营养液”法收集干母唾液,分析出唾液中可能含有纤维素酶、果胶甲酯酶、多聚半乳糖醛酸酶和多酚氧化酶。其中,果胶酶和纤维素酶有降解植物细胞壁和细胞间组织的功能,多酚氧化酶能使多酚物质转化成对蚜虫无害的苯醌。马琳等 (2015) 进一步分析了五倍子蚜唾液蛋白。在五倍子蚜唾液中发现两类特异结合蛋白以及唾液腺中的 4 类特异蛋白,不仅都占有很高的比例,而且在非致瘿蚜唾液蛋白中没有出现,推断这些蛋白可能与致瘿相关 (马琳, 2015)。

五倍子富含单宁,也决定了瘿内处于一个相对高的单宁环境,五倍子蚜对寄主树的刺探行为不可避免地导致酚类物质进入体内。植物多酚的

氧化会对生物体产生氧化胁迫(Barbehenn *et al.*, 2008)。为了清除体内多酚氧化所产生各种过多的自由基, 昆虫通常利用体内的抗氧化系统(Gross *et al.*, 2008)。瘿内时期的五倍子蚜抗氧化能力普遍显著高于瘿外时期的春迁蚜水平, 而且从春迁蚜开始到夏(秋)迁蚜, 不同时期五倍子蚜体内的抗氧化能力呈上升的趋势。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和谷胱甘肽-S-转移酶转移酶(GST)等抗氧化酶的活性都显著提高(李芒等, 2011)。这些抗氧化酶的功能就是清除生物体内氧化胁迫产生的自由基(Meng *et al.*, 2009)。因此, 瘿内五倍子蚜抗氧化能力的提高是其对高单宁环境的一种适应。

2.2 寄主树的生理生化应答

虫瘿是一种具有一定光合作用能力的变态叶, 其叶绿素、脱落酸含量虽低于寄主树叶片, 但变化规律基本一致(邵淑霞, 2013)。虫瘿对着生复叶上的小叶生长具有促进作用(王超, 2018)。有虫瘿复叶内侧小叶的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率要高于外侧小叶, 胞间 CO₂ 浓度是低于外侧小叶, 也就是说, 虫瘿形成会对有虫瘿复叶的潜在光合能力有明显提升, 并随着虫瘿的生长而增强(李杨, 2013)。当有虫瘿时, 寄主植物内侧小叶对强光的利用能力增强, 并通过提高光补偿点来补偿呼吸作用的消耗(李杨等, 2013)。

在营养分配上, 寄主树将虫瘿和五倍子蚜列为优先分配对象, 甚至在虫瘿发育的后期, 从距离较远的无虫瘿叶输送部分营养给虫瘿(邵淑霞, 2013)。虫瘿生长过程中, 无虫瘿叶片中的可溶性蛋白含量持续上升, 而有虫瘿叶的可溶性蛋白含量基本维持在一定的水平上(阮桢媛等, 2013)。虫瘿中游离氨基酸含量高于寄主树叶片的游离氨基酸含量, 并随着瘿内五倍子蚜种群数量和体积的增加而增加。此外, 有虫瘿叶的游离氨基酸含量也要高于正常叶(王超等, 2018)。虫瘿不仅液泡酸性转化酶和细胞壁酸性转化酶活性显著高于叶片(阮桢媛, 2013), 且蔗糖合

成酶焦磷酸: 1,6-二磷酸果糖转移酶(PFP)和磷酸蔗糖合成酶(SPS)活性高表达, 说明虫瘿吸收并协调分配运输营养的能力强大(王超, 2018)。寄主树内源赤霉素(GA)是促进虫瘿生长的关键调控激素, 其浓度与虫瘿内蚜虫数量程极显著正相关(Wang *et al.*, 2016), 这为通过植物激素的变化来控制虫瘿的形成提供了可能(Takei *et al.*, 2015)。

3 五倍子蚜-寄主树的分子互作机制

近年来, 人们在五倍子蚜-寄主树的分子协同进化和互作机制开展了诸多研究(查玉平等, 2014; Chen *et al.*, 2018)。有学者采用 ISSR 分子标记技术对五倍子蚜和寄主树种群遗传多态性及遗传结构进行检测, 发现在五倍子蚜和寄主树中遗传变异主要发生在种群内的个体间, 同时揭示了蚜虫及其宿主有着相似的基因流格局(Ren *et al.*, 2008)。五倍子蚜和寄主树的遗传多样性变异趋势基本一致, 具有明显的相关性, 并且五倍子蚜种群遗传多样性低于寄主树种群的遗传多样性(李继变等, 2009)。任竹梅(2009)应用生物信息学方法, 将寄主植物和五倍子蚜系统发育关系进行比较分析, 结果显示了二者之间明显的协同进化关系, 但是五倍子蚜的聚类 and 寄主植物之间并没有完全形成一对一的平行对应关系。

五倍子蚜的抗氧化基因在适应瘿内环境起到了重要作用, 瘿内时期的五倍子蚜的 *SOD-1*、*CAT*、*PRX* 和 *GST* 基因表达量显著高于瘿外时期(李芒等, 2012)。五倍子蚜体内的 *LAC-1* 基因在无翅秋迁蚜和有翅秋迁蚜阶段表达水平较高(李芒, 2011), 该基因编码蛋白是一种作用于多酚底物的氧化酶, 对于适应食物中的酚类物质具有重要意义(Hattori *et al.*, 2010)。

从虫瘿发育初期至末期, 寄主树的 *Rc PP2C* 基因的表达量呈现“S”形变化, 与虫瘿体积成正相关, 未达到显著水平; 而 *Rc GAI* 基因的表达量呈现显著下调趋势, 与虫瘿体积呈显著负相关(王海英, 2017)。寄主树的液泡型转化酶基

因 *INV3* 可能对虫瘿形成的早期调控具有重要作用, 因为其表达在有虫瘿叶与虫瘿中呈现出相同的下降趋势, 而无虫瘿叶仅在虫瘿快速生长时显著下降。而液泡型转化酶基因 *INV2* 的表达在虫瘿和叶片中的变化趋势相反, 且具有组织和发育特异性, 可能具有正调控虫瘿形成和快速生长的功能(阮桢媛, 2013)。王超(2018)研究表明, 虫瘿的光化反应系统相关基因转录本表达量水平低, 而光合同化物传输运载能力及光合同化物蔗糖合成和转移酶转录本表达量水平高。

4 展望

通过近十年来的研究, 我们对五倍子蚜如何适应高单宁环境进行取食、栖息和繁衍, 寄主树如何适应五倍子蚜的寄生、分配营养、调节生理生化指标等机制有了更多的更深入的了解, 同时对五倍子蚜-寄主树的分子互作机制也有了一定的了解。但是, 五倍子蚜是转主寄生昆虫, 在夏寄主树和冬寄主藓之间交替寄生, 对于五倍子蚜-寄主藓的互作机制研究非常匮乏, 五倍子蚜如何在寄主藓上越冬, 寄主藓如何适应五倍子蚜的寄生等机制都未曾得到解答。此外, 虫、藓、树三者之间的互作机制研究更未见报道, 这三者之间的协同进化为植物-昆虫-植物的互作机制研究提供了很好的研究模式, 同时也是影响生产实践的关键问题, 将是未来研究的重点。

参考文献 (References)

- Barbehenn R, Weir Q, Salminen JP, 2008. Oxidation of ingested phenolics in the tree-feeding caterpillar *Orygia leucostigma* depends on foliar chemical composition. *Journal of Chemical Ecology*, 34(6): 748–756.
- Chen H, Liu J, Cui K, Lu Q, Wang C, Wu HX, Yang ZX, Ding WF, Shao SX, Wang HY, Ling XF, King-Jones K, Chen XM, 2018. Molecular mechanisms of tannin accumulation in *Rhus* galls and genes involved in plant-insect interactions. *Scientific Reports*, (8): 1–12.
- Gross EM, Brune A, Walenciak O, 2008. Gut pH, redox conditions and oxygen levels in an aquatic caterpillar: potential effects on the fate of ingested tannins. *Journal of Insect Physiology*, 54(2): 462–471.
- Hattori M, Tsuchihara K, Noda H, Konishi H, Tanmura Y, Shinoda T, Nakamura M, Hasegawa T, 2010. Molecular characterization and expression of laccase genes in the salivary glands of the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* (Hemiptera: Cicadellidae). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 40(4): 331–338.
- Lei CL, 2011. *Insect Resource Sciences*. Wuhan: Hubei Science and Technology Press. 180–181. [雷朝亮, 2011. 昆虫资源学. 武汉: 湖北科学技术出版社. 180–181.]
- Lei CL, Xue D, Rong XL, 1995. Bellied gallnut high yield system. *Hubei Plant Protection*, (1): 2–6. [雷朝亮, 薛东, 荣秀兰, 1995. 论肚倍蚜的丰产体系. 湖北植保, (1): 2–6.]
- Li JB, Ren ZM, Ma EB, 2009. Comparative genetic diversity of *Schlechtendalia chinensis* and their hosts *Rhus chinensis* population. *Journal of Shanxi University(Natural Science Edition)*, 32(2): 298–303. [李继变, 任竹梅, 马恩波, 2009. 角倍蚜与其唯一夏寄主植物盐肤木种群遗传多样性比较. 山西大学学报(自然科学版), 32(2): 298–303.]
- Li M, 2011. Preliminary research on the adaptive mechanism of *Kaburagia rhusicola* in tannin environment. Doctoral dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [李芒, 2011. 肚倍蚜适应单宁环境机理的初步研究. 博士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]
- Li M, Wang Y, Lei CL, 2011. Research on the antioxidant response of *Kaburagia rhusicola* in high tannin environment. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(6): 1715–1721. [李芒, 王永, 雷朝亮, 2011. 肚倍蚜对高单宁环境的抗氧化反应研究. 应用昆虫学报, 48(6): 1715–1721.]
- Li M, Wang Y, Lei CL, 2012. Cloning and expression of genes involved in antioxidant response in *Kaburagia rhusicola*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(1): 146–153. [李芒, 王永, 雷朝亮, 2012. 肚倍蚜抗氧化酶基因的克隆与表达. 应用昆虫学报, 49(1): 146–153.]
- Li Y, 2013. Effects of Chinese gallnut on photosynthetic physiology of *Rhus chinensis*. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [李杨, 2013. 角倍蚜的生态适应性研究. 博士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院.]
- Li Y, Yang ZX, Chen XM, Liu P, Tang YF, 2013. Effects of Chinese gallnut on photosynthetic characteristics and total nitrogen content of *Rhus chinensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 33(21): 6876–6884. [李杨, 杨子祥, 陈晓鸣, 刘平, 唐翊峰, 2013. 角倍蚜虫瘿对盐肤木光合特性和总氮含量的影响. 生态学报, 33(21): 6876–6884.]
- Liu P, 2014. Ecological adaptability of *Schlechtendalia chinensis* Bell. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [刘平, 2014. 角倍蚜的生态适应性研究. 博士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院.]
- Liu P, Yang ZX, Lv X, Li Y, 2011. The analysis of feeding behaviour electrical penetration graph (EPG) in *Schlechtendalia chinensis*

- fundatrix. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(4): 997–1001. [刘平, 杨子祥, 吕翔, 李杨, 2011. 角倍蚜干母的刺探取食行为分析. 应用昆虫学报, 48(4): 997–1001.]
- Liu P, Yang ZX, Chen XM, Footitt RG, 2014. The effect of the gall-forming aphid *Schlechtendalia chinensis* (Hemiptera: Aphididae) on leaf wing ontogenesis in *Rhus chinensis* (Sapindales: Anacardiaceae). *Annals of the Entomological Society of America*, 107(1): 242–250.
- Lu Q, Yang ZX, Wu HX, Chen H, Chen XM, 2018. The anatomical structure and function of horned gall induced by *Schlechtendalia chinensis*. *Journal of Environmental Entomology*, 40(1): 1–10. [陆沁, 杨子祥, 吴海霞, 陈航, 尘晓鸣, 2018. 角倍蚜虫瘿的组织学结构与功能解析. 环境昆虫学报, 40(1): 1–10.]
- Ren ZM, 2009. Molecular phylogeny and coevolution of Chinese gallnut aphid and its host-plant inferred from DNA sequences. *Journal of Shanxi University (Natural Science Edition)*, 32(4): 614–620. [任竹梅, 2009. 五倍子蚜与寄主植物 DNA 序列系统发育关系及其协同进化. 山西大学学报(自然科学版), 32(4): 614–620.]
- Ren ZM, Zhu B, Wang DJ, Ma EB, Su DM, Zhong Y, 2008. Comparative population structure of Chinese sumac aphid *Schlechtendalia chinensis* and its primary host-plant *Rhus chinensis*. *Genetica*, 132(1): 103–112.
- Ma L, 2015. Studies on saliva proteins of Chinese horned gall aphid, *Schlechtendalia chinensis*. Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [马琳, 2015. 角倍蚜唾液蛋白的研究. 硕士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院.]
- Ma L, Yang ZX, Tang YF, Liu P, 2015. The saliva extraction and protein identification of *Schlechtendalia chinensis*. *Journal of Environmental Entomology*, 37(2): 302–307. [马琳, 杨子祥, 唐翊峰, 刘平, 2015. 角倍蚜唾液的提取和蛋白鉴定. 环境昆虫学报, 37(2): 302–307.]
- Martinez JJI, 2010. Anti-insect effects of the gall wall of *Baizongia pistaciae* (L.), a gall-inducing aphid on *Pistacia palaestina* Boiss. *Arthropod-Plant Interactions*, 4(1): 29–34.
- Meng JY, Zhang CY, Zhu F, Wang XP, Lei CL, 2009. Ultraviolet light-induced oxidative stress: Effects on antioxidant response of *Helicoverpa armigera* adults. *Journal of Insect Physiology*, 55(6): 588–592.
- Morris DC, Schwarz MP, Cooper SJ, Mound LA, 2002. Phylogenetics of Australian *Acacia* thrips: the evolution of behavior and ecology. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 25(2): 278–292.
- Price PW, Fernandes GW, Waring GL, 1987. Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology*, 16(1): 15–24.
- Qiu MS, Zhao ZM, Li LS, 1999. Effect of environmental factors on fecundity of fall-migrants and development of sexual females of *Schlechtendalia chinensis* (Bell). *Acta Entomologica Sinica*, 42(2): 145–149. [邱明生, 赵志模, 李隆术, 1999. 环境因子对角倍蚜秋迁蚜生殖和雌性蚜发育的影响. 昆虫学报, 42(2): 145–149.]
- Rong XL, Lei CL, Xue D, Zhou XM, 2002. Studies on the best number of gallnuts from compound leaf of different growth poganin sumac. *Forestry Science & Technology*, 27(1): 30–32. [荣秀兰, 雷朝亮, 薛东, 周兴苗, 2002. 不同长势青麸杨每片复叶上最佳挂肚倍数的研究. 林业科技, 27(1): 30–32.]
- Ruan ZY, 2013. A study on physiological and molecular responses of *Rhus chinensis* stimulated by *Schlechtendalia chinensis*. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [阮桢媛, 2013. 盐肤木对角倍蚜刺激的生理及分子应答研究. 博士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院.]
- Ruan ZY, Chen XM, Yang ZX, 2013. Effects of protective enzyme and lipid membrane in *Rhus chinensis* by the horned-gall formation. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(3): 749–757. [阮桢媛, 陈晓鸣, 杨子祥, 2013. 角倍蚜虫瘿形成对盐肤木保护酶及脂质膜的影响. 应用昆虫学报, 50(3): 749–757.]
- Shao SX, 2013. The clone dynamics of the galling aphid *Schlechtendalia chinensis* (Hemiptera: Pemphigidae) and host plant photosynthetic and ABA response to aphid stimulation. Doctor dissertation. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [邵淑霞, 2013. 角倍蚜的生态适应性研究. 博士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院.]
- Shao SX, Yang ZX, Chen XM, 2013. Gall development and clone dynamics of the galling aphid *Schlechtendalia chinensis*. *Journal of Economic Entomology*, 106(4): 1628–1637.
- Stern DL, 1995. Phylogenetic evidence that aphids, rather than plants, determine gall morphology. *Proceedings of the Royal Society of London*, 260(357): 85–89.
- Takei M, Yoshida S, Kawai T, Hasegawa M, Suzuki Y, 2015. Adaptive significance of gall formation for a gall-inducing aphids on Japanese elm trees. *Journal of Insect Physiology*, 72: 43–51.
- Tang C, 1956. Chinese gallnut. *Entomologica Knowledge*, 2(3): 113–116. [唐觉, 1956. 我国的五倍子. 昆虫知识, 2(3): 113–116.]
- Tang C, 1976. The Chinese gallnuts their multiplication and means for increasing production. *Acta Entomologica Sinica*, 19(3): 282–296. [唐觉, 1976. 五倍子及其繁殖增产的途径. 昆虫学报, 19(3): 282–296.]
- Tang YF, Yang ZX, Ma L, Liu P, 2014. Studies on fundatrix emergence period, quantitative change and autumn migrant reproductivity of Chinese horned gall aphid, *Schlechtendalia*

- chinensis*. *Forest Research*, 27(3): 393–399. [唐翊峰, 杨子祥, 马琳, 刘平, 2014. 角倍蚜干母发生期和数量变化及秋迁蚜生殖能力. *林业科学研究*, 27(3): 393–399.]
- Tang YF, 2014. Studies on biological characteristics in non-gall generations of Chinese horned gall aphid, *Schlechtendalia chinensis* (Hemiptera: Pemphigidae). Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [唐翊峰, 2014. 角倍蚜瘿外世代的生物学特性研究. 硕士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院.]
- Tosaka Y, Nishida T, 2007. Gallsurface area is a simple and accurate measure of fitness in Nipponaphidini galling aphids (Homoptera: Aphididae). *Applied Entomology & Zoology*, 42(2): 217–221.
- Tsai PH, Tang C, 1943. Studies on the Chinese gall-nuts II. Symbiotic gall. *Pest Knowledge*, (3): 1–2. [蔡邦华, 唐觉, 1943. 五倍子之研究(二)共栖倍之观察. *病虫害知识*, (3): 1–2.]
- Wang C, 2018. Study on the relationship of source-sink between horn gall and its host plant *Rhus chinensis*. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [王超, 2018. 角倍与寄主盐肤木源库关系研究. 博士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院.]
- Wang C, Chen XM, Yang ZX, Chen H, Shao SX, Wu HX, 2018. Studies on free amino acids of aphid *Schlechtendalia chinensis* and the host plant *Rhus chinensis*. *Forest Research*, 31(3): 114–119. [王超, 陈晓鸣, 杨子祥, 陈航, 邵淑霞, 吴海霞, 2018. 角倍蚜及其寄主植物盐肤游离氨基酸研究. *林业科学研究*, 31(3): 114–119.]
- Wang HY, 2017. The molecular mechanism of endogenous hormones regulate horned gall development. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [王海英, 2017. 内源激素调控角倍发育的分子机制. 博士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院.]
- Wang HY, Liu J, Cui K, Chen H, Yang ZX, Wu HX, Shao SX, King-Jones K, Chen XM, 2016. Gibberellic acid is selectively downregulated in response to aphid-induced gal formation. *Acta Physiologiae Plantarum*, 38: 214.
- Weis AER, Walton A, Crego CL, 1988. Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers. *Annual Review of Entomology*, 33(1): 467–486.
- Xiang H, 1980. Studies of Chinese gall-nut aphids on *Rhus Rotaninii* Maxim. *Entomotaxonomia*, 11(4): 303–313. [向和, 1980. 中国青肤杨五倍子蚜虫的研究. *昆虫分类学报*, 11(4): 303–313.]
- Yang ZX, 2011. Technical Specification for the High-yielded Breeding of Chinese Gallnut. Beijing: China Forestry Publishing House. 14–18. [杨子祥, 2011. 五倍子高产培育技术. 北京: 中国林业出版社. 14–18.]
- Yang ZX, Chen XM, Feng Y, Miao YC, 2006. Method improvement for extraction genomic DNA from aphids. *Chinese Bulletin of Entomology*, 43(6): 880–884. [杨子祥, 陈晓鸣, 冯颖, 缪迎春, 2006. 蚜虫基因组 DNA 提取方法的改进. *昆虫知识*, 43(6): 880–884.]
- Zha YP, Li L, Li JK, Wu B, Zhang ZY, Yue JG, Cheng JY, 2018. Bio-assay of host plant attractants to *Kaburagia rhusicola* Takagi. *Huazhong Insect Research*, 14: 175–179. [查玉平, 李黎, 李俊凯, 吴波, 张子一, 乐建根, 陈京元, 2018. 肚倍蚜寄主植物引诱活性物质的生物测定. *华中昆虫研究*, 14: 175–179.]
- Zha YP, Luo ZJ, Chen JY, Zhang JH, 2014. Research progress on *Rhus* gall aphids. *Hubei Forestry Science and Technology*, 43(5): 17–19. [查玉平, 罗治建, 陈京元, 张建华, 2014. 五倍子蚜虫研究进展. *湖北林业科技*, 43(5): 17–19.]
- Zha YP, Yang ZX, Chen JY, Cai SS, 2016. Relationship between popylation dynamics and gall development of the gall aphid *Kaburagia rhusicola* (Hemiptera: Aphididae). *Acta Entomologica Sinica*, 59(7): 791–796. [查玉平, 杨子祥, 陈京元, 蔡三山, 2016. 肚倍蚜瘿内种群动态与虫瘿生长发育的关系. *昆虫学报*, 59(7): 791–796.]
- Zhang YP, Lai YQ, Li JQ, Yuan TS, 1996. The result and operation of casing aphid bags on the tree branch. *Forest Research*, 9(4): 388–393. [张燕平, 赖永祺, 李坚强, 袁天树, 1996. 角倍蚜虫袋的挂放方法与结倍效果. *林业科学研究*, 9(4): 388–393.]
- Zhang YP, Liao SX, Lai YQ, Shu JR, 2000. Correlativity of the formation effect of horned gall to the order number of compound leaf of *Rhus chinensis*. *Forest Research*, 13(5): 530–534. [张燕平, 廖声熙, 赖永祺, 苏建荣, 2000. 角倍蚜干母致瘿率与盐肤木复叶序数的相关性. *林业科学研究*, 13(5): 530–534.]
- Zhang YP, Liao SX, Yang LZ, Liu J, 2001. A study on nutrient conditions of *Rhus chinensis*. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 25(3): 52–56. [张燕平, 廖声熙, 杨力真, 刘娟, 2001. 角倍蚜瘿内世代营养环境的初步研究. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 25(3): 52–56.]
- Zhang CX, Xu HL, Tang C, 1977. The developmental threshold temperature and effective thermal summation of the overwintering generation of *Schlechtendalia chinensis* (Bell) (Homoptera: Pemphigidae). *Entomologica Knowledge*, 34(3): 159–161. [张传溪, 徐厚梁, 唐觉, 1977. 角倍蚜越冬世代的发育起点温度和有效积温. *昆虫知识*, 34(3): 159–161.]
- Zheng H, Zha YP, Chen JY, Li K, Zhang WW, Xu J, Liu LX, Zhang H, 2017. Composition of volatiles released from spring migrant *Kaburagia rhusicola* Takagi host plants. *Biotic Resources*, 39(5): 379–385. [郑华, 查玉平, 陈京元, 李凯, 张雯雯, 徐涓, 刘兰香, 张弘, 2017. 肚倍蚜春迁期寄主植物挥发物的组成特点. *生物资源*, 39(5): 379–385.]