



## Bitki ve böcekler arasındaki bilek güreşi: gal oluşumu ve gal arıları

### Arm race between plant and insects: gall wasps and gall formation

Serap MUTUN<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Bolu Abant İzzet Baysal Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Bolu

#### Eser Bilgisi / Article Info

Derleme / Review

DOI: [10.17474/artvinofd.1313775](https://doi.org/10.17474/artvinofd.1313775)

Sorumlu yazar / Corresponding author

Serap MUTUN

e-mail: [smutun@ibu.edu.tr](mailto:smutun@ibu.edu.tr)

Geliş tarihi / Received

13.07.2023

Düzeltilme tarihi / Received in revised form

28.08.2023

Kabul Tarihi / Accepted

05.09.2023

Elektronik erişim / Online available

15.10.2023

#### Anahtar kelimeler:

Cynipidae

Efektör molekül

Gal arıları

Gal komünitesi

Omiks

#### Keywords:

Cynipidae

Effector molecule

Gall wasps

Gall communities

Omics

#### Özet

Dünyada yaşamın ilk ortaya çıkmasından bu yana pek çok farklı yaşam formu hem birbirleri ile hem de cansız çevre faktörleriyle etkileşim içinde bulunmuşlar ve evrimleşerek çeşitlenmişlerdir. Bu etkileşimler arasında en dikkat çekici olanlarından biri bitkiler ile gal oluşturan böcekler arasında görülür. Özellikle gal arıları (Hymenoptera, Cynipidae) oldukça karmaşık gal yapıları ile adaptif radyasyonun en güzel örneklerinden birini sergiler. Sıra dışı bitki yapıları olan gallerin oluşabilmesi için herbivor böcek, bitkinin savunma bariyerlerini tek tek geçerek konak genomunu yeniden programlar ve onun öz kaynaklarını kendi lehine kullanır. Gal oluşum sürecinde hücre proliferasyonunun başlatılması sonrasında konak için tamamen yeni ve olağan dışı yapıların oluşumuna kadar bir dizi gen, molekül ve metabolik yol ve yolak kullanılır. Son yıllarda yapılan moleküler çalışmalarda artış olsa da gal oluşumu, moleküler mekanizmalar ve gal komünitelerindeki evrimsel ilişkiler henüz yeni yeni aydınlatılmaya başlanmıştır. Bu derleme çalışmasında gal oluşumu, meşe gal arıları (Cynipidae, Cynipini) temel alınarak morfolojik ve güncel moleküler bilgiler ışığında kısaca özetlenmeye çalışılmıştır.

#### Abstract

Since the emergence of life on Earth, numerous different life forms have interacted with both each other and their environment and evolved over time. One of the most remarkable interactions is observed between plants and gall forming insects, where gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae) represent one of the most significant examples of adaptive radiation through inducing very complicated gall structures. For the formation of these extraordinary gall structures, herbivorous insects bypass the plant's defense barriers and reprogram the host genome, utilizing its resources for their own benefit. Through gall formation, a series of genes, molecules, metabolic pathways, and routes are utilized, starting from the initiation of cell proliferation to the formation of entirely new and extraordinary structures for the host. While there has been an increase in molecular studies in recent years, gall formation, molecular mechanisms, and evolutionary relationships within gall communities have not been completely understood yet. This review aims to provide a brief summary of gall formation based on oak gall wasps (Cynipidae, Cynipini), incorporating morphological and current molecular information.

## GİRİŞ

Gal (mazı); bitkilerin kök, gövde, dal, çiçek, yaprak ve tohum gibi kısımlarında bakteri, virüs, mantar, nematod ve böcek gibi yabancı organizmaların oluşturduğu anormal bitki yapılarıdır (Shorthouse ve ark. 2005). Gal oluşturabilme özelliğinin farklı soy hatlarında birbirinden bağımsız olarak birden fazla kez ortaya çıktığı düşünülmektedir. Bu özelliğe sahip böcek grupları: Thysanoptera, Homoptera, Heteroptera, Diptera, Lepidoptera, Coleoptera ve Hymenoptera (Liljeblad ve Ronquist 1998). Bunlar arasında Hymenoptera'dan Cynipidae familyası, yaklaşık 1500'ü aşkın türü ile özellikle Fagaceae'nin *Quercus* L. (Meşe), *Castanea* Miller ve diğer

yakın akraba cinslerde farklı form ve yapıda gal oluşturabilen en geniş böcek gruplarından biridir (Stone ve ark. 2008, Buffington ve ark. 2020). Geçmişte 6 tribus altında gruplanan Cynipidae familyasına ait taksonlar son çalışmalarla birlikte morfolojik özellikleri, konak bitki ve gal oluşumu için tercih edilen bitki organları, gal karakteristikleri ya da diğer gal oluşturan türlerin gallerini kullanma gibi diğer bazı biyolojik özelliklerine göre son yıllarda toplamda 13 tribus olarak yeniden gruplandırılmıştır (Ronquist ve ark. 2015, Lobato-Vila ve ark. 2022). Bunlardan en fazla çeşitlilik sergileyen Cynipini tribusu 53 cins altında 1100'ü aşkın türü ile ağırlıklı olarak meşelerin farklı yapı ve organlarına özelleşmiş parazitik yaşam hikayeleriyle adaptif radyasyonun en güzel

örneklerinden birini oluşturur (Price 2005, Shorthouse ve ark. 2005, Buffington ve ark. 2020). Çalışmalar böceklerde gal oluşturabilme özelliğinin 300 milyon yıl önce Devoniyen’ de, gal arılarında ise bundan yaklaşık 80 milyon yıl kadar önce Kratese Devri’nde ortaya çıktığına işaret etmektedir (Ronquist 1999, Stone ve ark. 2008). Günümüzde ağırlıklı olarak kuzey yarımkürenin ılıman bölgelerinde dağılışı gösteren gal arılarının Orta Amerika’da ortaya çıkarak çeşitlendikleri ve konaklarıyla birlikte evrilerek tür sayısını artırdıkları düşünülmektedir (Manos ve ark. 1999, Cook ve ark. 2002). Tür çeşitliliği bakımından Nearktik Bölge yaklaşık 700 tür ile başı çekerken, Palearktik Bölge 300’den fazla türe sahiptir ve gerçek sayının bunun çok daha üzerinde olduğu tahmin edilmektedir. Batı Palearktik’te yerleşmiş olan Türkiye’de ise özellikle son yıllarda artan taksonomik ve faunistik çalışmalar sonucunda Cynipidae familyası içerisindeki 27 cinse ait toplam 165 tür kaydedilmiştir (Azma ve Katılmış 2017, Azma ve Katılmış 2020a, Azma ve Katılmış 2020b, Azma 2021, Azma ve Katılmış 2021, Demirel ve ark. 2022, Tataroğlu ve Katılmış, Demirel ve ark. 2023).

Günümüz gal yapıları oldukça karmaşık olsa da ilkin gallerin otsu bitkilerde daha basit yapılar şeklinde oluştuğu fikrine karşılık, alternatif görüş olarak ilk gal yapılarının odunsu bitkilerde ortaya çıktığı ve adaptif radyasyonla çeşitlendiği savunulmaktadır (Ronquist ve ark. 2015). Hangi grupta ortaya çıkmış olursa olsun gallerin ilk oluşumuna dair ortak kanı, gal yapısının bitkinin herbivor böceklerin verdiği zararı en aza indirmek için geliştirdiği bir savunma mekanizması sonucu olduğudur. Gal oluşumuyla bitki herbivorla arasına fiziksel bir bariyer koymuş ve kendisini daha fazla zarar görmekten korumuş olur (Stone ve ark. 2002). Gal oluşumunu tetikleyen herbivora karşı geliştirilen savunma konağın adaptasyonuna yönelik seçim başarısıyla sonuçlanır; buna karşılık herbivor da yeni bir karşı adaptasyon geliştirir (Hayward ve Stone 2005). Bu bilek güreşi antagonistik birlikte evrim olarak tanımlanır ve bu evrimsel süreç konak bitkinin herbivor böceğe karşı yeni savunmalar geliştirebildiği, herbivor böceğin de karşı adaptasyonlar üretebildiği sürece karşılıklı silahlanma yarışı olarak devam eder (Laine 2009).

Gal oluşum sürecinde konak bitkinin oksin, zeatin, indol asetik asit ve sitokinin gibi bitki hormon (fitohormon) ve büyüme düzenleyici maddeleri oldukça önemli görevler üstlenir (Schönrogge ve ark. 2000). Gal içindeki larva yaşamının devamı için gerekli besin, mineral, sıvı ve diğer gerekli maddeleri konaktan temin eder, bu nedenle gal oluşturan organizmalar konak olarak kullandıkları bitkilerin parazitleri olarak kabul edilir (Stone ve Cook 1998). Gal, içinde gelişmekte olan larva ergine dönüşüp gali terk edene dek ona besin, düşman ve hastalık etmeni olabilecek olası mikroorganizmalara karşı korunak ve değişen çevre koşullarına karşı dengeli bir mikroçevre sağlar (Cornell 1983, Price ve ark. 1987).

Gal gelişimi üç ayrı evreden oluşur: başlama (1), büyüme ve farklılaşma (2) ve olgunlaşma (3). Gal oluşumu dışı arının yumurtasını konak bitkinin uygun organına bırakmasıyla başlatılmış olur. Meşe gal arılarında (sinipid) gal oluşumunun başlatılabilmesi için dişinin ovipozisyonla aktarılan maternal sekresyon veya moleküllerine gereksinim vardır, ancak sonraki gal gelişim ve olgunlaşma süreci tamamen larvanın sentezlediği bazı moleküllerle kontrol edilir. Gal oluşumunda konak bitkinin meristem hücrelerinin rolü önemlidir, yumurta bırakılan dokunun çevresindeki bir kısım meristem hücresi larval odacığı oluşturmak üzere değişim geçirir. Bu aşamada yaklaşık 0.2-0.4 mm büyüklüğündeki larva yumurtadan çıkar ve kallus benzeri özellik gösteren bir tabakaca çevrelenmiş larval odacık içine yerleşerek çevresindeki dokunun farklılaşmasını kontrol etmeye başlar (Stone ve Schönrogge 2003). Galin oluştuğu bölgedeki bazı hücreler apoptozis geçirerek ölür ve bu nekroz bölgesinin çevresindeki hücreler hızla bölünerek çoğalır (hiperplazi). Hücre proliferasyonu, hücre farklılaşması ve hipertrofi ile devam eder (Harper ve ark. 2004).

İkinci aşama olan büyüme ve farklılaşma evresinde larval odacık genişler ve büyümekte olan galin bitki kaynakları tarafından desteklenebilmesi için larval odacığın her iki kutbunda vasküler demet ağları oluşur. İnce bir sklerankima duvarı ile sarmalanan larval odacık besin doku tabakası ile çevrelenir. Besin dokusu gelişmekte olan larva tarafından tüketildikçe yeni besin dokusuna ihtiyaç duyulur; yeni besin dokusu ise ileride besin dokusuna

dönüşecek olan vaküollü parankima tarafından karşılanır. İç ve dış parankima tabakası ile sklerankima tabakalarının da bulunduğu gal, eğer yaprakta ise yaprak epidermis hücrelerince, değilse diğer doku hücrelerince kuşatılır. Gal oluşumunun başlamasından itibaren larval gelişim boyunca gal, yoğun fosfataz aktivesi ile dikkat çeker (Liu ve ark. 2007) ve gelişmekte olan larvanın yaşamsal tüm ihtiyaçlarını gidermek için besin dokusu içerir. Ortaya çıkan değişim ve farklılaşmalar sinipidlerde türe hatta aynı tür içinde farklı jenerasyonlara özgü gal yapı ve formlarının ortaya çıkması ile sonuçlansa da galler oluşumunu başlatan larva tarafından modifiye edilmiş ve besin yönünden zengin sıra dışı bitki yapılarıdır (Harper ve ark. 2004). Şeker, nişasta, amino asitler, protein, lipid, nitrojen, mineraller ve diğer tüm besin öğeleri bakımından zengin besin dokusu, geniş ve ince duvarlı hücreleri ve fizyolojik özellikleri ile gal adeta bir tohum özelliği sergiler (Isaias ve ark. 2018, Nogueira ve ark. 2018). Besin doku hücreleri, yoğun sitoplazmaya ve çok sayıda ribozom, golgi ve endoplazmik retikulum gibi hücre organellerine, genişlemiş veya fragmente olmuş vaküollere, hipertrofiye olmuş çekirdek ve çekirdekçiğe sahiptir (Schönrogge ve ark. 2000). Çekirdek etrafında farklılaşmış plastidler, değişime uğramış kloroplastlar yoğun olarak gözlenir, hücre duvarında da bazı değişimler görülür. Hücre duvarında polisakkarit matrikste bulunan selülöz mikrofibrilleri ve hemiselülöz ağı gelişen gal ile değişmeye başlar, ancak bu değişimlerin mekanizması henüz tam olarak bilinmemektedir (Carneiro ve Isaias 2015). Gal büyüme ve gelişmesi larvanın besin dokusuyla beslenerek onu tüketmesine dek devam eder, larva gelişim evrelerini tamamlayarak pupa evresine geçer. Besin maddelerinin tükenmesi ve larval odacık içindeki pupanın ergine dönmesiyle gal lignifikasyonunda artış görülür. Çoğu sinipid galinde gelişimin başlangıç aşamasında görülen yeşil renklenme bu süreç boyunca değişerek son evre olan olgunlaşma aşamasında kahverengiye döner. Bu süreç boyunca gal tamamen lignifiye olduğundan galde sertleşme görülür, gelişimini tamamlayarak ergin olan böcek bir çıkış kanalı oluşturarak gali terk eder (Stone ve ark. 2002).

## Gal Morfolojisi ve Evrimsel Önemi

Galler açık çukurcuklar, basit katlanma ve kıvrımlar şeklindeki atasal formlardan daha karmaşık, çok katlı bitki doku katmanlarını içerecek şekilde kapalı ve daha korunaklı türemiş yapılara evrilmiştir (Stone ve Cook 1998). Gelişmiş galler, larval odacık, iç gal yapısı ve dış gal morfolojisi olmak üzere üç ana kısımdan meydana gelir. Larval odacık sayısı gal oluşturan böcek türleri arasında tek ya da çok odacıklı olarak farklılık gösterse de tür içinde sabit kalan bir karakterdir. Araştırmalar evrimsel olarak türemiş bir özellik olan çok odacıklılık durumunun uyumsal önemine dikkat çekmekte ve daha iç odacıklardaki larvaların periferdekilere göre düşmanlarına karşı daha fazla korunduğunu ileri sürmektedir (Jones 1983).

Farklı gal arısı türlerinin iç gal özellikleri varyasyon göstermez, ancak farklı türe ya da aynı türün eşeyli ya da eşeysiz nesillerine ait galler arasındaki çeşitlilik dış gal varyasyonu nedeniyle ortaya çıkar ve doğal düşmanlarından korunmak için oldukça önemlidir (Stone ve Schönrogge 2003, Hayward ve Stone 2005). Pozitif seçim sonucu uyumsal özellik sergileyen dış gal karakterleri arasında pamuksu yapılar, nektar oluşturma, tüberküllü yüzey, tüy veya diken gibi uzantılar, yapışkan rezin maddesi, yalancı larval odacık ve sert gal yüzeyi gibi pek çok farklı özellik sayılabilir (Stone ve Cook 1998). Gallerde yapışkan olmayan formlara göre yapışkan rezin maddesi ile kaplı yüzeyi, düz yüzeye karşılık diken gibi çıkıntılı özellikleri, tek odacık yerine çok larval odacık ve yalancı larval odacıkların bulunmasının atasal durumdan evrilmiş, türemiş karakter durumlarıdır (Rokas ve ark. 2003). Örneğin, bu özelliklerden dikenimsi uzantıların bulunması ve çok larval odacıklılık durumu *Andricus* Hartig, 1840 cinsinde en az üç kez, gal yüzeyinde yapışkan rezin maddesinin olması en az iki kez ortaya çıkmış türemiş karakter özellikleridir ve yeni türemiş dış gal özelliklerinin çok hızlı radyasyona uğrayarak grubun başarısında büyük rol oynadığı ileri sürülmektedir (Stone ve Cook 1998). Birçok gal, gelişimi boyunca yeşilden kırmızıya kadar varan bir skalada renk değişimi geçirir; larval kontrol altında olup olmadığı henüz tam olarak bilinmeyen pigment sentezi sonucu gal renklenmesindeki değişimin dışi parazitoidlerin konak kalitesini belirlemede

önemli olduğu belirtilmiştir (Czeczuga 1977). Gallerde bulunan tanin, kafeik asit, epikatekin, gallik asit gibi fenolik bileşiklerin, sekonder metabolitlerin, terpen, alkaloid ve flavonoidlerin sinipid larvalarının korunmasında patojen ve parazitlere karşı önemli rol oynadığı, mantarlara karşı fungusit olarak kullanıldığı, bu özellikleri taşıyan gallerin pozitif olarak seçilerek evrimsel olarak uyumlarının daha yüksek olduğu düşünülmektedir (Abe 1995, Azmaz ve ark. 2020, Kuster ve ark. 2020).

### Heterogoni ve Konak Değişimi

Meşe gal arıları (Cynipini), heterogoni (döl değişimi) veya döngüsel partenogenez gösteren eşeyli ve eşeysiz jenerasyonlara sahip nadir gruplardan biridir (Melika ve ark. 1999). Palearktık bölgede Cynipini tribusundan *Andricus* Hartig, 1840 ve *Callirhytis* Förster, 1869 döl değişimi gösterir ve eşeyli ve eşeysiz jenerasyon gallerinin oluşumu için farklı konak türlerini tercih ederler. Bu heteroik türlerden, örneğin *Andricus* cinsi üyeleri eşeysiz jenerasyon galeri için *Quercus* seksiyonundan türleri, eşeyli jenerasyon için de *Cerris* seksiyon üyelerini konak olarak kullanılır (Melika 2006, Buffington ve ark. 2020). Döl değişiminin konak değişimi ile birlikte görüldüğü cins üyelerinin dağılımı her iki nesil için tercih edilen konak türlerin coğrafik dağılımı tarafından belirlenir. Döl değişiminin olduğu bu taksonlarda normalde eşeysiz ya da partenogenetik jenerasyon galeri yaz sonu- sonbaharda, eşeyli jenerasyon galeri ise ilkbahar-yaz başında oluşur, ancak sinipidlerden *Dryocosmus kuriphilus* gibi bazı türlerde istisnai durumlar da bildirilmiştir (Abe 1994). Sadece eşeysiz jenerasyona sahip *D. kuriphilus* türünde döllememiş yumurtalardan çıkan partenogenetik bireyler dişilerden meydana gelir (telitoki). Dişi arı yumurtalarını yaz aylarında özellikle kestane ağacının genç sürgünlerine bırakır, 30-40 günlük embriyonik gelişim sonrasında yumurtadan çıkan erken dönem larvaları kışı geçirip ilkbaharda gelişmeye başlayan sürgünle gelişimine devam eder (Abe 1994, Stone ve ark. 2002).

Cynipini grubunda heterogoni ile konak değişiminin kökeni ve evrimi üzerine tartışmalar halen devam etmekle birlikte bu konuda en yaygın kabul gören birkaç görüş vardır. Bunlardan biri erginlerin galden çıkışı ve yeni genç

gallerin oluşumu arasındaki zaman diliminin önemli olduğu varsayımına dayanır; aynı türün coğrafik dağılım alanı içinde döl değişiminin olmadığı bölgelerde kısa zaman aralığı, döl değişiminin olduğu bölgelerde ise daha uzun zaman dilimi bulunur (Kinsey 1922). İkinci görüş ise Patterson (1928)'e dayanmaktadır; buna göre bazı türlerde işlevsel olmayan erkeklerin bulunması primitif eşeyli durumun kalıntısı olarak değerlendirilmiştir. Bu yaklaşıma göre tür içinde başlangıçta iki ayrı eşeyli jenerasyon bulunuyordu, bu jenerasyonlardan biri zaman içinde konak bitkiyi ya da konakta gal oluşturulan organı değiştirmiştir. Bir diğer görüşe göre ise, heterogoni *Wolbachia* gibi vertikal olarak anneden yavruya aktarılan endosimbiyotik bakterilerin konak böceğin kromozomları üzerine etkileri ile açıklanmaktadır. Bazı türlerde döllememiş yumurtalardan diploid dişilerin oluşması ya nadir ya da hiç erkek bireyin popülasyonda olmadığı (telitoki) ve erkeklerin döllememiş, dişilerinse döllemiş yumurtalardan çıktığı arenotokiye neden olur. Evrimsel olarak, yaşam hikayelerinde görülen bu varyasyonların ve heteroik yaşam döngülerinin parazitoid baskısından kaçmak için geliştirilen taktikler olduğu kabul edilmektedir (Stone ve Cook 1998).

Meşe gal arıları üzerindeki çalışmaların özellikle son yıllarda artarak devam etmesine rağmen birçok sinipid türü bugün hala sadece eşeysiz jenerasyonu ile bilinmektedir ve bu türlerin eşeyli jenerasyonları ya yoktur ya da henüz belirlenmemiştir. Bu alanda sorulan en temel sorulardan biri bu türlerin eşeyli nesillerini ikincil olarak kaybedip kaybetmedikleri ve partenogeneze zorunlu olarak geçip geçmedikleridir. Deneysel araştırmalar bazı gal arılarının eşeyli jenerasyonu atlayarak sadece eşeysiz jenerasyonla türün devamını sağladığını göstermiştir (Stone ve ark. 2002). Eşeyli ve eşeysiz jenerasyon galeri farklı konakların farklı organlarında yılın ayrı dönemlerinde oldukça farklı morfolojik özelliklere sahip gal oluşturdukları için bugüne dek birçok hatanın da yapılmasına neden olmuştur. Bu tür durumlarda eşeyli jenerasyonla eşeysiz jenerasyon galerini oluşturan nesiller birbiriyle eşleştirilememiş ya da yanlış eşleşmeler yapılmıştır. Bu yanlış değerlendirmeler ancak detaylı deneysel çalışmalarla giderilebilmektedir (Melika ve ark. 2001). Bu soruların yanıtları ya kontrollü koşullarda üretme ve en az birkaç

nesil boyunca popülasyonlarda yapılacak çalışmalarla ya da DNA dizileme gibi moleküler temelli araştırmalarla eşeyli jenerasyonun varlığı ortaya konularak verilebilir.

### **Gal Komünitesi**

Adaptasyonun ve karşılıklı birlikte evrimin dikkat çekici örneklerinden birini meydana getiren gal arıları konak olarak kullandıkları bitkilerin parazitleridir, ancak galler de pek çok farklı parazitoid ve inkuilin (gal yerleşimcisi) için konaklık yapar. Konak bitki, gal arısı, parazitoid ve inkuilinler, ayrıca mantar, bakteri gibi mikrobiyota üyeleri bir araya gelerek çoklu trofik seviyede ilişkiler ağını içeren karmaşık bir komünite örneği sergiler (Raman ve ark. 2005). Meşe gal komünitesinde, örneğin, meşeler birincil üreticileri, gal arıları herbivorları oluşturur. Bu komünite aynı zamanda çoğunluğu Chalcidoidea'dan olmak üzere Hymenoptera'dan farklı parazitoid ve fitofag inkuilinlere de ev sahipliği yapar (Stone ve ark. 2002). Bunlardan Braconidae, Chalcidoidea ve Ichneumonidae gibi parazitoid grupların gal arısı ölümlerine neden olduğu bilinmektedir. Ektoparazitoid ya da endoparazitoid olabilen parazitoidlerden koinobiont türlerin larvaları gelişimlerinin erken evrelerinde sadece hemolenfle beslendikleri için konukçuda ciddi hasara neden olmaz, ancak ilerleyen evrelerde konukçunun doku ve organlarını besin olarak tüketir ve konukçunun ölümüne sebep olabilirler. İdiobiont parazitoidler ise konukçularına yumurta veya pupa aşamasında saldırıp onları felç ederek öldürür (Quicke 1997). Gal komünite üyelerinden olan inkuilinler ise çoğunlukla aynı ailenin Synergini tribusu üyeleridir (Csóka ve ark. 2005). Synergini üyeleri de dahil olmak üzere gal oluşturma özelliğini kaybetmiş bu gruplar konağın larval odacığı içinde kendi larval odacığını oluşturur ve herbivorun ölümüne neden olabilirler (Ronquist 1999).

Gal komünitesi aynı zamanda ya ortamda bulunan ya da dışıdan vertikal olarak aktarılan bakteri gibi mikrobiyotaya üyelerine de sahiptir. Primer (zorunlu) ve sekonder (fakültatif) simbiyontlar olarak sınıflandırılan bakteri simbiyontlarından böcek için yaşamsal önemi olan primer endosimbiyontlar vertikal olarak dışıdan yavruya aktarılır ve genellikle konağın sindirim sisteminde bulunur. Konaklarının gereksinim duyduğu maddeleri

üreten metabolik yollardan sorumlu bazı enzimleri kodlar, böylelikle konağın rekabet yeteneğini artırır, buna karşılık kendileri de yaşamsal önemi olan bazı maddeleri konaklarından temin ederler. Sekonder simbiyotik türler ise vertikal veya horizontal olarak aktarılabilmekte ya da çevreden alınabilmektedir. Özellikle herbivor ya da bitki paraziti olarak kabul edilen böceklerin besin olarak kullandıkları ya da parazitledikleri bitkilerle olan ilişkilerinde sekonder simbiyontların önemli rollerinin olduğu bilinmektedir (Su ve ark. 2013). Gal yapan böceklerin simbiyotik bakterilerden horizontal gen transferi ile gen kazandıkları ve bu mikrobiyota bileşenlerinin herbivor böceğin genomunu şekillendirdiği, endosimbiyontların fitohormonların sentezlenmesinden gal oluşturmada anahtar elementlere kadar bir dizi olay ve süreçten sorumlu olabilecekleri ileri sürülmüştür (Eleftherianos ve ark. 2013).

Gal komünitesinde konak bitki ile herbivoru olan gal arısı etkileşimi, gal arısı parazitoid ve inkuilin etkileşimleri, gal arısı ortam veya endojen mikrobiyota çeşitliliğinin her biri ayrı ayrı değil bir bütün olarak, bir dizi farklı seçim baskılarının birlikte rol aldığı ve nihai sonucu belirlediği bir etkileşim sistemi veya ekolojik ilişki ağını oluşturur (Martinson ve ark. 2022). Komünite üyeleri arasındaki karşılıklı bilek güreşinde savunma taktikleri daha güçlü olan daha fazla seçim baskısı uygulayacağından uyum gücü daha yüksek olur ve bu ilişki her iki tarafın yeni taktikleri geliştirmesiyle süregider. Bu konudaki çalışmalar özellikle farklı filogenetik soy hatlarının işlevsel ve bütüncül bir sistemin parçaları olarak ele alındığı çalışmalar son yıllarda artmakla birlikte halen aydınlatılması gereken pek çok konu bulunmaktadır (Hayward ve Stone 2006, Bunnefeld ve ark. 2018).

### **Gal Oluşumunun Moleküler Mekanizması**

Gal arıları türe hatta eşeyli ve eşeysiz jenerasyona özgü gal fenotip çeşitliliği ile doku farklılaşmalarını sağlayarak konak genomunu yeniden programlayabilirler (Stone ve Schönrogge 2003, Harper ve ark. 2004). Galin oluşabilmesi için herbivor böcek konağın savunma hatlarını ve bağışıklık sistemini geçmeli, hücre içi mekanizmalarını ele geçirmeli ve onun kaynaklarını kendi gereksinimleri doğrultusunda kullanmalıdır. Gal oluşum

sürecindeki mekanizma ve yolaklar henüz tam olarak çözülememiş olsa da son yıllarda özellikle omiks (genomiks, transkriptomiks, proteomiks ve metabolomiks) alanındaki çalışmalarla gal oluşum sürecinde rol oynayan bitki hormonları, herbivor-konak genomları, konağın verdiği metabolik, fizyolojik ve morfolojik yanıtlar, gal indüksiyonu için hangi faktörlerin ya da uyarıcı moleküllerin kullanıldığı ve herbivorum konak bitki savunma bariyerlerini nasıl aştığı aydınlatılmaya çalışılmaktadır (Giron ve ark. 2015, Nabity 2016, Oates ve ark. 2016, Bonall ve ark. 2018, Cambier ve ark. 2019, Hearn ve ark. 2019, Schultz ve Stone 2022).

Araştırmalar konak bitkinin gal oluşturan herbivoru uzaklaştırmak için toksik protein ve uçucu moleküllerle herbivorum parazitoid gibi doğal düşmanlarını cezbedecek sekonder metabolitleri kullandığını öne sürer, ancak nihayetinde bu savunma hattı herbivor tarafından geçilerek dişinin konağa yumurtasını bırakması ile sonuçlanır (Fürstenberg-Hägg ve ark. 2013). Gal arılarında dişinin ovipozisyonu ile yumurtlama bölgesine bazı efektör moleküller salgılanarak gal oluşumu için bitkiye ilk uyarıcı iletilmiş olur. Efektör molekül, hedef konağa yüksek özgüllük sergileyen moleküller olup gal oluşturan böceğin konağın bağışıklık sisteminden kaçması ve onun hücresel süreç ve mekanizmasını düzenleyebilmesi için gerekli kısa peptitlerdir (Stuart 2015). Herbivorum efektör molekülleri konak bitkinin reseptörleriyle doğrudan etkileşime girerek konağın karakteristik bitki büyüme yanıtlarıyla sonuçlanır ve konak gal yapısına özgü dokuların oluşturulması için tekrar programlanmış olur, böylelikle konak hücrelerinin farklı gal dokularını oluşturmak üzere yeniden farklılaşması sağlanır. Çoğunluğu 50 ile 250 amino asit uzunluğunda oligopeptit yapısındaki efektör molekülleri kodlayan genler genellikle bilinen gen dizileri ile homoloji göstermez, bu nedenle bu dizilerin nükleotid farklılaşma oranları oldukça yüksektir (Hogenhout ve Bos 2011). Son yıllarda bazı farklı efektör moleküller üzerinde durulmaktadır. Örneğin, gal arısı *Biorhiza pallida*'da konağa yumurta bırakma aşamasında dışiden yumurta yüzeyine geçen proteolitik, selüloolitik ve pektinolitik bazı moleküllerin önemli olduğu gösterilmiştir. Diğer bazı gal oluşturan böcek gruplarında olduğu gibi sinipidlerde de indolasetik asit ve sitokininlerin de belirlenmesi konak bitkinin gal

oluşturabilmesi için başlatma sinyali olarak kullanıldığına işaret etmektedir (Oates ve ark. 2016, Hern ve ark. 2019). Ancak, bu konuda son zamanlarda artan çalışmalara rağmen herbivor efektör molekülünün etkili olduğu konak yanıtının mekanizması henüz tam olarak çözülememiştir.

Bazı herbivor türlerinde efektörlerin konak bitki ubikitin proteazomlarından ve bağışıklık sisteminden kaçabilmesi için lösün bakımından zengin proteinlerin kullanıldığı ve bu efektör moleküllerin hedefinin konak ubikitin proteazom sistemi olduğu, bu sistemin herbivor tarafından alt edilebilmesi için ubikitin ligazları kullandığı ileri sürülmüştür (Stuart 2015). Efektör temelli diğer mekanizmalar arasında herbivor böceğin konak bitkinin yanıtını transkripsiyon seviyesinde mikroRNA (miRNA)'larla düzenlemesi (Oates ve ark. 2016) ve dişinin ovipozisyonla virüs ya da virüs benzeri partikülleri aktarması olduğu iddia edilmektedir (Cambier ve ark. 2019). Gal oluşumunda ileri sürülen bir diğer hipotez ise herbivorda bulunan endosimbiyotik bakteri ve diğer mikroorganizmaların yardımıyla oksin gibi bazı bitki hormonlarının taklit edildiğini ve gal gelişiminde bu hormonların rol oynadığını öne sürer (Nabity 2016).

Dişinin yumurta bırakmasıyla başlayan gal oluşum süreci, ilk larval odacığının oluşup yumurtadan çıkan larvanın bu odacığa yerleşmesiyle ve sonraki evre olan galin büyüme aşamasına geçilmesiyle devam eder. Hiperplazi ve hipertrofiden meydana gelen gal büyüme evresinde konak genomu yeniden programlanır ve bitki için tümüyle yeni ve sıra dışı anormal bir organ yapımı için kaynaklar kullanılır (Harper ve ark. 2004). Omiks çalışmaları ile gal oluşan yaprak bölgesi ile oluşmayan bölge karşılaştırıldığında gal oluşumunun başladığı bölgedeki meşe genomunun yaklaşık üçte ikilik bölümünün yeniden programlandığı ve ekspresyon seviyesinde de artışların olduğu gösterilmiştir (Egan ve ark. 2018). Çeşitli bitki-herbivor transkriptom araştırmaları gal oluşum ve gelişim süresince besin oluşumu ve dağılımında primer metabolizmaya ve bitki besin oluşumunda rol alan genlerin "up" regülasyona ve bitkinin savunma ile ilgili süreçlerdeki genlerinin de "down" regülasyona uğradığını göstermiştir (Oates ve ark. 2016). Örneğin, galin büyüme sürecinde tohumdaki lipid depolanmasında olduğu gibi triaçilgliserol lipid sentez yolağında biyotin karboksilaz

taşıyıcı protein (BCCP) ekspresyonu artar (Schönrogge ve ark. 2000). Galin besin dokusuna şeker gibi maddelerin taşınımı özellikle larval odacık yakınındaki hücrelerde daha fazla lipid damlacıklarının bulunması ile sonuçlanır. Şeker ve lipid metabolizmasındaki artış şeker transportör (taşıyıcı) proteinleri, glukoz ve amonyum taşıyıcı proteinleri gibi çeşitli transportör proteinleri kodlayan genlerin up regülasyonundaki artışla da gösterilmiştir (Liu ve ark. 2007). Ayrıca, alfa glukosidaz ve invertaz gibi karbohidrat yıkımından sorumlu genler, enolaz, pirüvat dehidrogenaz ve oksidoreduktaz gibi glikoliz ve sitrik asit döngüsü için önemli genler, aspartat amino transferaz, metiyonin sentaz gibi amino asit sentezinden sorumlu genler up regüle olmaktadır. Ekspresyonu artan bu genler, larvanın besin dokusuna gün geçtikçe artan ihtiyacını karşılamak için daha aktif bir metabolik aktivitenin gerekliliği ile açıklanmaktadır (Liu ve ark. 2007).

Parazitoid yaşam formundan gal oluşumuna evrildiği düşünülen gal oluşturma sürecinin aydınlatılabilmesi için gal arılarından *Biorhiza pallida* (Olivier 1791) ve *Diplolepis rosae* (Linnaeus 1758)'nin venom proteinleri gal oluşturma yeteneği olmayan parazitodinkilerle karşılaştırılmıştır (Cambier ve ark. 2019). Esteraz, lipaz, nükleozit hidrolazlar, serin proteaz inhibitörleri, kitinaz benzeri enzimler, asit fosfatazların hem gal arılarında hem de parazitoid gruplarda bulunduğu, ancak, *B. pallida*'daki 8, *D. rosae*'deki 6 farklı protein grubunun parazitoidlerde olmadığı ortaya konmuştur. Pektin, pektat liyaz, selüloz ve ramnogalakturonan liyaz ve diğer venom hidrolazların konak bitki dokularının lizisinde önemli rol oynadığı, gal arılarında bazı proteinlerin ve ilgili genlerin metabolik ve hücresel süreçlerle, bağlanma ve katalitik aktivitelerden sorumlu olduğu ileri sürülmüştür. *Biorhiza pallida*'da asit fosfatazın, örneğin, bitki doku lizisinde, sellülazın ise bitki hücre duvarında bulunan selülozun yıkımında, ester hidrolaz ve lipazların yağ asidi hidrolizinde, lipaz ve esterazların konak bitki dokularının yeniden şekillendirilmesinde, ektoaprazin hücre dışı ATP'lerin yıkımında, kitinazların aynı zamanda fungal aktivitelere karşı larvaların korunmasında ve fungusların kitinlerini parçalamada rol oynadıkları belirlenmiştir (Cambier ve ark. 2019).

Gal arısı *B. pallida*'nın eşeyli jenerasyonu ve konağı olan *Quercus robur* L., 6 farklı tribusu temsil eden üyeler ve parazitoid grup arasında karşılaştırmalı genom ve transkriptom çalışmaları ile gallerin değişime uğramış somatik embriyolar olduğu ve ortak parazitoid atayı paylaşan kardeş grup Figitidae'den ayrışmasından bu yana geçen yaklaşık 80 milyon yıllık zaman diliminde gal arılarının genomlarında herbivorluk ve konak bitki kontrolünde rol oynayan bir dizi ortak geni barındırmaya başladığına işaret eder (Hearn ve ark. 2019). Bitki-herbivor indüklenmiş gal oluşumu aşamaları ve bu evrelerdeki temelleri genel hatlarıyla bilinmekle birlikte tüm evrelerden sorumlu molekül ve mekanizmalar henüz yeni yeni aydınlatılmaya başlanmıştır ve bu konuda daha detaylı çalışmalara ihtiyaç duyulmaktadır (Stone ve Schönrogge 2003, Oates ve ark. 2016).

## SONUÇ VE ÖNERİLER

Gal, özellikle böceklerde uzun evrimsel süreç boyunca içinde gelişen larvanın beslenmesi ve değişen çevre koşullarından ve doğal düşmanlarından korunması için oldukça önemli yapılar olarak evrilmiştir. Basitten karmaşık yapılara doğru evrilen gal yapılarını oluşturan böceklerin parazitoid atalarından ayrıldıktan sonra genomlarında bazı değişiklikler meydana gelmiş ve yeni genler kazanılmıştır. Evrimsel süreçte gal oluşumu için herbivor genomunda konak bitkinin hücre duvarını yıkacak enzimleri kodlayan genler ve bu genlerin ekspresyonunun gal oluşum ve gelişimin belirli dönemlerinde artışı, gal oluşturma özelliğinin parazitoid atadan ayrıldıktan sonra kazanılmış olduğuna ve fitofaglık durumundan gal oluşturabilen herbivorluk duruma evrildiğine işaret eder. Bu uzun soluklu evrimsel süreçte, gal komünitelerinde savunma taktikleri daha güçlü olanın daha fazla seçim baskısı yaratmasıyla uyum gücünü artırır ve bu karmaşık ilişkiler ağında taraflar yeni taktikler geliştirerek evrimsel başarısını artırır. Yapılan son çalışmalarla gal oluşumu ve evrimi hakkında bazı süreç ve olaylar kısmen aydınlatılmış olsa da alanda henüz yeni yeni uygulanmaya başlayan omiks çalışmaları ile tüm mekanizmanın, gal oluşum sürecinde görev alan moleküllerin, karşılıklı etkileşimlerinin hala anlaşılmaya ihtiyacı vardır.

## KAYNAKLAR

- Abe Y (1994) The karotype in the chestnut Gall Wasp *Dryocosmus kuriphilus* (Hymenoptera: Cynipidae). *Applied Entomological Zoology*, 29(2): 299-300.
- Abe Y (1995) Relationships between the Gall Wasp, *Trichagalma serratae* (Ashmead) (Hymenoptera: Cynipidae), and two moth species, *Andrioplecta pulverula* (Meyrick) (Lepidoptera: Tortricidae) and *Characoma ruficirra* (Hampson) (Lepidoptera: Noctuidae). *Applied Entomology and Zoology*, 30: 83-89.
- Azmaz M, Katılmış Y (2017) Updated species list of Cynipidae (Hymenoptera) from Turkey. *Zootaxa*, 4303(3): 361-378.
- Azmaz M, Katılmış Y (2020a) A new species of herb Gall Wasp (Cynipidae, Aulacideini, Aulacidea) from Turkey. *Zootaxa*, 4747(2): 378-390.
- Azmaz M, Katılmış Y (2020b) A new species of *Cynips* (Cynipidae: Cynipini) from Turkey. *Zoology in the Middle East*, 66: 232-239.
- Azmaz M, Katılmış Y (2021a) Three new species of herb Gall Wasps (Hymenoptera: Cynipidae) from Turkey. *European Journal of Taxonomy*, 757: 152-168.
- Azmaz M, Katılmış Y (2021) Two new oak Gall Wasp species (Hymenoptera: Cynipidae, Cynipini) from *Quercus pontica* (Fagaceae) in Turkey. *Zootaxa*, 5016 (3): 382-394.
- Azmaz M, Kılınçarslan Aksoy Ö, Katılmış Y, Mammadov R (2020) Investigation of the antioxidant activity and phenolic compounds of *Andricus quercustozae* Gall and Host Plant (*Quercus infectoria*). *IJSM*, 7(2): 77-87.
- Azmaz M (2021) *Quercus infectoria* Oliv. (Mazı Meşesi) köklerinde oluşan mazılar (Hymenoptera: Cynipidae): İki yeni kayıt. *Turkish Journal of Forestry*, 22(2): 91-96.
- Bonall R, Vargas-Osuna E, Mena JD, Aparicio JM, Santoro M, Martín A (2018) Looking for variable molecular markers in the chestnut Gall Wasp *Dryocosmus kuriphilus*: First comparison across genes. *Scientific Reports*, 8: 1-9.
- Buffington ML, Forshage M, Liljebblad J, Tang C-T, van Noort S (2020) World Cynipoidea (Hymenoptera): A key to higher-level groups. *Insect Systematics and Diversity*, 4(4): 1-69.
- Bunnefeld L, Hearn J, Stone GN, Lohse K (2018) Whole-genome data reveal the complex history of a diverse ecological community. *PNAS*, 115(28): 1-9.
- Cambier S, Ginins O, Moreau SJM, Gayral P, Hearn J, Stone GN, Huguët E, Drezen J-M (2019) Gall Wasp transcriptomes unravel potential effectors involved in molecular dialogues with oak and rose. *Frontiers in Physiology*, 10: 926-943.
- Carneiro RG, Isaias RMS (2015) Gradients of metabolic accumulation and redifferentiation of nutritive cells associated with vascular tissues in galls induced by sucking-insects. *AOB Plants*, 7, plv086. DOI: 10.1093/aobpla/plv086.
- Cook JM, Rokas A, Pagel M, Stone GN (2002) Evolutionary shifts between host oak sections and host-plant organs in *Andricus* Gall Wasps. *Evolution*, 56(9): 1821-1830.
- Cornell HV (1983) The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae (Hymenoptera): why and how? *American Midland Naturalist*, 110: 225-234.
- Csóka G, Stone GN, Melika G (2005) *Biology, Ecology and Evolution of Gall-inducing Cynipidae*. *Biology, Ecology and Evolution of Gall-inducing Arthropods* Publisher: Science Publishers Eds: Raman A., Schaefer C.W., Withers T.W.s: 573-642.
- Czeczuga B (1977) Carotenoids in leaves and their galls. *Marcellia*, 40: 177-180.
- Demirel M, Azmaz M, Katılmış Y (2022) A new species of oak Gall Wasp (Hymenoptera: Cynipidae, Cynipini) from Turkey. *Zootaxa*, 5087(4): 583-590.
- Demirel M, Tataroğlu M, Katılmış Y (2023) Cynipidae (Hymenoptera, Cynipoidea) fauna of Burdur province (Türkiye). *Zootaxa*, 5296 (3): 362-380.
- Egan SP, Hood GR, Martinson EO, Ott JR (2018) Cynipid Gall Wasps. *Current Biology*, 28: 1-5.
- Eleftherianos I, Atri J, Accetta J, Castillo JC (2013) Endosymbiotic bacteria in insects: guardians of the immune system? *Frontiers in Physiology*, 4: 1-10.
- Fürstenberg-Hägg J, Zagrobelny M, Bak S (2013) Plant defense against insect herbivores. *International Journal of Molecular Sciences*, 14: 10242-10297.
- Giron D, Huguët E, Stone GN, Body M (2015) Insect-induced effects on plants and possible effectors used by galling and leaf-mining insects to manipulate their host-plant. *Journal of Insect Physiology*, 84: 70-89.
- Harper LJ, Schönrogge K, Lim KY, Francis P, Lichtenstein CP (2004) Cynipid galls: insect-induced modifications of plant development create novel plant organs. *Plant, Cell, and Environment*, 27: 327-335.
- Hayward A, Stone GN (2005) Oak Gall Wasp communities: evolution and ecology. *Basic and Applied Ecology*, 6: 435-443.
- Hayward A, Stone GN (2005) Comparative phylogeography across two trophic levels: the Oak Gall Wasp *Andricus kollari* and its chalcid parasitoid *Megastigmus stigmatizans*. *Molecular Ecology*, 15: 479-489.
- Hearn J, Blaxter M, Schönrogge K, Nieves-Aldrey J-L, Pujade-Villar J, Huguët E, Drezen J-M, Shorthouse JD, Stone GN (2019) Genomic dissection of an extended phenotype: oak galling by a cynipid Gall Wasp. *PLoS Genetics*, 15(1): e1008398.
- Hogenhout SA, Bos JIB (2011) Effector proteins that modulate plant-insect interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 14: 422-428.
- Isaias RMS, Ferreira BG, Alvarenga DR, Barbosa LR, Salminen JP, Steinbauer MJ (2018) Functional compartmentalization of nutrients and phenolics in the tissues of galls induced by *Leptocybe invasa* (Hymenoptera: Eulophidae) on *Eucalyptus camaldulensis* (Myrtaceae). *Austral Entomology*, 57(2): 238-246.
- Jones D (1983) The influence of host density and gall shape on the survivorship of *Diastrophus kinkaidii* Gill (Hymenoptera: Cynipidae). *Canadian Journal of Zoology*, 61: 2138-2142.
- Kuster VC, Rezende UC, Cardoso JCF, Isaias RMS, Oliveira DC (2020) How Galling Organisms Manipulate the Secondary Metabolites in the Host Plant Tissues? A Histochemical Overview in Neotropical Gall Systems. In: Mérillon JM, Ramawat KG, editors. *Co-Evolution of Secondary Metabolites*, Springer International Publishing.
- Kinsey AC (1922) Studies of some new and described Cynipidae (Hymenoptera). *Indiana University Studies*, 9: 1-141.
- Laine AL (2009) Role of coevolution in generating biological diversity: Spatially divergent selection trajectories. *Journal of Experimental Botany*, 60: 2957-2970.
- Liljebblad J, Ronquist F (1998) A phylogenetic analysis of higher-level Gall Wasp relationships (Hymenoptera: Cynipidae). *Systematic Entomology*, 23: 229-252.
- Liu X, Bai, J, Huang L, Zhu L, Liu X, Weng N, Reese JC, Harris M, Stuart JJ, Chen M-S (2007) Gene expression of different wheat genotypes during attack by virulent and avirulent hessian Fly (*Mayetiola destructor*) larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 33: 2171-2194.
- Lobato-Vila I, Bae J, Roca-Cusachs M, Kang M, Jung S, Melika G, Péntzes Z, Pujade-Villar J (2022) Global phylogeny of the inquiline Gall Wasp tribe Synergini (Hymenoptera: Cynipoidea: Cynipidae): first insights and establishment of a new cynipid tribe. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 195(4): 1338-1354.
- Manos PS, Doyle JJ, Nixon KC (1999) Phylogeny, biogeography, and the processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12: 333-349.



- Martinson E, Werren J, Egan S (2022) Tissue-specific gene expression shows cynipid wasps repurpose host gene networks to create complex and novel parasite-specific organs on Oaks. *Molecular Ecology*, 31: 3228-3240.
- Melika G, Pujade-Villar J, Bellido D, López G (1999) Current state of knowledge of heterogony in Cynipidae (Hymenoptera, Cynipoidea). *Sessió Conjunta d'Entomologia*, 11, 87-107.
- Melika G (2006) Gall wasps of Ukraine: Cynipidae. *Vestnik Zoologii, Supplement*, 21 (1-2): 1-300+301-644.
- Melika G, Ros-Farre P, Pujade-Villar J (2001) Synonymy of two genera (*Fioriella* and *Plagiotrochus*) of cynipid Gall Wasps and the description of the sexual generation of *Plagiotrochus razeti* Barbotin (Hymenoptera: Cynipidae, Cynipinae). *Folia Entomologica Hungaricae*, 62: 115-125.
- Nabity PD (2016) Insect-induced plant phenotypes: revealing mechanisms through comparative genomics of galling insects and their hosts. *American Journal of Botany*, 103(6): 979-981.
- Nogueira RM, Costa EC, Silva JS, Isaias RM (2018) Structural and histochemical profile of *Lopesia* sp. Rübsaamen 1908 pinnula galls on *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. in a Caatinga environment. *Hoehnea*, 45(2): 314-322.
- Oates CN, Denby KJ, Myburg AA, Slippers B, Naidoo S (2016) Insect gallers and their plant hosts: from omics data to systems biology. *International Journal of Molecular Sciences*, 17: 1891- 1905.
- Patterson JT (1928) Functionless males in two species of Neuroterus. *Biological Bulletin of Marine Biology Laboratory*, 54(2): 196-200.
- Price P, Fernandes GW, Waring GL (1987) Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology*, 16: 15-24.
- Price P (2005) Adaptive radiation of gall-inducing insects. *Basics Ecological Applications*, 6: 413-421.
- Quicke DLJ (1997) *Parasitic Wasps*. Chapman&Hall, Cambridge University Press, 470 p, London.
- Raman A, Schaefer C W, Withers TM (2005) *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods*. Enfield: Science Publishers, 1: 1-34.
- Rokas A, Melika G, Abe Y, Nieves-Aldrey JL, Cook JM, Stone GN (2003) Lifecycle closure, lineage sorting, and hybridization revealed in a phylogenetic analysis of European Oak Gallwasps (*Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini*) using mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 36-45.
- Ronquist F (1999) Phylogeny, classification, and evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Zoologica Scripta*, 28: 139-164.
- Ronquist F, Nieves-Aldrey J-L, Buffington ML, Liu Z, Liljeblad J, Nylander JAA (2015) Phylogeny, evolution, and classification of Gall Wasps: The plot thickens. *Plos One*, 10(5): e0123301.
- Schultz JC, Stone GN (2022) A tale of two tissues: probing gene expression in a complex insect-induced gall. *Molecular Ecology*, 31: 3031-3034.
- Schönrogge K, Harper LJ, Lichtenstein CP (2000) The protein content of tissues in Cynipid galls (Hymenoptera: Cynipidae): similarities between cynipid galls and seeds. *Plant Cell Environment*, 23: 215-222.
- Shorthouse JD, Wool D, Raman A (2005) Gall-inducing Insects- Nature's Most Sophisticated Herbivores. *Basic and Applied Ecology*, 6: 407-411.
- Stone GN, Cook JM (1998) The structure of Cynipid Oak Galls: patterns in evolution of an extended phenotype. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265: 979-988.
- Stone GN, Schönrogge K, Atkinson RJ, Bellido D, Pujade-Villar J (2002) The population biology of Oak Gall Wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology*, 47: 633-668.
- Stone GN, Schrönrogge K (2003) The Adaptive Significance of Insect Gall Morphology *Trends in Ecology & Evolution* 18: 512-522.
- Stone GN, van der Ham RW, Brewer JG (2008) Fossil oak galls preserve ancient multitrophic interactions. *Proceedings of the Royal Society B*, 275: 2213-2219.
- Stuart JDG (2015) Insect effectors and gene-for-gene interactions with host plants. *Current Opinion in Insect Science*, 9: 56-61.
- Su Q, Zhou X, Zhang Y (2013) Symbiont-mediated functions in insect hosts. *Communicative&Integrative Biology*, 6(3): e23804-1-e23804-7.
- Tataroğlu M, Katılmış Y (2022) First record of *Barbotinia oraniensis* (Barbotin, 1964) (Hymenoptera: Cynipidae) from Turkey. *Turkish Journal of Forestry*, 23(2): 103-105.