

虫瘿与致瘿昆虫

王光钺 王义平* 吴 鸿

(浙江林学院 临安 311300)

Gall and gall-former insects. WANG Guang-Yue, WANG Yi-Ping*, WU Hong (Zhejiang Forestry University, Lin'an 311300, China)

Abstract Galls are some special tissue induced by gall-former such as insects on host plants. Most of galls provide nutrition and protection for gall-former. Galls are very useful resources for both utilization and scientific research. Moreover, many of gall-former insects are quarantine pests of agro-forestry. In this paper, we clarified the site of gall-form on host plants, taxon of gall-former, morphological structure of galls, chemical composition of galls, gall effect on its host plant and utilization of galls, respectively.

Key words galls, gall-former insects

摘 要 虫瘿是由昆虫等致瘿生物诱导寄主植物而产生的一种特异组织。虫瘿对致瘿生物具有提供营养和保护等作用,虫瘿不仅有一定的经济利用和科学研究价值,而且多数致瘿昆虫是农林害虫。本文对致瘿昆虫在植物上的致瘿部位、致瘿的主要昆虫类群、虫瘿形态结构、虫瘿化学组成、虫瘿对寄主植物的影响以及虫瘿的利用等进行综述。

关键词 虫瘿,致瘿昆虫

虫瘿是由病毒、细菌、真菌、线虫和昆虫等诱导寄主植物细胞分裂加速而产生的一种异常组织。引起虫瘿的动物被称为致瘿生物,其中最主要的致瘿生物是昆虫^[1~4]。大多数致瘿昆虫是农林害虫,少数种类是重要的检疫害虫,如严重危害我国林木的栗瘿蜂 *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu,但个别虫瘿是珍稀经济资源,如五倍子是治疗多种疾病的著名中药材。另外,致瘿昆虫代表着昆虫与植物间相互作用中最显著及最复杂的生物现象,是演化生物学及生态学研究的新发展方向;由于致瘿昆虫的寄主植物种类往往较为单一,因此,致瘿昆虫与其寄主植物也是探讨协同进化的最佳模式材料。目前关于虫瘿的了解仍然有限,有必要作该方面的综述,以期今后该领域的理论与实践应用研究奠定基础。

1 虫瘿的形成部位

虫瘿可发生在各种植物上,从草本到木本、从蕨类到维管植物、从阔叶树到针叶树、从陆生

到水生植物,甚至在寄生植物上也能够找到虫瘿。但主要发生在被子植物,特别是双子叶植物,如菊科 Asteraceae、杨柳科 Salicaceae、壳斗科 Fagaceae 和蔷薇科 Rosaceae 等植物^[3,4]。

虫瘿危害植物的部位通常在外表皮,少数在组织内部。植物的每个部位都可发生虫瘿,如根、茎、叶、芽、花和果实等。但多数虫瘿主要发生在叶片,如叶的主脉、侧脉、叶柄、复叶总轴及嫩枝等处。虽然在很多不同类的植物上都可以发现虫瘿,但致瘿昆虫的寄主植物常较为专一,最多也只在一些亲缘相近的植物种类上致瘿。

2 虫瘿的形态

虫瘿的形态多种多样,主要分为:覆盖型球体虫瘿(图1,2):该虫瘿包围昆虫,昆虫幼虫被密封在虫瘿的里面或有对外开口的小孔,其外

* 通讯作者, E-mail: wyp@zjfc.edu.cn

收稿日期:2009-09-08, 修回日期:2009-09-16

部形态多为球形,例如栗瘿蜂虫瘿;毛毡状型虫瘿:虫瘿的外表层为多毛的次生产物是该种虫瘿的主要特征;卷曲和展开叶型虫瘿:该虫瘿是由昆虫取食刺激而引起叶片的卷曲或缠绕,嫩枝、嫩叶或树干的膨胀,许多昆虫幼虫能造成这种虫瘿;囊状体型虫瘿(图3):该虫瘿形态就像叶身鼓起一种囊状组织结构,在叶的一边形成内折的囊状,在另一边形成凸起的膨胀物,许多木虱科 Psyllidae 昆虫能造成这种虫瘿;斑点型虫瘿:该虫瘿的形成是由于昆虫的卵积蓄在树干或叶片的里面,从而在树干或是叶片形成一些突起斑点,这种突起斑点就是虫瘿。昆虫幼虫整个生长过程都是在虫瘿里面;凹陷型虫瘿:该虫瘿一般都存在凹陷,凹陷处有时候被昆虫取食的突起包围;芽状和瓣状体虫瘿:该虫瘿的化学组成与其他虫瘿的化学组成存在差异,该虫瘿有时候会引起芽的膨大,有时候会使新叶倍增或微型化,形成一个像松树球果一样的虫瘿^[5]。



图1 栗瘿蜂瘿

虫瘿大小直接关系到致瘿昆虫种群的大小,至少60%的致瘿昆虫被天敌寄生,并且其虫瘿较小的致瘿昆虫更易被天敌寄生。因此,较厚的虫瘿可以提供较多的食物资源,或者受到更多保护而免于被寄主攻击。然而,大多数寄生种类的平均产卵器长度大大超过虫瘿壁的最大厚度^[6]。



图2 球体瘿



图3 瘿蚊虫瘿

3 虫瘿的结构

不同虫瘿的内部结构有着明显的差异,有的虫瘿结构比较简单,没有任何特殊构造,仅是叶片的卷曲和展开、斑状突起,或是由茎的延长而造成的畸形,或是花瓣颜色变绿等;有的虫瘿结构相对复杂。大多数虫瘿从外到内分为厚壁层、内生薄壁组织、空泡薄壁、内部软组织和营养层等^[2-4](图4)。

膜翅目瘿蜂所形成的虫瘿,该虫瘿多为单室,单室球状虫瘿包括表皮层、保护层、营养层和虫室(活动区)4部分。表皮层包括叶片表皮组织、无色变形细胞的皮下组织,此部分柔软、

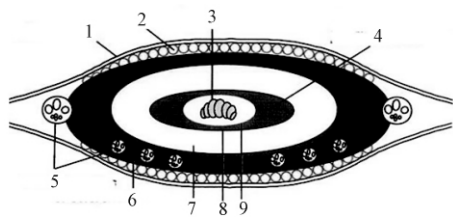


图 4 虫瘿横向解剖图 (Stone & Schonrogge 2003)

1. 虫瘿外表皮 2. 叶表皮 3. 致瘿昆虫幼虫 4. 空泡薄壁 5. 维管束 6. 厚壁层 7. 内生薄壁组织 8. 虫室壁 9. 营养层

多汁液。保护层为被表皮层包围的白色较硬椭圆球状物,营养层是内部靠虫室周围的一层^[7]。在特殊的营养层,该层细胞富含各种有机和无机营养,并且与虫瘿中其他细胞相比,细胞间隙减少、细胞壁变薄、角质层不发达,同时这层细胞中淀粉酶、蛋白酶、氨基肽酶和磷酸脂酶的活性都比正常的植物细胞高,昆虫的幼虫主要以这层特殊的细胞为食^[8]。

橘蚜 *Toxoptera citricidus* Kirkaldy 形成的虫瘿不同于膜翅目和双翅目昆虫所产生的虫瘿,因为,蚜虫并没有直接取食植物组织,所以蚜虫虫瘿没有营养层。蚜虫是通过刺吸取食的方式从植物的韧皮部吸取营养物质。多数蚜虫的虫瘿具有开孔,该虫瘿具有极厚而且坚硬的表皮

层,内部不存在致密组织,而是被大量的薄壁的软组织所取代。在这些组织中具有大量的乳汁管,乳汁管与寄主植物的韧皮部相连,同时与乳汁管相连的是很多新形成的筛管组织,大多数寄生虫瘿的叶都存在加粗的叶柄,表明虫瘿叶的筛管数量多余正常叶^[8,9]。

4 虫瘿的化学组成

大多数的致瘿昆虫幼虫均以虫瘿为食物来源,因此,虫瘿组织的营养度常高于寄主植物其它非虫瘿组织,这也是食瘿动物取食虫瘿的优势(表 1)^[10]。虫瘿组织的化学成分相对于非虫瘿组织的主要成分,已经超出了一个种的范围。

虫瘿化学成分主要为氮类、糖以及酚类等 3 大类物质,此外,也含脂肪、树脂、蜡质及淀粉等。大多数虫瘿的组成为 1-O-(3'-没食子酰基)没食子酰基-β-D-葡萄糖吡喃糖、1-O-(4'-没食子酰基)没食子酰基-β-D-葡萄糖吡喃糖、3-O-没食子酰基-没食子酸、4-O-没食子酰基-没食子酸、1,6-二-O-没食子酰基-β-D-葡萄糖吡喃糖和 1,2,3,6-四-O-没食子酰基-β-D-葡萄糖吡喃糖等,其中 1-O-没食子酰基-β-D-葡萄糖吡喃糖和没食子酸甲酯占总成分的 50%~80%^[11]。

表 1 寄主植物虫瘿与非虫瘿组织 3 种化学成分的比较^[10]

致瘿植物种类	致瘿昆虫	致瘿部位	氮类物质		糖		酚类物质	
			虫瘿	非虫瘿	虫瘿	非虫瘿	虫瘿	非虫瘿
黄花柳 <i>Salix caprea</i>	双翅目 Diptera	叶	0.89	1.395	34.9	13.1	11.4	12.95
黑杨 <i>Populus nigra</i>	同翅目 Homoptera	叶柄	1.86	0.89			13.1	3.4
蕨 <i>Pteridium aquilinum</i>	双翅目 Diptera	叶	0.80	1.03	18.0	11.8	4.6	3.5
玫瑰 <i>Rosa canina</i>	膜翅目 Hymenoptera	叶	1.295	2.14	17.9	8.7	14.25	9.0
欧洲栎 <i>Quercus robur</i>	膜翅目 Hymenoptera	叶	0.61	1.84	5.1	8.3	8.1	14.5

此外,虫瘿中某些化学成分还有一些特定的作用。例如,虫瘿中酚类物质具有抵抗寄生作用,这与致瘿昆虫的生存密切相关,高含量的酚类物质可以有效抵抗寄生昆虫,从而保护致瘿昆虫的幼虫;虫瘿组织一般都有高含量的酚类混合物,高含量的酚类混合物中有螯合活性的丹宁酸,丹宁酸能与真菌共同作用,保护致瘿

昆虫免于被寄生或被食用,这样,虫瘿中的丹宁酸可能降低昆虫死亡率^[10,12,13]。

5 致瘿昆虫的种类

据不完全统计致瘿昆虫共有 6 目 20 科之多,主要集中在缨翅目 Thysanoptera、同翅目 Homoptera、鞘翅目 Coleoptera、鳞翅目

Lepidoptera、双翅目 Diptera 和膜翅目 Hymenoptera。如缨翅目的管蓟马科 Phlaeothripidae: 如榕点瘿雌蓟马 *Hoplothrips fungosus*; 同翅目的瘿绵蚜科 Pemphigidae、球蚜科 Adelgidae、根瘤蚜科 Phylloxeridae 和木虱科 Psyllidae: 如松球蚜 *Pineus armandicola*、葡萄根瘤蚜 *Phylloxera vitifoliae*、五倍子蚜 *Melaphis chinensis* 和蒲桃个木虱 *Trioza syzygii*; 鞘翅目的象甲科 Curculionidae 和天牛科 Cerambycidae: 如仙桃草直喙象 *Gymnetron miyoshi* 和青杨楔天牛 *Saperda populnea*; 鳞翅目的透翅蛾科 Sesiidae: 如白杨透翅蛾 *Parathrene tabaniformis*; 双翅目的瘿蚊科 Cecidomyiidae 和实蝇科 Tephritidae: 如菊瘿蚊菊瘿蚊 *Diarrhonychia hypogaea*, 该致瘿昆虫幼虫多数生长发育历期长, 并且多数瘿蚊产生的瘿是球形或刺形; 膜翅目的叶蜂科 Tenthredinidae、瘿蜂科 Cynipidae、长尾小蜂科 Torymidae、广肩小蜂科 Eurytomidae、跳小蜂科 Encyrtidae、金小蜂科 Pteromalidae、巨胸小蜂科 Perilampidae、榕小蜂科 Agaonidae、姬小蜂科 Eulophidae 和旋小蜂科 Eupelmidae: 如柳瘿叶蜂 *Pontania bridgmannii* Cameron、竹瘿广肩小蜂 *Aiolomorphua rhopaloides* Walker 和无花果小蜂 *Blastophagus psenes* 等; 但在昆虫中, 最主要的致瘿类群是瘿蜂和瘿蚊^[3, 4, 14~16]。

6 形成虫瘿的原因

关于虫瘿的形成原因有两种假说: 第一种, 致瘿昆虫的幼虫通过马氏管释放分泌物刺激植物组织而致瘿。研究者们研究了致瘿昆虫内部器官和腺体, 发现致瘿昆虫幼虫的马氏管特别发达, 尤其是在其产卵高峰时期, 并且在致瘿过程马氏管数目最多^[17, 18]; 第二种, 致瘿昆虫所携带的共生病毒致瘿。他们认为病毒破坏了寄主植物细胞的免疫性而致瘿。他们的研究结果表明, 病毒样颗粒抑制寄主幼虫细胞的免疫功能, 这点已经在寄生蜂 *Leptopilina heterotoma* 得到证实^[19, 20]。

环境的选择适应性决定了虫瘿的产生、形

态及功能^[21]。关于虫瘿的功能有三种假说: 第一种为营养假说: 大多数虫瘿组织的营养度基本都高于寄主植物其它非虫瘿组织的营养度, 因此, 虫瘿组织能提供致瘿昆虫生长发育所需的基本食物源^[10, 22]。一些虫瘿内部结构与组织分化, 所分化出的营养层富含大量与筛管相通的乳汁管, 这些致瘿昆虫在虫瘿中以营养层或植物组织为食, 还有些种类的致瘿昆虫直接从植物的筛管中吸取营养物质^[23]。第二种微环境假说: 虫瘿是为了抵御不良的外界自然环境, 如荒漠地区, 由于环境严酷, 日夜温差大, 缺少隐蔽场所; 对昆虫来说, 植物是最理想的栖身之处, 所以那里虫瘿特别多。大多数的虫瘿形状为球形或者梭形, 因此, 在类似于干旱的不良外界自然环境下, 虫瘿有更小的外表面积, 相对来说能更好地降低水分的蒸发, 或者虫瘿表皮沉积的一些腊质和树脂抵消了不良外界自然环境对虫瘿内部小环境的影响, 这样有利于致瘿昆虫的生存^[24]。第三种防御假说: 虫瘿的产生是为了保护致瘿昆虫不受捕食者的捕食或者寄生者的寄生^[25]。研究发现虫瘿组织中的化学成分, 如酚类物质, 能够有效保护致瘿昆虫免于被寄生或被食用^[10, 12, 13]。此外, 通过增加虫瘿壁硬度、厚度以及外部的毛被等也能起到有效的防御作用^[26]。

7 虫瘿对寄主植物的影响

虫瘿形成过程中, 致瘿昆虫的幼虫造成周围部分细胞和组织的异常生长, 这肯定会阻碍寄主植物生长, 正常生理活动, 如光合作用, 或者造成损伤。虫瘿的形成还会导致寄主植物的酚类物质、黄酮含量的增加以及苯丙氨酸解氨酶活性 (PAL) 的提高等^[12, 13, 27, 28]。

虫瘿形成过程中, 黄酮含量存在明显的动态变化, 从致瘿昆虫产卵开始黄酮含量呈上升趋势, 至致瘿昆虫幼虫孵化前达到峰值, 初孵幼虫取食危害后含量又迅速下降; PAL 活性也与致瘿昆虫密切相关。未受致瘿昆虫为害时, 寄主植物的 PAL 活性无明显差异; 致瘿昆虫的为害胁迫可诱导寄主植物的 PAL 活性提高。

致瘿昆虫多在木本植物形成虫瘿并影响其正常生长,严重时会造成较大损失。如危害板栗的栗瘿蜂可危害枝梢、叶芽及花芽,使板栗花芽遭到严重毁坏不能开花结实,给板栗的生产造成损失;如葡萄根瘤蚜 *Viteus vitifolii* (Fitch) 是一种重要的检疫害虫,原产于美国,在我国的山东、辽宁等地有分布。它在葡萄上繁殖为害,多在根部(有时也可在叶片上)形成虫瘿,这些虫瘿在须根上为一串串的小根瘤,在侧根上则长成大的肿瘤,瘿瘤不久就变色、腐烂,严重影响到葡萄对养分和水分的吸收,最终导致树势衰弱,结果率降低,甚至由于根系被破坏而整株枯死^[29]。

8 虫瘿的利用

大部分虫瘿对寄主植物是有害的,然而,少数虫瘿具有一定经济价值。因虫瘿富含可溶性生物单宁等物质,可以应用在很多方面。例如,在医学上,从五倍子中提炼出的单宁酸及其再加工产品倍酸和焦倍酸,目前已用于合成 30 多种药物;在制革工业中,用单宁酸所得的皮革质量好、色泽浅,可染成鲜艳革,并缩短鞣制时间;在食品工业上,倍酸、单宁酸可制造用于油脂、肉类、乳品长期保存的油脂抗氧化剂、鲜果和蔬菜的保鲜剂、酒类澄清剂、啤酒以及食用单宁系列产品;在农林方面,单宁酸和倍酸可用来抑制植物细菌和病毒对农林作物的感染,以及用做木材防腐剂等^[30~33]。

虫瘿结构复杂,形态多样,致瘿昆虫种类繁多,虫瘿是自然界极为常见的生物现象。虫瘿既是农林的主要有害生物,又是一种潜在的生物资源。了解虫瘿的更多致瘿生物学对减少其危害,挖掘其潜在经济价值均具有重大意义,同时也为揭示多物种的协同适应关系奠定基础。

参 考 文 献

- 1 杨集昆. 森林与人类. 北京:中国林业出版社,1985,12: 22~23.
- 2 Stone G. N., Schonrogge K. The adaptive significance of insect gall morphology. *Ecol. Evol.*, 2003, 18(10): 512~514.
- 3 贾春枫,刘志琦. 奇特的虫瘿. 昆虫知识, 2004, 41(6): 603~607.
- 4 马双敏,虞泓,李晨程,等. 植物虫瘿. 昆虫知识, 2008, 45(2): 330~335.
- 5 Gullan P. J., Peter S. C. The Insects: An Outline Entomol. Malden, MA: Blackwell Pub., 2005. 505~506.
- 6 Masato I., Naoki H. Roles of gall morphology in determining potential fecundity and avoidance of parasitoid attack in *Aphelonyx glanduliferae*. *J. For. Res.*, 2004, 9(2): 93~100.
- 7 邓晓韶,曾玲,陆永跃. 金脉刺桐叶片上刺桐姬小蜂虫瘿结构及变化规律. 华南农业大学学报, 2009, 30(1): 31~33.
- 8 van Veen F. J. F., Muller C. B., Godfray H. C. J. Spatial heterogeneity in risk of secondary parasitism in a natural population of an aphid parasitoid. *J. Animal Ecol.*, 2002, 71(3): 463~469.
- 9 Wool D. O., Ben Z. Population ecology and clone dynamics of the galling *Geocica wertheimae* (Sternorrhyncha: Pemphigidae: Fordinae). *Eur. J. Entom.*, 1998, 95(5): 509~510.
- 10 Hartley S. E. The chemical composition of plant galls: are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former. *Oecologia*, 1998, 113(4): 492~501.
- 11 周志宏,杨崇仁,李玛玲,等. 栓皮栎虫瘿的酚性成分及其生物活性. 云南植物研究, 2001, 23(11): 126~134.
- 12 Westphal E., Bronner R. Changes in leaves of susceptible and resistant *Solanum dulcamara* infested by the gall mite *Eriophyes cladophthirus* (Acarina, Eriphyoidea). *Can. J. Botany*, 1981, 59: 875~882.
- 13 Schultz B. B. Insect herbivores as potential causes of mortality and adaptation in gallforming insects. *Oecologia*, 1992, 90(2): 297~299.
- 14 Netta D. Photosynthesis and sink actimiy of wasp-induced galls in *Acacia Pycnantha*. *Can. J. Botany*, 2002, 80(11): 1141~1146.
- 15 Blanche K. R. Gall-forming insect diversity is linked to soil fertility via host plant taxon. *Ecology*, 1995, 76(7): 2334~2337.
- 16 Rosalind B., John A. L. Species richness of gall-inducing insects and host plants along an altitudinal gradient in Big Bend National Park, Texas. *Amer. Midland Natural*, 2001, 145(2): 219~233.
- 17 Roth P. Beiträge zur biologie der gallwespen. *Verhandlungen der Naturforscher Gesellschaft Bassel*, 1949, (60): 104~178.
- 18 Hege V. From parasitoids to gall inducers and inquiline.

- Acta Universitatis Upsaliensis Uppsala* ,2004 ,3 ~ 12.
- 19 Cornell H. V. The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae (Hymenoptera) : Why and how? *Amer. Midland Natural* ,1983 ,**110**(2) : 225 ~ 234.
- 20 Ronquist F. , Liljeblad J. Evolution of the gall wasp host plant association. *Evolution* ,2001 ,**55** (12) :2 503 ~ 2 522.
- 21 Schonrogge K. , Crawley M. J. Quantitative webs as a means of assessing the impact of alien insects. *J. Animal Ecol.* , 2000 ,**69**(5) : 841 ~ 868.
- 22 Morris D. C. , Schwarz M. P. , Cooper S. J. Phylogenetics of Australian acacia thrips: the evolution of behaviour and ecology. *Mol. Phylogenet. Evol.* , 2002 ,**25** (2) : 278 ~ 292.
- 23 Crespi B. J. , Worohey M. Comparative analysis of gall morphology in Australian gall thrips: the evolution of extended phenotypes. *Evolution* ,1998 ,**52**(6) : 686 ~ 696.
- 24 Kurosu U. Host alternation of two tropical gall-forming aphids , *Astegopteryx styracophila* and *A. pallida* (Homoptera). *Universidad de León* ,1998. 227 ~ 234.
- 25 Hawkins B. A. Predators , parasitoids and pathogens as mortality agents in phatophagous insect populations. *Ecology* , 1997 ,**78**(7) : 2 145 ~ 2 152.
- 26 Frank S. A. Polymorphism of attack and defence. *Trends Ecol. Evol.* ,2000 ,**15**(4) : 167 ~ 172.
- 27 杨勇 ,陈顺立 ,吴晖 ,等. 栗瘿蜂危害下锥栗叶片中黄酮含量的变化. *福建林学院学报* ,2005 ,**25**(2) :125 ~ 127.
- 28 吴晖 ,陈顺立 ,黄红青 ,等. 锥栗抗栗瘿蜂性与苯丙氨酸解氨酶活性的关系. *福建林学院学报* ,2005 ,**25**(4) :304 ~ 307.
- 29 McIntyre P. J. , Whitham T. G. Plant genotype affects long-term herbivore population dynamics and extinction: conservation implication. *Ecology* , 2003 ,**84** (2) : 311 ~ 318.
- 30 Hemingway R. , Lakes P. Plant Polyphenols. New York : Plenum Press ,1992. 421 ~ 436.
- 31 张宗和 ,陈笏鸿 ,孙先玉. 五倍子连续提取新工艺的研究及应用. *林产化学与工业* ,1992 ,**12**(3) : 179 ~ 182.
- 32 狄莹 ,石碧. 植物单宁化学研究进展. *化学通报* ,1999 , (3) : 1.
- 33 Price P. W. Evolution and ecology of gall-inducing sawflies. In: Shorthouse J. D. , Rohfritsch O. (eds.). *Biology of Gall Insect-induced Galls*. London: Oxford University Press , 1992. 208 ~ 224.