营养期与繁殖期紫花苜蓿营养代谢变化及其对苜蓿斑蚜适合度的影响

朱凯辉[1] 梁新茗[2] 李德军[1] 刘 旭[1] 李子涵[1] 樊晓路[1]
范雯婕[1] 涂雄兵[1*]

（1. 中国农业科学院植物保护研究所，北京 100193；2. 辽宁省林业调查规划检测院，沈阳 110122）

摘要：为探究寄主植物生育期调控苜蓿斑蚜*Therioaphis trifolii*种群适合度的内在机制，该研究系统比较紫花苜蓿*Medicago sativa*营养生长期与繁殖期的营养差异及其对苜蓿斑蚜种群增长、体内营养物质及代谢基因表达的影响。结果表明：与营养生长期相比，繁殖期紫花苜蓿中粗蛋白含量、可溶性糖含量和粗脂肪含量显著降低，而结构性抗性物质中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维含量和抗性物质总皂苷含量显著升高。与取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜相比，取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜种群的内禀增长率、净增殖率和周限增长率均显著降低，若虫发育历期显著延长，成虫存活率峰值降低，体内总蛋白、总脂肪、糖原和海藻糖的含量均显著降低，且海藻糖酶基因、脂肪酸合成酶基因及氨基酸转运蛋白基因的相对表达量显著降低。表明繁殖期紫花苜蓿通过营养匮乏与抗性增强双重胁迫，在分子、生理及种群水平上抑制苜蓿斑蚜的适合度。生产中常规的频繁刈割会使紫花苜蓿长期处于营养生长期，反而有助于蚜虫繁殖。

关键词：紫花苜蓿；苜蓿斑蚜；生育期；生命表；营养物质；基因表达；生态调控

Nutritional metabolic changes in *Medicago sativa* during vegetative and reproductive stages and their effects on the fitness of spotted alfalfa aphid *Therioaphis trifolii*

Zhu Kaihui[1] Liang Xinming[2] Li Dejun[1] Liu Xu[1] Li Zihan[1] Fan Xiaolu[1]
Fan Wenjie[1] Tu Xiongbing[1*]

（1. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China;
2. Liaoning Forestry Survey and Planning Institute, Shenyang 110122, Liaoning Province, China）

Abstract: To explore the mechanisms underlying the regulaiton of the fitness of the spotted alfalfa aphid *Therioaphis trifolii*, in host plant developmental stage, the nutritional differences between the vegetative- and reproductive-stage, alfalfa *Medicago sativa* and their effects on aphid population growth, body nutrient contents, and the expression of metabolic genes were systematically compared. The results indicated that, compared with the vegetative stage, reproductive-stage alfalfa exhibited significantly reduced contents of crude protein, soluble sugar, and crude fat, but significantly higher contents of neutral detergent fiber, acid detergent fiber, and total saponin. Compared with aphids feeding on vegetable-stage alfalfa, aphids feeding on reproductive-stage alfalfa showed significantly lower intrinsic rate of increase, net reproductive rate, and finite rate of increase, significantly prolonged nymphal developmental duration, and a reduced peak adult survival rate. In addition, the contents of total protein, total

基金项目：国家现代农业产业技术体系项目（CARS-33）
* 通信作者（Author for correspondence），E-mail：txb1208@163.com
收稿日期：2025-10-30

fat, glycogen, and trehalose, in aphids were significantly decreased, and the relative expression levels of trehalase, fatty acid synthase, and amino acid transporter genes were significantly downregulated. These findings indicate that the reproductive-stage alfalfa suppresses the fitness of *T. trifolii,* at the molecular, physiological, and population levels through the combined effects of nutritional deficiency and enhanced resistance. Frequent mowing in alfalfa production maintains plants in the vegetative stage for extended period and may consequently promote aphid population growth.

Key words: *Medicago sativa*; *Therioaphis trifolii*; developmental stage; life table; nutrient; gene expression; ecological regulation

紫花苜蓿*Medicago sativa*是豆科苜蓿属*Medicago*多年生宿根草本植物，蛋白质含量高，纤维品质优，富含维生素与矿物质，且适口性好，消化率高，被誉为“牧草之王”，是全球畜牧业不可或缺的优质粗饲料来源（Wang et al.，2016；Buzzanca et al.，2025）。近些年，随着我国紫花苜蓿种植面积的扩大，田间生态结构趋于单一，生物多样性降低，导致苜蓿斑蚜*Therioaphis trifolii*等刺吸式害虫频繁暴发，成为制约我国紫花苜蓿高产、优质、稳产的主要因素。当前，生产上主要依赖化学杀虫剂进行应急防控，但长期、大量使用不仅导致苜蓿斑蚜抗药性上升、防治效果下降，还杀伤天敌，污染环境，并且可能存在农药残留风险。因此，寻求安全、高效、环境友好的绿色防控途径迫在眉睫（Poveda et al.，2025；Wyckhuys et al.，2025）。

苜蓿斑蚜取食为害后，紫花苜蓿净光合速率与叶绿素含量显著下降，光合效率降低，茎伸长受阻，生物量积累减少，营养流失；同时，丙二醛含量与电解质渗漏率上升，细胞膜受损，最终导致植株产量降低，品质下降。此外，苜蓿斑蚜取食为害会干扰紫花苜蓿体内皂苷代谢，诱导皂苷含量升高或组分改变；而皂苷作为植物体内重要的防御性次生代谢物，会反作用于苜蓿斑蚜，抑制其取食、消化与生殖，从而降低苜蓿斑蚜自身的繁殖能力（Girousse et al.，2003）。因此，阐明紫花苜蓿与苜蓿斑蚜的互作机制，对于探索安全、高效、环境友好的绿色防控途径具有重要意义。在植物–昆虫协同进化的漫长历程中，寄主植物的内在生理状态是影响植食性昆虫种群的核心因子（Wetzel et al.，2016）。紫花苜蓿作为一种多年生多次刈割的牧草，其田间群体始终处于营养生长与繁殖生长的动态循环中（Qin et al.，2022）。当植物从营养生长过渡到繁殖生长时，植物光合产物的分配策略会发生根本性转变，大量营养物质（如可溶性糖、氨基酸）及能量被优先调配给花、蕾等生殖器官，这导致叶片等营养器官的蛋白质、糖分含量显著降低，而支撑结构的纤维（如中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维）含量以及用于防御的次生代谢物（如皂苷）则随之积累（Lawrence et al.，2022；陈航等，2026）。这种由植物自身发育驱动的营养质量下降与抗性物质增强必然会给完全依赖寄主汁液的蚜虫类害虫带来挑战（Malka et al.，2020）。营养生长期是苜蓿营养最丰富、抗性最低的阶段，而繁殖期则恰好相反，对比这两个极端生育期能清晰揭示寄主质量变化对蚜虫适合度的最大效应。然而，现有研究多局限于单一层面，缺乏从植物化学、蚜虫种群、个体生理到分子水平方面系统揭示苜蓿生育期对蚜虫适合度影响的内在机制研究。糖原、海藻糖、脂类和蛋白质是昆虫完成发育、维持生命活动和繁殖的直接物质与能量基础（Ding et al.，2020；Zhang & Wang，2025）。而海藻糖酶（trehalase，Treh）基因、脂肪酸合成酶（fatty acid synthase，FAS）基因、氨基酸转运蛋白（amino acid transporter protein，AATP）基因是调控能量流动、脂肪合成和氮源吸收的核心分子开关（Nardelli et al.，2019；Wu et al.，2024）。

为透彻解析紫花苜蓿调控苜蓿斑蚜适合度的综合路径，本研究对营养生长期与繁殖期紫花苜蓿营养物质含量及抗虫物质含量的差异进行比较；通过构建年龄–阶段两性生命表，量化这两个生育期紫花苜蓿对苜蓿斑蚜发育历期、存活率、繁殖力及种群参数的影响；测定取食营养生长期与繁殖期紫花苜蓿后苜蓿斑蚜体内营养物质含量及*Treh*、*FAS*、*AATP*基因的表达差异，从植物化学、种群生态、生理生化和分子调控多个层面系统揭示紫花苜蓿生育期对苜蓿斑蚜适合度影响的内在机制，以期为深入理解植物–蚜虫互作的生理生态机制提供参考，并为通过刈割、水肥管理等农艺措施调控紫花苜蓿生育期和利用植物自身抗性生态调控苜蓿斑蚜提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试植物与昆虫：紫花苜蓿品种为WL343，种

子购自北京正道生态科技有限公司；将种子于75%乙醇中浸泡1 min，取出后用无菌水冲洗3次，播种于直径15 cm、高20 cm的花盆中，栽培基质为灭菌的营养土与蛭石混合物（体积比2∶1）；每盆定苗两株和10~15株，每周浇灌1/2霍格兰营养液1次，用去离子水维持土壤湿度，取生长30 d的幼苗供试，每盆两株用于饲养试虫，每盆10~15株用于其他试验。于2024年自河北省黄骅市紫花苜蓿田采集苜蓿斑蚜若虫与成虫，置于孔径0.025 mm养虫笼中，用生长30 d的紫花苜蓿WL343继代饲养。紫花苜蓿幼苗与苜蓿斑蚜均于温度23~25 ℃、相对湿度75%、光周期16 L∶8 D、光照强度>1 000 lx的人工气候箱中培养。

试剂和仪器：TRIzol® Reagent试剂盒，美国赛默飞世尔科技公司；PrimeScript™ RT Reagent Kit with gDNA Eraser、SYBR® Premix Ex *Taq*™ II试剂，宝日医生物技术（北京）有限公司；其他试剂均为国产分析纯。YG002C型纤维分析仪，宁波大禾仪器有限公司；QuantStudio™ 6 Flex实时荧光定量PCR系统、NanoDrop One超微量分光光度计，美国赛默飞世尔科技公司；752型紫外–可见分光光度计，上海菁华科技仪器有限公司；CY-SXT-06型全自动脂肪测定仪，杭州安研仪器制造股份有限公司；DYY-6C型琼脂糖凝胶电泳仪，北京六一生物科技有限公司。

1.2　方法

1.2.1　紫花苜蓿中营养物质和抗性物质含量的测定

紫花苜蓿生育期的界定参考Guo et al.（2024）的方法。播种后20~25 d，当植株达到20~30 cm高，冠层充分生长，能覆盖整个盆口，且未出现任何肉眼可见的花蕾时，判定为营养生长期，此时植株处于快速营养积累阶段。播种后40~50 d，当观察到植株主茎或分枝顶端出现肉眼可见的花蕾，或进一步发育至花蕾开放时，判定为繁殖生长期。营养生长期与繁殖期紫花苜蓿各取1盆（1个重复），每盆10~15株，用无菌剪刀齐土面剪取地上部分，鲜重约10~15 g，冷冻干燥、研磨后过孔径为0.25 mm的筛，所得干粉用于营养物质含量和抗性物质含量的测定。每个生育期称取0.2 g样品，采用凯氏定氮法测定紫花苜蓿中粗蛋白含量（Nichols et al.，2025）。每个生育期称取0.1 g样品，采用蒽酮–硫酸法测定紫花苜蓿中可溶性糖与淀粉含量（Peach，2024）。每个生育期称取0.5 g样品，采用范式纤维分析法，使用纤维分析仪测定紫花苜蓿中结构性抗性物质中性洗涤纤维和酸性洗涤纤维的含量（Raffrenato & van Amburgh，2011）。每个生育期称取2.0 g样品，采用索氏提取法测定紫花苜蓿中粗脂肪含量（Holman et al.，2019）。每个生育期称取0.5 g样品，采用香草醛–冰醋酸比色法测定紫花苜蓿中总皂苷含量（Lettieri et al.，2022）。上述所有试验每个生育期均设6个重复。

1.2.2　取食紫花苜蓿对苜蓿斑蚜发育和繁殖的影响

1.2.1采集两个生育期紫花苜蓿样品时，同时采集两个生育期的紫花苜蓿叶片，采用叶片饲喂法测定取食营养生长期和繁殖期紫花苜蓿对苜蓿斑蚜各虫态发育历期和繁殖的影响。每个生育期各取1片紫花苜蓿叶片，置于直径9.0 cm、高1.5 cm的培养皿中，底部预先铺设2 mm厚的水琼脂层，取6 h内孵化的苜蓿斑蚜1龄若虫置于培养皿中，每皿1头（1个重复）。定殖1 h后开始计时，每天09: 00观察并记录试虫的蜕皮情况及存活状态，每次蜕皮后虫龄增加1龄。初孵若虫为1龄，第4次蜕皮后羽化为成虫。分别记录1龄、2龄、3龄、4龄若虫从蜕皮至下次蜕皮或羽化所经历的时间（各龄若虫的发育历期）、1龄若虫羽化为成虫所经历的总时间（成虫前期）、成虫羽化至首次产仔的时间（产卵前期）及1龄若虫至首次产仔的时间（总产卵前期）。待试虫发育至成虫并开始产仔后，每天使用细毛刷将新孵化的若蚜清除，以确保仅对原始试虫进行持续观察，直至死亡，记录产卵时间、单雌产仔量和总寿命。每2 d更换1次苜蓿叶片，新更换的叶片采集时间不超过6 h。每个生育期50个重复。

1.2.3　苜蓿斑蚜种群生命表的构建

根据1.2.2结果，采用TWOSEX-MSchart软件构建生命周期表（Chi & Liu，1985；Chi et al.，1988），计算年龄–阶段特异性存活率s_{xj}（新生若蚜存活到第x天且处于第j龄期的概率）、年龄特异性存活率l_x（新生若蚜存活到第x天的概率）、年龄–阶段特异性繁殖力f_{xj}（在第x天处于第j龄期的雌成虫平均产仔数）、年龄特异性繁殖力m_x（存活到第x天的所有个体平均产仔数）、年龄特异性净繁殖贡献l_xm_x、年龄–阶段特异性寿命期望e_{xj}（已存活至第x天和第j龄期的个体预期还能存活的时长）以及年龄–阶段特异性生殖值v_{xj}（已存活至第x天和第j龄期的个体未来预期繁殖的后代数量）。采用基于bootstrap重抽样（100 000次）的方法估计各生命表参数的方差及置信区间，并利用paired bootstrap检验法对不同处理组的生命表参数进行差异显著性分析（Chi et al.，1988；Chi & Su，2006）。

基于上述年龄–阶段特异性参数，进一步计算净增殖率、内禀增长率、周限增长率、平均世代周期和种群加倍时间等种群生命表参数。为评估其变异

性并进行处理间的差异显著性检验，采用基于重采样的统计推断方法：将每个生育期的50个独立个体的完整生活史记录，完全随机地划分为5个子样本组，每组10个独立个体。使用TWOSEX-MSChart软件对每个子样本组独立构建年龄–阶段两性生命表，并计算各生命表参数。每个处理获得5个独立的参数估计值，用于计算该处理下的平均数和标准误。若取食营养生长期与繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜的生命表参数经检验符合正态分布且方差齐性，则采用独立样本*t*检验法进行差异显著性检验；若不满足参数检验条件，则采用Mann-Whitney U检验法进行差异显著性检验。

1.2.4 取食紫花苜蓿的苜蓿斑蚜营养物质含量测定

预试验结果表明，羽化后第3天苜蓿斑蚜（成虫生长高峰期）已完成初期发育与取食适应，体内糖原、海藻糖、总脂肪及总蛋白等营养物质的积累达到相对稳定峰值，且尚未因大量繁殖而出现明显耗竭。因此，以羽化后第3天苜蓿斑蚜成虫作为研究对象能准确反映不同生育期寄主对其长期营养状况的影响。在1.2.2试验中，分别从取食营养生长期与繁殖期紫花苜蓿的处理组中采集健康的羽化后第3天成虫，每个重复由独立饲养的50头成虫混合组成，每个生育期6个重复。将采集试虫样品立即放入液氮中速冻，取干燥试虫样品置于研钵中充分研磨成均匀细粉，分装后置于干燥器中。每个生育期称取干燥苜蓿斑蚜粉末0.05 g，采用蒽酮–硫酸法测定其糖原与海藻糖含量（Peach，2024），每个生育期6个重复；每个生育期称取干燥苜蓿斑蚜粉末0.05 g，采用硫酸–香草醛法测定其总脂肪含量（Holman et al.，2019），每个生育期6个重复；每个生育期称取干燥苜蓿斑蚜粉末0.05 g，采用Bradford法测定苜蓿斑蚜体内总蛋白含量（Bradford，1976），每个生育期6个重复。

1.2.5 取食紫花苜蓿的苜蓿斑蚜相关基因的表达分析

1.2.4采集健康的羽化后第3天苜蓿斑蚜成虫样品测定其营养状况时，分别采集取食营养生长期与繁殖期紫花苜蓿的羽化后第3天成虫，每个重复由30头成虫混合组成，每个生育期3个重复。样品经液氮速冻后于−80 ℃保存。每个生育期称取30 mg样品，在液氮中充分研磨，按照TRIzol® Reagent试剂盒说明书提取样品总RNA。用超微量分光光度计检测总RNA的浓度与纯度，并采用1.2%琼脂糖凝胶电泳检测其完整性。按照PrimeScript™ RT Reagent Kit with gDNA Eraser说明书反转录合成cDNA。

从NCBI数据库获取苜蓿斑蚜营养代谢关键基因*Treh*、*FAS*及*AATP*的编码序列，利用Primer Premier 5.0软件设计其特异性引物（表1），所有引物均由生工生物工程（上海）股份有限公司合成。以cDNA为模板、利用*Treh*、*FAS*和*AATP*的正反向引物进行实时荧光定量PCR（quantitative real-time PCR，qPCR）反应。20 μL反应体系：10 μL SYBR Premix Ex *Taq* II、正反向引物各0.8 μL、ROX Reference Dye II 0.4 μL、cDNA模板2 μL、无菌无酶水6 μL。反应程序：95 ℃预变性30 s；95 ℃变性5 s，60 ℃延伸30 s，共40个循环；最后进行熔解曲线分析以验证扩增产物的特异性。每个样品设置3个技术重复。采用$2^{-\Delta\Delta CT}$方法计算目标基因的相对表达量。

表1 本研究所用引物序列

Table 1 Primer sequences used in this study

基因名称	正引物序列（5′→3′） Forward primer sequence (5′→3′)	反引物序列（3′→5′） Reverse primer sequence (3′→5′)	产物大小 Amplicon size/bp
Treh	CAGGTGTTCAAGGCTGTCTTC	TGGTGAAGATGTTGCCGTAG	152
FAS	GAGGACCTCAACGAGCAGAC	CGTAGTCGTTGATGCCGTTC	145
AATP	TGGTCATCGGTGTCTTCCTC	CAGCACCTTGTCCTTGTTCC	138
β-actin	GTGCCCATCTACGAAGGTTAC	GCTCGGTCAAGTCATCTTCTC	120

1.3 数据分析

采用Prism 10.0软件进行统计分析。苜蓿斑蚜体内营养物质含量及其发育历期、繁殖力、净增殖率、内禀增长率、周限增长率、平均世代周期、种群加倍时间等种群参数和紫花苜蓿中营养物质、抗性物质含量均采用独立样本*t*检验法进行差异显著性检验。相对表达量数据经对数转换后，采用独立样本*t*检验法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 两个生育期紫花苜蓿中营养物质的含量

从营养生长期进入繁殖期后，紫花苜蓿中营养物质含量发生显著变化，其中粗蛋白含量从215.8 mg/g极显著下降至170.3 mg/g（$P<0.001$），可

溶性糖含量从80.8 mg/g极显著下降至56.8 mg/g（P<0.01），粗脂肪含量从34.7 mg/g极显著下降至29.0 mg/g（P<0.01，图1-A~C）。

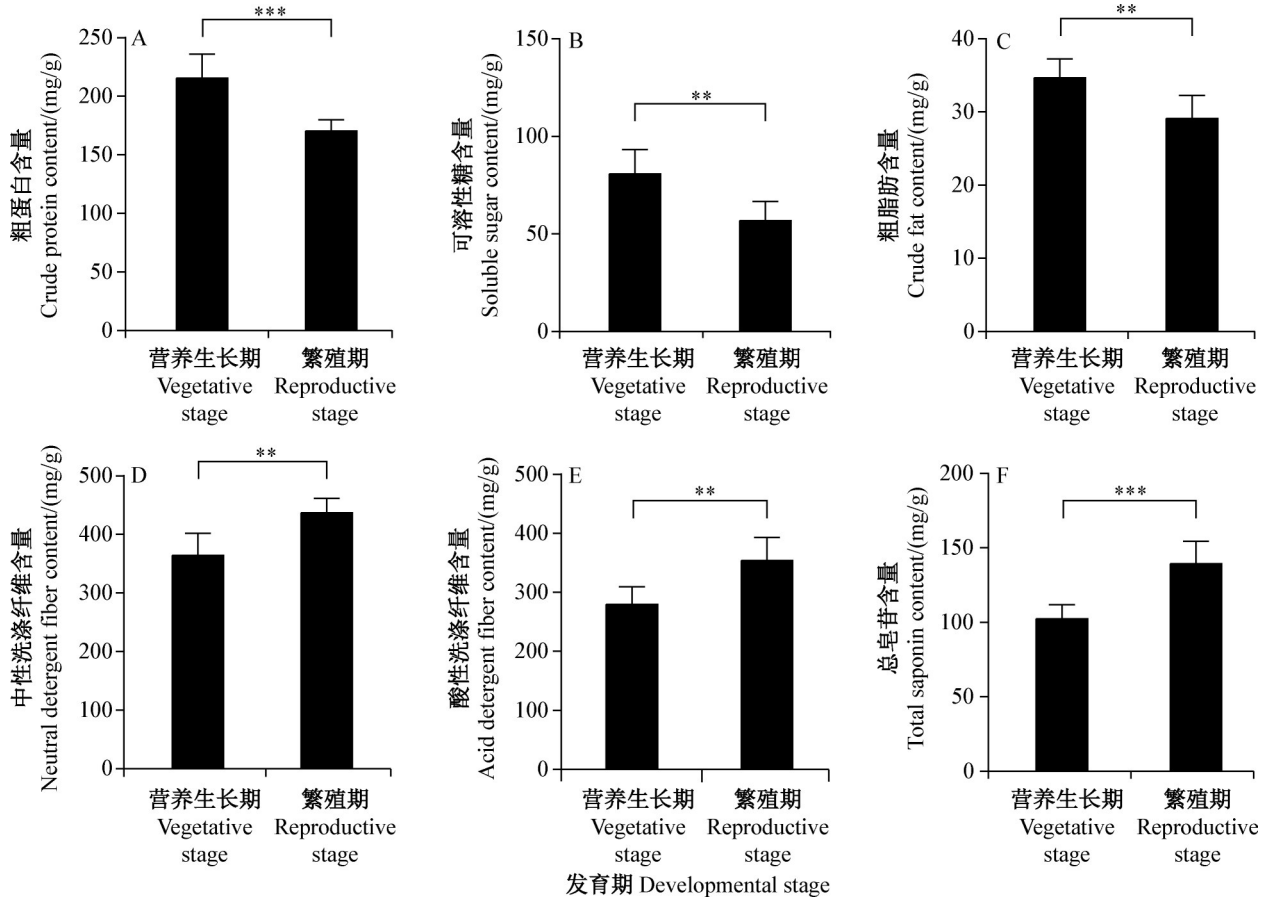


图1 营养生长期与繁殖期紫花苜蓿营养物质含量（A~C）和抗性物质含量（D~F）

Fig. 1 Contents of nutrients (A−C) and resistance-related substances (D−F) in *Medicago sativa* at vegetative and reproductive growth stages

图中数据为平均数±标准误。**和***分别表示两个生育期之间经独立样本t检验法检验差异显著（P<0.01和P<0.001）。

Data are mean±SE. **, or *** indicates significant differences between two growth stages according to an independent-samples t test (P<0.01 or P<0.001, respectively).

2.2 两个生育期紫花苜蓿中抗性物质的含量

从营养生长期进入繁殖期后，紫花苜蓿中抗性物质含量发生显著变化，其中结构性抗性物质中性洗涤纤维和酸性洗涤纤维含量分别从364.3 mg/g和279.7 mg/g极显著增加至436.8 mg/g和354.0 mg/g（P<0.01），抗性物质总皂苷含量从101.3 mg/g极显著增加至132.7 mg/g（P<0.001，图1-D~F）。

2.3 两个生育期紫花苜蓿对苜蓿斑蚜发育的影响

取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜1~4龄若虫发育历期、成虫前期、成虫期及总产卵前期均显著长于取食营养生长期紫花苜蓿的（P<0.05，表2）。表明取食繁殖期紫花苜蓿后苜蓿斑蚜发育进程全面延迟。

2.4 两个生育期紫花苜蓿对苜蓿斑蚜繁殖的影响

取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜的产卵天数长达36.82 d，显著长于取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜（P<0.05），这直接导致了二者繁殖力的巨大差异，前者的单雌产仔量为110.45头，是后者的7倍多；取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜的总寿命为46.29 d，显著长于取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜（P<0.05，表2）。

2.5 取食紫花苜蓿对苜蓿斑蚜生命表参数的影响

2.5.1 对年龄-阶段特异性生命表参数的影响

取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜种群在存活率、发育与繁殖方面均明显优于取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜种群（图2~3）。

表2 取食两个生育期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜的发育历期与繁殖力

Table 2 Developmental duration and fecundity of *Therioaphis trifolii* feeding on *Medicago sativa* at two reproductive stages

取食不同生育期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜 *T. trifolii* feeding on *M. sativa* at different reproductive stage	发育历期 Developmental duration/d										
	1龄若虫 1st-instar nymph	2龄若虫 2nd-instar nymph	3龄若虫 3rd-instar nymph	4龄若虫 4th-instar nymph	成虫前期 Pre-adult	成虫期 Adult	产卵前期 Preovipo-sition	总产卵前期 Total preoviposi-tion	产卵时间 Oviposi-tion period/d	单雌产仔量 Fecundity per female	总寿命 Total longev-ity/d
取食营养生长期紫花苜蓿 Feeding on *M. sativa* at the vegetative stage	2.11± 0.05	2.42± 0.08	2.26± 0.07	2.68± 0.08	9.47± 0.21	36.82± 1.32	1.00± 0.00	10.47± 0.21	36.82± 1.32	110.45± 3.97	46.29± 1.34
取食繁殖期紫花苜蓿 Feeding on *M. sativa* at the reproductive stage	2.96± 0.04*	3.28± 0.09*	3.16± 0.07*	3.72± 0.09*	13.12± 0.27*	7.68± 0.48*	1.00± 0.00	14.12± 0.27*	7.68± 0.48*	15.36± 0.96*	20.80± 0.53*

表中数据为平均数±标准误。*表示两个处理之间经独立样本 *t* 检验法检验差异显著（$P<0.05$）。Data are mean±SE. * indicates a significant difference between the two treatments according to an independent-samples *t* test ($P<0.05$).

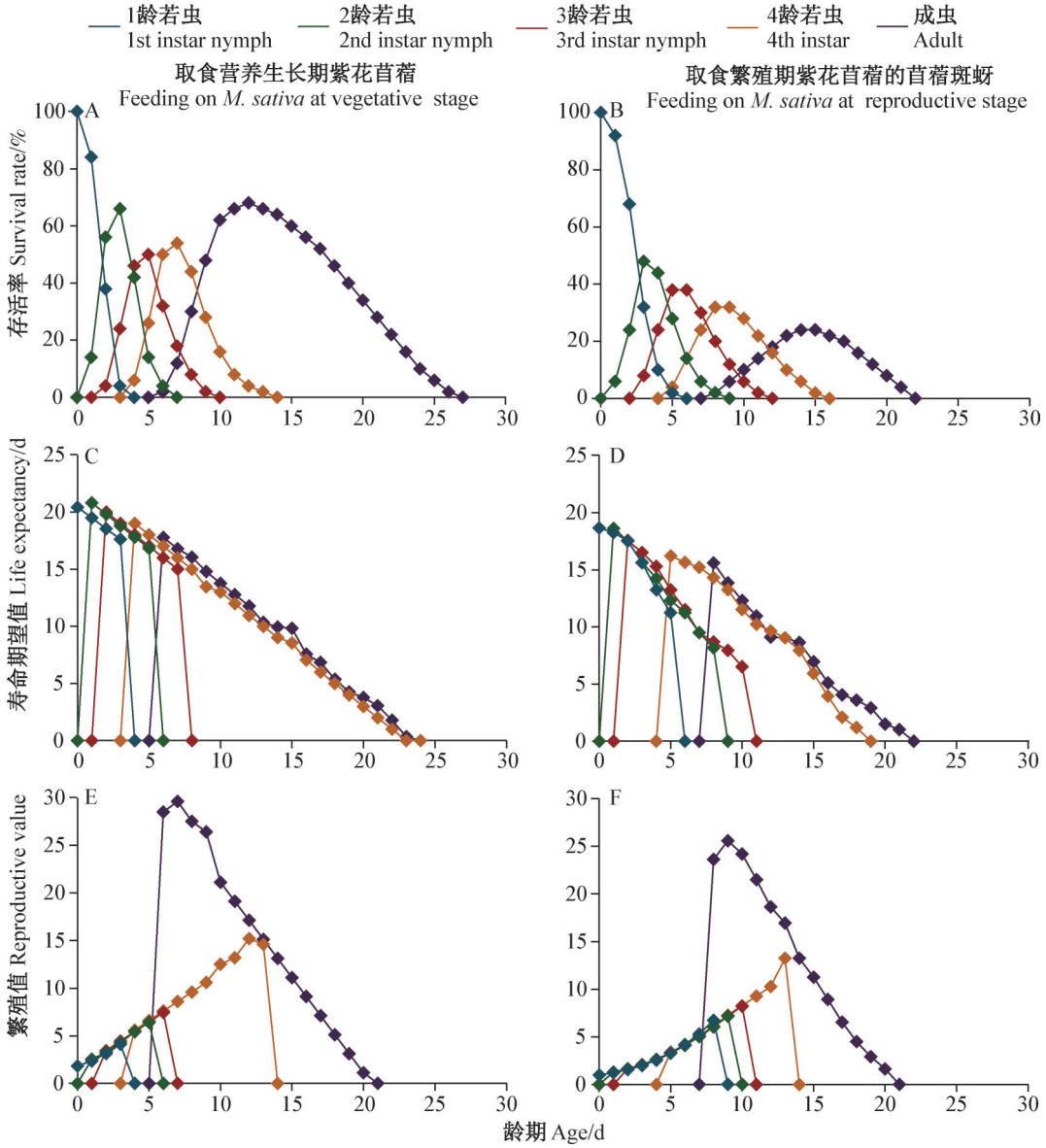
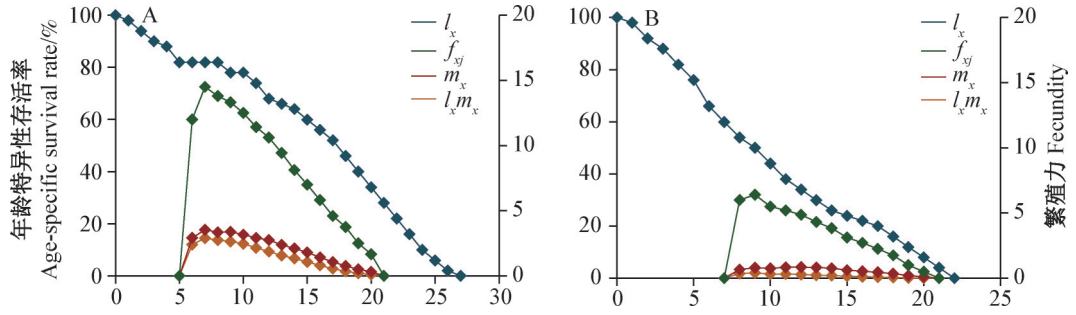


图2 取食营养生长期与繁殖期紫花苜蓿对苜蓿斑蚜特定年龄-龄期存活率（A~B）、寿命期望值（C~D）和繁殖值（E~F）的影响

Fig. 2 Effects of feeding on *Medicago sativa* at vegetative and reproductive stages on the age-stage-specific survival rate (A−B), life expectancy (C−D), and reproductive value (E−F) of *Therioaphis trifolii*



l_x：年龄特异性存活率；f_{xj}：年龄−阶段特异性繁殖力；m_x：年龄特异性繁殖力；l_xm_x：年龄特异性净繁殖贡献。l_x: Age-specific survival rate; f_{xj}: age-stage-specific fecundity; m_x: age-specific fecundity; l_xm_x: age-specific net maternity.

图3 取食营养生长期（A）与繁殖期（B）紫花苜蓿对苜蓿斑蚜年龄特异性存活率和繁殖力的影响

Fig. 3 Effects of feeding on *Medicago sativa* at the vegetative (A) and reproductive (B) stages on the age-specific survival rate and fecundity of *Therioaphis trifolii*

取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜成虫的存活率最高可达68%，发育至成虫时间较早（第6天）（图2-A）；世代持续时间达27.0 d，l_x曲线下降平缓，超过60%的个体可存活至成虫（图3-A）；新生若虫寿命期望值达20.4 d，成虫阶段的寿命期望值为17.8 d（图2-C）；雌成虫繁殖值最高可达29.13，高生殖期可持续9.0 d（图2-E）。相比之下，取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜成虫存活率最高仅为24%，发育延迟，第8天才发育至成虫（图2-B）；世代持续时间缩短至22.0 d，l_x曲线急剧下降，仅约24%的个体能存活至成虫（图3-B）；新生若虫寿命期望值仅为11.8 d，成虫阶段的寿命期望值为8.2 d（图2-D）；雌成虫繁殖值最高仅为12.27，高生殖期仅维持5.0 d（图2-F）。

2.5.2 取食紫花苜蓿对苜蓿斑蚜种群参数的影响

与取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜相比，取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜的种群参数均具有显著差异（表3）。取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜种群的净增殖率、内禀增长率和周限增长率分别为28.65、0.30 d^{-1}和1.35 d^{-1}，显著大于取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜（P<0.05）；而取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜种群的平均世代周期和种群加倍时间分别为15.42 d和2.33 d，显著小于取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜（P<0.05，表3）。

表3 取食营养生长期与繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜种群参数

Table 3 Population parameters of *Therioaphis trifolii* feeding on *Medicago sativa* at vegetative and reproductive stages

取食不同生育期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜 *T. trifolii* feeding on *M. sativa* during different reproductive periods	净增殖率 Net reproductive rate	平均世代周期 Mean generation time/d	内禀增长率 Intrinsic rate of increase/d^{-1}	周限增长率 Finite rate of increase/d^{-1}	种群加倍时间 Population doubling time/d
取食营养生长期紫花苜蓿 Feeding on *M. sativa* at the vegetative stage	28.65±4.51*	15.42±2.11	0.30±0.05*	1.35±0.15*	2.33±0.34
取食繁殖期紫花苜蓿 Feeding on *M. sativa* at the treproductive stage	14.27±2.64	17.84±3.14*	0.15±0.05	1.16±0.11	4.59±0.86*

表中数据为平均数±标准误。*表示两个处理之间经独立样本t检验法检验差异显著（P<0.05）。Data are mean±SE. * indicates significant differences between two treatments according to an independent-samples t test (P<0.05).

2.6 取食紫花苜蓿对苜蓿斑蚜营养物质含量的影响

不同生育期的紫花苜蓿显著影响苜蓿斑蚜体内主要营养物质的含量（图4）。取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内糖原含量为44.0 mg/g，显著高于取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内糖原含量（P<0.05，图4-A）；取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内海藻糖含量为24.4 mg/g，极显著高于取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内海藻糖含量（P<0.01，图4-B）；取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内总蛋白含量为586.9 mg/g，极显著高于取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内总蛋白含量（P<0.001，图4-C）；取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内总脂肪含量为190.3 mg/g，显著高于取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内总脂肪含量（P<0.05，图4-D）。表明繁殖期紫花苜蓿内下降的营养状况导致苜蓿斑蚜体内蛋白质、脂肪和糖类等多种关键营养物质的积累受到显著抑制。

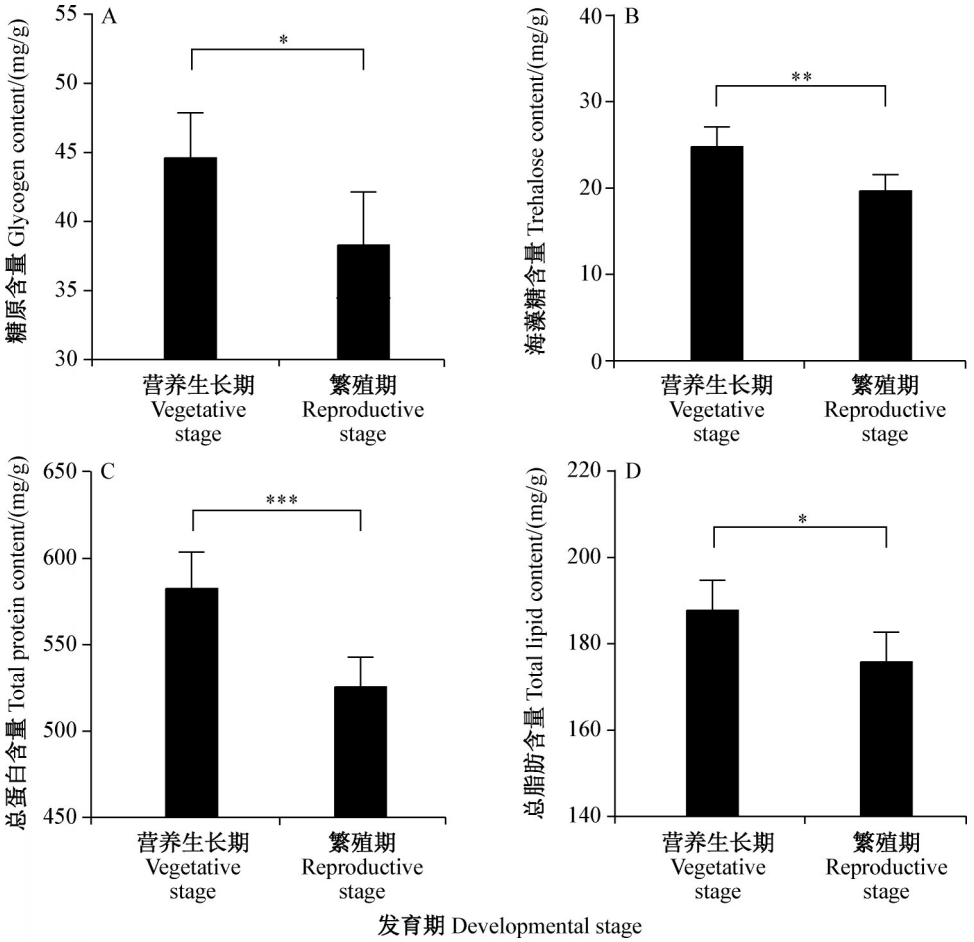


图4 取食营养生长期与繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内营养物质含量

Fig. 4 Nutrient contents in *Therioaphis trifolii* feeding on *Medicago sativa* at vegetative and reproductive stages

图中数据为平均数±标准误。*、**和***分别表示两个生育期之间经独立样本*t*检验差异显著(*P*<0.05或*P*<0.01或*P*<0.001)。Data are mean±SE. *, **, or *** indicates significant differences between two growth stages according to an independent-samples *t* test (*P*<0.05, *P*<0.01 or *P*<0.001, respectively).

2.7 取食紫花苜蓿对苜蓿斑蚜相关基因表达的影响

取食营养生长期和繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜内营养代谢关键基因的表达模式差异显著(图5)。与取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜相比,取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内*Treh*的相对表达量)极显著上调(*P*<0.001,图5),表明苜蓿斑蚜的糖代谢活性更高,能更有效地利用海藻糖。与取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜相比,取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内*FAS*的相对表达量也极显著上调(*P*<0.001,图5),与其体内更高的总脂肪含量相吻合,说明其脂肪合成能力更强。与取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜相比,取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内*AATP*同样极显著上调(*P*<0.001,图5),表明取食优质寄主能极大增强蚜虫对氮源/氨基酸的转运能力,为其体内旺盛的蛋白质合成提供分子基础。

3 讨论

本研究结果显示,与营养生长期紫花苜蓿相比,繁殖期紫花苜蓿中粗蛋白、可溶性糖和粗脂肪含量显著降低,而结构性抗性物质中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维及抗性物质总皂苷含量则显著升高。本转林等(2025)研究结果显示,苜蓿进入生殖生长阶段后,其叶片中氮、碳营养水平呈下降趋势,而次生代谢物积累增加,与本研究结果一致。陈林等(2024)研究结果也表明,皂苷类物质是重要的植物防御化合物,在抵御害虫为害中发挥着关键作用。从营养生长期到繁殖期,紫花苜蓿中蛋白质、糖、脂肪等营养物质含量显著下降,结构性抗性物质纤维及抗性物质皂苷等显著增加,共同构成了对苜蓿斑蚜双重胁迫的环境(Gebretsadik et al., 2025),这种寄主质量的显著差异导致取食寄主的苜蓿斑蚜种群增长潜力差异

明显。本研究结果显示取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜的内禀增长率、净增殖率和周限增长率均显著高于取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜种群，且表现出更高的成虫存活率、更早的羽化时间以及更长的繁殖期。古文鑫等（2024）利用生命表方法分析发现不同苜蓿品种的质量差异显著影响蚜虫的种群参数；Schuett et al.（2015）研究证实寄主营养下降后会通过高死亡率、延迟发育、抑制繁殖等多重途径全方位抑制豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 种群增长，与本研究结果一致。

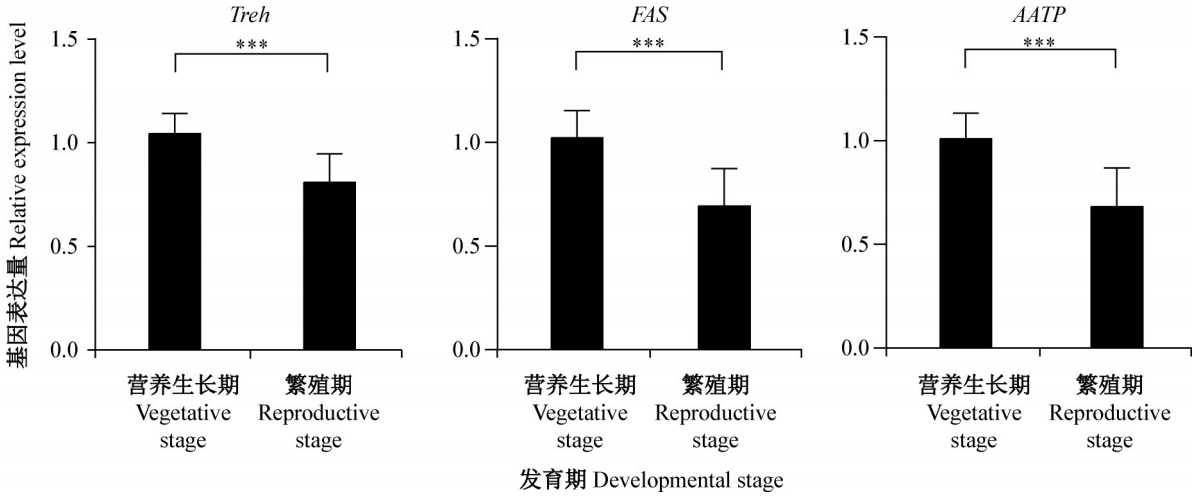


图5 取食营养生长期与繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内营养代谢相关基因的相对表达量

Fig. 5 Relative expression levels of nutrient metabolism-related genes in *Therioaphis trifolii* feeding on *Medicago sativa* at vegetative and reproductive stages

图中数据为平均数±标准误。***表示处理之间经独立样本 *t* 检验法检验差异极显著（$P<0.001$）。Data are mean±SE. *** indicates significant differences between two growth stages according to an independent-samples *t* test ($P<0.001$).

本研究发现取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内总蛋白、总脂肪、糖原和海藻糖含量均显著低于取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜，这直接将寄主植物的营养供给状况与昆虫体内的营养储备和能量状态紧密联系起来。蛋白质是昆虫生长发育、蜕皮、繁殖（卵黄蛋白合成）的物质基础（Hatle et al.，2022），脂肪是能量储备、细胞膜组分和保水屏障的关键物质（Lin et al.，2014），而糖原和海藻糖则是维持血糖稳态和应对渗透压变化、低温等环境胁迫的关键糖类（Zhang et al.，2019；全林发等，2025）。这些关键营养物质的普遍匮乏，从生理水平上解释了取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜为何较取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜出现发育迟缓、寿命缩短和繁殖力下降的现象。

AATP蛋白是昆虫从寄主汁液中获取和转运氨基酸的关键载体蛋白。蚜虫等刺吸式昆虫无法自身合成必需的氨基酸，必须依赖AATP将寄主汁液中氨基酸跨膜转运至体内，满足其生长发育和繁殖的需要（Price et al.，2011；Dahan et al.，2015）；而 *AATP* 的表达水平直接影响蚜虫对氮源的获取效率，进而影响其体内蛋白质的合成和整体的营养状况（Perchlik & Tegeder，2017）。FAS是昆虫体内合成脂肪酸的多功能酶，催化脂肪酸简单前体（如乙酰辅酶A）的合成，在脂质代谢和能量调控中发挥着核心作用（Ma et al.，2024）；*FAS* 的表达水平直接影响昆虫的脂质储备量，进而调控其繁殖力、抗逆性和种群适合度（Hu et al.，2026）；沉默 *FAS* 基因会显著抑制卵巢发育和卵黄蛋白合成，导致产卵量大幅下降（Zhang et al.，2025）。Treh是昆虫糖代谢中的关键酶，专一性地将海藻糖水解为两分子葡萄糖，在昆虫能量供应、发育、蜕皮和繁殖等生理过程中发挥着不可或缺的作用（唐斌等，2018）；海藻糖是昆虫的血淋巴糖，其通过分解为葡萄糖为昆虫快速供能（Nardelli et al.，2019）；*Treh* 基因表达上调可增强海藻糖分解代谢，为昆虫完成快速发育、高繁殖力等高能耗生命活动提供充足的能量保障（陈航等，2026）。本研究通过qPCR分析发现取食营养生长期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜体内 *Treh*、*FAS* 和 *AATP* 基因的相对表达量均较取食繁殖期紫花苜蓿的苜蓿斑蚜显著上调，这些基因的表达模式与其相应的生理功能高度吻合。

综上所述，繁殖期紫花苜蓿通过引发营养物质匮乏（蛋白质、糖、脂肪含量降低）与抗性物质增强

(纤维、皂苷含量升高)的双重胁迫抑制苜蓿斑蚜营养代谢关键基因的表达,从而限制其体内关键营养物质的储备,最终导致苜蓿斑蚜种群生命表参数劣变,种群增长潜力的急剧下降。这一发现不仅深化了对植物-昆虫互作机制,特别是植物发育阶段依赖性抗性的理解,更重要的是为苜蓿斑蚜的生态管理提供了明确的方向和坚实的理论基础。本研究结果支持王渭霞等(2026)提出的利用植物自身特性调控害虫的理念。具体而言,通过合理的刈割制度与水肥管理,将紫花苜蓿尽可能维持在营养生长期或诱导其推迟进入繁殖期,进而从源头上控制苜蓿斑蚜的食料,即利用植物自身的生育期抗性,从而实现对紫花苜蓿田中苜蓿斑蚜的绿色防控。

参 考 文 献 (References)

Ben ZL, Jin HX, Wu XJ, Mou L, Zhang JJ, Han YH, Yang HM. 2025. Leaf nutritional traits of alfalfa at the reproductive stage and their correlations with seed yield under different irrigation and nitrogen fertilization levels in the oasis area of the Hexi Corridor. Acta Prataculturae Sinica, 34(1): 94−106 (in Chinese) [本转林, 金慧兴, 吴晓娟, 牟乐, 张娇娇, 韩云华, 杨惠敏. 2025. 河西走廊绿洲区灌溉和施氮肥下苜蓿生殖期叶片养分特性及其与种子产量的关联. 草业学报, 34(1): 94−106]

Bradford MM. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Analytical Biochemistry, 72(1/2): 248−254

Buzzanca C, D'Amico A, Gabrielli P, Durazzo A, Lucarini M, Di Stefano V. 2025. Alfalfa (*Medicago sativa* L.): literature quantitative research analysis. Natural Product Research, doi: 10.1080/14786419.2025.2486335

Chen H, Wang QL, Wang Y, Hu RS, Li J, Ma RY, Kong WN. 2026. Energy trade-offs between flight and reproduction in male and female *Grapholita molesta* adults under different reproductive states. Journal of Plant Protection, 53(1): 209−216 (in Chinese) [陈航, 王琪琳, 王怡, 胡荣山, 李捷, 马瑞燕, 孔维娜. 2026. 不同生殖状态下梨小食心虫雌雄成虫对飞行与繁殖的能量权衡. 植物保护学报, 53(1): 209−216]

Chen L, Lü J, Kuai P, Lou YG. 2024. Functional analysis of the *Oryza sativa* dihydrodipicolinate reductase in rice resistance against insect pests. Journal of Plant Protection, 51(6): 1449−1456 (in Chinese) [陈林, 吕静, 蒯鹏, 娄永根. 2024. 水稻二氢吡啶二羧酸还原酶 *OsDHDPR* 的抗虫功能分析. 植物保护学报, 51(6): 1449−1456]

Chi H, Liu H. 1985. Two new methods for the study of insect population ecology. Academia Sinica, 24(2): 225−240

Chi H, Su HY. 2006. Age-stage, two-sex life tables of *Aphidius gifuensis* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) and its host *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) with mathematical proof of the relationship between female fecundity and the net reproductive rate. Environmental Entomology, 35(1): 10−21

Chi MTH, Glaser R, Farr MJ. 1988. The nature of expertise. Mahwah: Lawrence Erlbaum Associates

Dahan RA, Duncan RP, Wilson AC, Dávalos LM. 2015. Amino acid transporter expansions associated with the evolution of obligate endosymbiosis in sap-feeding insects (Hemiptera: Sternorrhyncha). BMC Evolutionary Biology, 15: 52

Ding YJ, Li GY, Xu CD, Wu Y, Zhou ZS, Wang SG, Li C. 2020. Regulatory functions of *Nilaparvata lugens* GSK-3 in energy and chitin metabolism. Frontiers in Physiology, 11: 518876

Gebretsadik KG, Liu ZX, Yang JC, Liu H, Qin AZ, Zhou YP, Guo EZ, Song X, Gao PB, Xie YJ, et al. 2025. Plant-aphid interactions: recent trends in plant resistance to aphids. Stress Biology, 5: 28

Girousse C, Faucher M, Kleinpeter C, Bonnemain JL. 2003. Dissection of the effects of the aphid *Acyrthosiphon pisum* feeding on assimilate partitioning in *Medicago sativa*. New Phytologist, 157(1): 83−92

Gu WX, Zhu KH, Liu CZ, Tu XB. 2024. Analysis of spotted alfalfa aphid *Therioaphis trifolii* salivary gland transcriptome differences based on feeding on susceptible and resistant varieties of *Medicago sativa*. Journal of Plant Protection, 51(4): 899−909 (in Chinese) [古文鑫, 朱凯辉, 刘长仲, 涂雄兵. 2024. 取食抗感品种紫花苜蓿的苜蓿斑蚜唾液腺转录组差异分析. 植物保护学报, 51(4): 899−909]

Guo R, Zhou ZY, Cai R, Liu L, Wang RX, Sun YG, Wang D, Yan Z, Guo CH. 2024. Metabolomic and physiological analysis of alfalfa (*Medicago sativa* L.) in response to saline and alkaline stress. Plant Physiology and Biochemistry, 207: 108338

Hatle JD, Maslikova V, Short CA, Bracey D, Darmanjian M, Morningstar S, Reams B, Mashanov VS, Jahan-Mihan A, Hahn DA. 2022. Protein storage and reproduction increase in grasshoppers on a diet matched to the amino acids of egg yolk protein. Journal of Experimental Biology, 225(17): jeb244450

Holman BWB, Bailes KL, Meyer RG, Hopkins DL. 2019. Effect of modified Soxhlet (Soxtec) and Folch extraction method selection on the total lipid determination of aged beef. Journal of Food Science and Technology, 56(8): 3957−3961

Hu K, Wang Y, Peng YY, Zhong YC, Xu YJ, Zhang RD, Qiu L, Liu F. 2026. Functional characterization of fatty acid synthase gene (*FAS*) in the reproduction of mirid predator, *Cyrtorhinus lividipennis* (Hemiptera: Miridae). Bulletin of Entomological Research, 116(1): 75−82

Lawrence EH, Springer CJ, Helliker BR, Poethig RS. 2022. The carbon economics of vegetative phase change. Plant, Cell & Environment, 45(4): 1286−1297

Lettieri M, Scarano S, Palladino P, Minunni M. 2022. Colorimetric determination of carbidopa in anti-Parkinson drugs based on 4-hydroxy-3-methoxybenzaldazine formation by reaction with vanillin. Analytical and Bioanalytical Chemistry, 414(23): 6911−6918

Lin PH, Chen X, Moktan H, Arrese EL, Duan L, Wang LY, Soulages JL, Zhou DH. 2014. Membrane attachment and structure models

of lipid storage droplet protein 1. Biochimica et Biophysica Acta, 1838(3): 874−881

Ma TT, Tang Y, Jin Y, Xu JY, Zhao HZ, Zhou M, Tang B, Wang SG. 2024. Fatty acid synthase 2 knockdown alters the energy allocation strategy between immunity and reproduction during infection by *Micrococcus luteus* in *Locusta migratoria*. Pesticide Biochemistry and Physiology, 205: 106127

Malka O, Easson MLAE, Paetz C, Götz M, Reichelt M, Stein B, Luck K, Stanišić A, Juravel K, Santos-Garcia D, et al. 2020. Glucosylation prevents plant defense activation in phloem-feeding insects. Nature Chemical Biology, 16(12): 1420−1426

Nardelli A, Vecchi M, Mandrioli M, Manicardi GC. 2019. The evolutionary history and functional divergence of trehalase (treh) genes in insects. Frontiers in Physiology, 10: 62

Nichols K, Alferink SJJ, Zandstra T, Heetkamp MJW, Dijkstra J. 2025. Technical factors affecting estimation of nitrogen balance of dairy cattle in climate respiration chambers. Journal of Dairy Science, 108(4): 3659−3672

Peach DAH. 2024. Sugar detection in mosquitoes *via* anthrone tests. Cold Spring Harbor Protocols, 2024(4): 108301

Perchlik M, Tegeder M. 2017. Improving plant nitrogen use efficiency through alteration of amino acid transport processes. Plant Physiology, 175(1): 235−247

Poveda K, Karp DS, Chaplin-Kramer R, Centrella M, Luttermoser T, Perez-Alvarez R, O'Rourke ME, Martin EA, Grab H. 2025. The importance of landscape composition for pest control and crop yield: a global quantitative synthesis. Ecology Letters, 28(11): e70250

Price DRG, Duncan RP, Shigenobu S, Wilson ACC. 2011. Genome expansion and differential expression of amino acid transporters at the aphid/*Buchnera* symbiotic interface. Molecular Biology and Evolution, 28(11): 3113−3126

Qin FF, Shen YX, Li ZH, Qu H, Feng JX, Kong LN, Teri GL, Luan HM, Cao ZL. 2022. Shade delayed flowering phenology and decreased reproductive growth of *Medicago sativa* L. Frontiers in Plant Science, 13: 835380

Quan LF, Yao Q, Dong YZ, Chen BX, Xu S, Qiao YC. 2025. Effects of different light treatments on the circadian activity rhythm and carbohydrate metabolism of litchi fruit borer *Conopomorpha sinensis* adults. Journal of Plant Protection, 52(5): 1073−1083 (in Chinese) [全林发, 姚琼, 董易之, 陈炳旭, 徐淑, 乔燕春. 2025. 不同光照处理对荔枝蒂蛀虫成虫昼夜活动节律及体内糖代谢的影响. 植物保护学报, 52(5): 1073−1083]

Raffrenato E, van Amburgh ME. 2011. Technical note: improved methodology for analyses of acid detergent fiber and acid detergent lignin. Journal of Dairy Science, 94(7): 3613−3617

Schuett W, Dall SRX, Kloesener MH, Baeumer J, Beinlich F, Eggers T. 2015. Life-history trade-offs mediate 'personality' variation in two colour morphs of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. Journal of Animal Ecology, 84(1): 90−101

Tang B, Zhang L, Xiong XP, Wang HJ, Wang SG. 2018. Advances in trehalose metabolism and its regulation of insect chitin synthesis. Scientia Agricultura Sinica, 51(4): 697−707 (in Chinese) [唐斌, 张露, 熊旭萍, 汪慧娟, 王世贵. 2018. 海藻糖代谢及其调控昆虫几丁质合成研究进展. 中国农业科学, 51(4): 697−707]

Wang D, Khurshid M, Sun ZM, Tang YX, Zhou ML, Wu YM. 2016. Genetic engineering of alfalfa (*Medicago sativa* L.). Protein & Peptide Letters, 23(5): 495−502

Wang WX, Lai FX, He JC, Wei Q, Wan PJ, Fu Q. 2026. Insecticidal activity of transgenic Cry rice and Cry proteins against the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. Journal of Plant Protection, 53(2): 487−497 (in Chinese) [王渭霞, 赖凤香, 何佳春, 魏琪, 万品俊, 傅强. 2026. 转Cry基因抗虫水稻和Cry蛋白对褐飞虱的杀虫活性. 植物保护学报, 53(2): 487−497]

Wetzel WC, Kharouba HM, Robinson M, Holyoak M, Karban R. 2016. Variability in plant nutrients reduces insect herbivore performance. Nature, 539(7629): 425−427

Wu YC, Liu T, Liu CN, Kuo CY, Ting YH, Wu CA, Shen XL, Wang HC, Chen CJ, Renta PP, et al. 2024. Transcriptional, post-transcriptional, and post-translational regulation of polyunsaturated fatty acid synthase genes in *Aurantiochytrium limacinum* strain BL10: responses to nitrogen starvation. International Journal of Biological Macromolecules, 274: 133177

Wyckhuys KAG, Bushley K, Gratton C, Gurr GM, Pozsgai G, Tscharntke T, Wanger TC, Lu YH, Elkahky M. 2025. Restoring functional farmland biodiversity for biological pest control. Trends in Plant Science, 30(10): 1097−1110

Zhang DW, Xiao ZJ, Zeng BP, Li K, Tang YL. 2019. Insect behavior and physiological adaptation mechanisms under starvation stress. Frontiers in Physiology, 10: 163

Zhang LJ, Liu TT, Gao RY, Xu H, Wang R, Zheng HY, Zhou ST. 2025. Juvenile hormone and energy metabolism shape the optimal timing of flight to reproduction transition in migratory locusts. Insect Science, 1744−7917.70054

Zhang YY, Wang L. 2025. Advances in basic biology of alfalfa (*Medicago sativa* L.): a comprehensive overview. Horticulture Research, 12(7): uhaf081

（责任编辑：张俊芳）