入侵植物对植食性昆虫的防御演化*

黄丽娜[1**] 郭艳慧[2**] 周泽立[2] 冯广涛[2] 孙 晓[2***]

（1. 开封市农业农村发展服务中心，开封 475004；2. 河南大学生命科学学院，开封 475004）

摘 要 外来植物入侵严重威胁生物多样性和农林生态系统的可持续发展。入侵植物的成功定殖和扩张与其对新生境中植食性昆虫的适应性演化密切相关。本文系统综述了入侵植物防御策略的演化格局及其生态效应，重点探讨了化学防御、物理防御和植物挥发物介导防御三个维度的协同进化。在化学防御方面，入侵植物表现出定性防御和定量防御的演化，这种防御策略使入侵植物能够平衡防御成本与生态收益。物理防御特征如叶片增厚、毛状体密度增加等显著增强，并表现出抗逆、抗虫等多效性功能。挥发物介导的防御则重构了多营养级互作网络，影响植食性昆虫行为、植食性昆虫的天敌招募及传粉效率。最后，本文提出未来研究应重点关注防御性状演化的分子调控机制、多营养级互作网络下的协同进化规律、专食性昆虫在生物防治中的应用潜力及全球变化因子影响等四个方向的研究，为发展基于生态互作原理的入侵植物治理策略提供理论依据和技术支持。

关键词 生物入侵；植物-昆虫互作；防御演化；次生代谢；挥发性有机化合物；协同演化；生物防治

Defenses of invasive plants against herbivorous insects

HUANG Li-Na[1**] GUO Yan-Hui[2**] ZHOU Ze-Li[2] FENG Guang-Tao[2] SUN Xiao[2***]

(1. Kaifeng Agricultural and Rural Development Service Center, Kaifeng 475004, China;
2. School of Life Sciences, Henan University, Kaifeng 475004, China)

Abstract Invasive, alien plants pose a serious threat to biodiversity and the sustainable development of agricultural and forestry. The spread of invasive plants is closely related to their evolutionary response to herbivorous insects in novel habitats. This article provides a systematic review of the evolution of the defense strategies of invasive plants and their ecological effects of these, focusing on chemical defense, physical defense, and volatile-mediated defense. In terms of chemical defense, invasive plants exhibit evolutionary shifts in both qualitative and quantitative defenses, enabling them to precisely balance the costs and ecological benefits of defense. Physical defense traits, such as increased leaf thickness and higher trichome density, are significantly enhanced and play multi-functional roles in both stress resistance and insect defense. Volatile-mediated defenses reconstruct multi-trophic interaction networks, influencing the behavior of herbivorous insects, the recruitment of natural enemies, and pollination efficiency. Finally, this paper proposes that future research should prioritize four key areas: The molecular regulatory mechanisms underlying defensive trait evolution, patterns of co-evolution within multi-trophic interaction networks, the potential application of specialist natural enemies in biological control, and the impact of global climate change factors. Further research on these areas will provide a theoretical basis for developing invasion management strategies grounded in ecological interaction principles.

Key words biological invasion; plant-insect interactions; defense evolution; secondary metabolism; volatile organic compounds; co-evolution; biological control

---

*资助项目 Supported projects：国家重点研发计划（2023YFE0122100）；河南省优秀青年科学基金（232300421027）；国家自然科学基金面上项目（32371752）

**共同第一作者 Co-first authors，E-mail: huanglina20060126@126.com；gyh0266@163.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：sunxiao@henu.edu.cn

收稿日期 Received：2025-08-14；接受日期 Accepted：2025-09-13

外来植物入侵严重威胁生物多样性和农林生态系统的可持续发展（Diagne *et al*., 2021; 刘艳杰等, 2022）。我国是遭受植物入侵最严重的国家之一，由植物入侵形成的“绿色肿瘤”对我国的生态健康和粮食安全造成巨大损失（冯玉龙等, 2009；李博和陈家宽, 2002）。研究植物与植食性昆虫互作关系的演化，对入侵生态学理论发展具有重要意义（Waller *et al*., 2020）。植物与植食性昆虫互作关系的演化是目前解释外来植物成功入侵的主要理论来源，几种主流假说如天敌逃逸假说（Keane and Crawley, 2002）、防御转移假说（Joshi and Vrieling, 2005）和竞争力增强进化假说（Blossey and Nötzold, 1995）等，都基于入侵植物逃逸专食性昆虫后所引起的表型演化而展开。因此，阐明入侵植物对植食性昆虫的防御演化策略，对深入了解植物入侵机制及外来植物的有效防控具有重要意义。

天敌逃逸假说是解释外来植物入侵的主要假说之一。该假说认为，外来植物在传入新生境后，逃离原产地绝大多数专食性天敌（如昆虫、病原菌）的控制。这使入侵植物能够将它们原本用于维持昂贵的防御资源（如合成次生代谢产物、构建防御屏障），重新分配至生长和繁殖，从而使自身在与本地植物的竞争中占据优势。而随着昆虫取食压力的减少，入侵植物的防御策略也发生相应改变。防御转移假说指出，入侵植物会降低对专食性昆虫的防御而增强对广食性昆虫的防御。在此假说基础上，Blossey 和 Nötzold（1995）提出了著名的竞争力增强进化假说，为天敌逃逸假说提供了进化生物学层面的理论内核：在缺乏专食性天敌的选择压力下，入侵植物的防御性状会减弱，而生长相关的性状（如生物量、生长速率等）会增强，植物资源在防御与生长的重新分配权衡，增强了入侵植物的竞争力。

然而，将入侵过程归为“逃逸-释放-增长”的线性模式，显然过度简化了其内在机制。入侵地并非绝对的“天敌真空”：本地植食性昆虫群落虽在初始阶段会对陌生的外来植物表现出适应障碍（“新武器”效应）或忽视（“化学隐形”）。但随着时间推移，经过长期的种间互作与协同演化，总会有一部分广食性或寡食性昆虫突破防御限制，尝试并成功将这些外来植物作为新的宿主资源（Pearse and Altermatt, 2013）。因此，外来植物的成功入侵并非一劳永逸，其与本地植食性昆虫的互作，开启了一场全新的、动态的进化军备竞赛。这场竞赛的双方：一方是脱离了原生境专食性天敌协同进化背景的“破壁者”（入侵植物），另一方是面对陌生化学防御物质与物理结构需重新调整取食策略的“守旧派”（本地昆虫），两者互作关系的演化方式、程度与调控机制，目前仍需深入阐明。本综述旨在突破经典的竞争力增强进化假说框架，从更广阔的维度深入探讨入侵植物在防御策略上的多维演化。深入理解这一复杂互作网络的内在规律，不仅对深化入侵生物学理论至关重要，也为发展科学有效的管理策略提供现实依据。

1　入侵植物生长与防御的演化：应对新生境植食压力的适应性响应

入侵植物在进入新生境后，其化学防御体系面临根本性变化：从原产地受专食性昆虫和广食性昆虫取食，转变为只与入侵地广食性昆虫的全新互作。这一取食压力的改变，驱动入侵植物的防御策略发生快速演化（Uesugi and Kessler, 2016）。一项研究通过野外调查、同质园实验、昆虫生物测定、代谢分析和控制实验，系统揭示了昆虫取食压力通过调控总酚类代谢物质，重塑入侵植物对广食性昆虫的防御策略，降低“昂贵”的组成防御，提高“廉价”的诱导防御，进而将更多的防御资源用于生长，提高入侵植物竞争力（Sun *et al*., 2023a）。这种演化既体现了入侵植物对新的植食压力环境的响应，也反映了资源分配策略的优化。

复旦大学的李博和鞠瑞亭团队以互花米草 *Spartina alterniflora* 和虎杖 *Reynoutria japonica* 为对象，开展了入侵植物对植食性昆虫防御演化的范式研究。以入侵植物互花米草为对象，通过长期的野外定位实验和室内控制实验发现，互花米草入侵为土著植食性昆虫提供的资源在“数

量”与“质量”等特征上具有不匹配性，导致土著植食性昆虫陷入了入侵植物的“生态陷阱”（Sun *et al*., 2020）。总体来说，互花米草入侵可改变昆虫群落多样性及食物网，但该负面影响可随着入侵植物清除和土著植被恢复得到迅速缓解，这与植物群落的生物量、植物密度、叶氮含量等因子变化密切相关（Jiang *et al*., 2024）。通过原产地与入侵地的比较生态学研究发现，土著植食者逃逸及温度、降水改变导致虎杖在入侵地生长-防御策略发生变化（Zhao *et al*., 2024; Cao *et al*., 2025; Wang *et al*., 2025）。土著植食性昆虫压力背景下，互花米草原产地种群发生高抗性、低耐受性的防御演化（Ju *et al*., 2019），且入侵地种群比原产地种群呈现出更强的“生长防御综合征”，这种生长-防御策略的演化系统解释了互花米草在我国沿海广泛入侵的成因。

复旦大学潘晓云团队以入侵植物空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides* 为对象，围绕植食性昆虫-入侵植物-共生微生物互作关系纬度格局与地理分异等方面开展了系统研究。通过对比空心莲子草在原生地（阿根廷）与引入地（中国）的多变量防御综合征纬度模式，发现在引入范围内的新环境条件下，植物可能表现出与其原生范围内不同的防御综合征的纬度模式（Liu *et al*., 2021a）。针对土壤氮水平对防御策略的调控作用，研究进一步揭示：低氮环境更利于组成型抗性与耐受性，高氮环境更利于诱导型抗性；低氮且食草动物存在时，入侵种群叶片碳含量比本地种群低，高氮下该差异消失（Liu *et al*., 2022）。围绕“防御转移假说”，通过 Meta 分析对比本地种群与入侵种群的防御能力，发现入侵种群和本地种群之间的抗性差异取决于植食性昆虫的食性，且引入种群对广食性昆虫的耐受性更高，而对专食性昆虫的耐受性在入侵和本地种群之间没有差异（Zhang *et al*., 2018）。

具体来看，入侵植物应对植食压力变化时，次生防御物质呈现出“量变”与“质变”的特征。从“量变”来看，入侵植物原有防御物质的含量发生显著改变，以适应新环境中的昆虫取食压力。Zheng 等（2015）的研究表明，入侵地的飞机草 *Chromolaena odorata* 种群的飞机草素含量高于原产地种群。这种特定化学物质的含量增加，是植物对入侵地新环境中生物胁迫的适应性响应：一方面，飞机草素通过强化化感作用，对入侵地的植物产生更强的抑制效应；另一方面，飞机草素的积累增强了飞机草种群对入侵地病虫害的抗性，使入侵种群对本地土壤病原菌和植食性昆虫的防御能力显著强于原产地种群。入侵植物通过核心代谢物的含量优化，在资源有限的条件下最大化竞争与防御的协同效益，为理解外来植物在新栖息地的快速定殖与扩张提供了新的化学生态学视角。从“质变”来看，入侵种群产生了原生种群中几乎不存在的特异性化学物质，形成了全新的防御化学谱。新武器假说认为，一些外来入侵物种通过释放对入侵群落的植物或土壤微生物具有高度抑制的代谢物质，从而在与本地植物的竞争中获得优势（Callaway and Ridenour, 2004）。例如，以紫色珍珠菜 *Lythrum salicaria* 为研究对象的代谢组学分析显示，入侵北美的种群中检测到多种喹诺里西啶生物碱，这些物质在原产地欧洲种群中含量极低，甚至未被检测到。这类生物碱在原产地种群中可能因专食性昆虫的长期选择压力而被抑制，而在入侵地因专食性昆虫减少、广食性昆虫增多，通过激活沉默的代谢通路被诱导合成，成为应对入侵地昆虫威胁的新型化学武器（Shi *et al*., 2023）。另一个典型的案例是入侵植物水烛 *Typha angustifolia* 在化学防御上呈现出显著的特异性变化，其根系产生的可溶性酚类物质与原产地同属的土著物种宽叶香蒲 *Typha latifolia* 存在质的差异，形成了全新的防御化学谱。这些物质作为化感作用的关键载体，对入侵地土著植物（如河苔草 *Bolboschoenus fluviatilis*）形成了强烈的抑制效应（Jarchow and Cook, 2009）。

近年来，得益于组学技术和比较实验生物学的发展，研究已从表型描述深入到对调控网络及遗传基础的揭示。例如，乌桕 *Triadica sebifera* 的入侵种群的根系分泌物中独脚金内酯，5-脱氧独脚金醇的浓度显著高于原产地种群，基于入侵种群和原产地种群的亲缘关系，进行了转录组学

分析和特定基因表达与代谢物的定量分析，从而确定了乌桕中调控类黄酮物质槲皮素和植物激素 5-脱氧独脚金醇的关键基因序列，相关基因序列在入侵种群中的表达演化以及与槲皮素和独脚金内酯的密切关系（Tian *et al*., 2024）。

2　物理防御的协同演化与多效性：结构与功能的整合

在入侵植物的防御体系中，由形态和结构特征构成的物理防御提供了最为直接和即时的保护，可涉及蜡、毛状体、刺和木质化（Lombardero *et al*., 2022）。对于入侵植物而言，物理防御可根据与它们有共同进化历史的植食者施加的选择压力而进化（Núñez-Farfán *et al*., 2007; Yi *et al*., 2024）。

2.1　入侵植物物理防御特征的演化

入侵植物可能会根据新环境中植食性昆虫的类型和取食特点，调整体表结构特征的强度。物理防御的演化是入侵植物与新生境中植食性昆虫互作的直接结果，其进化轨迹同样受到竞争力增强进化假说等假说的框架影响，但表现出其独特性。为应对入侵地广食性昆虫的压力，许多入侵植物种群演化出增强的物理防御。例如，外来植物空心莲子草从原生范围到入侵生境时会经历食草动物的选择压力，因此入侵种群比茎长、比叶面积和叶毛密度均显著高于本地种群（Sun *et al*., 2023b）。对全球性入侵植物日本虎杖 *Reynoutria japonica* 的研究显示，其欧洲和北美的入侵种群在叶片厚度等物理防御特征上与原生产地种群显著不同——入侵种群的叶片厚度均大于原产地种群，且这种差异与植食性昆虫的取食偏好密切相关：叶片较厚的种群在面对植食性昆虫时，遭受的取食损伤更低（Cao *et al*., 2025）。

2.2　物理防御的多效性功能

物理防御结构的功能远不止于抵御植食者，它们通常具有多种生态功能，这种多效性在入侵情境下扩大了入侵植物的适合度优势。

（1）非生物胁迫抵抗：许多物理防御性状在发挥抵御植食者等生物胁迫的同时，也是入侵植物应对新生境中非生物胁迫的关键适应性特征。

（2）增厚的角质层和蜡质：能有效减少水分蒸腾，增强植物的抗旱能力（Xue *et al*., 2017）。

（3）密集的表皮毛：作为入侵植物重要的物理防御结构之一，其可以反射过量太阳辐射，有效降低叶面温度，避免叶片光合组织因强光或高温胁迫而被破坏，同时这些表皮毛也能在叶片表面形成一个高湿的微环境，减少水分蒸发，从而帮助植物在干旱中维持水分平衡（Karabourniotis *et al*., 2021）。

（4）组织的木质化：不仅增强了机械强度，也提高了维管组织的输水效率，支持植物在干旱条件下的水分运输，同时增强了抗倒伏能力。

2.3　物理防御与化学防御的协同作用

物理防御与化学防御在植物体内并非孤立存在，而是构成了一个高效协同的综合防御体系，产生“1+1 > 2”的效应。最为典型的例子是腺体表皮毛。许多入侵植物的表皮毛不仅是物理屏障，更是合成、储存和分泌防御性次生代谢物（如萜类、酚类、酰基糖）的化工厂（Champagne and Boutry, 2017）。当昆虫接触叶片时，表皮毛破裂，高浓度的毒素直接释放到昆虫体表或口器上，显著地提高了化学防御的效率。坚硬的叶片或密集的非腺体毛也能物理性阻碍昆虫的移动和取食，迫使昆虫花费更多时间和能量来获取食物。这无形中延长了昆虫暴露于叶片表面或内部化学毒素的时间，并可能造成其口器磨损，从而放大了化学防御的伤害效果（Fürstenberg-Hägg *et al*., 2013）。

3　植物挥发物介导的防御：化学信息网络的演化与生态重构

植物的挥发性有机化合物（Volatile organic compounds, VOCs，以下简称植物挥发物）是植物与环境互作的核心信息载体，构成了一个复杂的“化学信息网络”（Dudareva *et al*., 2013）。VOCs 介导的防御代表了植物策略的最高层次，它通过

直接趋避、招募植食性昆虫的天敌进行间接防御以及植物间通讯实现预警，形成了一个多维度的防御体系（Turlings and Erb, 2018）。对于入侵植物而言，进入一个植食性昆虫和本土伴生植物完全陌生的新生态系统，其 VOCs 介导的化学信息网络面临着根本性的挑战与重塑机遇。根据天敌逃逸假说，入侵植物逃离了原产地的专食性天敌昆虫，取食压力的变化是其防御策略演化的核心驱动力。近年来的研究表明，入侵植物通过对其 VOCs 的合成、释放规律及生态功能进行快速演化，巧妙地重构了其在新环境中的种间关系，这是其突破生物限制、成功入侵的高级策略（Lin *et al*., 2021）。

3.1 入侵植物 VOCs 表型的演化趋势

目前关于入侵植物挥发物的分析研究较少，少有的研究表明入侵植物挥发物的释放呈现出可预测的演化趋势。萜烯类化合物作为 VOCs 中最重要的防御性成分，其释放量在入侵植物中普遍升高。Llusià 等（2010）对夏威夷 35 对入侵与本地植物的比较研究发现，入侵物种的萜烯释放速率显著高于本地物种。这种演化的核心驱动力是专食性天敌昆虫逃逸下的资源再分配与新的选择压力。大量野外调查证实，入侵植物在入侵地遭受的取食压力显著小于本地近缘植物（Sun *et al*., 2023a）。在这种选择压力下，其 VOCs 谱的演化并非简单的量变，更是复杂的质变。研究表明，入侵地种群与原产地种群的 VOCs 化学成分与比例存在显著差异。例如，紫茎泽兰 *Ageratina adenophora* 入侵地种群的挥发物成分也与原产地明显不同（Inderjit *et al*., 2011）。

3.2 VOCs 介导的多营养级互作关系的重构

VOCs 是维系“植物-植食性昆虫-天敌昆虫”三级营养关系的核心化学纽带（娄永根和程家安, 1997）。入侵植物 VOCs 的改变，必然重塑这一精密互作网络，其影响体现在多个层面：

（1）对植食性昆虫行为的影响：VOCs 对植食性昆虫是一把“双刃剑”，既是其定位寄主的利己素，也是植物对其进行驱避的利他素（Schuman and Baldwin, 2016）。入侵植物斑点矢车菊 *Centaurea stoebe* 根部释放的倍半萜类物质，会显著增强欧洲鳃金龟幼虫 *Melolontha melolontha* 对邻近植物蒲公英 *Taraxacum officinale* 的取食行为，进而加剧后者所受的危害（Huang *et al*., 2019）。除了对植食性昆虫的趋避，一些入侵植物释放的挥发物可能具有直接的杀虫活性，如马缨丹 *Lantana camara* 作为世界百大外来入侵物种之一，其释放的挥发物不仅对昆虫有趋避作用，而且具有直接杀虫活性。马缨丹的茎叶与果实含有特殊的挥发性成分，能趋避多种植食性昆虫。马缨丹叶的精油提取物对玉米象 *Sitophilus zeamais* 这类仓储害虫表现出强烈的致死性，且死亡率随精油浓度增加和接触时间延长而上升（Bouda *et al*., 2001）。环境因子如增温也会改变入侵植物的 VOCs 谱，以入侵植物空心莲子草为例，增温会改变空心莲子草的挥发物释放，导致斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 增加对本地植物莲子草 *Alternanthera sessilis* 的产卵偏好，间接使入侵植物空心莲子草获益（Liu *et al*., 2021b）。

（2）对传粉昆虫的吸引：花部释放的挥发物对于植物的传粉和繁殖也具有重要作用。花部挥发物往往由萜类、芳香族化合物和脂肪族衍生物等组成，其释放具有时空特异性，常与传粉者活动节律同步，如香叶醇和芳樟醇是玫瑰、天竺葵等花朵的典型香气成分，吸引蜜蜂和蝴蝶等传粉昆虫（Stevenson *et al*., 2017）。而关于入侵植物通过挥发物影响传粉昆虫的研究较为匮乏。有证据显示，叉枝蝇子草 *Silene latifolia* 遭受植食性昆虫取食时，其诱导释放的挥发物可吸引本地传粉昆虫，进而提升自身的繁殖率（Cozzolino *et al*., 2015）。这也表明植物与昆虫互作网络中，植物挥发物的功能呈现出复杂的“双刃剑”效应：既要吸引传粉者以确保繁殖成功，又需抵御植食性昆虫。这种权衡机制体现了植物在进化过程中对化学防御与互利吸引的精细调控。

（3）植物挥发物介导的防御演化：植物挥发物介导的间接防御体系，是植物、植食性昆虫及其天敌昆虫长期协同演化的结果，这种演化协同性体现在化学信号的精准匹配、互作策略的动态平衡以及生态功能的特化适应中。欧洲千里光

Jacobaea vulgaris 是一个典型的案例，欧洲千里光的入侵地种群比原产地种群释放更多的组成型挥发物，进而增强对专食性昆虫的吸引作用和对广食性昆虫的驱避作用。专食性昆虫诱导原产地种群释放更多挥发物，进而提高对其天敌昆虫的吸引作用，该研究结果首次揭示了植食性昆虫驱动植物挥发物的防御功能演化（Lin *et al*., 2021）。

4 结论与展望

本文系统阐述了入侵植物为应对新生境中植食性昆虫的取食压力，在化学防御、物理防御及挥发物介导的间接防御等方面所经历的快速演化与适应性重构过程。需要强调的是，这些防御策略的演化并非孤立存在，通过资源分配权衡、信号调控网络重塑及多效性功能整合所形成的协同进化过程，最终使入侵植物成为“破壁者”，成功突破本地昆虫群落（“守旧派”）的取食制约。尽管当前关于入侵植物防御演化的研究已取得显著进展，但在理论与应用层面仍有诸多关键科学问题待深入探索。为推动该领域研究向更系统、更精准的方向发展，建议未来的研究应重点关注以下四个方向：

第一，深化防御性状演化的分子与遗传机制研究。当前对入侵植物防御表型变化的遗传基础认知仍较为薄弱，尚未明确其具体遗传调控机制。未来研究需充分利用基因组学、转录组学、代谢组学等多组学技术，结合基因编辑和群体遗传学等手段，精准鉴定导致入侵种群与原产地种群防御差异的关键基因位点、次级代谢通路，并进一步解析其表达调控网络在入侵植物适应性演化过程中的分子印记，最终从遗传角度揭示入侵植物适应性进化的驱动力。

第二，关注多营养级互作网络下的协同进化动态。入侵植物与植食性昆虫的互作是一个持续动态变化的过程，研究不能仅限于“植物-植食性昆虫”的二元关系，而应置于“植物-植食性昆虫-天敌昆虫（如寄生蜂、捕食性昆虫）”三级营养互作乃至更复杂的食物网中进行。未来亟需加强对长期野外观测和控制实验的研究，重点探究本地昆虫（尤其是广食性昆虫）对入侵植物的适应性进化响应，以及植食性昆虫如何学习识别与利用入侵植物释放的新型挥发物信号。

第三，强化专食性昆虫在入侵植物治理中的理论与应用价值。重新引入或定向利用专食性昆虫（即经典生物防治）是从生态机制层面控制入侵植物的根本策略。未来研究应重点关注：（1）专食性昆虫如何精准触发入侵植物的特异性防御反应，进而明确该过程如何消耗植物资源并抑制生长；（2）入侵植物种群在专食性昆虫持续胁迫下的进化轨迹，是趋于重建防御还是走向衰退？（3）探索如何利用入侵植物或专食性昆虫自身释放的挥发物等化学信号，增强专食性昆虫的寄主定位能力和觅食效率。这些研究不仅能深化物种间协同进化与生态互作的理论认识，更能为开发精准、低风险、可持续的生物防治技术提供科学依据。

第四，整合全球变化因子评估防御演化的未来趋势。当前全球变化（如气候变暖、CO_2浓度升高、极端干旱事件加剧等），正影响着植物的生理代谢和昆虫种群动态。未来研究需将生物入侵过程置于全球变化背景下，重点探究非生物胁迫与生物胁迫的作用关系，以及它们是如何塑造入侵植物防御策略的表达模式与长期进化方向，从而更科学、准确地预测未来情境下入侵植物的分布与危害风险。

总之，入侵植物与植食性昆虫之间“破壁者”与“守旧派”的进化博弈，是一场跨尺度、多学科的复杂过程。唯有突破单一学科与研究尺度的局限，从分子机制到群落动态、从理论探究到治理应用，开展系统性的交叉整合研究，才能全面洞悉这场博弈的内在规律与演化趋势，最终为应对外来植物入侵这一全球性挑战提供更强大的科技支撑。

参考文献 (References)

Blossey B, Notzold R, 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: A hypothesis. *Journal of Ecology*, 83(5): 887–889.

Bouda H, Tapondjou LA, Fontem DA, Gumedzoe MY, 2001. Effect of essential oils from leaves of *Ageratum conyzoides*, *Lantana*

camara and *Chromolaena odorata* on the mortality of *Sitophilus zeamais* (Coleoptera, Curculionidae). *Journal of Stored Products Research*, 37(2): 103–109.

Callaway RM, Ridenour WM, 2004. Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(8): 436–443.

Cao PP, Liao ZY, Wang SY, Parepa M, Zhang L, Bi JW, Zhao YJ, Guo YL, Lin TT, Endriss SB, Wu JH, Ju RT, Richards CL, Bossdorf O, Li B, 2025. Cross-continental variation of herbivore resistance in a global plant invader. *Ecography*, 2025(7): e07569.

Champagne A, Boutry M, 2017. A comprehensive proteome map of glandular trichomes of hop *(Humulus lupulus* L.) female cones: Identification of biosynthetic pathways of the major terpenoid-related compounds and possible transport proteins. *Proteomics*, 17(8): 1600411.

Cozzolino S, Fineschi S, Litto M, Scopece G, Trunschke J, Schiestl FP, 2015. Herbivory increases fruit set in *Silene latifolia*: A consequence of induced pollinator-attracting floral volatiles? *Journal of Chemical Ecology*, 41(7): 622–630.

Diagne C, Leroy B, Vaissière AC, Gozlan RE, Roiz D, Jarić I, Salles JM, Bradshaw CJA, Courchamp F, 2021. High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 592(7855): 571–576.

Dudareva N, Klempien A, Muhlemann JK, Kaplan I, 2013. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytologist*, 198(1): 16–32.

Feng YL, Liao ZY, Zhang R, Zheng YL, Li YP, Lei YB, 2009. Adaptive evolution of alien invasive plants to environmental gradients and enemy escape. *Biodiversity Science*, 17(4): 340–352. [冯玉龙, 廖志勇, 张茹, 郑玉龙, 李扬苹, 类延宝, 2009. 外来入侵植物对环境梯度和天敌逃逸的适应进化. 生物多样性, 17(4): 340–352.]

Fürstenberg-Hägg J, Zagrobelny M, Bak S, 2013. Plant defense against insect herbivores. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(5): 10242–10297.

Huang W, Gfeller V, Erb M, 2019. Root volatiles in plant-plant interactions II: Root volatiles alter root chemistry and plant-herbivore interactions of neighbouring plants. *Plant, Cell & Environment*, 42(6): 1964–1973.

Inderjit, Evans H, Crocoll C, Bajpai D, Kaur R, Feng YL, Silva C, Carreón JT, Valiente-Banuet A, Gershenzon J, Callaway RM, 2011. Volatile chemicals from leaf litter are associated with invasiveness of a neotropical weed in Asia. *Ecology*, 92(2): 316–324.

Jarchow ME, Cook BJ, 2009. Allelopathy as a mechanism for the invasion of *Typha angustifolia*. *Plant Ecology*, 204(1): 113–124.

Jiang JJ, Zhao YJ, Guo YL, Gao L, Richards CL, Siemann E, Wu JH, Li B, Ju RT, 2024. Restoration of native saltmarshes can reverse arthropod assemblages and trophic interactions changed by a plant invasion. *Ecological Applications*, 34(1): e2740.

Joshi J, Vrieling K, 2005. The enemy release and EICA hypothesis revisited: Incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores. *Ecology Letters*, 8(7): 704–714.

Ju RT, Ma D, Siemann E, Liu X, Wu JH, Li B, 2019. Invasive *Spartina alterniflora* exhibits increased resistance but decreased tolerance to a generalist insect in China. *Journal of Pest Science*, 92(2): 823–833.

Karabourniotis G, Liakopoulos G, Bresta P, Nikolopoulos D, 2021. The optical properties of leaf structural elements and their contribution to photosynthetic performance and photoprotection. *Plants*, 10(7): 1455.

Keane RM, Crawley MJ, 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4): 164–170.

Li B, Chen JK, 2002. Achievements and challenges in ecology of biological invasions. *World Science and Technology Research and Development*, 24(2): 26–36. [李博, 陈家宽, 2002. 生物入侵生态学: 成就与挑战. 世界科技研究与发展, 24(2): 26–36.]

Lin TT, Vrieling K, Laplanche D, Klinkhamer PGL, Lou YG, Bekooy L, Degen T, Bustos-Segura C, Turlings TCJ, Desurmont GA, 2021. Evolutionary changes in an invasive plant support the defensive role of plant volatiles. *Current Biology*, 31(15): 3450–3456.

Liu M, Pan YF, Pan XY, Sosa A, Blumenthal DM, Van Kleunen M, Li B, 2021a. Plant invasion alters latitudinal pattern of plant-defense syndromes. *Ecology*, 102(12): e03511.

Liu M, Zhou F, Pan XY, Zhang ZJ, Li B, 2022. Effects of soil nitrogen levels on growth and defense of the native and introduced genotypes of alligator weed. *Journal of Plant Ecology*, 15(3): 461–472.

Liu YJ, Huang W, Yang Q, Zheng YL, Li SP, Wu H, Ju RT, Sun Y, Ding JQ, 2022. Research progress of plant invasion ecology in the past decade. *Biodiversity Science*, 30(10): 276–292. [刘艳杰, 黄伟, 杨强, 郑玉龙, 黎绍鹏, 吴昊, 鞠瑞亭, 孙燕, 丁建清, 2022. 近十年植物入侵生态学重要研究进展. 生物多样性, 30(10): 276–292.]

Liu Z, Zhang CJ, Ma L, Zhou XM, Sun X, Ding JQ, 2021b. Elevated temperature decreases preferences of native herbivores to an invasive plant. *Entomologia Generalis*, 41(2): 137–146.

Llusià J, Peñuelas J, Sardans J, Owen SM, Niinemets Ü, 2010. Measurement of volatile terpene emissions in 70 dominant vascular plant species in Hawaii: Aliens emit more than natives. *Global Ecology and Biogeography*, 19(6): 863–874.

Lombardero MJ, Ayres MP, Álvarez-Álvarez P, Castedo-Dorado F, 2022. Defensive patterns of chestnut genotypes (*Castanea* spp.) against the gall wasp, *Dryocosmus kuriphilus*. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5: 1046606.

Lou YG, Cheng JA, 1997. Interactions among plant-herbivorous insect-natural enemy tritrophic levels and their research methods. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 8(3): 325–331. [娄永根, 程家安, 1997. 植物-植食性昆虫-天敌三营养层次的相互作用及其研究方法. 应用生态学报, 8(3): 325–331.]

Núñez-Farfán J, Fornoni J, Valverde PL, 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38: 541–566.

Pearse IS, Altermatt F, 2013. Predicting novel trophic interactions in a non-native world. *Ecology Letters*, 16(8): 1088–1094.

Schuman MC, Baldwin IT, 2016. The layers of plant responses to insect herbivores. *Annual Review of Entomology*, 61: 373–394.

Shi J, Stahl M, de Vos RCH, Tielbörger K, Verhoeven KJF, Macel M, 2023. Metabolomic profiling reveals shifts in defenses of an invasive plant. *Biological Invasions*, 25(10): 3293–3306.

Stevenson PC, Nicolson SW, Wright GA, 2017. Plant secondary metabolites in nectar: Impacts on pollinators and ecological functions. *Functional Ecology*, 31(1): 65–75.

Sun KK, Yu WS, Jiang JJ, Richards C, Siemann E, Ma J, Li B, Ju RT, 2020. Mismatches between the resources for adult herbivores and their offspring suggest invasive *Spartina alterniflora* is an ecological trap. *Journal of Ecology*, 108(2): 719–732.

Sun X, Sun YM, Cao XY, Zhai XC, Callaway RM, Wan JL, Luke Flory S, Huang W, Ding JQ, 2023a. Trade-offs in non-native plant herbivore defences enhance performance. *Ecology Letters*, 26(9): 1584–1596.

Sun YC, Pan YF, Liu M, Pan XY, 2023b. The specialist-to-generalist ratio affects growth and defense strategy of invasive plant *Alternanthera philoxeroides*. *Biodiversity Science*, 31(4): 22632.

Tian BL, Pei YC, Li WQ, Zhang JL, Zhang SL, Ding JQ, Zhang XB, Siemann E, 2024. Gene expression controlling signalling molecules within mutualistic associations of an invasive plant: An evolutionary perspective. *Journal of Ecology*, 112(8): 1818–1831.

Turlings TCJ, Erb M, 2018. Tritrophic interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: Mechanisms, ecological relevance, and application potential. *Annual Review of Entomology*, 63: 433–452.

Uesugi A, Kessler A, 2016. Herbivore release drives parallel patterns of evolutionary divergence in invasive plant phenotypes. *Journal of Ecology*, 104(3): 876–886.

Wang SY, Liao ZY, Cao PP, Schmid MW, Zhang L, Bi JW, Endriss SB, Zhao YJ, Parepa M, Hu WY, Akamine H, Wu JH, Ju RT, Bossdorf O, Richards CL, Li B, 2025. General-purpose genotypes and evolution of higher plasticity in clonality underlie knotweed invasion. *New Phytologist*, 246(2): 758–768.

Waller LP, Allen WJ, Barratt BP, Condron LM, França FM, Hunt JE, Koele N, Orwin KH, Steel GS, Tylianakis JM, Wakelin SA, Dickie IA, 2020. Biotic interactions drive ecosystem responses to exotic plant invaders. *Science*, 368(6494): 967–972.

Xue DW, Zhang XQ, Lu XL, Chen G, Chen ZH, 2017. Molecular and evolutionary mechanisms of cuticular wax for plant drought tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 8: 621.

Yi JH, Wan JL, Tielbörger K, Tao ZB, Siemann E, Huang W, 2024. Specialist reassociation and residence time modulate the evolution of defense in invasive plants: A meta-analysis. *Ecology*, *105*(3): e4253.

Zhang ZJ, Pan XY, Blumenthal D, van Kleunen M, Liu M, Li B, 2018. Contrasting effects of specialist and generalist herbivores on resistance evolution in invasive plants. *Ecology*, 99(4): 866–875.

Zhao YJ, Wang SY, Liao ZY, Parepa M, Zhang L, Cao PP, Bi JW, Guo YL, Bossdorf O, Richards CL, Wu JH, Li B, Ju RT, 2024. Geographic variation in leaf traits and palatability of a native plant invader during domestic expansion. *Ecology*, 105(11): e4425.

Zheng YL, Feng YL, Zhang LK, Callaway RM, Valiente-Banuet A, Luo DQ, Liao ZY, Lei YB, Barclay GF, Silva-Pereyra C, 2015. Integrating novel chemical weapons and evolutionarily increased competitive ability in success of a tropical invader. *New Phytologist*, 205(3): 1350–1359.