

DOI: 10.5846/stxb201809121959

刘晓, 宋姗姗, 岳明. 生态学中的植物记忆研究. 生态学报, 2019, 39(24): 9387-9395.

Liu X, Song S S, Yue M. Plant memory research in ecology. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(24): 9387-9395.

生态学中的植物记忆研究

刘 晓¹, 宋姗姗¹, 岳 明^{1,2,*}

1 西部资源生物及现代生物技术教育部重点实验室 西北大学, 西安 710069

2 陕西省植物资源保护与利用工程技术研究中心, 陕西省西安植物园, 西安 710069

摘要: 近年来, 植物记忆研究为深入理解种群分布格局、群落构建、群落演替等生态学过程提供了新的视角, 因此备受生态学家的关注。在介绍生态胁迫记忆、表观遗传记忆、生态记忆、土壤记忆概念的基础上, 综述了近几年来相关领域在生态学研究中的最新进展, 并提出了植物记忆在生态学研究值得关注的方向, 以期全面深入的理解生态学过程提供一个新的角度。

关键词: 植物记忆; 生态胁迫记忆; 表观遗传记忆; 生态记忆; 土壤记忆

Plant memory research in ecology

LIU Xiao¹, SONG Shanshan¹, YUE Ming^{1,2,*}

1 Key Laboratory of Resource Biology and Biotechnology in Western China, Ministry of Education, Northwest University, Xi'an 710069, China

2 Shaanxi Engineering Research Centre for Conservation and Utilization of Botanical Resources, Xi'an Botanical Garden of Shaanxi Province, Xi'an 710069, China

Abstract: In recent years, because the study of plant memory provides a new perspective for further understanding the ecological processes, such as population distribution pattern, community assembly, community succession, and so on, it has attracted the attention of ecologists. In this paper, based on the introduction of concepts of ecological stress memory, epigenetic memory, ecological memory, and soil memory, the latest plant memory research developments in ecology are reviewed, and a noteworthy field is also proposed. It is hoped that this review will provide a new perspective to elucidate these ecological processes.

Key Words: plant memory; ecological stress memory; epigenetic memory; ecological memory; soil memory

“记忆”是指有机体能够将与过去的经历相关的信息存储起来, 并从中获得经验, 且在晚些时间能够提取出这些信息, 利用其来指导当前或未来行为的一种能力^[1-2]。早期关于植物是否有记忆能力曾备受争议, 从对经典的春化作用的研究^[3]到含羞草坠落实验^[4], 现在越来越多的研究者确信植物具备记忆的能力。植物曾经的胁迫经历能够改变其随后的响应方式, 使其在将来面临胁迫环境时具有更强的胁迫耐受性, 这种能力在高等植物中又被称作“胁迫记忆”(Stress Memory)或“胁迫印记”(Stress Imprint)^[5]。2018 年, “植物对逆境的记忆功能与进化”入选中国科协的 60 个重大科学问题和工程技术难题, 也充分显示了相关研究的重要性。在生态学领域, 生态学家也逐步意识到植物记忆在群落的发展及生态系统动力学中的重要作用, 相关研究也相继展开。本文紧紧围绕生态学中和植物记忆相关的两个概念“生态胁迫记忆”(Ecological Stress Memory)和“生态记忆”(Ecological Memory), 就相关领域近年的主要研究作一综述, 并提出了值得大家关注的研究方向,

基金项目: 国家自然科学基金项目(31200249); 2018 年中医药公共卫生服务补助资金第四次全国中药资源普查项目(财社[2018]43 号); 陕西省科技厅创新人才推进计划-青年科技新星项目(2017KJXX-85)

收稿日期: 2018-09-12; 网络出版日期: 2019-09-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yueming@nwu.edu.cn

希望能够为全面深入理解生态学过程提供一个新的视角。

1 生态胁迫记忆

胁迫记忆在生态学研究中被称作“生态胁迫记忆”。生态胁迫记忆是基于植物个体水平的概念,指植物个体曾经的胁迫经历影响其面临未来胁迫时反应的能力。生态胁迫记忆需要形成一个持久的“印记”,这种印记所形成的记忆在施加胁迫后很长时间内仍保持活跃,使植物能够更快、更充分地对再次的胁迫事件作出响应,并且,生态胁迫记忆往往能够提高植物个体对未来胁迫的耐受性^[6]。这也是生态胁迫记忆和“滞后的胁迫效应”(Lagged Stress Effects)的区别。滞后/或延迟的胁迫效应是指单次胁迫事件所造成的有害影响在一段时间后才会计明显显现(例如当植物死亡或群落崩溃时)。滞后的胁迫效应和生态胁迫记忆只能通过比较单次及重复胁迫后植物的响应来进行分辨,只有当重复遭受胁迫后植物的表现有所提高,才能被称作生态胁迫记忆^[6]。

近年来,在全球气候变化的背景下,许多学者对各种胁迫条件下植物的生态胁迫记忆及其效应进行了研究。例如干旱胁迫下的马铃薯^[7]、燕麦(*Arrhenatherum elatius*)^[8]、玉米(*Zea mays* L.)^[9-10]、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)^[9]、春小麦(*Triticum aestivum* L. cv. Vinjett)^[11]、咖啡(*Coffea canephora*)^[12]、葡萄(*Vitis vinifera*)^[13]; UV-C 辐射胁迫下的拟南芥^[14-15];低氮、盐胁迫、茉莉酸模拟的虫食及水杨酸模拟的病原菌侵染环境中的蒲公英(*Taraxacum officinale*)^[16]等,这些研究证明了胁迫记忆有助于植物应对再次来临的胁迫环境^[17]。此外,植物生长发育过程中环境的综合胁迫记忆效应也有研究,例如 Nikiforou 和 Manetas 对 7 种乔木种叶片的不对称性和光合过程的关系进行了研究,结果表明,油橄榄(*Olea europaea*)和乳香黄连木(*Pistacia lentiscus*)叶片较高的不对称性与其低的光合损伤风险以及高的光合能力相关,他们指出过去的逆境可能在单个叶片的生理上留下“印记/记忆”,而成熟植物叶片的不对称性就是年轻时所受到的胁迫记忆的综合表现,叶片所经历的胁迫记忆会反映在其生理过程中,并赋予其对未来胁迫的抵抗力^[18]。

1.1 生态胁迫记忆的表现遗传学(Epigenetics)基础

植物记忆涉及生理、蛋白质组学、转录水平和表现遗传机制的多种修饰^[17]。无论哪一种类型的记忆都是以分子为基础的,包括接收并传递环境刺激信号,以及信息的存储和提取过程。外界刺激或环境信号可以通过直接(如改变 Ca^{2+} 的电离状态)或间接的信号传递途径(通过改变电信号、植物激素、 Ca^{2+} 、小 RNA 等进而导致表现遗传或者生物钟变化)将与植物的信息存储相关的基因由锁定态变为解锁态,从而激活和信息存储(STO/RCL)或习惯化记忆(Habitation)相关的基因,最终调控植物的生长发育以及防御等反应过程^[2,19-20]。

近年来,由于表现遗传修饰在维持基因组稳定性、调节植物生长发育和响应逆境胁迫等方面的重要作用,表现遗传学成为植物学、生态学的热点研究领域。表现遗传修饰指在 DNA 序列没有发生变异的情况下,基因表达发生可遗传的改变,主要通过 DNA 甲基化、组蛋白修饰、染色质重塑和小分子 RNAs (sRNAs) 调控等方式来实现^[21]。而表现遗传学修饰在植物记忆中的重要作用也被众多的研究所证实^[5,22-23]。研究发现,在“顺式记忆”(Cis Memory)中表现遗传信息存储在局部染色质的状态中(例如与 DNA 甲基化或组蛋白修饰相关的状态);而“反式记忆”(Trans Memory)中表现遗传信息则存储在可移动的因子中(例如转录抑制因子)^[23]。由表现遗传修饰所调控的记忆常常被称作表现遗传记忆(Epigenetic Memory),例如受到病原菌侵染的胁迫记忆由组蛋白存储,组蛋白修饰模式与防御基因的启动密切相关^[24]。而干旱胁迫、热胁迫及虫食胁迫环境中,除了高水平的组蛋白修饰,sRNA 也发挥着表现记忆的调控作用^[25-27]。sRNAs,特别是微小 RNA(miRNAs)和小干扰 RNA(siRNAs)也是植物盐胁迫适应的关键表现遗传调控因子,是促进小非编码 RNA 介导的耐盐性的正、负基因调控的可能表现遗传机制^[28]。

值得注意的是,不同的条件下,环境诱导的表现遗传记忆会形成不同的表现:有些表现遗传变化是可逆的,因此只能形成短期的胁迫耐受性;还有些表现遗传变化可以通过有丝分裂传递,形成稳定的胁迫应答基因调节,这些表现遗传变化则可以维持一段时期,从而在世代内形成长期的胁迫耐受记忆。但这些表现遗传变

化往往不具备遗传性,而表观遗传记忆在每一代被重置,使后代必须重复母代的某些发育过程。最经典的例子就是植物的春化作用,拟南芥开花抑制因子 *FLC* (Floral Repressor Locus) 表达的重置就是一个重要的表观遗传学重编程过程。在春化过程中,长时间的寒冷会使 *FLC* 受到表观遗传学沉默,但是 *FLC* 会在种子发育完成之前重新激活,因此,每一代植物都需要重新经历低温春化过程^[29]。更有意思的是,有一部分表观遗传变化可以通过有丝分裂及减数分裂跨世代的稳定遗传下去,从而形成更加稳定的胁迫诱导的基因调节,最终形成跨世代记忆 (Transgenerational Memory)。跨世代记忆 (又称隔代记忆) 有可能增强植物后代对逆境的适应性,从而改变子代植物与环境之间的相互作用^[19,22,30-31]。已有研究证明,CG 型 DNA 甲基化在植物的跨世代记忆的作用过程中扮演者中心调控者的角色,其维持稳定的隔代遗传,而其他的表观遗传修饰可能在瞬时的、非遗传性的逆境胁迫应答过程中发挥功能^[21]。

由于跨世代记忆深远的生态学意义,有关生态胁迫记忆的跨世代效应的研究更受关注。例如水杨酸处理后的两个蒲公英品种 (*Taraxacum alatum* 和 *T. hemicyclum*); 虫食及病原菌侵染诱导蒲公英 (*Taraxacum officinale*) 都发生了明显的 DNA 甲基化变异,甲基化修饰所携带的记忆信息被忠实地传递给了并没有经历过胁迫环境的后代^[16,32]。同样,遭受 UV-C 辐射胁迫后的拟南芥母代发生的抗氧化酶的活性变化的记忆也可以遗传给子代^[16]。而暴露于短期的 UV-C 辐射以及鞭毛蛋白 (植物防御激发子) 时拟南芥的体细胞同源重组频率提高,且这种表观遗传信息变化所携带的记忆甚至能够传递到未经历过辐射环境的第四代^[14]。此外,对分布在不同生境 (橡树林下或邻近的草地) 中的 *Claytonia perfoliata* 在小尺度范围内的研究显示,当生长在草地生境时,草地分布的母代植株的后代比林下分布的母株的后代具有更高的适合度,也证明了母代环境记忆对后代适合度影响的跨世代效应^[33]。

众多的研究证实了逆境下形成的表观遗传记忆可能有助于植物能够迅速适应变化,从而应对新的胁迫环境,而这其中,表观遗传变化所引发的植物表型变异是重要的一环。植物的表型变异是生态和进化的核心^[34],表型能够影响植物的资源利用能力、入侵性、竞争性等,进而影响种间关系、种群分布格局、群落构建等生态过程。传统观念认为植物的表型变异不可遗传,但随着表观遗传学的研究深入,目前越来越多的证据表明植物的表型不仅是基因型和环境相互作用的结果,而且还受表观遗传变化及跨世代效应的影响^[35-38]。如盐胁迫环境中蒲公英除了发生跨世代的 DNA 甲基化变化外,还发生了跨世代的表型变化,和对照相比较,其后代在叶片形态、根冠比等方面发生了变化,而这些表型变异有利于提高其后代的胁迫适应性^[39]。更重要的是,在预测的气候变化下,通过快速 DNA 遗传变异来适应环境变化的潜力可能受到限制,与突变相比较,表观遗传修饰能在更短的时间内发挥作用,而植物的由表观遗传记忆所诱导的表型变异在应对环境的快速变化方面就显得尤为重要^[40-41],图一显示了表观遗传变异及其潜在的生态学效应。相应的,在生态学领域,作为研究表观遗传变异和生态表型变异之间关系的学科,诞生了生态表观遗传学 (Ecological Epigenetics), 并成为一个让人兴奋的领域。通过将基于生态表观遗传学的植物记忆概念纳入现有的植物生态学研究,使研究者能够超越传统进化遗传学的限制,更深入全面的解释生态和进化等方面的科学问题^[6,36,42-44]。

1.2 克隆植物 (Clonal plants) 的生态胁迫记忆研究

前面已经提到,由于一些环境诱导的表观遗传变化有可能在减数分裂期间被重置,因此阻碍了有性繁殖产生的表观遗传记忆的传递,但很多多年生植物是通过不发生减数分裂的无性克隆的方式进行繁殖的,从而能将胁迫记忆很好的传递下去。所以克隆植物是研究生态胁迫记忆及其跨世代效应的很好的材料。

克隆植物普遍存在于植物的各个分类群和几乎所有的生态系统类型中,并在许多生态系统中占据优势地位^[45-46],其对于群落的物种组成、生物多样性以及群落的格局和动态都具有重要影响^[47],因此关于克隆植物的研究也成为生态学的热点领域之一。Latzel 指出克隆植物表现出比非克隆植物更强的对过去环境作用的记忆能力,并认为这与克隆植物能在克隆繁殖过程中更“忠实”有效的在无性系中传递表观遗传信息密切相关^[38],更有研究者指出克隆植物能够快速的占据其栖息地,与其表观遗传学变化的作用密不可分,其诱导的表型变异及其适应性变化可以成功的传递给下一代,和跨世代效应相关的生态胁迫记忆对于克隆植物尤其具

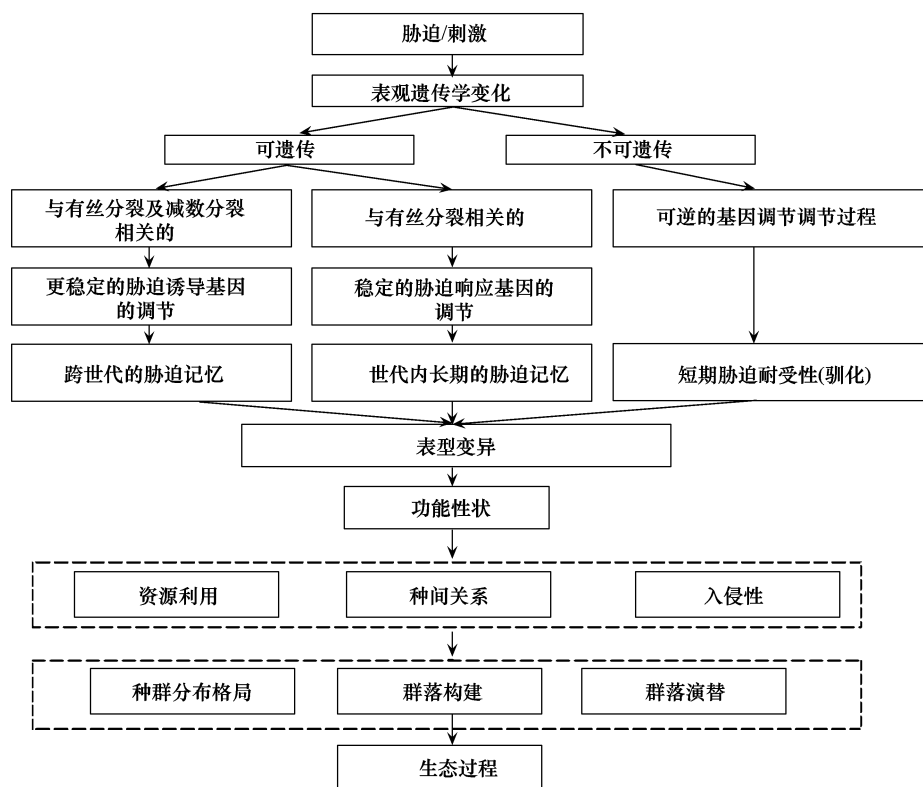


图1 表观遗传学变化及其潜在的生态学效应

Fig.1 Epigenetic variation and its potential ecological effects

有重要的生态及进化意义^[35,48-49],因此,克隆植物也被认为是充分利用表观遗传驯化来适应自然选择的最好的例子之一^[46]。

关于克隆植物生态胁迫记忆的研究多侧重于胁迫记忆的跨世代效应方面,例如干旱胁迫影响白三叶(*Trifolium repens*)母株 DNA 甲基化水平,并诱导其子代形成对母代所经历的干旱胁迫的记忆,从而使子株表型发生改变。但抗虫食茱萸酸处理对白三叶母株的效应并没有传递给子代^[35,50]。紫羊茅(*Festuca rubra*)母株所处的温度及湿度条件显著影响其子株对新气候环境的反应^[49]。Ren 等的研究发现长期过度放牧影响了羊草(*Leymus chinensis*)的跨世代的表型可塑性以及光合功能,证明了具有矮秆表型的羊草对长期过度放牧的记忆效应以及适应,这又为克隆植物的跨世代记忆提供了新的证据^[51]。当然在牧草植物中,有人指出引起子代的表型变化的跨世代记忆有可能被恢复^[52]。Louâpre 等人的研究证明决定两种委陵菜(*Potentilla reptans* 和 *P. anserina*)的新生分株就地生根还是继续伸长其匍匐茎的,不仅仅是新生分株所在的环境(当前的环境),还有来自较老分株的环境(过去的环境)的影响,两者共同影响了克隆植物的觅食行为^[53],虽然该研究中没有提出胁迫记忆的概念,但较老分株的跨世代记忆在子代的觅食行为中发挥着不可忽略的作用。以上这些研究都证明克隆植物的生长和行为不仅受到其目前所在环境的影响,还受现在可能已经不复存在的母株过去的环境的影响,而这实质就体现了母株所形成的生态胁迫记忆在克隆子株生长中的重要性。当然,我们必须承认,有些生态胁迫记忆的跨世代效应可能并不总是起到积极的作用,其方向和程度取决于特殊的环境压力及其变化,但跨世代记忆可能是克隆植物的后代应对新环境的重要驱动力^[49]。

2 生态记忆

与生态胁迫记忆基于植物个体的概念不同,生态记忆是基于群落或生态系统而提出的,其概念源于生态史研究,最早由 Padisák 提出,指群落过去的状态或经验对其目前或未来生态响应的影响能力,包括物种、物

种之间的相互作用、土壤性质、以及生境的历史,这些决定了生态系统受到强烈干扰后群落的更替^[54]。因此,生态记忆既呈现了生态系统过去所受的干扰,也能反映系统目前的状态及其未来的可能走向。

2.1 土壤记忆(Soil Memory)

土壤记忆,也被称作土壤遗产效应(Soil Legacy Effects),是指土壤作为自然系统和特殊载体,能够反映、记住和记录其形成过程以及自然环境主要特征的基本能力^[55]。土壤记忆的相关研究是目前土壤科学中较新的领域,而其作为生态记忆的重要组成部分,也逐渐受到生态学家的关注。影响土壤记忆的成分包括土壤形态、土壤微生物、土壤种子库、掉落物等。以下就近些年来土壤记忆在生态学中的研究做一介绍。

虽然关于土壤种子库的研究已经开展了很多年,在过去的研究中并没有将其与土壤记忆相联系,但现在从土壤记忆的角度来看,土壤种子库实质上反应了土壤记忆的信息,并且是土壤记忆的重要组成部分,其形成存在时间跨度,与地上植被的发展历史具有重要的关联。通过对其记忆能力的研究可以反映植被发展历史,正常的植被更新在很大程度上依赖于土壤种子库的潜在植被能力,而干扰作用下土壤种子库则决定着植被的演替趋势,因此土壤种子库在追溯植被演化过程中具有重要指示作用。土壤种子库是植被更新、繁衍源物质提供者,一个由长命种子组成的森林土壤种子库,也是植物种群的天然基因库,土壤种子库就相当于保存了“进化的记忆”^[56]。我国学者对于土壤种子库的研究已经发表了多篇综述文章^[56-60],近年来一些研究明确将其纳入生态记忆研究的范畴,分析了土壤种子库对群落演替的影响^[61],以及作为土壤记忆组分的种子和凋落物对入侵种银荆(*Acacia dealbata*)和本地种海岸松(*Pinus pinaster*)的生长和竞争能力的影响^[62]。

土壤湿度记忆也是备受关注的方向,土壤湿度记忆是指土壤能够“记住”大气干或湿的异常状况的能力,其主要受降水、蒸发和径流的影响。例如中国土壤湿度记忆时间呈现西北长东南短的分布趋势,降水较为充沛的华南地区土壤湿度和大气相互作用强烈,但持续时间短(10—20d)。西北地区属于干旱地区,土壤湿度与大气的相互作用偏弱,但持续时间长(70—80d)。东北地区和华北大部土壤记忆时间约在40天左右^[63]。全球土壤湿度记忆性的时间尺度在20—110 d不等,干旱地区浅层(0—10 cm)土壤湿度记忆性较短,中深层(10—200 cm)较长,湿润区及高山地区土壤湿度记忆性均较长,北半球春季土壤湿度记忆性最长,南半球夏季土壤湿度记忆性最长^[64]。土壤湿度记忆研究有助于预测次季节和季节尺度内的气候以及分析这一时间尺度内的陆气相互作用。

另一些研究涉及到植被与土壤记忆的相互作用,例如Pawlik证实树木的生物力学以及生化效应影响其下方土壤的记忆形成^[65],而Phillips指出个别树木对土壤形态的影响可能是森林土壤异质性的来源,因为这些树木对其下方土壤的生物力学效应以及根系附近发生的分解作用,维持并增强了林下土壤与周围土壤的养分差异,随着时间的推移,这种影响可能是非随机的。由于曾经存在的树木对土壤性质的影响,在相应的位置会形成记忆,进而会影响当前乔木的位置,因此即使是相对均一的区域,土壤记忆的效应会造成土壤异质性,最终可能呈现出树木丰富的斑块,这些斑块有利于树木一代代在此处形成,而树木贫瘠的斑块则很少形成树木^[66]。

土壤记忆研究中另一个令人兴奋的方向与根际微生物有关。近年来生态学家已逐步意识到根际微生物对植物的重要作用。植物、根际微生物以及土壤构成一整套连通的体系,植物的根际沉积物可以迅速改变根际土壤微生物群落动态,而根际微生物释放的有机物被整合到土壤有机质中,影响未来幼苗的建立,也可能影响到有利的适应性表型的表达。并且即使植物被从土壤中移除,土壤中微生物也能对植物后代产生长期的影响。那些成功适应环境的植物的根际微生物也可以被传递给后代,植物和根际微生物之间复杂的关系可以简化的看作一种类型的土壤记忆,而土壤微生物可能是土壤记忆中的主要参与者^[67]。例如有研究表明土壤中19种丝状真菌对高温胁迫有不同的反应,且对高温记忆的时间长短不一,而这将影响菌群在土壤中的共存^[68]。所以说以根际微生物为切入点来研究土壤记忆,可以为我们理解物种共存、群落构建、演替等生态学问题开拓新的视角。

2.2 生态记忆影响生态系统动态过程

生态记忆对生态系统动态的影响也是目前的热点研究领域之一。例如生态记忆在生态系统对干扰的响

应以及系统的恢复过程中扮演了重要角色。干扰通过改变物种的种类、比例和空间格局而形成生态记忆的编码。Sterk 等人对恢复的河漫滩区域的研究显示,放牧促进了河漫滩植物的内源记忆(Endogenous Memory)和外源记忆(Exogenous Memory)编码^[69]。若是小范围的干扰波动只产生短期记忆,高强度或高频率的干扰则会形成长期记忆。有大量记忆的生态系统比记忆较少的生态系统响应干扰的方式更复杂^[70],生态系统响应干扰的经验积累则构成了生态记忆的储存和保持环节,而当所经历的干扰再次发生时,生态记忆会提取先前积累的经验^[71]和信息,加快系统的反应速度,增强系统的抵抗力^[71],生态记忆决定了受到干扰后生态系统维持其功能和结构的能力(即生态系统的弹性)^[72-73],因此在制定管理措施时应使生态系统尽可能地保持和利用生态系统的这些记忆,以加强系统的弹性^[74]。

此外,生态记忆还为全面的理解群落的演替过程提供了新的视角。因为群落演替具有一定的方向和规律,并且往往能够被预见,在生态记忆的驱动下,生态系统的自适应循环(Adaptive Cycle)不断的运转着^[74]。例如不同恢复模式下的 4 种 26 龄的人工林(桉树林、豆科树种混交林、乡土树种混交林以及针叶树种混交林)现阶段的生态记忆间无显著差别,并具有相同的累积模式,演替的记忆状态均处于草坡至针叶林区间^[72]。而我国南方亚热带森林在不同演替阶段所积累的主要生态记忆组分不同,生态记忆在演替过程中呈非线性增长,并遵循一定的聚集规律。土壤中主要的微生物和动物的记忆从演替的最初到早期阶段保持积累,它们起到了改善土壤基质的作用;鸟的种类及可利用光的记忆主要积累于演替早到中期,这些记忆确保了再生种子的来源以及林下幼苗的存活;而植被和土壤种子库的记忆主要在演替的后期积累,保证了生态系统达到演替的顶级阶段^[61]。以上研究明确指出生态记忆是影响群落演替的重要因素,生态记忆不仅记录了一个生态系统的成长史,也为其他年轻的生态系统提供了可参考的发展轨迹。可见生态记忆是研究演替机理和指导生态恢复的有效工具,其在评估恢复后的生态系统离参考生态系统有多远,或恢复后的生态系统偏离其自然演替轨迹的程度中发挥着重要作用,将生态记忆进一步应用于资源保护、生态恢复以及管理研究等领域,能更好得发挥生态记忆潜在的生态学价值^[61, 75-76]。

还有一些研究中虽然并没有明确提出“生态记忆”的概念,但其所涉及到的过程实际上就反映了生态记忆的效应。例如,退化森林系统中保留木对非生物和生物因子(如附生生物多样性、动物活动和动物多样性、树木更新、空间结构)的影响研究,实质上就印证了生态记忆的客观存在,这种生态记忆源于动植物的相互作用、动态联系(在退化生境传播种子的鸟类)和生物遗产(在破碎化景观中提供种质资源的保留木和小片森林斑块)^[77]。

尽管生态记忆的研究内容不断被丰富,我们在进行生态记忆的研究中,除了考虑形成记忆的因素外,还需要考虑记忆作用的三要素(记忆的长度、时间模式及强度)对系统的影响,其中记忆的长度用于量化早先的条件或状态对当前进程或状态影响的时间段;记忆的时间变化模式是在过去不同时间发生的事件的相对重要性的变化,包括潜在的重要的时间点的滞后表现;记忆的强度则描述了早先的条件对过程的影响程度^[78]。在今后的研究中,若能同时考虑到以上三要素对生态系统的影响,将有助于更全面的理解生态记忆对生态系统动态变化的作用。

3 结语

植物记忆在生态学领域中逐步受到重视,围绕记忆也开展了许多研究工作,以下几方面值得进一步关注:

(1) 虽然表观遗传变异对环境的响应在第一代就能迅速积累,且跨代表观遗传记忆能够保证生态性状的可塑性和适应性,但表观遗传变异和遗传变异必须协同进化,这样表观遗传可塑性才不会完全缓冲进化的过程,引起适应度与基因型之间相关性的降低。因此,我们在强调表观遗传变异的重要性的同时,切记植物的适应和进化是由遗传变异和表观遗传变异的双重遗传共同来保证的,过分强调或者忽略哪一类变异都不是科学的做法。

(2) 生理整合(克隆整合)是克隆植物区别于非克隆植物最重要的特性之一,也是克隆植物在逆境中具备

强的竞争优势的生理基础,因此备受克隆生态学者的关注。前人的研究多侧重于资源物质(水分、养分等),甚至污染物(Cu、Cr、Cd等)在克隆分株之间的整合,而在克隆植物的间隔子之间传递的不仅有物质,还应考虑到胁迫记忆信息在克隆分株之间的传递,这使得解释克隆植物行为变得更加复杂了,而这也许是更有意义的研究领域。

(3) 相比较而言,多数生态记忆的研究往往强调过去的外界因子对生态系统当前及未来状态的影响,而对系统内部因素所决定的内源记忆的探讨相对较少,内源记忆可以反映过去分解模式或其他由生物介导的生态系统反馈的影响(如过去的凋落物的分解率、微生物生物量或活性等),对内源记忆的量化可能更有助于我们深入了解潜在的重要生物反馈,更全面的理解生态记忆。

参考文献(References):

- [1] Thellier M, Desbiez M O, Champagnat P, Kergosien Y. Do memory processes occur also in plants? *Physiologia Plantarum*, 1982, 56(3): 281-284.
- [2] Trewavas A. Aspects of plant intelligence. *Annals of Botany*, 2003, 92(1): 1-20.
- [3] Tao Z, Shen L S, Gu X F, Wang Y Z, Yu H, He Y H. Embryonic epigenetic reprogramming by a pioneer transcription factor in plants. *Nature*, 2017, 551(7678): 124-128.
- [4] Gagliano M, Renton M, Depczynski M, Mancuso S. Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. *Oecologia*, 2014, 175(1): 63-72.
- [5] Bruce T J A, Matthes M C, Napier J A, Pickett J A. Stressful "memories" of plants: Evidence and possible mechanisms. *Plant Science*, 2007, 173(6): 603-608.
- [6] Walter J, Jentsch A, Beierkuhnlein C, Kreyling J. Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 94: 3-8.
- [7] Ramírez D A, Rolando J L, Yactayo W, Monneveux P, Mares V, Quiroz R. Improving potato drought tolerance through the induction of long-term water stress memory. *Plant Science*, 2015, 238: 26-32.
- [8] Walter J, Nagy L, Hein R, Rascher U, Beierkuhnlein C, Willner E, Jentsch A. Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 71(1): 34-40.
- [9] Ding Y, Virlouvet L, Liu N, Riethoven J J, Fromm M, Avramova Z. Dehydration stress memory genes of *Zea mays*; comparison with *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 141.
- [10] Virlouvet L, Avenon T J, Du Q, Zhang C, Liu N, Fromm M, Avramova Z, Russo S E. Dehydration stress memory: gene networks linked to physiological responses during repeated stresses of *Zea mays*. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1058.
- [11] Wang X, Vignjevic M, Liu F L, Jacobsen S, Jiang D, Wollenweber B. Drought priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought and heat stresses occurring during grain filling in spring wheat. *Plant Growth Regulation*, 2015, 75(3): 677-687.
- [12] De Freitas Guedes F A, Nobres P, Ferreira D C R, Menezes-Silva P E, Ribeiro-Alves M, Correa R L, DaMatta F M, Alves-Ferreira M. Transcriptional memory contributes to drought tolerance in coffee (*coffea canephora*) plants. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 147: 220-233.
- [13] Tombesi S, Frioni T, Poni S, Palliotti A. Effect of water stress "memory" on plant behavior during subsequent drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 150: 106-114.
- [14] Molinier J, Ries G, Zipfel C, Hohn B. Transgeneration memory of stress in plants. *Nature*, 2006, 442(7106): 1046-1049.
- [15] Ćuk K, Gogala M, Tkalec M, Vidaković-Cifrek Ž. Transgenerational stress memory in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.; antioxidative enzymes and HSP70. *Acta Botanica Croatica*, 2010, 69(2): 183-197.
- [16] Verhoeven K J F, Jansen J J, Van Dijk P J, Biere A. Stress-induced DNA methylation changes and their heritability in asexual dandelions. *New Phytologist*, 2010, 185(4): 1108-1118.
- [17] Li X N, Liu F L. Drought stress memory and drought stress tolerance in plants: biochemical and molecular basis//Hossain M A, Wani S H, Bhattacharjee S, Burritt D J, Tran L S P, eds. *Drought Stress Tolerance in Plants, Vol 1, Physiology and Biochemistry*. Cham: Springer, 2016: 17-44.
- [18] Nikiforou C, Manetas Y. Ecological stress memory: Evidence in two out of seven species through the examination of the relationship between leaf fluctuating asymmetry and photosynthesis. *Ecological Indicators*, 2017, 74: 530-534.
- [19] Thellier M, Lüttge U. Plant memory: a tentative model. *Plant Biology*, 2013, 15(1): 1-12.

- [20] Norris V, Ripoll C, Thellier M. The theater management model of plant memory. *Plant Signaling & Behavior*, 2015, 10(1): e976157.
- [21] 刘军钟, 何祖华. 植物响应高温胁迫的表观遗传调控. *科学通报*, 2014, 59(8): 631-639.
- [22] Iwasaki M, Paszkowski J. Epigenetic memory in plants. *The EMBO Journal*, 2014, 33(18): 1987-1998.
- [23] Dean C. What holds epigenetic memory? *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2017, 18(3): 140.
- [24] Jaskiewicz M, Conrath U, Peterhänsel C. Chromatin modification acts as a memory for systemic acquired resistance in the plant stress response. *EMBO Reports*, 2011, 12(1): 50-55.
- [25] Gális I, Gaquerel E, Pandey S P, Baldwin I T. Molecular mechanisms underlying plant memory in JA-mediated defence responses. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(6): 617-627.
- [26] Ding Y, Fromm M, Avramova Z. Multiple exposures to drought 'train' transcriptional responses in *Arabidopsis*. *Nature Communications*, 2012, 3: 740.
- [27] Stief A, Brzezinka K, Lämke J, Bäurle I. Epigenetic responses to heat stress at different time scales and the involvement of small RNAs. *Plant Signaling & Behavior*, 2014, 9(10): e970430.
- [28] Kumar V, Khare T, Shriram V, Wani S H. Plant small RNAs: the essential epigenetic regulators of gene expression for salt-stress responses and tolerance. *Plant Cell Reports*, 2018, 37(1): 61-75.
- [29] Crevillén P, Yang H C, Cui X, Greeff C, Trick M, Qiu Q, Cao X F, Dean C. Epigenetic reprogramming that prevents transgenerational inheritance of the vernalized state. *Nature*, 2014, 515(7528): 587-590.
- [30] Chinnusamy V, Zhu J K. Epigenetic regulation of stress responses in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(2): 133-139.
- [31] Hauser M T, Aufsatz W, Jonak C, Luschig C. Transgenerational epigenetic inheritance in plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Regulatory Mechanisms*, 2011, 1809(8): 459-468.
- [32] Preite V, Oplaat C, Biere A, Kirschner J, Van Der Putten W H, Verhoeven K J F. Increased transgenerational epigenetic variation, but not predictable epigenetic variants, after environmental exposure in two apomictic dandelion lineages. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(5): 3047-3059.
- [33] McIntyre P J, Strauss S Y. Phenotypic and transgenerational plasticity promote local adaptation to sun and shade environments. *Ecology and Evolution*, 2014, 28(2): 229-246.
- [34] Angers B, Castonguay E, Massicotte R. Environmentally induced phenotypes and DNA methylation: how to deal with unpredictable conditions until the next generation and after. *Molecular Ecology*, 2010, 19(7): 1283-1295.
- [35] González A P R, Chrtek J, Dobrev P I, Dumaslová V, Fehrer J, Mráz P, Latzel V. Stress-induced memory alters growth of clonal offspring of white clover (*Trifolium repens*). *American Journal of Botany*, 2016, 103(9): 1567-1574.
- [36] Bossdorf O, Richards C L, Pigliucci M. Epigenetics for ecologists. *Ecology Letters*, 2008, 11(2): 106-115.
- [37] Pascual J, Cañal M J, Correia B, Escandon M, Hasbún R, Meijón M, Pinto G, Villedor L. Can epigenetics help forest plants to adapt to climate change? // Alvarez-Venegas R, De la Peña C, Casas-Mollano J A, eds. *Epigenetics in Plants of Agronomic Importance: Fundamentals and Applications*. Cham: Springer, 2014: 125-146.
- [38] Richards C L, Alonso C, Becker C, Bossdorf O, Bucher E, Colomé-Tatché M, Durka W, Engelhardt J, Gaspar B, Gogol-Döring A, Grosse I, Van Gurp T P, Heer K, Kronholm I, Lampei C, Latzel V, Mirouze M, Opgenoorth L, Paun O, Prohaska S J, Rensing S A, Stadler P F, Trucchi E, Ullrich K, Verhoeven K J F. Ecological plant epigenetics: evidence from model and non-model species, and the way forward. *Ecology Letters*, 2017, 20(12): 1576-1590.
- [39] Verhoeven K J F, Van Gurp T P. Transgenerational effects of stress exposure on offspring phenotypes in apomictic dandelion. *PLoS One*, 2012, 7(6): e38605.
- [40] Donelson J M, Salinas S, Munday P L, Shama L N S. Transgenerational plasticity and climate change experiments: Where do we go from here? *Global Change Biology*, 2018, 24(1): 13-34.
- [41] Latzel V, González A P R, Rosenthal J. Epigenetic memory as a basis for intelligent behavior in clonal plants. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1354.
- [42] Verhoeven K J F, vonHoldt B M, Sork V L. Epigenetics in ecology and evolution: what we know and what we need to know. *Molecular Ecology*, 2016, 25(8): 1631-1638.
- [43] Weinhold A. Transgenerational stress-adaption: an opportunity for ecological epigenetics. *Plant Cell Reports*, 2018, 37(1): 3-9.
- [44] Kumar S. Epigenetic memory of stress responses in plants. *Journal of Phytochemistry & Biochemistry*, 2018, 2(1): 1000e102.
- [45] 董鸣, 于飞海, 安树青, 何维明, 梁士楚. 植物克隆性的生态学意义. *植物生态学报*, 2007, 31(4): 549-551.
- [46] Douhovnikoff V, Dodd R S. Epigenetics: a potential mechanism for clonal plant success. *Plant Ecology*, 2015, 216(2): 227-233.
- [47] 张运春, 苏智先, 高贤明. 克隆植物的特性及研究进展. *四川师范学院学报: 自然科学版*, 2001, 22(4): 338-343.
- [48] Paszkowski J, Grossniklaus U. Selected aspects of transgenerational epigenetic inheritance and resetting in plants. *Current Opinion in Plant Biology*,

- 2011, 14(2): 195-203.
- [49] Münzbergová Z, Hadincová V. Transgenerational plasticity as an important mechanism affecting response of clonal species to changing climate. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(14): 5236-5247.
- [50] González A P R, Dumalasová V, Rosenthal J, Skuhrovec J, Latzel V. The role of transgenerational effects in adaptation of clonal offspring of white clover (*Trifolium repens*) to drought and herbivory. *Evolutionary Ecology*, 2017, 31(3): 345-361.
- [51] Ren W B, Hu N N, Hou X Y, Zhang J Z, Guo H Q, Liu Z Y, Kong L Q, Wu Z N, Wang H, Li X L. Long-term overgrazing-induced memory decreases photosynthesis of clonal offspring in a perennial grassland plant. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 419.
- [52] Latzel V, Klimešová J. Year-to-year changes in expression of maternal effects in perennial plants. *Basic and Applied Ecology*, 2010, 11(8): 702-708.
- [53] Louâpre P, Bittebière A K, Clément B, Pierre J S, Mony C. How past and present influence the foraging of clonal plants? *PLoS One*, 2012, 7(6): e38288.
- [54] Padisák J. Seasonal succession of phytoplankton in a large shallow lake (Balaton, Hungary)--A dynamic approach to ecological memory, its possible role and mechanisms. *Journal of Ecology*, 1992, 80(2): 217-230.
- [55] Targulian V O, Goryachkin S V. Soil memory and environmental reconstructions. *Eurasian Soil Science*, 2011, 44(4): 464-465.
- [56] 杨跃军, 孙向阳, 王保平. 森林土壤种子库与天然更新. *应用生态学报*, 2001, 12(2): 304-308.
- [57] 尚占环, 徐鹏彬, 任国华, 龙瑞军. 土壤种子库研究综述——植被系统中的作用及功能. *草业学报*, 2009, 18(2): 175-183.
- [58] 张志权. 土壤种子库. *生态学杂志*, 1996, 15(6): 36-42.
- [59] 于顺利, 蒋高明. 土壤种子库的研究进展及若干研究热点. *植物生态学报*, 2003, 27(4): 552-560.
- [60] 张咏梅, 何静, 潘开文, 陈宏志, 赵云峰. 土壤种子库对原有植被恢复的贡献. *应用与环境生物学报*, 2003, 9(3): 326-332.
- [61] Sun Z Y, Ren H, Schaefer V, Lu H F, Wang J, Li L J, Liu N. Quantifying ecological memory during forest succession: A case study from lower subtropical forest ecosystems in South China. *Ecological Indicators*, 2013, 34: 192-203.
- [62] Rodríguez-Echeverría S, Afonso C, Correia M, Lorenzo P, Roiloa S R. The effect of soil legacy on competition and invasion by *Acacia dealbata* Link. *Plant Ecology*, 2013, 214(9): 1139-1146.
- [63] 安济民, 王举, 黄泓, 王学忠. 中国不同区域土壤湿度与降水相互作用的研究//第31届中国气象学会年会 S5 干旱灾害风险评估与防控. 北京: 中国气象学会, 2014.
- [64] 李若麟, 保鸿燕, 李课臣, 王澄海. 全球土壤湿度的记忆性及其气候效应. *冰川冻土*, 2016, 38(6): 1470-1481.
- [65] Pawlik Ł, Šamonil P. Biomechanical and biochemical effects recorded in the tree root zone - soil memory, historical contingency and soil evolution under trees. *Plant and Soil*, 2018, 426(1/2): 109-134.
- [66] Phillips J D, Marion D A. Pedological memory in forest soil development. *Forest Ecology and Management*, 2004, 188(1/3): 363-380.
- [67] Lapsansky E R, Milroy A M, Andales M J, Vivanco J M. Soil memory as a potential mechanism for encouraging sustainable plant health and productivity. *Current Opinion in Biotechnology*, 2016, 38: 137-142.
- [68] Andrade-Linares D R, Veresoglou S D, Rillig M C. Temperature priming and memory in soil filamentous fungi. *Fungal Ecology*, 2016, 21: 10-15.
- [69] Sterk M, Gort G, De Lange H, Ozinga W, Sanders M, Van Looy K, Van Teeffelen A. Plant trait composition as an indicator for the ecological memory of rehabilitated floodplains. *Basic and Applied Ecology*, 2016, 17(6): 479-488.
- [70] Peterson G D. Contagious disturbance, ecological memory, and the emergence of landscape pattern. *Ecosystems*, 2002, 5(4): 329-338.
- [71] 孙中宇, 任海. 生态记忆及其在生态学中的潜在应用. *应用生态学报*, 2011, 22(3): 549-555.
- [72] Golinski M, Bauch C, Anand M. The effects of endogenous ecological memory on population stability and resilience in a variable environment. *Ecological Modelling*, 2008, 212(3/4): 334-341.
- [73] Schaefer V. Alien invasions, ecological restoration in cities and the loss of ecological memory. *Restoration Ecology*, 2009, 17(2): 171-176.
- [74] Walker B, Gunderson L, Kinzig A, Folke C, Carpenter S, Schultz L. A handful of heuristics and some propositions for understanding resilience in social-ecological systems. *Ecology and Society*, 2006, 11(1): 13.
- [75] Sun Z Y, Ren H, Schaefer V, Guo Q F, Wang J. Using ecological memory as an indicator to monitor the ecological restoration of four forest plantations in subtropical China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2014, 186(12): 8229-8247.
- [76] 孙中宇. 南亚热带森林演替/恢复过程中的生态记忆[D]. 北京: 中国科学院大学, 2013.
- [77] 缪宁, 刘世荣, 史作民, 马姜明, 王晖. 强度干扰后退化森林生态系统中保留木的生态效应研究综述. *生态学报*, 2013, 33(13): 3889-3897.
- [78] Ogle K, Barber J J, Barron-Gafford G A, Bentley L P, Young J M, Huxman T E, Loik M E, Tissue D T. Quantifying ecological memory in plant and ecosystem processes. *Ecology Letters*, 2015, 18(3): 221-235.