

DOI: 10.11766/trxb202106170314

蔡祖聪. 土壤在植物多样性形成中的作用及其研究意义[J]. 土壤学报, 2022, 59(1): 1-9.

CAI Zucong. The Role of Soil in the Formation of Plant Biodiversity and Its Research Significance[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(1): 1-9.

土壤在植物多样性形成中的作用及其研究意义*

蔡祖聪^{1, 2, 3}

(1. 南京师范大学地理科学学院, 南京 210023; 2. 江苏省土壤利用与农业可持续发展工程研究中心, 南京 210023; 3. 江苏省地理信息资源开发与利用协同创新中心, 南京 210023)

摘要: 土壤科学工作者熟知生物作为五大成土因素之一在土壤发生与演化过程中的作用, 但是很少问津土壤在植物起源和演化过程的作用。笔者认为, 陆地植物的起源和演化过程实质上是对其起源土壤环境的适应过程, 土壤对起源植物特性的形成具有“模具效应”。土壤环境的剖面厚度和层次构型、物理、化学和生物学性质多样性形成了起源植物的多样性。由于植物根生长于土壤, 通过根从土壤中吸收营养元素以满足自身生长的需求, 因此, 植物起源土壤对植物特性形成的作用主要体现在植物根型、营养生理和抗逆境生理方面的遗传特性。土壤-植物多样性为不同种类的生物构建了多样化的生境, 在生物多样性的形成和维持中发挥着关键作用。保护土壤环境多样性是保护生物多样性的基础。追溯作物的起源土壤环境及其与植物遗传特性的关系对于作物布局和育种、作物养分管理等均具有极为重要的意义。这一研究需要丰富的土壤学、分子遗传学等多学科的知识。因此, 开展这一领域的研究不仅是对土壤学研究领域的拓展和对土壤资源重要性的再认识, 也是对土壤学与分子遗传学等学科交叉融合的客观要求。

关键词: 土壤; 植物起源; 生物多样性; 模具效应; 学科交叉

中图分类号: S15; Q941 **文献标志码:** A

The Role of Soil in the Formation of Plant Biodiversity and Its Research Significance

CAI Zucong^{1, 2, 3}

(1. School of Geography Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China; 2. Engineering Research Center for Soil Utilization and Agricultural Sustainable Development of Jiangsu Province Nanjing 210023, China; 3. Collaborative Innovation Center for the Development and Utilization of Jiangsu Geographic Information Resources, Nanjing 210023, China)

Abstract: Soil scientists well know the role of biological factor as one of the five major natural factors driving soil formation and evolution, but they rarely ask about the role of soil in the origin and evolution of plants. I believe that the origin and evolution process of land plants is essentially an adaptation process to the soil environment. It means that the soil environment has a “mold effect” on the formation and evolution of the plants. The diversity of soil environments in profile thickness and layer configuration, physical, chemical and biological properties provides a basis of the formation of the plant diversity. Since plant

* 国家自然科学基金重大项目课题 (42090065) 资助 Supported by the Major Program of the National Natural Science Foundation of China (No. 42090065)

作者简介: 蔡祖聪 (1958—), 男, 浙江余姚人, 教授, 主要从事土壤氮素循环和退化土壤修复研究。E-mail: zccai@njnu.edu.cn

收稿日期: 2021-06-17; 收到修改稿日期: 2021-07-16; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2021-09-15

roots grow in the soil, by absorbing nutrients from the soil to meet their growth demands, the role of soil environment on the formation of plant characteristics is mainly reflected in the genetic characteristics of plant root phenotype, nutritional physiology and resistant physiology to the stress of soil environments. Soil-plant diversity builds diverse habitats for different types of organisms and plays a key role in the formation and maintenance of biodiversity. Protecting the diversity of soil environment is crucial for biodiversity protection, and the key is to protect the heterogeneity of soil environment. In order to enhance crop yields, the cultivation processes of cropland soils are, in essence, the homogenization processes of soil properties, hence, it is not conducive to biodiversity protection. It is of great significance to trace the soil environment in which crops originate, understand the crop genetic characteristics formed by the originated soil environment for the crop allocation, breeding, and crop nutrient management, and so on. However, the research requires not only rich knowledge in soil science, but also rich knowledge in other disciplines, particularly in molecular genetics. Therefore, conducting research in the field will expand research fields of soil science, re-understand the importance of soil resources, and promote the cross-integration of soil science and other disciplines.

Key words: Soil; Plant origin; Biodiversity; Mould effect; Discipline integration

生物是五大成土因素之一，在土壤的发生和演化过程中发挥着重要作用，主要表现为植物根系生长对岩石的挤压作用导致岩石破碎，促进风化；植物和微生物分泌有机酸和有机络合物等溶解岩石和矿物，释放生物有效态营养元素；光合作用积累有机物质，将营养元素从无机态转化为有机态，促进团聚体的形成，提高土壤生产力；保护土壤，免受风、水的侵蚀等。现代航天技术让我们直观地感知到在尚未发现生命的月球和火星表面覆盖着一层疏松物质，被称之为月壤^[1]和火星土壤^[2]。由此可以推测，在生命出现于地球之前，地球陆地表面也应该同样覆盖着一层疏松物质，这一层疏松物质也可以广义地看作是土壤。

植物多样性是指地球上的植物及其与其他生物、环境所形成的所有形式、层次、组合的多样化，包括物种多样性、生境多样性、营养方式多样性、生命周期多样性和遗传多样性。一般认为，陆生植物起源于海洋中的藻类，它们首先进入河流、湖泊等淡水区域，然后登陆，通过长时间的演化形成种类繁多的乔木、灌木和草本植物^[3]。植物起源和分类学家从植物及其器官的形状或遗传基因分析植物起源的时期、种类之间的相互联系和谱系^[4]，但他们较少关注驱使海洋藻类登陆土壤后植物物种分化的作用力。土壤学家关注生物（包括植物）对土壤发生和演化的作用，但极少问津土壤在植物多样性形成中的作用。本文将第一代植物种及基因型生长的土壤称为植物起源土壤。由于相对于生物，土壤是环境，所以也称为起源土壤环境；植物起源后扩散至另一区域，适应或通过演化适应者在新土壤环

境生长，不适应者则被淘汰，本文将这一过程称为土壤选择。逻辑地分析，海洋藻类登陆后必须适应当地的光照、温度、水分和土壤环境等方能继续生长，进而演化成为陆生植物。光照、气温和水分等是植物起源的前提条件。为适应多种多样的土壤环境，海洋藻类演化而成的植物也必然是多种多样的，因而形成了植物的多样性。由此可见，土壤多样性是形成植物多样性的关键驱动力，至少是关键驱动力之一，起源土壤环境的属性深刻地烙印在植物的遗传物质中。本文探讨土壤环境对陆生植物种类多样性形成的作用及其研究植物起源土壤环境的理论和现实意义。

1 土壤环境多样性形成植物种类多样性

为了土壤分类的需要，土壤学家将足以代表某一种土壤大部分特征的最小土体单元称为土壤单体，英文为 Pedon^[5]。这是虚拟的最小土体单元，在土壤中并不真实存在。土壤科学工作者也研究土壤多样性，但那是以土壤分类单元为个体的多样性研究^[6]。事实上，地球上不存在完全相同的二个土粒，更遑论完全相同的二个土体单元。土壤的多样性，或者称为异质性，表现在分布的广泛性、剖面厚度和土体构型的多样性、物理、化学和生物学特性的多样性等等方面。

土壤被称为地球的皮肤，几乎完全覆盖地球的整个陆地表面，从炎热的赤道到寒冷的苔原；从低于海平面的凹陷盆地到称为第三极的青藏高原；从

间歇淹水的低洼湿地到干旱的沙漠化地区；从平原到丘陵山地等。土壤空间分布的广泛性为适应各种气候环境的植物起源提供了生长空间。在土壤学中，其属性与所处气候特征相一致的土壤称之为地带性土壤，它们的属性在很大程度上可以反映该类土壤分布空间的气候特性。气候对生物的影响至少有一部分是通过影响土壤属性而实现的。即使是其属性与所处气候特征不一致的非地带性土壤，也受其分布空间气候的影响，在某种程度上也能反映其分布空间的气候对生物的影响。

土壤的剖面，厚度从不足毫米到超过百米，从均一的单一层次到界线分明的多个层次。直接在岩石上发育形成的初始土壤，可能完全由藻类残体及其腐解产物组成，厚度不足毫米；在沉积物上发育的土壤，多次沉积，厚度可达百米以上。土壤形成过程中，有机物质的积累和土壤物质的淋溶淀积，分化出厚度、颜色、物质组成和坚实度等大相迥异的土壤层次。由特定成土因素组合驱动的每一成土过程形成其特有的土壤发育层次，在土壤系统分类中被用于诊断土壤类型^[7]。土壤剖面的厚度及其立体构型的多样性为植物形成不同的根系形态提供了无穷的空间。

土壤的矿物颗粒从厘米级的砾石到纳米级的黏土矿物。即使排除砾石，土壤颗粒按其粒径还被划分成砂粒、粉砂粒和黏粒，三者构成无穷的组合。在自然状态下，土壤颗粒在表面作用力和有机、无机胶结物质的作用下，相互结合，形成大小和形状不一的团聚体。团聚体内部和团聚体之间留下孔径和连贯性不一的孔隙。有机质丰富、结构性好的土壤容重可以小于水的密度；土壤颗粒之间紧密结合，只留下少量的孔隙，容重可以增加至水密度的近 1 倍。疏松的土壤可以让植物根系轻松地伸展，坚实的土壤则可完全阻止根系的进入。植物从土壤中吸取水分，而土壤的水分可以从完全饱和、间歇淹水至几乎是完全干燥的状态。在土壤剖面中，不同的层次水分含量可能相差很大，一些土壤表层干燥，但下层有较高的水分含量；有些土壤则相反，表层有较高的水分，但下层干燥。虽然在区域尺度上土壤水分受制于大气的干燥度，但在景观尺度上，土壤水分状况有可能完全不同于区域尺度大气干燥度决定的水分状况。土壤物理性质无穷无尽的变化为多样化植物种及基因型的起源提供了足够的物

质基础。

多样的土壤化学特性可能对起源植物物种及基因型分化发挥关键作用。组成土壤的元素多达 70 余种，在宏观上完全可以满足各种植物的需要。但是，由于成土母质和成土过程不同，同一元素在不同土壤中的含量差异巨大。我国土壤元素背景值调查结果表明，绝大部分元素在不同土壤中的含量可相差 3~4 个数量级^[8]。土壤的酸碱性不仅影响土壤中元素对植物的有效性，而且直接影响植物的生理、生化过程。自然土壤的酸碱性可以从 pH<4.5 的极酸性到 pH>9.5 的极碱性。自然状态下还存在大量不利于一般植物生长的逆境土壤，如高度盐化的盐土、极酸性的酸性硫酸盐土、以硫酸钙为主要成分的石膏土壤、重金属元素高背景值土壤等。

如果最先从海洋登陆的是藻类^[3]，那么可以合理地推断，在植物出现之前土壤中已经有了微生物。虽然至今对土壤微生物多样性及其起源的驱动力仍不十分清楚，但从它们在土壤物质循环及其植物健康中的作用可以推断^[9]，土壤微生物很可能对植物起源和物种分化发挥了重要作用。这是一个有待深入研究的领域。

植物在土壤中起源并完成生命周期繁育后代必须满足一个先决条件下，即适应起源土壤环境，并从土壤中获取满足自身生长所需要的水分和营养元素，否则植物不可能生长和繁衍，因而也不可能留存至今。因此，植物只能按土壤环境限定的方向起源，起源土壤环境对起源植物具有类似于模具的作用，可以称为“模具效应”。由于土壤环境对植物起源的“模具效应”，海藻登陆后，因土壤环境不同而分化出不同种及基因型的植物，形成植物多样性。陆地表面真正不长任何植物的不毛之地微乎其微，绝大部分土壤类型，即便是极为严酷的逆境土壤，也有植物生长。由此说明，植物对起源土壤环境具有很强的适应性。

在自然状态下，可以观察到适宜于多种植物生长的土壤环境，此类土壤中植物种类多样性高，而存在植物生长障碍的逆境土壤环境中，植物种类较少，甚至只有单一类型的植物生长。这种现象的出现有两条可能的途径：一是在适宜多种植物生长的土壤环境中，对植物生长和繁衍的障碍因素少，因而多种植物直接在此类土壤上起源；而存在生长障碍因素的逆境土壤中，只有发育出适应生长障碍因

素的植物方能生长和繁衍,因而起源的植物种类较少。二是起源于不同土壤环境的不同种及基因型的植物扩散至同一土壤环境而形成多种植物共生的模式。植物扩散似乎是一种普遍的现象^[10]。当起源于不同土壤环境的植物扩散至适合其生长和繁衍的土壤环境时,它们可以在该类土壤上生长繁衍,从而在该土壤上出现了多种植物;但当它们扩散至逆境土壤环境时,只有能够演化出适应逆境土壤环境的植物方能生长和繁衍,因而逆境土壤环境中的植物物种较少,甚至只有单一植物物种。所以,土壤环境对植物起源和扩散都起着重要作用。

生物因素在土壤起源和演化中的作用说明,起源植物对于土壤环境这一“模具”不是完全被动地适应,而是对“模具”进行了一定的“修饰”。植物起源与土壤演化应该是一个互动过程,起源植物在修饰“土壤模具”的过程中,不断形成自身对土壤环境的适应机制。土壤-植物相互作用对于逆境土壤环境的植物起源可能具有特别重要的意义。一些逆境土壤的植物生长障碍因子形成过程是生物和气候等因素共同作用下,逐渐强化的过程。例如,强酸性的灰化土,其强酸性的灰化层并非来自于成土母质,而是灰化层中的钙镁等盐基离子和铁铝与植物提供的有机酸螯合淋洗,逐渐发育而成^[11]。再如,对大部分植物有毒的重金属元素富集,富含重金属元素的矿物对植物不一定具有毒性。由于矿物的物理和生物风化,重金属元素不断从矿物中释放,才成为对大部分植物有毒的形态,并逐渐积累在土壤中,形成不适宜于大部分植物生长的土壤。所以,很多逆境土壤环境的障碍因子是在植物的参与下逐渐形成和强化的,这是一个非常缓慢的过程,为起源于逆境土壤环境的植物演化出逆境因子适应机制提供了充分的时间。

2 起源土壤决定的植物根型及生理特性

土壤是植物根系生长的基质,为植物提供水分和养分,因此,土壤环境对起源植物遗传特性的影响主要也表现在植物的根系类型、元素化学计量关系、营养元素获取途径和抗逆生理等方面。

2.1 土壤剖面构型与起源植物根型

可以合理地推测,土壤剖面厚度、土体构型及

其水分和有效养分的空间分布对植物根型的形成发挥关键性作用。主根发达的乔木不可能起源于土层浅薄或在剖面亚表层即有坚硬土层出现的土壤中,而只能出现于土层深厚的土壤中或主根可以向下伸展的土壤中。无主根的植物则更有可能起源于土层浅薄的土壤环境。在干燥土壤环境起源的植物,为了获取满足生长需要的水分,在地上部分发育出可减少水分蒸发的结构的同时,在地下发育出相对庞大的根系,以尽可能地多吸收水分,开源与节流并举以满足对水分的需求,因而根冠比通常大于在水分充足的土壤环境中起源的植物。

2.2 土壤元素含量与起源植物元素化学计量关系

生态化学计量学的研究发现,同一种及其基因型植物,即使环境或养分供应发生变化,其养分元素组成相对稳定,植物的这种能力称为内稳性^[12]。但是,不同种或不同基因型的植物,元素组成可以有很大的差异,尤其是在老叶、凋落物等失去活性的组织器官中,不同植物种或基因型之间元素含量及其化学计量比的差异更大。生态学家们认识到植物元素组成的内稳性是在长期的进化过程中,生物自身适应环境变化的结果^[13]。显然,植物起源土壤中植物有效性元素含量及计量关系对于植物形成特定元素化学计量关系具有最为关键的作用。对大量测定数据的统计分析表明,植物根和叶中 N:P 比值随着纬度的升高而下降,这是由于低纬度地区土壤中有效磷的含量较低,从而使低纬度地区土壤起源的植物,其 N:P 比大于高纬度地区土壤起源的植物 N:P 比^[13]。据此可以推测,植物起源土壤元素含量化学计量关系是决定其元素含量化学计量关系的主要因素。

但是,必须注意到,土壤中元素并不都以植物有效态存在,土壤元素全量化学计量关系并不能直接反映对植物有效部分的化学计量关系。再则,土壤中元素对植物的有效部分因植物种类而异,因此,植物元素含量的化学计量比与土壤元素全量化学计量比并不存在直接的关系。这些因素掩盖了土壤对起源植物形成元素化学计量关系的基础性作用。

2.3 土壤营养元素供应水平和分布与植物必需元素获取途径

毫无疑问,土壤中有效态元素供应水平并非植物营养元素含量及其化学计量关系的唯一决定因

素，植物生命活动的内在需求也是决定其必需元素含量及其化学计量关系的重要因素。当土壤中必需营养元素有效态含量不能满足植物生长的内在需要时，植物演化出了从土壤中获取必需营养元素的各种适应机制，以提高从土壤中获取营养元素的效率。例如，Liu 等^[14]研究表明，水稻品种对氮的利用效率与其起源土壤的供氮水平有关，起源土壤的氮含量越低，水稻品种的氮利用效率越高；反之，起源土壤的氮含量越高，水稻品种的氮利用效率越低。植物主要通过以下途径以满足自身对营养元素的需求。

1) 改变根际环境，活化营养元素。植物改变根际环境的方式很多，最常见的是根分泌物改变根际环境^[15-16]，如根系分泌质子或氢氧根离子，降低或提高根际土壤 pH。分泌质子酸化土壤，则可溶解碳酸盐矿物，提高铁、铜、锌等营养元素的活性；分泌氢氧根提高土壤 pH，则可提高磷、镁、钙、钼等营养元素的有效性。植物根系分泌的有机络合剂与营养元素络合也可以提高一部分营养元素的植物有效性。对于另一部分以无机态存在时更有利于植物吸收的营养元素，植物通过为土壤微生物提供碳源和能源，激活土壤微生物分解土壤有机质，将营养元素由有机结合态转化成为植物可吸收的无机态以供植物吸收，等等。

2) 与微生物互作，获取营养元素^[17-18]。形成土壤的各种矿物基本不含氮，土壤演化过程中随土壤有机质的积累，植物必需的氮素随之以有机态逐渐积累在土壤中。自然状态下土壤氮素供应是大部分植物生长的限制因素。豆科植物为了获取氮素，与固氮菌互作，形成根瘤，由植物向固氮菌供应光合产物作为其生长的碳源和能源；由固氮菌将大气 N₂ 还原为氨，供自身和植物生长需要。当土壤供磷不足时，一些植物可与具有解磷功能的内生菌结盟，获取土壤中难以利用的含磷矿物中的磷；当土壤供钾不足时，一些植物与具有解钾功能的内生菌结盟，获取土壤中难以利用的含钾矿物中的钾。内生菌丝的生长则扩大了吸收土壤中养分的范围，从而增加养分的吸收量。一个非常有意思、且值得注意的普遍现象是，当土壤氮、磷、钾等养分供应充足时，这种互作关系即终止。例如，Rousk 和 Michelsen^[19]的研究表明，重复供氮，与苔鲜关联的生物固氮受到抑制，重复、高量 (N 320 kg·hm⁻²·a⁻¹) 供氮则可

完全抑制固氮作用。这说明，植物具有自我调节机制，互作关系作为植物适应机制之一，只在土壤养分元素供应不足时发挥作用。

3) 主动出击，定向生长。众所周知，植物具有趋光性、趋水性和趋肥性。可以设想，若太阳辐射、土壤水分和养分均匀分布，且供应充足，植物就没有趋光、趋水和趋肥的必要。由于太阳辐射、土壤水分和养分的空间不均匀分布，且供应不充分，植物为了满足自身生长和繁衍的需要，不得不演化出趋光、趋水和趋肥的本能。

2.4 逆境土壤环境的适应机制

因各种极端的成土条件，地球表面发育了一些不适宜大多数植物生长的土壤，称为逆境土壤，例如，湿热和湿冷气候条件下发育的强酸性土壤，干旱、半干旱区发育的强碱性土壤、高度盐化土壤、富含石膏的石膏土等，以重金属矿物为主要成土母质发育而成的含大量重金属元素的土壤等。但是，起源于这类土壤上的植物则可生长，它们发育出了相应的适应机制，并将这些机制保留在遗传物质中，遗传给下一代。从基因水平上研究植物对逆境土壤的适应机制是当前的研究热点^[20]，其研究成果将极大地促进对逆境土壤起源植物的利用和作物的遗传育种。例如，研究表明，耐盐作物含有相应的耐盐基因^[21]，对砷具有超积累作用的蜈蚣草至少有 3 个基因与其对砷的超积累有关，分别为磷酸盐转运基因 *PvPht1*；3、As(V) 还原基因 *PvACR2* 和 As(III) 转运基因 *PvACR3*^[22]。等等。

由于起源土壤环境对植物的遗传特性产生了深刻的影响，起源于逆境土壤和非逆境土壤的同一种植物，它们对逆境土壤的适应能力具有根本性的差异。起源于逆境土壤的植物通常可以在非逆境土壤中生长，相反起源于非逆境土壤的同一种植物由于不具有抗逆境土壤的遗传特性，通常很难在逆境土壤正常生长，甚至死亡。例如，研究表明，起源于富含镍的蛇纹岩土壤中的拟南芥，可以在由非蛇纹岩母质发育的土壤中生长期，但是起源于由非蛇纹岩母质发育土壤的拟南芥则不能很好地在由蛇纹岩母质发育的土壤中生长期^[23]。另一方面，起源于同类逆境土壤环境中的植物，可以发育出不同的抗逆境机制。例如，不同的植物物种表现出不同的抗酸性土壤铝毒的基因表达模式^[24]。

3 研究植物起源土壤环境与遗传特性关系的理论和实践意义

明确起源土壤环境塑造的植物遗传特性,尤其是植物元素化学计量关系、营养生理和抗逆境生理,就有可能从植物的遗传特性追溯植物起源的土壤环境,从而为生物多样性保护、作物选择和育种、作物养分管理提供科学指导。

3.1 保护生物多样性

随着人类环境意识的不断增强,保护生物多样性已经逐渐成为人类的共识。但是,保护土壤多样性对保护生物多样性的意义仍然未被人们所认识和重视。为此,2020年德国联邦环境署土壤保护委员会(Soil Protection Commission at the Federal Environment Agency)、德国土壤学会(German Soil Science Society)等8家单位联合发表了“土壤与生物多样性——政治要求”的政治声明(Political Statement: Soil and Biodiversity—Demand on Politics)^[25],呼吁保护土壤,以保护生物多样性。

1) 保护土壤环境多样性是保护生物多样性的基础。植物起源的土壤环境塑造植物的遗传特性,土壤与植物共同构建土壤微生物和土壤动物的生境,土壤、植物、土壤微生物和土壤动物共同构建陆上动物生境^[26]。由此可见,土壤多样性不仅仅是植物物种多样性和生境多样性的基础,也是整个陆地生物多样性的基础。德国8家单位的政治声明则更认为土壤多样性创造(creates)生物多样性^[25]。因此,保护生物多样性首先必须保护生物多样性的基础——土壤多样性。

2) 保护土壤多样性的核心是保护土壤的异质性。随着工业化、城市化和交通道路的快速发展,被硬化而失去植物生长功能的土壤面积不断增加,因而减少了植物的生存空间,不利于生物多样性的保护。然而,土壤的同质化对生物多样性的破坏作用更大。土壤多样性表现在土壤分布空间、土体构型、理化和生物性质的多样性,土壤改良过程在很大程度上是按照人类意愿将土壤同质化的过程,即减少土壤多样性的过程。将自然植被改变为农业用地,虽然未改变土壤的植物生长功能,但是改良土壤,消除作物生长的障碍因素以满足作物生长的需要,实质上是土壤同质化的过程,因而不利于生物

多样性的保护。由于农业利用的历史更悠久,范围更广泛,所以,它对生物多样性的危害更大。保护生物多样性必须有节制地发展农业生产,保持土壤环境的多样性,即最大限度地保持土壤的异质性。

3) 保护逆境土壤对于保护生物多样性具有特殊的意义。因为逆境土壤不利于大多数植物(作物)的生长,所以经常被列入改良之列。适合于逆境土壤的植物一般也能在非逆境土壤中生长^[23],但是,在非逆境土壤中它们通常难以与其他植物竞争养分、水分、阳光等而不能获得足够的生存空间。例如,研究表明,适应缺氮、缺磷或缺钾土壤的杂草,在缺氮、缺磷、缺钾土壤中成为优势种,但在氮、磷、钾供应充分且平衡的土壤中,其占比大幅度下降,甚至完全消失^[27]。所以,为了保护起源于逆境土壤环境的植物,必须保留其生长的逆境土壤环境具有足够的面积。

3.2 指导作物布局和养分管理

作物布局是丰富农产品种类,提高作物产量、品质和经济效益的基础。小到家庭农场,大到国家均需要进行作物布局。选择种植的作物时必须考虑作物对种植区域气候和土壤的适应性,但往往由于对拟种植区域土壤异质性的认识不足,而不能获得预期的产量效果。认识植物起源土壤环境对其遗传特性的塑造作用,则可以更好地理解“土宜”对名优特作物和“道地”对中药材保持其品质的重要性。

在相同的气候环境下,由于地形、成土母质、成土时间等的差异,土壤属性可以有很大的差别,其中,平原和山地土壤的pH差异是最为常见的现象。土壤pH影响一系列土壤化学和生物学过程。以氮转化过程为例,酸性土壤中硝化作用受到抑制,土壤无机氮以铵态氮为主;中性和碱性土壤中,硝化作用强烈,无机氮以硝态氮为主。植物营养学家们很早就认识到,起源于铵态氮为主土壤的植物喜好吸收铵态氮,起源于硝态氮为主土壤的植物喜好吸收硝态氮^[28-29]。作物对无机氮形态的喜好与土壤无机氮主要形态契合是提高作物产量和氮肥利用率、减少氮素损失的基础^[30]。违背作物喜好,将喜铵作物种植于硝态氮为主的土壤,或将喜硝作物种植于铵态氮为主的土壤,均不利于其生长,甚至可能绝产^[31]。

同一种植物起源于不同土壤环境,它们适应和

利用土壤养分、水分的遗传特性不同，因而适应于不同的土壤环境。例如，前文提到的起源于蛇纹岩发育土壤的拟南芥可以在非蛇纹岩发育的土壤中成长，但起源于非蛇纹岩发育土壤的拟南芥则不能在蛇纹岩发育的土壤中成长^[23]。水稻起源于湿地，土壤以铵态氮为主，因而喜铵。同一水稻品种种植于 pH 不同的土壤，对氮的利用率随土壤 pH 提高，硝化作用强度增大而下降，氮的损失率则随之提高^[32]。利用水稻的多起源性^[14]，将起源于中性和碱性湿地土壤的水稻品种种植于中性和碱性水稻土，将起源于酸性湿地土壤的水稻品种种植于酸性土壤，可能获得较高的氮利用率和较低的氮损失率。毫无疑问，氮不可能是特例，植物起源土壤养分元素贮存形态必然影响植物对这些元素的吸收模式。

在认识作物起源土壤环境特性的基础上进行养分管理可以起到事半功倍的作用。以氮素管理为例，施用硝化抑制剂减少 N_2O 排放和硝态氮淋溶损失，这已经成为共识^[33]。但是，施用硝化抑制的作物产量效应则不然。Hu 等^[34]收集分析在德国进行的硝化抑制剂试验结果，发现施用硝化抑制剂对德国的作物产量无显著影响。但是在一些试验中，施用硝化抑制剂有很好的作物增产效果^[35]。显然，从作物起源土壤无机氮主要存在形态塑造的作物无机氮形态喜好的角度审视，很容易理解这种矛盾结果。对于喜硝作物，如果土壤的硝化能力又不是特别强，施用硝化抑制剂，无机氮长时间以铵态氮存在，显然不利于作物对氮素的吸收，因而不利于提高氮肥利用率和作物产量。相反，对于喜铵作物，如果土壤的硝化能力很强，施用硝化抑制剂，延长无机氮以铵态氮存在的时间，有利于作物对氮素的吸收，因而可能取得较好的产量效果^[31]。不考虑作物喜好的氮形态及其土壤的硝化能力，而施用硝化抑制剂则很可能达不到减少负面环境效应和提高作物产量的共赢效果。推而广之，作物种植的土壤环境与其起源土壤环境高度一致更有可能实现养分元素的高效利用，反之则否。

3.3 提高对作物生理功能有机联系的认识

土壤性质的相互联系必然要求适应土壤环境的植物生理功能也存在有机联系。例如酸性土壤不仅表现在硝化作用弱，还表现在钙镁等盐基离子不足，磷的有效性低，有铝毒等问题；中性和碱性土壤则

相反，不仅 pH 高，硝化作用强，而且钙镁等盐基离子丰富。湿地土壤与氧气缺乏，氧化还原电位低，土壤还原性物质含量高，氧化性物质含量低等一系列性质相联系。碱性土壤与结构差相联系。等等。植物对起源土壤环境的适应不只是对土壤其中某一特性的适应，而应是对土壤环境的整体适应，因此，其生理功能和支配其生理功能的遗传特性也必然存在着相互联系。在酸性土壤起源的植物，不仅喜铵，而且耐铝毒，适应低钙、镁等盐基离子环境。研究发现，将喜硝的作物移植到酸性土壤，即使供给硝态氮，其生长状况也难以达到在中性或碱性土壤中生长时的状况，反之亦然^[31]。植物耐铝毒的能力与供应的氮形态有关，供应铵态氮提高植物耐铝性，而供应硝态氮削弱植物的耐铝性^[36]。

认识起源土壤环境塑造的植物生理功能的有机联系对于改善作物产量、品质和抗逆性等新方法和新技术的应用具有很强的指导作用。基因编辑是通过敲除或导入特定基因，改变作物养分吸收和利用能力，提高作物产量，改善作物品质，提高作物抗逆性等的分子育种方法，已经成为当前重要的育种手段^[37]。但是，通过编辑基因而改变单一生理功能，其效果有可能因未改变整体生理功能而受到限制，甚至有可能影响整体生理功能的发挥。当土壤养分供应不足时，植物与土壤微生物互动，以获取生长和繁衍所需的营养元素；但植物同时具备在土壤养分供应充分时解除互作关系的功能^[19]，互作只能满足植物低水平生长的需求。所以，简单地接种与植物互作的土壤微生物，促进对某一元素的吸收，其结果或者难以形成互作关系，或者可以形成互作关系，提高植物获取养分的能力，但只能满足低水平需要，难以获得较高的产量。

研究起源土壤环境对于植物物种多样性形成的驱动作用和起源土壤环境塑造的植物生理和遗传特性，将有助于重新认识土壤的多功能性，并将在生物多样性保护、作物布局和育种，养分管理等领域发挥重要作用。开展这一领域的研究，不仅需要丰富的土壤学知识，而且需要植物分类等多学科的知识，尤其是分子遗传学知识。因此，关注和研究土壤多样性对植物种类多样性的驱动作用和起源土壤环境与植物遗传特性的关系还将极大地推进土壤学与植物分类学、分子遗传学等的多学科的交叉与融合。

参考文献 (References)

- [1] Li X Y, Li Y, Tang H, et al. A review of environmental processes on lunar surface[J]. *Bulletin of Mineralogy, Petrology and Geochemistry*, 2019, 38 (3): 443—458. [李雄耀, 李阳, 唐红, 等. 月面环境过程研究评述[J]. *矿物岩石地球化学通报*, 2019, 38 (3): 443—458.]
- [2] Liu H S, Wang J, Zhao J N, et al. Research progress of typical Martian soil simulants[J]. *Manned Spaceflight*, 2020, 26 (3): 389—402. [刘汉生, 王江, 赵健楠, 等. 典型模拟火星土壤研究进展[J]. *载人航天*, 2020, 26 (3): 389—402.]
- [3] Becker B, Marin B. Streptophyte algae and the origin of embryophytes[J]. *Annals of Botany*, 2009, 103 (7): 999—1004.
- [4] Su D Y, Yang L X, Shi X A, et al. Large-Scale Phylogenomic Analyses Reveal the Monophyly of Bryophytes and Neoproterozoic Origin of Land Plants[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2021, 38: 3332—3344.
- [5] Naumova N B, Belanov I P, Alikina T Y, et al. Undisturbed soil pedon under birch forest : Characterization of microbiome in genetic horizons[J]. *Soil Systems*, 2021, 5 (1): 14.
- [6] Sun Y C, Zhang X L, Chen J, et al. Pedodiversity: its concept, methodology and research practice[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2005, 36 (6): 954—958. [孙燕瓷, 张学雷, 陈杰, 等. 土壤多样性的概念、方法与研究进展[J]. *土壤通报*, 2005, 36 (6): 954—958.]
- [7] Gong Z T. *Chinese Soil Taxonomy*[M]. Beijing: Science Press, 2003. [龚子同. *中国土壤系统分类*[M]. 北京: 科学出版社, 2003.]
- [8] Wei F S, Yang G Z, Jiang D Z, et al. Basic statistics and characteristics of background contents of soil elements in China[J]. *Environmental Monitoring in China*, 1991, 7 (1): 1—6. [魏复盛, 杨国治, 蒋德珍, 等. 中国土壤元素背景值基本统计量及其特征[J]. *中国环境监测*, 1991, 7 (1): 1—6.]
- [9] Nazli F, Seher N U, Yahya M, et al. Soil Microbes and Plant Health//Haq I U, Ljaz S. *Plant disease management strategies for sustainable agriculture through traditional and modern approaches*[M]. Springer, 2020: 111—135.
- [10] Spengler R N, Petraglia M, Roberts P, et al. Exaptation traits for megafaunal mutualisms as a factor in plant domestication[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 649394.
- [11] Zhao Q G. Podzolic soils in China[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 1990, 27 (3): 318—324. [赵其国. 中国的灰化土[J]. *土壤学报*, 1990, 27 (3): 318—324.]
- [12] Sterner R W, Elser J J. *Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*[M]. Princeton: Princeton University Press, 2002
- [13] Tian D, Yan Z B, Fang J Y. *Plant stoichiometry: A research frontier in ecology*[J]. *Chinese Journal of Nature*, 2018, 40 (4): 235—241. [田地, 严正兵, 方精云. *植物化学计量学: 一个方兴未艾的生态学研究方向*[J]. *自然杂志*, 2018, 40 (4): 235—241.]
- [14] Liu Y Q, Wang H R, Jiang Z M, et al. Genomic basis of geographical adaptation to soil nitrogen in rice[J]. *Nature*, 2021, 590 (7847): 600—605.
- [15] Canto C D, Simonin M, King E, et al. An extended root phenotype: The rhizosphere, its formation and impacts on plant fitness[J]. *Plant Journal*, 2020, 103: 951—964.
- [16] Li J J, Fan M C, Shangguan Z P. Research advances in the main ecological functions of root exudates[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2020, 55 (6): 788—796. [李佳佳, 樊妙春, 上官周平. 植物根系分泌物主要生态功能研究进展[J]. *植物学报*, 2020, 55 (6): 788—796.]
- [17] Trivedi P, Leach J E, Tringe S G, et al. Plant-microbiome interactions: From community assembly to plant health[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18: 607—621.
- [18] Zeilinger S, Gupta V K, Dahms T E S, et al. Friends or foes? Emerging insights from fungal interactions with plants[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2016, 40: 182—207.
- [19] Rousk K, Michelsen A. The sensitivity of moss-associated nitrogen fixation towards repeated nitrogen input[J]. *PLoS One*, 2016, 11 (1): e0146655.
- [20] Kosakivska I V, Babenko L M, Romanenko K O, et al. Molecular mechanisms of plant adaptive responses to heavy metals stress[J]. *Cell Biology International*, 2021, 45 (2): 258—272.
- [21] Chen M, Yang Z, Liu J, et al. Adaptation mechanism of salt excluders under saline conditions and its applications[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19 (11): 3668.
- [22] Wei S J, Kohda Y H T, Inoue C, et al. Expression of *PvPhl1*; 3, *PvACR2* and *PvACR3* during arsenic processing in root of *Pteris vittata*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2021, 182: 104312.
- [23] Konečná V, Yant L, Kolář F. The evolutionary genomics of serpentine adaptation[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 574616.
- [24] Riaz M, Yan L, Wu X W, et al. Mechanisms of organic acids and boron induced tolerance of aluminum toxicity: A review[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 165: 25—35.
- [25] Mathews J, Glante F, Berger M, et al. Political statement: Soil and biodiversity--Demands on politics[J]. *Soil Organisms*, 2020, 92: 95—98
- [26] Khaziev F K. Soil and biodiversity[J]. *Russian Journal of Ecology*, 2011, 42 (3): 199—204.
- [27] Yin L C, Cai Z C, Zhong W H. Changes in weed composition of winter wheat crops due to long-term fertilization[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*,

- 2005, 107 (2/3): 181—186.
- [28] Gigon A, Rorison I H. The response of some ecologically distinct plant species to nitrate- and to ammonium-nitrogen[J]. *Journal of Ecology*, 1972, 60(1): 93—102.
- [29] Falkengren-Grerup U , Lakkenborg-Kristensen H. Importance of ammonium and nitrate to the performance of herb-layer species from deciduous forests in Southern Sweden[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1994, 34 (1): 31—38.
- [30] Cheng Y, Zhang J B, Cai Z C. Key role of matching of crop-specific N preference, soil N transformation and climate conditions in soil N nutrient management[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2019, 56 (3): 507—515. [程谊, 张金波, 蔡祖聪. 气候-土壤-作物之间氮形态契合在氮肥管理中的关键作用[J]. *土壤学报*, 2019, 56 (3): 507—515.]
- [31] Zhang J B, Wang J, Müller C, et al. Ecological and practical significances of crop species preferential N uptake matching with soil N dynamics[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 103: 63—70.
- [32] Yang Y J, Meng T Z, Qian X Q, et al. Evidence for nitrification ability controlling nitrogen use efficiency and N losses via denitrification in paddy soils[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, 53 (3): 349—356.
- [33] Akiyama H, Yan X Y, Yagi K. Evaluation of effectiveness of enhanced-efficiency fertilizers as mitigation options for N₂O and NO emissions from agricultural soils: Meta-analysis[J]. *Global Change Biology*, 2010, 16(6): 1837—1846.
- [34] Hu Y, Schraml M, von Tucher S, et al. Influence of nitrification inhibitors on yields of arable crops: A meta-analysis of recent studies in Germany[J]. *International Journal of Plant Production*, 2014, 8: 33—50
- [35] Rose T J, Wood R H, Rose M T, et al. A re-evaluation of the agronomic effectiveness of the nitrification inhibitors DCD and DMPP and the urease inhibitor NBPT[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2018, 252: 69—73.
- [36] Zhao X Q, Shen R F. Aluminum-nitrogen interactions in the soil-plant system[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 807.
- [37] Xia X H, Cheng X H, Li R, et al. Advances in application of genome editing in tomato and recent development of genome editing technology[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134 (9): 2727—2747.

(责任编辑：卢 萍)