

土壤生态学研究前沿

朱永官^{1,2,3}, 陈保冬^{1,3}, 付伟^{1,3}

1. 中国科学院生态环境研究中心, 城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

2. 中国科学院城市环境研究所, 厦门 361021

3. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要 土壤生态学以土壤生态系统为研究对象, 主要探讨土壤生物多样性及其生态功能, 以及土壤生物与环境之间的相互作用。综述了土壤生态学的主要研究方向与研究内容, 介绍了当下大尺度土壤微生物地理分布格局研究、土壤生物互作与土壤食物网、土壤生物组与土壤健康和新型土壤污染等研究领域的前沿热点, 并对未来研究方向进行了展望。土壤生态学研究有助于客观认识和科学利用土壤生物资源, 为应对环境和气候变化、恢复退化生态系统、促进土地资源的可持续利用提供科技支撑。

关键词 土壤生态系统; 土壤生物; 生态功能; 生物多样性; 环境变化

1 土壤生态学的概念、内涵与研究意义

土壤圈是联系大气圈、岩石圈、水圈和生物圈的纽带, 是维系陆地生态系统功能和服务的基础。土壤中的生物类群复杂多样, 数量庞大, 不同的土壤生物类群相互作用形成复杂的营养级和食物网关系, 同时土壤生物也和土壤环境相互作用, 从而构成自然界中最为复杂的生态系统——土壤生态系统。土壤生态学正是以土壤生态系统为研究对象, 探讨土壤生物多样性及其生态功能, 以及土壤生物与环境相互作用的科学。土壤生态学研究有

着悠久的历史, 早在 1881 年, 查尔斯·达尔文 (Charles Darwin) 就开创性地研究了蚯蚓活动对土壤的发生、风化和有机质形成过程的影响, 并发现了蚯蚓活动对土壤肥力和植物生长具有重要作用^[1]。由于土壤中蕴藏着难以估量的生物多样性和生物数量, 同时土壤生物之间以及土壤生物和环境之间存在着复杂的相互作用, 在相当长的历史时期, 土壤生态学发展非常缓慢。近年来, 随着研究方法和技术的不断发展, 土壤生态学迎来了新的发展机遇, 研究的深度和广度不断拓展, 逐步成为现代土壤学、生态学和环境科学研究领域的热点。开

收稿日期: 2021-08-02; 修回日期: 2021-12-02

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2016YFC0500702); 国家自然科学基金项目 (41571250)

作者简介: 朱永官, 研究员, 中国科学院院士, 研究方向为环境土壤学, 电子信箱: ygzhu@rcees.ac.cn

引用格式: 朱永官, 陈保冬, 付伟. 土壤生态学研究前沿[J]. 科技导报, 2022, 40(3): 25-31; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2022.03.002

展土壤生态学研究有助于全面客观地认识土壤生物多样性的发生、分布规律及其生态功能维持机制,发掘和利用土壤生物资源,发展土壤生态调控技术,从而为应对环境和气候变化,恢复退化生态系统,促进土地资源可持续利用提供科技支撑。

2 土壤生态学主要研究方向与研究内容

土壤生态学的研究有着悠久的历史,早期人们对土壤生态学的研究兴趣主要源于农业生产活动,但随着人们对土壤生态系统重要性的认知,土壤生态学研究快速延伸到陆地生态系统研究的各个领域,成为陆地生态系统研究的热点之一。如今,土壤生态学的研究主要关注土壤生物多样性的分布模式和驱动机制,土壤生物多样性的功能和植物-土壤反馈关系等,并在此基础上,聚焦土壤生物群落调节生态系统响应气候变化和环境污染中的重要作用,致力于解决当今世界所面临的重大前沿科学问题。基于此,本文将从土壤生物地理学、土壤生物多样性与生态系统多功能性、土壤生物与全球变化和土壤污染与土壤健康等4个方面介绍土壤生态学的主要研究方向与研究内容。

2.1 土壤生物地理学

土壤生物地理学研究是土壤生态学研究的核心内容之一,主要关注土壤生物多样性的时空分布格局和维持机制。土壤生物,包括土壤细菌、真菌、病毒、原生动物、节肢动物、蚯蚓和线虫等构成了地球上最多样化和最丰富的生物集群,发挥着重要的生态功能^[1]。开展土壤生物地理学研究,有助于我们深刻理解土壤生物多样性的形成和维持机制,并可据此预测土壤生物群落对环境和气候变化的响应和反馈规律及其相关功能的演变方向^[2]。土壤生物地理学研究主要回答2个关键科学问题:(1)土壤生物的群落构建是否具有地理分布格局?(2)如果土壤生物群落的构建存在地理分布格局,那么这种空间变异是由当今环境因素(如光照、降水、温度和土壤环境等),还是历史进化因素(地理距离、扩散限制、历史偶然事件等)引起,或者两者兼而有

之?越来越多的证据表明土壤生物的丰度和多样性在空间尺度上并不是随机分布的,而是具有明显的地理分布格局^[4]。例如,一项全球尺度的研究发现表层土壤细菌的多样性在中纬度的温带地区最高,而真菌的多样性则随着纬度的升高而降低。进一步的研究发现,土壤细菌和真菌多样性的全球分布分别与土壤pH值和降水量高度相关,且细菌群落与真菌群落总体表现出拮抗关系,表明环境过滤作用和生态位分化共同决定了全球表层土壤微生物的群落组成^[5]。土壤生物群落的地理分布通常不同于地上动植物群落的分布模式,例如在全球尺度上土壤蚯蚓的多样性分布受到气候因素的强烈影响,表现出在中纬度地区多样性和丰度最高,在热带地区生物量最高的分布特征^[6]。然而,当前对于土壤生物群落分布格局的形成机制还未能形成统一认识,具体研究结果因研究尺度、生态系统类型和土壤生物类群的不同而存在较大差异。

总体而言,相较于动植物的地理分布格局,我们对土壤生物多样性及其地理分布格局的认识仍然相对粗浅,还不能很好地回答以上2个科学问题,且现有的理论和模型多来源于对动植物的研究,往往无法克服理论外推的“水土不服”,难以整合生态系统地上与地下部分的耦联过程,无法建立土壤生物物种分布与其功能属性之间的连接,使得我们对土壤生物地理分布的认识尚缺乏系统性和整体性。

2.2 土壤生物多样性与生态系统多功能性

越来越多的研究证实,土壤生物多样性与生态系统的初级生产、植物多样性、养分循环、凋落物分解、气候调节和污染物消纳等多重生态系统功能和服务密切相关,因此土壤生物多样性与生态系统多功能性之间的关系正在成为土壤生态学研究热点。在概念上,生态系统多功能性可以定义为生态系统同时提供多重生态系统功能和服务的能力^[7-8]。在过去20年里,研究人员围绕生物多样性的丧失如何影响生态系统多功能性开展了大量研究,但是多从动植物多样性出发,很大程度上忽视了土壤生物多样性的作用。近年来,随着土壤生态学研究的不断深入,大量的室内模拟试验和生态调

查均表明土壤生物多样性对土壤的多功能性和作物生产力至关重要。例如,通过调控土壤生物群落,研究人员发现土壤的生物多样性、丰度和相互作用强度与生态系统多功能性呈现出显著的正相关关系,暗示地下土壤生物群落同样是维持生态系统多功能性的关键^[9-12]。与此同时,全球尺度上的生态调查研究也发现土壤微生物多样性驱动了陆地生态系统的多功能性^[13]。

尽管宏观层面生物多样性和生态系统多功能性之间存在显著正相关关系,但这并不意味着不同物种具有同等的功能属性。微生物群落中的稀有物种可以表现出与优势种不同的功能和环境响应特征,常常可以发挥“四两拨千斤”的作用,从而为群落提供广泛的功能冗余^[14]。例如,通过培养自然细菌群落,研究人员发现群落中优势种和稀有种所发挥的生态功能存在本质差异,丰富物种主要影响呼吸、代谢和细胞增殖等较为广泛的群落功能测度,而稀有种所影响的功能测度则相对狭窄(如特定底物的降解)^[15]。此外,稀有种可能是土壤生物群落中的关键类群,这类土壤生物在群落中往往表现出较高的连接性,对群落的结构和功能具有较强的影响力^[16],是维持土壤生物多功能性的关键。例如,研究人员在田间实验中发现,土壤中的稀有微生物类群(如蓝藻细菌和菌根真菌)而非优势类群(如变形菌和子囊菌)是土壤多功能性的主要驱动因素^[11,17]。

2.3 土壤生物与全球变化

全球变化引起的生物和非生物环境的改变正深刻影响着生态系统的结构和功能。土壤生态系统对全球变化的响应一直是全球变化生态学研究的重点。一方面土壤作为重要的生态系统结构和功能的承载者,在生态系统响应和适应全球变化过程中发挥着重要作用;另一方面,土壤生物群落作为地球物质循环的中心环节,控制着土壤碳、氮和磷等元素的生物地球化学循环,参与土壤有机碳的分解和固持、温室气体(如CO₂、CH₄、N₂O等)的产生和排放,以及地上植物的生长等,深度参与了全球变化进程。例如,由于气候变暖引起土壤微生物活性的增加,使得近几十年来全球尺度上的土壤异养

呼吸作用显著增强,致使土壤向大气的CO₂输出显著增加^[18],可能加剧全球变化。

土壤生物对环境变化非常敏感,大量的研究表明全球变化因子,如大气CO₂浓度的升高、氮沉降、气候变暖、外来物种入侵、极端气候和土地利用方式等的改变已成为土壤生物群落改变和多样性丧失的主要驱动因子^[19]。例如,在区域尺度上,研究人员发现土壤节肢动物的多样性和生物量的降低与景观水平的土地利用方式有关^[20];而在全球尺度上,土壤真菌群落中病原菌的比例可能因为气候变暖而显著增加^[21],从而有可能影响到全球的农业生产。不同土壤生物类群对环境变化的响应也可能存在较大差异。例如,土壤原生动物的群落对农田施氮的响应比土壤细菌和真菌群落更为敏感^[22]。此外,考虑到在自然条件下土壤生物群落必然同时受到多种全球变化因子的影响,Rillig等通过在实验中设置多个全球变化因子,发现多因子的联合作用会加剧土壤生态过程和微生物群落的响应,表明仅考虑单一全球变化因子可能低估了土壤生态系统响应的强度,从而影响到对全球变化生态效应的准确评估^[23]。

2.4 土壤污染与土壤健康

土壤健康是指土壤维持植物、动物和人类生存与健康的能力,其要义是土壤提供生态系统功能和服务的可持续性^[24-25]。随着社会经济的快速发展,人类生产和生活所产生的大量污染物,如重金属、有机污染物和抗生素等被大量排放进入土壤中,超过了土壤自身的消纳能力,影响到了土壤生态系统的结构和功能,严重威胁到土壤的健康和安全^[26]。土壤生物群落是维持土壤健康和活力的关键,一方面土壤污染可以改变土壤生物群落的组成和结构从而对土壤生态系统产生消极影响;另一方面,土壤生物群落也可以通过自身的生长代谢和适应机制参与土壤污染物的消纳和迁移转化,从而可以在一定程度上修复污染土壤,维持土壤生态系统功能和服务的稳定。例如,土壤重金属污染可以显著降低土壤微生物的多样性,导致土壤生物群落相关功能的丧失^[27];而某些土壤功能微生物,如菌根真菌可以参与土壤-植物系统中重金属的迁移转化,减

轻植物重金属毒害,可以在重金属污染土壤修复中发挥积极作用^[28]。

虽然我们已经对某些特定土壤生物类群,如细菌和真菌群落响应土壤污染的规律开展了大量研究,但是却很少关注不同土壤生物类群之间的相互作用关系,忽视了土壤生态系统的整体性,因此还难以从群落和生态系统水平探讨土壤污染的生态效应。例如,土壤生物通过取食与被取食的关系构成了土壤食物网,那么某一类土壤生物对污染物的响应,是否可以通过食物网的级联效应影响其他土壤生物类群?食物网中不同营养层级的响应对于食物网总体的连通性和稳定性的影响有何异同?这些问题还有待于进一步解答。

3 土壤生态学研究前沿与热点

3.1 大尺度土壤微生物地理分布格局研究

近年来,大尺度的土壤微生物多样性地理分布格局研究备受重视,全球尺度上土壤细菌和真菌^[5]、线虫^[29]、蚯蚓^[6]和原生动物^[30]的生物地理学研究陆续在高水平期刊上发表。这些开创性的研究在宏观层面揭示了土壤生物多样性的全球分布格局,探讨了土壤生物群落构建的机制及其潜在的功能特征。例如,全球尺度土壤生物地理学研究发现,细菌和蚯蚓的物种丰富度往往在中纬度地区达到峰值^[5-6],而线虫则在高纬度地区的丰度最高^[29],表现出与地上动植物分布相异的模式。进一步的群落构建机制研究发现,在全球尺度上土壤微生物(细菌和真菌)群落的构建主要受土壤pH值和降水等环境因素的影响^[5],而土壤动物(蚯蚓/原生生物)则主要受到降水等气候要素的影响^[6, 30]。未来这一研究方向需要考虑更多不同的土壤生物类群,以及土壤生物的不同功能属性,才能将生物多样性与生态功能连接起来,进而更好地预测全球变化情形下土壤生物多样性及其功能的演变规律。

3.2 土壤生物互作与土壤食物网

土壤生物并不是孤立存在的,而是通过物种间的共生、竞争和捕食等作用构成复杂的相互作用网络,共同参与土壤生态过程。例如,通过对微生物

群落的定向调控,研究人员发现微生物之间的相互作用强度与生态系统多功能性之间存在正相关关系^[10]。土壤生物之间还可以通过由捕食关系建立起来的土壤食物网影响土壤生物群落的结构和功能。最新的研究发现土壤原生动物在低温下对细菌和真菌的捕食可以增加土壤有机质的分解和CO₂的释放^[31];类似的,基于弃耕土地自然恢复过程的研究发现,土壤食物网复杂度的升高伴随着土壤养分循环和碳吸收效率的提高^[32]。此外,土壤原生动物还可以通过对植物根际细菌和真菌的捕食作用广泛参与植物根际微生物群落的构建,从而影响地上植物的生长和健康^[33]。例如,Jiang等研究发现,土壤原生动物和线虫可以通过食物网的捕食作用影响土壤丛枝菌根真菌的群落组成和生物量从而影响地上植物的生产力^[34]。这些研究都强烈暗示着土壤食物网在维持土壤生态系统的结构、过程和功能中的关键作用,而这方面的研究方兴未艾。

3.3 土壤生物组与土壤健康

随着高通量测序技术的普及和生物信息学的快速发展,土壤生态学的研究迎来了井喷式的发展,大量的研究表明土壤生物群落,包括土壤微生物和土壤动物是维持土壤健康的关键^[25, 35-36]。例如,Wei等研究发现初始土壤微生物群落的组成和功能决定了植物是否可以抵抗土传病害,且这种微生物群落介导的植物抗病功能可以通过土壤移植来获得^[37]。近年来土壤生物组与土壤健康的研究日益受到重视,并成为土壤生态学研究的前沿与热点。这是因为:一方面,土壤生物多样性和群落组成对土壤环境的变化非常敏感,可以较好地指示土壤的健康状态;另一方面,越来越多的研究表明土壤生物多样性与土壤生态系统的多功能性之间呈现显著的正相关关系^[38]。更为重要的是,土壤生物也可以为我所用,服务于人类社会需求。例如,利用根际微生物组可以增强作物抗逆能力^[39],恢复退化的生态系统。这种土壤生物群落-土壤功能之间关系的建立为发展以土壤生物为核心的土壤健康调控理论与技术体系提供了基础。

3.4 土壤新污染物

近年来,由于抗生素的不合理使用和处置使得

大量抗生素进入土壤生态系统,对土壤微生物群落造成了持续性的选择压力,致使抗生素抗性基因在土壤中大量扩增和广泛传播,对土壤健康造成了严重的威胁^[40]。当前,土壤抗性基因已经被广泛认为是一种土壤新污染物,其在土壤生态系统中的迁移传播受到研究者的广泛重视。通过在施用农家肥的土壤中构建食物链模型,研究人员证实抗性基因可以通过食物链的捕食关系进行传播,而土壤细菌群落和可移动基因元件是抗性基因转移的主要驱动因素^[41]。在抗性基因随食物链传递的过程中,不同生物类群对土壤抗性基因的作用也不尽相同。在长期施肥的条件下,土壤线虫肠道中抗性基因的水平要显著高于蚯蚓的,且由于蚯蚓肠道菌群中抗性基因的减少,随着施肥年限的增加抗性基因的转移效率逐渐降低^[42]。此外,其他土壤污染也可能影响抗性基因在土壤中的传播。例如,Hu等研究发现,长期镍暴露显著增加了农田土壤中的抗性基因多样性、丰度和水平迁移潜力^[43]。综上所述,对抗生素抗性基因在土壤中的传播过程与机制的深入研究将为生物污染风险评估和治理提供重要科学依据。

土传病原微生物也被认为是一种土壤新污染物,如立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)、尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)、烟草赤星病菌(*Alternaria alternata*)和青枯菌(*Ralstonia solanacearum*)等可以引起广泛的农作物病害,严重危害粮食安全和土壤健康,因此受到了研究者的广泛重视。近年来的研究表明健康土壤中的微生物群落可以通过微生物竞争互作^[44]、抗性物质的分泌^[45]、食物网的捕食作用^[46]和占据根际生态位等来控制土传病害的传播增强土壤免疫。研究人员发现某些噬菌体可以“专性猎杀”土壤青枯菌,大幅度降低番茄青枯病的发生率,展现出了强大的生防效果^[47]。土壤中特定微生物群落不仅自身具有病原菌抗性,还可以通过与植物互作来增强植物的病原菌抗性,例如,Hou等研究发现在正常和逆境条件下,根系菌群与植物之间的互作均显著降低了植物叶片的发病率,增强了植物的系统抗性^[48]。这些研究都表明土壤微生物群落具有强大的生防潜力,因此发掘和利用土壤生

防微生物资源,将有助于构建土传病害生防体系,增强土壤免疫,从而抑制土传病害的爆发。

4 展望

过去20年间,得益于基因组学技术的进步,土壤生态学研究快速发展,很大程度上更新了我们对土壤生态系统的认识。然而,由于土壤生态系统的复杂性,目前对土壤生态过程机理的认知仍较为粗浅,且现有的理论多借鉴于宏观生态学研究,因此亟待发展土壤生态学的自有理论体系,提升研究水平和深度。首先,为解构土壤微生物组的复杂性,土壤生态学的研究应更多地拥抱新技术新方法,并从宏基因组学(metagenomics)向宏表型组学(meta-phenomics)发展,探索微生物组的原位生态功能,跨越当前基于基因组和宏基因组的功能预测研究。其次,考虑到地上与地下生态过程的耦合及其环境和尺度依赖性,野外定位实验配合大尺度的监测和联网研究势在必行,并应在此过程中加强不同学科间的交叉融合,拓展土壤生态学研究的尺度。最后,在全球变化的大背景下,土壤生态学与其他生态环境与资源学科一样,面临着应对全球变化与环境污染,维持资源可持续利用等一系列重大挑战,如何利用土壤生态学理论和研究成果发展土壤生态调控技术,发掘和利用土壤生物资源,修复退化土壤,维持土壤健康,支撑生态文明建设和可持续发展国家战略,已成为当前土壤生态学研究的重要任务。

参考文献(References)

- [1] Darwin C. The formation of vegetable mould through the action of worms: With observations on their habits[M]. London: John Murray, 1881.
- [2] Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning[J]. Nature, 2014, 515 (7528): 505-511.
- [3] 褚海燕,王艳芬,时玉,等. 土壤微生物生物地理学研究现状与发展态势[J]. 中国科学院院刊, 2017, 32(6): 585-592.
- [4] Martiny J B H, Bohannan B J M, Brown J H, et al. Micro-

- bial biogeography: Putting microorganisms on the map[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(2): 102–112.
- [5] Bahram M, Hildebrand F, Forslund S K, et al. Structure and function of the global topsoil microbiome[J]. *Nature*, 2018, 560(7717): 233–237.
- [6] Phillips H R P, Guerra C A, Bartz M L C, et al. Global distribution of earthworm diversity[J]. *Science*, 2019, 366(6464): 480–485.
- [7] Hector A, Bagchi R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality[J]. *Nature*, 2007, 448(7150): 188–190.
- [8] Manning P, van der P F, Soliveres S, et al. Redefining ecosystem multifunctionality[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(3): 427–436.
- [9] Wagg C, Bender S F, Widmer F, et al. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(14): 5266–5270.
- [10] Wagg C, Schlaeppi K, Banerjee S, et al. Fungal–bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning[J]. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 4841.
- [11] Chen Q L, Ding J, Zhu D, et al. Rare microbial taxa as the major drivers of ecosystem multifunctionality in long-term fertilized soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 141: 107686.
- [12] Chen Q L, Ding J, Zhu Y G, et al. Soil bacterial taxonomic diversity is critical to maintaining the plant productivity[J]. *Environment International*, 2020, 140: 105766.
- [13] Delgado–Baquerizo M, Maestre F T, Reich P B, et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems[J]. *Nature communications*, 2016, 7: 10541.
- [14] Lynch M D J, Neufeld J D. Ecology and exploration of the rare biosphere[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2015, 13(4): 217–229.
- [15] Rivett D W, Bell T. Abundance determines the functional role of bacterial phylotypes in complex communities [J]. *Nature Microbiology*, 2018, 3(7): 767–772.
- [16] Banerjee S, Schlaeppi K, van der Heijden M G A. Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(9): 567–576.
- [17] Fan K K, Delgado–Baquerizo M, Guo X S, et al. Biodiversity of key–stone phylotypes determines crop production in a 4–decade fertilization experiment[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(2): 550–561.
- [18] Bond–Lamberty B, Bailey V L, Chen M, et al. Globally rising soil heterotrophic respiration over recent decades [J]. *Nature*, 2018, 560(7716): 80–83.
- [19] Geisen S, Wall D H, van der Putten W H. Challenges and opportunities for soil biodiversity in the anthropocene[J]. *Current Biology*, 2019, 29(19): 1036–1044.
- [20] Seibold S, Gossner M M, Simons N K, et al. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape–level drivers[J]. *Nature*, 2019, 574(7780): 671–674.
- [21] Delgado–Baquerizo M, Guerra C A, Cano–Díaz C, et al. The proportion of soil–borne pathogens increases with warming at the global scale[J]. *Nature Climate Change*, 2020, 10(6): 550–554.
- [22] Zhao Z B, He J Z, Geisen S, et al. Protist communities are more sensitive to nitrogen fertilization than other microorganisms in diverse agricultural soils[J]. *Microbiome*, 2019, 7(1): 33.
- [23] Rillig M C, Ryo M, Lehmann A, et al. The role of multiple global change factors in driving soil functions and microbial biodiversity[J]. *Science*, 2019, 366(6467): 886–890.
- [24] Lehmann J, Bossio D A, Kogel–Knabner I, et al. The concept and future prospects of soil health[J]. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2020, 1(10): 544–553.
- [25] 朱永官, 彭静静, 韦中, 等. 土壤微生物组与土壤健康 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2021, 51(1): 1–11.
- [26] 陈保冬, 赵方杰, 张莘, 等. 土壤生物与土壤污染研究前沿与展望[J]. *生态学报*, 2015, 35(20): 6604–6613.
- [27] Singh B K, Quince C, Macdonald C A, et al. Loss of microbial diversity in soils is coincident with reductions in some specialized functions[J]. *Environmental Microbiology*, 2014, 16(8): 2408–2420.
- [28] 陈保冬, 张莘, 伍松林, 等. 丛枝菌根影响土壤–植物系统中重金属迁移、转化和累积过程的机制及其生态应用[J]. *岩矿测试*, 2019, 38(1): 1–25.
- [29] van den Hoogen J, Geisen S, Routh D, et al. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale[J]. *Nature*, 2019, 572(7768): 194–198.
- [30] Oliverio A M, Geisen S, Delgado–Baquerizo M, et al. The global–scale distributions of soil protists and their contributions to belowground systems[J]. *Science Advances*, 2020, 6(4): eaax8787.
- [31] Geisen S, Hu S R, dela Cruz T E E, et al. Protists as catalyzers of microbial litter breakdown and carbon cycling at different temperature regimes[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(2): 618–621.
- [32] Morriën E, Hannula S E, Snoek L B, et al. Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses[J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 14349.

- [33] Gao Z L, Karlsson I, Geisen S, et al. Protists: Puppet masters of the rhizosphere microbiome[J]. *Trends in Plant Science*, 2019, 24(2): 165–176.
- [34] Jiang Y J, Luan L, Hu K J, et al. Trophic interactions as determinants of the arbuscular mycorrhizal fungal community with cascading plant-promoting consequences[J]. *Microbiome*, 2020, 8(1): 142.
- [35] Saleem M, Hu J, Jousset A. More than the sum of its parts: Microbiome biodiversity as a driver of plant growth and soil health[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2019, 50(1): 145–168.
- [36] 孙新, 李琪, 姚海凤, 等. 土壤动物与土壤健康[J]. *土壤学报*, 2021, 58(5): 1073–1083.
- [37] Wei Z, Gu Y, Friman V P, et al. Initial soil microbiome composition and functioning predetermine future plant health[J]. *Science Advances*, 2019, 5(9): eaaw0759.
- [38] Delgado-Baquerizo M, Reich P B, Trivedi C, et al. Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(2): 210–220.
- [39] de Vries F T, Griffiths R I, Knight C G, et al. Harnessing rhizosphere microbiomes for drought-resilient crop production[J]. *Science*, 2020, 368(6488): 270–274.
- [40] 朱冬, 陈青林, 丁晶, 等. 土壤生态系统中抗生素抗性基因与星球健康: 进展与展望[J]. *中国科学: 生命科学*, 2019, 49(12): 1652–1663.
- [41] Zhu D, Xiang Q, Yang X R, et al. Trophic transfer of antibiotic resistance genes in a soil detritus food chain[J]. *Environmental Science & Technology*, 2019, 53(13): 7770–7781.
- [42] Zheng F, Bi Q F, Giles M, et al. Fates of antibiotic resistance genes in the gut microbiome from different soil fauna under long-term fertilization[J]. *Environmental Science & Technology*, 2021, 55(1): 423–432.
- [43] Hu H W, Wang J T, Li J, et al. Long-term nickel contamination increases the occurrence of antibiotic resistance genes in agricultural soils[J]. *Environmental Science & Technology*, 2017, 51(2): 790–800.
- [44] Li M, Wei Z, Wang J N, et al. Facilitation promotes invasions in plant-associated microbial communities[J]. *Ecology Letters*, 2019, 22(1): 149–158.
- [45] Biessy A, Filion M. Phenazines in plant-beneficial *Pseudomonas* spp.: Biosynthesis, regulation, function and genomics[J]. *Environmental Microbiology*, 2018, 20(11): 3905–3917.
- [46] Xiong W, Song Y Q, Yang K M, et al. Rhizosphere protists are key determinants of plant health[J]. *Microbiome*, 2020, 8(1): 27.
- [47] Wang X F, Wei Z, Yang K M, et al. Phage combination therapies for bacterial wilt disease in tomato[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(12): 1513–1520.
- [48] Hou S J, Thiergart T, Vannier N, et al. A microbiota-root-shoot circuit favours *Arabidopsis* growth over defence under suboptimal light[J]. *Nature Plants*, 2021(7): 1078–1092.

Research frontiers in soil ecology

ZHU Yongguan^{1,2,3}, CHEN Baodong^{1,3}, FU Wei^{1,3}

1. State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China
2. Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen 361021, China
3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract Research in the area of soil ecology focuses on biodiversity and ecological functions of soil organisms, as well as the interactions of soil organisms with the environment. Here we summarize the main research directions and contents in soil ecology, introduce concurrent hot topics and research progress, and discuss research prospects. The research of soil ecology may help recognition and utilization of soil biological resources and provide scientific theories and technological support to cope with environmental changes, restore degraded ecosystems, and develop sustainable agriculture.

Keywords soil ecosystem; soil biota; ecological function; biodiversity; environmental change ●



(责任编辑 徐丽娇)