



# 土壤微生物组与土壤健康

朱永官<sup>1,2\*</sup>, 彭静静<sup>3</sup>, 韦中<sup>4</sup>, 沈其荣<sup>4</sup>, 张福锁<sup>3</sup>

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, 城市环境与健康重点实验室, 厦门 361021;

3. 中国农业大学资源与环境学院, 国家农业绿色发展研究院, 北京 100193;

4. 南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095

\* 联系人, E-mail: ygzhu@rcees.ac.cn

收稿日期: 2020-09-21; 接受日期: 2020-11-16

国家自然科学基金(批准号: 41977038)和“一带一路”国际科学组织联盟项目(ANSO-CR-KP-2020-03)资助

**摘要** 土壤健康在保障粮食安全和维持陆地生态系统功能方面起到举足轻重的作用, 是农业可持续发展之本. 土壤作为一个动态生命系统, 其健康与土壤微生物组息息相关. 土壤微生物组通过自身代谢参与元素循环和污染物降解等过程, 同时在增强根际免疫, 提高土壤肥力和作物产量方面扮演关键的角色, 对土壤健康乃至人类健康具有重要意义. 由于土壤生态系统的复杂性, 目前对土壤微生物组与土壤健康关系的认知仍比较缺乏, 不利于土壤健康的维持和提升. 因此, 本文围绕元素循环、污染消解和土传病害防控等三大土壤生态功能, 系统梳理了土壤微生物组在维持和提升土壤健康中的重要作用, 归纳了土壤微生物组作为评价土壤健康指标的研究进展, 提出了利用土壤微生物组调控土壤健康的新途径. 本文最后对土壤微生物组与土壤健康研究进行了展望, 以期对维护土壤健康, 改善土壤生态系统功能以及保障粮食安全提供科学依据.

**关键词** 土壤健康, 土壤微生物组, 生态系统多功能, 微生物指标

土壤是自然界最复杂的生态系统之一, 健康的土壤是维持土壤生态系统服务功能可持续性 & 保证粮食安全的关键. 土壤质量是健康土壤的核心, 自20世纪90年代初以来, 土壤质量得到研究者和相关从业人员的广泛关注, 土壤质量是土壤保持动植物生产力、水和空气质量, 保护人类与动植物健康以及栖息地的能力. 随着人们对土壤健康认识的逐渐深入, 土壤质量被赋予了更多的健康内涵. Doran和Zeiss<sup>[1]</sup>在2000年首次提出土壤健康的概念, 土壤健康是指土壤维持植物、动物和人类的重要生命系统的持续能力. 土壤健康强调

土壤在社会、生态系统和农业中的作用或功能<sup>[2,3]</sup>. 健康的土壤可以源源不断地为人类带来环境、经济和社会方面的效益, 如为人类提供健康的食品及优美的环境等<sup>[4]</sup>. 当前针对土壤健康的评价一般包含土壤的物理、化学和生物学等指标<sup>[5]</sup>, 但物理和化学指标无法反映土壤的动态生命系统的变化, 因而土壤生物学指标, 如微生物组成、结构、功能和生物学过程逐渐引起研究者的重视. 一个具有高生物多样性和充满活力的健康土壤一定具有较为优良的物理和化学特性, 因此, 相对于传统的物理和化学指标, 生物学指标能更好地指

引用格式: 朱永官, 彭静静, 韦中, 等. 土壤微生物组与土壤健康. 中国科学: 生命科学, 2020, 50

Zhu Y G, Peng J J, Wei Z, et al. Linking the soil microbiome to soil health (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2020, 50, doi: 10.1360/SSV-2020-0320

示土壤健康, 建立标志土壤健康的关键生物学指标对于农业可持续发展和维护土壤生态系统功能至关重要。

土壤中存在着地球上种类最丰富的微生物群落, 如细菌、古菌、真菌、病毒、原生生物以及一些微型动物等, 这些生物可统称为土壤微生物组<sup>[6]</sup>。它们在土壤有机质、氮素和磷素等元素循环中起着至关重要的作用, 调控着诸多生态过程, 如甲烷、氧化亚氮等温室气体的产生与排放, 并与土壤健康和作物生产密切相关<sup>[7]</sup>。随着土壤微生物组研究的深入, 越来越多的研究者认为, 土壤健康应主要考虑土壤的微生物学组分以及土壤生态系统功能, 特别是在系统中维持能量流动、物质循环和信息交换的功能<sup>[8,9]</sup>。在过去的几十年中, 虽然许多科学家陆续提出了众多潜在的土壤生物学指标, 但至今仍存在很多争议, 尚未形成共识<sup>[10,11]</sup>。主要原因是土壤生物学受多种环境因素影响, 如温度、含水量等, 变异较大, 导致人们很难对生物学指标进行量化。土壤健康的生物学指标应该与生态系统功能和服务密切相关, 具备经济有效性、敏感性和可检测性<sup>[11]</sup>。在众多生物学指标中, 土壤微生物组符合指示土壤健康生物学指标的大多数标准, 可以作为土壤健康的重要指标<sup>[1,12]</sup>。研究表明, 微生物多样性越高的土壤, 表现出更多的生态功能、更高的抗环境胁迫和作物生产能力<sup>[13]</sup>。未来还可以通过调控土壤微生物组来提高土壤健康和作物产量, 减少农药和肥料的施用, 从而降低农业生产过程中资源消耗和缓解环境污染问题, 实现农业生产的第二次“绿色革命”<sup>[8]</sup>。基于以上分析, 土壤微生物组可作为土壤健康的关键性评价指标。此外, 土壤微生物组在2019年还被美国国家科学院、工程院和医学院列为农业领域亟待突破的五大研究方向之一。因此, 土壤微生物组对土壤健康和农业可持续发展具有重要意义。

随着高通量测序技术的突破和生物信息学的发展, 土壤微生物组学与土壤健康的研究得到了迅速发展, 特别是自2012年以来, 相关研究的发文量直线提升, 表明利用微生物组来研究土壤健康逐渐引起研究者的关注(图1)。微生物组学使研究者脱离了纯培养方法的依赖, 使得微生物功能研究达到了一个前所未有的新阶段, 而高通量培养组学的发展打破了传统99%的土壤微生物不可培养的局限, 这些组学研究技术的发展为调控土壤微生物组、促进土壤健康和提高作物生产提供了有力的工具<sup>[14-17]</sup>。借助于这些技术,

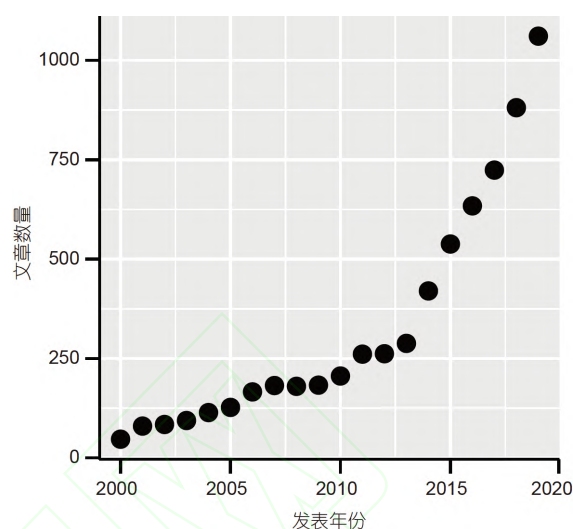


图1 土壤微生物组与土壤健康发文量。检索方式: 所有数据来源于PubMed数据库; 关键词: soil and “microbiome” or “microbiota” or “bacteria” or “fungi” or “archaea” or “virus” or “protist”

Figure 1 Number of published articles in the field of soil microbiome and soil health. Query method: data from PubMed database; keywords: soil and “microbiome” or “microbiota” or “bacteria” or “fungi” or “archaea” or “virus” or “protist”

土壤微生物组与土壤健康的研究也已经扩展到多个领域, 如土壤微生物组与元素循环<sup>[18]</sup>、污染土壤修复<sup>[19]</sup>和土传病害根际免疫调控<sup>[20]</sup>等领域。虽然越来越多的新型土壤微生物及功能被发现及认知, 但是有关土壤微生物组代谢潜能的信息仍很缺乏。此外, 对土壤微生物组在环境中的动态变化认知也不够深入。目前, 土壤健康中的生物学方面, 尤其是微生物学特征与土壤生态系统功能之间的关系还不清楚, 这阻碍了发展基于土壤微生物组的土壤健康指标。因此, 发挥多学科技术的优势, 利用多学科交叉来挖掘未知的土壤微生物组来促进土壤健康, 提高农业可持续生产能力是未来土壤微生物组研究的目标。本文系统综述了土壤微生物组调控土壤健康的机制、土壤健康的微生物组指标评价体系进展以及对土壤微生物组的管理和调控途径, 并对未来土壤微生物组与土壤健康的未来研究作出了展望, 希望能对如何维持土壤健康, 促进农业绿色生产提供科学指导。

## 1 土壤微生物组调控土壤健康的作用机制

### 1.1 土壤微生物组和元素循环

土壤中元素的生物地球化学循环是地球物质循环

和流动的重要组成部分,也是维持土壤健康的必要条件.土壤微生物组作为碳、氮、磷和硫等元素循环的驱动者,通过已知和未知的代谢途径影响全球生态系统服务功能<sup>[6,21~25]</sup>.在碳循环方面,Xiao等人<sup>[26]</sup>证实了稻田生态系统中自养微生物组在固定CO<sub>2</sub>提高有机碳库累积中的关键作用.在氮循环方面,Zhao等人<sup>[27]</sup>在针对不同类型土壤中微生物组对氮肥和秸秆还田响应特征的研究中发现,原生生物对氮肥施用和季节变化的响应比真菌和细菌更加敏感,证实了原生生物是土壤微生物组中的关键生物类群.在磷循环方面,微生物生物量磷的形成及磷酸酶对有机磷的水解是土壤有机磷循环的重要途径<sup>[28]</sup>.研究发现,携带磷循环相关基因的微生物组可以合成释放有机阴离子,促进无机磷的溶解并矿化有机磷;同时,在富磷条件下,通过降低磷饥饿反应基因(*phoR*)的相对丰度以及增加低亲和力无机磷酸盐转运蛋白基因的相对丰度可增加微生物磷的固定<sup>[18]</sup>.还有研究表明,长期施用有机肥可通过影响菌根真菌、食真菌原生动物和线虫间的多营养级微生物组互作从而提高植物磷吸收及作物产量<sup>[29]</sup>.Fan等人<sup>[30]</sup>也发现,关键土壤微生物组在维持土壤元素循环和作物产量方面具有重要作用.此外,铁、硫等是地球圈和生物圈之间动态循环的重要生物元素,参与相关氧化还原的微生物组对整个铁、硫元素循环也有深远影响<sup>[31]</sup>.例如,稻田土壤中存在的重要的铁氨氧化过程也是由微生物主导完成的<sup>[32]</sup>.然而,目前仍十分缺乏微生物分离和微生物基因组的信息,一些关键微生物组的功能仍待深入探究.例如,Tan等人<sup>[33]</sup>利用多组学的方法获得了四个潜在的新变形菌目的基因组草图,并重建了基因组的代谢途径,揭示了这些新物种在自然界中的潜在作用.伴随着探测土壤微生物组工具的不断更新与进步,研究者可以更好地在分子、生化、生理和群落水平上认知土壤微生物组与元素循环之间复杂的相互作用,进而调控土壤元素循环.未来研究还需要进一步探索土壤微生物组参与关键生物地球化学过程影响元素循环的新机制,以期对土壤健康做出更全面的预测,最终提出构建健康土壤和提高作物产量的微生物组策略.

## 1.2 土壤微生物组和污染修复

土壤污染,如重金属、抗生素、石油烃和微塑料等污染物,对土壤健康造成了严重的威胁<sup>[34~36]</sup>.众所

周知,微生物修复是一种利用生物修复污染土壤的经济高效且环境友好的方法<sup>[37]</sup>,已有多种具备高效生物修复能力的细菌、真菌、藻类等微生物物种成功用于降低土壤中有毒污染物的毒性<sup>[38,39]</sup>.微生物生物修复过程主要取决于参与污染物生物降解相关酶的活性,这些酶可将有毒污染物通过生物转化形成无毒或毒性较小的物质.例如土壤重金属,微生物组通过协同互作可有效降低重金属的生物毒性,阻止其向植物进一步转移<sup>[40,41]</sup>.Xiao等人<sup>[42]</sup>首次通过高通量测序和宏基因组学相结合的方法鉴定了五种水稻土中砷代谢基因的分布,揭示了它们在砷生物转化中的潜力.同时,在针对稻田土壤中驱动砷转化微生物组的研究中,Chen等人<sup>[43]</sup>发现,硫还原菌和产甲烷古菌协同调控水稻土中二甲基砷的积累与降解.此外,在砷污染的稻田土壤中,微生物组驱动砷氧化耦合硝酸还原过程也是降低砷生物有效性和毒性的重要途径.然而,由于微生物的生长与土壤pH、温度、氧气、土壤结构、水分和营养水平等条件密切相关,污染场地中土著微生物种类及功能的信息尚不清楚,需要利用微生物组学及模型等手段进一步研究.例如,Chen等人<sup>[19]</sup>利用系统进化基因组学、分子钟理论和生物进化模型的方法系统描绘了地球演化历史中微生物对砷毒性的适应过程,探索了生物基因组在解决进化生物学问题中的应用模式,为理解重金属污染环境下的微生物生态学过程提供了重要基础.因此,未来通过对土壤微生物组的深入研究,利用土壤微生物组从污染环境中去除有毒污染物或降低其毒性是保持土壤健康的一种重要生物手段.

## 1.3 土壤微生物组和土传病害根际免疫

在我国乃至全球范围内土传病害的爆发均非常普遍,如青枯病、根结线虫病、立枯病和根腐病等,严重危害土壤健康和粮食安全生产<sup>[44]</sup>.根际土壤微生物组作为抵御病原菌入侵植物根系的第一道防线<sup>[45]</sup>,能在根际免疫形成和功能方面发挥关键作用<sup>[20,46]</sup>.健康的土壤具有多样化的微生物食物网,可通过捕食、竞争和寄生将病原菌控制在较好的水平之内<sup>[47]</sup>.近期有研究表明,通过适当的方法调控土壤微生物组能够减少土壤病原菌的数量,提升根际免疫,从而减少或抑制病害的发生.例如,噬菌体可通过“专性猎杀”和“精准靶向”来消灭病原菌,降低其生存竞争能力,同时还能



够重新调整根际土壤菌群的结构, 恢复群落多样性, 增加群落中拮抗有益菌的丰度<sup>[48]</sup>。根际原生动物群落与细菌群落的互作在保护作物健康方面也能发挥重要作用。原生动物一方面可以直接捕食根际土壤中的病原菌, 从而抑制土传病害的发生。另一方面, 原生动物对细菌群落的捕食具有高度的选择性, 即偏向捕食不能产生抑菌物质或者产生抑菌物质能力弱的细菌种群, 这样保留下来的产抑菌物质能力强的细菌群落可以有效抵御其他病原菌的入侵<sup>[49]</sup>。值得一提的是, 土壤微生物群落之间互作关系也与病原菌入侵能力和植物健康密切相关。研究表明, 免疫型根际土壤微生物群落多样性更高, 微生物互作网络更复杂<sup>[50]</sup>。尤其值得注意的是, Li等人<sup>[51]</sup>发现, 根际竞争互作型群落可以产生更多的抑菌物质, 或者充分占据根际有限的生态位, 从而有效抑制病原菌的入侵, 抑制土传病害爆发; 然而, 便利型菌群通过产生大量的公共物品为土传病原菌的根际入侵提供宝贵的资源, 从而促进病害的发生。因此, 通过人为调控来富集特定的功能微生物类群, 培育特定的功能微生物组, 构建免疫型根际土壤微生态环境, 是减少化学农药施用, 提升土壤健康的一种新的技术和途径。

## 2 基于土壤微生物组的土壤健康评价体系

### 2.1 土壤微生物组和生态系统多功能性

土壤微生物组在土壤生态系统的调节、支持和供应功能中起着关键作用, 是联系陆地生态系统中地上-地下部分的关键纽带<sup>[52,53]</sup>。土壤健康的综合评价指标需要对表征土壤生态系统服务的各项指标进行评估。基于生态系统多功能的复杂性, 量化生态系统多功能性来指示土壤健康比较困难, 而其中与生态系统服务有密切联系的土壤微生物对环境变化较为敏感, 可作为指示土壤健康的重要评价指标。如土壤微生物通过参与凋落物分解、有机质矿化、初级物质生产、地上和地下群落之间物质和能量的迁移等过程来维持生态系统的多功能性, 从而可对植物产生刺激和抑制作用<sup>[54]</sup>。近年来, 国内外学者在微生物多样性与生态系统多功能性的研究方面取得了长足进展。研究表明, 土壤微生物多样性和生态系统多功能性存在显著的正相关关系, 更多样化的土壤微生物群落具有改善农业生态系统功能的潜力<sup>[41]</sup>。其中, 稀有物种与土壤生态

系统多功能呈显著正相关<sup>[55]</sup>。微生物多样性带来的功能冗余能提高生态系统对逆境胁迫的耐受能力<sup>[56,57]</sup>。土壤生物多样性的丧失和土壤群落组成的单一化会损害和抑制多种生态系统功能, 包括植物多样性、养分保持和养分吸收等<sup>[54]</sup>。在土壤生态系统中, 很多分类地位不同的微生物可以执行相同的代谢功能。当某种微生物在环境胁迫下时, 其作用可被其他物种替代, 从而维持生态系统稳定性<sup>[41]</sup>。因此, 在未来的土壤健康评估中, 必须综合考虑土壤微生物组与生态系统多功能性之间的关系, 从而制定恰当的微生物指标评估土壤健康。

### 2.2 土壤健康的微生物评价指标

评估土壤健康一般需要综合考虑土壤物理、化学及生物(微生物)指标。其中, 土壤微生物组具有对土壤健康进行综合评估的能力, 这是土壤物理/化学指标所无法比拟的, 而且微生物作为单细胞生物, 繁殖周期短, 对环境变化反应敏感, 因此是诊断土壤健康的理想指示生物<sup>[58]</sup>。目前已有多种微生物指标被用来指示土壤健康, 如微生物群落多样性、基因多样性、土壤酶活性、微生物生物量、病原菌和土壤生物网络复杂性等指标<sup>[10,59,60]</sup>。土壤酶活性与土壤有机质、土壤物理性质及微生物活性密切相关, 可用作土壤生产力和污染程度的量度<sup>[61]</sup>。微生物网络中核心节点的土壤微生物类群与土壤功能潜力高度相关<sup>[62]</sup>。稀有物种与关键物种可能是生态系统多功能的指示微生物<sup>[63-66]</sup>。菌根真菌是不同土壤区域适宜种植的森林类型的指示生物<sup>[67]</sup>。皮氏罗尔斯通氏菌株(*Ralstonia pickettii*)和贪铜菌属(*Cupriavidus gilardii*)可作为诊断土壤重金属污染的指示物种<sup>[68]</sup>。植物病害反应的等级与土壤健康息息相关等<sup>[69]</sup>。然而, 由于土壤生态系统的高度复杂性和多功能性, 很难确定一个单一的土壤健康指示微生物, 可能需要通过综合几种微生物指标和特定生态系统服务功能来指示土壤健康。

土壤健康评价需要对表征土壤生态系统服务的各项功能及微生物指标等进行综合评估, 如图2所示, 这些指标非常复杂数量也非常多。因此, 如何从众多指标中挑选高度代表性的指标是对土壤健康进行有效评估的挑战。有研究者推荐使用最小数据集(minimum data set, MDS)模型来评估土壤健康, 其最小数据集的选择首先是通过专家预先评估来提供多种土壤健康指标,

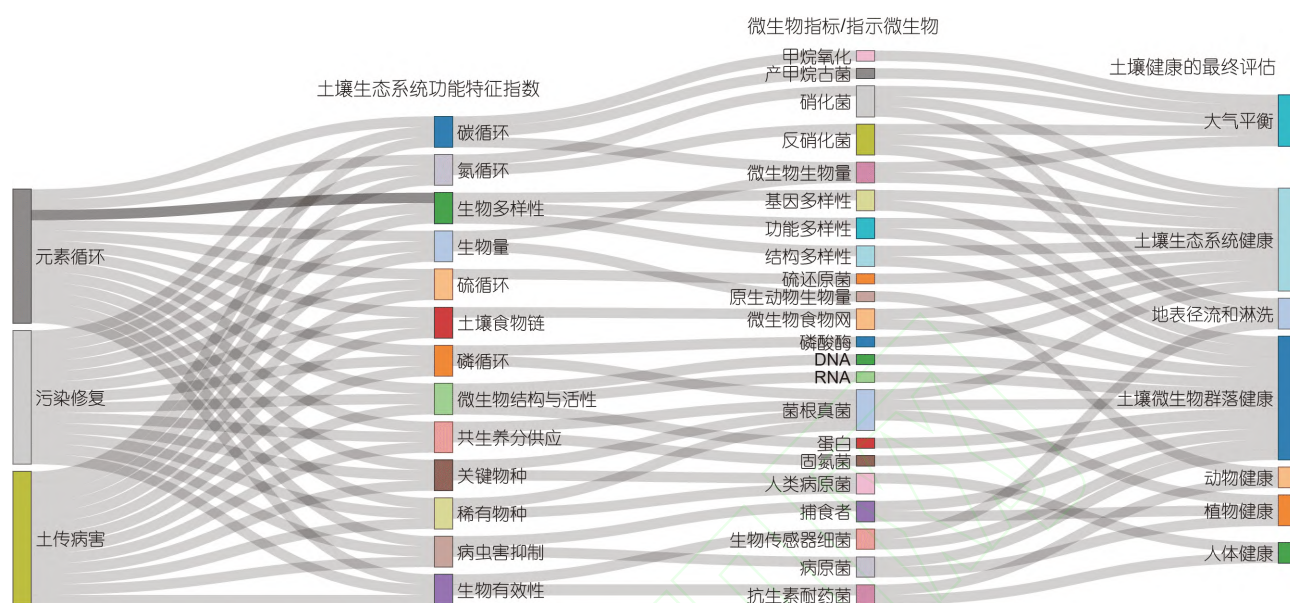


图2 评估土壤健康的微生物综合性指标

Figure 2 Comprehensive microbial indicators for soil health assessment

然后通过数理统计分析,如多元回归及多重相关分析等减少指标数量,最终指标数量通常在6~8之间<sup>[70]</sup>。其中,与土壤功能相关但无显著变化的土壤特性不包含在最小数据集中。需要注意的是,对于每一类土壤健康的最终评估,其最小数据集至少包含一个微生物指标(图2)。例如,如果设定硝酸盐淋洗地下水作为评估土壤健康的终点,那么最小数据集应该至少包括参与氮循环的指示微生物——硝化反硝化细菌<sup>[10,71]</sup>。此外,土壤健康的有效评估还需要涵盖多个参数,如微生物生物量、微生物活性、多样性、稀有物种和关键物种等最小数据集。衡量不同生态系统的土壤健康,最小数据集组成可能也会显著不同。例如,氮循环对于沼泽地的健康评估具有重要意义,而细菌多样性可能是衡量耕地土壤健康的重要指标,人类病原体的评估则对于人为影响的耕地及城市土壤中的土壤健康评估更重要。研究者也可以通过测定代表性功能基因丰度、微生物活性和酶活性等间接手段来获知环境对营养元素的代谢、转运和转化能力的影响,从而对土壤健康状态做出综合性评估,制定土壤可持续利用策略。例如,碳、氮、磷、硫等元素基因定量芯片的开发为土壤健康的分子诊断提供了新的技术途径<sup>[72]</sup>。新的微生物学领域,如土壤病毒组和原生动物的研究也为土壤微生物指示土壤健康提出了新的机遇和挑战<sup>[73,74]</sup>。William-

son等人<sup>[75]</sup>发现,土壤类型与病毒数量显著正相关,如炎热的沙漠土壤病毒丰度最低,而森林和湿地土壤中丰度较高等。原动物可以直接或间接抑制土壤病原菌,但是由于相关研究的缺乏,土壤病毒和原动物是否可以指示土壤健康并不清楚。因此,在未来的研究中,应进一步深入揭示土壤微生物组的功能,完善评估土壤健康的微生物指标,加强分子诊断技术的研发,以制定可量化的微生物指标来精准反映土壤健康。

### 3 调控土壤微生物组以保护和改善土壤健康

集约化农业及工业化发展到了一个新的历史转折点,土壤退化、资源利用率低和环境恶化问题等严重威胁土壤和人类健康。以绿色发展为导向,协同实现资源高效、提质增产、保证环境安全的目标是高质量农业可持续发展的必然选择<sup>[76]</sup>。土壤微生物组是维持土壤健康的核心与关键,利用土壤微生物组来提高土壤健康水平对可持续农业发展及保护土壤生态环境具有重要意义。合理的农业管理措施与种植制度通过调控有益微生物而服务于“智慧农业”<sup>[77]</sup>,如有机种植、作物轮作、免耕和覆盖作物能够改良土壤微生物群落,提高作物生产力<sup>[78,79]</sup>。新兴的合成生物学和基因编



辑工具也可以通过修饰介导硝化和反硝化过程的功能基因来调控可移动元件(例如质粒和转座子), 并针对性地操控天然微生物来减少 $\text{N}_2\text{O}$ 的产生<sup>[80,81]</sup>。此外, 微生物组互作使得它们在生态系统中可以发挥更大的作用, 如多种微生物的组合可以显著提高土壤中污染物的降解率, 提高微生物在土壤生态系统中的稳定性和适应能力, 从而有效修复污染土壤<sup>[68]</sup>。核心物种是微生物互作网络中与其他微生物存在互作关系的物种, 核心物种的接种代表着另一种调控土壤微生物的研究方向。应用核心物种接种的微生物组工程技术可以直接调节微生物关系、抑制有害微生物进而招募功能微生物, 从而提升土壤健康<sup>[82]</sup>。值得注意的是, 由于具有适应性优势, 土著微生物比外源添加微生物物种更有竞争力(因为接种外源微生物物种往往难以在土壤中长期存活下来), 是其作为生物防治剂或生物修复剂在农业实践中得以成功应用要解决的主要问题<sup>[83]</sup>。因此, 全面系统地深入研究土壤微生物组的结构与功能, 及其参与土壤过程和调控生态环境的机制, 加强环境微生物菌剂的研制及应用, 将为更有效地调控土壤微生物组, 解决人类社会面临的食品安全、土壤健康及环境污染等重大问题提供新思路。

## 4 展望

土壤微生物组与土壤有机质、氮和磷等诸多元素循环、土壤污染物降解及土传病害根际免疫等息息相关。多组学方法可以进一步实现微生物组种群水平基因组的重建, 并从基因组学角度推断其功能潜力, 从转录组学和代谢组学角度分析追踪其功能基因的表达, 从而深入揭示微生物之间相互作用的机制和微生物组的整体功能, 为土壤健康动态变化评估提供基础。加强对土壤微生物组的组成及功能的研究, 强化其在土壤生态系统中的作用, 实现在特定或更大的范围内精准调控土壤微生物组及功能微生物组移植, 以减少化肥和农药的施用, 并利用微生物修复污染土壤以提升土壤健康, 对维持农业可持续生产和保护环境至关重要(图3)。虽然土壤微生物组在土壤健康中发挥着重要作用, 但目前土壤微生物组与土壤健康的研究仍处于起步阶段, 相关研究建议从以下四个方面进一步开展。

(1) 土壤微生物组功能与土壤健康的耦合研究。微

生物组学及稳定同位素探针结合技术改变了人们对微生物暗物质的结构和功能的认知, 揭示了丰富的微生物遗传多样性, 还发现了新的生物修复方法以及生物地球化学新途径等, 这些分子生物学分析方法对于预测土壤生态系统服务功能, 揭示土壤微生物组驱动土壤健康的机制至关重要。下一步需要加强对土壤微生物组由于环境变化而改变的微生物组功能与土壤健康耦合的研究<sup>[84]</sup>。分析不同生境下环境特征与土壤微生物组多样性及功能之间的相关性, 探究土壤微生物组在调控土壤健康中发挥的作用及其贡献。未来的研究应该侧重于研究土壤微生物组功能, 最大化微生物组功能以提高生态系统中的资源利用效率和抗病性, 减少污染物从土壤向食物链的扩散。

(2) 建立土壤健康的微生物指标及其分子诊断体系。土壤特征与微生物组学大数据将在土壤健康的微生物指标制定中发挥决定性作用。微生物指标的制定需要综合考虑土壤类型、土壤环境和土地利用类型, 需要评估土壤扰动及扰动消失后的微生物的抵抗力和恢复力, 从而获得更加全面的综合数据库。大数据需要软硬件上多层次的支持, 同时优化和整合数据库, 集成微生物组及土壤健康数据自动化分析系统, 从而更好掌握我国土壤微生物组的宝贵资源, 准确认识土壤微生物组驱动土壤健康的机制, 为土壤健康评估中微生物指标的制定提供有力支撑。此外, 微生物指标的检测将向着快速、简便和高度自动化的方向发展, 未来的研究应该加强开发样本采集、前处理、核酸提取、基因测序等检测过程的全自动化集成式的分子诊断系统体系, 强化基因芯片、单细胞分选、全基因组扩增测序和光谱技术等分子诊断体系的研发、应用及推广<sup>[85,86]</sup>。

(3) 构建改善环境质量和土壤健康的微生物组。随着对微生物组功能认识的不断提高以及研究的深入, 微生物组移植或将成为人类健康和农业可持续发展的主流策略。综合微生物组的研究成果, 通过对微生物组进行功能导向的驯化或者工程改造, 优化土壤微生物的特定功能, 以期获得具有新颖功能的“智能微生物”, 实现对于单个微生物物种或菌株无法实现的复杂功能。利用合成生物学技术, 构建支持农业可持续发展和环境友好的土壤微生物组, 增强地下生物多样性提升土壤多种生态系统功能, 抑制病虫害以及动植物和人畜潜在致病菌, 促进土壤健康。目前, 微生物组移植工

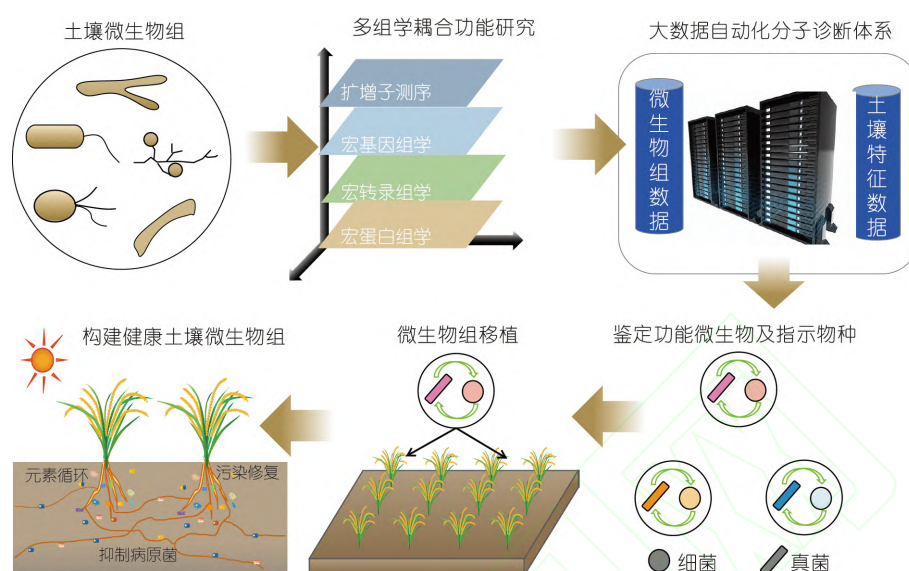


图3 构建土壤微生物组实现土壤健康

Figure 3 Engineering the soil microbiome to achieve soil health

程已经成功应用于改变植物微生物菌群组成<sup>[87]</sup>,并在改善人类健康,提高农业生产方面展示了巨大潜力。在未来的研究中,研究者需要加强土壤微生物组参与特定生物过程的功能研究,以更好地扩展治疗性微生物组工程的应用。

(4) 解析土壤-植物系统中微生物迁移与人类健康的关系。人类与环境共享一个微生物世界,土壤微生物(有益和有害)可以通过土壤-植物系统传递从而影响人类健康。丰富的土壤微生物组可以通过提高养分利用效率来提高陆地生态系统服务功能,增强作物的生产力以及提高植物对全球气候变化和生物胁迫的抵抗力

和恢复力,减少抗性基因及(植物和人畜)病原菌的传输和扩散,从而保障人类健康。深入探究土壤-植物系统中微生物的多样性、组成、功能及迁移规律,可以更准确地定量土壤微生物组对人类健康的影响。进一步揭示地下世界与人类健康之间的密切关系,可以探索 and 发现与人体健康相关的微生物指示物种,进而来管理和调控土壤生态系统。未来需要围绕人类健康发展微生物跨介质传输的快速检测技术,在微生物跨介质传输动态规律和控制途径方面开展科学探索和技术创新,加强多学科交叉融合,加快土壤微生物组与土壤健康相关领域的跨越式发展。

## 参考文献

- 1 Doran J W, Zeiss M R. Soil health and sustainability: managing the biotic component of soil quality. *Appl Soil Ecol*, 2000, 15: 3–11
- 2 Baveye P C, Baveye J, Gowdy J. Soil “ecosystem” services and natural capital: critical appraisal of research on uncertain ground. *Front Environ Sci*, 2016, 4: 41
- 3 Lehmann J, Bossio D A, Kögel-Knabner I, et al. The concept and future prospects of soil health. *Nat Rev Earth Environ*, 2020, 1: 544–553
- 4 E.U. Mission Board Soil Health and Food. Caring for Soil is Caring for Life. The Publications Office of the European Union. European Commission, 2020
- 5 Allen D E, Singh B P, Dalal R C. Soil health indicators under climate change: a review of current knowledge. In: Singh B P, Cowie A L, Chan K Y, eds. *Soil Health and Climate Change*. Berlin: Springer, 2011: 25–45
- 6 Zhu Y G, Shen R F, He J Z, et al. China soil microbiome initiative: progress and perspective (in Chinese). *Bull Chin Acad Sci*, 2017, 32: 554–565 [朱永官, 沈仁芳, 贺纪正, 等. 中国土壤微生物组: 进展与展望. 中国科学院院刊, 2017, 32: 554–565]
- 7 Lu Y H. Recent development of soil microbiology and future perspectives (in Chinese). *Bull Chin Acad Sci*, 2015, 30: 106–111 [陆雅海. 土壤微

- 生物学研究现状与展望. 中国科学院院刊, 2015, 30: 106–111]
- 8 Frac M, Hannula S E, Belka M, et al. Fungal biodiversity and their role in soil health. *Front Microbiol*, 2018, 9: 707
  - 9 Chaparro J M, Sheflin A M, Manter D K, et al. Manipulating the soil microbiome to increase soil health and plant fertility. *Biol Fertil Soils*, 2012, 48: 489–499
  - 10 Ritz K, Black H I J, Campbell C D, et al. Selecting biological indicators for monitoring soils: A framework for balancing scientific and technical opinion to assist policy development. *Ecol Indic*, 2009, 9: 1212–1221
  - 11 Griffiths B S, Römcke J, Schmelz R M, et al. Selecting cost effective and policy-relevant biological indicators for European monitoring of soil biodiversity and ecosystem function. *Ecol Indic*, 2016, 69: 213–223
  - 12 Bennett L T, Mele P M, Annett S, et al. Examining links between soil management, soil health, and public benefits in agricultural landscapes: An Australian perspective. *Agr Ecosyst Environ*, 2010, 139: 1–12
  - 13 Chen Q L, Cui H L, Su J Q, et al. Antibiotic resistomes in plant microbiomes. *Trends Plant Sci*, 2019, 24: 530–541
  - 14 Lagier J C, Armougom F, Million M, et al. Microbial culturomics: paradigm shift in the human gut microbiome study. *Clin Microbiol Infect*, 2012, 18: 1185–1193
  - 15 Su J Q, An X L, Li B, et al. Metagenomics of urban sewage identifies an extensively shared antibiotic resistome in China. *Microbiome*, 2017, 5: 84
  - 16 Peng J, Wegner C E, Bei Q, et al. Metatranscriptomics reveals a differential temperature effect on the structural and functional organization of the anaerobic food web in rice field soil. *Microbiome*, 2018, 6: 169
  - 17 Bai Y, Müller D B, Srinivas G, et al. Functional overlap of the *Arabidopsis* leaf and root microbiota. *Nature*, 2015, 528: 364–369
  - 18 Dai Z, Liu G, Chen H, et al. Long-term nutrient inputs shift soil microbial functional profiles of phosphorus cycling in diverse agroecosystems. *ISME J*, 2020, 14: 757–770
  - 19 Chen S C, Sun G X, Yan Y, et al. The Great Oxidation Event expanded the genetic repertoire of arsenic metabolism and cycling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 10414–10421
  - 20 Wei Z, Friman V P, Pommier T, et al. Rhizosphere immunity: targeting the underground for sustainable plant health management. *Front Agr Sci Eng*, 2020, 7: 317
  - 21 Crowther T W, Riggs C, Lind E M, et al. Sensitivity of global soil carbon stocks to combined nutrient enrichment. *Ecol Lett*, 2019, 22: 936–945
  - 22 Chu H Y, Ma Y Y, Yang T, et al. The strategies for development of the subdiscipline of soil biology for the 14th Five-Year Plan (in Chinese). *Acta Pedo Sin*, 2020, 57: 1105–1116 [褚海燕, 马玉颖, 杨腾, 等. “十四五”土壤生物学分支学科发展战略. 土壤学报, 2020, 57: 1105–1116]
  - 23 Ma B, Zhao K, Lv X, et al. Genetic correlation network prediction of forest soil microbial functional organization. *ISME J*, 2018, 12: 2492–2505
  - 24 Lyu Z, Lu Y. Metabolic shift at the class level sheds light on adaptation of methanogens to oxidative environments. *ISME J*, 2018, 12: 411–423
  - 25 van der Heijden M G A. Mycorrhizal fungi reduce nutrient loss from model grassland ecosystems. *Ecology*, 2010, 91: 1163–1171
  - 26 Xiao K Q, Ge T D, Wu X H, et al. Metagenomic and  $^{14}\text{C}$  tracing evidence for autotrophic microbial  $\text{CO}_2$  fixation in paddy soils. *Environ Microbiol*, 2020, doi: 10.1111/1462-2920.15204
  - 27 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. *Microbiome*, 2019, 7: 33
  - 28 Zhang L, Shi N, Fan J, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi stimulate organic phosphate mobilization associated with changing bacterial community structure under field conditions. *Environ Microbiol*, 2018, 20: 2639–2651
  - 29 Jiang Y, Luan L, Hu K, et al. Trophic interactions as determinants of the arbuscular mycorrhizal fungal community with cascading plant-promoting consequences. *Microbiome*, 2020, 8: 142
  - 30 Fan K, Delgado-Baquerizo M, Guo X, et al. Biodiversity of key-stone phylotypes determines crop production in a 4-decade fertilization experiment. *ISME J*, 2020, 141
  - 31 Sun W, Sun X, Li B, et al. Bacterial response to sharp geochemical gradients caused by acid mine drainage intrusion in a terrace: Relevance of C, N, and S cycling and metal resistance. *Environ Int*, 2020, 138: 105601
  - 32 Ding L J, An X L, Li S, et al. Nitrogen loss through anaerobic ammonium oxidation coupled to iron reduction from paddy soils in a chronosequence. *Environ Sci Technol*, 2014, 48: 10641–10647
  - 33 Tan S, Liu J, Fang Y, et al. Insights into ecological role of a new deltaproteobacterial order *Candidatus Acidulodesulfobacterales* by metagenomics and metatranscriptomics. *ISME J*, 2019, 13: 2044–2057



- 34 Zhu Y G, Zhu D, Xu T, et al. Impacts of (micro) plastics on soil ecosystem: progress and perspective (in Chinese). *J Agro-Environ Sci*, 2019, 38: 1–6 [朱永官, 朱冬, 许通, 等. (微)塑料污染对土壤生态系统的影响: 进展与思考. *农业环境科学学报*, 2019, 38: 1–6]
- 35 Zhao F J, Xie W Y, Wang P, et al. Soil and human health (in Chinese). *Acta Pedo Sin*, 2020, 57: 1–11 [赵方杰, 谢婉滢, 汪鹏, 等. 土壤与人体健康. *土壤学报*, 2020, 57: 1–11]
- 36 Williams P N, Lei M, Sun G, et al. Occurrence and partitioning of cadmium, arsenic and lead in mine impacted paddy rice: Hunan, China. *Environ Sci Technol*, 2009, 43: 637–642
- 37 Tyagi M, da Fonseca M M R, de Carvalho C C C R. Bioaugmentation and biostimulation strategies to improve the effectiveness of bioremediation processes. *Biodegradation*, 2011, 22: 231–241
- 38 Chen J, Qin J, Zhu Y G, et al. Engineering the soil bacterium *Pseudomonas putida* for arsenic methylation. *Appl Environ Microbiol*, 2012, 79: 4493–4495
- 39 Löffler F E, Edwards E A. Harnessing microbial activities for environmental cleanup. *Curr Opin Biotech*, 2006, 17: 274–284
- 40 Li G, Sun G X, Williams P N, et al. Inorganic arsenic in Chinese food and its cancer risk. *Environ Int*, 2011, 37: 1219–1225
- 41 Chen Q L, Ding J, Zhu Y G, et al. Soil bacterial taxonomic diversity is critical to maintaining the plant productivity. *Environ Int*, 2020, 140: 105766
- 42 Xiao K Q, Li B, Ma L, et al. Metagenomic profiles of antibiotic resistance genes in paddy soils from South China. *FEMS Microbiol Ecol*, 2016, 92: 23
- 43 Chen C, Li L, Huang K, et al. Sulfate-reducing bacteria and methanogens are involved in arsenic methylation and demethylation in paddy soils. *ISME J*, 2019, 13: 2523–2535
- 44 Huang X Q, Cai Z C. Soil microbes and control of soil-borne diseases (in Chinese). *Bull Chin Acad Sci*, 2017, 32: 593–600 [黄新琦, 蔡祖聪. 土壤微生物与作物土传病害控制. *中国科学院院刊*, 2017, 32: 593–600]
- 45 Weller D M, Raaijmakers J M, Gardener B B M S, et al. Microbial populations responsible for specific suppressiveness to plant pathogens. *Annu Rev Phytopathol*, 2002, 40: 309–348
- 46 Huang X, Liu S, Liu X, et al. Plant pathological condition is associated with fungal community succession triggered by root exudates in the plant-soil system. *Soil Biol Biochem*, 2020, 151: 108046
- 47 Susilo F X, Neutel A M, Noordwijk M, et al. Soil biodiversity and food webs. In: van Noordwijk M, Cadisch G, Ong C K, eds. *Below-ground Interactions in Tropical Agroecosystems: Concepts and Models with Multiple Plant Components*. Wallingford: CABI, International, 2004. 285–307
- 48 Wang X, Wei Z, Yang K, et al. Phage combination therapies for bacterial wilt disease in tomato. *Nat Biotechnol*, 2019, 37: 1513–1520
- 49 Xiong W, Song Y, Yang K, et al. Rhizosphere protists are key determinants of plant health. *Microbiome*, 2020, 8: 27
- 50 Wei Z, Gu Y, Friman V P, et al. Initial soil microbiome composition and functioning predetermine future plant health. *Sci Adv*, 2019, 5: eaaw0759
- 51 Li M, Wei Z, Wang J, et al. Facilitation promotes invasions in plant-associated microbial communities. *Ecol Lett*, 2019, 22: 149–158
- 52 Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Reich P B, et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nat Commun*, 2016, 7: 10541
- 53 Zhu Y G, Zhao Y, Zhu D, et al. Soil biota, antimicrobial resistance and planetary health. *Environ Int*, 2019, 131: 105059
- 54 Wagg C, Schlaeppi K, Banerjee S, et al. Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning. *Nat Commun*, 2019, 10: 4841
- 55 Chen Q L, Ding J, Zhu D, et al. Rare microbial taxa as the major drivers of ecosystem multifunctionality in long-term fertilized soils. *Soil Biol Biochem*, 2020, 141: 107686
- 56 Louca S, Polz M F, Mazel F, et al. Function and functional redundancy in microbial systems. *Nat Ecol Evol*, 2018, 2: 936–943
- 57 Isbell F, Craven D, Connolly J, et al. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 2015, 526: 574–577
- 58 Fuhrman J A. Microbial community structure and its functional implications. *Nature*, 2009, 459: 193–199
- 59 de Vries F T, Wallenstein M D. Below-ground connections underlying above-ground food production: a framework for optimising ecological connections in the rhizosphere. *J Ecol*, 2017, 105: 913–920
- 60 Hermans S M, Buckley H L, Case B S, et al. Using soil bacterial communities to predict physico-chemical variables and soil quality. *Microbiome*,

- 2020, 8: 79
- 61 Alkorta I, Aizpurua A, Riga P, et al. Soil enzyme activities as biological indicators of soil health. *Rev Environ Health*, 2003, 18: 65–73
- 62 Shi Y, Delgado-Baquerizo M, Li Y, et al. Abundance of kinless hubs within soil microbial networks are associated with high functional potential in agricultural ecosystems. *Environ Int*, 2020, 142: 105869
- 63 Banerjee S, Schlaeppi K, van der Heijden M G A. Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. *Nat Rev Microbiol*, 2018, 16: 567–576
- 64 Jiao S, Chen W, Wei G. Biogeography and ecological diversity patterns of rare and abundant bacteria in oil-contaminated soils. *Mol Ecol*, 2017, 26: 5305–5317
- 65 Xue Y, Chen H, Yang J R, et al. Distinct patterns and processes of abundant and rare eukaryotic plankton communities following a reservoir cyanobacterial bloom. *ISME J*, 2017, 12: 2263–2277
- 66 Liang Y, Xiao X, Nuccio E E, et al. Differentiation strategies of soil rare and abundant microbial taxa in response to changing climatic regimes. *Environ Microbiol*, 2020, 22: 1327–1340
- 67 Pennisi E, Cornwall W. Hidden web of fungi could shape the future of forests. *Science*, 2020, 369: 1042–1043
- 68 Wang L, Li X. Steering soil microbiome to enhance soil system resilience. *Critical Rev Microbiol*, 2019, 45: 743–753
- 69 Gugino B K, Idowu O J, Schindelbeck R R, et al. Cornell Soil Health Assessment Training Manual. 2nd ed. New York: Cornell University, 2009
- 70 Bünemann E K, Bongiorno G, Bai Z, et al. Soil quality—A critical review. *Soil Biol Biochem*, 2018, 120: 105–125
- 71 Nielsen M N, Winding A. Microorganisms as Indicators of Soil Health. Copenhagen: National Environmental Research Institute, 2002
- 72 Zheng B, Zhu Y, Sardans J, et al. QMEC: a tool for high-throughput quantitative assessment of microbial functional potential in C, N, P, and S biogeochemical cycling. *Sci China Life Sci*, 2018, 61: 1451–1462
- 73 Wang G H, Liu J J, Zhu D, et al. A Review of researches on viruses in soil-advancement and challenges (in Chinese). *Acta Pedo Sin*, 2020, 57 [王光华, 刘俊杰, 朱冬, 等. 土壤病毒的研究进展与挑战. *土壤学报*, 2020, 57]
- 74 Wei Z, Song Y Q, Xiong W, et al. Soil protozoa: research methods and roles in the biocontrol of soil-borne diseases (in Chinese). *Acta Pedo Sin*, 2020 [韦中, 宋宇琦, 熊武, 等. 土壤原生动物-研究方法及其在土传病害防控中的作用. *土壤学报*, 2020]
- 75 Williamson K E, Fuhrmann J J, Wommack K E, et al. Viruses in soil ecosystems: an unknown quantity within an unexplored territory. *Annu Rev Virol*, 2017, 4: 201–219
- 76 Zhang J L, Zhang J Z, Shen J B, et al. Soil health and agriculture green development: opportunities and challenges (in Chinese). *Acta Pedo Sin*, 2020, 57: 783–796 [张俊伶, 张江周, 申建波, 等. 土壤健康与农业绿色发展: 机遇与对策. *土壤学报*, 2020, 57: 783–796]
- 77 Hartman K, van der Heijden M G A, Wittwer R A, et al. Cropping practices manipulate abundance patterns of root and soil microbiome members paving the way to smart farming. *Microbiome*, 2018, 6: 14
- 78 Lupatini M, Korthals G W, de Hollander M, et al. Soil microbiome is more heterogeneous in organic than in conventional farming system. *Front Microbiol*, 2017, 7
- 79 Schmidt R, Mitchell J, Scow K. Cover cropping and no-till increase diversity and symbiotroph: saprotroph ratios of soil fungal communities. *Soil Biol Biochem*, 2018, 129: 99–109
- 80 Sheth R U, Cabral V, Chen S P, et al. Manipulating bacterial communities by *in situ* microbiome engineering. *Trends Genets*, 2016, 32: 189–200
- 81 Hu H W, He J Z, Singh B K. Harnessing microbiome-based biotechnologies for sustainable mitigation of nitrous oxide emissions. *Microb Biotechnol*, 2017, 10: 1226–1231
- 82 Toju H, Peay K G, Yamamichi M, et al. Core microbiomes for sustainable agroecosystems. *Nat Plants*, 2018, 4: 247–257
- 83 Raaijmakers J M, Mazzola M. Soil immune responses. *Science*, 2016, 352: 1392–1393
- 84 Wubs E R J, van der Putten W H, Bosch M, et al. Soil inoculation steers restoration of terrestrial ecosystems. *Nat Plants*, 2016, 2: 16107
- 85 Cui L, Zhang D D, Yang K, et al. Perspective on surface-enhanced Raman spectroscopic investigation of microbial world. *Anal Chem*, 2019, 91: 15345–15354
- 86 Morais C L M, Paraskevaidi M, Cui L, et al. Standardization of complex biologically derived spectrochemical datasets. *Nat Protoc*, 2019, 14: 1546–1577
- 87 Bai Y, Qian J M, Zhou J M, et al. Crop microbiome: breakthrough technology for agriculture (in Chinese). *Bull Chin Acad Sci*, 2017, 32: 260–265 [白洋, 钱景美, 周俭民, 等. 农作物微生物组: 跨越转化临界点的现代生物技术. *中国科学院院刊*, 2017, 32: 260–265]

## Linking the soil microbiome to soil health

ZHU YongGuan<sup>1,2</sup>, PENG JingJing<sup>3</sup>, WEI Zhong<sup>4</sup>, SHEN QiRong<sup>4</sup> & ZHANG FuSuo<sup>3</sup>

*1 State Key Lab of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China;*

*2 Key Lab of Urban Environment and Health, Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen 361021, China;*

*3 College of Resources and Environmental Sciences, National Academy of Agriculture Green Development, China Agricultural University, Beijing 100193, China;*

*4 College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China*

Soil health is the capacity of soil to function as a vital living ecosystem. Maintenance of soil health is essential to agricultural sustainable development of terrestrial ecosystems. Soil microbiome is the key player for conservation of soil health. They govern biogeochemical cycling of elements, pollutant degradation, and rhizosphere immunity, which enhances soil fertility and crop productivity. Soil contains diverse microbes and numerous metabolisms associated with abundant organic compounds. The complexity of soil microbial community limits our knowledge about the links between soil microbiome and soil health. With the advancement in sequencing technologies and meta-omics, microbiologists have begun to explore microbial functions and interactions in the soil. Understanding and exploring the molecular mechanisms involved in microbiome interactions and microbial indicators for soil health will allow the manipulation of the soil microbiome so as to improve soil fertility and enhance crop productivity. It will also enable the scientists to recognize the microbial functions and formulate microbial communities capable of enhancing nutrient use efficiency, reducing soil contamination and increasing rhizosphere immunity. Here we review the recent advances in soil microbiome research, point out the significance of soil microbial multi-function in soil health cultivation, and provide new insights for building healthy soil through harnessing soil microbiome in the future.

**soil health, soil microbiome, ecosystem multi-function, microbial indicators**

doi: [10.1360/SSV-2020-0320](https://doi.org/10.1360/SSV-2020-0320)