



评述

植物-土壤生物跨界连续体: 解析生态系统功能的新视角

张崇哲^{1,2}, 陈小云², 贺纪正³, 胡锋², 刘满强^{1,2*}

1. 兰州大学草地农业科技学院, 草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室, 草地微生物研究中心, 兰州 730000

2. 南京农业大学资源与环境科学学院, 土壤生态实验室, 南京 210095

3. 福建师范大学地理科学学院, 福州 350117

* 联系人, E-mail: liumq@njau.edu.cn

收稿日期: 2025-06-22; 接受日期: 2025-09-16; 网络版发表日期: 2026-01-21

国家重点研发计划(批准号: 2022YFD1500203)和国家自然科学基金(批准号: 42177286)资助

摘要 达尔文在《物种起源》中指出, 生物性状是其功能核心表征, 为生态策略理论奠定了基础. 随着全球变化加剧, 基础研究与国家需求加速融合, 对生态系统的理解正从局部探索迈向系统性理论整合. 过去几十年, 植物与土壤生物性状研究已取得丰硕成果, 但生态系统功能预测仍面临不确定性, 根源在于缺乏对二者协同关系的系统认识. 性状作为连接生物与环境的基本单元, 具有跨类群、跨尺度整合环境-生物-功能的潜力, 是打通不同生物类群与生态层级的重要路径. 本文梳理了植物与土壤生物生态策略的研究进展, 探讨了多类群间策略协同的潜在机制. 最后强调, 推动多维度的跨界连续体研究, 有望建立统一框架, 提升全球变化背景下对生态系统功能与健康变化的预测能力.

关键词 生态进化, 生态系统功能, 一体化健康, 性状, 多维性, 经济系谱, 全球变化

在全球变化(如气候变化和生物多样性丧失)以及人类活动(如土地利用强度增加)持续加剧的双重驱动下, 生态系统正面临前所未有的扰动与功能重组^[1]. 进行生态系统的可持续管理, 并以自然为基础提供科学决策, 已成为全球未来发展的核心问题^[2]. 为应对全球挑战, 亟需建立系统性的研究框架, 深入解析生物多样性、气候变化与人类社会之间复杂而动态的交互关系. 在探索进程中, 生态策略作为连接生物与环境相互作用的桥梁, 发挥着不可替代的枢纽地位(图1). 生态学作为解决上述问题的最适合学科, 正处于理论深化

与技术跃升的关键阶段. 长期以来, 关于植物与土壤生物性状和生态策略的研究积累了丰富的理论与数据资源, 显著推动了人们对生物多样性与生态系统功能关系的理解^[3~5]. 然而, 这些成果大多聚焦于单一生物类群或尺度, 缺乏跨类群、跨尺度的系统整合, 限制了人们对生态系统功能变化的准确预测与机制解析. 构建覆盖植物与土壤生物等组分整体性策略框架, 已成为突破当前不确定性、实现机制-预测-管理三位一体生态目标的核心科学难题.

性状和生态策略作为连接生物体与环境二者的

引用格式: 张崇哲, 陈小云, 贺纪正, 等. 植物-土壤生物跨界连续体: 解析生态系统功能的新视角. 中国科学: 生命科学, 2026, 56: 1921–1934
Zhang C Z, Chen X Y, He J Z, et al. The cross-kingdom continuum of plant and soil biota: a new perspective for understanding ecosystem function (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2026, 56: 1921–1934, doi: 10.1360/SSV-2025-0190

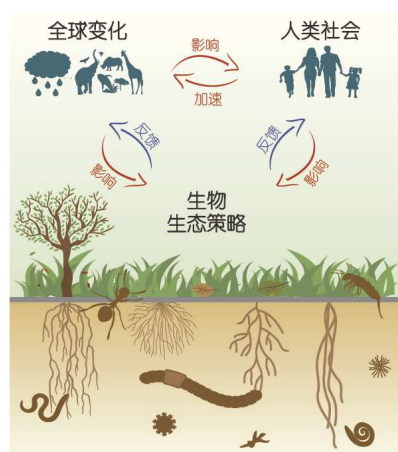


图1 生态策略、全球变化以及人类社会之间的耦合关系
Figure 1 The ecological strategy-global challenges-human society nexus

必经桥梁,具备跨界、跨尺度的整合潜力^[6]。以性状为基础推动生态策略的跨界融合,通过结合植物、土壤微生物和土壤动物全面构建“植物-土壤生物”连续体,不仅有助于揭示生态系统动态响应机制,也为预测陆地生态系统的功能演变与健康水平提供理论支撑与实践导向,从而服务于生态系统管理与基于自然解决方案(nature-based solutions)的科学实施^[7,8]。本文以生态策略理论的发展脉络作为切入点,重点评述植物与土壤生物的生态策略及其跨界耦合机制,提出跨类群策略协同在驱动生态系统功能中的作用。通过系统分析,将生态策略与跨界生物的系统整合,为全球变化背景下生态系统的功能预测与健康评估提供理论根基。

1 生态策略框架的理论意义与演进

生态策略(ecological strategy)是指生物在长期进化过程中,为适应环境而形成的形态、生理、生活史与行为等多维度的综合适应特征与模式。这些策略体现了生物在生长、繁殖和生存等方面的权衡与优化,进而决定其在不同环境条件下的生态位与竞争优势^[3,9]。生态策略的核心思想是,不同生物在与周围环境和其他生物的相互作用过程中,累积演化出特定的适应性策略。该思想可追溯至公元前三世纪。古希腊哲学家提奥弗拉斯根据形态特征,将植物分为树木、灌木、小灌木和草本植物四类。尽管这种分类方法较

为简单,但其核心思想至今仍在现代生态学中得到广泛应用。随着生态学理论的发展,学者逐渐尝试运用生态学原理来描述物种如何响应环境变化。在此背景下,Macarthur和Wilson^[10]提出了r-K策略框架,依据生物的生长与繁殖策略,将物种划分为r策略型和K策略型两类,为理解物种资源竞争与环境适应能力提供了理论基础。在此基础上,Grime^[11]进一步提出了C-S-R生态策略三角模型,聚焦于生物对环境胁迫与干扰的适应性,将生物生态策略归纳为竞争型(competitor)、耐胁迫型(stress-tolerator)和机会型(ruderal)三类。C-S-R策略框架不仅是对r-K策略的补充,还为生态学提供了更系统的分类体系。将生态策略进行归类的方式,契合了人类倾向于通过归类简化复杂世界的认知模式,体现了生态学自诞生以来致力于组织和理解复杂生态现象的理念。随着研究的深入,学界逐渐认识到生态策略本质上呈连续分布^[12,13]。新兴的科学目标并不着眼于回答“有多少种生态策略类型?”,而是关注“生态策略存在多少个独立的维度?”。研究者开始基于物种性状的定量差异,将策略沿连续的功能维度进行排序^[14,15]。Southwood^[3]提出了一个富有启发性的类比,生态学中的物种如同化学元素,应在一个类似于元素周期表的多维框架中找到其独特的位置。探索生态策略的关键维度,或可类比于化学家构建元素周期表的过程。基于连续性策略维度的思想不仅更符合自然选择的渐变特征,也避免了人为划分带来的信息丢失^[16,17]。

与此同时,尽管生态策略作为一个统一的理论框架贯穿于各生物类群,不同类群在生态系统中的功能角色和生态位存在显著差异,导致其生态策略的表现形式和功能意义也各有侧重。以植物为例,其生态策略主要围绕光能、水分和养分的获取与分配展开,表现为资源在根、茎、叶等器官间的权衡分配^[18];动物作为消费者,其策略则多体现为捕食行为、能量获取及繁殖方式的优化^[19,20];而微生物作为物质循环和能量流动的基础,其策略重点集中于代谢速率、资源转化效率及环境适应性^[21]。这种基于统一框架下的类群间生态策略差异,不仅反映了它们在生态系统中各自独特的功能角色,还暗示了它们之间的互补性和协调性。作为连接生物性状与生态功能的关键理论桥梁,生态策略有助于揭示不同生物类群对环境独特的响应机制,为理解跨生物界和跨生态层级的协同关系以及

开展比较研究提供了统一而灵活的理论基础, 进而全面阐明个体性状、群落结构与生态系统过程及功能之间的关系^[22,23]. 可以说, 生态策略的理论研究极大地推动了生态学的发展, 为揭示生物多样性维持机制、预测生态系统功能以及评价生态系统健康提供了强有力的理论工具^[6].

2 植物生态策略提供了揭示功能权衡的核心框架

2.1 植物生态策略的内涵: 从性状组合到资源优化

生态策略的探索最早源于植物科学^[24], 植物生态策略可被理解为物种在特定生态环境中维持种群延续的一套适应性方式, 或更广义地说, 是其生态生存方式^[25]. 早期被定义为“在不同物种或种群中广泛存在的一类相似的遗传特征, 使其表现出趋同的生态适应性”^[26], 强调了遗传基础的重要性, 指出以相同方式响应环境的物种往往共享一组遗传决定的特征. 随着研究的深入, Craine等人^[27]提出的植物策略是“在特定环境中由自然选择形成的一组性状组合, 有助于植物生长和成功繁殖”; 不仅强调了性状间的关联性, 还体现了策略的进化基础与功能导向. 生态策略具有显著的多维性与连续性特征, 每一个策略维度通常涉及多个性状的协同配置. Scholes等人^[28]将其形象地比喻为“性状组合套餐”, 指出某一性状的出现往往伴随着其他性状的协同表达, 不同的组合不仅反映了资源利用方式的差异, 也体现了性状之间的协同权衡机制. Westoby等人^[12]则从资源经济学角度出发, 将生态策略概括为“物种在生命周期内获取碳收益并实现基因传递的方式”, 强调了植物策略中碳获取效率与资源配置之间的连续性关联. 更具理论深度的定义还引入了适应性博弈与表型进化视角. Vincent和Brown^[29]基于博弈论, 提出生态策略应被视为“影响个体收益的可遗传表型”, 突出了个体层面的适应优化; 而Laughlin^[1]则从群体持续性角度出发, 认为生态策略本质上是“由自然选择塑造的一组表型特征, 使种群能够在特定环境中持续存在”. 这些不同定义虽然术语表述有所差异, 但共同体现其三个特征: 一是性状作为生态适应的表征单位, 构成了生态策略的基本元素; 二是生态策略以性状组合的形式呈现, 体现出多维协同与权衡; 三是生态策略具有连续性, 为其在不同生物组分间的拓展整

合提供了理论基础. 这些演变充分表明, 植物生态策略研究已从分类式的描述转向关注性状-策略维度协同的多维整合.

2.2 植物性状间的权衡: 策略维度的构建基础

植物性状是在长期适应和演化过程中形成的相对稳定且可度量的特征, 能够直接或间接反映植物在不同环境中生态策略^[30]. 自然选择可以视为特定环境下物种性状的优化过程, 受非生物和生物因素的共同影响^[31,32]. 具体而言, 在资源有限的环境中, 植物在生长、生存和繁殖方面受到资源分配的约束, 难以在所有功能上同时达到最优, 因此需要在性状之间进行权衡^[4,13]. 例如, 快速生长通常依赖高效的资源获取能力, 但往往以较低的耐受性或较短的寿命为代价^[18]. 性状权衡不仅塑造个体的生态适应性, 也影响群落组成及生态系统功能. 生态策略的多维性本质上就源于性状之间的生态进化权衡, 并在自然选择的作用下持续优化, 使植物在特定环境中实现生长、繁殖和生存的最佳平衡^[33,34]. 因此, 生态策略的核心在于植物适应资源可用性和环境压力的变化而逐步演化出的性状权衡, 这些性状通常以相互关联、协调一致的方式变化, 不同的权衡模式则决定了生态策略的不同维度^[35,36]. 基于此, 植物的适应性能够通过其在生态策略维度上的位置得到准确的表征.

尽管生态策略维度的概念较为抽象, 但可通过量化受自然选择塑造的性状加以具体化表征, 使原本抽象的生态策略转化为可测量的性状组合, 从而识别生态策略的主要维度. 近三十年来, 植物生态学家广泛采用基于性状的方法来量化和解释不同生境中植物生长、繁殖和生存策略的全球多样性. Westoby^[14]基于C-S-R策略框架, 通过植物比叶面积、冠层高度以及种子质量三个性状, 提出了一个可以量化的LHS(leaf-height-seed)框架. 随着研究的深入, 研究者发现植物生态策略的多维性远超三维框架的涵盖范围, Westoby等人^[12,37]利用物种间性状变化, 进一步扩展并完善了植物生态策略框架, 确立了六大维度, 包括叶经济系谱、繁殖维度、高度维度、叶片大小维度、枝干维度和根系维度. 这些维度在多个生态系统和植物类群中得到了实证支持, 共同揭示了植物如何通过性状的组合与调控, 实现对环境变化的适应和生存策略的优化.

2.2.1 “快-慢”经济系谱

叶经济系谱的确立是植物生态策略研究的里程碑, 提供了一个教科书式的概念框架^[1]. Wright等人^[15]通过定量分析全球175个地区2548种植物的关键叶片性状, 包括比叶重、氮含量、磷含量、光合速率、暗呼吸速率和寿命, 并基于性状间的权衡关系提出了经典“叶经济系谱(leaf economics spectrum)”. 该框架的核心在于将经济学经典的收益和代价的权衡思想应用于植物, 即资源权衡策略, 构成了叶经济系谱的基石^[38]. 叶经济系谱涵盖了从“快速投资-收益”的资源获取物种到“缓慢投资-收益”的资源保守物种, 表示了一系列有规律的连续变化的植物资源权衡连续体. 之后, Díaz等人^[39]整合了46085种植物与生长、生存和繁殖相关的性状, 包括株高、比茎密度、叶面积、比叶重、叶片氮含量和繁殖体重量, 建立了植物形态和功能框架, 揭示了植物生态策略的多重维度, 其中一个维度反映了叶经济系谱, 另一个维度是性状大小维度, 体现了整个植株及其叶片和繁殖体的大小, 进一步推动了植物生态策略的发展和应用.

伴随着植物叶经济系谱在解释植物生态策略方面的成功, 研究者开始将经济系谱扩展到其他器官. Reich^[18]假设任何分类单元的所有器官都会像叶片一样, 具有从快速到慢速的资源获取策略, 建立了整合植物根、茎、叶不同器官的“植物经济系谱(plant economics spectrum, PES)”. 其中, 根系作为土壤资源获取的主要界面, 发展出与叶经济系谱平行的“根系经济系谱(root economics spectrum)”. 后续一系列研究都证明根系经济系谱在全面揭示植物生态策略方面的价值. 例如, Roumet等人^[40]发现草本植物倾向于采用资源获取策略, 表现为较高的呼吸速率、氮含量和比根长; 而灌木则采取更为保守的策略, 具有较粗的根直径、较低的根系分解速率以及更长的寿命. 进一步的研究发现, 细根性状的变化主要沿着快-慢维度展开, 组织密度较高的植物通常具有较高的干物质含量和较低的比根面积, 表现出保守策略; 而具有相反性状值的植物则体现出获取策略^[41]. 然而, 与叶片不同, 根系不仅是植物获取水分和养分的器官, 也是连接地上与地下生态过程的枢纽^[42-44], 根系和叶片面临的环境压力亦存在显著差异, 叶片主要受到光照、温度、水分和养分等非生物因子以及植食者、病原菌等生物因子的影响, 而根系则承受来自土壤环境的多重压力, 包括土

壤物理结构、氧气含量和盐度等, 以及微生物和土壤动物等多种生物的作用^[45,46]; 特别地, 根系能够与菌根真菌形成共生体, 通过协作共同获取土壤中的养分, 菌根主导的根系性状并不总是能够简单归类为快速或缓慢的策略^[47]. 根系功能的复杂性提示今后的研究必须超越一维模型, 构建覆盖维度更全面的性状框架.

2.2.2 二维的性状空间

对根系性状的深入研究表明, 其变异模式并不完全符合单一快-慢维度. 早期研究发现, 比根长与根代谢活性在多个树种中表现出两种独立的变化模式, 暗示根系生态策略的多维性^[27]. 近年来, Kramer-Walter等人^[43]首次实证了由根系经济系谱与菌根合作维度构成的根系性状二维格局. 根系性状的多维模式已经在不同尺度(群落和物种)、菌根类型(丛枝菌根和外生菌根)、生活型(草本和木本)、演替阶段(早期和晚期)及气候区(热带和温带)的研究中得到广泛验证^[44,48-51]. 最近, 德国莱比锡大学研究团队基于全球1810种植物的根系性状数据, 提出了“根系经济空间(root economics space)”, 明确了植物生态策略的两个关键维度: 一是根系经济系谱, 描述了快-慢连续体; 二是根系协作维度, 描述了根系资源获取策略的连续变化, 该维度的一端是“自己动手”策略, 依赖细根直接获取养分, 另一端是“外包”策略, 通过与菌根真菌的共生合作获取养分^[52]. 该理论框架已通过全球数据集在不同植物类型和生态系统中获得广泛支持^[53,54]. 此外, 该团队还进一步确定了根系性状连续变化的第三个维度——根深维度, 描述了根长分布从浅根系向深根系的连续变化^[55]. 多维根系性状的研究进展不仅突破了单维范式的局限, 更为揭示植物在复杂环境中如何整合形态构建、代谢功能与生物互作, 提供了系统化、多维度的理论基础.

随着研究的深入, 学者开始在多维策略框架中纳入更多的性状, 以系统理解根系性状间的协同变化及地下资源获取策略的多样性. 我国科学家主导的一系列最新进展表明, 根系生理过程在资源获取中发挥着关键作用^[56]. 在碳分配层面, 植物通过调控光合产物的地下分配来协调根分泌物合成、根系形态建成和菌根共生之间的资源投资, 这种协同模式在贫磷和氮限制环境中表现出显著的适应性分化^[57]. 在代谢调控层面, 根系呼吸与资源获取策略的关联揭示了碳代谢途

径在环境适应中的调控作用^[58]。分子水平的研究进一步显示, 根系碳化学组分的投资倾向与资源获取策略密切相关, 含氧烷基碳投资偏向于活跃的资源获取, 而芳香族化合物积累则与保守的防御策略相关联, 这为理解根系经济空间形成的分子机制提供了新视角^[49]。作为地下生态学领域的里程碑式发现, 多维的根系性状空间不仅深化了对植物地下功能多样性的理解, 也凸显了深入研究地下生物性状的独特意义^[59-61]。总的来说, 植物地上地下部生态策略的不同维度既在功能上相互独立, 又可以通过多种协同组合方式形成植物适应环境的多维性状空间或性状网络^[62], 以应对复杂多变的生态条件, 这可以提升人们对生态系统稳定性与功能维持机制的认知, 为自然恢复、气候适应和健康评价提供决策支持。

3 土壤生物生态策略: 解析复杂生态系统运行规律的新途径

过去数十年间, 植物生态策略理论的发展推动了生态学由描述向预测发展。相比之下, 地下生态系统的研究起步较晚, 但其对生态系统结构与功能的支撑作用日益受到关注^[63-66]。土壤生物群落种类繁多、功能多样, 涵盖从微生物到大型无脊椎动物的多个营养级与功能组, 构成了复杂的地下食物网^[67]。它们不仅作为初级生产者的消费者和有机物的分解者, 驱动土壤养分循环, 还通过改变土壤结构与微环境发挥“生态工程师”作用^[68-71]。土壤生物研究传统上多依赖分类学方法, 聚焦物种多样性及群落组成^[72,73]。然而, 土壤生物具有极高的功能冗余度和种间功能重叠性, 使得基于分类的范式难以全面解析其生态功能^[21]。这种认知局限已成为理解全球变化背景下生态系统动态变化的瓶颈。近年来, 性状与生态策略视角逐渐成为突破这一瓶颈的路径。学者尝试通过量化土壤生物性状, 识别其在不同环境下的生长、繁殖与生存策略, 并揭示其与生态系统过程之间的耦合机制^[74,75]。例如, 快速增长的微生物倾向于利用易降解有机碳, 而生长缓慢且耐受性较强的微生物更偏向利用难降解有机碳^[76]; 体型较大的土壤动物寿命较长, 但代谢速率较低, 而体型较小的土壤动物代谢快、繁殖快, 但寿命较短^[77]。在此背景下, 基于性状和生态策略的理论框架逐渐被引入土壤生物学领域, 研究对象涵盖了从微生物、微型

土壤动物、中型土壤动物到大型土壤动物等广泛类群, 推动了土壤生物生态策略的深入探索。

3.1 土壤微生物生态策略的研究

微生物是土壤生态系统的核心驱动者, 其生态策略的探索备受注目。经典策略分类将微生物划分为富营养型与寡营养型, 反映其资源利用能力的连续谱^[78]。此外, C-S-R三角策略框架在微生物生态学中得到了广泛应用。竞争者偏好资源丰富环境, 通过快速增殖实现高生物量积累; 耐胁迫者适应资源匮乏与环境胁迫, 表现为低代谢与长期存活; 而机会型微生物则善于快速响应脉冲性资源输入^[79,80], 为理解微生物对环境变化的响应机制及其功能贡献提供了理论支撑。在此基础上, 特定微生物类群的策略研究不断深化, 比如丛枝菌根真菌生态策略揭示了其在应对气候变化及维持农业生态系统功能中的潜在作用^[81]。随着研究的推进, 越来越多的学者开始跳出传统的离散分类, 转而探索微生物策略维度的构建路径, 以揭示微生物生态策略的连续变化特征。Giachello等人^[82]综合分析了原生动物的摄食模式、繁殖策略、代谢速率和形态特征, 构建了一个描述原生动物生态策略的框架。Westoby等人^[83]分析细菌和古菌的最大生长速率、基因组大小和细胞大小等性状, 构建了细菌和古菌的关键性状-策略维度。类似地, 土壤腐生真菌的研究构建了一个三维的真菌经济空间, 包含了快-慢经济系谱、菌丝灵活性和碳获取能力三大维度^[84]。这些基于微生物策略维度的研究不仅深化了对微生物功能的理解, 也为预测生态系统在全球变化下的响应提供了新的理论框架。值得关注的是, 微生物与植物之间的策略耦合日益受到重视。最新研究表明, 核心微生物群可作为植物氮素获取策略的扩展性状^[85], 且在经济系谱缓慢端, 植物与微生物协同有助于稳定土壤碳库^[86]。因此, 从植物与微生物策略协同的视角出发, 构建基于自然的可持续管理方案, 将成为未来生态系统研究与实践的重要方向。

3.2 微型土壤动物生态策略的研究

线虫是微型土壤动物中功能最多样的类群之一, 近年来其性状和生态策略的研究不断深入。实验证据表明, 氮肥施用可促使线虫形成更短、更粗壮的体型, 以适应资源富集的环境条件^[87]。类似地, 水分变化也

显著影响线虫的体型结构和生物量: 月降水量和土壤含水量的增加通常伴随线虫生物量的提升^[88], 而在水分胁迫条件下, 线虫体型缩小、生物量减少^[89]。此外, 养分限制亦影响其生理性状。Xue等人^[90]发现富磷条件下的线虫具有更高的体内磷含量, 而在磷限制环境中则表现出产卵延迟与繁殖期延长等适应性响应。线虫性状的变化不仅体现其对环境的适应策略, 也决定了其在生态系统中的功能角色。大量研究表明, 线虫体型在大小连续谱上的变化能够反映其生态功能差异。体型较大的捕食性线虫处于连续体的一端, 通过捕食其他线虫间接调控微生物群落结构, 进而影响有机质分解和养分转化^[91]; 而体型较小的食细菌线虫则位于另一端, 能够加速细菌周转、促进氮矿化等过程, 增强土壤可利用养分的供应能力^[92]。在群落水平上, 较高的线虫数量能够显著增强微生物活性, 加速碳氮的矿化效率, 增强养分供给功能^[93]。线虫对有机物输入的响应会增加食物网中能量流动, 从而提升生态系统的多功能性^[94]。在性状研究不断深化的基础上, Zhang等人^[95]系统梳理并建立了标准化的线虫性状分类体系, 将线虫性状划分为形态、生理、生活史和群落性状四大类, 并提出“线虫经济系谱(nematode economics spectrum, NES)”理论框架, 揭示了线虫在生长、生存和繁殖性状之间的权衡关系, 描述了从“快速投资-收益”到“缓慢投资-收益”的连续体。与传统基于功能群的分类相比, 线虫经济系谱更能揭示线虫的功能多样性与适应性变异, 因为功能群之间常存在显著性状重叠。值得强调的是, 线虫经济系谱与植物经济系谱呈现高度一致性, 从而进一步推动了“植物-线虫经济系谱(PES-NES)”整合框架的构建^[95], 为全球变化背景下, 从植物与线虫的跨界协同视角深入理解生态系统动态变化提供了坚实的理论基础。

3.3 中型土壤动物生态策略的研究

关于中型土壤动物(如弹尾虫和螨虫)生活史性状的研究显示, 这类无脊椎动物在寿命和繁殖速率之间存在明显的权衡关系, 整体呈现出由快速到缓慢的连续系谱。基于此, 研究者构建了一个囊括弹尾虫和螨虫的快-慢经济系谱, 为解析中型土壤节肢动物的生态策略提供了研究范式^[96]。此外, 弹尾虫的大颚长宽比反映了其取食能力的差异: 较高的大颚长宽比对应更强的捕食能力, 而较低的比例则表明不同的取食策略,

该性状的连续变化不仅体现了弹尾虫生态策略的多样性, 还影响了凋落物分解等重要生态系统过程^[97]。进一步研究表明, 环境变化可显著驱动弹尾虫群落性状的转变, 并揭示了其在凋落物分解中的功能作用。例如研究发现, 极端强降雨会显著缩小弹尾虫群落的体型, 更有趣的是, 在实施秸秆还田措施的情境下, 尽管秸秆输入缓解了降雨胁迫对弹尾虫群落的直接影响, 却进一步加剧了群落体型的缩小, 反映出复杂的环境-性状-功能关系^[98]。此外, Sun等人^[99]的研究发现, 具有较强感知和运动能力的资源获取型弹尾虫能加速凋落物的分解, 且促进作用在氮素富集条件下更为显著, 强调了土壤动物性状在调控生态过程中的作用, 也突显出在全球变化背景下, 土壤动物生态策略研究对地下生态学发展的巨大潜力与价值。

3.4 大型土壤动物生态策略的研究

作为典型生态系统工程师, 大型土壤动物如蚂蚁与蚯蚓的研究逐步揭示其生态策略维度。Gibb等人^[100]归纳了蚂蚁生态策略的四个关键维度, 包括个体大小与数量的权衡、可见性与防御性的权衡、资源获取的权衡以及环境耐受性的权衡, 这些维度不仅反映了蚂蚁对多变环境的适应策略, 还为理解群居生物的模块化功能提供了新的视角^[101]。此外, 研究还将这些策略维度与植物生态策略进行了类比, 指出两者在资源利用与环境响应方面存在潜在的协同关系, 为理解跨生物类群的生态适应机制提供了新视角。相比之下, 蚯蚓生态策略的探索可以追溯到20世纪, 土壤生态学家依据蚯蚓的体型、重量、体色等形态特征, 将其划分为表栖型、内栖型和深栖型三种生态类型^[102]。然而, 后续研究发现, 传统的分类方法难以准确反映蚯蚓的生态功能特征, 也难以直接关联生态系统功能^[103]。为此, Capowiez等人^[104]归纳整理了蚯蚓性状, 特别是纳入了行为性状, 并基于连续维度将蚯蚓划分为六类, 从而更全面地揭示了蚯蚓的生态策略及其在生态系统中的功能地位。在此基础上, 整合植物与土壤动物的性状与策略研究, 尤其是探索其在生态系统中的协同机制, 将成为未来生态学研究的方向。

在全球变化背景下, 生态策略研究呈现出从离散分类向连续维度、从个体性状向多类群协同的深刻转型。这种转型为“跨界生态策略驱动生态功能”的研究奠定了基础, 也使其在生态系统研究中被赋予新的内

涵与使命: 如何构建植物-土壤生物连续体, 识别其策略维度与权衡模式? 如何将这种多维的跨界生态策略嵌入生态系统功能模型中, 提升对全球变化响应与反馈的预测力? 又如何将跨界生态策略有效转化为自然恢复、土地管理和可持续发展中的应用工具, 推动生态系统健康的综合评估与动态监测? 这些问题构成了下一阶段生态策略研究急需回答的核心科学问题。

4 跨界生态策略视角下解析生态系统的功能机制和健康水平

生态系统是一个高度耦合、动态变化的整体, 不同组分通过复杂的相互作用协同运行, 共同维持地球系统的稳态。植物作为初级生产者, 通过光合作用将大气中的碳固定为有机物, 并以凋落物、根系分泌物等形式输入土壤, 支撑地下食物网的能量基础; 土壤生物则通过摄食、分解与养分再生等过程, 反过来影响植物的生长状态、群落结构与功能表达, 构建了一个地上-地下部深度嵌套、动态反馈的生命共同体^[105~107]。不同营养级与功能群之间通过物质循环与能量流动构建起交织复杂的食物网, 基于相互作用建立起特定的网络结构及其衍生的食物网性状, 如能流通量等^[108], 不仅展现了生态系统中生物组分间的功能依赖, 也反映了生态系统的功能耦合机制。然而, 传统研究往往将植物与土壤生物视为各自独立的类群, 分别关注其对生态系统结构和功能的单向影响, 忽视了两者在资源获取、生长存活及繁殖模式上的密切协同与相互反馈, 这种“解耦”研究模式在一定程度上限制了人们对生态系统功能预测和健康评价的全面认知^[109,110]。当前亟需构建能够容纳多类生物组分、整合性状-策略维度的综合理论框架, 以识别生态系统内部的联动关系与调控路径, 从而提升对复杂生态系统的理解与预测能力。

生态策略通过与生物生长、繁殖和生存方面的关键性状来体现, 具备明确的可量化性、可比性与跨尺度特征, 为跨界研究提供了坚实的理论支撑。前已述及, 在生态系统地上部研究中, 植物生态学家已系统构建了植物经济系谱和性状空间, 用于揭示植物性状沿不同策略维度上的连续变化^[12,15,18,39,52], 并预测其对生态系统功能的影响^[111,112]。土壤生态学家近年来也开始探索土壤生物性状及其生态策略, 并展现出

其与植物策略高度耦合的趋势^[5]。正是在此基础上, 跨界生态策略研究逐步形成, 即将植物与土壤生物视为生命共同体, 系统解析两者在资源利用、生长繁殖及功能表达等生态策略上的协同关联及其对生态系统功能的综合调控机制。例如, 植物与微生物之间的密切互动构建了一个复杂而稳定的系统——根际生命共同体, 为理解地上地下协同的调控机制提供了跨界思路^[113]。Duan等人^[114]提出, 植物、丛枝菌根真菌和细菌通过交换植物来源的碳和土壤来源的矿物质实现跨界交流, 构建了植物-丛枝菌根真菌-细菌连续体, 强调跨界系统在地球生物化学循环中的关键角色。Zhu等人^[115]认为不同营养级的土壤生物均遵循着从快速到缓慢策略的连续梯度变化, 在此基础上提出了土壤食物网经济系谱, 用快-慢连续体来解读土壤生物的生存策略与生态功能。实证研究发现核心微生物群与植物经济系谱相耦合, 可以作为植物资源获取策略的扩展性状^[85]。进一步研究还发现, 植物与微生物生态策略协同调控农业生态系统功能: 快速策略的协同体有利于提高土壤氮有效性, 进而提升作物产量, 而缓慢策略的植物与微生物组合则有利于土壤有机碳积累^[86]。

除了微生物, 植物与土壤动物之间的生态策略协同也日益受到关注。研究发现, 资源获取型植物倾向于吸引K策略和捕杂食线虫, 而资源保守型植物则容易维持r策略和食微线虫^[116], 这种植物与线虫策略的协同不仅揭示了跨界功能互作机制, 也为理解生态系统功能的维持提供了新视角。长期野外研究进一步证实, 植物和线虫沿着快-慢经济系谱呈现出高度耦合, 其性状协同变化显著提升草地生态系统的生产力^[117]。在农业生态系统中, 经济系谱快速端的绿肥能够富集快速策略线虫, 有助于提高作物产量; 而在缓慢端的绿肥则会增加土壤食真菌线虫和捕杂食线虫, 有助于维持较高的土壤健康水平与碳积累能力^[118]。最新研究基于植物和线虫性状的协同变化构建了整合的植物-线虫经济系谱, 揭示了二者生态策略间的对应关系, 表明该跨界系谱比单一生物类群的系谱更能有效解释土壤有机碳的动态变化^[119]。更为关键的是, 进一步纳入微生物性状后, 整合的经济系谱可以揭示植物-线虫策略通过影响微生物碳利用效率和生物量间接驱动碳循环的机制, 展示出跨界生态策略在理解多组分功能耦合中的巨大潜力^[120]。

植物与土壤生物生态策略间的跨界协同关系不仅

揭示了跨类群生物在生态系统中生长、繁殖和生存策略上的协调机制, 也为生态系统自然恢复与健康评价提供了新的理论依据. 这种系统性的生态策略框架能够从多营养级、多生物类群的角度, 整合性地理解生态系统的结构与功能. 首先, 跨界生态策略有助于揭示不同生物类群在自然恢复过程中的协同响应模式, 预测群落结构和生态功能随时间的演替轨迹, 进而为生态系统健康水平的评价提供依据. 通过识别促进早期定殖的快速策略与维持系统长期稳定性的缓慢策略, 有助于理解生态系统的演替过程^[121]. 同时, 植物和土壤生物间所表现出的多营养级互作特征与食物网性状, 能够进一步揭示全球碳循环等生态功能的运作机制, 验证跨界生态策略在解释与预测自然恢复或近自然恢复成效方面的理论潜力^[115,122]. 其次, 不同生态策略也在很大程度上决定了在多种环境条件下恢复干预措施的成功与否. 例如, 在热带雨林的恢复中, 冠幅较大的植物物种通常具有更高的生长和存活能力, 而种子质量较大的物种则在某些情境下表现出较低的恢复效率^[123]. 随着恢复过程的推进, 花趋向管状化并具备更高的光截留率, 这种与长喙取食结构和高视觉敏感度等传粉者性状相匹配的组合, 协同增强了对其的吸引力, 从而提升植物的繁殖成功率^[124]. 由此可见, 跨界生态策略既体现了生物类群间的功能耦合关系, 也为实现多营养级的协同恢复提供了有效途径. 在恢复实践中, 根据项目的具体目标和环境条件选择合适的生态策略, 不仅有助于显著提高恢复效率, 也有助于整合生态系统地上与地下部分的信息, 开展针对性和目标明确的健康评估^[7,125]. 最后, 跨界生态策略还可用于优化自然恢复的功能性目标, 如提高初级生产力、增强土壤碳汇能力、恢复生态系统稳定性等^[105,114]. 最新研究表明, 植物和线虫的生态策略在自然恢复过程中呈现一致的协同变化, 均由快速策略逐步转向缓慢策略, 且生态策略的转变伴随着土壤有机碳的显著积累. 二者在快-慢连续体上的协同有助于从生态系统地上与地下一体化的角度提升对碳循环调控机制的解释力与预测力, 为构建基于自然的生态系统健康监测与评估方案提供了理论依据^[119]. 基于跨界生态策略的恢复方法不仅有助于提升生态系统的稳定性和恢复力, 也为构建科学、可操作的生态健康评价体系提供了坚实基础.

综合来看, 植物与土壤生物生态策略间的协同关

系广泛存在, 且表现出高度的系统性. 相较于孤立考察某一类群对生态系统功能的影响, 整合多类生物组分的生态策略视角, 是理解生态系统对多维扰动响应与整体性调节的关键路径(图2). 可以预计, 在全球变化日益加剧的背景下, 由于植物与土壤生物在结构特征与功能定位上的巨大差异, 其生态响应或可揭示生态系统功能的不同维度. 因此, 若能系统评估不同土壤生物群落的多维生态策略及其对应的生态功能, 并将其与植物多维策略维度深度融合, 有望实现生态系统复杂性与响应规律的跨尺度解析, 为完善生态系统的功能预测和健康评估提供理论支撑^[126]. 更进一步, 跨界生态策略研究有望构建起生态系统组分-功能-健康的整理解释框架, 为应对气候变化、推动(近)自然恢复与评价生态系统健康等实践需求提供科学依据, 助力实现人与自然和谐共生的可持续发展目标.

5 总结与展望

在过去的几十年中, 以植物为核心的生态策略研究逐步揭示了生态系统动态变化的生物驱动机制, 为生态系统响应全球变化的精准预测奠定了坚实的理论基础. 随着生态学研究不断走向地下世界, 土壤生物的生态策略开始进入研究视野, 成为探索土壤生态系统“黑箱”机制的突破口. 而跨界生态策略研究强调植物与土壤生物间的协同适应路径, 揭示多因子扰动下不同生物组分如何联动调控生态系统功能, 并协同预测生态系统健康, 将为推进生态学整体性研究提供了新的理论支持与研究方向. 然而, 当前对跨界生态策略的认识仍处于起步阶段, 尚未深入挖掘多类群、多功

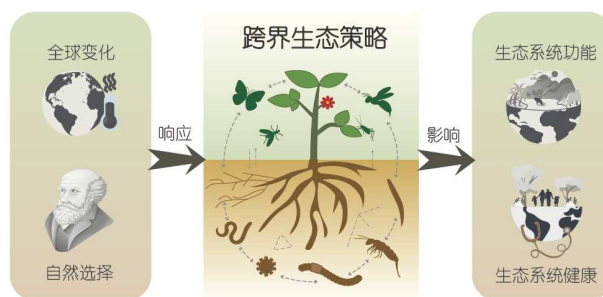


图2 跨界生态策略的协同响应与整合预测示意图

Figure 2 Conceptual diagram depicting the responses of cross-kingdom strategies and their effects on ecosystem function and health

能的交互格局与协同机制。在理论深度和应用广度上均有较大拓展空间。为推动该领域的系统突破, 未来研究可重点围绕以下几个方向展开。

其一, 建立涵盖全生命周期的研究视角。植物在生命周期的各个阶段, 尤其是在死亡后以凋落物形式返回土壤的过程中, 持续影响土壤生物群落结构与生态过程。当前研究主要聚焦活体植物策略, 而忽视了凋落物的“死后效应”, 这限制了对植物-土壤生物连续体的全面认知。未来应整合植物在生长期与分解期的性状-策略维度, 系统评估其对土壤生物生态策略与生态系统功能和健康的影响。

其二, 发展多维度、多组分的策略整合框架。生态系统是多营养级和多功能并存的高度复杂系统, 仅以单一策略维度难以描述其整体功能表达。未来研究需在策略框架下扩展研究对象与功能范畴, 纳入更多类群(如蚯蚓、弹尾虫等生态系统工程师), 并系统考虑不同营养级之间的能量流动与物质传递, 发展食物网水平性状与生态策略; 还需进一步纳入生态过程(如水分利用效率、碳利用效率、最大生产力等), 构建跨类群、多功能的策略空间模型, 从而更精准地刻画生态系统的动态变化过程, 并为生态系统健康状态的综合评价提供理论基础与量化手段。

其三, 推进跨学科方法与技术的融合创新。分子生物学技术(如宏基因组学、转录组学、代谢组学)正在为微生物和土壤动物的性状鉴定与功能预测提供前所

未有的精度; 稳定同位素示踪与微区观测技术可揭示物质能量的精细流动通道; 而人工智能、大数据建模等新兴技术的快速发展, 则为复杂系统的特征提取与预测模拟提供了强大算法支持。面向未来, 方法论上的交叉创新将成为推动跨界生态策略研究体系化跃升的引擎。

基于跨界生态策略的思路与方法不仅有望揭示生态系统组分-功能-健康之间的系统逻辑, 更有潜力构建起一种兼容生态复杂性与功能可预测性的理论范式。在全球变化日益加剧的背景下, 科学家正承担着保护生物多样性、促进资源的可持续利用以及支持生态系统管理等日益重要的时代使命。这些使命不仅关乎维护地球生命的根基, 更是实现人类社会与自然环境和谐共生的关键保障。而使命的实现, 既依赖坚实的理论根基, 也有赖于技术手段的持续演进与跨学科融合的协同推进。尽管跨界研究途径面临数据整合的复杂性与跨学科合作的挑战, 但也同时为来自不同学科背景、富有创造力的科学家提供了前所未有的协作平台与创新契机。未来, 跨界生态策略研究有望在气候变化背景下成为引领多学科交叉与融合的关键枢纽与增长极, 不仅推动生态学与进化生物学的深度整合, 还将促进基于自然的解决方案与可持续发展战略的系统化发展。其理论意义与实践价值将超越单一学科的边界, 将在应对全球环境变化、重塑人类与自然关系的时代课题中日益凸显。

参考文献

- Laughlin D C. Plant Strategies: The Demographic Consequences of Functional Traits in Changing Environments. Oxford: Oxford University Press, 2023
- Hua F, Bruijnzeel L A, Meli P, et al. The biodiversity and ecosystem service contributions and trade-offs of forest restoration approaches. *Science*, 2022, 376: 839–844
- Southwood T R E. Habitat, the templet for ecological strategies? *J Anim Ecol*, 1977, 46: 336
- Díaz S. Plant functional traits and the entangled phenotype. *Funct Ecol*, 2025, 39: 1144–1159
- Sun X, Xie Z J, Qiao Z H, et al. Research advances in trait-based approaches in soil animal community ecology (in Chinese). *Chin J Appl Ecol*, 2024, 35: 1150 [孙新, 谢致敬, 乔志宏, 等. 基于功能性状的土壤动物群落生态学研究进展. *应用生态学报*, 2024, 35: 1150]
- Westoby M. Trait-based ecology, trait-free ecology, and in between. *New Phytol*, 2025, 245: 33–39
- He J S, Bu H Y, Hu X W, et al. Close-to-nature restoration of degraded alpine grasslands: theoretical basis and technical approach (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2020, 65: 3898–3908 [贺金生, 卜海燕, 胡小文, 等. 退化高寒草地的近自然恢复: 理论基础与技术途径. *科学通报*, 2020, 65: 3898–3908]
- Palomo I, Locatelli B, Otero I, et al. Assessing nature-based solutions for transformative change. *One Earth*, 2021, 4: 730–741
- Odum E P. The strategy of ecosystem development. *Science*, 1969, 164: 262–270

- 10 MacArthur R H, Wilson E O. The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 2001
- 11 Grime J P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am Nat*, 1977, 111: 1169–1194
- 12 Westoby M, Falster D S, Moles A T, et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 125–159
- 13 Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int J Plant Sci*, 2003, 164: S143–S164
- 14 Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil*, 1998, 199: 213–227
- 15 Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821–827
- 16 Shipley B, De Bello F, Cornelissen J H C, et al. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 2016, 180: 923–931
- 17 Pianka E R, Vitt L J, Pelegrin N, et al. Toward a periodic table of niches, or exploring the lizard niche hypervolume. *Am Nat*, 2017, 190: 601–616
- 18 Reich P B, Cornelissen H. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *J Ecol*, 2014, 102: 275–301
- 19 Junker R R, Albrecht J, Becker M, et al. Towards an animal economics spectrum for ecosystem research. *Funct Ecol*, 2023, 37: 57–72
- 20 Healy K, Ezard T H G, Jones O R, et al. Animal life history is shaped by the pace of life and the distribution of age-specific mortality and reproduction. *Nat Ecol Evol*, 2019, 3: 1217–1224
- 21 Yang Y. Emerging patterns of microbial functional traits. *Trends Microbiol*, 2021, 29: 874–882
- 22 Sobral M, Schleuning M, Martínez Cortizas A. Trait diversity shapes the carbon cycle. *Trends Ecol Evol*, 2023, 38: 602–604
- 23 Faucon M P, Houben D, Lambers H. Plant functional traits: soil and ecosystem services. *Trends Plant Sci*, 2017, 22: 385–394
- 24 Grime J P. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 1974, 250: 26–31
- 25 Westoby M, Leishman M. Categorizing plant species into functional types. In: Smith T M, Shugart H H, Woodward F I, eds. Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 104–121
- 26 Grime J P, Hodgson J G, Hunt R. Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species. London: Unwin Hyman, 1988
- 27 Craine J M, Elmore A J, Aidar M P M, et al. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. *New Phytol*, 2009, 183: 980–992
- 28 Scholes R, Pickett G, Ellery W, et al. Plant functional types in African savannas and grasslands. In: Smith T M, Shugart H H, Woodward F I, eds. Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 255–268
- 29 Vincent T L, Brown J S. Evolutionary Game Theory, Natural Selection, and Darwinian Dynamics. Cambridge: Cambridge University Press, 2005
- 30 Violle C, Navas M L, Vile D, et al. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 2007, 116: 882–892
- 31 Ackerly D D, Monson R K. Waking the sleeping giant: the evolutionary foundations of plant function. *Int J Plant Sci*, 2003, 164: S1–S6
- 32 He N P, Liu C C, Zhang J H, et al. Perspectives and challenges in plant traits: from organs to communities (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2018, 38: 6787–6796 [何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 等. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落. *生态学报*, 2018, 38: 6787–6796]
- 33 Sterck F, Markesteijn L, Schieving F, et al. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 20627–20632
- 34 Conti L, Valencia E, Galland T, et al. Functional trait trade-offs define plant population stability across different biomes. *Proc R Soc B*, 2023, 290: 20230344
- 35 Funk J L, Larson J E, Ames G M, et al. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biol Rev*, 2017, 92: 1156–1173
- 36 He Y Y, Guo S L, Wang Z. Research progress of trade-off relationships of plant functional traits (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2019, 43: 1021–1035 [何芸雨, 郭水良, 王喆. 植物功能性状权衡关系的研究进展. *植物生态学报*, 2019, 43: 1021–1035]
- 37 Westoby M, Wright I J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends Ecol Evol*, 2006, 21: 261–268
- 38 Bloom A J, Chapin III, F S, Mooney H A. Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annu Rev Ecol Syst*, 1985, 16: 363–392
- 39 Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, et al. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016, 529: 167–171

- 40 Roumet C, Birouste M, Picon-Cochard C, et al. Root structure-function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytol*, 2016, 210: 815–826
- 41 de la Riva E G, Marañón T, Pérez-Ramos I M, et al. Root traits across environmental gradients in Mediterranean woody communities: are they aligned along the root economics spectrum? *Plant Soil*, 2018, 424: 35–48
- 42 Weemstra M, Mommer L, Visser E J W, et al. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *New Phytol*, 2016, 211: 1159–1169
- 43 Kramer-Walter K R, Bellingham P J, Millar T R, et al. Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *J Ecol*, 2016, 104: 1299–1310
- 44 Kong D, Ma C, Zhang Q, et al. Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytol*, 2014, 203: 863–872
- 45 Freschet G T, Roumet C, Comas L H, et al. Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs. *New Phytol*, 2021, 232: 1123–1158
- 46 Alameda D, Villar R. Linking root traits to plant physiology and growth in *Fraxinus angustifolia* Vahl. seedlings under soil compaction conditions. *Environ Exp Bot*, 2012, 79: 49–57
- 47 Eissenstat D M, Kucharski J M, Zadworny M, et al. Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. *New Phytol*, 2015, 208: 114–124
- 48 Ma Z, Guo D, Xu X, et al. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 2018, 555: 94–97
- 49 Wang M, Kong D, Mo X, et al. Molecular-level carbon traits underlie the multidimensional fine root economics space. *Nat Plants*, 2024, 10: 901–909
- 50 Wang R, Wang Q, Zhao N, et al. Different phylogenetic and environmental controls of first-order root morphological and nutrient traits: evidence of multidimensional root traits. *Funct Ecol*, 2018, 32: 29–39
- 51 Prieto I, Roumet C, Cardinael R, et al. Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum. *J Ecol*, 2015, 103: 361–373
- 52 Bergmann J, Weigelt A, van der Plas F, et al. The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Sci Adv*, 2020, 6: eaba3756
- 53 Carmona C P, Bueno C G, Toussaint A, et al. Fine-root traits in the global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2021, 597: 683–687
- 54 Klimešová J, Herben T. The hidden half of the fine root differentiation in herbs: nonacquisitive belowground organs determine fine-root traits. *Oikos*, 2023, 2023: oik.08794
- 55 Weigelt A, Mommer L, Andraczek K, et al. An integrated framework of plant form and function: the belowground perspective. *New Phytol*, 2021, 232: 42–59
- 56 Sun L, Ataka M, Han M, et al. Root exudation as a major competitive fine-root functional trait of 18 coexisting species in a subtropical forest. *New Phytol*, 2021, 229: 259–271
- 57 Wen Z, White P J, Shen J, et al. Linking root exudation to belowground economic traits for resource acquisition. *New Phytol*, 2022, 233: 1620–1635
- 58 Liang S, Guo H, McCormack M L, et al. Positioning absorptive root respiration in the root economics space across woody and herbaceous species. *J Ecol*, 2023, 111: 2710–2720
- 59 Zhang Y, Cao J, Lu M, et al. The origin of bi-dimensionality in plant root traits. *Trends Ecol Evol*, 2024, 39: 78–88
- 60 Zhao J, Guo B, Hou Y, et al. Multi-dimensionality in plant root traits: progress and challenges. *J Plant Ecol*, 2024, 17: rtac043
- 61 Sun J H, Shi H L, Chen K Y, et al. Research advances on trade-off relationships of plant fine root functional traits (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2023, 47: 1055–1070 [孙佳慧, 史海兰, 陈科宇, 等. 植物细根功能性状的权衡关系研究进展. 植物生态学报, 2023, 47: 1055–1070]
- 62 He N, Li Y, Liu C, et al. Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends Ecol Evol*, 2020, 35: 908–918
- 63 Copley J. Ecology goes underground. *Nature*, 2000, 406: 452–454
- 64 He J S, Wang Z Q, Fang J Y. Issues and prospects of belowground ecology with special reference to global climate change (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2004, 49: 1226–1233 [贺金生, 王政权, 方精云. 全球变化下的地下生态学: 问题与展望. 科学通报, 2004, 49: 1226–1233]
- 65 Lu Y H, Fu S L, Chu H Y, et al. Recent advances in global change and soil biology (in Chinese). *Sci Found China*, 2015, 29: 19–24 [陆雅海, 傅声雷, 褚海燕, 等. 全球变化背景下的土壤生物学研究进展. 中国科学基金, 2015, 29: 19–24]

- 66 Hu Z, Delgado-Baquerizo M, Fanin N, et al. Nutrient-induced acidification modulates soil biodiversity-function relationships. *Nat Commun*, 2024, 15: 2858
- 67 Fu S L, Zhang W X, Shao Y H, et al. Soil Ecology: Soil Food Web and Its Ecological Function (in Chinese). Beijing: Science Press, 2019 [傅声雷, 张卫信, 邵元虎, 等. 土壤生态学: 土壤食物网及其生态功能. 北京: 科学出版社, 2019]
- 68 Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 2014, 515: 505–511
- 69 Guerra C A, Bardgett R D, Caon L, et al. Tracking, targeting, and conserving soil biodiversity. *Science*, 2021, 371: 239–241
- 70 Fu S L, Liu M Q, Zhang W X, et al. A review of recent advances in the study of geographical distribution and ecological functions of soil fauna diversity (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2022, 30: 22435 [傅声雷, 刘满强, 张卫信, 等. 土壤动物多样性的地理分布及其生态功能研究进展. 生物多样性, 2022, 30: 22435]
- 71 Wu D, Du E, Eisenhauer N, et al. Global engineering effects of soil invertebrates on ecosystem functions. *Nature*, 2025, 640: 120–129
- 72 Ritz K, Trudgill D L. Utility of nematode community analysis as an integrated measure of the functional state of soils: perspectives and challenges. *Plant Soil*, 1999, 212: 1–11
- 73 Gao M X, Lin L, Chang L, et al. Spatial patterns and assembly rules in soil fauna communities: a review (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2018, 26: 1034–1050 [高梅香, 林琳, 常亮, 等. 土壤动物群落空间格局和构建机制研究进展. 生物多样性, 2018, 26: 1034–1050]
- 74 Schmitz O J, Buchkowski R W, Burghardt K T, Donihue C M. Functional traits and trait-mediated interactions: connecting community-level interactions with ecosystem functioning. In: Pawar S, Woodward G, Dell A I, eds. *Advances in Ecological Research*. San Diego: Academic Press, 2015. 319–343
- 75 Moretti M, Dias A T C, de Bello F, et al. Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Funct Ecol*, 2017, 31: 558–567
- 76 Fry E L, De Long J R, Álvarez Garrido L, et al. Using plant, microbe, and soil fauna traits to improve the predictive power of biogeochemical models. *Methods Ecol Evol*, 2019, 10: 146–157
- 77 Guo C, Yan E R, Cornelissen J H C. Size matters for linking traits to ecosystem multifunctionality. *Trends Ecol Evol*, 2022, 37: 803–813
- 78 Roller B R K, Stoddard S F, Schmidt T M. Exploiting rRNA operon copy number to investigate bacterial reproductive strategies. *Nat Microbiol*, 2016, 1: 16160
- 79 Li C, Liao H, Xu L, et al. The adjustment of life history strategies drives the ecological adaptations of soil microbiota to aridity. *Mol Ecol*, 2022, 31: 2920–2934
- 80 Ho A, Kerckhof F M, Luke C, et al. Conceptualizing functional traits and ecological characteristics of methane-oxidizing bacteria as life strategies. *Environ Microbiol Rep*, 2013, 5: 335–345
- 81 Heuck M K, Powell J R, Kath J, et al. Evaluating the usefulness of the C-S-R framework for understanding AM fungal responses to climate change in agroecosystems. *Glob Change Biol*, 2024, 30: e17566
- 82 Giachello S, Cantera I, Carteron A, et al. Toward a common set of functional traits for soil protists. *Soil Biol Biochem*, 2023, 187: 109207
- 83 Westoby M, Gillings M R, Madin J S, et al. Trait dimensions in bacteria and archaea compared to vascular plants. *Ecol Lett*, 2021, 24: 1487–1504
- 84 Camenzind T, Aguilar-Trigueros C A, Hempel S, et al. Towards establishing a fungal economics spectrum in soil saprobic fungi. *Nat Commun*, 2024, 15: 3321
- 85 Cheng S, Gong X, Xue W, et al. Evolutionarily conserved core microbiota as an extended trait in nitrogen acquisition strategy of herbaceous species. *New Phytol*, 2024, 244: 1570–1584
- 86 Cheng S, Xue W, Gong X, et al. Reconciling plant and microbial ecological strategies to elucidate cover crop effects on soil carbon and nitrogen cycling. *J Ecol*, 2024, 112: 2901–2916
- 87 Hou W, Kuzyakov Y, Qi Y, et al. Functional traits of soil nematodes define their response to nitrogen fertilization. *Funct Ecol*, 2023, 37: 1197–1210
- 88 Li G, Wilschut R A, Luo S, et al. Nematode biomass changes along an elevational gradient are trophic group dependent but independent of body size. *Glob Change Biol*, 2023, 29: 4898–4909
- 89 Lu L, Li G, He N, et al. Drought shifts soil nematodes to smaller size across biological scales. *Soil Biol Biochem*, 2023, 184: 109099
- 90 Xue X, Adhikari B N, Ball B A, et al. Ecological stoichiometry drives the evolution of soil nematode life history traits. *Soil Biol Biochem*, 2023, 177: 108891

- 91 Thakur M P, Geisen S. Trophic regulations of the soil microbiome. *Trends Microbiol*, 2019, 27: 771–780
- 92 Trap J, Bonkowski M, Plassard C, et al. Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant Soil*, 2016, 398: 1–24
- 93 Kane J L, Kotcon J B, Freedman Z B, et al. Fungivorous nematodes drive microbial diversity and carbon cycling in soil. *Ecology*, 2023, 104: e3844
- 94 Wan B, Liu T, Gong X, et al. Energy flux across multitrophic levels drives ecosystem multifunctionality: evidence from nematode food webs. *Soil Biol Biochem*, 2022, 169: 108656
- 95 Zhang C, Wright I J, Nielsen U N, et al. Linking nematodes and ecosystem function: a trait-based framework. *Trends Ecol Evol*, 2024, 39: 644–653
- 96 Lu J Z, Pfingstl T, Junker R R, et al. Life history traits in microarthropods: evidence for a soil animal economics spectrum. *Geoderma*, 2025, 455: 117206
- 97 Brousseau P M, Gravel D, Handa I T. Traits of litter-dwelling forest arthropod predators and detritivores covary spatially with traits of their resources. *Ecology*, 2019, 100: e02815
- 98 Yu D, Yao J, Chen X, et al. Ecological intensification alters the trait-based responses of soil microarthropods to extreme precipitation in agroecosystem. *Geoderma*, 2022, 422: 115956
- 99 Sun J, Zhang C, Yu D, et al. Responses of invertebrate traits to litter chemistry accelerate decomposition under nitrogen enrichment. *Soil Biol Biochem*, 2024, 198: 109572
- 100 Gibb H, Bishop T R, Leahy L, et al. Ecological strategies of (pl)ants: towards a world-wide worker economic spectrum for ants. *Funct Ecol*, 2023, 37: 13–25
- 101 Schleuning M, García D, Tobias J A. Animal functional traits: towards a trait-based ecology for whole ecosystems. *Funct Ecol*, 2023, 37: 4–12
- 102 Bottinelli N, Hedde M, Jouquet P, et al. An explicit definition of earthworm ecological categories—Marcel Bouché’s triangle revisited. *Geoderma*, 2020, 372: 114361
- 103 Bottinelli N, Capowiez Y. Earthworm ecological categories are not functional groups. *Biol Fertil Soils*, 2021, 57: 329–331
- 104 Capowiez Y, Marchán D, Decaëns T, et al. Let earthworms be functional-definition of new functional groups based on their bioturbation behavior. *Soil Biol Biochem*, 2024, 188: 109209
- 105 Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304: 1629–1633
- 106 Bardgett R D. Linking aboveground-belowground ecology: a short historical perspective. In: Ohgushi T, Wurst S, Johnson S N, eds. *Aboveground-Belowground Community Ecology*. Cham: Springer International Publishing, 2018. 1–17
- 107 He J Z, Li J, Zheng Y M. Thoughts on the microbial diversity-stability relationship in soil ecosystems (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2013, 21: 411 [贺纪正, 李晶, 郑袁明. 土壤生态系统微生物多样性-稳定性关系的思考. *生物多样性*, 2013, 21: 411]
- 108 Barnes A D, Jochum M, Lefcheck J S, et al. Energy flux: the link between multitrophic biodiversity and ecosystem functioning. *Trends Ecol Evol*, 2018, 33: 186–197
- 109 Eisenhauer N, Buscot F, Heintz-Buschart A, et al. The multidimensionality of soil macroecology. *Glob Ecol Biogeogr*, 2021, 30: 4–10
- 110 Gundale M, Kardol P. Multi-dimensionality as a path forward in plant-soil feedback research. *J Ecol*, 2021, 109: 3446–3465
- 111 Yang Y Z, Wang H, Zhu Q A, et al. Research progresses in improving dynamic global vegetation models (DGVMs) with plant functional traits (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2018, 63: 2599–2611 [杨延征, 王焱, 朱求安, 等. 植物功能性状对动态全球植被模型改进研究进展. *科学通报*, 2018, 63: 2599–2611]
- 112 Pan Q, Zheng H, Wang Z H, et al. Effects of plant functional traits on ecosystem services: a review (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2021, 45: 1140–1153 [潘权, 郑华, 王志恒, 等. 植物功能性状对生态系统服务影响研究进展. *植物生态学报*, 2021, 45: 1140–1153]
- 113 Shen J B, Bai Y, Wei Z, et al. Rhizobiont: an interdisciplinary innovation and perspective for harmonizing resources, environment, and food security (in Chinese). *Acta Pedol Sin*, 2021, 58: 805–813 [申建波, 白洋, 韦中, 等. 根际生命共同体: 协调资源, 环境和粮食安全的学术思路与交叉创新. *土壤学报*, 2021, 58: 805–813]
- 114 Duan S, Feng G, Limpens E, et al. Cross-kingdom nutrient exchange in the plant-arbuscular mycorrhizal fungus-bacterium continuum. *Nat Rev Microbiol*, 2024, 22: 773–790
- 115 Zhu G, Dini-Andreote F, Zhou S, et al. The economic spectrum of soil food webs. *Trends Microbiol*, 2025, 33: 1270–1273
- 116 Zhang C, Wang J, Ren Z, et al. Root traits mediate functional guilds of soil nematodes in an ex-arable field. *Soil Biol Biochem*, 2020, 151:

108038

- 117 Dietrich P, Roeder A, Cesarz S, et al. Nematode communities, plant nutrient economy and life-cycle characteristics jointly determine plant monoculture performance over 12 years. *Oikos*, 2020, 129: 466–479
- 118 Zhang C, Xue W, Xue J, et al. Leveraging functional traits of cover crops to coordinate crop productivity and soil health. *J Appl Ecol*, 2022, 59: 2627–2641
- 119 Zhang C, Zhu T, Nielsen U N, et al. An integrated fast-slow plant and nematode economics spectrum predicts soil organic carbon dynamics during natural restoration. *New Phytol*, 2025, 245: 2467–2479
- 120 Kane J L, Hu J, Tripathi B. Toward understanding how cross-kingdom ecological strategies interactively influence soil carbon cycling. *New Phytol*, 2025, 245: 2367–2369
- 121 Pywell R F, Bullock J M, Roy D B, et al. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *J Appl Ecol*, 2003, 40: 65–77
- 122 Wang X, Liang C, Dini-Andreote F, et al. Impacts of trophic interactions on carbon accrual in soils. *Trends Microbiol*, 2025, 33: 277–284
- 123 Martínez-Garza C, Bongers F, Poorter L. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? *For Ecol Manage*, 2013, 303: 35–45
- 124 Garcia L C, Cianciaruso M V, Ribeiro D B, et al. Flower functional trait responses to restoration time. *Appl Veg Sci*, 2015, 18: 402–412
- 125 Leger E A, Barga S, Agneray A C, et al. Selecting native plants for restoration using rapid screening for adaptive traits: methods and outcomes in a Great Basin case study. *Restor Ecol*, 2021, 29: e13260
- 126 Auclerc A, Beaumelle L, Barantal S, et al. Fostering the use of soil invertebrate traits to restore ecosystem functioning. *Geoderma*, 2022, 424: 116019

The cross-kingdom continuum of plant and soil biota: a new perspective for understanding ecosystem function

ZHANG ChongZhe^{1,2}, CHEN XiaoYun², HE JiZheng³, HU Feng² & LIU ManQiang^{1,2*}

¹ Centre for Grassland Microbiome, State Key Laboratory of Herbage Improvement and Grassland Agro-Ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

² Soil Ecology Lab, College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

³ College of Geographic Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350117, China

* Corresponding author; E-mail: liumq@njau.edu.cn

In *On the Origin of Species*, Charles Darwin highlighted that traits are proxies for organismal performance, laying the foundation for ecological strategy schemes. In this era of intensifying global change, moving from within-discipline approaches toward cross-disciplinary conceptual frameworks has become an important development strategy for various countries around the world. Over recent decades, ecologists have increasingly embraced ecological strategy schemes and trait-based approaches to describe the strategies of plants and soil biota. However, understanding and predicting ecosystem dynamics under ongoing and future climatic and environmental changes remain uncertain, due to a lack of comprehensive understanding of how plants and soil biota coordinate and contribute to ecosystem functions. Traits, as fundamental units linking organisms with their surroundings, allow us to capture environment-biota-function relationships across taxonomic groups and spatial scales, enabling global comparisons. This opens an avenue for coordinating diverse organisms across the tree of life. Here, we review advances in understanding the ecological strategies of plants and soil biota, including soil microbes and fauna, discuss coordination among multiple taxa, and emphasize the crucial role of cross-kingdom ecological strategies in predicting ecosystem function and health. We recommend that priorities for future ecology include integrative research with a cross-taxon, cross-disciplinary, and cross-dimension focus.

eco-evolution, ecosystem function, one health, traits, multidimensionality, economics spectrum, global change

doi: [10.1360/SSV-2025-0190](https://doi.org/10.1360/SSV-2025-0190)