



根系功能协作体: 整合研究植物根系的新理论框架

杨庆培¹, 郭冰林¹, 丁俊祥², 赵勇¹, 杨喜田¹, 冯志培¹, 李镇江¹, 范国强¹, 王俊坚³, 何念鹏^{4,5,6}, 孔德良^{1*}

1. 河南农业大学林学院, 郑州 450002

2. 郑州大学生态与环境学院, 郑州 450052

3. 南方科技大学环境科学与工程学院, 广东省土壤与地下水污染防治及修复重点实验室, 深圳 518055

4. 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049

5. 中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

6. 东北林业大学森林生态系统可持续管理教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

* 联系人, E-mail: deliangkong@henan.edu.cn

收稿日期: 2024-12-13; 接受日期: 2025-02-06; 网络版发表日期: 2025-05-21

国家自然科学基金(批准号: 32471824, 32171746, 31870522, 42077450, 42122054)、中原基础研究领军人才项目(批准号: 24XM0375)、河南省杰出外籍科学家工作室(批准号: GZS2025011)、河南农业大学科研基金项目(批准号: 30500854)、河南省卓越青年创新研究群体项目(批准号: 252300421002)和广东省土壤与地下水污染防治及修复重点实验室(批准号: 2023B1212060002)资助

摘要 植物是维持陆地生态系统生产力和生物多样性的核心。根系作为资源吸收器官, 是植物生长和发育的基础, 根系解剖结构是根系功能发挥的载体。本文提出“根系功能协作体”这一新的理论框架。该理论框架基于根系关键解剖结构(皮层和中柱)之间的“异速关系”, 以此根解剖结构特征为核心, 耦合与根自身的性状二维性及其共生的菌根真菌, 系统梳理根系-菌根真菌协作体在资源吸收中的互作关系和机制。本文进一步阐述该理论框架所涉及的三个核心要素: 根解剖结构“异速关系”的基本格局、意义和机制; 根性状二维性的基本规律和产生机制; 根性状二维性与菌根真菌互作关系和环境调控。“根系功能协作体”理论以根系不同结构之间, 以及根系与菌根真菌之间的协作关系为鲜明特色。这一新的根系理论框架为研究者认识植物根-冠协同关系提供新思路, 有助于优化群落物种配置, 以实现高生产力、高多样性以及高经济价值等多功能生态系统目标; 并为通过遗传和分子手段培育优良根系性状提供新思路。

关键词 根解剖结构, 异速关系, 根性状二维性, 根系与菌根真菌互作

生态系统的生产力和多功能性形成依赖于其组成部分, 尤其是植物的光合作用、水和物质循环等^[1~4]。其中, 根系对土壤水分和养分的有效吸收是植物生长的基础, 这种吸收功能一般由根分支末端非木质化的根级(即吸收根)承担^[5~8]。从解剖结构上

讲, 吸收根由两个基本的结构单元构成: 皮层负责物质吸收, 并作为菌根真菌的共生位点; 中柱负责物质运输^[5]。不同物种间吸收根直径存在高达上百倍的差异, 这种差异必然会影响根的结构和功能^[9]。那么, 随着根直径的变化, 皮层和中柱的大小是随机变化, 还

引用格式: 杨庆培, 郭冰林, 丁俊祥, 等. 根系功能协作体: 整合研究植物根系的新理论框架. 中国科学: 生命科学, 2025, 55: 1476–1487

Yang Q P, Guo B L, Ding J X, et al. Root functional synergistic system: a new theoretical framework for the integrated study of plant root systems (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2025, 55: 1476–1487, doi: [10.1360/SSV-2024-0278](https://doi.org/10.1360/SSV-2024-0278)

是遵循一定规律? 越来越多的研究发现, 随根直径的增加, 皮层厚度的增速远超中柱半径, 即根结构“异速关系”^[6,10~12]. 这种“异速关系”为研究者理解根策略的形成以及根系与菌根真菌的互作关系提供全新的思路.

生态系统的健康和可持续发展不但需要较高的生产力, 还与植物多样性紧密相关^[3,6]. 植物多样性体现在植物器官的形态、结构, 甚至生理等方面性状的变化, 例如, 植株高度、叶片大小和光合速率、吸收根的粗细和呼吸速率等^[3,13,14]. 对于吸收根而言, 包括根直径在内的一系列性状同样有较大的变异^[15]. 越来越多的证据表明, 吸收根主要沿着两个独立的性状维度变化: (i) 保守维度, 由养分获取型和保守型根策略的权衡所表征; (ii) 菌根合作维度, 由根策略(依赖根自身获取养分)和菌根策略(依赖共生的菌根真菌获取养分)的权衡所表征, 构成根系二维性状谱(two-dimensional spectrum)^[3,16,17]. 根系二维性状谱促进更多的根策略形成, 而不同的根策略往往适应于不同的生境, 以促进物种共存和群落生物多样性^[17~20]. 然而根二维性

产生的机制是什么? 是否还有其他重要的性状维度? 这些问题是当前研究者关注的焦点.

菌根真菌是生态系统生产力形成和多样性维持的重要驱动因素^[21~23]. 在根系与菌根真菌的共生体中, 根向菌根真菌提供碳, 作为回报, 菌根真菌为宿主植物提供养分^[24~26]. 不少学者认为, 这种共生关系是产生根性状二维性的重要原因^[11,27,28]; 而根与菌根真菌之间的碳、养分交换关系被认为是驱动根结构“异速关系”形成的主导因素^[27,28]. 基于前人和本团队在上述领域内的深入研究, 本文提出基于根解剖结构的“根系功能协作体”理论框架(图1). “根系功能协作体”理论框架是指基于根解剖结构, 其不同结构功能之间的协同作用, 以及根系与菌根真菌之间的互作关系. 在该理论体系中, 根结构的“异速关系”不仅是根性状二维性形成的基础, 也是菌根真菌功能发挥的载体; 根结构、根性状二维性, 以及菌根真菌三者之间密切联系和相互影响构成一个根系功能协作体. “根系功能协作体”是研究者认识根系结构与功能关系的整合视角, 并具有重要的理论和应用价值.

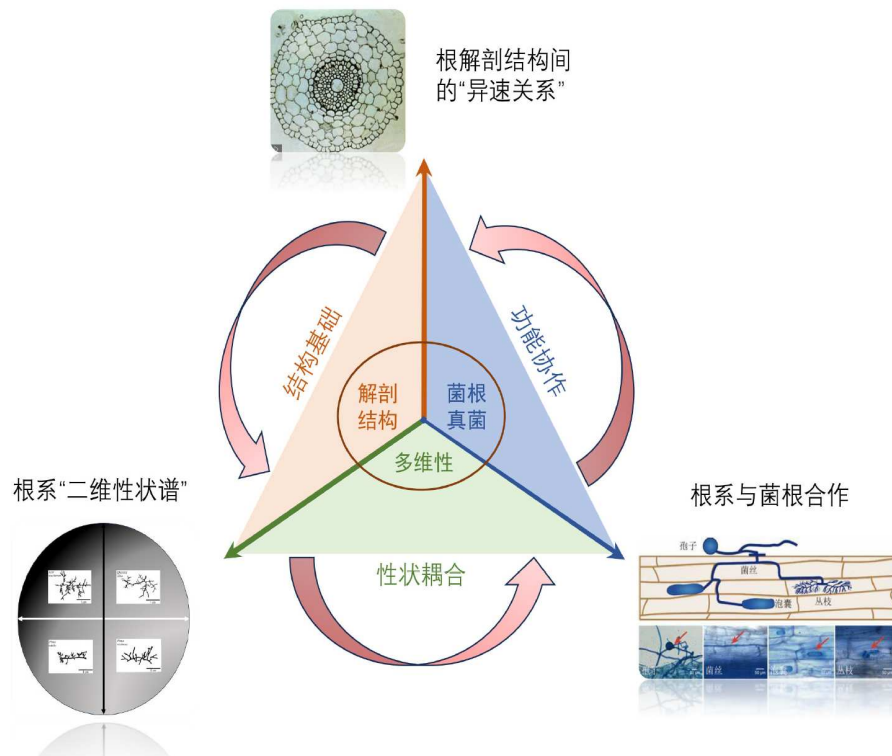


图1 基于根解剖结构的“根系功能协作体”理论框架

Figure 1 The theoretical framework of “root functional synergistic system” based on root anatomical structures

1 吸收根结构“异速关系”

1.1 吸收根结构“异速关系”的发现及意义

吸收根的粗细,即直径,直接影响其吸收面积、活性和寿命,决定根的吸收功能^[9,15,27,29]。物种间吸收根的直径差异超过100倍^[9],那么意味着分配相同生物量时,最粗吸收根的总根长不足最细吸收根的万分之一,如此大的差异必然导致迥异的根系功能及其环境适应性。皮层(负责吸收)和中柱(负责运输)是吸收根的两个基本结构单元,解析这两个关键的根结构在不同物种间是随机变化,还是存在一定的变化规律,是揭示根系功能和环境适应性的关键^[5,6,10]。在前人研究的基础上,经国内外学者的一系列研究(表1)揭示:全球尺度上,随吸收根直径增加,皮层厚度的增速远超过中柱半径。研究者将根解剖结构的这种变化规律称为根结构“异速关系”^[6]。这一现象在全球格局上普遍存在,仅在一些特殊生境下例外。例如,在高山草甸,低温土壤有机质分解缓慢,限制土壤养分可用性,从而导致根皮层和中柱关系解耦^[20]。在双子叶草本物种中,随着根级的增加,皮层和中柱的“异速关系”逐渐变弱,甚至消失^[30]。

根结构“异速关系”的发现,开辟植物应对多环境要素协同变化(水、养分、CO₂)研究的新思路,丰富研究者对植物进化机制的认识^[9~11]。例如,自1.2亿年前白垩纪到人类工业革命以前,大气CO₂浓度持续降低^[31~33],降低植物的光合作用。为缓解光合作用降低造成的“碳饥饿”,植物会提高叶片气孔导度以增加CO₂吸收,但随之而来蒸腾失水增加,造成植物生理干旱^[34]。传统上认为,吸收根直径变细是植物重要的干旱适应策略^[35]。根变细时,皮层相对于中柱更快地变

薄,可大大降低水分、养分跨皮层运输的阻力^[20],同时,更薄的皮层意味着更少的碳消耗^[36,37]。因此,按照“异速关系”构造根系有利于植物在大气CO₂浓度降低时更高效吸收水分和养分,并且更加“节碳”。鉴于根结构“异速关系”的普遍性和重要意义,这种基于根解剖结构的研究思路被越来越多的研究者采用,成为根系生物学和生态学研究的新模式。

1.2 吸收根结构“异速关系”的形成机制

根结构“异速关系”被揭示之后,其背后的机制成为研究的焦点。在该“异速关系”中,中柱的增加为物质运输(水分、碳)是显而易见的,但皮层的快速增厚显然不是为物质吸收,因为皮层越厚,阻力越大^[10,11,38,39]。因此,随着直径增加皮层快速增厚的目的是什么?这是解析根结构“异速关系”的难点与核心。针对这一难题,国内外研究学者合作研究,结合生理和物理学过程的分析,从根系功能平衡的角度先后提出两个理论,系统揭示这种“异速关系”的形成机制^[27,28]。

除参与水分吸收,皮层还有两个重要功能:与菌根真菌共生,以借助真菌获取养分;呼吸作用,以提供根系生长和养分吸收所需能量(ATP)^[10]。根据流体力学的Hagen-Poiseuille定理,通过中柱管道的养分运输通量和碳供应通量均与根半径的4次方成正比^[11]。然而,根的养分吸收能力(通过菌根真菌)和根皮层的碳消耗能力最多只与根半径的2次方成正比,在这种情况下,只有让皮层厚度的增速远超过中柱半径(即根结构“异速关系”),才能够满足以下情况:(i)根养分吸收与运输之间的平衡,即“养分吸收-运输平衡理论”^[27];(ii)根碳供应与碳消耗之间的平衡,即“碳供应-消耗平衡

表 1 根解剖结构“异速关系”的发现历史

Table 1 The history of discovery of “allometric relationship” of root anatomy

参考文献	物种数量	物种类别
[6]	96	不同生活型(乔木、灌木),气候区(热带、亚热带)和菌根类型(丛枝菌根、外生菌根)
[10]	204	不同生长型(木本、草本),气候区(热带、温带),生境(陆地、海滨)
[30]	32	草本植物(单子叶、双子叶),检验根结构“异速关系”在前5级根间的变化趋势
[11]	512	不同生长型(木本、非木本),菌根类型(丛枝菌根、外生菌根和兰科菌根),系统发育背景(蕨类植物到兰科植物)和不同变化(氮沉降、大气CO ₂ 升高和干旱)
[12]	83	木本植物,不同海拔梯度(低海拔800~2800 m;中海拔2800~3400 m;高海拔>3400 m)
Yang (unpublished)	619	不同生活型(乔木、灌木),气候区(热带、亚热带、暖温带和寒温带),菌根类型(丛枝菌根、外生菌根),样品采集自我国南方西双版纳至北方呼中11个采样点

理论”^[28,40](图2)。

上述两个理论是根系结构与功能研究的新模式。以往研究多是单独考虑中柱(物质运输)^[41~44]或皮层的功能(真菌共生、呼吸作用)^[16,45,46],而很少同时考虑这两个组织在功能上的耦合,更没有研究将这种耦合关系与根组织间的结构特征(如根结构“异速关系”)联系起来。这种研究模式的缺失,也造成根结构“异速关系”被发现数年后,其形成机制的研究仍停滞不前。同时,“养分吸收-运输平衡理论”和“碳供应-消耗平衡理论”开辟根-叶关系研究的新领域。例如,国内外研究很早就发现叶肉(光合作用,即碳生产)与叶脉(碳、水运输)性状独立^[47,48]。经典教科书告诉研究者,根、叶通过连续的维管系统连接一起^[49]。这样一来,就导致一个难以理解的现象,例如,皮层和中柱分别执行碳消耗和运输,叶肉和叶脉分别执行碳生产和碳运输,为什么表征这两个碳过程的性状(皮层和中柱)在根内耦合,而在叶片(叶肉和叶脉)内独立呢?换句话说,基于“异速关系”建立起来的根皮层和中柱在结构和功能上的耦合如何导致(或受控于)叶肉与叶脉性状的独立?这也将成为植物地下-地上关系研究中极具挑战性的课题^[2,20]。

1.3 基于吸收根“异速关系”预测根系“二维性状谱”

叶片光合作用的能力和持续时间(寿命)往往存在权衡,如高活性的叶片寿命往往较低,反之亦然;表征这种权衡的性状,即广为熟知的“叶经济学谱”。根系是否存在与“叶经济学谱”类似的“根经济学谱”(由根组织密度和根氮含量的负相关所表征),是根系生物学家争论的焦点^[50~52]。如果“根经济学谱”存在的话,将大大推动基于根系性状的陆地碳循环模型的开发。以美国科学院院士Reich教授为代表的学者支持“根经济学谱”的存在^[51]。这些学者往往用根组织密度(root tissue density, RTD)和根氮含量(root nitrogen, RN)的负相关关系作为“根经济学谱”存在的证据,因为RTD高的根寿命较长,吸收能力较弱, RN往往与根的代谢活性正相关^[4,53]。尽管如此,仍有不少研究结果不支持“根经济学谱”的存在^[6,10,29,54]。

本团队基于根结构“异速关系”构建理论模型(图3A),证实根直径(root diameter, RD)与根组织密度(RTD)呈非线性负相关^[36](图3B)。如果“根经济学谱”

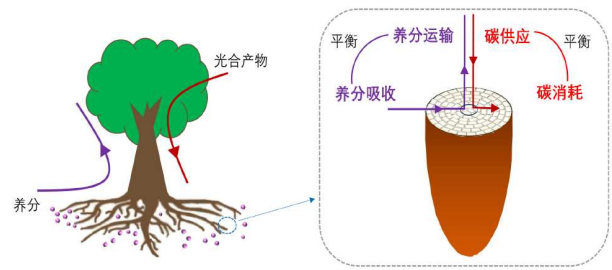


图2 根结构“异速关系”形成的两个机制:“养分吸收-运输平衡理论”和“碳供应-消耗平衡理论”

Figure 2 The two mechanisms underlying the “allometric relationship” in root structures: the “nutrient absorption-transport balance theory” and the “carbon supply-consumption balance theory”

存在的话, RD与RTD应该是正相关(图3B),因为随着根直径的增加,其构建成本较高,寿命较长^[8,52]。而Reich等人^[51]认为“根经济学谱”存在是基于RTD-RN的负相关关系。因此,可以认为,关于“根经济学谱”存在与否的争议是因为研究者选用不同的性状所致,即RTD-RN vs. RTD-RD。因此,从根结构“异速关系”出发,本团队首次澄清关于“根经济学谱”争议的本质,即由于所考察的性状不同所致。这说明性状选择在生态学研究的重要性,正如德国著名根系生物学家Weigelt等人^[3]发表在*Nature*上的论文题目所言,“The importance of trait selection in ecology”。

基于根结构“异速关系”的理论模型(图3A)本文进一步预测:比根长(specific root length, SRL, 单位根生物量对应的根长)这一重要的根系功能性状独立于“根经济学谱”。这种独立性的原因如下,由于根的两个关键结构(皮层和中柱)存在异速关系,而皮层组织密度显著低于中柱,这将导致随RD的增加,RTD将非线性降低,即RTD和RD负相关(图3B)。而SRL和RTD之间存在广为熟知的数学关系: $SRL = \frac{1}{RTD \times RD^2} \times \frac{4}{\pi}$ 。这样一来,作为上述公式分母的两个变量(RTD和RD)间的负相关关系将导致RTD与SRL独立^[9,10]。另外,由于SRL与菌根侵染关系密切, SRL所在的性状维度又被称为“菌根合作”维度^[8,16]。从而形成由“根经济学谱”维度和“菌根合作”维度构成的根系“二维性状谱”(图3C)。这突破根系只有“根经济学谱”一个性状维度的传统观念,并被近来的研究广泛证实^[3,16,17]。综上,根结构“异速关系”不但是认识解析根系结构、功能和环境适应性的全新视角,也成为根系性状研究领域的新范式。

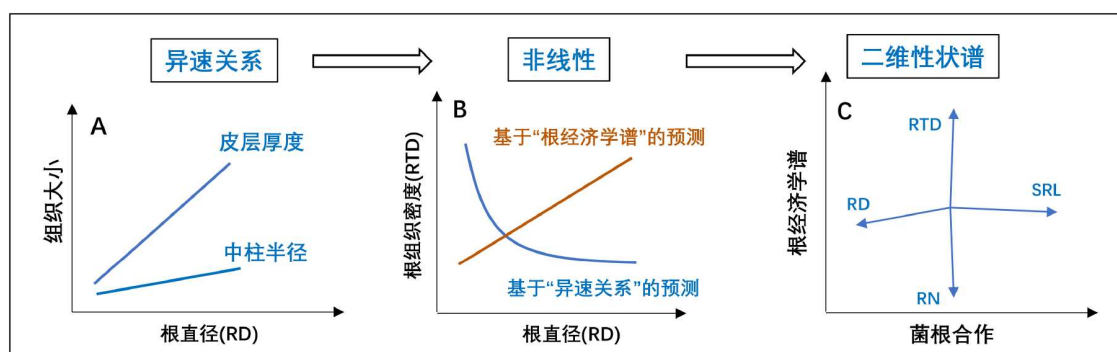


图3 根结构“异速关系”、根经济学谱和根系“二维性状谱”之间的关系

Figure 3 The relationship between the “allometric relationship” of root structures, the root economic spectrum, and the root trait “two-dimensional spectrum”

2 吸收根性状“二维性”的格局和形成机制

2.1 根性状“二维性”格局

传统上认为严酷生境中强烈的环境选择压力会改变植物性状间的关系, 甚至减少性状变异维度^[55-57]。根系“二维性状谱”(图3C)是否会因为环境压力增加而改变仍是悬而未决的问题, 这也影响到根系“二维性状谱”是否普适这一核心问题。青藏高原高寒针叶林是我国重要的林区, 其林木生长受低温和养分贫瘠限制十分显著。另外, 尽管根性状“二维性”在丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)植物以及阔叶的外生菌根(ectomycorrhizal, EM)植物中广为熟知^[16], 但研究者对于高山和亚高山广泛分布的针叶类EM植物的根系性状格局知之甚少, 这也是检验根系性状“二维性”是否普适的一个天然实验场。本团队以该地区代表性针叶树种为对象, 通过大尺度采样和多物种对比发现, 根系“二维性状谱”在该严酷生境下依然存在^[19,58]。这个结果打破严酷环境会简化根性状维度的传统观念, 进一步证实根系“二维性状谱”的普适性, 并丰富全球根系性状数据库。

2.2 根性状“二维性状谱”的形成机制

根系“二维性状谱”作为当今根系性状研究的主流范式^[3,16,17], 其形成机制仍是待解的谜团。不少学者认为, 与菌根真菌的共生可以抵消塑造一维根性状谱的选择压力, 从而产生二维的根性状谱^[27,52]。例如, 粗吸收根一般具有长的寿命, 按照“根经济学谱”的预测, 它的养分吸收能力应该较弱。但吸收根较粗的植物, 尤其

是AM植物, 其根系的菌根真菌感染率较高, 导致其整体的养分吸收能力可能并不低。这样就可能出现不同于“根经济学谱”的另一种根性状维度^[38]。

不过, 这种将根性状“二维性状谱”归因于菌根真菌也有严重的不足。例如, 相当一部分陆地植物没有与菌根真菌共生^[59-62], 而且相当多具有较细吸收根的植物对菌根真菌的依赖性较低^[6,8]。因此, 与菌根真菌的共生可能并不是解释根系“二维性状谱”形成的普适机制, 寻找这种普适机制也成为当下根系生物学的一个核心问题。

最近, 本文通过理论建模, 结合实测数据验证, 首次揭示仅仅是吸收根直径的变化即可产生二维的根性状谱。原因简述如下, 由于吸收根大致成圆柱形, SRL被广泛报道与RTD之间存在广为熟知的数学关系:

$$SRL = \frac{1}{\left(\frac{RTD \times \pi \times RD^2}{4} \right)} = \frac{1}{RTD \times RD^2} \times \frac{4}{\pi} \text{ 在 RTD 增加}$$

的时候, RD位于上述公式的分母, 且是二次方, 因此, RD的变化可以增强、抵消或逆转RTD的上述变化对SRL的影响; RTD减小的情况与此类似。这说明根系自身直径的变化, 就可以使SRL的变化独立于RTD, 即后两者独立。因此, 吸收根这种圆柱形的几何结构是根系“二维性状谱”产生的源泉(机制1, 器官尺度)^[9,10]。在此基础上, 根解剖结构特征, 如皮层和中柱的“异速关系”也是产生根二维性状谱的因素(机制2, 组织尺度)^[9], 具体推导过程参见1.3节内容。同时, 随吸收根直径的增加, 本文注意到根细胞壁厚度(与细胞的活性有关: 壁越厚, 细胞活性越低)与细胞的数量独立, 这种独立性

也会导致SRL和RTD的解耦, 形成根的二维性状谱(机制3, 细胞尺度)^[9](图4). 该项研究创建基于根直径的根系性状研究新框架, 明确宏观(器官)和微观(细胞)尺度上根性状关系格局的统一性, 开创多尺度整合研究根系“二维(乃至多维)性状谱”的先河, 为后续根系性状研究指明方向.

2.3 分子水平揭示根性状“二维性状谱”的形成原因

碳是构成地球上生命体的骨架元素^[63,64]. 由于总碳含量种间变化较小, 以往研究者并不认为根总碳含量在根系“二维性状谱”中起作用^[6,7]. 但这种传统观念忽视根内含碳化合物的组成、含量和多样性(称为“分子水平碳性状”), 而这些碳性状与根系生理活性、植物生长, 乃至生态系统物质循环密切相关^[65,66]. “分子水平碳性状”在化学和环境科学中被广泛研究^[66~70], 但在根系研究中几乎是空白. 一个亟待回答的问题是根系“二维性状谱”是否与根“分子水平碳性状”相关, 关系如何?

针对该问题, 本团队和国内外相关团队合作, 测定66个热带树种4个常见的细根功能性状(根直径、比根长、组织密度和根氮含量)和8个基于NMR波谱的分子水平碳性状(羰基和羧基碳、含氧芳基碳、芳基碳、双氧烷基碳、含氧烷基碳、含氮烷基或甲氧基碳、烷基碳、化学多样性). 本研究首次发现“分子水平碳性状”与根系“二维性状谱”有很好的耦合关系, 而与根总碳含量无关; 通过与全球尺度根性状数据的对比分析, 本文提出根系“二维性状谱”来源于“分子水平碳性状”的新观点(图5). 该工作推动根系“二维性状谱”的研究进入分子尺度, 解决根碳微观组分在根系结构与功能中作用不明的难题^[71].

3 根系与菌根真菌合作

绝大多数植物自登陆以来就与菌根真菌共生^[24,60,72]. 在此共生关系中, 根系为菌根真菌提供碳, 而菌根真菌将获取的养分, 如磷和氮等, 回报给根系. 根系与菌根真菌的这种协作关系影响植物的养分吸收过程、进化和环境适应性^[8]. 例如, 就吸收功能而言, 吸收根直径远大于菌根真菌, 在土壤中的伸展距离有限; 而根系对土壤养分的持续利用, 容易在根际附近

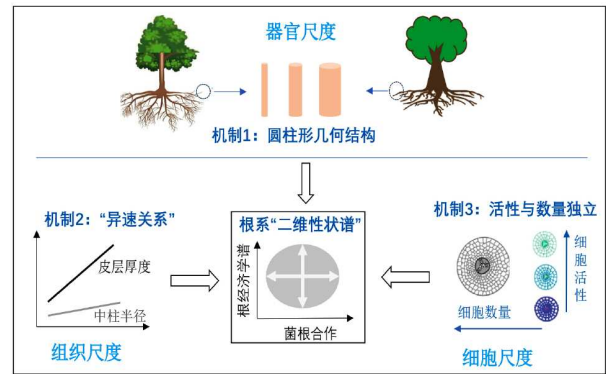


图4 根系“二维性状谱”的形成机制(图片修改自文献[9], 已获Elsevier Ltd.版权许可)

Figure 4 Mechanisms underlying the formation of the “two-dimensional root trait spectrum”(adapted from ref. [9] with copyright permission from Elsevier Ltd.)

形成养分亏缺区, 制约植物的生长^[73]. 相反, 菌根真菌的菌丝直径仅有2~30 μm ^[24,46], 远细于根系. 这样一来, 植物通过与菌根真菌的共生即可大大扩大养分吸收面积. 这种对于菌根真菌, 尤其是对丛枝菌根真菌的依赖性存在粗吸收根中更为明显(被子植物中较为原始的木兰类植物, 往往生活在水热充足的热带和亚热带), 这是因为粗吸收根的SRL较低, 导致其自身的吸收面积较小^[74].

当前的一个普遍共识是根的“二维性状谱”中, 只有其中的“菌根合作”维度(由根直径和比根长所表征)与菌根真菌耦合, 而“根经济学谱”维度(由根氮含量和根组织密度所表征)与之独立^[6,8,16,75]; 根系“菌根协作维度”与菌根真菌的这种关系格局主要由温度驱动^[57,76~78]. 然而, 此种共识主要是基于丛枝菌根(AM)植物, 但对受温度限制的高寒针叶类外生菌根(EM)植物是否成立仍不清楚. 最近, 本团队针对青藏高原代表性的EM针叶树种开展系统研究, 有以下主要发现:

(i) 关于“根经济学谱”与菌根侵染率. 与AM植物中两者独立不同, EM植物中两者耦合(图6A), 而这种耦合关系是与特定的EM类群(短距离探测类型)密切相关, 可能是由于该类型的EM真菌与宿主根系之间存在强烈的碳-养分交换效率^[58]. (ii) 关于根系的“菌根合作”维度与菌根侵染率. AM植物中两者负相关^[16], 而EM植物中则是正相关(图6B); 这种差异主要是因为EM植物中影响菌根侵染的是根系分支强度, 即高分枝强度的吸收根更可能被EM真菌所“发现”和侵染. 而

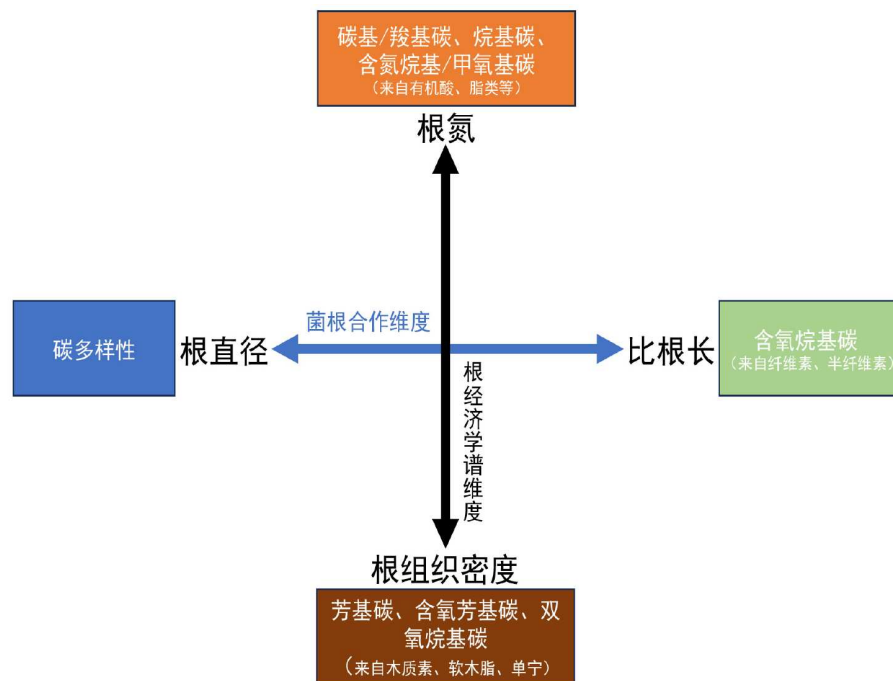


图 5 根系“二维性状谱”与根系“分子水平碳性状”的耦合关系(图片修改自文献[71], 已获Springer Nature版权许可)

Figure 5 The coupling between the “two-dimensional root trait spectrum” and the “molecular-level carbon traits” in roots (adapted from ref. [71] with copyright permission from Springer Nature)

AM植物中则不同, 其根直径和比根长影响AM真菌对根的侵染, 即较粗的吸收根更容易被AM真菌所“发现”和侵染^[11,58]. (iii) 关于环境驱动因素. AM植物种, 根系-AM真菌的协作关系被广泛报道受温度调控^[16], 而此处根系-EM真菌的协作关系被发现是由水分驱动, 而不是高寒地区的主导环境因素——温度所决定^[58]. 这一系列工作突破了关于“根-菌根协作关系及环境调控”的传统认知, 构建青藏高原EM针叶树种“根-菌根协作关系和环境调控”的新模式, 并有助于预测该气候敏感区植被对环境变化的响应和适应.

4 总结与展望

本文在系统总结前人工作的基础上, 提出“根系功能协作体”这一新的理论框架. 该理论框架以根解剖结构的“异速关系”为核心, 连接根系研究中的两大议题, 即根系性状多维性、根与菌根真菌的合作关系. 该框架中的“功能协作”体现在两个关键的根系结构之间(即皮层和中柱, 分别负责物质吸收和运输), 以及根系与共生的菌根真菌之间(即两者的碳-养分交换). “根系

功能协作体”具有重要的理论和应用价值.

首先, “根系功能协作体”理论对于植物育种实践有重要的指导价值. 该理论框架的核心是吸收根的解剖结构, 尤其是根皮层和中柱的大小、根细胞的数量和细胞壁的厚度等, 这在很大程度上影响根性状多维性的形成和根与菌根真菌的共生关系. 那么未来的育种可以根据目标植物所要应对的环境特征来优化吸收根直径, 或其内部解剖结构, 以提高植物生长和环境适应性. 例如, 在干旱环境, 可以选育同时具有皮层层数少(即根较细)、细胞壁厚根系; 这种根系结构可以促进水分和养分的吸收, 并降低水分从根中散失^[79,80].

其次, 该理论框架拓展植物根-冠协同性研究的新领域. 在植物生长过程中, 冠层的生长需要根系提供充足的水分和养分, 而根系的生长则依赖于冠层提供的光合产物. 根-冠协同关系的研究通常关注两者的生物量^[36,81]. “根系功能协作体”的理论表明, 根-冠关系的研究还需要充分考虑根的解剖结构、根性状多维性, 及其与菌根真菌的共生关系^[15,82,83], 这是因为即使是相同的根生物量, 可能伴随着不同的根解剖结构、性状维度和菌根合作关系, 而这些是决定根养分吸收和

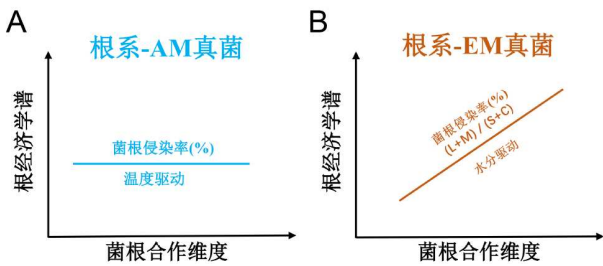


图 6 不同菌根类型中根系-菌根真菌协作关系。菌根合作维度由根直径和比根长表征, 根经济学谱由根组织密度和根氮含量所表征。图A是从枝菌根(AM)植物根系, 根经济学谱与菌根合作维度解耦; 图B是外生菌根(EM)植物根系, 根经济学谱与菌根合作维度耦合, L表示长距离菌丝探索类型, M表示中距离菌丝探索类型, S表示短距离菌丝探索类型, C表示接触型EM真菌的菌丝探索类型

Figure 6 Collaborations between roots and mycorrhizal fungi in different mycorrhizal types. The mycorrhizal collaboration dimension is characterized by root diameter and specific root length, and the root economic spectrum dimension is characterized by root tissue density and root nitrogen content. Figure A shows the root system of arbuscular mycorrhizal plants, with the root economic spectrum decoupled from the mycorrhizal collaboration dimension; figure B shows the root system of ectomycorrhizal plants, with the root economic spectrum coupled with the mycorrhizal collaboration dimension, L, the long-distance EM mycelial exploration type; M, the medium-distance EM mycelial exploration type; S, the short-distance EM mycelial exploration type; C, the contact EM fungal mycelial exploration type

运输的关键, 也是探究根-冠协同关系的核心。

再次, “根系功能协作体”理论对于群落构建中优化物种配置有重要的指导意义, 尤其是在森林生态系统的可持续经营管理和退化生态系统的恢复实践中。传统上, 植物生长的快慢是群落构建中物种选择和配置的重要依据。在新的理论框架中, 即使是相同的根生长速率(根经济学谱维度), 其吸收根直径也有很大差异: 粗吸收根适于湿润的环境, 抗土壤病菌较强, 而细吸收根在干旱环境中有优势^[57,71]。基于此, 研究者可以依据环境特征(水分、养分和土壤病菌状况等), 选择根性状二维性中具有特定根性状组合的物种, 并

合理搭配, 以提升群落的生态效益(生物多样性、生产力和稳定性等)和经济价值, 实现植物群落构建的多功能性目标和退化生态系统的有效恢复。同时, 本文的新理论框架为研究外来植物入侵提供新的角度。例如, 前人研究入侵植物的根系时多关注根的生物量, 很少涉及根的解剖结构、根性状二维性与菌根真菌的协作关系。纳入这些因素到入侵生物学的研究中, 可能会为入侵机制的研究及其防控策略提供新的思路。

最后, “根系功能协作体”理论对于生态系统乃至全球尺度生物地球化学模型的改进和完善具有重要意义。该理论框架强调根直径-比根长这一关键的根性状维度在根系性状变异中的重要作用。传统上, 人们认为根只存在与叶片类似的根经济学谱维度^[51], 而涉及根系的陆地物质循环模型也多是基于根经济学谱维度的性状^[84-86]。事实上, 与根系有关的物质循环过程不仅与根经济学谱维度有关, 更受根直径和其解剖结构的调控。这是因为根直径影响根的使用寿命, 进而影响与根有关的物质循环的过程, 如养分吸收、根系分解等^[87]。

总之, “根系功能协作体”理论框架提供一个新的角度, 来认识植物根系结构与功能的关系。尽管如此, 该理论框架仍有很多需要验证和完善的地方。例如, 根解剖“异速关系”中, 本文提出的两个机制仍需要进一步的实验验证; 根细胞的数量和活性的独立性仍需要更多的物种来检验; 这种细胞尺度的独立性, 如果被广泛证实的话, 那么背后的分子机制是什么? 根与菌根真菌的协作关系和驱动机制在其他菌根类型(杜鹃花类菌根、兰科菌根等)、环境胁迫下(干旱、水淹和盐碱等)是否会改变仍未知。这个新的理论框架在更多物种、更多尺度(宏观和微观)、更多环境状况下的检验, 将为提升群落生产力、生物多样性和生态系统对环境变化的响应和预测提供有效的策略和手段。

致谢 感谢郭大立研究员、曾辉教授、韩兴国教授、曾庆银教授、张云海研究员、尹华军研究员、Paul Kardol博士、Oscar J. Valverde-Barrantes博士和孔德良教授实验室所有成员的帮助。

参考文献

- 1 Testerink C, Lamers J. How plant roots go with the flow. *Nature*, 2022, 612: 414-415
- 2 Cao J J, Chen J, Yang Q P, et al. Leaf hydraulics coordinated with leaf economics and leaf size in mangrove species along a salinity gradient. *Plant Divers*, 2023, 45: 309-314

- 3 Weigelt A, Mommer L, Andrzejak K, et al. The importance of trait selection in ecology. *Nature*, 2023, 618: E29–E30
- 4 Hou J, McCormack M L, Reich P B, et al. Linking fine root lifespan to root chemical and morphological traits—a global analysis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2024, 121: e2320623121
- 5 Guo D, Xia M, Wei X, et al. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytol*, 2008, 180: 673–683
- 6 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
- 7 McCormack M L, Dickie I A, Eissenstat D M, et al. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytol*, 2015, 207: 505–518
- 8 Ma Z, Guo D, Xu X, et al. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 2018, 555: 94–97
- 9 Zhang Y, Cao J, Lu M, et al. The origin of bi-dimensionality in plant root traits. *Trends Ecol Evol*, 2024, 39: 78–88
- 10 Kong D, Wang J, Wu H, et al. Nonlinearity of root trait relationships and the root economics spectrum. *Nat Commun*, 2019, 10: 2203
- 11 Zhang Y, Cao J J, Yang Q P, et al. The worldwide allometric relationship in anatomical structures for plant roots. *Plant Divers*, 2023, 45: 621–629
- 12 Wang X, Liu X, Chen S, et al. Elevational variation in anatomical traits of the first-order roots and their adaptation mechanisms. *Plant Divers*, 2025, 47: 291–299
- 13 Laughlin D C, Leppert J J, Moore M M, et al. A multi-trait test of the leaf-height-seed plant strategy scheme with 133 species from a pine forest flora. *Funct Ecol*, 2010, 24: 493–501
- 14 Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, et al. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016, 529: 167–171
- 15 Zhao J, Guo B, Hou Y, et al. Multi-dimensionality in plant root traits: progress and challenges. *J Plant Ecol*, 2024, 17: rtac043
- 16 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
- 17 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
- 18 Ding J X, Kong D, Zhang Z, et al. Climate and soil nutrients differentially drive multidimensional fine root traits in ectomycorrhizal-dominated alpine coniferous forests. *J Ecol*, 2020, 108: 2544–2556
- 19 Ding J, Ge W, Liu Q, et al. Temperature drives the coordination between above-ground nutrient conservation and below-ground nutrient acquisition in alpine coniferous forests. *Funct Ecol*, 2023, 37: 1674–1687
- 20 Zheng Z, Wang C, Wang Y, et al. Decoupling of uptake- and transport-related traits in absorptive roots across coexisting herbaceous species in alpine meadows. *J Ecol*, 2024, 112: 770–783
- 21 Anthony M A, Crowther T W, van der Linde S, et al. Forest tree growth is linked to mycorrhizal fungal composition and function across Europe. *ISME J*, 2022, 16: 1327–1336
- 22 Luo S, Phillips R P, Jo I, et al. Higher productivity in forests with mixed mycorrhizal strategies. *Nat Commun*, 2023, 14: 1377
- 23 Singavarapu B, ul Haq H, Darnstaedt F, et al. Influence of tree mycorrhizal type, tree species identity, and diversity on forest root-associated microbiomes. *New Phytol*, 2024, 242: 1691–1703
- 24 Smith S E, Read, D.J. Mycorrhizal symbiosis. *Biol Plant*, 1997, 40: 154
- 25 Bonfante P, Genre A. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nat Commun*, 2010, 1: 48
- 26 Martin F M, van der Heijden M G A. The mycorrhizal symbiosis: research frontiers in genomics, ecology, and agricultural application. *New Phytol*, 2024, 242: 1486–1506
- 27 Kong D, Wang J, Zeng H, et al. The nutrient absorption-transportation hypothesis: optimizing structural traits in absorptive roots. *New Phytol*, 2017, 213: 1569–1572
- 28 Kong D, Wang J, Valverde-Barrantes O J, et al. A framework to assess the carbon supply-consumption balance in plant roots. *New Phytol*, 2021, 229: 659–664
- 29 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
- 30 Zhou M, Guo Y, Sheng J, et al. Using anatomical traits to understand root functions across root orders of herbaceous species in a temperate steppe. *New Phytol*, 2022, 234: 422–434
- 31 Franks P J, Adams M A, Amthor J S, et al. Sensitivity of plants to changing atmospheric CO₂ concentration: from the geological past to the next

- century. *New Phytol*, 2013, 197: 1077–1094
- 32 Barral A, Gomez B, Fourel F, et al. CO₂ and temperature decoupling at the million-year scale during the Cretaceous Greenhouse. *Sci Rep*, 2017, 7: 8310
 - 33 Liang X, Wang D, Ye Q, et al. Stomatal responses of terrestrial plants to global change. *Nat Commun*, 2023, 14: 2188
 - 34 Ilyas M, Nisar M, Khan N, et al. Drought tolerance strategies in plants: a mechanistic approach. *J Plant Growth Regul*, 2021, 40: 926–944
 - 35 Ahluwalia O, Singh P C, Bhatia R. A review on drought stress in plants: implications, mitigation and the role of plant growth promoting rhizobacteria. *Resour Environ Sustain*, 2021, 5: 100032
 - 36 Kong D, Fridley J D, Cooke J. Does plant biomass partitioning reflect energetic investments in carbon and nutrient foraging? *Funct Ecol*, 2019, 33: 1627–1637
 - 37 Feng Z, Kong D, Kong Y, et al. Coordination of root growth with root morphology, physiology and defense functions in response to root pruning in *Platycladus orientalis*. *J Adv Res*, 2022, 36: 187–199
 - 38 Kong D L, Wang J J, Kardol P, et al. Economic strategies of plant absorptive roots vary with root diameter. *Biogeosciences*, 2016, 13: 415–424
 - 39 Wang G, Liu F, Xue S. Nitrogen addition enhanced water uptake by affecting fine root morphology and coarse root anatomy of Chinese pine seedlings. *Plant Soil*, 2017, 418: 177–189
 - 40 Colombi T, Chakrawal A, Herrmann A M. Carbon supply-consumption balance in plant roots: effects of carbon use efficiency and root anatomical plasticity. *New Phytol*, 2022, 233: 1542–1547
 - 41 Zhang G, Fortunel C, Niu S, et al. Root topological order drives variation of fine root vessel traits and hydraulic strategies in tropical trees. *J Exp Bot*, 2024, 75: 2951–2964
 - 42 Wang W, Wang Y, Hoch G, et al. Linkage of root morphology to anatomy with increasing nitrogen availability in six temperate tree species. *Plant Soil*, 2018, 425: 189–200
 - 43 Liu H, Ye Q, Gleason S M, et al. Weak tradeoff between xylem hydraulic efficiency and safety: climatic seasonality matters. *New Phytol*, 2021, 229: 1440–1452
 - 44 Boursiac Y, Protto V, Rishmawi L, et al. Experimental and conceptual approaches to root water transport. *Plant Soil*, 2022, 478: 349–370
 - 45 Lynch J P. Root phenotypes for improved nutrient capture: an underexploited opportunity for global agriculture. *New Phytol*, 2019, 223: 548–564
 - 46 Wang F, Zhang L, Zhou J, et al. Exploring the secrets of hyphosphere of arbuscular mycorrhizal fungi: processes and ecological functions. *Plant Soil*, 2022, 481: 1–22
 - 47 Sack L, Scoffoni C, John G P, et al. How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? Review and synthesis. *J Exp Bot*, 2013, 64: 4053–4080
 - 48 Li L, McCormack M L, Ma C, et al. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. *Ecol Lett*, 2015, 18: 899–906
 - 49 Aloni R. Leaf development and vascular differentiation. In: Aloni R, ed. *Vascular Differentiation and Plant Hormones*. Cham: Springer, 2021. 141–162
 - 50 Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821–827
 - 51 Reich P B, Cornelissen H. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *J Ecol*, 2014, 102: 275–301
 - 52 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
 - 53 Guilbeault-Mayers X, Laliberté E. Root phosphatase activity is coordinated with the root conservation gradient across a phosphorus gradient in a lowland tropical forest. *New Phytol*, 2024, 243: 636–647
 - 54 Comas L H, Eissenstat D M. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. *New Phytol*, 2009, 182: 919–928
 - 55 Ahrens C W, Andrew M E, Mazanec R A, et al. Plant functional traits differ in adaptability and are predicted to be differentially affected by climate change. *Ecol Evol*, 2020, 10: 232–248
 - 56 Niu K, Zhang S, Lechowicz M J, et al. Harsh environmental regimes increase the functional significance of intraspecific variation in plant communities. *Funct Ecol*, 2020, 34: 1666–1677
 - 57 Laughlin D C, Mommer L, Sabatini F M, et al. Root traits explain plant species distributions along climatic gradients yet challenge the nature of ecological trade-offs. *Nat Ecol Evol*, 2021, 5: 1123–1134

- 58 Ding J, Yin H, Kong D, et al. Precipitation, rather than temperature drives coordination of multidimensional root traits with ectomycorrhizal fungi in alpine coniferous forests. *J Ecol*, 2023, 111: 1935–1949
- 59 Brundrett M C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil*, 2009, 320: 37–77
- 60 Jensen K H, Berg-Sørensen K, Bruus H, et al. Sap flow and sugar transport in plants. *Rev Mod Phys*, 2016, 88: 63
- 61 Gerz M, Bueno C G, Zobel M, et al. Plant community mycorrhization in temperate forests and grasslands: relations with edaphic properties and plant diversity. *J Veg Sci*, 2016, 27: 89–99
- 62 Soudzilovskaia N A, Vaessen S, van't Zelfde M, et al. global patterns of mycorrhizal distribution and their environmental drivers. In: Tedersoo L, ed. *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis*. Cham: Springer, 2017. 223–235
- 63 Schulze-Makuch D, Irwin L N. Building blocks of life. In: Schulze-Makuch D, Irwin L N, eds. *Life in the Universe: Expectations and Constraints*. Cham: Springer, 2018. 101–121
- 64 Cole J J, Hararuk O, Solomon C T. Chapter 7-The carbon cycle: with a brief introduction to global biogeochemistry. In: Weathers K C, Strayer D L, Likens G E, eds. *Fundamentals of Ecosystem Science*. 2nd ed. New York: Academic Press, 2021. 131–160
- 65 Dijkstra F A, Zhu B, Cheng W. Root effects on soil organic carbon: a double-edged sword. *New Phytol*, 2021, 230: 60–65
- 66 Mo X, Wang M, Wang Y, et al. Molecular-level characteristics of soil organic carbon in rhizosheaths from a semiarid grassland of North China. *Soil Biol Biochem*, 2022, 170: 108682
- 67 Wang M, Zhang P, Li H, et al. Molecular-level carbon traits of fine roots: unveiling adaptation and decomposition under flooded conditions. *Biogeosciences*, 2024, 21: 2691–2704
- 68 Sun T, Hobbie S E, Berg B, et al. Contrasting dynamics and trait controls in first-order root compared with leaf litter decomposition. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: 10392–10397
- 69 Cornelissen J H C, Cornwell W K, Freschet G T, et al. Coevolutionary legacies for plant decomposition. *Trends Ecol Evol*, 2023, 38: 44–54
- 70 Jing H, Wang H, Wang G, et al. Hierarchical traits of rhizosphere soil microbial community and carbon metabolites of different diameter roots of *Pinus tabulaeformis* under nitrogen addition. *Carbon Res*, 2023, 2: 47
- 71 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
- 72 Steidinger B S, Crowther T W, Liang J, et al. Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses. *Nature*, 2019, 569: 404–408
- 73 Jakobsen I, Chen B, Munkvold L, et al. Contrasting phosphate acquisition of mycorrhizal fungi with that of root hairs using the root hairless barley mutant. *Plant Cell Environ*, 2005, 28: 928–938
- 74 Baylis GTS. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: Sanders F E, Mosse B, Tinker P B eds. *Endomycorrhizas*. New York: Academic Press, 1975. 373–389
- 75 Bergmann J, Ryo M, Prati D, et al. Root traits are more than analogues of leaf traits: the case for diaspore mass. *New Phytol*, 2017, 216: 1130–1139
- 76 Freschet G T, Valverde-Barrantes O J, Tucker C M, et al. Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *J Ecol*, 2017, 105: 1182–1196
- 77 Zadworny M, McCormack M L, Żytkowiak R, et al. Patterns of structural and defense investments in fine roots of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) across a strong temperature and latitudinal gradient in Europe. *Glob Change Biol*, 2016, 23: 1218–1231
- 78 Zadworny M, McCormack M L, Mucha J, et al. Scots pine fine roots adjust along a 2000-km latitudinal climatic gradient. *New Phytol*, 2016, 212: 389–399
- 79 Sidhu J S, Lopez-Valdivia I, Strock C F, et al. Cortical parenchyma wall width regulates root metabolic cost and maize performance under suboptimal water availability. *J Exp Bot*, 2024, 75: 5750–5767
- 80 Han Q, Yang Q, Guo B, et al. Linking root cell wall width with plant functioning under drought conditions. *J Exp Bot*, 2024, 75: 5463–5466
- 81 Poorter H, Niklas K J, Reich P B, et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytol*, 2012, 193: 30–50
- 82 Zheng Z, Wang C, Zhang Y. Relations between root anatomical traits and leaf resource-use efficiency in alpine meadows of the Tibetan Plateau. *Plant Soil*, 2025, 506: 805–817

- 83 Yu J, Song Z, Hou J, et al. Life form-dependent nitrogen-phosphorous allocation strategies of leaf and fine root in a temperate natural forest under long-term nitrogen addition. *J Plant Ecol*, 2023, 16: rtad013
- 84 Mommer L, Weemstra M. The role of roots in the resource economics spectrum. *New Phytol*, 2012, 195: 725–727
- 85 Fornara D A, Tilman D, Hobbie S E. Linkages between plant functional composition, fine root processes and potential soil N mineralization rates. *J Ecol*, 2009, 97: 48–56
- 86 Orwin K H, Buckland S M, Johnson D, et al. Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland. *J Ecol*, 2010, 98: 1074–1083
- 87 Kou L, Jiang L, Fu X, et al. Nitrogen deposition increases root production and turnover but slows root decomposition in *Pinus elliottii* plantations. *New Phytol*, 2018, 218: 1450–1461

Root functional synergistic system: a new theoretical framework for the integrated study of plant root systems

YANG QingPei¹, GUO BingLin¹, DING JunXiang², ZHAO Yong¹, YANG XiTian¹, FENG ZhiPei¹,
Li ZhenJiang¹, FAN GuoQiang¹, WANG JunJian³, HE NianPeng^{4,5,6} & KONG DeLiang^{1*}

¹ College of Forest, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

² College of Ecology and Environment, Zhengzhou University, Zhengzhou 450052, China

³ Guangdong Provincial Key Laboratory of Soil and Groundwater Pollution Control, School of Environmental Science and Engineering, Southern University of Science and Technology, Shenzhen 518055, China

⁴ Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

⁵ College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

⁶ Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

* Corresponding author; E-mail: deliangkong@henan.edu.cn

Plants are the cornerstone of maintaining productivity and biodiversity in terrestrial ecosystems. As an organ for resource absorption, roots form the foundation of plant growth and development, with their anatomical structures serving as the vehicles through which the functions of roots are realized. In this paper, we propose a new theoretical framework called the “root functional synergistic system”. Based on the “allometric relationships” between key root anatomical structures (cortex and stele), this framework uses these structural characteristics as the core and integrates the two-dimensional traits of the roots and the symbiotic mycorrhizal fungi to systematically elucidate the interactions and mechanisms between the root-mycorrhizal fungal system in resource absorption. We further expound on the three core elements involved in this theoretical framework: the basic patterns, significance, and mechanisms of root anatomical “allometric relationships”, the fundamental laws and mechanisms underlying the two-dimensionality of root traits, and the interactive relationships and environmental regulation between the two-dimensionality of root traits and mycorrhizal fungi. The “root functional synergistic system” theory is distinguished by the collaborative relationships between different root structures and between roots and mycorrhizal fungi. This new root theory framework provides new insights into the understanding of plant root-cap synergies, helps optimize community species configuration to achieve multifunctional ecosystem goals such as high productivity, high diversity, and high economic value, and offers new ideas for breeding excellent root traits through genetic and molecular means.

root anatomy, allometric relationship, root trait two-dimensionality, root-mycorrhizal fungi interaction

doi: [10.1360/SSV-2024-0278](https://doi.org/10.1360/SSV-2024-0278)