DOI: 10.11766/trxb202310310446

张靖, 冉义国, 马东豪, 陈琳, 吴英博, 黄平. 狗牙根根系生长动态特征及其对土壤孔隙演变的影响研究[J].土壤学报, 2024 ZHANG Jing, RAN Yiguo, MA Donghao, CHEN Lin, WU Yingbo, HUANG Ping. Dynamic Characteristics of Cynodon Dactylon Root Growth and Its Influence on Soil Pore Evolution[J]. Acta Pedologica Sinica, 2024

狗牙根根系生长动态特征及其对土壤孔隙演变的影响研究*

张靖^{1,2}, 冉义国^{1,2}, 马东豪³, 陈琳^{1,2}, 吴英博⁴, 黄平^{1,2†}

(1. 中国科学院水库水环境重点实验室,中国科学院重庆绿色智能技术研究院,重庆 400714; 2. 中国科学院大学重庆学院,重庆 400714; 3. 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所),南京 210008; 4. 重庆城市管理职业学院,重庆 401331)

摘要:狗牙根(Cynodon dactylon)是生态绿化、固土护坡、植被重建和水土保持的常用草本植物,其发达的根系网络和独特的生长特性对于土壤孔隙的形成和空间重组具有重要影响。然而,目前相关研究多聚焦于其根系对土壤团聚体形成和稳定的作用,根系生长过程对土壤孔隙的动态影响尚不清楚。本研究采用盆栽试验,选取狗牙根为模式植物,西南山地丘陵区典型紫色土和黄壤为培养基质,设置紫色土单种(G)、紫色土空白(CK)、黄壤单种(YG)和黄壤空白(YCK)4种不同处理。利用微根窗技术连续采集不同处理下的土壤剖面图像,通过优化的根系提取算法和图像处理技术量化不同时期的狗牙根根系性状和土壤孔隙结构参数,结合统计分析,探究狗牙根根系生长动态及其对土壤孔隙结构演变的影响。结果表明:(1)狗牙根在紫色土和黄壤中均呈生长状态,其根系生长速率在不同土壤类型间表现为:紫色土>黄壤,紫色土狗牙根的根长、根表面积和根体积分别是黄壤培养条件下的近3倍;(2)与未种植植物的CK和YCK相比,狗牙根的生长显著降低了紫色土和黄壤的孔隙数目、孔隙度和孔隙分形维数,并且根系对土壤孔隙的降低作用随根系生长不断增强;(3)冗余分析表明,根系累计解释了40.60%的土壤孔隙结构变异,根长、根表面积和根体积是降低土壤孔隙结构参数的关键根系性状。综上所述,通过优化的微根窗技术实现了植物根系和土壤孔隙的定点连续观测,发现狗牙根在生长期间显著降低了孔隙数目等参数,这为根-孔交互作用的原位、无损、动态研究提供了方法学支撑,也为生态脆弱区植被恢复和水土保持提供了理论依据。 关键词:根系性状;土壤孔隙结构;微根窗技术;根-孔交互作用

中图分类号: S152.5 文献标志码: A

Dynamic Characteristics of Cynodon Dactylon Root Growth and Its Influence on Soil

Pore Evolution

ZHANG Jing^{1, 2}, RAN Yiguo^{1, 2}, MA Donghao³, CHEN Lin^{1, 2}, WU Yingbo⁴, HUANG Ping^{1, 2†}

(1. Key Laboratory of Reservoir Aquatic Environment, Chongqing Institute of Green and Intelligent Technology, Chinese Academy of Sciences, Chongqing 400714, China; 2. Chongqing School, University of Chinese Academy of Sciences, Chongqing 400714, China; 3. State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 4. Chongqing City Management College, Chongqing 401331, China)

5000002021BF40001), the West Light Foundation of Chinese Academy of Sciences (No. 202082) and Chongqing Natural Science Foundation (cstc2021jcyj-msxmX1099)

†通讯作者 Corresponding author, E-mail: huangping@cigit.ac.cn

作者简介: 张靖(1997一), 女, 四川巴中人, 硕士研究生, 主要从事根土交互作用研究。E-mail: zhangjing6983@163.com 收稿日期:2023-10-31; 收到修改稿日期:2024-04-29; 网络首发日期(www.cnki.net):

^{*} 国家自然科学基金项目(42377320, 41771266)、三峡后续工作规划项目(5000002021BF40001)、中国科学院西部青年学 者项目(202082)和重庆市自然科学基金(cstc2021jcyj-msxmX1099)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 42377320, 41771266), the Three Gorges' Follow-up Scientific Research Project (No.

Abstract: [Objective] Cynodon dactylon is a commonly used herbaceous plant for ecological greening, soil consolidation and slope protection, vegetatio[†]n restoration, and soil and water conservation. Its developed root system network and unique growth characteristics have a significant impact on the formation and spatial reorganization of soil pores. Current research has mostly focused on the role of the plant's roots in soil aggregate formation and stability, however, the dynamic impact of root growth on soil pores remains unclear. [Method] This study employed a pot experiment, selecting Cynodon dactylon as the model plant and typical purple soil and yellow soil from the mountainous and hilly regions of southwestern China as the culture substrates. Four different treatments were established: purple soil with Cynodon dactylon (G), purple soil control (CK), yellow soil with Cynodon dactylon (YG), and yellow soil control (YCK). The soil profile images under different treatments were continuously collected using the minirhizotron technique. The root traits of Cynodon dactylon and soil pore structure parameters at different stages were quantified through optimized root extraction algorithms and image processing techniques. Combined with statistical analysis, the study explored the dynamic growth of Cynodon dactylon roots and their impacts on the evolution of soil pore structure. [Result] The results showed that: (1) Cvnodon dactylon grew well in both purple and yellow soils, and the root growth rate was higher in purple soil than in yellow soil. The root length, root surface area, and root volume of Cynodon dactylon in purple soil were nearly three times higher than those under yellow soil cultivation conditions; (2) Compared with the unplanted CK and YCK, the growth of Cynodon dactylon significantly reduced the number of pores, porosity, and fractal dimension of purple and yellow soils, and the reduction effect of roots on soil pores continuously increased with root growth; (3) Redundancy analysis indicated that roots explained 40.60% of the variation in soil pore structure, and root length, root surface area, and root volume were the key root traits that reduced soil pore structure parameters. [Conclusion] In summary, through the optimized minirhizotron technique, continuous observation of plant roots and soil pores was achieved on site. It was found that Cynodon dactylon significantly reduced pore number and other parameters during its growth period, providing methodological support for in-situ, nondestructive, and dynamic studies on root-pore interactions, as well as theoretical support for vegetation restoration and soil and water conservation in ecologically fragile areas.

Key words: Root traits; Soil pore structure; Minirhizotron technique; Root-pore interaction

土壤是植物根系生长的主要基质。根系可通过穿插生长、根系缠绕、萎缩降解等方式直接形成或改变 土壤结构,也可以通过根系吸水、增加土壤有机质、释放根系分泌物等方式间接调控土壤结构^[1-3]。狗牙根 (*Cynodon dactylon*)作为生态绿化、固土护坡、植被重建和水土保持的常用草本植物^[4],其发达的根系网 络和独特的生长特性(根茎蔓延生长、繁殖速度快、根系周转迅速等)有利于土壤新孔隙的产生和原有土 壤孔隙的空间重组,对孔隙中的水分迁移、气体扩散、养分运输和植物有效水的获取具有重要作用^[5]。然 而,当前狗牙根对土壤结构的影响主要聚焦于土壤固相部分,即根系对土壤团聚体形成和稳定的作用机制 ^[6]。根系生长过程对土壤孔隙的动态影响尚不清楚,这限制了对根-孔交互作用的原位、无损、动态的认识。

土壤孔隙是存在于土壤颗粒和团聚体间的各种形状、大小各异的孔洞^[7]。土壤孔隙结构是孔隙的形态 大小、数量搭配和空间分布状况的综合反映,包括孔隙数目、孔隙直径、孔隙度等数量特征,以及孔隙弯 曲度、相互连通性、各向异性等空间特征^[8]。孔隙的几何特征决定了土壤内部的各种物理、化学、生物过 程,如土壤水分迁移、气体扩散、生物活动和植物有效水的获取等^[9]。自然状态下,土壤孔隙总是受各种 生物和非生物因素的影响^[10-13],其结构在时间尺度上呈动态变化。但当前孔隙研究均是基于单次采样和破 坏性取样进行,致使土壤孔隙研究还缺乏时间尺度上的连续观测结果,揭示土壤孔隙结构的动态演变过程 对于准确预测孔隙主导的土壤功能过程具有重要意义。

微根窗是原位监测根系生长发育的常用方法,目前已广泛应用于农田^[14-17]、草地^[18-19]、森林^[20-21]等生态系统的植物根系研究中。它通过采集不同时间的微根管图像并经 WinRHIZO Tron MF 2020 处理实现了单个根或某个根系片段生长发育变化的动态监测,具有原位、无损、长期、可重复的特点^[22-24]。本研究利用 微根窗技术在根系原位、连续、无损观测等方面的优势,基于微根窗图像进行根系形态提取、量化的同时,对图像中的土壤孔隙结构进行可视化和定量化分析,以实现根-孔交互作用的原位、无损、动态研究。为此,本研究采用盆栽试验,以狗牙根为模式植物,选取我国西南山地丘陵区典型紫色土和黄壤为培养基质,利

用改进的微根窗技术对两种典型土壤中的根系和孔隙进行长期连续观测,结合优化算法和统计分析,建立 根系与孔隙之间的动态相关性,明确狗牙根根系生长对土壤孔隙结构演变的影响,揭示狗牙根根系调控孔 隙结构演变的关键根系性状,为根-孔交互作用的动态研究,退化土壤的结构改善,修复植物的性状选择提 供技术和理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本研究采用盆栽试验法,于 2022 年 3 月在中国科学院重庆绿色智能技术研究院试验场进行。试验点位于 29°48′N,106°32′E,海拔 450 m,属亚热带季风性湿润气候,年均温为 16~18℃,年均降雨量在 1 000~1 500 mm,年均湿度介于 70%~80%之间。根据不同土壤类型的基本颗粒组成和土壤结构差异,供试土壤选择西南山地丘陵区典型紫色土和黄壤,紫色土采自重庆市北碚区万寿桥村坡耕地(海拔 330.8 m),黄壤采自重庆市北碚区缙云山林下土(海拔 870.30 m),土壤均采自 5~30 cm 土层,土壤基本理化性质采用常规方法测定^[25-26],测定结果如表 1 所示。供试植物为狗牙根(*Cynodon dactylon*),采自重庆市开州区白家溪。

Table 1 Basic physical-chemical properties of the tested soil							
土壤类型	pН	电导率 EC	C 全碳 TC 全氮 TN		土壤颗粒组成 Soil particle composition/%		
Soil type		/(µs·cm ⁻¹)	$/(g \cdot kg^{-1})$	/(g·kg ⁻¹)	黏粒 Clay	粉粒 Silt	砂粒 Sand
紫色土 Purple soil	$\begin{array}{c} 5.06 \pm 0.04 \\ a \end{array}$	$98.65\pm4.08\ a$	$9.02\pm0.02\ a$	$0.90\pm0.20\;a$	$20.67\pm0.05~b$	$49.15 \pm 0.05 \ a$	$30.18\pm0.05\text{ b}$
黄壤 Yellow soil	$\begin{array}{c} 4.60 \pm 0.19 \\ b \end{array}$	$48.57\pm6.05\ b$	$6.41\pm0.56~b$	$0.57\pm0.05~b$	$22.78\pm0.05~a$	$18.58a\pm0.05~b$	58.64 ± 0.05 a

表1供试土壤基本理化性质

盆栽试验环境如图 la 所示,试验共设置紫色土单种(G)、紫色土空白(CK)、黄壤单种(YG)、黄壤 空白(YCK)4种不同处理,每种处理4个重复,共16个试验盆(图1),所用试验盆规格为0.50 m×0.50 m×0.35 m(长×宽×高)。

土壤装盆:将采集的土壤过 5 mm 筛,为使水分渗透均匀,筛分土在装盆之前,先在盆底铺设一层 3 cm 厚的粗砂,再将长 90 cm,外径 7 cm,内径 6.3 cm的透明硬质聚氯乙烯管(Polyvinyl Chloride, PVC,后文称微根窗)沿试验盆对角放入,使其与水平地面呈 45°夹角,接着将筛分土按设定容重(1.20 g·cm⁻³)分层装盆,每层厚度为 5 cm,用电子秤称取每层土壤质量,边装边压实,并在装填下一层土壤时打毛已装填的土壤表面,以消除两层土壤之间的垂直纹理,装填完毕后,每盆加蒸馏水至装置底部有水渗出,使各处理的初始含水量一致,待其稳定 3 d 后种植植物。此时微根管埋入的长度为 70 cm,露出的长度为 20 cm,为避免光照对地下生态系统的影响,露出部分用黑色锡箔纸和黑色橡胶圈缠绕,并用盖子封住管口(图 1)。

植物种植:狗牙根的种植时间为 2022 年 3 月 23 日,种植方式为行播(3 行 3 列),每盆共 9 株,试验 温度为自然温度。种植前,先将狗牙根匍匐茎剪成 3 ~ 5 cm 的小段,选择芽数相同、粗细一致的小段栽培 至稳定后的土壤中。各处理补充浇水均于每日早晨 7:30 同步进行,浇水量维持在田间持水量的 75 %以上, 并每周用剪刀清除杂草一次。





注: G: 紫色土单种, CK: 紫色土空白, YG: 黄壤单种, YCK: 黄壤空白。Note: G: Purple soil for planting *Cynodon dactylon*, CK: Purple soil blank control, YG: Yellow soil for planting *Cynodon dactylon*, YCK: Yellow soil blank control.

图 1 盆栽试验环境(a)、G (b)、CK (c)、YG (d)、YCK (e) Fig. 1 Pot experiment environment (a), G (b), CK (c), YG (d), YCK (e)

1.2 图像采集

本研究利用复合根系观测系统(AZR-300,北京澳作生态仪器有限公司,中国)采集微根窗图像,该 系统由一体化探头、调节控制装置(光源控制盒)、标定手柄、计算机和图像分析软件 WinRHIZO Tron MF 2020 等组成(图 2)。将一体化探头由控制总线和 USB 延长线连接至平板电脑,通过图像采集软件"蓝牙 调试器"以 1200 dpi 分辨率对根管进行分层扫描,扫描的图像保存在一体化探头 SD 卡中,以.JPG 格式存 储。

本研究首次图像采集时间为 2022 年 4 月 23 日,末次图像采集时间为 2022 年 12 月 3 日,7 月 30 日之前,采样间隔为 7 d,7 月 30 日之后,采样间隔为 14 d,共采集 24 次图像。图像采集深度为 21.60 cm,从 PVC 管底端依次向上采集,每管可采集 2 张图像,每张图像尺寸大小为 22.00 cm (长) ×21.60 cm (宽),分辨率为 10384×10336 (pixel),每次共采集 32 张图像,试验结束共采集 768 张图像。



Fig. 2 AZR-300 minirhizotron image acquisition system

1.3 根系提取与根系性状量化

http://pedologica.issas.ac.cn

图像处理在 Python 3.9.6 和 Image J 等软件中进行。将一体化探头 SD 卡中的微根管原始图像导入平板 电脑,如图 3a 所示。为去除边缘噪声对试验结果的影响,通过索引切片法裁剪感兴趣区域(Region of Interest, ROI),大小为 500×500 (pixel)(图 3b)。为验证本研究所用优化算法提取根系的有效性,采用两 种方法提取、量化 ROI 图像中的根系:一是利用 AZR-300 复合根系观测系统的配套软件 WinRHIZO Tron MF 2020 手动描绘根系并量化根系参数,可获得根长(Root Length, RL)、根直径(Root Diameter, RD)、 根表面积(Root Surface Area, RSA)和根体积(Root Volume, RV)等参数(图 4);二是开发一套能自动 识别和批量处理根系的优化算法,以克服 WinRHIZO Tron MF 2020 手动操作费时费力、每次只能处理一帧 图像的缺点,减少人为操作的主观性和系统性误差,提升根系性状量化分析的重现性和稳定性。其详细操 作步骤如下:首先在 Python 中将 ROI 图像转换为 8 bit 灰度图(图 3c),对转换后的灰度图进行限制对比度 直方图均衡化(CLAHE)处理,以增强图像对比度(图 3d),然后将得到的 CLAHE 图导入 ImageJ,对图 像进行转置操作,添加高斯滤波去除噪声(图 3e),经图像锐化后进行阈值分割,获得根系二值图。然而,此时获得的根系二值图还存在部分噪音,根据植物根系的连续性和连通性特点,将长宽比小于等于 1、面 积小于 10 (pixel)的噪点去除,即可得到根系图像(图 3f),根系性状量化在 WinRHIZO Pro 中进行,包括 根长、根直径、根表面积、根体积等参数。



图 3 基于微根窗技术获得的微根窗原始图像(a)、ROI 图(b)、8 bit 灰度图(c)、CLAHE 图(d)、高斯滤波图(e)、根系 二值图(f)

Fig. 3 Raw image (a), ROI image (b), 8 bit gray image (c), CLAHE image (d), Gaussian filter image (e), and root binary image (f) based on minirhizotron technology



图 4 WinRHIZO Tron MF 2020 处理微根窗图像 Fig. 4 WinRHIZO Tron MF 2020 processing minirhizotron image

1.4 孔隙提取与孔隙结构量化

将同根系提取的同一 ROI 图像进行通道分离,选择 R 通道作为后续处理图像。对分离的 R 通道图像进行限制对比度直方图均衡化(CLAHE)处理(图 5b 和图 5c),以增强图像对比度,凸显孔隙边缘和细节,然后利用灰度直方图和目视评估法确定孔隙分割的最佳阈值,获得孔隙黑白二值图,黑色为土壤孔隙(pixel=0),白色为土壤基质(pixel=255),再通过中值滤波和形态学开运算进行噪声去除(图 5d),将去噪后的图像导入 Image J,用 Analyze Particles 和 Bone J 插件确定孔隙直径(Pore Diameter, PD)、孔隙数目(Pore Number, PN)、孔隙度(Porosity, P)和孔隙分形维数(Pore Fractal Dimension, PFD)等参数。



图 5 基于微根窗技术获得的 ROI 图像 (a)、R 通道图 (b)、CLAHE 处理的 R 通道图 (c) 和去噪后的孔隙二值图 (d) Fig. 5 ROI image (a), R channel image (b), R channel image of CLAHE processing (c), denoised pore binary image (d) based on minirhizotron technology

1.5 统计分析

应用 Excel 2020 进行数据处理; SPSS 24.0 进行独立样本 t 检验比较两种土壤类型的狗牙根根系性状、 土壤孔隙结构、土壤基本理化性质之间的差异(P<0.05)。采用 Pearson 相关性分析(P<0.05 和 P<0.01)检 验土壤孔隙结构与根系性状之间的线性相关关系; R 语言(R 4.1.2 版本)"rdacca.hp"包进行冗余分析处理。

2 结 果

2.1 根系性状的动态演变规律

为验证优化算法定量根系性状的有效性,将优化算法测得的狗牙根根直径、根长、根表面积和根体积与 WinRHIZO Tron MF 2020 测得的对应根系参数进行线性拟合分析(图 6)。除去试验初期没有根系分布的 图像样本,最终用于数据拟合的样本数为 72 个。由图 6 可以看出,两种方法获得的根直径、根长、根表面 积和根体积均具有显著正相关关系。各根系性状除根直径外(*R*² = 0.51),根长、根表面积和根体积均达到 较好的拟合结果,决定系数 *R*² 分别为 0.99、0.95、0.78。表明优化算法定量根系性状能获得较好的监测结 果,可应用于根系生长的原位、无损、动态的研究。







优化算法量化的狗牙根根直径、根长、根表面积和根体积的动态变化如图 7 所示。根直径在紫色土中 呈"增加"的趋势,在黄壤中呈"下降"的趋势。6 月 25 日之前,根直径在两类土壤中表现为:黄壤 (YG)>紫色土(G),平均值分别为1.45 mm和1.32 mm。6月 25 日之后,根直径发生变化,表现为:紫 色土>黄壤,平均值分别为1.54 mm和1.39 mm(图 7a)。

根长、根表面积和根体积在监测期间呈"增加-下降"的趋势变化(图 7b、图 7c 和图 7d)。在紫色土中,狗牙根的根长、根表面积和根体积于 11 月 5 日达到最大值,平均值分别为 108.89 mm、56.53 mm²、2.35 mm³。在黄壤中,根长、根表面积和根体积于 10 月 22 日达到最大值,平均值分别为 44.25 mm、21.76 mm²、0.85 mm³,各性状的峰值期较紫色土狗牙根提前了近两周。

不同土壤类型间,狗牙根根系性状的独立样本 t 检验表明,除根直径外,紫色土狗牙根的根长、根表面积和根体积分别为黄壤培养条件下的近 3 倍,较黄壤中的狗牙根分别提高了 153.52%、159.26%、163.83% (表 2)。表明紫色土更有利于狗牙根的生长发育。



Fig. 7 Dynamic evolution of Cynodon dactylon roots in two soil types

Table 2 The mean value differences of root traits in two soil types							
处理	根长	根表面积	根直径	根体积			
Treatments	Root length/mm	Root surface area/mm ²	Root diameter/mm	Root volume/mm ³			
G	69.49 ± 3.18 a	32.77 ± 1.71 a	1.46 ± 0.02 a	1.24 ± 0.07 a			
YG	$27.41 \pm 1.82 \text{ b}$	$12.64\pm0.93~b$	$1.42\pm0.02~a$	$0.47\pm0.04\ b$			

注: G: 紫色土中的狗牙根; YG: 黄壤中的狗牙根。不同字母表示同一根系性状在不同处理间差异显著,相同字母表示无显著差异。下同。

Note: G: Cynodon dactylon in purple soil; YG: Cynodon dactylon in yellow soil. Different letters indicate significant differences in the same root traits among different treatments, while the same letter indicates no significant differences. Same below.

2.2 狗牙根生长期土壤孔隙结构的动态变化

2.2.1 不同土壤类型间的孔隙结构差异 孔隙结构是孔隙的形态大小、数量搭配和空间分布状况的综合反 映, 孔隙结构的复杂性和异质性直接决定了土壤水分迁移、气体扩散和植物有效水的获取等方面的差异。 孔隙度是孔隙总面积与测定图像面积的比值, 孔隙度越大, 土壤质地越疏松, 土壤透气透水能力越强; 孔隙分形维数指孔隙的自相似特性, 常用于表征孔隙的复杂性和不规则特性^[27]。对比分析紫色土和黄壤的孔隙结构参数(表 3), 黄壤的孔隙直径、孔隙数目、孔隙度和孔隙分形维数均显著高于紫色土, 分别较紫色 土提高了 2.61%、160.24%、2.54%、44.87%。表明黄壤具有更加良好的土壤结构, 表现为土质更加疏松, 土壤透水通气能力更强。

土壤学报 Acta Pedologica Sinica

表 3 不同土壤类型的孔隙结构参数							
Table 3 Pore structure of different soil types							
土壤类型	孔隙数目	孔隙度	孔隙直径	孔隙分形维数			
Soil type	Pore number	Porosity/%	Pore diameter/mm	Pore fractal dimension			
紫色土 Purple soil	$166 \pm 5.58 \text{ b}$	1.50 ± 0.62 b	6.12 ± 0.66 a	0.78 ± 0.12 b			
黄壤 Yellow soil	$432 \pm 9.89 \text{ a}$	4.04 ± 1.32 a	6.28 ± 0.74 a	1.13 ± 0.15 a			

2.2.2 狗牙根生长对紫色土孔隙结构演变的影响 种植狗牙根(G-pore)和未种植植物(CK)的紫色土孔隙结构演变规律如图 8 所示。监测期间,G-pore 与 CK 的孔隙直径具有一致的变化趋势,两者之间差异不显著(图 8a)。孔隙数目在监测期内低于 CK(图 8b)。孔隙表面积和孔隙分形维数在 8 月 13 日之前低于 CK,在 8 月 27 日之后与 CK 相当(图 8c 和图 8d)。由 G-pore 的孔隙动态可知,G-pore 的孔隙直径、孔隙数目、孔隙度和孔隙分形维数在 8 月 13 日—8 月 27 日之间均出现了激增现象。对采集的原图像进行分析,发现原始图像中遗留了土壤动物的活动痕迹。由此可知,G-pore 孔隙结构参数的激增现象是由土壤动物活动产生洞穴所致(图 9)。

G-pore 和 CK 的方差分析表明,狗牙根的生长对孔隙直径和孔隙度不具有显著影响,但会显著降低紫色土的孔隙数目和孔隙分形维数 (*P*<0.05,表 4)。表明狗牙根在生长过程中会降低紫色土的孔隙结构参数。





Fig. 8 Pore structure changes of purple soil under different treatments in Cynodon dactylon growth period



图 9 同一位置土壤剖面图像(8 月 13 日-8 月 27 日) Fig. 9 Images of the soil profile in the same location (August 13th - August 27th)

表 4 不同处理下紫色土孔隙结构平均值差异	平均值差异
-----------------------	-------

	Table 4 The mean value difference in the pore structure of purple soil under different treatments						
处理	孔隙数目	孔隙度	孔隙直径	孔隙分形维数			
Treatments	Pore number	Porosity/%	Pore diameter/mm	Pore fractal dimension			
G-pore	$126 \pm 4.67 \text{ b}$	1.28 ± 0.10 a	6.12 ± 0.13 a	$0.71\pm0.01~b$			
СК	166 ± 5.58 a	$1.50 \pm 0.06 \ a$	$6.12\pm0.07~a$	0.78 ± 0.01 a			

注: G-pore: 种植狗牙根的紫色土孔隙结构, CK: 未种植植物的紫色土孔隙结构。Note: G-pore: Pore structure of purple soil planted with *Cynodon dactylon*, CK: Pore structure of purple soil without plants.

2.2.3 狗牙根生长对黄壤孔隙结构演变的影响 种植狗牙根(YG-pore)和未种植狗牙根(YCK)的黄壤 孔隙结构演变规律如图 10 所示。孔隙直径在YG-pore与YCK间差异不显著,在时间动态上呈增加的趋势。 孔隙数目、孔隙度和孔隙分形维数在时间序列上低于 YCK,具有"增加—下降—增加"的趋势。YG-pore 和 YCK 的孔隙数目在 5 月 14 日达到第一个峰值,分别为 507 和 537,在 8 月 13 日下降至最小值,分别为 283 和 343。YG-pore 和 YCK 的孔隙度和孔隙分形维数在 5 月 21 日达到最大值,分别为 4.84%、4.95%和 1.22、 1.23,在 8 月 13 日降至最低,分别为 2.57%、3.22%和 1.23、1.03。与 CK 相比,根系对孔隙数目、孔隙度 和孔隙分形维数的降低作用随根系生长不断增强。

YG-pore 和 YCK 的方差分析表明(表 5),狗牙根的生长显著降低了黄壤的孔隙数目、孔隙度和孔隙分形维数(*P*<0.05)。同紫色土一致,黄壤培养条件下,狗牙根的生长也会降低土壤孔隙结构参数。



图 10 不同处理下的黄壤孔隙结构演变规律

Fig. 10 Dynamic changes in the pore structure of yellow soil under different treatments

表 5 不同处理下的黄壤孔隙结构平均值差异

	Table 5 The mean value d	ifference in pore structure	of yellow soil under different t	reatments
处理	孔隙数目	孔隙度	孔隙直径	孔隙分形维数
Treatment	Pore number	Porosity/%	Pore diameter/mm	Pore fractal dimension
YG-pore	$374 \pm 9.66 \text{ b}$	$3.54\pm0.10\ b$	6.25 ± 0.04 a	$1.07\pm0.01~b$
YCK	$432\pm9.89\ a$	4.04 ± 0.13 a	6.28 ± 0.08 a	$1.13 \pm 0.01 \text{ a}$

注: YG-pore: 种植狗牙根的黄壤孔隙结构, YCK: 未种植植物的黄壤孔隙结构。Note: YG-pore: Pore structure of yellow soil planted with *Cynodon dactylon*, YCK: Pore structure of yellow soil without plants.

2.3 根系性状与土壤孔隙结构的关系

根系性状与孔隙结构参数的线性相关分析表明(表 6),根长、根表面积和根体积与孔隙数目、孔隙度 和孔隙分形维数呈极显著负相关(*P*<0.01),与孔隙直径呈显著负相关(*P*<0.05),根直径与孔隙数目、孔 隙度、孔隙直径和孔隙分形维数相关性不显著。

表 6 根系性状与 7 隙结构的相关性

Table 6 Correlation analysis between root traits and pore structure						
	孔隙数目 Pore number	孔隙度 Porosity/%	孔隙直径 Pore diameter/mm	孔隙分形维数 Pore fractal dimension		
根长 Root length	-0.65**	-0.61**	-0.21*	-0.64**		
根表面积 Root surface area	-0.61**	-0.58**	-0.20*	-0.60**		
根直径 Root diameter	-0.01	-0.09	-0.13	-0.05		
根体积 Root volume	-0.56**	-0.53**	-0.19*	-0.55**		

注: *表示在 0.05 水平上显著相关, **表示在 0.01 水平上极显著相关。Note: * indicates a significant correlation at the level of 0.05, and ** indicates an

extremely significant correlation at the level of 0.01.

Pearson 相关性分析可以表明各自变量之间的相关关系,但无法确定各根系性状的相对作用大小。因此,本研究还需将根系性状作为环境变量,土壤孔隙结构作为因变量进行冗余分析(Redundancy Analysis, RDA),以定量分析各根系性状对孔隙结构变异贡献的相对作用大小。

RDA 分析结果如图 11 所示。根长(RL)、根表面积(RSA)、根体积(RV)和根直径(RD)共同解释了 40.60%的孔隙结构变异(校正 *R*²=0.406),4个根系性状的相对重要性排序依次为根长(15.30%)、根表面积(13.14%)、根体积(10.74%)和根直径(1.43%)。其中,根长、根表面积和根体积对孔隙结构变异的影响达到极显著。由此推断,根长、根表面积和根体积是影响土壤孔隙结构演变的关键根系性状。



注: RL: 根长, RSA: 根表面积, RV: 根体积, RD: 根直径。Note: RL: Root length, RSA: Root surface area, RV: Root volume,



Fig. 11 Redundancy analysis between root traits and pore structure parameters

3讨论

3.1 基于微根窗图像的根系与孔隙的原位、无损、动态研究

基于优化算法和 WinRHIZO Tron MF 2020 测得的根直径、根长、根表面积和根体积具有显著正相关关系(图 6),决定系数 *R*² 分别为 0.51、0.99、0.95、0.78,仅根直径决定系数较低。原因在于,WinRHIZO Tron MF 2020 只能按设定梯度值测量根直径,在梯度值之间的根直径常自动归类为邻近梯度值,如根直径梯度为 0.43 mm、1.30 mm、2.16 mm等,那么在 0.43 mm 到 1.30 mm之间的根直径则自动取值为 0.43 mm 或 1.30 mm。优化方法则与之不同,在处理微根窗图像时,优化方法可根据提取根系的像素点计算任意范围内的根直径,降低了 WinRHIZO Tron MF 2020 自身造成的梯度范围误差。同时,该方法可批量处理多帧 图像中的根系,具有操作简单、方便易行、处理效率高的特点,克服了 WinRHIZO Tron MF 2020 每次只能 分析一帧图像、需手动操作、人工干预大、费时费力的缺点。

本研究基于微根窗图像还实现了土壤孔隙的原位可视化和定量化,结合微根窗可原位、重复、无损观 测根系生长发育的优点,为根-孔交互作用的原位、无损、动态研究提供了方法学支撑。然而,基于图像处 理技术的根系提取大多是依据根系颜色反映的像素值进行判断,将颜色较深(黑色)或降解的根作为死根, 将颜色较浅,白、褐色的根作为活根^[22, 28],导致老化但并未死亡的根或者休眠体被误判为死根。由于死根 像素值与土壤孔隙像素值接近,死根被归类为土壤孔隙。因此,为避免颜色较深的老根或休眠体误判为孔 隙,在利用图像技术监测根系生长动态时,根系死亡的判定依据还需要更加精细化的界定。同时,微根窗 仅实现了根-孔交互作用的二维研究,从平面图像很难确定根系在孔隙中的生长路径及生长模式,需进一步 挖掘可原位、动态、无损监测根-孔交互作用的三维研究方法。

3.2 不同土壤类型的孔隙结构差异对狗牙根根系生长的影响

土壤孔隙决定土壤水分、空气和溶质的迁移和渗透能力。孔隙数目和孔隙度反映了土壤的松散程度, 孔隙直径直接体现孔隙的大小变化,孔隙分形维数指孔隙的自相似特性,常用来表征孔隙的复杂性和不规则特性^[29-30]。孔隙分形维数越大,暗示孔隙的壁表面积越大,孔隙网络结构越复杂,阻碍土壤水分垂向流动的能力越强^[31-32]。

本研究中,黄壤的孔隙直径、孔隙数目、孔隙度和孔隙分形维数均显著高于紫色土(表 3),表明黄壤 具有更好的土壤结构,表现为土质更加疏松,土壤的透水通气性更强,更有利于植物根系生长和养分获取 ^[33]。然而,在紫色土培养条件下,狗牙根的根长、根表面积和根体积均为黄壤培养条件下的近 3 倍,表明 黄壤结构虽好,但并不利于狗牙根的根系生长。已有研究表明,孔隙较少的土壤通常具有较高的穿透阻力, 不利于植物根系在土壤中穿插生长^[33]。Kuka 等^[34]也发现根体积与固相基质的表面积/体积比呈显著正相关, 根系在多孔的土壤基质中具有更好的生长效果。这与本研究结论存在明显差异。原因在于本研究供试土壤 类型不同,供试黄壤的酸碱度(pH)、电导率(EC)、全碳(TC)、全氮(TN)和砂粒含量均显著低于紫 色土。EC表征土壤肥力高低,其值越低,土壤的保肥性能越差;砂粒与土壤质地有关,含砂量越高的土壤, 养分保持能力就越低^[35]。土壤碳、氮含量调控根系在土壤中的分布状况,碳、氮的增加有利于植物总根量 的增加^[36-38]。如表 7 所示,TC、EC 和 PFD 对根系性状变异均具有显著影响(*P*<0.01),TC 和 EC 对孔隙结 构变异的累计解释率为 45.90%,而 PFD 仅解释了 8.9%的孔隙结构变异。由此可知,当狗牙根生长在养分 含量不同的土壤中时,控制其根系生长的影响主要是土壤养分含量,而不是土壤结构^[39]。

植物对土壤因子的响应部分由根系性状体现^[40]。植物根据土壤环境差异对不同根系性状进行调节,通 过形成最佳的性状组合实现土壤资源利用的最大化,尽可能避免逆境对其产生的不利影响,以提高不同生 境条件下的适合度,进而拓宽其生态幅^[41]。因此,当狗牙根培养在养分相对贫瘠的黄壤中时,根直径在生 长初期具有较高的生长速率,根直径大小是同时期紫色土狗牙根根直径的近 3 倍,根长、根表面积和根体 积则与紫色土狗牙根相当,表明黄壤狗牙根在应对胁迫环境进行资源配置时,将较多的土壤养分分配在根 直径的增长上^[42]。

	physi	eeenenneur raetors) in jenev	, pour	
	解释率	贡献率	F 值	Р
	Explains/%	Contribution/%	Pscudo-F	
全碳 TC	20.8	33.9	18.3	0.002**
电导率 EC	25.1	41.0	32.0	0.002**
孔隙分形维数 Pore fractal dimension	8.9	14.5	13.3	0.002**
孔隙度 Porosity	3.6	5.8	5.7	0.018

表 7 黄壤狗牙根的根系性状与环境因子(孔隙结构参数和土壤理化因子)的 RDA 分析

Table 7 RDA analysis of root traits of *Cynodon dactylon* and environmental factors (pore structure parameters and soil physicochemical factors) in vellow soil

北原皮 Porosity3.65.85.7注: **表示在 0.01 水平上极显著相关。Note: ** indicates an extremely significant correlation at the level of 0.01.

3.3 狗牙根根系性状对土壤孔隙结构演变的影响

研究结果表明,狗牙根在生长期间会降低紫色土和黄壤的孔隙结构参数,并且根系对孔隙的降低作用 随着根系生长不断增强(图8、图10)。为进一步明确植物根系调控孔隙结构演变的关键根系性状,对根系 性状与孔隙结构参数进行了Pearson相关分析和 RDA 分析。由相关分析可知(表6),根长、根表面积和根 体积与孔隙直径呈显著负相关(P<0.05),与孔隙数目、孔隙度、孔隙分形维数呈极显著负相关(P<0.01), 表明根长、根表面积和根体积在降低土壤孔隙结构复杂性,提高土壤容重,削弱土壤导水、持水能力中发 挥重要作用^[43]。根长有利于连通的生物孔形成,根体积和根表面积越大,根系与土壤的接触面积越大,根 系的吸收功能造成根际土壤局部干燥,进而影响孔隙空间布局^[44]。本研究 RDA 分析表明(图11),根系累 计解释了 40.60%的孔隙结构变异,根长、根表面积和根体积对孔隙结构具有极显著影响,表明根长、根表 面积和根体积是降低孔隙结构参数的关键根系性状。这与 Zheng 等^[45]和 Hudek 等^[46]报道的研究结果有所不 同,他们通过 CT 技术研究发现,根密度特征(根长密度、根表面积密度、根体积密度和根量密度)与土 壤大孔隙度呈显著正相关,细根植物在提高土壤大孔隙度中发挥重要作用。原因在于细根植物根系活动强、 周转快,根系在衰老降解形成生物孔的同时,还能显著提高土壤有机碳库,增加土壤颗粒黏结,促进土壤 团聚体的形成,进而对团聚体间孔隙及孔隙空间布局产生影响^[47]。然而,本研究所用优化算法有别于广泛 应用的 CT 技术。CT 技术在提取土壤孔隙时,通常将土壤原生孔隙、活根占据的孔隙和死根分解后形成的 生物孔一并识别为孔隙^[48-49]。优化算法则只将原生孔隙和死根分解后的生物孔作为目标提取出来。由此可 知,本研究狗牙根在监测期间一直处于生长状态,少量根系降解形成的生物孔未充分补偿根系生长时所占 据的孔隙通道,同时活根还占据部分孔隙,导致本研究得到根系生长会降低土壤孔隙结构参数的结论。此 外,狗牙根根系在生长、膨大过程中产生的垂向和径向压力使周围土壤颗粒重新排列,造成孔隙空间重组, 引起部分原始孔隙被压缩,这也导致根系生长降低了土壤孔隙结构参数^[50-51]。

除植物根系外,土壤动物也是孔隙结构形成和演变的重要影响因素。由于土壤穴居动物活动,本研究 G-pore(种植狗牙根的紫色土)的孔隙结构参数在8月13日至8月27日出现了明显的激增现象。同根系一 致,由土壤动物活动产生的土壤孔隙也称为生物孔。对扫描的原始图像进行目视评估分析,可发现动物源 生物孔较根源生物孔具有更大的孔隙直径和连通性^[52-53]。已有研究表明,动物源生物孔可由地下筑巢的蜜 蜂、蜘蛛、蚂蚁、马陆、蚯蚓等动物产生^[52,54],虽来源于不同的土壤生物,但目前大多数文章仅聚焦于蚯 蚓源生物孔的研究^[55-57],对于其他土壤无脊椎动物(如:土壤线虫)的筑巢行为以及孔隙形成机制还缺乏 详细而系统的探讨。

4 结论

本文基于微根窗优化技术研究了狗牙根根系生长动态及其对土壤孔隙结构的影响,揭示了根系调控孔隙结构演变的关键根系性状。结果表明:(1)狗牙根在监测期间处于生长状态,紫色土中,狗牙根的根长、根表面积和根体积是黄壤培养条件下近3倍,土壤养分含量是限制黄壤狗牙根生长的主要因素;(2)不同土壤类型的孔隙结构差异显著,黄壤的孔隙直径、孔隙数目、孔隙度和孔隙分形维数均显著高于紫色土,表明黄壤具有更好的土壤结构,表现为土质更加疏松,土壤透水透气性更强;(3)狗牙根生长对紫色土和黄壤的孔隙结构参数均具有显著降低作用,根长、根表面积和根体积是降低土壤孔隙结构参数的关键根系性状。综上所述,将微根窗技术应用于孔隙结构研究,可充分发挥该技术的原位、无损、动态、可视化、可重复的优势。结合其根系研究用途,可为田间条件下根-孔交互作用的原位动态研究提供方法学支撑。本研究利用该技术探究了狗牙根根系生长对孔隙结构演变的影响,明确了狗牙根各根系性状对孔隙结构的作用差异,为退化土壤的结构改善,修复植物的性状选择提供了技术和理论支撑。

参考文献(References)

[1] Gregory P J. RUSSELL REVIEW Are plant roots only "in" soil or are they "of" it? Roots, soil formation and function[J]. European Journal of Soil Science, 2022, 73(1): e13219.

[2] Lucas M, Nguyen L T T, Guber A, et al. Cover crop influence on pore size distribution and biopore dynamics: Enumerating root and soil faunal effects[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 928569.

[3] Lu J R, Zhang Q, Werner A D, et al. Root-induced changes of soil hydraulic properties–A review[J]. Journal of Hydrology, 2020, 589: 125203.

[4] Wang Y B, Zhang L, Yao J, et al. Accumulation and resistance to copper of two biotypes of *Cynodon dactylon*[J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2009, 82(4): 454-459.

[5] Zhang Y Y, Wang X F, Wang Y H, et al. Ecological stoichiometry and interrelation of *Cynodon dactylon* and soil in the Three Gorges hydro-fluctuation zone under different slopes[J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(11): 4798-4811. [张媛媛, 王晓锋, 王轶浩, 等. 三峡消落带不同坡度狗牙根及实生土壤生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2023, 43(11): 4798-4811.]

[6] Singh K, Pandey V C, Singh R P. Cynodon dactylon: An efficient perennial grass to revegetate sodic lands[J]. Ecological Engineering, 2013, 54: 32-38.

[7] Yang Y H, Wu J C, Mao Y P, et al. Effect of no-tillage on pore distribution in soil profile[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2018, 26(7): 1019-1028. [杨永辉, 武继承, 毛永萍, 等. 免耕对土壤剖面孔隙分布特征的影响[J]. 中国生态农业学报, 2018, 26(7): 1019-1028.]

[8] Lucas M, Schlüter S, Vogel H J, et al. Soil structure formation along an agricultural chronosequence[J]. Geoderma, 2019, 350: 61-72.

[9] Pagliai M, Vignozzi N. The soil pore system as an indicator of soil quality[J]. Advances in Geo-ecology, 2002, 37: 71-82.

[10] Dexter A R. Compression of soil around roots[J]. Plant and Soil, 1987, 97(3): 401-406.

[11] Pires L F, Auler A C, Roque W L, et al. X-ray microtomography analysis of soil pore structure dynamics under wetting and drying cycles[J]. Geoderma, 2020, 362: 114103.

[12] de Oliveira J A T, Cássaro F A M, Pires L F. Quantification of the pore size distribution of a Rhodic Hapludox under different management systems with X-ray microtomography and computational simulation[J]. Soil & Tillage Research, 2021, 209: 104941.

[13] Zhou H, Whalley W R, Hawkesford M J, et al. The interaction between wheat roots and soil pores in structured field soil[J]. Journal of Experimental Botany, 2021, 72(2): 747-756.

[14] Liedgens M, Richner W. Minirhizotron observations of the spatial distribution of the maize root system[J]. Agronomy Journal, 2001, 93(5): 1097-1104.

[15] Chen J, Liu L T, Wang Z B, et al. Determining the effects of nitrogen rate on cotton root growth and distribution with soil cores and minirhizotrons[J]. PLoS One, 2018, 13(5): e0197284.

[16] Carter, Luke. Soybean root growth and yield response to variable rate irrigation [D]. Alabama: Auburn University, 2018.

[17] Uddin S, Löw M, Parvin S, et al. Water use and growth responses of dryland wheat grown under elevated[CO2]are associated with root length in deeper, but not upper soil layer[J]. Field Crops Research, 2018, 224: 170-181.

[18] Balogianni V G, Wilson S D, Farrell R E, et al. Rapid root decomposition decouples root length from increased soil C following grassland invasion[J]. Ecosystems, 2015, 18(8): 1307-1318.

[19] Arnone III J A, Zaller J G. Earthworm effects on native grassland root system dynamics under natural and increased rainfall[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 152.

[20] Tierney G L, Fahey T J. Fine root turnover in a northern hardwood forest: A direct comparison of the radiocarbon and minirhizotron methods[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2002, 32(9): 1692-1697.

[21] Tierney G L, Fahey T J. Evaluating minirhizotron estimates of fine root longevity and production in the forest floor of a temperate broadleaf forest[J]. Plant and Soil, 2001, 229(2): 167-176.

[22] Chen W L, Chen F F, Lai S X, et al. Spatial distribution and dynamics of cotton fine root under film-mulched drip irrigation[J]. Industrial Crops and Products, 2022, 179: 114693.

[23] Wahlström E M, Kristensen H L, Thomsen I K, et al. Subsoil compaction effect on spatio-temporal root growth, reuse of biopores and crop yield of spring barley[J]. European Journal of Agronomy, 2021, 123: 126225.

[24] Ma T, Zeng W Z, Lei G Q, et al. Predicting the rooting depth, dynamic root distribution and the yield of sunflower under different soil salinity and nitrogen applications[J]. Industrial Crops and Products, 2021, 170: 113749.

[25] Yi Y L. Research method of soil physics[M]. Beijing: Peking University Press, 2009. [依艳丽. 土壤物理研究法[M]. 北京: 北京大学出版社, 2009.]

[26] Lu R K. Analytical methods for soil and agro-chemistry [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000. [鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.]

[27] Dhaliwal J K, Kumar S. 3D-visualization and quantification of soil porous structure using X-ray micro-tomography scanning under native pasture and crop-livestock systems[J]. Soil & Tillage Research, 2022, 218: 105305.

[28] Li Y L, Wang C K, Lu B L, et al. In-situ monitoring method of wheat root growth under salt stress using minirhizotron technique[J]. Acta Pedologica Sinica, 2021, 58(3): 599-609. [李燕丽, 王昌昆, 卢碧林, 等. 基于微根管技术的盐胁迫下小麦根系生长原位监测 方法[J]. 土壤学报, 2021, 58(3): 599-609.]

[29] Zhao Y, Han Q L, Zhao Y D. Optimization of soil pore quantitative expression based on computed tomography scanning technology[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2017, 48(10): 252-259. [赵玥, 韩巧玲, 赵燕东. 基于 CT 扫描技术的土壤孔隙定量表达优化[J]. 农业机械学报, 2017, 48(10): 252-259.]

[30] Wang S F, Lü L, Xue K X, et al. Micropore structure and fractal characteristics of clays due to freeze-thaw and compression

based on mercury intrusion porosimetry[J]. Frontiers in Earth Science, 2022, 10: 851673.

[31] Guo Y F, Fan R Q, Zhang X P, et al. Tillage-induced effects on SOC through changes in aggregate stability and soil pore structure[J]. Science of the Total Environment, 2020, 703: 134617.

[32] Sun X Q, She D L, Fei Y H, et al. Three-dimensional fractal characteristics of soil pore structure and their relationships with hydraulic parameters in biochar-amended saline soil[J]. Soil & Tillage Research, 2021, 205: 104809.

[33] Xiong P, Zhang Z B, Wang Y K, et al. Variable responses of maize roots at the seedling stage to artificial biopores in noncompacted and compacted soil[J]. Journal of Soils and Sediments, 2022, 22(4): 1155-1164.

[34] Kuka K, Illerhaus B, Fox C A, et al. X-ray computed microtomography for the study of the soil–root relationship in grassland soils[J]. Vadose Zone Journal, 2013, 12(4): 1-10.

[35] Wu J G. Progress of the researches on functions of soil particles[J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2008, 30(4): 529-537. [吴景贵. 土壤颗粒的功能研究进展[J]. 吉林农业大学学报, 2008, 30(4): 529-537.]

[36] Jackson R B, Canadell J, Ehleringer J R, et al. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes[J]. Oecologia, 1996, 108(3): 389-411.

[37] Ran C, Gao D P, Liu W Y, et al. Straw and nitrogen amendments improve soil, rice yield, and roots in a saline sodic soil[J]. Rhizosphere, 2022, 24: 100606.

[38] Dodd M B, MacKay A D. Effects of contrasting soil fertility on root mass, root growth, root decomposition and soil carbon under a New Zealand perennial ryegrass/white clover pasture[J]. Plant and Soil, 2011, 349(1): 291-302.

[39] Vogt K A, Vogt D J, Palmiotto P A, et al. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species[J]. Plant and Soil, 1995, 187(2): 159-219.

[40] Dwyer J M, Hobbs R J, Mayfield M M. Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time[J]. Ecology, 2014, 95(2): 399-410.

[41] Zhang L M, Tan X, Dong Z, et al. The relationship between plant functional traits and soil physicochemical properties in the riparian zones of downtown Chongqing[J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(5): 1892-1901. [张丽苗, 谭雪, 董智, 等. 重庆主城河岸 带植物群落功能性状与土壤理化性质的关系[J]. 生态学报, 2023, 43(5): 1892-1901.]

[42] Xing Q, Qin J, Hu Y H. Research on the architectural characteristics and growth dynamics of two plants root in vertical greenery systems[J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(6): 2515-2523. [邢强, 秦俊, 胡永红. 城市垂直绿墙常用植物的根系构型特征和生长 动态[J]. 生态学报, 2023, 43(6): 2515-2523.]

[43] Scholl P, Leitner D, Kammerer G, et al. Root induced changes of effective 1D hydraulic properties in a soil column[J]. Plant and Soil, 2014, 381(1/2): 193-213.

[44] Wendel A S, Bauke S L, Amelung W, et al. Root-rhizosphere-soil interactions in biopores[J]. Plant & Soil, 2022, 475(1): 253-277.

[45] Zheng Y, Chen N, Yu K L, et al. The effects of fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi on soil macropores[J]. Soil and Tillage Research, 2023, 225: 105528.

[46] Hudek C, Putinica C, Otten W, et al. Functional root trait-based classification of cover crops to improve soil physical properties[J]. European Journal of Soil Science, 2022, 73(1): e13147.

[47] Poirier V, Roumet C, Munson A D. The root of the matter: Linking root traits and soil organic matter stabilization processes[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 120: 246-259.

[48] He N N, Jia R H, Ye M T, et al. Effect of rape intercropping on soil macropore structure in dryland apple orchard of the Loess Plateau[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2021, 35(1): 259-264. [何娜娜, 贾如浩, 叶苗泰, 等. 黄土高原旱地苹果园油菜 间作对土壤大孔隙结构的影响[J]. 水土保持学报, 2021, 35(1): 259-264.]

[49] Budhathoki S, Lamba J, Srivastava P, et al. Temporal and spatial variability in 3D soil macropore characteristics determined using X-ray computed tomography[J]. Journal of Soils and Sediments, 2022, 22(4): 1263-1277.

[50] Bruand A, Cousin I, Nicoullaud B, et al. Backscattered electron scanning images of soil porosity for analyzing soil compaction around roots[J]. Soil Science Society of America Journal, 1996, 60(3): 895-901.

[51] Helliwell J R, Sturrock C J, Mairhofer S, et al. The emergent rhizosphere: Imaging the development of the porous architecture at the root-soil interface[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 14875.

[52] Stolze K, Barnes A D, Eisenhauer N, et al. Depth-differentiated, multivariate control of biopore number under different land-use practices[J]. Geoderma, 2022, 418: 115852.

[53] Han E, Kautz T, Perkons U, et al. Root growth dynamics inside and outside of soil biopores as affected by crop sequence determined with the profile wall method[J]. Biology and Fertility of Soils, 2015, 51(7): 847-856.

[54] Colloff M J, Pullen K R, Cunningham S A. Restoration of an ecosystem function to revegetation communities: The role of invertebrate macropores in enhancing soil water infiltration[J]. Restoration Ecology, 2010, 18(s1): 65-72.

[55] Mele G, Buscemi G, Gargiulo L, et al. Soil burrow characterization by 3D image analysis: Prediction of macroinvertebrate groups from biopore size distribution parameters[J]. Geoderma, 2021, 404: 115292.

[56] Klaminder J, Krab E J, Larsbo M, et al. Holes in the tundra: Invasive earthworms alter soil structure and moisture in tundra soils[J]. Science of the Total Environment, 2023, 859: 160125.

[57] Hallam J, Holden J, Robinson D A, et al. Effects of winter wheat and endogeic earthworms on soil physical and hydraulic properties[J]. Geoderma, 2021, 400: 115126.

(责任编辑: 檀满枝)