

# 砍伐干扰背景下的森林土壤球囊霉素动态研究进展

孙兴宇, 王庆贵\*

黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨  
Email: \*qgwang1970@163.com

收稿日期: 2021年7月20日; 录用日期: 2021年8月23日; 发布日期: 2021年8月31日

## 摘要

球囊霉素相关土壤蛋白(GRSP)是由丛枝菌根真菌(AMF)产生的一种糖蛋白。GRSP在土壤中占据着相当重要的地位,首先作为一种糖蛋白,GRSP有很好的粘性,是一种良好的团聚体结合剂,被称为“超级胶水”,极大地提高土壤团聚体的稳定性,改善土壤的理化特性。其次,GRSP是土壤有机碳(SOC)和土壤氮(N)的重要组成部分,对土壤有机碳的稳定起着重要作用。砍伐干扰对森林生态系统造成巨大的负面影响,导致理化性质变化及土壤中GRSP的变化。而GRSP的变化不仅影响土壤团聚性的稳定性和程度,而且其作为重要的土壤有机C库,它的变化可能会导致土壤C库的重要损失,减弱土壤的C汇能力。本文以森林砍伐干扰后自然恢复及伐后土地利用转变GRSP的变化为述,帮助于我们了解砍伐干扰后森林生态系统土壤的恢复状况,以期为后续森林生态系统土壤恢复提供科学评价和应对策略。

## 关键词

球囊霉素相关土壤蛋白, 森林砍伐, 土壤团聚体, 土壤理化性质

# Dynamics of Forest Soil Globulin under the Background of Deforestation Disturbance: A Review

Xingyu Sun, Qinggui Wang\*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang  
Email: \*qgwang1970@163.com

Received: Jul. 20<sup>th</sup>, 2021; accepted: Aug. 23<sup>rd</sup>, 2021; published: Aug. 31<sup>st</sup>, 2021

\*通讯作者。

## Abstract

**Globulin-related soil protein (GRSP) is a glycoprotein produced by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). GRSP occupies a very important position in the soil. First of all, as a glycoprotein, GRSP has good viscosity and is a good aggregate binding agent. It is called “super glue”, which greatly improves the stability of soil agglomerates and improves the physicochemical properties of soil. The stability of the aggregates improves the physical and chemical properties of the soil. Secondly, GRSP is an important component of soil organic carbon (SOC) and soil nitrogen (N), and plays an important role in the stability of soil organic carbon. Deforestation has a huge negative impact on the forest ecosystem, leading to changes in physical and chemical properties and changes in GRSP in the soil. The change of GRSP not only affects the stability and degree of soil agglomeration, but also its role as an important soil organic C pool. Its changes may cause important loss of soil C pool and weaken soil C sink capacity. This article describes the natural restoration after deforestation disturbance and the changes in GRSP of land use transition after logging. It helps us understand the restoration of forest ecosystem soil after deforestation disturbance, and hopes to provide scientific evaluation and response strategies for subsequent forest ecosystem soil restoration.**

## Keywords

**Glomalin-Related Soil Protein, Deforestation, Soil Aggregates, Soil Physicochemical Properties**

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

在自然界中, 干扰现象无处不在[1], 一直以来都是人们备受关注的问题, 随着人为活动的日益加重, 人类对干扰的生态学作用越来越正视。干扰会改变植物群落的物种构成、环境状况和丰富度等, 进而影响植物群落的结构和功能[2]。其中, 森林砍伐是植物群落中非常普遍的一种干扰类型[3], 森林砍伐造成植被严重破坏, 降低了土壤中菌根和微生物的活动能力, 影响土壤中养分、水分状况以及空气的流通, 造成高肥力的土壤严重流失, 从而导致地力衰弱, 对整个森林生态系统造成很大的扰动[4]。

球囊霉素(glomalin)是由丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)产生的一种含有金属离子的耐热糖蛋白[5], 在土壤中占据相当重要的作用, 它不仅在土壤中发挥“超级胶”的作用[6], 同时是 SOC 库中 C 的最重要来源[7]。球囊霉素的研究是一个不断完善、深入的过程, 早在 1996 年 Sara F. Wright 使用 12 份从美国中部采集来的酸性土壤作为实验材料, 提取出球囊霉素[5]。球囊霉素研究的起步较晚且当时的技术水平对于球囊霉素的认知研究一直都没有实质性的进展。随着科学技术的发展, 色谱、质谱技术被广泛应用, Gadkar 等人于 2006 年对球囊霉素进行了基因测序, 并取得了其基因序列, 首次确定了球囊霉素的基本属性, 为今后的对球囊霉素其他方面特性以及其对陆地生态系统功能作用研究奠定基础[8]。此后, 球囊霉素迅速成为国内研究的热点, 随着球囊霉素的发现及相关研究的深入, 因其在土壤结构和土壤有机质组成中性质功能的重要性, 球囊霉素引起相关领域的科学工作者极大的关注。大量研究表明, 球囊霉素不仅可以提高土壤的肥力, 还有利于植物根系的生长, 进而提高生态系统的生产力, 是植物、真菌、土壤相互作用的重要媒介物质[9][10][11]。

由于受到研究手段的限制在自然生态系统,特别是森林生态系统球囊霉素相关报道目前还仍然较少。我国对于球囊霉素的研究相对更晚,2006年以前我国尚无关于球囊霉素的报道。近年来,国内大批科研工作者对其展开相关研究,如王文杰等人发现,从表土到深层,球囊霉素含量呈线性递减,深层土壤中的球囊霉素积累量要低得多,而它们对土壤有机碳和养分的贡献却是表层土壤的1.1~1.3倍,说明深层土壤中与球囊霉素相关的碳和养分与表层土壤相比具有重要的意义[12]。权常欣等人通过测定广东省森林表层土壤GRSP含量、土壤理化性质,发现植被起源和植被类型对GRSP含量的影响不显著[13]。

另外,许多研究表明,森林干扰会降低球囊霉素的积累,从而降低土壤团聚性的稳定性和程度[14]。本文介绍了球囊霉素的来源和特性以及生态学功能,重点以森林砍伐干扰后自然恢复及伐后土地利用转变土壤理化性质的变化以及球囊霉素的动态为研究对象,分析球囊霉素在土壤中的含量分布状况,评述了砍伐干扰对森林土壤球囊霉素的影响,以期为森林干扰后土壤恢复状况的判定提供参考依据。

## 2. 球囊霉素相关研究

### 2.1. 球囊霉素的产生

菌根是植物与真菌在长久的生存过程建立的互益共生体,菌根的存在有利于植物营养的吸收和抗逆性的增强,也有助于真菌从寄主体内碳水化合物获取[15]。此外,菌根不仅可以改善根际土壤结构的肥力,而且菌丝的密度是直接影响水稳性大土壤团聚体的因子[16],严重影响着土壤的稳定性。丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)是80%以上的陆地维管植物根系与丛枝菌根真菌形成的共生体。AMF在全球C循环中起着至关重要的作用,因为它们利用大约20%的植物净光合产物,将缓慢循环的有机化合物如几丁质和球囊霉素沉积到土壤中,真菌和其他微生物来源的C在土壤中的存留时间比植物来源的碳更长[17][18]。

AMF不仅提高宿主植物的营养和水分吸收能力,而且改善了植物根际土壤的理化性状,提高植物抗逆性,对植物生长产生积极作用[19]。AMF侵染宿主植物根系后形成根外菌丝,根外菌丝本身的物理缠绕作用可将土壤微颗粒束缚在一起形成水稳性的团聚体[20],为土壤C提供了物理保护,使其免受微生物的降解。另外,有研究表明[21],AMF可以通过固定菌丝体中的C,延长根系寿命和提高土壤团聚体中的C固存来降低土壤C的损耗。然而,AM对C库的直接贡献者,AMF衍生物质的C含量研究较少。直到一种用专门提取方法从土壤浸提出来的名为“glomalin”的土壤蛋白被发现。球囊霉素是AM属真菌专属的产物,不属于其他任何已知的菌根真菌[5]。AMF利用植物中的C来制造球囊霉素和供其生长发育。作为一种糖蛋白,球囊霉素将C储存在其蛋白质和碳水化合物(葡萄糖或糖)亚单位中[22],还可以通过稳定土壤团聚体间接影响土壤中C的储存,是生态系统C库研究的又一支点。

### 2.2. 球囊霉素的发现及特性

球囊霉素被称为土壤糖化蛋白,由AMF产生,通过菌丝周转释放到土壤中[23][24]。由于AMF与高等植物的普遍共生关系,使得球囊霉素广泛存在于各种类型的土壤中,在土壤中每克土壤中可能含有数毫克的该类物质[25],它渗透到有机物中,将其与淤泥、沙子和粘土颗粒结合在一起,是一种天然的“超级胶水”。起初这种土壤“超级胶水”由于人们缺乏对于这种物质的认知,被误认为是土壤有机质的一种无法认知的成分。球囊霉素的研究始于发现一种单克隆抗体(Mab 32b11),它可以在球囊菌孢子表面产生免疫反应。并且此蛋白耐热且不溶于水,非常稳定,由于这一特性,所以对于球囊霉素的分离与提取的难度大大增加。因此他们在90℃~121℃高温高压条件,配制50 mmol·L<sup>-1</sup>酸碱度为8.0的柠檬酸钠溶液作为提取剂,以获取土壤中的球囊霉素[5]。与此同时,她们使用基于十二烷基硫酸钠-聚丙烯酰胺凝胶电泳(SDS-PAGE)分析了该土壤蛋白与菌根菌丝体中提取的蛋白质之间的差异,发现这两种蛋白质的条带

是相同的。因此确定球囊霉素就是由 AMF 产生并释放到土壤的, AMF 根内菌丝和根际外菌丝表面均可产生球囊霉素, 并可从菌丝表面释放到土壤中, 作为天冬酰胺的碳水化合物链[26] [27], GRSP 由氨基酸、有机物、脂肪族化合物组成[28]。

### 2.3. 球囊霉素的分类及命名

随着对于球囊霉素的不断深入了解, 其分类与命名也不断的更加规范准确。起初的研究认为球囊霉素只是一种由 AMF 产生的未知蛋白, 后续的研究发现此蛋白只由球囊霉属的 AMF 分泌产生, 所以将其称为球囊霉素[5]。Rillig 和 Rosier 等人在后来的研究中对球囊霉素的命名提出了质疑, 他们认为用“glomalin”命名那些从土壤中提取的蛋白似乎有些片面, 开始研究者们都认为这种蛋白是由 AMF 分泌的一种未知的糖蛋白, 但是并没有一个明确的研究结论去证明它的基本属性。随着研究的进行, 学者们发现从土壤中提取出的蛋白中还包含了一些其他的非“glomalin”组分。因此 Rillig 等人建议用“球囊霉素相关土壤蛋白”(Glomalin-related soil protein, GRSP)替代先前的“glomalin”[29] [30], 并根据提取难易程度和检测方法的不同, 将球囊霉素主要分为四类: 总球囊霉素(TG)、易提取球囊霉素(EEG)免疫反应性总球囊霉素(Immunoreactive total glomalin, IRTG)和免疫反应性易提取球囊霉素(Immunoreactive easily extractable glomalin, IREEG)。用 GRSP 对这种蛋白质的命名, 得到了研究者的普遍接受, 并且沿用至今。

### 2.4. 球囊霉素的生态学功能

Rillig 等[31]认为 GRSP 是土壤活性 SOC 库中 C 的最重要来源。GRSP 含有的 SOC 是土壤腐殖质的 2~24 倍, 占土壤 SOC 源的 27% [7]。在未受干扰的土壤中, GRSP 占有机碳的 30%~40%, GRSP 在土壤中的周转时间可以达到 6~42 年, 并且随着土壤年限增加呈升高的势态[28] [32], 因此研究生态系统中 C 素循环, GRSP 占据着相当重要的意义。

另一方面, GRSP 在土壤中还发挥着“超级胶”的作用[6], 促进土壤稳定性和腐殖质物质的形成[23]。土壤团聚体稳定性受植物根系及菌丝和 GRSP 多种因素影响, 但其中 GRSP 的影响最直接, 大量的研究表明, 土壤团聚体的数量和水稳定性与 GRSP 含量高度相关[33]。由于土壤的呼吸作用以及养分、水分含量都与土壤团聚体有密切联系, 所以 GRSP 在土壤水分流通和气体交换方面及植株养分的吸收有着极为重要的作用。GRSP 可以大大提高土壤团聚体的稳定性, 减少干旱胁迫下土壤团聚体内的水分损失, 因为 GRSP 似乎在土壤团聚体表面形成了疏水层[34]。此外, 大的团聚体可以由细小的土壤颗粒形成, 因为 GRSP 的粘性作用可以形成直径小于 0.25 毫米的聚合物, 最终形成稳定土壤单元[35]。简而言之, GRSP 可以结合不同大小的土壤团聚体, 以加强土壤稳定性, 从而利于储存水分或改善土壤理化性质, 抑制土壤 C 流失[36] [37]。由于 GRSP 是一种多糖蛋白, 所以在土壤中 GRSP 是一种“超级胶水”的存在, 因为多糖是含有大量的-OH 的高分子聚合物, 它可与黏粒矿物晶面上的氧原子形成氢键而把土粒团聚起来[38]。另外, GRSP 作为蛋白质, GRSP 具有络合重金属的能力, 从而减少有重金属(如,  $Pb^{2+}$ 、 $Fe^{2+}$ 、 $Cd^{2+}$  和  $Mn^{2+}$ 等)对其他土壤微生物和植物的影响, 降低了有毒元素的生物有效性, 以保护寄主植物。因此, GRSP 在减轻污染土壤对植物的胁迫损害方面具有重要作用[39]。

### 2.5. 影响球囊霉素的土壤理化因子

土壤理化因子是调节 GRSP 特征的重要因素, 并决定了它们在不同类型土壤中的差异。许多研究表明, GRSP 含量与 SOC 呈正相关, 与 pH 和 EC 呈负相关, 微酸性或中性土壤有利于 GRSP 的积累, 这可能是由于土壤中存在各种真菌和发达的植物根系所致[27] [40] [41]。贺海升等研究发现, SOC 对 EE-GRSP 能够产生显著的影响, 而 TP 是 T-GRSP 最大的影响因素, 容重与 E-GRSP 和 T-GRSP 均呈负相关, 这说明良好的土壤孔隙度是植物生长的关键, 关乎 AMF 在土壤中数量, 从而影响土壤中 GRSP

的含量。GRSP 与 TN、碱解氮呈显著正相关,这可能由于土壤碱解氮为 AMF 产生 GRSP 提供所需的 N [42]。王文杰等,发现 GRSP 在深层土壤碳固和养分储存的贡献较大,土壤理化性质,土壤养分和当地气候与 GRSP 的垂直变化密切相关。在表层土壤中,GRSP 主要是 SOC 和 N 的调控,而 PH 对深层 GRSP 特性的调控更大。有机碳是表土中 GRSP 积累的最重要调节因子。总体趋势是,土壤养分越高,土壤容重、土壤 pH 和 EC 越低,土壤中 GRSP 积累量越高,但对 SOC 和 N 素储存的贡献越小。除了各种土壤理化因子,随着土壤深度的加深,E-GRSP 量减少,但对 T-GRSP 的影响较小[12]。但是 GRSP 对外界环境变化很敏感,即使在短期内,GRSP 库也会对生态系统的扰动,如森林火烧及树木砍伐等产生响应。

### 3. 森林砍伐对土壤基本理化性质和球囊霉素的影响

#### 3.1. 森林砍伐对土壤基本理化性质的影响

森林砍伐及其转变引起一系列土壤理化性质变化。这种干扰方式主要会影响土壤的孔隙度、渗透性、蓄水量、质地以及土壤 C、N、P、有机质、PH 等理化性质。森林土质疏松,土壤物理结构良好、有较高的孔隙度、透水性和透气性强。森林砍伐及后期土地利用转变会影响森林生态系统的土壤蓄水量,森林遭砍伐干扰后,植物的根系在土壤中分布较浅,土壤孔隙减少,尤其非毛管孔隙的显著减少,导致持水能力降低,也使土壤的蓄水量减小。另外,由于森林植被遭破坏后凋落物的显著减少,导致土壤微生物的活动减弱,土壤孔隙度变小,从而土壤渗透性也降低。如阔叶红松林皆伐后形成的草地的初渗率和稳渗率只相当于原始红松林的 30%~60%,极大地降低了森林土壤的渗透性能[43]。

在砍伐干扰停止后的森林次生演替过程中,对于土壤 C、N、P 的研究,通常认为土壤 C、N 和 P 随着时间的推移会增加[44] [45]。有研究发现,森林砍伐造成的土壤碳的变化,会导致表层的 TOC 降低 20%~50% [46]。砍伐干扰的森林退化会导致土壤 N 库和 P 库含量的显著下降,主要是由于砍伐干扰造成的生物量严重输出,增快了 N、P 元素的流失[47] [48]。随着演替植被的恢复,地表植被类型由草本植物转变为森林,进入土壤的凋落物增加促进了 SOC 和 N 的积累。造林后植被类型变化不大,SOC 和 N 含量增加缓慢。SOC 和 N 含量的最大值出现在森林群落的顶峰阶段。植被恢复年限对 P 周转效率影响不大,这可能与土壤 P 主要与母质和气候有关,受植被影响较小[49] [50]。

SOC 矿化速率的改变是森林在砍伐干扰后土地利用的变化对 SOC 分解速率影响的重要体现[51]。例如,温带森林转变成耕地至 25 年后,SOC 含量在此期间缓慢降低到最初的 50% [52]。也有研究表明,当森林转变为耕地后不会影响土壤 C 矿化速率,这可能与耕作过程中的施肥有关或者是其它因素所致[53]。土地利用方式转变也显著影响土壤 pH 值,森林土壤 PH 受植被影响较大,林地凋落物量与土壤的酸化程度关系密切,凋落物中含有单宁、树脂和木质素等,其分解可产生酸性物质,且林地的腐殖质含量较高,从而对林地表层土壤的酸化产生显著影响[7] [54];而在森林被砍伐转变成耕地后,植被骤减,凋落物减少,其土壤 PH 主要是作物根系生长过程中分泌有机酸对其产生影响[55]。

#### 3.2. 森林砍伐后森林土壤球囊霉素动态

##### 3.2.1. 森林砍伐及土地利用转变球囊霉素动态

越来越多的研究表明,AMF 多样性受到人为干扰的负面影响[56] [57] [58],有证据表明,不同的 AMF 物种合成 GRSP 的能力不同[59],外生菌根与 AM 植物种类比例的严重干扰和干扰相关的变化可能会影响土壤中 GRSP 的浓度,导致 GRSP 的积累下降,从而降低土壤团聚化的稳定性和程度[14]。Helen A. Violi 在研究中发现,当成熟热带雨林转变为松林、耕地、牧场和灌木草本植物群落后,总体而言,干扰对 GRSP 的影响很大,对 AMF 群落的影响不大。但是在所研究的松林样地中,尽管成熟林向松林的转变致使 AMF 群落和寄主植物发生变化,但土壤中的 GRSP 没有较大变化,由于之前成熟的森林群落(包括 AM 植物)

的强烈影响、GRSP 的缓慢分解速率以及在这些地点使用的非机械化选择性采伐作业对土壤的干扰较小, 所以当成熟的森林转变为以松树为主的森林时, 土壤中的 GRSP 浓度没有发生显著变化, 这可能是该松林土壤中 GRSP 浓度高的原因[60]。

另外, 当森林转变为耕地的土地利用变化对 GRSP 产生很大影响, 根据研究, 土壤的干扰会影响 GRSP 浓度和土壤的结构稳定性, 这一点在森林转变为耕地的案例中得到了验证[28] [61] [62]。对温带土壤 AM 真菌群落的生态组成和功能的研究表明, 森林土壤 AMF 的多样性高于农业土壤[63] [64]。未受干扰的森林生态系统的土壤样品比受干扰的耕地生态系统的土壤样品具有更高的 GRSP 含量, 因为在未受干扰的森林生态系统中大量的 AM 真菌繁殖导致了比受干扰的耕地生态系统更丰富的 GRSP 的产生, 而在受干扰的耕地生态系统中, 菌丝网络的破坏会导致 GRSP 的产生减少[63] [65] [66]。与 GRSP 相似, 未受干扰的森林生态系统土壤 C、N 含量较高。同时, 这些土壤因子的含量也受 GRSP 的影响。

### 3.2.2. 森林砍伐后植被自然恢复球囊霉素动态

森林砍伐造成生态系统严重破坏, 而自然演替对恢复已退化生态系统意义重大。自然演替恢复可以显著提高土壤中各团聚体中 GRSP 的浓度[67]。随着植被恢复年限的增加, GRSP-E 和 GRSP-T 含量增加, 从草本群落阶段到灌木群落阶段, 从灌木群落阶段到顶端林阶段, 含量迅速增加。这可能是由于植被恢复过程中主要物种的变化影响了 GRSP 累积速率。GRSP-E 被认为是近期产生的蛋白, 而 GRSP-T 是近期和过去产生的蛋白总和[5] [29]。因此, GRSP-E 更为敏感, GRSP-T 的快速积累期由于滞后作用出现得比 GRSP-E 晚。GRSP-E/GRSP-T 比率可以反映降解速率的差异和土壤 GRSP 的潜在增加[68]。GRSP-E 在灌木群落阶段占 GRSP-T 的比例最高, 表明在灌木群落阶段 GRSP 降解最低, 有利于 SOC 的积累和储存[69]。黄土高原天然植被恢复后团聚体稳定性显著提高, 恢复 6~7 年后达到稳定状态[70] [71], 也说明植被的自然恢复可以有效地增加 GRSP、土壤养分和结构, 自然恢复 22~32 年 GRSP 积累迅速、大团聚体的形成、微团聚体的减少和平均重量直径迅速增大, 土壤团聚体稳定性和各土壤团聚体中 GRSP、SOC、活性碳 (AC)、TN 和 TP 的含量显著增加。在 7~32 年间, 微团聚体中最稳固的 C 显著增加  $0.887 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 自然植被恢复 32 年后促进了土壤 C、N 的恢复, 提高了土壤 SOC 和土壤团聚体的稳定性, 这在很大程度上是通过 GRSP 在大团聚体和微团聚体中的积累和再分配来实现的[72]。同时, 有报道称, 在植被演替早期, 团聚体的稳定性有所增强, 在中晚期, 团聚体的稳定性又有所下降[73]。

与森林生态系统植被的自然恢复相比, 王琼等发现, 通过 30 年的杨树造林, 可以改善退化耕地土壤的容重(降低 4%)和电导率(降低 34%)。然而, 与顶极原始林调查的土壤性质水平相比, 造林引起的土壤变化仍然很小, 在退化耕地上造林 30 年还不足以使 GRSP 恢复到未退化原始林的水平, 这意味着通过植树造林恢复土壤属性需要更长的时间[27]。

## 4. 结论

森林砍伐造成生态系统的严重破坏, 导致森林土壤理化性质等的改变, 持水能力降低, 土壤微生物的活动减弱, 土壤渗透性也降低。砍伐干扰的森林退化导致土壤 N 库和 P 库和 SOC 含量的显著下降。而 GRSP 在土壤生态系统中占据着相当重要的作用, 森林砍伐导致土地利用方式转变的干扰对 GRSP 的影响很大, 尤其当森林转变为耕地的土地利用变化对 GRSP 的影响最为显著。而森林在砍伐后自然演替恢复可以显著提高土壤中各团聚体中 GRSP 的浓度。另外, 与森林生态系统植被的自然恢复相比, 通过植树造林恢复土壤 GRSP 及其属性需要更长的时间。

## 5. 展望

目前 GRSP 的研究, 是国内外研究的一大热点, 此前主要是针对 GRSP 相关土壤蛋白的提取方法进

行了不断的完善以及对 GRSP 的结构、组成、分类和环境功能进行了深入的研究。但在对 GRSP 研究过程中还存在一些机制不是非常明确, 依据当前水平的研究很难阐明这些不确定的机制, 因此以后需要加强微观领域的研究, 如分子水平的研究。当前对于 GRSP 的研究大方向多集中于其生态功能的研究。如农业耕地中的 GRSP 作用机理及其与土壤肥力的协调关系研究和人为活动造成土壤污染后重金属固定的相关研究, 以及土地利用变化及农田退耕自然恢复后 GRSP 相应变化的研究。但是对于森林砍伐干扰后自然恢复及伐后土地利用转变 GRSP 的动态研究鲜有报道, 例如, 森林在砍伐干扰后自然恢复过程中 GRSP 含量是否会随恢复年限的加长而增加, 以及恢复到峰值所需时间的长短, 在不同土壤深度又会呈现怎样变化规律等。未来对于 GRSP 在该方面的研究亟待进一步开展, 为森林被砍伐干扰后的土壤恢复状况提供科学评价依据和响应策略, 以便在后续森林生态系统土壤恢复的各个阶段维持养分平衡。

## 参考文献

- [1] Pickett, S.T.A. and White, P.S. (1985) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press Inc., Orlando.
- [2] Ye, L.Q. (2000) The Relationship between Disturbance and Biodiversity. *Journal of Guizhou University (Natural Science)*, **17**, 129-134.
- [3] 毛志宏, 朱教君. 干扰对植物群落物种组成及多样性的影响[J]. *生态学报*, 2006, 26(8): 2695-2701.
- [4] 朱教君, 刘志根. 森林干扰生态研究[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(10): 1703-1710.
- [5] Wright, S.F. and Upadhyaya, A. (1996) Extraction of an Abundant and Unusual Protein from Soil and Comparison with Hyphal Protein of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Soil Science*, **161**, 575-586. <https://doi.org/10.1097/00010694-199609000-00003>
- [6] Cross, T.A. (2006) Global Distributions of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Ecosystems*, **9**, 305-316. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0110-x>
- [7] Glomalin, C.D. (2004) Hiding Place for a Third of the World's Stored Soil Carbon. *Australia Farm*, **14**, 64-66.
- [8] Gadkar, V., Driver, J.D. and Rillig, M.C. (2006) A Novel *in Vitro* Cultivation System to Produce and Isolate Soluble Factors Released from Hyphae of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Biotechnology Letters*, **28**, 1071-1076. <https://doi.org/10.1007/s10529-006-9055-1>
- [9] Lovelock, C.E., Wright, S.F., Clark, D.A., *et al.* (2004) Soil Stocks of Glomalin Produced by Arbuscular Mycorrhizal Fungi across a Tropical Rain Forest Landscape. *Journal of Ecology*, **92**, 278-287. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00855.x>
- [10] Rillig, M.C., HernaNdez, G.Y. and Newton, P.C.D. (2000) Arbuscular Mycorrhizae Respond to Elevated Atmospheric CO<sub>2</sub> after Long-Term Exposure: Evidence from a CO<sub>2</sub> Spring in New Zealand Supports the Resource Balance Model. *Ecology Letters*, **3**, 475-478. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00178.x>
- [11] Rillig, M.C., Caldwell, B.A., Wösten, H.A.B. and Sollins, P. (2007) Role of Proteins in Soil Carbon and Nitrogen Storage: Controls on Persistence. *Biogeochemistry*, **85**, 25-44. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9102-6>
- [12] Wang, W.J., Zhong, Z.L., Wang, Q., Wang, H.M., Fu, Y.J. and He, X.Y. (2017) Glomalin Contributed More to Carbon, Nutrients in Deeper Soils, and Differently Associated with Climates and Soil Properties in Vertical Profiles. *Scientific Reports*, **7**, Article No. 13003. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12731-7>
- [13] 权常欣, 马玲玲, 林钊凯, 唐旭利. 广东省森林球囊霉素相关土壤蛋白含量及影响因素[J]. *生态环境学报*, 2020, 29(2): 240-249.
- [14] Wright, S.F., Starr, J.L. and Paltineanu, I.C. (1999) Changes in Aggregate Stability and Concentration of Glomalin during Tillage Management Transition. *Soil Science Society of America Journal*, **63**, 1825-1829. <https://doi.org/10.2136/sssaj1999.6361825x>
- [15] 杨显志, 邵华, 周成, 宣群, 杨春燕, 张玲琪. 丛枝菌根研究及应用[J]. *云南农业科技*, 2011(4): 38-41.
- [16] 袁维风, 徐德聪. 丛枝菌根在植被恢复中的应用研究进展[J]. *广东农业科学*, 2011, 38(7): 161-163.
- [17] Smith, S.E. and Read, D.J. (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, Cambridge, 13-15. <https://doi.org/10.1016/B978-012370526-6.50003-9>
- [18] Wilson, G.W.T., Rice, C.W., Rillig, M.C., Springer, A. and Hartnett, D.C. (2009) Soil Aggregation and Carbon Sequestration Are Tightly Correlated with the Abundance of Arbuscular Mycorrhizal Fungi: Results from Long-Term Field Experiments. *Ecology Letters*, **12**, 452-461. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01303.x>

- [19] 刘润进, 李晓林. 丛枝菌根及其应用[M]. 北京: 科学出版社, 2000.
- [20] Rillig, M.C. and Mummey, D.L. (2006) Mycorrhizas and Soil Structure. *New Phytologist*, **171**, 41-53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01750.x>
- [21] Johnson, D., Leake, J., Ostle, N., *et al.* (2010) *In Situ*  $^{13}\text{C}_2$  Pulse-Labeling of Upland Grassland Demonstrates a Rapid Pathway of Carbon Flux from Arbuscular Mycorrhizal Mycelia to the Soil. *New Phytologist*, **153**, 327-334. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00316.x>
- [22] Wright, S.F. and Nichols, K.A. (2002) Glomalin: Hiding Place for a Third of the World's Stored Soil Carbon. *Agricultural Research*, **50**, 4-7.
- [23] Treseder, K.K. and Turner, K.M. (2007) Glomalin in Ecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, **71**, 1257-1266. <https://doi.org/10.2136/sssaj2006.0377>
- [24] Wright, S.F. and Upadhyaya, A. (1998) A Survey of Soils for Aggregate Stability and Glomalin, a Glycoprotein Produced by Hyphae of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Plant Soil*, **198**, 97-107.
- [25] Rillig, M.C., Wright, S.F., Nichols, K.A., Schmidt, W.F. and Torn, M.S. (2001) Large Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Fungi to Soil Carbon Pools in Tropical Forest Soils. *Plant and Soil*, **233**, 167-177. <https://doi.org/10.1023/A:1010364221169>
- [26] Wright, S.F., Upadhyaya, A. and Buyer, J.S. (1998) Comparison of N-Linked Oligosaccharides of Glomalin from Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Soils by Capillary Electrophoresis. *Soil Biology & Biochemistry*, **30**, 1853-1857. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00047-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00047-9)
- [27] Wang, Q., Wang, W., He, X., Zhang, W., Song, K. and Han, S. (2015) Role and Variation of the Amount and Composition of Glomalin in Soil Properties in Farmland and Adjacent Plantations with Reference to a Primary Forest in North-Eastern China. *PLoS ONE*, **10**, e0139623. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139623>
- [28] Rillig, M.C., Ramsey, P.W., Morris, S. and Paul, E.A. (2003) Glomalin, an Arbuscular-Mycorrhizal Fungal Soil Protein, Responds to Land-Use Change. *Plant Soil*, **253**, 293-299. <https://doi.org/10.1023/A:1024807820579>
- [29] Rillig, M.C. (2004) Arbuscular Mycorrhizae, Glomalin, and Soil Aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, **84**, 355-363. <https://doi.org/10.4141/S04-003>
- [30] Rosier, C.L., Hoyer, A.T. and Rillig, M.C. (2006) Glomalin-Related Soil Protein: Assessment of Current Detection and Quantification Tools. *Soil Biology and Biochemistry*, **38**, 2205-2211. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.01.021>
- [31] Rillig, M.C., Maestre, F.T. and Lamit, L.J. (2003) Microsite Differences in Fungal Hyphal Length, Glomalin, and Soil Aggregate Stability in Semiarid Mediterranean Steppes. *Soil Biology and Biochemistry*, **35**, 1257-1260. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00185-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00185-8)
- [32] Staddon, P.L., Jakobsen, I. and Blum, H. (2010) Nitrogen Input Mediates the Effect of Free-Air  $\text{CO}_2$  Enrichment on Mycorrhizal Fungal Abundance. *Global Change Biology*, **10**, 1678-1688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00853.x>
- [33] Wu, Q.S., Cao, M.Q., Zou, Y.N., *et al.* (2014) Direct and Indirect Effects of Glomalin, Mycorrhizal Hyphae, and Roots on Aggregate Stability in Rhizosphere of Trifoliate Orange. *Scientific Reports*, **4**, Article No. 5823. <https://doi.org/10.1038/srep05823>
- [34] Nichols, K.A. (2008) Indirect Contributions of AM Fungi and Soil Aggregation to Plant Growth and Protection. In: Siddiqui, Z.A., Akhtar, S. and Futai, K., Eds., *Mycorrhizae: Sustainable Agriculture and Forestry*, Springer, Dordrecht, 177-194. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8770-7\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8770-7_7)
- [35] Hoorman, J.J., de Moraes, J.C. and Reeder, R. (2009) The Biology of Soil Compaction. Ohio State University Extension, Columbus.
- [36] Chen, Z., Zhou, X., Geng, S., Miao, Y., Cao, Y. and Chen, Z. (2019) Interactive Effect of Nitrogen Addition and Through Fall Reduction Decreases Soil Aggregate Stability through Reducing Biological Binding Agents. *Forest Ecology and Management*, **445**, 13-19. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.04.057>
- [37] Staunton, S., Saby, N.P.A., Arrauays, D. and Quiquampoix, H. (2020) Can Soil Properties and Land Use Explain Glomalin-Related Soil Protein (GRSP) Accumulation? A Nationwide Survey in France. *Catena*, **193**, Article ID: 104620. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104620>
- [38] Han, C. (2012) 2011 China Agricultural Development Report. Ministry of Agriculture, Beijing.
- [39] Vodnik, D., Grčman, H., Maček, I., Van Elteren, J.T. and Kovačević, M. (2008) The Contribution of Glomalin-Related Soil Protein to Pb and Zn Sequestration in Polluted Soil. *Science of the Total Environment*, **392**, 130-136. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2007.11.016>
- [40] Wang, Q., Wu, Y., Wang, W.J., Zhong, Z.L., Pei, Z.X., Ren, J., Wang, H.M. and Zu, Y.G. (2014) Spatial Variations in Concentration, Compositions of Glomalin Related Soil Protein in Poplar Plantations in North-Eastern China, and Possible Relations with Soil Physicochemical Properties. *The Scientific World Journal*, **2014**, Article ID: 160403.



- <https://doi.org/10.1155/2014/160403>
- [41] Wang, Q., Wang, W.J., Zhong, Z.L., Wang, H.M. and Fu, Y.J. (2020) Variation in Glomalin in Soil Profiles and Its Association with Climatic Conditions, Shelterbelt Characteristics, and Soil Properties in Poplar Shelterbelts of Northeast China. *Journal of Forestry Research*, **31**, 279-290. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-00909-w>
- [42] 贺海升, 王琼, 裴忠雪, 王慧梅, 王文杰. 落叶松人工林球囊霉素相关土壤蛋白与土壤理化性质空间差异特性[J]. 生态学杂志, 2015, 34(12): 3466-3473.
- [43] 朱劲伟, 崔启武, 史继德, 王维华, 王大铎. 红松林和采伐迹地的水量平衡分析[J]. 生态学报, 1982(4): 335-344.
- [44] Paschke, M.W., McLendon, T. and Redente, E.F. (2000) Nitrogen Availability and Old-Field Succession in a Short-grass Steppe. *Ecosystems*, **3**, 144-158. <https://doi.org/10.1007/s100210000016>
- [45] Richter, D.D., Markewitz, D., Trumbore, S.E. and Wells, C.G. (1999) Rapid Accumulation and Turnover of Soil Carbon in a Re-Establishing Forest. *Nature*, **400**, 56-58. <https://doi.org/10.1038/21867>
- [46] 苏永中, 赵哈林. 土壤有机碳储量、影响因素及其环境效应的研究进展[J]. 中国沙漠, 2002, 22(3): 1-5.
- [47] Hughes, R.F., Kauffman, J.B. and Cummings, D.L. (2002) Dynamics of Aboveground and Soil Carbon and Nitrogen Stocks and Cycling of Available Nitrogen along a Landuse Gradient in Rondônia, Brazil. *Ecosystems*, **5**, 244-259. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0069-1>
- [48] Kauffman, J.B., Cummings, D.L. and Ward, D.E. (1998) Fire in the Brazilian Amazon: Biomass, Nutrient Pools, and Losses in Cattle Pastures. *Oecologia*, **113**, 415-427. <https://doi.org/10.1007/s004420050394>
- [49] Cheng, Y., Li, P., Xu, G., Li, Z., Cheng, S. and Gao, H. (2016) Spatial Distribution of Soil Total Phosphorus in Yingwugou Watershed of the Dan River, China. *Catena*, **136**, 175-181. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.02.015>
- [50] Kooijman, A.M., Jongejans, J. and Sevink, J. (2005) Parent Material Effects on Mediterranean Woodland Ecosystems in NE Spain. *Catena*, **59**, 55-68. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2004.05.004>
- [51] Ross, D.J., Tate, K.R., Scott, N.A., et al. (1999) Land-Use Change: Effects on Soil Carbon, Nitrogen and Phosphorus Pools and Fluxes in Three Adjacent Ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, **31**, 803-813. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00180-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00180-1)
- [52] 周剑芬, 管东生. 森林土地利用变化及其对 C 循环的影响[J]. 生态环境, 2004, 13(4): 674-676.
- [53] Kanda, K., Miranda, C.H.B. and Macedo, M.C.M. (2002) Carbon and Nitrogen Mineralization in Soils under Agropastoral Systems in Subtropical Central Brazil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **48**, 179-184. <https://doi.org/10.1080/00380768.2002.10409189>
- [54] 杨红, 徐唱唱, 赛曼, 等. 不同土地利用方式对土壤含水量、pH 值及电导率的影响[J]. 浙江农业学报, 2016(11): 1922-1927.
- [55] Xiong, Y., Xia, H., Li, Z., et al. (2008) Impacts of Litter and Understory Removal on Soil Properties in a Subtropical *Acacia mangium* Plantation in China. *Plant & Soil*, **304**, 179-188. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9536-6>
- [56] Moora, M., Davison, J., Öpik, M., Metsis, M., Saks, U., Jairus, T., V asar, M. and Zobel, M. (2014) Anthropogenic Land Use Shapes the Composition and Phylogenetic Structure of Soil Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities. *FEMS Microbiology Ecology*, **90**, 609-621. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12420>
- [57] Pärtel, M., Öpik, M., Moora, M., Tedersoo, L., Szava-Kovats, R., Rosendahl, S., Rillig, M.C., Lekberg, Y., Kreft, H., Helgason, T., Eriksson, O., Davison, J., de Bello, F., Caruso, T. and Zobel, M. (2017) Historical Biome Distribution and Recent Human Disturbance Shape the Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *New Phytologist*, **216**, 227-238. <https://doi.org/10.1111/nph.14695>
- [58] Tipton, A.G., Middleton, E.L., Spollen, W.G. and Galen, C. (2019) Anthropogenic and Soil Environmental Drivers of Arbuscular Mycorrhizal Community Composition Differ between Grassland Ecosystems. *Botany*, **97**, 85-99. <https://doi.org/10.1139/cjb-2018-0072>
- [59] Wright, S.F. and Upadhyaya, A. (1999) Quantification of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Activity by the Glomalin Concentration on Hyphal Traps. *Mycorrhiza*, **8**, 283-285. <https://doi.org/10.1007/s005720050247>
- [60] Violi, H.A., Barrientos-Priego, A.F., Wright, S.F., Escamilla-Prado, E., Morton, J.B., Menge, J.A. and Lovatt, C.J. (2007) Disturbance Changes Arbuscular Mycorrhizal Fungal Phenology and Soil Glomalin Concentrations But Not Fungal Spore Composition in Montane Rainforests in Veracruz and Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, **254**, 276-290. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.08.016>
- [61] Spohn, M. and Giani, L. (2010) Water-Stable Aggregates, Glomalin-Related Soil Protein, and Carbohydrates in a Chronosequence of Sandy Hydromorphic Soils. *Soil Biology and Biochemistry*, **42**, 1505-1511. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.05.015>
- [62] Gispert, M., Emran, M., Pardini, G., Doni, S. and Ceccanti, B. (2013) The Impact of Land Management and Abandonment on Soil Enzymatic Activity, Glomalin Content and Aggregate Stability. *Geoderma*, **202**, 51-61.

- <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.03.012>
- [63] Helgason, T., Daniell, T.D., Husband, R., Fitter, A.H. and Young, J.P.W. (1998) Ploughing Up the Wood Wide Web? *Nature*, **394**, 431. <https://doi.org/10.1038/28764>
- [64] Oehl, F., Sieverding, E., Ineichen, K., Mader, P., Boller, T. and Wiemken, A. (2003) Impact of Land Used Intensity on the Species Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Agro Ecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology*, **69**, 2816-2824. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.5.2816-2824.2003>
- [65] Curaqueo, G., Barea, M., Acevedo, J.E., Rubio, R., Cornejo, P. and Borie, F. (2011) Effects of Different Tillage System on Arbuscular Mycorrhizal Fungal Propagules and Physical Properties in a Mediterranean Agroecosystem in Central Chile. *Soil & Tillage Research*, **113**, 11-18. <https://doi.org/10.1016/j.still.2011.02.004>
- [66] Alguacil, M.M., Lumini, E., Roldan, A., Salinas-Garcia, R.J., Bonfante, P. and Bianciotto, V. (2008) The Impact of Tillage Practices on Arbuscular Mycorrhizal Fungal Diversity in Subtropical Crops. *Ecological Applications*, **18**, 527-536. <https://doi.org/10.1890/07-0521.1>
- [67] Xiao, L., Zhang, Y., Li, P., Xu, G., Shi, P. and Zhang, Y. (2019) Effects of Freeze-Thaw Cycles on Aggregate-Associated Organic Carbon and Glomalin-Related Soil Protein in Natural-Succession Grassland and Chinese Pine Forest on the Loess Plateau. *Geoderma*, **334**, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.043>
- [68] Jorge-Araújo, P., Quiquampoix, H., Matumoto-Pintro, P.T. and Staunton, S. (2015) Glomalin-Related Soil Protein in French Temperate Forest Soils: Interference in the Bradford Assay Caused by Co-Extracted Humic Substances. *European Journal of Soil Science*, **66**, 311-319. <https://doi.org/10.1111/ejss.12218>
- [69] Qiao, L.L., Li, Y.Z., Song, Y.H., Zhai, J.Y., Wu, Y., Chen, W.J., Liu, G.B. and Xue, S. (2019) Effects of Vegetation Restoration on the Distribution of Nutrients, Glomalin-Related Soil Protein, and Enzyme Activity in Soil Aggregates on the Loess Plateau, China. *Forests*, **10**, 796. <https://doi.org/10.3390/f10090796>
- [70] An, S.-S., Darboux, F. and Cheng, M. (2013) Revegetation as an Efficient Means of Increasing Soil Aggregate Stability on the Loess Plateau (China). *Geoderma*, **209**, 75-85. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.05.020>
- [71] Zhao, D., Xu, M., Liu, G., Yao, X., Tuo, D., Zhang, R., Xiao, T. and Peng, G. (2017) Quantification of Soil Aggregate Microstructure on Abandoned Cropland during Vegetative Succession Using Synchrotron Radiation-Based Micro-Computed Tomography. *Soil & Tillage Research*, **165**, 239-246. <https://doi.org/10.1016/j.still.2016.08.007>
- [72] Liu, H.F., Wang, X.K., Liang, C.T., Ai, Z.M., Wu, Y., Xu, H.W., Xue, S. and Liu, G.B. (2020) Glomalin-Related Soil Protein Affects Soil Aggregation and Recovery of Soil Nutrient Following Natural Revegetation on the Loess Plateau. *Geoderma*, **357**, Article ID: 113921. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.113921>
- [73] Cheng, M., Xiang, Y., Xue, Z., An, S. and Darboux, F. (2015) Soil Aggregation and Intra-Aggregate Carbon Fractions in Relation to Vegetation Succession on the Loess Plateau, China. *Catena*, **124**, 77-84. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2014.09.006>