

# 森林演替中球囊霉素功能的研究进展

段旭林, 邢亚娟\*

黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨

Email: \*xingyajuan@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

森林在陆地生态系统发挥着重要作用, 弄清球囊霉素在森林土壤中的作用, 对森林土壤修复、防止土壤侵蚀、全球碳库变化等方面具有极其重要的意义。球囊霉素在农田、草地、重金属污染土地修复中的作用已被广泛关注并且其相关研究成果已被应用于生态修复, 但是在森林演替方面的研究进展还尚不可观。对于农田、草地、重金属污染土地的研究是否可以推演于森林生态系统, 两者的生境明显不同, 森林的物种群落, 植物种类, 环境变化更为复杂。研究森林生态系统中的球囊霉素对于了解森林演替至关重要。本文重点分析总结了在演替尺度上球囊霉素的变化特征, 以及球囊霉素对丛枝菌根真菌、土壤团聚体、有机碳之间的影响研究进展, 并结合国内外的研究动态, 指出现有研究的不足, 希望可以对森林土壤结构和质量有更深层次的理解。为进一步研究森林生态系统中的球囊霉素提供参考依据。

## 关键词

球囊霉素相关土壤蛋白, 丛枝菌根真菌, 有机碳, 土壤团聚体

# Study on the Function of Globulin during Forest Succession: A Review

Xulin Duan, Yajuan Xing\*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang

Email: \*xingyajuan@163.com

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

## Abstract

Forest plays an important role in terrestrial ecosystem. Understanding the role of gloma-

\*通讯作者。

文章引用: 段旭林, 邢亚娟. 森林演替中球囊霉素功能的研究进展[J]. 世界生态学, 2021, 10(3): 423-429.

DOI: 10.12677/ije.2021.103047

lin-related soil protein (GRSP) in forest soil is of great significance for forest soil remediation, soil erosion prevention and global carbon pool change. The role of GRSP in remediation of farmland, grassland and heavy metal contaminated land has been widely concerned and its related research results have been applied to ecological remediation, but the research progress in forest succession is still not significant. Whether the research on farmland, grassland and heavy metal polluted land can be inferred from forest ecosystem, the two habitats are obviously different, and the species community, plant species and environmental changes of forest are more complex. The study of GRSP in forest ecosystems is crucial to understanding forest succession. This paper focuses on analysis GRSP in succession scale change characteristics, and the effects of GRSP on arbuscular mycorrhizal fungi, soil aggregate and soil organic carbon (SOC), and combined with the domestic and foreign research tendency, points out the shortcomings of existing studies, hopes can have a deeper understanding on forest soil structure and quality. The results provided a reference basis for further study of GRSP in forest ecosystem.

## Keywords

Glomalin-Related Soil Protein, Arbuscular Mycorrhizal Fungi, Soil Organic Carbon, Soil Aggregation

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

球囊霉素是 1996 年 Wright 等采集美国大西洋中部地区的 12 份未经干扰的酸性土壤样品, 在 121°C、pH 值 7 或 8 下使用柠檬酸钠提取到这种含量丰富具有疏水性质不易被蛋白酶水解的蛋白质, 研究发现这种蛋白质是由丛枝菌根真菌产生的, 假定为糖蛋白, 是一种单克隆抗体, 并命名为球囊霉素[1]。经后续的研究发现, 球囊霉素是从丛枝菌根真菌分泌的专一性产物[2], 球囊霉素与丛枝菌根真菌菌丝紧密结合[3], 菌丝死亡后会沉积在土中, 球囊霉素也会在土壤中累积, 它是一种在土壤中难溶于水且极其稳定的蛋白质。由于尚不知道球囊霉素的具体分子结构, 因此 Riling 和 Rosier 等人认为用“glomalin”来表示从土壤中提取的蛋白质是不准确的, 因此建议将其命名为“Glomalin-related soil protein, GRSP”, 也就是“球囊霉素相关土壤蛋白”。这一名称沿用至今[4]。

用 Bradford 法可以同时测定易提取球囊霉素相关土壤蛋白(Easily Extractable Glomalin Soil Protein, EE-GRSP)和总球囊霉素相关土壤蛋白(Total Glomalin-Related Soil Protein, T-GRSP), 通常简称为 EE-GRSP 和 T-GRSP。Bradford 法操作简单, 主要用到的试剂为考马斯亮蓝 G-250 和牛血清蛋白。EE-GRSP 表示的是土壤中新生产生的球囊霉素, 而 T-GRSP 则表示球囊霉素在土壤中累积的含量[5]。在分子水平上, 现有研究表明, 蛋白质、碳水化合物和金属离子是球囊霉素的主要成分[6]。

球囊霉素在植物、真菌、土壤中的相互作用中起重要作用, 在提高土壤肥力方面有积极作用, 同时还可以促进植物根系的生长, 提高生态系统的稳定力。球囊霉素还有“超级胶水”之称, 具有黏性, 可以将土壤颗粒黏结成大团聚体, 使土壤结合更紧密, 改善土壤质量, 稳定土壤结构, 有利于土壤修复。

目前在森林生态系统中球囊霉素所发挥作用的研究多集中于单一演替阶段, 而对从演替前期到演替后期球囊霉素对森林生态系统的响应关注的人还较少。本文通过时间代替空间的研究方法, 根据现有研究分析探讨在森林演替中球囊霉素与丛枝菌根真菌, 土壤团聚体以及土壤有机碳之间的相关关系, 为后

续研究森林演替中球囊霉素的变化提供支持。

## 2. 森林演替中球囊霉素的功能

### 2.1. 球囊霉素与丛枝菌根真菌

丛枝菌根真菌(Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AMF)能够与 80%的植物科的根器官建立共生相互作用[7], 与维管植物共生, AM 真菌与陆生植物的进化息息相关[8], 在维持土壤结构和肥力方面发挥重要作用[9]。球囊霉素是由 AM 真菌分泌的, 因此, 球囊霉素在土壤中的含量也相当丰富。在目前的研究中, GRSP 和 AMF 孢子密度存在正相关关系, 在森林中由于受干扰较少, 菌丝网络完整, 导致森林中的 GRSP 含量更丰富[10]。球囊霉素的含量随着时间的推移而增加[11]。Qiao 等 2019 年研究表明 EE-GRSP 和 T-GRSP 含量随着植被恢复龄期的增加而增加, EE-GRSP 含量从草本到灌木群落阶段增长迅速, 而 T-GRSP 含量则在灌木到先锋林群落阶段快速增长[12]。另有研究表明相对于演替早期的植物群落, 演替后期的草地植物物种受 AMF 群落的影响更大[13]。Likar 在 2013 年发现土壤中的 AMF 存在一方面会受到地上植物影响, 同时植物群落演替也会影响 AMF [14]。Riling 和 Ramsey 的研究显示农业和绿化土壤中的球囊霉素浓度均低于原始森林土壤, 表明球囊霉素可能是落叶森林土壤土地利用变化影响的有用指标[4]。

EE-GRSP 在 T-GRSP 中的比例能够反映丛枝菌根真菌分泌 GRSP 的能力[15]。Qiao 等 2019 年研究表明在灌木群落阶段 EE-GRSP 占 T-GRSP 的比例最高, 有利于该阶段 SOC 的积累和储存[12]。而钟思远等 2018 年研究显示, 随着演替的进行, 从马尾松林到季风常绿阔叶林, EE-GRSP/T-GRSP 变化不大, 说明 AM 真菌分泌球囊霉素的能力无明显变化[15]。造成这种变化的原因可能是因为上述森林已到演替后期, 生态结构趋于稳定。

AMF 侵染、孢子密度和菌丝密度具有明显垂直分布规律。多数研究表明, AMF 侵染、孢子密度和菌丝密度都随土层深度的增加而减少[15]。钟思远的研究也证实了这一点。由于丛枝菌根真菌与球囊霉素变化的协同性, 研究也显示, GRSP 的含量也会受到土层深度的影响, 相较于深层土壤, 表层土壤的 GRSP 含量明显更多, 产生新鲜 GRSP 和积累的 GRSP 也有优于深层。钟思远等 2018 年在 10~20 cm 的土层, 研究表明, EE-GRSP/T-GRSP 表现为随着演替为逐渐增大的趋势。阙弘等 2015 年对南京市菜园土、水稻田、茶园土、草地、林地 5 种土壤取样, 研究发现 0~10 cm 土壤中林地的 T-GRSP 含量最高, 达到 3.09 mg/g, 草地仅次于林地, T-GRSP 含量为 2.65 mg/g。并且 5 种土地利用方式中均表现为 T-GRSP 含量在 0~10 cm 最高, 土层越深含量越少[16]。同样贺海生等研究表明东北落叶松林下 GRSP 随土层深度加深而呈逐渐下降趋势[17]。降低的原因可能是因为 AM 真菌侵染表层植物, 形成的菌落共生体富集于土壤表层, 并且表层还有大量的凋落物和死亡根, 因此有机质会在表层积累较多[18]。

### 2.2. 球囊霉素与土壤团聚体

植物生长条件是由土壤结构决定的[19], 土壤结构被定义为土壤中颗粒和空隙的大小和排列[20]。土壤结构被视为土壤生物群活动的背景, 因此土壤结构对生物地球化学循环过程的土壤方面很重要。土壤颗粒之间通过团聚化作用形成团聚体[21]。土壤团聚体是土壤结构的基本单元, 土壤质量与土壤结构成正相关。土壤团聚体可以为土壤提供肥力[22]。土壤团聚的过程是一个复杂、分层结构的过程, 其中许多有机体和结合剂起作用[23], 还有非生物因素也会发生作用(如干湿循环和冻融循环)。作为土壤的黏结剂, 球囊霉素在土壤恢复与防止水土流失方面发挥的作用不可忽视。球囊霉素促进了土壤颗粒与团聚体稳定之间的联系[24]。土壤团聚体大小不同决定稳定性不同, 土壤抗侵蚀的指标重要的一点就是某些特殊直径的团聚体含量[25], 因此土壤不同粒径团聚体在土壤中的分布及数量与土壤的稳定性有关。植物群落的演

替是与环境协同进化的, 二者之间相辅相成。

研究发现球囊霉素与土壤团聚体水稳性之间有强有力的正相关关系[9] [26] [27], 根据湿筛法可将水稳性团聚体以 250  $\mu\text{m}$  为界分为 2 类, 包括大团聚体(macro-aggregates, A)和微团聚体(micro-aggregates, M)。大团聚体又分为 $>2000 \mu\text{m}$  (A1)和 2000~250  $\mu\text{m}$  (A2); 小团聚体分为 250~53  $\mu\text{m}$  (M1)和 $<53 \mu\text{m}$  (M2) [26] [28]。其中 A1 通常表示大团聚体, A2 表示中间团聚体, M1 表示微团聚体, M2 表示粉黏团聚体[29]。

因为 GRSP 的“胶水”性质, 可以将细小的土壤颗粒黏结成团聚体, 进而形成稳定的土壤单元[2]。球囊霉素在土壤中的周转相对缓慢, 有 7~42a 之久[30], 这有利于对团聚体产生持久的影响[26], 有助于稳定的碳储存[24]。Wright 研究发现其他土壤粘合剂的黏结性要比球囊霉素小的多[1]。袁瀛等 2018 年研究表明随着退耕演替的进行,  $>5 \text{ mm}$  粒径的团聚体含量显著提高[31]。球囊霉素有助于团聚体的形成, 水稳性团聚体数量的增加和质量的提升, 对提高土壤稳定性发挥积极影响。

另外也有研究表明在很大的水稳性范围内, GRSP 和土壤团聚体水稳性之间是曲线关系[2]。这意味着, 在某些土壤中随着 GRSP 含量的增加, 不会导致土壤团聚体水稳性的增加, 但是这种情况是针对高 GRSP 含量土地而言的。对于一些低 GRSP 含量的土地而言, 他们之间的关系似乎是线性的[2], 在土壤年龄小于 60 年的河岸土壤时间序列中也证实了这一点[32]。

土壤团聚体稳定性随着演替的进行, 土壤结构与质量进一步稳定。平均几何直径(GWD)和平均质量直径(MWD)最常用来表征土壤团聚体的稳定性, MWD 和 GMD 值越大则表示团聚体平均粒径团聚度越高稳定性越强。于佳鑫 2019 年对华北落叶松的研究也表明了这一点[33]。土壤中 $>0.25 \text{ mm}$  的团聚体是土壤中最稳定的结构体, 现多以 $>0.25 \text{ mm}$  的团聚体的含量来判断土壤的稳定性,  $>0.25 \text{ mm}$  土壤团聚体含量越高, 表明土壤越稳定[34]。于佳鑫 2019 年研究表明华北落叶松人工林土壤团聚体中 $>0.25 \text{ mm}$  的土壤团聚体占了大部分总量的 80%以上[33]。钟思远等 2018 年研究表明, A1 在各个演替阶段的占比最高, MWD 与 A1 含量呈现正相关关系[15]。王冰等 2021 通过测定兴安落叶松不同林龄的团聚体, 结果表明随着林龄的增加, MWD 和 GMD 呈现出先减少后增加的趋势[35]。胡琛等 2020 年研究表明华山松林的团聚体水稳性要好于落叶松林[36]。对喀麦隆南部森林研究表明与农田相比, 森林生态系统中土壤团聚体稳定性更强[9]。随着演替的进行, AM 真菌生物量、土壤微生物量、T-GRSP 含量都呈现增加的趋势[15]。证明随着演替的进行土壤团聚体含量呈增加趋势, 表明土壤结构的稳定性不断增强。

### 2.3. 球囊霉素与土壤有机碳

森林储备了大量碳元素, 陆地生态循环中的碳源大部分来源于森林[37], 森林土壤碳含量约占全球土壤碳总量的 73% [38]。研究表明土壤有机碳含量是土壤进化的最重要的因素之一[39]。土壤有机碳是土壤碳库的重要构成[40], 常被用来作为土壤质量和土壤健康评价的一个关键性指标[41]。土壤团聚体的含量变化会影响土壤有机碳的周转。球囊霉素的胶水性质有利于提高土壤颗粒的稳定性, 从而影响土壤碳库的变化, GRSP 主要贡献惰性碳组分[9] [11] [42], 因此球囊霉素是土壤有机碳库的重要来源之一。大量研究表明土壤中有有机碳、氮和 GRSP 含量呈显著正相关关系, 例如 QIAO 等 2019 年研究表明 GRSP 对有机碳和 TN 含量的增加有显著影响, GRSP 与有机碳、TN 及其化学计量数呈显著正相关[12]。于佳鑫 2019 年研究表明随着土层的加深, 华北落叶松纯林土壤团聚体有机碳含量降低[33]。GRSP 可占到土壤有机碳源的 27%左右, 是土壤有机质的主要成分[30]。另外, GRSP 还有助于土壤的透气排水, 为微生物提供良好的生存环境, 提高土壤生态系统的生物量。

研究显示, EE-GRSP 协同贡献最大因子为有机碳。贺海生等研究表明东北落叶松林下 EE-GRSP、T-GRSP 与有机碳呈显著负相关。Jing Zhang 等人 2017 年沿演替轨迹选择了三种热带森林类型, 结果显示从人工林到原生林, GRSP 的浓度与 SOC 的浓度均呈现上升的趋势, 在原生林中, 0~10 cm 和 10~20 cm

土壤中 GRSP 和 SOC 的浓度最高, 同时研究也显示球囊霉素含量与土壤有机碳含量之间存在线性正相关关系[42]。Qiao 等 2019 年研究表明有机碳随植被恢复年龄的增加而增加, 在顶级森林群落中达到最大值, 此外 GRSP 含量也显著增加[12]。由此可见 SOC 和 GRSP 含量的提高协同提高了土壤团聚体的稳定性[31]。

### 3. 丛枝菌根真菌、球囊霉素、土壤团聚体和土壤碳氮之间的联系

土壤酶和球囊霉素都和土壤碳、氮密切相关[43]。GRSP 分子是由高碳氮原子比例的物质组成[9]。球囊霉素在土壤碳、氮的长期贮存方面具有长远影响[5] [11]。实质上球囊霉素中的碳氮对土壤总碳氮的作用比微生物生物量要大[11]。因此许多研究也将球囊霉素与长期碳氮储存联系起来[5]。AMF 真菌和 GRSP 可能有助于监测土壤退化[9]。研究显示 EE-GRSP 与碳氮有相关性, T-GRSP 与土壤有机质和碳有相关性[9]。AMF 对土壤碳储量有间接影响[44]。

土壤团聚体直接影响土壤碳循环, 土壤团聚体稳定性的下降会削弱土壤的固碳能力。耕作后的农田其土壤团聚体稳定性会下降, 从而导致土壤有机碳损失[45] [46]。球囊霉素的物理保护机制, 能够减少有机碳的分解与矿化, 稳定土壤有机碳结构, 对土壤有机碳的储存具有重要意义[47]。球囊霉素通过其对土壤团聚体稳定性的影响而与土壤碳储量相关[48]。

最近的研究表明, 除了通过稳定土壤团聚体来促进碳封存, 菌根真菌可能是土壤有机碳库的重要组成部分。AM 真菌也可以促进土壤团聚体的稳定[23]。AMF 在养分循环和土壤聚集等方面也发挥重要的作用。AMF 可以通过大块土壤中的外源菌丝的生长和周转直接影响土壤碳动态。球囊霉素相关土壤蛋白能够使土壤有机碳、氮维持稳定, 并且可以调节土壤的物理性质[49]。

### 4. 结论与展望

综上, 随着演替的进行, 土壤表层积聚的有机质以及微生物在不断增加, 导致土壤表层的养分增加。AM 真菌菌丝密度增强, 而 AM 真菌可以通过大规模影响球囊霉素的含量, 来调节土壤中碳和氮的含量, 进而影响土壤中碳氮的分配。球囊霉素在森林生态系统中可以有效增加土壤有机碳库, 凝聚土壤颗粒, 增加土壤团聚体的含量, 进而改善土质。同时随着演替进行 SOC 含量也在增加, SOC 和 GRSP 含量的提高协同提高了土壤团聚体的稳定性。

球囊霉素在森林中的作用已被广泛证实, 今后对球囊霉素的研究我们还应关注以下几点: 1) 森林演替中球囊霉素发挥的作用, 对土壤结构的影响, 以及土壤有机碳变化方面的研究还需要持续投入科研力量, 尤其是在北方森林演替方面, 北方森林占全球森林面积的 1/3 之多, 北方森林的碳储量也相当巨大, 因此对北方森林土壤质量的检测与维护将是长期的工作。2) 目前尚不清楚球囊霉素具体的分子结构, 只有等发现其蛋白质序列后才能明确 GRSP 的成分, 其理化性质也不完善, 后续还应从分子角度对球囊霉素有更加深入的研究。3) 现在对演替中球囊霉素的变化研究还大多集中于演替的某一个时期, 从演替大的尺度上对球囊霉素的研究较少, 由于森林演替是一个持续的过程, 相应的球囊霉素也会随着演替的进行呈现不同的趋势, 因此在后续的研究中, 我们应该多多关注球囊霉素对整个演替阶段的响应以及与球囊霉素变化有相关关系因素的动态情况。

### 参考文献

- [1] 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>
- [2] 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 and Soil*, **198**, 97-107.
- [3] 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>
- [4] 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 and Soil*, **253**, 293-299.
- [5] Lovelock, C.E., Wright, S.F., Clark, D.A. and Ruess, R.W. (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>
- [6] Gadkar, V. and Rillig, M.C. (2006) The Arbuscular Mycorrhizal Fungal Protein Glomalin Is a Putative Homolog of Heat Shock Protein 60. *FEMS Microbiology Letters*, **263**, 93-101. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2006.00412.x>
- [7] Lambers, H., Raven, J.A., Shaver, G.R. and Smith, S.E. (2008) Plant Nutrient-Acquisition Strategies Change with Soil Age. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 95-103. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.008>
- [8] Gianinazzi, S., Gollotte, A., Binet, M.N., et al. (2010) Agroecology: The Key Role of Arbuscular Mycorrhizas in Ecosystem Services. *Mycorrhiza*, **20**, 519-530. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0333-3>
- [9] Fokom, R., Adamou, S., Teugwa, M.C., Begoude Boyogueno, A.D., Nana, W.L., Ngonkeu, M.E.L., Tchameni, N.S., Nwaga, D., Tsala Ndzomo, G. and Amvam Zollo, P.H. (2012) Glomalin Related Soil Protein, Carbon, Nitrogen and Soil Aggregate Stability as Affected by Land Use Variation in the Humid Forest Zone of South Cameroon. *Soil & Tillage Research*, **120**, 69-75. <https://doi.org/10.1016/j.still.2011.11.004>
- [10] Alagöz, Z. and Yilmaz, E. (2009) Effects of Different Sources of Organic Matter on Soil Aggregate Formation and Stability: A Laboratory Study on a Lithic Rhodoxeralf from Turkey. *Soil and Tillage Research*, **103**, 419-424. <https://doi.org/10.1016/j.still.2008.12.006>
- [11] 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>
- [12] 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>
- [13] Koziol, L. and Bever, J.D. (2017) The Missing Link in Grassland Restoration: Arbuscular Mycorrhizal Fungi Inoculation Increases Plant Diversity and Accelerates Succession. *Journal of Applied Ecology*, **54**, 1301-1309. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12843>
- [14] Matevž, L., Katarina, H., Tomislav, R. and Marjana, R. (2013) Distribution and Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Grapevines from Production Vineyards along the Eastern Adriatic Coast. *Mycorrhiza*, **23**, 201-209. <https://doi.org/10.1007/s00572-012-0463-x>
- [15] 钟思远, 张静, 褚国伟, 夏艳菊, 唐旭利. 南亚热带森林从枝菌根真菌与土壤结构的关系[J]. 生态科学, 2018, 37(5): 16-24.
- [16] 阙弘, 葛阳洋, 康福星, 凌婉婷. 南京典型利用方式土壤中球囊霉素含量及剖面分布特征[J]. 土壤, 2015, 47(4): 719-724.
- [17] 贺海升, 王琼, 王其兵, 王文杰. 围封年限对草原土壤养分及球囊霉素相关土壤蛋白含量的影响[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(28): 114-116.
- [18] 何斌, 温远光, 梁宏温, 李志先, 刘世荣. 英罗港红树植物群落不同演替阶段植物元素分布及其与土壤肥力的关系[J]. 植物生态学报, 2002(5): 518-524.
- [19] Alessandra, P., Mariana, A., Fabrizio, Q.C. (2000) Relationships between Soil Structure, Root Distribution and Water Uptake of Chickpea (*Cicer arietinum* L.). Plant Growth and Water Distribution. *European Journal of Agronomy*, **13**, 39-45. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(00\)00056-3](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(00)00056-3)
- [20] Stewart, B.A. and Hartge, K.H. (1995) Soil Structure: Its Development and Function. CRC Press, Boca Raton.
- [21] Eden, M., Moldrup, P., Schjønning, P., Vogel, H.-J., Scow, K.M. and de Jonge, L.W. (2012) Linking Soil Physical Parameters along a Density Gradient in a Loess-Soil Long-Term Experiment. *Soil Science*, **177**, 1-11. <https://doi.org/10.1097/SS.0b013e31823745a9>
- [22] 卢金伟, 李占斌. 土壤团聚体研究进展[J]. 水土保持研究, 2002(1): 81-85.
- [23] Tisdall, J.M. and Oades, J.M. (1982) Organic Matter and Water-Stable Aggregates in Soils. *Journal of Soil Science*, **33**, 141-163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1982.tb01755.x>
- [24] Xie, H.T., Li, J.W., Zhang, B., Wang, L.F., Wang, J.K., He, H.B. and Zhang, X.D. (2015) Long-Term Manure Amendments Reduced Soil Aggregate Stability via Redistribution of the Glomalin-Related Soil Protein in Macroaggregates. *Scientific Reports*, **5**, Article No. 14687. <https://doi.org/10.1038/srep14687>
- [25] 郑晓萍. 表征富铁土壤侵蚀的团聚体稳定性及其物理学机制研究[D]: [硕士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2002.

- [26] 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>
- [27] Marie, S. and Luise, G. (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>
- [28] Cambardella, C.A. and Elliott, E.T. (1993) Carbon and Nitrogen Distribution in Aggregates from Cultivated and Native Grassland Soils. *Soil Science Society of America Journal*, **57**, 1071-1076. <https://doi.org/10.2136/sssaj1993.03615995005700040032x>
- [29] 陈恩凤, 武冠云, 周礼恺. 关于土壤肥力研究的几点认识[J]. 土壤通报, 1989(4): 187-188, 163.
- [30] Wright, S.F. and Kristine, N. (2002) Glomalin: Hiding Place for a Third of the World's Stored Soil Carbon. *Agricultural Research*, **50**, 4.
- [31] 袁瀛, 肖列. 退耕植被演替过程中土壤团聚体与胶结物质的协同响应[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2018, 38(3): 116-122.
- [32] Harner, M.J., Ramsey, P.W. and Rillig, M.C. (2004) Protein Accumulation and Distribution in Floodplain Soils and River Foam. *Ecology Letters*, **7**, 829-836. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00638.x>
- [33] 于佳鑫. 山西太岳山华北落叶松人工林土壤团聚体稳定性及养分分布特征[D]: [硕士学位论文]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- [34] Eynard, A., Schumacher, T.E., Lindstrom, M.J. and Malo, D.D. (2004) Aggregate Sizes and Stability in Cultivated South Dakota Prairie Ustolls and Usterts. *Soil Science Society of America Journal*, **68**, 1360-1365. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.1360>
- [35] 王冰, 周扬, 张秋良. 兴安落叶松林龄对土壤团聚体分布及其有机碳含量的影响[J]. 生态学杂志, 2021, 40(6): 1618-1628
- [36] 胡琛, 贺云龙, 崔鸿侠, 黄金莲, 唐万鹏, 马国飞, 雷静品, 荣道军. 神农架4种典型人工林对土壤团聚体分布及稳定性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2020, 40(12): 125-133.
- [37] 朱利霞. 不同调控措施对旱作农田土壤碳氮及微生物学特性的影响[D]: [博士学位论文]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2018.
- [38] Tong, X., He, X.Q., Duan, H.W., Han, L.J. and Huang, G.Q. (2018) Evaluation of Controlled Release Urea on the Dynamics of Nitrate, Ammonium, and Its Nitrogen Release in Black Soils of Northeast China. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, **15**, 119. <https://doi.org/10.3390/ijerph15010119>
- [39] 程曼. 宁南山区植被恢复对团聚体中有机碳组分分布的影响[D]: [硕士学位论文]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2012.
- [40] Reeves, D.W. (1997) The Role of Soil Organic Matter in Maintaining Soil Quality in Continuous Cropping Systems. *Soil & Tillage Research*, **43**, 131-167. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(97\)00038-X](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(97)00038-X)
- [41] Karlen, D.L., Mausbach, M.J., Doran, J.W., Cline, R.G., Harris, R.F. and Schuman, G.E. (1997) Soil Quality: A Concept, Definition, and Framework for Evaluation (A Guest Editorial). *Soil Science Society of America Journal*, **61**, 4-10. <https://doi.org/10.2136/sssaj1997.03615995006100010001x>
- [42] 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>
- [43] 周玮. 花江峡谷喀斯特土壤酶与可氧化有机碳研究[D]: [硕士学位论文]. 贵阳: 贵州大学, 2007.
- [44] Miller, R.M. and Jastrow, J.D. (1992) The Role of Mycorrhizal Fungi in Soil Conservation. *Mycorrhizae in Sustainable Agriculture*, **54**, 29-44. <https://doi.org/10.2134/asaspecpub54.c2>
- [45] Bronick, C.J. and Lal, R. (2004) Soil Structure and Management: A Review. *Geoderma*, **124**, 3-22. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.03.005>
- [46] Sik, C.C., Tae, K.B., Jin, C.H., Jeong, K.T. and Chul, S.S. (2003) Ruthenium-Catalyzed Oxidative Coupling and Cyclization between 2-Aminobenzyl Alcohol and Secondary Alcohols Leading to Quinolines. *Tetrahedron*, **59**, 7997-8002. <https://doi.org/10.1016/j.tet.2003.08.027>
- [47] Six, J., Conant, R.T., Paul, E.A. and Paustian, K. (2002) Stabilization Mechanisms of Soil Organic Matter: Implications for C-Saturation of Soils. *Plant and Soil*, **241**, 155-176. <https://doi.org/10.1023/A:1016125726789>
- [48] Rillig, M.C., Wright, S.F. and Eviner, V.T. (2002) The Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Glomalin in Soil Aggregation: Comparing Effects of Five Plant Species. *Plant and Soil*, **238**, 325-333. <https://doi.org/10.1023/A:1014483303813>
- [49] 张文天. 森林演替及树种差异对真菌菌丝结合碳、土壤理化性质的影响[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.