

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.05.020

引用格式:杨晓璇,李润杰,崔子龙,等.高寒草甸不同演替阶段球囊霉素相关土壤蛋白与有机碳变化特征研究[J].草地学报,2026,34(5):1787-1797

YANG Xiao-xuan, LI Run-jie, CUI Zi-long, et al. Study on the Variation Characteristics of Glomalin-Related Soil Protein and Soil Organic Carbon at Different Succession Stages of Alpine Meadow[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(5):1787-1797

高寒草甸不同演替阶段球囊霉素相关土壤蛋白 与有机碳变化特征研究

杨晓璇¹, 李润杰², 崔子龙^{2,3}, 辛继林^{1,2}, 林成清^{1,2}, 孔小云^{1,2}, 党怡乐^{1,2},
马占明^{1,2}, 张铭洋^{4,5}, 张永坤^{2*}

(1. 青海大学农牧学院, 青海 西宁 810016; 2. 青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 青海 西宁 810016; 3. 青海大学生态环境工程学院, 青海 西宁 810016; 4. 中国科学院西北高原生物研究所 高原生物适应与进化重点实验室, 青海 西宁 810008; 5. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要:为揭示高寒草甸退化与恢复过程中球囊霉素相关土壤蛋白(Glomalin-related soil protein, GRSP)变化特征及其影响因素,本研究通过测定0~10 cm与10~20 cm土层土壤理化性质、土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)、土壤易提取球囊霉素相关土壤蛋白(E-GRSP)和总球囊霉素相关土壤蛋白(T-GRSP)的含量,并借助皮尔逊相关分析(Pearson)与冗余分析探讨其与驱动因子的关系。结果表明:在0~10 cm土层,SOC随草地退化显著降低($P < 0.05$),且人工修复方式对退化草地SOC的提升效果优于自然恢复方式。在0~10 cm土层E-GRSP和T-GRSP在退化与恢复过程中表现出先降低后升高的趋势($P < 0.05$),而E-GRSP/SOC和T-GRSP/SOC的变化规律与之相反。Pearson相关分析表明,在0~20 cm土层T-GRSP、E-GRSP与SOC呈极显著正相关($P < 0.01$);冗余分析发现,在0~20 cm土层,SOC是对GRSP含量、GRSP/SOC比值解释度最高的因子。综合分析显示,草地恢复对高寒草甸土壤中球囊霉素相关土壤蛋白(GRSP)的维持具有促进作用,而GRSP含量升高促进SOC积累,表明其在土壤碳固持及碳库维系中起关键作用。本研究对揭示草地生态系统碳固持机制、提升土壤结构稳定性、评估土壤质量及指导草地生态修复具有重要意义。

关键词:球囊霉素相关土壤蛋白;有机碳;青藏高原;高寒草地;草地恢复

中图分类号:S812.2

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)05-1787-11

Study on the Variation Characteristics of Glomalin-Related Soil Protein and Soil Organic Carbon at Different Succession Stages of Alpine Meadow

YANG Xiao-xuan¹, LI Run-jie², CUI Zi-long^{2,3}, XIN Ji-lin^{1,2}, LIN Cheng-qing^{1,2}, KONG Xiao-yun^{1,2},
DANG Yi-le^{1,2}, MA Zhan-ming^{1,2}, ZHANG Ming-yang^{4,5}, ZHANG Yong-kun^{2*}

(1. College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining, Qinghai Province 810016, China; 2. State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University, Xining, Qinghai Province 810016, China; 3. College of Ecological and Environmental Engineering, Qinghai University, Xining, Qinghai Province 810016, China; 4. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, Qinghai Province 810016, China; 5. Key Laboratory of Plateau Adaptation and Evolution, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining Qinghai Province 810008, China; 6. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: To elucidate the variation patterns of glomalin-related soil protein (GRSP) and their underlying driv-

收稿日期:2025-01-02;修回日期:2025-07-31

基金项目:国家自然科学基金(4220072854);青海省应用基础研究项目(2022-ZJ-716)共同资助

作者简介:杨晓璇(1999-),女,汉族,青海海东人,硕士研究生,主要从事土壤生态学研究,E-mail:24983391802@qq.com;*通信作者
Author for correspondence, E-mail:zhangyongkun321@163.com

ers during the degradation and restoration of alpine meadows, this study quantified key soil physicochemical properties, soil organic carbon (SOC), easily extractable GRSP (E-GRSP), and total GRSP (T-GRSP) in both the 0-10 cm and 10-20 cm soil layers. The relationships between these variables and potential driving factors were analyzed using Pearson correlation analysis and redundancy analysis. Results showed that in the 0-10 cm layer, SOC decreased significantly with grassland degradation ($P < 0.05$), and artificial restoration was more effective than natural regeneration in enhancing SOC levels. Both E-GRSP and T-GRSP in the 0-10 cm layer exhibited an initial decline followed by a subsequent increase during the processes of degradation and recovery ($P < 0.05$), whereas the ratios of E-GRSP/SOC and T-GRSP/SOC displayed an opposite trend. Pearson correlation analysis revealed a highly significant positive correlation ($P < 0.01$) between T-GRSP, E-GRSP, and SOC across the 0-20 cm soil profile. Redundancy analysis indicated that SOC was the primary explanatory variable for variations in both GRSP content and GRSP/SOC ratios throughout the 0-20 cm soil depth. Collectively, these findings suggest that grassland restoration promotes the preservation of GRSP in alpine meadow soils, and increased GRSP content contributes to enhanced SOC accumulation, highlighting its crucial role in soil carbon sequestration and the stability of soil carbon pools. This study provides valuable insights into carbon sequestration mechanisms in grassland ecosystems, supports improvements in soil structure stability, facilitates soil quality assessment, and offers practical guidance for ecological restoration efforts.

Key words: Glomalin-related soil protein; Soil organic carbon; Qinghai-Tibet Plateau; Alpine grassland; Grassland restoration

草地土壤中的有机碳约占全球陆地土壤有机碳库的三分之一^[1],其微小变化可能显著影响大气中的CO₂浓度^[2]。青藏高原的高寒草甸是该地区主要的草地类型之一^[3],具备巨大的碳汇潜力^[4]。然而,近年来,由于气候变化、过度放牧以及啮齿动物频繁活动,导致高寒草甸植被退化加剧,并形成大量裸露的土壤斑块^[5]。为应对高寒草甸的退化,相关部门实施了一系列生态修复工程^[6]。因此,研究高寒草甸在退化与恢复过程中的土壤球囊霉素相关土壤蛋白及其有机碳变化特征,对草地土壤质量好坏的评价具有重要意义。

球囊霉素相关土壤蛋白(Glomalin-related soil protein, GRSP)是一种由丛枝菌根真菌产生的耐热糖蛋白^[7],是土壤有机碳的重要组成部分,也是土壤碳库的重要来源^[8-11]。因此,关于GRSP对土壤碳库贡献的研究备受关注,研究领域涵盖农田^[12-14]、草地^[15-20]、森林^[21-25]、湿地^[26-27]及沙漠^[28-29]等生态系统。针对草地土壤球囊霉素相关土壤蛋白(GRSP)对有机碳(SOC)的贡献,Banegas等^[15]研究发现,相较于草地表层土壤,深层土壤中GRSP的固碳效应显著。Xu等^[16]通过回归分析证实,随着GRSP浓度升高,森林和草地土壤总碳及未保护碳、物理保护碳库均呈指数增长趋势。Liu等^[17]研究显示,当草地演替为林地时,表层与深层土壤中GRSP/SOC比例显著提升,表明有机碳更易与团聚体结合从而增强碳稳定性。Qiao等^[18]在农田撂荒恢复序列中发现,易提取球囊霉素(E-GRSP)和总球囊霉素(T-GRSP)含量与SOC、全氮(TN)及碳氮比(C/N)呈显著正

相关。Hou等^[19]则指出不同植被类型(草地、灌丛、草灌)间GRSP占SOC比例无显著差异,推测与研究区域植物凋落物匮乏、土壤发育受限有关。针茅属植物演替过程中,根际EEG/SOC和TG/SOC比值呈现从东向西递增的空间分布特征^[20]。以往草地GRSP对SOC贡献的研究主要关注草地、耕地、灌木地与乔木地的比较^[16-19]。然而,关于高寒草甸不同演替阶段GRSP与SOC关系的研究仍鲜见报道,其机制尚未明确。此外,关于草地天然与人工恢复方式中GRSP对SOC贡献的比较研究更是未见报道。

青藏高原作为全球变化的敏感和脆弱地区,在区域和全球碳循环中发挥着关键作用^[3]。因此,本研究通过调查高寒草甸不同斑块序列地上植被的变化,测定土壤GRSP、SOC及其土壤理化性质,揭示了在草地退化与恢复过程中GRSP的分布特征及其影响因素。并且提出以下科学问题:(1)在草地退化与恢复过程中,GRSP与SOC的相关性及其对SOC的贡献率是如何发生变化的?(2)土壤理化性质及SOC如何影响GRSP含量,其中哪个因素起主导作用?研究结果有助于进一步认识全球环境变化背景下GRSP在固碳中的作用。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验样地位于青海省黄南州河南蒙古族自治县克其合滩(34°41'7" N, 101°46'2" E),海拔为

3743 m, 冲积扇滩地, 坡度为 3°^[30]。该区域年均气温为 0.3℃(1981-2022), 最高气温为 37.2℃, 年均降水量为 570.7 mm, 无霜期为 28 d, 属于典型的高原大陆性气候^[30]。土壤类型主要为高寒草甸土, 具有较高的有机质含量^[31]。由于高寒缺氧, 土壤微生物活动较弱, 营养物质流转率低, 周转时间长, 肥效较差^[31]。高寒草甸植物群落主要以矮生嵩草为建群种, 主要的禾本科植物是垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和草地早熟禾(*Poa pratensis*)。

1.2 样地选取

在过牧与鼠害的综合作用下, 该地区高寒草甸出现大量的退化裸土斑块^[5](图 1)。在研究区近 1 km²的退化草地上, 对 976 个斑块的植物种进行了统计调查, 并将斑块类型划分为天然嵩草斑块(TRCD)、退化裸土斑块(THLT)、过渡杂草斑块(GDZC)与自然恢复嵩草斑块(ZRSC)(图 2)。其中, 天然嵩草斑块指优势种为嵩草且未发生草地退化的斑块(图 2a); 退化裸土斑块指草甸退化导致裸土出露的斑块(图 2b); 退化斑块周围的某些杂草类植物种最先定居到退化斑块的裸土上, 故称过渡杂草斑块(图 2c), 本研究的杂草主要为密花香薷和风毛菊; 过渡斑块中新迁入的先锋种主要起到过渡作用, 最终会被高寒草甸的优势种嵩草所代替, 因此, 称该类斑块为自然恢复嵩草斑块(图 2d₁)。此外, 在草地严重退化的区域, 将会铲除草皮, 人工种植禾草类草种, 因而形成人工修复禾草斑块(RGHC)(图 2d₂)。样地基本植被信息见表 1。

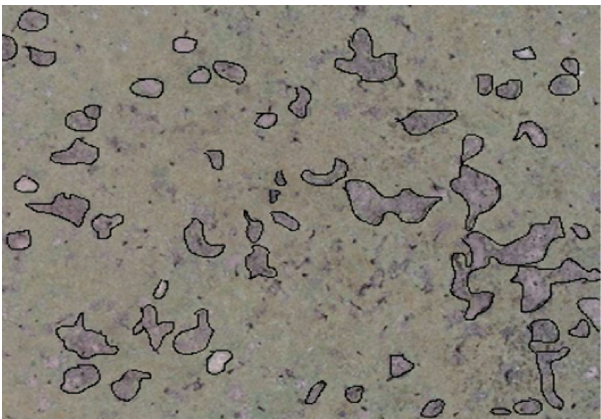


图 1 退化高寒草甸裸土斑块空间分布
(35 m×45 m 航拍图片)

Fig. 1 The spatial distribution of degraded bare patches in alpine meadows (35 m×45 m aerial photograph)

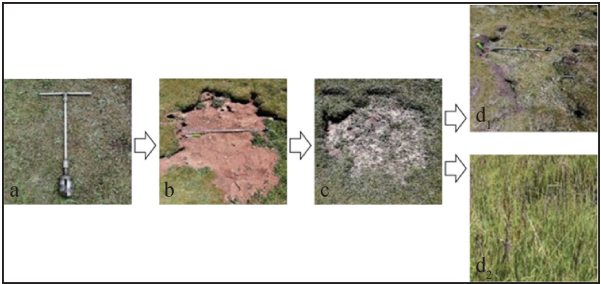


图 2 高寒草甸退化与恢复过程斑块演替序列

Fig. 2 Succession sequence of patches in the degradation and restoration process of alpine meadow

注: a, TRCD, 天然嵩草斑块; b, THLT, 退化裸土斑块; c, GDZC, 过渡杂草斑块; d₁, ZRSC, 自然恢复嵩草斑块; d₂, ZRHC, 人工修复禾草斑块

Note: a, TRCD, Natural Kobresia Patch; b, THLT, Degraded Bare Soil Patch; c, GDZC, Transitional Weed Patch; d₁, ZRSC, Naturally Restored Kobresia Patch; d₂, ZRHC, Artificially Restored Gramineae Patch

表 1 样地基本植被信息

Table 1 Basic vegetation information of plot

指标 Index	演替阶段 Successional stage				
	TRCD	THLT	GDZC	RGHC	ZRSC
地上生物量 AGB Aboveground biomass/(g·m ⁻²)	173.91±58.83 ^{ab}	—	199.18±271.76 ^{ab}	153.90±65.80 ^b	304.85±104.36 ^a
0—10 cm 地下生物量 RB Root biomass/(g·m ⁻²)	135.81±66.46 ^a	24.92±10.65 ^c	40.97±28.43 ^c	87.80±46.87 ^b	140.72±51.21 ^a
10—20 cm 地下生物量 RB Root biomass/(g·m ⁻²)	9334±8.71 ^a	12.19±8.03 ^c	17.89±8.97 ^{bc}	22.28±10.33 ^b	24.25±6.23 ^b
覆盖率 Coverage/%	97.20±1.90 ^a	—	43.20±5.70 ^c	89.20±9.00 ^b	97.10±1.30 ^a
主要物种 Major species	矮生嵩草、异针茅、垂穗披碱草	—	风毛菊、密花香薷	垂穗披碱草、异针茅	矮生嵩草、异针茅

注: 表中数据为平均值±标准差, 不同小写字母代表演替阶段间存在显著差异($P<0.05$)。AGB: 地上生物量; RB: 地下生物量; Coverage: 盖度; Major species: 主要物种。表中 TRCD 为天然高寒草甸、THLT 为退化裸土高寒草甸、GDZC 为过渡杂草高寒草甸、RGHC 为人工恢复禾草高寒草甸、ZRSC 为自然恢复嵩草高寒草甸, 下同

Note: The data in the table are mean±standard deviation, and the letters represent the results of multiple comparisons of soil samples under different land use types ($P<0.05$). AGB, above-ground biomass; RB: Underground biomass; 2) Coverage; Major species: Major species. In the table, TRCD is natural alpine meadow, THLT is degraded bare soil alpine meadow, GDZC is transitional weed alpine meadow, RGHC is artificially restored grass alpine meadow, ZRSC is naturally restored Kobresia alpine meadow, and the following is the same

1.3 样品采集

(1)地上生物量:在50×50 cm样方内记录植被特征后,将样方内所有植物按物种分类并齐地面剪下,装入信封后带回实验室。样品在65℃下烘干至恒重后称重,并记录样方中的所有植物种类和数量。

(2)地下生物量:地上植被收集完毕后,清除地面的残留物和杂物。使用内径为9 cm的根钻采集0~10 cm和10~20 cm土层内的根系样品。将采集的样品带回实验室,先采用干筛法去除大部分土壤,然后用清水漂洗以获取植物的地下根系。

(3)土壤样品:2023年9月进行土壤样品采集。每个演替阶段设置3个50×50 m的重复样地,共15个样地,且样地之间的最远距离不超过5 km。在每个样地内随机选取3个50×50 cm的斑块样方,共45个样方。使用直径为9 cm的土钻采集0~10 cm和10~20 cm的土样。去除杂物后,将土样风干,并过0.15 mm、0.25 mm和2 mm的筛网以测定土壤养分。

1.4 指标测定

根据《土壤农化分析》^[32]的方法,土壤pH值采用电位法测定(水土比为5:1);土壤颗粒组成使用马尔文激光粒度仪(Mastersizer3000, UK)进行测定。土壤有机碳(SOC)采用重铬酸钾加热法测定;全氮和全磷使用AA50流动分析仪进行测定。交换性钙和交换性镁含量通过乙酸铵浸提-原子吸收分光光度法测定;游离态铁铝氧化物采用DCB(连二亚硫酸钠-柠檬酸钠-重碳酸氢钠溶液)法提取。

根据Wright和Upadhyaya^[33]描述的方法进行GRSP的提取和测定。首先,称取0.5 g土壤样品和4 mL柠檬酸钠(20 mmol·L⁻¹, pH=7.0)溶液混合,放入高压灭菌锅(TOMY SX-500)中在121℃下灭菌30 min后,在高速离心机(Eppendorf 5810R)中以4000 r·min⁻¹离心5 min,然后收集上清液,用于测定易提取的球囊霉素土壤相关蛋白(E-GRSP)。另外称取0.5 g土壤样品和4 mL柠檬酸钠(50 mmol·L⁻¹, pH=8.0)混合,放入高压灭菌1 h后,使用高速离心机以4 000 r·min⁻¹离心5 min提取总球囊霉素土壤相关蛋白待测液(T-GRSP)。重复上述步骤,直到上清液不再显示典型的红棕色来获得总球囊霉素土壤相关蛋白。最后,上清液用考马斯亮蓝法显

色,以牛血清蛋白为标准溶液绘制标准曲线,计算E-GRSP和T-GRSP。

1.5 数据处理

初步的数据处理使用Microsoft Excel(Microsoft, Redmond, Washington, DC, USA)。采用SPSS 26软件(IBM SPSS, Chicago, IL, USA)进行Duncan检验的单因素方差分析,比较高寒草甸在退化与恢复过程中GRSP含量、有机碳、植被指标和土壤理化性质的差异($P<0.05$)。采用皮尔逊相关分析分析评价球囊霉素、有机碳与土壤理化性质的相关性,不同变量之间进行双尾显著性检验($P<0.05$)。使用Origin 2021软件(Origin Lab, Northampton, MA, USA)进行绘图,使用Canoco5软件(USA)进行冗余分析(RDA)。

2 结果与分析

2.1 土壤基本理化性质

表2为不同高寒草甸及不同土层下土壤的基本理化性质。在0~10 cm土层,天然草地到退化裸土阶段,土壤pH、C/P、交换性钙含量存在显著差异($P<0.05$),SOC含量显著降低了18.2 g·kg⁻¹($P<0.05$),而颗粒组成无显著变化。其中土壤pH值在退化裸土阶段最高,均值为7.92;自然嵩草阶段土壤pH值最低为7.14,显著低于退化裸土、过渡杂草和人工禾草阶段($P<0.05$)。天然草地阶段下土壤C/P最高,均值为144.11,与天然草地相比,退化裸土、过渡杂草、人工禾草、自然嵩草阶段土壤C/P显著降低,THLT阶段下土壤C/P最低,均值为85.62。退化裸土经人工修复后,土壤SOC、C/N、游离态铝显著升高,而土壤粘粒、交换性钙显著下降($P<0.05$)。退化裸土经自然恢复后,土壤粘粒显著上升,pH值显著下降($P<0.05$)。

10~20 cm土层,天然草地到退化裸土阶段,土壤C/P显著降低($P<0.05$),而颗粒组成和其他理化性质无明显变化。与0~10 cm深度土壤相似,退化裸土经自然恢复后,土壤粘粒显著上升,在自然嵩草阶段最高,且与THLT和GDZC阶段具有显著差异,显著提高了2.73%和2.79%。退化裸土经人工修复后,土壤C/N显著升高($P<0.05$),其他土壤理化性质无显著变化。

表 2 土壤基本理化性质
Table 2 Basic physical and chemical properties of soil

指标 Index	土层 Soil layer/cm	演替阶段 Successional stage				
		TRCD	THLT	GDZC	RGHC	ZRSC
酸碱度 pH	0~10	7.4±0.5 ^{bc}	7.9±0.4 ^a	7.9±0.5 ^{ab}	7.7±0.2 ^{ab}	7.1±0.6 ^c
粘粒 Clay/%		11.5±1.7 ^{ab}	11.4±2.4 ^{ab}	12.5±3.0 ^{ab}	10.2±1.2 ^c	13.7±2.7 ^a
粉粒 Silt/%		70.2±6.2 ^a	66.2±6.2 ^a	68.7±7.0 ^a	67.0±5.6 ^a	70.7±5.1 ^a
沙粒 Sand/%		18.3±7.6 ^a	22.4±7.7 ^a	18.7±9.4 ^a	22.8±6.5 ^a	15.6±5.4 ^a
有机碳 SOC Organic carbon/(g·kg ⁻¹)		56.4±13.5 ^a	38.2±12.3 ^b	45.8±11.5 ^{ab}	57.2±10.1 ^a	45.9±9.5 ^{ab}
全氮 TN Total nitrogen/(g·kg ⁻¹)		4.8±1.1 ^a	3.9±1.1 ^a	4.6±0.9 ^a	4.6±1.0 ^a	5.2±0.8 ^a
全磷 TP Total phosphorus/(g·kg ⁻¹)		0.5±0.1 ^a	0.4±0.1 ^a	0.5±0.1 ^a	0.5±0.0 ^a	0.5±0.1 ^a
碳氮比 C/N		11.8±1.8 ^{ab}	9.7±1.2 ^{bc}	9.7±1.3 ^{bc}	13.0±3.6 ^a	9.0±2.2 ^c
碳磷比 C/P		144.1±103.2 ^a	85.6±23.1 ^b	91.4±13.1 ^{ab}	109.2±21.8 ^{ab}	92.9±12.3 ^b
氮磷比 N/P		13.0±11.5 ^a	8.8±2.2 ^a	9.3±0.9 ^a	8.8±2.0 ^a	10.8±2.3 ^a
交换性镁 Mg Exchangeable magnesium/(g·kg ⁻¹)		0.1±0.1 ^a	0.1±0.1 ^a	0.2±0.2 ^a	0.1±0.1 ^a	0.2±0.1 ^a
交换性钙 Ca Exchangeable calcium/(g·kg ⁻¹)		4.0±1.1 ^b	5.6±1.8 ^a	6.4±1.3 ^a	4.1±0.8 ^b	5.1±2.1 ^{ab}
游离态铁 Fe Free iron/(g·kg ⁻¹)		5.0±0.4 ^a	4.7±0.4 ^{ab}	4.6±0.4 ^b	4.9±0.3 ^{ab}	4.9±0.3 ^{ab}
游离态铝 Al Free aluminum/(g·kg ⁻¹)		0.5±0.1 ^{ab}	0.5±0.1 ^b	0.5±0.1 ^{ab}	0.6±0.1 ^a	0.6±0.1 ^{ab}
酸碱度 pH	10~20	7.7±0.5 ^a	8.0±0.5 ^a	7.9±0.6 ^a	8.1±0.3 ^a	7.5±0.7 ^a
粘粒 Clay/%		11.8±2.0 ^{ab}	10.7±1.4 ^b	10.6±1.9 ^b	10.9±0.7 ^{ab}	13.4±3.8 ^a
粉粒 Silt/%		67.9±9.3 ^a	66.0±5.5 ^a	64.8±10.4 ^a	70.4±3.1 ^a	71.0±6.7 ^a
沙粒 Sand/%		20.3±11.2 ^a	23.3±6.1 ^a	24.1±10.1 ^a	18.7±3.5 ^a	15.6±8.9 ^a
有机碳 SOC Organic carbon/(g·kg ⁻¹)		42.0±17.0 ^a	36.8±13.3 ^{ab}	31.3±11.4 ^{ab}	42.3±10.0 ^a	26.6±9.5 ^b
全氮 TN Total nitrogen/(g·kg ⁻¹)		3.2±1.4 ^a	2.9±0.6 ^a	3.1±1.1 ^a	2.9±1.0 ^a	3.8±1.0 ^a
全磷 TP Total phosphorus/(g·kg ⁻¹)		0.5±0.1 ^a	0.5±0.2 ^a	0.4±0.1 ^a	0.4±0.1 ^a	0.4±0.1 ^a
碳氮比 C/N		14.0±5.5 ^{ab}	12.5±3.0 ^{bc}	10.0±1.3 ^{bc}	15.6±4.7 ^a	7.6±3.9 ^c
碳磷比 C/P		89.8±26.1 ^a	86.9±32.5 ^b	75.5±20.4 ^{ab}	98.7±22.4 ^{ab}	67.4±16.1 ^b
氮磷比 N/P		6.7±1.7 ^a	6.9±1.9 ^a	7.6±1.9 ^a	6.8±2.1 ^a	10.0±2.8 ^a
交换性镁 Mg exchangeable magnesium/(g·kg ⁻¹)		0.1±0.0 ^a	0.1±0.0 ^a	0.1±0.1 ^a	0.1±0.1 ^a	0.1±0.1 ^a
交换性钙 Ca exchangeable calcium/(g·kg ⁻¹)		4.7±2.3 ^a	5.2±2.0 ^a	6.6±2.8 ^a	4.0±1.3 ^a	5.1±3.1 ^a
游离态铁 Fe free iron/(g·kg ⁻¹)		5.2±0.8 ^a	4.9±0.43 ^a	4.7±0.4 ^a	5.0±0.4 ^a	4.9±0.6 ^a
游离态铝 Al free aluminum/(g·kg ⁻¹)		0.5±0.1 ^a	0.5±0.1 ^a	0.5±0.1 ^a	0.5±0.1 ^a	0.5±0.1 ^a

注:表中数据为平均值±标准差,不同小写字母代表演替阶段间存在显著差异($P<0.05$)。表中 TRCD 为天然高寒草甸、THLT 为退化裸土高寒草甸、GDZC 为过渡杂草高寒草甸、RGHC 为人工恢复禾草高寒草甸、ZRSC 为自然恢复嵩草高寒草甸,下同

Note: The data in the table are mean±standard deviation, and the letters represent the results of multiple comparisons of soil samples under different land use types ($P<0.05$). In the table, TRCD is natural alpine meadow, THLT is degraded bare soil alpine meadow, GDZC is transitional weed alpine meadow, RGHC is artificially restored grass alpine meadow, ZRSC is naturally restored Kobresia alpine meadow, and the following is the same

2.2 土壤球囊霉素相关蛋白

在 0~10 cm 土层,天然高寒草甸退化到裸土阶段,T-GRSP 显著降低了 $0.8\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ($P<0.05$),土壤 GRSP 占 SOC 比例(E-GRSP/SOC 和 T-GRSP/SOC)则完全相反,显著增加了 0.6% 和 2.7% ($P<0.05$),而 E-GRSP 含量无显著变化。退化裸土经人工建植恢复后,E-GRSP 与 T-GRSP 均显著升高 ($P<0.05$)。退化裸土经自然恢复后,E-GRSP 与 T-GRSP 含量无显著性差异。与自然恢复相比,人工恢复无显著差异。天然高寒草甸与恢复阶段下高寒草甸(RGHC 和 ZRHC)相比并无显著差异。

在 10~20 cm 土层,天然高寒草甸退化到裸土阶段,土壤 SOC、TGRSP/SOC 无显著差异;E-GRSP、T-GRSP、E-GRSP/SOC、E-GRSP/T-

GRSP 均无显著变化。退化裸土经过人工建植恢复后,土壤 SOC、E-GRSP、T-GRSP、E-GRSP/SOC、T-GRSP/SOC、E-GRSP/T-GRSP 均无显著变化。退化裸土经自然恢复后,土壤 SOC、E-GRSP、T-GRSP、E-GRSP/SOC、E-GRSP/T-GRSP 均无显著变化;而 T-GRSP/SOC 显著升高 ($P<0.05$);与自然恢复比,人工恢复草甸土壤 SOC 显著增加了 $15.7\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ($P<0.05$),GRSP/SOC 则与其相反,显著降低了 3.9%。E-GRSP、T-GRSP、E-GRSP/SOC、E-GRSP/T-GRSP 均无显著变化。土壤 GRSP 占 SOC 比例变化范围为 10.34%~14.84%,土壤 GRSP 占 SOC 比例最高为自然嵩草(ZRSC),从天然草地(TRCD)恢复到自然嵩草(ZRSC)显著增加了 4.5%。

表 3 土壤球囊霉素相关蛋白
Table 3 Soil sphingomyelin-related proteins

指标 Index	土层 Soil layer/cm	演替阶段 Successional stage				
		TRCD	THLT	GDZC	RGHC	ZRSC
易提取球囊霉素 E-GRSP Easily extractable glomalin/ (mg·g ⁻¹)	0~10	1.0±0.2 ^{ab}	0.9±0.1 ^b	1.0±0.2 ^{ab}	1.1±0.2 ^a	1.0±0.1 ^{ab}
总球囊霉素 T-GRSP Total glomalin/ (mg·g ⁻¹)		5.2±0.5 ^a	4.4±0.7 ^b	5.2±0.7 ^{ab}	5.4±0.4 ^a	4.9±0.4 ^{ab}
E-GRSP/SOC/%		1.9±0.3 ^b	2.5±0.5 ^a	2.1±0.2 ^{ab}	2.0±0.2 ^b	2.2±0.4 ^{ab}
T-GRSP/SOC/%		9.5±1.5 ^c	12.2±2.3 ^a	11.7±1.6 ^{ab}	9.7±1.7 ^{bc}	11.0±2.4 ^{abc}
E-GRSP/T-GRSP/%		19.9±1.2 ^a	20.2±1.6 ^a	18.6±2.8 ^a	20.5±2.1 ^a	20.2±1.0 ^a
易提取球囊霉素 E-GRSP Easily extractable glomalin/ (mg·g ⁻¹)	10~20	0.8±0.2 ^a	0.8±0.2 ^a	0.8±0.2 ^a	0.9±0.2 ^a	0.7±0.2 ^a
总球囊霉素 T-GRSP Total glomalin/ (mg·g ⁻¹)		4.1±1.0 ^a	3.7±0.7 ^a	3.9±0.8 ^a	4.5±0.7 ^a	3.7±0.9 ^a
E-GRSP/SOC/%		2.1±0.5 ^a	2.2±0.6 ^a	2.8±1.3 ^a	2.2±0.6 ^a	3.1±2.0 ^a
T-GRSP/SOC/%		10.3±2.4 ^c	10.8±2.9 ^{bc}	13.6±3.2 ^{ab}	10.9±1.7 ^{bc}	14.8±3.3 ^a
E-GRSP/T-GRSP/%		20.3±2.3 ^a	20.7±4.5 ^a	20.3±4.9 ^a	19.7±4.1 ^a	20.1±7.3 ^a

注:表中数据为平均值±标准差,不同小写字母代表演替阶段间存在显著差异($P<0.05$)。E-GRSP:土壤中易提取球囊霉素;T-GRSP:土壤中总球囊霉素。表中TRCD为天然高寒草甸、THLT为退化裸土高寒草甸、GDZC为过渡杂草高寒草甸、RGHC为人工恢复不草高寒草甸、ZRSC为自然恢复嵩草高寒草甸,下同

Note: The data in the table are mean±standard deviation, and different lowercase letters indicate significant differences between successive stages ($P<0.05$). SOC: organic carbon; E-GRSP: easily extractable glomalin-related soil protein; T-GRSP: total glomalin-related soil protein. In the table, TRCD is natural alpine meadow, THLT is degraded bare soil alpine meadow, GDZC is transitional weed alpine meadow, RGHC is artificially restored grass alpine meadow, ZRSC is naturally restored Kobresia alpine meadow, and the following is the same

2.3 土壤 GRSP与土壤因子相关性分析

由图 3 相关性分析表明,在 0~10 cm 土层,总球囊霉素、易提取球囊霉素与土壤有机碳、全氮、全磷、C/P、交换性镁、游离态铝极显著正相关($P<0.01$),总球囊霉素与 C/N、地下生物量显著正相关($P<0.05$)。总球囊霉素与 pH 呈极显著负相关($P<0.01$),易提取球囊霉素与粘粒、pH 呈极显著负相关($P<0.01$),与交换性钙呈显著负相关($P<0.05$)。

在 10~20 cm 土层,总球囊霉素、易提取球囊霉素与土壤有机碳、全氮、C/P 呈极显著正相关($P<0.01$),游离态铝、总球囊霉素呈极显著正相关($P<0.01$)。总球囊霉素、易提取球囊霉素与全磷呈显著正相关($P<0.05$),而游离态铁、地下生物量与总球囊霉素呈显著正相关($P<0.05$)。pH、交换性钙与总球囊霉素呈极显著负相关($P<0.01$),易提取球囊霉素与交换性钙呈显著正相关($P<0.05$)。

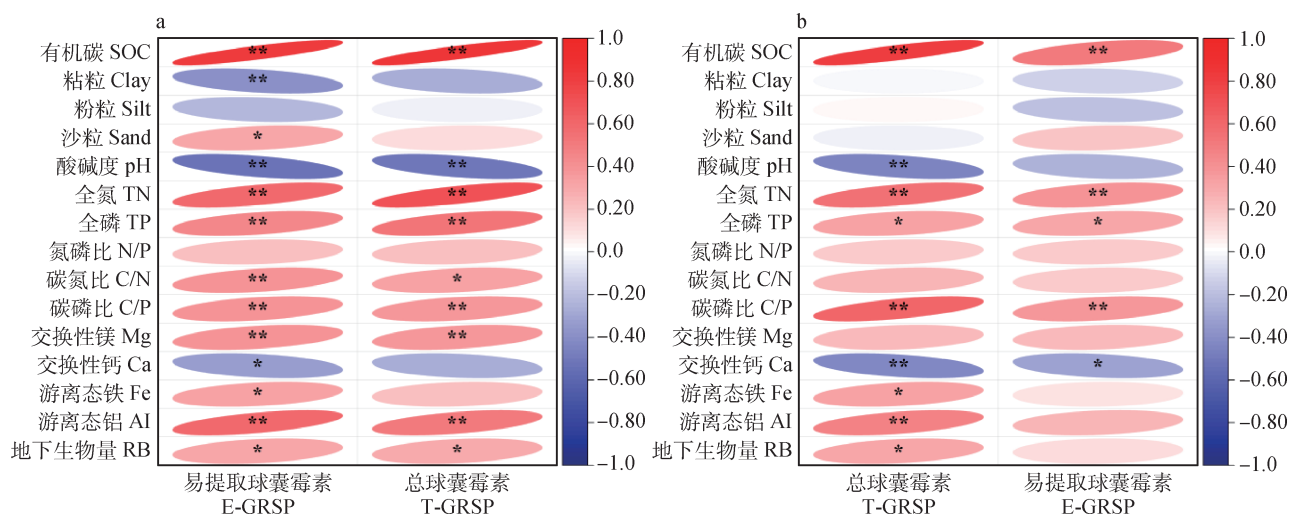


图 3 高寒草甸土壤 GRSP与有机碳和土壤理化性质之间的相关性

Fig. 3 Correlation between soil GRSP, organic carbon and soil physicochemical properties in alpine meadow

注:图中*表示 $P<0.05$,**表示 $P<0.01$ 。a图表示 0~10 cm 土层,环境因子与 T-GRSP、EE-GRSP 的相关性热图;b图表示 10~20 cm 土层,环境因子与 T-GRSP、EE-GRSP 的相关性热图

Note: * in the figure means $P<0.05$, ** means $P<0.01$. Figure a shows the heat map of correlation between environmental factors and T-GRSP and EE-GRSP in 0-10 cm soil layer. Figure b shows the heat map of correlation between environmental factors and T-GRSP and EE-GRSP in the 10-20 cm soil layer

2.4 土壤 GRSP 与土壤因子的冗余分析

在 0~10 cm 土层,以 EE-GRSP、T-GRSP 为响应变量,以土壤理化性质为解释变量,对两组数据进行 RDA 处理。RDA1 和 RDA2 解释率分别为 81.33%、3.34%,累计解释率为 84.67%(图 4a)。SOC 对 GRSP 组成变异的解释度为 71.3%($P<0.01$,表 4),游离态铝、TN、沙粒对 GRSP 组成变异的解释度分别为 2.6%、2.4% 和 2.1% ($P<0.05$,表 4),是影响高寒草甸退化与恢复过程 0~10 cm 土层 GRSP 含量变化的主要环境因子。以 EE-GRSP/SOC、T-GRSP/SOC 为响应变量,以土壤理化性质为解释变量,对两组数据进行 RDA 处理。

RDA1 和 RDA2 解释率分别为 83.92%、3.33%,累计解释率为 87.25%(图 4c)。SOC 对 GRSP/SOC 的解释度为 72.5% ($P<0.01$,表 5),游离态铝对 GRSP/SOC 的解释度分别为 2.5% ($P<0.05$,表 4),是影响高寒草甸退化与恢复过程 0~10 cm 土层 GRSP/SOC 变化的主要环境因子。

在 10~20 cm 土层,以 E-GRSP、T-GRSP 为响应变量,以土壤理化性质为解释变量,对两组数据进行 RDA 处理。RDA1 和 RDA2 解释率分别为 58.04%、7.34%,累计解释率为 65.38%(图 4b)。SOC 对 GRSP 组成变异的解释度为 44.8% ($P<0.01$,表 4),粉粒对 GRSP 组成变异的解释度为

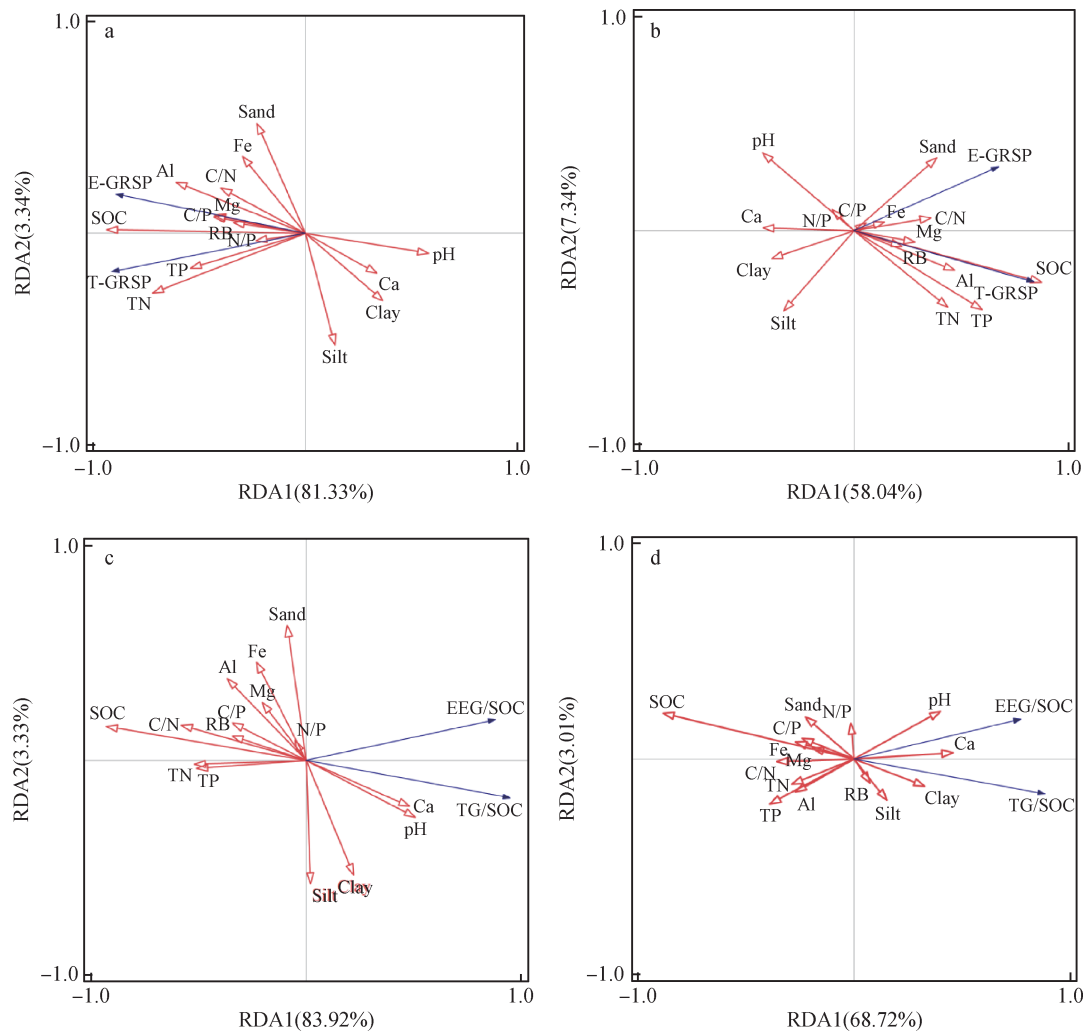


图4 GRSP与环境因子的冗余分析

Fig. 4 Redundancy analysis of GRSP and environmental factors

注:空心箭头指向解释变量;实线箭头指向响应变量;a图表示 0~10 cm 土层 T-GRSP、EE-GRSP 与环境因子的冗余分析;b图表示 10~20 cm 土层 T-GRSP、EE-GRSP 与环境因子的冗余分析;c图表示 0~10 cm 土层 T-GRSP/SOC、EE-GRSP/SOC 与环境因子的冗余分析;d图表示 10~20 cm 土层 T-GRSP/SOC、EE-GRSP/SOC 与环境因子的冗余分析

Note: The hollow arrow points to the explanatory variable; The solid arrow points to the response variable; Fig. a shows the redundancy analysis of T-GRSP, EE-GRSP and environmental factors in 0-10 cm soil layer. Fig. b shows the redundancy analysis of T-GRSP, EE-GRSP and environmental factors in 10-20 cm soil layer. Fig. c shows the redundancy analysis of T-GRSP/SOC, EE-GRSP/SOC and environmental factors in 0-10 cm soil layer. Fig. d shows the redundancy analysis of T-GRSP/SOC, EE-GRSP/SOC and environmental factors in 10-20 cm soil layer

4.8% ($P < 0.05$, 表 4), SOC、粉粒是影响高寒草甸退化与恢复过程中 10~20 cm 土层 GRSP 含量变化的主要环境因子。以 EE-GRSP/SOC、T-GRSP/SOC 为响应变量,以土壤理化性质为解释变量,对两组数据进行 RDA 处理。RDA1 和 RDA2 解释率

分别为 68.72%、3.01%, 累计解释率为 71.73% (图 4d)。SOC 对 GRSP 组成变异的解释度为 53.8% ($P < 0.01$, 表 5), 是影响高寒草甸退化与恢复过程 10~20 cm 土层 GRSP/SOC 含量变化的主要环境因子。

表 4 环境因子对 GRSP 含量的解释率

Table. 4 Interpretation rate of GRSP content by environmental factors

土层 Soil layer/cm	指标 Index	解释率 Explains/%	贡献率 Contribution/%	伪-F 值 pseudo-F	P 值
0~10	SOC	71.3	84.2	117	0.002
	游离态铝 AI	2.6	3.1	4.5	0.018
	沙粒 Silt	2.1	2.5	3.9	0.028
	TN	2.4	2.8	4.9	0.016
10~20	SOC	21.7	46.4	13	0.002
	粉粒	8.4	18	5.5	0.014

表 5 环境因子对 GRSP/SOC 含量的解释率

Table. 5 Interpretation rate of GRSP/SOC content by environmental factors

土层 Soil layer/cm	指标 Index	解释率 Explains/%	贡献率 Contribution/%	伪-F 值 pseudo-F	P 值
0~10	SOC	72.5	83.1	124	0.002
	游离态铝 AI	2.5	2.9	4.8	0.02
10~20	SOC	53.8	75.1	54.8	0.002

3 讨论

3.1 土壤有机碳与球囊霉素变化特征

本研究表明,随着高寒草甸的退化与恢复,从退化裸土到人工禾草阶段,0~10 cm 土层的有机碳含量显著升高 ($P < 0.05$, 表 3)。这一结果与李亚娟等^[34]的研究一致,证明了人工草地建植能够提高有机质含量,增强草地的固碳能力。这可能是由于人工草地的根系生物量较大(表 1),根系通过其组织死亡脱落及有机质的分泌等增加土壤有机碳含量^[35]。此外, Singh 等^[36]研究表明,全球不同地区的 GRSP 含量存在显著差异,沙漠地区的 GRSP 含量最低 ($0.003 \sim 0.13 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$),热带雨林的 GRSP 含量最高 ($2.6 \sim 13.5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$),而农业土壤和温带草地土壤的 GRSP 含量范围分别为 $0.32 \sim 0.71 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $0.23 \sim 2.5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。在本研究中,高寒草甸不同退化与恢复阶段的 E-GRSP 和 T-GRSP 含量范围分别为 $0.89 \sim 1.11 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $0.41 \sim 5.42 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (表 3)。GRSP 的含量范围与杨梅等^[37]在青藏高原草地生态系统中的结果基本一致 (E-GRSP: $1.63 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, T-GRSP: $4.28 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)。天然高寒草甸退化为裸土后,经人工建植或自然恢复,各土层 T-GRSP 含量均呈现先降低后升高的趋势,并且 0~10 cm 土层存在显著差异 (表 3, $P < 0.05$)。Liu

等^[38]研究发现,撂荒农田向草地的恢复进程中, T-GRSP 含量随植被恢复年限的延长呈递增趋势。这一现象表明,草地退化与恢复显著影响了 GRSP 的含量。在人工禾草阶段, E-GRSP 和 T-GRSP 的含量最高,而在退化裸土阶段含量最低(表 3)。人工禾草阶段土壤中 E-GRSP 和 T-GRSP 含量显著增加可能与施肥有关^[39]。施肥可以增加根系生物量,而 AMF 能够与大多数植物根系形成互惠共生体,从而增加 GRSP 的含量^[39]。本研究中, EE-GRSP/T-GRSP 在高寒草甸退化与恢复过程中的差异不显著,说明在此过程中根际土壤 AMF 分泌 GRSP 的能力无显著差异,这一结果与贺兰山不同植被类型间(草地、灌丛、草灌)的研究一致^[19]。

土壤中 GRSP 的积累与多种土壤因子密切相关,如氮、磷、C/N 和 pH 等。我们的研究结果与此一致。冗余分析结果表明,土壤 TN 对 0~10 cm 和 10~20 cm 土层中 GRSP 含量的解释度最高(表 4),这表明草地退化与恢复过程中, GRSP 的积累主要受土壤 TN 含量的限制。TN 含量的增加能够促进植物生长,从而增加植物对土壤的碳输入(如凋落物和根系),为微生物的生长和繁殖提供充足的底物;同时, TN 含量的增加还显著提高了 AMF 的侵染率^[40],进而增强 GRSP 的分泌,这与我们研究的结果相符(图 2)。此外,本研究发现土壤 TP 与 GRSP 含量呈

显著正相关($P < 0.01$, 图3), 这一发现与前人研究结论高度契合: 土壤 TP 是调控 AMF 丰度与多样性的关键因子^[41], 并能通过影响 AMF 的生长发育, 最终显著调控 GRSP 的含量^[19,41]。此外, Qiao 等^[18]在农田撂荒恢复(耕地→撂荒地→灌木地→乔木地)研究中发现, C/N 比值与 GRSP 含量呈正相关关系。这一结果与本文研究中 C/N 比值、SOC、TN 与 GRSP 含量呈正相关的结果一致($P < 0.01$, 图3)。

由图2可知, pH 值与 T-GRSP 和 E-GRSP 呈极显著负相关($P < 0.01$), 而游离态铝与 T-GRSP 和 E-GRSP 呈极显著正相关($P < 0.01$)。已有研究表明, E-GRSP/SOC、T-GRSP/SOC、SOC 和土壤 pH 呈负相关^[19]。在我国松嫩草地的样带调查中, 也发现 E-GRSP 和 T-GRSP 含量与土壤 pH 呈显著负相关^[42]。Ma 等^[43]的研究进一步证明, 易提取球囊霉素(E-GRSP)和总球囊霉素(T-GRSP)随 pH 值升高而显著降低, 这一结果与本文研究一致(图2)。上述结果可能的原因如下: 一方面, 土壤酸化会诱导铁(Fe)、铝(Al)氧化物增加(表2), 从而降低 GRSP 的分解速率, 有利于 GRSP 在土壤中的积累^[44]; 另一方面, 考虑到本研究中的土壤均偏碱(表2), 一般来说, 中性至微酸性土壤更有利于 AMF 的发育, 而 pH 值过高或过低均不利于 AMF 的生长发育, 进而导致 GRSP 含量下降^[19]。

GRSP 的含量还受土壤深度的影响, 先前的研究表明, 与深层土壤相比, 表层土壤的 GRSP 含量显著较高^[18]。E-GRSP 和 T-GRSP 在表层土壤中的积累越多, 更有利于表层土壤中 SOC 的储存。其原因可能是 AMF 在地表植被中的定殖, 导致了菌根群落在土壤表层的富集。此外, 表层土壤通常含有大量的枯枝落叶和正在分解的根系, 导致表层中有有机物的大量积累。

3.2 球囊霉素相关蛋白对土壤有机碳的贡献

GRSP 是土壤有机质(SOM)中的一种重要化合物, 对碳封存具有显著贡献^[16]。相关研究表明, 土壤 T-GRSP 在不同土地利用下的含量可达 $0.8 \sim 4.0 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 占 SOC 库的 $1.6\% \sim 3.7\%$ ^[17]。He 等^[45]研究了内蒙古和河北农牧区沙棘根际 GRSP 的空间分布及其与土壤因子的关系, 发现 GRSP 占 SOC 的比例为 $15.0\% \sim 27.9\%$ 。本研究中, T-GRSP 对 SOC 的贡献率为 $9.45\% \sim 12.17\%$ (表3), 且 E-GRSP 和 T-GRSP 与有机碳呈极显著正相关

关系($P < 0.01$, 图2)。该关系是由于球囊霉素本身就是有机碳的重要组成部分, 其含量与有机碳的变化密切相关^[16]。

我们的研究结果还发现, T-GRSP 和 EE-GRSP 与 $0 \sim 10 \text{ cm}$ 和 $10 \sim 20 \text{ cm}$ 土层的 SOC 含量均呈极显著正相关($P < 0.01$, 图3), 这与 Qiao 等^[18]的研究结果一致, 进一步证明了演替通过增加 GRSP 含量来促进 SOC 的积累。SOC 与 GRSP 之间的高度显著相关性再次证实了 GRSP 是有机复合物的的重要组成部分^[46]。GRSP 与有机碳库之间的关系在其他生态系统中也有广泛的研究记录^[12-29]。例如, 在盐碱地的不同管理方式下, 热带多年生草本植物促进 GRSP 产生可提升盐渍土碳储量^[15]。然而, Lovelock 等^[47]的研究发现, 热带雨林区 GRSP 高的土壤 SOC 反而较低, 因研究区高温多雨、阳离子交换能力强且 N 素低。

此外, 本研究发现, 从天然草地阶段到退化裸土阶段再到人工禾草阶段, 球囊霉素含量的变化趋势为先降低再升高, 而球囊霉素对有机碳的贡献率则呈现相反的趋势(表3)。尽管人工建植显著促进了有机碳和 T-GRSP 的积累, 但同时却大大降低了 T-GRSP 对有机碳的贡献($P < 0.05$, 表3)。这可能是因为人工草地中, 植物来源的有机碳在土壤有机碳中的比例明显高于微生物来源的有机碳。此外, 冗余分析结果显示, TN 对 $0 \sim 10 \text{ cm}$ 土层 GRSP/SOC 比值的解释度最高(表5), 且各土层 GRSP/SOC 与 TN 均呈极显著负相关($P < 0.01$, 图4c、d)。这表明, 土壤中的 TN 是解释 GRSP 对 SOC 贡献率的关键因子。这可能是因为土壤养分的增加提高了地上生物量和根系含量, 从而增加了植物来源的碳。

4 结论

基于对高寒草甸退化与恢复过程土壤 GRSP 的研究, 本研究结果显示天然草地退化为裸土斑块, 导致土壤 SOC、E-GRSP、T-GRSP 含量显著下降。而退化裸土斑块经人工修复或自然恢复有利于土壤 SOC、T-GRSP 和 E-GRSP 的产生与积累, 且 T-GRSP 在人工禾草阶段达到最高, 人工修复方式优于自然恢复方式。退化裸土斑块经恢复后增加了 GRSP 和 SOC 含量, 但降低了 GRSP 对 SOC 积累的贡献。表层土壤 T-GRSP 和 EE-GRSP 含量变化主要受 SOC 和氮相关指标的正向影响。然而, 研究主要基于短期观测, 缺乏长期演替数据, 同时对不同植

被类型和微生物群落的作用机制探讨较少,未来可结合分子生物学手段深入分析GRSP的形成与分解过程,以更全面地评估高寒草甸的固碳潜力。因此,高寒草甸退化与恢复过程显著影响了GRSP含量,草地恢复可以通过增加GRSP的累积,促进SOC的固存。

参考文献

- [1] 包志鹏,林栋,刘雪鹏,等. 放牧强度对高寒草甸土壤有机碳及其组分的影响[J]. 草地学报, 2026, 34(1): 172-181
BAO Z P, LIN D, LIU X P, et al. Effects of grazing intensity on soil organic carbon and its components in alpine meadow [J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(1): 172-181
- [2] 马志良,赵文强. 植物群落向土壤有机碳输入及其对气候变暖的响应研究进展[J]. 生态学杂志, 2020, 39(1): 270-281
MA Z L, ZHAO W Q. Research Progress on Plant Community Input to Soil Organic Carbon and Its Response to Climate Warming[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(1): 270-281
- [3] 米雨晴,许宏斌,张雷,等. 围封对内蒙古荒漠草原植被生态位及种间联结性的影响[J]. 草地学报, 2026, 34(03): 1007-1016
MI Y Q, XU H B, ZHANG L, et al. Effects of enclosure on vegetation niche and interspecific association in desert steppe of Inner Mongolia[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(3): 1007-1016
- [4] SONG J, WAN S, PENG S S, et al. The carbon sequestration potential of China's grasslands. Ecosphere, 2018, 9(10): e02452
- [5] LIU Y S, FAN J W, SHI Z J, et al. Relationships between plateau pika (*Ochotona curzoniae*) densities and biomass and biodiversity indices of alpine meadow steppe on the Qinghai-Tibet Plateau China[J]. Ecological Engineering, 2017, 102: 509-518
- [6] 宋学澳,李世雄,赵文,等. 不同修复方式对退化高寒草地植被及土壤真菌群落特征的影响[J]. 草地学报, 2025, 33(12): 3958-3968
SONG X A, LI S X, ZHAO W, et al. Effects of different restoration methods on vegetation and soil fungal community characteristics in degraded alpine grassland [J]. Acta Agrestia Sinica, 2025, 33(12): 3958-3968
- [7] BARBOSA M V, DE FÁTIMA PEDROSO D, CURI N, et al. Do different arbuscular mycorrhizal fungi affect the formation and stability of soil aggregates?[J]. Ciência e Agrotecnologia, 2019, 43: e003519
- [8] SINGH A K, ZHU X A, CHEN C F, et al. The role of glomalin in mitigation of multiple soil degradation problems[J]. Critical Reviews in Environmental Science and Technology, 2022, 52(9): 1604-1638
- [9] RILLIG M C, WRIGHT S F, NICHOLS K A, et al. Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils[J]. Plant and Soil, 2001, 233(2): 167-177
- [10] GISPERT M, PARDINI G, EMRAN M, et al. Seasonal evolution of soil organic matter, glomalin and enzymes and potential for C storage after land abandonment and renaturalization processes in soils of NE Spain[J]. Catena, 2018, 162: 402-413
- [11] KUMAR S, SINGH A K, GHOSH P. Distribution of soil organic carbon and glomalin related soil protein in reclaimed coal mine-land chronosequence under tropical condition [J]. Science of the Total Environment, 2018, 625: 1341-1350
- [12] WANG W J, ZHONG Z L, WANG Q, et al. Glomalin contributed more to carbon, nutrients in deeper soils, and differently associated with climates and soil properties in vertical profiles [J]. Scientific Reports, 2017, 7: 13003
- [13] SINGH A K, RAI A, PANDEY V, et al. Contribution of glomalin to dissolve organic carbon under different land uses and seasonality in dry tropics[J]. Journal of Environmental Management, 2017, 192: 142-149
- [14] WANG X L, CAO Q J, YANG W Y, et al. Spatial changes in glomalin-related soil protein and their correlation with soil properties in the black soil region of Northeast China [J]. Agronomy, 2022, 12(9): 2165
- [15] BANEGAS N, DOS SANTOS D A, GUERRERO MOLINA F, et al. Glomalin contribution to soil organic carbon under different pasture managements in a saline soil environment [J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2022, 68(3): 340-354
- [16] XU M, LI X L, CAI X B, et al. Land use alters arbuscular mycorrhizal fungal communities and their potential role in carbon sequestration on the Tibetan Plateau [J]. Scientific Reports, 2017, 7: 3067
- [17] LIU G C, DUAN X L, YANG Y, et al. Changes in soil aggregates and glomalin-related soil protein stability during the successional process of boreal forests [J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2024, 24(1): 1335-1348
- [18] QIAO L L, LI Y Z, SONG Y H, et al. Effects of vegetation restoration on the distribution of nutrients, glomalin-related soil protein, and enzyme activity in soil aggregates on the Loess Plateau, China [J]. Forests, 2019, 10(9): 796
- [19] HOU H, YAN P X, XIE Q M, et al. Distribution characteristics and influence factors of rhizosphere glomalin-related soil protein in three vegetation types of Helan Mountain, China [J]. Forests, 2022, 13(12): 2092
- [20] MA X D, LI J P, DING F C, et al. Changes of arbuscular mycorrhizal fungal community and glomalin in the rhizosphere along the distribution gradient of zonal *Stipa* populations across the arid and semi-arid steppe [J]. Microbiology Spectrum, 2022, 10(5): e01489-22
- [21] WANG Q, WANG W J, ZHONG Z L, et al. Variation in glomalin in soil profiles and its association with climatic conditions, shelterbelt characteristics, and soil properties in poplar shelterbelts of Northeast China [J]. Journal of Forestry Research, 2020, 31(1): 279-290
- [22] CISSÉ G, ESSI M, KEDI B, et al. Accumulation and vertical distribution of glomalin-related soil protein in French temperate forest soils as a function of tree type, climate and soil properties [J]. Catena, 2023, 220: 106635
- [23] ZHANG J, TANG X L, HE X H, et al. Glomalin-related soil protein responses to elevated CO₂ and nitrogen addition in a subtropical forest: potential consequences for soil carbon accumulation [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 83: 142-149
- [24] LI T T, YUAN Y, MOU Z J, et al. Faster accumulation and greater contribution of glomalin to the soil organic carbon pool

- than amino sugars do under tropical coastal forest restoration[J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(2): 533-546
- [25] GU R, XIAO K C, ZHU Z H, et al. Afforestation enhances glomalin-related soil protein content but decreases its contribution to soil organic carbon in a subtropical karst area[J]. *Journal of Environmental Management*, 2024, 356: 120754
- [26] WANG Q, LU H L, CHEN J Y, et al. Spatial distribution of glomalin-related soil protein and its relationship with sediment carbon sequestration across a mangrove forest[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 613/614: 548-556
- [27] PEI L X, YE S Y, YUAN H M, et al. Glomalin-related soil protein distributions in the wetlands of the Liaohe Delta, North-east China: Implications for carbon sequestration and mineral weathering of coastal wetlands[J]. *Limnology and Oceanography*, 2020, 65(5): 979-991
- [28] ZHANG Y J, HE X L, ZHAO L L, et al. Dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin under *Psammochloa villosa* along a typical dune in desert, North China[J]. *Symbiosis*, 2017, 73(3): 145-153
- [29] HE X L, LI Y P, ZHAO L L. Dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in the rhizosphere of *Artemisia ordosica* Krasch. in Mu Us sandland, China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(8): 1313-1319
- [30] 陈海莲, 马超, 颜亮东. 1981—2022年青海省河南县气候变化及其对天然草地草量的影响分析[J]. *青海草业*, 2023, 32(3): 71-75
- CHEN H L, MA C, YAN L D. Analysis of Climate Change characteristics and Its Impact on Natural Grassland Forage Yield in Henan County, Qinghai Province (1981-2022)[J]. *Qinghai Prataculture*, 2023, 32(3): 71-75
- [31] 李国荣, 李希来, 李进芳, 等. 黄河源高寒草甸高原鼠兔土丘的土壤风力侵蚀规律[J]. *水土保持学报*, 2019, 33(2): 110-114, 168
- LI G R, LI X L, LI J F, et al. Soil Wind Erosion Patterns of Plateau Pika Mounds in Alpine Meadows at the Source of the Yellow River[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2019, 33(2): 110-114, 168
- [32] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 15-20
- BAO S D. *Soil and Agricultural Chemical Analysis*[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 15-20
- [33] WRIGHT S F, UPADHYAYA A. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Plant and Soil*, 1998, 198(1): 97-107
- [34] 李亚娟, 孙灿灿, 曹广民, 等. 三江源区不同利用方式草地生物量及土壤养分特征[J]. *草原与草坪*, 2016, 36(4): 48-53
- LI Y J, SUN C C, CAO G G, et al. Characteristics of Biomass and Soil Nutrients in Grasslands under Different Utilization Patterns in the Three-River Headwaters Region[J]. *Grassland and Turf*, 2016, 36(4): 48-53
- [35] 闫玉春, 唐海萍. 围封下内蒙古典型草原区退化草原群落的恢复及其对碳截存的贡献. *自然科学进展*, 2008, 18(5): 546-551
- YAN Y C, TANG H P. Restoration of Degraded Grassland Communities and Its Contribution to Carbon Sequestration under Enclosure in a Typical Steppe Region of Inner Mongolia [J]. *Progress in Natural Science*, 2008, 18(5): 546-551
- [36] SINGH P K, SINGH M, TRIPATHI B N. Glomalin: an arbuscular mycorrhizal fungal soil protein [J]. *Protoplasma*, 2013, 250(3): 663-669
- [37] 杨梅, 石兆勇, 卢世川, 等. 增温对青藏高原草地生态系统土壤球囊霉素含量的影响[J]. *生态环境学报*, 2020, 29(4): 650-656
- YANG M, SHI Z Y, LU S C H, et al. Effects of Warming on Soil Glomalin Content in Grassland Ecosystems of the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2020, 29(4): 650-656
- [38] QIAO L L, LI Y Z, SONG Y H, et al. Effects of vegetation restoration on the distribution of nutrients, glomalin-related soil protein, and enzyme activity in soil aggregates on the Loess Plateau, China[J]. *Forests*, 2019, 10(9): 796
- [39] 李博文. 施肥对青藏高原高寒草甸球囊霉素土壤相关蛋白及其环境因子的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2016: 27-29
- Li B W. Effects of Fertilization on Glomalin-Related Soil Protein and Environmental Factors in Alpine Meadows of the Qinghai-Tibet Plateau[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2016: 27-29
- [40] WU J P, LIU W F, FAN H B, et al. Asynchronous responses of soil microbial community and understory plant community to simulated nitrogen deposition in a subtropical forest [J]. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(11): 3895-3905
- [41] GOSLING P, MEAD A, PROCTOR M, et al. Contrasting arbuscular mycorrhizal communities colonizing different host plants show a similar response to a soil phosphorus concentration gradient[J]. *New Phytologist*, 2013, 198(2): 546-556
- [42] WANG Q, WU Y, WANG W J, et al. Spatial variations in concentration, compositions of glomalin related soil protein in poplar plantations in northeastern China, and possible relations with soil physicochemical properties[J]. *The Scientific World Journal*, 2014, 2014(1): 160403
- [43] MA X D, LI J P, DING F C, et al. Changes of arbuscular mycorrhizal fungal community and glomalin in the rhizosphere along the distribution gradient of zonal *Stipa* populations across the arid and semiarid steppe[J]. *Microbiology Spectrum*, 2022, 10(5)
- [44] AGNIHOTRI R, SHARMA M P, PRAKASH A, et al. Glycoproteins of arbuscular mycorrhiza for soil carbon sequestration: review of mechanisms and controls [J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 806: 150571
- [45] HE X L, CHEN C, HE B. Spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin of *Hippophae rhamnoides* L in farming-pastoral zone from the two northern provinces of China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(6)
- [46] VODNIK D, GRČMAN H, MAČEK I, et al. The contribution of glomalin-related soil protein to Pb and Zn sequestration in polluted soil[J]. *Science of the Total Environment*, 2008, 392(1): 130-136
- [47] BANEGAS N, DOS SANTOS D A, GUERRERO MOLINA F, et al. Glomalin contribution to soil organic carbon under different pasture managements in a saline soil environment [J]. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2022, 68(3): 340-354