

黄土丘陵区不同坡向土壤球囊霉素类相关土壤蛋白的分布特征

张娇阳^{1,2}, 何俐蓉⁴, 李袁泽^{3,5}, 乔磊磊³, 薛 蕙^{1,3}, 刘国彬^{1,3}

(1.中国科学院 水利部 水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100;

2.中国科学院大学, 北京 100049; 3.西北农林科技大学 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100;

4. 陕西地建土地工程技术研究院有限责任公司, 西安 710075; 5.西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100)

摘 要:为研究坡向对土壤球囊霉素相关蛋白(GRSP)的影响,选取了 3 个弃耕年限相同、立地条件相似,仅坡向不同的天然草地为试验地,坡向分别为阳坡(S15°W)、半阳坡(N75°W)、阴坡(N57°E)。首先对 3 个坡向的典型植物群落进行了植被调查,然后采集了优势物种的根际土与非根际土并进行测定。结果表明:不同坡向土壤 GRSP 含量整体表现为阳坡>半阳坡>阴坡,其中阴坡土壤 T-GRSP 含量较阳坡、半阳坡显著减少;不同物种对土壤 GRSP 含量无显著差异;T-GRSP 呈现较强的根际效应,EE-GRSP 则较弱。研究表明 GRSP 与坡向呈负相关,与物种和根际作用正相关,根际作用强于物种。

关键词:球囊霉素类相关蛋白;坡向;根际效应

中图分类号:S154.38

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2019)06-0065-06

Distribution Characteristics of Glomalin-Related Soil Protein in Different Slope Aspects of the Loess Hilly Region

ZHANG Jiaoyang^{1,2}, HE Lirong⁴, LI Yuanze^{3,5}, QIAO Leilei³, XUE Sha^{1,3}, LIU Guobin^{1,3}

(1.State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, CAS&MWR, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2.University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3.Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 4. Institute of Land Engineering and Technology, Shaanxi Provincial Land Engineering Construction Group Co., Ltd., Xi'an 710075, China; 5. College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: In order to study the effects of slope aspect on soil Glomalin-related soil protein (GRSP), three natural grasslands with the same site conditions which are located in sunny slope (S15°W), half sunny slope (N75°W) and shady slopes (N57°E) were selected. The rhizosphere soil and non-rhizosphere soil of the dominant species were measured after the vegetation investigation of the typical plant communities in three slopes. The results show that the GRSP content of different slopes decreases in the order: sunny slope>half-sunny slope>shady slope, and the content of T-GRSP in shady slope is significantly reduced compared with that in sunny and half sunny slope. There was no significant difference in GRSP content between different species pairs. T-GRSP has a strong rhizosphere effect, and EE-GRSP has a weak rhizosphere effect. GRSP is negatively correlated with slope aspect but is positively correlated with species and rhizosphere effect, and the rhizosphere effect is stronger than species.

Keywords: glomalin-related soil protein; slope aspect; rhizosphere effect

1996 年 Wright 等^[1]从美国中部亚特兰大州未经耕作的酸性土壤上在 121℃ 高温下用 20 mmol/L 的柠檬酸钠溶液提取了一种含量丰富特殊的蛋白质,

后将其称为球囊霉素(Glomalin-related soil protein, GRSP)。其在陆地生态系统中具有重要的功能^[2],它是丛枝菌根真菌(Arbuscular Mycorrhizal Fungi,

收稿日期:2018-05-28

修回日期:2019-02-22

资助项目:“十三五”国家重点研发计划(2016YFC0501707);国家自然科学基金(41771557);中科院西部青年学者项目(XAB2015A05)

第一作者:张娇阳(1989—),女,河南驻马店人,博士研究生,研究方向为土壤微生物生态。E-mail:923236882@qq.com

通信作者:刘国彬(1958—),男,陕西榆林人,研究员,主要从事生态恢复研究。E-mail:gbliu@ms.iswc.ac.cn

AMF)分泌的一类含有金属离子的耐热糖蛋白^[3],中文名为球囊霉素相关土壤蛋白(GRSP),本文简称为球囊霉素。球囊霉素在土壤中大量存在,除球囊霉素蛋白以外的所有非热稳态蛋白在浸提过程中都能够被破坏。根据分析提取的难易程度及原理可将球囊霉素分为4类,分别为总球囊霉素(T-GRSP, TG)、易提取球囊霉素(EE-GRSP, EEG)、免疫反应性总球囊霉素(IRT-GRSP, IRTG)、免疫反应性易提取球囊霉素(IREE-GRSP, IREEG)^[4]。球囊霉素能够改善土壤团聚体的稳定性,改良土壤结构^[5-7];球囊霉素还是土壤有机碳(SOC)的主要碳源^[3],占土壤总有机碳的27%~52%^[8];同时,球囊霉素在土壤中扮演了“重金属改良剂”的作用,在根际土壤中氧化还原电位(Eh)和还原性分泌物的共同作用下,球囊霉素可使得重金属离子价态发生改变,改变其毒性^[9],还可以和重金属离子发生络合^[10],使重金属离子被固定^[11-12];此外,球囊霉素对土壤的氮素含量等也有一定的影响^[13]。

土壤中 GRSP 的含量受到土壤质地、土地利用方式、植被类型等因子的影响^[14-16]。王诚煜等^[14]认为半干旱区可以通过提高土壤黏粒含量的方式使得 GRSP 的积累量增加。阙弘等^[15]通过研究5种不同利用类型土壤的 GRSP 表明,林地和草地的球囊霉素含量高于水稻田、茶园土和菜园土,且在0—40 cm 深度范围内随土层深度的增加 T-GRSP 含量减少。仲召亮等^[16]研究表明,GRSP 化学特征在不同林型及农田间均达到数倍差异。坡向作为关键的地形因子,影响着太阳辐射能量的分配和土壤水分的再分布,对于土地利用类型来说具有重要的研究意义^[17],有研究表明坡度是影响我国黄土高原植物营养和化学计量的主要环境因子^[18]。而关于坡向对植被与土壤之间的相互关系、植被与菌根真菌之间的共生关系的影响,还有不同物种对于土壤 GRSP 及其根际效应的研究鲜少见之。坡向等因素对土壤球囊霉素(GRSP)的影响存在诸多疑问和不明之处。本文通过对黄土丘陵区不同坡向、不同物种土壤 GRSP 分布特征的研究,以期揭示坡向的生态作用,阐明黄土丘陵区土壤 GRSP 分布特征及其影响因素,为探究其作用机理提供理论依据。

1 研究区概况

本研究依托中国科学院安塞水土保持试验站墩山(109°19′23″E′, 36°51′30″N)进行,该区域属于典型黄土丘陵沟壑区,海拔1 068~1 309 m,属于温带半干旱气候,年均气温8.8℃,年平均降雨量505 mm左右,70%以上的降雨量集中在经常出现极端暴雨的7—9月,无霜期

大约为157 d。土壤类型处于黄绵土与沙黄土交错区,土壤体积密度为1.10~1.30 g/cm³, pH 值为8.7~9.3,有机质浓度为1.10~13.2 g/kg,全氮、全磷含量分别为0.10~0.75, 0.14~0.63 g/kg^[19]。该区天然草地植被以铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、茼蒿(*Artemisia giraldii*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、披针苔草(*Carex lanceolata* Boott)等为主。

2 研究方法

2.1 试验设计与方法

在查阅安塞站历史资料的基础上,选取3个弃耕年限相同、立地条件相似,仅坡向不同的天然草地作为试验地,分别为阳坡(S15°W)、半阳坡(N75°W)、阴坡(N57°E)。在每个试验地选取3个10 m×10 m样地重复,在每个样地随机选取3个1 m×1 m样方且间隔不小于10 m。

2014年9月上旬对不同坡向的典型植物群落进行土壤样品采集。采集前先在样方内统计植物种类、盖度、高度、密度等群落生长情况,同时测定样地的坡度、坡向、海拔等环境因子(表1)^[20]。调查记录完成后进行采样,将样方内的优势物种植物分别整株挖出,取0—20 cm较完整根系的土体,用力抖落其周围土壤,收集紧缚于根系上的土作为该植物的根际土;在远离该植被根系约15 cm处用土钻取0—20 cm土壤,混合均匀,然后去除植物残体、根系和可见的土壤动物(如蚯蚓等)作为非根际土。土壤样品遵循随机、等量和多点混合的原则进行取样。所采土样去根风干后分别过1 mm和0.25 mm筛,用于土壤基本理化性质、土壤有机碳(SOC)含量和GRSP含量测定。

2.2 项目测定

土壤理化性质均采用常规方法测定^[21]。土壤有机碳用重铬酸钾氧化—外加热法;土壤全氮采用凯氏定氮法测定;土壤全磷采用硫酸—高氯酸消煮,钼锑抗比色法测定;采用烘干法(105℃)测土壤含水量;pH值用pH计测定(水:土=2.5:1),结果见表2^[20]。

GRSP含量按改进后的考马斯亮蓝法测定^[22]。浸提:T-GRSP浸提,称取1 g风干土于10 ml离心管,加入8 ml柠檬酸缓冲液,121℃高温高压浸提60 min,迅速1 000 r/min离心5 min,将上清液倒入50 ml离心管中,10 ml离心管中剩余土壤浸提5次,浸提液混匀可在4℃条件下保存3 d;EE-GRSP除浸提次数为1次外,其余与上述方法一致。比色:取浸提液1 ml于10 ml离心管,加入5 ml考马斯亮蓝,显色2 min后于595 nm下比色。

表 1 样地基本特征

坡向	植被群落类型	海拔/m	坡度/(°)	其他植被
阳坡	白羊草—铁杆蒿	1263.02	33	糙影子草、野棉花、披针苔草
	S15°W	1263.02	33	兴安胡枝子、菊叶委陵菜、披针苔草、茭蒿、糙影子草、异叶败酱
半阴半阳坡	白羊草—铁杆蒿	1263.02	33	胡枝子、菊叶委陵菜、披针苔草
	铁杆蒿	1286.30	26	茵陈蒿、披针苔草、异叶败酱
	N57°E	1286.10	26	香青兰、悬钩子、茜草、胡枝子、茵陈蒿、异叶败酱
	铁杆蒿	1286.30	26	异叶败酱、香青兰、鹅观草、茵陈蒿
阴坡	铁杆蒿	1285.10	15	茭蒿、胡枝子
	N75°W	1285.10	15	野豌豆、阿尔泰狗娃花、鹅观草、香青兰
	铁杆蒿	1285.20	15	芦苇、赖草

注:糙影子草(*Cleistogenes squarrosa*)、野棉花(*Anemone vitifolia*)、兴安胡枝子(*Lespedeza davurica*)、菊叶委陵菜(*Potentilla tanacetifolia*)、茵陈蒿(*Artemisia capillaries*)、异叶败酱(*Patrinia heterophylla*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor* Turcz.)、悬钩子(*Rubus saxatilis* L.)、茜草(*Rubia cordifolia* L.)、鹅观草(*Roegneria kamoji* Ohwi)、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、野豌豆(*Vicia sepium*)、香青兰(*Dracocephalum moldavica*)、赖草(*Aneurolepidium dasystachys*)、芦苇(*Phragmites australis*)。

表 2 土壤的基本理化性质

坡向	根际/非根际	全氮/ (g · kg ⁻¹)	全磷/ (g · kg ⁻¹)	有机碳/ (g · kg ⁻¹)	含水量/ %	pH 值
阳坡	白羊草根际土	0.82±0.17b	0.45±0.00ab	7.95±0.48b	10.33±0.01b	8.46±0.25a
	铁杆蒿根际土	0.97±0.05a	0.47±0.02a	9.20±1.46a	9.73±1.04b	8.64±0.04a
	非根际土	0.68±0.04bc	0.43±0.03b	5.53±0.62c	9.95±1.87b	8.62±0.05a
半阳坡	铁杆蒿根际土	0.80±0.04b	0.48±0.01a	7.36±0.24b	11.39±0.80a	8.72±0.05a
	N57°E	0.59±0.06cd	0.46±0.00ab	4.90±0.27c	10.01±0.40a	8.58±0.27a
阴坡	铁杆蒿根际土	0.57±0.02cd	0.47±0.01a	5.21±0.52c	12.76±0.33a	8.63±0.21a
	N75°W	0.50±0.02d	0.46±0.03ab	4.28±0.27c	12.31±2.27a	8.57±0.23a

注:同列不同字母表示不同处理间差异达显著水平($p<0.05$),数值为均值±SD。

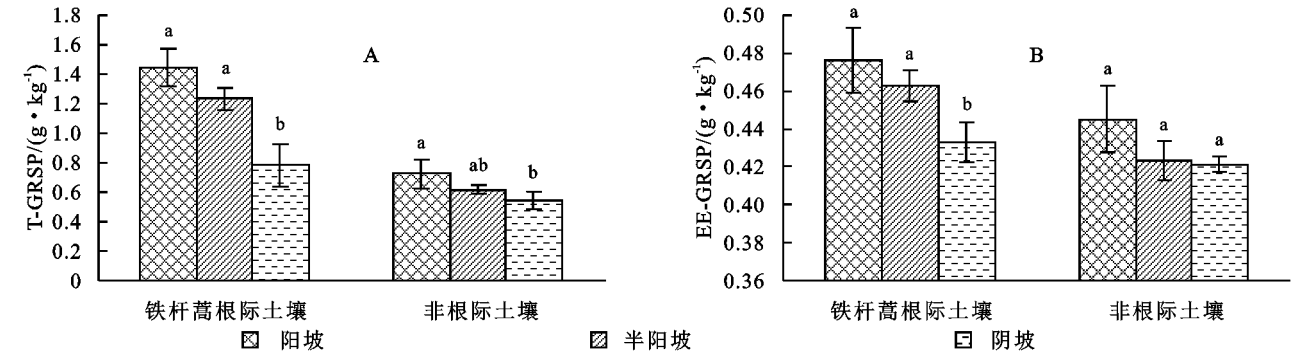
2.3 数据处理与分析

用 Excel 2010 和 Origin 9.0 进行数据处理和绘图,利用 SPSS 20.0 中的 LSD 方法($p<0.05$)进行差异显著性检验,根际效应以 R/S 表示,即根际土壤含量(R),与邻近非根际土壤含量(S)之比;采用 Canoco 5 进行冗余分析。

3 结果与分析

3.1 不同坡向土壤 GRSP 的分布特征

坡向对 T-GRSP 和 EE-GRSP 影响显著(图 1)。



注:不同小写字母表示处理之间有显著差异 $p<0.05$,下图同。

图 1 不同坡向土壤 T-GRSP 和 EE-GRSP 含量

3.2 不同坡向土壤 GRSP 的根际效应

通过对不同坡向上的根际土和非根际土的 GRSP 含量进行对比得出不同坡向 GRSP 的根际效应(R/S 值)变化(图 2)。结果表明,阳坡与半阳坡 T-GRSP 的根际效应要高于阴坡,达到显著水平;EE-GRSP 的根际效应表现为半阳坡>阳坡>阴坡,均未达到显著水平。此外,阳坡、半阳坡 T-GRSP 的根际效应 R/S 值接近于 2,根际效应为极明显,高于阴坡的 1.5,说明了阳坡、半阳坡对 T-GRSP 根际效应的影响较阴坡更为强烈。而 EE-GRSP 的根际效应 R/S 值接近于 1,根际效应较弱。

3.3 不同物种对土壤 GRSP 的变化及其根际效应

通过对阳坡白羊草根际土和铁杆蒿根际土的 GRSP

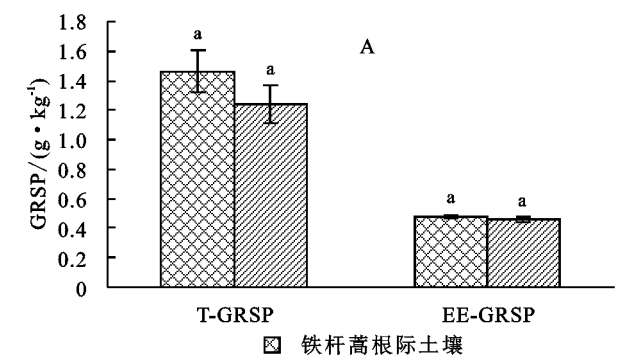


图 3 阳坡不同物种根际土壤 T-GRSP 和 EE-GRSP 含量及根际效应变化

3.4 土壤 GRSP 含量的冗余分析

对土壤总球囊霉素(T-GRSP)、易提取球囊霉素(EE-GRSP)和土壤有机碳(TC)、总氮(TN)、全磷(TP)、pH 值、含水量(SW)以及坡向、物种、根际效应 8 个环境因子进行冗余分析(图 4)。结果表明,第一轴解释了 50.10% 的变异,第二轴解释了 30.43% 的变异,其中 T-GRSP,EE-GRSP 与土壤有机碳、全氮显著正相关,与全磷、pH 值和含水量呈负相关。物种和根际作用与 T-GRSP,EE-GRSP 正相关,而与坡向呈负相关。

4 讨论

大地形因子(海拔)和小地形因子(坡向和坡位)共同影响着植物的生存^[23-24]。其中坡向直接影响的土壤环境条件,包括温度、湿度^[25-26],土壤发育和生产^[27],土壤团聚体的稳定性^[28]等;坡向和坡位共同对土壤有机质空间分布及其腐殖化和矿化过程有重要影响^[29];坡向和植被也影响了土壤有机碳和氮含量^[30]以及微生物性质^[31]。GRSP 作为 AM 真菌的分泌物^[1],它的含量和组成受到众多因素的影响,包括气候条件、植被类型、土壤特性、AM 真菌组成等多种生态因子^[32]。研究表明,黄土坡面养分的流失量

含量对比(图 3)可知,阳坡铁杆蒿根际土 T-GRSP 含量大于白羊草根际土,但差异不显著;EE-GRSP 含量在铁杆蒿和白羊草根际土之间的差异较小。不同物种间 T-GRSP 的根际效应大于 EE-GRSP,但物种对其影响无显著差异(图 3B)。

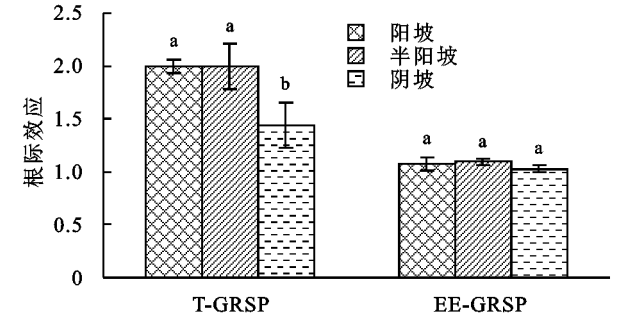
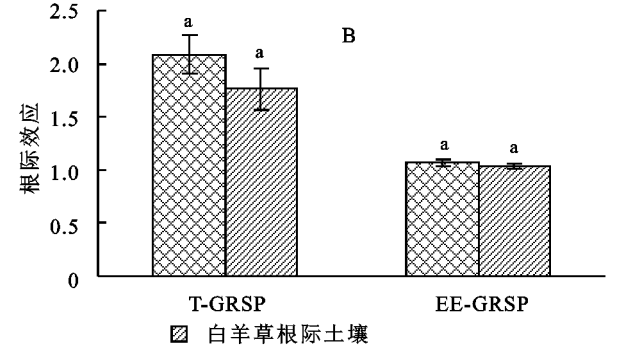


图 2 不同坡向土壤 T-GRSP 和 EE-GRSP 的根际效应变化



随着坡度的增大而增大^[33],本研究中阳坡 33° >半阳坡 26° >阴坡 15° (表 1),其测量结果显示,阴坡土壤有机碳和全氮含量较阳坡和半阳坡有显著降低,这与其他研究结果不同,即阳坡具有相对较高的土壤养分含量(表 2);同样,不同坡向土壤 GRSP 含量变化规律表现为阳坡>半阳坡>阴坡(图 1)。说明坡向对于土壤 SOC,TN 和 GRSP 来说是比较更为关键的影响因子。一般而言,不同坡向的环境因子有明显变化。试验结果显示,阳坡土壤含水量显著低于半阳坡和阴坡(表 2),这与有关土壤含水量对不同坡向群落构成的限制性的研究成果基本一致^[34-35],但与土壤 GRSP 含量分布不同,阳坡土壤的 GRSP 含量最大,半阳坡和阴坡土壤 GRSP 含量有不同程度降低,其中阴坡铁杆蒿根际土的 GRSP 含量较阳坡和半阳坡显著减小(图 1)。这是由于干旱胁迫下土壤中 GRSP 含量显著高于正常水分土壤^[36],随着胁迫程度的增加,土壤中 GRSP 呈先升高后下降趋势^[37]。环境胁迫能够增加土壤中 AMF 在植物根系的侵染率,进而增加土壤中 GRSP 含量,但当环境胁迫超出植物及土壤微生物自身承受力时,土壤中 GRSP 含量降低^[3]。此外由于 GRSP 是土壤的主要碳源,GRSP 与 SOC 的变化趋势一致,进一步证明,坡向对土壤 GRSP 的影响显著。

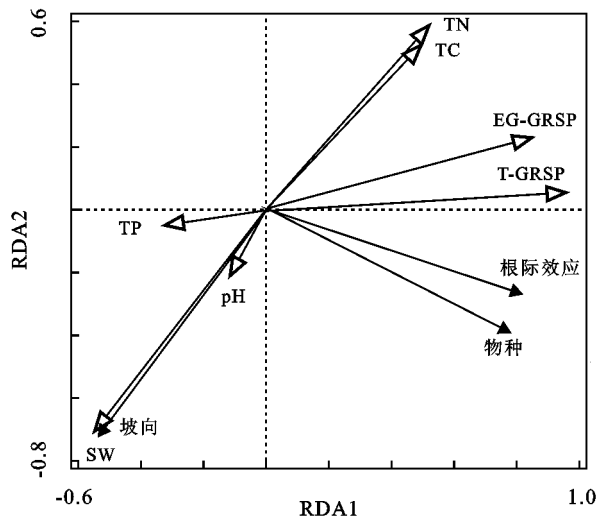


图4 不同坡向土壤与环境因子的冗余分析

植物根际土壤是植物体与土壤之间进行物质交换和能量流动最为频繁的区域,具有庞大的植被根系,其根系强大的合成功能,能够促进微生物的活性,进而有利于微生物分泌物的释放^[38]。AM真菌可与大多数陆地植物形成互惠共生体^[39-41],其分泌物球囊霉素广泛存在于植物根际环境中。众多研究表明,GRSP不仅有能改善土壤物理结构、提高土壤养分含量的功能,而且还有能固定土壤中的重金属,提高植物对重金属的抗性等诸多环境功能^[42]。因此GRSP的根际效应也显得尤为重要。本研究通过对不同坡向的土壤GRSP根际效应的分析,结果表明不同坡向的T-GRSP根际效应均无显著差异,但其R/S值均大于1,阳坡、半阳坡大于阴坡,阳坡、半阳坡接近于2,阴坡接近于1.5,这说明T-GRSP在根际土壤中含量大于非根际,植被对于T-GRSP表现出强烈的根际效应。EE-GRSP作为AM真菌新近产生的球囊霉素^[43],其根际效应表现出相同的变化趋势,其中阴坡较半阳坡降低,相比于T-GRSP,表现出较弱的根际效应。不同坡向中阴坡的土壤含水量最低,土壤养分、GRSP含量也最低,故阴坡土壤GRSP根际效应比阳坡和半阳坡弱。

黄土丘陵区不同坡向弃耕地,由于地面光照强度高,温度较高,水分蒸发快,为铁杆蒿和白羊草等喜光抗旱的物种提供了良好的生长环境,凭借其繁殖能力强、适应性强等特点,逐渐成为该地区的主要物种,即优势种^[44]。在黄土丘陵区退耕地自然恢复草地演替中,白羊草群落为草本顶级群落^[45]。本研究区草地处于向草本顶级群落的过渡期,其阳坡的优势种和亚优势种为铁杆蒿和白羊草,为分析不同优势种间GRSP差异,对阳坡两优势种间球囊霉素含量进行对比。结果表明,阳坡铁杆蒿根际土GRSP含量大于

白羊草,但无显著差异。说明优势种间GRSP无差异,进而说明演替过程中GRSP含量对群落生态优势度无显著影响。

通过冗余分析可知,坡向跟土壤含水量为显著正相关,跟GRSP含量呈负相关,即随着坡向从阳坡到阴坡,由于干旱胁迫的降低其土壤GRSP含量逐渐减少;根际环境对GRSP含量为正相关关系,由于根际土壤相比于非根际土壤具有庞大的植被根系,合成功能强大,AM真菌分泌物GRSP作用明显增强。结合前面对不同坡向的GRSP分布特征和不同坡向GRSP根际效应无显著差异可得,相比于坡向,根际作用对GRSP含量影响更为明显。物种和GRSP的相关性弱于根际的作用,这主要由于GRSP主要来源于AM真菌的作用,加之根系的分泌物增加了碳素供应,而以上两个作用受物种的影响小于根系的作用。

5 结论

坡向对T-GRSP和EE-GRSP影响显著,根际和非根际土壤整体表现为阳坡>半阳坡>阴坡,根际土T-GRSP含量显著高于相同坡向的非根际土含量,根际EE-GRSP含量则和非根际整体差异不大。T-GRSP呈现较强的根际效应,其中阳坡与半阳坡要高于阴坡,但是差异未达到显著水平,EE-GRSP则呈现较弱的根际效应。物种对T-GRSP和EE-GRSP的影响相对较小。冗余分析表明T-GRSP,EE-GRSP与坡向呈负相关,与物种和根际作用正相关,其中根际作用强于物种。本研究从球囊霉素角度分析了坡向对土壤特征的影响,但是由于试验未测定AM真菌的相关参数,因此很难揭示坡向对GRSP的作用机制,在下一阶段需要加强此方面的工作,特别是坡向对AM真菌和GRSP之间的作用关系研究。

参考文献:

- [1] Wright S F, Upadhyaya A. Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Soil science, 1996, 161 (9): 575-586.
- [2] 何开平, 杜鹏, 吴强盛. 球囊霉素相关土壤蛋白提取条件的优化[J]. 长江大学学报: 自然科学版, 2015, 12(33): 25-28.
- [3] 黄艺, 王东伟, 蔡佳亮, 等. 球囊霉素相关土壤蛋白根际环境功能研究进展[J]. 植物生态学报, 2011, 35(2): 232-236.
- [4] 田慧, 刘晓蕾, 盖京苹, 等. 球囊霉素及其作用研究进展[J]. 土壤通报, 2009, 40(5): 1215-1220.
- [5] Franzluebbers A J, Wright S F, Stuedemann J A. Soil aggregation and glomalin under pastures in the Southern Piedmont USA [J]. Soil Science Society of America

- Journal, 2000, 64(3):1018-1026.
- [6] Rillig M C, Wright S F, Eviner V T. The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: comparing effects of five plant species[J]. Plant & Soil, 2002, 238(2):325-333.
 - [7] Rillig M C, Mummey D L. Mycorrhizas and soil structure[J]. New Phytologist, 2006, 171(1):41-53.
 - [8] Wright S F, Nichols K A. Glomalin: hiding place for a third of the world's stored soil carbon[J]. Agricultural Research, 2002, 50(9):4-7.
 - [9] 李法云, 臧树良, 罗义. 污染土壤生物修复技术研究[J]. 生态学杂志, 2003(1):35-39.
 - [10] Spiro T G. Copper Proteins[M]. New York: John Wiley and Sons Ltd., 1981.
 - [11] Ross S M. Toxic Metals in Soil-Plant Systems[M]. London: John Wiley and Sons Ltd., 1994.
 - [12] Gardea-Torresdey J L, Cano-Aguilera I, Webb R, et al. Enhanced copper adsorption and morphological alterations of cells of copper-stressed *Mucor rouxii*[J]. Environmental Toxicology and Chemistry, 1997, 16(3):435-441.
 - [13] Driver J D, Holben W E, Rillig M C. Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2005, 37(1):101-106.
 - [14] 王诚煜, 冯海艳, 杨忠芳, 等. 内蒙古中北部球囊霉素相关土壤蛋白的分布及其环境影响[J]. 干旱区研究, 2013, 30(1):22-28.
 - [15] 阙弘, 葛阳洋, 康福星, 等. 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.
 - [16] 仲召亮, 王文杰, 张文天, 等. 不同林分及农田土壤中球囊霉素蛋白组成特征差异研究[J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(4):107-115.
 - [17] 孙丽, 陈焕伟, 潘家文. 运用 DEM 剖析土地利用类型的分布及时空变化: 以北京延庆县为例[J]. 山地学报, 2004, 22(6):762-766.
 - [18] Ai Z, He L, Xin Q, et al. Slope aspect affects the non-structural carbohydrates and C : N : P stoichiometry of *Artemisia sacrorum*, on the Loess Plateau in China [J]. Catena, 2017, 152:9-17.
 - [19] Messing I, Chen L, Hessel R. Soil conditions in a small catchment on the Loess Plateau in China[J]. Catena, 2003, 54(1/2):45-58.
 - [20] 杨婷. 坡向对土壤微生物特征与生态化学计量特征的影响研究[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
 - [21] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
 - [22] Wright S F, Upadhyaya A, Buyer J S. Comparison of N-linked oligosaccharides of glomalin from arbuscular mycorrhizal fungi and soils by capillary electrophoresis[J]. Soil Biology & Biochemistry, 1998, 30(13):1853-1857.
 - [23] Gong X, Brueck H, Giese K M, et al. Slope aspect has effects on productivity and species composition of hilly grassland in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China[J]. Journal of Arid Environments, 2008, 72(4):483-493.
 - [24] 祁建, 马克明, 张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 叶属性的比较[J]. 生态学报, 2008, 28(1):122-128.
 - [25] Bennie J, Huntley B, Wiltshire A, et al. Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland[J]. Ecological Modelling, 2008, 216(1):47-59.
 - [26] Sidari M, Ronzello G, Vecchio G, et al. Influence of slope aspects on soil chemical and biochemical properties in a *Pinus laricio* forest ecosystem of Aspromonte (Southern Italy)[J]. European Journal of Soil Biology, 2008, 44(4):364-372.
 - [27] Egli M, Mirabella A, Sartori G, et al. Effect of north and south exposure on weathering rates and clay mineral formation in Alpine soils[J]. Catena, 2006, 67(3):155-174.
 - [28] Schoorl J M, Fayos C B, Meijer R J D, et al. The Cs technique applied to steep Mediterranean slopes (Part D): the effects of lithology, slope morphology and land use[J]. Catena, 2004, 57(1):15-34.
 - [29] Mulla D J. Mapping and managing spatial patterns in soil fertility and crop yield[C] // Ronert P C, Rust R H, Larson W E. Soil Specific Crop Management. Madison, USA, 1993.
 - [30] Yimer F, Ledin S, Abdelkadir A. Soil organic carbon and total nitrogen stocks as affected by topographic aspect and vegetation in the Bale Mountains, Ethiopia [J]. Geoderma, 2006, 135:335-344.
 - [31] Huang Y M, Liu D, An S S. Effects of slope aspect on soil nitrogen and microbial properties in the Chinese Loess region[J]. Catena, 2015, 125:135-145.
 - [32] Rausch C, Daram P, Brunner S, et al. A phosphate transporter expressed in arbuscule-containing cells in potato[J]. Nature, 2001, 414(6862):462-470.
 - [33] 孔刚, 王全九, 樊军. 坡度对黄土坡面养分流失的影响试验研究[J]. 水土保持学报, 2007, 21(3):14-18.
 - [34] Sternberg M, Shoshany M. Influence of slope aspect on Mediterranean woody formations: Comparison of a semiarid and an arid site in Israel [J]. Ecological Research, 2001, 16(2):335-345.

- [J]. *Oecologia*, 1993, 96(4): 451-456.
- [13] 陈广生, 曾德慧, 陈伏生, 等. 干旱和半干旱地区灌木下土壤“肥岛”研究进展[J]. *应用生态学报*, 2003, 14(12): 2295-2300.
- [14] 刘乃君. 人工梭梭林对沙地土壤理化性质的影响[J]. *土壤通报*, 2008, 39(6): 1480-1482.
- [15] 席军强, 杨自辉, 郭树江, 等. 人工梭梭林对沙地土壤理化性质和微生物的影响[J]. *草业学报*, 2015, 24(5): 44-52.
- [16] 黄丕振. 人工梭梭林的生态效益和经济收益[J]. *干旱区研究*, 1987(4): 16-20.
- [17] 李旭, 王海燕, 丁国栋, 等. 华北土石山区森林土壤养分空间变异研究[J]. *干旱区资源与环境*, 2014, 28(6): 136-142.
- [18] 张珂, 苏永中, 王婷, 等. 荒漠绿洲区不同种植年限人工梭梭林土壤化学计量特征[J]. *生态学报*, 2016, 36(11): 3235-3243.
- [19] Scholes R J, Archer S R. Tree-grass interactions in Savannas[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, 28: 517-544.
- [20] 刘发民, 金燕, 张小军. 梭梭林“肥岛”效应的初步研究[J]. *干旱区资源与环境*, 1999(3): 86-88.
- [21] Scottwendt J, Chase R G, Hossner L R. Soil chemical variability in sandy ustalfs in semiarid Niger, West Africa[J]. *Soil Science*, 1988, 145(6): 414-419.
- [22] Whitford W G, Anderson J, Rice P M. Stemflow contribution to the ‘fertile island’ effect in creosotebush, *Larrea tridentata* [J]. *Journal of Arid Environments*, 1997, 35(3): 451-457.
- [23] 苏永中, 赵哈林, 张铜会. 几种灌木、半灌木对沙地土壤肥力影响机制的研究[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(7): 802-806.
- [24] Wezel A, Rajot J L, Herbrig C. Influence of shrubs on soil characteristics and their function in Sahelian agroecosystems in semi-arid Niger [J]. *Journal of Arid Environments*, 2000, 44(4): 383-398.
- [25] 张晗, 赵小敏, 朱美青, 等. 近 30 年南方丘陵山区耕地土壤养分时空演变特征: 以江西省为例[J]. *水土保持研究*, 2018, 25(2): 58-65.
- [26] 董志玲. 干旱荒漠区人工梭梭林土壤碳氮储量分布规律及影响因子研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2014.
- [27] 刘耘华, 杨玉玲, 盛建东, 等. 北疆荒漠植被梭梭立地土壤养分“肥岛”特征研究[J]. *土壤学报*, 2010, 47(3): 545-554.
- [28] 孙特生, 李文彦, 刘继亮. 黑河中游荒漠绿洲人工梭梭土壤养分特征[J]. *干旱区资源与环境*, 2017, 31(5): 179-185.
- [29] 裴世芳, 傅华, 陈亚明, 等. 放牧和围封下霸王灌丛对土壤肥力的影响[J]. *中国沙漠*, 2004, 24(6): 103-107.
- [30] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 等. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中 N, P 的化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 64-71.

(上接第 70 页)

- [35] Martínez J A, Armesto J J. Ecophysiological plasticity and habitat distribution in three evergreen sclerophyllous shrubs of the Chilean matorral[J]. *Acta Oecologica: Oecologia Plantarum*, 1983, 4(3): 211-219.
- [36] Kohler J, Caravaca F, Roldán A. Effect of drought on the stability of rhizosphere soil aggregates of *Lactuca sativa* grown in a degraded soil inoculated with PGPR and AM fungi[J]. *Applied Soil Ecology*, 2009, 42(2): 160-165.
- [37] Hammer E C, Rillig M C. The influence of different stresses on glomalin levels in an arbuscular mycorrhizal fungus—salinity increases glomalin content[J]. *PLoS One*, 2011, 6(12), DOI: 10.1371/journal.pone.0028426.
- [38] 李勇, 黄小芳, 丁万隆. 根系分泌物及其对植物根际土壤微生态环境的影响[J]. *华北农学报*, 2008, 23(S1): 182-186.
- [39] 廖德华, 刘俊丽, 刘健健, 等. 植物激素响应和调控丛枝菌根共生研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2016, 22(6): 1679-1689.
- [40] 刘永俊. 扰动对 AM 真菌群落影响及机制研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2012.
- [41] 李雪静, 徐天乐, 陈保冬, 等. 荒漠和草原生态系统丛枝菌根真菌多样性和群落结构[J]. *生态学杂志*, 2017, 36(10): 2734-2743.
- [42] 王建, 周紫燕, 凌婉婷. 球囊霉素相关土壤蛋白的分布及环境功能研究进展[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(2): 634-642.
- [43] 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 & Soil*, 1998, 198(1): 97-107.
- [44] 韩炜, 李自峰, 郑黎明, 等. 黄土丘陵区不同坡向柠条林地土壤水分动态研究[J]. *山东林业科技*, 2007(3): 3-5.
- [45] 马祥华, 焦菊英. 黄土丘陵沟壑区退耕地自然恢复植被特征及其与土壤环境的关系[J]. *中国水土保持科学*, 2005, 3(2): 15-22.