

中性糖在土壤中的来源与分布特征

刘程竹^{1,2} 贾娟^{1,2} 戴国华¹ 马田^{1,2} 冯晓娟^{1,2*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 糖类(即碳水化合物)是土壤有机质的重要组成部分, 经生物化学降解形成不同结构的单糖。土壤中的中性单糖也叫中性糖, 主要包括木糖、核糖、阿拉伯糖、葡萄糖、半乳糖、甘露糖、岩藻糖和鼠李糖。其中, 植物来源的糖主要为五碳糖, 如木糖和阿拉伯糖; 微生物来源的糖主要包括半乳糖、甘露糖、岩藻糖、鼠李糖等六碳糖。研究中常利用六碳糖和五碳糖的比例指示微生物和植物对土壤有机碳的相对贡献。中性糖是微生物重要的碳源和能量来源, 在团聚体的形成过程中扮演着重要角色。该文整合了近30年土壤中性糖的研究进展, 对比了提取中性糖的常用方法, 分析了不同土地利用类型和不同土壤组分中中性糖的含量、来源和周转特征, 综述了影响中性糖含量和分布的主要环境因素。结果表明, 中性糖在耕地土壤中的绝对含量和相对含量均显著低于针叶林、阔叶林、草地和灌丛4种土地利用类型。(半乳糖+甘露糖)/(阿拉伯糖+木糖)(GM/AX)在不同土地利用间差异不显著, 而(鼠李糖+岩藻糖)/(阿拉伯糖+木糖)(RF/AX)则表明草地土壤中的微生物来源的中性糖含量高于针叶林和耕地。不同密度的土壤组分中, 轻质组分中中性糖的含量比重质组分高, 重质组分中微生物来源的中性糖较多; 就不同粒径(或团聚体)而言, 黏粒(或微团聚体)中微生物来源的中性糖含量更丰富。有关影响土壤中性糖含量和分布的因素的研究, 目前主要集中在人为活动(如耕种和放牧等), 而有关温度、降水等自然环境因素影响的研究较少。

关键词 土壤; 中性糖; 来源; 分布特征; 影响因素

刘程竹, 贾娟, 戴国华, 马田, 冯晓娟 (2019). 中性糖在土壤中的来源与分布特征. 植物生态学报, 43, 284–295. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0213

Origin and distribution of neutral sugars in soils

LIU Cheng-Zhu^{1,2}, JIA Juan^{1,2}, DAI Guo-Hua¹, MA Tian^{1,2}, and FENG Xiao-Juan^{1,2*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Carbohydrates are important components of soil organic matter, which can be decomposed to different types of monosaccharides. Neutral monosaccharides in the soil are also called neutral sugars, including xylose, ribose, arabinose, glucose, galactose, mannose, fucose and rhamnose. Among them, plant-derived sugars mainly include pentoses, such as xylose and arabinose, while microbial-derived sugars mainly consist of hexoses including galactose, mannose, fucose and rhamnose. Generally, the ratios of hexoses to pentoses are used to evaluate the contribution of microbial- versus plant-derived sugars. Neutral sugars are the main carbon and energy resources for soil microorganisms and play a vital role in aggregates formation. In this study, we review studies about neutral sugars in soils over the past 30 years and compare different methods for neutral sugar analysis. Furthermore, we compare the distribution patterns and turnover of soil neutral sugars across diverse land-use regimes, different soil density and particle size fractions and their influencing factors. The lowest neutral sugar content is found in arable soils compared with other four land-use types (coniferous forests, deciduous forests, shrublands and grasslands) in terms of absolute and relative contents. No significant difference is observed for the (galactose + mannose)/(arabinose + xylose)(GM/AX) ratios across the five land-use regimes. Nevertheless, the ratio of (rhamnose + fucose)/(arabinose + xylose)(RF/AX) indicates that microbially derived neutral sugars are more abundant in the soils of grasslands than coniferous forests or farmlands. The heavy fraction is characterized by an enrichment of microbial neutral sugars but a lower content of total neutral sugars compared to the light fraction. Concerning the distribution of neutral sugars across different soil size fractions (or aggregates), the

收稿日期Received: 2018-08-27 接受日期Accepted: 2019-04-18

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973计划)(2015CB954201)、国家自然科学基金(41773067和41422304)和中国科学院对外合作重点项目(151111KYSB20160014)。Supported by the Chinese National Key Development Program for Basic Research (2015CB954201), the National Natural Science Foundation of China (41773067 and 41422304), and the International Partnership Program of Chinese Academy of Sciences (151111KYSB20160014).

* 通信作者Corresponding author (xfeng@ibcas.ac.cn)

microbial-derived neutral sugars are more abundant in the clay fraction (or microaggregates). As for the factors affecting neutral sugar content and distribution, many studies have focused on the human disturbances like agriculture and grazing, while the influence of environmental factors such as temperature, precipitation is poorly investigated.

Key words soil; neutral sugars; origin; distribution; influencing factor

Liu CZ, Jia J, Dai GH, Ma T, Feng XJ (2019). Origin and distribution of neutral sugars in soils. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 284–295. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0213

碳水化合物, 即糖类, 可分为单糖、低聚糖和多糖(Cheshire *et al.*, 1992)。碳水化合物占维管束植物干质量的75%, 细菌干质量的40% (Moers *et al.*, 1993), 土壤中来源于植物和微生物的碳水化合物占土壤有机质的5%–25%, 是土壤有机质的重要组成部分(Angers *et al.*, 1988; Murata *et al.*, 1999)。碳水化合物是土壤微生物的主要能量来源和碳源(Amelung *et al.*, 1996), 几乎所有的低聚糖和单糖都可溶于水, 属于土壤中易降解的有机质, 易被微生物利用, 并用于自身生长代谢(Gunina & Kuzyakov, 2015)。碳水化合物还可驱动微生物由休眠状态转变为活跃状态(Blagodatskaya & Kuzyakov, 2013), 是激发效应产生的有效基质(Kuzyakov, 2010)。此外, 碳水化合物是团聚体形成的重要胶结物质(Feller & Beare, 1997), 例如, 阿拉伯糖和木糖是植物黏胶糖的重要来源, 对团聚体的形成起着促进作用(Oades, 1984)。Larré-Larrouy等(2004)研究发现, 耕作后土壤团聚体稳定性的改变与团聚体中木糖的减少有关。Angers和Mehuys (1989)提出碳水化合物含量和团聚体的平均质量直径正相关, 表明碳水化合物含量的变化对水稳定性团聚体的改变有着一定的影响。此外, Puget等(1999)发现在更稳定的黏-粉团聚体中微生物来源的碳水化合物较丰富, 并推测团聚体的稳定性受胞外的微生物多糖调控。由此可见, 碳水化合物在团聚体稳定性方面扮演着重要角色。综上所述, 研究土壤碳水化合物对于评估土壤有机质的组成、来源、质量与动态变化具有重要意义(Guggenberger *et al.*, 1994; Trouve *et al.*, 1996; Nacro *et al.*, 2005; Navarrete & Tsutsuki, 2008)。

多糖是一类重要的碳水化合物, 包括纤维素、半纤维素、淀粉、果胶、果聚糖以及几丁质(Kögel-Knabner, 2002), 占植物干质量的50%–70%, 是土壤有机质最重要的初始来源(Gunina & Kuzyakov, 2015)。多糖中的纤维素和半纤维素是构成植物细胞壁的重要物质, 是土壤中重要的植物碳, 例如, 云

杉(*Picea asperata*)针叶中含有20%的纤维素和木质素, 枯落叶中含有10% ± 22%的纤维素和10% ± 19%的半纤维素(Kögel-Knabner, 2002), 黄杨(*Buxus sinica*)木屑中含有41%的纤维素和19%的半纤维素(Weil *et al.*, 1998), 新鲜叶片中纤维素和半纤维素分别占其干质量的15%–35%和20%–40% (Gunina & Kuzyakov, 2015)。其中, 纤维素是一类由葡萄糖单体聚合而成的具有晶体结构的线性多聚葡萄糖(Kögel-Knabner, 2002), 在大部分溶液中均不可溶(Greenland & Oades, 1975), 构成纤维素的单体也被称为纤维素中性糖。纤维素是含量最丰富的生物多聚物, 是构成低等和高等植物细胞壁的主要结构物质, 植物茎、柄和其他木质部都含有大量的纤维素(Greenland & Oades, 1975; Kögel-Knabner, 2002; Kögel-Knabner & Amelung, 2014)。

与纤维素相比, 半纤维素含有支链, 且聚合程度较低, 大多数的半纤维素都可溶于碱性溶液(Greenland & Oades, 1975; Kögel-Knabner, 2002)。半纤维素是易降解化合物, 其降解速率比纤维素快, 可被好氧、厌氧细菌和真菌降解成单糖(如戊糖、己糖、己糖醛酸和脱氧己糖)(Kuzyakov & Domanski, 2000; Kögel-Knabner, 2002; Rumpel & Dignac, 2006)。其中构成半纤维素的中性单糖统称为中性糖, 包括戊糖中的木糖、核糖、阿拉伯糖, 己糖中的葡萄糖、半乳糖、甘露糖, 以及脱氧己糖中的岩藻糖和鼠李糖(Kögel-Knabner, 2002)。目前文献中多以半纤维素中性糖来研究碳水化合物的特征, 本文所研究的中性糖即为构成半纤维素的单糖。

土壤中的中性糖来源于植物凋落物、植物根系残体、根系分泌物以及土壤微生物和土壤动物的代谢产物(Gunina & Kuzyakov, 2015), 是土壤有机质的重要组成部分; 此外, 中性糖还是土壤异养微生物的主要能量来源(Gunina & Kuzyakov, 2015)。因此, 在土壤有机质的研究中, 中性糖常被用作衡量土壤有机质质量和动态变化的重要指标(Conti *et al.*, 2016;

Llorente *et al.*, 2017; Bischoff *et al.*, 2018)。由于五碳糖中的木糖和阿拉伯糖主要来源于植物, 而六碳糖中的半乳糖、甘露糖、岩藻糖和鼠李糖主要来源于微生物, 因此研究中常利用六碳糖和五碳糖的比例指示微生物和植物对土壤有机碳的相对贡献, 包括(半乳糖+甘露糖)/(阿拉伯糖+木糖)(GM/AX)以及(鼠李糖+岩藻糖)/(阿拉伯糖+木糖)(RF/AX)(Oades, 1984)。一般GM/AX > 2表明微生物来源的中性糖较多, GM/AX < 0.5则表明植物来源的中性糖更多(Oades, 1984)。其他比值如甘露糖/木糖(Man/Xyl)(Hu *et al.*, 1995b)、(半乳糖+甘露糖+鼠李糖+岩藻糖)/(阿拉伯糖+木糖)((Gal + Man + Rha + Fuc)/(Ara + Xyl))也被用于评估中性糖的来源(Jolivet *et al.*, 2006)。但是, 有研究指出植物来源的中性糖的GM/AX并非都小于0.5。Nierop等(2001)研究了荷兰中部植被演替初级阶段植物组织和土壤有机质的组成, 发现新鲜的苔藓组织有较高的GM/AX (2.65), 表明土壤中GM/AX偏高不一定是因为微生物来源的中性糖较多, 也可能是由于土壤中存在未降解的苔藓组织。与该研究相似, Prietzel等(2012)通过研究德国钙质高寒土中中性糖的含量、组成和来源特征, 发现苔藓的GM/AX约为5, 针叶的GM/AX为0.7–2.4, 并指出新鲜的苔藓和针叶凋落物中的半纤维素多糖很可能会被误认为是微生物来源有机质。因此, 运用此类参数区分中性糖来源时, 需考虑当地的植被特征。

Cheshire (1979)最早对土壤中碳水化合物的含量和组成进行了详细介绍, Gunina和Kuzakov (2015)概述了土壤中碳水化合物的来源、含量、组成和动态, 主要关注土壤微生物对碳水化合物的吸收、利用和循环过程, 但对中性糖的介绍仅限于含量和来源的简单概述。近几年来关于中性糖的研究不断涌现, 对中性糖的研究已不局限于其含量等基本特征, 开始关注不同土地利用类型、不同土壤粒级中性糖的分布特点、降解特征及其控制因素等。基于此, 本研究整合了近30年有关中性糖的研究文献, 将主要从以下几个方面对土壤中性糖进行更全面的概述: (1)常用的土壤中性糖提取方法; (2)土壤中性糖的含量和来源特征, 包括不同土地利用类型和土壤组分中的特征; (3)影响土壤中性糖含量和分布的因素; (4)中性糖在土壤中的归趋和周转特征。

www.plant-ecology.com

1 常用的土壤中性糖提取方法

土壤中性糖的提取主要包括水解、纯化和检测三个步骤。水解可以破坏糖类与土壤基质之间的氢键、共价键(Martens & Frankenberger, 1993), 以及多糖分子结构内部的键合作用(如糖苷键)(Kögel-Knabner, 2002), 将中性单糖从半纤维素中释放出来。土壤中性单糖的水解一般用硫酸(Sowden & Ivarson, 1962; Oades *et al.*, 1970; Cheshire, 1979)、盐酸(Uzaki & Ishiwatari, 1983)或三氟乙酸(Amelung *et al.*, 1996)实现(表1)。由于硫酸不易被除去, 而三氟乙酸挥发性强, 可通过旋转蒸发去除, 且提取效率也较硫酸高, 因此三氟乙酸水解得到了广泛的应用(Amelung *et al.*, 1996; Rumpel & Dignac, 2006; Zhang *et al.*, 2007; Eder *et al.*, 2010)。目前最常用的水解方法是利用4 mol·L⁻¹的三氟乙酸在105 °C水解4 h, 既不会破坏单糖的结构, 也能获得最高的提取效率(Amelung *et al.*, 1996)。由于盐酸的水解效率较三氟乙酸和硫酸低, 该方法基本不再使用(Amelung *et al.*, 1996)。上述水解产物的纯化通常使用旋转蒸发法去除三氟乙酸, 使用螯合剂防止铁的氢氧化物(或氧化物)干扰, 或调节pH值将铁的氢氧化物(或氧化物)以沉淀形式去除(Zhang *et al.*, 2007; Eder *et al.*, 2010), 也有研究使用吸附剂和阳离子交换树脂去除杂质(Amelung *et al.*, 1996; Martens *et al.*, 2004)。

中性糖的检测分析可使用气相色谱-质谱联用仪(GC-MS)(Rumpel & Dignac, 2006; Zhang *et al.*, 2007; Eder *et al.*, 2010), 液相色谱(HPLC)(Takeuchi *et al.*, 1987; Tanaka *et al.*, 1990; Amelung *et al.*, 1996; Basler & Dyckmans, 2013)和高效阴离子交换色谱-脉冲安培检测法(HPAEC-PAD)(Bruggink *et al.*, 2005; Zhang *et al.*, 2012)。由于中性糖不易挥发, 因此在使用GC-MS检测前需衍生化, 衍生化是影响土壤中性糖定量的关键环节。下面将介绍几种常用的中性糖衍生化方法。

糖醇乙酸酯衍生化是目前使用最广泛的一种中性糖衍生化方法, 其原理是将醛糖的羰基还原, 最终形成糖醇乙酸酯(Black & Fox, 1996; Ruiz-Matute *et al.*, 2011)。该衍生化的优点是: 得到的每种糖醇产物只产生一个单独的色谱峰, 易于检测, 且衍生化产物较稳定, 可稳定储存20天(Wang *et al.*, 2017), 因此被广泛用于中性糖的定量分析(Rumpel & Dignac, 2006; Spielvogel *et al.*, 2007; Rumpel *et al.*,

表1 土壤中性糖的提取及检测方法比较

Table 1 Comparison of extraction and detection methods of neutral sugars in soils

步骤 Procedure	方法 Method	优点 Advantage	缺点 Drawback	参考文献 Reference
提取 Extraction	硫酸 H ₂ SO ₄		硫酸不易被除去 H ₂ SO ₄ can not be removed easily	Tanaka <i>et al.</i> , 1990
	盐酸 HCl		会水解一部分纤维素; 产率较低 The hydrolysis products include a few cellulosic neutral sugars; low yields	Uzaki & Ishiwatari, 1983
	三氟乙酸 TFA	产率高; 不会破坏单糖结构; 具有挥发性, 可通过旋转蒸发去除; 水解的多糖主要为半纤维素 High yields; Not destructive to monosaccharides; TFA is volatile and can be easily removed by evaporation; Hydrolysis products are mainly released from hemicellulose		Amelung <i>et al.</i> , 1996
检测 Detection	GC-MS	精度、准确度、敏感性和效率较高 High accuracy, precision, sensibility and efficiency	需要衍生化 Derivatization is required	Amelung <i>et al.</i> , 1996; Wang <i>et al.</i> , 2017
	HPLC	无需衍生化; 纯化过程简单 No need for derivatization; Simple purification procedures	精度、准确度、敏感性较低 Low accuracy, precision, sensibility and efficiency	Hamada & Ono, 1984; Angers <i>et al.</i> , 1988; Tanaka <i>et al.</i> , 1990;
	HPAEC-PAD	无需衍生化; 应用范围广, 可同时分析糖醛酸和中性糖 No need for derivatization; Wide application and simultaneous analysis of uronic acid and neutral sugars	精度、准确度、敏感性较低 Low accuracy, precision, sensibility and efficiency	Bruggink <i>et al.</i> , 2005; Zhang <i>et al.</i> , 2012

TFA, 三氟乙酸; GC-MS, 气相色谱-质谱联用仪; HPLC, 液相色谱; HPAEC-PAD, 高效阴离子交换色谱-脉冲安培检测法。

TFA, trifluoroacetic acid; GC-MS, gas chromatography-mass spectrometry; HPLC, high-performance liquid chromatography; HPAEC-PAD, high-performance anion-exchange chromatography with pulsed amperometric detection.

2010)。然而, 该衍生化方法耗时, 步骤繁琐(Black & Fox, 1996; Rumpel & Dignac, 2006; Ruiz-Matute *et al.*, 2011), 一直有研究在对该方法进行不断改进。

此外, 糖腈乙酰酯衍生化也是目前使用较多的方法之一(Xie *et al.*, 2014; Cui *et al.*, 2016), 该衍生化方法最开始用于土壤中氨基糖含量的测定(Amelung *et al.*, 1996), 随后Zhang等(2007)将其应用于土壤中性糖的测定。糖腈乙酰酯衍生化方法的优点是重复性较好, 获得的衍生化产物也较稳定(Zhang *et al.*, 2007)。

糖腈三甲基硅醚衍生化(trimethylsilyl oximes, TMSO)或三甲基硅烷基腈衍生化(trimethylsilyl alkyl oximes)以及三甲基硅烷基衍生化(trimethylsilyl, TMS)也被用于醛糖和酮糖的测定(Andrews, 1989; Amelung *et al.*, 1996; Larré-Larrouy & Feller, 1997; Nierop *et al.*, 2001; Farhadi *et al.*, 2006), 此类衍生化步骤较简单, 但会产生多峰, 也易受到水的影响, 同时衍生化产物也不稳定(Ruiz-Matute *et al.*, 2011)。

虽然不断有研究对各类衍生化方法进行改进, 但是衍生化仍旧是一个繁琐耗时的过程, 相比GC-MS检测方法, HPLC和HPAEC-PDA检测法较为简单, 在定量前无需衍生化。但这两种检测方法都需要特殊的仪器或检测器, 并且检测敏感度、准确

度和精度较低, 因此目前没有广泛应用(Zhang *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2017)。

2 土壤中性糖的含量和来源特征

土壤中性糖对土地利用方式的改变较敏感, 其含量、组成和分布可反映土地利用改变对土壤有机质的影响(Guggenberger *et al.*, 1994)。此外, 不同土壤组分的中性糖的组成、分布、来源和降解也有较大差异。为研究土壤中性糖的来源和分布规律, 本研究以“Soil”“Neutral sugars”“Carbohydrates”“Non-cellulosic polysaccharides”“Non-cellulosic neutral sugar”和“Monosaccharide”为关键词在Web of Science, 以及以“土壤中性糖”“碳水化合物”“非纤维素中性糖”“非纤维素碳水化合物”“糖”和“多糖”为关键词在“中国知网”检索到2018年及以前发表的123篇文章。数据筛选标准如下: (1)只选取表层土壤(耕地: 0–15 cm; 其他土地利用类型: 0–30 cm或文中明确标明是表层); (2)只选取利用4 mol·L⁻¹三氟乙酸的方法提取出的土壤半纤维素中性糖数据, 不包含纤维素或其他碳水化合物提取的中性糖; (3)只选取自然状态土壤中性糖数据, 去除特殊处理(如火灾、森林病虫害、盐分影响等)的数据。其中, 用于分析不同土地利用类型土壤中性糖的分布特征的文献12篇, 划分为阔叶林、针叶林、耕地、草地和灌丛5种土地

利用类型; 用于揭示不同土壤组分中性糖分布特征的文献7篇, 包括不同土壤密度分组、粒径分组和团聚体分组。数据分析使用SPSS 22.0, 由于数据不满足方差齐性和正态分布的前提假设, 因此采用Kruskal-Wallis检验法比较不同土地利用类型间的差异, $p < 0.05$ 时差异显著。

2.1 中性糖在不同土地利用类型中的含量和来源

本研究整合了5种土地利用类型的土壤中性糖数据, 发现阔叶林($7.0\text{--}82.8\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)、针叶林($1.1\text{--}90.1\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)、灌丛($2.5\text{--}80.6\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)和草地($1.1\text{--}15.1\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)土壤中性糖的绝对含量无显著差

异($p > 0.05$; 图1A), 除草地外, 其他类型均显著高于耕地土壤($0.6\text{--}6.3\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)($p < 0.05$; 图1A)。不同地区(西班牙西北部、美国中西部、法国西南部)、不同土壤类型(碳酸钙土壤、沙质淋溶土)中的研究均表明阔叶林和针叶林土壤中性糖(或碳水化合物, 包括纤维素和半纤维中性糖, 下同)的绝对含量显著高于耕地土壤, 并认为可能是人为收获引起的地上输入量减少, 以及耕作扰动导致土壤有机层中的有机质向矿质层迁移造成的(Martens *et al.*, 2004; Jolivet *et al.*, 2006; Llorente *et al.*, 2017)。但是有报道中性糖(或碳水化合物)在草地土壤中更丰富

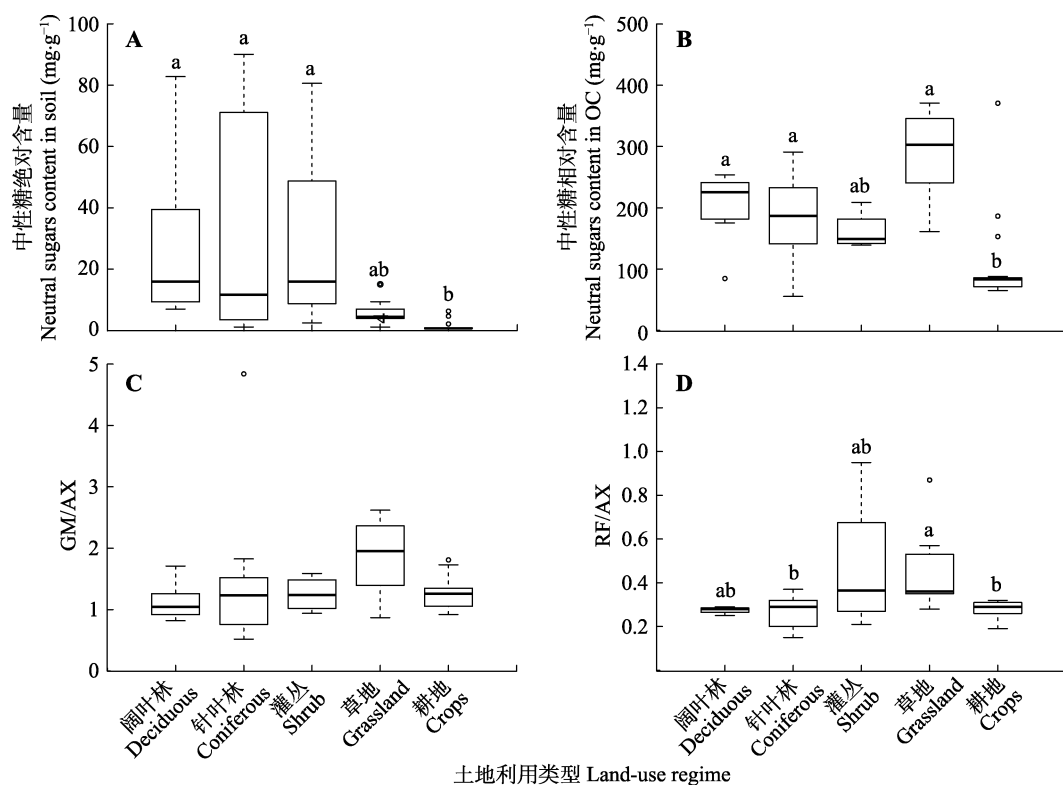


图1 中性糖在不同土地利用类型表层土壤中的含量和来源(Nierop *et al.*, 2001; Spielvogel *et al.*, 2007; Eder *et al.*, 2010; Rumpel *et al.*, 2010; Zhao *et al.*, 2014; Conti *et al.*, 2016; Cui *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016; Creme *et al.*, 2017; Llorente *et al.*, 2017; Evgrafova *et al.*, 2018; Zhu *et al.*, 2018)。A, 中性糖绝对含量。B, 中性糖相对含量。C, GM/AX ((半乳糖+甘露糖)/(阿拉伯糖+木糖))。D, RF/AX ((鼠李糖+岩藻糖)/(阿拉伯糖+木糖))。箱式图上方和下方的线段分别表示上四分位数和下四分位数, 箱式图内部的横线表示数据的中位数, 箱式图中在最上方或最下方的圆圈表示样本数据中的极端值。不同小写字母表示不同土地利用类型间差异显著($p < 0.05$)。A, C, 阔叶林 $n = 8$, 针叶林 $n = 25$, 灌丛 $n = 4$, 草地 $n = 8$, 耕地 $n = 15$ 。B, 阔叶林 $n = 8$, 针叶林 $n = 22$, 灌丛 $n = 4$, 草地 $n = 8$, 耕地 $n = 15$ 。D, 阔叶林 $n = 3$, 针叶林 $n = 19$, 灌丛 $n = 4$, 草地 $n = 8$, 耕地 $n = 27$ 。OC, 土壤有机碳。

Fig. 1 Content and distribution of neutral sugars across different land-use regimes in the top soils (Nierop *et al.*, 2001; Spielvogel *et al.*, 2007; Eder *et al.*, 2010; Rumpel *et al.*, 2010; Zhao *et al.*, 2014; Conti *et al.*, 2016; Cui *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016; Creme *et al.*, 2017; Llorente *et al.*, 2017; Evgrafova *et al.*, 2018; Zhu *et al.*, 2018). A, Neutral sugar absolute content. B, Neutral sugar relative content. C, GM/AX ((galactose + mannose)/(arabinose + xylose)). D, RF/AX ((rhamnose + fucose)/(arabinose + xylose)). The upper and lower end of boxes denote the 0.25 and 0.75 percentiles, respectively. The solid bar in the box mark the median of each dataset. The circles indicate outliers of each dataset. Different lowercase letters indicate differences in various land-use regimes ($p < 0.05$). $n = 8, 25, 4, 8, 15$ (from deciduous, coniferous, shrub, grassland to crops in the A, C). $n = 8, 22, 4, 8, 15$ (from deciduous, coniferous, shrub, grassland to crops in the B). $n = 3, 19, 4, 8, 27$ (from deciduous, coniferous, shrub, grassland to crops in the D). OC, soil organic carbon.

(与耕地相比)(Larré-Larrouy *et al.*, 2004; Martens *et al.*, 2004; Guan *et al.*, 2018)。如, Guan等(2018)发现青藏高原的自然草地经过长期(>50年)耕种后, 植物地下生物量降低使植物碳向土壤中的输入减少, 加上耕作的扰动作用强烈影响了微生物的群落结构和丰度, 导致与草地相比, 耕地土壤中性糖含量降低了57%。Larré-Larrouy等(2004)也认为农作物的根系不发达, 来源于根系的碳水化合物较少是导致此现象的主要原因。由于本研究的数据基于土壤类型、气候条件等各异的, 中性糖含量在各研究之间存在差异, 加之数据量的限制导致了与上述研究的结果不一致。

为考察不同土地利用类型中的中性糖对土壤有机碳(OC)的潜在贡献, 我们利用土壤有机碳含量对中性糖含量进行了归一化。结果显示: 阔叶林($84.5\text{--}253.9\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)、针叶林($55.2\text{--}291.0\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)、灌丛($139.0\text{--}208.9\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)和草地($161.0\text{--}371.0\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)土壤中性糖的相对含量无显著差异($p > 0.05$; 图1B), 除灌丛外, 其他类型的中性糖相对含量均显著高于耕地($65.0\text{--}370.7\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)($p < 0.05$; 图1B)。这与上述中性糖的绝对含量结果一致, 说明耕种会通过减少植物残体的输入从而使土壤中性糖含量减少。也有研究发现虽然土地利用类型由森林转变为灌丛, 但主要的维管束植物种类未改变, 凋落物质量没有变化导致两种土地利用类型土壤中性糖含量无显著差异(Conti *et al.*, 2016)。而Zhao等(2014)在青藏高原的研究表明, 草地土壤中性糖的相对含量显著高于灌丛, 可能是草本植物凋落物的半纤维素含量比灌丛植物凋落物中的含量高导致的。

通过汇总文献数据发现, GM/AX在0.52–4.84之间变化, 在不同土地利用类型中差异不显著($p > 0.05$; 图1C), RF/AX在草地土壤(0.28–0.87)显著高于耕地(0.19–0.32)和针叶林(0.15–0.37)($p < 0.05$; 图1D), 与灌丛(0.21–0.95)和阔叶林(0.25–0.29)无显著差异($p > 0.05$; 图1D), 说明草地土壤含有较丰富的微生物来源的中性糖。这一结果与Gunina和Kuz'yakov (2015)的研究结果一致, 即草地植物残体的GM/AX < 0.5, 而草地土壤的GM/AX > 0.5, 草地土壤较高的GM/AX值并未受到植物残体的干扰, 其土壤中确实含有丰富的微生物来源的中性糖。但是从目前的研究来看, 中性糖在其他4种土地利用类型中的来源特征还没有一致性规律。本研究中阔

叶林、针叶林和灌丛生态系统的GM/AX和RF/AX值均无显著差异, 与Conti等(2016)在阿根廷中部的报道一致。但Cui等(2016)发现针叶林土壤与凋落物中的GM/AX都显著高于阔叶林。更有意思的是, Llorente等(2017)发现针叶林土壤中GM/AX高于耕地和阔叶林土壤, 而3种植物凋落物的GM/AX却在阔叶林中最高, 说明针叶林中含有丰富的微生物来源的中性糖, 可能是针叶林中可被微生物利用的易降解底物更多导致的。本研究中文献数据显示草地与灌丛土壤中的GM/AX和RF/AX无显著差异, 与Zhao等(2014)研究结果相悖。Zhao等(2014)发现青藏高原地区灌丛土壤中微生物来源的中性糖比草地土壤中更丰富, 该研究认为是由于该地区灌丛系统温度较草地更低, 微生物残体周转较慢, 且微生物也更偏向于降解植物来源的中性糖(Spielvogel *et al.*, 2007), 导致微生物来源的中性糖在灌丛土壤中的积累。

2.2 土壤不同组分中性糖的分布特征

为研究中性糖在土壤不同组分中的分布特征, 需要在不破坏中性糖结构的情况下对土壤进行分组。土壤物理分组技术主要针对黏土矿物和团聚体对有机质的物理化学保护作用, 按照土壤密度、土壤颗粒的大小或团聚体的稳定性对土壤进行分级。常用的物理分组法包括密度分组、粒径分组和团聚体分组(张丽敏等, 2014)。

按密度分组, 中性糖在轻质组分中的相对含量($129.0\text{--}410.0\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)较重质组分中($7.5\text{--}322.0\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)高。Llorente等(2017)在含碳酸钙的土壤中也发现中性糖含量在游离态组分中最高, 闭蓄态组次之, 重质组分中最低; 由于微生物更易进入, 因此游离态组分中含有较多的甘露糖。另外, Bischoff等(2018)在西伯利亚高原不同盐分梯度的土壤中也发现, 无论是在表层还是底层, 中性糖含量在轻质组分中最高。但是, 与全土相比, 与矿质相结合的重质组分中中性糖含量更丰富, 该组分中以微生物来源的六碳糖最为丰富; 此外, 该研究中放射性碳的数据显示年龄较老的土壤样品中微生物来源的中性糖含量较高, 说明中性糖在矿质土中的稳定储存是通过连续的微生物转化或矿物的物理保护实现的(Rumpel *et al.*, 2010)。Dao等(2018)在西伯利亚东北部冻土中的研究也发现微生物来源的中性糖在重质组分土壤中含量较丰富, 从较低的C:N和较高的碳

稳定同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)可以看出这与微生物来源的中性糖的选择性积累有关(Gentsch *et al.*, 2015a, 2015b)。此外, 微生物残体(Miltner *et al.*, 2012)及微生物分泌的胞外多聚物中富含的多糖(Kleber *et al.*, 2015), 也可能通过矿物的吸附作用在重质组分土壤中积累。

按团聚体分组或粒径分组, 多数研究都表明大团聚体中碳水化合物含量更高, 微团聚体中微生物来源的碳水化合物较多(Hu *et al.*, 1995a; Larré-Larrouy *et al.*, 2004)。如Larré-Larrouy等(2004)发现200–2 000 μm 粒级的团聚体中碳水化合物含量最高; 不同粒级的团聚体中葡萄糖含量最多, 木糖和甘露糖次之, 而<20 μm 粒级的团聚体中甘露糖含量比木糖更多, 表明微团聚体中有较多的微生物来源碳水化合物的积累。Spielvogel等(2007)研究遭受顶枯病的森林土壤中性糖的变化, 也发现无论是在对照组还是受到干扰的森林中, 随着土壤粒级(粒径分组)减小, GM/AX和RF/AX值增大, 表明黏粒中微生物来源的中性糖含量较丰富, 并提出可能与矿物的物理保护和吸附作用有关。

3 影响中性糖含量和分布的因素

影响中性糖含量的因素可以分为自然因素和人为因素。自然因素有环境因素(CO_2 、 O_2 、海拔、温度、降水等), 生物扰动(土壤动物和微生物), 以及自然灾害(如火灾和病虫害)。Barron-Gafford等(2005)在半封闭式的生态系统(生物圈II号)中的研究表明, 在高 CO_2 浓度处理下, 土壤碳水化合物含量增加, 主要是由植物的地下生物量增加引起的。另外, 有研究使用开放式 CO_2 富集系统(FACE)发现高 CO_2 处理7年后, 由于植物生物量增加, 与对照组相比, 温带草地土壤中性糖含量增加了28% (Bock *et al.*, 2007)。与 CO_2 不同, 当泥炭土在 O_2 中的暴露时间延长, 土壤中性糖降解速率加快, 含量降低(Philben *et al.*, 2015)。田秋香等(2013)通过对中国长白山不同海拔梯度森林土壤中性糖分布的研究发现, 不同海拔间的温度差异是造成土壤中性糖含量差异的主要原因, 在高海拔的低温环境中微生物的分解作用减弱, 再加上微生物对外源碳的利用效率提高, 被微生物转化后的外源碳以微生物残体的形式固存在土壤中。综上所述, 高海拔有利于中性糖的积累。有关生物扰动的研究发现蚯蚓并不会影响土壤中性糖

含量(Phuong-Thi *et al.*, 2012), 而土壤微生物对于土壤中性糖的降解影响很大, 当微生物多样性较高时, 单糖如阿拉伯糖和木糖的降解速率增加, 含量减少(Baumann *et al.*, 2013)。此外, 自然灾害如火灾对土壤中性糖的影响并没有一致的规律, 不同程度的火灾对土壤不同组分的中性糖含量和组成的影响都不同(Mastrolonardo *et al.*, 2015)。

关于影响中性糖的人为因素的研究主要集中在放牧、耕作和土地利用方式改变等方面。放牧的影响存在较多争议, 如有研究发现放牧通过影响植物生物量输入使草地生态系统碳水化合物含量减少(Thompson *et al.*, 2006), 但也有研究发现放牧对中性糖含量没有影响(Steffens *et al.*, 2009)。Abdelrahman等(2016)指出施肥和种植的农作物种类对碳水化合物含量均无显著影响, 但也有研究表明施用混合肥的土壤中性糖含量显著高于施用蚯蚓堆肥的土壤, 可能是施用混合肥土壤中微生物分解作用更小的原因(Phuong-Thi *et al.*, 2012)。对中国东北地区的研究发现, 长期单施有机肥以及有机肥和化肥配合施用可以提高作物产量, 有利于颗粒有机质中植物来源的中性糖的积累, 而单施化肥对土壤中性糖含量无显著影响(张彬等, 2010)。

4 中性糖在土壤中的归趋和周转

中性糖在土壤中的归趋受到生物过程和非生物过程的共同影响。其中, 生物过程包括: 1)被植物根系吸收(只有不到1%的 ^{14}C 标记的葡萄糖会被植物根系吸收)(Kuzakov & Jones, 2006; Biernath *et al.*, 2008); 2)被微生物吸收利用, 土壤中微生物可获取的碳水化合物多数以单糖、二糖和低聚糖的形式存在, 微生物吸收糖的速率较快(几秒至几分钟), 初始阶段葡萄糖的矿化速率较高(Gunina & Kuzakov, 2015)。非生物过程包括: 1)被矿物和有机质吸附, 由于糖类表面不带电荷, 也没有疏水性的基团, 再加上微生物利用与吸附之间存在着强烈竞争(Fischer *et al.*, 2010), 因此吸附作用对中性糖的影响很小(Gunina & Kuzakov, 2015); 2)以溶解性有机质的形式淋溶流失, 参与该过程的碳水化合物量较少, 与其输入和微生物利用的量相比可被忽略(Gunina & Kuzakov, 2015)。

有研究提出有机质的化学特性决定了其在土壤中的降解速率, 即难降解的化合物会被选择性地保

存在土壤中(Stevenson, 1994)。传统观点认为, 中性糖等碳水化合物属于易降解化合物, 在土壤中的周转应该较快。但越来越多的研究表明土壤中碳水化合物的周转行为与其易降解的化学特性并不相符, 这可以从土壤中碳水化合物的平均年龄较高, 与原土中总有机碳年龄相似得到印证(Gleixner *et al.*, 2002; Derrien *et al.*, 2006; Derrien *et al.*, 2007)。其背后的机制也备受关注, 一方面是物理保护作用或化学难降解性(Sollins *et al.*, 1996; Six *et al.*, 2002; Von Lützow *et al.*, 2006), 另一方面是微生物对有机质的再利用(Gleixner *et al.*, 2002)。为明确土壤碳水化合物的周转特征及其驱动机制, 现有的研究常利用以下2种方法: 1) C_3 – C_4 植物轮作: 如Derrien等(2006)在长期种植小麦的土壤中种植玉米23年, 通过 ^{13}C 自然丰度的变化来评估土壤中性糖的周转发现, 在 $>200\ \mu m$ 粒级的土壤中, 碳水化合物的年龄(5年)比总土壤有机碳(7年)年轻, 在 50 – $200\ \mu m$ 和 0 – $50\ \mu m$ 粒级的土壤中, 碳水化合物的平均年龄分别为19和101年, 与相应粒级总的土壤有机碳年龄(32和91年)相似。即, 中性糖在 $>200\ \mu m$ 粒级中的周转较快(与 50 – $200\ \mu m$ 和 0 – $50\ \mu m$ 粒级相比)。Basler等(2015a)利用该方法发现中性糖在土壤重组分中周转比在轻组分中慢: 矿物组分($>2\ g\cdot cm^{-3}$)以及原土中的中性糖碳的平均滞留时间和总碳相似, 但是闭蓄态组分($\leq 2\ g\cdot cm^{-3}$)中性糖碳的平均滞留时间比总碳短; 此外, 微生物来源的中性糖的周转也比植物来源周转慢(在未分组分的原土中), Basler等(2015a)认为有机质的再循环是控制土壤有机质动态的重要因子。2) 添加 ^{13}C 标记的葡萄糖的培养实验: Basler等(2015b)通过添加 ^{13}C 标记的葡萄糖进行了为期3年的培养实验, 发现周转较快的中性糖碳库平均滞留时间为25–60天, 与Derrien等(2007)为期1年的短期培养实验结果相符(17天); 而较稳定的中性糖碳库(微生物来源的中性糖)的平均滞留时间长达365天, 进一步说明微生物对土壤中性糖的再循环利用过程是影响中性糖周转的重要环节。

5 结语

本研究通过整合分析近30年来有关中性糖的研究, 发现中性糖的分布在不同土地利用类型中表现不同, 中性糖在草地、灌丛与森林生态系统中的分布无显著差异, 与灌丛和森林生态系统相比, 耕地

土壤中的中性糖含量较低。从GM/AX来看, 不同土地利用类型土壤中的中性糖来源无显著差异, 但从RF/AX来看, 草地生态系统微生物来源的中性糖比针叶林和耕地土壤中高。中性糖在不同密度组分土壤中的分布, 多数研究一致认为轻质组分土壤中的中性糖含量较高, 而重质组分土壤中的微生物来源的中性糖含量较丰富。在土壤不同粒径(或团聚体)中, 则表现为黏粒(或微团聚体)中微生物来源的中性糖更丰富。整合影响中性糖含量和分布的因素可以看出, 自然影响因素如 CO_2 、 O_2 、温度、降水等对中性糖的含量具有不同程度的影响, 人为因素还存在很大的不确定性。中性糖在土壤中的归趋主要涉及生物过程和非生物过程, 微生物对土壤中性糖的循环再利用是导致其周转较慢的重要因素。

通过整合分析我们认为目前土壤中性糖的研究还存在以下几个问题: 1) 由于目前关于土壤中性糖的文献较少, 基于有限的数据库, 土壤中性糖的来源和分布特征仍存在很大的不确定性, 未来应该加强不同土地利用类型、不同植被类型以及不同土壤组分中性糖的含量分析。2) 中性糖在底层土壤的分布和来源特征不明确。整合的所有文献数据中只有很少的数据涉及底层土壤中中性糖。可能是因为底层土壤的中性糖提取难度大使底层土壤中中性糖的研究受到了限制; 随着近年来中性糖的提取方法的不断改进, 尤其是近年来底层土壤碳动态受到国际社会的高度关注, 未来应加强底层土壤中中性糖含量、分布特征及其影响因素的研究。3) 目前影响土壤中性糖含量和分布的环境因素研究还不够深入, 仅有少数文献分析了中性糖与温度、水分和海拔等环境因子以及与微生物(或酶)等生物因子的单因素相关关系, 缺乏多因素耦合作用分析; 未来亟待加强土壤中性糖含量、分布以及周转主要驱动机制的研究。

参考文献

- Abdelrahman HM, Olk DC, Dinnes D, Ventrella D, Miano T, Cocozza C (2016). Occurrence and abundance of carbohydrates and amino compounds in sequentially extracted labile soil organic matter fractions. *Journal of Soils and Sediments*, 16, 2375–2384.
- Amelung W, Cheshire MV, Guggenberger G (1996). Determination of neutral and acidic sugars in soil by capillary gas-liquid chromatography after trifluoroacetic acid hydrolysis. *Soil Biology & Biochemistry*, 28, 1631–1639.
- Andrews MA (1989). Capillary gas-chromatographic analysis

- of monosaccharides: Improvements and comparisons using trifluoroacetylation and trimethylsilylation of sugar O-benzyl- and O-methyl-oximes. *Carbohydrate Research*, 194, 1–19.
- Angers DA, Mehuys GR (1989). Effects of cropping on carbohydrate content and water-stable aggregation of a clay soil. *Canadian Journal of Soil Science*, 69, 373–380.
- Angers DA, Nadeau P, Mehuys GR (1988). Determination of carbohydrate-composition of soil hydrolysates by high-performance liquid-chromatography. *Journal of Chromatography*, 454, 444–449.
- Barron-Gafford G, Martens D, Grieve K, Biel K, Kudryarov V, McInnis JET, Lipson D, Murthy R (2005). Growth of eastern cottonwoods (*Populus deltoides*) in elevated CO₂ stimulates stand-level respiration and rhizodeposition of carbohydrates, accelerates soil nutrient depletion, yet stimulates above- and belowground biomass production. *Global Change Biology*, 11, 1220–1233.
- Basler A, Dippold M, Helfrich M, Dyckmans J (2015a). Microbial carbon recycling: An underestimated process controlling soil carbon dynamics—Part 1: A long-term laboratory incubation experiment. *Biogeosciences*, 12, 5929–5940.
- Basler A, Dippold M, Helfrich M, Dyckmans J (2015b). Microbial carbon recycling: An underestimated process controlling soil carbon dynamics—Part 2: A C₃-C₄ vegetation change field labelling experiment. *Biogeosciences*, 12, 6291–6299.
- Basler A, Dyckmans J (2013). Compound-specific $\delta^{13}\text{C}$ analysis of monosaccharides from soil extracts by high-performance liquid chromatography/isotope ratio mass spectrometry. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 27, 2546–2550.
- Baumann K, Dignac MF, Rumpel C, Bardoux G, Sarr A, Steffens M, Maron PA (2013). Soil microbial diversity affects soil organic matter decomposition in a silty grassland soil. *Biogeochemistry*, 114, 201–212.
- Biernath C, Fischer H, Kuzyakov Y (2008). Root uptake of N-containing and N-free low molecular weight organic substances by maize: A $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ tracer study. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 2237–2245.
- Bischoff N, Mikutta R, Shibistova O, Dohrmann R, Herdtle D, Gerhard L, Fritzsche F, Puzanov A, Silanteva M, Grebennikova A, Guggenberger G (2018). Organic matter dynamics along a salinity gradient in Siberian steppe soils. *Biogeosciences*, 15, 13–29.
- Black GE, Fox A (1996). Recent progress in the analysis of sugar monomers from complex matrices using chromatography in conjunction with mass spectrometry or stand-alone tandem mass spectrometry. *Journal of Chromatography A*, 720, 51–60.
- Blagodatskaya E, Kuzyakov Y (2013). Active microorganisms in soil: Critical review of estimation criteria and approaches. *Soil Biology & Biochemistry*, 67, 192–211.
- Bock M, Glaser B, Millar N (2007). Sequestration and turnover of plant- and microbially derived sugars in a temperate grassland soil during 7 years exposed to elevated atmospheric pCO₂. *Global Change Biology*, 13, 478–490.
- Bruggink C, Maurer R, Herrmann H, Cavalli S, Hoefler F (2005). Analysis of carbohydrates by anion exchange chromatography and mass spectrometry. *Journal of Chromatography A*, 1085, 104–109.
- Cheshire MV (1979). *Nature and Origin of Carbohydrates in Soils*. Academic Press, London.
- Cheshire MV, Russell JD, Fraser AR, Bracewell JM, Robertsons GW, Benzing-Purdie LM, Ratcliffe CI, Ripmeester JA, Goodman BA (1992). Nature of soil carbohydrate and its association with soil humic substances. *Journal of Soil Science*, 43, 359–373.
- Conti G, Kowaljow E, Baptist F, Rumpel C, Cuchietti A, Perez Harguindeguy N, Diaz S (2016). Altered soil carbon dynamics under different land-use regimes in subtropical seasonally-dry forests of central Argentina. *Plant and Soil*, 403, 375–387.
- Cremer A, Chabbi A, Gastal F, Rumpel C (2017). Biogeochemical nature of grassland soil organic matter under plant communities with two nitrogen sources. *Plant and Soil*, 415, 189–201.
- Cui LF, Liang C, Duncan DS, Bao XL, Xie HT, He HB, Wickings K, Zhang XD, Chen FS (2016). Impacts of vegetation type and climatic zone on neutral sugar distribution in natural forest soils. *Geoderma*, 282, 139–146.
- Dao TT, Gentsch N, Mikutta R, Sauheitl L, Shibistova O, Wild B, Schneckner J, Barta J, Capek P, Gittel A, Lashchinskiy N, Urich T, Santruckova H, Richter A, Guggenberger G (2018). Fate of carbohydrates and lignin in north-east Siberian permafrost soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 116, 311–322.
- Derrien D, Marol C, Balabane M, Balesdent J (2006). The turnover of carbohydrate carbon in a cultivated soil estimated by ^{13}C natural abundances. *European Journal of Soil Science*, 57, 547–557.
- Derrien D, Marol C, Balesdent J (2007). Microbial biosyntheses of individual neutral sugars among sets of substrates and soils. *Geoderma*, 139, 190–198.
- Eder E, Spielvogel S, Koelbl A, Albert G, Kögel-Knabner I (2010). Analysis of hydrolysable neutral sugars in mineral soils: Improvement of alditol acetylation for gas chromatographic separation and measurement. *Organic Geochemistry*, 41, 580–585.
- Evgrafova A, De La Haye TR, Haase I, Shibistova O, Guggenberger G, Tananaev N, Sauheitl L, Spielvogel S (2018). Small-scale spatial patterns of soil organic carbon and nitrogen stocks in permafrost-affected soils of northern

- Siberia. *Geoderma*, 329, 91–107.
- Farhadi A, Keshavarzian A, Fields JZ, Sheikh M, Banan A (2006). Resolution of common dietary sugars from probe sugars for test of intestinal permeability using capillary column gas chromatography. *Journal of Chromatography B*, 836, 63–68.
- Feller C, Beare MH (1997). Physical control of soil organic matter dynamics in the tropics. *Geoderma*, 79, 69–116.
- Fischer H, Ingwersen J, Kuzyakov Y (2010). Microbial uptake of low-molecular-weight organic substances out-competes sorption in soil. *European Journal of Soil Science*, 61, 504–513.
- Gentsch N, Mikutta R, Alves RJE, Barta J, Čapek P, Gittel A, Hugelius G, Kuhry P, Lashchinskiy N, Palmtag J (2015a). Storage and transformation of organic matter fractions in cryoturbated permafrost soils across the Siberian Arctic. *Biogeosciences Discussions*, 12, 2697–2743.
- Gentsch N, Mikutta R, Shibistova O, Wild B, Schnecker J, Richter A, Urich T, Gittel A, Šantrůčková H, Bárta J (2015b). Properties and bioavailability of particulate and mineral-associated organic matter in Arctic permafrost soils. *European Journal of Soil Science*, 66, 722–734.
- Gleixner G, Poirier N, Bol R, Balesdent J (2002). Molecular dynamics of organic matter in a cultivated soil. *Organic Geochemistry*, 33, 357–366.
- Greenland DJ, Oades JM (1975). *Saccharides*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Guan ZH, Li XG, Wang L, Mou XM, Kuzyakov Y (2018). Conversion of Tibetan grasslands to croplands decreases accumulation of microbially synthesized compounds in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 123, 10–20.
- Guggenberger G, Christensen BT, Zech W (1994). Land-use effects on the composition of organic matter in particle-size separates of soil: I. Lignin and carbohydrate signature. *European Journal of Soil Science*, 45, 449–458.
- Gunina A, Kuzyakov Y (2015). Sugars in soil and sweets for microorganisms: Review of origin, content, composition and fate. *Soil Biology & Biochemistry*, 90, 87–100.
- Hamada R, Ono A (1984). Determination of carbohydrates in hydrolysates of volcanic ash soil by liquid chromatography with fluorescence spectroscopy. *Soil Science & Plant Nutrition*, 30, 145–150.
- Hu S, Coleman DC, Beare MH, Hendrix PF (1995a). Soil carbohydrates in aggrading and degrading agroecosystems: Influences of fungi and aggregates. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 54, 77–88.
- Hu S, Coleman DC, Hendrix PF, Beare MH (1995b). Biotic manipulation effects on soil carbohydrates and microbial biomass in a cultivated soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 27, 1127–1135.
- Jolivet C, Angers DA, Chantigny MH, Andreux F, Arrouays D (2006). Carbohydrate dynamics in particle-size fractions of sandy spodosols following forest conversion to maize cropping. *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 2834–2842.
- Kleber M, Eusterhues K, Keiluweit M, Mikutta C, Mikutta R, Nico PS (2015). Chapter One—Mineral-organic associations: Formation, properties, and relevance in soil environments. *Advances in Agronomy*, 130, 1–140.
- Kögel-Knabner I (2002). The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology & Biochemistry*, 34, 139–162.
- Kögel-Knabner I, Amelung W (2014). Dynamics, chemistry, and preservation of organic matter in soils. *Treatise on Geochemistry*, 13, 157–215.
- Kuzyakov Y (2010). Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 1363–1371.
- Kuzyakov Y, Domanski G (2000). Carbon input by plants into the soil. Review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163, 421–431.
- Kuzyakov Y, Jones DL (2006). Glucose uptake by maize roots and its transformation in the rhizosphere. *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 851–860.
- Larré-Larrouy MC, Blanchart E, Albrecht A, Feller C (2004). Carbon and monosaccharides of a tropical vertisol under pasture and market-gardening: Distribution in secondary organomineral separates. *Geoderma*, 119, 163–178.
- Larré-Larrouy MC, Feller C (1997). Determination of carbohydrates in two ferrallitic soils: Analysis by capillary gas chromatography after derivatization by silylation. *Soil Biology & Biochemistry*, 29, 1585–1589.
- Llorente M, Glaser B, Turrión MB (2017). Effect of land use change on contents and distribution of monosaccharides within density fractions of calcareous soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 107, 260–268.
- Martens DA, Frankenberger WT (1993). Soil saccharide extraction and detection. *Plant and Soil*, 149, 145–147.
- Martens DA, Reedy TE, Lewis DT (2004). Soil organic carbon content and composition of 130-year crop, pasture and forest land-use managements. *Global Change Biology*, 10, 65–78.
- Mastrolonardo G, Rumpel C, Forte C, Doerr SH, Certini G (2015). Abundance and composition of free and aggregate-occluded carbohydrates and lignin in two forest soils as affected by wildfires of different severity. *Geoderma*, 245, 40–51.
- Miltner A, Bombach P, Schmidt-Brücken B, Kästner M (2012). SOM genesis: Microbial biomass as a significant source. *Biogeochemistry*, 111, 41–55.
- Moers MEC, Jones DM, Eakin PA, Fallick AE, Griffiths H, Larter SR (1993). Carbohydrate diagenesis in hypersaline environments: Application of GC-IRMS to the stable isotope analysis of derivatized saccharides from surficial and buried sediments. *Organic Geochemistry*, 20, 927–933.

- Murata T, Tanaka H, Yasue S, Hamada R, Sakagami K, Kurokawa Y (1999). Seasonal variations in soil microbial biomass content and soil neutral sugar composition in grassland in the Japanese Temperate Zone. *Applied Soil Ecology*, 11, 253–259.
- Nacro HB, Larré-larrouy MC, Feller C, Abbadie L (2005). Hydrolysable carbohydrate in tropical soils under adjacent forest and savanna vegetation in Lamto, Côte d'Ivoire. *Soil Research*, 43, 705–711.
- Navarrete IA, Tsutsuki K (2008). Land-use impact on soil carbon, nitrogen, neutral sugar composition and related chemical properties in a degraded Ultisol in Leyte, Philippines. *Soil Science & Plant Nutrition*, 54, 321–331.
- Nierop KGJ, Van Lagen B, Buurman P (2001). Composition of plant tissues and soil organic matter in the first stages of a vegetation succession. *Geoderma*, 100, 1–24.
- Oades JM (1984). Soil organic matter and structural stability: Mechanisms and implications for management. *Plant and Soil*, 76, 319–337.
- Oades JM, Kirkman MA, Wagner GH (1970). The use of gas-liquid chromatography for the determination of sugars extracted from soils by sulfuric acid. *Soil Science Society of America Journal*, 34, 230–235.
- Philben M, Holmquist J, Macdonald G, Duan D, Kaiser K, Benner R (2015). Temperature, oxygen, and vegetation controls on decomposition in a James Bay peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 29, 729–743.
- Phuong-Thi N, Rumpel C, Thu-Thuy D, Jouquet P (2012). The effect of earthworms on carbon storage and soil organic matter composition in tropical soil amended with compost and vermicompost. *Soil Biology & Biochemistry*, 50, 214–220.
- Prietz J, Dechamps N, Spielvogel S (2012). Analysis of non-cellulosic polysaccharides helps to reveal the history of thick organic surface layers on calcareous Alpine soils. *Plant and Soil*, 365, 93–114.
- Puget P, Angers DA, Chenu C (1999). Nature of carbohydrates associated with water-stable aggregates of two cultivated soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 31, 55–63.
- Ruiz-Matute AI, Hernandez-Hernandez O, Rodriguez-Sanchez S, Sanz ML, Martinez-Castro I (2011). Derivatization of carbohydrates for GC and GC-MS analyses. *Journal of Chromatography B-Analytical Technologies in the Biomedical and Life Sciences*, 879, 1226–1240.
- Rumpel C, Dignac MF (2006). Gas chromatographic analysis of monosaccharides in a forest soil profile: Analysis by gas chromatography after trifluoroacetic acid hydrolysis and reduction-acetylation. *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 1478–1481.
- Rumpel C, Eusterhues K, Kögel-Knabner I (2010). Non-cellulosic neutral sugar contribution to mineral associated organic matter in top- and subsoil horizons of two acid forest soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 379–382.
- Six J, Conant RT, Paul EA, Paustian K (2002). Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil*, 241, 155–176.
- Sollins P, Homann P, Caldwell BA (1996). Stabilization and destabilization of soil organic matter: Mechanisms and controls. *Geoderma*, 74, 65–105.
- Sowden FJ, Ivarson KC (1962). Methods for the analysis of carbohydrate material in soil: 2. *Soil Science*, 94, 340–344.
- Spielvogel S, Prietz J, Kögel-Knabner I (2007). Changes of lignin phenols and neutral sugars in different soil types of a high-elevation forest ecosystem 25 years after forest dieback. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 655–668.
- Steffens M, Kölbl A, Kögel-Knabner I (2009). Alteration of soil organic matter pools and aggregation in semi-arid steppe topsoils as driven by organic matter input. *European Journal of Soil Science*, 60, 198–212.
- Stevenson FJ (1994). *Humus Chemistry: Genesis, Composition, Reactions*, 2nd edn. Wiley, New York.
- Takeuchi M, Takasaki S, Inoue N, Kobata A (1987). Sensitive method for carbohydrate-composition analysis of glycoproteins by high-performance liquid- chromatography. *Journal of Chromatography*, 400, 207–213.
- Tanaka H, Hamada R, Kondoh A, Sakagami K (1990). Determination of component sugars in soil organic-matter by HPLC. *Zentralblatt für Mikrobiologie*, 145, 621–628.
- Thompson TL, Zaady E, Huancheng P, Wilson TB, Martens DA (2006). Soil C and N pools in patchy shrublands of the Negev and Chihuahuan Deserts. *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 1943–1955.
- Tian QX, Zhang B, He HB, Zhang XD, Chen WX (2013). Distribution pattern of neutral sugar in forest soils along an altitude gradient in Changbai Mountains, Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 1777–1783. [田秋香, 张彬, 何红波, 张旭东, 程维信 (2013). 长白山不同海拔梯度森林土壤中糖分布特征. 应用生态学报, 24, 1777–1783.]
- Trouve C, Disnar JR, Mariotti A, Guillet B (1996). Changes in the amount and distribution of neutral monosaccharides of savanna soils after plantation of *Pinus* and *Eucalyptus* in the Congo. *European Journal of Soil Science*, 47, 51–59.
- Uzaki M, Ishiwatari R (1983). Determination of cellulose and non-cellulose carbohydrates in recent sediments by gas chromatography. *Journal of Chromatography A*, 260, 487–492.
- Von Lützow M, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, Matzner E, Guggenberger G, Marschner B, Flessa H (2006). Stabilization of organic matter in temperate soils: Mechanisms and their relevance under different soil conditions—A review. *European Journal of Soil Science*, 57, 426–445.
- Wang X, Zhang L, Wu J, Xu W, Wang X, Lu X (2017). Improvement of simultaneous determination of neutral

- monosaccharides and uronic acids by gas chromatography. *Food Chemistry*, 220, 198–207.
- Wang YP, Li XG, Fu T, Wang L, Turner NC, Siddique KHM, Li FM (2016). Multi-site assessment of the effects of plastic-film mulch on the soil organic carbon balance in semiarid areas of China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 228, 42–51.
- Weil J, Brewer M, Hendrickson R, Sarikaya A, Ladisch MR (1998). Continuous pH monitoring during pretreatment of yellow poplar wood sawdust by pressure cooking in water. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 70–72, 99–111.
- Xie H, Li J, Zhu P, Peng C, Wang J, He H, Zhang X (2014). Long-term manure amendments enhance neutral sugar accumulation in bulk soil and particulate organic matter in a Mollisol. *Soil Biology & Biochemistry*, 78, 45–53.
- Zhang B, Du JF, Xie HT, Li WF, Wang LF, Zhang XD (2010). Effects of long-term fertilization on features of neutral sugars in particulate organic matter. *Chinese Journal of Soil Science*, 41, 617–621. [张彬, 杜介方, 解宏图, 李维福, 王连峰, 张旭东 (2010). 长期施肥对颗粒有机质中中性糖特性的影响. *土壤通报*, 41, 617–621.]
- Zhang LM, Xu MG, Lou YL, Wang XL, Li ZF (2014). Soil organic carbon fractionation methods. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, (4), 1–6. [张丽敏, 徐明岗, 娄翼来, 王小利, 李忠芳 (2014). 土壤有机碳分组方法概述. *中国土壤与肥料*, (4), 1–6.]
- Zhang S, Li C, Zhou G, Che G, You J, Suo Y (2013). Determination of the carbohydrates from *Notopterygium forbesii* Boiss by HPLC with fluorescence detection. *Carbohydrate Polymers*, 97, 794–799.
- Zhang W, He H, Zhang X (2007). Determination of neutral sugars in soil by capillary gas chromatography after derivatization to aldonitrile acetates. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 2665–2669.
- Zhang ZQ, Khan NM, Nunez KM, Chess EK, Szabo CM (2012). Complete monosaccharide analysis by high-performance anion-exchange chromatography with pulsed amperometric detection. *Analytical Chemistry*, 84, 4104–4110.
- Zhao NN, Guggenberger G, Shibistova O, Thao DT, Shi WJ, Li XG (2014). Aspect-vegetation complex effects on biochemical characteristics and decomposability of soil organic carbon on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, 384, 289–301.
- Zhu X, Liang C, Masters MD, Kantola IB, Delucia EH (2018). The impacts of four potential bioenergy crops on soil carbon dynamics as shown by biomarker analyses and DRIFT spectroscopy. *Global Change Biology Bioenergy*, 10, 489–500.

责任编辑: 程晓莉 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答