

DOI: 10.11766/trxb201211020447

土壤碳水化合物的转化与累积研究进展*

张焕军^{1,2} 郁红艳¹ 丁维新^{1†}

(1 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 210008)

(2 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 碳水化合物虽然仅占土壤有机质的 10% ~ 20%, 却是土壤中最活跃的有机碳库, 是微生物的主要能源和碳源, 并参与土壤团聚体的形成, 是土壤有机质和土壤性质研究中的重要指标和对象。本文综述了土壤碳水化合物种类、来源和在团聚体中的分布特征、微生物群落结构对碳水化合物的转化和积聚的影响, 同时讨论了耕作、施肥等农业措施对碳水化合物含量和分布的影响。从现有文献资料来看, 碳水化合物的含量因土壤粒级不同而异; 外源碳水化合物在土壤中的转化和累积与微生物群落结构特征密切相关, 细菌在单糖等简单碳水化合物的转化中起主要作用, 而复杂碳水化合物则首先在真菌的作用下水解成单糖; 真菌和革兰氏阳性菌丰富的土壤更有利于碳水化合物来源碳的累积, 但是详细的转化过程和存在形态认识有限, 有待深入研究。

关键词 碳水化合物; 转化; 积聚; 影响因素

中图分类号 S153.6 **文献标识码** A

土壤有机质作为陆地生态系统重要的碳库之一, 又是大气 CO₂ 的重要源或汇, 对全球碳循环平衡起着重要作用。随着大气中 CO₂ 浓度的持续升高, 在寻找到更加有效固定大气碳的方法之前, 土壤固碳被认为是最有效的减缓大气 CO₂ 浓度升高的途径之一。因此, 了解土壤有机质的转化和累积过程对农业可持续发展和应对全球变化均具有科学意义。

土壤有机质由一系列稳定性不同的有机化合物组成, 包括游离氨基酸、单糖、蛋白质和木质素等。由于它们的分子结构特征、功能团以及分子构象、聚合度等存在差异, 导致在土壤团聚体形成和有机质转化中呈现出不同的参与程度, 凸现出土壤不同的肥力功能和环境功能。因此, 欲揭示土壤有机质的循环机制, 需对构成有机质的各种组分进行研究。碳水化合物约占土壤有机质总量的 10% ~ 20%^[1], 通常被归入土壤的活性有机碳库^[2], 是土壤微生物的主要能源和碳源, 与微生物活性显著相关^[3-4], 同时也是微生物细胞的组成成分或者代谢产

物。在土壤团聚体形成过程中, 碳水化合物是重要的胶结物, 对土壤结构的形成和稳定起至关重要的作用^[5-6], 其中微生物源多糖与黏粒结合形成微团聚体是土壤团聚结构形成的起始步骤^[7]。此外, 碳水化合物与黏土矿物、金属离子和微生物相互作用, 改变了土壤环境质量和物质的转化与循环。正是基于其对外界因素变化的响应较土壤有机质总量更为敏感, 碳水化合物含量和特性已成为土壤有机质研究中的重要指标和主要对象^[8]。

1 碳水化合物的来源及在土壤团聚体中的分布

1.1 碳水化合物来源

土壤碳水化合物包括单糖、二糖、多糖及糖类衍生物, 主要来自动植物残体、根系分泌物、微生物细胞以及胞外代谢产物。不同来源的碳水化合物水解后的单糖组分不同。植物来源的含有大量的葡萄糖、木糖和阿拉伯糖, 微生物来源的则以葡萄

* 国家“973”计划项目(2011CB100503)、中国科学院知识创新工程重大项目(KSCX2-EW-N-08)和战略性先导科技专项子课题(XDA05050507)资助

† 通讯作者, E-mail: wxding@issas.ac.cn

作者简介: 张焕军(1986—), 女, 博士研究生, 主要研究方向为土壤碳氮转化及温室气体排放。E-mail: hjzhang@issas.ac.cn

收稿日期: 2012-11-02; 收到修改稿日期: 2013-04-07

糖、半乳糖和甘露糖为主^[1]。碳水化合物大多以多糖形式与其他有机质组分通过键合存在^[8]。多糖在胞外水解酶的作用下分解成寡聚糖,进一步水解为单糖,为土壤生物提供碳源或能源^[9]。

单糖包括中性单糖、氨基单糖和酸性单糖。中性单糖包括木糖(Xylose)、阿拉伯糖(Arabinose)、核糖(Ribose)、葡萄糖(Glucose)、半乳糖(Galactose)、甘露糖(Mannose)、岩藻糖(Fucose)和鼠李糖(Rhamnose)等8种。土壤中含有多种氨基糖,其中氨基葡萄糖(GluN)、氨基半乳糖(GalN)、甘露糖胺(ManN)和胞壁酸(Mur)等4种被定量化。酸性单糖包括葡萄糖醛酸和半乳糖醛酸^[10]。中性糖通常用来评价土壤有机质稳定性,氨基糖则用于评价土壤有机质的微生物来源。中性糖中的五碳糖聚合物(阿拉伯糖和木糖)来源于植物,可以在微生物参与下合成为六碳糖聚合物(如半乳糖、甘露糖、岩藻糖、鼠李糖)^[11]。研究表明,植物来源的糖类:(半乳糖+甘露糖)/(阿拉伯糖+木糖) < 0.5 ,而微生物来源的糖类:(半乳糖+甘露糖)/(阿拉伯糖+木糖) > 2 。因此,常用糖浓度和组分来评价土壤有机质形成过程中植物和微生物源的相对贡献,用六碳糖和五碳糖比如半乳糖/(阿拉伯糖+木糖)、半乳糖/阿拉伯糖或(半乳糖+甘露糖)/(阿拉伯糖+木糖)来表征碳水化合物的来源^[12]。氨基单糖主要来源于微生物,是土壤有机氮的重要组成部分,其中氨基葡萄糖主要来源于真菌,是真菌几丁质的唯一成分;胞壁酸来源于细菌,是细菌脂多糖和肽聚糖的主要成分^[13];而氨基半乳糖的来源尚未确定,一般认为主要来源于细菌。甘露糖胺较多地存在于细菌产物中,但其确切的来源还需进一步研究。由于氨基糖的来源具有异源性,通常将氨基葡萄糖/胞壁酸比和氨基葡萄糖/氨基半乳糖比结合起来表征细菌和真菌的相对贡献,阐明真菌和细菌对土壤有机质转化和积累的影响^[14]。酸性单糖既可来源于植物,也可来源于微生物,因此对酸性单糖的来源仍需进一步研究^[15]。

1.2 碳水化合物在团聚体中分布及其与团聚体稳定性关系

作为一种较活泼、易分解的有机质组成成分,碳水化合物在土壤中的含量、分布和转化受多种因素的影响,如土壤颗粒的密度和粒度、气候因素、微生物数量和群落结构、土地利用方式、施肥情况等^[16]。土壤团聚体除对碳水化合物具有物理保护作用外,其粒径大小和孔隙的空间分布决定了土壤的水分、

空气和温度状况,调控了土壤生物(微生物和动物)的生存环境,控制着微生物的移动及其与碳水化合物接触的难易程度^[17],影响着碳水化合物的分布和转化^[18]。

目前关于土壤碳水化合物的研究,更多地集中在中性糖。有研究指出,较粗土壤组分如砂砾中的有机质主要集中了植物来源的阿拉伯糖和木糖,而细组分如黏粒中优先积累的是微生物来源的半乳糖和甘露糖^[8]。土壤团聚体中碳水化合物含量变化范围很大,但碳水化合物的分布规律与有机质基本一致,为: $630 \sim 2\ 000\ \mu\text{m} > > 2\ 000\ \mu\text{m} > 200 \sim 630\ \mu\text{m} > 63 \sim 200\ \mu\text{m} > < 63\ \mu\text{m}$,并且这种分布规律并不受土地利用方式影响^[19]。Mbagwu等^[20]用湿筛分级法研究也发现,炎热潮湿的非洲南部地区土壤中碳水化合物的含量随土壤颗粒直径减小而降低。相反,Adamu等^[21]用干筛法研究发现,在非洲中部高原地区土壤中碳水化合物更多地聚集在粒径小的颗粒中。Yu等^[22]对我国黄淮海平原有机质含量低的潮土研究发现,大团聚体($> 250\ \mu\text{m}$)中含量最高,粉砂+黏粒组分($< 53\ \mu\text{m}$)次之,而微团聚体中最低。他们进一步发现微团聚体中低的碳水化合物含量与该组分中有机碳含量低有关^[23]。土壤团聚体可以影响碳水化合物的分布和转化,而碳水化合物作为黏合剂也影响着团聚体的形成,并且起着重要作用^[24]。有研究发现,团聚体稳定程度(团聚体抵抗外力作用而保持原有形态的能力,多指水稳性)与热水浸提的土壤碳水化合物含量之间存在着指数关系,团聚体的稳定性随着碳水化合物含量增加而提高,但是当土壤团聚体的稳定度达到78%后,其稳定性不再随碳水化合物含量增加而增大^[19]。综述分析,不同种类土壤碳水化合物在团聚体中分布差异的原因可能是由于土壤有机质和碳水化合物含量不同,使得进入不同粒径团聚体中有机质和碳水化合物含量存在差异。这可能反映了土壤团聚化程度与有机质和碳水化合物含量水平之间的互动关系,对此有待深入研究。

2 碳水化合物的转化

碳水化合物虽然被划分为土壤活性碳库,但有研究表明,某些多糖,如几丁质源碳的平均存留时间并不低于土壤有机碳的平均存留时间(20~100年),并且不同单糖碳之间的存留时间没有明显差别^[25-26]。¹³C标记试验表明,土壤中存在着两类碳水

化合物库:一类是易代谢库,平均存留时间为 2 周,如葡萄糖、麦芽糖等单糖或二糖;另一类为缓慢代谢库,主要包括多糖如纤维素,能在土壤中长时间稳定存留^[26]。一般而言,纤维素或淀粉等复杂结构的碳水化合物在进入土壤后,会在微生物作用下降解为结构简单的单糖或双糖,随后被微生物或植物吸收利用。

不同结构碳水化合物在土壤中的转化速率存在很大差异。碳水化合物在土壤中的转化与微生物密切相关^[27],细菌生长速率高于真菌,但是对碳水化合物的亲和力小于真菌。土壤中结构简单的碳水化合物如葡萄糖等单糖,可以迅速地被细菌吸收利用,而结构相对复杂的多糖则主要被真菌利用^[28-29],因为真菌能分泌不同种类的、可以降解复杂多糖如淀粉和纤维素的胞外酶^[30]。但是,细菌和真菌在土壤碳水化合物转化过程中密切配合,分别在不同阶段起主要作用^[27]。

2.1 单糖等简单碳水化合物的微生物转化

结构简单的碳水化合物如葡萄糖等进入土壤后立即被分解,12%~73%的外源葡萄糖在 2 周内遭到矿化,仅有 17%~21% 转化为微生物生物量碳。在驱动葡萄糖转化的微生物中,革兰氏阳性菌作用最强,真菌和放线菌可能在利用葡萄糖源微生物同化产物中发挥较强作用^[31-32]。Rinnan 和 Bøth^[33]发现,¹³C-葡萄糖加入土壤后迅速被细菌和真菌利用,尤其是革兰氏阳性菌和好氧菌。同时还发现,真菌对葡萄糖等碳水化合物的竞争利用能力大于细菌,这种竞争利用能力的差异归因于两者在供试土壤中的生物量不同^[34-35]。

被转化为微生物体细胞或者以 CO₂ 形式排放的外加葡萄糖的比例,取决于微生物的生长效率^[27]。好氧菌更多地将葡萄糖用作能源^[36],而革兰氏阳性菌则主要用于体细胞的合成,从而将简单糖复杂化,这是因为革兰氏阳性菌可以合成肽聚糖,而作为肽聚糖主要成分的 N-乙酰氨基葡萄糖是难分解有机质合成的重要前体^[37-38]。真菌既可以直接利用土壤中的葡萄糖,也可以利用细菌的代谢产物或者残留物^[39]。放线菌则可以利用土壤中的难分解有机物^[40]、细菌的代谢产物^[41]或真菌细胞壁^[33]。真菌或放线菌产生的代谢产物较细菌的更难被分解^[27],而且容易与黏土矿物结合形成团聚体^[42-43],因此,真菌或放线菌对细菌代谢产物的再利用是实现葡萄糖源碳复杂化和稳定化的关键过程^[32, 38]。

2.2 多糖等复杂碳水化合物的微生物转化

复杂多糖在土壤中的转化过程是,首先在胞外水解酶作用下转化为寡聚糖,进一步被酶促水解成单糖,然后再经历类似简单糖类的转化过程。参与将复杂多糖水解成简单糖的酶大多由真菌产生,如几丁质酶。放线菌则可以直接利用复杂多糖,如纤维素^[40]。与单糖的转化过程不同,微生物体中同化的复杂多糖源碳的比例随着时间推移呈上升的趋势^[33]。

Guggenberger 等^[44]发现,当粒状淀粉加入草地土壤后,只促进了真菌生长,对细菌没有显著影响。将¹³C 标记小麦秸秆或根加入农田土壤中,也首先在真菌体内检测到¹³C,随后才在细菌中发现^[30, 45]。这些研究表明,多糖进入土壤后首先被真菌利用并简单化,然后才被细菌利用。不同土地利用方式下土壤中参与简单糖类转化的微生物种类和转化过程相似,但参与复杂多糖转化的微生物种类却存在明显差异,随多糖结构复杂度增加,差别就更大^[46]。例如葡萄糖或者木糖在草地和橡树林土壤中的转化过程相似,但是松叶枯落物在草地土壤中主要为真菌降解,而橡树林土壤主要为革兰氏阴性菌利用。

3 碳水化合物在土壤中的累积及其影响因素

外源碳水化合物进入土壤后可以通过三个过程来实现稳定存留,包括:(1)物理吸附作用。碳水化合物可以直接被矿物吸附,使得微生物难于利用,始终以原始形态存留在土壤中^[47-48];(2)微生物利用。外源碳水化合物被微生物利用、转化成微生物体细胞或者代谢产物,微生物碳直接存在于土壤,而微生物源多糖可以与黏粒等结合形成(< 53 μm)粉砂+黏粒组合或者微团聚体,而微团聚体是团聚体形成的起始步骤^[8]。研究表明,碳水化合物尤其是微生物源多糖作为难分解碳库的重要组成部分主要积聚在微团聚体中,它们对土壤抗性碳库的贡献甚至大于木质素单体^[49]。Golchin 等^[50]同样指出,森林土壤胡敏酸中碳水化合物(主要为植物源)所占比例为 15%~17%,富里酸中高达 48%,而腐殖酸中的碳水化合物主要来源于微生物^[51]。

3.1 耕作对碳水化合物累积的影响

土地利用方式能够通过改变土地覆盖生物量来打破土壤碳的输入和输出平衡^[52]。耕作提高了

土壤的透气性,提高了土壤空气中氧气含量,同时破坏了土壤结构,使得更多原来微生物无法接触的碳水化合物暴露出来,例如存在于纳米或者微米级空隙中的碳水化合物,使得土壤团聚体内部及微生物细胞组织内固定的有机质快速氧化^[53]。

Spohn 等^[19]研究发现,当林地或草地转变为耕地后,土壤碳水化合物含量急剧下降。Jolivet 等^[16]发现,森林砍伐和耕作导致土壤有机碳和碳水化合物含量以及碳水化合物占有机碳的比例下降,同时中性单糖的组成也发生了显著变化。当森林土壤转变为耕地后,土壤中碳水化合物含量下降 21% ~ 43%,而草地转变为耕地后土壤中氨基糖含量下降幅度达到 54%。相反,森林土壤转变为耕地后,植物源碳水化合物所占比例随着时间延长而增加,微生物源碳水化合物的比例则降低,表明耕作减少了土壤微生物源碳水化合物的累积。Roberson 等^[54]发现,当果园变为农田两年后,土壤碳水化合物含量没有下降,导致研究结果存在差异的原因可能是不同土壤中的有机碳和碳水化合物含量不同,土壤中有机碳或碳水化合物含量越低,受施肥等措施影响越明显^[23]。

3.2 施肥对碳水化合物积聚的影响

Angers 等^[55]研究发现,有机肥施用增加了土壤碳水化合物含量,同时也增加了碳水化合物占有机质的比例。不同矿质肥料对土壤碳水化合物含量的影响因肥料种类不同而异,闫颖等^[56]研究表明,黑土长期(24 年)单独施用氮肥或者氮磷肥配施,并不影响土壤碳水化合物含量。相反,Yu 等^[23]发现,潮土长期(18 年)施用氮磷肥或氮磷钾肥料显著提高了土壤碳水化合物的含量,并且这种增加与土壤有机质含量的提高是同步的。然而,Debosz 等^[57]研究了长期(>100 年)施用有机和无机肥料对团聚体中碳水化合物的影响,发现厩肥和矿质肥料均提高了团聚体中碳水化合物的含量增加,并且差异不明显。产生不同研究结果的原因可能是不同供试土壤中原始碳水化合物含量存在着差异,施用化肥对原始碳水化合物含量高的土壤影响不明显,而对碳水化合物含量低的土壤因提高作物产量,使得更多的根系残留物和分泌物甚至作物秸秆进入土壤,提高了碳水化合物的积累。此外,施用化肥对土壤碳水化合物的组成也有一定影响,有机质的老化作用可能使土壤中微生物源碳水化合物优先分解,导致植物源碳水化合物所占比重增加。Gunnarsson 等^[58]证实,在植物残体降解过程中,微生物糖为主

的游离糖较植物来源的木糖、阿拉伯糖优先被分解。

3.3 微生物对碳水化合物源碳累积的影响

微生物同化是实现碳水化合物在土壤中稳定存留的关键。微生物对碳水化合物的利用与其生物量、同化效率密切相关^[27]。微生物同化的碳水化合物在土壤中存留效率取决于:(1)微生物的生长效率和微生物吸收碳水化合物后产生同化产物的效率。微生物的生长效率越高,越多的外源碳水化合物可以被转化成微生物源碳;(2)土壤对微生物同化产物的保护作用;(3)微生物的代谢产物被捕食者分解的速率。

不同土壤中微生物群落的差异影响着外源碳水化合物的存留。有研究表明,真菌较细菌具有更高的生长效率,所以在真菌比例高的土壤中,碳水化合物可以更多地转化为复杂稳定的微生物源碳,较少地以 CO₂ 排放^[52,59]。此外,真菌的同化产物较细菌的更难被降解^[27],并且更易与黏粒或团聚体结合而被物理保护^[41-42]。所以,真菌含量高的土壤能更有效地保留外源碳水化合物^[60]。

除了微生物群落结构特征直接影响碳水化合物的积聚外,土壤的矿物类型也通过影响微生物群落结构间接对碳水化合物积聚产生影响^[60]。土壤干湿交替是微生物生长的最大干扰因素之一,2:1 型矿物的阳离子交换能力和比表面积较 1:1 型矿物或氧化物更大,提供了更强的保水能力,因此与富含高岭石或氧化物的土壤相比,富含蒙脱石的土壤中细菌的生长速度和活性更高^[61],碳水化合物转化为微生物源碳的效率随之增加。此外,细菌受干湿交替的威胁要小于真菌,因为细菌可以存在于团聚体内部,而真菌主要存在于团聚体表面^[62]。

4 问题与展望

随着碳水化合物重要性逐步被认识,对土壤中碳水化合物的来源、转化过程和累积规律等的理解不断加深。但是,尚有很多方面需要进一步研究:

1) 利用稳定性同位素核酸探针(DNA-SIP)技术,解析碳水化合物在土壤中转化的微生物过程,明确不同农业措施对碳水化合物转化的影响,探索有利于外源碳水化合物在土壤中积聚的农业措施;

2) 研究外源碳水化合物进入土壤后,在各粒级中的累积规律,揭示土壤结构对对外源有机碳的累积的影响;

3) 施肥作为农田土壤最重要的管理措施,显著

影响着土壤结构和微生物群落特征,研究不同施肥方式下,外源碳水化合物在土壤中转化与累积的差异,提出有效的土壤有机质提升技术和途径。

参 考 文 献

- [1] 郭景恒, 朴河春, 刘启明. 碳水化合物在土壤中的分布特征及其环境意义. 地质地球化学, 2000, 28(2): 59—64. Guo J H, Piao H C, Liu Q M. The distribution and environmental effect of carbohydrate in soil (In Chinese). Geology Geochemistry, 2000, 28(2): 59—64
- [2] Hu S, Coleman D C, Carroll C R, et al. Labile soil carbon pools in subtropical forest and agricultural ecosystems as influenced by management practices and vegetation types. Agric Ecosyst Environ, 1997, 65: 69—78
- [3] Larson W E, Pierce F J, Dowdy R H. The threat of soil erosion to long-term crop production. Science, 1983, 219: 458—465
- [4] Ras Mussen P E, All Maras R R, Roager Jr N C, et al. Crop residue influences on soil carbon and nitrogen in a wheat-fallow system. Soil Sci Soc Am J, 1980, 44: 596—600
- [5] Olk D C. Improved analytical techniques for carbohydrates, amino compounds, and phenols: Tools for understanding soil process. Soil Sci Soc Am J, 2008, 72: 1672—1682
- [6] Tisdall J M. Formation of soil aggregates and accumulation of soil organic matter//Carter M R, Stewart B A. Structure and organic matter storage in agricultural soils. Boca Raton, FL: CRC Press, Inc. 1995
- [7] Tisdall J M. Possible role of soil microorganisms in aggregation in soils. Plant Soil, 1994, 159: 115—121
- [8] 房蕊, 鲁彩艳, 史奕. CO₂ 和 O₃ 浓度升高对土壤碳水化合物累积分布特征的影响. 农业环境科学学报, 2010, 29(增): 285—288. Fang R, Lu C Y, Shi Y. A review: Effects of elevated CO₂ and O₃ on accumulation and distribution characteristics of soil carbohydrate (In Chinese). Journal of Agro-Environment Science, 2010, 29 (Suppl): 285—288
- [9] Beguin P, Aubert J P. The biological degradation of cellulose. FEMS Microbiol Rev, 1994, 13: 25—58
- [10] Cheshire M V. Nature and origin of carbohydrates in soils. London: Academic Press, 1979
- [11] Oades J M. Soil organic matter and structural stability mechanisms and implications for management. Plant Soil, 1984, 76: 319—337
- [12] Bock M, Glaser B, Millar N. Sequestration and turnover of plant and microbially derived sugars in a temperate grassland soil during 7 years exposed to elevated atmospheric pCO₂. Global Change Biol, 2007, 13: 478—490
- [13] 丁雪丽, 何红波, 张彬, 等. 无机氮素加入量对玉米秸秆分解过程中土壤氨基糖含量的影响. 土壤学报, 2011, 48(3): 665—671. Ding X L, He H B, Zhang B, et al. Effects of inorganic nitrogen application rate on content of amino sugars in alfisol during microbial decomposition of corn stalks (In Chinese). Acta Pedologica Sinica, 2011, 48(3): 665—671
- [14] Chantigny M H, Angers D A, Prévost D, et al. Soil aggregation and fungal and bacterial biomass under annual and perennial cropping systems. Soil Sci Soc Am J, 1997, 61: 262—267
- [15] 张威, 解宏图, 何红波, 等. 土壤碳水化合物的测定方法及其指示作用. 应用生态学报, 2006, 17(8): 1535—1538. Zhang W, Xie H T, He H B, et al. Soil carbohydrates their determination methods and indication functions (In Chinese). Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(8): 1535—1538
- [16] Jolivet C, Angers D A, Chantigny M H, et al. Carbohydrate dynamics in particle-size fractions of sandy spodosols following forest conversion to maize cropping. Soil Biol Biochem, 2006, 38: 2834—2842
- [17] Zinn Y L, Lal R, Bigham J M, et al. Edaphic controls on soil organic carbon retention in the Brazilian Cerrado: Soil structure. Soil Sci Soc Am J, 2007, 71: 1215—1224
- [18] 田佳情, 周志勇, 包彬, 等. 农牧交错区草地利用方式导致的土壤颗粒组分变化及其对土壤碳氮含量的影响. 植物生态学报, 2008, 32(2): 601—610. Tian J Q, Zhou Z Y, Bao B, et al. Variations of soil particle size distribution with land-use types and influences on soil organic carbon and nitrogen (In Chinese). Journal of Plant Ecology, 2008, 32(2): 601—610
- [19] Spohn M, Giani L. Water-stable aggregates, glomalin-related soil protein, and carbohydrates in a chronosequence of sandy hydro-morphic soils. Soil Biol Biochem, 2010, 42: 1505—1511
- [20] Mbagwu J S C, Piccolo A, Spallacci P. Effects of field applications of organic wastes from different sources on chemical, rheological and structural properties of some Italian surface soils. Biores Technol, 1991, 37: 71—78
- [21] Adamu J, Mbagwu J S C, Piccolo A. Carbon, nitrogen and phosphorus distributions in aggregates of forest and cultivated soils in central plateau, Nigeria. IHSS-Polish Society of Humic Substances, Wroclaw, Poland, 1997, 257—261
- [22] Yu H Y, Ding W X, Luo J F, et al. Long-term effect of compost and inorganic fertilizer on activities of carbon-cycle enzymes in soil aggregates of an intensively cultivated sandy loam. Soil Use Manag, 2012, 28: 347—360
- [23] Yu H Y, Ding W X, Luo J F, et al. Effects of long-term compost and fertilizer application on stability of aggregates-associated organic carbon in intensively cultivated sandy loam soil. Biol Fertil Soils, 2012, 48: 325—336
- [24] Guo L B, Giford R M. Soil carbon stocks and land use change: A meta analysis. Global Change Biol, 2002, 8: 345—360
- [25] Zhang W, He H, Zhang X D. Determination of neutral sugars in soil by capillary gas chromatography after derivatization to aldono-nitrile acetates. Soil Biol Biochem, 2007, 39: 2665—2669
- [26] Gleixner G, Poirier N, Bol R, et al. Molecular dynamics of organic matter in a cultivated soil. Org Geochem, 2002, 33: 357—366
- [27] Six J, Frey D S, Thiet K R, et al. Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. Soil Sci Soc Am J, 2006, 70: 555—569
- [28] Kuehn K A, Lemke M J, Suberkropp K, et al. Microbial biomass and production associated with decaying leaf litter of the emergent macrophyte *Juncus effuses*. Limnol Oceanogr, 2000, 45:

- 862—870
- [29] Blagodatskaya E V, Blagodatsky S A, Anderson T-H, et al. Contrasting effects of glucose, living roots and maize straw on microbial growth kinetics and substrate availability in soil. *Eur J Soil Sci*, 2009, 60: 186—197
- [30] Moore-Kucera J, Dick R P. Application of ^{13}C -labeled litter and root materials for in situ decomposition studies using phospholipid fatty acids. *Soil Biol Biochem*, 2008, 40: 2485—2493
- [31] Ziegler S E, White P W, Wolf D C, et al. Tracking the fate and recycling of C-13-labeled glucose in soil. *Soil Sci*, 2005, 170: 767—778
- [32] Šantrůčková H, Pícek T, Tykva R, et al. Short-term partitioning of ^{14}C -[U]-glucose in the soil microbial pool under varied aeration status. *Biol Fertil Soils*, 2004, 40: 386—392
- [33] Rinnan R, Bååth E. Differential utilization of carbon substrates by bacteria and fungi in tundra soil. *Appl Environ Microbiol*, 2009, 75: 3611—3620
- [34] Paterson E, Gebbing T, Able C, et al. Rhizodeposition shapes rhizosphere microbial community structure in organic soil. *New Phytol*, 2007, 173: 600—610
- [35] Dungait J A J, Kemmitt S J, Michallon L, et al. Variable responses of the soil microbial biomass to trace concentrations of ^{13}C -labelled glucose, using ^{13}C -PLFA analysis. *Eur J Soil Sci*, 2011, 62: 117—126
- [36] Ding H B, Sun M Y. Biochemical degradation of algal fatty acids in oxic and anoxic sediment-seawater interface systems: Effects of structural association and relative roles of aerobic and anaerobic bacteria. *Marine Chemistry*, 2005, 93: 1—19
- [37] Simpson A J, Song G, Smith E, et al. Unraveling the structural components of soil humin by use of solution-state nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Environ Sci Technol*, 2007, 41: 876—883
- [38] Sollins P, Homann P, Caldwell B A. Stabilization and destabilization of soil organic matter: Mechanisms and controls. *Geoderma*, 1996, 74: 65—105
- [39] Lundquist E J, Jackson L E, Scow K M, et al. Changes in microbial biomass and community composition, and soil carbon and nitrogen pools after incorporation of rye into three California agricultural soils. *Soil Biol Biochem*, 1999, 31: 221—236
- [40] Billings S A, Ziegler S E. Altered patterns of soil carbon substrate usage and heterotrophic respiration in a pine forest with elevated CO_2 and N fertilization. *Global Change Biol*, 2008, 14: 1025—1036
- [41] Skujins I, Pukite A, McLaren D A. Chitinase of *Streptomyces* sp.: Purification and properties. *Enzymologia*, 1970, 39: 353—370
- [42] Martin J P, Haider K. Biodegradation of ^{14}C -labeled model and cornstarch lignins, phenols, model phenolase humic polymers, and fungal melanins as influenced by a readily available carbon source and soil. *Appl Environ Microbiol*, 1979, 38: 283—289
- [43] Simpson R T, Frey S D, Six J, et al. Preferential accumulation of microbial carbon in aggregate structures of no-tillage soils. *Soil Sci Soc Am J*, 2004, 68: 1249—1255
- [44] Guggenberger G, Elliott E T, Frey S D, et al. Microbial contributions to the aggregation of a cultivated grassland soil amended with starch. *Soil Biol Biochem*, 1999, 31: 407—419
- [45] Bell J M, Smith J L, Bailey V L, et al. Priming effect and C storage in semi-arid no-till spring crop rotations. *Biol Fertil Soils*, 2003, 37: 237—244
- [46] Waldrop M, Firestone M. Microbial community utilization of recalcitrant and simple carbon compounds: Impact of oak-woodland plant communities. *Oecologia*, 2004, 138: 275—284
- [47] Derrien D, Marol C, Balabane M, et al. The turnover of carbohydrates in a cultivated soil estimated by ^{13}C natural abundances. *Eur J Soil Sci*, 2006, 57: 547—557
- [48] von Lütow M, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, et al. SOM fractionation methods: Relevance to functional pools and to stabilization mechanisms. *Soil Biol Biochem*, 2007, 39: 2183—2207
- [49] Dignac M F, Bahri H, Rumpel C, et al. Carbon-13 natural abundance as tool to study the dynamics of lignin monomers in soil: An appraisal at the Closeaux experimental field (France). *Geoderma*, 2005, 128: 3—17
- [50] Golchin A, Oades J M, Skjemstad J O, et al. Soil structure and carbon cycling. *Aust J Soil Res*, 1994, 32: 1043—1068
- [51] Conte P, Spaccini R, Piccolo A. Advanced CPMAS- ^{13}C NMR techniques for molecular characterization of size-separated fractions from a soil humic acid. *Analyt Bioanal Chem*, 2006, 386: 382—390
- [52] Beare M H. Fungal and bacterial pathways of organic matter decomposition and nitrogen mineralization in arable soils//Brussaard L, Ferrera-Cerrato R. Soil ecology in sustainable agricultural systems. Boca Raton, FL: Lewis Publishers, 1997: 37—70
- [53] 杨景成, 韩兴国, 黄建辉, 等. 土壤有机质对农田管理措施的动态响应. *生态学报*, 2003, 23(4): 787—796. Yang J C, Han X G, Huang J H, et al. The dynamics of soil organic matter in cropland responding to agricultural practices (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(4): 787—796
- [54] Roberson E B, Sarig S, Firestone M K. Cover crop management of polysaccharide-mediated aggregation in an orchard soil. *Soil Sci Soc Am J*, 1991, 55(3): 734—738
- [55] Angers D A, N'Dayegamiye A. Effects of manure application on carbon, nitrogen and carbohydrate contents of a silt loam and its particle-size fractions. *Biol Fertil Soils*, 1991, 11: 79—82
- [56] 闫颖, 陈盈, 何红波, 等. 化肥对黑土不同粒级碳水化合物化合物的影响. *土壤通报*, 2012, 43(1): 37—41. Yan Y, Chen Y, He H B, et al. Effect of chemical fertilizer application on the carbohydrates in bulk black soil and particle-size fractions (In Chinese). *Chinese Journal of Soil Science*, 2012, 43(1): 37—41
- [57] Debosz K, Vogensen L, Labouriau R. Carbohydrates in hot water extracts of soil aggregates as influenced by long term management. *Communication in Soil Science and Plant Ana*, 2002, 33: 623—634
- [58] Gunnarsson S, Marstorp H, Dahlin A S, et al. Influence of non-cellulose structural carbohydrate composition on plant material decomposition in soil. *Biol Fertil Soils*, 2008, 45: 27—36

- [59] Bailey V L, Smith J L, Bolton Jr H. Fungal-to-bacterial ratios in soils investigated for enhanced C sequestration. *Soil Biol Biochem*, 2002, 34: 997—1007
- [60] Holland E A, Coleman D C. Litter placement effects on microbial and organic matter dynamics in an agroecosystem. *Ecology*, 1987, 68: 425—433
- [61] Bitton G, Henis Y, Lahav N. Influence of clay minerals, humic acid and bacterial capsular polysaccharide on the survival of *Klebsiella aerogenes* exposed to drying and heating in soils. *Plant Soil*, 1976, 45: 65—74
- [62] Deneff K, Six J, Bossuyt H, et al. Influence of dry-wet cycles on the interrelationship between aggregate, particulate organic matter, and microbial community dynamics. *Soil Biol Biochem*, 2001, 33: 1599—1611

PROGRESS IN THE STUDY ON TRANSFORMATION AND ACCUMULATION OF CARBOHYDRATES IN SOIL

Zhang Huanjun^{1,2} Yu Hongyan¹ Ding Weixin^{1†}

(1 *State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China*)

(2 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract Carbohydrates are readily biodegradable substrates, though accounting only for 10% ~ 20% of soil organic matter (SOM), they are considered as an important indicator in the research of SOM and soil properties. Soil carbohydrates, including monosaccharides, disaccharides, polysaccharides and sugar derivatives, are essential components of and energy sources for microorganisms in soil. Polysaccharides are also important binding material for the formation of soil aggregates. Neutral sugar is commonly used to evaluate stability of SOM, while the amino sugar is used to predict C source from microorganisms in SOM. The processes of absorption and conversion of carbohydrates were related to structure of soil microbial community and biomass of soil microorganisms. Monosaccharides and disaccharides are generally assimilated by bacteria firstly, while polysaccharides are hydrolyzed into simple sugars by fungi. Decomposition of SOM is closely related to distribution of carbohydrates in soil fractions as well as their combination with mineral particles. The turnover of SOM, which including microbial, chemical and physical processes, is very complicated, however, all these processes can be boiled down to the dynamical process of carbohydrates partly. The accumulation of carbohydrates in soil is also affected by soil microorganisms, and fungi and G⁺ bacteria are much more conducive to the accumulation of carbohydrates. The effects of soil tillage and fertilization on carbohydrates depend on the content of SOM. This paper reviewed the factors that affect the distribution and transformation of carbohydrates and pointed out future direction of the research on soil carbohydrates.

Key words Carbohydrates; Transformation; Accumulation; Influencing factors

(责任编辑:卢萍)