

土壌バイオマス形成と窒素フロー

丸 本 卓 哉*

キーワード 微生物バイオマス, バイオマス形成, バイオマス窒素のフロー, 生態系調和型農業, 持続的農業技術

1. はじめに

著者らは土壌中の可給態窒素, つまり易分解性有機態窒素の主要な給源が土壌微生物菌体やその細胞壁物質に由来することを1974年に報告¹⁻⁴⁾したが, 当時土壌中の微生物菌体窒素量を定量的に求めることができなかった。1976年英国ロザムステッド試験場のJENKINSONグループによって土壌中の微生物炭素量(微生物バイオマス炭素)の生化学的定量法(クロロホルム燻蒸培養法: FI法)⁵⁾が提案されて以来, 急速に微生物バイオマス(以下, バイオマスと記す)に関する研究が盛んとなり, 基質誘導呼吸法(SIR法)⁶⁾, ATP法⁷⁻⁹⁾, クロロホルム燻蒸抽出法(FE法)^{10,11)}などの新しい定量法の提案や改善がなされてきた。その後, 研究の流れはバイオマス養分であるN, P, Kなどの定量¹²⁻¹⁵⁾やその土壌中の代謝や動態¹⁶⁻²⁰⁾へと移り, 現在はバイオマス養分の制御法へと関心が高まっている。また, 環境問題との関係で, 土壌バイオマスによる環境浄化(Bioremediation)にも研究が進展してきている²¹⁻²³⁾。

本論文では, バイオマス形成に及ぼす環境要因との関係, バイオマス窒素のフロー, およびバイオマス窒素フローの制御の可能性について述べてみたい。

2. バイオマス形成に及ぼす要因と窒素フロー

土壌バイオマスの形成は種々の環境要因に影響される。圃場ではいくつかの要因が複雑に絡み合っているため, これら環境要因が及ぼす影響の大小を正確に測定するのは難しく, 環境要因と形成バイオマス量との関係を

定量的に数式化するのも極めて難しい。ここでは, 室内および圃場での試験データを基に, バイオマス形成に及ぼす要因と窒素フローについて述べることにする。

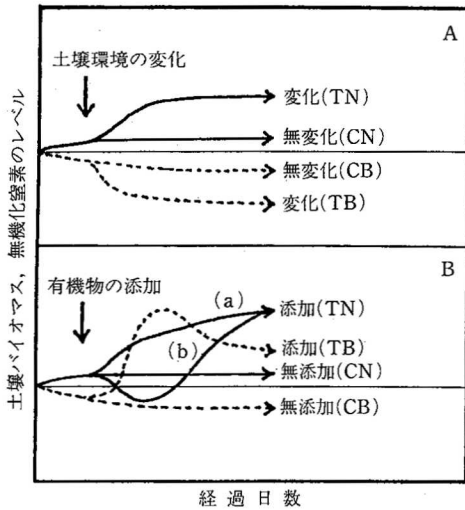
1) バイオマスの変動と無機化窒素量の変化

耕地土壌におけるバイオマス量は一定ではなく, いつも変動している。作物に対する可給態養分の貯蔵庫と供給源である土壌バイオマスは, その変動に伴う養分の土壌中への放出や取り込みを通して, 作物生産や地力維持に対して極めて重要な役割を演じている^{24,25)}。バイオマスの変動, つまりバイオマス形成(増殖)と減少(死滅)が, 土壌中の可給態窒素量の変動を左右する最も大きな要因であるといえるが, 現実の作物栽培期間(2~4カ月)にとって重要な短期的変動と地力維持に関係する長期的変動について考慮しておかなければならない。第1図に短期的なバイオマス変動と無機化窒素量の変化の模式図を示した。図中のAは, 土壌中の乾燥-湿潤, 団粒の粉碎, 土壌反応の変換, 土壌の凍結-解凍などの環境変化に伴う土壌バイオマスの短期的変動(→)と無機化窒素量の変化(→)を示したものである。一般には, 土壌にこのような急激な環境変化が生じなければ, バイオマスは徐々に減少するが(CB), この場合, 菌体の分解に伴って土壌中に放出される窒素は極めて微量であり(CN), ほとんど影響ない。しかし, 急激な環境変化が生じると, バイオマスは著しく減少し(TB), これに対応して無機化窒素量が増加する(TN)。このときのバイオマスの減少と無機化窒素量の増加は環境変化の強度に比例するが, 全無機化窒素量に占めるバイオマス由来の窒素量もその強度に影響される。

図中のBは, 土壌に有機物が添加されたときのバイオマスと無機化窒素量の変化を示したものである。土壌は一般に貧栄養状態であるために, 土壌バイオマスの栄養源, 特にエネルギー源である植物遺体や堆肥などの炭素

Takuya MARUMOTO: Formation of Microbial Biomass and Its Nitrogen Flow in Soil

* 山口大学農学部生物資源科学科 (753 山口市吉田 1677-1)
1995年10月23日受付・受理
日本土壌肥科学雑誌 第67巻 第4号 p.446~452(1996)

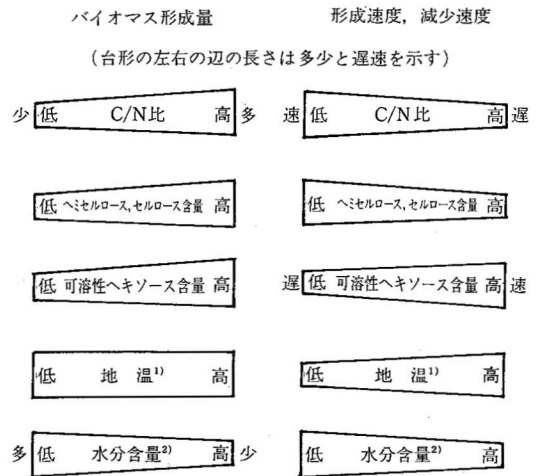


第1図 土壤バイオマスの短期的変動(-----)とそれに伴う無機化窒素量の変化(——)

CN:無変化,無添加の無機態窒素量, CB:無変化,無添加の土壤バイオマス量, TN:変化,添加の無機態窒素量, TB:変化,添加の土壤バイオマス量。

化合物を含む有機物が添加されなければ、バイオマスが急増することはない(CB)。しかしながら、有機物が添加されると、微生物による有機物の分解過程を通して、一部の養分が菌体中に取り込まれて新たなバイオマスが形成される。その後、利用可能な炭素源の減少に伴ってバイオマスも一定に達したのち、減少をしながらある土壤レベルに落ち着くようになる(TB)。このバイオマスの増減に対応して生じる無機化窒素量は、有機物の添加直後より増加する場合(a)と、一旦菌体中へ取り込まれるために減少したのち、再び増加する場合(b)がある。これは添加有機物のC/N比と有機態炭素化合物の含量や質に左右される。(a)と(b)の変換点に相当するC/N比は約20前後である²⁶⁾。

添加有機物の分解過程を通して形成されるバイオマス量と、それが最大に達する形成速度と時期、また、その後の減少速度は添加有機物のC/N比、有機態炭素化合物の質と含量、なかでも可溶性のヘキソース含量とセルロース、ヘミセルロースの含量、地温、土壤水分含量などに大きく影響を受ける^{27,28)}。これらの要因は、ひとつでも大きな影響を及ぼすが、現実にはそれらが複雑に関連し合っ

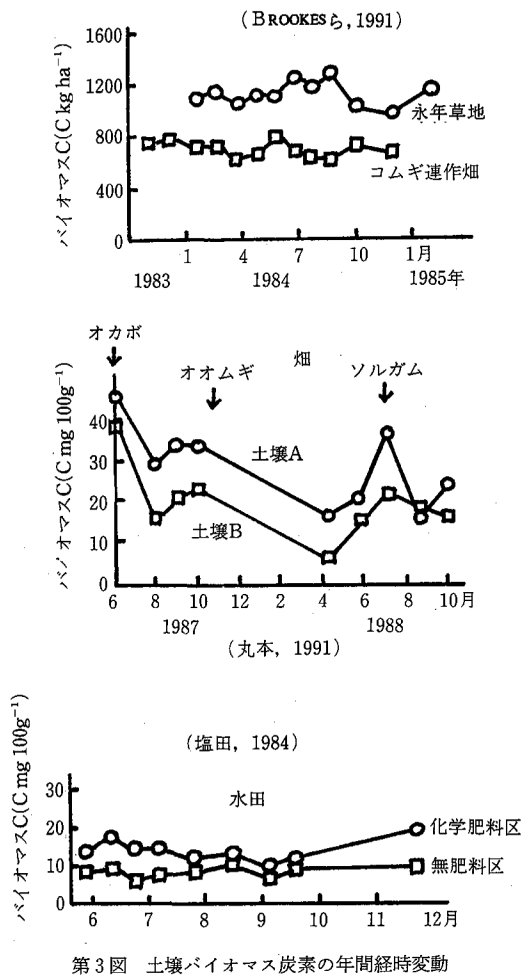


第2図 有機物添加後の土壤バイオマスの形成量および形成速度と減少速度に及ぼす要因とその大きさ

¹⁾地温:15~35°C, ²⁾水分含量: MWHC の50~100%。

た。添加有機物のC/N比はその分解速度に大きく影響するが、構成炭素化合物の種類にも左右される。可溶性のヘキソース含量が高く、C/N比が20以下の植物遺体の場合はその分解速度は極めて速く、バイオマス形成は速やかに最大に達するが、その後の減少もまた速い。これに比べ、ヘミセルロース、セルロース含量およびC/N比が高い場合、例えばイナワラなどはバイオマスの形成速度が比較的遅いが、最大に達した後のその減少速度も緩慢で、かなり長期に亘ってバイオマスレベルは高く維持される。その際、15~35°Cの地温範囲では、バイオマス形成速度と最大に達した後の減少速度は地温の高い方が大きい、その形成量にはあまり差がない。それは土壤が本来有している有機物保持能に依存していると考えられるが、地温の高い方がバイオマスの最大レベルに達する時間は速い。また、最大容水量の50~100%の土壤水分範囲では、水分含量の低い方がバイオマスの形成速度は速いが、その減少速度も速い傾向にある^{29,30)}。

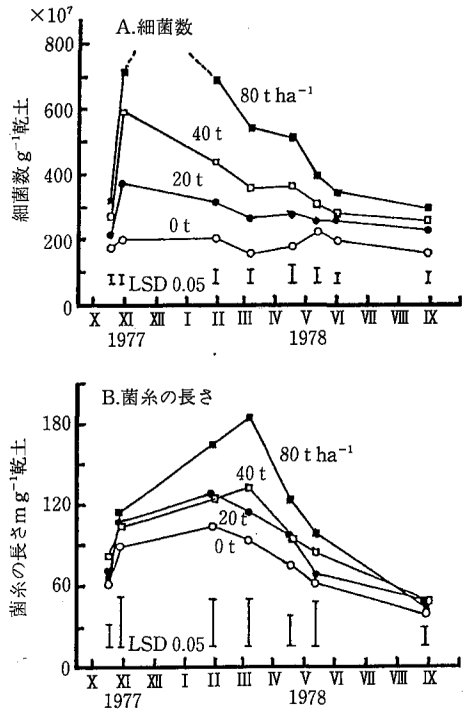
第3図に異なる土壤におけるバイオマス炭素の長期的な変動例を示した。これによると、バイオマスレベルとその変動は農耕の形態や土壤の種類、また肥培管理の影響を強く受けることがわかる。一般に、草地は畑や水田に比較してバイオマス形成量が多い。これは根系の発達に比べて著しく多いことによる。また、作物の栽培直後はバイオマスは減少するが、栽培後期の植物根の活性低下に伴って生じる脱落細胞や根毛の増加、および収穫後の切り株や残根によってバイオマスの回復すること



第3図 土壤バイオマス炭素の年間経時変動

がわかる²⁵⁾。

つまり、バイオマス形成に最も大きな影響を及ぼすのは土壤への炭素源の供給量である。第4図に堆肥施用量の異なる畑土壤における細菌数と糸状菌菌糸の長さの変化を示した²⁶⁾。堆肥施用量が多い程、バイオマス形成量の多いことがわかる。ただし、細菌と糸状菌ではその増殖速度に差があり、細菌バイオマスの形成速度が速い。また、堆肥にもいくつかの種類があり、その質によってバイオマス形成に及ぼす影響は異なっている。牛糞堆肥とバーク堆肥と比較すると、牛糞堆肥の方がバイオマス形成速度が速く、形成量も多いが、施用6ヵ月後にはバーク堆肥区のバイオマス量が高くなるという結果が得られている²⁵⁾。これは、可給態炭素含量の高い堆肥ほどバイオマス形成速度が速く、形成量も多いが、その後には生じるバイオマスの減少速度も速いことを示している。



第4図 堆肥連用畑土壤における直接法による全細菌数と糸状菌菌糸の長さの変化²⁶⁾
図中の数字は堆肥施用量。

2) バイオマス窒素の代謝回転時間と窒素フロー

種々の要因によってバイオマスレベルが低下すると、バイオマス中に取り込まれていた養分は菌体の死と分解に伴って土壤中に放出される。また、バイオマスの代謝活動によっても一部の養分が常時菌体外へ放出されている。このように、単位量のバイオマス成分がすべて生体外へ放出され、新しい成分に更新される速度を代謝回転速度 (turnover rate) と呼び²⁷⁾、その時間を代謝回転時間 (turnover time) で示している。バイオマス窒素の代謝回転速度を知ることは、作物へ供給される地力窒素のフローを知り、その維持を計ることや効率的な肥培管理を行うために極めて重要である。

動的平衡状態にある土壤では、エネルギー源となる有機物の不足から、バイオマスは最低限度の生命維持代謝活動を行っており、養分の代謝回転速度はそんなに速くはない。作物栽培が行われていない土壤のバイオマス養分の代謝回転時間は1~4年の範囲である。しかしながら、有機物や肥料の施用を伴う農耕地では、それらの影響を受けて代謝回転速度はさらに速くなる。例えば、LADDら²⁸⁾は、南オーストラリアで畑にマメ科牧草をす

き込んだ直後に増殖したバイオマスの半減期は、バイオマス窒素で、初めの6カ月の平均は0.28年、動的平衡に達した後の1~4年間では4.0年であったと報告している。また、著者らが行った畑土壌での一連の実験では²⁵⁾、有機物施用直後0~92日のバイオマス窒素の代謝回転時間は0.21~0.25年(77~90日)で、比較的落ち着いたと思われる92~178日目の値は0.38~0.65年(140~238日)であった。土壌に添加した有機炭素源のなかでは、グルコースを施用した場合にバイオマス窒素の代謝回転速度が最も速く、パーク堆肥の場合が最も遅かった。つまり、易分解性の炭素源が土壌に添加された場合ほど、バイオマスの形成速度とバイオマス窒素の代謝回転速度が速く、バイオマス窒素の土壌への放出が速まることを示している。ただし、バイオマス窒素の代謝回転速度の場合は、バイオマス炭素の場合と異なり、代謝あるいは無機化された窒素のバイオマスへの再取込、つまり再有機化が同時進行しており、これらの過程の総計として示される“みかけの代謝回転速度”を示すものである。

ところで、作物への窒素供給との関連でバイオマス窒素のフローをみるには、微生物活性が最も高い作物根圏におけるバイオマス窒素の動態を把握する必要がある。作物根圏は根表面より数ミリメートルの極めて微小な範囲であるために、そこでの微生物バイオマス窒素の動態を正確に知ることは現状では難しい。第1表にリゾボックス³¹⁾を用いて行ったオカボ、オオムギ、ソルガムの連続栽培試験(1987~1988)において、120~480日間の根圏、根域、非根圏のバイオマス¹⁵Nの半減期($t_{1/2}$)と代謝回転時間(T)²⁷⁾を示した²⁵⁾。根圏のバイオマス窒素の代謝回転時間は約136日で、非根圏の188~245日に比べて1.4~1.8倍速かった。また、バイオマス¹⁵Nの減衰と代謝回転時間およびオカボの¹⁵N吸収量などから計算すると、根圏バイオマス中に取り込まれていた窒素は、オカボの栽培期間(120日)にほとんど吸収さ

第1表 畑作物栽培期間(120~480日)における根圏、根域、非根圏のバイオマス¹⁵Nの半減期($t_{1/2}$)と代謝回転時間(T)²⁰⁾

土 壤 区 分	根からの距離 (mm)	半減期 (日)	代謝回転時間 (日)
山口大学	根 圏	0~5	93.9
	根 域	5~15	96.8
	非根圏	—	169.9
千石台	根 圏	0~5	95.1
	根 域	5~15	104.8
	非根圏	—	130.3

れていた。このように作物根圏は根からの分泌物や脱落細胞などの有機物に富み、微生物の栄養源が非根圏より多いために、バイオマス量が多くてその活性も高く、物質代謝が速やかに行われているところである。

さらに、バイオマスの代謝回転時間は、粘土含量の大小によって影響を受け、粘土含量の多い土壌の方が、砂質土壌に比べて代謝回転時間は遅い³²⁾。また、火山灰土壌と非火山灰土壌でも異なり、火山灰土壌の方が代謝回転時間が遅い。

3. バイオマス窒素のフローと肥培管理

1) 生態系とバイオマス窒素のフロー

農耕地における肥培管理技術は土壤生態系に影響を及ぼし、バイオマス窒素のフローにも大きく影響する。生態系攪乱による土壌中の物質循環の促進は、バイオマス窒素の代謝および無機化を促進する。そして作物への窒素吸収量を増し、収量増加に貢献する一方、土壌中の養分含量を低下させて地力の減退を招く。地力の低下を防ぎ、維持、増進をしようとするれば、稲わらや堆厩肥などの有機物の土壌への還元が必要不可欠である。第2表に生態系の異なる3つの農耕地での炭素および窒素循環を示した³³⁾。それによると、各地のバイオマス窒素量、その代謝回転時間、植物体による窒素吸収量に大きな差がみられ、それらは投入される有機物量、その分解速度と土壤微生物活性(つまり、バイオマスの養分代謝能)に大きく依存していることが明らかである。また、それらは気候帯や植生によっても大きく異なっている²⁴⁾。熱帯森林、温帯森林、北部森林、サバンナ、温帯草地、ツンドラにおける土壤バイオマス窒素の代謝回転時間は、そ

第2表 生態系の異なる3つの農耕地での炭素および窒素循環^{1,2)}

測定項目 ³⁾	Rothamsted	Canada	Brazil
土壌重量(Mg ha ⁻¹)	2200	2700	2400
有機態C(Mg ha ⁻¹)	26	65	26
C投入量(Mg ha ⁻¹ y ⁻¹)	1.2	1.6	13
Cの代謝回転時間(y)	22	40	2.0
バイオマスC(kg ha ⁻¹)	570	1600	460
バイオマスN(kg ha ⁻¹)	95	300	84
微生物の代謝回転時間(y)	2.5	6.8	0.24
バイオマス体内を通過したN量(kg ha ⁻¹ y ⁻¹)	34	53	350
植物体によるN吸収量(kg ha ⁻¹ y ⁻¹)	24	40	220

¹⁾ 文献33)。

²⁾ カナダ西部の休耕地、Rothamstedの連続無肥料小麦栽培区、ブラジルのサトウキビ栽培区。

³⁾ Mg(メガグラム)=t(トン)。

れぞれ0.13, 1.00, 0.24, 0.72, 2.88, 0.50年で、バイオマスの維持に必要なエネルギーの供給量と気候条件とに密接に関係している。

これらのことから、同じ気候帯に属していても、その農業形態や植生、また有機物の還元量とその質が異なれば、バイオマスの形成量と増減、さらにそれに伴うバイオマス窒素のフローが当然異なる。しかしながら、バイオマスを經由して供給される窒素はいずれの栽培作物にとっても地力窒素の主要な給源として重要であり、これを基礎としてはじめて合理的で持続的な施肥や土壌管理が可能となる。

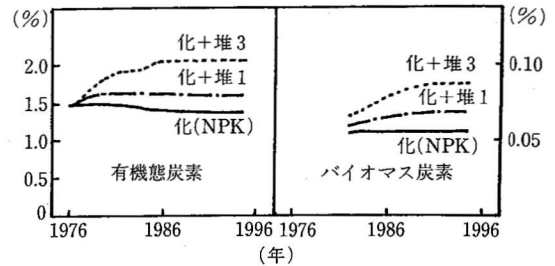
2) 水田, 畑, 草地でのバイオマス窒素のフロー

バイオマスを經由して作物に供給される窒素量は種々の農作業や環境要因によって異なることは前述したとおりであるが、多種多様な要因が複雑に影響しており、その量を正確に求めることは極めて難しい。ただし、バイオマスの現存量を測定しておけば、その後生じる環境要因の変化の大小を考慮することによって、バイオマス窒素のフローを概算することは可能である。

水田土壌でのバイオマス窒素量はヘクタール当たり約40~160 kg 存在しており、そのうち水稻に吸収された窒素は40~100 kg ha⁻¹にも相当する^{18,34,35}。畑では約20~100 kg ha⁻¹のバイオマス窒素が存在し、8~40 kg ha⁻¹が畑作物に吸収される^{6,12,20,27,33,36,37}。また、草地のルートマット層でも、年間21 kg ha⁻¹がバイオマスから供給される³⁸。これらの事実は、現存バイオマス窒素量の約60~100%が作物に対して年間に有効化したことを示しており、溶脱その他によって一部が損失しているにもかかわらず、作物が吸収した窒素量にほぼ匹敵している。

4. バイオマス窒素フロー制御の可能性

以上述べてきたことを土台にして、バイオマス窒素フロー制御の可能性について考察してみたい。まず、バイオマスの形成量を制御できることが前提となる。その制御要因は多種多様で複雑であるが、まず、最大要因である有機物の影響について基本的な制御法を考慮することが必要であろう。第5図に土壌の有機態炭素含量およびバイオマス炭素量に及ぼす肥培管理の影響を示した。山口県農試で1976年以来連続して同じ肥培管理を行っている圃場で、水稻と麦を栽培している。(化)は化学肥料(NPK)区、(化+堆1)は化学肥料プラス牛糞堆肥10 Mg ha⁻¹施用区、(化+堆3)は化学肥料プラス牛糞堆肥30 Mg ha⁻¹施用区である。約20年間に(化)区は試験開始直後より、有機態炭素含量とバイオマス炭素



第5図 土壌の有機態炭素含量およびバイオマス炭素量に及ぼす肥培管理の影響(山口県農試圃場)

量がほぼ一定で推移した。(化+堆1)区は施用後2~3年目までは両者ともわずかに増加し、その後はほぼ一定となった。(化+堆3)区は約10年間に亘って徐々に増加した後、両者ともほぼ一定となった。このことは、化学肥料のみでは土壌の有機態炭素量もバイオマス量の増加もほとんど起こらないが、化学肥料に堆肥を連用していけば確実にバイオマス形成量が増加することを示している。これと同様の現象は英国、ロザムステッド試験場の肥料と厩肥の長期連用圃場(100年以上)でも認められている³⁹。ロザムステッド試験場では厩肥連用によって125年間で有機態炭素量が3倍以上に達している。山口県農試圃場では約10年間で(化+堆3)区も平衡状態に達したことからみて、土壌や気象条件によって有機物やバイオマス量の左右されることが明らかである。ただし、(化+堆1)区では、(化+堆3)区ほど有機物やバイオマス量が増加しないうちに平衡に達している。これは年間の有機物無機化量に比較して添加量が相対的に少なかったことによるものと思われる。また、2.の1)(第2図)で述べたように、施用有機物の質や量、土壌水分や地温によってもバイオマス形成量は影響を受けて変化するが、それぞれの圃場で一度基礎的試験データを求めておけば、有機物の施用に伴って形成されるバイオマス量の概算値を求めるのはそんなに難しいことではない。バイオマスがその土壌の持つ容量に到達して平衡になった後は、施用有機物を利用して増加したバイオマス養分は、全量が1年間に代謝されて有効化するという見掛け上の現象が生じる。つまり、このときは地力窒素の自然循環量が最大になっている状態であるといえる。第5図の(化+堆3)区において、有機態炭素およびバイオマス量が平衡に達した1989年に無肥料で水稻を栽培したときの収量が化学肥料区と同等であったことから、バイオマス形成量をその圃場の最適レベルに維持することは、地力維持と増進、ならびに収穫安定のための肥培管理にとって大切なことを示している。

第3表 畑および水田土壌（全炭素：2～3%，全窒素：0.2～0.3%）から乾土効果によって、2～4週間（25℃）に有効化する微生物バイオマス由来の窒素

土壌	乾燥処理	バイオマス由来の窒素	
		N kg ha ⁻¹	全有効化量に対する割合(%)
畑	風乾(1週間)-湿潤	15～20	45～50
	熱乾(70℃)-湿潤	30～40	70～75
水田	風乾(1週間)-湛水	30～40	40～45
	熱乾(110℃)-湛水	45～50	50～65
	熱乾(70℃)-湿潤	47～50	60～65

次に、バイオマスに貯えられた養分を作物に対して必要な時期に有効化すること、つまり、バイオマスからの窒素フローを促進することも重要である。バイオマス形成の場合と同様に、まず、基本的なバイオマス窒素のフロー促進法とその量を把握することである。最も一般的な方法は土壌の乾燥-湿潤に伴って生じるバイオマス窒素の無機化（乾土効果）であろう。第3表に畑および水田土壌から乾土効果によって、2～4週間（25℃）に有効化する微生物バイオマス由来の窒素量と全有効化量に対するその割合について、1980年以降に得たデータを整理してまとめた。乾燥強度によって有効化する窒素量は異なっているが、かなりの量であることがわかる。一般に水田は畑よりも非バイオマス有機物の集積量が多いため、全有効化量に対するバイオマス由来窒素の割合は低い、その量は畑より多い。水稻栽培においては、春先の耕耘による土壌団粒の粉碎と乾燥や中干しによる乾燥などがバイオマス窒素のフローを大きく促進する。畑や草地では酸性矯正のための石灰施用や農薬などによる消毒および殺菌などによってもバイオマス窒素のフローが促進されるが、水田土壌の春先の乾土効果よりは一般に低い。これらの土壌環境変化の他、2.の1)で述べたように、バイオマスの死滅に影響するいかなる変化によってもバイオマス窒素のフローが促進されるが、乾土効果を基準にしてそのフローを概算するとわかり易いと思われる。

5. おわりに

近年、地球環境の保全を目的とした生態系調和型の持続的農業技術の確立に関する研究や論議が世界中で盛んである。日本でも、農林水産省を中心に持続的農業技術の確立に精力的に取り組んでいる状況である。こんな状況にあって安全で永続的な農作物の多収技術と環境保全の確立に対して、これといった特効薬的な方策はないと

思われる。古くから言われているように、地力で不足しているものを肥料や土壌管理技術で補うという原点に立ち返ることが重要である。地力増進と維持にはそれなりの労力と努力が必要であるが、これを怠れば日本農業の将来はないといっても過言ではあるまい。

本論文で述べてきたように、バイオマスレベルの維持と増進、またそこに貯えられた養分の有効利用は、適切な肥培管理技術として重要であり、生態系調和型で持続的農業技術の確立にとって最も早道であるといえよう。バイオマス窒素のフローを制御する技術の確立は近い将来可能であると考えられる。しかしながら、バイオマスの形成量や窒素フローに影響する要因が、地域や土壌の種類によって大きく異なるために、それぞれの地域でのきめ細かな基本的データの集積と解析が必要とされる。現在、各県の農業試験場、農水省の地区試験場やつくば農林団地において多くの有意義な試験や解析が行われており、その成果を期待したい。

文 献

- 丸本卓哉・吉田 堯・甲斐秀昭・原田登五郎：土壌の易分解性有機物に対する微生物体及びその細胞壁の寄与について、(第1報)ライグラスの分解に伴う土壌有機態窒素の amino 酸及び amino 糖化合物の動向、土肥誌、45, 23～28 (1974)
- 丸本卓哉・吉田 堯・甲斐秀昭・原田登五郎：土壌の易分解性有機物に対する微生物体及びその細胞壁の寄与について、(第2報)易分解性有機物の集積と微生物の関係、同上、45, 239～246 (1974)
- 丸本卓哉・吉田 堯・甲斐秀昭・原田登五郎：土壌の易分解性有機物に対する微生物体及びその細胞壁の寄与について、(第3報)土壌中における微生物体及びその細胞壁物質の無機化に及ぼす乾燥処理の効果と易分解性有機物に対する細胞壁物質の寄与、同上、45, 332～340 (1974)
- 丸本卓哉・吉田 堯・甲斐秀昭・原田登五郎：土壌の易分解性有機物に対する微生物体及びその細胞壁の寄与について、(第4報)微生物体及びその細胞壁物質の超音波処理及び熱乾処理によって無機化が促進される有機態窒素の化学的組成、同上、45, 395～402 (1974)
- JENKINSON, D. S. and POWLSON, D. S.: The effects of biocidal treatments on metabolism in soil, V. A method for measuring soil biomass. *Soil Biol. Biochem.*, 8, 209～213 (1976)
- ANDERSON, J. P. E. and DOMSCH, K. H.: A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *ibid.*, 10, 215～221 (1978)
- JENKINSON, D. S. and OADES, J. M.: A method for measuring adenosine triphosphate in soil. *ibid.*, 11, 193～199 (1979)
- TATE, K. R. and JENKINSON, D. S.: Adenosine triphosphate measurement in soil, an improved method. *ibid.*, 14, 331～335 (1982)
- BROOKES, P. C., NEWCOMBE, A. D. and JENKINSON, D. S.: Adenylate energy charge measurements in soil. *ibid.*,

- 19, 211~217 (1987)
- 10) BROOKES, P. C., LANDMAN, A., PRUDEN, G. and JENKINSON, D. S.: Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen. A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *ibid.*, **17**, 837~842 (1985)
- 11) VANCE, E. D., BROOKES, P. C. and JENKINSON, D. S.: An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *ibid.*, **19**, 703~707 (1987)
- 12) MARUMOTO, T., ANDERSON, J. P. E. and DOMSCH, K. H.: Mineralization of nutrients from soil microbial biomass. *ibid.*, **14**, 469~475 (1982)
- 13) BROOKES, P. C., POWLSON, D. S. and JENKINSON, D. S.: Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *ibid.*, **14**, 319~329 (1982)
- 14) BROOKES, P. C., POWLSON, D. S. and JENKINSON, D. S.: Phosphorus in the soil microbial biomass. *ibid.*, **16**, 169~175 (1984)
- 15) WILLIAMS, R. L. and SPARLING, G. P.: Extractable N and P in relation to microbial biomass in UK acid organic soil. *Plant Soil*, **76**, 139~148 (1984)
- 16) PAUL, E. A. and VORONEY, R. P.: Nutrient and energy flows through soil microbial biomass; in Contemporary microbial ecology, ed. D. C. ELLWOOD, p. 215~237, Academic Press, London (1980)
- 17) van VEEN, J. A., LADD, J. N. and AMATO, M.: Turnover of C and N through the microbial biomass in sandy loam and clay soil incubated with ^{14}C (U) glucose and ^{15}N -(NH_4) $_2\text{SO}_4$ under different moisture regimes. *Soil Biol. Biochem.*, **27**, 747~756 (1985)
- 18) INUBUSHI, K. and WATANABE, I.: Dynamics of available nitrogen in paddy soil. II. Mineralized N of chloroform fumigated soil as a nutrient source for rice. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **32**, 561~577 (1986)
- 19) 丸本卓哉・岡部正豪・西尾道徳：火山灰草地土壌の微生物バイオマス窒素の無機化に及ぼす石灰施用の影響，土と微生物，**35**，5~10 (1990)
- 20) MARUMOTO, T.: Turnover of microbial nitrogen in rhizosphere soil of upland crops. 14th ICSS Transaction, Vol. III, p. 45~54, Kyoto, Japan (1990)
- 21) MITTERER, M., BAYER, H. and SCHINNER, F.: Der Einfluß von Fungiziden auf die mikrobielle Aktivität eine bodens. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.*, **144**, 463~471 (1981)
- 22) ANDERSON, J. P. E.: Soil moisture and the rates of biodegradation of diallate and triallate. *Soil Biol. Biochem.*, **13**, 155~161 (1981)
- 23) DICTOR, M. C., SOULAS, G., TAKAGI, K., ANDERSON, J. P. E., LEWIS, K. and LEWIS, F.: Subsoil microbiology, Microbial activity and potential for pesticide degradation in unsaturated zone, Proceedings of the International symposium on Environmental Aspects of Pesticide Microbiology, p. 284~290, Sigtuna, Sweden (1992)
- 24) SMITH, J. L. and PAUL, E. A.: The significance of soil microbial biomass estimations; in Soil biochemistry, Vol. 6, ed. J. M. BOLLAG and G. STOTZKY, p. 357~386, Marcel Dekker, Inc., New York (1990)
- 25) 丸本卓哉：微生物バイオマス，土壤生化学，仁王以智夫編，p. 34~51，朝倉書店，東京 (1994)
- 26) NISHIO, M. and KUSANO, S.: Fluctuation patterns of microbial numbers in soil applied with compost. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **26**, 581~593 (1980)
- 27) JENKINSON, D. S. and LADD, J. N.: Microbial biomass in soil, Measurement and turnover; in Soil biochemistry, Vol. 5, ed. E. A. PAUL and J. N. LADD, p. 415~472, Marcel Dekker, Inc., New York (1981)
- 28) LADD, J. N., OADES, J. M. and AMATO, M.: Microbial biomass formed from ^{14}C , ^{15}N -labelled plant material decomposing in soils in the field. *Soil Biol. Biochem.*, **13**, 119~126 (1981)
- 29) AZMAL, A. K. M., MARUMOTO, T., SHINDO, H. and NISHIYAMA, M.: Mineralization and microbial biomass formation in upland soil amended with some tropical plant residues at different temperatures. *Soil Sci. Plant Nutr.*, in press (1996)
- 30) AZMAL, A. K. M., MARUMOTO, T., SHINDO, H. and NISHIYAMA, M.: Mineralization and changes in microbial biomass in water saturated soil amended with some tropical plant residues. *ibid.*, in press (1996)
- 31) 丸本卓哉：根圏土壌の微生物バイオマス測定における根圏土壌採取器（リゾボックス）の効用，土肥誌，**63**，602~604 (1992)
- 32) BROOKES, P. C., INUBUSHI, K., WU, J. and PATRA, D. D.: 土壤微生物バイオマスの性質，同上，**62**，79~83 (1991)
- 33) PAUL, E. A. and CLARK, F. E.: Dynamics of residue decomposition and soil organic matter turnover; in Soil microbiology and biochemistry, p. 115~130, Academic Press, Inc., San Diego (1989)
- 34) MARUMOTO, T.: Mineralization of C and N from microbial biomass in paddy soil. *Plant Soil*, **76**, 165~173 (1986)
- 35) 塩田悠賀里：堆肥連用水田の微生物バイオマス，土壤のバイオマス—土壤生物の量と代謝—，日本土壤肥科学会編，p. 141~167，博友社，東京 (1984)
- 36) ANDERSON, J. P. E. and DOMSCH, K. H.: Quantities of plant nutrients in the microbial biomass of selected soil. *Soil Sci.*, **130**, 211~216 (1980)
- 37) 丸本卓哉：畑土壌の養分と微生物バイオマス，土壤のバイオマス—土壤生物の量と代謝—，日本土壤肥科学会編，p. 115~140，博友社，東京 (1984)
- 38) OKANO, S., NISHIO, M. and SAWADA, Y.: Turnover rate of soil biomass nitrogen in the root mat layer of pasture. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **33**, 373~386 (1987)
- 39) 筒木 潔：土壌有機物の分解と炭素化合物の代謝，土壤生化学，仁王以智夫編，p. 73~110，朝倉書店，東京 (1994)