

# 5. 土壤有機物の分解と炭素化合物の代謝

## 5.1 土壤有機物の特性と生成過程

### a. 地球上の土壤有機物の量

地球上の生物の生活圏においては炭素は海洋、大気、陸地の三つの貯蔵庫に存在している。これらの貯蔵庫に蓄えられる炭素の量を表 5.1 に示した。これらの貯蔵庫は動的な平衡関係にあり、それぞれは相互作用しあい互いに炭素を交換しあっている。地殻を構成する岩石や堆積物に含まれる炭素の総量は  $65.5 \times 10^6$  Gt ( $1 \text{ Gt} = 10^9 \text{ t}$ ) に達し、本来生物圏との相互作用は少なかった。しかしこのうちのわずかな部分 (約 4000 Gt) が化石燃料として人間に利用されることによって大気圏をはじめとする生物圏へ移行しつつある。

表 5.1 地球上の炭素の貯蔵庫  
(Eswan ら, 1993)

貯蔵庫	炭素 (Gt)
陸上	
植物のバイオマス	550
土壤	1500
大気	750
海洋	38000
化石燃料	4000
地殻	$65.5 \times 10^6$

$1 \text{ Gt} = 10^9 \text{ t}$

陸地の炭素貯蔵庫は約 550 Gt の植物バイオマスと 1500 Gt の土壤有機物とから成っている。土壤有機物の量はこのように陸上の全植物バイオマスの約 3 倍、大気中に含まれる炭素の約 2 倍に相当し、莫大な量を占めていることがわかる。しかし、先史時代には土壤有機物に含まれる炭素の量は約 2014 Gt におよんでいたと推算されている。人類の文明は、化石燃料の燃焼ばかりでなく、土壤有機物

の分解促進によっても、生物圏の炭素貯蔵庫のバランスに大きな影響を与えている。この結果引き起こされる地球の温暖化は、さらに土壤有機物の分解による炭酸ガスの放出を早め、温暖化傾向に拍車をかけることになる。

土壤有機物はこのように地球の生態系における有機物の循環の中で最大のプールを占め、その変化は生態系に重要な影響を及ぼしている。また、以下で述べるように、土壤有機物は植物や土壤生物の生育環境としての土壤の物理的・化学的性質を支配し、またこれらの生物に養分を供給する。したがって、土壤有機物の性質や組成については詳細に明らかにされなくてはならないが、その複雑さや多様性ゆえに研究の進展は遅れている。

#### b. 土壤有機物の構成

土壤中に存在する有機物のうち、土壤動物、土壤微生物などの生物体はせいぜい5%を占めるに過ぎない。しかし、これらの土壤生物は土壤中における有機物と無機物の変化をつかさどるかなめとして重要な役割を果たしている。他方、土壤中の生物体を除いた残りの95%以上は、生命の統制をはずれ、分解されたり腐植物質へと再合成・再編成されつつある有機物である。これらの有機物はそれ自体は生命をもたないが、生物の働きによってダイナミックに変化しつつあり、また生物の活動を支えている。

土壤有機物は、大きく、粗大有機物、非腐植物質、腐植物質の3種類の範疇に区分することができる(図5.1)。

粗大有機物は、主として分解途上にある植物の落葉落枝であり、植物の組織が

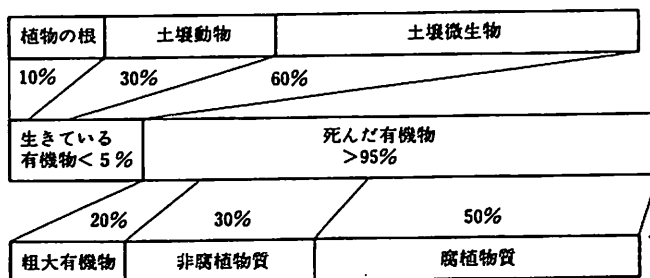


図5.1 土壤有機物の構成(割合は大体の目安である)

まだ肉眼で認められるものである。

非腐植物質は、植物や土壤生物などによって生産された後土壤中に放出された、タンパク質、酵素、多糖類、脂質などの、化学的に同定できる物質群である。これらの成分の中で特定の分類の生物群にのみ含まれる成分は、バイオマーカーとして、土壤有機物の給源を確かめるうえで有用である。例えば、リグニンを構成するフェノール性化合物の種類は、植物の分類ごとに異なっているため、土壤有機物のフェノール性化合物の組成から、その形成に加わった植物の種類が判定できる。また、微生物菌体に含まれる物質（例えば、ATP やリン脂質）からは微生物バイオマスが推定され、また主として糸状菌に含まれる物質（例えば、エルゴステロールやグルコサミン）や主として細菌に含まれる物質（例えば、ジアミノピメリン酸やムラミン酸）からはそれぞれの微生物種のバイオマスが推定される。

腐植物質は、以上の粗大有機物や非腐植物質からさまざまな経路をたどって土壤中で形成された暗色で非晶質の土壤に特有な高分子有機化合物である。

以上の三つの区分は概念としては明瞭であるが、特に腐植物質と非腐植物質を厳密に分別することは困難であり、以下のような理由から連続的な変化の過程にあると考える方が実際的である。

- (1) 腐植物質は粗大有機物の中ですでにその生成が始まっている。
- (2) 土壤有機物から通常分離方法で多糖類やタンパク質・脂質に該当する画分を得ても、その中で構造を同定できる部分はほんのわずかである。
- (3) いわゆる非腐植物質もかなりの部分が腐植物質と共有結合によって結合状態にある。

土壤中における有機物の分解と腐植物質の生成をシミュレートするため、土壤有機物を以下の五つの構成部分に区分する考え方もある (Jenkinson と Rayner, 1977)。

- (i) 易分解性の植物成分 (DPM)
- (ii) 難分解性の植物成分 (RPM)
- (iii) 微生物バイオマス (BIO)
- (iv) 物理的に安定化された有機物 (POM)
- (v) 化学的に安定化された有機物 (COM)

例えば、このモデルの基礎となるデータが得られたイギリスのロザムステッド

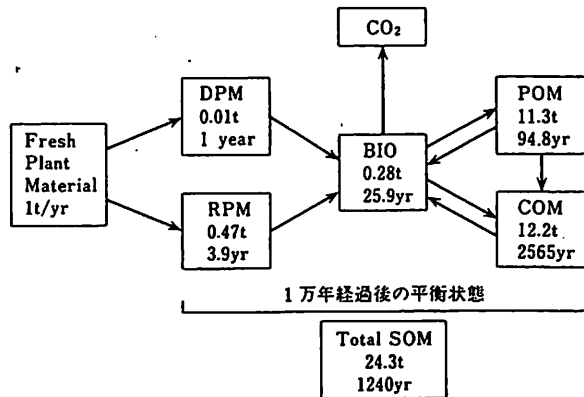


図 5.2 土壤有機炭素のダイナミクス (Jenkinson と Rayner, 1977)  
各構成成分の量は 1 ヘクタール当たりの炭素の量 (t/ha)。

試験場の条件下で、毎年ヘクタール当たり 1 トンの有機物が土壌に加わると、1 万年後この系が平衡状態に達したとき、土壌中の各構成成分の量とそれぞれの平均年代は図 5.2 のようになる。

このモデルにおける物理的に安定化された有機物とは、団粒構造などの中に取り込まれて分解されにくくなった有機物、化学的に安定化された有機物とは、腐植化過程を通じて化学的な安定性を獲得した腐植物質と理解される。腐植物質は腐植化の過程でその平均年代に示されるように非常に高い安定性を得る。ただし物理的に安定化された有機物と化学的に安定化された有機物が個別に実在するものかどうかについては実証されていない。

アロフェン質の土壌など数点の土壌を除けば、世界各地の土壌でこのモデルの適合性は非常に高く、各種気候帯植生帯において現在の土壤有機物のレベルを維持するために土壌に毎年還元されるべき有機物の量の計算や、地球の温暖化に伴う土壤有機物の分解の増加量の計算などにも応用されている。

### c. 土壤有機物構成成分の分離

#### 1) 抽出方法

現在では、腐植物質を土壌から分離せずに、そのままその構造を解析することが、<sup>13</sup>C-NMR スペクトル法や熱分解ガスクロマト質量分析法などの分析手段の

進歩によって可能になり始めている。しかし、腐植物質は不均質な混合物であるため、抽出と分画は腐植物質の組成や構造を研究するための第1段階として依然重要である。

腐植物質は、多数のカルボキシル基やフェノール性水酸基などの解離基と、アルコール性水酸基などの親水性の官能基をもっている。しかし腐植物質が水で容易に溶解してこないのは、土壌中ではこれらの解離基は水素イオンや多価陽イオンと結合し、腐植物質分子相互の静電的反発が抑制されているからである。このような状態で腐植物質は粘土鉱物の表面や結晶の層間にも吸着し、また脂肪族や芳香族の構造部分によって代表される疎水性が発現し、腐植物質の分子もファンデルワールス力などの分子間力によって相互に吸着している。

抽出に最もよく使用される希薄な水酸化ナトリウム溶液は、解離基の水素イオンをナトリウムイオンに置換し、またアルミニウムイオンを水酸化物のアニオンとして解離基から遠ざけることによって溶解を促進するものである。しかし、カルシウムやマグネシウムで飽和された土壌では、水酸化ナトリウムによる腐植物質の抽出は効率が悪いことが多い。

このような場合、ピロリン酸ナトリウムなどのキレート形成能をもった抽出剤によって腐植物質の溶解が促進される。また、あらかじめ土壌を酸で洗浄し多価陽イオンを除いておけば、水酸化ナトリウムでも高い抽出率が得られる。

これらの抽出操作は腐植物質の解離を利用したものであるが、腐植物質は疎水性の性質も兼ね備えているため、非プロトン性の極性溶媒（ジメチルスルホキシド、ジメチルホルムアミド）なども抽出に用いられている。特に酸性にしたジメチルスルホキシドは水酸化ナトリウムに匹敵する抽出率を示す場合もある。

## 2) 分画方法

各種の方法で抽出された土壌有機物は、酸性にしたときの溶解性によって腐植酸とフルボ酸に分別される。腐植酸は酸性（pH 1.0）で沈殿する画分、フルボ酸は酸性でも溶解している画分である（図 5.3）。

腐植酸をさらに精製するためには、沈殿・再溶解・ろ過、陽イオン交換樹脂による金属イオンの除去、フッ化水素酸による灰分の溶解などの操作を行い、最終的に水でよく洗浄した後、凍結乾燥して粉末試料を得る。

フルボ酸を粗抽出液中に共存する無機成分と分離するためには、透析、ゲルろ

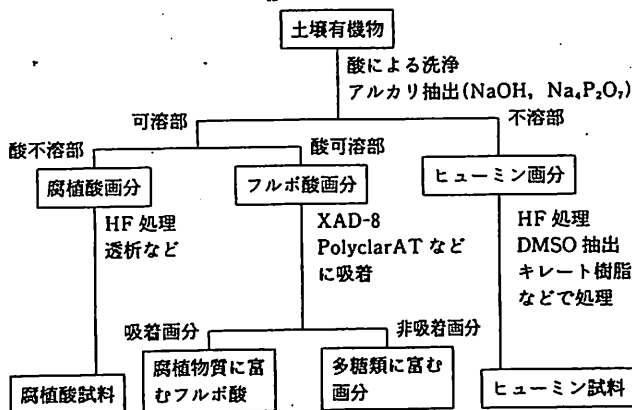


図 5.3 土壌有機物の分画

過、分子フルイ膜によるろ過などが行われるが、この際フルボ酸中の低分子成分は失われる。

また、フルボ酸中の腐植物質に富んだ部分は、疎水性網目構造樹脂アンバーライト XAD-8 や弱塩基性陰イオン交換樹脂 Duolite A7, ポリビニルピロリドンの高重合体 Polyclar AT などの樹脂に酸性条件下で吸着される。フルボ酸中の多糖類に富んだ画分はこれらの樹脂に吸着しにくい。したがってこれらの樹脂は腐植物質としてのフルボ酸を精製する目的で用いられている。XAD-8 を用いた方法は国際腐植物質学会によって推奨されている。

ヒューミンは、アルカリやキレート剤など各種の抽出溶媒によっても土壌から抽出することのできない有機物である。ヒューミンは、しかし、ジメチルスルホキシドで抽出したりフッ化水素で土壌の鉱質部分を溶解することによって、有機物試料として手にすることができる。このようにして土壌から分離されたヒューミンは一部がアルカリ可溶になっており、さらにこれをキレート樹脂で処理すればアルカリへの溶解率は上がる。これらのヒューミンは、疎水結合や多価陽イオンとの結合によって不溶性になっていた腐植酸と考えることができる。これらの操作によっても溶解しないヒューミン画分は腐植化の過程で縮合や重合を繰り返し高分子化する中でアルカリ不溶性を獲得したものと考えられる。他方、土壌有機物中に脂質やセルロースなどの本来アルカリに不溶性の非腐植物質が混在する

場合には、これらもヒューミン画分に分配されるのでその取扱いには注意する必要がある。

#### d. 腐植物質の生成経路

土壤中における腐植物質の生成過程は、主として腐植酸を対象として研究されてきた。

多くの土壤で、リグニン<sup>1</sup>は腐植酸の芳香族構造単位の主要な給源となっている。このことは、炭素をラベルしたリグニンを土壤中<sup>2</sup>で保温培養したとき、その大部分が腐植酸中に取り込まれることによって示される。しかし、リグニンは同時に腐植化の過程で著しい変化を受けている。すなわち、リグニンとセルロースの結合は解裂し、メトキシル基やメチル基は消失する。他方、カルボキシル基が生成し、リグニンの分解生成物と微生物の代謝生成物が相互反応する中で、窒素含量が増大する。また、巨大分子の表面に現れた芳香環は、微生物の作用によって解裂し、高度に分岐した脂肪族構造を残す。

タンニン類もまた腐植酸の形成に関係している。タンニンには加水分解性タンニンと縮合型タンニンがあるが、いずれも分解してポリフェノールを遊離し、その酸化生成物がアミノ酸やタンパク質と重合して暗色の高分子を生成すると考えられる。

メラニン（微生物による炭水化物の二次代謝産物）と腐植酸の類似性についても、官能基分析、熱分解、酸化還元分解生成物、<sup>13</sup>C-NMR スペクトルなど多くの実験事実から指摘されている。またメラニン形成能をもつ糸状菌が土壤中に多いことから、微生物メラニンの土壤腐植への貢献が推察されている。

また、これらの高分子から分解生成したポリフェノール類やキノンが粘土鉱物や各種金属酸化物の触媒作用の下で複雑に再重合する過程も考えられる。

しかし、これらの説明は腐植物質の生成の初期の段階を説明しているに過ぎない。すなわち腐朽植物遺体の成分やその微生物代謝産物が、比較的高濃度の状態で相互反応できるような条件下での腐植酸生成である。

チェルノーゼム土壤（モリソル）や腐植質火山灰土壤（アンディソル）にみられるような高腐植化度の腐植酸は、リグニン、タンニン、メラニンなどとの類似性が少ない。その生成にあたっては、いったん生成した腐植酸が長い年月の間に

炭化作用に類似する化学変化を受けて土壤腐植特有の複雑な構造へと変化していくものと考えられる。

#### e. 土壤有機物構成成分の化学組成

##### 1) 各種スペクトルから得られる情報

紫外可視吸収, 赤外線吸収,  $^{13}\text{C}$ -NMR, H-NMR, ESR, X線回折, メスバウアーなど各種の吸収スペクトルが土壤有機物の構造解析に役立てられてきた。ここではこのうちの3種についてのみ触れることとする。

腐植物質の紫外可視吸収は、ペリレンキノン色素を含むP型腐植酸などの例外を除いて、波長の増大とともに指数関数的に減少する単調なスペクトルを示す。このことは、腐植物質の暗色が特殊な発色団に基づくものではなく、主としてランダムな共役二重結合系によるものであることを示している。また、イオン化差スペクトルや還元差スペクトルなどの手法を用いれば、ランダムな共役二重結合系に付随した特殊な発色団の特徴を明らかにすることができる。

腐植酸の可視部吸収の強度 ( $RF$ ) や吸収曲線の傾き ( $\Delta \log K$ ,  $E_4/E_6$ ) は、腐植酸の腐植化度として採用されている。腐植酸は腐植化度によって、Rp, B, A, P型などの型に分類されるが、これらの型と腐植酸の各種の化学的性質は非常によい対応を示す。

$^{13}\text{C}$ -NMR スペクトルは、土壤有機物中に含まれる芳香族性、脂肪族性の構造部分、多糖類、カルボキシル基カルボニル基炭素の相対的分布について明確な概念を与えてくれる。この方法によれば、腐植酸中の芳香族炭素は50%を越えることはあまりなく、意外に脂肪族炭素の割合が高い。極端な例として、粘土鉱物の層間に侵入した腐植物質は、ほとんど脂肪族炭素のみから構成されることが明らかにされている。他方、腐植質火山灰土から分離された腐植化度の高いA型腐植酸は、かなり芳香族性炭素の割合が高い (図5.4)。

また、腐植酸画分やフルボ酸画分にはかなりの量の炭水化物由来する炭素が含まれるが、 $^{13}\text{C}$ -NMRによれば炭水化物炭素は他の炭素と明瞭に区分して定量できる。

X線回折によれば、A型腐植酸が(002)および(10)反射を示すことが明らかになった。このことは、A型腐植酸がグラファイト様の乱層構造をもつことを示



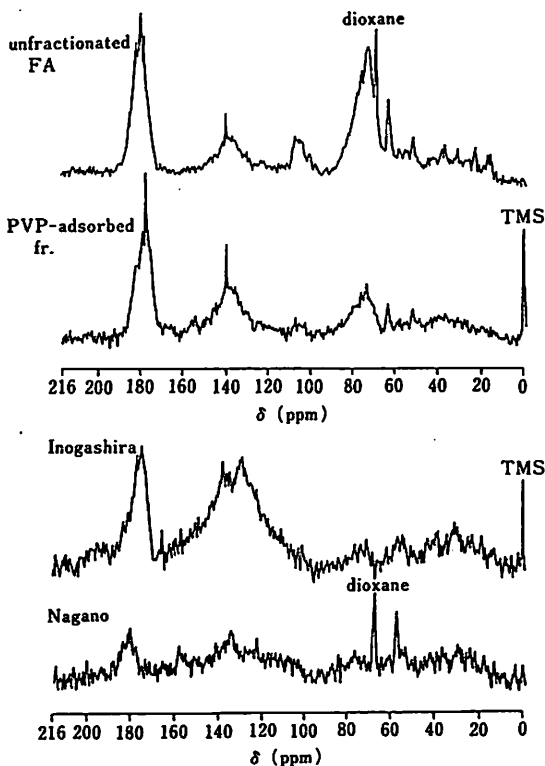


図5.4 腐植酸・フルボ酸の $^{13}\text{C}$ -NMR (Watanabeら, 1989)

上の2本は、猪之頭土壤(腐植質火山灰土)のフルボ酸(未分画)およびその Polyclar AT への吸着画分のスペクトルを示す。

下の2本は、猪之頭土壤および長野土壤(灰色低地土)の腐植酸のスペクトルを示す。脂肪族炭素は0~60 ppm, 炭水化物炭素は60~110 ppm, 芳香族炭素は110~165 ppm, カルボニル炭素は165~216 ppmで吸収を示す。

す。すなわち A 型腐植酸は、数個のベンゼン核からなる縮合環が数枚積み重なった構造をもつ。このことは電子顕微鏡写真によっても確認された。

各種のスペクトル的手法は、ときには腐植物質の実体について相異なる情報を与えることもある。これは、それぞれの方法が腐植物質の複雑な構造や組成の一側面にのみスポットライトを当てているためといえよう。腐植物質の構造を考える場合、ひとつの方法のみに依存するのではなく、さまざまな方法で得られた知見を総合的に考察する必要がある。

またスペクトル的方法に限らないが、未熟な腐植酸と腐植化度の高い腐植酸では、その構造や組成に著しい違いがある。したがって、個々の腐植酸の構造ばかりでなく、それが腐植化の進行とともにどのように変化するかを明らかにする必要がある。

## 2) 元素組成

多数の腐植酸とフルボ酸について調べた元素組成の範囲を表 5.2 に示す。

腐植酸の元素組成と腐植化度の関係を図 5.5 に示す。腐植酸の水素含量は、腐植化度が高くなるほど減少する。腐植酸の窒素含量は、腐植化の初期の段階ではいったん増加するが、その後腐植化度が高くなるほど減少する。

腐植酸の炭素含量や酸素含量は腐植化度の増大に伴って増加する。同種の土壌から得られた腐植酸や一つの土壌から異なる溶媒によって抽出された腐植酸の間ではその傾向は明らかである。しかし、多種類の土壌間で比較するとその相関の程度は低くなる。

また原子数比 O/H, O/C, H/C などをご組み合わせると、各型腐植酸やフルボ酸の分布域がよく区分される。図 5.6 は H/C と O/C の関係から、腐植酸やフルボ酸の元素組成を石炭、泥炭、植物体構成成分と比較したものである。

フルボ酸は一般に腐植酸よりも炭素含量、窒素含量が低く、酸素含量および水素含量は高い。

フルボ酸は、PVP 樹脂や XAD 樹脂によって、腐植物質に富んだ吸着画分と多糖類に富んだ非吸着画分に分けられる。またエタノールによる分別沈殿は、フルボ酸中の腐植物質に富んだ画分と多糖類に富んだ画分をさらに精製する効果をもたらす。樹脂に吸着しかつエタノールにも可溶性画分は、最も腐植物質としての性質が強く、他方、樹脂に吸着せずエタノールにも溶けない画分は、最も多糖類としての性質が強い。このようにして得られたフルボ酸中の腐植物質に富んだ画分は多糖類に富んだ画分よりも H/C, N/C が著しく低く、他方 O/H や不飽和度が著しく高い。

ヒューミンの元素組成についてはあまりデータが多くないが、ヒューミンから酸処理後に分離した腐植酸は、同じ土壌から得られた腐植酸画分と比べて、酸素含量および水素含量が高く、炭素含量が低い。またヒューミン画分から DMSO 抽出や HF 処理で得られたヒューミン試料も比較的水素含量が高かった。これらの

表 5.2 腐植酸・フルボ酸の元素組成と官能基組成

	腐植酸 (筆者ら)	腐植酸 (Schnitzer による)	フルボ酸
元素組成(%)			
C	53.0~60.4	53.6~58.7	40.7~50.6
H	2.5~7.1	3.2~6.2	3.8~7.0
N	1.1~6.9	0.8~5.5	0.9~3.3
S	未測定	0.1~1.5	0.1~3.6
O	29.0~39.1	32.7~38.3	39.7~49.8
官能基組成(mol kg <sup>-1</sup> )			
全酸度	3.6~8.5	5.6~7.7	6.4~14.2
-COOH	2.4~6.3	1.5~5.7	5.2~11.2
フェノール性-OH	0.8~3.7	2.1~5.7	0.3~5.7
アルコール性-OH	0.2~4.4	0.2~4.9	2.6~9.5
キノン+ケトン C=O	2.2~8.8	0.1~5.6	1.2~4.2
メトキシル -OCH <sub>3</sub>	0.1~2.6	0.3~0.8	0.3~1.2

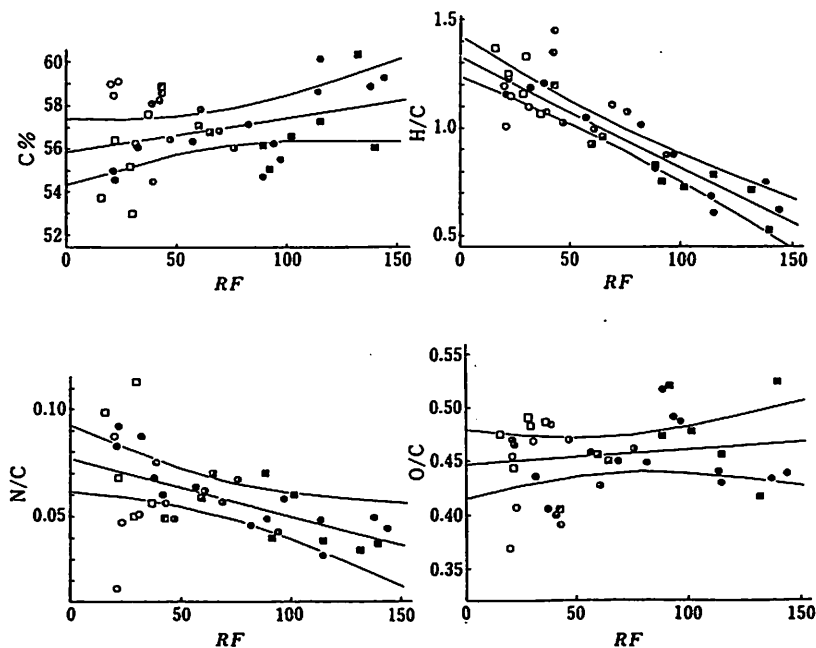


図 5.5 腐植酸の元素組成と奥植化度(RF)の関係(Kuwatsuka ら, 1978)  
 RF 値との間の相関係数は以下の通り。C % 0.354\*, H/C -0.896\*\*\*, N/C -0.526\*\*\*,  
 O/C 0.146<sup>n.s.</sup>  
 双曲線は 99% 信頼限界を示す。

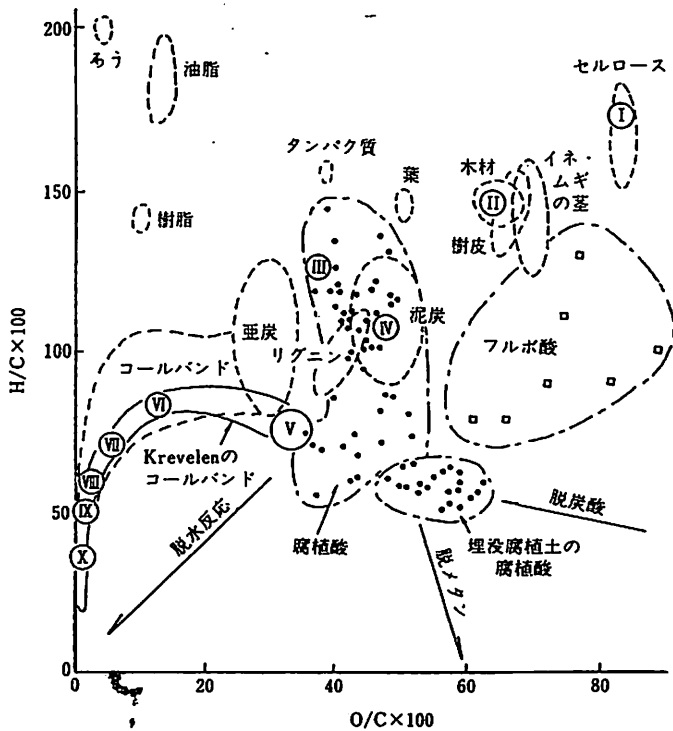


図 5.6 H/C-O/C 相関図—腐植酸と石炭または各種植物体成分の比較(筒木・熊田, 1980) 各種植物体成分およびコールバンドの領域は, Van Krevelen (1950) および村田 (1964) の報告から引用した。埋没腐植土腐植酸は Yoshida ら (1979) による。I : セルロース, II : 木材, III : リグニン, IV : 泥炭, V : 褐炭, VI : 低品位れき育炭, VII : 中品位れき育炭, VIII : 高品位れき育炭, IX : 半無煙炭, X : 無煙炭。

結果はヒューミンが腐植酸よりも脂肪酸構造に富んでいることを示唆している。

### 3) 官能基組成

腐植酸・フルボ酸・ヒューミンは、カルボキシル基、カルボニル基、フェノール性水酸基、アルコール性水酸基、メトキシル基、アミノ基などの官能基をもち、これらは腐植物質の反応性に大きく関わっている。

表 5.2 には、元素組成と同時に、多数の腐植酸・フルボ酸について調べた官能基含量の範囲を示した。

腐植酸のカルボキシル基含量は腐植化度とともに増大した。また石灰質土壌か

ら抽出された腐植酸は、腐植化度が同程度の他の腐植酸と比較してカルボキシル基含量が高かった。これは、カルシウムと難溶性の塩や錯体を形成することによって、腐植酸が安定に保持されたことによるものであろう。

カルボニル基含量は、カルボキシル基含量との間に高い正の相関を示した。

フェノール性水酸基含量は腐植酸生成の初期の段階では減少し、植物体構成成分由来のフェノール性水酸基の減少を示した。しかしその後は腐植化度の増大とともに増加する傾向を示した。

アルコール性水酸基含量は腐植化度の増大とともに著しく減少した。これは腐植酸中の多糖類由来の構造の減少によるものであろう。

メトキシル基含量は腐植化度の増大とともに急速に減少し、リグニン由来の構造が腐植化過程の初期に急速に分解されることを示した。

以上の含酸素官能基の含量と腐植酸の腐植化度の関係を図 5.7 に示した。

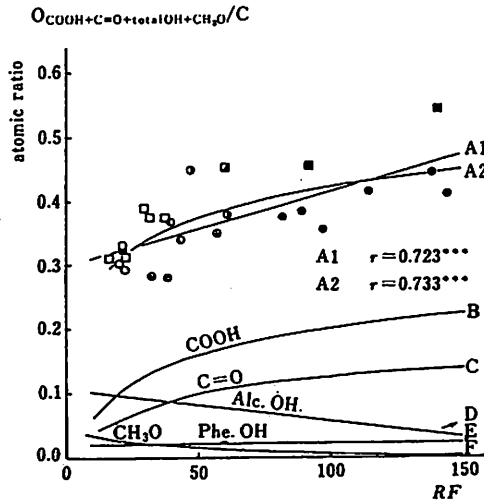


図 5.7 腐植酸の含酸素官能基含量と腐植化度の関係

A1 および A2 はカルボキシル基、カルボニル基、全水酸基、メトキシル基に含まれる酸素が腐植酸の炭素含量に対して示す原子数比と腐植化度 (RF) の直線相関および対数相関を示したもの。B, C, D, E, F はそれぞれカルボキシル基、カルボニル基、アルコール性水酸基、フェノール性水酸基、メトキシル基に含まれる酸素が腐植酸の全炭素に対して示す原子数比と腐植化度 (RF) の間の回帰直線ないし回帰曲線。(Tsutsuki と Kuwatsuka, 1978)

フルボ酸の官能基含量については測定例が少ないが、同一土壌から抽出された腐植酸と比べてカルボキシル基含量およびアルコール性水酸基含量ははるかに多く、フェノール性水酸基含量は少ない。またメトキシル基含量も少ない。またフルボ酸中のカルボキシル基は、腐植酸中のカルボキシル基よりも pK 3.8 以下の強い酸(芳香族の酸)の割合が高く、また 1, 2 ジカルボン酸の割合も著しく高い。

#### 4) 窒素化合物

土壌中の窒素の大部分は、いわゆる腐植物質の構造中に含まれるものと考えられる。また一般に腐植酸やヒューミンの窒素含量と比較して、フルボ酸の窒素含量は低い。これらの窒素は難分解性であり、植物によって容易には利用できない。

腐植物質中の窒素は、酸加水分解によって以下のような形態に区分される。

- (1) 酸不溶性窒素
- (2)  $\text{NH}_3$ -窒素
- (3) アミノ酸態窒素
- (4) アミノ糖窒素
- (5) 加水分解性未知窒素

これらのうちアミノ酸およびアミノ糖窒素は、同定可能な窒素成分のうち主要なものである。アミノ酸組成はさまざまな土壌から得られた腐植酸について調べられているが、かなり高い類似性を示すことが特徴である。このことから腐植酸中のペプチドやタンパク成分の給源は植生や土壌の種類に依存せず、例えば微生物の細胞壁などのように、地域的な偏差の少ないものであることが推定される。

腐植酸中のタンパク質に富んだ有機物画分は、フェノールで抽出することにより分離できる。また、 $\text{H}^+$  型陽イオン交換樹脂で処理することにより、腐植酸の窒素含量は減少する。したがって、腐植物質中のペプチドやタンパク質はイオン結合、疎水結合、ファンデルワールス結合などの弱い非共有結合で腐植物質と結合しているものが多いと考えられる。

アミノ酸窒素の含量は腐植酸の形成の初期には増加するが、その後は腐植化度が高くなるほど減少する。他方、酸によって加水分解されない窒素は、腐植酸窒素の約 30 から 60 % を占め、また腐植化度が高くなるほどその割合は増大する。酸不溶性窒素の実体は複雑であるが、芳香環やキノン環を結ぶ架橋態窒素や、また芳香環とペプチドの N 末端が結合して生成した *N*-フェニルアミノ酸、ヘテロ

環窒素などの形態が考えられている。

加水分解性未知窒素は、上記のような複雑形態の窒素のうち、比較的低分子の成分であろう。フルボ酸中にはこのような加水分解性未知窒素が多く含まれる。

酸加水分解物中のアンモニアは、一部はアスパラギンやグルタミンなどのアミド基に由来するものであるが、それだけでは説明しきれない。この部分は偽アミド窒素と呼ばれているが、実体はよくわかっていない。

#### 5) 土壤多糖類

土壤多糖類は、土壤有機物中の5%から30%を占める主要成分である。その量は腐植物質に次いで多い。また腐植酸画分やフルボ酸画分にもかなりの割合の多糖類が含まれる。ヒューミン中にもアミノ酸を含む多糖類やウロン酸を含む多糖類の金属錯体がアルカリ不溶の状態が存在している。

土壤多糖類の給源としては、微生物由来のものや植物由来のものが考えられるが、それらの多糖類がそのまま存在しているのではなく、分解の途上で再結合し、土壤糖特有の安定な構造を獲得して存在している。このことは土壤糖の糖組成が植物や微生物に含まれる多糖類の糖組成と比較して非常に複雑なことも示されている。

土壤多糖類の安定性がきわめて高いことの原因としては、他にもさまざまな理由が考えられる。土壤多糖類中には約10%のウロン酸が含まれている。ウロン酸およびシス位の水酸基やリン酸エステルは、多価金属イオンと錯体や塩をつくる。これらは微生物による分解に対して安定である。またアミノ糖やアミノ酸を含む多糖類は、キノンへの求核付加や強い水素結合によって腐植酸と結合し安定化される。土壤多糖類はまた金属イオンを通じて粘土鉱物と複合体を形成する。また緻密な土壤団粒の中に局在することによっても分解から保護される。

#### 6) 分子量と分子形

土壤有機物の腐植酸・フルボ酸・多糖類などの分子量は約500から数百万の間に分布している。腐植酸の分子量は大きく、フルボ酸の分子量は小さい。筆者らの測定例では、腐植酸の重量平均分子量は20万から200万の間に分布し、腐植化度の高いA型腐植酸では小さく、腐植化度の低いRp型腐植酸では大きかった。フルボ酸の重量平均分子量は約2万であり、土壤間の差は小さかった。またフルボ酸をPVP樹脂に吸着させたところ、腐植物質に富んだ吸着画分の分子量

(17100~19700) は、多糖類に富んだ非吸着画分 (21800~26500) よりも小さかった。

腐植化度の高い腐植酸ほど分子量が小さくなる傾向は、低分子のポリフェノールやキノンが重合して高分子の腐植物質を形成していく過程を想定すると、一見矛盾している。しかし、リグニン骨格などを核として形成される初期の腐植酸は、土壤中で合成される腐植物質よりも、はるかに大きい分子量をもっているであろう。これは腐植化の進行とともに分解および構造の変化を受け、土壌固有の腐植物質へと変化していくものと考えられる。

腐植酸を分子量によって分画すると、個々の画分の腐植化度は分子量に対応して変化する。図 5.8 には腐植酸を浸透クロマトグラフィーにより分画し、個々の分子サイズ画分の腐植化度を測定した結果を示した。有機物一定濃度当たりの可視部吸収の強さを示す  $RF$  値は、分子量の異なる各種画分のうち、中くらいの分子量を示す画分で最も大きくなる。このことは、腐植化度の高い腐植酸が形成されていく過程には、非常に分子量の大きな初生腐植酸が分解されていく過程と、低分子成分から高分子量の腐植物質が合成されていく過程の、両者が含まれることを示している。また吸収曲線の傾きすなわち暗色の原因となる共役二重結合系

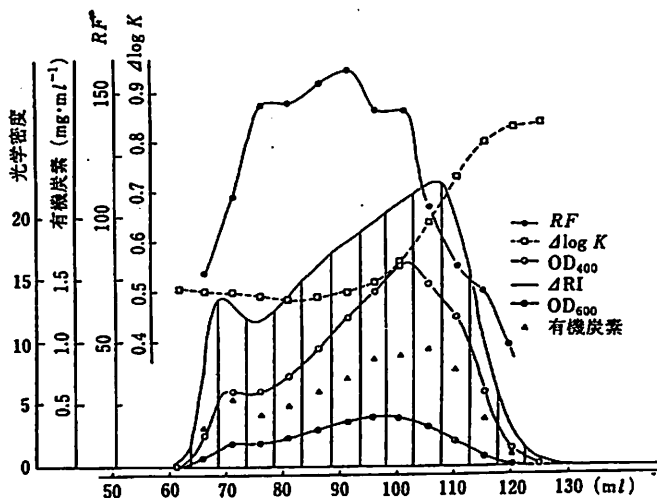


図 5.8 CPG-170 カラムでの腐植酸(A型)のホウ酸緩衝液(pH 9.1)による溶離 (筒木, 1989)



の発達程度を示す  $\Delta \log K$  値は、最高分子量領域から中分子量領域にかけて一様に低い値を示した。このことは、初生腐植酸の分解過程において、非常に発達した共役二重結合系がその部分構造として形成されることを示唆している。

腐植酸やフルボ酸のゲル浸透クロマトグラフィーの溶出曲線は溶離液の pH やイオン強度によって大きく変化する。したがって、これらの酸の分子形は溶液中でかなり自在に変化しやすいものである。腐植酸やフルボ酸は多量のカルボキシル基を含むこと、および、分子中にかなり脂肪族構造部分が多いという  $^{13}\text{C}$ -NMR スペクトルからの知見は、このこととよく対応している。すなわち、カルボキシル基が解離した状態では、これら相互の静電的反発によって、側鎖が広がった構造をとるのであろう。

### 7) 土壤有機物の安定性と年代

$^{14}\text{C}$  年代は土壤有機物の安定性の直接の尺度となる。土壤有機物はさまざまな年代をもつ有機物の混合物なので、 $^{14}\text{C}$  年代決定法で得られた土壤有機物の年代は、さまざまな構成成分の  $^{14}\text{C}$  年代が平均された平均滞留時間 (mean residence time) である。しかし土壤有機物の各構成成分の代謝回転速度を明らかにするため、物理的あるいは化学的方法で分画分別された諸画分の年代決定も行われてきた。

表 5.3 は数種の土壤からさまざまな方法で抽出精製された土壤有機物の画分の  $^{14}\text{C}$  年代を示したものである。

表 5.3 土壤有機物諸画分の  $^{14}\text{C}$  年代 (Scharpenseel による)

土壤有機物画分名	チェルノーゼム Ah 層, 40~50 cm (Asel 森林土壤)	埋没バラレンジナ bA 層, 200 cm (Laach)	低位泥炭層 Hn 層, 80 cm (Koislhof)
未分画土壤	2,470 ± 70	10,600 ± 120	7,200 ± 110
ベンゼン抽出画分 (脂質画分)	3,220 ± 80	4,130 ± 100	3,290 ± 120
6 M HCl 加水分解残渣	3,160 ± 70	11,360 ± 150	9,730 ± 170
6 M HCl 加水分解液	104.4 % modern	2,510 ± 100	7,270 ± 140
フルボ酸	370 ± 70	1,140 ± 200	6,860 ± 250
腐植酸	2,100 ± 60	6,970 ± 970	8,810 ± 120
ヒューミン	2,460 ± 60	10,320 ± 140	7,110 ± 110
腐植酸のゲルろ過 (Sephadex G-50) による			
排除画分 ( $M_w > 30,000$ )	1,480 ± 60	6,110 ± 100	7,590 ± 120
浸透画分 ( $M_w < 30,000$ )	2,940 ± 90	6,830 ± 130	7,820 ± 90

土壤からベンゼンやメタノールなどでの有機溶媒で抽出される脂質画分は、未分画土壤の年代に匹敵したかなり古い年代を示していることが注目される。脂質中には非腐植物質と見なされるものも存在するが、その大部分は土壤中でかなり長い年数土壤中に存続したものであることが示唆される。

土壤を6Mの塩酸で加水分解すると、加水分解残渣の年代は、未処理の土壤の年代よりも700年から2500年古くなった。他方、加水分解液中の有機物は現世の鉱質土壤では現代炭素と同じ $^{14}\text{C}$ 年代を示し、埋没土壤でも加水分解残渣よりもはるかに若い年代を示した。酸で加水分解され遊離した有機物は、主として土壤有機物中の多糖類やタンパク質などの非腐植物質部分に由来するものと考えられ、これらは腐植物質部分と比較してはるかに年代が若いことが示された。泥炭土では両者の年代が近いが、これは泥炭土の有機物の給源が他の陸成土壤と比べると単純で均質なことによるものと思われる。

腐植酸、フルボ酸、ヒューミンを比較すると、フルボ酸の年代が最も若く、腐植酸とヒューミンの年代は近いが、ヒューミンの方が古く土壤全体の年代に近い値を示した。泥炭においては腐植酸、フルボ酸、ヒューミンの年代が互いに近く、ここでも泥炭土の有機物が年代的にかなり均質であることを示した。

また腐植酸をセブアデックスゲルG50によって分画すると、排除画分(球状タンパクならば分子量3万以上に相当)の年代は浸透画分(分子量3万以下に相当)よりも常に若かった。このことは、腐植酸中の巨大分子はリグニン、タンパク質、多糖類など非腐植物質に相当する構造を残しており、それゆえ浸透画分よりも若い年代を示したものと考えられる。埋没土壤ではこれら2画分の年代の差は小さく、腐植酸の構造中への非腐植物質の貢献が小さいことを示している。泥炭の腐植酸も排除画分と浸透画分の年代が近く、組成が均一であることを示した。

表5.4はチェルノーゼム土壤のA層の最深处から得られた土壤を粒径によって分画したのについて、各画分の収量、炭素の分配、炭素含量、および $^{14}\text{C}$ 年代を比較したものである。各画分の年代は粒径が小さくなるほど増大し、直径 $0.2 \sim 0.5 \times 10^{-6} \text{ m}$ の大きさの画分で最高値を与えた。このことは粒径の小さな画分ほど有機物と無機成分の結合が強く、したがってそれに保持された有機物が長い年月の間安定に保持されることを示している。画分の炭素含量も $^{14}\text{C}$ 年代と同様な傾向を示した。最も粒径の小さな直径 $0.2 \times 10^{-6} \text{ m}$ 以下の画分の年代が若干若

表 5.4 土壤の粒径と年代の関係(Scharpenseel らによる)

	年代 yBP	画分の収量	炭素含量
Asel 森林土壤 (60~80 cm)			
未分画土壤	2,411 ± 90	100 %	1.40 %
0.25 × 10 <sup>-6</sup> m 以下	1,852 ± 57	10.8	4.68
0.25~0.50 × 10 <sup>-6</sup> m	2,663 ± 72	3.77	6.82
0.50~1.00 × 10 <sup>-6</sup> m	2,318 ± 65	3.37	6.57
1.00~2.00 × 10 <sup>-6</sup> m	1,973 ± 70	2.91	5.90
2.00~20.0 × 10 <sup>-6</sup> m	1,340 ± 55	17.1	1.39
20.0 × 10 <sup>-6</sup> m 以上	1,177 ± 138	62.0	0.107
Söllingen 畑土壤 (65~85 cm)			
未分画土壤	2,004 ± 74	100 %	1.60
0.25 × 10 <sup>-6</sup> m 以下	985 ± 54	9.51	4.41
0.25~0.50 × 10 <sup>-6</sup> m	2,001 ± 57	4.89	5.72
0.50~1.00 × 10 <sup>-6</sup> m	2,402 ± 61	3.61	6.01
1.00~2.00 × 10 <sup>-6</sup> m	1,994 ± 57	3.49	6.39
2.00~20.0 × 10 <sup>-6</sup> m	983 ± 63	11.6	2.86
20.0 × 10 <sup>-6</sup> m 以上	906 ± 156	66.9	0.116

Asel (coarse silty, mixed, non acid, mesic, cumulic Hapludoll).

Söllingen (coarse silty, mixed, non calcareous, mesic, entic Hapludoll).

くなったのは、粒径分画の際に可溶化した非腐植物質がこの画分に混入したことによるものであろう。

土壤中での有機物の安定化に関しては、土壤有機物の中には生物（微生物）の攻撃に対して強く抵抗する不活性な画分の存在も推定されている。

しかし、埋没土や泥炭土を除いて、土壤有機物が1万年以上の年代を示すことはあまりない。また、約50万年をかけて堆積したニュージーランドのレス堆積物の土壤有機物をほとんど含んでいない層位からも植物ケイ酸体が多量に検出されている(Kondo, 1994)。このことは過去そこに植物が繁茂していたことを示すが、有機物の痕跡は残っていない。

これらのことから、腐植物質は腐植化の過程できわめて高い安定性を獲得するが、それでも永久に安定なものではないことが示唆される。また腐植物質の安定性は、腐植物質自体の構造や組成によるものばかりではなく、土壤構造や土壤の水分状態などにも依存している。したがって、森林の伐採や、有機物還元を伴わない農耕は、安定な腐植物質の量や組成にも影響を及ぼし、その消耗をもたらすことになる。

## f. 土壤有機物と無機成分の相互作用

## 1) 土壤有機物と金属の反応

有機物は、土壤中における金属の存在形態に非常に重要な影響をもたらしている。

Na や K などのアルカリ金属および Ca や Mg などのアルカリ土類金属は、陽イオンとして存在し、主としてイオン交換反応によって有機物と反応する。しかし、植物の必須元素を含むほとんどの遷移金属は、土壤有機物と錯体を形成して存在している。

土壤中での錯体の形成に関与するのは、主として、腐植酸やフルボ酸中のカルボキシル基とフェノール性水酸基、エーテル基、カルボニル基であるが、アミノ基、エノール基なども、量は少ないが安定な錯体を形成する。土壤中に存在するタンパク質、多糖類、アミノ酸、有機酸も錯体形成の配位子となる。

これらの有機配位子は、金属と 1 : 1 で結合する場合もあるし、一つの金属が複数の配位子と結合する場合もある。金属と複数の配位子の間で環状構造が形成される場合、その結合はキレートとして安定なものになる。

土壤有機物と金属の錯体の安定性の順序に関しては、例えばフルボ酸との間に  $Fe^{3+} > Al^{3+} > Cu^{2+} > Ni^{2+} > Co^{2+} > Pb^{2+} = Ca^{2+} > Zn^{2+} > Mn^{2+} > Mg^{2+}$  という順序が報告されている (Schnitzer と Hansen, 1970)。この順序は、遷移金属の 2 価イオンの安定度に関するアーヴィング-ウィリアムズの順序とほぼ一致している。しかし土壤有機物の組成は複雑なため、pH や土壤有機物の種類によってこの順序と異なる例も多くある。

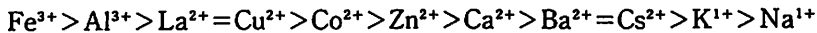
土壤有機物と金属の錯体の中には、可溶性のものと不溶性のものがある。可溶性のものは植物や微生物に利用されやすい。植物や微生物の中にはそれ自身で有機配位子を生産し、難溶性または存在量の少ない元素の吸収に役立てているものもある (麦の生産するムギネ酸やピジョンピーの生産するピスディン酸)。

不溶性の有機金属錯体は、可溶性の錯体よりも土壤中にはるかに多く存在する。この形態の金属は溶脱されにくく、また植物には利用されにくい。しかし、可溶性錯体中の金属と難溶性錯体中の金属は平衡関係にあるため、錯体の形成は植物や微生物にとって利用可能な金属の量を増大させることになる。

## 2) 土壤有機物と粘土鉱物の反応

土壤有機物が粘土鉱物などの無機コロイドに吸着して安定化されていることはよく知られている。Greenland(1971)によれば、11種類の土壤について調べた結果、土壤中の全炭素のうち粘土と結合した炭素の割合は52%から98%に達していた。

負に荷電した粘土鉱物に負に荷電した土壤有機物が直接吸着することは困難で、陽イオンがその間に介在している。粘土を各種の陽イオンで飽和したとき、粘土への腐植酸の親和性は以下の順であった(ThengとScharpenseel, 1976)。



陽イオン架橋機構には二つのタイプが存在する。第1のタイプは土壤有機物の官能基(カルボキシル基や水酸基)が交換性陽イオンと外殻の水和層を通じて相互作用する場合である。この結合はNa, K, Caなどの強度に水和した陽イオンで粘土が飽和されている場合に起こり、吸着力は弱い。

第2のタイプは土壤有機物の官能基が陽イオン周辺の水分子と置換し、直接陽イオンと相互作用する。隣接する二つの官能基が一つの陽イオンと結合すると、キレート型複合体が形成される。この型の結合は、脱水的条件下や弱く水和した陽イオンについて起こる。

陽イオン架橋によって吸着された土壤有機物の分子鎖のうちの未荷電の部分は、ファンデルワールス力によって粘土表面と相互作用する。

土壤有機物-粘土複合体が脱水されると、陽イオン架橋の第1のタイプの結合が第2のタイプの強い結合に変化するとともに、吸着された高分子が表面で互いに接触しあうため、ファンデルワールス結合も重要になる。風乾によって土壤団粒は耐水性を増加させるが、それはこのような機構によるものである。

粘土鉱物の破碎断面では、また別の結合機構が作用している。ここでも2種類の機構が考えられる。一つは破碎断面の正荷電と有機物陰イオンの単純な静電相互作用によるものであり、他は陰イオン官能基が破碎断面のアルミニウムの配位層に直接侵入する配位子交換機構である。

土壤有機物を吸着する能力は粘土鉱物の種類によっても異なっている。溶質濃度を等しくしたとき、結晶性粘土鉱物への腐植酸の吸着量は、モンモリロナイト>パーミキュライト>カオリナイト>イライト>クロライト>ムスコバイトの順で

あった(Theng, 1979)。非晶質粘土鉱物のアロフェンやイモゴライトは、表面積が大きく荷電も多いため、結晶性粘土鉱物よりもさらに多量の有機物を吸着する。

### g. 土壤有機物の機能

すでに述べたように、土壤有機物は多様な成分から構成されており、そのそれぞれが異なった特性と機能をもっている。また、植物生育に対する土壤有機物の効果は、土壤有機物のみの作用によって発現するものではなく、土壤生物の働きや土壤中の無機成分との相互作用の下で発現するものが多い。土壤有機物の存在量が必ずしも土壤肥沃度と直結しないのは、このような理由によるものである。

土壤肥沃度に対する土壤有機物の役割は、直接的なものと同接的なものに分けられる。

#### 1) 直接的な効果

植物の生育に必要な無機養分が不足していない条件下で、腐植酸やフルボ酸はしばしば植物の生育に対し促進的な効果を示す。その効果は発芽、幼植物の生育、発根、根の伸長、地上部の生育などに現れる<sup>44)</sup>。通常、腐植物質の効果は地上部よりも根の生育に顕著に現れる。その作用には至適濃度が存在し、過剰の濃度の下では逆の効果が現れる。葉面散布もまた根と地上部の生育を促進する。

植物生育促進の機構は、腐植物質による多量養分や微量必須元素の吸収促進と関連づけられている。その機構の一つとして、腐植物質の錯体形成作用が原因として考えられる。錯体の形成によって、溶解度の低い元素が溶液中で安定に溶存するためである。

土壤有機物中の低分子成分の中には植物に直接吸収されるものもあり、ホルモンに類似した作用で、細胞膜の透過性を増大させる。また植物の光合成や呼吸活性の促進、タンパク質および核酸合成の促進、各種の酵素活性(インドール酢酸化酵素、フォスファターゼ、インペルターゼ、コリンエステラーゼ、パーオキシダーゼなど)への影響などの効果も知られている。

#### 2) 間接的な効果

土壤有機物の間接的な効果としては、以下のようなものが考えられる。

(1) 団粒形成の促進による土壤の物理性の改善。団粒の形成には、糸状菌の菌糸、土壤微生物の細胞外分泌多糖類、腐植物質などが貢献している。しかし、

多糖類などの効果は長続きせず、腐植物質の効果が最も強力であつ長続きする。

(2) 陽イオン交換能による無機養分の保持。多くの土壌で有機物は土壌の陽イオン交換能の20~70%を担っている。熱帯や亜熱帯の土壌では、粘土鉱物の風化が著しく、残されたアルミニウムや鉄の酸化物はCECが低いため、有機物による養分保持の役割が特に重要である。

(3) 急激なpH変化に対する緩衝作用。腐植物質はそのカルボキシル基やフェノール性水酸基によって、弱酸および弱酸の塩として作用し、pH緩衝作用を示す。

(4) 窒素、リン酸、イオウやその他の必須元素の緩やかな供給。窒素やイオウは土壌有機物中のさまざまな成分に含まれ、その安定性は成分ごとに異なっている。腐植物質中の窒素は、土壌有機物中の腐植化の進んでいない成分中の窒素と比べると、非常に安定である。窒素を肥料として土壌に添加すると、その20から35%は土壌中で有機態窒素に変換される。この窒素は徐々に無機化されるため、肥料の損失や過剰障害を抑えることになる。リン酸は、フィチン酸などの糖リン酸、リン脂質、核酸などの有機態リンとして土壌中に存在し、徐々に無機化して植物に利用される。錯体として土壌有機物に保持された必須元素は、大部分が難溶性の形態で存在するが、可溶性部分と平衡関係にあり、植物による吸収に応じて、可溶性の形態へと移行する。他方、毒性の強い金属が多量に存在する場合、腐植物質との錯体形成によって、その金属の遊離型の濃度が減少し、植物への害作用が抑制される。

(5) 土壌微生物の栄養源。土壌中には無限に多様な種類の微生物が生息しており、その栄養要求性もそれぞれすべて異なっている。複雑な組成をもつ土壌有機物は、土壌微生物の多様な栄養要求性を満たしている。豊富で多様な微生物相が土壌中に存在することは、植物への養分供給が円滑に行われることを意味し、また、特殊な病原菌の蔓延を防いだり、農薬の土壌中での分解を促進したりするなど、人為的にひき起こされた土壌環境の変化に対する生物的緩衝材として機能する。

(6) 腐植物質の暗い色は、太陽エネルギーの吸収に役立ち、地温を維持する。

このように、土壌有機物は土壌の肥沃度を維持するうえで非常に重要な役割を果たしているが、その効果は化学肥料の施用効果のように顕著ではないため、近

代農業ではその重要性が忘れられがちである。しかし、近代農業の通常の農耕地管理の下では、土壤有機物は年々確実に減少している。このことは、数十年の後には、土壤肥沃度の低下のみならず、土壤侵食や風食による作土自体の損失をもたらすことになる。農耕地への有機物の還元は、肥沃度を維持するために人間が自然の生態系から学んだ唯一の対処法であり、土壤有機物によって支えられる農耕地の生命を永く維持するためには、近代農業の下でも不可欠な行いである。

## 5.2 有機物の土壤中での分解と代謝

### a. 有機物分解と代謝に及ぼす因子

これまで述べたように、土壤に加えられた生物遺体である有機物は、分解過程と腐植化過程とを受けながら次第に安定な土壤有機物に変化し集積してゆく。したがって、土壤中の有機物含量は土壤に加えられた有機物量と土壤中での有機物分解量とのバランスで決まる。この節以下では、土壤中での有機物の分解と代謝過程を、炭素化合物に注目して述べる。

光合成(植物の生育)が盛んであれば土壤への有機物供給量が多くなる。図 5.9 は有機物生産量と分解量に及ぼす温度の影響を模式的に示したもので、有機物の生産量と分解量との差が土壤中の有機物集積量を表している<sup>1)</sup>。有機物生産は 0°C を越えると始まるが、有機物分解は 10°C 前後くらいから活発になる。有機物生産の至適温度は約 25°C くらいであるのに対し、有機物分解の至適温度は 35°C 以上になる。畑地土壤のような好気的環境では有機物分解が盛んで、25°C 以上では有機物の集積がほとんど起こらない。これに対し、水田土壤など酸素濃度の低い嫌

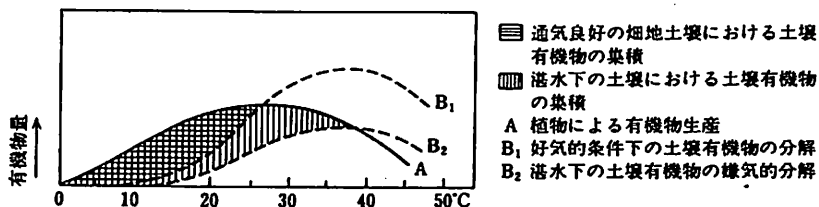


図 5.9 土壤有機物の集積と温度・水分条件 (モーア原図, 甲斐, 1976)



気的環境では有機物分解が抑制されるため、有機物集積量は好氣的土壌中よりも多くなり、25°C 以上でも有機物の集積が進む。

こうした関係は、世界における成帯性土壌の分布にも概ね反映されており、冷温帯に腐植含量の多いチェルノゼム (Chernozem) が広がり、熱帯・亜熱帯では植物生産は旺盛なものの分解量も多いため有機物含量の低いラトソル (Latosol) や赤黄色土 (Ultisol) などが優占する。また有機物含量は、たいいてい表層で最も多く、深くなるほど減少する。ただし、ポドソル (Podsol) や埋没腐植層をもつ土壌 (古土壌 Palaeosols)、泥炭土壌 (Histosol) などはこの例外となる。

集積する有機物の量や質は、上述のような温度や酸素濃度以外にも、土壌生物量やその活性、水分含量、pH、土壌の理化学性など多くの因子の影響を受ける。

生物遺体に含まれる高分子の有機態炭素化合物は、土壌中で分解され好氣的条件下では最終的には二酸化炭素にまで分解される。その初期過程では、土壌動物による物理的な破碎とその体内での分解が起こるが、大部分は土壌微生物由来の酵素による分解と利用・菌体合成およびそれに伴う腐植化過程が重要になる。

土壌からの二酸化炭素放出速度を、土壌呼吸として測定し土壌中の微生物活性の指標とすることが広く行われている。また水田土壌など嫌氣的条件下では、有機物の最終分解産物がメタンとなる。なお有機態窒素化合物の分解は、土壌窒素の無機化として次章で述べられる。

生物遺体の代表として植物に多く含まれるセルロースをモデル基質に、その土

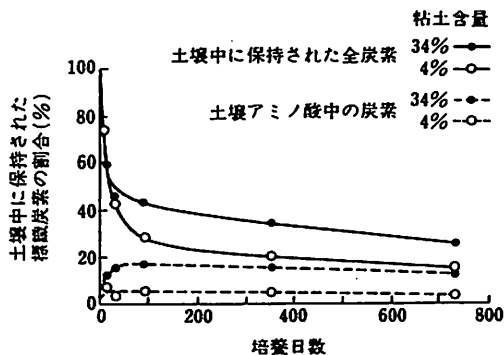


図 5.10 粘土含量 34% および 4% の二つの対照的土壌中における指標セルロースの分解およびそれと並行して進む指標アミノ酸の生成 (Sorensen より Jenkinson 作図, 1988)