

송이 균環 周邊의 土壤微生物과 土壤酵素의 動態¹

許泰鐵² · 朴賢²

Dynamics of Soil Microflora and Soil Enzymes around the Fairy-rings of *Tricholoma matsutake*¹

Tae-Chul Hur² and Hyun Park²

요 약

송이가 토양 생태계에 미치는 영향을 파악하기 위하여 균환 통과부, 자실체 발생부, 활성균환부 및 균환 전진예정부로 나누어 송이 균환의 발달에 따른 토양미생물과 토양효소의 동태를 조사하였다. 송이 균환부는 진균류와 방선균류의 수에서 일반 산림토양에 비하여 적었으며 균환 발달에 따라서도 차이가 있었다. 송이 균환이 점유하고 있는 자실체 발생부와 활성균환부는 토양 미생물의 양이 균환 전진예정부에 비하여 약 1/3 이하이었으며, 상대적으로 송이 균이 우세한 지위를 차지하고 있는 것으로 여겨졌다. 탈수소효소 활성은 송이의 활성균환부와 균환 전진예정부간에 뚜렷한 차이를 나타내어 송이의 균근적인 특성이 명확히 드러났다. 송이 균환부 주변 토양의 탈수소효소 활성은 자실체 발생초기인 8월 말에 가장 높았던 반면, 인산가수분해효소는 3월에서 6월로 갈수록 높아졌다가 8월에는 감소하였지만 10월에 다시 높은 활성을 보였다. 이를 통하여 송이 자실체가 형성된 이후에도 송이 균의 활력이 충분히 유지되는 것으로 추론할 수 있었다.

ABSTRACT

We investigated the impacts of the fairy-ring of *Tricholoma matsutake* on the dynamics of soil microflora and soil enzyme activities by grouping the soils around the fairy-ring of *T. matsutake* into four regions. The regions were grouped as 'zone of decayed mycorrhizae', 'zone of mycorrhizae for fruiting', 'zone of physiologically active mycorrhizae' and 'zone free from mycorrhizal infection'. Soil fungi and actinomycetes were quite little at the soils around the fairy-ring of *T. matsutake* compared to those of general forest soils, and there were significant differences among the four regions. The soils with the mycelial cluster of *T. matsutake* showed about one third of microbial population compared to those in the zone free from mycorrhizal infection, which indicated that *T. matsutake* took a dominant position within the fairy-ring of the fungus. We could manifest that *T. matsutake* showed a distinctive characteristics of mycorrhizal fungus since the activities of dehydrogenase were significantly different between the zone of physiologically active mycorrhizae and the zone free from mycorrhizal infection. The dehydrogenase activity was the highest at the early season of fruiting around the fairy-ring of *T. matsutake*, while the acid-phosphatase activity increased from March to June followed by a slight decrease on August and peaked on October. This phenomenon made us infer that the vitality of *T. matsutake* be sustained after fruiting.

Key words : *Tricholoma matsutake*, microbial population, fungi, actinomycetes, dehydrogenase

¹ 接受 2001年 9月 5日 Received on September 5, 2001.

審査完了 2001年 10月 26日 Accepted on October 26, 2001.

² 林業研究院 Korea Forest Research Institute, Seoul 130-012, Korea.

*연락처자 E-mail : htaechul@hotmail.com

서 론

송이는 계절의 진미로서 고소득의 임산물임에도 불구하고, 아직까지 인공재배가 되지 않아 자연에서 채취하는 것에 의존하기 때문에 송이 발생립의 서식환경을 밝혀 송이의 생산량을 증대시키려는 연구가 많이 진행되고 있다(김현중 등, 1998; 허태철 등, 1999). 송이[*Tricholoma matsutake* (Ito et Imai) Sing.]는 소나무와 공생하는 대표적인 외생균근성 버섯으로 알려져 있지만, 균근으로서의 뚜렷한 성격을 나타내지 않는 것으로 여겨지므로 기생균이나 공생균 여부에 대한 논란이 여전히 남아있는 상태이다. 따라서, 송이 인공재배를 위해서는 송이의 공생성 여부에 대한 명확한 해석이 선행되어야 하며, 이를 위하여 송이 균환부의 생리·생태적인 특성에 대하여 보다 심도있는 연구가 요구되고 있다(박현, 2001).

송이 발생지의 미생물상에 대한 연구는 대부분 일본에서 이루어졌는데, Ohara와 Hamada(1970)는 세균과 방선균류가 송이의 활성균환부에서는 출현하지 않는다고 보고하였고, Ogawa(1981)는 사상균을 중심으로 다른 토양미생물과 송이 균환과의 경쟁관계 및 생태학적 특징에 관해 보고한 바 있다. 우리 나라의 경우 Song과 Min(1991)은 송이 발생지와 미발생지 토양균류의 수직분포에 대한 연구에서 *Mortierella* spp.를 우점종으로 분류하였으며, 미발생지가 발생지보다 두 배 이상으로 미생물수가 많으며 상층에서 하층으로 내려갈수록 종의 빈도수와 전체균의 수가 감소한다고 보고한 바 있다. 또한, 송이는 균근성 버섯이므로 유기물을 분해하는 능력이 거의 없고, 유기물 분해균이 많으면 오히려 송이균의 활력이 낮아지는 것으로 보고된 바 있다(Ogawa, 1975a; 1975b; 小川, 1991).

허태철 등(1998)은 유기물의 분해와 관련이 있는 탈수소효소가 송이발생지의 지표로 사용될 수 있음을 시사하고 균환 부위별로 탈수소효소의 활성도 차이가 있으며 유기물의 함량이 많을수록 탈수소효소의 활성이 높다고 보고한 바 있으며, 균근균의 대표적인 특징으로서 토양 내 인산의 가용화 능력을 주로 보고하는 점을 감안한다면 탈수소효소와 인산가수분해효소의 활성을 정량하여 송이 균환의 활력을 추정(推定)할 수 있을 것으로 생각된다. 한편, 송이 균환부 토양 효소에 대한 계절적인 동태 연구는 아직까지 없어서 송이의 자

실체 형성과정에 나타나는 송이 균환부의 동태 변화에 대한 명확한 이해가 부족한 형편이다.

이에, 본 연구는 송이 균환부 주변을 송이 균근의 활력에 따라 구분하고, 계절별로 토양시료를 채취하여 토양효소 활성도와 토양미생물의 개체수가 어떠한 변화양상을 나타내는지 파악하여 송이 균환이 토양생계에 미치는 영향을 구명함으로써 송이 인공재배를 위한 초석을 제공하고자 수행하였다.

재료 및 방법

1. 조사지 개황

연구 대상지는 강원도 홍천군 동면 노천리에 소재한 전형적인 송이 발생림으로서 이 지역은 위도상 온대중부에 속하며 7~8부 능선의 남사면에 위치하였고, 표고(標高)는 약 450m에 달하였다. 이 지역의 최근 21년간(1978~1998)의 평균 온도는 10.4℃ 내의이며, 평균강수량은 1,336mm 이었다(기상청, 1978~1998).

조사지 토양은 표면척식이 약하게 진행된 갈색 약건산림토양으로서, 토심은 25cm, 유효토심은 15cm 이었으며, B층 아래에는 30cm 이상의 풍화 모재층이 존재하고 있었다. 표층토양은 세립상의 구조를 나타내지만 심층부는 무구조를 나타내었고, 토양구조의 발달정도는 대체로 약하였다.

상층 수관의 70%는 소나무(*Pinus densiflora*)가 차지하고, 30%는 굴참나무(*Quercus variabilis*)를 비롯한 참나무류가 점유하고 있었으며, 하층 식생으로는 산철쭉(*Rhododendron yedoense* var. *poukhanense*), 쪽동백(*Styrax shiraiana*), 생강나무(*Lindera obtusiloba*), 꽃머느리밥풀(*Melampyrum roseum* Max.) 등이 산재하고 있었다.

2. 조사구 선정 및 분석

1) 조사구 선정

조사구 선정을 위하여 3년간(1995~1997) 조사지 내에서 송이 자실체 발생위치를 조사하여 송이 균환의 위치와 진행방향을 명확히 표시하고, 균환이 존재할 것으로 여겨지지만 자실체가 발생하지 않은 부분은 지표면을 긁어서 균환의 위치를 조사하였다. 조사지 내 송이 균환(자실체 발생부 및 활성균환부 포함)의 평균 폭은 약 50cm이었다. 조사구의 구분 및 채취시기는 허태철 등(1999)의

방법에 따라 송이 균환을 중심으로 균환 통과부, 자실체 발생부, 활성균환부(선단부), 균환 전진에 정부로 나누어 20cm 폭의 범위에 각각 5cm의 간격을 두고 구분·채취하였으며, 채취 시기는 Ogawa (1975b)의 연구결과와 송이 균환의 발달을 고려하여 균환 활동개시시기인 3월초, 균환이 가장 왕성하게 성장하는 시기인 6월, 자실체 발생초기인 8월 말과 발생후기인 10월초로 선정하였다.

2) 토양미생물 정량

토양미생물 정량을 위해서 0~5cm의 표층토양을 채취하였고 채취한 시료를 가스 멸균된 시료봉투에 넣고 5℃를 유지하여 실험실로 운반하였다. 모든 시료는 채취후 24시간 이내에 희석을 하여 접종에 사용되었는데, 실험실에서 2mm 체를 통과시킨 토양시료 20g을 180ml의 0.85% NaCl 용액에 넣어 10⁻⁷까지 희석한 후, 미리 조제한 배지에 접종하여 배양, PDF(Plate Dilution Frequency assay) 방법에 의하여 미생물의 양을 측정하였다(Park, 1994). 아울러, 10g의 토양시료를 건조기에서 105℃로 24시간 건조 후 중량을 측정하여 토양 1g당 균류(fungi)와 방선균류(actinomycetes)의 수를 정량하였다.

방선균류 조사를 위해서는 증류수 1l 중 sucrose 30g, NaNO₃ 2g, K₂HPO₄ 1g, MgSO₄·7H₂O 0.5g, KCl 0.5g, FeSO₄ 0.01g, agar 15g을 함유한 Czapek 배지를 사용하였고, 균류는 1l의 증류수에 glucose 10g, peptone 5g, KH₂PO₄ 0.5g, K₂HPO₄ 0.5g, KNO₃ 0.5g, MgSO₄·7H₂O 0.5g, Rose bengal 0.03g와 agar 15g을 넣어 멸균 후 0.20μm 필터로 여과한 streptomycin 1ml를 첨가한 Rose bengal-streptomycin 배지(Martin, 1950) 상에서 1주간 배양한 후, colony 수를 파악하였다(Neal, 1985; 한국식물병리학회, 1997).

3) 토양효소의 활성 분석

탈수소효소(dehydrogenase)의 활성 측정은 2, 3, 5-triphenyl tetrazolium chloride(TTC)의 첨가에 의해 생성된 triphenyl formazan(TPF)를 측정하는 방법을 사용하였다(Tabatabai, 1982; 허태철 등, 1998). 풍건토양 20g에 0.2g의 CaCO₃를 혼합한 후, 혼합시료 6g을 표본 추출하여 배양병에 넣은 후, 3% TTC 용액 1ml 와 증류수 2.5ml를 첨가하여 잘 섞은 다음 37℃의 항온기에서 2시간 배양하였다. 배양된 토양에 10ml의 메탄올을

넣고 2~3분간 흔들어서 잘 섞은 다음 거름종이(Whatman No. 42)를 통해 100ml 메스플라스크로 걸러 옮기고 메탄올로 100ml 메스플라스크의 눈금까지 채운 후, 표준용액과 함께 흡광도 측정기로 485nm에서 흡광도를 측정, 비색정량하였다.

인산가수분해효소(acid-phosphatase)는 풍건토양 1g을 50ml의 배양병에 넣고 0.2ml의 toluene을 첨가한 후, 1ml의 0.025M *p*-nitrophenyl phosphate(*p*-NPP)와 4ml의 modified universal buffer (pH 6.5)를 넣고 혼합한 후 밀폐하여 37℃의 항온기에서 1시간동안 배양하였다. 배양한 시료에 4ml의 0.5M NaOH와 1ml의 0.5M CaCl₂를 넣어 잘 섞은 후 거름종이로 걸러서 추출된 *p*-nitrophenol을 표준용액과 더불어 400nm에서 흡광도를 측정, 비색 정량하였다(Tabatabai, 1982).

4) 통계 분석

조사된 모든 자료는 ANOVA를 이용하여 계절별, 부위별 차이를 검정하여, 각 처리간 차이가 인정될 경우에는 5% 유의수준에서 Duncan's multiple range test를 통하여 평균간의 차이를 확인, 차별화 하였다. 토양효소와 인자간의 상관분석을 실시하여 그 상관관계를 구명하였다(SAS, 1985).

結果 및 考察

1. 균환 발달에 따른 토양미생물상의 변화

일반적으로 곰팡이(fungi)는 산림토양의 유기물을 처음으로 분해하는 생물이며 단백질을 분해하여 질소와 탄소를 얻으며 토양미생물의 균형에 기여한다(진현오 등, 1991). 그러나 송이균환은 유기물 분해균이 적은 미성숙토양에서 주로 생성되고 있으며, 송이 균환부와 같이 특정한 균근이 차지하고 있는 균환부의 미생물상은 다른 양상의 토양미생물상을 보일 것으로 추측된다.

토양미생물의 활동과 발달에 미치는 고등식물의 뿌리의 영향은 매우 크며 토양 중 식물뿌리의 생장과 고사는 토양동물 및 미생물의 먹이와 에너지원이 된다. 특히 균환부의 소나무 뿌리의 동태는 활성균환부와 자실체 발생부에서 소나무의 새근이 가장 많아서(허태철 등, 1999) 살아있는 소나무와 밀접한 공생관계에 있는 송이균환부는 토양미생물에 대하여 독특한 생태적인 지위(niche)를 조성한다고 추론된다. Table 1은 송이 균환의 발달에 따른 곰팡이와 방선균류의 동태를 보여주고 있다.

Table 1. Microbial populations around the fairy-ring of *Tricholoma matsutake* at the experimental sites by season of 1998(n=64, mean±standard error, unit : c.f.u.×10²/g soil).

Season	Zone*				
	1	2	3	4	
Fungi	March ^{a**}	49.06±31.21 ^b	130.55±112.85 ^b	61.44±29.60 ^{ab}	508.82±225.95 ^a
	June ^b	38.78±17.16 ^{ab}	10.45± 2.75 ^b	14.58± 4.47 ^b	72.39± 22.35 ^a
	August ^a	125.27±87.96	122.37± 78.70	68.90±22.36	366.23±146.77
	October ^b	31.37± 6.09	51.39± 5.62	58.03±44.24	44.09± 19.75
	Average	61.12±23.37 ^b	78.69± 33.39 ^b	50.74±14.06 ^b	247.88± 79.04 ^a
Actino-mycetes	March ^a	9.84± 0.39	20.80± 14.48	10.00± 0.46	47.45± 17.46
	June ^b	4.35± 0.70	2.17± 0.84	3.80± 1.70	5.90± 2.04
	August ^{ba}	8.42± 2.86	16.08± 6.86	18.85±16.31	18.25± 8.06
	October ^b	10.98± 1.75	4.28± 1.37	5.22± 1.03	7.56± 2.21
	Average	8.40± 1.26	10.82± 4.13	9.47± 4.05	19.79± 6.98

* 1 : zone of decayed mycorrhizae, 2 : zone of mycorrhizae for fruiting,

3 : zone of physiologically active mycorrhizae, 4 : zone free from mycorrhizal infection

** The same letters above each value indicate that the values were not significantly different within the row at the 5% level. However, the letter in the column of 'season' indicates the differences among four seasons.

곰팡이 개체수의 각 부위별 변이를 보면 균환 전진예정부가 평균 247.88±79.04(c.f.u×10²)로 가장 많았으며 자실체 발생부(평균 78.69±33.39), 균환 통과부(평균 61.12±23.37) 및 활성균환부(평균 50.74±14.06)의 순으로 나타났다(Table 1). 균환 활동개시시기인 3월에는 균환 전진예정부의 곰팡이 수가 평균 508.82±225.95(c.f.u×10²)로 가장 많았으며 활성균환부와 균환 통과부가 적었다. 활성균환부의 곰팡이 개체수는 평균 50.74±14.06(c.f.u×10²)로 Song과 Min (1991)의 연구보고와 비슷한 수치를 나타내었다. 균환이 왕성히 성장하는 시기로 여겨지는 6월에도 곰팡이 개체수는 3월과 비슷한 경향을 나타내었지만 전반적으로 3월보다 그 수는 줄어들었다. 자실체 발생 초기(8월말)에는 6월보다 곰팡이의 수는 조금 증가하였고 다시 발생후기(10월초)에는 전체적으로 수가 줄어들었다.

방선균(actinomycetes)은 균사체로 생육하는 원핵생물로서, 분류학적으로는 균사체를 형성하는 곰팡이의 특징과 핵막이 없는 원핵세균의 특징을 가지고 형태적인 분화정도가 진보된 균사상의 세균이고 균사의 폭이 0.3~1.0 μ m 정도의 미세한 사상세균이다. 토양내에서는 유기물질 중 리그닌이나 케라틴(keratin)같은 부식성분을 분해하는 분해자 역할을 하며 토양의 냄새를 갖게 하는 것도

있으며 *Frankia* spp.은 공중질소고정을 하며 토양의 항생물질을 생산하기도 한다(조성진 등, 1990).

곰팡이의 경우와 마찬가지로 균환 전진예정부의 방선균류의 수가 평균 19.79±6.98(c.f.u.×10²)로 가장 많았지만, 자실체 발생부(평균 10.82±4.13), 활성 균환부(9.47±4.05), 균환통과부(8.40±1.26)는 그 차이가 크지 않아서 통계적인 유의차가 없어서 송이 균환이 형성되면서 방선균의 양이 줄어들고 비교적 오랜 기간 쉽게 회복되지 않는 것으로 여겨졌다. 한편, 계절간에는 곰팡이에서와 마찬가지로 3월과 8월말에 방선균류의 수가 많았으며 6월과 10월초의 방선균류의 수가 비교적 적었다(Table 1).

방선균이나 곰팡이의 수가 활성 균환부와 자실체 발생부에서 송이 균환이 아직 미치지 못한 부위에 비하여 적게 나타난 것은, 송이균은 자신이 점유할 부분에 미리 항생물질을 내어 다른 미생물이 침입하지 못하도록 공간을 만든다는 Ogawa (1991)의 이론이나 소나무가 내는 항생물질이 다른 곰팡이나 방선균의 침입을 저해하는 타감작용(allelopathy)효과가 있다고 한 Rice(1995)의 주장이 어느 정도 일리 있는 주장임을 나타낸다. 하지만, 활성균환부에서는 세균과 방선균이 출현하지 않는다는 Ohara와 Hamada(1970)의 보고와는 달리 활성균환부에도 송이만이 아니라 다른 곰팡이류

및 방선균류가 존재하고 있음을 확인할 수 있었다.

2. 균환발달에 따른 토양효소 활성도의 변화

탈수소효소의 활성도는 활성 균환부, 자실체 발생부 및 균환통과부에 비해서 균환 전진예정부의 활성도가 약 3배 이상 높은 수치를 나타내었다 (Figure 1). 즉, 송이 균환이 형성되는 지역은 Song과 Min(1991)의 지적과 앞서 살펴본 것처럼 전반적으로 미생물의 수가 적거나 그 활성이 매우 낮은 토양으로서, 유기물 분해와 관련되는 미생물 활동이 극히 미약한 것으로 생각된다.

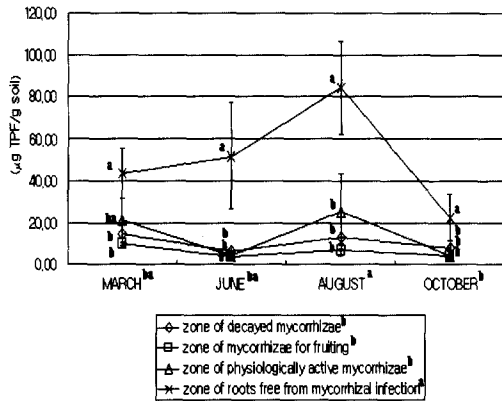


Figure 1. Dehydrogenase activity in soil around the fairy ring of *Tricholoma matsutake* by season. Bars represent standard errors and the same letters beside each bar indicate that the values were not significantly different at the 5% level.

송이 균환 주변 토양의 탈수소효소의 활성은 균환의 본격적인 성장개시 시기인 3월에 비하여 6월에 낮아졌다가 송이 발생초기인 8월에는 다소 증가하였다가 송이 발생후기에 다시 낮게 나타났다. 반면, 송이 균환이 없는 곳에서는 3월부터 8월까지 계속 증가하다가 10월 이후에 낮아지는 현상이 나타났다. 이는 계절이 변화함에 따라 송이 균의 활력이 강해지는 곳에서는 탈수소효소의 활성이 낮아지는 반면, 온도 및 습도조건이 좋아짐에 따라 다른 유기물 분해균의 활동이 왕성해지면 그 활성이 높아짐을 시사하는 것이다. 또한, 균환 전진예정부의 탈수소효소 활성은 평균 $50.47 \pm 10.12 \mu\text{g TPF/g soil}$ 로서 균환 주변에 비해서 2~4배 높게 나타나 이 부위가 균환 주변에 비하여 유기물 분해와 관련되는 효소가 훨씬 많음을 뚜렷하게 나타내었다(Figure 1).

각 부위별로, 인산 가수분해효소의 활성도는 균환 전진예정부가 평균 $262.85 \pm 22.86 \mu\text{g p-nitrophenol/g soil}$ 로 가장 높았으며, 활성 균환부(평균 230.47 ± 29.15), 균환통과부(평균 143.86 ± 19.47), 자실체 발생부(평균 123.43 ± 15.64)의 순으로 낮아졌다(Figure 2). 이는 Nannipieri 등(1979)이 인산가수분해효소의 활성도는 토양내에서 활력적으로 성장하는 미생물의 세포수와 관련이 있다고 보고하였듯이 각종 균류의 활동이 모두 반영되어 나타나므로 송이가 식물체에 기여하는 균류의 역할을 충분히 발휘하거나 다른 균류의 활력이 높은 곳이나 시기에 높게 나타난 것으로 보인다.

Rastin 등(1988)은 인산가수분해효소의 활성도가 계절적인 영향을 받으며 여름에 가장 높다고 보고한 바 있다. 본 연구에서는 3월에서 6월로 갈수록 높아졌다가 8월말에는 다시 감소하는 추세를 보였는데, 자실체발생 후기인 10월초에 더 증가하여 가장 높은 활성도를 보여 Rastin 등(1988)의 주장과는 다소 다르게 나타났다. 이는 송이가 발생할 때는 전반적인 인산가수분해효소의 활성이 낮아졌다가 송이가 발생한 후 다시 높아졌다는 것으로서, 송이가 상록수인 소나무와 공생하고 있으므로 자실체를 형성기가 지난 후에도 완전한 휴식을 취하는 것이 아니라 활동을 계속해 나가고 있음을 시사한다(Figure 2).

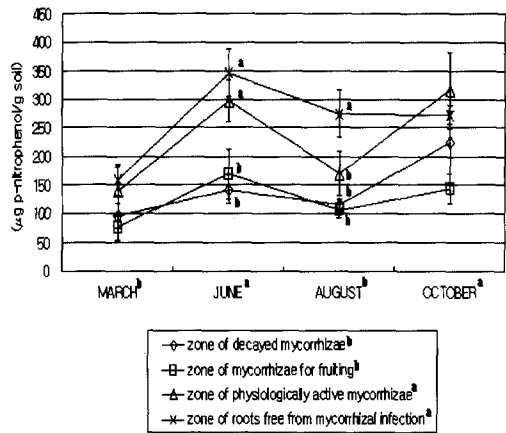


Figure 2. Acid-phosphatase activity in soil around the fairy ring of *Tricholoma matsutake* by the season. Bars represent standard error and the same letters beside each bar indicate that the values were not significantly different at the 5% level.

3. 종합고찰

송이 균환에 의해 영향을 받는 토양생태계를 파악하기 위한 하나의 방법으로 토양미생물과 토양 효소의 활성도를 측정하여 본 결과, 송이균의 활력이 강한 부분일수록 진균 및 방선균류의 수가 적음을 알 수 있었다. 또한, 송이균의 성장활동이 가장 왕성하다고 여겨지는 6월에 온도 및 습도조건이 매우 좋음에도 불구하고 토양미생물의 수가 상대적으로 적게 나타난 것을 보면, 송이균이 다른 균류나 방선균류가 적은 장소에서 자신의 서식지를 만들고 있음을 추론할 수 있었다.

탈수소효소의 계절적인 변화는 균환 생장이 본격적으로 시작되는 3월에서 활동이 가장 왕성한 6월로 갈수록 균환 전진예정지를 제외한 다른 부분에서는 감소했다가 자실체 발생초기인 8월말에는 다소 증가하며, 자실체 발생후기에 다시 낮게 나타났다. 반면, 인산가수분해효소는 6월과 10월에 매우 높게 나타나서 송이균의 활력이 높을 때 더 높게 나타나는 현상을 나타내었지만, 송이 균환부 이외에서 오히려 더 높게 나타나고 있어서 다른 균근균의 역할이 충분히 걸러지지 않은채 분석되었음을 시사한다. 즉, 계절이 변화함에 따라 송이균이나 다른 균류, 또는 방선균류의 활동이 왕성해지고 있는데, 송이 균환부만의 동태 파악을 위해서는 인산가수분해효소의 활성을 측정하여 송이 균환부 동태를 추정하는 방식보다는 탈수소효소의 활성측정을 통한 송이 균환부 활력의 추정이 더 바람직한 것으로 여겨졌다.

한편, 활성 균환부의 토양은 자실체 발생부나 균환 통과부보다 송이균의 활력이 높고, 균환 전진예정지는 다른 부위에 비해서 토양 미생물의 수가 많다는 것을 명확히 확인할 수 있었으며 송이의 지속적인 생산을 위해서는 송이균의 활력을 높게 유지하여야 하므로 송이 균환이 나아갈 부분의 토양 관리가 매우 중요함을 다시 확인할 수 있었다.

引用 文 獻

1. 기상청. 1997. 기상연보(1978~1997). 서울, 진명인쇄공사. 160pp.
2. 기상청. 1998. 기상월보(1998.1.~1998.8). 서울, 진명인쇄공사. 167pp.
3. 김현중외 13명. 1998. 송이발생예찰에 의한 환경관리기술 개발. 농림부 특정연구과제. 289pp
4. 박 현. 2001. 외생균근의 감염기작과 자실체 형성. 임업정보 122 : 25-28.
5. 小川 眞. 1991. マツタケの生物學. 補訂版. 東京, 築地書館. 333pp.
6. 진현오, 이명중, 신영오, 김정제, 전상근. 1991. 삼림토양학. 서울, 향문사. 351pp.
7. 허태철, 박현, 정진현, 주성현. 1998. 송이 균환의 발달에 따른 토양의 이화학적 특성과 탈수소효소의 활성변화. 한국임학회지 87(2) : 270-275.
8. 허태철, 박현, 주성현. 1999. 송이균환에서의 근계 동태. 한국임학회지 88(4) : 454-461.
9. 한국식물병리학회. 1997. 식물병원세균의 분류동정. 서울, 106pp.
10. Fox, T.R. and N.B. Comerford. 1992. Rhizosphere phosphatase activity and phosphatase hydrolyzable organic phosphorus in two forested Spodosols. Soil Biology and Biochemistry 24 : 579-583.
11. Ho, I. 1979. Acid phosphatase activity in forest soil. Forest Science 25(4) : 567-568.
12. Martin, J.P. 1950. Use of acid, rose bengal, and streptomycin in the plate method for estimating soil fungi. Soil Science 63 : 215-232.
13. Nannipieri, P., F. Pedrazzini, P.G. Arcarra and C. Piovanelli. 1979. Changes in amino acids, enzymes activities, and biomasses during microbial growth. Soil Science 127 : 26-34.
14. Neal, J.L.Jr. 1985. Experiments in soil microbiology-A laboratory manual. Virginia, U.S.A., Virginia State Univ. Press. 171pp.
15. Ogawa, M. 1975a. Microbial ecology of mycorrhizal fungus, *Tricholoma matsutake* (Ito et Imai) Sing. in Pine forest I. Fungal colony ('Shiro') of *Tricholoma matsutake*. Bulletin of Government Forest Experiment Station Japan 272 : 79-121.
16. Ogawa, M. 1975b. Microbial ecology of mycorrhizal fungus, *Tricholoma matsutake* (Ito et Imai) Sing. in Pine forest II. Mycorrhizae formed *Tricholoma matsutake*. Bulletin of Government Forest Experiment Station Japan 278 : 21-49.
17. Ogawa, M. 1981. Mycorrhizal in the pine forest-The ecological study of matsutake as a microorganism. The Korean Journal of Mycol-

- ogy 9 : 225-227.
18. Ohara, H. and M. Hamada. 1970. Disappearance of bacteria from the zone of active mycorrhizas in *Tricholoma matsutake* (S. Ito et Imai) Singer. *Nature* 213(5075) : 528-529.
 19. Park, H. 1994. Timber harvesting Impacts on soil respiration rate and microbial population of *Populus tremuloides* Michx. stands on two contrasting soils. *Journal of Korean Forestry Society* 83(3) : 372-379.
 20. Rastin, N., K. Rosenplanter, and A. Hüttermann. 1988. Seasonal variation of enzyme activity and their dependence on certain soil factors in a Beech forest soil. *Soil Biology and Biochemistry* 20(5) : 637-642
 21. SAS Institute Inc. 1985. SAS/STAT Guide for Personal Computers, Ver. 6 edit. Cary NC, USA. 378pp.
 22. Song, H.S. and K.H. Min. 1991. Microfungal flora of *Tricholoma matsutake* producing and nonproducing sites in the forest of *Pinus densiflora*. *The Korean Journal of Mycology* 19 : 109-119.
 23. Tabatabai, M.A. 1982. Soil Enzymes. Pages 903-947. In A. L. Page, ed. *Methods of Soil Analysis, Part 2. Chemical and microbial properties.*(2nd ed.). ASA. Agronomy Special Publ. No. 9. Madison, WI. 1159pp.