

경남지역 논토양 미생물 특성과 글로말린 함량 상관관계

이영한[†] · 김민근[†] · 옥용식^{1*}

경상남도농업기술원, ¹강원대학교

The Relationship between Microbial Characteristics and Glomalin Concentrations in Paddy Soils of Gyeongnam Province

Young-Han Lee[†], Min-Keun Kim[†], and Yong Sik Ok^{1*}

Gyeongsangnam-do Agricultural Research and Extension Services, Jinju 660-360, Korea

¹Biochar Research Center, Department of Biological Environment, Kangwon National University, Chuncheon 200-701, Republic of Korea.

Glomalin-related soil protein has been suggested as an enhancer for soil stability by promoting the aggregation. In this study, we examined the concentrations of glomalin and characteristics of microbial community in 20 paddy soils sampled from Gyeongnam Province. Total soil glomalin as glomalin-related soil protein (GRSP) had a significant positive correlation with soil organic matter ($p < 0.01$) and soil dehydrogenase activity ($p < 0.01$). The concentration of GRSP significantly correlated to soil microbial biomass carbon ($p < 0.001$) and the total bacterial community ($p < 0.01$) in paddy soils. In addition, the GRSP had a significant positive correlation with gram-negative bacteria community ($p < 0.05$) and ratio of cy19:0 to 18:1 ω 7c ($p < 0.05$) in paddy soils. In conclusion, the concentration of GRSP could be an indicator of soil health that simplify the inspection steps for sustainable agriculture in paddy soils.

Key words: Glomalin, Soil microbial biomass C, Paddy soil, Dehydrogenase

서 언

글로말린은 내생균근균 세포벽에서 생산된 당단백질로 (Wright and Upadhyaya, 1996) 물에 용해되지 않고 균사가 소멸되어도 토양에 존재한다 (Driver et al., 2005). 또한, 토양의 입단 (Jastrow, 1996; Miller and Jastrow, 1990; Rilling et al., 2005; Six et al., 2000; Wright and Anderson, 2000; Wright et al., 1996; Wright and Upadhyaya 1998), 장기간 탄소와 질소의 저장 (Rilling, 2004; Wilson et al., 2009; Wright and Upadhyaya, 1998) 등과 관련이 있는 것으로 알려져 있다. 제련소 인근 밭토양에서 글로말린 함량은 토양 유기물 함량의 5.4-21.2%를 차지하고 있으며 토양 중금속인 납과 아연 함량과 정의상관을 나타냈고 (Vodnik et al., 2008), 산림지역에서는 토양의 붕괴를 예측할 수 있는 지표로서도 활용할 수 있다고 보고하였다 (Fokom et al., 2012). Wright et al. (1999)은 토양 경운 방법에 따라 시험에서 무경운 토양상태가 경운토양에 비해서 글로말린 함량이 1.5배

정도 높다고 하였는데, 이러한 경향은 경운이 내생균근균의 개체수에 부정적인 영향을 미치는 것이었다고 보고하였다 (Alguacil et al., 2008). 그리고 장기간 살균제를 사용하면 내생균근균의 개체수가 감소되어 결과적으로 글로말린 함량이 감소하게 된다고 하였다 (Rillig et al., 2003). 이와 같이 글로말린은 토양 탄소를 저장하고 토양입단 형성에 매우 중요한 역할을 하고 있지만, 자연생태계에서 글로말린의 역할은 아직까지도 명확하게 밝혀지지 않은 상태이다 (Treseder and Turner, 2007). 우리나라에서는 녹비로 헤어리베치를 처리한 결과 보리 및 호밀을 처리한 토양보다 글로말린 함량이 높았고 (Jeon et al., 2010) 시설 딸기재배 토양에서 총 글로말린 함량은 유기재배 2.00 mg g⁻¹, 무농약 재배 1.93 mg g⁻¹이었으며 관행재배는 1.68 mg g⁻¹으로 유기재배에 비해 유의적으로 낮게 조사되었다 (Min et al., 2011). 그러나 이러한 연구결과를 제외하고는 우리나라 일반농경지의 글로말린 함량에 대한 연구결과는 전무한 실정이다.

따라서 본 연구는 경남지역 논토양에서 글로말린 함량을 조사하고 글로말린 함량에 미치는 여러 가지 요인을 검토하였다.

접수 : 2012. 7. 23 수리 : 2012. 9. 1

[†]공동 제1저자

*연락저자 : Phone: +82332506443

E-mail: soilok@kangwon.ac.kr

재료 및 방법

논 토양 지점 선정 및 시료채취 방법 경남지역 논 토양의 글로말린 함량과 미생물상의 관계를 분석하기 위하여 2011년에 20개소를 선정하였다. 토양 시료는 비료를 사용하지 전인 3월부터 4월 사이에 표토를 0-15 cm 깊이에서 500 g 정도를 3반복으로 채취하였다.

토양 시료조제 및 유기물 분석방법 채취한 토양은 실험실에서 7일간 풍건하여 2 mm 체를 통과된 것을 토양 탈수소효소 활성 및 유기물 분석에 사용하였다. 글로말린 함량, 미생물체량 및 탈수소효소 활성과 미생물 군집 분석을 위해 채취한 토양은 -20°C에 2일간 보관하여 동결건조한 후 분석에 사용하였다. 유기물 분석은 농촌진흥청 농업과학기술원 토양 및 식물체 분석법 (NIAS, 2000)을 적용하여 Tyurin법으로 적정하였다.

토양 미생물 군집 분석 미생물 군집 분석은 세포벽 지방산을 분석하는 FAME 방법을 이용하여 GC Agilent 6890N (Agilent Technologies, USA)과 HP-ULTRA 2 capillary column (25 m × 0.2 mm × 0.33 μm film thickness, Agilent Technologies, USA)으로 분석하였다 (Schutter and Dick, 2000). 칼럼은 170°C에서 270°C가 될 때 까지 분당 5°C 씩 가온하였고 270°C에서 2분간 유지하였다. 분석결과는 MIDI software program package (MIDI, Inc., Newark, DE)을 이용하여 각각의 지방산에 대한 미생물 군집을 분석하였다 (Hamel et al., 2006). 총 세균은 i15:0, a15:0, 15:0, i16:0, 16:1ω9, 16:1ω7, i17:0, a17:0, 17:0, cy17:0, 18:1ω7c 및 cy19:0 함량을 합산하여 분석하였다 (Macalady et al., 1998; Schutter and Dick, 2000). 그람음성 세균은 지방산 16:1ω7c, 18:1ω7c, cy17:0 및 cy19:0을 합산하였고 (Zelles, 1997) 토양에서 미생물 스트레스 지표인 cy19:0와 18:1ω7c 비율을 분석하였다 (Bossio and Scow, 1998).

토양 글로말린 및 미생물체량 분석 총 글로말린 함량은 100 mM (pH 9.0) sodium pyrophosphate 추출법을 사용하였다 (Wright et al., 2006). 습토상태로 2 mm 체를 통과시킨 토양 2.0 g을 튜브에 넣고 100 mM sodium pyrophosphate (pH 9.0) 8 mL를 첨가하여 캡으로 닫은 후 약 10초간 흔들고 121°C에서 1시간 가압으로 추출하여 5,000 × g 에서 10분간 원심분리하여 상등액을 분리하였다. 상등액은 Bradford dye-binding assay법으로 비색계 (UV-1650PC, Shimadzu Co., Kyoto, Japan)를 이용하여 분석하였다. 그리고 토양 미생물체 탄소량은 chloroform fumigation-extraction method (Vance et al., 1987)를 사용하여 분석하

였다. 토양 미생물체 탄소량은 유리 페트리접시에 토양 10 g을 넣어 데시케이터 안에 넣고 여기에 chloroform 50 mL가 들어있는 비이커에 비등석을 넣고 25°C에서 24시간 훈증시켰다. 훈증 후 chloroform을 제거한 후 토양 10 g에 K₂SO₄ 30 mL를 넣어 30분간 왕복진탕하고 No. 2 여지로 여과하였다. 여과액 8 mL를 채취하여 250 mL 용량의 등근바닥 플라스크에 넣고 2 mL의 66.7 mM의 증크롬산칼륨 용액과 15 mL의 황산, 인산 혼합액을 넣고 냉각관에 부착하여 165°C에서 30분간 가열하였다. 냉각 후 20 mL의 증류수를 가하고 다시 냉각한 후 25 mM 페로인지시약을 넣고 40 mM의 황산제1철암모늄으로 역적정하여 분석하였다. 토양의 탈수소효소 활성은 2,3,5-triphenyltetrazolium chloride (TTC) 분석법을 사용하였다 (Casida et al., 1964). 풍건한 토양시료 6 g을 시험관에 넣고 60 mg의 CaCO₃와 3% TTC 용액 1 mL, 증류수 2.5 mL을 넣어 혼합한다. 시험관 마개를 닫고 37°C의 항온수조에서 24시간 반응시킨다. 마개를 제거한 후 메탄올 10 mL를 넣어 혼합한 후 마개를 닫고 1분간 흔든다. 여기에 100 mL 플라스크에 탈지면으로 막은 유리 깔대기를 놓고 토양현탁액을 여과한다. 솜마개로부터 적색이 없어질때까지 10 mL 메탄올을 가하여 100 mL로 만들어 485 nm에서 triphenyl formazan을 표준용액으로 흡광도를 측정하여 분석하였다.

다변량 주성분 분석 및 통계분석 분석된 결과 값은 SAS 프로그램 9.1.3 버전 (2006)을 사용하여 분석된 결과 값과 글로말린 함량의 상관관계를 검토하였다.

결과 및 고찰

논토양 유기물 및 탈수소효소와 글로말린 상관관계 논토양의 유기물 함량은 Fig. 1과 같이 토양 글로말린 함량과 정의상관을 나타냈다 ($r=0.595$, $p<0.01$). 이러한 결과는 Wright et al. (2007)이 보고한 바와 일치하였고 글로말린은 당단백질이기 때문에 (Wright et al., 1996) 토양 유기물 함량과 밀접한 관계를 나타낸다 (Min et al., 2011). Vodnik et al. (2008)은 제련소 인근 밭토양의 글로말린 함량은 토양 유기물 함량의 5.4-21.2%를 차지하고 있으며 이들 간에 정의상관 관계를 보고하였다. 또한, He et al. (2010)도 중국의 사질토양에서 유기물 함량과 글로말린 함량이 정의상관 관계를 나타낸다고 하였다. Wright et al. (2007)은 다양한 밭토양에서 경운 방법에 따라 글로말린 함량은 토양 유기물 함량의 약 6-9%를 차지하고 있다고 하였다. 본 연구에서는 글로말린 함량은 유기물 함량의 1.3-4.9% 범위였으며 평균 2.8%를 나타냈다. 경남지역 논토양의 글로말린 함량은 미숙답이 0.88 mg g⁻¹, 보통답이 0.86 mg g⁻¹, 사질답이

0.57 mg g⁻¹ 으로 토양 유형별로 유의적인 차이가 있었으며 (Lee et al., 2011a) 토성에 따라 미사질양토가 0.93 mg g⁻¹ 으로 사양토 0.64 mg g⁻¹, 양토 0.61 mg g⁻¹ 보다 많았으나 유의적인 차이가 없었고 (Lee et al., 2011b) 지형적으로도 곡간 및 선상지 0.88 mg g⁻¹와 하성평탄지 0.71 mg g⁻¹에서 유의적인 차이는 없었다 (Lee et al., 2011c).

토양에서 미생물에 의한 탈수소효소 활성은 탈수소반응을 촉매하는 산화환원효소로서 호흡 및 발효등의 대사과정에 매우 중요하며 미생물 활성의 지표로 이용되고 있다 (Dick, 1997). 본 연구에서 논토양의 탈수소효소 활성은 토양 글로말린 함량과 정의상관을 나타냈다 (Fig. 1, $r=0.663$, $p<0.01$). Celik et al. (2011)은 무경운 토양의 탈수소효소 활성이 경운 토양에 비해 유의적으로 높았고 글로말린을 분비하는 내생균근균의 포자가 많을수록 탈수소효소 활성이 높다고 하였다. He et al. (2010)은 토양에서 글로말린 함량은 urease, acid phosphatase 및 alkaline phosphatase와 고도로 유의적인 정의상관이 있다고 하였다. 그러나 Dick (1997)은 토양의 미생물 생체량이나 산소 소비 및 이산화탄소 생산과 같이 생물화학적 특성과 탈수소효소 활성이 항상 상관관계가 있는 것은 아니라고 하였다. Lee et al. (2011c)은 경남지역 논토양의 탈수소효소 활성을 조사한 결과 곡간 및 선상지가 204 $\mu\text{g TPF g}^{-1} 24\text{h}^{-1}$ 으로 하성평탄지 93 μg

TPF g⁻¹ 24h⁻¹ 보다 유의적으로 많았다고 하였다. 그러나 토양 유형에 따른 논토양의 탈수소효소 활성은 보통답이 193 $\mu\text{g TPF g}^{-1} 24\text{h}^{-1}$, 미숙답 148 $\mu\text{g TPF g}^{-1} 24\text{h}^{-1}$, 사질답 68 $\mu\text{g TPF g}^{-1} 24\text{h}^{-1}$ 순이었으나 유의적인 차이가 없었고 (Lee et al., 2011a) 미사질양토가 180 $\mu\text{g TPF g}^{-1} 24\text{h}^{-1}$ 으로 양토 143 $\mu\text{g TPF g}^{-1} 24\text{h}^{-1}$, 사양토 67 $\mu\text{g TPF g}^{-1} 24\text{h}^{-1}$ 보다 높았으나 유의적인 차이가 없었다 (Lee et al., 2011b).

논토양 미생물 생체량 및 세균 군집과 글로말린 상관관계

논토양의 미생물 생체 탄소 함량은 Fig. 2와 같이 토양 글로말린 함량과 정의상관을 나타냈다 ($r=0.710$, $p<0.001$). 이러한 결과는 Lee and Yun (2011)이 유기농업 논토양은 관행농업 논토양에 비해 글로말린 함량이 유의적으로 높았으며 미생물 생체량이 많을수록 글로말린 함량이 높다고 보고한 결과와 일치하였다. Zhang et al. (2012)은 무경운과 골타기경운에서 미생물 생체 탄소 함량이 글로말린 함량과 정의상관 관계가 있으며 이러한 결과로 토양 입단을 간접적으로 촉진시킨다고 하였다. Lee and Kim (2011)도 콩을 재배한 밭토양에서 미생물 생체량 탄소 함량과 토양 글로말린 함량 ($p<0.001$)은 고도로 유의적인 정의상관이 있다

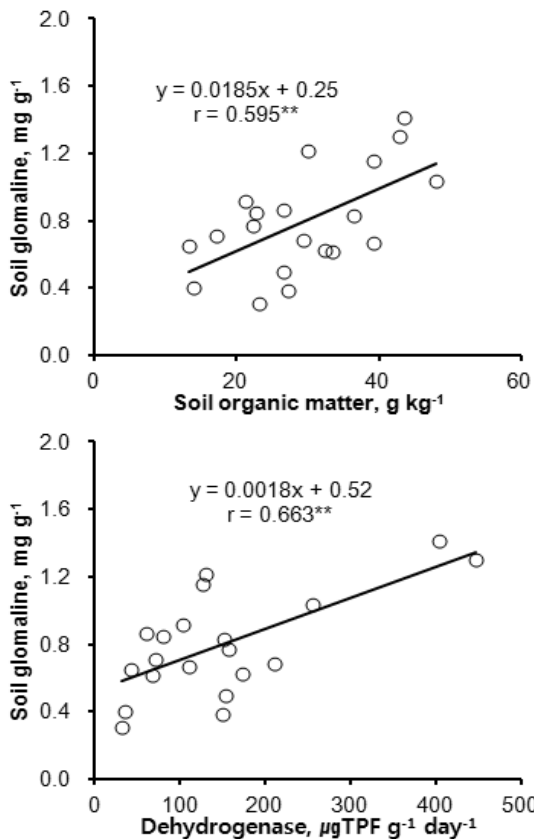


Fig. 1. Total soil glomalin and correlations with soil organic matter and the soil dehydrogenase.

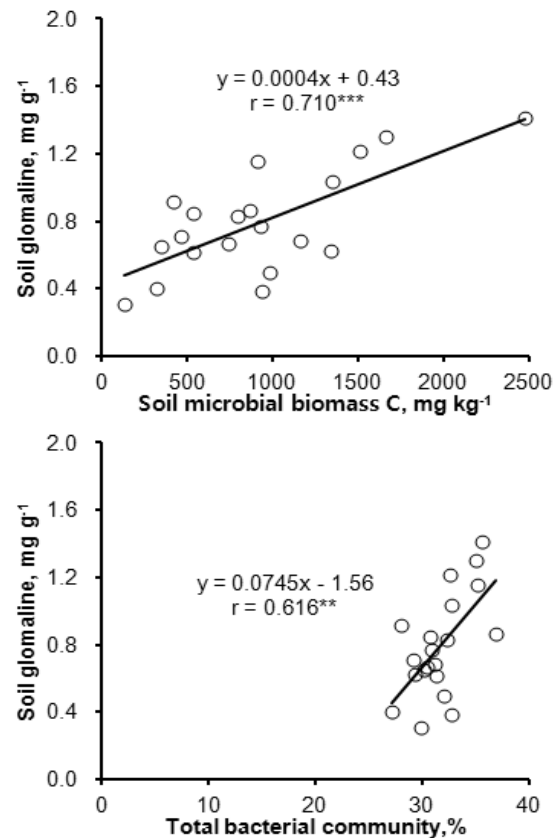


Fig. 2. Total soil glomalin and correlations with soil microbial biomass C and the total bacterial community in paddy soils.

고 하였다.

토양 미생물의 세포벽 지방산 함량을 분석하여 조사한 토양 총 세균의 군집은 토양 글로말린 함량과 정의상관을 나타냈다 (Fig. 2, $r=0.616$, $p<0.01$). Lee and Yun (2011)은 논토양에서 총 세균 군집은 글로말린 함량과 부의상관 관계를 제시하여 본 연구결과와 상반되는 연구결과를 보고하였다. 실제로 내생균근균의 군집과 미생물 군집 및 글로말린 함량의 상호관계는 토양에서 다양하게 존재하기 때문에 이들의 상호작용을 세심하게 검토하기 위해서는 보다 많은 연구가 필요할 것으로 생각된다 (Rillig and Mummey, 2006).

논토양 그람음성 세균 및 스트레스 지표와 글로말린 상관관계 논토양의 그람음성 세균의 군집 ($r=0.561$, $p<0.05$) 및 미생물 스트레스 지표인 *cy19:0/18:1 ω 7c* ($r=0.487$, $p<0.05$)와 글로말린 함량은 Fig. 3과 같이 정의상관 관계를 나타냈다. 그람음성 세균은 토양 비옥도가 부족할 경우 개체수가 감소하는 것으로 알려져 있다 (Kieft et al., 1997). 이러한 결과는 Lee and Yun (2011)이 보고한 논토양에서 그람음성 세균 군집과 글로말린 함량이 정의상관 관계를 보인다는 결과와 일치하였다.

일반적으로 토양에서 당단백질인 글로말린은 400일이 지

나도 50%가 검출될 정도로 매우 안정한 형태이다 (Rillig et al., 2003). 따라서 글로말린은 친환경농업과 관련하여 토양 및 수질의 건강성을 나타내는 지표로서 활용할 수 있으며 (Johnson et al., 2001; Johnson et al., 2004) 현장적용을 위해서는 토양에서 적절한 함량 수준을 검토해야 할 필요가 있다.

요 약

경남지역 논토양의 글로말린 함량과 미생물 특성과의 관계를 분석하기 위하여 2011년에 20개소를 선정하여 분석한 결과는 다음과 같다. 토양 글로말린 함량은 토양 유기물 함량 ($r=0.595$, $p<0.01$) 및 탈수소효소 활성 ($r=0.663$, $p<0.01$)과 정의상관 관계를 나타냈다. 또한, 글로말린 함량은 미생물 생체 탄소 함량 ($r=0.710$, $p<0.001$) 및 총 세균 군집 ($r=0.616$, $p<0.01$)과 정의상관을 보였다. 그리고 글로말린 함량은 그람음성 세균의 군집 ($r=0.561$, $p<0.05$) 및 *cy19:0/18:1 ω 7c* ($r=0.487$, $p<0.05$)와 정의상관 관계를 나타냈다. 따라서 논토양에서 글로말린 함량은 지속가능한 친환경농업을 위해 토양 건강성의 지표로 활용할 수 있을 것으로 생각된다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 공동연구사업 (과제번호: PJ006906222012)의 지원에 의해 이루어진 것 임.

인 용 문 헌

- Alguacil, M.M., E. Lumini, A. Roldá, J.R. Salinas-García, P. Bonfante, and V. Bianciotto. 2008. The impact of tillage practices on arbuscular mycorrhizal fungal diversity in subtropical crops. *Ecol. Appl.* 18:527-536.
- Bossio, D.A. and K.M. Scow. 1998. Impacts of carbon and flooding on soil microbial communities: phospholipid fatty acid profiles and substrate utilization patterns. *Microb. Ecol.* 35:265-278.
- Casida, L.E., D.A. Klein, and T. Santoro. 1964. Soil dehydrogenase activity. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 47:599-603.
- Celik, I., Z.B. Barut, I. Ortas, M. Gok, A. Demirbas, Y. Tulun, and C. Akpinar. 2011. Impacts of different tillage practices on some soil microbiological properties and crop yield under semi-arid Mediterranean conditions. *Int. J. Plant Prod.* 5(3):237-254.
- Dick, R.P. 1997. Enzyme activities as integrative indicators of soil health, p. 121-156. In C.E. Parkhurst, B.M. Doube,

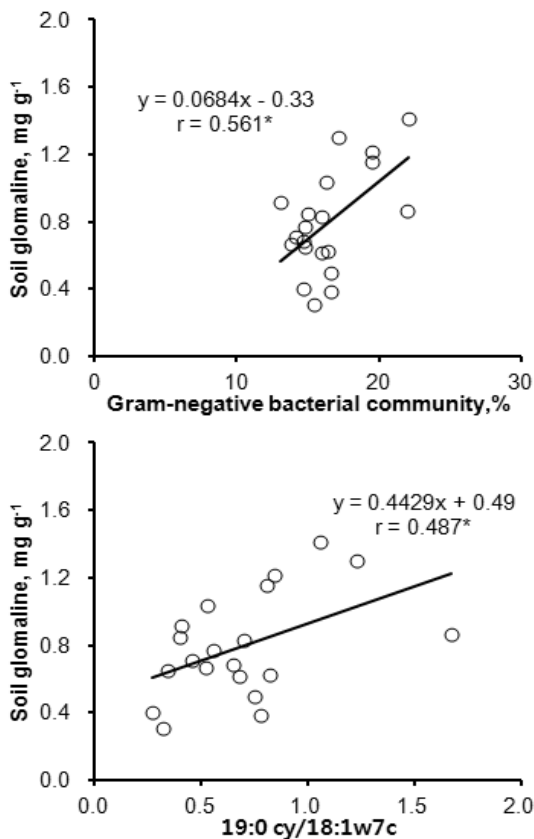


Fig. 3. Total soil glomalin and correlations with gram-negative bacterial community and ratio of *cy19:0* to *18:1 ω 7c* in paddy soils.

- and V.V.S.R. Gupta (eds.). Biological Indicators of Soil Health. CAB International, Oxon, UK.
- Driver, J.D., W.E. Holben, and M.C. Rillig. 2005. Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 37(1): 101-106.
- Fokom, R., S. Adamou, M.C. Teugwa, A.D. Begoude Boyogueno, W.L. Nana, M.E.L. Ngonkeu, N.S. Tchameni, D. Nwaga, G. Tsala Ndzomo, and P.H. Amvam Zollo. 2012. Glomalin related soil protein, carbon, nitrogen and soil aggregate stability as affected by land use variation in the humid forest zone of south Cameroon. *Soil Till. Res.* 120:69-75.
- Hamel, C., K. Hanson, F. Selles, A.F. Cruz, R. Lemke, B. McConkey, and R. Zentner. 2006. Seasonal and long-term resource-related variations in soil microbial communities in wheat-based rotations of the Canadian prairie. *Soil Biol. Biochem.* 38:2104-2116.
- He, X., Y. Li, and L. Zhao. 2010. Dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in the rhizosphere of *Artemisia ordosica* Krasch. in Mu Us sandland, China. *Soil Biol. Biochem.* 42:1313-1319.
- Huang, H.L., S.Z. Zhang, N.Y. Wu, L. Luo, and P. Christie. 2009. Influence of *Glomus etunicatum/Zea mays* mycorrhiza on atrazine degradation, soil phosphatase and dehydrogenase activities, and soil microbial community structure. *Soil Biol. Biochem.* 41(4):726-734.
- Jastrow, J.D. 1996. Soil aggregate formation and the accrual of particulate and mineral-associated organic matter. *Soil Biol. Biochem.* 665-676.
- Jeon, W.T., K.Y. Seong, M.T. Kim, G.J. Oh, I.S. Oh, and U.G. Kang. 2010. Changes of soil physical properties by glomalin concentration and rice yield using different green manure crops in paddy. *Korean J. Soil Sci. Fert.* 43:119-123.
- Johnson, C.K., B.J. Wienhold, J.W. Doran, R.A. Drijber, and S.F. Wright. 2004. Linking microbial-scale findings to farm-scale outcomes in a dryland cropping system. *Precis. Agric.* 5:311-328.
- Johnson, C.K., J.W. Doran, H.R. Duke, B.J. Wienhold, K.M. Eskridge, and J.F. Shanahan. 2001. Field-scale electrical conductivity mapping for delineating soil condition. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 65:1829-1837.
- Kieft, T.L., E. Wilch, K. O'connor, D.B. Ringelberg, and D.C. White. 1997. Survival and phospholipid fatty acid profiles of surface and subsurface bacteria in natural sediment microcosms. *Appl. Environ. Microbiol.* 63:1531-1542.
- Lee, Y.H., B.K. Ahn, and Y.K. Sonn. 2011a. Relationship of topography and microbial community from paddy soils in Gyeongnam Province. *Korean J. Soil Sci. Fert.* 44(6):1158-1163.
- Lee, Y.H., B.K. Ahn, S.T. Lee, M.A. Shin, E.S. Kim, W.D. Song, and Y.K. Sonn. 2011b. Impacts of soil type on microbial community from paddy soils in Gyeongnam Province. *Korean J. Soil Sci. Fert.* 44(6):1164-1168.
- Lee, Y.H., B.K. Ahn, S.T. Lee, M.A. Shin, E.S. Kim, W.D. Song, and Y.K. Sonn. 2011c. Impacts of soil texture on microbial community from paddy soils in Gyeongnam Province. *Korean J. Soil Sci. Fert.* 44(6):1176-1180.
- Lee, Y.H. and H.D. Yun. 2011. Changes in microbial community of agricultural soils subjected to organic farming system in Korean paddy fields with no-till management. *J. Korean Soc. Appl. Biol. Chem.* 54(3):434-441.
- Lee, Y.H. and H. Kim. 2011. Response of soil microbial communities to different farming systems for upland soybean cultivation. *J. Korean Soc. Appl. Biol. Chem.* 54(3):423-433.
- Macalady, J.L., M.E. Fuller, and K.M. Scow. 1998. Effects of metam sodium fumigation on soil microbial activity and community structure. *J. Environ. Qual.* 27:54-63.
- Miller, R.M. and J.D. Jastrow. 1990. Hierarchy of root and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation. *Soil Biol. Biochem.* 22(5):579-584.
- Min, S.G., S.S. Park, and Y.H. Lee. 2011. Comparison of soil microbial communities to different practice for strawberry cultivation in controlled horticultural land. *Korean J. Soil Sci. Fert.* 44(3):479-484.
- NIAST. 2000. Methods of analysis of soil and plant. National Institute of Agricultural Science and Technology, Suwon, Korea. (In Korean).
- Rillig, M.C. 2004. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Can. J. Soil Sci.* 84:355-363.
- Rilling, M.C. and D.L. Mummey. 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol.* 171:41-53.
- Rilling, M.C., E.R. Lutgen, P.W. Ramsey, J.N. Klironomos, and J.E. Gannon. 2005. Microbiota accompanying different arbuscular mycorrhizal fungal isolates influence soil aggregation. *Pedobiologis* 49:251-259.
- Rillig, M.C., P.W. Ramsey, S. Morris, and E.A. Paul. 2003. Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change. *Plant Soil* 293-299.
- SAS. 2006. SAS enterprise guide Version 4.1. SAS Inst., Cary, NC.
- Schutter, M.E. and R.P. Dick. 2000. Comparison of fatty acid methyl ester (FAME) methods for characterizing microbial communities. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64:1659-1668.
- Six, J., E.T. Elliott, and K. Paustian. 2000. Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: a mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biol. Biochem.* 2099-2103.
- Treseder, K.K. and K.M. Turner. 2007. Glomalin in ecosystems. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 71:1257-1266.

- Vance, E.D., P.C. Brookes, and D.S. Jenkinson. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass carbon. *Soil Biol. Biochem.* 19:703-707.
- Vodnik, D., H. Grčman, I. Macek, J.T. van Elteren, and M. Kovacevic. 2008. The contribution of glomalin-related soil protein to Pb and Zn sequestration in polluted soil. *Sci. Total Environ.* 392:130-136.
- Wilson, G.W.T., C.W. Rice, M.C. Rillig, A. Springer, and D.C. Hartnett. 2009. Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments. *Ecol. Lett.* 12:452-461.
- Wright, S.F. and A. Upadhyaya. 1996. Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein from arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Sci.* 161(9):575-596.
- Wright, S.F. and A. Upadhyaya. 1998. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 97-107.
- Wright, S.F. and R.L. Anderson. 2000. Aggregate stability and glomalin in alternative crop rotations for the central Great Plains. *Biol. Fertil. Soils* 31:249-253.
- Wright, S.F., J.L. Starr, and I.C. Paltineanu. 1999. Changes in aggregate stability and concentration of glomalin during tillage management transition. 63:1825-1829.
- Wright, S.F., K.A. Nichols, and W.F. Schmidt. 2006. Comparison of efficacy of three extractants to solubilize glomalin on hyphae and in soil. *Chemosphere* 64:1219-1224.
- Wright, S.F., M. Franke-Snyder, J.B. Morton, and A. Upadhyaya. 1996. Time-course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots. *Plant Soil* 181:193-203.
- Wright, S.F., V.S. Green, and M.A. Cavigelli. 2007. Glomalin in aggregate size classes from three different farming systems. *Soil Till. Res.* 94:546-549.
- Zelles, L. 1997. Phospholipid fatty acid profiles in selected members of soil microbial communities. *Chemosphere* 35:275-294.
- Zhang, S., Q. Li, X. Zhang, K. Wei, L. Chen, and W. Liang. 2012. Effects of conservation tillage on soil aggregation and aggregate binding agents in black soil of Northeast China. *Soil Till. Res.* 124:196-202.