

菌根研究의 農林業에의 應用

Application of Mycorrhizal Research to Agriculture and Forestry

李景俊(Kyung Joon Lee): 山林廳 林木育種研究所

李敦求(Don Koo Lee): 서울大 農大 林學科

李元圭(Won Kyu Lee): 山林廳 林業試驗場

具昌德(Chang Duck Koo): 山林廳 林業試驗場

(目 次)

1. 序 論 .....	7. 窒素固定植物에서의 菌根 .....
2. 菌根 研究史 .....	8. 菌根의 養苗에의 應用 .....
3. 菌根의 分類 및 形態 .....	가. 菌根菌 分離 .....
4. 菌根의 分布 .....	나. 菌根菌 培養 .....
5. 菌根의 生理 .....	다. 菌根菌 接種 .....
가. 菌根의 役割 .....	라. 菌根菌 接種效果 .....
나. 菌根과 植物의 無機營養 .....	9. 結論 및 앞으로의 展望 .....
다. 菌根의 形成 .....	引用文獻 .....
6. 菌根과 土壤病原菌과의 關係 .....	

ABSTRACT

Recently mycorrhizal research has been one of the most fast-growing research areas in modern plant science and microbiology. The application potential of mycorrhizal techniques to agriculture and forestry is enormous in view of the ubiquitous nature of mycorrhizae and known benefits of mycorrhizae to host plants.

Unfortunately, very few scientists in Korea are currently involved in mycorrhizal research. When a team of American plant pathologists visited Korea in September 1982 to participate in the Korea-U.S.A. Joint Seminar on Forest Diseases and Insect Pests, they were surprised by the principal author's statement that there was no single research project on mycorrhizae sponsored by Korean government or any scientific institutions. The author initiated a few years ago a research project on the ecology of tree mycorrhizae with a foreign financial support. Major areas of interest were survey of ectomycorrhizae in relation to soil fertility, taxonomic distribution of mycorrhizae among woody plants, identification of ectomycorrhizal fungi, and growth response of woody plants to artificial inoculation.

In spite of the enormous application potential of mycorrhizae to agronomic plants, the subject of mycorrhizae has not been recognized by Korean agronomists, foresters or pathologists. The purpose of this review rather written in Korean is to introduce the techniques of mycorrhizal research to Korean scientists and to urge them to participate in challenging new scientific field which might bring us a remarkable increase in crop productivity and tree growth through manipulation of this unique symbiosis. In this review, following topics were discussed in the same order: introduction; brief history of mycorrhizal research; morphology and classifica-

tion of mycorrhizae; distribution of mycorrhizae in plant kingdom and in soil profile; physiology of mycorrhizae (functions, mineral nutrition, mycorrhizal formation); interaction of mycorrhizae with soil-born plant pathogens, mycorrhizae in nitrogen-fixing plants; application of mycorrhizal techniques to nursery practices (isolation, culture, inoculation, and response); prospect in the future.

*Key words*: mycorrhizae; ectomycorrhizae; endomycorrhizae; ectendomycorrhizae; artificial inoculation.

## 1. 序 論

1885년 獨逸의 樹木病理學者 Frank가 植物 뿌리와 土壤곰팡이가 서로 共生하고 있는 狀態를 菌根(mycorrhiza)이라고 처음 命名한 以來, 菌根이 植物 生育에 至大한 도움을 준다는 것을 여러 學者들이 學術的으로 證明하였다. 그 以後 1960年代 初부터 急速히 發展하기 시작한 菌根에 關한 研究는 現在 世界的으로 “爆發的인 關心”(Nemec, 1982)과 함께, 이미 일부 地域에서는 農業에의 應用을 大대적으로 實施하고 있으며, 第2의 綠色革命을 가져올 것이라고 樂觀하는 學者들도 있다. 最近 外國에서는 菌根菌의 同定, 分類, 培養, 菌根의 形態, 生理, 生態, 土壤養分 吸水, 土壤病原菌과의 關係, 그리고 人工接種後의 植物反應等에 關하여 많은 論文이 쏟아져 나오고 있다. 特히 樹木 및 農作物에 人工接種했을 경우 土壤病原菌에 對한 抵抗力이 增加하고, 肥料의 效果를 增大시키고, 生長促進이 越等하게 나타나며, 窒素固定植物의 경우 窒素固定量을 增加 시키기 때문에 큰 關心을 모으고 있다.

地球上의 대부분의 維管束植物이 菌根을 가지고 있다는 것이 證明되었으며, 重要的 農作物의 대부분과 果樹 및 山林의 樹木等도 모두 菌根을 形成한다. 菌根은 土壤內에서 流動성이 적은 營養分 特히 磷酸의 吸收를 促進시켜줄 뿐만 아니라, 土壤病原菌이 植物 뿌리로 浸透하는 것을 抑制해주며, 그 밖에 土壤溫度의 급격한 變化, 旱魃, 매우 낮은 酸도와 土壤毒物質에 依한 被害를 輕減시켜 준다. 이러한 複合的인 理由로 因하여 菌根은 植物生長에 큰 도움을 주면서 共生關係를 維持하게 된다. 天然的인 生態系에서는 菌根形成이 自然的으로 이루어지고 있으나, 最近에는 人工接種을 通하여 좀 더 效率的인 菌根菌으로 菌根形成을 誘導할 경우에 寄主植物의 生長을 10倍以上 促進시킨 例가 많이 있으며, 瘠薄한 土壤 혹은 植物이 거의 살 수 없는 環境 속에서도 成功的으로 植生을 造成시킨 例가 있다.

農業分野의 研究事業은 食糧增産과 木材資源의 增

大到 그 主目的을 두고 있는데, 菌根研究가 앞으로 短期間內에 農業發展에 크게 기여할 것이라는 것은 의심의 여지가 없다(Ruehle와 Marx, 1979).

유감스럽게도 國內에는 아직 菌根分野의 論文이 極小數에 불과하고, 國內 學者들에게는 잘 알려져 있지 않으므로, 筆者는 今번에 總說(review)을 통하여 현재까지 알려진 菌根에 대한 知識을 整理하고 世界的인 研究趨勢를 소개하고자 한다. 本 總說은 林業뿐만 아니라, 園藝 및 作物分野에서 研究하는 분들에게도 도움이 될 수 있도록 菌根全般에 關하여 다루었다.

## 2. 菌根 研究史

19세기末부터, 植物뿌리가 어떤 病徵을 나타내지 않으면서 곰팡이와 함께 共存하는 것에 대하여 關心을 가진 사람들이 있었다. 獨逸의 樹木病理學者 Frank(1885)는 너도밤나무의 뿌리가 곰팡이와 共生關係를 맺고 있는 것을 보고서 이를 菌根(mycorrhiza)이라고 이름 붙였다. 그 以前에는 뿌리를 싸고 있는 곰팡이는 모두 病을 일으키는 有害한 土壤微生物이라고 잘못 인식되고 있었다. 그는 1887년 곰팡이가 뿌리 内部에 어떻게 位置하고 있는가에 따라, 菌根을 크게 外生菌根과 内生菌根의 두 그룹으로 나누었다(Kelley, 1950). 지금은 菌根形態, 菌根菌, 그리고 寄主植物을 고려하여 더 細分化하여 VA(vesicular-arbuscular) 内生菌根, ericaceous(진달래科) 内生菌根, orchidaceous(난초科) 内生菌根, 内外生菌根, 外生菌根의 5個 그룹으로 分類하기도 한다(Black, 1980; Lewis, 1973; Miller, 1981).

20世紀 初에 들어서서는 菌根을 形成하는 곰팡이(菌根菌)中에는 子囊菌,擔子菌,接合子菌이 있음이 發表되었다. 1950年代까지는 주로 外生菌根에 대한 研究가 活發하였는데, 스웨덴의 Melin에 의하여 많이 研究되었다. 樹木의 正常的인 生長을 위해서는 菌根形成이 필수적임을 알게 된 것은 20세기 初에 外國産 소나무를 導入함으로써 비롯되었다. 즉, 外國産 소나무가 소나무가 전혀 자란 적이 없는 지역에 導入

하여 植栽하였을 때 그 소나무는 더 이상 生長하지 못하여 導入樹種의 造林에 실패한 적이 있었다(Kessell, 1927). 특히 Vozzo와 Hacsckaylo(1971)는 *Pinus caribaea*를 Puerto Rico에 造林할 때 菌根菌을 接種함으로써 造林木의 生長을 크게 促進시켰던 것이다. 이런 현상은 오스트랄리아에서 *Pinus radiata*를 導入했을 때에도 나타났다. 그래서 外國樹種을 導入할 때 自生地の 土壤을 함께 輸入한 結果 지금은 菌根形成이 전혀 문제가 되지 않고 있다.

20세기 중엽에는 菌根에 의한 寄主植物의 生長促進과 菌根菌이 없는 地域에 菌根菌을 接種하는 研究가 活發해졌고(Vozzo, 1971), 菌根菌의 生理에 관한 연구가 진행되어 Moser(1958)는 菌根菌을 純粹培養할 수 있게 되었다. 그 結果로 外生菌根이 土壤의 뿌리 病原菌으로부터 植物을 보호한다는 것이 實驗으로써 證明될 수 있었으며(Marx, 1969 a, b), 美國에서는 菌根開發研究所(Institute for Mycorrhizal Research and Development)가 設立되어(1976) 菌根菌의 農業과 林業에서의 應用에 박차를 가하고 있다. 菌根開發研究所는 VA內生菌根菌 및 外生菌根菌을 大量增殖培養하여 針葉樹 및 闊葉樹 여러 種에 接種試驗하고 있으며 특히 모래밭 버섯균(*Pisolithus tinctorius*)을 商業적으로 生産하는 단계에까지 이르게 하였다(Marx, 1981; Marx 등, 1982).

內生菌根에 관한 研究는 1923년에 Peyronel이 VA內生菌根菌은 Endogonales에 속한다는 것을 밝혔다.

1950年代에는 內生菌根菌이 土壤中에 널리 存在하며 寄主範圍가 굉장히 넓고, 菌根의 役割이 重要하다는 것도 밝혀졌으나, 內生菌根菌을 관찰하기가 어려웠기 때문에 이에 대한 研究가 늦어졌다고 생각된다.

土壤 속에 있는 Endogonaceae의 胞子를 채취하는 방법이 1963년 Gerdemann과 Nicolson에 의하여 거발(wet sieving and decanting)되었고, 간편한 菌의 染色法이 1970년 Phillips와 Hayman(1970)에 의하여 개선된 이후, 內生菌根에 대한 연구가 급속한 발전을 보게 되었다. 內生菌根菌의 分類는 Gerdemann과 Trappe가 1974년에, 그 당시까지 확실치 않았던 分類體系를 재정립함으로써 새로운 발전을 가져오게 되었다.

最近에는 窒素를 固定하는 植物에서 窒素固定微生物(豆科植物에서는 *Rhizobium*, 非豆科植物에서는 *Frankia*), 菌根菌, 寄主인 綠色植物의 3者共生 關係(three membered symbiosis)에 對한 研究가 많이 進

行되고 있다(Rose, 1980). 뉴질랜드의 Giles와 Whitehead(1976)는 소나무類에서 菌根을 形成하는 *Rhizopogon*屬의 菌絲 細胞質에 窒素固定박테리아를 넣고, 이 菌絲를 라디아타 소나무 뿌리에 接種하였을 때, 窒素固定박테리아는 窒素를 固定하여 菌絲와 寄主植物에 供給한다고 하였다. 이들의 實驗이 더 이상의 進展은 보지 못했지만, 앞으로 좋은 研究對象이 될 것이다.

韓國에서의 菌根研究는 1960년에 水原 林木育種研究所에서 시도된 바 있고(農事院, 1960), 最近에는 菌根의 生態調査(李 등, 1981a, 1981b), 外生菌根菌 同定(李 등, 1982a, 1982b), 外生菌根菌 接種(具 등 1982)을 하였고, 현재는 窒素固定植物의 菌根에 대한 研究가 진행되고 있다.

### 3. 菌根의 分類 및 形態

菌根은 一般的으로 菌絲가 뿌리細胞에 浸透하는 樣相에 따라 外生菌根, 內生菌根, 內外生菌根의 3가지로 分類되지만, 현재는 더 細分化시키는 경향이 있다. Miller(1981)는 VA內生菌根(vesicular-arbuscular endomycorrhiza), ericoid內生菌根(ericaceous endomycorrhiza), orchid內生菌根(orchidaceous endomycorrhiza), 內外生菌根(ectendomycorrhiza) 그리고 外生菌根(ectomycorrhiza)의 5個그룹으로 나누었다. 이에 대한 寄主植物과 菌根菌, 그리고 形態의 特性을 表 1에 나타내었다.

菌根의 內部形態를 보면 어떤 菌根菌도 뿌리의 頂端分裂組織이나 內皮細胞層 以上の 안쪽 細胞, 즉 中心部의 通導組織內에는 絶대로 들어가지 않으므로 이들의 養料나 水分의 移動에는 障礙를 주지 않는다는 것을 알 수 있다.

가. VA 內生菌根 - VA菌根의 外部에는 뿌리털이 발달하고 뚜렷한 菌絲層이 없기 때문에 非菌根과 菌根을 구별하기가 힘들다. 菌絲는 皮層細胞의 內部에 浸透해서 vesicles(嚢)와 arbuscules(작은 나무모양)를 만든다(李와 具, 1983). Vesicle은 皮層細胞 內部나 外部에 모두 생기며, 養分貯藏器官으로 생각되고 있으며, arbuscule은 주로 內皮細胞層에 가까운 안쪽 皮層細胞層에 발달하고 寄主植物과 菌絲가 養料를 교환하는 장소(haustorium)로서, 차츰 寄主植物에 消化吸收된다(Brown과 King, 1982; Carling과 Brown, 1982). 菌根菌은 種類에 따라서는 차이가 있지만 땅

속에 40~300 μm의 胞子를 形成한다.

VA 內生菌根菌은 Endogonaceae에 속하며, 이 科에는 9個의 屬, 즉 *Glomus*, *Gigaspora*, *Acaulospora*, *Sclerocystis*, *Endogone*, *Complexipes*, *Entrophospora*, *Glaziella*, 그리고 *Modicella* 등이 지금까지 알려졌는데 이 중에서 *Endogone* 屬은 外生菌根을 形成하며, VA 內生菌根을 形成하는 菌은 *Glomus*, *Gigaspora*, *Acaulospora*, 그리고 *Sclerocystis* 屬이다(Gerdemann 과 Trappe, 1974). 그러나 *Entrophospora*, *Glaziella* 는 아직 연구가 덜 되었고, *Modicella* 와 *Complexipes* 는 死物寄生菌이거나 오히려 다른 科에 속하는 것이 타당한 것으로 생각되고 있다(Trappe 와 Schenck, 1982)

나. **Ericoid 內生菌根** - 진달래科 *Erica* 屬 植物에서 볼 수 있는 것으로 分離, 培養, 接種으로 確認된 菌은 子囊菌인 *Pezizella ericae* 뿐이지만(Read, 1974), 擔子菌인 *Clavaria* 도 이 形態의 菌根에서 관찰된 바가 있다. 이 菌根의 表面에는 菌絲가 거미줄 모양으로 뻗어있고 表皮細胞나 皮層細胞內에서도 菌絲가 coil 혹은 結節 모양으로 들어차 있다. 그러나 內皮細胞 以上の 안 쪽으로는 들어가지 않는다.

다. **Orchid 內生菌根** - 난초類에서의 菌根共生關係는 病原성과 共生性 사이의 妙한 關係이다. 이를 形成하는 菌根菌은 *Rhizoctonia* 로서 소나무類 뿌리에

는 病을 일으키는 菌이다. 이 菌絲는 난초뿌리에 病을 일으키지만 結局에는 뿌리細胞內에서 分解되어寄主植物에 吸收된다(Englander, 1982). 그리고 葉綠體를 갖고 있지 않은 난초類는 평생을 菌根共生關係에 의지하고, 葉綠體를 갖고 있는 것이라도 發芽時에는 菌根菌에 의지한다. 觀賞用 난초 栽培時의 어려움은 이 共生關係에 기인하는 것으로 생각된다(Mikola, 1982).

라. **內外生菌根** - 菌根중에서 가장 研究가 미약한 것으로 이것은 外生菌根을 形成하는 菌이 소나무科 樹木의 幼齒時節에 뿌리皮層細胞의 內部까지 侵入함으로 해서 생기는 것이다. 菌套(fungal mantle)나 Hartig net 의 발달은 형성하며 皮層細胞內에도 菌絲가 존재한다. 진달래科의 *Arbutus* 屬 植物에서 볼 수 있는 arbutoid 菌根은 內外生菌根과 비슷한 形態이다(Englander, 1982).

마. **外生菌根** - 전형적인 外生菌根은 細根의 表皮細胞 外部에 菌套(fungal mantle)를 形成하고, 細根 內部的 皮層細胞層에서는 細胞 사이에 들어가서 Hartig net 를 形成하고 細胞 內部에는 浸透하지 않는다. 外部形態는 단순히 뿔뿔한 棍棒모양, Y字型, Y字型으로 계속 가지친 모양, 珊瑚모양 등이 있고, 잣나무, 참나무類, Douglas-fir 등에서는 珊瑚모양의

表 1. 菌根의 分類

菌 根	形 態	菌 根 菌	寄 主 植 物
VA 內生菌根	菌系가 皮層細胞 內部에까지 浸透하여 vesicles 이나 arbuscules 을 形成하고 뿌리 外部에는 40~300μm의 胞子를 形成	菌系에 膈膜이 없다. 接合子 菌으로서 Endogonaceae 科의 <i>Glomus</i> , <i>Gigaspora</i> , <i>Acaulospora</i> , <i>Sclerocystis</i> 屬.	소나무科, 십자화科, 명아주科, 사초科의 일부와 水生植物을 제외한 木本 및 草本植物의 대부분.
Ericoid 內生菌根	菌系가 皮層細胞內에까지 浸透하여 코일 또는 結節 모양을 形成	菌絲에 膈膜이 있다. <i>Pezizella ericae</i> , <i>Clavaria</i> 屬.	진달래科의 <i>Erica</i> 屬.
Orchid 內生菌根	菌絲가 皮層細胞內에 浸透	菌絲에 膈膜이 있다. <i>Rhizoctonia</i> 屬.	난초科
內外生菌根	菌套와 Hartig net 의 발달이 있고, 皮層細胞內에도 浸透한다.(arbutoid 菌根)*	外生菌根을 形成하는 菌類, 不完全菌類 ( " )	소나무과 苗木의 幼齒時節 (진달래科 <i>Arbutus</i> 屬)
外生菌根	菌套와 Hartig net 가 발달하고, 棍棒型, Y字型, 珊瑚型, 根瘤型 등	擔子菌類, 子囊菌類, 不完全 菌類, <i>Endogone</i> 屬.	소나무科, 자작나무科, 참나무科, 버드나무屬, 피나무屬.

\* Englander (1982)는 진달래科의 arbutoid 菌根은 內外生菌根의 일종이라고 하였다.

菌根全體를 둘러싸는 또 하나의 菌套가 생겨서 根瘤모양으로 되는 것도 있다(Zak, 1973; 李等, 1981b) 外生菌根을 形成하는 菌은 寄主樹木의 뿌리가 있는 곳에서만 子實體를 만들고 人工培地上에서는 子實體를 形成하지 않는다. 이런 菌의 種數는 北美에서만도 2,100餘 種으로 추산될 정도로 많다(Marx와 Beattie, 1977). 이들 菌은 대체로 擔子菌으로서 山林의 地表面에 나는 버섯類가 이에 속하며 가장 眞貴한 버섯인 松茸도 이에 속한다. 그러나 유럽에서 眞貴한 食用버섯인 덩이 버섯(truffles)과 같이 子囊菌에 속하는 것도 있고, 검정菌根(black mycorrhizae)으로 알려진 *Cenococcum graniforme* (혹은 *C. geophilum*)는 不完全菌에 속하는 것이다. 이러한 菌根菌들은 모두 그들의 生活史를 완성하기 위해서는 寄主植物에서 分泌하는 여러 가지 養分 즉, 炭水化合物, 아미노酸, 비타민 등을 필요로 하기 때문에 植物 뿌리와 共生關係 즉, 菌根을 形成해야 한다.

#### 4. 菌根의 分布

地球上에 存在하는 維管束植物科의 95% 以上이 菌根을 形成하는 種을 포함한다(Kormanik 등, 1977a). 앞에서도 언급하였듯이 菌根은 自然狀態에서는 例外的인 현상이 아니고 一般的인 것이다. 菌根을 形成하지 않는 植物로는 水生이나 濕生植物, 사막에서 자라는 일부 植物과 아래에 열거될 몇 가지 科에 局限되어 있다.

外生菌根은 顯花植物의 극소수 즉, 3% 정도에서만 볼 수 있지만 그것의 뚜렷하고 특이한 형태와 연구의 용이성 때문에 학자들의 커다란 관심이 되어왔다(Meyer, 1973). 外生菌根은 대부분 木本植物에서 찾아 볼 수 있으며, 소나무科 樹木과는 絶對共生하는 것으로 알려져 있고 그 외 참나무科, 자작나무科, 버드나무屬, 피나무屬에서 잘 볼 수 있다. 그러나 Meyer는 측백나무科, 가래나무科, 장미科, 단풍나무科에서도 外生菌根이 발달한다고 하였으나, 韓國에서 李等(1981a)은 이들 樹木에서는 外生菌根을 確認하지 못하였다.

VA內生菌根은, 전적으로 外生菌根만 갖는 植物(소나무科, 참나무科 등), 膈膜이 있는 內生菌根菌과 共生하는 난초科, 진달래科, 그리고 菌根을 形成하지 않는 명아주科, 십자화科, 현호색科, 사초科, 닭의장풀科, 썩기풀科, 마디풀科를 제외한 모든 草本, 木本植物에서 볼 수 있다. 그러나 십자화科, 명아주

科에도 內生菌根이 관찰된다는 보고가 있어서, 內生菌根이 없는 植物의 數는 더 줄어들 것으로 보인다(Gerdemann, 1975). 벽에서는 눈에 물이 없을 때에만 菌根이 형성될 수 있다. 李와 具(1983)는 韓國木本植物의 內生菌根에 關하여 調査한 結果, 102 個의 對象樹種 중에서 外生을 形成하는 樹種과 木나무를 제외한 全 樹種에서 內生菌根을 관찰하였다.

菌根의 地理的 分布는 寄主植物의 地理的 分布와 일치하게 된다. 外生菌根은 이들을 形成하는 樹種이 많이 있는 暖帶, 溫帶, 寒帶에 널리 分布한다. 內生菌根은 木本뿐만 아니라 草本도 이를 形成하므로 陸上植物이 存在하는 곳이면 어디에나 있을 수 있다.

菌類는 好氣性인 관계로 주로 地表面에 가까운 곳에 많이 발달한다. 이에 따라 植物뿌리는 명속 3m 以上の 깊이에도 발달하지만 菌根形成率은 地表面 가까운 곳에서 높다(Lyr, 1963). 菌根菌의 活動이 왕성해지고 菌根形成率이 높아지려면 적절한 酸素供給 즉, 土壤의 通氣性이 良好해야 되고 弱酸性이며 水分供給이 圓滑해야 한다. 弱酸性의 精腐植(mull)에서 微生物 活動이 活潑하고 菌根頻도가 높다(Meyer, 1973). 그러나 土壤狀態에 따른 菌根의 數를 調査해 보면 전혀 다른 양상이 나타난다. 土壤이 肥沃하면 우선 吸收機能을 하는 細根이 적게 발생하므로, 精腐植에서 菌根形成率은 높지만 菌根의 絶對的인 數는 粗腐植(mor)에서 많게 나타난다. Harvey 등(1976)은 Douglas-fir - 잎갈나무 成熟林에서 38cm 깊이의 토양을 조사한 결과, 부피로 60%를 차지하는 無機物層에는 全體菌根의 5%만이 存在하였고, 95%는 有機物層에 있다고 하였다. 이들의 결과는 腐植이나 썩은 나무, 숲 등이 保濕力이 높아서 菌根의 좋은 서식지가 됨을 나타내고 있다. 계절적으로는 봄이나 초여름에 有機物層에서 菌根이 가장 많으며 한여름의 乾燥期에는 뿌리 발달이 멈추므로, 菌根은 주로 水分이 적절히 유지될 수 있는 썩은 나무 殘骸 속에 많이 存在하게 된다(Harvey 등, 1978).

#### 5. 菌根의 生理

##### 가. 菌根의 役割

菌根은 自然狀態에서도 흔히 관찰된다는 普遍性때문에 그 役割이 오히려 간과된 점이 많았다. 그러나 菌根은 여러 가지 機作으로써 寄主植物의 生長을 돕는다.

菌根은 주로 Y字型이나 珊瑚모양이므로 土壤과 接

觸面積이 커서 養料吸收面積이 넓으며, 菌根으로 부터 뻗어나온 많은 菌絲들은 실제로 뿌리가 닿지않은 곳까지 뻗어서 비교적 流動性이 적은 養料(磷酸, 구리, 亞鉛 等)을 吸收하여 寄主植物에 供給한다. 菌根의 菌絲는 非菌根에 있는 뿌리털보다 接觸하는 土壤의 量이 많기 때문에 養料吸收面積이 넓다고 할 수 있다 (Kormanik 等, 1977a). 外生菌根은 뿌리 外部에서 두꺼운 菌絲層인 菌套을 形成하고, 뿌리 内部의 皮層細胞 사이에 侵入하여 Hartig net를 形成하여 物理的으로 土壤毒성, 뿌리病原菌, 높은 土壤溫度, 旱魃, 낮은 pH, 높은 鹽度 等으로부터 뿌리를 保護한다 (Marx, 1972; Daniel 等, 1979). 또한 菌根은 diatryne nitrile 3 이라는 抗生物質을 生産하여 周圍에 있는 病原菌의 繁殖을 抑制하고, auxin, cytokinin, gibberellin 같은 植物生長촉진을 生成하여 植物生長을 促進하기도 한다 (Zak, 1964; Slankis, 1973; Kormanik 等, 1977a).

또 하나의 重要한 菌根의 役割은 植物을 移植할 때 生存率을 높여준다는 것이다. 菌根으로 人工接種된 苗木은 非接種 苗木보다 造林時에 定着率이 높을 뿐만 아니라 生長도 일등하게 좋다. 특히 炭礫 燒石地, 荒蕪地, 禿裸地 等의 造林時에는 菌根의 接種이 必須의이다 (Marx, 1981).

#### 나. 菌根과 植物의 無機營養

經濟的으로 重要한 樹木과 農作物을 對象으로 하여, 外生菌根과 VA 內生菌根이 植物의 養分吸收에 미치는 影響에 대해서 많이 연구되고 있는데, 특히 肥沃度가 낮은 土壤에서는 菌根을 形成한 植物이 形成하지 않은 植物보다 養分을 더 많이 吸收한다는 것이 證明되었다.

菌根菌과 寄主植物의 營養關係를 이해하기 위하여 菌根의 微細構造(Ultrastructure)에 대하여 電子顯微鏡으로 관찰해보면, VA 內生菌根의 경우에 arbuscules가 形成됨에 따라서 寄主細胞의 細胞質이 크게 확대되고, 核도 커지게 되며, 이 이외에 plastid와 mitochondria의 숫자가 增加하는 반면에 液胞는 줄어들게 된다 (Carling과 Brown, 1982). Arbuscules가 死滅될 때에는 細胞質이 축소되면서 液胞가 다시 늘어나서 菌根이 없는 細胞의 形態와 유사하게 된다. 이러한 것으로 볼 때 菌과 寄主植物과의 養分交換은 살아있는 細胞의 原形質膜을 통하여 일어나는 것 같이 생각되며 (Cox와 Tinker, 1976), 실제로 養分交換適

은 에너지를 소모하는 活發한 代謝活動이라는 것이 입증되고 있다 (Pearson과 Tinker, 1975).

菌根을 가지고 있는 植物에서는 土壤中の P, N, S, Zn, Cu, 等의 吸收가 促進되는데 이 중에서 가장 현저한 것은 P이다 (Mosse, 1957; Lambert 等, 1979). 磷酸의 吸收가 促進되는 原理에 대하여 다음 네 가지 가설이 있다 (Safir와 Nelson, 1981). 첫째로, 菌이 뿌리에 侵入하여 菌根을 形成하면 菌根은 土壤中の 養分을 보다 效率的으로 吸收할 수 있게 된다. 둘째로, 菌根은 非菌根이 잘 이용할 수 없는 形態의 營養源도 이용할 수 있다. 셋째로, 땅속으로 뻗은 菌根은 菌絲는 보다 많은 土壤으로부터 養分을 吸收하여 寄主植物로 移動시킨다. 넷째로, 菌根의 吸收機能期間이 길다는 것이다. 이 중에서 가장 지지를 많이 받는 가설은 세번째로서, 寄主植物로부터 땅속으로 뻗어나간 무수한 菌絲들이 뿌리털보다 더 많은 土壤容積과 接觸함으로써, 菌絲周邊의 可溶性 磷酸을 더 效率的으로 빠른 시간에 吸收할 수 있다는 것이다. 土壤內의 VA 內生菌根菌의 菌絲의 길이는 土壤 1cm당 總 55m에 달할 만큼 많다 (Tisdal과 Oades, 1979). 일반적으로 植物이 土壤內 磷酸을 吸收하는데 制限 要素로 되는 것은 土壤中에 대부분의 磷酸이 不容性으로 固定되어 있다는 점인데, 菌根의 菌絲는 植物뿌리가 미처 닿지 못하는 곳까지 넓게 그리고 속속들이 뻗어서 매우 적게 存在하는 可溶性 磷酸을 效率的으로 吸收하여 寄主에게로 전달한다는 것이다. 그러나 최근에 磷酸吸收의 力學을 연구한 Cress 等(1979)은 菌根이 非菌根보다 吸收面積이 클 뿐만 아니라 실제로 磷酸에 대한 親和力(affinity)도 크다는 것을 발표하여 첫번째 가설도 타당하다는 것을 나타내고 있다. 일단 吸收된 磷酸은 菌絲內에서 polyphosphate의 形態로 바뀌어서 寄主에게로 전달된다고 믿고 있다 (Callow 等, 1978).

窒素吸收에 관한 菌根의 役割에 대해서는 否定的인 설명이 많지만, 菌根菌接種으로 生長이 促進되고 또 이에 상당하는 量의 窒素가 植物體에 蓄積되는 것 (具, 1982)으로 보아 菌根이 窒素의 吸收를 容易하게 한다고 생각된다. 土壤內 窒素가 窒酸態로 충분히 存在하고 土壤水分이 적당하다면, 植物은 窒素를 쉽게 吸收할 수 있게 되므로 菌根의 效果는 거의 없으리라 추측된다. 그러나 窒酸態 窒素의 濃도가 낮거나 土壤水分이 모자랄 경우 혹은 窒素가 주로 암모니아態로 存在하여 窒酸態 窒素에 비하여 吸收가 容

易하지 않은 경우에는窒素의 부족 현상이 올 수 있으며, 이 때에는土壤內에廣範圍하게 뻗어있는菌根의菌絲에 의하여窒素의吸收가促進된다고 생각한다(Bowen과 Smith, 1981). 極相(climax)에 가까운山林土壤에서는窒素가 주로 암모니아態로存在하기 때문에山林에서의菌根의役割은窒素吸收를促進한다는面에서도 긍정적으로 평가되어야 한다. 또한菌根의形成은腐植層에서 많이 이루어지며,菌根菌은單純한有機質形態의窒素를腐植層에서吸收할 수 있다고 믿어지므로(Bowen, 1973)菌根은山林土壤에서磷酸뿐만 아니라窒素吸收도促進시킨다고結論지을 수 있다.

#### 다. 菌根의 形成

菌根形成은 곰팡이, 寄主植物, 그리고 環境因子들이 관여하는 복잡미묘한 것이다. 菌根形成에 관한 많은 理論들이 있지만 이들 대부분이 뿌리內의 溶性炭水化合物의 量이 결정적인 요인이라고 생각하고 있다. 肥沃한 土壤에서는 植物體의 뿌리 자체가 잘 발달하지 않고 菌根形成率도 낮다. 특히 土壤內 磷酸의 含量이 많을 때에는 이런 현상이 더 뚜렷해진다. 그러나 이렇게 되는 결정적인 要因은 土壤內 磷酸含量 자체보다는 오히려 寄主植物 뿌리內의 磷酸濃度이다(Menge 等, 1978). 土壤中에 可溶性 磷酸의 濃도가 낮을 때는 寄主內의 磷酸의 含量도 적어짐과 동시에 뿌리細胞의 原形質膜의 透過性이 增加하고, 따라서 뿌리의 滲出量(root exudate)이 增加하여 뿌리周邊의 菌根菌이 자극을 받아 뿌리에 侵入하게 된다. 반대로 土壤中에 磷酸의 含量이 많을 때는 위에서 말한 것과는 逆現象이 일어나서 뿌리의 滲出量이 감소하여, 뿌리周邊의 菌根菌이 이용할 수 있는 代謝物質이 결핍하게 되고, 결국에는 菌根菌의 活動이 억제된다는 것이다(Graham 等, 1981). Marx 等(1977)은 外生菌根의 경우에 土壤肥沃도가 높으면 뿌리內의 sucrose의 含量이 감소하여 菌根菌의 感染이 어렵게 된다고 하였다.

菌根形成에 관여하는 環境因子로는 土壤肥沃度 외에 光度, 土壤溫度, 水分, pH, 通氣性, 뿌리周邊의 微生物 등이 있다. 李 等(1981b)은, 土壤內 有機物, 全窒素, 有效磷酸의 含量이 낮아질 수록 菌根發達이 왕성하여진다고 하였다. 또한 菌根은 弱酸性에서 잘 形成되는데 pH5에서 보다는 pH6에서 더 왕성하다(李 等, 1981b; Theodorou와 Bowen, 1969). 光度가 낮으면 光合性率이 낮아지고 그 결과로 뿌리內의

溶性炭水化合物이 적어진다. 이 상태는 결국 菌根形成을 억제하는 것이다. 모든 菌根菌은 好氣性이므로 過濕하거나, 通氣性이 不良하면 菌根의 발달이 저조해진다. 적당한 量의 水分은 菌根發達을 促進한다. 菌根菌은 有機物을 分解하지 못하며 有機物 含量이 낮은 곳에서 菌根形成이 더 잘 되지만 週期的인 乾燥가 있는山林에서는 鑛物質 土壤에서 보다 保濕力이 높은 숲, 썩은 나무덩이, 有機物層에서 더 잘 발달한다(Harvey 等, 1976). 또한 週期的으로 심하게乾燥될 수 있는 砂質土壤에서는 이에 適應된 菌種으로서 耐乾性이 강한 검정菌根(*Cenococcum graniforme*)이 잘 발달한다(Trappe, 1977). 菌根菌이 자라는 데에는 18~27°C가 적당하다. 菌根菌은 보통 5°C 이하나 35°C 이상에서는 生長을 멈추지만, 菌種에 따라서는 生長溫度限界範圍가 커서 低溫이나 高溫에서 다 잘 자라는 菌이 있다. 그러나 같은 種이라도 品種에 따라 다르다. 모래밭 버섯菌(*Pisolithus tinctorius*)은 40~42°C에서도 자라고, 7°C에서 자라는 것은 물론凍結된 땅에서도 越冬할 수 있으므로(Marx와 Kenny, 1982) 生長期間이 짧거나 低溫, 乾燥 等の 불리한 環境에서도 寄主植物에 養分을 공급할 수 있게 된다. 소독하지 않은 土壤에 人工培養된 菌根菌 接種原을 接種할 경우에는 그 效果가 적으므로 土壤內 많은 微生物이 菌根形成에 영향을 미치고 있다는 것을 알 수 있다.

#### 6. 菌根과 土壤病原菌과의 關係

菌根은 뿌리內部나 뿌리周圍에 서식하는 微生物 집단에 物理的 혹은 生化學的으로 영향을 줄 수 있다. 더 나아가 菌根形成으로 인하여 變化된 植物營養狀態, 生育狀態는 줄기나 가지, 잎에 侵入하는 病原菌에게도 영향을 줄 수 있다.

外生菌根 周圍에 서식하는 微生物 즉, 바이러스, 박테리아, actinomycetes, 菌類 등의 種類나 숫자는 非菌根 周圍의 微生物의 種類나 숫자와 아주 다르다. Foster와 Marks(1967)는 菌根周圍(mycorrhizosphere)이라는 말을 처음 사용했는데, 이는 非菌根周圍(rhizosphere)의 生態와 차이가 있음을 나타낸 것이다. Katznelson 等(1962)은 菌根周圍에는 死物寄生性 菌類(*Trichoderma*屬, *Penicillium*屬, *Paecilomyces*屬)가 주로 棲息하는데 반하여, 非菌根周圍에는 病原性菌類(*Fusarium*屬, *Pythium*屬, *Cylindrocarpum*屬)가 많았으며, 박테리아의 種이나 數도 菌根周圍에

서 많다고 하였다. Neal 등(1964)도 Douglas fir 菌根에서 비슷한 결과를 얻었는데, 菌根形態나 菌根菌의 種에 따라서도 菌根周圍 微生物相이 달라진다고 하였다. 실제로 菌根 抽出物이 菌根周圍에서 분리된 박테리아에 선택적으로 영향을 준다는 것이 實驗적으로 증명되었다(Rambelli, 1970). 菌根周圍의 生態에 대해서는 Rambelli(1973)가 잘 설명하고 있다.

內生菌根에서도 外生菌根에서의 같은 現象을 관찰할 수 있다. Bagyaraj와 Menge(1978)는 VA菌根菌이 菌根周圍의 非共生 素素固定菌인 *Azotobacter* 과 그의 일반 박테리아, actinomycetes 등의 數를 증가시킨다고 하였다. Schenck(1981)는 토마토菌根에서는 非菌根에 비하여 周圍에 死物寄生菌이 많고, 病原性인 *Pythium*屬, *Fusarium*屬 등의 菌은 적다고 하였다.

그러나 관계된 微生物 중에서 중요한 것은 植物病原菌이다. 즉 植物體에 致命的으로 害를 줄 수 있는 病原菌과 菌根과는 어떤 關係에 있는지가 중요하다.

Zak(1964)는 菌根이 뿌리病原菌의 침입을 막는 mechanisms을 다음 네 가지로 제시하였다. ① 菌根菌은 뿌리가 分泌하는 炭水化合物을 먼저 소비하여 病原菌이 이용할 수 있는 養料을 없앤다. ② 菌根菌이 形成한 菌套와 Hartig net는 病原菌 침입에 대한 物理的인 방어장벽이 된다. ③ 菌根菌은 病原菌의 生長을 抑制하는 抗生物質을 생산한다. ④ 뿌리나 菌根菌 자체가 分泌하는 物質은 菌根形成으로 인하여 變化되어서 菌根周圍의 微生物相이 바뀌고, 이것이 病原性菌의 발달을 抑制하게 된다. 이러한 理論들은 Marx(1969a, b), Marx와 Davey(1969a, b), Sinclair 등(1982)에 의하여 實驗적으로 증명되었으며, 菌根菌에 의하여 生成된 抗生物質은 diatretynes라는 것도 밝혀졌다. 그 후 病原菌 侵入에 대한 外生菌根의 防禦機作에 대해서는 Marx(1972)가, 菌根이 뿌리病에 대한 理想的인 生物學的 防除策이라고 結論지었다. 그러나 Zak나 Marx가 제시한 機作은 주로 菌套와 Hartig net가 발달하는 外生菌根에 해당하는 것이다.

VA 菌根과 植物病原體의 關係에 대한 많은 研究들은 각기 그 接近方法이 달라서 結果의 綜合的인 解析이 養分吸收 促進效果처럼 용이하지는 않지만, VA 菌根菌이 病原菌과 線虫의 번식을 抑制하고 植物生長을 促進한다는 것을 나타내고 있다(Schenck, 1981; Dehne, 1982). VA 菌根이 뿌리病原菌의 侵入이나 發生, 生長을 抑制한다는 연구결과들은 많다. Safir(1968),

Becker(1976)가 양과에 대해서, Dehne와 Schönbeck(1979b)가 오이와 토마토에 實驗한 결과 VA 菌根菌은 植物의 細胞膜을 두껍게 하고, 細胞膜內에 리그닌을 많이 蓄積시키기 때문에 病原菌의 侵入을 막는다고 하였다. 그리고 生化學的인 면에서는, VA 菌根菌에는 arginine이 蓄積되어서 이 物質이 病原菌의 生長과 孢子形成을 抑制한다고 보고하였다(Baltruschat와 Schönbeck, 1975; Dehne와 Schönbeck 1979a). Roncadori와 Hussey(1982)는 VA 菌根이 耐病性을 지니게 되는 機作으로는 細胞膜의 肥厚, 아미노酸과 還元糖의 變化, chitinase 活動의 增加, 전체적인 植物生理의 變化 등을 들었다.

뿌리에 寄生하는 線虫은 VA 菌根에는 잘 침입하지 못하며, 침입하더라도 그 速度가 느리고 生長이 抑制된다(Sikora, 1978). 그리고 VA 菌根菌에 의해서 *Meloidogyne*屬 線虫의 頻度가 감소되며 植物生長은 促進된다(Kellman과 Schenck, 1980; Sikora와 Schönbeck, 1975; Hussey와 Roncadori, 1978). 그러나 菌根菌이 線虫의 繁殖을 抑制하는 것이 아니고, 菌根形成으로 인하여 植物生長이 促進된 결과 線虫의 繁殖도 增加하지만 그 相對的인 被害率이 감소되는 것이라고 하는 연구결과도 있다(Roncadori와 Hussey, 1977).

바이러스에 대해서는 연구는 적지만 菌根植物內 隣의 濃度가 增加함으로써 해서 植物體의 生長이 왕성해지고 이에 따라 바이러스도 증가하게 된다고 한다(Daft와 Okusanya, 1973).

가지나 잎에서의 病發生이 菌根形成으로 인하여 더 심해지는 경우가 있는데 이런 현상도 植物營養狀態가 좋아졌기 때문으로 생각되고 있다(Dehne, 1982).

VA 菌根菌은 素素固定植物과도 共生을 한다. 이에 대해서는 뒷 장에서 논하게 될 것이다.

이상의 結果들은 대부분 VA 菌根菌이 病原菌의 侵入을 抑制하고 寄主植物의 生長을 왕성하게 한다는 理論을 뒷받침하는 것이지만 이와는 반대되는 결과도 있다. Atilano 등(1976), Davis와 Menge(1980), Davis 등(1978), Ross(1972)는 VA 菌根植物에서 土壤病原菌의 被害가 더 심함을 관찰했으며, Davis 등은 목화에서 VA 菌根形成個體가 非菌根個體보다 生長이 양호하였으나 *Vertillium* 시들음病의 被害는 더 많이 받았다고 하였다. 이런 관찰들은, 植物體에게 좋은 조건은 病原菌의 生長에도 좋은 조건이 된다는 植物病理學의 理論을 뒷받침하는 것으로서 養料가 부족한 토양에서 VA 菌根形成으로 植物體의 營養狀態



가 좋아지면 病發生도 增加될 수 있다는 것이다.

지금까지의 實驗은 주로 實驗室이나 溫室에서 이루어졌고, 病原菌과 菌根菌을 一種씩 接種原으로 사용하였으며, 接種量, 接種時期, 各菌의 寄主選擇性, 發病性 등이 다르기 때문에 普編性을 갖고서 여러 가지 菌들이 함께 存在하는 自然狀態를 說明하지는 못한다. 그러나 현재까지의 結果로써 VA菌根菌과 病原菌, 그리고 植物體의 3生物體 關係를 Dehne(1982)는 다음과 같이 整理하였다. "VA菌根菌은 養料吸收을 增加시켜서 寄主植物의 生長 發育을 促進한다. 이런 植物營養的인 면에서의 VA菌根菌의 役割이 무엇보다도 중요시 되어야 한다. 일반적으로 營養狀態가 양호한 植物이 病原菌에게 좋은 棲息處가 될 수 있으므로 가지나 잎에서의 病發生이 많아진다. 그러나 VA菌根菌이 存在하는 뿌리組織은 病原菌 侵入에 대하여 耐性을 띠므로, VA菌根菌은 土壤病原菌에만 영향을 미친다고 할 수 있다. 결국 選拔된 VA菌根菌의 接種은 植物發育에 도움이 되고 土壤病原菌의 侵入에 대해서도 耐性을 지니게 할 것이다."

菌根의 耐病性에 관한 機作을 알기 위해서 이용되고 있는 原理 및 實驗方法에 대해서는 Roncadori와 Hussey(1982), Marx(1982)가 잘 설명하고 있다. 이에 관련되는 國內 文獻으로는 李 等(1981c)에서

아 볼 수 있다.

### 7. 窒素固定植物에서의 菌根

山林에서의 窒素固定植物은 年間 20~60kg/ha의 空中窒素를 固定하여 林地에 남긴다. 그러나 이들 窒素固定植物은 磷을 많이 요구한다(鄭과 金, 1964, 1966; 朴, 1962). 이런 현상은 窒素固定酵素(nitrogenase)의 活性化에는 다량의 ATP가 필요하기 때문이고(Sprent, 1979), 또한 ATP/ADP의 比率이 낮으면 窒素固定酵素의 活動이 저해되기 때문이기도하다(Bergerson, 1980).

앞에서 말한 바와 같이 菌根菌은 寄主植物의 磷吸收을 증가 시키기 때문에 磷의 要求量이 높은 窒素固定植物에서는 그 役割이 더욱 중요하다. Trappe(1979)가 整理한 것처럼(表 2), 지금까지 調査된 모든 窒素固定植物은 根瘤와 菌根을 함께 갖고 있다. 그래서 이들을 寄主植物, 窒素固定微生物, 그리고 菌根菌의 3者構成 共生體(three-membered symbiosis 혹은 tripartite symbiosis)라고 한다.

荒廢地나 炭鑛廢石地 造林을 위해서는 아까시나무, 오리나무, 보리수나무 등의 窒素固定植物을 利用한다. 실제로 炭鑛廢石地의 植生은 窒素固定 植物

表 2. 窒素固定植物에서의 菌根形態, (Trappe, 1979).

目	科	屬	菌 根 形 態
Betulales	Betulaceae	<i>Alnus</i>	Ecto M., VAM.
Casuarinales	Casuarinaceae	<i>Casuarina</i>	VAM.
Cycadales	Cycadaceae	<i>Cycas</i>	VAM.
Myricales	Myricaceae	<i>Comptonia</i> <i>Myrica</i>	Ecto M., VAM. Ecto M., VAM.
Myrtales	Elaeagnaceae	<i>Elaeagnus</i> <i>Hippophae</i> <i>Shepherdia</i>	VAM. VAM. VAM.
Rhamnales	Rhamnaceae	<i>Ceanothus</i> <i>Colletia</i> <i>Discaria</i>	VAM. VAM. ? VAM. ?
Rosales	Leguminosae	Herbaceous Woody	VAM. Ecto M., VAM.
	Rosaceae	<i>Cercocarpus</i> <i>Dryas</i> <i>Purshia</i> <i>Rubus</i>	Ecto M., VAM. Ecto M., VAM. VAM. VAM.
Sapindales	Coriariaceae	<i>Coriaria</i>	Ecto M., VAM.
Urticales	Ulmaceae	<i>Parasponia</i>	VAM. ?

이 많으며 이들은 모두 菌根을 形成한다(Schramm, 1966). 燐含量이 낮은 土壤에서 窒素固定植物이 根瘤를 形成하여 窒素를 固定하면서 正常的인 生長을 할려면, 菌根形成이 먼저 선행되어야 하며, 燐이 부족하면 效果的인 根瘤菌을 接種하여도 根瘤形成이 잘 되질 않는다. 農作物에서도, 燐含量이 낮은 土壤에서는 菌根菌을 接種하였을 때 豆科植物의 根瘤가 增加한다는 結果가 많다(Mosse, 1976). 豆科作物에 菌根菌을 接種하면 非接種植物보다 磷酸吸收가 增大되어 根瘤가 많아지고, 窒素固定酵素가 活性化 되므로 acetylene 還元力이 增加하고(Carling 等, 1978), 植物生長이 增大되어 穀物生産量이 많아진다(Daft와 El-Giahmi, 1974, 1976; Bagyaraj 等, 1979; Asimi 等, 1978).

非豆科 窒素固定植物에서도 菌根菌은 같은 役割을 하는데 우리 나라 自生樹種으로는 오리나무類, 보리수나무類, 소귀나무 等이 있다. 보리수나무類는 乾燥와 鹽분에 強함(Sprent, 1979)에도 불구하고 이에 대한 연구가 미비하나 內生菌根을 나와 具(1983)가 確認한 바 있다. 오리나무類는 일찍부터 肥料木 및 砂防樹種으로 植栽되어 왔는데, 오리나무가 瘠惡地에서도 잘 자랄 수 있는 것은 窒素固定菌과 菌根菌을 함께 가지고 있어서 窒素固定菌으로부터는 窒素를 공급받고, 菌根菌으로부터는 燐이나 기타의 養分을 공급받을 수 있기 때문이라고 생각된다. 특히 오리나무는 外生菌根 뿐만 아니라 內生菌根도 形成한다(Rose, 1981).

그러므로 어떤 環境에 適應된 寄主植物, 窒素固定能力이 큰 根瘤菌, 좋지 않은 環境에 잘 適應하는 菌根菌을 選拔하여 三者가 共生關係를 이루도록 하는 것은 결국 窒素와 燐의 施肥量을 줄이고 農耕地 및 林地的 生産性を 높일 수 있는 좋은 生物學的 方法이 될 것이다.

## 8. 菌根의 養苗에의 應用

菌根이 여러가지 機作으로 寄主植物의 生育을 促進한다는 것을 앞에서 叙述하였다. 土壤消毒을 하지 않은 苗圃場에서는 菌根形成이 쉽게 이루어진다. 土壤病原菌, 線虫, 昆蟲, 雜草 等の 被害를 줄이기 위해서 薰蒸을 한 경우에도 주위의 산림으로부터 날아오는 孢子로 인하여 얼마간의 시간만 지나면 外生菌根은 形成될 수 있다. 그러나 菌根菌은 寄主植物이나 環境에 따라 다른 反應을 보이므로 특정한 立地

에 植栽할 苗木은 그 環境에 適應된 菌으로 接種될 必要가 있다. 그리고 內生菌根 孢子는 土壤內에 存在하므로 이동이 쉽지 않다. 따라서 주로 內生菌根을 形成하는 農作物이나 樹木의 苗圃에서는 菌根菌 接種이 必要하게 된다.

### 가. 菌根菌의 分離

VA 菌根菌의 分離: 樹木이나 農作物에서 중요한 內生菌根은 VA 菌根이다. 현재까지도 人工培地 上에서 VA 菌根菌의 純粹培養은 성공하지 못하고 있다. 그러므로 VA 菌根이 있는 뿌리나 子實體로부터 直接 菌을 分離하지는 못하고 盆培養(pot culture) 法을 이용한다. VA 菌根을 形成하는 植物이 자라는 곳에서 土壤을 채취하여 이 土壤을 이용하든지, 아니면 이 土壤에 적정량의 모래를 섞어 盆에 담은 후 여기에 寄主植物(수수가 좋다)을 播種하여 약 3~5個月間 기른 후 盆內의 흙을 물에 푼 후 체(38~250  $\mu\text{m}$  sieve)를 이용하여 孢子를 채집한다. VA 菌根菌의 孢子는 厚膜孢子(chlamyospore)나 非接合孢子(azygospore)로서, 어떤 菌種의 孢子는 그 크기가 더 작지만 대체로 38~500  $\mu\text{m}$  체에 걸러진다(Daniels와 Skipper, 1982).

孢子採集 方法에는 wet sieving and decanting 法(Gerdemann과 Nicolson, 1963), flotation bubbling 法(Furlan과 Fortin, 1975), 密度利用遠心分離法(Mertz 等, 1979) 등이 있다. wet sieving and decanting 法은 다음과 같다.

1) 250 cc의 土壤을 1,000 cc의 물에 넣고 흔들어서 섞은 다음, 몇 초간 방지하면서 무거운 粒子가 가라앉게 한다.

2) 500  $\mu\text{m}$ , 250  $\mu\text{m}$ , 100  $\mu\text{m}$ , 60  $\mu\text{m}$ , 38  $\mu\text{m}$ 의 체를 위로부터 차례로 쌓은 후 1)의 상등액을 따른다. 이때 각 체에서 액체가 넘치지 않도록 주의하여야 한다.

3) 1), 2) 과정을 거친 土壤에 물을 다시 넣고 1), 2) 과정을 10회 정도 반복한다.

4) 각 체에서는 작은 粒子들이 깨끗이 빠지도록 세차게 灌水한다.

5) 각 체에서 걸러진 殘在物을 Petri dish에 조금씩 옮겨서 10~50 배의 解剖顯微鏡 下에서 孢子를 採集한다.

이렇게 하여 採集한 孢子를 殺菌한 土壤에서 寄主植物에 接種하여 培養하게 된다.

外生菌根의 分離: 外生菌根菌은 一部菌(*Russula*,

*Gomphidius* 등)을 除外하고는 人工培地에서 純粹培養이 가능하다. 外生菌根菌은 일반적으로 子實體의 組織에서 分離하지만 表面殺菌한 菌根, 菌核, rhizomorphs, 孢子 等에서도 分離가 가능하다(Molina와 Palmer, 1982). 子實體에서 分離하는 것은 우선 菌種을 確實히 알 수 있고 方法도 간단하다. 어린 子實體일 수록 좋다. 外生菌根이나 菌核, rhizomorphs에서 菌根菌을 分離하기 위해서는 적절한 表面殺菌이 선행되어야 한다.

外生菌根 表面에는 菌根菌의 菌絲 이외에 많은 다른 微生物이 함께 존재하므로 殺菌劑로 이들을 죽이지만 菌根內에 있는 菌根菌은 죽이지 말아야 한다. 表面殺菌은 100 ppm 昇永水에서 3~4分, 또는 30% 過酸化水素水에서 5~20秒 동안 두면 된다. 그러나 이 過程은 菌根狀態에 따라 달라지므로 성공 확률이 낮다(20% 미만). 이 方法에 대해서는 Zak (1973)의 方法을 參考할 수 있다. 菌核은 검정 菌根菌(*Cenococcum graniforme*)을 分離하기 위해서 사용되는데, Trappe (1969)는 이 때 30% 過酸化水素水로 10~20分 동안 表面殺菌處理하였다. 表面殺菌過程을 거친 試料를 無菌狀態의 적당한 培地에 옮겨서 20~26°C에 두면 2~4週 후에 菌絲가 자라나오는 것을 볼 수 있다.

이렇게 해서 얻은 菌絲는 菌株가 되는데, 接種을 위해 사용된다. 菌株는 長期間 계속 보관하여야 하므로 일단 적정 크기의 colony를 形成하면 3°C에서 보관한다. 保管用 菌株를 위해 사용되는 유리시험관은 지름 13mm, 길이 100mm의 크기에 두껍이 있는 것으로 試驗管 안에는 3ml의 培地를 넣은 것으로 한다. 그러나 이런 狀態에서는 菌絲가 계속 자라서 3~4個月마다 培地를 옮겨 주어야 하므로, 이런 過程을 長期間에 걸쳐 수 십회 하게 되면 菌根菌이 菌根形成能力을 喪失하게 되는 수가 있다. 그래서 Mark와 Daniel (1976)은 菌絲가 자란 培地를 8mm 크기로 떼어서, 殺菌한 증류수에 넣고 5°C의 暗所에 두면 菌에 대해서는 3年 동안 移植하지 않고도 保管이 가능하다고 하였다.

#### 나. 菌根菌 培養

**VA 内生菌根菌** ; VA 菌根菌은 純粹培養이 아직은 불가능하므로 寄主植物에 接種하여 培養한다. 林地 土壤이나 盆培養土壤에서 wet sieving and decanting 方法으로 採集한 포자를 無菌으로 發芽시킨 寄主植物(수수)뿌리에 붙여서 殺菌된 土壤으로 移植하면 VA

菌根菌의 孢子가 發芽해서 寄主植物 뿌리에 侵入하여 菌根을 形成하게 된다. 寄主植物의 種子를 播種할 때 接種하려면, 種子 2~3cm 아래에 孢자를 層으로 깔면 된다(Ferguson와 Woodhead, 1982).

接種原 生産을 위하여 培養할 때 고려될 사항은 다음과 같다(Ferguson와 Woodhead, 1982).

1) 盆 : 寄主植物이 클 수록 뿌리發育이 왕성하므로 盆의 크기는 취급이 용이한 범위 내에서 클 수록 좋으며, 通氣性和 排水性이 좋으면 孢子形成이 잘된다. 土盆, 플라스틱盆, styrofoam 盆 等 모두 사용하다. 土盆이나 styrofoam 盆을 사용할 때는 붙어 있는 흙이나 有機物을 긁어내고 殺菌해야 한다.

2) 土壤水分 : 植物뿌리 生長에 가장 좋은 조건이 菌根菌의 孢子形成에도 가장 좋은 조건이 되므로, 물은 매일 적당량을 주는 것이 좋다. 土壤이 濕하면 菌根에 寄生하는 菌이나 病原菌이 많아지므로 接種原으로서 부적당하게 된다. 雜菌을 排除할 수 있는 가장 좋은 方法은 耐乾性이 강한 寄主植物을 選拔하여 土壤水分이 적은 狀態에서 기르는 것이다.

3) 土壤溫度 : 菌根形成과 孢子形成을 最大로 하기 위해서는 大氣溫도와 土壤溫度를 조정하여 選拔된 菌根菌과 寄主植物의 원래 環境에 最大로 일치시키는 것이다.

4) 剪枝 : 炭素同化作用을 하는 부분을 부적절한 시기에 제거하면 孢子形成을 萎縮시킬 수 있다. 接種 3~4個月 후에 약간 剪枝하며 그 이후는 必要에 따라서 하면 된다.

5) 빛 : 光度가 높을 수록, 日照時間이 길 수록 菌根形成과 孢子形成이 잘된다. 溫室 內部는 外部보다 光度가 낮으므로 寄主植物로 이용되는 수수같은 C<sub>4</sub>植物은 光飽和點에 거의 도달되지 않는다. 그러므로 接種原 生産을 위해서는 光度를 높일 수록 좋다.

6) 溫室環境 : 溫室內部는 깨끗해야 된다. 昆蟲, 病原菌, 線虫, 雜草, 쥐 等이 없어야 한다. 특히 chytrid 菌은 VA 菌根菌에 寄生하여 菌根菌의 活力을 감소시킨다(Daniels와 Menge, 1980). 그리고 接種, 播種, 培養 等に 사용되는 도구는 消毒되어야 한다. 물을 줄 때는 盆內의 흙이 튀어서 다른 盆으로 옮겨가지 않도록 해야한다. 오래된 培養盆에서는 病原性이 없는 昆蟲, 死物寄生菌이 생길 수 있지만 接種原 培養에 影響을 주지는 않는다.

7) 施肥 : 盆內 土壤은 磷, 아연, 망간, 구리, 有機物의 濃도가 낮은 것이 좋으며 모래를 사용하여

培養할 경우에, 施肥할 때는 특히 磷의 含量을 낮게 한다.

이렇게 하여 길러진 盆에서 地上部를 깨끗이 잘라 버린 후, 흙과 뿌리를 잘게 부수어서 接種原으로 사용한다. 이 때 土壤內의 病原菌 感染, 菌根菌의 孢子數, 孢子 成熟度, 菌根形成率, 純粹性 등을 觀察한다. 接種原을 長期間 保管하기 위해서는 氣乾으로 自由水가 없게 한 후 플라스틱 容器에 넣고 밀폐하여 5°C에 두게 된다. VA 內生菌根菌中에서 孢子體(sporocarp)를 土壤表面에 形成하는 *Glomus epigaeus*는 盆內 土壤을 쏘지 않고 孢子體만 採集하여 保管하는 수가 있다.

**外生菌根菌** : 接種原으로서는 菌絲培養體가 가장 效率的이다(Marx, 1981). 純粹培養이 가능한 種이 많이 있지만, 대부분이 生長이 느리거나 몇 개월 후에는 더 이상 자라지 못하고 죽는다. 이들 菌은 대부분 특수한 物質 즉 thiamine, biotine, 포도당같은 單糖을 必要로 하고 生長阻害物質에는 매우 민감하다. 接種原으로 적당한 菌根菌은 寄主範圍가 넓고, 빨리 자라고, 生理的, 化學的, 生物學的인 環境變化에도 安定性이 있고, 寄主植物이 植栽될 環境에 적용할 수 있는 동시에 菌根形成力이 왕성해야 된다. 選拔된 菌根菌을 처음에는 子實體 組織이나 菌根에서 分離하여 MMN한천培地(Marx, 1969a, Marx, 와 Bryan, 1975), PD한천培地(Lacy와 Bridgmon, 1962), Hagem한천培地(Modess, 1941), MMN溶液(Zak, 1976) 등으로 20~25°C로 하여 2~3週間 培養한다. 현재로서는 MMN溶液이 菌根菌 培養時에 많이 사용되고 있다. MMN한천培地의 成分은 表3과 같다. 溫室이나 苗圃場에서 接種하게 될 最終接種原을 大量으로 培養하기 위해서는 蛭石(vermiculite)과 泥炭이끼(peat moss)를 약 28:1의 부피 比率로 섞은 것에, MMN溶液을 전체의 1/2 부피量으로 吸收시킨 것을 사용한다(Marx와 Bryan, 1975). 이것을 적절한 容器(Ringer's solution bottle, 1ℓ)에 넣어 121°C, 15 lbs에서 30분 정도 殺菌한 후(pH4.5~5.5) 처음에 培養한 接種原으로 接種하여 20~25°C에서 3~4個月間 培養한다. 菌絲가 容器를 채우면 容器에서 꺼내어 천에 받치고, 곰팡이가 이용하지 못하여 남아있는 養料를 흐르는 수도물로써 溶脫시키고, 여분의 물은 손으로 짰다 버린다. 이상대로써 48시간 內에 接種에 사용한다. 그러나 촉촉하면 다른 菌들이 繁殖하기 쉽고, 무겁고, 손에 묻어서 취급하기가 불편하므로 20~26°C에서 水分이

20~65%, 무게가 320~390g/ℓ 되게 乾燥시키면 運搬, 貯藏, 接種하는데 편리하게 된다. 外生菌根의 接種原 培養에 대해서는 Marx(1981), Marx와 Kenney(1982)가 상세히 설명하고 있다.

**다. 菌根菌 接種**

**VA 菌根菌** : 接種原으로는, 뿌리 孢子 菌絲가 섞인 混合接種原, 孢子, 感染된 뿌리 등이 있는데 混合接種原이 가장 效果的이다.

1) 孢子接種原 : 소량의 孢子만 가지고서 接種하게 되면 다른 菌根菌이나 病原菌 등으로부터 汚染되는 것을 막을 수 있다. wet sieving and decanting 法 등으로 採集한 孢자를 작은 濾過紙 조각에 붙여서 이 조각을 寄主植物의 뿌리에 붙이면 孢子가 發芽하여 뿌리에 侵入한다. 갈매기 모양의 盆에서 아랫 부분에 孢자를 놓고 윗 부분에 播種하는 方法도 效率的이다. 그리고 傾斜된 유리판에 agar를 바르고 아래 쪽에는 孢자를 놓고 위쪽에 寄主植物의 뿌리나 種子를 놓아두면 뿌리가 뻗어내려가서 孢子에 의해 接種이 된다. 活力이 있는 孢자를 고를 때에는 1% thionin 水溶液에 약 30分間 담구어 두면 살아있는 孢子는 짙은 靑色으로 染色된다. 이 때 染色되어도 活力은 잃지 않으므로 이 孢자를 接種原으로 쓰면 된다(Daniels의 未發表 論文).

2) 뿌리接種原 : 뿌리의 菌根形成率이 높으면 잘게 썰어서 接種原으로 사용한다. 混合接種原이나 孢子接種原에 比하여 效果가 낮은 것으로 알려져 있다.

表 3. MMN(modified Melin-Norkrans' medium)培地의 成分(Marx, 1969a., Marx 와 Bryan, 1975)

成 分	含 量
CaCl <sub>2</sub>	50 mg
NaCl	25 mg
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	500 mg
(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	250 mg
MgSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	150 mg
FeCl <sub>3</sub> (1%)	1.2 ml
Thiamine HCl	0.1 mg
Malt extract	3 g
Glucose	10 g
Agar	15 g
蒸溜水	전체 1,000ml로 만듦

※ 121°C에서 15分間 殺菌한 후 培地의 pH는 5.5~5.7.

3) 混合接種原: 野地에서 大量으로 接種할 때는, 培養한 盆에서 寄主의 地上部를 완전히 제거하고서 뿌리와 흙덩이를 함께 잘게 부순 것을 接種原으로 사용한다. 이것은 孢子, 뿌리, 흙이 菌絲와 함께 섞여 있는 것이므로 混合接種原이다. 接種原의 孢子數, 菌根形成率 等を 調査하여 接種量을 정한다. 菌種이나, 接種方法, 寄主植物 等에 따라 適正接種量이 달라지겠지만 接種量이 많을 수록 菌根形成時期가 빨라지고, 菌根形成率이 높아지며 孢子形成量도 많아진다. 野地接種에 성공한 例를 보면, 孢子數는 5,000~30,000 개/m<sup>2</sup>, 混合接種原은 300~3,000 g/m<sup>2</sup> 또는 5~20 g/植物個體 等이며(Menge와 Timmer, 1982), Ferguson과 Woodhead(1982)는 300~500개 孢子/500g 土壤, 10,000個孢子/m<sup>2</sup> 이면 된다고 말하고 있다.

混合接種原에 고운 진흙을 섞어 알갱이로 만들거나, acryl-amide 等の 여러 가지 化學物質을 섞어 gel로 만든 후 적절한 크기로 부수어 사용할 수도 있으며, 이런 處理를 하여 적당히 乾燥시키면 接種原의 活力이 수개월 동안 유지될 수 있다(Menge와 Timmer, 1982).

우수한 品種의 菌根菌은 다른 菌이 없는 消毒한 土壤에서는 물론 消毒하지 않은 土壤에서도 寄主植物의 生長을 促進시킬 수 있다. 接種時에는 接種原을 種子의 2.5~5cm 아래에 얇게 層으로 까는 것이 效果의이다. 그리고 接種原이 풍부하고 규모가 작을 때에는 接種原을 전체 土壤과 15cm 정도의 깊이로 섞는 것도 좋은 方法이다. 接種原을 種子에 입혀서 播種하는 것은 大量接種時 편리하기는 하지만, 뿌리가 接種原이 있는 곳을 短期間에 通過해 버리므로 菌根感染率이 낮아진다.

外生菌根菌: 外生菌根菌의 接種時期는 種子播種前, 播種時, 播種後의 세 가지가 있다. 接種方法은 주로 接種原을 土壤 20cm 깊이로 섞는 法과 種子 아래에 層으로 까는 方法이 사용된다. 接種原으로는 孢子體, 菌絲培養體, 菌根이 있는 土壤의 세 가지를 들 수 있다. 그러나 土壤으로 接種할 때에는 害로운 昆蟲, 病原菌, 雜草도 함께 들어갈 수 있으므로 위험성이 높다.

1) 菌絲體 接種原: 接種效果가 가장 빠르게 나타나는 것으로 接種原을 土壤 15~20cm 깊이로 섞어 넣으면 된다. 種子 아래에 層으로 깔면 接種原이 절약될 수 있다. 모래받버섯 菌絲培養體(蛭石, 泥炭이끼 포함하여)의 接種量은 1.08ℓ/m<sup>2</sup> 이면 된다(Marx,

1981). 美國에서는 모래받버섯 菌絲體 接種原이 Mycorrhiz 라는 商品名으로 Illinois 주 North Chicago 의 Abbott Laboratories에서 生産되고 있다(Marx等 1982).

2) 孢子體 接種原: 孢子體 接種原은 확보하는데 비용이 적게 들고 가벼우며 보존가능기간이 길므로, 孢자를 많이 生産하는 알버섯이나 모래받버섯의 경우는 實用化될 수 있다. 모래받버섯 孢子 1mg은 약  $1 \times 10^6$  個이며, 接種量은 1~2mg/本, 50mg/800 cc 土壤(Mark, 1976), 324mg/m<sup>2</sup> (Marx 等, 1978) 등으로 알려져 있다. 그러나 이 量은 孢子의 活力이나 土壤狀態, 그리고 寄主植物에 따라 달라질 수 있다. 接種時에는 물에 죽인 蛭石, 고령토, 모래 等に 孢자를 섞어서 土壤에 넣는다. 또는 播種한 후에 孢자를 복토재료와 섞어서 뿌린 후 澆水하여 孢子가 땅속으로 씻겨 내려가게 하는 것도 좋은 接種方法이다. 菌根形成時까지는 약 3個月이 걸린다.

自然狀態에서는 한 植物이 여러 가지 다른 菌根菌과 동시에 共生하고 있는 것이 보통이다. 그러므로 人工接種時에도 두 가지 이상의 菌으로 동시에 接種하면 生態學的으로 좀더 自然에 가까운 生育環境을 마련해 주는 것이 될 것이며 造林地의 環境에도 쉽게 적응할 수 있을 것이다.

#### 라. 菌根菌 接種效果

菌根의 役割이 여러가지 있으므로 菌根菌의 接種效果도 여러 측면에서 論할 수 있겠으나, 가장 현저하게 나타나며 또 가장 중요한 것이 生長促進效果이다. 이것은 바로 農業生産性에 직결되는 것이며, 最近 菌根에 관한 연구가 폭발적으로 증가하게 된 주요한 이유가 된다. 土壤病原菌, 害虫, 雜草 等を 防除하기 위하여 土壤을 철저히 消毒한 경우에는 植物의 初期生長이 매우 불량한 경우가 많다. 이런 현상은 施肥水準을 높이거나 菌根菌을 人工的으로 接種하면 없어지게 된다.

VA 菌根菌 接種效果: 지난 수년 동안에 VA 菌根菌의 人工接種으로 인하여 農作物의 生長이 현저하게 促進된 例가 많이 발표되었다. 즉 밀(Azcon과 Ocampo, 1981), 보리(Owusu-Bennoch와 Mosse, 1979; Clarke와 Mosse, 1981), 옥수수(Mosse, 1977; Islam과 Ayanaba, 1981), 등부(Bagyaraj와 Manjunath, 1980), 클로바(Smith와 Smith, 1981), 양파(Manjunath와 Bagyaraj, 1981), 목화(Pugh等, 1981; Bagyaraj와 Manjunath, 1980) 등에서 VA

菌根菌으로 接種된 植物은 非接種植物보다 生長이 우수하였다. 현재까지도 菌根에 관한 實驗은 土壤消毒 後에 接種을 시도하는 것이기 때문에 이 技術을 실제로 대규모의 營農에 應用하기는 힘들다. 그러나 土壤消毒을 하지 않아도 菌을 잘 選擇하면 接種效果가 있다(Mosse, 1977; Bagyaraj와 Manjunath, 1980)는 것은 매우 鼓舞的인 일이라고 생각된다. 菌根菌의 接種效果는 일반 果樹, 園藝作物에서도 많이 발표되었는데, *Viburnum* (Crews 등, 1978), 사과나무(Plenchette 등, 1981), 굴나무(Nemec 등, 1981; Nemec과 Guy, 1982; Kleinschmidt와 Gerdemann, 1972) 등에서도 生長促進效果가 있었으며 插木發根이 促進된다는 結果도 있다(Linderman과 Call, 1977).

林業苗圃에서도 接種效果는 뚜렷하다. 薰蒸된 苗圃에서 生長이 불량한 sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) 苗木에 VA 菌根菌을 接種하면 生長이 促進되므로 規格苗 生産을 위해서는 菌根形成이 必須的이다(Kormanik 등, 1977b). 菌根菌을 接種하지 않고 施肥水準만 높이면 菌根菌接種만큼의 效果를 못 얻을 때도 있지만, 菌根菌接種과 동시에 적절히 施肥하면 生長을 더 促進시킬 수 있다. 이러한 結果는 버즘나무 播種묘에서도 나타났는데, *Glomus fasciculatus* VA 菌根菌을 接種한지 12週 後에, 菌根菌接種묘는 非接種묘보다 乾重量이 200% 더 增加하였다. Hoagland 溶液 No.2의 1배, 2배, 4배 水準으로 施肥한 결과 4배 水準에서는 菌根形成率이 낮고 生長도 2배 水準보다 못하였다(Pope, 1980). 백합나무에서도 菌接種으로 인하여 苗木生長이 增加함을 보였다(Clark, 1963; Gerdemann, 1965). 벚나무, 단풍나무, 물푸레나무, 버즘나무, 흑호도나무, sweetgum 등에 *Glomus*屬의 여러 種을 接種하였을 때에도 菌種과 樹種에 따라 차이는 있지만 2~80배의 生長促進效果를 나타내었다(Kormanik 등, 1980). 炭礫瘠石地나 모래땅 등의 척박지에서도 菌接種苗木이 非接種苗木에 비하여 生長이 월등하다.

**外生菌根菌 接種效果:** 苗圃에서 接種原으로 사용되는 菌種으로는 모래발버섯균(*Pisolithus tinctorius* Pt)이 많이 연구되었다. 이 菌은 土壤溫度가 높거나, pH가 낮고, 養分이 부족한 척박지에서도 잘 자라고, 寄主植物 範圍가 넓으며, 子實體의 孢子 生産量이 많고, 人工적으로 大量增殖培養이 가능하기 때문이다. 이 菌의 接種效果는 苗圃場에서 樹種이나 環境에 따라 달라지지만 테에다소나무에서는 規格

苗 生産을 75~155%, 生體重량을 24~125% 增加시켰다(Marx 등, 1978). 우리나라에서 美國産 모래발버섯균을 接種한 결과, 토양소독이나 接種을 하지 않은 對照區에 비하여 乾重量이 소나무에서는 143%, 리기테다소나무에서는 128% 증가되었으며, T/R率은 소나무에서 1.7, 리기테다소나무에서 2.5로써 均衡的인 生長을 보였다(具 등, 1982). 모래발버섯균의 이러한 接種效果는 酸性土壤인 炭礫瘠石地에 植栽하였을 때에도 나타났는데 사마귀버섯균(*Thelephora terrestris*)으로 接種된 苗木에 비하여 活着率이 6~12%, 根元徑生長이 59~61% 增加하였고, 겨울에는 冬害를 적게 받으며 다음해 봄에는 旺盛한 生長을 일찍 시작하였다(Marx와 Artman, 1979).

이러한 菌根菌의 接種效果는 炭礫瘠石地, 要砂防地같은 環境이 나쁜 척박지에서 더욱 크게 나타나며, 立地가 매우 良好한 곳에서는 接種效果가 낮아진다. 그리고 苗圃에서, 接種된 菌으로 菌根形成이 잘 되려면 土壤殺菌이 잘 되어서 競爭的인 다른 土壤微生物이 적을 수록 좋다. 그리고 苗木의 細根 口에 50% 이상이 Pt 菌根을 形成하여야만 造林地에 植栽하였을 때 活着과 生長이 促進될 수 있으므로, 우리가 원하는 菌으로 될수록 많은 菌根이 形成된 苗木으로 造林하는 것이 重要하다.

## 9. 結論 및 앞으로의 展望

지난 半世紀 동안의 활발한 研究에 의하여, 菌根은 植物系의 거의 모든 維管束 植物에 存在한다는 것과, 菌根菌은 土壤 內에 가장 흔하게 存在하는 微生物의 하나라는 것이 판명되었다. 특히 菌根은 植物의 生長을 促進시킬 뿐만 아니라, 肥沃度가 낮은 土壤에서도 植物이 자랄 수 있게 해 주고, 다른 病原菌에 대한 抵抗性을 높여줄 뿐만 아니라 旱魃과 급격한 土壤溫度變化에 대하여서도 植物體를 保護한다는 것이 알려진 후부터 폭발적인 관심을 모으고 있다.

外生菌根의 경우에는 菌根菌의 人工培養으로 대규모 生産이 실시되고 있는 것이 있다. 美國에서 개발된 모래발버섯균(*Pisolithus tinctorius*, Pt)은 肥沃度가 낮고 모래가 많은 瘠薄地에 適應한 菌根菌으로서 寄主植物의 生長促進效果가 우수하고 寄主의 範圍가 넓어서 소나무類 뿐만 아니라, 참나무類, 포플러類에도 共生할 수 있으며, 菌의 대규모 培養이 비교적 용이하여 研究의 對象이 되고 있다.

美國 Georgia 주의 菌根開發研究所에서는 이 모래밭 버섯균을 苗圃場에 大量으로, 機械로써 接種하기 위하여 播種과 동시에 菌을 土壤에 接種할 수 있도록 特特性을 改造하였다. 그리고 Chicago 의 Abbott Laboratory 가 商業적으로 모래밭 버섯균을 生産하고 있으므로, 美國 내에서 이 菌根菌의 實用化는 이미 이루어진 셈이며 앞으로 木本植物 특히 針葉樹類와 참나무類 養苗에 기여하는 바카 크리라고 展望된다. 또한 이런 菌根菌接種은 活着率이 높으므로 瘠薄地 造林에 크게 공헌할 것이다.

VA菌根의 경우에는 菌을 試驗管에서 單獨으로 純粹培養할 수 없기 때문에, 그 基本生理를 理解하는데 어려움이 있다. 그러나 VA內生菌根은 主要 農作物의 대부분이 이를 形成하므로, 이 菌에 대한 研究의 應用價値는 매우 클 것이다. 현재의 技術로서는, 直播하는 作物의 경우 土壤消毒을 한 후에 菌根菌을 接種해야만 效果가 확실히 나타난다고 알려져 있지만, 最近에 와서는 土壤消毒을 하지 않고도 接種效果를 얻었다는 論文이 나오고 있으며, 接種技術이 날로 향상되고 있어서 短時日 內에 實用化가 가능하리라고 믿어진다. 일단 苗圃에서 播種하거나 接木하여 후에 밭에 移植하는 作物, 溫室 等 제한된 土壤面積에서 栽培하는 作物, 혹은 週期的으로 土壤消毒을 해야하는 作物의 경우에는 현재의 技術(土壤消毒을 前提로 하는 接種技術)을 그대로 적용하여 苗圃나 溫室을 消毒한 후 菌으로 接種하면 큰 效果를 얻을 수 있다.

菌根研究의 또 다른 重要한 展望은 菌根의 窒素固定에의 應用이다. 窒素固定植物은 外生 혹은 內生 菌根을 갖고 있으며, 菌根菌없이 窒素固定菌 單獨으로 寄主와 共生할 때는 窒素固定量이 적고, 寄主의 生長도 좋지 않음이 알려졌다. 窒素固定菌과 菌根菌間에 直接的인 相互作用이 있는 것은 아니지만, 寄主를 中間에 놓고 三者 間의 共生關係에 의하여 寄主의 生長이 促進되는 것이며, 두 菌에 의한 相乘效果(synergistic effect)가 있음이 알려져 있다. 앞으로 이 三者 共生關係가 더 깊이 研究된다면 窒素와 磷酸을 最大限 節約할 수 있는 營農方法이 開發되리라 생각하며, 지금까지 耕作 혹은 造林이 불가능하다고 생각되고 있는 土壤(marginal soil)에서도 營農이 가능하게 될 것이며, 化學肥料의 節約, 나아가서 에너지 節約에 이바지 하게 될 것이다. 또한 菌根菌은 土壤病原菌에 대한 植物體의 耐性을 增加시켜 줌으로써 殺菌劑를 적게 쓰는 營農으로 이끌어

갈 것이다. 그리고 遺傳工學에 의하여 窒素固定遺傳因자를 일반 農作物에 移植하려는 시도에서는, 菌根菌을 中間에 놓고, 窒素固定遺傳因자를 菌根菌에 일단 移植한 다음에 作物에 共生시키는 方法을 쓰든가, 혹은 Giles 와 Whitehead (1976)가 보여준 것처럼 窒素固定菌과 菌根菌 間에 共生關係를 먼저 유도한 다음 이들을 寄主에 接種시키는 方法을 쓸 수 있으리라고 생각한다.

끝으로, 農耕地나 山林土壤 等 어디에나 存在하는 이런 有益한 微生物인 菌根菌을 最大限으로 利用하고 保護하기 위해서, 이들 菌의 生態的인 特性 및 生態系 內에서의 役割을 理解할 必要가 있다. 즉 菌根菌의 分布, 季節的인 變化, 다른 土壤微生物과의 關係, 그리고 農作物의 連作과 休耕이나 林木의 伐採 및 山火 等이 菌根菌에 미치는 影響 等에 대해서 더 많은 研究가 이루어져야 하겠다. 특히 國內에서는 위에 열거한 重要한 分野 뿐만 아니라 VA內生菌根의 同定 및 分類가 전혀 이루어지지 않고 있는 상태인데, 農業이나 林業에 菌根研究를 應用하기 위해서는 먼저 菌根菌의 分類가 先行되어야 하겠으며, 國內의 未開拓 學問인 菌根研究에 菌學者, 農學者, 菌藝學者, 林學者 等の 積極적인 參與가 있기를 기대한다.

### 引用 文 獻

- 具昌德, 1982. 蔗蒸된 苗圃場에 있어서 모래밭 버섯과 사마귀 버섯 菌根菌의 人工接種에 의한 소나무類 苗木의 生長. 서울大學校 大學院, 碩士學位 論文. 35p.
- 具昌德, 李景俊, 任慶彬, 1982. 菌根菌의 人工接種에 의한 소나무類의 生長促進. 韓國林學會誌 55: 22-29.
- 農事院, 1960. 土壤菌類 接種試驗. 農事試驗研究事業 年報. 4293年度: 106-107.
- 朴勝杰, 1962. 豆科 樹木의 根瘤菌에 對한 試驗. 農事試驗研究報告 5: 144-152.
- 李景俊, 具昌德, 1983. 韓國木本植物의 外生 및 內生菌根에 關한 分類學的 分布調查. 韓國林學會誌 59: 37-45.
- 李景俊, 具昌德, 金養燮, 1982a. 리기다-리기테다 소나무林內에 共生하는 外生菌根菌의 同定. 韓國菌學會誌 10: 21-25.
- 李景俊, 具昌德, 金養燮, 1982b. 水原附近 리기다

- 소나무 林分에서 採取한 네가지 未記錄 擔子菌類  
韓國菌學會誌 10:125-129.
- 李景俊, 具昌德, 沈相榮. 1981a. 韓國木本植物의 外  
生菌根에 關한 調査. 韓國林學會誌 52:50-57.
- 李景俊, 具昌德, 李錫求. 1981b. 뿌리 病原菌에 對抗  
하는 菌根의 防禦役割에 關한 考察. 林木育種研  
究報告 17:104-116
- 李景俊, 具昌德, 玄信圭. 1981c. 소나무類 外生菌根  
의 形態學의 特性과 土壤의 肥沃度에 關聯된 菌  
根의 發生頻度. 大韓民國 學術院 論文集 第20集.  
229-246.
- 鄭印九, 金甲成. 1964. 日本 앞갈나무 外 4樹種어대  
한 3要素 適量試驗. 農事試驗研究報告 7(2):45  
-51.
- 鄭印九, 金甲成. 1966. 물오리나무 磷酸施肥效果에대  
한 調査研究. 林業試驗場研究報告 11:33-39.
- Asimi, S., V. Gianinazzi-Pearson, and S. Gianinazzi.  
1978. Influence of increasing soil phosphorus  
levels on interactions between vesicular-arbuscu-  
lar mycorrhizae and *Rhizobium* in soybeans.  
Can. J. Bot. 58:2200-2205.
- Atilano, R.A., J.R. Rich, H. Ferris, and J.A. Menge.  
1976. Effect of *Meloidogyne arenaria* on en-  
domycorrhizal grape (*Vitis vinifera*) rootings  
(Abstr.) J. Nematol. 8:278.
- Azcon, R., and J.A. Ocampo. 1981. Factors affect-  
ing the vesicular-arbuscular infection and my-  
corrhizal dependency of thirteen wheat cul-  
tivars. New Phytol. 87:677-685.
- Bagyaraj, D.J., and A. Manjunath. 1980. Responses  
of crop plants to VA mycorrhizal inoculation  
in an unsterile Indian soil. New Phytol. 85:  
33-36.
- Bagyaraj, D.J., A. Manjunath, and R.B. Patil. 1979.  
Interaction between a vesicular-arbuscular my-  
corrhiza and *Rhizobium* and their effects on  
soybean in the field. New Phytol. 82:141-145.
- Bagyaraj, D.J., and J.A. Menge. 1978. Interaction  
between a VA mycorrhiza and *Azotobacter*  
and their effects on rhizosphere microflora and  
plant growth. New Phytol. 80:567-573.
- Baltruschat, H., and F. Schonbeck. 1975. The  
influence of endotrophic mycorrhiza on the  
infestation of tobacco by *Thielaviopsis basicola*.  
Phytopath. Z. 84:172-188.
- Becker, W.N. 1976. Quantification of onion vesicu-  
lar-arbuscular mycorrhizae and their resistance  
to *Pyrenochaeta terrestris*. Ph. D. Diss. Univ.  
of Illinois, Urbana, IL.
- Bergersen, F.J. 1980. Leghaemoglobin, oxygen sup-  
ply and nitrogen fixation: studies with soybean  
nodules. Pages 139-160 in W.D.P. Stewart and  
J.R. Gallon (ed.). Nitrogen Fixation. Acade-  
mic Press. N.Y. 451.
- Black, R. 1980. The role of mycorrhizal symbiosis  
in the nutrition of tropical plants. Pages 191-  
202 in P. Mikola (ed.). Tropical Mycorrhiza  
Research. Oxford. 270p.
- Bowen, G.D. 1973. Mineral nutrition in ectomy-  
corrhizae. Pages 151-205 in G.C. Marks, and  
T.T. Kozlowski (ed.). Ectomycorrhizae. Aca-  
demic Press, New York. 444p.
- Bowen, G.D., and S.E. Smith. 1981. The effects of  
mycorrhizas on nitrogen uptake by plants.  
Pages 237-247 in F.E. Clark and T. Rosswall  
(ed.). Terrestrial Nitrogen Cycles. Ecol. Bull.  
(Stockholm) 33.
- Brown, M.F., and E.J. King. 1982. Morphology and  
histology of vesicular-arbuscular mycorrhizae.  
Pages 15-21 in N.C. Schenck (ed.). Methods  
and Principles of Mycorrhizal Research. Amer.  
Phytopathol. Soc. 244p.
- Callow, J.A., L.C.M. Capaccio, G. Parish, and P.B.  
Tinker. 1978. Detection and estimation of  
polyphosphate in vesicular-arbuscular mycor-  
rhizas. New Phytol. 80:125-134.
- Carling, D.E., and M.F. Brown. 1982. Anatomy and  
physiology of vesicular-arbuscular and non-  
mycorrhizal roots. Phytopathology 72:1108-  
1114.
- Carling, D.E., W.G. Riehle, M.F. Brown, and D.R.  
Johnson. 1978. Effects of vesicular-arbuscular  
mycorrhizal fungus on nitrate reductase and  
nitrogenase activities in nodulating and non-  
nodulating soybeans. Phytopathology 68:1590-  
1596.
- Clark, F.B. 1963. Endotrophic mycorrhizae influ-  
ence yellow poplar seedling growth. Science



- 140:1220.
- Clarke, C., and B. Mosse. 1981. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XII. Field inoculation responses of barley at two soil P levels. *New Phytol.* 87:695-703.
- Cox, G., and P.B. Tinker. 1976. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. I. The arbuscule and phosphorus transfer: A quantitative ultrastructural study. *New Phytol.* 77:371-378.
- Cress, W.A., G.O. Throneberry, and D.L. Lindsey. 1979. Kinetics of phosphorus absorption by mycorrhizal and nonmycorrhizal tomato roots. *Plant Physiol.* 64:484-487.
- Crews, C.E., C.R. Johnson, and J.N. Joiner. 1978. Benefits of mycorrhizae on growth and development of three woody ornamentals. *Hort Science* 13:429-430.
- Daft, M.J., and A.A. El-Giahmi. 1974. Effect of *Endogone* mycorrhiza on plant growth: 7. Influence of infection on the growth and nodulation of French bean (*Phaseolus vulgaris*). *New Phytol.* 73: 1139-1147.
- Daft, M.J., and A.A. El-Giahmi. 1976. Studies on nodulated and mycorrhizal peanuts. *Ann. Appl. Biol.* 83:273-276.
- Daft, M.J., and B.O. Okusanya. 1973. Effect of *Endogone* mycorrhiza on plant growth. V. Influence of infection on the multiplication of viruses in tomato, petunia and strawberry. *New Phytol.* 72: 975-983.
- Daniel, T.W., J.A. Helms, and F.S. Baker. 1979. Principles of Siveiculture (2nd ed.), Pages 215-221. McGraw-Hill Book Company. New York.
- Daniels, B.A., and J.A. Menge. 1980. Hyperparasitization of visicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathology* 70:584-588.
- Daniels, B.A., and H.D. Skipper. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. Pages 29-35 in N.C. Schenck (ed.). *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. The Amer. Phytopathol. Soc. 244p.
- Davis, R.M., and J.A. Menge. 1980. Influence of *Glomus fasciculatus* and soil phosphorus on *Phytophthora* root rot of citrus. *Phytopathology* 70:447-452.
- Davis, R.M., J.A. Menge, and D. Erwin. 1979. Influence of *Glomus fasciculatus* and soil phosphorus on *Verticillium* wilt of cotton. *Phytopathology* 69:453-456.
- Davis, R.M., J.A. Menge, and G.A. Zentmyer. 1978. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on *Phytophthora* root rot of three crop plants. *Phytopathology* 68:1614-1617.
- Dehne, H.W. 1982. Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens. *Phytopathology* 72: 1115-1119.
- Dehne, H.W., and F. Schönbeck. 1979a. The influence of endotrophic mycorrhiza on plant diseases: III. Chitinase-activity and ornithine-cycle. *Z. Pflanzenkr. Pflanzenschutz* 85:666-678.
- Dehne, H.W., and F. Schönbeck. 1979b. The influence of endotrophic mycorrhiza on plant disease. II. Phenol metabolism and lignification. *Phytopath. Z.* 95:210-216.
- Englander, L. 1982. Taxonomy of the fungi forming endomycorrhizae. B. Endomycorrhizae by septate fungi. Pages 11-13 in N.C. Schenck, (ed.). *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. Amer. Phytopathol. Soc. St. Paul, Minnesota. 244p.
- Ferguson, J.J., and S.H. Woodhead. 1982. Production of endomycorrhizal inoculum. A Increase and maintenance of visicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Pages 47-54 in N.C. Schenck (ed.). *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. The Amer. Phytopathol. Soc. 244p.
- Foster, R.C., and G.C. Marks. 1967. Observations on the mycorrhizas of forest trees: 2. The rhizosphere of *Pinus radiata* D. Don. *Aus. J. Biol. Sci.* 20:915-926.
- Furlan, V., and J.A. Fortin. 1975. A flotation bubbling system for collecting Endogonaceae spores from sieved soil. *Naturaliste Can.* 102:663-667.

- Gerdemann, J.W. 1965. Vesicular-arbuscular mycorrhizae formed on maize and tuliptree by *Endogone fasciculata*. *Mycologia* 57:562.
- Gerdemann, J.W. 1975. Vesicular-arbuscular mycorrhizae. Pages 575-591 in J.G. Torrey and D.T. Clarkson (ed.). *The Development and Functions of Roots*. Academic Press, London (3rd Cabot Symposium).
- Gerdemann, J.W., and T.H. Nicolson. 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 46:235-244.
- Gerdemann, J.W., and J.M. Trappe. 1974. The Endogonaceae in the Pacific Northwest. *Mycologia Memoir* (New York Botanical Garden) 5:1-76.
- Giles, K.L., and H. Whitehead. 1976. Uptake and continued metabolic activity of *Azotobacter* within fungal protoplasts. *Science* 193: 1125-1126.
- Graham, J.H., R.T. Leonard, and J.A. Menge. 1981. Membrane-mediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. *Plant Physiol.* 68:548-552.
- Harvey, A.E., M.F. Jurgensen and M.J. Larsen. 1978. Seasonal distribution of ectomycorrhizae in a mature Douglas-fir/larch forest soil in western Montana. *Forest Sci.* 24:203-208.
- Harvey, A.E., M.J. Larsen, and M.F. Jurgensen. 1976. Distribution of ectomycorrhizae in a mature Douglas-fir/larch forest soil in western Montana. *Forest Sci.* 22:393-398.
- Hussey, R.S., and R.W. Roncadori. 1978. Interaction of *Pratylenchus brachyurus* and *Gigaspora margarita* on cotton. *J. Nematol.* 10: 16-20.
- Islam, R., and A. Ayanaba 1981. Growth and yield responses of cowpea and maize to inoculation with *Glomus mosseae* in sterilized soil under field conditions. *Plant Soil* 63:505-509.
- Katznelson, H., J.W. Rouatt, and E.A. Peterson. 1962. The rhizosphere effect of mycorrhizal and nonmycorrhizal roots of yellow birch seedlings. *Can. J. Bot.* 40:379-382.
- Kelley, A.P. 1950. *Mycotrophy in plants*. Chronica Botanica Co. Waltham, Mass. 223p.
- Kellman, M.K., and N.C. Schenck. 1980. Interactions between a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and root-knot nematode on soybean. *Phytopathology* 70:293-296.
- Kessell, S.L. 1927. Soil organisms: the dependence of certain pine species on a biological soil factor. *Empire For. J.* 6:70-74.
- Kleinschmidt, G.D., and J.W. Gerdemann. 1972. Stunting of citrus seedlings in fumigated nursery soils related to the absence of endomycorrhizae. *Phytopathology* 62:1447.
- Kormanik, P.P., W.C. Bryan, and R.C. Schultz. 1977a. The role of mycorrhizae in plant growth and development. Pages 1-10 in H. Marx Vines (ed.). *Physiology of Root-Microorganisms Association*. Proc. of a Symp. of the South. Sect. Am. Soc. Plant Physiol. Atlanta.
- Kormanik, P.P., W.C. Bryan, and R.C. Schultz. 1977b. Influence of endomycorrhizae on growth of sweetgum seedlings from eight mother trees. *Forest Sci.* 23:500-505.
- Kormanik, P.P., R.C. Schultz, and W.C. Bryan. 1982. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on the growth and development of eight hardwood tree species. *Forest Sci.* 28:531-539.
- Lacy, M.L., and G.H. Bridgmon. 1962. Potato-dextrose agar prepared from dehydrated mashed potatoes. *Phytopathology* 52:173.
- Lambert, D.H., D.F. Baker, and H. Cole. 1979. The role of mycorrhizae in the interactions of phosphorus with zinc, copper and other elements. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 43:976-980.
- Lewis, D.H. 1973. Concepts in fungal nutrition and the origin of biotrophy. *Biol. Rev.* 48:261-278.
- Linderman, R.G., and C.A. Call. 1977. Enhanced rooting of woody plant cuttings by mycorrhizal fungi. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 102: 629-632.
- Lyr, H. 1963. Über die Abnahme der Mycorrhiza- und Knöllchenfrequenz mit zunehmender Bodentiefe. *Int. Mykorrhiza Symp.*, 1960, 303-313.

- Majunath, A., and D.J. Bagyaraj. 1981. Components of VA mycorrhizal inoculum and their effects on growth of onion. *New Phytol.* 87: 355-361.
- Marx, D.H. 1969a. The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi in the resistance of pine roots to pathogenic infections: I. Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogens and soil bacteria. *Phytopathology* 59:153-163.
- Marx, D.H. 1969b. The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infection: II. Production, identification, and biological activity of antibiotics produced by *Leucopaxillus cerealis* var. *picina*. *Phytopathology* 59:411-417.
- Marx, D.H. 1972. Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. *Ann. Rev. Phytopathol.* 10:429-454.
- Marx, D.H. 1976. Synthesis of ectomycorrhizae on loblolly pine seedlings with basidiospores of *Pisolithus tinctorius*. *Forest Sci.* 22:13-20.
- Marx, D.H. 1981. Ectomycorrhizal fungus inoculations: a tool for improving forestation practices. Pages 13-71 in P. Mikola (ed.). *Tropical Mycorrhiza Research*. Clarendon Press, Oxford, London. 270p.
- Marx, D.H. 1982. Mycorrhizae in interactions with other microorganisms. B. Ectomycorrhizae. Page 225-228 in N.C. Schenck (ed.). *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. The Amer. Phytopathol. Soc. St. Paul, Minnesota. 244p.
- Marx, D.H., and J.D. Artman. 1979. *Pisolithus tinctorius* ectomycorrhizae improve survival and growth of pine seedlings on acid coal spoils in Kentucky and Virginia. *Reclamation Review* 2:23-31.
- Marx, D.H., and D.J. Beattie. 1977. Mycorrhizae - promising aid to timber growers. *For. Farmer* 36:3-9.
- Marx, D.H., and W.C. Bryan. 1975. Growth and ectomycorrhizal development of loblolly pine seedlings in fumigated soil infested with the fungal symbiont *Pisolithus tinctorius*. *Forest Sci.* 21:245-254.
- Marx, D.H., and W.J. Daniel. 1976. Maintaining cultures of ectomycorrhizal and plant pathogenic fungi in sterile water cold storage. *Can. J. Microbiol.* 22:338-341.
- Marx, D.H., and C.B. Davey. 1969a. The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections: III. Resistance of aseptically formed mycorrhizae to infection by *Phytophthora cinnamomi*. *Phytopathology* 59:549-558.
- Marx, D.H., and C.B. Davey. 1969b. The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections: III. Resistance of aseptically formed mycorrhizae to infection by *Phytophthora cinnamomi*. *Phytopathology* 59:549-558.
- Marx, D.H., A.B. Hatch, and J.F. Mendicino. 1977. High soil fertility decrease sucrose content and susceptibility of loblolly pine roots to ectomycorrhizal infection by *Pisolithus tinctorius*. *Can. J. Bot.* 55:1569-1574.
- Marx, D.H., and D.S. Kenney. 1982. Production of ectomycorrhizal fungus inoculum. Pages 131-146 in N.C. Schenck (ed.). *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. The American Phytopathol. Soc. 244p.
- Marx, D.H., W.G. Morris, and J.G. Mexal. 1978. Growth and ectomycorrhizal development of loblolly pine seedlings in fumigated and non-fumigated soil infested with different fungal symbionts. *Forest Sci.* 24:193-203.
- Marx, D.H., J.L. Ruehle, D.S. Kenney, C.E. Cordell, J.W. Riffle, R.J. Molina, W.H. Pawuk, S. Navratil, R.W. Tinus, and O.C. Goodwin. 1982. Commercial vegetative inoculum of *Pisolithus tinctorius* and techniques for development of ectomycorrhizae on container-grown tree seedlings. *Forest Sci.* 28:373-400.
- Melin, E., and H. Nilsson. 1957. Transport of C<sup>14</sup>-labelled photosynthate to the fungal associate of pine mycorrhiza. *Sv. Bot. Tidskr.* 51:166-186.
- Menge, J.A., D. Steirle, D.J. Bagyaraj, E.L.V. Johnson, and R.T. Leonard. 1978. Phosphorus con-

- centration in plant responsible for inhibition of mycorrhizal infection. *New Phytol.* 80:575-578.
- Menge, J.A., and L.W. Timmer. 1982. Procedures for inoculation of plants with vesicular-arbuscular mycorrhizae in the laboratory, greenhouse, and field. Pages 59-68 in N.C. Schenck (ed.). *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. The Amer. Phytopathol. Soc. 244p.
- Mertz, S.M., J.J. Heithaus, and R.L. Bush. 1979. Mass production of axenic spores of the endomycorrhizal fungus *Gigaspora margarita*. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 72:167-169.
- Meyer, F.H. 1973. Distribution of ectomycorrhizae in native and man-made forests. Page 79-105 in G.C. Marks, and T.T. Kozlowski (eds.). *Ectomycorrhizae*. Academic Press. New York. 444p.
- Mikola, P. 1982. The role of mycorrhizal association in plant kingdom. Pages 19-28 in Provisional Report No. 12. Training Course on Mycorrhiza Research Techniques, International Foundation for Science, Stockholm. 501p.
- Miller, O.K. Jr. 1981. Taxonomy, morphology, and distribution of mycorrhizae. Pages 5-13 in R.F. Meyer, R.F. Bartha, and W. Busscher (eds.). *Mycorrhizal Associations and Crop Production*. Rhizosphere Research Group. New Jersey Agricultural Experiment Station. Research Report No. R0440-01-81. 37p.
- Modess, O. 1941. Zur Kenntnis der Mykorrhizabildner von Kiefer und Fichte. *Symbolae Bot. Upsalienses* 5(1):1-146.
- Molina, R., and J.G. Palmer. 1982. Isolation, maintenance, and pure culture manipulation of ectomycorrhizal fungi. Pages 115-129 in N.C. Schenck (ed.). *The Amer. Phytopathol. Soc.* 244p.
- Moser, M. 1958. Die Künstliche Mykorrhizainpfung an Forstpflanzen. I. Erfahrungen bei der Reinkulture von Mykorrhizapilzen. *Fortstwiss. Centralbl.* 77:32-40.
- Mosse, B. 1957. Growth and chemical composition of mycorrhizal and non-mycorrhizal apples. *Nature (London)* 179:922-924.
- Mosse, B. 1976. The role of mycorrhiza in legume nutrition on marginal soils. *Proc. NIFTAL Workshop. Exploiting the Legume Rhizobium Symbiosis in Tropical Agriculture*. Hawaii Coll. Tropical Agric. Misc. Pub. 145:275-292.
- Mosse, B. 1977. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. X. Responses of *Stylosanthes* and maize to inoculation in unsterile soils. *New Phytol.* 78:277-288.
- Neal, J.L. Jr., W.B. Bollen, and B. Zak. 1964. Rhizosphere microflora associated with mycorrhizae of Douglas Fir, *Can. J. Microbiol.* 10:259-265.
- Nemec, S. 1982. Aspects of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant disease research. *Phytopathol.* 72:1102.
- Nemec, S., and G. Guy. 1982. Carbohydrate status of mycorrhizal and nonmycorrhizal citrus rootstocks. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107: 177-180.
- Nemec, S., J. A. Menge, R.G. Platt, and E.L. V. Johnson. 1981. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with citrus in Florida and California and notes on their distribution and economy. *Mycologia* 73:112-127.
- Owusu-Bennoah, E., and B. Mosse. 1979. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XI. Field inoculation responses in barley, lucerne and onion. *New Phytol.* 83: 671-679.
- Pearson, V., and P.B.H. Tinker 1975. Measurement of phosphorus fluxes in the external hyphae of endomycorrhizae, Pages 277-287 in F.E. Sanders, B. Mosse, and P.B. Tinker (eds). *Endomycorrhizas*. Acad. Press, London. 626pp.
- Peyronel, B. 1923. Fructificatio de l'endophyte a arbuscules et a vesicles des mycorrhizes endotrophes. *Bull. Soc. Mycol. France* 39:1-8.
- Phillips, J.M., and D.S. Hayman. 1970. Improved procedures for clearing and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 55:158-161.

- Plenchette, C., V. Furlan, and J.A. Fortin. 1981. Growth stimulation of apple trees in unsterilized soil under field conditions with VA mycorrhiza inoculation. *Can. J. Bot.* 59:2003-2008.
- Pope, P.E. 1980. Influence of *Glomus fasciculatus* mycorrhizae on some physical and chemical characteristics of *Platanus occidentalis* seedlings. *Can. J. Bot.* 58:1601-1606.
- Pugh, L.M., R.W. Roncadori, and R.S. Hussey. 1981. Factors affecting vesicular-arbuscular mycorrhizal development and growth of cotton. *Mycologia* 73:869-879.
- Rambelli, A. 1970. Rapporti tra micorrizia e micorizosfera. *Atti Accad. Sci. Forest.* 19:393.
- Rambelli, A. 1973. The rhizosphere of mycorrhizae. Pages 299-349 in G.C. Marks and T.T. Kozlowski(eds.). *Ectomycorrhizae*.
- Read, D.J. 1974. *Pezizella erica* Sp. Nov. The perfect state of a typical mycorrhizal endophyte of Ericaceae. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 63:381-382.
- Roncadori, R.W., and R.S. Hussey. 1977. Interaction of the endomycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* and root-knot nematode on cotton. *Phytopathology* 67:1507-1511.
- Roncadori, R.W., and R.S. Hussey. 1982. Mycorrhizae in interactions with other microorganisms. *A. Endomycorrhizae*. Pages 219-224 in N.C. Schenck (ed.). *The Amer. Phytopathol. Soc. St. Paul, Minnesota.* 244p.
- Rose, S.L. 1980. Mycorrhizal associations of some actinomycete nodulated nitrogen-fixing plants. *Can J. Bot.* 58: 1449-1454.
- Ross, J.P. 1972. Influence of *Endogone* mycorrhiza on *Phytophthora* of soybean. *Phytopathology* 62:896-897.
- Ruehle, J.L., and D.H. Marx. 1979. Fiber, food, fuel, and fungal symbionts. *Science* 206:419-422.
- Safir, G. 1968. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the resistance of onion to *Pyrenochaeta terrestris*. M.S. thesis. Univ. of Illinois, Urbana.
- Safir, G.R. and C.E. Nelsen. 1981. Water and nutrient uptake by vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. Pages 25-31 in R.F. Myers, R.F. Bartha, and W. Busscher (eds). *Mycorrhizal Rhizosphere Research Group. New Jersey Agricultural Exp. St. Res. Rep. No. R04400-01-81.* 37p.
- Schenck, N.C. 1981. Relationship of mycorrhizal fungi to other microorganisms in the root and rhizosphere. Pages 19-23 in R.F. Myers, R.F. Bartha and W. Busscher (eds.) *New Jersey Agri. Exp. St. Res. Rep. No. R04400-01-81.* 37p.
- Schramm, J.R. 1966. Plant colonization studies on black waste from anthracite mining in Pennsylvania. *Trans. Am. Phil. Soc.,* 56:1-194.
- Sikora, R.A. 1978. Effect of the endotrophic mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae*, on the host-parasite relationship of *Meloidogyne incognita* in tomato. *Z.Z. Pflanzenkr. Pflanzenschutz* 85:197-202.
- Sikora, R.A., and F. Schonbeck. 1975. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhiza (*Glomus mosseae*) on the population dynamics of rootknot nematodes (*Meloidogyne incognita*) and (*Meloidogyne hapla*). Abstracts VIII Int. Cangro. *Plant Protect.* 5:158-166.
- Sinclair, W.A., D.M. Sylvia, and A.O. Larsen. 1982. Disease suppression and growth promotion in Douglas-fir seedlings by the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata*. *Forest Sci.* 28:191-201.
- Slankis, V. 1973. Hormonal relationships in mycorrhizal development. Pages 232-298 in G.C. Marks, and T.T. Kozlowski (eds.). *Ectomycorrhizae: their ecology and physiology.* Academic Press, New York. 444p.
- Smith, F.A., and S.E. Smith. 1981. Mycorrhizal infection and growth of *Trifolium subterraneum*: Comparison of natural and artificial inocula. *New Phytol.* 88:311-325.
- Sprent, J.I. 1979. *The Biology of Nitrogen-Fixing Organisms.* McGraw-Hill Book Company, London. 196p.
- Theodorou, C., and G.D. Bowen. 1969. The in-

- fluence of pH and nitrate on mycorrhizal associations of *Pinus radiata* D. Don. Aust. J. Bot. 17:59-67.
- Tisdal, J.M., and J.M. Oades. 1979. Stabilization of soil aggregates by the root systems of ryegrass. Aust. J. Soil. Res. 17:429-441.
- Trappe, J.M. 1969. Studies on *Cenococcum graniforme*. I. An efficient method for isolation from sclerotia. Can. J. Bot. 47:1389-1390.
- Trappe, J.M. 1977. Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries. Ann. Rev. Phytopathol. 15:203-222.
- Trappe, J.M. 1979. Mycorrhiza-nodule-host interrelationship in symbiotic nitrogen fixation: a quest in need of quester. Pages 276-286 in J.C. Gordon, C.T. Wheeler and D.A. Perry (eds.). Symbiotic Nitrogen Fixation in the Management of Temperate Forests. Corvallis, Oregon. 501p.
- Trappe, J.M. and N.C. Schenck. 1982. Taxonomy of the fungi forming endomycorrhizae. Pages 1-9 in N.C. Schenck (ed.) Methods and Principles of Mycorrhizal Research. The Amer. Phytoph. Soc. 244p.
- Vozzo, J.A. 1971. Field inoculations with mycorrhizal fungi. Pages 187-196 in E. Hacskeylo (ed.). Mycorrhizae. U.S.D.A. Forest Service Misc. Publ. No. 1169. 255p.
- Vozzo, J.A., and E. Hacskeylo. 1971. Inoculation of *Pinus caribaea* with ectomycorrhizal fungi in Puerto Rico. Forest Sci. 17:239-245.
- Zak, B. 1964. Role of mycorrhizae in root disease. Ann. Rev. Phytopathol. 2:377-392.
- Zak, B. 1973. Classification of ectomycorrhizae. Pages 43-78 in G.C. Marks. and T.T. Kozlowski (eds.). Ectomycorrhizae. Acad. Press, N.Y. 444p.
- Zak, B. 1976. Pure culture synthesis of Pacific madrone ectendomycorrhizae. Mycologia 68: 362-369.