

콩 根瘤菌系間 경합과 宿主 親和性的의 品種間 差異

박의호* · 폴 싱글튼**

Competition and Host-strain Interaction of Soybean *Rhizobium* Strains on Two Soybean Cultivars

Eui-Ho Park* and Paul W. Singleton**

ABSTRACT : Two soybean cultivars, 'Lee' and 'Peking', were used to evaluate the competition and interaction of rhizobium strains PRC205 (*R. fredii*, fast-grower) and USDA110 (*B. japonicum*, slow-grower). Strains were inoculated separately on the root parts of a split-root growth system. Both root sides were inoculated simultaneously with four combinations of strain treatment to evaluate the competition of strains. And to evaluate the interaction of strains one side of split-root system was inoculated a week prior to the other side. Nodule mass and dry weight of the plants were measured 3 weeks after treatments. PRC205 showed no effective nodulation and no competing ability with USDA110 on Lee cultivar, however, contrary results on Peking cultivar. Top dry weight of Lee inoculated with PRC205 was much lower than that of any other inoculation treatments, however, in Peking that with PRC205 was higher than that with USDA110. There were no differences in root dry weight among the inoculation treatments. USDA110 used as primary inoculant suppressed nodule mass of opposite side, secondary inoculant, severely in both cultivars. PRC205 showed same tendency as USDA110 in Peking, but revealed little suppression effects on USDA110 used as secondary inoculant in Lee. USDA110 used as primary inoculant in Lee and PRC205 in Peking showed much more dry weight of soybean plants than that of other treatments.

Key words : Rhizobium, Fast-growing strain, Strain competition, Nodulation.

콩 根瘤菌은 공중질소를 콩 식물체에 공급해줌으로써 질소비료의 사용량을 절감시킬 뿐만 아니라 환경보전면에서도 매우 유익한 박테리아로 알려져 있다. 콩이 재배되어 온 토양내에는 수많은 根瘤菌系(strains)가 존재하기 때문에 질소고정 능력이 보다 우수한 균계를 분리하여 이를 이용하기 위한 노력이 계속되어 왔다. Keyser 등⁹⁾은 기주범위나 여러가지 특성면에서 기존의 종과는 다

른 fast-growing 균계들을 발견하였는데, 핵산과 단백질의 특성 등을 분석하여 이들을 새로운 종으로 분류하는 것이 합당하다는 결과들이 발표되었다^{4,12)}. Bergey's manual¹⁰⁾에서는 이를 종합하여 새로운 균계를 *Rhizobium*屬으로, 기존의 콩 근류균을 *Bradyrhizobium*屬으로 분류하였으며 새로운 근류균은 야생콩(*Glycine soja* Sieb. & Zucc.)이나 동부 등에 근류를 형성하는 것으로 밝혀

* 영남대학교 농학과(Dept. of Agronomy, Yeungnam Univ., Kyongsan 712-749, Korea)

** 하와이대학교 NifTAL Project(Univ. of Hawaii, NifTAL Project, P.O.Box 0, Paia, Hawaii 96779)

(96. 9. 12 接受)

졌다^{5,6,12)}. 그러나 fast-growing 균계 중 재배콩 품종에 정상적인 근류를 착생하는 계통을 분리한 결과들도 보고된 바 있다^{1,3)}.

이들 두 종류의 균들을 혼합하여 콩 품종에 접종할 경우 그 혼합비율에 관계없이 *B. japonicum*의 경합력이 매우 큰 것으로 알려져 있는데¹¹⁾ 다만 Peking 품종에서는 비슷하거나 반대의 경향을 나타내는 경우도 보고된 바 있다.²⁾ 또한 먼저 감염된 균계는 2차로 감염된 균계를 억제하는데 그 정도는 재배 환경에 의해서 다소 달라지며⁹⁾ 근류착생을 제대로 못하는 균계일지라도 1차감염의 효과가 있어 경합에 유리한 것으로 알려져 있다⁸⁾. 그런데 이러한 균계간의 경합을 조사하기 위해서는 형성된 根瘤別로 균계를 확인해야 하는데 그 과정이 어려우며 많은 노력이 소요된다. 또한 근류착생 지점이나 시기를 균계별로 명확하게 판별하기가 매우 어려운 문제점도 안고 있다.

따라서 본 실험에서는 이러한 기존연구의 한계성을 극복하고 보다 효율적인 근류균 이용을 목적으로 뿌리분할방법(split-root system)¹³⁾을 사용하였으며, *R. fredii*와 *B. japonicum*의 숙주 친화성 및 상호경합 정도를 검토하였다.

材料 및 方法

공시된 숙주로는 미국에서 상업적으로 재배되는 Lee품종과 *R. fredii*와의 친화성이 있다고 알려진 Peking 품종을 사용하였다. 접종원은 fast-grower(*R. fredii*)인 PRC205(이하 P205) 균계와 slow-grower(*B. japonicum*)인 USDA-110(이하 U110) 균계를 사용하였다. 파종전에 종자를 상업용 Chlorox 5배 희석액에 1분간 침지시켜 표면소독을 실시하였다. 멸균시킨 vermiculite에 종자를 파종하고 배축이 3~4cm 정도 자랐을 때 발아가 고른 개체들을 선발하였다. 뿌리의

정단부를 자른 뒤 뿌리분할을 위하여 팔꿈치 모양의 elbow에 심어 다시 vermiculite에서 7일간 키웠다. 뿌리 발육이 양호하고 분할이 잘된 개체를 선발하여 그림 1과 같이 멸균된 vermiculite로 채워진 rooting system(PVC pipe)에 연결하여 재배하였으며 처리당 4반복씩 완전임의로 배치하였다.

먼저 균계간 경합을 보기 위하여 elbow를 뿌리 성장장치에 연결한 직후 양측에 근류균계들을 동시에 접종하였다. 균계의 처리내용은 표 1과 같으며 side당 균 현탁액 10ml씩을 접종하였다.

또한 접종시기 차이에 따른 균계간 상호작용을 보기 위하여 표 2와 같이 6조합으로 side 1에 1차 접종(primary) 한 뒤 1주일만에 side 2에 2차 접종(secondary)을 실시하였다.

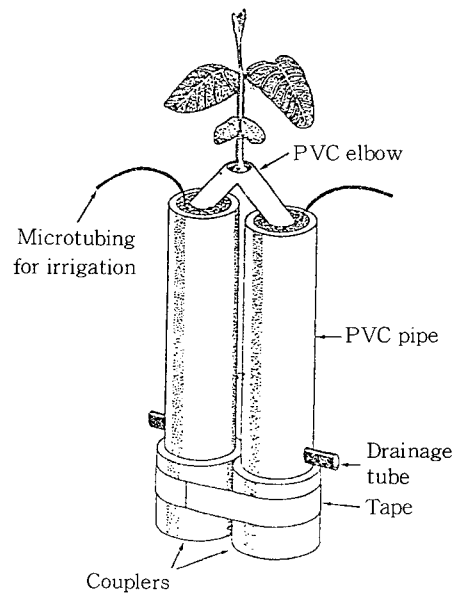


Fig. 1. Diagram of used split-root growth system(from P. W. Singleton)¹³⁾.

Table 1. Treatments of the rhizobium strains inoculated at the same time on each elbow side

Elbow \ Treatment	1	2	3	4
Side 1	PRC205	PRC205	USDA110	USDA110+PRC205
Side 2	USDA110	PRC205	USDA110	USDA110+PRC205

Table 2. Treatments of rhizobium strains inoculated on each elbow side with 7day-interval

Elbow \ Treat.	1	2	3	4	5	6
Side 1(primary)*	PRC205 ^p	USDA110 ^p	None ^p	PRC205 ^p	USDA110 ^p	None ^p
Side 2(secondary)	USDA110 ^s	USDA110 ^s	USDA110 ^s	PRC205 ^s	PRC205 ^s	PRC205 ^s

* 1) Control(none) was treated with the same volume of distilled water.

2) Superscript 'p' and 's' indicates 'primary' and 'secondary'(a week later than 'primary') inoculation respectively.

두 실험 모두 접종 효과가 뚜렷이 나타나는 시
기인 최종 접종후 3주만에 개체별로 근류수와 무
게, 지상부 및 지하부의 건물중을 조사하였다.

結果 및 考察

1. 同時 接種에 따른 균계간 경합 및 共生 生育

Lee와 Peking 품종에 2종의 균계들을 4가지
조합으로 뿌리분할장치의 각 side에 동시에 처리
하여 근류착생 정도를 조사한 결과는 표 3과 같
다.

Lee 품종의 경우, P205와 U110을 분할뿌리
(split-root)에 동시에 접종했을 경우 P205가 접
종된 뿌리에는 전혀 근류가 형성되지 않았으며,
양쪽 모두 P205를 접종했을 때에는 근류 크기가
극히 작은 類似根瘤(pseudo-nodule)가 형성되
었다. 반면에 P205를 U110와 혼합하여 접종하였

을 경우에 정상적으로 근류를 형성하였다. 따라서
Lee 품종의 경우 fast-grower인 P205가 slow-
grower인 U110에 대해 거의 경합력이 없다고 볼
수 있으며 이 결과는 McLoughlin 등의 보고¹¹⁾와
도 거의 일치하였다.

Peking 품종의 경우는 처리간 근류수에서 큰
차이를 보이지 않았으며, 根瘤重은 오히려 P205
만을 접종하였을 경우에 가장 컸다. 따라서 Lee
품종에서 나타난 U110의 경합력이 Peking 품종
에서는 나타나지 않았으며 根瘤重 면에서 볼 때
오히려 P205의 경합력이 더 큰 것으로 나타나, 사
용 균계나 품종은 달랐지만 Israel 등²⁾의 결과와
유사한 경향을 보였다. 또한 모든 처리에서 Lee
품종에 비해 Peking 품종의 근류수는 적었으나
근류의 크기가 상대적으로 월등히 컸다.

접종 3주후 처리별 식물체의 생육 정도를 보면
표 4와 같다.

전체적으로 볼 때 Peking 품종에 비해 Lee 품

Table 3. Competition of fast- and slow-growing soybean rhizobia inoculated on the root of two soybean cultivars grown in a split-root growth system

CTV	Inoculated strain		Nodule No. (/plt)			Nodule mass(mg /plt)			Avg. nod. wt. (mg)*		
	Side 1	Side 2	Side 1	Side 2	Total	Side 1	Side 2	Total	Side 1	Side 2	Total
Lee	P205	U110	0	104	104	0	143	143	0	1.38	1.38
	P205	P205	17	17	34	7	7	14	0.41	0.41	0.41
	U110	U110	63	57	120	77	83	160	1.22	1.46	1.33
	U110+P205	U110+P205	51	54	105	67	75	142	1.31	1.39	1.35
	L.S.D.(.05)			24	33	37	25	31	30		
Peking	P205	U110	11	5	16	37	15	52	3.36	3.00	3.25
	P205	P205	6	14	20	22	52	74	3.67	3.71	3.70
	U110	U110	10	8	18	22	20	42	2.20	2.50	2.33
	U110+P205	U110+P205	7	7	14	29	20	49	4.14	2.86	3.50
	L.S.D.(.05)			NS	NS	NS	NS	17	16		

* Average nodule weight = nodule mass / nodule number

종의 뿌리 생육량이 월등히 많았으며, 지상부 생육량도 같은 경향이었으나 P205 접종처리시에는 오히려 Peking 품종이 높았다. 전체 건물중과 T/R ratio도 지상부 건물중과 유사한 경향을 나타내었다. 처리별 뿌리 건물중을 보면 두 품종 모두 접종 근류군계에 따른 차이가 크지 않았다. 다만 P205와 U110을 양 sides에 접종했을 경우

Lee 품종에서는 P205에 비해 U110이 처리된 분할뿌리의 생육량이 많았으나 Peking 품종에서는 U110보다는 P205가 처리된 분할뿌리의 생육이 다소 양호하였다. 그러나 전체 뿌리건물중의 경우는 품종간 다소 다른 결과를 나타내었는데, Lee 품종에서는 처리간 차이가 적었던 반면 Peking에서는 균계 혼합처리(U110+P205)시 상대적으로

Table 4. Competition of fast- and slow-growing soybean rhizobia and their effect on the growth of two soybean cultivars grown in a split-root growth system

CTV	Inoculated strains		Root dry wt. (mg /plt)			Shoot dry wt. (mg /plt)	Total dry wt. (mg /plt)	T/R ratio*
	Side 1	Side 2	Side 1	Side 2	Total			
Lee	P205	U110	104	172	276	1,235	1,511	4.5
	P205	P205	133	137	270	561	831	2.1
	U110	U110	116	155	271	1,377	1,648	5.1
	U110+P205	U110+P205	119	144	263	1,262	1,525	4.8
	L.S.D.(.05)		NS	NS	NS	319	364	0.8
Peking	P205	U110	98	65	163	556	719	3.7
	P205	P205	86	89	175	644	819	3.7
	U110	U110	78	77	155	423	578	2.7
	U110+P205	U110+P205	93	97	190	559	749	2.9
	L.S.D.(.05)		NS	NS	NS	142	176	0.8

* Top/root ratio was calculated by (total shoot dry weight) / (total root dry weight) formula.

Table 5. Interaction of fast- and slow-growing soybean rhizobia and its effect on secondary nodule development of soybean cultivars grown in a split-root growth system

CTV	Inoculated strains		No. of nodules /plt.			Nodule mass(mg /plt)			Avg. nod. wt.(mg)*		
	Side 1	Side 2	Side 1	Side 2	Total	Side 1	Side 2	Total	Side 1	Side 2	Total
Lee	P205 ^P	U110 ^S	0	159	159	0	72	72	0	0.45	0.45
	U110 ^P	U110 ^S	89	1	90	120	2	122	1.35	2.00	1.02
	None ^P	U110 ^S	0	85	85	0	49	49	0	0.58	0.58
	U110 ^P	P205 ^S	74	0	74	123	0	123	1.66	0	1.66
	P205 ^P	P205 ^S	27	8	35	13	3	16	0.48	0.38	0.46
	None ^P	P205 ^S	0	29	29	0	10	10	0	0.34	0.34
	L.S.D.(.05)		24	33	37	25	31	30			
Peking	P205 ^P	U110 ^S	14	12	26	39	8	47	2.79	0.67	1.81
	U110 ^P	U110 ^S	15	1	16	36	1	37	2.40	1.00	2.31
	None ^P	U110 ^S	0	25	25	0	18	18	0	0.72	0.72
	U110 ^P	P205 ^S	12	2	14	31	4	35	2.58	2.00	2.50
	P205 ^P	P205 ^S	7	2	9	46	3	49	6.57	1.50	5.44
	None ^P	P205 ^S	0	18	18	0	23	23	0	1.28	1.28
	L.S.D.(.05)		11	10	10	22	17	16			

* Average nodule weight = nodule mass / nodule number

로 양호하였으며 U110만 처리했을 때 뿌리의 생육량이 적은 경향이였다.

지상부 건물중과 총건물중의 경우 Lee 품종에서는 분할 양쪽에 P205만 처리했을 때 특히 작았는데 Peking 품종에서는 이와 반대로 P205만 처리했을 때 가장 컸으며 U110만 처리했을 때 가장 작았다. 총건물중과 T/R ratio도 지상부 생육량과 유사한 경향을 나타내었다. 이를 표 3의 근류착생 결과와 비교해 보면 근류착생 정도는 지상부의 발육에 크게 영향하나 뿌리의 발육과는 거의 관련이 없는 것으로 나타났다.

2. 時差 접종에 따른 균계간 경합 및 콩 생육

1주일의 접종시차를 두고 뿌리분할장치의 두 sides에 몇가지 접종처리를 한 뒤 근류착생 정도를 살펴본 결과는 표 5와 같다.

Fast-grower인 P205를 1차 접종했을 때 Lee 품종의 경우 P205가 접종된 side에 근류는 착생되지 않았으나 2차 접종된 U110의 根瘤重을 현저히 감소시켰는데 다만 근류수에는 영향을 주지 않았다. 그러나 2차 접종된 P205에 대해서는 근류수와 근류중 모두 억제효과를 나타내었다. Pe-

king 품종에서도 1차 접종된 P205가 2차 접종된 side의 근류수 억제에 미치는 영향은 비교적 적었으나 근류중은 상당히 억제하였다. U110을 1차 접종했을 경우에는 두 품종 공히 반대편 side의 근류착생을 심하게 저해하였다.

Lee 품종에서는 반대 side의 균계에 관계없이 U110을 1차 접종했을 때 總 根瘤重이 가장 컸다. 또한 P205는 접종시기에 관계없이 반대편 side에 U110을 접종하였을 경우에는 근류착생을 하지 않았다. 그러나 양 sides에 P205만 접종했을 경우에는 類似根瘤(pseudo-nodule)가 형성되었는데 總 根瘤重은 아주 작았다. 반면에 Peking 품종에서는 오히려 P205를 1차 접종했을 때 총 근류중이 가장 컸으며 2차 접종만 했을 때도 U110보다는 P205 접종구의 총근류중이 커 U110보다는 P205와의 친화성이 더 큼을 알 수 있었다. 또한 P205에 의해 착생된 근류도 정상형이었다.

분할된 뿌리의 양쪽에 1주일 간격으로 2종류의 근류균계를 몇가지 조합으로 접종하여 콩의 지상부 및 지하부 생육량에 미치는 영향을 살펴본 바 표 6의 결과를 얻었다.

Lee 품종의 경우 1차 접종된 균계가 2차 접종

Table 6. Interaction of fast- and slow-growing soybean rhizobia and their effects on the growth of two soybean cultivars grown in a split-root growth system

CTV	Inoculated strains		Root dry wt. (mg/plt)			Shoot dry Wt. (mg/plt)	Total dry wt. (mg/plt)	T/R ratio*
	Side 1	Side 2	Side 1	Side 2	Total			
Lee	P205 ^P	U110 ^S	106	110	216	541	757	2.5
	U110 ^P	U110 ^S	139	76	215	1,084	1,299	5.0
	None ^P	U110 ^S	83	124	207	506	713	2.4
	U110 ^P	P205 ^S	169	102	271	1,140	1,411	4.2
	P205 ^P	P205 ^S	159	122	281	604	885	2.1
	None ^P	P205 ^S	122	187	309	694	1,003	2.2
	L.S.D. (.05)			44	47	71	319	364
Peking	P205 ^P	U110 ^S	103	100	203	522	725	2.6
	U110 ^P	U110 ^S	85	79	164	378	542	2.3
	None ^P	U110 ^S	89	79	168	320	488	1.9
	U110 ^P	P205 ^S	82	68	150	353	503	2.3
	P205 ^P	P205 ^S	86	103	189	522	711	2.9
	None ^P	P205 ^S	86	98	184	355	539	1.9
	L.S.D. (.05)			NS	NS	52	142	176

* Top/Root ratio was calculated by (total shoot dry weight)/(total root dry weight) formula.

된 side의 뿌리생육을 다소 억제하였으나 P205가 1차 접종되고 U110이 2차 접종되었을 때에는 거의 영향을 미치지 않았다. 또한 1차 무접종한 side에 비해 2차 접종된 side의 뿌리 생육이 매우 양호하였다. 근류착생이 불량했던 P205 처리구에서도 뿌리의 생육은 양호하였는데 그 보상효과로 인하여 P205를 2차 접종한 경우 전체 뿌리건물중이 더 큰 경향이였다. 그러나 지상부 생육은 근류착생이 양호했던 U110 1차 접종구가 월등히 양호했으며 전체 건물중과 T/R ratio도 같은 경향이였다.

반면에 Peking 품종의 경우에는 1차 접종 및 2차 접종 side 간에 뿌리의 생육에서 거의 차이를 나타내지 않았으며 전체 뿌리건물중에서도 Lee 품종에서와 같은 큰 차이는 없었으나 P205가 1차 접종되었을 때에 비해 U110이 1차 접종되었을 때 상대적으로 작았다. 지상부 생육은 근류 착생이 양호했던 P205 1차 접종구에서 양호하였으며 전체 건물중에서도 같은 경향이였다. 그러나 T/R ratio에서는 그 차이가 상대적으로 적은 편이였다.

이러한 결과와 표 5의 근류착생 결과를 비교해 볼 때 근류균계간 상호작용에 의한 근류의 착생 정도는 지상부와 밀접한 관계가 있으나 뿌리의 생육량과는 거의 관계가 없는 것으로 나타났다.

摘 要

본 실험에서는 콩 재배품종과는 친화성이 없다고 알려진 *R. fredii*(fast-grower)와 기존의 근류균계인 *B. japonicum* 간의 상호작용 및 숙주친화성 등을 효율적으로 확인하기 위하여 뿌리분할방법(split-root system)을 사용하였으며, 근류균 이용을 위한 기초 자료를 얻을 목적으로 실험이 수행되었다. Lee와 Peking 품종 및 *R. fredii*인 PRC205(P205) 균계와 *B. japonicum*인 USD A110(U110) 균계를 이용하였다. 뿌리분할장치에 兩分된 뿌리에 독립적으로 접종하였으며 처리당 4반복씩 완전임의로 배치하였다.

균계간 경합을 보기 위하여 4조합의 근류균계

들을 분할장치 양측에 동시접종하였으며, 또한 균계간 상호작용을 보기 위하여 6조합의 균계를 반분된 뿌리의 양측에 1주일 간격으로 접종하였다. 접종후 3주만에 근류착생 정도와 생육을 조사하였으며 그 결과를 요약하면 다음과 같다.

1. Lee품종에서는 분할된 뿌리 양쪽에 P205만 접종되었을 때 근류중이 가장 작았던 반면 Peking 품종에서는 P205만 접종되었을 때 근류중이 가장 컸다.
2. 두 균계를 동시에 접종했을 때 Lee 품종에서는 U110에 대해 P205의 경합력이 거의 없었으나 Peking 품종에서는 오히려 P205의 경합력이 더 높은 것으로 나타났다.
3. 양 품종 모두 처리에 따른 뿌리의 생육은 차이가 없었으나 지상부 생육량에서는 Lee 품종의 경우 P205만 처리되었을 때 현저히 적었으며 Peking 품종은 P205 단독처리에 비해 U110 단독처리시 적었다.
4. P205를 1차 접종했을 때 Lee품종의 경우 2차 접종된 side의 근류수와 根瘤重을 현저히 감소시켰는데 다만 U110의 근류수에는 영향을 주지 않았으며, Peking 품종에서는 근류수에 미치는 영향은 적었으나 근류중은 상당히 억제하였다.
5. U110을 1차 접종했을 경우에는 두 품종 공히 반대편 side의 근류착생을 심하게 저해하였다.
6. Lee 품종의 경우 1차 접종된 균계가 2차 접종된 side의 뿌리생육을 다소 억제하였으나 처리간 차이가 있었으며 근류착생이 불량했던 P205 처리구에서도 뿌리의 생육은 양호하였다. 반면에 Peking 품종에서는 거의 차이를 나타내지 않았다.
7. 지상부 생육은 Lee품종의 경우 U110 1차 접종구가, Peking 품종에서는 P205 1차 접종구에서 양호하였다.

引用文獻

1. Hattori, J. and D. A. Johnson. 1984. Fast-growing *Rhizobium japonicum* that

- effectively nodulates several commercial *Glycine max* L. Merr. cultivars. Appl. Environ. Microbiol. 48(1) : 234-235.
2. Israel, D. W., J. N. Mathis, W. M. Brbour and G. H. Elkan. 1986. Symbiotic effectiveness and host-strain interaction of *Rhizobium fredii* USDA191 on different soybean cultivars. Appl. Environ. Microbiol. 51(5) : 898-903.
 3. Jansen Van Rensburg, H., B. W. Strijdom and C. J. Otto. 1983. Effective nodulation of soybeans by fast-growing strains of *Rhizobium japonicum*. South African J. Sci. 79 : 251-252.
 4. Jordan, D. C. 1982. Transfer of *Rhizobium japonicum* Buchanan 1980 to *Bradyrhizobium* gen. nov., a Genus of slow-growing, root nodule bacteria from leguminous plants. Intl. J. Sys. Bacteriol. 32(1) : 136-139.
 5. Keyser, H. H., B. B. Bohlool, T. S. Hu and D. F. Weber. 1982. Fast-growing rhizobia isolated from root nodules of soybean. Science 215 : 1631-1632.
 6. _____ and P. B. Cregan. 1984. Interactions of selected *Glycine soja* Sieb. & Zucc. genotypes with fast- and slow-growing soybean rhizobia. Crop Sci. 24 : 1059-1062.
 7. _____, M. J. Sadwsky and B. B. Bohlool. 1984. Fast-growing soybean rhizobia. in World Soybean Res. Conf. III. pp.926-934.
 8. Kosslak, R. M. and B. B. Bohlool. 1983. Suppression of nodule development of one side of a split-root system of soybeans caused by prior inoculation of the other side. Plant Physiol. 75 : 125-130.
 9. _____, _____, S. Dowdle and M. J. Sadowsky. 1983. Competition of *Rhizobium japonicum* strains in early stages of soybean nodulation. Appl. Environ. Microbiol. 46(4) : 870-873.
 10. Krieg, N. R. and J. G. Holt. 1987. Bergey's manual of systematic bacteriology, vol. 1. Williams & Wilkins. pp. 234-243.
 11. McLoughlin, T. T., P. A. Owens and S. G. Alt. 1985. Competition studies with fast-growing *Rhizobium japonicum* strains. Can. J. Microbiol. 31 : 220-223.
 12. Scholla, M. H. and G. H. Elkan. 1984. *Rhizobium fredii* sp. nov., a fast-growing species that effectively nodulates soybeans. Intl. J. System. Bacteriol. 34(4) : 484-486.
 13. Singleton, P. W. and C. Van Kessel. 1987. Effect of localized nitrogen availability to soybean half-root systems on photosynthate partitioning to roots and nodules. Plant. Physiol. 38 : 552-556.