

## 송이와 소나무간의 共生關係에서 外生菌根의 時-空間的 構造變化<sup>1</sup>

具昌德<sup>2</sup> · 金載水<sup>2</sup> · 朴在仁<sup>2</sup> · 賈廣鉉<sup>3</sup>

### Spatiotemporal change in ectomycorrhizal structure between *Tricholoma matsutake* and *Pinus densiflora* symbiosis<sup>1</sup>

Chang-Duck Koo<sup>2</sup>, Je-Su Kim<sup>2</sup>, Jae-In Park<sup>2</sup> and Kang-Hyeon Ka<sup>3</sup>

#### 요 약

송이(*Tricholoma matsutake*, Songyi, pine mushroom)는 소나무(*Pinus densiflora*) 뿌리에 共生하는가, 아니면 寄生하는가를 알기 위하여 자연산 송이 菌環 내에서 菌環선단, 송이발생지점, 菌環 후단으로 구분하여 채집한 송이 菌根의 시간적 - 공간적 구조변화를 조사하였다. 송이는 소나무의 가장 가는 뿌리에 菌투와 하티그 망을 형성하는 전형적인 外生菌根이다. 송이 菌根의 중요한 特徵은, 공간적으로는 소나무 뿌리의 정단부가 계속 성장함에 따라 송이 菌根 또한 왕성하게 정단부로 자라나간다. 그리고 시간적으로는 이미 형성된 菌根부분에서는 표피세포와 피층세포가 하티그 망과 함께 사멸하므로 뿌리 표면이 흑갈색으로 주름이 진다. 그렇지만 송이균이 피층세포 내로 들어간 흔적은 없으며, 내피세포층 이상의 안쪽, 즉 뿌리의 통도조직으로 침입하여 들어간 흔적이 없이 정단분열조직은 살아있다. 이 정단부는 송이균이 사라지면서 들어오는 새로운 균과 균근을 형성한다. 그러므로 송이와 소나무의 관계는 단순한 共生이나 寄生이기 보다는 時間과 空間的으로 共生 지점이 뿌리의 성장과 함께 옮겨가는 다이내믹한 外生菌根 共生관계라고 결론 짓는다.

#### ABSTRACT

To determine whether the *Tricholoma matsutake* (pine mushroom, Songyi) is symbiotic or parasitic to *Pinus densiflora*, structural change in their natural ectomycorrhizas were examined. The mycorrhizal samples were collected at three progressional points in the natural hypogeous colony(shiro) : colony front edge, near the fruiting point and 20cm back. The fine roots in the colonies were typical ectomycorrhizas with fungal mantle and Hartig net. However, the *T. matsutake* mycorrhizas had unique characteristics compared to other types of ectomycorrhizas. That is, spatially the fungal mantle and Hartig net of the *T. matsutake* mycorrhizas continued to develop along the growing tip, while temporally those structures declined to shrink changing to black brown in the older part of the roots behind the actively growing tip portion. However, there was no mark that the fungal hyphae penetrated into either the cortical cells, endodermal cell layers or stele. The apical tips of the blackened roots remained alive to form new mycorrhizas with other fungi later. Therefore, we conclude that the mycorrhiza of *T. matsutake*+*P. densiflora* is rather a dynamic symbiosis that changes its position spatiotemporally as the root grows than either a simple parasitism or symbiosis.

*Key words* : Ectomycorrhizas, Hartig net, *Tricholoma matsutake*, *Pinus densiflora*, symbiosis, parasitism.

<sup>1</sup> 接受 2000年 5月 8日 Received on May 8, 2000.

<sup>2</sup> 충북대학교 산림과학부 School of Forestry, Chungbuk National University, Cheongju 361-763, Korea.

<sup>3</sup> 임업연구원 화학미생물과 Div. of Chemistry & Microbiology, Korea Forest Research Institute, Seoul 130-012, Korea.

## 서 론

송이는 우리 나라에서 소나무림에서만 나는 버섯이지만 송이가 소나무에 寄生하는지 아니면 共生하는지, 그리고 기주 생장에 어떤 영향을 주는 지에 대하여는 아직도 과학적으로 설명이 부족하다. 먼저 송이 기생설은, 小川(1975, 1991)이 '송이는 기생적 성질이 강한 균근균'이라고 한 의견에서 기인한다. 그는 자연산 송이 균근의 관찰에서 송이균이 피층세포의 사이에 들어가지만 균투나 하티그 망은 형성하지 않았으며, 그 부분 뿌리가 검게되어 부서지고, 때로는 송이 균사가 뿌리의 표피세포와 피층세포 내에 침입하여 들어간다고 하였다(1975). 또한 시험관에서 송이균을 소나무 묘목에 인공 접종하여 균근형성을 시도한 뉴질랜드의 Wang과 Hall(1997)도 송이균은 소나무 뿌리에 균투나 뚜렷한 하티그 망을 발달시키지 않았고 곧 병원성이나 부후성으로 되어 결국은 뿌리를 사멸시킨다고 결론 지었다. 이런 기생성은 우리 나라에서 송이발생시기에 소나무 잎이 연녹색이 되면서 쇠약해 보인다는 관찰을 뒷받침하는 것 같다.

하지만 송이 공생설도 자연산 송이 균근을 관찰한 결과에서 나오고 있다. 小川(1975)은 송이균은 뿌리의 통도조직에는 들어가지 않고 뿌리도 사멸시키지 않는다고도 말하고 있다. Gill 등(1999)은 자연산 송이균근에서 피층세포층에 있는 하티그 망의 균사를 확인하였다. 또한 최근 Yamada 등(1999)이 자연 송이 균환에서 채집한 균근을 관찰한 것에 의하면, 송이균은 소나무 뿌리에 균투와 하티그 망이 있는 전형적인 외생균근을 형성하면서도 오래된 뿌리표면에서는 표피와 피층세포를 검게 사멸시키고 소수성 왁스 같은 물질을 만들어 낸다고 한다. 그러나 Yamada 등(1999)은 小川(1975)의 송이 균근 관찰시료가 모두 균근을 형성하지 않는 긴 뿌리라서 적절하지 않았다고 주장하면서도 피층세포 내에 송이균사가 침입하여 들어간 것을 보여주고 있다. 그리고 Lefevre와 Walter(1998, [www.pfc.forestry.ca/ecosystem/ectoweb/description.cde18.htm](http://www.pfc.forestry.ca/ecosystem/ectoweb/description.cde18.htm)) 또한 미국송이 (*T. magnivelare*)의 자연산 균환에서 채집한 송이 균근 관찰에서 얇은 균투 두께, 하티그 망, 그리고 사멸하는 뿌리표피 등, Yamada 등(1999)과 비슷한 현상을 보고하고 있다.

이런 기생 아니면 공생이라는 상반된 관찰은 송

이 균근의 시초형성과정 구멍, 송이균 감염표 생산 등의 송이생산연구 뿐만 아니라, 소나무림의 생태에도 심각한 영향을 줄 수 있다. 즉 기생이라고 한다면 송이균을 인위적으로 소나무림에 넣는 것이 산림쇠퇴의 원인이 될 수 있다(Wang과 Hall, 1997). 그러나 우리는, 송이 균근은 뿌리의 정단생장이 거의 멈춘 것처럼 보이는 일반 균근과는 달리, 계속 길이생장을 하는 뿌리 정단부를 따라 옮겨가면서 균근을 형성하는 동시에 후단부에서는 표피와 피층세포가 사멸하는, 시간적-공간적으로 다이내믹한 공생관계임을 관찰하였다. 이 논문에서는 흑갈색으로 변한 송이 균근에서도 통도조직과 정단부는 사멸되지 않아, 후에 새로운 균이 공생을 맺을 수 있음도 보고한다.

## 재료 및 방법

송이 외생균근은 충북 제천군 한수면 충북대 월악산 연습림(월악산 국립공원내)에서 복합원형 형태의 송이 균환이 파악된 약 0.6ha의 송이산지에서 1999년 8월 말경 송이원기(Fig. 1)가 형성되기 시작하였을 때 채집하였다. 시간적 공간적으로 송이 균근의 구조변화를 알기 위하여 먼저 송이원기가 형성된 4개 장소를 임의로 선정하였다. 각각의 장소에서 小川(1975)의 송이 균환 모식도에 따라 균환선단을 파악하고 3개 지점(균근형성이 시작되는 선단, 송이가 나고 있는 자리, 송이로부터 20cm 후단)에서 가로 세로 깊이 약 10cm의 균환덩어리 총 12개를 채집, 실험실로 가져와서 4℃에 보관하였다. 각 부분의 송이 외생균근 시료는 48시간 내에 수돗물로써 세척한 후 해부현미경으로 전체적인 외부형태를, 그리고 내부형태는 양날면도날로 약 40 $\mu$ m 두께로 잘라서 광학현미경으로 관찰하였다. 약 300여 개 송이 외생균근을 외부형태적으로 관찰하였다.

송이 균근과 다른 균근을 비교하기 위하여 송이가 나지 않는 지점의 낙엽층 속에 있는 자연산 소나무 균근과 송이산에서 발생빈도가 높다고 알려진 황소비단그물버섯(Park 등, 1998)의 순수배양 균사를 삼각플라스크에서 무균으로 배양(Peterson and Chakravarty, 1991)된 소나무 묘목에 접종하여 형성된 균근의 형태를 조사하였다. 외생균근의 형태적 특징의 서술은 Agerer(1991)와 캐나다의 British Columbia Ectomycorrhizal Research Network(BCRN, [www.pfc.cfs.mrcan.gc.ca/](http://www.pfc.cfs.mrcan.gc.ca/)

ecosystem/ectoweb)를 참고하였다.

## 결 과

### 1. 송이 균환 선단에서의 송이 균근

송이 균환선단은 송이버섯이 생겨난 지점으로 부터 약 17cm 앞까지 땅속에서 뻗어있었고(Fig. 1), 밝은 흰색의 균사가 토양, 뿌리, 토양입자를 매우 치밀하게 점유하고 있었다(Fig. 2). 균환선 단 부위의 송이 균근을 포함한 뿌리전체는 송이의 흰색 균사로 덮여있고, 이 균사물질을 헤집어 보면 엷은 갈색 내지 갈색의 균근이 드러났다(Fig. 3). 송이균사 속에 묻혀서 새로 돌아나는 송이 균근의 정단부는 불투명한 무색 내지 아주 연한 갈색이며 끝이 뭉툭하고, 뿌리털은 없었다(Fig. 4, 5). 길이생장을 한 송이 균근은 뿌리의 이형성(긴 뿌리와, 짧은 뿌리의 형태적 구분이 뚜렷한 현상)이 뚜렷하지 않았다. 길어진 균근은 정단 부분만이 연갈색 내지 갈색이고, 하단부는 일부가 짙은 갈색으로 주글주글하게 되었다(Fig. 8).

흰색의 송이균사 뭉치는 2-5 $\mu$ m의 굵기의 반투명한 균사가 단순하게 집합을 이룬 것으로 형태적으로 뚜렷한 뿌리 모양의 균사속(rhizomorphs)은 없었다(Fig. 5). 균사 뭉치 내부에도 형태적으로 뚜렷이 구분되는 다른 형태의 균사는 없었다. 송이 균근의 균투표면은 송이균사가 불규칙하고 느슨하게 싸고 있는 상태로, Agerer(1991)의 구분에 따르면 불규칙한 plectenchymatous 형이었다.

송이 균근의 표피 색깔과 모양별로 횡단면을 보면, 끝이 뭉툭하고 밝은 갈색의 것은 균투 두께가 5-10 $\mu$ m이고, 표피세포는 갈색이다. 송이균사는 대개 1-2개 층으로 된 피층세포들의 간극에 들어가서 하티그 망을 형성하였고(Fig. 6, 7), 내피세포층 이상의 안쪽으로는 균사가 들어가지 않았으므로, 전형적인 외생균근을 형성하였다. 어린 송이균근의 피층세포의 세포벽은 반투명한 엷은 갈색이나(Fig. 7), 균근의 갈색이 짙으면, 하티그 망의 피층 세포벽도 갈색이 짙어진다(Fig. 6).

Fig. 8에서 송이 균근의 하단부에 있는 흑갈색의 주글주글한 부위의 횡단면을 보면(Fig. 9) 표면에 얇은 균투가 있으며, 표피와 피층세포들, 하티그 망이 짙은 갈색으로 주름잡혀 있는 것을 볼 수 있다. 반면에 내피는 갈색이 짙으나 주름잡히지는 않았고 원형질이 있는 내초를 포함한 통도조직은 무색에 가깝다. 어디에도 송이균사가 세포

Fig. 1 - 6.

1. Young fruiting body(FB) of *Tricholoma matsutake*(Songyi, pine mushroom) and its white hyphal colony(closed arrow) in *Pinus densiflora* forest soil. bar=20mm.
2. Closer view of the white hypogeous colony (open arrow) of *T. matsutake*. bar=10mm.
3. *T. matsutake* + *Pinus densiflora* mycorrhizal roots and tips(M) covered with white hyphae (H). bar=1mm.
4. New light brown lateral roots(LR) coming through *T. matsutake* hyphal mass(H). bar=0.5mm.
5. Actively growing *T. matsutake* mycorrhizal tip(M) in white hyphal mass(H). bar=0.5mm.
6. Cross-section of an active *T. matsutake* mycorrhizal tip. Fungal mantle(FM) with thin and clumpy hyphal mass, dark brown epidermal cells(EP), one to two layers of cortical cells(C) with Hartig net(closed arrows), large endodermal cells(ED) layer without fungal penetration between the cells(open arrows) and hyaline stele(S). bar=0.1mm.

내로는 들어가지 않았다.

Fig. 7 - 10.

7. The close-up cross-section of an active *T. matsutake* mycorrhizal tip with thin fungal mantle(FM), epidermal cells(EP) and cortical cells(C) with Hartig net(closed arrow) and endodermal cells(ED) without Hartig net. bar=20 $\mu$ m
8. Long mycorrhizal tips(M) of *T. matsutake*. Surface of the older part in the roots is black brown(BB) and shrunken, but with some hyphal mass(H). bar=1mm.
9. Cross-section of the black brown part of *T. matsutake* mycorrhiza in Fig. 8. Thin fungal mantle(FM), shrunken epidermal cells(EP) and cortical cells(C) layers with Hartig net (closed arrow), not-shrunken endodermal cells layer(ED) with no hyphal penetration(open arrow), pericycle cells(PC) within stele(S). bar=20 $\mu$ m.
10. Declining black brown *T. matsutake* mycorrhizal root(BBR) with powdery hyphal fragments on the surface(closed arrow). However, most of the root tips(open arrows) are yellowish, live and conical without fungal mantle. bar=1mm.

## 2. 송이발생지점 부근의 송이 균근

다음으로 송이가 발생한 지점 부근에서, 송이

균근은 분말상으로 되는 흰색균사로 싸여있고, 균근 표면은 짙은 갈색 내지 검정색으로 주글주글하여 사멸한 것처럼 보인다(Fig. 10). 이 흰색균사와 검정색 뿌리부분은 소수성물질이 덮고 있는 것으로 알려져 있으나 에틸 알코올로 적시면 흠뻑 배어 들어가서 흰색의 균사는 반투명하게 그리고 주글주글한 뿌리표면의 주름은 약간 퍼진다(Fig. 10). 이 부분을 자세히 보면, 정단부는 균사가 없이 연갈색으로 반투명하며 끝은 세모꼴로서 살아 있으나 균근형성이 된 것은 아니었다(Fig. 10).

## 3. 이미 송이가 발생하였던 곳의 균근

이미 송이가 났던 균환 후방 부위에 있는 송이 균근은 외형상 흑갈색이 더욱 짙고 주글주글하여 대부분이 사멸한 것처럼 보이지만 뿌리 정단부위는 새로 성장하고 있으며 그 경계는 잘록하다(Fig. 11). 대부분의 송이 균근 횡단면에서는, 균투 두께는 더욱 얇아져서 5 $\mu$ m 정도이며 1-2개의 균사 층으로 보였다(Fig. 12). 표피와 피층세포의 세포벽은 흑갈색이며 심하게 찌그러져 있는 반면에, 송이균이 세포막을 둘러싸지 않은 내피세포는 두드러지게 크다. 그 안쪽 층에는, 살아있는 세포로서 원형질이 있는 내초(pericycle)가 통도조 직인 목부와 사부를 에워싸고 있다.

이 상태에서 표피와 피층세포 층이 벗겨지면, 내피세포가 드러나고, 연노랑 색의 뿌리가 보인다. 살아있는 뿌리 끝 부분은 다른 균이 공생하여 다른 형태의 균근이 발달하는 것도 있었다(Fig. 13). 하지만 완전히 사멸한 것도 있다.

## 4. 다른 균근

자연 상태에서 소나무 뿌리에 발달한 균근은 전형적인 이형성 뿌리로 연한 갈색의 산호모양이었으며, 균근 주위에서는 뿌리형태의 균사속이 무수히 발달하였다(Fig. 14). 균투는 10-20 $\mu$ m이며 하티그 망은 피층세포 2개 층까지 뚜렷이 발달하였고, 내피층이나 내초에는 균사가 들어가지 않았다(Fig. 15). 이 산호형 균근에서는 송이 균근과 달리 길이생장이 거의 없으며, 균투나 표피가 암갈색이나 검정색으로 된 부분도 없었다.

황소비단그물버섯이 소나무 뿌리에 형성한 균근은 우윳빛 흰색으로 짧게 가지친 Y자형이며 균사가 뭉친 뿌리형태의 균사속이 발달하였다(Fig. 16). 균근의 횡단면을 보면 균투는 30-60 $\mu$ m로 송이 균근에 비하여 매우 두꺼우며, 하티그 망은 송

**Fig. 11 - 15.**

11. Revival of almost declined black brown lateral roots(BBR). The end of the root tips are live and yellowish round(open arrows) with constriction. Surface of some part of the long root(between the two closed arrows) was stripped off to expose shiny light brown inner tissues. bar=1mm.
12. Cross-section of the almost declined black brown root. Heavily shrunken Hartig net(HN) in the cortical cells(C) layer, but inner endodermal cells(ED) layers without fungal penetration between them were not shrunken. Stele(S) including pericycle cells layer(PC). bar=0.1mm.
13. A new different type of mycorrhiza(NM) are developing at the tip of back brown root and active round tips(open arrow). It has a thick branching tip. bar=1mm.
14. Natural coralloid mycorrhizas(CM) with profuse mycelia(open arrow). bar=0.5mm.
15. Cross-section of the natural coralloid mycorrhizal tip. Thin fungal mantle(FM), epidermal cells(EP) and cortical cells(C) with Hartig net(closed arrows), One endodermal cells layer(ED) without intercellular hyphal penetration(open arrows), pericycle(PC), phloem(P) and thick wall xylem(X) within the stele(S). bar=20µm.

**Fig. 16 - 17.**

16. White yellow bifurcate mycorrhizas(M) synthesized with *Suillus bovinus* and *Pinus densiflora* seedling roots. bar=0.5mm.
17. Cross-section of the mycorrhizal tip in Fig. 16. Thick fungal mantle(FM), well developed Hartig net(closed arrows) in the layers of epidermal cells(EP) and cortical cells(C). No fungal penetration in endodermal cells(ED) and stele tissues(open arrows) including pericycle(PC). bar=20µm.

이 균근처럼 피층세포 2개 층까지만 뚜렷이 발달하였다. 피층세포 간극에 균사가 들어간 두께가 10µm(Fig. 17)에 이른다. 산호형 균근처럼 이 균근에서도 길이생장은 거의 없으며 암갈색이나 흑색으로 변한 부분도 없다.

**고 찰**

우리의 결과는, 송이균은 소나무 뿌리에 얇은 균투와 하티그 망을 형성하고, 어떤 세포의 내부나 내피세포층 이내의 통도조직에는 균사가 들어가지 않는 전형적인 외생균근을 형성한다는 Yamada 등(1999)과 Gill 등(1999)의 보고와 일치한다. 그러나 송이 균근은 계속 길이생장을 하면서 뿌리 정단부 가까이에는 균투와 하티그 망을 만들지만 그 아래 부위에서는 점차 표피세포와 피층세포가 사멸하여 흑갈색으로 변화된다. 그래도 내피세포 안쪽의 형성층과 통도조직은 살아남는다. 이런 세포의 사멸 현상이 심하게 일어나는 것은 소나무가 송이균에게 탄수화물을 많이 공급함을 의미한다. 표피와 피층세포는 사멸하여 떨어져 나가더라도, 내피세포층의 안쪽에 있는 뿌리 형성층의 발달로 인하여 뿌리는 계속 성장하고 결

뿌리를 발생시킬 수 있으므로, 송이균이 옮겨간 후 그 뿌리에는 다른 균이 새로운 균근을 형성하게 된다.

### 1. 표피와 피층세포의 사멸에 따른 기생-공생의 논란

송이가 소나무에 기생한다는 설과(小川, 1991; Wang과 Hall, 1997), 공생한다는 설(Yamada 등, 1999)은 우선 송이균사가 소나무 뿌리 내 세포 안에 들어가서 세포를 사멸시키는 현상이 있는가 없는가에 따라 설명되었다. 小川(1991)은 자연 송이산에 채집한 뿌리에서, 그리고 Wang과 Hall(1997)은 무균 시험관내에서 송이균을 소나무 묘목에 접종하여 얻은 균근에서, 송이균사가 뿌리의 피층세포에는 들어가지 않으나 곧 병원성으로 되고 사물기생성으로 된다고 하였다.

하지만 최근 Yamada 등(1999)은 자연 송이 균환에서 채집된 송이 균근이 전형적인 외생균근의 특징인 균투와 하티그 망을 형성한다고 하면서, 1927년 일본의 Masui가 처음 기록한 송이 균근도 전형적인 외생균근이라고 하였다. 그리고 그들은 小川(1975)은 일반적인 균근 즉 측근을 사용하지 않고 긴 뿌리(피층세포 층이 4-5개 층)를 사용하면서 해부학적인 기록을 충분히 하지 않았다고 하였다. 송이 균환 선단부에서 채집하여 조사된 균근 중에서 뿌리 정단부의 연한 갈색 부위는 명확히 균투와 하티그 망을 형성한 전형적인 외생균근이었으므로, 이 논문은 Yamada(1999)의 보고를 지지한다.

한편 Yamada 등(1999)은 이런 상태의 검정색 뿌리를 언급하면서 소수성의 왁스 같은 물질이 뿌리표면을 덮고 있고 이 검정부분에 하티그 망의 흔적이 있음을 보여주고 있다. 이런 형태의 하티그 망은 이번 조사에서도 관찰되었다. 그래도 小川(1991)과 Wang 등(1997), Yamada 등(1999)은 균근의 세포 내에 송이균사가 들어가 있다는 점에서는 일치한다.

하지만 우리의 관찰에서는 송이균사가 균근 내 피층세포 내로 들어 있는 흔적은 볼 수 없었다. Gill 등(1999)도 야생 균환에서 채집한 송이균근을 탈색시킨 후 chlorazol black E로 염색하여 본 결과 피층세포 내에는 균사가 없었다고 하였다. 그들은 다만, 외생균근의 전형적인 구조인 하티그 망에 형성되는 손바닥 모양의 균사체(palmettis)를 확인하였다.

송이 균환 내의 많은 뿌리에서 정단부의 아래 부분은 짙은 갈색 내지 검정색으로 주글주글하게 변한 것이 많은데, 이것은 하티그 망이 발달하였던 표피세포와 피층세포벽이 사멸하였기 때문이다. 이 부분은 뿌리로부터 잘 벗겨져 나간다. 小川(1975, 1991)은 이런 현상을 의미 있게 여겨서 송이가 기생성이 강하다고 생각하였다.

하지만 검정색으로 변한 송이 균근의 내피세포와 통도조직과 정단부의 뿌리 생장점은 살아있다. 내피세포층은 피층세포층 중에서 가장 안쪽 층으로 세포간극이 없이 서로 강하게 붙어있고 리그닌과 수베린으로 된 카스파리안 띠(Casparian strip)로 엮여져있기 때문에 이 층의 안쪽으로 수분과 양분이온의 통과는 세포막(symplast)을 거쳐야만 한다(Moore 등, 1995). 내피세포는 표피나 피층세포와는 달리 주름잡히지 않고 그 형태를 유지하고 있는 것으로 보아서 이 세포들이 통도조직의 수분과 양분을 유지시키면서 송이균으로부터 뿌리를 보호하고 있는 것으로 생각한다.

그리고 살아있는 뿌리생장점은 계속 표피와 피층세포를 분화시키므로 새로운 균이 균근을 형성할 수 있게 되는 것 같다. 이 점에 대하여서는 아직 알려진 바가 없지만, 이번 조사에서는 작은 1개의 뿌리에서도 균근의 천이현상이 나타날 수 있음을 알게되었다. Park 등(1998)이 파악한 송이 균환의 안쪽에 발생하는 균근성 버섯들(황소비단그물버섯, 그물버섯류, 짜리버섯)이 이런 천이에 관여한다고 생각된다. 실제 실험실내에서 소나무 묘목뿌리에 먼저 모래발버섯균근을 형성한 후 미식별된 외생균근균을 접종하면 점차로 나중 균으로 대체됨이 확인된 바 있다(Wu 등, 1999). 그리고 뿌리가 새로 길이생장을 시작함으로써 남겨진 정단부의 잘룩한 부분은 Massicotte 등(1999)이 설명한대로 수분 온도 양분 등의 토양환경 변화에 따라 뿌리 생장에도 변화가 있었음을 나타낸다고 생각한다.

### 2. 共生위치의 변화

송이 균근은 정적인 상태가 아니고 뿌리의 길이생장과 함께 그 위치가 변하여 가는 역동적인 상태라 할 수 있다. Harley(1991)는 균근은 뿌리의 정단부가 생장하는 조직에서 발달하여 성숙하고, 시간이 지나면 사멸한다고 하였다. 즉 균근도 생장 발달하고, 결국은 늙어서 죽는 뿌리이다. 하지만 대부분의 균근은 길이생장이 매우 느리며, 있

던 지점에서 사멸하고 새로운 뿌리가 나오면 다시 그 균으로 균근이 형성된다(구창덕과 김재수, 1999). 이에 반하여 송이 균근 집단은 소나무림 생태계 내에서 이 성장-사멸의 과정을 장소를 한 방향으로 조금씩 옮겨가면서 존재한다고 생각한다.

균환부위 중에서도 주로 송이가 발생하기 전인 균환의 선단부에서만 균투와 하티이 망이 형성된 송이 균근이 있고, 송이가 발생하여 지나간 균환의 후단부에서는 뿌리 대부분이 표피나 피층세포가 사멸하여 검정색으로 주글주글하여 벗겨지고 정단부만이 활력이 있다. 즉 송이 균근 정단부위가 길게 계속 자라면서 정단부에 진정한 균근이 형성된 후, 차츰 표피와 피층세포는 에너지를 송이에게 주고 사멸한다. 공생위치가 뿌리가 성장함에 따라 계속 변하며, 표피세포와 피층세포가 사멸하는 부위도 점진적으로 옮겨간다.

사실상 뿌리가 직경 성장하면 내초세포 층의 안쪽에 있는 형성층으로부터 발달하는 목부와 사부의 영향으로 그 바깥쪽인 표피와 피층은 사멸하고 떨어져 나간다. 짧게 발달하는 Y자형이나 산호모양 균근과는 달리, 송이 균근은 측근이 길게 발달하면서 표피와 피층세포의 사멸현상이 전진하는 특이한 형태의 균근이다. 小川(1991)은 이런 형태의 균근은 송이류 2-3종에서만 생긴다고 하였다.

한편 이렇게 송이 균근의 표피와 피층이 사멸하는 동안에도 땅속 송이 균환은 전체적으로 매년 약 10cm씩(小川, 1991) 한 방향으로 전진한다. 그리고 일단 송이균환이 전체적으로 그 지점을 지나가고 나면 뿌리 정단부위는 계속 성장하더라도 송이균근은 더 이상 형성되지 않는 것 같다. 이 현상은 비록 송이가 병원성은 아니더라도, 송이균 접종묘를 화분과 같은 좁은 용기 내에서 장기간 유지할 수가 없음을 설명한다. 즉 화분 내에서는 새로운 뿌리와 송이균사가 새로운 장소로 뻗어나갈 공간이 없다는 것이다.

그러나 자연 산림토양에서는 그 공간이 매우 크다. 동시에 송이균사가 지나가고 난 뒤에 살아 남은 뿌리의 정단은 토양내 있던 또는 새로 이입되는 새로운 균근균에 의하여 균근이 형성될 것이다. 이렇게 기주식물과 곰팡이간의 공생관계 개념을 시-공간적으로 고려하는 것은 복잡한 생태계 현상을 보다 잘 이해하는 계기가 된다(Rillig와 Allen, 1999).

## 결 론

송이균이 소나무에 어떻게 기여하는 지에 대하여서는 많은 연구가 절실하다. 송이가 발생하고 나면 많은 송이균사가 사멸하여 분말상으로 되고, 균근의 표피와 피층세포의 사멸은 더욱 뚜렷할 것이다. 비록 송이가 균근의 표피와 피층세포만을 사멸시키더라도, 소나무로부터는 광합성 산물을 심하게 유출시킨 셈이다. 그러므로 송이는 병원성은 아니더라도 기주로부터 많은 탄수화물을 요구하는 독특한 성격을 지닌 균근균이라고 생각한다. 한편 시간적으로 길게 보면 송이는 다른 형태로 기주식물에 기여할 수도 있다. 즉 송이균사가 탄수화물은 소나무에서, 무기양분은 땅속에서 흡수하여 자란 후, 송이를 발생시키고 사멸하면, 토양 속에 이것이 남아 분해된 후 다른 균에 의하여 새로 형성된 균근에 의하여 흡수될 것이라는 것이다. 즉 한 장소와 한 시점에서만 보면 공생, 또는 기생일 수도 있지만 생태적으로 시간과 장소의 스케일을 길고 크게 보면 다른 형태의 공생이라고 할 수 있다. 이러한 송이 균근집단의 변화과정을 시-공간적으로 이해하는 것은 미래의 송이산 관리에 중요하게 기여하리라 생각한다.

## 사 사

이 연구는 한국과학재단 과학기술단체 총연합회의 Brain Pool Program의 일환으로 수행되었으며, 초청하여 주신 충북대 민두식 교수님께 감사드립니다. 수목의 공생관계에 관하여 조언하여 주신 서울대학교 산림자원학과 이돈구, 이정준 교수님, 미국 북태평양 임업연구원의 Randy Molina, Charles Lefevre 박사님께, 그리고 송이 균근 관찰에 중요한 도움을 주신 충북대 농생물학과의 차병진 교수님께 감사드립니다.

## 인 용 문 헌

1. 구창덕·김재수. 1999. 송이의 생태. 김재수 등 7인 편저. 송이. 지속가능한 생산 전략. 신농민 강좌시리즈 No 38. 농림신문사. 서울 pp.67-121.
2. 小川眞. 1975. アカマツ林における菌根菌-マツタケ-の微生物生態學的研究 II. マツタケの菌根. 林試研報 278 : 21-49.

3. 小川眞. 1991. マツタケの生物學. 増補版. 築地書館. 東京. 333p.
4. Agerer, R. 1991. Characterization of ectomycorrhiza. *In Methods in Microbiology*. vol 23. Edited by J.R Norris, D.J. Read and A.K. Varma. Academic Press. London. pp.25-73.
5. Brundrett, M., L. Melville and L. Peterson. 1994. Practical methods in mycorrhiza research. Mycologue Publications. Guelph. Canada. 161p.
6. Gill, W.M., F. Lapeyrie, T. Gomi, K. Suzuki. 1999. *Tricholoma matsutake* - an assessment of in situ and in vitro infection by observing cleared and stained whole roots. *Mycorrhiza* 9 : 227-231.
7. Harley, J.L. 1991. Introduction : the state of the art. *In Methods in Microbiology*. vol 23. Edited by J.R. Norris, D.J. Read and A.K. Varma. Academic Press, London. pp.1-23.
8. Lefevre, K.K. and C.W. Miller. 1988. *Tricholoma magnivelare*(Peck) Redhead(Basidiomycota, Agaricales, Tricholomataceae) CDE18 + *Pinus contorta* Doug. var. *latifolia* Engelm. (WWW.pfc.forestry.ca/ecosystem/ectoweb/description.cde18.hem). 4p.
9. Massicotte, H., L.H. Melville, R.L. Peterson, R. Molina. 1999. Biology of the ectomycorrhizal fungal genus, *Rhizopogon*. IV. Comparative morphology and anatomy of ectomycorrhizas synthesized between several *Rhizopogon* species on *Ponderosa* pine (*Pinus ponderosa*). *New Phytol.* 142 : 355-370.
10. Moore, R., W.D. Clark, K.R. Stern, D. Vodopich. 1995. *Botany*. Wm. C. Brown Publishers. Chicago. 824p.
11. Park, H., K.-H. Ka, C.-I. Ryoo, K.-S Kim, H.-J. Kim. 1998. Ectomycorrhizal mushroom occurrence around the fairy ring of *Tricholoma matsutake* at a pine mushroom forest. *Korean Journal of Mycology*. 26 : 306-313.
12. Peterson, R.L. and P. Chakrevarty. 1991. Techniques in synthesizing ectomycorrhiza. *In Methods in Microbiology*. vol 23. Edited by J.R. Norris, D.J. Read and A.K. Varma. Academic Pres London. pp.75-106.
13. Rillig, M.C. and M.F. Allen. 1999. What is the role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant-to-ecosystem responses to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>?. *Mycorrhiza* 9 : 1-8.
14. Wang, Y., I.R. Hall and L.A. Evans. 1997. Ectomycorrhizal fungi with edible fruiting bodies. 1. *Tricholoma matsutake* and related fungi. *Economic Botany* 51 : 311-327.
15. Wu, B., K. Nara and T. Hogetsu. 1999. Competition between ectomycorrhizal fungi colonizing *Pinus densiflora*. *Mycorrhiza* 9 : 151-159.
16. Yamada, A., S. Kanekawa and M. Ohmasa. 1999. Ectomycorrhiza formation of *Tricholoma matsutake* on *Pinus densiflora*. *Mycoscience* 40 : 193-198.