

REVIEWS

뿔나무버섯속 버섯의 분류와 산림생태학적 및 병리학적 중요성

구창덕*, 김진건, 이화용, 박용우, 이희수

충북대학교 산림학과

Significance of *Armillaria* Species in Taxonomy, Forest Ecology and Plant Pathology

Chang-Duck Koo*, Jin-Gun Kim, Hwa-Yong Lee, Yong-Woo Park, Hee-Su Lee

Department of Forest Science, Chungbuk National University, Cheongju 28644, Korea

*Corresponding author: kooedm@chungbuk.ac.kr

Abstract

Armillaria species are non-obligate root pathogens, as well as facultative parasites. The genus consists of about 40 species with worldwide distribution that are difficult to identify morphologically. Their hosts include conifers, hardwoods, vines, and even herbs. These fungi contribute to natural thinning and succession of vegetation in forests and decompose wood to develop edible fruiting bodies from spring to autumn. Its genet has a lifespan of up to 2000 years and have been found to occupy as much as 960 ha of forest land. Recently, forest tending work such as thinning of forests has resulted in the creation of tree stumps that support the growth of *Armillaria*, and these mushrooms have become an income source in mountainous areas. Therefore, identification of these species is needed. We review the difficulties in identification, suggest a species identification key for Korean indigenous species, and discuss the significance of *Armillaria* in terms of forest ecology and plant pathology.

Keywords: *Armillaria*, Forest Ecology, Identification Key, Mushrooms, Plant Pathology

OPEN ACCESS

Kor. J. Mycol. 2017 March, 45(1): 1-13
<https://doi.org/10.4489/KJM.20170001>

pISSN : 0253-651X
eISSN : 2383-5249

Received: 19 February, 2017

Revised: 23 February, 2017

Accepted: 23 February, 2017

© The Korean Society of Mycology



This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

서론

산림에 나는 뿔나무버섯속(*Armillaria*)은 봄부터 가을에 걸쳐 활엽수나 침엽수의 생물이 나 사물에 군생하며 전 세계에 분포한다. 이 버섯들은 유기물을 분해하는 백색부후균으로 부생균(saprophyte)이면서 나무를 죽게도 하는 뿌리기생 병원균으로 비절대기생체(nonobligate parasite) 또는 임의기생체(facultative parasite)이다[1]. 이 속의 버섯은 전세계 40여 종이 알려져 있고 침엽수, 활엽수, 목본덩굴식물과 초본식물에도 기생한다[2]. 이 버섯의 유전적 개체(genet)는 산림에서 수명이 길어서 미국 오레곤주의 산림에서는 2,000여년을 살면서 약 960 ha의 산림에서 퍼져나간다[3]. 한편 이 균은 수목병원균이지만, 동시에 식용이며 귀중한

약재인 천마의 증식재배에도 활용되고 있고[4], 이것의 추출물에서는 항산화 작용이 증명되었다[5]. 최근 간벌 등 숲의 가치를 높이기 위한 숲가꾸기사업 후에 남겨진 벌목 그루터기에서는 이 뽕나무버섯의 발생이 증가하고 있다. 따라서 국내종의 정확한 식별과 이 버섯의 산림 생태학적 및 산림병리학적인 특성이 구명될 필요가 있다. 이 총설에서는 뽕나무버섯속 종에 대하여 분류학적 문제점을 거론하고, 국내에 분포하는 7종에 대한 종동정 검색표를 제시하였으며, 수목병원균과 부후균으로서의 산림생태학적 의미를 고찰하였다.

뽕나무버섯속의 형태적 특징

뽕나무버섯은 균사체, 근상균사속, 다발발생의 3가지 특성을 지니고 있다. 첫째는 부채형 균사체이다. 이것은 최근에 침입되거나 죽은 나무에서 볼 수 있는 것으로 수피를 벗겨보면, 흰색의 균사체가 목재와 내수피 사이에 부채 모양으로 펼쳐져 있고 껍질처럼 벗겨지기도 한다. 둘째는 뿌리 모양의 근상균사이다. 이는 주로 단단하고 매끈한 검정색이지만 나이와 종에 따라서는 주황색을 띠며, 일반적으로 산림 내 낙엽 부식층 속에서 발견되고, 버섯이 생긴 나무줄기 표면에 분포한다. 직경이 1~5 mm이며, 뿌리처럼 가지를 치며, 검정색 구두끈처럼 보인다. 근상균사속의 내부조직은 흰색이며, 나이가 들면 황갈색이 된다. 균사는 감염된 나무의 뿌리 표면이나 뿌리와 줄기의 수피 안쪽에 기차길처럼 뻗어 있다. 이런 굽기와 모양으로 암갈색에서 검정색의 균사속을 형성하는 것은 뽕나무버섯이 유일하다. 때때로, 검정색의 고사리 뿌리와도 비슷하다. 셋째, 다발로 나는 버섯발생 양상이다. 버섯발생은 늦여름에서 가을에 보통 나무 그루터기에서 다발로 난다. 비정기적으로 무수히 많이 발생하기도 하고, 한동안은 발생하지 않을 수도 있다.

뽕나무버섯의 형태는 종에 따라 변이가 크지만 일반적으로, 갓은 꿀 같은 갈색이고 표면에 짙은 갈색 털이 있다. 주름살은 흰색이며, 줄기와는 만곡상으로 붙어있다. 포자문은 흰색, 줄기는 흰색에서 갈색이며, 표면에는 불규칙한 점무늬가 있다. 대부분의 종은 주름살을 둘러싸는 막이 있어 줄기에 턱받이 고리가 남지만 뽕나무버섯부치에는 턱받이가 없다. 경기도나 충북의 야생버섯 시장에서는 뽕나무버섯의 종을 구분하지 않고, 가다발 또는 ‘가다바라’라고 하여 식용으로 판매하지만, 이 이름의 어원은 알려지지 않았다.

뽕나무버섯속 버섯은 줄기와 포자의 색깔에서 다른 버섯과는 차이가 뚜렷하다. 줄기의 내부는 짙은 갈색이고 기부에 대주머니는 없으므로 광대버섯과 다르다. 흙이나 나무줄기에서 다발로 나므로 표고버섯과도 다르다. 형태가 비슷한 속으로는 비늘버섯속(*Pholiota*)이 있으나 이 속의 포자는 갈색이고, 에밀종버섯속(*Galerina*)의 버섯은 독성이고 주름살을 둘러싸는 피막이 없으며 포자는 짙은 갈색이므로, 뽕나무버섯속과는 다르다.

국내 분포 뽕나무버섯의 특성

국내 뽕나무버섯 종들의 변이를 알기 위하여 중부지방의 산림지역에서 2013년 9월~10월 동안, 이 속의 버섯들을 채집하여 형태적 특성을 조사비교하고 DNA를 분석하여 종을 동정하였으며, 균사를 분리배양하여 형태와 생장 특성을 조사하였다.

뽕나무버섯 발생지의 식생

뽕나무버섯은 주로 계곡 주변의 습한 지역에서 잣나무와 낙엽송림의 고사목 주변에서 잘 발생하였다. 잣뽕나무버섯은 졸참나무, 굴참나무, 밤나무, 소나무, 신갈나무, 개웃나무, 물박달나무, 상수리나무림에서(Fig. 1A), *A. sinapina*는 소나무림에서 발생하였다(Table 1). 이들 종의 자실체들은 기주식물의 근부나 그루터기 또는 주변의 토양에서 다발로 발생하였다.

뽕나무버섯속의 외부형태적 특징

자실체들의 갓모양은 편평형이며, 중앙부에 미세한 인편이 있고, 갓 끝모양은 굽은형이며, 주름살은 성기면서 내린형이었다. 갓 밑부분에는 턱받이가 있고, 대는 곤봉형으로 털이 있었다. 자실체의 색은 갓에서 연한 황갈색, 인편에서 연한 황갈색 내지 흑갈색, 주름살에서 연한 황갈색, 대에서는 연한 황갈색 내지 갈색이었다.

담자기의 너비는 공주에서 소나무를 기주로 발생한 *A. sinapina*에서 약 $5.9\ \mu\text{m}$ 로 가장 작고 나머지 다른 채집종들은 약 $7.7\ \mu\text{m}$ 내외였다. 포자의 형태는 타원형이고 색은 황색이었다.

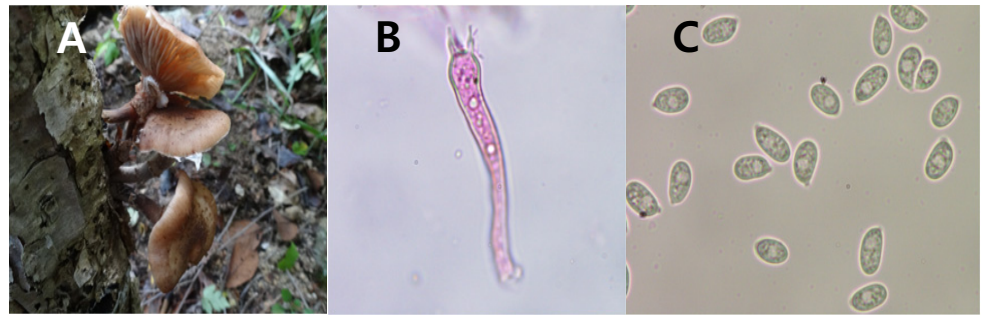


Fig. 1. *Armillaria* species found in Korea. A, *A. solidipes* fruited on *Betula davurica* tree in Mungyeong-si, Gyeongsangbuk-do; B, Basidium of *A. gallica* collected in Goesan-gun, Chungcheongbuk-do province ($\times 400$); C, Ellipsoid spores of *A. gallica* ($\times 400$), $7.6\sim 8.1\ \mu\text{m} \times 5.4\ \mu\text{m}$. The ratio of long to short length is about 1.4.

Table 1. Study sites for *Armillaria* species in Korea in 2013

Species	Host trees	Collection areas
<i>Armillaria gallica</i>		Local market in Cheongju-si, Chungcheongbuk-do
<i>Armillaria gallica</i>		Local market in Goesan-gun, Chungcheongbuk-do
<i>Armillaria cepistipes</i>	embedded coniferous wood	Mt Songnisan, Boeun-gun, Chungcheongbuk-do
<i>Armillaria mellea</i>	<i>Pinus koraiensis</i>	Seolak-myeon in Gapyeong-gun, Gyeonggi-do
<i>Armillaria mellea</i>	<i>Larix kaempferi</i>	Mt Daeyasan, in Mungyeong-si, Gyeongsangbuk-do
<i>Armillaria sinapina</i>	<i>Pinus densiflora</i>	Mt Gyeryongsan in Gongju-si, Chungcheongnam-do
<i>Armillaria sinapina</i>	<i>Pinus densiflora</i>	Suanbo-myeon, Chungju-si, Chungcheongbuk-do
<i>Armillaria solidipes</i>	<i>Quercus serrata</i> , <i>Q. variabilis</i> , <i>Castanea crenata</i>	Jinbu-myeon, Pyeongchang-gun, Gangwon-do
<i>Armillaria solidipes</i>	<i>Quercus mongolica</i> , <i>Q. variabilis</i>	Mt Daeyasan, in Mungyeong-si, Gyeongsangbuk-do
<i>Armillaria solidipes</i>	<i>Betula davurica</i> , <i>Q. acutissima</i>	Mt Moaksan, Wanju-gun, Jeollabuk-do
<i>Armillaria solidipes</i>	<i>Q. mongolica</i>	Mt Moaksan, Wanju-gun, Jeollabuk-do

포자의 장경 길이는 뽕나무버섯(*A. mellea*)은 약 7.5 μm , 잣뽕나무버섯(*A. gallica*)은 7.6~8.1 μm (Fig. 1A, 1B), *A. sinapina*는 약 8.3 μm 였고, 포자의 단경길이는 뽕나무버섯은 약 5.0 μm , 잣뽕나무버섯은 약 5.4 μm , *A. sinapina*는 약 4.8 μm 였다. 따라서 포자의 장경/단경 비는 전체적으로 1.4 정도였다. 균사는 한 가지 형태였고, 균사두께는 약 3.1 μm 내외, 균사생장은 대부분 25°C에서 가장 좋았다.

뽕나무버섯속의 국내종 검색표를 기존 기록된 것[2, 6, 7]과 최근 채집되어 동정된 것[8] 7 종에 대하여 아래와 같이 작성하였다.

1. 턱받이가 있다. 2
 1. 턱받이가 없고 표면은 황갈색~갈색, 가운데에 검은색 미세한 인편이 있다.
..... *A. tabescens* (뽕나무버섯부치)
 2. 담자기의 기부균사에 연결꼭쇠가 없으며 표면은 연한 갈색이다. 그 중앙부에 진한 갈색
의 인편이 있다. *A. mellea* (뽕나무버섯)
 2. 담자기의 기부균사에 연결꼭쇠가 있다. 3
 3. 갯 크기가 크며, 뚜렷한 인편이 있다. 표면은 암갈색이며, 대에 턱받이가 뚜렷하다.
..... *A. solidipes* (= *A. ostoyae*) (잣뽕나무버섯)
 3. 갯 크기가 작으며, 매끈하다. 산재한 인편들이 있다. 4
 4. 기주식물에 대부분 근상균사를 형성하지 않는다. 5
 4. 기주식물에 근상균사를 형성한다. 6
 5. 나무주변 지면에서 나며, 표면은 밝은 노란빛 갈색이며, 대에 턱받이가 있지만 쉽게 탈
락된다. *A. gallica* (천마뽕나무버섯)
 5. 습윤지의 오리나무 등 활엽수가 고사한 지역에 난다 *A. nabsnona* (끈적뽕나무버섯)
 6. 병원성이며 드러난 기주나무에서 난다 *A. sinapina*
 6. 부후성이고 매몰된 고사목에서 난다 *A. cepistipes*

채집한 뽕나무버섯속 시료에 대하여 rDNA의 internal transcribed spacer (ITS) 영역에 대한 DNA 염기서열 분석 결과, 경기도 가평의 잣나무와 문경의 낙엽송에서 발생한 자실체는 뽕나무버섯(*A. mellea*), 경북 문경에서 물박달나무와 상수리나무에서 발생한 자실체는 잣뽕나무버섯(*A. solidipes* = *A. ostoyae*), 충북 청주와 괴산의 시장에서 구입한 뽕나무버섯은 천마뽕나무버섯(*A. gallica*), 충남 공주와 충북 충주의 소나무를 기주로 발생한 자실체는 *A. sinapina*로 분석되었다. 최근에는 충북 보은 속리산에서 채집된 뽕나무버섯이 nLSU rDNA 서열분석결과 *A. cepistipes*로 보고되었다[8]. 위 두 종에 대하여는 앞으로 자실체의 형태적 특성과 함께 한국명이 정해질 필요가 있다. 한편 잣뽕나무버섯을 *A. ostoyae*로 기록되었으나, 이것은 1900년에 이미 *A. solidipes*로 명명되었으므로[9], 여기서는 후자의 학명을 사용하였다.

일본에서는 뽕나무버섯속의 11 종이 알려졌는데, 이중에서 2 종은 줄기 상부에 고리가 없고 (*A. ectypa*, *A. tabescens*), 9 종은 고리가 있다(*A. cepistipes*, *A. gallica*, *A. mellea* subsp. *nipponica*, *A. nabsnona*, *A. ostoyae*, *A. solidipes*, *A. sinapina*, *A. singula*, *A. unidentified*)[10]. 자실체의 단포자로써 일본 국내 분포를 조사한 결과 *A. mellea* subsp. *nipponica*는 광범위하게 분포하였고, 엽록체가 없는 난초인 천마와 공생하는 뽕나무버섯종으로는 *A. ostoyae*, *A. gallica*, *A. jezoensis*, *A. sinapina*, *A. singula*가 알려졌으며, 이중에서 *A. gallica*는 흔한 종으로 부후성이 있고 토양내 근상균사속을 풍부하게 만들었다[10]. 이들 종을 구분하는 데에는 elongation factor-1 α (EF-1 α) 유전자를 사용하는데, 이 방법으로 일본의 남방지역 섬에서는 *A. novae-zelandiae*와 근연종이 식별되었지만, 말레이시아나 인도네시아 또는 호주와 뉴질랜드의 *A. nova-zelandiae*종과는 유전적으로 차이가 있었다[10]. 일본에서는 5종의 뽕나무버섯종이 식물뿐만 아니라 다른 버섯의 기주로서도 알려졌는데, 구멍장이버섯의 일종인 *Polyporus umbellata*는 적어도 5 종 이상의 뽕나무버섯 균사체에서 기생하였다[11].

뽕나무버섯의 분류학적 중요성

뽕나무버섯의 분류

뽕나무버섯속(*Armillaria*)에는 오늘날 40여 종이 전 세계적으로 알려져 있고, 이들의 형태적 특성과 병원성이 보고되었다. 이중에 서로 교배되지 않는 생물학적 종(biological species)인 상호불임그룹(intersterile group)은 기주, 감염성, 지리적 분포, 버섯형태, DNA 유사성 등에서 확연히 다르게 나타난다. 상호교배 불가능으로 기록된 종 중에는 전 세계적이거나, 매우 한정된 지역이나 특정 대륙에 분포하는 것들이 있다. 우리나라에서는 일반 침엽수와 활엽수림에서 뽕나무버섯 (*A. mellea*), 주로 침엽수림에서 잣뽕나무버섯(*A. ostoyae*), 활엽수림에서 천마뽕나무버섯(곤봉뽕나무버섯, *A. gallica*), 활엽수림 그루터기에서 뽕나무버섯부치(*A. tabescens*), 끈적뽕나무버섯(*A. nabsnona*), 소나무림에서 *A. sinapina*, 그리고 2016년에는 *A. cepistipes*가 보고되어서[8] 총 7종이 알려져 있다.

뽕나무버섯속은 처음에는 주름버섯속(*Agaricus*)의 한 개의 족(tribe)에 속했지만, 그 이후에 갓버섯속(*Lepiota*)으로 옮겨졌으며, 최종적으로 뽕나무버섯속(*Armillaria* (Fr;Fr) Staude)으로 표기하게 되었다[12]. 이 속명을 한때는 *Armillariella*로 표기하였으나, 현재는 *Armillaria*로 단순하게 되었다. 한 때는 *Armillaria*속에 250 종 이상이 있었지만 이들의 대부분은 별로 관련되지 않는 종들이 그 이름으로 불렸으며, 북미에서 흔한 *A. ostoyae*는 1980년대 초에 가서야 발표되었다. 이전에는 *Clitocybe tabescens* 종이 현재는 뿌리썩음균인 뽕나무버섯부치(*Armillaria tabescens*)로 명명되었다. 남반구와 북반구에 자생하는 뽕나무버섯속의 종들에 대하여 많은 사진을 Watling 등[13]의 문헌에서 볼 수 있다.

1960년 초까지 뽕나무버섯속에 관한 문헌은 지극히 혼란스럽다. 이것은 여러 연구자들에 의하여 병원성균이나 아니면 우발성 기회성 병원균으로 취급되었다. 이 균의 기주 범위는 다양하고 버섯의 형태는 변이가 극심하다. 1970년대에는 Hintikka[14]가 이 그룹 중에서 5개의 유럽종을 구별하는데 사용한 방법은 단포자를 분리하여 같은 페트리 플레이트에 길러서 두 콜로니가 만났을 때 콜로니 형태가 바뀌는지 아닌지를 관찰하는 것이었다. 뽕나무버섯속의 단포자 배양체는 일반적으로 흰색이고 솜털이 상당히 많다. 단포자가 발아하여 나온 균사의

배양체들은 일핵균사로서 버섯을 형성하여 생활사를 완성하기 위해서는 다른 교배형의 단포자 분리 배양체와 융합해야 한다. 화합성이 있는 적합한 교배형들이 융합하면, 이 혼합 콜로니는 짙은 갈색으로 납작하게 되고, 딱딱한 표피가 형성되면서 굵은 근상균사를 만든다. 만일 단포자 분리균이 다른 종이면, 그 콜로니들은 함께 융합하여 자라지 못하고 흰색으로 솜털 균사가 많이 남아있게 된다. 이 방법으로, 5개 생물종을 구분할 수 있었다[15]. 이들은 형태학적 종이라기보다는 생물학적 종이라고 한다. 그 이유는 종내 분리균은 생물학적으로 의미있는 성으로써 상호작용하기 때문이다.

하지만 형태적 특성만으로 이들을 구별하기가 여전히 어렵다. 유럽의 생물학적 종들의 이름들은 BS(biological species, 생물학적 종) A = *A. borealis*, BS B = *A. cepistipes*, BS C = *A. ostoyae*, BS D = *A. mellea*, BSE = *A. gallica* (*A. bulbosa*와 *A. lutea*로도 알려짐)이다[12]. 하지만 아직까지도, 교배적 합성 방법으로는 유럽 생물종을 완전히 구분하지는 못하고 있다. 형태학적인 구분은 여전히 인지하기가 어려운데, 혼돈이 더 커지게 된 것은 이 여러 가지 생물학적 종에 다른 이름들이 붙여졌기 때문이다. 예를 들면 BSC는 *A. ostoyae* 또는 *A. obscura*로, BSE는 *A. bulbosa* 또는 *A. lutea*로 시기에 따라 달라졌고 이후에 *A. gallica*가 이에 포함되었다.

1970년대에 Hintikka가 개발하고 Korhonen이 발전시킨 단포자 분리 균사체의 혼합 배양 방법이 북미지역에 넓게 분포하는 채집 분리 균주에 적용되었다[16]. 이 방법으로 북미에 있는 뿔나무버섯(*A. mellea*)은 실제로는 유전적으로 격리된 10개의 북미 생물학적 종(North American Biological Species, NABS)으로 판명되었다. 이로 인하여 균학과 산림병리학 사람들에서는 큰 혼란이 일어났다. 간단한 개념을 좋아하는 학자들은 분류학자들이 명명법적인 게임을 하고 있다고 불평하기도 한다. NABS의 종들은 유럽의 생물학종 하나만 빼고는 모두 유전적으로 화합할 수 있음이 증명되었다[17]. 그리고 오직 *A. borealis* 만이 모든 NABS와는 유전적으로 불화합성임이 알려졌다. 그 결과, NABS종은 V와 X 종 이외에는 같은 유럽 종의 이름과 함께 표기된다. NABS의 V와 X종은 유럽의 *A. cepistipes*종과는 화합성이 불완전하고 일관성이 없다. Anderson[18]은 1980년에 정해진 NABS의 2개는 불필요한 것이라고 하였다.

뿔나무버섯속의 종을 구별하는데 쓸 수 있는 새로운 기술로써, 미국과 유럽에 있는 균학자들은 형태적인 특징으로 생물종을 구분하기 시작하여, 가능한 많은 특징들을 모았다. 그러나 이 종들을 쉽게 구분하는 특징은 몇 가지 안 된다. 예를 들면 포자의 크기와 형태 등은 종을 구분하는 유용한 특징이 아니다. 왜냐하면 이 특징들은 분류군 간에 크기의 범위가 겹치거나 매우 비슷하기 때문이다. 그러나 신선한 시료를 가지고 식별할 수 있는 형태적 특징이 있다. 버섯 자실체의 색깔, 인편의 타입과 유무, 줄기의 형태와 색깔, 서식지, 기주 그리고 지리적 분포 등은 모두 종을 식별하는데 사용될 수 있다. 그러나 건조시료의 경우 이러한 특징들을 보존하기 어렵고, 결과적으로 종 수준에서 식별하는 것은 실제로는 불가능하다.

버섯종의 분포 상황은 몇 종에 대해서는 중요한 특성이 될 수 있지만, 예외적인 경우도 있다. 예를 들면 수년간 풍년인 경우에는 뿔나무버섯속의 버섯들이 여러 곳에서 많이 나지만, 흉년이 되면 같은 지점일지라도 버섯이 형성되지 않는 경우가 많다. 또한 40여 종이나 되는 뿔나무버섯속의 종들을 정확하게 동정하는 것은 오직 몇몇 연구실에서만 가능하기 때문에 종별로 분포지를 정하기가 어렵다.

뽕나무버섯속 분류의 중요성

근본적인 질문 중에 하나는 “왜 많은 사람들이 뽕나무버섯속의 종을 구분하는데 관심을 갖는가?”이다. 비록 채집된 잣뽕나무버섯은 분포지역과 기주수목에 따라 약간 독성이 있을 수 있지만, 버섯을 식용하는 사람이 볼 때는 이들 뽕나무버섯류는 모두 식용이고 맛있는 것이다. 그러나 산림경영인이 볼 때는, 병원성의 유무와 정도에 따라 종을 구분하는 것이 매우 중요하다. 예를 들면 뽕나무버섯(*A. mellea*)은 건조나 다른 병원균 때문에 약해진 나무, 특히 참나무를 죽이고, 잣뽕나무버섯(*A. ostoyae* = *A. solidipes*)은 침엽수를 죽인다. 이에 비하여 천마뽕나무버섯(*A. gallica*)은 독이 약한 사물기생균이고 토양의 유기물을 분해하고, 나무에 해를 거의 주지 않는다. 그래서 참나무 원목에 접종하여 천마재배에 사용하는 종이기도 하다.

산림에서 뽕나무버섯속의 버섯 발생한 것을 본 임업인은 이 뿌리병이 문제가 되므로 이를 감소시킬 조치가 필요할 것이다. 현존하고 있는 뽕나무버섯속의 다른 종에 대해서는 그 병원성을 잘 알지 못하고 있다. 뽕나무버섯속의 종을 충분히 식별할 수 있는 특징을 서술하기가 어려움에도 불구하고, 유럽에서는 알려지지 않는 3개의 NABS 종이 기록되었다. 즉, Burdsall과 Volk[12]에 의하면 *A. gemina* (NABS II), *A. calvescens* (NABS III), *A. sinapina* (NABS V)이고, 유럽의 *A. cepistipes*와 비슷하지만 명명되지 않은 NABS IX, X, XI 종들이 불화합성 반응에 따라 다르게 분류되었다. 채집한 버섯에서 균사를 분리배양하여 알고 있는 종과 대치 배양해보면 추가적인 생물종이나 아종이 더 밝혀질 수 있다.

뽕나무버섯의 혼합종을 분리하기 시작한 이래로 이들의 명명법에 여러 문제점이 발생하였고, 체계 또한 일관성이 결여되어 있다. 한 예는 *A. obscura*와 *A. ostoyae* 중 어느 이름을 쓸 것인가를 결정하는 것이다. *A. obscura*는 어둡다 또는 모호하다는 뜻이므로 사용하기에 확실하지 않았으나 *A. ostoyae* 이름에 대하여는 기준 표본이 있었으므로 결국 *A. ostoyae*로 결정되었다[19]. 하지만 *A. ostoyae* 또한 이미 1900년에 기록된 *A. solidipes*로 고쳐 부르게 되었다. *A. bulbosa* 이름 또한 심한 혼란을 겪었는데, 그 이유는 이런 가장 널리 분포하는 종을 가지고 일했던 여러 다른 그룹에서 *A. bulbosa*, *A. lutea*, *A. gallica* 라는 이름을 모두 사용하였기 때문이다. 최종적으로는 Marxmüller[19]의 논문으로 이 종의 명명법이 일단락되어 천마뽕나무버섯(*A. gallica*)이 쓰이게 되었다. 나머지 2개 이름이 더 일찍 출판되어 우선권이 있었지만, 여러 상이한 종에 모호하게 적용되어 받아들여지지 않았다.

뽕나무버섯의 번식

보통의 균류 균사체 세포는 반수체인 핵을 2개 가지고 있고, 이 2개의 핵은 담자기에서 융합하여 이배체가 된 후 유전자 교환을 한 후에 감수분열하여 다시 반수체(haploid) 포자를 형성한다. 하지만 뽕나무버섯은 특이하게 균사체에서 이배체 상태가 오래 지속된다[14]. 뽕나무버섯은 유성생식을 하여 2 교배형 자리(two mating type loci)를 가지고 있다. 포자로부터 발아한 균사가 접합을 하면 핵도 융합을 하여 이배체(diploid, 2n) 균사체가 된다. 산림 내 토양이나 감염나무를 죽이는 균사도 주로 이배체이다. 여러 조건이 적합할 경우에만 버섯이 발생하며, 버섯 자실체의 주름살에서 생성된 담자기에서 핵의 감수분열을 통해 반수체 핵이 생기고 이들은 담자포자내로 이동한다. 뽕나무버섯은 무성포자는 형성하지 않고, 근상균사속(Fig. 2)이 뻗어가면서 새로운 나무를 감염한다. 이 균사는 나무뿌리를 통한 전파성이 매우 크

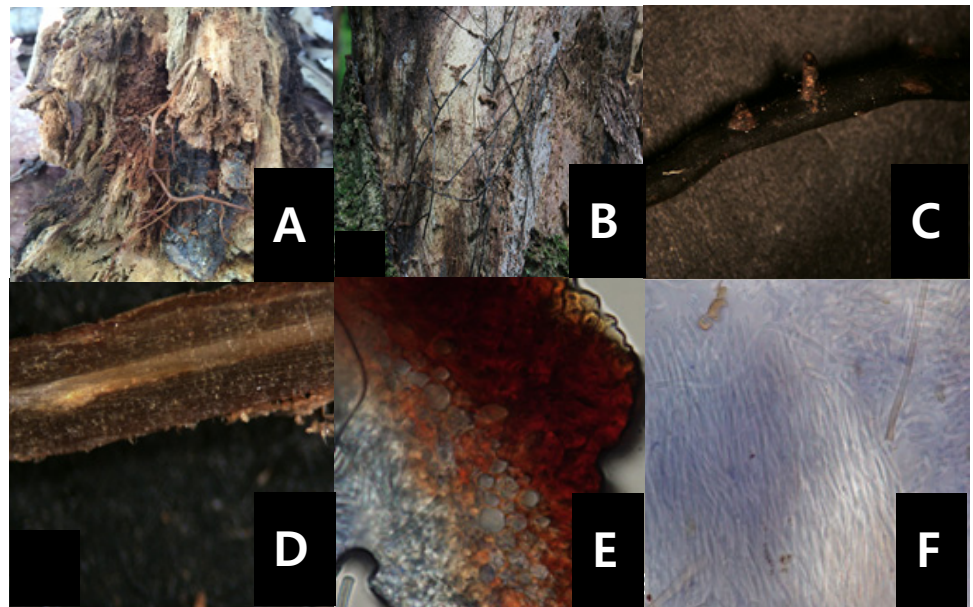


Fig. 2. External and internal tissues of rhizomorph of *Armillaria* sp. A, B, Rhizomorphs in the cambium and inner bark of rotten butt; C, Close view of black rhizomorph; D, Longitudinal section of rhizomorph with light mycelial strand in the middle; E, Brown outer layers in the crosssection of black rhizomorph; F, Hyaline hyphal tissues in the middle of rhizomorph.

며, 토양 유기물 층 및 무기물 층으로도 번져나간다.

뽕나무버섯의 개체유전체(genet)

개체유전체(genet)는 한 개체의 동일한 유전체를 지닌 클론(clone)이며, 두 개의 클론 군사체를 대치배양하여 둘 사이에 대선이 형성되면 다른 개체유전체로 구분한다. 이 개체유전체는 유전적으로 동일하지만 공간적으로는 절단된 부위가 있을 경우 비연속으로 분포할 수도 있다. 뽕나무버섯균은 뿌리병원균으로 산림경관에서 광범위하게 분포한다. 스위스국립공원에서 개체유전체를 군사체간의 불화합성 테스트로 조사한 결과에 따르면, *A. cepistipes*는 0.2 ha, *A. borealis*는 0.6 ha로 개체유전체 수는 ha당 7~9개였고, 잣뽕나무버섯은 6.8~37 ha에 걸쳐서 분포하고, 특히 춥고 건조한 산림지대에서 오랫동안 크게 자란다[20]. 천마뽕나무버섯과 뽕나무버섯은 저지대에서 나오고, 고산지대에는 출현하지 않는다.

군사체 불화합성 짝짓기 방법(somatic incompatibility pairings)으로 분석한 결과, 잣뽕나무버섯의 개체유전체 크기는 37 ha나 되고, 감염된 소나무 48개를 포함하며, 길이는 800 m 인 것에 비하여 *A. cepistipes*와 *A. borealis*의 개체유전체는 작지만, 각각 2.4 ha, 1.4 ha였다[20]. 잣뽕나무버섯의 개체유전체 크기의 범주는 95~965 ha였다[21]. 새로운 개체유전체는 자실체에서 생겨난 반수체 포자가 발아하여 만나서 2핵 군사가 만들어지면서 형성될 수 있다. 그러므로 자실체를 잘 형성하지 않는 기후 조건에서는 개체유전체 크기가 크다. 즉 땅속 군사체에 혼입해 들어갈 새로운 유전자인 포자가 없기 때문이다. 이에 반하여 습윤하고 따뜻한 지역에서는 자실체가 많이 발생하므로 다른 유전자를 가진 개체유전체가 작은 것이 많아진다[16, 22]. 그리고 새로운 개체유전체가 생길 확률은 산림이 산불이나 폭풍 도복피해, 병해충, 벌채

등으로 교란되어 죽은 지 얼마 되지 않은 나무 그루터기가 생기는 경우이다. 이 포자 접종원의 활력은 시공간적으로 변이가 있고, 각 개체유전체의 성장속도는 0.2~1.3 m/yr이며 개체유전체의 나이와 크기는 비례한다[23].

수목병원균의 산림생태학적 의미

접종원의 전파와 생존

포자, 균사체, 감염된 묘목의 뿌리는 모두 접종원이 될 수 있다. 균사체가 큰 나무 줄기나 뿌리를 감염하면, 장기간 동안 안정적으로 생존할 수 있고, 기상 상태나 줄기의 크기 등의 요인에 따라 밀둥치에서 최대 50년까지도 생존이 가능하다. 뽕나무버섯균의 전파는 땅속에 분포하는 근상균사속을 통하여 이루어지는데 이때, 쇠약목, 간벌목의 벌근 등 취약한 기주가 먼저 감염된다.

접종원

뽕나무버섯균은 두 가지 전파 수단을 지니고 있다. 첫 번째 수단은 공기 중 전파이다. 이는 담자포자로 새로운 감염지역을 형성한다. 하지만 포자 전파의 성공 가능성은 환경에 의존하므로 불확실하다. 환경조건 중에서 기주인 산림의 식생, 수분, 온도 같은 기상조건이 성공 가능성을 크게 좌우한다. 그러므로 두 번째 수단인 균사 생장으로 지역을 확장하는 것이 전파 성공의 확률이 높다. 즉 균사와 근상균사속으로 확장하는 것이 가장 확실한 방법이다. 감염된 뿌리가 다른 뿌리에 접촉하면, 처음 시작된 나무로부터 연속적으로 전파된다. 유전자가 같은 한 개의 개체(genet), 즉 클론이 감염지역을 형성하여 확장한다.

수목병의 관리

아밀라리아(뽕나무버섯균) 뿌리병은 연구가 많이 되었지만, 여전히 이 병을 방제하는데 효과적이고 실질적인 방법을 모르고 있다. 또한, 이 병을 방제하기 위한 간벌 같은 산림 작업의 효과는 측정하기도 예측하기도 어렵다. 그러나 지역에서나 기주에서나 스트레스를 해소하여 병발생을 감소시킬 수 있다. 이 병은 스트레스 후 2차적인 피해인 경우가 많으므로, 그 스트레스를 완화시킴으로써 피해를 해결할 수 있다.

기주식물의 스트레스

뽕나무버섯속의 균은 건조, 동해, 경쟁, 간벌, 벌목, 곤충피해목, 식엽, 숲가꾸기 등 생물적이거나 비생물적 요인으로 인하여 쇠약해진, 즉 스트레스를 많이 받은 기주식물에 감염하여 근주부후병을 일으킨다. 이 균은 건강한 나무가 답압, 뿌리 수피의 상처, 곤충피해, 기상재해와 같은 1차적 피해를 받은 이후에 2차적 피해를 준다. 천마뽕나무버섯은 이런 산림에서는 병원균이 될 수 있지만, 보통 오래된 나무 밀둥치를 부후하고, 나무를 죽이는 일은 드물다. 이 균은 효율적인 부후균으로서 죽어가는 나무와 밀둥치의 뿌리를 감염한다. 한편, 짚시나방 같은 외래곤충이 있을 수년 동안 가해하면 나무는 쇠약해져서, 살아있는 뿌리와 줄기 조직이 이 균에 감염되어 죽게 된다[1]. 이 균은 스트레스와 연결된 2차 균이지만 나무는 삶과 죽음의 갈

림길에 선다. 천마뿔나무버섯균에 감염되지 않으면, 나무가 곤충의 식엽 피해를 입었더라도 회복할 수 있다. 즉, 1차 피해목이 2차로 이 버섯균에 감염되지 않았을 경우에는 곤충 피해로부터 회복할 수 있다는 것이다. 이에 비해서 뿔나무버섯(*A. mellea*)은 여러 침엽수종과 조림지, 과수원, 포도원 등에서 건강한 수목을 침범하는 치명적인 1차 병원균이다. 이 균의 접종원은 기존 병해목의 뿌리로부터 전파된다.

뿔나무버섯병의 방제

뿔나무버섯균을 경쟁 배타할 수 있는 균으로는 개암버섯속(*Hypholoma*) 버섯이며, 노란개암버섯(*H. fasciculare*) 톱밥배양균은 로지폴 소나무와 미송(Douglas-fir)에 감염한 뿔나무버섯균을 67% 감소시켰다[24]. *H. capnoides*와 잣뿔나무버섯은 같은 생태계에서 서로 경쟁한다. 그 외 뿔나무버섯균과 경쟁하는 것으로는 꽃송이버섯으로 이 버섯균은 항균항생물질인 스파라졸(sparassol)과 올셀린(orsellinic)산을 분비하여 뿔나무버섯에 기생하기도 한다[3]. 결국 꽃송이버섯은 뿔나무버섯에 대항하므로, 이들을 나무줄기에 접종하면 뿔나무버섯의 증식을 막을 것이다. 꽃송이버섯이 뿌리기생병원균인 동시에 부생균이지만 대면적의 산림을 죽이는 경우는 없었다. 실험실에서 페트리 플레이트에 두 균을 접종하여 배양했을 때 꽃송이버섯균사가 뿔나무버섯균사체의 콜로니를 점유하였다[3]. 따라서 뿔나무버섯에 대항하는 균으로 개암버섯(*Hypholoma sublateritium*), 구름버섯(*Trametes versicolor*), 팽이버섯(*Flammulina velutipes*), 느타리(*Pleurotus ostreatus*) 등의 부후균을 이용할 수 있을 것이다.

병원성 뿔나무버섯균의 산림생태학적 관점

뿔나무버섯은 2차 균으로 수목이 쇠약해져서 저항력이 낮아지면 침투하는 균이다. 이 버섯의 근상균사속은 산림토양이나 수목의 뿌리 표면에서 병원균 기능을 하지 않은 채로 존재한다. 하지만 건전한 뿌리가 1차 병원균의 침해를 받아 약해지면 2차 병원균으로서 수목뿌리 내부로 침투한다. 그리고 한번 점유하면 나무조직 속에서 오랫동안 산다. 예를 들면 캘리포니아의 시에라 네바다 지역에서 비공격적인 천마뿔나무버섯의 근상균사는 수많은 전나무의 큰 뿌리 표면에 존재하지만 병원성이나 부후성을 나타내지는 않는다[1]. 하지만 같은 뿌리가 벽돌빛뿌리버섯(*Heterobasidion annosum*)에 감염되면, 뿔나무버섯균이 곧장 병원성이 되어 뿌리에 침투한다. 뿔나무버섯은 2차 병원균이므로, 침투성이 강한 벽돌빛뿌리버섯이 이미 점유하였던 병의 중심 지역에 나타난다. 즉 *A. borealis*와 *A. cepistipes*의 개체유전체가 벽돌빛뿌리버섯의 병중심부에 있다는 것은 이 버섯균이 더 강력한 병원균으로 건장한 나무를 감염하여 죽일 수 있지만 뿔나무버섯종들은 차후 부후균이든가 기생성이 약한 균임을 나타낸다[21]. 따라서 천마뿔나무버섯의 개체유전체는 모자이크상으로 나타나며, 벽돌빛뿌리버섯과는 서로간에 역동적인 상호작용이 존재한다.

뿔나무버섯의 근상균사속은 소수성(hydrophilic)이 매우 높은 멜리닌층으로 둘러싸인 균사끈으로 구성되어 있다(Fig. 2C). 근상균사속은 그 모양 때문에 흔히 구두끈이라고 불리고 토양 속에서 자유롭게 자라서 뿌리가 없더라도 병원균 균사가 나무와 나무사이를 이동할 수 있게 해 준다. 근상균사속의 구조적인 일관성과 두께와 내부 균사조직의 특징은 종을 구분할 수 있는 진단적인 도구가 된다. 근상균사는 일반적으로 기주의 뿌리표면이나 근원부에서 잘

보이고, 뿌리의 수피 안쪽에 자라면서 나무의 본 줄기에서 수 미터 떨어진 뿌리에서도 나타난다. 뽕나무버섯의 뿌리병원균의 존재 흔적은 균사메트로서 이것은 수피 안쪽에서 뿌리근원부에서부터 부채모양으로 퍼져나간다. 그리고는 송진이 흐르고 목질이 썩은 동공이 생긴다.

근상균사속은 약해진 나무의 가용성 물질자원을 활용할 준비가 된 전초기지라고 생각할 수 있다. 이런 2차 병원균의 탐사적인 기능은 표면상으로는 비용이 지극히 많이 드는 것 같지만 기회가 생길 때 자원을 신속하게 차지할 수 있게 된다. 그렇지 않으면 이 자원은 보다 공격적인 1차 균이나 다른 경쟁자들의 차지될 것이다. 쇠약해진 기주에 침입하는 것은 균사의 선단이 전진하여 얻은 결과라기보다는 이미 형성한 네트워크를 통해서 에너지를 조금 더 투자한 결과이다.

뽕나무버섯의 엄청나게 많은 숫자의 포자가 기류를 타고 멀리 날아갈 수 있지만 공기중에서 건조된 포자의 발아력은 수일만 지나도 잃게 될 수 있다[25]. 또한 포자가 발아하여 새로 침입할 수 있는 나무 뿌리에 접촉할 수 있는 시간은 길지 않다. 즉 임목의 상처 부위에서 세포가 완전히 살아있으면, 균의 침입에 대하여 송진이나 수액으로 방어를 하고, 완전히 죽게 되면 주위의 온갖 잡다한 사물기생균이 선점하게 된다. 따라서 포자로 번식할 기회는 높지 않다. 반면에 기존 근상균사는 토양 속이나 뿌리 표피에 생존하면서, 대상목이 병충해나 간벌 벌채 등으로 쇠약해져서 방어능력이 낮아지면 신속히 침투해 들어갈 수가 있다. 벌채 등으로 지상부가 제거되면 지하부의 활력이 낮아지므로 뽕나무버섯균 같이 2차 병원균은 남은 그루 터기를 점유하기가 유리하다. 뽕나무버섯균은 뿌리의 표면에 산다. 그러므로 토양 내 뿌리의 굵기와 관계없이 산림토양 내 전면적으로 퍼져나갈 수 있다.

뽕나무버섯의 산림생태학적 특징

뽕나무버섯은 백색부후균으로써, 리그닌과 셀룰로오스를 분해하여 목재는 표백된 것처럼 보인다. 목재가 뽕나무버섯에 의해 부후되면 스폰지 또는 섬유질이 되고, 부후목에 대신 (zone line, 콜로니 구역선)이라고 불리는 검은색 선이 보이는데 이 선은 실제로는 굴곡이 있는 경계면으로 분해되어 죽은 부위나 다른 균의 점유 지점과 구분된다. 그 선은 불리한 환경이나 다른 종이나 침입곰팡이로부터 뽕나무버섯의 균사체를 보호하는 역할을 한다. 분해가 활발히 되고 있는 부후목은 발광을 하는데, 어두운 곳에서도 볼 수 있다.

산림생태학적으로 길게 보면 뽕나무버섯은 훨씬 많은 기능을 한다. 뽕나무버섯은 다른 기생균에 감염되어 죽은 수목을 분해하여 양분을 순환시키는 부생균으로 수 천년을 살면서 그 지역을 점유해 나간다. 예를 들면 미국 오레곤주에서 미송산림지역을 침입한 잣뽕나무버섯균은 2,000여년을 살면서 960 ha를 점유하였다[3]. 이런 면에서 볼 때 뽕나무버섯은 울창한 산림에서 수목을 죽게 하여 자연간벌하고, 하늘을 열어 빛과 물이 더 들어오게 하여 새로운 생물의 서식지를 창조하거나 자연천이를 촉진시키고, 죽은 나무는 여러 미생물, 버섯, 곤충과 야생동물들의 적소가 되어 종다양성을 높인다. 즉 죽은 나무는 이들 생물의 서식지인 동시에 먹이 사냥터이며 은신처가 되면서 그 나무의 장소에는 새로운 식물이 점유하게 되는 천이 과정을 이룬다.

뽕나무버섯속의 균은 병원균으로 침엽수에만 침투하는 종, 활엽수에만 침투하는 종, 그리고 둘 다 침투할 수 있는 종, 부후균으로 사물기생하는 등 기능이 매우 다양하다. 그러므로 일본의 홋카이도에서 뽕나무버섯의 아종분화(*A. mellea* subsp. *nipponica*)[26]와 신종들(*A. jezoensis*,

A. singular)이 발견된 것처럼[27], 다양한 수종이 혼재하는 우리나라 산림에서도 고유한 뿔나무버섯 종의 출현이 기대된다. 뿔나무버섯은 감염이 잘 되는 수종이나 수목 개체 그리고 과밀 임분에서는 수목을 고사시키지만, 다른 한편으로는 생태계 내에서 자연간별로 경쟁을 완화하고, 산림천이와 양분순환을 촉진시키고 종다양성과 생물다양성을 높이는 역할을 한다.

적 요

산림에서 나는 뿔나무버섯속(*Armillaria*)은 봄부터 가을에 걸쳐 나는 식용버섯으로 유기물을 분해하는 백색부후 부생균(saprophyte)이면서 동시에 나무를 죽이는 뿌리기생 병원균으로 비절대기생체(nonobligate parasite) 또는 임의기생체 (facultative parasite)이다. 이들은 산림생태계에서 자연간벌과 천이에 큰 기여를 한다. 이 속에는 전세계 40여 종이 알려져 있고 기주식물로는 침엽수, 활엽수, 목본덩굴식물과 초본식물도 포함한다. 이 버섯의 유전적 개체(genet)는 산림에서 수명이 길어서, 약 2,000여년을 살면서 약 960 ha의 면적까지도 퍼져 나가기도 한다. 간벌 등 숲가꾸기로 그루터기가 많이 생기는 요즘 산림에서 발생량이 증가하고 있으며, 산촌에서 중요한 소득원으로 인식되고 있다. 따라서 뿔나무버섯에 대하여 정확한 동정이 필요하다. 이 총설에서는 뿔나무버섯속의 분류학적 문제와 국내 7개 분포 종의 형태에 의한 분류검색표, 산림생태학적 및 산림병리학적 의미를 토의하였다.

Acknowledgements

This study was carried out with the support of 'Forest Science & Technology Projects (Project No. S211416L010140)' provided by Korea Forest Service.

REFERENCES

1. Garbelotto M. Root and butt rot diseases. In: Burley J, Youngquist J, Evans J, editors. Encyclopedia of forest sciences. Oxford: Elsevier; 2004. p.750-8.
2. Volk TJ, Burdsall HH Jr. A nomenclatural study of *Armillaria* and *Armillariella* species (Basidiomycotina, Tricholomataceae). Oslo: Fungiflora; 1995.
3. Stamets P. Mycelium running: how mushrooms can help save the world. Berkeley: Ten Speed Press; 2005.
4. Yoo YB. Mushroom science. Seoul: Kyohaksa; 2015.
5. Strapáč I, Baranová M, Smrčová M, Bedlovičová Z. Antioxidant activity of honey mushrooms (*Armillaria mellea*). Folia Vet 2016;60:37-41.
6. The Korean Society of Mycology. List of mushrooms in Korea. Seoul: The Korean Society of Mycology; 2013.
7. Choi HP. The great illustrated mushroom. Seoul: Academy Book; 2015.
8. Lee JS, Choi SY, Kim C, Lee HB. Twelve undescribed species of macrofungi from Korea. Kor J Mycol 2016;44:233-9.
9. Burdsall HH Jr, Volk TJ. *Armillaria solidipes*, an older name for the fungus called *Armillaria ostoyae*. North Am Fungi 2008;3:261-7.

10. Ota Y, Kim MS, Neda H, Klopfenstein NB, Hasegawa E. The phylogenetic position of an *Armillaria* species from Amani-Oshima, a subtropical island of Japan, based on elongation factor and ITS sequences. *Mycoscience* 2011;52:53-8.
11. Kikuchi G, Yamaji H. Identification of *Armillaria* species associated with *Polyporus umbellatus* using ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Mycoscience* 2010;51: 366-72.
12. Burdsall HH Jr, Volk TJ. The state of taxonomy of the genus *Armillaria*. *McIlvainea* 1993;11:4-11.
13. Watling R, Kile GA, Burdsall HH Jr. Nomenclature, taxonomy and identification. In: United States Department of Agriculture. Agriculture handbook. Washington, D.C.: U.S. GPO; 1996. p. 1-9.
14. Hintikka V. A note on the polarity of *Armillariella mellea*. *Karstenia* 1973;13:32-9.
15. Korhonen K. Interfertility and clonal size in the *Armillaria mellea* complex. *Karstenia* 1978;18:31-42.
16. Anderson JB, Ullrich RC. Biological species of *Armillaria mellea* in North America. *Mycologia* 1979;71:402-14.
17. Anderson JB, Korhonen K, Ullrich RC. Relationships between European and North American biological species of *Armillaria mellea*. *Exp Mycol* 1980;4:78-86.
18. Anderson JB. Biological species of *Armillaria* in North America: redesignation of groups IV and VIII and enumeration of voucher strains for other groups. *Mycologia* 1986;78:837-9.
19. Marxmüller H. Some notes on the taxonomy and nomenclature of five European *Armillaria* species. *Mycotaxon* 1992;44:267-74.
20. Bendel M, Kienast F, Rigling D. Genetic population structure of three *Armillaria* species at the landscape scale: a case study from Swiss *Pinus mugo* forests. *Mycol Res* 2006;110:705-12.
21. Ferguson BA, Dreisbach TA, Parks CG, Filip GM, Schmitt CL. Coarse-scale population structure of pathogenic *Armillaria* species in a mixed-conifer forest in the Blue Mountains of northeast Oregon. *Can J For Res* 2003;33:612-23.
22. Worrall JJ. Population structure of *Armillaria* species in several forest types. *Mycologia* 1994;86:401-7.
23. Peet FG, Morrison DJ, Pellow KW. Rate of spread of *Armillaria ostoyae* in two Douglas-fir plantations in the southern interior of British Columbia. *Can J For Res* 1996;26:148-51.
24. Chapman B, Xiao G. Inoculation of stumps with *Hypholoma fasciculare* as a possible means to control *Armillaria* root disease. *Can J Bot* 2000;78:129-34.
25. Lodge DJ, Ammirati JF, O'Dell TE, Mueller GM. Collecting and describing macrofungi. In: Mueller GM, Bills GF, Foster MS, editors. Biodiversity of fungi: inventory and monitoring methods. Amsterdam: Elsevier Academic Press; 2004. p. 128-58.
26. Cha JY, Igarashi T. A note on *Armillaria mellea* subsp. *nipponica* subsp. nov. in Japan. *Mycoscience* 1995;36:143-6.
27. Cha JY, Sung JM, Igarashi T. Biological species and morphological characteristics of *Armillaria mellea* complex in Hokkaido: *A. sinapina* and two new species, *A. jezoensis* and *A. singula*. *Mycoscience* 1994;35:39-47.