บทที่ 2
เอกสารและงานวิจัยที่เกี่ยวข้อง

แนวคิดและทฤษฎี

ไมคอร์ไรซา (mycorrhiza) มาจากภาษากรีกว่า mykes แปลว่าเชื้อรา รวมกับ คำว่า rhiza แปลว่ารากFrank (1885 อ้างถึงใน Bonfante-Fasolo, 1982) นักโรคป่าไม้วิทยาชาวเยอรมันพบการอยู่ร่วมกันระหว่างเชื้อราและรากของพืชชั้นสูง โดยรานั้นต้องไม่ใช่ราที่เป็นสาเหตุของโรคพืช ส่วนรากพืชต้องเป็นรากที่มีอายุน้อย (Jackson และ Masom, 1984) การอยู่ร่วมกันนี้เป็นความสัมพันธ์แบบต่างฝ่ายต่างได้รับประโยชน์ (symbiosis) พืชได้รับน้ำและแร่ธาตุที่จำเป็นต่อการดำรงชีวิตจากรา ส่วนราได้รับสารอาหารจากพืชผ่านมาทางระบบราก เช่น แป้ง น้ำตาล โปรตีน กรดอะมิโนและวิตามิน โดยเชื้อราจะทำหน้าที่เหมือนเป็นรากฝอยให้แก่พืช เส้นใยของราส่วนที่อยู่แพร่กระจายภายนอกรากและภายในรากจะเพิ่มพื้นที่ผิวในการดูดซึมธาตุอาหารให้แก่พืช ดังนั้นจึงทำให้พืชที่มีราไมคอร์ไรซาอยู่ที่รากจะมีอัตราการเจริญเติบโตสูงกว่าพืชที่ไม่มีราชนิดนี้ (Chilvers และคณะ, 1987) และยังพบว่าราไมคอร์ไรซาจะช่วยยับยั้งการเจริญเติบโตของราที่เป็นสาเหตุของโรคพืช นอกจากนี้ยังต่อต้านการเข้าทำลายของไส้เดือนฝอย และลดอัตราการตายของกล้าไม้เมื่อปลูกลงแปลง

ชนิดของราไมคอร์ไรซา

โดยอาศัยลักษณะทางสัณฐานวิทยาและสรีรวิทยาของรา Harley และ Smith (1983) จำแนกชนิดของราไมคอร์ไรซาได้เป็น 7 กลุ่มได้แก่ ectomycorrhiza, endomycorrhiza (vesicular-arbuscular mycorrhiza), ectendomycorrhiza, ericoid mycorrhiza, arbutoid mycorrhiza, monotropoid mycorrhiza และ orchid mycorrhiza

1. Ectomycorrhiza เป็นราไมคอร์ไรซาที่มีเส้นใยของราเจริญสานตัวกันเป็นแผ่นอัดแน่น (fungal sheath) หรือเป็นเยื่อหุ้ม (mantle) อยู่รอบ ๆ ราก ประกอบด้วย 1-2 ชั้น ส่วนมากจะพบเป็น 2 ชั้น โดยชั้นนอกจะสานกันอัดแน่นกว่าชั้นใน สีของเส้นใยอาจจะมีสีดำ ส้ม เหลือง น้ำตาล และไม่มีสีขึ้นอยู่กับชนิดของรา ส่วนเยื่อหุ้มนี้หนาประมาณ 20-40 ไมโครเมตร มีน้ำหนักแห้งคิดเป็น 25-40 เปอร์เซ็นต์ ของน้ำหนักแห้งของรากทั้งหมด เส้นใยบางส่วนบริเวณนี้จะเจริญเข้าไปอยู่ในช่องว่างระหว่างเซลล์ชั้นเอพิเดอร์มิส (epidermis) กับเซลล์ชั้นคอร์เท็กซ์ (cortex) แล้วเส้นใยจะเจริญสานกันเป็นตาข่ายอยู่รอบๆ เซลล์ในชั้นคอร์เท็กซ์ เรียกว่า Hartig net รากพืชที่มีราเอคโตไมคอร์ไรซาจะไม่มีขนรากเนื่องจากเส้นใยราเจริญคลุมรากไว้ ราเอคโตไมคอร์ไรซามีมากกว่า 5,000 ชนิด และเจริญร่วมกับพืชประมาณ 2000 ชนิด ในตระกูล Pinaceae, Salicaceae, Betulaceae, Fagaceae และ Mimosaceae และบางส่วนของ Rosaceae, Leguminoceae,

Ericaceae และ Junglandaceae ไม่พบในพืชใบเลี้ยงเดี่ยว ส่วนใหญ่ราเอคโตไมคอร์ไรซาเป็นราชั้นสูง จัดจำแนกอยู่ในกลุ่ม Basidiomycetes, Ascomycetes และ Phycomycetes (Harley และ Smith, 1983) ราชนิดนี้มักจะสร้างดอกเห็ดเมื่ออยู่ในสิ่งแวดล้อมที่เหมาะสม เช่น *Lactarius* spp., *Pisolithus* spp. และ *Scleroderma* spp. เป็นต้น บางชนิดนิยมนำมารับประทาน เช่น *Amanita* spp., *Boletus* spp. และ *Russula* spp.

2. Arbuscular mycorrhiza (AM หรือ Endomycorrhiza หรือ vesicular-arbuscular mycorrhiza: VAM) เป็นราไมคอร์ไรซาที่มีเส้นใยเจริญสานกันอยู่หลวมๆ รอบรากพืชและบางส่วนของเส้นใยเจริญเข้าไปในเซลล์ของรากพืช (intracellular) และอาจเข้าไปอยู่ระหว่างเซลล์ (intercellular) ของรากพืชในชั้นคอร์เท็กซ์นอกจากเส้นใยในรากแล้ว ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซานี้ยังสร้างโครงสร้างที่ไม่เหมือนราไมคอร์ไรซาแบบอื่นในเนื้อเยื่อราก 2 โครงสร้าง คือ เวสสิเคิล (vesicle) และ อาบัสคูล (arbuscule) เส้นใยอาจขดเป็นวงในเซลล์รากหรืออาจจะมีการแตกแขนงแบบ dichotomous จนเกือบเต็มเซลล์ ทำให้มีลักษณะคล้ายกะหล่ำดอกหรือคล้ายต้นไม้ อยู่ในเซลล์พืชเราเรียกโครงสร้างนั้นว่าอาบัสคูล ใช้เวลาในการเจริญประมาณ 4-5 วัน (Brundrett และคณะ. 1985) โครงสร้างอาบัสคูล นั้นเป็นโครงสร้างซึ่งราใช้สะสมแร่ธาตุอาหารโดยเฉพาะฟอสฟอรัส ซึ่งเมื่อพืชย่อยสลายโครงสร้างนี้ สารอาหารสามารถถ่ายเทไปให้กับพืชได้ การถ่ายเทสารอาหารนั้นอาจเกิดจากการแลกเปลี่ยนสารอาหารที่บริเวณผิวหน้าของที่อาบัสคูลสัมผัสกับเซลล์ ราจะได้รับสารคาร์โบไฮเดรตจากพืช โครงสร้างอาบัสคูลนี้จะมีอายุประมาณ 4-15 วันก็จะสลายไป (Carling และ Brown,1982) และในบางครั้งจะมีโครงสร้างซึ่งมีรูปร่างกลมหรือรูปไข่ ลักษณะคล้ายถุง ผนังหนา เกิดที่ปลายของเส้นใย (terminal) หรือตรงกลางเส้นใย (intercalary) ซึ่งโป่งบวมออกมา ภายในมีหยดไขมันสีเหลืองบรรจุอยู่ เป็นโครงสร้างที่ใช้ในการเก็บสะสมอาหารของรา และเป็นโครงสร้างที่ทนต่อสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมได้ดี เรียกโครงสร้างนี้ว่า เวสสิเคิล ในบางครั้งไม่พบเวสสิเคิลในราก จึงนิยมเรียกว่าราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา เนื่องจากโครงสร้างทั้งสองนี้เป็นโครงสร้างที่ไม่พบในราชนิดใด ๆ จึงทำให้ใช้โครงสร้างนี้ในการบ่งชี้ว่ามีราชนิดนี้เข้าอยู่อาศัยในพืชอาศัยหรือไม่ และสามารถเจริญร่วมกับพืชประมาณ 90 เปอร์เซ็นต์ของพืชทั้งหมด รากของพืชที่มีราอาศัยร่วมอยู่ด้วยจะสามารถเจริญเติบโตได้ตามปกติและไม่มีการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางกายภาพ

3. Ectendomycorrhiza เป็นราไมคอร์ไรซาที่มีลักษณะอยู่ระหว่างราเอคโตไมคอร์ไรซาและราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา อาจพบเส้นใยของราเจริญเกาะกันอยู่อย่างหลวม ๆ รอบ ๆ รากพืช หรือไม่พบเลย มีเส้นใยบางส่วนเจริญเข้าสู่เซลล์พืชแล้วขดเป็นวงอยู่ภายในเซลล์ เส้นใยราจะทำให้เซลล์พืชในชั้นคอร์เท็กซ์มีขนาดยาวขึ้น บางครั้งพบเส้นใยเจริญเข้าไปอยู่ในช่องว่างระหว่างเซลล์ในชั้นคอร์เท็กซ์และสร้าง Hartig net ราที่มีการดำรงชีวิตแบบนี้เส้นใยจะมีผนังกั้น มีสีเข้ม จัดอยู่ใน

กลุ่ม Basidiomycetes และ Ascomycetes บางครั้งพบการสร้าง chlamydospore อยู่ภายในเส้นใยที่โป่งบวม ไม่พบ conidia และโครงสร้างสืบพันธุ์อื่น ๆ ตัวอย่างราเอคเทนโดไมคอร์ไรซาได้แก่ *Rhizoctonia sylvestris, Phiolocephala dimorphospora* พืชอาศัยของราได้แก่ สน, spruce, beech ซึ่งเป็นพืชในกลุ่ม Gymnospermae และ Angiospermae (Harley และ Smith, 1983) รา เอคเทนโดไมคอร์ไรซามักจะพบราเอคโตไมคอร์ไรซา เจริญขึ้นแทน

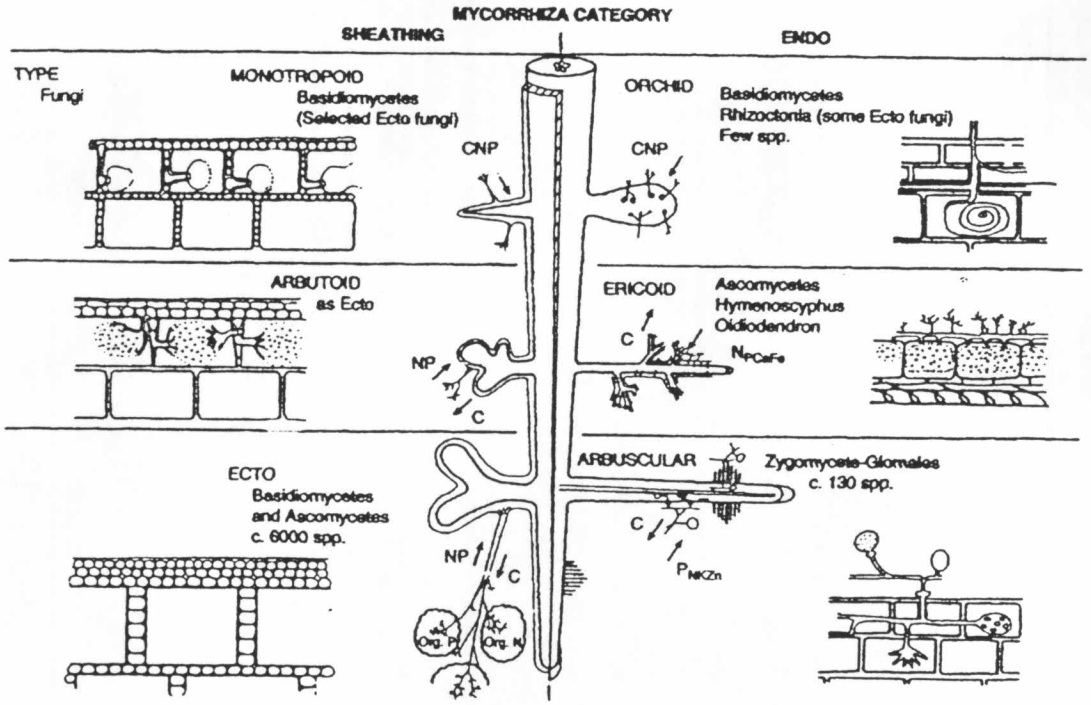
4. Ericoid mycorrhiza เป็นราไมคอร์ไรซาของพืชใน order Ericales ลักษณะสำคัญของ ericoid mycorrhiza คือ เส้นใยของราชนิดนี้จะมีผนังกั้น เป็นราในกลุ่ม Ascomycetes เช่น *Hymenoscyphus ericae* และ *Pezizella ericae* บางชนิดเป็นราในกลุ่ม Basidiomycetes เช่น *Clavaria argillacea* (Stoyke และ Currah, 1991) ราจะเจริญเข้าสู่เซลล์พืชแล้วม้วนขดเป็นวง อยู่ในเซลล์ของคอร์เทกซ์ (Bonfante-Fasolo และ Gianinazzi-Pearson, 1982) ไม่สร้างแผ่นเส้นใยหรือ Hartig net พืชอาศัยเป็นไม้พุ่มหรือไม้ยืนต้นขนาดเล็กใน order Ericales family Ericaceae (sub-family Ericoideae, Vaccinioideae และ Rhododendroideae) family Epacridaceae และ family Empetraceae (Harley และ Smith, 1983) เป็นราไมคอร์ไรซาที่มีความสำคัญต่อพืชและระบบนิเวศน์เช่นเดียวกับราไมคอร์ไรซาชนิดอื่น แต่ที่สำคัญ คือ ericoid mycorrhiza มีบทบาทสำคัญมากสำหรับพืชที่ปลูกในดินที่มีความเป็นกรดสูง

5. Arbutoid mycorrhiza เป็นไมคอร์ไรซาของพืชใน order Ericales อีกชนิดหนึ่ง เป็นพืชในสกุล *Arbutus, Pyrola* และ *Arctostaphylos* โดยราที่อยู่ร่วมกับรากจะสร้างเส้นใยสานกันเป็นแผ่น ล้อมรอบราก ความหนาของแผ่นราขึ้นอยู่กับชนิดของราและพืชอาศัย บางครั้งอาจไม่พบแผ่นรารอบราก (Robertson และ Robertson, 1985) หลังจากนั้นเส้นใยบางส่วนเจริญเข้าไปอยู่ระหว่างเซลล์ในชั้นคอร์เท็กซ์ สร้าง Hartig net และมีเส้นใยเล็ก ๆ งอกแทงเข้าสู่เซลล์แล้วเจริญขดม้วนเป็นวงอยู่ภายในเซลล์ มักพบในไม้ยืนต้นและไม้พุ่ม (shrub) ที่โตเต็มที่แล้ว ราที่มีความสัมพันธ์กับพืชแบบนี้เป็นราใน class Ascomycetes และ Basidiomycetes ซึ่งบางครั้งอาจจะมีความสัมพันธ์แบบ ectomycorrhiza หรือ ectendomycorrhiza กับพืชอาศัยชนิดอื่น (Molina และ Trappe, 1982) เช่น *Cortinarius zakii* ซึ่งเป็น arbutoid mycorrhiza กับ *Arbutus menziesii* และเป็น ectomycorrhiza กับ *Pseudotsuga douglasii* และกับ *Abies grandis* เป็นต้น (Zak, 1973)

6. Montropoid mycorrhiza เป็นราไมคอร์ไรซาที่พบในพืช family Monotropaceae sub family Monotropoidae ซึ่งเป็นพืชที่ไม่มีคลอโรฟิลล์ มีระบบรากเป็นรากแก้ว รากแขนงและราก ฝอย บริเวณรากแขนงจะพบเส้นใยของราสานกัน หนา 2-3 ชั้น เป็นแผ่น และมีเส้นใยสานกันเป็นตาข่ายล้อมรอบเซลล์ชั้นนอกสุด และชั้นคอร์เท็กซ์ของพืช (Robertson และ Robertson, 1982) เส้นใยนี้จะเชื่อมระหว่างรากของพืชใน subfamily Monotropoidae กับไม้ยืนต้น เช่น สน เนื่องจาก

พืชอาศัยของ Montropoid mycorrhiza ไม่สามารถสังเคราะห์แสงและสร้างอาหารเองได้ Montropoid mycorrhiza จึงเป็นตัวถ่ายทอดสารอาหารจากไม้ยืนต้นไปยังพืชที่ไม่มีคลอโรฟิลล์ พืชอาศัยที่มีการศึกษากันมาก คือ *Monotropa hypopytis*

7. Orchid mycorrhiza เป็นราไมคอร์ไรซาที่อาศัยอยู่กับพืช family Orchidaceae พบในรากกล้วยไม้ชนิดต่าง ๆ รวมทั้งในเมล็ดกล้วยไม้ช่วงพัฒนาจากต้นอ่อนไปเป็นต้นกล้า (protocorm) ราไมคอร์ไรซาชนิดนี้แตกต่างจากราไมคอร์ไรซาชนิดอื่น ๆ คือ แทนที่จะได้อาหารจากพืชกลับเป็นฝ่ายให้อาหารกับกล้วยไม้ เนื่องจากเมล็ดกล้วยไม้มีขนาดเล็กมาก จึงมีอาหารสะสมไว้ภายในเมล็ดน้อย เมล็ดกล้วยไม้จะถูกกระตุ้นให้งอกก็ต่อเมื่อมีราไมคอร์ไรซาที่จำเพาะมาอยู่ด้วย ราไมคอร์ไรซาพวกนี้จะเจริญอยู่ในดินที่มีสารอินทรีย์ โดยสามารถย่อยสลายเซลลูโลสและลิกนินได้ ราไมคอร์ไรซาชนิดนี้มีความสำคัญในการกระตุ้นการงอกของเมล็ดกล้วยไม้และให้สารอาหารที่ต้นกล้ากล้วยไม้ต้องการในการเจริญเติบโต เมื่อราไมคอร์ไรซาไปจับอยู่บนเมล็ดจะมีการงอกเส้นใย เมล็ดกล้วยไม้จะดูดอาหารจากราไมคอร์ไรซาซึ่งเป็นน้ำตาลชนิดหนึ่ง คือน้ำตาลทรีฮาโลส (Trehalose) ซึ่งเป็นตัวกระตุ้นให้เมล็ดกล้วยไม้งอก ราไมคอร์ไรซาจะให้สารอาหารกับ protocorm ซึ่งยังไม่มีคลอโรฟิลล์ (Hadley, 1982) ดังนั้นกล้วยไม้จึงต้องอาศัยอาหารจากราในช่วงแรกของการเจริญเติบโตจนกว่ากล้วยไม้จะสร้างคลอโรฟิลล์ได้เอง ในการเพาะเลี้ยงเมล็ดกล้วยไม้ในวุ้นจึงมีการเติมน้ำตาลทรีฮาโลสลงไปเพื่อกระตุ้นการงอกของเมล็ด มีข้อมูลน้อยมากเกี่ยวกับการพบกันระหว่างเส้นใยราและ protocorm และไม่มีหลักฐานที่ชี้ว่า protocorm สร้างสารที่ชักนำให้เส้นใยรายืดยาวมาหา เมื่อราเข้าไปในเซลล์ parenchyma ของรากแล้ว เส้นใยจะม้วนเป็นวงเรียกว่า peloton หลังจากนั้นจะเกิดการแลกเปลี่ยนแร่ธาตุและอาหารระหว่าง peloton และโปรโตพลาสซึม (protoplasm) ของเซลล์พืช



ภาพที่ 1 ราไมคอร์ไรซาชนิดต่างๆ (Read, 1999) แบ่งเป็น 2 กลุ่ม คือกลุ่มที่ 1 sheathing เส้นใยราสานตัวเป็นแผ่นรอบรากและเจริญระหว่างเซลล์ราก กลุ่มที่ 2 endo ไม่มีเส้นใยราสานตัวรอบราก แต่มีการเจริญภายในเซลล์ราก

ชนิดและพืชอาศัยของราไมคอร์ไรซา

มีการคำนวณว่าพืชประมาณ 95 เปอร์เซ็นต์อาศัยอยู่ร่วมกับราไมคอร์ไรซา แม้จะจำแนกราไมคอร์ไรซาออกเป็น 7 กลุ่ม แต่กลุ่มที่มีความสำคัญและมีการแพร่กระจายมากที่สุดมี 2 กลุ่มด้วยกัน คือ ราเอคโตไมคอร์ไรซาและราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา ที่มีความสำคัญเนื่องจากอยู่ร่วมกับพืชที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจ ราเอคโตไมคอร์ไรซามีมากกว่า 5,000 ชนิด และเจริญร่วมกับพืชประมาณ 2,000 ชนิดในเขตภูมิอากาศต่าง ๆ ทั่วโลก เป็นไม้ยืนต้นทั้งขนาดเล็กและขนาดใหญ่ เช่น ไม้วงศ์สนเขา (Pinaceae), ไม้วงศ์ก่อ (Fagaceae), ไม้วงศ์กำลังเสือโคร่ง (Betulaceae), ไม้วงศ์ยูคาลิปตัส (Myrtaceae), ไม้วงศ์วอลนัท (Jungrandaceae) และไม้วงศ์ยาง (Dipterocarpaceae) ราเอคโตไมคอร์ไรซาจึงมีความสำคัญสามารถนำไปใช้เป็นหัวเชื้อให้กับพืชในโครงการปลูกป่าต่างๆ ส่วนราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาสามารถพบทุกภูมิภาคของโลก ทั้งในเขตร้อน เขตอบอุ่นและเขตหนาว พบได้ในธรรมชาติและพื้นที่เกษตรกรรม อาศัยอยู่ร่วมกับพืชได้เกือบทุกชนิด ในระบบนิเวศน์ที่หลากหลาย เช่นในป่าเขตร้อน ป่าโกงกาง ทุ่งหญ้า ทะเลทราย เป็นต้น พืชในกลุ่มที่มีท่อลำเลียงน้ำและอาหารประมาณ 90 เปอร์เซ็นต์ หรือประมาณ 3 แสนชนิด รวมทั้งพืชที่ไม่มีท่อลำเลียงน้ำและอาหารพวก Bryophyte และ Pteridophyte พืชที่ไม่เคยมีการรายงานว่าพบราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาได้แก่พืชในตระกูล Pinaceae, Betulaceae, Orchidaceae, Fumanaceae, Commelinaceae, Urticaceae และ Ericaceae นอกจากนี้พบว่าเกิดการติดเชื้อของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาน้อยมากในพืชตระกูล Brassicaceae, Chenopodiaceae, Polygonaceae และ Cyperaceae จนไม่ถือว่าเป็นพืชอาศัยของราอาบัสคูลา-ไมคอร์ไรซา

พืชเศรษฐกิจที่เป็นพืชอาศัยของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา เช่นในพืชไร่ ได้แก่ ข้าว ข้าวสาลี ข้าวโพด ข้างฟ่าง มะเขือเทศ ถั่วชนิดต่างๆ กาแฟ ยาสูบ เป็นต้น ในพืชสวน ได้แก่ทุเรียน ลำไย ลิ้นจี่ ส้ม กล้วย อินทผลัม เป็นต้น นอกจากนี้ยังพบในไม้ในเขตร้อน ได้แก่สัก ยางพารา จามจุรี เป็นต้น ระยะหลังพบในพืชลอยน้ำประเภทเฟิร์น ต้นกกและต้นโกงกางด้วย และยังสามารถอาศัยในพืชที่มีราเอคโตไมคอร์ไรซาได้อีกด้วย เช่น ยูคาลิปตัส แอปเปิ้ลและโอ้ค เป็นต้น (Trappe, 1977)

ชนิดและพืชอาศัยของราเอคโตไมคอร์ไรซา

สามารถใช้รูปร่างลักษณะของดอกเห็ดในการจำแนกราเอคโตไมคอร์ไรซาได้ ดอกเห็ดของราเอคโตไมคอร์ไรซาบางชนิดมีลักษณะเฉพาะทำให้สามารถจำแนกชนิดได้ง่าย แต่ดอกเห็ดจะขึ้นเฉพาะหน้าฝนเท่านั้น ในขณะที่ช่วงเวลาอื่นไม่สามารถศึกษาได้ นอกจากนี้ราเอคโตไมคอร์ไรซาบางชนิดก็ไม่สร้างดอกเห็ดหรือสร้างดอกเห็ดอยู่ใต้ดิน

ตารางที่ 1 ชนิดของราเอคโตไมคอร์ไรซา (Miller, 1982 และ Brundrette และคณะ, 1996)

Class	Order	Family	Genera
Basidiomycetes	Agaricales	Amanitaceae	*Amanita*,
			Limacella
		Boletaceae	*Boletus*,
			Buchwaldoboletus,
			Heimiella,
			Leccinum,
			Pulveroboletus,
			Suillus,
			Xanthoconium, etc.
		Cortinariaceae	*Astrosporina*,
			Cortinarius,
			Dermocybe,
			Hebeloma,
			Leucocortinarius, etc.
		Entolomataceae	*Clitopilus*,
			Entoloma, *Leptonia*,
			Rhodocybe
		Gomphidiaceae	*Chroogomphus*,
			Cystogomphus,
			Gomphidius
		Hygrophoraceae	*Bertrandia*,
			Gliophorus,
			Camarophyllus, etc.
		Paxillaceae	*Paxillus*
		Strobilomycetaceae	*Strobilomyces*
		Tricholomataceae	*Clitocybe*,
			Cystoderma,
			Cantharellula,
			Laccaria

ตารางที่ 1(ต่อ)

Class	Order	Family	Genera
	Aphyllophorales	Cantharellaceae	*Cantharellus*, *Craterellus*
		Clavariaceae	*Aphelaria*, *Clavaria*, *Clavariadelphus*, *Clavicorona*, *Clavulina*, *Clavulinopsis*, *Ramaria*, *Ramariopsis*
		Corticiaceae	*Amphinema*, *Byssocorticium*, *Byssosporia*, *Piloderma*
		Thelephoraceae	*Boletopsis*, *Thelephera*
	Gautieriales	Gautieriaceae	
	Hymenogastrales	Hydnangiaceae	
		Hymenogastraceae	
		Rhizopogonaceae	
		Octavindaceae	
	Lycoperdales	Lycoperdaceae	*Lycoperdon*
		Mesophelliaceae	
	Melanogastrales	Leucogastraceae	*Leucogaster*, *Leucophleps*
		Melanogastraceae	*Melanogaster*
	Phallales	Hysterangiaceae	*Hysterangium*, *Pseudohysterangium*, *Trappea*

ตารางที่ 1 (ต่อ)

Class	Order	Family	Genera
	Russulales	Elasmomycetaceae	*Elasmomyces*, *Gymnomyces*, *Martellia*, *Zelleromyces*
		Russulaceae	*Lactarius*, *Russula*
	Sclerodermatales	Astraceae	*Astraeus*
		Sclerodermataceae	*Scleroderma*, *Horakiella*, *Pisolithus*
Ascomycetes	Eurotiales	Elaphomycetaceae	*Elaphomyces*
	Pezizales	Humariaaceae	*Peziza*
		Pezizaceae	
	Tuberrales	Eutuberaceae	
		Geneaceae	
Zygomycetes	Endogonales	Endogonaceae	*Endogone*, *Sclerogone*
Deuteromycetes			*Cenococcum*

ตารางที่ 2 ชนิดพืชที่มีความสัมพันธ์กับราเอคโตไมคอร์ไรซา (Lakhanpal, 1999)

Host	Ectomycorrhiza
Abies pindrow Royle	*Amanita pantherina* (DC ex Fr.) Secr.
	Amanita vaginata (Bull. ex Fr.) Vitt.
	Citocybe gibba (Fr.) Kummer
Betula utilis D. Don	*Amanita fulva* (Schaeff) Pers.
	Leccinum Scabrum (Fr.) S.F. Gray
	Leccinum oxydabile Singer
Cedrus deodara (Roxb.) Loud.	*Agaricus silvaticus* Schaeff. Ex. Secr.
	Amanita emilii Riel.
	Amanita flavoconia Atk.

ตารางที่ 2 (ต่อ)

Host	Ectomycorrhiza
	Amanita gemmata (Fr.) Bert.
	Amanita inaurata Secr.
	Amanita pantherina (DC ex Fr.) Secr.
	Amanita rubescens (Fr.) S.F. Gray
	Boletus edulis Bull. ex Fr.
	Boletus sp.
	Clitocybe dealbata (Fr.) Kummer
	Clitocybe dialatata Pers. Ex Karst.
	Cortinarius cinnabarinus (Fr.) Fayod
	Cystodermja amianthianum (Fr.) Fayod
	Inocybe fastigata (Schaeff. Ex Fr.) Quel.
	Lepiota depeolaria (Bull. ex Fr.) Quel.
	Lepiota cristata (Fr.) Kummer.
	Leucopaxillus gigenteus (Fr.) Singer
	Macrolepiota sp.
	Russla densifolia (Secr.) Gillet
Picea smithiana (Wall.) Boiss.	*Hygrophorus chrysodon* (Batsch ex Fr.) Fr.
	Hygrophorus pudorinus (Fr.) Fr.
	Lactarius deliciosus (Fr.) S.F. Gray
	Leucopaxillus amareus (A. & S. ex Fr.) Kuhn.
	Suillus sibricus (Singer) Singer
Pinus roxburghii Sarg.	*Amanita berkeleyi* (Hook. F.) Bas
	A. emilii Riel.
	Amanita gemmata (Fr.) Bert.
	Amanita vaginata (Bull. ex fr.) Vitt.
	Lactarius sanguifluus (Paulet ex Fr.) Fr.
Pinus wallichiana A.B. Jackson	*Clitocybe clavipes* (Pers. ex Fr.) Kummer
	Clitocybe gibba (Fr.) Kummer

ตารางที่ 2 (ต่อ)

Host	Ectomycorrhiza
	Hygrocybe conica (Fr.) Kummer
	Laccaria amethystine (Bull. ex Merat) Murrill
	Laccaria laccata (Scop. Ex Fr.) Berk. & Br.
	Nematoloma fasciculate
	Suillus granulatus (Fr.) Kuntze
	Suillus glandulostipes Thierse & Smith
	Suillus placidus (Bonorden) Singer
	Suillus umbonatus Dick & Snell
Rhododendron arboreum Smith	*Hygrophorus subalpinus* Smith
	Russula subgalachora
Quercus incana Roxb.	*Agaricus angustus* Fr.
	Amanita rubescens (Fr.) S.F. Gray
	Amanita umbonata Pomerleaus
	Boletus gertrudiae Peck
	Boletus vermiculosoides Smith & Thiers
	Collybia fusipes (Bull. ex Fr.) Quel.
	Gomphus clavatus (Fr.) S.F. Gray
	Hygrocybe sp.
	Lactarius hygrophoroides Berk. & Curt.
	Lactarius indicus
	Lactarius piperatus (Scop.) Fr.
	Lactarius zonarius (Bull. ex St-Amans) Fr.
	Leucoagaricus rubrotinctus (Peck) Singer
	Phylloporus rhodoxanthus (Schw.) Bres.
	Leccinum luteum Smith, Thiers and Walting
	Russula brevipes Peck
	Russula subflaviscesns
	Russula lilacea Quel.
	Russula mucronoides

ตารางที่ 2 (ต่อ)

Host	Ectomycorrhiza
	Russula subgalachora
	Strobilomyces annulatus Corner
	Strobilomyces mollis Corner
	Stropharia rugusoannulata Farlow ex. Murr.
Quercus semicarpifolia Smith	*Lepista nuda* (Bull.) Fr

ตารางที่ 3 พืชที่มีความสัมพันธ์กับราเอคโตไมคอร์ไรซา *P. tinctorius* (Chamber และ Cairney, 1999)

Genera	References
Abies	Marx (1977)
Acacia	Ba et al. (1994)
Aflezia	Ba and Thoen (1990)
Allocasuarina	Theodorou and Reddell (1991)
Alnus	Godbout and Fortin (1983)
Arbutus	Zak (1973)
Arctostaphylos	Molina and Trappe (1982)
Betula	Marx (1977)
Castanea	Martins et al. (1996)
Castanopsis	Tam and Griffiths (1994)
Casuarina	Theodorou and Reddell (1991)
Eucalptus	Marx (1977)
Hopea	Yazid et al. (1994)
Larix	Molina and Trappe (1982)
Pinus	Marx (1977)
Populus	Godbout and Fortin (1985)
Pseudotsuga	Marx (1977)
Quercus	Marx (1977)
Tsuga	Marx (1977)

ตารางที่ 4 ราเอคโตไมคอร์ไรซาที่มีรายงานว่าอยู่ร่วมกับยูคาลิปตัสในประเทศต่างๆ (Brundrett และคณะ, 1996)

REGION Country	Genera (No. species)	Total No.	Vegetation
China	*Amanita, Amanitopsis*, Boletus, Cantharellus, Pisolithus, Russula* (2), *Scleroderma* (2)	9	6 eucalypt species
India	*Laccaria, Pisolithus, Scleroderma*	3	Eucalypts
Indonesia	*Laccaria, Scleroderma* (2)	3	*E. urophylla, E. grandis*
New Zealand	*Abstoma, Cortinarius* (>14), *Gauteria, Hydnangium, Hymenogaster* (2), *Hysterangium* (4), *Inocybe, Laccaria, Mesophellia, Octaviania, Paxillus, Ramaria, Scleroderma* (3), *Tricholoma* (2)	31	5 eucalypt species (6-50 year old)
Pakistan	3 morphotypes	3	Eucalypts
The Philippines	*Boletus, Cortinarius, Pisolithus, Russula, Scleroderma* (2), *Thelephora*	7	*E. urophylla, E. camaldulensis, E. deglupta*
Thailand	*Amanita* (2), *Astraeus, Clavulina, Pisolithus, Russula, Thelephora, Tylopilus, Scleroderma* (5)	17	*E. camaldulensis,*
Australia	See Table 5 for list	>660	Eucalypt-dominated forests
South Africa	*Amanita* (2), *Cortinarius, Laccaria, Paxillus, Pisolithus, Ramaria*, Scleroderma, Tomentella*	8	*E. elata, E. grandis, E. saligna*

ตารางที่ 4 (ต่อ)

REGION Country	Genera (No. species)	Total No.	Vegetation
Kenya	*Pisolithus, Scleroderma*	2	*E. camaldulensis*
Algeria	2 mycorrhizal morphotypes	2	*E. maideni*
Malawi	*Scleroderma, Pisolithus*	2	Eucalypt plantations
Morocco	*Cenococcum, Descolea, Pisolithus*	2	Eucalypts
Senegal	*Scleroderma*	1	*E. camaldulensis*
Zaire	*Pisolithus, Rhizopogon, Laccaria*	3	Eucalypts
Brazil	*Chondrogaster, Descomyces, Laccaria* (6), *Pisolithus, Scleroderma* (12), *Telephora and four unidentified genera*	20	*E. dunnii*
Mexico	*Hydnangium, Ramaria*	2	Eucalypts
USA	*Amanita, Boletus, Descomyces, Hydnangium, Hysterangium, Pisolithus, Setcheliogaster, Scleroderma* (3), *Cenococcum*	12	Eucalypts
Spain	*Amanita* (7), *Cantharellus* (3), *Clavulina, Cortinarius, Descolea* (2), *Hebeloma, Hydnangium, Hydnum, Hymenogaster, Labyrinthomyces, Laccaria* (4), *Ruhlandiella, Scleroderma* (5), *Tricholoma* (4), *Scleroderma* (5), *Tricholoma* (4), *Xerocomus* (2),	39	Eucalyps
Britain	*Laccaria*	1	*E. gunnii*

ตารางที่ 5 ราเอคโตไมคอร์ไรซาที่มีรายงานว่าอยู่ร่วมกับยูคาลิปตัสในออสเตรเลีย (Brundrett และคณะ, 1996)

A. EPIGEOUS FUNGI (467)	
Group (No. species)	Genera (No. species)
Class BASIDIOMYCETES (422)	
Order Agaricales (334)	
Family Amanitaceae	*Amanita* 60
Family Boletaceae (93)	*Austroboletus* 9, *Boletellus** 15, *Boletochaete* 1, *Boletus* 20, *Chalciporus***, *Fistulinella* 3, *Gyroporus* 5, *Heimielia* 1, *Leccinum* 1, *Phlebopus* 1, *Phylloporus* 11, *Pulveroboletus* 5, *Rubinoboletus* 1, *Tylopilus* 10, *Xanthoconium***
Family Cortinariaceae (72)	*Astrosporina* 4, *Cortinarius* 39, *Cuphocybe***, *Dermocybe** 8, *Descolea* 3, *Hebeloma* 4, *Inocybe* 4, *Rozites* 7, *Stephanopus***
Family Entolomataceae (18)	*Clitopilus**3, *Entoloma** 3, *Leptonia** 10, *Rhodocybe** 2
Family Hygrophoraceae (30)	*Bertrandia** 1, *Camarophyllus* 8, *Gliophorus** 3, *Humidicutis** 2, *Hygrocybe* 12, *Hygrophorus** 4
Family Paxillaceae (9)	*Paxillus* 9
Family Russulaceae (21)	*Lactarius* 5, *Russula* 16
Family Strobilomycetaceae (5)	*Strobilomyces* 5
Family Tricholomataceae (26)	*Clitocybe** 7, *Cystoderma** 1, *Laccaria* 6, *Lepista* 3, *Leucopaxillus* 2, *Tricholoma** 6, *Tricholomopsis** 1

ตารางที่ 5 (ต่อ)

Group (No. species)	Genera (No. species)
Order Sclerodermatales (12)	
Family Pisolithaceae	*Pisolithus* 3
Family Sclerodermataceae	*Scleroderma* 9
Order Aphyllophorales (76)	
Family Bankeraceae	*Phellodon** 2
Family Cantharellaceae	*Cantharellula* 1, *Cantharellus* 5,
Family Clavariaceae (57)	*Craterellus* 1
	Aphelaria 1, *Clavaria* 17,
	Clavariadelphus 1, *Clavicorona* 1,
	Clavulina 8, *Clavulinopsis* 2,
	Ramaria 18, *Ramariopsis* 9
Family Coniophoraceae	*Podoserpula** 1
Family Gomphaceae	*Gomphus* 1
Family Hydnaceae	*Hydnum* 4
Family Thelephoraceae	*Boletopsis***, *Thelephora* 4.
Class ASCOMYCETES (45)	
Order Helotiales (7)	
Family Geoglossaceae	*Geoglossum** 4, *Leotia** 1,
	Trichoglossum 2
Order Pezizales (38)	
Family Helvellaceae	*Gyromitra* 2, *Helvella* 1
Family Pezizaceae	*Aleuria** 3, *Peziza** 12, *Phillipsia** 2, *Pulvinia*
	3.
Family Pyronemataceae	*Jafneadelphus** 4, *Lamprospora** 5,
	Sphaerosporella 1
Family Sarcosomataceae (5)	*Plectania** 3, *Pseudoplectania** 1,
	*Sarcocypha** 1.

B. SEQUESTRATE FUNGI (196)	
Group (No. species)	Genera (No. species)
Order Agaricales (86)	
Family Amanitaceae	*Torrendia* 3
Family Boletaceae	*Alpova* or Alpova-like 3, *Boughera*, *Chamonixia* 3, *Gastroboletus***, *Gastrotylopilus*, *Rhizopogon*-like**, *Royoungia* 1
Family Cortinariaceae (19)	*Cortinarius* (hypogeous) 1, *Cortinomyces* 6, *Descomyces* 2, *Hymenogaster*** (mostly doubtful), *Quadrispora* 1, *Setchelliogaster* 2, *Thaxterogaster* 7
Family Cribbiaceae	*Cribbea* 4
Family Entolomataceae	*Rhodogaster***, *Richoniella* 2
Family Octavianinaceae (13)	*Octavianina* 12, *Sclerogaster* 1
Family Russulaceae (21)	*Archangelielia* 3, *Cystangium* 4, *Elasmomyces* 1, *Gymnomyces* 4, *Macowanites***, *Martellia* 3, *Zelleromyces* 6
Family Strobilomycetaceae	*Austrogautieria* 4, *Chamonixia* 3, *Gautieria* 3
Family Tricholomataceae	*Gigasperma* 1, *Hydnangium* 4, *Podohydnangium* 1
Order Aphyllophorales	
Family Stephanosporaceae	*Stephanospora* 1
Order Chondrogastrales	
Family Chondrogastraceae	*Chondrogaster***
Order Lycoperdales (30)	
Family Astraeaceae	*Radiigera***
Family Mesophelliaceae (29)	*Castoreum* 2, *Diploderma* 9, *Gummiglobus***, *Malajczukia* 7, *Mesophellia* 10, *Nothocastoreum* 1

ตารางที่ 5 (ต่อ)

Group (No. species)	Genera (No. species)
Family Geastraceae	*Cycloderma* 1
Order Phallales (17)	
Family Gelopellidaceae	*Gelopellis* 1
Family Hysterangiaceae	*Hysterangium* 15, *Pseudohysterangium***
Family Phallaceae	*Protubera* 1
Order Podaxales	*Chainoderma* 1
Order Sclerodermatales (2)	
Family Sclerodermataceae	*Horakiella* 1, *Scleroderma* (hypogeous) 1
Order Leucogastrales	
Family Leucogastraceae	*Leucogaster* 1, *Leucophleps***
Order Melanogastrales	
Family Melanogastraceae	*Melanogaster***
CLASS ASCOMYCETES (37)	
Order Elaphomycetales	
Family Elaphomycetaceae	*Elaphomyces* 1
Order Pezizales (36)	
Family Ascobolaceae	*Sphaerosoma* 3
Family Balsamiaceae	*Balsamia* 1
Family Geneaceae	*Genea* 2, *Geneaba* 1
Family Helvellaceae (5)	*Gymnohydnotrya* 2, *Hydnotrya* 1, *Mycoclelandia* 2
Family Pezizaceae (6)	*Amylascus* ,1 *Hydnotryopsis***, *Muciturbo* 3, *Pachyphloeus* , *Peziza* 1, *Ruhlandiella* 1
Family Pyronemataceae (15)	*Dingleya* 6, *Elderia* 1, *Hydnocystis* 1, *Labyrinthomyces* 1, *Paurocotylis* 1, *Reddellomyces* 4, *Sphaerozone* 1
Family Terfeziaceae	*Choiromyces* 1
Family Tuberaceae	*Mukagomyces* 1, *Tuber* 1

ตารางที่ 5 (ต่อ)

Group (No. species)	Genera (No. species)
CLASS ZYGOMYCETES (8)	
Order Endogonales (8)	
Family Endogonaceae	*Endogone* 7, *Sclerogone* 1
TAXA OF UNCERTAIN AFFINITIES(13)	*Gymnogaster* 1, *Hysterogaster* 3, *Mycoamaranthus* 1, *Noahmyces***, *Potoromyces* 1, *Secotium* 3, *Timgrovea* 4

Notes: * = taxa for which the mycorrhizal status is uncertain or some species are not mycorrhizal. ** = taxa observed in Australia, but not confirmed in the literature.

ชนิดและพืชอาศัยของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา

รากลุ่มนี้เป็น obligate biotrophs เจริญและเพิ่มจำนวนได้เฉพาะภายในเซลล์รากพืช ไม่สามารถเจริญบนอาหารสังเคราะห์ที่ไม่มีรากพืชอาศัย ในการจำแนกชนิดจึงอาศัยลักษณะที่ต่างกันทางสัณฐานวิทยาของสปอร์จากดินบริเวณรอบรากพืช

ลักษณะที่ใช้ในการจำแนกชนิดของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา

1. **สปอโรคาร์ป** (sporocarp) เป็นโครงสร้างที่เกิดจากการรวมตัวกันของสปอร์จำนวนมากและไม่แตกออกจากกัน อาจมีขนาดใหญ่ 0.5 มิลลิเมตร เช่นสปอโรคาร์ปของสกุล *Glomus* บางชนิด แต่บางชนิดเล็กกว่า เช่นสปอโรคาร์ปของสกุล *Sclerocystis* หรือ *Glomus fasciculatum* เนื่องจากขนาดของสปอโรคาร์ปมีความแปรปรวนสูงในเชื้อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาบางชนิด ลักษณะสำคัญที่ต้องพิจารณานอกเหนือไปจากขนาดของสปอโรคาร์ปคือ สีผิวของสปอโรคาร์ป ผนังหรือเพอริเดียม การเรียงตัวกันของเส้นใยที่ผิว การสานกันของเส้นใยภายใน สีและองค์ประกอบของโครงสร้างภายใน และการเรียงตัวของสปอร์ จำเป็นที่จะตัดสปอโรคาร์ปตามแกนเพื่อดูภายใน

2. **สปอร์** (spore)

ลักษณะสำคัญของสปอร์ที่ใช้ในการจำแนกชนิด

2.1 **ขนาดสปอร์** (spore dimension) วัดขนาดของสปอร์ด้วย ocular micrometer ความยาวของสปอร์วัดตามแกนผ่านจุดที่เส้นใยเชื่อมติดกับสปอร์ ความกว้างของสปอร์วัดส่วนที่กว้างที่สุด ถ้าสปอร์มีลวดลายประดับ (ornament) ให้วัดรวมไปด้วย ขนาดของสปอร์ส่วนใหญ่จะใช้ค่าที่อยู่ระหว่างกลางของขนาดเล็กสุดและใหญ่สุด

2.2 **สีของสปอร์** (spore color) สามารถเห็นได้ภายใต้กล้องสเตอริโอ สีของสปอร์ที่เกิดจากสารภายในสปอร์พบในราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาไม่กี่ชนิด ได้แก่ *Gigaspora gigantean* สารภายในสปอร์จะมีสีเขียวหรือเขียวอมเหลือง ขณะที่ผนังสปอร์จะใสไม่มีสี และ *Glomus convolutum* สปอร์จะมีสีเหลืองเข้ม เนื่องจากสีของหยดน้ำมันที่สะสมอยู่ภายในสปอร์ (Gerdemann และ Trappe, 1974) องค์ประกอบภายในสปอร์ที่ยังอ่อนอยู่ส่วนใหญ่จะไม่มีสี แต่ในสปอร์ที่เจริญเต็มที่ จะมีความแตกต่างกันระหว่างกลุ่มที่สร้าง chlamydospore และกลุ่มที่สร้าง azygospore กลุ่มที่สร้าง azygospore จะเห็นเม็ดน้ำมันขนาดเล็กสม่ำเสมอภายในสปอร์ ส่วนพวกที่สร้าง chlamydospore จะเห็นเม็ดน้ำมันขนาดเล็กหรืออาจรวมกันเป็นขนาดใหญ่เม็ดเดียว ถ้าแห้งหรือเย็นเม็ดน้ำมันอาจเปลี่ยนเป็นผลึกมีรูปร่างไม่แน่นอน ลักษณะการแปรผันเหล่านี้สามารถใช้จำแนกชนิดของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาได้

2.3 **ลวดลายประดับของผนังสปอร์** (spore ornamentation) ลวดลายประดับที่ผนังสปอร์ของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาแต่ละชนิดจะแตกต่างกัน ไม่ใช่เพื่อความสวยงามเท่านั้นแต่ยังใช้ในการจำแนกชนิดได้ เช่น เป็นปุ่มกลม เป็นเส้น เป็นหนามแหลม เป็นหลุมเล็กๆ เป็นรอยย่น หรือเป็นตาข่าย เป็นต้น หรือบางชนิดอาจมีลวดลายประดับร่วมกัน 2 ลักษณะหรือมากกว่า สามารถใช้รูปแบบ ขนาดและความสูงของลวดลายผนังสปอร์เป็นประโยชน์ในการบอกชนิดของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา

2.4 **ผนังสปอร์** (spore wall) เป็นลักษณะที่สำคัญที่สุด ที่ใช้ในการจำแนกรากลุ่มนี้ เมื่อยังอ่อนอยู่จะมีผนังบางและหนาขึ้นเมื่อแก่ อาจหนา 1 ไมโครเมตรหรือมากกว่า 20 ไมโครเมตร ขึ้นกับชนิดของรา บางชนิดอาจมี 2 ชั้นหรือมากกว่า ราในสกุล *Gigaspora* และ *Scutellospora* มีลักษณะที่ใกล้เคียงกัน แต่สามารถแยกชนิดได้ชัดเจน โดยดูจากจำนวนผนังสปอร์ พบว่า 100 เปอร์เซ็นต์ของ *Gigaspora* มีผนังเพียง 1 หรือ 2 ชั้น ขณะที่พบว่า 90 เปอร์เซ็นต์ของ *Scutellospora* มีผนัง 3 ชั้นหรือมากกว่า

2.5 **ปฏิกิริยาของผนังหรือเนื้อเยื่อสปอร์ต่อ** Melzer's reagent ทำสปอร์ให้แตกด้วยการกดเบาๆด้วยยางลบปลายแท่งดินสอ เช่นเกิดเป็นสีม่วงแดงที่ผนังชั้นในของ *Acaulospora longuta*

2.6 **ส่วนประกอบภายในสปอร์** (spore contents) สีของส่วนประกอบภายในสปอร์มีประโยชน์ต่อการจำแนกชนิด เช่นภายในสปอร์ของ *Glomus convolutum* จะประกอบไปด้วยเม็ดน้ำมันขนาดเล็ก รูปร่างกลม สีเหลืองเข้ม สปอร์ที่นำมาตรวจสอบต้องเป็นสปอร์สดและเจริญเต็มที่

การจัดกลุ่มราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา (Morton และ Benny, 1990)

- ❖ Phylum Glomeromycota
  - ● Class Glomeromycetes
    - ○ Order Archaeosporales
      - ■ Family Archaeosporaceae
        - ⊙ Genus *Archaeospora*
    - ○ Order Diversisporales
      - ■ Family Acaulosporeceae
        - ⊙ Genus *Acaulospora*
        - ⊙ Genus *Entrophospora*
      - ■ Family Gigasporaceae
        - ⊙ Genus *Gigaspora*
        - ⊙ Genus *Scutellospora*
      - ■ Family Diversisporaceae
        - ⊙ Genus (=*Glomus* group C)
    - ○ Order Glomerales
      - ■ Family Geosiphonaceae
        - ⊙ Genus *Geosiphon*
      - ■ Family Glomaceae
        - ⊙ Genus *Glomus*
        - ⊙ Genus *Sclerocystis*
    - ○ Order Paraglomerales
      - ■ Family Paraglomeraceae
        - ⊙ Genus *Paraglomus*

แบ่งเป็น 9 สกุล (genera)

1. *Acaulospora* ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาชนิดนี้จะสร้าง azygospore ติดกับด้านข้างเส้นใยที่มีลักษณะคล้ายกรวยซึ่งเป็นเหมือนก้านของส่วนปลายเส้นใยที่พองออก สปอร์มีผนังบางและมีสารอยู่ภายใน เมื่อสปอร์แก่ส่วนที่เป็นก้านรูปร่างคล้ายกรวยและถุงที่ปลายเส้นใยจะสลายไป อาจ

มีบางส่วนเหลือติดอยู่กับสปอร์ แต่ส่วนมากแล้วจะแยกออกจากสปอร์ส่วนที่ติดกับก้านจะเห็นรูเล็กๆเป็นแผลเป็น (scar) ที่ริมสปอร์ ซึ่งรอยแผลเป็นนี้โดยปกติจะมองไม่เห็นต้องทำให้สปอร์แตกก่อน ส่วน azygospore จะพบเดี่ยวๆในดินหรือบางครั้งอยู่ภายในรากพืชอาศัย (Walker และ Trappe, 1981)

2. *Archaeospora* มีลักษณะทางสัณฐานวิทยาเหมือน *Acaulospora* แต่มีความแตกต่างกันในระดับพันธุกรรม

3. *Entrophospora* สร้าง azygospore เกิดภายในเส้นใยที่โป่งคล้ายกรวย ส่วนปลายเส้นใยขยายออกได้โป่งพองเป็นถุงขนาดใหญ่และผนังบาง เมื่อสปอร์มีขนาดใหญ่ขึ้น เส้นใยจะขยายตัวออกตาม บวมออกด้านล่างของถุงที่ปลายเส้นใย เห็นเป็นรูปร่างคล้าย dumbbell เมื่อสปอร์แก่ส่วนปลายที่พองออกจะสลายไปเหลือเพียง azygospore เดี่ยวๆในดิน เมื่อทำให้สปอร์แตกออกจะเห็นรอยแผลเป็น 2 รอย ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาชนิดนี้ไม่สร้างสปอร์โรคาร์ป

4. *Gigaspora* สร้าง azygospore รูปร่างกลมหรือค่อนข้างกลม ขนาดใหญ่ เกิดบนปลายเส้นใยซึ่งโป่งเป็นกระเปาะ (bulbous suspensor) เมื่อสปอร์ขยายใหญ่ขึ้นและแก่จะมีผนังกั้นระหว่างส่วนที่เป็นสปอร์กับเส้นใย มีการพบเส้นใยขนาดเล็กยื่นจากส่วนบนของ bulbous suspensor ไปยังด้านล่างของผิวสปอร์ โดยที่ไม่ได้เข้าไปด้านใน และจะหลุดหายไปเมื่อสปอร์แก่ จะเห็นสปอร์เดี่ยวๆ ในดิน สปอร์จะมีผนังบาง 2 ชั้น

5. *Geosiphon* มีรายงานหนึ่งชนิดคือ *Geosiphon pyriforme* ปลายเส้นใยราจะฟอร์มเป็นเซลล์เดี่ยว มีหลายนิวเคลียส รูปร่างคล้ายใบมีด ขนาด 1-2 มิลลิเมตร อาศัยอยู่ในสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงิน (cyanobacteria) *Nostoc punctiforme*.

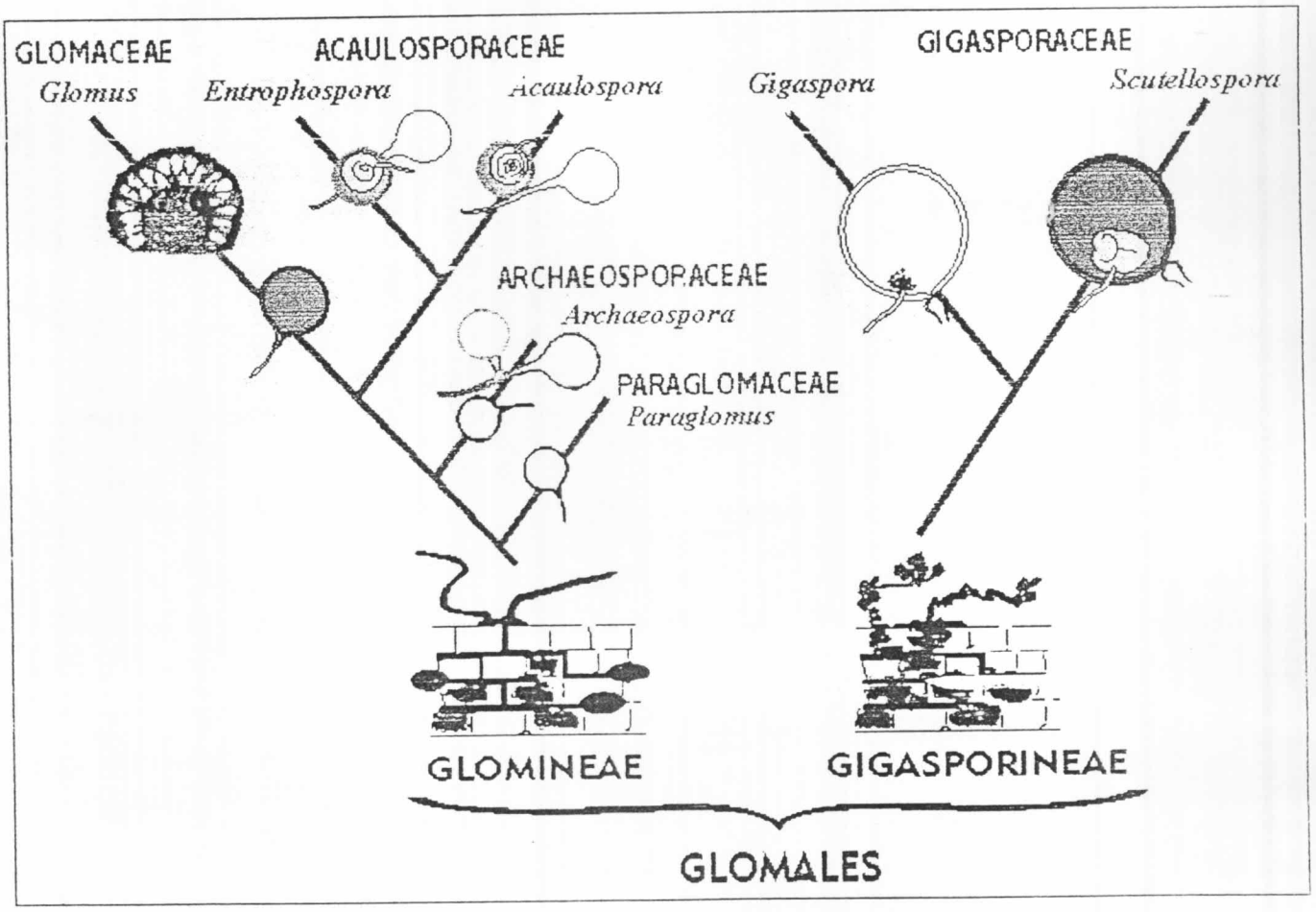
6. *Glomus* สร้าง chlamydospore ที่ปลายเส้นใย ส่วนมากพบ 1 สปอร์ที่ปลายเส้นใยแต่ละเส้น แต่ใน *Glomus fuegianum* จะพบหลายสปอร์บนปลายเส้นใยที่บวมออก สปอร์มีผนัง 1 หรือ 2 ชั้น เมื่อสปอร์แก่จะเห็นหยดน้ำมันขนาดต่างๆภายใน และมีผนังกั้นระหว่างสปอร์และเส้นใย สปอร์อาจเกิดเดี่ยวๆในดิน ในรากพืชหรือสร้างเป็นสปอโรคาร์ป ซึ่งจะเป็น กลุ่มของสปอร์ที่รวมกันไม่เป็นระเบียบยกเว้น *Glomus radiatum* ซึ่งสปอร์จะอยู่ในตำแหน่งที่อิสระแต่เรียงเป็นรัศมีออกจากฐานสปอโรคาร์ป สปอร์ที่อยู่ใกล้ฐานจะแก่ที่สุด (Trappe และ Schenck, 1982)

7. *Paraglomus* มีลักษณะทางสัณฐานวิทยาเหมือน *Glomus* แต่มีความแตกต่างกันในระดับพันธุกรรม มีรายงาน 2 ชนิด ซึ่งชื่อเดิมคือ *Glomus* แต่เมื่อพบความแตกต่างจึงตั้งเป็นชนิดใหม่ *Paraglomus brasilianum* (*Glomus brasilianum*) และ *Paraglomus occultum* (*Glomus occultum*)

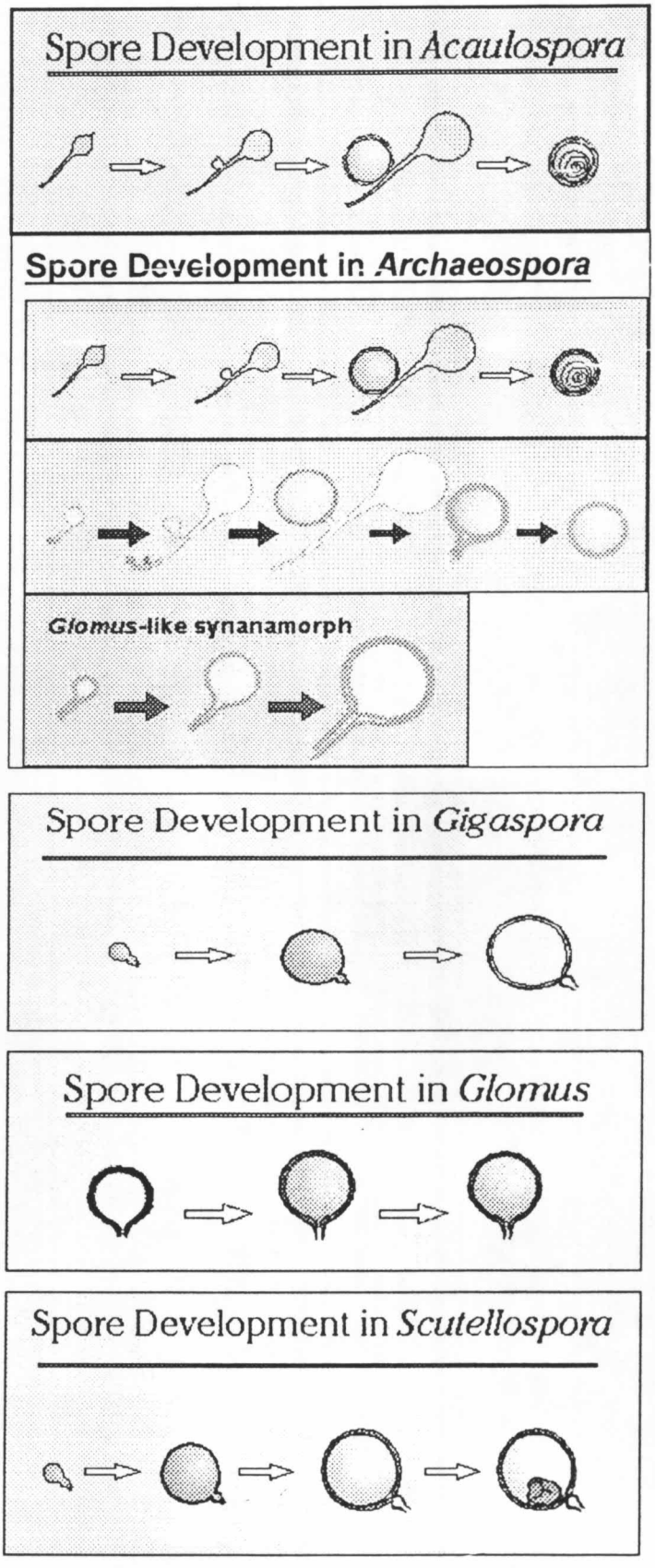
8. *Sclerocystis* สร้าง chlamydospore ที่ปลายเส้นใยและเรียงกันเป็นชั้นเดียวรอบๆเส้นใยตรงกลางที่อัดตัวกันแน่น อาจมีหรือไม่มีเพอริเดียม (peridium) หุ้มสปอร์ หรือสร้าง

chlamydospore กระจายอยู่ในสปอโรคาร์ป โดยเกาะกันหลวมๆ สปอโรคาร์ปอาจเกิดเดี่ยวๆใน ดิน หรือรวมอยู่กับเศษอินทรีย์วัตถุหรือมอสบนผิวดิน

9. **Scutellospora** สร้าง azygospore คล้าย Gigaspora คือมี suspensor พองคล้าย กระเปาะ แต่ผนังสปอร์มี 2 ชั้นหรือมากกว่า และผนังชั้นในยืดหยุ่นได้ซึ่งต่างจาก Gigaspora และ มักพบ auxillary cell เป็นปมหรือเป็นก้อน ต่างจาก Gigaspora ที่เป็นหนามหรือเป็นปุ่มยื่น ออกมา



ภาพที่ 2 การจัดกลุ่มของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา (Morton, 1990)



ภาพที่ 3 รูปแบบการสร้างสปอร์ของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา (Morton, 1990)

ตารางที่ 6 พืชอาศัยของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา (Brundrett, 1996)

Family	Genera	Form
A. PTERIDOPHYTES		
Dennstaedtiaceae	*Pteridium*	fern
Lindsaeaceae	*Lindsaea*	fern
Schizaeaceae	*Schizaea*	fern
Sinopteridaceae	*Cheilanthes*	fern
B. GYMNOSPERMS		
Araucariaceae	*Agathis*	tree
	Araucaria	
	Wollemia	
Cupressaceae	*Callitris*	tree
Podocarpaceae	*Podocarpus*	shrub
Zamiaceae	*Macrozamia*	cycad
C. DICOTYLEDONS		
Anacardiaceae	*Buchanania*	tree
Annonaceae	*Polyalthia*	tree
Apiaceae	*Actinotis*	herb
	Eryngium	
	Platysa	
	Trachymene	
	Xanthosia	
Apocynaceae	*Alyxia*	shrub vine
	Ichnocarpus	tree
	Wrightia	
Asclepiadaceae	*Cynanchum*	herb
Bixaceae	*Angianthus*	annual
	Helichrysum	

ตารางที่ 6 (ต่อ)

Family	Genera	Form
	Helipterum	
	Podolepis	
	Waitzia	
	Cochlospermum	tree
Burseraceae	*Canarium*	tree
Caesalpiniaceae	*Cassia*	shrub
	Erythrophleum	tree
	Senna	
	Labichea	
Casuarinaceae	*Allocasuarina*	shrub
	Casuarina	trees
Celastraceae	*Lophopetalum*	tree
Chrysobalanaceae	*Maranthes*	tree
Clusiaceae	*Calophyllum*	tree
Combretaceae	*Terminalia*	tree
Convolvulariaceae	*Calystegia*	vine
	Evolvulus	
	Polymeria	
Cunoniaceae	*Ceropetalum*	Tree
	Brachyloma	shrub
	Leucopogon	
Euphorbiaceae	*Petalostigma*	tree
	Phyllanthus	shrub
	Sebastiania	
	Amper	shrub
	Poranthera	
Goodeniaceae	*Dampiera*	herb
	Goodenia	

ตารางที่ 6 (ต่อ)

Family	Genera	Form
	Lechenaultia	
	Scaevola	
	Calogyne	herb
	Dampiera	
	Goodenia	
Haloragaceae	*Glischrocaryon*	herb
Lamiaceae	*Epimeredi*	herb
	Hemigenia	
	Prosanthera	
Lauraceae	*Litsea*	tree
Lecythidaceae	*Planchonia*	tree
Lobeliaceae	*Lobelia*	herb
	Lobelia	herb
Loganiaceae	*Mitrasacme*	herb
	Strychnos	tree
Malvaceae	*Hibiscus*	shrub
Melastromataceae	*Melastroma*	shrub
Meliaceae	*Owenia*	tree
Menispermaceae	*Stephania*	climber
Menyanthaceae	*Nymphoides*	herb
Mimosaceae	*Acacia*	shrub
Moraceae	*Ficus*	tree
Myrsinaceae	*Rapanea*	tree
Myrtaceae	*Allosyncarpia*	Tree
	Angophora	shrub
	Asteromyrtus	
	Calistemon	

ตารางที่ 6 (ต่อ)

Family	Genera	Form
	Calytrix	
	Corymbia	
	Eucalyptus	
	Agonis	shrub
	Pericalymma	tree
	Astcromyrtus	shrub
	Baeckea	tree
	Hypocalymma	
	Syzygium	
Nymphaeaceae	*Nymphaea*	herb
Onagraceae	*Ludwigia*	herb
Papilionaceae (Fabaceae)	*Alysicarpus*	shrub
	Bossiaea	herb
	Crotalaria	
	Daviesia	
	Desmodium	
	Galactia	
	Gompholobium	
	Hardenbergia	
	Indigofera	
	Jacksonia	
	Kennedia	
	Templetonia	
	Tephrosia	
	Viminaria	
	Brachysema	shrub
	Burtonia	
	Chorizema	

ตารางที่ 6 (ต่อ)

Family	Genera	Form
	Daviesi	
	Eutaxia	
	Gastrolobium	
	Gompholobium	
	Hardenbergia	
	Jacksonia	
	Mirbelia	
Polygalaceae	*Billardiera*	herb
	Comesperma	shrub
	Persicaria	
	Polygala	
	Conospermum	shrub
	Telopea	
Ranunculaceae	*Clematis*	climber
Rhamnaceae	*Cryptandra*	shrub
	Pomederris	
	Spyridium	
	Trymalium	
	Alphitonia	shrub
	Cryptandra	tree
	Spyridium	
Rhizophoraceae	*Carallia*	tree
Rubiaceae	*Aidia*	shrub
	Gardenia	tree
	Opercularia	
	Pogonobolus	
Rutaceae	*Boronia*	shrub
Sterculiaceae	*Brachychiton*	shrub
	Lasiopetalum	

ตารางที่ 6 (ต่อ)

Family	Genera	Form
	Melochia	
	Thomasia	tree
	Waltheria	
Stylidiaceae	*Stylidium*	herb
	Stylidium	herb
Tiliaceae	*Triumfetta*	shrub
Thymelaeaceae	*Pimelea*	shrub
	Thecanthes	
Tremandraceae	*Tetratheca*	shrub
Ulmaceae	*Celtis*	tree
Verbenaceae	*Clerodendrum*,	shrub
	Gmelina	tree
	Pityrodia	herb
Violaceae	*Hybanthus*	herb
Vitaceae	*Ampelocissus*	climber
	Cayratia	
D. MONOCOTYLEDONS		
Anthericaceae	*Agrostocrinum*	herb
(Liliaceae)	*Burchardia*	
	Chamaescilla	
	Crinum	
Araceae	*Amorphophallus*	herb
Arecaceae	*Carpenteria*	palm
	Livistona	
	Caustis	herb
	Lepidosperma	
	Tetraria	
Dioscoreaceae	*Dioscoria*	vine
Eriocaulaceae	*Eriocaulon*	herb

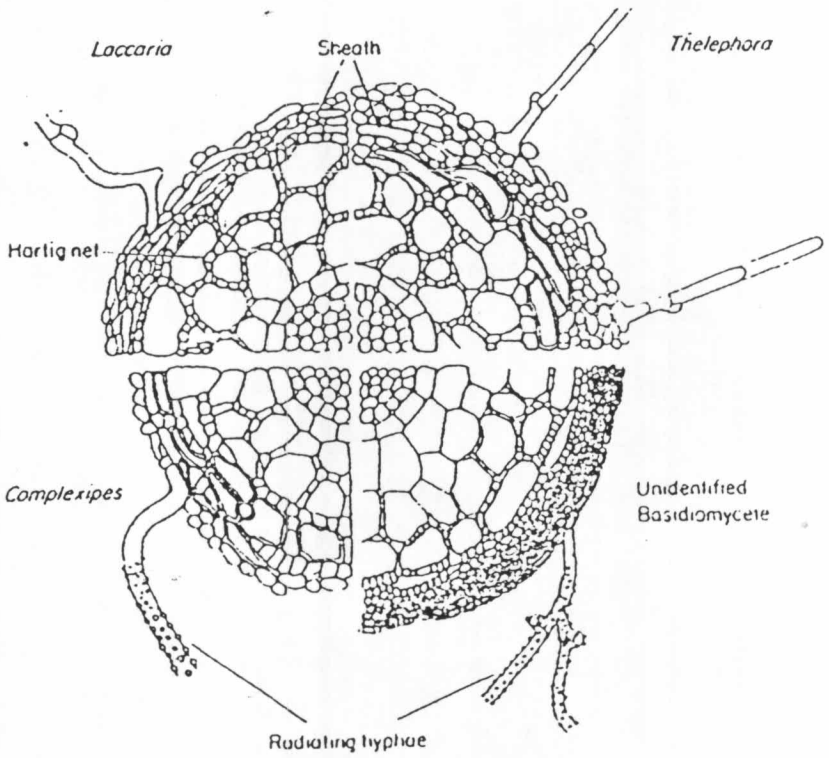
ตารางที่ 6 (ต่อ)

Family	Genera	Form
Flagellariaceae	*Flagellaria*	vine
Iridaceae	*Patersonia*	herb
Pandanaceae	*Pandanus*	palm-like
Philydraceae	*Philydrum*	herb
Poaceae	*Alloteropsis*	herb
	Bambusa	
	Brachiaria	
	Capillipedium	
	Chionachne	
	Danthonia	
	Digitaria	
	Eriachne	
	Heteropogon	
	Festuca	
	Imperata	
	Mniesithea	
Stemonaceae	*Stemona*	vine
Taccaceae	*Tacca*	herb
Xanthorrhoeaceae	*Xanthorrhoea*	shrub
	Lomandra	herb
Zingiberaceae	*Curcuma*	herb

ลักษณะของรากพืชที่ติดเชื้อราไมคอร์ไรซา

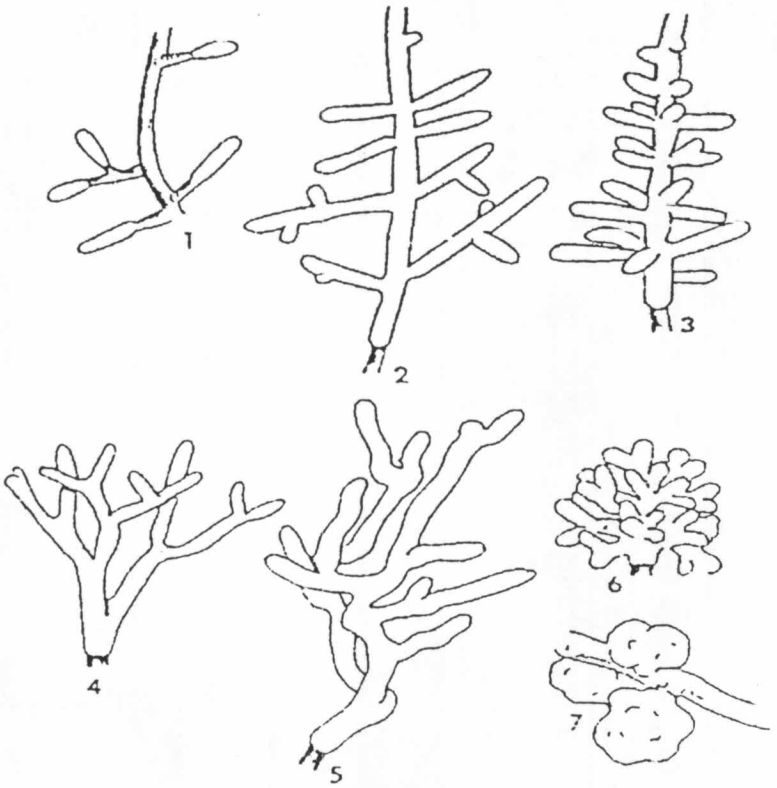
1. ลักษณะของรากพืชที่ติดเชื้อราเอคโตไมคอร์ไรซา

ลักษณะภายนอกของรากพืชที่มีราเอคโตไมคอร์ไรซา จะแตกต่างไปจากรากพืชที่ไม่มีราเอคโตไมคอร์ไรซาอย่างเห็นได้ชัด เช่น รูปร่าง สี ลักษณะของผิวราก รากพืชจะมีการแตกแขนงมากขึ้นและมีความยาวลดลง ความแตกต่างของสี ลักษณะของผิวรากที่มีเส้นใยราปกคลุม และการแตกแขนงของรากจะมีหลายแบบขึ้นอยู่กับชนิดของพืชอาศัย แสดงไว้ในภาพที่ 3 เมื่อตัดตามขวางจะเห็น Hartig net เป็นเส้นใยราที่สานกันเป็นร่างแหระหว่างเซลล์ของรากพืช



ภาพที่ 4 ภาพตัดขวางของรากพืช แสดงการติดเชื้อราเอคโตไมคอร์ไรซาชนิดต่างๆ ในรากพืช (Harley และ Smith, 1983)

I21048897



ภาพที่ 5 รูปแบบการแตกแขนงของรากเอคโตไมคอร์ไรซา (a) monopodial-pinnate (b) monopodial-pyramidal (c) irregularly pinnate (d) coralloid (e) tuberculate (f) dichotomous (g) simple or unramified (Durall และคณะ, 1996)

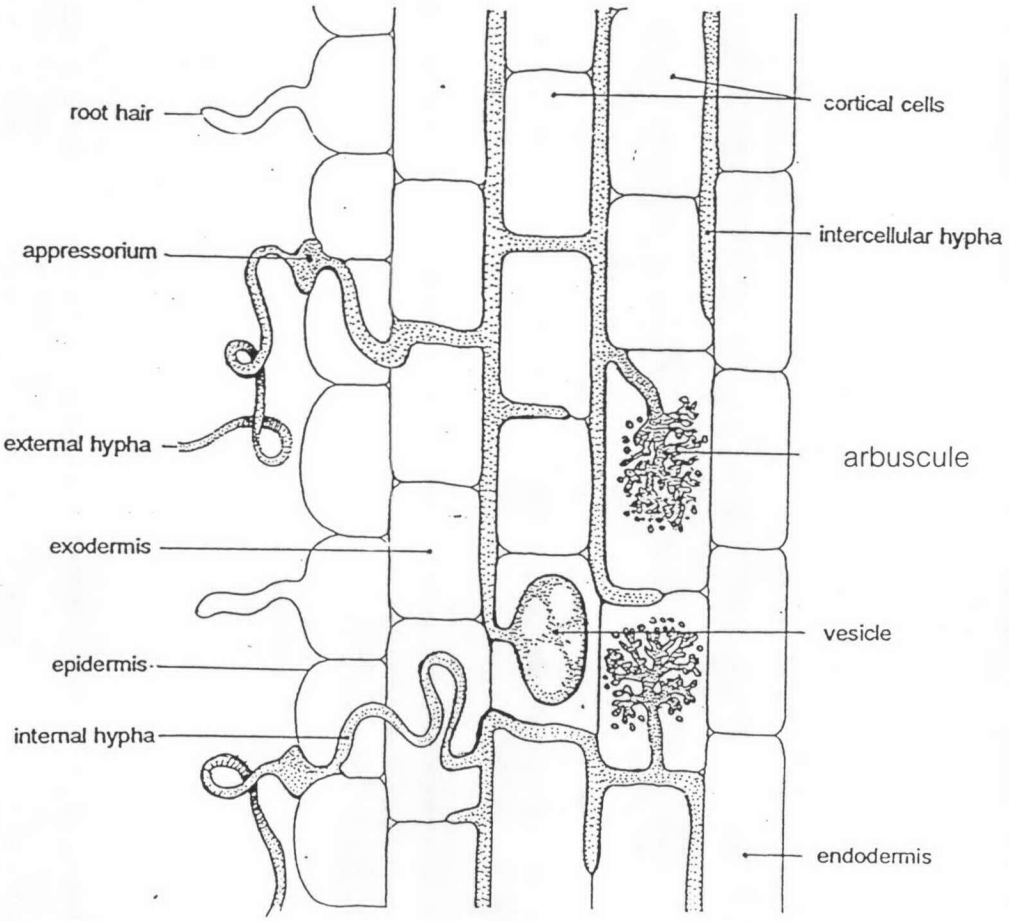
2. ลักษณะของรากพืชที่ติดเชื้อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา

ลักษณะภายนอกของรากพืชที่ติดเชื้อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาจะไม่มีความแตกต่างกับรากพืชที่ไม่ติดเชื้อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา แต่ภายในรากจะพบโครงสร้างที่ไม่พบในราไมคอร์ไรซาชนิดอื่น คือ

2.1 อาบัสคูล (arbuscule) เป็นโครงสร้างที่เกิดจากปลายเส้นใยแตกแขนงแบบ dichotomous branching และลดขนาดเส้นใยลงภายในเซลล์รากส่วนคอร์เท็กซ์ จนเป็นกิ่งก้านเล็กๆ จำนวนมาก มีลักษณะคล้ายต้นไม้ขนาดเล็ก เส้นใยส่วนต้นของการแตกแขนงมีขนาดเส้นผ่านศูนย์กลาง 5-10 ไมโครเมตร ปลายสุดของแขนงจะแคบและแหลม มีขนาดเส้นผ่านศูนย์กลางน้อยกว่า 1 ไมโครเมตร ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาจะเริ่มสร้างอาบัสคูลหลังจากเข้าไปใน

รากแล้วประมาณ 2 วัน ใช้เวลาพัฒนา 4-5 วัน (Brundrett และคณะ, 1985) อาบัสคูลจะถูกล้อมรอบด้วย plasmalemma ของเซลล์พืช ภายในอาบัสคูลประกอบด้วยนิวเคลียสขนาดใหญ่จำนวนมาก มีไมโตรคอนเดรีย ไกลโคเจน หยดน้ำมันและแวคคิวโอ ซึ่งภายในแวคคิวโอพบแกรนูล (granule) ของฟอสฟอรัสและแคลเซียมจำนวนมาก อาบัสคูลจะมีอายุประมาณ 4-15 วันหลังจากนั้นจะสลายไป (Carling และ Brown, 1982) อาบัสคูลเป็นโครงสร้างสำคัญที่ทำให้เกิดการแลกเปลี่ยนสารอาหารระหว่างราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาและพืชอาศัย บางครั้งพบว่าเมื่อใกล้สลายตัวส่วนปลายของอาบัสคูลจะพองออก เมื่อสลายตัวจะปล่อยสารต่างๆ ภายในให้กับเซลล์พืชผ่านทาง invaginated plasmalemma ที่อยู่แนบชิดกับผนังของอาบัสคูลตลอดเวลา บางส่วนจะไหลย้อนกลับไปยังเส้นใยและประกอบกันเป็นไซโตพลาสซึมของรา (Bonfante, 1984) มีสมมติฐานของการแลกเปลี่ยนแร่ธาตุและสารอาหารระหว่างราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาและเซลล์รากพืช 2 วิธี คือเซลล์รากพืชสร้างเอนไซม์ออกมาย่อยอาบัสคูลทำให้สารอาหารไหลออกมาสะสมภายในเซลล์รากและถูกดูดซึมไปใช้ อีกวิธีหนึ่งคือเกิดการถ่ายทอดผ่านทาง plasmalemma ของเซลล์พืชที่แนบชิดกับอาบัสคูลตลอดเวลา (Jeffries และ Dodd, 1991) ยังไม่มีการยืนยันสมมติฐานนี้ สามารถใช้อาบัสคูลเป็นตัวบ่งบอกว่ารากพืชมีการติดเชื้อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาแล้ว

2.2 เวสิเคิล (vesicle) เป็นเส้นใยที่โป่งพองคล้ายถุงภายในเซลล์รากในชั้นคอร์เท็กซ์ ภายในบรรจุไขมันและไซโตพลาสซึม สามารถเกิดภายในหรือระหว่างเซลล์รากพืช ส่วนมากเวสิเคิลจะมีลักษณะเป็นรูปไข่หรือกลม ขนาด รูปร่างรวมทั้งองค์ประกอบภายในต่างกันไปขึ้นกับชนิดของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาและพืชอาศัย (Mosse, 1981) เวสิเคิลเป็นโครงสร้างที่เก็บสะสมไขมันซึ่งจะถ่ายทอดให้กับเซลล์พืชอาศัยเมื่อเวสิเคิลสลายตัว นอกจากนี้ในรากที่อายุมากเวสิเคิลสามารถพัฒนาผนังเซลล์ให้หนาขึ้นและทำหน้าที่เป็นส่วนขยายพันธุ์ได้ (Biermann และ Linderman, 1983) เมื่อผิวนอกของเนื้อเยื่อชั้นคอร์เท็กซ์หลุดออกไปเวสิเคิลจะออกสู่ดินและงอกเป็นเส้นใยต่อไป



ภาพที่ 6 การติดเชื้อในรากของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา (Brundrett และคณะ, 1996)

ปัจจัยที่มีผลต่อการเจริญและการติดเชื้อในรากพืชของไมคอร์ไรซา

การเจริญและการติดเชื้อในรากพืชของราไมคอร์ไรซามีความเกี่ยวข้องกับสิ่งแวดล้อมภายนอกหลายประการ

ปัจจัยที่มีผลต่อราเอคโตไมคอร์ไรซา

อุณหภูมิ อุณหภูมิของสิ่งแวดล้อมมีผลต่อการเจริญ การผลิตและกิจกรรมของเอนไซม์และการอยู่รอดของราเอคโตไมคอร์ไรซา (Tibbett และคณะ, 1998) อุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการเจริญของราเอคโตไมคอร์ไรซาส่วนใหญ่อยู่ที่ 18-27 องศาเซลเซียส (Harley และ Smith, 1983) ต้นสนที่มี *P. tinctorius* สามารถเจริญได้ดีที่อุณหภูมิ 34 องศาเซลเซียส ขณะที่ถ้าไม่มีหรือมีราเอคโตไมคอร์ไรซาชนิดอื่นก็จะเจริญช้าหรือตาย และที่อุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส ต้นสนที่มี *P. tinctorius* ยังสามารถมีชีวิตรอดได้ (Marx, 2001) Domisch และคณะ (2002) ได้ทดลองหาผลของอุณหภูมิที่มีต่อราเอคโตไมคอร์ไรซาใน *Pinus sylvestris* L. พบว่า *Cenococcum geophilum* เจริญได้ดีในอุณหภูมิต่ำ คือที่ 5 และ 9 องศาเซลเซียส แต่จะมีจำนวนลดลงเมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นเป็น 13 และ 17 องศาเซลเซียส ในเขต tundra, taiga และ alpine ส่วนมากอุณหภูมิจะต่ำกว่า 0 องศาเซลเซียส แต่ยังพบ *Hebeloma* spp. เนื่องจากสามารถปรับตัวให้เข้ากับสิ่งแวดล้อมได้ โดยการเปลี่ยนแปลงระดับน้ำตาลในเส้นใยเพื่อป้องกันการเป็นน้ำแข็งและผลิตเอนไซม์ที่สามารถทำงานได้ที่อุณหภูมิต่ำมากๆ (Tibbett และ Caiceny, 1996)

ความชื้น จะพบราเอคโตไมคอร์ไรซาในดินที่มีความชื้นสูงจำนวนมากกว่าในดินที่มีความชื้นต่ำ (Lodge, 1989) *Scleroderma aurantium* จะทำให้เกิดการติดเชื้อใน *P. kesiya* ดีที่ความชื้น 30 เปอร์เซ็นต์ ขณะที่ *B. indulis* จะทำให้เกิดการติดเชื้อใน *P. kesiya* ดีที่ความชื้น 55 เปอร์เซ็นต์ (Rajkumar และคณะ, 1990)

ความเป็นกรด-ด่าง ราเอคโตไมคอร์ไรซาแต่ละชนิดหรือต่างสายพันธุ์มีความสามารถในการเจริญและปรับตัวได้ในสภาวะที่มีความเป็นกรด-ด่างแตกต่างกัน เมื่อปลูก *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake ร่วมกับราเอคโตไมคอร์ไรซา 3 ชนิด พบว่า *Pisolithus* spp., *Laccaria laccata* และ *Scleroderma cepa* สามารถกระตุ้นการเจริญได้เมื่อดินมีความเป็นกรด-ด่างเท่ากับ 6.6 แต่ที่ 4.6 เฉพาะ *Pisolithus* spp. เท่านั้นที่กระตุ้นการเจริญได้ (Aggangan และคณะ, 1996) Gerlitz และ Gerlitz (1997) ทดลองหาความเป็นกรด-ด่างที่เหมาะสมต่อการดูดซึมฟอสฟอรัสของ *Suillus bovines* ใน *Pinus sylvestris* ที่ความเป็นกรด-ด่าง 3.5-8.5 พบว่าความเป็นกรด-ด่างที่เหมาะสมคือ 5.5 ถ้าต่ำกว่าหรือสูงกว่าการดูดซึมฟอสฟอรัสจะลดลง

แหล่งคาร์บอน โดยทั่วไปราเอคโตไมคอร์ไรซาสามารถใช้น้ำตาลได้หลายชนิด เช่น กลูโคส แมนโนส ฟรุคโตสและซูโครสเป็นแหล่งคาร์บอนได้ (Rieger และคณะ, 1992) แต่อาจเจริญได้น้อยหรือไม่เจริญเมื่อใส่น้ำตาลชนิดอื่นในอาหารเลี้ยงเชื้อ เมื่อเลี้ยง *L. laccata*, *Lactarius rufus*, *Paxillus involutus* และ *Thelephora terrestris* ในอาหารเลี้ยงเชื้อพบว่าไม่สามารถใช้น้ำตาลซูโครสเป็นแหล่งคาร์บอนได้ (Sbrana และคณะ, 1995) Hutchison และ Piche (1995) พบว่าเมื่อเลี้ยงราเอคโตไมคอร์ไรซาร่วมกับต้นไม้ในภาวะปลอดเชื้อ ถ้ามีปริมาณกลูโคสต่ำกว่า 2 กรัมต่อลิตร ราเอคโตไมคอร์ไรซาจะเจริญช้าแต่ต้นไม้เจริญดี แต่ถ้าเพิ่มกลูโคสเป็น 10 กรัมต่อลิตร ราเอคโตไมคอร์ไรซาเจริญดีแต่ต้นไม้ไม่เจริญ เนื่องจากราเอคโตไมคอร์ไรซาผลิตสารที่ยับยั้งการเจริญของต้นไม้

ธาตุฟอสฟอรัส ถ้าในดินมีปริมาณฟอสฟอรัสสูง จะยับยั้งการเข้าสู่รากและทำให้เกิดการติดเชื้อในรากลดลง เนื่องจากผนังเซลล์รากมีความหนาเพิ่มขึ้น Mason และคณะ (1999) ศึกษาอิทธิพลความเข้มข้นของฟอสฟอรัสต่อราไมคอร์ไรซาและการเจริญของ *Eucalyptus globulus* Labill เมื่อใส่หัวเชื้อเป็นราเอคโตไมคอร์ไรซา 10 ชนิด เมื่อให้ฟอสฟอรัสเข้มข้น 10 มิลลิกรัมต่อลิตร เปอร์เซ็นต์การติดเชื้อในรากจะลดลง

ธาตุไนโตรเจน ราเอคโตไมคอร์ไรซาสามารถใช้ไนโตรเจนที่อยู่ในรูป NO_3^-, NH_4^+ และกรดอะมิโนได้ เมื่อเลี้ยง *Hebeloma* sp. ในอาหารที่มี NH_4^+ และ/หรือ glutamic acid พบว่าถ้ามีแหล่งไนโตรเจน 2 แบบ *Hebeloma* sp. จะเจริญได้ดีที่สุด (Tibbett และคณะ, 1998) การใส่ปุ๋ยเป็นสารละลาย NH_4NO_3 ในระดับต่ำ กลางและสูงใน Scots pine พบว่าการให้ปุ๋ยในระดับกลางทำให้เกิดการติดเชื้อราเอคโตไมคอร์ไรซาสูงสุด (Kainulainen และคณะ, 1996)

สารเคมีทางการเกษตร ยาฆ่ารามีผลต่อราเอคโตไมคอร์ไรซามากกว่ายาฆ่าหญ้า (Laatikainen และ Heinonen-Tanski, 2002) ยาฆ่ารามีผลต่อราเอคโตไมคอร์ไรซาทั้งด้านปริมาณและคุณภาพ copper oxychloride และ propiconazole ยับยั้งการเกิดเอคโตไมคอร์ไรซาใน Scots pine และราเอคโตไมคอร์ไรซาที่เกิดขึ้นก็มีลักษณะต่างไปจากเดิม (Manninen, 1998) *Hebeloma* spp. , *Paxillus involutus* และ *Suillus bovinus*. สามารถย่อย Chlorothalonil ให้เป็น ergosterol แต่ *Amanita muscaria* ไม่สามารถย่อยได้ นอกจากนี้ยังพบว่า maneb, glyphosate และ terbuthylazine สามารถกระตุ้นการเจริญของราเอคโตไมคอร์ไรซาบางชนิดได้ (Laatikainen และ Heinonen-Tanski, 2002) ยาฆ่าแมลง fenvalerate ที่ความเข้มข้นต่ำจะ

กระตุ้นการเจริญของ *T. terrestris* ได้ แต่ที่ความเข้มข้นสูงจะยับยั้งการเจริญ (Reddy และ Natarajan, 1994)

ปัจจัยที่มีผลต่อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา

อุณหภูมิ อุณหภูมิมีผลต่อการเจริญในระยะต่างๆและการสร้างสปอร์ของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาในแต่ละสายพันธุ์แตกต่างกัน (Schenck และ Schroder, 1974) อุณหภูมิที่เหมาะสมของ *G. fasciculatum* ที่ทำให้เกิดการติดเชื้อในถั่วลันเตาคือ 20-22 องศาเซลเซียส (Jain และ Sethi, 1988)

ความชื้น มีการศึกษาการติดเชื้อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาใน *Brassica napus* ในดินที่มีความชื้น 18, 22, 26 และ 38 เปอร์เซ็นต์ตามลำดับ พบว่าความชื้นที่เหมาะสมที่สุดคือ 18 เปอร์เซ็นต์ (Mahmood และ Iqbal, 1982) Diop และคณะ (1994) รายงานว่าในแปลงปลูก *Acacia albida* จะพบสปอร์ของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา Glomus, Gigaspora, Acaulospora และ Sclerocystis ในฤดูฝนมากกว่าฤดูร้อน มากกว่า 262 เปอร์เซ็นต์

ความเข้มแสง แสงมีความสำคัญต่อการสังเคราะห์แสงของพืช ถ้าพืชได้รับแสงมากจะทำให้สังเคราะห์แสงได้น้ำตาลจำนวนมาก ซึ่งเป็นอาหารของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา Sanchez-Gallen และคณะ (1998) รายงานว่าความเข้มแสงที่มากขึ้นมีผลทำให้การติดเชื้อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาในรากพืช *Nectendra ambigens* เพิ่มขึ้น Heinemeyer และ Fitter (2001) พบว่าถ้าให้พืชได้รับแสงน้อยลง ปริมาณเส้นใยรานอกรากและเปอร์เซ็นต์การติดเชื้อในรากลดลง เนื่องจากพืชมีการสังเคราะห์แสงลดลง ทำให้เกิดการจำกัดคาร์โบไฮเดรตในพืช ราจึงได้รับคาร์โบไฮเดรตลดลงความเข้มแสงและระยะเวลาการให้แสง

ความเป็นกรด ดินที่มีความเป็นกรดเป็นปัจจัยที่สำคัญต่อการงอกและการเจริญของสปอร์ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา และเป็นส่วนสำคัญในการอธิบายการกระจายตัวของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาในดินชนิดต่างๆ (Mosse และคณะ, 1981) เนื่องจากราแต่ละชนิดชอบความเป็นกรดด่างของดินต่างกัน แม้ว่าจะพบราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาในรากพืชที่เจริญในดินที่มีความเป็นกรดด่างสูงถึง 9.2 และในดินเหมืองบิทูมินัส ความเป็นกรดด่าง 2.7 แต่โดยปกติแล้วราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาจะชอบดินที่มีความเป็นกรดด่างปานกลางถึงสูงเล็กน้อย Green และคณะ (1976) พบว่า *Glomus mosseae* ชอบดินที่มีความเป็นกรดด่างปานกลางถึงสูง และสปอร์ของ *Glomus epigaeus* จะมีเปอร์เซ็นต์การงอกลดลงเมื่อความเป็นกรดด่างต่ำกว่า 7 (Daniels และ Trappe, 1980) อย่างไรก็ตามราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาบางชนิดความเป็นกรดด่างของดินก็ไม่มี

ผลต่อการงอกและการเจริญ เช่น ไม่เกิดการเปลี่ยนแปลงการติดเชื้อของ *G. fasciculatum* เมื่อความเป็นกรดด่างเพิ่มจาก 5.3 เป็น 7 แต่ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาบางชนิดก็ชอบความเป็นกรดด่างที่ต่ำเล็กน้อย เช่น *Gigaspora coralloidea* และ *Gigaspora heterogama* มีการงอกที่ดีที่สุดที่ความเป็นกรดด่าง 5 และ 6 ตามลำดับ

ความเป็นด่าง พบราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาในพืชที่เจริญในดินที่มีความเป็นด่างและเค็ม (usar) ทางภาคเหนือของอินเดีย Janardhan และคณะ (1994) ได้ศึกษาในพืช 6 ชนิด เป็นพืชต่างถิ่น 4 ชนิด อีก 2 ชนิดเป็นพืชที่พบในพื้นที่ที่ดินมีความเป็นด่างและเค็ม พบว่าราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาสามารถทำให้เกิดการติดเชื้อได้ในพืชทั้ง 6 ชนิด พบสูงสุดในต้นไผ่ (81.2 เปอร์เซ็นต์) ซึ่งเป็นพืชที่พบในดินที่มีความเป็นด่างและเค็ม ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาที่พบในดินคือ *Glomus* spp. , *Acaulospora* spp. และ *Entrophospora* spp. เป็นราดั้งเดิมในระบบนิเวศน์นี้ที่สามารถทนต่อความเป็นด่างของดินได้

ความเค็ม พบราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาหลายชนิดได้ในพืชที่เจริญในดินที่มีความเค็ม (Khan, 1974 และ Ho, 1987) เทียบกับพืชที่ชอบเค็มจะพบราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาต่ำ (Brundrett, 1991) RuizLozano และคณะ (1996) รายงานว่า ต้น lettuce (Lactuca saliva L.) ที่ใส่หัวเชื้อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา *G. mosseae G. fasciculatum* และ *G. deserticola* เมื่อปลูกในดินที่มีโซเดียมคลอไรด์ 3, 4 และ 5 กรัมต่อดิน 1 กิโลกรัม มีน้ำหนักแห้งและฟอสฟอรัสมากกว่าในต้นที่ไม่ใส่หัวเชื้อ

ธาตุฟอสฟอรัส พืชที่มีราไมราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาจะเพิ่มการดูดสารอาหารจากดิน โดยเฉพาะสารที่เคลื่อนที่ได้น้อย เช่นฟอสเฟต (Allen, 1991) แต่ถ้าพืชได้รับฟอสฟอรัสมากพอปริมาณของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาในรากจะลดลง Ishii และคณะ (1998) ทดลองใน *Citrus iyo* และใส่ปุ๋ยฟอสฟอรัส พบว่าจำนวนอาบัสคูลในรากลดลงเมื่อความเข้มข้นของปุ๋ยเพิ่มขึ้น พืชได้รับฟอสฟอรัสจากราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาทำให้ปริมาณฟอสฟอรัสในลำต้นเพิ่มขึ้น Sharma และ Adholeya (2000) รายงานว่าถ้าความเข้มข้นของฟอสฟอรัสในดินเพิ่มจาก 10 ppm เป็น 20 ppm การติดเชื้อในรากของ *Eucalyptus tereticornis* ลดลงจาก 30 เป็น 10 เปอร์เซ็นต์

ธาตุไนโตรเจน Hayman (1970) รายงานว่าการเติมปุ๋ยไนโตรเจนลงไปในดินจะทำให้ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาสร้างสปอร์น้อยลง Abbott และคณะ (1984) รายงานว่าการให้

ปุ๋ยไนโตรเจน มีผลยับยั้งการเจริญของเส้นใยราในดินรวมทั้งลดการติดเชื้อในรากด้วย และเกลือไนเตรทยับยั้งการเจริญของราอาบัสคูลาได้มากกว่าเกลือแอมโมเนีย

สารหลั่งจากราก (root exudates) Gianinazzi-Pearson และคณะ (1989) รายงานว่าสารหลั่งจากรากของ *Trifolium pretense* L. (clover) ซึ่งเป็นพืชอาศัย สามารถกระตุ้นการงอกของสปอร์และการเจริญของเส้นใย *Gigaspora margarita* ขณะที่สารหลั่งจาก *Lupinus albus* L. (lupin) ซึ่งไม่ใช่พืชอาศัยไม่มีผล Bécard และ Piché เปรียบเทียบการเจริญของเส้นใย *Gi. margarita* เมื่อเลี้ยงร่วมกับ Ri T-DNA แครอท *(Daucus carota* L.) ซึ่งเป็นพืชอาศัย และหัวบีท *(Beta vulgaris* L.) ซึ่งไม่ใช่พืชอาศัย พบว่าสารหลั่งจากแครอทกระตุ้นการเจริญของเส้นใยและเกิดการติดเชื้อในราก ขณะที่สารหลั่งจากหัวบีทไม่มีผลกระตุ้นการเจริญของเส้นใยราและไม่พบการติดเชื้อ สารฟลาโวนอยด์ (flavonoid) ที่พบในรากพืชสามารถกระตุ้นการงอกของสปอร์ *Glomus etunicatum* (Tsai และ Phillips, 1991) และกระตุ้นการเจริญของเส้นใย *Gi. margarita* (Bécard และคณะ, 1992)

จุลินทรีย์ในดิน Mosse (1959) พบว่าสปอร์ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาบนอาหารวอเตอร์อะการ์ (water agar) มีอัตราการงอกต่ำกว่าบนอาหารวอเตอร์อะการ์ผสมดิน จึงเสนอว่าผลิตภัณฑ์ที่จุลินทรีย์ในดินผลิตขึ้นสามารถกระตุ้นการงอกของสปอร์ได้ Calvet และคณะ, 1992 รายงานว่า *Trichoderma* sp. สามารถกระตุ้นการเจริญของเส้นใย *G. moseae* โดยไปยับยั้งการเจริญของราโรคพืช *Fusarium* sp. และ *Verticillium* sp. Mugnier และ Mosse (1987) พบว่า *Streptomyces orientaris* สามารถกระตุ้นการงอกของสปอร์ *G. moseae* เมื่อเลี้ยง free-living microorganism ร่วมกับ สปอร์ของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา พบว่าเส้นใยที่งอกจากสปอร์มีความยาวและแตกแขนงมากกว่าเมื่อเลี้ยงสปอร์เพียงอย่างเดียว (Azcón-Aguilar และคณะ, 1986)

ราโรคพืช ถ้ารากพืชมีการติดเชื้ออยู่แล้วด้วย *Pythium* sp. และ *Phytophthora* sp. จะทำให้การติดเชื้อของ *Glomus macrocapum* ลดลง 30-35 เปอร์เซ็นต์ การสร้างสปอร์ลดลงด้วย (Kruckelman, 1975)

การรบกวนดิน การพรวนหรือไถดินเป็นการรบกวนดินชั้นบนซึ่งเป็นที่อยู่ของเส้นใยและสปอร์ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา กิจกรรมเหล่านี้อาจไปตัดเส้นใยราหรือทำให้สปอร์แตก ทำให้ลดการติดเชื้อในราก ข้าวโพดจะลดการดูดซึมฟอสฟอรัสและสังกะสีลงเมื่อมีการรบกวนดิน (Evans และ Miller, 1991)

สารเคมีทางการเกษตร ยาฆ่ารา ยาฆ่าแมลงและยากำจัดวัชพืชมีผลยับยั้งการเจริญของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา ยาฆ่าเชื้อรา Bavistin, Dithane, Emisan, Fytolan, Thiram และ Ziram ยับยั้งการเจริญและการสร้างสปอร์ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาหลายชนิด ในต้น groundnut *(Arachis hypogea* L.) ส่งผลให้พืชลดการเจริญเติบโต (Sugavanam และคณะ,1994) carbendazim และ chlorothalonil ยับยั้งการงอกของสปอร์ของ *G. mosseae* และลดการติดเชื้อในรากถั่วเหลือง (Venedikian และคณะ, 1999)

พืชอาศัย Law และ Lewis (1983) ได้ประมาณว่ามีพืช 225,000 ชนิดใน 11,000 สกุล เป็นพืชอาศัยของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา Morton (1990) ได้ประมาณว่ามีราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา 150 ชนิดใน 4 สกุล นั้นหมายความว่าราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาแต่ละชนิดมีพืชอาศัยได้มากกว่า 1 ชนิด ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาจะทำให้เกิดการติดเชื้อและกระตุ้นการเจริญของพืชอาศัยแต่ละชนิดไม่เท่ากัน (Azcón และ Ocampo, 1981) พืชบางชนิดแม้จะตรวจพบการติดเชื้อในราก แต่การเจริญของพืชไม่เปลี่ยนแปลง (Dhillion, 1992)

ประโยชน์ของราไมคอร์ไรซา

ประโยชน์ของราเอคโตไมคอร์ไรซา

การเพิ่มอัตราการเจริญของพืช พืชที่มีราเอคโตไมคอร์ไรซาอยู่ด้วย จะมีอัตราการเจริญสูงกว่าพืชที่ไม่มี รากพืชที่มีราเอคโตไมคอร์ไรซาจะมีขนาดใหญ่ขึ้นและเส้นใยของราจะทำหน้าที่เหมือนรากฝอย สามารถแผ่ไปได้ไกลจึงสามารถดูดน้ำและอาหารจากแหล่งที่รากพืชไม่สามารถเจริญไปถึง ยูคาลิปตัสที่ใส่หัวเชื้อ *Pisolithus* sp. และ *Scleroderma* sp. จะมีการเจริญดีกว่าต้นที่ไม่ใส่หัวเชื้อ (Dell และคณะ,1994) ราเอคโตไมคอร์ไรซาสามารถผลิตเอนไซม์ phosphatase ทำให้สามารถใช้ฟอสฟอรัสจากแหล่งฟอสฟอรัสที่ละลายยาก เช่น KH_2PO_4, Ca-3(PO_4) และ Fe- phytate ได้ (Mchelhinney และ Mitchell (1995) และ/หรือสร้างกรดอินทรีย์ ออกมาย่อยสลาย iron และ aluminium phosphate และ rock phosphates (Griffiths และคณะ, 1994) ฟอสฟอรัสที่พืชดูดซึมเข้าไปจะถูกสะสมอยู่ใน vacuole ของแผ่นแมนเทิลและ Hartig net ในรูปของ soluble orthophosphate (Harley และ Loughman, 1963), polyphosphate dispersed (Ashford และคณะ, 1999) หรือ polyphosphate granule (Ashford และคณะ, 1994) ขึ้นอยู่กับชนิดของราเอคโตไมคอร์ไรซา ราเอคโตไมคอร์ไรซาสามารถสร้างฮอร์โมนหรือสารที่กระตุ้นการเจริญของพืชได้ *P. tinctorius* สามารถผลิต jasmonic acid (Miersch และคณะ, 1999) *T. terrestris* และ *L. bicolor* สร้าง cytokinin ได้ (Kraigher และคณะ, 1991) และสามารถย่อยสลายสารประกอบฟีนอลซึ่งไปขัดขวางการดูดซึมไนโตรเจนของพืช (Bending & Read 1997)

การป้องกันราที่เป็นสาเหตุของโรคพืช ราเอคโตไมคอร์ไรซาสามารถช่วยป้องกันการเข้าทำลายของเชื้อราที่เป็นสาเหตุของโรคพืชได้ แผ่นแมนเทิลรอบรากและ Hartig net ทำหน้าที่ป้องกันการเข้ารากของราที่ทำให้เกิดโรคและสร้างสารปฏิชีวนะ (antibiotic) ที่มีฤทธิ์ยับยั้งราและแบคทีเรียชนิดอื่นได้ Tsantrizos และคณะ (1991) พบว่า p-hydroxybenzoylformic acid [2-(4'-hydroxyphenyl)-2-oxoethanoic acid, pisolithin A] และ (R)-(-)-p-hydroxymandelic acid [(R)-(-)-2-(4'-hydroxyphenyl)-2-hydroxyethanoic acid, pisolithin B] ที่สกัดได้จาก *P. tinctorius* สามารถยับยั้งการงอกของสปอร์ราโรคพืชและทำให้เส้นใยราโรคพืชสลายตัว Mortier และคณะ (1988) พบว่าต้นกล้า Douglas fir (spruce) ที่มีราเอคโตไมคอร์ไรซา *L. laccata* สามารถป้องกันการเข้าทำลายของราโรคพืช *Fusarium oxysporum* ได้ดีกว่าต้นที่ไม่มีราเอคโตไมคอร์ไรซา

ความทนทานของต้นไม้ต่อความเป็นพิษของดิน เช่นความเป็นกรดและด่างที่ไม่เหมาะสมของดิน โลหะหนัก ราเอคโตไมคอร์ไรซาสามารถลดความเป็นพิษของดินและทำให้พืชมีความทนทานมากขึ้น *Pisolithus* spp., *S. cepa* และ *L. laccata* สามารถกระตุ้นการเจริญของ
ยูคาลิปตัสเมื่อปลูกในดินที่มีความเป็นกรดสูงได้ Jones และ Hutchinson (1988) รายงานว่า *S. flavidum* สามารถกระตุ้นการเจริญของต้น Birch ได้ในดินที่มีการปนเปื้อนของนิเกิลปริมาณสูง

ลดการแข่งขันของพืชในระบบนิเวศน์ ราเอคโตไมคอร์ไรซาหนึ่งชนิดสามารถมีพืชอาศัยได้หลายชนิด เส้นใยราที่เชื่อมระหว่างพืช 2 ชนิด สามารถถ่ายทอดคาร์บอนจากต้นหนึ่งไปยังพืชต้นอื่นที่ขาดแคลนอาหาร ทำให้ยังคงมีชีวิตต่อไปได้ ช่วยให้ระบบนิเวศน์นั้นเกิดความเสถียรและมีความหลากหลายของพันธุ์พืช (Simard และคณะ, 1997)

สีย้อม ดอกเห็ดของราเอคโตไมคอร์ไรซาสามารถนำมาสกัดเป็นสีย้อมผ้าขนสัตว์ ผ้าไหมและผ้าฝ้ายได้ *Cortinarius semisanguineus* ให้สารสกัดสีแดงและชมพู *Cortinarius sanguineus* ให้สารสกัดสีแดงเลือด *Cortinarius alboviolaceus* ให้สารสกัดสีม่วง *Cortinarius zakii* ให้สารสกัดสีเหลือง *B. edulis* ให้สารสกัดสีส้ม นอกจากนี้ *Russula* sp. และ *Amanita muscaria* สามารถให้สีแดงและชมพู *Amanita caesarea* ให้สีเหลือง ส้ม แต่ไม่ติดทนนานเหมือนสีที่ได้จาก *Cortinarius* spp. (Miriam, 1980)

อาหารของมนุษย์ ราเอคโตไมคอร์ไรซาหลายชนิดสร้างดอกเห็ดที่สามารถนำมารับประทานได้ เช่น *Morchella esculenta*, *Tuber aestivum*, *B. edulis* และ *Cortinellis shiitake* ในประเทศไทยที่นิยมนำมารับประทานเช่น เห็ดเผาะ *(Astraeus hygrometricus*) เห็ดตับเต่าหรือเห็ดเสม็ด (*Boletus griseipurpureus*) เห็ดระโงกหรือเห็ดไข่ (*Amanita* sp.) และเห็ดตะไคลหรือเห็ดหล่มขาว *(Russula delica)* เป็นต้น *Agaricus blazei* Murill เป็นราเอคโตไมคอร์ไรซาที่พบในประเทศบราซิล แต่ชาวญี่ปุ่น เกาหลีและจีนนิยมรับประทานเป็นอาหารเสริม เพราะเชื่อว่าสามารถป้องกันมะเร็งได้ ลดระดับน้ำตาลในเลือด ลดคลอเรสเตอรอลและเพิ่มความยืนหยุ่นของผนังเส้นเลือดแดง

อาหารของสัตว์ ดอกเห็ดของราเอคโตไมคอร์ไรซาหลายชนิดเป็นอาหารของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็ก (Claridgeและ May, 1994) เป็นที่อยู่และเป็นอาหารของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหลายชนิด (Fogel และ Peck, 1975; Rabatin และ Stinne, 1989) เส้นใยในดินเป็นแหล่งอาหารที่สำคัญของแมลงที่อาศัยอยู่ในดิน Ingham และ Massicotte (1994) ศึกษากลุ่มของสิ่งมีชีวิตในดินรอบๆรากของ *Pinus ponderosa, Pseudotsuga menziesii, Picea sitchensis, Tsuga heterophylla* และ *Abies grandis* ที่มีดอกเห็ดเอคโตไมคอร์ไรซาขึ้น พบว่าโปรโตซัวอาศัยอยู่กับราเอคโตไมคอร์ไรซาอย่างจำเพาะเจาะจง

ตัวบ่งชี้คุณภาพสิ่งแวดล้อม (Bioindicator) ถ้าป่ามีจำนวนราเอคโตไมคอร์ไรซาหลากหลายชนิดแสดงว่าเป็นป่าที่สมบูรณ์ ถ้ามีน้อยชนิดแสดงว่าเป็นป่าที่เสื่อมโทรมมีความเป็นพิษของสิ่งแวดล้อมสูง Asbjornsen (1996) รายงานว่าป่าที่มีการบุกรุกมากจะพบส่วนขยายพันธุ์ของราเอคโตไมคอร์ไรซาจำนวน 200 ต่อดิน 1 กรัม ป่าที่ไม่มีการบุกรุกจะพบส่วนขยายพันธุ์ของราเอคโตไมคอร์ไรซาจำนวน 1000 ต่อดิน 1 กรัม และพบว่าจำนวนรากสนที่มีราเอคโตไมคอร์ไรซาในป่าที่ถูกบุกรุกมีจำนวนน้อยกว่าในป่าที่ไม่มีการบุกรุกมาก Garcia และคณะ (1998) รายงานว่าถ้าในดินมาปริมาณตะกั่วมากกว่า 1 ppm จะพบดอกเห็ดที่เป็น Saprophite มากกว่าราเอคโตไมคอร์ไรซา

ประโยชน์ของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา

กระตุ้นการเจริญของพืช Menge และคณะ (1977) ค้นพบว่าราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาสามารถกระตุ้นการเจริญของพืชสวนได้ โดยทดลองในส้ม นอกจากนี้ยังสามารถกระตุ้นการเจริญของพืชไร่ ผัก ไม้ดอกไม้ประดับได้อีกด้วย และทำให้ผลผลิตที่ได้มีคุณภาพดีขึ้น ฟอสฟอรัสเป็นธาตุที่สำคัญต่อการเจริญของส่วนขยายพันธุ์ คือดอก ผลและเมล็ด เมื่อพืชได้รับ

ธาตุฟอสฟอรัสเพิ่มขึ้นการเจริญของส่วนขยายพันธุ์ก็เพิ่มขึ้นด้วย เช่นเพิ่มการออกดอกในพริกไทย (Dodd และคณะ, 1983) เพิ่มการผลิตเมล็ดในถั่วเหลืองและข้าวบาร์เลย์ (Johansen และ Jensen,1996) นอกจากราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาจะช่วยในการดูดซึมธาตุฟอสฟอรัสแล้ว ยังช่วยเพิ่มการดูดซึมธาตุอาหารอื่นๆอีกด้วย เช่น ไนโตรเจน โปแทสเซียม ทองแดงและสังกะสี ทำให้ช่วยลดปริมาณการใช้ปุ๋ยเคมี

ป้องกันราที่เป็นสาเหตุของโรคพืช ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาช่วยควบคุมการเกิดและความรุนแรงของโรคพืช *Glomus* sp. ช่วยลดการเกิดโรค sheat bligh ในข้าวได้ 30 เปอร์เซ็นต์ เมื่อผสมราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาดังกล่าวในดินที่ใช้ปลูก (Ilag และคณะ, 1987) *Glomus etunicatum*, *Glomus macrocarpum* และ *Gigaspora margarita* ช่วยลดการเป็นโรคเหี่ยวจากเชื้อ *Fusarium solani* และเพิ่มผลผลิตของมันฝรั่งได้ (Pascua และ Milagrosa, 1989)

เพิ่มความทนต่อสภาวะที่ไม่เหมาะสม ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาช่วยให้พืชทนต่อความแห้งแล้ง ดินเค็ม ดินเปรี้ยวได้ Augé และคณะ (1992) รายงานว่าราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาทำให้ถั่วลันเตาและถั่วเหลืองทนต่อความแห้งแล้งและ/หรือกลับมาเจริญได้เป็นปกติเร็วขึ้นเมื่อผ่านช่วงนั้นไปแล้ว ปาล์มน้ำมันและสับปะรดที่มีราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาสามารถเจริญได้ในดินเปรี้ยว (Blal และ Gianinazzi-Pearson, 1989)

เพิ่มเสถียรภาพของสังคมพืช Grime และคณะ (1987) ได้สร้างสังคมพืชขึ้น (microcosms) ประกอบด้วยหญ้าหลายชนิดปลูกในดินหินปูน พบว่าถ้าในสังคมพืชนั้นไม่มีราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา ความหลากหลายของหญ้าจะลดลงเมื่อเทียบกับสังคมพืชที่มีราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา Wilson และ Hartnett (1997) ทดลองสร้างสังคมพืชของ tallgrass prairie เจริญร่วมกับราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา โดยที่มีหนึ่งการทดลองได้ใส่ยาฆ่าราที่สามารถยับยั้งการเจริญของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาได้ พบว่าการทดลองที่ไม่ใส่ยาฆ่ารามีความเข้มแข็งของสังคมพืชมากกว่า

ใช้ทดสอบพืชที่ผ่านการดัดแปลงพันธุกรรม (transgenic plants) เป็นการตรวจสอบว่าพืชที่ผ่านการดัดแปลงยีนจะส่งผลกระทบต่อระบบนิเวศย์หรือไม่ โดยดูจากจำนวนและชนิดของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาที่ทำให้พืชเกิดการติดเชื้อ Cummins (2002) รายงานว่าต้น aspen ที่ดัดแปลงพันธุกรรมอาจมีผลต่อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา โดยพบว่าราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาจำนวน 1 ชนิด จากเชื้อทดสอบ 4 ชนิด ไม่สามารถทำให้เกิดการติดเชื้อในพืชที่ดัดแปลงพันธุกรรม ถ้าหากปล่อยให้พืชนี้ออกสู่สิ่งแวดล้อม ความหลากหลายของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาใน

ระบบนิเวศน์จะลดลง Kaldorf (2002) รายงานว่าปริมาณและชนิดของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาในต้น Populus ดัดแปลงพันธุกรรมไม่มีการเปลี่ยนแปลงเมื่อเทียบกับพืชดั้งเดิม

หลักการคัดเลือกราไมคอร์ไรซาเพื่อใช้ในการผลิตหัวเชื้อ

ราเอคโตไมคอร์ไรซา ในธรรมชาติราเอคโตไมคอร์ไรซาที่มีความสัมพันธ์กับรากพืชมีหลายชนิด ราแต่ละชนิดจะมีผลต่อพืชอาศัยแตกต่างกัน การคัดเลือกชนิดของราหรือสายพันธุ์ที่เหมาะสมเพื่อใช้เป็นหัวเชื้อให้กับพืชจึงเป็นเรื่องที่จำเป็น

Trappe (1977) กล่าวว่า เกณฑ์ที่ใช้ในการคัดเลือกชนิดของราเอคโตไมคอร์ไรซา หรือสายพันธุ์ที่เหมาะสม จะแตกต่างกันไปขึ้นอยู่กับความต้องการ ซึ่งอาจจะพิจารณาได้จาก อัตราการเจริญในอาหารเลี้ยงเชื้อ ความสามารถในการดูดซึมธาตุอาหารที่เป็นประโยชน์ต่อพืช ความทนทานต่อความเป็นพิษของดิน ความจำเพาะกับพืชอาศัย ความชื้น อุณหภูมิ ความเป็นกรดด่าง หรือความสามารถในการผลิตดอกเห็ดเพื่อใช้เป็นอาหาร

Marx และคณะ (1992) กล่าวว่า ราเอคโตไมคอร์ไรซาที่ได้รับคัดเลือกว่าเหมาะสมนั้นควรพิจารณาสมบัติดังนี้ คือ

1. สามารถเกิดราเอคโตไมคอร์ไรซาจำนวนมากกับพืชที่ต้องการหรือกับพืชหลายชนิด
2. สามารถเจริญได้อย่างรวดเร็วในอาหารเลี้ยงเชื้อ และมีความทนทานต่อการเปลี่ยนแปลงสภาพทางกายภาพ เคมีและชีวภาพ
3. สามารถมีชีวิตอยู่รอดได้นานในสภาพหัวเชื้อ
4. สามารถปรับตัวให้เข้ากับสภาพแวดล้อมของแต่ละพื้นที่ได้

คัดเลือกราเอคโตไมคอร์ไรซา *P. tinctorius* เพื่อใช้ในการผลิตหัวเชื้อ

ราเอคโตไมคอร์ไรซา *P. tinctorius* (Pers.) Coker & Couch. จัดอยู่ใน Class Holobasidiomycetes, Series Gasteromycetes, Order Sclerodermalales สามารถพบในเขตร้อนและเขตอบอุ่น ในทุกทวีป รวม 33 ประเทศ สามารถเจริญได้ในสภาพพื้นที่ต่างๆ เช่น ดินเป็นกรดจัด ดินที่มีการพังทลายสูง ดินเหมืองแร่ ดินที่มีความเป็นพิษของ Mg และ Al สูง เป็นต้น (Marx และ Ruehle, 1988)

ราเอคโตไมคอร์ไรซา *P. tinctorius* เหมาะสำหรับที่จะใช้เป็นหัวเชื้อให้กับกล้าไม้ เนื่องจากมีความสัมพันธ์กับไม้สนและไม้ใบกว้างมากกว่า 70 ชนิด (Marx, 1977) สามารถแยกเส้นใยบริสุทธิ์จากเนื้อเยื่อได้ง่าย เจริญได้ดีบนอาหารเลี้ยงเชื้อ ทนต่อการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิและความเป็นกรดด่างของดิน นอกจากนี้เมื่อเกิดราเอคโตไมคอร์ไรซากับรากพืชแล้ว จะสามารถสังเกตเห็นได้ง่าย เนื่องจากเส้นใยมีสีน้ำตาลทองเด่นชัด ในประเทศไทย อนิวรรต (2525)

รายงานว่าสามารถพบราเอคโตไมคอร์ไรซา *P. tinctorius* อยู่ร่วมกับรากไม้สนสองใบ สนสามใบ สนคาริเบียและไม้ก่อชนิดต่างๆ ทางภาคเหนือ ภาคตะวันออกเฉียงเหนือ และภาคกลางของประเทศ

การผลิตราเอคโตไมคอร์ไรซาเพื่อใช้เป็นหัวเชื้อ

แม้ว่าในป่าธรรมชาติชนิดต่างๆจะมีราไมคอร์ไรซาอยู่ก็ตาม แต่ในบางพื้นที่ที่ป่าถูกบุกรุกทำลายเป็นป่าเสื่อมโทรม หน้าดินถูกชะล้างไปมาก ทำให้ราไมคอร์ไรซามีอยู่อย่างจำกัดหรือขาดแคลน จึงจำเป็นอย่างยิ่งที่จะมีการผลิตราไมคอร์ไรซาที่มีประโยชน์และเหมาะสม เพื่อนำไปเพาะให้กับกล้าไม้ก่อนนำไปปลูก

ชนิดหัวเชื้อราเอคโตไมคอร์ไรซาให้กับกล้าไม้ในแปลงเพาะ

1. **การใช้ดินเชื้อจากป่าธรรมชาติหรือสวนป่า** เป็นวิธีการที่ง่าย ค่าใช้จ่ายต่ำ ผลิตกล้าไม้ได้ปริมาณมากและสะดวกต่อศูนย์เพาะชำที่อยู่ใกล้กับป่าธรรมชาติหรือสวนป่า ที่มีราเอคโตไมคอร์ไรซาเจริญอยู่ในดิน เตรียมหัวเชื้อโดยการขุดดินที่มีราเอคโตไมคอร์ไรซาและมีรากพืชที่มีราเอคโตไมคอร์ไรซา นำไปผสมกับดินที่ใช้ในการเพาะชำในอัตราส่วน 10-20 เปอร์เซ็นต์ (Heinrich และ Patrick, 1986) แต่วิธีนี้มีข้อเสียคือ ดินมีน้ำหนักมากไม่สะดวกในการขนย้ายเป็นระยะทางไกล และในดินอาจมีแมลงหรือเชื้อจุลินทรีย์ที่เป็นอันตรายต่อต้นกล้า

2. **การใช้สปอร์** เป็นวิธีที่เหมาะกับราเอคโตไมคอร์ที่ผลิตสปอร์จำนวนมาก เช่น *Pisolithus* spp., *Rhozopogon* spp., *Scleroderma* spp. และ *Astraeus* spp. วิธีการผลิตคือ เก็บดอกเห็ดสดที่โตเต็มที่มาจากป่าธรรมชาติหรือป่าปลูก ใช้แปรงปัดเศษดินเบาๆ ตัดก้านทิ้ง แล้วทิ้งให้แห้งประมาณ 2-7 วัน ขึ้นกับขนาดของดอกเห็ด หลังจากนั้นใช้มือบีบให้แตกแล้วนำไปร่อนด้วยตะแกรง บรรจุใส่ถุงพลาสติก เก็บที่อุณหภูมิ 6 องศาเซลเซียสได้นาน 6-12 เดือน นำไปใช้โดยผสมกับดินที่ใช้เพาะ หรือนำไปคลุกกับเมล็ดพืชก่อนปลูก คลุกกับรากพืช ผสมน้ำที่ใช้รดกล้าไม้ หรือผสมกับวัสดุบางอย่างแล้วอัดเป็นเม็ดซึ่งสามารถใส่ให้พืชที่ปลูกไปแล้วได้ (Marx และคณะ, 1991) สำหรับสปอร์ของ *pisolithus* spp. 25 มิลลิกรัม มีสปอร์จำนวนประมาณหนึ่งล้านสปอร์

ข้อดีของวิธีนี้คือทราบชนิดของราเอคโตไมคอร์ไรซา ไม่ต้องแยกให้ได้เชื้อบริสุทธิ์ ไม่ต้องเลี้ยงในอาหารเลี้ยงเชื้อ ผลิตได้ปริมาณมาก สามารถเก็บไว้ได้นาน ค่าใช้จ่ายต่ำ ใช้ได้กับราเอคโตไมคอร์ไรซาบางชนิดที่ไม่สามารถเจริญได้บนอาหารเลี้ยงเชื้อ สะดวกต่อการขนย้าย แต่มีข้อเสียคือสปอร์มีความแปรปรวนทางด้านพันธุกรรมสูง หากเก็บรวบรวมจากหลายพื้นที่และพืชอาศัย

ต่างชนิดกัน มีอัตราการงอกต่ำ ทำให้เกิดเอคโตไมคอร์ไรซากับรากพืชช้ากว่าการใช้หัวเชื้อเป็นเส้นใยบริสุทธิ์ 4-6 สัปดาห์และ การติดเชื้อในรากพืชต่ำกว่า 10 เปอร์เซ็นต์

ในประเทศฟิลิปปินส์ มีการผลิตหัวเชื้อสปอร์ โดยใช้สปอร์ของ *P. tinctorius* ผสมกับสปอร์ของ *S. cepa* แล้วอัดเป็นเม็ด ใช้ในการปลูกกล้าไม้ยูคาลิปตัส (de la Cruz, 1990)

การงอกของสปอร์ขึ้นอยู่กับพืชอาศัยด้วย Kasuya และคณะ (2001) รายงานการงอกของ *Pisolithus* sp. โดยเลี้ยงสปอร์บนอาหารเลี้ยงเชื้อ ที่มี *Eucalyptus citriodora* พบว่าสปอร์งอก 124 โคโลนี ขณะที่ถ้ามี *E. grandis* พบว่าสปอร์งอก 14 โคโลนี ถ้าไม่ใส่พืชอาศัยสปอร์งอก 7 โคโลนี เส้นใยที่งอกจากสปอร์เป็น monokaryotic culture ลักษณะของโคโลนีมีความแตกต่างกันของลักษณะรูปร่าง สี อัตราการเจริญ

3. **การใช้เส้นใยบริสุทธิ์** เป็นวิธีที่นิยมใช้ในปัจจุบัน เนื่องจากสามารถคัดเลือกสายพันธุ์ราเอคโตไมคอร์ไรซาที่ดีได้ หัวเชื้อที่ผลิตได้มีความบริสุทธิ์ ปราศจากการปนเปื้อนของแมลงและจุลินทรีย์ที่อาจเป็นสาเหตุของโรคพืช วิธีการผลิตคือแยกเส้นใยบริสุทธิ์จากเนื้อเยื่อดอกเห็ด หรือรากพืช นำไปเพิ่มปริมาณในเวอร์มิคิวไลท์ผสมดินพรุ และอาหารเหลว Modified Melin-Norkrans (MMN) เลี้ยงนาน 1-2 เดือน ล้างอาหารออกแล้วนำไปผสมกับดินที่จะใช้เพาะกล้าไม้ ข้อเสียของวิธีนี้คือไม่สามารถใช้กับราเอคโตไมคอร์ไรซาที่ไม่เจริญในอาหารเลี้ยงเชื้อได้ เช่น *Russula* spp. ผลิตได้จำนวนไม่มาก ใช้เวลานาน ค่าใช้จ่ายสูงเนื่องจากต้องใช้เทคโนโลยีในการผลิต การ subculture เส้นใยที่เลี้ยงบนวุ้นหลายครั้งอาจทำให้ประสิทธิภาพในการทำให้ติดเชื้อลดลง เพื่อให้ได้ความเสถียรของเส้นใยจึงมีการใช้วิธี lyophilization เพื่อให้เก็บเส้นใยได้นานขึ้น เช่น เส้นใยของ *Laccaria fraternal* หลังจากผ่าน lyophilization แล้ว เส้นใยยังสามารถงอกใหม่ได้ (Sundari และ Adholeya, 1999) การใช้เส้นใยบริสุทธิ์เป็นหัวเชื้อนิยมใช้ในการผลิตทางการค้า ในต่างประเทศมีหลายบริษัทที่ผลิตหัวเชื้อเพื่อใช้ในการปลูกป่า ราเอคโตไมคอร์ไรซาที่นิยมใช้คือ *P. tinctorius*

ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาไม่สามารถเจริญได้บนอาหารเลี้ยงเชื้อเหมือนกับราเอคโตไมคอร์ไรซา ดังนั้นการเพิ่มปริมาณจึงจำเป็นต้องเจริญไปพร้อมกับรากพืชอาศัย การผลิตหัวเชื้อให้มีปริมาณมากจึงเป็นเรื่องค่อนข้างยุ่งยากและมีขั้นตอนดูแลการผลิต ทั้งการเตรียม เก็บรักษาและขนส่ง เนื่องจากมีหลายปัจจัยที่มีผลต่อคุณภาพของหัวเชื้อ

หัวเชื้อที่ดีควรมีลักษณะให้ประโยชน์สูงสุด เช่น เจริญรอบๆรากและเจริญเข้าไปในรากพืชได้อย่างรวดเร็ว กระตุ้นการเจริญของพืชได้ดี ใช้ได้กับพืชอาศัยหลายชนิด สามารถเจริญแข่งขันกับ

จุลินทรีย์อื่นในดิน มีชีวิตรอดได้ในหลายภูมิอากาศและภูมิประเทศ ไม่มีการปนเปื้อนของจุลินทรีย์ที่เป็นสาเหตุของโรคพืช

คัดเลือกราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา เนื่องจากสามารถพบราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาได้ทั่วไปในดินหลายลักษณะ หลายภูมิอากาศจึงสามารถแยกได้จากดินโดยตรง หรือสามารถขอหรือซื้อเชื้อบริสุทธิ์ซึ่งมาองค์กรต่างๆทั้งภาครัฐและเอกชนทำหน้าที่รวบรวมและให้บริการ เช่น INVAM (International Collection of Vesicular Arbuscular Mycorrhiza Fungi) และ BEG (The International Bank for Glomales) ซึ่งมีข้อมูลต่างๆ เกี่ยวกับเชื้อถึงแหล่งที่มา สภาพภูมิประเทศ ภูมิอากาศรวมทั้งพืชอาศัย

ถ้าต้องการแยกเชื้อเริ่มต้นจากดินด้วยด้วยตนเอง เพื่อให้ได้ประสิทธิภาพสูงสุดควรเลือกจากแหล่งที่มีสภาพแวดล้อมเหมือนหรือใกล้เคียงกับสภาพแวดล้อมที่ทำการทดลองและมีพืชอาศัยชนิดเดียวกัน ซึ่งจะได้เชื้อเริ่มต้นที่มีความจำเพาะกับพืชที่ใช้ทดลอง การใส่เชื้อเริ่มต้นบนรากพืชควรวางสปอร์อาบัสคูลาไมคอร์ไรซาให้สัมผัสหรือใกล้กับรากพืชมากที่สุด หรือวางบนรากของกล้าโดยตรง (Ferguson และ Woodland, 1982)

ชนิดหัวเชื้ออาบัสคูลาไมคอร์ไรซา

1. Pot culture ใช้สำหรับผลิตหัวเชื้อปริมาณมากเพราะสะดวก ได้หัวเชื้อที่มีประสิทธิภาพสูง เก็บไว้ได้นานและเหมาะสำหรับใช้โรย หยอดหรือทำเป็นเม็ด (pellet) ปลูกในแปลงเพาะขนาดใหญ่ ขั้นตอนการผลิตหัวเชื้อคือ นำดินซึ่งมีรากพืชที่ติดเชื้ออาบัสคูลาไมคอร์ไรซา เส้นใยและสปอร์ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซามาผสมกับดินที่ผ่านการฆ่าเชื้อ ปลูกพืชอาศัยเพื่อเพิ่มปริมาณสปอร์ ส่วนมากจะใช้ข้าวฟ่าง (sorghum) เรียกว่า trap plant เนื่องจากเป็นพืชอาศัยของอาบัสคูลาไมคอร์ไรซามากชนิด โตเร็ว มีรากจำนวนมาก ทำให้ได้หัวเชื้อจำนวนมาก เมื่อข้าวฟ่างอายุหนึ่งเดือนให้ตรวจดูการติดเชื้อในรากและปริมาณสปอร์ในดิน ถ้าปริมาณสปอร์มากเพียงพอให้แยกสปอร์จากดินโดยใช้วิธี wet sieving and decanting technique (Gerdemann และ Nicolson, 1963) จัดกลุ่มสปอร์ที่เหมือนกันไว้ด้วยกัน นำสปอร์แต่ละแบบใส่ในข้าวฟ่างเพื่อผลิตหัวเชื้อต่อไป การผลิตหัวเชื้อวิธีนี้มีข้อเสียคืออาจเป็นแหล่งกระจายของโรคพืชได้ ถ้าเกิดการปนเปื้อนระหว่างการผลิต

2. Aeroponic system การผลิตราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาด้วยวิธี aroponic ครั้งแรกทดลองโดย Sylvia และ Hubbell (1986) เป็นระบบที่มีประสิทธิภาพ ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาสามารถเจริญได้โดยไม่ต้องมี physical substrate สามารถควบคุมสิ่งแวดล้อมได้ง่าย และสามารถตรวจผลการติดเชื้อและการสร้างสปอร์ได้ตลอดเวลา แต่มีข้อเสียคือผลิตสปอร์ได้จำนวน

น้อย เส้นใยราภายนอกรากเจริญได้น้อย และต้องใช้เครื่องมือมากทำให้เสียค่าใช้จ่ายสูง เหมาะสำหรับผลิตเพื่อการวิจัยเท่านั้น เช่นศึกษาลักษณะทางการภาพของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาและรากพืชอาศัย ไม่เหมาะที่จะผลิตทางการค้า ส่วนของพืชที่นำมาใช้อาจใช้กิ่งหรือเมล็ดต้องปลอดจากโรคพืช มีความสามารถที่จะเกิดการติดเชื้อได้เร็ว ส่วนของลำต้นและรากเจริญได้ดีในสภาวะที่กำหนด ทนทานต่อการขาดธาตุฟอสฟอรัส (Varma และ Hock, 1998)

3. Hydroponic system สามารถผลิตได้ 2 วิธีคือวางพืชให้รากจุ่มลงในสารละลายอาหารตลอดเวลา และมีการปั๊มอากาศเข้าไปในสารละลายอาหารหรือทำให้ไหลเคลื่อนที่ตลอดเวลา อีกวิธีหนึ่งคือปลูกพืชโดยใช้ทรายหรือวัสดุปลูกที่เหมาะสมเป็นวัสดุเพาะ เติมสารละลายอาหารวันละ 3-4 ครั้ง ให้วัสดุปลูกอิ่มตัวด้วยสารละลายแล้วจึงระบายออก การผลิตด้วยวิธีนี้ต้องมีการตรวจวัดการเปลี่ยนแปลงของความเป็นกรดด่างเป็นระยะ และสารอาหารต้องมีฟอสฟอรัสในปริมาณต่ำ หัวเชื้อที่จะเป็นเส้นใยภายในและภายนอกรากพืชในกรณีที่ใช้การปลูกวิธีแรก และจะได้สปอร์ด้วยในกรณีที่ใช้วิธีปลูกแบบที่ 2 Hawkins และ George (1997) รายงานว่าสามารถผลิตหัวเชื้อ *Glomus mosseae* ในรากของ *Linum usitatissimum* L., *Sorghum bicolor* L. และ *Triticum aestivum* L. ภายในเวลา 4 สัปดาห์ โดยมีเปอร์เซ็นต์ของการติดเชื้อ 73, 36 และ 65 ตามลำดับ

4. Root organ culture เป็นการทำ root transformation of host plant โดยวิธี Ri-T-DNA ของ *Agrobacterium rhizogenes* ทำให้เกิดรากจำนวนมากและสามารถเลี้ยงจานเลี้ยงเชื้อได้ ข้อดีของวิธีนี้ทำให้เกิดการติดเชื้อจำนวนมากและเร็วกว่าปกติ ปราศจากการปนเปื้อนของจุลินทรีย์ชนิดอื่น สามารถควบคุมสิ่งแวดล้อมได้ เหมาะสำหรับศึกษาด้านสรีรวิทยาของความสัมพันธ์ระหว่างพืชกับราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา และใช้ศึกษาด้านเทคโนโลยีชีวภาพ รากพืชที่นิยมใช้คือรากแครอท (Gadkar และ Adholeya, 2000)

5. Nutrient Film Technique (NFT) เป็นเทคนิคที่เริ่มพัฒนาในช่วงปี 1960 โดย Dr. Allan Cooper, Glasshouse Crops Research Institute ประเทศอังกฤษ จดสิทธิบัตรตั้งแต่ปี ค.ศ. 1980 โดย Rothamsted Experimental Station ในประเทศอังกฤษ ผลิตหัวเชื้อโดยใส่ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาที่เจาะจงกับพืชอาศัย แล้ววางพืชบนแผ่นพลาสติกคู่ที่วางเอนอยู่ในภาชนะที่ใส่ให้รากอยู่ระหว่างแผ่นพลาสติกคู่นั้น ปั๊มสารอาหารให้ไหลผ่านช่องว่างระหว่างพลาสติกจากด้านบนและสัมผัสกับรากพืชตลอดเวลา ทำให้รากแห้ง จะได้หัวเชื้อที่ประกอบด้วยรากพืชและเส้นใยของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาจำนวนมาก ข้อดีของวิธีนี้คือผลิตหัวเชื้อได้จำนวนมากในเวลารวดเร็ว มีการปนเปื้อนน้อย แต่ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาจะสร้างสปอร์น้อย (Morgan, 1999)

ประสิทธิภาพของชนิดหัวเชื้อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา ส่วนต่างๆ ของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาที่สามารถทำให้เกิดการติดเชื้อในพืชคือ ส่วนเส้นใยภายนอกราก รากพืชที่ติดเชื้อและสปอร์ของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา แต่ละส่วนจะทำให้เกิดการติดเชื้อในรากแตกต่างกัน คือ

1. **เส้นใยภายนอกราก** เส้นใยทำให้เกิดการติดเชื้อในรากได้เร็วที่สุด สามารถตรวจพบการติดเชื้อในรากของต้น clover ภายในเวลา 20 วัน หลังใส่หัวเชื้อเป็นเส้นใยของ *A. larvis* แต่ไม่สามารถตรวจพบการติดเชื้อในรากเมื่อใช้หัวเชื้อเป็นสปอร์ของ *A. laevis* เนื่องจากสปอร์ต้องใช้เวลา 11 วันถึงจะงอก และใช้เวลา 7 วันก่อนจะมีการยืดยาวของเส้นใย นั่นหมายถึงสปอร์ต้องใช้เวลาอย่างน้อย 18 วัน จึงจะสัมผัสกับรากพืช (Jasper และคณะ, 1989) สปอร์ของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาก็ต้องการเวลาในการงอกเช่นเดียวกัน (Tommerup, 1983) นอกจากจะทำให้เกิดการติดเชื้อได้เร็วแล้ว เส้นใยราสามารถมีชีวิตอยู่ได้อย่างน้อย 36 วันในดินที่แห้ง โดยไม่จำเป็นต้องมีรากพืชอาศัยและไม่จำเป็นต้องสร้างสปอร์ ในภาคตะวันตกเฉียงใต้ของออสเตรเลียมีความแห้งแล้งมากและยาวนานถึง 6 เดือน แต่พบว่าเส้นใยราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซายังคงมีชีวิตอยู่ได้ การมีชีวิตอยู่ของราจำเป็นมากสำหรับทำให้เกิดการติดเชื้อในรากพืชที่จะงอกใหม่ในฤดูฝนถัดไป (Jasper และคณะ, 1989) แต่เส้นใยราจะลดประสิทธิภาพในการทำให้ติดเชื้อลง ถ้าดินมีการถูกรบกวนทางกายภาพ เช่นการไถพรวน เส้นใยภายนอกรากของ *A. laevis* และ *Glomus* sp. จะลดลงถ้าดินถูกรบกวน (Jasper และคณะ, 1988)

2. **รากพืชที่มีการติดเชื้อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา** เป็นหัวเชื้อที่ผลิตได้ง่ายและได้ปริมาณมาก ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาหลายชนิดสามารถเจริญได้อีกจากชิ้นรากพืชสด (Biermann และ Linderman, 1983) และชิ้นรากแห้ง (Tommerup และ Abbott, 1981) แต่รากสดจะมีประสิทธิภาพสูงทำให้เกิดการติดเชื้อในรากได้มาก แต่ถ้าเก็บไว้นานหรือรากแห้ง จะทำให้การติดเชื้อลดลง ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาบางชนิดไม่สามารถมีชีวิตรอดได้ในรากที่แห้ง Tommerup และ Abbott (1981) รายงานว่าเส้นใยของ *A. laevis* ไม่สามารถเจริญได้ใหม่จากรากพืชที่แห้ง แต่มีประสิทธิภาพสูงถ้าใช้รากสด และประสิทธิภาพจะลดลงถ้าใช้สปอร์ ระยะเวลาที่ชิ้นรากทำให้เกิดการติดเชื้อไม่แน่นอนขึ้นอยู่กับชนิดของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา แต่ประมาณได้ว่าไม่เกิน 4 สัปดาห์ (Tommerup และ Abbott, 1981)

3. **สปอร์** สปอร์ต้องใช้เวลานานที่สุดในการที่จะทำให้รากเกิดการติดเชื้อ แต่มีข้อดีคือไม่ยุ่งยากในการเก็บรักษาและสามารถเก็บไว้ได้นาน โดยทั่วไปสปอร์จะใช้เวลา 15-20 วันในการงอก แต่ถ้าอุณหภูมิไม่เหมาะสม เช่นในฤดูหนาวสปอร์อาจอยู่ในระยะพักตัว ต้องใช้เวลามากกว่า 3 เดือน จึงจะงอกได้ Juge และคณะ (2002) รายงานว่าถ้านำสปอร์ของ *G. intraradices* ไปไว้ที่อุณหภูมิ 0 องศาเซลเซียส 0 องศาเซลเซียส จะทำให้สปอร์มีเปอร์เซ็นต์การงอกเพิ่มขึ้น ในฤดูที่ต่างกัน จำนวนสปอร์ที่พบในดินก็แตกต่างกันด้วย ฤดูใบไม้ผลิจะมีสปอร์ในดินจำนวนมากที่สุด ใน

ฤดูร้อนปริมาณสปอร์จะลดลง 7 เท่า และถ้าฤดูหนาวยาวนานขึ้นจำนวนสปอร์ก็จะลดจำนวนลงเรื่อยๆ เมื่อเก็บสปอร์ของ *Glomus claroideum* ไว้ที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 272 สัปดาห์ การมีชีวิตอยู่ของสปอร์จะลดลงจาก 80 เป็น 30 สปอร์ต่อดิน 1 กรัม การมีชีวิตของสปอร์จะลดลงครึ่งหนึ่งเมื่อเก็บที่อุณหภูมิ 24 องศาเซลเซียส นาน 2 ปี หรือเก็บที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส นาน 3.5 ปี (Wagner และคณะ, 2001)

งานวิจัยเกี่ยวข้องกับราไมคอร์ไรซาในไม้ยูคาลิปตัส

ราเอคโตไมคอร์ไรซาในกล้าไม้ยูคาลิปตัส

Pryor (1956 อ้างใน Malajczuk, 1982) ศึกษาการปรับปรุงอัตราเจริญของกล้าไม้ยูคาลิปตัสเมื่อปลูกด้วยดินจากป่ายูคาลิปตัส ภายใต้สภาวะเรือนเพาะชำ และมีการศึกษาราเอคโตไมคอร์ไรซาที่ขึ้นในป่ายูคาลิปตัสธรรมชาติ Malajczuk และคณะ (1982) รายงานว่าการใส่หัวเชื้อราเอคโตไมคอร์ไรซาในกล้าไม้ยูคาลิปตัสจะเพิ่มทั้งปริมาณธาตุฟอสฟอรัสในกล้าไม้และน้ำหนักแห้ง

Garbaye และคณะ (1988) รายงานว่า *P. tinctorius* สามารถกระตุ้นการเจริญของยูคาลิปตัสลูกผสม *Eucalyptus urophylla* x *Eucalyptus kirtoniana* ซึ่งปลูกในดินที่มีความอุดมสมบูรณ์ต่ำและแห้งแล้งของประเทศคองโกได้ถึง 30 เปอร์เซ็นต์ เมื่อต้นไม้อายุได้ 50 เดือน

Dixon และ Hiol Hiol (1992) ได้ทดลองใช้เส้นใย *P. tinctorius* และ *T. terrestris* เป็นหัวเชื้อให้กับ *E. camaldulensis* และ *Pinus caribaea* เมื่อปลูกไป 4 เดือน พบว่า *P. tinctorius* ทำให้เกิดการติดเชื้อมากกว่า *T. terrestris* อย่างมีนัยสำคัญ *E. camaldulensis* และ *P. caribaea* ที่ใส่ *P. tinctorius* มีอัตราการเจริญสูงกว่าที่ใส่ *T. terrestris* อย่างมีนัยสำคัญ และสำหรับ *E. camaldulensis* ใส่หัวเชื้อ *P. tinctorius* มีการดูดซึม N, P, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn, Zn และ B เพิ่มขึ้นเมื่อเทียบกับใส่ *T. terrestris* ขณะที่ใน *P. caribaea* มีการดูดซึมเพิ่มขึ้นของ N, Mg, Cu, Fe, Zn และ B เท่านั้น จากข้อมูลสามารถกล่าวได้ว่าราเอคโตไมคอร์ไรซาต่างชนิดมีความสามารถที่จะกระตุ้นการเจริญของพืชอาศัยได้แต่ต่างกัน และขึ้นอยู่กับชนิดของพืชอาศัยด้วย

Deoliveira และคณะ (1994) ได้ทดลองใช้ราเอคโตไมคอร์ไรซา 19 สายพันธุ์ เป็นหัวเชื้อสำหรับ *Eucalyptus dunnii* และ *Eucalyptus viminalis* โดยเตรียมหัวเชื้อในรูปของเวอร์มิคิวไลท์ผสมดินพรุ (4:1. v/v) อายุ 45 วัน หลังจากปลูกพืชไป 101 วัน พบว่า มี *P. tinctorius* 3 สายพันธุ์ที่มีความจำเพาะต่อ *E. dunnii* แต่ไม่จำเพาะต่อ *E. viminalis* และ *P. tinctorius* 1 สายพันธุ์ ที่ทำให้เกิดการติดเชื้อใน *E. dunnii* มากกว่าใน *E. viminalis* นอกจากนี้ยังพบว่า *P. tinctorius* 2 สายพันธุ์ที่เก็บจากป่าสนสามารถทำให้เกิดการติดเชื้อในยูคาลิปตัสทั้ง 2 ชนิด จากผลการทดลองทำให้ทราบถึงการเข้ากันได้ระหว่างราเอคโตไมคอร์ไรซาและพืชอาศัยชนิดต่าง นั่นแสดงให้เห็นว่าการ

คัดเลือกราเอคโตไมคอร์ไรซาที่เหมาะสมมีความจำเป็นมากสำหรับการนำไปใช้ในโครงการปลูกป่าต่างๆ

Thomson และคณะ (1994) ศึกษาผลของราเอคโตไมคอร์ไรซาต่อการกระตุ้นการเจริญของ *E. globulus* Labill ในดินที่ขาดฟอสฟอรัส พบว่าสามารถเพิ่มน้ำหนักแห้ง 50-350 เปอร์เซ็นต์ และการติดเชื้อที่เพิ่มขึ้นมีความสัมพันธ์กับปริมาณฟอสฟอรัสที่เพิ่มขึ้นในพืชด้วย *Descolea maculate*, *Hebeloma westraliense*, *L. laccata* และ *P. tinctorius* ซึ่งเป็นราเอคโตไมคอร์ไรซาที่ทำให้เกิดการติดเชื้อได้เร็วจะมีผลต่อการเจริญที่เพิ่มขึ้นของพืชมากกว่าราเอคโตไมคอร์ไรซาที่ทำให้เกิดการติดเชื้อช้า เช่น *Cortinarius* spp. และ *Hysterangium* spp.

Grove และคณะ (1996) ได้ทดลองใส่หัวเชื้อราเอคโตไมคอร์ไรซา *L. laccata*, *P. tinctorius*, *D. maculate* และ *Setchelliogaster* sp. nov. ใน *E. globules* Labill ปลูกในทรายที่ขาดฟอสฟอรัส มีความเป็นกรด-ด่างที่ 5 และ 6 พบว่าทำให้เกิดการติดเชื้อในรากมากกว่า 30 เปอร์เซ็นต์ และราเอคโตไมคอร์ไรซาทุกชนิดสามารถเพิ่มการดูดซึมฟอสฟอรัสและกระตุ้นการเจริญของ *E. globules* Labill ได้ทั้ง 2 ระดับความเป็นกรด-ด่าง

Lu และคณะ (1998) ได้รายงานอัตราการเจริญของกล้าไม้ *E. globules* เมื่อใส่หัวเชื้อเป็นสปอร์ของราเอคโตไมคอร์ไรซาชนิดต่างๆ ปริมาณ 25 มิลลิกรัม ให้กับกล้าไม้อายุ 7 วัน พบว่าในวันที่ 65 ประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์ของกล้าไม้มีการติดเชื้อราเอคโตไมคอร์ไรซา และในวันที่ 110 พบการติดเชื้อเพิ่มขึ้นเป็นจำนวนมาก แต่ราเอคโตไมคอร์ไรซาบางชนิดทำให้เกิดการติดเชื้อต่ำกว่า 10 เปอร์เซ็นต์ *Descolea* sp., *Descomyces* sp., *Hydnangium* sp., *Laccaria* sp., *Pisolithus* sp.และ *Scleroderma* sp. ทำให้เกิดการติดเชื้อในรากสูงกว่าราเอคโตไมคอร์ไรซาชนิดอื่น ขณะที่ *Boletus* sp., *Hysterangium* sp., *Lactarius* sp. และ *Russula* sp. ไม่ทำให้เกิดการติดเชื้อ น้ำหนักแห้งของต้นยูคาลิปตัสเพิ่มขึ้น 90-225 เปอร์เซ็นต์เมื่อเทียบกับชุดควบคุมที่ไม่มีการใส่หัวเชื้อ

Reddy และ Satyanarayana (1998) ได้ทดลองหาราเอคโตไมคอร์ไรซาที่เหมาะสมต่อการกระตุ้นการเจริญของ *Eucalyptus tereticornis* โดยมีเชื้อทดสอบคือ *Amanita murina*, *Hysterangium incarceratum*, *L. laccata*, *P. tinctorius* (3 สายพันธุ์), *S. cepa* และ *Scleroderma flavidum* พบว่า *H. incarceratum* และ *Scleroderma* spp. 2 สายพันธุ์ ไม่ทำให้เกิดไมคอร์ไรซาใน *E. tereticornis* ขณะที่ *P. ticntorius* spp. 2 สายพันธุ์ท้องถิ่นทำให้เกิดการติดเชื้อสูงกว่าสายพันธุ์ต่างถิ่น

Mason และคณะ (1999) ศึกษาอิทธิพลความเข้มข้นของฟอสฟอรัสต่อราไมคอร์ไรซาและการเจริญของ *E. globulus* Labill เมื่อใส่หัวเชื้อเป็นราเอคโตไมคอร์ไรซา 10 ชนิด เมื่อให้ฟอสฟอรัสเข้มข้น 10 มิลลิกรัมต่อลิตร จะมีการติดเชื้อ 22.3-77.7 เปอร์เซ็นต์ เมื่อลดความเข้มข้นของฟอสฟอรัสเหลือ 3 มิลลิกรัมต่อลิตร จะมีการติดเชื้อ 23.1-77.3 เปอร์เซ็นต์และมีราเอคโตไม

คอร์ไรซา 2 ชนิดที่มีเปอร์เซ็นต์การติดเชื้อเพิ่มขึ้น *E. globules* Labill ที่ใส่ราเอคโตไมคอร์ไรซา 9 ใน 10 ชนิด จะมีน้ำหนักแห้งมากกว่าเมื่อให้ฟอสฟอรัสเข้มข้น 10 มิลลิกรัมต่อลิตร ยกเว้น *P. tinctorius* เท่านั้นที่ทำให้ *E. globulus* Labill ที่ให้ฟอสฟอรัสเข้มข้น 3 มิลลิกรัมต่อลิตรมีน้ำหนักแห้งสูงกว่าที่ให้ฟอสฟอรัสเข้มข้น 10 มิลลิกรัมต่อลิตร

Alver และคณะ (2001) ได้ทดลองหาปริมาณที่เหมาะสมของหัวเชื้อ *Pisolithus* sp.ในการกระตุ้นการเจริญของ *E. dunnii* Maiden เมื่อผสมหัวเชื้อที่เจริญในเวอร์มิคิวไลท์และดินพรุกับดินที่ใช้ปลูกในปริมาณ 0, 1, 3, 5 และ 10 เปอร์เซ็นต์ พบว่าที่ 1 เปอร์เซ็นต์ไม่มีความแตกต่างจากชุดควบคุม ที่ 3 และ 5 เปอร์เซ็นต์ น้ำหนักแห้งของพืชเพิ่มขึ้นมากกว่า 60 เปอร์เซ็นต์ และที่ 10 เปอร์เซ็นต์ น้ำหนักแห้งของพืชเพิ่มขึ้นมากกว่า 70 เปอร์เซ็นต์

Dell และคณะ (2002) รายงานการใช้ *Pisolithus* sp. จากออสเตรเลีย เป็นหัวเชื้อสำหรับปลูกป่ายูคาลิปตัสในประเทศจีน การปลูกป่ายูคาลิปตัสในบางพื้นที่ของประเทศจีนไม่ประสบผลสำเร็จ เนื่องจากดินมีแร่ธาตุอาหารต่ำและความไม่เข้ากันของยูคาลิปตัสกับราเอคโตไมคอร์ไรซาในท้องถิ่น จึงมีการทดลองใช้ *Pisolithus albus* จากออสเตรเลีย ซึ่งมีพืชอาศัยเป็นยูคาลิปตัส เป็นหัวเชื้อเปรียบเทียบกับ *Pisolithus* sp. ที่เก็บจากนอกแปลงปลูกยูคาลิปตัสในประเทศจีน พบว่า *P. albus* สามารถทำให้เกิดการติดเชื้อได้ดี ขณะที่ *Pisolithus* sp. ของจีนมีการสร้างแผ่นแมนเทิลเกิดขึ้นบางๆและเส้นใยราไม่แพร่เข้าไปในรากพืช นั่นแสดงว่า *Pisolithus* sp. ของจีน มีความไม่เข้ากันกับพืชอาศัยที่เป็นยูคาลิปตัส จึงไม่แนะนำให้ใช้เป็นหัวเชื้อสำหรับการปลูกป่า

P. tinctorius สามารถพบในเขตร้อนและเขตอบอุ่น ในทุกทวีป รวม 33 และอาศัยอยู่กับพืชได้หลายชนิด (Marx, 1977) ในรูปเส้นใยบริสุทธิ์ *P. tinctorius* สามารถอยู่ร่วมกับพืชได้หลายชนิด โดยไม่คำนึงถึงว่าเป็นพืชชนิดเดียวกับพืชอาศัยเดิม (Malajczuk และคณะ, 1982) *P. tinctorius* สายพันธุ์ 270 ที่แยกจากดอกเห็ดจากป่าสนในอเมริกา ถูกใช้เป็นหัวเชื้อสำหรับโปรมแกรมการปลูกป่าทั่วโลก และผลที่ได้ก็มีความแปรผัน (Marx และคณะ, 1982) การศึกษาดอกเห็ด *P. tinctorius* ในแปลงปลูกยูคาลิปตัสที่ออสเตรเลียพบว่าสายพันธุ์ที่อาศัยอยู่กับยูคาลิปตัสจะไม่เข้าไปในแปลงปลูกสนที่เป็นพืชต่างถิ่น และแปลงปลูกยูคาลิปตัสนอกออสเตรเลียจะไม่มีการเข้ามาของ *P. tinctorius* จากป่าสน ผลการสำรวจที่ออกมาเช่นนี้ ทำให้มีความสงสัยถึงความจำเพาะของพืชอาศัยและสายพันธุ์ *P. tinctorius* ซึ่งมีความสำคัญมากต่อการนำสายพันธุ์ที่เหมาะสมไปใช้เป็นหัวเชื้อในกล้าไม้

ในปัจจุบันมีรายงานเกี่ยวกับความแตกต่างของอัตราเร็วการที่ทำให้ติดเชื้อติดเชื้อและเปอร์เซ็นต์การติดเชื้อเมื่อใช้หัวเชื้อเป็น *P. tinctorius* ที่แยกจากพืชอาศัยต่างแหล่งและต่างชนิดกัน Malajczuk และคณะ (1990) พบความแตกต่างของการทำให้ติดเชื้อของ *P. tinctorius*ใน *E. urophylla* S.T. Blake *P. tinctorius* ที่เก็บจากป่ายูคาลิปตัสในออสเตรเลียทำให้เกิดการติดเชื้อสูง

กว่าและใช้เวลาในการทำให้เกิดติดเชื้อในรากเร็วกว่า *P. tinctorius* ที่เก็บจากป่าสนในอเมริกา คือ *P. tinctorius* จากป่ายูคาลิปตัสใช้เวลา 2 วัน ขณะที่ *P. tinctorius* จากป่าสนใช้เวลา 7 วัน และหลังจากใส่หัวเชื้อ 3 สัปดาห์ พบว่า *P. tinctorius* จากป่ายูคาลิปตัสทำให้เกิดไมคอร์ไรซาในรากมากกว่า 75 เปอร์เซ็นต์ แต่ *P. tinctorius* จากป่าสนทำให้เกิดไมคอร์ไรซาที่รากน้อยกว่า 10 เปอร์เซ็นต์

Lei และคณะ (1990) พบความแตกต่างทางโครงสร้างและทางชีวเคมีของ *E. urophylla* S.T. Blake ภายในระยะเวลา 2-4 วัน หลังจากใส่หัวเชื้อ *P. tinctorius* ที่เก็บจากป่ายูคาลิปตัสและ *P. tinctorius* ที่เก็บจากป่าสน เมื่อรากยูคาลิปตัสสัมผัสกับเส้นใย *P. tinctorius* ที่เก็บจากป่าสน ผลังเซลล์จะหนาขึ้น เหมือนกับการสัมผัสกับราโรคพืชที่มีการรายงานโดย Hargreves และ Keon (1986) และเมื่อรากยูคาลิปตัสสัมผัสกับเส้นใย *P. tinctorius* ที่เก็บจากป่ายูคาลิปตัสจะไม่พบการเปลี่ยนแปลงของผนังเซลล์ แต่จะเกิดการสะสมของ fibril ซึ่งมีส่วนประกอบเป็นคาร์โบไฮเดรตและโปรตีน fibril จะเป็นตัวเชื่อมระหว่างเซลล์รากและเส้นใยรา จะพบเมื่อการเข้ากันอย่างจำเพาะของพืชและราเกิดขึ้นสูง นอกจากนี้ยังพบกิจกรรมของเอนไซม์ acid phosphatase ในส่วน plasmalemma อีกด้วย

ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา

Asai (1934 : อ้างใน Boudarga และคณะ, 1990) เป็นคนแรกที่อธิบายถึงความสัมพันธ์ของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาและยูคาลิปตัส และเริ่มมีการศึกษาอย่างจริงจังเมื่อปี 1981 โดย Malajczuk และคณะ เป็นครั้งแรกที่มีการใส่หัวเชื้อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาปลูกในสภาวะที่มีการควบคุม ต่อมาในปี 1985 Lapeyrie และ Chilvers พบว่าราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาสามารถกระตุ้นอัตราการเจริญของ *E. dumosa* และทำให้สามารถเจริญได้ในดินหินปูน

ราเอคโตไมคอร์ไรซาร่วมกับราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา

Chilvers และคณะ (1987) ได้ทดลองเพาะเมล็ด *E. dumosa* ในดินที่ไม่ได้ฆ่าเชื้อจากป่ายูคาลิปตัส พบราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซามากในต้นกล้ายูคาลิปตัสที่มีอายุน้อย แต่จะพบราเอคโตไมคอร์ไรซาเพิ่มขึ้นเมื่อต้นกล้าอายุมากขึ้น ขณะที่จำนวนราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาลดลง ราไมคอร์ไรซาทั้ง 2 ชนิดสามารถอยู่ภายในรากเดียวกันได้ โดยที่ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาจะอยู่ภายในเซลล์ชั้นคอร์เท็กซ์ ขณะที่ราเอคโตไมคอร์ไรซาจะอยู่รอบรากและภายนอกเซลล์ชั้นเอพิเดอร์มิสและชั้นคอร์เท็กซ์

Boudarga และคณะ (1990) รายงานการติดเชื้อราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาและราเอคโตไมคอร์ไรซาในระบบรากเดียวกันของ *E. camaldulensis* พบอาบัสคูลของ *Gi. margarita* ในเซลล์

ชั้นคอร์เท็กซ์ด้านใน อาบัสคูลจะถูกล้อมรอบด้วย plasmalemma และมีไมโตรคอนเดรียเพิ่มขึ้นในไซตตรพลาสซึมของเซลล์พืช ขณะที่พบเส้นใยของ *P. tinctorius* สานเป็นแผ่นบางๆรอบรากและเจริญภายนอกเซลล์ชั้นคอร์เท็กซ์ด้านนอก เซลล์พืชจะมีแวคิวโอใหญ่ขึ้น มีการสะสมแทนนินและส่วนไซโตรพลาสซึมจะบางลง

Bellei และ Gil (1992) สำรวจราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาในป่ายูคาลิปตัสธรรมชาติพบว่าเมื่ออายุกล้าไม้ยูคาลิปตัสเพิ่มขึ้น ปริมาณราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาจะลดลง โดยจะมีปริมาณสูงสุดเมื่อกล้าไม้มีอายุได้ 4 เดือน จากนั้นจะค่อยๆลดลง หลังจากกล้าไม้มีอายุ 7-8 เดือน ปริมาณราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาจะต่ำมาก ขณะที่ราเอคโตไมคอร์ไรซาจะมีปริมาณสูงสุดในช่วงอายุ 9-10 เดือน แล้วจะลดลงเล็กน้อย อย่างไรก็ตามราไมคอร์ไรซาทั้ง 2 แบบจะปรากฏอยู่ทุกช่วงอายุของไม้ยูคาลิปตัส

Jones และคณะ (1998) ได้เปรียบเทียบราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา *Glomus mosseae* (Nicol.&Gerd.) Gerd.&Trappe และ *Glomus caledonium* (Nicol.&Gerd.) Gerd.&Trappe และราเอคโตไมคอร์ไรซา *T. terrestris* (Ehrh) Fr. และ *Laccaria bicolor* (Maire) Orton ต่อการเจริญของ *Eucalyptus coccifera* Hook. พบว่าราเอคโตไมคอร์ไรซาทั้ง 2 ชนิดกระตุ้นการเจริญของ *E. coccifera* Hook. ได้ดีกว่าราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา เส้นใยภายนอกรากของราเอคโตไมคอร์ไรซามีปริมาณสูงกว่าราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา 3-7 เท่า ซึ่งมีความสัมพันธ์กับการดูดซึมฟอสฟอรัสและการเจริญของพืช การดูดซึมฟอสฟอรัสของพืชที่มีราเอคโตไมคอร์ไรซาและราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาสูงกว่าพืชที่ไม่มีราไมคอร์ไรซา 38 และ 2.0-2.7 เท่า ตามลำดับ

Adjoud-Sadadou และ Halli-Hargas (2000) ได้สำรวจปริมาณราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาในสวนป่ายูคาลิปตัสอายุต่างๆ คือ 15, 17 และมากกว่า 50 ปี สามารถพบราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาได้ทุกช่วงอายุของยูคาลิปตัส และอยู่ร่วมกับราเอคโตไมคอร์ไรซา ในรากยูคาลิปตัสสามารถพบอาบัสคูล เวสิเคิล เส้นใยที่คดเป็นเกลียวภายในเซลล์ราก ลักษณะที่หลากหลายของอาบัสคูลและเวสิเคิลที่พบภายในรากเดียวกันแสดงว่ามีราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาหลายชนิดทำให้เกิดการติดเชื้อในรากได้ ปริมาณการติดเชื้อในรากที่พบคือ 19-42 เปอร์เซ็นต์ ขึ้นอยู่กับช่วงเวลาที่เก็บตัวอย่าง ในเดือนกรกฎาคมจะมีเปอร์เซ็นต์การติดเชื้อในรากสูงกว่าเดือนพฤศจิกายน การทดลองที่แสดงให้เห็นว่าถึงจะมีการแทนที่ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาด้วยราเอคโตไมคอร์ไรซาเมื่อต้นยูคาลิปตัสอายุเพิ่มขึ้น แต่ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาก็ยังคงปรากฏอยู่ แม้ว่าต้นยูคาลิปตัสจะอายุมากกว่า 50 ปีแล้วก็ตาม

Chen และคณะ (2000) รายงานว่าราเอคโตไมคอร์ไรซาร่วมกับราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาสามารถกระตุ้นการเจริญของ *E. globulus* และ *E. urophylla* ได้ดีกว่าเมื่อใส่หัวเชื้อเป็นราเอคโต

ไมคอร์ไรซาหรือราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาเพียงชนิดเดียว นอกจากนี้ยังพบว่าราเอคโตไมคอร์ไรซาสามารถกระตุ้นการเจริญของพืชได้ดีกว่าราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา

Dos Santos และคณะ (2002) รายงานว่า *Glomus etunicatum* และ *P. tinctorius* สามารถกระตุ้นการเจริญของ *Eucalyptus cloeziana* และ *E. camaldulensis* ได้ ในชุดการทดลองที่ใส่หัวเชื้อเป็นราไมคอร์ไรซาทั้ง 2 ชนิด จะมีการเจริญสูงกว่าใส่หัวเชื้อเพียงชนิดเดียว เมื่อกล้าไม้อายุ 60 วันจะพบการติดเชื้อในรากของ *G. etunicatum* จำนวนมาก แต่เมื่อต้นไม้อายุ 120 วัน ปริมาณการติดเชื้อในรากของ *G. etunicatum* จะลดลง ขณะที่ปริมาณ *P. tinctorius* จะเพิ่มขึ้น มีความเป็นไปได้ที่เกิดการแข่งขันกันระหว่างราไมคอร์ไรซาทั้งสองชนิดเนื่องจากปริมาณของสับสเตรทที่จำกัด เปอร์เซ็นต์การติดเชื้อจะขึ้นอยู่กับชนิดของพืชอาศัยด้วย โดยพบการติดเชื้อใน *E. camaldulensis* สูงกว่า *E. cloeziana*

ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาจะทำให้เกิดการติดเชื้อในรากของพืช family Salicaceae และ Myrtaceae เป็นจำนวนมากและก่อนที่จะพบราเอคโตไมคอร์ไรซาในภายหลัง มีการสำรวจพบทั้งในแปลงปลูก (Bellei และคณะ, 1992) และการทดลองในเรือนปลูก (Lapeyrie และ Chilvers, 1985 และ Chen และคณะ, 1998) จึงมีคำถามว่าราเอคโตไมคอร์ไรซาสามารถเข้าไปแทนที่ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาได้อย่างไรในช่วงที่สามของการอยู่ร่วมกัน Chen และคณะ (1998) ได้รายงานว่าจำนวนอาบัสคูลในรากลดจำนวนลงเมื่อมีการปรากฏของ *L. laccata* แผ่นใยแมนเทิลจะแผ่ปกคลุมรากอย่างรวดเร็วและกันไม่ให้ราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาเข้าไปในรากได้ และแผ่นใยแมนเทิลยังทำให้ไม่เกิดรากฝอย ทำให้ไม่มีรากใหม่สำหรับราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา นอกจากนี้ยังพบว่าเมื่อต้นกล้าอายุมากขึ้น จะพบอาบัสคูลในรากน้อยลงแม้จะไม่มีการปรากฏของราเอคโตไมคอร์ไรซาก็ตาม นั่นแสดงถึงลักษณะทางสรีระวิทยาในพืชเกิดการเปลี่ยนแปลง ทำให้ไม่เหมาะสมสำหรับการอยู่อาศัยของราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา ราเอคโตไมคอร์ไรซา *L. laccata* สามารถกระตุ้นการเจริญของ *E. globules* และ *E. urophylla* ได้ทั้งสองชนิด ขณะที่พบความแปรผันในราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซา และเมื่อมีการนำ *Eucalyptus* ไปปลูกยังพื้นที่ที่มีราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซาแต่ขาดแคลนราเอโตไมคอร์ไรซา พบว่าต้นกล้าเจริญเติบโตได้ช้ามาก ยกเว้นมีการเข้ามาปนเปื้อนของราเอคโตไมคอร์ไรซาจากแปลงปลูกสนที่อยู่ติดกัน มีงานวิจัยจำนวนมากยืนยันว่าราเอคโตไมคอร์ไรซาสามารถกระตุ้นการเจริญของยูคาลิปตัสได้ในดินที่ขาดความอุดมสมบูรณ์ แต่สำหรับราอาบัสคูลาไมคอร์ไรซายังมีผลที่คลุมเครือ (Adjoud และคณะ, 1996)

งานวิจัยทางด้านพันธุศาสตร์

จากงานวิจัยที่กล่าวมา *P. tinctorius* สามารถทำให้เกิดการติดเชื้อได้ทั้งใน angiosperm และ gymnosperm มีรายงานในพืชอาศัยหลายชนิด เช่น *Acacia*, *Afzelia*, *Cistus*,

Dipterocapus, Eucalyptus, Quercus, Pinus และ *Shorea* อย่างไรก็ตามก็มีข้อสงสัยว่าราเอคโตไมคอร์ไรซาสกุล *Pisolithus* sp. มีสมาชิกเพียงชนิดเดียวคือ *P. tinctorius* จริงหรือไม่ เนื่องจากงานวิจัยที่ผ่านมาพบความแปรปรวนของลักษณะดอกเห็ด สปอร์และเส้นใย ที่อยู่ร่วมกับพืชอาศัยต่างกัน (Kope และ Fortin, 1990) นอกจากนี้ยังพบความแตกต่างของอัตราการเจริญของเส้นใยและกิจกรรมของเอนไซม์ (Ho, 1987) รูปแบบของโปรตีน (Burgess และคณะ, 1995) การจัดเรียงตัวของ rRNA (Anderson และคณะ, 1998) และความสามารถในการเกิดไมคอร์ไรซาในรากพืชอาศัยชนิดต่างๆ (Lamhamedi และคณะ, 1990) เป็นไปได้ที่จะมี *Pisolithus* หลายชนิดแต่ถูกรายงานว่าเป็น *P. tinctorius* เพียงชนิดเดียว (Burgess และคณะ, 1995 และ Watling และคณะ, 1995)

Martin และคณะ (1998) ได้ทดลองหาความแปรปรวนทางพันธุกรรมของ *Pisolithus* ที่เก็บมาจากพืชอาศัย 3 ชนิดคือ *Afzelia quanzensis* Welw., *E. camaldulensis* Dehnh. และ *P. caribaea* Mor. ซึ่งมีลักษณะดอกเห็ดที่ต่างกันอย่างชัดเจน โดยใช้วิธี PCR-RFLP หาลำดับเบสของ ITS และหาความสัมพันธ์ของลำดับวิวัฒนาการ (phylogenetic relationship) ระหว่าง *Pisolithus* แต่ละชนิดพบว่าสามารถแบ่ง *Pisolithus* ออกเป็น 3 กลุ่มอย่างชัดเจนและสัมพันธ์กับการแบ่งกลุ่มโดยใช้ลักษณะดอกเห็ด

เมื่อใช้เทคนิคทางด้านพันธุกรรมศึกษา *Pisolithus* spp.พบว่าสามารถแบ่งได้เป็น 4 กลุ่มภายใน 2 กลุ่มลำดับวิวัฒนาการ (Anderson และคณะ, 1998, Martin และคณะ, 1998, Gomes และคณะ, 2000 และ Diez และคณะ, 2001) *Pisolithus* spp. ที่พบทั่วโลกที่มีการตั้งชื่อแล้ว นอกจาก *P. tinctorius* แล้ว ในออสเตรเลียพบ *Pisolithus microcapus* (Cke & Mass.)Cunn., *P. albus* (Cooke & Mass.) M. J. Priest, *nom. Prov.* และ *Pisolithus marmoratus* (Berk.) Priest, *nom. Prov.* (Bougher และ Syme, 1998) ในป่าฝนเขตร้อนของเอเชียตะวันออกเฉียงใต้พบ *Pisolithus kisslingi* Fisch. และ *Pisolithus aurantioscabrosus* Wat. (Watling และคณะ, 1995) ใน New Caledonia พบ *Pisolithus pusillum* Pat. ประมาณว่ามีจำนวน *Pisolithus* spp. ทั้งหมด 10 ชนิด (Sims และคณะ, 1999 และ Anderson และคณะ, 2001) หรือมากกว่านั้นถ้ามีการสำรวจมากขึ้น (Bougher และ Syme, 1998; Martin และคณะ, 1998; Chambers และ Cairney, 1999) การแพร่กระจายของต้นไม้ที่มีราเอคโตไมคอร์ไรซา เช่นยูคาลิปตัสและสนออกจากพื้นที่ดั้งเดิมไปยังพื้นที่ใหม่จะทำให้ราเอคโตไมคอร์ไรซาตามธรรมชาติของสวนป่าที่ปลูกใหม่ในพื้นที่นั้นลดลงซึ่งพบในหลายประเทศของทวีปยุโรป อเมริกาใต้และแอฟริกา (Marx, 1977; Garbaye และคณะ, 1988; Martin และคณะ, 1998) เนื่องจากราเอคโตไมคอร์ไรซาที่ติดไปกับต้นไม้มีความสามารถในการแข่งขันกับราเอคโตไมคอร์ไรซาดั้งเดิมเพราะมีพืชอาศัยที่เหมาะสมกว่า Martin และคณะ (2002) รายงานว่าสามารถจำแนก *Pisolithus* spp. ได้เป็น 11 ชนิด ซึ่งมีความ

สัมพันธ์กับชนิดของพืชอาศัยและภูมิศาสตร์ตามธรรมชาติของพืชอาศัย *Pisolithus* sp. ชนิดที่ 1 พืชอาศัยคือ Afzelia ชนิดที่ 2 *P. marmoratus* พืชอาศัยคือยูคาลิปตัส ชนิดที่ 3 พืชอาศัยคือ Cistus ชนิดที่ 4 พืชอาศัยคือสนและโอ้ค (oak) ชนิดที่ 5 พืชอาศัยคือสนและยูคาลิปตัส ชนิดที่ 6 *P. tinctorius* พืชอาศัยคือสนและโอ้ค ชนิดที่ 7 *P. albus* พืชอาศัยคือยูคาลิปตัสและ Acacia ชนิดที่ 8 พืชอาศัยคือยูคาลิปตัสและ Acacia ชนิดที่ 9 *P. microcapus* พืชอาศัยคือยูคาลิปตัสและ Acacia ชนิดที่ 10 พืชอาศัยคือยูคาลิปตัสและ *Acacia* และชนิดที่ 11 พืชอาศัยคือ *Shorea macroprera*