บทที่ 2

การตรวจเอกสาร

ไมคอร์ไรซ่า หมายถึง เชื้อราที่อาศัยอยู่ร่วมกันกับระบบรากแขนงหรือรากหาอาหาร (feeder root) ของต้นไม้หรือพืชชั้นสูง โดยเชื้อรานั้นต้องไม่ใช่ราที่เป็นสาเหตุโรคของรากพืชการอยู่ร่วมกันเป็นไปในลักษณะพึ่งพาอาศัยซึ่งกันและกัน (symbiosis) โดยได้รับประโยชน์ร่วมกันทั้งสองฝ่าย ซึ่งเชื้อราจะสังเคราะห์สารพวก Complex Organic Compound เช่น คาร์โบไฮเดรต ฮอร์โมนในกลุ่มออกซิน (auxin) ไซโตไคนิน (cytokinin) จิบเบอเรลลิน (gibberellin) และสารปฏิชีวนะบางชนิด ซึ่งเป็นประโยชน์ต่อรากพืช ในขณะเดียวกันเชื้อราไมคอร์ไรซ่าต้องการอาหารและสิ่งจำเป็นบางอย่างจากรากพืช เช่น วิตามินบี (thiamine) กรดอะมิโนบางชนิด และน้ำตาลโมเลกุลเดี่ยว (monosaccharides) อันได้แก่ กูลโคสและฟรุกโตส รากพืชที่มีไมคอร์ไรซ่าเจริญอยู่จะเปลี่ยนแปลงไปซึ่งจะมีความสำคัญต่อขบวนการทางสรีรวิทยาของพืชและระบบนิเวศน์ของป่าไม้ ทำให้พืชมีการเจริญเติบโตที่รวดเร็วและทนทานต่อสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมได้ดี (Harley, 1972 ; Zak, 1964 ; Hacskaylo, 1973 ; Slankis, 1973 ; Marx และ Barnett, 1974 ; Marx , 1980)

ชนิดของเชื้อราไมคอร์ไรซ่า

Marks และ Foster (1973) ได้แบ่งลักษณะการอยู่ร่วมกันระหว่างเชื้อรากับรากพืชตามลักษณะทางกายวิภาคออกเป็น 3 ประเภท คือ

1. เอ็กโตไมคอร์ไรซ่า (ectomycorrhiza) ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าจะสร้างเส้นใยสานเป็นแผ่นหนาห่อหุ้มรากแขนงของต้นไม้ เรียกว่า แผ่นแมนเทิล (mantle sheath) เส้นใยของราจากแผ่นแมนเทิลนี้จะแทงผ่านเข้าไปในช่องว่างระหว่างเซลล์เอพิเดอร์มิสและเจริญอยู่รอบๆ เซลล์คอร์เทกซ์ ทำให้มีลักษณะคล้ายร่างแหเรียกว่า ไยฮาร์ติก (hartig net) แต่ เส้นใยเหล่านี้จะไม่เข้าไปเจริญภายในเซลคอร์เทกซ์ และไม่พบเลยในส่วนของท่อลำเลียงน้ำท่อลำเลียงอาหาร (vascular tissue) การอาศัยอยู่ร่วมกันของเชื้อรากับรากของต้นไม้จะเป็นได้หลายรูปแบบ เช่น เกาะอยู่เป็นกระจุก รูปร่าง monopodial หรือเป็นง่ามแบบตัว Y (bifurele) หรือหลายง่าม (coralloid) หรือแบบ dichotomous หรือ fork branching รากที่มี mycorrhizae อาศัยอยู่เรียกว่า mycorrhizal short roots จะมีลักษณะอ้วนและสั้นรากฝอยทั่วๆไปมีหลายสี เช่น สีขาว สีน้ำตาล สีดำ สีน้ำเงินหรือสีผสมกันระหว่างสีดังกล่าว (Marx และ Barnett, 1974)

Moser (1967) , Mikola (1970) และ Meyer (1973) ได้จำแนกชนิดพันธุ์ไม้วงศ์ต่างๆที่พบราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า ดังนี้

Pinaceae เช่นในสกุล Abies, Keteleeria, Pseudotsuga, Pseudolarix, Cathaya, Tsuga, Larix, Pinus, Picea, Cedrus

Betulaceae เช่นในสกุล Alnus, Carpinus, Ostryosis, Betula, Ostrya

Salicaceae เช่นในสกุล Salix, Populus

Rosaceae เช่นในสกุล Dryas, Pyrus, Malus

Fagaceae เช่นในสกุล Fagus, Castanea, Pasania, Trigonobalanus, Castanopsis, Quercus

Caesalpiniaceae เช่นในสกุล Gilberdiodendron, Anthonotha, Afzelia, Paramacrobium, Monopetalanthus, Julbernardia

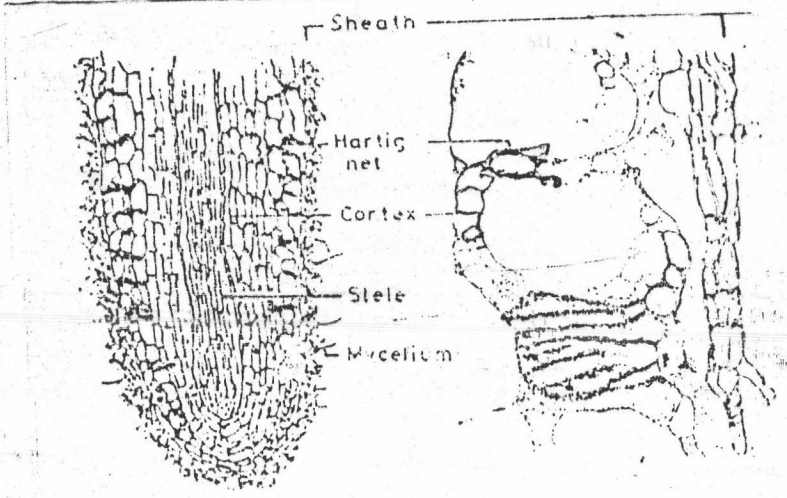
Myrtaceae เช่นในสกุล Eucalyptus

Tiliaceae เช่นในสกุล Tilia

Ericaceae เช่นในสกุล Vaccinium, Arctostaphylos

Dipterocarpaceae เช่นในสกุล Dipterocarpus

ในประเทศไทย อนิวรรต เฉลิมพงษ์ และธีรวัฒน์ บุญทวีคุณ (2525) ได้สำรวจรากพรรณไม้ในป่าดิบแล้งในประเทศไทยที่มีความสัมพันธ์แบบเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าพบว่าไม้ที่สร้าง เอ็กโตไมคอร์ไรซ่า ได้แก่ ไม้มะค่าโมง ยางนา ยางแดง ตะเคียนหิน ตะเคียนทอง เคี่ยมคะนอง ก่อขี้หมู เป็นต้น



ภาพที่ 1 ลักษณะสัณฐานของรากที่มีราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า (Suvercha และ คณะ ,1991)

หอสมุดกลาง สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

Miller (1982) ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าส่วนใหญ่จัดอยู่ในกลุ่มราชั้นสูง (higher fungi)ดังนี้

Class	Order	Family
Basidiomycetes	Agaricales	Amanitaceae
		Hygrophoraceae
		Tricholomataceae
		Entolomataceae
		Cortinariaceae
		Paxillaceae
		Gomphidiaceae
		Boletacea
		Strobilomycetaceae
	Russulales	Russulaceae
		Elasmomycetaceae
	Hymenogastrales	Octavianinaceae
		Hymenogastraceae
		Rhizopogonaceae
		Hydnangiaceae
	Gautieriales	Gastieriaceae
	Phallales	Hysterangiaceae
	Lycoperdales	Mesophelliaceae
	Melanogastrales	Melanogastraceae
		Leucogastraceae
	Aphyllophorales	Corticiaaceae
		Cantharellaceae
		Clavariaceae
		Thelephoraceae
	Sclerodermatales	Sclerodermataceae
		Astraceae
Ascomycetes	Pezizales	Humariaceae
	Eurotiales	Elaphomycetaceae

Class	Order	Family
	Tuberales	Pseudotuberaceae
		Hydnotryaceae
		Geneaceae
		Eutuberaceae
		Terfeziaceae
Zygomycocetes	Mucorales	Endogonaceae

2. เอนโดไมคอร์ไรซ่า (endomycorrhiza) เป็นราที่สร้างเส้นใยสานต่อกันอย่างหลวมๆ (loose network) ที่ผิวรากภายนอก และจะแทงผ่านผนังเซลล์เอพิเดอร์มิส เข้าไปเจริญเติบโตในเซลล์คอร์เทกซ์ของรากต้นไม้ แล้วเส้นใยที่อยู่ภายในเซลล์จะพัฒนาตัวเองเป็น โครงสร้างดูดอาหาร เรียกว่า haustoria ซึ่งมี 2 รูปแบบ คือ vesicles มีรูปร่างกลมคล้ายรูปไข่ และ arbuscules แตกกิ่งก้านสาขาคล้ายพุ่มไม้ บางครั้งจะพบโครงสร้างทั้งสองแบบในเนื้อเยื่อเดียวกัน จึงเรียกไมคอร์ไรซ่าชนิดนี้ว่า Vesicular - Arbuscular Mycorrhiza หรือ V - A mycorrhiza ซึ่งเป็นราที่จัดอยู่ใน Sub - Division Phycomycotina วงศ์ Endogonaceae เช่น *Glomus, Gigaspora* ประกิตติ์สิน สีหนนทน์ (2523) และ ออมทรัพย์ นพอมรบดี (2523) พบว่าราพวกนี้ยังอาศัยกับรากพืชที่มีความสำคัญทางการเกษตร เช่น ข้าวโพด ข้าวฟ่าง มันสำปะหลัง อ้อย ยาสูบ ถั่วเหลือง และผักต่างๆ เช่น หอม กระเทียม นอกจากนี้ยังพบอยู่กับพวกไม้ผล เช่น ส้ม เป็นต้น สำหรับทางป่าไม้ ประมาณ 75-80% ของไม้ป่ามีความสัมพันธ์กับราในแบบเอนโดไมคอร์ไรซ่า (อนิวรรต เฉลิมพงษ์ และ ธีรวัฒน์ บุญทวีคุณ, 2525) เช่น maple, gums, sycamore, cotton wood, locust, poplar, elms (Marx และ Barnett, 1974)

3. เอ็กเทนโดไมคอร์ไรซ่า (ectendomycorrhiza) เป็นราที่มีลักษณะอยู่ระหว่าง ectomycorrhiza และ endomycorrhiza บางครั้งเรียกว่า pseudomycorrhiza โดยทั่วๆไปราชนิดนี้เกาะอยู่ตามรากไม้มีลักษณะเป็นแผ่นเยื่อบางๆหรือไม่เป็นแผ่นก็ได้ เส้นใยของราซึ่งมีเส้นผ่าศูนย์กลางเล็กมากจะแทงเข้าไปเจริญในช่องว่างระหว่างเซลของคอร์เทกซ์ ภายในราก และอาจมีบางส่วนที่แทงเข้าไปภายในเซลของคอร์เทกซ์ด้วย รากพืชจะไม่มีการเปลี่ยนรูปร่างเป็นแบบตัว Y (bifurcle) หรือแบบหลายง่าม (coralloid) เหมือนที่พบกับรากพืชที่มีราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า บทบาทและความสำคัญของราในกลุ่มนี้ยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัดในปัจจุบัน (Marx และ Barnett , 1974)

ปัจจัยที่มีอิทธิพลต่อการเจริญเติบโตของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า

การเจริญเติบโตและการแพร่กระจายของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าขึ้นอยู่กับปัจจัยสิ่งแวดล้อมต่างๆดังนี้

1. อุณหภูมิ อุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการเจริญเติบโตของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าส่วนใหญ่อยู่ระหว่าง 8 - 27 องศาเซลเซียส (Theodorou และ Bowen, 1971) สำหรับรา *P. tinctorius.* และ *Cenococum geophilum.* สามารถเจริญเติบโตในบริเวณที่อุณหภูมิสูงและที่แห้งแล้งได้ (Marx และ Barnett, 1974)

2. ความเป็นกรดด่างของดิน ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าส่วนใหญ่ชอบดินที่เป็นกรดอ่อน มี pH อยู่ระหว่าง 4.0 - 5.5 ซึ่งแตกต่างกันไปตามชนิดของรา (Harley, 1972) เช่นรา *Amanita. sp.* หลายชนิดและ *Paxillus involutus.* จะอาศัยในดินที่มี pH ประมาณ 3.1 - 6.4 (Jackson และ Mason, 1984) ในดินที่มีสารละลายฟอสเฟต กรดออกซาลิก จะเกิดการตกตะกอนร่วมกับ Ca , Fe และ Al (Honston, 1956) ซึ่งปฏิกริยาดังกล่าวนี้จะมีผลทำให้พืชบางชนิดที่มีความทนทานต่อดินที่เป็นด่าง (Clement, Garbaye และ Le Tacon, 1977).

3. ความชื้น Bakshi (1974) รายงานว่า ปริมาณความชื้นในดินมีความสำคัญต่อการมีชีวิตรอด การเจริญเติบโต และกิจกรรมต่างๆของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า ที่ระดับความชื้นในดิน 35% ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่ามีการพัฒนาได้ดีกว่าที่ระดับความชื้น 55% และ 75% Worley และ Hacskaylo (1959) พบว่าความชื้นของดินที่ระดับต่างๆจะมีผลต่อความหลากหลายของการอยู่ร่วมกันของรา การปลูกเชื้อรากับฮิวมัสที่แห้งในป่ามีผลในด้านพัฒนาการเป็นราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าชนิดสีดำ ในขณะที่ inoculum ที่เหมือนกันในสภาพที่มีความชื้นจะพัฒนาเป็นราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าชนิดที่มีสีสดใสกว่า (Hatch, 1937 และ Mikola, 1948).

4. อินทรีย์วัตถุในดิน ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าต้องการสารประกอบอินทรีย์บางชนิดเพื่อสังเคราะห์สารที่จำเป็นต่อการดำรงชีวิตของรา ในประเทศออสเตรเลียได้มีการใช้สารอินทรีย์ผสมร่วมเข้ากับดินเชื้อ (soil inoculum) เพื่อนำไปปลูกให้กับกล้าไม้ ปรากฏว่า ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าเจริญเติบโตได้ดีมาก (Mikola, 1970).

5. จุลินทรีย์ในดิน ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าบางชนิดไม่สามารถทนทานต่อการแก่งแย่งกับพวก saprophyte และเชื้อโรคต่างๆได้ นอกจากนี้จุลินทรีย์บางชนิดยังจะสร้างสารพิษขึ้นในดินและมีผลยับยั้งการเจริญเติบโตของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า Levisohn (1960) พบว่ารา *Alternaria tenuis.* มีความสามารถในการขัดขวางการเจริญเติบโตของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า เช่น ราในสกุล Boletus. และ Rhizopogon หลายชนิด

ชนิดของ Inoculum ของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า

จากรายงานเทคนิคการเตรียม inoculum ของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าส่วนใหญ่มักทำกับราชั้น Basidiomycetes ซึ่งหลายๆวิธีเป็นวิธีธรรมชาติและหลายวิธีเตรียมจากห้องทดลอง inoculum ของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่ามีอยู่ด้วยกัน 3 ชนิด คือ

1. Soil Inoculum หรือ Natural Inoculum inoculumชนิดนี้เตรียมได้ง่ายและใช้กันอย่างแพร่หลายโดยเฉพาะประเทศกำลังพัฒนาซึ่งเป็นวิธีที่ใช้ในประเทศไทยปัจจุบันการเตรียม inoculum ชนิดนี้เตรียมได้จากดินหรือฮิวมัสที่บริเวณป่า มาทำการผสมเข้ากับดินที่ใช้เพาะกล้าไม้ โดยปกติอัตราส่วนของ soil inoculum ที่ใช้ผสมดินปลูก 5-10 % โดยปริมาตร หรืออาจใช้ soil inoculum ผสมกับน้ำเป็นสารแขวนลอย โดยใช้ในอัตราส่วน 1 กิโลกรัมต่อน้ำ 20 ลิตร ใช้รดต้นกล้า (Mikola, 1973 และ Marx, 1980) Hacskaylo และ Vozzo (1967) พบว่าการใช้ soil inoculum ในการปลูกราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าจะได้ผลดี เพราะในธรรมชาติพันธุ์ไม้แต่ละชนิดจะอยู่ร่วมกับราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าหลายชนิดและแต่ละชนิดจะให้ประโยชน์ต่อต้นไม้แตกต่างกันไป ข้อเสียของsoil inoculum คือ ต้องขนย้ายดินปริมาณมาก เสียเวลาและค่าใช้จ่ายในการขนส่ง นอกจากนี้ยังไม่ทราบถึงชนิดและจำนวนของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าที่จะเกิดขึ้น และเป็นการเสี่ยงต่อการนำศัตรูของพืชที่อาศัยในดินเข้าไประบาดในแปลงเพาะ (Donal, 1981)

2. Spore Inoculum สปอร์ของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าสามารถนำมาคลุกเคล้ากับทรายที่เปียกชื้นแล้วนำไปผสมกับดินที่จะใช้คลุกกล้าไม้ (Marx และ คณะ, 1976) หรือใช้ผสมกับดินโดยตรง (Ruehle และ Marx, 1977) ในประเทศสหรัฐอเมริกาได้นำเอา basidiospore inocula ของ *Pisolithus tinctorius* , *Rhizopogon vinicolor* และ *Russula colossus* ไปใช้ในระดับ operational scale ซึ่ง spore inoculum ที่นำไปใช้หลายรูปแบบ เช่น ผสมกับทรายหรือเวอร์มิคิวไลท์ก่อนใส่ลงดิน ผสมกับน้ำเป็นสารแขวนลอย เป็นผงใช้ฉีดพ่น เป็นเม็ดใช้หว่าน หรือทำเป็นแคปซูล (Marx และ คณะ, 1984 ; Marx และ Bell, 1985 ; Castellano และ Molina, 1989 ; Marx, Cordell และ Maul., 1989) ข้อดีของ soil inoculum คือ สามารถเตรียมได้โดยไม่ต้องอยู่ในสภาพปลอดเชื้อและสามารถเก็บไว้ได้นาน ส่วนข้อเสีย คือ สปอร์ที่นำมาทำ inoculum จะมีความแปรปรวนทางพันธุ์กรรมสูง โดยเฉพาะอย่างยิ่งถ้าสปอร์นั้นเก็บมาจากหลายๆพื้นที่และพืชอาศัยต่างกัน การเกิดไมคอร์ไรซ่าจะใช้ระยะเวลานานกว่า vegetative inoculum ของเชื้อราชนิดเดียวกันประมาณ 3 ถึง 4 สัปดาห์ (Theodorou และ Bowen, 1970 ; Marx และ คณะ ., 1976 ; Marx และ Cordell, 1990)

3. Vegetative หรือ Mycelial Inoculum inoculum ชนิดนี้สามารถเพาะขยายชนิดของราไมคอร์ไรซ่าที่ต้องการได้ เส้นใยของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าบริสุทธ์อาจได้มา 2 ทางคือ โดยแยกเส้นใยจากรากของต้นไม้บนอาหารเทียม แล้วนำไปขยายเพิ่มปริมาณมากขึ้น แต่รา

ไมคอร์ไรซ่าที่แยกจากรากนี้จะไม่ทราบว่าเป็นชนิดใด ต้องรอให้ราสร้างดอกเห็ดจึงจะทราบชนิดได้ (Khemnark, 1988) อีกวิธีหนึ่ง แยกเส้นใยราจากดอกเห็ดที่ทราบชนิดแล้วโดยนำชิ้นส่วนของดอกเห็ดไปเลี้ยงบนอาหารวุ้น แต่มีเห็ดและราไมคอร์ไรซ่าบางชนิดไม่สามารถเลี้ยงบนอาหารเทียมได้ เช่น Russula , Lactarius และ Cortinarius ซึ่งจัดเป็นพวก obligate mycorrhiza (Palmer, 1971) Marx และ คณะ (1984) ได้พัฒนาการทำ mycelial inoculum ของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า *P. tinctorius* เป็นอุตสาหกรรมในเชิงการค้าภายใต้เครื่องหมายการค้า MycoRhiz® โดยใช้ปริมาณเชื้อ *P. tinctorius* ในอัตราส่วน 6 หรือ 12 เปอร์เซนต์ มีประสิทธิภาพเพียงพอในการเกิดเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า

ปัจจัยที่มีอิทธิพลต่อการติดเชื้อราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า

1. ความเข้มแสงและระยะเวลาการได้รับแสง ความเข้มของแสงมีผลโดยตรงต่อขบวนการสังเคราะห์แสง ปริมาณคาร์โบไฮเดรตและน้ำตาลที่เก็บไว้ที่ราก (Marks และ Foster, 1973) น้ำตาลที่พืชเก็บสะสมไว้นี้เป็นสิ่งจำเป็นที่ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าจะนำไปใช้ในการเจริญเติบโต Hacskaylo (1973) กล่าวว่า น้ำตาลในรากพืชมีผลกระตุ้นการเจริญของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าที่เจริญอยู่รอบราก ชนิดและจำนวนของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าที่เข้ามามีความสัมพันธ์กับพืชจึงเป็นผลโดยตรงจากปริมาณน้ำตาลภายในราก

2. อุณหภูมิและความชื้น การพัฒนาของรากเอ็กโตไมคอร์ไรซ่ามีความสัมพันธ์กับอุณหภูมิ เนื่องจากอุณหภูมิมีผลต่ออัตราการเจริญของรากและการผลิตรากใหม่ อุณหภูมิดินที่เปลี่ยนแปลงไปยังมีผลทำให้ความหนาของแผ่นแมนเทิลที่เกิดจากราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าบางชนิด เช่น *Thelephora terrestris* เปลี่ยนแปลงไป อิทธิพลจากความชื้นในดินยังเป็นปัจจัยที่คัดเลือกชนิดของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าได้ การขาดน้ำจะทำให้รากหยุดการเจริญเติบโตและมีการสร้างสารซูเบอริน (root suberization) ซึ่งจะจำกัดให้ชนิดของราเอ็คโตไมคอร์ซ่ามีความเฉพาะมากยิ่งขึ้น

3.ธาตุไนโตรเจนและฟอสฟอรัสในดินที่มีธาตุไนโตรเจนและฟอสฟอรัสมากจะทำให้มีการสร้างรากเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าน้อย เพราะธาตุไนโตรเจนและฟอสฟอรัสจะถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์โปรโตพลาสซึม (protoplasm) ผนังเซลและโปรตีนของพืชอย่างรวดเร็วโดยนำเอาน้ำตาลที่เก็บสะสมที่รากไปใช้ด้วย ทำให้ปริมาณน้ำตาลในรากลดลง จากการทดลองของ Marx, Hatch และ Mendicino (1977) พบว่ากล้าสน loblolly pine เมื่อปลูกลงในดินที่มีธาตุไนโตรเจนและฟอสฟอรัสสูงจะมีความเข้มข้นของน้ำตาลในรากน้อยและลดความเหมาะสมในการเข้าทำให้เกิดเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า *P. tinctorius*

ประโยชน์ของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าต่อการเจริญเติบโตและการอยู่รอดของต้นไม้

ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าสามารถช่วยในการอยู่รอดและเร่งอัตราการเจริญเติบโตของต้นไม้ซึ่งสรุปได้เป็นข้อๆได้ดังนี้

1. เพิ่มเนื้อที่ในการดูดซึมและการสะสมแร่ธาตุต่างๆ ให้กับต้นไม้ เส้นใยของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าทำหน้าที่เปรียบเสมือนรากฝอยที่แพร่กระจายไปในดิน นอกจากนี้ยังทำให้รากแตกแขนงเพิ่มมากขึ้น มีขนาดของรากใหญ่ขึ้น เป็นการช่วยเพิ่มพื้นที่ผิวของรากในการดูดซึมน้ำและแร่ธาตุต่างๆให้แก่พืชโดยตรง (Marx, 1969 ; Mark และ Foster, 1973) Kramer และ Wilbur, (1949) ได้ใช้สารกัมมันตภาพ รังสีฟอสฟอรัส - 32 สำหรับตรวจสอบพบว่า รากของสนที่ติดเชื้อราไมคอร์ไรซ่าสามารถสะสมฟอสฟอรัส - 32 มากกว่ารากที่ไม่มีเชื้อราไมคอร์ไรซ่า ฟอสฟอรัส - 32 ที่สะสมนั้นอาจอยู่ภายในเส้นใยของราเท่านั้น ไม่ได้ถูกขนย้ายเข้าสู่ภายในเซลของรากไม้ ต่อมา Melin และ Nilson (1950)ได้ทดลองเลี้ยงราไมคอร์ไรซ่าในอาหารเลี้ยงเชื้อที่มีฟอสฟอรัส - 32 แล้วนำไปปลูกเชื้อ (inoculate) ในดินที่ปราศจากเชื้อซึ่งปลูกกล้าสน *Pinus sylveitris*. สามารถตรวจสอบฟอสฟอรัส - 32 ในต้นกล้าได้ Sihanonth และ Todd (1977) ได้พิสูจน์ให้เห็นว่าในเซลเอพิเดอร์มิส เซลล์คอร์เทกซ์และเซลล์ของท่อลำเลียงน้ำท่อลำเลียงอาหารอาหารของรากสน *Pinus taeda*. ที่ติดเชื้อราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า *P. tinctorius*. และ *Cenococum graniforme*. มีปริมาณของธาตุแมกนีเซียม ฟอสฟอรัส กำมะถัน โพแทสเซียม และแคลเซียม จะมากกว่ารากสนที่ไม่ติดเชื้อราไมคอร์ไรซ่า และยังพบว่าธาตุเหล่านี้สะสมอยู่ใน mantle sheath และ hartig net เป็นจำนวนมาก และมากกว่าเซลของพืชที่ราอาศัยอยู่ด้วย.

2. ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าสามารถเปลี่ยนแปลงแร่ธาตุอาหารจากสภาพที่พืชใช้ไม่ได้มาให้อยู่ในสภาพที่พืชนำไปใช้ได้ Voigt (1971) พบว่า กล้าสน *Pinus radiata*. ที่ปลูกอยู่ในแร่ biotite และ muscovite ที่มีธาตุโพแทสเซียมเป็นองค์ประกอบส่วนใหญ่ ต้นกล้าที่มีราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าจะทำให้ต้นกล้ามีการสะสมธาตุโพแทสเซียมมากกว่าต้นที่ไม่มีราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่า Gerdermann (1968) อธิบายสาเหตุที่ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าสามารถดูดแร่ธาตุอาหารที่มีอยู่ในรูปที่พืชนำไปใช้ประโยชน์ไม่ได้ว่า เกิดจากแบคทีเรียหรือราที่ผลิตกรด acetic หรือ กรด lactic ออกมาละลายแร่ธาตุ Jackson และ Mason (1984) รายงานว่า ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าสามารถใช้ฟอสฟอรัสจากสารอินทรีย์โดยตรง โดยกิจกรรมเอนไซม์ acid phosphates นอกจากนี้ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่ายังสามารถใช้ธาตุไนโตรเจนในรูปของกรดอะมิโนได้ทันที ซึ่งเป็นการย่นวงจร (short circuit) ของการย่อยสลายสารประกอบไนโตรเจน

ในวัฏจักรได้ และราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าสามารถเพิ่มสารอินทรีย์ เช่น กรดอะมิโน เซลลูโลส และ เฮมิเซลลูโลสให้แก่พืชด้วย (Bowen, 1973).

3. ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าช่วยป้องกันการเข้าทำลายของเชื้อราสาเหตุโรคพืชที่เกิดกับระบบรากต้นไม้ Ross และ Marx (1972) พบว่า กล้าสน *Pinus clausa*. ที่รากมีรา *P. inottorius*. จะป้องกันโรคที่เกิดจากเชื้อรา *Phytophtora cinnamomi*. ได้ ในขณะที่กล้าสนชนิดเดียวกันนี้ที่รากไม่มีรา *P. tinctorius*. มีอัตราการตายสูง Taber และ Taber (1982) รายงานว่า ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าที่อยู่ร่วมกันกับกล้าสนสามารถป้องกันโรคของระบบรากที่เกิดจากเชื้อ Fusarium และ Phythium. นอกจากนี้ Gopinathan และ Raman (1990) พบว่า ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าหลายชนิดสามารถยับยั้งการเจริญของรา *Armillaria mellea*, *Rhizoctonia solani* และ *Cylindrocladium scoparium*. กระบวนการป้องกันการเข้าทำลายของเชื้อโรคพืชโดยราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าสามารถสรุปได้ดังนี้

3.1 ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าใช้สารคาร์โบไฮเดรต และสารเคมีอื่นๆ ที่ออกมาจากรากต้นไม้ได้หมดในขณะที่อาศัยอยู่ร่วมกัน ดังนั้นจึงไม่มีคาร์โบไฮเดรตและสารเคมีอื่นเหลือออกมากระตุ้นการเจริญเติบโตของเชื้อโรคที่อาศัยอยู่ในดิน (Zak , 1964).

3.2 แผ่นแมนเทิลและไฮฮาร์ติก เปรียบเสมือนเกราะป้องกันเชื้อโรคที่เข้ามาทำลายรากต้นไม้ Marx (1970) ได้ศึกษาโครงสร้างภายในของรากไม้สนที่มีราไมคอร์ไรซ่า พบว่าแผ่นแมนเทิลและไฮฮาร์ติกเปรียบเสมือนเกราะป้องกันมิให้zoosporeของเชื้อโรค *P. cinnamomi* งอกเส้นใยแทงเข้าไปในรากของต้นไม้.

3.3 ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าสามารถสร้างสารปฏิชีวนะ ที่เป็นพิษต่อเชื้อโรคพืช Marx และ Davey (1969) สามารถสกัดสารปฏิชีวนะที่มีชื่อ diatretyne nitrile, diatretyne และ polyacetylene หลายชนิดซึ่งสารเหล่านี้สามารถต่อต้านเชื้อรา *P. cinnamomi* ได้ Kope และ Fortin (1990) รายงานว่า รา *P. tinctorius*. สามารถผลิตสารปฏิชีวนะP - hydrobensoylformic acid และ (R)-(-)-p-hydroxymandelic acid ซึ่งยับยั้งการเจริญของเชื้อสาเหตุโรคพืช เช่น *Truncatella hartigii*, *Fusarium solani*, *Cochliobolus sativas* และ *Rhizotonia praticola* .

3.4 ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่ากระตุ้นให้รากพืชสร้างสารปฏิชีวนะจำพวกสารอินทรีย์ระเหย (volatile organic compound) สารอินทรีย์ระเหยนี้สร้างจากเซลล์ชั้นคอร์เทกซ์ Krupa และ Fries (1974) พบว่า รากสนที่มีรา *Boletus variegatus*. สร้างสาร volatile terpenes และ sesquiterpenes มากกว่าในรากสนที่ไม่มีราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าถึง 8 เท่า ต่อมา Krupa และ คณะ (1973) พบว่า รากของสนที่มีรา *P. tinctorius*. และ *Cenococum graniforme*. มีปริมาณสาร monoterpenes มากกว่ารากที่ไม่มีราชนิดนี้ประมาณ 40 และ 30 เท่าตามลำดับ พบว่าสารระเหยเหล่านี้สามารถหยุดหรือยับยั้งการเจริญเติบโตของราชนิดอื่นๆที่ทำให้เกิดโรคซึ่งรวมทั้งเชื้อรา *P. cinnamomi* รา *Laccaria laccata* กระตุ้น

ให้รากพืชสร้าง anticrobial compound หลายชนิด ซึ่งส่วนใหญ่จะเป็นสารประกอบของฟีนอล (Syvia, 1983).

3.5 ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าช่วยให้รากพืชมีความต้านทานต่อสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม เช่น ความแห้งแล้ง ดินที่มีความเป็นกรดด่างจัด โดยช่วยยืดอายุรากแขนงของต้นไม้ให้ยาวนานกว่าปกติ Mikola (1970) รายงานว่า ราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่าจะช่วยดูดซับความชื้นให้แก่กล้าไม้และช่วยให้กล้าไม้มีชีวิตรอดอยู่ได้ในช่วงวิกฤตเมื่อได้รับอันตรายจากความแห้งแล้ง เพราะจากการอยู่ร่วมกันของราเอ็กโตไมคอร์ไรซ่ากับรากของต้นไม้จะช่วยให้ต้นไม้ได้รับน้ำและอาหารอย่างเพียงพอที่จะต้านทานต่อความแห้งแล้งได้ดี

เห็ดเผาะหรือเห็ดถอบ (*Astraeus hygrometricus.* Morg.)

เห็ดเผาะชนิดนี้ มีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *Astraeus hygrometricus* (Pers.) Morg. แตกต่างจากเห็ดเผาะในสกุล Geastrumซึ่งสกุลนี้ภายในเปลือกหุ้มชั้นในมีแกนกลาง (Collumella) และมีเส้นใยสานเป็นตาข่าย (Capillitium) และบางชนิดเปลือกชั้นในก็มีก้านไม่ผนึกติดกับเปลือกชั้นนอกที่โคนดอกเวลาดอกเห็ดแห้งกลีบดอกบานออก เมื่อเปียกน้ำอาจจะหุบเข้าได้อีก ซึ่งเห็ดเผาะในสกุล Astraeus ไม่มีลักษณะดังกล่าว

เห็ดเผาะเป็นเห็ดที่มีผู้รู้จักกันมากทางภาคเหนือ ต่างประเทศเรียกเห็ดชนิดนี้ว่า earth stars ดอกเห็ดอ่อนมีรูปร่างกลม ผิวเรียบ สีขาวหรือมีรอยเปื้อนดินบางส่วน ขนาดของเห็ดอ่อนแตกต่างกันแล้วแต่ความอุดมสมบูรณ์ของดอกเห็ด เห็ดเผาะหรือเห็ดถอบ เมื่ออายุมากขึ้นผิวด้านนอกจะค่อย ๆ เปลี่ยนสีเป็นสีน้ำตาลอ่อนไปจนเป็นสีน้ำตาลแก่ มีเนื้อเยื่อเหนียวและแข็งขึ้น ดอกเห็ดอ่อนที่ขายในท้องตลาด มีขนาดเฉลี่ยของเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 2-3 เซนติเมตร เห็ดเผาะที่นิยมรับประทานกันไม่มีก้านดอก

เห็ดเผาะมีเปลือก (peridium) 2 ชั้น ชั้นนอก (exoperidium) ประกอบด้วยเนื้อเยื่อ 2-3 ชั้น ผนึกติดกัน เนื้อเยื่อชั้นนอกสุดจะแตกออกจากชั้นในได้ง่ายเมื่อเห็ดเผาะมีอายุแก่เต็มที่ เนื้อเยื่อชั้นนี้มีความหนาประมาณ 1-3 มิลลิเมตร จะเหนียวและแข็งขึ้นเมื่อดอกเห็ดแก่ ในที่สุดจะแตกออกเป็น 4 - 9 แฉก รอยแตกยาวลงไปจนเกือบถึงฐานของดอก ทำให้เปลือกบานออกเหมือนกลีบดอกไม้หรือแฉกของรัศมีดาว เผยให้เห็นเปลือกหุ้มดอกชั้นใน (endoperidium) ซึ่งเป็นก้อนกลมสีเนื้อหรือน้ำตาล ตั้งอยู่กลางดอกเห็ด

เปลือกชั้นใน (endoperidium) มีผิวเรียบสีน้ำตาล มีความหนาประมาณ 2-3 มิลลิเมตร ภายในสปอร์ของดอกเห็ดบรรจุเต็ม สปอร์ของเห็ดเผาะมีรูปร่างกลม มีความหนาเล็กน้อยและมีหนามหยาบ ๆ โดยรอบ มีสีน้ำตาลแดง ขนาด 6 × 6 ไมครอน ไม่มีส่วนที่เรียกว่า Collumella เป็นแกนกลาง ไม่มีเส้นใยที่สานกันเพื่อเป็นที่เกาะของสปอร์ ที่เรียกว่า Capillitium เหลืออยู่ คงจะสลายตัวไปก่อนที่ดอกเห็ดจะแก่ เมื่อดอกเห็ดบานแล้วผิวด้าน

บนของเปลือกชั้นในจะแตกออก เพื่อให้สปอร์ของดอกเห็ดฟุ้งกระจายออกมาโดยมีแรงอัดดันที่เกิดขึ้นภายในดอกเห็ด เมื่อสปอร์ฟุ้งออกมาแล้วเปลือกในก็จะยุบเหี่ยวไปไม่คงรูปเดิม เหลือแต่เปลือกชั้นนอกที่คงรูปเดิมเป็นกลีบแห้งแข็ง และเหนียวคล้ายหนังสัตว์แห้งหรือเศษไม้แห้งไปเป็นเวลานานจึงจะผุเปื่อยไป

เห็ดตับเต่าดำ (***Boletus edulis*** Bull.)

เห็ดตับเต่าจัดอยู่ในสกุล Boletus มีก้านดอกใหญ่ประมาณ 2-4 เซนติเมตร และยาวประมาณ 5-10 เซนติเมตร ผิวด้านนอกมีสีน้ำตาลเช่นเดียวกับหมวก ตอนโคนใหญ่ออกเป็นกระเปาะและมีรอยย่นหยักเป็นร่องห่าง ๆ รอบโคนต้น เนื้อภายในก้านดอกมีสีขาวปนเหลืองอ่อน สีของเนื้อเยื่อไม่เปลี่ยนแปลงเมื่อผ่าออกเป็น 2 ซีก เนื้อเยื่อภายในสานกันละเอียดแน่นทึบเช่นเดียวกับเนื้อหมวกเห็ด

เห็ดตับเต่าดำเป็นเห็ดตับเต่าชนิดหนึ่งมีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *B. edulis* Bull. เห็ด ตับเต่ามีสปอร์ค่อนข้างกลมหรือเป็นรูปไข่สีน้ำตาล ขนาดสปอร์ประมาณ 10 × 12.5 ไมครอน เห็ดตับเต่าดำควรจะจัดอยู่ในสกุล Boletus ซึ่งเห็ดสกุลนี้มีถึง 200 ชนิด เห็ดตับเต่าส่วนมากมี สปอร์รูปร่างรียาวและมีสีเหลืองหรือสีน้ำตาลเหมือนกัน

เห็ดตับเต่าดำเป็นเห็ดรับประทานได้ มีขายมากในฤดูฝนทั่วเมืองไทย และเป็นที่รู้จักกันดีโดยเฉพาะชาวสวนในภาคกลาง ดอกเห็ดมีผิวด้านบนเรียบสีน้ำตาลแก่หรือสีช็อกโกเลต เวลาเปียกหรือชื้นจะมีลักษณะเป็นมันเงาและรู้สึกเหนียวมือเล็กน้อย เนื้อหมวกเห็ดสีขาวปนเหลืองอ่อน ตรงกลางมีความหนาประมาณ 2-3 เซนติเมตร และเรียวแคบไปที่ขอบหมวก ด้านล่างมีรูขนาดเล็กคล้ายรวงผึ้งสีเหลือง ซึ่งเมื่อเวลาแก่จะเป็นสีเหลืองอมเขียวอ่อนและสีเขียวอ่อนอมน้ำตาล ชั้นของรูที่ยึดติดกับเนื้อหมวกเห็ดนี้ถอกออกได้ง่ายจากเนื้อหมวกเห็ด รูที่กล่าวนี้มีลักษณะเกือบกลม หมวกเห็ดเวลาบานมีขอบม้วนงอลงเล็กน้อย ผิวด้านบนจะโค้งงอคล้ายกะทะคว่ำ แต่เมื่อบานเต็มที่ขอบก็จะเหยียดตรงออกไปเหมือนกัน (อนงค์ จันทร์ศรีกุล, 2530)

ลักษณะทั่วไปของสนสามใบ

สนสามใบเป็นไม้ที่จัดอยู่ในวงศ์ Pinaceae อันดับ Coniferales มีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *Pinus kesiya*. Royle ex Gardon. (Dallimore และ คณะ., 1966) เป็นไม้ผลัดใบขนาดกลางถึงขนาดใหญ่ ทางภาคเหนือเรียกว่า เกี๊ยะเปลือกบาง หรือ เกี๊ยะเปลือกแดง ภาคอีสานเรียกว่า จ๋วง ส่วนภาคกลางเรียกว่า สนสามใบ (สอาด บุญเกิด, จเร สดากร และทิพย์วรรณ สดากร, 2525).

การกระจายพันธุ์ของสนสามใบในแถบเอเชียพบในหลายประเทศ เช่น ยูนานในประเทศจีน อินเดียตอนใต้ ไทย ลาว พม่า ตอนเหนือของเวียดนาม และ ฟิลิปปินส์

(Mirov , 1967) สำหรับประเทศไทย พบว่ามักขึ้นอยู่ในป่าดิบเขา ซึ่งมีความสูงเหนือระดับน้ำทะเลประมาณ 300 - 1800 เมตร ปริมาณฝนตกรายปี 70 นิ้ว (1,778 มม.) มีขึ้นอยู่เป็นส่วนมากทางภาคเหนือและภาคตะวันออกเฉียงเหนือ (ถนอม เปรมรัศมี และ เต็ม สมิตินันท์, 2503) พบขึ้นอยู่เป็นหมู่เล็กๆปะปนกับไม้เต็งรัง ก่อ และไม้ผลัดใบชนิดที่แห้งแล้ง (Mirov, 1967) จากรายงานของสุเทพ พร้อมมูล (2514) และ Haig และ คณะ (1958) พบว่าไม้สนสามใบสามารถขึ้นบนหน้าดินบางๆ ซึ่งเป็นบริเวณที่ระบายน้ำดีและความอุดมสมบูรณ์ของดินน้อย นอกจากนี้ยังพบขึ้นบนพื้นที่ที่มีสภาพของดินเป็นกรดซึ่งไม่เหมาะสำหรับการทำกสิกรรม สนสามใบขึ้นได้บนดินหลายลักษณะ เช่น reddish clay ที่มีหินทรายอยู่ตามพื้นดิน ดินที่มีหิน shales และ quartzite ดินที่มีหิน granite และ หินทรายที่มีการระบายน้ำดี

จำลอง เพ็งคล้าย (2513) และ มกศรีวรรณ ส่งพิทักษ์กุล (2518) ได้รายงานลักษณะทั่วไปของไม้สนสามใบว่า เป็นไม้ที่มีความสูง 15 - 35 เมตร เมื่อโตเต็มที่มีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางที่ระดับอก 22 - 65 เซนติเมตร เปลือกนอกมีสีน้ำตาลแกมเทา เปลือกแตกเป็นร่องตื้นกว่าสนสองใบ เป็นรูปสี่เหลี่ยมผืนผ้าหรือ สี่เหลี่ยมขนมเปียกปูน หรือมีรูปแบบอื่น ความหนาของเปลือก 2.5 - 3.5 เซนติเมตร กระพี้มียาง (resin) มากกว่าแก่น ใบมีจำนวน 3 ใบ รวมอยู่เป็นกลุ่มเรียกว่า fasicle มีกาบหุ้มใบ (sheath) การเรียงตัวของกลุ่มใบขึ้นอยู่หนาแน่นบริเวณปลายกิ่ง ใบมีขนาด 10 - 25 เซนติเมตร cone สนมี 2 ชนิด คือ male cone และ female cone อายุที่ให้ cone ประมาณ 8 - 9 ปี เมล็ดสนสามใบมีเปอร์เซนต์การงอกสูงเมื่อเมล็ดยังใหม่อยู่ ระบบรากของสนสามใบเป็นรากแก้ว (tap root system) เมื่อต้นยังเล็กอยู่จะทนร่มได้ ต้นอ่อนไม่ทนไฟแต่เมื่อโตเต็มที่จะทนไฟได้ดีเพราะมีเปลือกหนาและสามารถขึ้นได้ดีในที่ลมแรง.