

ปัญหาภาพไมคอร์ไรซา

การส่งเสริมการเจริญของพืชโดยใช้เชื้อราที่เป็นที่รู้จักกันดี คือ การใช้เชื้อราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา (arbuscular mycorrhizal fungi) ซึ่งเป็นเชื้อราที่พบอยู่ในดินทั่วไป สามารถเข้าสู่รากพืช และอาศัยร่วมกันกับพืชแบบพึ่งพาอาศัยกัน (symbiosis) โดยเชื้อราได้รับที่อยู่อาศัย และสารอาหารคาร์โบไฮเดรตจากพืช ในขณะที่พืชได้รับธาตุอาหารต่าง ๆ โดยเฉพาะอย่างยิ่งฟอสฟอรัส รวมทั้งน้ำ และยังเป็นเกราะป้องกันอันตรายจากเชื้อสาเหตุของโรคพืชต่าง ๆ ได้ระดับหนึ่ง เชื้อรานี้จัดอยู่ใน Phylum Glomeromycota อันดับ Glomales ซึ่งแบ่งออกเป็น 2 อันดับย่อย คือ Glomineae และ Gigasporineae

เชื้อราในอันดับย่อย Glomineae สามารถสร้างโครงสร้างพิเศษทั้งอาร์บัสคูลและเวสิเคิล จำแนกได้ 2 ตระกูล คือ Glomaceae ซึ่งมีเชื้อราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา 2 สกุล คือ *Glomus* และ *Sclerocystis* ส่วนอีกตระกูลหนึ่ง คือ *Acaulosporaceae* ประกอบด้วย เชื้อราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา 2 สกุลเช่นกัน คือ *Acaulospora* และ *Entrophospora*

เชื้อราในอันดับย่อย Gigasporineae สร้างโครงสร้างพิเศษในรากพืชเฉพาะที่เป็นอาร์บัสคูลเท่านั้น มีเพียงตระกูลเดียว คือ Gigasporineae และ ประกอบด้วย 2 สกุล คือ *Gigaspora* และ *Scutellospora* หรือ *Scutellispora*

เชื้อราชนิดนี้ มีเส้นใยที่ไม่มีผนังกัน การเจริญเติบโตต้องอาศัยอยู่กับรากพืชชนิดต่าง ๆ เท่านั้นจึงจะเจริญเติบโตได้ แต่ไม่เจริญเติบโตในอาหารเลี้ยงเชื้อใด ๆ ในการเจริญเติบโตของเชื้อรามีการสร้างโครงสร้างพิเศษขึ้นมาภายในรากพืช ซึ่งอาจเป็นทั้งอาร์บัสคูล (arbuscule) และเวสิเคิล (vesicle) หรืออย่างใดอย่างหนึ่ง (รูปที่ 2) และพบว่าเชื้อราสามารถสร้างโครงสร้าง และอาศัยอยู่ในรากของพืชชนิดต่างๆ มากกว่า 80 เปอร์เซ็นต์ ของชนิดพืชทั้งหมด เช่น พืชพวก Angiosperms, Gymnosperms, Pteridophytes, Lycopods และ Mosses มีพืชเพียง 2-3 ชนิดเท่านั้นที่ไม่มีเชื้อราชนิดนี้อาศัยอยู่ เช่น พวก Brassicaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae หรือ Urticaceae



รูปที่ 1 ลักษณะโครงสร้างของเชื้อราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา A) Arbuscule; B) Spores; C) Vesicle

ที่มา : www.uni-koeln.de/math-nat-fak/botanik/bot2/agbothe/mykorr/euproj.htm

อาร์บัสคูลเป็นโครงสร้างที่เกิดจากการแตกแขนงอย่างมากของเส้นใยแบบ 2 แฉกในรากพืช เมื่อส่องดูด้วยกล้องจุลทรรศน์พบว่ามันมีลักษณะคล้ายกับต้นไม้ โครงสร้างนี้เจริญผ่านผนังเซลล์ของรากพืช และดันเยื่อหุ้มเซลล์ของรากพืชให้เว้าเข้าไป โครงสร้างนี้มีอายุประมาณ 1-2 สัปดาห์ ในขณะที่ยังมีชีวิตอยู่ อาร์บัสคูลทำหน้าที่สำคัญในการแลกเปลี่ยนธาตุอาหารจากรากสู่พืช และรับคาร์โบไฮเดรตจากพืชเพื่อใช้ในการเจริญเติบโต และเมื่อหยุดการใช้งานแล้วจะถูกย่อยสลายโดยเซลล์ของพืชต่อไป ส่วนเวสิเคิลนั้นเป็นโครงสร้างที่เกิดจากการพองตัวของเส้นใยเป็นกระเปาะรูปกลมรีคล้ายไข่ ทำหน้าที่ในการเก็บสะสมอาหารในรูปไลปิด และบางโอกาสอาจพัฒนาเป็นสปอร์ที่ทนทานต่อสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมได้ เส้นใยนอกรากพืชเป็นโครงสร้างที่มีความสำคัญเช่นเดียวกันโครงสร้างภายในรากทั้ง

สองชนิดที่กล่าวแล้ว เส้นใยเหล่านี้เจริญออกไปนอกรากได้ทุกทิศทุกทางเพื่อทำหน้าที่ในการดูดธาตุอาหาร และน้ำเพื่อการเจริญเติบโตของราเอง และส่งต่อไปแก่พืชที่อาศัยอยู่ด้วย

ประโยชน์ของการใช้ปุ๋ยชีวภาพไมคอร์ไรซา

ก่อนนำเชื้อราไมคอร์ไรซามาใช้ในการเกษตรนั้น นักวิชาการทางการเกษตรได้มีการศึกษาถึงประโยชน์ในด้านต่าง ๆ ของเชื้อรากับผลต่อสิ่งแวดล้อม และพืช จึงสรุปได้ว่า เชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซามีประโยชน์ดังนี้

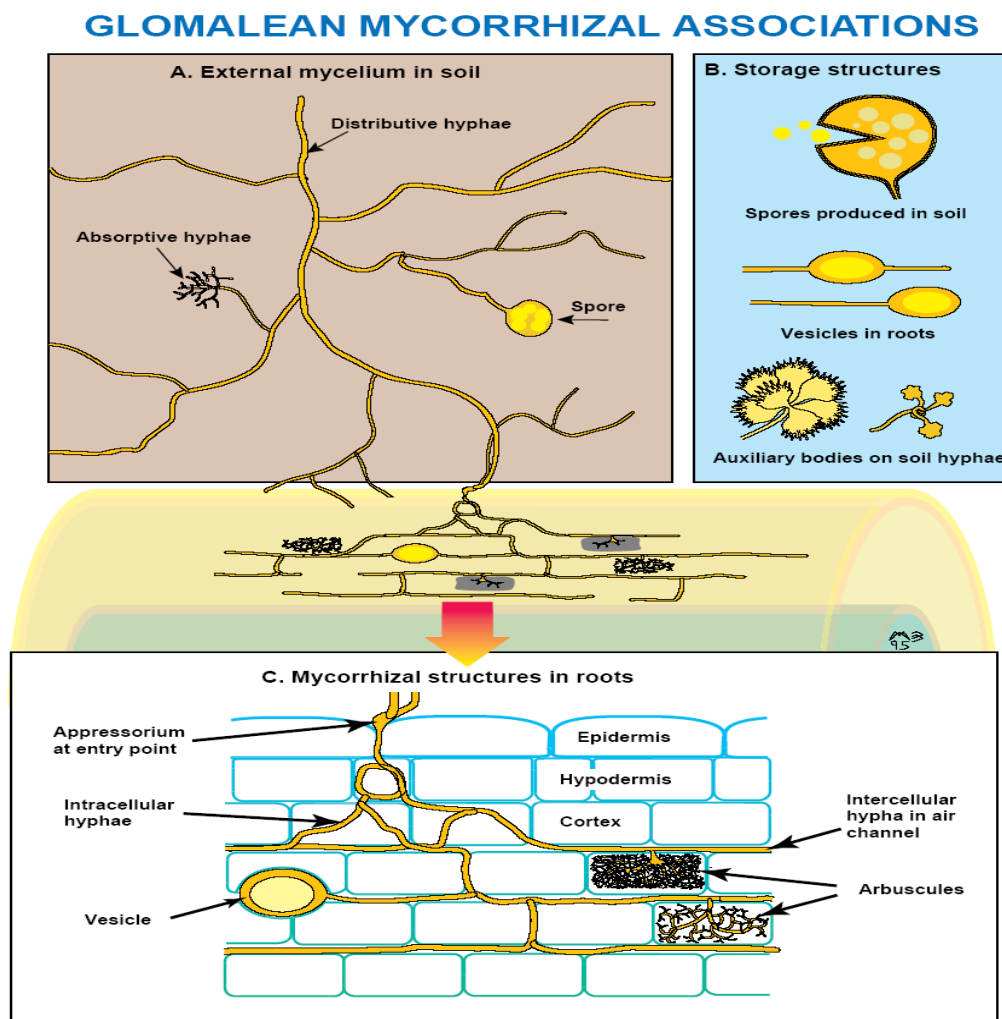
1. ช่วยให้พืชดูดธาตุอาหารได้มากขึ้น โดยเฉพาะอย่างยิ่งฟอสฟอรัส เส้นใยของเชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาช่วยทำหน้าที่ในการละลายธาตุอาหารในดินให้อยู่ในรูปที่เป็นประโยชน์ต่อทั้งพืช และเชื้อราเอง
2. ลดความเป็นพิษของสารเคมีบางชนิดที่ใช้ในการเกษตร และสารที่มีโลหะหนักที่เป็นอันตรายต่อสุขภาพของคน และสัตว์เลี้ยงทั่วไป เพราะสารพิษเหล่านี้มีโอกาสนับเป็นลงสู่ดินได้ทุกครั้ง
3. พืชที่มีเชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาอาศัยอยู่ที่ราก มีความสามารถในการทนแล้งได้มากกว่าพืชปกติ เป็นเพราะว่าเส้นใยของราสามารถช่วยดูดน้ำให้แก่พืชได้
4. ลดความรุนแรงในการเป็นโรคของพืชอันเนื่องมาจากเชื้อสาเหตุที่อาศัยอยู่ในดิน เช่น โรครากเน่า โรคโคนเน่า เป็นต้น โดยการนำเอาปุ๋ยชีวภาพนี้ไปใช้กับกล้าไม้หลายชนิด ทั้งกล้าไม้ป่าและกล้าไม้ผล ทำให้ต้นกล้าเจริญเติบโตดี
5. ลดปริมาณการใช้ปุ๋ยเคมีลงได้ส่วนหนึ่ง มีการทดลองกับพืชหลายชนิด เช่น ถั่วเขียว ถั่วเหลือง มันสำปะหลัง สับปะรด พบว่า การใส่ปุ๋ยชีวภาพชนิดนี้ลดปริมาณการใช้ปุ๋ยเคมีลงได้มาก แต่จะมากหรือน้อยเพียงใดนั้น ขึ้นอยู่กับสภาพดินที่ใช้ปลูกด้วย
6. สารอินทรีย์ที่เป็นส่วนผสมอยู่ในปุ๋ยชีวภาพนี้ ช่วยยกระดับให้ดินมีอินทรีย์วัตถุสูงขึ้นได้

การเข้าสู่รากพืชของเชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา

เมื่อสิ่งแวดล้อมเหมาะสม และชนิดของพืชที่ให้อาศัยมีความเหมาะสมกับปริมาณชิ้นส่วนของเชื้อราที่มีมากพอ กระบวนการเพื่อเริ่มเข้าสู่รากพืชก็จะเกิดขึ้น ประกอบไปด้วยขั้นตอนต่าง ๆ ซึ่งได้สรุปไว้ดังนี้

1. การงอกของรา เมื่อสภาพแวดล้อมต่างๆในดินเหมาะสม ชิ้นส่วนของราแบบต่างๆได้แก่ สปอร์ เส้นใย รากที่ติดเชื้อเริ่มงอกเส้นใยเข้าหารากพืชที่อยู่ใกล้เคียง
2. การสร้าง **appressorium** เมื่อเส้นใยของราเจริญถึงรากของพืชแล้ว ราจะสร้างโครงสร้างที่เรียกว่า appressorium เพื่อยึดเกาะกับรากของพืช
3. การเจริญของเส้นใยเข้าสู่ราก เส้นใยจะเจริญจาก appressorium เข้าสู่ภายในรากพืช ผ่านเนื้อเยื่อพืชชั้นผิวนอกสุด และเจริญเข้าสู่ชั้นคอร์เท็กซ์ (cortex) ของพืชต่อไป ในระยะนี้เส้นใยของเชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซามีการเจริญอยู่ระหว่างเซลล์ของพืช (รูปที่ 6.3 C)
4. การสร้างอาร์บัสคูล (arbuscule) ในชั้นคอร์เท็กซ์ของรากพืช เส้นใยของเชื้อราเจริญผ่านผนังเซลล์ของรากพืชและสร้างโครงสร้างพิเศษที่เรียกว่า อาร์บัสคูล โดยการแตกแขนงของเส้นใยแบบแยกเป็นสองแฉก ดันเยื่อหุ้มเซลล์ของรากพืชให้เว้าเข้าไป โครงสร้างนี้มีอายุประมาณ 1-2 สัปดาห์ ในขณะที่ยังมีชีวิตอยู่ อาร์บัสคูลจะทำหน้าที่สำคัญในการแลกเปลี่ยนธาตุอาหารจากรากสู่พืช และรับคาร์โบไฮเดรตจากพืชเพื่อใช้ในการเจริญเติบโต และเมื่อหยุดการใช้งานจะถูกย่อยสลายโดยเซลล์ของพืชต่อไป

5. การเจริญของเส้นใยนอกรากพืช หลังจากได้รับอาหารจากพืช เส้นใยนอกรากพืชก็มีการเจริญออกไป เช่นเดียวกัน เส้นใยเหล่านี้อาจเจริญไปตามผิวน้ำ และสร้างจุดที่เข้าสู่รากพืชในตำแหน่งใหม่ รวมทั้งการเจริญออกไปในดินขยายเส้นใยให้กว้างขวางขึ้น (รูปที่ 6.3 A)
6. การสร้างเวสิเคิล(vesicle) หลังจากมีการเข้าสู่รากพืชเป็นที่เรียบร้อยแล้ว รากบางชนิดอาจมีการสร้างเวสิเคิลที่มีรูปร่างกลมหรือรี ทำหน้าที่ในการเก็บสะสมอาหารในรูปของไลปิดในเซลล์ชั้นคอร์เท็กซ์ของรากพืช ในบางโอกาสอาจพัฒนาเป็นสปอร์ได้ (รูปที่ 6.3 B)
7. การสร้างสปอร์ เชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาสามารถสร้างสปอร์บนเส้นใยนอกรากพืชได้ สปอร์เหล่านี้จะทำหน้าที่พักตัว และขยายพันธุ์ (รูปที่ 6.3 B)



รูปที่ 2 แสดงลักษณะการเจริญของเชื้อราไมคอร์ไรซาในรากพืช A) ลักษณะการเจริญของเส้นใยนอกรากพืช B) แสดงการสร้างเวสิเคิลเพื่อการเก็บสะสมอาหารในรากพืช และการสร้างสปอร์บนเส้นใยนอกรากพืช C) โครงสร้างของไมคอร์ไรซาในรากพืช

ที่มา : mycorrhiza.ag.utk.edu/mimag.htm

การส่งเสริมการดูดซับธาตุอาหารโดยเชื้อราไมคอร์ไรซา

การส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืช โดยเชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซานั้น เกี่ยวข้องเป็นอย่างมากกับการส่งเสริมการดูดซับธาตุอาหาร โดยเฉพาะอย่างยิ่งฟอสฟอรัสจากดิน ดังนั้นอัตราการดูดซับฟอสเฟตในพืชที่มีเชื้อราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาอยู่ด้วยจะเป็นไปได้เร็วกว่าพืชที่ไม่มีเชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา อัตราการเคลื่อนที่ของฟอสเฟตในรากพืชที่มีไมคอร์ไรซามีค่าประมาณ 17×10^{-14} โมล/ชม./วินาที ซึ่งมากกว่าในพืชปกติที่มีอัตราการเคลื่อนที่ของฟอสเฟตภายในรากพืชประมาณ 3.6×10^{-14} โมล/ชม./วินาที การเพิ่มขึ้นของการดูดซับฟอสเฟตของรากพืชนั้น เชื่อว่ามีสาเหตุมาจากความสามารถของเชื้อราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา ที่สำคัญ 3 ประการ ดังนี้

การเจริญของเส้นใยนอกรากพืชในดิน

จากการศึกษาสรุปชัดเจนว่า การเจริญของเส้นใยนอกรากพืชเชื้อราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซามีผลอย่างต่อการส่งเสริมการดูดซับฟอสเฟตของเชื้อรา และการส่งเสริมการเจริญเติบโตให้แก่พืชอย่างชัดเจนที่สุด 2 ประการ คือ

1) การลดระยะทางที่ฟอสเฟตจะแพร่กระจายสู่รากพืช

ในกรณีนี้ มีการศึกษาเส้นใยของเชื้อราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซานั้นสามารถดูดซับฟอสเฟตซึ่งอยู่ไกลจากรากของต้นหอม 27 เซนติเมตร รศมีของบริเวณที่ฟอสเฟตแพร่ไปรอบๆรากพืช ที่มีไมคอร์ไรซามากกว่ารากพืชปกติ 2 เท่า และสรุปได้ว่า การเข้าสู่รากพืชของไมคอร์ไรซาเพิ่มการดูดซับฟอสเฟตได้ โดยการทำให้ระยะทางที่ไอออนต้องแพร่ไปสู่รากลดลง

2) การเพิ่มพื้นที่ผิวในการดูดซับธาตุอาหาร

โดยปกติแล้ว เส้นใยของเชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา มีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 2-4 ไมโครเมตร ในขณะที่รากขนอ่อนของพืชมีเส้นผ่าศูนย์กลางใหญ่กว่า 10 ไมโครเมตร ด้วยเหตุที่มีขนาดเล็กกว่า ทำให้เส้นใยมีข้อได้เปรียบอย่างน้อย 2 ประการ คือ เพิ่มพื้นที่ในการดูดซับธาตุอาหาร และเส้นใยสามารถผ่านเข้าไปในช่องขนาดเล็กของดิน และอินทรีย์วัตถุที่โดยปกติแล้วรากพืชไม่สามารถเข้าไปได้

การลำเลียงฟอสเฟตโดยเชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา

เส้นใยนอกรากพืชนั้นมีข้อได้เปรียบในการนำฟอสเฟตด้วยเหตุผล 2 ประการ คือ

1) เส้นใยมีความจำเพาะในการดูดธาตุอาหารบางชนิดได้ดีกว่ารากพืช

เมื่อเปรียบเทียบระหว่างเส้นใย และรากพืช เส้นใยของเชื้อราดูดฟอสเฟตได้ดีกว่า หรือฟอสเฟตสามารถเคลื่อนที่เข้าสู่เส้นใยได้ง่ายกว่า จากการทดลองที่ความเข้มข้นของสารละลายฟอสเฟต 1 ไมโครโมล รากมะเขือเทศที่มีเชื้อราไมคอร์ไรซาสามารถดูดฟอสเฟตได้มากกว่ารากปกติเกือบ 2 เท่า และสันนิษฐานได้ว่า การเพิ่มขึ้นของอัตราการดูดฟอสเฟตนั้น อาจมีสาเหตุเนื่องจากมีแรงในการดูดซับเพิ่มมากขึ้นเอง ซึ่งก็พบลักษณะเดียวกันนี้ในการทดสอบกับมันสำปะหลัง

2) เส้นใยของเชื้อราไมคอร์ไรซามีประสิทธิภาพในการดูดซับฟอสเฟตได้ในระดับที่มีความเข้มข้นต่ำมากได้ดีกว่ารากปกติ

มีการรายงานว่า ผลผลิตของเรดโคลเวอร์ (Red clover) ที่ปลูกด้วยเชื้อราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาจะสูงกว่าพืชปกติ 4 เท่า และพืชที่มีเชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาจะให้ผลผลิตสูง เมื่อมีฟอสเฟตในระดับต่ำ (14 ไมโครโมลฟอสฟอรัส/มล.) เมื่อเปรียบเทียบกับพืชปกติที่มีผลผลิตสูงสุดเมื่อมีการเติม 25 ไมโครโมลฟอสฟอรัส/มล.

การปรับสภาพแวดล้อมในบริเวณรากพืชโดยเชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา

เส้นใยของเชื้อราสามารถพืชมีอิทธิพลต่อบริเวณรากพืชมาก และสามารถปรับสภาพแวดล้อมในบริเวณรากพืชได้ 2 ลักษณะ คือ

1) การปรับสภาพแวดล้อมโดยตรง เชื้อราสามารถขั้บสารอินทรีย์บางชนิดลงสู่ดิน ส่งผลให้สภาพแวดล้อมของดินในบริเวณนั้นเปลี่ยนแปลงไปได้ มีข้อสังเกตว่า เชื้อราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาสามารถขั้บสารอินทรีย์ ได้แก่ กรดอินทรีย์ เช่น กรดซิตริก กรดซัคซินิก และสารอินทรีย์อื่นลงสู่ดิน และมีการสังเกตเห็นว่า การมีสารคีเลตทำให้เชื้อราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาดูดฟอสเฟตได้มากขึ้น การสร้าง siderophore ซึ่งเป็นสารอินทรีย์ที่มีประจุลบมาก และสามารถดูดขั้บประจุบวกที่เป็นโลหะบางชนิด เช่น เหล็กได้ดี ก็มีส่วนทำให้ความเป็นประโยชน์ของฟอสเฟตในดินมีค่ามากขึ้น เนื่องจากจะไปลดโอกาสของเหล็กในการที่ตกตะกอนกับฟอสเฟต

2) การปรับสภาพแวดล้อมโดยอ้อม เชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาสามารถส่งเสริมการเจริญเติบโตของจุลินทรีย์ที่อยู่รอบ ๆ รากพืช ส่งผลให้จุลินทรีย์ที่มีประโยชน์ต่อพืชมีกิจกรรมที่ดี เช่น ส่งเสริมให้จุลินทรีย์ที่ละลายฟอสเฟตได้ดี เจริญเติบโตดี มีฟอสเฟตละลายออกมามาก ทั้งรา และรากต่างก็ได้รับประโยชน์

การสะสมฟอสเฟตภายในเส้นใยของเชื้อราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา

การสะสมฟอสเฟตในเส้นใย สรุปได้ว่า ปริมาณของฟอสเฟตที่พบในเส้นใยมีค่าสูงกว่าในรากพืช เนื่องจากฟอสเฟตที่เส้นใยของรากดูดเข้าไปนั้นมีการสะสมอยู่ในเส้นใยของเชื้อรา ซึ่งอาจกล่าวได้ว่า ฟอสเฟตส่วนนี้เป็นแหล่งสำรองที่จะส่งต่อไปแก่พืชต่อไป อินทรีย์ฟอสเฟตที่สะสมอยู่ในเส้นใยของรามี 3 แบบ คือ ออร์โทฟอสเฟต (Orthophosphate) ที่ละลายได้ โพลีฟอสเฟต (Polyphosphate) ที่ละลายได้ และ เมทโพลีฟอสเฟต

อย่างไรก็ตาม ในระหว่างการดูดขั้บฟอสเฟตนั้น จะมีฟอสเฟตประมาณ 10% เคลื่อนที่ต่อไปยังเนื้อเยื่อของพืชโดยไม่มีการสะสม โพลีฟอสเฟต (Polyphosphate) ในเส้นใยถูกสังเคราะห์ขึ้นโดยเอนไซม์โพลีฟอสเฟตคิเนส (Polyphosphate kinase) ซึ่งเป็นเอนไซม์ที่ชักนำให้สร้างขึ้นมา ปริมาณของเมทโพลีฟอสเฟตอาจมีมากถึง 40% ของฟอสเฟตทั้งหมดที่ดูดขั้บโดยเส้นใย ฟอสเฟตส่วนนี้สะสมอยู่ในแวคิวโอลของเส้นใยเอง

การส่งถ่ายฟอสเฟตจากเส้นใยของเชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาสู่รากพืช

เมื่อเส้นใยของเชื้อราดูดขั้บฟอสเฟตแล้ว ฟอสเฟตส่วนหนึ่งถูกส่งต่อไปยังเซลล์ของรากพืช กระบวนการนี้ประกอบด้วย 3 ขั้นตอน คือ

การดูดขั้บฟอสเฟตโดยเส้นใยนอกรากพืช

ดังได้กล่าวรายละเอียดไว้ข้างต้นแล้ว ในขั้นตอนนี้เป็นกระบวนการที่ต้องใช้พลังงานเพื่อดูดขั้บฟอสเฟตจากแหล่งที่มีความเข้มข้นต่ำในดิน เข้าสู่เส้นใยที่มีความเข้มข้นของฟอสเฟตสูงกว่า ความเข้มข้นของฟอสเฟตภายในเส้นใยมีค่ามากกว่าความเข้มข้นในดินประมาณ 1,000 เท่า ดังนั้นการดูดกินฟอสเฟตจึงเป็นกระบวนการที่ทวนกระแสของความเข้มข้น ซึ่งต้องใช้พลังงานส่วนหนึ่งในการดูดขั้บ

การเคลื่อนที่ของฟอสเฟตภายในเส้นใย

ในขั้นตอนนี้ฟอสเฟตภายในเส้นใยของเชื้อราเวสิคูลาร์อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเคลื่อนที่จากบริเวณที่ถูกดูดขั้บไปตามเส้นใยเข้าสู่เส้นใยภายในราก และในที่สุดถึงอาร์บัสคูล กระบวนการนี้เกิดขึ้นโดยการไหลเวียนของไซโตพลาสซึมในเซลล์ของรา ที่เรียกว่า cytoplasmic streaming อัตราการเคลื่อนที่ของฟอสเฟตภายในเส้นใยของ extraradical hyphae จะอยู่ในช่วง $0.1-2.0 \times 10^{-9}$ โมล/ชม./วินาที ซึ่งมีค่าสูงกว่าอัตราการแพร่ของฟอสเฟตในช่องว่างของดินประมาณ 1,000 เท่า

การส่งถ่ายฟอสเฟตจากเชื้อราสู่รากพืช

การส่งถ่ายฟอสเฟตนี้เกิดที่อาร์บัสคูลของเชื้อรา เมทโพลีฟอสเฟตในอาร์บัสคูลถูกย่อยให้มีขนาดเล็กลงโดยเอนไซม์โพลีฟอสฟาเตส (Polyphosphatase) แล้วปลดปล่อยสู่ไซโตพลาซึม หลังจากนั้น ฟอสเฟตเคลื่อนที่ผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ของรา ไปยังบริเวณที่เรียกว่า fungus-root interface หรือ apoplast บริเวณนี้เป็นจุดที่มีการแลกเปลี่ยนสารอาหารซึ่งกันและกัน ฟอสเฟตจาก fungus-root interface แล้วเคลื่อนผ่านเยื่อหุ้มเซลล์เข้าสู่เซลล์รา และเคลื่อนที่ไปยังส่วนอื่น ซึ่งใช้ประโยชน์ต่อไป กระบวนการนี้ เกิดขึ้นได้ทั้ง passive และ active transport เพราะว่าพบกิจกรรมของเอนไซม์ ATPase ที่เยื่อหุ้มเซลล์ของทั้งอาร์บัสคูล และเซลล์พืช ในเซลล์พืชจึงต้องใช้พลังงานในการดูดฟอสเฟตที่ราปลดปล่อยสู่ interface นั้นเอง

กล่าวโดยสรุปแล้ว การส่งเสริมการดูดกินฟอสเฟตโดยเชื้อราบัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเกิดขึ้น เนื่องจากเส้นใยของเชื้อราที่เจริญครอบคลุมดินในปริมาณที่มากกว่า รวมทั้งเส้นใยเองก็มีความสามารถในการดูดซับฟอสเฟตที่สูงกว่า ตลอดจนเชื้อรามีความสามารถในการปรับสภาพแวดล้อมในบริเวณรากพืชที่ส่งเสริมให้มีการดูดซับฟอสเฟตได้สูงขึ้น ส่วนใหญ่ของฟอสเฟตที่ราดูดขึ้นมาสะสมอยู่ในรูปเมทโพลีฟอสเฟต ซึ่งถูกส่งต่อไปยังอาร์บัสคูลโดยการไหลเวียนของไซโตพลาซึม เอนไซม์โพลีฟอสฟาเตส (Polyphosphatase) จะย่อยให้ฟอสเฟตมีขนาดเล็กลง แล้วปลดปล่อยสู่ fungus root interface หลังจากนั้นถูกเซลล์พืชนำไปใช้ต่อไป

เอกสารอ้างอิง

mycorrhiza.ag.utk.edu/mimag.htm

www.uni-koeln.de/math-nat-fak/botanik/bot2/agbothe/mykorr/euproj.htm

Akiyama, K., Mausuzaki, K.-i. and Hayashi, H. (2005) Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*. 435: 824-827

Ane, J.-M., Levy, J., Thoquet, P., Kulikova, O., de Billy, F., Penmetsa, V., Kim, D.J., Debelle, F., Rosenberg, C., Cook, D.R., Bisseling, T., Huguet, T. and Denarie, J. (2002) Genetic and cytogenetic mapping of DMI1, DMI2, and DMI3 genes of *Medicago truncatula* involved in Nod factor transduction, nodulation, and mycorrhization. *Mol Plant Microbe Interact.* 15:1108–1118

Demchenko, K., Winzer, T., Stougaard, J., Parniske, M. and Pawlowski, K. (2004) Distinct roles of *Lotus japonicus* SYMRK and SYM15 in root colonization and arbuscule formation. *New Phytol.* in press

Gianinazzi-Pearson, V. *et al.* (2000) Differential activation of H⁺-ATPase genes by an arbuscular mycorrhizal fungus in root cells of transgenic tobacco. *Planta*. 211, 609–613

Guinel, F.C. and Geil, R.D. (2002) A model for the development of the rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses in legumes and its use to understand the roles of ethylene in the establishment of these two symbioses. *Can J Bot.* 80:695-720

Harrison, M.J. *et al.* (2002) A phosphate transporter from *Medicago truncatula* involved in the acquisition of phosphate released by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Cell*. 14, 2413–2429

- Karandashov, V. and Bucher, M. (2005) Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas. *Plant science*. 10:22-29
- Kosuta, S., Chabaud, M., Loughon, G., Gough, C., Denarie, J., Barker, DG. and Becard, G. (2003) A diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi induces symbiosis-specific MtENOD11 expression in roots of *Medicago truncatula*. *Plant Physiol*. 131:952-962
- Levy, J., Bres, C., Geurts, R., Chalhoub, B., Kulikova, O., Duc, G., Journet, E-P., Rosenberg, C. and Debelle, F. (2004) A putative Ca^{2+} and calmodulin-dependent protein kinase required for bacterial and fungal symbioses. *Science* 303:1361–1364
- Maillet, F., Poinso, V., Andre, O., Puech-Pages, V., Haouy, A., Gueunier, M., Cromer, L., Giraudet, D., Formey, D., Niebel, A., Martinez, E. A., Driguez, H., Becard, G. and Denarie, J. (2011) Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nature* 469: 58-64.
- Maldonado-Mendoza, I.E. et al. (2001) A phosphate transporter gene from the extra-radical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in the environment. *Mol. Plant-Microbe Interact*. 14, 1140–1148
- Marsh, JF. and Schultze, M. (2001) Analysis of arbuscular mycorrhizas using symbiosis-defective plant mutants. *New Phytol*. 150:525-532
- Novero, M., Faccio, A., Genre, A., Stougaard, J., Webb, KJ., Mulder, L., Parniske, M. and Bonfante, P. (2002) Dual requirement of the *LjSym4* gene for mycorrhizal development in epidermal and cortical cells of *Lotus japonicus* roots. *New Phytol*. 154:741-749
- Paszkowski, U. et al. (2002) Rice phosphate transporters include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 99, 13324–13329
- Rausch, C. et al. (2001) A phosphate transporter expressed in arbuscule-containing cells in potato. *Nature*. 414, 462–470
- Staehelin, C., Charon, C., Boller, T., Crespi, M., Kondorosi, A. (2001) *Medicago truncatula* plants overexpressing the early nodulin gene *enod40* exhibit accelerated mycorrhizal colonization and enhanced formation of arbuscules. *Proc Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98:15366-15371
- Stracke, S., Kistner, C., Yoshida, S., Mulder, L., Sato, S., Kaneko, T., Tabata, S., Sandal, N., Stougaard, J. and Parniske, M. (2002) A plant receptor-like kinase required for both bacterial and fungal symbiosis. *Nature*. 417:959–962
- Tamasloukht, B., Séjalon-Delmas, N., Kluver, A., Roux, C., Becard, G. and Franken, P. (2003) Root factor induce mitochondrial-related-gene expression and fungal respiration during the developmental switch from asymbiosis to presymbiosis in the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea*. *Plant Physiol*. 131: 1468–1478