บทบาทของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา ต่อพืช ดิน และสิ่งแวดล้อม

Roles of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Plant, Soil and Environment

พักตร์เพ็ญ ภูมิพันธ์*

ภาควิชาเทคโนโลยีการเกษตร คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์ ศูนย์รังสิต ตำบลคลองหนึ่ง อำเภอคลองหลวง จังหวัดปทุมธานี 12120

Phakpen Poomipan*

Department of Agricultural Technology, Faculty of Science and Technology, Thammasat University, Rangsit Centre, Klong Nueng, Khlong Luang, Pathum Thani 12120

บทคัดย่อ

ความสัมพันธ์ระหว่างราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาและรากพืช ถือเป็นความสัมพันธ์แบบพึ่งพาอาศัยขั้นพื้นฐานที่พบได้ทั่วไปตามธรรมชาติ ซึ่งการดำรงชีวิตของราในรากพืชนี้ ทำให้เกิดประโยชน์ต่อพืช ดิน และสิ่งแวดล้อมหลายประการ ได้แก่ การเพิ่มการดูดซับธาตุอาหารให้กับพืช การเพิ่มความทนทานของพืชในสภาวะเครียดเนื่องจากการขาดน้ำและความเค็มของดิน การเพิ่มความทนทานของพืชต่อการเข้าทำลายของไส้เดือนฝอยและเชื้อสาเหตุโรคพืชทางระบบราก และทำให้โครงสร้างของดินมีความแข็งแรง นอกจากนี้ เส้นใยรานอกรากพืชรวมทั้ง glomalin ที่ผลิตขึ้นโดยเส้นใยรา ยังมีความสัมพันธ์ต่อปริมาณอินทรีย์คาร์บอนในดิน และเป็นองค์ประกอบหลักของชีวมวลจุลินทรีย์ดิน จึงเป็นผลทำให้ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซามีบทบาทสำคัญในการควบคุมการหมุนเวียนคาร์บอนระหว่างพื้นผิวโลกและชั้นบรรยากาศภายใต้สภาวะภูมิอากาศที่เปลี่ยนแปลง

คำสำคัญ : ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา, การเกษตร, สิ่งแวดล้อม

Abstract

Symbiotic associations between arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and plant roots are widespread in the natural environment. It can provide a range of benefits to the host plant, soil and environment. These include improved plant nutrient uptake, enhanced tolerance to drought and salinity of soil, enhanced tolerance to nematode and soil-borne pathogen, and provided stability of soil structure. In addition, AM extraradical hyphae itself and glomalin producing by the hyphae have highly correlated with soil organic carbon and are the major component of soil microbial biomass.

***Corresponding author:** *phakpen@tu.ac.th, p.poomipan@hotmail.com* *DOI: 10.14456/tjst.2013.16*

These are resulted in an important role of AM fungi in regulating carbon fluxes between the biosphere and the atmosphere under climate change.

Keyword: arbuscular mycorrhizal fungi, agriculture, environment

1. คำนำ

การดำรงชีวิตร่วมกันแบบพึ่งพาอาศัยระหว่างรากับพืชชั้นสูง หรือที่เรียกว่าไมคอร์ไรซานั้น ถือเป็นลักษณะความสัมพันธ์พื้นฐานที่เกิดขึ้นได้กับพืชที่เจริญเติบโตบนดินทั่ว ๆ ไป โดยพบประมาณ 80 % ของพืชทั้งหมด ยกเว้นเพียงพืชตระกูล *Brassicaceae* และ *Chenopodiaceae* เท่านั้น ซึ่งการดำรงชีวิตร่วมกันแบบพึ่งพาอาศัยนี้ทำให้รากับพืชได้รับประโยชน์ร่วมกัน โดยเส้นใยราที่อยู่ภายนอกรากจะทำหน้าที่ในการดูดซับธาตุอาหารจากดิน แล้วลำเลียงไปยังโครงสร้างแลกเปลี่ยนธาตุอาหารของราที่อยู่ในเซลล์ในชั้นคอร์เท็กของพืช เพื่อส่งให้กับพืช ในขณะเดียวกันราจะได้รับสารประกอบคาร์บอนจำพวกน้ำตาลจากพืชผ่านทางโครงสร้างแลกเปลี่ยนนี้เช่นเดียวกัน (Smith and Read, 1997) ซึ่งกลุ่มของราที่มีการดำรงชีวิตในลักษณะนี้ และมีอิทธิพลต่อการเจริญเติบโตของพืชเศรษฐกิจสำคัญหลายชนิดคือราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา เนื่องจากหากเทียบสัดส่วนมวลชีวภาพของจุลินทรย์ดินชนิดต่าง ๆ จะพบว่าชีวมวลของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซามีสัดส่วนสูงมากถึง 50 % ของมวลชีวภาพจุลินทรีย์ดินทั้งหมด ดังนั้นความหนาแน่นของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาที่มีอยู่มากในดิน จึงทำให้มีอิทธิพลทั้งต่อทางการเกษตรและสิ่งแวดล้อม

ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาทำหน้าที่เสมือนเป็นตัวกลางที่ทำให้เกิดการเคลื่อนย้ายธาตุอาหารจากดินมาสู่พืช ผ่านกลไกของการดำรงชีวิตแบบพึ่งพาอาศัย โดยมีเส้นใยที่แพร่กระจายในดินทำหน้าที่ในการดูดซับธาตุอาหาร แล้วลำเลียงเข้าสู่เส้นใยในรากพืชเพื่อส่งให้กับพืช ทำให้พืชที่มีรา อาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในรากได้รับธาตุอาหารเพิ่มขึ้น นอกจากนี้ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซายังมีประโยชน์ต่อพืชในด้านอื่น ๆ เช่น ทำให้พืชมีความทนทานต่อสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม ได้แก่ ความแห้งแล้ง และความเค็ม และช่วยลดการทำลายของศัตรูพืชในระบบรากพืช อีกทั้งยังมีบทบาทต่อการลดการปลดปล่อยก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากดินสู่ชั้นบรรยากาศ ซึ่งประโยชน์ของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในประเด็นต่าง ๆ นี้มีผลทำให้พืชมีการเจริญเติบโตดีกว่าพืชที่ไม่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในราก และช่วยในการอนุรักษ์สิ่งแวดล้อม

2. บทบาทของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาต่อการดูดซับธาตุอาหารของพืช

ฟอสฟอรัสเป็นธาตุอาหารพืชที่ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรสามารถดูดซับให้กับพืชได้มากกว่าธาตุอื่น ๆ ซึ่งพืชที่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในรากจะได้รับฟอสฟอรัสเพิ่มขึ้น และมักส่งผลทำให้การเจริญเติบโตและผลผลิตเพิ่มขึ้นไปด้วย (Poomipan *et al.,* 2011) ประโยชน์ของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในการดูดซับฟอสฟอรัสให้กับพืชมีความสำคัญต่อการจัดการฟอสฟอรัสในระบบการเกษตรเป็นอย่างมาก ทั้งนี้เนื่องจากฟอสฟอรัสมักเกิดปฏิกิริยากับเหล็ก อะลูมิเนียม และแคลเซียม เป็นสารประกอบเชิงซ้อนที่ละลายน้ำยาก ทำให้ฟอสฟอรัสอยู่ในรูปที่ไม่เป็นประโยชน์ต่อพืช อีกทั้งฟอสฟอรัสเป็นธาตุที่เคลื่อนย้ายในดินได้ช้า ทำให้พืชมีโอกาสขาดธาตุฟอสฟอรัสได้ง่าย

(Marschner, 1995) อย่างไรก็ตามการเข้าอยู่อาศัยของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในรากพืชจะช่วยแก้ปัญหาการดูดซับฟอสฟอรัสให้กับพืชได้ เนื่องจากเส้นใยราที่แพร่กระจายอยู่อย่างหนาแน่นในดินจะทำหน้าที่เสมือนราก ซึ่งจะเป็นการเพิ่มพื้นที่ในการดูดซับฟอสฟอรัสให้กับพืชได้อีกทางหนึ่ง นอกจากนี้การดูดซับฟอสฟอรัสโดยราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาก็มีประสิทธิภาพสูงกว่าการดูดซับผ่านทางระบบรากพืช (Drew *et al*., 2003) จึงทำให้พืชที่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในรากได้รับฟอสฟอรัสมากกว่าพืชที่ไม่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในราก (Schnepf et al., 2011) นอกจากนี้ ธาตุสังกะสี ก็เป็นอีกธาตุหนึ่งที่มีการรายงานว่า ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาช่วยเพิ่มการดูดซับให้กับพืชได้ดี (Chen *et al*., 2003) ส่วนธาตุอาหารพืชอื่น ๆ ก็พบว่าราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาช่วยเพิ่มการดูดซับได้เช่นกัน ได้แก่ ไนโตรเจน โพแทสเซียม แคลเซียม แมกนีเซียม คอปเปอร์ และเหล็ก (Marschner and Dell, 1994)

ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาช่วยเพิ่มการดูดซับฟอสฟอรัสให้กับพืชได้ดี โดยเฉพาะในดินที่มีปริมาณฟอสฟอรัสที่เป็นประโยชน์ต่ำ แต่ถ้าหากดินมีปริมาณฟอสฟอรัสที่เป็นประโยชน์สูง กลับพบว่าการใส่ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาให้ผลแตกต่างออกไป ยกตัวอย่าง เช่น งานวิจัยของ Ryan และคณะ (2002) พบว่าการใส่ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาให้กับพืชที่ปลูกในดินที่มีปริมาณฟอสฟอรัสที่เป็นประโยชน์สูง ไม่มีผลทำให้เกิดความแตกต่างของการดูดซับฟอสฟอรัส การเจริญเติบโต และผลผลิต เมื่อเปรียบเทียบระหว่างพืชที่มีและไม่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในราก หรืออาจกล่าวได้ว่าปริมาณฟอสฟอรัสที่เป็นประโยชน์ในดินเป็นปัจจัยควบคุมการดูดซับฟอสฟอรัสของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา โดยจะเห็นได้ว่าการเข้าอยู่อาศัยของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในรากพืชจะลดลง หากดินมีปริมาณฟอสฟอรัสที่เป็นประโยชน์สูง ซึ่งก็อาจมีผลทำให้ประโยชน์ของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในการดูดซับฟอสฟอรัสให้กับพืชลดลงได้ (Kahiluoto *et al*., 2001)

ถึงแม้ว่าราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาจะสามารถเข้าอยู่อาศัยในรากพืชได้โดยไม่เจาะจงกับชนิดของพืช แต่ประโยชน์ของราต่อพืชมักมีความแปรปรวน โดยราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาชนิดเดียวกันจะให้ประโยชน์ในการดูดซับธาตุอาหารให้กับพืชแต่ละชนิดไม่เท่ากัน และราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาต่างชนิดกันที่ใส่ให้กับพืชชนิดเดียวกันก็อาจจะให้ประโยชน์ในการดูดซับธาตุอาหารแตกต่างกันไป ทั้งนี้เนื่องจากพืชแต่ละชนิดมีลักษณะทางสัณฐานวิทยาของรากพืชแตกต่างกัน เช่น อัตราการเจริญเติบโตของรากพืช การแตกแขนงของระบบราก และการพัฒนาของรากขนอ่อน โดยปกติแล้ว พืชที่มีสัดส่วนของน้ำหนักรากต่อน้ำหนักของส่วนเหนือดินต่ำ อัตราการเจริญเติบโตของรากต่ำ และ/หรือ การพัฒนาของรากขนอ่อนน้อย มักจะตอบสนองต่อการเข้าอยู่อาศัยของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาได้ดี (Smith *et al*., 2003) นอกจากนี้การเจริญ ขนาดเส้นผ่านศูนย์กลาง และแพร่กระจายในดินของเส้นใยรานอกรากพืช รวมทั้งความเร็วในการเข้าอยู่อาศัยของราในรากพืช และการพัฒนาโครงสร้างการแลกเปลี่ยนธาตุอาหารของราที่อยู่ในรากพืช ก็มีผลต่อความสามารถในการดูดซับธาตุอาหารและอัตราเร็วในการลำเลียงธาตุอาหารของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาแต่ละชนิด (Jakobsen, 2004) สอดคล้องกับงานวิจัยของ Ruiz-Lozano และคณะ (1995b) ซึ่งพบว่าเส้นใยภายนอกรากของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาแต่ละชนิดก็มีประสิทธิภาพการดูดซับธาตุอาหารและน้ำได้มากน้อยต่างกัน จึงทำให้ประโยชน์ต่อพืชแตกต่างกันไปด้วย

3. บทบาทของราอาร์บัสคูล่าร์ไมคอร์ไรซาต่อความทนทานของพืชในสภาวะเครียดเนื่องจากการขาดน้ำ

พืชที่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในรากจะมีความทนทานต่อการขาดน้ำได้ดีกว่าพืชที่ไม่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในราก ทั้งนี้เนื่องจากราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาช่วยดูดซับน้ำให้กับพืชผ่านทางเส้นใยราที่แพร่กระจายในดิน ซึ่งเส้นใยเหล่านี้มีขนาดเล็กมาก จึงสามารถดูดซับน้ำจากช่องบรรจุน้ำขนาดเล็กได้ดีกว่ารากพืช (Faber *et al*., 1991) นอกจากนี้ความทนทานต่อการขาดน้ำของพืชที่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในรากยังเป็นผลมาจากการลดอัตราการคายน้ำของพืช เนื่องจากเมื่อเกิดความเครียดจากการขาดน้ำ พบว่าพืชที่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในรากจะมีการสะสมสารโพรลีนในเซลล์มากขึ้น เพื่อรักษาปริมาณน้ำในเซลล์ไว้ตามกลไก osmotic adjustment ซึ่งเป็นผลทำให้ศักย์น้ำในพืชลดลง ดังนั้นการคายน้ำจึงลดลงด้วย (Ruiz-Lozano *et al*., 1995a) ซึ่งจะเห็นได้ว่าพืชที่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในรากมีประสิทธิภาพการใช้น้ำสูงกว่า (Schreiner *et al*., 2007) และสามารถทนทานต่อสภาพการขาดน้ำได้ดีกว่าพืชที่ไม่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในราก (Kubikova *et al*., 2001) อย่างไรก็ตามราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาช่วยเพิ่มการดูดซับน้ำให้กับพืชที่ต้องการน้ำมากได้ดีกว่าพืชที่ต้องการน้ำน้อย (Faber *et al*., 1991; Tarafdar, 1995)

4. บทบาทของราอาร์บัสคูล่าร์ไมคอร์ไรซาต่อความทนทานของพืชในสภาวะเครียดเนื่องจากความเค็ม

เมื่อพืชเกิดความเครียดเนื่องจากความเค็มของดิน อาจส่งผลเสียหายต่อการเจริญเติบโตและผลผลิตอันเนื่องมาจากสาเหตุหลายประการ เช่น ความเค็มทำให้โมเลกุลของน้ำแพร่ออกจากเซลล์ เป็นผลทำให้แรงดันเต่งของเซลล์ลดลง และเยื่อหุ้มเซลล์หดตัวเข้ามา จนกระทั่งทำให้เซลล์เหี่ยว (plasmolysis) ในที่สุด (Jahromi *et al*., 2008) นอกจากนี้โซเดียมและคลอรีนที่มีปริมาณมากในดินเค็ม ทำให้เกิดความเป็นพิษต่อพืช โดยส่งผลเสียหายต่อการสังเคราะห์เอนไซม์และโปรตีน รวมทั้งมีผลต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงและหายใจของพืช (Feng *et al*., 2002) และในประเด็นของการดูดซับธาตุอาหาร พบว่าโซเดียมและคลอรีนในดินเค็มจะทำให้เกิดความไม่สมดุลของการดูดซับและการเคลื่อนย้ายธาตุอาหารในพืช ซึ่งย่อมส่งผลเสียหายต่อการเจริญเติบโตและผลผลิตของพืชด้วยเช่นกัน

เมื่อพืชได้รับความเครียดเนื่องจากความเค็มของดิน พืชจะมีกลไกป้องกันตัวเองโดยการสะสมสารอินทรีย์ในเซลล์เพื่อทำให้แรงดันออสโมซีสภายในเซลล์ลดลง (osmotic adjustment) ทั้งนี้เพื่อป้องกันการสูญเสียน้ำออกจากเซลล์หรือการเกิดปรากฏการณ์ plasmolysis จนอาจทำให้เกิดความเสียหายต่อเซลล์รากพืช ซึ่งจากรายงานการวิจัยที่มีการศึกษาเปรียบเทียบระหว่างพืชที่มีและไม่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในราก ภายใต้สภาวะความเครียดเนื่องจากความเค็ม พบว่าพืชที่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในราก มีการสะสมสารอินทรีย์ในเซลล์มากกว่าพืชที่ไม่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในราก ซึ่งเป็นผลทำให้พืชที่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในรากสามารถทนทานต่อความเค็มได้ดี (Sharifi *et al*., 2007)

นอกจากนี้บทบาทของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาต่อการเพิ่มความทนทานให้กับพืชภายใต้สภาวะเครียดเนื่องจากความเค็ม มีผลมาจากราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาช่วยเพิ่มการดูดซับธาตุ

อาหารให้กับพืชได้ภายใต้สภาวะความไม่สมดุลของธาตุอาหารในดินอันเนื่องมาจากความเค็ม ซึ่งโดยปกติแล้วพืชที่เจริญเติบโตอยู่ภายใต้สภาวะความเค็มจะดูดซับธาตุอาหารได้น้อยลง เพราะธาตุอาหารมักถูกจำกัดให้อยู่ในรูปที่ไม่เป็นประโยชน์ต่อพืช แต่พืชที่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในรากจะยังคงได้รับธาตุอาหารจากการทำงานของเส้นใยรานอกรากพืช (Giri *et al*., 2003) นอกจากนี้งานวิจัยของ Matamoros และคณะ (1999) ได้คำนวณการดูดซับฟอสฟอรัสของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาภายใต้สภาวะความเค็มของดิน พบว่าราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาช่วยดูดซับฟอสฟอรัสให้พืชได้ประมาณ 80 % ของปริมาณฟอสฟอรัสที่พืชต้องการ ดังนั้นเมื่อพืชที่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในรากได้รับธาตุอาหารได้มากขึ้น จึงเป็นการลดความเสียหายจากความเค็มที่อาจจะมีต่อการเจริญเติบโตและผลผลิตของพืชได้

5. บทบาทของราอาร์บัสคูล่าร์ไมคอร์ไรซาในการป้องกันการทำลายของศัตรูพืชทางระบบรากพืช

ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาทำให้พืชมีความทนทานต่อการเกิดโรคพืชทางระบบรากได้ดี เช่น ทำให้พืชมีความทนทานต่อโรคเน่าจากเชื้อสาเหตุโรคพืช *Sclerotium cepivorum* (Torres-Barragán *et al*., 1996) โรครากเน่าจาก *Helicobasidium mompa* และ *Fusarium oxysporum* (Kasiamdari *et al*., 2002; Matsubara *et al*., 2002) โรคเหี่ยวจาก *Verticillium dahlia* (Karagiannidis *et al*., 2002) และโครากและลำต้นเน่าจาก *Rhizoctonia solani* (Kjøller and Rosendahl, 1996) เป็นต้น นอกจากนี้ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซายังทำให้พืชมีความทนทานต่อการเข้าทำลายของไส้เดือนฝอย *Meloidogyne incognita* (Oyekanmi *et al*., 2007) และไส้เดือนฝอย *Pratylenchus penetrans* (Talavera *et al*., 2001) ได้ด้วย ซึ่งการเข้าอยู่อาศัยของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในรากพืช ช่วยให้พืชมีความทนทานต่อการเกิดโรคพืชในระบบรากและการเข้าทำลายรากพืชของไส้เดือนฝอย ดังที่ได้กล่าวมานั้นมีผลมาจากความสามารถของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในการครอบครองบริเวณเขตรากพืช และในการแข่งขันเพื่อการเข้าอยู่อาศัยในรากพืช จึงทำให้เชื้อสาเหตุโรคพืชและไส้เดือนฝอยมีโอกาสในการเข้าทำลายเซลล์รากพืชได้น้อยลง (Sylvia and Chellemi, 2001) รวมทั้งการเข้าอยู่อาศัยของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซายังมีความสัมพันธ์ต่อการกระตุ้นกลไกการป้องกันตัวของพืชต่อการเข้าทำลายของเชื้อสาเหตุโรคพืช (Gianinazzi-Pearson *et al*., 1996) นอกจากนี้การเข้าอยู่อาศัยของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในรากพืชมีผลทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงรูปร่างและการแตกแขนงของรากพืช รวมทั้งทำให้การสะสมสารอินทรีย์ในรากพืชเปลี่ยนไป ยกตัวอย่าง เช่น งานวิจัยของ Matsubara และคณะ (1995) พบว่ารากของมะเขือที่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา (*Glomus etunicatum*, *Gigaspora margarita*) เข้าอยู่อาศัยมีการสะสมลิกนินมากขึ้น ซึ่งทำให้การเข้าทำลายของรา *Verticillium dahlia* ลดลง

นอกจากนี้การดูดซับธาตุอาหารโดยราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเพื่อส่งให้กับพืชนั้น ยังมีส่วนในการส่งเสริมให้พืชมีความแข็งแรงมากขึ้น จึงทำให้พืชสามารถทนทานต่อการเข้าทำลายของศัตรูพืชได้ดี (West, 1995) อย่างไรก็ตามประสิทธิภาพของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในการเพิ่มความทนทานต่อการทำลายของศัตรูพืชทางระบบรากมีความแตกต่างกันตามชนิดของรา ซึ่งจะมีประสิทธิภาพมากน้อยเพียงใดนั้น อาจมีความเกี่ยวข้องกับความเร็วของการเข้าอยู่อาศัยในราก

พืชและการแพร่กระจายของเส้นใยในดินเพื่อแย่งพื้นที่ในการครอบครองบริเวณเขตรากพืชของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาแต่ละชนิด และความทนทานต่อการเข้าทำลายของศัตรูพืชทางระบบรากของพืชที่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในราก ยังขึ้นอยู่กับสภาพแวดล้อมและปริมาณของศัตรูพืชที่เข้าทำลายรากพืชด้วย (Martinez-Medina *et al*., 2009)

6. บทบาทของราอาร์บัสคูล่าร์ไมคอร์ไรซาต่อการอนุรักษ์ดิน

ในพื้นที่เกษตรกรรมที่ไม่มีมาตรการอนุรักษ์ดินมักเกิดปัญหาการกร่อนของดิน ซึ่งทำให้เกิดการสูญเสียหน้าดินและโครงสร้างดินถูกทำลาย ส่งผลเสียหายต่อความอุดมสมบูรณ์ของดินและทำให้เกิดปัญหาด้านสมบัติทางฟิสิกส์ของดิน รวมทั้งไม่ก่อให้เกิดความยั่งยืนของทรัพยากรดินทางการเกษตร อย่างไรก็ตามการใช้มาตรการอนุรักษ์ดินที่มีความเหมาะสมต่อพื้นที่จะช่วยลดปัญหาดังกล่าวได้ เช่น การปลูกหญ้าแฝก การทำขั้นบันได เพราะช่วยรักษาโครงสร้างดินให้มีความแข็งแรง ทนทานต่อการกร่อนดินได้ดี ซึ่งนอกจากมาตรการดังกล่าวข้างต้นแล้ว ยังพบว่าราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซามีบทบาทต่อการรักษาโครงสร้างของดินให้มีความคงทนต่อการกร่อนดินได้เช่นเดียวกัน เนื่องจากเส้นใยนอกรากพืชของรามีการแพร่กระจายอย่างหนาแน่นในดิน จึงสามารถรักษาโครงสร้างดินให้มีความคงทนแข็งแรงได้ดี ซึ่งจากรายงานการวิจัยของ Rillig และคณะ (2002) พบว่าเมื่อเส้นใยนอกรากพืชของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซามีการเจริญแพร่กระจายทั่วไปในดินอย่างสมบูรณ์แล้ว จะมีความหนาแน่นของเส้นใยได้มากถึง 50 % ของเส้นใยราทั้งหมดในดิน ดังนั้นเส้นใยนอกรากพืชของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาจึงเปรียบเสมือนโครงข่ายของเส้นใยขนาดใหญ่ที่ทำหน้าที่ในการเชื่อมอนุภาคของดินให้เกิดการรวมตัวเป็นเม็ดดินและทำให้เกิดโครงสร้างดินที่แข็งแรง (Bedini *et al*., 2009) ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยของ Bethlenfalvay และคณะ (1999) ซึ่งได้แสดงให้เห็นถึงความสัมพันธ์ของการเกิดเม็ดดินและเส้นใยนอกรากพืชของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา โดยพบว่าการเกิดเม็ดดินเพิ่มขึ้นตามความหนาแน่นของเส้นใยนอกรากพืชของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาที่เพิ่มขึ้นในดิน นอกจากนี้เส้นใยนอกรากพืชของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซายังสามารถผลิต glycoprotein ที่เรียกว่า glomalin ที่ทำหน้าที่เสมือนกาวที่เชื่อมเส้นใยรากับอนุภาคดินให้ติดกันอย่างหนาแน่น ซึ่งจากรายงานการวิจัยของ Wright and Upadhyaya (1998) พบว่า glomalin และเส้นใยรานอกรากพืชของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซามีอิทธิพลต่อความแข็งแรงคงทนของเม็ดดิน จึงทำให้ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซามีบทบาทสำคัญต่อการป้องกันการกร่อนของดินได้เป็นอย่างดี

บทบาทของราอาร์บัสคูล่าร์ไมคอร์ไรซาในการอนุรักษ์ดินอาจลดลงได้ หากใช้วิธีการเขตกรรมสมัยใหม่ เช่น การปลูกพืชเชิงเดี่ยว การไถพรวน และการใส่ปุ๋ยเคมีอัตราสูง ซึ่งมักมีผลทำให้ความหลากหลายของประชากรราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในดินลดลง และทำให้โครงข่ายของเส้นใยนอกรากพืชถูกทำลาย (Oehl *et al*., 2005)

7. บทบาทของราอาร์บัสคูล่าร์ไมคอร์ไรซาในการลดการปลดปล่อยก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากดินสู่ชั้นบรรยากาศ

จุลินทรีย์ดินมีบทบาทสำคัญต่อวัฏจักรคาร์บอน เนื่องจากทำให้เกิดการหมุนเวียนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ระหว่างชั้นบรรยากาศและดิน กล่าวคือก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในชั้นบรรยากาศ

ถูกนำมาใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช และเมื่อพืชนั้นเสื่อมสภาพเป็นเศษซากพืชจะต้องอาศัยกิจกรรมการย่อยสลายของจุลินทรีย์ดิน ซึ่งจะทำให้เกิดการหมุนเวียนสารประกอบคาร์บอนที่อยู่ในพืชมาสู่ดินได้

และเมื่อจุลินทรีย์ดินตายลงไป อินทรีย์คาร์บอนในเซลล์จุลินทรีย์จะเปลี่ยนเป็นก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ระเหยสู่ชั้นบรรยากาศได้อีกครั้ง จะเห็นได้ว่าจุลินทรีย์ดินเป็นตัวแปรสำคัญที่จะทำให้เกิดการสะสมอินทรีย์คาร์บอนในดิน และการแปรสภาพของอินทรีย์คาร์บอนให้เปลี่ยนเป็นก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์สู่ชั้นบรรยากาศ

งานวิจัยในปัจจุบันได้พบข้อบ่งชี้อย่างหนึ่งว่าราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซามีบทบาทในการดูดซับคาร์บอนไดออกไซด์จากชั้นบรรยากาศผ่านกลไกการดำรงชีวิตแบบพึ่งพาอาศัย กล่าวคือความสัมพันธ์แบบพึ่งพาอาศัยของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซากับพืชมากกว่า 80 % ของจำนวนพืชที่เจริญเติบโตบนดินทั้งหมด ไม่ได้เป็นเพียงการแลกเปลี่ยนธาตุอาหารระหว่างกันเท่านั้น เพราะการดำรงชีวิตในลักษณะนี้ ทำให้เกิดการถ่ายเทสารประกอบคาร์บอนที่ได้จากการตรึงก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากชั้นบรรยากาศมาใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช มาสู่เส้นใยของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในดิน ซึ่งรายงานการวิจัยของ Johnson และคณะ (2002) พบว่าระยะเวลาในการลำเลียงสารประกอบคาร์บอน จากการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช (photosynthate) มาให้กับราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซานั้นเกิดขึ้นอย่างรวดเร็ว (ภายใน 1 ชั่วโมง) นอกจากนี้ งานวิจัยของ Miller และคณะ (2002) ได้ยืนยันผลการวิจัยข้างต้น โดยพบว่าพืชที่มีราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเข้าอยู่อาศัยในรากจะมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้น และงานวิจัยของ Graham (2000) ได้พบว่าสารประกอบคาร์บอนที่ได้จากการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชถูกนำมาใช้ในการแลกเปลี่ยนธาตุอาหารกับราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาประมาณ 4-20 % ของทั้งหมด นั่นความหมายว่าก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากชั้นบรรยากาศที่พืชตรึงได้ส่วนหนึ่ง ถูกเปลี่ยนมาอยู่ในรูปอินทรีย์คาร์บอนในเส้นใยราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซา

ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาเป็นองค์ประกอบสำคัญของอินทรีย์คาร์บอนในดิน เนื่องจากชีวมวลของเส้นใยนอกรากพืชของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซามีความหนาแน่นประมาณครึ่งหนึ่งของชีวมวลจุลินทรีย์ดินทั้งหมด (Rillig *et al*., 2002) และเส้นใยนอกรากพืชเหล่านี้ยังมีความคงทนต่อการย่อยสลาย เนื่องจากมี chitin เป็นองค์ประกอบหลัก (Staddon *et al*., 2003) นอกจากนี้ glomalin ที่ผลิตขึ้นโดยเส้นใยของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาก็ถือเป็นส่วนหนึ่งที่มีความสำคัญต่อปริมาณอินทรีย์คาร์บอนในดินเช่นกัน เนื่องจาก glomalin เป็นโปรตีนที่มีความคงทนต่อการสลายตัวและไม่ละลายน้ำ ซึ่งเมื่อเปรียบเทียบกับเส้นใยนอกรากพืชแล้วพบว่า glomalin มีความคงทนต่อการสลายตัวได้ดีกว่า (Steinberg and Rillig, 2003) และจากรายงานการวิจัยของ Rillig และคณะ (2001) พบว่า glomalin สามารถคงทนอยู่ในดินได้นานตั้งแต่ 6-42 ปี จึงสรุปได้ว่าราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซามีบทบาทในการเก็บกักอินทรีย์คาร์บอนในดิน จึงมีส่วนในการลดการปลดปล่อยก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากดินสู่ชั้นบรรยากาศได้ ซึ่งเป็นการบรรเทาปัญหาสภาวะภูมิอากาศที่เปลี่ยนแปลงในปัจจุบันได้อีกทางหนึ่ง

8. สรุป

ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซามีบทบาทสำคัญต่อความยั่งยืนทางการเกษตรและสิ่งแวดล้อม กล่าวคือประโยชน์ของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในการเพิ่มการดูดซับธาตุอาหารให้กับพืชและการ

ปกป้องพืชจากความเครียดเนื่องจากการขาดน้ำและความเค็มของดิน รวมทั้งการป้องกันพืชจากการเข้าทำลายของศัตรูพืชทางระบบรากนั้น ได้ช่วยให้เกิดความยั่งยืนของการใช้ทรัพยากรทางการเกษตร รวมทั้งเป็นการเพิ่มประสิทธิภาพของการจัดการในระบบการเพาะปลูกให้ดียิ่งขึ้น นอกจากนี้ราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซายังมีบทบาทในการลดการปลดปล่อยก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากดินสู่ชั้นบรรยากาศโลก เนื่องจากความหนาแน่นของเส้นใยนอกรากพืช และสารประกอบคาร์บอนที่เส้นใยราปลดปล่อยออกมาที่เรียกว่า glomalin สามารถเก็บกักก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากชั้นบรรยากาศให้มาอยู่ในรูปของอินทรีย์คาร์บอนในดินได้ดี จึงถือเป็นบทบาทของราอาร์บัสคูลาร์ไมคอร์ไรซาในการบรรเทาปัญหาสภาวะภูมิอากาศที่เปลี่ยนแปลงด้วยเช่นกัน

9. เอกสารอ้างอิง

Bedini, S., Pellegrino, E., Avio, L., Pellegrini, S., Bazzoffi, P., Argese, E. and Giovannetti, M., 2009, Changes in soil aggregation and glomalin-related soil protein content as affected by the arbuscular mycorrhizal fungal species *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*, Soil Biol. Biochem. 41: 1791-1496.

Bethlenfalvay, G.J., Cantrell, I.C., Mihara, K.L. and Schreiner, R.P., 1999, Relationships between soil aggregation and mycorrhizae as influenced by soil biota and nitrogen nutrition, Biol. Fertil. Soil 28: 356-363.

Chen, B.D., Li, X.L., Tao, H.Q., Christie, P. and Wong, M.H., 2003, The role of arbuscular mycorrhiza in zinc uptake by red clover growing in a calcareous soil spiked with various quantities of zinc, Chemosphere 50: 839-846.

Drew, E.A., Murray, R.S., Smith, S.E. and Jakobsen, I., 2003, Beyond the rhizosphere: Growth and function of AM external hyphae in sands, Plant Soil 251: 105-114.

Faber, B.A., Zasoski, R.J., Munns, D.N. and Shackel, K., 1991, A method for measuring hyphal nutrient and water uptake in mycorhizal palnts, Can. J. Bot. 69: 87-94.

Feng, G., Zhang, F.S., Li, X., Tian, C.Y., Tang, C. and Rengel, Z., 2002, Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots, Mycorrhiza 12: 185-190.

Graham, J.H., 2000, Assessing Cost of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis in Agroecosystems, pp. 127-140, In Podila, G.K. and Douds, Jr., D.D., Current Advances in Mycorrhizal Research, APS Press, St. Paul, Minnesota.

Gianinazzi-Pearson, V., Dumas-Gaudot, E., Gollotte, A., Tahiri-Alaouia, A. and Gianinazzi, S., 1996, Cellular and molecular defense related root responses to invasion by arbuscular mycorrhizal fungi, New Phytol. 133: 45-57.

Giri, B., Kapoor, R. and Mukerji, K.G., 2003, Influence of arbuscular mycorhhizal fungi and salinity on growth, biomass and

mineral nutrition of *Acacia auriculiformis*, Biol. Fertil. Soils 38: 170-175.

Johnson, D., Leake, J.R. and Read, D.J., 2002, Transfer of recent photosynthate into mycorrhizal mycelium of an upland grassland: short-term respiratory losses and accumulation of ^{14}C, Soil Biol. Biochem. 34: 1521-1524.

Jahromi, F., Aroca, R., Porcel, R. and Ruiz-Lozano, J.M., 2008, Influence of salinity on the *in vitro* development of *Glomus intraradices* and on the *in vivo* physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants, Microbial. Ecol. 55: 45-53.

Jakobsen, I., 2004, Hyphal fusion to plant species connections-giant mycelia and community nutrient flow, New Phytol. 164: 4-7.

Kahiluoto, H., ketoja, E., Vestberg, M. and Saarela, I., 2001, Promotion of AM ultization through reduced P fertilization II, Field studies, Plant Soil 231: 65-79.

Karagiannidis, N., Bletsos, F. and Stavropoulos, N., 2002, Effect of Verticillium wilt (*Verticillium dahlia* Kleb.) and mycorrhiza (*Glomus mosseae*) on root colonization, growth and nutrient uptake in tomato and eggplant seedlings, Sci. Hortic. 94: 145-156.

Kasiamdari, R.S., Smith, S.E., Smith, F.A. and Scott, E.S., 2002, Influence of the mycorrhizal fungus, *Glomus coronatum*, and soil phosphorus on infection and disease caused by binucleate *Rhizoctonia* and *Rhizoctonia solani* on mung bean (*Vigna radiata*), Plant Soil 238: 235-244.

Kjøller, R. and Rosendahl, S., 1996, The presence of the AM fungus *Glomus intraradices* influences enzymatic activities of the root pathogen *Aphanomyces euteiches* in pea roots, Mycorrhiza 6: 487-491.

Kubikova, E., Moore, J.L., Ownlew, B.H., Mullen, M.D. and Augé, R.M., 2001, Mycorrhizal impact on osmotic adjustment in *Ocimum basilicum* during a lethal drying episode, J. Plant Physiol. 158: 1227-1230.

Marschner, H., 1995, Mineral Nutrition of Higher Plants, Academis press, New York.

Marschner, H. and Dell, B., 1994, Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis, Plant Soil 159: 89-102.

Martinez-Medina, A., Pascual, J.A., Lloret, E. and Roldan, A., 2009, Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and *Trichoderma harzianum* and their effects on *Fusarium* wilt in melon plants grown in seedling nurseries, J. Sci. Food Agric. 89: 1843-1850.

Matamoros, M.A., Baird, L.M., Escuredo, P.R., Dalton, D.A., Minchin, F.R., Iturbe-Ormaetxe, I., Rubio, M.C., Moran, J.F., Gordon, A.J. and Becana, M., 1999, Stress-induced legume root nodule senescence: physiological, biochemical and structural alterations, Plant Physiol. 121: 97-111.

Matsubara, Y., Hasegawa, N. and Fukui, H., 2002, Incidence of *Fusarium* root rot in

asparagus seedlings infected with arbuscular mycorrhizal fungus as affected by several soil amendments, J. Jpn. Soc. Hortic. Sci. 71: 370-374.

Matsubara, Y., Tamura, H. and Harada, T., 1995, Growth enhancement and Verticillium wilt control by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus inoculation in eggplant, J. Jpn. Soc. Hortic. Sci. 64: 555-561.

Miller, R.M., Miller, S.P., Jastrow, J.D. and Rivetta, C.B., 2002, Mycorrhizal mediated feedbacks influence net carbon gain and nutrient uptake in *Andropogon gerardii*. New Phytol. 155: 149-162.

Oehl, F., Sieverding, E., Ineichen, K., Ris, E.A., Boller, T. and Wiemken, A., 2005, Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems, New Phytol. 165: 273-283.

Oyekanmi, E.O., Coyne, D.L., Fagade, O.E. and Osonubi, O., 2007, Improving root-knot nematode management on two soybean genotypes through the application of *Bradyrhizobium japonicum*, *Trichoderma pseudokoningii* and *Glomus mosseae* in full factorial combinations, Crop Prot. 26: 1006-1012.

Plenchette, C. and Dupponois, R., 2005, Growth response of the salt brush *Atriplex numularia* L. to inoculation with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*, J. Arid Environ. 61: 535-540.

Poomipan, P., Suwanarit, A., Suwanarit, P., Nopamornbodi, O. and Dell, B., 2011, Reintroduction of a native *Glomus* to a tropical *Ultisol* promoted grain yield in maize after fallow restored the density of arbuscular mycorrhizal fungal spores, J. Plant Nutr. Soil Sci. 174: 257-268.

Rillig, M.C., Wright, S.F., Nichols, K.A., Schmid, W.F. and Tom, M.S., 2001, Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils, Plant Soil 233: 167-177.

Rillig, M.C., Wright, S.F., Nichols, K.A., Schmid, W.F. and Tom, M.S., 2002, The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: Comparing effects of five plant species, Plant Soil 238: 325-333.

Ruiz-Lozano, J.M., Azcón, R. and Gómez, M., 1995a, Effects of arbuscular mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance: physiological and nutritional plant responses, Appl. Environ. Microbiol. 61: 456-460.

Ruiz-Lozano, J.M., Gómez, M. and Azcón, R., 1995b, Influence of different *Glomus* species on the time-course of physio-logical plant responses of lettuce to progressive drought stress periods, Plant Sci. 110: 37-44.

Ryan, M.H., Norton, R.M., Kirkegaard, J.A., McCormick, K.M., Knights, S.E. and Angus, J.F., 2002, Increasing mycorrhizal colonization does not improve growth and nutrition of wheat on vertosols in south-

eastern Australia, Aust. J. Agric. Res. 53: 1173-1181.

Schnepf, A., Leitner, D., Klepsch, S., Pellerin, S. and Mollier, A., 2011, Modelling Phosphorus Dynamics in the Soil-Plant System, pp. 113-133, In Bünemann, E.K., Obserson, A. and Frossard, E., Phosphorus in Action: Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling, Springer, Heidelberg.

Schreiner, R.P., Tarara, J.M. and Smithyman, R.P., 2007, Dificit irrigation promotes arbuscular colonization of fine roots by mycorrhizal fungi in grapevines (*Vitis vinifera* L.) in an arid climate, Mycorrhiza 17: 551-562.

Sharifi, M., Ghorbanli, M. and Ebrahimzadeh, H., 2007, Improved growth of salinity-stressed soybean after inoculation with pre-treated mycorrhizal fungi, J. Plant Physiol. 164: 1144-1151.

Smith, F.A., Smith, S.E. and Timonen, S., 2003, Mycorrhizas, pp. 257-295., In de Karoon, H. and Visser E.J.W., Root Ecology, Springer, Berlin.

Smith, S.E. and Read, D.J., 1997, Mycorrhizal Symbiosis. 2nd Ed., Academic Press, London.

Staddon, P.L., Ramsey, C.B., Ostle, N., Ineson, P. and Fitter, A.H., 2003, Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ^{14}C, Science 300: 1138-1140.

Steinberg, P.D. and Rillig, M.C., 2003, Differential decomposition of arbuscular mycorrhizal fungal hyphae and glomalin, Soil Biol. Biochem. 35: 191-194.

Sylvia, D.M. and Chellemi, D.O., 2001, Interactions among root-inhabiting fungi and their implications for biological control of root pathogens, Adv. Agron. 73: 1-33.

Talavera, M., Itou, K. and Mizukubo, T., 2001, Reduction of nematode damage by root colonization with arbuscular mycorrhiza (*Glomus* spp.) in tomato-*Meloidogyne incognita* and carrot-*Pratylenchus penetrans* pathosystems, Appl. Entomol. Zool. 36: 387-392.

Tarafdar, J.C., 1995, Role of a VA mycorrhizal fungus on growth and water relations in wheat in presence of organic and inorganic phosphates, J. Indian Soc. Sci. 43: 200-204.

Torres-Barragán, A., Zavale-Tamejia, E., Gonzalez-Chavez, C. and Ferrera-Cerrato, R., 1996, The use of arbuscular mycorrhizae to control onion white rot (*Sclerotium cepivorum*) under field conditions, Mycorrhizae 6: 253-257.

West, H.M., 1995, Soil phosphorus status modifies response of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Senecio vulgaris* L. to infection by the rust, *Puccinia lagenophorae* Cooke, New Phytol. 129: 107-116.

Wright, S.F. and Upadhyaya, A., 1998, A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of AM fungi, Plant Soil 198: 97-107.