

## บทที่ 6

### การติดเชื้อและการเกิดโรคของพืช (Infection and Disease development)

เมื่อเชื้อสาเหตุโรคพืชประสบผลสำเร็จในการอยู่รอดข้ามฤดู และสามารถแพร่กระจายไปในถิ่นธรรมชาติ ไม่ว่าจะด้วยตัวเอง หรือมีสิ่งอื่นที่เป็นเครื่องช่วยก็ตาม สภาพการติดเชื้อของพืชจะเกิดขึ้นได้ก็ต่อเมื่อ เชื้อสาเหตุของโรคพืชเข้าสัมผัสกับพืชที่อ่อนแอ เชื้อรา และแบคทีเรียสาเหตุโรคพืชทั่วไปเข้าสัมผัสพืชโดยอาศัยลมและน้ำ ในขณะเดียวกัน ไวรัส รา และแบคทีเรียสาเหตุโรคพืชบางชนิด เข้าสัมผัสและทำลายพืชได้โดยพาหะ ซึ่งอาจเป็น แมลง ไส้เดือนฝอย และพาหะชนิดอื่น ๆ เชื้อโรคพืชบางชนิดที่มีความสามารถเคลื่อนที่ได้ด้วยตัวเอง และอาศัยอยู่ในดิน เช่น ชู โอสปอร์ ของเชื้อราและราเมือก ตลอดจนไส้เดือนฝอยอาจถูกชักนำให้มารวมกันอยู่ที่รากขนอ่อนของพืชโดย root exudate ในสภาพการเข้าสัมผัสพืชของเชื้อโรคที่จะก่อให้เกิดสภาพการติดเชื้อ และพัฒนาไปจนกระทั่งเกิดอาการของโรคขึ้นได้นั้น จำเป็นจะต้องมีความสัมพันธ์กับปัจจัยอื่น ๆ ประกอบด้วย ได้แก่ อุณหภูมิ ความชื้น เนื้อเยื่อของพืชที่อ่อนแอ และจุลินทรีย์ต่างชนิด เหตุการณ์ที่จะก่อให้เกิดสภาพการติดเชื้อขึ้นได้ต้องประกอบไปด้วย

1. เหตุการณ์ก่อนเข้าทำลาย (Prepenetration, Inoculation)
2. การเจาะเข้าทำลาย (Penetration)
3. เหตุการณ์หลังจากเจาะเข้าทำลาย (Postpenetration)

#### เหตุการณ์ก่อนเข้าทำลาย (Prepenetration, Inoculation)

ขั้นตอนการเข้าทำลายพืชของเชื้อสาเหตุโรคพืชในขั้นนี้ เริ่มต้นจากการที่เชื้อสาเหตุโรคพืชพยายามเกาะให้ติดกับพืช หรือส่วนของพืชให้ได้ก่อน กล่าวคือ ในเชื้อราเหตุการณ์นี้เริ่มต้นหลังจากที่สปอร์ หรือส่วนใดส่วนหนึ่งของเชื้อราตกลงบนผิวพืช อยู่ในสภาวะแวดล้อมของอุณหภูมิ ความชื้น อาหาร และอากาศที่เหมาะสม สปอร์ที่แก่เต็มที่ก็พร้อมที่จะงอกให้เป็นเส้นใยสั้น ๆ เรียกว่า 'germ tube' สำหรับสปอร์ของเชื้อราบางชนิดถึงแม้จะมีสภาวะแวดล้อมดังกล่าวเหมาะสมเพียงไร ก็ไม่สามารถงอกขึ้นได้ จนกว่าสภาพพักตัวจะถูกทำลายลง สภาพพักตัวดังกล่าวแตกต่างกันตามชนิดของเชื้อรา ซึ่งมีองค์ประกอบอยู่ภายในตัวเองดังนี้

1. การมีสารระงับการงอกภายในสปอร์ (self inhibitors) สารที่ทำหน้าที่เป็นตัวระงับการงอกในยูริโดสปอร์ของเชื้อรา *Puccinia graminis tritici* คือ กรดคาเฟอิก (caffeic acid), พาราฮายดรอกซีเบนโซอิก (p-hydroxybenzoic acid) เฟรูลิก (ferulic acid) และวานิลลิก (vanillic acid) ซึ่งสารดังกล่าวบางชนิดสามารถระเหยออกไปจากยูริโดสปอร์ได้

2. การมีสารที่เป็นตัวควบคุมระดับเมตาโบลิซึม (Metabolic control) สภาพการพักตัวของสปอร์อาจทำให้สิ้นสุดลงได้โดยการใส่สารตัวเร่งบางชนิดลงไป ซึ่งสารตัวเร่งดังกล่าวไม่มีผลต่อการกระตุ้นการเจริญของเซลล์ร่างกาย ตัวเร่งชนิดนั้นถือว่าเป็นจุดแรกที่ทำให้ระบบหมุนเวียนเปลี่ยนแปลงทางชีวเคมีของสปอร์เริ่มขึ้น และยังผลให้มีการเริ่มต้นของการงอกของสปอร์ ตัวเร่งอาจเป็นปัจจัยได้ทั้งทางเคมี และฟิสิกส์ เช่น อุณหภูมิ แสง ความชื้น ส่วนประกอบของสารอาหาร หรือหลาย ๆ อย่างรวมกัน ยกตัวอย่างเช่น กระตุ้นการงอกของแอสโคสปอร์ของเชื้อรา *Neurospora* และ *Telletia* ด้วยอุณหภูมิที่ 50-60 องศาเซลเซียส และ 5-10 องศาเซลเซียส ใช้เวลา 20 นาทีและเวลาไม่จำกัดตามลำดับ กระตุ้นการงอกของยูริโดสปอร์ของเชื้อรา *Cronatium ribicola* ด้วยแสง และโดยการเติมสารอนุมูลอินทรีย์ สารละลายในรูปของ แอลกอฮอล์ อีเทอร์ คลอโรฟอร์ม อซีโตน ฟูแรน (furans) พายโรน และไทโอเฟนส์ หรือสารอลิฟาติกเอสเทอร์ (aliphatic ester) กรดอะมิโนคาร์โบไฮเดรต และไวตามิน ลงในอาหารที่เลี้ยงเชื้อราจะช่วยเร่งให้สปอร์งอกได้ดีและเร็วกว่าปกติ

จากสภาพการณ์ที่สปอร์ของเชื้อราถูกทำลายการพักตัวลง ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทั้งทางฟิสิกส์ (รูปร่าง) และทางชีวเคมีขึ้นภายในสปอร์ โดยเร่งให้สปอร์มีการใช้น้ำ, ออกซิเจน และอาหารในรูปของแหล่งคาร์บอน ไนโตรเจน และไวตามินมากขึ้น เพื่อนำไปใช้ในขบวนการสร้างสาร ดี เอ็น เอ, อาร์ เอ็น เอ คาร์โบไฮเดรต ไลปิด และโปรตีน ยังผลให้สปอร์มีขนาดใหญ่ขึ้นกว่าเดิม มีลักษณะอาการบวม และบิดเบี้ยว แสดงทิศทางการเจริญเป็นเส้นใยต่อไป

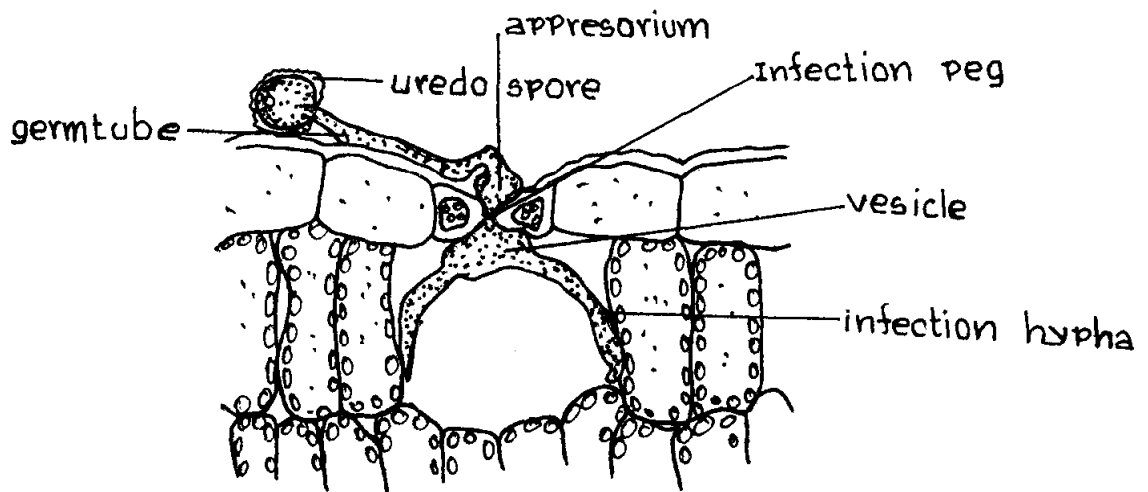
การเข้าสู่พืชของแบคทีเรียเกิดขึ้นจากขบวนการนำเอาเชื้อหรือส่วนขยายพันธุ์ของเชื้อแบคทีเรียสาเหตุโรคพืชไปสัมผัสกับพืช ไม่ว่าจะด้วย ลม ผ่น แมลง มนุษย์ หรือสัตว์ก็ตาม จำเป็นจะต้องนำเซลล์ของแบคทีเรียโดยตรงไปสัมผัสกับพืช เนื่องจากแบคทีเรียไม่สามารถสร้างหน่วยขยายพันธุ์อื่น ๆ ขึ้นได้เหมือนกับเชื้อรา

สำหรับการเข้าสู่พืชของไวรัสในขั้นก่อนการเข้าทำลายนั้น ไวรัสต่างชนิดกันมีวิธีการเข้าสู่พืชแตกต่างกัน บางชนิดเข้าสู่พืชทางบาดแผลที่ผิวใบ เช่นพวกที่ถ่ายทอดได้ง่ายด้วยวิธีกล บางชนิดเข้าสู่พืชโดยติดอยู่ที่ stylet ของแมลง และบางชนิดเข้าสู่พืชโดยเชื้อราเป็นตัวนำ

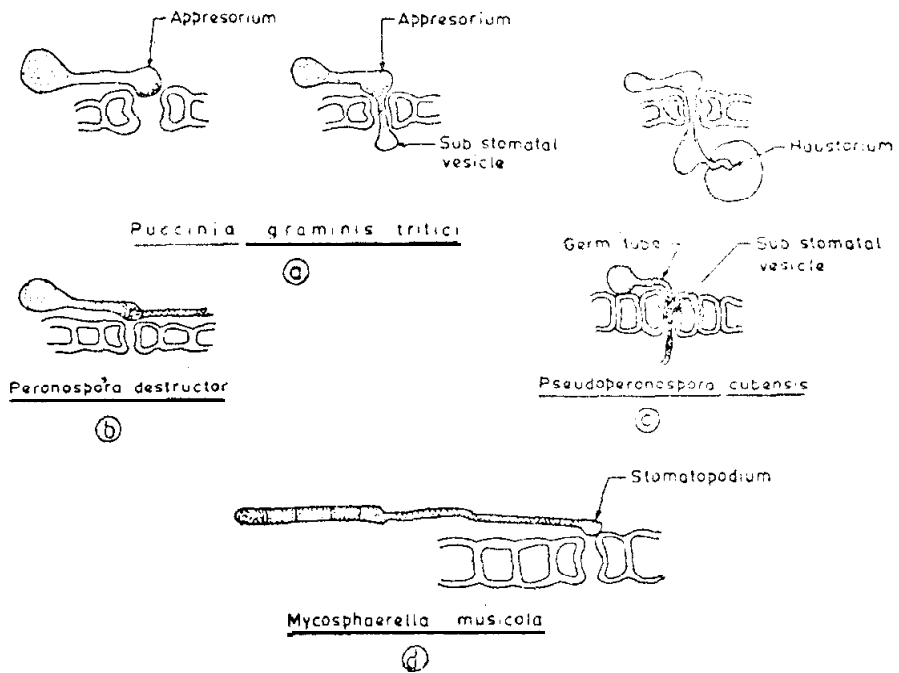
**การเจาะเข้าทำลาย (Penetration)** การเจาะเข้าทำลายของพืชของเชื้อสาเหตุโรคพืชเกิดขึ้นได้หลายทางดังนี้ คือ

1. ผ่านเข้าสู่พืชทางช่องเปิดทางธรรมชาติ (Entry through natural openings) ช่องเปิดทางธรรมชาติของพืช นับได้ว่าเป็นช่องทางสำคัญทางหนึ่งที่จะทำให้เชื้อสาเหตุโรคพืชเจาะเข้าทำลายพืช และก่อให้เกิดสภาพการติดเชื้อขึ้นได้ ช่องเปิดทางธรรมชาติที่สำคัญได้แก่ ปากใบ (stomata) เลนติเซล (lenticels) และต่อม (glands) ต่าง ๆ

ปากใบ เป็นโครงสร้างที่ช่วยในการหายใจ และคายน้ำของพืชขนาดและความหนาแน่นของปากใบบนพืชต่างชนิดกัน จะแตกต่างกัน แม้แต่บนพืชชนิดเดียวกัน บนหน้าใบและหลังใบยังมีปริมาณแตกต่างกัน เช่น ปากใบของใบถั่วจะมีขนาดยาว 7 ไมครอน กว้าง 3 ไมครอน ปากใบของใบข้าวโพดมีขนาดยาว 12 ไมครอน กว้าง 5 ไมครอน เป็นต้น เชื้อรา *Puccinia graminis tritici* ซึ่งเป็นสาเหตุของโรคราสนิมเหล็กของข้าวสาลีนั้น จะมี ยูรีโดสปอร์ (uredo spores) งอกเป็น germ tube และ สร้างเป็น appressorium ขึ้นเหนือบริเวณปากใบ โดยการเคลื่อนตัวไปรวมกันที่บริเวณปลายเส้นใยของโปรโตพลาสซึม เมื่อสร้างเป็น appressorium ขึ้นแล้ว เส้นใยดังกล่าวจะเริ่มเปลี่ยนแปลงให้มีลักษณะคล้ายลิ้มแทงผ่านช่องว่างระหว่างการ์ดเซลล์ (guard-cell) ลงไปถึงช่องว่างในชั้น พาลิเซด เซลล์ (palisade cell) มีลักษณะพองบวมขึ้นเป็น sub-stomatal vesicle แล้วโปรโตพลาสซึม



ภาพที่ 6-1 การเจาะผ่านเข้าสู่พืชทางปากใบ จากยูรีโดสปอร์ของเชื้อรา *Puccinia graminis tritici*



ภาพที่ 6-2 แสดงการเจาะผ่านเข้าสู่เซลล์พืชทางปากใบของเชื้อราชนิดต่าง ๆ 4 ชนิด

จาก appressorium จะไหลมารวมกันที่ sub-stomatal vesicle นี้ ต่อจากนั้น จึงสร้างฮัสตอเรียทางทะเล  
 ลุคนังเซลล์โฮสต์ต่อไป นอกจากนี้ยังมีเชื้อราอีกหลายชนิดที่มีลักษณะการเข้าทำลายพืชคล้ายกับยูริ  
 โคลสปอร์ของเชื้อรา *Puccinia graminis tritici* (ดูภาพประกอบ) และเชื้อราบางชนิดในกลุ่มของ  
 Fungi imperfecti ที่เข้าทำลายพืช มะเขือเทศ ตระกูลแดง *Trifolium pratense* และ *Medicago sativa*  
 ทางปากใบตามลำดับดังนี้คือ *Cladosporium fulvum stemphylium solani* *Cladosporium cucume-*  
*rium* *Phoma trifoli* และ *Phoma herbarum var medicaginis* ส่วนรา *Sclerotinia cinerea* ที่เป็นสาเหตุของ  
 โรคน้ำในพวก stone fruits การเข้าทำลายโฮสต์ขึ้นกับชนิดของพืช เช่น การเข้าทำลายพลัม  
 ทางปากใบ อปรicot ที่ปากใบหรือทางคิวติเคิล (cuticle) พืชทางเซลล์ขน เซอร์ทางเซลล์ผิว

แบคทีเรียหลายชนิด เช่น *Pseudomonas tabaci* *Erwinia amylovora* *Xanthomonas*  
*phaseoli* *Xanthomonas malvacearum* *Pseudomonas phaseolicola* เข้าทำลายพืชจำพวกยาสูบ แพร้และ  
 แอปเปิล ถั่ว *Phaseolum* และฝ้ายตามลำดับทางปากใบได้ง่ายและรวดเร็ว ทั้งนี้อาจเนื่องมาจากแบคที  
 รีมีขนาดเล็กลงกว่าปากใบอยู่มาก คือมีค่าเฉลี่ยประมาณ 1-1.5 ไมครอน และที่บริเวณปากใบมีความ  
 ชื้นถึง 100 เปอร์เซ็นต์ซึ่งเหมาะสมต่อการทวีจำนวนของแบคทีเรีย เฉพาะแบคทีเรีย *Erwinia*

*amylovora* ที่เป็นสาเหตุของโรคไหม้ในแอปเปิล ความชื้นนับว่าเป็นสิ่งสำคัญมาก คือแบคทีเรียชนิดนี้ต้องการความชื้น เพื่อการเจริญเติบโตและทวีจำนวนถึง 99.99 เปอร์เซ็นต์ ถ้าความชื้น 98 เปอร์เซ็นต์ลงไป แบคทีเรียจะไม่เจริญเติบโต พันธุ์แอปเปิลที่ต้านทานโรคนี้นี้จึงมีความชื้นใน intercellular space น้อยกว่าพันธุ์ที่อ่อนแอ

**เลนติเซล** ลำต้นที่มีอายุมาก ผิวของลำต้นจะมีสีน้ำตาลเนื่องจากมี คอร์ก (cork) หุ้ม ตามผิวของลำต้นเหล่านี้จะไม่เรียบ แต่มีรอยแตกเป็นทางยาวของลำต้น หรือตามขวางของลำต้นก็ได้ แล้วแต่ชนิดของพืช รอยแตกนี้เองเรียกว่า “เลนติเซล” ซึ่งเป็นช่องที่อากาศเข้าออกได้จะเกิดขึ้น ในขณะที่พืชมีการสร้างคอร์ก การเกิดของเลนติเซลเกิดได้ 2 ลักษณะดังนี้คือ (อักษร 2521)

1) เลนติเซลเกิดขึ้นโดยเกี่ยวข้องกับปากใบ กล่าวคือ เนื้อเยื่อใต้ปากใบซึ่งเป็นกลุ่มเซลของเนื้อเยื่อชนิดพาราเรนชาयมา มีอยู่ประมาณ 4-5 แถว เซลของเนื้อเยื่อพาราเรนชาयมา แถวล่าง ๆ จะเกิดการแบ่งตัวขึ้นจนได้เซลจำนวนมาก ต่อมาชั้นล่างสุดที่ติดอยู่กับ คอร์ก แคมเบียม (cork cambium) ก็จะทำหน้าที่คล้ายแคมเบียม เรียก เลนติเซล แคมเบียม (lenticel cambium) ส่วนกลุ่มเซลพาราเรนชาयมาที่ได้จากการแบ่งตัวใหม่ และอยู่ชั้นบน ๆ เรียก คอมพลีเมนตารี ทิชซู (complementary tissue) เป็นเซลผนังบาง (ผนังเซลไม่มีสารพวกซ์ฝั่งมาหุ้ม) มีช่องว่างระหว่างเซลมาก เพราะแต่ละเซลจะเรียงตัวกันอย่างหลวม ๆ ดังนั้น เมื่อฝนตกน้ำซึมเข้าไป เซลเหล่านี้ก็สามารถอมน้ำไว้ได้มาก เป็นผลให้เซลเหล่านี้ขยายตัวดัน อีพิเดอร์มิส และคอร์เท็กซ์ (cortex) ฉีกขาดไป เกิดเป็นแผล หรือช่องเลนติเซลขึ้น

2) เลนติเซลเกิดขึ้นโดยเกี่ยวข้องกับ คอร์กแคมเบียม ในกรณีเช่นนี้ ต้นพืชจะต้องสร้างคอร์กแคมเบียมขึ้นในชั้นของคอร์เท็กซ์ เมื่อคอร์กแคมเบียมแบ่งตัวเข้าไปภายในเป็น เฟลโลเดิร์ม แบ่งออกไปด้านนอกเป็นคอร์ก การแบ่งออกไปด้านภายนอกนั้น เซลที่เกิดบางส่วนจะมีสารพวกซ์ฝั่ง (suberin) มาสะสมกลายเป็นคอร์กเซล แต่เซลที่เกิดขึ้นนี้บางส่วนจะมีผนังบาง ไม่มีสารพวกซ์ฝั่งมาสะสม จึงกลายเป็น เซลพาราเรนชาयมา ธรรมดา ซึ่งเป็นกลุ่มเซลคอมพลีเมนตารี ทิชซู จะดันอีพิเดอร์มิสให้ฉีกขาดเป็นแผลกลายเป็นช่องเลนติเซลได้

ในพืชพวกใบเลี้ยงคู่หลายชนิดจะมีการสร้างเซลเพอริเดิร์ม (periderm) ขึ้นมาในตำแหน่งบริเวณผิวที่สัมผัสกับ abscission layer หรือในบริเวณที่เกิดแผลขึ้น และในขณะเดียวกันจะสร้างชั้นที่ผิวของเนื้อเยื่อที่ทำหน้าที่ในการสะสมอาหาร เช่น หัวมันฝรั่ง เป็นต้น จากลักษณะเช่นนี้จะเป็นช่องทางให้จุลินทรีย์ที่เป็นสาเหตุของโรคพืชบางชนิดเข้าทำลายได้ เช่น *Streptomyces scabies* ที่เป็นสาเหตุของโรค common scab บนมันฝรั่ง *Oospora pustulans* ที่เป็นสาเหตุของ

โรค skin scab ของมันฝรั่ง *Penicillium expansum* *Gloeosporium perennans* ที่ทำให้เกิดโรคเน่าบนพืชหัวต่าง ๆ และ *Nectria galligena* สาเหตุของโรคแคงเกอร์บนแอปเปิลเข้าทำลายพืชทางเลนติเซล

พบอยู่เสมอว่ามันฝรั่งจะถูกเชื้อสาเหตุโรคพืชเข้าทำลายทางเลนติเซลได้มาก เนื่องจากมันฝรั่งชอบดินที่มีความชื้นค่อนข้างสูงในการเจริญเติบโต ด้วยสาเหตุดังกล่าวจึงทำให้คอมพลีเมนต์ารี ทิชชู แดกได้ง่าย ยิ่งความชื้นในดินสูงมากขึ้นเท่าไร เปอร์เซนต์การแตกของคอมพลีเมนต์ารี ทิชชูก็จะมากตามไปด้วย ก็จะเป็นการเพิ่มช่องทางให้เชื้อแบคทีเรียสาเหตุโรคพืชที่อาศัยอยู่ในดิน คือ *Erwinia carotovora* และ *Erwinia aroidae* เข้าทำลายให้เกิดอาการเน่าและ (soft rot) ขึ้นได้

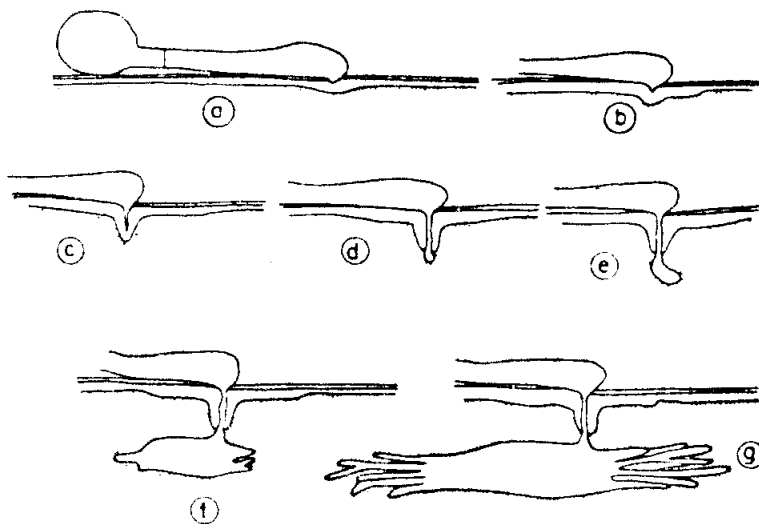
**เนคทารโรค ฮายดาโรค และ ไทรโซม (Nectarthodes Hydrathodes and Trichomes)**  
มีแบคทีเรียสาเหตุโรคพืชอยู่หลายชนิดที่เข้าทำลายพืชได้ทาง เนคทารโรค (ต่อมน้ำหวาน) ฮายดาโรค (ต่อมคายน้ำ) และ ไทรโซม (ขนพืช) เช่น *Erwinia amylovora* ที่ทำให้เกิดอาการเน่าของดอกแอปเปิลและแพร์ แบคทีเรียผ่านเข้าสู่ดอกทางต่อมน้ำหวาน โดยเฉพาะต่อมน้ำหวานของแพร์นั้น มีลักษณะคล้ายถ้วยปากเปิด เมื่อหยดน้ำหวานถูกกลั่นออกมาอยู่ที่บริเวณผิวของต่อมภายใน 24-48 ชั่วโมงที่มีปริมาณของน้ำหวานเพิ่มขึ้น แบคทีเรียสาเหตุของโรคก็จะเพิ่มทวีคูณขึ้นด้วย *Erwinia amylovora* และ *Xanthomonas campestris* ทำให้เกิดโรคเน่าและเน่าดำของกระหล่ำปลี เชื้อสาเหตุเข้าสู่พืชทางต่อมคายน้ำ เมื่อพืชคายน้ำออกทางต่อมฮายดาโรค ในสภาพความชื้นที่สูง หยดน้ำจะรวมตัวกันอยู่ที่ปลายใบพืช สภาพเช่นนี้ เชื้อรา *Botrytis cinerea* ซึ่งเป็นสาเหตุของโรคใบไหม้ (tip burn) ของพืช *Methiolo incana* และแบคทีเรีย *Xanthomonas oryzae* ที่เป็นสาเหตุของโรคใบไหม้ของข้าวจะสะสมอยู่ในบริเวณหยดน้ำดังกล่าว และเมื่อสภาพความชื้นของอากาศลดลง หยดน้ำที่มีอยู่ตรงบริเวณปลายใบพืช หรือขอบใบพืชก็จะเริ่มแห้งหายไป เชื้อราหรือแบคทีเรียดังกล่าวจะถูกนำเข้าไปในส่วน ของ epithem และ tracheid ส่วน *Corynebacterium michiganense* ที่เป็นสาเหตุของโรคแคงเกอร์บนมะเขือเทศ เชื้อผ่านเข้าสู่พืชได้โดยทาง ไทรโซม

## 2. เจาะผ่านสู่พืชโดยตรง (Direct penetration)

การที่ De Bary ได้ศึกษาถึงธรรมชาติของเชื้อ *Sclerotinia sclerotiorum* ที่เข้าทำลายพืชโดยตรงนั้น มีผลให้ทราบถึงความสัมพันธ์ของธาตุอาหารในตำแหน่งของการเข้าทำลายคุณสมบัติทางเคมี และฟิสิกส์ ของเซลผิวและผนังเซลเป็นปัจจัยสำคัญ Dickson (1960) กล่าวว่าระหว่างเซลล์แต่ละเซลล์จะมีสารเชื่อมเซลล์ประเภทเพคติน โดยเฉพาะแคลเซียมและแมกนีเซียมเพคเตต (Calcium & Magnesium pectates) เป็นตัวเชื่อมอยู่ และสามารถทำลายได้ด้วย เชื้อราหรือแบคทีเรียที่สร้าง pectolytic enzyme สารเซลลูโลส (cellulose) เฮมิเซลลูโลส (hemicellulose) โปรตีน (protein)-

ลิกนิน (lignin) และ ซูเบอร์อิน (suberin) ถูกพบในชั้นของผนังเซลล์ชั้นแรก (primary cell wall) และการเรียงตัวของเซลล์ลูลอสจะเป็นแบบแผ่นไมเซลล์ (micellae) ในเซลล์ผิวชั้นนอกสุดจะเป็นชั้นของ waxy layer ซึ่งเป็นสารประเภทที่น้ำผ่านไม่ได้ แต่ชั้นในสุดสามารถยอมความชื้นไว้ได้ และแสดงอาการพองบวม ทำให้สารประเภทขี้ผึ้งเกิดการรวมตัวกัน

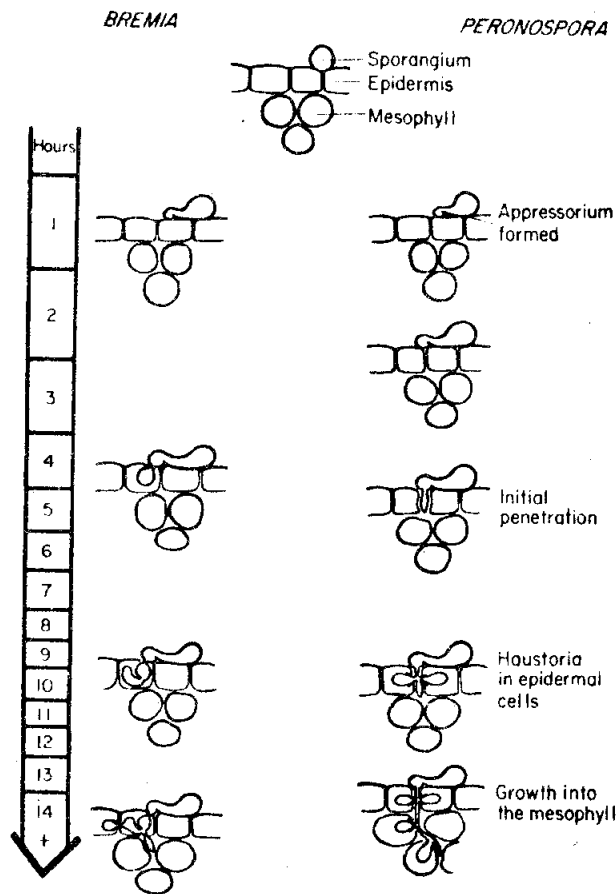
ดังนั้นการเข้าทำลายของเชื้อสาเหตุโรคพืชบางชนิด เช่น เชื้อรา จำเป็นจะต้องสร้างโครงสร้างพิเศษ ได้แก่ penetration hypha หรือ appressorium เพื่อที่จะเจาะแล้วเจาะเซลล์ผิวของพืช โดย infection peg ที่จะสร้างมาจาก appressorium Mckeen & Rimmer (1973) ได้แสดงให้เห็นว่าใบของข้าวบาร์เลย์จะกระตุ้นให้โคนนิตีสร้าง germ tube เจริญไปตามความยาวของใบ และกระตุ้นให้สร้าง appressorium ปลายของ appressorium ที่ไม่มีผนังเซลล์จะแทงผ่านเข้าไปในเซลล์ของอีพิเดอร์มิส ด้วยการละลายผนังเซลล์ดังกล่าวออก บริเวณปลายของ infection peg จะถูกดันเข้าไปในชายโตพลาสซึม Yang และ Ellingboe (1972) ได้แสดงให้เห็นว่า เชื้อรา *Erysiphe graminis* ที่เข้าทำลายข้าวสาลี และข้าวบาร์เลย์โดยตรงนั้น จำเป็นจะต้องสร้าง appressorium และส่งส่วนของ haustoria เข้าไปในเซลล์พืชหลังจากสปอร์งอกแล้ว การติดเชื้อของข้าวสาลี เริ่มต้นจากเมื่อสปอร์ของเชื้อวางอกออกมาแล้ว จะสร้างเส้นใยลักษณะคล้ายเข็ม (stylar) แทะผ่านเซลล์ผิวคิวติเคิล ทำให้พื้นที่เซลล์ผิว



ภาพที่ 6-3 แสดงการงอกของโคนนิตีของเชื้อรา *Erysiphe graminis* บนอีพิเดอร์มิสของใบข้าวสาลี (a) โคนนิตีงอก (b) เกิดเส้นใยคล้ายเข็มขึ้นจาก germ tube (c) เกิดการสร้าง papillar (d) papillar ถูกเจาะผ่านเข้าสู่เซลล์พืช (e) เส้นใยแสดงอาการบวมบริเวณปลาย (f) แล้วเพิ่มพื้นที่ในการดูดซึมอาหารมากขึ้น (g) เกิด branched haustoria

ยี่ตยาวอก มีส่วนของ papillar แล้วส่วนของเข็มจะเจาะผ่านปลายสุดของ papillar ผ่านเข้าไปในเนื้อเยื่อของเซลล์โลส จากนั้นจึงจะเข้าไปในเซลล์พืชขยายส่วนของเส้นใยให้เพิ่มพื้นที่มากขึ้นกลายเป็น branch haustoria (ดูภาพที่ 6-3 ประกอบ)

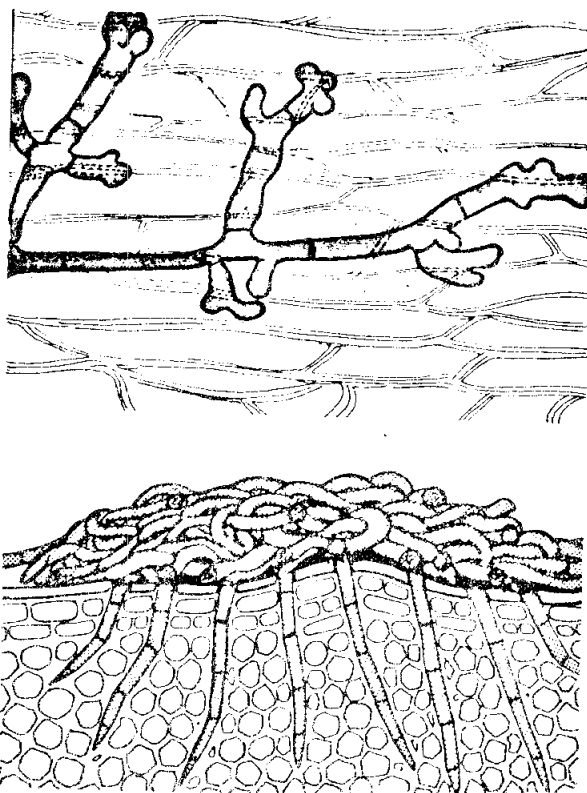
ความสามารถของเชื้อราที่สร้าง appressorium ขึ้นมานั้น ไม่ได้เป็นสิ่งแสดงว่าเชื้อราจำเป็นต้องจะผ่านเข้าสู่เซลล์พืชโดยตรงเสมอไป มีเชื้อราหลายชนิดที่ใช้โครงสร้างชนิดนี้ผ่านเข้าสู่พืชทางช่องเปิดทางธรรมชาติ การที่เชื้อรามากชนิดมีคุณสมบัติจะทำลายพืชได้โดยตรงนั้น พบว่าโดยทั่วไปแล้ว อาจแบ่งได้สองกลุ่มคือ กลุ่มที่สร้าง appressorium หรือ infection peg แล้วมี haustoria ที่ใช้ในการดูดแร่ธาตุอาหารจะเข้าไปในเซลล์พืชโดยตรง พวกนี้เรียกว่าเป็นแบบ 'intracellular' และกลุ่มที่สร้าง appressorium แล้วส่งส่วนของ infection peg เจริญอยู่ระหว่างช่องว่างของเซลล์พืช แต่ส่งส่วนของ haustoria ที่ใช้ดูดแร่ธาตุอาหารเข้าไปภายในเซลล์พืช เรียกว่า 'intercellular' (ดูภาพที่ 6-4 ประกอบ)



ภาพที่ 6-4 เปรียบเทียบการเข้าทำลายของเชื้อรา *Bremia lactucae* ที่เป็นสาเหตุของโรคราน้ำค้างบนพืช เลหัดซ์ กับเชื้อรา *Peronospora parasitica* ที่เป็นสาเหตุของโรคราน้ำค้างบนกระหล่ำปลี



อย่างไรก็ตามการสร้าง appressoria ขึ้นมาเพื่อเพิ่มพื้นที่ในการยึดเกาะเซลล์พืชของเชื้อราสาเหตุโรคพืชนั้น อาจถือได้ว่าเป็นจุดเริ่มต้น หรือจุดแรกของการเริ่มติดเชื้อของพืช และ appressorium ดังกล่าวมีพบได้ทั้งที่สร้างจาก germ tube และเส้นใยโดยตรง R.W. Emmett and D. G. Parbery (1975) ได้จัดแบ่ง appressorium ได้เป็นสองชนิด คือ ชนิดที่เกิดมาจากการเปลี่ยนแปลงของเซลล์เดี่ยว (Simple appressorium) และหลายเซลล์ (Compound appressorium) เช่น appressorium ของเชื้อรา *Rhizoctonia solani* เป็นต้น (ภาพที่ 6-5)



ภาพที่ 6-5 บน appressorium ของเชื้อรา *Rhizoctonia solani* เกิดมาจากเส้นใยสั้น ๆ ที่มีรูปร่างไม่แน่นอน และแตกสาขาออกไปบนรากพืช

ล่าง ภาพ L-section ผ่าน cushion ของ *Rhizoctonia solani* แสดงการเกิด infection peg เป็นจำนวนมาก

ปรกติทั้งสองอย่างนี้เจริญมาจาก germ tube แต่ appressorium ที่ทำหน้าที่เป็นส่วนที่ยึดเกาะและเจาะทะลุทะลวงจะสร้างจากเส้นใยที่เรียกว่า hyphopodia เฉพาะ appressoria ที่ถือกำเนิดมาจากการ

เปลี่ยนแปลงของเซลล์เดี่ยว และเจริญมาจาก germ tube นั้นแบ่งได้เป็น 3 ชนิดคือ

1) Proto appressoria เป็นชนิดที่มีขนาดเล็ก ลักษณะพองบวม หรือปูดออกมาจากเส้นใยธรรมดาเพียงเล็กน้อย ส่วนมากมีสีใส (hyaline) บริเวณปลายจะเป็นส่วนที่เกาะติดเซลล์พืช และเป็นบริเวณที่ให้ infection peg มักไม่พบผนังกันตามขวางเกิดขึ้น เชื้อราที่สร้าง Proto appressoria ชนิดนี้คือ *Venturia inaequalis*, *Pythium* และ ราในลำดับ Erysiphales

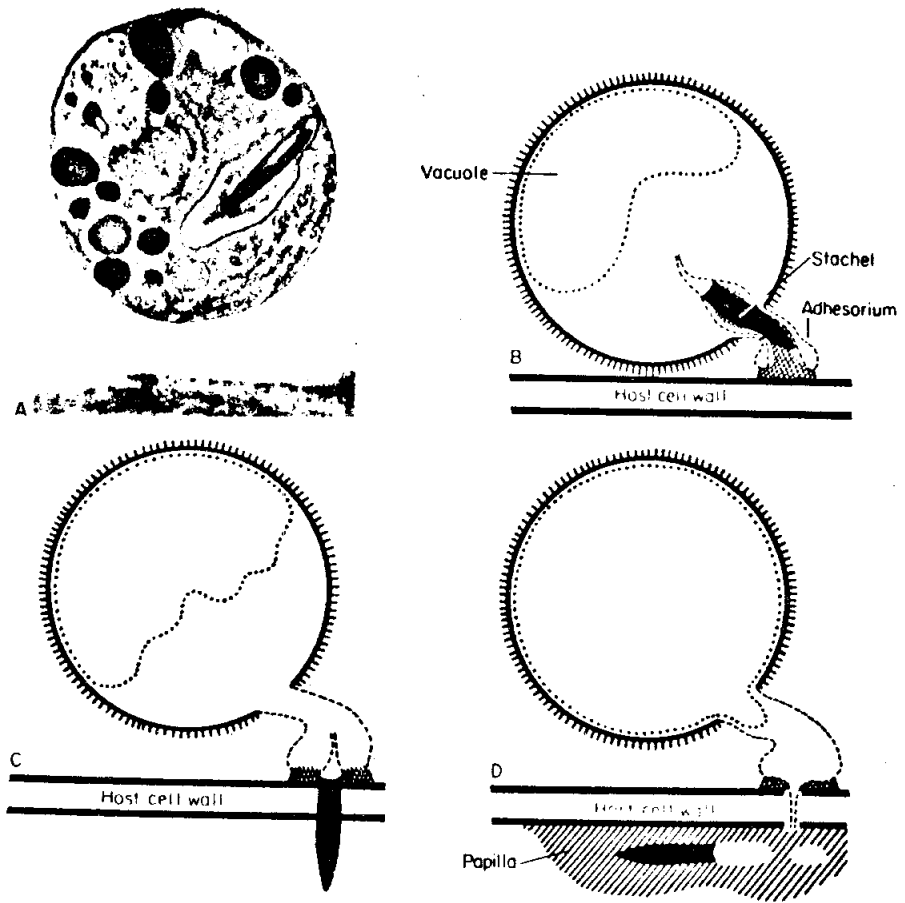
2) appressoria ชนิดนี้คล้ายคลึงกับชนิดแรก แต่มีข้อแตกต่างกันเพียงเล็กน้อย คือ การมีผนังกันตามขวาง เชื้อราในลำดับ Uredinales ที่เป็นสาเหตุของโรคสนิมเหล็กบนพืชจะสร้าง appressorium ชนิดนี้

3) Dark appressorium เป็น appressoria อีกชนิดหนึ่งที่มีลักษณะสีเข้มเจริญมาจาก germ tube และมีผนังกันตามขวาง 1 หรือ 2 แห่ง

สำหรับการเข้าทำลายพืชตระกูลกะหล่ำที่เกิดจากราเมือก *Plasmodiophora brassicae* นั้น แตกต่างจากเชื้อราอื่น ๆ กล่าวคือ เมื่อ สปอร์ ของราเมือก อยู่ในสภาพเตรียมพร้อม (encysted) ที่จะงอกบนผนังเซลล์ของเซลล์รากบนพืชแล้ว ก็จะเจาะทำลายให้มีลักษณะแผลคล้ายกับรูปลูกบีน โดยปล่อยส่วนของเหลวภายในเซลล์ให้เข้าไปยังเซลล์โฮสต์ จากนั้นสภาพการติดเชื้อของพืชจะเริ่มต้นขึ้น (ภาพที่ 6-6)

ส่วนการเข้าทำลายพืชของไส้เดือนฝอยนั้น ไส้เดือนฝอยเข้าทำลายพืชด้วยการส่งส่วนของหลอดดูดอาหารผ่านเข้าไปในเนื้อเยื่อต่าง ๆ ของพืช แล้วปล่อยน้ำลายซึ่งมีส่วนผสมของเอนไซม์ อมายเลส (amylase) อินเวอร์เตส (invertase) โปรตีเอส โปรลิตเลคทูโรเนส เบตาไกลูโคซิเดส ออกมาทำลายสารเชื่อมเซลล์ ส่วนประกอบของผนังเซลล์ ทำให้เซลล์ของเนื้อเยื่อหลุดออกจากกัน เซลล์ตาย เซลล์ใหญ่ผิดปกติ หรือแม้กระทั่งเซลล์บริเวณปลายราก ปลายยอด หยุดการเจริญเติบโต

3. เจาะผ่านเข้าสู่พืชทางบาดแผล (Entry through wounds) มีเชื้อสาเหตุโรคพืชอยู่หลายชนิดที่ไม่สามารถเจาะผ่านเข้าทำลายพืชได้โดยตรง จำเป็นต้องผ่านเข้าทำลายพืชทางบาดแผล เชื้อสาเหตุโรคพืชดังกล่าวอาจจัดเป็นสาเหตุโรคพืชระดับต่ำ ซึ่งบาดแผลนั้นอาจเกิดขึ้นเองตามธรรมชาติ หรืออาจเกิดจากการกระทำของมนุษย์ หรือสัตว์ เช่น แมลงเจาะกัด ราก ลำต้น ใบ และดอก เชื้อรา *Thielaviopsis basicola* *Fusarium solani* f. *phaseoli* และ *Fomes annosus* ที่ทำให้เกิดโรครากเน่าของยาสูบ ถั่ว และป่าไม้ นั้น จะมีโอกาสเข้าทำลายพืชได้ด้วยทางบาดแผล



ภาพที่ 6-6 (A) ภาพแสดงการเข้าทำลายบนเซลล์อ่อนของรากพืชตระกูลกะหล่ำจาก ซูโอสปอร์ของราเมือก *Plasmodiophora brassicae* มีลักษณะแผลคล้ายรูปลูกปืน ด้วยการผ่าตัดแล้วส่องดูด้วยกล้องจุลทรรศน์ชนิด E.M. ซึ่งมีกำลังขยาย 29,500 เท่า (B-D) โคอะแกรม สรุปวิธีการเข้าทำลายของราเมือกชนิดนี้

บาดแผลอันเกิดจากการเจาะทำลายของแมลง และไส้เดือนฝอยศัตรูพืช นับว่าสำคัญต่อการแพร่ระบาดของโรคอยู่มาก แต่ไม่ได้หมายความว่า แมลงและไส้เดือนฝอยศัตรูพืชทุกชนิดจะเป็นพาหะของโรคได้เสมอไป ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับความสัมพันธ์ของแมลง และไส้เดือนฝอยศัตรูพืชกับเชื้อโรคพืชเป็นพื้นฐาน เช่น โรคเหี่ยวของพืชตระกูลแตง ที่ถูกทำลายจากเชื้อแบคทีเรีย *Erwinia tracheiphila* นั้นจะพักอาศัยข้ามฤดูในแมลงพาหะจำพวกเต่าทอง *Diabrotica vittata* และ *Diabrotica duodecimpunctata* ส่วนโรคเหี่ยวของข้าวโพดที่เกิดจากเชื้อแบคทีเรีย *Xanthomonas stewartii* จะพักอาศัยข้ามฤดูในลำไส้ของแมลงจำพวก flea beetle *Chaetocnema pulicaria* และ *Chaetocnema*

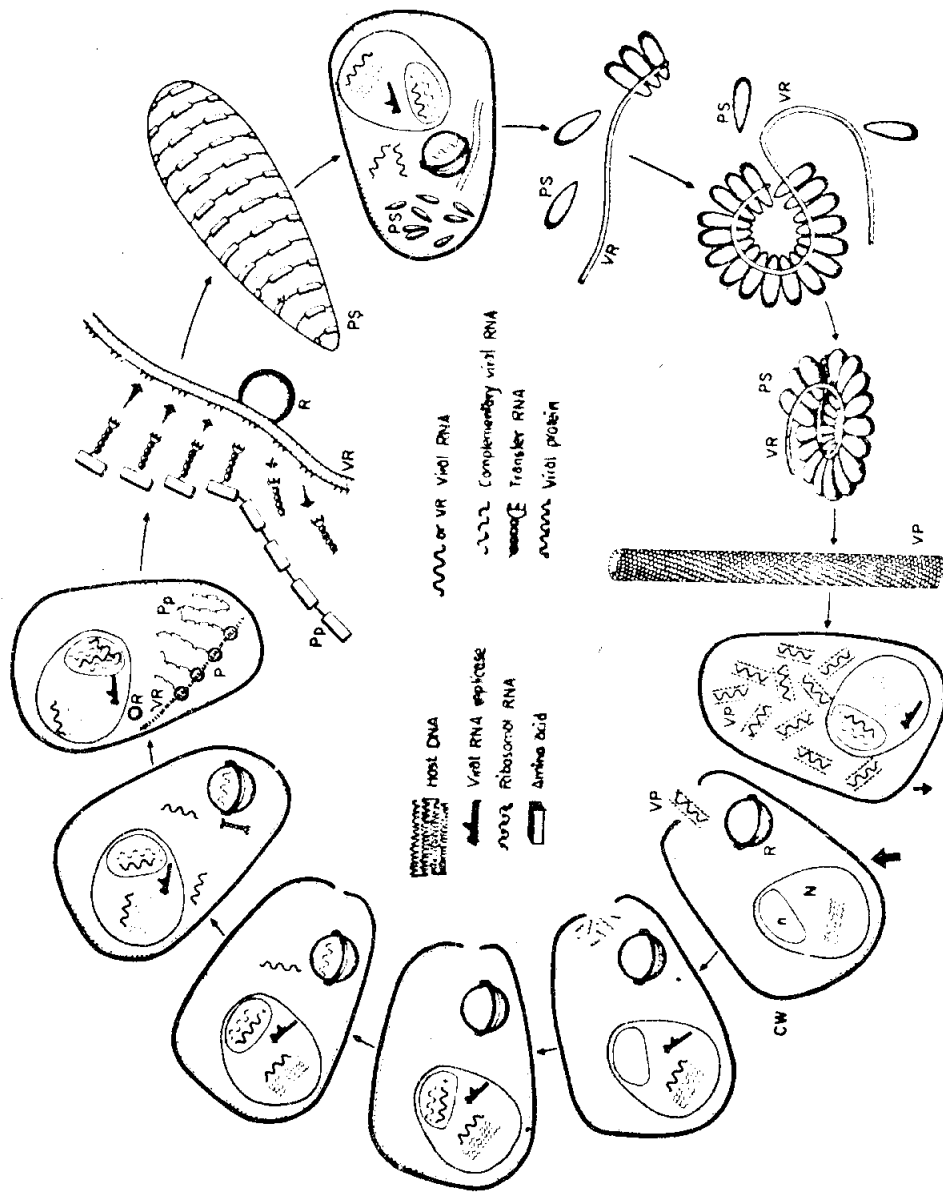
*denticulata* สำหรับไส้เดือนฝอยศัตรูพืชหลายชนิด มักมีความสัมพันธ์กับเชื้อรา และแบคทีเรียในแง่ การทำให้เกิดแผลบนพืช และมีผลให้โรคเกิดกับพืชได้รุนแรงยิ่งขึ้น เช่นไส้เดือนฝอยรากปมกับเชื้อ รา *Fusarium oxysporum* และ *Phytophthora palmivora* ทำให้เกิดโรคเหี่ยวกับมะเขือเทศ พริกและพริก ไทย เป็นต้น

### เหตุการณ์หลังเจาะเข้าทำลาย (Postpenetration)

เชื้อโรคพืชบางชนิดเมื่อเจาะผ่านเข้าไปในเซลล์พืชได้แล้ว อาจเจริญเติบโตอยู่ที่เซลล์ ผิว (cuticle cell) พาเรนาชามาเซลล์ หรืออยู่ในท่อลำเลียงน้ำและอาหารของพืช ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับ ชนิด ความสามารถ ตลอดจนนิสัยเฉพาะของแต่ละเชื้อเป็นสิ่งสำคัญ ในเหตุการณ์เช่นนั้นเชื้อสาเหตุโรค พืชจำเป็นต้องการระยะเวลาที่จะพักตัว ระยะพักตัวของโรคที่เกิดกับพืชอายุสั้นปีเดียว มักพบประ มານ 2-3 วัน จนถึง 2-3 สัปดาห์ ส่วนต้นไม้ใหญ่ที่เกิดจากไวรัส ระยะพักตัวอาจนานถึง 2-3 เดือน จนถึงปลายปี โดยมีสภาวะแวดล้อมเป็นปัจจัยควบคุม เพื่อขยายจำนวนให้ได้มากพอที่จะแพร่ระ บาดและกระจายเข้าทำลายยังส่วนต่าง ๆ ของพืช

การเพิ่มปริมาณของเชื้อแบคทีเรียจะช้าหรือเร็วในขณะที่พืชอยู่ในสภาพติดเชื่อนั้น มีอาหาร อุณหภูมิ และความชื้นในต้นพืชเป็นส่วนส่งเสริม และเมื่อเชื้อแบคทีเรียมีปริมาณมาก ๆ ในบริเวณช่องว่างระหว่างเซลล์ จะทำให้ภายนอกเซลล์มีความเข้มข้นสูง จึงทำให้เซลล์พืชเกิดการ เหี่ยว เนื่องจากมีการสูญเสียน้ำ ทำให้เซลล์พืชถูกทำลายได้ง่าย ในสภาพแวดล้อมที่เหมาะสม เชื้อแบค ทีเรียสาเหตุโรคพืชสามารถเพิ่มจำนวนเซลล์ให้มากขึ้นได้จาก 1 เซลล์เป็นล้านเซลล์ในเวลาประ มານ 10 ชั่วโมง และมีปริมาณมากประกอบกับน้ำจากเซลล์พืชซึมออกมาที่ช่องว่างระหว่าง เซลล์ จึงทำให้เชื้อแบคทีเรียถูกขับออกสู่ภายนอกตามบริเวณแผล เป็นหยดน้ำขุ่นข้น เรียก bacterial exudate หรือ bacterial ooze

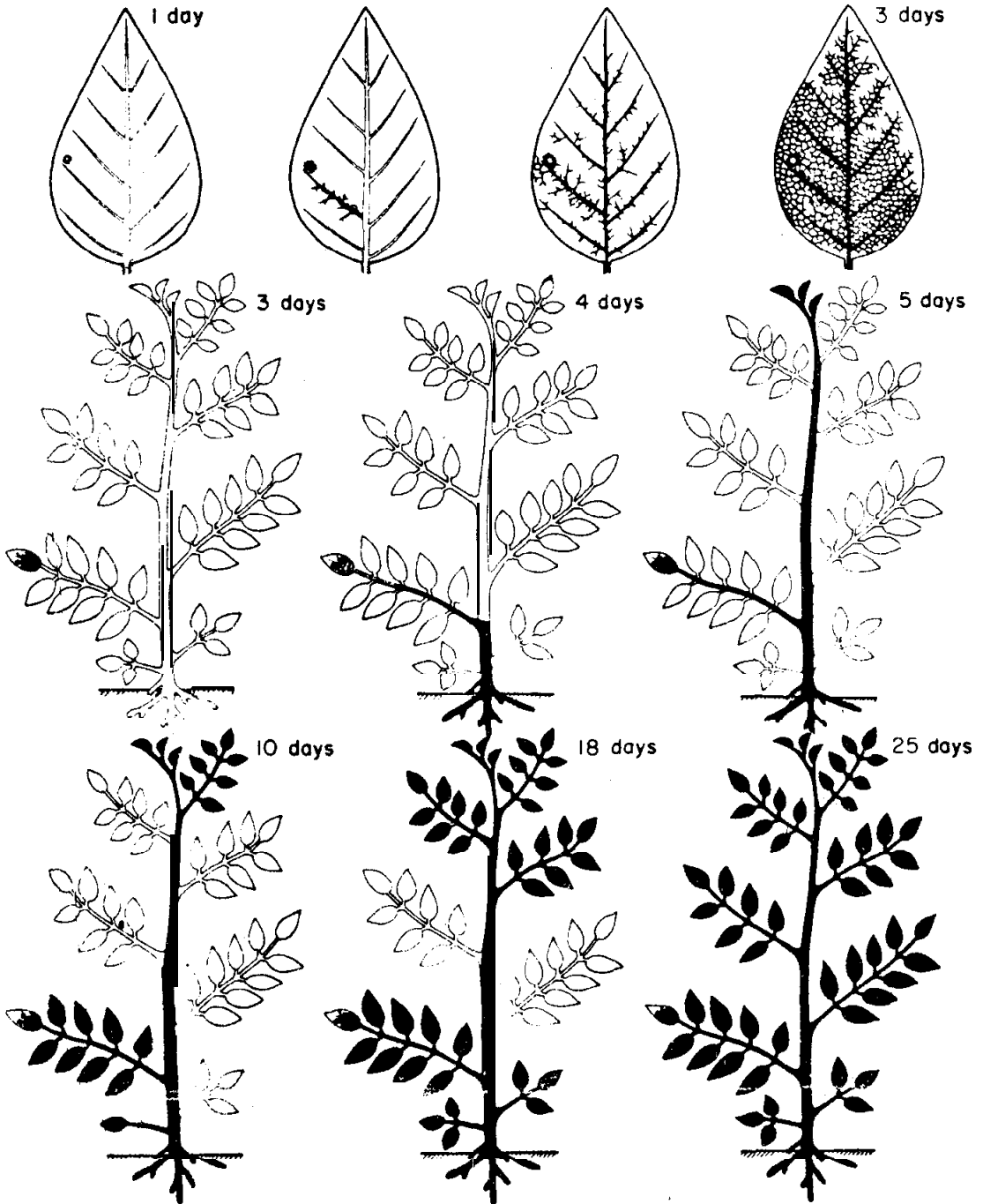
สำหรับไวรัสสาเหตุโรคพืชที่เกาะติดอยู่กับพืชที่บริเวณบาดแผล จะถูกนำเข้าสู่เซลล์พืช ทั้งอนุภาค หรือเฉพาะกรดนิวคลีอิกเท่านั้น เฉพาะวิธีที่ไวรัสถูกนำเข้าไปทั้งอนุภาค ก็จะทำให้เกิดการแยก ตัวของกรดนิวคลีอิก และโปรตีนที่เป็นตัวหุ้ม เมื่อกรดนิวคลีอิกถูกทำให้แยกตัวได้แล้ว ก็จะมี การสร้างกรดนิวคลีอิกเพิ่มขึ้น ถือว่าเป็น complementary strand ซึ่ง complementary strand นี้จะทำหน้าที่ เป็นแบบพิมพ์ในการสร้างกรดนิวคลีอิกที่เหมือนกับไวรัสเดิมมากมาย ซึ่งเกิดบริเวณนิวเคลียสของ พืช ในขณะเดียวกันกรดนิวคลีอิกของไวรัสจะจับกับ ไรโบโซม (ribosome) ของพืช ทำหน้าที่สร้าง โปรตีน โดยใช้โคดจากกรดนิวคลีอิกของไวรัส ทำให้เกิดโปรตีนของไวรัสจำนวนมาก และเกิด การรวมตัวกันขึ้นระหว่างกรดนิวคลีอิกกับโปรตีน ทำให้ได้อนุภาคไวรัสเพิ่มมากขึ้น ขบวนการนี้เกิด ในไซโตพลาสซึม (ภาพที่ 6-7)



ภาพที่ 6-7 แสดงลำดับขั้นตอนการเข้าทำลายของไวรัส และขบวนการสร้างไวรัส

(ที่มา : Agrios, G.N. 1968 Plant Pathology Academic Press New York)

เมื่อเกิดไวรัสขึ้นใหม่แล้ว ไวรัสก็จะเคลื่อนย้ายไปยังส่วนต่าง ๆ ของพืช อาจเกิดจากเซลล์ต่อเซลล์ผ่านช่องติดต่อของเซลล์ (plasmodesmata) หรือเคลื่อนผ่านไปยังท่ออาหาร ซึ่งปกติมักเคลื่อนจากใบที่ได้รับไวรัสลงสู่ราก แล้วกลับขึ้นมาที่ยอด (ภาพที่ 6-8)



ภาพที่ 6-8 แสดงทิศทางและอัตราการเคลื่อนที่ของไวรัสภายในพืช

(ที่มา : Agrios, G.N. 1970 Plant Pathology. Academic Press, New York)