

บทที่ 20

แบคทีริโอเฟจและเฟจของโปรติสต์อื่น

ในบทนี้จะได้บรรยายถึงเฟจ (phage) ของจุลินทรีย์โดยเฉพาะจะเน้นถึงแบคทีริโอเฟจ (bacteriophage) ทั้งนี้ เนื่องจากได้ถูกศึกษาอย่างกว้างขวางและถูกใช้เป็นแบบจำลองเพื่อการวิจัยในสาขาวิชาไวรัสวิทยาเป็นอย่างมาก

ลักษณะโดยทั่วไป

ไวรัสแบคทีเรียหรือเรียกว่าแบคทีริโอเฟจมีอยู่กระจัดกระจายกว้างขวางในธรรมชาติ เฟจมีอยู่ในแบคทีเรียส่วนใหญ่แต่ไม่ทั้งหมดและบางพวกก็เป็นของโปรติสต์อื่น โดยใช้กลวิธีที่เหมาะสมก็สามารถคัดแยกเฟจได้โดยง่าย

แบคทีริโอเฟจไม่มีความแตกต่างจากไวรัสทั่วไปนัก ข้อแตกต่างที่สำคัญคือการเลือกเซลล์ซึ่งเป็นเจ้าบ้าน โครงสร้างโดยทั่วไปก็คล้ายกับไวรัสอื่นคือประกอบด้วยกรดนิวคลีอิกเป็นแกนถูกล้อมรอบด้วยเปลือกโปรตีน สันฐานวิทยาของไวรัสแบคทีเรียหลายชนิดมีชิ้นหาง (tailpiece) เพื่อเกาะติดและเป็นช่องทางผ่านให้กรดนิวคลีอิกเข้าไปในเซลล์เจ้าบ้าน

ไวรัสแบคทีเรียมีความสำคัญโดยเฉพาะเนื่องจากเป็นแบบจำลองที่สะดวกต่อการศึกษาปรากฏการณ์ทางชีววิทยาของไวรัส เช่น โครงสร้าง การจำลองตัวเอง เมตาโบลิซึม พันธุกรรม การบุกรุก และกิจกรรมอื่น ๆ การศึกษาแบคทีริโอเฟจเป็นการศึกษาเกี่ยวข้องกับพาราไซต์และเซลล์เดี่ยวของจุลินทรีย์เจ้าบ้านซึ่งง่ายมากทำให้สามารถศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างเจ้าบ้านและพาราไซต์โดยการทดลองเชิงปริมาณวิเคราะห์ได้

จากคุณสมบัติในการบุกรุกและความสัมพันธ์กับเจ้าบ้าน ไวรัสแบคทีเรียอาจถูกแบ่งออกได้เป็นสองพวกคือ พวกซึ่งทำให้เซลล์แตกอย่างรวดเร็ว (lytic or virulent) และพวกซึ่งปานกลาง (temperate, lysogenic or avirulent) เมื่อเฟจพวกซึ่งทำให้เซลล์แตก (lytic phage) บุกกรุกเซลล์จะมีการผลิตไวรัสอ่อนขึ้นมาใหม่เป็นจำนวนมากและเมื่อสิ้นสุดระยะเวลาการบ่มเซลล์ก็จะแตกปลดปล่อยรูขี้ของเฟจใหม่ออกไปบุกรุกเซลล์เจ้าบ้านอื่นต่อไป วงจรการเจริญเติบโตของเฟจแบบนี้ถูกเรียกว่าวงจรแตก (lytic cycle) สำหรับพวกเฟจปานกลาง (temperate phage)

เมื่อบุกรุกเซลล์แบคทีเรียจะทำให้เกิดสภาพไลโซจีนี (lysogeny) สภาวะการบุกรุกอาจไม่ปรากฏให้เห็นได้ ดีเอ็นเอ (DNA) ของเฟจไม่มีการเพิ่มจำนวนโดยอิสระแต่จะถูกถ่ายถอดไปกับยีนของเจ้าบ้านจากเซลล์หนึ่งไปยังลูกหลานของเซลล์นั้นในชั่วอายุต่อ ๆ มา เฟจปานกลางอาจกลายเป็นพวกซึ่งรุนแรง (virulent) ได้เองในเซลล์ลูกหลานของเจ้าบ้านบางชั่วอายุ

การค้นพบแบคทีริโอเฟจ

ไวรัสซึ่งบุกรุกแบคทีเรียได้ถูกสังเกตเห็นเป็นครั้งแรกในปี 1915 โดย Frederick W. Twort ประเทศอังกฤษและโดย Felix d'Herelle ที่สถาบันพาสเจอร์กรุงปารีสในปี 1917 เขาได้ตรวจพบเชื้อเหลวอายุสั้นของแบคทีเรีย พวกที่อาศัยอยู่ในลำไส้โดยเฉพาะพวกที่ทำให้เกิดโรคมืด (dysentery) อาจถูกทำให้ละลายสลายไปได้โดยเติมน้ำใสโครกกรองปราศจากแบคทีเรีย น้ำเชื้อเหลวใสที่ได้เมื่อนำมากรองด้วยเครื่องกรองแบคทีเรียอีกครั้งหนึ่งแล้วเติมลงในน้ำเชื้อใหม่ของแบคทีเรียแขวนลอยที่ยอมรับอีกก็จะทำให้น้ำเชื้อใสขึ้นได้อีกในเวลาต่อมา ปรากฏการณ์นี้ถูกเรียกว่า Twort-d'Herelle phenomenon แต่ปัจจัยซึ่งทำให้เซลล์แบคทีเรียแตกถูกเรียกว่าแบคทีริโอเฟจ (bacteriophage) โดย d'Herelle เขาเข้าใจว่าปัจจัยซึ่งลอดผ่านเครื่องกรองแบคทีเรียได้นี้เป็นจุลินทรีย์มีชีวิตซึ่งมองไม่เห็นและเป็นพาราไซต์ต่อแบคทีเรีย จึงเรียกให้ชัดเจนไปอีกว่า Bacteriophagium intestinale หมายถึงตัวกินแบคทีเรียของลำไส้ Twort เชื่อว่าการลดจำนวนของแบคทีเรียในกระแสน้ำใสโครกหยาบในอินเดียหรือที่อื่น ๆ เป็นผลเนื่องมาจากมีแบคทีริโอเฟจปรากฏอยู่ ความก้าวหน้าในสาขาวิชาไวรัสวิทยา (virology) หลายอย่างได้มาจากการวิจัยเกี่ยวกับภาวะการถูกบุกรุกโดยพาราไซต์ (parasitism) ของแบคทีเรียเซลล์เดี่ยวซึ่งเป็นเจ้าบ้าน

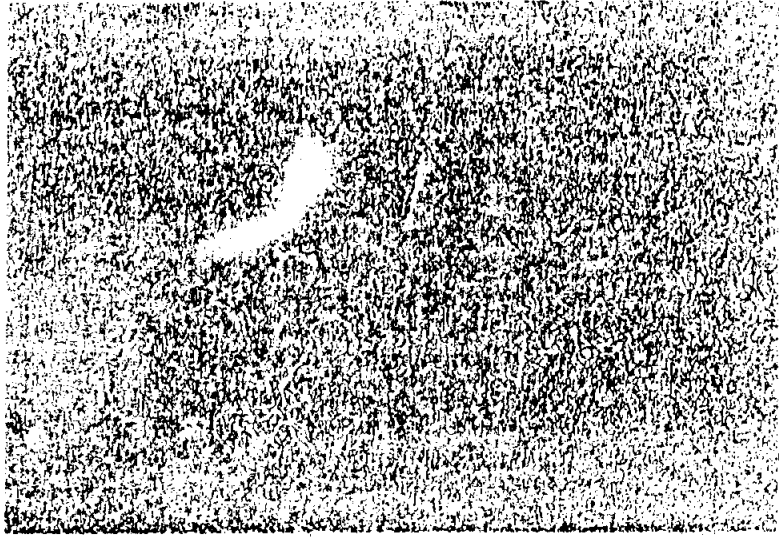
สัณฐานวิทยาและโครงสร้าง

ดังที่ได้กล่าวมาแล้วว่าไวรัสส่วนใหญ่มีโครงสร้างคล้ายคลึงกัน มีกรดนิวคลีอิกเป็นแกน ถูกห่อหุ้มด้วยเปลือกโปรตีน กรดนิวคลีอิกอาจต่อกันเป็นวงหรือเป็นเส้นเหยียดยาวประกอบด้วยโมเลกุลเส้นเดี่ยวหรือเส้นคู่ ดังรูปที่ 20-1 เปลือกโปรตีนมีขนาดและรูปร่างแตกต่างกัน กล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนทำให้สามารถตรวจสอบรายละเอียดสัณฐานวิทยาของไวรัสแบคทีเรียได้และนำไปสู่ความเข้าใจถึงลักษณะของไวรัสทุกชนิดได้สมบูรณ์ยิ่งขึ้น

ไวรัสของแบคทีเรียปรากฏสัณฐานวิทยาได้ใน 6 แบบ ดังรูปที่ 20-2

A. เป็นแบบซึ่งซับซ้อนมากมีหัวรูปร่างเป็นหกเหลี่ยม (hexagonal) มีหางแข็งพร้อมด้วยเปลือกยืดหยุ่น (contractile sheath) และหนวดที่ปลายหาง (tail fiber)

รูปที่ 20-1 A DNA molecule isolated from *Bacillus subtilis* bacteriophage SP 50 appears in this electron micrograph as a single tangled thread ($\times 90,000$).
(From William S. Reznikoff and C. A. Thomas, Jr., *Virology*, 37:309-317, 1969.)



Type	A	B	C	D	E	F
Morphology						
Description	Contractile tail	Long noncontractile tail	Short noncontractile tail	No tail, large capsomeres	No tail, small capsomeres	No head flexible filament
Nucleic acid type	2-DNA	2-DNA	2-DNA	1-DNA	1-RNA	1-DNA

รูปที่ 20-2 Morphological types of bacteriophages.
(As described by David E. Bradley in "Ultrastructures of Bacteriophages and Bacteriocins," *Bacteriol Rev.*, 31:230-314, 1967.)

B. คล้ายกับแบบแรกแต่ไม่มีเปลือกยึดหยุ่นห่อหุ้มที่หาง มีหางที่ยึดหยุ่นได้และอาจมีหรือไม่มีหนวดหรือระยางค์ที่ปลายหาง

C. ถูกจำแนกลักษณะโดยมีหัวรูปร่างเป็นหกเหลี่ยมและมีหางสั้นกว่าหัว ที่หางไม่มีอุปกรณ์ในการยึดหยุ่นและอาจมีหรือไม่มีหนวดหางก็ได้

D. มีรูปร่างเป็นหกเหลี่ยมประกอบด้วยแคปไซเมอร์ขนาดใหญ่ที่ยอดของมุมแต่ละมุมไม่มีหาง

E. เป็นรูปหกเหลี่ยมอย่างง่ายไม่มีแคปไซเมอร์ขนาดใหญ่เหมือนดังในพวกที่สี่

F. เป็นเส้นสายยาวยึดหยุ่นได้ไม่มีหัวหรือโครงสร้างลักษณะอื่นใดของเฟจส่วนใหญ่แบบฉบับทางสัตวศาสตร์ที่แตกต่างกันถูกกำหนดลักษณะโดยมีแบบฉบับของกรดนิวคลีอิกแตกต่างกันด้วย แบบ A, B และ C แสดงถึงสัตวศาสตร์โดยทั่วไปของเฟจแบบฉบับทางสัตวศาสตร์ในหมู่ D และ E ถูกพบในพืช สัตว์ และแมลงเช่นเดียวกันกับในแบคทีเรีย พวกซึ่งมีรูปร่างเป็นเส้นสายในหมู่ F ก็ถูกพบในไวรัสพืชบางชนิดด้วย

เช่นเดียวกันกับไวรัสอื่นเฟจปรากฏในสองรูปแบบของความเท่ากัน (symmetry) คือแบบลูกบาศก์ (cubic) และแบบเกลียว (helical) เฟจแบบลูกบาศก์เป็นรูปหลายเหลี่ยม (polyhedral) เฟจแบบเกลียวรูปร่างเป็นท่อน (rod-shaped) ในแบคทีริโอเฟจหลายชนิดมีหัวแบบลูกบาศก์แต่มีหางเป็นแบบเกลียว

แบคทีริโอเฟจบางชนิดของ *Escherichia coli* : หมู่ของแบคทีริโอเฟจส่วนใหญ่ที่ศึกษากันมากอยู่ในลำดับของพวกทีเฟจ (T phage) ถูกแบ่งแยกเป็นหมายเลขตั้งแต่ 1 ถึง 7 และบุกรุกสายพันธุ์บี (strain B) ของ *Escherichia coli* ซึ่งไม่สามารถเคลื่อนที่ได้ เฟจเหล่านี้ทั้งหมดประกอบด้วยดีเอ็นเอและโปรตีนในปริมาณที่เกือบเท่า ๆ กัน นอกจากเฟจที่ 3 (T 3) และที่ 7 (T 7) แล้วเฟจในลำดับนี้ทั้งหมดมีรูปร่างคล้ายลูกอ๊อดมีหัวเป็นหกเหลี่ยมและมีหางยาว ส่วนหางของที่ 3 และที่ 7 นั้นสั้นมาก ที่เฟจมีขนาดความยาวตั้งแต่ 65 ถึง 200 นาโนเมตรและความกว้างตั้งแต่ 50 ถึง 70 นาโนเมตร โมเลกุลต่อเนื่องของดีเอ็นเอเส้นคู่มีความยาวประมาณ 50 ไมโครเมตรอัดกันแน่นอยู่ในหัวโปรตีนอาจสังเกตได้ว่าพวกทีเฟจเลขคู่ (T-even phage T2, T4 และ T6) จะมีเบสผิดปกติคือ 5-hydroxy-methylcytosine ในเส้นดีเอ็นเอแทน cytosine ปกติ

นอกจากนี้ยังมีแบคทีริโอเฟจของ *E. coli* ซึ่งมีสัตวศาสตร์และส่วนประกอบทางเคมีแตกต่างกันมากจากทีเฟจ ตัวอย่างเช่น เฟจเอฟ 2 (f 2 phage) มีขนาดเล็กกว่าทีเฟจมากและมีอาร์เอ็นเอโมเลกุลเส้นเดี่ยวยาวไม่ต่อเป็นวงมากกว่าที่จะเป็นดีเอ็นเอ ไม่มีส่วนซึ่งเป็นหางที่มองเห็นได้

สำหรับเฟจพวกที่มีดีเอ็นเอเส้นเดี่ยวอาจมีพื้นฐานวิทยาแบบไอโคซาฮีดรอล (icosahedral) หรือเป็นเส้นสาย (filamentous) อย่างใดอย่างหนึ่ง ไอโคซาฮีดรอลอาจถือได้ว่าเป็นแบบลูกบาศก์- (cubic) และเส้นสายอาจถือได้ว่าเป็นแบบเกลียว (helical) ตามลำดับเฟจ X174 มีรูปร่างแบบ ไอโคซาฮีดรอลและมีดีเอ็นเอเส้นเดี่ยวต่อเป็นวง หลังจากบุกกรุกเซลล์ที่ยอมรับแล้ว เส้นเดี่ยวของ ดีเอ็นเอจะถูกเปลี่ยนแปลงให้เป็นเส้นคู่โดยการจำลองเส้นคู่ประกอบขึ้นมาใหม่แต่โพลีนิวคลีโอไทด์ (polynucleotide) เพียงเส้นเดี่ยวเท่านั้นที่ถูกห่อในเปลือกโปรตีนในขั้นสุดท้ายแล้วถูกปลดปล่อย โดยแบคทีเรียเมื่อแก่สุดเป็นวิธีที่สมบูรณ์สามารถบุกกรุกเซลล์อื่นต่อไปได้

เฟจพวกที่เป็นเส้นสายถูกค้นพบหลังจากที่ได้รู้จักเฟจรูปร่างคล้ายลูกอ๊อด (tadpole-shaped) เป็นเวลาช้านานทั้งนี้อาจเนื่องจากเฟจที่เป็นเส้นสายมีการเพิ่มจำนวนอย่างช้า ๆ ไม่รวดเร็วเท่ากับการสืบพันธุ์และการเจริญเติบโตของแบคทีเรีย จึงทำให้แพลค (plaque) คือบริเวณที่เซลล์แบคทีเรียแตกบนผิววุ้นอาหารไม่ใสจนเห็นได้ชัดเจนเหมือนอย่างของพวกไอโคซาฮีดรอลเฟจ ซึ่งตรวจสอบได้ง่าย พวกเฟจเส้นสายของ *E. coli* ได้แก่ M13, fd และ ϕ แบคทีริโอเฟจเหล่านี้ทั้งหมดมีดีเอ็นเอจีโนมเส้นเดี่ยวต่อกันเป็นวง

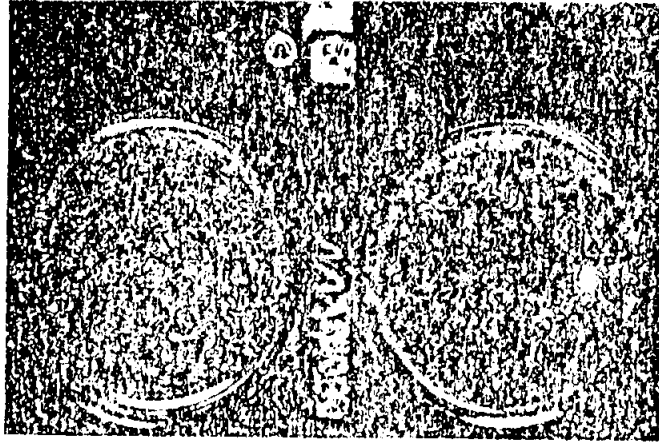
การคัดแยกและการเพาะเลี้ยงไวรัสของแบคทีเรีย

ไวรัสของแบคทีเรียถูกคัดแยกและเพาะเลี้ยงได้ง่ายในอาหารเหลวหรือบนผิววุ้นอาหารที่แบคทีเรียกำลังเจริญเติบโตอยู่อย่างว่องไว เมื่อเฟจทำให้เซลล์แบคทีเรียแตกในอาหารเหลว จะทำให้เชื้อซึ่งขุ่นอยู่นั้นใสขึ้น ส่วนบนผิววุ้นอาหารจะทำให้เซลล์แบคทีเรียแตกเกิดเป็นบริเวณใส ๆ เรียกว่า แพลค (plaque) สามารถมองเห็นได้ด้วยตาเปล่า

ความต้องการหลักในการเพาะเลี้ยงไวรัสคือสภาวะซึ่งเหมาะสมต่อการเจริญเติบโตของสิ่งมีชีวิตเจ้าบ้านแหล่งของเฟจที่ดีที่สุดและปกติที่สุดคือแหล่งซึ่งมีเจ้าบ้านอาศัยอยู่ ตัวอย่างเช่นโคลิเฟจ (coliphage คือเฟจซึ่งเป็นเชื้อโรคของ *Escherichia coli*) หรือเฟจที่เป็นเชื้อโรคของแบคทีเรียในลำไส้อื่น ๆ มักถูกคัดแยกได้จากน้ำโสโครกหรือมูลสัตว์โดยการนำมาปั่นเหวี่ยงหรือกรองแล้วทำให้ปราศจากเชื้อจุลินทรีย์อื่นด้วยคลอโรฟอร์ม ของเหลวที่เตรียมได้จำนวนเล็กน้อยถูกนำไปใส่ในจานเลี้ยงเชื้อปนกับจุลินทรีย์เจ้าบ้านโดยใช้กลวิธีทำให้มีแผ่นวุ้นสองชั้น (double-agarlayer technique) กลวิธีนี้ประกอบด้วยการเทวุ้นอาหารธรรมดาประกอบด้วยวุ้น 1.5 ถึง 2 เปอร์เซ็นต์ และสารอาหารที่จำเป็นต่อการเจริญเติบโตของจุลินทรีย์เจ้าบ้านลงในจานเลี้ยงเชื้อ หลังจากปล่อยให้วุ้นอาหารแข็งตัวแล้วจึงเททับลงไปด้วย 1 หรือ 2 มิลลิลิตรของวุ้นอ่อนมีเนื้อวุ้น 0.7 ถึง 1 เปอร์เซ็นต์ผสมด้วยเชื้อเหลวแขวนลอยของจุลินทรีย์เจ้าบ้านและ

แหล่งของเฟจอย่างละเท่า ๆ กันกระจายให้ทั่วผิววุ้นอาหารแข็ง การเจริญเติบโตของเฟจจะปรากฏให้เห็นได้เป็นแผลโปร่งแสงอยู่ในบริเวณการเจริญเติบโตของแบคทีเรียเจ้าบ้านซึ่งทึบแสง การตรวจสอบปริมาณของเฟจถูกจัดทำได้โดยการทำให้วัตถุซึ่งมีเฟจอยู่เจือจางเป็นลำดับแล้ว เทลงสู่จานเลี้ยงเชื้อด้วยกลวิธีทำให้มีแผ่นวุ้นสองชั้นเช่นเดียวกันกับการเพาะเลี้ยงตามปกติ จำนวนแผลจะถูกนับได้หลังจากการบ่มเชื้อแล้ว ดังรูปที่ 20-3

รูปที่ 20-3 Plaques are formed when bacterial growth is lysed by bacteriophage. This photograph shows plaques formed by an actinophage in a petri dish and a slant culture of *Streptomyces griseus*. The plate at the left contains a culture of bacteria uninfected by the phage. (From E. C. Sudek and D. R. Colingsworth, *J Bacteriol.* 45:41-42, 1947.)



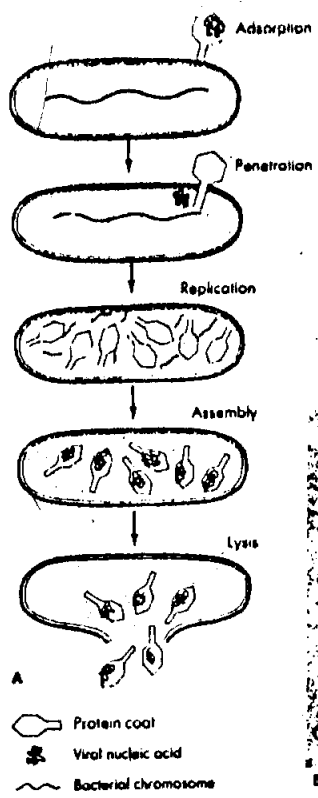
การสืบพันธุ์ของไวรัสแบคทีเรีย

การสืบพันธุ์ของแบคทีริโอเฟจได้มาจากการศึกษาที่เฟจเลขคู่ (T2, T4, T6) ของ *E. coli* เป็นส่วนใหญ่ ดังนั้นจึงถูกใช้เป็นแบบอย่างแสดงให้เห็นถึงการสืบพันธุ์ของเฟจ

การเกาะติดและการฝ่าเข้าไปในเซลล์ : การแตก (lysis) ของแบคทีเรียโดยแบคทีริโอเฟจ ถูกสรุปไว้ในรูปที่ 20-4 ขั้นตอนแรกในการสืบพันธุ์ของแบคทีริโอเฟจคือการเกาะติด (adsorption) ปลายหางของไวรัสจะสัมผัสกับผนังเซลล์แบคทีเรีย การเกาะติดอาจเนื่องจากความจริงที่ว่าไวรัสชนิดนั้นและแบคทีเรียที่ยอมรับมีโครงสร้างโมเลกุลซึ่งประกอบกันได้ที่อวัยวะซึ่งเป็นตำแหน่งรับของตน (receptor site) เนื่องจากมีหลักฐานเท่าที่ผ่านมาแสดงว่าทั้งเฟจและเซลล์เจ้าบ้านมีประจุไฟฟ้าเป็นลบแต่ที่ความเข้มข้นหนึ่งของแคทไอออน (cation) ต่าง ๆ อาจปล่อยให้เฟจและเซลล์เข้าใกล้กันเพียงพอที่จะดูดติดกันได้

จากการศึกษาโคลิเฟจได้แสดงให้เห็นว่าการฝ่าทะลุ (penetration) ของเฟจเป็นวิธีการทางกลไกแต่อาจถูกทำให้ง่ายขึ้นโดยเอนไซม์ไลโซซายม์ (lysozyme) ที่ปลายหางของเฟจ การฝ่าทะลุถูกทำให้เกิดขึ้นเมื่อ (1) หนวดหาง (tail fiber) ของไวรัสได้จับยึดกับผนังเซลล์เจ้าบ้านอย่าง

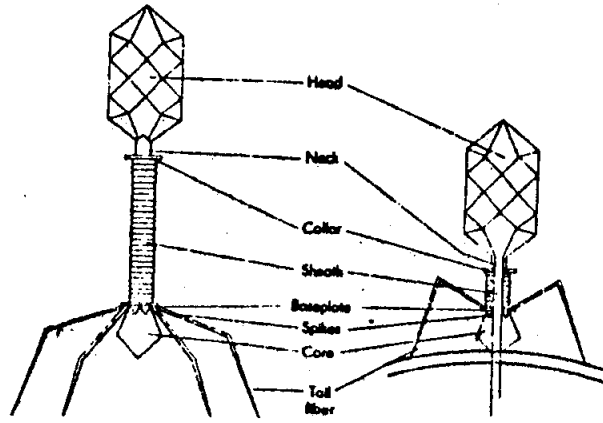
รูปที่ 20-4 (A) Viruses infect bacteria by injecting contents of the virus head (viral nucleic acid) through a puncture hole in the cell wall. The viral nucleic acid then takes control of the cell metabolism and "directs" the bacterium in the synthesis of more viral nucleic acid and other materials needed for making complete virus. In a short time the newly formed virus is released by a sudden rupture of the cell wall, lysis, and the virus particles are free to infect other susceptible bacteria. (B) Virus infection of a bacterial cell. Several virus particles are in the bacterium (*E. coli*), while several others remain attached to the surface of the cell. Tails are visible in three or more phage particles, the cytoplasmic membrane is discontinuous, and the cell wall is folded, giving the appearance that it is preparing for lysis. (x 22,000). (Courtesy of William Margaretten and Councilman Morgan.) (C) T2 coliphage (x 13,900). (From R. M. Herriott and J. L. Barlow, *J Gen Physiol*, 36:17-28, 1952.) (D) Staphylococcus phage S6 (x 25,000). (From J. T. Seta, Paul Kasberg, and J. B. Wilson, *J. Bacteriol*, 72:847-850, 1956.)



แน่นอน (2) ปลอกหาง (tail sheath) หดตัวดันให้แกนหาง (core) ของไวรัสเข้าไปในเซลล์เจ้าบ้าน (3) มีการฉีดดีเอ็นเอของไวรัสเข้าไปในเซลล์คล้ายกับการฉีดยาหรือวัคซีน ดังรูปที่ 20-5 เปลือกโปรตีนซึ่งประกอบกันเป็นหัวและหางของเฟจจะถูกทิ้งให้ว่างเปล่าอยู่นอกเซลล์

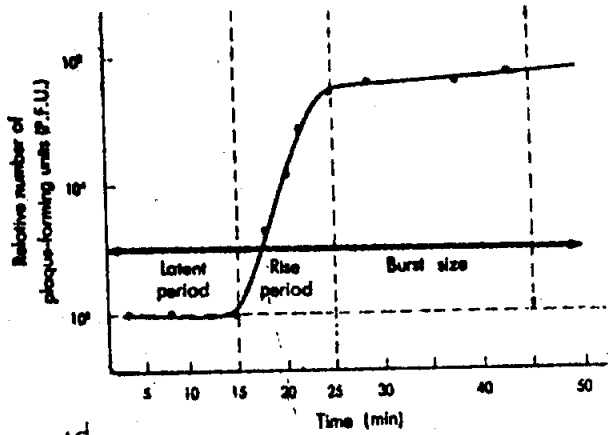
การจำลอง การประกอบตัวและการทำให้เซลล์แตก : การศึกษาโคลิเฟจได้อธิบายบางสิ่งบางอย่างเกี่ยวกับการสืบพันธุ์ โครงสร้างและพันธุกรรมควบคุมการเพาะพันธุ์ (pro-

รูปที่ 20-5 Diagrammatic representation of a coliphage consisting of head, neck, collar, sheath, core, baseplate, and tail fibers. To infect the host cell the fibers anchor the virus in place, allowing the sheath to contract and penetrate the bacterial wall with the core through which the viral DNA is injected. (After L. D. Simon and T. F. Anderson, *Virology*, 32:279, 1967.)

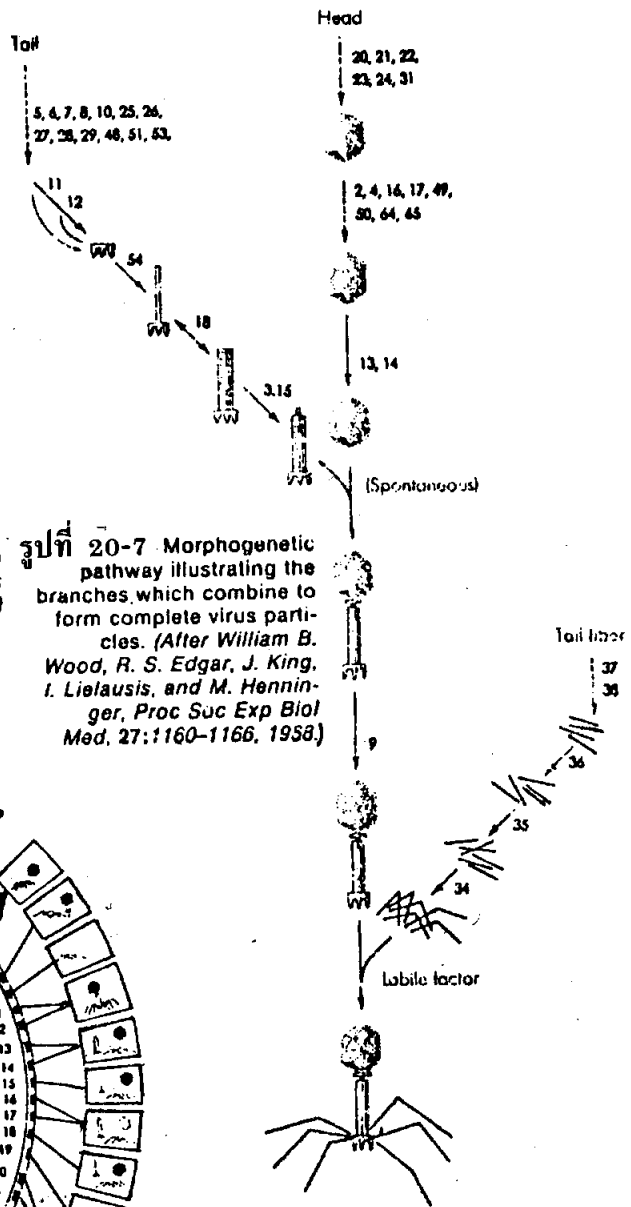


pagation) ของเฟจ โคลิเฟจมีประโยชน์โดยเฉพาะในการวิจัยไวรัสโดยทั่วไป ทั้งนี้เนื่องจากมีเจ้าบ้านที่ไม่เป็นตัวถ่วงหรือกีดกันโดยความต้องการทางสรีรวิทยามากมายเหมือนดังในสิ่งมีชีวิตชั้นสูงส่วนของไวรัสทั้งหมดที่เข้าไปในเซลล์เกือบจะเป็นดีเอ็นเอแต่เพียงอย่างเดียวซึ่งมีรายละเอียดที่จำเป็นต่อการสังเคราะห์รูลีใหม่ของเฟจจำนวนมากได้ ทันทีหลังจากที่ดีเอ็นเอของไวรัสถูกฉีดเข้าไปในเซลล์เจ้าบ้านไวรัสจะเข้าควบคุมกลไกทางเมตาโบลิซึมของเจ้าบ้าน ทำให้มีการสังเคราะห์กรดนิวคลีอิกของไวรัสมากกว่าการสังเคราะห์กรดนิวคลีอิกของแบคทีเรียประมาณ 25 นาที หลังจากที่ได้รับบุกรุก (infect) แบคทีเรียโอฟาจใหม่จำนวนประมาณ 200 จะถูกประกอบขึ้น และเซลล์แบคทีเรียจะแตกปลดปล่อยเฟจใหม่ออกมาเพื่อบุกรุกแบคทีเรียเซลล์อื่นต่อไปจึงเป็นการเริ่มวงจรชีวิตใหม่อีก จำนวนรูลีของเฟจที่แบคทีเรียผลิตได้ในหนึ่งเซลล์ก่อนแตกออกมาถูกเรียกว่าขนาดแตก (burst size) ดังแสดงในรูปที่ 20-6 ระยะแรกคือระยะแฝงตัว (latent period or period of eclipse) ระยะที่สองคือระยะสูงขึ้น (rise period) และระยะที่สามคือระยะแตก (burst) วงจรชีวิตซึ่งคล้ายกันนี้อาจถูกแสดงได้ในไวรัสอื่นอีกหลายชนิด

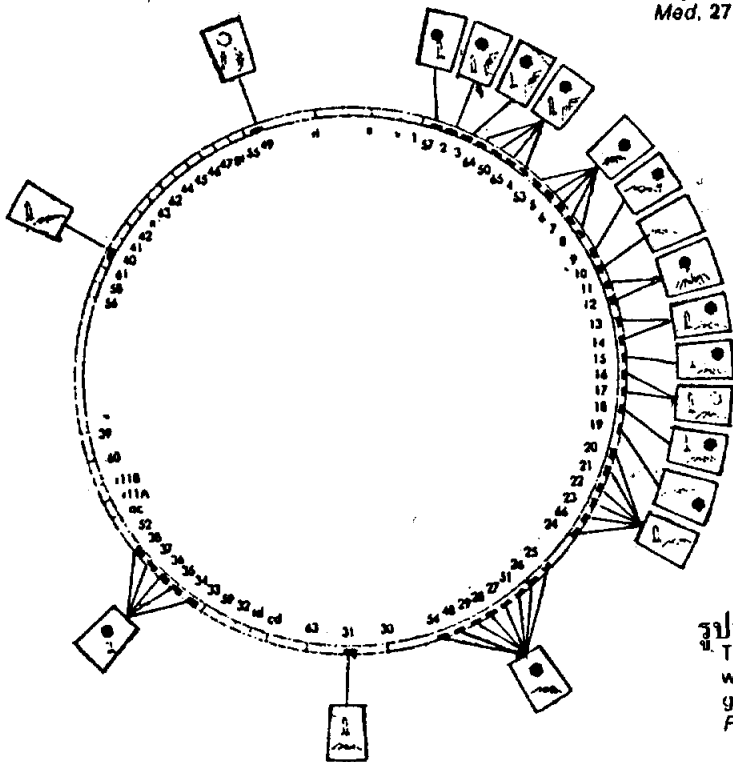
ในการก่อสร้างเป็นรูลีที่สมบูรณ์ของทีเฟจเลขคู่ (T-even) และอาจมีเฟจพวกอื่นอีกจะประกอบด้วยสามเส้นทางแตกต่างกันคือ (1) สร้างเป็นหัว (2) สร้างเห็นหาง และ (3) สร้างเป็นหนวดหาง แต่ละส่วนที่สร้างขึ้นจะถูกควบคุมโดยยีน แผนที่ยีนของที 4 (T4) ไวรัสดังรูปที่ 20-7 แสดงให้เห็นถึงตำแหน่งของยีนบางส่วนประมาณ 75 ยีนในโครโมโซม ยีนโครงสร้าง (architectural gene) ประมาณ 40 หรือ 50 ยีนควบคุมการสังเคราะห์และการประกอบเป็นไวรัสใหม่ เส้นทาง การสังเคราะห์เป็นหัว หาง และหนวดหางและการประกอบกันเป็นรูลีไวรัสได้แสดงไว้รูปที่ 20-8



รูปที่ 20-6 One-step growth curve of plaque-forming units. In a one-step growth experiment, after adsorption of the virus to the host, the suspension is diluted to such an extent that virus particles released after the first round of replication cannot attach to uninfected cells; thus only one round of replication can occur. (After Dean Frazer, *Viruses and Molecular Biology*, Macmillan, New York, 1967.)



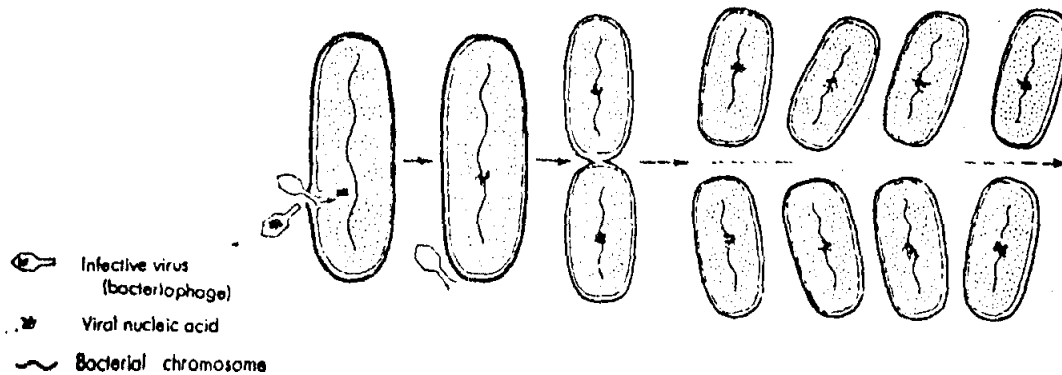
รูปที่ 20-7 Morphogenetic pathway illustrating the branches, which combine to form complete virus particles. (After William B. Wood, R. S. Edgar, J. King, I. Lielausis, and M. Henninger, *Proc Soc Exp Biol Med*, 27:1160-1166, 1958.)



รูปที่ 20-8 A genetic map of the T4 virus. The squares show the morphological element whose production is governed by a particular gene. (After R. S. Edgar and William B. Wood, *Proc Nat Acad Sci USA*, 55:498-505, 1966.)

ไลโซจีนิ (Lysogeny)

เซลล์แบคทีเรียไม่ใช่ทุกเซลล์ที่ถูกบุกรุกแล้วผลิตไวรัสขึ้นมาเป็นจำนวนมากแล้วทำให้เซลล์แตก ความสัมพันธ์ที่แตกต่างกันไปเช่นนี้ทั้งหมดเรียกว่าไลโซจีนิ (lysogeny) ซึ่งอาจเกิดขึ้นได้ระหว่างไวรัสและแบคทีเรียเจ้าบ้าน ในสภาพไลโซจีนิดีเอ็นเอของเฟจปานกลาง (temperate phage) แทนที่จะแย่งชิงการทำงานของยีนของเซลล์แต่กลับรวมเข้าไปอยู่ในดีเอ็นเอของเจ้าบ้านกลายเป็นยีนหนึ่งในโครโมโซมของแบคทีเรีย เรียกว่าโปรเฟจ (prophage) ในสภาพเช่นนี้การเมตาโบลิซึมและการสืบพันธุ์ของแบคทีเรียยังคงเป็นไปตามปกติ ดีเอ็นเอของไวรัสจะถูกถ่ายทอดไปยังลูกหลานของเซลล์เจ้าบ้านแต่ละเซลล์ทุกครั้งที่มีการแบ่งตัว อย่างไรก็ตามในบางครั้งด้วยเหตุผลกลใดไม่ทราบดีเอ็นเอของไวรัสจะหลุดออกเป็นอิสระจากโครโมโซมของเจ้าบ้านแล้วเจริญเติบโตด้วยวงจรซึ่งทำให้เซลล์แตก (lytic cycle) ขบวนการเช่นนี้ถูกเรียกว่าการกระตุ้นที่เกิดขึ้นเอง (spontaneous induction) แบคทีเรียที่ถูกบุกรุกด้วยเฟจ ซึ่งทำให้เกิดสภาพไลโซจีนิ (lysogenic phage) อาจถูกตรวจสอบได้ด้วยความจริงที่ว่าแบคทีเรียเหล่านี้จะมีความทนทานหรือมีภูมิคุ้มกัน (immune) ต่อการบุกรุกด้วยเฟจชนิดเดียวกันหรือเฟจที่ใกล้เคียงกันมาก และแบคทีเรียเหล่านี้มีความสามารถที่จะผลิตเฟจได้เมื่อได้รับการกระตุ้นการเปลี่ยนแปลงสภาพไลโซจีนิของแบคทีเรียให้กลายเป็นแต่นั้นบางครั้งอาจทำได้โดยการกระตุ้นด้วยรังสีอุลตราไวโอเลตหรือโดยการสัมผัสกับสารเคมีบางชนิด รูปที่ 20-9 แสดงถึงสภาพไลโซจีนิของแบคทีเรีย



รูปที่ 20-9 Lysogeny is a process in which the viral nucleic acid does not usurp the functions of the host bacterium's synthetic processes but becomes an integral part of the bacterial chromosome. As the bacterium reproduces, viral nucleic acid is transmitted to the daughter cells at each cell division. In the lysogenic state the virus becomes simply one of the bacterial genes. Under certain natural conditions or artificial stimuli (such as exposure to ultraviolet light) the synthesis of virus may take over, and lysis occurs.

แบคทีริโอซิน (Bacteriocin)

แบคทีริโอซินเป็นหมู่ของสารเคมีเฉพาะที่ยับยั้งหรือทำลายแบคทีเรียโดยวิธีทางสรีรวิทยา แบคทีริโอซินเป็นสารที่คล้ายกับสารปฏิชีวนะซึ่งมีความเฉพาะเจาะจงสูงมากทั้งต่อสิ่งมีชีวิตที่ผลิตมันขึ้นมาและสิ่งมีชีวิตที่มันจะทำลาย แบคทีริโอซินถูกผลิตขึ้นโดยแบคทีเรียบางสายพันธุ์และกระทำการต่อต้านเฉพาะต่อแบคทีเรียที่มีความสัมพันธ์ใกล้ชิดกันมากเท่านั้น เนื่องจากการกระทำที่เฉพาะเจาะจงสูงมากจึงถูกใช้ในการชั้นสูตรบ่งบอกถึงชนิดของแบคทีเรียถึงแม้ว่าแบคทีริโอซินจะทำการต่อต้านเฉพาะต่อจุลินทรีย์ที่ผลิตมันขึ้นมา แต่จุลินทรีย์ที่ผลิตมันขึ้นมานั้นจะมีความทนทานต่อการกระทำของมัน การกระทำของแบคทีริโอซินต่อแบคทีเรียจะมีผลถึงตายโดยการทำลายดีเอ็นเอ ยับยั้งการสังเคราะห์ดีเอ็นเอหรืออาร์เอ็นเอ หรือโดยรบกวนการสังเคราะห์โปรตีนของเซลล์ และมีกฎโดยทั่วไปว่าในขบวนการฆ่าทำลายโดยแบคทีริโอซินจะไม่ทำให้เซลล์แตก

แบคทีริโอซินแต่เดิมเชื่อกันว่าเป็นแบคทีริโอเฟจแต่ด้วยความจริงที่ว่าแบคทีริโอซินไม่มีการเพิ่มจำนวนในเซลล์ที่มันทำลายจึงทำให้สองอย่างนี้ไม่เป็นอันหนึ่งอันเดียวกัน ในการศึกษาเริ่มแรกได้ศึกษาจาก *Escherichia coli* และสารยับยั้งซึ่งเรียกว่าโคลิซิน (colicin) โคลิซินเป็นสารที่ได้ศึกษากันอย่างกว้างขวางมากกว่าแบคทีริโอซินอื่น แบคทีริโอซินมักมีชื่อเรียกไปตามชื่อเจ้าบ้านที่สังเคราะห์ขึ้น เช่น ที่ถูกสังเคราะห์โดย *Enterobacter aerogenes* ก็เรียกว่า aerocin ที่ถูกสังเคราะห์โดย *Yersinia pestis* ก็เรียกว่า pesticin ที่ถูกสังเคราะห์โดย *Serratia marcescens* ก็เรียกว่า marcescin และที่ถูกสังเคราะห์โดย *Pseudomonas aeruginosa* ก็เรียกว่า pyocin

โดยทางเคมีแบคทีริโอซินเป็นสารประกอบโพลีเพปไทด์ ที่คล้ายกับแบคทีริโอเฟจก็คือแบคทีริโอซินมีการเกาะติดกับผนังเซลล์เจ้าบ้านตรงตำแหน่งสำหรับจับยึดเฉพาะ (specific receptor) แบคทีริโอเฟจและแบคทีริโอซินอาจถูกจำแนกให้เห็นแตกต่างกันได้ด้วยความจริงที่ว่าแบคทีริโอซินถูกทำลายได้ด้วยเอนไซม์ทริปซิน (trypsin) แต่เฟจมีความทนทานต่อเอนไซม์ทริปซิน

การเกิดแบคทีริโอซินเป็นผลเนื่องมาจากยีนที่เรียกว่าแบคทีริโอซิโนเจน (bacteriocinogen) ซึ่งคล้ายกับโปรเฟจแต่ร่วมเข้าไปอยู่ในโครโมโซมของเซลล์แบคทีเรีย แบคทีริโอซิโนเจนเป็นพลาสมิด (plasmid) พวกหนึ่ง ปกติแบคทีริโอซิโนเจนจะถูกสกัดเอาไว้ไม่แสดงใด ๆ ออกมาและเซลล์ซึ่งมีแบคทีริโอซิโนเจนเมื่ออยู่ตามปกติจะไม่มีหรือผลิตแบคทีริโอซินแต่มีความทนทานหรือภูมิคุ้มกันต่อต้านแบคทีริโอซินที่เหมือนกันกับของตน คล้ายกันกับโปรเฟจก็คือแบคทีริโอซินอาจถูกกระตุ้นให้สังเคราะห์ได้ด้วยแสงอัลตราไวโอเล็ต mitomycin c และปัจจัยอื่น ๆ

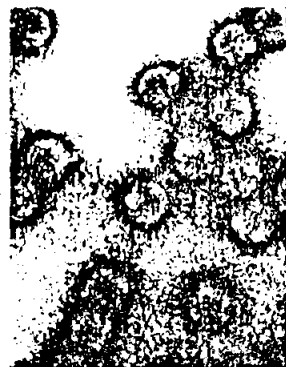
ไซยาโนเฟจ (CYANOPHAGE)

ไซยาโนเฟจเป็นไวรัสที่ทำลายสาหร่ายสีน้ำเงินแกมเขียว ถูกค้นพบครั้งแรกในปี 1963 โดย Safferman และ Morris ไซยาโนเฟจมีลักษณะคล้ายคลึงกับแบคทีริโอเฟจมากทั้งในด้านโครงสร้างและวงจรการบุกรุก ในเรื่องนี้ไม่เป็นที่น่าประหลาดใจเลยเนื่องจากสาหร่ายสีน้ำเงินแกมเขียวถูกถือว่าเป็นแบคทีเรียโดยนักจุลชีววิทยาส่วนใหญ่เพราะมีสัมพันธ์ภาพใกล้เคียงกันมากระหว่าง cyanophycophyta กับแบคทีเรีย สาหร่ายสีน้ำเงินแกมเขียวมีโครงสร้างของเซลล์แบบโปรคาริโอตถึงแม้ว่าจะมีโฟโตออโตโทรฟิกเมตาโบลิซึม (photoautotrophic metabolism) คล้ายกับพืชสีเขียวพวุกยูคาริโอต ดังนั้นระบบไซยาโนเฟจ-สาหร่ายอาจถือได้ว่าเป็นแบบอย่างสำหรับการศึกษาวงจรการสังเคราะห์แสงของพืชภายใต้การบุกรุกด้วยไวรัส

หมวดหมู่ของไซยาโนเฟจ ไซยาโนเฟจถูกตั้งชื่อตามชื่อเจ้าบ้านซึ่งรู้จักแล้ว หมวดหมู่ของไซยาโนเฟจถูกกำหนดด้วยอักษรพิมพ์ใหญ่เริ่มต้นของชื่อจีนัส (generic name) เจ้าบ้าน และมีหมายเลขอาราบิกกำกับแสดงถึงหมู่ย่อยทางน้ำเหลืองวิทยา (serological subgroup) ไซยาโนเฟจประเภทเดียวกันแต่ถูกคัดแยกได้อีกในเจ้าบ้านอื่นซึ่งแตกต่างกันไป อักษรแรกของชื่อจีนัสเจ้าบ้านซึ่งพบทีหลังนี้จะเขียนต่อจากอักษรแรกของชื่อจีนัสแรก นอกจากนี้ความเฉพาะเจาะจงต่อเจ้าบ้านคุณสมบัติทางสัณฐานวิทยาและน้ำเหลืองวิทยาก็ถูกใช้เป็นข้อกำหนดในการจัดแบ่งหมวดหมู่ของไซยาโนเฟจ สัณฐานวิทยาของไซยาโนเฟจ LPP-1 ได้แสดงไว้ในรูปที่ 20-10

ส่วนประกอบของไซยาโนเฟจ กรดนิวคลีอิกทั้งหมดของไซยาโนเฟจเป็นดีเอ็นเอเส้นคู่เหยียดยาว หัวและหางของรูติกูลสร้างขึ้นด้วยโปรตีน ตัวอย่างเช่นโปรตีนส่วนใหญ่ที่ส่วนหัวของ LPP-1 มีน้ำหนักโมเลกุล 39,000 และ 13,000 โปรตีนส่วนใหญ่ที่ส่วนหางมีน้ำหนักโมเลกุล 80,000 ไวริออนของ SM-1 ที่แก่สุดมีโปรตีน 12 ชนิด และที่สำคัญสองชนิดคือที่มีน้ำหนักโมเลกุล 40,000 และ 25,000 จะต้องเป็นองค์ประกอบส่วนใหญ่ของเปลือกแคปซิด

รูปที่ 20-10 Particles of purified LPP-1 cyanophage. The viral head capsid is hexagonal in outline. A short tail is attached to one of the vertices. (x 90,200.) (Courtesy of R. B. Luftig and R. Haselkorn, *Virology*, 34:664-674, 1968.)



ตารางที่ 20-1 Main Groups of Cyanophages

CYANOPHAGE GROUP	SPECIFIC HOST	MORPHOLOGY	
		Head	Tail
LPP-1 and LPP-2	<i>Lyngbya</i> , <i>Phormidium</i> , <i>Plectononema</i> (three different genera of filamentous blue-green algae)	Hexagonal In outline; 60 ± 2 nm in diameter	Short. noncontractile; 20 x 15 nm
SM-1	<i>Synechococcus elongatus</i> and <i>Microcystis aeruginosa</i> (unicellular blue-green algae that form short filaments)	Icosahedral; 67 ± 1.6 nm in diameter	Vary short collar with thin appendage
N-1	<i>Nostoc muscorum</i> (filamentous with heterocysts)	Hexagonal In outline; 55 nm	Long. contractile; 110 x 16 nm
AS-1	<i>Anacystis nidulans</i> and <i>Synechococcus cedroum</i> (unicellular blue-green algae that form short filaments)	Hexagonal In outline; 90 nm	Long, contractile; 243.5 x 22.5 nm

วงจรการเจริญเติบโตของไซยาโนเฟจ : การแสดงถึงวงจรการเจริญเติบโตของไซยาโนเฟจบางชนิดนั้นยุ่งยากมาก เนื่องจากสาหร่ายสีน้ำเงินแกมเขียวซึ่งเป็นเจ้าบ้านนั้นหลายชนิดมีลักษณะเป็นเส้นสาย กลวิธีการส่วนใหญ่และการวิเคราะห์ทางสถิติซึ่งใช้ศึกษาระบบการบูรณาการของเฟจในแบคทีเรียไม่สามารถใช้ได้อย่างเคร่งครัดกับระบบไซยาโนเฟจ-สาหร่าย อีกทั้งจุลินทรีย์ซึ่งเป็นเส้นสายอาจมีอิทธิพลต่อแบบฉบับการสืบพันธุ์ของไวรัส อย่างไรก็ตามการศึกษาบางอย่างก็ใช้ไตรโคม (trichome) สั้น ๆ ซึ่งเป็นเส้นสายประกอบด้วยไม่กี่เซลล์เพื่อหลีกเลี่ยงปัญหาดังกล่าว

จากการศึกษาเส้นกราฟการเจริญเติบโตเพียงครั้งเดียว (one-step growth curve) ของ LPP-1 ได้แสดงให้เห็นว่าแบบฉบับทั่วไปของวงจรการเจริญเติบโตของ LPP-1 ก็คล้ายกับของแบคทีริโอเฟจ ดังในรูปที่ 20-6 แต่เชื่องช้ากว่าเท่านั้น มีระยะแฝง (latent period) ยาวนานเป็นเวลา 6 ถึง 6.5 ชั่วโมง มีระยะสูงขึ้น (rise period) เสร็จสิ้นใน 6 ชั่วโมงหลังจากระยะแฝง มีขนาดแตก (burst size) เฉลี่ยประมาณ 350 หน่วยของแพลคที่เพิ่มขึ้น (plaque-formation units, PFU) ต่อเซลล์

ในขบวนการบุกรุกเริ่มต้นไซยาโนเฟจจะเกาะติดกับผนังเซลล์ของสาหร่ายที่ตำแหน่งรับเฉพาะ (specific receptor site) ด้วยปลายหาง หางของเฟจจะแทงทะลุผนังเซลล์แล้วฉีดดีเอ็นเอเข้าไปในเซลล์เจ้าบ้าน เช่นเดียวกันกับแบคทีริโอเฟจเปลือกกว้างเปล้าของไซยาโนเฟจจะถูกทิ้งไว้นอกเซลล์เจ้าบ้าน

ดีเอ็นเอของไซยาโนเฟจจะเข้าไปยังนิวคลีโอพลาสซึม (nucleoplasm) ของเจ้าบ้านแล้วมีการจำลองตัวเองและเคลื่อนเข้ามาอยู่ในช่องว่างระหว่างลามลลา (lamellae) ซึ่งมีการสังเคราะห์แสง ณ ที่นั่นจะมีโครงสร้างเป็นเกลียวยาว (long helice) เกิดขึ้น โครงสร้างซึ่งเป็นเกลียวยาวนี้จะเคลื่อนย้ายไปยังที่ว่างซึ่งเกิดขึ้นเนื่องจากการหดตัวของลามลลา บริเวณนี้จะมีการประกอบตัวของเฟจเกิดขึ้น จึงถูกเรียกว่าไวโรจีนิกสโตรมา (virogenic stroma)

รูสีของไซยาโนเฟจจะถูกปลดปล่อยออกจากเซลล์ในลักษณะเป็นกลุ่มเป็นก้อน ในขณะที่เซลล์แตก

ไซยาโนเฟจทุกชนิดที่ตัดแยกได้ในครั้งแรกนั้นเป็นเฟจที่รุนแรง (virulent phage) อย่างไรก็ตาม LPP-1D, LPP-2SPI และไซยาโรเฟจอื่นอีกหลายชนิดได้ถูกค้นพบว่าเป็นไซยาโรเฟจปานกลาง (temperate cyanophage)

ได้มีรายงานโครงสร้างอย่างละเอียดของสาหร่ายพวงกุศคารีโอดิกที่ถูกบุกรุกด้วยไวรัสสาหร่ายที่เป็นเจ้าบ้านเหล่านี้ได้แก่ *Chlorella pyrenoidosa*, *Oedogonium*, *Scenedesmus armatus*, *Sirodotia tenuissima*, *Chorda tomentosa* และ *Cyanophora* ไวรัสเหล่านี้ยังไม่ได้มีการตั้งชื่อ นอกจากนี้ข้อมูลที่ว่าไวรัสของไวรัสเหล่านี้ยังเป็นที่ยังเป็นที่สงสัย ในหลายกรณีการตัดแยกและการถ่ายทอดยังคงอยู่ในระหว่างการพิสูจน์

ไมโคเฟจ (MYCOPHAGE)

ไวรัสที่ทำลายพืชปัจจุบันได้เป็นที่รู้จักกันอย่างแพร่หลาย ไมโคโรเฟจหรือไมโครไวรัส (mycovirus) ได้ถูกพบในสปีชีส์ต่าง ๆ ของพืชในคลาสใหญ่แต่ละคลาส ไวรัสได้ถูกรายงานมากกว่า 60 สปีชีส์จาก 50 จีเนอราของพืช ตารางที่ 20-2 แสดงถึงการกระจายของพืชไวรัส ในบางสปีชีส์ของพืชรายงานซึ่งยอมรับบางรายงานก็มีรากฐานมาจากการศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน พืชไวรัสหลายชนิดได้ถูกตัดแยกและจำแนกลักษณะโดยกลวิธีทางชีวฟิสิกส์ (biophysical technique) และถูกพิสูจน์ได้อย่างเป็นที่น่าสนใจโดยสมมติฐานของ Koch (Koch's postulates) เช่น แสดงคุณสมบัติเป็นสิ่งหรือปัจจัยที่บุกรุกได้ สามารถตัดแยกและถ่ายทอดให้บุกรุกใหม่ (reinfect) ได้อีก

ระบบที่ศึกษากันมากที่สุดคือไมโครไวรัสของ *Penicillium chrysogenum* แต่ฟังกัลไวรัสได้ถูกค้นพบครั้งแรกใน *Agaricus bisporus* ซึ่งเป็นเห็ดที่เพาะเลี้ยงได้โดย Sinden ในปี 1957 และได้ถูกค้นพบติดตามมาโดยอิสระตั้งแต่ปี 1960 เป็นต้นมาคือไวรัสของเชื้อรา *Penicillium* เช่น *P. stoloniferum* และ *P. funiculosum*

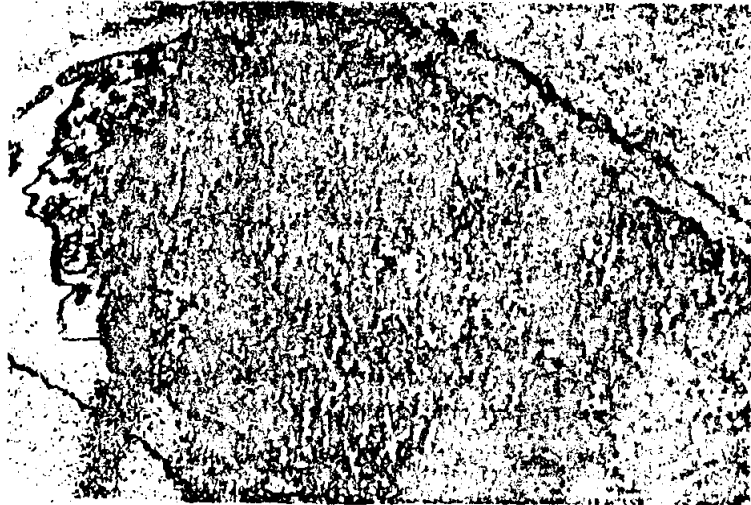
ตารางที่ 20-2 Distribution of Fungal Viruses in Some Representative Species of Fungi

TAXONOMIC GROUP	FUNGUS SPECIES	
Basidiomycetes	<i>Agaricus bisporus</i>	<i>Puccinia graminis</i>
	<i>Boletus</i> sp.	<i>Ustilago maydis</i>
	<i>Coprinus lagopus</i>	
Ascomycetes	<i>Neurospora crassa</i>	<i>S. cerevisiae</i>
	<i>Peziza ostracoderma</i>	<i>S. ludwigii</i>
	<i>Saccharomyces carlsbergensis</i>	
Deuteromycetes	<i>Alternaria tenuis</i>	<i>Fusarium moniliforme</i>
	<i>Arthrotrrys</i> sp.	<i>Helminthosporium maydis</i>
	<i>Aspergillus flavus</i>	<i>Kloeckera</i> SQ.
	<i>A. glaucus</i>	<i>Penicillium chrysogenum</i>
	<i>A. niger</i>	<i>P. cyaneofulvum</i>
	<i>Botrytis</i> sp.	<i>P. stoloniferum</i>
	<i>Candida tropicalis</i>	<i>Rhodotorula glutinis</i>
	<i>c. utilis</i>	<i>Stemphylium botryosum</i>
	<i>Cephalosporium chrysogenum</i>	<i>Verticillium</i> sp.
Phycomycetes	<i>Mucor</i> sp.	<i>Rhizopus</i> sp.
	<i>Plasmodiophora brassicae</i>	

SOURCE: P. A. Lemke and C. H. Nash. "Fungal Viruses." *Bacteriol Rev*, 38:29-56, 1974.

โครงสร้างและการจำลองตัวเองของฟังกัลไวรัส : ถึงแม้ว่ารูปร่างไวรัสจะถูกค้นพบในหลายสปีชีส์ของฟังไจ แต่ก็มีฟังกัลไวรัสเพียงไม่กี่ชนิดที่ได้ถูกศึกษาในรายละเอียด ฟังกัลไวรัสที่ได้บรรยายไว้ทั้งหมดก็คล้ายคลึงกันคือมีรูปร่างหลายเหลี่ยมหรือกลม มีเส้นผ่านศูนย์กลางประมาณ 33 ถึง 41 นาโนเมตร ไมโครไวรัสเท่าที่พบทั้งหมดมีกรดนิวคลีอิกเป็นอาร์เอ็นเอเส้นคู่

รูปที่ 20-11 Section of a cell of *Penicillium cyaneofulvum* heavily infected with a fungal virus. The virus particles are so dense that cell structures are excluded from observation ($\times 56,600$). (Courtesy of Margaret Gomersall, McGill University.)



รูปร่างหกเหลี่ยม (hexagonal shape) ของครีจากการย้อมสีแบบกลับ (negative stain) แสดงให้เห็นว่าเป็นแบบไอโคซาอีดรอล ซึ่งได้สัดส่วนกัน รูปที่ 20-11 แสดงถึงเซลล์ของ *Penicillium cyaneofulvum* ซึ่งบรรจุด้วยไมโครไวรัส

ชื่อ Mycorna ได้ถูกเสนอขึ้นเพื่อใช้เรียกไอโคซาอีดรอลไมโครไวรัสที่มีอาร์เอ็นเอเป็นเส้นคู่ แต่การจัดแบ่งหมวดหมู่ของฟังกัลไวรัสนั้นจำเป็นต้องรอเพื่อศึกษาต่อไป

การจำลองตัวเองของฟังกัลไวรัสยังไม่ได้ถูกศึกษามากนักเนื่องจากมีความยุ่งยากในการวัดจำนวนไวรัส (Viral titer) และเนื่องจากความยุ่งยากซับซ้อนของเซลล์เจ้าบ้านซึ่งเป็นยูคาริโอตที่พึงใจ เส้นสายของฟังกัลมีการเจริญเติบโตตามความยาวโดยต่อยอดออกไปและฟังกัลไวรัสโดยทั่วไปก็เป็นพวกซึ่งแอบแฝงบริเวณตรงปลายไฮฟาอายุใหม่ของเชื้อรามักปราศจากครีไวรัสแต่บริเวณซึ่งมีอายุมากของไฮฟาจะถูกบรรจุด้วยครีไวรัสจำนวนมาก ไวรัสบางชนิดในเซลล์อายุมากจะปรากฏเป็นกลุ่มก้อนในลักษณะเป็นผลึกอย่างมีระเบียบ แต่บางชนิดก็เป็นกลุ่มก้อนกระจัดกระจายกลุ่มก้อนต่าง ๆ เหล่านี้ถูกสังเกตว่าถูกบรรจุอยู่ในถุงซึ่งเรียกว่า vesicle

ฟังกัลที่ถูกบุกรุกด้วยไวรัสมีการเจริญเติบโตอย่างผิดปกติและมีการแตกที่ไม่อาจทำนายได้จึงเป็นเหตุทำให้ถูกค้นพบได้ช้า ไวรัสถูกปลดปล่อยออกจากเซลล์เชื้อราตามอายุ ทั้งนี้อาจเนื่องจากการแตกสลายของเซลล์เอง (autolysis) และก่อนที่จะแตกไอฟีซึ่งมีไวรัสจำนวนมากจะมีไซโทพลาสซึมที่ผิดปกติ ไวรัสไม่ทุกสายพันธุ์ที่ทำให้เกิดแพลค (plaque) ในเชื้อราทั้ง ๆ

ที่บางสายพันธุ์ก็ทำให้เกิดแผลเกิดขึ้นได้ตามปกติ ดังนั้นจึงไม่จำเป็นต้องมีแผลเกิดขึ้นเสมอไป โดยเซลล์ที่ผลิตรูไลไวรัส

ที่น่าสนใจก็คือไวรัสได้เคยถูกสังเกตรพบในสปอร์ของเชื้อราและในปริมาณมากด้วย ดังนั้นเชื้อราที่เริ่มต้นเพาะเลี้ยงมาจากสปอร์เดี่ยวที่คัดแยกได้ (single-spore isolation) จึงไม่แน่นอนเสมอไปว่าปราศจากไวรัส การปรากฏว่ามีฟังกัสไวรัสในสปอร์ทำให้ไวรัสถูกเก็บรักษาไว้ และถูกถ่ายทอดได้ในระหว่างช่วงระยะเวลาที่ไม่ใช่ร่างกายของวงจรชีวิตเชื้อรา