# บทบาทของเชื้อราเอนโดไฟต์ต่อการควบคุมโรคพืช

# Roles of endophytic fungi in plant disease control

**อนันต์ วงเจริญ**[1,2*]
**Anan Wongcharoen**[1,2*]

**บทคัดย่อ**: เชื้อราเอนโดไฟต์พบได้ในพืชทุกชนิด โดยมีความสัมพันธ์กับพืชอาศัยแบบภาวะพึ่งพาซึ่งกันและกัน โดยไม่ทำให้พืชอาศัยเกิดอาการผิดปกติ บทบาทของเชื้อราเอนโดไฟต์ต่อการควบคุมโรคพืช ได้แก่ 1) การลดการเกิดโรคหรือความรุนแรงของโรคที่เกิดจากเชื้อสาเหตุชนิดต่างๆ เช่น เชื้อไวรัส เชื้อแบคทีเรีย เชื้อรา และไส้เดือนฝอย เป็นต้น และ 2) การทำให้พืชอาศัยมีความทนทานต่อสภาวะที่ไม่เหมาะสม เช่น สภาพแห้งแล้ง ดินเค็ม ดินกรด และดินร้อน เป็นต้น นอกจากนี้ เชื้อราเอนโดไฟต์ยังมีบทบาทต่อการส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืช อีกทั้งยังสามารถมีชีวิตอยู่ในพืชอาศัยได้เป็นเวลานาน ดังนั้น เชื้อราเอนโดไฟต์จึงมีศักยภาพในการนำมาพัฒนาใช้เป็นส่วนหนึ่งของการควบคุมศัตรูพืชแบบประสมประสาน หรือใช้ในการผลิตพืชในระบบเกษตรอินทรีย์ เพื่อการผลิตพืชอย่างยั่งยืน
**คำสำคัญ**: เอนโดไฟต์, เชื้อรา, การกระตุ้นความต้านทาน, การจัดการศัตรูพืชแบบประสมประสาน, โรคพืช

**ABSTRACT:** Endophytic fungi are found in every plant species. The relationship between the host plant and the fungi is mutualism, and the plant does not show disease symptoms. The roles of the endophytic fungi in plant disease control are, namely**:** 1) reducing the incidence or severity of diseases caused by various pathogens such as virus, bacteria, fungi, and nematodes; and 2) enhancing the tolerance of plants to adverse environments such as drought, saline soil, acidic soil, and thermal soil. Moreover, endophytic fungi can enhance plant productivity and survive in the host plant for long periods. Therefore, endophytic fungi have the potential for uses as part of integrated pest management or in organic farming systems for sustainable crop production.
**Keywords:** endophyte, fungus, induced resistance, integrated pest management, plant disease

## บทนำ

ประเทศไทยเป็นประเทศที่มีพื้นฐานทางด้านการเกษตรกรรม ซึ่งมีการปลูกพืชหลากหลายชนิดเพื่อการบริโภคภายในประเทศ และส่งออกจำหน่ายไปยังต่างประเทศ โดยมีมูลค่าการส่งออกหลายแสนล้านบาทต่อปี (สำนักงานเศรษฐกิจการเกษตร, 2556) อย่างไรก็ตามความต้องการอาหารในอนาคตมีแนวโน้มเพิ่มขึ้น เนื่องจากประชากรโลกมีจำนวนเพิ่มมากขึ้น อีกทั้งผู้บริโภคได้ให้ความตระหนักต่อสุขภาพมากขึ้น จึงมีความต้องการอาหารที่มีคุณภาพและมีความปลอดภัยเพิ่มขึ้น (กระทรวงอุตสาหกรรม, 2554) แต่ปัญหาสำคัญในการผลิตพืชที่ส่งผล

[1] สาขาโรคพืชวิทยา คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยขอนแก่น, ขอนแก่น 40002
Plant Pathology Section, Faculty of Agriculture, Khon Kaen University, Khon Kaen, 40002
[2] ศูนย์วิจัยเทคโนโลยีชีวภาพทางการเกษตรเพื่อเศรษฐกิจที่ยั่งยืน คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยขอนแก่น 40002
Agricultural Biotechnology Research Center for Sustainable Economy, Khon Kaen University 40002
* Corresponding author: wanan@kku.ac.th

ทั้งทางด้านปริมาณและคุณภาพได้แก่ โรคพืช ซึ่งมีสาเหตุจากทั้งสิ่งมีชีวิต (biotic) เช่น เชื้อไวรัส เชื้อแบคทีเรีย เชื้อรา และไส้เดือนฝอย เป็นต้น และจากสิ่งไม่มีชีวิต (abiotic) หรือ สภาวะที่ไม่เหมาะสมต่อการเจริญเติบโตของพืช เช่น ความแห้งแล้ง ดินเค็ม ดินกรด และดินร้อน เป็นต้น โดยบางสภาวะเป็นผลมาจากการเปลี่ยนแปลงของสภาพภูมิอากาศโลก (climate change) โรคพืชเป็นปัญหาสำคัญที่นำไปสู่การขาดแคลนอาหาร (Strange and Scott, 2005) และความเสียหายทางเศรษฐกิจ ซึ่งเป็นสาเหตุหนึ่งที่นำไปสู่ปัญหาสังคมได้ (Agrios, 2005) นอกจากนี้ระบบการปลูกพืชที่เน้นการใช้สารเคมีเป็นหลัก โดยเฉพาะสารเคมีกำจัดศัตรูพืช และปุ๋ยเคมี ทำให้ส่งผลต่อความปลอดภัยของอาหาร และความเสื่อมโทรมของระบบนิเวศธรรมชาติ

การจัดการโรคพืชแบบประสมประสาน (Integrated disease management) เป็นการใช้วิธีควบคุมโรคพืชหลายวิธีร่วมกันเพื่อการผลิตพืชอย่างยั่งยืน ปัจจุบันการควบคุมโรคพืชโดยชีววิธีด้วยการใช้เชื้อจุลินทรีย์ปฏิปักษ์ เป็นวิธีการที่ได้รับการยอมรับในการนำมาเป็นส่วนหนึ่งของการจัดการโรคพืชแบบประสมประสาน เพื่อลดผลกระทบจากการใช้สารเคมีป้องกันกำจัดโรคพืช (Kumar et al., 2008) ในไม่กี่ทศวรรษที่ผ่านมาการควบคุมโรคพืชโดยใช้เชื้อราเอนโดไฟต์ได้รับความสนใจ และมีศึกษาเพิ่มมากขึ้น เนื่องจากพบว่า พืชส่วนมากในระบบนิเวศธรรมชาติมีความสัมพันธ์กับเชื้อราเอนโดไฟต์แบบพึ่งพาอาศัยซึ่งกันและกัน โดยเชื้อรามีบทบาทในการเพิ่มความแข็งแรง (fitness) ของพืชด้วยการเพิ่มศักยภาพของพืชในด้านของการต้านทานต่อสภาพความเครียด ทั้งที่เกิดจากสิ่งมีชีวิตและสิ่งไม่มีชีวิต เช่น การต้านทานต่อโรคและแมลงศัตรูพืช การทนต่อสภาวะที่ไม่เหมาะสม และการเจริญแข่งขันกับวัชพืช เป็นต้น นอกจากนี้ เชื้อราเอนโดไฟต์ยังช่วยส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชได้อีกด้วย (ชนินทร, 2545; วันพร และพิภพ, 2552; Clay and Schardl, 2002; Rodriguez et al., 2009; Singh et al., 2011) ทำให้ผลผลิตพืชมีคุณภาพเพิ่มขึ้น ดังนั้นบทความนี้มีวัตถุประสงค์เพื่อรวบรวมข้อมูลที่เกี่ยวข้องกับบทบาทของเชื้อราเอนโดไฟต์ต่อการควบคุมโรคพืชในสภาพพืชปลูก

## เชื้อราเอนโดไฟต์

เชื้อราเอนโดไฟต์ คือ เชื้อราที่ช่วงหนึ่งของชีวิตหรือตลอดชีวิตสามารถอาศัยอยู่ในเนื้อเยื่อพืชได้ ซึ่งอาจมีความสัมพันธ์ต่อพืชอาศัยแบบพึ่งพาอาศัยซึ่งกันและกัน (mutualism) แบบภาวะเป็นกลาง (neutralism) และแบบปรสิต (parasitism) (Rodriguez et al., 2008) บทความนี้ให้นิยามของเชื้อราเอนโดไฟต์ในแบบพึ่งพาอาศัยซึ่งกันและกัน โดยเชื้อราได้รับสารอาหารจากพืช และพืชได้รับประโยชน์จากเชื้อรา คือ เพิ่มศักยภาพในการต้านทานต่อสภาพความเครียดทั้งที่เกิดจากสิ่งมีชีวิตและไม่มีชีวิต รวมถึงการส่งเสริมการเจริญเติบโต อย่างไรก็ตาม เชื้อราเอนโดไฟต์อาจมีความสัมพันธ์แบบพึ่งพาอาศัยซึ่งกันและกันในพืชชนิดหนึ่ง แต่เป็นปรสิตต่อพืชอีกชนิดหนึ่งได้ เช่น เชื้อรา *Colletotrichum magna* Jenkins and Winstead ดำรงชีพแบบปรสิตในพืชวงศ์แตง ซึ่งทำให้เกิดโรคแอนแทรกโนส (anthracnose) ในขณะที่ดำรงชีพแบบเอนโดไฟต์ในมะเขือเทศ โดยไม่ทำให้มะเขือเทศเกิดโรค เป็นต้น (Rodriguez et al., 2008) ดังนั้นการใช้เชื้อราเอนโดไฟต์เพื่อควบคุมโรคพืชจึงจำเป็นต้องพิจารณาถึงความสัมพันธ์ของชนิดเชื้อราและพืชเป้าหมาย

## วงจรชีวิตของเชื้อราเอนโดไฟต์

การถ่ายทอดของเชื้อราเอนโดไฟต์ไปสู่พืชต้นใหม่แบ่งออกเป็น 2 รูปแบบ คือ 1) แบบ vertical transmission โดยเชื้อราถ่ายทอดผ่านทางเมล็ดพันธุ์ และ 2) แบบ horizontal transmission โดยการแพร่กระจายของสปอร์ไปสู่พืชต้นใหม่ (Saikkonen et al., 2004) เชื้อราเอนโดไฟต์ที่เป็นตัวอย่างของการศึกษาวงจรชีวิต ได้แก่ เชื้อรา *Epichloë festucae* Leuchtm., Schardl and M.R. Siegel ซึ่งเป็นเอนโดไฟต์ของหญ้า *Festuca rubra* L. (**Figure 1**) เชื้อราสร้าง perithecial stromata

บริเวณช่อดอก และปลดปล่อย ascospore เข้าสู่หญ้าต้นใหม่ที่อยู่ใกล้เคียงผ่านทางดอกของหญ้า จากนั้นเส้นใยของเชื้อราเจริญไปสู่ส่วนออวุล (ovule) และเจริญพร้อมกับการพัฒนาของเมล็ดหญ้า โดยเชื้อราเจริญอยู่ระหว่างชั้นแอลิวโรน (aleurone) และเปลือกเมล็ด (seed coat) จากนั้นเชื้อราเจริญเข้าสู่เอ็มบริโอ (embryo) ของเมล็ด เมื่อเมล็ดงอกเป็นต้นอ่อน เส้นใยของเชื้อราจะเจริญไปพร้อมกับการเจริญเติบโตของพืช โดยเจริญอยู่ในช่องว่างระหว่างเซลล์พืช เชื้อราสามารถเจริญไปสู่ส่วนของลำต้น ใบ และส่วนของกอที่แตกใหม่ เมื่อหญ้าอยู่ในระยะที่กำลังสร้างดอก เชื้อราเจริญไปสู่ส่วนตาข้าง (lateral bud) และก้านช่อดอก จากนั้นเชื้อราเจริญเข้าสู่เมล็ด และถ่ายทอดเชื้อไปยังต้นใหม่ต่อไปผ่านทางเมล็ดพันธุ์ (Clay and Schardl, 2002; Schardl et al., 2004)

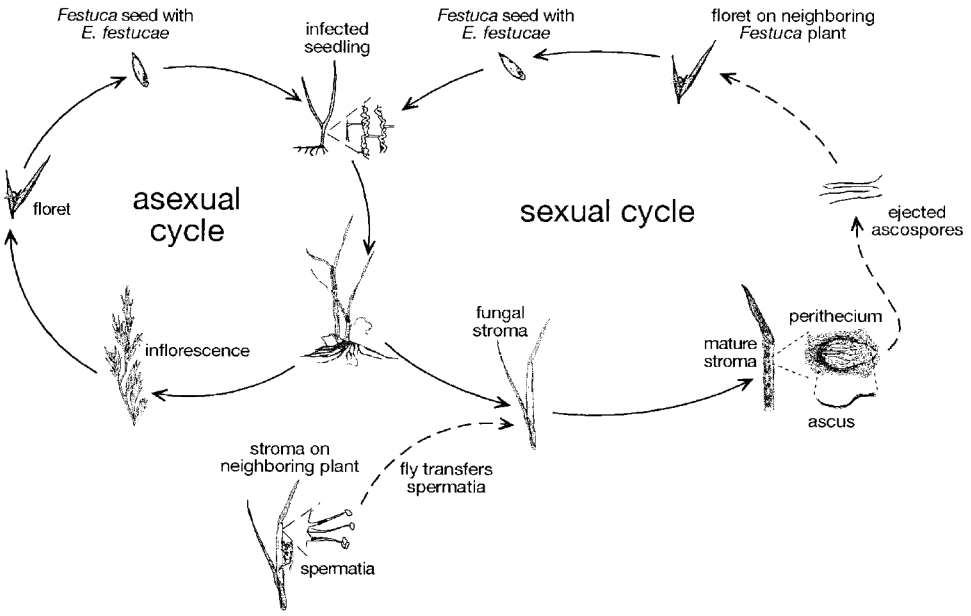



**Figure 1** Life cycle of *Epichloë festucae* with alternative vertical and horizontal transmission
Source: Clay and Schardl (2002)

**การจัดกลุ่มของเชื้อราเอนโดไฟต์**

Rodriguez et al. (2009) จัดกลุ่มเชื้อราเอนโดไฟต์โดยอาศัยวงศ์วานวิวัฒนาการ (phylogeny) และความสัมพันธ์ต่อพืชอาศัย ได้แก่ การเจริญครอบครองพื้นที่ในเนื้อเยื่อพืช การถ่ายทอดเชื้อ และประโยชน์ต่อพืชอาศัย (fitness benefit) ซึ่งแบ่งออกเป็น 2 แบบ คือ 1) nonhabitat-adapted (NHA) คือ เชื้อราทำให้พืชปรับตัวโดยไม่ขึ้นอยู่กับสภาวะความเครียดของถิ่นอาศัย เช่น การส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืช เป็นต้น ซึ่งพืชมีการแสดงออกของกลไกได้ แม้ว่าอยู่ในสภาวะปกติ นอกจากนี้การที่พืชเจริญเติบโตแข็งแรงอาจทำให้ทนต่อบางสภาวะที่ไม่เหมาะสมได้ เช่น การทนต่อสภาวะแห้งแล้ง เป็นต้น และ 2) habitat-adapted (HA) คือเชื้อราทำให้พืชปรับตัวโดยขึ้นอยู่กับสภาวะความเครียดของถิ่นอาศัย เช่น การทนต่อดินเค็ม ดินกรด และดินร้อน เป็นต้น ซึ่งภายใต้สภาวะความเครียดเหล่านี้ เชื้อราเอนโดไฟต์สามารถกระตุ้นให้พืชเกิดกลไกในการทนต่อความเครียดได้ ในทางตรงกันข้ามพืชไม่แสดงกลไกการทนต่อความเครียดเมื่ออยู่ในสภาวะปกติ เชื้อราเอนโดไฟต์แบ่งออกเป็น 4 กลุ่ม (Class) ได้แก่

Class 1 คือ เชื้อราที่เป็นสมาชิกในวงศ์ Clavicipitaceae ซึ่งอาศัยอยู่ในเนื้อเยื่อพืชเฉพาะวงศ์หญ้า เชื้อราเจริญอยู่ในเนื้อเยื่อพืชส่วนที่อยู่เหนือดินและเหง้า (rhizome) เชื้อเจริญครอบครองพื้นที่อยู่ในเนื้อเยื่อพืชออกจากตำแหน่งที่เชื้อเข้าสู่พืชได้อย่างกว้างขวาง (extensive) การถ่ายทอดเชื้อเป็นแบบ vertical และ horizontal และประโยชน์ต่อพืชอาศัยแบบ NHA

Class 2 คือ เชื้อราที่ไม่ได้เป็นสมาชิกในวงศ์ Clavicipitaceae เชื้อรามีพืชอาศัยกว้าง เจริญอยู่ในเนื้อเยื่อพืชส่วนที่อยู่เหนือดิน ราก และเหง้า ซึ่งเจริญครอบครองพื้นที่อยู่ในเนื้อเยื่อพืชได้อย่างกว้างขวาง การถ่ายทอดเชื้อเป็นแบบ vertical และ horizontal และประโยชน์ต่อพืชอาศัยเป็นแบบทั้ง NHA และ HA

Class 3 เชื้อรามีความแตกต่างจาก Class 2 คือ เชื้ออาศัยอยู่ในเนื้อเยื่อพืชเฉพาะส่วนที่อยู่เหนือดิน และเจริญครอบครองพื้นที่ในเนื้อเยื่อพืชแบบจำกัด (limited) บริเวณตำแหน่งที่เชื้อเข้าสู่พืช การถ่ายทอดเชื้อเป็นแบบ horizontal และประโยชน์ต่อพืชแบบ NHA

Class 4 เชื้อรามีคุณสมบัติแตกต่างจาก Class 3 คือ เชื้ออาศัยอยู่ในเนื้อเยื่อเฉพาะรากพืช และเจริญครอบครองพื้นที่ในเนื้อเยื่อพืชอย่างกว้างขวาง

## บทบาทของเชื้อราเอนโดไฟต์ต่อการควบคุมและป้องกันโรคพืช

โรคพืชเกิดได้จาก 2 สาเหตุหลัก คือ 1) สิ่งมีชีวิต (biotic) หรือ โรคที่เกิดจากการติดเชื้อ (infectious disease) และ 2) สิ่งไม่มีชีวิต (abiotic) หรือ โรคที่ไม่ได้เกิดจากการติดเชื้อ (non-infectious diseases)

### การควบคุมโรคพืชที่เกิดจากสิ่งมีชีวิต

เชื้อราเอนโดไฟต์เป็นแหล่งของสารออกฤทธิ์ทางชีวภาพที่ยับยั้งเชื้อจุลินทรีย์ชนิดต่างๆ (Schulz et al., 2002; Mousa and Raizada, 2013) ตัวอย่างเช่น สาร helvolic acid ที่ผลิตโดยเชื้อรา *Pichia guilliermondii* Wick ไอโซเลต Ppf9 ซึ่งเป็นเอนโดไฟต์ในพืชสมุนไพร *Paris polyphylla* Smith มีคุณสมบัติยับยั้งการงอกของสปอร์เชื้อรา *Magnaporthe oryzae* B.C. Couch สาเหตุโรคไหม้ของข้าว และสาร pestalachloride A ที่ผลิตจากเชื้อราเอนโดไฟต์ *Pestalotiopsis adusta* (Ellis & Everh.) Steyaert มีฤทธิ์ยับยั้งการเจริญของเชื้อรา *Gibberella zeae* (Schwein.) Petch สาเหตุโรค Fusarium head blight ในธัญพืช และเชื้อรา *Verticillium albo-atrum* Reinke and Berthold สาเหตุโรคเหี่ยวของพืชหลายชนิด (Mousa and Raizada, 2013) ซึ่งสารออกฤทธิ์ทางชีวภาพที่ผลิตจากเชื้อราเอนโดไฟต์อาจนำมาพัฒนาใช้ควบคุมเชื้อสาเหตุโรคพืชได้โดยตรง นอกจากนี้เชื้อราเอนโดไฟต์ยังสามารถกระตุ้นให้พืชเกิดความต้านทานโรค (induced resistance) ได้ทั่วทั้งต้น (**Figure 2**) โดยเกิดได้ทั้งแบบ systemic acquired resistance (SAR) ซึ่งมี salicylic acid เป็นสารส่งสัญญาณ และแบบ induced systemic resistance (ISR) ซึ่งมี jasmonic acid และ ethylene เป็นสารส่งสัญญาณ เมื่อพืชถูกกระตุ้นด้วยสารส่งสัญญาณเหล่านี้ ทำให้พืชมีการแสดงออกของการป้องกันตนเองโดยผลิตสารที่ต่อต้านเชื้อสาเหตุโรค (Vallad and Goodman, 2004) เช่น pathogenesis-related protein (PR-protein) (Van Loon et al., 2006) phytoalexin และ phenolic compound เป็นต้น (Conrath, 2009) ในขณะที่เชื้อราเอนโดไฟต์สามารถทนต่อสารที่พืชผลิตเพื่อต่อต้านเชื้อสาเหตุโรคพืชได้ จึงสามารถดำรงชีพอยู่ในเนื้อเยื่อพืชได้ (Schulz et al., 1999; Saunders et al., 2010)

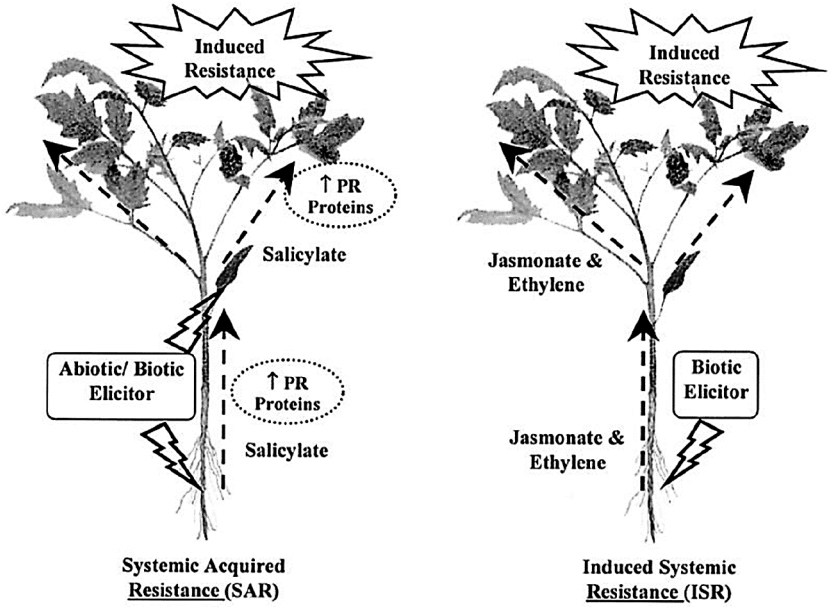



**Figure 2** Induced disease resistance in plant: systemic acquired resistance and induced systemic resistance
Source: Vallad and Goodman, 2004

**การควบคุมโรคพืชที่เกิดจากเชื้อไวรัส:**

การศึกษาด้านการควบคุมเชื้อไวรัสสาเหตุโรคพืชโดยเชื้อราเอนโดไฟต์ยังคงมีจำกัดอยู่ อย่างไรก็ตามมีรายงานว่ากลไกเกิดจากเชื้อราเอนโดไฟต์กระตุ้นให้พืชผลิตสารที่เป็นพิษต่อแมลงพาหะของเชื้อไวรัส เช่น หญ้าอาหารสัตว์ *Lolium pratense* (Huds.) Darbysh ที่มีเชื้อราเอนโดไฟต์ *Neotyphodium uncinatum* (W. Gams, Petrini and D. Schmidt) Glenn, C.W. Bacon and Hanlin สามารถลดการเกิดโรคจากเชื้อ *barley yellow dwarf virus* ซึ่งมีเพลี้ยอ่อน *Rhopalosiphum padi* L. เป็นแมลงพาหะโดยพบว่าหญ้าที่มีเชื้อราเอนโดไฟต์มีการเข้าทำลายและการขยายพันธุ์ของเพลี้ยอ่อนน้อยลง (Lehtonen et al., 2006) ซึ่งอาจเกิดจากพืชสร้างสาร lolines ซึ่งเป็นสารประกอบ alkaloid ที่มีผลต่อการยับยั้งพฤติกรรมการกินอาหารของเพลี้ยอ่อนหลายชนิด (Blankenship et al., 2001) ดังนั้น การศึกษาเชื้อราเอนโดไฟต์ต่อการควบคุมแมลงพาหะของเชื้อไวรัสจึงเป็นอีกแนวทางหนึ่งในการควบคุมการแพร่ระบาดของเชื้อไวรัสสาเหตุโรคพืช

**การควบคุมโรคพืชที่เกิดจากเชื้อแบคทีเรีย:**

เชื้อราเอนโดไฟต์กระตุ้นให้พืชเกิดความต้านทานโดยผลิตสารที่ต่อต้านเชื้อแบคทีเรียสาเหตุโรค ตัวอย่างเช่น Morita et al., (2003) รายงานว่า ผักกาดขาวปลี (*Brassica rapa* L. subsp. *pekinensis* (Lour.) Olsson) ที่ปลูกในดินที่มีเชื้อราเอนโดไฟต์ *Heteroconium chaetospira* (Grove) M.B. Ellis ไอโซเลต ORG-3 สามารถลดการเกิดโรคใบจุดแบคทีเรียจากเชื้อ *Pseudomonas syringae* pv. *maculicola* (McCulloch) Young et al. ได้ โดยอาจเกิดจากเชื้อรา *H. chaetospira* สามารถกระตุ้นให้ผักกาดขาวปลีมีการแสดงออกของยีนที่เกี่ยวข้องกับการสร้างสาร camalexin เพิ่มขึ้น (Hashiba and Narisawa, 2005) ซึ่งสามารถยับยั้งการเจริญของเชื้อแบคทีเรียสาเหตุโรคพืชได้หลายชนิดเช่น *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* (Okabe) Young, Dye and Wilkie, และ *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Dowson) Dye, et al. เป็นต้น อีกทั้งสาร camalexin ยังมีคุณสมบัติยับยั้งการงอกของสปอร์และเส้นใยเชื้อรา *Alternaria brassicae* (Berk.) Sacc และ

*Alternaria brassicicola* (Schwein.) Wiltshire สาเหตุโรคใบจุดของพืชวงศ์ผักกาด (Brassicaceae) ได้อีกด้วย (Pedras et al., 1998; Sellam et al., 2007)

นอกจากนี้ยังมีรายงานการกระตุ้นความต้านทานของพืชต่อเชื้อไฟโตพลาสมา ซึ่งกลไกเกิดจากพืชผลิตสารที่ป้องกันการลุกลามของเชื้อไปสู่ส่วนต่างๆ ของพืช Musetti et al. (2011) รายงานว่า แพงพวย (*Catharanthus roseus* L.) ที่ปลูกเชื้อราเอนโดไฟต์ *Epicoccum nigrum* Link สามารถลดความรุนแรงของโรค apple proliferation ที่เกิดจากเชื้อไฟโตพลาสมา *Candidatus* Phytoplasma mali โดยเนื้อเยื่อลำเลียงอาหารของใบพืชมีการเพิ่มขึ้นของ phloem protein, callose และ phenolic compound ซึ่งห่อหุ้มเซลล์ของเชื้อไฟโตพลาสมา ทำให้ไม่สามารถเคลื่อนที่ผ่าน sieve plate ไปยังส่วนต่างๆ ของพืชได้

**การควบคุมโรคพืชที่เกิดจากเชื้อรา**:

เชื้อราเอนโดไฟต์สามารถควบคุมเชื้อราสาเหตุโรคพืชโดยเกิดได้จากหลายกลไก ได้แก่

1) การกระตุ้นความต้านทานโรค โดยการชักนำให้พืชผลิตสารที่ต่อต้านเชื้อราสาเหตุโรค ตัวอย่างเช่น Bae et al. (2011) รายงานว่าพริก (*Capsicum annuum* L.) ที่เพาะในวัสดุปลูกที่มีเชื้อรา *Trichoderma theobromicola* Samuels and H.C. Evans ไอโซเลต DIS 376f และ *Trichoderma stilbohypoxyli* Samuels and Schroers ไอโซเลต DIS 259j ซึ่งเป็นเอนโดไฟต์ของ *Cola praeacuta* Brenan & Keay และโกโก้ (*Theobroma cacao* L.) ตามลำดับ หลังจากย้ายต้นกล้าพริกมาปลูกลงในดินที่มีเชื้อรา *Phytophthora capsici* Leonian พบว่า ต้นพริกมีการพัฒนาของโรคโคนเน่าช้าลงได้ และตรวจพบยีนหลายชนิดที่เกี่ยวข้องกับการยับยั้งเชื้อราสาเหตุโรคได้แก่ (1) ยีนที่เกี่ยวข้องกับการผลิตสารส่งสัญญาณการกระตุ้นความต้านทานของพืชได้แก่ jasmonic acid, salicylic acid และ mitogen-activated protein kinase 4 (2) ยีนที่ผลิตโปรตีน PR-1 ซึ่งเป็น PR – Protein ที่ยังไม่สามารถระบุชนิดและหน้าที่อย่างชัดเจนได้ แต่จัดเป็นโปรตีนที่เกี่ยวข้องกับการต้านทานโรคของพืชต่อเชื้อราใน class Oomycetes (Van Loon et al., 2006) และ (3) ยีนที่สร้างสารในกลุ่ม sesquiterpene ซึ่งมีฤทธิ์ต่อเชื้อราโดยการทำลายเยื่อหุ้มเซลล์ และยับยั้งการทำงานของ ATPase ของไมโทคอนเดรีย (Lunde and Kubo, 2000)

2) การเป็นปรสิตต่อเชื้อราสาเหตุโรคพืช โดยเส้นใยของเชื้อราเอนโดไฟต์พันรัดหรือยึดเกาะเชื้อราสาเหตุโรคและปล่อยเอนไซม์ที่มีคุณสมบัติในการย่อยผนังเซลล์ของเชื้อราสาเหตุโรคพืช ตัวอย่างเช่น Loguercio et al. (2009) ทำการพ่นเชื้อรา *Trichoderma stromaticum* Samuels and Pardo-Schulth ซึ่งเป็นเอนโดไฟต์ของโกโก้ ลงบนกิ่งของโกโก้ที่เกิดโรค witches' broom สาเหตุจากเชื้อรา *Moniliophthora perniciosa* (Stahel) Aime & Phillips-Mora พบว่า สามารถลดจำนวนการสร้างดอกเห็ด (basidiocarp) ของเชื้อราสาเหตุโรคได้ ซึ่งมีความสำคัญต่อการแพร่ระบาดของโรคในแปลงปลูก เชื้อราในสกุล *Trichoderma* หลายชนิดสามารถสร้างเอนไซม์ย่อยผนังเซลล์เชื้อราสาเหตุโรคพืชได้เช่น chitinase และ ß-1,3-glucanases เป็นต้น (Druzhinina et al., 2011)

3) การสร้างสารที่เป็นพิษต่อเชื้อราสาเหตุโรคพืช เช่น สารปฏิชีวนะ และสารประกอบอินทรีย์ระเหยง่าย (volatile organic compounds: VOCs) เป็นต้น Mercier and Jiménez (2004) ได้ศึกษาการควบคุมโรคผลเน่าหลังการเก็บเกี่ยวของผลไม้โดยวิธีการรมด้วยไอระเหยของสาร VOCs ที่ผลิตจากเชื้อรา *Muscodor albus* Worapong, Strobel and W.M. Hess ซึ่งเป็นเอนโดไฟต์ในสกุลอบเชย (*Cinnamomum*) พบว่า สามารถควบคุมการเกิดโรคผลเน่าของแอปเปิ้ล (*Malus domestica* Borkh) สาเหตุจากเชื้อรา *Penicillium expansum* Link และ *Botrytis cinerea* Pers.: Fr. และโรคผลเน่าของท้อ (*Prunus persicae* (L.) Stokes) ที่เกิดจากเชื้อรา *Monilinia fructicola* (G. Winter) Honey ได้ เมื่อวิเคราะห์ชนิดของสาร VOCs พบว่ามีสารประกอบหลายชนิดเช่น 2-methyl-1-butanol, isobutyric acid, phenethyl alcohol, 2-methylbutyl acetate และ

ethyl butyrate เป็นต้น ซึ่งการยับยั้งเชื้อสาเหตุโรคอาจเกิดจากการทำงานร่วมกันของสารประกอบต่างๆ เหล่านี้ นอกจากนี้ นครินทร์ และคณะ (2554) รายงานว่า สาร VOCs ที่ผลิตจากเชื้อรา *M. albus* ไอโซเลต CMU-Cib 462 สามารถควบคุมโรคผลเน่าของส้มพันธุ์สายน้ำผึ้งที่เกิดจากเชื้อรา *Penicillium digitatum* (Pers.) Sacc ได้

4) การเจริญครอบครองพื้นที่ โดยเชื้อราเอนโดไฟต์เจริญครอบครองพื้นที่ในเนื้อเยื่อพืช ทำให้เชื้อราสาเหตุโรคมีพื้นที่ในการทำลายเนื้อเยื่อพืชน้อยลง Ownley et al. (2008) รายงานว่า เมล็ดฝ้าย (*Gossypium hirsutum* L.) ที่ปลูกเชื้อราเอนโดไฟต์ *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill ไอโซเลต 11-98 สามารถลดความรุนแรงของโรคเน่าคอดินที่เกิดจากเชื้อรา *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn ได้ โดยตรวจพบเชื้อราเอนโดไฟต์ในเนื้อเยื่อพืชทั้งส่วนของราก ลำต้น และใบ นอกจากนี้ Narisawa et al. (2000) รายงานว่า ต้นกล้าผักกาดขาวปลีที่รากมีเชื้อราเอนโดไฟต์ *H. chaetospira* อาศัยอยู่ สามารถลดความรุนแรงของโรคเหี่ยวที่เกิดจากเชื้อรา *Verticillium dahliae* Kleb และโรครากบวมที่เกิดจากเชื้อรา *Plasmodiophora brassicae* Woronin ได้

**การควบคุมโรคพืชที่เกิดจากไส้เดือนฝอย**:

เชื้อราเอนโดไฟต์กระตุ้นให้พืชผลิตสารที่ต่อต้านไส้เดือนฝอย ตัวอย่างเช่น หญ้า *Festuca arundinacea* Schreb ที่รากมีเชื้อราเอนโดไฟต์ *Neotyphodium coenophialum* (Morgan-Jones & W. Gams) Glenn, C.W. Bacon & Hanlin อาศัยอยู่ สามารถลดจำนวนไส้เดือนฝอยรากแผล *Pratylenchus scribneri* Steiner ทั้งในรากพืชและในดินปลูกได้ โดยหญ้าที่มีเชื้อราเอนโดไฟต์ผลิตสาร alkaloid หลายชนิดที่เป็นพิษต่อไส้เดือนฝอยทั้งที่ทำให้เป็นอัมพาต (nematostatic) ได้แก่ ergocornine และ ergonovine และสารที่ทำให้ไส้เดือนฝอยตาย (nematicidal) ได้แก่ ergovaline, alpha-ergocryptine และ loline (Bacetty et al., 2009)

นอกจากนี้ Riga et al. (2008) รายงานว่า การรมดินปลูกพืชด้วยการใช้เชื้อ *M. albus* สามารถลดจำนวนของไส้เดือนฝอย *Meloidogyne* spp. สาเหตุโรครากปม *Paratrichodorus allius* (Jensen) Siddiqi สาเหตุโรค stubby root และ *Pratylenchus penetrans* (Cobb) Filipjev and Schuurmans Stekhoven สาเหตุโรครากแผล ทั้งในดินบริเวณรอบรากพืชและในรากพืชอาศัยได้ ซึ่งเกิดจากสาร VOCs ที่เชื้อ *M. albus* ผลิตขึ้น มีผลทำให้ไส้เดือนฝอยตายหรือเป็นอัมพาต

**การควบคุมโรคพืชที่เกิดจากสิ่งไม่มีชีวิต**

เชื้อราเอนโดไฟต์มีบทบาทสำคัญต่อการอยู่รอดของพืชในสภาวะที่ไม่เหมาะสม เช่น ความแห้งแล้ง ดินเค็ม ดินกรด และดินร้อน เป็นต้น ซึ่งพืชที่ไม่มีเชื้อราเอนโดไฟต์ไม่สามารถอยู่รอดได้ (Rodriguez et al., 2008; Singh et al., 2011)

**การทนต่อสภาวะแห้งแล้ง**:

Malinowski and Belesky (2000) รายงานว่า เชื้อราเอนไดไฟต์สามารถกระตุ้นให้พืชอาศัยทนต่อสภาวะความแห้งแล้งได้ โดยเกิดได้จากหลายกลไก เช่น 1) การขยายของระบบราก โดยพืชมีความยาวของรากขนอ่อนเพิ่มขึ้น และมีจำนวนรากมากขึ้น ซึ่งทำให้มีพื้นที่ผิวในการดูดน้ำและอาหารเพิ่มขึ้น 2) การควบคุมการคายน้ำ ซึ่งพบว่า พืชมีการปิดปากใบเร็วขึ้น ทำให้พืชลดการคายน้ำ 3) การปรับค่าออสโมซิส เพื่อรักษาความเต่งของเซลล์ ทำให้พืชสามารถคงหน้าที่ทั้งทางด้านสรีรวิทยาและชีวเคมีได้ และ 4) การรักษาความยืดหยุ่นของเซลล์ ทำให้เซลล์พืชลดความเสียหายจากการขาดน้ำ เป็นต้น

Sun et al. (2010) ศึกษาการทนต่อสภาวะความแห้งแล้งของผักกาดขาวปลีที่มีเชื้อราเอนโดไฟต์ *Piriformospora indica* Sav. Verma, Aj. Varma, Rexer, G. Kost and P. Franken พบว่า พืชมีความยาวรากเพิ่มขึ้น นอกจากนี้ใบพืชยังมีการเพิ่มขึ้นของ calci-

um binding proteins ซึ่งเป็นโปรตีนส่งสัญญาณให้พืชปรับตัวเมื่ออยู่ในสภาวะที่ไม่เหมาะสม เช่น การควบคุมการปิดของปากใบ เป็นต้น (Boudsocq and Sheen, 2010)

การศึกษาของ Elmi and West (1995) พบว่าหญ้า *F. arundinacea* ที่มีเชื้อราเอนโดไฟต์ *N. coenophialum* (Syn. *Acremonium coenophialum* Morgan-Jones and Gams) เมื่ออยู่ในสภาวะขาดน้ำมีค่าการชักนำการเปิดของปากใบ (stomatal conductance) ลดลง ในขณะที่มีค่าการปรับแรงดันออสโมซิส (osmotic adjustment) เพิ่มขึ้น ทั้งในส่วนของยอดและส่วนเนื้อเยื่อเจริญ (apical meristem) ซึ่งการรักษาสภาพของเซลล์บริเวณส่วนเนื้อเยื่อเจริญเป็นผลให้หญ้าสามารถอยู่รอดได้ในสภาวะขาดน้ำและสามารถเจริญเติบโตต่อไปได้เมื่อได้รับน้ำในสภาวะปกติ

**การทนต่อสภาวะดินเค็ม**:

สภาวะดินเค็มส่งผลกระทบที่สำคัญต่อพืช ได้แก่ การเจริญเติบโตลดลง และการทำให้เซลล์พืชเสียหายเนื่องจากเกิดการสะสมของ reactive oxygen species (ROS) เช่น superoxide และ hydrogen peroxide เป็นต้น (Singh et al., 2011) มีรายงานว่าเชื้อราเอนโดไฟต์ *P. indica* สามารถกระตุ้นให้ข้าวบาร์เลย์ (*Hordeum vulgare* L) สายพันธุ์ที่ไวต่อความเค็มสามารถทนต่อสภาวะดินเค็มได้ โดยเชื้อราเอนโดไฟต์ชักนำให้พืชผลิตเอนไซม์ ascorbate peroxidase ซึ่งเป็นเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการกำจัด ROS จึงทำให้เซลล์พืชไม่เกิดความเสียหาย (Baltruschat et al., 2008)

**การทนต่อสภาวะดินกรด**:

ดินที่เป็นกรดมีการละลายเพิ่มขึ้นของธาตุอลูมิเนียม เหล็ก และแมงกานีส ซึ่งธาตุอาหารเหล่านี้สามารถทำปฏิกิริยากับธาตุฟอสฟอรัสเกิดเป็นสารประกอบเชิงซ้อนที่พืชไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ ทำให้พืชขาดธาตุฟอสฟอรัสและส่งผลต่อการเจริญเติบโตของพืชลดลง มีรายงานว่าหญ้า *F. arundinacea* ที่มีเชื้อราเอนโดไฟต์ *N. coenophialum* สามารถเจริญได้ในดินที่มีธาตุฟอสฟอรัสต่ำ โดยเชื้อราเอนโดไฟต์กระตุ้นให้หญ้าผลิตสารประกอบฟีนอลเพิ่มขึ้นและปลดปล่อยออกมารอบๆ รากพืช เมื่อสารประกอบฟีนอลทำปฏิกิริยากับธาตุอลูมิเนียม เหล็ก และแมงกานีส เกิดเป็นสารประกอบเชิงซ้อนซึ่งพืชไม่สามารถนำไปใช้ได้ ส่งผลให้หญ้าดูดธาตุฟอสฟอรัสเพิ่มขึ้น (Malinowski et al., 1998)

นอกจากนี้ Yadav et al. (2010) พบว่า เชื้อราเอนโดไฟต์ *P. indica* มียีน *PiPT* ที่เกี่ยวข้องกับการดูดซึมธาตุฟอสฟอรัส (phosphate transporter) ทำให้รากของข้าวโพด (*Zea mays* L) มีปริมาณธาตุฟอสฟอรัสเพิ่มขึ้นและเจริญเติบโตได้ในสภาวะที่มีธาตุฟอสฟอรัสต่ำ

**การทนต่อสภาวะดินร้อน**:

มีรายงานว่า หญ้า *Dichanthelium lanuginosum* (Elliott) Gould และมะเขือเทศ (*Solanum lycopersicum* L.) สามารถทนต่อดินที่มีอุณหภูมิ 65 °ซ ได้ เมื่อมีเชื้อราเอนโดไฟต์ *Curvularia protuberata* R.R. Nelson and Hodges ที่มีเชื้อไวรัส *Curvularia* thermal tolerance virus (CThTV) อาศัยร่วมอยู่ด้วย ซึ่งมีความสัมพันธ์แบบพึ่งพาอาศัยซึ่งกันและกัน 3 ทาง (three-way mutualistic symbiosis) โดยเชื้อไวรัส CThTV ส่งเสริมให้เชื้อรา *C. protuberata* สามารถเจริญได้ในสภาวะอุณหภูมิที่สูง ในขณะที่เชื้อราเอนโดไฟต์กระตุ้นให้พืชผลิตสารที่ป้องกันการเกิด ROS ซึ่งเป็นพิษต่อพืช ที่เกิดขึ้นในขณะที่พืชอยู่ในสภาวะความเครียดจากดินร้อน (Redman et al., 2002; Márquez et al., 2007)

## แนวทางการจัดการโรคพืชแบบประสมประสานโดยการใช้เชื้อราเอนโดไฟต์

การจัดการโรคพืชแบบประสมประสานอย่างยั่งยืนมีวัตถุประสงค์เพื่อลดต้นทุนการผลิต ลดผลกระทบจากการใช้สารเคมี และเพิ่มประสิทธิภาพในการผลิตพืช (Tang et al., 2010) ต้นทุนที่สำคัญในการจัดการโรคพืช ได้แก่ ค่าสารเคมีป้องกันศัตรูพืช และค่าแรงงาน ซึ่งในอนาคตมีแนวโน้มที่เพิ่มขึ้น ในขณะที่ราคาของผลผลิตมีแนวโน้มคงที่หรือลดลง การใช้เชื้อราเอนโด

ไฟต์มาเป็นส่วนหนึ่งของการควบคุมโรคพืชมีข้อดี คือ การลดต้นทุนผลิต โดย Backman and Sikora (2008) เสนอแนะว่า (Meinhardt et al., 2008)การใช้สารเคมีควรใช้เมื่อเกิดการระบาดของโรค ในขณะที่การใช้เชื้อราเอนโดไฟต์สามารถใช้เพื่อป้องกันการเกิดโรคได้อย่างต่อเนื่องตลอดระยะเวลาการผลิตพืช ทำให้สามารถลดต้นทุนการผลิตด้วยการลดจำนวนความถี่ในการใช้สารเคมีได้ และยังลดผลกระทบจากการใช้สารเคมีได้อีกด้วย นอกจากนี้ เชื้อราเอนโดไฟต์บางชนิดยังมีคุณสมบัติหลายด้าน เช่น เชื้อราเอนโดไฟต์ *P. indica* นอกจากมีศักยภาพในการกระตุ้นให้ข้าวบาร์เลย์เกิดความต้านทานต่อโรคราก่น่าที่เกิดจากเชื้อรา *F. culmorum* และโรคราแป้งที่เกิดจากเชื้อรา *Blumeria graminis* (DC.) Speer และการกระตุ้นให้ข้าวบาร์เลย์ทนต่อสภาวะดินเค็ม แล้วเชื้อรา *P. indica* ยังสามารถส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืช ทำให้ปริมาณของผลผลิตเพิ่มขึ้นได้อีกด้วย (Waller et al., 2005) จึงอาจเป็นแนวทางการลดต้นทุนสำหรับการใช้ปุ๋ยเคมีได้

นอกจากนี้การใช้เชื้อราเอนโดไฟต์ยังสามารถลดต้นทุนสำหรับค่าแรงงานในการกำจัดส่วนของพืชที่เกิดโรคออกจากแปลงปลูกได้ เช่น การควบคุมโรค withes' broom ของโกโก้ที่เกิดจากเชื้อรา *M. perniciosa* ซึ่งสร้างดอกเห็ดบนกิ่งที่เกิดโรค และเป็นแหล่งของเชื้อ (inoculum) ที่สำคัญในการแพร่ระบาดของโรคในแปลงปลูก การทดแทนการตัดกิ่งที่เกิดโรคออกจากแปลงปลูกด้วยการใช้เชื้อรา *T. stromaticum* ซึ่งสามารถยับยั้งการสร้างดอกเห็ดได้ ทำให้ลดต้นทุนสำหรับค่าแรงงานในการกำจัดกิ่งที่เกิดโรค ปัจจุบันได้มีการพัฒนาต้นโกโก้สายพันธุ์ที่มีความทนทานต่อโรคนี้ จึงอาจทำให้ลดความถี่ในการใช้เชื้อจุลินทรีย์ปฏิปักษ์ได้อีกทางหนึ่ง (Medeiros et al., 2010)

เชื้อราเอนโดไฟต์ยังมีคุณสมบัติเด่น คือ การดำรงชีพอยู่ในเนื้อเยื่อพืชได้เป็นระยะเวลานาน เช่น เชื้อราเอนโดไฟต์ *H. chaetospira* อาศัยอยู่ในรากของผักกาดขาวปลีได้อย่างน้อย 32 วัน และยังคงกระตุ้นให้พืชมีความต้านทานต่อโรคใบจุดที่เกิดจากเชื้อแบคทีเรีย *P. syringae* pv. *maculicola* และเชื้อรา *A. brassicae* ได้ (Morita et al., 2003) ซึ่งการที่เชื้อราเอนโดไฟต์เจริญอยู่ในพืชอาศัยได้เป็นระยะเวลานาน และยังคงมีการแสดงออกของการควบคุมโรค ทำให้สามารถลดต้นทุนการผลิตพืช ด้วยการลดความถี่ในการใช้เชื้อราเอนโดไฟต์ได้

ปัจจุบันกระแสความต้องการอาหารที่ปลอดภัย ทำให้ผลผลิตพืชที่มาจากระบบเกษตรอินทรีย์มีความต้องการมากขึ้น และสินค้าเหล้านี้มักมีมูลค่าสูงกว่าระบบเกษตรเคมี การควบคุมศัตรูพืชตามแนวทางมาตรฐานของสหพันธ์เกษตรอินทรีย์นานาชาติ (International Federation of Organic Agriculture Movements) อนุญาตให้ใช้เชื้อจุลินทรีย์ที่มีประโยชน์ที่มาจากธรรมชาติในกระบวนการผลิตพืชได้ (สำนักงานมาตรฐานเกษตรอินทรีย์, 2555) ดังนั้นเชื้อราเอนโดไฟต์จึงเป็นอีกทางเลือกหนึ่งที่สามารถนำมาพัฒนาใช้เพื่อควบคุมโรคพืช และเพิ่มคุณภาพของผลผลิต

สำหรับการศึกษาเชื้อราเอนโดไฟต์ต่อการควบคุมโรคพืชในประเทศไทย ส่วนใหญ่มุ่งเน้นที่การควบคุมโรคพืชที่เกิดจากเชื้อราเช่น การควบคุมโรคใบจุดดำของลำไย (*Dimocarpus longan* Lour.) ที่เกิดจากเชื้อรา *Colletotrichum* sp. (วันพร และพิภพ, 2552) และการควบคุมโรคโคนเน่าของยูคาลิปตัส (*Eucalyptus* sp.) สาเหตุจากเชื้อรา *R. solani* (นิรุต และวิพรพรรณ์, 2556) เป็นต้น อย่างไรก็ตามการศึกษาส่วนใหญ่ยังคงอยู่ในสภาพโรงเรือน จึงควรมีการศึกษาแนวทางการนำไปใช้ควบคุมโรคพืชภายใต้สภาพไร่ เนื่องจากระบบนิเวศในสภาพไร่อาจมีเชื้อจุลินทรีย์ชนิดอื่นที่เป็นปฏิปักษ์ต่อเชื้อราเอนโดไฟต์ ทำให้เชื้อราเอนโดไฟต์ไม่สามารถแสดงบทบาทในการควบคุมโรคได้ นอกจากนี้ยังมีประเด็นที่ควรศึกษาได้แก่ การใช้เชื้อราเอนโดไฟต์ควบคุมโรคพืชที่เกิดจากเชื้อไวรัส และการควบคุมโรคพืชที่เกิดจากสภาวะไม่เหมาะสม เช่น ความแห้งแล้ง ดินเค็ม และดินกรด เป็นต้น ซึ่งยังคงเป็นปัญหาที่สำคัญของประเทศไทย

## สรุป

เชื้อราเอนโดไฟต์เป็นเชื้อราที่อาศัยอยู่ร่วมกันกับพืชแบบภาวะพึ่งพาอาศัยซึ่งกันและกัน เชื้อราเอนโดไฟต์มีบทบาทต่อการควบคุมโรคพืช โดยสามารถลดการเกิดโรค หรือความรุนแรงของโรคที่เกิดจากเชื้อ สาเหตุโรคชนิดต่างๆ เช่น ไวรัส แบคทีเรีย รา และไส้เดือนฝอย อีกทั้งยังทำให้พืชเกิดความทนทานต่อสภาวะที่ไม่เหมาะสม เช่น สภาพความแห้งแล้ง ดินเค็ม ดินกรด และดินร้อน เป็นต้น นอกจากนี้เชื้อราเอนโดไฟต์บางชนิดมีคุณสมบัติในการควบคุมโรคพืชได้หลายโรค และช่วยส่งเสริมการเจริญโตของพืชทำให้ผลผลิตพืชมีคุณภาพเพิ่มมากขึ้น ดังนั้น เชื้อราเอนโดไฟต์จึงเป็นเชื้อราที่มีศักยภาพในการนำมาพัฒนาใช้เป็นเชื้อจุลินทรีย์ควบคุมโรคพืช โดยอาจนำมาใช้เป็นวิธีการหนึ่งของการจัดการศัตรูพืชแบบประสมประสานเพื่อลดผลกระทบจากการใช้สารเคมีกำจัดศัตรูพืช หรือนำมาใช้ในระบบเกษตรอินทรีย์ อย่างไรก็ตาม การนำเชื้อราเอนโดไฟต์มาใช้ในสภาพไร่ ควรศึกษาด้านประสิทธิภาพของเชื้อราเอนโดไฟต์ต่อความหลากหลายของโรคพืชเป้าหมาย และความสัมพันธ์ระหว่างเชื้อราเอนโดไฟต์พืชอาศัยและสภาพพื้นที่ของแหล่งผลิตพืช เพื่อรองรับปัญหาที่อาจเกิดขึ้นในอนาคตเช่น การระบาดของโรคพืช และการตกค้างของสารเคมีกำจัดศัตรูพืชทั้งในผลผลิตและระบบนิเวศธรรมชาติ

## เอกสารอ้างอิง


กระทรวงอุตสาหกรรม. 2554. แผนแม่บทการพัฒนาอุตสาหกรรมไทย พ.ศ. 2555-2574. สำนักงานเศรษฐกิจอุตสาหกรรม กระทรวงอุตสาหกรรม, กรุงเทพฯ.

ชนินทร ดวงสะอาด. 2545. การควบคุมโรคถอดฝักดาบของข้าวที่เกิดจากเชื้อรา *Fusarium moniliforme* Sheldon โดยเชื้อราเอนโดไฟต์ในข้าว. วิทยานิพนธ์ปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต มหาวิทยาลัยเชียงใหม่, เชียงใหม่.

นครินทร์ สุวรรณราช, บุญสม บุษบรรณ์, วิพรพรรณ์ เนื่องเม็ก, วาสนา พิทักษ์พล, และสายสมร ลำยอง. 2554. การยับยั้งราเขียวบนผลส้มโดยไอระเหยจากราเอนโดไฟต์ *Muscodor albus* CMU-Cib 462. ว. วิทย. กษ. 42 (พิเศษ): 125-128.

นิรุต เทียมเพชร และ วิพรพรรณ์ เนื่องเม็ก. 2556. การคัดเลือกเชื้อราเอนโดไฟท์ที่สามารถควบคุมโรคเน่าที่เกิดจากเชื้อรา *Rhizoctonia solani* ของต้นกล้ายูคาลิปตัส. แก่นเกษตร. 41(พิเศษ): 505-512.

วันพร เข็มมุกด์ และ พิภพ ลำยอง. 2552. การควบคุมโรคใบจุดดำลำไย โดยใช้เชื้อราเอนโดไฟต์ในลำไย. ว. วิทย. กษ. 40 (พิเศษ): 55-58.

สำนักงานมาตรฐานเกษตรอินทรีย์. 2555. มาตรฐานเกษตรอินทรีย์. สำนักงานมาตรฐานเกษตรอินทรีย์, กรุงเทพฯ.

สำนักงานเศรษฐกิจการเกษตร. 2556. สถิติการเกษตรของประเทศไทยปี 2555. กระทรวงเกษตรและสหกรณ์, กรุงเทพฯ.

Agrios, G. 2005. Plant Pathology, 5th eds. Academic Press, New York.

Bacetty, A. A., M. E. Snook, A. E. Glenn, J. P. Noe, N. Hill, A. Culbreath, P. Timper, P. Nagabhyru, and C. W. Bacon. 2009. Toxicity of endophyte-infected tall fescue alkaloids and grass metabolites on *Pratylenchus scribneri*. Phytopathology. 99: 1336-1345.

Backman, P. A., and R. A. Sikora. 2008. Endophytes: an emerging tool for biological control. Biol. Control. 46: 1-3.

Bae, H., D. P. Roberts, H.-S. Lim, M. D. Strem, S.-C. Park, C.-M. Ryu, R. L. Melnick, and B. A. Bailey. 2011. Endophytic *Trichoderma* isolates from tropical environments delay disease onset and induce resistance against *Phytophthora capsici* in hot pepper using multiple mechanisms. Mol. Plant-Microbe Interact. 24: 336-351.

Baltruschat, H., J. Fodor, B. D. Harrach, E. Niemczyk, B. Barna, G. Gullner, A. Janeczko, K. H. Kogel, P. Schäfer, and I. Schwarczinger. 2008. Salt tolerance of barley induced by the root endophyte *Piriformospora indica* is associated with a strong increase in antioxidants. New Phytol. 180: 501-510.

Blankenship, J. D., M. J. Spiering, H. H. Wilkinson, F. F. Fannin, L. P. Bush, and C. L. Schardl. 2001. Production of loline alkaloids by the grass endophyte, *Neotyphodium uncinatum*, in defined media. Phytochemistry. 58: 395-401.

Boudsocq, M., and J. Sheen. 2010. Stress signaling II: calcium sensing and signaling. P. 75-90. In: Pareek, A., Sopory, S. K., Bohnert, H. J. and Govindjee. Abiotic Stress Adaptation in Plants. Springer, Berlin.

Clay, K., and C. Schardl. 2002. Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. Amer. Nat. 160: S99-S127.

Conrath, U. 2009. Priming of induced plant defense responses. Adv. Bot. res. 51: 361-395.

Druzhinina, I. S., V. Seidl-Seiboth, A. Herrera-Estrella, B. A. Horwitz, C. M. Kenerley, E. Monte, P. K. Mukherjee, S. Zeilinger, I. V. Grigoriev, and C. P. Kubicek. 2011. *Trichoderma*: the genomics of opportunistic success. Nat. Rev. Microbiol. 9: 749-759.

Elmi, A. A., and C. P. West. 1995. Endophyte infection effects on stomatal conductance, osmotic adjustment and drought recovery of tall fescue. New Phytol. 131: 61-67.

Hashiba, T., and K. Narisawa. 2005. The development and endophytic nature of the fungus *Heteroconium chaetospira*. FEMS Microbiol. Lett. 252: 191-196.

Kumar, S., N. Kaushik, R. Edrada-Ebel, R. Ebel, and P. Proksch. 2008. Endophytic fungi for pest and disease management. P.365-387. In A. Ciancio and K. G. Mukerji. Integrated Management of Diseases Caused by Fungi, Phytoplasma and Bacteria. Springer, Berlin.

Lehtonen, P. T., M. Helander, S. A. Siddiqui, K. Lehto, and K. Saikkonen. 2006. Endophytic fungus decreases plant virus infections in meadow ryegrass (*Lolium pratense*). Biol. Lett. 2: 620-623.

Loguercio, L., L. Santos, G. Niella, R. Miranda, J. De Souza, R. Collins, and A. Pomella. 2009. Canopy-microclimate effects on the antagonism between *Trichoderma stromaticum* and *Moniliophthora perniciosa* in shaded cacao. Plant Pathology. 58: 1104-1115.

Lunde, C. S., and I. Kubo. 2000. Effect of polygodial on the mitochondrial ATPase of *Saccharomyces cerevisiae*. Antimicrob. Agents Chemother. 44: 1943-1953.

Malinowski, D. P., G. A. Alloush, and D. P. Belesky. 1998. Evidence for chemical changes on the root surface of tall fescue in response to infection with the fungal endophyte *Neotyphodium coenophialum*. Plant and Soil. 205: 1-12.

Malinowski, D. P., and D. P. Belesky. 2000. Adaptations of endophyte-infected cool-season grasses to environmental stresses: mechanisms of drought and mineral stress tolerance. Crop Sci. 40: 923-940.

Márquez, L. M., R. S. Redman, R. J. Rodriguez, and M. J. Roossinck. 2007. A virus in a fungus in a plant: three-way symbiosis required for thermal tolerance. Science. 315: 513-515.

Medeiros, F. H. V., A. W. V. Pomella, J. T. de Souza, G. R. Niella, R. Valle, R. P. Bateman, D. Fravel, B. Vinyard, and P. K. Hebbar. 2010. A novel, integrated method for management of witches' broom disease in Cacao in Bahia, Brazil. Crop Prot. 29: 704-711.

Mercier, J., and J. I. Jiménez. 2004. Control of fungal decay of apples and peaches by the biofumigant fungus *Muscodor albus*. Postharvest Biol. Technol. 31: 1-8.

Morita, S., M. Azuma, T. Aoba, H. Satou, K. Narisawa, and T. Hashiba. 2003. Induced systemic resistance of Chinese cabbage to bacterial leaf spot and *Alternaria* leaf spot by the root endophytic fungus, *Heteroconium chaetospira*. J. Gen. Plant Pathol. 69: 71-75.

Mousa, W. K., and M. N. Raizada. 2013. The diversity of anti-microbial secondary metabolites produced by fungal endophytes: an interdisciplinary perspective. Front. Microbiol. 4: 65.

Musetti, R., S. Grisan, R. Polizzotto, M. Martini, C. Paduano, and R. Osler. 2011. Interactions between '*Candidatus* Phytoplasma mali' and the apple endophyte *Epicoccum nigrum* in *Catharanthus roseus* plants. J. Appl. Microbiol. 110: 746-756.

Narisawa, K., K. T. Ohki, and T. Hashiba. 2000. Suppression of clubroot and *Verticillium* yellows in Chinese cabbage in the field by the root endophytic fungus, *Heteroconium chaetospira*. Plant Pathology. 49: 141-146.

Ownley, B. H., M. R. Griffin, W. E. Klingeman, K. D. Gwinn, J. K. Moulton, and R. M. Pereira. 2008. *Beauveria bassiana*: Endophytic colonization and plant disease control. J. Invertebr. Pathol. 98: 267-270.

Pedras, M. S. C., A. Q. Khan, and J. L. Taylor. 1998. The phytoalexin camalexin is not metabolized by *Phoma lingam*, *Alternaria brassicae*, or phytopathogenic bacteria. Plant Sci. 139: 1-8

Redman, R. S., K. B. Sheehan, R. G. Stout, R. J. Rodriguez, and J. M. Henson. 2002. Thermotolerance generated by plant/fungal symbiosis. Science. 298: 1581.

Riga, E., L. A. Lacey, and N. Guerra. 2008. *Muscodor albus*, a potential biocontrol agent against plant-parasitic nematodes of economically important vegetable crops in Washington State, USA. Biol. Control. 45: 380-385.

Rodriguez, R. J., J. Henson, E. Van Volkenburgh, M. Hoy, L. Wright, F. Beckwith, Y.-O. Kim, and R. S. Redman. 2008. Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. The ISME J. 2: 404-416.

Rodriguez, R. J, J. White Jr, A. Arnold, and R. Redman. 2009. Fungal endophytes: diversity and functional roles. New Phytol. 182: 314-330.

Saikkonen, K., P. Wäli, M. Helander, and S. H. Faeth. 2004. Evolution of endophyte–plant symbioses. Trends Plant Sci. 9: 275-280.

Saunders, M., A. E. Glenn, and L. M. Kohn. 2010. Exploring the evolutionary ecology of fungal endophytes in agricultural systems: using functional traits to reveal mechanisms in community processes. Evol. Appl. 3: 525-537.

Schardl, C. L., A. Leuchtmann, and M. J. Spiering. 2004. Symbioses of grasses with seedborne fungal endophytes. Annu. Rev. Plant Biol. 55: 315-340.

Schulz, B., C. Boyle, S. Draeger, A.-K. Römmert, and K. Krohn. 2002. Endophytic fungi: a source of novel biologically active secondary metabolites. Mycol. Res. 106: 996-1004.

Schulz, B., A.-K. Römmert, U. Dammann, H.-J. Aust, and D. Strack. 1999. The endophyte-host interaction: a balanced antagonism? Mycol. Res. 103: 1275-1283.

Sellam, A., B. Iacomi-Vasilescu, P. Hudhomme, and P. Simoneau. 2007. In vitro antifungal activity of brassinin, camalexin and two isothiocyanates against the crucifer pathogens *Alternaria brassicicola* and *Alternaria brassicae*. Plant Pathology. 56: 296-301.

Singh, L. P., S. S. Gill, and N. Tuteja. 2011. Unraveling the role of fungal symbionts in plant abiotic stress tolerance. Plant Signal. Behav. 6: 175-191.

Strange, R. N., and P. R. Scott. 2005. Plant disease: a threat to global food security. Annu. Rev. Phytopathol. 43: 83-116.

Sun, C., J. M. Johnson, D. Cai, I. Sherameti, R. Oelmüller, and B. Lou. 2010. *Piriformospora indica* confers drought tolerance in Chinese cabbage leaves by stimulating antioxidant enzymes, the expression of drought-related genes and the plastid-localized CAS protein. J. Plant Physiol. 167: 1009-1017.

Tang, S., G. Tang, and R. A. Cheke. 2010. Optimum timing for integrated pest management: Modelling rates of pesticide application and natural enemy releases. J. Theor. Biol. 264: 623-638.

Vallad, G. E., and R. M. Goodman. 2004. Systemic acquired resistance and induced systemic resistance in conventional agriculture. Crop Sci. 44: 1920-1934.

Van Loon, L., M. Rep, and C. Pieterse. 2006. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants. Annu. Rev. Phytopathol. 44: 135-162.

Waller, F., B. Achatz, H. Baltruschat, J. Fodor, K. Becker, M. Fischer, T. Heier, R. Hückelhoven, C. Neumann, and D. von Wettstein. 2005. The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield. Proc. Natl. Acad. Sci. 102: 13386-13391.

Yadav, V., M. Kumar, D. K. Deep, H. Kumar, R. Sharma, T. Tripathi, N. Tuteja, A. K. Saxena, and A. K. Johri. 2010. A phosphate transporter from the root endophytic fungus *Piriformospora indica* plays a role in phosphate transport to the host plant. J. Biol. Chem. 285: 26532-26544.