บทที่ 2

บททบทวนเอกสาร

ตอนที่ 1 ถิ่นกำเนิดและการจำแนกพันธุ์มะเขือเทศ

มะเขือเทศ (Lycopersicon esculentum Mill.) เป็นพืชล้มลุกชนิดหนึ่งที่อยู่ในตระกูลเดียวกันกับมะเขือ พริก ยาสูบ และพิทูเนีย สันนิษฐานว่ามีถิ่นกำเนิดอยู่ในแถบเทือกเขาแอนดิส ทวีปอเมริกาใต้ (Splittsloesser, 1978) เหตุที่สันนิษฐานกันว่าอเมริกาใต้เป็นถิ่นกำเนิดของมะเขือเทศนั้น เนื่องจากมีหลักฐานที่พอจะยืนยันได้ 3 อย่างด้วยกันคือ ก. มะเขือเทศพันธุ์ปลูก (cultivated variety) นั้นเกิดขึ้นในแถบโลกใหม่ก่อน ซึ่งได้แก่ บริเวณในแถบทวีปอเมริกาใต้และทวีปอเมริกาเหนือนั่นเอง ข. มะเขือเทศได้ปลูกและถูกใช้เป็นอาหารก่อนที่จะถูกนำไปปลูกในทวีปยุโรปและเอเชีย โดยเฉพาะชาวเม็กซิโกรู้จักการปลูกมะเขือเทศและใช้เป็นอาหารก่อนที่ชาวผิวขาวจะอพยพเข้าไปสู่ประเทศอเมริกาอีกด้วย และ ค. บรรพบุรุษของมะเขือเทศที่ได้มีการศึกษากันในปัจจุบันพบว่าเป็น cherry tomato (L. esculentum var. cerasiforme) ซึ่งเป็นมะเขือเทศพันธุ์ป่าที่ขึ้นเองตามธรรมชาติ พบได้ทั่ว ๆ ไปในเขตร้อนและเขตกึ่งร้อนของโลก (Esquinas-Alcazar, 1981) จากหลักฐานต่าง ๆ เหล่านี้ชี้ให้เห็นว่ามะเขือเทศน่าจะมีถิ่นกำเนิดในเขตร้อนของทวีปอเมริกาใต้ และเชื่อว่าแถบประเทศเปรู ชิลี เอควาดอร์ และเม็กซิโก เป็นถิ่นกำเนิดของมะเขือเทศ (นิพนธ์, 2526 ; มาณี, 2531 ; Villareal, 1980)

จากการบันทึกเรื่องราวเกี่ยวกับมะเขือเทศ พบว่ามะเขือเทศถูกนำไปปลูกในทวีปยุโรปโดย Cortes ในปี ค.ศ. 1523 (Villareal, 1980) แล้วกลายเป็นพืชผักที่นิยมกันมากในทวีปยุโรป ในปี ค.ศ. 1571 มะเขือเทศได้ถูกนำเข้าไปปลูกในประเทศฟิลิปปินส์ โดยพ่อค้าชาวสเปนที่ทำการค้าระหว่างประเทศเม็กซิโกกับประเทศฟิลิปปินส์และอาจเป็นไปได้ว่ามะเขือเทศจากสเปนได้ถูกนำเข้าไปปลูกในประเทศฟิลิปปินส์หลังจากที่ Ferdinand Magellan ค้นพบหมู่

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

เกาะฟิลิปปินส์ ในปี ค.ศ. 1521 แล้วไม่กี่ปี (Esquinas-Alcazar, 1981 ; Villareal, 1980) หลังจากนั้นก็ได้มีการแพร่กระจายพันธุ์ไปยังประเทศจีน อินเดีย ญี่ปุ่น และประเทศอื่น ๆ ในแถบทวีปเอเชีย เข้าสู่ประเทศไทยเมื่อใดไม่ปรากฏหลักฐานแน่ชัด นิพนธ์ (2526) สันนิษฐานว่ามะเขือเทศคงเข้ามาในเมืองไทยก่อนปี พ.ศ. 2463 เพราะในปีนี้มีหลักฐานว่าได้มีการโฆษณาขายเมล็ดพันธุ์มะเขือเทศที่สร้างขึ้นในเมืองไทย ในหนังสือเกี่ยวกับการเกษตรแล้ว ซึ่งแสดงให้เห็นว่าได้มีการปรับปรุงพันธุ์มาก่อนปี พ.ศ. 2463 อย่างแน่นอน แต่อย่างไรก็ตามประเทศไทยเราก็ได้มีการศึกษาเกี่ยวกับมะเขือเทศมานานมากกว่า 50 ปี (เจริญศักดิ์ และพีระศักดิ์, 2529) และในปัจจุบันนี้ก็ยังมีการศึกษาเกี่ยวกับมะเขือเทศอีกมาก ถึงแม้ว่ามะเขือเทศจะมีถิ่นกำเนิดในเขตร้อนก็ตาม แต่พันธุ์ส่วนใหญ่ในปัจจุบันนี้ได้รับการปรับปรุงขึ้นในประเทศเขตหนาวเป็นส่วนใหญ่ (เมืองทอง และสุรีรัตน์, 2525) ดังนั้นผลผลิต คุณภาพ ความต้านทานโรคและแมลงบางชนิด จึงเหมาะสมกับประเทศในแถบนั้น เมื่อนำมาปลูกในเขตร้อนจึงมักประสบปัญหาต่าง ๆ มากมาย โดยเฉพาะปัญหาเรื่องโรคและแมลง และปัญหาเรื่องอุณหภูมิที่สูงเกินไป ไม่เหมาะต่อการติดดอกออกผล เพราะอุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการงอกของท่อนำเกสรจะอยู่ประมาณ 70 °F ยิ่งถ้าอุณหภูมิสูงขึ้นเรื่อย ๆ โอกาสในการติดผลก็จะลดลงหรืออาจติดผลได้บ้างแต่ไม่มีเมล็ด (เจริญศักดิ์ และพีระศักดิ์, 2529)

มะเขือเทศเป็นพืชที่อยู่ในอันดับ (order) Polemoniales อยู่ในตระกูล (family) Solanaceae หรือ nightshade และอยู่ในสกุล (genus) Lycopersicon ซึ่งเป็นสกุลที่ค่อนข้างเล็กมีอยู่เพียง 6 ชนิด (species) เท่านั้น (Muller, 1940) ในสกุลนี้จะแบ่งออกเป็น 2 สกุลย่อย (subgenus) ด้วยกัน คือ

1. Eulycopersicon ในสกุลย่อยนี้เมื่อผลสุกจะมีสีแดงสามารถนำมาบริโภคได้ (edible species) ในสกุลย่อยนี้เราจะแบ่งออกเป็น 2 ชนิด ด้วยกันคือ

1.1 L. esculentum Mill. เป็นมะเขือเทศที่ปลูกเป็นพันธุ์การค้าทั่ว ๆ ไป แต่ก็ยังมีบางพันธุ์ (variety) ที่ยังจัดว่าเป็นพันธุ์ป่าอยู่ (wild variety) มะเขือเทศชนิดนี้ Bailey (1949) ได้แบ่งออกเป็น 5 พันธุ์ (botanical variety) ด้วยกัน คือ

1.1.1 L. esculentum var. cerasiforme ซึ่งเรียกกันทั่ว ๆ ไปว่า cherry tomato มะเขือเทศพันธุ์นี้เป็นพันธุ์ป่าที่ขึ้นอยู่ในแถบประเทศเอควาดอร์

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

และเปรู (นิพนธ์, 2526) นอกจากนั้นยังพบว่าขึ้นเองตามธรรมชาติในเขตร้อน และเขตกึ่งร้อนของโลก (Esquinas-Alcazar, 1981) ดอกมี 5 กลีบ เป็นช่อยาว ผลมีขนาดเล็ก มีเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 2 เซนติเมตร ผลมีสีแดงหรือสีเหลืองมี 2 พู (locule) ทนต่อสภาพอากาศที่มีความชื้นสูงได้ดี (นิพนธ์, 2526)

1.1.2 L. esculentum var. pyraforme เรียกกันทั่ว ๆ ไปว่า pear tomato ผลมีรูปร่างเหมือนลูกแพร์ ดอกมี 5 กลีบ มีการเจริญเติบโตแบบ indeterminate (เจริญศักดิ์ และพีระศักดิ์, 2529)

1.1.3 L. esculentum var. grandifolium เรียกทั่ว ๆ ไปว่า potato leaved tomato ลักษณะที่เด่นชัดของพันธุ์นี้คือมีใบใหญ่ ขอบใบหยักเหมือนมันฝรั่ง (เจริญศักดิ์ และพีระศักดิ์, 2529) ซึ่งลักษณะนี้เป็นลักษณะที่ถูกควบคุมโดยยีน cc ซึ่งเป็นยีนด้อยเพียงคู่เดียว (single recessive gene) ที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 6 ของมะเขือเทศ (Rick and Butler, 1956)

1.1.4 L. esculentum var. commune เรียกกันทั่ว ๆ ไปว่า common tomato เป็นมะเขือเทศที่ปลูกเป็นพันธุ์การค้าทั่ว ๆ ไปอีกพันธุ์หนึ่ง ดอกมี 6 กลีบ มีการเจริญเติบโตแบบ indeterminate (นิพนธ์, 2526)

1.1.5 L. esculentum var. validum เรียกกันทั่ว ๆ ไปว่า upright tomato เป็นมะเขือเทศที่มีต้นตั้งตรง ต้นใหญ่ มีการเจริญเติบโตแบบ determinate (นิพนธ์, 2526)

1.2 L. pimpinellifolium (Jusl.) Mill. เรียกกันทั่ว ๆ ไปว่า currant tomato (Gould, 1974) เป็นมะเขือเทศที่มีผลขนาดเล็ก ผลมีสีแดงจัดไม่นิยมปลูกเป็นการค้า จัดเป็นพันธุ์ป่า (wild species) พันธุ์หนึ่ง (Esquinas-Alcazar, 1981) นิยมใช้เป็นแหล่งพันธุกรรมในการปรับปรุงพันธุ์เพื่อต้านทานโรคหรือแมลง

2. Eriopersicon ในสกุลย่อยนี้เป็นพันธุ์ป่าทั้งหมด เมื่อผลสุกจะมีสีเขียว ไม่นิยมนำมาบริโภค นิยมใช้เป็นแหล่งทางพันธุกรรมในการปรับปรุงพันธุ์เพื่อต้านทานโรคและแมลงได้เป็นอย่างดี (อโณทัย, 2521) ในสกุลย่อยนี้เราสามารถแบ่งออกได้เป็น 4 ชนิด (Gould, 1974) ด้วยกันคือ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

2.1 L. cheesmanii Riley

2.2 L. glandulosum

2.3 L. hirsutum Humb. and Bonpl.

2.4 L. peruvianum (L.) Mill. var. dentatum และ var. humifusum

อย่างไรก็ตามในปัจจุบันนี้ได้มีการสำรวจและพบมะเขือเทศชนิดใหม่ ๆ ที่แตกต่างไปจากเดิมมากขึ้น จากรายงานของ Esquinas-Alcazar (1981) ได้รายงานว่าสกุล Lycopersicon นี้มีอยู่ถึง 8 - 10 ชนิด ซึ่งมะเขือเทศชนิดใหม่ ๆ ที่พบนี้เป็นพันธุ์ป่าทั้งหมด ชนิดของมะเขือเทศที่ Esquinas-Alcazar (1981) ได้รายงานไว้นอกเหนือจากที่กล่าวมาแล้ว 6 ชนิดก็คือ L. chmielewskii L. pariflorum และ L. chilense เป็นต้น มะเขือเทศที่พบทั้งหมดใน 8 - 10 ชนิดนี้มีจำนวนโครโมโซม 2n = 2x = 24

ตอนที่ 2 การผสมพันธุ์มะเขือเทศ

มะเขือเทศจัดเป็นพืชผสมตัวเอง โดยทั่ว ๆ ไปแล้ว จะผสมตัวเองได้สูงถึงร้อยละ 98 ขึ้นไป (นิพนธ์, 2526) ดังนั้นจึงมีความแปรปรวนทางพันธุกรรมน้อยมาก โครงสร้างของดอกในแต่ละพันธุ์จะมีผลต่อการผสมข้ามพันธุ์เป็นอย่างมาก พันธุ์ที่มียอดเกสรตัวเมียยาวกว่าอับละอองเกสรตัวผู้ อาจมีการผสมข้ามพันธุ์ได้มากกว่าร้อยละ 5 ขณะที่พันธุ์ที่มียอดเกสรตัวเมียสั้นกว่าอับละอองเกสรตัวผู้ มีการผสมข้ามพันธุ์ได้เพียงร้อยละ 0.58 เท่านั้น (นิพนธ์, 2526) แต่อย่างไรก็ตามยังมีมะเขือเทศบางชนิดที่เป็นพันธุ์ป่าจัดเป็นพืชผสมข้ามอยู่ (cross-pollinated crop) เช่น L. peruvianum (Mulcahy and Mulcahy, 1984) L. chilense (Esquinas-Alcazar, 1981) และ L. hirsutum f. glabratum (Agadzhanyan and Navasardyan, 1986a) ทั้งนี้เนื่องจากละอองเกสรตัวผู้ไม่สามารถงอกลงไปผสมกับไข่ภายในดอกเดียวกันได้ (self-incompatibility) เนื่องมาจากยีน S (self-sterile gene) (Agadzhanyan and Navasardyan, 1986b) ดังนั้นมะเขือเทศชนิดต่าง ๆ เหล่านี้จึงมีความแปรปรวนทางพันธุกรรมสูง แต่อย่างไรก็ตามเราก็สามารถผลิตเมล็ดพันธุ์ที่เกิดจากการผสมตัวเอง

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ได้ โดยทำการผสมตัวเองก่อนดอกบาน และจะให้ผลดียิ่งขึ้นเมื่อทำในสภาพที่มีความชื้นสัมพัทธ์สูง ร่วมกับการใช้สารอ๊อกซิน (Gradziel and Robinson, 1986)

Gould (1974) รายงานว่าการผสมมะเขือเทศระหว่างพันธุ์ภายในชนิดเดียวกัน สามารถผสมกันได้ แต่การผสมข้ามชนิด (interspecific hybridization) อาจมีปัญหาเรื่องการติดเมล็ดบ้าง พวกที่ผสมกับ L. esculentum ได้ดีคือ L. pimpinellifolium ซึ่งอยู่ในสกุลย่อยเดียวกัน ส่วนการผสมข้ามสกุลย่อยจะสามารถผสมกันได้เมื่อใช้สกุลย่อย Eriopersicon เป็นพ่อ ดังนั้นทั้ง L. esculentum และ L. pimpinellifolium จึงสามารถผสมกับพันธุ์ป่าที่อยู่ในสกุลย่อย Eriopersicon ได้ เมื่อใช้สกุลย่อย Eriopersicon เป็นพ่อ และ ใช้ L. esculentum หรือ L. pimpinellifolium เป็นแม่ แต่อย่างไรก็ตาม ถึงแม้จะผสมกันได้แต่ก็ยังมีปัญหาเกี่ยวกับคัพภะจะตายในเวลาต่อมา ซึ่งเป็นอุปสรรคสำคัญในการสร้างลูกผสมข้ามชนิด ในปัจจุบันนี้เราสามารถแก้ไขปัญหานี้ได้โดยการนำเอาคัพภะที่ได้จากการผสมแล้วไปเลี้ยงบนอาหารในสภาพปลอดเชื้อ (Smith, 1944) ดังนั้นลักษณะที่ดีบางอย่างของพันธุ์ป่า (ตารางที่ 1) จึงมีโอกาสถูกถ่ายทอดเข้ามาสู่พันธุ์ปลูกได้ ส่วนการผสมข้ามสกุล (intergeneric hybridization) ที่ทำได้สำเร็จในปัจจุบันคือการใช้สกุล Lycopersicon ผสมกับสกุล Solanum เช่น การผสมระหว่าง L. esculentum กับ S. lycopersicoides สามารถผสมกันได้ แต่ลูกผสมที่ได้จะเป็นหมัน ส่วนการผสมระหว่าง L. esculentum กับ S. pennellii นั้นสามารถสร้างลูกผสมชั่วที่ 1 ได้ และลูกผสมนั้นสามารถมีชีวิตอยู่ได้เมื่อใช้ L. esculentum เป็นแม่ (Rick, 1960) แต่อย่างไรก็ตาม Esquinas-Alcazar (1981) ได้รายงานว่าลูกผสมที่เกิดขึ้นนี้มีการพัฒนาของระบบรากไม่สมบูรณ์ ในปัจจุบันนี้งานทางด้านการรวมตัวของโปรโตพลาสต์ได้เจริญก้าวหน้ามากขึ้น จึงเป็นการเปิดโอกาสให้มีการผสมข้ามสกุลได้มากขึ้น ตัวอย่างเช่น Melchers et al (1978) สามารถผลิตลูกผสมชั่วที่ 1 ระหว่าง L. esculentum กับ S. tuberosum ได้สำเร็จเป็นต้น

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 1 แสดงถึงการผสม ลักษณะที่น่าสนใจและความสามารถในการผสมของมะเขือเทศพันธุ์ป่าบางชนิด (Esquinas Alcazar, 1981)

ชนิด	การผสม	ลักษณะที่น่าสนใจ	ความสามารถในการผสมกับพันธุ์ปลูก
L. esculentum var. cerasiforme	ผสมตัวเอง	1. ทนต่อสภาพความชื้นสูงได้ดี 2. ต้านทานโรค Verticillium wilt, early blight, anthracnose	ดีมาก
L. pimpinellifolium	ผสมตัวเอง	1. ใช้ในการปรับปรุงสีของผลให้ดีขึ้น 2. ต้านทานโรค leaf mould,Fusarium wilt	ดี
L. cheesmanii	ผสมตัวเอง	1. ทนเกลือ 2. ผลไม่ร่วงง่าย 3. เนื้อหนา	มีโอกาสผสมได้
L. chmielewskii	ผสมตัวเอง	1. มีน้ำตาลสูง	มีโอกาสผสมได้
L. parviflorum	ผสมตัวเอง	-	มีโอกาสผสมได้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 1 (ต่อ)

ชนิด	การผสม	ลักษณะที่น่าสนใจ	ความสามารถในการผสมกับพันธุ์ปลูก
L. hirsutum	ผสมตัวเองแต่มีบางสายพันธุ์ผสมตัวเองไม่ได้	1. ทนต่อสภาพอุณหภูมิต่ำและน้ำค้างแข็งได้ดี 2. ต้านทานแมลงได้ดี 3. ต้านทานโรค Septoria leaf spot, Botrytis mould	จะผสมได้เมื่อใช้เป็นต้นพ่อเท่านั้น
L. peruvianum	ผสมข้าม	1. ต้านทานโรค corky root 2. ต้านทานต่อไส้เดือนฝอย 3. ต้านทานต่อ TMV	ผสมได้แต่ต้องนำคัพภะมาเลี้ยงในอาหารในสภาพปลอดเชื้อ
L. chilense	ผสมข้าม	1. มีระบบรากลึก 2. ต้านทานต่อ curly top virus	ดีกว่า L. peruvianum
S. pennellii	ผสมข้าม	1. ทนต่อความแห้งแล้งได้ดี เนื่องจากใบสามารถดูดความชื้นในบรรยากาศได้ดีกว่าชนิดอื่น ๆ	มีโอกาสผสมได้
S. lycopersicoides	ผสมข้าม	1. ทนเกลือ	ผสมได้แต่ลูกผสมชั่วที่ 1 เป็นหมัน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตอนที่ 3 ยีนกลายพันธุ์ (mutant gene) ที่มีผลต่อการสุกของผลมะเขือเทศ

มะเขือเทศเป็นพืชที่มีการสุกของผลแบบบ่มสุก (climacteric fruit) (สายชล, 2528) ซึ่งลักษณะการสุกของผลมะเขือเทศในพันธุ์ปกติสามารถอธิบายการเปลี่ยนแปลงได้ดังนี้คือ

1. ปริมาณของคลอโรฟิลล์จะลดลงและมีการสังเคราะห์สารพวกแคโรทีนอยด์ขึ้นมา
2. มีอัตราการหายใจและการสังเคราะห์เอทธิลีนเพิ่มขึ้น
3. มีการทำงานของเอนไซม์โพลีกาแลคทูโรเนส (Polygalacturonase) มากขึ้น และผลก็จะเริ่มมีการอ่อนตัวลง
4. มีการแก่ของเมล็ด

นอกจากนั้นยังมีการเปลี่ยนแปลงรสชาติ ผิวสัมผัส และการเปลี่ยนแปลงกลิ่นอีกด้วย (Tigchelaar et al, 1978) การสุกของผลมะเขือเทศนั้นถูกควบคุมด้วยยีนหลายตัวด้วยกัน ซึ่งยีนแต่ละตัวนี้จะมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงองค์ประกอบทางเคมี เมตาโบลิซึม การสังเคราะห์เอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับขบวนการสุก (Grierson, 1986) และการพัฒนาสีของผล(Mohr,1979) ยีนและยีนที่เกิดจากการกลายพันธุ์แล้วไปมีผลต่อขบวนการสุกและการพัฒนาสีของผล เช่น

1. Nr (Never ripe) เป็นยีนเด่นที่เกิดขึ้นมาจากการกลายพันธุ์ (dominant mutant gene) ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 9 ของมะเขือเทศ (Clayberg et al, 1960) มีผลต่อความเข้มของสีภายในผล (Rick, 1956) และอัตราการอ่อนตัวของผล (Gonzalez, 1967 ; Rick, 1956) Tigchelaar et al (1978) รายงานว่ามะเขือเทศที่มียีน Nr อยู่ในรูปของโฮโมไซกัส (Nr/Nr) จะมีอัตราการหายใจเพิ่มขึ้น(respiratory climateric) และการสังเคราะห์เอทธิลีนเพียงร้อยละ 50 ของพันธุ์ปกติเท่านั้น ส่วนการทำงานของเอนไซม์เพคตินเอสเทอร์เรส พบว่าเป็นปกติเหมือนพันธุ์ทั่ว ๆ ไป แต่การทำงานของเอนไซม์โพลีกาแลคทูโรเนสจะต่ำ (Gonzalez, 1967) ผลสุกจะมีสีส้มอมเหลืองหรือสีส้ม ยีน Nr นี้มีผลช่วยยืดอายุการเก็บรักษาของพันธุ์ปกติที่มีผลสีแดงได้นานขึ้น แต่สีผลของลูกผสมที่ได้จะมีสีส้ม (Kopeliovitch et al, 1979)

2. Gr (Green ripe) เป็นยีนเด่นที่เกิดขึ้นมาจากการกลายพันธุ์ (Jarret,

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

1983) มีผลทำให้มะเขือเทศสุกมีสีส้มอมเหลือง และมีอายุการเก็บรักษาได้ยาวนานมากกว่าพันธุ์ปกติ (Kopeliovitch et al, 1979) จากการศึกษาถึงการทำงานของเอนไซม์โพลีกาแลคทูโรเนสในผลของมะเขือเทศที่มียีน Gr อยู่ในรูปของโฮโมไซกัส (Gr/Gr) พบว่ามีเพียงร้อยละ 3 - 5 ของมะเขือเทศพันธุ์ Rutger เท่านั้น ลูกผสมของมะเขือเทศที่มียีน Gr อยู่พบว่าช่วยยืดอายุการเก็บรักษาได้ยาวนานมากกว่าพันธุ์ปกติ (Kopeliovitch et al, 1979) นอกจากนั้นยังพบว่ามีอัตราการสังเคราะห์รงควัตถุสีแดง (lycopene) เพิ่มมากขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับพันธุ์ที่มียีน Gr อยู่ในรูปของโฮโมไซกัส (Jarret et al, 1984) อย่างไรก็ตามยีน Gr นี้ยังมีข้อสงสัยกันกว่าเป็นยีนเด่นหรือยีนด้อยกันแน่เนื่องจาก Kopeliovitch et al (1979) ได้รายงานไว้ว่ายีนตัวนี้เป็นยีนด้อย (recessive gene, gr) ที่เกิดการกลายพันธุ์ขึ้นมา

3. dg (dark green) เป็นยีนด้อยที่เกิดขึ้นมาจากการกลายพันธุ์(recessive mutant gene) มีผลต่อการเพิ่มปริมาณของแคโรทีนอยด์ คลอโรฟิลล์ และวิตามินซีให้สูงกว่าพันธุ์ปกติ สีของผลอ่อนที่มียีนนี้อยู่จะไม่แตกต่างไปจากพันธุ์ทั่ว ๆ ไป แต่ขณะที่ผลกำลังมีการเจริญเติบโตสีของผลจะมีสีเขียวเข้มมากขึ้นกว่าพันธุ์อื่น ๆ และจะเข้มอยู่นานจนกระทั่งผลเริ่มสุก จากการศึกษาของ Jarret (1983) พบว่าผลแก่ที่ยังมีสีเขียวอยู่ (mature green) จะมีปริมาณของคลอโรฟิลล์ใน outer pericarp เพิ่มขึ้นสูงถึงร้อยละ 350 เมื่อเปรียบเทียบกับพันธุ์ปกติ นอกจากนั้นยังพบว่าปริมาณของคลอโรฟิลล์และวิตามินซียังมีมากกว่าพันธุ์ที่มียีน hp (high pigment) อยู่อีกด้วย สีภายนอกและสีภายในของผลสุกที่มียีน dg อยู่จะมีสีแดงเข้ม ปริมาณของรงควัตถุสีแดงมากกว่าพันธุ์ปกติถึงร้อยละ 100 ส่วนเบต้า-แคโรทีน จะมากกว่าพันธุ์ที่มียีน hp อยู่ถึงร้อยละ 50 และมากกว่าพันธุ์ปกติถึงร้อยละ 250

4. hp (high pigment) เป็นยีนด้อยที่เกิดขึ้นมาจากการกลายพันธุ์ ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 12 ของมะเขือเทศ มีผลทำให้ปริมาณของคลอโรฟิลล์ แคโรทีนอยด์ และวิตามินซีในผลสูงขึ้นมากกว่าพันธุ์ปกติ (Clayberg et al, 1960 ; Mochizuki and Kamimura, 1985) จากการศึกษาของ Jarret (1983) พบว่าผลแก่ที่ยังมีสีเขียวอยู่ จะมีปริมาณของคลอโรฟิลล์ใน outer pericarp เพิ่มขึ้น สูงถึงร้อยละ 166 เมื่อเปรียบเทียบกับพันธุ์ปกติ พันธุ์ปลูกที่มียีนนี้อยู่ เช่น O-60 S_{88}D3 V_{079} (Mohr, 1979) เป็นต้น

5. og^c(crimson) เป็นยีนที่ช่วยเพิ่มปริมาณของรงควัตถุสีแดง แต่จะลดปริมาณ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ของเบต้า-แคโรทีนให้ต่ำลง (Frey, 1981) ดังนั้นนักปรับปรุงพันธุ์พืช จึงนิยมใช้ยีนนี้ปรับปรุงสีของผลให้แดงขึ้น พันธุ์ปลูกที่มียีนนี้อยู่ เช่น HC-4 ST-8 Trimson (Mohr, 1979) แต่อย่างไรก็ตามยีนนี้มีข้อเสียคือทำให้ปริมาณของวิตามินเอต่ำ นักปรับปรุงพันธุ์พืชจึงมีการใช้ยีน hp ร่วมกับยีน og^c (hp og^c, high pigment/crimson) หรือใช้ยีน dg ร่วมกับยีน og^c (dg og^c, dark green/crimson) ปรับปรุงคุณภาพของผลให้มีปริมาณของเบต้า-แคโรทีนและไลโคปีนสูงขึ้น เพื่อที่จะให้ได้พันธุ์ที่มีผลสีแดงเข้มมีวิตามินเอและวิตามินซีสูง (Frey, 1981 ; Wann and Jourdain, 1985) พันธุ์ที่มียีน hp og^c เช่น ST-18 O-95 $S_{68}D_2A$ (Mohr, 1979) ส่วนพันธุ์ที่มียีน dg og^c เช่น T_{4077} mutant (Wann and Jourdain, 1985)

6. t (tangerine) เป็นยีนด้อยที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 10 ของมะเขือเทศ เป็นยีนที่ช่วยเพิ่มปริมาณของซีต้า-แคโรทีน และโพลีอีน แต่แคโรทีนอยด์อื่น ๆ ไม่เพิ่ม ดังนั้นจึงทำให้ผลมีสีส้ม (Rick and Butler, 1956) พันธุ์ที่มียีนนี้อยู่ ได้แก่ พันธุ์ Jubilee (Hannah and Tomes, 1970)

7. B (Beta) เป็นยีนที่ช่วยเพิ่มปริมาณของเบต้า-แคโรทีน แต่จะทำให้ปริมาณของไลโคปีนลดน้อยลง การแสดงออกของยีน B นี้ จะขึ้นอยู่กับยีน modifier ของยีน B เอง (Mo_B) พันธุ์ที่มียีน Mo_B อยู่ด้วย (BB/Mo_BMo_B , high beta) จะทำให้มีปริมาณของเบต้า-แคโรทีนมากกว่าร้อยละ 90 ของแคโรทีนทั้งหมด ดังนั้นจึงทำให้ผลมีสีส้ม ส่วนพันธุ์ที่มียีน BB/$Mo_B{}^+Mo_B{}^+$ (intermediate beta) จะมีปริมาณของเบต้า-แคโรทีนประมาณร้อยละ 50 และมีไลโคปีนประมาณร้อยละ 50 ดังนั้นจึงทำให้ผลมีสีส้มอมแดง และพันธุ์ที่มียีน B^+B^+/$Mo_B{}^+Mo_B{}^+$ (low beta) จะมีปริมาณของเบต้า-แคโรทีนปริมาณร้อยละ 10 และมีไลโคปีนปริมาณร้อยละ 90 พันธุ์ปลูกที่มียีน BB อยู่เช่น Carobeta (Georgiev and Mikhailov, 1986) ส่วนพันธุ์ที่มียีน BB/$Mo_B{}^+Mo_B{}^+$ อยู่เช่น Caro-Red (Tomes and Quackenbush, 1958)

8. Del (Delta) เป็นยีนที่ช่วยเพิ่มปริมาณของเดลต้า-แคโรทีน ซึ่งเดลต้าแคโรทีนนี้เป็นแคโรทีนอยด์ชนิดหนึ่งที่ไม่ค่อยพบในผลมะเขือเทศ ยีน Del นี้เป็นยีนเด่นที่เกิดขึ้นมาจากการกลายพันธุ์ทำให้มีรหัสสำหรับสังเคราะห์เอนไซม์ในการสร้างเดลต้า-แคโรทีนขึ้นมา มีผลทำให้ปริมาณของไลโคปีนลดลง (Stevens and Rick, unpublished data)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

9. r (yellow flesh) เป็นยีนด้อยที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 3 ของมะเขือเทศ ทำให้ผลสุกมีสีเหลือง (Rick and Butler, 1956) เนื่องจากไปลดปริมาณของโพลีอีน หรือแคโรทีนอยด์อื่น ๆ ยกเว้นเบต้า-แคโรทีนพบว่ามีเกิดขึ้นบ้างเล็กน้อย พันธุ์ปลูกที่มียีนนี้อยู่ เช่น Morden yellow ในพันธุ์นี้พบว่ามีปริมาณของไลโคปีนอยู่เพียง 1.4 ไมโครกรัมต่อกรัมของน้ำหนักสด และมีเบต้า-แคโรทีนอยู่เพียง 1.6 ไมโครกรัมต่อกรัมของน้ำหนักสด ขณะที่พันธุ์ Rideau ซึ่งมียีน r^+ (normal red) มีปริมาณของไลโคปีนสูงถึง 65.7 ไมโครกรัมต่อกรัมของน้ำหนักสดและมีเบต้า-แคโรทีนสูงถึง 5.4 ไมโครกรัมต่อกรัมของน้ำหนักสด (Mohr, 1979) นอกจากนั้นยังมีพันธุ์ Snow ball (Hannah and Tomes, 1970)

10. alc (alcobaca) เป็นยีนด้อยที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 10 ของมะเขือเทศ ยีนนี้มีผลทำให้ขบวนการสุกของผลช้าลง มีอายุในการเก็บรักษาได้ยาวนานกว่าพันธุ์ปกติ (Mutschler, 1984b) มะเขือเทศที่มียีน alc อยู่ได้แก่พันธุ์ alcobaca จากการศึกษาเกี่ยวกับการกระจายตัวของประชากรจากคู่ผสมของพันธุ์ alcobaca กับพันธุ์ปกติ พบว่าความสามารถในการเก็บรักษาที่ยาวนานนี้ถูกควบคุมโดยยีนด้อยเพียงคู่เดียว (single recessive gene) คือยีน alc (Mutschler, 1984a ; Kopeliovitch et al, 1981) สำหรับกลไกการทำงานของยีนนี้ยังไม่ทราบแน่ชัด แต่พบว่ามีผลไปลดการทำงานของเอนไซม์โพลีกาแลคทูโรเนสให้ต่ำลง มีผลทำให้การอ่อนตัวของผลช้ากว่าพันธุ์ปกติ แต่อย่างไรก็ตามการสังเคราะห์เอทธีลีน การทำงานของเอนไซม์โพลีกาแลคทูโรเนส และการหายใจก็ยังมีมากกว่ามะเขือเทศพันธุ์ rin และพันธุ์ nor มะเขือเทศพันธุ์ alcobaca นี้เรายังจัดว่าเป็นพวกบ่มสุกอยู่ แต่มีการสุกที่ผิดปกติ (Lobo, 1982) เมื่อนำมะเขือเทศพันธุ์นี้ไปผสมกับพันธุ์ที่มีการสุกตามปกติ พบว่าจะช่วยให้อายุการเก็บรักษาของพันธุ์ปกติยาวนานขึ้นกว่าเดิม (Mutschler, 1984b ; Kopeliovitch et al, 1981)

Kopeliovitch et al (1980) ได้รายงานว่าการพัฒนาสีของผลมะเขือเทศพันธุ์ alcobaca นี้ ระยะเวลาที่เก็บจะมีผลอย่างเด่นชัดต่อสีครั้งสุดท้ายที่เกิดขึ้นในขณะที่ผลสุก นั่นคือสีครั้งสุดท้ายของผลที่เก็บในระยะที่ผลแก่แต่ยังมีสีเขียวอยู่จะเป็นสีเหลือง ถ้าเก็บในระยะเวลาที่เริ่มเปลี่ยนสีจะเป็นสีส้ม และถ้าเก็บหลังจากระยะเริ่มเปลี่ยนสีไปแล้ว 2 สัปดาห์ จะเป็นสีแดงอ่อน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

คุณสมบัติทั่ว ๆ ไปของผลมะเขือเทศพันธุ์ alcobaca

การอ่อนตัวของผล	ช้ากว่าพันธุ์ปกติ (Lobo, 1982)
การหายใจเพิ่มขึ้น	มีบ้างแต่ไม่มากเหมือนพันธุ์ปกติ (Lobo, 1982)
อายุหลังการเก็บเกี่ยว	ยาวนาน (Mutschler, 1984b)
การสังเคราะห์รงควัตถุสีแดง	มีน้อยหรือมากขึ้นอยู่กับระยะเวลาในการเก็บเกี่ยว (Kopeliovitch et al, 1980)
การทำงานของเอนไซม์โพลี-กาแลคทูโรเนส	ต่ำลงกว่าพันธุ์ปกติ (Lobo, 1982)

11. rin (ripening inhibitor) มะเขือเทศพันธุ์ rin นี้เกิดขึ้นมาจากการผสมระหว่างพันธุ์ 61 - 37 ไฟร์บอลล์ กับพันธุ์คอร์เนล 34 - 149 (สายชล, 2528) แล้วเกิดการกลายพันธุ์ขึ้นมาในชั่วที่ 4 (F_4) ขณะที่ H.M. Munger กำลังทำการปรับปรุงพันธุ์อยู่ที่มหาวิทยาลัยคอร์เนล (Robinson and Tomes, 1968) ลักษณะที่มีความสามารถในการเก็บรักษาที่ยาวนานของมะเขือเทศพันธุ์ rin นี้ จะถูกควบคุมโดยยีน rin ซึ่งเป็นยีนด้อยที่เกิดขึ้นมาจากการกลายพันธุ์ทางธรรมชาติ (Tigchelaar et al, 1978) ยีน rin นี้เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 5 ของมะเขือเทศเป็นยีนที่ยึดติดกับยีน mc (macrocalyx) ทั้งยีน rin และยีน mc นี้อาจเป็นไปได้ว่าเกิดการกลายพันธุ์ขึ้นมาพร้อม ๆ กัน (Robinson and Tomes, 1968)

คุณสมบัติทั่ว ๆ ไปของผลมะเขือเทศพันธุ์ rin (Tigchelaar et al, 1978)

ความเป็นกรดเป็นด่างของผล	ต่ำ
ปริมาณกรดที่ได้จากการไตเตรท	สูง
ปริมาณของแข็งที่ละลายน้ำได้ทั้งหมด	ปกติ
การอ่อนตัวของผล	เกิดขึ้นอย่างช้า ๆ
การสังเคราะห์รงควัตถุสีแดง	มีเพียงเล็กน้อย
ปริมาณของแคโรทีนทั้งหมด	น้อย
ปริมาณของเบต้า-แคโรทีน	น้อย
การสังเคราะห์เอทธิลีน	ไม่มี
การหายใจเพิ่มขึ้น	ไม่มี

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

อายุการเก็บรักษา	ยาวนานมาก
การทำงานของเอนไซม์เปคตินเอสเทอร์เรส	ปกติ
การทำงานของเอนไซม์โพลีกาแลคทูโรเนส	มีเพียงเล็กน้อย

12. nor (non-ripening) มะเขือเทศพันธุ์ nor นี้เกิดขึ้นมาจากพันธุ์ Italian winter ที่มีการกลายพันธุ์ทางธรรมชาติขึ้นมา (Tigchelaar et al, 1973) ความสามารถในการเก็บรักษาที่ยาวนานของมะเขือเทศพันธุ์ nor นี้พบว่าถูกควบคุมโดยยีนด้อยเพียงคู่เดียวคือยีน nor ซึ่งเป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 10 ของมะเขือเทศ (Ng and Tigchelaar, 1977 ; Tigchelaar et al, 1973 ; Tigchelaar et al, 1978)

<u>คุณสมบัติทั่ว ๆ ไปของผลมะเขือเทศพันธุ์ nor</u> (Tigchelaar et al, 1978)

ความเป็นกรดเป็นด่างของผล	ต่ำมาก
ปริมาณกรดที่ได้จากการไตเตรท	สูง
ปริมาณของแข็งที่ละลายน้ำได้ทั้งหมด	ปกติ
การอ่อนตัวของผล	เกิดขึ้นอย่างช้า ๆ
การสังเคราะห์รงควัตถุสีแดง	สังเคราะห์ได้บ้างอย่างช้า ๆ
ปริมาณของแคโรทีนทั้งหมด	น้อย
ปริมาณของเบต้า-แคโรทีน	น้อย
การสังเคราะห์เอทธิลีน	สร้างได้ร้อยละ 5-10 ของผลปกติ
การหายใจเพิ่มขึ้น	ไม่มี
อายุการเก็บรักษา	ยาวนานมาก
การทำงานของเอนไซม์เปคตินเอสเทอร์เรส	ปกติ
การทำงานของเอนไซม์โพลีกาแลคทูโรเนส	มีเพียงเล็กน้อย

สายชล (2527) ได้กล่าวถึงแหล่งพันธุกรรมของมะเขือเทศที่เกิดจากการกลายพันธุ์ 2 พันธุ์ คือ พันธุ์ rin และพันธุ์ nor ซึ่งมีลักษณะพิเศษน่าจะนำมาใช้เป็นแหล่งพันธุกรรมในการปรับปรุงพันธุ์มะเขือเทศเพื่อให้มีอายุการเก็บรักษายาวนานออกไป จากการศึกษาถึงอายุหลังการเก็บเกี่ยว (shelf life) ของมะเขือเทศ 2 พันธุ์นี้ พบว่าเก็บได้นานมากกว่า 50 วัน (Kopeliovitch et al,1979) มะเขือเทศที่มียีน rin และยีน nor อยู่ในรูปของโฮโมไซกัส

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

จะทำให้ผลของมะเขือเทศมีสีเขียวในขณะที่ผลแก่ แล้วจะมีการเปลี่ยนแปลงมาเป็นสีเหลืองสดในขณะสุก (Clayberg et al, 1970 ; Kopeliovitch et al, 1979) และมีผลทำให้ขบวนการสุกของผลช้าลงอย่างมาก (Clayberg et al, 1973) จากการศึกษาถึงมะเขือเทศที่มียีน rin และยีน nor ที่อยู่ในรูปของเฮเทอโรไซกัส พบว่าจะช่วยยืดอายุในการเก็บรักษาของมะเขือเทศพันธุ์ที่มีการสุกตามปกติได้นานขึ้น (Tigchelaar et al, 1979 ; Kopeliovitch et al, 1979)

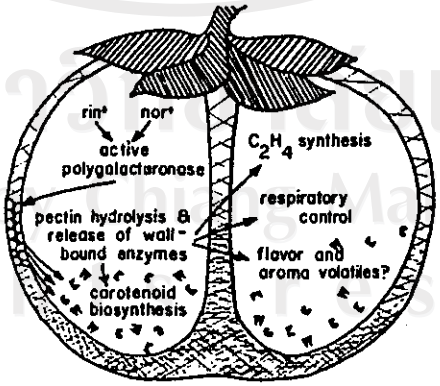
มะเขือเทศพันธุ์ rin และพันธุ์ nor นี้มีลักษณะการสุกของผลคล้าย ๆ กัน คือไม่มีอัตราการหายใจเพิ่มขึ้น (Ng and Tigchelaar, 1977) ปริมาณของเอทธิลีนต่ำหรือไม่มีการสร้างขึ้นมาเลย จากการศึกษาถึงผลแก่ของมะเขือเทศพันธุ์ nor พบว่ามีการสร้างเอทธิลีนได้บ้างแต่ก็ยังอยู่ในระดับที่ต่ำ (Tigchelaar et al, 1978) ขณะที่มะเขือเทศพันธุ์ rin ไม่สามารถสร้างเอทธิลีนได้เลย (Mizarhi et al, 1975a ; Tigchelaar et al, 1978) นอกจากนั้นการอ่อนตัวของผลเกิดขึ้นช้ามาก การทำงานของเอนไซม์โพลีกาแลคทูโรเนสมีน้อยมาก ส่วนการสังเคราะห์รงควัตถุสีแดงในผลของมะเขือเทศพันธุ์ rin พบว่ามีเพียงเล็กน้อย (Tigchelaar et al, 1978) ขณะที่พันธุ์ nor มีการสังเคราะห์ได้บ้างอย่างช้า ๆ โดยเฉพาะในผลที่มีอายุมาก ๆ (120 วันหลังดอกบาน) แต่อย่างไรก็ตามปริมาณรงควัตถุสีแดงที่สังเคราะห์ขึ้นได้นี้ก็ยังน้อยกว่าร้อยละ 10 ของผลปกติ (Ng and Tigchelaar, 1977) มะเขือเทศทั้ง 2 พันธุ์นี้ เราจัดว่าเป็นมะเขือเทศที่มีการสุกของผลแบบบ่มไม่สุก (non-climacteric fruit) (Herner and Sink, 1973 ; McGlasson et al, 1975 ; Tigchelaar et al, 1978)

การที่มะเขือเทศพันธุ์ rin และพันธุ์ nor มีการผลิตเอทธิลีนต่ำหรือผลิตไม่ได้เลยหลังจากผลแก่นั้น เรายังไม่ทราบกลไกการทำงานของยีนทั้ง 2 ตัวนี้อย่างแน่ชัด จากการศึกษาในผลของมะเขือเทศพันธุ์ rin และพันธุ์ที่มีการสุกตามปกติ พบว่ามีระดับของเมทไธโอนินอิสระเท่า ๆ กัน (Gonzalez et al,1976) และเชื่อว่ายีนทั้ง 2 ตัวนี้ไม่ได้มีผลต่อการผลิตเอทธิลีนโดยตรง เนื่องจากผลที่ได้รับบาดแผลหรือผลที่เป็นโรคก้นเน่า สามารถผลิตเอทธิลีนได้เหมือนปกติ (Tigchelaar et al, 1978) เมื่อมีการให้เอทธิลีนกับผลแก่ที่เก็บมาจากต้นและผลแก่ที่ติดอยู่กับต้นพบว่าจะกระตุ้นให้ผลสุกได้เร็วขึ้น ผลมีสีแดงขึ้น การอ่อนตัวของผลเร็วขึ้น (Buescher,

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

1977 ; Mizrahi et al, 1975b) การใช้เอทธิลีนเข้มข้น 10 มิลลิลิตรต่อลิตร จะช่วยส่งเสริมการสังเคราะห์รงควัตถุสีแดงในมะเขือเทศได้ตามปกติ แต่ไม่มีผลต่อการกระตุ้นการสังเคราะห์เอทธิลีนในผล (Edwards et al, 1983)

จากการที่ยีน rin และยีน nor มีผลต่อขบวนการสุกหลายอย่างด้วยกันนั้น ทำให้เกิดข้อสงสัยว่ายีน 2 ตัวนี้ไปมีผลโดยตรงต่อขบวนการสุกหลาย ๆ จุด หรือไปมีผลต่อจุดใดจุดหนึ่งก่อน แล้วไปมีผลกระทบต่อจุดอื่น ๆ ต่อไป Tigchelaar et al (1978) ได้เสนอว่ายีน 2 ตัวนี้ไปมีผลครั้งแรก (primary effect) ต่อการสังเคราะห์เอนไซม์โพลีกาแลคทูโรเนสที่ไม่สมบูรณ์ก่อน แล้วไปมีผลกระทบ (secondary effect) ต่อขบวนการสุกอื่น ๆ ต่อไป มะเขือเทศพันธุ์ที่มีการสุกตามปกติ (rin^+ หรือ nor^+) จะสามารถสังเคราะห์เอนไซม์โพลีกาแลคทูโรเนสได้ตามปกติ เอนไซม์นี้จะไปสลายสารเพคตินที่เป็นส่วนประกอบสำคัญของผนังเซลล์ในส่วนของมิดเดิลลาเมลล่าให้อยู่ในรูปของเพคตินที่ละลายน้ำได้มีผลทำให้เอนไซม์ที่ยึด (bound) อยู่กับผนังเซลล์ถูกปลดปล่อยออกมา (Strand and Musell, 1975 ; Strand et al, 1976) และเอนไซม์ต่าง ๆ ที่ถูกปลดปล่อยออกมานี้เชื่อว่าจะไปมีผลต่อขบวนการสังเคราะห์สารพวกแคโรทีนอยด์ เอทธิลีน การหายใจ การเกิดกลิ่นและการเปลี่ยนแปลงรสชาติต่อไป ดังที่ได้แสดงไว้ในภาพที่ 1



ภาพที่ 1 แสดงถึงขบวนการสุกของผลมะเขือเทศที่ถูกควบคุมโดยยีน rin^+ หรือยีน nor^+ (Tigchelaar et al, 1978)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

โดยทั่ว ๆ ไปเนื้อเยื่อของผลมะเขือเทศที่ยังอ่อนอยู่ (immature tissue) จะไม่พบการทำงานของเอนไซม์โพลีกาแลคทูโรเนสเลย แต่จะพบว่ามีการทำงานของเอนไซม์ตัวนี้มากขึ้นก่อนเริ่มมีอัตราการหายใจเพิ่มขึ้นและก่อนการมีเอทธิลีนเกิดขึ้น (Poovaiah and Nukaya, 1977) จากการศึกษาในผลมะเขือเทศที่มีการสุกแบบไม่สม่ำเสมอ (blotchy ripening) พบว่าการทำงานของเอนไซม์โพลีกาแลคทูโรเนสในเนื้อเยื่อที่มีการสุกแบบไม่สม่ำเสมอนี้จะลดลงเป็นอย่างมาก เมื่อเปรียบเทียบกับเนื้อเยื่อที่มีการสุกตามปกติ (Hobson, 1964) จากข้อเสนอของ Poovaiah and Nukaya (1977) และของ Hobson (1964) นี้ เป็นข้อเสนอที่สนับสนุนได้อีกอย่างหนึ่งว่าเอนไซม์โพลีกาแลคทูโรเนสนี้เป็นตัวการเริ่มต้นของขบวนการสุกตามที่ Tigchelaar et al (1978) ได้เสนอไว้

ตอนที่ 4 สภาพแวดล้อมที่มีผลต่อการเจริญเติบโตของมะเขือเทศ

มะเขือเทศถึงแม้ว่าจะมีถิ่นกำเนิดในเขตร้อนก็ตาม แต่พันธุ์ปลูก (cultivated variety) ส่วนใหญ่ได้รับการปรับปรุงขึ้นในเขตหนาว ดังนั้นจึงทำให้มีปัญหาเกี่ยวกับการเจริญเติบโต การออกดอกและการติดผลในสภาพอากาศร้อนเป็นอย่างมาก อุณหภูมิที่เหมาะสมสำหรับการเจริญเติบโตและการติดผลของมะเขือเทศจะอยู่ในช่วง 21 - 24/15 - 20 °ซ (กลางวัน/กลางคืน) (เมืองทองและสุรีรัตน์, 2525 ; นิพนธ์, 2526) การปลูกมะเขือเทศในเขตร้อนในช่วงที่มีอุณหภูมิสูง จึงเป็นตัวการสำคัญในการจำกัดผลผลิตของมะเขือเทศ จากรายงานของศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักแห่งเอเชีย (AVRDC) ในปี ค.ศ. 1976 รายงานว่าได้มีการทดลองปลูกมะเขือเทศทั้งหมด 4,050 สายพันธุ์ในช่วงฤดูร้อน (อุณหภูมิกลางคืนสูงกว่า 22 °ซ) พบว่าร้อยละ 79 ของมะเขือเทศทั้งหมดไม่ให้ผลผลิตเลย ที่ให้ผลผลิตบ้างเล็กน้อยและปานกลางมีเพียงร้อยละ 15 และ 5 ตามลำดับ ส่วนที่ให้ผลผลิตสูงพบว่ามีเพียงร้อยละ 1 เท่านั้น ทั้งนี้เนื่องจากมะเขือเทศเป็นพืชที่ไวต่ออุณหภูมิเป็นอย่างมาก (thermoperiodism) การเจริญเติบโตและผลผลิตจึงขึ้นอยู่กับอุณหภูมิเป็นสำคัญ (นิพนธ์, 2526) จากการศึกษาถึงการเจริญเติบโตของมะเขือเทศที่อุณหภูมิ 40/18 °ซ (กลางวัน/กลางคืน) พบว่ามีผลทำให้การเจริญเติบโตและผลผลิตลดลงอย่างมาก (Bar Tsur, 1977) ผลของอุณหภูมิสูงที่มีต่อการเจริญเติบโต คุณภาพและผลผลิตของมะเขือเทศสามารถอธิบายได้ดังนี้คือ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

1. ผลต่อขบวนการสังเคราะห์แสงและการเคลื่อนที่ของน้ำตาล จากการศึกษาถึงอัตราการสังเคราะห์แสงของมะเขือเทศ 2 พันธุ์คือ พันธุ์ Saladette ซึ่งเป็นพันธุ์ทนร้อนกับพันธุ์ Roma ซึ่งเป็นพันธุ์ที่ไม่ทนร้อนที่อุณหภูมิ 40/18 °ซ (กลางวัน/กลางคืน) พบว่าอัตราการสังเคราะห์แสงของพันธุ์ Saladette ลดลงเพียงร้อยละ 30 เท่านั้นขณะที่พันธุ์ Roma ลดลงถึงร้อยละ 65 (Bar Tsur, 1977) ซึ่งความแตกต่างของอัตราการสังเคราะห์แสงที่เกิดขึ้นนี้เป็นผลเนื่องมาจากความต้านทานภายในใบ (mesophyll resistance) มากกว่าความต้านทานของปากใบ (stomatal resistance) ความแตกต่างกันของความต้านทานภายในใบนี้เกิดขึ้นมาจากความสามารถในการทำงานของเอนไซม์ ribulose diphosphate carboxylase (RuDPcase) ของแต่ละพันธุ์ จากการศึกษาถึงกิจกรรมของเอนไซม์ RuDPcase ในสภาพภายนอกต้น (in vitro) ที่อุณหภูมิ 50 °ซ พบว่าเอนไซม์ RuDPcase ที่สกัดออกมาจากพันธุ์ Roma มีกิจกรรมลดลงถึงร้อยละ 75 ขณะที่พันธุ์ Saladette ไม่มีผลกระทบเลย (Markus et al, 1981) นอกจากนั้นยังพบว่าที่อุณหภูมิ 30 - 35 °ซ พันธุ์ทนร้อนมีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูงกว่าพันธุ์ไม่ทนร้อนอีกด้วย (AVRDC, 1974)

ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูงนอกจากจะมีผลต่อการสังเคราะห์แสงแล้ว ยังมีผลต่อการเคลื่อนย้ายน้ำตาลภายในต้นอีกด้วย Dinar (1980) รายงานว่าในสภาพอุณหภูมิสูง พันธุ์ Saladette จะมีอัตราการเคลื่อนย้ายน้ำตาลจากใบไปยังตาดอกได้ดีกว่าพันธุ์ Roma นอกจากนั้นยังพบว่าปริมาณแป้งภายในใบของพันธุ์ Saladette ยังมีน้อยกว่าพันธุ์ Roma ซึ่งแสดงให้เห็นว่าพันธุ์ทนร้อนมีการเคลื่อนที่ของน้ำตาลออกจากใบได้ดีกว่าพันธุ์ไม่ทนร้อน

จากผลของอุณหภูมิสูงที่มีผลต่อการสังเคราะห์แสง และการเคลื่อนย้ายของน้ำตาลนั้นมีผลทำให้มะเขือเทศเจริญเติบโตได้น้อย แคระแกร็น และมีการสะสมแป้งในใบมาก ถ้าหากกลางคืนสั้นและกลางวันยาวมะเขือเทศจะมีการใช้อาหารได้น้อย อาหารที่สะสมอยู่ภายในใบจะมีมากเกินไปเป็นผลทำให้คลอโรพลาสต์แตก เกิดใบลายมีสีเหลืองสลับสีเขียวขึ้น (นิพนธ์, 2526)

2. ผลต่อการออกดอก ในสภาพอุณหภูมิสูงการสร้างดอกของมะเขือเทศจะลดน้อยลงบางครั้งอาจมีผลทำให้ตาดอกตายก่อนที่จะเจริญขึ้นผสมเกสรได้ จากการศึกษาในมะเขือเทศพันธุ์ทนร้อน 6 พันธุ์ ที่อุณหภูมิปกติและในสภาพอุณหภูมิสูงที่ 38/27 °ซ (กลางวัน/กลางคืน)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

พบว่าการสร้างดอกของมะเขือเทศที่อุณหภูมิสูงลดลงทั้งหมดทุกพันธุ์ยกเว้นพันธุ์ BL6807 เพียงพันธุ์เดียวเท่านั้น จะเห็นได้ว่าการลดลงของจำนวนดอกนี้ขึ้นอยู่กับพันธุ์ด้วย (El Ahmadi and Stevens, 1979a) ทั้งนี้เนื่องจากลักษณะของจำนวนดอกนี้ถูกควบคุมโดยพันธุกรรมสูงถึงร้อยละ 76 (El Ahmadi and Stevens, 1979b)

การที่อุณหภูมิสูงมีผลทำให้จำนวนดอกภายในต้นของมะเขือเทศลดลงนั้น เนื่องมาจากอาหารถูกนำไปใช้ในการสร้างใบมากกว่าสร้างตาดอก (นิพนธ์, 2526) และการเคลื่อนที่ของน้ำตาลจากใบไปสู่ดอกมีน้อยกว่าสภาพอุณหภูมิปกติ (Dinar, 1980) นอกจากนั้นอุณหภูมิสูงยังมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงสารประกอบไนโตรเจน (Nitrogen compound) ภายในต้นพืชอีกด้วย นิพนธ์ (2526) รายงานว่าในสภาพอุณหภูมิสูงไนโตรเจนจะอยู่ในรูปของไนเตรท (Nitrate) มาก ทำให้มีไนโตรเจนที่เป็นส่วนประกอบของโปรตีน (Protein nitrogen) น้อยลง ซึ่งไนโตรเจนที่เป็นส่วนประกอบของโปรตีนนี้จะมีผลทำให้มะเขือเทศมีการสร้างดอกมากขึ้น ทำให้การร่วงของดอกน้อยลงและมีการติดผลมากขึ้น

3. ผลต่อรูปทรงของดอก อุณหภูมิสูงมีผลทำให้รูปทรงของดอกบิดเบี้ยวผิดธรรมชาติ และทำให้ก้านชูเกสรตัวเมียยาวกว่าปกติ ปลายยอดเกสรตัวเมียจะโผล่พ้นออกมาจากกลุ่มของเกสรตัวผู้ (antheridial cone) มีผลทำให้การถ่ายละอองเกสรและการปฏิสนธิลดน้อยลง ดอกร่วงมากขึ้น จากการศึกษาถึงลักษณะความยาวของก้านชูเกสรตัวเมียนี้พบว่าเป็นลักษณะที่ควบคุมโดยพันธุกรรมที่ตอบสนองต่ออุณหภูมิสูง (Rick and Dempsey,1969) จากการศึกษาถึงอัตราพันธุกรรม (heritability) ของลักษณะนี้ที่อุณหภูมิ 37-42/27-30 °ซ (กลางวัน/กลางคืน) พบว่าถูกควบคุมโดยพันธุกรรมสูงถึงร้อยละ 79 (El Ahmadi and Stevens, 1979b) สภาพแวดล้อมมีผลต่อลักษณะนี้เพียงร้อยละ 21 เท่านั้น อย่างไรก็ตามการตอบสนองของลักษณะนี้ต่ออุณหภูมิสูงก็ยังขึ้นอยู่กับพันธุ์ด้วย El Ahmadi and Stevens (1979b) พบว่าในสภาพอุณหภูมิสูงพันธุ์Saladette จะมียอดของเกสรตัวเมียยาวกว่าเกสรตัวผู้เฉลี่ยเพียง 0.05 มิลลิเมตรเท่านั้น ขณะที่พันธุ์ CIAS161 ยาวออกมาเฉลี่ยถึง 1.65 มิลลิเมตร ทั้ง ๆ ที่ในสภาพอุณหภูมิปกติไม่พบเลยทั้งสองพันธุ์ การโผล่ของยอดเกสรตัวเมียออกมานี้จึงเป็นสาเหตุหนึ่งที่ทำให้อัตราการติดผลในสภาพอุณหภูมิสูงของพันธุ์ CIAS161 ลดลงเหลือเพียงร้อยละ 7.6 เท่านั้น ขณะที่อุณหภูมิปกติสามารถติดผลได้สูงถึงร้อยละ 81.1

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

4. ผลต่อการสร้างละอองเกสรตัวผู้และการกระจายของละอองเกสรตัวผู้ จากการศึกษาถึงการผลิตละอองเกสรตัวผู้ของมะเขือเทศพันธุ์ทนร้อน 6 สายพันธุ์ ในสภาพอุณหภูมิปกติและอุณหภูมิสูง พบว่าในสภาพอุณหภูมิสูงการผลิตละอองเกสรตัวผู้ลดลงทั้งหมดทุกสายพันธุ์ (El Ahmadi and Stevens, 1979a) Levy et al (1978) รายงานว่าในสภาพอุณหภูมิสูงมีผลทำให้การผลิตละอองเกสรที่มีชีวิตลดน้อยลงด้วย ทั้งนี้เนื่องจากอุณหภูมิสูงจะเป็นอุปสรรคต่อการแบ่งเซลล์แบบไมโอซีสของ microsporocyte ทำให้ได้ละอองเกสรตัวผู้ที่ไม่ปกติ และมีละอองเกสรตัวผู้ที่สมบูรณ์น้อยลง (นิพนธ์, 2526) ทั้งนี้ก็ขึ้นอยู่กับพันธุกรรมของแต่ละสายพันธุ์ด้วย นอกจากนั้นยังพบว่าอุณหภูมิสูงนี้มีผลต่อการแตกของอับละอองเกสรตัวผู้อีกด้วย เนื่องจากอุณหภูมิสูงมีผลทำให้การสร้างผนังส่วนในของอับละอองเกสรตัวผู้ (endothecium) ผิดปกติไปจากเดิม ทำให้อับละอองเกสรไม่แตก ไม่สามารถปล่อยละอองเกสรตัวผู้ออกมาได้ Rudich et al (1977) รายงานว่า การสร้างผนังส่วนในของอับละอองเกสรตัวผู้ที่ปกติจำเป็นต่อการแตกของอับละอองเกสรตัวผู้เป็นอย่างมาก จากการศึกษาในพันธุ์ Saladette พบว่าผนังส่วนในของอับละอองเกสรตัวผู้สามารถถูกสร้างขึ้นได้อย่างปกติในสภาพอุณหภูมิสูง ดังนั้นจึงมีการปล่อยละอองเกสรตัวผู้ออกมาได้เป็นปกติ ทำให้โอกาสในการถ่ายละอองเกสรและการปฏิสนธิมีมากขึ้น สามารถติดผลได้ดีในสภาพอุณหภูมิสูง (El Ahmadi and Stevens, 1979a)

5. ผลต่อความมีชีวิตของเซลล์สืบพันธุ์ ความมีชีวิตของเซลล์สืบพันธุ์ในสภาพอุณหภูมิสูงนี้จำเป็นต่อการสร้างผลผลิตเป็นอย่างมาก โดยทั่ว ๆ ไป ความมีชีวิตของละอองเกสรตัวผู้จะมีอิทธิพลต่อการติดผลมากกว่าไข่ (Levy et al, 1978) จากการศึกษาถึงอัตราพันธุกรรมของลักษณะนี้ที่อุณหภูมิ 37-42/27-30 °ซ (กลางวัน/กลางคืน) พบว่ามีเพียงร้อยละ 30 เท่านั้น (El Ahmadi and Stevens,1979b) แสดงให้เห็นว่าสภาพแวดล้อมมีผลต่อการมีชีวิตของเซลล์สืบพันธุ์มาก

6. ผลต่อการงอกของละอองเกสรตัวผู้ การที่มะเขือเทศจะติดผลมากน้อยเท่าไรนั้นขึ้นอยู่กับขบวนการปฏิสนธิ และขบวนการนี้จะเกิดขึ้นมากน้อยเท่าใดนั้นก็ขึ้นอยู่กับความสามารถในการงอกของละอองเกสรตัวผู้ลงไปผสมกับไข่ อุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการงอกของละอองเกสรตัวผู้จะอยู่ประมาณ 21 °ซ (70 °ฟ) (เจริญศักดิ์ และพีระศักดิ์, 2529) และจะงอกลงไปผสมกับไข่หลังจากมีการถ่ายละอองเกสรแล้วภายในเวลา 50 ชั่วโมง การเจริญเติบโตของคัพภะ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

(embryo) จะเกิดขึ้นภายในเวลา 82 ชั่วโมง และการเจริญของส่วนเก็บสะสมอาหาร (endosperm) จะเกิดขึ้นในเวลา 94 ชั่วโมง (นิพนธ์, 2526) อย่างไรก็ตาม Iwahori (1965) รายงานว่าในสภาพอุณหภูมิปกติขบวนการปฏิสนธิจะเริ่มต้นเกิดขึ้นหลังจากมีการถ่ายละอองเกสรแล้วประมาณ 18 ชั่วโมง และประมาณ 24-30 ชั่วโมง ไข่ส่วนมากจะได้รับการผสมหมดแล้ว จากรายงานของ นิพนธ์ (2526) และ Iwahori (1965) เกี่ยวกับระยะเวลาในการปฏิสนธินี้เราจะเห็นได้ว่าอุณหภูมิในระยะเวลา 1-3 วัน หลังจากผสมเกสรจะมีผลต่อขบวนการปฏิสนธิเป็นอย่างมาก ถ้าในช่วง 1-3 วันนี้มีอุณหภูมิสูงถึง 40 °ซ ดอกส่วนมากจะไม่ได้รับการผสมและจะร่วงหล่นไป แต่ถ้าอุณหภูมิสูงหลังจากผสมเกสรไปแล้ว 5-8 วัน จะไม่มีผลต่อการผสมเกสรเลย (Iwahori, 1965) ความสามารถในการงอกของละอองเกสรตัวผู้นี้ขึ้นอยู่กับความสามารถในการทนสภาพอุณหภูมิสูงที่ต่างกันไปของแต่ละพันธุ์ จากการศึกษาในพันธุ์ Saladette พบว่าที่อุณหภูมิปกติละอองเกสรตัวผู้สามารถงอกได้ร้อยละ 50.7 และที่อุณหภูมิ 38/27 °ซ (กลางวัน/กลางคืน) พบว่างอกได้เพียงร้อยละ 38.71 ขณะที่พันธุ์ Nagcarlang (S6916) ซึ่งเป็นพันธุ์ทนร้อนพันธุ์หนึ่งที่อุณหภูมิปกติพบว่าสามารถงอกได้ถึงร้อยละ 52.9 แต่ที่อุณหภูมิ 38/27 °ซ (กลางวัน/กลางคืน) พบว่างอกได้เพียงร้อยละ 6 เท่านั้น (El Ahmadi and Stevens, 1979a)

7. ผลต่อการสังเคราะห์รงควัตถุสีแดง (lycopene) และคุณภาพของผล โดยทั่ว ๆ ไปแล้วสีของผลมะเขือเทศจะขึ้นอยู่กับรงควัตถุ 3 ชนิดด้วยกัน คือ 1) คลอโรฟิลล์ (สีเขียว) 2) เบต้า-แคโรทีน (สีเหลือง) และ 3) ไลโคปีน (สีแดง) อุณหภูมิที่สูงหรือต่ำเกินไปจะมีผลต่อการสังเคราะห์สารไลโคปีนเป็นอย่างมาก อุณหภูมิที่ต่ำกว่า 10 °ซ การสลายตัวของคลอโรฟิลล์จะมีน้อยมาก ดังนั้นจึงทำให้มะเขือเทศคงสีเขียวอยู่ ส่วนการสังเคราะห์เบต้า-แคโรทีน อุณหภูมิจะมีผลน้อยมาก โดยทั่ว ๆ ไปแล้วผลมะเขือเทศที่แก่สามารถสังเคราะห์ไลโคปีนขึ้นมาได้ถ้าอุณหภูมิอยู่ในช่วง 10 - 30 °ซ อุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์สารนี้มากที่สุดจะอยู่ในช่วง 24-27 °ซ (มาณี, 2531) และการสังเคราะห์สารนี้จะถูกยับยั้งที่อุณหภูมิสูงกว่า 30 °ซ หรือต่ำกว่า 10 °ซ ผลที่สุกภายใต้อุณหภูมิที่ไม่เหมาะสมนี้จะทำให้คุณภาพของสีต่ำ (ถาวร, 2526) ทำให้ผลมีสีส้มทั้งนี้เนื่องมาจากอัตราส่วนระหว่างไลโคปีนต่อเบต้า-แคโรทีนต่ำกว่าปกติ โดยทั่ว ๆ ไปแล้ว มะเขือเทศที่มีผลสีแดงจะมีอัตราส่วนของไลโคปีนต่อเบต้า-แคโรทีนประมาณ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

18 ต่อ 1 ถึง 21 ต่อ 1 (Frey, 1981) ยิ่งถ้ามียีนกลายพันธุ์บางตัวร่วมอยู่ด้วย เช่น พันธุ์ Trimson เป็นพันธุ์ที่มียีน og^{c}อยู่ จะทำให้อัตราส่วนของไลโคปีนต่อเบต้า-แคโรทีนสูงขึ้นเป็น 49 ต่อ 1 (Mohr, 1979) จึงทำให้ผลมะเขือเทศมีสีแดงเข้ม

สภาพแวดล้อมของการปลูกมะเขือเทศในเมืองไทย

ถาวร (2526) รายงานว่าในฤดูหนาวสามารถปลูกได้ดีทั้งภาคตะวันออกเฉียงเหนือและภาคเหนือ ในภาคตะวันออกเฉียงเหนือเป็นภาคที่ปลูกมะเขือเทศได้ผลดีมาก โดยเฉพาะถ้าปลูกในเดือนตุลาคม เนื่องจากมีอากาศเย็นและแห้งตรงตามธรรมชาติของมะเขือเทศ มีความชื้นสัมพัทธ์ในอากาศต่ำ ทำให้มีปัญหาเรื่องโรคทางใบน้อย ส่วนในภาคเหนือเป็นภาคที่มีความชื้นสัมพัทธ์ในอากาศสูง และอุณหภูมิต่ำเกินไปทำให้มีปัญหาเรื่องโรคทางใบมากโดยเฉพาะโรคใบไหม้ (late blight) และโรคใบก้ามะหยี่ (leaf mold) ดังนั้นจึงควรปลูกมะเขือเทศในช่วงเดือนธันวาคมจะดีกว่าปลูกในช่วงเดือนตุลาคม การปลูกมะเขือเทศล่าช้าเกินไปผลจะเจริญเติบโตและสุกในช่วงปลายเดือนมีนาคมหรือเดือนเมษายน ทำให้มะเขือเทศมีสีแดงไม่สม่ำเสมอ คุณภาพของสีผลต่ำ (นิพนธ์, 2526)

สำหรับการปลูกมะเขือเทศนอกฤดูกาล โดยเฉพาะฤดูร้อนซึ่งมีอุณหภูมิสูงทั้งกลางวันและกลางคืน สภาพอากาศแห้งแล้งไม่เหมาะต่อการเจริญเติบโตและการติดผลของมะเขือเทศเลย มะเขือเทศที่ปลูกในช่วงนี้จะแคระแกร็น ใบแก่จะมีอาการห่อม้วนเข้าหาเส้นกลางใบ ยอดเจริญเติบโตได้น้อยมาก ดอกร่วงมากทั้งนี้เนื่องจากผสมไม่ติด นอกจากนั้นยังพบโรคระบาดมากโดยเฉพาะโรคที่เกิดจากเชื้อไวรัสและโรคเหี่ยวที่เกิดจากเชื้อแบคทีเรีย จากการทดลองของสาขาพืชผัก สถาบันเทคโนโลยีการเกษตรแม่โจ้ ยังไม่พบพันธุ์ใดที่ให้ผลผลิตที่ดีในฤดูร้อนเลย (นิพนธ์, 2526) การใช้พันธุ์ทนร้อนจากต่างประเทศควรคำนึงถึงอุณหภูมิเฉลี่ยของประเทศนั้น ๆ ด้วย Tomas (1952) รายงานว่า การบังร่มให้มะเขือเทศที่ปลูกขณะอุณหภูมิสูงจะช่วยให้ได้ผลผลิตดีขึ้น ส่วนการปลูกมะเขือเทศในฤดูฝนผลผลิตก็ยังต่ำอยู่เนื่องจากอุณหภูมิยังสูงอยู่ ถ้าฝนตกชุกมาก ๆ ในสภาพอุณหภูมิสูงและความชื้นสัมพัทธ์ในอากาศสูงจะมีปัญหาเรื่องโรคเข้ามาเกี่ยวข้องอีกมาก ปัจจุบันพบว่าโรคที่เป็นปัญหาเกี่ยวกับการปลูกมะเขือเทศในเมืองไทยเรามากกว่า 15 ชนิด (จุมพล,

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

2526) โดยเฉพาะโรคเหี่ยวที่เกิดจากเชื้อแบคทีเรีย (Bacterial wilt) ถือว่าเป็นโรคที่สำคัญมากโรคหนึ่ง เข้าใจว่าโรคนี้เป็น seed born ด้วย แต่ไม่มีใครยืนยันอย่างแท้จริง ที่ทราบแน่ชัดโรคนี้เป็น soil born แน่นอน ประเทศไทยเราพบว่าโรคนี้เกิดมาจากเชื้อ Pseudomonas solanacearum ใน race1 เท่านั้น race อื่น ๆ ยังไม่พบ (อรสาและคณะ, 2526) นอกจากนั้นยังพบโรคที่เกิดจากเชื้อไวรัส และโรคทางใบที่เกิดจากเชื้อราอีกมาก

ตอนที่ 5 เทคนิคทางอิเลคโตรโฟรีซีสในการจำแนกพันธุ์พืช

อิเลคโตรโฟรีซีสเป็นวิธีการเคลื่อนย้ายอนุภาคที่มีอยู่ในสารละลายด้วยกระแสไฟฟ้า โดยอาศัยคุณสมบัติและอนุภาคที่มีประจุไฟฟ้าบวกหรือลบ ซึ่งจะเคลื่อนที่ไปยังขั้วลบหรือบวกในสนามไฟฟ้าด้วยอัตราการเคลื่อนที่และทิศทางที่ต่างกันไปตามชนิดของประจุและอนุภาคนั้น ๆ การเคลื่อนที่ของอนุภาคด้วยความเร็วที่ต่างกันนี้ช่วยในการจำแนกโมเลกุลต่าง ๆ ออกจากกันได้ และสามารถบ่งบอกถึงชนิด รูปร่าง ขนาด และน้ำหนักโมเลกุลของสารได้อีกด้วย (พิสวรรณ, 2531)

ปัจจุบันนี้เทคนิคทางเคมีและชีวเคมีได้เข้ามามีบทบาทอย่างมากในการจำแนกพันธุ์พืชและการศึกษาเกี่ยวกับ genetic maker ซึ่งสามารถจำแนกพันธุ์พืชได้ถึงระดับ species (เพิ่มพงศ์, 2531) วิธีการต่าง ๆ เหล่านี้ปัจจุบันได้มีการพัฒนาเทคนิคในการวิเคราะห์มากขึ้น ตรวจสอบได้ง่าย แน่นอน และรวดเร็ว วิธีการจำแนกพันธุ์พืชโดยใช้วิธีการทางเคมีและชีวเคมีนี้ สามารถเรียกชื่อต่าง ๆ กันได้หลายชื่อ เช่น chemotaxonomy, biological systematics, chemosystematics หรือ comparative phytochemistry วิธีการต่าง ๆ เหล่านี้มีอยู่หลายวิธีด้วยกัน เช่น serological technique หรือ immunochemical technique วิธีการนี้จะใช้สารที่สกัดได้จากส่วนของพืชเป็น antigen ฉีดเข้าไปในหนูตะเภาหรือกระต่ายเพื่อให้สัตว์เหล่านี้สร้าง antibody ขึ้นมา จากนั้นก็นำ antiserum ที่ได้นี้มาทดสอบ Dmitrieva (1988) ได้ใช้เทคนิคนี้จำแนกชนิดของมะเขือเทศพันธุ์ป่าและหาสกุล (genus) ที่มีความใกล้ชิดกันกับสกุล Lycopersicon ได้ นอกจากนั้นยังมีวิธีการอื่น ๆ อีกเช่น color and spot test gas chromatography, thin layer chromatography, paper chromatography และ electrophoresis วิธีการทางอิเลคโตรโฟรีซีสเป็นวิธีการที่ใช้และยอมรับกันทั่ว ๆ ไป

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

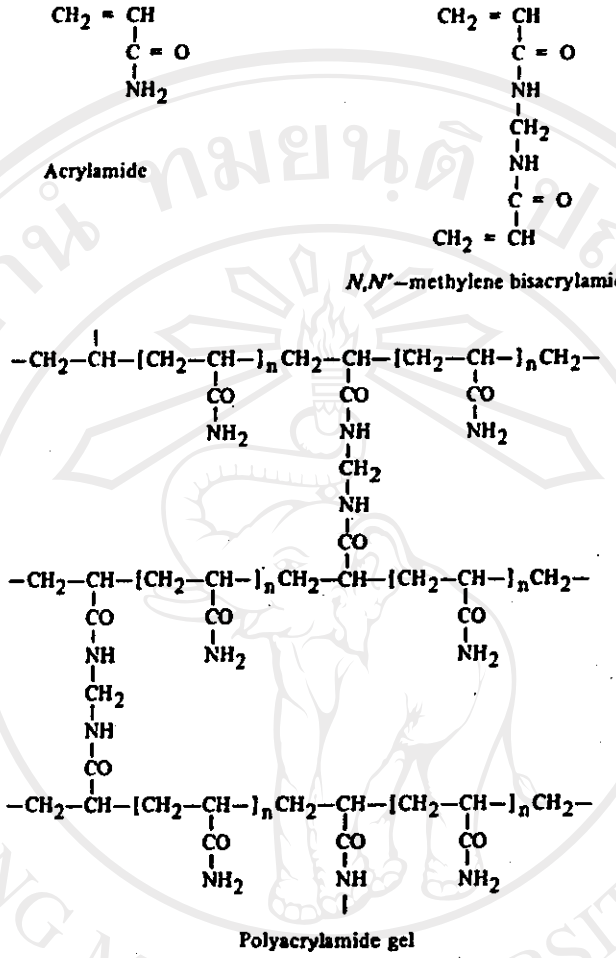
เนื่องจากเทคนิคนี้สามารถใช้ศึกษาเกี่ยวกับโปรตีนและไอโซไซม์ (isozyme) ได้เป็นอย่างดี จึงเป็นประโยชน์เกี่ยวกับงานทางด้านพืชศาสตร์หลายด้าน เช่นงานทางด้านการจัดหมวดหมู่ของพืช การตรวจสอบความบริสุทธิ์ของเมล็ดพันธุ์พืช การปรับปรุงพันธุ์พืช ความผันแปรทางพันธุกรรมของพืช การวิวัฒนาการของพืช การวินิจฉัยจุลินทรีย์สาเหตุโรคพืช และการศึกษาทางด้านสรีรวิทยาของพืช เป็นต้น

เพิ่มพงศ์ (2531) รายงานว่า อิเลคโตรโฟรีซีสที่เกี่ยวข้องกับการจำแนกพันธุ์พืชได้แก่

1. agar gel electrophoresis
2. isoelectric focusing
3. starch gel electrophoresis
4. polyacrylamide gel electrophoresis

วิธีการต่าง ๆ ที่กล่าวมานี้เป็น zone electrophoresis ทั้งสิ้น (พิสวรรณ, 2531) ที่นิยมใช้และพบกันทั่ว ๆ ไปมีอยู่ 2 วิธี ด้วยกัน คือ 1) starch gel electrophoresis วิธีนี้จะใช้แป้งเป็นตัวกลางในการแยก โดยใช้แป้งผสมกับบัฟเฟอร์ (buffer) แล้วต้มจนใส เทลงในภาชนะที่เป็นแผ่น ทิ้งไว้ให้เย็นเป็นเจล (gel) (สุรีย์, 2528) และ 2) polyacrylamide gel electrophoresis สารตัวกลางที่ใช้ในการแยกจะเป็นโพลิเมอร์ (polemer) ของสาร acrylamide กับ N, N-methylene bisacrylamide เรียกว่า polyacrylamide gel (ดังภาพที่ 2)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพที่ 2 แสดงสูตรโครงสร้างทางเคมีของ acrylamide, N, N-methylene bisacrylamide และ polyacrylamide gel (Hames and Rickwood,1981)

วิธีการต่าง ๆ ทั้ง 2 วิธีนี้มีข้อดีคือ สามารถอ่านความเข้มของแถบโปรตีนหรือของแถบไอโซไซม์ที่เกิดขึ้นจากเครื่อง densitometor หรือเครื่อง spectophotometor gel scanner ได้ เนื่องจากเจลที่เตรียมได้มีความใส นอกจากนั้น polyacrylamide gel ยังมีลักษณะพิเศษกว่า starch gel ตรงที่เส้นโพลีเมอร์เชื่อมโยงถึงกันมีลักษณะเหมือนตาข่าย และยังสามารถปรับขนาดช่องของเนื้อเจล (pore size) ได้ตามต้องการอีกด้วย (พิสวรรณ,2531) Hames and Rickwood (1981) รายงานว่าขนาดช่องของเนื้อเจลนี้เป็นผลมาจากความเข้มข้นของ acrylamide ในส่วนผสมของเจล ถ้าใช้ความเข้มข้นของ acrylamide สูงขนาดของช่องเนื้อเจลจะลดลง จึงเหมาะสำหรับการแยกสารที่มีน้ำหนักโมเลกุลน้อย (ดังตารางที่ 2)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 2 แสดงถึงจำนวน acrylamide ที่ใช้ในส่วนผสมของเจลและน้ำหนักโมเลกุลของสารที่ใช้แยก (เพิ่มพงศ์, 2531)

% acrylamide	น้ำหนักโมเลกุลที่เหมาะสมต่อการแยก
3 - 5	มากกว่า 100,000
5 - 12	20,000 - 150,000
10 - 15	10,000 - 80,000
มากกว่า 15	น้อยกว่า 15,000

ขนาดช่องของเนื้อเจลนี้มีผลต่อการเคลื่อนที่ของโมเลกุลต่าง ๆ ภายในสารประกอบเป็นอย่างมาก ถ้าช่องของเนื้อเจลมีขนาดเล็กเกินไป โมเลกุลจะไม่สามารถเคลื่อนผ่านไปได้ แต่ถ้าช่องของเนื้อเจลมีขนาดใหญ่ โมเลกุลที่มีขนาดเล็กกว่าก็จะเคลื่อนที่ไปได้อย่างรวดเร็วพร้อม ๆ กัน ทำให้ไม่สามารถแยกแถบออกจากกันได้ ดังนั้นจะเห็นได้ว่าการเคลื่อนที่ของสารนอกจากจะถูกกำหนดโดยจำนวนประจุไฟฟ้าบนโมเลกุลแล้ว ยังขึ้นอยู่กับขนาดโมเลกุลอีกด้วย (สุรีย์, 2528)

เพิ่มพงศ์ (2531) รายงานว่า การจำแนกพันธุ์พืช โดยใช้เทคนิคทางอิเลคโตรโฟรีซีส ในการแยกสารชีวโมเลกุล เช่น โปรตีนหรือเอนไซม์มีหลักการสำคัญคือว่า โปรตีนนั้นเราถือว่าเป็น primary product ที่เกิดขึ้นมาจากการแสดงออกของยีน ดังนั้นการเปลี่ยนแปลงใด ๆ ที่เกิดขึ้นที่ nucleotide sequent of gene หรือ coding base sequence ย่อมมีผลต่อการสร้างโปรตีนหรือโพลีเปปไทด์ที่มีโครงสร้างของกรดอะมิโนที่เรียงลำดับแตกต่างกันไปด้วย ดังนั้นการวิเคราะห์โปรตีนที่ประกอบด้วยกรดอะมิโนต่าง ๆ ย่อมมีประจุไฟฟ้ารวม ขนาดและรูปร่างของโมเลกุลไม่เหมือนกัน เมื่อถูกนำมาแยกด้วยวิธีอิเลคโตรโฟรีซีส โมเลกุลต่าง ๆ เหล่านี้จะเคลื่อนที่ไปในอัตราที่ต่างกัน เมื่อนำมาย้อมสีก็จะเกิดแถบสีของโปรตีนขึ้นที่เรียกว่า zymogram ซึ่ง zymogram ที่เกิดขึ้นนี้ สามารถนำมาใช้จำแนกพันธุ์พืชต่างกันได้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

อย่างไรก็ตามการวิเคราะห์โปรตีนในพืชนั้นบางครั้งอาจมีปัญหาได้ เพราะโปรตีนที่สกัดออกมาจากเนื้อเยื่อของพืชจะมีอยู่หลายชนิดด้วยกัน เมื่อย้อมด้วยสีพวก non-specific stain เช่น coomassie blue จะทำให้เกิดแถบสีของโปรตีนมากมายและซับซ้อนยุ่งยากต่อการวิเคราะห์ผล ดังนั้นในปัจจุบันนี้จึงได้หันมาศึกษาเกี่ยวกับเอนไซม์มากขึ้นโดยเฉพาะไอโซไซม์ ซึ่งเป็นโปรตีนชนิดหนึ่งแต่มีโครงสร้างของโมเลกุลหลายรูปแบบ (multiple molecular forms) แต่สามารถแสดงกิจกรรมของเอนไซม์ที่จำเพาะออกมาเหมือนกันได้ถ้าทำปฏิกริยากับ substrate ที่เหมาะสม และเมื่อย้อมด้วยสีจะเกิด zymogram ขึ้นได้

ไอโซไซม์หรือไอโซเอนไซม์เป็นเอนไซม์ที่เร่งปฏิกริยาเดียวกันแต่มีอยู่หลายรูปแบบ เกิดขึ้นมาจากมียีนเป็นต้นแบบมากกว่า 1 ยีน (จริงแท้, 2531) จึงทำให้ได้เอนไซม์ที่มีองค์ประกอบโครงสร้าง และคุณสมบัติทางไฟฟ้าแตกต่างกันไป Rick (1983) รายงานว่าเอนไซม์ peroxidase ในมะเขือเทศมียีนเป็นต้นแบบที่ทราบที่ตั้งและตำแหน่งแน่ชัดแล้วอยู่ 6 ยีนด้วยกันคือ

Prx-1 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 1
Prx-2 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 2
Prx-3 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 2
Prx-4 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 10
Prx-6 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 3
Prx-7 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 3

Tanksley and Rick (1980) รายงานว่าเอนไซม์ esterase ในมะเขือเทศมียีนที่เป็นต้นแบบอยู่ 7 ยีนด้วยกัน คือ

Est-1 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 2
Est-2 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 9
Est-3 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 1
Est-4 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 12
Est-5 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 2
Est-6 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 2
Est-7 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 2

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ส่วนเอนไซม์ acid phosphatase Rick (1983) รายงานว่ามียีนที่เป็นต้นแบบที่ทราบตำแหน่งแล้วอยู่ 2 ยีน คือ

Aps-1 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 6

Aps-2 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 8

และเอนไซม์ Glutamate oxaloacetate transferase Rick (1983) รายงานว่ามียีนที่เป็นต้นแบบอยู่ถึง 4 ยีนด้วยกันคือ

Got-1 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 4

Got-2 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 7

Got-3 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 7

Got-4 เป็นยีนที่ตั้งอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 8

จริงแท้ (2531) รายงานว่าการใช้เทคนิคทางอิเลคโตรโฟรีซีสแยกแยะไอโซไซม์เหล่านี้ออกจากกันได้ เราก็สามารถศึกษาถึงความสัมพันธ์ทางพันธุกรรมระหว่างพืชต่างพันธุ์หรือต่างชนิดได้ ตัวอย่างของเอนไซม์ในพืชที่ใช้ในการศึกษาทางอิเลคโตรโฟรีซีสหรือเอนไซม์ที่เป็น genetic marker สามารถแยกออกได้เป็น 2 ประเภทด้วยกันคือ

1. specific enzyme เช่น alcohol dehydrogenase, amylase, malate dehydrogenase และ phosphoglucomutase เป็นต้น

2. non-specific enzyme เช่น catalase, esterase acid phosphatase และ peroxidase เป็นต้น

นอกจากนั้นยังมีการศึกษากันในเอนไซม์ glutamic oxaloacetic transaminase, aminopeptidase และ phosphoglucomutase อีกด้วย การที่จะใช้เอนไซม์ตัวไหนบ้างนั้นขึ้นอยู่กับชนิดของพืช เพิ่มพงศ์ (2531) รายงานว่าชนิดของเอนไซม์ที่ใช้ศึกษากันในมะเขือเทศ ได้แก่ acid phosphatase, glutamic-oxaloacetic transaminase, malate dehydrogenase, esterase, alcohol dehydrogenase peroxidase และ phosphoglucomutase การใช้เทคนิคทางอิเลคโตรโฟรีซีสในการจำแนกพันธุ์พืชนี้อาจมีการใช้ระบบไอโซไซม์ 1-2 ชนิดหรือมากกว่าก็ได้จะทำให้การระบุและการจำแนกสายพันธุ์พืชได้มีประสิทธิภาพมากยิ่งขึ้น (Mckee, 1973) ทั้งนี้ก็ขึ้นอยู่กับชนิดของพืชด้วย Lai

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

et al (1988) รายงานว่าการใช้ไอโซไซม์ของ peroxidase เพียงชนิดเดียวในการจำแนกพันธุ์กล้วยจากเมืองต่าง ๆ สามารถเขียน zymogram ได้ถึง 33 แบบ เมื่อมีการจำแนกพันธุ์โดยอาศัยพื้นฐานของ zymogram ที่เกิดขึ้น พบว่าสามารถจำแนกพันธุ์กล้วยได้เหมือนกันกับที่ N.N. Simmonds เสนอไว้ นอกจากนั้น Payne and Koszykowski (1978) ยังพบว่าความแตกต่างของไอโซไซม์ esterase ใน seed extract ของถั่วเหลืองจำนวน 44 พันธุ์ที่เกิดขึ้นนี้ สามารถใช้เป็นเครื่องช่วยในการจำแนกสายพันธุ์ถั่วเหลืองได้เป็นอย่างดี

อย่างไรก็ตามการใช้ระบบของไอโซไซม์หลาย ๆ อย่างร่วมกันจะให้ผลที่แน่นอนกว่า จากการศึกษาถึงการจำแนกพันธุ์ยาสูบโดยวิธี polyacrylamide gel electrophoresis พบว่า zymogram ของเอนไซม์ esterase ไม่แตกต่างกันในแต่ละสายพันธุ์ ถ้ามีการใช้เอนไซม์ peroxidase และ catalase ร่วมในการศึกษาด้วยจึงจะสามารถแสดงความแตกต่างของสายพันธุ์ได้ (Wilkinson et al, 1985)

Siqueira et al (1986) ได้ใช้ลักษณะทาง morphology, cultural cycle และรูปแบบของไอโซไซม์ที่ได้จากการทำอิเลคโตรโฟรีซีสร่วมกันในการจำแนกกระเทียม (garlic) พบว่ารูปแบบที่ได้จากการทำอิเลคโตรโฟรีซีส (electrophoretic pattern) ของ A. ampeloprasum แตกต่างกับ A. satiuum แสดงให้เห็นว่ารูปแบบที่ได้จากการทำอิเลคโตรโฟรีซีสนี้ สามารถแยกกระเทียมในระดับ species ออกจากกันได้

Wu et al (1984) ได้ศึกษาการจำแนก Kentucky bluegrass จำนวน 24 สายพันธุ์ โดยวิธี starch gel electrophoresis จากเอนไซม์ esterase, phosphoglucomutase , phosphoglucoisomerase และ glutamate oxaloacetate transaminase พบว่าความแตกต่างของไอโซไซม์ esterase และ phosphoglucomutase ก็เพียงพอที่จะจำแนกสายพันธุ์ 24 พันธุ์นี้ได้แล้ว นอกจากนั้นยังพบว่ารูปแบบของไอโซไซม์ (isozyme pattern) ของ esterase ที่ได้จากเมล็ดและต้นกล้ายังแตกต่างกันอีกด้วย

Bassiri and Carlson (1978) ได้ศึกษาถึงความแตกต่างของ cathodal และ anodal peroxidase , malate dehydrogenase และ anodal acid phosphatase ใน common bean (Phaseolus vulgaris L.) จาก extract ของ primary leaf, epicotyl tip, epicotyl , cotyledon, mesocotyl, radicle

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

และ callus culture ของส่วนต่าง ๆ เหล่านี้ โดยวิธี starch gel electrophoresis พบว่ารูปแบบของไอโซไซม์ที่เกิดขึ้นแตกต่างกันไปตามอวัยวะของพืช ส่วน callus ของส่วนต่าง ๆ ที่เลี้ยงไว้ในแต่ละรอบ (cycle) พบว่ารูปแบบของไอโซไซม์ที่เกิดขึ้นทั้งภายในส่วนของพืชและระหว่างส่วนของพืชเหมือนกันมาก แต่ไม่ทุกกรณี

เทคนิคทางอิเลคโตรโฟรีซีสนี้ นอกจากจะมีประโยชน์ในการจำแนกพันธุ์พืชแล้ว ยังมีประโยชน์ในเรื่องการปรับปรุงพันธุ์พืช และการศึกษาถึงความสัมพันธ์ระหว่างพืชได้ว่ามีความใกล้ชิดกันมากน้อยเท่าไร Esquinas-Alcazar (1981) รายงานว่าความแปรปรวนของ alloenzyme ที่ได้จากการทำอิเลคโตรโฟรีซีสนี้ สามารถศึกษาถึงความสัมพันธ์ของมะเขือเทศได้เพราะโดยทั่ว ๆ ไปแล้วรูปแบบของไอโซไซม์ที่ได้จากพืชทดสอบในสภาพแวดล้อมเดียวกันจะมีความแปรปรวนในพืชพันธุ์เดียวกันน้อยที่สุด (เพิ่มพงศ์, 2531) นอกจากนั้นเทคนิคทางอิเลคโตรโฟรีซีสยังสามารถใช้เป็นเครื่องช่วยในการศึกษาถึงแหล่งกำเนิดทางภูมิศาสตร์ (Pryzbylska, 1987) และการจำแนกความแตกต่างของพืชลูกผสมได้เป็นอย่างดีอีกด้วย ดังรายงานของ Grosser et al (1988) รายงานว่ารูปแบบของไอโซไซม์ malate dehydrogenase สามารถใช้เป็นเครื่องช่วยในการแยกพืชลูกผสมระหว่างเซลล์ (somatic hybrid plant) ของส้มออกจากพืชที่เกิดขึ้นมาจากการรวมตัวกันของเซลล์พ่อหรือเซลล์แม่ได้ มงคล (2531) รายงานว่าความแตกต่างของแถบโปรตีนที่ได้จากการทำอิเลคโตรโฟรีซีส ไม่สามารถจำแนกความแตกต่างของสายพันธุ์ลูกผสมข้ามพันธุ์ และลูกผสมข้ามชนิดของพริกได้ทั้งหมด แต่สามารถใช้จำแนกความแตกต่างระหว่างลูกผสมที่เกิดขึ้นกับสายพันธุ์พ่อหรือสายพันธุ์แม่ได้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved