บทที่ 2
การตรวจเอกสาร

ถิ่นกำเนิดและประวัติความเป็นมา

มะเขือเทศทั้งพันธุ์ป่าและพันธุ์ปลูก พบได้มากมายในแถบเทือกเขาของประเทศเปรู เอควาดอร์ โบลิเวีย และหมู่เกาะ Galapagos ซึ่งบรรพบุรุษของมะเขือเทศพันธุ์ป่าจะขึ้นอยู่กับพื้นที่และสภาพแวดล้อมที่แตกต่างกัน จึงเชื่อกันว่ามะเขือเทศพันธุ์ปลูกในปัจจุบันนี้มีบรรพบุรุษมาจากมะเขือเทศพันธุ์ป่าผลเล็ก (cherry tomato) ซึ่งจัดอยู่ในกลุ่มของ *Lycopersicon esculentum* var. cerasiforme ซึ่งพบทั่วไปในเขตอบอุ่นและเขตร้อนของโลก แต่ถิ่นกำเนิดแรกนั้นอยู่ทางตอนกลางของทวีปอเมริกา และแถบ Andean ในทางชายฝั่งทะเลตะวันตกของอเมริกาใต้ นั่นก็คือ ในแถบประเทศเปรู เอควาดอร์ และชิลี ส่วนในกลุ่มหมู่เกาะ Galapagos พบมะเขือเทศในกลุ่มของ *L. chessmanii* และสำหรับมะเขือเทศที่ปลูกเพื่อการบริโภคเชื่อว่ามีถิ่นกำเนิดอยู่ในประเทศเม็กซิโก (มณีฉัตร, 2538 ; Villareal, 1980)

สำหรับประเทศไทย พื้นที่ปลูกมะเขือเทศส่วนใหญ่อยู่ในภาคตะวันออกเฉียงเหนือ ได้แก่ จังหวัดหนองคาย นครพนม นครราชสีมา สกลนคร อุดรธานี และ ภาคเหนือ ได้แก่ จังหวัดเชียงใหม่ เชียงราย ลำปาง และพะเยา เนื่องมาจากมะเขือเทศเป็นพืชที่ต้องการอากาศหนาวเย็นในช่วงการเจริญเติบโต จึงจะให้ปริมาณผลผลิตสูงและมีคุณภาพดี อุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการเจริญเติบโตในตอนกลางคืนประมาณ 15.6 – 18.5 องศาเซลเซียส และในตอนกลางวันประมาณ 18 – 20 องศาเซลเซียส (เกียรติเกษตร, 2540)

ลักษณะทางพฤกษศาสตร์

มะเขือเทศถูกจัดอยู่ในกลุ่ม (order) Polemoniales การออกดอกเป็นแบบ raceme เป็นช่อดอกโผล่จากลำต้น เมื่อพิจารณาจากลักษณะของดอก สามารถแบ่งมะเขือเทศออกได้เป็น 2 ชนิด ได้แก่

1. ชนิดไม่ทอดยอด (determinate type) ประกอบด้วยช่อดอกข้าง (axillaly raceme) และช่อดอกปลายยอด (terminal raceme) ช่อดอกข้างออกดอกข้อ (node) เว้นข้อ ทรงพุ่มแน่นไม่ต้องขึ้นค้าง ให้ผลผลิตเร็วและอายุสั้น เป็นพันธุ์ที่ใช้สำหรับทำมะเขือเทศแปรรูปส่งโรงงาน การเก็บเกี่ยวผลมีช่วงเวลาสั้นประมาณ 5 ครั้ง

2. ชนิดทอดยอด (indeterminate type) ประกอบด้วยช่อดอกข้างเท่านั้น ส่วนปลายยอดยังเจริญทางกิ่งก้านและใบ ช่อดอกข้างออกดอกข้อเว้นสองข้อหรือเว้นมากกว่านี้ พวกนี้มีทรงพุ่มหลวม ต้นสูงต้องขึ้นค้าง ให้ผลผลิตช้าและช่วงระยะเวลาการเก็บเกี่ยวผลนาน อาจเก็บผลได้มากกว่า 5 ครั้ง เหมาะสำหรับปลูกเพื่อส่งตลาด (มณีฉัตร, 2538)

เมล็ด : มีลักษณะคล้ายรูปไข่ แบน เปลือกที่หุ้มเมล็ดมีขนละเอียดสั้นๆ สีน้ำตาลอ่อนปกคลุมอยู่ทั่วไป ส่วนความยาวของเมล็ดมีตั้งแต่ 3 – 5 มิลลิเมตร และในแต่ละผลมีจำนวนเมล็ดมากน้อยเพียงใดขึ้นอยู่กับขนาดของผล

ราก : รากของมะเขือเทศเป็นระบบรากแก้ว ที่มีการเจริญเติบโตได้รวดเร็วและแข็งแรง เมล็ดที่เริ่มงอกจะปรากฏส่วนของราก เป็นเส้นเล็กๆ สีขาวโผล่ออกมาจากส่วนของเปลือกหุ้มเมล็ด หลังจากนั้นก็หยั่งแทงลึกลงไปในดิน และในขณะเดียวกันส่วนที่เป็นลำต้นใต้ใบเลี้ยงที่โค้งงอจะดันขึ้นมาบนดินเป็นลำต้นต่อไป

ลำต้นและกิ่งก้าน : หลังจากที่ลำต้นงอกโผล่พ้นดินแล้ว ในระยะแรกๆ ของการเจริญเติบโตลำต้นจะกลม อ่อนเปราะ แต่เมื่อมีการเจริญเติบโตมากขึ้นลำต้นก็จะแข็งแรงและเป็นเหลี่ยมส่วนกิ่งก้านสาขาจะมีการแตกออกจากลำต้นเรื่อยๆ และอาจมีขนาดเท่ากับลำต้นเดิมได้ ถ้าหากปล่อยให้ตาข้างที่อยู่ต่ำกว่าช่อดอกแรกมีการเจริญเติบโต (เกียรติเกษตร, 2541)

ดอก : มีขนาดเล็กสีเหลืองสดใส ประกอบด้วยกลีบดอกชั้นใน 5 กลีบ และกลีบเลี้ยง 5 กลีบ เกิดตามข้อของลำต้นเป็นช่อๆโดยที่ช่อดอกหนึ่งๆจะมีจำนวนดอกประมาณ 4-5 ดอก (เกียรติเกษตร, 2541) ดอกมะเขือเทศเป็นดอกสมบูรณ์เพศมีเกสรตัวผู้ (stamen) รวมกันเป็นหลอด ครอบเกสรตัวเมีย (pistil) การผสมพันธุ์จึงเป็นแบบผสมตัวเองประมาณ 98% การผสมพันธุ์ของมะเขือเทศต้องการอากาศเย็นโดยเฉพาะอุณหภูมิตอนกลางคืนไม่ควรสูงกว่า 21 องศาเซลเซียส บางพันธุ์มีความสามารถทนร้อนเป็นพิเศษจึงอาจผสมพันธุ์ได้ถ้าอุณหภูมิสูงกว่านี้

ผล : ผลมะเขือเทศเป็นประเภท berry ประกอบด้วยช่องรังไข่ (locule) 2 – 25 ช่อง ส่วนใหญ่จะมีประมาณ 2 – 10 ช่อง ส่วนที่ใช้เป็นอาหาร ได้แก่ pericarp, placenta tissue และเมล็ด pericarp ประกอบด้วย epidermis 3 – 4 ชั้น ส่วนบนสุดเป็นชั้นของ cuticle ที่ค่อนข้างหนา ส่วนที่เหลือของ pericarp เป็นเซลล์ขนาดใหญ่ผนังบาง placenta ประกอบด้วย parenchyma tissue เจริญอยู่รอบๆ ovule จะหลุดจากเมล็ดเมื่อผลเริ่มแก่ ปล่อยให้เมล็ดอยู่ใน gelatinous tissue สีแดงของผลมะเขือเทศ เป็นสีของรงควัตถุ lycopene ซึ่งเป็นรงควัตถุกลุ่ม xanthophyll ชนิดหนึ่งที่มีสีแดง และมีรงควัตถุที่ทำให้เกิดสีเหลืองได้แก่ บีต้า-แคโรทีน (มณีฉัตร, 2538)

คุณค่าทางโภชนาการ

คุณค่าทางโภชนาการของผลมะเขือเทศและผลิตภัณฑ์มะเขือเทศ แสดงดังตารางที่ 1

ตารางที่ 1 คุณค่าทางโภชนาการของผลมะเขือเทศและผลิตภัณฑ์มะเขือเทศต่อน้ำหนัก 100 กรัม (เกียรติเกษตร, 2541)

ธาตุอาหาร	ผลดิบ	บรรจุกระป๋อง	ซอส	น้ำมะเขือเทศ
ความชื้น (ร้อยละ)	94.0	94.0	69.0	94.0
พลังงาน (แคลอรี่)	19.0	21.0	106.0	19.0
โปรตีน (กรัม)	0.7	0.8	1.8	0.8
ไขมัน (กรัม)	น้อยมาก	น้อยมาก	0.4	น้อยมาก
คาร์โบไฮเดรต (กรัม)	4.0	4.0	25.0	4.0
แคลเซี่ยม (มิลลิกรัม)	12.0	6.0	22.0	7.0
ฟอสฟอรัส (มิลลิกรัม)	24.0	19.0	50.0	18.0
เหล็ก (มิลลิกรัม)	0.4	0.5	0.8	0.9
โพแทสเซียม (มิลลิกรัม)	222.0	217.0	363.0	227.0
วิตามินเอ (ไอ.ยู)	822.0	900.0	1,399.0	798.0
ไทอามีน (มิลลิกรัม)	0.05	0.05	0.09	0.05
ไรโบฟลาวิน (มิลลิกรัม)	0.04	0.03	0.07	0.03
ไนอาซีน (มิลลิกรัม)	0.7	0.7	1.8	0.8
กรดแอสคอร์บิก (มิลลิกรัม)	21.0	17.0	15.0	16.0

ผลของการเก็บรักษาที่อุณหภูมิต่ำของผลมะเขือเทศ

การเก็บรักษาผลมะเขือเทศที่อุณหภูมิต่ำ เป็นวิธีที่มีประสิทธิภาพมากวิธีหนึ่ง (สายชล, 2536) เนื่องจากอุณหภูมิต่ำจะช่วยชะลอกระบวนการเมแทบอลิซึมและชะลอการสังเคราะห์เอทธิลีน ให้ช้าลงซึ่งมีผลทำให้สามารถยืดอายุการเก็บรักษาได้ (ดนัย, 2540) การเปลี่ยนแปลงส่วนประกอบทางเคมีระหว่างการเก็บรักษาผลมะเขือเทศมีดังนี้

มะเขือเทศผลอ่อนที่มีขนาดเล็ก มีปริมาณน้ำตาลริดิวซิงมากกว่ามะเขือเทศผลอ่อนที่มีขนาดใหญ่ และมะเขือเทศผลแก่ที่มีสีเขียว มีปริมาณน้ำตาลริดิวซิงไม่ค่อยเปลี่ยนแปลง แต่ผลมะเขือเทศที่กำลังสุก เมื่อนำไปเก็บรักษาจะมีปริมาณน้ำตาลลดลง (ดนัย และ นิธิยา, 2535)

ผลมะเขือเทศอ่อนมีปริมาณกรดมากกว่าผลแก่ การเก็บรักษามะเขือเทศอ่อนที่มีขนาดเล็ก ที่อุณหภูมิ 21 องศาเซลเซียส ทำให้ปริมาณกรดอินทรีย์เพิ่มขึ้น ภายหลังการเก็บรักษานาน 2 สัปดาห์ แต่การเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 10 องศาเซลเซียส มีปริมาณกรดอินทรีย์เพิ่มขึ้นเช่นเดียวกันและเกิดขึ้นภายหลังการเก็บรักษานาน 3 สัปดาห์ สำหรับมะเขือเทศผลแก่ที่มีสีเขียวและกำลังสุกเมื่อนำไปเก็บรักษาปริมาณกรดอินทรีย์เพิ่มขึ้นเช่นเดียวกัน ส่วนมะเขือเทศสุกที่มีสีส้มแดง เมื่อเก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิห้องนาน 6 วัน ปริมาณกรดอินทรีย์ลดลง (ดนัย และ นิธิยา, 2535)

ในผลมะเขือเทศที่สุกขณะติดอยู่กับต้นมีปริมาณวิตามินซีสูงกว่าผลมะเขือเทศที่สุกภายหลังจากเด็ดออกจากต้นแล้ว ปริมาณวิตามินซีลดลงอย่างรวดเร็วเมื่อเก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิสูง (จริงแท้, 2541) สำหรับผลมะเขือเทศที่ยังไม่แก่และมีผลขนาดเล็กเมื่อเก็บรักษาไว้ ที่อุณหภูมิ 10 องศาเซลเซียส จะเปลี่ยนเป็นสีเหลืองช้ากว่ามะเขือเทศที่มีผลขนาดใหญ่ (ดนัย และ นิธิยา, 2535)

การเกิดอาการสะท้านหนาวของผลมะเขือเทศ

ผลมะเขือเทศเป็นผลไม้ชนิดหนึ่งที่อ่อนแอต่ออาการสะท้านหนาว เมื่อเก็บรักษาที่อุณหภูมิต่ำกว่า 7–12 องศาเซลเซียส (ดนัย, 2540) มะเขือเทศผลดิบจะอ่อนแอต่อการเกิดอาการสะท้านหนาวมากกว่ามะเขือเทศผลสุก อาการที่พบคือ ผิวของผลมะเขือเทศมีสีผิดปกติ สีไม่สด ผิวสาก ไม่มันภายในมีน้ำมากกว่าปกติ มีกลิ่นคล้ายหมัก และมักอ่อนแอต่อ เชื้อรา *Alternaria* sp. (ดนัย, 2540) อาการสะท้านหนาวเป็นความผิดปกติทางกายภาพและสรีรวิทยาของเนื้อเยื่อพืชที่ได้รับอุณหภูมิต่ำเหนือจุดเยือกแข็งช่วงระยะเวลาหนึ่ง ซึ่งเป็นสาเหตุทำให้เยื่อหุ้มเซลล์ถูกทำลาย (จริงแท้, 2538 ; Cote *et al.*, 1993)

Florissen *et al.* (1996) รายงานว่า ผลของการใช้ความร้อนจะช่วยป้องกันการเกิดอาการสะท้านหนาว โดยชักนำให้เกิด heat shock proteins (HSPs) ระหว่างที่ได้รับความร้อน ซึ่ง HSPs ช่วยป้องกันเอนไซม์และโปรตีนไม่ให้เสียหายหรือหยุดการทำงานในขณะเก็บรักษาที่อุณหภูมิต่ำ ซึ่งมีรายงานว่า มะเขือเทศที่ได้รับอุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียส นาน 3 วัน ก่อนการเก็บรักษาแสดงอาการสะท้านหนาวลดลง และผลมะเขือเทศที่ได้รับอุณหภูมิสูงมี HSPs เพิ่มขึ้น ทำให้ทนต่ออาการสะท้านหนาวได้ (Lurie *et al.*, 1993)

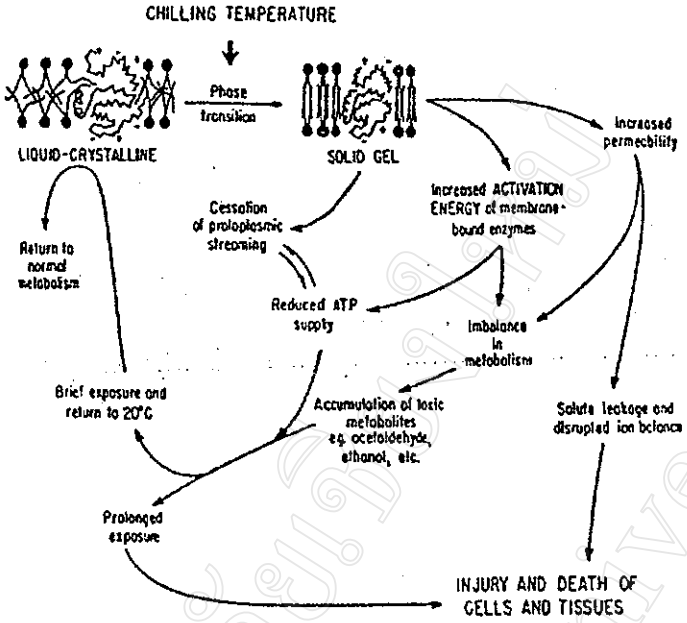
ผลมะเขือเทศที่เก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิ 36 – 40 องศาเซลเซียส นาน 3 วัน แล้วนำไปเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียส นาน 3 สัปดาห์ ไม่แสดงอาการสะท้านหนาว แต่ผลมะเขือเทศที่ไม่ได้เก็บรักษาที่อุณหภูมิสูงก่อนนำไปเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียส แสดงอาการสะท้านหนาวโดยใต้ผิวของผลมะเขือเทศมีสีน้ำตาลเกิดขึ้น (Lurie and Klein, 1991) ผลมะเขือเทศที่เก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียส นาน 14 วัน แล้วนำไปเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียส นาน 21วัน เมื่อแสดงอาการสะท้านหนาวมีปริมาณคลอโรฟิลล์ลดลงประมาณ 40% และแคโรทีนลดลงประมาณ 60% (Whitaker, 1994) ผลมะเขือเทศที่เก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียส โดยไม่ได้แช่น้ำร้อนที่อุณหภูมิ 42 องศาเซลเซียส นาน 60 นาที เกิดอาการสะท้านหนาวขึ้นโดยผลจะเน่าก่อนการสุก (McDonald and McCollum, 1996) ผลมะเขือเทศที่เก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิต่ำมีสีผิวผิดปกติเมื่อเกิดอาการสะท้านหนาว และการเกิดอาการสะท้านหนาวจะผันแปรขึ้นอยู่กับพันธุ์ของมะเขือเทศด้วย (Dodds *et al.*, 1991)

อาการสะท้านหนาว

ผลิตผลพืชสวนที่มีแหล่งกำเนิดในเขตร้อนส่วนใหญ่มักจะอ่อนแอต่ออาการสะท้านหนาวเมื่อได้รับอุณหภูมิที่ต่ำ ซึ่งมักต่ำกว่า 12.5 องศาเซลเซียส แต่จะต้องเป็นอุณหภูมิที่สูงกว่าอุณหภูมิที่จุดเยือกแข็งของผลผลิตนั้นๆ ความเสียหายของอาการสะท้านหนาวมิได้เกี่ยวข้องกับการเกิดน้ำแข็งขึ้นภายในเซลล์ จึงต่างจากอาการ freezing injury พืชที่อ่อนแอต่อการเกิดอาการสะท้านหนาวจะไวต่ออุณหภูมิต่ำตลอดทุกๆระยะการเจริญเติบโต รวมทั้งอวัยวะส่วนใดส่วนหนึ่งของพืชนั้นก็จะอ่อนแอด้วย ยกเว้นในระยะเมล็ดแก่ที่แห้งแล้วเท่านั้น อาการสะท้านหนาวอาจจะเกิดในพื้นที่เพาะปลูก ระหว่างการขนส่ง ระหว่างการเก็บรักษา ที่ตลาดขายส่งและขายปลีก หรือแม้กระทั่งในตู้เย็นบ้านทั่วๆไป อย่างไรก็ตามผลิตผลที่มีจุดกำเนิดในเขตอบอุ่นบางชนิดอาจจะอ่อนแอต่ออาการสะท้านหนาวได้เช่นกัน (ดนัย, 2540) ในเอกสารส่วนใหญ่ใช้ คำว่า chilling injury สำหรับความหมายที่อาจจะเกี่ยวข้องกับปรากฏการณ์ทางสรีรวิทยาที่เกิดขึ้นเนื่องจากอุณหภูมิต่ำ หรืออาจจะหมายถึงอาการที่เกิดขึ้น แต่ในบางกรณีอาจหมายถึงทั้งสองอย่างร่วมกัน นอกจากคำว่า chilling injury แล้วเอกสารบางฉบับอาจใช้คำว่า chilling damage, chilling disorder, low temperature injury, low temperature breakdown เป็นต้น แต่ในที่นี้จะขอใช้คำว่า อาการสะท้านหนาวแทน (ดนัย, 2540)

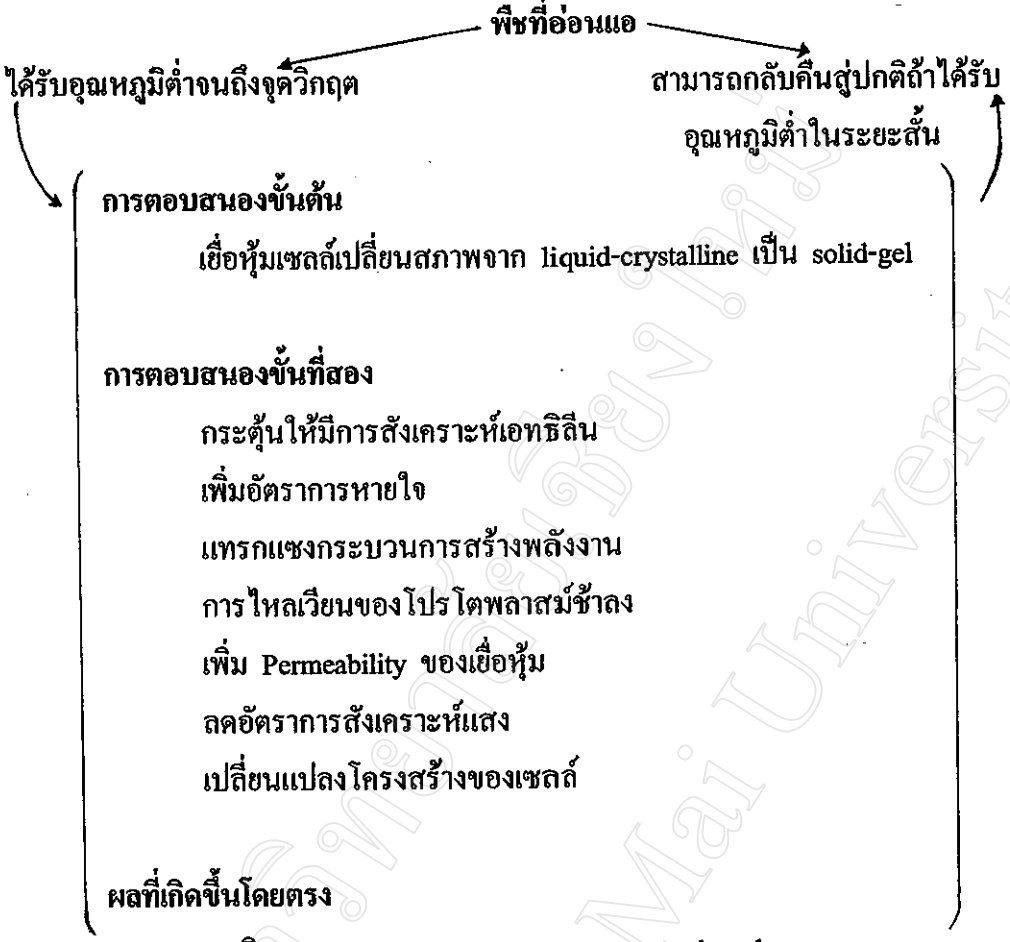
สาเหตุของการเกิดอาการสะท้านหนาว

สาเหตุของอาการสะท้านหนาวนั้นมีผู้สันนิษฐานว่าเกิดขึ้นเนื่องจากองค์ประกอบของเยื่อหุ้มเซลล์หรือเยื่อหุ้มอวัยวะภายในเซลล์บางส่วนมีการเปลี่ยนแปลงทางกายภาพเมื่ออุณหภูมิลดต่ำลงทำให้การทำงานของเยื่อหุ้มนั้นผิดปกติไป ส่งผลให้เกิดความไม่สมดุลของกระบวนการทางสรีรวิทยาภายในเซลล์ขึ้น และส่งผลให้เซลล์ตายได้ในที่สุด เยื่อหุ้มเซลล์ เยื่อหุ้มไมโตคอนเดรีย และเยื่อหุ้มอวัยวะภายในเซลล์อื่นๆ ที่มีลักษณะโครงสร้างทางเคมีเหมือนกัน คือ ประกอบไปด้วยชั้นของฟอสโฟลิพิด และโปรตีน เยื่อหุ้มเหล่านี้ทำหน้าที่สำคัญในการควบคุมการผ่านเข้าออกของสารต่างๆ นอกจากนั้นยังเป็นบริเวณที่มีกระบวนการสำคัญต่างๆ เช่น การหายใจและการสังเคราะห์แสงเกิดขึ้น ภายหลังการเก็บเกี่ยวผลิตผล เยื่อหุ้มเหล่านี้เสื่อมสภาพลง ทำให้การควบคุมการผ่านเข้าออกของสารต่างๆเสื่อมลงด้วย ส่งผลให้สารตั้งต้น (substrate) มีโอกาสสัมผัสกับเอนไซม์ได้โดยขาดการควบคุม ทำให้เซลล์ขาดสมดุลและตายในที่สุด อาการสะท้านหนาวของผลิตผลแต่ละชนิดจะต่างกัน ซึ่งมีผู้สันนิษฐานว่าเกิดเนื่องจาก side chain ของกรดไขมันในโมเลกุลของฟอสโฟลิพิดของเยื่อหุ้มเซลล์ของผลิตผลเหล่านี้แตกต่างกัน กล่าวคือ พวกที่เกิดอาการสะท้านหนาวได้ง่ายจะเป็นพวกที่มีกรดไขมันชนิดอิ่มตัวเป็นองค์ประกอบในโมเลกุลของฟอสโฟลิพิดของเยื่อหุ้มต่างๆ และจะเปลี่ยนสภาพทางกายภาพจากลักษณะที่อ่อนตัว (liquid crystalline) มาเป็นลักษณะแข็ง (solid gel) ทำให้การทำงานของเยื่อหุ้มนั้นเสื่อมลง ก่อให้เกิดผลเสียต่างๆ ตามมา เช่น การสะสมของสารพิษทำให้ผลิตผลเสื่อมคุณภาพลงและตายไปในที่สุด (ภาพที่ 1) ส่วนในผลิตผลที่ทนต่ออุณหภูมิต่ำจะมีกรดไขมันชนิดไม่อิ่มตัว (unsaturated fatty acid) เป็นองค์ประกอบเป็นส่วนใหญ่ เมื่ออุณหภูมิต่ำลงก็ยังคงรักษาสถานะที่อ่อนตัวอยู่ได้ (จริงแท้, 2538)



ภาพที่ 1 สมมุติฐานการเกิดอาการสะท้านหนาวในพืช (Lyons, 1973)

Wang (1982) อธิบายถึงการตอบสนองต่อสภาวะเครียดของพืชที่อ่อนแอต่ออุณหภูมิต่ำว่า การตอบสนองแบ่งออกเป็น 2 ระยะ โดยระยะแรก เป็นการเปลี่ยนสภาพของเยื่อหุ้มจากลักษณะของไหลเป็นสภาพคล้ายวุ้นที่แข็งตัว การตอบสนองระยะที่สอง ได้แก่ การกระตุ้นการสังเคราะห์เอทธิลีน การเพิ่มขึ้นของอัตราการหายใจ การเพิ่มของ activation energy การเคลื่อนที่ของโปรโตพลาสซึมช้าลง การเพิ่ม permeability ทำให้มีการรั่วไหลของตัวถูกละลาย (solute leakage) ออกจากเซลล์เพิ่มขึ้น อัตราการสังเคราะห์แสงลดลง และมีการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างในระดับเซลล์ พืชที่ได้รับอุณหภูมิต่ำนานเกินไปและอยู่ในสภาพที่มีการเปลี่ยนแปลงการตอบสนองระยะที่สองจะไม่สามารถกลับคืนสู่สภาพปกติได้ นำไปสู่การเกิดอันตรายต่อเซลล์และเนื้อเยื่อ (ภาพที่ 2)



ภาพที่ 2 การตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำในพืชที่อ่อนแอต่ออาการสะท้านหนาว (Wang, 1982)

การตอบสนองทางสรีรวิทยาและชีวเคมีของพืชต่ออุณหภูมิต่ำ

การตอบสนองทางสรีรวิทยาและชีวเคมีที่เกิดขึ้นในพืชเมื่อได้รับอุณหภูมิต่ำมีดังนี้ (คนัย, 2540)

การตอบสนองขั้นต้น

การตอบสนองขั้นต้นที่เกิดขึ้นเป็นประการแรกของพืชเมื่อได้รับอุณหภูมิต่ำ คือ การเปลี่ยนแปลงลักษณะทางกายภาพของเยื่อหุ้มเซลล์และเยื่อหุ้มอวัยวะภายในเซลล์โดยเปลี่ยนจากสภาพของเยื่อหุ้มที่เป็น liquid-chrystalline เป็น solid-gel อัตราการหายใจของไมโตคอนเดรียที่สกัดจากพืชพันธุ์ที่อ่อนแอต่ออุณหภูมิสะท้านหนาวจะเกิดการเปลี่ยนแปลงอย่างชัดเจนเมื่อได้รับอุณหภูมิวิกฤตที่ทำให้เกิดอาการสะท้านหนาว ในพืชพันธุ์ที่ต้านทานต่ออาการสะท้านหนาวจะไม่มีการเปลี่ยนลักษณะของเยื่อหุ้ม จากการศึกษาโดยใช้ electron spin resonance spectroscopy พบว่านอกจากเยื่อหุ้มไมโตคอนเดรียเปลี่ยนสภาพแล้ว ยังพบว่าเยื่อหุ้มคลอโรพลาสต์มีการเปลี่ยนแปลงเช่นเดียวกันโดยเกิดการเปลี่ยนแปลงที่ชั้นไขมันของเยื่อหุ้ม

การเปลี่ยนแปลงสภาพของเยื่อหุ้มอาจนำไปสู่การตอบสนองขั้นที่สอง ซึ่งเป็นการเปลี่ยนแปลงที่ถาวรหรือไม่ก็ได้ ขึ้นอยู่กับอุณหภูมิที่ได้รับ ระยะเวลาที่ได้รับอุณหภูมินั้นๆ และความอ่อนแอของพืชนั้นด้วย แต่มีการเสนอว่าถ้าหากพืชที่อ่อนแอได้รับอุณหภูมิต่ำเป็นระยะเวลานาน การเปลี่ยนแปลงขั้นต้นจะนำไปสู่การเสีย membrane integrity เกิดการรั่วไหลของสารละลายเยื่อหุ้มหมดคุณสมบัติในการแยกอวัยวะต่างๆออกจากกัน อัตราการหายใจของไมโตคอนเดรียลดลง เอนไซม์ที่ติดอยู่กับเยื่อหุ้มต่างๆ มี energy of activation สูงขึ้น จากนั้นการไหลของโปรโตพลาสม์ในเซลล์หยุดชะงัก อัตราการสังเคราะห์แสงลดลง อวัยวะภายในเซลล์ทำงานไม่ได้ และเกิดความไม่สมดุลของกระบวนการเมแทบอลิซึมมีการสะสมสารพิษในเซลล์ และนำไปสู่การแสดงอาการสะท้านหนาว (ภาพที่ 2)

การตอบสนองขั้นที่สอง

1. การขาดอาหาร (starvation) อาจเกิดขึ้นได้เนื่องจากพืชมีอัตราการหายใจสูงกว่าอัตราการสังเคราะห์แสง การที่เกิดการสังเคราะห์แสงลดน้อยลงนั้นเป็นเพราะคลอโรพลาสต์ถูกทำลายไป นอกจากนี้การเกิด photoxidation ที่อุณหภูมิต่ำอาจทำให้การสังเคราะห์แสงหยุดชะงัก ในกรณีของส่วนที่สังเคราะห์แสงไม่ได้ อาจเกิดการขาดอาหารได้ เนื่องจากมีการชะงักการขนส่งน้ำและอาหาร

เช่น ระบบการขนส่งน้ำและอาหารของอ้อยจะหยุดทำงานที่อุณหภูมิต่ำกว่า 5 องศาเซลเซียส (ดนัย, 2534; ดนัย, 2540)

2. การกระตุ้นการสังเคราะห์เอทธิลีน ผักและผลไม้ในเขตร้อนที่เก็บรักษาเมื่อได้รับอุณหภูมิสะท้านหนาวจะมีการผลิตเอทธิลีนสูงขึ้น (จริงแท้, 2541)

การสังเคราะห์เอทธิลีน ในพืชหลายชนิดเพิ่มขึ้นเมื่อได้รับอุณหภูมิสะท้านหนาว โดยการสังเคราะห์ 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acids (ACC) เพิ่มขึ้นหลังจากนั้นไม่นานนัก การสังเคราะห์เอทธิลีนของเนื้อเยื่อที่ได้รับอุณหภูมิต่ำนี้ ลดปริมาณลงแม้ว่าระดับของ ACC จะยังคงสูงอยู่ก็ตาม การเพิ่ม ACC จากภายนอกไม่มีผลในการเพิ่มการสังเคราะห์เอทธิลีน ซึ่งลักษณะดังกล่าวนี้ชี้ให้เห็นว่า ขั้นตอนการเปลี่ยน ACC ไปเป็นเอทธิลีนนั้นถูกทำลายง่ายโดยอุณหภูมิต่ำ ซึ่งเป็นการสนับสนุนแนวความคิดที่ว่าการเปลี่ยน ACC ไปเป็นเอทธิลีนนั้นเป็นกระบวนการที่เกี่ยวข้องกับเยื่อหุ้ม และเป็นขั้นตอนแรกที่ถูกทำลายโดยอุณหภูมิต่ำ (ดนัย, 2540)

3. การหายใจผิดปกติ (Respiratory upset) อุณหภูมิสะท้านหนาวของผลิตผลแต่ละชนิดมีผลในการยับยั้งการหายใจแบบใช้ออกซิเจน การเพิ่มอัตราการหายใจเริ่มขึ้นในช่วงที่เกิดอาการผิดปกติ และหลังจากนั้นการหายใจจะลดลงและตาย กลไกของการหายใจที่เพิ่มขึ้นนี้ยังไม่ทราบแน่ชัดนัก แต่คาดว่าเกิดจาก uncoupling ในกระบวนการ oxidative phosphorylation การตอบสนองในแง่ของการหายใจนี้สามารถใช้เป็นดัชนีชี้ให้เห็นว่าได้เกิดอาการสะท้านหนาวขึ้น ในกรณีของมะนาว พบว่า หลังจากที่เก็บรักษามะนาวไว้ที่อุณหภูมิ 0 หรือ 5 องศาเซลเซียส นาน 4 สัปดาห์ แล้วเมื่อย้ายไปเก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียส นาน 7 ชั่วโมง พบว่าภายในผลจะมีการสะสมก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์มากขึ้นและก๊าซปริมาณออกซิเจนลดลง แต่เมื่อเวลาผ่านไป 24 ชั่วโมง ที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียส อัตราการหายใจกลับลดลงตามปกติ แสดงให้เห็นว่าการเกิดอาการสะท้านหนาวเป็นไปอย่างรุนแรง และผลิตผลสามารถกลับคืนสู่สภาวะปกติได้ อย่างไรก็ตาม หากเก็บรักษามะนาวไว้ที่อุณหภูมิ 0 องศาเซลเซียส นาน 8 สัปดาห์ หรือที่อุณหภูมิ 0 – 5 องศาเซลเซียส นาน 12 สัปดาห์ เมื่อนำมะนาวดังกล่าวมาไว้ที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียส นาน 24 ชั่วโมง อัตราการสะสมก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ภายในผลยังสูงดังเดิม ซึ่งแสดงว่าอาการสะท้านหนาวเกิดรุนแรงและผลิตผลไม่สามารถกลับคืนสู่สภาพปกติ

4. การสะสมสารพิษ (Toxin) การเกิดอาการสะท้านหนาว อาจทำให้ผลิตผลบางชนิดมีการสะสมสารพิษ ซึ่งการสะสมสารพิษนี้ขึ้นอยู่กับอัตราการสร้างและอัตราการทำลายสารพิษของผลิตผล เซลล์ที่มีการสะสมสารพิษเนื่องจากกระบวนการทางชีวเคมีปกติถูกรบกวน ทำให้มีกระบวนการทางชีวเคมีที่ผิดปกติเกิดขึ้น การสะสมสารพิษมักจะเกี่ยวข้องกับการหายใจแบบไม่ใช้

ออกซิเจนด้วย ทั้งนี้เพราะการหายใจแบบใช้ออกซิเจนถูกยับยั้ง ทำให้เกิดกระบวนการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนและมีการสังเคราะห์สารพิษ เช่น อะซิทัลดีไฮด์ และ เอทานอล

นอกจากนั้นสารพิษบางชนิดอาจเกิดจากการที่ออกซิเจนในเนื้อเยื่อต่างๆ สูงเกินไป เพราะมีการหายใจแบบใช้ออกซิเจนน้อย และมีเอนไซม์ออกซิเดส (oxidase) เข้ามาเกี่ยวข้อง ทำให้ได้สารพวกเปอร์ออกไซด์ในเซลล์แทนการใช้ออกซิเจนตามปกติได้ ถ้าในระบบไซโตโครม (cytochrome system) ของเซลล์มีการสะสมเปอร์ออกไซด์ จะทำให้เซลล์ตายได้

5. การเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของโปรตีนและเอนไซม์ ที่อุณหภูมิสะท้านหนาวจะมีการสลายตัวของโปรตีนมากกว่าปกติและอัตราการสลายตัวจะสูงกว่าอัตราการสังเคราะห์ ซึ่งเป็นสาเหตุหนึ่งที่ทำให้เกิดอาการผิดปกติได้เพราะเซลล์ขาดโปรตีน อย่างไรก็ตามทฤษฎีนี้ยังไม่เป็นที่ยอมรับนัก ระบบของเอนไซม์ส่วนใหญ่ซึ่งได้รับผลกระทบจากอาการสะท้านหนาวนั้น ส่วนมากจะเป็นเอนไซม์ซึ่งสัมพันธ์กับเยื่อหุ้มเอนไซม์ succinate oxidase succinate dehydrogenase และ cytochrome oxydase ของพืชที่ต้านทานต่ออาการสะท้านหนาว จะมีกิจกรรมที่คงที่ไม่เปลี่ยนแปลงในระดับอุณหภูมิที่เกิดกระบวนการทางชีววิทยาได้ แต่เอนไซม์ชนิดเดียวกันนี้จากพืชที่ อ่อนแอจะมี activation energy เพิ่มขึ้นที่อุณหภูมิต่ำกว่า 9 องศาเซลเซียส การที่อุณหภูมิสามารถเปลี่ยน activation energy ของเอนไซม์ได้นั้น เป็นเพราะโปรตีนในเอนไซม์เกิดการเปลี่ยนแปลง configulation อันเนื่องมาจากการเปลี่ยนสภาพของไขมันในเยื่อหุ้ม นอกจากนั้นผลอีกอย่างหนึ่งของอุณหภูมิต่ำต่อระบบเอนไซม์ คือ ที่อุณหภูมิต่ำค่าV max และค่า Km ของเอนไซม์จะเปลี่ยนแปลงไป

6. การสร้างและการใช้พลังงาน ผลของการสะท้านหนาวต่อการสร้างและการใช้พลังงานยังเป็นเรื่องที่สับสนอยู่ มีรายงานเป็นจำนวนมากที่กล่าวว่า การสะท้านหนาวก่อให้เกิดการขาดพลังงาน หรือทำให้เนื้อเยื่อไม่มีความสามารถในการใช้พลังงาน ผลส้มซึ่งได้รับอุณหภูมิต่ำจะแสดงการลดความสามารถในการเกิดกระบวนการ Oxidative phosphorylation ซึ่งทำให้เกิดการขาด ATP มีผลทำให้เซลล์เสีย Intrigity มีอัตราการหายใจที่ผิดปกติและการออกซิเดชั่นของกระบวนการหายใจไม่สมบูรณ์ นอกจากนั้นยังมีการสะสมสารระเหยที่มีพิษได้ และปริมาณ ATP จะลดลงมากในพืชที่ได้รับอันตรายเนื่องจากอุณหภูมิต่ำ (สายชล, 2536)

อย่างไรก็ตามการตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำของพืชที่อ่อนแอต่อการสะท้านหนาว คือมีอัตราการหายใจของไมโตคอนเดรียลดลง แต่ประสิทธิภาพในการสร้างสารประกอบฟอสเฟตพลังงานสูงจะไม่ถูกรบกวนโดยตรงจากอุณหภูมิต่ำ และไม่ใช่การตอบสนองในขั้นแรก แต่การลดลงของสารประกอบฟอสเฟตเกิดจากการลดประสิทธิภาพในการเกิดกระบวนการออกซิไดซ์ของการหายใจและจะเกิดขึ้นหลังจากพืชแสดงอาการสะท้านหนาวแล้ว (ดนัย, 2540)

7. การตอบสนองในระดับเซลล์ (Cytological responses) จากการศึกษาโดยการใช้กล้องจุลทรรศน์อิเลกตรอนพบว่า เซลล์พืชที่ได้รับอุณหภูมิสะท้านหนาวจะมีความเต่งของเซลล์ลดลง ช่องว่างภายในเซลล์และปริมาตรของเซลล์ลดลง เกิดสิ่งแปลกปลอมภายในเซลล์ และการเรียงตัวของผนังเซลล์ผิดปกติ

อวัยวะภายในเซลล์หลายชนิดเกิดการเปลี่ยนแปลงในระหว่างที่ได้รับอุณหภูมิต่ำ ทำให้ไมโตคอนเดรียบวมและเยื่อหุ้มแวคคิวโอสลายตัวไปบางส่วน ทั้งสองกรณีนี้จะพบในเนื้อเยื่อพาเรนไคมาของมะเขือเทศที่ได้รับอุณหภูมิต่ำ การเปลี่ยนแปลงดังกล่าวเกิดขึ้นก่อนที่ผลิตผลแสดงอาการผิวยุบตัว (surface pitting) การเปลี่ยนแปลงของอวัยวะภายในเซลล์มันเทศเกิดการเปลี่ยนแปลงในลักษณะเดียวกันกับมะเขือเทศ ส่วนลำต้นใต้ใบเลี้ยงของต้นกล้า (hypocotyl) ของถั่วแขกที่ได้รับอุณหภูมิต่ำ ไมโตคอนเดรียจะแสดงลักษณะผิดปกติ คือ เมทริกซ์และคริสตี้ (cristae) สลายตัว ในมะเขือเทศนั้นนอกจากไมโตคอนเดรียสลายตัวแล้วส่วนของพลาสติดจะถูกรบกวนทำให้การเปลี่ยนแปลงของคลอโรพลาสต์เป็นโครโมพลาสต์เกิดขึ้นได้ไม่ดี มีบางรายงานกล่าวว่ามีการเปลี่ยนแปลงของเอนโดพลาสมิคเรติคิวลัม การหายไปของไรโบโซม และส่วนของโครมาติน (chromatin)รวมกันเป็นก้อน การเปลี่ยนแปลงอื่นๆที่เกิดขึ้นในใบเลี้ยงของมะเขือเทศ คือ การสูญเสียความเต่ง ปริมาตรของไซโตพลาสม์ลดลง มีสารบางชนิดเกิดขึ้นที่ผนังเซลล์และอวัยวะภายในเรียงตัวอย่างไม่เป็นระเบียบและผิดปกติไป (ดนัย, 2540 ; เพชรดา,2540)

พืชที่อ่อนแอต่ออาการสะท้านหนาวนั้นจะมีการตอบสนองทางสรีรวิทยาต่อการได้รับอุณหภูมิต่ำอย่างหนึ่ง คือ โปรโตพลาสม์หยุดการไหลเวียน ซึ่งพบว่าเป็นลักษณะที่ต่างจากการตอบสนองของพืชที่ต้านทาน ในพืชที่อ่อนแอ เช่น *Cucurbita pepo.* และมะเขือเทศ การไหลของโปรโตพลาสม์จะหยุดที่อุณหภูมิ 11 องศาเซลเซียส ในขณะที่พืชซึ่งทนต่ออาการสะท้านหนาวโปรโตพลาสม์หยุดการไหลที่อุณหภูมิใกล้ 0 องศาเซลเซียส

การหยุดไหลเวียนของโปรโตพลาสม์ในเซลล์พืชซึ่งตอบสนองต่ออุณหภูมิที่ต่างกันนี้ มีสาเหตุมาจากไขมันในเซลล์ บทบาทของไขมันต่อโครงสร้างและกิจกรรมของโปรโตพลาสม์ พลังงานที่ได้รับจากการหายใจเพื่อให้โปรโตพลาสม์ไหลเวียน การใช้พลังงานเพื่อการไหลเวียน ความหนืดของโปรโตพลาสม์ และความไวต่อการตอบสนองต่ออุณหภูมิของเอนไซม์ซึ่งเกี่ยวข้องกับการใช้ ATP (ดนัย, 2540)

8. การรั่วไหลของตัวถูกละลายจากเซลล์ (Solute leakage) เนื่องจากเยื่อหุ้มเซลล์มีการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของไขมัน ทำให้เซลล์ยอมให้สารผ่านเข้าออกได้ง่ายขึ้น จึงทำให้ตัวถูกละลายในเซลล์ซึมออกนอกเซลล์ ซึ่งอาจจะเกิดขึ้นในระยะต้นๆ หรือระยะต่อมาของการได้รับอุณหภูมิต่ำก็ได้ ในพริกหวานนั้นพบว่าพวกที่ได้รับอุณหภูมิต่ำมีการรั่วไหลของสารในเซลล์มาก

เป็น 5 เท่าของพริกหวานที่ได้รับอุณหภูมิปกติ ประจุที่รั่วไหลออกจากเซลล์ของมันเทศ คือ โปแตสเซียม การสะท้านหนาวยังทำให้มีการปล่อยสารพวกคาร์โบไฮเดรตและไกลซีนจากรากของพืชบางชนิด ซึ่งการรั่วไหลของสารในเซลล์จะลดลงได้โดยการให้แคลเซียมกับเนื้อเยื่อ (ดนัย, 2540)

9. การลดลงของกระบวนการสังเคราะห์แสง อาจมีความสัมพันธ์กับการที่พืชไม่สามารถสร้างคลอโรฟิลล์ได้ที่อุณหภูมิต่ำและยังเกิดกระบวนการ Photorespiration ขึ้นด้วย นอกจากนั้นกิจกรรมของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการจับคาร์บอนไดออกไซด์ยังลดลงด้วย เช่น เอนไซม์ phosphoenol pyruvate carboxylase (PEP carboxylase) ในใบของพืช C_4 หลายชนิดมี activation energy เพิ่มขึ้นเมื่อได้รับอุณหภูมิต่ำกว่า 10 องศาเซลเซียส แต่ในพืช C_4 ที่ต้านทานต่ออาการสะท้านหนาวจะไม่มีการเปลี่ยนแปลง activation energy ของเอนไซม์ชนิดนี้ นอกจากนี้ยังมีอีกแนวความคิดหนึ่ง ที่คาดว่าการลดลงของกระบวนการสังเคราะห์แสงเกิดจากการเคลื่อนย้ายอาหารในท่ออาหารถูกระงับเมื่อพืชได้รับอุณหภูมิต่ำ ทำให้พืชเกิดกลไก feedback นอกจากนั้นยังอาจจะเกิดจากปากใบปิดเพราะการขาดน้ำด้วย เนื่องจากที่อุณหภูมิต่ำพืชดูดน้ำขึ้นมาได้ไม่พอเพียงกับการสูญเสียไปเนื่องจากการคายน้ำ (ดนัย, 2540)

10. กระบวนการเมแทบอลิซึมถูกรบกวน (Metabolic disturbance) ในการเกิดอาการสะท้านหนาว การทำงานของเอนไซม์แต่ละชนิดในกระบวนการเมแทบอลิซึมจะถูกรบกวนไม่เท่ากัน ทำให้เมแทบอไลต์ที่เกิดจากเอนไซม์แต่ละชนิดมีปริมาณไม่สมดุลกัน บางปฏิกิริยาเกิดขึ้นได้อย่างปกติ บางปฏิกิริยาเกิดขึ้นได้ช้า บางปฏิกิริยาเกิดช้ามาก และบางปฏิกิริยาอาจหยุดชะงักได้ ตัวอย่างเช่น หัวมันฝรั่งที่เก็บรักษาที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียส เอนไซม์ที่ใช้ในวิถีไกลโคไลซิสจะถูกยับยั้งมากกว่าการทำงานของเอนไซม์ที่สังเคราะห์น้ำตาลทำให้เกิดการสะสมน้ำตาลซูโครสเพิ่มมากขึ้น นอกจากนั้นเอนไซม์ที่เกาะอยู่กับเยื่อหุ้มจะทำงานไม่ได้ เพราะเยื่อหุ้มเปลี่ยนสถานะเป็นของแข็งเนื่องจากอุณหภูมิต่ำ อันเนื่องมาจากการเปลี่ยนสถานะของไขมันที่เยื่อหุ้มเซลล์ ดังกล่าวทำให้เอนไซม์ที่เกาะอยู่กับเยื่อหุ้มไม่สามารถทำงานได้ด้วย สำหรับพืชที่มีกรดไขมันชนิดอิ่มตัวเป็นส่วนประกอบมากจะอ่อนแอต่ออุณหภูมิต่ำ เพราะกรดไขมันชนิดอิ่มตัวมีจุดเยือกแข็งสูงกว่ากรดไขมันชนิดไม่อิ่มตัว (ดนัย, 2540)

ลักษณะอาการสะท้านหนาว

อาการสะท้านหนาวเป็นอาการผิดปกติที่เกิดขึ้นเมื่อเก็บรักษาผลิตผลไว้ที่อุณหภูมิต่ำแต่สูงกว่าจุดเยือกแข็ง พืชเมืองร้อนส่วนใหญ่จะเกิดอาการผิดปกติขึ้นเมื่อเก็บรักษาผลิตผลไว้ที่อุณหภูมิ

ต่ำกว่า 12 – 15 องศาเซลเซียส (จริงแท้, 2538) ซึ่งอาการผิดปกติจะแตกต่างกันขึ้นอยู่กับชนิดของผลิตผลนั้นๆ (ตารางที่ 2)

ตารางที่ 2 อาการสะท้านหนาวและอุณหภูมิต่ำสุดที่สามารถเก็บรักษาผลิตผลบางชนิดได้โดยไม่เกิดอากาสะท้านหนาว (ดนัย, 2540)

ชนิดของผลิตผล	อุณหภูมิต่ำสุด (องศาเซลเซียส)	อาการ
อะโวกาโด	5 - 12	Pitting เนื้อและท่อน้ำท่ออาหารเป็นสีน้ำตาล
กล้วย	12	ผิวมีเส้นสีน้ำตาลเกิดขึ้น
แตงกวา	7	สีคล้ำ มีอาการฉ่ำน้ำเป็นบางจุด
มะเขือ	7	Surface scald
มะนาวฝรั่ง	10	Pitting ที่เปลือก และมีสีน้ำตาลบริเวณที่เนื้อเยื่อยุบตัว
มะนาว	7	Pitting
มะม่วง	5 –12	ผิวมีสีคล้ำอาจจะเกิดปื้นสีน้ำตาล
เมลอน	7 – 10	Pitting และอ่อนแอต่อเชื้อจุลินทรีย์
มะละกอ	7	Pitting และเกิดอาการช้ำเน่าเป็นบางจุด
สับปะรด	6 – 10	เนื้อมีสีน้ำตาลหรือดำ
มะเขือเทศ	7 – 12	Pitting และอ่อนแอต่อเชื้อ *Alternaria* sp.

ลักษณะอาการสะท้านหนาวของผลิตผลที่เกิดจากอุณหภูมิต่ำมักจะเกิดรุนแรงเมื่อนำออกมาสู่อุณหภูมิที่สูงกว่าอุณหภูมิที่ทำให้เกิดอาการสะท้านหนาว อาการที่เกิดขึ้นกับผลิตผลพอสรุปได้ดังนี้ (ดนัย, 2540)

1) การยุบตัวของผิว (surface pitting) เป็นอาการที่ผิวของผลิตผลยุบตัวลงเป็นแห่งๆ บริเวณที่ยุบลงอาจมีผิดปกติไปจากเดิม นอกจากนั้น ผลิตผลจะมีการสูญเสียน้ำมาก ทำให้จุดนั้นขยายใหญ่ขึ้น พบมากในมะเขือเทศ (Whitaker, 1993) พริกหวาน (เพชรดา, 2540) อะโวกาโด (Sanxter *et al.*, 1994)

2) การฉ่ำน้ำ เกิดจากการสลายตัวของโครงสร้างเซลล์ผิวของผลิตผล ทำให้เนื้อเยื่อมีสีคล้ำฉ่ำน้ำ มักเกิดร่วมไปกับการปล่อยสารบางชนิดออกจากเซลล์ ซึ่งทำให้จุลินทรีย์สามารถเข้าทำลายต่อทำให้เกิดการเน่าเสีย อาการฉ่ำน้ำมักเกิดกับส่วนของใบ ซึ่งต่อมาใบจะเหี่ยวและแห้งไปในที่สุด

3) การเปลี่ยนสีของเนื้อและเปลือก สีของเนื้อและเปลือกจะเปลี่ยนไป เนื้อของผลไม้บางชนิดที่ได้รับอุณหภูมิต่ำจะเปลี่ยนจากสีปกติเป็นสีน้ำตาลโดยมักจะเกิดขึ้นรอบๆ ท่อน้ำและท่ออาหาร การเปลี่ยนสีในลักษณะนี้อาจเป็นเพราะกิจกรรมของเอนไซม์ polyphenol oxidase ที่ออกซิไดซ์สารประกอบฟีนอลที่มีอยู่ภายในเซลล์ เช่น ส้มเขียวหวาน (*Citrus reticulata.*) มีจุดสีน้ำตาลที่ผิวผล ซึ่งเป็นผลมาจากกระบวนการเมแทบอลิซึมของสารประกอบฟีนอล ซึ่งเป็นเหตุผลให้มีการตายของเนื้อเยื่อเกิดขึ้น (Martinez-Tellez and Lafuente, 1993)

4) การสลายตัวของเนื้อเยื่อ ทำให้มีสารเมแทบอไลต์ต่างๆ เช่น กรดอะมิโน น้ำตาล และแร่ธาตุต่างๆ ถูกปล่อยออกมาจากเซลล์ ทำให้จุลินทรีย์เข้าทำลายต่อได้ง่าย ซึ่งเป็นสาเหตุให้เกิดการเน่าเสียมากขึ้น การวัดความเสียหายของเยื่อหุ้มเซลล์สามารถกระทำโดยการวัดการรั่วไหลของสารอีเล็กโตรไลต์ (EL) ซึ่งพบว่า มีค่าสูงขึ้นเมื่อเกิดอาการสะท้านหนาว (L'Heureux *et al.*, 1993) King and Ludford (1983) รายงานว่า มะเขือเทศพันธุ์ที่อ่อนแอต่ออุณหภูมิต่ำที่เก็บเกี่ยวในระยะผลแก่ดิบ แล้วเก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิ 5 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 0, 2, 7 และ 15 วัน เกิดการรั่วไหลของสารผ่านเยื่อหุ้มเซลล์มากกว่าสายพันธุ์ที่ทนทานต่ออุณหภูมิต่ำ McCollum and McDonald (1991) รายงานว่ามะเขือเทศพันธุ์ที่อ่อนแอต่อการสะท้านหนาวมีการรั่วไหลของสารอีเล็กโตรไลต์ (EL) สูงกว่าพันธุ์ที่ต้านทานอาการสะท้านหนาวประมาณ 2 เท่า และเมื่อเก็บรักษาผลมะเขือเทศไว้ที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียส นาน 2 สัปดาห์ ผลมะเขือเทศแสดงอาการสะท้านหนาวเกิดขึ้นและมีค่าการรั่วไหลของสารอีเล็กโตรไลต์ (EL) สูงกว่าผลที่ไม่แสดงอาการสะท้านหนาว ธเนศวร์ (2541) รายงานว่า การรั่วไหลของสารอีเล็กโตรไลต์ สามารถบ่งชี้ความ รุนแรงของอาการสะท้านหนาวได้ โดยพบว่า การรั่วไหลของสารอีเล็กโตรไลต์เพิ่มขึ้น เมื่อผลมะม่วงพันธุ์โชคอนันต์แสดงอาการสะท้านหนาว

5) การเสื่อมคุณภาพของเนื้อผล ผลไม้ดิบที่แก่จัดหลายชนิดเมื่อได้รับอุณหภูมิต่ำเป็นระยะเวลานาน อาจจะเสียความสามารถที่จะสุกเมื่อนำไปบ่ม เช่น กล้วย และมะละกอ (Couey, 1982) นอกจากนี้ผลมะม่วงที่แสดงอาการสะท้านหนาวมักจะมีกลิ่นและรสชาติผิดปกติ เช่น มะม่วงพันธุ์ Julie ที่แสดงอาการสะท้านหนาวโดยมีสีผิวผิดปกติ บริเวณผิวยุบตัว สีของเนื้อ และรสชาติของเนื้อไม่ดี มีปริมาณของกรดซิตริกสูง คือ 1.19 เปอร์เซ็นต์ ในขณะที่ผลสุกปกติมีปริมาณกรดซิตริก 0.65 เปอร์เซ็นต์ ส่วนปริมาณของแข็งที่ละลายน้ำได้มีค่า 22 องศาบริกซ์ และการยอมรับของผู้บริโภคต่ำกว่าผลมะม่วงที่สุกทันทีหลังจากเก็บเกี่ยว (Sankat *et al* ., 1994)

6) เสื่อมสภาพเร็วขึ้น เช่น มะม่วงที่แสดงอาการสะท้านหนาวเสื่อมสภาพอย่างรวดเร็วและอ่อนแอต่อการเข้าทำลายของโรค (ธเนศวร์, 2541)

7) มีอายุการเก็บรักษาสั้นลง อันเนื่องจากสาเหตุที่กล่าวมาแล้วข้างต้น

8) ส่วนประกอบทางเคมีเปลี่ยนแปลงไป มักมีกลิ่นและรสชาติผิดปกติไปจากเดิม

9) ขาดคุณสมบัติในการเจริญต่อเนื่อง เช่น ไม่สามารถงอกได้ ซึ่งจะส่งผลเสียไปถึงส่วนขยายพันธุ์ของพืชต่างๆ ที่เก็บรักษาในสภาพที่อุณหภูมิต่ำเกินไป

ปัจจัยที่มีผลต่อการเกิดอาการสะท้านหนาว

1. ระยะความแก่ ผลไม้สุกมีความต้านทานต่ออาการสะท้านหนาวมากกว่าผลไม้ที่ยังไม่สุก ผลไม้ที่ยังไม่สุกถ้าผ่านอุณหภูมิสะท้านหนาวจะไม่สุก หรืออาจสุกได้แต่คุณภาพไม่ดี หรืออาจสุกช้ากว่าปกติ (ดนัย, 2540) ดังเช่นการเก็บรักษาพริกหวานพันธุ์ Bison และ Doria ที่สุกไว้ที่อุณหภูมิ 1 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 1-2 สัปดาห์ พบว่า พริกหวานที่สุกไม่แสดงอาการสะท้านหนาว ขณะที่พริกหวานระยะแก่จัดมีสีเขียว แสดงอาการสะท้านหนาว (Lin *et al.*, 1993) และ อะโวกาโดพันธุ์ Hass และ Fuerte ต้านทานต่ออาการสะท้านหนาวในระยะ post climacteric โดยสามารถเก็บรักษาได้ที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียส เป็นระยะเวลา 6-7 สัปดาห์ ส่วนระยะที่อ่อนแอต่ออาการสะท้านหนาว คือ ระยะ climacteric peak โดยจะแสดงอาการเมื่อเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียสนาน 19 วัน (ดนัย, 2540)

2. คาร์บอนไดออกไซด์ ในสภาวะที่มีคาร์บอนไดออกไซด์สูง จะช่วยลดความอ่อนแอของผลิตผลต่ออาการสะท้านหนาวได้ ซึ่งพบได้ในผลมะม่วงและอะโวกาโด (ดนัย, 2540) เช่น การเพิ่มปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ถึง 20 เปอร์เซ็นต์ในระหว่างการเก็บรักษาผลอะโวกาโดที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส ช่วยลดอาการสะท้านหนาวได้ (Marcellin and Chaves, 1983)

3. ลักษณะทางพันธุกรรม ผลิตผลที่ผลิตได้จากแหล่งต่างกันหรือพันธุ์ต่างกันอาจแสดงอาการสะท้านหนาวแตกต่างกันได้ ถึงแม้จะเก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิเดียวกันก็ตาม โดยเฉพาะผลิตผลเมืองร้อน ส่วนประกอบของเยื่อหุ้มเซลล์จะต่างไปจากผลิตผลเขตอบอุ่น จึงทำให้มีความอ่อนแอต่ออุณหภูมิต่ำ ในผลแอปเปิลแต่ละพันธุ์จะอ่อนแอต่ออุณหภูมิต่ำไม่เท่ากัน เช่น ในพันธุ์ McIntosh แสดงอาการไส้มีสีน้ำตาล (brown core) พันธุ์ Yellow Newtown แสดงอาการเนื้อเยื่อภายในผลสลายตัว (internal breakdown) พันธุ์ Grimes Golden แสดงอาการเนื้อเยื่อเละ (soggy breakdown) และพันธุ์ Jonathan แสดงอาการ soft scald (ดนัย, 2540)

4. ธาตุอาหาร การแทรกซึม (infiltration) ของสารละลายแคลเซียมเข้าไปในผลอะโวกาโดจะช่วยลดอาการสะท้านหนาวได้ นอกจากนี้การจุ่มผลแอปเปิลลงในสารละลายแคลเซียมคลอไรด์หลังการเก็บเกี่ยวสามารถลดอาการสะท้านหนาวของแอปเปิลพันธุ์ Jonathan ได้ แคลเซียมอาจจะเกี่ยวข้องกับคุณสมบัติของเยื่อหุ้มเซลล์ ธาตุอาหารที่ปรากฏอยู่ในต้นและผลแอปเปิลมีผลกระทบ

ต่ออาการสะท้านหนาวโดยตรง เช่น ผลแอปเปิลซึ่งมีปริมาณธาตุฟอสฟอรัสและแคลเซียมต่ำจะอ่อนแอต่ออาการสะท้านหนาว

5. การทำให้ผลิตผลเคยชินต่ออุณหภูมิต่ำ (acclimation) พืชบางชนิดที่ได้รับความเย็นเป็นช่วงสั้นๆ แต่ไม่ใช่ที่อุณหภูมิที่ทำให้เกิดอาการสะท้านหนาวจะทำให้เนื้อเยื่อชิน (acclimate) ต่ออุณหภูมิต่ำ ซึ่งจะช่วยลดความอ่อนแอต่อการเกิดอาการสะท้านหนาวได้ (ดนัย, 2540)

วิธีลดอาการสะท้านหนาว

การลดอาการสะท้านหนาวเป็นการเพิ่มความทนทานของเนื้อเยื่อพืชต่ออุณหภูมิต่ำก่อนการเก็บรักษา และการชะลอหรือลดการพัฒนาอาการสะท้านหนาวของพืชภายหลังได้รับอุณหภูมิต่ำ การลดอาการสะท้านหนาว สามารถทำได้หลายวิธี เช่น temperature conditioning การได้รับอุณหภูมิสูงในระหว่างที่ได้รับอุณหภูมิต่ำ (intermittent warming) การใช้สารเคมี การใช้ฮอร์โมนพืช และการควบคุมบรรยากาศ (ดนัย, 2540)

การใช้อุณหภูมิสูงก่อนการเก็บรักษา

การใช้อุณหภูมิสูงไม่ว่าจะเป็นอากาศร้อน น้ำร้อน หรือไอน้ำ ก่อนการเก็บรักษาผลิตผลจะช่วยเพิ่มความทนทานต่อการเกิดอาการสะท้านหนาวในผักและผลไม้บางชนิดได้ โดยการให้อากาศร้อนที่อุณหภูมิ 30-40 องศาเซลเซียส ก่อนการเก็บรักษาจะช่วยเพิ่มความทนทานต่ออาการสะท้านหนาวของเนื้อเยื่อ (Lafuente *et al.*, 1991) Kays (1991) รายงาน ผลของการใช้อุณหภูมิสูงในการลดอาการสะท้านหนาวอาจจะเกี่ยวข้องกับการตอบสนองต่ออุณหภูมิสูง ซึ่งทำให้เกิดการสังเคราะห์กลุ่มของโปรตีนขึ้นใหม่ เรียกว่า heat shock proteins (HSPs) ขณะที่มีการยับยั้งการสังเคราะห์โปรตีนปกติ และมีรายงานว่าพบ HSP ในมะละกอ (Paull, 1990) ผลแอปเปิล (Lurie and Klein, 1990) ผลมะเขือเทศ (Lurie and Klein, 1991) และผลอะโวกาโด (Florissen *et al*., 1996) ที่ได้รับความร้อนก่อนการเก็บรักษา Lurie *et al.* (1993) รายงานว่า มะเขือเทศที่ได้รับอุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียส นาน 3 วัน ก่อนการเก็บรักษาแสดงอาการสะท้านหนาวลดลง และผลมะเขือเทศที่ได้รับอุณหภูมิสูงมี HSP เพิ่มขึ้น ทำให้ทนต่ออาการสะท้านหนาวได้ เมื่อปริมาณของ HSP เพิ่มขึ้นเนื้อเยื่อมะเขือเทศจะทนต่ออาการสะท้านหนาวได้มากขึ้น (Sabehat *et al.*, 1995)

Lurie and Klein (1991) รายงานว่า ผลมะเขือเทศที่เก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิ 36 – 40 องศาเซลเซียส นาน 3 วัน แล้วนำไปเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียส ไม่แสดงอาการสะท้านหนาว และมีการสุกตามปกติ McDonald and McCollum (1996) รายงานว่า การแช่ผลมะเขือเทศดิบในน้ำ

ที่มีอุณหภูมิ 42 องศาเซลเซียส นาน 60 นาที แล้วเก็บรักษาไว้ในอากาศอุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียส นาน 48 ชั่วโมง ก่อนเก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียส ช่วยลดอาการสะท้านหนาวของผลมะเขือเทศได้ เช่นเดียวกับ Hakim and Voipio (1995) ที่รายงานว่า การแช่ผลมะเขือเทศดิบในน้ำที่มีอุณหภูมิ 38-46 องศาเซลเซียส นาน 90 นาที ก่อนเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียสเป็นเวลา 2, 4 หรือ 6 สัปดาห์ ช่วยลดอาการสะท้านหนาวของมะเขือเทศได้เช่นกัน

Sanxter *et al.* (1994) รายงานว่า การเก็บรักษาผลอะโวกาโด พันธุ์ Sharwil ที่อุณหภูมิ 37 – 38 องศาเซลเซียสนาน 17 – 18 ชั่วโมง ก่อนนำไปเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 1.1 องศาเซลเซียส นาน 14 วัน สามารถลดอาการสะท้านหนาวของผลอะโวกาโดได้ เช่นเดียวกับ Nishijima *et al.* (1995) ซึ่งรายงานว่าการเก็บรักษาผลอะโวกาโดพันธุ์ Sharwil ที่อุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียส นาน 8 – 12 ชั่วโมงก่อนเก็บรักษาที่อุณหภูมิต่ำกว่า 2.2 องศาเซลเซียส ลดอาการสะท้านหนาวของผลอะโวกาโดได้ นอกจากนี้ การใช้อากาศร้อนที่อุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียส นาน 3, 6 และ 10 ชั่วโมง หรือที่อุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส นาน 40 นาที กับผลอะโวกาโดพันธุ์ Hass ก่อนการเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียส สามารถลดอาการสะท้านหนาวซึ่งเกิดที่ผิวภายนอกได้ (Woolf *et al.*, 1995) การเก็บรักษาผลอะโวกาโดพันธุ์ Hass ไว้ในอากาศร้อนอุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียส นาน 6-12 ชั่วโมง ก่อนการเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 0 องศาเซลเซียส ช่วยป้องกันผลอะโวกาโดจากการสะท้านหนาวได้ และพบว่า การเก็บรักษาผลอะโวกาโดในสภาพอุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียส นาน 3, 6 หรือ 10 ชั่วโมง และอุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส นานครึ่งชั่วโมง ก่อนเก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียส ช่วยลดอาการสะท้านหนาวซึ่งเกิดที่ผิวภายนอกของผลอะโวกาโดพันธุ์ Hass ได้เช่นกัน (Florissen *et al.*, 1996)

การเก็บรักษาพริกหวานที่อุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส นาน 20 ชั่วโมง ก่อนนำไปเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 2 วัน แล้วจึงย้ายมาไว้ที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 24 ชั่วโมง ไม่ทำให้พริกหวานแสดงอาการสะท้านหนาว และพบว่า พริกหวานที่ได้รับอุณหภูมิสูงก่อนเก็บรักษามีรูปแบบของโปรตีนปรากฏเป็นแถบ 2 แถบ เมื่อแยกโดยใช้วิธี electrophoresis ซึ่งไม่พบในผลที่ไม่ได้รับความร้อนก่อนเก็บรักษา ส่วนพริกหวานที่ได้รับอุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส นาน 20 ชั่วโมงก่อนการเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 2 วัน แล้วย้ายมาเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 0 องศาเซลเซียสเป็นเวลา 24 ชั่วโมง ไม่แสดงอาการสะท้านหนาว และมีการหายใจรวมทั้งการผลิตเอทธิลีนลดลง ในขณะที่พริกหวานที่แสดงอาการสะท้านหนาวมีการยุบตัวของผิวเกิดขึ้น (Mencarelli *et al.*, 1993)

การเก็บรักษามะม่วงพันธุ์ Keitt ไว้ในอากาศที่อุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียส ความชื้นสัมพัทธ์ 90 เปอร์เซ็นต์ นาน 24 และ 48 ชั่วโมง และเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 5 องศาเซลเซียส นาน 11 วัน แล้ว

นำไปเก็บรักษาต่อที่อุณหภูมิ 21 องศาเซลเซียส ปรากฏว่าผลมะม่วงที่ได้รับอุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียส ก่อนการเก็บรักษาเกิดความเสียหายจากอาการสะท้านหนาวลดลง (McCollum *et al.*, 1993)

ผลส้มพันธุ์ Valencia ซึ่งแช่ในน้ำร้อนอุณหภูมิ 35 องศาเซลเซียส ร่วมกับสารละลายสารไทอะเบนดาโซล ความเข้มข้น 1000 มิลลิกรัมต่อลิตร นาน 2 นาที แสดงอาการสะท้านหนาวลดลง (Wild and Hood, 1989) การแช่ผลแตงกวาในน้ำอุณหภูมิ 42 องศาเซลเซียส นาน 30 – 60 นาที ก่อนการเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 2.5 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 1, 2 หรือ 3 สัปดาห์ สามารถเพิ่มความทนทานต่อการเกิดอาการสะท้านหนาวของผลแตงกวาได้ (McCollum and McDonald, 1993) จึงเชื่อกันว่า ความต้านทานต่ออาการสะท้านหนาวนั้น เกิดขึ้นในช่วงที่ได้รับอุณหภูมิสูง โดยเนื้อเยื่อสามารถที่จะเมแทบอไลต์สารพิษ ซึ่งสะสมขึ้นในระหว่างที่ได้รับอุณหภูมิต่ำ และเนื้อเยื่อสามารถสร้างสารที่ขาดหายไปขึ้นมาทดแทนได้ (ดนัย, 2540)