บทที่ 2
การตรวจเอกสาร

แหล่งกำเนิดและความสำคัญของมะม่วง

มะม่วงมีถิ่นกำเนิดในแถบอินเดีย พม่า และในแถบเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ ได้แก่ ไทย พม่า และมาเลเซีย (Salunkle and Desai, 1984) มีการปลูกกันมานานกว่า 4,000 ปี (บุญเลิศ, 2532) มะม่วงเป็นไม้ผลอีกชนิดหนึ่งที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจของประเทศไทย (วิเชียร, 2541) สามารถนำมาบริโภคได้ทั้งผลดิบและผลสุก (เฉลิมชัย, 2539) ในประเทศไทยมีพื้นที่การเพาะปลูกมะม่วงเชิงการค้าในปี พ.ศ. 2542 เท่ากับ 2,220,807 ไร่ สามารถให้ผลผลิตรวม 1,461,773 ตัน (กรมส่งเสริมการเกษตร, 2545: ระบบออนไลน์) และในปี 2544 ประเทศไทยมีการส่งมะม่วงออกไปจำหน่ายยัง 46 ประเทศทั่วโลก ปริมาณ 18,315,416 กิโลกรัม คิดเป็นมูลค่า 485,548,017 บาท (กรมศุลกากร, 2546: ระบบออนไลน์)

อนุกรมวิธานและการจำแนกทางพฤกษศาสตร์

ในทางอนุกรมวิธานได้มีการจัดจำแนกมะม่วงไว้ตามลำดับต่าง ๆ (วิจิตร, 2529) ดังนี้

Class	Dicotyledonae
Sub-class	Archichlamydeae
Order	Sapindales
Family	Anacardiaceae
Genus	Mangifera
Species	indica

การจัดจำแนกพันธุ์มะม่วง

พันธุ์มะม่วงแบ่งออกเป็น 2 กลุ่มสำคัญ คือ มะม่วงกลุ่มอินเดีย (Indian type) และกลุ่มอินโดจีน (Indochinese type) (วิจิตร, 2529)

- มะม่วงกลุ่มอินเดีย มีถิ่นกำเนิดทางตอนเหนือของประเทศอินเดีย ปากีสถาน ปลูกกันมากในรัฐฟลอริดา สหรัฐอเมริกา และเม็กซิโก มะม่วงกลุ่มนี้ผิวผลมีสีสันสะดุดตา เช่น สีแดง สีม่วง และสีส้ม แต่มีกลิ่นขี้ใต้แรง

- มะม่วงกลุ่มอินโดจีน มีถิ่นกำเนิดใกล้แถบเส้นศูนย์สูตร แถวอินโดจีน เอเชียตะวันออกเฉียงใต้ เช่น ประเทศไทย อินโดนีเซีย และฟิลิปปินส์ ผิวผลสีเขียวหรือสีเหลือง เนื้อมีกลิ่นไม่แรง

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

วิจิตร (2526) แบ่งพันธุ์มะม่วงไทยออกตามการใช้ประโยชน์ได้ 3 ประเภท คือ

1. มะม่วงบริโภคผลสุก ผลขณะดิบมีรสเปรี้ยวมาก เมื่อผลสุกจะมีรสหวานอร่อย ตลาดโลกรู้จักแต่มะม่วงบริโภคผลสุกนี้เท่านั้น ได้แก่ พันธุ์อกร่อง ทองดำ แรด น้ำดอกไม้ หนังกลางวัน ตะเพียนทอง และโชคอนันต์ เป็นต้น

2. มะม่วงบริโภคผลดิบหรือมะม่วงมัน ใช้ประโยชน์ได้ตั้งแต่ระยะยังไม่แก่จัด จนถึงแก่จัด ตลาดมีอยู่อย่างจำกัดภายในประเทศเท่านั้น มะม่วงกลุ่มนี้ได้แก่ เขียวเสวย พิมเสนมัน ศาลายา ทูนถวาย แรด ฟ้าลั่น หนองแซง และเพชรบ้านลาด เป็นต้น

3. มะม่วงสำหรับแปรรูป ผลิตภัณฑ์ที่ได้จากการแปรรูปมะม่วงมีอยู่หลายอย่าง เช่น มะม่วงดอง แยมมะม่วง ไวน์มะม่วง มะม่วงตากแห้ง น้ำมะม่วง และมะม่วงแผ่น เป็นต้น ปัจจุบันนิยมใช้มะม่วงแก้วเป็นพื้นเพราะปลูกกันมากและราคาไม่แพงจนเกินไป นอกจากนี้ยังมีมะม่วงสามปีและตลับนาค เป็นต้น

มะม่วงพันธุ์โชคอนันต์

ลักษณะเฉพาะของมะม่วงพันธุ์โชคอนันต์

มะม่วงพันธุ์โชคอนันต์ (*Mangifera indica* Linn. cv. Chok-Anan) เป็นมะม่วงที่กลายพันธุ์มาจากการเพาะเมล็ดของมะม่วงพันธุ์สามปี โดยยังมีกลิ่นหอมและติดผลเป็นพวง เช่นเดียวกับมะม่วงพันธุ์สามปี มีลักษณะเด่นคือ ออกดอกทวาย ทำให้ออกดอกได้ทั้งปีและทนฝน มีลักษณะทรงพุ่มต้นปานกลาง เปลือกลำต้นเรียบ ใบป้อมตรงกลาง ฐานใบแหลม ขอบใบเป็นรูปคลื่น (undulate) มีทรงผลรูปไข่ (obovate) ออกดอกมาก การติดผลในระดับปานกลาง อายุการเก็บเกี่ยวตั้งแต่ออกดอกจนถึงเก็บเกี่ยวประมาณ 110-120 วัน ความยาวผลโดยเฉลี่ย 12 เซนติเมตร ความกว้างผลโดยเฉลี่ย 7.2 เซนติเมตร ความหนาผลโดยเฉลี่ย 6.2 เซนติเมตร น้ำหนักผลเฉลี่ยประมาณ 270 กรัมต่อผล ผลดิบมีสีเขียวอ่อน ผิวเรียบ เมื่อผลสุกมีสีเหลืองอมส้ม เปลือกหนาประมาณ 0.1 เซนติเมตร เนื้อผลมีสีเหลืองเข้มมีกลิ่นอ่อน ในเนื้อผลมีเส้นใยปานกลาง มีความหวานประมาณ 20 องศาบริกซ์ (วิจิตร, 2533)

คุณค่าทางโภชนาการของผลมะม่วง

คุณค่าทางโภชนาการของผลมะม่วง แสดงดังในตารางที่ 1 ถึงตารางที่ 4

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 1 คุณค่าทางโภชนาการของผลมะม่วง (USDA, 2001: Online)

ปริมาณสารอาหาร	ปริมาณ / 100 กรัมของส่วนที่บริโภคได้	หน่วย
น้ำ	81.71	กรัม
พลังงาน	65.00	กิโลแคลอรี
โปรตีน	0.51	กรัม
คาร์โบไฮเดรต	17.00	กรัม
ไขมัน	0.27	กรัม
เส้นใย	1.80	กรัม

ตารางที่ 2 ชนิดและปริมาณกรดอะมิโนของผลมะม่วง (USDA, 2001: Online)

กรดอะมิโน	ปริมาณ (กรัมต่อ 100 กรัมของส่วนที่บริโภคได้)
ทริพโตเฟน	0.008
ทรีโอนิน	0.019
ไอโซลูซีน	0.018
ลูซีน	0.031
ไลซีน	0.041
เมไทโอนีน	0.005
ฟีนีลอะลานีน	0.017
ไทโรซีน	0.010
วาลีน	0.260
อาร์จีนีน	0.019
ฮีสติดีน	0.012
อะลานีน	0.051
กรดแอสปาร์ติก	0.042
กรดกลูตามิก	0.060
ไกลซีน	0.021
โพรลีน	0.018
ซีรีน	0.022

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 3 ปริมาณวิตามินชนิดต่าง ๆ ของผลมะม่วง (USDA, 2001: Online)

วิตามิน	ปริมาณ (มิลลิกรัมต่อ 100 กรัมของส่วนที่บริโภคได้)
วิตามินซี	27.70
วิตามินเอ	3.894
วิตามินอี	1.120
วิตามินบีหก	0.134
ไทอะมีน	0.058
ไนอะซิน	0.584
โฟเลท	0.014
โทโคเฟอรอล	1.120
ไรโบฟลาวิน	0.057
กรดแพนโททีนิก	0.160

ตารางที่ 4 ปริมาณแร่ธาตุชนิดต่าง ๆ ของผลมะม่วง (USDA, 2001: Online)

แร่ธาตุ	ปริมาณ (มิลลิกรัมต่อ 100 กรัมของส่วนที่บริโภคได้)
แคลเซียม (Ca)	10.00
เหล็ก (Fe)	0.13
แมกนีเซียม (Mg)	9.00
ฟอสฟอรัส (P)	11.00
โปแตสเซียม (K)	156.00
โซเดียม (Na)	2.00
สังกะสี (Zn)	0.04
ทองแดง (Cu)	0.11
แมงกานีส (Mn)	0.03
ซีลีเนียม (Se)	0.60

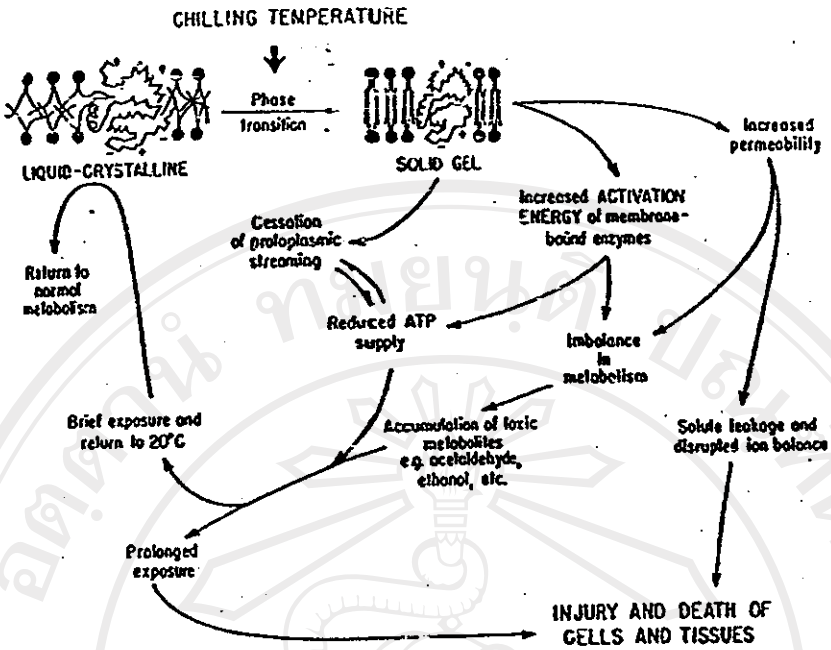
ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ผลิตผลทางพืชสวนหลังการเก็บเกี่ยวแล้วอาจมีปริมาณมากเกินไปทำให้จำหน่ายไม่หมด หรือมีราคาถูก ดังนั้นการเก็บรักษาจึงมีบทบาทสำคัญที่ทำให้ผลิตผลที่เก็บเกี่ยวแล้วมีอายุการจำหน่ายได้นานขึ้น ซึ่งการเก็บรักษาผลิตผลโดยการใช้อุณหภูมิต่ำเป็นวิธีการที่มีประสิทธิภาพมากวิธีหนึ่ง (สายชล, 2528) เนื่องจากอุณหภูมิต่ำช่วยชะลออัตราการหายใจ กระบวนการทางชีวเคมีและการสังเคราะห์เอทธิลีนให้ช้าลง ซึ่งทำให้สามารถยืดอายุการเก็บรักษาได้ (Pantastico *et al.*, 1984) มะม่วงจัดเป็นผลไม้เขตร้อน อุณหภูมิที่เหมาะสมในการเก็บรักษามะม่วงอยู่ในช่วง 12 – 13 องศาเซลเซียส ซึ่งหากเก็บรักษาที่อุณหภูมิต่ำเกินไปอาจทำให้เกิดความเสียหายขึ้นได้ ความเสียหายที่เกิดจากอุณหภูมิต่ำลักษณะหนึ่งคืออาการสะท้านหนาว (Lyons, 1973) หรืออาการผิดปกติทางสรีรวิทยาอันเนื่องมาจากอุณหภูมิต่ำแต่สูงกว่าจุดเยือกแข็ง (จริงแท้, 2542)

สาเหตุของการเกิดอาการสะท้านหนาว

การเกิดอาการสะท้านหนาวมีข้อสันนิษฐานว่าอาจมีสาเหตุมาจากองค์ประกอบของเยื่อหุ้มเซลล์หรือเยื่อหุ้มอวัยวะภายในเซลล์บางส่วนเกิดการเปลี่ยนแปลงทางกายภาพขึ้นเมื่ออุณหภูมิลดต่ำลง ทำให้การทำงานของเยื่อหุ้มนั้นผิดปกติไป ส่งผลให้เกิดความไม่สมดุลของกระบวนการทางสรีรวิทยาภายในเซลล์ขึ้นและเซลล์ตายในที่สุด เยื่อหุ้มเซลล์ (cell membrane) เยื่อหุ้มไมโตคอนเดรีย และเยื่อหุ้มอวัยวะภายในเซลล์อื่น ๆ มีลักษณะอย่างเดียวกันคือ ประกอบไปด้วยชั้นของฟอสโฟลิพิด และโปรตีน เยื่อหุ้มเหล่านี้ทำหน้าที่สำคัญในการควบคุมการผ่านเข้าออกของสารต่าง ๆ นอกจากนั้นยังเป็นแหล่งที่เกิดของกระบวนการสำคัญต่าง ๆ ด้วย เช่น การหายใจและการสังเคราะห์แสง ภายหลังการเกิดอาการสะท้านหนาว เยื่อหุ้มต่าง ๆ เหล่านี้จะเสื่อมสภาพลง การควบคุมการผ่านเข้า-ออกของสารต่าง ๆ จะเสื่อมลง ทำให้สารตั้งต้น (substrate) ต่าง ๆ มีโอกาสสัมผัสกับเอนไซม์ได้โดยขาดการควบคุม ทำให้เซลล์ตาย การเปลี่ยนแปลงทางกายภาพของเยื่อหุ้มเกิดจาก side chain ของกรดไขมันในโมเลกุลของฟอสโฟลิพิดที่เป็นองค์ประกอบของเยื่อหุ้มเหล่านี้เป็นพวกที่มีกรดไขมันชนิดอิ่มตัวเป็นองค์ประกอบ และเปลี่ยนสภาพทางกายภาพจากลักษณะที่อ่อนตัว (liquid-crystalline) มาเป็นลักษณะแข็ง (solid gel) ทำให้การทำงานของเยื่อหุ้มนั้นเสื่อมลงก่อให้เกิดผลเสียต่าง ๆ ตามมา เช่น การสะสมของสารพิษทำให้ผลิตผลเสื่อมคุณภาพและตายไปในที่สุด (ภาพที่ 1) ส่วนในผลิตผลที่ทนต่ออุณหภูมิต่ำจะมีกรดไขมันชนิดไม่อิ่มตัว (unsaturated fatty acid) เป็นส่วนใหญ่ เมื่ออุณหภูมิต่ำลงก็ยังสามารถรักษาสถานะอ่อนตัวอยู่ได้ (จริงแท้, 2542)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพที่ 1 สมมุติฐานการเกิดอาการสะท้านหนาวในพืช (Lyons, 1973)

ลักษณะอาการสะท้านหนาว

ดนัย (2540) ได้สรุปถึงลักษณะอาการสะท้านหนาวไว้ดังนี้

1. เนื้อเยื่อเกิดการยุบตัว (surface pitting) เป็นอาการที่ผิวของผลิตผลยุบตัวลงเป็นแห่ง ๆ บริเวณที่ยุบลงอาจจะมีสีผิดปกติไปจากเดิม นอกจากนั้นผลิตผลจะมีการสูญเสียน้ำมาก ทำให้จุดนั้นขยายใหญ่ขึ้น พบมากในมะเขือเทศ พริก และมะนาว

2. การฉ่ำน้ำ เกิดจากการสลายตัวของโครงสร้างเซลล์ ผิวของผลิตผลมีสีคล้ำ การฉ่ำน้ำจะเกิดร่วมไปกับการปล่อยสารบางชนิดออกมาจากเซลล์ ซึ่งทำให้จุลินทรีย์เข้าทำลายต่อ

3. สีของเนื้อและเปลือกเปลี่ยนไป เนื้อของผลไม้บางชนิดที่ได้รับอุณหภูมิต่ำจะเปลี่ยนจากสีปกติเป็นสีน้ำตาล ซึ่งมักจะเกิดขึ้นรอบ ๆ ท่อน้ำและท่ออาหาร การเปลี่ยนสีในลักษณะนี้อาจจะเป็นเพราะกิจกรรมของเอนไซม์ polyphenol oxidase ที่ออกซิไดซ์สารประกอบฟีนอลซึ่งมีอยู่ในเซลล์ ของพืชบางชนิด จึงทำให้ท่อน้ำและท่ออาหารอาจจะกลายเป็นสีน้ำตาลได้ สีผิวมักจะเปลี่ยนไปในทางที่คล้ำจากเดิม เมล็ดอาจมีสีน้ำตาลเกิดขึ้น เช่น กรณีของพริก และมะเขือเทศ

4. การสลายตัวของเนื้อเยื่อ ทำให้สารเมแทบอไลต์ต่าง ๆ เช่น กรดอะมิโน น้ำตาลและแร่ธาตุต่าง ๆ ถูกปล่อยออกมาจากเซลล์ จุลินทรีย์จึงเข้าทำลายได้ง่าย โดยเฉพาะจุลินทรีย์ที่ติดอยู่ที่ผิวนอกของผักและผลไม้ในระหว่างการเก็บเกี่ยวและขนย้ายเป็นต้น ดังนั้นจึงเป็นสาเหตุให้มีการเน่าเสียมากขึ้น โดยเฉพาะกับผลไม้ในเขตร้อน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

5. การขาดคุณสมบัติในการสุก ผลไม้ดิบที่แก่จัดหลายชนิดเมื่อได้รับอุณหภูมิต่ำเป็นระยะเวลานานพอสมควร อาจเสียคุณสมบัติในการสุกเมื่อนำไปบ่ม

6. เสื่อมสภาพเร็วขึ้น เช่น ผลมะม่วงที่แสดงอาการสะท้านหนาว จะเสื่อมสภาพอย่างรวดเร็วและอ่อนแอต่อการเข้าทำลายของโรค (ธเนศวร์, 2541)

7. มีอายุการเก็บรักษาสั้นลง อันเนื่องจากสาเหตุที่กล่าวมาแล้วข้างต้น

8. ส่วนประกอบทางเคมีเปลี่ยนแปลงไป มักมีกลิ่นและรสชาติผิดปกติ

9. การขาดคุณสมบัติในการเจริญต่อเนื่อง เช่น ไม่สามารถงอกได้ ซึ่งจะส่งผลเสียไปถึงส่วนขยายพันธุ์ต่าง ๆ ของพืชที่เก็บรักษาในสภาพที่อุณหภูมิต่ำเกินไป

อาการดังกล่าวทั้งหมดนี้อาจเกิดขึ้นเพียงอาการหนึ่งหรือร่วมกัน ทั้งนี้แล้วแต่ชนิดของผลิตผล ระดับอุณหภูมิ และความรุนแรงของอาการ

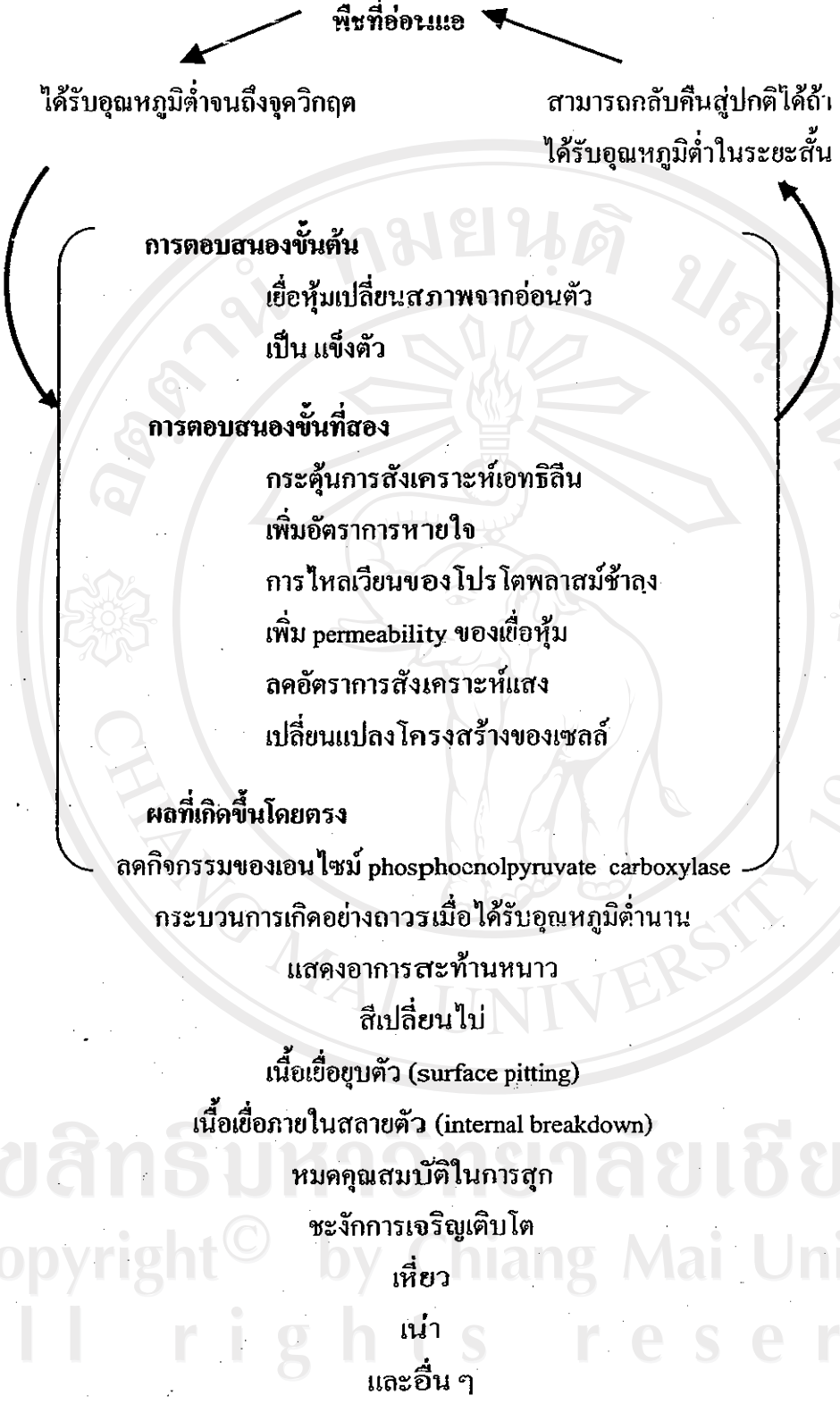
การตอบสนองทางสรีวิทยาและชีวเคมีของพืชต่ออุณหภูมิต่ำ

การตอบสนองทางสรีรวิทยาของพืชต่ออุณหภูมิต่ำมีดังนี้ (ดนัย, 2540)

การตอบสนองขั้นต้น

การตอบสนองขั้นต้นที่เกิดขึ้นเมื่อพืชได้รับอุณหภูมิต่ำ คือการเปลี่ยนลักษณะทางกายภาพของเยื่อหุ้มเซลล์และเยื่อหุ้มอวัยวะภายในเซลล์ โดยเปลี่ยนจากสภาพของเยื่อหุ้มเซลล์ที่มีลักษณะอ่อนตัว (liquid-crystalline) มาเป็นลักษณะแข็ง (solid gel) อัตราการหายใจของไมโตคอนเดรียที่สกัดจากพืชพันธุ์ที่อ่อนแอต่ออุณหภูมิสะท้านหนาวจะเกิดการเปลี่ยนแปลงอย่างชัดเจนเมื่อได้รับอุณหภูมิวิกฤต สำหรับอาการสะท้านหนาวในพืชพันธุ์ที่ต้านทานต่อการสะท้านหนาวจะไม่มีการเปลี่ยนลักษณะของเยื่อหุ้ม การเปลี่ยนสภาพของเยื่อหุ้มอาจนำไปสู่การตอบสนองขั้นที่สอง ซึ่งเป็นการเปลี่ยนแปลงที่ถาวรหรือไม่ก็ได้ ขึ้นกับอุณหภูมิที่ได้รับ ระยะเวลาที่ได้รับอุณหภูมินั้น ๆ และความอ่อนแอของพืชนั้นด้วย แต่เมื่อพืชที่อ่อนแอได้รับอุณหภูมิต่ำเป็นระยะเวลานาน การเปลี่ยนแปลงขั้นต้นจะนำไปสู่การเสีย membrane intrigity เกิดการรั่วไหลของสารละลาย เยื่อหุ้มหมดคุณสมบัติในการแยกออร์แกเนลต่าง ๆ ออกจากกัน อัตราการหายใจของไมโตคอนเดรียจะลดลง เอนไซม์ที่อยู่ติดกับเยื่อหุ้มต่าง ๆ จะมี energy of activation สูงขึ้น จากนั้นการไหลของโปรโตพลาสม์ในเซลล์จะหยุดชะงัก อัตราการสังเคราะห์แสงจะลดลง อวัยวะภายในเซลล์ทำงานไม่ได้ และเกิดความไม่ สมดุลของกระบวนการเมแทบอลิซึม มีการสะสมสารพิษในเซลล์ และนำไปสู่การแสดงอาการสะท้านหนาว (ภาพที่ 2)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพที่ 2 โครงสร้างของการตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำในพืชพันธุ์ที่อ่อนแอต่ออาการสะท้านหนาว (Wang, 1982)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

การตอบสนองขั้นที่สอง

1. การขาดอาหาร (starvation) อาจเกิดขึ้นได้เนื่องจากพืชมีอัตราการหายใจสูงกว่าอัตราการสังเคราะห์แสง การที่เกิดการสังเคราะห์แสงน้อยลงนั้นเป็นเพราะคลอโรพลาสต์ถูกทำลายไป ซึ่งพบได้ในพืชที่แสดงอาการตั้งแต่อยู่ในสวนมากกว่าที่พบกับผลิตผลภายหลังการเก็บเกี่ยว นอกจากนั้นการเกิด photoxidation ที่อุณหภูมิต่ำอาจทำให้การสังเคราะห์แสงหยุดชะงัก ในกรณีของส่วนที่สังเคราะห์แสงไม่ได้อาจทำให้เกิดการขาดอาหารได้ เนื่องจากเกิดชะงักการขนส่งน้ำและอาหาร เช่น อ้อย ระบบการขนส่งน้ำและอาหารจะหยุดทำงานที่อุณหภูมิต่ำกว่า 5 องศาเซลเซียส

2. การกระตุ้นการสังเคราะห์เอทธิลีน ผักและผลไม้ในเขตร้อนที่เก็บรักษาเมื่อได้รับอุณหภูมิสะท้านหนาว จะมีการผลิตเอทธิลีนสูงขึ้น (จริงแท้, 2542)

การสังเคราะห์เอทธิลีนในพืชหลายชนิดเพิ่มขึ้นเมื่อได้รับอุณหภูมิสะท้านหนาว โดยการสังเคราะห์ 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) เพิ่มขึ้น ผลไม้บางชนิดที่อยู่ในอุณหภูมิสะท้านหนาวระดับของ ACC และ ACC synthase รวมทั้งอัตราการสังเคราะห์เอทธิลีนจะยังคงอยู่ในระดับต่ำ แต่จะเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วเมื่อผลไม้นั้นได้รับอุณหภูมิที่สูงขึ้น

3. การหายใจผิดปกติ (respiratory upset) อุณหภูมิสะท้านหนาวของผลิตผลแต่ละชนิดจะมีผลในการยับยั้งการหายใจแบบใช้ออกซิเจน โดยมีการเพิ่มอัตราการหายใจในช่วงแรกที่เกิดอาการผิดปกติ และหลังจากนั้นการหายใจจะลดลงและตาย กลไกของการหายใจที่เพิ่มขึ้นนี้ยังไม่ทราบแน่ชัดนัก แต่คาดว่าเกิดจาก uncoupling ในกระบวนการ oxidative phosphorylation การตอบสนองในแง่ของการหายใจนี้สามารถใช้เป็นดัชนีชี้ให้เห็นว่าได้เกิดอาการสะท้านหนาวขึ้น ในกรณีของมะนาว พบว่า หลังจากที่เก็บรักษามะนาวไว้ที่อุณหภูมิ 0 หรือ 5 องศาเซลเซียส นาน 4 สัปดาห์ แล้วเมื่อย้ายไปเก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียส นาน 7 ชั่วโมง พบว่าภายในผลจะมีการสะสมก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์มากขึ้นและปริมาณก๊าซออกซิเจนลดลง แต่เมื่อเวลาผ่านไป 24 ชั่วโมง ที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียส อัตราการหายใจกลับลดลงเท่าอัตราปกติ 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) การเกิดอาการสะท้านหนาวอาจทำให้ผลิตผลบางชนิดมีการสะสมสารพิษ ซึ่งการสะสมสารพิษนี้ขึ้นอยู่กับอัตราการสร้างและอัตราการทำลายสารพิษภายใน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ผลิตผล เซลล์ที่มีการสะสมสารพิษเนื่องจากกระบวนการทางชีวเคมีปกติถูกรบกวน ทำให้มีกระบวนการทางชีวเคมีที่ผิดปกติเกิดขึ้น การสะสมสารพิษมักจะเกี่ยวข้องกับการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนด้วย ทั้งนี้เพราะการหายแบบใช้ออกซิเจนถูกยับยั้ง ทำให้เกิดกระบวนการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน มีการสังเคราะห์สารพิษ เช่น อะซิทัลดีไฮด์ และเอทานอล นอกจากนั้นสารพิษบางชนิดอาจเกิดจากการที่ออกซิเจนในเนื้อเยื่อต่าง ๆ สูงเกินไป เพราะมีการหายใจแบบใช้ออกซิเจนน้อย และมีเอนไซม์ออกซิเดส (oxidase) เข้ามาเกี่ยวข้อง ทำให้ได้สารพวกเปอร์ออกไซด์ (peroxide) ในเซลล์แทนการใช้ออกซิเจนตามปกติ ถ้าในระบบไซโตโครม (cytochrome system) ของเซลล์มีการสะสมเปอร์ออกไซด์ จะทำให้เซลล์ตายได้ (ดนัย, 2540)

5. การเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของโปรตีนและเอนไซม์ ที่อุณหภูมิสะท้านหนาวจะมีการสลายตัวของโปรตีนมากกว่าปกติ และอัตราการสลายตัวจะสูงกว่าอัตราการสังเคราะห์ ซึ่งเป็นสาเหตุหนึ่งที่ทำให้เกิดการผิดปกติได้เพราะเซลล์ขาดโปรตีน อย่างไรก็ตามทฤษฎีนี้ยังไม่เป็นที่ยอมรับนัก ระบบของเอนไซม์ส่วนใหญ่ซึ่งได้รับผลกระทบจากอาการสะท้านหนาวนั้นส่วนมากจะเป็นเอนไซม์ซึ่งสัมพันธ์กับเยื่อหุ้ม เช่น เอนไซม์ซักซิเนตออกซิเดส (succinate oxidase) ซักซิเนตดีไฮโดรจีเนส (succinate dehydrogenase) และ ไซโตโครมออกซิเดส (cytochrome oxidase) ของพืชที่ต้านทานต่ออาการสะท้านหนาว จะมีกิจกรรมที่ไม่เปลี่ยนแปลงในระดับอุณหภูมิที่เกิดกระบวนการทางชีววิทยาได้ แต่เอนไซม์ชนิดเดียวกันนี้จากพืชที่อ่อนแอจะมี activation energy เพิ่มขึ้นที่อุณหภูมิ 9 องศาเซลเซียส การที่อุณหภูมิสามารถเปลี่ยน activation energy ของเอนไซม์ได้นั้น เป็นเพราะเอนไซม์เกิดการเปลี่ยนแปลง configuration อันเนื่องมาจากการเปลี่ยนสภาพของไขมันในเยื่อหุ้ม นอกจากนั้นผลอีกอย่างหนึ่งของอุณหภูมิต่ำต่อระบบเอนไซม์ คือ ที่อุณหภูมิต่ำค่า V_{max} และค่า K_m ของเอนไซม์จะเปลี่ยนแปลงไป (ดนัย, 2540)

6. การสร้างและการใช้พลังงาน ผลของอาการสะท้านหนาวต่อการสร้างและการใช้พลังงานยังเป็นเรื่องที่สับสนอยู่ มีรายงานเป็นจำนวนมากที่กล่าวว่า การสะท้านหนาวก่อให้เกิดการขาดพลังงานหรือทำให้เนื้อเยื่อไม่มีความสามารถในการใช้พลังงาน ผลส้มซึ่งได้รับอุณหภูมิต่ำจะมีกระบวนการ oxidative phosphorylation ต่ำลง ซึ่งทำให้ขาด ATP มีผลทำให้เซลล์เสีย intrigity นอกจากนั้นยังมีอัตราการหายใจไม่สมบูรณ์และมีการสะสมสารระเหยที่มีพิษได้ อย่างไรก็ตามการตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำของพืชที่อ่อนแอต่ออาการสะท้านหนาว คือการลดลงของอัตราการหายใจของไมโตคอนเดรีย แต่ประสิทธิภาพในการสร้างสารประกอบฟอสเฟตพลังงานสูงจะไม่ถูกรบกวนโดยตรงจากอุณหภูมิต่ำ และไม่ใช่การตอบสนองขั้นแรก แต่การลดลงของสารประกอบฟอสเฟตเกิดจากการลดประสิทธิภาพของกระบวนการออกซิไดซ์ในการหายใจและจะเกิดขึ้นหลังจากพืชแสดงอาการสะท้านหนาวแล้ว (ดนัย, 2540)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

7. การตอบสนองระดับเซลล์ (cytological responses) ผลการศึกษาโดยการใช้กล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนพบว่า เซลล์พืชที่ได้รับอุณหภูมิสะท้านหนาวจะมีความเด่งของเซลล์ลดลง ช่องว่างภายในเซลล์และปริมาตรของเซลล์ลดลง เกิดสิ่งแปลกปลอมภายในเซลล์ และมีการเรียงตัวของผนังเซลล์ผิดปกติ

อวัยวะภายในเซลล์หลายชนิดเกิดการเปลี่ยนแปลงในระหว่างที่ได้รับอุณหภูมิต่ำ ทำให้ไมโตคอนเดรียบวมและเยื่อหุ้มแวคคิวโอสลายไปบางส่วน ทั้งสองกรณีนี้จะพบในเนื้อเยื่อพาเรนไคมาของผลมะเขือเทศที่ได้รับอุณหภูมิต่ำ การเปลี่ยนแปลงดังกล่าวจะเกิดขึ้นก่อนที่ผลิตผลแสดงอาการผิวยุบตัว ในผลมะเขือเทศนั้นนอกจากไมโตคอนเดรียสลายตัวแล้วส่วนของพลาสติดจะถูกรบกวน ทำให้การเปลี่ยนแปลงของคลอโรพลาสต์เป็นโครโมพลาสต์เกิดขึ้นไม่ได้ บางรายงานกล่าวว่ามีการเปลี่ยนแปลงของเอนโดพลาสมิดเรติคิวลัม การหายไปของไรโบโซม และโครมาติน (chromatin) รวมตัวกันเป็นก้อน การเปลี่ยนแปลงอื่น ๆ ที่เกิดขึ้นในใบเลี้ยงของต้นมะเขือเทศ คือ การสูญเสียความเด่ง ปริมาตรของไซโตพลาสม์ลดลง มีสารบางชนิดเกิดขึ้นที่ผนังเซลล์และอวัยวะภายในเซลล์เรียงตัวอย่างไม่เป็นระเบียบและผิดปกติไป พืชที่อ่อนแอต่ออาการสะท้านหนาวนั้นจะมีการตอบสนองทางสรีระต่อการได้รับอุณหภูมิต่ำอย่างหนึ่ง คือ โปรโตพลาสม์หยุดการไหลเวียน ซึ่งพบว่าเป็นลักษณะที่ต่างจากการตอบสนองของพืชที่ต้านทาน การหยุดการไหลเวียนของ โปรโตพลาสม์ในพืชจะตอบสนองที่อุณหภูมิต่างกันนี้ มีสาเหตุเนื่องจากไขมันในเซลล์และบทบาทของไขมันต่อโครงสร้างและกิจกรรมของโปรโตพลาสม์ พลังงานที่ได้รับจากการหายใจเพื่อให้ โปรโตพลาสม์ไหลเวียน การใช้พลังงานเพื่อการไหลเวียน ความหนืดของโปรโตพลาสม์ และความไวต่อการตอบสนองต่ออุณหภูมิของเอนไซม์ซึ่งเกี่ยวข้องกับการใช้ ATP

8. การรั่วไหลของตัวถูกละลายจากเซลล์ (solute leakage) เนื่องจากเยื่อหุ้มเซลล์มีการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของไขมัน ทำให้เซลล์ยอมให้สารผ่านเข้า-ออกได้ง่ายขึ้น จึงทำให้ตัวถูกละลายในเซลล์ซึมออกสู่นอกเซลล์ ซึ่งอาจจะเกิดขึ้นในระยะต้น ๆ หรือระยะต่อมาของการได้รับอุณหภูมิต่ำก็ได้ ในพริกหวานนั้นพบว่าพวกที่ได้รับอุณหภูมิต่ำมีการรั่วไหลของสารในเซลล์เพิ่มมากขึ้นเป็น 5 เท่าของพริกหวานปกติ ไอออนที่รั่วไหลออกจากเซลล์ของมันเทศคือโปแตสเซียม การสะท้านหนาวยังทำให้เกิดการปล่อยคาร์โบไฮเดรตและไกลซีนจากรากพืชบางชนิด ซึ่งการรั่วไหลนี้จะลดลงได้โดยการให้แคลเซียมกับเนื้อเยื่อ (ดนัย, 2540)

9. การลดลงของกระบวนการสังเคราะห์แสง อาจมีความสัมพันธ์กับการที่พืชไม่สามารถสร้างคลอโรฟีลล์ได้ที่อุณหภูมิต่ำและยังเกิดกระบวนการ photorespiration ขึ้นด้วย นอกจากนั้นกิจกรรมของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการจับคาร์บอนไดออกไซด์มีกิจกรรมที่ลดลงด้วย เอนไซม์ phosphoenol pyruvate carboxylase (PEP carboxylase) ในใบของพืช C_4 หลายชนิดจะ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

อ่อนแอต่ออุณหภูมิต่ำมาก พบว่า activation energy ของเอนไซม์ชนิดนี้จะเพิ่มขึ้นเมื่ออุณหภูมิลดต่ำกว่า 10 องศาเซลเซียส แต่ในพืช C_4 ที่ต้านทานต่ออาการสะท้านหนาวจะไม่มีการเปลี่ยนแปลง activation energy ของเอนไซม์ชนิดนี้ นอกจากนั้นยังอาจเกิดจากปากใบปิดเพราะการขาดน้ำด้วย เนื่องจากที่อุณหภูมิต่ำพืชดูดน้ำขึ้นมาได้ไม่เพียงพอกับการเสียไปเนื่องจากการคายน้ำ (ดนัย, 2540)

10. กระบวนการเมแทบอลิซึมถูกรบกวน (metabolic disturbance) การทำงานของเอนไซม์แต่ละชนิดในกระบวนการเมแทบอลิซึมจะถูกรบกวน ทำให้เมแทบอไลต์ที่เกิดจากเอนไซม์แต่ละชนิดมีปริมาณไม่สมดุลกัน บางปฏิกิริยาเกิดขึ้นได้อย่างปกติ บางปฏิกิริยาเกิดขึ้นได้ช้า บางปฏิกิริยาเกิดได้ช้ามาก และบางปฏิกิริยาอาจหยุดชะงักได้ ตัวอย่างเช่น หัวมันฝรั่งที่เก็บรักษาที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียส เอนไซม์ที่ใช้ในไกลโคไลซิสจะถูกยับยั้งมากกว่าการทำงานของเอนไซม์ที่สังเคราะห์น้ำตาล ทำให้เกิดการสะสมน้ำตาลซูโครสเพิ่มมากขึ้น นอกจากนั้นเอนไซม์ที่เกาะอยู่กับเยื่อหุ้มเซลล์จะทำงานไม่ได้ เพราะเยื่อหุ้มเซลล์เปลี่ยนสถานะเป็นของแข็งเนื่องจากอุณหภูมิต่ำ อันเนื่องมาจากการเปลี่ยนสถานะของกรดไขมันที่เป็นองค์ประกอบของเยื่อหุ้มเซลล์ดังกล่าว ทำให้เอนไซม์ที่เกาะอยู่กับเยื่อหุ้มเซลล์ไม่สามารถทำงานได้ สำหรับพืชที่มีกรดไขมันชนิดอิ่มตัวเป็นองค์ประกอบมากจะอ่อนแอต่ออุณหภูมิต่ำ เพราะกรดไขมันชนิดอิ่มตัวมีจุดเยือกแข็งสูงกว่าชนิดไม่อิ่มตัว (ดนัย, 2540)

อุณหภูมิต่ำยังมีผลต่อการตอบสนองทางลักษณะทางกายวิภาค (anatomy) และสัณฐาน (morphology) ซึ่งมีความสัมพันธ์ต่อการปรับตัวต่อสภาพอุณหภูมิต่ำในกลุ่มพืชบางชนิด เช่น การมีจำนวนของปากใบเพิ่มมากขึ้น การมีขนาดของเซลล์อิพิเดอร์มิส (epidermis cell) ลดลง และการมีขนาดของเซลล์ชั้นมีโซฟิลล์ (mesophyl ceil) ใหญ่ขึ้น (Pessarakli, 1999)

Zoran (2001) [Online] รายงานว่า การตอบสนองของพืชโดยทั่วไปเมื่อได้รับอุณหภูมิต่ำนั้น พืชมีการตอบสนองในระดับเซลล์อีกรูปแบบ โดยการสะสมน้ำตาลภายในเซลล์ มีการสังเคราะห์โปรตีนที่ต้านทานต่ออุณหภูมิต่ำ (anti–freeze protein) และการเพิ่มสัดส่วนของกรด-ไขมันชนิดไม่อิ่มตัวที่เป็นองค์ประกอบในเยื่อหุ้มคลอโรพลาสต์

ความสัมพันธ์ของการรั่วไหลของสารอิเล็กโตรไลต์ (eletrolyte leakage หรือ EL) กับการเกิดอาการสะท้านหนาว

อาการสะท้านหนาวเป็นลักษณะที่ผิดปกติเนื่องจากการตอบสนองของเนื้อเยื่อพืชต่อสภาพอุณหภูมิต่ำ ซึ่งการตอบสนองอย่างหนึ่งที่เกิดขึ้น คือ การรั่วไหลของตัวถูกละลายออกจากเซลล์ (solute leakage) เนื่องจากเยื่อหุ้มเซลล์มีการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของกรดไขมัน ทำให้เซลล์ยอมให้สารผ่านเข้าออกได้ง่ายขึ้น จึงทำให้สารในเซลล์ซึมออกนอกเซลล์ ในพืชบางชนิดจะมีการ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

สูญเสียอิเล็กโตรไลต์จากเซลล์ด้วย (ดนัย, 2540) การหาค่าการรั่วไหลของสารอิเล็กโตรไลต์ทำได้โดยวัดค่าความนำไฟฟ้าของชิ้นเนื้อเยื่อตัวอย่าง (King and Ludford, 1983) เช่น ผลเกรปฟรุต (grapefruit) ที่แสดงอาการสะท้านหนาวมีการรั่วไหลของสารอิเล็กโตรไลต์มากกว่าผลที่ไม่แสดงอาการสะท้านหนาว (McCollum and McDonald, 1991) เช่นเดียวกับรายงานของ Forney and Peterson (1990) ซึ่งพบว่าการเพิ่มขึ้นของการรั่วไหลของประจุโปแตสเซียม เป็นตัวบ่งชี้ถึงการเกิดอาการสะท้านหนาวในแคลลัสของผลเกรปฟรุต ดังนั้นจึงนิยมใช้ค่าการรั่วไหลของสารอิเล็กโตร-ไลต์ในการวัดการเสื่อมสภาพของเยื่อหุ้มเซลล์รวมทั้งสามารถใช้บ่งชี้ความรุนแรงของอาการสะท้านหนาวของผลไม้บางชนิดได้ด้วย

ปัจจัยที่มีผลต่อการเกิดอาการสะท้านหนาว

1. *ระยะความแก่* (maturity) ผลไม้สุกมีความต้านทานต่ออาการสะท้านหนาวมากกว่าผลไม้ดิบ ผลไม้ที่ดิบถ้าได้รับอุณหภูมิสะท้านหนาวจะไม่สุก หรืออาจสุกได้แต่คุณภาพไม่ดีหรืออาจสุกช้ากว่าปกติ เช่น ผลอะโวกาโดพันธุ์ 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 จะช่วยลดความอ่อนแอของผลิตผลต่อการเกิดอาการสะท้านหนาวได้ ซึ่งพบได้ในผลมะม่วงและอะโวกาโด (ดนัย, 2540) เช่น การเพิ่มปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ถึง 20 เปอร์เซ็นต์ในระหว่างการเก็บรักษาผลอะโวกาโดที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส ช่วยลดอาการสะท้านหนาวได้ (Marcellin and Chaves, 1983)

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

4. *ธาตุอาหาร* ผลอะโวกาโดที่ถูกดูดอากาศออก แล้วให้แคลเซียมแทรกซึม (infiltration) แข้าไปแทนที่ในผล พบว่าการปฏิบัติดังกล่าวจะช่วยลดอาการสะท้านหนาวได้ นอกจากนี้การจุ่มผลแอปเปิลลงในสารละลายแคลเซียมคลอไรด์หลังการเก็บเกี่ยว สามารถลดอาการสะท้านหนาวของ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

แอปเปิลพันธุ์ Jonathan ได้ แคลเซียมอาจเกี่ยวข้องกับคุณสมบัติของเยื่อหุ้มเซลล์ และธาตุอาหารที่ปรากฏอยู่ในต้นและผลแอปเปิลมีผลกระทบต่ออาการสะท้านหนาวโดยตรง เช่น ผลแอปเปิลซึ่งมีปริมาณธาตุฟอสฟอรัสและแคลเซียมต่ำจะอ่อนแอต่ออาการสะท้านหนาว

5. *การทำให้ผลิตผลเคยชินต่ออุณหภูมิต่ำ* (acclimation) พืชบางชนิดที่ได้รับอุณหภูมิต่ำเป็นช่วงเวลาสั้น ๆ แต่ไม่ใช่อุณหภูมิที่ทำให้เกิดอาการสะท้านหนาวจะทำให้เนื้อเยื่อชิน (acclimate) ต่ออุณหภูมิต่ำ ซึ่งจะช่วยลดความอ่อนแอต่อการเกิดอาการสะท้านหนาวได้ (ดนัย, 2540)

การลดความรุนแรงของอาการสะท้านหนาว

การลดอาการสะท้านหนาวเป็นการเพิ่มความทนทานของเนื้อเยื่อพืชต่ออุณหภูมิต่ำก่อนการเก็บรักษา และการชะลอหรือลดการพัฒนาอาการสะท้านหนาวของพืชภายหลังได้รับอุณหภูมิต่ำ การลดอาการสะท้านหนาวสามารถทำได้หลายวิธี เช่น temperature conditioning การได้รับอุณหภูมิสูงในระหว่างที่ได้รับอุณหภูมิต่ำ (intermittent warming) การใช้สารเคมี การใช้ฮอร์โมนพืช การควบคุมบรรยากาศ (ดนัย, 2540) และการห่อด้วยฟิล์มพลาสติก (Will *et al.*, 1981)

1. การใช้อุณหภูมิสูงก่อนการเก็บรักษา

การใช้ความร้อน ไม่ว่าจะเป็นอากาศร้อน น้ำร้อน หรือไอน้ำร้อน ก่อนการเก็บรักษาผลิตผล ช่วยเพิ่มความทนทานต่ออาการสะท้านหนาวในผักและผลไม้บางชนิด โดยผลของการใช้ความร้อนในการลดการเกิดอาการสะท้านหนาว อาจเกี่ยวข้องกับการตอบสนองต่ออุณหภูมิสูงโดยการสังเคราะห์กลุ่มของโปรตีนขึ้นใหม่เรียกว่า Heat shock proteins (HSPs) ขณะที่การสังเคราะห์โปรตีนปกติถูกยับยั้ง (Ferguson *et al.*, 2000) ซึ่งมีรายงานพบ HSPs ในผลมะเขือเทศ (Sabehat *et al.*, 1995) ผลอะโวกาโด (Woolf, 1997) มันฝรั่ง (Berkel *et al.*, 1994) ผลมะละกอ (Paull and Chen, 1990) ผลแอปเปิล (Lurie and Klein, 1990) และผลมะม่วง (Leon and Gomez, 2001) ที่ได้รับความร้อนก่อนเก็บรักษา

นอกจากนี้ยังมีรายงานที่แสดงถึงอิทธิพลของการใช้อุณหภูมิสูงต่อลักษณะทางสรีรวิทยาของผลิตผลบางชนิด อาทิ เช่น เพชรดา (2540) รายงานว่าพริกหวานที่ได้รับอากาศร้อนอุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียสนาน 30 หรือ 45 นาที ก่อนการเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 6 องศาเซลเซียส ช่วยลดอาการสะท้านหนาวได้ สอดคล้องกับ Mencarelli *et al.* (1993) ที่รายงานว่าพริกหวานที่ได้รับอุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส นาน 20 ชั่วโมง ก่อนการเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียสเป็นเวลา 2 วัน แล้วจึงย้ายมาไว้ที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียสเป็นเวลา 24 ชั่วโมง ไม่ปรากฏอาการสะท้านหนาว และพบว่าผลพริกหวานที่ได้รับความร้อนก่อนเก็บรักษามีรูปแบบของโปรตีนปรากฏ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

เพิ่มขึ้น 2 แถบ เมื่อหารูปแบบโปรตีนจากการทำ electrophoresis ซึ่งไม่พบแถบโปรตีนดังกล่าวในผลที่ไม่ได้รับความร้อนก่อนการเก็บรักษา

การใช้อุณหภูมิสูงกับผลอะโวกาโดก่อนการเก็บรักษา พบว่าสามารถลดอาการสะท้านหนาวโดย Florisan *et al.* (1996) รายงานว่าผลอะโวกาโดพันธุ์ Hass ที่เก็บรักษาไว้ในอากาศอุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียส นาน 6-12 ชั่วโมง ก่อนการเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 0 องศาเซลเซียส สามารถป้องกันการเกิดอาการสะท้านหนาวได้ และพบว่าผลอะโวกาโดที่เก็บรักษาในสภาพอุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียส นาน 4 ชั่วโมง มีการสังเคราะห์ HSPs มากที่สุด Sanxter *et al.* (1994) รายงานว่า การเก็บรักษาผลอะโวกาโดพันธุ์ Sharwil ไว้ในอากาศร้อนอุณหภูมิ 37-38 องศาเซลเซียส นาน 17-18 ชั่วโมง แล้วนำมาเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียส นาน 4 ชั่วโมง ก่อนการนำไปเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 1±1 องศาเซลเซียสเป็นเวลา 14 วัน พบว่าอาการสะท้านหนาวของผลอะโวกาโดลดลง และ Woolf (1997) รายงานว่าการให้อากาศร้อนที่มีอุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียส นาน 3, 6 หรือ 10 ชั่วโมง และอุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส นานครึ่งชั่วโมง ก่อนการเก็บรักษาไว้ที่อุณหภูมิ 2 องศาเซลเซียส ช่วยลดอาการสะท้านหนาวซึ่งเกิดที่ผิวนอกของผลอะโวกาโดพันธุ์ Hass ได้เช่นกัน จึงเชื่อว่าความต้านทานต่ออาการสะท้านหนาวนั้น เกิดขึ้นในช่วงที่ได้รับอุณหภูมิสูง โดยเนื้อเยื่อสามารถที่จะเมแทบอไลต์สารพิษซึ่งสะสมขึ้นในระหว่างที่ได้รับอุณหภูมิต่ำ และเนื้อเยื่อสามารถสร้างสารที่ขาดหายไปขึ้นมาทดแทนได้ (ดนัย, 2540)

การแช่ผลไม้ในน้ำร้อน เป็นวิธีการหนึ่งที่ใช้ในการลดความรุนแรงจากการเข้าทำลายของแมลงวันผลไม้ (Sharp, 1994) ความร้อนที่ผ่านจากน้ำสู่ผิวผลไม้จะมีอัตราที่เร็วกว่าความร้อนที่ผ่านจากผิวสู่ภายในของผลไม้ การแช่ผลไม้ในน้ำร้อนจะทำให้ความร้อนผ่านสู่ผลไม้ได้เร็วกว่าการใช้อากาศร้อน และการใช้ไอน้ำร้อน (Jordan, 1993) เมื่อเปรียบเทียบกับการให้ความร้อนในรูปแบบอื่น อาทิ เช่นการใช้อากาศร้อน และการใช้ไอน้ำร้อน พบว่า การใช้น้ำร้อนมีความสะดวกรวดเร็วในการปฏิบัติมากกว่า และยังสามารถปฏิบัติร่วมไปกับการทำความสะอาดผิวของผลไม้และการฆ่าเชื้อที่อยู่บริเวณผิวของผลไม้ได้โดยการผสมสารเคมีลงไปในน้ำที่ใช้แช่ผลไม้ (Sharp, 1994) ในทางปฏิบัติ พบว่าการแช่ผลไม้ในน้ำร้อนมีค่าใช้จ่ายเพียง 10 เปอร์เซ็นต์ของการใช้อากาศร้อนกับผลไม้ (Jordan, 1993) การแช่ผลมะม่วงในน้ำร้อน เป็นวิธีการที่นิยมแพร่หลายในผู้ผลิตมะม่วงในประเทศสหรัฐอเมริกา และประเทศแถบอเมริกากลางและเม็กซิโก โดยมีวัตถุประสงค์เพื่อใช้ในการกำจัดแมลงวันผลไม้ โดยการแช่ผลมะม่วงในน้ำที่มีอุณหภูมิประมาณ 43-46 องศาเซลเซียส เป็นระยะเวลาตั้งแต่ 60-90 นาทีขึ้นกับขนาดของผล ซึ่งหากมีการแช่หรือจุ่มผลมะม่วงในน้ำที่มีอุณหภูมิสูงกว่า 46 องศาเซลเซียส ผลมะม่วงจะเกิดความเสียหายอันเนื่องมาจากความร้อน (heat damage) ได้ (Sharp, 1994) แต่ในระยะหลังหลายประเทศหันมานิยมการใช้อากาศร้อนแทนการแช่น้ำร้อนกับผล

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

มะม่วง เนื่องจากพบว่าส่วนใหญ่แล้วการแช่ผลมะม่วงในน้ำร้อนมักทำให้ผลมะม่วงเกิดความเสียหาย โดยทำให้ผลมะม่วงเกิดรอยลวก (scale) มีจุดดำ และเกิดการสุกที่ผิดปกติขึ้น ซึ่งพบว่าระดับความร้อนที่สามารถฆ่าตัวอ่อนของแมลงวันผลไม้ได้นั้น เป็นระดับความร้อนที่ทำให้ผลมะม่วงเกิดความเสียหายได้ (Jacobi and Wong, 1992)

อย่างไรก็ตาม จากงานวิจัยพบว่า การที่ผลไม้ได้รับความร้อนในระดับอุณหภูมิที่เหมาะสมมีผลต่อการสังเคราะห์ Heat Shock Proteins (HSPs) ซึ่ง HSPs ดังกล่าวตรวจพบได้ในผลไม้หลายชนิด อาทิ ผลมะมะกอ ผลมะเขือเทศ และผลอะโวกาโดที่ได้รับความร้อน โดยพบว่า HSPs ดังกล่าวมีความสัมพันธ์ต่อการเพิ่มความทนทานต่อการได้รับอุณหภูมิสูงในผลไม้ (Paull and Chen, 1990; Lurie *et al.*, 1998; Woolf *et al.*, 1995) ซึ่ง HSPs ที่สังเคราะห์ขึ้นระหว่างที่ผลไม้ได้รับความร้อนนั้น คาดว่าไปมีผลต่อการป้องกันเซลล์จากการได้รับความร้อน และเพิ่มความทนทานของเซลล์ต่อการเกิดความเสียหายอันเนื่องมาจากความร้อน (heat damages) (Jacobi *et al.*, 2001) รวมทั้งเพิ่มความต้านทานต่อการเกิดอาการสะท้านหนาวในผลไม้ด้วย (Sabehat *et al.*, 1996; Lurie, 1998; Leon and Gomez., 2001)

การเปลี่ยนแปลงรูปแบบของโปรตีนในผักและผลไม้บางชนิดเมื่อถูกกระตุ้นด้วยความร้อน

ผักและผลไม้บางชนิดมีการตอบสนองต่อการได้รับอุณหภูมิสูง โดยมีการเปลี่ยนแปลงของโครงสร้างและองค์ประกอบภายในเซลล์ (Viering, 1991) การเปลี่ยนแปลงของโปรตีนอันเกิดจากการตอบสนองต่อการได้รับอุณหภูมิสูง ซึ่งสามารถตรวจสอบได้ทั้งในด้านปริมาณและรูปแบบของโปรตีนที่เปลี่ยนแปลงไป ตัวอย่างเช่น ผลพริกหวานที่ได้รับอุณหภูมิสูงที่ 46 องศาเซลเซียส นาน 20 ชั่วโมง ก่อนเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 2 วัน แล้วจึงย้ายมาไว้ที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียสเป็นเวลา 24 ชั่วโมง เมื่อตรวจสอบรูปแบบของโปรตีนจากการทำอิเล็กโตรโฟรีซีส พบว่า มีรูปแบบของโปรตีนเปลี่ยนไปโดยปรากฏแถบโปรตีนเพิ่มขึ้น 2 แถบเมื่อเทียบกับผลพริกหวานในชุดควบคุม (Mencarelli *et al.*, 1993) สอดคล้องกับ Leon *et al.* (2001) ที่รายงานว่า ผลมะม่วงพันธุ์ Manila ที่ได้รับความร้อนที่อุณหภูมิ 38 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 36 ชั่วโมง แล้วนำมาเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 6 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 20 วัน พบว่ามีโปรตีน 3 ชนิดที่ถูกสังเคราะห์ขึ้นในเนื้อมะม่วง และมะม่วงที่ได้รับความร้อนมีรูปแบบของโปรตีนที่แตกต่างจากรูปแบบของโปรตีนในเนื้อมะม่วงปกติ โดยตรวจพบโปรตีน 6 ชนิดที่มีน้ำหนักโมเลกุลเท่ากับ 64, 62, 32, 26, 24 และ 19 กิโลดาลตัน แต่ไม่พบโปรตีนกลุ่มดังกล่าวในผลมะม่วงที่ไม่ได้รับความร้อน และศิริโสภา (2545) ที่รายงานว่า ผลลำไยพันธุ์ดอที่แช่ในน้ำร้อนที่อุณหภูมิ 40±1 และ 50±1 องศาเซลเซียส นาน 5, 10, 15, 20, 25 และ 30 นาที แล้วนำไปเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 1 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 12 วัน เมื่อศึกษา

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

รูปแบบของโปรตีนจากเปลือกลำไยด้วยวิธี SDS-PAGE พบแถบโปรตีนชัดเจน 18 แถบ ที่มีน้ำหนักโมเลกุลอยู่ในช่วง 9.33-177.88 กิโลดาลตันในทุกกรรมวิธี เมื่อตรวจสอบด้วยเครื่อง Gel Documentation and analysis System พบว่า ผลลำไยที่ได้รับความร้อนมีแถบโปรตีนหลักมากกว่าชุดควบคุม

2. การใช้ฟิล์มพลาสติกห่อหรือบรรจุผลิตผลก่อนการเก็บรักษา

การเก็บรักษาผลิตผลในสภาพดัดแปลงบรรยากาศ (Modified atmosphere storage, MA) เป็นอีกวิธีการหนึ่งที่สามารถลดความรุนแรงของอาการสะท้านหนาวได้ ซึ่งทำได้โดยการห่อด้วยฟิล์มพลาสติก (Will *et al.*, 1981) การเก็บรักษาผักและผลไม้ในถุงพลาสติกที่ปิดปากถุงแน่น ปริมาณของก๊าซออกซิเจนในถุงจะลดลงเนื่องจากถูกใช้ไปในการหายใจของผักและผลไม้ และปริมาณของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จะเพิ่มขึ้นเนื่องจากการหายใจ ปริมาณของก๊าซออกซิเจนและก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ ถูกควบคุมโดยสมบัติของการยอมให้ก๊าซซึมผ่านได้ (permeability) ของฟิล์มพลาสติก ซึ่งขึ้นอยู่กับอัตราการหายใจและอุณหภูมิขณะนั้น (สายชล, 2528)

การห่อผลิตผลด้วยฟิล์มพลาสติกเป็นที่นิยมกันอย่างแพร่หลายในปัจจุบัน และมีบทบาทในการรักษาคุณภาพของผลิตผล ทำให้เกิดสภาพดัดแปลงบรรยากาศซึ่งจะช่วยชะลอการสุก การเสื่อมสภาพ การเปลี่ยนแปลงทางชีวเคมีและกายภาพ ทำให้อัตราการหายใจและการผลิตเอทธิลีนลดลง ควบคุมโรคและแมลงบางชนิด แต่การดัดแปลงสภาพบรรยากาศก็อาจมีผลเสียแก่ผลิตผลได้ เช่น การเกิดไส้สีน้ำตาลในผลสาลี่และแอปเปิล ผลไม้บางชนิดสุกไม่สม่ำเสมอ เช่น ผลสาลี่เกิดการเปลี่ยนแปลงกลิ่นและรสชาติในกล้วยและมะเขือเทศ เนื่องมาจากอยู่ในสภาพที่ออกซิเจนต่ำเกินไป หรือมีปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์สูงเกินไป จนเกิดการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน (Kader *et al.*, 1985) ฟิล์มต่างชนิดกันมีคุณสมบัติในการยอมให้ไอน้ำและก๊าซต่าง ๆ ผ่านเข้า-ออกได้ไม่เท่ากัน การผ่านของไอน้ำและก๊าซต่าง ๆ ขึ้นอยู่กับขนาดของรูเปิด (porosity) ในเนื้อพลาสติก ความหนาของแผ่นฟิล์มพลาสติกและชนิดของก๊าซ ดังนั้นพลาสติกชนิดต่าง ๆ จึงยอมให้ก๊าซออกซิเจนและคาร์บอนไดออกไซด์ซึมผ่านเข้า-ออกได้ไม่เท่ากัน (สายชล, 2528)

การใช้ฟิล์มพลาสติกบรรจุผลมะม่วงก่อนเก็บรักษา สามารถยืดอายุการเก็บรักษาของผลมะม่วงได้ โดย Esguerra *et al.* (1978) รายงานว่าการบรรจุผลมะม่วงในถุงพลาสติก polyethylene (PE) ความหนา 0.08 มิลลิเมตร โดยมีทั้งกลุ่มที่ใส่และไม่ใส่สารดูดซับเอทธิลีนคือ perlite - $KMnO_4$ ทำให้สามารถเก็บรักษามะม่วงได้นาน 3 สัปดาห์ที่อุณหภูมิ 10 องศาเซลเซียส เมื่อนำผลมะม่วงมาบ่มด้วยเอทธิลีนพบว่าสามารถสุกได้อย่างปกติ เช่นเดียวกับ Chaplin *et al.* (1982) ที่รายงานว่าการเก็บรักษาผลมะม่วงพันธุ์ Kensington ไว้ที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียสในถุงพลาสติก

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

โพลีเอทธิลีนที่ปิดสนิท ซึ่งมีระดับคาร์บอนไดออกไซด์ประมาณ 20 เปอร์เซ็นต์ และก๊าซออกซิเจนประมาณ 5 เปอร์เซ็นต์ สามารถเก็บรักษาผลมะม่วงได้นานกว่าชุดควบคุม 3 วัน สอดคล้องกับ Gonzalez *et al.* (1990) ที่รายงานว่า การบรรจุผลมะม่วงพันธุ์ Keitt ด้วยฟิล์มพลาสติกชนิด LDPE และ HDPE โดยบรรจุแบบผลเดี่ยว เก็บรักษาที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียส ความชื้นสัมพัทธ์ 67 เปอร์เซ็นต์ เป็นเวลา 4 สัปดาห์ พบว่าสามารถชะลอการสุก ลดอัตราการสูญเสียน้ำและไม่ทำให้รสชาติผิดปกติ นอกจากนี้ Grantly *et al.* (1982) ได้รายงานว่าการบรรจุผลมะม่วงในถุงโพลีเอทธิลีน (polyethylene, PE) แล้วนำไปเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 1 องศาเซลเซียสเป็นเวลา 15 วัน สามารถลดอาการสะท้านหนาวของผลมะม่วงพันธุ์ Carrie, Common, Kensington และ Zill ได้ โดยเฉพาะพันธุ์ Common ไม่พบอาการสะท้านหนาวเมื่อเก็บรักษาครบ 15 วัน สอดคล้องกับ Ketsa and Raksritong (1992) ที่รายงานว่าการห่อผลมะม่วงพันธุ์น้ำดอกไม้ด้วยแผ่นพลาสติกโพลีไวนีลคลอไรด์ (polyvinylchloride, PVC) แล้วนำมาเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 10, 12.5 และที่อุณหภูมิ 25 องศาเซลเซียส พบว่าการห่อด้วยแผ่นพลาสติกเกิดความเสียหายจากอาการสะท้านหนาวช้ากว่าชุดควบคุมที่ไม่ห่อแผ่นพลาสติก 4 วัน อาการสะท้านหนาวที่เกิดขึ้น คือ สีผิวผิดปกติบริเวณใกล้เมล็ด มะม่วงห่อฟิล์มที่เก็บรักษาที่อุณหภูมิ 10 องศาเซลเซียส และ 12.5 องศาเซลเซียส เมื่อนำมาเก็บรักษาที่อุณหภูมิห้อง พบว่าสุกได้ในระยะเวลาใกล้เคียงกับชุดควบคุม อุณหภูมิจะมีผลต่อการชะลอการเปลี่ยนสีผิว สีเนื้อ และส่วนประกอบทางเคมี ในชุดควบคุม แต่มีผลน้อยต่อผลมะม่วงในชุดที่ห่อด้วยฟิล์ม PVC

Heat Shock Proteins (HSPs)

HSPs คือโปรตีนที่ถูกสังเคราะห์ขึ้นในสิ่งมีชีวิตบางชนิดเมื่อตอบสนองต่อการได้รับความเครียด (Heikkila *et al.*, 1984) พบครั้งแรกในปี 1962 จากการศึกษาโครโมโซมต่อมน้ำลายของตัวอ่อนแมลง *Drosophila buschkii* ที่ได้รับความร้อนในระดับที่ไม่ถึงขั้นเสียชีวิต (Ritossa, 1962) การสังเคราะห์ HSPs ถือเป็นการตอบสนองที่เกิดขึ้นชั่วคราวในระดับเซลล์ที่แสดงออกเมื่อสิ่งมีชีวิตได้รับความเครียด (Perdrizet, 1997) หรือความร้อนในระดับที่ไม่เกิดอันตรายถึงขั้นเสียชีวิต การได้รับสารเคมีหรือได้รับโลหะหนัก การมีอนุมูลอิสระจำนวนมาก ความเครียดจากค่า osmotic ของน้ำ การได้รับแสงมากเกินไป การขาดธาตุอาหาร การขาดออกซิเจน (Nover, 1991) การเจ็บป่วย และการติดเชื้อไวรัส เป็นต้น (Perdrizet, 1997) ซึ่งเป็นกลไกหนึ่งในการรักษาตัวเองของเซลล์ให้สามารถมีชีวิตรอดจากสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม (ดนัย, 2540) ในสัตว์มีกระดูกสันหลังและแบคทีเรียนั้นพบว่า HSPs จะถูกสังเคราะห์ขึ้นเมื่ออุณหภูมิของสภาพแวดล้อมเพิ่มสูงขึ้น 5-10 องศาเซลเซียสจากระดับอุณหภูมิปกติ (Nover, 1991)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

HSPs ที่พบในพืช

HSPs ที่พบในพืช ตรวจพบครั้งแรกในถั่วเหลือง (Barnett *et al.*, 1980) เมื่อศึกษาในเซลล์พืชชั้นสูง (ยูคาริโอต) แบ่ง HSPs ตามน้ำหนักโมเลกุลได้ 5 ชนิด คือ

กลุ่มที่ 1 *HSP100* มีมวลโมเลกุล 104-110 กิโลดาลตัน (kDa)

กลุ่มที่ 2 *HSP90* มีมวลโมเลกุล 80-95 กิโลดาลตัน

กลุ่มที่ 3 *HSP70* มีมวลโมเลกุล 63-78 กิโลดาลตัน

กลุ่มที่ 4 *HSP60* มีมวลโมเลกุล 53-62 กิโลดาลตัน

กลุ่มที่ 5 เป็น HSPs ที่มีมวลโมเลกุลน้อย ตั้งแต่ 17-30 กิโลดาลตัน รวมทั้งโปรตีนในกลุ่ม ubiquitin ซึ่งมีมวลโมเลกุล 8.5 กิโลดาลตัน (Neumann *et al.*, 1989)

HSPs ที่พบในพืชชั้นสูงและพืชทั่วไป ส่วนใหญ่เป็น HSPs ที่มีมวลโมเลกุลต่ำ หรือเป็น Small Heat Shock Proteins (smHSPs) พืชบางชนิดอาจมี smHSPs ที่ต่างกันได้ถึง 40 ชนิด (Viering, 1991) ซึ่ง smHSPs ยังสามารถแบ่งได้ 5 กลุ่มตามอวัยวะที่สังเคราะห์ คือ

กลุ่มที่หนึ่ง cytosolic*I* สังเคราะห์ที่ไซโตซอล

กลุ่มที่สอง cytosolic*II* สังเคราะห์ที่ไซโตซอล

กลุ่มที่สาม สังเคราะห์ที่คลอโรพลาสต์

กลุ่มที่สี่ สังเคราะห์ที่ไมโตคอนเดรีย

กลุ่มที่ห้า สังเคราะห์ที่เอนโดพลาสมิคเรติคิวลัม

หน้าที่และบทบาทของ HSPs

หน้าที่และกลไกของ HSPs ในการตอบสนองต่อสภาพเครียดต่าง ๆ ยังไม่เป็นที่เข้าใจชัดเจนนัก ความสัมพันธ์ของการแสดงออกของ HSPs ในสิ่งมีชีวิตต่อการต้านทานต่ออุณหภูมิสูงนำไปสู่การตั้งสมมุติฐานที่ว่า HSPs เป็นปัจจัยหลักในการป้องกันหรือต้านทานต่อความเสียหายของเซลล์เมื่อได้รับอุณหภูมิสูง (Lavoie *et al.*, 1995) การตอบสนองต่อความร้อน (heat shock response) เมื่อเซลล์ได้รับอุณหภูมิที่สูงเกินไป HSPs ที่ถูกสร้างจะช่วยซ่อมแซมโปรตีนที่เสื่อมสภาพ และเซลล์หลายชนิดมีความสามารถสังเคราะห์ DNA repair enzyme ได้ (ดนัยและอังสนา, 2540) ในการศึกษาแบบ *in vitro* พบว่า HSPs บางชนิดสามารถทำหน้าที่ได้เช่นเดียวกับ molecular chaperone (Jinn *et al.*, 1989) ซึ่งในสภาพปกติ molecular chaperone จะทำหน้าที่จับกับโปรตีนที่สังเคราะห์เสร็จใหม่ ๆ แล้วเกิดการรวมตัวกันเกิดเป็นโครงสร้างขนาดใหญ่ ทำให้เกิดเป็น conformation ของโปรตีนได้อย่างปกติ (ดนัยและอังสนา, 2540) ส่วน HSPs chaperone จะทำหน้าที่จับกับโปรตีนที่เสียสภาพเนื่องจากสภาวะเครียดต่าง ๆ แล้วทำให้เกิดการรวมตัวสร้างเป็นโปรตีนที่

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

สมบูรณ์และถูกต้องอีกครั้ง รวมทั้งป้องกันไม่ให้โปรตีนรวมตัวกันอย่างผิดระเบียบ (Landry and Gierasch, 1994) ในสภาพ *in vivo* พบว่า HSPs chaperones ในเซลล์ Arabidopsis จะทำหน้าที่ป้องกันและกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ luciferase (Forrieter *et al.*,1997) HSPs บางชนิดสามารถป้องกันเซลล์พืชจากการเกิดอาการสะท้านหนาว โดยป้องกันการเสื่อมสภาพของโปรตีนจากการได้รับอุณหภูมิต่ำ เช่น ในผลมะเขือเทศที่ถูกกระตุ้นด้วยความร้อน พบว่ามีการสร้าง HSPs และผลมะเขือเทศมีความต้านทานต่ออาการสะท้านหนาว (Sabehat *et al.*, 1996) HSPs ยังมีผลต่อการปรับตัวของพืชตามธรรมชาติต่อสภาพอุณหภูมิต่ำ โดย Ukaji *et al.* (1999) รายงานว่าต้นหม่อน (mulberry) ที่สามารถเจริญเติบโตได้ในช่วงฤดูหนาวในญี่ปุ่น ซึ่งมีอุณหภูมิต่ำกว่า –5 องศาเซลเซียส มีการสังเคราะห์และสะสม smHSPs ที่มีน้ำหนักโมเลกุล 20, 21 และ 27 กิโลดาลตัน ในเอนโดพลาสมิคเรติคิวลัมของเซลล์คอร์ติคอล พาเรนไคมา (Cortical Parenchyma) คาดว่า smHSPs ไปมีผลต่อการปรับตัวของพืชให้เกิดความเคยชิน (acclimation) และความทนทาน (tolerance) ต่ออุณหภูมิต่ำในพืช ตำแหน่งที่สังเคราะห์และหน้าที่ของ HSPs ชนิดต่าง ๆ แสดงดังในตารางที่ 5

โครงสร้างและชีวเคมีของ smHSPs

smHSPs ในพืชนั้น พบว่ามีความสัมพันธ์และมีความคล้ายคลึงกับโปรตีน alpha-crystalline ที่เป็นส่วนประกอบของเลนส์ตาในสัตว์ที่มีกระดูกสันหลัง (Plesofsky–Vig *et al.*, 1992) โดยพบว่า smHSPs ทุกกลุ่มมีลำดับของกรดอะมิโนถึง 100 ตัวที่เหมือนกันกับกรดอะมิโนใน alpha-crystalline (Water *et al.*, 1996) ลำดับดังกล่าวจึงเรียกว่า alpha-crystalline domain หรือ heat shock domain (Viering., 1991) โดยภายใน domain ยังประกอบด้วยหน่วยย่อยที่มีกรดอะมิโนที่สอดคล้องกันอีก 2 หน่วย คือ ส่วนที่เรียกว่า *consensus I* ซึ่งมีกรดอะมิโนเป็นสายยาว 27 ตัว และมี 9 ตัวที่เหมือนกันทุกประการ อีก 7 ตัวเป็นกรดอะมิโนที่จัดเป็น conservative replacement ซึ่งลำดับของกรดอะมิโน conservative motif ดังกล่าวจะมีลำดับเป็น Pro-X (14)-Gly--Val-Leu ที่พบได้ใน smHSPs ของยูคาริโอตทุกชนิด (Lindquist and Craig, 1988) ส่วน *consensus II* เป็นกรดอะมิโน สายยาว 29 ตัว และมี conservative motif ที่คล้ายกับ *consensus I* คือ Pro-X(14)-X-Val-/Leu/Ile–Val/Leu/Ile (Water *et al.*, 1996)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 5 ชนิด ตำแหน่งการสังเคราะห์ และหน้าที่ของ HSPs (Hill, 1998 : Online)

ชนิด	ตำแหน่งและอุณหภูมิที่กระตุ้นการสังเคราะห์		หน้าที่
	37 องศาเซลเซียส	42 องศาเซลเซียส	
HSP110	นิวคลีโอโซม	นิวคลีโอโซม	ยังไม่ทราบหน้าที่
HSP100	ไลโซโซม	ไลโซโซม	ยังไม่ทราบหน้าที่
HSP90	ไซโตพลาสม์	ไซโตพลาสม์ และนิวเคลียส	รวมตัวกับ actin filament เพื่อให้สามารถเกาะกับส่วนของ steroid receptor ได้
HSP78	ชั้นลูเมนของเอนโดพลาสมิคเรติคิวลัม	ชั้นลูเมนของเอนโดพลาสมิคเรติคิวลัม	จับยึดกับโปรตีนที่ถูกสร้างใหม่ เพื่อช่วยในการแยกเอากลูโคสออกจากโมเลกุล
HSP75	ชั้นแมทริกซ์ของไมโตคอนเดรีย	ไมโตคอนเดรีย	คลายส่วนโครงสร้างที่เป็น clatharin
HSP73	ไซโตพลาสม์	ไซโตพลาสม์ และนิวเคลียส	เป็น molecular chaperone และช่วยในการเคลื่อนย้ายโปรตีน
HSP71	ไซโตพลาสม์	นิวเคลียส	รวมตัวกับ ATP ทำให้สามารถเกาะกับโปรตีนที่สร้างใหม่
HSP60	ไมโตคอนเดรีย	เกาะกับ Heat shock transcription factors ของไมโตคอนเดรีย	ช่วยในการเคลื่อนย้ายโปรตีนระหว่างเยื่อหุ้ม
HSP47	เอนโดพลาสมิคเรติคิวลัม	ไลโซโซม	1. เกาะกับ collagen 2. ช่วยในการเกิด transformation 3. ช่วยในการตัด intron ออกจาก mRNA
HSP27	ไซโตพลาสม์	ไซโตพลาสม์	ควบคุมการเกิด phosphorylation ในส่วนของ actin cytoskeleton
Ubiquitin	ไซโตพลาสม์	ไซโตพลาสม์	เกี่ยวข้องกับการสลายโปรตีน

ในด้านรูปร่างลักษณะของ smHSPs นั้น พบว่า smHSPs มีรูปร่างลักษณะที่ซับซ้อนและมีความเกี่ยวข้องกับการเกิดปฏิกิริยา จากการใช้เทคนิค cryoelectron microscopy เพื่อศึกษาถึงรูปร่างของ recombinant murine HSP25 พบว่ามีลักษณะเป็นโพรงกลมตรงส่วนผิวที่เปิด และมีส่วนแกนตรงกลาง (Wieske *et al.*, 1999) และ Kim *et al.* (1998) รายงานว่า โครงสร้างผลึกของ HSP16.5 จาก *Methanococcus jannaschii* มีลักษณะเป็นโพรงทรงกลม (hollow sphere) ทรงสามเหลี่ยมแบบ eight trigonal และทรงสี่เหลี่ยมแบบ six square ซึ่งการมีรูปร่างลักษณะดังกล่าวของ HSPs มี

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ความสัมพันธ์ต่อคุณสมบัติที่เป็น chaperone หรือเกี่ยวข้องกับการตอบสนองต่อสภาพเครียดต่าง ๆ ของ HSPs โดยมีส่วนทำให้สามารถรวมตัวกันและตอบสนองต่อสภาพเครียดได้อย่างรวดเร็ว

การใช้เทคนิค hydrophobic dyes 8-amino–1-napthalene sulfonate (ANS) และ 1,1'-bi(4-anilino) naphthalene-5,5'-disulfonic acid (bis-ANS) พบว่าส่วน hydrophobic site บนผิวของ HSPs และ alpha-crystalline จะมีคุณสมบัติการเกิด hydrophobicity เปลี่ยนแปลงตามระดับของอุณหภูมิที่ได้รับ (Raman *et al.*, 1995 ; Das and Surewicz, 1995 ; Lee *et al.*, 1995) และยังพบว่า smHSPs ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมีการตอบสนองต่อสภาพเครียดโดยการเกิด phosphorylation (Gaestel *et al.*,1991 ; Freshney *et al.*, 1994) ส่วน smHSPs ในพืชจะไม่มีการเกิด phosphorylation เนื่องจากไม่มีส่วนของลำดับของกรดอะมิโนที่เป็น recognisable phosphorylation motifs (Nover and Sharf, 1984 ; Water *et al.*, 1996)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved