

บทที่ 2

ทบทวนเอกสาร

2.1 ลักษณะทั่วไปของมะม่วง

มะม่วง (*Mangifera indica* L.) เป็นไม้ผลยืนต้นไม่ผลัดใบ มีถิ่นกำเนิดในเขตอินเดียและเอเชียตะวันออกเฉียงใต้แล้วแพร่กระจายไปยังประเทศอื่น ๆ ทั้งในเขตร้อนและเขตกึ่งร้อนของโลก (บุญเลิศ, 2532)

มะม่วงจัดอยู่ใน Class Dicotyledonae Sub-class Archichlamydeae Order Sapindales และ Family Anacardiaceae (วิจิตร, 2529) ปลูกได้ทุกภาคของประเทศไทย ขึ้นได้ดีในดินแทบทุกชนิด ยกเว้นดินเค็มและดินที่มีน้ำขัง ดินที่เหมาะสมสำหรับมะม่วง คือ ดินร่วนที่มีการระบายน้ำได้ดีมีความเป็นกรดต่ำของดินไม่เกิน 7.5 สามารถปลูกได้ตั้งแต่ในที่แห้งแล้งจนถึงในที่ที่มีฝนตกชุก (กรมวิชาการเกษตร, 2547) มะม่วงที่นิยมรับประทานกันในปัจจุบันสามารถจำแนกออกเป็น 3 ประเภทใหญ่ ๆ ตามลักษณะการใช้ประโยชน์ คือ มะม่วงรับประทานดิบหรือมะม่วงมัน มีรสหวานหรือมันเมื่อผลแก่จัดหรือมีรสมันอมเปรี้ยวเมื่อผลยังไม่แก่ เช่น มะม่วงเขียวเสวย เป็นต้น มะม่วงรับประทานสุกมีรสเปรี้ยวมากเมื่อผลดิบ จึงนิยมเก็บจากต้นเมื่อผลแก่เต็มที่แล้วบ่มให้สุกก่อนรับประทาน เมื่อสุกมีรสหอมหวาน เช่น มะม่วงน้ำดอกไม้ มะม่วงอกร่อง เป็นต้น และมะม่วงที่ใช้แปรรูป เป็นมะม่วงที่มีผลดก ผลขนาดเล็กถึงปานกลาง เมื่อแก่จัดมีรสมันอมเปรี้ยว เมื่อสุกมีรสหวานอมเปรี้ยวหรือรสจัด ผลดิบใช้ทำมะม่วงตากแห้งหรือมะม่วงดอง ผลสุกใช้ทำมะม่วงกวน มะม่วงแผ่น เช่น มะม่วงแก้ว เป็นต้น (พิชัย, 2547; ภูวนาท, 2532)

มะม่วงแบ่งออกเป็น 2 กลุ่มสำคัญ ดังนี้ (วิจิตร, 2533)

1. มะม่วงกลุ่มอินเดีย (Indian type) มีถิ่นกำเนิดทางตอนเหนือของประเทศไทยและปากีสถาน ปลูกกันมากในสหรัฐอเมริกา (รัฐฟลอริดา) และเม็กซิโก เมล็ดของมะม่วงกลุ่มนี้เมื่อเพาะจะให้ต้นกล้า 1 ต้นต่อเมล็ด และต้นกล้านั้นจะกลายพันธุ์ไม่ตรงตามสายพันธุ์เพราะเป็นลูกผสม มักมีสีสันสะดุดตา เช่น สีแดง สีม่วง สีส้ม ผลค่อนข้างกลม รสชาติอมเปรี้ยว และมีกลิ่นแรง

2. มะม่วงกลุ่มอินโดจีน (Indochinese type) มีถิ่นกำเนิดแถบเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ บริเวณใกล้เส้นศูนย์สูตร เมื่อนำมาเพาะเมล็ดจะให้ต้นกล้ามามากกว่า 1 ต้นต่อเมล็ด ต้นกล้าที่ได้

ส่วนมากจะตรงตามพันธุ์เดิม เพราะเกิดจากเซลล์ร่างกายของต้นแม่เป็นส่วนใหญ่ ผลมีสีเขียวหรือเหลือง รสหวานและมีกลิ่นไม่แรง (วิจิตร, 2533)

คุณภาพของผลมะม่วงที่เป็นที่ต้องการของผู้บริโภคต้องมีลักษณะดังนี้ (มนู, 2540)

1. ลักษณะที่ปรากฏภายนอก

- รูปร่างตรงตามพันธุ์ ไม่อ้วน ไม่พอมจนเกินไปหรือรูปทรงไม่บิดเบี้ยว สันหรือยาว ผิดปกติ ผลมีขนาดโตหรือสม่ำเสมอ
- สีผิวสม่ำเสมอมีนวล ไม่มีลักษณะของผลต่างหรือลาย สำหรับมะม่วงสุกมีสีเหลืองสม่ำเสมอทั้งผล ยกเว้นมะม่วงพันธุ์ต่างประเทศ หรือพันธุ์ลูกผสมจากต่างประเทศซึ่งอาจมีสีแดงหรือสีส้ม
- ผิวปราศจากร่องรอยการทำลายของโรคและแมลง รวมทั้งปราศจากตำหนิบนผิวต่าง ๆ เช่น ผิวแตก ผิวเป็นจุดเปราะเป็นนํ้ายาง แดงเผาะ รอยขีดข่วนจากการเสียดสี รอยบุบบนผิวไม่บอบช้ำ ซึ่งเกิดจากการเก็บเกี่ยวหรือการขนส่ง

2. คุณภาพเนื้อภายใน

- มีความแก่จัดตามที่ตลาดต้องการ
- เมื่อสุกแล้วต้องไม่แสดงลักษณะการถูกทำลายของโรคและแมลงชนิดต่าง ๆ เช่น จุดดำ เนื่องจากโรคแอนแทรคโนส โรคข้าวเน่า ผลเน่าจากแบคทีเรีย รวมทั้งผลเน่าจากการทำลายของหนอนแมลงวันทอง ซึ่งติดมากับผลมะม่วงก่อนเก็บเกี่ยว
- เนื้อต้องมีสีเข้ม ไม่ซีดจาง โดยทั่วไปมะม่วงทุกพันธุ์ เนื้อผลอ่อนมีสีขาวซีดและเมื่อแก่จัดมีสีเหลืองเข้มขึ้น โดยผลสุกที่แก่จัดมีสีเหลืองถึงส้ม
- ความแน่นเนื้อมะม่วงสำหรับใช้รับประทานดิบต้องกรอบ ไม่เหนียวหรือแข็งกระด้าง สำหรับมะม่วงสุกต้องไม่ละ อ่อนนุ่มพอเหมาะสม่ำเสมอทั้งผล ตรงตามลักษณะประจำพันธุ์
- รสชาติดีตรงตามสายพันธุ์ ถ้าเป็นมะม่วงมันต้องมีรสหวานมันกรอบ แต่ถ้าเป็นมะม่วงสุกต้องมีรสหวานมาก สม่ำเสมอทั้งผล ยกเว้นมะม่วงพันธุ์ต่างประเทศหรือพันธุ์ลูกผสมจากต่างประเทศซึ่งอาจมีรสเปรี้ยวปนเล็กน้อย
- มีเนื้อสำหรับใช้รับประทานมากและเส้นใยน้อย

2.2 มะม่วงพันธุ์มหาชนก

มะม่วงพันธุ์มหาชนกเป็นมะม่วงพันธุ์ลูกผสมที่เกิดจากการผสมกันระหว่างมะม่วงพันธุ์ชั้นเซต (Sunset) ซึ่งเป็นกลุ่มอินเดีย และมะม่วงพันธุ์หนังกลางวันซึ่งเป็นกลุ่มอินโดจีน ผลมะม่วงพันธุ์มหาชนกมีรูปร่างคล้ายคลึงกับพันธุ์หนังกลางวัน แต่เมื่อผลสุกผิวเปลือกสวยเหมือนพันธุ์ชั้นเซต เนื่องจากมีลักษณะของมะม่วงทั้ง 2 พันธุ์ปรากฏร่วมกัน (รวีและเปรมปรี, 2542; มนตรี, 2542) จึงทำให้มีความโดดเด่นกว่ามะม่วงที่ปลูกกันอยู่ในปัจจุบัน โดยเฉพาะคุณภาพในการรับประทานสุก โดยมีรสหวานอมเปรี้ยว มีกลิ่นหอมเฉพาะตัวและมีสีเปลือกของผลสวยงาม (พานิชย์, 2545)

ลักษณะประจำพันธุ์ของมะม่วงพันธุ์มหาชนก (รวีและเปรมปรี, 2542; สักดา, 2547)

1. ใบ มีขนาดใหญ่ หนา ใบอ่อนมีสีแดง ปลายใบแหลม ใบแก่มีสีเขียวเข้มแต่ไม่ดำ (ภาพ 2.1)
2. ลำต้นและกิ่ง แข็งแรง มีพุ่มขนาดใหญ่ กิ่งอวบใหญ่และขนุน (ภาพ 2.2)
3. ดอก ก้านช่อดอกมีสีแดง ช่อดอกใหญ่ มีดอกสมบูรณ์เพศสูง ดอกออกตามฤดูกาล ช่วงฤดูกาลที่ออกดอกสามารถเลื้อมปล้ำกันได้ตั้งแต่เดือนพฤศจิกายน–กุมภาพันธ์ ทำให้ฤดูกาลเก็บเกี่ยวสามารถขยายได้ยาวนานขึ้น (ภาพ 2.3)
4. ผล ทรงผลยาวคล้ายพันธุ์หนังกลางวัน แต่สั้นกว่า ผลมีขนาดปานกลาง น้ำหนักผลประมาณ 350–500 กรัม ผลอ่อนสีเปลือกมีสีเขียวอ่อน เปลือกหนาเนียนเรียบ เนื้อเมื่อดิบมีสีขาวออกเขียว เมื่อแก่เปลือกผลมีสีเขียวและอาจมีสีแดงปรากฏร่วมด้วย และเมื่อผลสุกเนื้อมีสีเหลืองเหลืองส้มหรือสีเหลืองส้มปนแดง เนื้อละเอียดและแน่น มีใยน้อย ผลเมื่อดิบมีรสเปรี้ยวมากและมีกลิ่นเฉพาะตัว เมื่อสุกมีรสหวานอมเปรี้ยวไม่หวานจัด เมื่อสุกหอมมีรสหวานจัด มีกลิ่นเฉพาะตัวที่หอมมาก (ภาพ 2.4)
5. เมล็ด มีขนาดเล็กและลีบบางมากทำให้มีปริมาณเนื้อ ที่สามารถนำมาใช้ประโยชน์ได้สูงถึง 79 เปอร์เซ็นต์ ซึ่งพบน้อยมากในมะม่วงพันธุ์อื่น



ภาพ 2.1 ใบของมะม่วงพันธุ์มหาชนก



ภาพ 2.2 ลำต้นและทรงพุ่มของมะม่วงพันธุ์มหาชนก



ภาพ 2.3 ดอกของมะม่วงพันธุ์มหาชนก



ภาพ 2.4 ผลของมะม่วงพันธุ์มหาชนก

2.3 การเจริญเติบโตของผลมะม่วง

การเจริญเติบโตของผลเกิดขึ้นหลังจากที่ช่อดอกบานเต็มที่แล้ว ดอกสมบูรณ์เพศที่ได้รับการผสมเกสรจะเริ่มเปลี่ยนเป็นสีเขียวขนาดเท่าหัวไม้ขีดไฟ ซึ่งผลขนาดนี้ในหนึ่งช่อมีจำนวนมากกว่า 10 ผลขึ้นไป ฉะนั้นผลที่ได้รับการผสมที่ไม่สมบูรณ์ก็จะมีการเจริญเติบโตช้าไม่สามารถแย่งอาหารหรือสารที่จำเป็นต่อการเจริญของผลไว้ได้เพียงพอในที่สุดผลจะร่วง ส่วนผลใดที่ได้รับการผสมที่สมบูรณ์ก็จะมีการเจริญเติบโตต่อไป (คณัย, 2539)

ผลมะม่วงมีการเจริญเติบโตแบบซิกมอยด์ (sigmoid shape, S-shape) ในลักษณะเดียวกับการเจริญของเซลล์ เนื้อเยื่อ หรือสิ่งมีชีวิตทั่วไป โดยอัตราการเจริญเติบโตของผลไม่ว่าจะเป็นน้ำหนัก ปริมาตร ความยาว ความกว้างของผลมีการเพิ่มขึ้นเรื่อย ๆ ตามอายุของผล และลดลงเมื่อผลเริ่มแก่จนกระทั่งผลอยู่ในระยะเก็บเกี่ยวซึ่งมีอัตราการเจริญเติบโตคงที่ จากการศึกษาการเปลี่ยนแปลงต่าง ๆ ที่เกิดขึ้นในผลมะม่วงที่กำลังพัฒนาดังแต่ติดผลจนกระทั่งผลแก่เต็มที่แบ่งการเจริญเติบโตของผลออกได้เป็นระยะต่าง ๆ ดังนี้ (วิจิตร, 2529)

Cell division ใช้เวลาประมาณ 21 วันหลังจากไข่ได้รับการปฏิสนธิ ระยะนี้เปลือกผลมีสีเขียว การแบ่งเซลล์ของรังไข่เป็นไปอย่างรวดเร็ว มีอัตราการหายใจและอัตราการเจริญเติบโตรวมทั้งมีปริมาณน้ำในเนื้อเยื่อสูงที่สุด มีการสะสมปริมาณคาร์โบไฮเดรต ในโตรเจนและกรดเพิ่มขึ้นอย่างคงที่

Cell elongation ระยะนี้นับตั้งแต่วันที่ 21–49 วันหลังการปฏิสนธิ เป็นระยะที่เปลือกผลมีสีเขียวเข้ม ผลมีการขยายขนาดและโตเต็มที่ ระยะนี้เริ่มมีการสร้างกลั่นและรสชาติเกิดขึ้น มีอัตราการหายใจปานกลาง อัตราการเจริญเติบโต ปริมาณน้ำ และเปอร์เซ็นต์น้ำตาลกลูโคสลดลง ในขณะที่น้ำตาลซูโครสเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็ว แป้ง กรดและไนโตรเจนยังคงมีปริมาณสูง

Climacteric ระยะนี้นับตั้งแต่วันที่ 49–77 วันหลังการปฏิสนธิ สีของเปลือกผลเปลี่ยนแปลงจากสีเขียวแก่เป็นสีเขียวมเหลือง หรือในมะม่วงบางสายพันธุ์เริ่มมีสีแดงปรากฏขึ้น ซึ่งถือว่าเป็นระยะวิกฤตในการเจริญเติบโตของผลโดยมีอัตราการหายใจต่ำที่สุด แป้งถูกเปลี่ยนเป็นน้ำตาลด้วยอัตราคงที่ ปริมาณกรดและไนโตรเจนลดต่ำลง อัตราส่วนของคาร์โบไฮเดรตต่อไนโตรเจนสูงขึ้น และมีเปอร์เซ็นต์ซูโครสสูงที่สุด เมื่อถึงจุดที่เรียกว่า climacteric peak ผลมีคุณภาพในการรับประทานสูงสุด และผลเริ่มเข้าสู่ระยะการเสื่อมสภาพ (senescence)

Senescence ในระยะนี้เปลือกผลเริ่มเปลี่ยนเป็นสีเหลืองหรือสีเหลืองปนแดงอย่างเด่นชัด เนื้อผลเริ่มมีการอ่อนนุ่มและเริ่มสลายตัว ในที่สุดจะเน่า ใช้เวลาตั้งแต่วันที่ 77 หลังจากการปฏิสนธิ เป็นต้นไป ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับชนิดและสายพันธุ์ของมะม่วง เวลาในการเสื่อมสภาพของผลจะใช้เวลามากหรือน้อยขึ้นอยู่กับสายพันธุ์ ระยะนี้เริ่มมีอัตราการหายใจของผลสูงขึ้น การเจริญเติบโตของผล

ไม่เด่นชัด ปริมาณน้ำตาลกลูโคสเพิ่มสูงขึ้น ในขณะที่ซูโครสและแป้งลดลงอย่างเห็นได้ชัด ปริมาณกรดและไนโตรเจนในผลลดลง

2.4 การเปลี่ยนแปลงสีเปลือกผลในระหว่างการเจริญของผล

การเปลี่ยนแปลงสีของเปลือกผลเป็นการเปลี่ยนแปลงลักษณะภายนอกอย่างหนึ่งซึ่งสีต้นของผลไม่มีความสำคัญมากในการแสดงคุณภาพของผลไม้ (Ju *et al.*, 1996) สีของผลไม้ที่ปรากฏอยู่นั้นเกิดจากกลุ่มของรงควัตถุ (pigment) ต่าง ๆ ที่อยู่ในเซลล์พืช โดยมีการเปลี่ยนแปลงทั้งชนิดและปริมาณของรงควัตถุเกิดขึ้นตลอดเวลาของการเจริญของผล รงควัตถุดังกล่าวภายหลังการเก็บเกี่ยวผักและผลไม้ มักมีการเปลี่ยนสีเกิดขึ้น โดยเฉพาะสีเขียวจะหายไปปรากฏสีเหลืองหรือสีแดงขึ้นมาแทน รงควัตถุที่พบอยู่ในพืชอาจแบ่งได้เป็น 2 กลุ่ม คือ กลุ่มที่ละลายในไขมัน เช่น รงควัตถุกลุ่มสีเขียวของคลอโรฟิลล์ สีเหลืองของแคโรทีน สีแดงของไลโคพีน และกลุ่มที่ละลายในน้ำหรือแอลกอฮอล์ (alcohol) ได้แก่ รงควัตถุกลุ่มของแอนโทไซยานิน (สารานุกรมไทยสำหรับเยาวชนฯ เล่ม 26, 2548) บางตำราแบ่งรงควัตถุหลักที่พบมากในผลไม้โดยทั่วไปแบ่งออกเป็น 3 กลุ่มใหญ่ ๆ คือ คลอโรฟิลล์ (chlorophylls) ซึ่งมีสีเขียว แคโรทีนอยด์ (carotenoids) ซึ่งมีสีเหลืองจนถึงสีแดง และฟลาโวนอยด์ (flavonoids) มีตั้งแต่สีแดงไปจนถึงสีม่วงหรือน้ำเงิน ซึ่งในแต่ละกลุ่มมีรงควัตถุที่สำคัญได้แก่ คลอโรฟิลล์ แคโรทีน (carotene) และแอนโทไซยานิน ตามลำดับ (दनัย, 2540)

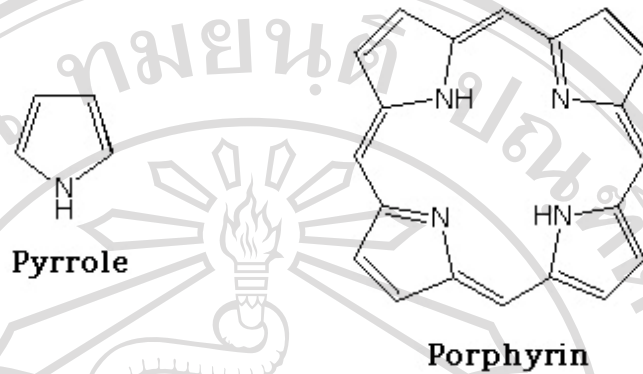
2.5 การสังเคราะห์และสลายตัวของรงควัตถุในเปลือกผล

สีของผลไม้ที่ปรากฏเป็นสีที่เกิดจากกลุ่มของรงควัตถุต่าง ๆ ดังกล่าว โดยมีสัดส่วนของรงควัตถุที่แตกต่างกันไป ซึ่งชนิดและปริมาณของรงควัตถุมีการเปลี่ยนแปลงไปตามชนิดและระยะของการเจริญของผล ในผลมะม่วงพันธุ์มหาชนกมีกลุ่มของรงควัตถุครบทั้ง 3 ชนิด โดยสีแดงปรากฏในช่วงที่ผลเข้าสู่การแก่หรือสุกซึ่งพร้อม ๆ กับการสลายตัวของคลอโรฟิลล์ และมีการปรากฏสีเหลืองของแคโรทีนอยด์ร่วมด้วย (Cox *et al.*, 2004) ทำให้เปลือกผลมีสีแดงสดสวยงามยิ่งขึ้น รงควัตถุหลักที่พบมากในผลไม้โดยทั่วไปแบ่งออกเป็น 3 กลุ่มใหญ่ ๆ และรงควัตถุแต่ละกลุ่มที่กล่าวมามีคุณสมบัติที่แตกต่างกัน ดังนี้

1. คลอโรฟิลล์ (chlorophylls) (दनัย, 2540; Gross, 1987)

คลอโรฟิลล์เป็นกลุ่มรงควัตถุที่มีสีเขียวทำหน้าที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์แสงของพืช กระเจาตัวอยู่ในคลอโรพลาสต์ (chloroplast) ของเซลล์ โครงสร้างของคลอโรฟิลล์ประกอบด้วยพอร์ไฟริน (porphyrin) ซึ่งประกอบด้วยวงแหวนไพโรล (pyrrole ring) 4 วง เรียงตัวเป็นวง

และไฟทอล (phytol) ซึ่งประกอบด้วยคาร์บอน 20 อะตอม มีลักษณะโครงสร้างแบบไอโซพรีนอยด์ (isoprenoid) ส่วนตรงกลางโมเลกุลคลอโรฟิลล์มีธาตุแมกนีเซียมอยู่ (ภาพ 2.5)

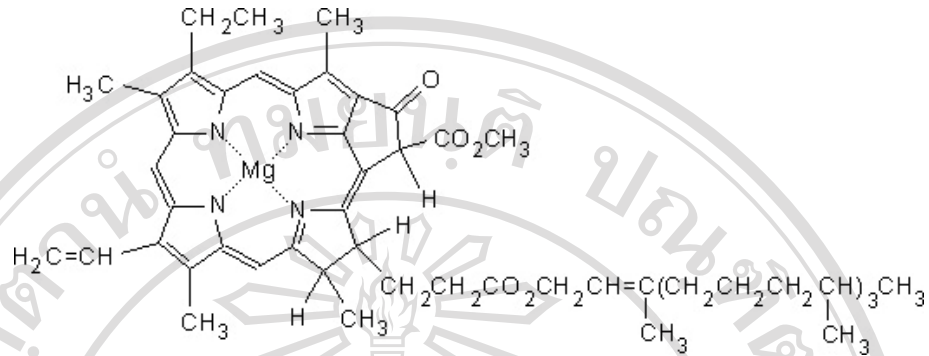


ภาพ 2.5 โครงสร้างโมเลกุลของไพโรล (pyrrole) และพอร์ไฟริน (porphyrin) (Gross, 1987)

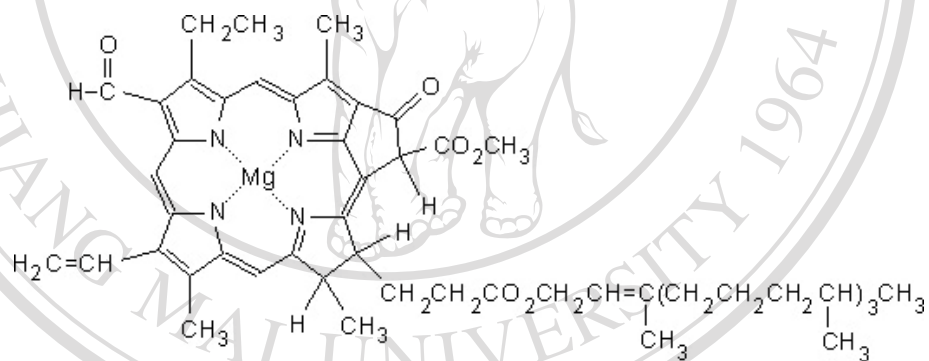
รงควัตถุคลอโรฟิลล์สามารถแบ่งได้เป็น 4 ชนิด คือ

1. คลอโรฟิลล์เอ (chlorophyll a) จัดว่าเป็นรงควัตถุกลุ่มแรก (primary pigment) ทำหน้าที่สังเคราะห์แสงโดยตรง มีสีเขียวแกมน้ำเงิน สูตรโมเลกุล คือ $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ และมีสูตรโครงสร้างดังภาพ 2.6 ไม่ละลายน้ำแต่ละลายได้ในตัวทำละลายอินทรีย์ต่าง ๆ เช่น เอทิลแอลกอฮอล์ (ethyl alcohol), เอทิลอีเทอร์ (ethyl ether), อะซิโตน (acetone) และคลอโรฟอร์ม (chloroform) เป็นต้น คลอโรฟิลล์เอนี้ยังจำแนกออกเป็นชนิดย่อย ๆ ได้อีกหลายชนิดตามขนาดของคลื่นแสงที่ดูดไว้ เช่น คลอโรฟิลล์เอ 678, คลอโรฟิลล์เอ 683, P 700 (P = pigment) และอื่น ๆ เป็นต้น ซึ่งตัวเลขนั้นหมายถึงคลื่นแสงช่วงที่คลอโรฟิลล์เอชนิดนั้น ๆ ดูดได้มากที่สุด ส่วนรงควัตถุชนิดอื่นต้องรับแสงแล้วส่งต่อให้คลอโรฟิลล์เอ เรียกว่าเป็นรงควัตถุเสริม (accessory pigment) ในพืชชั้นสูงทั่ว ๆ ไปมีคลอโรฟิลล์เอมากกว่าคลอโรฟิลล์บีประมาณ 2-3 เท่า คลอโรฟิลล์เอมีการดูดกลืนแสงมากในช่วง 420 และ 660 นาโนเมตร พบรงควัตถุชนิดนี้ในพืชชั้นสูงทุกชนิดและสาหร่ายบางชนิด

2. คลอโรฟิลล์บี (chlorophyll b) เป็นคลอโรฟิลล์ที่มีสีเขียวอมเหลือง สูตรโมเลกุล คือ $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ มีสูตรโครงสร้างดังภาพ 2.7 โดยเปลี่ยน side-chain จาก CH_3 เป็น CHO มีคุณสมบัติในการละลายเหมือนกับคลอโรฟิลล์เอ ช่วงในการดูดกลืนแสง 435-643 นาโนเมตร พบได้ทั่วไปในพืชชั้นสูงทุกชนิดและสาหร่ายสีเขียว (green algae)



ภาพ 2.6 สูตรโครงสร้างของคลอโรฟิลล์ เอ (Lea and Leegood, 1999)

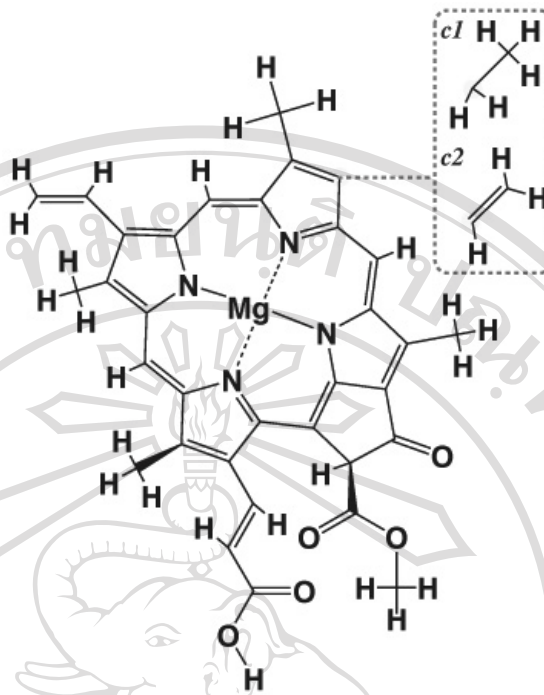


ภาพ 2.7 สูตรโครงสร้างของคลอโรฟิลล์ บี (Lea and Leegood, 1999)

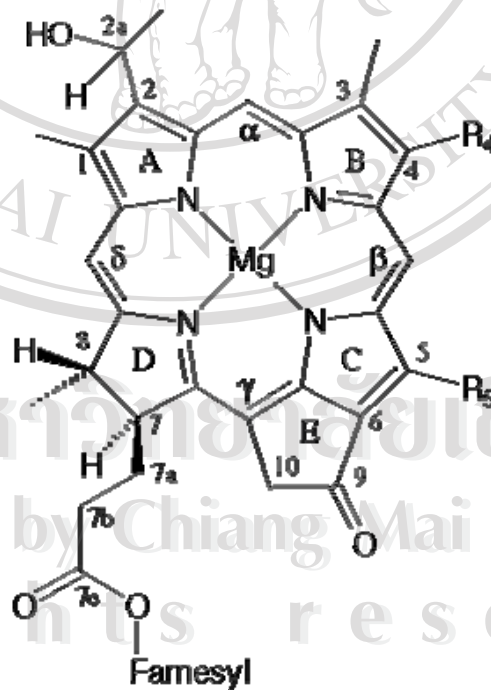
ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่

Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

3. คลอโรฟิลล์ซี (chlorophyll c) เป็นคลอโรฟิลล์ชนิดที่พบในพวกสาหร่ายสีน้ำตาล (brown algae) และสาหร่ายสีทอง (golden algae) แต่ไม่พบในพืชชั้นสูง (ภาพ 2.8)
4. คลอโรฟิลล์ดี (chlorophyll d) เป็นคลอโรฟิลล์ชนิดที่พบในพวกสาหร่ายสีแดง (red algae) และไม่พบในพืชชั้นสูง (ภาพ 2.9)



ภาพ 2.8 สูตรโครงสร้างของคลอโรฟิลล์ ซี (Lea and Leegood, 1999)



ภาพ 2.9 สูตรโครงสร้างของคลอโรฟิลล์ ดี (Lea and Leegood, 1999)

ในพืชชั้นสูงทั่วไปมีคลอโรฟิลล์เอ และคลอโรฟิลล์บี เป็นองค์ประกอบที่สำคัญซึ่งพบอยู่ทั่วไปในส่วนที่มีสีเขียว เช่น ใบ และผล โดยปริมาณของคลอโรฟิลล์อาจมีมากหรือน้อยแตกต่างกันขึ้นอยู่กับชนิด ส่วนต่าง ๆ และระยะการเจริญของผล (ตาราง 2.1)

ตาราง 2.1 ปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดในผลไม้บางชนิด (Godoy-Hernandez and Lozoya-Gloria, 1999)

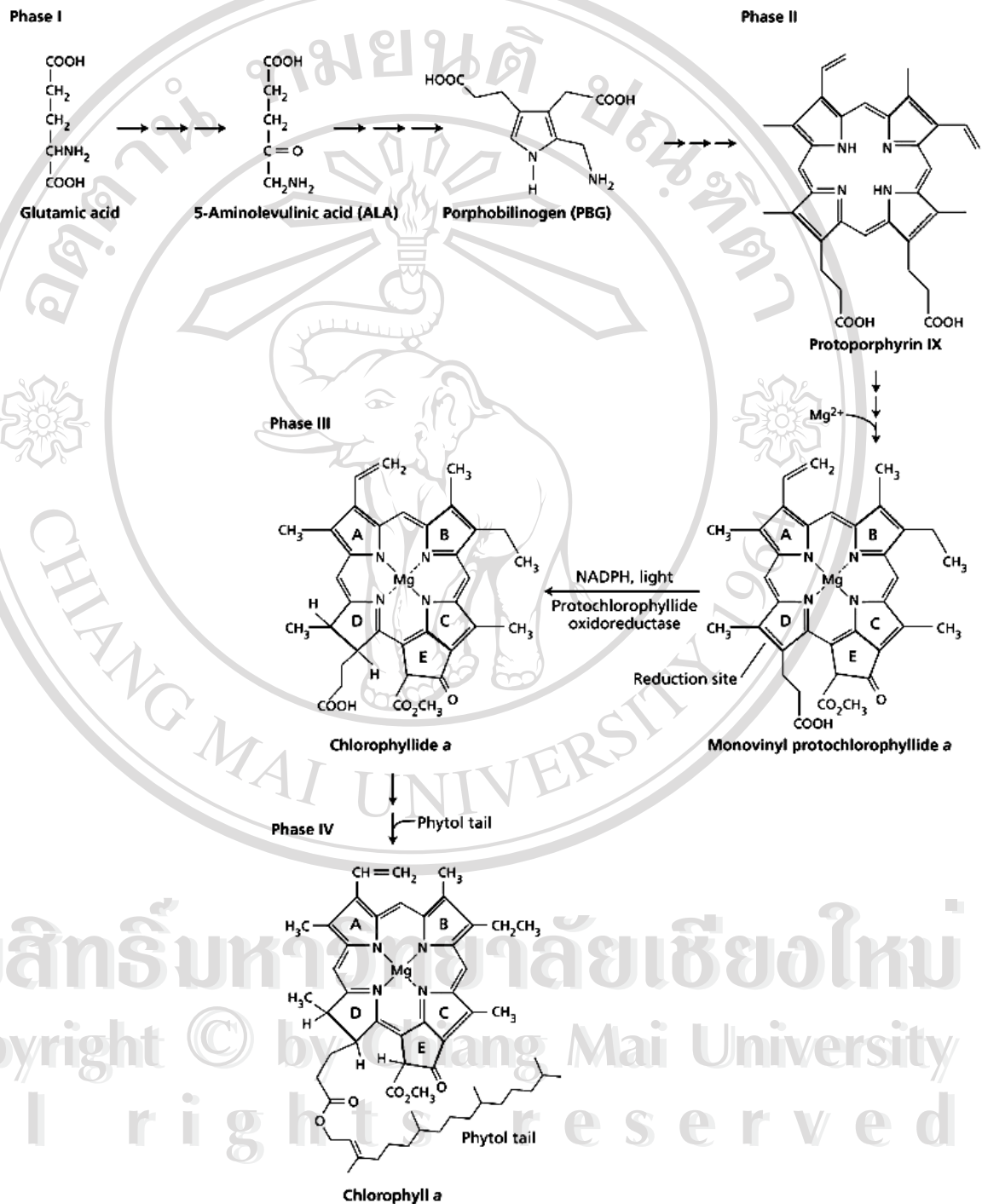
Fruit	Cultivar	Part of fruit	Ripening stage	Chlorophyll content (μg fresh weight)
Banana	Dwarf Cavendish	Peel	Unripe	60.0
Muskmelon	Gala	Peel	Unripe	345.0
Kumquat	Nagami	Flavedo	Unripe	26.5
Tangerine	Dancy	Flavedo	Unripe	330.0
Pummelo	Goliath	Flavedo	Unripe	90.0
Gooseberry	Goliath	Flavedo	Ripe	21.0
Grape	Riesling	Whole	Ripe	15.0
Pear	Super Trevoux	Peel	Ripe	4.5
	Spadona	Peel	Ripe	45.0
Muskmelon	Crenshaw	Pulp	Unripe	4.0
	Persian	Pulp	Unripe	20.0
Apple	Golden Delicious (1979)	Peel	Harvest ripe	53.0
	Golden Delicious (1981)	Peel	Harvest ripe	10.0

การสังเคราะห์และการสลายตัวของคลอโรฟิลล์ (chlorophyll biosynthesis and degradation)

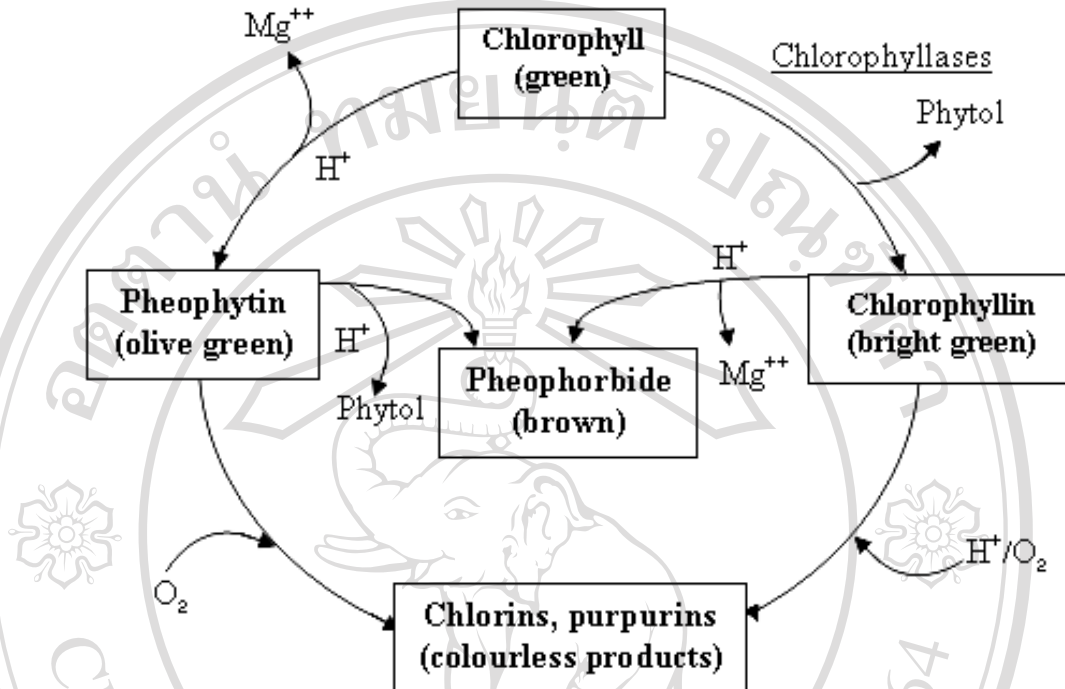
1. การสังเคราะห์คลอโรฟิลล์ กระบวนการสังเคราะห์คลอโรฟิลล์ในพืชชั้นสูงใช้ δ -aminolevulinic acid (ALA) เป็นสารตั้งต้น (precursor) ซึ่ง ALA 2 โมเลกุลรวมกันได้สาร porphobilinogen (PBG) โดย PBG 4 โมเลกุลมารวมกันแล้วมีการขจัดกลุ่ม NH_3 ออกได้สาร uroporphyrinogen III (urogen) ที่มีกรดอะซิติก (acetic acid) และกรดโพรไพโอนิก (propionic acid) อย่างละ 1 ตัว เกาะอยู่ที่วงแหวนไพโรลแต่ละวง จากนั้น acetic side-chains เกิดกระบวนการ

decarboxylation เปลี่ยนไปเป็น methyl groups และกรดโพโรไฟโบนิกเกิดกระบวนการ oxidative decarboxylation เปลี่ยนไปเป็น vinyl groups ที่วงแหวน A และ B ซึ่งต่อมาได้เป็น protoporphyrin IX รวมตัวกับ Mg ได้เป็น Mg-protoporphyrin IX จากนั้น Mg-protoporphyrin IX มีการเปลี่ยนรูปได้เป็น protochlorophyllide ที่มีวงแหวน cyclopentanone เป็นลักษณะเฉพาะของคลอโรฟิลล์และ protochlorophyllide เกิดกระบวนการ photoreduction ที่วงแหวน D ได้เป็น chlorophyllide a จากนั้น chlorophyllide a เกิดกระบวนการ esterification ที่ 7-propionic acid กับ phytol group โดยมีเอนไซม์คลอโรฟิลล์เลส (chlorophyllase) เป็นตัวเร่งปฏิกิริยาได้เป็นคลอโรฟิลล์เอแล้วถ้าคลอโรฟิลล์เอมีการเปลี่ยนแปลงที่ C ตำแหน่งที่ 3 โดยเปลี่ยนจาก CH₃ group เป็น CHO group ก็จะได้เป็นคลอโรฟิลล์บี (Godoy-Hernandez and Lozoya-Gloria, 1999; Bogorad, 1976) (ภาพ 2.10)

2. การสลายตัวของคลอโรฟิลล์ โมเลกุลของคลอโรฟิลล์ถูกสร้างขึ้นและสลายตัวอยู่ตลอดเวลา โดยในระหว่างการชราภาพหรือการเสื่อมสภาพของพืช ถ้าการสลายตัวเกิดขึ้นมากกว่าทำให้คลอโรฟิลล์หมดไปในที่สุด ซึ่งการสลายตัวของคลอโรฟิลล์อาจเกิดขึ้นเนื่องจากสภาพที่เป็นกรดทำให้อะตอมของแมกนีเซียมหลุดออกไปจากส่วนหัวของโมเลกุลคลอโรฟิลล์ได้สารฟีโอไฟดิน (pheophytin) ซึ่งยังมีสีเขียวอยู่ หรือเกิดจากการทำงานของเอนไซม์คลอโรฟิลล์เลสซึ่งพบมากในขณะที่ยอดกำลังสุก (Gross, 1987) หรืออาจเกิดจากพันธะคู่ (double bond) ในวงแหวนพอร์ไฟรินถูกทำลายลง ในผลไม้ส่วนใหญ่การเปลี่ยนแปลงสีเริ่มจากการสลายตัวของคลอโรฟิลล์ทำให้สีเขียวหายไป ตามปกติมักเกิดร่วมกับการสังเคราะห์รงควัตถุชนิดอื่น ๆ เช่น แคโรทีนอยด์ และแอนโทไซยานิน ซึ่งในเนื้อเยื่อทั่วไปมักมีแคโรทีนอยด์และแอนโทไซยานินปะปนอยู่แต่สีของแคโรทีนอยด์และแอนโทไซยานินถูกสีเขียวของคลอโรฟิลล์บังไว้ เมื่อคลอโรฟิลล์สลายตัวไปสีของแคโรทีนอยด์และแอนโทไซยานินจึงปรากฏเด่นชัดออกมาได้ (Kays, 1991) (ภาพ 2.11)



ภาพ 2.10 กระบวนการสังเคราะห์คลอโรฟิลล์ เอ (Godoy-Hernandez and Lozoya-Gloria, 1999)



ภาพ 2.11 กระบวนการสลายตัวของคลอโรฟิลล์ (Wills *et al.*, 1998)

2. แคโรทีนอยด์ (carotenoids)

แคโรทีนอยด์เป็นกลุ่มของรงควัตถุที่มีสีเหลืองจนถึงสีแดงอยู่ภายในโครโมพลาสต์ (chromoplast) ในเซลล์พืช แคโรทีนอยด์ไม่สามารถสังเคราะห์แสงได้แต่เป็นรงควัตถุเสริมในกระบวนการสังเคราะห์แสงโดยต้องถ่ายทอดพลังงานจากแสงที่ได้รับไปให้กับคลอโรฟิลล์เอ เพื่อนำไปใช้ในปฏิกิริยาการสังเคราะห์แสงต่อไป แคโรทีนอยด์เป็นสารประกอบไฮโดรคาร์บอนที่ไม่อิ่มตัว (unsaturated hydrocarbon) ไม่ละลายในน้ำและแอลกอฮอล์แต่ละลายในเอทิลอีเทอร์และคลอโรฟอร์ม แคโรทีนอยด์มีสูตรโมเลกุลคือ $C_{40}H_{56}$ โดยที่พบมากที่สุด คือ β -carotene ประกอบด้วย 2 กลุ่มใหญ่ ๆ คือ แคโรทีน ซึ่งเป็นไฮโดรคาร์บอนที่ไม่มีออกซิเจน (oxygen free hydrocarbon) และแซนโทฟิลล์ (xanthophyll) ซึ่งมีออกซิเจนรวมอยู่ในโมเลกุล (คณัย, 2540; Gross, 1987)

แคโรทีนอยด์มีหลายชนิด และชนิดที่สำคัญ ได้แก่ (Gross, 1987)

- แคโรทีน พบในผักและผลไม้ทุกชนิด แคโรทีน แบ่งออกเป็น 2 ชนิด คือ

1. ไชคลิกแคโรทีน (cyclic carotene) คือ แคโรทีนที่กลุ่มที่อยู่ตรงปลายสุด (end group) เชื่อมต่อกันเป็นวง เช่น β -carotene, ε -carotene และ χ -carotene เป็นต้น

2. อะไซคลิกแคโรทีน (acyclic carotene) คือ แคโรทีนที่กลุ่มที่อยู่ตรงปลายสุด (end group) ไม่ได้เชื่อมเกาะกันเป็นวง เช่น (p-carotene)

- โลโคพีน (lycopene) มีสีส้มแดง พบในผลไม้เชือกเทศ

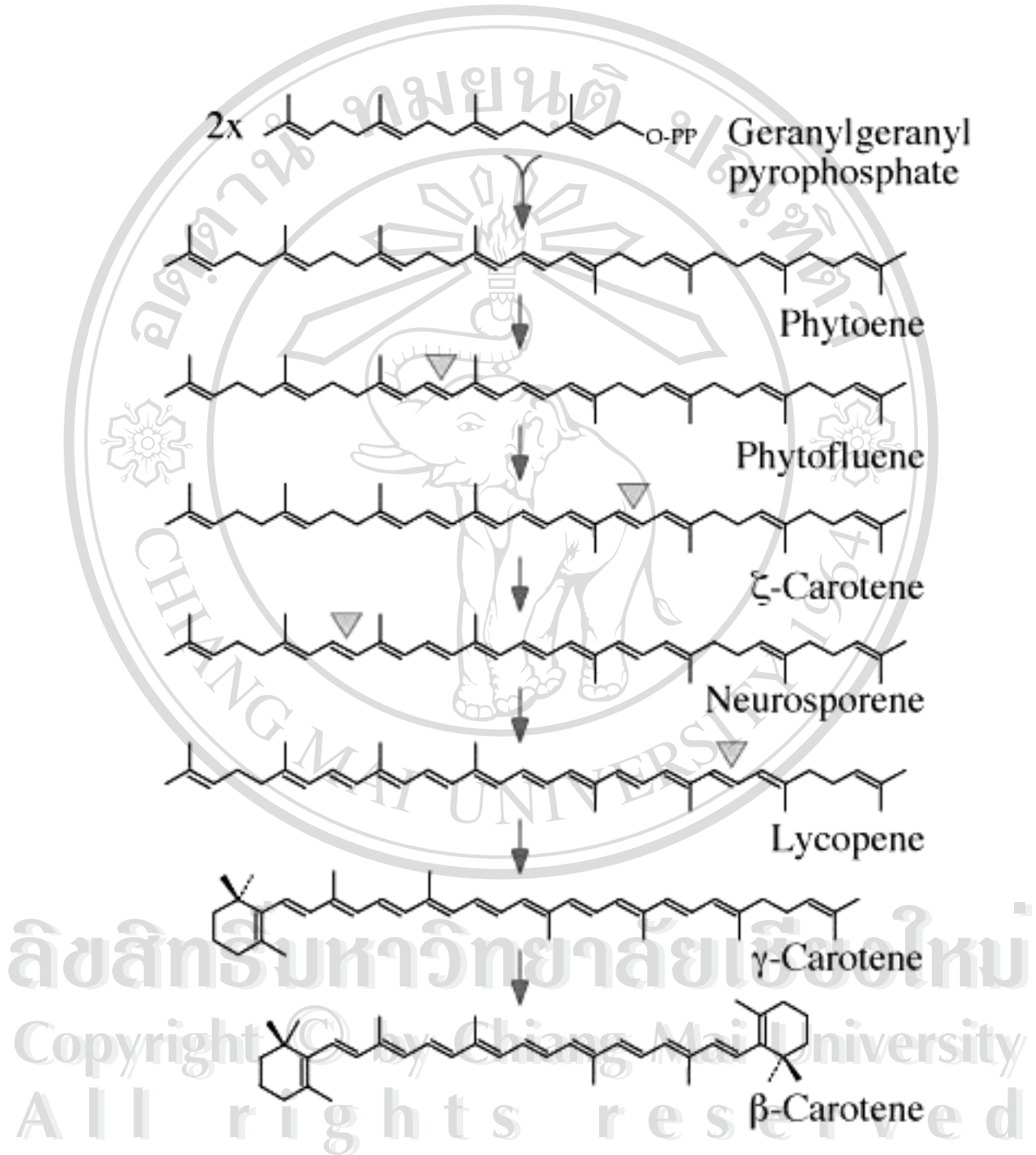
- แชนโทฟิลล์ มีสีเหลืองส้มพบในผลไม้เกือบทุกชนิด ในผลไม้แต่ละชนิดมีรงควัตถุกลุ่มแคโรทีนอยด์แตกต่างกันไปตามชนิดของผลไม้ โดยรงควัตถุแคโรทีนอยด์ที่พบในพืชชั้นสูงทุกชนิดคือ β -carotene ทั้งนี้มีปริมาณที่แตกต่างกันขึ้นกับอายุและส่วนต่าง ๆ ของพืชชนิดนั้น ๆ

การสังเคราะห์และการสลายตัวของแคโรทีนอยด์ (carotenoids biosynthesis and degradation)

1. การสังเคราะห์แคโรทีนอยด์ กระบวนการสังเคราะห์แคโรทีนอยด์ไม่ขึ้นกับแสง (light independent) ในผลไม้บางชนิดใช้ปริมาณของแคโรทีนอยด์เป็นตัวบ่งชี้ในการเข้าสู่ระยะแก่ (mature) หรือสุก (ripening) ของผลไม้ได้ โดยแคโรทีนอยด์สร้างเพิ่มมากขึ้นเมื่อผลไม้เข้าสู่ระยะแก่หรือสุก ผลที่ในช่วงเข้าสู่ระยะการสุกมีการสร้างรงควัตถุแคโรทีนอยด์มากที่สุด เช่น มะม่วง มะละกอ และฟักทอง เป็นต้น แคโรทีนอยด์เกิดจาก isoprenoid เกาะกัน (isoprenoid polyenes) โดยเกิดจาก C_5 isoprene unit 8 อัน มาเชื่อมต่อกันแบบหัวต่อหาง หรือหางต่อหางก็ได้ บริเวณส่วนท้ายของกลุ่มที่อยู่ตรงปลายสุดเชื่อมต่อกันเป็นวงหรือไม่เป็นวงก็ได้ ในการสังเคราะห์แคโรทีนอยด์มีเอนไซม์เข้ามาเกี่ยวข้องในทุกขั้นตอนโดยการสังเคราะห์แคโรทีนอยด์มีกรดมีวาโลนิก (mevalonic acid; MVA) เป็นสารตั้งต้น โดย MVA เปลี่ยนเป็น MVA-5-pyrophosphate โดยมี adenosine triphosphate (ATP) เข้าร่วม ได้เป็น isopentenyl pyrophosphate (IPP) และ IPP เปลี่ยนไปเป็น geranyl geranyl pyrophosphate (GGPP) โดยมี prenyl-transferase enzyme เข้าช่วย ซึ่ง IPP รวมตัวกับ dioxymevalonic acid pyrophosphate (DMAPP) ได้เป็น geranyl pyrophosphate (GPP) แล้ว GPP รวมตัวกับ IPP ได้เป็น farnesyl pyrophosphate (FPP) จากนั้น FPP รวมตัวกับ IPP อีกครั้งได้ GGPP ในที่สุด

GGPP เป็นสารตั้งต้นของการสร้างแคโรทีนอยด์ โดย GGPP 2 โมเลกุลมารวมกันได้เป็นโลโคพีนแล้วโลโคพีนมีการสร้างวงเกิดขึ้นที่กลุ่มที่อยู่ปลายสุดด้านซ้ายเรียกว่า monocyclic carotenoids ได้แก่ δ -carotene กับ β -carotene และมีเชื่อมต่อกันเป็นวงเกิดขึ้นที่กลุ่มที่อยู่ปลายสุดทั้ง 2 ด้าน เรียกว่า bicyclic carotenoids ได้แก่ α -carotene กับ β -

carotene ซึ่งการเชื่อมต่อกันเป็นวงจะเป็น cyclization mechanism โดยมีการเคลื่อนย้ายพันธะเคมีเกิดขึ้นจนได้เป็นวงขึ้นมา (ภาพ 2.12)



ภาพ 2.12 กระบวนการสังเคราะห์ β -carotene (Godoy-Hernandez and Lozoya-Gloria, 1999)

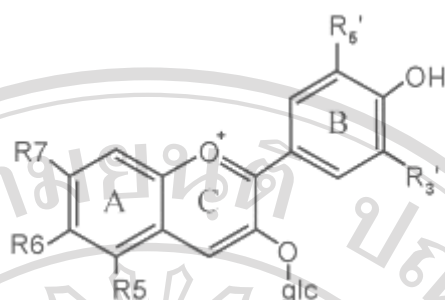
รงควัตถุแคโรทีนอยด์มีคุณค่าทางด้านโภชนาการเป็นอย่างมาก เช่น β -carotene เป็นตัวทำให้เกิดวิตามินเอ (retinol) ได้โดยโมเลกุลของ β -carotene เกิดการออกซิไดซ์ได้โมเลกุลของวิตามินเอ 2 โมเลกุล (Godoy-Hernandez and Lozoya-Gloria, 1999)

2. การสลายตัวของแคโรทีนอยด์ รงควัตถุในกลุ่มแคโรทีนอยด์มีจำนวนมากและค่อนข้างคงตัวกว่ารงควัตถุในกลุ่มของคลอโรฟิลล์และแอนโทไซยานิน โดยเฉพาะไลโคพีนและ β -carotene มีปริมาณมากและคงตัวมากกว่าสารตัวอื่น ดังนั้นรงควัตถุในกลุ่มแคโรทีนอยด์จึงมีการเปลี่ยนแปลงและสลายตัวได้ยาก การสลายไปของแคโรทีนอยด์เกิดขึ้นพร้อม ๆ กับการเสื่อมสภาพหรือการหมักอายุขัยของพืช ซึ่งส่วนใหญ่เกิดจากปัจจัยภายในของพืชเองและปัจจัยภายนอก เช่น เซลล์ของพืชเสื่อมสภาพหรือมีการสะสมสารพิษเมื่อพืชมีอายุมากขึ้น ระดับฮอร์โมนภายในพืช แสง ออกซิเจน อุณหภูมิ ปฏิกิริยาและการปฏิบัติต่อดันพืช เป็นต้น (Godoy-Hernandez and Lozoya-Gloria, 1999)

3. แอนโทไซยานิน (anthocyanins)

เป็นกลุ่มของรงควัตถุที่มีสีแดงไปจนถึงสีม่วงหรือสีน้ำเงิน ซึ่งแอนโทไซยานินจัดอยู่ในกลุ่มของรงควัตถุพวกฟลาโวนอยด์ แอนโทไซยานินพบอยู่ใน organelle ที่เรียกว่าแวคิวโอลในเซลล์ที่อยู่ในชั้น sub-epidermal tissue ของใบ ดอก และผลของพืช โดยแอนโทไซยานินมีการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างไปตามค่าความเป็นกรด-ด่าง (pH) ในแวคิวโอลที่เปลี่ยนแปลงไป ถ้า pH = 1 (เป็นกรด) มีสีส้มแดง ถ้า pH < 6 ไม่มีสี ถ้า pH > 6 (เป็นด่าง) มีสีน้ำเงิน และถ้า pH เป็นด่างมากเกินไปจะทำให้แอนโทไซยานินเสียโครงสร้าง แอนโทไซยานินละลายได้ดีในด่างละลายที่มีขี้ผึ้ง เช่น แอลกอฮอล์โดยความสามารถในการละลายเพิ่มขึ้นถ้าด่างละลายมีความเป็นกรดเพิ่มขึ้น และสามารถละลายในน้ำได้ด้วย (Moskowitz and Hrazdina, 1981)

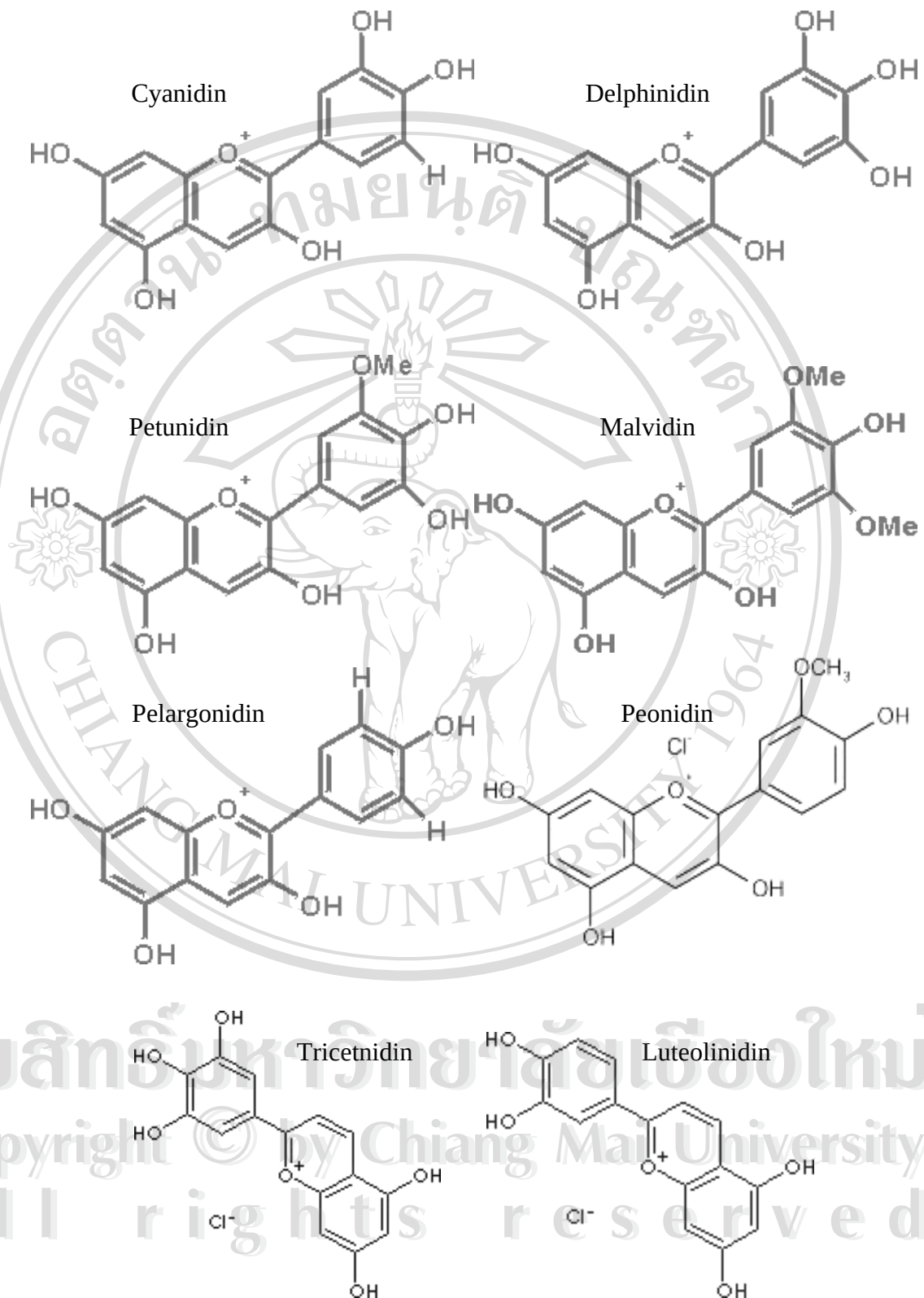
แอนโทไซยานินมี flavan nucleus เป็นโครงสร้างพื้นฐานที่สำคัญ โดย flavan nucleus ประกอบด้วยวงแหวน A, วงแหวน B และวงแหวน C โดยวงแหวน A และ B เป็นวงสำคัญที่เมื่อมีการเปลี่ยนแปลงเกิดขึ้น จะทำให้เปลี่ยนโครงสร้างเป็นสารอนุพันธ์ตัวอื่น ๆ และมีวงแหวน C เป็นตัวเชื่อมระหว่างวงแหวน A และ B ดังภาพ 2.13 (Gross, 1987)



ภาพ 2.13 โครงสร้างพื้นฐานของแอนโทไซยานิน (Moskowitz and Hrazdina, 1981)

Godoy–Hernandez and Lozoya–Gloria (1999) ได้แบ่งรงควัตถุแอนโทไซยานินที่มีการเปลี่ยนแปลงมาจาก anthocyanidin ในธรรมชาติสามารถระบุได้ 17 กลุ่มดังนี้คือ apigeninidin, aurantinidin, capensinidin, columnidin, 5–methylcyanidin, 6–hydroxycyanidin, delphinidin, europinidin, hirstidin, luteolinidin, malvidin, pelargonidin, peonidin, petunidin, pulchellidin, rosinidin และ tricetinidin โดยโครงสร้างที่เปลี่ยนไปขึ้นอยู่กับตำแหน่งและการ methylation ของ hydroxyl groups ซึ่งจะจับกับวงแหวน A และที่จำเพาะกับวงแหวน B (ภาพ 2.14)

อย่างไรก็ตามการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของแอนโทไซยานินที่พบในธรรมชาติมักพบแอนโทไซยานินอยู่ 3 กลุ่มหลัก คือ กลุ่มของ pelargonidin (Pg) ซึ่งถูก hydroxylated ที่ตำแหน่ง 4'–position เท่านั้นและเกิดเป็นสีส้ม สีม่วง สีแดง และสีคล้ำเนื้อปลา salmon กลุ่มของ cyanidin (Cy) มี hydroxyl groups เกาะที่ตำแหน่ง 3' และ 4'–positions ซึ่งทำให้เกิดสีส้มแดง และกลุ่มของ delphinidin (Dp) มีการ hydroxylation ที่ตำแหน่ง 3', 4', 5–positions ซึ่งทำให้เกิดมีสีม่วง สีม่วงอมน้ำเงินและสีฟ้า นอกจากนี้ทั้ง Pg, Cy และ Dp สามารถที่เกิดการผสมเกิดเป็นสีต่าง ๆ ได้ตั้งแต่สีส้มแดงจนกระทั่งถึงสีฟ้าก็ได้ anthocyanidin methyl ethers รวมตัวกันเกิดเป็น peonidin ซึ่งมีสีม่วงแดง หรือเกิดจากการรวมตัวกันของ cyanidin และ petunidin ก็ได้ นอกจากนี้ malvidin ซึ่งมีสีม่วงก็เกิดจากการรวมกันของ delphinidin ได้เช่นเดียวกัน นั่นคือแอนโทไซยานินที่สร้างขึ้นมีความแตกต่างกันไปขึ้นอยู่กับจำนวนของหมู่ hydroxyl group ภายในโมเลกุล ชนิด และจำนวนน้ำตาลที่เกาะกับโครงสร้างของ anthocyanidin ทำให้เกิดชนิดและสีของแอนโทไซยานินที่แตกต่างกันไป (Godoy–Hernandez and Lozoya–Gloria, 1999) (ตาราง 2.2)



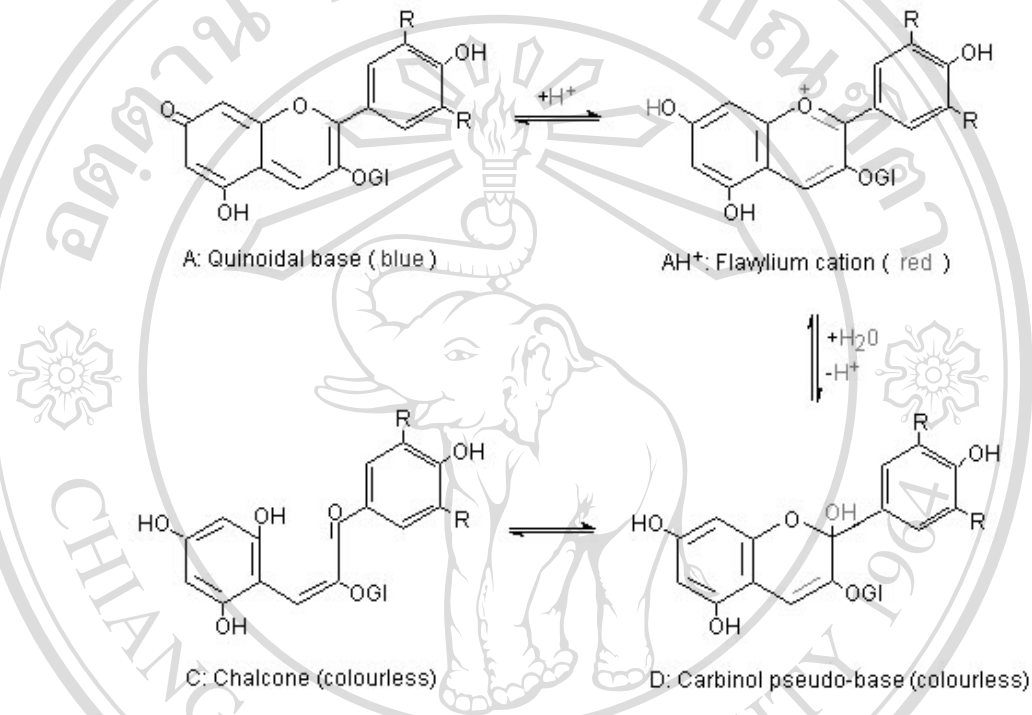
ภาพ 2.14 สูตรโครงสร้างของแอนโทไซยานินบางชนิด (Godoy-Hernandez and Lozoya-Gloria, 1999)

ตาราง 2.2 สีของแอนโทไซยานินที่เกิดจากการจับกันของ hydroxyl group กับ anthocyanidin ที่ตำแหน่งต่างกัน (Mazza and Miniati, 1993)

Name	Substitution pattern							Color
	3	5	6	7	3'	4'	5'	
Apigeninidin (Ap)	H	OH	H	OH	H	OH	H	Orange
Aurantidin (Au)	OH	OH	OH	OH	H	OH	H	Orange
Capensinidin (Cp)	OH	OMe	H	OH	OMe	OH	OMe	Bluish-red
Cyanidin (Cy)	OH	OH	H	OH	OH	OH	H	Orange-red
Delphinidin (Dp)	OH	OH	H	OH	OH	OH	OH	Bluish-red
Europinidin (Eu)	OH	OMe	H	OH	OMe	OH	OH	Bluish-red
Hirsutidin (Hs)	OH	OH	H	OMe	OMe	OH	OMe	Bluish-red
6-Hydroxycyanidin (6 OHCy)	OH	OH	OH	OH	OH	H		Red
Luteolinidin (Lt)	H	OH	H	OH	OH	OH	H	Orange
Malvidin (Mv)	OH	OH	H	OH	OMe	OMe	OMe	Bluish-red
5-methylcyanidin (5-Mcy)	OH	OMe	H	OH	OH	H		Orange-red
Pelargonidin (Pg)	OH	OH	H	OH	H	OH	H	Orange
Peonidin (Pn)	OH	OH	H	OH	OMe	OH	H	Orange-red
Petunidin (Pt)	OH	OH	H	OH	OMe	OH	OH	Bluish-red
Pulchellidin (Pl)	OH	OMe	H	OH	OH	OH	OH	Bluish-red
Rosinidin (Rs)	OH	OH	H	OMe	OMe	OH	H	Red
Tricetinidin (Tr)	H	OH	H	OH	OH	OH	H	Red

มีแอนโทไซยานินจำนวนมากที่เกิดจาก anthocyanidin ซึ่งขึ้นอยู่กับกระบวนการ glycosylation และ acylation นอกจากนี้แอนโทไซยานินสามารถแบ่งกลุ่มได้หลายกลุ่มด้วยกัน เช่น 3-monosides, 3-biosides, 3-triosides, 3-monosides-5-monosides, 3-biosides-5-monosides, 3-monosides-7-monosides และ 3-biosides-7-monosides ซึ่งแอนโทไซยานินประกอบด้วยส่วนของ ester จาก organic acid และ hydroxyl ของ anthocyanidin หรือ sugar moiety สำหรับน้ำตาลที่พบบ่อยในโมเลกุลของแอนโทไซยานินคือ glucose, galactose, rhamnose, β -D-glucopyranose, gentiobiose, sambubiose, rutinose และ 2^G-glucosylrutinose เป็นต้น (Godoy-Hernandez and Lozoya-Gloria, 1999; Mazza

and Miniati, 1993) นอกจากนี้รั้วควัตถุแอนโทไซยานินมีการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างตามค่าความเป็นกรด-ด่างที่เปลี่ยนแปลงและการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างดังกล่าวก็มีความสัมพันธ์กับสีที่ปรากฏ (ภาพ 2.15) และสีที่ปรากฏมีปริมาณมากหรือน้อยขึ้นอยู่กับปริมาณน้ำตาลด้วย (Saure, 1990)



ภาพ 2.15 การเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของแอนโทไซยานินอันเนื่องมาจาก pH (ดัดแปลงจาก Mazza and Miniati, 1993)

Forkmann (1991) และ Markakis (1974) รายงานว่าในไม้ประดับบางชนิดเช่น *Antirrhinum*, *Dianthus*, *Lathyrus*, *Mattiola*, *Petunia* และ *Streptocarpus* มีชนิดของแอนโทไซยานินเพียงชนิดเดียวเท่านั้น ในพืชอื่นเช่น *Hyacinthus*, *Primula*, *Rosa*, *Tulipa* และ *Verbena* มีแอนโทไซยานินหลายชนิดผสมกันดังมีการศึกษาในผลไม้และผักบางชนิด เช่น แอปเปิ้ล (*Malus pumila*), กะหล่ำปลี (*Brassica oleracea* var. *capitata*), เชอร์รี่ (*Prunus cerasus*), ฟิก (*Ficus carica*), มัลเบอร์รี่ (*Morus nigra*), ท้อ (*Prunus persica*), ราสเบอร์รี่ (*Rubus idaeus*) พบว่ามี cyanidins ในปริมาณมาก มะเขือม่วง (*Solanum melongena*) และ pomegranate (*Punica granatum*) พบ delphinidins ในพืชเรดิช (*Raphanus sativus*) พบ pelargonidin สำหรับ cyanidin และ peonidin พบใน cherry sweet (*Prunus avium*) และ

แครนเบอร์รี่ (*Vaccinium macrocarpon*) ส่วน cyanidin และ delphinidin พบในแบล็กเคอแรนท์ (*Ribes nigrum*) และส้ม (*Citrus sinensis*) สำหรับองุ่น (*Vitis vinifera*) (Kallithraka *et al.*, 2005) พบ malvidin, peonidin, delphinidin, cyanidin, petunidin และ pelargonidin สำหรับความเข้มข้นของแอนโทไซยานินที่พบสามารถพบได้ตั้งแต่ 0.1–1 %

ปริมาณแอนโทไซยานินทั้งหมดในผลไม้แต่ละชนิดมีปริมาณที่แตกต่างกันไป ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับชนิดของผลไม้ ดังตาราง 2.3 (Gross, 1987)

ตาราง 2.3 ปริมาณแอนโทไซยานินทั้งหมดในผลไม้บางชนิด (Gross, 1987)

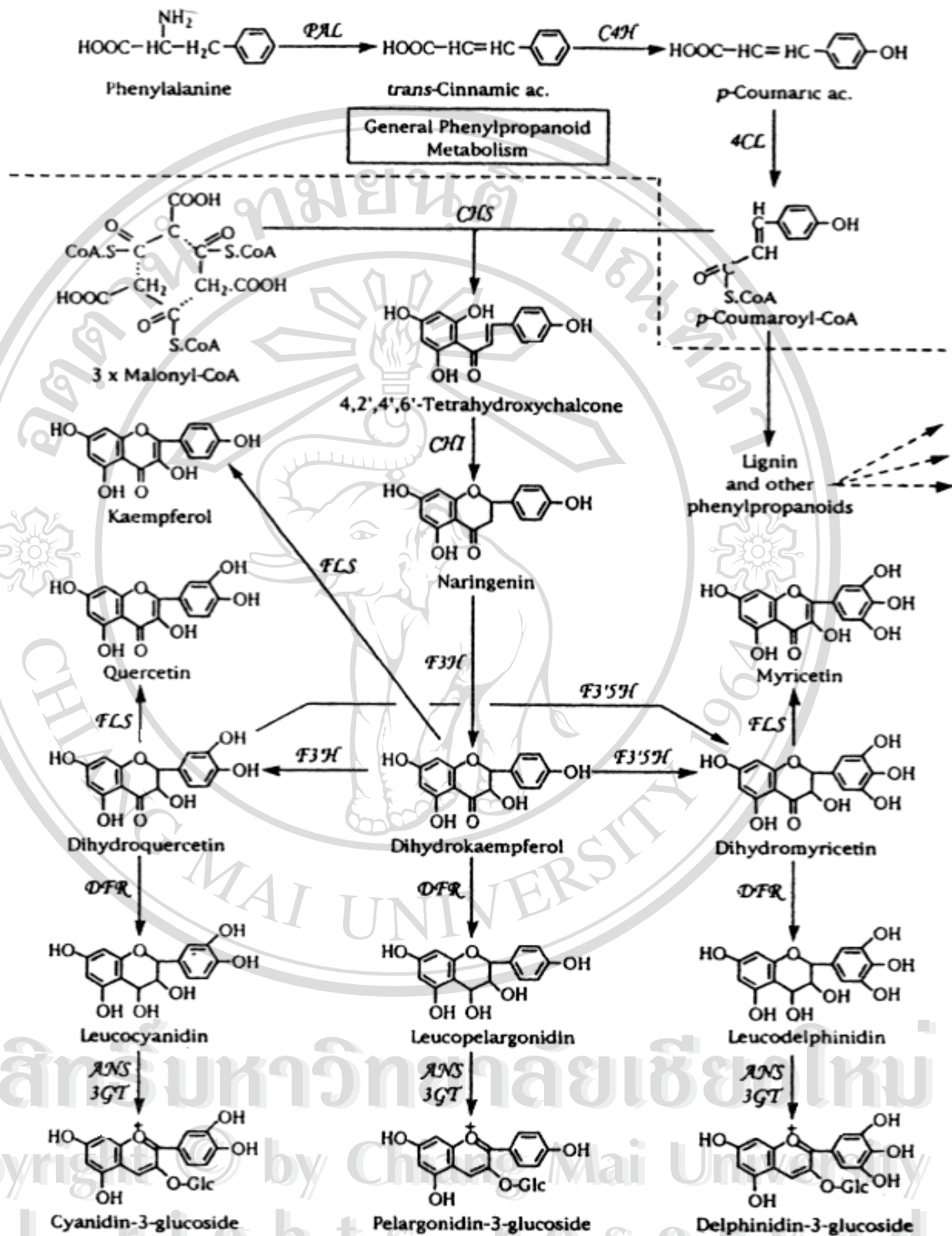
Fruit	Ripening stage	Anthocyanin content (mg/100 g fresh weight)
Cranberry	Ripe	45–100
Currant, red	Ripe	16
Cherry, sour	Ripe	45
Grape, muscadine	Ripe	40–403
Raspberry	Ripe	20–60
Strawberry	Ripe	45–70

การสังเคราะห์และการสลายตัวของแอนโทไซยานิน (Anthocyanin biosynthesis and degradation)

1. การสังเคราะห์แอนโทไซยานิน (Godoy–Hernandez and Lozoya–Gloria, 1999) ในการสังเคราะห์แอนโทไซยานินซึ่งเป็นกระบวนการ phenylpropanoid metabolism เริ่มต้นจาก phenylalanine ถูกดัดแปลงโดยเอนไซม์ PAL ได้ cinnamic acid จากนั้นถูก hydroxylated ทำให้สูญเสียหมู่ methyl groups โดย hydroxylases และ O-methyltransferases ได้เป็น *p*-coumaric acid และ hydroxycinnamic acids อื่นๆ จากนั้น *p*-coumaric acid รวมตัวกับ CoA โดยเอนไซม์ 4-coumarate CoA; CoA ligase (4CL) ได้เป็น *p*-coumaroyl CoA ลำดับต่อมาของการสังเคราะห์แอนโทไซยานินมีโมเลกุลของ malonyl-CoA 3 โมเลกุลมารวมกับ *p*-coumaroyl-CoA โดยมีเอนไซม์ chalcone synthase (CHS) ช่วยในการเร่งปฏิกิริยา ได้สาร 4, 2', 4', 6'-tetrahydroxychalcone ซึ่งสารนี้ถูกเอนไซม์ chalcone isomerase (CHI) เร่งปฏิกิริยาได้เป็น flavanone (naringenin) จากนั้นก็ถูกเร่งปฏิกิริยาโดยเอนไซม์ flavanone 3-hydroxylase (F3H) ได้เป็น dihydroflavonol หรือ dihydrokaempferol

dihydroflavonol สามารถเปลี่ยนเป็นสารประกอบที่มีหมู่ OH ต่าง ๆ ได้โดยมี
 เอนไซม์ flavonoid 3'-hydroxylase (F3'H) เร่งปฏิกิริยา ได้เป็นสาร dihydroquercetin (Dhq)
 หรือถูกเอนไซม์ flavonoid 3'-5'-hydroxylase (F3'5'H) เร่งปฏิกิริยาได้สาร
 dihydromyricetin (Dhm) ก็ได้ นอกจากนี้ F3'5'H สามารถเปลี่ยน dihydroquercetin ไปเป็น
 dihydromyricetin ได้ด้วยเช่นกัน ในการเปลี่ยน dihydroflavonols กลายเป็นแอนโทไซยานินมี
 เอนไซม์เกี่ยวข้องคือ dihydroflavonols ถูกเปลี่ยนไปเป็น flavan-3, 4-cis-diols
 (leucoanthocyanidins) โดยเอนไซม์ dihydroflavonol 4-reductase (DFR) เป็นตัวเร่ง
 ปฏิกิริยา จากนั้นถูกเปลี่ยนไปเป็น anthocyanidin โดยถูก oxidation, dehydration และ
 glycosylation ได้เป็น corresponding brick-red pelargonidin, red cyanidin และ blue
 delphinidin ซึ่งสารทั้งหมดนี้ถูกกระตุ้นโดยเอนไซม์ anthocyanidin synthase (ANS) และ
 flavonoid 3-glucosyltransferase (3GT) ดังนั้นแอนโทไซยานินเป็น glycosides ของ
 anthocyanidins และนอกจากนี้ anthocyanidin 3-glucosides สามารถถูกเปลี่ยนได้หลาย
 รูปแบบโดยกระบวนการ glycosylation, methylation และ acylation ดังนั้นการเปลี่ยนรูป
 รวมถึงชนิดของ glycosides และ acyl attached groups ขึ้นอยู่กับชนิดของพืชด้วย ในขณะนี้ยัง
 ไม่ทราบแน่ชัดว่าแอนโทไซยานินเหล่านี้ซึ่งสร้างที่ไซโตพลาสซึมเคลื่อนเข้าไปสู่แวคิวโอลได้
 อย่างไรหลังจากที่มีการเชื่อมรวมกับน้ำตาลแล้ว (ภาพ 2.16)

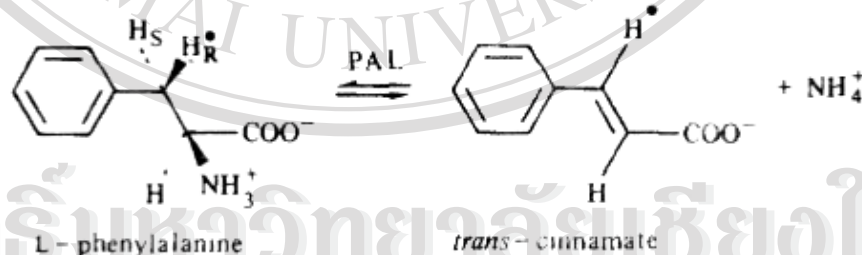
2. การสลายตัวของแอนโทไซยานิน การสลายตัวของแอนโทไซยานินเกิดจาก
 การเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของแอนโทไซยานินในแวคิวโอลอันเนื่องมาจากปัจจัยหลายประการ เช่น
 ระดับความเป็นกรด-ด่างในแวคิวโอล ปริมาณน้ำตาลในเซลล์ อายุของพืช แสง อุณหภูมิ ระดับ
 ฮอร์โมนภายในพืช และฮอร์โมนหรือสารเคมีที่ได้รับจากภายนอก เป็นต้น ทั้งนี้การสร้างและการ
 สลายของแอนโทไซยานินมีปัจจัยทั้งภายนอกและภายในเข้ามาเกี่ยวข้องมากมาย ในบางปัจจัยก็มี
 ความสัมพันธ์กันด้วย ดังจะกล่าวต่อไป (Zhang *et al.*, 2001; Godoy-Hernandez and Lozoya-
 Gloria, 1999)



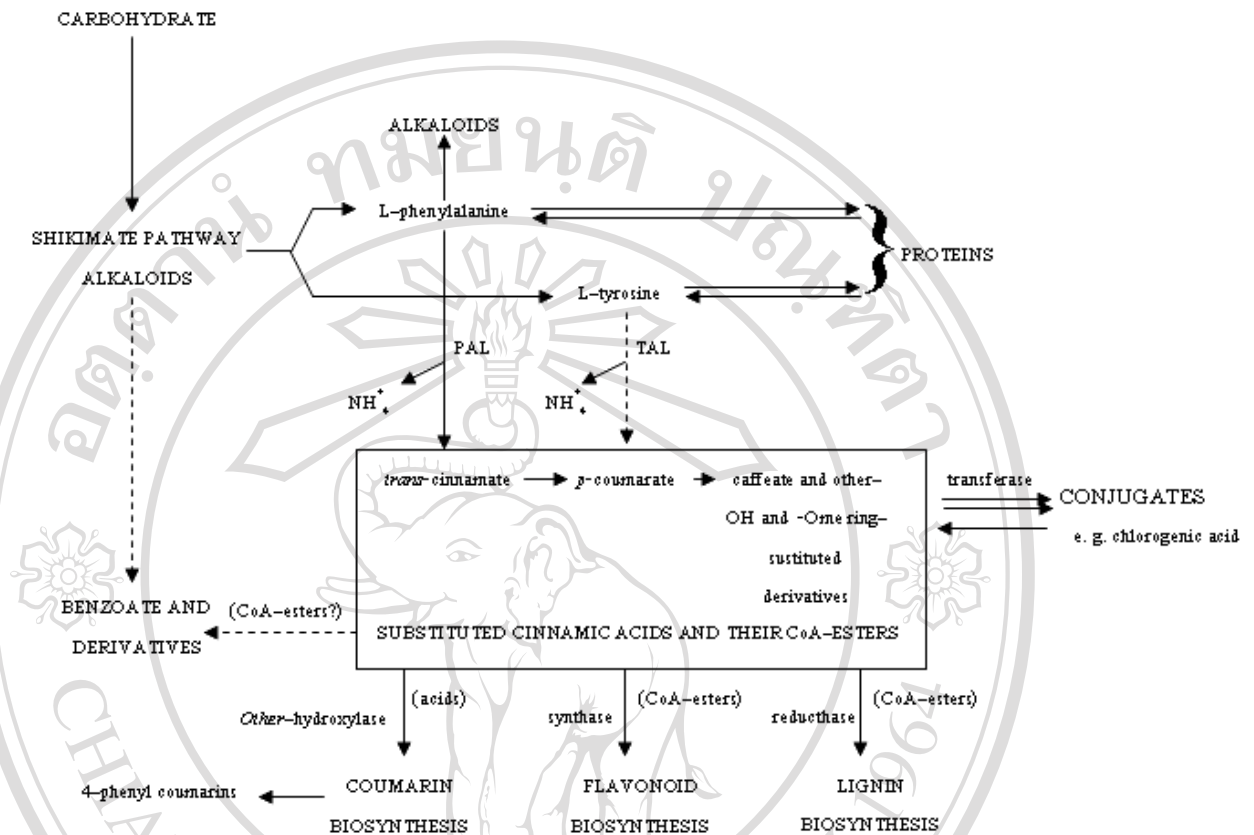
ภาพ 2.16 การสังเคราะห์รงควัตถุแอนโทไซยานิน (Godoy-Hernandez and Lozoya-Gloria, 1999)

2.6 เอนไซม์ฟีนิลอะลานีน แอมโมเนีย-ไลเอส (phenylalanine ammonia-lyase; PAL)

เอนไซม์ฟีนิลอะลานีน แอมโมเนีย-ไลเอส (PAL; EC. 4. 3. 1. 5) เป็นเอนไซม์ที่ทำหน้าที่เร่งปฏิกิริยาการดึงหมู่แอมโมเนียและไฮโดรเจนออกจากโมเลกุลของสับสเตรท โดยไม่อาศัยน้ำเป็นตัวทำปฏิกิริยาซึ่งช่วยเปลี่ยนรูปของ L-phenylalanine เป็น *trans*-cinnamate (ภาพ 2.17) และเป็นเอนไซม์ตัวแรกในกระบวนการสังเคราะห์ฟลาโวนอยด์และกระบวนการสังเคราะห์ฟีนิลโพรพานอยด์ (ภาพ 2.18) ซึ่งเกี่ยวข้องกับสารทุติยภูมิหลายชนิด เช่น สารประกอบฟีนอลิก แอนโทไซยานิน ฟลาโวนอยด์ แทนนิน ลิคนิน ฟุราโนควมาริน และโครงสร้างของผนังเซลล์ เป็นต้น โดยทั่วไปสารประกอบฟีนอลิกหรือผลิตภัณฑ์ตัวสุดท้ายในกระบวนการสังเคราะห์ฟีนอลิกจะเป็นตัวควบคุมเอกทิวิดีของเอนไซม์ PAL ทั้งนี้อัตราการสะสมแอนโทไซยานินอาจจะถูกควบคุมโดยทั้งเอกทิวิดีของ PAL หรือระดับความเข้มข้นของสารตั้งต้น (European Bioinformatics Institute, 2005; Jones, 1984; Ju *et al.*, 1995 b) และสามารถติดตามการสร้างแอนโทไซยานินได้ในระหว่างการเจริญพัฒนาของผล โดยเอนไซม์ PAL มีผลโดยตรงต่อการสร้างสารตั้งต้นของแอนโทไซยานินคือ มีผลต่อการสร้างโครงหลักของสารประกอบฟลาโวนอยด์ซึ่งเป็นโมเลกุลพื้นฐานของแอนโทไซยานิน เอนไซม์ PAL ถ้ามีการทำงานมากทำให้มีปริมาณแอนโทไซยานินในระดับที่สูงขึ้น แต่ถ้ามีการทำงานที่น้อยทำให้การสังเคราะห์แอนโทไซยานินลดต่ำลงได้และในการทำงานของเอนไซม์ PAL ถูกกระตุ้นได้โดยแสงชนิดต่าง ๆ เช่น แสงอุลตราไวโอเลตหรือแสงสีม่วงหรือสีน้ำเงินอาจเนื่องมาจากการตอบสนองของไฟโตโครม (phytochrome) ต่อช่วงแสง (Saure, 1990)



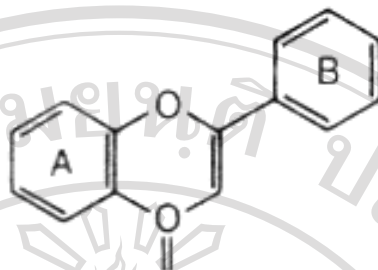
ภาพ 2.17 กระบวนการดึงหมู่แอมโมเนียของ L-phenylalanine โดยมีเอนไซม์ PAL เป็นตัวเร่งปฏิกิริยา (Jones, 1984)



ภาพ 2.18 กระบวนการสังเคราะห์สารประกอบสำคัญที่เกิดจากกระบวนการฟีนิลโพรพานอยด์ (Jones, 1984)

ในกระบวนการสังเคราะห์ฟีนิลโพรพานอยด์ มีสารประกอบที่สำคัญอยู่สองชนิดที่เกี่ยวข้องกับการเจริญเติบโตของผล สารประกอบตัวแรกคือแอนโทไซยานินซึ่งได้กล่าวไปแล้วข้างต้น อีกตัวหนึ่งคือสารประกอบฟีนอลิกซึ่งมีความสำคัญต่อการเจริญเติบโตของผล และคุณภาพของผลในด้านสี กลิ่นและรสชาติเมื่อผลสุกแก่ (दनัย, 2540)

สารประกอบฟีนอลิก (phenolic compounds) เป็นสารที่พบได้ในพืชทั่วไป มีคุณสมบัติเป็นสารอินทรีย์ที่มีสูตรโครงสร้างทางเคมีเป็นวงแหวนที่มีหมู่ไฮดรอกซิลอย่างน้อยหนึ่งหมู่หรือมากกว่านั้น สามารถละลายได้ในน้ำ ที่พบในพืชมักรวมอยู่กับโมเลกุลของน้ำตาลในรูปของสารประกอบ glycosides และพบได้ในแควคโวล (ภาพ 2.19) (ศิริวรรณและสุวรรณ, 2527)



ภาพ 2.19 โครงสร้างพื้นฐานของสารประกอบฟลาโวนอยด์ (Lea and Leegood, 1999)

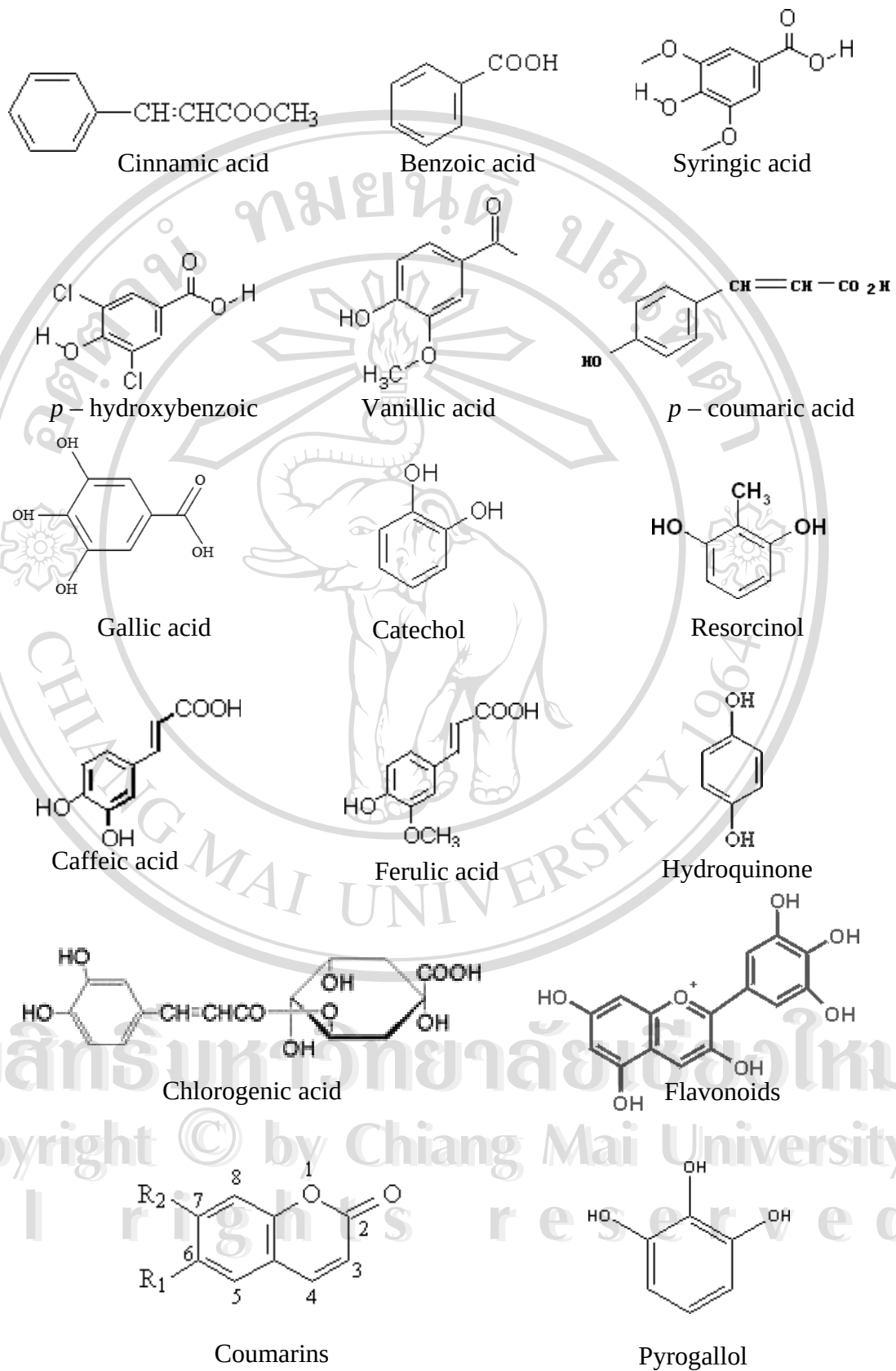
สารประกอบฟีนอลิกที่พบในธรรมชาติมีมากมายหลายชนิด มีลักษณะสูตรโครงสร้างทางเคมีที่แตกต่างกัน เท่าที่ศึกษาแล้วขณะนี้มากกว่า 1,000 ชนิด (ศิริวรรณและสุวรรณ, 2527) ซึ่งกลุ่มใหญ่ที่สุดที่พบเป็นสารประกอบพอลิฟลาโวนอยด์ (Paramas *et al.*, 2006) การจำแนกชนิดของสารประกอบฟีนอลิกแตกต่างกันไป โดยในที่นี้สามารถจำแนกชนิดของสารประกอบฟีนอลิกที่พบตามโครงสร้างพื้นฐาน (ภาพ 2.20) ได้เป็น 4 กลุ่มใหญ่ ดังนี้ (Sosulski, 1979; Nguyen *et al.*, 2003)

1. hydroxylated derivatives ของ benzoic และ cinnamic acids

ได้แก่สารประกอบที่มีโครงสร้างพื้นฐานเป็นพวกรดฟีนอลิก ได้แก่ benzoic acids ซึ่งมีโครงสร้างเป็น C6-C1 และ cinnamic acids ซึ่งมีโครงสร้างเป็น C6-C3 โดย benzoic acids พบได้ทั่วไปในธรรมชาติ ตัวอย่างเช่น *p*-hydroxybenzoic acid, protocatechuic acid, vanillic acid, gallic acid, syringic acid, *o*-hydroxyl salicylic acid และ gentisic acid ส่วน cinnamic acid เช่น *p*-coumaric acid, caffeic acid, ferulic acid และ sinapic acid ซึ่งส่วนใหญ่อยู่ในรูปเอสเทอร์กับ quinic acid หรือน้ำตาล

2. coumarins

เป็นพวกรดที่มีโครงสร้างเป็น C6-C3 เหมือน cinnamic acid แต่ C3 เกิดเป็น oxygen heterocycle coumarin โดยมากพบในรูปของ glycoside



ภาพ 2.20 โครงสร้างของสารประกอบฟีนอลิกบางชนิด (Lea and Leegood, 1999)

3. ฟลาโวนอยด์

เป็นสารประกอบฟีนอลิกหลักที่พบในพืช โดยมีโครงสร้างเป็น C6-C3-C6 สามารถแบ่งเป็นกลุ่มย่อยตามความแตกต่างของ C3 ได้เป็น flavones, flavonols, flavanols, anthocyanidins, chalcones และ aurones เป็นต้น

4. โพลีฟีนอลิก แทนนิน และลิกนิน

polymeric phenols สามารถจัดจำแนกได้เป็น 3 กลุ่มย่อย ตามผลิตภัณฑ์ที่ได้หลังจากให้ความร้อนด้วยกรด หรือด่าง คือ

- ก. hydrolyzable tannins เมื่อถูกไฮโดรไลสด้วยกรดได้ผลิตภัณฑ์เป็นกรดฟีนอลิกกับกลูโคส
- ข. condensed tannins เมื่อถูกไฮโดรไลสด้วยกรดได้ผลิตภัณฑ์เป็นฟลาโวนอยด์กับสารสีน้ำตาล
- ค. ลิกนินเมื่อถูกไฮโดรไลสด้วยด่างได้ผลิตภัณฑ์อนุพันธ์ของ benzoic acid และ cinnamic acid

หน้าที่ของสารประกอบฟีนอลิกในพืชเท่าที่ทราบมีแตกต่างกันไป เช่น ลิกนินทำหน้าที่เป็นโครงสร้างให้ความแข็งแรงกับผนังเซลล์พืช แอนโทไซยานินเป็นสารให้สีในดอกไม้ ฟลาโวนอยด์มีความสำคัญในการควบคุมการเจริญของพืชจำพวกถั่ว มีส่วนช่วยในกระบวนการสังเคราะห์แสงของพืชพวกผัก (ศิริวรรณและสุวรรณ, 2527) flavone, flavonols มีคุณสมบัติเป็น antimicrobial, tonifying action และ antioxidant (Adzet, 1985), แทนนินเป็น feeding deterrents, luteone ใน lupin เป็น antimicrobial agent, orchinol ใน *Orchia militaris* เป็น phytoalexins เป็นต้น (Goodwin and Mercer, 1972)

2.7 ปัจจัยที่มีผลต่อการเกิดสีแดง การสะสมแอนโทไซยานินและการทำงานของเอนไซม์ PAL (factors affecting of red coloration, anthocyanin content and PAL enzyme activity)

ปัจจัยที่มีผลต่อการสะสมแอนโทไซยานินและการทำงานของเอนไซม์ PAL มีหลายอย่าง แต่ที่มีบทบาทสำคัญในเรื่องนี้ได้แก่ แสงและสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช ดังนี้

แสง (light)

ผลของแสงต่อการสังเคราะห์แอนโทไซยานินโดยผ่านการทำงานของเอนไซม์ต่าง ๆ รวมทั้งเอนไซม์ PAL ที่เร่งปฏิกิริยาในกระบวนการสังเคราะห์แอนโทไซยานิน (Camm and

Towers, 1973) ในระดับเอนไซม์ แสงมีผลส่งเสริมการสร้างแอนโทไซยานินโดยแสงมีผลช่วยกระตุ้นหรือส่งเสริมการทำงานของเอนไซม์ PAL โดยสันนิษฐานว่าแสงกระตุ้นการเปลี่ยนรูปของเอนไซม์ PAL จากรูปที่ non-active เป็นรูปที่ active หรือในพืชบางชนิดแสงกระตุ้นการเปลี่ยนรูปจาก active เป็น more active ยิ่งขึ้น ในระดับยีนสันนิษฐานว่าแสงมีผลส่งเสริมการแสดงออกของยีนต่าง ๆ รวมทั้ง *PAL gene* ด้วย (Palmer, 1995) อย่างไรก็ตามผลของแสงในการกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ PAL และการสังเคราะห์แอนโทไซยานินในเนื้อเยื่อของพืชต่าง ๆ อาจแตกต่างกันไปขึ้นกับชนิดและพันธุ์ของพืช ดังมีรายงานการศึกษาการสะสมแอนโทไซยานินภายใต้สภาพที่ได้รับชนิดของแสง ความเข้มของแสง รวมทั้งระยะเวลาที่ได้รับแสงแตกต่างกันในพืชต่าง ๆ ทั้งนี้พลังงานแสงที่มีผลต่อการสังเคราะห์แอนโทไซยานินอาจเป็นแสงจากดวงอาทิตย์และแหล่งกำเนิดแสงที่มนุษย์สร้างขึ้น โดยแสงอาทิตย์ที่ตกกระทบบนยังพื้นโลกประกอบด้วยแสงสำคัญต่าง ๆ 3 ช่วงที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์แอนโทไซยานินคือ แสงอัลตราไวโอเลต (UV-A : 315–400 nm; UV-B : 280–315 nm; UV-C : 100–280 nm) แสงสีขาว (white light : 380–780 nm) และแสงอินฟราเรด (700–2,400 nm) (กรมอุตุนิยมวิทยา, 2548) ทั้งนี้ในพืชแต่ละชนิดแต่ละพันธุ์มีการตอบสนองต่อแสงต่าง ๆ แตกต่างกันไป (Saure, 1990) ดังมีรายงานการศึกษา ดังนี้

ชนิดของแสงที่ได้รับ

Beattie (1954) ศึกษาผลของแสงอาทิตย์รวมกับการให้ปุ๋ยที่มีธาตุไนโตรเจนแก่ต้นแอปเปิ้ลพันธุ์ Baldwin ต่อการเกิดสีแดงที่เปลือกผล พบว่าผลที่ได้รับแสงอาทิตย์มีการเกิดสีแดงที่เปลือกผลเพิ่มขึ้นตามอายุที่เพิ่มขึ้นและผลที่ได้รับปุ๋ยไนโตรเจนระดับที่เหมาะสมช่วยเพิ่มเปอร์เซ็นต์การเกิดสีแดงที่เปลือกของผลที่อยู่ในช่วงระยะเวลาเก็บเกี่ยวได้ แต่เมื่อให้ธาตุไนโตรเจนในระดับที่มากเกินไปกลับมีผลลดเปอร์เซ็นต์การเกิดสีแดงลง แต่เพิ่มน้ำหนักผลให้สูงขึ้น

Smock (1966) ศึกษาผลของแสงอาทิตย์ต่อการเกิดสีแดงและระดับน้ำตาลในผลแอปเปิ้ลพันธุ์ McIntosh ในระหว่างการเจริญของผล พบว่าสีแดงที่เปลือกผลมีการเพิ่มขึ้นพร้อมกับการเพิ่มขึ้นของน้ำตาล และน้ำตาลที่พบมากและมีผลต่อการสร้างแอนโทไซยานิน คือน้ำตาลซูโครส กาแลคโตส และกลูโคส

Chalmers and Faragher (1977 a) และ Faragher and Chalmers (1977) ศึกษาผลของแสง UV-B (maximal spectral energy at 312 nm) และ UV-C (maximal spectral energy at 254 nm) ต่อการสะสมแอนโทไซยานินในแอปเปิ้ลพันธุ์ Golden Delicious โดยทำการฉายแสง UV-B และ UV-C แก่ผลอ่อนและผลแก่เป็นเวลา 60 นาที โดยทุก ๆ 10 นาทีนำผลดังกล่าวมาทำ

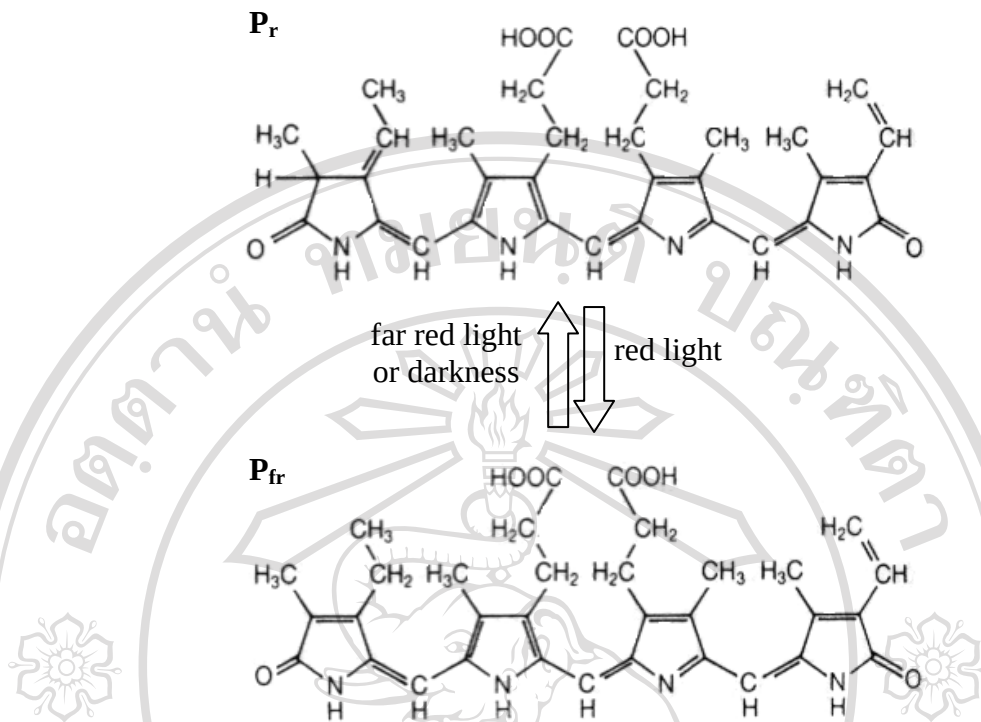
การสกัดแอนโทไซยานิน พบว่าแสง UV-C ส่งเสริมการสะสมของแอนโทไซยานินมากขึ้นกว่าแสง UV-B

Arakawa *et al.* (1985) ศึกษาผลของแสงอุลตราไวโอเลตต่อการสังเคราะห์แอนโทไซยานิน ในผลแอปเปิ้ลพันธุ์ต่าง ๆ พบว่าแสง UV-A (emission peak at 353 nm) มีผลส่งเสริมการสังเคราะห์แอนโทไซยานินน้อยกว่า UV-B (emission peak at 312 nm) โดย UV-B สามารถกระตุ้นการสังเคราะห์แอนโทไซยานินในผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Starking Delicious, Fuji และ Mutsu ได้ดีกว่า UV-A

Mancinelli (1991) ศึกษาผลของแสงสีแดง แสงเหนือแดง แสงอุลตราไวโอเลต และแสงสีน้ำเงินต่อปริมาณแอนโทไซยานินในเซลล์แขวนลอยของยาสูบและ *Arabidopsis* โดยให้เซลล์แขวนลอยที่มีอายุ 2 สัปดาห์ ได้รับแสงสีแดง แสงเหนือแดง แสงอุลตราไวโอเลต และแสงสีน้ำเงินเป็นเวลา 30 นาที ที่อุณหภูมิ 10 องศาเซลเซียส จากนั้นวิเคราะห์หาปริมาณแอนโทไซยานิน พบว่าเซลล์แขวนลอยที่ผ่านการฉายด้วยแสงอุลตราไวโอเลตและแสงสีน้ำเงินมีปริมาณแอนโทไซยานินเพิ่มสูงขึ้นกว่าการฉายด้วยแสงสีแดงและเหนือแดงตามลำดับ

Mancinelli (1991) ศึกษาผลของแสงสีแดง แสงเหนือแดง แสงอุลตราไวโอเลต และแสงสีน้ำเงินต่อการตอบสนองของไฟโตโครมในเซลล์แขวนลอยของยาสูบและ *Arabidopsis* โดยนำเซลล์แขวนลอยที่มีอายุ 2 สัปดาห์ นำมาฉายด้วยแสงดังกล่าวเป็นเวลา 30 นาที ที่อุณหภูมิ 10 องศาเซลเซียส พบว่าการฉายด้วยแสงอุลตราไวโอเลตและแสงสีน้ำเงินมีผลทำให้มีแอนโทไซยานินในปริมาณที่สูงกว่าการฉายแสงด้วยแสงสีแดงและแสงเหนือแดงตามลำดับ

ไฟโตโครม (phytochrome) เป็นโมเลกุลที่ตอบสนองต่อช่วงแสงที่ได้รับแล้วมีการเปลี่ยนรูปโดยถ้าได้รับแสงสีแดง (red light, R) จะเปลี่ยนจากไฟโตโครมอาร์ (P_r) ซึ่งอยู่ในรูป inactive ไปเป็นไฟโตโครมเอฟอาร์ (P_{fr}) ซึ่งอยู่ในรูป active แต่ถ้าได้รับแสงเหนือแดง (far red light, FR) หรือไม่ได้รับแสงจะเปลี่ยนจากไฟโตโครมเอฟอาร์ไปเป็นไฟโตโครมอาร์ (ภาพ 2.21) ซึ่งโดยทั่วไปมักพบว่าแสงสีแดงกระตุ้นการสร้างเอนไซม์ PAL หรือเอนไซม์ตัวอื่นที่อยู่ในกระบวนการสังเคราะห์แอนโทไซยานินด้วย (Saure, 1990)



ภาพ 2.21 การเปลี่ยนรูปของไฟโตโครม P_r และ P_{fr} เมื่อได้รับแสงสีแดงและแสงเหนือแดง (ดัดแปลงจาก Lea and Leegood, 1999)

Ju *et al.* (1995 a) ศึกษาการเปลี่ยนแปลงปริมาณแอนโทไซยานินและแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL ในระหว่างการเจริญของผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Delicious ในสภาพที่ได้รับแสงธรรมชาติโดยปล่อยให้ผลเจริญจนกระทั่งผลมีอายุ 160 วันหลังจากดอกบาน โดยในระหว่างนี้ทุก ๆ 10 วันทำการเก็บผลมาวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานินและแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL พบว่าแอนโทไซยานินมีปริมาณสูง 2 ครั้ง โดยครั้งแรกแอนโทไซยานินมีปริมาณเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วเมื่อผลอายุ 10 วัน และเพิ่มสูงสุดเมื่อผลอายุ 30 วัน จากนั้นปริมาณแอนโทไซยานินลดลงจนเรื่อย ๆ จนกระทั่งไม่มีเลย และมีปริมาณเพิ่มขึ้นอย่างช้า ๆ อีกครั้งเมื่อผลอายุ 100 วัน โดยเพิ่มขึ้นเรื่อย ๆ อย่างรวดเร็วจนกระทั่งเพิ่มสูงขึ้นสูงสุดเมื่อผลอายุ 160 วัน ส่วนแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL พบว่ามีการเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วเมื่อผลอายุ 10 วัน และเพิ่มสูงสุดเมื่อผลอายุ 30 วัน จากนั้นแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL ลดลงประมาณ $\frac{1}{2}$ เท่า และคงที่ตลอดทั้งการทดลอง

Basu and Chand (1996) ศึกษาผลของแสงสีขาวต่อปริมาณแอนโทไซยานินในเนื้อเยื่อใบเลี้ยงของต้นกล้า *Hyoscyamus muticus* ที่ได้รับแสงสีขาวเป็นเวลา 16 ชั่วโมง เปรียบเทียบกับชุดที่ไม่ได้รับแสง เมื่อทำการวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานิน พบว่า ชุดที่ได้รับแสงมีการสะสม

ปริมาณแอนโทไซยานินสูงขึ้นในขณะที่ชุดที่ไม่ได้รับแสงไม่มีการสะสมปริมาณแอนโทไซยานินเกิดขึ้นเลย

Ju (1998) ศึกษาผลของแสงฟลูออเรสเซนต์ต่อปริมาณแอนโทไซยานินและการเกิดสีแดงในเปลือกผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Delicious โดยทำการห่อผลตั้งแต่ผลมีอายุ 30 วันหลังจากดอกบาน จนกระทั่งผลมีอายุ 62 วันหลังจากดอกบาน จากนั้นเก็บผลดังกล่าวที่มีอายุ 62 วันหลังจากดอกบานมาให้ได้รับแสงฟลูออเรสเซนต์ 2,000 ลักซ์ ตลอดเวลา อุณหภูมิ 25 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 6 วัน โดยในระหว่างนี้ทุก ๆ วันทำการนำผลมาวิเคราะห์สีเปลือกและปริมาณแอนโทไซยานิน พบว่าปริมาณแอนโทไซยานินค่อย ๆ เพิ่มขึ้นเมื่อเวลาผ่านไป แล้ว 1 วัน และเพิ่มขึ้นสูงสุดเมื่อเวลาผ่านไป แล้ว 6 วัน ในขณะที่สีเปลือกผลมีการเกิดสีแดงอย่างรวดเร็วเมื่อเวลาผ่านไป แล้ว 2 วัน เมื่อเปรียบเทียบกับผลที่ไม่ได้รับแสงฟลูออเรสเซนต์

Awad *et al.* (2001) ศึกษาผลของแสง 4 ชนิดต่อปริมาณแอนโทไซยานินและการเกิดสีแดงที่เปลือกผลในระหว่างการเจริญของผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Jonagold ทดลองโดยการฉายแสงอุลตราไวโอเลต แสงสีน้ำเงิน แสงสีเขียวและแสงสีแดงเหนือทรงพุ่มให้แก่ต้นแอปเปิ้ลเมื่อผลมีอายุ 40 วันหลังจากดอกบาน ในช่วงเวลา 11.00–12.00 น. และ 14.00–15.00 น. เป็นเวลา 5 สัปดาห์ จากนั้นเก็บผลมาวิเคราะห์สีเปลือกผลและปริมาณแอนโทไซยานิน พบว่าผลที่ได้รับแสงอุลตราไวโอเลต แสงสีน้ำเงิน แสงสีเขียวและแสงสีแดงมีปริมาณแอนโทไซยานินสูงกว่าผลที่ได้รับแสงจากธรรมชาติ ขณะที่การเกิดสีแดงที่เปลือกผลมีค่าที่ไม่แตกต่างกันในทุกชุดการทดลอง

Hiratsuka *et al.* (2001 b) ศึกษาผลของแสงอาทิตย์ต่อการเปลี่ยนแปลงแอคติวิตีของเอนไซม์ PAL, CHI และการสะสมแอนโทไซยานินในเปลือกผลองุ่นพันธุ์ Olympia ระหว่างการเจริญของผล พบว่าแอคติวิตีของเอนไซม์ PAL และ CHI มีการเพิ่มสูงขึ้น 2 ครั้งโดยครั้งแรกเมื่อผลมีอายุ 15–20 วัน โดยมีค่าแอคติวิตี 5.4 และ 6.5 nm/mg protein•hr ตามลำดับ จากนั้นลดต่ำลงและเพิ่มขึ้นเมื่อผลมีอายุ 50 วัน ซึ่งมีค่าแอคติวิตี 6.5 และ 3.2 nm/mg protein•hr ตามลำดับ ขณะที่แอนโทไซยานินมีปริมาณที่สูงที่สุดเมื่อผลมีอายุ 60 วัน โดยมีค่า $73 \mu\text{g}/\text{cm}^2$

Reay and Lancaster (2001) ศึกษาผลของแสงอุลตราไวโอเลตต่อปริมาณแอนโทไซยานินในระหว่างการเก็บรักษาผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Royal Gala และ Gala โดยเก็บเกี่ยวผลที่มีอายุ 129–142 วันหลังจากดอกบานมาให้ได้รับแสงอุลตราไวโอเลตตลอดเวลาที่อุณหภูมิ 10 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 3 วัน จากนั้นเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 30 วัน โดยในระหว่างนี้ทุก ๆ 10 วัน เก็บผลมาวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานิน พบว่าปริมาณแอนโทไซยานินทุกระยะการเก็บรักษามีปริมาณสูงกว่าชุดที่ไม่ได้รับแสงอุลตราไวโอเลตตลอดระยะเวลาทดลอง

Honda *et al.* (2002) ศึกษาผลของแสงอาทิตย์ต่อการแสดงออกของยีนสร้างเอนไซม์ที่อยู่ในกระบวนการสังเคราะห์แอนโทไซยานินในระหว่างการเกิดสีแดงของเปลือกผลแอปเปิ้ล 3 กลุ่มสายพันธุ์ คือ กลุ่มที่มีสีแดงมากพันธุ์ Jonathan กลุ่มที่มีสีแดงในระดับปานกลางพันธุ์ Fuji และกลุ่มที่ไม่มีสีแดงพันธุ์ Orin ตั้งแต่ช่วงกลางของการเจริญจนกระทั่งผลแก่ พบว่าทุกกลุ่มสายพันธุ์มีการแสดงออกของ *PAL*, *CHS*, *F3H*, *DFR*, *ANS* และ *UFGluT gene* ในปริมาณที่สูงเมื่อผลเข้าสู่ระยะการแก่เท่านั้น ยกเว้นกลุ่มที่ไม่มีสีแดงพันธุ์ Orin ที่ไม่มีการแสดงออกของ *UFGluT gene* เกิดขึ้นส่งผลทำให้ไม่มีการสะสมแอนโทไซยานินรวมทั้งไม่มีการเกิดสีแดงเกิดขึ้น

Farzad *et al.* (2003) ศึกษาผลของแสงฟลูออเรสเซนต์ต่อปริมาณแอนโทไซยานินและปริมาณ mRNA ของ *PAL gene* รวมทั้งยีนอื่น ๆ ที่อยู่ในกระบวนการสังเคราะห์แอนโทไซยานินของกลีบดอก *Viola ornuta* โดยทำการให้แสงฟลูออเรสเซนต์แก่ดอก *Viola ornuta* ที่มีอายุ 2–5 วันหลังจากดอกบาน (ซึ่งระยะนี้กลีบดอกมีสีขาว) เป็นเวลา 8 วัน จากนั้นนำกลีบดอกมาวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานินและปริมาณ mRNA ของ *PAL gene* รวมทั้งยีนอื่น ๆ พบว่าดอกที่ได้รับแสงฟลูออเรสเซนต์กลีบดอกมีสีม่วงเกิดขึ้น รวมทั้งมีปริมาณแอนโทไซยานินที่สูงกว่าชุดที่ไม่ได้รับแสงฟลูออเรสเซนต์รวมทั้งมีปริมาณ mRNA ของ *PAL gene* และยีนอื่น ๆ ในปริมาณที่สูงกว่าชุดที่ไม่ได้รับแสงฟลูออเรสเซนต์

Jeong *et al.* (2004) ศึกษาผลของแสงอาทิตย์ต่อการเกิดสีม่วง ปริมาณแอนโทไซยานินและปริมาณ mRNA ของ *PAL gene* ในระหว่างการเจริญของผลองุ่น โดยทำการให้ผลที่มีอายุ 10 วันหลังจากดอกบานไม่ได้รับแสงด้วยการห่อผลด้วยผ้าลินิน 3 ชั้น จากนั้นปล่อยให้ผลมีการเจริญไปเรื่อย ๆ จนกระทั่งผลมีอายุ 52 วัน โดยในระหว่างนี้ทุก ๆ 14 วันทำการเก็บผลมาวิเคราะห์สีเปลือกผลและปริมาณแอนโทไซยานินรวมทั้งปริมาณ mRNA ของ *PAL gene* พบว่าผลที่ไม่ได้รับแสงอาทิตย์ตลอดเวลา มีปริมาณแอนโทไซยานินและ mRNA ของ *PAL gene* ในปริมาณที่น้อยมาก รวมทั้งมีการเกิดสีม่วงที่น้อยมากเมื่อเทียบกับชุดที่ได้รับแสงอาทิตย์

สภาพการได้รับแสง

Siegelman and Hendricks (1958) ศึกษาสภาพการได้รับแสงและไม่ได้รับแสงต่อการสะสมปริมาณแอนโทไซยานินและการเกิดสีแดงในเปลือกผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Fuji โดยทำการห่อผลที่อยู่บนต้นเพื่อไม่ให้ได้รับแสงตั้งแต่ช่วงกลางของกลางเจริญเติบโตซึ่งไม่มีสีแดงปรากฏบนผิวเปลือก พบว่าการสังเคราะห์แอนโทไซยานินเกิดขึ้นหลังจากเปิดถุงที่ห่อออกให้ได้รับแสงอาทิตย์เป็นเวลา 1 วัน ในขณะที่ผลที่ไม่เปิดถุงที่ห่อออกไม่มีการสะสมแอนโทไซยานินและไม่มีพื้นที่สีแดงปรากฏที่เปลือกผลตลอดการทดลอง

Ju *et al.* (1995 a) ศึกษาสภาพการได้รับแสงต่อปริมาณแอนโทไซยานินและแอกทิวิตีของ เอนไซม์ PAL ในระหว่างการเจริญพัฒนาของผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Delicious โดยทำการห่อผลที่มีอายุ 30 วันหลังจากดอกบาน จนกระทั่งผลมีอายุ 120 วันหลังจากดอกบาน จากนั้นทำการฉีกถุงที่ห่อเพื่อให้ผลได้รับแสงอาทิตย์ โดยทำการวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานินและแอกทิวิตีของ เอนไซม์ PAL ทุก ๆ 2 วัน พบว่าภายหลังเมื่อทำการฉีกถุงที่ห่อผลออกให้ผลได้รับแสงจากดวงอาทิตย์ ปริมาณแอนโทไซยานินค่อย ๆ เพิ่มขึ้นเมื่อผลอายุ 124 วัน และเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วจนกระทั่งผลมีอายุ 136 วัน จากนั้นปริมาณแอนโทไซยานินคงที่ตลอดทั้งการทดลอง ส่วนแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL พบว่าค่อย ๆ เพิ่มขึ้นเมื่อผลอายุ 122 วัน และเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วจนกระทั่งผลมีอายุ 134 วัน จากนั้นแอกทิวิตีของเอนไซม์ลดลงจนกระทั่งผลมีอายุ 140 วัน

Ju (1997) ศึกษาผลสภาพการได้รับแสงอาทิตย์ต่อปริมาณแอนโทไซยานินในระหว่างการเจริญของผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Delicious โดยทำการห่อผลที่มีอายุ 30 วันหลังจากดอกบาน จนกระทั่งผลมีอายุ 120 วันหลังจากดอกบาน แล้วทำการฉีกถุงที่ห่อเพื่อให้ผลได้รับแสงอาทิตย์ โดยทำการวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานินทุก ๆ 2 วัน พบว่า ผลที่ได้รับการห่อผลตลอดเวลาไม่มีแอนโทไซยานินเกิดขึ้นเลย แต่ผลที่ทำการฉีกถุงที่ห่อผลออกให้ผลได้รับแสงจากดวงอาทิตย์ ปริมาณแอนโทไซยานินค่อย ๆ เพิ่มขึ้นเมื่อผลอายุ 124 วัน และเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วจนกระทั่งผลมีอายุ 132 วัน

Ju (1998) ศึกษาสภาพการได้รับแสงและไม่ได้รับแสงฟลูออเรสเซนซ์ต่อปริมาณแอนโทไซยานินและการเกิดสีแดงในเปลือกผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Delicious โดยทำการห่อผลที่มีอายุ 30 วันหลังจากดอกบาน จนกระทั่งผลมีอายุ 62 วันหลังจากดอกบาน แล้วเก็บผลดังกล่าวมาให้ได้รับแสงฟลูออเรสเซนซ์ 2,000 ลักซ์ ที่อุณหภูมิ 25 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 6 วัน โดยในระหว่างนี้ ทุก ๆ วันทำการนำผลมาวิเคราะห์สีเปลือกและปริมาณแอนโทไซยานิน พบว่าปริมาณแอนโทไซยานินค่อย ๆ เพิ่มขึ้นเมื่อเวลาผ่านไปแล้ว 1 วัน และเพิ่มขึ้นสูงสุดเมื่อเวลาผ่านไปแล้ว 6 วัน ส่วนสีเปลือกผลมีการเกิดสีแดงอย่างรวดเร็วเมื่อเวลาผ่านไปแล้ว 2 วันเมื่อเปรียบเทียบกับผลที่ไม่ได้รับแสงฟลูออเรสเซนซ์ ขณะเดียวกันผลที่ไม่ได้รับแสงฟลูออเรสเซนซ์ไม่มีการสะสมแอนโทไซยานินและไม่มีการเกิดสีแดงที่เปลือกผลเกิดขึ้นตลอดระยะเวลาทดลอง

ระดับความเข้มแสงที่ได้รับ

Siegelman and Hendricks (1958) ศึกษาความเข้มของแสงอาทิตย์ต่อปริมาณแอนโทไซยานินในระหว่างการเจริญของผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Fuji โดยนำผลที่อยู่บริเวณร่มเงาของต้นซึ่งไม่ได้รับแสงหรือได้รับแสงปริมาณน้อยมาทำการวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานินจากเปลือกผลทุก ๆ 7 วัน โดยใช้ผลที่อยู่ภายนอกทรงพุ่มซึ่งได้รับแสงเต็มที่เป็นชุดเปรียบเทียบ พบว่าผลที่อยู่

บริเวณร่มเงาของต้นมีปริมาณแอนโทไซยานิน การพัฒนาสีแดงของเปลือกผลน้อยกว่าผลที่ได้รับแสงเต็มที่

Ju *et al.* (1998) ศึกษาความเข้มของแสงต่อปริมาณแอนโทไซยานินในระหว่างการเจริญของผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Delicious โดยทำการห่อผลที่มีอายุ 30 วันหลังจากดอกบานด้วยถุงกระดาษสีน้ำตาล 1, 2 และ 3 ชั้นตามลำดับ หลังจากนั้นเมื่อผลอายุได้ 62 วัน ทำการฉีกถุงกระดาษที่ห่อผลออกเพื่อให้ผลได้รับแสงจากดวงอาทิตย์ แล้วปล่อยให้ผลเจริญเติบโตไปเรื่อย ๆ จนกระทั่งผลมีอายุ 94 วัน โดยในระหว่างนี้ทุก ๆ 14 วันเก็บผลมาวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานิน พบว่าแอนโทไซยานินมีปริมาณเพิ่มสูงขึ้นภายหลังที่ทำการฉีกถุงกระดาษออกแล้ว โดยผลที่ห่อผลด้วยถุงกระดาษสีน้ำตาล 1 และ 2 ชั้น มีปริมาณแอนโทไซยานินเกิดขึ้นอย่างรวดเร็วภายหลังการฉีกถุงแล้ว 3 วัน ส่วนผลที่ห่อด้วยถุงกระดาษสีน้ำตาล 3 ชั้น มีปริมาณแอนโทไซยานินในปริมาณที่น้อยมากหรือไม่เลยเมื่อเทียบกับชุดควบคุม

ระยะเวลาที่ได้รับแสง

Uota (1952) ศึกษาผลของระยะเวลาที่ได้รับแสงอาทิตย์นานร่วมกับอุณหภูมิต่ำต่อการสังเคราะห์แอนโทไซยานินและการเกิดสีแดงในผลแอปเปิ้ลพันธุ์ McIntosh พบว่ามีการเกิดสีแดงที่เปลือกผลสูงในช่วงที่อุณหภูมิเฉลี่ยกลางคืนต่ำกว่า 18 องศาเซลเซียส โดยสภาพที่ได้รับแสงอาทิตย์ ยืงนานสามารถกระตุ้นให้มีการสังเคราะห์แอนโทไซยานินในระดับที่สูง แต่การได้รับแสงยืงนานและมีอุณหภูมิเฉลี่ยกลางคืนสูงกว่า 20 องศาเซลเซียสมีผลชะลอหรือยับยั้งการสังเคราะห์แอนโทไซยานิน

Siegelman and Hendricks (1958) ศึกษาผลของระยะเวลาที่ได้รับแสงสีขาวต่อการสังเคราะห์แอนโทไซยานินในผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Fuji โดยเก็บเกี่ยวผลที่ผลมีสีเขียวมาให้ได้รับแสง 20 ชั่วโมงพบว่าผลเริ่มมีการสร้างและสะสมแอนโทไซยานินภายหลังจากที่ได้รับแสงเป็นเวลา 12-15 ชั่วโมง หลังจากนั้นปริมาณเพิ่มขึ้นรวดเร็วตลอดการทดลอง

Proctor (1974) ศึกษาผลของระยะเวลาที่ได้รับแสงสีขาวต่อปริมาณแอนโทไซยานินและแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL ในผลแอปเปิ้ล 7 สายพันธุ์ คือ McIntosh, Delicious, Northern Spy, Idared, Mutsu, Cortland และ Spartan ที่มีอายุ 130 วันหลังจากดอกบาน โดยเก็บเกี่ยวผลมาให้ได้รับแสงสีขาวเป็นเวลา 0, 12, 24, 36 และ 48 ชั่วโมง อุณหภูมิ 15 องศาเซลเซียส พบว่า ผลที่ได้รับแสงสีขาวนาน 48 ชั่วโมงมีปริมาณแอนโทไซยานินและแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL สูงที่สุด โดยที่ปริมาณแอนโทไซยานินและแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL มีความสัมพันธ์กับระยะเวลาที่ได้รับแสงที่เพิ่มขึ้นด้วย

Tan (1979; 1980) ศึกษาผลของระยะเวลาที่ได้รับแสงอาทิตย์ร่วมกับอุณหภูมิสูงและต่ำต่อการสังเคราะห์แอนโทไซยานินในแอปเปิ้ลพันธุ์ Delicious, Idared, Spartan, McIntosh, Northern spy และ Cortland พบว่าแอนโทไซยานินในพันธุ์ McIntosh, Northern spy และ Cortland มีปริมาณที่สูงเมื่อผลได้รับแสงนานร่วมกับอุณหภูมิต่ำแต่ลดต่ำลงมากในสภาพอุณหภูมิกลางวันและกลางคืนสูงมากกว่า 21 องศาเซลเซียส แต่ระยะเวลาที่ได้รับแสงอาทิตย์นานร่วมกับอุณหภูมิสูงหรือต่ำไม่มีผลต่อการสังเคราะห์แอนโทไซยานินและการเกิดสีแดงในพันธุ์ Delicious, Idared และ Spartan

Dong *et al.* (1995) ศึกษาผลของระยะเวลาที่ได้รับแสงอุตราไวโอเลตต่อการเกิดสีแดงและปริมาณแอนโทไซยานินรวมทั้งแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL ในเปลือกผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Royal Gala โดยทำการห่อผลที่มีอายุ 70 วันหลังจากดอกบาน จากนั้นปล่อยให้ผลมีการเจริญเติบโตไปเรื่อย ๆ จนกระทั่งผลมีอายุ 140 วันหลังจากดอกบาน เก็บเกี่ยวผลมาเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียสในสภาพที่ไม่มีแสงเป็นเวลา 3 วัน แล้วทำการฉายแสงอุตราไวโอเลตที่อุณหภูมิ 14 ± 0.5 องศาเซลเซียสเป็นเวลา 0, 1, 2, 3, 4, 5 และ 6 วัน โดยในระหว่างนี้ทุก ๆ วันนำผลมาวิเคราะห์สีเปลือกผล ปริมาณแอนโทไซยานินและแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL พบว่าแอนโทไซยานินมีปริมาณสูงขึ้นเรื่อย ๆ ตามระยะเวลาที่ได้รับแสงอุตราไวโอเลต โดยผลที่ได้รับแสงอุตราไวโอเลตเป็นเวลา 6 วันมีปริมาณแอนโทไซยานินสูงกว่าช่วงเวลาอื่น รวมทั้งเปลือกผลมีสีแดงสูงสุดด้วย ส่วนแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL พบว่ามีปริมาณสูงขึ้นเรื่อย ๆ ตามระยะเวลาที่ได้รับแสงอุตราไวโอเลตเช่นกัน โดยผลที่ได้รับแสงอุตราไวโอเลตเป็นเวลา 6 วันมีแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL สูงที่สุด รวมทั้งสีเปลือก ปริมาณแอนโทไซยานินและแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL มีความสัมพันธ์กับระยะเวลาที่เพิ่มขึ้น

Wang *et al.* (2000) ศึกษาระยะเวลาการได้รับแสงต่อปริมาณแอนโทไซยานินและแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL ในระหว่างการเจริญของผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Jonathan โดยทำการห่อผลที่มีอายุ 78 วันหลังจากดอกบาน ไว้จนกระทั่งผลมีอายุ 154 วันหลังจากดอกบาน แล้วเก็บเกี่ยวผลมาให้ได้รับแสงสีขาวร่วมกับแสงอุตราไวโอเลตเป็นเวลา 0, 24, 48, 72 และ 96 ชั่วโมง ที่อุณหภูมิ 15 องศาเซลเซียส โดยในระหว่างนี้ทุก ๆ 24 ชั่วโมงเก็บผลมาวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานินและแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL พบว่าแอนโทไซยานินมีปริมาณเพิ่มสูงขึ้นเรื่อย ๆ ตามระยะเวลาที่ได้รับแสง โดยผลที่ได้รับการฉายแสงเป็นเวลา 96 ชั่วโมง มีปริมาณแอนโทไซยานินสูงสุด ส่วนแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL พบว่ามีการเพิ่มขึ้นสูงสุดเมื่อได้รับการฉายแสงเป็นเวลา 48 ชั่วโมง จากนั้นแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL ลดลงเรื่อย ๆ เมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม

สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช (plant growth regulators)

สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช พบว่ามีบางชนิดเท่านั้นที่มีผลส่งเสริมการสร้างหรือการทำงานของเอนไซม์ PAL และการสะสมรงควัตถุแอนโทไซยานินทั้งนี้ขึ้นอยู่กับชนิด ระดับความเข้มข้น และระยะเวลาที่ได้รับสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชซึ่งแตกต่างกันไปแล้วแต่ชนิดของพืช อย่างไรก็ตามยังไม่ทราบกลไกที่แน่นอนในการส่งเสริมการเกิดสีแดง มีรายงานการศึกษาเรื่องสารควบคุมการเจริญเติบโตดังนี้

เอทิลีน (ethylene, C_2H_4)

เอทิลีนจัดเป็นสารประเภทไฮโดรคาร์บอน (hydrocarbon) มีสูตรทางเคมีคือ $CH_2 = CH_2$ มีผลยับยั้งการขยายขนาดทางด้านความยาวของเซลล์ แต่กระตุ้นการขยายขนาดทางด้านข้าง ช่วยเร่งการสุกของผลไม้พวกบ่มสุก (climacteric fruit) หรือทำให้พืชแก่เร็ว นอกจากนี้ยังช่วยกระตุ้นการไหลของน้ำทางพาราและควบคุมการออกดอกของสับปะรด (สมบุญ, 2538) เอทิลีนสามารถเร่งกระบวนการเหล่านี้ได้ด้วยความเข้มข้นเพียงเล็กน้อย (0.01–10 ส่วนต่อล้านส่วน) (Abeles, 1973) นอกจากนี้ยังอาจส่งผลต่อการเปลี่ยนแปลงอื่น ๆ ในกระบวนการทางสรีรวิทยาของพืชได้ (พีรเดช, 2537) เอทิลีนเป็นฮอร์โมนพืชเพียงชนิดเดียวที่มีสถานะเป็นก๊าซ ไม่มีสี มีกลิ่นเล็กน้อย ซึ่งเนื้อเยื่อพืชทุกชนิดสามารถสร้างขึ้นได้ และมีอิทธิพลต่อการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาและชีวเคมีของผักและผลไม้ค่อนข้างมาก โดยปกติมีการสร้างในปริมาณน้อยซึ่งในมะม่วงมีการสร้างเอทิลีนในระดับปานกลางโดยอัตราการผลิตที่อุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียส มีการผลิตเอทิลีนในช่วง 1.0–10.0 $\mu l C_2H_4/kg \cdot hr$ ทั้งนี้แล้วแต่ชนิดของมะม่วง (จริงแท้, 2538) เมื่อผักและผลไม้สุกหรือได้รับการกระทบกระเทือน เช่น เกิดบาดแผลจะมีการสร้างสารเอทิลีนเพิ่มมากขึ้นและไปกระตุ้นกระบวนการต่าง ๆ ให้เกิดขึ้นอย่างรวดเร็ว เช่น การสุก การเปลี่ยนสีเขียวเป็นสีเหลือง การหลุดร่วงของดอกและใบ และเร่งให้มีการหายใจมากขึ้น รวมทั้งมีผลต่อการเพิ่มอัตราการสะสมของแอนโทไซยานินและเร่งการทำงานของเอนไซม์ PAL ดังมีรายงานในผลองุ่น (*Vitis vinifera*) (Hale *et al.*, 1970) และแอปเปิ้ล (Chalmers and Faragher, 1977 b) เอทิลีนมีผลกระตุ้นการสร้างแอนโทไซยานินโดยสันนิษฐานว่ามีผลกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ PAL โดยพบว่าผลแอปเปิ้ลที่เด็ดออกจากต้นจะเกิดความเครียด (stress) มากกว่าผลที่ติดอยู่บนต้นทำให้มีการสร้างเอทิลีนเพิ่มมากขึ้นและเอทิลีนที่สร้างขึ้นมาจะกระตุ้นทำให้มีการทำงานของเอนไซม์ PAL เพิ่มขึ้นส่งผลให้แอปเปิ้ลที่เด็ดจากต้นมีการสังเคราะห์แอนโทไซยานินได้เร็วและมากกว่าผลที่ติดอยู่บนต้น (Faragher and Brohier, 1984)

Blanpied *et al.* (1975) ศึกษาผลของความเข้มข้นของเอทิลีน (Ethephon) ต่อการพัฒนาสีเปลือกผลในระหว่างการสุกแก่ของผลแอปเปิ้ลพันธุ์ McIntosh โดยทำการพ่นเอทิลีน

2 ความเข้มข้น คือ 75 และ 150 ppm แก่ผลที่มีอายุ 90 วันหลังจากดอกบานบนต้น จากนั้นปล่อยให้ผลเจริญเติบโตไปเรื่อย ๆ จนกระทั่งเก็บเกี่ยวที่อายุ 153 วัน พบว่าผลที่ได้รับเอทธิphonความเข้มข้น 150 ppm มีการเกิดสีแดงที่เปลือกผลเพิ่มขึ้นหลังจากผลได้รับเอทธิphonแล้ว 14 วัน ในขณะที่ผลที่ได้รับเอทธิphonความเข้มข้น 75 ppm มีสีแดงที่เปลือกผลเกิดเพิ่มขึ้นอย่างช้า ๆ หลังจากนั้นเมื่อผลอายุ 120 วันหลังจากดอกบาน สีแดงที่เปลือกผลมีค่าที่ไม่แตกต่างกันตลอดการทดลอง

Craker (1975) ศึกษาผลของระยะเวลาที่ได้รับเอทธิphonต่อปริมาณแอนโทไซยานินในต้นกล้าของข้าวฟ่าง โดยทำการเพาะเมล็ดในสภาพที่ไม่มีแสง เมื่อต้นกล้าอายุได้ 4 วัน นำต้นกล้าดังกล่าวมาให้ได้รับก๊าซเอทธิphonความเข้มข้น $10 \mu\text{L/l}$ ในสภาพที่ไม่มีแสงเป็นเวลา 0, 2, 4, 6, 8 และ 24 ชั่วโมง พบว่าต้นกล้าชุดที่ได้รับเอทธิphonเป็นเวลา 24 ชั่วโมงมีปริมาณแอนโทไซยานินสูงกว่าชุดควบคุมและชุดอื่น ๆ และปริมาณแอนโทไซยานินมีความสัมพันธ์กับระยะเวลาที่เพิ่มขึ้น

Blankenship *et al.* (1988) ศึกษาผลของเอทธิphonภายในผลต่อแอทิวิตีของเอนไซม์ PAL และการพัฒนาสีเปลือกผลในระหว่างการเจริญของผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Red Delicious และ Golden Delicious โดยทำการเก็บผลทุก ๆ 7 วัน ตั้งแต่ผลมีอายุ 117 วันจนกระทั่งผลมีอายุ 152 วันหลังจากดอกบาน โดยทำการวิเคราะห์ปริมาณเอทธิphonและแอทิวิตีของเอนไซม์ PAL รวมทั้งการเกิดสีเปลือกผล พบว่าพันธุ์ Red Delicious มีปริมาณเอทธิphonและแอทิวิตีของเอนไซม์ PAL เพิ่มขึ้นตามอายุที่เพิ่มขึ้น โดยเอทธิphonค่อย ๆ เพิ่มขึ้น และเพิ่มสูงสุดเมื่อผลอายุ 145 วันหลังจากดอกบาน และแอทิวิตีของเอนไซม์ PAL เพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วเมื่อผลอายุ 124 วันหลังจากดอกบาน และเพิ่มสูงสุดเมื่อผลอายุ 138 วันหลังจากดอกบาน จากนั้นแอทิวิตีของเอนไซม์ PAL ลดต่ำลงอย่างทันที ในขณะที่เปลือกผลมีการพัฒนาของสีแดงเกิดเพิ่มขึ้นอย่างช้า ๆ ตลอดการทดลอง ส่วนผลพันธุ์ Golden Delicious ปริมาณเอทธิphonมีปริมาณที่ไม่คงที่ตลอดทั้งการทดลอง ขณะที่แอทิวิตีของเอนไซม์ PAL เพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วเมื่อผลอายุได้ 131 วันหลังจากดอกบาน และเพิ่มสูงสุดเมื่อผลอายุได้ 145 วันหลังจากดอกบาน จากนั้นแอทิวิตีของเอนไซม์ PAL ลดต่ำลงทันที ในขณะที่เปลือกของผลไม่มีการเกิดสีแดงขึ้นเลย

Larrigaudiere *et al.* (1996) ศึกษาผลเอทธิphonต่อการเกิดสีแดงและปริมาณแอนโทไซยานิน รวมทั้งแอทิวิตีของเอนไซม์ PAL ในเปลือกผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Starking Delicious โดยทำการพ่นเอทธิphonความเข้มข้น 0.1 % v/v แก่ผลที่มีอายุ 130 วันหลังจากดอกบานบนต้น จากนั้นปล่อยให้ผลเจริญเติบโตไปเรื่อย ๆ จนกระทั่งเก็บเกี่ยวผลที่อายุ 165 วัน โดยในระหว่างนี้ทุก ๆ 7 วันทำการเก็บผลมาวิเคราะห์สีเปลือกผล ปริมาณแอนโทไซยานินและแอทิวิตีของเอนไซม์ PAL พบว่าแอนโทไซยานินมีปริมาณเพิ่มสูงขึ้นเรื่อย ๆ ตามอายุผลที่เพิ่มขึ้น โดยผลที่ได้รับเอทธิphonมีปริมาณสูงกว่าชุดควบคุมรวมทั้งเปลือกผลมีสีแดงกว่าชุดควบคุมตลอดระยะเวลาทดลอง ส่วนแอทิวิตีของ

เอนไซม์ PAL พบว่าเพิ่มสูงสุดภายหลังผลได้รับเอทีฟอนแล้ว 2 วัน จากนั้นแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL ลดลง โดยผลที่ได้รับเอทีฟอนมีแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL สูงกว่าชุดควบคุมตลอดระยะเวลาทดลอง

Li *et al.* (2002) ศึกษาผลของเอทีฟอนต่อการเกิดสีแดงและปริมาณแอนโทไซยานิน รวมทั้งแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL ในเปลือกผลแอปเปิ้ลพันธุ์ Fuji โดยทำการพ่นเอทีฟอนความเข้มข้น 100 ppm แก่ผลที่มีอายุ 122 วันหลังจากดอกบาน จากนั้นปล่อยให้ผลเจริญเติบโตไปเรื่อย ๆ จนกระทั่งเก็บเกี่ยวผลที่มีอายุ 150 วัน โดยในระหว่างนี้ทุก ๆ 7 วันทำการเก็บผลมาวิเคราะห์สีเปลือกผล ปริมาณแอนโทไซยานินและแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL พบว่าแอนโทไซยานินมีปริมาณเพิ่มสูงขึ้นเรื่อย ๆ ตามอายุผลที่เพิ่มขึ้น โดยผลที่ได้รับเอทีฟอนมีปริมาณสูงกว่าชุดควบคุม รวมทั้งเปลือกผลมีสีแดงกว่าชุดควบคุม ส่วนแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL พบว่าเพิ่มสูงสุดภายหลังผลได้รับเอทีฟอนแล้ว 14 วัน จากนั้นแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL ลดลง โดยผลที่ได้รับเอทีฟอนมีแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL สูงกว่าชุดควบคุมตลอดระยะเวลาทดลอง

Chervin *et al.* (2005) ศึกษาผลของเอทีลินภายในผลต่อการเกิดสีม่วงในเปลือกผลในระหว่างการเจริญของผลองุ่นพันธุ์ Carbernet Sauvignon ที่มีอายุ 5 สัปดาห์ พบว่าเอทีลินมีปริมาณเพิ่มสูงขึ้นเมื่อผลอายุได้ 6 สัปดาห์ และเพิ่มขึ้นสูงสุดในสัปดาห์ที่ 7 หลังจากนั้นค่อย ๆ ลดลงจนถึงสัปดาห์ที่ 10 ในขณะที่เปลือกของผลมีการเกิดของสีม่วงอย่างช้า ๆ ตั้งแต่สัปดาห์ที่ 5 และเพิ่มสูงขึ้นอย่างรวดเร็วในสัปดาห์ที่ 9 และ 10

กรดแอบไซซิก (abscisic acid, ABA)

ABA มีผลคล้ายเอทีลินแต่ ABA มีผลทางอ้อมโดยชักนำทำให้มีการสร้างเอทีลินและชักนำให้เซลล์เจริญแก่เร็วขึ้น มีรายงานว่ามีการกระตุ้นการสร้างแอนโทไซยานินในผลองุ่นเมื่อให้ร่วมกับน้ำตาลซูโครส แต่ยังไม่ทราบถึงกลไกการทำงานที่แน่นอน (Pirie and Mullins, 1976) ในขณะที่ในผลไม้ชนิดอื่น เช่น แอปเปิ้ลพันธุ์ McIntosh การฉีดพ่น ABA แก่ผล 2 สัปดาห์หรือ 1 เดือนก่อนการเก็บเกี่ยวไม่ได้มีผลส่งเสริมให้เปลือกผลมีการเกิดสีแดง รวมทั้งไม่มีความแตกต่างกันทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม (Hegazi and Plick, 1980)

Hiratsuka *et al.* (2001 a) ศึกษาผลของ ABA ร่วมกับน้ำตาลชนิดต่าง ๆ ที่มีความเข้มข้นต่างกันต่อปริมาณแอนโทไซยานินในเปลือกผลองุ่นในสภาพ *in vitro* โดยใช้ชิ้นเปลือกผลที่มีอายุ 18 วันก่อนที่สีเปลือกจะมีการเปลี่ยนสีวางในจานแก้วที่มีสารละลาย ABA ความเข้มข้น 1 g/l ร่วมกับน้ำตาลกลูโคส ฟรุคโตส ซูโครส และแรมโนสที่มีความเข้มข้น 2.5 และ 10 % จากนั้นทำการเก็บรักษาเป็นเวลา 5 วัน ที่อุณหภูมิห้อง โดยในระหว่างนี้ทุก ๆ วันทำการเก็บผลมาวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานิน พบว่าเปลือกผลที่แช่ ABA ร่วมกับน้ำตาลแรมโนสทุกชุดความเข้มข้นมี

ปริมาณแอนโทไซยานินสูงกว่าชุดควบคุมและชุดทดลองอื่น ๆ โดยระดับความเข้มข้นที่ 10 % มีปริมาณแอนโทไซยานินสูงกว่าความเข้มข้น 2.5 % ขณะเดียวกันได้ศึกษาผลของ ABA ต่อปริมาณแอนโทไซยานินรวมทั้งแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL ในชิ้นเปลือกผลด้วยโดยใช้สารละลาย ABA ความเข้มข้น 1 g/l และทำการเก็บรักษาเป็นเวลา 5 วัน ที่อุณหภูมิห้อง โดยในระหว่างนี้ทุก ๆ วันทำการเก็บผลมาวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานินและแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL พบว่าแอนโทไซยานินมีปริมาณสูงกว่าชุดควบคุม โดยเพิ่มสูงสุดภายหลังผลได้รับ ABA แล้ว 5 วัน ส่วนแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL พบว่ามีปริมาณที่ต่ำกว่าชุดควบคุม โดยพบสูงสุดเมื่อผลได้รับ ABA แล้ว 2 วันและคงที่ตลอดการทดลอง ในขณะที่ชุดควบคุมแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL เพิ่มสูงขึ้นเรื่อย ๆ และพบสูงสุดในวันที่ 5 ของการทดลอง

Jeong *et al.* (2004) ศึกษาผลของ ABA และ naphthaleneacetic acid (NAA) ต่อปริมาณแอนโทไซยานินในเปลือกผลองุ่นโดยทำการพ่น ABA ความเข้มข้น 1,000 mg/l และ NAA ความเข้มข้น 200 mg/l แก่ผลที่มีอายุ 60 วันหลังจากดอกบานบนต้น จากนั้นวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานินในเปลือกผลทุก ๆ 14 วันจนกระทั่งถึงวันที่ 102 วันหลังจากดอกบานและปริมาณ mRNA ของยีนเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการสังเคราะห์แอนโทไซยานิน เช่น PAL, CHI, CHS, F3H, DFR, LDOX และ UFGluT พบว่าผลที่ได้รับ ABA มีปริมาณแอนโทไซยานินรวมทั้งปริมาณ mRNA ของยีนเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการสังเคราะห์แอนโทไซยานินในปริมาณที่สูงกว่า NAA และชุดควบคุม

ออกซิน (auxins)

ออกซินสามารถกระตุ้นหรือยับยั้งการสร้างแอนโทไซยานินได้ในกรณีที่ทำให้ ซึ่งกลไกการควบคุมนั้นยังไม่ทราบชัด สำหรับรายงานการศึกษาการใช้สารในกลุ่มออกซิน Oota *et al.* (1983) พบว่า 2, 4-dichlorophenoxyacetic acid (2, 4-D) สามารถกระตุ้นให้มีการสร้างแอนโทไซยานินในชิ้นเปลือกผลแอปเปิ้ลที่ได้รับการให้แสงตลอดเวลา และการสร้างแอนโทไซยานินในปล้องของข้าวฟ่างและ *Haplopappus gracilis* ถูกชะลอหรือยับยั้งเมื่อได้ออกซินในระดับความเข้มข้นที่สูง ๆ (Vince, 1968; Constabel *et al.*, 1971) นอกจากนี้ Ohmiya (2000) พบว่าออกซินสามารถเร่งให้เปลือกผลที่มีแอกทิวิตีของเอนไซม์ PAL เพิ่มสูงขึ้นและทำให้มีสีแดงที่เปลือกผลเพิ่มสูงขึ้นเช่นเดียวกัน

ดามิโนไซด์ (daminoside, SADH, Alar)

ดามิโนไซด์มีคุณสมบัติเป็นสารชะลอการเจริญเติบโตมีบางรายงานพบว่ามีผลกระตุ้นการสังเคราะห์แอนโทไซยานินในแอปเปิ้ล (Looney, 1971; Schumacher *et al.*, 1986)

ไซโตไคนิน (cytokinins)

ไซโตไคนินมีผลส่งเสริมการสร้างแอนโทไซยานินในพืชบางชนิด เช่นในผลแอปเปิ้ลพันธุ์ McIntosh เมื่อได้รับเบนซิลอะดีนีน (benzyladenine) เป็นเวลา 1 เดือนก่อนการเก็บเกี่ยว พบว่ามีการสร้างแอนโทไซยานินมากกว่าผลที่ไม่ได้รับสารและพบอีกว่าเบนซิลอะดีนีนสามารถกระตุ้นการสร้างแอนโทไซยานินในส่วนยอดของพีชตระกูลสน (Kossuth, 1978) กลีบของดอกเทียน (Klein and Hagen, 1961) ตายอดของ *Picea pungens* (Mulgrew and Williams, 1985) ผลที่ยังไม่สุกของโอเลิฟ (Shulman and Lavee, 1971) เมล็ดมะเขือเทศที่กำลังงอก (Khan, 1980) และเซลล์แขวนลอยของพืชพวก *Populus* sp. (Matsumoto *et al.*, 1973) เป็นต้น

กรดจัสโมนิก (jasmonic acid)

กรดจัสโมนิกมีผลทั้งในทางยับยั้งและส่งเสริมการสะสมแอนโทไซยานินรวมทั้งการทำงานของเอนไซม์บางชนิด เช่น เอนไซม์ PAL (Kondo and Fukuda, 2001) เช่นเดียวกันกับ ABA และเอทิลีน กรดจัสโมนิกมีผลยับยั้งการเจริญเติบโตด้านความยาวของลำต้น ความยาวราก การเจริญเติบโตของเชื้อราไมโคไรซา การเจริญของเนื้อเยื่อ การเกิดเอ็มบริโอ การงอกของเมล็ด การงอกของละอองเรณู การสร้างตาดอก การสังเคราะห์แสง การสังเคราะห์แคโรทีนอยด์ แอนโทไซยานิน และคลอโรฟิลล์ เป็นต้น นอกจากนี้ยังมีผลในทางส่งเสริมหรือชักนำการสุกแก่ของผลไม้ เร่งการเสื่อมสภาพ การหลุดร่วง การเปิดปิดปากใบ การหายใจ และเร่งการสร้างเอทิลีน เช่นเดียวกันกับ ABA รวมทั้งการสังเคราะห์แอนโทไซยานิน เป็นต้น ซึ่ง Kramell *et al.* (1997) พบว่ากรดจัสโมนิกมีผลส่งเสริมการแสดงออกของยีน และการเปลี่ยนโครงสร้างของเอนไซม์หลายตัวที่อยู่ในขั้นตอนของการสังเคราะห์แอนโทไซยานินว่าเมื่อใช้ในระดับความเข้มข้นที่เหมาะสม

จากรายงานการศึกษาดังกล่าวจะเห็นได้ว่าปัจจัยเรื่องแสงและสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชดังกล่าวมีผลต่อการทำงานของเอนไซม์ PAL หรือเอนไซม์อื่นที่อยู่ในขั้นตอนการสังเคราะห์แอนโทไซยานินและการสะสมแอนโทไซยานิน ดังนั้นในการศึกษาในครั้งนี้จึงมุ่งเน้นที่จะศึกษาปัจจัยในเรื่องแสงและสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชบางชนิดต่อการสะสมแอนโทไซยานินซึ่งมีสีแดงและการทำงานของเอนไซม์ PAL ในเปลือกผลมะม่วงพันธุ์มหาชนกซึ่งยังไม่มีรายงานการศึกษาในมะม่วงพันธุ์นี้มาก่อน โดยการให้แสงหรือสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชบางชนิดที่เหมาะสมอาจช่วยแก้ปัญหาการเกิดสีแดงที่เปลือกผลนี้ได้