

การตรวจเอกสาร

1. ลักษณะทั่วไปของมะเขือเทศ

มะเขือเทศมีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *Lycopersicon esculentum* Mill. มีจำนวนโครโมโซม $2n = 2X = 24$ มีขนาดจีโนมประมาณ 950 Mb เป็นพืชที่อยู่ในวงศ์ Solanaceae เช่นเดียวกับพริก มะเขือ มันฝรั่ง และยาสูบ มีถิ่นกำเนิดอยู่ในบริเวณอเมริกาใต้ แถบประเทศเปรู เอกวาดอร์ กาลาปากอส (Pursglove, 1977; Esquinas-Alcazar, 1981) มะเขือเทศเป็นพืชหลายฤดู (perennial) แต่ปลูกเป็นแบบฤดูเดียว (annual) ลำต้นเมื่อยังอ่อนอยู่มีลักษณะกลม อ่อน และ เปราะ แต่เมื่อเจริญเติบโตมากขึ้น ลำต้นแข็งเป็นเหลี่ยม มีกิ่งก้านสาขาแผ่กว้าง ใบมีสีเขียวปนเทา ข้นและเรียวยาว ใบเป็นใบรวมประกอบด้วยใบอ่อน 7-9 ใบ ยาว 5-10 นิ้ว ใบเป็นแบบขนนกปลายคี่ (odd-pinnate) ลำต้นและใบมีขนปกคลุมอยู่ทั่วไป ดอกเกิดเป็นช่อบนลำต้นระหว่างข้อ ดอกมีกลีบเลี้ยง 5-10 กลีบ ส่วนกลีบดอกมี 5 กลีบสีเหลือง รูปร่างคล้ายหอก เชื่อมติดกันที่โคน เมื่อดอกบานกลีบเลี้ยงและกลีบดอกจะโค้งออก กลีบเลี้ยงตอนแรกจะสั้นกว่ากลีบดอก แต่จะมีขนาดใหญ่ขึ้นเมื่อแก่ เกสรตัวผู้ (stamen) มี 5 อัน ประกอบด้วยอับเรณู (anther) ใหญ่และก้านอับเรณู (filament) สั้น อยู่รอบเกสรตัวเมีย (pistil) ซึ่งมีอันเดียว ผลเป็นผลเดี่ยว รูปร่าง ขนาด และสีไม่แน่นอนขึ้นอยู่กับพันธุ์ ทรงผลมีตั้งแต่กลมถึงกลมรี สีของผลขึ้นกับเม็ดสี (pigment) 2 ชนิดคือ ไลโคปีน (lycopene) ซึ่งทำให้เกิดสีแดง และ แครอทิน (carotene) ซึ่งทำให้เกิดสีเหลือง แดง ส้ม และ น้ำตาลอ่อน เมื่อผ่าผลดูจะพบว่าภายในผลแบ่งเป็นช่อง (locule) ซึ่งมีตั้งแต่ 2-15 ช่อง ภายในช่องนี้เป็นที่อยู่ของเมล็ด ซึ่งมีขนาดเล็กและเมล็ดจะถูกล้อมรอบไปด้วยวุ้น เมื่อเอาวุ้นออกปล่อยให้เมล็ดแห้ง เมล็ดจะมีสีเนื้อเข้มถึงน้ำตาลอ่อน รูปร่างกลมแบนปกคลุมด้วยขนสั้น ๆ ทั้งเมล็ด (Robatzky and Yamayuchi, 1997)

2. โรคเหี่ยวเฉา (bacterial wilt) ในมะเขือเทศ

โรคเหี่ยวเฉาเป็นโรคหนึ่งที่มีความสำคัญและแพร่ระบาดในเกือบทุกพื้นที่ที่มีการปลูกมะเขือเทศ โดยเฉพาะในเขตร้อน เขตกึ่งร้อน และเขตอบอุ่น (Kelmen, 1953) มีรายงานการระบาดของโรคนี้ครั้งแรกในประเทศอิตาลี เมื่อปี ค.ศ. 1882 (Walker, 1952) สำหรับในประเทศไทยมีรายงานการพบโรคเหี่ยวเฉาจากแบคทีเรียในยาสูบ และมะเขือเทศ เมื่อประมาณปี ค.ศ 1954 (อนงค์, 2501) ซึ่งเชื้อสาเหตุ คือ *Ralstonia solanacearum* จากเดิมชื่อ *Pseudomonas solanacearum* (Yubuchi *et al.*, 1995) เชื้อนี้มีพืชอาศัยมากกว่า 250 ชนิดในพืช 30 วงศ์ ทั้งพืชผัก เช่น แครอท

แรดิซ พริก มันฝรั่ง ถั่วต่าง ๆ เช่น ถั่วลิสง ถั่วแขก ป่าน ปอ พวกไม้ดอก เช่น พิทูเนีย ทานตะวัน ดาวเรือง ฟิชไร่ ได้แก่ มันสำปะหลัง ละหุ่ง ฝ้าย อ้อย และยาสูบ ไม้ผลบางชนิด เช่น กัลย พวกรั้วพืชอีกหลายชนิด รวมทั้งไม้ป่า เช่น สัก พืชที่เชื้อเจริญได้ดีจะอยู่ในวงศ์มะเขือ (Solanaceae) และรองลงมาเป็นวงศ์ถั่ว (Fabaceae) อย่างไรก็ตามพืชอาศัยที่สำคัญคือ มันฝรั่ง มะเขือเทศ มะเขือ และยาสูบ (Oepp, 1992) รวมทั้งพืชในวงศ์อื่น ๆ สามารถเกิดและติดโรคนี้นี้ได้ง่าย และดีที่สุด (ศักดิ์, 2537) โดยในแต่ละปีโรคนี้นำให้เกิดความเสียหายกับผลผลิตมะเขือเทศ 20-90 เปอร์เซ็นต์ ขึ้นอยู่กับพื้นที่ปลูก (Thaveechai *et al.*, 1992)

3. ลักษณะของเชื้อแบคทีเรียสาเหตุโรค

โรคเหี่ยวเฉาที่เกิดจากเชื้อแบคทีเรียมีสาเหตุจากเชื้อ *Ralstonia solanacearum* (ชื่อเดิม *Pseudomonas solanacearum*) (Yabuuchi *et al.*, 1995) เดิมจัดเชื้อนี้อยู่ในสกุล *Pseudomonas* โดยอาศัยผลจากการศึกษาทางกายภาพ และลักษณะความเหมือนของสายดีเอ็นเอ (DNA-DNA homology) ต่อมา Yabuuchi *et al.* (1993) ศึกษาลำดับเบสของยีน 16 sRNA ความเหมือนของลำดับเบสบนสายดีเอ็นเอ องค์ประกอบของไขมัน และกรดไขมัน การทดสอบคุณสมบัติทางชีวเคมี และการศึกษาลักษณะทางกายภาพของ *Pseudomonas solanacearum* พบว่ามีคุณสมบัติต่างจาก *P. aeruginosa* ซึ่งเป็น type strain ของเชื้อในสกุล *Pseudomonas* จึงเปลี่ยนชื่อเป็น *Burkholderia solanacearum* (Yabuuchi *et al.*, 1993) และปีต่อมาได้ตั้งชื่อใหม่เป็น *Ralstonia solanacearum* (Yabuuchi *et al.*, 1995)

Ralstonia solanacearum เป็นแบคทีเรียแกรมลบ รูปท่อน (rod shape) หัวท้ายมนขนาดเฉลี่ย 0.5-0.6 X 0.8-1.2 ไมโครเมตร เคลื่อนที่โดยใช้ polar flagella 1-4 เส้น ซึ่งติดอยู่ที่ขั้วด้านใดด้านหนึ่งของเซลล์ (สุธัญญา, 2527) ไม่มีสปอร์ และเปลือกหุ้ม (capsule) ภายในเซลล์จะมีสาร poly- β -hydroxybutyrate ซึ่งจะติดสีน้ำเงินหรือดำเมื่อย้อมด้วย sudan blackB สร้างรงควัตถุสีน้ำตาลละลายน้ำได้ ลักษณะโคโลนิบนอาหารจะมีลักษณะค่อนข้างกลม ผิวของโคโลนีเรียบเป็นมันสีค่อนข้างขาว และต่อมาจะเปลี่ยนเป็นสีน้ำตาล (ประสาทร, 2537; Dixon, 1981) การแยกลักษณะโคโลนีของเชื้อสามารถทำได้โดยใช้ Kelman's medium (Kelman, 1953) ซึ่งมีสาร 2,3,5-triphenyltetrazolium chloride (TZC) เป็นองค์ประกอบสามารถแยกความแตกต่างของเชื้อชนิดรุนแรง และไม่รุนแรงออกจากกันได้ โดยลักษณะของเชื้อชนิดรุนแรงบนอาหาร TZC อายุ 48 ชั่วโมง จะมีโคโลนีค่อนข้างกลม กระจายตัวในน้ำได้ดีสีขาวขุ่นมีจุดสีชมพูตรงกลางโคโลนี เชื้อ

ชนิดไม่รุนแรงจะพบปะปนหลังจากเลี้ยงเชื้อไว้บนอาหารสังเคราะห์นาน ๆ ซึ่งจะมีโคโลนีขอบเรียบ และคล้ายเนยเหลว กลางโคโลนีสีแดงเข้มขอบใส ไม่สามารถก่อให้เกิดโรคได้เชื้อจะสูญเสียความรุนแรงได้ง่ายบนอาหารทั่วไป และมีความแปรปรวนในการก่อให้เกิดโรค และลักษณะทางสรีรวิทยาสูงด้วย (ภาควิชาโรคพืช, 2540 ; Uematsu, 1983)

เชื้อ *Ralstonia solanacearum* เป็นเชื้อที่อาศัยอยู่ในดิน (soil born) มีความไวต่อความเป็นด่าง ธาตุไนโตรเจน อุณหภูมิ และความชื้นในดิน เจริญได้ดีในดินที่มี pH ประมาณ 6-8 เจริญเติบโตได้ดีที่อุณหภูมิช่วง 15-30 องศาเซลเซียส แต่ที่ดีที่สุดระหว่าง 30-35 องศาเซลเซียส และจะตายเมื่อได้รับความร้อนที่ 49-51 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 10 นาที เชื้อต้องการสภาพที่มีความชื้นสูงในการเข้าทำลายพืช แต่ถ้าเชื้อมีปริมาณมากแม้ในดินจะมีความชื้นเพียงเล็กน้อยก็อาจทำให้เกิดความรุนแรงได้ โดยเฉพาะเมื่อเข้าทำลายพืชที่อยู่ในระยะต้นกล้า (ศักดิ์, 2537)

Salanoubat *et al.* (2002) หาลำดับเบสของเชื้อ *R. solanacearum* พบว่ามีจีโนมเป็นแบบ bipartite ที่ประกอบด้วยส่วนที่เป็นโครโมโซม ขนาด 3.7 ล้านเบส และส่วนที่เป็นพลาสมิดขนาด 2.1 ล้านเบส ทำให้ทราบว่ายีนที่เกี่ยวข้องกับการก่อให้เกิดโรคนั้นอยู่บนพลาสมิด แต่ข้อสรุปนี้ยังไม่ชัดเจน นอกจากนี้นับพลาสมิดยังประกอบไปด้วยยีนที่สำคัญหลายยีนที่เกี่ยวข้องกับการอยู่รอดของเชื้อ การดำรงชีวิตของเชื้อ เช่น การผลิต flagella หรือ exopolysaccharide ส่วนยีนบนโครโมโซมนั้นเป็นยีนที่จำเป็นกับการดำรงอยู่ของตัวเชื้อ ซึ่งได้แก่ พวก house keeping gene ต่าง ๆ นอกจากนี้ยังพบยีนที่เกี่ยวข้องกับการเกิดปฏิกิริยากับพืชอาศัย (host interaction) และขบวนการป้องกันตัวเองของพืช (plant defenses) มี 10 ยีน ที่เกี่ยวข้องกับการต้านทานต่อ oxidative stress, 35 ยีนที่เกี่ยวข้องกับการสร้าง type IV pilus, 37 ยีนที่เป็นโปรตีน kinase ซึ่งเกี่ยวกับการส่งสัญญาณ, 55 ยีนที่เกี่ยวข้องกับการควบคุมการตอบสนอง (response regulator) และ 93 ยีนที่สร้างโปรตีนที่เกี่ยวข้องกับการยึดเกาะ (Bentley *et al.*, 2002)

ปัจจุบันเราได้จัดแบ่งเชื้อเป็น 5 race ตามพืชอาศัย (Buddenhagen *et al.*, 1962) ดังนี้

Race 1 เข้าทำลายพืชในตระกูล Solanaceae

Race 2 เข้าทำลายกล้วย

Race 3 เข้าทำลายมันฝรั่งและมะเขือเทศ

Race 4 เข้าทำลายพืชจำพวกขิง

Race 5 เข้าทำลายพืชจำพวกหม่อน

และยังจำแนกออกเป็น 5 biovar ตามความสามารถในการใช้น้ำตาล และน้ำตาลแอลกอฮอล์ (hexose alcohol) 6 ชนิด คือ มอลโตส (maltose) แลคโตส (lactose) เซลโลไบโอส (cellobiose) แมนนิทอล (mannitol) ซอร์บิตอล (sorbitol) และ ดูซิทอล (dulcitol) (Hayward, 1964; Goto, 1992) เชื้อใน race 1 ที่เข้าทำลายพืชในวงศ์ Solanaceae ที่มี host range กว้าง ส่วน race 3 เป็นสาเหตุโรคที่ host range แคบ พบเฉพาะในมะเขือเทศ และมันฝรั่งที่ปลูกในเขตอบอุ่น และบนที่สูงของเขตร้อน (Mahan, 1997)

4. ลักษณะอาการของโรค

โรคเหี่ยวที่เกิดจากเชื้อแบคทีเรียจะเกิดได้ทุกระยะของการเจริญเติบโต แต่จะรุนแรงมากถ้าเกิดในระยะต้นกล้า อาการเริ่มแรกใบ และส่วนยอดจะเหี่ยวในช่วงกลางวันที่มีอากาศร้อน ใบล่างจะเหี่ยวห้อยลง (ศุกลักษณ์, 2536) ใบแก่ จะมีสีเหลืองซีดเส้นแขนใบยืดยาวออกมาทำให้ขอบใบดูลงด้านล่างลักษณะคล้ายร่ม (สมชาย, 2521) มะเขือเทศพันธุ์อ่อนแอต่อโรคนี้จะเกิดการเหี่ยวอย่างรวดเร็ว และตายไปโดยไม่เปลี่ยนเป็นสีเหลือง (ชวลา, 2531) วันแรก ๆ อาจเหี่ยวช่วงกลางวัน และฟื้นเป็นปกติในช่วงกลางคืน แต่ในวันต่อมาจะเหี่ยวอย่างถาวร และพุ่มตายภายในไม่กี่วัน หลังจากเริ่มแสดงอาการ โดยเฉพาะอย่างยิ่งถ้าอากาศร้อนจัด ความชื้นสูง การพัฒนาของโรคจะเร็วมาก (ภาควิชาโรคพืช, 2540) พืชจะเหี่ยวทั้งต้น และตายอย่างรวดเร็วในเวลา 2-3 วัน เมื่อตัดลำต้นเหนือดินจะพบรอยสีน้ำตาลที่บริเวณท่อน้ำ และท่ออาหาร ซึ่งถูกเชื้อทำลายเน่าเป็นสีน้ำตาลทำให้บางครั้งเรียกโรคนี้ว่า โรคเน่าสีน้ำตาล หรือ brown rot (ศักดิ์, 2537) เมื่อถอนราก และนำลำต้นใต้ดิน ระดับดินและรากเน่าเปื่อย ตัดตามขวางแล้วเอาไปแช่น้ำจะปรากฏสีขาวข้นคล้ายยางเหนียว (ooze) ปูดออกมาตรงรอยแผลตัด ซึ่งลักษณะดังกล่าวจะไม่พบในโรคเหี่ยวที่เกิดจากเชื้อรา พืชที่เป็นโรคจะพยายามสร้าง adventitious root หรือรากลอยรอบ ๆ ลำต้นเหนือดินเพื่อช่วยในการดูดน้ำ และอาหาร รากชนิดนี้ เข้าใจว่าพืชสร้างขึ้นเพื่อทดแทนรากในดินที่ถูกเชื้อทำลาย (ศุกลักษณ์, 2536)

5. การดำรงชีพและการแพร่ระบาด

Ralstonia solanacearum เป็นเชื้อที่อาศัยข้ามฤดูในดิน และเข้าทำลายพืชทางบาดแผลที่เกิดกับรากซึ่งอาจเกิดจากไส้เดือนฝอย การฉีกขาดหรือแผลที่เกิดในขณะที่พืชแตกรากใหม่ เชื้อจะไปเจริญในท่อน้ำท่ออาหารก่อให้เกิดการอุดตันของท่อน้ำ (vessel) โดยสารพวก polysaccharide ที่เชื้อสร้างขึ้นรวมทั้งเซลล์ของแบคทีเรียเองด้วย (นิพนธ์, 2523) พืชที่อ่อนแอต่อเชื้อนี้จะแสดงอาการ

ภายใน 4 วัน หลังจากพืชแสดงอาการ เชื้อแบคทีเรียจะเริ่มออกมาภายนอกสู่ดิน และสามารถเข้าทำลายต้นพืชข้างเคียงได้ โดยปกติการแพร่ระบาดของโรคเหี่ยวนี้จะเป็นไปได้ไม่ไกล เว้นแต่จะมีการให้น้ำแบบไหลตามร่องหรือสภาพที่ฝนตกหนักจะมีน้ำไหลไปที่ต่าง ๆ (ประสาทพร, 2527) เชื้อสามารถมีชีวิตอยู่ในดินที่ไม่ได้ทำการเกษตร (นิพนธ์, 2533) และสามารถอยู่ในดินได้นานถึง 6 ปี (Westcott, 1971) เชื้อสามารถมีชีวิตข้ามฤดูได้ในบริเวณ rhizosphere ของพืชที่ไม่ใช่พืชอาศัยโดยจะเคลื่อนย้ายจากดิน ไปสู่ rhizosphere ของพืชที่ไม่ใช่พืชอาศัย ซึ่งเป็นวิธีการอยู่รอดของเชื้ออย่างหนึ่ง (Schuster and Coyne, 1974)

6. สาเหตุที่ทำให้พืชเหี่ยว

6.1 ระบบการลำเลียงภายในพืชถูกขัดขวาง โดยเซลล์ของแบคทีเรียเองอุดตันที่ท่อลำเลียงน้ำ (xylem) และเชื้อจะสร้างสาร extra cellular polysaccharide (EPS) ซึ่งมีความหนืดสูงมาอุดตันท่อลำเลียงน้ำของพืช (ooze)

6.2 เชื้อแบคทีเรียสร้างเอนไซม์ cellulase และ pectinase (polygalacturonase) มาย่อยผนังเซลล์ของท่อลำเลียงน้ำภายในต้นพืช ทำให้ระบบการลำเลียงผิดปกติ

6.3 สร้างเนื้อเยื่อพิเศษ (tylose) ยื่นออกมาจากผนังเซลล์ของท่อลำเลียงน้ำเพื่อปิดกั้นไม่ให้เชื้อกระจายไปสู่ส่วนอื่นของพืช ขณะเดียวกัน tylose ก็จะปิดขวางระบบการลำเลียงน้ำของพืชเอง (สุกัลักษณ์, 2536)

7. กลไกความต้านโรคในพืช

มะเขือเทศที่แสดงอาการโรคเหี่ยวจะตรวจพบเชื้อสาเหตุได้ในส่วนต่าง ๆ ของลำต้นทั้งพันธุ์ต้านทาน และอ่อนแอ แต่การกระจายของเชื้อสาเหตุในพันธุ์ต้านทานค่อนข้างจำกัดกว่าพันธุ์อ่อนแอ (Prior *et al.*, 1992) ดังนั้นกลไกที่เป็นไปได้ใน 2 ระยะ คือ 1) พืชต้านทานต่อการเข้าทำลายที่ราก เนื่องจากเชื้อสาเหตุนี้จะเข้าทำลายที่รากแขนง (secondary root) ซึ่ง Vase *et al.* (1995) พบว่าเชื้อ *R. solanacearum* ที่กลายพันธุ์ในส่วนของความสามารถในการก่อโรค (strain nonpathogenic mutant) ไม่สามารถผ่านเข้าไปในส่วนท่อน้ำได้ ในขณะที่เชื้อปกติจะสามารถผ่านเข้าไปในส่วน inner cortex และ vascular parenchyma ของมะเขือเทศได้ 2) ทนทานต่อเชื้อแบคทีเรีย Grimault and

Prior (1993) ได้รายงานว่าพันธุ์ด้านทานไม่แสดงอาการเหี่ยวถึงแม้ว่าเชื้อสาเหตุอาศัยอยู่ในท่อลำเลียงเนื่องจากว่าพันธุ์ด้านทานจะมีเนื้อเยื่อท่อลำเลียงที่ทนต่อความหนาแน่น (density) ของเชื้อแบคทีเรียมากกว่าพันธุ์อ่อนแอ ซึ่งระดับความทนทานของพืชเป็นการทนทานต่อโรค (tolerance)

รูปแบบการต้านทานอีกอย่างหนึ่งที่พบคือ แบคทีเรียที่เข้าทำลายมะเขือเทศพันธุ์อ่อนแอต่อโรคจะเข้าไปอยู่ในช่องว่างระหว่างเซลล์พืช แต่จะไม่รวมอยู่กับผนังเซลล์พืชในขณะที่มะเขือเทศพันธุ์ด้านทานต่อโรคแบคทีเรียจะถูกดูดซับหรือยึดไว้ที่ผนังเซลล์พืช (Yue *et al.*, 1996) นอกจากนี้ยังมีรายงานว่ามะเขือเทศพันธุ์ด้านทานจะมีการสร้าง tomatin ที่มีคุณสมบัติในการยับยั้งการเจริญของเชื้อ *R. solanacearum* (Irving *et al.*, 1964) ในพืชอาศัย และเชื้อโรคที่มีความจำเพาะในระดับสายพันธุ์ (race specific) จะเกิดจุดแผลตายอย่างรวดเร็ว (hypersensitive reaction : HR) ส่วนในกรณีที่ไม่มีความสัมพันธ์แบบจำเพาะต่อสายพันธุ์ (non race specific) พืชจะมีพัฒนาการของโรคช้า โดยความรุนแรงโรคลดลง และการเพิ่มปริมาณของเชื้อแบคทีเรียมีเพียงเล็กน้อย (Mansfield and Brown, 1985) การต้านทานในลักษณะที่มีความจำเพาะนี้เป็นไปตามทฤษฎี gene for gene (Keen, 1990)

8. พันธุกรรมลักษณะต้านทานโรค

มีรายงานว่าความต้านทานโรคที่เกิดจากเชื้อแบคทีเรียหลายชนิดถูกควบคุมโดยยีนหลัก (major gene) (Russel, 1978) สำหรับพันธุกรรมความต้านทานโรคเหี่ยวที่เกิดจากเชื้อ *R. solanacearum* ยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัด เนื่องจากความหลากหลายในจีโนมไทป์ของพืชอาศัย และเชื้อสาเหตุ รวมทั้งสภาพแวดล้อมที่ปลูก เช่น ช่วงแสง ความเข้มแสง อุณหภูมิ และความชื้น เป็นต้น มีอิทธิพลต่อความต้านทานโรค (Chupp and Shurf, 1960; Budden hagen and Kelman, 1962; Krausz and Thurston, 1975)

จากการศึกษาการถ่ายทอดลักษณะต้านทานโรคของมะเขือเทศซึ่งทดลองในพันธุ์ Saturn, Venus Copiton Radabe Scorpio และ Louisiana Pink พบว่าถูกควบคุมโดยยีนด้อยหลายตัว (Russell, 1978) ซึ่งขัดแย้งกับรายงานของ Lin (1975) ซึ่งพบว่าความต้านทานโรคไม่ได้ถูกควบคุมโดยยีนด้อย Tikoo *et al.* (1989) ได้ศึกษาความต้านทานโรคในมะเขือเทศพันธุ์ BWR-1 พบว่าถูกควบคุมโดยยีนข่ม 1 ตัวซึ่งสอดคล้องกับการศึกษาในมะเขือเทศพันธุ์ Hawaii7998 ของ Scott *et al.* (1992)

AVRDC (1975) พบว่า ระดับความต้านทานโรคขึ้นอยู่กับจำนวนยีน พันธุ์ที่มีหลายอัลลีลจะให้ลักษณะต้านทานโรคดีกว่าพันธุ์ที่มีน้อยอัลลีล นั่นคือ ความต้านทานโรคถูกควบคุมโดยอิทธิพลของยีนแบบผลบวก ลักษณะความต้านทานแบบนี้จะไม่เฉพาะเจาะจงต่อเชื้อสายพันธุ์ใดสายพันธุ์หนึ่ง สามารถต้านทานเชื้อได้หลายสายพันธุ์ แต่ไม่ทุกสายพันธุ์ (ธรรมศักดิ์, 2529) ต่อมา AVRDC (1992) ได้รายงานไว้ว่า ความต้านทานโรคจัดเป็นลักษณะกึ่งปริมาณ (quasi-quantitative) ควบคุมโดยยีนน้อยตัว ซึ่งสอดคล้องกับรายงาน Anasis (1988) ยีนแต่ละตัวมีอิทธิพลต่อลักษณะต้านทานมากโดยมี modified gene ที่มีผลต่อการแสดงออกของยีนดังกล่าวทั้งในทางที่ดีขึ้นและเลวลง

Anand *et al.* (1993) พบว่าระดับความต้านทานโรคของลูกผสมชั่วที่ 1 จะแตกต่างกันออกไปตามระดับการแสดงออกของยีนที่ควบคุมลักษณะในพันธุ์พ่อแม่ จากการผสมระหว่างมะเขือเทศพันธุ์ต้านทานที่มีการแสดงออกของยีนแบบซ่มสมบูรณ์กับพันธุ์ต้านทานที่มีการแสดงออกของยีนแบบซ่มไม่สมบูรณ์ ในลูกผสมชั่วที่ 1 มีระดับความต้านทานโรคสูงสุด รองลงมาคือ กลุ่มผสมระหว่างพันธุ์ที่มีการแสดงออกของยีนแบบซ่มสมบูรณ์กับพันธุ์ที่มีการแสดงออกของยีนแบบซ่มไม่สมบูรณ์ ขณะที่การผสมระหว่างมะเขือเทศพันธุ์ต้านทานที่มีการแสดงออกของยีนแบบซ่มสมบูรณ์กับพันธุ์อ่อนแอมีระดับความต้านทานโรคต่ำสุด

AVRDC (1994) พบว่าความต้านทานโรคมีความสัมพันธ์กับขนาดผลในเชิงลบคือ เมื่อความต้านทานโรคเพิ่มขึ้นขนาดของผลจะเล็กลง สาเหตุเพราะยีนที่ควบคุมลักษณะต้านทานโรคและขนาดผลอยู่ใกล้ชิดกันมากหรืออิทธิพลของยีนควบคุมลักษณะต้านทานโรคที่มีต่อขนาดผลเหมือนกับเป็นยีนคู่เดียวกัน (pleiotropic effect)

บุบผา (2538) ศึกษาการถ่ายทอดทางพันธุกรรมของลักษณะความต้านทานโรคเหี่ยวจากแบคทีเรียในมะเขือเทศ 4 กลุ่มผสม คือ สีดาทิพย์ 2 X CL143-0-10-3-0-10, สีดาทิพย์ 2 X BL342, Early Pink X CL143-0-10-3-0-1-10 และ Early Pink X BL342 พบลักษณะความต้านทานโรคนี้เป็นลักษณะที่ถูกควบคุมโดยการทำงานของยีนแบบผลบวก

Deslandes *et al.* (2002) แยกสกัดยีนที่เกี่ยวข้องกับความต้านทานและอ่อนแอต่อเชื้อ *R. solanacearum* จาก *Arabidopsis thaliana* โดยพบว่าอัลลีลความต้านทานของความต้านทาน (RRS1-R) เป็นลักษณะด้อย (recessive alleles) และอัลลีลของความอ่อนแอ (RRS1-S) เป็นลักษณะเด่น (dominant alleles) ซึ่งโครงสร้างของยีนต้านทานนี้ประกอบไปด้วยโปรตีนที่เกี่ยวข้องกับ

ขบวนการด้านทานดังนี้ Toll-IL-1 receptor, nucleotide binding site-leucine-rich repeat (NBS-LRR) และ WRKY motif ซึ่งเป็นลักษณะที่จำเพาะในการลอกรหัสของพืชบางชนิด

9. ดีเอ็นเอเครื่องหมายในการปรับปรุงพันธุ์

การคัดเลือกโดยใช้ดีเอ็นเอเครื่องหมายเป็นวิธีการคัดเลือกโดยอ้อม (indirect selection) เป็นการเพิ่มประสิทธิภาพการคัดเลือกจีโนไทป์ของพืชที่ต้องการพร้อมกับลักษณะที่สนใจได้ตามเป้าหมายโดยมีพื้นฐานจากการหาความสัมพันธ์ทางกายภาพ (linkage) ระหว่างดีเอ็นเอเครื่องหมายและยีนที่ควบคุมลักษณะที่จะถูกคัดเลือกและเมื่อหาตำแหน่งดีเอ็นเอเครื่องหมายดังกล่าวได้แล้ว การคัดเลือกจะถูกดำเนินการภายในห้องปฏิบัติการโดยไม่จำเป็นต้องคัดเลือกฟีโนไทป์อีกต่อไป เช่น ในการปรับปรุงพันธุ์พืชต้านทานโรคก็สามารถที่จะทำการคัดเลือกได้ในระยะแรกของการเจริญเติบโต (ต้นกล้า) หรือก่อนระยะที่จะเจริญเติบโต (เมล็ด) โดยไม่จำเป็นต้องปลูกเชื้อ นอกจากนี้ยังสามารถคัดเลือกลักษณะหลายลักษณะได้พร้อม ๆ กัน เช่น ความต้านทานโรคหลายโรค ช่วยในการวิเคราะห์ลักษณะปริมาณที่ควบคุมโดยยีนหลายตำแหน่ง (quantitative trait loci : QTL) ได้เสมือนเป็นยีนเดี่ยว (จุลภาค, 2543)

10. ชนิดของดีเอ็นเอเครื่องหมาย

10.1 Restriction Fragment Length Polymorphism (RFLP)

เป็นความแตกต่างของขนาดชิ้นดีเอ็นเอที่เกิดจากการตัดด้วยเอนไซม์ตัดจำเพาะ (restriction enzyme) ชนิดต่าง ๆ ทำให้เกิดความหลากหลายของบริเวณที่เกิดการตัด เมื่อนำไปแยกขนาดบนวุ้นอะกาโรส (agarose gel) ภายใต้อินทรีย์ไฟฟ้า และทำการเคลื่อนย้ายดีเอ็นเอไปบนแผ่นไนลอนเมมเบรน (nylon membrane) โดยวิธี Southern blot เมื่อนำชิ้นดีเอ็นเอ (probe) มาไฮบริไดซ์ (hybridize) จะสามารถตรวจสอบความแตกต่างของขนาดชิ้นดีเอ็นเอได้ ข้อดีของดีเอ็นเอเครื่องหมายชนิดนี้คือ ให้ผลที่แม่นยำ เป็น co-dominance marker มีการใช้เทคนิค RFLP เป็นครั้งแรกในการศึกษาจีโนมของมนุษย์ (Botstein *et al.*, 1980) หลังจากนั้นได้มีการนำไปใช้กับพืชต่าง ๆ เช่น ข้าวโพด (Burr *et al.*, 1988) ถั่วเหลือง (Muehlbauer *et al.*, 1991) มะเขือเทศ (Tanksley *et al.*, 1992) และข้าวฟ่าง (Xu *et al.*, 1994) เป็นต้น

10.2 Amplified Fragment Length Polymorphism (AFLP)

Vase *et al.* (1995) ได้พัฒนาเทคนิคสำหรับศึกษาลายพิมพ์ดีเอ็นเอ (DNA fingerprint) ซึ่งเทคนิค AFLP มีขั้นตอนหลัก ๆ 3 ขั้นตอนดังนี้ 1) ใช้เอ็นไซม์ตัดจำเพาะ 2 ชนิดตัดดีเอ็นเอ จากนั้นต่อ (ligase) ดีเอ็นเอที่ถูกย่อยเข้ากับโอลิโกนิวคลีโอไทด์สายสั้น ๆ (adapter) โดยใช้เอ็นไซม์ไลเกส (ligase) โดย adapter มีลำดับเบสที่จำเพาะกับบริเวณจุดตัดของเอ็นไซม์ที่ใช้ 2) เป็นขั้นตอนที่เรียกว่า per-selective amplification ใช้ปฏิกิริยาจากข้อหนึ่ง (DNA product) มาทำ PCR โดยใช้ PCR primer ที่สร้างขึ้นมาให้มีลำดับเบสที่ complementary กับลำดับเบสของตัว adapter และเพิ่มลำดับเบสเข้าไปที่ปลาย 3' ของ adapter 1 เบส 3) selective amplification ใช้ปฏิกิริยาจากข้อ 2 เป็นดีเอ็นเอเริ่มต้น เมื่อสิ้นสุดปฏิกิริยากับ PCR primer ที่เพิ่มลำดับเบสเข้าไปที่ปลาย 3' สองหรือสามเบส เมื่อสิ้นสุดปฏิกิริยานำ DNA ที่ได้มาแยกบนวุ้นอะคริลาไมด์ (acrylamide gel) มีการใช้เทคนิค AFLP ในการศึกษาของกลุ่มสิ่งมีชีวิตของพืชหลายชนิดเช่น ข้าว (Zhu *et al.*, 1998)

10.3 Simple-Sequence Repeat (SSR) หรือ microsatellite

microsatellite เป็นส่วนหนึ่งของดีเอ็นเอที่มีลำดับเบสเป็นชุดซ้ำกัน ชุดหนึ่งประกอบไปด้วยนิวคลีโอไทด์ 2-6 เบส ซ้ำกันต่อเนื่อง กระจายอยู่ทั่วไปในจีโนม ส่วนใหญ่ที่พบจะเป็นชุดที่มี 2 เบสซ้ำ เช่น $(CA)_n$, $(GT)_n$, $(GA)_n$, $(CT)_n$, $(CG)_n$, $(GC)_n$ และ $(AT)_n$, $(TA)_n$ (n = จำนวนซ้ำ) จำนวนซ้ำที่พบจะต่ำกว่า 100 ซ้ำ จำนวนของส่วนที่ซ้ำกันไม่แน่นอนขึ้นอยู่กับชนิดของสิ่งมีชีวิต SSR เป็นดีเอ็นเอเครื่องหมายที่สามารถบอกความแตกต่างทางจีโนไทป์ได้สูง ในการสร้าง SSR เพื่อใช้เป็นดีเอ็นเอเครื่องหมายสามารถกระทำได้โดย ค้นข้อมูลลำดับเบสของดีเอ็นเอจากฐานข้อมูล แล้วออกแบบเป็นไพรเมอร์ขึ้นมาใช้ หรือใช้ดีเอ็นเอตัวตรวจสอบ (probe) ที่มีลำดับเบสซ้ำ ไฮบริไดซ์กับโคลน หรือ จีโนมมิกไลบรารีที่มีอยู่เพื่อคัดเอาโคลนที่เป็น microsatellite ออกมาหาลำดับเบสแล้วออกแบบเป็นไพรเมอร์เพื่อใช้ต่อไป (Liu, 1998) มีการใช้เทคนิค SSR ในพืชหลาย ๆ ชนิด เช่น ข้าว (Wu and Tanksley, 1993) และ มะเขือเทศ (Broun and Tanksley, 1996) เป็นต้น

10.4 CAPS (cleaved amplified polymorphic sequence)

โดยการหาลำดับเบสของดีเอ็นเอเครื่องหมายชนิด RFLP ที่ต้องการ และสร้างไพรเมอร์ที่มีความจำเพาะเจาะจงต่อ RFLP ตำแหน่งนั้น ๆ ทำให้สามารถเพิ่มปริมาณดีเอ็นเอในส่วนนี้ได้โดยวิธีการทำ PCR จากนั้นนำดีเอ็นเอที่เพิ่มได้นี้ไปตัดย่อยด้วยเอ็นไซม์ตัดจำเพาะเพื่อตรวจสอบ

ความแตกต่าง (polymorphism) ซึ่งดีเอ็นเอเครื่องหมายชนิดนี้มีขั้นตอนในการทำที่ไม่ยุ่งยาก ทำให้ได้ผลที่รวดเร็วขึ้น (Konieczny and Ausubel, 1993) มีการใช้เทคนิค CAPS ในพืชหลายชนิด เช่น พริก (Moury *et al.*, 2000) และมะเขือเทศ (Yiping and Stommel, 2001) เป็นต้น

10.5 SSCP (single strand conformational polymorphism)

ซึ่งเป็นวิธีการตรวจหาความแตกต่างของดีเอ็นเอที่มีลำดับเบสต่างกันเพียง 1 เบสได้ โดยอาศัยหลักการของการขดหรือพันกันภายในโมเลกุลของดีเอ็นเอสายเดี่ยวที่มีเบสที่แตกต่างกันเกิดเป็นโครงสร้างจำเพาะที่ต่างกันทำให้เคลื่อนที่ในตัวกลางที่เป็น nondenaturing polyacrylamide gel ได้เร็วช้าต่างกัน (Orita, 1989) จัดเป็นอีกวิธีหนึ่งที่จะช่วยเพิ่มประสิทธิภาพในการตรวจหาความแตกต่างทางจีโนไทป์จากดีเอ็นเอที่เพิ่มปริมาณโดยวิธี PCR ในกรณีที่ไม่สามารถตรวจหาความแตกต่างโดยวิธี CAPS ได้ เช่น ข้าวสาลีในการศึกษาโรคราน้ำค้าง ได้เปลี่ยนจากเครื่องหมายดีเอ็นเอชนิด RFLP มาเป็น SSCP (Per-Olov Forsstrom *et al.*, 2003) และในแตงสีศึกษา aquaporin โดยใช้เทคนิคนี้ (Jiahua *et al.*, 2002) เป็นต้น

11. แผนที่โครโมโซม

ในการสร้างแผนที่โครโมโซมต้องหาความสัมพันธ์ระหว่างดีเอ็นเอเครื่องหมายด้วยกันหรือระหว่างดีเอ็นเอเครื่องหมายกับลักษณะที่แสดงออก (phenotype) ในการสร้างแผนที่โครโมโซมโดยอาศัยดีเอ็นเอเครื่องหมายนั้น มีหลักการเช่นเดียวกับการสร้างแผนที่โครโมโซมที่อาศัยลักษณะทางภายนอก โดยอาศัยการวิเคราะห์ลิ้งค์เกจของดีเอ็นเอเครื่องหมายแต่ละตำแหน่ง ในประชากรที่มีการกระจายตัวของดีเอ็นเอเครื่องหมายต่าง ๆ นั้น เช่นในประชากรลูกผสมชั่วที่ 2 (F_2) หรือประชากรลูกผสมกลับ (backcross) เป็นต้น ดีเอ็นเอเครื่องหมายที่อยู่ในกลุ่มลิ้งค์เกจเดียวกันแสดงว่าอยู่บนโครโมโซมเดียวกัน ระยะห่างทางพันธุกรรมระหว่างดีเอ็นเอเครื่องหมายแต่ละตำแหน่งขึ้นอยู่กับจำนวนของต้นพืชที่เป็นรีคอมบิแนนท์ระหว่างตำแหน่งของดีเอ็นเอเครื่องหมายตำแหน่งนั้น ถ้ามีมากแสดงว่าดีเอ็นเอเครื่องหมายนั้นอยู่ห่างกัน ถ้ามีน้อยแสดงว่าอยู่ใกล้กันบนโครโมโซมนั้น ๆ แผนที่โครโมโซม ที่สมบูรณ์จะมีจำนวนกลุ่มลิ้งค์เกจเท่ากับจำนวนโครโมโซมพื้นฐานของพืชนั้น ๆ เช่น มะเขือเทศ ($n = 12$) มีจำนวนกลุ่มลิ้งค์เกจเท่ากับ 12 กลุ่ม มะม่วง ($n = 20$) มีจำนวนกลุ่มลิ้งค์เกจเท่ากับ 20 กลุ่ม (จุลภาค, 2543)

แผนที่ละเอียดระดับโมเลกุล (high density map) คือ แผนที่ระยะห่างของดีเอ็นเอเครื่องหมายแต่ละตำแหน่งน้อยกว่า 5 cM เราสามารถประยุกต์แผนที่ละเอียดระดับโมเลกุลช่วยในงานต่างๆ ดังนี้

1. ช่วยในงาน chromosome walking

2. ช่วยในงานปรับปรุงพันธุ์ ยิ่งถ้าดีเอ็นเอเครื่องหมายมีความใกล้ชิดกับลักษณะที่เราสนใจ (tightly linked) จะทำให้การนำดีเอ็นเอเครื่องหมายไปใช้งานมีความสะดวกและมีประสิทธิภาพมากยิ่งขึ้น

3. ทำให้มีดีเอ็นเอเครื่องหมายครอบคลุมทั้งจีโนมและสามารถนำไปช่วยในการคัดเลือกลักษณะทางปริมาณ (Tanksley, 1992)

Tanksley *et al.* (1992) ได้สร้างแผนที่โครโมโซมของมะเขือเทศที่มีความละเอียดสูง โดยใช้ดีเอ็นเอเครื่องหมายมากกว่า 1,030 ตำแหน่ง ซึ่งครอบคลุม 1,276 cM หรือ มีระยะห่างทางพันธุกรรมระหว่างดีเอ็นเอเครื่องหมายแต่ละตำแหน่งโดยเฉลี่ยประมาณ 1.2 cM หรือ 1 cM มีระยะทางจริงประมาณ 750 กิโลเบส

Maiko *et al.* (2004) ได้ทำการศึกษาแผนที่ละเอียดระดับโมเลกุลในหญ้าไรย์ (ryegrass) โดยใช้ดีเอ็นเอเครื่องหมายชนิด RFLP AFLP และ telomeric repeat associated sequence ใช้ดีเอ็นเอเครื่องหมาย 385 ตำแหน่ง ครอบคลุม 1,244.4 cM แต่ละตำแหน่งมีระยะห่างทางพันธุกรรมประมาณ 3.7 cM

John *et al.* (2003) ได้ศึกษาวิวัฒนาการของพืชตระกูลหญ้า คือ ข้าวฟ่าง ข้าวโพด ข้าว ข้าวเดือย ข้าวสาลี ข้าวบาร์เลย์ ข้าวโอ๊ต และข้าวไรย์ โดยใช้แผนที่ละเอียดระดับโมเลกุล

12. ตำแหน่งความต้านทานโรคเหี่ยวเฉาในมะเขือเทศ

Tanksley *et al.* (1992) สร้างแผนที่โครโมโซมของมะเขือเทศที่มีความละเอียดสูงโดยใช้ดีเอ็นเอเครื่องหมายชนิดต่าง ๆ เช่น RFLP รวมทั้งโมเลกุลเครื่องหมายชนิดอื่น ๆ เช่น ไอโซไซม์ โดย

มีระยะห่างระหว่างเครื่องหมายเฉลี่ย 1.2 cM ทำให้มะเขือเทศเป็นพืชที่มีความสมบูรณ์ในข้อมูลที่สามารถจะนำไปใช้ประโยชน์ในการวิเคราะห์หาตำแหน่งของยีนที่สำคัญ ๆ รวมทั้งการใช้ดีเอ็นเอเครื่องหมายช่วยคัดเลือกได้อย่างรวดเร็ว (จุลภาค, 2543)

Danesh *et al.* (1994) ศึกษาหาตำแหน่งของความต้านทานโรค โดยการใช้ดีเอ็นเอเครื่องหมายชนิด RFLP จำนวน 79 ตำแหน่ง ในประชากรชั่วที่ 2 (F_2) จากการผสมระหว่าง มะเขือเทศพันธุ์ต้านทาน L285 กับ C286 (CLN286BC1F2-25-14-17) ซึ่งเป็นพันธุ์อ่อนแอ วิเคราะห์หาตำแหน่งความต้านทานโรคแบบช่วง (interval) โดยใช้เชื้อที่แยกจากประเทศจีน พบว่าการปลูกเชื้อทางราก พบตำแหน่งของความต้านทานโรค 2 ตำแหน่งคือ บริเวณดีเอ็นเอเครื่องหมาย CT184 กับ TG365 บนโครโมโซม 6 และดีเอ็นเอเครื่องหมาย TG230 กับ TG285 บนโครโมโซม 10 สำหรับการปลูกเชื้อเข้าทางลำต้นพบตำแหน่งของความต้านทานโรคเพิ่มขึ้นอีก 1 ตำแหน่ง คือบนโครโมโซม 7 ระหว่างดีเอ็นเอเครื่องหมาย TG51b กับ CT225b

ได้มีการศึกษาหาตำแหน่งต้านทานโรคในประชากรชั่วที่ 2 (F_2) จากการผสมระหว่าง มะเขือเทศพันธุ์ Hawaii 7996 (*L. esculentum*) ที่มีความต้านทานโรคสูงกับมะเขือเทศพันธุ์ Wva700 (*L. pimpinellifolium*) ซึ่งเป็นพันธุ์อ่อนแอต่อโรค โดยการใช้ดีเอ็นเอเครื่องหมายชนิด RFLP และ RAPD พบว่าดีเอ็นเอเครื่องหมาย TG118 และ CP18 บนโครโมโซม 6 และโครโมโซม 4 บริเวณ ดีเอ็นเอเครื่องหมาย TG268 และ GP165 นั้นสัมพันธ์กับความต้านทานโรคในระดับสูง ในขณะที่บริเวณตำแหน่งของ CP105 และ GP165 ซึ่งอยู่บนโครโมโซม 10 และ 11 ตามลำดับนั้น แสดงถึงความต้านทานโรคได้ในระดับที่ต่ำกว่า (Thoquet *et al.*, 1996a) ต่อมาได้มีการศึกษาต่อในประชากรชั่วที่ 3 เพื่อจำแนกชนิดของดีเอ็นเอเครื่องหมายที่สัมพันธ์กับความต้านทานโรคในแปลงปลูก พบว่า ตำแหน่งของความต้านทานโรคใน 3 ตำแหน่ง คือ 1 ตำแหน่งบนโครโมโซม 6 และอีก 2 ตำแหน่งบนโครโมโซม 4 ยังคงแสดงความต้านทานโรคได้เช่นเดียวกับการทดสอบโรคในโรงเรือน นอกจากนี้ยังพบตำแหน่งของความต้านทานโรคเพิ่มขึ้นอีก คือที่บริเวณดีเอ็นเอเครื่องหมาย GP268 และ CP40 ซึ่งอยู่บนโครโมโซม 3 และ 8 ตามลำดับ และพบว่าดีเอ็นเอเครื่องหมายบนโครโมโซม 11 นั้น แสดงถึงความสัมพันธ์ต่อความต้านทานโรคได้เฉพาะในประชากรชั่วที่ 2 เท่านั้น (Thoquet *et al.*, 1996b)

Dara-Carlos *et al.* (1998) ได้ศึกษาหาตำแหน่งความต้านทานโรคในประชากรที่เป็น recombinant inbred lines (RILs) ซึ่งประชากรนี้สร้างขึ้นจากการผสมระหว่างพันธุ์ L285 ที่เป็นพันธุ์ต้านทาน กับพันธุ์ CLN286 ซึ่งเป็นพันธุ์อ่อนแอ โดยการใช้ดีเอ็นเอเครื่องหมายชนิด AFLP,

RFLP และ CAPS ทั้งหมด 242 ตำแหน่ง พบว่าดีเอ็นเอเครื่องหมาย TG48 ซึ่งอยู่บนโครโมโซม 2 มีความสัมพันธ์กันอย่างสูงต่อลักษณะความต้านทานโรค ในการทดสอบโรค 2 ครั้ง จากการปลูกเชื้อ *R. solanacearum* สายพันธุ์ (strain) RS145 ที่แยกได้จากจังหวัดสกลนคร ประเทศไทย และยังพบว่าตำแหน่งของดีเอ็นเอเครื่องหมาย TG230 ซึ่งอยู่บนโครโมโซม 10 นั้น แสดงถึงความต้านทานโรคที่สูงเฉพาะการทดสอบโรคในครั้งที่ 2 ในขณะที่การทดสอบโรคครั้งแรกให้ความสัมพันธ์ต่อความต้านทานโรคที่ต่ำกว่า

ต่อมาได้มีการศึกษาถึงตำแหน่งที่เฉพาะเจาะจงในการควบคุมความต้านทานต่อเชื้อ *R. solanacearum* สายพันธุ์ Pss4 ที่ประเทศไต้หวัน ในประชากรชั่วที่ 3 (F_3) จากมะเขือเทศพันธุ์ต้านทาน Hawaii7996 พบว่าตำแหน่งบนโครโมโซม 12 มีความเฉพาะเจาะจงต่อเชื้อสายพันธุ์ Pss4 ซึ่งจัดเป็นเชื้อใน race 1 biovar 3 ในขณะที่ตำแหน่งบนโครโมโซม 6 จะแสดงความต้านทานต่อเชื้อได้ในหลาย ๆ สายพันธุ์ที่แตกต่างกัน (Wang *et al.*, 2000)

13. ตำแหน่งยีนควบคุมลักษณะผลแป้น

Ku *et al.* (2001) ได้พบว่าลักษณะผลรูปไข่ (ovate) มีตำแหน่งอยู่ใกล้กับดีเอ็นเอเครื่องหมาย TG645 ซึ่งอยู่บนโครโมโซม 2 และอยู่ระหว่างดีเอ็นเอเครื่องหมาย TG48 กับ TG332

Liu *et al.* (2002) ได้ทำการศึกษายีนที่ควบคุมลักษณะผลรูปไข่ และโคลนยีนนี้ได้สำเร็จพบว่ายีน *ovate* นี้มีการแสดงออกในช่วงการพัฒนาของดอกและผล โดยโครงสร้างของยีนนี้ประกอบด้วย 2 ส่วน คือ ส่วนของ Von Willebrand factor type C (VWFC) ที่ทำหน้าที่ในการส่งสัญญาณโดยมีการทำงานแบบ protein-protein interaction และในส่วนที่ประกอบด้วย amino acid อีกประมาณ 70 ตัว ด้าน C-terminal ซึ่งเป็นส่วนที่พบเหมือนกัน (conserve) ในมะเขือเทศ *Arabidopsis* และข้าว