

การใช้น้ำควันและคาร์ริคินเพื่อเพิ่มผลผลิตของมะเขือเทศเชอรี่ที่ปลูกในโรงเรือน

Application of smoke waters and karrikin to increase cherry tomato yield grown in greenhouse

ธนธรณ์ จิระจิตต์มีชัย¹
Tanathorn Jirajitmeechai¹

พิจิตรา แก้วสอน¹
Pichitra Kaewsorn¹

จตุภรณ์ ทัสสกุลพนิช^{1,*}
Jutiporn Thussagunpanit^{1,*}

¹ภาควิชาพืชสวน คณะเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ จตุจักร กรุงเทพฯ 10900

¹Department of Horticulture, Faculty of Agriculture, Kasetsart University, Chatuchak, Bangkok 10900

*Corresponding author: jutiporn.thu@ku.th

ประวัติบทความ

รับเรื่อง: 22 สิงหาคม 2567

รับแก้ไข: 6 กุมภาพันธ์ 2568

รับตีพิมพ์: 14 พฤษภาคม 2568

คำสำคัญ

การติดผล

คาร์ริคิน

น้ำควัน

วัสดุเหลือใช้ทางการเกษตร

สารกระตุ้นการเจริญเติบโตของพืช

บทคัดย่อ

ความเป็นมาและวัตถุประสงค์: น้ำควันเป็นแหล่งของคาร์ริคินซึ่งเป็นสารกระตุ้นการเจริญเติบโตของพืชกลุ่มหนึ่ง คาร์ริคินเกิดจากการเผาไหม้ของเซลลูโลสและเฮมิเซลลูโลส ซึ่งสามารถกระตุ้นการงอกของเมล็ด ควบคุมการแตกกิ่งแขนง และเพิ่มปริมาณคลอโรฟิลล์ งานวิจัยนี้มีวัตถุประสงค์เพื่อเปรียบเทียบประสิทธิภาพของน้ำควันที่ผลิตจากวัสดุเหลือใช้ทางการเกษตรชนิดต่าง ๆ ต่อการเจริญเติบโตและผลผลิตของมะเขือเทศเชอรี่

วิธีดำเนินการวิจัย: ผลิตน้ำควันจากวัสดุเหลือใช้ทางการเกษตร ได้แก่ ฟางข้าว ชานอ้อย และกากมะพร้าว นอกจากนี้ผลิตจาก D-xylose ซึ่งเป็นหน่วยย่อยของเฮมิเซลลูโลส ทำการทดลองในมะเขือเทศเชอรี่พันธุ์ CH154 (*Solanum esculentum* L. 'CH154') ให้น้ำกลั่น (ชุดควบคุม) KAR1 (คาร์ริคิน) และน้ำควันชนิดต่าง ๆ แก่มะเขือเทศ 3 ครั้ง โดยการแช่เมล็ดและการพ่นทางใบเมื่อต้นมะเขือเทศอายุ 3 และ 8 สัปดาห์หลังย้ายปลูก ตามลำดับ บันทึกการเจริญเติบโตทุกสัปดาห์หลังย้ายปลูก และบันทึกข้อมูลผลผลิตหลังการเก็บเกี่ยว

ผลการวิจัย: การใช้น้ำควันทุกชนิด และ KAR1 เพิ่มเปอร์เซ็นต์การติดผลของมะเขือเทศ 14–21% เมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม นอกจากนี้ การใช้น้ำควันจากกากมะพร้าวและน้ำควันจาก D-xylose เพิ่มน้ำหนักผลผลิตต่อต้นมากกว่าชุดควบคุม 84% และ 77% ตามลำดับ การใช้น้ำควันทุกชนิดและ KAR1 มีแนวโน้มเพิ่มน้ำหนักผล และเพิ่มขนาดผลมะเขือเทศอย่างมีนัยสำคัญ อย่างไรก็ตาม น้ำควันทุกชนิดไม่ส่งผลต่อความสูงของต้น เส้นผ่านศูนย์กลางลำต้น และจำนวนใบ

สรุป: การใช้น้ำควันมีความสามารถเช่นเดียวกับคาร์ริคินในการเพิ่มผลผลิตของมะเขือเทศเชอรี่

Article History

Received: 22 August 2024

Revised: 6 February 2025

Accepted: 14 May 2025

Keywords

Fruit set
Karrikin
Smoke-water
Agricultural waste
Plant growth stimulant

การอ้างอิง

ธนธรณ์ จิระจิตต์มีชัย, พิจิตรา แก้วสอน และ จุติภรณ์ ทัสสกุลพนิช. 2569. การใช้ น้ำคั้น และคาร์ริคินเพื่อเพิ่มผลผลิตของมะเขือเทศ เซอร์รี่ที่ปลูกในโรงเรือน. ว. วิทยา. นวัตกรรม. 57(1): 40–50.

How to cite

Jirajitmeechai, T., P. Kaewsorn and J. Thussagunpanit. 2026. Application of smoke waters and karrikin to increase cherry tomato yield grown in greenhouse. Agric. Sci. Innov. J. 57(1): 40–50.

Abstract

Background and Objective: Smoke water is a source of Karrikin, which is a group of plant growth stimulants. Karrikin is derived from the burning of cellulose and hemicellulose, which could stimulate seed germination, control lateral branching, and increase chlorophyll content. This study aimed to compare the efficiency of smoke waters produced from various agricultural wastes on the growth and yield of cherry tomato.

Methodology: Smoke waters were produced from agricultural wastes consisting of rice straw, bagasse, and coconut husk. In addition, smoke water was produced from D-xylose, which is a small subunit of hemicellulose. The experiment was done in cherry tomato ‘CH154’ (*Solanum esculentum* L. ‘CH154’). Distilled water (Control), KAR1 (Karrikin), and different types of smoke water were applied onto the tomato 3 times by seed soaking and foliar spraying at 3 and 8 weeks after transplanting, respectively. Growth parameters were recorded every week after transplanting, and tomato yields were measured after harvest.

Main Results: The application of all types of smoke water and KAR1 increased the percentage of fruit set by 14–21% compared with the control. Furthermore, smoke waters derived from coconut husk and D-xylose showed a higher total yield per plant than the control, 84% and 77%, respectively. The application of all types of smoke water and KAR1 tended to increase the fruit weight and significantly increase fruit size. However, all types of smoke water did not affect plant height, stem diameter, and number of leaves.

Conclusions: The application of smoke waters has the same effects as karrikin to increase the yield of cherry tomato.

บทนำ

น้ำคั้นเป็นแหล่งของคาร์ริคินซึ่งเป็นสารกระตุ้นการเจริญเติบโตกลุ่มหนึ่ง โดยคาร์ริคินเกิดจากการเผาไหม้ของเซลลูโลส และเฮมิเซลลูโลส (Flematti *et al.*, 2013) เกิดเป็นสารประกอบอินทรีย์ขนาดเล็กที่มีหมู่แลคโตน (Lactone) ที่เรียกว่าหมู่บิวทีโนไลด์ (Butanolide) หนึ่งในสารประกอบบิวทีโนไลด์ที่มีปริมาณมากที่สุดคือ karrikinolide (3-methyl-2H-furo [2,3-c] pyran-2-one) หรือ KAR1 (Flematti *et al.*, 2015) มีฤทธิ์กระตุ้นการงอกของเมล็ด ควบคุมการแตกกิ่งแขนง และเพิ่มปริมาณคลอโรฟิลล์ (Morffy *et al.*, 2016; Singh *et al.*, 2022) นอกจากนี้ คาร์ริคินยังมีโครงสร้างคล้ายกับโครงสร้างหน่วยย่อย methyl-butenolide ของสไตรโกแลคโตน ซึ่งเป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช

ชนิดหนึ่งที่มีฤทธิ์กระตุ้นการเจริญเติบโตของพืช (Al-Babili and Bouwmeester, 2015) ยังมีรายงานว่า การพ่นน้ำคั้นจากหญ้าแฝก (*Themeda triandra* Forssk.) ในอัตรา 1:500 v/v ช่วยส่งเสริมการเจริญเติบโตของต้นกล้ากระเจียวและมะเขือเทศ โดยช่วยเพิ่มอัตราการเจริญเติบโต เพิ่มน้ำหนักสด และน้ำหนักแห้งของลำต้นและราก และเพิ่มพื้นที่ใบ (Kulkarni *et al.*, 2007)

ประเทศไทยมีพื้นที่เขตเกษตรกรรมประมาณ 153 ล้านไร่ (Land Development Department, 2024) แต่ในปัจจุบันเกิดปัญหามลพิษทางอากาศหรือปัญหา PM2.5 (Pongpiachan, 2015) จากการเผาเศษวัสดุเหลือใช้ทางการเกษตรเพื่อเตรียมเพาะปลูก เป็นต้น ดังนั้น งานวิจัยนี้จึงเลือกใช้วัสดุเหลือใช้ทางการเกษตรที่หาได้ทั่วไป คือ ฟางข้าว ชานอ้อย และกากมะพร้าว

นำมาผลิตน้ำควันเพื่อใช้เป็นแหล่งของคาร์รีคิน และใช้เพิ่มประสิทธิภาพผลผลิตของมะเขือเทศ เนื่องจากมะเขือเทศเป็นพืชเศรษฐกิจที่สำคัญชนิดหนึ่งของไทยและทั่วโลก มีการนำมะเขือเทศเป็นวัตถุดิบหลากหลาย เช่น มะเขือเทศอบแห้ง ซอสมะเขือเทศ และครีมบารุงผิว เป็นต้น และมะเขือเทศยังมีปริมาณไลโคปีนสูงซึ่งมีส่วนช่วยลดความเสี่ยงต่อการเกิดโรคมะเร็งที่อวัยวะต่าง ๆ (Srisuk, 2010) อย่างไรก็ตาม การปลูกมะเขือเทศในประเทศไทยมักประสบปัญหาความเครียดจากความร้อน โดยอุณหภูมิสูงกว่า 32 องศาเซลเซียส ส่งผลให้มะเขือเทศติดผลลดลงทำให้มีผลผลิตลดลง (Nimnoy and Sakhonwasee, 2019; Pattanachatchai *et al.*, 2020) เนื่องจากมีรายงานว่าคาร์รีคินซึ่งเป็นองค์ประกอบในน้ำควันสามารถกระตุ้นให้พืชทนทานต่อความเครียดจากสิ่งแวดล้อมรวมถึงความเครียดจากความร้อนได้ (Flematti *et al.*, 2013; 2015) งานวิจัยนี้จึงมีสมมติฐานว่าคาร์รีคินและน้ำควันสามารถกระตุ้นให้มะเขือเทศทนทานต่อสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม นำมาสู่การเพิ่มขึ้นของผลผลิตมะเขือเทศ

งานวิจัยนี้มีวัตถุประสงค์เพื่อเปรียบเทียบประสิทธิภาพของน้ำควันที่ผลิตจากวัสดุเหลือใช้ทางการเกษตรชนิดต่าง ๆ ต่อการเจริญเติบโตและผลผลิตของมะเขือเทศเชอร์รี่

อุปกรณ์และวิธีการ

การผลิตน้ำควัน

วัสดุเหลือใช้ทางการเกษตรที่ใช้ในการผลิตน้ำควัน คือ ฟางข้าว (ข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 จากนาของเกษตรกร ตำบลบางเตย อำเภอสสามโคก จังหวัดปทุมธานี) ชานอ้อย (อ้อยพันธุ์สุพรรณบุรี 50 จากแปลงปลูกของเกษตรกร ตำบลจรเข้สามพัน อำเภออุทุมพรพิสัย จังหวัดสุพรรณบุรี) และกาบมะพร้าว (มะพร้าวพันธุ์น้ำหอม จาก

สวนของเกษตรกร ตำบลยกกระบัตร อำเภอบ้านแพ้ว จังหวัดสมุทรสาคร) เตรียมน้ำควันตามวิธีการของ Elsadek and Yousef (2019) โดยการนำวัสดุเหลือใช้ทางการเกษตรที่อบจนแห้ง 80 กรัม มาเผาด้วยเครื่อง bee smoker (Model 15239, Glory Bee Foods, Oregon, USA) ซึ่งมีเส้นผ่านศูนย์กลาง 10 เซนติเมตร และสูง 23.5 เซนติเมตร จุดไฟให้เกิดควันเป็นเวลา 30–60 วินาที แล้วจึงปิดฝา จากนั้น ปล่อยควันเคลื่อนผ่านท่อทนความร้อนไปยังขวดรูปชมพู่ที่ภายในบรรจุน้ำกลั่น 300 มิลลิลิตร ใช้เวลาประมาณ 1 ชั่วโมงหรือจนกว่าวัสดุเหลือใช้ทางการเกษตรไหม้จนหมด โดยน้ำควันที่ได้มีความเข้มข้น 100% v/v (Figure 1) นอกจากนี้ใช้ D-xylose ซึ่งเป็นหน่วยที่เล็กที่สุดของเฮมิเซลลูโลส (Keeley and Pizzorno, 1986) เป็นชุดควบคุมในการผลิตน้ำควัน เเผา D-xylose 7.2 กรัม ผสมกับ L-glycine 1.8 กรัม ด้วยวิธีการเดียวกันกับการเผาวัสดุเหลือใช้ทางการเกษตร (Flematti *et al.*, 2011) จากนั้น กรองน้ำควันที่ได้ด้วยกระดาษกรอง Whatman® หมายเลข 1 และเก็บไว้ที่อุณหภูมิ -10 องศาเซลเซียส

การวางแผนการทดลอง

ใช้ความเข้มข้นของน้ำควันแต่ละชนิดตามคำแนะนำของ Jirajitmeechai *et al.* (2021) ที่ใช้ความเข้มข้นน้ำควันจากฟางข้าว 1% v/v และน้ำควันจากชานอ้อย น้ำควันจากกาบมะพร้าว และน้ำควันจาก D-xylose 10% v/v นอกจากนี้ใช้น้ำกลั่น และ KAR1 10 μ M เป็นชุดควบคุมที่ให้ผลลบและผลบวก ตามลำดับ โดยพืชที่ใช้ในการทดสอบ คือ มะเขือเทศเชอร์รี่ (*Solanum lycopersicum* L.) พันธุ์ CH154 จากศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน จังหวัดนครปฐม

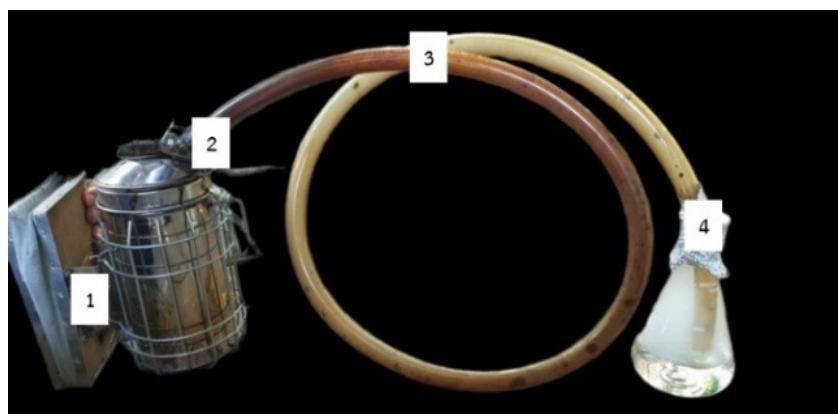


Figure 1 Smoke water production system. The set consists of (1) a bee smoker, (2) a hose clamp, (3) a rubber tube, and (4) an Erlenmeyer flask.

วางแผนการทดลองแบบสุ่มสมบูรณ์ ประกอบด้วย 6 ทรีตเมนต์ ได้แก่ น้ำกลั่น KAR1 10 μM น้ำคั้นจากฟางข้าว น้ำคั้นจากขานอ้อย น้ำคั้นจากกาบมะพร้าว และน้ำคั้นจาก D-xylose ให้น้ำกลั่น KAR1 และน้ำคั้นชนิดต่าง ๆ ตามทรีตเมนต์ แก่มะเขือเทศ 3 ครั้ง คือ 1) แซ่เมล็ดมะเขือเทศ 24 ชั่วโมง ก่อนนำเมล็ดไปเพาะในฟองน้ำช่องละ 1 เมล็ด 2) พ่นทางใบ เมื่อต้นกล้ามะเขือเทศอายุ 3 สัปดาห์หลังย้ายปลูก หรือในระยะ การเจริญเติบโตทางลำต้น ปริมาตร 50 มิลลิลิตรต่อต้น และ 3) พ่นทางใบเมื่อต้นมะเขือเทศอายุ 8 สัปดาห์หลังย้ายปลูก หรือ ในระยะดอกบาน 50% ปริมาตร 50 มิลลิลิตรต่อต้น ทำการทดลอง ทรีตเมนต์ละ 6 ซ้ำ ซ้ำละ 1 ต้น

ให้สารละลายอาหารสูตร Resh Tropical Dry Summer (Resh, 1978) ที่มีค่าการนำไฟฟ้า (Electrical conductivity, EC) เท่ากับ 0.6 mS/cm เมื่อต้นกล้ามะเขือเทศอายุ 14 วันหลัง เพาะเมล็ด จากนั้น เมื่อต้นกล้ามียอายุ 30 วัน ย้ายลงระบบปลูก ไฮโดรพอนิกส์แบบ DRFT (Dynamic Root Floating Technique) ย้ายต้นกล้าที่เพาะในฟองน้ำลงในถ้วยปลูกขนาด เส้นผ่านศูนย์กลาง 6 เซนติเมตร โดยใช้เพอร์ไลท์เป็นวัสดุปลูก จากนั้น ย้ายถ้วยปลูกไปยังถังปลูกสี่เหลี่ยมขนาด 30 $\times$ 25 $\times$ 23 เซนติเมตร (กว้าง $\times$ ยาว $\times$ สูง) ที่สามารถบรรจุสารละลายธาตุ อาหารได้ 11 ลิตร หลังย้ายปลูกสองสัปดาห์แรกให้สารละลาย ธาตุอาหารที่มี EC เท่ากับ 1.2 mS/cm และในสัปดาห์ที่สาม หลังย้ายปลูกเพิ่มค่า EC เท่ากับ 2.4 mS/cm เมื่อมะเขือเทศ เข้าสู่ระยะติดผลเพิ่มค่า EC สัปดาห์ละ 0.6 mS/cm จนกระทั่ง สารละลายธาตุอาหารมีค่า EC 3.6 mS/cm (Thaenkaew *et al.*, 2018)

ปลูกมะเขือเทศในโรงเรือนบนดาดฟ้าของอาคาร การผลิตพืชขั้นสูงด้วยแสงเทียม สถาบันค้นคว้าและพัฒนาผลิต ผลทางการเกษตรและอุตสาหกรรมเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ ทำการทดลองในเดือนกรกฎาคมถึงเดือนธันวาคม 2564 โดย ระหว่างการทดลองมีอุณหภูมิในโรงเรือนเฉลี่ย 32.16 องศาเซลเซียส ในช่วงกลางวัน และ 26.70 องศาเซลเซียส ในช่วงกลางคืน

การบันทึกข้อมูลการเจริญเติบโตของมะเขือเทศ

บันทึกข้อมูลการเจริญเติบโตทุกสัปดาห์หลังย้ายปลูก ดังนี้ วัดดัชนีความเขียวใบด้วยเครื่อง chlorophyll meter รุ่น SPAD-502plus โดยวัดใบตำแหน่งที่สูงที่สุด 3 ตำแหน่ง วัดความสูงของต้น (เซนติเมตร) ด้วยไม้บรรทัดไม้โดยวัดจากเหนือ ใบเลี้ยงถึงปลายยอด จำนวนใบ (ใบ) โดยการนับจำนวนใบย่อย วัดเส้นผ่านศูนย์กลางลำต้น (เซนติเมตร) ด้วยเวอร์เนียคาลิเปอร์

โดยวัดเส้นผ่านศูนย์กลางลำต้นบริเวณข้อใบเลี้ยง

การบันทึกข้อมูลผลผลิตของมะเขือเทศ

บันทึกข้อมูลผลผลิตหลังการเก็บเกี่ยว โดยการนับจำนวน ข้อดอกทั้งหมดต่อต้น จากนั้น เมื่อมะเขือเทศติดผล ทำการเก็บ ผลสุกที่มีสีแดงทุก 7 วัน และเก็บข้อมูลจำนวนผลต่อต้น โดยนับ จำนวนผลทั้งหมดต่อต้นของแต่ละทรีตเมนต์ น้ำหนักผลสดต่อต้น โดยการชั่งน้ำหนักผลทั้งหมดต่อต้นของแต่ละทรีตเมนต์ น้ำหนัก ผลสดต่อผล โดยสุ่มผลทรีตเมนต์ละ 5 ผล ต่อการเก็บผลผลิต 1 ครั้ง ขนาดผล โดยสุ่มผลทรีตเมนต์ละ 5 ผล ต่อการเก็บผลผลิต 1 ครั้ง วัดความกว้างของผลและความยาวของผลด้วยโปรแกรม ImageJ สำหรับปริมาณของแข็งทั้งหมดที่ละลายน้ำได้ ตรวจวัด โดยการสุ่มผล ทรีตเมนต์ละ 3 ผล ต่อการเก็บผลผลิต 1 ครั้ง วัดด้วยเครื่องรีแฟคโตมิเตอร์ และคำนวณเปอร์เซ็นต์การติดผล จากสมการ

$$\text{การติดผล (\%)} = \frac{\text{จำนวนผลต่อต้น}}{\text{จำนวนดอกต่อต้น}} \times 100$$

การวิเคราะห์ทางสถิติ

เปรียบเทียบค่าเฉลี่ยระหว่างทรีตเมนต์ด้วยวิธี Tukey's HSD test ที่ระดับความเชื่อมั่น 95% โดยใช้โปรแกรมสำเร็จรูป ทางสถิติ

ผลการทดลองและวิจารณ์

ค่าดัชนีความเขียวใบ

ค่าดัชนีความเขียวใบตั้งแต่อายุ 0 วัน จนกระทั่ง 56 วัน หลังย้ายปลูก พบว่า ในช่วง 14 วันแรกหลังย้ายปลูก ดัชนีความ เขียวใบของมะเขือเทศในทุกทรีตเมนต์เพิ่มขึ้น โดยในวันที่ 14 หลัง ย้ายปลูก น้ำคั้นจากฟางข้าวทำให้มะเขือเทศมีดัชนีความเขียว ใบสูงที่สุด แต่ไม่แตกต่างจากชุดควบคุม และในวันที่ 56 หลังย้าย ปลูก การพ่นน้ำคั้นจากฟางข้าวและขานอ้อยทำให้มะเขือเทศมี ดัชนีความเขียวใบสูงที่สุดแต่ไม่แตกต่างกันทางสถิติเมื่อเทียบกับ ทรีตเมนต์อื่น (Figure 2) โดยดัชนีความเขียวใบเป็นค่าที่มีความ สอดคล้องกับปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบ (Sangmanee *et al.*, 2022) Maneechote (2020) รายงานว่า มะเขือเทศเชอร์รี่ พันธุ์ CH154 อายุ 65 วัน (ประมาณ 35 วันหลังย้ายกล้า) ที่ปลูก ในกระถางมีดัชนีความเขียวใบอยู่ระหว่าง 30–45 SPAD unit ซึ่งน้อยกว่าการทดลองในครั้งนี้เล็กน้อย จากการทดสอบฤทธิ์ทาง ชีวภาพของน้ำคั้นโดยวิธีตรวจสอบการเกิดสัญญาณเหตุแสง

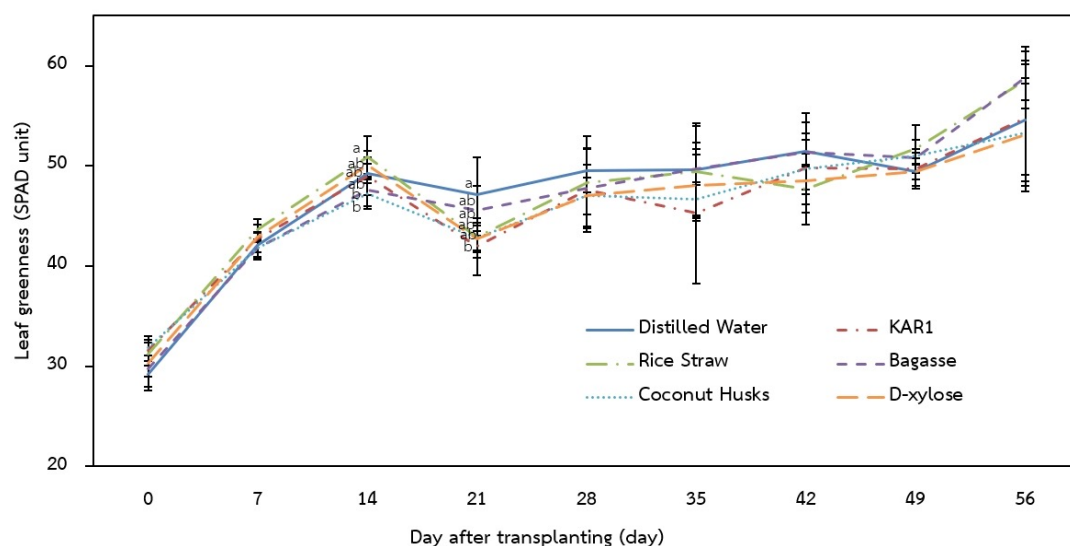


Figure 2 Effect of smoke water on leaf greenness of cherry tomato ‘CH154’. Means with the same letter are not significantly different according to Tukey’s HSD test at $P < 0.05$.

ในสภาพความเข้มแสงต่ำในการทดลองที่มีมาก่อนหน้านี้ พบว่า น้ำควันวัสดุเหลือใช้ทางการเกษตรความเข้มข้น 1–10% v/v สามารถเพิ่มปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดในใบเลี้ยงของต้นกล้า มะเขือเทศที่เจริญเติบโตในสภาพความเข้มแสงต่ำ ($2\text{--}10\ \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) ซึ่งเป็นกระบวนการหนึ่งของการเกิดสัญญาณเหตุแสงได้เช่นเดียวกันกับ KAR1 ซึ่งเป็นสารในกลุ่มคาร์รีคิน (Jirajitmeechai, 2022) นอกจากนี้ มีรายงานว่า การใช้ KAR1 $4.8 \times 10^{-22}\ \text{M}$ และน้ำควันทะเข้มข้น 1:125 และ 1:1,000 v/v ในการเพาะเลี้ยงกล้วย (Musa spp. AAA ‘Williams’) ส่งผลให้มีปริมาณคลอโรฟิลล์เอและปริมาณคลอโรฟิลล์บีเพิ่มขึ้น (Aremu *et al.*, 2012) ในการทดลองครั้งนี้ น้ำควันไม่สามารถเพิ่มดัชนีความเขียวใบของมะเขือเทศได้ โดยมีเพียงการใช้ น้ำควันจากฟางข้าวและขานอ้อยที่ทำให้มะเขือเทศมีดัชนีความเขียวใบสูงกว่าชุดควบคุมในวันที่ 56 หลังย้ายปลูก ทั้งนี้ อาจเนื่องมาจากการทดลองครั้งนี้ปลูกมะเขือเทศในสภาพความเข้มแสงปกติที่มีความเข้มแสงเฉลี่ยตั้งแต่เวลา 6:00–18:00 น. ระหว่าง $2.08\text{--}298.55\ \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ในภาวะความเข้มแสงปกตินี้ การใช้ น้ำควันและ KAR1 จึงอาจไม่มีผลชัดเจนในการเพิ่มปริมาณคลอโรฟิลล์

ความสูงของต้น

ความสูงของต้นมะเขือเทศช่วงอายุ 0 จนกระทั่ง 56 วันหลังย้ายปลูก พบว่า การพ่นน้ำควันและ KAR1 ไม่ส่งผลต่อความสูงของต้นมะเขือเทศ ยกเว้นในช่วงอายุ 14 วันหลังย้ายปลูก พบ

ว่า KAR1 ทำให้ต้นมะเขือเทศมีความสูงมากที่สุด อย่างไรก็ตาม เมื่อมะเขือเทศมีอายุ 21 วันหลังย้ายปลูกเป็นต้นไป ทุกทรีตเมนต์มีความสูงของต้นมะเขือเทศแตกต่างกันอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ (Figure 3) KAR1 มีส่วนช่วยในกระบวนการทางสรีรวิทยาและการพัฒนาการต่าง ๆ รวมถึงการเจริญเติบโตของต้น (Singh *et al.*, 2022) คาร์รีคินเริ่มต้นการทำงานโดย KAR1 เข้าจับกับโปรตีน KAI2 ซึ่งเป็นโปรตีนตัวรับของ KAR1 จากนั้น จึงเข้าจับกับโปรตีน MAX2 ซึ่งเป็นโปรตีนในกลุ่ม F-box แล้วจึงกระตุ้นให้เกิดการสลายตัวของโปรตีนตัวรับ KAR1 ทำให้เริ่มต้นการควบคุมการตอบสนองของพืชโดยคาร์รีคิน ได้แก่ กระตุ้นการงอกของเมล็ด และกระตุ้นการเกิดสัญญาณเหตุแสงในต้นอ่อนของพืช เป็นต้น (Waters *et al.*, 2012) อย่างไรก็ตาม งานวิจัยเกี่ยวกับผลของคาร์รีคินต่อการเจริญเติบโตของพืชพบว่า การทดลองในพืชส่วนใหญ่เป็นการทดลองในระยะต้นกล้า (Kulkarni *et al.*, 2007; Morffy *et al.*, 2016; Singh *et al.*, 2022) จึงอาจเป็นไปได้ว่า น้ำควันและคาร์รีคินสามารถกระตุ้นความสูงของต้นได้เฉพาะในระยะต้นกล้า

จำนวนใบ

จำนวนใบของต้นมะเขือเทศช่วงอายุ 0 จนกระทั่ง 56 วันหลังย้ายปลูกพบว่า การพ่นน้ำควันและ KAR1 ไม่ส่งผลต่อจำนวนใบของมะเขือเทศ ยกเว้นในช่วงอายุ 7 วันหลังย้ายปลูกที่พบว่า การพ่น KAR1 ทำให้ต้นมะเขือเทศมีจำนวนใบสูงที่สุด แต่ไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเทียบกับชุดควบคุม (Figure 4) จาก

ข้อมูลจะเห็นได้ว่า การเปลี่ยนแปลงของจำนวนใบมีความสอดคล้องกับ ความสูงของต้นมะเขือเทศ โดยจำนวนใบและขนาดของใบ เป็นหนึ่งในลักษณะที่ใช้ประเมินการเจริญเติบโตของมะเขือเทศ (IPGRI, 1996)

เส้นผ่านศูนย์กลางลำต้น

เส้นผ่านศูนย์กลางลำต้นมะเขือเทศในช่วงอายุ 0 จนกระทั่ง 56 วันหลังย้ายปลูก พบว่า เส้นผ่านศูนย์กลางลำต้นมีขนาดเพิ่มขึ้นตามอายุของต้นมะเขือเทศ อย่างไรก็ตาม น้ำควินทุกชนิด และ KAR1 ไม่ส่งผลต่อขนาดเส้นผ่านศูนย์กลางลำต้นของ

มะเขือเทศ เมื่อมะเขือเทศอายุ 56 วันหลังย้ายปลูก มีเส้นผ่านศูนย์กลางลำต้นอยู่ระหว่าง 0.79–0.89 เซนติเมตร (Figure 5) จากข้อมูลจะเห็นได้ว่า การเปลี่ยนแปลงของขนาดเส้นผ่านศูนย์กลางลำต้นมะเขือเทศมีความสอดคล้องกับความสูงและจำนวนใบของต้นมะเขือเทศ โดยขนาดเส้นผ่านศูนย์กลางลำต้นเป็นหนึ่งในลักษณะที่ใช้ประเมินการเจริญเติบโตของมะเขือเทศ (Du *et al.*, 2021) นอกจากนี้ ขนาดเส้นผ่านศูนย์กลางลำต้นที่วัดได้ในการทดลองครั้งนี้เป็นขนาดลำต้นปกติของมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 ที่สมบูรณ์ (Kuankid *et al.*, 2019)

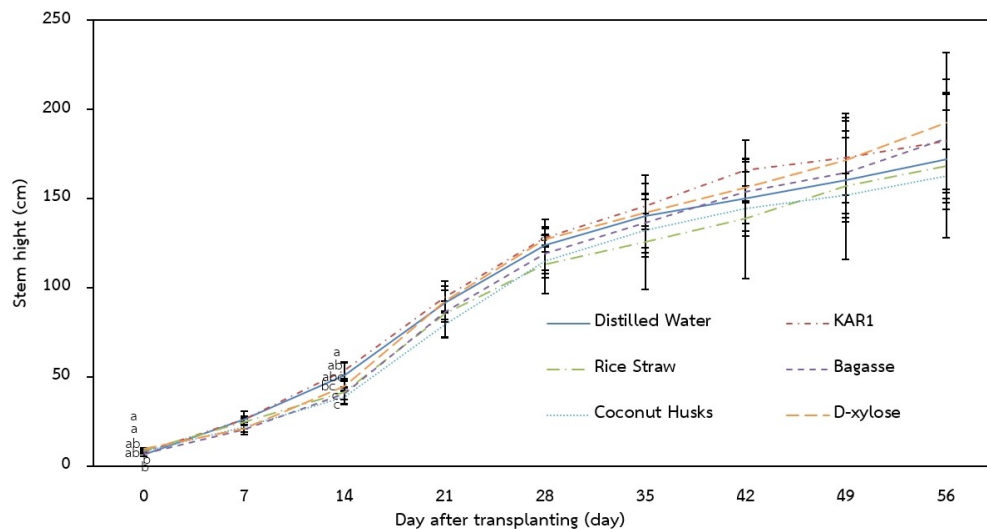


Figure 3 Effect of smoke water on the stem height of cherry tomato ‘CH154’. Means with the same letter are not significantly different according to Tukey’s HSD test at $P < 0.05$.

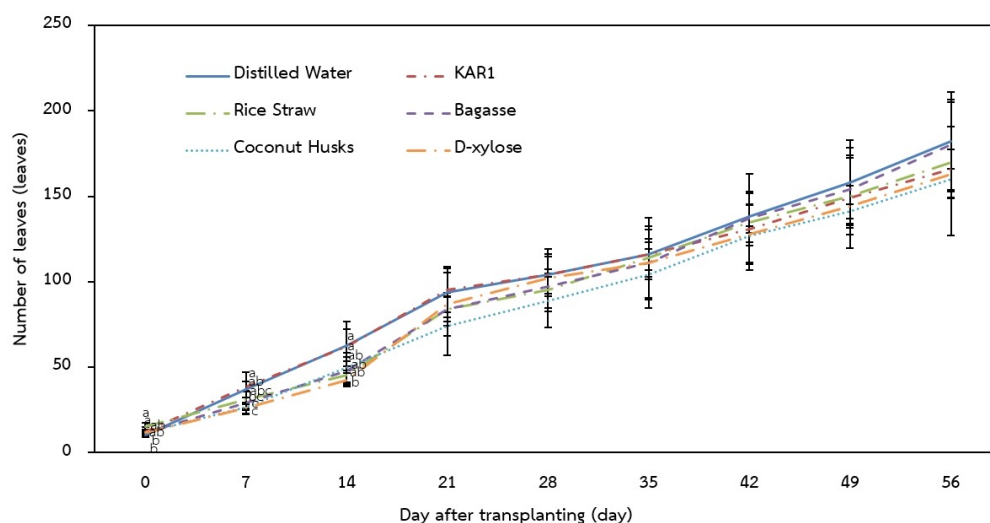


Figure 4 Effect of smoke water on the number of leaves of cherry tomato ‘CH154’. Means with the same letter are not significantly different according to Tukey’s HSD test at $P < 0.05$.

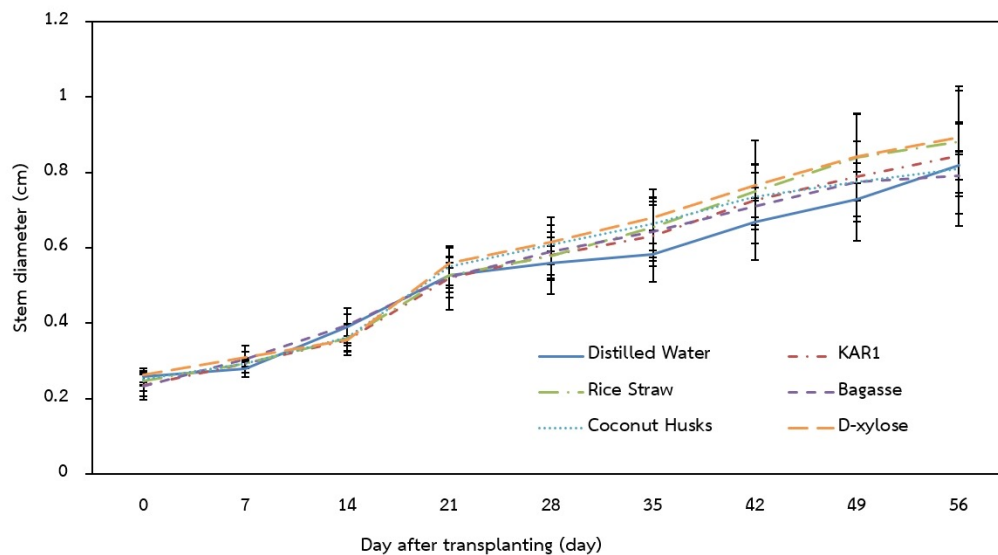


Figure 5 Effect of smoke water on the stem diameter of cherry tomato 'CH154'. Data were analyzed according to Tukey's HSD test at $P < 0.05$.

ผลผลิตของมะเขือเทศ

การพ่นน้ำควันจากกากมะพร้าว และ D-xylose ทำให้จำนวนช่อดอกมะเขือเทศต่อต้น และจำนวนดอกมะเขือเทศต่อต้นสูงกว่าการใช้น้ำกลั่นซึ่งเป็นชุดควบคุมแต่ไม่แตกต่างทางสถิติ การพ่น KAR1 และน้ำควันชนิดต่าง ๆ มีเพิ่มจำนวนผลมะเขือเทศต่อต้น 12.1–54.9% เมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม นอกจากนี้ การพ่น KAR1 และน้ำควันชนิดต่าง ๆ ยังเพิ่มเปอร์เซ็นต์การติดผลมะเขือเทศอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับน้ำกลั่น และการพ่นน้ำควันจากกากมะพร้าว และ D-xylose เพิ่มน้ำหนักผลมะเขือเทศต่อต้นอย่างมีนัยสำคัญ คือ 1,450.80 และ 1,395.80 กรัม ตามลำดับ เมื่อเทียบกับน้ำกลั่นที่มีน้ำหนักผลต่อต้นเพียง 788.80 กรัม (Table 1) เมื่อพิจารณาน้ำหนักผลมะเขือเทศพบว่า การใช้

KAR1 และน้ำควันทุกชนิดเพิ่มน้ำหนักผล 9.41–22.96% เมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม โดยการพ่น KAR1 น้ำควันจากกากมะพร้าวและจาก D-xylose เพิ่มน้ำหนักผลต่อผล 1.17–1.23 เท่าเมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม การเพิ่มขึ้นของจำนวนผลต่อต้นและน้ำหนักผลของมะเขือเทศเมื่อใช้น้ำควันจากกากมะพร้าวและจาก D-xylose นี้ แม้ไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม แต่ทำให้ปริมาณผลผลิตต่อต้นของมะเขือเทศเพิ่มขึ้น นอกจากนี้ การพ่น KAR1 และน้ำควันจากกากมะพร้าวส่งผลให้ความกว้างและความยาวของผลมะเขือเทศเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม (Table 2, Figure 6) สำหรับปริมาณของแข็งที่ละลายน้ำได้ในผลมะเขือเทศพบว่า ทุกทรีตเมนต์ไม่มีความแตกต่างกันทางสถิติ โดยมีค่าระหว่าง 5.67–6.67 °Brix

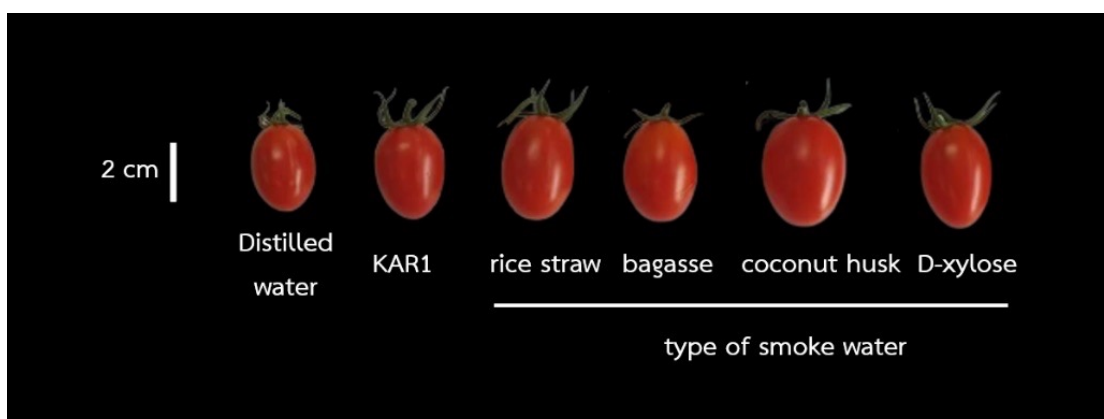


Figure 6 Fruit size of cherry tomato 'CH154' applied with various types of smoke water

Table 1 Effects of different types of smoke water on flower and marketable yield of cherry tomato ‘CH154’

Treatment	Number of inflorescences/ plants	Number of flowers/ plants	Number of fruits/plants	Fruit setting (%)	Fruit weight/plant (g)
Distilled water	20.80 ± 4.66	219.80 ± 71.74	99.40 ± 24.10	48.28 ± 1.18 ^b	788.80 ± 252.98 ^b
KAR1 10 µM	19.00 ± 8.86	201.40 ± 99.71	127.00 ± 25.38	65.51 ± 8.61 ^a	1,218.00 ± 192.64 ^{ab}
Smoke from rice straw	18.40 ± 6.99	213.60 ± 92.99	137.80 ± 58.53	66.63 ± 4.74 ^a	1,216.80 ± 430.16 ^{ab}
Smoked water from bagasse	18.20 ± 8.17	183.00 ± 59.52	111.40 ± 30.65	62.26 ± 9.71 ^a	950.40 ± 152.70 ^{ab}
Smoke water from coconut husk	22.20 ± 12.28	227.40 ± 92.34	154.00 ± 47.83	69.63 ± 6.18 ^a	1,450.80 ± 323.74 ^a
Smoke water from D-xylose	21.20 ± 8.04	245.80 ± 72.86	152.20 ± 26.66	62.44 ± 2.47 ^a	1,395.80 ± 183.94 ^a
F-test	ns	ns	ns	**	**
C.V. (%)	40.86	38.08	27.13	8.52	22.47

Means within the same column followed by different superscript letters (a, b) are significantly different ($P < 0.05$). Values are presented as mean ± standard deviation. ns and ** indicate not significantly different at $P < 0.05$ and significantly different at $P < 0.01$, respectively.

Table 2 Effects of different types of smoke water on fruit size and total soluble solids of cherry tomato ‘CH154’

Treatment	Fruit weight/fruit (g)	Fruit width (cm)	Fruit length (cm)	Total soluble solids (°Brix)
Distilled water	7.97 ± 1.47	1.74 ± 0.32 ^b	2.96 ± 0.45 ^b	6.33 ± 0.58
KAR1 10 µM	9.80 ± 1.86	2.52 ± 0.10 ^a	3.68 ± 0.19 ^a	6.33 ± 1.15
Smoke from rice straw	8.98 ± 0.62	2.33 ± 0.12 ^a	3.36 ± 0.35 ^{ab}	6.00 ± 1.00
Smoked water from bagasse	8.72 ± 0.98	2.30 ± 0.09 ^a	3.36 ± 0.08 ^{ab}	5.67 ± 1.15
Smoke water from coconut husk	9.80 ± 2.68	2.58 ± 0.08 ^a	3.55 ± 0.13 ^a	6.33 ± 1.15
Smoke water from D-xylose	9.31 ± 1.38	2.39 ± 0.13 ^a	3.38 ± 0.13 ^{ab}	6.67 ± 0.58
F-test	ns	**	**	ns
C.V. (%)	16.29	6.66	6.78	15.19

Means within the same column followed by different superscript letters (a, b) are significantly different ($P < 0.05$). Values are presented as mean ± standard deviation. ns and ** indicate not significantly different at $P < 0.05$ and significantly different at $P < 0.01$, respectively.

จากผลการทดลองจะเห็นได้ว่า การใช้ น้ำคัวนมีส่วนช่วยเพิ่มผลผลิตมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 โดยเพิ่มจำนวน เปอร์เซ็นต์การติดผล น้ำหนักผลผลิตต่อต้น และขนาดผล โดยเฉพาะการพ่นด้วยน้ำคัวนจากกาบมะพร้าวที่ให้ผลผลิตมะเขือเทศสูงที่สุด โดยมีเปอร์เซ็นต์การติดผลอยู่ที่ 69.6% น้ำหนักผลผลิตรวมอยู่ที่ 1,450.8 กรัมต่อต้น และขนาดผล (ความกว้าง × ความยาว) เท่ากับ 2.58×3.55 เซนติเมตร เมื่อพิจารณาจากผลผลิตรวมต่อต้นพบว่า น้ำคัวนจากกาบมะพร้าวและน้ำคัวนจาก D-xylose เพิ่มน้ำหนักผลผลิตต่อต้นมากกว่าชุดควบคุม 84% และ 77% หรือ 1.84 และ 1.77 เท่า ตามลำดับ ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัย Kulkarni *et al.* (2008) ที่รายงานว่า การใช้บีทิลโนโลด์ซึ่งเป็นสารในกลุ่มคาร์ริคิน 1 nM และน้ำคัวน 1:500 v/v ช่วยเพิ่มจำนวนผลของมะเขือเทศพันธุ์ Heinz-1370 แต่มีปริมาณของแข็งทั้งหมดที่ละลายน้ำได้ไม่แตกต่างจากชุดควบคุม การเพิ่มขึ้นของผลผลิตมะเขือเทศเมื่อใช้น้ำคัวนนี้อาจเนื่องมาจากคาร์ริคินที่อยู่ในน้ำคัวนทำให้มะเขือเทศทนทานต่ออุณหภูมิสูงในโรงเรือน โดยอุณหภูมิในโรงเรือนระหว่างการทดลองมีอุณหภูมิกลางวันเฉลี่ย 32.16 องศาเซลเซียส และอุณหภูมิกลางคืนเฉลี่ย 26.70 องศาเซลเซียส อุณหภูมิที่เหมาะสมกับการผลิตมะเขือเทศ คือ อุณหภูมิตอนกลางวันสูงกว่า 32 องศาเซลเซียส และอุณหภูมิตอนกลางคืนไม่เกิน 22 องศาเซลเซียส (Pattanachatchai *et al.*, 2020) หากอุณหภูมิสูงระหว่างการปลูกส่งผลให้การติดผลของมะเขือเทศลดลง (Nimnoy and Sakonwasee, 2019) คาร์ริคินสามารถกระตุ้นความต้านทานของพืชต่อความเครียดจากสิ่งแวดล้อมได้ (Flematti *et al.*, 2015; Kamran *et al.*, 2024) โดยเมื่อพืชไม่มีคาร์ริคิน โปรตีนตัวยับยั้ง เช่น SMAX1 จะยับยั้งการทำงานของกรดแอบไซซิก ส่งผลให้

ปากใบของพืชยังคงเปิดอยู่ แม้จะอยู่ในสภาวะที่ได้รับความเครียด (Kamran *et al.*, 2024) ดังนั้น การให้คาร์ริคิน หรือน้ำคัวนจึงอาจกระตุ้นการทำงานของกรดแอบไซซิกส่งผลให้ต้นมะเขือเทศปิดปากใบเพื่อลดการคายน้ำเมื่อพืชได้รับความเครียดจากความร้อน นอกจากนี้ น้ำคัวนยังกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ glutathione-s-transferases (GSTs) ส่งผลให้ความเครียดจากปฏิกิริยาออกซิเดชันที่เกิดจากความเครียดจากสิ่งแวดล้อมลดลง (Pinit *et al.*, 2023) ด้วยเหตุนี้ จึงอาจทำให้การใช้น้ำคัวนสามารถเพิ่มความทนทานต่อความเครียดในมะเขือเทศ นำมาสู่การเพิ่มผลผลิตมะเขือเทศต่อต้น และส่งผลให้ผลมะเขือเทศมีขนาดใหญ่ขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม

สรุป

น้ำคัวนให้ผลการทดลองใกล้เคียงกับคาร์ริคินในการช่วยเพิ่มเปอร์เซ็นต์การติดผลของมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 14–21% โดยการใช้ น้ำคัวนจากกาบมะพร้าว และ D-xylose สามารถเพิ่มผลผลิตของมะเขือเทศเชอร์รี่ได้ 1.84 และ 1.77 เท่า ตามลำดับเมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม นอกจากนี้ คาร์ริคินและน้ำคัวนจากกาบมะพร้าวยังเพิ่มความกว้างและความยาวของผลมะเขือเทศอย่างมีนัยสำคัญ อย่างไรก็ตาม น้ำคัวนและคาร์ริคินไม่ส่งผลต่อจำนวนดอกและการเจริญเติบโตของมะเขือเทศเชอร์รี่

กิตติกรรมประกาศ

ขอขอบคุณผู้อำนวยการสถาบันค้นคว้าและพัฒนาผลิตผลทางการเกษตรและอุตสาหกรรมเกษตรที่เอื้อเฟื้อสถานที่ทำการทดลอง

เอกสารอ้างอิง

- Al-Babili, S. and H.J. Bouwmeester. 2015. Strigolactones, a novel carotenoid-derived plant hormone. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66: 161–186. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114759>.
- Aremu, A.O., M.W. Bairu, J.F. Finnie and J. Van Staden. 2012. Stimulatory role of smoke–water and karrikinolide on the photosynthetic pigment and phenolic contents of micropropagated ‘Williams’ bananas. *Plant Growth Regul.* 67: 271–279. <https://doi.org/10.1007/s10725-012-9685-3>.
- Du, Q.J., H.J. Xiao, J.Q. Li, J.X. Zhang, L.Y. Zhou and J.Q. Wang. 2021. Effects of different fertilization rates on growth, yield, quality and partial factor productivity of tomato under non-pressure gravity irrigation. *PLoS ONE.* 16(3): e0247578. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247578>.
- Elsadek, M.A. and E.A.A. Yousef. 2019. Smoke-water enhances germination and seedling growth of four horticultural crops. *Plants.* 8(4): 104. <https://doi.org/10.3390/plants8040104>.

- Flematti, G.R., A. Scaffidi, K.W. Dixon, S.M. Smith and E.L. Ghisalberti. 2011. Production of the seed germination stimulant karrikinolide from combustion of simple carbohydrates. *J. Agric. Food Chem.* 59(4): 1195–1198. <https://doi.org/10.1021/jf1041728>.
- Flematti, G.R., K.W. Dixon and S.M. Smith. 2015. What are karrikins and how were they ‘discovered’ by plants? *BMC Biol.* 13: 108. <https://doi.org/10.1186/s12915-015-0219-0>.
- Flematti, G.R., M.T. Waters, A. Scaffidi, D.J. Merritt, E.L. Ghisalberti, K.W. Dixon and S.M. Smith. 2013. Karrikin and cyanohydrin smoke signals provide clues to new endogenous plant signaling compounds. *Mol. Plant.* 6(1): 29–37. <https://doi.org/10.1093/mp/sss132>.
- International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI). 1996. Descriptors for Tomato (*Lycopersicon* spp.). International Plant Genetic Resources Institute. Available Source: <https://hdl.handle.net/10568/73041>.
- Jirajitmeechai, T., P. Kaewson and J. Thussagunpanit. 2021. The properties of smoke waters containing biological effects on tomato seed. *In Proc. the 9th Suan Sunandha National Academic Conference on “Raising Research Levels to Innovation”*, June 17–18, 2021. p. 305. (in Thai)
- Jirajitmeechai, T. 2022. Effect of Smoke Waters on Seed Quality and Yield in Cherry Tomato. MS Thesis, Kasetsart University, Bangkok. (in Thai)
- Kamran, M., K.T. Melville and M.T. Waters. 2024. Karrikin signalling: Impacts on plant development and abiotic stress tolerance. *J. Exp. Bot.* 75(4): 1174–1186. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad476>.
- Keeley, S.C. and M. Pizzorno. 1986. Charred wood stimulated germination of two fire-following herbs of the California chaparral and the role of hemicellulose. *Am. J. Bot.* 73(9): 1289–1297. <https://doi.org/10.2307/2444063>.
- Kuankid, S., K. Chaarmart and V. Sanyod. 2019. Irrigation control system for drip irrigated tomato in greenhouse using timer-based control method and crop water requirement. *J. Sci. Technol MSU.* 38(2): 187–196. (in Thai)
- Kulkarni, M.G., G.D. Ascough and J. Van Staden. 2007. Effects of foliar applications of smoke-water and a smoke-isolated butenolide on seedling growth of okra and tomato. *HortScience.* 42(1): 179–182. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.42.1.179>.
- Kulkarni, M.G., G.D. Ascough and J. Van Staden. 2008. Smoke-water and a smoke-isolated butenolide improve growth and yield of tomatoes under greenhouse conditions. *HortTechnology.* 18(3): 449–454. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH.18.3.449>.
- Land Development Department. 2024. Agricultural areas of Thailand. Available Source: https://webapp.ldd.go.th/lpd/node_modules/img/Download/zonmap/zonmap2/agri_zone_th.pdf, July 22, 2024. (in Thai)
- Maneechote, P. 2020. The Physiological Response and Drought Tolerant Gene Expression of Tomato (*Solanum lycopersicum* cv. CH154) by Brassinosteroids Mimic. MS Thesis, Srinakharinwirot University, Bangkok. (in Thai)
- Morffy, N., L. Faure and D.C. Nelson. 2016. Smoke and hormone mirrors: Action and evolution of karrikin and strigolactone signaling. *Trends Genet.* 32(3): 176–188.
- Nimnoy, N. and S. Sakhonwasee. 2019. Role of glycinebetaine, calcium and potassium on induction of heat tolerance in tomato seedlings. *J. Agri. Prod.* 1(2): 39–50. (in Thai)
- Pattanachatchai, N., P. Promata and R. Ruamjai. 2020. Effect of gibberellic acid (GA₃) on fruit set and fruit development of commercial variety tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) grown in pot under summer condition. *Journal of Agri. Research & Extension.* 37(2): 1–11. (in Thai)

- Pinit, S., L. Ariyakulkiat and J. Chaiwanon. 2023. Rice straw-derived smoke water promotes rice root growth under phosphorus deficiency by modulating oxidative stress and photosynthetic gene expression. *Sci. Rep.* 13: 14802. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-41987-5>.
- Pongpiachan, S. 2015. Impacts of agricultural waste burning on the enhancement of PM2.5-bound polycyclic aromatic hydrocarbons in northern Thailand, pp. 3–14. *In* J.W.S. Longhurst, C. Capilla, C.A. Brebbia and J. Barnes, eds. *Air Pollution XXIII: Twenty-third International Conference on Modelling, Monitoring and Management of Air Pollution*. WIT Press, Boston, UK.
- Resh, H.M. 1978. *Hydroponic Food Production*. Woodbridge Press Publishing Company, California, USA.
- Sangmanee, P., V. Somniam and P. Chaikla. 2022. Chlorophyll content and nutrient status in durian leaves and soil growing under agroforestry system. *Journal of Agriculture*. 38(2): 209–221. (in Thai)
- Singh, S., M. Uddin, M.M.A. Khan, S.A. Chishti, S. Singh and U.H. Bhatt. 2022. Role of MORE AXILLARY GROWTH2 (MAX2) protein in regulation of karrikin and strigolactone signalling pathways. *Turk. J. Botany*. 46(5): 417–434. <https://doi.org/10.55730/1300-008X.2720>.
- Srisuk, W. 2010. How to eat tomatoes to get high lycopene. Available Source: <https://pharmacy.mahidol.ac.th/th/knowledge/article/1/>, May 14, 2020. (in Thai)
- Thaenkaew, P., P. Chulaka and P. Kaewson. 2018. Effects of electrical conductivity pattern of nutrient solution and foliar apply calcium on yield and quality of tomato grown in greenhouse. *Agricultural Sci. J.* 49 (Suppl. 2): 557–560. (in Thai)
- Waters, M.T., D.C. Nelson, A. Scaffidi, G.R. Flematti, Y.K. Sun, K.W. Dixon and S.M. Smith. 2012. Specialisation within the DWARF14 protein family confers distinct responses to karrikins and strigolactones in *Arabidopsis*. *Development*. 139(7): 1285–1295. <https://doi.org/10.1242/dev.074567>.