บทบาทของอีลิซิเตอร์ด้านสรีระของพืช

ยงยุทธ โอสถสภา [1]

บทคัดย่อ

การกระตุ้นพืช (elicitation) เป็นวิธีการชักนำ (induce) ให้พืชมีการเปลี่ยนแปลงทางสรีระและกระตุ้นให้ขีดความสามารถในการป้องกันภัยจากภายนอกดีขึ้นหรือมีการตอบสนองต่อสิ่งแวดล้อมได้อย่างเหมาะสม การกระตุ้นพืชด้วยสารอีลิซิเตอร์ (elicitors) กับไม้ผล พืชผักและพืชสมุนไพร ช่วยจุดชนวนให้พืชเหล่านั้นสังเคราะห์สารประกอบอินทรีย์บางชนิดขึ้นมา ผลการวิจัยเกี่ยวกับสารเมแทบอไลต์ (metabolite) ที่พืชสังเคราะห์ขึ้นมานี้ พบว่าเป็นสารที่มีสมบัติอย่างใดอย่างหนึ่งใน 3 ประการนี้ คือ (1) ช่วยให้พืชปรับตัวต่อสภาพแวดล้อม (2) มีสมบัติที่ทำให้อาหารซึ่งประกอบขึ้นจากพืชเหล่านั้น มีกลิ่นรสที่จำเพาะเจาะจง และ (3) มีสรรพคุณด้านเภสัช เช่น ช่วยให้เซลล์ของมนุษย์มีความต้านทานต่อกระบวนการออกซิเดชัน อันเป็นสาเหตุของการเกิดโรคบางชนิด

อีลิซิเตอร์มี 3 ชนิด คือ (1) สารชีวนะ ซึ่งสิ่งมีชีวิตสร้างขึ้น (2) สารอชีวนะ ได้แก่ สารเคมีหรือสิ่งที่เกิดจากกระบวนการทางฟิสิกส์ และ (3) ฮอร์โมนพืช นักวิจัยได้ทดลองใช้สารเหล่านี้กับพืชในแบบต่างๆ โดยใช้สารทีละอย่าง ใช้ร่วมกันหลายอย่าง ใส่ในการละลายปลูกพืช ฉีดพ่นทางใบให้กับพืช ในระยะการเจริญเติบโตต่างๆ รวมทั้งให้หลังการเก็บเกี่ยวพืชแล้ว ทั้งนี้เพื่อแสวงหาข้อมูลว่าพืชมีกระบวนการตอบสนองต่ออีลิซิเตอร์โดยการสังเคราะห์สารเมแทบอไลต์ทุติยภูมิ (secondary metabolite) อย่างไร ทั้งนี้เพื่อจะได้นำวิธีการใช้อีลิซิเตอร์เพื่อกระตุ้นการสังเคราะห์เมแทบอไลต์ทุติยภูมิที่จะช่วยให้พืชที่ผลิตสารนี้ได้มีความแข็งแรงและผลผลิตมีคุณภาพดีด้วย

1. คำนำ

ปุ๋ยเป็นปัจจัยสำคัญในการผลิตพืช การใช้ปุ๋ยอย่างถูกต้อง สอดคล้องกับระดับความอุดมสมบูรณ์ของดิน (ต่ำ ปานกลาง หรือสูง) โดยยึดหลัก 4 ประการ คือ ชนิดปุ๋ยถูกต้อง (right kind) อัตราปุ๋ยถูกต้อง (right rate) ใส่ปุ๋ยในจังหวะเวลาที่ถูกต้อง (right time) และใส่ปุ๋ยในดินบริเวณที่ถูกต้อง (right place) เพื่อให้พืชใช้ประโยชน์อย่างมีประสิทธิภาพ ทำให้พืชตอบสนองต่อการใช้ปุ๋ยดีมาก จึงให้ผลผลิตสูงทั้งเชิงปริมาณและคุณภาพ อย่างไรก็ตาม พืชจะตอบสนองดีต่อปุ๋ยดังกล่าวข้างต้น เมื่อปัจจัยด้านสิ่งแวดล้อมเหมาะสมทั้ง 2 ด้าน คือ (1) ด้านชีวภาพ เช่น โรคและแมลงศัตรูพืชน้อย จุลินทรีย์ที่มีประโยชน์ในดินมีมาก และ (2) ด้านกายภาพ เช่น อุณหภูมิ แสง ความชื้นของอากาศ และสมบัติต่างๆ ของดินอยู่ในระดับที่ดี แต่สภาพแวดล้อมของพื้นที่เกษตรกรรมมิได้

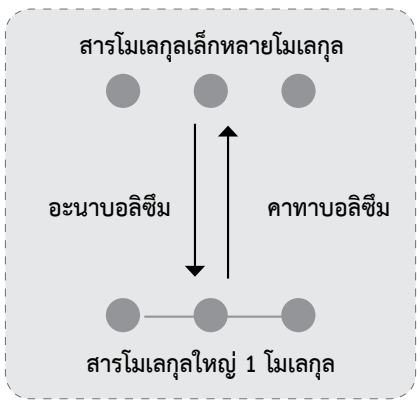
[1] รองศาสตราจารย์ ดร., ภาควิชาปฐพีวิทยา คณะเกษตร กำแพงแสน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน

มีลักษณะที่เอื้อต่อการเจริญเติบโตของพืชตลอดฤดูกาลเพาะปลูก ดังนั้น สภาพแวดล้อมจึงเป็นปัจจัยที่จำกัดการเจริญเติบโตและการให้ผลผลิตของพืช (ยงยุทธ และคณะ, 2556)

ในปัจจุบันมีข้อมูลที่แสดงว่าการกระตุ้นพืชด้วยบางกรรมวิธี ช่วยให้พืชทนต่อสภาพแวดล้อมได้ดีขึ้น นอกจากนั้นการกระตุ้นพืชด้วยสารบางชนิดยังส่งเสริมให้พืชสังเคราะห์สารอินทรีย์ที่เป็นประโยชน์ต่อพืชเองและเป็นประโยชน์ด้านโภชนาการสำหรับมนุษย์ที่บริโภคพืชนั้นเป็นอาหารด้วย เนื่องจากการกระตุ้นพืช เป็นกิจกรรมที่ส่งผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของเมแทบอลิซึม (metabolism) ในเซลล์พืชโดยตรง

ในเซลล์ของพืชมีกระบวนการทางชีวเคมีต่างๆ ซึ่งรวมเรียกว่าเมแทบอลิซึม กระบวนการทางชีวเคมีในเซลล์แบ่งเป็น 2 แบบ คือ (1) อะนาบอลิซึม (anabolism) หรือการสังเคราะห์ (synthesis) สารซึ่งมีโมเลกุลใหญ่ จากสารที่มีโมเลกุลเล็ก และ (2) คาทาบอลิซึม (catabolism) หรือการสลาย (degradation) สารอินทรีย์โมเลกุลใหญ่ให้เล็กลง (ภาพที่ 1)

ผลผลิต (product) ของเมแทบอลิซึมเรียกว่าเมแทบอไลต์ (metabolite) ซึ่งแบ่งเป็น 2 ชนิด คือ เมแทบอไลต์ปฐมภูมิ (primary metabolite) และเมแทบอล์ทุติยภูมิ (secondary metabolite)



ภาพที่ 1 เมแทบอลิซึมแบ่งเป็น 2 อย่าง คือ คาทาบอลิซึมและอะนาบอลิซึม

1) เมแทบอไลต์ปฐมภูมิ หรือ ผลผลิตปฐมภูมิ (primary products) คือ สารอินทรีย์ที่พืชสังเคราะห์เพื่อใช้ในการดำรงชีพหรือสารที่ต้องใช้สำหรับกระบวนการชีวเคมีต่างๆ อันสำคัญต่อเมแทบอลิซึมเพื่อชีวิต (vital metabolism) อย่างแท้จริง เช่น คาร์โบไฮเดรตที่สังเคราะห์ได้จากการสังเคราะห์แสง ไขมัน โปรตีน และกรดนิวคลีอิก ซึ่งพืชสังเคราะห์ด้วยกระบวนการอันสลับซับซ้อน โดยใช้น้ำตาลที่ได้จากการสังเคราะห์แสงเป็นโมเลกุลตั้งต้น

2) เมแทบอไลต์ทุติยภูมิ หรือผลผลิตทุติยภูมิ (secondary products) คือ สารอินทรีย์ที่พืชสังเคราะห์จากเมแทบอไลต์ปฐมภูมิบางชนิด โดยสังเคราะห์สารอินทรีย์เหล่านี้เพื่อ (1) สะสมไว้ภายในเซลล์เป็นสารอาหารสำรอง ตามลักษณะทางพันธุกรรมของพืช หรือ (2) ใช้ประโยชน์ในหลายๆ ด้าน เช่น ล่อแมลง ไล่แมลงหรือป้องกันศัตรูพืช สารเมแทโบไลต์ทุติยภูมิ ได้แก่ สารกลุ่มแอลคาลอยด์ (alkaloids) ฟลาโวนอยด์ (flavonoids) ไกลโคไซด์ (glycosides) ฯลฯ

สารอาหารที่มนุษย์ได้รับเมื่อบริโภคพืชล้วนเป็นเมแทบอไลต์ทั้งสิ้น ซึ่งประกอบด้วยสารอาหารหลัก 4 ชนิด ได้แก่ โปรตีน ลิพิด คาร์โบไฮเดรต และวิตามิน ส่วนเกลือแร่ซึ่งเป็นสารอาหารหลักกลุ่มที่ 5 นั้น คือ ธาตุอาหารต่างๆ ที่รากพืชดูดมาจากดิน เพื่อใช้ประโยชน์ในเมแทบอลิซึมและสะสมอยู่ในเนื้อเยื่อพืช นอกจากสารอาหารหลักแล้ว มนุษย์ยังได้รับสารประกอบที่มีฤทธิ์เชิงชีวภาพ (bioactive compounds) อีกหลายอย่างจากการกินพืช เช่น สารประกอบฟีโนลิก (phenolic compounds) และกลูโคซิโนเลต (glucocinolate) ในด้านประโยชน์ต่อมนุษย์ สารเมแทบอไลต์ทุติยภูมิบางชนิดในพืชผักก่อให้เกิดผลดีต่อสุขภาพของผู้บริโภคจึงมีส่วนช่วยทำให้พืชผักเหล่านั้นมีความสำคัญทางเศรษฐกิจมากขึ้น (Guo *et al*., 2012; Pasini *et al*., 2011)

ในแง่ของพืชนั้น พืชสังเคราะห์สารประกอบที่มีฤทธิ์เชิงชีวภาพขึ้นเพื่อประโยชน์ของพืชเอง 2 ประการ (Haminiuk *et al*., 2012; Dinkova-Kostova and Kostov, 2012) คือ

1) ช่วยให้เซลล์พืชมีความสามารถปรับตัวให้เข้ากับสภาพแวดล้อมได้ดี

2) เป็นสารตั้งต้นในการสังเคราะห์สารใหม่ที่ใช้ในระบบป้องกันโรคของพืช เช่น สารปฏิชีวนะ (antibiotics) สารต้านเชื้อรา (antifungals) และสารต้านไวรัส (antivirals) เนื่องจากสารเมแทบอไลต์ทุติยภูมิบางชนิดยังช่วยปกป้องพืชจากโรค เช่น ไฟโตอะเล็กซิน (phytoalexins) และสารป้องกันแมลง นอกจากนั้น สารประกอบที่พืชสังเคราะห์ขึ้นบางชนิดยังสามารถดูดซับรังสีอัลตราไวโอเล็ต จึงทำให้ใบพืชไม่เป็นอันตรายจากรังสีดังกล่าว

สารประกอบฟีโนลิก คือ สารประกอบที่มีฟีนอลเป็นองค์ประกอบสำคัญ และอาจมีหมู่เคมีอื่นๆ เข้ามาเกาะที่คาร์บอนอะตอมตำแหน่งต่างๆ เช่น กรดซินนามิก (cinnamic acid) กรดแคฟเฟอิก (caffeic acid) แอนโทไซยานิน (anthocyanin) และแทนนิน (tannin) เป็นต้น

สารประกอบฟีโนลิกจากพืชบางชนิดมีสมบัติพิเศษในด้านรสชาติและสี จึงถูกนำมาใช้เป็นส่วนผสมของอาหารและเครื่องดื่ม (Ma, 2008) เช่น

1) แคปไซซิน (capsaicin) ในพริก เป็นสารที่มีรสเผ็ด

2) อัลคีลฟีนอล (alkylphenols) ให้กลิ่นและรสอันเป็นเอกลักษณ์ของน้ำมันกานพลู (clove oil)

3) แทนนิน (tannins) ทำให้อาหารมีรสขมหรือฝาด

4) สารสีแอนโทไซยานิน (anthocyanin) เช่น เพลาโกนิดิน (pelargonidins) ไซแอนนิดิน (cyanidins) และ เดลฟินิดิน (delphinidins) ซึ่งเป็นสารสีแดง น้ำเงิน และม่วง

5) กลูโคซิโนเลต เป็นสารที่ให้ลักษณะเฉพาะ ด้านกลิ่นและรสของพืชในตระกูลกะหล่ำ เช่น โปรโกอิทริน (progoitrin) ให้รสขม ส่วนปริมาณกลูโคซิโนเลตทั้งหมดจะเกี่ยวข้องกับความแรงของกลิ่น

การบริโภคอาหารที่มีสารประกอบฟีโนลิกและกลูโคซิโนเลตมีผลดีต่อสุขภาพ เนื่องจากสารเหล่านี้มีสมบัติเป็นสารต้านออกซิเดชัน (antioxidant) จึงช่วยลดปัญหาสุขภาพอันเนื่องจากโรคหัวใจและโรคประสาท รวมทั้งลดโอกาสการเป็นมะเร็งในระบบทางเดินอาหาร ปอด ปลายลำไส้ใหญ่ กระเพาะปัสสาวะ ตับอ่อน ผิวหนัง

เต้านม และต่อมลูกหมาก การจัดการเพื่อทำให้ผักและผลไม้มีสารที่ดีต่อสุขภาพในระดับที่เหมาะสมสำหรับการบริโภคด้วยการใช้อีลิซิเตอร์อย่างถูกต้องเป็นวิธีเพิ่มคุณภาพของอาหารเพื่อเสริมสุขภาพและป้องกันโรคที่ประหยัดมาก เนื่องจากการเพิ่มสารที่สำคัญต่อสุขภาพดังกล่าวในพืชผลที่ปลูกมีค่าใช้จ่ายในส่วนของการผลิตพืชน้อย แต่ไปลดค่าใช้จ่ายในด้านการรักษาสุขภาพของผู้บริโภค (Kaur and Das, 2011; Bellostas *et al*., 2007; Cartea and Velasco, 2008)

องค์ประกอบทางเคมีของสารอินทรีย์ในพืชที่เป็นอาหารมีความแตกต่างเนื่องจากหลายปัจจัย เช่น

1) ด้านพันธุกรรมของพืช (วงศ์ ชนิด พันธุ์)

2) ด้านสรีระของพืช (อวัยวะ อายุที่เก็บเกี่ยว)

3) ปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับการปลูก (ช่วงแสง ความเค็มของดิน การใช้ปุ๋ย)

อาจกล่าวโดยสรุปได้ว่าปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับองค์ประกอบทางเคมีของสารอินทรีย์ในพืชมี 2 แบบ คือ

1) ชีวนะปัจจัย (biotic factors) ได้แก่ พันธุกรรมของพืช ปัจจัยด้านสรีระ โรค และแมลงศัตรูพืช

2) อชีวนะปัจจัย (abiotic factors) ได้แก่ สภาพแวดล้อมและการปฏิบัติดูแลในการปลูก

ปัจจัยเหล่านี้ที่เกิดขึ้นในช่วงใดช่วงหนึ่งในรอบปีของการผลิต อาจมีผลต่อพืชในเชิงยับยั้งหรือกระตุ้นกระบวนการสังเคราะห์สารที่มีผลดีต่อสุขภาพได้เช่นกัน

อย่างไรก็ตาม การปฏิบัติอย่างใดอย่างหนึ่งต่อพืช เช่น การให้สารตั้งต้นแก่พืชสำหรับใช้ผลิตสารประกอบที่เป็นเป้าหมาย หรือการให้สารอีลิซิเตอร์ที่เหมาะสม ก็ช่วยให้พืชผลิตสารเมแทบอไลต์ทุติยภูมิอันเป็นประโยชน์ จึงได้พืชที่มีสารอาหารมากขึ้นเป็นวัตถุดิบในการผลิตอาหารและเวชภัณฑ์ที่มีคุณภาพดี (Pérez-Balibrea *et al*., 2008; Poiroux-Gonord *et al*., 2010)

2. ความหมายและการจำแนกอีลิซิเตอร์

ความหมายของอีลิซิเตอร์และการจำแนกอีลิซิเตอร์เป็นประเภทต่างๆ มีดังนี้

2.1 ความหมายของอีลิซิเตอร์

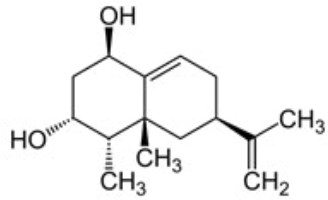
บทความนี้มีคำสำคัญ 3 คำ คือ elicitor (คำนาม) elicitation (คำนาม) และ elicit (คำกริยา) elicit มีรากศัพท์มาจากคำในภาษาลาติน elicere ซึ่งมีความหมายว่า (1) to allure (ชักชวน ล่อลวง จูงใจ ชวนให้หลงใหล) และ (2) to deceive (หลอกลวงด้วยกลอุบาย) ส่วนความหมายของ elicit ในพจนานุกรม คือ “ล้วงเอา ล้วงเอาความจริงออกมา ดึงออกมาให้เห็นชัดเจน” เมื่อเป็นคำนาม elicitor จึงแปลว่า “ตัวล่อให้แสดงความจริงออกมา” และ elicitation แปลว่า “การล่อให้แสดงความจริงออกมา” (The Grolier International Dictionary, 1981) ในบทความนี้ทับศัพท์ elicitor ว่า “อีลิซิเตอร์” และแปล elicitation ว่า “การกระตุ้น” และอธิบายความหมายของ “อีลิซิเตอร์” ในด้านโรคพืชและสรีรวิทยาอย่างละเอียด

นักชีววิทยานำคำว่า “อีลิซิเตอร์ (elicitors)” มาใช้เรียกสารประกอบซึ่งช่วยกระตุ้นกระบวนการทางสรีระของพืชให้เกิดการเปลี่ยนแปลง สาร

ดังกล่าวมีผลต่อการขับเคลื่อนกิจกรรมภายในพืช โดยมีกลไกการกระตุ้นกระบวนการทางสรีระของพืชหลายทาง กลไกที่พืชตอบสนองเมื่อได้รับอีลิซิเตอร์ คล้ายกับการตอบสนองเพื่อป้องกันตัวจากการรุกรานของเชื้อโรค หรือตอบสนองต่อสิ่งเร้าด้านสภาพแวดล้อม เนื่องจากอีลิซิเตอร์มีผลกระทบต่อเมแทบอลิซึมของพืชและกระตุ้นให้พืชสังเคราะห์สารประกอบอินทรีย์บางชนิดขึ้นมา

N.T. Keen รายงานเรื่อง “อีลิซิเตอร์ที่ผลิตโดยสิ่งมีชีวิต” เป็นครั้งแรกเมื่อ พ.ศ. 2518 จากการศึกษาด้านโรคพืชว่า เชื้อรา *Phytophthora megasperma* var. *sojae* สามารถสังเคราะห์ “สารอินทรีย์ชนิดหนึ่ง” ซึ่งมีฤทธิ์กระตุ้นให้ถั่วเหลืองสายพันธุ์ที่ทนต่อโรคสังเคราะห์สารไฟโตอะเล็กซิน (phytoalexin) ขึ้นมา (Keen, 1975) จากนั้นก็มีรายงานอื่นๆ ที่เน้นบทบาทของสารซึ่งเชื้อโรคผลิตได้ และสารนั้นช่วยกระตุ้นให้พืชทนต่อโรคมากกว่าเดิม “สารอินทรีย์ที่กระตุ้นให้พืชสร้างไฟโตอะเล็กซินจึงเป็นอีลิซิเตอร์ชนิดแรกที่มนุษย์รู้จัก”

ไฟโตอะเล็กซินเป็นสารอินทรีย์ที่มีมวลโมเลกุลต่ำ (ภาพที่ 2) พืชสังเคราะห์ขึ้นหลังการติดเชื้อ ซึ่งตรวจพบในพืชหลายชนิด แต่สารชนิดนี้ไม่ได้พบในพืชทุกกลุ่ม พืชสังเคราะห์ไฟโตอะเล็กซินในเซลล์ที่ติดเชื้อ และสะสมมากในเซลล์ที่ตายแล้ว ไฟโตอะเล็กซินประกอบด้วยสารหลายกลุ่ม ได้แก่ เทอพีนอยด์ (terpenoids) ไกลโคสเตอรอยด์ (glycosteroids) และอัลคาลอยด์ (alcaloids) และรวมความถึงสารเคมีในพืช (phytochemicals) ที่มีบทบาทในระบบป้องกันตัวของพืชต่อโรค โดยมีฤทธิ์ฆ่าทั้งเชื้อก่อโรคและเซลล์พืชเองเพื่อสกัดไม่ให้โรคลุกลามต่อไป (https://th.wikipedia.org/wiki/)



ภาพที่ 2 โครงสร้างทางเคมีของแคปซิไดโอล (capsidiol) ซึ่งเป็นไฟโตอะเล็กซินชนิดหนึ่ง
ที่มา: https://en.wikipedia.org/wiki/Phytoalexin

จากรายงานของ N.T. Keen ที่กล่าวข้างต้น “อีลิซิเตอร์” จึงหมายถึงสารที่กระตุ้นให้พืชสังเคราะห์ไฟโตอะเล็กซิน ในด้านชีววิทยาโมเลกุลอีลิซิเตอร์แบ่งเป็น 2 อย่าง (Lackie and Dow, 1999) คือ

1) อีลิซิเตอร์เกิดจากภายนอก (exogenous elicitors) คือ สารซึ่งจุลินทรีย์เชื้อสาเหตุของโรคเป็นผู้ผลิตและสารนี้เกิดขึ้นในพืชหลังจากที่พืชติดเชื้อโรค

2) อีลิซิเตอร์เกิดจากภายใน (endogenous elicitors) คือสารที่ถูกปลดปล่อยออกมาจากพืช โดยสารนั้นเกิดจากผลของเอนไซม์ของตัวจุลินทรีย์ที่เข้าไปทำอันตรายพืช เช่น สารที่ได้จากการสลายตัวของผนังเซลล์

จากคำอธิบายข้างต้นแสดงว่า แต่เดิมอีลิซิเตอร์หมายถึง “สารที่พืชสร้างขึ้นเอง” เพราะสภาพแวดล้อมบีบบังคับ พืชจึงผลิตสารนั้นเพื่อนำมาแก้ปัญหา และช่วยให้อยู่ในสภาพแวดล้อมดังกล่าวได้ดีขึ้น ต่อมานักสรีรวิทยาของพืชได้ทำให้คำอีลิซิเตอร์มีความหมายกว้างขึ้น

ในปัจจุบันความหมายของอีลิซิเตอร์เปลี่ยนแปลงไป เพราะหมายถึง “สารทุกชนิดที่ให้แก่พืช” หรือ “สภาพแวดล้อมบางลักษณะที่พืชได้รับ” แล้วสามารถกระตุ้นกระบวนการทางสรีระทำให้พืชสร้างสารชนิดใหม่ เพื่อประโยชน์ในด้าน

การปรับตัวต่อสภาพแวดล้อม หรือสังเคราะห์สารอินทรีย์พวกเมแทบอไลต์ทุติยภูมิ ที่เป็นไปตามความประสงค์ของมนุษย์ การใช้อีลิซิเตอร์เพื่อกระตุ้นให้พืชสังเคราะห์สารประกอบอินทรีย์ อาจใช้อีลิซิเตอร์เพียงชนิดเดียว หรือใช้หลายชนิดร่วมกัน โดยให้ในบางช่วงของระยะการเติบโตด้านกิ่งก้านใบ (vegetative growth stage) ของพืช ซึ่งเป็นการปฏิบัติเพิ่มเติม นอกเหนือจากการจัดการด้านการผลิตตามปกติ เช่น การบำรุงดินด้วยปุ๋ย หรือให้กับผลผลิตพืชหลังจากเก็บเกี่ยว (Pérez-Balibrea *et al*., 2011) ดังจะได้กล่าวต่อไป

2.2 การจำแนกอีลิซิเตอร์

อีลิซิเตอร์จำแนกตามแหล่งที่มาได้เป็น 3 กลุ่ม คือ สารประกอบที่สิ่งมีชีวิตสังเคราะห์ขึ้น (biotic elicitors) สารที่ได้มาจากสิ่งไม่มีชีวิต (abiotic elicitors) และฮอร์โมนพืช (plant hormones) (Baenas *et al*., 2014 a and b; Rohwer and Erwin, 2008; Wang and Zheng. 2005) ดังตารางที่ 1

ตารางที่ 1 การจำแนกอีลิซิเตอร์ตามแหล่งที่มา

อีลิซิเตอร์ที่สิ่งมีชีวิตสังเคราะห์ขึ้น (biotic elicitors)	
Lipopolysaccharides	
Polysaccharides: Pectin and cellulose (cell wall), chitosan, chitin and glucans (microorganisms)	
alginate, arabic gum, guar gum, LBG, yeast extract	
Oligosaccharides: Galacturonides, guluronate, manan, mannuronate	
Proteins: Cellulase, cryptogenin, glycoproteins, oligandrin, pectolyase, fish protein hydrolysates	
Lactoferrin.	
Complex composition: Fungal spores, mycelia cell wall, microbial cell wall.	
Pathogen toxin: Coronatine	
Oregano extract	
อีลิซิเตอร์ที่ได้มาจากสิ่งไม่มีชีวิต (abiotic elicitors)	
ด้านเคมี	**ด้านฟิสิกส์**
Acetic acid, Benzothiadiazole	Altered gas composition, CO_2, ozone
Bioregulator prohexadione	Chilling, drought, extreme temperature shock
Ethanol, Ethene	High pressure, wounding
Silicon	High or low osmolarity
Inorganic salts: $HgCl_2$, $CuSO_4$, $CaCl_2$, VSO_4	UV radiation
Metal ions: Co^{2+}, Fe^{2+}, Al^{3+}, Ag^{2+}, Ag^{+}, Mn^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+}, Pb^{2+}, Cd^{2+}	Saline stress
ฮอร์โมนพืช (plant hormones)	
Jasmonic acid, methyl jasmonate, methyl salicylate, salicylic acid, ethylene, cytokinin, gibberellins	

ที่มา: Baenas *et al*. (2014a and 2014b).

2.2.1 สารประกอบที่สิ่งมีชีวิตสังเคราะห์ขึ้น

อีลิซิเตอร์ที่สิ่งมีชีวิตสังเคราะห์ขึ้นมี 7 กลุ่ม (ตารางที่ 1) ยกตัวอย่างสารในกลุ่มพอลิแซกกาไรด์ ได้แก่ ไคโตซาน (chitosan) หรือ deacetylated chitin ซึ่งเป็นโคโพลีเมอร์ที่เกิดจากกลูโคซามีน (glucosamine) และ N-acetylglucosamine ไคโตซานประกอบด้วยกลูโคซามีนมากกว่า 90 เปอร์เซ็นต์ จัดเป็นสารอนุพันธุ์ของไคตินที่ผลิตได้จากการทำปฏิกิริยากับด่างเข้มข้นเพื่อกำจัดหมู่อะซิติลออก ทำให้โมเลกุลเล็กลงและมีคุณสมบัติที่อ่อนตัว สามารถขึ้นรูปเป็นเจล เม็ด เส้นใย หรือคอลลอยด์ รวมถึงการใช้ประโยชน์ในรูปแบบต่างๆ ได้มากขึ้น นอกจากนั้นไคโตซานประกอบด้วยหมู่อะมิโน ($-NH_2$) และหมู่ไฮดรอกซิล (-OH) ที่สามารถทำปฏิกิริยากับสารอื่นเปลี่ยนเป็นสารอนุพันธ์อื่นๆ ได้หลากหลาย มีการใช้ไคซานเคลือบเมล็ดพันธุ์พืช ป้องกันโรคแมลง การเน่าเสียจากจุลินทรีย์ ยืดอายุการเก็บรักษาเมล็ดพันธุ์และใช้เร่งการเจริญเติบโตของพืช ทำหน้าที่เป็นฮอร์โมนกระตุ้นการเกิดราก (http://www.siamchemi.com/)

อีลิซิเตอร์บางชนิดได้มาจากกระบวนการเตรียมที่สลับซับซ้อนและไม่ทราบโครงสร้างโมเลกุลที่แน่นอน เช่น อีลิซิเตอร์พวกยีสเอ็กแทรกซ์ (yeast extract) และสารที่เตรียมมาจากผนังเซลล์ของจุลินทรีย์ สำหรับยีสเอ็กแทรกซ์นั้นประกอบด้วยสารอินทรีย์หลายชนิดที่กระตุ้นให้พืชตอบสนองด้านการป้องกันตัวได้ดี เช่น chitin, N-acetylglucosamine oligomers, beta-glucan, glycopeptides และ ergosterol

2.2.2 สารที่ได้มาจากสิ่งไม่มีชีวิต

อีลิซิเตอร์ที่ได้มาจากสิ่งไม่มีชีวิต (abiotic elicitors) ส่วนมากจะเป็นสิ่งที่ทำให้พืชมีความความเครียด (stress) หรือมาจากสิ่งแวดล้อมซึ่งทำให้พืชมีความเครียด ได้แก่

1) สารเคมีต่างๆ ได้แก่ เกลืออนินทรีย์และไอออนของโลหะ ตลอดจนสารอื่นซึ่งมีผลกระทบต่อบูรณภาพของเยื่อหุ้มเซลล์พืช เมื่อพืชได้รับมากเกินไปจะเกิดความเครียด

2) สภาพแวดล้อมโดยตรง เช่น ความเข้มแสง อุณหภูมิต่ำหรือสูงเกินไป รังสีอัลตราไวโอเล็ตความเข้มสูง โอโซนความเข้มข้นสูง ภาวะขาดน้ำ ความเค็มของดิน ตลอดจนแรงที่มากระทำให้เกิดบาดแผลที่อวัยวะของพืช

ตัวอย่างของอีลิซิเตอร์ในรูปของสภาพแวดล้อมที่รุนแรง เช่น เมื่อให้กล้าอัลฟาลฟา บรอกโคลี และแรดิช อายุ 3 วัน ได้รับแสงความเข้มสูง (700 ไมโครโมล/ตารางเมตร/วินาที เป็นเวลา 1 วัน) หรืออยู่ในสภาพหนาวเย็น (4 องศาเซลเซียส และแสงความเข้ม 120 ไมโครโมล/ตารางเมตร/วินาที เป็นเวลา 1 วัน) ผลที่เกิดขึ้นคือ ปริมาณสารฟีโนลิกทั้งหมดและความสามารถในการผลิตสารต้านออกซิเดชัน สูงกว่าตำรับควบคุม กล่าวคือ ปริมาณสารฟีโนลิกทั้งหมดในกล้าอัลฟาลฟาสูงขึ้น 20% และในกล้าบรอกโคลีสูงขึ้น 40% ส่วนในกล้าแรดิชปริมาณสารฟีโนลิกทั้งหมดสูงขึ้น 25% และมีความสามารถในการผลิตสารต้านออกซิเดชันสูงขึ้น 40%

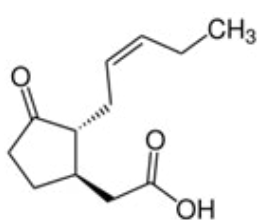
2.2.3 ฮอร์โมนพืช

ฮอร์โมนพืช คือ สารอินทรีย์ที่พืชสังเคราะห์ขึ้นที่อวัยวะหนึ่งและด้วยความเข้มข้นต่ำสามารถกระตุ้นให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทางสรีระของอวัยวะอื่นซึ่งอยู่ห่างจากอวัยวะอันเป็นแหล่งที่สังเคราะห์ มีรายงานที่แสดงกระบวนการสังเคราะห์โครงสร้างทางเคมีและบทบาทต่อกระบวนการทาง

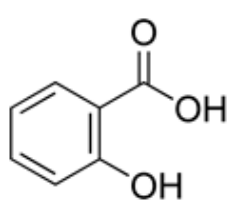
สรีระของพืชของฮอร์โมนแต่ละชนิดอย่างชัดเจน สารอินทรีย์ที่จัดเป็นฮอร์โมนพืชมี 2 กลุ่ม ตามความคุ้นเคยของผู้ใช้ ดังนี้

กลุ่มแรก เป็นฮอร์โมนที่รู้จักกันอย่างกว้างขวางจากตำราพฤกษศาสตร์ทั่วไป มี 5 ชนิด ได้แก่ ออกซิน (auxin) จิบเบอเรลลิน (gibberellins) ไซโตไคนิน (cytokinin) เอทิลีน (ethylene) และกรดแอบซิสิก (abscisic acid) มีการใช้ฮอร์โมนกลุ่มนี้ในด้านพืชสวนอย่างกว้างขวาง

กลุ่มที่สอง เป็นฮอร์โมนซึ่งพบในภายหลัง จึงมีเฉพาะในตำราสรีรวิทยาของพืชใหม่ๆ ได้แก่ บราซิโนสเตอรอยด์ (brassinosteroids) กรดจาสโมนิก (jasmonic acid-ภาพที่ 3) และอนุพันธ์ คือ เมทิลจาสโมเนต (methyl jasmonate) กรดซาลิไซลิก (salicylic acid-ภาพที่ 4) และอนุพันธ์ คือ เมทิลซาลิไซเลต (methyl salicylate) และซีสเทมิน (systemin) มีการใช้ฮอร์โมนกลุ่มนี้ในการเกษตรน้อยกว่ากลุ่มแรก



ภาพที่ 3 โครงสร้างทางเคมีของกรดจาสโมนิก



ภาพที่ 4 โครงสร้างทางเคมีของกรดซาลิไซลิก

ฮอร์โมนพืชซึ่งเป็นอีลิซิเตอร์ที่สำคัญและพบในรายงานการวิจัยค่อนข้างมากมี 2 ชนิด คือ กรดจาสโมนิก และ กรดซาลิซิลิก (Graham *et al*., 2003)

1) กรดจาสโมนิก เป็นสารอินทรีย์ที่พบในพืชหลายชนิด สังเคราะห์มาจากกรดไขมันคือกรดลิโนเลนิก มีชื่อทางเคมีว่า 2-pentenyl-cyclopentaneacetic acid ส่วนสารประกอบเอสเทอร์ของกรดจัสโมนิก เช่น ก๊าซเมทิลจาสโมเนตซึ่งออกฤทธิ์ทางสรีระของพืชได้เช่นกัน กรดจาสโมนิกช่วยให้พืชทนต่อโรคจากเชื้อราและทนต่อความเครียดที่มีจากหลายสาเหตุ เนื่องจากกรดจาสโมนิกมีบทบาทเหนี่ยวนำให้พืชสังเคราะห์เมแทบอไลต์ทุติยภูมิ ประเภทสารอัลคาลอยด์

2) กรดซาลิซิลิก เป็นกรดอินทรีย์ที่เป็นอนุพันธ์ของสารฟีนอล พืชจึงสังเคราะห์กรดซาลิซิลิกจากสารฟีนอล ชื่อเคมีของกรดซาลิไซลิก คือ Ortho hydroxybenzoic acid หรือ Phenolic acid (2-Hydroxy benzoic acid) ความสามารถการละลายน้ำได้ 0.2 กรัม/100 มล. (20 องศาเซลเซียส) กรดซาลิไซลิกเป็นฮอร์โมนที่ช่วยให้พืชรับรู้การเข้ามาโจมตีของเชื้อโรค

กรดซาลิไซลิก กรดจาสโมนิก และเมทิลจาสโมเนต มีความสามารถในการกระตุ้นให้เกิดการแสดงออกของยีน อันมีผลต่อวิถีการสังเคราะห์สารหลายวิถี (pathways) ด้วยกัน จึงทำให้พืชผลิตสารได้หลายชนิด

การใช้เมทิลจาสโมเนตเป็นอีลิซิเตอร์ทำได้หลายวิธี เช่น ให้ในรูปแก๊สเมื่อใช้ระบบปิด ให้ในรูปของเหลวในการปลูกพืชด้วยสารละลายธาตุอาหารและฉีดพ่นทางใบ ผลการทดลองใช้เมทิลจาสโมเนต 2 ระดับความเข้มข้น คือ 0.01

หรือ 0.1 มิลลิโมลาร์ ให้กับผลราสเบอรีสีแดงและผลราสเบอรีสีดำ พบว่าช่วยเพิ่มปริมาณของแอนโทไซยานินและสารฟีโนลิก แม้แต่สารอื่นที่ดัดแปลงมาจากเมทิลจาสโมเนตหรือกรดจาสโมนิก เช่น N-propyl dihydrojasmonate (PDJ) ก็ช่วยเพิ่มปริมาณกรดแอบไซสิกและแอนโทไซยานินในแอปเปิล (Baenas *et al*., 2014a)

3. หลักการทำงานของอีลิซิเตอร์

ในข้อนี้จะอธิบาย 2 ประเด็นหลัก คือ การตอบสนองของพืชต่อสภาพแวดล้อม และการตอบสนองของพืชเมื่อได้รับอีลิซิเตอร์ (Ferrari, 2010)

3.1 การตอบสนองของพืชต่อสภาพแวดล้อม

ในระบบป้องกันตัวของพืชนั้น แต่ละเซลล์จะมีความสามารถในการปรับตัว ภายหลังที่ได้รับเชื้อโรคแล้ว หรือกระทบกับสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม จนเกิดความเครียดจากสิ่งแวดล้อมนั้น และนำไปสู่การตอบสนอง เพื่อป้องกันมิให้เกิดผลกระทบต่อการดำรงชีวิตของพืช สำหรับกระบวนการตอบสนองเพื่อต่อสู้กับเชื้อโรค ซึ่งเกิดขึ้นหลังการติดเชื้อและพืชรอดตายจากการติดเชื้อนั้น เรียกว่า Systemic Acquired Resistance (SAR) หรือความต้านทานโรคที่ถูกกระตุ้นให้เกิดขึ้นหลังจากที่พืชติดโรคนั้นแล้ว

การตอบสนองของพืชต่อสภาพแวดล้อมอันผิดปกติ ทั้งที่เป็นสิ่งมีชีวิตและไม่มีชีวิต ขึ้นอยู่กับหลายปัจจัย แต่ที่สำคัญมี 2 ปัจจัยคือลักษณะทางพันธุกรรมและระยะด้านสรีระของพืชในด้านความต้านทานต่อโรคพืชนั้น ส่วนใหญ่อยู่ภายใต้การควบคุมของยีนที่มีชื่อว่า “ยีนต้านทาน (resistance (R) gene) และ pathogen avirulent avirulence (Avr) genes” อย่างไรก็ตาม การจุดชนวนให้มีความต้านทาน อาจไม่ได้เกิดจากผลผลิตของ Avr ซึ่งทำงานร่วมกับของ R ยีนเพียงด้านเดียว แต่อาจเกิดจากผลของอีลิซิเตอร์ ซึ่งสามารถกระตุ้นให้เกิดความต้านทานในพืชหลายชนิด (species) และแต่ละชนิดก็เกิดกับหลายพันธุ์ (variety) ด้วย

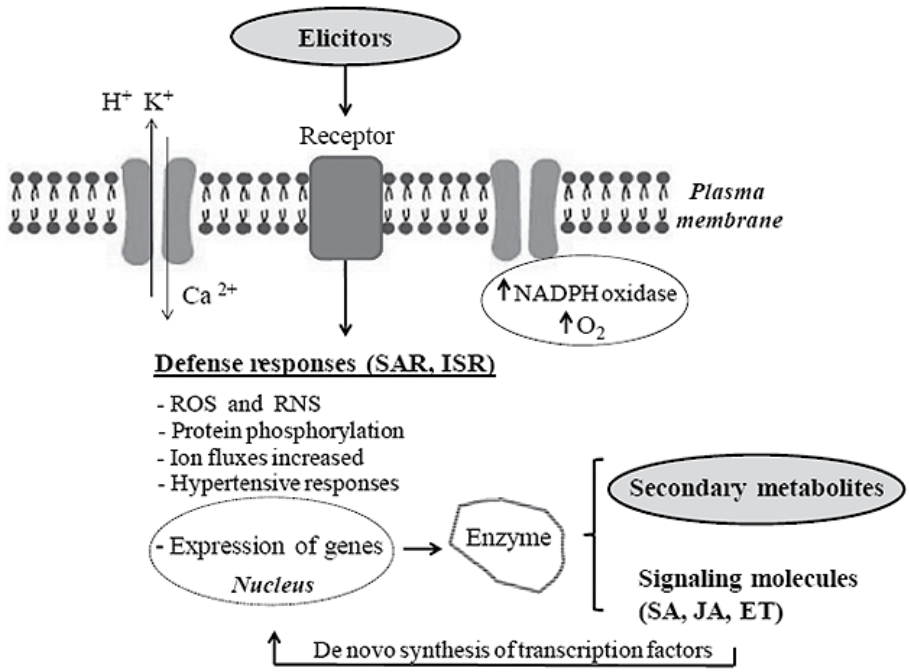
3.2 การตอบสนองของพืชเมื่อได้รับอีลิซิเตอร์

การตอบสนองของพืชเมื่อได้รับอีลิซิเตอร์มี 3 ขั้นตอน (Ferrari, 2010) ดังภาพที่ 5

ขั้นตอนที่ 1 เริ่มจากโปรตีนตัวรับหรือรีเซ็บเตอร์ (receptor protein) ที่เยื่อหุ้มเซลล์รับอีลิซิเตอร์ ตัวรับอีลิซิเตอร์มีลักษณะคล้ายเอนไซม์โปรตีนคิเนส (protein kinase) ในกรณีของพืชที่ติดโรคจากเชื้อรา โปรตีนดังกล่าวที่เยื่อหุ้มเซลล์ก็ทำหน้าที่รับอีลิซิเตอร์จากเชื้อราได้ ส่วนกรณีการติดเชื้อจากแบคทีเรีย โปรตีนตัวรับอาจอยู่ในไซโทโซล การรับอีลิซิเตอร์ คือ การเริ่มต้นของกระบวนการส่งสัญญาณสำหรับกระตุ้นให้พืชมีความต้านทาน

ขั้นตอนที่ 2 การถ่ายโอนสัญญาณไปยังส่วนที่รับผิดชอบในการตอบสนองต่อการรุกรานของเชื้อโรค โดยระบบสัญญาณภายในเซลล์จะเริ่มทำงานดังนี้

(1) ปรับเปลี่ยนศักย์เยื่อเพื่อให้เอื้อต่อการขับโพแทสเซียมไอออนและคลอไรด์ไอออนออกจากเซลล์ ขณะเดียวกันก็ดูดแคลเซียมไอออนเข้ามาสะสมในแวคิวโอล (vacuole) และร่างแหเอนโดพลาสต์ (endoplasmic reticulum) เพื่อให้แคลเซียมไอออนทำหน้าที่เป็นตัวนำรหัสที่สอง (second messenger) ของระบบส่งต่อหรือถ่ายโอนสัญญาณภายในเซลล์



ภาพที่ 5 กลไกทั่วไปของการรับและการตอบสนองต่ออีลิซิเตอร์ คำเต็มของย่อในภาพในภาพมีดังนี้ SAR (systemic acquired resistance), ISR (induced systemic resistance), ROS (reactive oxygen species), RNS (reactive nitrogen species), NADPH (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate), SA (salicylic acid), JA (jasmonic acid), ET (ethylene).
ที่มา: Baenas *et al*. (2014b)

(2) เร่งกระบวนการฟอสฟอรีเลชันของโปรตีน (protein phosphorelation) เพื่อเสริมระบบส่งสัญญาณหรือถ่ายโอนสัญญาณภายในเซลล์ให้มีความต่อเนื่องและสมบูรณ์

ขั้นตอนที่ 3 การตอบสนอง โดยใช้กลไกการต่อต้านเชื้อโรคหลายกลไกด้วยกัน เช่น

(1) ใช้เอนไซม์เพื่อควบคุมความเครียดจากภาวะออกซิเดชัน (oxidative stress)

(2) เกิดออกซิเจนชนิดรีแอกทีฟ (reactive oxygen species, ROS) และไนโตรเจนชนิดรีแอกทีฟ (reactive nitrogen species หรือ RNS เช่น ไนทริกออกไซด์ หรือ NO) ขึ้นอย่างมากเพื่อทำลายเซลล์ของเชื้อโรค

(3) การตอบสนองแบบว่องไวยิ่ง (hypersensitive response) และมีการตายของกลุ่มเซลล์โดยกำหนด (programmed cell death) ตรงเนื้อเยื่อที่เซลล์เป็นโรค

(4) กระตุ้นการทำงานของยีนอื่นๆ ที่เกี่ยวข้องกับความต้านทานโรค มีการสังเคราะห์กรดจาสโมนิก และส่งกระจายไปยังทุกส่วนของต้นเพื่อควบคุมการสังเคราะห์สารปฏิชีวนะในอวัยวะทุกส่วน

(5) เสริมแนวป้องกันทางกายภาพ ขวางการลุกลามของเชื้อโรค เช่น เพิ่มสารลิกนินในผนังเซลล์

(6) กระตุ้นการแสดงออกของยีน ซึ่ง

ทำหน้าควบคุมการสร้างเมแทบอไลต์ทุติยภูมิ โดยสังเคราะห์ปัจจัยการถอดรหัส (transcription factors) ขึ้นมาใหม่ และส่งเสริมการสร้าง RNA สำหรับการสังเคราะห์โปรตีนที่ต้องการ

4. การกระตุ้นพืชด้วยอีลิซิเตอร์ก่อนการเก็บเกี่ยว

การกระตุ้นพืชก่อนเก็บเกี่ยว ทำได้ตั้งแต่กระตุ้นความงอกของเมล็ด และกระตุ้นการเจริญเติบโตของกล้าอ่อน ตลอดจนในระยะการเจริญเติบโตต่อๆ มา ก่อนที่จะมีการเก็บเกี่ยวพืช (Baenas *et al*., 2014a and Baenas *et al*., 2014b)

4.1 ปัจจัยที่มีผลต่อการตอบสนองของพืชต่ออีลิซิเตอร์

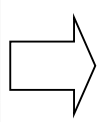
มีปัจจัยหลายประการที่มีผลต่อการตอบสนองของพืชจากการใช้อีลิซิเตอร์ เช่น ธรรมชาติของอีลิซิเตอร์และช่วงการเติบโตของพืชที่ได้รับสารมีผลต่อความมากน้อยของการตอบสนองนี้ (ภาพที่ 6) อีลิซิเตอร์สามารถกระตุ้นทั้งด้านชนิดและปริมาณของสารที่พืชสังเคราะห์ คือ กระตุ้นให้พืชสร้างเมแทบอไลต์ทุติยภูมิชนิดต่างๆ ขณะเดียวกันก็กระตุ้นให้สังเคราะห์สารแต่ละชนิดในปริมาณที่แตกต่างกัน ซึ่งผลดังกล่าว นอกจากจะเกี่ยวข้องกับธรรมชาติของอีลิซิเตอร์ ยังขึ้นอยู่กับชนิดของพืชอีกด้วย (Guo *et al*., 2011, Cevallos-Casals and Cisneros-Zevallos, 2010)

4.2 ผลของฮอร์โมน

ตัวอย่างผลของใช้กรดจาสโมนิก หรือเมทิลจาสโมเนต เป็นอีลิซิเตอร์ต่อพืช มีดังนี้

1) การฉีดพ่นเมทิลจาสโมเนต ความเข้มข้น 10 ไมโครโมลาร์ ให้ต้นกล้าบรอคโคลี อายุ 7 วัน วันละครั้ง ช่วยเพิ่มสารฟลาโวนอยด์ทั้งหมด 31% สารฟีโนลิก 23% และกลูโคซิโนเลต 22%

พืช	อีลิซิเตอร์
ลักษณะทางพันธุกรรม	**ความเข้มข้นของสาร**
: ชนิด พันธุ์	: ระดับความเข้มข้นที่ใช้
ระยะทางสรีระของพืช	**ธรรมชาติของสาร**
: เมล็ด ต้นอ่อน พืชเต็มวัย	: อชีวนะ (เคมี/ฟิสิกส์), ชีวนะ
ปัจจัยด้านสิ่งแวดล้อม	**วิธีการใช้**
: แสง อุณหภูมิ	: ใส่ในสารละลาย, ให้ทางใบ
การจัดการด้านเพาะปลูก	**อันตรกิริยาระหว่างสารที่ใช้**
: การให้น้ำ การใช้ปุ๋ย	: มีผลเสริมกัน, ภาวะปฏิปักษ์
การดูแลหลังการเก็บเกี่ยว	**การเว้นช่วงการให้**
: อุณหภูมิ ความชื้น	: ให้ครั้งเดียวมาก, แบ่งใส่



สารประกอบที่มีฤทธิ์เชิงชีวภาพ

Phenolic compounds
Glucosinolates
Betalains
Vitamins
อื่นๆ

ภาพที่ 6 ปัจจัยที่มีผลต่อการสังเคราะห์สารประกอบที่มีฤทธิ์เชิงชีวภาพ เมื่อพืชตอบสนองต่ออีลิซิเตอร์
ที่มา: Baenas *et al*. (2014b)

2) การฉีดพ่นเมทิลจาสโมเนต ความเข้มข้น 10 มิลลิโมลาร์ ที่ช่ออ่อนุ่น ในช่วงที่ผลเริ่มเข้าสี (veraison) ช่วยเพิ่มปริมาณสารแอนโทไซยานิน 81% และเพิ่มปริมาณสารฟลาโวนอล 131%

3) การใช้กรดจาสโมนิกและเมทิลจาสโมเนตกับกล้า *Brassica napus* อายุ 7 วัน ให้ผลดังนี้ คือ ถ้าใช้ปริมาณของสารสูงกว่า 5 นาโนโมล/ต้นกล้า จะช่วยให้ความเข้มข้นของ 3-indolylmethylglucosinolate (3-IMG) เพิ่มขึ้นปริมาณใกล้เคียงกัน แต่ถ้าใช้ความเข้มข้นต่ำลง พบว่า กรดจาสโมนิกช่วยเพิ่มปริมาณสารดังกล่าวได้มากกว่าเมทิลจาสโมเนต หากต้องการเพิ่มปริมาณ 3-IMG ขึ้นจากตำรับควบคุม 2 เท่า ภายใน 14 ชั่วโมง ต้องใช้กรดจาสโมนิก 8 พิโคโมล และเมทิลจาสโมเนต 41 พิโคโมล

4.3 ผลของเกลืออนินทรีย์

ตัวอย่างผลของการใช้เกลืออนินทรีย์เป็นอีลิซิเตอร์ต่อพืชมีดังนี้

1) เมื่อใช้โพแทสเซียมซัลเฟต ความเข้มข้น 15, 30 และ 60 มิลลิกรัม/ลิตร กับต้นกล้าบรอคโคลี อายุ 12 วัน พบว่าช่วยเพิ่มสารกลูโคซิโนเลต 14%, 18% และ 23% ตามลำดับ

2) ต้นกล้าแรดีชอายุ 5 วัน และ 7 วัน ที่ได้รับโซเดียมคลอไรด์ ความเข้มข้น 100 มิลลิโมลาร์ มีปริมาณกลูโคซิโนเลตเพิ่มขึ้น 50% และ 127% ตามลำดับ ส่วนต้นกล้าแรดีชอายุ 3 วัน และ 5 วัน ที่ได้รับโซเดียมคลอไรด์แบบเดียวกัน มีปริมาณสารฟีโนลิกเพิ่มขึ้น 20% และ 40% ตามลำดับ แต่ถ้าใช้โซเดียมคลอไรด์ระดับต่ำและปานกลาง (10-50 มิลลิโมลาร์) กลับทำให้ปริมาณสารฟีโนลิกลดลง

5. การกระตุ้นพืชด้วยอีลิซิเตอร์หลังการเก็บเกี่ยว

การกระตุ้นพืชผักและผลไม้ด้วยอีลิซิเตอร์หลังการเก็บเกี่ยว เป็นวิธีที่ส่งเสริมให้พืชมีการสังเคราะห์สารอินทรีย์บางชนิดเพิ่มขึ้น อันจะช่วยให้คุณภาพของผลผลิตสูงขึ้น เทคนิคที่ให้ ได้แก่ การใช้อุณหภูมิต่ำหรืออุณหภูมิสูง รังสีอัลตราไวโอเล็ต หรือใช้แก๊สบางชนิดก่อนที่จะนำผลผลิตไปขาย เช่น ผลส้มแดง (red orange fruit) ที่เก็บในสภาพอุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียสเป็นเวลา 75 วัน มีสารแอนโทไซยานินสูงกว่าตำรับควบคุมถึง 8 เท่า ส่วนผลแอปเปิลที่เก็บในห้องเย็นมีปริมาณสารฟีโนลิกเพิ่มขึ้น ขณะเดียวกัน กิจกรรมของเอนไซม์ฟีนิลอาลานีน แอมโมเนียไลแอส (phenyl alanine ammonialyase, PAL) ก็สูงขึ้นด้วย ซึ่งถือว่าเป็นการเปลี่ยนแปลงที่สำคัญ เนื่องจากเอนไซม์ PAL เป็นเอนไซม์ที่สำคัญของวิถีฟีนิลโปรปานอยด์ (phenylpropanoid patway) (Crupi *et al*., 2014)

เอนไซม์ฟีนิลอาลานีน แอมโมเนียไลแอส (PAL) เป็นเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ลิกนินและสารประกอบฟีโนลิกชนิดต่างๆ โดยใช้กรดอะมิโนฟีนิลอาลานีน (phenyl alanine) เป็นโมเลกุลตั้งต้น (precursor) เอนไซม์ PAL ทำหน้าที่ดึงเอาหมู่อะมิโน (amino group) ออกจากฟีนิลอาลานีน ได้เป็นกรดซินนามิก (cinnamic acid) ถือว่าเอนไซม์ PAL เป็นมาร์คเกอร์ (marker) ของกระบวนการสังเคราะห์ลิกนิน (lignification) และกระบวนการที่เกี่ยวข้องกับการพัฒนาของเซลล์บางกระบวนการ

ผลแอปเปิลที่ได้รับแสงปกติร่วมกับแสงอัลตราไวโอเล็ตบี (ความยาวคลื่น 380 นาโนเมตร)

วันละ 12 ชั่วโมง ในช่วงเวลาการเก็บ 10 วัน ทำให้ผิวของผลมีปริมาณสารฟีโนลิกทั้งหมดเพิ่มขึ้น 127% เมื่อเทียบกับการได้รับแสงธรรมดาเพียงอย่างเดียว การให้ผลไม้มีความเครียดจากรังสีอัลตราไวโอเล็ตดังกล่าว ส่งผลให้กิจกรรมของเอนไซม์ PAL สูงขึ้นด้วย นอกจากนี้การให้รังสีอัลตราไวโอเล็ตในสภาพของการเก็บผลอุ่นตามปกติยังกระตุ้นให้ผลอุ่นสร้างสารต้านออกซิเดชันได้มากขึ้นด้วย

เนื้อเยื่อพืชที่ได้รับฮอร์โมนก็มีความเข้มข้นของสารฟีโนลิกเพิ่มขึ้นเช่นเดียวกัน เช่น เมื่อให้เอทิลีนความเข้มข้น 10 ไมโครลิตร/ลิตร ผ่านทางท่ออากาศที่ชื้น และอุณหภูมิ 3 องศาเซลเซียส แก่ต้นผักกาดหอมเป็นเวลา 3 วัน ช่วยกระตุ้นให้ใบผักกาดหอมผลิตสารฟีโนลิกเพิ่มขึ้น 38% แต่ถ้าทำให้ใบเป็นแผล (wounding) จะผลิตสารฟีโนลิกเพิ่มขึ้น 87% นอกจากนี้ อุณหภูมิก็มีผลต่อความเข้มข้นของสารฟีโนลิกด้วย กล่าวคือ การเก็บที่อุณหภูมิ 10 องศาเซลเซียส มีเอทิลีนและการทำใบเป็นแผล ช่วยให้ปริมาณสารฟีโนลิกเพิ่มขึ้น 174% และ 155% ตามลำดับ

ผลสตรอเบอรีที่ได้รับเมทิลจาสโมเนต (170 ไมโครลิตร ในสภาพเป็นไอ ที่ 25 องศาเซลเซียส) เป็นเวลา 7 วัน ช่วยเพิ่มปริมาณสารฟีโนลิก 35% การผลิตสารต้านออกซิเดชัน 52% และปริมาณแอนโทไซยานิน 187% แต่ถ้าให้นานขึ้นเป็น 11 วัน ทำให้ปริมาณสารฟีโนลิกและการผลิตสารต้านออกซิเดชันลดลง คุณภาพของผลสตรอเบอรีก็ลดลงด้วย

การให้อีลิซิเตอร์มีผลต่อดีคุณภาพด้านอื่นๆ ของพืชเช่นเดียวกัน เช่น องุ่นที่ได้รับไคโตซาน (chitosan) เมื่อนำไปผลิตไวน์ จะมีโปรไฟล์ของสารระเหย รวมทั้งกลิ่นและรสของไวน์ที่ผลิตก็ดีขึ้นด้วย ส่วนเปบเปอร์มินต์ที่ฉีดพ่นด้วยกรดซาลิไซลิก มีปริมาณสารฟีโนลิกเพิ่มขึ้น ดังนั้นถ้ามีความเข้าใจเกี่ยวกับผลของอีลิซิเตอร์และผลของอันตรกิริยาระหว่างอิลิซิเตอร์ชนิดต่างๆ ต่อการตอบสนองของพืช จะทำให้การเลือกใช้อีลิซิเตอร์มีความเหมาะสม

ความเข้าใจเรื่องอันตรกิริยาระหว่างอีลิซิเตอร์ที่ทำให้เกิดการตอบสนองแบบเสริมเชิงผลบวกของสารสองอย่างที่ใช้ร่วมกัน (additive response) หรือแบบเสริมมากกว่าผลบวก (synergistic response) ช่วยให้สามารถเลือกวิธีการปฏิบัติที่ทำให้พืชผลิตสารซึ่งมีฤทธิ์เชิงชีวภาพที่เราต้องการ เช่น ต้นอ่อนของข้าวฟ่างอยู่ในตู้ที่มีอุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 24 ชั่วโมง ต่อจากนั้นจึงให้แสงสีแดง (ความยาวคลื่น 661 นาโนเมตร) ช่วยกระตุ้นให้สังเคราะห์แอนโทไซยานินเพิ่มขึ้น 185% เมื่อเปรียบเทียบกับที่ให้เติบโตในอุณหภูมิ 20 องศาเซลเซียสเพียงอย่างเดียว

การนำหัวแครอตมาหั่นเป็นชิ้นให้มีความหนา 3 มิลลิเมตร แล้วให้เอทิลีน (1,000 ppm) และเมทิลจาสโมเนต (250 ppm) ช่วยให้ปริมาณสารฟีโนลิกทั้งหมดเพิ่มขึ้น 176% และ 210% ตามลำดับ เมื่อเปรียบเทียบกับตำรับที่ใช้แยกกัน (Vitalini *et al*., 2014)

6. ผลของการกระตุ้นต่อเมแทบอลิซึมปฐมภูมิ

เมแทบอลิซึมปฐมภูมิ หมายถึง กระบวนการทางชีวเคมีในเซลล์พืชที่จำเป็นสำหรับการดำรงชีวิต การเจริญเติบโต และการสืบพันธุ์ เมแทบอลิซึมปฐมภูมิของพืช ได้แก่ การสังเคราะห์แสง การหายใจ การสังเคราะห์โปรตีน คาร์โบไฮเดรต ลิพิด และสารอินทรีย์ที่จำเป็นอื่นๆ ส่วนการดูดและการเคลื่อนย้ายธาตุอาหาร การเก็บ

ธาตุอาหารเป็นสัดส่วน เป็นกระบวนการที่ส่งเสริมเมแทบอลิซึมปฐมภูมิและเมแทบอลิซึมทุติยภูมิ เพราะธาตุอาหารทุกธาตุ จำเป็นสำหรับเมแทบอลิซึมทุกขั้นตอน และต้องมีธาตุอาหารแต่ละธาตุอย่างเพียงพอในเซลล์ส่วนที่ต้องการใช้

ความเครียดจากอชีวนะปัจจัยและชีวนะปัจจัยมีอิทธิพลต่อเมแทบอลิซึมปฐมภูมิอย่างมาก กล่าวคือ การเปลี่ยนแปลงในเรื่องต่อไปนี้ คือ การแข่งขันระหว่างพืช การใช้ปุ๋ย พีเอชของดิน ฤดูกาล ภูมิอากาศ ความเป็นประโยชน์ของน้ำในดิน ความเข้มของแสง และความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ มีผลกระทบต่อพืชในระดับพื้นฐาน คือการเปลี่ยนแปลงในกระบวนการชีวเคมีและลักษณะโมเลกุลของสารที่สังเคราะห์ขึ้น ซึ่งส่งผลกระทบต่อลักษณะสัณฐานและสรีระของพืช ทั้งส่งผลในลำดับต่อมา คือ กระทบต่อการเจริญเติบโตและการสืบพันธุ์ของพืช

การทดลองฉีดพ่นเมทิลจาสโมเนต ความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ ที่ใบมะเขือเทศ พบว่าหลังจากนั้น 4 ชั่วโมง การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในกระบวนการสังเคราะห์แสงของใบลดลง 20% แต่มีการเคลื่อนย้ายสารประกอบคาร์บอนและไนโตรเจนออกจากใบที่ฉีดพ่นด้วยเมทิลจาสโมเนตมากกว่าใบของตำรับควบคุม ประมาณเท่าตัว ผลการทดลองแสดงว่า ภายหลังจากที่ใบได้รับเมทิลจาสโมเนต ทำให้มีการเปลี่ยนแปลงด้านการเก็บสารอาหาร โดยเร่งการเคลื่อนย้ายสารเหล่านั้นไปเก็บในส่วนอื่นของต้น เพื่อลดการสูญเสียสารอาหารเมื่อมีสัตว์กินพืชมากัดกินใบ เป็นการถนอมสารที่มีประโยชน์เหล่านั้นไว้ใช้ในการเจริญเติบโต ภายหลังจากความเครียดที่เกิดจากสิ่งมีชีวิตได้คลี่คลายลง

การทดลองใช้อีลิซิเตอร์ 2 อย่าง เพื่อกระตุ้นการงอกของเมล็ดอัลฟาลฟากับเมล็ดบรอคโคลี คือ รมด้วยควันจากการเผาเศษพืช เป็นเวลา 30 และ 45 นาที แล้วแช่ในสารละลายแอสไพริน (0.145 กรัม/100 มิลลิลิตร) เป็นเวลา 10 และ 30 นาที ตามลำดับ พบว่าช่วยให้อัตราส่วนการเจริญเติบโต (growth ratio) ดีกว่าต้นกล้าจากเมล็ดในตำรับควบคุม 112%

การใช้ไคโตซาน (chitosan น้ำหนักโมเลกุล 28 กิโลดาลตัน ซึ่งเป็นรูปดีริวาทีฟ deacetylated ของไคติน) ความเข้มข้น 0.5% (ละลายในกรดแลกติก) ช่วยให้ต้นอ่อนของทานตะวัน มีน้ำหนักทั้งหมดสูงขึ้น 12% อัตราการงอกสูงขึ้น 16% และปริมาณสารไอโซฟลาวอนทั้งหมด (total isoflavone) เพิ่มขึ้น 11.8% แต่เมื่อใช้ไคโตซาน (น้ำหนักโมเลกุล 493 กิโลดาลตัน ละลายในกรดแอซิติก 0.05%) ความเข้มข้น 0.05% ช่วยให้ต้นอ่อนของถั่วเหลือง มีน้ำหนักทั้งหมดเพิ่มขึ้น 26% วิตามินซีเพิ่มขึ้น 14% เมื่อเทียบกับตำรับควบคุม

กล้าอ่อนของพืชในวงศ์ Brassicaceae จำนวน 5 ชนิด ที่ฉีดพ่นด้วยซูโครสความเข้มข้น 146 มิลลิโมลาร์ หลังจากนั้น 5 วัน พบว่าชีวมวลเพิ่มขึ้น เนื่องจากซูโครสเป็นแหล่งคาร์บอนสำหรับการเจริญเติบโต แต่ถ้าให้ DL-methionine ความเข้มข้น 5 มิลลิโมลาร์ จะช่วยกระตุ้นการแสดงออกของยีนบางยีนอย่างมาก

7. ผลของอีลิซิเตอร์ต่อปริมาณสารประกอบไบโอแอกทีฟ

กลยุทธ์ที่นักวิชาการกำลังแสวงหากันอย่างแข็งขัน เพื่อทำให้พืชสังเคราะห์สารที่มนุษย์ต้องการได้มากขึ้น คือ การใช้อีลิซิเตอร์เคมี (chemical elicitors) ให้เกิดผลดังกล่าว แล้วศึกษาลึกลงไปถึงผลของอีลิซิเตอร์ต่อกระบวนการ

ถ่ายโอนสัญญาณ ชนิดของทรานสคริปชันแฟคเตอร์ที่จำเป็นสำหรับการแสดงออกของยีนซึ่งเกี่ยวข้องกับกระบวนการสังเคราะห์สารประกอบไบโอแอกทีฟ ในข้อนี้จะกล่าวถึงสารที่สำคัญ 4 กลุ่ม คือ (1) สารประกอบฟีโนลิก (2) กลูโคซิโนเลต (3) แคโรทีนอยด์และเบตาเลน (4) วิตามิน ในด้านองค์ประกอบทางเคมี ความสำคัญของสาร และกรรมวิธีการกระตุ้นให้พืชสังเคราะห์สารทั้ง 4 กลุ่ม และเพิ่มเติมข้อ (5) ผลของอีลิซิเตอร์ในด้านอื่นๆ นอกเหนือจากที่กล่าวในข้อ (1)-(4) (Hao *et al*., 2014)

7.1 สารประกอบฟีโนลิก

สารประกอบฟีโนลิกในธรรมชาติมีมากกว่า 8,000 ชนิด จำแนกตามจำนวนคาร์บอนและการจัดเรียงอะตอมคาร์บอนเป็น 2 กลุ่ม คือ ฟลาโวนอยด์ (flavonoids) และนอนฟลาโวนอยด์ (non-flavonoids) (Cartea *et al*., 2011; Mazid *et al*., 2011; Vasconsuelo and Boland, 2007; Zlotek *et al*., 2014)

7.1.1 ความสำคัญของสารฟีโนลิก

ปริมาณสารฟีโนลิก นอกจากจะมีความสัมพันธ์กับรสและสีของผักและผลไม้แล้ว ยังมีบทบาทสำคัญอีกหลายประการ เช่น ดึงดูดหรือล่อแมลงให้เข้ามาช่วยถ่ายเรณูและกระจายเมล็ด สารนี้เป็นส่วนหนึ่งของระบบป้องกันอันตรายจากศัตรูพืช การวิจัยด้านอาหารพบว่าสารฟีโนลิกช่วยด้านสุขภาพ เช่น ต้านการอักเสบ ต้านจุลินทรีย์ แก้แพ้ ลดโอกาสการเป็นมะเร็ง ซึ่งสรรพคุณเหล่านี้เกิดจากสมบัติของสารในด้านการต้านออกซิเดชัน และโครงสร้างทางเคมีของสารเหล่านั้น ทำให้สารฟีโนลิกมีสมบัติด้านการปรับสภาพออกซิเดชัน-รีดักชันของเซลล์

7.1.2 ผลการวิจัย

จากความสำคัญของสารฟีโนลิกที่มีหลายด้านนี้เอง นักวิชาการจึงมีความพยายามในการหาเทคโนโลยีเพื่อกระตุ้นให้มีการสะสมสารดังกล่าวในพืชปลูกให้มากยิ่งขึ้น โดยเฉพาะอย่างยิ่งวิธีการปฏิบัติในช่วงการเจริญเติบโต และหลังการเก็บเกี่ยว เพื่อให้พืชผักและผลไม้สะสมสารที่มีประโยชน์ดังกล่าวมากกว่าเดิม ดังตัวอย่างการทดลองต่อไปนี้

1) ต้นกล้าอัลฟาลฟา อายุ 3 วัน ได้รับทรีตเม้น 2 แบบ คือ แสงความเข้มสูง (700 ไมโครโมล/ตารางเมตร/วินาที) เป็นเวลา 1 วัน และเก็บในห้องเย็นซึ่งมีอุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส และแสงความเข้ม 120 ไมโครโมล/ตารางเมตร/วินาที เป็นเวลา 1 วัน ทำให้ความเข้มข้นของกรดเฟรูลิก (ferulic acid) เพิ่มขึ้น 2.0 เท่า และ 1.5 เท่าตามลำดับ แสดงว่าแสงความเข้มสูงกระตุ้นการสังเคราะห์กรดเฟรูลิกในต้นกล้าอัลฟาลฟาได้มากกว่าการให้อยู่ในห้องเย็นธรรมดา

2) ต้นกล้าบรอคโคลี ที่ได้รับแสงความเข้มสูง (700 ไมโครโมล/ตารางเมตร/วินาที) เป็นเวลา 1 วัน สะสมกรดสินาปิก (sinapic acid) เพิ่มขึ้น 83% เมื่อเทียบกับตำรับควบคุม ซึ่งการตอบสนองคล้ายกับการเพิ่มปริมาณกรดเฟรูลิกในต้นกล้าอัลฟาลฟา แต่การเก็บต้นกล้าบรอคโคลีในห้องเย็นไม่มีผลต่อการสังเคราะห์กรดสินาปิก

การใช้อีลิซิเตอร์ นอกจากจะใช้อีลิซิเตอร์แบบเดี่ยวและใช้ร่วมกันหลายตัวเพื่อหวังผลจากอันตรกิริยาแล้ว ยังอาจใช้อีลิซิเตอร์ร่วมกับสารฆ่าเชื้อราบางชนิด เช่น การใช้เมทิลจาสโมเนตร่วมกับ benzothiadiazole ฉีดพ่นที่ใบและผลองุ่น พบว่าช่วยเพิ่มปริมาณสารฟลาโวนอยด์ (anthocyanin, flavonol และ proanthocyanidin)

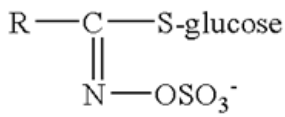
ในผลอุ่น รวมทั้งช่วยให้เพิ่มความเข้มของสีและปริมาณสารฟีโนลิกทั้งหมดในไวน์ที่ทำจากอุ่นดังกล่าวด้วย

7.2 สารประกอบกลูโคซิโนเลต

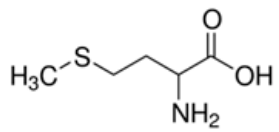
ในข้อนี้จะอธิบายโครงสร้างทางเคมีของกลูโคซิโนเลต ประโยชน์ของสารนี้ต่อสุขภาพของมนุษย์ และผลของการใช้อิลิซิเตอร์ต่อการสะสมกลูโคซิโนเลตในพืช (Awang *et al*., 2013; Doughty *et al*., 1995; Zlotek *et al*., 2014,)

7.2.1 โครงสร้างของกลูโคซิโนเลต

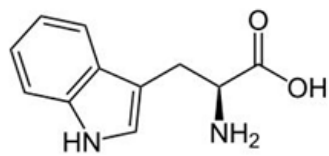
สารประกอบกลูโคซิโนเลต (glucosinolate, GLS) เป็นกลุ่มของสารอินทรีย์ในพืชพวกครูซิเฟอร์ (cruciferous plant) ซึ่งมีไนโตรเจนและกำมะถันเป็นองค์ประกอบ (ภาพที่ 7) พบในพืชประมาณ 130 ชนิด โครงสร้างพื้นฐานของกลูโคซิโนเลตมี 3 ส่วน คือ (1) โครงสร้างหลัก β-thioglucoside N-hydroxyl sulfate (2) โซ่ข้าง (side chain แทนด้วยสัญลักษณ์ R) และ (3) β-D-glucopyranose moiety สำหรับโซ่ข้างมี 3 แบบ ตามชนิดของกรดอะมิโนซึ่งเป็นสารตั้งต้น ทำให้สารประกอบกลูโคซิโนเลตจำแนกได้เป็น 3 กลุ่ม คือ มีโซ่ข้างแบบตรง (aliphatic), วงแหวนแบบอินโดล (indolic) หรือวงแหวนแบบหกเหลี่ยม (aromatic) ขึ้นอยู่กับว่ามีกรดอะมิโนชนิดใดเป็นสารตั้งต้น เช่น ถ้ามีกรดอะมิโนเมไทโอนีน (methionine) เป็นสารตั้งต้น (ภาพที่ 8) กลูซิโนเลตจะมีโครงสร้างของโซ่ข้างแบบเส้นตรง หากใช้กรดอะมิโนชนิดอื่นเป็นสารตั้งต้น กลูโคซิโนเลตจะมีโครงสร้างแตกต่างกันไป เนื่องจากกรดอะมิโนแต่ละชนิดมีลักษณะของโซ่ข้างที่แตกต่างกัน เช่น กรดอะมิโนทริปโตเฟน (tryptophane)



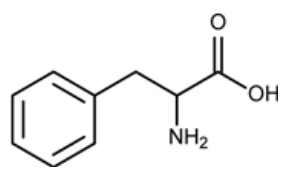
ภาพที่ 7 โครงสร้างพื้นฐานของกลูโคซิโนเลต



ภาพที่ 8 กรดอะมิโนเมไทโอนีน มีโครงสร้างของโซ่ข้างแบบเส้นตรง



ภาพที่ 9 กรดอะมิโนทริปโตเฟน มีโครงสร้างวงแหวนแบบอินโดล



ภาพที่ 10 กรดอะมิโนฟีนิลอาลานีน มีโครงสร้างวงแหวนแบบหกเหลี่ยม

มีโครงสร้างของโซ่ข้างเป็นวงแหวนแบบอินโดล (ภาพที่ 9), กรดอะมิโนไทโรซีน (tyrosine) และฟีนิลอาลานีน (phenylalanine) มีโครงสร้างของวงแหวนแบบหกเหลี่ยมเป็นส่วนประกอบ (ภาพที่ 10)

7.2.2 ประโยชน์ของกลูโคซิโนเลต

สารกลูโคซิโนเลตมีประโยชน์ต่อพืชเองและมีประโยชน์ต่อมนุษย์เมื่อบริโภคพืชนั้น

1) ประโยชน์ต่อพืชเอง

กลูโคซิโนเลตเป็นสารป้องกันโรคและแมลงศัตรูพืช มักสะสมอยู่ในอวัยวะต่างๆ ตลอดวงจรชีวิตของพืช

2) ประโยชน์ต่อมนุษย์

กลูโคซิโนเลตเป็นสารที่ดีต่อสุขภาพของมนุษย์ เช่น ช่วยป้องกันมะเร็งปอดและมะเร็งลำไส้ ลดความเสี่ยงด้านโรคหัวใจ สารนี้ในกะหล่ำดอกและมัสตาร์ด ช่วยให้กลิ่นและรสดีขึ้น

7.2.3 ผลการใช้อีลิซิเตอร์

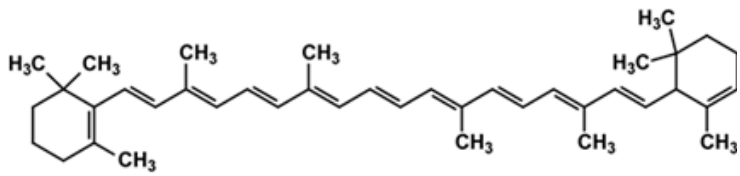
การใช้อีลิซิเตอร์มีผลให้ความเข้มข้นของสารกลูโคซิโนเลตเปลี่ยนแปลงได้ อีลิซิเตอร์ที่ใช้ในการทดสอบมากคือกรดซาลิไซลิก กรดจาสโมนิก และเมทิลจาสโมเนต เนื่องจากสารดังกล่าวมีผลต่อการแสดงออกของยีน ซึ่งมีบทบาทสำคัญในการตอบสนองและแสดงออกถึงด้านความต้านทานของพืชต่อสิ่งแวดล้อม ทั้งยีนเหล่านั้นยังควบคุมการสังเคราะห์สารอินทรีย์หลายชนิดในพืชด้วย อันที่จริงกรดซาลิไซลิก กรดจาสโมนิก และเมทิลจาสโมเนต ทำหน้าที่เป็นโมเลกุลสัญญาณ ซึ่งถูกเหนี่ยวนำให้ทำหน้าที่เมื่อเชื้อโรคเข้าทำลายพืชหรืออวัยวะมีบาดแผล การให้อีลิซิเตอร์ทั้งสามชนิดนี้แก่พืชในวงศ์ Brassicaceae กระตุ้นให้พืชสังเคราะห์สารกลูโคซิโนเลตเพิ่มขึ้น เมทิลจาสโมเนตความเข้มข้น 25 ไมโครโมลาร์ มีประสิทธิภาพสูงสุดในการกระตุ้นกล้าอ่อนของ Brassica และ Raphanus อายุ 8 วัน เนื่องจากพบการสะสมกลูโคซิโนเลตปริมาณมากที่สุด โดยสารที่ดีต่อสุขภาพ 2 ชนิดคือ กลูโคราฟานิน (glucoraphanin) และกลูราเฟนิน (gluraphenin) มีความเข้มข้นสูงขึ้น 50%

การให้อีลิซิเตอร์แต่ละชนิดแก่พืชมีผลต่อการผลิตสารกลูโคซิโนเลตในลักษณะที่แตกต่างกัน การให้กรดซาลิไซลิกและเมทิลจาสโมเนตแก่เทอนิปช่วยให้รากแขนงมีปริมาณกลูโคซิโนเลตทั้งหมดสูงขึ้น และที่สูงขึ้นมากคือแอโรแมติกและอินโดลกลูโคซิโนเลต แต่กรดซาลิไซลิกและเมทิลจาสโมเนตกลับไม่มีผลกระทบ หรืออาจทำให้แอลิฟาติกกลูโคซิโนเลตลดความเข้มข้นลงไป นอกจากนี้ยังพบว่ากรดจาสโมนิกมักจะเหนี่ยวนำการสังเคราะห์อินโดลกลูโคซิโนเลตในใบ และความรุนแรงของการเหนี่ยวนำให้สังเคราะห์สารนี้ขึ้นอยู่กับความเข้มข้นของกรดจาสโมนิกและอายุของใบพืช โดยกระตุ้นใบที่กำลังพัฒนาได้ดีกว่าใบแก่ (Schreiner *et al*., 2011)

7.3 สารประกอบแคโรทีนอยด์และเบตาเลน

หลายปีมานี้นักวิจัยให้ความสนใจสาร 2 ชนิด คือ แคโรทีนอยด์ (carotenoids) ซึ่งมีสมบัติละลายในไขมัน และเบตาเลน (betalains) ซึ่งมีสมบัติละลายน้ำ เนื่องจากสารทั้งสองชนิดนี้ดีต่อสุขภาพของมนุษย์ สำหรับแคโรทีนอยด์นั้นเป็นประโยชน์ทั้งต่อพืชเองและต่อมนุษย์ กล่าวคือ มีสมบัติในการต่อต้านกระบวนการโฟโตออกซิเดชันในพืช ทำให้ใบพืชไม่เป็นอันตราย หากสภาพความเข้มแสงสูงกว่าปกติ ขณะเดียวกันก็มีการศึกษาเกี่ยวกับผลต่อสุขภาพของมนุษย์ พบว่าอาจใช้เพื่อป้องกันโรคมะเร็งและโรคหัวใจ และยังมีสมบัติปกป้องอันตรายจากแสงแดดต่อผิวหนัง

ผลการทดลองฉายแสงอัลตราไวโอเล็ตบีแก่ผลมะเขือเทศก่อนเก็บเกี่ยวให้ผลดังนี้ การให้รังสีอัลตราไวโอเล็ตบีขนาด 0.075 และ 0.15 Wh/ตารางเมตร และปล่อยให้ปรับตัวเป็นเวลา 22 และ 44 ชั่วโมง พบว่าความเข้มข้นของแคโรทีนอยด์ ไลโคพีน และเบตา-แคโรทีน (ภาพที่ 11) ในผลมะเขือเทศสุกเพิ่มขึ้นจากการใช้รังสีอัลตราไวโอเล็ตบีขนาด 0.075 Wh/ตารางเมตร หลังจากปล่อยให้ปรับตัวเป็นเวลา 22 ชั่วโมง และเบตาแคโรทีนมีบทบาทสำคัญในการผลิตวิตามินเอ



ภาพที่ 11 โครงสร้างของเบตา-แคโรทีน

เบตาไซยานีน (สารสีม่วงปนแดง) และเบตาซานทีน (สารสีเหลือง) เป็นสารในกลุ่มโครโมแอลคาลอยด์ มีชื่อว่าเบทาเลน ซึ่งพบใน Caryophyllalas ความน่าสนใจต่อเบทาเลนอยู่ที่สมบัติพิเศษของสาร เนื่องจากสารนี้มีสมบัติต้านอนุมูลอิสระ (antiradical activity) และสามารถใช้เป็นสารเติมแต่งอาหาร ยา และเครื่องสำอาง ผลการทดลองแสดงว่าการฉีดพ่นต้นอ่อนของ *Suaeda sala* L. ให้ชุ่มด้วยไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ 0.1, 0.33 และ 1% ช่วยให้ต้นกล้ามีเบตาเลนสูงขึ้นมาก พบว่าสัญญาณความเครียดที่เกิดขึ้น ส่งผลให้มีการผลิตเบตาไซยานินนั้น พืชเริ่มรับรู้สัญญาณนี้มาจากราก แล้วถ่ายโอนสัญญาณดังกล่าวมายังใบและส่งผลให้มีการสะสมเบตาไซยานินที่ใบ ธาตุบางธาตุก็มีผลต่อการสะสมสารกลุ่มนี้ของพืช เช่น Co^{2+} ความเข้มข้น 1-5 ไมโครโมลาร์ ช่วยให้พืชสะสมเบตาเลนเพิ่มขึ้น 60% ส่วน Mo^{2+} Cu^{2+} และ Fe^{2+} ให้ผลน้อยกว่า เพราะช่วยเพิ่มเพียง 10% แต่ Mn^{2+} ไม่มีผลกระทบใดๆ ต่อการสังเคราะห์เบตาเลน เมื่อเทียบกับตำรับควบคุม (Pérez *et al*., 2009)

7.4 วิตามิน

การศึกษาอีลิซิเตอร์ในด้านการผลิตพืชที่เป็นอาหารมีจุดมุ่งหมาย 2 อย่าง คือ (1) ปรับปรุงเพื่อเพิ่มศักยภาพทางเภสัชโภชนศาสตร์ (nutraceutical potential, nutrition + pharmaceutical) ของพืชอาหารที่ผ่านกระบวนการเพียงเล็กน้อยหรือของสด (low processed food) และ (2) เพิ่มปริมาณสารอาหารในพืช เช่น วิตามิน ไบโอแอกทีฟเพ็บไทด์ และคาร์โบไฮเดรต (Puthusseri *et al*., 2012)

7.4.1 บทบาทของวิตามินต่อมนุษย์

การเพิ่มวิตามินในพืชเป็นเป้าหมายสำคัญอย่างหนึ่ง เนื่องจากวิตามินมีบทบาทต่อร่างกายของมนุษย์ ดังนี้ (Puthusseri *et al*., 2012)

1) วิตามินเอมีความจำเป็นสำหรับการเจริญเติบโตของเซลล์ ทำหน้าที่ด้านเพิ่มความต้านทานต่อโรคและการมองเห็น มีในอาหารในรูปโปรวิตามิน-เอ

2) วิตามินอีในรูปแอลฟา-โทโคฟีรอล มีประโยชน์ต่อร่างกายมาก จัดว่าเป็นสารต้านออกซิเดชันที่มีศักยภาพสูงสุด

3) โฟเลต (คำรวมของกรดโฟลิกและอนุพันธุ์ของกรดโฟลิก) เป็นสารสำคัญที่มีอยู่ในวิตามินบี เกี่ยวข้องกับกระบวนการเมแทบอลิซึมของเซลล์หลายด้าน ทำหน้าที่เป็นโคแฟกเตอร์ในการสังเคราะห์กรดนิวคลีอิก กรดอะมิโน แพนโททีเนต และฟอร์มีล-เมไทโอนีน-ทรานสเฟอร์อาร์เอ็นเอ จากการศึกษาในประชากรของยุโรปพบว่า คนที่ได้รับสารโฟเลตมากขึ้นจะเป็นมะเร็งในตับอ่อนน้อยลง

4) วิตามินซี รวมทั้งกรดแอสคอร์บิกและกรดไดไฮโดรแอสคอร์บิก มีประโยชน์ต่อ

ร่างกายในด้านช่วยลดโคเลสเตอร์โรลชนิดเลว ในเลือด มีสมบัติต้านออกซิเดชัน ช่วยลดความเสี่ยงด้านโรคเกี่ยวกับหลอดเลือด โรคหัวใจ และโรคมะเร็งบางชนิด จึงมีความพยายามในการหาทางกระตุ้นให้มีการเพิ่มปริมาณวิตามินในอาหาร และถือว่าระดับวิตามินในพืชผลด้านการเกษตรเป็นตัวที่วัดหนึ่งด้านคุณภาพของผลผลิต

7.4.2 การกระตุ้นการเพิ่มวิตามินในพืช

ปริมาณวิตามินในพืชผักและผลไม้เกี่ยวข้องกับหลายปัจจัย เช่น ความแตกต่างระหว่างพันธุ์พืช ภูมิอากาศระหว่างการเพาะปลูก การปฏิบัติดูแล สภาพสุกแก่เมื่อเก็บเกี่ยว วิธีการเก็บเกี่ยวและการดูแลผลผลิตหลังการเก็บเกี่ยว นอกจากนี้ยังมีกิจกรรมเพิ่มเติมเพื่อให้ผลผลิตพืชมีสารอาหารที่ต้องการมากขึ้น เช่น การใส่สารตั้งต้นสำหรับการสังเคราะห์สารชนิดนั้น และการให้อีลิซิเตอร์เพื่อกระตุ้นกระบวนการสังเคราะห์เมแทบอไลต์ที่ต้องการ ซึ่งผลการศึกษามีดังนี้ (Swieca *et al*., 2013; Swieca *et al*., 2014)

1) การฉีดพ่นเมทิลจาสโมเนตและกรดซาลิไซลิก (250 ไมโครโมลาร์) ทำให้ใบของต้นคอเรียนดรัม (*Coriandrum sativum*) มีสารโฟเลตเพิ่มขึ้นสองเท่า นอกจากนั้นสารโฟเลตในพืชดังกล่าวมีเสถียรภาพดีกว่า คือ ไม่ค่อยเปลี่ยนแปลงในระหว่างกระบวนการแปรรูป

2) การให้กรดซาลิไซลิก 200 และ 300 ไมโครโมลาร์ และไคโตซาน 0.01% แก่ต้นอ่อนของบรอคโคลีอายุ 5 วัน ช่วยเพิ่มวิตามินซี 26, 18 และ 54% ตามลำดับ นอกจากนั้น ต้นอ่อนของบรอคโคลีที่เจริญเติบโตในสภาวะมีแสง 16 ชั่วโมง/มืด 8 ชั่วโมง มีความเข้มข้นของวิตามินซี สูงกว่าการอยู่ในที่มืดตลอดเวลา ถึง 83%

3) ต้นกล้าเล็นทิลอายุ 4 วัน ที่ได้รับความเครียดจากอุณหภูมิต่ำ (4 องศาเซลเซียส) หรือสูง (40 องศาเซลเซียส) เป็นเวลา 1 ชั่วโมง มีปริมาณกรดแอสคอร์บิกสูงขึ้นกว่าอยู่ในอุณหภูมิปกติ

4) การเลี้ยงเซลล์ของทานตะวันและอะราบิดอพซิสในสภาพที่มีออกซิเจนต่ำ (hypoxic condition) หรือให้กรดจาสโมนิก 5 ไมโครโมลาร์ ช่วยให้ปริมาณของแอลฟาโทโคฟีรอลเพิ่มขึ้น

5) การใช้กรดโฟลิกและวิตามินซี ก็สามารถกระตุ้นความแข็งแรงและก่อให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของต้นกล้าถั่วพีได้ กล่าวคือ การใช้กรดโฟลิก 50 ไมโครโมลาร์และวิตามินซี 500 ไมโครโมลาร์ ทำให้ต้นกล้าแข็งแรงขึ้น และพบว่ามีการเพิ่มปริมาณสารฟีโนลิกมากที่สุด เมื่อให้กับกล้าถั่วพีอายุ 8 และ 10 วัน

7.5 ผลของอีลิซิเตอร์ในด้านอื่นๆ

ผลของอีลิซิเตอร์ในด้านอื่นๆ มีดังนี้

1) เพ็บไทด์จากถั่วเหลือง (soy peptides) ช่วยกระตุ้นการแสดงออกของยีนที่เกี่ยวข้องกับการป้องกันตัว เช่น การสร้างสารไฟโทอะเล็กซิน นอกจากนี้ ถั่วเหลืองที่ได้รับการกระตุ้นจากอีลิซิเตอร์พวกฮอร์โมน ก็มีการแสดงออกของยีนด้านการป้องกันตัวมากขึ้นด้วย

2) การใช้อีลิซิเตอร์มีผลต่อการสะสมธาตุอาหารพืช เช่น กรดซาลิไซลิก 0.5 มิลลิโมลาร์ ช่วยให้ต้นมาสตาร์ดไม่ได้รับผลกระทบจากความเครียดที่เกิดจากเกลือโซเดียมคลอไรด์ ช่วยเพิ่มการดูดและสะสมธาตุอาหารต่างๆ เช่น ไนโตรเจน ฟอสฟอรัส โพแทสเซียม และแคลเซียม

การใช้อีลิซิเตอร์ให้เหมาะกับกลไกด้านความต้านทานที่พืชมีอยู่ ช่วยให้สามารถผลิตพืช

เพื่อสร้างผลิตภัณฑ์อาหารได้หลายลักษณะสอดคล้องกับความต้องการของผู้บริโภคแต่ละกลุ่ม เช่น กลุ่มที่ต้องการควบคุมอาหาร น้ำหนักเกิน อัลไซเมอร์ และโรคหัวใจ เป็นต้น (Syeed *et al*., 2011)

8. แนวโน้มในอนาคต

การกระตุ้นให้พืชมีความเครียดในช่วงเวลาสั้นๆ ในช่วงของการเจริญเติบโตก่อนเก็บเกี่ยว (pre-harvest period) หรือช่วงหลังการเก็บเกี่ยว (post-harvest period) จะช่วยให้ต้นพืชสดและผลสดมีปริมาณสารที่ดีต่อสุขภาพมากขึ้น ส่วนในด้านการผลิตอาหารสำเร็จรูปนั้น อาจใช้พืชผลที่ผ่านการกระตุ้นด้วยวิธีการดังกล่าวมาเป็นวัตถุดิบเพื่อสกัดเอาสารที่เป็นประโยชน์ต่อสุขภาพออกมาใช้ก็ได้ (Onrubia *et al*., 2013)

อาหารประจำวันที่มนุษย์บริโภคมีสารอาหาร 5 หมู่ คือ โปรตีน คาร์โบไฮเดรต ไขมัน วิตามิน และเกลือแร่ แต่เนื่องจากอาหารประจำวันของคนทั่วไปมิได้บริบูรณ์ด้วยสารอาหารต่างๆ เหล่านั้นเสมอ เป็นเหตุให้เกิดโรคภัยไข้เจ็บกันเนืองๆ จึงได้พัฒนาอาหารที่ดีในด้านสุขภาพอีก 3 แบบ คือ functional food, dietary supplement และ nutraceutical food ดังนี้ (วนิดา, 2557)

1) อาหารประเภท functional food คือ อาหารที่ได้รับการปรุงแต่งหรือเตรียมขึ้นจากการใช้วิธีการทางวิทยาศาสตร์ โดยให้มีปริมาณของวิตามิน ไขมัน โปรตีน คาร์โบไฮเดรต และสารอื่นๆ ตามที่ร่างกายต้องการ หากอาหารพวก functional food นั้นสามารถป้องกันหรือรักษาโรคได้ จะเรียกว่า nutraceutical food เนื่องจาก nutraceutical food หมายถึงอาหารหรือส่วนหนึ่งของอาหารที่ให้ผลทางยา หรือมีประโยชน์ต่อสุขภาพ รวมทั้งผลด้านการป้องกันและรักษาโรค

2) อาหารประเภท dietary supplement คือ ผลิตภัณฑ์อาหารเสริมที่ใช้รับประทานเพิ่มเติมจากอาหารประจำวัน เพื่อเพิ่มสารอาหารบางอย่างให้ร่างกายได้รับมากขึ้น อยู่ในรูปของผลิตภัณฑ์แบบเม็ด แคปซูล หรือรูปแบบอื่นที่บริโภคง่าย

3) อาหารประเภท nutraceutical food เป็นอาหารที่ให้ผลทางยา มีประโยชน์ด้านสุขภาพ มีผลทางป้องกันและรักษาโรค

ในช่วงเวลาประมาณ 10 ปีที่ผ่านมา อาหารประเภท functional food ได้รับความสนใจจากผู้บริโภคที่ต้องการปรับปรุงด้านโภชนาการมากขึ้นตามลำดับ ส่วนอุตสาหกรรมอาหารก็แสวงหาสารใหม่ๆ ที่ดีต่อสุขภาพเข้ามาเพิ่มเติม เพื่อให้ได้ผลิตภัณฑ์อาหารพวก functional food ที่มีคุณภาพดียิ่งขึ้น โดยเน้นความสนใจไปที่ 2 ประเด็นหลัก คือ (1) การหาสารซึ่งสามารถใช้รักษาโรค และ (2) ทราบกลไกการทำงานของสารดังกล่าว ในขณะเดียวกันวงการอุตสาหกรรมอาหารก็ต้องวางกฎเกณฑ์เพื่อควบคุมด้านความปลอดภัยในการผลิตและการบริโภคด้วย คาดว่าการใช้สารกระตุ้นเพื่อเสริมโปรแกรมด้านการปรับปรุงพันธุ์พืช หรือพันธุวิศวกรรม ตลอดจนระบบการจัดการด้านการผลิตพืช จะเป็นประเด็นสำคัญของการขับเคลื่อน เพื่อนำไปสู่เป้าหมายดังกล่าว นอกจากนี้ยังต้องทำความเข้าใจด้านผลที่เกิดจากอันตรกิริยาระหว่างอีลิซิเตอร์ต่างชนิดเพื่อให้เกิดผลในทางปฏิบัติได้อย่างดีด้วย

นอกจากนี้ การศึกษากลไกที่อีลิซิเตอร์เข้ากระตุ้นวิถีการส่งสัญญาณ เพื่อทำความเข้าใจ

องค์ประกอบและขั้นตอนการของการถ่ายโอนสัญญาณก็มีความสำคัญมาก หากพบกลวิธีที่มีประสิทธิภาพที่สามารถทำให้พืชตอบสนองและเพิ่มความต้านทานได้ ก็จะช่วยลดการใช้สารเคมีควบคุมศัตรูพืชลงบางส่วน

ในด้านโภชนาการของมนุษย์นั้น หากอาหารมีสารอาหารที่ดีต่อสุขภาพ ก็จะช่วยให้สุขภาพของมนุษย์ดีขึ้นโดยใช้ยาน้อยลง รวมทั้งใช้เพื่อป้องกันโรคและทำให้มนุษย์มีความผาสุกยิ่งขึ้น

9. สรุป

บทความนี้นำเสนอความรู้และความเข้าใจใน 4 เรื่อง คือ (1) พืชมีกลไกการตอบสนองต่อความเครียดทั้งสองแบบ คือ ชีวนะและอชีวนะ (2) การตอบสนองนั้นทำให้วิถีเมแทบอลิซึมด้านการสังเคราะห์เมแทบอไลต์ทุติยภูมิเปลี่ยนแปลงไป (3) เมื่อใช้อีลิซิเตอร์อย่างเดียวหรือใช้ร่วมกันหลายอย่างมีความสำคัญมาก เพราะจะช่วยในการกำหนดแนวทางในการกระตุ้นให้พืชผลิตสารอินทรีย์ต่างๆ ที่มนุษย์ต้องการ และ (4) ควรจะใช้อีลีซิเตอร์ในช่วงใดของการเจริญเติบโตของพืชจึงจะทำให้พืชสะสมสารอาหารที่ต้องการซึ่งดีต่อสุขภาพได้มาก

เป้าหมายสุดท้ายในการใช้ความรู้และความเข้าใจในทั้ง 4 เรื่องที่กล่าวข้างต้น มี 2 ประการหลัก คือ (1) ช่วยให้พืชทนต่อสภาพแวดล้อมที่แปรปรวนได้มากขึ้น และ (2) ได้พืชซึ่งใช้ผลิตอาหารพวก functional food หรือพัฒนาต่อไปจนเป็น nutraceutical food ซึ่งทำให้พืชผลมิได้เป็นเพียงอาหารประจำวันเท่านั้น แต่เป็นอาหารที่ดีต่อสุขภาพอีกด้วย

10. บรรณานุกรม

ยงยุทธ โอสถสภา อรรถศิษฐ์ วงศ์มณีโรจน์ และชวลิต ฮงประยูร. 2556. ปุ๋ยเพื่อการเกษตรยั่งยืน. สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์. กรุงเทพมหานคร.

วนิดา โอศิริพันธุ์. 2557. ผลิตภัณฑ์นิวทราซูติคาล. คณะเทคโนโลยีชีวภาพ. มหาวิทยาลัยรังสิต.

Awang, N.A.; Islam, M.R.; Ismail, M.R.; Zulkarami, B.; Omar, D. 2013. Effectiveness of different elicitors in inducing resistance in chilli (*Capsicum annuum* L.) against pathogen infection. Sci. Hortic. 164: 461-465.

Baenas, N.; García-Viguera, C.; Moreno, D.A. 2014a. Biotic elicitors effectively increase the glucosinolates content in brassicaceae sprouts. J. Agric. Food Chem. 62: 1881-1889.

Baenas, N., García-Viguera, C.; D.A. Moreno. 2014b. Elicitation: A tool for enriching the bioactive composition of foods. Molecules. 19: 13541-13563.

Bellostas, N.; Kachlicki, P.; Sorensen, J.C.; Sorensen, H. 2007. Glucosinolate profiling of seeds and sprouts of *B. oleracea* varieties used for food. Sci. Hortic. 114: 234-242.

Bjorkman, M.; Klingen, I.; Birch, A.N.; Bones, A.M.; Bruce, T.J.; Johansen, T.J.; Meadow, R.; Molmann, J.; Seljasen, R.; Smart, L.E.

2011. Phytochemicals of Brassicaceae in plant protection and human health-Influences of climate, environment and agronomic practice. Phytochemistry. 72: 538-556.

Cartea, M.E.; Francisco, M.; Soengas, P.; Velasco, P. 2011. Phenolic compounds in brassica vegetables. Molecules. 16: 251-280.

Cartea, M.E.; Velasco, P. 2008. Glucosinolates in Brassica foods: Bioavailability in food and significance for human health. Phytochem. Rev. 7: 213-229.

Cevallos-Casals, B.A.; Cisneros-Zevallos, L. 2010. Impact of germination on phenolic content and antioxidant activity of 13 edible seed species. Food Chem. 119: 1485-1490.

Croteau, R.; Kutchan, T.M.; Lewis, N.G. 2000. Natural products (secondary metabolites). In Biochemistry & Molecular Biology of Plants; Buchanan, B., Gruissem, W., Jones, R., Eds. ASPP: Rockville, MD, USA; pp. 1250-1318.

Crupi, P.; Pichierri, A.; Milella, R.A.; Perniola, R.; Antonacci, D. 2014. Role of the physical elicitors in enhancing postharvest antioxidant capacity of table grape cv redglobe (*Vitis vinifera* L.). J. Food Res. 2014, 3, doi:10.5539/jfr.v3n2p61.

Dinkova-Kostova, A.T.; Kostov, R.V. 2012. Glucosinolates and isothiocyanates in health and disease. Trends Mol. Med. 18, 337-347.

Doughty, K.J.; Kiddle, G.A.; Pye, B.J.; Wallsgrove, R.M.; Pickett, J.A. 1995. Selective induction of glucosinolates in oilseed rape leaves by methyl jasmonate. Phytochemistry, 38: 347-350.

Ferrari, S. 2010. Biological elicitors of plant secondary metabolites: Mode of action and use in the production of nutraceutics. Adv. Exp. Med. Biol. 698: 152-166.

Graham, L.E.; Graham, J.M.; Wilcox, L.W. 2003. Plant Biology. Pearson Education, Inc. New Jersey, USA.

Guo, R.; Yuan, G.; Wang, Q. 2011. Sucrose enhances the accumulation of anthocyanins and glucosinolates in broccoli sprouts. Food Chem. 129: 1080-1087.

Guo, Y.L.; Zhang, P.Y.; Guo, M.R.; Chen, K.S. 2012. Secondary metabolites and plant defense against pathogenic disease. Plant Physiol. 48: 429-434.

Haminiuk, C.W.I.; Maciel, G.M.; Plata-Oviedo, M.S.V.; Peralta, R.M. 2012. Phenolic compounds in Fruits-An overview. Int. J. Food Sci. Technol. 47: 2023-2044.

Hao, X.; Shi, M.; Cui, L.; Xu, C.; Zhang, Y.; Kai, G. 2014. Effects of methyl jasmonate and salicylic acid on tanshinone production and biosynthetic gene expression in transgenic *Salvia miltiorrhiza* hairy roots. Biotechnol. Appl. Biochem. 2014, doi:10.1002/bab.1236.

Kaur, S.; Das, M. 2011. Functional foods: An overview. Food Sci. Biotechnol. 20, 861-875.

Keen, N.T. 1975. Specific elicitors of plant phytoalexin production: Determinants of race specificity in pathogens? Science. 187: 74-75.

Lackie, J.M.; Dow, J.A.T. 1999. The Dictionary of Cell and Molecular Biology. Academic Press. New York.

Ma, C. 2008. Cellulase elicitor induced accumulation of capsidiol in *Capsicum annumm* L. suspension cultures. Biotechnol. Lett. 30: 961-965.

Mazid, M.; Khan, T.A.; Mohammad, F. 2011. Role of secondary metabolites in defense mechanisms of plants. Biol. Med. 3: 232-249.

Onrubia, M.; Moyano, E.; Bonfill, M.; Cusidó, R.M.; Goossens, A.; Palazón, J. Coronatine, 2013. A more powerful elicitor for inducing taxane biosynthesis in Taxus media cell cultures than methyl jasmonate. J. Plant Physiol. 170, 211-219.

Pasini, F.; Verardo, V.; Cerretani, L.; Caboni, M.F.; D'Antuono, L.F. 2011. Rocket salad (Diplotaxis and Eruca spp.) sensory analysis and relation with glucosinolate and phenolic content. J. Sci. Food Agric. 91: 2858-2864.

Pérez, C.P.; Ulrichs, C.; Huyskens-Keil, S.; Schreiner, M.; Krumbein, A.; Schwarz, D.; Kläring, H.P. 2009. Composition of carotenoids in tomato fruits as affected by moderate UV-B radiation before harvest. ISHS Acta Hortic. 821: 217-222.

Pérez-Balibrea, S.; Moreno, D.A.; Garcia-Viguera, C. 2008. Influence of light on health-promoting phytochemicals of broccoli sprouts. J. Sci. Food Agric. 88: 904-910.

Pérez-Balibrea, S.; Moreno, D.A.; Garcia-Viguera, C. 2011. Improving the phytochemical composition of broccoli sprouts by elicitation. Food Chem. 129: 35-44.

Poiroux-Gonord, F.; Bidel, L.P.; Fanciullino, A.L.; Gautier, H.; Lauri-Lopez, F.; Urban, L. 2010, Health benefits of vitamins and secondary metabolites of fruits and vegetables and prospects to increase their concentrations by agronomic approaches. J. Agric. Food Chem. 58: 12065-12082.

Puthusseri, B.; Divya, P.; Lokesh, V.; Neelwarne, B. 2012. Enhancement of folate content and its stability using food grade elicitors in coriander (*Coriandrum sativum* L.). Plant Food. Hum. Nutr. 67: 162-170.

Rohwer, C.L.; Erwin, J.E. 2008. Horticultural applications of jasmonates: A review. J. Hortic. Sci. Biotechnol. 83: 283-304.

Schreiner, M.; Krumbein, A.; Knorr, D.; Smetanska, I. 2011. Enhanced glucosinolates in root exudates of *Brassica rapa* sp. rapa mediated by salicylic acid and methyl jasmonate. J. Agric. Food Chem. 59: 1400-1405

Swieca, M.; Baraniak, B.; Gawlik-Dziki, U. 2013. In vitro digestibility and starch content, predicted glycemic index and potential in vitro antidiabetic effect of lentil sprouts obtained by different germination techniques. Food Chem. 138: 1414-1420.

Swieca, M.; Baraniak, B. 2014. Influence of elicitation with H_2O_2 on phenolics content, antioxidant potential and nutritional quality of lens culinaris sprouts. J. Sci. Food Agric. 94: 489-496.

Syeed, S.; Anjum, N.; Nazar, R.; Iqbal, N.; Masood, A.; Khan, N. 2011. Salicylic acid-

mediated changes in photosynthesis, nutrients content and antioxidant metabolism in two mustard (*Brassica juncea* L.) cultivars differing in salt tolerance. Acta Physiol. Plant. 33: 877-886.

Vasconsuelo, A.; Boland, R. 2007. Molecular aspects of the early stages of elicitation of secondary metabolites in plants. Plant Sci. 172: 861-875.

Vitalini, S.; Ruggiero, A.; Rapparini, F.; Neri, L.; Tonni, M.; Iriti, M. 2014. The application of chitosan and benzothiadiazole in vineyard (*Vitis vinifera* L. cv groppello gentile changes the aromatic profile and sensory attributes of wine. Food Chem. 162: 192-205.

Wang, S.Y.; Zheng, W. 2005. Preharvest application of methyl jasmonate increases fruit quality and antioxidant capacity in raspberries. Int. J. Food Sci. Technol, 40: 187-195.

Zlotek, U.; Swieca, M.; Jakubczyk, A. 2014. Effect of abiotic elicitation on main health-promoting compounds, antioxidant activity and commercial quality of butter lettuce (*Lactuca sativa* L.). Food Chem. 148: 253-260.