

ฤทธิ์ของไฟโตอเล็กซินกับการป้องกันโรคพืชที่เกิดจากรา

Antifungal activity of phytoalexins in plant defense against fungal diseases

จิตรา กิตติโมรากุล¹, อนูรักษ์ สันป่าเป้า¹, นริศ ท้าวจันทร์^{1*} และ ชนินันท์ พรสุริยา¹

Jittra Kittimorakul¹, Anurag Sunpapao¹, Narit Thaochan^{1*} and Chaninun Pornsuriya¹

บทคัดย่อ: การเข้าทำลายของราสาเหตุโรคพืชสามารถเหนี่ยวนำให้พืชผลิตสารประกอบเคมีเชิงซ้อนขึ้นมา เช่น สารออกฤทธิ์ทุติยภูมิไฟโตอเล็กซิน ที่มีฤทธิ์ต้านจุลินทรีย์ชนิดต่างๆ จากการศึกษาพบว่า การสะสมของสารชนิดนี้ทำให้ความรุนแรงของโรคลดลง และสามารถลดการแพร่กระจายของราสาเหตุได้ ในพืชแต่ละชนิดมีการสร้างสารทุติยภูมิไฟโตอเล็กซินที่แตกต่างกันออกไปตามชนิดของพืชนั้นๆ และพืชที่พบว่ามีการสร้างกลุ่มสารชนิดนี้ ได้แก่ พืชตระกูลกะหล่ำ พืชตระกูลถั่ว พืชตระกูลมะเขือ พืชตระกูลงุ่น และพืชตระกูลหญ้า ในบทความปริทัศน์นี้เป็นการรวบรวมและคัดกรองการศึกษาเกี่ยวกับไฟโตอเล็กซินต่อการต่อต้านราสาเหตุโรคพืช

คำสำคัญ: กลไกการออกฤทธิ์, ไฟโตอเล็กซิน, เชื้อรา

ABSTRACT: Plants activate the defense strategies to combat fungal invasion by producing some chemical compounds, for example, the phytoalexins. They are ones of the most valuable secondary metabolites with antimicrobial activities. Various types of phytoalexin production are based on plant species. Accumulation of phytoalexins has been shown to limit the severity of pathogens in some hosts, i.e. Brassicaceae, Fabaceae, Solanaceae, Vitaceae and Poaceae plants. Recent advances in fungal-plant host interaction are addressed in this review. The mode of action and application of phytoalexins in agricultural fields are discussed.

Keywords: fungi, mode of action, phytoalexins

บทนำ

พืชมีกลไกการป้องกันตัวเองจากการเข้ารุกรานของศัตรูพืช อาทิ ไวรัส ไวรอยด์ ไฟโตพลาสมา แบคทีเรีย และราชนิดต่างๆ โดยเฉพาะราสาเหตุโรคพืชนั้นสามารถเหนี่ยวนำให้พืชสร้างสารทุติยภูมิบางชนิดขึ้นมาได้ เช่น สารออกฤทธิ์ทางชีวภาพ “ไฟโตอเล็กซิน (Phytoalexin)” ซึ่งมีฤทธิ์ต่อต้านการเจริญของเชื้อจุลินทรีย์สาเหตุโรคพืช โดยในการผลิตสารไฟโตอเล็กซินพืชต้องได้รับการกระตุ้นจากการเข้าทำลายของเชื้อ

สาเหตุโรคชนิดต่างๆ ก่อน เมื่อมีการเข้าทำลายของเชื้อสาเหตุโรคชนิดต่างๆ แล้ว พืชจึงสามารถผลิตสารดังกล่าว ส่งผลให้พืชมีความต้านทาน ราไฟโตอเล็กซินมีอยู่หลายชนิดขึ้นโดยอยู่กับชนิดของพืชและราสาเหตุที่เข้ารุกรานพืชอาศัย ทำให้มีชื่อเรียกสารดังกล่าวที่แตกต่างกันออกไป พืชที่มีการสร้างไฟโตอเล็กซินพบได้ใน *Arabidopsis thaliana* พืชตระกูลกะหล่ำ พืชตระกูลถั่ว พืชตระกูลยาสูบ พืชตระกูลงุ่น และพืชตระกูลหญ้า (Ishita et al., 2011)

¹ ภาควิชาการจัดการศัตรูพืช คณะทรัพยากรธรรมชาติ มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ จังหวัดสงขลา 90112

Department of Pest Management, Faculty of Natural Resources, Prince of Songkla University, Hat Yai, Songkhla, Thailand 90112

* Corresponding author: narit_taochan@yahoo.com

บทบาทของสารไฟโตเอเล็กซินเริ่มมีการศึกษาเมื่อ 70 ปีมาแล้ว (Muller and Borger, 1940) จากการสังเกตเนื้อเยื่อของหัวมันฝรั่งที่ติดเชื้อ *Phytophthora infestans* และพบว่าไม่สามารถพัฒนาหรือเจริญต่อไปได้ ทำให้ตั้งสมมติฐานได้ว่าอาจเกิดจากปฏิสัมพันธ์ของสารที่พืชผลิตขึ้นกับราสาเหตุโรคพืช โดยสารดังกล่าวอาจมีฤทธิ์ยับยั้งและป้องกันเนื้อเยื่อหลังจากที่เชื้อสาเหตุเข้าไปในพืช (Muller and Borger, 1940; Coleman et al., 2011; Pedras et al., 2011) นอกจากนี้บทบาทของไฟโตเอเล็กซินด้านสุขภาพมีการศึกษาด้วยเช่นกัน เช่น ไฟโตเอเล็กซินในกะหล่ำมีส่วนช่วยในการต่อต้านอนุมูลอิสระ ต่อต้านสารก่อมะเร็ง ช่วยป้องกันโรคหัวใจและหลอดเลือด (Jahangir et al., 2009; Pedras et al., 2011) สารไฟโตเอเล็กซินในถั่วลิสงสามารถป้องกันโรคเบาหวาน ต่อต้านสารก่อมะเร็ง ส่งผลให้หลอดเลือดขยายตัว ทำให้เลือดสามารถไปหล่อเลี้ยงส่วนต่างๆ ของร่างกายได้ดียิ่งขึ้น (Holland and O'Keefe, 2010) สารไฟโตเอเล็กซินในข้าวฟ่างประกอบด้วย ตรีศออกซีแอนโทไซยานิน (3-deoxyanthocyanins) มีประโยชน์ในการลดอัตราการเกิดโรคมะเร็งในระบบทางเดินอาหาร (Yang, 2009) สารไฟโตเอเล็กซินจากถั่วองุ่นมีฤทธิ์ต้านการเกิดริ้วรอยต้านสารก่อมะเร็ง ต้านการอักเสบและสารต้านอนุมูลอิสระ (Smoliga et al., 2011) จากรายงานเหล่านี้ทำให้ทราบว่าไฟโตเอเล็กซินไม่เพียงมีความสำคัญต่อพืชในการดำรงชีวิตเท่านั้น สารเหล่านี้ยังมีความสำคัญในการนำไปใช้ในการผลิตหรือแปรรูปออกมาเป็นผลิตภัณฑ์ต่างๆ เพื่อนำไปใช้ในการป้องกันและรักษาโรคต่างๆ ที่มีความสำคัญต่อการดำรงชีวิตของมนุษย์ ดังนั้นจึงได้รวบรวมและคัดกรองเอกสารการศึกษาสารออกฤทธิ์ทางชีวภาพ ไฟโตเอเล็กซินเพื่อเป็นประโยชน์แก่ผู้ที่สนใจและสามารถนำแนวคิดต่างๆ ในเอกสารฉบับนี้ไปศึกษาเพิ่มเติมเพื่องานวิจัยใหม่ๆ ที่มีประโยชน์เพิ่มมากขึ้นในอนาคต

คุณสมบัติของกลุ่มสารไฟโตเอเล็กซิน

ในการผลิตสารไฟโตเอเล็กซินพืชจำเป็นต้องได้รับการกระตุ้นจากการเข้าทำลายของเชื้อสาเหตุโรคชนิดต่างๆ ก่อน เมื่อมีการเข้าทำลายของเชื้อสาเหตุโรคชนิดต่างๆ แล้ว พืชจึงสามารถผลิตสารไฟโตเอเล็กซินขึ้น โดยเริ่มต้นจากเส้นใยของราหรือสปอร์หลังสารบางชนิด เช่น เพคตินเอส (pectinase) เพื่อทำลายผนังเซลล์ของพืช เมื่อผนังเซลล์พืชถูกย่อยเป็นโอลิโกแซคคาไรด์ (oligosaccharides) สารโอลิโกแซคคาไรด์นี้จะไปกระตุ้นการสร้างสารตั้งต้นของไฟโตเอเล็กซิน (phytoalexin precursor) จากนั้นเข้าสู่กระบวนการสังเคราะห์ไฟโตเอเล็กซินแต่ละชนิด และหลั่งออกมาต่อต้านราสาเหตุโรคพืช (Figure 1) กลุ่มสารไฟโตเอเล็กซินเป็นสารที่มีความสำคัญต่อการต้านทานการเข้าทำลายของจุลินทรีย์สาเหตุโรคพืช คุณสมบัติหลักๆ ของไฟโตเอเล็กซินมีดังนี้ (1) มีการสะสมเพื่อตอบสนองต่อการเข้าทำลายของจุลินทรีย์ชนิดต่างๆ (2) มีคุณสมบัติยับยั้งการรุกรานของจุลินทรีย์ชนิดต่างๆ (3) ความเข้มข้นต้องมากพอที่จะยับยั้งการเจริญและขยายพันธุ์ของจุลินทรีย์ (4) อัตราการสะสมกลุ่มสารไฟโตเอเล็กซินมีความสอดคล้องกับความต้านทานของพืช (5) อัตราการสะสมไฟโตเอเล็กซินมีความสอดคล้องต่อความรุนแรงของการเข้าทำลายจากจุลินทรีย์แต่ละชนิด (Ren'ee and Tetsuo, 2001)

ความต้านทานหรือความอ่อนแอของพืชไม่ได้ขึ้นอยู่กับการสร้างไฟโตเอเล็กซินเพียงอย่างเดียว แต่ยังขึ้นอยู่กับวิวัฒนาการของพืชอาศัยกับเชื้อสาเหตุโรคเชื้อสาเหตุโรคบางชนิดได้พัฒนาราสีวเคมี เอนไซม์ต่างๆ เพื่อยับยั้งไฟโตเอเล็กซิน (Van Etten et al., 1989) หรือกลไกอื่นๆ เพื่อเข้าทำลายพืชอาศัย (Oku and Shiraiishi, 1994) ส่งผลให้พืชอ่อนแอ ดังนั้นการเหนี่ยวนำให้พืชผลิตไฟโตเอเล็กซินก่อนการเข้าทำลายของราสาเหตุโรคพืชจึงเป็นอีกทางเลือกหนึ่งที่ช่วยกระตุ้นให้พืชมีความต้านทานต่อเชื้อสาเหตุ อีกทั้งยังเป็นการแก้ปัญหาที่ต้นเหตุ ส่งผลให้ลดการสูญเสียของผลผลิตจากการเข้าทำลายของราสาเหตุโรคพืชได้

กลุ่มสารไฟโตเลกซินถูกสร้างหลังจากการเข้ารุกรานของเชื้อสาเหตุโรค มีพืชบางตระกูลเท่านั้นที่สามารถสร้างไฟโตเลกซินได้ เช่น *A. thaliana* พืชตระกูลกะหล่ำ ตระกูลถั่ว ตระกูลยาสูบ ตระกูลองุ่น และพืชตระกูลหญ้า เนื่องจากไฟโตเลกซินเป็นชื่อโดยรวมของสารกลุ่มใหญ่ๆ ทำให้มีชื่อเรียกที่แตกต่างกันออกไปตามชนิดของราที่เข้าทำลาย มีการทดลองกระตุ้นให้พืชสร้างไฟโตเลกซิน เช่น การจำลองการเข้าทำลายของราสาเหตุโรคพืช โดยให้สารตั้งต้นที่ทำให้เกิดโรคหรือสารที่พืชสร้างขึ้นหลังจากการเข้าทำลายของราสาเหตุโรคพืช และการกระตุ้นดังกล่าวสามารถทำให้พืชเกิดความต้านทานต่อการเข้าทำลายของราได้มากยิ่งขึ้น (Ishita et al., 2011)

คามาลิเล็กซิน (Camalexin): สารไฟโตเลกซินที่สำคัญใน *Arabidopsis thaliana*

คามาลิเล็กซิน (3-thiazol-20-yl-indole) เป็นสารในกลุ่มไฟโตเลกซินที่ถูกค้นพบครั้งแรกในกะหล่ำ ต่อมาพบในต้นอะราบิโดพซิส (*A. thaliana*) การสร้างสารคามาลิเล็กซินใน *A. thaliana* ยังไม่ทราบกลไกที่ชัดเจน ราสาเหตุโรคพืชสามารถกระตุ้นให้มีการผลิตสารคามาลิเล็กซิน ใน *A. thaliana* ได้ เช่น รากลุ่ม Biotroph (*Puccinia triticina*) และราสาเหตุโรคที่เป็น Necrotroph เช่น *Botrytis cinerea* (Denby et al., 2004), *Alternaria brassicicola*, *Cochliobolus carbonum* (Kagan and Hammerschmidt 2002), *Leptosphaeria maculans* (Staal et al., 2006) หลังจากปลูกเชื้อ *B. cinerea* แล้วทำบาดแผลที่ผิวพืชเป็นการกระตุ้นให้พืชสร้างสารคามาลิเล็กซินได้ทันก่อนที่ราสาเหตุจะเข้ารุกรานพืชเพื่อลดความรุนแรงของโรค ส่งผลให้พืชมีความต้านทานต่อเชื้อสาเหตุ (Chassot et al., 2008) สำหรับรา *Pythium sylvaticum* ทำให้เกิดโรคกับรากของพืช สามารถกระตุ้นให้พืชสร้างสารคามาลิเล็กซินในบริเวณรากได้เช่นกัน (Millet et al., 2010)

ไฟโตเลกซินในพืชตระกูลกะหล่ำ

สารไฟโตเลกซิน ส่วนใหญ่เป็นสารเคมีกลุ่มอัลคาลอยด์ (alkaloide) ที่สังเคราะห์มาจากกรดอะมิโน เอส ทริปโตฟาน [(S)-tryptophan] จากการรายงานพบสารในกลุ่มไฟโตเลกซินจำนวน 44 ชนิด ในพืชตระกูลกะหล่ำ มี 4 ชนิด ที่มีความสำคัญในการต่อต้านราสาเหตุโรคพืช ได้แก่ คามาลิเล็กซิน สไปโรบลาสสินิน (spirobrassinin) รูตาเลกซิน (rutalexin) และบลาสสิเลกซิน (brassilexin) สารเหล่านี้สามารถแยกได้จากพืชตระกูลกะหล่ำทั้งที่เป็นสายพันธุ์ป่าและสายพันธุ์การค้า ซึ่งสารไฟโตเลกซินบางส่วนสะสมอยู่ในต้นพืชหลังได้รับการเข้าทำลายของรา

Pedras et al. (2003) ศึกษาการสร้างกลุ่มสารไฟโตเลกซินในใบของต้น *Thlaspi arvense* โดยการใช้สารเคมีคอปเปอร์คลอไรด์กับการใช้สารสกัดที่ได้จากรา *L. maculans* เพื่อกระตุ้นให้พืชสร้างไฟโตเลกซินขึ้น พบมีการสร้างไฟโตเลกซินขึ้น 2 ชนิด คือ วาสะเลกซินเอ (wasalexin A) และ อาร์วีเลกซิน [arvelexin, (4-methoxyindolyl-3-acetonitrile)] สารดังกล่าวมีฤทธิ์ยับยั้งการเจริญของรา *Phoma lingam* (anamorph) และเชื้อ *L. maculans* (Teleomorph) นอกจากนี้ยังพบสารไอโซไวเทกซิน (isovitexin) ซึ่งเป็นสารกลุ่มฟลาโวนอยด์ (flavonoid) ในต้นผักชีฝรั่ง สามารถต้านอนุมูลอิสระแต่ไม่สามารถต่อต้านการรุกรานของเชื้อราได้

Pedras (2006) ได้ศึกษาไฟโตเลกซินในต้นกะหล่ำดอก โดยการใช้แสงอัลตราไวโอเลต (UV light) กระตุ้น พบว่ามีการสร้างสาร 4 ชนิด คือ ไอซาเลกซิน (isalexin), เอส สไปโรบลาสสินิน (S(-)-spirobrassinin), วัน เมทท็อกซ์บลาสสินิน (1-methoxybrassinin) และ บลาสสิคานอล ซี (brassicinal C) นอกจากนี้พบการสร้างสารใหม่ 3 ชนิดคือ คลอิลิเล็กซิน เอ บี และ ซี (caulilexins A, B, C) โดยสารดังกล่าวนำไปใช้ในการยับยั้งกิจกรรมต่างๆ ของราสาเหตุโรคพืชที่มีความสำคัญได้ถึง 3 ชนิด คือ *L. maculans*, *Rhizoctonia solani* และ *Sclerotinia sclerotiorum*

ไฟโตเอเล็กซินในพืชตระกูลองุ่น

ไฟโตเอเล็กซินที่ผลิตจากต้นองุ่นพันธุ์ด้านทานมีการตอบสนองอย่างรวดเร็วต่อการติดเชื้อจากสาเหตุโรคคราน้ำค้าง *Plasmopara viticola* โดยพบการผลิตสารสตีเบนเนส (stilbenes) มีความเข้มข้นสูงบริเวณที่ติดเชื้อ และมีบทบาทสำคัญที่ทำให้องุ่นมีความต้านทานต่อโรคคราน้ำค้าง (Alonso-Villaverde et al., 2011) จากการวิเคราะห์พบว่า ใบองุ่นที่มีการติดเชื้อ *Erysiphe necator* มีการสะสมของสตีเบนเนส บริเวณเซลล์ของพืช นอกจากนี้ยังมีการผลิตสารเรสเวอเทรอล (resveratrol) และเปลี่ยนโครงสร้างเป็นวินิเฟอริน (viniferins) เพื่อต้านทานโรคแบงก์ (Schnee et al., 2008) จากการศึกษาด้านชีวโมเลกุลได้มีการถ่ายยีน *rolB* ของเชื้อ *Agrobacterium rhizogenes* ลงไปยังต้นองุ่น (*Vitis amurensis* V2) เพื่อการกระตุ้นให้ต้นองุ่นมีการผลิตวินิเฟอรินเพิ่มมากกว่าปกติถึง 100 เท่าเพื่อยับยั้งการเจริญของเชื้อสาเหตุโรค

ไฟโตเอเล็กซินในพืชตระกูลองุ่นมีความสำคัญในการต้านทานโรคและมีคุณสมบัติในการรักษาโดยเฉพาะสาร เรสเวอเทรอล การเน้นไปในการกระตุ้นให้พืชผลิตเรสเวอเทรอลเพิ่มมากขึ้น ถือเป็นประโยชน์ต่อการพัฒนาวิธีการควบคุมโรคภายในไร่องุ่นได้อย่างมีประสิทธิภาพ (Tassoni et al., 2005; Belhadj et al., 2008; Lijavetzky et al., 2008; Martinez-Esteso et al., 2009)

ไฟโตเอเล็กซินในพืชตระกูลยาสูบ

ไฟโตเอเล็กซินที่มีชื่อว่าแคปซิดิโอล (capsidiol) พบในต้นยาสูบ (*Nicotiana tabacum*) และพริก (*Capsicum annuum*) เป็นสารที่พืชสร้างขึ้นหลังจากการเข้าทำลายของรา (Zhang et al., 2005; Literakova et al., 2010) แคปซิดิโอลมีฤทธิ์ยับยั้งการงอกและการเจริญของรา สำหรับการสะสมสารสโคโปเลติน (scopoletin) ที่พบในต้นยาสูบทำให้พืชต้านทานต่อการเข้าทำลายของไวรัสที่เป็นสาเหตุโรคใบด่าง (Costet et al., 2002) ความต้านทานของต้นยาสูบ

แต่ละสายพันธุ์มีความเฉพาะเจาะจงต่อรา *B. cinerea* และมีความสัมพันธ์กับการสะสมสาร สโคโปเลติน และ pathogenesis related (PR) proteins การค้นพบครั้งนี้ทำให้เข้าใจวิธีการเข้าทำลายของรา *B. cinerea* (El Oirdi et al., 2010) แต่ระยะการเจริญของเส้นใยรา *B. cinerea* สามารถลดการสะสมของสโคโปเลติน และ PR proteins ในต้นยาสูบได้ทำให้ต้นยาสูบนั้นอ่อนแอต่อการเข้าทำลายของเชื้อราชนิดนี้ในระยะเส้นใย สำหรับ PR proteins เป็นโปรตีนชนิดหนึ่งที่พืชผลิตขึ้นเมื่อมีการเข้าทำลายของเชื้อสาเหตุโรค โดยการเข้าทำลายของเชื้อสามารถกระตุ้นให้ PR genes ในพืชผลิต PR proteins ขึ้น หรือเกิดจากการเหนี่ยวนำของ salicylic acid, jasmonate, 2, 6-dichloro-isonicotinic acid หรือ benzo (1,2,3) thiadiazole-7-carbothioic acid Smethylester (BTH) ให้มีการผลิต PR proteins ซึ่งสามารถต้านทานการเข้าทำลายของเชื้อรวมถึงสามารถส่งสัญญาณไปยังบริเวณเซลล์ใกล้เคียงให้มีการสะสมลิกนินเพื่อสกัดกั้นการแพร่กระจายไปยังส่วนต่างๆ ของพืชได้ (Borad and Sriram, 2008) แต่ไฟโตเอเล็กซินเป็นสารประกอบเคมีเชิงซ้อนโดยพืชสามารถสังเคราะห์และสะสมได้อย่างรวดเร็วเมื่อมีการติดเชื้อหรือถูกกระตุ้นด้วยรังสียูวีและสารสกัดต่างๆ จากเชื้อจุลินทรีย์ โดยเมื่อมีการผลิตสารไฟโตเอเล็กซินขึ้นพืชจะสามารถต้านทานต่อการเข้าทำลายของเชื้อราแบคทีเรีย และเชื้อสาเหตุโรคอื่นๆ ได้เช่นกัน (Ray, 1999)

ไฟโตเอเล็กซินในพืชตระกูลถั่ว

พืชในตระกูลถั่วที่สามารถถูกกระตุ้นให้สร้างไฟโตเอเล็กซิน ได้แก่ ถั่วเหลือง (*Glycine max*), ถั่วลิสง (*Pisum sativum*), ถั่วลูกไก่หรือถั่วชิกพี (*Cicer arietinum*), ถั่วอัลฟัลฟา (*Medicago sativa*), ต้นบาร์เบลเมดิคัล (*Medicago truncatula*), ถั่วลิสง (*Arachis hypogaea*) และ ต้นลูพิน (*Lupinus angustifolius*) โดยสารไฟโตเอเล็กซินที่มีความสำคัญในพืชกลุ่มนี้ได้แก่ เมดิคาร์พิน (medicarpin), วิกเทโอน (wighteone), พืชาดิน[(+)-pisatin], อะราซิดิน วัน,

ทู, ทรี (arachidin 1, 2, 3), รีเวอร์ราทรอล (resveratrol), ไกลซีโอลิน วัน (glyceollin I) และ ไกลซีโอลิน ทู (glyceollin II) พืชในสกุลถั่วอัลฟัลฟาและต้นบาร์เรลเมดิคัมมีการผลิตสารเมดิคาร์พิน เวสติทอล (vestitol) เวสติโทน (vestitone) และซาติแวน (sativan) ขึ้น ซึ่งเป็นสารที่สำคัญต่อการตอบสนองการเข้าทำลายของราและแบคทีเรีย (Saunders and O'Neill 2004; Naoumkina et al., 2007; Jasinski et al., 2009) ในถั่วแต่ละชนิดผลิตสารหลักๆ ไม่เหมือนกัน เช่น ในถั่วลูกไก่หรือถั่วชิกพี มีการผลิตไฟโตเอเล็กซิน ซึ่งได้แก่เมดิคาร์พินและแมคคิเอน (maackiain) ส่วนในถั่วทั่วไปพบการผลิตพิซาติน (Arman, 2011) ในถั่วเหลืองมีการผลิตเทโรคาร์แพน [pterocarpan (glyceollins)] แต่ในต้นลูพิน มีการผลิต วิกเทโอน และ ลิวเทโอน (luteone) (Ingham 1982; Jasinski et al., 2009; Muth et al., 2009; Simons et al., 2011)

ต้นกล้าของถั่วอัลฟัลฟาเมื่อมีการเข้าทำลายโดยรา *Colletotrichum trifolii* มีการแสดงออกของยีนที่ใช้สังเคราะห์สารฟลาโวนอยด์เพิ่มขึ้น ทำให้พืชสามารถผลิตไฟโตเอเล็กซินที่มีชื่อว่าเมดิคาร์พินและซาติแวน (Saunders and O'Neill, 2004) แสดงให้เห็นถึงการตอบสนองของพืชส่งผลให้พืชเกิดความต้านทาน การชักนำให้พืชเพิ่มการแสดงออกของยีนในการสังเคราะห์สารฟลาโวนอยด์ช่วยเพิ่มการผลิตเอนไซม์ phenyl ammonia lyase (PAL) และระดับของสารเมดิคาร์พินต้นบาร์เรลเมดิคัมโดยการรอกสปอร์ของรา *P. medicaginis* ส่งผลให้มีการผลิตสารเมดิคาร์พินเพิ่มขึ้น (Jasinski et al., 2009) นอกจากนี้ ต้นพืชที่ถูกราเข้าทำลายมีการกระตุ้นการสร้างสารไฟโตเอเล็กซินในส่วนต่างๆ ของต้นพืชที่แตกต่างกัน เช่น ต้นลูพินที่ถูกรา *C. lupini* เข้าทำลายพบการเปลี่ยนแปลง คือ มีการสังเคราะห์สารลิวเทโอนในใบอ่อน ส่วนสารวิกเทโอนพบได้ที่ใบแก่ (Muth et al., 2009)

ต้นกล้าของถั่วลิสงสร้างสารไฟโตเอเล็กซินหลายชนิด เช่น รีเวอร์ราทรอล, อะราชิดิน วัน, ทู, ทรี และ isopentadienyl-3,5,4'-trihydroxystilbene เป็นผลมา

จากการเข้าทำลายของรา *Rhizopus oligosporus* (Wu et al., 2011) และรา *Aspergillus caelatus* มีการกระตุ้นให้สร้างสารสเติลเบนเนส หรือ สเติลเบนอยด์ (arahypin-1, arahypin-2, arahypin-3, arahypin-4, arahypin-5, arahypin-6 and arahypin-7) และ เทอโรคาร์พีนเนส เทอโรคาร์พิน [(pterocarpenes), aracarpen-1 และ aracarpen-2] โดยมีฤทธิ์ต่อต้านการเข้าทำลายของราสาเหตุโรคพืชหลายชนิด (Sobolev et al., 2009; Sobolev et al., 2010a; Sobolev et al., 2010b)

หลังจากปลูกเชื้อรา *Fusarium solani* พบว่ารากขนอ่อนของถั่วเหลืองมีการสะสมของสารไกลซีโอลินขึ้นในถั่วเหลืองพันธุ์ต้านทานมีการสร้างสารดังกล่าวมากกว่าในถั่วเหลืองพันธุ์อ่อนแอ ซึ่งความสามารถในการผลิตสารไกลซีโอลินขึ้นอย่างรวดเร็วเป็นการตอบสนองที่สำคัญของพืชในการต้านทานต่อราชนิดนี้ (Lozovaya et al., 2004) การสะสมของไกลซีโอลิน มีปริมาณมากหรือน้อยนั้นขึ้นอยู่กับชนิดของจุลินทรีย์ที่เข้าทำลายพืช (Feng et al., 2007) เช่น รา *A. niger*, *A. oryzae*, *R. oligosporus* และ *R. oligosporus* สามารถทำให้พืชผลิตสารไกลซีโอลินได้ในปริมาณที่สูง

ไฟโตเอเล็กซินในพืชตระกูลหญ้า

ข้าวโพด (*Zea mays*), ข้าวโอ๊ต (*Avena sativa*) ข้าวและข้าวฟ่าง เป็นพืชในตระกูลหญ้าที่พบไฟโตเอเล็กซิน ด้วย เช่น คัวราเอเล็กซิน (kaurexins) และ ซีเอเล็กซิน (zealexins) ในข้าวโพด, อะเวนแนนทราไมด์ (avenanthramides) ในข้าวโอ๊ต, ไดเทอพีนอยด์ กับ ฟลาโวนอยด์ซากูรานะติน (flavonoide sakuranetin) ในข้าว และทีรดีออกซีแอนโทไซยานิน (3-deoxyanthocyanidins) ในข้าวฟ่าง มีการทดสอบนารา 2 ชนิด คือ *R. microsporus* และ *C. graminicola* ปลูกเชื้อลงบนต้นข้าวโพด จากผลการทดลองพบการสะสมของคัวราเอเล็กซินที่มีฤทธิ์ยับยั้งการเจริญของเชื้อสาเหตุโรคพืชทั้งสองชนิดได้ และรา *F. graminearum* สามารถกระตุ้นการสร้างซีเอเล็กซินในข้าวโพดและยับยั้งการ

เจริญของรากได้ ซึ่งแสดงให้เห็นว่าควราเล็กซิน และ ซีเล็กซินมีบทบาทที่สำคัญที่ทำให้ข้าวโพดต้านทานต่อการเข้าทำลายของราชนิดต่างๆ (Huffaker et al., 2011; Schmelz et al., 2011)

ไฟโตเอเล็กซินในใบข้าวเป็นองค์ประกอบของ ฟลาโวนอยด์ และไดเทอร์ปีนอยด์ ซึ่งสารฟลาโวนอยด์ 2 ชนิดประกอบด้วย ฟลาโวนอน ซากูรานะติน (flavanones sakuranetin) (Kodama et al., 1992) และ naringenin (Grayer et al., 1994) จากการทดลองของ Subba Rao and Strange (1994) พบว่า ระยะเวลาการติดเชื้อมีผลต่อการสะสมสารไฟโตเอเล็กซินชนิดต่างๆ เช่น หลังการปลูกเชื้อผ่านไปแล้ว 3 วัน พบการผลิตไฟโตเอเล็กซิน 2 ชนิด คือ ซากูรานะติน และ โมมิแลคโตนเอ และเมื่อระยะเวลาผ่านไป 3-6 วัน พบไฟโตเอเล็กซินชนิดต่างๆ ดังนี้ คือ ซากูรานะติน, ออไรซาเล็กซิน ดี, อี และเอส (oryzaalexins D, E, S) และโมมิแลคโตนเอ (momilactone A) นอกจากนี้ยังพบว่าข้าวสายพันธุ์ที่มียืนต้นต้านทานสูง มีการสะสมไฟโตเอเล็กซินมากกว่าในข้าวสายพันธุ์ที่มียืนต้นต้านทานต่ำ การเหนี่ยวนำให้ใบข้าวผลิตกลุ่มสารไฟโตเอเล็กซินโดยวิธีการฉายรังสียูวีคลื่นสั้นเป็นวิธีที่รวดเร็ว และให้ผลที่สอดคล้องกับวิธีการอื่นๆ (Grayer et al., 1994) ทำให้มีการผลิตกลุ่มสารไฟโตเอเล็กซินที่แตกต่างในพันธุ์ข้าวแต่ละสายพันธุ์ โดยสารซากูรานะติน, โมมิแลคโตนเอ และออไรซาเล็กซินเอส มีฤทธิ์ยับยั้งการเจริญของรากได้ และมีการผลิตเป็นจำนวนมากในข้าวพันธุ์ Tetep และ Ta-poo-cho-z ซึ่งเป็นพันธุ์ต้านทาน แต่ในข้าวพันธุ์

IR50 และ B40 ซึ่งเป็นพันธุ์อ่อนแอไม่มีการผลิตสาร sakuranetin กับ oryzaalexin S (Dillon et al., 1997)

นอกจากรายงานทั้งหมดที่กล่าวมาข้างต้นแล้วยังพบว่ารา *Phytophthora palmivora* สามารถกระตุ้นการสร้างสโคโพลิติน (scopolitin) ด้านการรุกรานของเชื้อ และกระตุ้นการสร้างลิกนินเพื่อกักกันการลุกลามของเชื้อในยางพารา และมีการค้นพบอีลิซิติน (elicitin) ที่แยกได้จากน้ำเลี้ยงเชื้อของรา *P. palmivora* ทำให้ต้นยางมีการตอบสนองต่อเชื้อโดยทำให้ใบยางพาราเกิดรอยไหม้และเหี่ยวได้ ซึ่งพบว่าในใบยางพาราพันธุ์อ่อนแอ (RRIM600) จะเกิดอาการเหี่ยวมากกว่าใบยางพันธุ์ต้านทาน (BPM24) ซึ่งแสดงว่า ใบยางพันธุ์อ่อนแอไม่สามารถต้านทานโรคได้ ในขณะที่ใบยางพันธุ์ต้านทานมีการตอบสนองแบบไฮเปอร์เซนซิทีฟ (hypersensitive) โดยปล่อยสารพิษออกมาทำให้เซลล์พืชตายอย่างรวดเร็ว ซึ่งส่งผลให้เชื้อตายเช่นเดียวกัน (Chumgchow and Rattarasarn, 2000) แบคทีเรีย *Pseudomonas syringae* pv. *maculicola* สายพันธุ์รุนแรง และรา *Peronospora parasitica* สามารถกระตุ้นให้ต้นอะราบิดอพซิส ผลิตสาร camalexin เมื่อถูกเข้าทำลายโดยเชื้อดังกล่าวได้เช่นกัน (Glazebrook and Ausubel, 1994; Mert-Türk et al., 1998) นอกจากนี้รากของแครอทที่กระตุ้นด้วยเอทิลีน, รังสี UV-B และราสาเหตุโรค ยังสามารถผลิต 1-methylcyclopropene (MCP) และ 6-methoxymellin ซึ่งเป็นไฟโตเอเล็กซินชนิดหนึ่ง (Xuetong et al., 2000)

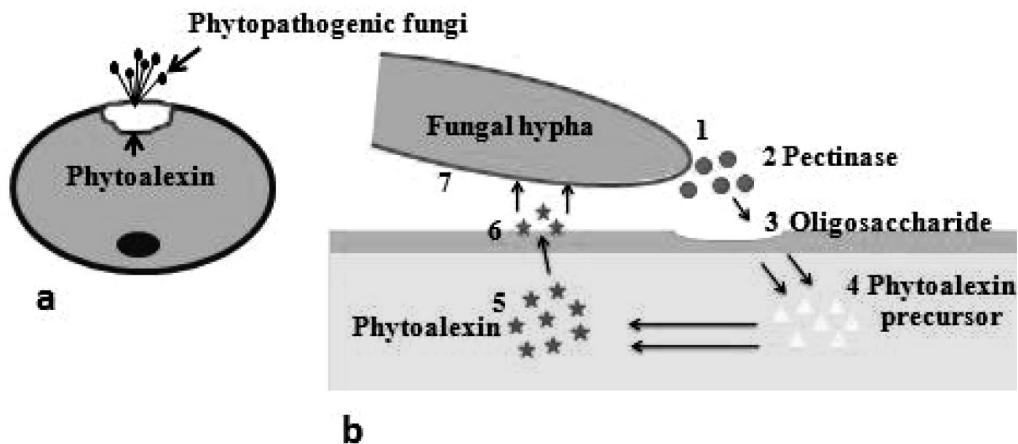


Figure 1 (a) Fungal induced phytoalexin in plant grain to restrict disease development. (b) Mechanism of phytoalexin synthesis in plant cells, fungal mycelium invades cells (1) resulted the secretion of pectinase (2). The pectin then was degraded as oligosaccharide (3). An oligosaccharide could induces phytoalexin precursor (4) and resulting in phytoalexin synthesis (5) to restrict fungal expansion in plant tissues (Adapt from Yuki I., 2013)

สรุป

จากรายงานการศึกษาเกี่ยวกับกลไกการสร้างและออกฤทธิ์ของไฟโตเล็กซินและปฏิสัมพันธ์ระหว่างเชื้อสาเหตุโรคกับพืชอาศัยในต้นอะราบิดอปซิส พืชตระกูลกะหล่ำ พืชตระกูลถั่ว พืชตระกูลมะเขือ พืชตระกูลงุ่น และพืชตระกูลหญ้า พบว่าในพืชแต่ละชนิดมีการสร้างสารแต่ละชนิดที่แตกต่างกันออกไป เนื่องจากการเข้าทำลายของราแต่ละชนิด แต่ในปัจจุบันมีการทดสอบให้พืชสร้างไฟโตเล็กซินด้วยวิธีการต่างๆ เช่น กระตุ้นโดยใช้สารสกัดจากแบคทีเรีย *Pantoea agglomerans* (Pa-AF2), *Bacillus subtilis* (Bs-271), *Acinetobacter lwoffii* (Al-113) และ *Pseudomonas fluorescens* (Pf-CT2) ให้ต้นงุ่นสายพันธุ์ที่นำไปทำไวนีมีการสร้างสาร trans-resveratrol และ trans-ε-viniferin เพื่อต้านทานต่อการเข้าทำลายของ *B. cinerea* (Verhaegen et al., 2011) หรือการฉายด้วยรังสียูวี สามารถนำมาใช้กระตุ้นให้พืชสร้าง 6,7-dimethoxycoumarin, 6-methoxymellin และ hydroxyphaseolin ก่อนการเข้าทำลายของเชื้อสาเหตุโรค ในพืชตระกูลส้ม รากของ

แครอท และต้นถั่วเหลือง (Bridge and Klarman 1972; Xu et al., 2000) ให้ผลการทดลองที่ไม่แตกต่างจากการผลิตสารไฟโตเล็กซินที่ถูกสร้างหลังจากการเข้าทำลายของราสาเหตุโรค ซึ่งวิธีการเหนี่ยวนำให้พืชสร้างไฟโตเล็กซินก่อนการเข้าทำลายของเชื้อสาเหตุโรคนั้น ถือเป็นการป้องกันการสูญเสียผลผลิตได้อย่างมีประสิทธิภาพ และเป็นอีกวิธีการหนึ่งที่สามารถประยุกต์นำไปใช้ในการควบคุมการเกิดโรคกับพืชชนิดต่างๆ ที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจ โดยไม่ส่งผลกระทบต่อสภาพแวดล้อม

เอกสารอ้างอิง

- Alonso-Villaverde, V., F. Voinesco, O. Viret, J.L. Spring, and K. Gindro. 2011. The effectiveness of stilbenes in resistant Vitaceae: ultrastructural and biochemical events during *Plasmopara viticola* infection process. *Plant Physiol. Biochem.* 49: 265-274.
- Arman, M. 2011. LC-ESI-MS characterisation of phytoalexins induced in chickpea and pea tissues in response to a biotic elicitor of *Hypnea musciformis* (red algae). *Nat. Prod. Res.* 25: 1352-1360.

- Belhadj, A., N. Telef, C. Saigne, S. Cluzet, F. Barrieu, S. Hamdi, and J.M. Mérillon. 2008. Effect of methyl jasmonate in combination with carbohydrates on gene expression of PR proteins, stilbene and anthocyanin accumulation in grapevine cell cultures. *Plant Physiol. Biochem.* 46: 493-499.
- Bridge, M.A., and W.L. Klarman. 1972. Soybean Phytoalexin, Hydroxyphaseollin, Induced by Ultraviolet Irradiation. *Phytopathology.* 63: 606-609.
- Borad, V., and S. Sriram. 2008. Pathogenesis-Related Proteins for the Plant Protection. *Asian J. Exp. Sci.* 22: 189-196.
- Chassot, C., A. Buchala, H.J. Schoonbeek, J.P. Métraux, and O. Lamotte. 2008. Wounding of *Arabidopsis* leaves causes a powerful but transient protection against *Botrytis* infection. *Plant J.* 55: 555-567.
- Churngchow, N., and M. Rattarasarn. 2000. The elicitor secreted by *Phytophthora palmivora*, a rubber tree pathogen. *Phytochem.* 54: 33-38.
- Costet, L., B. Fritig, and S. Kauffmann. 2002. Scopoletin expression in elicitor-treated and tobacco mosaic virus-infected tobacco plants. *Physiol. Plant.* 115: 228-235.
- Coleman, J.J., G.J. White, M. Rodriguez-Carres, and H.D. Vanetten. 2011. An ABC transporter and a cytochrome P450 of *Nectria haematococca* MPVI are virulence factors on pea and are the major tolerance mechanisms to the phytoalexin pisatin. *Mol. Plant Microbe Interact.* 24: 368-376.
- Denby, K.J., P. Kumar, and D.J. Kliebenstein. 2004. Identification of *Botrytis cinerea* susceptibility loci in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 38: 473-486.
- Dillon, V.M., O. Jonathan, R.J. Grayer, and B.H. Jeffrey. 1997. Difference in phytoalexin response among rice cultivars of different resistance to blast. *Phytochemistry.* 44: 599-603.
- El Oirdi, M. A. Trapani, and K. Bouarab. 2010. The nature of tobacco resistance against *Botrytis cinerea* depends on the infection structures of the pathogen. *Environ. Microbiol.* 12: 239-253.
- Feng, S., C.L. Saw, Y.K. Lee, and D. Huang. 2007. Fungal-stressed germination of black soybeans leads to generation of oxooctadecadienoic acids in addition to glyceollins. *J. Agric. Food Chem.* 55: 8589-8595.
- Glazebrook, J., and F. Ausubel. 1994. Isolation of phytoalexin-deficient mutants of *Arabidopsis thaliana* and characterisation of their interactions with bacterial pathogens. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 91: 8955-8959.
- Grayer, R.J., and J.B. Harborne. 1994. A survey of antifungal compounds from higher plants, 1982-1993. *Phytochemistry.* 37: 19-42.
- Holland, K.W., and S.F. O'Keefe. 2010. Recent applications of peanut phytoalexins. *Recent Pat. Food Nutr. Agric.* 2: 221-232.
- Huffaker, A., F. Kaplan, M.M. Vaughan, N.J. Dafoe, X. Ni, J.R. Rocca, H.T. Alborn, P.E. Teal, and E.A. Schmelz. 2011. Novel acidic sesquiterpenoids constitute a dominant class of pathogen-induced phytoalexins in maize. *Plant Physiol.* 156: 2082-2097.
- Ingham, J.L. 1982. Phytoalexins from the Leguminosae. P. 21-80. In: J.A. Bailey, and J.W. Mansfield. *Phytoalexins.* John Wiley and Sons, New York.
- Ishita, A., K. Ralph, and M.B. Atle. 2011. Phytoalexins in defense against pathogens. *Plant Science.* 17: 1360-1385.
- Jahangir, M., K.K. Hye, H.C. Young, and V. Robert. 2009. Health-affecting compounds in Brassicaceae. *Compr. Rev. Food. Sci. Food Saf.* 8: 31-43.
- Jasinski, M., P. Kachlicki, P. Rodziewicz, M. Figlerowicz, and M. Stobiecki. 2009. Changes in the profile of flavonoid accumulation in *Medicago truncatula* leaves during infection with fungal pathogen *Phoma medicaginis*. *Plant Physiol. Biochem.* 47: 847-853.
- Kagan, I.A., and R. Hammerschmidt. 2002. *Arabidopsis* ecotype variability in camalexin production and reaction to infection by *Alternaria brassicicola*. *J. Chem. Ecol.* 28: 2121-2140.
- Kodama, O., M. Junichi, A. Tadami, and K. Shigehisa. 1992. Sakuranetin, a flavanone phytoalexin from ultraviolet-irradiated rice leaves. *Phytochemistry.* 31: 3807-3813.
- Lijavetzky, D., A. Lorena, B. Sarai, M.M. José, B. Roque, and A.P. Maria. 2008. Synergistic effect of methyljasmonate and cyclodextrin on stilbene biosynthesis pathway gene expression and resveratrol production in Monastrell grapevine cell cultures. *BMC Res. Notes.* 1: 1-132.
- Literakova, P., J. Lochman, Z. Zdrahal, Z. Prokop, V. Mikes, and T. Kasparovsky. 2010. Determination of capsidiol in tobacco cells culture by HPLC. *J. Chromatogr. Sci.* 48: 436-440.

- Lozovaya, V.V., A.V. Lygin, O.V. Zernova, S. Li, G.L. Hartman, and J.M. Widholm. 2004. Isoflavonoid accumulation in soybean hairy roots upon treatment with *Fusarium solani*. *Plant Physiol. Biochem.* 42: 671-679.
- Martinez-Esteso, M.J., S. Selles-Marchart, J.C. Vera-Urbina, M.A. Pedreno, and R. Bru-Martinez. 2009. Changes of defense proteins in the extracellular proteome of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Gamay) cell cultures in response to elicitors. *J. Proteomics.* 73: 331-341.
- Mert-Türk, F., M.H. Bennett, J. Glazebrook, J. Mansfield, and E. Holub. 1998. Biotic and abiotic elicitation of camalexin in *Arabidopsis thaliana*. 7th International Congress of Plant Pathology. Edinburgh, Scotland, UK.
- Müller, K.O., and H. Borger. 1940. Experimentelle Untersuchungen über die *Phytophthora*-Resistenz der Kartoffel. Zugleich ein Beitrag zum Problem der erworbenen Resistenz im Pflanzenreich. *Arbeiten der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft.* 23: 189-231.
- Muth, D., P. Kachlicki, P. Krajewski, M. Przystalski, and M. Stobiecki. 2009. Differential metabolic response of narrow leaf lupine (*Lupinus angustifolius*) leaves to infection with *Colletotrichum lupini*. *Metabolomics.* 5: 354-362.
- Millet, Y.A., C.H. Danna, K.C. Nicole, S. Wisuwat, D.S. Matthew, D. Werck-Reichhart, and M.A. Frederick. 2010. Innate immune responses activated in *Arabidopsis* roots by microbe-associated molecular patterns. *Plant Cell.* 22: 973-990.
- Naoumkina, M., M.A. Farag, L.W. Sumner, Y. Tang, C.J. Liu, and R.A. Dixon. 2007. Different mechanisms for phytoalexin induction by pathogen and wound signals in *Medicago truncatula*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104: 17909-17915.
- Oku, H., and T. Shiraishi. 1994. Phytoalexins and host specificity in plant diseases. P. 41-60. In: M. Daniel, R.P. Purkayastha. *Handbook of Phytoalexin Metabolism and Action*. Marcel Dekker, New York.
- Pedras, M.S.C., P.B. Chumala, and M. Suchy. 2003. Phytoalexins from *Thlaspi arvense*, a wild crucifer resistant to virulent *Leptosphaeria maculans*: structures, syntheses and antifungal activity. *Phytochemistry.* 64: 949-956.
- Pedras, M.S.C., G.S. Mohammed, S. Mojmir, and M.A. Adewale. 2006. The phytoalexins from cauliflower, caulilexins A, B and C: Isolation, structure determination, syntheses and antifungal activity. *Phytochemistry.* 67: 1503-1509.
- Pedras, M.S.C., E.Y. Estifanos, and G. Erich. 2011. The phytoalexins from cultivated and wild crucifers: chemistry and biology. *Nat. Prod. Rep.* 28: 1381-1405.
- Ray, H. 1999. Phytoalexins: What have we learned after 60 years?. *Annu. Rev. Phytopathol.* 37: 285-306.
- Ren'ee, J.G., and K. Tetsuo. 2001. Plant-fungal interactions: the search for phytoalexins and other antifungal compounds from higher plants. *Phytochemistry.* 56: 253-263.
- Saunders, J., and N. O'Neill. 2004. The characterization of defense responses to fungal infection in alfalfa. *Bio Control.* 49: 715-728.
- Schnee, S., O. Viret, and K. Gindro. 2008. Role of stilbenes in the resistance of grapevine to powdery mildew. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 72: 128-133.
- Schmelz, E.A., K. Fatma, H. Alisa, J.D. Nicole, M.V. Martha, N. Xinzhi, R.R. James, T.A. Hans, and E.T. Peter. 2011. Identity, regulation, and activity of inducible diterpenoid phytoalexins in maize. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108: 5455-5460.
- Simons, R., J.P. Vincken, M.C. Bohin, T.F. Kuijpers, M.A. Verbruggen, and H. Gruppen. 2011. Identification of prenylated pterocarpan and other isoflavonoids in *Rhizopus* spp. elicited soya bean seedlings by electrospray ionisation mass spectrometry. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 25: 55-65.
- Smoliga, J.M., J.A. Baur, and H.A. Hausenblas. 2011. Resveratrol and health - a comprehensive review of human clinical trials. *Mol. Nutr. Food Res.* 55: 1129-1141.
- Sobolev, V.S., S.A. Neff, and J.B. Gloer. 2009. New stilbenoids from peanut (*Arachis hypogaea*) seeds challenged by an *Aspergillus caelatus* strain. *J. Agric. Food Chem.* 57: 62-68.
- Sobolev, V.S., S.A. Neff, and J.B. Gloer. 2010a. New dimeric stilbenoids from fungal-challenged peanut (*Arachis hypogaea*) seeds. *J. Agric. Food Chem.* 58: 875-881.
- Sobolev, V.S., S.A. Neff, J.B. Gloer, S.I. Khan, N. Tabanca, A.J. De Lucca, and D.E. Wedge. 2010b. Pterocarpenes elicited by *Aspergillus caelatus* in peanut (*Arachis hypogaea*) seeds. *Phytochemistry.* 71: 2099-2107.

- Staal, J., M. Kaliff, S. Bohman, and C. Dixelius. 2006. Transgressive segregation reveals two *Arabidopsis* TIR-NB-LRR resistance genes effective against *Leptosphaeria maculans*, causal agent of blackleg disease. *Plant J.* 46: 218-230.
- Subba Rao, P.V., and R.N. Strange. 1994. Chemistry, biology, and role of groundnut phytoalexins in resistance to fungal attack. P. 199-227. In: M. Daniel, and R.P. Purkayastha. *Handbook of Phytoalexin Metabolism and Action*. Marcel Dekker, New York.
- Tassoni, A., S. Fornalè, M. Franceschetti, F. Musiani, A.J. Michael, B. Perry, and N. Bagni. 2005. Jasmonates and Na-orthovanadate promote resveratrol production in *Vitis vinifera* cv. Barbera cell cultures. *New Phytol.* 166: 895-905.
- Van Etten, H.D., D.E. Matthews, and P.S. Matthews. 1989. Phytoalexin detoxification: importance for pathogenicity and practical implications. *Annual Review of Phytopathology.* 27: 143-164.
- Verhagen, B., P. Tritel-Aziz, P. Jeandet, F. Baillieul, and A. Aziz. 2011. Improved resistance against *Botrytis cinerea* by grapevine-associated bacteria that induce a prime oxidative burst and phytoalexin production. *Phytopathology.* 101: 768-777.
- Wu, Z., L. Song, and D. Huang. 2011. Food grade fungal stress on germinating peanut seeds induced phytoalexins and enhanced polyphenolic antioxidants. *J. Agric. Food Chem.* 59: 5993-6003.
- Xuetong, F., P.M. James, and R.G. Rodney. 2000. Biosynthesis of phytoalexin in carrot root requires ethylene action. *Physiol. Plant.* 110: 450-454.
- Yang, L., J.D. Browning, and J.M. Awika. 2009. Sorghum 3-deoxyanthocyanins possess strong phase II enzyme inducer activity and cancer cell growth inhibition properties. *J. Agric. Food Chem.* 57: 1797-1804.
- Yuki, I. 2013. Oligosaccharide Elicitor Signaling in Plant-Pathogen Interaction. Available: <http://www.glycoforum.gr.jp/science/word/saccharide/SA-A01E.html>. Accessed Mar. 18, 2013.
- Zhang, P., F. Hartmut, P.T. Christophe, P.M. Lukas, P. Suzanne, D.K. Peter, and Y.R. Seung. 2005. MetaCyc and AraCyc. Metabolic pathway databases for plant research. *Plant Physiol.* 138: 27-37.