วารสารเกษตรพระจอมเกล้า 2562 : 37 (4) : 729 - 734

การตอบสนองของสารประกอบฟีนอลในพืชภายใต้สภาวะแล้ง

Response of Polyphenols in Plants under Drought Condition

ช่อแก้ว อนิลบล[*]
Chorkaew Aninbon[1*]

คำนำ

ในวัฏจักรการเจริญเติบโตของพืช พืชอาจจะต้องเผชิญกับสภาวะของสิ่งแวดล้อมหรือปัจจัยทางกายภาพที่ไม่เหมาะสมต่อการเจริญเติบโตในบางช่วงอายุหรือบางฤดูกาล เรียกสภาวะนี้ว่า สภาวะเครียด (stress) ซึ่งอาจเกิดจากอุณหภูมิ ความเข้มแสง ธาตุอาหารในดิน หรือปริมาณน้ำในดินที่ไม่เหมาะสม สภาวะเครียดจากการขาดน้ำเป็นปัญหาที่สำคัญในระบบการผลิตพืชที่อาศัยน้ำฝน เนื่องจากมีผลกระทบต่อทั้งการเจริญเติบโต พัฒนาการ ผลผลิต และคุณภาพของผลผลิต อย่างไรก็ตาม พืชจะมีกลไกในการปรับตัวเพื่อความอยู่รอดภายใต้สภาวะขาดน้ำ โดยมีการปรับตัวที่ระดับสัณฐานวิทยาและสรีรวิทยาเพื่อลดการสูญเสียน้ำให้มากที่สุด ได้แก่ การเพิ่มความหนาของชั้นคิวติเคิล การสร้างขนมากขึ้น หรือการที่พืชมีขนาดใบลดลงหรือมีใบหนาขึ้น และการเพิ่มความสามารถในการเสาะหาแหล่งน้ำและการลำเลียงน้ำโดยเพิ่มการเจริญเติบโตของระบบรากมากกว่าส่วนยอด (Koolachart et al., 2013) นอกจากการปรับตัวดังกล่าวแล้ว พืชยังมีการปรับตัวที่ระดับชีวเคมี เพื่อป้องกันอันตรายจากความเสียหายระดับเซลล์ภายใต้สภาวะขาดน้ำ สภาวะขาดน้ำเป็นสาเหตุที่ทำให้มีการสร้างอนุมูลอิสระ หรือ Reactive Oxygen Species (ROS) ในเซลล์พืชที่มากกว่าปกติ ทำให้เกิดสภาวะที่เรียกว่า “oxidative stress” โดย ROS ที่เพิ่มมากขึ้นจะกลายเป็นพิษและสร้างความเสียหายต่อเซลล์พืช (Gill and Tuteja, 2010) อย่างไรก็ตาม พืชมีการปรับเปลี่ยนกระบวนการทางชีวเคมีเพื่อหลีกเลี่ยงอันตรายที่เกิดจากอนุมูลอิสระที่มากเกินภายในเซลล์ โดยการเพิ่มความสามารถในการกำจัดอนุมูลอิสระให้มากขึ้น พืชจะเพิ่มการสร้างสารต้านอนุมูลอิสระที่มีประสิทธิภาพ ซึ่งประกอบด้วยสารต้านอนุมูลอิสระที่เป็นเอนไซม์ (enzymatic antioxidant) เช่น Superoxide Dismutase (SOD), Catalase (CAT), Ascorbate Peroxidase (APX), Glutathione Reductase (GR) และสารต้านอนุมูลอิสระที่ไม่ใช่เอนไซม์ (non-enzymatic antioxidant) เช่น Ascorbic Acid (ASH), Glutathione (GSH), Phenolic Compounds และ α-tocopherols (Gill and Tuteja, 2010) การสร้างสารประกอบฟีนอลเพิ่มมากขึ้นเมื่อกระทบแล้ง เป็นกลไกระดับเซลล์ชนิดหนึ่งที่พบในพืชหลาย ๆ ชนิด เพื่อป้องกันความเสียหายที่เกิดจากปริมาณอนุมูลอิสระที่มากเกินไป (Dixon and Paiva, 1995)

จากการศึกษาที่ผ่านมาในพืชหลาย ๆ ชนิดพบว่า เมื่อเผชิญกับสภาวะแล้งหรือขาดน้ำ พืชจะมีการสร้างสารฟีนอลิกเพิ่มมากขึ้น เช่น ข้าวสาลีสายพันธุ์ที่มีการทนแล้งได้ดีจะมีการสร้างสารฟีนอลิกเพิ่มมากขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับสายพันธุ์ที่ไม่ทนแล้ง (Hameed et al., 2013) นอกจากนี้ยังพบว่า ในใบของข้าวโพด เอนไซม์ Phenylalanine Ammonia-Lyase (PAL) ซึ่งเป็นเอนไซม์ที่สำคัญในกระบวนการสังเคราะห์สารประกอบฟีนอล จะเพิ่มขึ้นเมื่อพืชกระทบแล้งและอัตราการเพิ่มขึ้นจะพบมากในสายพันธุ์ที่มีการทนแล้ง (Hura et al., 2008) จะเห็นได้ว่าเมื่อพืชกระทบแล้ง จะกระตุ้นเอนไซม์ที่ใช้ในกระบวนการสังเคราะห์สารฟีนอล ซึ่งส่งผลให้การสร้างสารฟีนอลิกเพิ่มมากขึ้นนั่นเอง และในปัจจุบันพบว่า สารฟีนอลิกนอกจากจะเป็นประโยชน์ต่อพืชแล้ว ยังมีประโยชน์ต่อมนุษย์อีกด้วย โดยสามารถช่วยลดความเสี่ยงของการเกิดโรคที่เป็นผลมาจากการเข้าทำลายของอนุมูลอิสระ เช่น โรคหัวใจ โรคมะเร็ง หรือช่วยลดการอักเสบของเนื้อเยื่อ (Chen and Blumberg, 2008) ดังนั้น องค์ความรู้ที่เกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนแปลงสารฟีนอลิกเมื่อเกิดการกระทบแล้ง จึงเป็นข้อมูลที่สำคัญที่จะใช้เป็นข้อมูลพื้นฐานเพื่อนำไปพัฒนาสายพันธุ์พืชให้มีความทนแล้ง อีกทั้งยังมีประโยชน์ในแง่ของการจัดการสภาพแวดล้อมเพื่อชักนำให้พืชสร้างสารฟีนอลิกเพิ่มมากขึ้น

สารประกอบฟีนอล

สารประกอบฟีนอล หรือ polyphenols เป็นสารประเภท secondary metabolite ขนาดใหญ่ที่พบได้ในพืช โครงสร้างของสารชนิดนี้พบว่ามีจำนวนมากถึง 8,000 ชนิด และมากกว่า 4,000 ชนิด เป็นสารในกลุ่มฟลาโวนอยด์ สามารถพบได้ในผลไม้หลายชนิด รวมทั้งผัก ธัญพืช และในอาหารประเภทเครื่องดื่มบางชนิด เช่น ชา ช็อคโกแลต และไวน์ สารประกอบฟีนอลสามารถแบ่งออกเป็นกลุ่มใหญ่ ๆ ได้ 4 กลุ่มคือ lignans, phenolic acids, flavoniods และ stilbenes โดยสารประกอบฟีนอลที่มีการศึกษามากได้แก่ สารในกลุ่ม phenolic acids และ flavonoids (Vermerris and Nicholson, 2006)

Phenolic acid ฟีนอลิกเป็นกลุ่มสารที่ไม่ใช่สารในกลุ่มฟลาโวนอยด์ สามารถแบ่งออกได้เป็น 2 ชนิดหลัก ๆ คือ benzoic acid และ cinamic acid โดยมีแกนโครงสร้างแบบ C1-C6 และ C3-C6 ตามลำดับ จากการศึกษาในห้องปฏิบัติการ

[1] ภาควิชาเทคโนโลยีการผลิตพืช คณะเทคโนโลยีการเกษตร สถาบันเทคโนโลยีพระจอมเกล้าเจ้าคุณทหารลาดกระบัง 10520
* Corresponding author, E-mail: chorkaew.an@kmitl.ac.th

พบว่า cinnamic acids มีความสามารถในการต้านอนุมูลอิสระสูงกว่า benzoic acids เมื่อทดสอบกับไขมันเลวของมนุษย์ (Human Low-Density Lipoprotein; LDL) (Natella et al., 1999)

Flavonoids สารประกอบในกลุ่มฟลาโวนอยด์มีแกนโครงสร้างแบบ C6-C3-C6 ซึ่งจะถูกเรียกว่าวงแหวน A, C และ B ตามลำดับ ในระหว่างที่เกิดปฏิกิริยาทางเคมีจะเกิดการเปลี่ยนแปลงที่วงแหวน C มากที่สุด ดังนั้น ความหลากหลายของสารประกอบในกลุ่มนี้ส่วนใหญ่จะเกิดจากความแตกต่างและความหลากหลายของวงแหวน C เป็นส่วนใหญ่ (Vermerris and Nicholson, 2006) ทำให้สารในกลุ่มนี้แบ่งย่อยได้อีกหลายกลุ่ม เช่น isoflavones, neoflavonoids, chalcones, flavones, flavonols, flavanones และ flavanonols, flavanols, proanthocyanidins และ anthocyanidins โดย anthocyanidins เป็นสารที่ทำให้เกิดรงควัตถุสีแดง น้ำเงิน และม่วง ในดอกไม้ ผลไม้ และผักชนิดต่าง ๆ รวมทั้งธัญพืชบางชนิด เช่น ข้าว

สารประกอบฟีนอล เช่น ฟลาโวนอยด์ และแอนโธไซยานิน ถูกสังเคราะห์ที่บริเวณ cytosol และถูกส่งไปเก็บใน vacuole ของเซลล์พืช (Tanaka et al., 2008) การสังเคราะห์สารประกอบฟีนอลต้องผ่านกระบวนการหลัก ๆ 3 กระบวนการ ได้แก่ 1) กระบวนการย่อยสลายคาร์โบไฮเดรตที่ได้จากการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยผ่านวัฏจักรไกลโคไลซิสและเพนโตสฟอสเฟต เพื่อให้ได้ Phosphoenolpyruvate (PEP) และ erythrose 4-phosphate 2) หลังจากนั้น สารทั้งสองจะถูกนำเข้าสู่วิถี shikimate เพื่อใช้เป็นสารตั้งต้นสำหรับการสังเคราะห์กรดอะมิโนฟีนิลอะลานีน และ 3) กรดอะมิโนฟีนิลอะลานีนจะถูกนำเข้าสู่ phenylpropanoid เพื่อสังเคราะห์สารประกอบฟีนอลชนิดต่าง ๆ (Vogt, 2010)

ความแห้งแล้งและการเกิด oxidative stress

ความแห้งแล้ง (drought) เป็นปัญหาหนึ่งที่ส่งผลกระทบต่อการเจริญเติบโตและผลผลิตของพืช โดยในสภาพแล้งปริมาณน้ำในดินและในต้นพืชจะลดลง ทำให้แรงดันเต่งของเซลล์พืชลดลง พืชมีการปิดปากใบเพื่อลดการคายน้ำ และทำให้การสังเคราะห์แสงของพืชลดลง ความเครียดเนื่องจากการขาดน้ำ ทำให้พืชเกิดการสร้าง Reactive Oxygen Species (ROS) ที่มากเกินความสมดุลภายในเซลล์ ROS ที่พบมี 2 แบบคือ แบบที่เป็น free radical ได้แก่ superoxide radicals ($O_2^{\bullet}$), hydroxyl radical ($OH^{\bullet}$), perhydroxy radical ($H\ O_2^{\bullet}$) และ alkoxy radicals ($RO^{\bullet}$) แบบที่เป็น non-radical (molecular) ได้แก่ hydrogen peroxide (H_2O_2) และ singlet oxygen ($^1O_2$) (Gill and Tuteja, 2010) ซึ่งถ้ามีการสะสมอนุมูลอิสระเหล่านี้เป็นจำนวนมากภายในเซลล์พืช จะทำให้เกิดสภาวะที่เรียกว่า “oxidative stress” โดยอนุมูลอิสระจะทำให้เกิดความเสียหายต่อองค์ประกอบต่าง ๆ ภายในเซลล์ เช่น ไขมันที่ฝังตัวบริเวณเยื่อหุ้มเซลล์ โปรตีน คาร์โบไฮเดรต เอนไซม์ รงควัตถุ และกรดนิวคลีอิก และถ้าสภาพเช่นนี้มีความรุนแรงมากและเกิดขึ้นเป็นระยะเวลานาน อาจส่งผลให้พืชตายได้ (Sade et al., 2011) ROS ยังสามารถเกิดขึ้นได้เมื่อพืชเผชิญกับภาวะความเครียดอื่น ๆ เช่น ความเค็ม อุณหภูมิสูง การเกิดโรค แสง และมลภาวะ (Bartwal et al., 2013)

กระบวนการสร้าง ROS และการตอบสนองของสารประกอบฟีนอลิกเมื่อกระทบแล้ง

บริเวณที่เกิดการสร้าง ROS ภายในเซลล์มีหลายตำแหน่ง เช่น คลอโรพลาสต์ ไมโทคอนเดรีย เพอรอกซิโซม รวมทั้งกระบวนการขนส่งอิเล็กตรอน บางปฏิกิริยาถูกสร้างได้ปกติภายในเซลล์ เช่น ปฏิกิริยาการสังเคราะห์แสงและการหายใจ (Gill and Tuteja, 2010) ในสภาวะปกติ การสร้าง ROS เกิดในอัตราที่ต่ำ (240 μM s^{-1} ในเซลล์ และในคลอโรพลาสต์มี H_2O_2 ในระดับ 0.5 μM) แต่เมื่อพืชเกิดความเครียดเนื่องจากการขาดน้ำ ความสมดุลภายในเซลล์จะลดลง โดยการขาดน้ำชักนำให้เกิดการสร้าง ROS เพิ่มมากขึ้น (240-720 μMs^{-1} ในเซลล์ และในคลอโรพลาสต์มี H_2O_2 ในระดับ 5-15 μM) (Polle, 2001) การเพิ่มขึ้นของ ROS เนื่องจากการขาดน้ำเป็นผลมาจากการปิดปากใบ ทำให้ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ผ่านปากใบได้น้อยลง การสังเคราะห์แสงจึงลดลง ทำให้ $NADP^+$ ซึ่งเป็นตัวรับอิเล็กตรอนที่ถูกสร้างมาจากวัฏจักรไกลโคไลซิสลดลง แต่การรับพลังงานแสงเท่าเดิม ทำให้เกิดความไม่สมดุลระหว่างจำนวนอิเล็กตรอนและตัวรับอิเล็กตรอนภายในเซลล์ (Figure 1) อิเล็กตรอนที่มีมากในเซลล์จึงเข้าสู่กระบวนการหายใจแสงและ/หรือ Mehler reaction โดย O_2 จะเป็นตัวรับอิเล็กตรอนแทน $NADP^+$ ทำให้เกิดอนุมูลอิสระขึ้น (Carvalho, 2008)

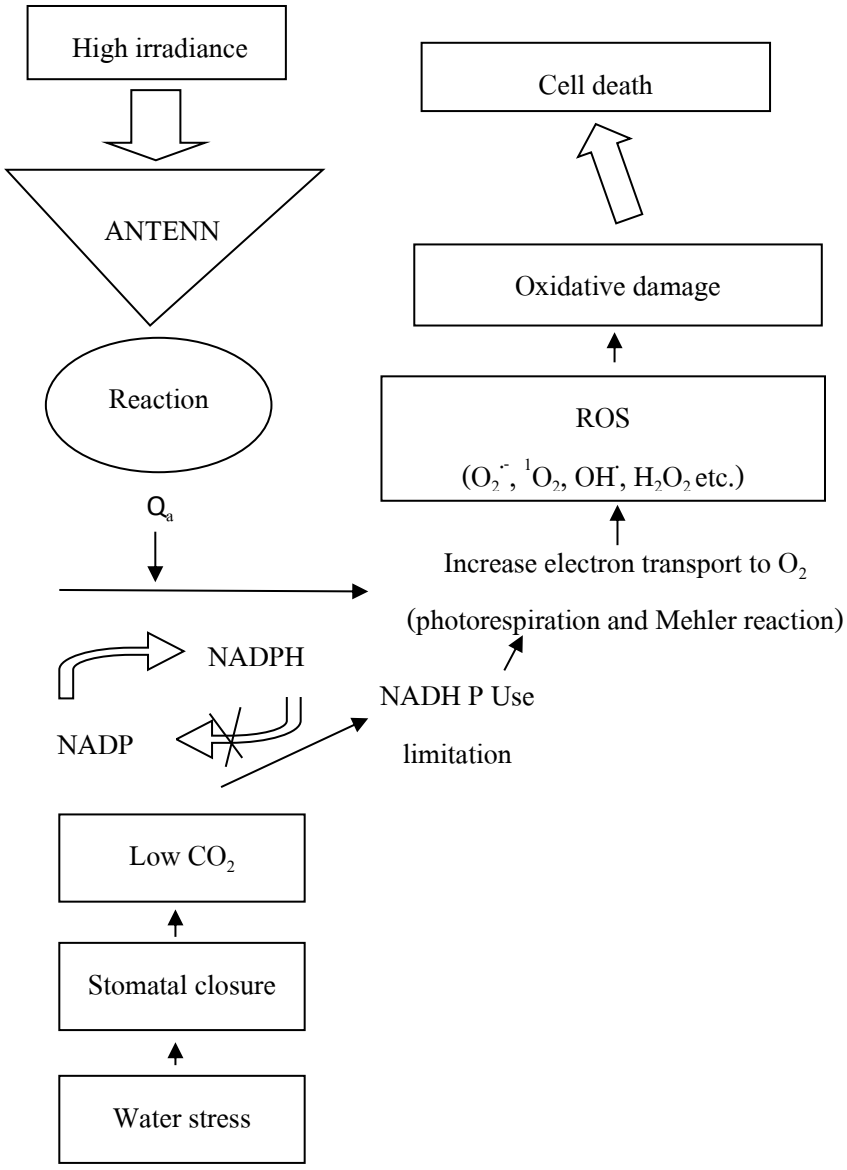

Figure 1 ROS production under drought stress.

Source: Adapted from Medrano et al. (2002)

เมื่อพืชต้องเผชิญกับสภาพแล้ง และอนุมูลอิสระถูกสร้างมากขึ้นจนเกินความสมดุล องค์ประกอบต่าง ๆ ภายในเซลล์พืชจะถูกทำลาย สารประกอบในกลุ่มฟีนอลเป็นสารจำพวกหนึ่งที่มีฤทธิ์ในการต้านอนุมูลอิสระที่ดี โดยมีบทบาทในการดักจับอนุมูลอิสระไม่ให้ไปกระตุ้นหรือก่อให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันได้ กลไกการทำงานของสารต้านอนุมูลอิสระมีหลายกลไกด้วยกัน เช่น การดักจับอนุมูลอิสระ (radical scavenging) การยับยั้งการทำงานของซิงเกล็ทออกซิเจน ($^1O_2$) การหยุดปฏิกิริยาการสร้างอนุมูลอิสระ (chain breaking) และการยับยั้งการทำงานของเอนไซม์ที่เร่งปฏิกิริยา (Jirum and Srihanam, 2011)

การตอบสนองของพืชต่อสภาวะความเครียดแล้งสามารถแบ่งออกได้เป็น 3 ระยะ (Figure 2) โดยในระยะแรกที่พืชเริ่มเจอกับสภาวะแล้ง ปริมาณ ROS จะอยู่ในระดับปกติที่คงที่ แต่เมื่อพืชขาดน้ำไปได้ระยะหนึ่ง ปากใบจะเริ่มปิดเพื่อลดการสูญเสียน้ำ ทำให้ปริมาณ ROS เพิ่มมากเกินกว่าปกติ พืชก็จะเริ่มปรับตัวโดยกระตุ้นระบบการต้านอนุมูลอิสระให้ทำงาน ทั้งระบบการกำจัดอนุมูลอิสระที่เป็นเอนไซม์ เช่น ระบบ SOD, APX และ GR รวมถึงระบบการกำจัดอนุมูลอิสระที่ไม่ใช่เอนไซม์ เช่น สารฟีนอลชนิดต่าง ๆ ระบบเหล่านี้จะทำงานร่วมกันเพื่อกำจัดอนุมูลอิสระที่มากเกินภายในเซลล์ แต่ถ้าพืชประสบกับสภาวะแล้งที่รุนแรงและยาวนานต่อไปเรื่อย ๆ (ระยะที่สาม) ปริมาณ ROS จะมีมากเกินกว่าที่ระบบการต้านอนุมูลอิสระของพืชจะทำงานไหว ซึ่งจะทำให้พืชเกิดสภาวะ oxidative stress และอาจส่งผลให้พืชตายได้

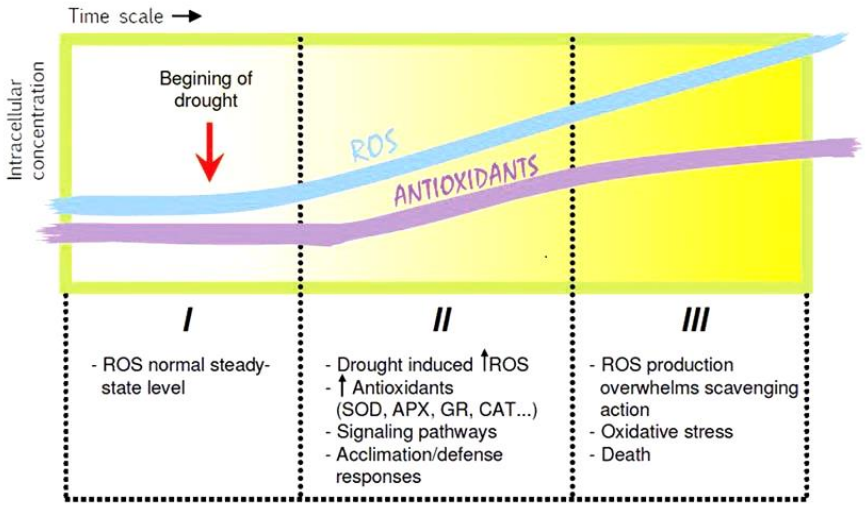

Figure 2 Proposed model of the drought stress response in three successive phase.
Source: Carvalho (2008)

ในพืชชนิดต่าง ๆ การตอบสนองของสารประกอบฟีนอลมีความแตกต่างกันไปตามชนิดและส่วนต่าง ๆ ของพืช เช่น ในใบของถั่วลิสง ข้าวสาลี ข้าวโพด มะเขือเทศ และข้าว พบว่าส่วนใหญ่แล้ว ปริมาณสารฟีนอลในใบจะถูกสร้างมากขึ้นเมื่อกระทบแล้ง (Table 1) ในใบของข้าวโพดที่มีการศึกษาในระยะต้นกล้า โดยให้เจอกับสภาวะแล้งเมื่อข้าวโพดอยู่ในระยะที่มีใบ 5 ใบ โดยให้แล้งเป็นเวลา 3 สัปดาห์ที่ 30-35% ของความชื้นดินที่ระดับความจุสนาม (field capacity) พบว่า ปริมาณของสารฟีนอลิกรวมและกรดเฟอรูลิกมีอัตราการสังเคราะห์เพิ่มขึ้น และการสร้างกรดฟีนอลิกจะมีความสัมพันธ์กับกิจกรรมของเอนไซม์ PAL ซึ่งเป็นเอนไซม์ที่สำคัญในวิถีของการสังเคราะห์สารฟีนอลิก (Hura et al., 2008) เช่นเดียวกับในมะเขือเทศเชอร์รีที่มีการศึกษาผลของการกระทบแล้งต่อการเปลี่ยนแปลงสารประกอบฟีนอลิกในใบ โดยให้แล้งที่ระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นที่ระดับ 50% ของความชื้นดินที่ระดับความจุสนาม พบว่า ในพันธุ์มะเขือเทศที่ทนแล้ง การให้น้ำที่ระดับ 50% ของความชื้นดินที่ระดับความจุสนามสามารถเพิ่มการสังเคราะห์สารฟีนอลิกในใบได้ (Sánchez-Rodríguez et al., 2011) นอกจากนี้ยังมีการศึกษาในถั่วลิสง 5 สายพันธุ์ เมื่อกระทบแล้งช่วงปลายของการเจริญเติบโต (ระยะเติมเต็มเมล็ด) โดยให้แล้งที่ระดับ 1/3 ของความชื้นดินที่ระดับความจุสนาม (field capacity) พบว่า การสร้างสาร ฟีนอลิกในใบของถั่วลิสงมีอัตราเพิ่มขึ้นในทุกสายพันธุ์ (Aninbon et al., 2016a) ผลการทดลองสอดคล้องกับ Aninbon et al. (2016b) ที่พบว่า เมื่อถั่วลิสงกระทบแล้งช่วงกลางของการเจริญเติบโต โดยงดให้น้ำที่อายุ 30-60 วันหลังปลูก จะทำให้สารฟีนอลิกในใบจะเพิ่มสูงขึ้น

สำหรับอิทธิพลของการกระทบแล้งต่อปริมาณสารฟีนอลิกในส่วนของเมล็ดนั้น มีการรายงานที่แตกต่างกันไปตามแต่ชนิดพืช เช่น เมล็ดของยี่หร่า (*Cuminum cyminum* L.) ที่ให้กระทบแล้ง 2 ระดับคือ 50% ของความชื้นดินที่ระดับความจุสนาม (moderate water deficit) และ 25% ของความชื้นดินที่ระดับความจุสนาม (severe water deficit) พบว่า เมื่อยี่หร่ากระทบแล้งที่ระดับ 50% ของความชื้นดินที่ระดับความจุสนาม จะมีการสะสมปริมาณสารฟีนอลิกมากที่สุด รองลงมาคือ 25% และ 100% ของความชื้นดินที่ระดับความจุสนาม ตามลำดับ (Rebey et al., 2012) อย่างไรก็ตาม มีรายงานว่า การสร้างสารฟีนอลิกลดลงเมื่อกระทบแล้ง เช่นในเมล็ดของข้าวโอ๊ต โดยทำการทดลองในข้าวโอ๊ต 2 สายพันธุ์ และให้กระทบแล้งในช่วงการพัฒนาของเมล็ด โดยให้แล้งประมาณ 30% ของสภาพที่ได้รับน้ำปกติ พบว่า ปริมาณสารฟีนอลิกรวมในเมล็ดของทั้งสองสายพันธุ์ลดลง (Gallagher et al., 2010) เช่นเดียวกับในเมล็ดของถั่วลิสง เมื่อกระทบแล้งช่วงปลายของการเจริญเติบโต (ระยะเติมเต็มเมล็ด) โดยให้แล้งที่ระดับ 1/3 ของความชื้นดินที่ระดับความจุสนาม (field capacity) พบว่า การสังเคราะห์สารฟีนอลิกรวมในเมล็ดลดลง (Aninbon et al., 2016a)

Table 1 Phenolic compounds production in different plant species and organs under drought stress.

Plant species	Compounds accumulated	Phenolic compounds	Organ	Refferences
Peanut	total phenolic	increase	leaves	Aninbon et al. (2016a)
Wheat	total phenolic	increase	leaves	Hameed et al. (2013)
Maize	total phenolic, ferulic acid	increase	leaves	Hura et al. (2008)
Cherry tomatoes	flavonoids	increase	middie leave	Sánchez-Rodríguez et al. (2011)
Rice	flavonoids and anthocyanin	increase	leaves	Basu et al. (2010)
Maize	phenolics	decrease	seeds	Ali et al. (2010)
Wild oat	phenolics	decrease	seeds	Gallagher et al. (2010)
Cumin	phenolics	increase	seeds	Rebey et al. (2012)
Peanut	phenolics	decrease	seeds	Aninbon et al.(2016a)
Rehmannia glutinosa	total phenolics	decrease	roots	Chung et al. (2006)

ในส่วนราก มีการศึกษาในรากขององุ่นที่ใช้ทำไวน์ โดยให้กระทบแล้งที่ระดับความชื้น 30% พบว่า สารฟีนอลิกเพิ่มมากขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับพืชที่ได้รับน้ำปกติ โดยเฉพาะ ferilic acid และ *p*-coumaric ซึ่งจะมีปริมาณเพิ่มมากขึ้นอย่างเห็นได้ชัดเมื่อเกิดการกระทบแล้ง (Weidner et al., 2009) แต่อย่างไรก็ตาม การกระทบแล้งที่ระยะ 50 วันหลังปลูกในพืชชนิด *R. glutinosa* ส่งผลให้ปริมาณฟีนอลิกรวมในรากลดลง (Chung et al., 2006)

สรุป

จากรายงานที่ผ่านมาจะเห็นได้ว่า สารประกอบฟีนอลเป็นกลุ่มสารขนาดใหญ่ และมีบทบาทสำคัญเมื่อพืชเกิดการกระทบแล้ง เมื่อพืชขาดน้ำอนุมูลอิสระจะเกิดขึ้นเป็นจำนวนมากภายในเซลล์ พืชต้องมีการปรับตัวเพื่อต่อสู้ให้มีชีวิตรอดโดยการกระตุ้นระบบกำจัดอนุมูลอิสระ ทั้งระบบที่เป็นเอนไซม์และไม่ใช่เอนไซม์รวมทั้งสารประกอบฟีนอลด้วย สารต้านอนุมูลอิสระจะช่วยกำจัดอนุมูลอิสระที่มีมากเกินปกติภายในเซลล์ โดยการดักจับอนุมูลอิสระไม่ให้ไปกระตุ้นหรือก่อให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันได้ ดังนั้นเมื่อพืชเกิดการกระทบแล้ง จะเห็นได้ว่า โดยส่วนใหญ่พืชจะสร้างสารประกอบฟีนอลเพิ่มมากขึ้น แต่อย่างไรก็ตาม การตอบสนองของสารประกอบฟีนอลจะมีความแตกต่างกันขึ้นอยู่กับชนิดของพืช ส่วนต่าง ๆ ของพืช และระยะเวลาที่พืชนั้นกระทบแล้งด้วย เนื่องจากเมื่อพืชกระทบแล้ง จะมีกลไกต่าง ๆ มากมายที่พืชใช้เพื่อต่อสู้กับความแห้งแล้งเข้ามาเกี่ยวข้อง เช่น การปรับตัวทางสรีรวิทยา การเจริญเติบโตของราก ดังนั้นผลการทดลองจากพืชชนิดหนึ่งจึงไม่สามารถใช้กับพืชชนิดอื่น ๆ ได้ จึงควรศึกษาการตอบสนองในพืชแต่ละชนิดเพื่อที่จะสามารถวางแผนและปรับปรุงพันธุ์ให้มีสารชนิดนี้สูง เพื่อสร้างมูลค่าให้แก่พืชนั้น ๆ มากยิ่งขึ้นได้

เอกสารอ้างอิง

Ali, Q., Muhammad, A., and A. Farooq. 2010. Seed composition and seed oil antioxidant activity of maize under water stress. *Journal of the American Oil Chemists' Society* 87(10): 1179-1187.

Aninbon, C., Jogloya, S., Vorasoot, N., Patanothai, A., Nuchadomrong S., and T. Senawong. 2016a. Effect of end of season water deficit on phenolic compounds in peanut genotypes with different levels of resistance to drought. *Food Chemistry* 196: 123-129.

Aninbon, C., Jogloy, S., Vorasoot, N., Nuchadomrong, S., Senawong, T., Holbrook, C. C., and A. Patanothai. 2016b. Effect of mid season drought on phenolic compounds in peanutgenotypes with different levels of resistance to drought. *Field Crops Research* 187: 127-134.

Basu, S., Roychoudhury, A., Saha, P. P., and D. N. Sengupta. 2010. Differential antioxidative responses of indica rice cultivars to drought stress. *Plant Growth Regulation* 60: 51-59.

Bartwal, A., Mall, R., Lohani, P., Guru, S. K., and S. Arora. 2013. Role of secondary metabolites and brassinosteroids in plant defense against environmental stresses. *Journal of Plant Growth Regulation* 32(1): 216-232.

Carvalho, M. H. C. 2008. Drought stress and reactive oxygen species. *Plant Signaling and Behavi*or 3(3): 156-165.

Chen, C.Y.O., and J. B. Blumberg. 2008. Phytochemical composition of nuts. *Asia Pacific Journal of Clinical Nutrition* 17(suppl 1): 329-332.

Chung, I. M., Kim, J. J., Lim, J. D., Yu, C.Y., Kim, S.H., and S. J. Hahn. 2006. Comparison of resveratrol, SOD activity, phenolic compounds and free amino acids in *Rehmannia glutinosa* under temperature and water stress. *Environmental and Experimental Botany* 56(1): 44-53.

Dixon, R. A., and N. L. Paiva. 1995. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. *The Plant Cell* 7(7): 1085-1097.

Gallagher, R. S., Kristen, L.G., Lidewij, H. K., Jairus, R., Dennis, P., Sebastian, R., Mark, B., and E. F. Patrick. 2010. Shade and drought stress-induced changes in phenolic content of wild oat (*Avena fatua* L.) seeds. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry* 6(4): 90-107.

Gill, S. S., and N. Tuteja. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 48(12): 909-930.

Hameed, A., Goher, M., and N. Iqbal. 2013. Drought induced programmed cell death and associated changes in antioxidants, proteases, and lipid peroxidation in wheat leaves. *Biologia Plantarum* 57(2): 370-374.

Hura, T., Hura, K., and S. Grzesiak. 2008. Contents of total phenolics and ferulic acid, and PAL activity during water potential changes in leaves of maize single-cross hybrids of different drought tolerance. *Journal of Agronomy and Crop Science* 194(2): 104-112.

Jirum, J., and P. Srihanam. 2011. Oxidants and antioxidants: Sources and mechanism. *Academic Journal of Kalasin Rajabhat University* 1(1): 59-70. (in Thai).

Koolachart, R., Jogloy, S., Vorasoot, N., Wongkaew, S., Holbrook, C. C., Jongrungklang, N., Kesmala, T., and A. Patanothai. 2013. Rooting traits of peanut genotypes with different yield responses to terminal drought. *Field Crops Research* 149: 366-378.

Medrano, H., Escalona, J. M., Bota, J., Gulias, J., and J. Flexas. 2002. Regulation of photosynthesis of C_3 plants in response to progressive drought: Stomatal conductance as a reference parameter. *Annual of Botany* 89(7): 895-905.

Natella, F., Nardini, M., Felice, M., and C. Scaccini. 1999. Benzoic and cinnamic acid derivatives as antioxidants: structure-activity relation. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 47(4): 1453-1459.

Polle, A. 2001. Dissecting the superoxide dismutase-ascorbate-glutathione-pathway in chloroplasts by metabolic modeling: computer simulations as a step towards Flux analysis. *Plant Physiology* 126(1): 445-462.

Rebey, I. B., Jabri-Karoui, I., Hamrouni-Sellami, I., Bourgou, S., Limam, F., and B. Marzouk. 2012. Effect of drought on the biochemical composition and antioxidant activities of cumin (*Cuminum cyminum* L.) seeds. *Industrial Crops and Products* 36(1): 238-245.

Sánchez-Rodríguez, E., Moreno, D. A., Ferreres, F., Rubio-Wilhelmi, M. M., and J. M. Ruiz. 2011. Differential responses of five cherry tomato varieties to water stress: changes on phenolic metabolites and related enzymes. *Phytochemistry* 72(8): 723-729.

Sade, B., Soylu, S., and E. Yetim. 2011. Drought and oxidative stress. *African Journal of Biotechnology* 10(54): 11102-11109.

Tanaka, Y., Sasaki, N., and A. Ohmiya. 2008. Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. *The Plant Journal* 54: 733-749.

Vermerris, W., and R. Nicholson. 2006. *Phenolic compound biochemistry*. Netherlands: Springer.

Vogt, T. 2010. Phenylpropanoid biosynthesis. *Molecular Plant* 3(1): 2-20.

Weidner, S., Kordala, E., Brosowska-Arendt, W., Karamac, M., Kosinska, A., and R. Amarowicz. 2009. Phenolic compounds and properties of antioxidants in grape vine roots (*Vitis vinifera* L.) under drought stress followed by recovery. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 78(2): 279-286.

วันรับบทความ (Received date) : 6 ก.พ. 60

วันแก้ไขบทความ (Revised date) : 21 ก.ค. 60

วันตอบรับบทความ (Accepted date) : 10 ก.ย. 62