

2. ทบสวนเอกสาร

2.1 ลักษณะทางพฤกษศาสตร์ของแก่นตะวัน

แก่นตะวัน (ชื่อวิทยาศาสตร์ *Helianthus tuberosus* L.) เป็นพืชล้มลุก (perennial herb) ใบริเป็นกิ่งรูปไข่รูปหัวใจ ดอกสีเหลืองขนาดเล็กรูปทรงคล้ายดอกทานตะวัน ดอกบัวตอง (ทานตะวันป่าทางภาคเหนือของประเทศไทย) ดอกเบญจมาศ (ประเทศจีนและญี่ปุ่น) อยู่ในวงศ์ (Family) Compositae หรือ Asteraceae ตระกูล (Genus) เดียวกับต้นทานตะวัน (*Helianthus annuus*) *Helianthus* spp. ตามความหมายของภาษากรีก คือ “sunflower” *H. tuberosus* จึงให้ความหมายว่าพืชทานตะวันที่มีหัว เมื่อปลูกในเขตร้อนลำต้นสูง 0.6-1.2 เมตร ปลูกในเขตอบอุ่น/อบอุ่นถึงหนาวลำต้นสูง 1.5-3 เมตร ลำต้นและใบมีขนละเอียด ลำต้นอาจไม่มีกิ่งก้านหรือมีกิ่งก้านไถ่ยออก ใบช่วงโคนต้นเป็นใบคู่ที่ทุกข้อ (opposite leaf) และอยู่ตรงข้ามกัน แต่สูงขึ้นไปเป็นใบเดี่ยวสลับข้อ (alternate leaf) ออกดอกสีเหลืองขนาด 6-7.5 เซนติเมตรที่บริเวณปลายยอด เป็นดอกเดี่ยวหรือดอกกลุ่ม จำนวนดอกขึ้นกับพันธุ์และเขตภูมิอากาศของแหล่งที่เจริญเติบโต มีลำต้นใต้ดินทั้งแบบสะโตน (stolon) และไรโซม (rhizome) ซึ่งพัฒนาต่อไปเป็นหัว (tuber) สะสมอาหาร หัวมีตา (bud) จำนวนมากซ่อนอยู่ใต้กาบใบ (scale) อยู่ที่ด้านข้างหัว (axil) และปลายหัว (apex) หัวมีหลายขนาด (3-5 เซนติเมตร x 7.5-10 เซนติเมตร) หลายรูปร่าง (หัวกลมไม่มีแฉ่ หัวรูปยาวและมีแฉ่คล้ายหัวขิงข่า) และสีต่างๆ (สีขาว น้ำตาลอ่อน แดง หรือม่วง) ขึ้นกับพันธุ์และสภาวะทางกายภาพของพื้นที่ปลูก (Seiler 1993, McLaurin et al. 1999, Janoš and Vladimir 2001, Pimsaen et al. 2010, Acar et al. 2011, Ma et al. 2011)

แก่นตะวันมีถิ่นกำเนิดที่ทวีปอเมริกาเหนือในบริเวณซึ่งปัจจุบันเป็นรัฐ Saskatchewan ของแคนาดา จนถึงตอนกลางรัฐ Georgia ของสหรัฐอเมริกา แก่นตะวันเหมือนเป็นวัชพืชเจริญขึ้นอยู่ทั่วไปตามธรรมชาติ แต่เป็นอาหารของชาวอินเดียนแดงพื้นเมือง ต่อจากนั้นแพร่กระจายไปปลูกที่หลายประเทศ ในยุโรป (Sachs et al. 1981) แถบแอฟริกากลาง เอเชีย และออสเตรเลีย รวมถึงการนำแก่นตะวันมาปลูกในประเทศไทย (Denoroy 1996, Janoš and Vladimir 2001, Saengthongpipinit and Sajjaanantakul 2005, สนั่น จอกลอย และคณะ 2549 ก, 2549ข, 2549ค, Ma et al. 2011) จึงเห็นได้ว่าเป็นพืชที่มีการปรับตัวต่อภูมิอากาศ/ภูมิประเทศหลากหลาย แก่นตะวันมีชื่อเรียกแตกต่างกันตามภาษาแต่ละท้องถิ่น แต่ชื่อเรียกทุกชื่อสัมพันธ์กับลักษณะทางพฤกษศาสตร์ เช่น sunflower artichoke ภาษาจีนเรียกเฟือกเบญจมาศ เนื่องจากดอกคล้ายดอกเบญจมาศและมีหัวเหมือนเฟือก เยรูซาเล็ม อาร์ติโชค (Jerusalem artichoke) เป็นชื่อที่รู้จักกันแพร่หลายมากที่สุด เรียกตามภาษาอิตาลี โดยคำ “เยรูซาเล็ม” เพี้ยนมาจากคำ “*Girasola*” ซึ่งแปลความว่าทานตะวัน เช่นเดียวกับ “sunflower” สำหรับในประเทศไทย ตั้งชื่อพืชชนิดนี้ว่าแก่นตะวันเพราะแม้ว่ามีถิ่นกำเนิดในเขตอบอุ่น แต่ปลูกในแถบร้อนได้ดี สามารถปรับตัวได้ดีกับสภาพภูมิอากาศที่แตกต่างกันมาก มี

ความแข็งแรงทนทาน จึงให้ชื่อน้ำหน้าพืชนี้ว่า “แก่น” และเป็นพืชที่ใกล้ชิดกับทานตะวัน จึงให้ชื่อพืชนี้ว่า “แก่นตะวัน” (สนั่น จอกลอย 2549ก, 2549ข, 2549ค)

2.2 การเจริญเติบโตของแก่นตะวัน

การเจริญเติบโตของแก่นตะวันสัมพันธ์กับสภาพอากาศ ในถิ่นกำเนิดและบริเวณอื่นที่มีภูมิอากาศเป็นเขตอากาศอบอุ่นและเขตกึ่งหนาว แก่นตะวันเริ่มเกิดการงอกจากหัวในฤดูใบผลิประมาณเดือนมีนาคม เป็นต้นสมบูรณ์และเจริญเติบโตอย่างมากในฤดูร้อนตั้งแต่เดือนมิถุนายน-สิงหาคมซึ่งเป็นระยะเวลาที่ช่วงกลางวันยาว 14-16 ชั่วโมง ในช่วงนี้แก่นตะวันเกิดการสังเคราะห์อาหารอย่างมีประสิทธิภาพและเก็บอาหารที่แหล่งสะสมตามใบและลำต้น แก่นตะวันมีสรีระวิทยาของการออกดอกไม่ตอบสนองต่อช่วงเวลาการได้รับแสงหรือความยาวของวัน (day-neutral plant) (Rastogi 2009) การออกดอกขึ้นกับอายุและความสมบูรณ์ของต้น โดยทั่วไปเริ่มออกดอกในเดือนกรกฎาคมแต่ถ้าต้นยังสมบูรณ์ไม่พออาจล่าช้าไปถึงเดือนตุลาคม แก่นตะวันบางพันธุ์โตเต็มที่เมื่ออายุ 4-6 เดือน แต่บางพันธุ์โตเต็มที่ไ้ภายใน 2.5-3 เดือน ภาวะการลงหัว (tuberization) ลำเลียงสารอาหารและเมตาบอลิต์จากการสังเคราะห์แสงย้ายไปเก็บสะสมที่ลำต้นใต้ดินเกิดขึ้นเมื่อแก่นตะวันออกดอก และจังหวะพอดีกับการเข้าฤดูใบไม้ร่วงในเดือนกันยายนซึ่งเริ่มเป็นระยะเวลาช่วงกลางวันสั้น 8-10 ชั่วโมง จนกระทั่งเกิดอย่างสมบูรณ์เมื่อใบแห้งตายเกือบหมดต้น หัวพัฒนามาจากเนื้อเยื่อพาเรไคมาของท่ออาหาร (phloem) และท่อน้ำ (xylem) ของลำต้นใต้ดิน

McLaurin et al. (1999) ทดลองปลูกยูเรชาเล็ม อาร์ติโชก (แก่นตะวัน) ในเขตอบอุ่น พบว่ามีการเจริญสูงสุดโดยดูจากจำนวนยอดเกิดขึ้นในสัปดาห์ที่ 10 (2.5 เดือน) ซึ่งได้เกิดการพัฒนาลำต้นใต้ดินแล้วด้วย ในช่วง 16 สัปดาห์แรก (4 เดือน) ยังไม่เกิดการลงหัว น้ำตาลและสารอาหารต่างๆ ส่วนใหญ่ ที่เกิดจากการสังเคราะห์แสง ยังคงเก็บสะสมอยู่ตามใบและลำต้นเหนือดิน ค่านวลสารแห้ง (dry matter) เป็น 92% ของทั้งต้น หลังจากนั้นเมื่อเริ่มมีดอกจะเริ่มการเกิดการลำเลียงสารอาหารต่างๆ ไปที่ลำต้นใต้ดินและเริ่มการลงหัว ค่านวลสารแห้งของลำต้นลดลงจนเหลือ 28% ในสัปดาห์ที่ 30 (เดือนที่ 7.5) ระยะเวลาการเกิดหัวสมบูรณ์อยู่ที่ 24-28 สัปดาห์ (6-7 เดือน)

Soja and Dersch (1992) ทดลองปลูกยูเรชาเล็ม อาร์ติโชก (แก่นตะวัน) 4 พันธุ์ที่ช่วงวันต่างๆ วิเคราะห์ค่าการเจริญเติบโต (growth parameters) เวลาที่เริ่มพัฒนาลำต้นใต้ดินและหัว พบว่าพันธุ์เหล่านั้นไวต่อช่วงวันแตกต่างกัน เมื่อปลูกในช่วงวันสั้นทำให้ลำต้นเตี้ยลง มวลสารแห้งลด ใบเล็กลง แต่เร่งการเกิดลำต้นใต้ดิน เร่งการเกิดหัว และช่วงชีวิตสั้นลง ส่วนการปลูกในช่วงวันยาว ใบและลำต้นเจริญได้ดี แต่เกิดลำต้นใต้ดินและหัวช้า นอกจากช่วงวันจะมีอิทธิพลต่อการเกิดหัวแล้ว สภาพที่ทำให้พืชเกิด photorespiration เพิ่มขึ้นจะทำให้เกิดการสะสมอินูลินลดลงด้วย ยูเรชาเล็ม อาร์ติโชกซึ่งเจริญเติบโตในสภาวะช่วงกลางวันยาวให้ผลผลิตหัวสูงกว่าพืชซึ่งปลูกในสภาวะช่วงกลางวันสั้นกว่า

อย่างไรก็ตามการปลูกยูเรชาเล็ม อาร์ติโชก (แก่นตะวัน) ในเขตร้อนแถบศูนย์สูตรซึ่งมีช่วงกลางวันและกลางคืนใกล้เคียงกัน คือ ประมาณ 12 ชั่วโมงนั้น (ในฤดูหนาวช่วงกลางวันสั้นลงเล็กน้อย

ประมาณ 11 ชั่วโมง) แม้ช่วงวันไม่เหมาะสม แต่ชดเชยได้ตรงที่ อุณหภูมิซึ่งค่อนข้างสูงคงที่ประมาณ 24-30 องศาเซลเซียส ทำให้พืชมีอัตราการเจริญสูง จึงได้ผลผลิตหัวไม่ต่ำเกินไปนัก เจริญเติบโตเร็ว อาร์ติโชก (แก่จนเกินไป) ที่ปลูกในเมืองไทย มีดอกบานเมื่ออายุประมาณ 60-65 วัน และทั้งแปลงปลูกจะมีต้นทยอยออกดอกได้นานประมาณ 2 เดือน เก็บเกี่ยวหัวได้เมื่อปลูก 120-140 วันนับตั้งแต่เริ่มเอาต้นอ่อนลงดิน หรือสังเกตจากดอกเริ่มเหี่ยวหมด ลำต้นเริ่มเปลี่ยนเป็นสีน้ำตาลและลำต้นเริ่มแห้ง

สารประกอบสำคัญที่มีอยู่ในหัวของแก่จนเกินไป ได้แก่ คาร์โบไฮเดรตรวม 62.80-64.50% อินูลิน (inulin) 40.00-50.00 % น้ำตาลรีดิวซ์ (reducing sugar) รวม 4.70-5.00% น้ำตาลกลูโคส 0.60-0.90% น้ำตาลฟรุกโตส 0.70-6.00% น้ำตาลซูโครส 7.00-10.00% โปรตีน 17.12 % (Bekers et al. 2007) องค์ประกอบของสารประกอบสำคัญเหล่านี้แตกต่างกันไปตามพันธุ์และพื้นที่เพาะปลูก

2.3 ภาวะพักตัวของยอดพืช

ภาวะพักตัวของยอดพืช หมายถึง ภาวะทางสรีรวิทยาซึ่งยอดหยุดการเจริญ (resting state) ในช่วงนี้ทั้งตายอด (apical bud) และตาข้าง (proximal bud หรือ lateral bud หรือ axillary bud) ซึ่งเป็นเนื้อเยื่อเจริญของพืชจะถูกเก็บซ่อนอยู่ใต้เกล็ดใบ (leaf scale) เพื่อปกป้องจากเชื้อโรค แมลงตัวเบียนและปัจจัยกายภาพอื่นๆ ภาวะพักตัวแตกต่างจากภาวะหยุดพัก (quiescence) ตรงที่ภาวะหยุดพักนั้นเป็นภาวะที่พืชหยุดการเจริญถ้าสิ่งแวดล้อมเกิดการเปลี่ยนแปลงไม่เหมาะสม แต่พื้นที่ที่สิ่งแวดล้อมเปลี่ยนกลับเหมือนเดิมพืชจะเจริญใหม่ได้ทันที ส่วนใหญ่พบเมื่อพืชขาดน้ำหรือความร้อน ส่วนในกรณีภาวะพักตัวพืชจะยังเจริญไม่ได้แม้จะให้สารอาหารและน้ำเป็นปกติก็ตามต้องใช้เวลานานพอสมควรจึงจะเริ่มเจริญได้ พัฒนาการของภาวะพักตัวของยอดพืชแบ่งเป็น 2 ระยะ ได้แก่ ระยะเตรียมภาวะพักตัว (pre-dormancy) ในช่วงเวลานี้พืชยังอาจกลับมีการเจริญได้ ระยะพักตัว (true dormancy) และระยะหลังพักตัว (post-dormancy) ซึ่งพืชเริ่มเตรียมกลับสู่การเจริญ ภาวะหยุดพักเกิดขึ้นได้กับทั้ง ตายอด ตาข้าง และราก ส่วนภาวะพักตัวเกิดกับการเจริญของตา ยอดและตาข้างเท่านั้น ช่วงวัน (daylength) เป็นปัจจัยที่มีอิทธิพลหลักในการกระตุ้น (trigger) ภาวะพักตัวของพืชในเขตอบอุ่น (temperate) ในช่วงฤดูร้อนซึ่งช่วงวันยาวและช่วงกลางคืนสั้น พืชมีการเจริญเติบโต แต่เมื่อเริ่มเข้าฤดูหนาว ช่วงวันเริ่มสั้นลง พืชจะเริ่มพัฒนาภาวะพักตัว อากาศที่หนาวเย็นเป็นปัจจัยเสริมภาวะพักตัว (Wiersema 2000) ในช่วงเวลาพักตัวนี้พืชมีอัตราการเกิดเมตาบอลิซึมต่ำ การหายใจระดับเซลล์ที่ไม่โทคอนเดรียต่ำ และอัตราการสังเคราะห์โปรตีนต่ำ

Pauas et al. (1986) ศึกษาในไม้พุ่ม *Salix polaris* L. ถิ่นกำเนิดอยู่บริเวณขั้วโลกเหนือแถบคาบสมุทรสแกนดิเนเวีย ซึ่งตาข้างที่ซอกกิ่งของลำต้นเข้าภาวะพักตัว เมื่ออุณหภูมิลดเหลือ 6-9 องศาเซลเซียส คณะวิจัยพบว่า การนำต้น *S. polaris* ที่มีตาข้างระยะพักตัวนี้เก็บที่ 0.5 องศาเซลเซียส 14-42 วันสามารถกระตุ้นการแตกใบจากตาข้างได้ การที่ใช้เวลาต่างกันเป็นผลจากระยะทางสรีรวิทยาของภาวะพักตัวที่ต่างกันของตาข้าง อย่างไรก็ตาม อาจกระตุ้นการออกจากภาวะพักตัวได้เช่นกันหากเปลี่ยนอุณหภูมิ

ภูมิให้สูงขึ้นทันทีจาก 6-9 องศาเซลเซียสเป็น 15 องศาเซลเซียสซึ่งเลียนแบบการเปลี่ยนช่วงฤดูกาลจากฤดูหนาวเป็นฤดูใบไม้ผลิ

การชักนำภาวะพักตัวของตา (induction of bud dormancy) การพัฒนาภาวะพักตัวของตา (development of bud dormancy) และการออกจากภาวะพักตัวของตา (breaking of bud dormancy) เป็นกระบวนการซับซ้อนหลายขั้นตอน การเกิดภาวะพักตัวของตายังเกิดขึ้นไม่พร้อมกัน ดังนั้นจึงมีระยะทางสรีระวิทยาของภาวะพักตัวแตกต่างกัน (Perry 1971) สิ่งแวดล้อมที่เปลี่ยนไปเป็นตัวกระตุ้นให้ตาของพืชเกิดภาวะพักตัว แม้แต่พืชชนิดเดียวกันแต่ต่างสายพันธุ์ยังเกิดการกระตุ้นแตกต่างกัน (Perry and Wang 1960) สำหรับพืชอาศัยในเขตซึ่งอุณหภูมิเย็นจัดในฤดูหนาว ตาข้างเกิดการพักตัวเต็มที่เมื่อถึงช่วงเวลาที่ใบร่วง และเกิดการกระตุ้นการออกจากภาวะพักตัวเมื่อกระทบอุณหภูมิเย็นจัดใกล้จุดเยือกแข็ง

เยรูซาเล็ม อาร์ติโชค (แก่นตะวัน) ในเขตอบอุ่น เจริญเติบโตในฤดูร้อนและฤดูใบไม้ร่วง ก่อนเข้าฤดูหนาวส่วนต้นจะเริ่มเหี่ยวแห้ง ซึ่งในช่วงเวลานี้เองจะเกิดการพัฒนาลำต้นใต้ดิน สารอาหารต่างๆ จะถูกลำเลียงจากใบและต้นมาเก็บสะสมที่ลำต้นใต้ดิน ซึ่งในที่สุดเปลี่ยนสภาพเป็นหัวเก็บสะสมอาหารเพื่อเตรียมพร้อมสำหรับการงอกในฤดูร้อนรอบใหม่ ปัจจัยที่เหนี่ยวนำการลงหัวของเยรูซาเล็ม อาร์ติโชค (แก่นตะวัน) คือ สภาพอากาศและช่วงวันในฤดูหนาว ส่งผลให้เกิดการสังเคราะห์ฮอร์โมนบางชนิดซึ่งกระตุ้นการลงหัว เช่น กรดจาสโมนิก (jasmonic acid) (Yoshihara et al. 1991) แต่งานวิจัยของ Westley (1993) พบว่าการเด็ดาดอก (inflorescence bud) ที่มีผลกระตุ้นให้เกิดหัวเยรูซาเล็ม อาร์ติโชค (แก่นตะวัน) มากขึ้น และขนาดของหัวใหญ่ขึ้นด้วย ภาวะพักตัวของหัวแก่นตะวันทำให้หัวแก่นตะวันทนทานอากาศหนาวเย็นในช่วงฤดูหนาวเมื่ออุณหภูมิอาจลดต่ำกว่าจุดเยือกแข็ง อาจอยู่รอดได้แม้ว่าจะฝังอยู่ใต้ดินมากกว่า 7 เดือน

Jordan and Chapman (1971) ตัดแบ่งหัวเยรูซาเล็ม อาร์ติโชค (แก่นตะวัน) เป็นชิ้น บ่มเป็นเวลา 0, 3 และ 24 ชั่วโมง ในน้ำกลั่นที่อุณหภูมิ 25 องศาเซลเซียส แล้วนำมาเตรียมตัวอย่างเพื่อศึกษาลักษณะโครงสร้างภายในเซลล์พารانشิม (parenchymal cell) ของเนื้อเยื่อด้วยเทคนิคกล้องจุลทรรศน์ลำแสงอิเล็กตรอนแบบส่องผ่าน (transmission electron microscopy) พบการเปลี่ยนแปลงที่เวลา 3 ชั่วโมงซึ่งโครมาตินเริ่มจัดตัวเป็นโครงสร้างนิวคลีโอลัส (nucleolus) และเมื่อถึง 24 ชั่วโมงเกิดบริเวณนิวคลีโอลัสอย่างสมบูรณ์ แสดงว่าเกิดกิจกรรมการสร้าง rRNA และไรโบโซมซึ่งเป็นตัวบ่งชี้จุดเริ่มการมีกิจกรรมของเซลล์ นั่นคือเกิดการกระตุ้นการหยุดภาวะพักตัว

Kamisaka and Masuda (1971) ศึกษาโดยนำหัวเยรูซาเล็ม อาร์ติโชค (แก่นตะวัน) ซึ่งเก็บรักษาในที่เย็นมากระตุ้นการงอกด้วยฮอร์โมนออกซิน (auxin) ชนิด 2,4-D ซึ่งมีรายงานแล้วว่ามียผลกระตุ้นการสร้าง RNA (Masuda and Tanimoto 1967) ปรากฏว่า ฮอร์โมนนี้ยังทำให้เกิดการเพิ่มอัตราส่วนของปริมาณ DNA ที่ไม่มีโปรตีนฮิสโตนจับต่อปริมาณ DNA ที่เป็นโครงสร้างโครมาตินแล้ว (มีฮิสโตนจับ) แสดงว่า ออกซินสามารถเหนี่ยวนำการออกจากภาวะพักตัวของตาที่หัวเยรูซาเล็ม อาร์ติโชคโดยกระตุ้นให้เกิดการสร้าง DNA แต่ยังไม่มีข้อสรุปว่าส่งผลกระทบโดยตรงหรือเกิดขึ้นต่อเนื่องจากการที่มีผลกระตุ้นการสร้าง RNA

Phillips and Dodds (1977) ศึกษาการกระตุ้นให้ขึ้นตักของหัวเยรูซาเล็ม (แก่นตะวัน) ออกจากภาวะพักตัว เกิดการงอกยอดอ่อนบนกระดาดเพาะซึ่งชุ่มด้วยอาหารสังเคราะห์ พบว่า อาหารสังเคราะห์ที่มีองค์ประกอบไนโตรเจนต่ำ มีอัตราส่วนของฮอร์โมนออกซินกับไซโตไคนิน (cytokinin) เหมาะสมจะกระตุ้นให้เซลล์พารენไคมาเริ่มเกิดพัฒนาการ (differentiation) สร้างส่วนประกอบ tracheary elements ของระบบท่อลำเลียงน้ำ (xylem) ภายใน 48 ชั่วโมงและสร้างสมบูรณ์ภายใน 48-56 ชั่วโมง หลังจากนั้นอีก 20-30 ชั่วโมง จึงเริ่มเกิดการแบ่งเซลล์แบบพร้อมกัน รวมเวลาของการเปลี่ยนแปลงทั้งสิ้นประมาณ 76- 86 ชั่วโมง

Bagni et al. (1980) ตรวจวัดการเปลี่ยนแปลงระดับปริมาณของสารกลุ่มพอลิเอมีน (polyamines) ในช่วงเวลาออกจากภาวะพักตัวของหัวเยรูซาเล็ม อาร์ติโชค (แก่นตะวัน) พบว่า เพิ่มขึ้นถึงระดับที่สามารถทดสอบได้ว่ากระตุ้นการสังเคราะห์โปรตีน ตรงกันข้ามปริมาณของกรดอะมิโนอาร์จินีน (arginine) และกลูตามีน (glutamine) ซึ่งเป็นสารประกอบไนโตรเจนสะสม (storage N-compound) ชนิดหลักของหัว รวมทั้งฮอร์โมนพืชชนิดกรดแอบซีสซิก (abscisic acid) มีระดับลดลง จากข้อมูลนี้ใช้ในการทดสอบหาสารเคมีที่จะช่วยกระตุ้นการออกจากภาวะพักตัวของหัวเยรูซาเล็ม อาร์ติโชค ได้ผลว่าสาร 2, 4-D กระตุ้นให้เกิดการเปลี่ยนแปลงดังกล่าวได้ภายใน 15 นาที

Bennici et al. (1982) ศึกษาการออกจากภาวะพักตัวของเยรูซาเล็ม อาร์ติโชค (แก่นตะวัน) ตัดหัวพันธุ์เป็นชิ้น กระตุ้นด้วยอิทธิพลของฮอร์โมนออกซินชนิด 2,4-D ประเมินเวลาที่ต้องใช้เพื่อออกจากภาวะพักตัว โดยติดตามการแบ่งตัวครั้งแรกของเซลล์พารენไคมา เปรียบเทียบกันระหว่างหัวพันธุ์ที่เก็บไว้เป็นเวลาต่างๆ กันก่อนการทดลอง ผลปรากฏว่า ยิ่งเก็บหัวพันธุ์ไว้นาน ยิ่งต้องใช้เวลาเพิ่มขึ้นสำหรับการออกฤทธิ์ของฮอร์โมนที่จะกระตุ้นให้เกิดการแบ่งเซลล์รอบแรก

Palmer and Gunning (1984) ศึกษาผลของฮอร์โมนออกซินชนิดกรดอินโดลอะซิติก (indole-3-acetic acid; IAA) หรือฮอร์โมนไซโตไคนิน 4 ชนิด คือ เบนซิลอะดีนีน ซีเอติน (zeatin) ไคนิติน (kinetin) และซีเอตินไรโบไซด์ (zeatin riboside) ต่อการแบ่งเซลล์เนื้อเยื่อพารენไคมาของหัวเยรูซาเล็ม อาร์ติโชค (แก่นตะวัน) ซึ่งตัดเป็นชิ้น บ่มแช่เป็นเวลา 42 ชั่วโมง ในน้ำกลั่นที่มีฮอร์โมนข้างต้นดังกล่าวชนิดใดชนิดหนึ่งด้วยความเข้มข้นที่กำหนดแน่นอน พบว่า ฮอร์โมนทุกชนิดกระตุ้นให้เกิดการแบ่งเซลล์แบบพร้อมกันซึ่งไม่พบผลเช่นนี้ในการทดลองที่บ่มเนื้อเยื่อในน้ำกลั่นที่ไม่มีฮอร์โมน

Venaut et al. (1993) ใช้วิธีทางเคมีภูมิคุ้มกัน (immunochemistry) ศึกษาปริมาณของเอนไซม์อินเวอร์เตส (invertase) พบว่า ในเนื้อเยื่อตาที่งอกยอดของหัวเยรูซาเล็มอาร์ติโชค (แก่นตะวัน) มีระดับเอนไซม์เพิ่มขึ้นจากระดับที่วัดได้ของเนื้อเยื่อพักตัวส่วนอื่นของหัว

Bajji (2007) ศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างเมตาบอลิซึมของไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (hydrogen peroxide metabolism) กับการหยุดพักตัวของหัวมันฝรั่ง ผลการทดลองแสดงว่า ขณะที่เกิดการงอกยอดของตาที่หัวมันนั้น ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ในส่วนเนื้อเยื่อพารენไคมาของหัวมันมีค่าคงที่ ไม่แตกต่างจากในช่วงขณะพักตัว แต่วัดปริมาณได้เพิ่มมากขึ้น 6-7 เท่าในทั้งตายอดและตาข้าง

2.4 ความสัมพันธ์ระหว่างการเจริญของเซลล์กับการเกิดอนุมูลอิสระ

เมื่อเซลล์อยู่ในภาวะถูกกระตุ้นให้มีการเจริญ จะมีการขนส่งออกซิเจนเข้าสู่เซลล์เพิ่มขึ้น เพื่อใช้ในกระบวนการกลูโคสหายใจในไมโทคอนเดรีย โดยทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอนตัวสุดท้าย จึงมีโอกาสดูดซับอิเล็กตรอนที่โมเลกุลของออกซิเจนจะเกิดความผิดพลาดในปฏิกิริยารับอิเล็กตรอน ไม่เปลี่ยนเป็นน้ำ ซึ่งเป็นผลิตภัณฑ์ตามปกติของปฏิกิริยา แต่เปลี่ยนเป็นอนุมูลอิสระของออกซิเจนมากขึ้น เช่น อนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์ (superoxide: $O_2^{\cdot-}$) และอนุมูลอิสระไฮดรอกซิล ($HO^{\cdot}$) เป็นต้น (Møller 2001) อนุมูลอิสระเหล่านี้ไวต่อการทำปฏิกิริยาต่างๆซึ่งส่งผลกระทบต่อการทำงานของเซลล์และอาจทำให้ชีวโมเลกุลองค์ประกอบต่างๆ ภายในเซลล์ถูกทำลายเสียหาย เซลล์จึงมีระบบกำจัดอนุมูลอิสระ ซึ่งแบ่งเป็น 2 ระบบ ได้แก่ ระบบกำจัดอนุมูลอิสระแบบไม่ใช้เอนไซม์ และระบบกำจัดอนุมูลอิสระแบบใช้เอนไซม์ ตัวอย่างเช่น เอนไซม์ซูเปอร์ออกไซด์ดิสมิวเตส (superoxide dismutase: SOD) แคตาเลส (catalase) กลูตาไธโอนเปอร์ออกซิเดส (glutathione peroxidase) กลูตาไธโอนรีดักเตส (glutathione reductase) กลูตาไธโอน-S-ทรานสเฟอเรส (glutathione-S-transferase) เป็นต้น

เอนไซม์ซูเปอร์ออกไซด์ดิสมิวเตสเป็นเอนไซม์สำคัญในกระบวนการกำจัดอนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์ เปลี่ยนซูเปอร์ออกไซด์ซึ่งเป็นพิษต่อเซลล์ให้เป็นออกซิเจนและไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2) ซึ่งเป็นโมเลกุลที่มีพิษต่อเซลล์น้อยลง กลไกการทำงานของเอนไซม์ซูเปอร์ออกไซด์ดิสมิวเตสแสดงดังสมการ $2O_2^{\cdot-} + 2H^+ \longrightarrow H_2O_2 + O_2$

2.5 ไอโซไซม์ของซูเปอร์ออกไซด์ดิสมิวเตส

ไอโซไซม์ คือ กลุ่มของเอนไซม์ที่เร่งปฏิกิริยาเดียวกัน แต่โครงสร้างของเอนไซม์ต่างกัน อาจเป็นทั้งระดับโครงสร้างปฐมภูมิ (primary structure) โครงสร้างตติยภูมิ (tertiary structure) หรือโครงสร้างจตุรภูมิ (quaternary structure) ตลอดจนอาจแตกต่างกันในการใช้สารโคแฟกเตอร์ (cofactor) หรือโคเอนไซม์ (coenzyme) โดยที่ไอโซไซม์แต่ละชนิดนั้นจะมีสมบัติเหมาะสมกับสภาพแวดล้อมต่าง ๆ กันภายในเซลล์หรือต่างอวัยวะ

เอนไซม์ซูเปอร์ออกไซด์ดิสมิวเตสมีทั้งหมด 3 ไอโซไซม์ โดยแบ่งตามชนิดของโลหะไอออนที่เป็นหมู่พรอสเทติก (prosthetic group) ตรงบริเวณเร่งของเอนไซม์ ได้แก่ manganese superoxide dismutase (Mn-SOD) iron superoxide dismutase (Fe-SOD) และ copper/zinc superoxide dismutase (Cu/Zn-SOD) ในยูคาริโอต ไอโซไซม์ชนิด Mn-SOD และ Fe-SOD พบได้ที่บริเวณคลอโรพลาสต์และไมโทคอนเดรีย แต่ Cu/Zn-SOD นั้นส่วนพบได้ที่ไซโตพลาสซึม คลอโรพลาสต์และไมโทคอนเดรีย (Palma et al. 1987; Kanemastu and Asada 1991; Mittler 2002)