

การปันส่วนธาตุเหล็กและสังกะสีในระยะเต็มเมล็ดของต้นข้าว

Iron and zinc partitioning in rice plant during grain filling

ช่อเพชร แสนไชย¹, ชนกานต์ เทโบลต์ พรหมอุทัย^{1,4*}, ศันสนีย์ จำจด^{1,4}, Bernard Dell²
และ เบญจวรรณ ฤกษ์เกษม³

Chorpet Saenchai¹, Chankan Thebault Prom-u-thai^{1,4*}, Sansanee JamJod^{1,4},
Bernard Dell² and Benjavan Rerkasem³

บทคัดย่อ: ข้าวมีความเข้มข้นของธาตุเหล็กและสังกะสีในเมล็ดต่ำเมื่อเทียบกับเมล็ดธัญพืชอื่น ความรู้และความเข้าใจเกี่ยวกับการปันส่วนธาตุเหล็กและสังกะสีในต้นข้าวระหว่างการสะสมน้ำหนักแห้งในเมล็ดจะใช้เป็นข้อมูลในการเพิ่มปริมาณธาตุทั้งสองชนิดในเมล็ดข้าวได้ การทดลองนี้จึงมีวัตถุประสงค์เพื่อบ่งชี้การสะสมธาตุดังกล่าวในข้าว 4 พันธุ์ ที่ระยะการสะสมน้ำหนักรากแห้งในเมล็ด 10 วันหลังการผสมเกสรและระยะสุกแก่ โดยเก็บข้อมูลการเจริญเติบโต การสะสมธาตุทั้งสองใน ใบธง ใบที่เหลือง ใบตาย ลำต้นและกาบใบ ระวัง และเมล็ด พบว่าความเข้มข้นของธาตุเหล็กในเมล็ดข้าวมีความสัมพันธ์เชิงบวกกับประสิทธิภาพการดูดของราก ($r = 0.74^{**}$) และศักยภาพการลำเลียงจากต้นไปสู่เมล็ด ($r = 0.74^{**}$) ในขณะที่ธาตุสังกะสีพบแค่ความสัมพันธ์เชิงบวกกับประสิทธิภาพการดูดของราก ($r = 0.54^*$) เท่านั้น ในระยะการเต็มเมล็ด การแบ่งปันธาตุเหล็กมีความแปรปรวนในส่วนต่างๆ ของต้นข้าวและระหว่างพันธุ์ข้าว แต่ทุกพันธุ์มีการแบ่งปันธาตุเหล็กจากต้นไปสู่รวงข้าวไม่ต่างกันเพียงร้อยละ 2 – 3 เท่านั้น ตรงกันข้ามกับธาตุสังกะสีที่มีความแปรปรวนในการแบ่งปันทั้งในลำต้นและรวงข้าว โดยพบว่าสัดส่วนการแบ่งปันจากต้นไปสู่รวงข้าวที่ระยะ 10 วันหลังผสมเกสร อยู่ที่ร้อยละ 12 – 21 และเพิ่มขึ้นเป็นร้อยละ 48 – 63 ที่ระยะสุกแก่ และพบว่า การหมุนเวียนธาตุเหล็กและสังกะสีไปสู่เมล็ดมีความแตกต่างกันในข้าวแต่ละพันธุ์ โดยในธาตุเหล็กการหมุนเวียนเกิดขึ้นในส่วนของใบธง ใบ ใบตาย ต้นและกาบใบ ส่วนธาตุสังกะสีพบในใบธง ใบ และ ต้นและกาบใบ การทดลองนี้บ่งชี้ว่าสัดส่วนการปันส่วนของธาตุเหล็กและสังกะสีไปสู่เมล็ดข้าวขึ้นกับความสามารถในการดูดใช้และการหมุนเวียนธาตุของข้าวแต่ละพันธุ์ และศักยภาพในการลำเลียงธาตุเหล็กจากต้นไปสู่เมล็ดก็มีผลต่อการปันส่วนไปสู่เมล็ดด้วย

คำสำคัญ: การแบ่งปัน, การหมุนเวียนธาตุอาหาร, ข้าว, ธาตุเหล็ก, ธาตุสังกะสี

¹ สาขาพืชไร่ ภาควิชาพืชศาสตร์และทรัพยากรธรรมชาติ คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ 50200
Division of Agronomy, Department of Plant Science and Natural Resource, Faculty of Agriculture, Chiang Mai University 50200

² Sustainable Ecosystem Research Institute, Murdoch University, Perth 6150, Australia

³ กลุ่มวิจัยทรัพยากรพันธุกรรมและธาตุอาหารพืช คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ 50200
Plant Genetic Resource and Nutrition Laboratory, Faculty of Agriculture, Chiang Mai 50200

⁴ ศูนย์วิจัยข้าวล้านนา มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Lanna Rice Research Center, Chiang Mai University

* Corresponding author: chanakan15@hotmail.com

ABSTRACT: Iron (Fe) and zinc (Zn) concentrations in rice grain are lower than other cereals. Understanding of Fe and Zn partitioning in rice plant during grain filling will help to increase grain Fe and Zn concentration. Thus, the objective of this study was to investigation the accumulation of Fe and Zn in different plant parts during grain filling among four rice genotypes. Plants were harvested at 10DAA (day after anthesis) and maturity and the samples were separated into flag leaf, leaves, dead leaf, stem+sheath, branch and grain for evaluation of dry weight and analysis of Fe and Zn concentration. The un-husked Fe concentration was positively correlated with root uptake efficiency ($r = 0.74^{**}$) and Fe-HI ($r = 0.74^{**}$), while positive correlation between the un-husked Zn concentration and only root uptake efficiency was found ($r = 0.54^*$). During grain development, Fe and Zn partitioning varied among plant parts and genotypes. There was a clearly different pattern of partitioning among plant parts between Fe and Zn. In the case of Fe, only 2 – 3 % of the whole plant Fe partitioned into the panicle both at 10DAA and maturity in all genotypes while 12 – 21% of Zn in the whole plant partitioned into the panicle at 10DAA and it increased to 48 – 63% at maturity. The remobilization of Fe and Zn into rice grain was varied among rice genotypes. The remobilization of Fe was found in flag leaf, leaves, dead leaf and stem+sheath, while that of Zn was found in flag leaf, leaves and stem+sheath for Zn. This study indicated that partitioning of Fe and Zn into rice grain was dependant on uptake and remobilization efficiency in different rice genotypes. Grain Fe partitioning was also influenced by Fe harvest index.

Keywords: iron, zinc, partitioning, remobilization, rice

บทนำ

ปริมาณธาตุเหล็กและสังกะสีในเมล็ดข้าวขึ้นกับการดูดธาตุทั้งสองชนิดจากดินในช่วงที่เมล็ดกำลังพัฒนา และการหมุนเวียนธาตุเหล็กและสังกะสีมาจากส่วนเจริญของลำต้นไปยังเมล็ดผ่านท่อลำเลียงอาหาร ปริมาณธาตุอาหารที่รากสามารถดูดจากดินขึ้นอยู่กับความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารนั้นๆ ที่มีอยู่ในดิน ส่วนปริมาณการหมุนเวียนธาตุอาหารในต้นพืชขึ้นอยู่กับลักษณะการเคลื่อนที่ภายในท่ออาหารของแต่ละธาตุ (Marschner, 1995) ในเมล็ดข้าวสาลี ธาตุเหล็กและสังกะสีมีการหมุนเวียนจากใบไปสู่เมล็ดได้ดี แต่ธาตุแมงกานีสมีการหมุนเวียนเพียงเล็กน้อยเท่านั้น (Garnett and Graham, 2005; Kutman et al., 2011) โดยทุกธาตุที่ลำเลียงจากต้นสู่เมล็ดข้าวต้องผ่านท่ออาหาร เนื่องจากท่อน้ำไม่มีส่วนที่ติดต่อกับส่วนของเมล็ด (Oparka and Gates, 1984)

ธาตุเหล็กและสังกะสีมีการเคลื่อนย้ายในท่ออาหารด้วยความเร็วปานกลาง (Marschner, 1995) แต่โดยเฉลี่ยในทุกระยะการเจริญของพืช ธาตุสังกะสีมีการเคลื่อนที่ในท่ออาหารสูงกว่าธาตุเหล็ก ในข้าวสาลีพบว่าร้อยละ 70 ของธาตุสังกะสีในส่วนเจริญทางลำต้นถูกหมุนเวียนไปยังเมล็ด (Grusak and DellaPenna, 1999; Garnett and Graham, 2005) การให้ปุ๋ยสังกะสีทางใบพบว่า ช่วยต่อการลำเลียงไปยังส่วนของพืชที่เป็นที่รองรับ (sink) เช่น ส่วนอ่อนของ

รากและต้น (Haslett et al., 2001) กรณีธาตุเหล็กร้อยละ 77 ที่สะสมที่ส่วนเจริญทางลำต้นของข้าวสาลีถูกหมุนเวียนไปยังเมล็ด (Garnett and Graham, 2005) ในอะราบิโดพซิส (*Arabidopsis*) พบว่าธาตุเหล็กและสังกะสีที่สะสมในใบแก่ลดลงร้อยละ 57 และ 56 ตามลำดับ เมื่อเปรียบเทียบกับใบที่เจริญเติบโตเต็มที่ (Himelblau and Amasino, 2001) ในข้าวที่ปลูกในดินที่มีปริมาณสังกะสีในระดับพอเพียงพบว่ามากกว่าร้อยละ 50 ของธาตุสังกะสีที่สะสมอยู่ที่ใบถูกลำเลียงออกไปในส่วนต่างๆ ของต้นข้าว แต่มีเพียงเล็กน้อยเท่านั้นที่ถูกลำเลียงไปสู่เมล็ดข้าว โดยการสะสมสังกะสีในเมล็ดส่วนใหญ่มาจากการดูดของรากและลำเลียงมายังเมล็ดในช่วงที่เมล็ดกำลังพัฒนา (Jiang et al., 2007; Wu et al., 2010) ในทางตรงกันข้ามถ้าปลูกข้าวในดินที่มีธาตุสังกะสีต่ำ พบว่า ธาตุสังกะสีในเมล็ดข้าวส่วนใหญ่ได้มาจากการหมุนเวียนมาจากส่วนเจริญทางลำต้น (Jiang et al., 2008) ซึ่งรูปแบบการลำเลียงและหมุนเวียนธาตุเหล็กเป็นไปในทำนองเดียวกับกับธาตุสังกะสี (Sperotto et al., 2012)

การปลูกข้าวที่มีการขังน้ำส่งผลต่อความเป็นประโยชน์ของธาตุเหล็กและสังกะสีในดิน เนื่องจากภายใต้สภาพดินมีน้ำขัง ทำให้ดินขาดออกซิเจน ธาตุเหล็กจะถูกรีดิวซ์ จาก Fe^{3+} เป็น Fe^{2+} ซึ่งเป็นรูปที่เป็นประโยชน์ต่อพืช แต่อย่างไรก็ตาม ถ้าหากมีปริมาณมากเกินไป อาจเกิดทำให้เกิดธาตุเหล็กเป็นพิษได้ (Ponnamperuma, 1972; Patrick and Ready, 1978;

Tadano and Yoshida, 1978) กรณีของธาตุสังกะสีภายใต้สภาพดินน้ำขังที่ขาดออกซิเจนทำให้มีการเพิ่มขึ้นของ pH และการละลายของคาร์บอนไดออกไซด์ทำให้ธาตุสังกะสีตกตะกอน (Patrick and Reedy, 1978; Alloway, 2008) เป็นสาเหตุทำให้ธาตุสังกะสีมีความเป็นประโยชน์ต่ำ ซึ่งความรู้และความเข้าใจเกี่ยวกับการดูดธาตุทั้งสองชนิดโดยราก การแบ่งปันและหมุนเวียนในข้าวในช่วงที่มีการเติมเมล็ดยังมีข้อมูลไม่ชัดเจน อาจเป็นไปได้ว่าทั้งสองกระบวนการสามารถส่งเสริมการเพิ่มความเข้มข้นธาตุเหล็กและสังกะสีในเมล็ดข้าว ซึ่งความเข้มข้นของธาตุทั้งสองชนิดที่สูงในเมล็ดข้าวจะเป็นประโยชน์ต่อการเจริญเติบโตของต้นกล้า และโภชนาการเมื่อนำเมล็ดไปปลูกและบริโภคตามลำดับ ดังนั้นการศึกษานี้จึงมีวัตถุประสงค์เพื่อ ประเมินประสิทธิภาพการปันส่วนของธาตุเหล็กและสังกะสีในเมล็ดข้าวจากการดูดของรากและหมุนเวียนของธาตุทั้งสองชนิดในต้นข้าวในระยะเติมเมล็ดของข้าวพันธุ์ต่างๆ

วิธีการศึกษา

ใช้ข้าว 4 พันธุ์ได้แก่ ขาวโปงไคร้ (KPK) กข7 (RD7) ขาวดอกมะลิ105 (KDML105) และ IR68144 โดยพันธุ์ IR68144 เป็นพันธุ์ที่มีปริมาณธาตุเหล็กและสังกะสีในข้าวกล้องสูง ซึ่งได้รับการปรับปรุงพันธุ์โดย IRRI (Graham et al., 1999) วางแผนการทดลองแบบ 4x2 Factorial in CRD ทำซ้ำ 4 ครั้ง (32 หน่วยทดลอง) โดยปัจจัยที่ 1 คือ พันธุ์ข้าว และปัจจัยที่ 2 คือระยะเจริญของข้าว 2 ระยะ ได้แก่ 10 วันหลังหลังผสมเกสรและสุกแก่ เพาะเมล็ดพันธุ์ข้าวทั้ง 4 พันธุ์ และย้ายต้นกล้าอายุประมาณ 7 ถึง 10 วัน ไปปลูกในกระถางพลาสติก (ขนาดเส้นผ่าศูนย์กลาง 30 ซม. ลึก 30 ซม.) 6 ต้น/กระถาง/ซ้ำ ซึ่งน้ำลึกประมาณ 5 -10 ซม. จากระดับผิวดินจนสุกแก่ หลังจากย้ายปลูก 14 วัน ใส่ปุ๋ย NPK ทุกกระถางในอัตรา 35 กก. ไนโตรเจน/ไร่ 44 กก. P_2O_5 /ไร่ และ 63 กก. K_2O /ไร่

เก็บตัวอย่างข้าวทุกกระถางที่ 2 ระยะ คือ 10 วันหลังผสมเกสร และสุกแก่ จากนั้นทำการแยกส่วนต้นข้าว คือ ใบธง ใบต่าย ใบที่เหลือ ต้นข้าวรวมกับใบรวง เมล็ดข้าว เปลือกข้าว ข้าวกล้อง นำส่วนต่างๆ ที่แยกไว้ไปล้างด้วยน้ำให้สะอาด และล้างซ้ำอีกครั้งด้วยน้ำ deionized ก่อนนำไปอบที่อุณหภูมิ 70 องศาเซลเซียส 72 ชั่วโมง หลังจากนั้นชั่งน้ำหนักแห้งของส่วนต่างๆ ของต้นข้าวและผลผลิต นำตัวอย่างพืชที่แห้งแล้วไปบด และสุ่มตัวอย่างบดละเอียด 1 กรัม เพื่อไปวิเคราะห์ธาตุเหล็กและสังกะสีในส่วนต่างๆ ของข้าว โดยนำตัวอย่างบดไปเผาในเตาเผา ที่อุณหภูมิ 535 องศาเซลเซียส 8 ชั่วโมง สกัดด้วยกรดไฮโดรคลอริก และวัดปริมาณความเข้มข้นธาตุเหล็กและสังกะสีโดยใช้เครื่อง Atomic Absorption Spectrophotometer (Bell et al., 1991) ปริมาณธาตุอาหารที่สะสมในส่วน of พืช คำนวณได้จาก ความเข้มข้นของธาตุอาหารคูณด้วยน้ำหนักแห้งของพืช สัดส่วนการแบ่งปันธาตุอาหารคำนวณจากร้อยละของปริมาณธาตุอาหารที่สะสมในส่วน of พืชต่อปริมาณธาตุอาหารที่สะสมทั้งต้น และ Harvest index ของธาตุอาหาร คำนวณจาก ปริมาณธาตุอาหารที่สะสมในเมล็ดหารด้วย ปริมาณธาตุอาหารที่สะสมในพืชทั้งต้น การศึกษานี้ทำการศึกษาที่กลุ่มวิจัยทรัพยากรพันธุกรรมและธาตุอาหารพืช คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ ในระหว่างเดือนกันยายน 2551 ถึง เมษายน 2552

ผลการศึกษา

การเจริญเติบโต

ข้าวทั้ง 4 พันธุ์ที่ระยะ 10 วันหลังผสมเกสรมีน้ำหนักแห้งส่วนเหนือดินและน้ำหนักแห้งรากไม่ต่างกัน (Table 1) แต่ที่ระยะสุกแก่ RD7 และ KDML105 มีน้ำหนักส่วนเหนือดินสูงที่สุด ในขณะที่ KPK มีน้ำหนักแห้งส่วนเหนือดินต่ำสุด น้ำหนักแห้งรากของ RD7 สูงที่สุด ส่วนอีก 3 พันธุ์ไม่ต่างกัน พันธุ์ RD7 และ KDML105 ให้ผลผลิตเมล็ดต่อต้นไม่ต่างกัน คือ 11 กรัม/ต้น แต่สูงกว่า KPK และ IR68144 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ซึ่งให้ผลผลิต 6 และ 8 กรัม/ต้น ตามลำดับ ซึ่งผลผลิตของ KPK และ IR68144 ไม่มีความแตกต่างกันทางสถิติ

Table 1 Plant dry weight and grain yield of 4 rice genotypes at 10 DAA and maturity

Genotype	Above ground DM (g/plant)	Root DM (g/plant)	Grain yield (g/plant)
10 DAA			
KPK	16.1	2.3	
IR68144	17.1	2.2	
RD7	23.6	3.3	
KDML105	18.2	2.0	
F-test	ns	ns	
Maturity			
KPK	13.4 c	1.6 b	6.0 b
IR68144	25.1 bc	1.6 b	8.1 b
RD7	33.3 a	2.6 a	11.1 a
KDML105	32.1 ab	1.9 b	11.2 a
F-test	**	**	**

Significant difference in the same column is indicated by different lower case letters by mean of least significant difference at a probability of 5%.

ns, ** = No significant difference, significant difference at $p < 0.01$.

ความเข้มข้นธาตุเหล็กและสังกะสีในเมล็ดข้าว

ปริมาณธาตุเหล็กในข้าวเปลือกและข้าวกล้องมีความแตกต่างระหว่างพันธุ์ แต่พบว่าไม่มีความแตกต่างระหว่างพันธุ์ของปริมาณธาตุเหล็กในเปลือกข้าว (Table 2) IR68144 เป็นพันธุ์ที่มีความเข้มข้นของธาตุเหล็กในข้าวเปลือกสูงที่สุด และ RD7 เป็นพันธุ์ที่มีความเข้มข้นต่ำที่สุด IR68144 และ KPK มีความเข้มข้นของธาตุเหล็กในข้าวกล้องไม่ต่างกันทางสถิติเท่ากับ 8.5 และ 7.9 มิลลิกรัม/กิโลกรัม ตามลำดับ แต่สูงกว่า KDML105 และ RD7 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ปริมาณธาตุสังกะสีในส่วนข้าวเปลือกและข้าวกล้องมีความแตกต่างระหว่างพันธุ์ข้าว แต่ไม่มีความแตกต่างในเปลือกข้าว (Table 2) IR68144 มีความเข้มข้นธาตุสังกะสีในข้าวเปลือกและข้าวกล้องที่สุด (29.2 และ 33.7 มิลลิกรัม/กิโลกรัม) ความเข้มข้นในข้าวเปลือกไม่มีความแตกต่างทางสถิติกับพันธุ์ KPK (25.9

มิลลิกรัม/กิโลกรัม) แต่มีความเข้มข้นในข้าวกล้องสูงกว่าพันธุ์ KPK (30.2 มิลลิกรัม/กิโลกรัม) อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

ความเข้มข้นในข้าวเปลือกมีความสัมพันธ์ทางบวกกับประสิทธิภาพการดูดของรากทั้งธาตุเหล็ก ($r = 0.74^{**}$) และสังกะสี ($r = 0.56^*$) (Figure 1a,b) แต่ไม่พบความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มข้นในข้าวเปลือกกับการดูดใช้ (total uptake) ทั้งสองธาตุ (Fe, $r = 0.04^{ns}$; Zn, $r = -0.02^{ns}$, ไม่ได้แสดงผลการทดลอง) ในขณะที่ความเข้มข้นในข้าวเปลือกมีความสัมพันธ์ทางบวกกับ harvest index ของธาตุเหล็ก ($r = 0.74^{**}$) แต่ไม่พบความสัมพันธ์ในสังกะสี ($r = -0.15^{ns}$) (Figure 1 c,d) อย่างไรก็ตาม พบว่าความเข้มข้นของธาตุเหล็กในข้าวกล้องและข้าวเปลือกมีความสัมพันธ์กันทางบวก ($r = 0.53^*$) เช่นเดียวกับธาตุสังกะสี ($r = 0.87^{***}$) (Figure 2)

Table 2 Fe and Zn concentration in different grain parts of 4 rice genotypes at maturity

	Nutrient concentration (mg/kg)					
	Un-husked		Brown rice		Husk	
	Fe	Zn	Fe	Zn	Fe	Zn
KPK	10.9 bc	25.9 ab	7.9 a	30.2 b	31.0	29.6
IR68144	14.1 a	29.2 a	8.5 a	33.7 a	23.8	28.5
RD7	9.4 c	22.5 bc	5.0 b	22.8 d	28.5	20.7
KDML105	12.5 b	22.1 c	5.7 b	26.7 c	21.9	29.6
F-test	*	**	**	**	ns	ns

Significant difference in the same column is indicated by different lower case letters by mean of least significant difference at a probability of 5%.

ns, *, ** = No significant difference, significant difference at $p < 0.05$ and 0.01 , respectively.

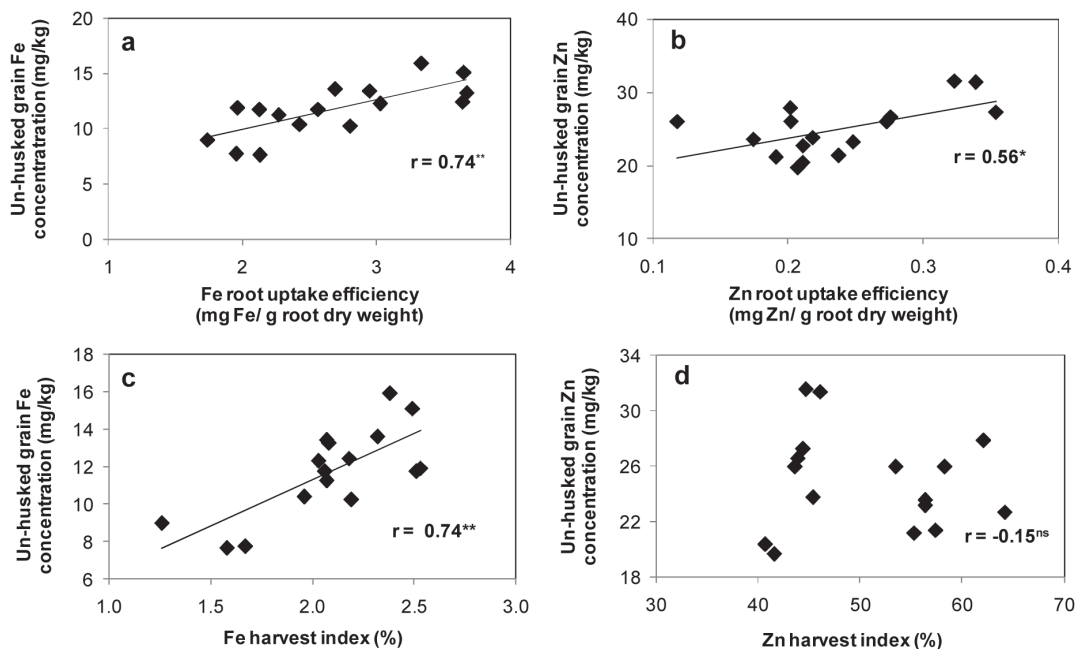


Figure 1 Relationship between root uptake efficiency and un-husked Fe (a) and Zn (b) concentration, harvest index and un-husked Fe (c) and Zn (d) concentration of 4 rice genotypes at maturity

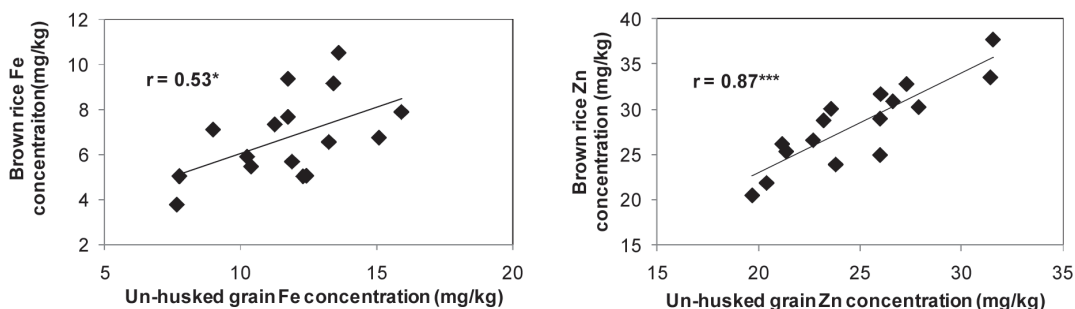


Figure 2 Relationship between brown rice and un-husked grain Fe (left) and Zn (right) concentration of 4 genotypes

การสะสมธาตุเหล็กและสังกะสีในต้นข้าว

การสะสมธาตุเหล็กในต้นข้าวมีปฏิสัมพันธ์ระหว่างพันธุ์กับช่วงระยะเจริญเติบโตในลักษณะที่ศึกษาส่วนใหญ่ ยกเว้นในใบ (Figure 3) พันธุ์ KPK สะสมธาตุเหล็กในใบธงที่ระยะสุกแก่ ลดลงจากระยะ 10DAA ถึงร้อยละ 64 แต่ RD7 เพิ่มขึ้นร้อยละ 96 ในขณะที่ IR68144 และ KDML105 ไม่มีแตกต่างกันทางสถิติระหว่าง 2 ระยะเจริญเติบโต การสะสมในใบตายพบมีเพียง KDML105 เท่านั้นในระยะสุกแก่มีการสะสมเพิ่มขึ้นมากถึงร้อยละ 96 จากระยะ 10DAA ส่วนอีก 3 พันธุ์ไม่แตกต่างกันทางสถิติระหว่าง 2 ระยะเจริญ การสะสมในส่วนลำต้นและกาบใบที่ระยะสุกแก่ IR68144 และ KDML105 มีการสะสมลดลงจากระยะ 10DAA อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ร้อยละ 31 และ 28 ตามลำดับ แต่ RD7 สะสมเพิ่มขึ้นถึงร้อยละ 75 อย่างไรก็ตาม KPK ไม่มีความแตกต่างทางสถิติระหว่าง 2 ระยะเจริญ การสะสมในระแ่งที่ระยะสุกแก่ ทุกพันธุ์มีการสะสมลดลงโดย KPK และ KDML105 ลดลงมากถึงร้อยละ 92 และ 90 จากระยะ 10DAA ส่วนในเมล็ดที่ระยะสุกแก่พบว่า RD7 และ KDML105 มีการสะสมธาตุเหล็กเพิ่มขึ้นจากระยะ 10DAA อย่างชัดเจน คือเพิ่มขึ้นร้อยละ 149 และ 306 แต่ KPK และ IR68144 กลับพบว่าการสะสมธาตุเหล็กระหว่าง 2 ระยะไม่มีความแตกต่างทางสถิติ ในทางตรงกันข้ามการสะสมธาตุสังกะสีในต้นข้าวส่วนใหญ่ไม่พบปฏิสัมพันธ์ระหว่างพันธุ์ข้าวและระยะเจริญ ยกเว้นในใบธง

(Figure 4) การสะสมธาตุสังกะสีในใบธงที่ระยะสุกแก่ KPK มีการสะสมลดลงร้อยละ 52 แต่ KDML105 เพิ่มขึ้นร้อยละ 325 เมื่อเทียบกับระยะ 10DAA ในขณะที่ IR68144 และ RD7 การไม่มีความแตกต่างทางสถิติระหว่างระยะเจริญ การสะสมในใบที่ระยะสุกแก่ต่ำกว่าระยะ 10DDAA ทุกพันธุ์โดย IR68144 มีการสะสมสูงที่สุดและสูงกว่า KPK RD7 และ KDML105 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ประมาณ 1.5 เท่า การสะสมในใบตายทุกพันธุ์มีการสะสมเพิ่มขึ้น KPK เป็นพันธุ์ที่มีการสะสมต่ำที่สุดและ RD7 เป็นพันธุ์ที่มีการสะสมสูงที่สุด การสะสมในต้นและกาบใบที่ระยะสุกแก่มีการสะสมน้อยกว่าที่ระยะ 10DAA อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติทุกพันธุ์ RD7 (เฉลี่ย 489 ไมโครกรัม/ต้น) และ IR68144 (เฉลี่ย 404 ไมโครกรัม/ต้น) มีการสะสมสูงไม่ต่างกันทางสถิติและสูงกว่า KPK และ KDML105 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ส่วนการสะสมในเมล็ดเมื่อสุกแก่พบว่ามีการสะสมเพิ่มขึ้นจากระยะ 10DAA ทุกพันธุ์โดย RD7 IR68144 และ KDML105 การสะสมไม่แตกต่างกันทางสถิติ โดยเฉลี่ย 172, 168 และ 157 ไมโครกรัม/ต้น ตามลำดับ ซึ่งสูงกว่า KPK ที่มีการสะสมโดยเฉลี่ย 104 ไมโครกรัม/ต้น

การแบ่งปันธาตุเหล็กและสังกะสีในต้นข้าว

การแบ่งปันธาตุเหล็กในต้นข้าวมีปฏิสัมพันธ์ระหว่างพันธุ์ข้าว ส่วนต่างๆ ของต้นข้าว และระยะเจริญเติบโต (Table 5, Figure 5a) พันธุ์ KPK และ

IR68144 ซึ่งมีความเข้มข้นของธาตุเหล็กในเมล็ดสูง พบว่าที่ระยะสุกแก่ KPK มีการปันส่วนไปยังลำต้นและใบตายเพิ่มขึ้นและลดลงในใบอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับ 10DAA แต่ IR68144 ไม่มีความแตกต่างทางสถิติในการปันส่วนไปยังส่วนของต้นข้าวระหว่างสองระยะเจริญ RD7 และ KDML105 ซึ่งมีความเข้มข้นธาตุเหล็กในเมล็ดต่ำที่ระยะสุกแก่ RD7 มีการปันส่วนไปลำต้นและกาบใบ และใบตายเพิ่มขึ้นและลดลงในใบอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ แต่ KDML105 มีการปันส่วนไปยังลำต้นและกาบใบและใบลดลง แต่การปันส่วนไปที่ใบตายเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ การปันส่วนไปยังรวงไม่มีความแตกต่างกันทางสถิติในข้าวทั้ง 4 พันธุ์ และทั้ง 2 ระยะ

เจริญอยู่ในช่วงร้อยละ 2 – 4 ในกรณีของธาตุสังกะสี การแบ่งปันธาตุสังกะสีในต้นข้าวสัมพันธ์ระหว่างพันธุ์ข้าว ส่วนต่างๆ ของต้นข้าว และระยะเจริญเติบโต (Table 5, Figure 5b) ที่ระยะสุกแก่มีการปันส่วนไปยังลำต้นและกาบลดลงจากระยะ 10DAA ทุกพันธุ์ KDML105 ลดลงถึงร้อยละ 58 แต่อีก 3 พันธุ์ลดลงร้อยละ 42 – 46 การปันส่วนไปสู่ใบที่ระยะ 10DAA และสุกแก่ทั้ง 4 พันธุ์ไม่มีความแตกต่างกันทางสถิติ การปันส่วนไปสู่ใบตายที่ระยะสุกแก่มีการปันส่วนเพิ่มขึ้นทุกพันธุ์โดยเฉลี่ยร้อยละ 7 เมื่อเปรียบเทียบกับ 10DAA การปันส่วนไปสู่รวงที่ระยะสุกแก่มีการเพิ่มการปันส่วนจากระยะ 10DAA อย่างชัดเจนทุกพันธุ์ โดยเพิ่มขึ้นร้อยละ 35 – 51

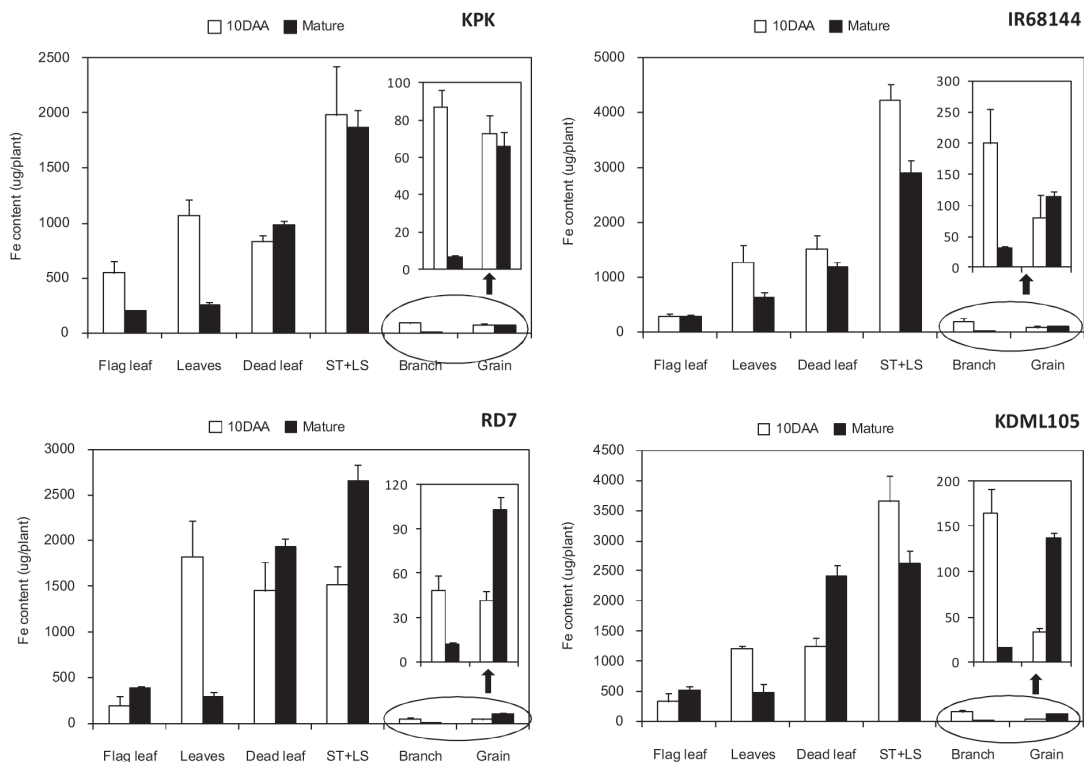


Figure 3 Fe content of 4 genotypes at 10DAA and maturity stage in rice plant. ST+LS, stem+leaf sheath (bars represent standard error of mean, n = 4) KPK and IR68144 are high grain Fe, RD7 and KDML105 are low grain Fe

Table 3 Fe content in plant part of 4 genotypes changing at maturity compared with 10DAA

	Percentage of increase or decrease after 10DAA					
	Flag leaf	Leaves	Dead leaf	ST+LS	Branch	Grain
KPK	-64	-77	+18	-5	-92	-10
IR68144	-4	-50	-22	-31	-84	+42
RD7	+96	-84	+33	+75	-76	+149
KDML105	+56	-60	+94	-28	-90	+306

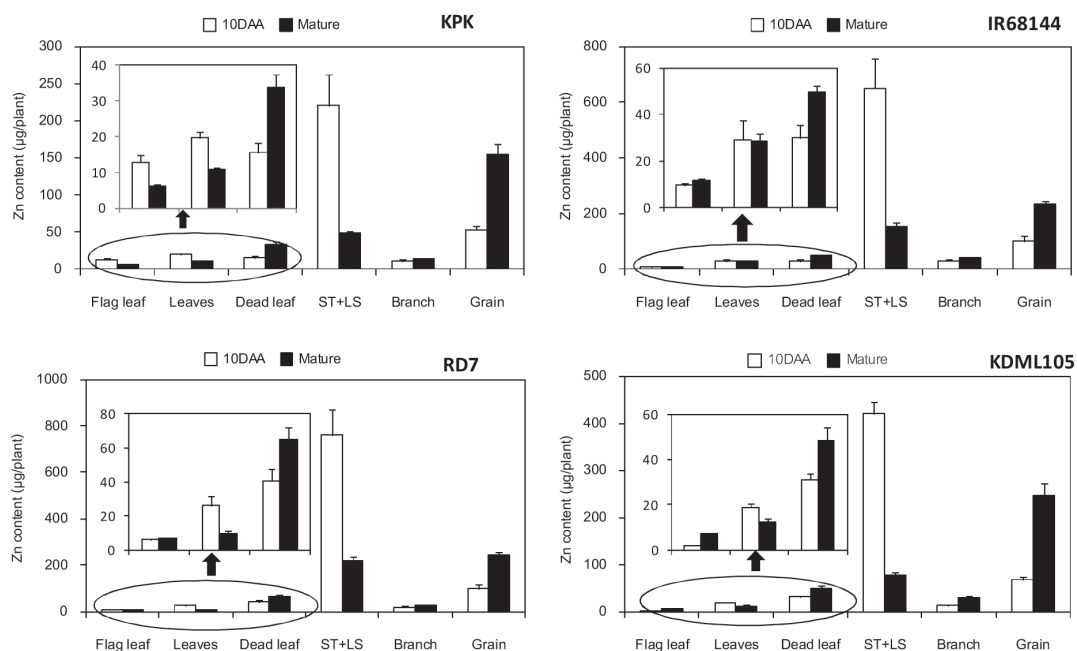


Figure 4 Zn content of 4 genotypes at 10DAA and maturity stage in rice plant. ST+LS, stem+leaf sheath (bars represent standard error of mean, n = 4) KPK and IR68144 are high grain Zn, RD7 and KDML105 are low grain Zn

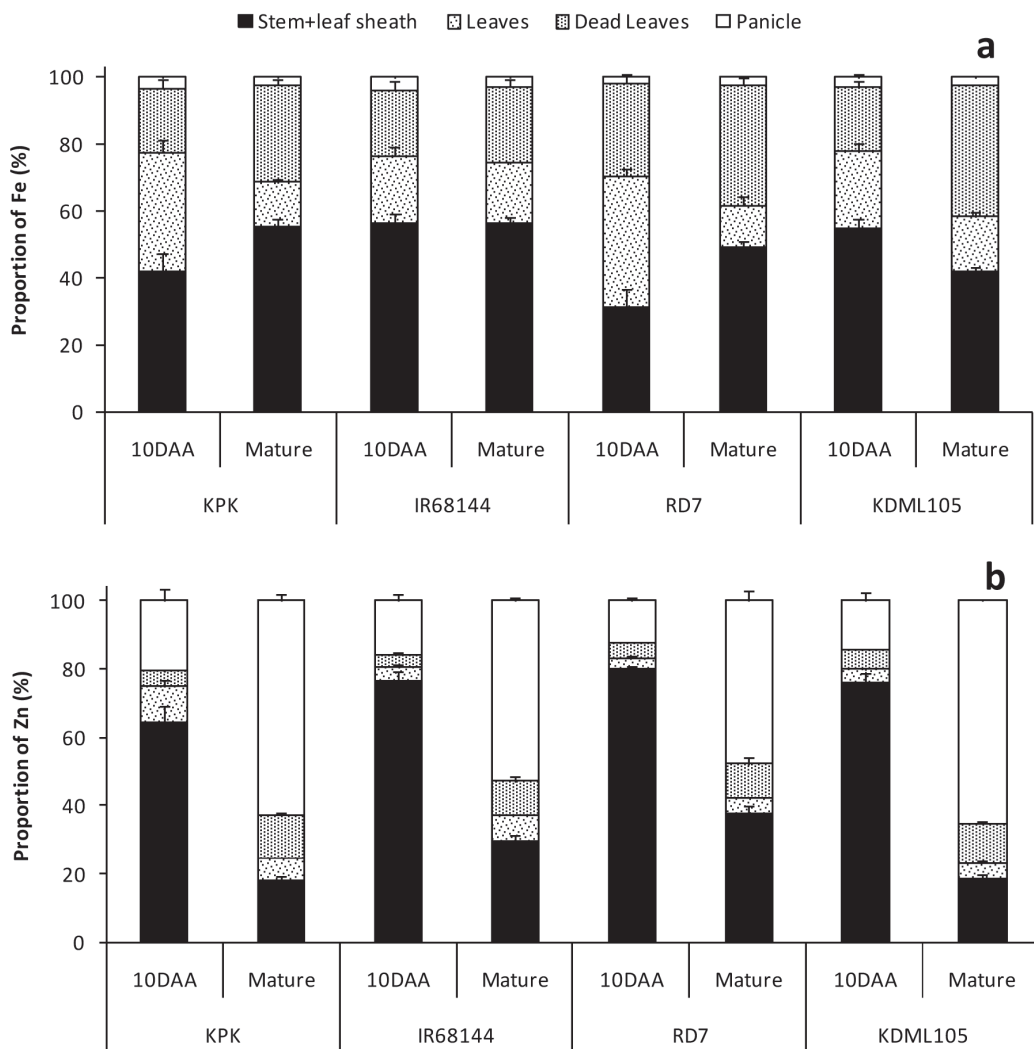
Table 4 Zn content in plant part of 4 genotypes changing at maturity compared with 10DAA

	Percentage of increase or decrease after 10DAA					
	Flag leaf	Leaves	Dead leaf	ST+LS	Branch	Grain
KPK	-52	-45	+118	-78	+27	+190
IR68144	+21	-3	+68	-76	+36	+130
RD7	+14	-63	+61	-71	+46	+152
KDML105	+325	-36	+54	-82	+136	+265

Table 5 Analysis of variance on Fe and Zn partitioning rice among 4 rice genotypes

Source	Fe partitioning		Zn partitioning	
	df	P	df	P
Genotype (G)	3	ns	3	ns
Plant part (PP)	3	<0.001	3	<0.001
Harvest (H)	1	ns	1	ns
G*PP	9	<0.001	9	<0.001
G*H	3	ns	3	ns
PP*H	3	<0.001	3	<0.001
G*PP*H	9	<0.001	9	<0.001

4x4x2 Factorial in CRD

**Figure 5** Partitioning of Fe (a) and Zn (b) at 10DAA and mature in plant parts

วิจารณ์ผลการทดลอง

ผลการทดลองนี้บ่งชี้ว่า ข้าวแต่ละพันธุ์มีการเปลี่ยนแปลงการสะสมและการแบ่งปันธาตุเหล็กและสังกะสีในระยะสะสมน้ำหนักแห้งเมล็ดต่างกัน และทั้งสองธาตุมีรูปแบบการแบ่งปันสัดส่วนในต้นข้าวแตกต่างกันด้วย ในระยะการสะสมน้ำหนักแห้งเมล็ดพบสัดส่วนการแบ่งปันธาตุเหล็กมีการเปลี่ยนแปลงเฉพาะในส่วนเจริญลำต้นเท่านั้น ไม่มีการเปลี่ยนแปลงสัดส่วนการแบ่งปันไปสู่รวงข้าว ในทางกลับกันพบว่า ธาตุสังกะสีมีการเปลี่ยนแปลงสัดส่วนการแบ่งปันทั้งส่วนเจริญลำต้นและมีการแบ่งปันไปสู่รวงข้าวอย่างชัดเจน ศักยภาพในการลำเลียงธาตุเหล็กในส่วนต้นสู่เมล็ด (Fe harvest index) ของข้าวทั้งสี่พันธุ์พบว่า มีร้อยละ 2 เท่านั้น แต่ศักยภาพในการลำเลียงธาตุสังกะสีในส่วนต้นสู่เมล็ด (Zn harvest index) สูงถึงร้อยละ 40 - 64 ความแตกต่างในการแบ่งปันสัดส่วนของธาตุอาหารทั้งสองอาจเกิดจาก 1) ขนาดความต้องการใช้ (sink) ที่ต่างกัน เพราะธาตุสังกะสีมีความสำคัญในการสร้างแป้ง (Marschner, 1995) และ 2) ความสามารถในการเคลื่อนที่ของธาตุอาหารในท่อลำเลียงอาหารและน้ำ การลำเลียงในท่อน้ำส่วนใหญ่จะขึ้นอยู่กับการคายน้ำ ส่วนในท่ออาหารขึ้นอยู่กับการความสามารถในการเคลื่อนที่ ซึ่งธาตุเหล็กและสังกะสีถูกจัดให้เป็นธาตุที่มีการเคลื่อนที่ได้ปานกลางสำหรับพืชโดยทั่วไป (Marschner, 1995) แต่จากการศึกษาการลำเลียงในข้าว แสดงให้เห็นว่าธาตุสังกะสีมีความสามารถในการเคลื่อนที่ได้ดีกว่าธาตุเหล็ก (Wu et al., 2010; Yoneyama et al., 2010; Yuan et al., 2013) การหมุนเวียนธาตุอาหารของพืชคือการสูญเสียธาตุอาหารในส่วนใดส่วนหนึ่งเพื่อเคลื่อนย้ายไปยังอีกส่วนหนึ่ง ซึ่งสามารถประเมินได้จากการเก็บตัวอย่างพืชทุกส่วนและติดตามการแบ่งปันธาตุอาหารในแต่ละส่วนของพืชที่เวลาต่างกัน (Waters and Grusal, 2008) จากการติดตามการเปลี่ยนแปลงการสะสมธาตุเหล็กในส่วนต้นข้าวในการศึกษานี้พบว่า พันธุ์ KPK และ IR68144 ซึ่งเป็นพันธุ์ที่มีปริมาณธาตุเหล็กในเมล็ดสูงมีการหมุนเวียนธาตุเหล็กในส่วนของใบธงและใบตายซึ่งไม่พบในพันธุ์ KDML105 และ RD7 ซึ่งเป็นพันธุ์ที่มี

ปริมาณธาตุเหล็กในเมล็ดต่ำ อาจบ่งชี้ได้ว่าการหมุนเวียนธาตุเหล็กจากใบธงและใบตายมีความสำคัญในการส่งเสริมให้เมล็ดข้าวมีปริมาณธาตุเหล็กสูงขึ้นแต่จากการศึกษาความสำคัญของใบธงในการหมุนเวียนธาตุเหล็กและสังกะสีซึ่งทำการศึกษาในข้าวญี่ปุ่น (ข้าวจาปอนิกา) พบว่าความเข้มข้นและการสะสมของธาตุเหล็กและสังกะสีในเมล็ดข้าวที่ตัดใบธงออกไม่แตกต่างกับเมล็ดที่ไม่ได้ตัดใบธง (Sperotto et al., 2013) การหมุนเวียนธาตุสังกะสีในการศึกษานี้พบว่า ข้าวทุกพันธุ์มีการหมุนเวียนธาตุสังกะสีจากส่วนของใบ และลำต้นรวมกับใบ จากการติดตามการลำเลียงของธาตุเหล็กและสังกะสีโดยใช้ธาตุเหล็กและสังกะสีกัมมันตรังสีพบว่า ธาตุเหล็กและสังกะสีที่สะสมในเมล็ดส่วนหนึ่งได้มาจากการหมุนเวียนธาตุอาหารจากส่วนลำต้นไปสู่เมล็ดและอีกส่วนหนึ่งมาจากการดูดจากรากและลำเลียงสู่เมล็ดโดยตรง แต่ปริมาณสัดส่วนการสะสมธาตุทั้งสองในเมล็ดจากการหมุนเวียนธาตุอาหารหรือการดูดจากรากขึ้นอยู่กับสถานะของธาตุอาหารทั้งสอง คือ ในสภาพที่ขาดธาตุเหล็กและสังกะสีในเมล็ดจะได้จากการหมุนเวียนธาตุอาหารจากส่วนของลำต้น แต่ถ้าในสภาพพอเพียงธาตุทั้งสองที่สะสมในเมล็ดได้มาจากการดูดของราก (Jiang et al, 2007; 2008; Wu et al., 2010)

ความเข้มข้นของธาตุสังกะสีในข้าวเปลือกและข้าวกล้องของข้าวทุกพันธุ์สูงกว่าธาตุเหล็กประมาณ 2 และ 4 เท่าตามลำดับ และพบว่ามีความสัมพันธ์ในทางบวกของธาตุทั้งสองระหว่างข้าวกล้องและข้าวเปลือกในการทดลองนี้ ซึ่งบ่งชี้ว่าธาตุทั้งสองชนิดที่สะสมในเมล็ดข้าวเปลือก มีความสำคัญในการกำหนดความเข้มข้นในข้าวกล้องด้วย (Prom-u-thai and Rerkasem, 2002; Ren et al., 2006) อย่างไรก็ตาม ความเข้มข้นของธาตุทั้งสองแปรผกผันกับผลผลิต (Wissuwa et al., 2008; Sperotto et al., 2013) ยกตัวอย่างเช่น KPK และ IR68144 มีความเข้มข้นในเมล็ดสูงกว่า RD7 และ KDML105 แต่ให้ผลผลิตต่ำกว่าประมาณ 2 เท่า อาจเป็นผลจาก dilution effect (Jarrell et al., 1981; Marschner, 1995) ดังนั้น ผลผลิตอาจเป็นอีกปัจจัยหนึ่งที่ควบคุมความเข้มข้นของธาตุเหล็กและสังกะสีในเมล็ด ความเข้มข้นของธาตุเหล็กในข้าวกล้องมีความ

สัมพันธ์ทางบวกกับประสิทธิภาพการดูดของราก ($r = 0.74^{**}$) และ Fe harvest index ($r = 0.74^{**}$) อาจบ่งชี้ได้ว่าการลำเลียงธาตุเหล็กอาจเป็นอีกปัจจัยหนึ่งที่กำหนดความเข้มข้นของธาตุเหล็กในข้าวกล้อง จากรายงานการศึกษาการเพิ่มความเข้มข้นของธาตุเหล็กในข้าวกล้องโดยการถ้ายีนระบุว่า การถ้ายีนที่เกี่ยวข้องกับการดูดใช้การลำเลียงในข้าวและการเพิ่มขนาดโปรตีนที่เก็บธาตุเหล็กในเมล็ดข้าวร่วมกันสามารถเพิ่มความเข้มข้นธาตุเหล็กในเมล็ดได้ถึง 6 เท่า (Judith et al., 2009) ซึ่งแตกต่างกับผลการถ้ายีนที่เพิ่มขนาดโปรตีนที่เก็บธาตุเหล็กในเมล็ดเพียงยีนเดียวที่สะกดให้ความเข้มข้นธาตุเหล็กสูงกว่าพันธุ์ปกติเพียงเล็กน้อยเท่านั้น (Vasconcelos et al., 2003; Qu et al., 2005; Masuda et al., 2008) ซึ่งอาจอธิบายได้ว่าการเพิ่มความเข้มข้นธาตุเหล็กในเมล็ดข้าว ต้องอาศัยกระบวนการหลายอย่างของต้นพืชร่วมกันทั้งการดูดของราก การหมุนเวียนธาตุอาหารและการลำเลียงจากต้นไปสู่เมล็ด ซึ่งแตกต่างกับในกรณีของธาตุสังกะสี ธาตุสังกะสีในข้าวเปลือกมีความสัมพันธ์ทางบวกระหว่างประสิทธิภาพการดูดของราก ($r = 0.56^*$) แต่ไม่มีความสัมพันธ์กับ Zn harvest index สอดคล้องกับการศึกษา ในข้าวแอรอริกที่พบว่ามี การดูดใช้ธาตุสังกะสีเพิ่มขึ้นความเข้มข้นของธาตุสังกะสีในเมล็ดก็จะเพิ่มขึ้นด้วย แต่ Zn harvest index ลดลง (Jiang et al., 2008; Wissuwa et al., 2008) นอกจากนี้ จากการศึกษาการติดตามการเคลื่อนย้ายของธาตุสังกะสีในต้นข้าวในสภาพที่สังกะสีพอเพียงโดยการใส่ธาตุสังกะสีก็ม่นตรึงสืพบว่า ธาตุสังกะสีที่สะสมในเมล็ดหลังการผสมเกสรส่วนมากได้มาจากการดูดจากราก ไม่ใช่จากการลำเลียงมาจากส่วนลำต้น (Jiang et al., 2007) แต่ถ้าหากในสภาพที่สังกะสีขาดการลำเลียงธาตุสังกะสีที่ส่งไปยังเมล็ด พบว่ามาจากการลำเลียงสังกะสีที่อยู่ในส่วนของลำต้น (Wu et al., 2010) ทั้งนี้ จะเห็นได้ว่า การหมุนเวียนหรือดูดโดยรากของธาตุเหล็กและสังกะสีในต้นข้าวเพื่อลำเลียงไปยังเมล็ดขึ้นอยู่กับสถานะความเป็นประโยชน์ของธาตุทั้งสองในดินที่ปลูก นอกจากนี้การหมุนเวียนธาตุอาหารจากส่วนของต้นอาจไม่ได้เป็นเพียงวิธีเดียวกำหนดความเข้มข้นในเมล็ด ดังนั้นในการศึกษาเพื่อเพิ่มความเข้มข้นของ

ธาตุเหล็กและสังกะสีในเมล็ดอาจให้ความสำคัญกับการส่งเสริมให้มีการดูดและส่งธาตุทั้งสองลำเลียงผ่านทางท่ออาหารไปเรื่อยๆ และเพิ่มการสะสมธาตุทั้งสองในส่วนเจริญของลำต้นเพื่อให้เป็นแหล่งหมุนเวียนในช่วงที่มีการเติมเมล็ด เพื่อเพิ่มความเข้มข้นในเมล็ดข้าว ซึ่งจะเป็นวิธีการที่ช่วยบรรเทาโรคการขาดธาตุเหล็กและสังกะสีในคนอย่างยั่งยืน

สรุป

ธาตุเหล็กและสังกะสีมีรูปแบบการแบ่งปันในต้นข้าวต่างกัน สัดส่วนการแบ่งปันของธาตุทั้งสองไปสู่เมล็ดข้าวขึ้นอยู่กับการสามารถในการดูดใช้ของราก การหมุนเวียนธาตุอาหาร และศักยภาพในการลำเลียงธาตุทั้งสองจากต้นไปสู่เมล็ด ซึ่งมีผลต่อการปันส่วนธาตุอาหารไปสู่เมล็ดแตกต่างกันในข้าวแต่ละพันธุ์

คำขอบคุณ

ขอบคุณโครงการปริญญาเอกกาญจนาภิเษก สำนักงานกองทุนสนับสนุนงานวิจัย มูลนิธิแมคไนท์ และสำนักงานคณะกรรมการการอุดมศึกษา ภายใตโครงการมหาวิทยาลัยวิจัยแห่งชาติที่สนับสนุนทุนในการทำวิจัย

เอกสารอ้างอิง

- Alloway, B.J. 2008. Zinc in Soils and Crop Nutrition. 2nd ed. International Zinc Association and International Fertilizer Industry Association, Brussels, Belgium and Paris, France.
- Bell, P.F., R.L. Chaney, and J.S. Angle. 1991. Free metal activity and total metal concentrations as indices of micronutrient availability to barley (*Hordeum vulgare* (L.) Klages). Plant Soil. 130: 51-62.
- Garnett, T.P., and R.D. Graham. 2005. Distribution and remobilization of iron and copper in wheat. Ann. Bot. 95: 817-826.
- Graham, R., D. Senadhira, S. Beebe, C. Iglesias, and I. Monasterio. 1999. Breeding for micronutrient density in edible portions of staple food crops: conventional approaches. Field Crop Res. 60: 57-80.

- Grusak, M.A., and D. DellaPenna. 1999. Improving the nutrient composition of plants to enhance human nutrition and health *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50: 133-161.
- Haslett, B.S., R.J. Reid, and Z. Rengel. 2001. Zinc mobility in wheat: uptake and distribution of zinc applied to leaves or roots. *Ann. Bot.* 87: 379-386.
- Himelblau, E., and R.M. Amasino. 2001. Nutrients mobilized from leaves of *Arabidopsis thaliana* during leaf senescence. *J. Plant Physiol.* 158: 1317-1323.
- Jarrell, W.M., R.B. Beverly, and N.C. Brady. 1981. The Dilution effect in plant nutrition studies. *Adv. Agro.* 4: 197-224.
- Jiang, W., P.C. Struik, J. Lingna, H.v. Keulen, Z. Ming, and T.J. Stomph. 2007. Uptake and distribution of root-applied or foliar-applied ⁶⁵Zn after flowering in aerobic rice. *Ann. Appl. Biol.* 150: 383-391.
- Jiang, W., P.C. Struik, H.V. Keulen, M. Zhao, L.N. Jin, and T.J. Stomph. 2008. Does increased zinc uptake enhance grain zinc mass concentration in rice? *Ann. Appl. Biol.* 153: 135-147.
- Judith, W., P. Susanna, A. Beat, Y. Nandadeva, D. Benedikt, O. Sonia, T. Takayuki, R.F. Alisdair, G.n. Detlef, G. Wilhelm, and S. Christof. 2009. Rice endosperm iron biofortification by targeted and synergistic action of nicotianamine synthase and ferritin. *Plant Biotechnol. J.* 7: 631-644.
- Kutman, U., B. Yildiz, and I. Cakmak. 2011. Effect of nitrogen on uptake, remobilization and partitioning of zinc and iron throughout the development of durum wheat. *Plant Soil.* 342: 149-164.
- Marschner, H. 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. second ed. Academic Press, London.
- Masuda, H., M. Suzuki, K. Morikawa, T. Kobayashi, H. Nakanishi, M. Takahashi, M. Saigusa, S. Mori, and N. Nishizawa. 2008. Increase in iron and zinc concentrations in rice grains via the introduction of barley genes involved in phytosiderophore synthesis. *Rice* 1: 100-108.
- Oparka, K.J., and P. Gates. 1984. Sink anatomy in relation to solute movement in rice (*Oryza sativa* L.): A summary of findings. *Plant Growth Regul.* 2: 297-307.
- Patrick, W.H.J., and C.N. Ready. 1978. Chemical changes in rice soils, p. 360-379. In: N. C. Brady, ed. *Soils and Rice*. The International Rice Research Institute, Manila, Philippines.
- Ponnamperuma, F.N. 1972. The chemistry of submerged soils. *Adv. Agron.* 24: 29-96.
- Prom-u-thai, C., and B. Rerkasem. 2002. Grain iron concentration in Thai rice germplasm, p. 350-351. In: W. J. Horst, et al., eds. *Plant Nutrition*, Vol. 92. Springer Netherlands.
- Qu, L., T. Yoshihara, A. Ooyama, F. Goto, and F. Takaiwa. 2005. Iron accumulation does not parallel the high expression level of ferritin in transgenic rice seeds. *Planta.* 222: 225-233.
- Ren, X.L., Q.L. Liu, D.X. Wu, and Q.Y. Shu. 2006. Variations in concentration and distribution of health-related elements affected by environmental and genotypic differences in rice grains. *Rice Sci.* 13: 170-178.
- Sperotto, R.A., M.W. Vasconcelos, M.A. Grusak, and J.P. Fett. 2012. Effects of different Fe supplies on mineral partitioning and remobilization during the reproductive development of rice (*Oryza sativa* L.). *Rice.* 5: 27.
- Sperotto, R.A., F.K. Ricachenevsky, V.d.a. Waldow, A.L.H. Müller, V.L. Dressler, and J.P. Fett. 2013. Rice grain Fe, Mn and Zn accumulation: how important are flag leaves and seed number?. *Plant Soil Environ.* 59: 262-266.
- Stomph, T.j., W. Jiang, and P.C. Struik. 2009. Zinc biofortification of cereals: rice differs from wheat and barley. *Trends Plant Sci.* 14: 123-124.
- Tadano, T., and S. Yoshida. 1978. Chemical changes in submerged soils and their effect on rice growth, p. 399-420. In: N. C. Brady, ed. *Soils and Rice*. The Rice Research Institute, Manila, Philippines.
- Vasconcelos, M., K. Datta, N. Oliva, M. Khalekuzzaman, L. Torrizo, S. Krishnan, M. Oliveira, F. Goto, and S.K. Datta. 2003. Enhanced iron and zinc accumulation in transgenic rice with the ferritin gene. *Plant Sci.* 164: 371-378.
- Waters, B.M., and M.A. Grusak. 2008. Whole-plant mineral partitioning throughout the life cycle in *Arabidopsis thaliana* ecotypes Columbia, Landsberg erecta, Cape Verde Islands, and the mutant line *ysl1ysl3*. *New Phytol.* 177: 389-405.
- Wissuwa, M., A. Ismail, and R. Graham. 2008. Rice grain zinc concentrations as affected by genotype, native soil-zinc availability, and zinc fertilization. *Plant Soil.* 306: 37-48.
- Wu, C.-y., L.-l. Lu, X.-e. Yang, Y. Feng, Y.-y. Wei, H.-l. Hao, P.J. Stoffella, and Z.-l. He. 2010. Uptake, translocation, and remobilization of zinc absorbed at different growth stages by rice genotypes of different Zn densities. *J. Agri. Food Chem.* 58: 6767-6773.
- Yoneyama, T., T. Goshio, M. Kato, S. Goto, and H. Hayashi. 2010. Xylem and phloem transport of Cd, Zn and Fe into the grains of rice plants (*Oryza sativa* L.) grown in continuously flooded Cd-contaminated soil. *Soil Sci. Plant Nutr.* 56: 445-453.
- Yuan, L., L. Wu, C. Yang, and Q. Lv. 2013. Effects of iron and zinc foliar applications on rice plants and their grain accumulation and grain nutritional quality. *J. Sci. Food Agric.* 93: 254-261.