

## บทที่ 2

### ตรวจเอกสาร

#### 1. ธาตุเหล็กในดินและความเป็นประโยชน์ของธาตุเหล็กในดิน

วัตถุดิบกำเนิดของธาตุเหล็กได้มาจากหินและแร่ที่มีเหล็กเป็นองค์ประกอบ ได้แก่ ไลมอไนต์ (Limonite) ฮีมาไทต์ (Hematite) แมกนีไทต์ (magnetite) เฟอโรแมกนีเซียม (Ferromagnesium) และไพไรต์ (Pyrite) Marschner (1995) ได้รายงานธาตุเหล็กในดินมีสองส่วนคือ รูปที่ไม่เป็นประโยชน์ต่อพืช ได้แก่ เหล็กในสารประกอบที่สลับซับซ้อน เช่น แร่ไพรอกซีน แอมฟิโบล ไพไรต์ ไลมอไนต์ และฮีมาไทต์ เป็นสารที่ละลายยากจึงไม่เป็นประโยชน์ต่อพืช ต่อเมื่อมีการสลายตัวทางเคมีและปลดปล่อยเฟอร์รัสหรือเฟอร์ริกไอออนพืชจึงใช้ประโยชน์ได้ และรูปที่เป็นประโยชน์ต่อพืช ได้แก่ เฟอร์รัสไอออน ( $Fe^{2+}$ ) หรือเฟอร์ริกไอออน ( $Fe^{3+}$ ) ในสารละลายดินหรือที่แลกเปลี่ยนได้ (exchangeable Fe) โดยเฟอร์ริกไอออนที่เป็นประโยชน์จะต้องอยู่ในรูปเฟอร์ริกคีเลต ซึ่งเกิดจากปฏิกิริยาระหว่างเหล็กไอออนกับสารคีเลตธรรมชาติ เช่น กรดฮิวมิก (humic acid) ธาตุเหล็กในรูปเฟอร์รัสไอออนจะสะสมอยู่ในสารละลายดินในปริมาณมากในดินที่อยู่ในสภาพขังน้ำ อันเนื่องมาจากขบวนการรีดักชันของสารประกอบพวก  $Fe^{+3}$  และปริมาณของ  $Fe^{+2}$  จะมีความสัมพันธ์อย่างใกล้ชิดกับ Eh และ pH (Ponnaperuma, 1972)

นอกจากนี้คุณสมบัติบางอย่างของดินจะมีผลต่อปริมาณของเหล็กในดิน เช่น ค่า pH ของดิน โดยการละลายของธาตุเหล็กขึ้นอยู่กับ pH ของดิน กล่าวคือละลายได้มากในดินกรดและน้อยในดินด่าง ดังนั้นเมื่อดินที่มี pH สูงเหล็กไอออนในสารละลายดินจึงมีความเข้มข้นต่ำ (Marschner, 1995) pH ที่เหมาะสมจะอยู่ในช่วง 5.0 ถึง 6.0 ในดินที่มี pH อยู่ในช่วง 5.5 ถึง 7.0 การที่มี pH เพิ่มขึ้น 1 หน่วยจะทำให้ไอออนของธาตุเหล็กในสารละลายดินลดลง 100 ถึง 1000 เท่า ปริมาณฟอสเฟต (phosphate) ที่มีอยู่ในดินจะมีผลกระทบต่อความเป็นประโยชน์ของธาตุเหล็ก เพราะธาตุดังกล่าวจะถูกเปลี่ยนไปอยู่ในรูปเฟอร์ริกฟอสเฟต (ferric phosphate) ซึ่งทำให้ความเป็นประโยชน์ต่อพืชลดลง (Brady, 1990) และในดินปูน หรือดินเนื้อปูน (calcareous soil) เป็นดินที่มีหินปูนเป็นวัตถุดิบกำเนิดที่สำคัญและมีหินปูนสะสมเป็นจำนวนมาก โดยอาจมีเกลือคาร์บอเนตของแคลเซียมและแมกนีเซียมถึง 60-70 เปอร์เซ็นต์ และมักมี pH อยู่ในช่วง 7.3 ถึง 8.5 (Lindsay, 1979) ซึ่งมักจะทำให้ความเป็นประโยชน์และการละลายของธาตุเหล็กจะมีน้อยมาก (Seatz and Peterson, 1964) เช่น ดินในชุดดินลพบุรี ชุดดินบ้านหมี่ ชุดดินตาคลี เป็นต้น ซึ่งจะมีผลต่อการดูด

ใช้ธาตุเหล็ก โดยเมื่อรากอยู่ในสารละลายที่มี  $\text{HCO}_3^-$  สูงการสังเคราะห์กรดอินทรีย์ภายในรากจะสูงตามไปด้วยโดยเฉพาะอย่างยิ่งในพืชไม้ทนดินปูน (calcifuge) กรดอินทรีย์เหล่านี้รวมตัวกับเหล็กคีเลตแล้วเก็บไว้ในแวคิวโอลของราก การดึงธาตุเหล็กเข้าไปสะสมในแวคิวโอลของราก ทำให้มีธาตุเหล็กเพียงส่วนน้อยเคลื่อนย้ายทางท่อลำเลียงน้ำ (xylem) ไปยังส่วนเหนือดิน และนอกจากนี้รากยังได้รับผลกระทบอีก คือ การยึดตัวของรากลดลง และแรงดันภายในรากน้อยลง พลังงานที่ใช้ขับเคลื่อนตัวละลายทางท่อลำเลียงน้ำจากรากไปยังส่วนเหนือดินจึงต่ำลงด้วย เป็นสาเหตุหนึ่งที่ทำให้ธาตุเหล็กไปถึงใบที่กำลังเจริญเติบโตน้อยกว่าเดิม และการกระจายในใบพืชก็ไม่ค่อยสม่ำเสมอ (Marschner, 1995)

## 2. การดูดใช้และการขนส่งธาตุเหล็กในข้าว (Iron uptake and translocation in the rice plant)

Marschner (1995) ได้รายงานไว้ว่าธาตุเหล็กที่เซลล์รากพืชดูดมาแล้วจะเคลื่อนย้ายระยะไกลทางท่อลำเลียงน้ำ และสามารถเคลื่อนย้ายทางท่ออาหาร (Phloem) ได้ปานกลาง การเคลื่อนที่ของธาตุเหล็กในท่อลำเลียงน้ำจะเคลื่อนที่ในรูปสารประกอบเฟอร์ริกเชิงซ้อน เช่น เฟอร์ริกซิเตรต หรือสารประกอบเพ็บไทด์-คาร์โบไฮเดรต การที่เหล็กมีสัมพรรคภาพสูงต่อกรดอินทรีย์หรือสารอินทรีย์ฟอสเฟต ทำให้เหล็กซึ่งเข้าสู่รากพืชแล้วไม่เหมาะที่จะอยู่ในรูปไอออนอีกต่อไป แต่จะเปลี่ยนเป็นสารประกอบอินทรีย์ไม่ว่าขณะเคลื่อนย้ายระยะไกล หรือเข้าร่วมในปฏิกิริยาต่างๆ ของเซลล์ เพื่อป้องกันความเสียหายต่อเนื้อเยื่อจากการทำปฏิกิริยาเพอร์ออกซิเดชัน (peroxidation) ของอนุมูลออกซิเจนและไฮโดรอกซิล กับกรดไขมันไม่อิ่มตัว ดังนั้นจึงต้องให้ธาตุเหล็กรวมตัวอย่างเหนียวแน่นหรืออยู่ในโครงสร้างของอินทรีย์สารเชิงซ้อน เช่น ฮีมหรือนอนฮีมโปรตีน (heme and nonheme protein) เพื่อป้องกันความเสียหาย เพราะการออกซิเดชัน-รีดักชันของสารเหล่านี้เป็นปฏิกิริยาผันกลับซึ่งสามารถควบคุมปริมาณของอนุมูลเหล็กอิสระได้

### 2.1 การขนส่งธาตุเหล็กระยะสั้น (Iron short distance transport)

#### 2.1.1 จากสารละลายภายนอกเข้าสู่ผนังเซลล์ (From the external solution into the cell wall)

การเคลื่อนย้ายสารละลายเหล็กจากสารละลายภายนอกเข้าสู่ผนังเซลล์ (cell wall) ของเซลล์หนึ่งแล้วต่อไปยังผนังเซลล์ถัดไป เช่น ในเซลล์ของราก เป็นการเคลื่อนย้ายแบบขบวนการพาสซีฟ (passive process) ซึ่งเป็นการเคลื่อนย้ายโดยการแพร่ (diffusion) หรือการไหลเป็นกลุ่มก้อนมาพร้อมกับน้ำ (mass flow) (Marschner, 1995) อย่างไรก็ตามผนังเซลล์มีอันตรกิริยา

(interaction) ต่อสารเหล่านั้นในลักษณะส่งเสริมให้เคลื่อนย้ายเร็วขึ้น หรือชะลอให้เคลื่อนย้ายไปยังเยื่อหุ้มเซลล์ (plasma membrane) ซ้ำลงก็ได้ (Marschner, 1995)

ผนังเซลล์ปฐมภูมิ (primary cell wall) ประกอบด้วยโครงข่ายของเซลลูโลส (cellulose) และ เฮมิเซลลูโลส (hemicellulose) (รวมทั้งเพกทิน (pectins)) เป็นส่วนใหญ่ กับมีไกลโคโปรตีน (glycoprotein) 5–10 % ของน้ำหนักแห้ง (Cassab and Varner, 1988) โครงข่ายข้างต้นมีช่องภายในสองประเภท คือ ช่องระหว่างเส้นใยฝอย (interfibrillar space) ซึ่งมีขนาดเล็ก และช่องระหว่างเซลล์ (intercellular space) ซึ่งมีขนาดใหญ่ ช่องเหล่านี้ได้รับการคาดหมายว่าเป็นตัวกำหนดในการเคลื่อนย้ายของเหล็กไอออนในช่องเสรี ในทางตรงกันข้ามกับเหล็กและอินทรีย์สารโมเลกุลเล็ก คือพวกอินทรีย์สารโมเลกุลใหญ่ เช่น เหล็กคีเลต (Fe-chelates) กรดฟูลวิก (fuvic acid) สารชีวพิษ (toxin) ไวรัส (virus) ตลอดจนเชื้อโรคมักมีขนาดโตกว่าช่องในผนังเซลล์ของราก จึงเข้าสู่รากได้ยาก (Marschner, 1995)

ในโครงข่ายของผนังเซลล์นี้มีเพกทิน ซึ่งประกอบด้วย กรดโพลีกลาลักตอรอนิก (polygalacturonic acid) ดังนั้นหมู่คาร์บอกซิล (carboxylic groups: R-COO-) จึงทำหน้าที่ดูดซับและมีการแลกเปลี่ยนแคตไอออน ด้วยเหตุนี้แคตไอออนจึงถูกดูดซับไว้ในขณะที่แอนไอออนในผนังเซลล์จะถูกปลดปล่อยออกมา ความต่อเนื่องของช่องในผนังเซลล์รากหรือเนื้อเยื่ออื่นใดเรียกว่า อะพโพลลาสซึม (apoplasm) ซึ่งเป็นช่องทางที่ตัวละลายสามารถเคลื่อนที่ไปมาโดยไม่ต้องใช้พลังงานจากเมแทบอลิซึม (Marschner, 1995) Hope and Stevens (1952) ได้แนะนำ ช่องของเซลล์ คือ ช่องเสรีปรากฏ (apparent free space: AFS) ซึ่งประกอบด้วย ช่องเสรีสำหรับน้ำ (water free space: WFS) ที่ซึ่งไอออนผ่านเข้าไปได้ง่ายอย่างอิสระ ทั้งโมเลกุลที่มีประจุและไม่มีประจุ (charged and uncharged molecules) และ ช่องเสรีโดนแนน (Donan free space: DFS) ซึ่งเกี่ยวข้องกับการแลกเปลี่ยนแคตไอออน และแอนไอออนที่ถูกขับออกมา การแพร่ของไอออนภายในช่องเสรีโดนแนน จะเป็นลักษณะพิเศษโดยตัวอย่างการแพร่แบบโดนแนน (Donan distribution) ที่เกิดขึ้นในผิวดินที่ไม่มีอนุภาคดินเหนียว โดยแคตไอออนที่มีประจุ 2 ประจุ เข้มติดกันตรงบริเวณที่มีการแลกเปลี่ยนประจุบวก (cation-exchang site) พีชชนิดต่างๆจะมีความสามารถในการแลกเปลี่ยนประจุแตกต่างกันค่อนข้างมาก (cation-exchang capacity: CEC) ขึ้นอยู่กับจำนวนตำแหน่งของการแลกเปลี่ยนแคตไอออนบนในผนังเซลล์ (Marschner, 1995)

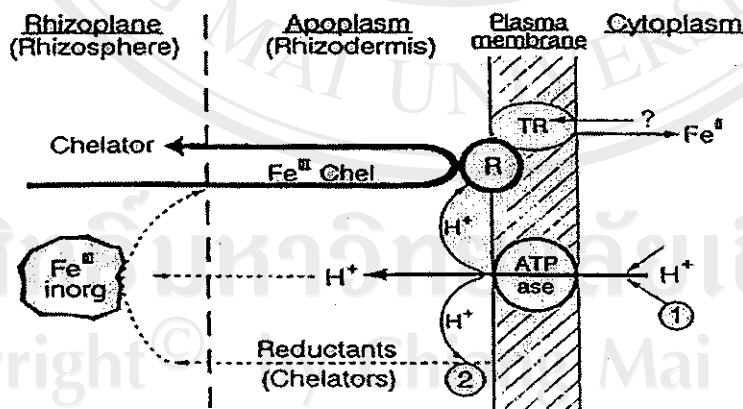
### 2.1.2 การผ่านเข้าสู่ไซโตพลาสซึมและแวคคิวโอล (Passage into the Cytoplasm and the Vacuole)

เยื่อหุ้มเซลล์จะขัดขวางการแพร่ของสารละลายหลักจากอะโพพลาสต์ (apoplast: ส่วนของเซลล์ที่อยู่นอกเยื่อหุ้มเซลล์ อันได้แก่ผนังเซลล์และช่องระหว่างเซลล์) เข้าไปภายในไซโตพลาสซึม (การไหลเข้า) หรือจากไซโตพลาสซึม เข้าไปในอะโพพลาสซึม และสารละลายภายนอก (การไหลออก) เยื่อหุ้มเซลล์เป็นตำแหน่งแรกๆ ที่ทำงานในแต่ละการควบคุม สิ่งกีดขวางหลักอย่างอื่นต่อการแพร่ คือ โทโนพลาส (tonoplast) เยื่อหุ้มแวคคิวโอล (vacuole membrane) ส่วนใหญ่ในเซลล์พืชจะมีแวคคิวโอลประกอบอยู่มากกว่า 80-90% ของปริมาณเซลล์ (Leigh and Wyn Jones, 1986; Wink, 1993) จะทำหน้าที่เป็นศูนย์กลางสำหรับเก็บเหล็กไอออน และไอออนอื่นๆ โดยเฉพาะสำหรับสารละลายอื่นๆ เช่น น้ำตาล และสารอื่นๆ ที่ได้จากขบวนการเมทาบอลิซึม (secondary metabolites) ถึงแม้ว่าเยื่อหุ้มเซลล์ และโทโนพลาส จะเป็นเยื่อหุ้มเซลล์ที่มีชีวิตหลักโดยตรง รวมถึงในสารละลายที่ดูดใช้ (uptake) และขนส่ง (transport) ในรากน่าจะเกิดจากการที่ถูกแบ่งออกเป็นบางส่วนๆ โดยเยื่อหุ้มเซลล์ที่มีชีวิต (biomembrances) โดยการคัดแยกจากอวัยวะ จากรอบๆ ของไซโตพลาสซึม (Marschner, 1995)

ภายใต้สภาพเหล็กที่พอเพียงรากพืชจะลดการขนส่งเหล็กคีเลต ( $Fe^{2+}$ -chelates) ซึ่งเป็นผลจากเฟอร์รัสไอออน ( $Fe^{2+}$ ) ขนส่งผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ได้ (Briat *et al.*, 1995; Bienfiat, 1985) ซึ่งในทางตรงกันข้าม การดูดใช้เหล็กของพืชจะมีการตอบสนองต่างกันในสภาพที่ขาดเหล็ก สามารถจัดจำแนกได้ 2 พวก (2 categories or strategies) จำพวกที่ 1 เป็นตัวอย่างของพืชใบเลี้ยงคู่ และใบเลี้ยงเดี่ยวที่ไม่ใช่พืชตระกูลหญ้า (dicots and non-graminaceous monocots) จะมีลักษณะพิเศษเฉพาะในการตอบสนองต่อการขาดเหล็ก โดยมีส่วนประกอบอยู่ 2 ส่วน คือ เพิ่มการลดความจุ (reducing capacity) และทำให้การขับโปรตอนสูงขึ้น (ภาพที่ 2.1) ในหลายๆ ตัวอย่างจะมีการปลดปล่อยตัวรีดิวซ์ (reducing) ให้สูงขึ้นเพื่อเพิ่มความสามารถในการรีดิวซ์ และ/หรือ ปลดปล่อยสารประกอบคีเลต (chelating compounds) ที่เป็นสารประกอบฟีนอลออกจากรากด้วย (Olsen *et al.*, 1981; Marschner *et al.*, 1986) นอกจากนี้มีจำนวนมากที่ตอบสนองรวดเร็ว และ ตัวอย่างในเซลล์ขนราก (rhizodermal cell) ที่มีการตอบสนองในการทำงานของรีดักเตสที่ปล่อยออกมาจากเยื่อหุ้มเซลล์เพิ่มขึ้น (Marschner, 1995) จำพวกที่ 2 คือ พืชตระกูลหญ้า (graminaceous plant species (grasses)) มีลักษณะเฉพาะต่อการขาดเหล็ก โดยชักนำให้มีการปลดปล่อยสารพวก non-proteinogenic amino acid เพิ่มขึ้น เรียกว่า สารไฟโตไซด์โรเฟอร์ (phytosiderophores) (Takagi *et al.*, 1984) สารไฟโตไซด์โรเฟอร์ เป็นสารจำพวกกรดมิวจิเนอิก

(mugineic acid) (ภาพที่ 2.2) ซึ่งมีความจำเพาะกับเฟอริกไอออน ( $Fe^{3+}$ ) อย่างสูง สารประกอบที่สองของจำพวกที่ 2 นี้จะมีความจำเพาะสูงในส่วนของระบบขนส่ง (ภาพที่ 2.2) จะแสดงในเยื่อหุ้มเซลล์ของเซลล์รากพืชของพืชตระกูลหญ้า (Romheld and Marschner, 1990) โดยการขนส่งของเหล็กไฟโตไซด์โรเฟอร์ ( $Fe^{3+}$ -phytosiderophores) เข้าไปภายในไซโตพลาสซึม แต่ในพืชจำพวกที่ 1 จะไม่มีมีระบบการขนส่งแบบเดียวกับการขนส่งข้างต้น

ถึงแม้ว่า สารไฟโตไซด์โรเฟอร์ กับสารประกอบตัวอื่นๆ ดังเช่น สังกะสี (zinc) คอปเปอร์ (copper) และ แมงกานีส (manganese) (ภาพที่ 2.2) ตัวขนส่งในเยื่อหุ้มเซลล์มีความสัมพันธ์ใกล้ชิดกันต่ำ ซึ่งจะสอดคล้องกับสารประกอบตัวดังกล่าว (Marschner *et al.*, 1989; Ma *et al.*, 1993) ภายใต้การขาดธาตุเหล็ก ไม่เพียงแต่การปลดปล่อยสารไฟโตไซด์โรเฟอร์จะเพิ่มขึ้นเท่านั้น แต่พบว่า อัตราการดูดใช้ของสารประกอบเหล็กไฟโตไซด์โรเฟอร์ ( $Fe^{3+}$ -PS) จะบ่งชี้ถึงความสามารถในการขนส่งที่สูง ที่เหมาะสมในแต่ละการเพิ่มจำนวน หรืออัตราการหมุนเวียน (turnover rate) ของตัวขนส่ง ในกลไกของการปลดปล่อยสารไฟโตไซด์โรเฟอร์ จะมีตัวขนส่งร่วม (cotransporter) ด้วยในแต่ละโปรตอน หรือ โพแทสเซียม (potassium) และสำหรับการดูดใช้ของเหล็กไฟโตไซด์โรเฟอร์ ( $Fe^{3+}$ -PS) โดยการขนส่งร่วมระหว่างโปรตอน-แอนไอออน (proton-anion cotransport) จะเป็นตัวขนส่งร่วมในการส่งข้ามผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ (Mori *et al.*, 1991)

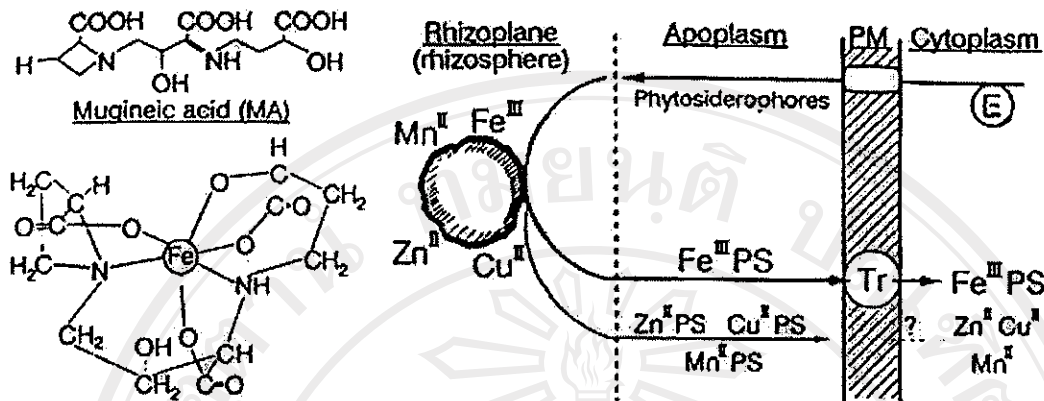


ภาพที่ 2.1 แสดงแบบการตอบสนองของรากต่อสภาพการขาดธาตุเหล็กในพืชใบเลี้ยงคู่และพืชใบเลี้ยงเดี่ยวที่ไม่ใช่พืช

ตระกูลหญ้า (พวกที่ 1(strategy I)): (R) เป็นตัวชักนำให้เกิดรีดักเตส, (TR) เป็นตัวขนส่งหรือเป็นช่องผ่านสำหรับเฟอริค

ไอออน ( $Fe^{(II)}$ ), (1) กระตุ้นให้เกิดการปั๊มโปรตอนออกมา (proton efflux pump), (2) เพิ่มการปลดปล่อยสารรีดักเตสหรือ

สารรีดักเตส (reductants/chelators) (Marschner, 1995)



ภาพที่ 2.2 ภาพแสดงการตอบสนองของรากต่อสภาพการขาดธาตุเหล็กในพืชตระกูลหญ้า (graminaceous species)

(พวกที่ 2 (strategy II)): (E) การสังเคราะห์และการปลดปล่อยสารไฟโตไซด์โรเฟอร์ (phytosiderophores); (TR) เป็นตัวขนส่ง

(translocator) ของเหล็กไฟโตไซด์โรเฟอร์ (Fe (III) phytosiderophores) ใน plasma membrane: โครงสร้างของไฟโตไซด์

โรเฟอร์คือกรดมิวจินิก และสารดังกล่าวจะเป็นคีเลตของเฟอริกไอออน (Fe (III) chelate) (Marschner, 1995)

## 2.2 การขนส่งธาตุเหล็กระยะไกล (Iron long distance transport)

### 2.2.1 การขนส่งทางท่อน้ำ (Xylem transport)

การขนส่งทางท่อน้ำจะขับเคลื่อนโดยการเคลื่อนขึ้นโดยแรงดันน้ำ (hydrostatic) จากความต่างศักย์ของแรงดันน้ำ (gradient in hydrostatic pressure) (แรงดันราก (root pressure)) การเคลื่อนขึ้นโดยศักย์ของน้ำ (water potential) จากความต่างศักย์น้ำระหว่างราก และต้น ทั้งหมดของการทำให้อิมมิตัวโดยเฉพาะอย่างยิ่งในระหว่างวันที่ปากใบ (stomata) เปิด ความต่างศักย์จะเรียงลำดับจากต่ำไปสูง ดังนี้ บรรยากาศ (atmosphere) >> เซลล์ใบ (leaf cells) > ของเหลวในท่อน้ำ (xylem sap) > เซลล์รากพืช (root cell) > สารละลายภายนอก (external solution) สารละลายเหล็กจะไหลในท่อน้ำจากรากไปยังต้น (shoots) ซึ่งไปในทิศทางเดียวกัน (Lang and Thorpe, 1989)

ความเข้มข้นของธาตุเหล็กและสารละลายอินทรีย์ในน้ำเลี้ยงจากท่อน้ำ (xylem sap) จะขึ้นอยู่กับปัจจัยต่างๆ เช่น ชนิดพืช (plant species) จุดธาตุที่ส่งถึงราก ขบวนการนำเข้าของธาตุอาหารในราก และการนำธาตุอาหารกลับมาใช้ใหม่ (nutrient recycling) เพราะฉะนั้นจะขึ้นอยู่กับอัตราการหายใจ (transpiration rate) และช่วงเวลาของวัน องค์ประกอบและความเข้มข้นของน้ำ

เลี้ยงจากท่อน้ำจะมีการเปลี่ยนแปลงระหว่างการพัฒนาการเจริญเติบโต ในพืชยืนต้น (perennial species) ที่มีประจุบวกหลายวาเลนซ์ (polyvalent heavy metal cations) ในน้ำเลี้ยงจากท่อน้ำ จะมีอยู่โดยทั่วไป ในรูปสารประกอบอินทรีย์ เช่น กรดอินทรีย์ (organic acid) กรดอะมิโน (amino acid) และเพปไทด์ (peptides) (White *et al.*, 1982 a,b) ซึ่งในพวกพืชปีเดียว (annual species) จะประกอบด้วยทั้งสองอย่าง และการกระจายตัว (distribution) ของสารประกอบทั้งหลายด้วย (Cataldo *et al.*, 1988)

### 2.2.2 การขนส่งทางท่ออาหาร (Phloem transport)

การขนส่งระยะไกล (long distance transport) ในท่ออาหารจะนำมาที่บริเวณในเซลล์ที่มีชีวิต (living cell) และหลอดตะแกรง (sieve tubes) หลักการของกลไกการขนส่ง (transport mechanism) ในท่ออาหาร ที่เกิดจากแรงดันภายใน (positive internal pressure) แรงดันนี้จะชักนำการไหลเป็นกลุ่มก้อนมาพร้อมกับน้ำในท่ออาหาร ถึงตำแหน่งที่มีความดันต่ำกว่า (lower positive pressure) อัตราการไหล (flow rate) และการไหลโดยตรงจะมีความสัมพันธ์ใกล้ชิดต่อการปลดปล่อย หรือ การจ่ายออก (unloading) ของส่วนที่รองรับ (sink) ความดันที่ขับเคลื่อนตามการไหลของน้ำในท่ออาหาร จะแตกต่างจากในท่อน้ำใน 3 ประการ (Marschner, 1995) คือ

- ก) สารประกอบอินทรีย์เป็นสารละลายที่มีบทบาทสำคัญในน้ำเลี้ยงจากท่ออาหาร (phloem sap)
- ข) เป็นการเคลื่อนย้ายเอามาไว้ที่ตำแหน่งในเซลล์ที่มีชีวิต (living cell)
- ค) การลำเลียงสารไปยังส่วนที่รองรับจะมีบทบาทที่สำคัญมาก

สำหรับธาตุอาหาร เช่น แหล่งจ่ายอาหารหลักของธาตุเหล็ก โดยจุดถ่ายโอนอาหารเข้าท่ออาหารจะอยู่ในลำต้น และใบ ส่วนประกอบของแต่ละธาตุอาหาร จะถูกจัดส่งไปที่ส่วนรองรับอาหารที่มีการเจริญเติบโต (growth sink) เช่น ยอดอ่อน (shoot apices) ผล และราก หรือ การหมุนเวียนของธาตุอาหาร (nutrient recycling) ยกตัวอย่างสำหรับแหล่งจ่ายอาหารและที่รองรับอาหารปฐมภูมิ (primarily source – sink) จะเป็นตัวกำหนดการขนส่งธาตุอาหาร (Mix and Marschner, 1976)

### 2.3 การเคลื่อนที่ได้ในท่ออาหาร (Mobility in the phloem)

จากการวิเคราะห์น้ำเลี้ยงจากท่ออาหาร เพื่อศึกษาความเข้มข้นของธาตุต่างๆ ซึ่งข้อมูลบนองค์ประกอบของน้ำเลี้ยงจากท่ออาหาร สามารถใช้พิจารณาพร้อมในการจัดจำแนกสภาพการเคลื่อนที่ในท่ออาหาร (phloem mobility)

จากการจัดจำแนกในตารางที่ 2.1 ซึ่งเป็นเพียงการประมาณในขั้นแรก (approximation) โดยพิจารณาจากความแตกต่างระหว่างจีโนไทป์และสถานภาพของธาตุอาหารในพืช เนื่องจากสองปัจจัยนี้มีผลต่อสภาพเคลื่อนที่ได้ของธาตุอาหารมากพอสมควร (Wood *et al.*, 1986)

ตารางที่ 2.1 ความแตกต่างด้านสภาพเคลื่อนที่ได้ของธาตุอาหารในโพลีเอม

สูง	สภาพเคลื่อนที่ได้	
	ปานกลาง	ต่ำ
โพแทสเซียม	เหล็ก	แคลเซียม
แมกนีเซียม	สังกะสี	แมงกานีส
ฟอสฟอรัส	ทองแดง	
กำมะถัน	โบรอน	
ไนโตรเจน (กรดอะมิโน)	โมลิบดีนัม	
คลอรีน		
โซเดียม		

ที่มา : ปรับปรุงจาก Marschner (1995)

สภาพการเคลื่อนที่ในต่ออาหารแบบเคลื่อนที่ได้ปานกลาง (intermediate mobile) เช่นในธาตุโบรอน พบว่าบางพืชมีการเคลื่อนที่ได้น้อยถึงปานกลาง พืชจึงต้องอาศัยธาตุนี้จากการดูดทางราก และลำเลียงสู่ส่วนเหนือดินทางกระแสการคายน้ำ (Marschner, 1995) แต่ในพืชบางชนิดที่มีน้ำตาลชนิด sorbita, mannitol หรือ dulcitol เป็นองค์ประกอบ โดยสามารถรวมกับโบรอนเป็นสารประกอบโบรอนเชิงซ้อนที่เสถียร (Brown and Hu, 1996) เช่น ที่พบในแอปเปิล ห้อ และเชเลอริ (Hu *et al.*, 1997) ส่วนสภาพการเคลื่อนที่ได้ในต่ออาหารของธาตุเหล็กเป็นแบบเคลื่อนที่ได้ปานกลางเช่นกัน (Marschner, 1995) โดยพืชแต่ละชนิดมีความสามารถในการเคลื่อนที่ได้ต่างกัน เช่น ในถั่วลิสงธาตุเหล็กสามารถเคลื่อนที่ได้ในต่ออาหาร โดยมีการศึกษาในถั่วลิสงที่กลายพันธุ์ (*dgl/mutant*) พบว่าเหล็กสามารถเคลื่อนที่ในต่ออาหารจากส่วนของเนื้อเยื่อที่อยู่ในระยะเจริญเติบโตทางลำต้นไปสู่เมล็ดได้ถึง 75% ส่วนการเคลื่อนที่ในต่ออาหารสู่เมล็ดของธัญพืชจะมีต่ำกว่าการเคลื่อนที่ของธาตุเหล็กสู่เมล็ดถั่ว แม้ว่าการเคลื่อนย้ายของธาตุเหล็กในต่ออาหารจะเหมือนกัน แต่ถ้าต้องการเพิ่มธาตุเหล็กในเมล็ดของธัญพืชจะต้องเพิ่มธาตุเหล็กที่เป็นประโยชน์ในใบ แต่ในข้าวพบว่าปริมาณธาตุเหล็กจะแบ่งจากปริมาณธาตุเหล็กทั้งหมดในต้นไป 4% เพื่อเคลื่อนย้ายไป



ยังเมล็ด ดังนั้นการจ่ายธาตุเหล็กให้เคลื่อนที่ในท่ออาหารของข้าวไม่เกี่ยวข้องกับการเพิ่มการดูดธาตุเหล็ก (Grusak, 2000)

#### 2.4 การหมุนเวียนของธาตุเหล็ก (Iron remobilization)

การหมุนเวียนของธาตุอาหารเป็นการดึงเอาธาตุอาหารที่เก็บสะสมไว้ในส่วนต่างๆออกมาใช้ เช่น การสลายตัวของโปรตีน (proteins) ที่เก็บสะสมไว้ในแควิวโอลและสุดท้ายการสลายโครงสร้างของออร์แกนเนลล์ในเซลล์ เช่น คลอโรพลาสต์และแมคโครโมเลกุล เช่น โปรตีนในเอนไซม์ และคลอโรฟิลล์ เมื่อโมเลกุลเหล่านี้สลายและธาตุอาหารที่เคยเป็นองค์ประกอบในโครงสร้าง เช่น แมกนีเซียมและเหล็กในคลอโรฟิลล์ และจุลธาตุในเอนไซม์ที่มีสภาพเคลื่อนที่ได้ สามารถเคลื่อนที่ได้อีกครั้ง การหมุนเวียนของธาตุอาหารมีความสำคัญต่อการพัฒนาตามวัยของพืชแต่ละต้น โดยเฉพาะอย่างยิ่งในขณะ 1) เมล็ดงอก 2) มีการเจริญทางลำต้นแต่รากดูดธาตุอาหารได้น้อย 3) มีการพัฒนาดอกและผล และ 4) ก่อนใบร่วงหล่น (Marschner, 1995; Hill, 1980)

หากพิจารณาสภาพเคลื่อนที่ได้ ของธาตุในท่ออาหาร จากตารางที่ 2.1 เปรียบเทียบกับการหมุนเวียนธาตุอาหารของธาตุเดียวกัน จะพบว่าธาตุซึ่งมีสภาพเคลื่อนที่ได้ทางท่ออาหารดีและปานกลางอาจมีการหมุนเวียนของธาตุอาหารต่ำ โดยเฉพาะอย่างยิ่งในระยะการเจริญทางลำต้น เนื่องจากธาตุดังกล่าวเข้าไปเป็นองค์ประกอบในโครงสร้างเซลล์ และในแมโครโมเลกุล เช่น เอนไซม์จึงมีการเคลื่อนย้ายภายในเซลล์ได้ไม่มาก แต่ในระยะเจริญพันธุ์นั้นการเจริญของผลและเมล็ดกระตุ้นให้ใบเริ่มเสื่อมตามอายุ กระบวนการที่ส่งเสริมให้มีการหมุนเวียนของธาตุอาหารของจุลธาตุจึงเกิดขึ้น ด้วยเหตุนี้เองอาการขาดธาตุอาหารพวกที่เคลื่อนย้ายทางท่ออาหารได้ปานกลาง เช่น เหล็ก สังกะสี ทองแดง โมลิบดีนัม และโบรอนในระยะการเจริญทางลำต้นและใบจึงปรากฏที่ใบอ่อนและยอดอ่อน ทั้งนี้เนื่องจากเนื้อเยื่ออ่อนที่กำลังเจริญเติบโต (growth sink) ซึ่งขาดแคลนและมีความต้องการธาตุอาหารดังกล่าวอย่างมาก ไม่สามารถส่งสัญญาณอันมีพลังเพียงพอที่จะบีบคั้นให้ใบแก่เริ่มเข้าสู่ความเสื่อมตามอายุและยอมให้จุลธาตุเหล่านั้นเปลี่ยนสภาพและเคลื่อนที่ได้ใหม่ (Marschner, 1995)

ข้อมูลด้านการหมุนเวียนของธาตุอาหารในพืชเกี่ยวข้องกับประสิทธิภาพของการใช้ธาตุอาหารของพืชด้วย กล่าวคือพันธุ์ซึ่งถือว่ามีประสิทธิภาพในการใช้ธาตุอาหารสูง (high nutrient efficiency) และสามารถเจริญได้ดีในดินที่มีความอุดมสมบูรณ์ต่ำ ควรมีคุณสมบัติอย่างใดอย่างหนึ่งหรือทั้งหมดดังนี้ 1) มีอัตราการดูดธาตุอาหารสูง 2) เคลื่อนย้ายธาตุอาหารได้ดี 3) ประสิทธิภาพการใช้ธาตุอาหารในระดับเซลล์สูง เช่น แยกเก็บไว้ได้เป็นสัดส่วน และ 4) ธาตุอาหารในใบแต่

มีการเคลื่อนที่ได้ใหม่แล้วลำเลียงไปบำรุงเลี้ยงยอดอ่อน เมล็ด หรืออวัยวะสะสมอาหาร (Marschner, 1995)

### 3. การสะสมธาตุเหล็กในส่วนต่างๆของพืช (Accumulation of iron in certain plant parts)

หลังจากธาตุเหล็กถูกดูดเข้าไปในเซลล์ของเนื้อเยื่อราก ก็จะถูกถ่ายโอนไปที่ท่อลำเลียงน้ำ (xylem vessels) และท่ออาหารเพื่อขนส่งเข้าไปเก็บในส่วนต่างๆ ของพืช ธาตุเหล็กอิสระในชีวระบบ (biological system) จะมีความสามารถในการละลายต่ำ และสามารถทำปฏิกิริยาทางเคมีกับออกซิเจนทำให้เกิดอนุมูลไฮดรอกซิล (hydroxyl radicals) ซึ่งเป็นพิษ ดังนั้นพืชจึงต้องเก็บเหล็กไว้ในรูปที่ปลอดภัยและอยู่ในรูปที่ละลายได้ในช่องว่างอะพลาสติก (apoplastic space) และแวคิวโอล (vacuoles) ในรูปของมัลติเมอร์ริกโปรตีน (multimeric proteins) เรียกว่า เฟอริทิน (ferritins) ที่เกิดจาก Fe buffer ภายในเซลล์ (Harrison and Arosio, 1996) เฟอริทิน จะมีอยู่ในพืช สัตว์ รา และแบคทีเรีย มีลักษณะเป็นรูปทรงกลมเว้าตรงกลางในส่วนที่เว้าจะมีเหล็กอยู่ตรงส่วนในสุด แต่ละโมเลกุลจะมีเหล็กละลายอยู่ได้ถึง 4500 อะตอม ในรูปที่ไม่เป็นพิษ (nontoxic) และเป็นประโยชน์ทางชีวภาพ (bioavailable) เฟอริทิน (ferritins) จะตรวจพบในสโตรมา (stroma) ของพลาสทิดส์ (plastids) การค้นพบนี้ได้รับการยืนยันโดย Lescure *et al.*, (1991) ซึ่งพบเฟอริทินในเซลล์ถั่วเหลืองที่เลี้ยงในอาหารเหลว (cell suspension culture) โดยใช้เทคนิค immunogold localization เฟอริทินจะสะสมในพลาสทิดส์ที่ไม่ใช่สีเขียว (nongreen plastids) เช่น โฟพลาสทิดส์ (proplastids) อิติโอพลาสทิดส์ (etioplasts) และ อะไมโลพลาส (amyloplast) และจะพบในเนื้อเยื่อพิเศษ เช่นที่ ลำต้น, ปลายรากของเมล็ด (root apex seed) หรือที่ปม (nodules) การสะสมเหล็กในส่วนต่างๆ ของพืช จะขึ้นอยู่กับชนิดพืช (plant species) และอายุของพืชด้วย (Rueter *et al.*, 1997) พืชแทบทุกชนิดจะมีเหล็กอยู่ในคลอโรพลาส (chloroplasts) ซึ่งจะมีหน้าที่ในขบวนการสังเคราะห์แสง (photosynthesis process) ส่วนที่เหลือของเหล็กในพืชจะแบ่งอยู่ในไซโทพลาสซึม (cytoplasm) และในอวัยวะอื่นๆ ในรูปฮีม (heme) และ/หรือ โปรตีนที่มีเหล็กและกำมะถันเป็นส่วนประกอบ (Fe sulfur proteins) (Miller *et al.*, 1995)

#### 4. การขาดธาตุเหล็ก (Iron deficiency)

##### 4.1 บทบาทของธาตุเหล็กในพืช

เหล็กเป็นธาตุที่มีความสำคัญกับระบบรีดอกซ์ (redox system) โดยเหล็กจะอยู่ในสารประกอบของระบบรีดอกซ์ มีโปรตีนอยู่สองประเภทที่เหล็กเป็นองค์ประกอบ คือ ฮีมโปรตีน (heme proteins) กับนอนฮีมโปรตีน หรือโปรตีนที่มีเหล็กและกำมะถัน (non-heme proteins or Fe-S-proteins) ฮีมโปรตีนที่รู้จักกันทั่วไปได้แก่ ไซโทโครม (cytochromes) อาทิเช่น ไซโทโครมบี 6 (CYT b<sub>6</sub>) และไซโทโครมเอฟ (CYT f) ซึ่งมีบทบาทในการเคลื่อนอิเล็กตรอนของระบบแสง II (photosystem II) ส่วนไซโทโครมบี ไซโทโครมซี ไซโทโครมเอ และไซโทโครมเอ-3 มีบทบาทในการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนและการสังเคราะห์ ATP ในวัฏจักรเครบส์ด้วย ไซโทโครมออกซิเดส (cytochrome oxidase) เป็นเอนไซม์ที่มีส่วนร่วมในขั้นสุดท้ายของการหายใจ ฮีมเอนไซม์ (heme enzymes) ชนิดอื่นได้แก่ คาตาเลส (catalase) และเพอร์ออกซิเดส (peroxidase) เอนไซม์คาตาเลสเร่งปฏิกิริยาดีสมิวเทชัน (dismutation) ของไฮโดรเจนเพอร์ออกไซด์ให้เป็นน้ำกับออกซิเจน เอนไซม์นี้จึงมีบทบาทสำคัญในการทำงานร่วมกับเอนไซม์ซูเปอร์ออกไซด์ดีสมิวเทส และยังมีบทบาทในกระบวนการหายใจเชิงแสง (photorespiration) และวิถีไกลโคเลต (glycolate pathway) อีกด้วย เอนไซม์เพอร์ออกซิเดสมีบทบาทสำคัญในการทำงานของแอสคอร์เบตเพอร์ออกซิเดสร่วมกับกลูตาไทโอนรีดักเทส (glutathione reductase) ในการทำลายพิษของไฮโดรเจนเพอร์ออกไซด์ ในคลอโรพลาสต์ ส่วนนอนฮีมโปรตีน เหล็กจับกับหมู่ไทออล (thiol group) ของซิสเทอีน (cysteine) หรือกำมะถันรูปอนินทรีย์ หรือทั้งสองแบบเชื่อมโยงเป็นกลุ่ม โปรตีนชนิดนี้ที่คุ้นเคยกันดี คือ เฟอริดอกซิน (ferredoxin) ซึ่งทำหน้าที่เป็นตัวส่งผ่าน (transmitter) อิเล็กตรอนในกระบวนการสำคัญ เช่น การสังเคราะห์แสง การรีดิวซ์ไนโตรเจน การรีดิวซ์ซัลเฟต และการตรึงไนโตรเจน (Marschner, 1995)

นอกจากนี้เหล็กยังมีความสำคัญกับคลอโรพลาสต์ ร้อยละ 80 ของเหล็กในใบพืชสีเขียวจะอยู่ในคลอโรพลาสต์ ไม่ว่าในขณะนั้นพืชจะมีเหล็กอย่างพอเพียงหรือว่าอยู่ในภาวะขาดแคลนก็ตาม ในซูการ์บีต พบว่าหากแบ่งเหล็กทั้งหมดในใบออกเป็น 5 ส่วนมี สามส่วนอยู่ในเยื่อไทลาคอยด์ (thylakoid) หนึ่งส่วนอยู่ในสโตรมา (stroma) ของคลอโรพลาสต์ อีกส่วนหนึ่งอยู่นอกคลอโรพลาสต์ เมื่อหยุดให้ธาตุเหล็กแก่พืชปริมาณเหล็กในใบจะลดลงอย่างมาก โดยในเยื่อไทลาคอยด์และนอกคลอโรพลาสต์ลดลงจากเดิมร้อยละ 51 และ 62 ตามลำดับ ส่วนที่อยู่ในสโตรมาลดลงเกือบทั้งหมด (Terry and Low, 1982) เมื่อพืชขาดเหล็กจะมีผลกระทบต่อโครงสร้างของคลอโรพลาสต์ คือ เกิดความเสียหายต่อเยื่อไทลาคอยด์ พืชที่ขาดเหล็กจะหยุดสร้างไทลาคอยด์ โดย

จำนวนคลอโรพลาสต์จะเพิ่มขึ้นแต่จำนวนไทลาคอยด์ต่อหนึ่งคลอโรพลาสต์ลดลง เมื่อคลอโรพลาสต์มีจำนวนไทลาคอยด์น้อยและองค์ประกอบสำคัญของไทลาคอยด์ก็สูญหายไปด้วย ทำให้เกิดภาวะพร่องของคลอโรฟิลล์ในใบพืช (Terry and Abdia, 1986) เช่นในใบชุกการบีตที่ขาดเหล็กมีปริมาณเยื่อไทลาคอยด์ต่อคลอโรพลาสต์ลดลงอย่างมาก เมื่อพืชขาดเหล็กสารในไทลาคอยด์ลดลงมาก คือ กาแลกโกลิพิตลดลง 75 เปอร์เซ็นต์ โปรตีนทั้งหมดลดลง 60 เปอร์เซ็นต์ มีผลให้คลอโรฟิลล์ทั้งหมดลดลง 90 เปอร์เซ็นต์ (Nishio *et al.*, 1985) และนอกจากนี้คลอโรพลาสต์ของใบพืชที่ขาดเหล็กมีการสังเคราะห์คลอโรฟิลล์น้อยลง เนื่องจากเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์  $\delta$ -amino levulinic acid มีกิจกรรมลดลง เมื่อมีสารดังกล่าวน้อยก็สร้างคลอโรฟิลล์น้อยด้วย ซึ่งจะมีผลกระทบต่ออัตราการสังเคราะห์แสงของพืชทำให้พืชมีการสังเคราะห์แสงได้น้อยลง และทั้งนี้การสังเคราะห์แสงที่ลดลงนี้อาจเกิดจากการรับพลังงานแสงและการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนมีน้อยลงในใบพืชที่ขาดธาตุเหล็ก (Terry, 1980) และลดการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เนื่องจากกิจกรรมของ RuDP carboxylase ลดลง อัตราการสังเคราะห์แสงในช่วงนี้ของพืชที่ขาดธาตุเหล็กจึงต่ำกว่าปกติ (Terry and Abadia, 1986)

4.2 การตอบสนองของข้าวต่อสภาพดินที่มีธาตุเหล็กต่ำ (Response by rice plant to low iron in soil)

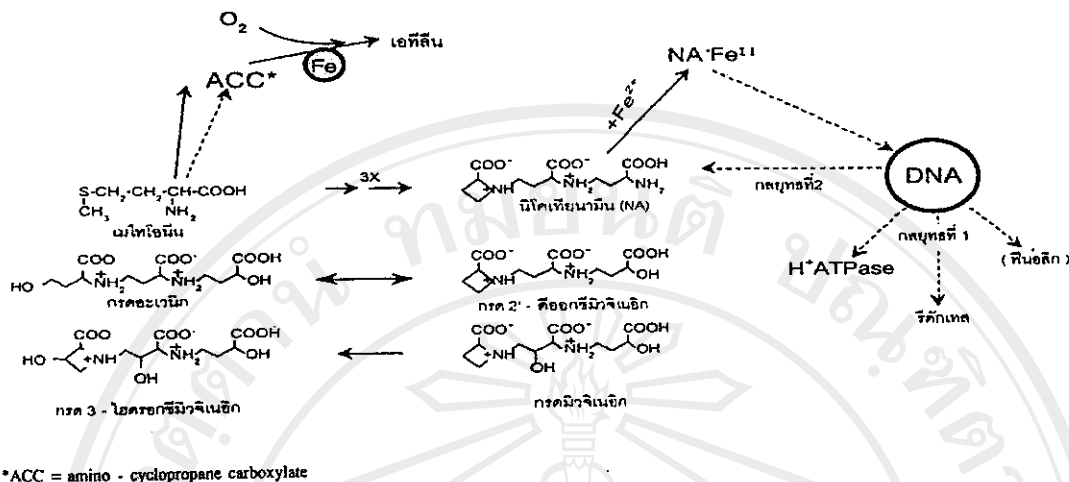
ในข้าวซึ่งเป็นพืชตระกูลหญ้า (graminaceous species) การขาดเหล็กจะชักนำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทางกายภาพและทางสรีระเพื่อแก้ไขการขาดแคลนได้ โดยรากจะปลดปล่อยสารไฟโตซิเดโรฟอรัส (phytosiderophores) ซึ่งเป็นสารคีเลต (chelators) ของอนุมูลเฟอริกไอออน ขั้นตอนในขบวนการสังเคราะห์สารไฟโตซิเดโรฟอรัสนั้นยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัด แต่แอล-เมไทโอนีน (L-Methionin) จะเป็นส่วนสำคัญโดยเป็นสารตั้งต้น (Mori and Nishizawa, 1987) การรวมตัวของเมไทโอนีนสามโมเลกุลจะได้นิโคเตียนามีน (nicotianamine) ซึ่งทำปฏิกิริยาต่อไปได้ไฟโตซิเดโรฟอรัสต่อไปสำหรับสารที่สังเคราะห์ได้นั้นแตกต่างกันตามชนิดพืช (Shojima *et al.*, 1990)

รากพืชตระกูลหญ้ามี่ความสามารถในการสังเคราะห์สารไฟโตซิเดโรฟอรัส ซึ่งเป็นสารในอนุกรมกรดมิวจินิก (mugineic acid series) สารไฟโตซิเดโรฟอรัสที่รากหญ้าสังเคราะห์ได้นี้ทำปฏิกิริยาได้ง่ายกับเฟอริกไอออน (Takagi *et al.*, 1984) เมื่อรากขับสารไฟโตซิเดโรฟอรัส เช่น กรดอะเวนิค (avenic acid) และกรดมิวจินิก (mugineic acid) ออกมาทำปฏิกิริยาคีเลชัน (chelation) กับเฟอริก (Marschner, 1995) เช่นเดียวกับซิเดโรฟอรัสของจุลินทรีย์ ดังนั้นความสามารถในการสังเคราะห์และปลดปล่อยสารไฟโตซิเดโรฟอรัสออกจากรากเพื่อละลายเหล็กในดินแล้วเคลื่อนย้ายเข้าไปในรากจึงเป็นกลยุทธ์สำคัญของพืชตระกูลหญ้าในการเพิ่มความเข้มข้น

ประโยชน์ของเหล็กในดิน และช่วยให้พืชปรับตัวเพื่อทนทานต่อปัญหาการขาดแคลนธาตุนี้ (Takagi, 1993) กระบวนการสังเคราะห์ไฟโตไซด์โรเฟอร์ (Phytosiderophores) ใช้แอล-เมไทโอนีน (L-Methionine) เป็นสารตั้งต้น (Mori and Nishizawa, 1987) การรวมตัวของเมไทโอนีนสามโมเลกุลจะได้นิโคเทียนามีน (nicotianamine) ซึ่งทำปฏิกิริยาต่อไปได้ไฟโตไซด์โรเฟอร์ต่อไป สารนิโคเทียนามีนยังมีบทบาทสำคัญอีกสองประการ คือ เป็นสารคีเลตที่ดีของเฟอร์รัส ( $Fe^{2+}$ ) ไม่ใช่เฟอร์ริก ( $Fe^{3+}$ ) (Scholz *et al.*, 1988) และจำเป็นต่อการทำหน้าที่ของเฟอร์รัสในเมแทบอลิซึม (Pich *et al.*, 1991) จึงนับว่าสารนี้ช่วยสร้างภาวะธำรงดุลของเหล็ก (iron homeostasis) ภายในเซลล์และภายในแต่ละส่วนของเซลล์ กล่าวคือ ช่วยปรับระดับของเหล็กในพืชให้มีมากขึ้นเมื่อเข้าสู่สภาวะขาดแคลนเพื่อให้เซลล์สามารถดำเนินกิจกรรมของชีวิตได้ตามปกติ (Marschner, 1995)

โครงสร้างและขบวนการสังเคราะห์สารข้างต้นแสดงในภาพที่ 2.3 (Kawai *et al.*, 1988; Mori, 1994, 1997; Shojima *et al.*, 1989, 1990) ซึ่งไฟโตไซด์โรเฟอร์ที่ได้ประกอบด้วย กรดมิวจินิก (mugineic acid: MA) กรดอะเวนิก (avenic acid: AVA) กรด 3-ไฮดรอกซีมิวจินิก (3-hydroxymugineic acid: HMA) กรด 3-เอพิไฮดรอกซีมิวจินิก (3-epihydroxymugineic acid: epiHMA) กรด 2-ดีออกซีมิวจินิก (2-deoxymugineic acid: DMA) และกรดดิสทิโคนิก (distichonic acid) ซึ่งในพืชตระกูลหญ้าชนิดต่างๆและภายในชนิดเดียวกัน จะมีความสามารถในการสังเคราะห์ และปลดปล่อยสารไฟโตไซด์โรเฟอร์ต่างกัน (Nomoto *et al.*, 1981, 1987; Römheld and Marschner, 1990) เช่น ในพืชตระกูลหญ้าอัตรการปลดปล่อยสารไฟโตไซด์โรเฟอร์ (Phytosiderophores) ออกมาไม่เท่ากัน โดยอัตรการปลดปล่อยสารไฟโตไซด์โรเฟอร์ จะเรียงลำดับจากมากไปหาน้อย ดังนี้คือ ข้าวบาร์เลย์ (barley) ข้าวสาลี (wheat) ข้าวไรต์ (rye) ข้าวโพด (maize) และ ข้าวฟ่าง (sorghum) แม้กระทั่งพืชภายในชนิดเดียวกัน ก็มีอัตรการปลดปล่อยสารไฟโตไซด์โรเฟอร์ ออกมาต่างกันด้วย นอกจากนั้น พืชต่างชนิดหรือแม้พืชในชนิดเดียวกันแต่พันธุ์ต่างกันสารไฟโตไซด์โรเฟอร์ ที่ปลดปล่อยออกมาจะเป็นสารในแต่ละตัวในอนุกรมมิวจินิก และในแต่ละตัวนั้นปริมาณสารที่ปลดปล่อยออกมาก็จะแตกต่างกันด้วย (Römheld and Marschner, 1990)

Copyright © by Chiang Mai University  
All rights reserved



ภาพที่ 2.3 กระบวนการสังเคราะห์ไฟโตไซด์รอฟอร์ (phytosiderophores) ในรากพืชที่ขาดเหล็ก ที่มา : ปรับปรุงจาก Shojima *et al.*, (1990)

5. สมรรถภาพการใช้ธาตุอาหาร (nutrient efficiency)

Marschner (1995) ได้เสนอความคิดเห็นเกี่ยวกับสมรรถภาพการใช้ธาตุอาหารไว้ว่าพืชที่มีพันธุ์กรรมต่างกันมีสมรรถภาพการใช้ธาตุอาหารต่างกัน น่าจะเกี่ยวข้องกับความสามารถในการหาคือความสามารถในการดูดธาตุอาหารจากดิน โดยเป็นการดูดใช้ธาตุอาหารนั้นๆทั้งหมดต่อหน่วยน้ำหนักแห้งต้นพืช หรือปริมาณการดูดใช้ธาตุอาหารนั้นๆต่อหนึ่งหน่วยความยาวราก ความสามารถในการเคลื่อนย้ายธาตุอาหารได้ดี อันได้แก่สัดส่วนของธาตุอาหารในราก ต้น เมล็ด และเกี่ยวข้องกับความสามารถในการใช้ธาตุอาหาร โดยกำหนดจากปริมาณการสร้างน้ำหนักแห้งต่อหน่วยธาตุอาหารในน้ำหนักแห้งนั้น

นอกจากนั้นแล้วการบ่งชี้ถึงสมรรถภาพในการใช้ธาตุอาหารของแต่ละพันธุ์จำแนกได้โดยการพิจารณาถึงความสามารถในการให้ผลผลิตสูงในดินที่มีธาตุอาหารจำกัดสำหรับพันธุ์มาตรฐาน (Graham, 1984) ส่วน Gerloff (1977) ได้จัดจำแนกพืชตามการตอบสนองในการสร้างผลผลิตของพืชออกเป็น 4 กลุ่มดังนี้คือ พันธุ์ที่มีสมรรถภาพแบบมีการตอบสนอง (Efficient responders) โดยพืชจะมีผลผลิตสูงแม้ว่าจะอยู่ในสภาพที่มีธาตุอาหารต่ำและผลผลิตจะเพิ่มขึ้นเมื่อพืชอยู่ในสภาพที่มีธาตุอาหารเพิ่มขึ้น พันธุ์ที่ไม่มีสมรรถภาพแบบมีการตอบสนอง (Inefficient responders) จะให้ผลผลิตต่ำเมื่ออยู่ในสภาพธาตุอาหารต่ำแต่ผลผลิตจะเพิ่มขึ้นสูงเมื่อมีการเพิ่มธาตุอาหารให้แก่พืช พันธุ์ที่มีสมรรถภาพแบบไม่มีการตอบสนอง (Efficient non-responders) จะให้ผลผลิตสูงถึงแม้ว่าจะอยู่ในสภาพธาตุอาหารต่ำและธาตุอาหารสูงก็ตาม ส่วนพันธุ์ที่ไม่มีสมรรถภาพแบบไม่มีการตอบสนอง (Inefficient non-responders) พืชจะมีผลผลิตต่ำทั้งที่อยู่ในสภาพธาตุอาหารต่ำและธาตุอาหารสูง

## 6. ความแตกต่างทางพันธุกรรมของการตอบสนองต่อการขาดธาตุเหล็ก

### 6.1 ความแตกต่างในพืชต่างชนิด

การตอบสนองต่อการขาดธาตุเหล็กของพืชแต่ละชนิดที่ต่างกันอย่างเกิดจากความต้องการธาตุอาหารนั้นของพืช ซึ่ง Marschner (1995) ได้รายงานเกี่ยวกับระดับขาดแคลนขั้นวิกฤต (critical deficiency level) ของพืชแต่ละชนิดไว้ว่า พืชทั่วไปมีระดับขาดแคลนวิกฤตของเหล็กในใบระหว่าง 50-150 มก./กก. (น้ำหนักแห้ง) ซึ่งความเข้มข้นดังกล่าวหมายถึงความเข้มข้นของธาตุเหล็กโดยรวมทั้งต้นของพืช ไม่ได้ระบุว่าเป็นเนื้อเยื่อส่วนใดส่วนหนึ่ง ซึ่งเป็นเพียงระดับจำกัดของธาตุเหล็กในสภาพที่พืชปลูกในแปลงเท่านั้น

จากรายงาน Smith *et al.* (1984) พบว่า ระดับขาดแคลนวิกฤตของพืช  $C_3$  และพืช  $C_4$  ไม่ต่างกันมาก กล่าวคือ พืช  $C_3$  มีระดับขาดแคลนขั้นวิกฤตที่ 72 มก./กก. (น้ำหนักแห้ง) แต่ในพืช  $C_3$  แต่ละชนิดก็มีระดับขาดแคลนขั้นวิกฤตที่ไม่เท่ากัน เช่นในข้าวบาร์เลย์ ที่ระยะการเจริญเติบโตที่ 11 วันหลังปักดำ วิเคราะห์จากส่วนของใบอ่อน พบว่ามีระดับขาดแคลนวิกฤตที่ต่ำกว่า 34 มก./กก. (น้ำหนักแห้ง) และในถั่วเหลืองที่ระยะการเจริญการเกิดฝักแรก ( $1^{st}$  Pods) วิเคราะห์จากส่วนใบที่แก่น้อยที่สุด (YMB, Youngest Mature Leaf Blade) จะมีระดับขาดแคลนวิกฤตที่ 30 มก./กก. (น้ำหนักแห้ง) (Reuter *et al.*, 1997) ในขณะที่พืช  $C_4$  มีระดับขาดแคลนขั้นวิกฤตที่ 66 มก./กก. (น้ำหนักแห้ง) (Smith *et al.*, 1984) ซึ่งเป็นไปในกรณีเดียวกับพืช  $C_3$  ในพืชแต่ละชนิดจะมีระดับขาดการแคลนวิกฤตแตกต่างกัน เช่นในอ้อยที่ระยะการเจริญที่ 3-4 เดือน วิเคราะห์จากใบที่สาม จะมีระดับขาดแคลนวิกฤตที่ 50 มก./กก. (น้ำหนักแห้ง) ส่วนที่ระยะการเจริญที่ 7 เดือน วิเคราะห์จากส่วน TVD (Top Visible Dewlap) พบว่ามีระดับขาดแคลนวิกฤตที่ 50 มก./กก. (น้ำหนักแห้ง) ในข้าวฟ่างที่ระยะการเจริญที่ 35 วันหลังหว่าน วิเคราะห์จากส่วนเหนือดินทั้งหมด พบว่ามีระดับขาดแคลนวิกฤตที่ 65 มก./กก. (น้ำหนักแห้ง) และในข้าวโพดที่ระยะ Tasselling วิเคราะห์จากส่วนใบที่อยู่ล่างซัง พบว่ามีระดับขาดแคลนวิกฤตต่ำกว่า 25 มก./กก. (น้ำหนักแห้ง) (Reuter *et al.*, 1997)

ข้าวซึ่งเป็นพืช  $C_3$  มีระดับขาดแคลนวิกฤตต่างกันด้วย โดยจากรายงานของ Reuter *et al.* (1997) พบว่า ในข้าวที่ระยะแตกหน่อหรือที่ 30 วันหลังปักดำ วิเคราะห์จากส่วนเหนือดินทั้งหมด และส่วนของใบอ่อนที่ไผ่ออกมาเป็นใบสุดท้าย พบว่ามีระดับขาดแคลนขั้นวิกฤตที่ 50-60 มก./กก. (น้ำหนักแห้ง) และ 70 มก./กก. (น้ำหนักแห้ง) ตามลำดับ ส่วนที่ระยะ 40 วันหลังหว่าน วิเคราะห์จากส่วนเหนือดินทั้งหมดมีระดับขาดแคลนวิกฤตที่ 45 มก./กก. (น้ำหนักแห้ง) และที่ระยะ 50 วันหลังหว่าน วิเคราะห์จากส่วนใบทั้งหมด พบว่ามีระดับขาดแคลนวิกฤตที่ 44 มก./กก.

(น้ำหนักรากแห้ง) (Reuter *et al.*, 1997) ซึ่งจะเห็นได้ว่าแม้แต่ในพืชชนิดเดียวกันแต่ระยะการเจริญเติบโตต่างกันและส่วนต่างๆที่นำมาวิเคราะห์ต่างกันจะมีระดับขาดแคลนวิกฤตต่างกัน ทั้งนี้อาจเนื่องมาจากความสามารถในการดูดใช้ของข้าว เช่นข้าวที่ปลูกในสภาพขังน้ำที่ระยะการเจริญที่ 30 วันหลังงอกข้าวมีการดูดใช้เหล็กได้ที่ 10-15 มก./ตร.ม. ส่วนที่ระยะการเจริญที่ 40 และ 50 วันหลังงอก ข้าวมีการดูดใช้เหล็กที่ 85-95 มก./ตร.ม. และ 215-220 มก./ตร.ม. ตามลำดับ (Beyrouty *et al.*, 1994) จะพบว่าความสามารถในการดูดใช้เหล็กของแต่ละระยะการเจริญเติบโตมีความสามารถดูดใช้ได้ในปริมาณที่ต่างกัน ซึ่งน่าจะมีผลต่อระดับขาดแคลนวิกฤตของข้าวในแต่ละระยะการเจริญเติบโต นอกจากนี้ระดับขาดแคลนวิกฤตที่ส่วนต่างๆของพืชต่างกันแม้ในระยะการเจริญเติบโตเดียวกัน อาจเนื่องมาจากปริมาณเหล็กที่มีอยู่ในส่วนต่างๆของพืช ซึ่งพบว่าส่วนของเหล็กโปรตีน (Fe protein) ในใบมีความเข้มข้นของเหล็ก 63 เปอร์เซ็นต์ ซึ่งส่วนใหญ่จะอยู่ในส่วนของคลอโรพลาสต์ (Chloroplasts) ที่ทำหน้าที่ขบวนการสังเคราะห์แสง และส่วนที่เหลือจะกระจายอยู่ในไซโทพลาสต์ (Cytoplasm) และส่วนต่างๆของพืช (Miller *et al.*, 1995)

นอกจากนี้ความสามารถในการดูดเหล็กของพืชนั้นมีความหลากหลายตามชนิดพืช และอาจถูกกระทบโดยสภาพการเปลี่ยนแปลงของดิน สภาพอากาศ และขั้นตอนการเจริญเติบโตของพืช (Ishizuka, 1965, Tanaka *et al.*, 1954; Alina and Henryk, 1991) ซึ่งเมื่อพืชอยู่ในภาวะการขาดธาตุเหล็ก พืชจะมีการพัฒนากลไกที่หลากหลายในการหาและดูดใช้ธาตุเหล็ก จากการศึกษารูปแบบการดูดใช้ธาตุเหล็กที่หลากหลายของ Bienfait (1988,1989); Bienfait and Lutge (1988); Kochian (1991); Römheld (1987); Römheld and Marschner (1990) ได้แบ่งออกเป็น 2 รูปแบบ รูปแบบที่ 1 ในพืชพวกใบเลี้ยงคู่ และพืชใบเลี้ยงเดี่ยวที่ไม่ใช่พืชตระกูลหญ้า (dicot และ nongraminaceous monocots) เมื่ออยู่ในสภาพการขาดธาตุเหล็ก รากพืชที่มีประสิทธิภาพในการดูดใช้ธาตุเหล็ก (iron efficient plants) จะมีการตอบสนองโดยการเพิ่มสภาพกรดในดินบริเวณราก เนื่องจากสารประกอบฟีนอลิกละลายได้มากขึ้นเมื่อ pH ต่ำลง และการเพิ่มกระบวนการรีดักชัน (reduction) ของเฟอร์ริก โดยรีดิวซ์เฟอร์ริกไอออน ( $Fe^{3+}$ ) ไปเป็นเฟอร์รัสไอออน ( $Fe^{2+}$ ) โดยรากจะปลดปล่อยสารประกอบฟีนอลิก (phenolic compounds) เช่น กรดคาเฟอิก (caffeic acid) และคลอโรจีนิก (chlorogenic acid) จากรากสู่ดิน หรือรีดิวซ์เฟอร์ริกที่ผิวเยื่อหุ้มเซลล์ของราก โดยอิเล็กตรอนในระบบรีดอกซ์ (redox system) ของเยื่อ ทำให้ธาตุเหล็กอยู่ในรูปที่พืชสามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ จึงเป็นขั้นตอนที่จะนำไปสู่การดูดใช้ธาตุเหล็กในพืช

รูปแบบที่ 2 พืชใบเลี้ยงเดี่ยวที่เป็นพืชตระกูลหญ้า (graminaceous monocots) ตอบสนองต่อภาวะการขาดธาตุเหล็ก โดยการผลิตสารไฟโตซิเดโรฟอรัส (phytosiderophores) (Crowley *et al.*,



1991, Marschner *et al.*, 1989; Römheld, 1991; Römheld and Marschner, 1986) ซึ่งสารไฟโตไซด์โรเฟอร์ (phytosiderophores) เป็นสารในอนุกรมกรดมิวจินิก (mugineic acid series) พืชมีการสังเคราะห์สารไฟโตไซด์โรเฟอร์ในรากแล้วทำการปลดปล่อยจากรากสู่บริเวณรอบๆราก เพื่อละลายเหล็กในดินให้อยู่ในรูปที่เป็นประโยชน์ คือ Fe(III)-phytosiderophores และพืชสามารถดูดมาใช้ประโยชน์ได้ การปลดปล่อยสารไฟโตไซด์โรเฟอร์ของพืชแต่ละชนิดจะมีอัตราการปลดปล่อยออกมาไม่เท่ากัน เช่นในข้าวบาร์เลย์ (barley) ข้าวสาลี (wheat) ข้าวไรต์ (rye) ข้าวโพด (maize) และข้าวฟ่าง (sorghum) จะมีอัตราการปลดปล่อยสารไฟโตไซด์โรเฟอร์ลดลงตามลำดับ (Römheld and Marschner, 1990)

## 6.2 พืชต่างพันธุ์ในชนิดเดียวกัน

การบ่งชี้ถึงสมรรถภาพในการใช้ธาตุอาหารของแต่ละพันธุ์จำแนกได้โดยการพิจารณาถึงความสามารถในการให้ผลผลิตสูงในดินที่มีธาตุอาหารจำกัดสำหรับพันธุ์มาตรฐาน (Graham, 1984) เช่นจากรายงานของ Hartzook *et al.* (1974) อ้างโดย Marschner (1995) พบว่าถั่วลิสง 3 พันธุ์ เมื่อปลูกในสภาพขาดเหล็ก (ปลูกในดินปูน (23% CaCO<sub>3</sub>) ใน pH 7.8) ให้ผลผลิตของถั่วลิสงต่ำลงต่างกัน โดยพันธุ์ Congo Red และพันธุ์ Shulamit มีผลผลิตลดลง 67.75 เปอร์เซ็นต์ 30.41 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ ส่วนพันธุ์ 71-238 มีผลผลิตลดลง 8 เปอร์เซ็นต์ ของเมื่อปลูกในสภาพปกติที่ได้รับเหล็กอย่างพอเพียง แสดงให้เห็นว่าถั่วลิสงพันธุ์ 71-238 เป็นพันธุ์ที่มีสมรรถภาพในการใช้ธาตุเหล็กได้ดี เพราะเมื่ออยู่ในสภาพการขาดธาตุเหล็กก็ยังสามารถให้ผลผลิตสูง และจากรายงานของ Saxena *et al.* (1990) ได้ทดสอบเพื่อคัดเลือกพันธุ์ที่ทนต่อการขาดธาตุเหล็กในถั่ว chickpea 3267 สายพันธุ์ โดยปลูกในพื้นที่ดินปูน (20% CaCO<sub>3</sub>) ใน pH 8.5 เมื่ออายุได้ 35-40 วันหลังจากหว่านให้คะแนนระดับการแสดงอาการเหลือง (chlorosis) ในใบอ่อน พบว่า ถั่ว chickpea 3242 สายพันธุ์ เป็นพันธุ์ที่ทนต่อการขาดธาตุเหล็ก โดยไม่แสดงอาการใบเหลืองจากการขาดธาตุเหล็ก (Iron-deficiency chlorosis)

จากรายงานของ Römheld and Marschner (1990) พบว่า เมื่ออยู่ในสภาพขาดธาตุเหล็กพืชตระกูลหญ้า เช่นข้าวบาร์เลย์ และข้าวฟ่างจะมีกลไกในการตอบสนองต่อการขาดธาตุเหล็ก โดยจะมีการปลดปล่อยสารไฟโตไซด์โรเฟอร์ออกมาเหมือนกัน แต่อัตราการปลดปล่อยสารไฟโตไซด์โรเฟอร์ไม่เท่ากัน เช่นในข้าวบาร์เลย์พันธุ์ Europa มีอัตราการปลดปล่อยสารไฟโตไซด์โรเฟอร์มากที่สุดรองลงไปตามลำดับได้แก่ พันธุ์ Rikuzen-Mugi และพันธุ์ Minori-Mugi นอกจากนี้สารไฟโตไซด์โรเฟอร์ที่แต่ละพันธุ์ปลดปล่อยออกมาปริมาณสูงจะต่างกัน เช่น พันธุ์ Europa จะปลดปล่อยกรดไฮดรอกซีมิวจินิก (hydroxy mugineic acid : HMA) ออกมามากที่สุด พันธุ์ Rikuzen-Mugi จะ

ปลดปล่อยกรดดีออกซีมิวจินิก (deoxymugineic acid) และ พันธุ์ Minori-Mugi จะปลดปล่อยมิวจินิก (mugineic acid) ออกมามากที่สุด ส่วนในข้าวฟ่างพันธุ์ที่มีอัตราการปลดปล่อยสารไฟโตเคโรฟอรัมมากที่สุดได้แก่ พันธุ์ Sudangrass รองลงไปตามลำดับได้แก่ พันธุ์ SPV-393 และ พันธุ์ MS 35-1 ซึ่งแสดงให้เห็นว่าพันธุ์พืชแต่ละพันธุ์ในพืชชนิดเดียวกันจะมีความสามารถในการตอบสนองต่อการขาดเหล็กไม่เท่ากัน จึงสันนิษฐานว่าในข้าวอาจจะเป็นไปในแบบเดียวกัน กล่าวคือ ในข้าวแต่ละพันธุ์น่าจะมีการตอบสนองต่อการขาดเหล็ก โดยการปลดปล่อยสารไฟโตเคโรฟอรัมออกมาในปริมาณที่ไม่เท่ากัน และในพันธุ์ที่มีสมรรถภาพในการใช้ธาตุอาหารได้ดีน่าจะมีผลผลิตสูงแม้อยู่ในสภาพที่ขาดธาตุอาหาร

#### 7. การควบคุมทางพันธุกรรมในการตอบสนองต่อการขาดธาตุเหล็ก

จากกลไกที่ตอบสนองต่อการขาดธาตุเหล็กของพืชในตระกูลหญ้า โดยการสังเคราะห์สารในอนุกรมกรดมิวจินิก ซึ่งค้นพบโดย Takagi (1976, 1993) ปริมาณสารไฟโตเคโรฟอรัมจะปลดปล่อยออกมาเพิ่มขึ้นภายใต้สภาพการขาดธาตุเหล็ก และมีความสัมพันธ์กับพืชที่มีความทนทานต่อการขาดธาตุเหล็ก ในพืชตระกูลหญ้า ข้าวบาร์เลย์ (*Hordeum vulgare*) จะมีความทนทานต่อการขาดธาตุเหล็กมากและมีการปลดปล่อยสารไฟโตเคโรฟอรัมออกมาในปริมาณมาก ส่วนข้าวจะมีความอ่อนแอต่อการขาดธาตุเหล็กและมีการปลดปล่อยสารไฟโตเคโรฟอรัมออกมาในปริมาณน้อย (Sugiura *et al.*, 1981; Takagi *et al.*, 1984)

ระบบพันธุกรรมโมเลกุลที่ควบคุมระบบเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์สารไฟโตเคโรฟอรัม เท่าที่ได้พบแล้วในข้าวบาร์เลย์มีดังต่อไปนี้

- 1.) S-adenosylmethionine synthetase genes (SAM) มีอยู่ 3 ยีน ได้แก่ sam1, sam2 และ sam3 (DDBJ database: D63835, D85237, D85238 ตามลำดับ) ซึ่งจะทำงานไม่ต่างกันทั้งในในสภาพขาดธาตุเหล็กและเหล็กพอเพียง (Takagi *et al.*, 1984)
- 2.) Nicotinamine synthase genes (NAS) มีอยู่ 7 ยีน ได้แก่ nas1 (AB010086), nas2 (AB011265), nas3 (AB011264), nas4 (AB011266), nas5-1 (AB011267), nas5-2 (AB011268) และ nas6 (AB011269) (Higuchi *et al.*, 1994, 1995; Kanazawa *et al.*, 1995a) มี 2 ยีนได้แก่ nas5-1 และ nas5-2 มีแหล่งกำเนิดเดียวกับยีน nas แต่มีการทำงานของยีน nas บกพร่อง
- 3.) Nicotinamine Aminotransferase (NAAT) ได้แก่ NAAT-A (D88273) และ NAAT-B (AB005788) (Ohata *et al.*, 1993; Kanazawa *et al.*, 1994, 1995b) โดยในข้าวบาร์เลย์ NAAT-A จะแสดงออกมาในรากที่อยู่ในสภาพขาดธาตุเหล็กแต่ไม่มีอยู่ในรากที่ได้รับธาตุ

เหล็กพอเพียง ส่วน NAAT-B จะมีการแสดงออกในปริมาณเล็กน้อยเมื่อรากได้ธาตุเหล็กพอเพียง แต่ก็ทำงานได้ดีเมื่อถูกชักนำให้อยู่ในสภาพขาดเหล็ก (Kanazawa *et al.*, 1995a, 1995b)

- 4.) Putative mugineic acid synthase (Iron deficiency specific clone no. 3: Ids3) ซึ่งใน Ids3 (D37796) เกิดจากการเปลี่ยนแปลงจากดีออกซีมิวจินิก (deoxymugineic acid: DMA) ถึงมิวจินิก ภายใต้การชักนำของสภาพการขาดธาตุเหล็ก (Nakanishi *et al.*, 1993) แต่ Ids3 ไม่พบในข้าวสาลี ข้าว ข้าวโพด เพราะพืชทั้งสามชนิดมีการผลิต DMA อย่างเดียว ในขณะที่ข้าวบาร์เลย์มีการผลิต DMA, มิวจินิก (MA), ไฮดรอกซีมิวจินิก (hydroxymugineic acid: HMA) และอีพิไฮดรอกซีมิวจินิก (epihydroxymugineic acid: epiHMA) ซึ่งขบวนการดังกล่าวจะผลิตดังนี้  $DMA \rightarrow MA \rightarrow epiHMA/HMA$  (Mori and Nishizawa 1989; Mori *et al.*, 1990; Ma *et al.*, 1994)
- 5.) Adenine phosphoribosyltransferase (APRT) ซึ่งเป็นยีนที่จะทำให้การแสดงออกสูงขึ้นโดยสภาพการขาดเหล็กในรากข้าวบาร์เลย์ (Itai *et al.*, 2000)

ส่วนในข้าวจะมีจะมีการผลิตสารไฟโตซีเดโรฟอริน้อย จึงมีการทำการทดลองเพื่อ cloning gene ดังที่กล่าวมาข้างต้นจากข้าวบาร์เลย์สำหรับเตรียมการถ่ายโอนยีนใส่ลงในข้าว (transgenic rice) เพื่อช่วยทำให้ข้าวมีความทนทานต่อการขาดเหล็กในดินปูน (calcareous soil) โดยยีนที่ clone จากรากข้าวบาร์เลย์ประสบความสำเร็จ ได้แก่ APRT, NAS (nas 1, 2, 3, 4, 6), NAAT (NATT-A หรือ NAAT-B) และ Ids3 (Mori, 2001) อย่างไรก็ตาม เนื่องจากพืชเปลี่ยนถ่ายยีนยังไม่เป็นที่ยอมรับในหมู่ผู้บริโภค ดังนั้นการค้นพบพันธุ์ข้าวที่มีสมรรถภาพในการดูดธาตุเหล็ก และผลิตสารไฟโตซีเดโรฟอรินได้มาก จึงจะเป็นประโยชน์ยิ่งขึ้นในการถ่ายทอดลักษณะนี้ไปยังข้าวพันธุ์อื่นๆ ได้ง่าย และเป็นที่ยอมรับในผู้บริโภคมากขึ้น