

การขาดฟอสฟอรัสในพืชกับบทบาทของแบคทีเรียที่มีความสามารถในการละลายฟอสเฟต Phosphorus Deficiency in Plant and Roles of Phosphate-solubilizing Bacteria

ขนิษฐา สมตระกูล¹ และวารภรณ์ จุ้ยฉาย^{2*}

Khanitta Somtrakoon¹ and Waraporn Chouychai^{2*}

¹ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยมหาสารคาม กันทรวิชัย มหาสารคาม 44150

²สาขาวิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยราชภัฏนครสวรรค์ นครสวรรค์ 60000

¹Department of Biology, Faculty of Science, Mahasarakham University, Kantharawichai, Mahasarakham, Thailand 44150

²Biology Program, Faculty of Science and Technology, Nakhonsawan Rajabhat University, Nakhonsawan, Thailand 60000

*Corresponding author: waraporn.c@nsru.ac.th

Received: April 23, 2020

Revised: October 22, 2020

Accepted: November 25, 2020

Abstract

Phosphorus is critical component in plant biomolecules which often found in soil as inorganic phosphate. However, inorganic phosphate is not soluble and phosphorus deficiency is the important problem of plant growth. Some plants were adapted in phosphorus deficiency condition by symbiosis with mycorrhiza fungi and cluster root production. Another way to increase crops growth in phosphorus deficiency condition is phosphate fertilizer application but it could increase water pollution. Therefore, the used of phosphate-solubilizing bacteria with crop plant are more appropriate method. In this article, the mechanism and example of phosphate-solubilizing bacteria used in agricultural propose. The important mechanisms in phosphate solubilization were chemical production, such as acid, for inorganic phosphate solubilization and enzyme production for organic phosphate solubilization. However, phosphate solubilization capacity of phosphate-solubilizing bacteria depend on several environmental factors.

Keywords: economic crops, phosphate-solubilizing bacteria, plant growth promoting bacteria

บทคัดย่อ

ฟอสฟอรัสเป็นส่วนประกอบที่สำคัญในสารชีวโมเลกุลของพืช รูปที่พบบ่อยในดิน คือ รูปฟอสเฟตอนินทรีย์ แต่เนื่องจากฟอสเฟตอนินทรีย์มักพบในรูปที่ไม่ละลายน้ำ ทำให้การขาดฟอสฟอรัสเป็นปัญหาที่สำคัญในพืช พืชบางชนิดมีการปรับตัวเพื่อแก้ปัญหการขาดแคลน

ฟอสฟอรัสโดยการอยู่ร่วมกับเชื้อราไมคอร์ไรซาและการสร้างรากกลุ่ม (Cluster root) ในขณะที่การเพิ่มการเจริญเติบโตของพืชเศรษฐกิจในสภาวะขาดฟอสฟอรัสด้วยการเพิ่มปุ๋ยฟอสเฟตทำให้เกิดปัญหามลภาวะทางน้ำเพิ่มขึ้น ดังนั้นการใช้แบคทีเรียที่มีความสามารถในการละลายฟอสเฟตกับพืชเศรษฐกิจจึงเป็นวิธีการที่เหมาะสมในการแก้ปัญหามากกว่า ในบทความนี้ได้รวบรวมกลไก

และตัวอย่างการใช้แบคทีเรียที่มีความสามารถในการละลายฟอสเฟตทางการเกษตร กลไกสำคัญในการละลายฟอสเฟตได้แก่การสร้างสารเคมี เช่น กรดเพื่อละลายฟอสเฟตอนินทรีย์ และการสร้างเอนไซม์เพื่อละลายฟอสเฟตอินทรีย์ อย่างไรก็ตาม ความสามารถในการละลายฟอสเฟตของแบคทีเรียกลุ่มละลายฟอสเฟตขึ้นอยู่กับปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมหลายประการ

คำสำคัญ: พืชเศรษฐกิจ แบคทีเรียละลายฟอสเฟต
แบคทีเรียกลุ่มสนับสนุนการเจริญเติบโตของพืช

คำนำ

ฟอสฟอรัสเป็นธาตุจำเป็นสำหรับสิ่งมีชีวิต โดยเป็นธาตุอาหารหลักที่จำเป็นในทุกระยะการเจริญเติบโต และพัฒนาการของพืช ธาตุฟอสฟอรัสพบเป็นองค์ประกอบของพืชถึงร้อยละ 0.2-0.8 ของน้ำหนักเซลล์แห้ง ส่วนใหญ่เป็นองค์ประกอบสำคัญของกรดนิวคลีอิก เอนไซม์ โคเอนไซม์ นิวคลีโอไทด์ และฟอสโฟลิปิด (Satyaprakash *et al.*, 2017; Kalayu, 2019) นอกจากนี้ฟอสฟอรัสยังมีบทบาทสำคัญในกระบวนการเมแทบอลิซึม สรีรวิทยา และพัฒนาการของพืชด้วย เช่น การสังเคราะห์ด้วยแสง เมแทบอลิซึมของคาร์บอน การสร้างเยื่อหุ้มเซลล์ และการยืดยาวของราก เป็นต้น ฟอสฟอรัสส่วนใหญ่ที่ดูดซึมโดยพืชจะถูกสะสมไว้ในเมล็ดพืชในรูปของกรดไฟติก (Phytic acid) ซึ่งเป็นรูปที่พืชไม่สามารถนำไปใช้ได้ (Ingle and Padole, 2017) ฟอสฟอรัสที่พบในดินมีอยู่ในปริมาณร้อยละ 0.5 (น้ำหนัก/น้ำหนัก) โดยมักพบในรูปของฟอสเฟต (Phosphate) ซึ่งเป็นรูปที่ถูกออกซิไดส์อย่างสมบูรณ์ ในจำนวนของฟอสฟอรัสที่พบในดินนี้มีธาตุฟอสฟอรัสเพียงหนึ่งในสิบส่วนเท่านั้นที่อยู่ในรูปที่พืชสามารถนำไปใช้ได้ ฟอสฟอรัสส่วนใหญ่ในดินปรากฏอยู่ในรูปที่ไม่ละลายน้ำ โดยสร้างพันธะเป็นสารประกอบฟอสเฟตอนินทรีย์อยู่กับธาตุเหล็ก อะลูมิเนียมในดินกรด และแคลเซียมในดินด่าง หรืออยู่ในรูปของสารประกอบ

ฟอสเฟตอินทรีย์ เช่น น้ำตาลฟอสเฟต (Sugar phosphate) กรดไฟติก พอลิฟอสเฟต (Polyphosphate) และฟอสโฟเนต (Phosphonate) เป็นต้น (Kalayu, 2019) พืชใช้ฟอสฟอรัสในรูปของฟอสเฟตไอออน (Phosphate anion) โดยเฉพาะออร์โทฟอสเฟต (Orthophosphate) ได้แก่ โมโนไฮโดรเจนฟอสเฟต (HPO_4^{2-}) และไดไฮโดรเจนฟอสเฟต (H_2PO_4^-) เป็นรูปที่ถูกพืชดูดซึมไปใช้งานได้มากที่สุด (Alori *et al.*, 2017; Kalayu, 2019) ซึ่งมีอยู่น้อยมาก ทำให้พืชมีโอกาสที่จะเผชิญกับการขาดแคลนฟอสฟอรัสได้ง่าย พืชที่ขาดฟอสฟอรัสจะมีอาการลำต้นแคระแกร็น ใบแก่เป็นสีม่วงแล้วกลายเป็นสีน้ำตาล ไม่ออกดอกและติดผล อย่างไรก็ตาม พืชและจุลินทรีย์บางชนิดมีกลไกที่สามารถละลายฟอสเฟตทั้งฟอสเฟตอินทรีย์และฟอสเฟตอนินทรีย์ให้ได้ฟอสเฟตไอออนที่พืชสามารถนำไปใช้ได้ ซึ่งองค์ความรู้เกี่ยวกับผลกระทบของการขาดแคลนฟอสฟอรัสในพืช และการแก้ปัญหาด้วยการใช้แบคทีเรียละลายฟอสเฟตจะเป็นประโยชน์ในการนำไปประยุกต์ใช้ทางการเกษตร เพื่อเพิ่มการเจริญเติบโตและผลผลิตของพืชเศรษฐกิจต่อไป

การตอบสนองของพืชในสภาวะขาดแคลนฟอสฟอรัส

การที่ฟอสฟอรัสในดินส่วนใหญ่อยู่ในรูปฟอสเฟตอนินทรีย์ ซึ่งเป็นรูปที่สิ่งมีชีวิตนำมาใช้ประโยชน์ได้น้อยและเคลื่อนที่ได้ยากโดยปริมาณฟอสเฟตอนินทรีย์ในดินมีอยู่เพียงประมาณ 1-10 ไมโครโมลาร์ในสารละลายดิน ทำให้พืชเกิดสภาวะขาดแคลนฟอสฟอรัสได้ การที่ฟอสเฟตเข้าสู่สิ่งมีชีวิตได้ยากเพราะจะเกิดเป็นสารเชิงซ้อนที่ไม่ละลายน้ำกับไอออนประจุบวก เช่น อะลูมิเนียม เหล็ก ในสภาวะที่เป็นกรด และแคลเซียมในสภาวะที่เป็นด่าง (Péret *et al.*, 2011) นอกจากนั้นการขาดฟอสฟอรัสยังทำให้พืชขาดโพแทสเซียม แคลเซียม และแมกนีเซียมได้ด้วย (Onthong and Osaki, 2006) ฟอสฟอรัสจึงเป็นปัจจัยจำกัดของการเจริญเติบโตและพัฒนาการในพืช ดังนั้นพืชจึงต้องมีการปรับตัวทั้งด้านสรีรวิทยาและสัณฐานวิทยา เพื่อลดการใช้ฟอสเฟตและ

เพิ่มการนำฟอสเฟตเข้าสู่เซลล์และนำกลับมาใช้ใหม่ เช่น การยับยั้งการเจริญเติบโตของรากแก้ว เพิ่มการสร้างรากแขนง เพิ่มจำนวนขนราก เพื่อเพิ่มการนำฟอสเฟตไปใช้ โครงสร้างของรากพืชมีการปรับเปลี่ยนไปตามปริมาณฟอสเฟต เกิดการเปลี่ยนอัตราการเจริญเติบโตของรากตอยอด (Root-to-shoot growth ratio) ซึ่งเป็นการตอบสนองโดยทั่วไปของพืชเมื่อมีการขาดแคลนธาตุอาหาร เช่น ไนโตรเจน ฟอสเฟต หรือกำมะถัน ทำให้น้ำหนักแห้งของรากเพิ่มขึ้นหรือมีการเจริญเติบโตของรากมากขึ้น

นอกจากนี้ยังพบว่ารากแก้วจะแตกรากแขนงมากขึ้นและมีขนรากมากขึ้น ทำให้รากแผ่ขยายไปในดินชั้นบนที่มีฟอสเฟตสะสมอยู่ได้ดีขึ้น ทั้งนี้การขาดธาตุอาหารที่จำเป็น เช่น เหล็ก สังกะสี แมงกานีส และฟอสฟอรัส จะกระตุ้นการสร้างขนราก ซึ่งฟอสเฟตจะมีผลมากต่อทั้งความยาวและความหนาแน่นของขนราก ความหนาแน่นของขนรากจะเพิ่มขึ้นเมื่อปริมาณฟอสเฟตที่นำไปใช้ได้ดินลดลง ซึ่งจะเป็นการเพิ่มความสามารถในการดูดซึมของราก และประสิทธิภาพการดูดซึมของขนรากยังเพิ่มขึ้นด้วย การเพิ่มความหนาแน่นของขนรากเกิดจากการลดความยาวของเซลล์ในชั้นอีพิเดอร์มิสเมื่อปริมาณฟอสเฟตลดลง (Péret *et al.*, 2011) ซึ่งทำให้มีจำนวนขนรากมากขึ้นต่อหน่วยความยาวของราก และขนรากยาวขึ้น นอกจากนี้ยังทำให้ชีวมวลของยอดลดลงและลดการสะสมฟอสฟอรัสในพืช (Zhu *et al.*, 2020) จากการทดลองปลูกข้าว 4 สายพันธุ์ ในสารละลายธาตุอาหารที่มีปริมาณฟอสฟอรัสต่างกันเป็นเวลา 28 วัน ส่งผลต่อการเจริญเติบโตของรากอย่างชัดเจน โดยข้าวที่ปลูกในสารละลายที่มีฟอสฟอรัสร้อยละ 0 ทำให้รากพืชมีความยาวมากกว่า แต่จำนวนรากตอยอดน้อยกว่า และมีอัตราส่วนของน้ำหนักแห้งระหว่างรากตอยอดมากกว่าข้าวที่ปลูกในสารละลายที่มีฟอสฟอรัส ร้อยละ 50-200 ซึ่งแสดงให้เห็นว่าในสภาวะที่ขาดฟอสฟอรัส พืชสร้างรากใหม่ได้น้อย จึงเพิ่มความยาวของรากแทนในการหาธาตุอาหารให้พอเพียงกับการเจริญเติบโต นอกจากนั้น

อัตราส่วนของน้ำหนักแห้งระหว่างรากตอยอดที่สูงแสดงให้เห็นว่าข้าวต้องใช้รากปริมาณมากในการสร้างยอดเมื่อขาดแคลนฟอสฟอรัส (Bobeautong *et al.*, 2017)

นอกจากนี้ในสภาวะที่ขาดฟอสฟอรัสกระบวนการทางสรีรวิทยาของพืชจะเปลี่ยนไปด้วยเช่นกัน เมื่อในดินมีฟอสเฟตมาก ปริมาณคาร์โบไฮเดรตและกิจกรรมของเอนไซม์ที่ไฮโดรไลซ์น้ำตาลในรากจะเพิ่มขึ้น แต่ปริมาณ ATP ในรากลดลง เมื่อฟอสฟอรัสที่นำไปใช้ได้ดินต่ำลง ลดการเจริญของปมและลดกิจกรรมของเอนไซม์ไนโตรจีเนสที่ปมรากถั่วเหลือง ถั่วโคลเวอร์ขาวที่เจริญเติบโตในสภาวะที่ฟอสฟอรัสจำกัดจะมีความเข้มข้นของกรดอะมิโนในเนื้อเยื่อรากสูงขึ้น รวมทั้งยังส่งผลต่อการปรับแรงดันออสโมติกของรากและการควบคุมการทำงานของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการต้านอนุมูลอิสระ หมวกรากเป็นบริเวณที่รับสัญญาณจากฟอสฟอรัสที่อยู่ภายนอกแรงดันออสโมติกของของเหลวในเซลล์ของหมวกรากจะขึ้นกับปริมาณฟอสฟอรัส การขาดฟอสฟอรัสจะเพิ่มการไหลของโปรตอนออกจากราก ทำให้ไรโซสเฟียร์เป็นกรดซึ่งจะทำให้ธาตุอาหารต่างๆ ในดินอยู่ในรูปที่พืชนำไปใช้ได้มากขึ้น (Zhu *et al.*, 2020) การหลั่งกรดอินทรีย์จากราก เช่น กรดอะซิติก (Acetic acid) กรดอะโคนิติก (Aconitic acid) กรดซิตริก (Citric acid) กรดฟูมาริก (Fumaric acid) กรดไกลโคลิก (Glycolic acid) กรดแลกติก (Lactic acid) กรดมาลิก (Malic acid) กรดออกซาลิก (Oxalic acid) และกรดซัคซินิก (Succinic acid) จะเพิ่มขึ้นเมื่อขาดแคลนฟอสฟอรัสในพืชหลายสปีชีส์ เมื่อพืชเผชิญกับสภาวะขาดแคลนฟอสฟอรัส การหลั่งกรดออกจากรากจะเพิ่มขึ้น เช่น การหลั่งกรดซิตริกและกรดมาลิกจะเพิ่มขึ้นในบริเวณรากของ *Brassica napus* ทำให้ดูดซับฟอสฟอรัสจากดินฟอสเฟตได้ดีขึ้น ใน *Raghanus sativus* จะหลั่งกรดมาลิกและกรดซัคซินิกเพิ่มขึ้น 60 และ 15 เท่า (Zhang *et al.*, 1997) ถั่วเหลืองจีโนไทป์ที่เจริญเติบโตได้ดีในดินที่ขาดแคลนฟอสฟอรัสจะยังมีการดูดซึมฟอสเฟตเพิ่มขึ้นและสังเคราะห์น้ำตาลที่ละลายน้ำได้เพิ่มขึ้นในสภาวะดังกล่าว เมื่อเปรียบเทียบกับ

ถั่วเหลืองจีโนไทป์ที่เจริญเติบโตได้ไม่ดีในสภาวะเดียวกัน (Zhu *et al.*, 2020) อย่างไรก็ตามหญ้าและถั่วในเขตร้อนส่วนใหญ่ไม่พบการหลังกรดอินทรีย์ที่ราก แต่พบการหลังกรดอินทรีย์จากรากของไม้ยืนต้น เช่น การหลังกรดซิตริกจากรากของกระถินเทพา (*Acacia mangium*) กรดออกซาลิกจากรากของมะม่วงหิมพานต์ (*Anacardium occidentale*) และยางพารา (*Hevea brasiliensis*) และพบการหลังเอนไซม์ฟอสฟาเทสจากรากของถั่วฮามาต้า (*Stylosanthes hamata*) (Onthong and Osaki, 2006)

พืชบางชนิดปรับตัวโดยการอยู่ร่วมกับไมคอร์ไรซาเพื่อเพิ่มการดูดซึมฟอสเฟตไอออน ส่วนในกลุ่มของพืชที่ไม่อยู่ร่วมกับไมคอร์ไรซาในบางวงศ์ (Family) เช่น Proteaceae, Casuarinaceae, Fabaceae และ Myricaceae จะสร้างรากกลุ่ม (Cluster root) ที่รากแขนง เพื่อเพิ่มการดูดซึมฟอสเฟต (Péret *et al.*, 2011) รากกลุ่มเป็นรากที่แตกแขนงในลักษณะคล้ายแปรงล้างขวด ซึ่งแตกออกมาจากชั้นเพอริไซเคิลของรากแขนง เป็นการปรับตัวที่สำคัญของพืชเพื่อตอบสนองต่อสภาวะที่ขาดแคลนฟอสฟอรัส การทำงานของรากกลุ่มที่สำคัญ ได้แก่ เพิ่มพื้นที่ผิวเพื่อเพิ่มการนำธาตุอาหารเข้าสู่พืช เพิ่มการเคลื่อนที่ของฟอสเฟตโดยการหลั่งสารจำพวกคาร์บอกซิเลตจำนวนมาก เพื่อให้ไรโซสเฟียร์อยู่ในสภาวะเป็นกรด หลังเอนไซม์ฟอสฟาเทสเพื่อย่อยสลายสารประกอบฟอสเฟตอินทรีย์ และหลั่งสารจำพวกฟีนอลิกและมูซิเลจ รากกลุ่มของพืชบางชนิด เช่น *Lupinus albus* จะหลั่งซิเตรตออกมาเป็นปริมาณมากคิดเป็นร้อยละ 11-23 ของน้ำหนักแห้งของพืชทั้งหมด ขึ้นกับอายุของพืชและระดับการขาดแคลนฟอสฟอรัส ซิเตรตจะเพิ่มฟอสฟอรัสในรูปแบบที่นำไปใช้ได้ โดยการทำให้ฟอสฟอรัสที่จับอยู่กับเหล็ก อะลูมิเนียม และแคลเซียมละลายออกมาด้วยกระบวนการแลกเปลี่ยนไอออน ทำหน้าที่เป็นคีเลตจับกับไอออนบวกของโลหะในส่วนที่เป็นสารอินทรีย์ในดิน และป้องกันการกลับไปดูดซับกันใหม่และการตกตะกอนของฟอสเฟตอินทรีย์ (Shu *et al.*, 2007; Sousa *et al.*, 2007) อย่างไรก็ตามสำหรับพืชที่ไม่ได้สร้างรากกลุ่ม

การอยู่ร่วมกับจุลินทรีย์ที่ละลายฟอสเฟตได้ จะมีประโยชน์ต่อพืชในการเพิ่มการนำฟอสเฟตไปใช้ในการเจริญเติบโต

บทบาทของแบคทีเรียละลายฟอสเฟต

ดินที่มีการทำเกษตรกรรมและมีปริมาณธาตุฟอสฟอรัสต่ำจะถูกเพิ่มปริมาณฟอสฟอรัสในรูปของปุ๋ยฟอสเฟต อย่างไรก็ตามปุ๋ยฟอสเฟตที่เติมลงไปดินถึงร้อยละ 75-90 พืชไม่สามารถนำไปใช้ได้ ปุ๋ยฟอสเฟตที่ใช้ไปในการทำเกษตรส่วนใหญ่จะร่วงไว้ในการทำปฏิกิริยา โดยจะตกตะกอนร่วมกับโลหะที่มีประจุบวก ซึ่งเป็นรูปที่ไม่ละลายน้ำแล้วจึงถูกตรึงเข้ากับดิน เช่น ตกตะกอนร่วมกับแคลเซียม (Ca^{2+}) ในดินต่างได้เป็นแคลเซียมฟอสเฟต ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$) ส่วนในดินกรดมักตกตะกอนร่วมกับอะลูมิเนียม (Al^{3+}) และธาตุเหล็ก (Fe^{3+}) ได้เป็นอะลูมิเนียมฟอสเฟต (AlPO_4) และเฟอร์รัสฟอสเฟต (FePO_4) (Satyaprakash *et al.*, 2017; Kalayu, 2019) ข้อเสียอื่นๆ ของการใช้ปุ๋ยฟอสเฟตเพื่อเพิ่มผลผลิตทางการเกษตรที่มากเกินไป คือ จะส่งผลกระทบต่อสิ่งแวดล้อม โดยทำให้เกิดมลภาวะทางน้ำและทำให้เกิดยูโทรฟิเคชันได้ ดังนั้นการใช้จุลินทรีย์กลุ่มสนับสนุนการเจริญเติบโตของพืชที่มีความสามารถในการละลายฟอสเฟตเป็นทางเลือกหนึ่งที่เข้ามาแทนการใช้ปุ๋ยเคมี (Alori *et al.*, 2017)

จุลินทรีย์ที่มีความสามารถในการละลายฟอสเฟตมีทั้งแบคทีเรียและเชื้อรา โดยในดินจะพบแบคทีเรียที่มีความสามารถในการละลายฟอสเฟตอยู่ร้อยละ 1-50 ของประชากรแบคทีเรียทั้งหมด ส่วนเชื้อราพบเพียงร้อยละ 0.1-0.5 ของประชากรเชื้อราทั้งหมด จุลินทรีย์กลุ่มนี้มักคัดแยกได้จากดินทั้งดินรอบรากพืชและดินรอบนอกรากพืช บริเวณพื้นผิวรากพืช รวมทั้งส่วนที่อยู่เหนือพื้นดินของพืช เป็นต้น (Sharma *et al.*, 2013) เช่น แบคทีเรียในสกุล (Genus) *Acinetobacter*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Sinorhizobium* และ *Staphylococcus* คัดแยกได้จากดินรอบรากดอกคำฝอย (*Carthamus tinctorious* L.) (Zhang *et al.*, 2019)

แบคทีเรียในสกุล *Serratia* คัดแยกได้จากปมรากถั่วลิสง (*Arachis hypogaea* L.) (Ludueña *et al.*, 2018) และแบคทีเรียในสกุล *Bacillus* ซึ่งคัดแยกได้จากดินที่ปลูกผักชีล้อม (*Foeniculum vulgare* Mill.) (Mishra *et al.*, 2016) ตัวอย่างสกุลของเชื้อราที่มีความสามารถในการละลายฟอสเฟต เช่น *Aspergillus* และ *Penicillium* ซึ่งคัดแยกได้จากดินรอบรากของกะหล่ำปลี (*Brassica integrifolia*) ถั่วปากอ้า (*Vicia faba* L.) ถั่วแขก (*Phaseolus vulgaris* L.) อ้อย (*Saccharum officinarum* L.) และมะเขือเทศ (*Lycopersicon esculentum* Mill.) (Elias *et al.*, 2016) ถึงแม้ว่าเชื้อราจะมีประชากรเพียงจำนวนน้อยเท่านั้นที่มีความสามารถในการละลายฟอสเฟตได้ แต่ความสามารถในการละลายฟอสเฟตของเชื้อรามักไม่สูญหายไประหว่างการถ่ายหัวเชื้อในห้องปฏิบัติการ (Sharma *et al.*, 2013)

กลไกการละลายฟอสเฟตโดยจุลินทรีย์กลุ่มสนับสนุนการเจริญเติบโตของพืช

กลไกการละลายฟอสเฟตของจุลินทรีย์แบ่งเป็น 2 ลักษณะ คือ 1) การละลายฟอสเฟตที่อยู่ในรูปของสารอินทรีย์จะอาศัยกลไกการผลิตสารที่มีความสามารถในการละลายฟอสเฟต เช่น กรดอินทรีย์ที่มีประจุลบไฮโดรโฟร์ และโปรตอน เป็นต้น และ 2) การละลายฟอสเฟตที่อยู่ในรูปของสารอินทรีย์มักอาศัยการผลิตเอนไซม์จากจุลินทรีย์แล้วขับออกนอกเซลล์เพื่อย่อยสลายสารอินทรีย์ที่ฟอสเฟตเป็นองค์ประกอบ (Sharma *et al.*, 2013)

การผลิตกรดอินทรีย์จากจุลินทรีย์เป็นเมแทบอลิต์จากกระบวนการเมแทบอลิซึมของจุลินทรีย์จากกระบวนการหมักหรือกระบวนการหายใจระดับเซลล์เมื่อเจริญบนซับสเตรตที่เป็นสารอินทรีย์ เช่น กลูโคส (Kalayu, 2019) กรดอินทรีย์มีบทบาทในการละลายฟอสเฟตได้จากกลไกต่างๆ ดังนี้ 1) กรดอินทรีย์ที่ขับออกจากเซลล์จุลินทรีย์ทำให้พีเอชในเซลล์และสิ่งแวดล้อมโดยรวมลดต่ำลง สภาวะที่เป็นกรดทำให้เกิดการ

ปลดปล่อยฟอสเฟตได้จากปฏิกิริยาการแทนที่โดยโปรตอนในตำแหน่งที่มีไอออนของประจุบวกจับอยู่กับฟอสเฟต ฟอสเฟตจึงหลุดออกมาจากปฏิกิริยาการแทนที่โปรตอนกับแคลเซียมที่จับกับฟอสเฟตไว้ (Alori *et al.*, 2017; Satyaprakash *et al.*, 2017) 2) กรดอินทรีย์ที่ถูกผลิตขึ้นจากจุลินทรีย์จะเคลื่อนย้ายฟอสฟอรัสในรูปของฟอสเฟตออกมา จากนั้นจะเปลี่ยนฟอสเฟตไปอยู่ในรูปที่ละลายน้ำได้โดยเกิดการคีเลชัน (Chelation) กรดอินทรีย์และกรดอินทรีย์ที่ผลิตจากจุลินทรีย์ที่มีความสามารถในการละลายฟอสเฟตสามารถละลายฟอสเฟตได้โดยเกิดปฏิกิริยาคีเลชันกับแคตไอออนที่จับอยู่กับสารประกอบของฟอสเฟตในรูปของสารประกอบเชิงซ้อน เช่น เหล็ก (Fe^{3+}) อะลูมิเนียม (Al^{3+}) และแคลเซียม (Ca^{2+}) (Sharma *et al.*, 2013) 3) กรดอินทรีย์ที่มีประจุลบเกิดปฏิกิริยาการแลกเปลี่ยนประจุลบกับฟอสเฟตในตำแหน่งที่ฟอสเฟตชอบจับในดิน และ 4) กรดอินทรีย์ที่มีหมู่ไฮดรอกซิล (Hydroxyl group) หรือคาร์บอกซิล (Carboxyl group) มีความสามารถในการจับกับประจุบวกที่จับอยู่กับฟอสเฟต ทำให้ฟอสเฟตเปลี่ยนไปอยู่ในรูปที่ละลายน้ำได้ (Kalayu, 2019)

ประสิทธิภาพในการละลายฟอสเฟตขึ้นอยู่กับความแรงและชนิดของกรด โดยกรดไตรคาร์บอกซิลิก (Tricarboxylic acid) และไดคาร์บอกซิลิก (Dicarboxylic acid) มีศักยภาพในการละลายฟอสเฟตมากกว่ากรดโมโนเบสิก (Monobasic acid) และกรดอะโรมาติก (Aromatic acid) นอกจากนี้ยังพบว่ากรดอะลิฟาติก (Aliphatic acid) มีประสิทธิภาพในการละลายฟอสเฟตมากกว่ากรดฟีนอลิก (Phenolic acid) กรดซิตริก และกรดฟูมาริก (Kalayu, 2019) โดยกรดกลูโคนิกเป็นชนิดของกรดที่มีบทบาทในการละลายฟอสเฟตมาก โดยทำหน้าที่เป็นสารคีเลต คือ จับกับโลหะที่จับอยู่กับฟอสเฟตทำให้ฟอสเฟตหลุดออกและถูกนำไปใช้โดยพืชได้ (Alori *et al.*, 2017) กรดอินทรีย์ชนิดอื่นๆ ที่มีบทบาทในการละลายฟอสเฟต ได้แก่ กรดออกซาลิก กรดซัคซินิก และกรดซิตริก เป็นต้น โดยแบคทีเรียแต่ละชนิดจะสร้างกรด

ที่ช่วยในการละลายฟอสเฟตต่างกันไป ตัวอย่างเช่น *Bacillus megaterium* สามารถละลายฟอสเฟตได้ดี แต่สร้างกรดที่เกี่ยวข้องกับการละลายฟอสเฟตโดยทั่วไป คือ กรดกลูโคนิก กรดซิตริก และกรดออกซาลิกได้น้อย กรดที่สร้างได้มาก คือ กรดซักซินิก กรดแลกติก และกรดโพรพิโอนิก (Propionic acid) โดยการหลั่งกรดซักซินิก มีความสัมพันธ์ในทางบวกกับการละลายฟอสเฟต จึงเป็นกรดที่สำคัญในการละลายฟอสเฟตของแบคทีเรียชนิดนี้ (Zheng *et al.*, 2018) นอกจากกรดอินทรีย์แล้วกรดอนินทรีย์ เช่น กรดไฮโดรคลอริก และกรดซัลฟูริก มีบทบาทในการละลายฟอสเฟตเช่นกัน (Sharma *et al.*, 2013) อย่างไรก็ตามจุลินทรีย์อาจใช้กลไกอื่นๆ ในการละลายฟอสเฟตร่วมด้วย เช่น การผลิตไฮโดรเจนซัลไฟด์ (H_2S) จากจุลินทรีย์สามารถทำปฏิกิริยากับเฟอริกฟอสเฟต (Ferric phosphate) ได้เป็นเฟอรัสซัลเฟต (Ferrous sulfate) แล้วจึงปลดปล่อยฟอสเฟตอิสระออกมา (Ingle and Padole, 2017) ปฏิกิริยาการขับโปรตอนออกจากเซลล์จากกระบวนการนำแอมโมเนียมเข้าสู่เซลล์จุลินทรีย์ (Ammonium assimilation) และกระบวนการหายใจระดับเซลล์เป็นอีกกลไกหนึ่งที่มีบทบาทในการละลายฟอสเฟตของจุลินทรีย์ (Sharma *et al.*, 2013)

สารอินทรีย์ที่มีฟอสฟอรัสเป็นองค์ประกอบที่พบในดินสูงถึงร้อยละ 30-50 ของฟอสฟอรัสทั้งหมดส่วนใหญ่อยู่ในรูปของอินโนซิทอลฟอสเฟต (Inositol phosphate) (Alori *et al.*, 2017) สารอินทรีย์ที่มีฟอสเฟตเป็นองค์ประกอบอื่นๆ เช่น กรดนิวคลีอิก ฟอสโฟลิปิด น้ำตาลฟอสเฟต กรดไฟติก พอลิฟอสเฟต และฟอสโฟเนต (Kalayu, 2019) สารอินทรีย์ที่มีฟอสฟอรัสเป็นองค์ประกอบมักย่อยสลายยากเนื่องจากมีน้ำหนักโมเลกุลสูง สารอินทรีย์ฟอสเฟตเหล่านี้ต้องถูกย่อยสลายไปเป็นฟอสเฟตไอออน (P_i) โมโนไฮโดรเจนฟอสเฟต ไดไฮโดรเจนฟอสเฟต หรือเป็นสารอินทรีย์ฟอสเฟตที่มีน้ำหนักโมเลกุลต่ำก่อนจึงจะถูกนำเข้าสู่เซลล์พืชได้ (Alori *et al.*, 2017) เอนไซม์ที่มีบทบาทในการย่อยสลายสารอินทรีย์ที่มีฟอสฟอรัสเป็นองค์ประกอบ ได้แก่

เอนไซม์ที่ทำหน้าที่ดึงหมู่ฟอสเฟตออกจากพันธะฟอสโฟไดเอสเทอร์ (Phosphodiester) หรือพันธะฟอสโฟไฮไดรด์ (Phosphohydride) ตัวอย่างเอนไซม์ในกลุ่มนี้ได้แก่ เอนไซม์ฟอสฟาเทส (phosphatase) หรือเรียกอีกชื่อหนึ่งว่าเอนไซม์ฟอสโฟโมโนเอสเทอเรส (Phosphomonoesterase) (Alori *et al.*, 2017) เอนไซม์อีกชนิดที่มีบทบาทย่อยสลายสารอินทรีย์ที่มีฟอสฟอรัสเป็นองค์ประกอบ ได้แก่ เอนไซม์ไฟเทส (Phytase) ทำหน้าที่ย่อยสลายฟอสเฟตที่อยู่ในรูปของกรดไฟติก (Phytic acid) เอนไซม์อีกชนิดหนึ่ง ได้แก่ เอนไซม์ฟอสโฟนาเทส (Phosphonatease) และคาร์บอน-ฟอสฟอรัสไลเอส (Carbon-phosphorus lyase) จะทำหน้าที่ทำลายพันธะระหว่างคาร์บอนและฟอสฟอรัสในสารอินทรีย์ที่มีฟอสฟอรัสเป็นองค์ประกอบ (Ingle and Padole, 2017)

การใช้งานแบคทีเรียที่มีความสามารถในการละลายฟอสเฟต

แบคทีเรียที่ละลายฟอสเฟตได้มักมีความสามารถในการส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชในลักษณะอื่นๆ ร่วมด้วย เช่น ความสามารถในการผลิตไซโตโครฟอร์ ความสามารถในการผลิตสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช และความสามารถในการผลิตสารยับยั้งการเจริญของจุลินทรีย์ก่อโรคพืช เป็นต้น ดังนั้นผลส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชโดยแบคทีเรียกลุ่มละลายฟอสเฟตอาจเป็นผลร่วมกันจากความสามารถอื่นๆ ของแบคทีเรียด้วย (Taurian *et al.*, 2010) ความสามารถในการละลายฟอสเฟตของแบคทีเรียกลุ่มละลายฟอสเฟตขึ้นอยู่กับปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมด้วย เช่น ปฏิสัมพันธ์กับจุลินทรีย์ชนิดอื่นในดิน ระยะเวลาในการปลูกพืช สภาพทางนิเวศวิทยา สภาพภูมิอากาศ ชนิดของดิน ชนิดของพืช ลักษณะการทำเกษตรกรรม และลักษณะการใช้ที่ดิน เป็นต้น (Alori *et al.*, 2017) แบคทีเรียที่ละลายฟอสเฟตพบมากในดินที่มีความชื้นมากกว่าดินที่แห้งแล้ง เนื่องจากบริเวณที่มีสภาวะอากาศแบบแห้งแล้งจะขาดแคลนสารอินทรีย์ รวมทั้งยังเป็นสภาวะที่มีอุณหภูมิสูงซึ่งจำกัด

การเจริญของจุลินทรีย์ด้วย (Satyaprakash *et al.*, 2017) เช่น แบคทีเรีย *Acinetobacter* sp. L176, *Pantoea* sp. J49 และ *Serratia* sp. J260 ละลายฟอสเฟตได้เมื่อเพาะเลี้ยงที่อุณหภูมิ 37°C. แต่ไม่สามารถละลายฟอสเฟตได้เมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นเป็น 42°C. เนื่องจากเป็นสภาวะที่ไม่เหมาะสมต่อการเจริญของแบคทีเรีย (Anzuay *et al.*, 2017)

แบคทีเรียกลุ่มละลายฟอสเฟตมักจะคัดแยกจากดินบริเวณรอบรากพืชและช่วยเพิ่มการเจริญเติบโตและผลผลิตของพืชหลายชนิด ทั้งพืชที่คัดแยกมาและพืชชนิดอื่น เช่น *Acinetobacter* sp. RC04 และ *Sinorhizobium* sp. RC02 เป็นแบคทีเรียที่คัดแยกได้จากดินรอบรากดอกคำฝอย (*Carthamus tinctorious* L.) โดยที่ *Acinetobacter* sp. RC04 มีศักยภาพในการละลายฟอสเฟตได้ดีกว่า *Sinorhizobium* sp. RC02 ความสามารถในการละลายฟอสเฟตของแบคทีเรียขึ้นอยู่กับแหล่งคาร์บอน แหล่งไนโตรเจน อุณหภูมิ และความเป็นกรด-ด่างของดิน (pH) เริ่มต้นของอาหารเลี้ยงเชื้อ แหล่งคาร์บอนที่เหมาะสม คือ กลูโคส แหล่งไนโตรเจนที่เหมาะสม คือ แอมโมเนียมคลอไรด์ (NH_4Cl_3) ส่วนความเป็นกรด-ด่างของดิน (pH) และอุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการละลายฟอสเฟต คือ 6 และ 30°C. ตามลำดับ นอกจากนี้ ยังพบว่าการแช่เมล็ดพันธุ์ดอกคำฝอยในหัวเชื้อแบคทีเรีย *Acinetobacter* sp. RC04 และ *Sinorhizobium* sp. RC02 ร่วมกัน ให้ผลส่งเสริมการงอกและการเจริญเติบโตในระยะต้นกล้าของต้นดอกคำฝอย เมื่อเปรียบเทียบกับ การใช้หัวเชื้อแต่ละชนิดแยกกัน (Zhang *et al.*, 2019)

Pseudomonas sp. MS16 และ *Enterobacter* sp. MS32 ซึ่งคัดแยกได้จากดินรอบรากข้าวสาลี มีความสามารถในการละลายฟอสเฟตร่วมกับความสามารถในการผลิตกรดอินโดล-3-แอซิดิก กรดจิบเบอเรลลิน ความสามารถในการละลายสังกะสี และผลิตเอนไซม์ไนโตรจีเนสและเอนไซม์กรด 1-อะมิโนไซโคลโพรเพน-1-คาร์บอกซิลิกไดอะมิเนสด้วยการใช้หัวเชื้อแบคทีเรียร่วมกับการเพาะเมล็ดพันธุ์ข้าวสาลีพันธุ์ NN-Gandum-1 พบว่าแบคทีเรียช่วยส่งเสริมการงอกและดัชนีความแข็งแรงของต้นกล้า นอกจากนี้การใช้

แบคทีเรีย *Pseudomonas* sp. MS16 ร่วมกับการปลูกข้าวสาลียังช่วยเพิ่มผลผลิตของพืชได้ทั้งในระดับกระถาง ทดลองและภาคสนามอีกด้วย (Suleman *et al.*, 2018) ในขณะที่ *Pantoea* sp. S32 ซึ่งคัดแยกได้จากดินรอบรากถั่วอัลฟัลฟา มีความสามารถในการละลายไตรแคลเซียมฟอสเฟต และผลิตเอนไซม์ฟอสฟาเทสได้ สภาวะที่เหมาะสมต่อการละลายฟอสเฟตของแบคทีเรีย คือ การเพาะเลี้ยงในอาหารเลี้ยงเชื้อที่มีกลูโคสเป็นแหล่งคาร์บอน อุณหภูมิ 30°C. และ pH 7.0 การแช่เมล็ดพันธุ์ข้าวในหัวเชื้อแบคทีเรีย *Pantoea* sp. S32 ส่งผลเพิ่มความสูง ชีวมวลของพืช และการเจริญเติบโตของรากข้าวได้ (Chen and Liu, 2019)

แบคทีเรียที่มีความสามารถในการละลายฟอสเฟตยังมีความสามารถในการละลายธาตุอาหารอื่นได้ด้วย เช่น โพแทสเซียม ตัวอย่างเช่น *Enterobacter* sp. KM977992, *Pantoea ananatis* KM977993 และ *Rahnella aquatilis* KM977991 และสามารถละลายโพแทสเซียมจากแร่ไมกาได้ การละลายฟอสฟอรัสและโพแทสเซียมได้นี้ คาดว่ามาจากความสามารถในการผลิตกรดอินทรีย์ โดยการแช่เมล็ดข้าวพันธุ์ cv. Tarom Hashemi ในสารละลายเซลล์แบคทีเรีย *Pantoea ananatis* KM977993 และ *Enterobacter* sp. KM977992 ช่วยส่งเสริมการเจริญเติบโตในระยะต้นกล้าของข้าวได้ดีกว่า *Rahnella aquatilis* KM977991 เนื่องจากส่งเสริมให้ต้นกล้าของข้าวมีน้ำหนักแห้งของราก น้ำหนักแห้งของลำต้น น้ำหนักแห้งของใบ รวมถึงการนำโพแทสเซียมเข้าสู่ใบ ลำต้น และราก ได้มากกว่า *Rahnella aquatilis* KM977991 (Bakhshandeh *et al.*, 2017)

การใช้แบคทีเรียละลายฟอสเฟตร่วมกับปุ๋ยเป็นอีกวิธีการหนึ่งที่ช่วยเพิ่มศักยภาพในการส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืช การเติมซิลิกอนในรูปที่พืชนำไปใช้ได้จะเพิ่มการเจริญเติบโตของพืชและความทนทานของพืชต่อสิ่งแวดล้อม การใช้ปุ๋ยซิลิกอนเพียงอย่างเดียวสามารถกระตุ้นการเจริญเติบโตของพืชและลดความเครียดที่เกิดจากการขาดฟอสฟอรัสในพืช

การใช้ซิลิกอนร่วมกับแบคทีเรียส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชจะช่วยเพิ่มความทนทานของพืชต่อสิ่งแวดล้อมด้วยกลไกต่างๆ เช่น เพิ่มระบบรากของพืช เพิ่มการนำธาตุอาหารไปใช้ เพิ่มการสร้างเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการต้านอนุมูลอิสระในพืช การเติมแบคทีเรียละลายฟอสเฟต 2 สายพันธุ์ *Pseudomonas* sp. FA1 และ *Bacillus simplex* UT1 ร่วมกับการเติมซิลิกอนในรูปกรดซิลิกิก 150-600 mg/kg เพิ่มการเจริญเติบโตของข้าวฟ่างได้ทั้งในสถานะที่เติมปุ๋ยฟอสเฟตรูปที่ละลายได้และละลายไม่ได้ (Rezakhani *et al.*, 2020)

นอกจากนี้ในการส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชที่เจริญเติบโตในสถานะที่กดดัน เช่น ในดินที่ปนเปื้อนสารมลพิษ ดินเค็ม และอื่นๆ แบคทีเรียละลายฟอสเฟตที่เหมาะสมในการนำมาใช้งานในสถานะเช่นนี้ จำเป็นต้องทนทาน สามารถรอดชีวิตและละลายฟอสเฟตได้ในสถานะดังกล่าวด้วย เช่น แบคทีเรีย *Serratia* sp. J260 และ *Pantoea* sp. J49 ละลายฟอสเฟตได้ในสถานะที่มีการปนเปื้อนของสารกำจัดศัตรูพืช Imazapic และการปนเปื้อนร่วมกันของสารฆ่าเชื้อรา Pyraclostrobin และ Epoxiconazole ในระดับความเข้มข้นที่พบปนเปื้อนในสิ่งแวดล้อม แบคทีเรียทั้งสองยังส่งเสริมการเจริญเติบโตของถั่วลิสงและข้าวโพด รวมทั้งการปลูกพืชในสถานะที่เติมหัวเชื้อแบคทีเรียยังส่งผลให้ปริมาณฟอสฟอรัสในพืชเพิ่มสูงขึ้นด้วย (Anzuay *et al.*, 2017) *Bacillus subtilis* สายพันธุ์ PSB-36 ซึ่งละลายฟอสเฟตได้และคัดแยกได้จากดินเค็มที่มีการปลูกผักชีล้อมสามารถส่งเสริมการเจริญเติบโตของผักชีล้อมได้ดี โดยให้ผลผลิตของเมล็ดสูงสุดเท่ากับ 2,146.88 กก. และผักชีล้อมที่ปลูกในสถานะที่ได้รับเชื้อแบคทีเรียมีองค์ประกอบของน้ำมันที่จำเป็นเพิ่มสูงขึ้น จากการวิเคราะห์คุณภาพของดินหลังเก็บเกี่ยวพืชพบว่าดินมีคุณภาพดีขึ้น โดยพบปริมาณสารอินทรีย์คาร์บอนในดินร้อยละ 0.59 ปริมาณไนโตรเจน 78.25 กก./เฮกเตอร์ ฟอสฟอรัส 28.54 กก./เฮกเตอร์ และโพแทสเซียม 178.3 กก./เฮกเตอร์ เป็นต้น (Mishra *et al.*, 2016)

นอกจากนั้น ในกระบวนการผลิตปุ๋ยที่มีแบคทีเรียผสมอยู่ด้วยนั้น ในกระบวนการผลิตปุ๋ยมีกระบวนการที่ใช้อุณหภูมิสูง การคัดแยกแบคทีเรียละลายฟอสเฟตที่ทนต่ออุณหภูมิสูงได้ จึงเป็นประโยชน์สำหรับการผลิตปุ๋ยนี้ เช่น การคัดแยกแบคทีเรียละลายฟอสเฟตจากตัวอย่างดินที่อบที่อุณหภูมิ 55°C. ทำให้ได้แบคทีเรีย *Pantoea agglomerans* RPS9 ซึ่งเมื่อนำไปผลิตปุ๋ยแล้ว สามารถอยู่รอดได้หลังจากเก็บที่ 28°C. เป็นเวลา 4 เดือน และเมื่อนำปุ๋ยที่ผสมแบคทีเรียนี้ใส่ให้ข้าวโพด ทำให้ข้าวโพดเจริญเติบโตได้ดีและมีปริมาณ ฟอสฟอรัสเพิ่มขึ้น (Sarikhani *et al.*, 2019)

บทสรุปและข้อเสนอแนะ

ฟอสฟอรัสเป็นธาตุอาหารหลักที่สำคัญในพืช การขาดแคลนฟอสฟอรัสส่งผลกระทบต่อทั้งกับสัณฐานและสรีรวิทยาของราก ทำให้พืชต้องมีการปรับตัวเพื่ออยู่รอดในสถานะที่ขาดแคลนฟอสฟอรัส ทั้งการอยู่ร่วมกับไมคอร์ไรซา การสร้างรากกลุ่ม และการอยู่ร่วมกับแบคทีเรียที่ละลายฟอสเฟต แบคทีเรียละลายฟอสเฟตนี้มีกลไก 2 ประการในการละลายฟอสเฟต คือ การหลั่งกรดสำหรับละลายฟอสเฟตอินทรีย์ และการหลั่งเอนไซม์สำหรับย่อยสลายฟอสเฟตอินทรีย์ แบคทีเรียกลุ่มนี้มีประโยชน์ในการส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชเศรษฐกิจได้หลายชนิด และการคัดแยกแบคทีเรียละลายฟอสเฟตที่มีคุณสมบัติเพิ่มเติม เช่น ทนอุณหภูมิสูง ทนสารมลพิษ ทนต่อสถานะที่ไม่เหมาะสมในดิน เช่น ความเค็ม จะทำให้สามารถนำแบคทีเรียละลายฟอสเฟตไปใช้ประโยชน์ทางการเกษตรได้กว้างขวางยิ่งขึ้น

กิตติกรรมประกาศ

ขอขอบคุณมหาวิทยาลัยราชภัฏนครสวรรค์ ที่อำนวยความสะดวกระหว่างการทำงานนี้

เอกสารอ้างอิง

- Alori, E.T., B.R. Glick and O.O. Babalola. 2017. Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture. **Frontiers in Microbiology**. 8: 971. [Online]. Available <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00971> (25 October 2020).
- Anzuay, M.S., M.G.R. Ciancio, L.M. Ludueña, J.G. Angelini, G. Barros, N. Pastor and T. Taurian. 2017. Growth promotion of peanut (*Arachis hypogaea* L.) and maize (*Zea mays* L.) plants by single and mixed cultures of efficient phosphate solubilizing bacteria that are tolerant to abiotic stress and pesticides. **Microbiological Research** 199: 98-109. [Online]. Available <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.03.006> (25 October 2020).
- Bakhshandeh, E., H. Pirdashti and K.S. Lendeh. 2017. Phosphate and potassium-solubilizing bacteria effect on the growth of rice. **Ecological Engineering** 103: 164-169. [Online]. Available <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.03.008> (25 October 2020).
- Bobautong, T., N. Insalud, W. Sungpalee and C. Atnaseo. 2017. Effect of phosphorus level on rice root development. **Khon Kaen Agricultural Journal** 45(Suppl.1): 997-1002.
- Chen, Q. and S. Liu. 2019. Identification and characterization of the phosphate-solubilizing bacterium *Pantoea* sp. S32 in reclamation soil in Shanxi, China. **Frontiers in Microbiology** 10: 2171. [Online]. Available <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02171> (25 October 2020).
- Elias, F., D. Woyessa and D. Muleta. 2016. Phosphate solubilization potential of rhizosphere fungi isolated from plants in Jimma zone, southwest Ethiopia. **International Journal of Microbiology** 2016: 11. [Online]. Available <https://doi.org/10.1155/2016/5472601> (25 October 2020).
- Ingle, K.P. and D.A. Padole. 2017. Phosphate solubilizing microbes: an overview. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences** 6(1): 844-852.
- Kalayu, G. 2019. Phosphate solubilizing microorganisms: promising approach as biofertilizers. **International Journal of Agronomy**. 2019: 7. [Online]. Available <https://doi.org/10.1155/2019/4917256> (25 October 2020).

- Ludueña, L.M., M.S. Anzuay, J.G. Angelini, M. McIntosh, A. Becker, O. Rupp, A. Goesmann, J. Blom, A. Fabra and T. Taurian. 2018. Strain *Serratia* sp. S119: a potential biofertilizer for peanut and maize and a model bacterium to study phosphate solubilization mechanisms. **Applied Soil Ecology** 126: 107-112. [Online]. Available <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.12.024> (25 October 2020).
- Mishra, B.K., K.K. Meena, P.N. Dubey, O.P. Aishwath, K. Kant, A.M. Sorty and U. Bitla. 2016. Influence on yield and quality of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) grown under semi-arid saline soil, due to application of native phosphate solubilizing rhizobacterial isolates. **Ecological Engineering** 97: 327-333. [Online]. Available <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.10.034> (25 October 2020).
- Onthong, J. and M. Osaki. 2006. Adaptations of tropical plants to acid soils. **Tropics** 15(4): 337-347.
- Péret, B., M. Clément, L. Nussaume and T. Desnos. 2011. Root developmental adaptation to phosphate starvation: better safe than sorry. **Trends in Plant Science** 16(8): 442-450.
- Rezakhani, L., B. Motesarezadeh, M.M. Tehrani, H. Etesami and H.M. Hosseini. 2020. Effect of silicon and phosphate-solubilizing bacteria on improved phosphorus (P) uptake is not specific to insoluble P-fertilized sorghum (*Sorghum bicolor* L.) plants. **Journal of Plant Growth Regulation** 39(1): 239-253.
- Sarikhani, M.R., B. Khoshru and R. Greiner. 2019. Isolation and identification of temperature tolerant phosphate solubilizing bacteria as a potential microbial fertilizer. **World Journal of Microbiology and Biotechnology** 35(8): 126.
- Satyaprakash, M., T. Nikitha, E.U.B. Reddi, B. Sadhana and S.S. Vani. 2017. Phosphorus and phosphate solubilizing bacteria and their role in plant nutrition. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences** 6(4): 2133-2144.
- Sharma, S.B., R.Z. Sayyed, M.H. Trivedi and T.A. Gobi. 2013. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. **Springerplus** 2: 587. [Online]. Available <https://springerplus.springeropen.com/articles/10.1186/2193-1801-2-587> (25 October 2020).

- Shu, L., J. Shen, Z. Rengel, C. Tang, F. Zhang and G.R. Cawthray. 2007. Formation of cluster roots and citrate exudation by *Lupinus albus* in response to localized application of different phosphorus sources. **Plant Science** 172(5): 1017-1024.
- Sousa, M.F., A.R. Façanha, R.M. Tavares, T. Lino-Neto and H. Gerós. 2007. Phosphate transport by proteoid roots of *Hakea sericea*. **Plant Science** 173(5): 550-558.
- Suleman, M., M. Yasmin, M. Rasul, M. Yahya, B.M. Atta and M.S. Mirsa. 2018. Phosphate solubilizing bacteria with glucose dehydrogenase gene for phosphorus uptake and beneficial effects on wheat. **Plos One** 13(9): e0204408.
DOI: 10.1371/journal.pone.0204408.
- Taurian, T., M.S. Anzuay, J.G. Angelini, M.L. Tonelli, L. Ludueña, D. Pena, F. Ibáñez and A. Fabra. 2010. Phosphate-solubilizing peanut associated bacteria: screening for plant growth-promoting activities. **Plant and Soil** 329(1-2): 421-431.
- Zhang, F.S., J. Ma and Y.P. Cao. 1997. Phosphorus deficiency enhances root exudation of low-molecular weight organic acids and utilization of sparingly soluble inorganic phosphates by radish (*Raghanus sativus* L.) and rape (*Brassica napus* L.) plants. **Plant and Soil** 196(2): 261-264.
- Zhang, T., F. Hu and L. Ma. 2019. Phosphate-solubilizing bacteria from safflower rhizosphere and their effect on seedling growth. **Open Life Science** 14(1): 246-254.
- Zheng, B., M. Ibrahim, D. Zhang, Q. Bi, H. Li, G. Zhou, K. Ding, J. Peñuelas, Y. Zhu, and X. Yang. 2018. Identification and characterization of inorganic-phosphate-solubilizing bacteria from agricultural fields with a rapid isolation method. **AMB Express** 8: 47. [Online]. Available <https://amb-express.springeropen.com/articles/10.1186/s13568-018-0575-6> (25 October 2020).
- Zhu, Q., H. Wang, Y.Z. Shan, H.Y. Ma, H.Y. Wang, F.T. Xie and X. Ao. 2020. Physiological response of phosphorus-efficient and inefficient soybean genotypes under phosphorus-deficiency. **Russian Journal of Plant Physiology** 67(1): 175-184.