

บทบาทของแบคทีเรียส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชต่อการเจริญเติบโตของพืช
ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง

Roles of Plant Growth Promoting Bacteria on Plant Growth under Drought Stress

ชนิษฐา สมตระกูล^{1*} และวารภรณ์ จุ้ยฉาย²

Khanitta Somtrakoon^{1*} and Waraporn Chouychai²

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: khanitta.s@msu.ac.th

Received: December 26, 2020

Revised: December 27, 2021

Accepted: March 21, 2022

Abstract

Drought is important agricultural problem because this affected on several plant growth and decreased crop yield. There are several abnormal functions of plant under drought condition, such as respiration, photosynthesis, and oxidation stress. Also, there are several plant adaptations for survival under drought condition, such as transpiration control, osmotic pressure adjusting, the accumulation of osmotic protectant, free radical resistance, and plant growth regulator use. Moreover, plant growth promoting bacteria could increase plant growth under drought condition. In this article, the plant growth and plant adaptation under drought condition and use of plant growth promoting bacteria to alleviated plant stress from drought were described in detail. The mechanisms that these bacteria use were ACC deaminase production, indole-3-acetic acid (IAA) production, osmoregulation, exopolysaccharide production and increase nutrient uptake under stress condition.

Keywords: drought stress, economic crops, plant growth promoting bacteria

บทคัดย่อ

สภาวะแล้งกำลังเป็นปัญหาสำคัญทางเกษตรกรรมและส่งผลต่อการเจริญเติบโตของพืชหลายประการ และส่งผลให้ผลผลิตของพืชเศรษฐกิจลดลง ในที่สุด ความผิดปกติของพืชที่เผชิญกับสภาวะแล้งพบได้หลายระบบ ทั้งการหายใจ การสังเคราะห์ด้วยแสง และ

เกิดความเครียดออกซิเดชัน พืชมีการปรับตัวในการอยู่รอดในสภาวะแล้งหลายประการ เช่น การควบคุมการคายน้ำ การปรับค่าออสโมติก การสะสมสารป้องกันแรงดันออสโมติก การมีระบบต้านอนุมูลอิสระ และการใช้สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช นอกจากนี้แบคทีเรียกลุ่มที่ส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชยังสามารถสนับสนุนการเจริญเติบโตของพืชในสภาวะแล้งได้ ในบทความนี้จะได้

อธิบายถึงลักษณะของพืชเมื่อปลูกในสภาวะแล้ง การปรับตัวของพืชที่อยู่ในสภาวะแล้ง และการใช้แบคทีเรียกลุ่มส่งเสริมการเจริญของพืชเพื่อบรรเทาความเครียดจากสภาวะแล้งในพืช ซึ่งกลไกที่แบคทีเรียเหล่านี้ใช้ คือ การสร้างเอนไซม์เอซีซีดีอะมิเนส (ACC deaminase) การผลิตกรดอินโดล-3-แอซิดิก (Indole-3-acetic acid; IAA) การควบคุมระบบออสโมซิส การสร้างเอกโซพอลิแซ็กคาไรด์ และเพิ่มการดูดซึมสารอาหารในสภาวะเครียด

คำสำคัญ: สภาวะเครียดจากความแล้ง พืชเศรษฐกิจ
แบคทีเรียกลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโต
ของพืช

คำนำ

พื้นที่ที่มีความอุดมสมบูรณ์และเหมาะสมต่อการทำเกษตรกรรมเพื่อผลิตอาหารให้แก่มนุษย์มีไม่เพียงพอต่อจำนวนประชากรโลกที่เพิ่มขึ้น ประกอบกับการเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศทำให้อุณหภูมิของโลกเพิ่มสูงขึ้น ซึ่งเป็นปัจจัยสำคัญที่ทำให้เกิดความแห้งแล้ง โดยคาดการณ์ว่าในช่วงปลายศตวรรษที่ 21 สัดส่วนของพื้นที่ที่ได้รับผลกระทบจากความแห้งแล้งจะเพิ่มสูงขึ้นถึงร้อยละ 30 (Stikić *et al.*, 2014; Ojuederie *et al.*, 2019) ความแห้งแล้งส่งผลต่อลักษณะทางสรีรวิทยาและชีวเคมีของพืชหลายประการ เช่น การสังเคราะห์ด้วยแสง การสังเคราะห์คลอโรฟิลล์ เมแทบอลิซึมของสารอาหาร และการหายใจ เป็นต้น ผลกระทบดังกล่าวทำให้พืชที่ปลูกในสภาวะแล้งมีผลผลิตลดลง กรณีที่เกิดสภาวะแล้งเกิดขึ้นอย่างรุนแรงอาจทำให้พืชตายได้ (Hussian *et al.*, 2018) นอกเหนือจากการเปลี่ยนชนิดของพืชปลูก และแก้ไขระบบชลประทานให้เหมาะสมแล้ว (Stikić *et al.*, 2014) การแก้ไขปัญหาคความแห้งแล้งของพื้นที่เกษตรกรรมอาจใช้จุลินทรีย์กลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชเป็นอีกทางเลือกหนึ่งที่จะช่วยปรับปรุงคุณภาพดิน และส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชที่ปลูกในสภาวะแล้งได้

โดยจุลินทรีย์ในกลุ่มนี้สามารถส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชในสภาวะแล้งได้หลายประการ เช่น ช่วยลดการสูญเสีย น้ำของพืช เพิ่มชีวมวลของพืช เพิ่มการผลิตกรดอะมิโน น้ำตาล โพรลีน เพิ่มระดับของรงควัตถุ และลดความเป็นพิษของอนุมูลอิสระ (Ilyas *et al.*, 2021) โดยกลไกที่จุลินทรีย์ใช้ในการส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชมีได้หลากหลาย ได้แก่ การผลิตสารอินทรีย์ที่ระเหยได้ การผลิตเอนไซม์เอซี ซี ดี อะมิเนส การควบคุมระบบออสโมซิส (Osmoregulation) การสังเคราะห์เอกโซพอลิแซ็กคาไรด์ เพิ่มการดูดซึมสารอาหารภายใต้สภาวะเครียด และการผลิต IAA แม้ในบางครั้งจุลินทรีย์กลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชที่เติมลงไปอาจสร้างปฏิสัมพันธ์กับพืชไม่สำเร็จจึงไม่แสดงศักยภาพในการกระตุ้นการเจริญเติบโตของพืช (Delshadi *et al.*, 2017) ในบทความนี้จะได้อธิบายถึงลักษณะของพืชเมื่อปลูกในสภาวะแล้ง การปรับตัวของพืชที่อยู่ในสภาวะแล้ง และการใช้จุลินทรีย์กลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชเพื่อบรรเทาความเครียดจากสภาวะแล้งในพืช

ลักษณะของพืชเมื่อเผชิญกับสภาวะเครียดจากความแห้งแล้ง

พืชที่เจริญในสภาวะแห้งแล้งมีความผิดปกติหลายประการ ได้แก่ การงอก การเจริญเติบโต และผลผลิต (Hussian *et al.*, 2018) โดยทั่วไปความแห้งแล้งทำให้เสียสมดุลระหว่างอัตราการตรึงคาร์บอน (Carbon fixation) และการหายใจแสง (Photorespiration) ทั้งนี้การหายใจแสงเกิดจากกิจกรรมออกซิเจเนสซึ่งเป็นหนึ่งในสองกิจกรรมของเอนไซม์ RuBP carboxylase/oxygenase หรือรูบิสโก โดยที่ก๊าซออกซิเจนและคาร์บอนไดออกไซด์เป็นสารตั้งต้นที่เป็นคู่แข่งกันของเอนไซม์รูบิสโก และเป็นตัวควบคุมสมดุลระหว่างการหายใจแสงและการสังเคราะห์ด้วยแสง คาร์บอนไดออกไซด์จะยับยั้งกิจกรรมออกซิเจเนสของเอนไซม์รูบิสโก ดังนั้นการหายใจแสงจะเกิดขึ้นเมื่อมีคาร์บอนไดออกไซด์ความเข้มข้นต่ำ (Orgen, 1984) เนื่องจากในสภาวะแห้งแล้ง พืชจะลดอัตราการ

คายน้ำด้วยการปิดปากใบทำให้คาร์บอนไดออกไซด์เข้าสู่ใบพืชได้ลดลง ในสภาวะแล้งอย่างรุนแรงทำให้กิจกรรมคาร์บอกซีเลส (Carboxylase activity) ของเอนไซม์รูบิสโก (Rubisco) ถูกยับยั้งและเกิดกิจกรรมออกซีจีเนส (Oxygenase activity) มากกว่า ดังนั้นกระบวนการตรึงคาร์บอนของพืชจึงลดลงด้วย (Ojuederie *et al.*, 2019) สภาวะแล้งส่งผลให้เซลล์เหี่ยว ปริมาตรของเซลล์จึงลดลง องค์ประกอบภายในเซลล์จึงมีความหนืด สภาวะเช่นนี้ทำให้เกิดการรวมกลุ่มและการเสียสภาพของโปรตีนเกิดขึ้นได้มาก กิจกรรมของเอนไซม์ต่าง ๆ ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงจึงลดลงด้วย (Farooq *et al.*, 2009) ในสภาวะแห้งแล้งทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงและลดระดับการสะสมน้ำตาลซูโครสในใบพืช ปัจจัยเหล่านี้ส่งผลทำให้การขนส่งซูโครสไปสู่ส่วนที่ทำหน้าที่สะสมซูโครสลดลง จนส่งผลต่อพัฒนาการของอวัยวะที่เกี่ยวข้องกับการสืบพันธุ์ของพืชในที่สุด (Farooq *et al.*, 2009) ในสภาวะแห้งแล้งนี้ยังพบว่าการสังเคราะห์โมเลกุลของอะดีโนซีนไตรฟอสเฟต (Adenosine triphosphate; ATP) ในพืชลดลงเพราะกระบวนการโฟโตฟอสโฟรีเลชัน (Photophosphorylation) ในพืชถูกขัดขวางจึงผลิต ATP ได้น้อยลง ทั้งนี้เมื่อเผชิญกับสภาวะแห้งแล้ง กระบวนการโฟโตฟอสโฟรีเลชันในพืชจะเกิดการถ่ายทอดอิเล็กตรอนแบบเป็นวัฏจักร (Cyclic electron transport chain) และจะกีดการทำงานของกระบวนการถ่ายทอดอิเล็กตรอนแบบไม่เป็นวัฏจักร (Non-cyclic electron transport chain) เพราะมีความต้องการใช้นิโคตินาไมด์ อะดีโนซีนไดนิวคลีโอไทด์ ฟอสเฟต (NADPH+H⁺) ลดลง (Farooq *et al.*, 2009)

นอกจากนี้การปิดปากใบยังลดปริมาณออกซิเจนที่ผลิตจาก Photosystem I การเกิดปฏิกิริยารีดักชันในลูกลูโซขนส่งอิเล็กตรอนมากเกินไปเป็นสาเหตุให้เกิดการผลิตซิงเกิลออกซิเจน (Singlet oxygen, ¹O₂) ใน Photosystem II ซึ่งจะส่งเสริมให้เกิดการผลิตไฮโดรเจนเพอร์ออกไซด์ (Hydrogen peroxide; H₂O₂) ในเพอร์ออกซิโซม (Peroxisome) ในขณะที่เกิดการผลิต O₂, H₂O₂ หรือ

¹O₂ ในคลอโรพลาสต์เกิดจากปฏิกิริยาการหายใจแสง (Ojuederie *et al.*, 2019) ผลของการผลิตออกซิเจนปฏิกิริยา (Reactive oxygen species: ROS) ของพืชในสภาวะแล้งทำให้ ROS ส่งผลให้เกิดปฏิกิริยาเพอร์ออกซิเดชัน (Peroxidation) ของไขมันที่เยื่อหุ้มเซลล์ การย่อยสลายกรดนิวคลีอิก ทำลายโครงสร้างและหน้าที่ของโปรตีน (Farooq *et al.*, 2009; Hussian *et al.*, 2018) ผลเสียอื่น ๆ ของความแห้งแล้งต่อพืช ได้แก่ ลดการงอกและความแข็งแรงของต้นกล้า ภาวะขาดน้ำขัดขวางการยืดยาวของเซลล์พืชเนื่องจากขัดขวางการไหลเวียนของน้ำจากไซเลมไปสู่เซลล์ที่กำลังยืดตัว การขาดน้ำในระยะต่าง ๆ ของการเจริญเติบโตส่งผลต่อพืชแต่ละชนิดต่างกัน ตัวอย่างเช่น การขาดน้ำในระยะก่อนดอกบาน (Pre-anthesis) จะทำให้ระยะการบานของดอกสั้นลง ในขณะที่การขาดน้ำในระยะหลังดอกบานจะทำให้ผลผลิตพืชลดลง การขาดน้ำในขณะที่ดอกบานอาจทำให้เป็นหมันได้ และยังทำให้การผลิติดอกและการสะสมน้ำตาลของเมล็ดหยุดชะงัก เมล็ดพันธุ์มีขนาดเล็กกลวงหรือน้อยลง เป็นต้น (Farooq *et al.*, 2009) สภาวะแล้งทำให้เกิดการสะสมเกลือและไอออนบริเวณดินชั้นบนโดยรอบรากพืชทำให้เกิดภาวะเครียดออสโมติก (Osmotic stress) และเกิดภาวะเป็นพิษจากไอออน (Ion toxicity) (Fathi and Tari, 2016)

สภาวะแล้งส่งผลต่อพืชทั้งในระยะการงอกและระยะที่พืชเจริญเติบโตตามปกติ น้ำมีความสำคัญต่อการกระตุ้นการงอกของเมล็ด การขาดน้ำทำให้อัตราการงอกลดลงได้ ปริมาณน้ำที่เมล็ดพืชต้องการในการงอกจะต่างกันไปตามแต่องค์ประกอบของเมล็ดพันธุ์ โดยเมล็ดพืชที่มีองค์ประกอบเป็นสารประเภทโปรตีนมูซิเจล (Mucigel) และเพกตินจะดูดซับน้ำได้มากกว่าเมล็ดพืชที่มีองค์ประกอบเป็นสารประเภทคาร์โบไฮเดรต (Fathi and Tari, 2016) ความเครียดจากสภาวะแล้งในระยะ Vegetative stage มีความสำคัญน้อยกว่าในระยะสืบพันธุ์ (Reproductive stage) ความแห้งแล้งส่งผลเสียต่อการสะสมน้ำตาลของเมล็ดพันธุ์พืชด้วย ปริมาณน้ำที่ลดลง

ภายใต้สภาวะแล้งทำให้ปริมาณธาตุอาหารที่อยู่ในรูปที่พืชดูดซึมไปใช้ได้ลดลง จำกัดการดูดซึม การเคลื่อนย้าย และเมแทบอลิซึมของสารอาหารและลดปริมาณของธาตุอาหารในเนื้อเยื่อพืชด้วย การดูดซึมธาตุอาหารที่น้อยลงเป็นผลมาจากการรบกวนการดูดซึมธาตุอาหารและอัตราคายน้ำที่ลดลง การขัดขวางการดูดซึมสารอาหารในพืชพบรายงานที่ต่างกันในพื้นที่ต่างชนิดกัน (Farooq *et al.*, 2009; Vurukonda *et al.*, 2016) สภาวะเครียดจากความแห้งแล้งยังส่งผลต่อปริมาณสารอาหารที่พืชนำไปใช้ได้และการเคลื่อนย้ายธาตุอาหารที่ละลายน้ำได้เข้าสู่รากพืชด้วย เช่น ไนเตรต ซัลเฟต แคลเซียม แมกนีเซียม และซิลิกอน (Vurukonda *et al.*, 2016) นอกจากนั้นความแห้งแล้งยังชักนำให้ใบพืชแก่ชรา เนื่องจากเกิดลิพิดออกซิเดชันเพิ่มขึ้น สูญเสียคลอโรฟิลล์ การสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงและเกิดปฏิกิริยารีดักชันอย่างแรงของระบบป้องกันอนุมูลอิสระที่ยึดกับเยื่อหุ้มของคลอโรพลาสต์ เช่น ของเบตาแคโรทีนและแอลฟาโทโคฟีรอล พบการสะสมไฮโดรเจนเพอรอกไซด์ในใบที่แก่เพราะความแล้ง การสะสมไฮโดรเจนเพอรอกไซด์เกิดขึ้นก่อนในช่องเวสเซลของไซเลม จากนั้นจึงเป็นผนังเซลล์และภายในเยื่อหุ้มเซลล์ของเซลล์ชั้นมีโซฟิลล์ การสลายตัวของเบตาแคโรทีนและแอลฟาโทโคฟีรอลทำให้เกิดการสร้างซิงเกิ้ลออกซิเจนในคลอโรพลาสต์เพิ่มขึ้น และทำให้ใบแก่ชราลงในที่สุด (Munné-Bosch *et al.*, 2001)

กลไกการปรับตัวของพืชเมื่ออยู่ในสภาวะแห้งแล้ง

พืชมีการปรับตัวให้สามารถเจริญเติบโตในสภาวะแล้งได้หลายลักษณะ ลักษณะการปรับตัวขึ้นอยู่กับความรุนแรงของความแห้งแล้ง ลักษณะการปรับตัวของพืชเมื่ออยู่ในสภาวะแล้งแบ่งเป็นการปรับตัวด้านสรีรวิทยา การปรับตัวทางสรีรวิทยา และการปรับตัวระดับโมเลกุล (Farooq *et al.*, 2009)

การปรับตัวด้านสรีรวิทยาของพืช การปรับตัวของพืชเพื่อหลีกเลี่ยงจากสภาวะแล้ง ได้แก่ การควบคุมการคายน้ำจากการปิดเปิดปากใบ ไซโทไบพืช

(Glaucousness หรือ Waxy bloom) ช่วยรักษาค่าศักย์ของน้ำ (Water potential) และรักษาระดับการดูดซึมน้ำเข้าสู่พืชผ่านระบบรากที่มีการแตกแขนงจำนวนมาก รากของพืชที่ยังเล็กและแข็งแรงจะช่วยพืชดูดซึมน้ำจากบริเวณที่อยู่ลึกลงไปได้ การเพิ่มการดูดซึมน้ำจะยังคงช่วยให้พืชมีวงชีวิตที่มีระยะเวลาตามปกติ (Farooq *et al.*, 2009) นอกจากนั้น พืชจะหลบหนีจากความแห้งแล้งโดยมีวงชีวิตที่สั้นลง หลีกเลี่ยงภาวะเครียดจากความแล้งโดยรักษาระดับน้ำในเนื้อเยื่อไว้หรือไม่ก็ลดการสูญเสียน้ำออกจากพืช รวมทั้งเพิ่มการดูดซึมน้ำ พืชบางชนิดอาจปรับตัวทางสรีรวิทยาโดยลดขนาดของใบลง การมีขนใบเพื่อช่วยลดอุณหภูมิของใบ ลดการคายน้ำ และช่วยเพิ่มการสะท้อนแสง เป็นต้น (Farooq *et al.*, 2009; Fathi and Tari, 2016)

การปรับตัวทางสรีรวิทยาของพืช ได้แก่ การปรับค่าออสโมติก การสะสมสารป้องกันแรงดันออสโมติก การมีระบบต้านอนุมูลอิสระ และการใช้สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช เป็นต้น การรักษาระดับน้ำภายในเซลล์และเนื้อเยื่อโดยการปรับค่าออสโมติกจะช่วยเพิ่มสถานะของน้ำภายในเนื้อเยื่อ การสะสมออสโมโพรเทกแทนต์ (Osmoprotectant) เช่น ซิทูลิน (Citrulline) กลูตาเมต (Glutamate) อาร์จินีน (Arginine) โพรลีน (Proline) โพลีเอมีน (Polyamine) โคลีน (Choline) และไกลซีนเบตาอีน (Glycinebetaine; N,N,N-trimethyl glycine) ทำให้ค่าศักย์ออสโมติกของเซลล์ต่ำลง ซึ่งจะดึงดูดน้ำเข้าสู่เซลล์และช่วยรักษาค่าแรงดันเต่งได้ (Turgor maintenance) (Farooq *et al.*, 2009) บทบาทอื่น ๆ ของออสโมโพรเทกแทนต์ คือควบคุมแรงดันออสโมติก ปกป้องเอนไซม์โครงสร้างของเยื่อหุ้มเซลล์ และกำจัดอนุมูลอิสระออกซิเจนที่ว่องไว (Fathi and Tari, 2016) อนุมูลอิสระในพืชถูกกำจัดได้จากระบบที่อาศัยเอนไซม์และไม่อาศัยเอนไซม์ ตัวอย่างเอนไซม์ ได้แก่ คอะเตเลส ซูเปอร์ออกไซด์ดิสมิวเตส เพอร์ออกซิเดส พอลิฟีนอลออกซิเดส (Polyphenol oxidase) กลูตาไทโอนรีดักเตส (Glutathione reductase) โดยเอนซ์แอสคอบีสเพอร์

ออกซิเดส (Ascobate peroxidase) เป็นเอนไซม์หลักในพืชที่ใช้กำจัดอนุมูลอิสระ ส่วนระบบกำจัดอนุมูลอิสระโดยไม่อาศัยเอนไซม์จะอาศัยโมเลกุลของเบตา-แคโรทีน กรดแอสคอร์บิก แอลฟา-โทโคเฟอรอล (α -tocopherol) (Farooq *et al.*, 2009; Chan *et al.*, 2013) สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชทั้งที่ได้รับจากภายนอกและผลิตขึ้นเองส่งผลกระทบต่อพืชในสถานะที่แห้งแล้งเช่นกัน ระบบรากที่สมบูรณ์ช่วยเพิ่มการทนแล้งของพืช ซึ่งออกซินชักนำให้เกิดการสร้างรากและยังทำลายระยะพักที่ปลายรากซึ่งชักนำโดยไซโทไคนิน ในสถานะแล้งการผลิตออกซินถูกจำกัดโดยเฉพาะเมื่อมีการสร้างกรดแอบไซซิกและเอทิลีนสูง การเพิ่มออกซินให้กับพืช เช่น IAA จึงเพิ่มการสังเคราะห์ด้วยแสงและความนำไฟฟ้าของปากใบได้ (Stomatal conductance) (Farooq *et al.*, 2009)

กรดแอบไซซิก (Abscisic acid) เป็นฮอร์โมนในพืชชั้นสูงที่เกี่ยวข้องต่อการปรับตัวกับความแห้งแล้งและความเครียด จะถูกผลิตขึ้นที่ปลายรากและเป็นสัญญาณเตือนต่อการเผชิญกับภาวะเครียดในพืช (Fathi and Tari, 2016) มีหลักฐานยืนยันว่าการปิดปากใบเป็นผลมาจากการทำงานของกรดแอบไซซิก ในกรณีขาดแคลนน้ำบริเวณรอบราก กรดแอบไซซิกที่ถูกสังเคราะห์ขึ้นที่รากและส่วนของพืชที่อยู่เหนือพื้นดินจะถูกแพร่กระจายไปยังส่วนต่าง ๆ ของพืชอย่างรวดเร็ว ส่งผลให้เกิดการปิดปากใบ การดูดซึมน้ำของพืชลดลง และลดอัตราการคายน้ำด้วย (Fathi and Tari, 2016) กรดแอบไซซิกควบคุมการแสดงออกของยีนที่ควบคุมการตอบสนองต่อความแห้งแล้ง เช่น เกี่ยวข้องกับการชักนำการแสดงออกของยีนหลายชนิดในอ้อย เช่น PP2C-like protein phosphatase S-adenosylmethionine decarboxylase และ Delta-12 oleate desaturase (Azevedo *et al.*, 2011) ในข้าวโพด ซัลเฟตเป็นเมทาบอลไลต์ที่อยู่ในไซเลมซึ่งตามมาจากการขนส่งกรดแอบไซซิกจากรากไปยังยอดและควบคุมการปิดปากใบของกรดแอบไซซิกที่ใบ ซัลเฟตเป็นมหธาตุ (Macronutrient) ชนิดเดียวที่เพิ่มขึ้นในไซเลมแซบเมื่อเกิดความแห้งแล้ง ในขณะที่ไนเตรตและ

ฟอสเฟตไม่มีผล แสดงว่ามีความต้องการซัลเฟตสูงที่ใบในสถานะแล้ง ซึ่งอาจจะเป็นผลจากการส่งสัญญาณของกรดแอบไซซิกหรือใช้สังเคราะห์กลูตาไทโอนที่ใช้เก็บกวาดออกซิเจนปฏิกิริยา (Reactive oxygen species) (Chan *et al.*, 2013)

การปรับตัวระดับโมเลกุล ยีนหลายชนิดถูกชักนำให้ตอบสนองต่อสถานะแล้งในระดับทรานสคริปชัน ผลิตภัณฑ์ของยีนเหล่านี้ทำหน้าที่เกี่ยวข้องกับการทนแล้งของเซลล์ อย่างไรก็ตามสถานะทนแล้งต้องอาศัยการทำงานของหลายยีนร่วมกัน (Farooq *et al.*, 2009) ตัวอย่างโปรตีนที่เกี่ยวข้องกับการปรับตัวระดับโมเลกุลของพืช ได้แก่ อะควาพอริน (Aquaporins) เป็นโปรตีนที่เยื่อหุ้มของเซลล์หรือออร์แกเนลของเซลล์มีบทบาทควบคุมโมเลกุลของน้ำผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ ในพืชพบว่าอะควาพอรินอยู่บริเวณเยื่อหุ้มแวคิวโอล ซึ่งมีบทบาทสำคัญในการดูดซึมน้ำของรากพืช และมีบทบาทในการรักษาสมดุลของน้ำของเซลล์ (Farooq *et al.*, 2009) โปรตีนความเครียด (Stress protein) เป็นโปรตีนที่ใช้ตอบสนองต่อสถานะแล้ง โปรตีนความเครียดส่วนมากละลายน้ำได้ และมักมีบทบาทช่วยให้เกิดความทนทานต่อความเครียดโดยรักษาความชุ่มชื้นของโครงสร้างเซลล์ ตัวอย่างโปรตีนที่ตอบสนองในสถานะเครียด เช่น ชาเพอรอน (Chaperon) ซึ่งมีหลายชนิดรวมทั้งโปรตีนฮีตช็อก (Heat shock proteins) ที่มีบทบาทในการรักษาเสถียรภาพของโครงสร้างโปรตีน โปรตีนฮีตช็อกที่มีน้ำหนักโมเลกุลต่ำมักถูกชักนำให้ผลิตขึ้นเพื่อตอบสนองต่ออุณหภูมิสูง สำหรับโปรตีนฮีตช็อกชนิดอื่น ๆ โดยมากมักผลิตขึ้นจากการถูกชักนำโดยปัจจัยความเครียดที่หลากหลาย เช่น สถานะแห้งแล้ง สถานะไร้ออกซิเจน และอุณหภูมิต่ำ เป็นต้น (Farooq *et al.*, 2009)

กลไกที่แบคทีเรียกลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชใช้เพื่อบรรเทาความเครียดจากสถานะแล้งในพืช

แบคทีเรียกลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชอาศัยกลไกหลายอย่างร่วมกันในการสนับสนุนการ

เจริญเติบโตของพืชที่ปลูกในสภาวะเครียดจากความแล้ง เช่น การผลิตสารอินทรีย์ที่ระเหยได้ (Volatile organic compound) การผลิตเอนไซม์ 1-อะมิโนไซโคลโพรเพน-1-คาร์บอกซิเลตดีอะมิเนส (1-Aminocyclopropane-2-carboxylate deaminase; ACC deaminase) การผลิตเอกโซพอลิแซ็กคาไรด์ (Exopolysaccharide) และการสังเคราะห์ IAA เป็นต้น (Ojuederie *et al.*, 2019; Chandra *et al.*, 2021)

การผลิตสารอินทรีย์ที่ระเหยได้ แบคทีเรียกลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชสามารถผลิตเมทาบอลิท์ทุติยภูมิที่สามารถเพิ่มการเจริญเติบโตของพืชและบรรเทาผลกระทบจากความแล้งได้ สารกลุ่มนี้ครอบคลุมสารอินทรีย์ที่ระเหยได้หลายชนิด เช่น อัลดีไฮด์ อีเทอร์ เอสเทอร์ แอลกอฮอล์ คีโตน สารประกอบของกำมะถัน และไฮโดรคาร์บอนที่เป็นอะลิฟาติกสายสั้น ๆ สารเหล่านี้ช่วยกระตุ้นภูมิคุ้มกันของพืชในการตอบสนองต่อความเครียดจากสิ่งที่มีและไม่มีชีวิต ช่วยควบคุมเชื้อก่อโรคพืช ตัวอย่างของสารในกลุ่มนี้ได้แก่ อะเซโตอิน (Acetoin) ซึ่งเกี่ยวข้องกับการรักษาโครงสร้างของผนังเซลล์และการปิดปากใบ 2-บูทานอน (2-Butanone) 13-เตตระเดคาไดอิน (13-Tetradecadien-1-ol) และ 2-เมทิล-เอ็น-1-ไตรเดซีน (2-Methyl-n-1-tridecene) (Ali and Khan, 2021; Chandra *et al.*, 2021)

เอนไซม์เอซีซีดีอะมิเนส การสังเคราะห์เอทิลีนในพืชมีสารตั้งต้นที่สำคัญคือ 1-อะมิโนไซโคลโพรเพน-1-คาร์บอกซิเลตหรือเอซีซี (1-Aminocyclopropane-1-carboxylate; ACC) การสังเคราะห์เอทิลีนเกิดจากปฏิกิริยาการเปลี่ยนเอส-อะดีโนซิลเมไทโอนีน (S-adenosyl methionine) ไปเป็น ACC โดยเอนไซม์ ACC synthase สภาวะแล้งที่พืชได้รับจะทำให้มีการสะสม ACC ในพืชมากขึ้น ซึ่งจะส่งผลให้เกิดการผลิตเอทิลีนในพืชเกิดมากขึ้นได้ เอทิลีนที่พืชผลิตขึ้นส่งผลให้เกิดความชราของพืช เร่งการแก่และสุกของผลไม้ การร่วงของใบ การเกิดราก ควบคุมการเกิดปมรากในพืชวงศ์ถั่ว ยับยั้งการสร้าง Storage organ ในพืช และส่งเสริมการเกิดดอก

ในพืชบางสปีชีส์ (Ojuederie *et al.*, 2019) ระดับความเข้มข้นของเอทิลีนที่มากเกินไปส่งผลเสียต่อการพัฒนาการของรากและยอดของพืช การผลิตเอนไซม์ ACC deaminase จากแบคทีเรียส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชในไรโซสเฟียร์จะเปลี่ยน ACC ไปเป็นแอมโมเนียมไอออนและแอลฟาคีโตกลูตาเรต ทำให้การผลิตเอทิลีนจาก ACC ในพืชลดลง และช่วยฟื้นฟูพืชให้กลับมาเจริญเติบโตและพัฒนาได้ตามปกติ (Ojuederie *et al.*, 2019; Chandra *et al.*, 2021)

การควบคุมระบบออสโมซิส (Osmoregulation)

แบคทีเรียกลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชสามารถขับออสโมไลต์ (Osmolyte) ร่วมกับการสังเคราะห์ออสโมไลต์ขึ้นมาในพืชที่ได้รับความเครียดเพื่อส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชในสภาวะเครียด ชนิดของออสโมไลต์ที่จุลินทรีย์กลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชผลิตขึ้นได้แก่ โพรลีน น้ำตาล (Soluble sugar) ไกลซีน เบตาอิน เป็นต้น การสะสมสารออสโมไลต์ช่วยป้องกันเซลล์จากการถูกทำลาย โดยในสภาวะแล้งปริมาณน้ำตาลในใบพืชจะลดลงส่งผลให้เกิดการทำลายสารชีวโมเลกุลและเยื่อหุ้มเซลล์ (Ojuederie *et al.*, 2019) แบคทีเรียกลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชจะขับออสโมไลต์เพื่อตอบสนองต่อสภาวะเครียดจากความแห้งแล้ง โดยออสโมไลต์จากจุลินทรีย์จะทำงานร่วมกับออสโมไลต์ที่พืชผลิตขึ้นในการปกป้องอันตรายจากสภาวะแล้ง ตัวอย่างเช่น ทรีฮาโลส (Trehalose) เป็นน้ำตาลไดแซ็กคาไรด์ทำหน้าที่เป็นออสโมไลต์ที่รักษาเสถียรภาพของเอนไซม์และเยื่อหุ้มเซลล์ที่อยู่ในสภาวะขาดแคลนน้ำ (Vurukonda *et al.*, 2016)

การสังเคราะห์เอกโซพอลิแซ็กคาไรด์

จุลินทรีย์กลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชสามารถขับเอกโซพอลิแซ็กคาไรด์ ซึ่งมีองค์ประกอบหลักเป็นสารชีวโมเลกุลขนาดใหญ่ พอลิแซ็กคาไรด์ และพอลิโปรตีน และกรดนิวคลีอิกเล็กน้อย เอกโซพอลิแซ็กคาไรด์อาจเป็นเยื่อเมือก (Slime) หรือแคปซูล (Capsule) ประโยชน์ของเอกโซพอลิแซ็กคาไรด์ คือ ช่วยปกป้องเซลล์จากสภาวะแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม โดยการรักษาเสถียรภาพของ

เยื่อหุ้มเซลล์ ซึ่งแบคทีเรียมักผลิตขึ้นเมื่อเจริญอยู่ในระยะ Log phase และ Stationary phase เอ็กโซพอลิแซ็กคารไรด์ที่แบคทีเรียผลิตขึ้นช่วยให้พืชเจริญในสภาวะที่ไม่เหมาะสมได้ เนื่องจากช่วยลดการระเหยของน้ำ และเพิ่มความสามารถในการอุ้มน้ำ (Water holding capacity) ของดิน ส่งผลต่อโครงสร้างเนื้อดิน และการเชื่อมต่อของรูลพูนภายในดิน เพื่อการดูดซึมน้ำและไนโตรเจน และทำให้ดินยึดเกาะกับรากได้ดีขึ้น (Ojuederie *et al.*, 2019; Chandra *et al.*, 2021) เอ็กโซพอลิแซ็กคารไรด์ที่ขับออกสู่ดินในรูปของแคปซูลหรือเมือกถูกดูดซับโดยพื้นผิวของแร่ดินเหนียวได้จากการสร้างพันธะกับประจุบวก (Cation bridge) พันธะไฮโดรเจน (Hydrogen bonding) แรงแวนเดอร์วาลส์ (Van der Waals forces) รวมทั้งกลไกการดูดซับโดยประจุลบ (Anion adsorption) เอ็กโซพอลิแซ็กคารไรด์ช่วยในการอุ้มน้ำและยังแห้งช้ากว่าสิ่งแวดล้อมด้านนอก จึงปกป้องแบคทีเรียและรากพืชจากความแห้งแล้งได้ บริเวณรากพืชที่มีเอ็กโซพอลิแซ็กคารไรด์ที่ผลิตจากแบคทีเรียช่วยเพิ่มการนำสารอาหารเข้าสู่รากพืชได้มากขึ้น เนื่องจากมีความชื้นสูงกว่าบริเวณโดยรอบ (Vurukonda *et al.*, 2016)

กรดอินโดล-3-แอซิดิก IAA มีบทบาททางตรงต่อพืช ได้แก่ เปลี่ยนแปลงลักษณะของราก โดยช่วยเพิ่มจำนวนปลายราก และพื้นที่ผิวรากพืช ทำให้พืชดูดซึมน้ำและแร่ธาตุได้ดีขึ้น (Ojuederie *et al.*, 2019) IAA ช่วยให้รากพืชดูดน้ำและปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบของพืชที่เผชิญสภาวะเครียดจากความแห้งแล้งกลับสู่สภาวะปกติได้ และช่วยให้พืชสะสมโปรตีนได้ด้วย (Muhammad *et al.*, 2016) อย่างไรก็ตาม หากมี IAA มากเกินไปจะเพิ่มการสังเคราะห์เอทิลีนโดยกระตุ้นทรานสคริปชันของยีนที่กำหนดการสังเคราะห์ ACC synthase (Ojuederie *et al.*, 2019) นอกจากความสามารถในการผลิต IAA ที่มีผลต่อรากแล้ว แบคทีเรียกลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชสามารถเปลี่ยนแปลงความยืดหยุ่นของเยื่อหุ้มเซลล์ของ

รากซึ่งถือเป็นกลไกหนึ่งช่วยให้พืชทนทานต่อสภาวะขาดน้ำได้ นอกจากนี้แบคทีเรียกลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชยังกระตุ้นระบบต่อต้านการเกิดอนุมูลอิสระ ซึ่งถือเป็นกลไกที่ช่วยเพิ่มความทนทานในสภาวะแล้งด้วย (Vurukonda *et al.*, 2016) การกระตุ้นการเจริญเติบโตของพืชโดยแบคทีเรียที่ผลิต IAA ได้นี้ ให้ผลเช่นเดียวกับการกระตุ้นพืชด้วยสารละลาย IAA มาตรฐาน เช่น ความยาวราก ความยาวทั้งหมด และน้ำหนักสดของลำต้นที่ได้รับ *Streptomyces thermocarboxydus* S3 ซึ่งเป็นแบคทีเรียที่ผลิต IAA ได้ เพิ่มขึ้นเช่นเดียวกับลำต้นที่ได้รับ IAA 11.12 µg/ml (Lasudee *et al.*, 2018)

การดูดซึมสารอาหารภายใต้สภาวะเครียด

สภาวะความเครียดจากปัจจัยทางกายภาพสามารถลดการเจริญเติบโตของพืชได้ และมักจะลดปริมาณแร่ธาตุในพืชลงด้วย ซึ่งเกิดจากโปรตีนที่ทำหน้าที่ขนส่งสารอาหารลดจำนวนลง การทำงานของจุลินทรีย์กลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชขึ้นอยู่กับสภาวะแวดล้อม ดังนั้นการใช้จุลินทรีย์ที่คัดแยกจากแหล่งที่มีความเครียดจากปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมนั้น ๆ จะสามารถกระตุ้นการเจริญเติบโตของพืชที่เผชิญความเครียดนั้นได้ดี เช่น การคัดแยกแบคทีเรียจากสภาวะที่เกิดความแห้งแล้ง จะช่วยกระตุ้นการเจริญเติบโตของพืชในสภาวะแล้งได้ดี (Ojuederie *et al.*, 2019)

แบคทีเรียกลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชช่วยเพิ่มความทนทานจากสภาวะแล้งโดยเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของสารต้านอนุมูลอิสระ (Vurukonda *et al.*, 2016) และยังช่วยเพิ่มปริมาณรงควัตถุในใบพืชที่ลดลงเนื่องจากสภาวะแล้งได้ เช่น ที่พบในใบของ *Avena sativa* การใช้แบคทีเรียกลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืช *Azotobacter vinelandii* ซึ่งเป็นแบคทีเรียที่มีความสามารถในการตรึงก๊าซไนโตรเจน เพิ่มปริมาณรงควัตถุที่ใช้สังเคราะห์ด้วยแสง และเพิ่มการดูดซึมสารอาหารของ *Avena sativa* ได้ (Delshadi *et al.*, 2017)

Table 1 Plant growth promoting bacteria that have been reported to enhance plant growth under drought condition.

Microbe	Plant species	Positive effect to plant	Citation
<i>Micrococcus yunnanensis</i>	Camelina (<i>Camelina sativa</i>)	Increase oil quality of camelina seeds	Borzoo <i>et al.</i> (2021)
<i>Azospirillum brasilense</i> and <i>Bacillus</i> sp.	<i>Cecropia</i> <i>pachystachya</i> and <i>Cariniana estrellensis</i>	Increase drought tolerance of plant and increase specific leaf area and leaf-area ratio	Tiepo <i>et al.</i> (2020)
<i>Pseudomonas fluorescens</i> strain DPB15 and <i>P. palleroniana</i> strain DPB16	Wheat (<i>Triticum aestivum</i>)	Increase root and shoot biomass, plant height and nutrient content in leaves	Chandra <i>et al.</i> (2018)
<i>Azospirillum brasilense</i> NO40 and <i>Stenotrophomonas maltophilia</i> B11	Wheat	Increase leaf area, chlorophyll content in leaves, relative water content of roots, shoots and leaves and reduce electrolyte leakage, malondialdehyde and hydrogen peroxide accumulation	Kasim <i>et al.</i> (2021)
<i>Bacillus</i> sp. MN-54, <i>Enterobacter</i> sp. FD-17, and <i>Pseudomonas fluorescens</i> 1	Corn (<i>Zea mays</i>)	Increase biomass accumulation, photosynthetic activity and water constancy in leaf	Saleem <i>et al.</i> (2021)
<i>Streptomyces thermocarboxydus</i> S3	Mungbean (<i>Vigna radiata</i>) and rice (<i>Oryza sativa</i>)	Increase fresh weight, root length and total length of mungbean and rice	Lasudee <i>et al.</i> (2018)
<i>Azotobacter chroococcum</i> 67B and <i>Azotobacter chroococcum</i> 76A	Tomato (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	Increase tomato growth under stress condition	Viscardi <i>et al.</i> (2016)
<i>Pseudomonas fluorescens</i> DR7	<i>Setaria italic</i>	Stimulate seed germination and growth of <i>Setaria italic</i> under drought condition; These bacteria colonized plant root and increase soil moisture well.	Niu <i>et al.</i> (2018)
<i>Bacillus pumilus</i>	<i>Glycyrrhiza uralensis</i>	Increase plant biomass and decrease lipid peroxidation in plant	Xie <i>et al.</i> (2019)

ตัวอย่างของแบคทีเรียส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชในสภาวะแล้ง

แบคทีเรียที่ส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชแต่ละสายพันธุ์จะมีคุณสมบัติที่ส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชได้หลายลักษณะ และสามารถส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชในสภาวะแล้งได้ ตัวอย่างของแบคทีเรียส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืช ที่มีรายงานว่าสามารถส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชในสภาวะแล้งสรุปไว้ใน Table 1 เช่น แบคทีเรีย *Azotobacter chroococcum* 67B และ *Azotobacter chroococcum* 76A มีความสามารถในการตรึงแก๊สไนโตรเจน ผลิต IAA ไซเคโตรโอฟอร์ และเอนไซม์ ACC deaminase นอกจากนี้ยังทนแล้งและทนเค็มได้ เมื่อนำไปใช้ร่วมกับการปลูกมะเขือเทศสามารถลดผลกระทบที่เกิดจากสภาวะเครียดจากปัจจัยทางกายภาพต่อมะเขือเทศได้ (Viscardi et al., 2016) แบคทีเรียกลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชทั้ง 4 ชนิดที่คัดเลือกได้จากบริเวณรากของต้นข้าวฟ่างหางหมา (*Setaria italica* L.) ซึ่งเป็นพืชทนแล้ง ได้แก่ *Pseudomonas fluorescens* DR7, *Pseudomonas fluorescens* DR11, *Pseudomonas migulae* DR35 และ *Enterobacter hormaechei* DR16 ซึ่งผลิตเอนไซม์ ACC deaminase ทนแล้งและผลิตเอกโซพอลิแซ็กคาไรด์ได้ แบคทีเรียทั้งสี่ชนิดสามารถกระตุ้นการงอกและการเจริญเติบโตของข้าวฟ่างหางหมาที่เพาะในสภาวะแล้ง โดยแบคทีเรีย *Pseudomonas fluorescens* DR7 ผลิตเอนไซม์ ACC deaminase และเอกโซพอลิแซ็กคาไรด์ได้ดีที่สุด รวมทั้งยังเข้าครอบครองรากพืชที่ติดอยู่กับดินและสามารถเพิ่มความชื้นให้กับดินได้ดี (Niu et al., 2018)

สภาวะแล้งส่งผลให้เกิด Oxidative damage ลดการเจริญเติบโต และลดปริมาณเมแทบอลิท์ทุติยภูมิในพืชซึ่งเป็นสาเหตุที่ทำให้การเจริญเติบโตของพืชลดลง และสามารถลดภาวะดังกล่าวในพืชได้ด้วยการเติมหัวเชื้อแบคทีเรีย เช่น ชะเอมจีน (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.) ที่ได้รับหัวเชื้อแบคทีเรีย *Bacillus pumilus* ซึ่งปลูกในสภาวะแล้งช่วยให้ชีวมวลของพืชเพิ่มขึ้นร้อยละ 34.9

ช่วยลดระดับการเกิดลิพิดเพอรอกซิเดชัน (Lipid peroxidation) เมื่อเปรียบเทียบกับพืชที่ไม่ได้รับหัวเชื้อแบคทีเรีย (Xie et al., 2019) การศึกษานี้พบว่าสภาวะแล้งส่งผลต่อความยาวราก ความยาวลำต้น จำนวนของรากแขนง (Lateral root) และน้ำหนักแห้งของพืชได้ การใช้หัวเชื้อ *Bacillus pumilus* ช่วยกระตุ้นการเจริญเติบโตและเพิ่มชีวมวลของพืชในสภาวะแล้งได้ การเพิ่มจำนวนรากแขนง และความยาวของรากจะช่วยให้พืชทนทานต่อสภาวะแล้งได้ดีขึ้นเพราะดูดซึมน้ำได้ดีขึ้น นอกจากนี้พบว่า พืชที่ปลูกในสภาวะแล้งและได้รับหัวเชื้อแบคทีเรียมีการสะสม O_2^- , H_2O_2 ลดลง และปริมาณของ Malondialdehyde ซึ่งเป็นดัชนีของการเกิดลิพิดเพอรอกซิเดชันลดลงด้วย คาดว่าแบคทีเรียช่วยชักนำให้กิจกรรมต้านอนุมูลอิสระของพืชทั้งระบบที่ใช้และไม่ใช้เอนไซม์เพิ่มสูงขึ้น (Xie et al., 2019) การใช้หัวเชื้อ *Bacillus pumilus* ช่วยเพิ่มปริมาณฟลาโวนอยด์ ปริมาณพอลิแซ็กคาไรด์ ปริมาณซาโปนิน (Saponin) และกรด Glycyrrhizic ในพืชด้วย คาดว่าการเพิ่มระดับเมแทบอลิท์ทุติยภูมิของพืชที่กระตุ้นโดยการเติมหัวเชื้อแบคทีเรียทำให้พืชต้านทานต่ออนุมูลอิสระของ ROS ได้ด้วย (Xie et al. 2019)

การแช่เมล็ดพันธุ์ข้าวสาลีในเซลล์แขวนลอยแบคทีเรีย *Bacillus amyloliquefaciens* 5113 และ *Azospirillum brasilense* NO40 ช่วยให้ข้าวสาลีทนความเครียดจากสภาวะแล้งได้ดีกว่าเมล็ดข้าวสาลีที่ไม่ได้รับเซลล์แขวนลอยแบคทีเรียก่อนเพาะ สภาวะแล้งส่งผลต่อการรอดชีวิตของต้นกล้าที่มีอายุ 12 วันเป็นอย่างมาก หลังจากให้ต้นกล้าขาดน้ำนาน 7 วัน ต้นกล้าที่ไม่ได้รับหัวเชื้อแบคทีเรียและเพาะในสภาวะแล้งจะมีน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งลดลง เนื่องจากปริมาณน้ำในพืชลดลงในสภาวะเครียดจากความแห้งแล้งพืชมักผลิตอนุมูลอิสระของ ROS โดยตรวจพบเอนไซม์ที่มีบทบาททำลายอนุมูลอิสระของ ROS เช่น แอสคอร์เบตเพอรอกซิเดส (Ascorbate peroxidase) พบมากในใบของต้นกล้าข้าวสาลีทั้งในต้นกล้าที่แช่เมล็ดพันธุ์หรือไม่แช่เมล็ดพันธุ์ในเซลล์แขวนลอยแบคทีเรียก่อนเพาะ (Kasim et al., 2013)

แบคทีเรียที่สร้างเอนไซม์ ACC deaminase IAA และกรดซาลิไซลิก ส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชในสภาวะแล้งได้ดี ตัวอย่างเช่น *Bacillus licheniformis* K11 เป็นแบคทีเรียที่ผลิตเอนไซม์ ACC deaminase และออกซินช่วยให้พริกไทย (*Capsicum annuum* L.) ทนทานต่อความแห้งแล้งและรอดชีวิตในสภาวะแล้งได้ดีกว่าต้นกล้าพริกไทยที่ไม่ได้รับการเติมเชื้อ โดยพริกไทยที่ไม่ได้เติมเชื้อจะตายทั้งหมดหลังจากเผชิญกับสภาวะแล้งเป็นเวลา 15 วัน พืชที่อยู่ในสภาวะแล้งแต่ได้รับการเติมหัวเชื้อจะมีความยาวราก ความยาวยอด และน้ำหนักแห้งเพิ่มขึ้น และมีอัตราการรอดชีวิตร้อยละ 80 หลังจากให้อยู่ในสภาวะแล้งเป็นเวลา 15 วัน (Lim and Kim, 2013) นอกจากนี้ แบคทีเรียกลุ่มส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืช ได้แก่ *Bacillus* sp. (12D6) และ *Enterobacter* sp. (16i) ที่เติมลงสู่ไรโซสเฟียร์ ส่งเสริมการเจริญเติบโตในระยะต้นกล้าของข้าวสาลี (*Triticum aestivum*) และต้นกล้าของข้าวโพดได้ (*Zea mays*) โดยทำให้ต้นกล้าของพืชทั้งสองชนิดแข็งแรงหลังอยู่ในสภาวะแล้งเป็นเวลา 7 วัน แบคทีเรียทั้งสองผลิต IAA และกรดซาลิไซลิกได้ ช่วยเพิ่มการแตกแขนงของราก (Root branching) ของต้นกล้าข้าวสาลี และเพิ่มความยาวพื้นที่ผิวของราก และจำนวนปลายรากในข้าวโพด โดยที่ *Enterobacter* sp. (16i) เพิ่มความยาวราก ขนาดเส้นผ่านศูนย์กลางของราก และการแตกแขนงของราก ได้มากกว่า *Bacillus* sp. (12D6) (Jochum et al., 2019)

สรุปผลการวิจัย

ความแห้งแล้งเป็นสภาวะเครียดที่ส่งผลต่อการเจริญเติบโตของพืชหลายประการ และมีแนวโน้มที่จะทวีความสำคัญขึ้นเรื่อย ๆ ความแห้งแล้งส่งผลกระทบต่อการทำงานของระบบต่าง ๆ ในพืช ซึ่งทำให้การเจริญเติบโตและผลผลิตของพืชผิดปกติ การใช้แบคทีเรียส่งเสริม

การเจริญเติบโตของพืชเป็นอีกวิธีการหนึ่งที่ช่วยบรรเทาผลกระทบของความแห้งแล้งต่อการเจริญเติบโตของพืชได้ กลไกของจุลินทรีย์ที่เกี่ยวข้องมีหลากหลาย ตั้งแต่การผลิตสารอินทรีย์ที่ระเหยได้ การผลิตเอนไซม์เอซีซีดีอะมิเนส การควบคุมระบบฮอร์โมนพืช การสังเคราะห์เอกโซพอลิแซ็กคาไรด์ การผลิตกรดอินโดล-3-แอซิดิก และเพิ่มการดูดซึมสารอาหารภายใต้สภาวะเครียด และมีตัวอย่างงานวิจัยที่แสดงถึงผลสำเร็จของการใช้แบคทีเรียส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชต่อพืชเศรษฐกิจที่เผชิญสภาวะเครียดจากความแห้งแล้งเป็นจำนวนมาก ซึ่งแสดงถึงความเป็นไปได้ในการนำไปประยุกต์ใช้เพิ่มผลผลิตทางการเกษตรในสภาวะที่โลกกำลังเผชิญความท้าทายกับภาวะโลกร้อนต่อไป

กิตติกรรมประกาศ

ขอขอบคุณภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยมหาสารคาม สำหรับสถานที่ดำเนินงานวิจัย

เอกสารอ้างอิง

- Ali, S. and N. Khan. 2021. Delineation of mechanistic approaches employed by plant growth promoting microorganisms for improving drought stress tolerance in plants. **Microbiological Research** 249: 1-15. DOI:10.1016/j.micres.2021.126771.
- Azevedo, R.A., R.F. Carvalho, M.C. Cia and P.L. Gratão. 2011. Sugarcane under pressure: an overview of biochemical and physiological studies of abiotic stress. **Tropical Plant Biology** 4: 42-51.

- Borzoo, S., S. Mohsenzadeh, A. Moradshahi, H. Zamani and M. Zarei. 2021. Characterization of physiological responses and fatty acid compositions of *Camelina sativa* genotypes under water deficit stress and symbiosis with *Micrococcus yunnanensis*. **Symbiosis** 83: 79-90.
- Chan, K.X., M. Wirtz, S.Y. Phua, G.M. Estavillo and B.J. Pogson. 2013. Balancing metabolites in drought: the sulfur assimilation conundrum. **Trends in Plant Science** 18: 18-29.
- Chandra, D., R. Srivastava and A.K. Sharma. 2018. Influence of IAA and ACC deaminase producing fluorescent pseudomonads in alleviating drought stress in wheat (*Triticum aestivum*). **Agricultural Research** 7: 290-299.
- Chandra, P., A. Wunnava, P. Verma, A. Chandra and R.K. Sharma. 2021. Strategies to mitigate the adverse effect of drought stress on crop plants-influences of soil bacteria: a review. **Pedosphere** 31(3): 496-509.
- Delshadi, S., M. Ebrahimia and E. Shirmohammadia. 2017. Plant growth promoting bacteria effects on growth, photosynthetic pigments and root nutrients uptake of *Avena sativa* L. under drought stress. **Desert** 22-1: 107-116.
- Farooq, M., A. Wahid, N. Kobayashi, D. Fujita and S.M.A. Basra. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development** 29: 185-212.
- Fathi, A. and D.B. Tari. 2016. Effect of drought stress and its mechanism in plants. **International Journal of Life Sciences** 10(1): 1-6.
- Hussian, H., S. Hussain, A. Khaliq, U. Ashraf, S.A. Anjum, S. Men and L. Wang. 2018. Chilling and drought stresses in crop plants: implications, cross talk, and potential management opportunities. **Frontiers in Plant Science** 9: 1-21. DOI: 10.3389/fpls.2018.00393.
- Ilyas, M., M. Nisar, N. Khan, A. Hazrat, A.H. Khan, K. Hayat, S. Fahad, A. Khan, and A. Ullah. 2021. Drought tolerance strategies in plants: a mechanistic approach. **Journal of Plant Growth Regulation** 40: 926-944.
- Jochum, M.D., K.L. McWilliams, E.J. Borrego, M.V. Kolomiets, G. Niu, G.N. Pierson and Y.-K. Jo. 2019. Bioprospecting plant growth promoting rhizobacteria that mitigate drought stress in grasses. **Frontiers in Microbiology** 10: 1-9. DOI: 10.3389/fmicb.2019.02106.

- Kasim, W.A., M.H. Osman, M.N. Omar, I.A. Abd El-Daim, S. Bejai and J. Meijer. 2013. Control of drought stress in wheat using plant-growth-promoting bacteria. **Journal of Plant Growth Regulator** 32: 122-130.
- Kasim, W.A., M.H. Osman, M.N. Omar and S. Salama. 2021. Enhancement of drought tolerance in *Triticum aestivum* L. seedlings using *Azospirillum brasilense* NO40 and *Stenotrophomonas maltophilia* B11. **Bulletin of the National Research Centre** 45(1): 1-14. DOI: 10.1186/s42269-021-00546-6.
- Lasudee, K., S. Tokuyama, S. Lumyong and W. Pathom-aree. 2018. Actinobacteria associated with arbuscular mycorrhizal funneliformis mosseae spores, taxonomic characterization and their beneficial traits to plants: evidence obtained from mung bean (*Vigna radiata*) and Thai jasmine rice (*Oryza sativa*). **Frontiers in Microbiology** 9: 1-18. DOI: 10.3389/fmicb.2018.01247.
- Lim, J.-H. and S.-D. Kim. 2013. Induction of drought stress resistance by multi-functional PGPR *Bacillus licheniformis* K11 in pepper. **The Plant Pathology Journal** 29(2): 201-208.
- Muhammad, N., H. Manghwar, U.M. Quraishi, H.J. Chaudhary, and M.F.H. Munis. 2016. Indole-3-acetic acid induces biochemical and physiological changes in wheat under drought stress conditions. **Philippine Agricultural Scientist** 99(1): 19-24.
- Munné-Bosch, S., T. Jubany-Marí and L. Alegre. 2001. Drought-induced senescence is characterized by a loss of antioxidant defences in chloroplasts. **Plant, Cell and Environment** 24: 1319-1327.
- Niu, X., L. Song, Y. Xiao and W. Ge. 2018. Drought-tolerance plant growth-promoting rhizobacteria associated with foxtail millet in a semi-arid agroecosystem and their potential in alleviating drought stress. **Frontiers in Microbiology** 8: 1-11. DOI: 10.3389/fmicb.2017.02580.
- Ojuederie, O.B., O.S. Olanrewaju and O.O. Babalola. 2019. Plant growth promoting rhizobacterial mitigation of drought stress in crop plants: implications for sustainable agriculture. **Agronomy** 9: 1-29. DOI:10.3390/agronomy9110712.
- Orgen, W.L. 1984. Photorespiration. **Annual Reviews of Plant Physiology** 35: 415-442.

- Saleem, M., F. Nawaz, M.B. Hussain and R.M. Ikram. 2021. Comparative effects of individual and consortia plant growth promoting bacteria on physiological and enzymatic mechanisms to confer drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). **Journal of Soil Science and Plant Nutrition** 21: 3461-3476.
- Stikić, R., Z. Jovanović and L. Prokić. 2014. Mitigation of plant drought stress in a changing climate. **Botanica Serbica** 38(1): 35-42.
- Tiepo, A.N., L.V. Constantino, T.B. Madeira, E. Bianchini, A.L.M. de Oliveira, H.C. Oliveira and R. Stolf-Moreira. 2020. Plant growth-promoting bacteria improve leaf antioxidant metabolism of drought-stressed Neotropical trees. **Planta** 251(4): 1-11. DOI:10.1007/s00425-020-03373-7.
- Viscardi, S., V. Ventorino, P. Duran, A. Maggio, S. De Pascale, M.L. Mora and O. Pepe. 2016. Assessment of plant growth promoting activities and abiotic stress tolerance of *Azotobacter chroococcum* for a potential use in sustainable agriculture. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition** 16(3): 848-863.
- Vurukonda, S.S.K.P., S. Vardharajula, M. Shrivastava and A. Skz. 2016. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. **Microbiological Research** 184: 13-24.
- Xie, Z., Y. Chu, W. Zhang, D. Lang and X. Zhang. 2019. *Bacillus pumilus* alleviates drought stress and increases metabolite accumulation in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. **Environmental and Experimental Botany** 158: 99-106.