

## 고추 식물의 건조 스트레스 완화를 위한 미생물 선발

# Screening of Bacterial Strains for Alleviating Drought Stress in Chili Pepper Plants

### \*Corresponding author

Tel: +82-63-238-3055

Fax: +82-63-238-3834

E-mail: mksang@korea.kr

ORCID

<https://orcid.org/0000-0001-9032-7012>

김상태<sup>1,2</sup> · 유성제<sup>1,3</sup> · 송재경<sup>1</sup> · 원항연<sup>1</sup> · 상미경<sup>1\*</sup> 

<sup>1</sup>농촌진흥청 국립농업과학원 농업생물부 농업미생물과

<sup>2</sup>동아대학교 응용생명과학과

<sup>3</sup>경상대학교 농업생명자원학과

Sang Tae Kim<sup>1,2</sup>, Sung-Je Yoo<sup>1,3</sup>, Jaekyeong Song<sup>1</sup>, Hang-Yeon Weon<sup>1</sup>,  
and Mee Kyung Sang<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Division of Agricultural Microbiology, National Institute of Agricultural Science, Rural Development Administration, Wanju 55365, Korea

<sup>2</sup>Department of Applied Bioscience, Dong-A University, Busan 49315, Korea

<sup>3</sup>Department of Agriculture, Biotechnology and Natural Resources, Gyeongsang National University, Jinju 52828, Korea

Drought stress is considered as one of major abiotic stresses; it leads to reduce plant growth and crop productivity. In this study, we selected bacterial strains for alleviating drought stress in chili pepper plants. As drought-tolerant bacteria, 28 among 447 strains were pre-selected by *in vitro* assays including growth in drought condition with polyethylene glycol and plant growth-promoting traits including production of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase, indole-3-acetic acid and exopolysaccharide. Sequentially, 7 among pre-selected 28 strains were screened based on relative water content (RWC); GLC02 and KJ40, among seven strains were finally selected by RWC and malondialdehyde (MDA) in planta trials under an artificial drought condition by polyethylene glycol solution. Two strains GLC02 and KJ40 reduced drought stress in a natural drought condition as well as an artificial condition. Strains GLC02 or KJ40 increased shoot fresh weight, chlorophyll and stomatal conductance while they decreased MDA in chili pepper plants under a natural drought condition. However, two strains did not show biocontrol activity against diseases caused by *Phytophthora capsici* and *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* in chili pepper plants. Taken together, strains GLC02 or KJ40 can be used as bio-fertilizer for alleviation of drought stress in chili pepper plants.

**Keywords:** Chili pepper, Drought, Rhizobacteria

Received July 9, 2019

Revised September 2, 2019

Accepted September 2, 2019

식물은 가뭄, 염류, 극한 온도와 같은 다양한 환경 조건에서 살아가며, 이 중 가뭄은 식물의 생장, 생산량에 영향을 주는 제

한요소 중 하나이다(Zhou 등, 2016; Zhu, 2002). 기후 모델에 따르면 지구 온난화에 의해 점차 기온이 상승하여 가까운 미래엔 작물에 가뭄 스트레스가 가중될 것으로 예측된다(Barrow 등, 2008). 주요 작물들의 가뭄에 의한 생산량 감소 비율은 기후 변화로 2050년에는 50% 이상, 2100년에는 90% 정도까지 급격히 증가할 것으로 예상된다(Li 등, 2009). 이러한 기후변화로 인한

### Research in Plant Disease

pISSN 1598-2262, eISSN 2233-9191

[www.online-rpd.org](http://www.online-rpd.org)

© The Korean Society of Plant Pathology

© This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>), which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

가뭄 스트레스를 극복하여 작물 생산을 유지하기 위해 많은 노력을 기울이고 있으며, 이 중 작물에 유용한 미생물을 활용하는 방안도 연구되고 있다.

근권을 비롯한 토양에 서식하는 미생물 중 식물 성장 촉진 근권세균(plant growth-promoting rhizobacteria)은 식물의 성장과 스트레스 저항성 유도 및 생리적 대사 조절에 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있다(Kang 등, 2014; Marasco 등, 2012; Tank와 Saraf, 2010). 이러한 식물 성장 촉진 근권세균은 대기 중의 질소를 고정하여 질소 성분의 순환과 작물 이용성을 증대하거나, 식물체가 생산하는 호르몬과 유사한 물질을 생성, 인(phosphorus)과 같은 비가용성 식물영양분의 가용성 증대를 통해 작물의 성장을 향상시키는 것으로 알려져 있다. 또한 휘발성 유기화합물을 생성하여 병원균의 감염을 감소시키거나 식물의 노화를 촉진하는 에틸렌의 생합성을 억제시키는 기작을 통하여 식물 성장에 도움을 주고 있다(Naveed 등, 2014).

본 연구에서는 기후변화에 의한 환경 스트레스 중 가뭄에 의한 식물의 스트레스를 경감시켜주는 유용한 근권세균을 선발하고자 하였다. 이를 위해 *in vitro* assay를 통해 식물 성장촉진과 관련된 특성과 인위적인 건조 조건에서 성장 가능한 근권세균을 스크리닝한 후, 식물 포트 검정을 통해 고추 식물의 가뭄 스트레스를 경감시키는 유용 근권세균을 선발하고자 하였다. 본 연구는 모두 2회 반복하였고, SAS version 9.1을 이용하여 분산분석한 후 최소유의차검정(least significant difference test,  $P < 0.05$ )을 수행하였다.

**건조 내성 및 식물 성장촉진(plant growth-promoting) 미생물 스크리닝.** 국내 농경지(강릉, 제주, 김제, 함양)에서 재배하는 작물(부추, 배추, 고추, 딸기, 토마토)의 근권 토양을 10 mM  $MgSO_4$ 에 넣어 진탕 배양하여 토양 현탁액을 만든 후, tryptic soy agar (TSA; Difco, Detroit, MI, USA) 배지에 희석 평판 도말하여 28°C에서 4일간 배양한 후 형태적으로 상이한 227 균주를 분리하였다. 또한, 전라남도 신안의 갯벌, 염생 저수지의 염생식물(함초, 칠면초, 나문재, 갯쭉부쟁이)의 근권과 내생 세균을 분리하기 위하여 Shin 등(2019)의 방법을 이용하였으며, 근권 세균은 0.85% NaCl에 근권 토양을 혼합한 후 분리하였고, 내생 세균은 씻은 뿌리를 2-3 cm로 자른 후 에탄올(70%)과 3% NaClO으로 뿌리 표면을 살균하고 2.5%  $Na_2S_2O_4$ 으로 중화를 시켜준 후 멸균수로 3-5회 씻어준 후, 표면 살균한 뿌리를 갈아 0.85% NaCl에 현탁하여 Reasoner's 2A (R2A) agar (LabM Ltd., Bury, UK), soil extract agar (HiMedia Laboratories Pvt Ltd., Mumbai, India), marine agar (Difco)에 희석평판도말

을 하여 28°C에 3일간 배양한 후 형태적으로 상이한 220 균주를 분리하였다.

건조 내성 균주를 확인하기 위해 총 447 균주( $OD_{600}=0.2$ )를 Sandhya 등(2009)의 방법에 따라 polyethylene glycol (PEG) 6000가 10%, 20%, 30% 농도로 첨가된 tryptic soy broth (TSB; Difco)배지에 24시간 배양한 후 흡광도(600 nm)를 측정하여 PEG가 첨가되지 않은 TSB 배지에서 배양한 것과 성장을 비교하였다. 식물 성장촉진과 관련한 특성은 Yoo 등(2018)의 방법에 따라 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase 활성, indole-3-acetic acid (IAA) 생산과 exopolysaccharide (EPS) 형성을 검정하였다. ACC deaminase 활성은 30  $\mu$ mol의 ACC를 DF salt minimal agar (Penrose와 Glick, 2003)에 도말한 후, 세균 현탁액( $OD_{600}=0.2$ )을 접종하고 48시간 후 접종한 세균이 ACC를 질소원으로 사용하여 성장하는지를 평가하였다. IAA 생성능은 세균 현탁액( $OD_{600}=0.2$ )을 100  $\mu$ g/ml의 트립토판(tryptophan)이 혼합된 1/2 TSB 배지에서 24시간 동안 배양한 후, 원심분리를 하여 상등액을 수거하여 phosphoric acid와 Salkowski reagent (0.01 M  $FeCl_3$  in 35%  $HClO_4$ )를 첨가한 후 흡광도(530 nm)를 측정하여 평가하였다. EPS 생산은 세균의 특징인 두꺼운 점막(mucoïd)을 생성하는 것을 이용하여 확인하였다(Tallgren 등, 1999). 이를 통해 총 447 균주 중에서 건조 내성 균주 16 균주와 식물 성장촉진 특성을 가진 균주 12 균주를 합하여 28 균주를 일차적으로 선발하였다(Table 1).

**인위적인 건조 식물 포트 검정.** *In vitro* assay를 통해 일차 선발한 28 균주의 가뭄 스트레스 경감 효과를 식물 검정하기 위해서 고추(Manitta, Nongwoo Bio Co., Ltd.)종자를 상토(부농)에 파종하여 4주간 28±4°C 온도의 유리온실에서 재배하였다. 선발한 28 균주를 각각 TSB에서 28°C, 150 rpm, 48시간 키운 후, 6,000 rpm에 15분간 원심 분리하여 10 mM  $MgSO_4$ 로 현탁액( $OD_{600}=0.2$ )을 만들어 고추 식물(3엽) 포트 상토 1 g당 1 ml로 처리구 당 6주씩 관주하였다. 식물성장촉진 근권세균 *Bacillus vallismortis* BS07M을 대조균주로 사용하였다. 세균 관주처리 1주일 후에 인위적으로 건조 스트레스를 조성하기 위해 20% PEG (w/v) (Supplementary Fig. 1) 를 2일 간격으로 3회 처리 후 2일 뒤 잎의 상대 수분함량(relative water content, RWC) (Tiwari 등, 2016)을 fresh weight (FW), 상온(25°C)에서 4시간 동안 물에 불려서 측정한 turgid weight (TW), 60°C에서 48시간 동안 말린 dry weight (DW)를 Barrs와 Weatherley (1962)의 계산법  $RWC (\%) = (FW - DW) / (TW - DW) \times 100$ 으로 계산하여 측정된 결과, 28 균주 중 7 균주(GLC02, GLSH03, H07E-04, H08E-03, H08E-05, KJ24, KJ40)가 무처리구보다 RWC가 높은 것을 확

**Table 1.** Bacterial characters including drought tolerance, EPS, ACC deaminase activity, and IAA production

Strains	PEG 20% <sup>a</sup>	EPS <sup>b</sup>	ACC deaminase <sup>c</sup>	IAA <sup>d</sup>
H05E-12	+	-	+	+
H04R-04	+	+	-	+
H05R-01	+	+	-	+
H05R-04	+	+	-	-
GC01	+	+	+	+
GLC02	+	+	+	-
GLSH03	+	+	+	-
HSR11	+	+	+	+
HSR14	+	-	-	-
HSR22	+	+	+	-
HSR29	+	+	-	-
KJ09	+	-	-	+
KJ18	+	+	+	-
KJ20	±	+	-	-
KJ24	+	+	+	-
KJ40	+	+	+	-
H04E-13	-	+	+	+
H07E-04	-	+	+	+
H07E-07	-	+	+	+
H08E-03	-	+	+	+
H08E-05	-	+	+	+
H08E-13	-	+	+	+
H08E-16	-	+	+	+
JTS01	-	+	+	+
JTL04	-	+	+	+
HSR37	-	+	+	+
TIT03	-	+	+	+
TIT08	-	+	+	+

EPS, exopolysaccharide; ACC, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid; IAA, indole-3-acetic acid; PEG, polyethylene glycol.

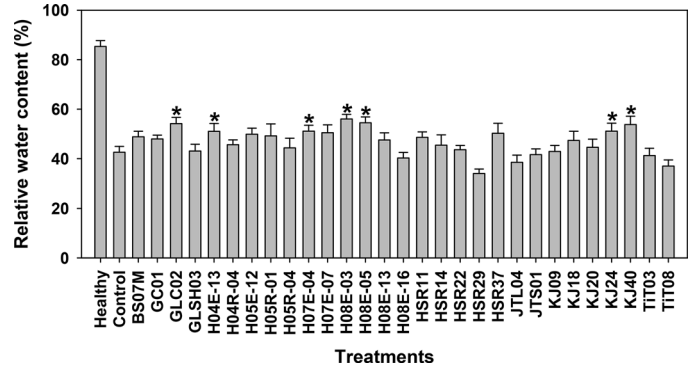
<sup>a</sup>+, positive; -, negative reaction compared to PEG 0% condition.

<sup>b</sup>-, no production; +, production.

<sup>c</sup>-, no activity; +, activity.

<sup>d</sup>IAA production: -, <100 µmol; +, >100 µmol.

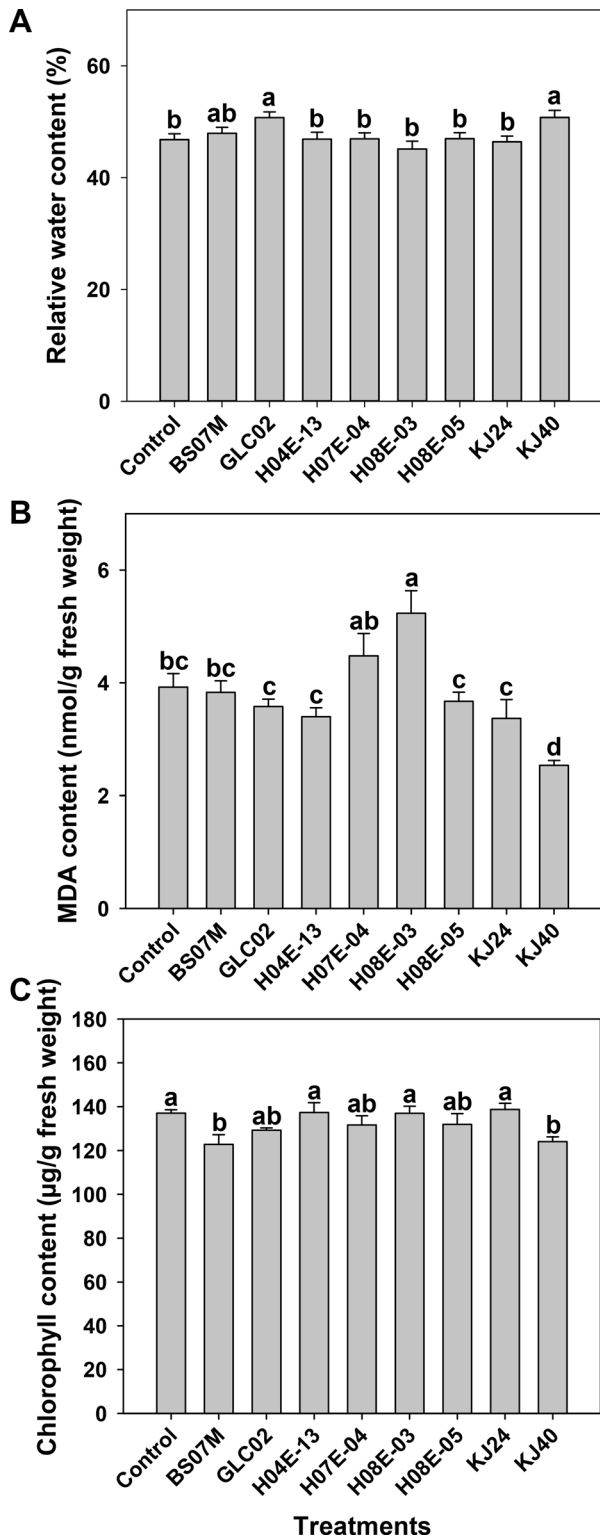
인하였다(Fig. 1). 추가적인 선발을 위해서 처리구 당 10주씩 7 균주를 처리한 식물에서 상대적 수분함량, MDA (Bao 등, 2009)와 엽록소(chlorophyll) 함량(Fernandez 등, 2012)을 측정하였다. RWC는 대조구가 46.8±1.0%인 반면, GLC02 균주를 처리한



**Fig. 1.** Relative water content of chili pepper plants treated with bacterial suspensions. One week after bacterial treatment, water (for healthy plants) and 20% polyethylene glycol was drenched to plants; relative water content was measured at 2 days after challenging stress. Asterisks on the bar mean statistical difference by least significant difference test ( $P < 0.05$ ); error bars indicate standard errors.

고추는 50.7±1.0%, KJ40 균주를 처리한 식물은 50.8±1.3%로 유의하게 증가하였으며, MDA 측정 결과는 인위적인 가뭄 스트레스가 있을 때 대조구는 3.9±0.2 nmol/g인 반면, KJ40 균주를 처리한 식물은 2.5±0.3 nmol/g로 감소되었다(Fig. 2). 따라서, GLC02와 KJ40의 두 균주를 최종 선발하여 자연건조상태에서의 효과를 검증하는 데에 사용하였다.

**자연 건조 식물 포트 검정.** 자연 건조에서 선발한 세균에 의한 포트 검정을 수행하기 위해 발효(산림토양:퇴비=2:1)을 섞어서 15일 후숙한 후 사용하였으며, 고추 식물은 72구 트레이에서 3주간 키운 후 포트(지름 12 cm)에 발효으로 옮겨 심어 사용하였다. 사용 전에 발효는 90°C에서 1시간 동안 2회 저온 살균하였다. GLC02와 KJ40 관주처리는 처리구 당 5주씩 인위적 식물 포트 검정과 동일한 방법으로 수행하였다. 관주처리 7일 후 물을 끊고 자연 건조를 실시한 반면, 정상적으로 물을 주어 스트레스 없는 조건도 함께 실험하였다. 자연 건조 5일 후 지상부(줄기와 잎)와 뿌리의 무게, 엽록소 함량, MDA 함량을 측정하고, SC-1 leaf porometer (Decagon Devices, Pullman, WA, USA)를 이용하여 잎의 기공전도도(stomatal conductance)를 측정하였다. 그 결과 자연 건조 5일 후 식물체의 엽록소 함량은 가뭄 스트레스가 없는 조건에서는 무처리구와 처리구 간에 차이가 없었으나, 자연 건조 조건에서는 무처리구의 경우 168.2±3.1 µg/g인 반면 GLC02 균주를 처리한 식물은 192.4±7.6 µg/g으로 증가하는 것을 보였다(Fig. 3D). 가뭄 스트레스가 없는 조건에서 대조구의 경우 고추식물의 지상부(줄기와 잎) 무게는 2.06±0.20 g이고, 뿌

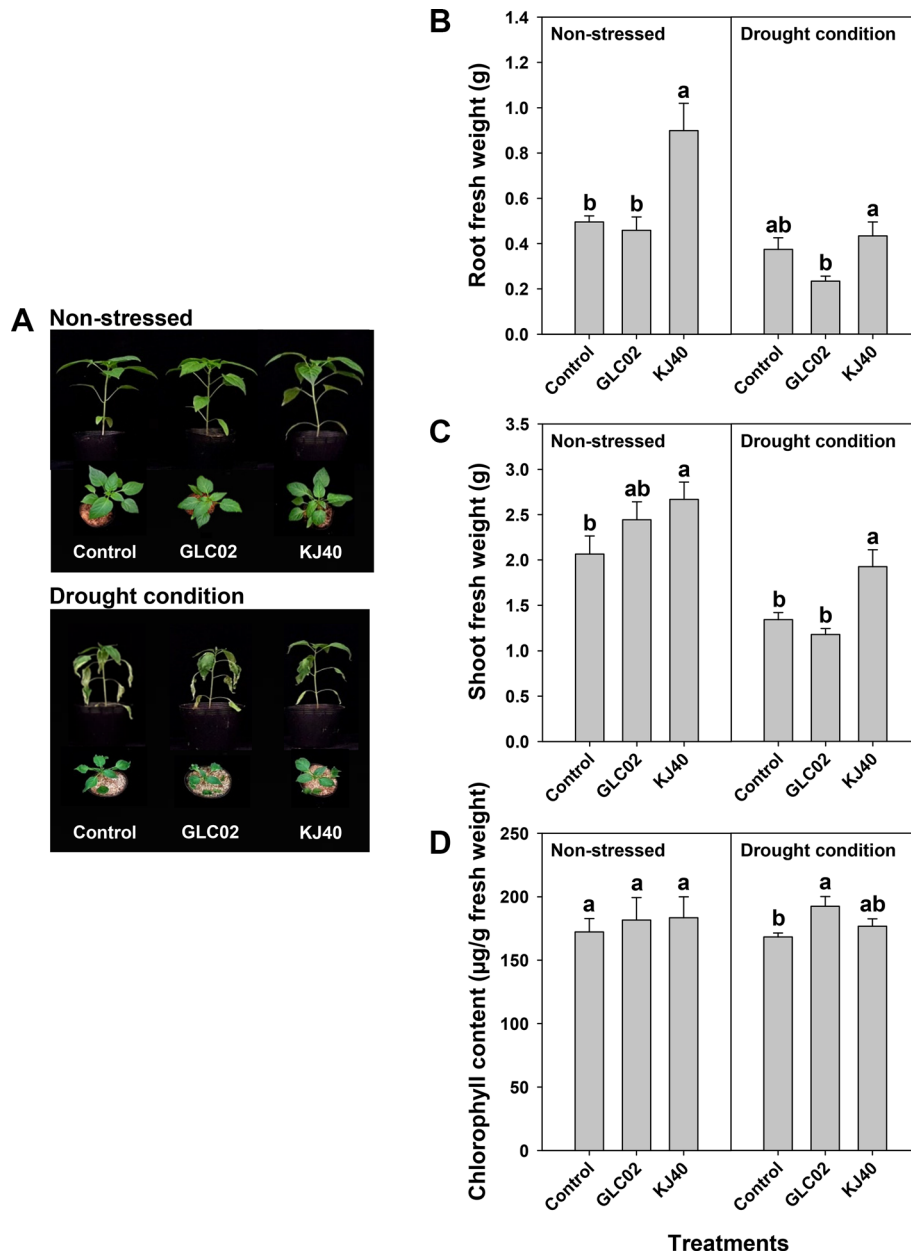


**Fig. 2.** Relative water content (A), malondialdehyde (MDA) content (B) and chlorophyll content (C) of chili pepper plants treated with seven per-selected bacterial strains. 20% polyethylene glycol (for drought stress) was drenched to plants 1 week after bacterial treatment and leaves were sampled at 2 days after challenging stress. Lower case letters on the bar mean statistical difference by least significant difference test; error bars indicate standard errors.

리 무게는  $0.49 \pm 0.02$  g인 반면, KJ40 균주를 처리한 고추식물의 지상부 무게는  $2.67 \pm 0.19$  g, 뿌리 무게는  $0.89 \pm 0.12$  g로 유의하게 증가하였으며, 자연 건조 조건에서는 지상부의 무게가 대조구는  $1.34 \pm 0.07$  g인 것에 비해 KJ40 균주를 처리한 식물에서는  $1.92 \pm 0.19$  g로 현저하게 증가하였다(Fig. 3A, B). 잎의 기공전도도와 MDA는 스트레스를 주지 않은 조건에서는 차이가 없었으며, 자연 건조 조건에서 식물의 MDA는 대조구가  $5.95 \pm 0.18$  nmol/g인 반면, KJ40 균주를 처리한 고추 식물에서는  $4.37 \pm 0.23$  nmol/g과 GLC02 균주를 처리한 고추 식물의 경우  $4.03 \pm 0.42$  nmol/g로 감소하였다(Fig. 4A). 잎의 기공전도도는 대조구에서  $31.1 \pm 2.6$  mmol/m<sup>2</sup>/sec인 반면, GLC02와 KJ40 균주를 처리한 고추 식물에서는 각각  $48.4 \pm 5.9$  mmol/m<sup>2</sup>/sec와  $48.4 \pm 8.0$  mmol/m<sup>2</sup>/sec으로 미생물 GLC02, KJ40 균주를 처리한 경우 무처리구에 비해 증가하였다(Fig. 4B). 이러한 결과를 종합하면 GLC02와 KJ40 균주를 처리한 식물에서는 공통적으로 자연 건조조건에서 MDA가 감소하고 기공전도도가 증가하였다.

식물이 가뭄 스트레스를 받으면 활성산소(O<sub>2</sub><sup>-</sup>, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, ·OH)가 생성되어 지질 과산화 및 막 파괴를 통해 세포에 산화적 피해를 받는 것으로 알려져 있으며(Nair 등, 2008), MDA는 산화적 피해의 영향인 지질 과산화에 적합한 바이오마커로 자주 이용되어 왔다(Sofa 등, 2004). 또한, 기공전도도가 점차 감소하여 CO<sub>2</sub> 흡수율이 줄고, 이로 인하여 잎의 크기와 줄기 신장과 뿌리 확장이 감소하여 결과적으로 작물의 피해가 가중된다(Anjum 등, 2011). 식물에서 세포막 지질의 손상을 측정하는 MDA가 균을 선발하기 위해서 이용된 방법인 PEG를 이용한 인위적인 건조 조건에서는 KJ40만 감소하였으나 실제이용상황과 비슷한 조건인 자연건조 실험에서는 GLC02와 KJ40을 처리한 식물에서 감소하였고, 기공전도도가 대조구 대비 높은 것으로 보아 GLC02와 KJ40 균주를 처리한 식물에서는 가뭄 내성이 나타남을 확인하였다.

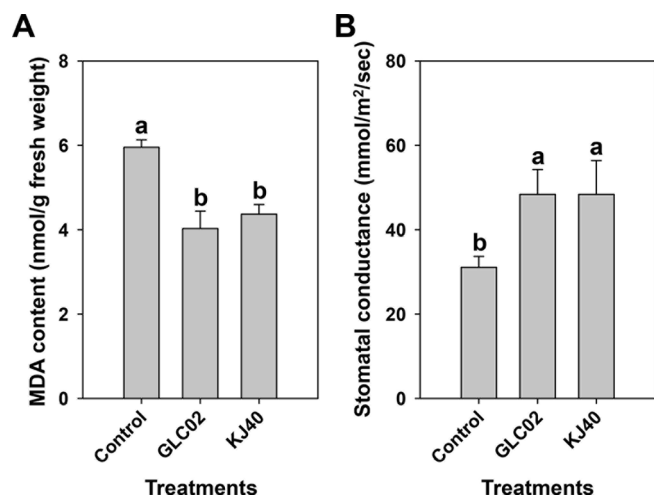
**병 억제 효과 검증.** 고추 주요 병인 *Phytophthora capsici*에 의한 역병과 *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* DS1에 의한 세균성 점무늬병에 대한 생물방제 효과를 평가하였다. 최종 선발된 GLC02와 KJ40을 관주처리한 7일 후에, 고추 역병균의 유주자( $2 \times 10^3$  zoospore/ml)를 Sang 등(2008)의 방법으로 접종하여 1주일 후에 평가하였으며, rifampicin에 저항성을 가지는 세균성점무늬병원균( $5 \times 10^5$  cells/ml)을 Sang 등(2010)에 따라 접종(5엽)한 후 2일과 4일째 잎을 갈아서 rifampicin (50 µg/ml)을 넣은 TSA 배지에 도말하여 colony forming unit (CFU)를 측정하였다. 대조 약제로 0.2 mM benzothiadiazole (BTH)을



**Fig. 3.** Pictures (A), root fresh weight (B), shoot fresh weight (C), and chlorophyll content (D) of chili pepper plants treated with selected two bacterial strains. One week after treatment, non-stress or drought (natural water deficit) stress was challenged for 5 days. Lower case letters on the bar mean statistical difference by least significant difference test; error bars indicate standard errors.

사용하였다. 그 결과 고추 역병의 병피해도(disease severity, 0 [건전식물]-5 [고사식물])는 통계적 차이가 없었으나, areas under the disease progress curves에서는 무처리구에서  $10.4 \pm 0.5$ , GLC02를 처리한 식물에서는  $8.9 \pm 0.6$ 으로 병진전도가 감소되는 것으로 확인되었다. 세균성점무늬병은 무처리구는  $5.94 \pm 0.04$  CFU/cm<sup>2</sup>이나 KJ40을 처리한 식물에서  $5.80 \pm 0.03$  CFU/cm<sup>2</sup>으로 CFU가 무처리구에 비해 감소하는 것을 확인할 수 있었다(Table 2).

**선발균주의 동정.** 최종선발된 두 균주의 16S rRNA 염기 서열을 EzBioCloud (<http://www.ezbiocloud.net>)를 통해 분석한 결과, GLC02와 KJ40 모두 *Bacillus* 속에 속하는 것으로 확인되었다. GLC02는 *Bacillus velezensis* CR-502(T)와 99.9% 유사성을 보였고, *Bacillus siamensis* KCTC 13613(T)와 99.6%, *Bacillus subtilis* subsp. *subtillis* NCIB 3610(T)와 99.6%의 유사성을 보여 *Bacillus* sp. GLC02로 동정하였다. KJ40은 *Bacillus butanolivorans* DSM 18926(T)와 99.7%의 유사성을 보였



**Fig. 4.** Malondialdehyde (MDA) content (A), stomatal conductance (B) of chili pepper plants treated with selected two bacterial strains. Drought stress (natural water deficit) was challenged for 5 days, parameters were measured. Small letters on the bar mean statistical difference by least significant difference test; error bars indicate standard errors.

고, *Bacillus simplex* NBRC 15720(T)와 99.6%, *Bacillus mura-*  
*lis* DSM 16288(T)와 99.3%의 유사성을 보여 *Bacillus* sp. KJ40  
으로 동정하였다.

**Table 2.** Disease severity and AUDPC caused by *Phytophthora capsici*; CFU in leaves infected by *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* DS1 in chili pepper plants

Treatment	Phytophthora blight <sup>a</sup>		Bacterial leaf spot <sup>b</sup>
	Disease severity	AUDPC	Log (CFU/cm <sup>2</sup> )
Control	3.0±0.2 a <sup>c</sup>	10.4±0.5 a	5.94±0.04 a
BTH	1.0±0.2 b	2.5±0.4 c	5.33±0.04 c
GLC02	3.0±0.2 a	8.9±0.6 b	5.90±0.04 ab
KJ40	2.8±0.2 a	9.3±0.6 ab	5.80±0.03 b

AUDPC, areas under the disease progress curves; CFU, colony forming unit.

<sup>a</sup>Six-week-old chili pepper plants were inoculated with 10<sup>3</sup> zoospores per gram of soil. Disease severity was evaluated on a scale of 0 (healthy)–5 (plant dead) 8 and 14 days after inoculation in two experiments. Respectively, AUDPC was determined based on disease severity.

<sup>b</sup>Four-week-old chili pepper plants were infiltrated with 5×10<sup>5</sup>/ml. Infected leaves were sampled at 4 days after infiltration in two experiments.

<sup>c</sup>Lower case letters mean statistical difference by least significant difference.

## 요약

식물 근권과 내생에서 분리한 447 균주 중 식물 성장 촉진특성과 건조 내성이 있는 28 균주를 일차적으로 스크리닝 하였으며, PEG에 의한 인위적 건조 스트레스 조건에서 잎의 상대수분 함량과 MDA를 기반으로 GLC02와 KJ40을 선발하였다. 이 두 균주의 효과를 검증하기 위해 발효를 사용한 자연 건조에서 식물 포트 검정을 하였으며, 기공전도도와 지상부(줄기와 잎) 무게가 유의하게 증가한 반면 MDA가 감소하였다. 병 억제 효과에서는 GLC02를 처리할 경우 역병의 병진전도가 감소하였으며, KJ40을 처리할 경우 세균성 점무늬병에 대한 억제효과가 있었다. 이를 토대로, GLC02와 KJ40을 처리할 경우 건조 스트레스를 경감시켜주며 식물생장의 증진, 병 억제효과를 유도하여 생물비료의 소재로 사용할 수 있을 것으로 생각된다.

## Conflicts of Interest

No potential conflict of interest relevant to this article was reported.

## Acknowledgements

This research was supported by a research grant (Project No. PJ01351902) from Rural Development Administration, Republic of Korea.

## Electronic Supplementary Material

Supplementary materials are available at Research in Plant Disease website (<http://www.online-rpd.org/>).

## References

- Anjum, S. A., Xie, X.-Y., Wang, L.-C., Saleem, M. F., Man, C. and Lei, W. 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *Afr. J. Agric. Res.* 6: 2026-2032.
- Bao, A.-K., Wang, S.-M., Wu, G.-Q., Xi, J.-J., Zhang, J.-L. and Wang, C.-M. 2009. Overexpression of the *Arabidopsis* H<sup>+</sup>-PPase enhanced resistance the salt and drought stress in transgenic alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant Sci.* 176: 232-240.
- Barrow, J. R., Lucero, M. E., Reyes-Vera, I. and Havstad, K. M. 2008. Do symbiotic microbes have a role in regulating plant performance and response to stress? *Commum. Integr. Biol.* 1: 69-73.
- Barrs, H. D. and Weatherley, P. E. 1962. A re-examination of the rela-

- tive turgidity technique for estimating water deficit in leaves. *Aust. J. Biol. Sci.* 15: 413-428.
- Fernandez, O., Theocharis, A., Bordiec, S., Feil, R., Jacquens, L., Clément, C. et al. 2012. *Burkholderia phytofirmans* PsJN acclimates grapevine to cold by modulating carbohydrate metabolism. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 25: 496-504.
- Kang, S.-M., Khan, A. L., Waqas, M., You, Y.-H., Kim, J.-H., Kim, J.-G. et al. 2014. Plant growth-promoting rhizobacteria reduce adverse effects of salinity and osmotic stress by regulating phytohormones and antioxidants in *Cucumis sativus*. *J. Plant Interact.* 9: 673-682.
- Li, Y., Ye, W., Wang, M. and Yan, X. 2009. Climate change and drought: a risk assessment of crop-yield impacts. *Clim. Res.* 39: 31-46.
- Marasco, R., Rolli, E., Ettoumi, B., Vigani, G., Mapelli, F., Borin, S. et al. 2012. A drought resistance-promoting microbiome is selected by root system under desert farming. *PLoS ONE* 7: e48479.
- Nair, A. S., Abraham, T. K. and Jaya, D. S. 2008. Studies on the changes in lipid peroxidation and antioxidants in drought stress induced cowpea (*Vigna unguiculata* L.) varieties. *J. Environ. Biol.* 29: 689-691.
- Naveed, M., Hussain, M. B., Zahir, Z. A., Mitter, B. and Sessitsch, A. 2014. Drought stress amelioration in wheat through inoculation with *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN. *Plant Growth Regul.* 73: 121-131.
- Penrose, D. M. and Glick, B. R. 2003. Methods for isolating and characterizing ACC deaminase-containing plant growth-promoting rhizobacteria. *Physiol. Plant.* 118: 10-15.
- Sandhya, V., Ali, S. Z., Grover, M., Reddy, G. and Venkateswarlu, B. 2009. Alleviation of drought stress effects in sunflower seedlings by the exopolysaccharides producing *Pseudomonas putida* strain GAP-P45. *Biol. Fertil. Soils* 46: 17-26.
- Sang, M. K., Chun, S.-C. and Kim, K. D. 2008. Biological control of *Phytophthora* blight of pepper by antagonistic rhizobacteria selected from a sequential screening procedure. *Biol. Control* 46: 424-433.
- Sang, M. K., Kim, J.-G. and Kim, K. D. 2010. Biocontrol activity and induction of systemic resistance in pepper by compost water extracts against *Phytophthora capsici*. *Phytopathology* 100: 774-783.
- Shin, D. J., Yoo, S.-J., Hong, J. K., Weon, H.-Y., Song, J. and Sang, M. K. 2019. Effect of *Bacillus aryabhatai* H26-2 and *B. siamensis* H30-3 on growth promotion and alleviation of heat and drought stresses in Chinese cabbage. *Plant Pathol. J.* 35: 178-187.
- Sofa, A., Dichio, B., Xiloyannis, C. and Masia, A. 2004. Effects of different irradiance levels on some antioxidant enzymes and on malondialdehyde content during rewatering in olive tree. *Plant Sci.* 166: 293-302.
- Tallgren, A. H., Airaksinen, U., Von Weissenberg, R., Ojamo, H., Kuu-sisto, J. and Leisola, M. 1999. Exopolysaccharide-producing bacteria from sugar beets. *Appl. Environ. Microbiol.* 65: 862-864.
- Tank, N. and Saraf, M. 2010. Salinity-resistant plant growth promoting rhizobacteria ameliorates sodium chloride stress on tomato plant. *J. Plant Interact.* 5: 51-58.
- Tiwari, S., Lata, C., Chauhan, P. S. and Nautiyal C. S. 2016. *Pseudomonas putida* attunes morphophysiological, biochemical and molecular responses in *Cicer arietinum* L. during drought stress and recovery. *Plant Physiol. Biochem.* 99: 108-117.
- Yoo, S.-J., Shin, D. J., Weon, H.-Y., Song, J. and Sang, M. K. 2018. Selection of bacteria for enhancement of tolerance to salinity and temperature stresses in tomato plants. *Korean J. Org. Agric.* 26: 463-475.
- Zhou, C., Ma, Z., Zhu, L., Xiao, X., Xie, Y., Zhu, J. et al. 2016. Rhizobacterial strain *Bacillus megaterium* BOFC15 induces cellular polyamine changes that improve plant growth and drought resistance. *Int. J. Mol. Sci.* 17: 976.
- Zhu, J.-K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plant. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53: 247-273.