การปรับตัวของไซยาโนแบคทีเรียภายใต้ภาวะเครียดจากเกลือ

สุระศักดิ์ ละลอกน้ำ

ภาควิชาวิทยาศาสตร์ทั่วไป และหน่วยวิจัยวิทยาศาสตร์ เทคโนโลยี สิ่งแวดล้อมเพื่อการเรียนรู้
คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยศรีนครินทรวิโรฒ กรุงเทพฯ 10110
E-mail: surasakl@swu.ac.th

รับบทความ: 13 ธันวาคม 2553 ยอมรับตีพิมพ์: 24 กุมภาพันธ์ 2554

บทคัดย่อ

ไซยาโนแบคทีเรียเป็นสิ่งมีชีวิตชนิดโพรแคริโอตที่สามารถสังเคราะห์แสงได้ มีการนำไซยาโนแบคทีเรียไปใช้ประโยชน์ในหลายด้าน เช่น การเกษตร การอุตสาหกรรมอาหาร เภสัชกรรม และงานวิจัยทางด้านวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี เป็นต้น โดยเฉพาะการวิจัยที่เกี่ยวข้องกับพืชจะมีการศึกษาเบื้องต้นในไซยาโนแบคทีเรียก่อนเนื่องจากมีกลไกที่ใช้ในการสังเคราะห์แสงคล้ายพืช จากการศึกษาความสามารถของสิ่งมีชีวิตในการเจริญภายใต้ภาวะเครียดจากเกลือ พบว่า ไซยาโนแบคทีเรียมีกลไกในการปรับตัวให้เจริญภายใต้ภาวะเครียดจากเกลืออย่างน้อย 2 กลไก ได้แก่ การแลกเปลี่ยนไอออนระหว่างเซลล์กับสิ่งแวดล้อม และการสะสมสารออสโม-โพรเทคแทนต์ การแลกเปลี่ยนไอออนใช้โปรตีนที่อยู่บริเวณเยื่อหุ้มเซลล์ ในขณะที่สารออสโมโพรเทคแทนต์เป็นสารที่โมเลกุลขนาดเล็กช่วยลดแรงดันออสโมติกของไซยาโนแบคทีเรีย และเป็นสารประกอบอินทรีย์ส่วนมากเป็นกรดอะมิโนและอนุพันธ์ของกรดอะมิโน เช่น ไกลซีนบีเทน และโพรลีน มีการสะสมโดยนำเข้าสู่เซลล์หรือการสังเคราะห์ขึ้นภายในเซลล์

คำสำคัญ ไซยาโนแบคทีเรีย ภาวะเครียดจากเกลือ ออสโมโพรเทคแทนต์

Adaptation of Cyanobacteria under Salt stress condition

Surasak Laloknam

Department of General Science and Research Unit on Science, Technology and Environment for Learning,
Wattana, Bangkok 10110, Thailand
Email: surasakl@swu.ac.th

Abstract

Cyanobacteria are photosynthetic prokaryotic cells. There are many applications in various fields, for example, agriculture, food industries, pharmaceuticals, as well as science and technology researches. Especially, in researches about plants, the preliminary study has been done in cyanobacteria since they have the mechanism as photosynthetic system in plants. The study in organisms' growth ability under salt stress condition revealed that cyanobacteria have at least two mechanisms to adapt their growth under the salt stress condition: the ion-exchanger between cell and environment and osmoprotectant accumulation. The ion-exchanger is a membrane protein whereas osmoprotectant is a small molecule to reduce osmotic pressure of cyanobacteria. Osmoprotectant also occurs in organic compound,

and almost is amino acid and its derivatives, for instance, glycine betaine and proline, which accumulate by uptake from environment or synthesis within cell.

Keywords: Cyanobacteria, Salt stress condition, Osmoprotectant

ไซยาโนแบคทีเรีย

ไซยาโนแบคทีเรีย (cyanobacteria) หรือสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงิน (blue green algae) เป็นสิ่งมีชีวิตชนิดโพรแคริโอต (prokaryote) สามารถสังเคราะห์แสงได้ จัดอยู่ในดิวิชันไซยาโนไฟตา (Division Cyanophyta) ไซยาโนแบคทีเรียบางชนิดสามารถตรึงแก๊สไนโตรเจนในอากาศได้ ไซยาโนแบคทีเรียสามารถพบได้ในสิ่งแวดล้อมต่างๆ ได้แก่ หิน ดิน ทะเลทราย น้ำพุร้อน และน้ำทะเล (Mazel et al., 1990)

โครงสร้างของไซยาโนแบคทีเรียประกอบด้วยผนังเซลล์ ไม่มีอวัยวะที่ใช้ในการเคลื่อนที่ มีไทลาคอยด์ ไรโบโซม มีคลอโรฟิลล์ เอ (chlorophyll a) แคโรทีนอยด์ (carotenoid) ไฟโคไซยานิน (phycocyanins) และไฟโคอีริทริน (phycoerythrins) ส่วนใหญ่ไซยาโนแบคทีเรียสะสมอาหารในรูปแป้งไซยาโนไฟซีน (cyanophycean starch) มีการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ ตัวอย่างของไซยาโนแบคทีเรีย ได้แก่ สกุล *Oscillatoria, Lyngbya, Nostoc, Anabaena* และ *Microcystis* เป็นต้น

ไซยาโนแบคทีเรียแบ่งตามลักษณะทางสัณฐานวิทยาได้เป็น 2 กลุ่ม คือ กลุ่มที่ไม่เป็นเส้นสาย (non-filamentous form หรือ unicellular cyanobacteria) เช่น สกุล *Microcystis* และกลุ่มที่เป็นเส้นสาย (filamentous form) กลุ่มนี้เซลล์จะเรียงต่อกันเป็นเส้นสาย เช่น *Oscillatoria*

ไซยาโนแบคทีเรียแบ่งตามลักษณะการดำรงชีวิตสามารถแบ่งได้เป็น 2 กลุ่ม ได้แก่

1. พวกที่ดำรงชีวิตอยู่อย่างอิสระ (free-living cyanobacteria) กลุ่มนี้จะตรึงไนโตรเจนจากบรรยากาศมาเปลี่ยนให้อยู่ในรูปแอมโมเนีย และมีเอนไซม์ที่ช่วยในการเปลี่ยนแอมโมเนียรวมกับกลูตาเมตไปเป็นกลูตามีน คือ กลูตาเมตดีไฮโดรจีเนส (glutamate dehydrogenase; GDH) และกลูตามีนซีนเทส (glutamine synthase; GS) แล้วส่งไปยังเซลล์ข้างเคียง (vegetative cell) เช่น *Nostoc* sp. และ *Anabaena* sp. เป็นต้น

2. พวกที่ดำรงชีวิตอยู่ร่วมกับสิ่งมีชีวิตชนิดอื่น (symbiotic cyanobacteria) กลุ่มนี้จะสามารถอยู่ร่วมกันได้กับพืช สัตว์ และเชื้อรา มีทั้งที่เป็น endophytic และ ectophytic cyanobacteria เช่น *Anabaena azollae* กับแหนแดง *Nostoc* sp. กับปรง และไลเคนส์ เป็นต้น

ความเค็มกับสิ่งมีชีวิต

ความเค็ม (salinity) หมายถึง ปริมาณเกลือที่สามารถละลายได้ในดินหรือน้ำ หรือของแข็งทั้งหมดที่มีอยู่ในน้ำทะเลหนึ่งกิโลกรัม เมื่อคาร์บอเนตทั้งหมดถูกเปลี่ยนเป็นออกไซด์ และโบรไมด์ และไอโอไดด์ถูกแทนที่โดยคลอรีน และสารอินทรีย์ทั้งหมดถูกออกซิไดซ์ องค์ประกอบของของแข็งทั้งหมดที่อยู่ในน้ำทะเลก็คือธาตุทั้งหมดที่พบในธรรมชาติ โดยไอออนที่พบมากที่สุด คือ โซเดียม และคลอไรด์ แต่ธาตุที่พบมากเช่นกัน เช่น แคลเซียม แมกนีเซียม เหล็ก สังกะสี ทองแดง และธาตุอื่นๆ

ความเค็มมีผลต่อการเจริญของสิ่งมีชีวิตที่อาศัยอยู่ในสิ่งแวดล้อมเหล่านั้น อาจจะไปลดความสามารถนำการเจริญเติบโต และลดผลผลิตเนื่องจากความเค็มจะไปยังยั้งกระบวนการเมแทบอลิซึมต่างๆ ที่มีเอนไซม์เข้ามาเกี่ยวข้อง ดังนั้นสิ่งมีชีวิตต้องมีการปรับตัวให้เข้าภาวะที่มีความเค็มให้ได้ โดยสิ่งมีชีวิตที่สามารถเจริญในสิ่งแวดล้อมที่มีความเค็มสูงได้ เรียกว่า ฮาโลไฟล์ (halophile) โดยสามารถจัดจำแนกสิ่งมีชีวิตนี้ได้เป็น 4 ประเภท ได้แก่ non-halophile, slight halophile, moderate halophile และ extreme halophile ทั้งนี้สามารถจำแนกได้โดยความเข้มข้นของเกลือในสิ่งแวดล้อมที่อาศัยอยู่ในสิ่งแวดล้อมที่มีความเข้มข้นของเกลือโซเดียมคลอไรด์ น้อยกว่า 0.2 โมลาร์ 0.2 – 1.2 โมลาร์ 1.2 – 2.5 โมลาร์ และมากกว่า 2.5 โมลาร์ขึ้นไป ตามลำดับ (Conka and Hanson, 1991; Ventosa et al., 1998)

ฮาโลไฟล์พบได้ทั้งสิ่งมีชีวิตที่เป็นพวกโพรแคริโอตและยูแคริโอต ทั้งนี้สิ่งมีชีวิตพวกนี้จะมีกลไกในการรักษาสมดุลของไอออน และความสมดุลของแรงดันออสโมติก 2 วิธี คือ การแลกเปลี่ยนไอออน และการสะสมสารออสโมโพรเทคแทนต์ การแลกเปลี่ยนของไอออนจะเป็นการแลกเปลี่ยนไอออนภายนอกกับภายในเซลล์เพื่อให้อยู่ในภาวะสมดุลด้วยกลไกของโปรตีนที่อยู่บริเวณเซลล์เมมเบรน (membrane bound

protein) ซึ่งจะเป็นตัวควบคุมปริมาณไอออนให้คงที่ เช่น ปั๊มโซเดียมโพแทสเซียม (Na^+/K^+ pump) และโซเดียม/โปรตอนแอนติพอร์เตอร์มีบทบาทสำคัญต่อกลไกในการรักษาสมดุลของไอออนโซเดียมให้คงที่ซึ่งเป็นกลไกที่ต้องอาศัยพลังงานในรูปของ ATP เป็นการขับไอออนโซเดียมให้ออกนอกเซลล์ (Padan and Schuldiner, 1994; Kapper et al., 1996)

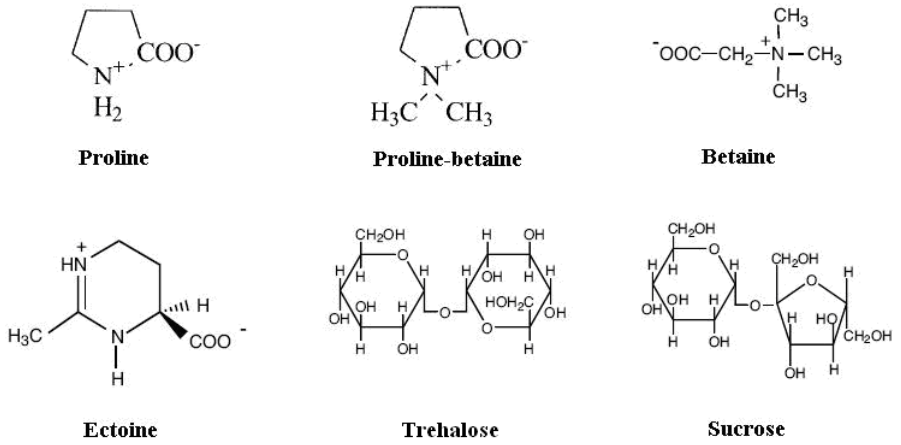
ความเค็มในสิ่งแวดล้อมเป็นปัจจัยที่สำคัญอย่างหนึ่งในการจำกัดการเจริญเติบโต และการให้ผลผลิตของสิ่งมีชีวิตทุกชนิด เนื่องจาก Na^+ มีความเป็นพิษต่อเซลล์ เนื่องจากมีผลทำให้ปริมาณน้ำและโพแทสเซียมภายในเซลล์ลดลง และรบกวนการทำงานของเอนไซม์หลายๆ ชนิด ในสิ่งมีชีวิตทุกชนิดมีการควบคุมการเข้ามาของ Na^+ จากภายนอกเซลล์และรักษาค่าความเป็นกรด-เบสภายในเซลล์ให้อยู่ในระดับที่เป็นกลาง ดังนั้นเซลล์ทุกชนิดจึงมีระบบที่ใช้ในการขับ Na^+ ออก และกลไกในการรักษาสมดุลของการหมุนเวียนของโปรตอนระหว่างเยื่อหุ้มเซลล์ ด้วยกลไกในการรักษาสมดุลของไอออนภายในเซลล์ด้วย โดยไอออนที่พบส่วนใหญ่ภายในเซลล์จะเป็น Na^+ และ K^+ และกระบวนการภายในเซลล์ส่วนใหญ่จะเป็นการขับโซเดียมออกจากเซลล์เพื่อรักษาระดับโซเดียมภายในเซลล์ให้เหมาะสม หาก Na^+ ภายในมากจะเป็นอันตรายต่อกระบวนการเมแทบอลิซึมภายในเซลล์ การขับโซเดียมนั้นจะอาศัยโปรตีนที่บริเวณเยื่อหุ้มเซลล์ ได้แก่ โซเดียม-เอทีพีเอส (Na^+-ATPase) ปั๊มโซเดียมโพแทสเซียม (Na^+/K^+ pump) ซึ่งพบว่า โซเดียม/โปรตอนแอนติพอร์เตอร์มีบทบาทสำคัญต่อกลไกในการรักษาสมดุลของเซลล์ยูแคริโอตและโพรแคริโอต (Padan and Schuldiner, 1996; Kapper et al., 1996)

กลไกการรักษาสมดุลภายใต้ความเค็ม

เพื่อลดความเป็นพิษเนื่องจากความเค็ม สิ่งมีชีวิตจึงมีการรักษาสมดุลด้วยการขับโซเดียมออกจากเซลล์อาศัยโปรตีนที่บริเวณเยื่อหุ้มเซลล์ ได้แก่ โซเดียม-เอทีพีเอส (Na^+-ATPase) ปั๊มโซเดียม/โพแทสเซียม (Na^+/K^+ pump) และโซเดียม/โปรตอนแอนติพอร์เตอร์ (Na^+/H^+ antiporter) มีบทบาทสำคัญต่อกลไกในการรักษาสมดุลของเซลล์ยูแคริโอตและโพรแคริโอต นอกจากสิ่งมีชีวิตใช้โซเดียม/โปรตอนแอนติพอร์เตอร์แล้ว เซลล์สามารถปรับตัวโดยการสร้างสมดุลของความดันภายในและภายนอกเซลล์ผ่านการสะสมสารออสโมโพรเทคแทนต์ (osmoprotectant) ซึ่งเป็นสารในกลุ่มน้ำตาล อนุพันธ์ของน้ำตาล กรดอะมิโน และอนุพันธ์ของกรดอะมิโน เช่น เอกโตอีน (ectoine) โพรลีน (proline) กลูตาเมต (glutamate) เทรฮาโลส (trehalose) และไกลซีน-บีเทน (glycine betaine) เพื่อเป็นการยับยั้งการไหลออกของน้ำ ปรับสภาพให้ความดันภายในเซลล์ และภายนอกเซลล์ให้อยู่ในภาวะสมดุล

สารออสโมโพรเทคแทนต์ เป็นสารที่มีโมเลกุลขนาดเล็ก ช่วยรักษาสมดุลของแรงดันออสโมติก และความเครียดที่เกิดจากไอออนของโลหะต่างๆ ซึ่งสารกลุ่มนี้สามารถสะสมในสิ่งมีชีวิตได้ 2 วิธี คือการสะสมจากการสังเคราะห์ขึ้นภายในเซลล์โดยการทำงานของเอนไซม์ เช่น *Escherichia coli* สะสมบีเทน ด้วยเอนไซม์ 2 ชนิด คือ choline dehydrogenase และ glycine betaine aldehyde dehydrogenase ซึ่งเปลี่ยน choline เป็นสารตัวกลาง glycine betaine aldehyde และเปลี่ยนเป็น beatine ตามลำดับ นอกจากการสะสมด้วยการสังเคราะห์แล้ว สิ่งมีชีวิตบางชนิดยังสารมารถสะสมโดยการนำเข้าสารออสโมโพรเทคแทนต์เข้าสู่เซลล์โดยอาศัยทรานส-พอร์เตอร์ (transporter) เช่น *E. coli* มี betaine transporter ในการนำเข้า betaine เข้าสู่ภายในเซลล์

สารออสโมโพรเทคแทนต์เป็นสารที่ทำหน้าที่ในการรักษาสมดุลของไอออน เพื่อทำให้แรงดันออสโมติกของเซลล์คงที่ สารกลุ่มนี้มีหลายประเภท ได้แก่ สารกลุ่มพวกน้ำตาลและอนุพันธ์ของน้ำตาล เช่น ซูโครส (sucrose) และ เทรฮาโลส (trehalose) สารกลุ่มพวกกรดอะมิโน และอนุพันธ์ของกรดอะมิโน เช่น ไกลซีนบีเทน (glycine betaine) โพรลีน (proline) แวลีน (valine) และกลูตาเมต (glutamate) (ภาพที่ 1) โดยการสะสมสาร compatible solute นั้นขึ้นอยู่กับสิ่งมีชีวิตแต่ละชนิด เช่น พืชชั้นสูงเช่นกลุ่มแสม และโกงการจะสะสมสารพวกโพรลีน และไกลซีนบีเทนในภาวะที่มีความเข้มข้นของโซเดียมคลอไรด์สูงขึ้น และไซยาโนแบคทีเรีย *Synechocytis* PCC6803 จะสะสมสารพวก glucosylglycerol ในภาวะกระตุ้นด้วยเกลือ *Bacillus subtilis* สะสมกลูตาเมต และ *Aphanothece halophytica* สะสมบีเทน (betaine) เมื่ออยู่ในภาวะที่กระตุ้นด้วยเกลือสูงกว่าภาวะปกติ เป็นต้น (Ventosa et al., 1998; Galinski, 1994; Fougere and Le Rudulier, 1990; Waditee et al., 2002, 2005)

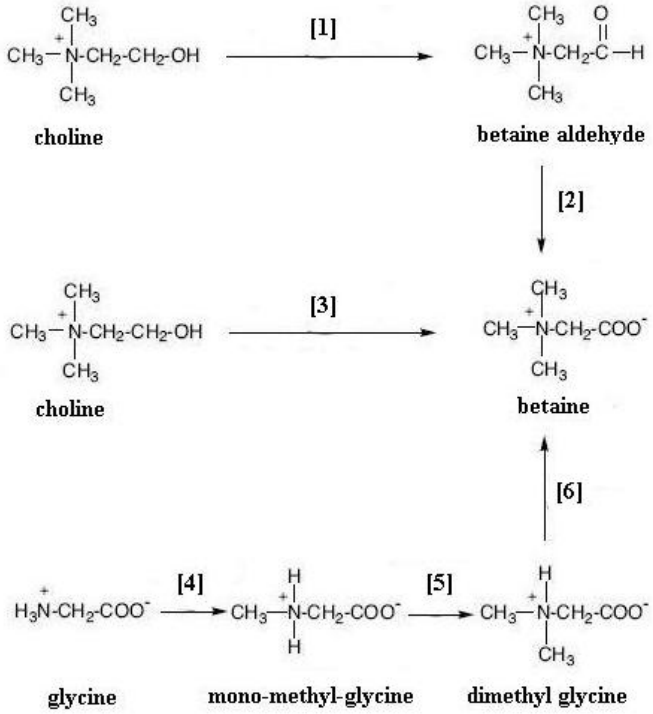


ภาพที่ 1 โครงสร้างของสารออสโมโพรเทคแทนต์

พวกแบคทีเรียที่มีความสามารถในการทนเค็มจะสะสมสารพวกบีเทน หรือกรดอะมิโนกลูตาเมตในภาวะที่ความเข้มข้นของเกลือสูง โดยขึ้นอยู่กับความจำเพาะของทรานสพอร์เตอร์ เช่น *Bacillus subtilis* ในไซยาโนแบคทีเรียหรือสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงินทนเค็มบางชนิดสะสมสารบีเทนในภาวะที่มีความเครียดจากเกลือ ได้แก่ *A. halophytica* พืชสามารถนำเข้าสารออสโมโพรเทคแทนต์เพื่อช่วยลดความเครียดจากแรงดันออสโมติก และความเครียดจากเกลือได้ เช่น *Amarathus viridis* จะมีการสะสมสารพวกคาร์โบไฮเดรตช่วยลดความเครียดจากเกลือ และข้าวจะสะสมสารโพรลีน เมื่ออยู่ภายใต้ภาวะที่มีความเครียดจากเกลือได้

กลไกแบบการสะสมสารออสโมโพรเทคแทนต์เป็นการที่สิ่งมีชีวิตสะสมสารพวกออสโมโพรเทคแทนต์ เพื่อควบคุมแรงดันออสโมติกของเซลล์ให้คงที่ในกรณีที่มีความเข้มข้นของไอออนโซเดียมมากเกินไป โดยกระบวนการนี้เซลล์อาจจะนำเข้าพวกสารออสโมโพรเทคแทนต์ เข้ามาโดยอาศัยการสร้างสารนี้ภายในเซลล์ หรือนำเข้าจากสิ่งแวดล้อมสู่เซลล์โดยอาศัยโปรตีนที่อยู่บริเวณเซลล์เมมเบรน โดยการนำเข้านั้นอาจจะมีทั้งที่ใช้พลังงานและไม่ใช้พลังงานในรูปของ ATP เช่น การสะสมไกลซีนบีเทนในสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงิน *A. halophytica* ภายในเซลล์โดยเอนไซม์ Glycine sarcosine methyl transferase (GSMT) และ Dimethyl transferase (DMT) และการนำเข้าไกลซีนบีเทนเข้าสู่ *A. halophytica* โดย glycine betaine transporter (Waditee et al., 2005; Laloknam et al., 2006)

การสะสมสารออสโมโพรเทคแทนต์สามารถทำได้ 2 วิธี คือ การสร้างด้วยตนเองของสิ่งมีชีวิตเมื่ออยู่ภายใต้ภาวะที่มีความเครียด เช่น อุณหภูมิและเกลือ สารที่สะสมนั้นจะเป็นกรดอะมิโน และอนุพันธ์ของกรดอะมิโน เช่น การสะสมไกลซีนบีเทนในสิ่งมีชีวิตทนเค็ม (ภาพที่ 2) เป็นการสร้างไกลซีนบีเทนในสิ่งมีชีวิตต่างๆ เช่น พืช จะสร้างไกลซีนบีเทนจากโคลีน (choline) เปลี่ยนเป็นบีเทนอัลดีไฮด์ (betaine aldehyde) และไกลซีนบีเทนตามลำดับโดยอาศัยเอนไซม์ choline monooxygenase และ glycine betaine aldehyde dehydrogenase ตามลำดับ ในพวก *E. coli* จะเปลี่ยนเป็นโคลีนเปลี่ยนเป็นบีเทนอัลดีไฮด์และไกลซีนบีเทนตามลำดับ โดยอาศัยเอนไซม์ choline dehydrogenase และ glycine betaine aldehyde dehydrogenase ตามลำดับ สำหรับใน *Athrobacter globiformis* สามารถเปลี่ยนโคลีนเป็นไกลซีนบีเทนได้ด้วยเอนไซม์ชนิดเดียว คือ Cholineoxidase แต่ในสิ่งมีชีวิต เช่น *A. halophytica* สามารถสร้างไกลซีนบีเทนจากกรดอะมิโนไกลซีน โดยเปลี่ยนไกลซีนเป็น sarcosine, dimethyl glycine และไกลซีนบีเทนตามลำดับ โดยอาศัยเอนไซม์ GSMT และ DMT (Haubrich and Gerber, 1981; Lanfalds and Strom, 1986; Zhang et al., 1992; Waditee et al., 2005)



ภาพที่ 2 กลไกในการสร้างไกลซีนบีเทน (1 = choline dehydrogenase (bacteria) or choline monooxygenase (plants), 2 = glycine-betaine aldehyde dehydrogenase, 3 = choline oxidase, 4 = glycine-sarcosine methyl transferase, 5, 6 = dimethyl glycine methyl transferase)

กลไกการป้องกันการสูญเสียน้ำ และแรงดันออสโมติกของสิ่งมีชีวิตนั้น นอกจากการสะสมสารออสโมโพรเทคแทนต์ด้วยการสังเคราะห์แล้วยังมีอีกกลไกหนึ่ง คือ การนำเข้าสารออสโมโพรเทคแทนต์นั่นเอง โดยอาศัยกลไกการทำงานของโปรตีนที่อยู่บริเวณเซลล์เมมเบรน หรือเยื่อหุ้มออร์แกเนลล์ต่างๆ เช่น ใน *E. coli* จะมีระบบการขนส่งสารหลายระบบ เช่น ProP, ProU และ BetT โดยจะทำงานแตกต่างกันขึ้นอยู่กับความจำเพาะในการขนส่งสารแต่ละชนิด เช่น ProU สามารถขนส่งสารออสโมโพรเทคแทนต์ ได้หลายชนิด ได้แก่ โพรลีน ไกลซีนบีเทน และไดเมทิลโพรลีน (dimethylproline) เป็นต้น และระบบขนส่งชนิดนี้ เป็นโปรตีนขนส่งชนิด secondary transporter ในกรณีของระบบขนส่งชนิด BetT นั้นจะมีความจำเพาะสูงมากในการขนส่งไกลซีนบีเทน และเป็นตัวขนส่งชนิด secondary transporter (ตาราง 1) และแสดงกลไกการขนส่งสาร compatible solute (ภาพที่ 3) ซึ่งระบบการขนส่งของ OpuD ใน *B. subtilis* นั้น จะเป็นการนำเข้าไกลซีนบีเทนสู่เซลล์โดยไม่อาศัยพลังงาน ในขณะที่ OpuB นั้น จะนำเข้าโคลีนโดยอาศัยพลังงานในรูปของ ATP ซึ่งระบบขนส่งทั้งสองชนิดมีความจำเพาะสูงต่อการนั้นเข้าสารออสโมโพรเทคแทนต์ (Kempf and Bremer, 1998)

บทสรุป

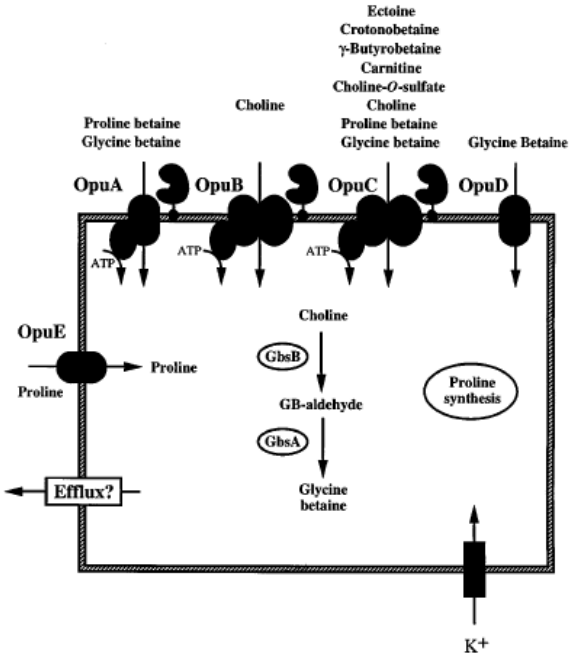
การทนเค็มของไซยาโนแบคทีเรียภายใต้ภาวะเครียดจากความเค็มนั้น มีกลไกที่ใช้ควบคุมรักษาความสมดุลอย่างน้อย 2 กลไก นั่นคือ การแลกเปลี่ยนไอออนของโซเดียมโดยใช้โซเดียม/โปรตอนแอนติพอร์เตอร์ และการสะสมสารพวกออสโมโพรเทคแทนต์ ได้แก่ พวกน้ำตาล กรดอะมิโน และอนุพันธ์ของพวกกรดอะมิโน ดังนั้นการศึกษาวิจัยด้านนี้ยังคงมีอย่างต่อเนื่อง เพราะกลไกรักษาสมดุลของสิ่งมีชีวิตภายใต้ภาวะเครียดจากความเค็มนั้นมีหลายกระบวนการ และอาจจะต้องใช้เอนไซม์ในกระบวนการเมแทบอลิซึมหลายชนิด ซึ่งทำให้งานวิจัยด้านนี้เป็นที่ท้าทายต่อนักวิทยาศาสตร์ที่สนใจ

ตาราง 1 ระบบที่เกี่ยวข้องกับการขนส่งสารออสโมโพรเทคแทนต์ในสิ่งมีชีวิตต่าง ๆ (Kempf and Bremer, 1998)

Table 1 Properties of osmoprotectant transport systems (*BB* γ-butyrobetaine, *Car* carnitine, *CB* crotonobetaine, *Cho* choline, *GB* glycine betaine, *DMG* dimethylglycine, *DMSA* dimethylsulfonioacetate, *DMSP* dimethylsulfoniopropionate, *Ect* ectoine, *HB* homobetaine, *PB* proline betaine, *PIP* L-pipecolate, and *nd* not determined)

Organism	System	Type of transporter[a]	Components	Osmotic stimulation of osmoprotectant transport by		Substrates
				Gene expression	Transport activity	
Escherichia coli	ProP	Secondary transporter	ProP	+	+	GB, PB, Pro, Car, Ect, PIP, DMP, DMG, DMSP, HB, BB
Escherichia coli	ProU	ABC transporter	ProV, ProW, ProX	+	+	GB, PB, Pro, Car, DMP, HB, BB, Cho
Escherichia coli	BetT	Secondary transporter	BetT	+	+	Cho
Corynebacterium glutamicum	BetP	Secondary transporter	BetP		+	GB
Bacillus subtilis	OpuA	ABC transporter	OpuAA, OpuAB, OpuAC	+	nd	GB, PB, DMSA, DMSP
Bacillus subtilis	OpuB	ABC transporter	OpuBA, OpuBB, OpuBC, OpuBD	+	nd	Cho
Bacillus subtilis	OpuC	ABC transporter	OpuCA, OpuCB, OpuCC, OpuCD	+	nd	GB, PB, Car, DMSA, DMSP, Cho, BB, CB, Ect, Choline-*O*-sulfate
Bacillus subtilis	OpuD	Secondary transporter	OpuD	+	+	GB, DMSA, DMSP
Bacillus subtilis	OpuE	Secondary transporter	OpuE	+	–	Pro
Erwinia chrysanthemi	OusA	Secondary transporter	OusA	+	–	GB, Pro, Ect, PIP

[a] ABC transporter, ATP binding cassette transporter



ภาพที่ 3 ระบบขนส่งสาร compatible solute ใน *B. subtilis* (Kempf and Bremer, 1998)

เอกสารอ้างอิง

Csonka, L. N., and Hanson, A. D. (1991). Prokaryotic osmoregulation: Genetics and physiology. **Annu. Rev. Microbiol**. 45: 569-606.

Fougere, F., and Le Rudulier, D. (1990). Glycine betaine biosynthesis and catabolism in bacteroids of *Rhizobium meliloti*; effect of salt stress. **J. Gen. Microbiol**. 136: 2503-2510.

Galinski, E. A. (1994). Osmoleculation in bacteria. **Adv. Microbiol. Physiol**. 37: 273-328.

Haubrich, D. R., and Gerber, N. H. (1981). Choline dehydrogenase assay, properties and inhibitors. **Biochem. Pharmacol.** 30: 2993-3000.

Kapper, R. M., Kempf, B., and Bremer, F. (1996). Three transport systems for the osmoprotectant glycine betaine operate in *Bacillus subtilis*: characterization of OpuD. **J. Bacteriol**. 178: 5071-5079.

Kempf, B., and Bremer, E. (1998). Uptake and synthesis of compatible solutes as microbial stress responses to high-osmolality environments. **Arch Microbiol.** 170: 319-330.

Laloknam, S., Tanaka, K., Buaboocha, T., Waditee, R., Incharoensakdi, A., Hibino, K., Tanaka, Y., and Takabe, T. (2006). Halotolerant cyanobacterium *Aphanothece halophytica* contains a betaine transporter active at alkaline pH and high salinity. **Appl. Environ. Microbiol.** 72(9): 6018-6026.

Lanfald, B., and Strom, A. R. (1986). Choline-glycine betaine pathway confers a high level of osmotic tolerance in Escherichia coli. **J. Bacteriol**. 165: 849-855.

Padan, E., and Schuldiner, S. (1996). Bacterial Na^+/H^+ antiporters: Molecular biology, biochemistry, and physiology. In **Handbook of Biological Physics**, Konings, W. N., Kaback, H. R. and Lolkema, J. S. (eds.), Elsevier Science, Amsterdam, the Netherlands.

Ventosa, A., Nicto, J. J., and Oren, A. (1998). Biology of moderately halophilic aerobic bacteria. **Microbiol. Mol. Biol**. **Rev.** 62: 504-544.

Waditee, R., Bhuiyan, M. N. H., Rai, V., Aoki, K., Tanaka, Y., Hibino, T., Suzuki, S., Takano, J., Jagendorf, A. T., Takabe, T., and Takabe, T. (2005). Genes for direct methylation of glycine provide high levels of glycinebetaine and abiotic-stress tolerance in *Synechococcus* and *Arabidopsis* **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** 102: 1318-1323.

Waditee, R., Hibino, T., Nakamura, T., Incharoensakdi, A., and Takabe, T. (2002) Overexpression of a Na^+/H^+ antiporter confers salt tolerance on a freshwater cyanobacterium, making it capable of growth in sea water. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** 99: 4109-4114.

Zhang, J., Blusztaln, J. K., and Zeisel, S. H. (1992). Measurement of the formation of betaine aldehyde and betaine in rat liver mitochondria by high pressure liquid chromatography-radio-enzymatic assay. **Biochem. Biophysic. Acta.** 1117: 333-339.