https://doi.org/10.15407/frg2026.04.300
УДК 579.64:57.083.223:581.1:631.461.52:631.86/87:632.937

ТРАНСФОРМАЦІЇ ФОСФОРУ В АГРОЕКОСИСТЕМАХ

В.В. ВОЛКОГОН

Інститут сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва Національної академії аграрних наук України
14027 Чернігів, вул. Шевченка, 97
e-mail: volkogon@ukr.net

Наведено огляд літературних джерел та власних досліджень з питань засвоєння рослинами фосфору. Охарактеризовано особливості безпосереднього (прямого) шляху надходження фосфорних сполук до рослинного організму — через дію органічних кислот і ферментів, що продукуються рослиною, та внаслідок формування і функціонування мікоризних симбіозів і асоціацій. Детально розглянуто опосередкований (і найважливіший) шлях забезпечення рослин фосфором — через функціонування ґрунтової мікробіоти. Фосфатсолюбілізувальні мікроорганізми мають різноманітні стратегії для отримання та збереження фосфору в клітинах. Серед них — вивільнення органічних кислот та хелаторів для розчинення мінеральних фосфатів, секреція позаклітинних ферментів для вивільнення фосфату зі стійкої органічної речовини, високоафінні системи поглинання для засвоєння розчиненого фосфату, синтез полімерів для зберігання сполук фосфору в клітинах. Крім того, представники родів *Nitrobacter* і *Thiobacillus* утворюють азотну і сірчану кислоти, відповідно, що певною мірою сприяє солюбілізації фосфатів. Така різнобічна активність значною мірою визначає швидкість, з якою нерозчинні форми фосфору стають доступними для мікроорганізмів і, зрештою, для рослин та іншої біоти. Наголошено, що ґрунтові бактерії та мікроміцети засвоюють фосфор для забезпечення власних потреб і лише після відмирання клітин або внаслідок їх лізису бактеріофагами вивільнені органічні фосфорні сполуки здатні швидко мінералізуватися й надходити до коренів у легкозасвоюваному вигляді. Розглянуто біотехнологічні рішення, спрямовані на активізацію процесів трансформації фосфору в ґрунті й забезпечення цим елементом рослин, а також екологічне значення мікробного кругообігу фосфору.

Ключові слова: фосфорне живлення рослин і мікроорганізмів, мінеральні сполуки фосфору, органофосфати, мікориза, фосфатсолюбілізувальні мікроорганізми.

Фосфор (P) циркулює як в абіотичній, так і в біотичній частинах земної екосистеми, особливо в біосфері, гідросфері та геосфері. P міститься в земній корі здебільшого в осадових породах, що включають фосфатні (PO_4^{3-}) мінерали. З вивітрюванням та ерозією цих порід

Цитування: Волкогон В.В. Трансформації фосфору в агроекосистемах. *Фізіологія рослин і генетика.* 2026. 58, № 4. С. 300—328. https://doi.org/10.15407/frg2026.04.300

This is open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/)

розчинені фосфати потрапляють у ґрунти, частина з них водними шляхами надходить до океану [1]. На відміну від азоту, Р практично не має значної газоподібної форми. Лише деякі анаеробні мікробні консорціуми можуть відновлювати фосфат або фосфіт до слідових кількостей фосфіну (PH_3), утворюючи незначну газоподібну ланку в циклі фосфору [2, 3].

Природна трансформація фосфору відбувається повільно, з вищими значеннями лише в гірському середовищі з інтенсивними опадами або в районах з підвітряного боку пустель, де спостерігаються екстремальні темпи атмосферних осаджень [4]. Природні втрати через вилуговування та ерозію мають подібний порядок значень [4, 5].

Упродовж останнього століття люди активно змінюють цикл фосфору, посилюючи вивільнення елементу з літосфери в екосистеми. Аграрна діяльність трансформує цикл фосфору з відносно замкнутої системи на значно відкритішу з високими втратами через видалення з урожаєм, вилуговування та ерозію. Водночас також може спостерігатися поступове накопичення фосфору в окремих ґрунтах, оскільки внесення добрив перевищує природні надходження щонайменше на один—чотири порядки залежно від агроекосистеми [6, 7].

Фосфор у ґрунтах, доступність для рослин. Р у ґрунті безпосередньо впливає на основні показники сталого розвитку, а саме на врожайність сільськогосподарських культур, якість води та секвестрацію вуглецю. Тож розуміння кругообігу фосфору в наземних екосистемах стає дедалі актуальнішим, оскільки глобальні зміни довкілля посилюють обмеження елемента для рослин [8, 9].

Р впливає на екосистеми переважно через свою дефіцитність, а не велику кількість [10, 11]. Концентрація доступного мінерального фосфору, єдиної форми цього елемента, яка може засвоюватися рослиною, дуже низька у ґрунтовому розчині навіть родючого ґрунту [12, 13]. Хоча ґрунти в окремих агроценозах можуть містити відносно велику кількість загального фосфору, він зазвичай існує у формах, які не можуть безпосередньо використати рослини [14, 15]. Основна частина Р, зв'язана з ґрунтовими мінералами (наприклад, оксидами заліза, алюмінію та глинами), осідає як вторинні мінерали або замкнена в органічних сполуках і мікробній біомасі [13, 16]. Низька концентрація доступного фосфору в ґрунтовому розчині робить цю поживну речовину дуже обмеженою для росту рослин.

Фосфор у ґрунті перебуває у двох формах: неорганічній ($P_н$) та органічній ($P_о$). Ці форми фосфору відрізняються своїми властивостями та часткою в ґрунтах [17]. $P_н$ зазвичай становить від 35 до 70 % загальної кількості фосфору в ґрунті. Первинні фосфорні мінерали дуже стабільні, і вивільнення доступного фосфору з них унаслідок процесів вивітрювання зазвичай відбувається надто повільно, щоб задовольнити потреби сільськогосподарських культур [18, 19]. На противагу цьому вторинні фосфорні мінерали, включно фосфати кальцію, заліза та алюмінію, різняться за швидкістю розчинення залежно від розміру мінеральних частинок та pH ґрунту [20, 21]. Зі збільшенням pH ґрунту розчинність фосфатів Fe та Al збільшується, але розчинність фосфату Ca зменшується, за винятком значень pH вище 8 [16]. Р, адсорбований на різних глинах та оксидах Al/Fe, може вивільня-

тися внаслідок реакцій десорбції. Всі ці мінеральні форми фосфору існують у складних рівновагах одна з одною — від дуже стабільних, малодоступних, до доступних для рослин пулів, таких як лабільний Р та Р у розчині, які перебувають переважно у вигляді іонів гідрогенфосфату та дигідрогенфосфату (HPO_4^{2-} та $H_2PO_4^-$) [15, 22, 23].

У кислих ґрунтах фосфор може переважно адсорбуватися на поверхні глинистих мінералів та оксидів Fe/Al, утворюючи різні комплекси [24]. Глинисті мінерали та оксиди Fe/Al мають велику питому поверхню, що забезпечує значну кількість центрів адсорбції. При подальших реакціях фосфор може бути оклюдований у нанопорах, які часто зустрічаються в оксидах Fe/Al, і таким чином стати недоступним для рослин [25]. Через адсорбційний та фіксаційний вплив ґрунту на фосфор, внесене фосфорне добриво швидко фіксується, що призводить до ефективності використання добрив рослинами лише в межах 10—25 % [26—28].

У нейтральних і карбонатних ґрунтах утримання фосфору переважно здійснюється реакціями осадження [29], хоча Р також може адсорбуватися на поверхні карбонату кальцію [30] та глинистих мінералів [31]. Фосфат може осідати з кальцієм, утворюючи дикальційфосфат, доступний для рослин. Зрештою, ця сполука здатна трансформуватися в стабільніші форми, такі як октокальційфосфат та гідроксіапатит, які менш доступні для рослин за лужного pH [25]. Розчинення гідроксіапатиту збільшується зі зниженням pH ґрунту [32].

Органічний фосфор в основному представлений такими сполуками як ортофосфатні моноестери, ортофосфатні діестери, органічні поліфосфати та фосфонати [33—35]. Понад 20 % ґрунтового органічного фосфору знаходиться у вигляді фітинової кислоти (іноситолгексакісфосфату), яка може зв'язуватися з різними аніонами, утворюючи фітати. Переважна більшість ґрунтово-органічних пулів фосфору (здебільшого складаються з рослинних решток, залишків мікроорганізмів та гною худоби) не можуть бути безпосередньо засвоєні рослинами [36]. Органічний фосфат може вивільнюватися через процеси мінералізації, опосередковані ґрунтовими мікроорганізмами та коренями рослин унаслідок секреції специфічних ферментів.

Відомо, що недостатня кількість фосфору впливає на поглинання рослинами інших поживних речовин, таких як азот (N), калій (K) та кальцій (Ca), що призводить до зменшення видовження стебла й утворення коротших і товстіших стебел [37]. Нестача Р також впливає на морфологію листків і фотосинтез [38]. Обмеження фосфорного живлення затримує цвітіння та плодоношення, змінює архітектуру рослини та знижує утворення насіння [39—41].

Фосфор також є важливою речовиною для різноманітних метаболічних і фізіологічних процесів у рослинному організмі, що охоплюють енергетичний обмін, поділ клітин, синтез ДНК та біосинтез фосфоліпідів, здебільшого у вигляді фосфату або ефірів $P_н$ [42]. За нестачі фосфору знижується щільність продихів, що супроводжується зменшенням їх розміру та отвору. Це може призвести до зниження швидкості поглинання CO_2, що зрештою зумовлює гальмування інтенсивності фотосинтезу [43—46]. Крім того, фосфор відіграє вирішальну роль у виробництві аденозинтрифосфату (АТФ), який забез-

печує енергією процес асиміляції CO_2. Показано, що функціонування ланцюга переносу електронів у тилакоїдних мембранах хлоропластів з утворенням АТФ та НАДФН, може бути порушене за дефіциту фосфору [47].

Обмеження функціонування цих процесів, зумовлене нестачею фосфору, в цілому призводить до значного зниження врожайності сільськогосподарських культур [48—50]. За окремими оцінками, продуктивність агроценозів знижується до 40 % через дефіцит фосфору в ґрунті [51, 52].

На доступність фосфору для рослин впливають різні зовнішні чинники. Основними фізичними факторами є текстура та вологість ґрунту, тоді як хімічними факторами можуть бути pH ґрунтового розчину, наявність свіжої органічної речовини, окисно-відновний потенціал, концентрація елемента в ґрунтовому розчині, буферна здатність P у ґрунті та концентрація Fe, Al і Ca. Проте одними з основних факторів оптимізації фосфорного живлення рослин є біологічні.

Фосфор може засвоюватися рослинами внаслідок дії прямих механізмів, зумовлених змінами фітогормонального статусу рослинного організму, що забезпечує активізацію розвитку кореневої системи, продукуванням органічних кислот і фосфатаз, а також опосередковано, внаслідок діяльності ґрунтових мікроорганізмів (винятком із цього є лише мікоризні гриби, які у симбіозі здатні прямо забезпечувати рослину фосфором). Сприяння мікроорганізмів фосфорному живленню рослин має поетапний характер — спочатку відбувається іммобілізація фосфору мікробними клітинами, а після їх відмирання вивільнений органічний фосфор швидко мінералізується і поповнює пул розчинного фосфору в ґрунті.

Безпосереднє (пряме) засвоєння фосфору рослинами. Оскільки рослини переважно знаходяться в умовах дефіциту фосфору, еволюційно сформувалися кілька стратегій, що застосовуються більшістю рослин/культур за дефіциту фосфору: 1) збільшення площі поверхні коренів утворенням тонших коренів, аеренхіми та кореневих волосків, що сприяє збільшенню об'єму ґрунту для пошуку P; 2) секреція органічних кислот для вивільнення $P_н$ через реакцію комплексоутворення органічних кислот з Al^{3+}, Fe^{3+} та Ca^{2+}; 3) реакція комплексоутворення органічних кислот з фосфатазами для вивільнення $P_н$ з органічних джерел і, таким чином, для підвищення доступності $P_н$; та 4) використання транспортерів $P_н$ для полегшення його поглинання [53, 54].

Нестача доступного фосфору сприяє зміні фітогормонального статусу рослини і стимулює формування спеціалізованих кореневих структур, які називаються кластерними коренями і характеризуються великою кількістю кореневих волосків, що ефективно поглинають фосфор із ґрунту [55—58]. Це забезпечує використання рослиною більших об'ємів ґрунту для засвоєння фосфору та модифікації середовища ризосфери для посилення його мобілізації, а також сприяє підкисленню ризосфери через підвищену активність протонної помпи [59]. Рослини можуть збільшити виділення кореневих ексудатів, підкислюючи ризосферну зону для отримання більшої кількості $H_2PO_4^-$, який є переважним іоном для коренів [60]. Наявні в коре-

невих ексудатах органічні кислоти можуть конкурувати з фосфором за місця сорбції, а ферменти, такі як фосфатази та фітази, здатні гідролізувати різні органічні форми фосфору [61, 62]. Так, показано помітне збільшення ексудації цитрату, малату та оксалату за низького рівня фосфору в ґрунті, що сприяє значному покращенню ефективності поглинання Р рослинами [63, 64]. Як частина реакцій на фосфорне голодування може спостерігатися підвищена активність фосфатаз [65].

Відомо також, що поглинання рослинами фосфору з ґрунтового розчину відбувається у вигляді ортофосфату через високоафінні транспортери, які у рослин локалізовані в епідермісі коренів і координовано експресуються у відповідь на дефіцит фосфору, та через взаємодію з мікоризними грибами [66].

Роль мікроорганізмів у забезпеченні рослин фосфором. Перші докази участі окремих ґрунтових мікроорганізмів у біосолюбілізації фосфору датуються серединою XX ст. Це переважно праці Герретсена [67] та Піковської [68], які виявили здатність деяких мікроорганізмів солюбілізувати нерозчинні сполуки фосфору. Згодом це сприяло відкриттю нових мікроорганізмів з подібними функціями. Натепер небезпідставно вважається, що основним біотичним чинником, який впливає на вивільнення фосфору з нерозчинних сполук, є діяльність мікроорганізмів [69—72].

Як у природних, так і в сільськогосподарських ценозах, емпіричні дані щодо запасів фосфору, зазвичай, відповідають схемі «ґрунт > мікробна біомаса > рослинна біомаса». Великий розмір мікробних пулів Р у поєднанні з швидшими темпами обороту, ніж у рослин, підкреслює важливість мікроорганізмів для біологічного кругообігу Р [73, 74].

Фосфатсолюбілізувальні мікроорганізми (ФСМ) виробили різноманітні стратегії для отримання та збереження фосфору в клітинах [75, 76]. До них належать вивільнення органічних кислот і хелаторів для розчинення мінеральних фосфатів [72, 77], секреція позаклітинних ферментів для вивільнення фосфату зі стійкої органічної речовини [78], високоафінні системи поглинання для засвоєння розбавленого фосфату [79, 80] і навіть синтез полімерів для зберігання в клітинах [81]. Така різнобічна активність значною мірою визначає швидкість, з якою нерозчинні форми фосфору стають доступними для мікроорганізмів і, зрештою, для рослин та іншої біоти. Водночас слід зазначити, що ФСМ конкурують з рослинами за доступний фосфор і можуть іммобілізувати значну частину ґрунтового фосфору у власну біомасу [75, 82]. Баланс мікробної мінералізації фосфору (забезпечення доступності фосфору) та іммобілізації (утримання фосфору в біомасі) є ключовим чинником, що регулює родючість ґрунтів агроценозів і втрати фосфору.

Солюбілізація мінералофосфатів. До ґрунтових бактерій, здатних мобілізувати важкодоступний фосфор шляхом гідролізу та мінералізації, належать *Pseudomonas* spp., *Agrobacterium* spp., *Bacillus circulans* [83], *B. safensis* та *Falsibacillus pallidus* [84]. Інші бактерії, які розчиняють та мінералізують фосфор, включають різні штами *Azotobacter* [85], *Bacillus* [86, 87], *Burkholderia* [88, 89], *Enterobacter, Erwinia* [90],

Kushneria [91], *Paenibacillus* [92], *Ralstonia, Rhizobium* [93], *Rhodococcus, Serratia, Bradyrhizobium, Salmonella, Sinomonas* і *Thiobacillus* [87, 94, 95], *Streptomyces* та *Micromonospora* [96, 97].

Здатні до фосфатсолюбілізації мікроміцети включають представників родів *Achrothcium, Alternaria, Arthrobotrys, Aspergillus, Cephalosporium, Cladosporium, Curvularia, Cunninghamella, Chaetomium, Fusarium, Glomus, Helminthosporium, Micromonospora, Mortierella, Myrothecium, Oidiodendron, Paecilomyces, Penicillium, Phoma, Pichia fermentans, Populospora, Pythium, Rhizoctonia, Rhizopus, Saccharomyces, Schizosaccharomyces, Schwanniomyces, Sclerotium, Torula, Trichoderma* та *Yarrowia* [95, 98—100]. Також повідомлялося, що ціанобактерії демонструють активність у розчиненні фосфатів [99].

Вважається, що серед досліджених ФСМ мікроміцети становлять 0,1—0,5 %, а бактерії — 1—50 % загальної кількості [101]. Проте ґрунтові гриби здатні долати значні відстані в ґрунті легше, ніж бактерії, і можуть бути важливішими для розчинення неорганічного фосфату в ґрунтах, оскільки вони зазвичай виробляють і виділяють більше органічних кислот, ніж бактерії [99]. Більшість ФСМ можуть розчиняти передусім комплекси фосфату кальцію і лише деякі з них здатні солюбілізувати фосфати алюмінію або заліза [102].

Попри різноманітність механізмів, які беруть участь у солюбілізації фосфору ФСМ, основним є продукування органічних кислот [103—105]. Як кількісна, так і якісна секреція органічних кислот мікроорганізмами переважно зумовлюється геномом, але також може залежати від властивостей екосистеми [106]. ФСМ можуть синтезувати різні органічні кислоти для перетворення нерозчинного неорганічного фосфору на розчинні ортофосфати, які легко засвоюються рослинами [95, 107—110]. Важливо, що інтенсивна метаболічна активність ФСМ часто проявляється, коли самі мікроорганізми стають обмеженими у фосфорі відносно їхнього забезпечення вуглецем та азотом. Тоді секреція органічних кислот і розчинення мінералів насамперед слугують для задоволення потреб мікробних клітин у фосфорі, при цьому поглинання фосфору рослинами є наслідком, а не єдиним фактором активності мікробіоти.

Органічні кислоти переважно розчиняють нерозчинний неорганічний фосфор наступним чином: аніони кислот конкурують з іонами фосфату за місця зв'язування на частинках ґрунту, зменшуючи адсорбцію іонів фосфату в ґрунті. Складні іони металів, такі як залізо, алюміній та кальцій, вивільнюють зв'язані іони фосфату у ґрунті. Крім того, зниження pH середовища сприяє розчиненню нерозчинного неорганічного фосфору [23, 111—113]. Органічні кислоти, що секретуються ФСМ, не тільки підвищують розчинність слаборозчинних сполук фосфору, таких як апатит та фосфат кальцію, а й хелатують з катіонами, такими як Ca^{2+}, Fe^{3+}, Al^{3+} та Mg^{2+} [112, 114].

Низка дослідників пояснює участь органічних кислот у солюбілізації фосфору насамперед зниженням pH [115, 116]. Підкислення периметра мікробних клітин сприяє вивільненню аніона фосфору шляхом заміщення H^+ та Ca^{2+} [116, 117]. Проте можливі прояви й інших механізмів, наприклад, продукування неорганічних кислот

(таких як сірчана та азотна кислота), які метаболічно утворюються представниками родів *Nitrobacter* та *Thiobacillus* [118, 119].

ФСМ також виробляють позаклітинні поліцукриди (EPC), які можуть утворювати комплекси з іонами металів і посилювати розчинність фосфорних сполук [120, 121]. Спільна дія ЕПЦ та органічних кислот здатна збільшувати розчинність трикальційфосфату [122, 123]. Відомо також, що асиміляція ФСМ іонів амонію (NH_4^+), наявного в ґрунті, забезпечує витік протонів, що є ще однією зі складових механізму солюбілізації фосфору мікроорганізмами [124].

Гідроліз мікроорганізмами органічних фосфатів. Як відомо, значна частина ґрунтового фосфору міститься в органічних формах, які недоступні для рослин і для засвоєння мають мінералізуватися ферментами [125, 126]. Ґрунтові ФСМ синтезують набір фосфатаз та споріднених ферментів, які гідролізують органічні сполуки фосфору, вивільнюючи неорганічний ортофосфат (здебільшого $H_2PO_4^-$ та HPO_4^{2-} за типових умов pH ґрунту) [127—129]. На відміну від рослин, здатних виробляти лише кислі фосфатази, мікроорганізми продукують як кислі, так і лужні фосфатази [130, 131].

Фітаза та фосфатаза відіграють домінантну роль у мінералізації органічного P [128, 131—134]. Фітаза — позаклітинний фермент, що бере участь у процесі мінералізації ґрунтового фосфору, може вивільнювати ортофосфат із фітатних органічних сполук, перетворюючи його у доступну для рослин форму [135]. Фосфатази відповідають за мінералізацію приблизно 90 % органічного фосфору в ґрунтах [77, 136].

Кисла фосфатаза поширеніша в кислих ґрунтах, тоді як лужна домінує в нейтральних та лужних ґрунтах [137, 138]. При цьому активність лужної фосфатази пригнічується неорганічними фосфатами в середовищі, тоді як активність кислої не обмежується високим рівнем фосфатів [23, 139].

Інші спеціалізовані ферменти дають змогу мікроорганізмам отримувати доступ до незвичайних джерел фосфору — наприклад, мультиферментний комплекс вуглець—фосфор(C—P)ліаза розриває стабільний зв'язок C—P в органофосфонатах [140, 141]. Ця здатність уможливлює бактеріям використовувати фосфонати (такі як аміноетилфосфонова кислота або гліфосат) як джерела фосфору, що є особливо цінним у ґрунтах, збіднених фосфором, де ці сполуки можуть накопичуватися [142].

Активність мікробної фосфатази динамічно реагує на доступність фосфору, зазвичай зростаючи за його дефіциту [143]. І навпаки, коли фосфору багато, виробництво фосфатази знижується, що відображає адаптивну стратегію, яка балансує між метаболічними витратами і потребами в поживних речовинах [79, 144]. Завдяки такому гнучкому ферментативному регулюванню, мікроорганізми мінералізують органічний фосфор у доступний фосфат, підтримуючи продуктивність екосистеми та демонструючи їхню еволюційну адаптацію до обмеження поживних речовин [145, 146].

Високоафінне поглинання та зберігання фосфору мікроорганізмами. З огляду на те, що ортофосфатні аніони в ґрунтовому розчині зазвичай знаходяться в дуже низьких концентраціях (часто мікромолярних

або менше в ґрунтах з обмеженим вмістом фосфору), мікроорганізми використовують високоафінні системи поглинання для отримання фосфату, коли зовнішнє постачання наближається до їхніх фізіологічних меж [79, 147]. Більшість бактерій та грибів мають фосфатспецифічну транспортну (Pst) систему, високоафінний ABC-транспортер, кодований кластером генів *pstSCAB*, який може імпортувати фосфат навіть за надзвичайно низьких зовнішніх концентрацій [147, 148]. Pst-система є частиною консервативного регулону *Pho* та індукується в умовах фосфатного голодування, що дає змогу мікроорганізмам ефективно конкурувати за будь-який доступний фосфат — характерна реакція на низький рівень неорганічного фосфату [79, 149]. На додаток до високоафінної Pst-системи, бактерії також мають низькоафінну неорганічну фосфат-транспортну систему, яка функціонує, коли рівень зовнішнього фосфату відносно великий [148].

Багато бактерій, хоча й не всі види, часто перетворюють надлишок фосфату на поліфосфат, який діє як резерв із низькою осмотичною здатністю та відновлюваною енергією фосфоангідриду [81]. Гранули поліфосфату мікроорганізми можуть використовувати в періоди зовнішнього дефіциту фосфору [81, 150]. Такі ферменти, як неорганічна поліфосфаткіназа (яка синтезує поліфосфат з АТФ) та екзополіфосфатаза (яка вивільняє фосфат з поліфосфату), жорстко регулюють цей цикл зберігання [81, 150]. Зберігання фосфору у вигляді поліфосфату допомагає мікроорганізмам пережити цикли «бенкет-голод» доступності фосфору. Наприклад, за достатньої кількості фосфору мікроорганізми часто накопичують поліфосфат, а пізніше ремобілізують його, коли фосфор у ґрунті виснажується [81]. Ця стратегія не лише забезпечує буфер для власного живлення мікроорганізмів, а й може опосередковано впливати на доступність фосфору в ґрунті для рослин шляхом тимчасового зв'язування фосфату, а потім його вивільнення під час мікробного обміну або високої активності екзополіфосфатази [74, 75].

Мікроорганізми розкладають органічні добавки, що додаються до ґрунту (наприклад, гній, рослинні рештки), та здатні мінералізувати стабільну ґрунтову органічну речовину для отримання фосфору. Швидке включення фосфору з пожнивних решток у мікробну біомасу відбувається з високим відновленням фосфору впродовж коротких періодів часу.

І хоча ґрунтові мікроорганізми засвоюють фосфор для забезпечення власних потреб, у довгостроковій перспективі весь мікробний фосфор є потенційно доступним для рослин. Вважається, що іммобілізація фосфору в мікробній біомасі є важливим механізмом регулювання надходження фосфору в ґрунтовий розчин [151] та підтримання його в лабільних формах, захищених (у часовому вимірі) від реакцій з ґрунтом [152].

Значна кількість фосфору може вивільнюватися з мікробної біомаси у відповідь на сезонні умови, коли спостерігається ліміт вмісту вуглецю, ґрунти зазнають циклів зволоження та висихання, або під час процесів хижацтва на вищому трофічному рівні [153, 154]. Вивільнення фосфору з біомаси відбувається у вигляді ортофосфату та в органічних формах, які швидко мінералізуються в ґрунті [155].

Значна кількість фосфору щорічно циклічно обертається в мікробній біомасі. З огляду на те, що оборот мікробного фосфору значною мірою зумовлений наявністю вуглецю, це має особливе значення для ризосфери, де спостерігається тимчасове збагачення ґрунту легкодоступними для мікроорганізмів кореневими ексудатами. Проте для доступності рослинам, ортофосфат (або розчинений органічний фосфор) повинен дифундувати через ризосферу (або мікоризосферу) і неодмінно буде предметом прямої конкуренції за поглинання та іммобілізацію мікроорганізмами [156].

Попри значні кількості іммобілізованого в мікробній біомасі фосфору і його тимчасову недоступність для рослин, мікроорганізми, особливо ризосферні, можуть опосередковано підвищувати здатність рослин отримувати P із ґрунту за допомогою інших механізмів, які можна узагальнити так: 1) посилення росту коренів шляхом гормональної стимуляції їх росту, розгалуження або розвитку кореневих волосків (наприклад, виробництво індол-3-оцтової кислоти, гіберелінів або ферментів, таких як 1-аміноциклопропан-1-карбоксилатдезаміназа, яка забезпечує зменшення вмісту етилену в рослинах) [157, 158]; 2) зміна сорбційних рівноваг, що може призвести до збільшення чистого перенесення ортофосфатних іонів у ґрунтовий розчин або полегшити рухливість органічного фосфору прямо або опосередковано через мікробний обіг [151] та 3) шляхом індукції метаболічних процесів, які ефективно безпосередньо розчиняють і мінералізують фосфор з обмежено доступних форм ґрунтового неорганічного й органічного фосфору [157]. Це включає витік протонів та органічних аніонів, утворення сидерофорів і вивільнення фосфатази й целюлозолітичних ферментів, необхідних для гідролізу органічного фосфору або мінералізації органічних решток і стабільної органічної речовини відповідно [159].

Значення мікоризних мереж у забезпеченні рослин фосфором. Кругообіг фосфору включає унікальні біотичні взаємодії, зокрема симбіози між рослинами і мікоризними грибами та асоціації коренів з іншими мікроорганізмами, що демонструє наслідки коеволюції впродовж геологічних періодів з метою подолання обмеження фосфору для наземної первинної продукції [160—164].

Найпомітнішим із цих партнерств є мікоризний симбіоз [165, 166], хоча рослини та мікроміцети також можуть інтенсивно конкурувати за поглинання фосфатів, що відображає складний баланс між співпрацею і конкуренцією біоти у ґрунті [162, 167]. За оцінками, 80—90 % наземних рослин асоціюються з мікоризними грибами, які розширюють здатність рослини до пошуку поживних речовин у ґрунті [168—170]. Грибні гіфи діють як тонкі продовження кореневої системи, здатні охоплювати набагато більший об'єм ґрунту та отримувати доступ до нерухомих форм фосфору з мікросередовищ існування, до яких корені самостійно не можуть дістатися, виділяючи органічні кислоти й фосфатази для мобілізації фосфору [162, 171, 172].

В арбускулярних мікоризних асоціаціях (АМГ, тип Glomeromycota), поширених у більшості різнотрав'я, злаків та тропічних дерев [173], грибні гіфи проникають у клітини кори коренів і утворюють арбускули, де відбувається обмін поживними речовинами: гриб

доставляє неорганічний фосфат та інші сполуки біогенних елементів рослині й натомість отримує фотоасиміляти [162, 174, 175]. Тож мікоризовані рослини можуть безпосередньо отримувати фосфор із ґрунту через кореневий шлях, який забезпечує поглинання фосфору кореневими волосками та клітинами кореневого епідермісу, а також через гіфальний шлях, зумовлений розвитком арбускулярних мікоризних грибів, які синергічно сприяють поглинанню поживних речовин [176—178].

АМГ може стимулювати секрецію органічних кислот і ферментів коренями рослини-хазяїна; їхній власний міцелій також здатен виділяти органічні кислоти та ферменти, знижувати pH навколишнього ґрунту й перетворювати нерозчинні фосфати на доступні форми [179].

Мікоризні гриби надзвичайно адаптовані до поглинання фосфору — крім продукування фосфатаз та органічних кислот вони мають високоафінні транспортери фосфатів у своїх гіфах для поглинання фосфору з ґрунтового розчину [180, 181]. Як свідчать окремі дослідження [162, 182] мікоризні мережі можуть забезпечити надходження понад 80 % фосфору для рослин.

Нещодавні дослідження пролили світло на те, як мікоризні гриби оптимізують обмін фосфором зі своїми рослинами-хазяями, і виявили адаптивну стратегію пошуку P за умов його обмеження [183]. Візуалізація арбускулярних мікоризних грибних мереж показала, що ці мікроміцети використовують стратегію росту «біжуча хвиля» для максимізації поглинання фосфору хазяїном [184]. Гіфи гриба поширюються у ґрунті хвилею з відносно високою швидкістю, підтримуючи мережу з меншою щільністю в старіших ділянках позаду хвилі [185]. Така схема росту дає змогу грибу постійно отримувати доступ до свіжих ґрунтових ніш з невичерпаним фосфором, створюючи рухомий градієнт, де фосфор поглинається з нової території та транспортується до коренів рослини-хазяїна [185, 186]. Експерименти з відстеження радіоактивно міченого фосфору показали, що з розвитком грибних гіф фосфор дійсно вилучався із середовища у фронті, що просувався, і доставлявся до рослини, виснажуючи фосфор поблизу кінчиків гіф [181].

Крім ендофітних симбіозів з АМГ, рослини здатні формувати ектомікоризні асоціації з окремими мікроміцетами, останні при цьому утворюють своєрідну оболонку навколо коренів та сітку Хартига між клітинами коренів, і здатні виробляти позаклітинні ферменти для мобілізації поживних речовин, наявних в органічних сполуках ґрунту, в т. ч. й фосфору [187].

Натепер також відомо, що ендофітні мікоризні гриби здатні формувати асоціації з бактеріями. Показано, що бактерії, асоційовані з гіфами АМГ (відомі як гіпобактерії), можуть відігравати життєво важливу роль у мікоризному симбіозі. Це свідчить про наявність специфічності між АМГ і бактеріями. Фактично бактерії можуть отримувати користь від грибних ексудатів як джерела поживних речовин і в свою чергу забезпечують фактори росту, які стимулюють як мікоризний симбіоз, так і розвиток рослин [188].

Виявлено подвійний позитивний вплив АМГ та їх асоціативних ендобактерій щодо полегшення поглинання фосфору в умовах його дефіциту [189]. Крім того, повідомлялося, що спори деяких АМГ, які належать до родини Gigasporaceae, є середовищем існування кількох ендофітних бактерій. Наприклад, ендофітна бактерія *Glomeribacter gigasporarum* (яку раніше відносили до роду *Burkholderia*) функціонує всередині мікоризних спор і не може завершити свій життєвий цикл без цього [190]. Однак досі ступінь, до якого АМГ може безпосередньо сприяти підвищенню доступності фосфору порівняно з гіпобактеріями та коренями, не чітко визначений. Проте загальна думка полягає в тому, що АМГ бере участь у солюбілізації фосфору через синергетичний зв'язок з агрономічно корисними бактеріями.

Ризосферні фосфатсолюбілізувальні мікроорганізми. Окрім мікоризи, рослини також взаємодіють з фосфатсолюбілізувальними ризосферними мікроорганізмами. Як зазначалося, корені рослин виділяють різноманітні органічні сполуки, що може стимулювати мікробну активність і, зрештою, забезпечити здатність мікроорганізмів синтезувати ферменти та кислоти, за допомогою яких фосфорні сполуки трансформуються у доступні форми [84, 191—193]. Водночас спостерігається значне збільшення мікробної біомаси у ризосфері [194]. Численними дослідженнями показано виснаження фосфору в ризосферному ґрунті та продемонстровано значний градієнт концентрації, який значною мірою збігається із зоною кореневих волосків. Оскільки швидкість горизонтального переміщення ортофосфату (на відміну, наприклад, від іонів NO_3^-) значно нижча за швидкість його поглинання рослиною, збіднення ризосферного ґрунту на рухомі сполуки фосфору можна виявити, проводячи елементарний аналіз зі слабокислими витяжками [194, 195]. При цьому зниження вмісту розчинного P_2O_5 у ризосферному ґрунті свідчить про інтенсивніше його засвоєння рослиною.

Слід зазначити, що крім позитивного внеску у підвищення біодоступності фосфору, ФСМ мають інші важливі агрономічні властивості, включно з виробництвом фітогормонів, підвищенням стійкості до біотичних та абіотичних стресів, синтезом антигрибних сполук і регулюванням ключових метаболічних шляхів [99, 103, 196—198].

Внесок вірусів у мікробний кругообіг фосфору. Віруси, зокрема бактеріофаги, є недооціненими агентами в кругообігу фосфору [199, 200]. Під час інфікування бактерій вони використовують допоміжні метаболічні гени для поглинання фосфору, координуючи реакції хазяїна на низький вміст неорганічного фосфату для збільшення імпорту фосфатів і дефосфорилювання для виробництва віріонів [199, 201]. Вірусне шунтування відбувається, коли фаги спочатку посилюють поглинання та дефосфорилювання фосфору хазяїном під час інфекції, а потім вивільнюють захоплений фосфор при лізисі як біодоступний фосфат, тим самим прискорюючи обіг поживних речовин та модулюючи кругообіг фосфору [199, 202]. Така вірус-опосередкована трансформація поживних речовин може істотно змінити динаміку мікробних поживних речовин, зміщуючи погляд на віруси від просто

пасивних хижаків до активних інженерів екосистеми, які помітно впливають на кругообіг в ній фосфору [199, 203].

Роль біотехнологічних рішень у забезпеченні культурних рослин фосфором. Інтенсифікація сільського господарства, внесення добрив і зміни в землекористуванні істотно змінили глобальний кругообіг фосфору, що зумовило розуміння необхідності розробки сталих стратегій управління ним [13, 204]. Це підсилюється розумінням того, що існує вірогідність виникнення кризи дефіциту фосфорних добрив до кінця поточного століття [205]. Важливими для цього є технології, які передбачають використання мікроорганізмів для розчинення фосфатів, впровадження частково активованого фосфору (наприклад, екстрагованого з породи розчином лимонної кислоти) [206], розробку фосфорних добрив з контрольованим вивільненням [207, 208], застосування нанотехнологій [209].

З огляду на економічні питання (і також, деякою мірою й екологічні) застосування здатних до фосфатсолюбілізації мікроорганізмів, принаймні сьогодні, є найперспективнішим агрозаходом. Перше масове виробництво мікробного препарату фосфоробактерину на основі *Bacillus megaterium* було реалізоване у Радянському Союзі. Проте низька ефективність інокулянту призвела до розчарувань і зупинки його виробництва. Після цих робіт знадобилося не менше півстоліття для розробки ефективних продуктів, спрямованих на підвищення ефективності використання рослинами фосфору, зокрема таких як «Jumpstart» (на основі *Penicillium bilaii*). Сьогодні в багатьох наукових центрах розроблено низку біопрепаратів на основі активних фосфатсолюбілізувальних мікроорганізмів. В Україні також створено ефективний мікробний препарат поліміксобактерин на основі *Paenibacillus polymyxa* КВ [210, 211].

Використання біопрепаратів у технологіях вирощування сільськогосподарських культур сприяє не лише засвоєнню рослинами ґрунтового фосфору, а й діючої речовини з добрив. Так, доведено, що застосування інокулянтів може підвищити ефективність фосфорних добрив [212—214].

Дослідження потенційних агентів біопрепаратів свідчать, що вони можуть мати комплексний вплив на ріст і розвиток рослин. Так, окремі з них здатні регулювати рівень рослинних гормонів, сприяючи росту й засвоєнню поживних речовин [215, 216]. Наприклад, відомий в Україні біопрепарат поліміксобактерин, крім бактеризації насіння, рекомендується застосовувати також і в період вегетації [217, 218]. Звісно, за останнього способу застосування ефективність препарату зумовлена наявністю в ньому значної кількості фізіологічно активних речовин. Придатні для інокуляції штами також мають різні функції в різних екологічних середовищах і можуть підвищувати стійкість сільськогосподарських культур до певних абіотичних стресів, включно з холодом, засоленістю, важкими металами та посухою [219—221].

Перспективним заходом для стабілізації сільськогосподарського виробництва може бути застосування комплексних мікробних препаратів. Так, взаємодія між АМГ і фосфатсолюбілізувальними бактеріями ефективніша для сприяння поглинанню фосфору та росту рос-

лин, ніж моноінокуляція [222—225]. Міцелій АМГ може секретувати такі сполуки, як цукри, карбоксилати та амінокислоти, які можуть бути використані фосфатсолюбілізувальними бактеріями [226, 227]. Ексудат АМ-грибів може також слугувати сигнальною й ефекторною молекулою, яка стимулює ріст та активність бактерій [228, 229]. Крім того, бактерії на поверхні міцелію можуть рухатися вздовж міцелію та мігрувати до збагачених поживою ділянок, тим самим покращуючи ефективність використання рослинами фосфору з ґрунту [230].

Крім АМГ, залучають також специфічні бактерії й ектомікоризні гриби, забезпечуючи джерела вуглецю, такі як трегалоза, маніт та органічні кислоти [231, 232]. Ці залучені бактерії можуть виконувати різні екологічні функції, наприклад, сприяння росту міцелію та «допомога» ектомікоризним грибам у поглинанні поживних речовин. Спільна інокуляція фосфатсолюбілізувальними бактеріями та грибами показала хороші результати у поглинанні поживних речовин й сприянні росту рослин [233].

Відомо також про ефективність мікробних препаратів, створених на основі взаємодії бактерія/бактерія з різними домінантними функціями. Так, на основі взаємодії азотфіксувальної бактерії *Azotobacter vinelandii* ІМВ В-7076 та фосфатсолюбілізувального штаму *Bacillus subtilis* ІМВ В-7023 розроблено комплексний бактеріальний препарат азогран [234, 235]. До виготовлення препарату залучаються наночастинки глинистих мінералів, що підсилює ефект бактеризації й проявляється в підсиленні азотного та фосфорного живлення рослин [236]. Зазначені штами бактерій також здатні синтезувати низку фітогормонів, органічних кислот, амінокислот, речовин фенольної природи, що значно покращує ріст і розвиток рослин [237].

Повідомлялося, що комплексна інокуляція сої штамами *Bradyrhizobium japonicum* 5038 та *Paenibacillus mucilaginosus* 3016 сприяла значному збільшенню кількості генів циклу фосфору, а також збільшенню активності фосфатази та рівня доступного фосфору в ґрунті [238].

Екологічне значення мікробного кругообігу фосфору. Хоча мікроорганізми вивільнюють фосфор для власного метаболізму, однак при цьому вони перетворюють інакше недоступні запаси у форми, які рослини в подальшому можуть використовувати. У багатьох природних екосистемах живлення рослин фосфором тісно пов'язане з мікробними процесами [239, 240]. Без активного мікробного обороту більша частина ґрунтового фосфору залишалася б у недоступних формах (наприклад, у вигляді складних органічних речовин або нерозчинних осадів), що призводило б до ще більшого обмеження поживних речовин для росту рослин [11]. Такий висновок підкреслює, що мікробний кругообіг фосфору забезпечує форму «екосистемної послуги» [177, 241].

Мікробна іммобілізація фосфору також може помітно зменшити втрати поживних речовин та утримувати фосфор в екосистемах [75, 242]. Коли мікроорганізми швидко поглинають фосфати (наприклад, після сильного дощу, який зволожує сухий ґрунт та вивільнює велику кількість фосфору, або після відкладення попелу від пожежі), во-

ни запобігають вимиванню фосфору або його незворотному зв'язуванню з мінералами [13, 243, 244]. Отже, ФСМ, утримуючи фосфор його спрямуванням у мікробну біомасу або поліфосфат, продовжують час його перебування в біотичному пулі та підтримують довгострокову родючість ґрунту.

Автор переглянув і схвалив остаточну версію рукопису.

Конфлікт інтересів: автор декларує відсутність конфлікту інтересів.

REFERENCES

1. Filippelli, G.M. (2008). The global phosphorus cycle: past, present, and future. Elements, 4(2), pp. 89-95. https://doi.org/10.2113/GSELEMENTS.4.2.89
2. Glindemann, D., Edwards, M., Liu, J. & Kuschk, P. (2005). Phosphine in soils, sludges, biogases and atmospheric implications — a review. Ecol. Eng., 24, pp. 457-463. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2005.01.002
3. Fu, W. & Zhang, X. (2020). Global phosphorus dynamics in terms of phosphine. npj Clim. Atmos. Sci., 3, pp. 51. https://doi.org/10.1038/s41612-020-00154-7
4. Aciego, S.M., Riebe, C.S., Hart, S.C., Blakowski, M.A., Carey, C.J., Aarons, S.M. ... & Aronson, E.L. (2017). Dust outpaces bedrock in nutrient supply to montane forest ecosystems. Nat. Commun., 8, 14800. https://doi.org/10.1038/ncomms14800
5. Fetzer, J., Frossard, E., Kaiser, K. & Hagedorn, F. (2022). Leaching of inorganic and organic phosphorus and nitrogen in contrasting beech forest soils — seasonal patterns and effects of fertilization. Biogeosciences, 19, pp. 1527-1546. https://doi.org/10.5194/bg-19-1527-2022
6. Alewell, C., Ringeval, B., Ballabio, C., Robinson, D.A., Panagos, P. & Borrelli, P. (2020). Global phosphorus shortage will be aggravated by soil erosion. Nat. Commun., 11, 4546. https://doi.org/10.1038/s41467-020-18326-7
7. Fan, B., Wang, H., Zhai, L., Li, J., Fenton, O., Daly, K. ... & Liu, H. (2022). Leached phosphorus apportionment and future management strategies across the main soil areas and cropping system types in northern China. Sci. Total Environ., 805, 150441. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150441
8. Hou, E., Luo, Y., Kuang, Y., Chen, C., Lu, X., Jiang, L. ... & Wen, D. (2020). Global meta-analysis shows pervasive phosphorus limitation of aboveground plant production in natural terrestrial ecosystems. Nat. Commun., 11, pp. 637. https://doi.org/10.1038/s41467-020-14492-w
9. Guo, L., Ju, C., Xu, X., Zhou, G., Luo, Y., Xu, C. ... & Zhou, Y. (2024). Unveiling pervasive soil microbial P limitation in terrestrial ecosystems worldwide. Ecol. Lett., 27, e70011. https://doi.org/10.1111/ele.70011
10. Cordell, D., Drangert, J.-O. & White, S. (2009). The story of phosphorus: global food security and food for thought. Glob. Environ. Change, 19, pp. 292-305. https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2008.10.009
11. Vitousek, P.M., Porder, S., Houlton, B.Z. & Chadwick, O.A. (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen—phosphorus interactions. Ecol. Appl., 20, pp. 5-15. https://doi.org/10.1890/08-0127.1
12. Nosko, B.S. (2017). Modern problems of phosphorus in agriculture and ways to solve them (Suchasni problemy fosforu v zemlerobstvi i shlyakhy yikh rozv'yazannya). Visnyk ahrarnoyi nauky). Bulletin of Agricult. Sci., 6, pp. 5-11 [in Ukrainian].
13. Helfenstein, J. Ringeval, B.,·Tamburini, F.,·Mulder, V,L.,·Goll, D.S.,·He, X. ... & Frossard, E. (2024). Understanding soil phosphorus cycling for sustainable development: a review. One Earth., 7(10), pp. 1727-1740. https://doi.org/10.1016/j.oneear.2024.07.020
14. Ikhajiagbe, B., Anoliefo, G.O., Olise, O.F., Rackelmann, F., Sommer, M. & Adekunle, I.J. (2020). Major phosphorus in soils is unavailable, yet critical for plant development. Not. Sci. Biol., 12, pp. 500-535. https://doi.org/10.15835/nsb12310672
15. Divjot, K., Rana, K.L., Tanvir, K., Yadav, N., Yadav, A.N., Kumar, M. ... & Saxena, A. (2021). Biodiversity, current developments and potential biotechnological applications of

phosphorus-solubilizing and-mobilizing microbes: a review. Pedosphere, 31, pp. 43-75. https://doi.org/10.1016/S1002-0160(20)60057-1
16. Hinsinger, P. (2001). Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. Plant Soil, 237, pp. 173-195. https://doi.org/10.1023/A:1013351617532
17. Turner, B.L., Richardson, A.E. & Mullaney, E.J. (2007). Inositol Phosphates: Linking Agriculture and the Environment. CAB International, Wallingford, UK, 304.
18. Weihrauch, C. & Opp, C. (2018). Ecologically relevant phosphorus pools in soils and their dynamics: The story so far. Geoderma, 325, pp. 183-94. https://doi.org/10.1016/j.geode rma. 2018. 02. 047
19. Aliyat, F.Z., Maldani, M., El Guilli, M., Nassiri, L. & Ibijbijen, J. (2022). Phosphate-solubilizing bacteria isolated from phosphate solid sludge and their ability to solubilize three inorganic phosphate forms: calcium, iron, and aluminum phosphates. Microorganisms, 10, 980. https://doi.org/10.3390/microorganisms10050980
20. Pierzynski, G.M., McDowell, R.W. & Sims, J.T. (2005). Chemistry, cycling, and potential moment of inorganic phosphorus in soils. In Phosphorus: Agriculture and the Environment. (Eds. J.T. Sims, A.N. Sharpley). American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Inc., Madison, WI., pp. 53-86.
21. Oelkers, E.H. & Valsami-Jones, E. (2008). Phosphate mineral reactivity and global sustainability. Elements, 4(2), pp. 83-87. https://doi.org/10.2113/GSELEMENTS.4.2.83
22. Hao, J., Knoll, A.H., Huang, F., Schieber, J., Hazen, R.M. & Daniel, I. (2020). Cycling phosphorus on the Archean earth: part II. Phosphorus limitation on primary production in Archean ecosystems. Geochim. Cosmochim. Acta, 280, pp. 360-377. https://doi.org/10.1016/j.gca.2020.04.005
23. Li, H., Song, C., Yang, L., Qin, H., Cao, X. & Zhou, Y. (2021). Nutrients regeneration pathway, release potential, transformation pattern and algal utilization strategies jointly drove cyanobacterial growth and their succession. J. Environ. Sci., 103, pp. 255-267. https://doi.org/10.1016/j.jes.2020.11.010
24. Parfitt, R.L. (1989). Phosphate reactions with natural allophone, ferrihydrite and goethite. J Soil Sci., 40, pp. 359-369.
25. Arai, Y. & Sparks, D.L. (2007). Phosphate reaction dynamics in soils and soil minerals: a multiscale approach. Adv. Agron., 94, pp. 135-179. https://doi.org/10.1016/S0065-2113(06)94003-6
26. Johnston, J., Poulton, P., Fixen, P.E. & Curtin, D. (2013). Phosphorus: its efficient use in agriculture. Adv. Agron., 123, pp. 177-228. https://api.semanticscholar.org/CorpusID:91679203
27. Dejene, M., Abera, G. & Desalegn, T. (2023). The effect of phosphorus fertilizer sources and lime on acidic soil properties of mollic rhodic nitisol in Welmera District, Central Ethiopia. Appl. Environ. Soil Sci., 7002816. https://doi.org/10.1155/2023/7002816
28. Dong, Z., Liu, Y., Li, M., Ci, B., Lu, X., Feng, X. ...& Ma, F. (2023). Effect of different NPK fertilization timing sequences management on soil-petiole system nutrient uptake and fertilizer utilization efficiency of drip irrigation cotton. Sci. Rep., 13, 14287. https://doi.org/10.1038/s41598-023-40620-9
29. Lindsay, W.L., Vlek, P.L.G. & Chien, S.H. (1989). "Phosphate Minerals," In: Minerals in Soil Environment, 2nd Edition (Eds. J.B.Dixon and S.B.Weed). Soil Science Society of America, Madison, pp. 1089-1130
30. Larsen, S. (1967). Soil phosphorus. Adv. Agron., 19, pp. 151-210.
31. Deveau, A., Brulé, C., Palin, B., Champmartin, D., Rubini, P., Garbaye, J. ... & Frey-Klett, P. (2010). Role of fungal trehalose and bacterial thiamine in the improved survival and growth of the ectomycorrhizal fungus Laccaria bicolor S238N and the helper bacterium Pseudomonas fluorescens BBc6R8. Environ. Microbiol. Rep., 2, pp. 560-568. https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2010.00145.x
32. Wang, L.J. & Nancollas, G.H. (2008). Calcium orthophosphates: crystallization and dissolution. Chem Rev., 108(11), pp. 4628-4669. https://doi.org/10.1021/cr0782574
33. Turner, B.L., Papházy, M.J., Haygarth, P.M. & McKelvie, I.D. (2002). Inositol phosphates in the environment. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci., 357(1420), pp. 449-469. https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0837

34. Condron, L.M., Turner, B.L. & Cade-Menun, B.J. (2005). Chemistry and dynamics of soil organic phosphorus. In Phosphorus: Agriculture and the Environment. (Eds. J.T. Sims, A.N. Sharpley). American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Inc., Madison, WI, pp. 87-121.
35. Li, C., Li, Q., Wang, Z., Ji, G., Zhao, H., Gao, F. ... & Li, H. (2019). Environmental fungi and bacteria facilitate lecithin decomposition and the transformation of phosphorus to apatite. Sci. Rep., 9, 15291. https://doi.org/10.1038/s41598-019-51804-7
36. Nussaume, L., Kanno, S., Javot, H., Marin, E., Pochon, N., Ayadi, A. ... & Thibaud, M.C. (2011). Phosphate import in plants: Focus on the PHT1 transporters. Front. Plant Sci., 2, 83. https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00083
37. Tariq, A., Zeng, F., Graciano, C., Ullah, A., Sadia, S., Ahmed, Z. & Zhang, Z. (2023). Regulation of Metabolites by Nutrients in Plants. In Plant Ionomics (Eds. V.P. Singh and M.H. Siddiqui), pp. 1-18. https://doi.org/10.1002/9781119803041.ch1
38. Veronica, N., Subrahmanyam, D., Vishnu Kiran, T., Yugandhar, P., Bhadana, V.P., Padma, V. ... & Voleti, S.R. (2017). Influence of Low Phosphorus Concentration on Leaf Photosynthetic Characteristics and Antioxidant Response of Rice Genotypes. Photosynthetica, 55, pp. 285-293. https://doi.org/10.1007/s11099-016-0640-4
39. Nord, E.A. & Lynch, J.P. (2008). Delayed Reproduction in Arabidopsis thaliana Improves Fitness in Soil with Suboptimal Phosphorus Availability. Plant Cell Environ., 31, pp. 1432-1441. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01857.x
40. Sandaña, P. & Pinochet, D. (2011). Ecophysiological Determinants of Biomass and Grain Yield of Wheat under P Deficiency. Field Crops Res. 120, pp. 311-319. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.11.005
41. Taliman, N.A., Dong, Q., Echigo, K., Raboy, V. & Saneoka, H. (2019). Effect of Phosphorus Fertilization on the Growth, Photosynthesis, Nitrogen Fixation, Mineral Accumulation, Seed Yield, and Seed Quality of a Soybean Low-Phytate Line. Plants, 8(5), 119. https://doi.org/10.3390/рослини8050119
42. Isidra-Arellano, M.C., Delaux, P.M. & Valds-Lpez, O. (2021). The Phosphate Starvation Response System: Its Role in the Regulation of Plant-Microbe Interactions. Plant Cell Physiol., 62, pp. 392-400. https://doi.org/10.1093/pcp/pcab016
43. Jacob, J. & Lawlor, D.W. (1991). Stomatal and Mesophyll Limitations of Photosynthesis in Phosphate Deficient Sunflower, Maize and Wheat Plants. J. Exp. Bot., 42, pp. 1003-1011. https://doi.org/10.1093/jxb/42.8.1003
44. Carstensen, A., Herdean, A., Schmidt, S.B., Sharma, A., Spetea, C., Pribil, M. & Husted, S. (2018). The Impacts of Phosphorus Deficiency on the Photosynthetic Electron Transport Chain. Plant Physiol., 177, pp. 271-284. https://doi.org/10.1104/стор.17.01624
45. Saengwilai, P.J., Bootti, P. & Klinnawee, L. (2023). Responses of Rubber Tree Seedlings (Hevea brasiliensis) to Phosphorus Deficient Soils. Soil Sci. Plant Nutr., 69, pp. 78-87. https://doi.org/10.1080/00380768.2022.2164675
46. Iqbal, A., Qiang, D., Xiangru, W., Huiping, G., Hengheng, Z., Xiling, Z. & Meizhen, S. (2023). Genotypic Variation in Cotton Genotypes for Low Phosphorus Tolerance and Efficiency Under Different Growth Conditions. Gesunde Pflanzen, 75, pp. 1-19. https://doi.org/10.1007/s10343-022-00823-y
47. Malhotra, H., Pandey, R. & Sharma, S. (2018). Phosphorus Nutrition: Plant Growth in Response to Deficiency and Excess. In Plant Nutrients and Abiotic Stress Tolerance. Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, pp. 171-190. https://doi.org/10.1007/978-981-10-9044-8_7
48. Jezek, M., Allan, A.C., Jones, J.J. & Geilfus, C.-M. (2023). Why Do Plants Blush When They Are Hungry? New Phytol. 239, pp. 494-505. https://doi.org/10.1111/nph.18833
49. Lopez, G., Ahmadi, S.H., Amelung, W., Athmann, M., Ewert, F., Gaiser, T. ... & Seidel, S.J. (2023). Nutrient Deficiency Effects on Root Architecture and Root-to-Shoot Ratio in Arable Crops. Front. Plant Sci., 13, 5385. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1067498
50. Abobatta, W. & Abd Alla, M. (2023). Role of Phosphates Fertilizers in Sustain Horticulture Production: Growth and Productivity of Vegetable Crops. Asian J. Agric. Res., 17, pp. 1-7. https://doi.org/10.3923/ajar.2023.1.7

51. Balemi, T. & Negisho, K. (2012). Management of soil phosphorus and plant adaptation mechanisms to phosphorus stress for sustainable crop production: A review. J. Soil Sci. Plant Nutr., 12(3), pp. 547-562. https://doi.org/10.4067/S0718-95162012005000015
52. Le Noe, J., Billen, G., Esculier, F. & Garnier, J. (2018). Long-term socioecological trajectories of agro-food systems revealed by N and P flows in French regions from 1852 to 2014. Agric. Ecosyst. Environ., 265, pp. 132-143. https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.06.006
53. López-Arredondo, D.L., Leyva- González, M.A., González-Morales, S.I., López-Bucio, J. & Herrera-Estrella, L. (2014). Phosphate nutrition: Improving low-phosphate tolerance in crops. Ann. Rev. Plant Biol., 65, pp. 95-123. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-035949
54. Vengavasi, K. & Pandey, R. (2018). Root exudation potential in contrasting soybean genotypes in response to low soil phosphorus availability is determined by photo-biochemical processes. Plant Physiol. Biochem., 124, pp. 1-9. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.01.002
55. Ramaekers, L., Remans, R., Rao, I.M., Blair, M.W. & Vanderleyden, J. (2010). Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. Field Crop. Res., 117(2-3), pp. 169-176. https://doi.org 10.1016/j.fcr.2010.03.001
56. Nguyen, V.L. & Stangoulis, J. (2019). Variation in Root System Architecture and Morphology of Two Wheat Genotypes Is a Predictor of Their Tolerance to Phosphorus Deficiency. Acta Physiol. Plant., 41, 109. https://doi.org/10.1007/s11738-019-2891-0
57. Lynch, J.P. (2019). Root phenotypes for improved nutrient capture: an underexploited opportunity for global agriculture. New Phytol., 223, pp. 548-564. https://doi.org/10.1111/nph.15738
58. Zhang, Z., Zhu, L., Li, D., Wang, N., Sun, H., Zhang, Y. ... & Liu, L. (2021). In situ root phenotypes of cotton seedlings under phosphorus stress revealed through RhizoPot. Front. Plant Sci., 12, 716691. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.716691
59. Ligaba, A., Yamaguchi, M., Shen, H., Sasaki, T., Yamamoto, Y. & Matsumoto, H. (2004). Phosphorus Deficiency Enhances Plasma Membrane H+-ATPase Activity and Citrate Exudation in Greater Purple Lupin (Lupinus pilosus). Funct. Plant Biol., 31, pp. 1075-1083. https://doi.org/10.1071/FP04091
60. Cosse, M. & Seidel, T. (2021). Plant Proton Pumps and Cytosolic PH-Homeostasis. Front. Plant Sci., 12, 846. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.672873
61. Lynch, J.P. (2011). Root Phenes for Enhanced Soil Exploration and Phosphorus Acquisition: Tools for Future Crops. Plant Physiol., 156(3), pp. 1041-1049. https://doi.org/10.1104/pp.111.175414
62. Bayuelo-Jiménez, J.S. & Ochoa-Cadavid, I. (2014). Phosphorus acquisition and internal utilization efficiency among maize landraces from the central Mexican highlands. Field Crop. Res., 156, pp. 123-134. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.11.005
63. Irfan, M., Aziz, T., Maqsood, M.A., Bilal, H.M., Siddique, K.H.M. & Xu, M. (2020). Phosphorus (P) Use Efficiency in Rice Is Linked to Tissue-Specific Biomass and P Allocation Patterns. Sci. Rep., 10, 4278. https://doi.org/10.1038/s41598-020-61147-3
64. Du, E., Terrer, C., Pellegrini, A.F.A., Ahlström, A., van Lissa, C., Zhao, X. ... & Jackson, R.B. (2020). Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. Nat. Geosci., 13, pp. 221-226. https://doi.org/10.1038/s41561-019-0530-4
65. Richardson, A.E., George, T.S., Hens, M. & Simpson, R.J. (2005). Utilization of soil organic phosphorus by higher plants. In Organic Phosphorus in the Environment. (Eds. B.L. Turner, E. Frossard, D.S. Baldwin). CABI, Wallingford, UK, pp. 165-184. https://doi.org/10.1079/9780851998220.0165
66. Bucher, M. (2007). Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. New Phytol., 173, pp. 11-26. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01935.x
67. Gerretsen, F.C. (1948). The influence of microorganisms on the phosphate intake by the plant. Plant Soil., 1, pp. 51-81. https://doi.org/10.1007/BF02080606
68. Pikovskaya, R.I. (1984). Mobilization of phosphorus in the soil in connection with the vital activity of certain types of microorganisms (Mobilizatsiya fosfora v pochve v svyazi s zhiznedeyatel'nost'yu nekotorykh vidov mikroorganizmov). Microbiology, 17, pp. 362-370.

69. Richardson, A.E. (2007). Making microorganisms mobilize soil phosphorus. In: First International Meeting on Microbial Phosphate Solubilization. Developments in Plant and Soil Sciences (Eds. E. Velázquez, C. Rodríguez-Barrueco). 102. Springer, Dordrecht, pp. 85-90. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5765-6_10
70. Wang, Y. & Lambers, H. (2020). Root-released organic anions in response to low phosphorus availability: Recent progress, challenges and future perspectives. Plant and Soil., 447, pp. 135-156. https://doi.org/10.1007/s11104-019-03972-8
71. Peñuelas, J., Zheng, B., Tariq, A. & Sardans, J. (2026). Microbial phosphorus cycling in terrestrial ecosystems. Nat Rev Microbiol., 24, pp. 478-495. https://doi.org/10.1038/s41579-026-01296-w
72. Jiang, Y., Ge, F., Li, F., Zhang, D., Deng, S. & Tian, J. (2020). Intracellular metabolomics switching alters extracellular acid production and insoluble phosphate solubilization behavior in Penicillium oxalicum. Metabolites, 10(11), 441. https://doi.org/10.3390/metabo10110441
73. Turner, B.L., Lambers, H., Condron, L.M., Cramer, M.D., Leake, J.R., Richardson, A.E. & Smith, S.E. (2013). Soil microbial biomass and the fate of phosphorus during long-term ecosystem development. Plant Soil., 367, pp. 225-234. https://doi.org/10.1007/s11104-012-1493-z
74. Oberson, A. & Joner, E.J. (2005). Microbial turnover of phosphorus in soil. In Organic phosphorus in the environment. (Eds. B.L. Turner, E. Frossard, and D.S. Baldwin). CABI Wallingford, UK, pp. 133-164. https://doi.org/10.1079/9780851998220.0000
75. Richardson, A.E. & Simpson, R.J. (2011). Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. Plant Physiol., 156(3), pp. 989-996. https://doi.org/10.1104/pp.111.175448
76. Zeng, Q., Penuelas, J., Sardans, J., Zhang, Q., Zhou, J., Yue, K. ...& Fan, Y. (2024). Keystone bacterial functional module activates P-mineralizing genes to enhance enzymatic hydrolysis of organic P in a subtropical forest soil with 5-year N addition. Soil Biol. Biochem., 192, 109383. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109383
77. Alori, E.T., Glick, B.R. & Babalola, O.O. (2017). Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture. Front. Microbiol., 8, 971. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00971
78. Luo, L., Meng, H. & Gu, J.-D. (2017). Microbial extracellular enzymes in biogeochemical cycling of ecosystems. J. Environ. Manag., 197(15), pp. 539-549. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.04.023
79. Santos-Beneit, F. (2015). The Pho regulon: a huge regulatory network in bacteria. Front. Microbiol., 3, 402. https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00402
80. Devine, K.M. (2018). Activation of the PhoPR-mediated response to phosphate limitation is regulated by wall teichoic acid metabolism in Bacillus subtilis. Front. Microbiol., 9, 2678. https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02678
81. Rao, N.N., Gomez-Garcia, M.R. & Kornberg, A. (2009). Inorganic polyphosphate: essential for growth and survival. Annu. Rev. Biochem., 78, pp. 605-647. https://doi.org/10.1146/annurev.biochem.77.083007.093039
82. Cleveland, C.C. & Liptzin, D.C. (2007). N:P stoichiometry in soil: is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? Biogeochemistry, 85(3), pp. 235-252. https://doi.org/10.1007/s10533-007-9132-0
83. Babalola, O.O. & Glick, B.R. (2012). The use of microbial inoculants in African agriculture: current practice and future prospects. J. Food Agric. Environ., 10, pp. 540-549. https://doi.org/10.5897/SRE11.1714
84. Wang, G., Jin, Z., Wang, X., George, T.S., Feng, G. & Zhang, L. (2022). Simulated Root Exudates Stimulate the Abundance of Saccharimonadales to Improve the Alkaline Phosphatase Activity in Maize Rhizosphere. Appl. Soil Ecol., 170, 104274. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104274
85. Kumar, S., Bauddh, K., Barman, S.C. & Singh, R.P. (2014). Amendments of microbial bio fertilizers and organic substances reduces requirement of urea and DAP with enhanced nutrient availability and productivity of wheat (Triticum aestivum L.). Ecol. Eng., 71, pp. 432-437. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.07.007
86. Jahan, M., Mahallati, M.N., Amiri, M.B. & Ehyayi, H.R. (2013). Radiation absorption and use efficiency of sesame as affected by biofertilizers inoculation in a low input crop-

ping system. Ind. Crops Prod., 43, pp. 606-611. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.08.012
87. David, P.R.R.S., Linda, R. & Rhema, S.B. (2014). Molecular characterization of phosphate solubilizing bacteria (PSB) and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) from pristine soils. Int. J. Innov. Sci. Eng. Technol., 1, pp. 317-324.
88. Zhao, K., Penttinen, P., Zhang, X., Ao, X., Liu, M., Yu, X. & Chen, Q. (2014). Maize rhizosphere in Sichuan, China, hosts plant growth promoting Burkholderia cepacia with phosphate solubilizing and antifungal abilities. Microbiol. Res., 169, pp. 76-82. https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.07.003
89. Istina, I.N., Widiastuti, H., Joy, B. & Antralina, M. (2015). Phosphatesolubilizing microbe from Saprists peat soil and their potency to enhance oil palm growth and P uptake. Proc. Food Sci., 3, pp. 426-435. https://doi.org/10.1016/j.profoo.2015.01.047
90. Chakraborty, U., Chakraborty, B.N., Basnet, M. & Chakraborty, A.P. (2009). Evaluation of Ochrobactrum anthropi TRS-2 and its tac-based formulation for enhancement of growth of tea plants and management of brown root rot disease. J. Appl. Microbiol., 107, pp. 625-634. https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2009.04242.x
91. Zhu, F., Qu, L., Hong, X. & Sun, X. (2011). Isolation and characterization of a phosphate solubilizing halophilic bacterium Kushneria sp. YCWA18 from Daqiao Saltern on the coast of yellow sea of China. Evid. Based Complement. Alternat. Med., 615032. https://doi.org/10.1155/2011/615032
92. Fernández Bidondo, L., Silvani, V., Colombo, R., Pérgola, M., Bompadre, J. & Godeas, A. (2011). Pre-symbiotic and symbiotic interactions between Glomus intraradices and two Paenibacillus species isolated from AM propagules. In vitro and in vivo assays with soybean (AG043RG) as plant host. Soil Biol. Biochem., 43, pp. 1866-1872. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.05.004
93. Tajini, F., Trabelsi, M. & Drevon, J.J. (2012). Combined inoculation with Glomus intraradices and Rhizobium tropici CIAT899 increases phosphorus use efficiency for symbiotic nitrogen fixation in common bean (Phaseolus vulgaris L.). Saudi J. Biol. Sci., 19, pp. 157-163. https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2011.11.003
94. Postma, J., Nijhuis, E.H. & Someus, E. (2010). Selection of phosphorus solubilizing bacteria with biocontrol potential for growth in phosphorus rich animal bone charcoal. Appl. Soil Ecol., 46, pp. 464-469. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.08.016
95. Wu, X., Cui, Z., Peng, J., Zhang, F. & Liesack, W. (2022). Genome-resolved metagenomics identifies the particular genetic traits of phosphate-solubilizing bacteria in agricultural soil. ISME Commun., 2, Art. 17. https://doi.org/10.1038/s43705-022-00100-z
96. Aallam, Y., Dhiba, D., Lemriss, S., Souiri, A., Karray, F., Rasafi, T.E. ... & Hamdali, H. (2021). Isolation and characterization of phosphate solubilizing Streptomyces sp. endemic from sugar beet fields of the Beni-Mellal region in Morocco. Microorganisms, 9(5), 914. https://doi.org/10.3390/microorganisms9050914
97. De Zutter, N., Ameye, M., Vermeir, P., Verwaeren, J., De Gelder, L. & Audenaert, K. (2022). Innovative rhizosphere-based enrichment under P-limitation selects for bacterial isolates with high-performance P-solubilizing traits. Microbiol. Spectr., 10, e0205222. https://doi.org/10.1128/spectrum.02052-22
98. Srinivasan, R., Yandigeri, M.S., Kashyap, S. & Alagawadi A.R. (2012). Effect of salt on survival and P-solubilization potential of phosphate solubilizing microorganisms from salt affected soils. Saudi J. Biol. Sci., 19, pp. 427-434. https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2012.05.004
99. Sharma, S.B., Sayyed, R.Z., Trivedi, M.H. & Gobi, T.A. (2013). Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. SpringerPlus, 2, 587. https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-587
100. Shakhovnina, O.O., Nadkernychna, O.V. & Pyshchur, İ.M. (2025). Phosphate-mobilising properties of fungi of the genus Penicillium isolated from soybean histosphere. Agricult. microbiol., 41, pp. 19-33. https://doi.org/10.35868/1997-3004.41.19-33
101. Fatima, F., Ahmad, M., Verma, S. & Pathak, N. (2022). Relevance of phosphate solubilizing microbes in sustainable crop production: a review. Int. J. Environ. Sci. Technol., 19, pp. 9283-9296. https://doi.org/10.1007/s13762-021-03425-9
102. Long, X.-E., Yao, H., Huang, Y., Wie, W. & Zhu, Y.-G. (2018). Phosphate levels influence the utilisation of rice rhizodeposition carbon and the phosphate-solubilising microbial community in a paddy soil. Soil Biol. Biochem., 118, pp. 103-114. https://doi.org 10.1016/j.soilbio.2017.12.014

103. Khan, M.S., Zaidi, A. & Wani, P.A. (2007). Role of phosphate-solubilizing microorganisms in sustainable agriculture. Rev. Agron. Sustain. Dev., 27, pp. 29-43. https://doi.org/10.1051/agro:2006011
104. Chen, W., Yang, F., Zhang, L. & Wang, J. (2015). Organic acid secretion and phosphate solubilizing efficiency of Pseudomonas sp. PSB12: effects of phosphorus forms and carbon sources. Geomicrobiol. J., 33, pp. 870-877. https://doi.org/10.1080/01490451.2015.1123329
105. Wei, Y., Zhao, Y., Shi, M., Cao, Z., Lu, Q., Yang, T. ... & Wei. Z. (2018). Effect of organic acids production and bacterial community on the possible mechanism of phosphorus solubilization during composting with enriched phosphatesolubilizing bacteria inoculation. Biores. Technol., 247, pp. 190-199. https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.09.092
106. Li, Z., Bai, T., Dai L., Wang F., Tao J., Meng S. ... & Hu S. (2016). A study of organic acid production in contrasts between two phosphate solubilizing fungi: Penicillium oxalicum and Aspergillus niger. Sci. Rep., 6, 25313. https://doi.org/10.1038/srep25313
107. Kalayu, G. (2019). Phosphate solubilizing microorganisms: promising approach as biofertilizers. Int. J. Agron. ,4917256. https://doi.org/10.1155/2019/4917256
108. Azaroual, S.E., Hazzoumi, Z., Mernissi, N.E., Aasfar, A., Meftah Kadmiri, I. & Bouizgarne, B. (2020). Role of inorganic phosphate solubilizing Bacilli isolated from moroccan phosphate rock mine and rhizosphere soils in wheat (Triticum aestivum L) phosphorus uptake. Curr. Microbiol., 77, pp. 2391-2404. https://doi.org/10.1007/s00284-020-02046-8
109. Venkiteshwaran, K., Kennedy, E., Graeber, C., Mallick, S.P., Mcnamara, P.J. & Mayer, B.K. (2021). Conversion of soluble recalcitrant phosphorus to recoverable orthophosphate form using UV/H2O2. Chemosphere, 278, 130391. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.130391
110. Campos, A.L., Fronza, B.M., Rodrigues, M.C., Souza Chiari, M.D.E. & Braga, R.R. (2023). Influence of the calcium orthophosphate: glass ratio and calcium orthophosphate functionalization on the degree of conversion and mechanical properties of resin-based composites. J. Biomed. Mater. Res. B., 111, pp. 95-102. https://doi.org/10.1002/jbm.b.35136
111. Adeleke, R., Nwangburuka, C. & Oboirien, B. (2017). Origins, roles and fate of organic acids in soils: a review. S. Afr. J. Bot., 108, pp. 393-406. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.09.002
112. Rawat, P., Das, S., Shankhdhar, D. & Shankhdhar, S. (2021). Phosphate-solubilizing microorganisms: mechanism and their role in phosphate solubilization and uptake. J. Soil Sci. Plant Nutr., 21, pp. 49-68. https://doi.org/10.1007/s42729-020-00342-7
113. Liang, J-L., Liu, J., Jia, P., Yang, T-T., Zeng, Q-W., Zhang, S-C. ...& Jin-tian Li, J-T. (2020). Novel phosphate-solubilizing bacteria enhance soil phosphorus cycling following ecological restoration of land degraded by mining. ISME J. 14, pp. 1600-1613. https://doi.org/10.1038/s41396-020-0632-4
114. Bhattacharyya, P., Goswami, M. & Bhattacharyya, L. (2016). Perspective of beneficial microbes in agriculture under changing climatic scenario: a review. J. Phytology, 8, pp. 26-41. https://doi.org/10.19071/jp.2016.v8.3022
115. Zeroual, Y., Chadghan, R., Hakam, A. & Kossir, A. (2012). Biosolubilization of mineral insoluble phosphates by immobilized fungi (Aspergillus niger) in fluidized bed bioreactor. J. Biotechnol. Biomater., S6(01), e004. https://doi.org/10.4172/2155-952X.S6-004
116. Behera, B.C., Yadav, H., Singh, S.K., Mishra, R.R., Sethid, B.K., Dutta, S.K. & Thatoi, HN. (2017). Phosphate solubilization and acid phosphatase activity of Serratia sp. isolated from mangrove soil of Mahanadi river delta, Odisha, India. J. Genet. Eng. Biotechnol., 15, pp. 169-178. https://doi.org/10.1016/j.jgeb.2017.01.003
117. Trivedi, P. & Sa, T. (2008). Pseudomonas corrugata (NRRL B-30409) mutants increased phosphate solubilization, organic acid production, and plant growth at lower temperatures. Curr. Microbiol., 56, pp. 140-144. https://doi.org/10.1007/s00284-007-9058-8
118. Shrivastava, M., Srivastava, P. & D'souza, S. (2018). "Phosphate-solubilizing microbes: diversity and phosphates solubilization mechanism". In Role of rhizospheric microbes in soil. (ed. V. Meena). Singapore: Springer, pp. 137-165.

119. Dipta, B., Bhardwaj, S., Kaushal, M., Kirti, S. & Sharma, R. (2019). Obliteration of phosphorus deficiency in plants by microbial interceded approach. Symbiosis, 78, pp. 163-176. https://doi.org/10.1007/s13199-019-00600-y
120. Naseem, H., Ahsan, M., Shahid, M.A. & Khan, N. (2018). Exopolysaccharides producing rhizobacteria and their role in plant growth and drought tolerance. J. Basic Microbiol., 58, pp. 1009-1022. https://doi.org/10.1002/jobm.201800309
121. Thampi, M., Dhanraj, N., Prasad, A., Ganga, G. & Jisha, M. (2023). Phosphorus solubilizing microbes (PSM): biological tool to combat salinity stress in crops. Symbiosis, 91, pp. 15-32. https://doi.org/10.1007/s13199-023-00947-3
122. Mendoza-Arroyo, G.E., Chan-Bacab, M.J., Aguila-Ramírez, R.N., Ortega-Morales, B.O., Canché Solís, R.E., Chab-Ruiz, A.O. ... & Camacho-Chab, J.C. (2020). Inorganic phosphate solubilization by a novel isolated bacterial strain Enterobacter sp. ITCB-09 and its application potential as biofertilizer. Agriculture, 10, 383. https://doi.org/10.3390/agriculture10090383
123. Liu, F., Qian, J., Zhu, Y., Wang, P., Hu, J., Lu, B. ... & Li, F. (2024). Phosphate solubilizing microorganisms increase soil phosphorus availability: a review. Geomicrobiol. J., 41, pp. 1-16. https://doi.org/10.1080/01490451.2023.2272620
124. Prabhu, N., Borkar, S. & Garg, S. (2018). Phosphate solubilization mechanisms in alkaliphilic bacterium Bacillus marisflavi FA7. Curr. Sci., 114, pp. 845-853. https://doi.org/10.18520/cs/v114/i04/845-853
125. Turner, B.L., Wells, A. & Condron, L.M. (2014). Soil organic phosphorus transformations along a coastal dune chronosequence under New Zealand temperate rain forest. Biogeochemistry, 121(3), pp. 595-611. https://doi.org/10.1007/s10533-014-0025-8
126. Jarosch, K.A., Kandeler, E., Frossard, E. & Bunemann, E.K. (2019). Is the enzymatic hydrolysis of soil organic phosphorus compounds limited by enzyme or substrate availability? Soil Biol. Biochem., 139, 107628. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107628
127. Stefanoni Rubio, P.J., Godoy, M.S., Della Mónica, I.F., Pettinari, M.J., Godeas, A.M. & Scervino, J.M. (2016). Carbon and nitrogen sources influence tricalcium phosphate solubilization and extracellular phosphatase activity by Talaromyces flavus. Curr. Microbiol., 72, pp. 41-47. https://doi.org/10.1007/s00284-015-0914-7
128. Luo G., Sun, B., Li, L., Li, M., Liu, M., Zhu, Y. ... & Shen, Q. (2019). Understanding how long-term organic amendments increase soil phosphatase activities: insight into phoD- and phoC-harboring functional microbial populations. Soil Biol. Biochem., 139, 107632. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107632
129. Park, Y., Solhtalab, M., Thongsomboon, W. & Aristilde, L. (2022). Strategies of organic phosphorus recycling by soil bacteria: acquisition, metabolism, and regulation. Environ. Microbiol. Rep., 14(1), pp. 3-24. https://doi.org/10.1111/1758-2229.13040
130. Juma, N.G. & Tabatabai, M.A. (1988). Phosphatase activity in corn and soybean roots: Conditions for assay and effects of metals. Plant Soil., 107, pp. 39-47. https://doi.org/10.1007/BF02371542
131. Nannipieri, P., Giagnoni, L., Landi, L. & Renella, G. (2011) Role of Phosphatase Enzymes in Soil. In: Phosphorus in Action: Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling (Eds. E. Bunemann, A. Oberson and F. Frossard). Springer, Berlin, pp. 215-243. https://doi.org/10.1007/978-3-642-15271-9_9
132. Sato, T., Ezawa, T., Cheng, W. & Tawaraya, K. (2015). Release of acid phosphatase from extraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungus Rhizophagus clarus. Soil Sci. Plant Nutr., 61, pp. 269-274. https://doi.org/10.1080/00380768.2014.993298
133. Ragot, S.A., Kertesz, M.A. & Bunemann, E.K. (2015). phoD alkaline phosphatase gene diversity in soil. Appl. Environ. Microbiol., 81(20), pp. 7281-7289. https://doi.org/10.1128/AEM.01823-15
134. Liu, X., Han, R., Cao, Y., Turner, B.L. & Ma, L.Q. (2022). Enhancing phytate availability in soils and phytate-P acquisition by plants: a review. Environ. Sci. Technol., 56, pp. 9196-9219. https://doi.org/10.1021/acs.est.2c00099
135. Ortega-Torres, A.E., Rico-García, E., Guzmán-Cruz, R., Torres-Pacheco, I., Tovar-Pérez, E.G., and Guevara-González, R.G. (2021). Addition of phosphatases and phytases to mature compost to increase available phosphorus: a short study. Agronomy, 11, 2555. https://doi.org/10.3390/agronomy11122555

136. Chen, A. & Arai, Y. (2023). A review of the reactivity of phosphatase controlled by clays and clay minerals: implications for understanding phosphorus mineralization in soils. Clay Clay Miner., 71, pp. 119-142. https://doi.org/10.1007/s42860-023-00243-7
137. Borges, B., Gallo, G., Coelho, C., Negri, N., Maiello, F., Hardy, L. & Würtele, M. (2021). Dynamic cross correlation analysis of Thermus thermophilus alkaline phosphatase and determinants of thermostability. Biochim. Biophys. Acta, 1865, 129895. https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2021.129895
138. Cheng, Y., Narayanan, M., Shi, X., Chen, X., Li, Z. & Ma, Y. (2023). Phosphate-solubilizing bacteria: their agroecological function and optimistic application for enhancing agro-productivity. Sci. Total Environ., 901, 166468. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166468
139. Xie, E., Su, Y., Deng, S., Kontopyrgou, M. & Zhang, D. (2021). Significant influence of phosphorus resources on the growth and alkaline phosphatase activities of Microcystis aeruginosa. Environ. Pollut., 268, 115807. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.115807
140. Jochimsen, B., Lolle, S., McSorley, F.R., Nabi, M., Stougaard, J., Zechel D.L. & Hove-Jensen, B. (2011). Five phosphonate operon gene products as components of a multi-subunit complex of the carbon-phosphorus lyase pathway. Proc. Natl Acad. Sci. USA, 108, pp. 11393-11398. https://doi.org/10.1073/pnas.1104922108
141. Hove-Jensen, B., Zechel, D.L. & Jochimsen, B. (2014). Utilization of glyphosate as phosphate source: biochemistry and genetics of bacterial carbon-phosphorus lyase. Microbiol. Mol. Biol. Rev., 78(1), pp. 176-197. https://doi.org/10.1128/MMBR.00040-13
142. Kourtaki, K., Buchner, D., Martin, P.R., Thompson, K.J. & Haderlein, S.B. (2025). Influence of organophosphonates as alternative P-sources on bacterial transformation of glyphosate. Environ. Pollut., 371, 125872. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2025.125872
143. Oliverio, A.M., Bissett, A., McGuire, K., Saltonstall, K., Turner B.L. & Fierer, N. (2020). The role of phosphorus limitation in shaping soil bacterial communities and their metabolic capabilities. mBio, 11, e01718-e01720. https://doi.org/10.1128/mBio.01718-20
144. Sinsabaugh, R.L., Hill, B.H. & Follstad Shah, J.J. (2009). Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. Nature, 462(7274), pp. 795-798. https://doi.org/10.1038/nature08632
145. Čapek, P., Kotas, P., Manzoni, S. & Šantručkova, H. (2016). Drivers of phosphorus limitation across soil microbial communities. Funct. Ecol., 30, pp. 1705-1713. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12650
146. Boden, J.S., Zhong, J., Anderson, R.E. & Stueken, E E. (2024). Timing the evolution of phosphorus-cycling enzymes through geological time using phylogenomics. Nat. Commun.,15, 3703. https://doi.org/10.1038/s41467-024-47914-0
147. Hsieh, Y.-J. & Wanner, B.L. (2010). Global regulation by the seven-component Pi signaling system. Curr. Opin. Microbiol., 13, pp. 198-203. https://doi.org/10.1016/j.mib.2010.01.014
148. Xiao, H., Li, S., Qi, R., Hu, Y., Jiang, X., Luo, J. ... & Liu, S. (2026). Molecular mechanism of phosphate import by the bacterial PstSCAB transporter. Nat. Commun., 17, Art. 2294. https://doi.org/10.1038/s41467-026-69153-1
149. Xu, Y., Gu, B., Yao, H., Schultz-Johansen, M., Wilkie, I., Klau, L.J. ... & Jan-Hendrik Hehemann J-H. (2026). Phosphate deprivation restricts bacterial degradation of the marine polysaccharide fucoidan. Nat. Microbiol., 11, pp. 391-405. https://doi.org/10.1038/s41564-025-02240-z
150. Kornberg, A., Rao, N.N. & Ault-Riche, D. (1999). Inorganic polyphosphate: a molecule of many functions. Annu. Rev. Biochem., 68, pp. 89-125. https://doi.org/10.1146/annurev.biochem.68.1.89
151. Seeling, B. & Zasoski, R.J. (1993) Microbial effects in maintaining organic and inorganic solution phosphorus concentrations in a grassland topsoil. Plant Soil, 148, pp. 277-284. https://doi.org/10.1007/BF00012865
152. Olander, L.P. & Vitousek, P.M. (2004) Biological and geochemical sinks for phosphorus in soil from a wet tropical forest. Ecosyst., 7(4), pp. 404-419. https://doi.org/10.1007/s10021-004-0264-y
153. Turner, B.L. & Haygarth, P.M. (2001) Biogeochemistry: phosphorus solubilization in rewetted soils. Nature, 411(6835), 258. https://doi.org/10.1038/35077146
154. Bonkowski, M (2004) Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. New Phytol., 162, pp. 617-631. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01066.x

155. Macklon, A.E.S., Grayston, S.J., Shand, C.A., Sim, A., Sellars, S. & Ord, B.G. (1997) Uptake and transport of phosphorus by Agrostis capillaris seedlings from rapidly hydrolysed organic sources extracted from P32-labelled bacterial cultures. Plant Soil, 190(1), pp. 163-167. https://doi.org/10.1023/A:1004294617461
156. Jakobsen, I., Leggett, M.E. & Richardson, A.E. (2005) Rhizosphere microorganisms and plant phosphorus uptake. In Phosphorus: Agriculture and the Environment. (Eds. J.T. Sims, A.N. Sharpley). American Society for Agronomy, Madison, WI, pp. 437-494. https://doi.org/10.1007/S11104-009-9895-2
157. Richardson, A.E., Barea, J.M., McNeill, A.M. & Prigent-Combaret, C. (2009) Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. Plant Soil, 321, pp. 305-339. https://doi.org/10.1007/s11104-009-9895-2
158. Hayat, R., Ali S., Amara, U., Khalid, R. & Ahmed, I. (2010) Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. Ann Microbiol., 60(4), pp. 579-598. https://doi.org/10.1007/s13213-010-0117-1
159. Rasul, M., Yasmin, S., Yahya, M., Breitkreuz, C., Tarkka, M. & Reitz, T. (2021). The wheat growth-promoting traits of Ochrobactrum and Pantoea species, responsible for solubilization of different P sources, are ensured by genes encoding enzymes of multiple P-releasing pathways. Microbiol. Res., 246, 126703. https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126703
160. van der Heijden, M.G.A., Martin, F.M., Selosse, M. & Sanders, I.R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. New Phytol., 205, pp. 1406-1423. https://doi.org/10.1111/nph.13288
161. Genre, A., Lanfranco, L., Perotto, S. & Bonfante, P. (2020). Unique and common traits in mycorrhizal symbioses. Nat. Rev. Microbiol., 18, pp. 649-660. https://doi.org/10.1038/s41579-020-0402-3
162. Shi, J., Wang, X. & Wang, E. (2023). Mycorrhizal symbiosis in Plant Growth and Stress Adaptation: From Genes to Ecosystems. Annu. Rev. Plant Biol., 74. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-061722-090342
163. Jiang, Q., Jia, L., Chen, W., Zheng, Z., Lin, C., Zhu, L. ... & Chen, G. (2025). Complementary foraging of roots and mycorrhizal fungi among nutrient patch types in four subtropical monospecific broadleaved tree plantations. New Phytol., 247, pp. 1401-1414. https://doi.org/10.1111/nph.70263
164. Liu, Z., Hu, B., Flemetakis, E., Haensch, R., Franken, P. & Rennenberg, H. (2026). Convergent evolution and adaptive diversification of root symbioses. Biol. Rev., 101, pp. 147-162. https://doi.org/10.1111/brv.70077
165. Brown, L.K., George, T.S., Barrett, G.E., Hubbard, S.F. & White, P.J. (2013). Interactions between root hair length and arbuscular mycorrhizal colonisation in phosphorus deficient barley (Hordeum vulgare). Plant Soil, 372, pp. 195-205. https://doi.org/10.1007/s11104-013-1718-9
166. Brisson, V.L., Richardy, J., Kosina, S.M., Northen, T.R., Vogel, J.P. & Gaudin, A.C.M. (2022). Phosphate Availability Modulates Root Exudate Composition and Rhizosphere Microbial Community in a Teosinte and a Modern Maize Cultivar. Phytobiomes J., 6, pp. 83-94. https://doi.org/10.1094/PBIOMES-06-21-0041-R
167. Paries, M. & Gutjahr, C. (2023). The good, the bad, and the phosphate: regulation of beneficial and detrimental plant—microbe interactions by the plant phosphate status. New Phytol., & 239(1), pp. 29-46. https://doi.org/10.1111/nph.18933
168. Wang, W., Shi, J., Xie, Q., Jiang, Y., Yu, N. & Wang, E. (2017). Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. Mol. Plant, 10, pp. 1147-1158. https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012
169. Brundrett, M.C. & Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. New Phytol., 220, pp. 1108-1115. https://doi.org/10.1111/nph.14976
170. Shi, J., Zhao, B., Zheng, S., Zhang, X., Wang, X., Dong, W. ... & Wang E.. (2021). A phosphate starvation response-centered network regulates mycorrhizal symbiosis. Cell, 184, pp. 5527-5540, e18. https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.09.030
171. Ma, X., Li, X. & Ludewig, U. (2021). Arbuscular mycorrhizal colonization outcompetes root hairs in maize under low phosphorus availability. Ann. Bot., 127, pp. 155-166. https://doi.org/10.1093/aob/mcaa159

172. Gregory, P.J. (2022). Russell review: are plant roots only “in” soil or are they “of” it? Roots, soil formation and function. Eur. J. Soil Sci., 73, e13219. https://doi.org/10.1111/ejss.13219
173. Anjum, A.N., Masood, A., Umar, S. & Khan, N.A. (2024). Introductory Chapter: Phosphorus in Soils and Plants. In Phosphorus in Soils and Plants. (Eds. N.A. Anjum, A. Masood, S. Umar and N.A. Khan). IntechOpen. https://doi.org/10.5772/intechopen.113397
174. Raven, J.A., Lambers, H., Smith, S.E. & Westoby, M. (2018). Costs of acquiring phosphorus by vascular land plants: patterns and implications for plant coexistence. New Phytol., 217, pp. 1420-1427. https://doi.org/10.1111/nph.14967
175. Duan, S., Jin, Z., Zhang, L. & Declerck, S. (2025). Mechanisms of cooperation in the plants—arbuscular mycorrhizal fungi—bacteria continuum. ISME J., 19(1), wraf023. https://doi.org/10.1093/ismejo/wraf023
176. Ferrol, N., Azcón-Aguilar, C. & Pérez-Tienda, J. (2019). Arbuscular mycorrhizas as key players in sustainable plant phosphorus acquisition: an overview on the mechanisms involved. Plant Sci., 280, pp. 441-447. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.11.011
177. Chu, Q., Zhang, L., Zhou, J., Yuan, L., Chen, F., Zhang, F. ... & Rengel, Z. (2020). Soil plant-available phosphorus levels and maize genotypes determine the phosphorus acquisition efficiency and contribution of mycorrhizal pathway. Plant Soil, 449(1-2), pp. 357-371. https://doi.org/10.1007/s11104-020-04494-4
178. Bao, X., Zou, J., Zhang, B., Wu, L., Yang, T. & Huang, Q. (2022). Arbuscular mycorrhizal fungi and microbes interaction in rice mycorrhizosphere. Agronomy, 12, 1277. https://doi.org/10.3390/agronomy12061277
179. Zhang, L., Zhou, J., George, T.S., Limpens, E., and Feng, G. (2022). Arbuscular mycorrhizal fungi conducting the hyphosphere bacterial orchestra. Trends Plant Sci., 27, pp. 402-411. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.10.008
180. Zheng, B-X., Hao, X-L., Ding, K., Zhou, G-W., Chen, Q-L., Zhang, J-B. & Zhu, Y-G. (2017). Long-term nitrogen fertilization decreased the abundance of inorganic phosphate solubilizing bacteria in an alkaline soil. Sci. Rep., 7, 42284. https://doi.org/10.1038/srep42284
181. Sawers, R.J., Svane, S.F., Quan, C., Grønlund, M., Wozniak, B., Gebreselas,sie M.N. ... & Paszkowski, U. (2017). Phosphorus acquisition efficiency in arbuscular mycorrhizal maize is correlated with the abundance of root-external hyphae and the accumulation of transcripts encoding PHT1 phosphate transporters. New Phytol., 214, pp. 632-643. https://doi.org/10.1111/nph.14403
182. Smith, S.E. & Smith, F.A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. Annu. Rev. Plant Biol., 62, pp. 227-250. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103846
183. Jiang, Q., Jia, L., Chen, W., Zheng, Z., Lin, C., Zhu, L. ... & Chen, G. (2025). Complementary foraging of roots and mycorrhizal fungi among nutrient patch types in four subtropical monospecific broadleaved tree plantations. New Phytol., 247, pp. 1401-1414. https://doi.org/10.1111/nph.70263
184. Martin, F.M. & van der Heijden, M.G.A. (2024). The mycorrhizal symbiosis: research frontiers in genomics, ecology, and agricultural application. New Phytol. 242, pp. 1486-1506. https://doi.org/10.1111/nph.19541
185. Galvez, L.O., Bisot, C., Bourrianne, P., Cargill, R., Klein, M., van Son M. ... & Shimizu T.S. (2025). A travelling-wave strategy for plant—fungal trade. Nature. 639, pp. 172-180. https://doi.org/10.1038/s41586-025-08614-x
186. Whiteside, M.D., Werner, G.D.A., Caldas, V.E.A., Padje, A., Dupin, S.E., Elbers, B. ... & Kiers, E.T. (2019). Mycorrhizal fungi respond to resource inequality by moving phosphorus from rich to poor patches across networks. Curr. Biol., 29, pp. 2043-2050, e8. https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.04.061
187. Martin, F., Kohler, A., Murat, C., Veneault-Fourrey, C. & Hibbett, D.S. (2016). Unearthing the roots of ectomycorrhizal symbioses. Nat. Rev. Microbiol., 14, pp. 760-773. https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.149
188. Taktek, S., St-Arnaud, M., Piché, Y., Fortin, J.A. & Antoun, H. (2017). Igneous phosphate rock solubilization by biofilm-forming mycorrhizobacteria and hyphobacteria associated with rhizoglomus irregulare DAOM 197198. Mycorrhiza, 27, pp. 13-22. https://doi.org/10.1007/s00572-016-0726-z

189. Battini, F., Gronlund, M., Agnolucci, M., Giovannetti, M. & Jakobsen, I. (2017). Facilitation of phosphorus uptake in maize plants by mycorrhizosphere bacteria. Sci. Rep., 7, 4686. https://doi.org/10.1038/s41598-017-04959-0
190. Artursson, V., Finlay, R.D. & Jansson, J.K. (2006). Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. Environ. Microbiol., 8, pp. 1-10. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00942.x
191. Bais, H.P., Weir, T.L., Perry, L.G., Gilroy, S. & Vivanco, J.M. (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. Annu. Rev. Plant Biol., 57, pp. 233-266. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159
192. Jones, D.L., Nguyen, C. & Finlay, R.D. (2009). Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil—root interface. Plant Soil., 321, pp. 5-33. https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0
193. Pantigoso, H.A., Manter, D.K., Fonte, S.J. & Vivanco, J.M. (2023). Root Exudate-Derived Compounds Stimulate the Phosphorus Solubilizing Ability of Bacteria. Sci. Rep., 13, pp. 1-12. https://doi.org/10.1038/s41598-023-30915-2
194. Chen, C.R., Condron, L.M., Davis, M.R. & Sherlock, R.R. (2002). Phosphorus dynamics in the rhizosphere of perennial ryegrass (Lolium perenne L.) and radiata pine (Pinus radiata D. Don.). Soil Biol Biochem., 34(4), pp. 487-499. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00207-3
195. Volkogon, V.V., Lutsenko, N.V., Dimova, S.B., Volkogon, K.I. & Shtanko, N.P. (2004). Features of phosphorus nutrition of buckwheat when using bacterization and growth stimulant depending on the agrobackground. In Phosphorus and potassium in agriculture (Osoblyvosti fosfornoho zhyvlennya hrechky pry zastosuvanni bakteryzatsiyi ta rist·stymulyatora zalezhno vid ahrofonu. Fosfor i kaliy u zemlerobstvi). (Eds. V.V. Volkogon and V.V. and V.V. Medvedev). Chernihiv-Kharkiv, pp. 20-29 [in Ukrainian].
196. Popavath, R.N., Gurusamy, R., Kannan, B.N. & Natarajan, S. (2008). Assessment of genetic and functional diversity of phosphate solubilizing fluorescent Pseudomonads isolated from rhizospheric soil. BMC Microbiol., 8, 230. https://doi.org/10.1186/1471-2180-8-230
197. Liu, X., Jiang, X., He, X., Zhao, W., Cao, Y., Guo, T. ... & Tang, X. (2019). Phosphate-solubilizing Pseudomonas sp. strain P34-L promotes wheat growth by colonizing the wheat rhizosphere and improving the wheat root system and soil phosphorus nutritional status. J. Plant Growth Regul., 38, pp. 1314-1324. https://doi.org/10.1007/s00344-019-09935-8
198. Galindo, F.S., Pagliari, P.H., Fernandes, G.C., Rodrigues, W.L., Boleta, E.H.M., Jalal, A. ... & Teixeira M.C.M.F. (2022). Improving sustainable field-grown wheat production with Azospirillum brasilense under tropical conditions: a potential tool for improving nitrogen management. Front. Environ. Sci., 10, 821628. https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.821628
199. Carreira, C., Lønborg, C., Acharya, B., Aryal, L., Buivydaite, Z., Corrêa, F.B. ... & Sapkota, R. (2024). Integrating viruses into soil food web biogeochemistry. Nat. Microbiol., 9, pp. 1918-1928. https://doi.org/10.1038/s41564-024-01767-x
200. Liang, X., Radosevich, M., DeBruyn, J.M., Wilhelm, S., McDearis, R. & Zhuang, J. (2024). Incorporating viruses into soil ecology: a new dimension to understand biogeochemical cycling. Crit. Rev. Environ. Sci. Technol., 54, pp. 117-137. https://doi.org/10.1080/10643389.2023.2223123
201. Maat, D.S., van Bleijswijk, J.D.L., Witte, H.J. & Brussaard, C.P.D. (2016). Virus production in phosphorus-limited Micromonas pusilla stimulated by a supply of naturally low concentrations of different phosphorus sources, far into the lytic cycle. FEMS Microbiol. Ecol., 92(9), fiw136. https://doi.org/10.1093/femsec/fiw136
202. Braga L.P.P., Spor A., Kot W., Breuil M-C., Hansen L.H., Setubal J.C. & Philippot L. (2020). Impact of phages on soil bacterial communities and nitrogen availability under different assembly scenarios. Microbiome, 8(1), 52. https://doi.org/10.1186/s40168-020-00822-z
203. Kuzyakov, Y. & Razavi, B.S. (2019). Rhizosphere size and shape: temporal dynamics and spatial stationarity. Soil Biol. Biochem., 135, pp. 343-360. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.05.011

204. Li, H-Z., Peng, J., Yang, K., Zhang, Y., Chen, Q-L., Zhu, Y-G. & Cui, L. (2024). Single-cell exploration of active phosphate-solubilizing bacteria across diverse soil matrices for sustainable phosphorus management. Nat. Food, 5, pp. 673-683. https://doi.org/10.1038/s43016-024-01024-8
205. Baker, A., Ceasar, S.A., Palmer, A.J., Paterson, J.B., Qi, W., Muench, S.P. & Baldwin, S.A. (2015). Replace, Reuse, Recycle: Improving the Sustainable Use of Phosphorus by Plants. J. Exp. Bot., 66, pp. 3523-3540. https://doi.org/10.1093/jxb/erv210
206. Fang, N., Chen, Z., Liu, Z., Dai, H., Yang, X. & Wang, W. (2022). Effects of Mechanochemically Activated Phosphate Rock on Maize Growth and Phosphorus Use. Plant Soil Environ., 68, pp. 155-161. https://doi.org/10.17221/5/2022-PSE
207. Teixeira, R.d.S., Ribeiro da Silva, I., Nogueira de Sousa, R., Márcio Mattiello, E. & Barros Soares, E.M. (2016). Organic Acid Coated-Slow-Release Phosphorus Fertilizers Improve P Availability and Maize Growth in a Tropical Soil. J. Soil Sci. Plant Nutr., 16, pp. 1097-1112. https://doi.org/10.4067/S0718-95162016005000081
208. Fertahi, S., Bertrand, I., Ilsouk, M., Oukarroum, A., Amjoud, M.B., Zeroual, Y. & Barakat, A. (2020). New Generation of Controlled Release Phosphorus Fertilizers Based on Biological Macromolecules: Effect of Formulation Properties on Phosphorus Release. Int. J. Biol. Macromol., 143, pp. 153-162. https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2019.12.005
209. Basavegowda, N. & Baek, K.H. (2021). Current and Future Perspectives on the Use of Nanofertilizers for Sustainable Agriculture: The Case of Phosphorus Nanofertilizer. 3 Biotech., 11(7), 357. https://doi.org/10.1007/s13205-021-02907-4
210. Volkogon, V.V., Nadkernychna, O.V., Kovalevska, T.M., Tokmakova, L.M., Kopylov, E.P., Kozar, S.F. ... & Khalep, Yu.M. (2006). Microbial preparations in agriculture. Theory and practice (Mikrobni preparaty u zemlerobstvi. Teoriya i praktyka) Kyiv: Agrarian Science, 312 [in Ukrainian].
211. Tokmakova, L.M., Trepach, A.O. & Shevchenko, L.A. (2019). Efficiency of phosphorus nutrition of corn plants under the action of Polymyxobacterin (Efektyvnist' fosfornoho zhyvlennya roslyn kukurudzy za diyi Polimiksobakterynu). Bulletin of the Poltava State Agrarian Academy (Visnyk Poltavs'koyi derzhavnoyi ahrarnoyi akademiyi), 1, C. 73-80 [in Ukrainian].
212. Duarah, I., Deka, M., Saikia, N. & Boruah, H.P.D. (2011). Phosphate solubilizers enhance NPK fertilizer use efficiency in rice and legume cultivation. 3 Biotech., 1(4), pp. 227-38. https://doi.org/10.1007/s13205-011-0028-2
213. Etesami, H. (2020). Enhanced phosphorus fertilizer use efficiency with microorganisms. In: Nutrient dynamics for sustainable crop production. (ed. R.S. Meena). Heidelberg: Springer, pp. 215-245.
214. Fitriatin, B.N., Fauziah, D., Fitriani, F.N., Ningtyas, D.N., Suryatmana, P., Hindersah, R. ... & Simarmata T. (2020). Biochemical activity and bioassay on maize seedling of selected indigenous phosphate-solubilizing bacteria isolated from the acid soil ecosystem. Open Agric., 5(1), pp. 300-304. https://doi.org/10.1515/opag-2020-0036
215. Ribeiro, V.P., Marriel, I.E., Sousa, S.M.D., Lana, U.G.D.P., Mattos, B.B., Oliveira, C.A. ... & Gomes E.A. (2018). Endophytic Bacillus strains enhance pearl millet growth and nutrient uptake under low-P. Braz. J. Microbiol., 49, pp. 40-46. https://doi.org/10.1016/j.bjm.2018.06.005
216. Unnikrishnan, B.V. & Binitha, N.K. (2024). Positive effect of inoculation with an Aspergillus strain on phosphorus and iron nutrition plus volatile organic compounds in rice. Folia Microbiol. 69, pp. 1-10. https://doi.org/10.1007/s12223-024-01129-4
217. Shevchenko, L. (2017). The effect of the microbial preparation Polymyxobacterin — a plant growth stimulator on the photosynthetic activity of corn plants (Diya mikrobnoho preparatu Polimiksobakterynu — stymulyatora rostu roslyn na fotosyntetychnu aktyvnist' roslyn kukurudzy). Bulletin of the Lviv National Agrarian University: Agronomy (Visnyk L'vivs'koho natsional'noho ahrarnoho universytetu: ahronomiya), 21, pp. 62-68 [in Ukrainian].
218. Tokmakova, L.M. & Shevchenko, L.A. (2019). The effect of Polymyxobacterin on corn productivity using different methods of application (Vplyv Polimiksobakterynu na produktyvnist' kukurudzy za riznoho sposobu zastosuvannya). Agroecological J. (Ahroekolohichnyy zh.), 1, pp. 80-84 [in Ukrainian].

219. Toscano-Verduzco, F.A., Cedeño-Valdivia, P.A., Chan-Cupul, W., Hernández-Ortega, H.A., Ruiz-Sánchez, E., Galindo-Velasco, E. & Cruz-Crespo, E. (2020). Phosphates solubilization, indol-3-acetic acid and siderophores production by Beauveria brongniartii and its effect on growth and fruit quality of Capsicum chinense. J. Hortic. Sci. Biotechnol., 95, pp. 235-246. https://doi.org/10.1080/14620316.2019.1662737
220. Mahdi, I., Fahsi, N., Hafidi, M., Benjelloun, S., Allaoui, A. & Biskri, L. (2021). Rhizospheric phosphate solubilizing Bacillus atrophaeus GQJK17 S8 increases quinoa seedling, withstands heavy metals, and mitigates salt stress. Sustain. For., 13, 3307. https://doi.org/10.3390/su13063307
221. Rizvi, A., Ahmed, B., Khan, M.S., Umar, S. & Lee, J. (2021). Psychrophilic bacterial phosphate-biofertilizers: a novel extremophile for sustainable crop production under cold environment. Microorganisms, 9, 2451. https://doi.org/10.3390/microorganisms9122451
222. El Maaloum, S., Elabed, A., Alaoui-Talibi, Z.E., Meddich, A., Filali-Maltouf, A., Douira, A. ... & Modafar C.E. (2020). Effect of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate-solubilizing bacteria consortia associated with phospho-compost on phosphorus solubilization and growth of tomato seedlings (Solanum lycopersicum L.). Commun. Soil Sci. Plant Anal., 51, pp. 622-634. https://doi.org/10.1080/00103624.2020.1729376
223. Wahid, F., Fahad, S., Danish, S., Adnan, M., Yue, Z., Saud, S. ... & Datta, R. (2020). Sustainable management with mycorrhizae and phosphate solubilizing bacteria for enhanced phosphorus uptake in calcareous soils. Agriculture, 10, 334. https://doi.org/10.3390/agriculture10080334
224. Varinderpal-Singh, S., Sharma, S., Kunal, S.K., Gosal, S.K., Choudhary, R., Singh, R. & Singh, B. (2020). Synergistic use of plant growth-promoting rhizobacteria, arbuscular mycorrhizal fungi, and spectral properties for improving nutrient use efficiencies in wheat (Triticum aestivum L.). Commun. Soil Sci. Plant Anal., 51, pp. 14-27. https://doi.org/10.1080/00103624.2019.1689259
225. Cozzolino, V., Monda, H., Savy, D., Di Meo, V., Vinci, G. & Smalla, K. (2021). Cooperation among phosphate-solubilizing bacteria, humic acids and arbuscular mycorrhizal fungi induces soil microbiome shifts and enhances plant nutrient uptake. Chem. Biol. Technol. Agric., 8, 31. https://doi.org/10.1186/s40538-021-00230-x
226. Cartabia, A., Tsiokanos, E., Tsafantakis, N., Lalaymia, I., Termentzi, A., Miguel, M. ... & Declerck, S. (2021). The arbuscular mycorrhizal fungus Rhizophagus irregularis MUCL 41833 modulates metabolites production of Anchusa officinalis L. under semi-hydroponic cultivation. Front. Plant Sci., 12, 724352. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.724352
227. Weng, W., Yan, J., Zhou, M., Yao, X., Gao, A., Ma, C. ... & Ruan, J. (2022). Roles of arbuscular mycorrhizal fungi as a biocontrol agent in the control of plant diseases. Microorganisms, 10, 1266. https://doi.org/10.3390/microorganisms10071266
228. Zeng, T., Holmer, R., Hontelez, J., Te Lintel-Hekkert, B., Marufu, L., De Zeeuw, T. ... & Limpens, E. (2018). Host-and stage-dependent secretome of the arbuscular mycorrhizal fungus Rhizophagus irregularis. Plant J., 94, pp. 411-425. https://doi.org/10.1111/tpj.13908
229. Zhang, C., Simpson, R.J., Kim, C.M., Warthmann, N., Delhaize, E., Dolan, L. ... & Ryan, P.R. (2018). Do Longer Root Hairs Improve Phosphorus Uptake? Testing the Hypothesis with Transgenic Brachypodium Distachyon Lines Overexpressing Endogenous RSL Genes. New Phytol., 217, pp. 1654-1666. https://doi.org/10.1111/nph.14980
230. Jiang, F., Zhang, L., Zhou, J., George, T.S. & Feng, G. (2021). Arbuscular mycorrhizal fungi enhance mineralisation of organic phosphorus by carrying bacteria along their extraradical hyphae. New Phytol., 230, pp. 304-315. https://doi.org/10.1111/nph.17081
231. Devau, N., Le Cadre, E., Hinsinger, P. & Gérard, F. (2010) A mechanistic model for understanding root-induced chemical changes controlling phosphorus availability. Ann. Bot. (Lond), 105, pp. 1183-1197. https://doi.org/10.1093/aob/mcq098
232. Haq, I.U., Dini-Andreote, F. & Van Elsas, J.D. (2017). Transcriptional responses of the bacterium Burkholderia terrae BS001 to the fungal host Lyophyllum sp. strain Karsten under soil-mimicking conditions. Microb. Ecol., 73, pp. 236-252. https://doi.org/10.1007/s00248-016-0885-7

233. Tarkka, M.T., Drigo, B. & Deveau, A. (2018). Mycorrhizal microbiomes. Mycorrhiza, 28, pp. 403-409. https://doi.org/10.1007/s00572-018-0865-5
234. Kurdysh, I.K. (2010). Introduction of microorganisms into agroecosystems (Introduktsiya mikroorhanizmiv u ahroekosystemy). Kyiv: Scientific Opinion, 197 [in Ukrainian].
235. Kurdysh, I.K. (2024). Application of the complex bacterial preparation Azogran in crop production. (Zastosuvannya kompleksnoho bakterial'noho preparatu Azohran v roslynnytstvi.). Scientific and methodological recommendations (Naukovo-metodychni rekomendatsiyi). Kyiv, Akademperiodika, 22 [in Ukrainian].
236. Chuiko, N.V., Chobotarov, A.Yu. & Kurdish, I.K. (2021). Growth and Phytase Activities of Bacillus subtilis IMV B-7023 during Cultivation with Sodium Phytate. Microbiol. J., 83(6), pp. 13-19.
237. Chobotarov, A., Volkogon, M., Voytenko, L. & Kurdish, I. (2017). Accumulation of phytohormones by soil bacteria Azotobacter vinelandii and Bacillus subtilis under the influence of nanomaterials. J. Microbiol. Biotechnol. Food Sci., 7(3), pp. 271-274. https://doi.org/10.15414/jmbfs.2017/18.7.3.271-274
238. Xing, P., Zhao, Y., Guan, D., Li, L., Zhao, B., Ma, M. ...& Li, J. (2022). Effects of Bradyrhizobium co-inoculated with Bacillus and Paenibacillus on the structure and functional genes of soybean rhizobacteria community. Genes, 13, 1922. https://doi.org/10.3390/genes13111922
239. Turner, B.L. & Engelbrecht, B.M.J. (2011). Soil Organic Phosphorus in Lowland Tropical Rain Forests. Biogeochemistry, 103, pp. 297-315. https://doi.org/10.1007/s10533-010-9466-x
240. Reed, S.C., Townsend, A.R., Taylor, P.G. & Cleveland, C.C. (2011). Phosphorus Cycling in Tropical Forests Growing on Highly Weathered Soils. In Phosphorus in Action: Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling (Eds. E.Bunemann, A. Oberson, E. Frossard). Springer, pp. 339-369.
241. Smith, S.E., Jakobsen, I., Gronlund, M. & Smith, F.A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. Plant Physiol., 156(3), pp. 1050-1057. https://doi.org/10.1104/pp.111.174581
242. Cordell, D., Drangert, J.O. & White, S. (2009) The story of phosphorus: global food security and food for thought. Glob. Environ. Change, 19, pp. 292-305. https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2008.10.009
243. Bünemann, E.K., Keller, B., Hoop, D., Jud, K., Boivin, P. & Frossard, E. (2013). Increased availability of phosphorus after drying and rewetting of a grassland soil: processes and plant use. Plant Soil., 370(1-2), pp. 511-526. https://doi.org/10.1007/s11104-013-1651-y
244. Chen, H., Jarosch, K.A., Mészáros, E., Frossard, E., Zhao, X. & Oberson, A. (2021). Repeated drying and rewetting differently affect abiotic and biotic soil phosphorus (P) dynamics in a sandy soil: a 33P soil incubation study. Soil Biol. Biochem., 153, 108079. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108079

Отримано 13.07.2026. Схвалено до друку 23.07.2026. Опубліковано 10.08.2026

PHOSPHORUS TRANSFORMATIONS IN AGROECOSYSTEMS

V.V. Volkogon

Institute of Agricultural Microbiology and Agroindustrial Production, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine
97 Shevchenko St., Chernihiv14027, Ukraine
e-mail: volkogon@ukr.net

A review of literature sources and own research on the assimilation of phosphorus by plants is presented. The features of the direct route of phosphorus compounds to the plant organism are characterized — through the action of organic acids and enzymes produced by the

plant, and as a result of the formation and functioning of mycorrhizal symbioses and associations. The indirect (and most important) route of providing plants with phosphorus — through the functioning of the soil microbiota is considered in detail. Phosphate-solubilizing microorganisms have various strategies for obtaining and storing phosphorus in cells. Among them are the release of organic acids and chelators for dissolving mineral phosphates, the secretion of extracellular enzymes for releasing phosphate from stable organic matter, high-affinity absorption systems for the assimilation of diluted phosphate, the synthesis of polymers for storing phosphorus compounds in cells. In addition, representatives of the genera *Nitrobacter* and *Thiobacillus* produce nitric and sulfuric acids, respectively, which to some extent contributes to the solubilization of phosphates. Such versatile activity largely determines the speed at which insoluble forms of phosphorus become available to microorganisms and, ultimately, to plants and other biota. It is emphasized that soil bacteria and micromycetes are not altruists, they assimilate phosphorus to meet their own needs. And only after the death of cells or as a result of their lysis by bacteriophages, the released organic phosphorus compounds are able to quickly mineralize and reach the roots in an easily digestible form. Biotechnological solutions aimed at activating the processes of phosphorus transformation in the soil and providing plants with this element, as well as the ecological significance of the microbial phosphorus cycle, are considered.

Key words: phosphorus nutrition of plants and microorganisms, mineral phosphorus compounds, organophosphates, mycorrhiza, phosphate-solubilizing microorganisms.

ORCID

В.В. ВОЛКОГОН — V.V. Volkogon https://orcid.org/0000-0003-0675-1318