

Increasing the Bioavailability of Phosphorus Through Phosphate Solubilizing Bacteria to Improve Organic Farming Systems

Alireza Fallah Nosratabad¹, Bahman Khoshru^{2*}, Houshang Khosravi³

(Received: July, 2024

Accepted: October, 2024)

Abstract

Phosphate chemical fertilizers have traditionally been used to address phosphorus deficiency in agricultural production. However, the use of such fertilizers has been restricted in many countries due to the non-renewable nature of their raw materials and their detrimental impact on the ecological health of the environment. Therefore, it is essential to develop efficient and environmentally-friendly alternatives to meet plants' phosphorus needs. In this regard, phosphate-solubilizing bacteria (PSB) are capable of enhancing phosphorus nutrition and improving plant performance. Recent efforts to uncover the complex mechanisms involved in the solubilization of insoluble phosphates by PSB have focused on the key role of genes involved in this process and the secretion of organic and inorganic acids. These acids, by chelating metal ions such as calcium, iron, and aluminum or by lowering the soil pH, release stabilized phosphates. Additionally, the production of exopolysaccharides (EPS) by PSB chelates metal ions and reduces many cations stabilizing phosphate, facilitating phosphorus uptake. Moreover, the secretion of enzymes like phosphatase and phytase helps release phosphorus from organic matter. In this context, the use of omics technologies has also enabled more precise analysis of these processes in natural systems and their application in organic farming. Studies indicate that harnessing the biodiversity of PSB and gaining a deeper understanding of their genetic regulation can significantly enhance plant performance and the sustainability of agricultural systems. This review highlights the potential role of PSB in organic agriculture as a sustainable approach to increasing phosphorus bioavailability.

Keywords: Enzymatic degradation, phosphatase, phosphorus mineralization, solubilization mechanism, yield increase.

Fallah Nosratabad, A., Khoshru, B., Khosravi, H. 2025. Increasing the bioavailability of phosphorus through phosphate solubilizing bacteria to improve organic farming systems, *Applied Soil Research*, 13(1): 93-113.

1.Professor of Soil and Water Research Institute, Agricultural Research, Education and Promotion Organization, Karaj, Iran.

2.Postdoctoral Researcher, Soil and Water Research Institute (SWRI), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran.

3.Associate Professor of Soil and Water Research Institute, Agricultural Research, Education and Promotion Organization, Karaj, Iran.

*Correspondence: bahmankhoshru@yahoo.com

افزایش زیست فراهمی فسفر از طریق باکتری‌های حل‌کننده فسفات در جهت بهبود سیستم‌های کشاورزی ارگانیک

علیرضا فلاح نصرت آباد^۱، بهمن خوشرو^{۲*}، هوشنگ خسروی^۳

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۰۵/۰۶ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۰۸/۰۵)

چکیده

کودهای شیمیایی فسفاتی به طور سنتی برای حل مشکل کمبود فسفر در تولیدات کشاورزی مورد استفاده قرار می‌گیرند، اما کاربرد این نوع کودها در بسیاری از کشورها به دلیل تجدیدنپذیر بودن منابع اولیه و تأثیر مخرب بر سلامت اکولوژیک محیط‌زیست، محدود شده است؛ بنابراین ضروری است که راهکارهای جایگزین کارآمد و سازگار با محیط‌زیست برای تأمین نیاز گیاهان به فسفر توسعه یابد. در این راستا، باکتری‌های حل‌کننده فسفات (PSB) قادر به تقویت تغذیه فسفری و بهبود عملکرد گیاهان می‌باشند. تلاش‌های اخیر در راستای کشف سازوکارهای پیچیده درگیر در انحلال فسفات نامحلول توسط PSB، بر نقش کلیدی ژن‌های درگیر در این فرآیند و ترشح اسیدهای آلی و معدنی تمرکز داشته‌اند. این اسیدها با کمپلکس کردن یون‌های فلزی مانند کلسیم، آهن و آلومینیوم یا کاهش pH خاک، فسفات‌های تثبیت‌شده را آزاد می‌کنند. تولید اگزوپلی‌ساکاریدها توسط PSB نیز با کلات کردن یون‌های فلزی و کاهش تعداد کاتیون‌های تثبیت‌کننده فسفات، جذب فسفر را تسهیل می‌کنند. همچنین، ترشح آنزیم‌هایی مانند فسفاتاز و فیتاز به آزادسازی فسفر از مواد آلی کمک می‌کند. در این راستا استفاده از فناوری‌های اومیکس نیز امکان بررسی دقیق‌تر این فرآیندها را در سیستم‌های طبیعی و کاربرد آن در کشاورزی ارگانیک فراهم کرده است. مطالعات نشان می‌دهند که بهره‌برداری از تنوع زیستی PSB و درک عمیق‌تر از تنظیمات ژنتیکی آنها می‌تواند به بهبود چشمگیر عملکرد گیاهان و پایداری سیستم‌های کشاورزی کمک کند. این بررسی به نقش بالقوه PSB در کشاورزی ارگانیک به عنوان یک راهکار پایدار برای افزایش زیست‌فراهمی فسفر می‌پردازد.

واژه‌های کلیدی: افزایش عملکرد، تخریب آنزیمی، فسفاتاز، معدنی شدن فسفر، مکانیسم انحلال.

فلاح نصرت‌آباد، ع. ر.، خوشرو، ب.، خسروی، ه. ۱۴۰۴. افزایش زیست فراهمی فسفر از طریق باکتری‌های حل‌کننده فسفات در جهت بهبود سیستم‌های کشاورزی ارگانیک، تحقیقات کاربردی خاک، جلد ۱۳، شماره ۱، صفحه: ۹۳-۱۱۳.

۱- استاد پژوهشی موسسه تحقیقات خاک و آب کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران
 ۲- پژوهشگر پسادکتر، موسسه تحقیقات خاک و آب کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران
 ۳- دانشیار پژوهشی موسسه تحقیقات خاک و آب کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران
 *پست الکترونیک: bahmankhoshru@yahoo.com

مقدمه

فسفر در تشکیل مولکول پرنرژی آدنوزین تری فسفات (ATP) نقش حیاتی دارد و در تمامی مراحل رشد و نمو موجودات زنده، از جمله گیاهان، شرکت می‌کند. این عنصر نه تنها یکی از اجزای مهم در ساختار ژنتیک (DNA و RNA) است که پیوندهای فسفودی‌استر را ایجاد می‌کند، بلکه به‌عنوان یک کاتالیزور در بسیاری از واکنش‌های بیوشیمیایی اساسی نقش دارد. فسفر در تولید ATP طی فرایند فتوسنتز نیز نقش دارد، که برای تأمین انرژی از مراحل اولیه رشد بذر تا تشکیل دانه و بلوغ گیاه حیاتی است. بنابراین، فسفر نه تنها برای گیاهان بلکه برای تمام موجودات زنده برای حفظ سلامت و سطح انرژی ضروری است (Zhu et al., 2018).

در حال حاضر، افزایش جمعیت منجر به افزایش تقاضای غذا و نیاز به افزایش عملکرد محصولات کشاورزی شده است. ولی حاصلخیزی خاک‌های کشاورزی در نتیجه فعالیت‌های انسانی به مرور کاهش یافته که منجر به کاهش تولید محصول در واحد سطح شده و حتی می‌تواند منجر به قحطی گردد.

علی‌رغم بالا بودن فسفر کل خاک‌ها، دسترسی آن برای گیاه کم است و قسمت عمده فسفر خاک به همراه کاتیون‌های فلزی رسوب کرده و از دسترس گیاه خارج می‌شود و به همین سبب نیز استفاده از کودها چندان نتیجه‌بخش نیست. بیش از ۴۰ درصد خاک‌های جهان، در سطح محتوای فسفر قابل‌دسترس پایین طبقه‌بندی می‌شوند (Priyam et al., 2019).

در ایران نیز به منظور بررسی تغییرات فسفر خاک‌های اراضی مختلف، بیش از ۳۰۰۰ پایگاه مطالعاتی با ۶۶۸۳ نمونه از اعماق مختلف خاک از صفر تا ۹۰ سانتی متری توسط Rezaei و همکاران (2017) مورد بررسی قرار گرفته است (جدول ۱). نتایج نشان داده است که میانگین فسفر قابل جذب خاک‌های کشاورزی ایران برابر با ۱۱/۵ میلی-گرم در کیلوگرم بوده و تنها حدود ۱۴ درصد از نمونه‌های خاک دارای فسفر بیش از ۲۰ میلی‌گرم در کیلوگرم هستند که نیازی به کوددهی فسفر ندارند و بیش از ۶۰ درصد خاک‌های کشور دارای کمتر از ۱۰ میلی‌گرم در کیلوگرم مقدار فسفر قابل استفاده هستند که عدم مصرف کود فسفاتی باعث کاهش تولید در آنها خواهد شد (جدول ۱).

جدول ۱- وضعیت و درصد فسفر قابل دسترس در نمونه‌های خاک‌های مورد مطالعه در سطح کشور براساس نوع کاربری اراضی (Rezaei et al., 2017)

Table 1. Status and percentage of available phosphorus in the studied soils of Iran based on land use type (Rezaei et al., 2017).

Olsen P	Agricultural lands	Orchard lands	Rainfed lands	Irrigated lands	Lands of the whole country
Average P (mg kg ⁻¹)	10.89	16.01	7.9	13.2	11.5
P percentage less than 10 (mg kg ⁻¹)	65	59	75	59	64
P percentage between 10-20 (mg kg ⁻¹)	22	20	19	23	22
P percentage greater than 20 (mg kg ⁻¹)	13	21	6	18	14

نزدیک، به‌طرف لایه‌های زیرین خاک کاهش می‌یابد (Wolff et al., 2020) لذا فسفات‌ها عوامل اصلی محدودکننده رشد، نمو و عملکرد گیاه بوده و تخمین زده شده است که تا چند دهه دیگر هیچ ذخایر فسفوری در خاک باقی نخواهد ماند.

فسفات‌های $H_2PO_4^-$ و HPO_4^{2-} اشکال اصلی فسفر هستند که توسط گیاهان جذب می‌شوند. با این‌حال، توزیع شکل‌های مختلف فسفات‌ها در سراسر جهان ناهمگن است و این ناهمگنی در انواع مختلف خاک‌ها و لایه‌های مختلف خاک مشاهده می‌شود و غلظت شکل‌های مختلف فسفات به‌تدریج از سطح یا افق‌های

آهن، روی، منگنز و غیره را نیز برای گیاه افزایش می‌دهد. همچنین فعالیت ریزجانداران بیماری‌زا را کاهش داده و از گسترش آن‌ها جلوگیری می‌کند و در نتیجه وضعیت تغذیه و سلامت گیاهان تضمین می‌گردد (Khosravi et al., 2009). در حال حاضر، PSB به دلیل مزایای زیاد مانند کارایی بالا، سازگاری با محیط‌زیست و هزینه کم، توجه زیادی را به خود جلب کرده است. انحلال فسفر نامحلول توسط PSB، هسته اصلی توسعه کودهای زیستی-میکروبی کارآمد است (Rafi et al., 2019)، با وجود این هنوز درک کامل سازوکارهای انحلال فسفات نامحلول توسط PSB برای تغذیه گیاه و نیز استفاده از کودهای زیستی حاوی PSB محدود است (Fallah et al., 2021). بر این اساس، در این بررسی ضمن ارائه درک و دانش فعلی از چرخه، تبدیل‌ها و انتقال‌های فسفر در خاک، جهت‌های احتمالی آینده PSB به‌عنوان یک عامل کلیدی و فعال‌کننده اصلی فسفر نامحلول خاک، برای دستیابی به افزایش حداکثری زیست‌فراهمی فسفر کل خاک موردبررسی قرار گرفته است.

چرخه فسفر در خاک

چرخه جهانی بیو-ژئوشیمیایی فسفر را می‌توان به‌طور کلی به دو شکل "آزاد" یا "رسوبی"⁶ توصیف کرد (شکل ۱). فسفر در مقایسه با عناصری مانند N، C و S که نه تنها در خاک و آب بلکه در اتمسفر نیز یافت می‌شوند، چرخه‌های سریعی را تجربه نمی‌کند (Smil, 2014). میکروب‌ها نقش اصلی را در چرخه فسفر ایفا می‌کنند و هم به‌عنوان منابع⁷ فسفر و هم به‌عنوان مخازن⁸ آن عمل می‌کنند. این چرخه شامل اکسیداسیون و احیاء ترکیبات فسفر همراه با واکنش‌های انتقال الکترون از محدوده ۳- (فسفین⁹) تا ۵+ (فسفات) بین واکنش‌های ریداکس می‌باشد (Ohtake et al., 1996). متأسفانه سازوکارهای بیوشیمیایی و ژنتیکی زیربنای این فعل‌وانفعالات اغلب به‌خوبی درک نشده‌اند.

خاک به‌عنوان بزرگ‌ترین مخزن فسفر در زیست‌گاه زمینی، نقش مهمی در چرخه جهانی فسفر دارد. در طول سال‌ها، تحقیقات نشان داده است که خاک یک سیستم

مشکل کمبود فسفات موجود در خاک به‌طورمعمول با استفاده از مصرف کودهای شیمیایی فسفوری برطرف می‌شود؛ اما تنها ۵ تا ۲۵ درصد از فسفات کودهای شیمیایی توسط گیاهان جذب می‌شود زیرا بیشتر آنیون‌های فسفات در کودهای شیمیایی بسیار واکنش‌پذیر بوده و در نتیجه برهمکنش با Ca^{2+} ، Al^{3+} و Fe^{3+} به‌سرعت در خاک ترسیب یافته و بخش اعظم آن‌ها برای گیاهان غیرقابل‌دسترس می‌گردند (Timofeeva et al., 2022). ادامه انباشت فسفر مازاد در خاک به دلیل کاربرد زیاد کودهای فسفوری که میراث خاکی¹ فسفر نامیده می‌شود، کیفیت آب‌های سطحی و سودآوری کشاورزی را به خطر انداخته است. شواهد رو به رشد نشان می‌دهد که استفاده بیش‌ازحد از کودهای فسفوری دلیل اصلی اوتروفیکاسیون² بوده، تنوع زیستی را کاهش داده، تأثیر منفی بر پویایی اکوسیستم گذاشته و منجر به گسترش مناطق مرده³ می‌شوند (Lu et al., 2021). اگر برای محصولات زراعی، زیست‌فراهمی فسفات نامحلول خاک به حداکثر برسد، ورودی کودهای شیمیایی و تلفات فسفات‌ها در خاک و محیط‌زیست کاهش پیدا می‌کند. دستیابی به تعادل بین بهبود زیست‌فراهمی انواع فسفر نامحلول خاک و حفاظت از محیط‌زیست، کلید توسعه پایدار کشاورزی است (Fallah Nosratabad et al., 2021).

میکروب‌ها نقش اساسی در جذب مواد مغذی گیاه دارند و در فرآیندهای زیستی مختلف دخیل هستند (Timofeeva et al., 2022). در بین این میکروب‌ها، برخی به‌عنوان میکروب‌های حل‌کننده فسفات (PSM⁴) شناخته می‌شوند که این گروه دارای قابلیت‌های متابولیکی برای افزایش زیست‌فراهمی اشکال مختلف فسفر نامحلول در خاک هستند. باکتری‌های حل‌کننده فسفات (PSB⁵) مهم‌ترین گروه در بین PSM به شمار می‌آیند (Khoshru et al., 2023). تحقیقات نشان داده است که تلقیح گیاه با PSB، با تغییر در استراتژی جذب فسفر و توزیع مجدد آن در گیاه، باعث بهبود عملکرد گیاه می‌شود (Sarikhani et al., 2019). علاوه بر این اثبات شده است که PSB، دسترسی به برخی از عناصر کم مصرف مانند

⁶ Sedimentary

⁷ Sources

⁸ Sinks

⁹ Phosphine

¹ Soil legacy P

² Eutrophication

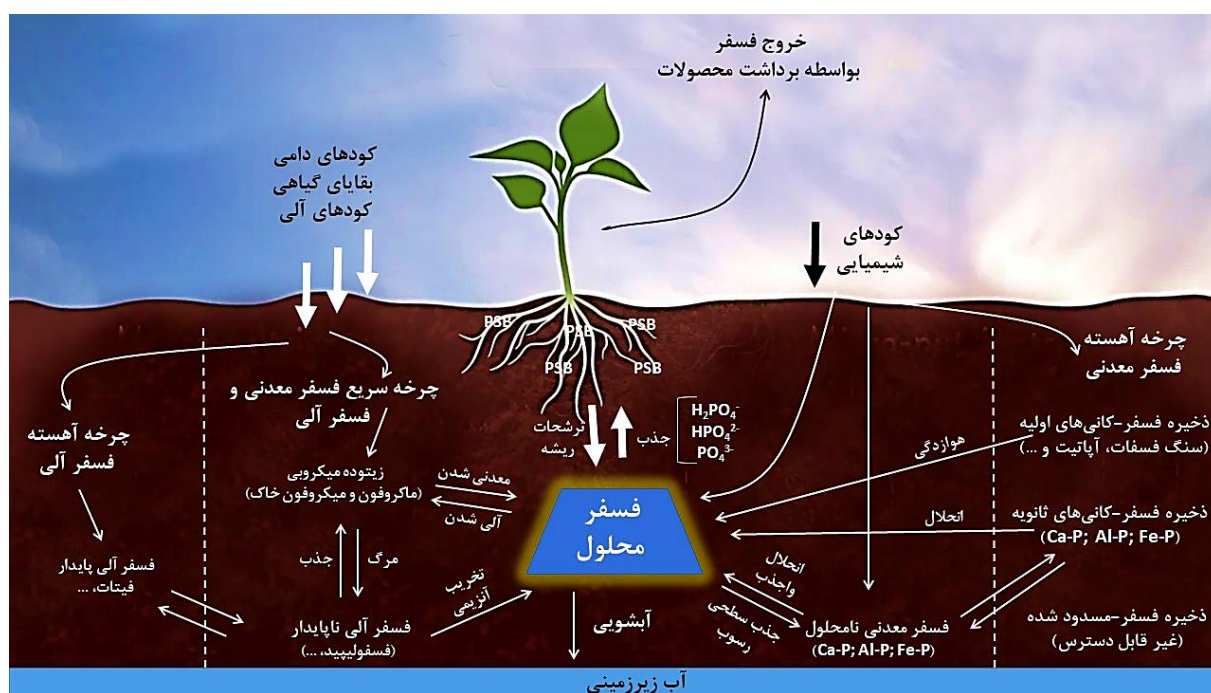
³ Dead zones

⁴ Phosphate-solubilizing microbes

⁵ Phosphate-solubilizing bacteria

ترسیب از شکل محلول حذف گردد (Roberts & Johnston, 2015). همچنین فسفر از طریق رواناب سطحی (در اشکال محلول و جذب سطحی شده ذرات)، جریان زیرسطحی (جریان آرام و آبشویی از طریق منافذ درشت و ماتریس خاک)، جریان زهکشی و حتی آب‌های زیرزمینی از بین می‌رود (Zhu et al., 2018). علاوه بر این، نیمی از مقدار فسفر استفاده‌شده به‌عنوان کودهای شیمیایی و کود دامی نمی‌تواند توسط گیاهان جذب شود و در نتیجه خطر کاهش کارایی مصرف فسفر^۳ و انباشت فسفر در خاک وجود خواهد داشت که بازایی و استفاده مجدد آن برای گیاه مشکل خواهد بود (شکل ۱). جهت بهره‌برداری کامل از فسفر نامحلول خاک (میراث فسفر خاک)، درک پویایی طولانی‌مدت^۴ چرخه فسفر در خاک ضروری است.

همه‌کاره و پویا با محیط‌های بسیار پیچیده و ناهمگن است که تحت تأثیر ماهیت شیمیایی مواد مادری و ترشحات ریشه گیاه است. فسفر در خاک به اشکال مختلف وجود دارد و به‌طور کلی به شکل‌های فسفر محلول خاک (به‌طور معمول کمتر از ۱۰ میکرومول بر لیتر بوده و به‌طور مستقیم برای جذب گیاه در دسترس است)، فسفر آلی نامحلول^۱ (Po) و فسفر معدنی نامحلول^۲ (Pi) (Walpole & Yoon, 2012) طبقه‌بندی می‌شوند. فسفر قابل‌دسترس برای بیوسنتز و متابولیسم نه‌تنها به مقدار کل فسفر در محیط بلکه به حلالیت آن نیز بستگی دارد. حلالیت فسفر تحت تأثیر واکنش‌های شیمیایی مختلف و فعل‌وانفعالات زیستی در خاک است. معمولاً فسفر محلول می‌تواند توسط غیرمتحرک شدن (آلی شدن) میکروبی، جذب سطحی و



شکل ۱- چرخه کلی فسفر در خاک.

Figure 1. Global phosphorus cycle in soil.

برهمکنش ضعیف با ذرات خاک راحت‌تر شسته می‌شود، Pi خاک معمولاً به‌صورت آنیون‌های فسفات نسبتاً پایدار و نامحلول در کانی‌های اولیه فسفر از جمله هیدروکسی^۶ و فلئور و آپاتیت و اشکال مختلف کریستالی و بی‌شکل^۷

فسفر معدنی^۵ خاک

بخش اعظم فسفر ذخیره خاک را فسفر معدنی (فسفر غیر آلی یا Pi) با نسبت‌های مختلف تشکیل داده است (Li et al., 2017). برخلاف فسفر آلی (Po) خاک که به دلیل

⁴ Long-term dynamics

⁵ Inorganic P

⁶ $(\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH})$

⁷ Amorphous

¹ Insoluble organic phosphorus

² Insoluble inorganic phosphorus

³ P-use efficiency

فسفر آلی در خاک

فسفر آلی^۵ (Po) به طور کلی حدود ۵۰٪ از کل فسفر خاک را تشکیل می‌دهد (Robinson et al., 2012) و تنها یک بخش کوچک از آن (کمتر از ۱٪) می‌تواند مستقیماً توسط گیاهان جذب شود (Bünemann, 2015). Po خاک به اشکال مختلف شامل مونواسترهای ارتوفسفات (از جمله فسفات اینوزیتول^۶)، دی‌استرهای ارتوفسفات، پلی‌فسفات‌های آلی و فسفونات‌ها وجود دارد (Zhu et al., 2018). فسفات‌های اینوزیتول یکی از فراوان‌ترین ترکیبات Po در خاک هستند (شکل ۱)، به‌ویژه به‌عنوان اینوزیتول هگزا فسفات (IHP^۶)، که یک ترکیب ذخیره‌ای بوده که در دانه‌های گیاهان یافت می‌شود (Darch et al., 2014). فراوانی فسفات اینوزیتول با جذب قوی آن‌ها توسط ذرات خاک همراه است که مانع از هیدرولیز و شستشوی آن‌ها می‌شود؛ اما خاک دارای ظرفیت جذب نسبتاً ضعیفی برای مونواسترها و دی‌استرهای حساس بوده و آن‌ها را نسبت به فسفات اینوزیتول، متحرک و حساس‌تر می‌کند (Darch et al., 2014). تنها مقادیر کمی از فسفونات‌ها و پلی‌فسفات‌های آلی در محیط یافت می‌شوند ولی مقادیر زیادی از محصولات حاوی Po (آفت‌کش‌ها، نرم‌کننده‌ها، بازدارنده‌های آتش و افزودنی‌های شوینده) اغلب به‌عنوان منابع اضافی Po در محیط منتشر می‌شوند که منجر به افزایش کمیت و تنوع اشکال Po در خاک شده است (Lambers, 2022). بنابراین، پویایی Po در خاک نقش مهمی در چرخه بیوژئوشیمیایی فسفر جهانی دارد و برای توسعه کشاورزی پایدار مفید است. قابل توجه است که Po می‌تواند از طریق فرآیند معدنی‌شدن توسط میکروارگانیسم‌ها به فسفات‌هایی تبدیل شود که قابل جذب گیاهان هستند. این معدنی‌شدن توسط آنزیم‌ها کاتالیز می‌شود، اگرچه سرعت تبدیل این فرآیند می‌تواند متفاوت باشد (Zhu et al., 2018).

باکتری‌های حل‌کننده فسفات

باکتری‌های حل‌کننده فسفات از طریق فرآیندهایی منجر به تبدیل فسفات‌های نامحلول خاک به فسفر قابل دسترس برای گیاه می‌شوند (Iftikhar et al., 2024).

Al-P و Fe-P مانند استرنیگیت^۱، واریسیت^۲ و برلینیت^۳ و همچنین کانی‌های ثانویه فسفر از جمله کلسیم، آهن و فسفات آلومینیوم و همچنین برخی منابع دیگر فسفات وجود دارد (Prietz et al., 2016).

شکل‌های مختلف و حضور Pi در خاک پیچیده است و تحت تأثیر طیف وسیعی از عوامل فیزیکی و شیمیایی قرار دارد (Zhu et al., 2018). تعیین قابلیت دسترسی فسفر در خاک در بیشتر اکوسیستم‌های طبیعی تحت تأثیر فرآیندهای ژئوشیمیایی از جمله هوازدگی، جذب/واجذب، رسوب/انحلال و آلی‌شدن/معدنی‌شدن بوده که در طولانی‌مدت، توزیع فسفر را در خاک تعیین می‌کنند (شکل ۱). با این حال، فرآیندهای زیستی می‌توانند فسفر را به اشکالی تبدیل کنند که در مدت زمان نسبتاً کوتاهی قابلیت دسترسی و تأثیر آن بر رشد گیاهان کاهش پیدا کند (Tian et al., 2021).

فسفات‌های موردنیاز گیاهان در محلول خاک به‌صورت آنیون‌های فسفات، عمدتاً $H_2PO_4^-$ و $H_2PO_4^{2-}$ وجود دارد. حضور هر کدام از یون‌های ارتوفسفات در خاک با در نظر گرفتن نسبت فسفر محلول به مخازن فسفر نامحلول خاک، به pH وابستگی دارد (DeLuca et al., 2009). حلالیت فسفر نیز به شکل یون‌های فسفات بستگی دارد که به ترتیب $H_2PO_4^{2-} > H_2PO_4^- > PO_4^{3-}$ می‌باشد. فرآیندهای زیستی و شیمیایی که در ریزوسفر یا درون آن اتفاق می‌افتد، بر زیست‌فراهمی فسفات‌های نامحلول برای گیاهان تأثیر می‌گذارد. این فرآیندها ممکن است توسط گیاه یا میکروب آغاز شود (اگرچه اهمیت نسبی آن‌ها کاملاً مشخص نیست) ولی در هر حالت، در این فعل‌وانفعالات، بخشی از مخازن فسفر نامحلول بلافاصله محلول شده و در دسترس گیاه یا میکروب قرار می‌گیرد (هرچند در مقیاس بسیار کوچک). این افزایش زیست‌فراهمی فسفات نامحلول، می‌تواند توسط همزیست‌های میکروبی اکثر گونه‌های گیاهی بهبود یابد. در این بررسی تمرکز ما بر روی PSB می‌باشد که پتانسیل محلول‌سازی حداکثری مخازن فسفات نامحلول را برای گیاهان دارا می‌باشند.

⁵ Inositol phosphates

⁶ Inositol hexaphosphate

¹ $FePO_4 \cdot 2H_2O$

² $AlPO_4 \cdot 2H_2O$

³ $AlPO_4$

⁴ Organic P

پنی‌باسیلوس^{۲۴}، آلکالیزینز فایکالیس^{۲۵}، اسفینگوپیوم^{۲۶}، و پانتوئا آگلومرانس^{۲۷} می‌باشند (Li et al., 2019).

برای جداسازی PSB از زیستگاه‌های مختلف، می‌توان با تکنیک رقت‌های سریالی^{۲۸} و تلقیح روی محیط کشت جامد حاوی منابع فسفات نامحلول استفاده کرد (Khan et al., 2007). روش‌های دیگر مانند تغییر رنگ بروموفنول بلو برای شناسایی و غربالگری سویه‌های PSB پیشنهاد شده‌اند (Pikovskaya, 1948). تا به امروز، عموماً اعتقاد بر این است که منطقه شفاف قابل مشاهده در اطراف کلنی باکتری، نشان‌دهنده توانایی سویه در حل کردن فسفات نامحلول است و محیط‌های کشت مختلف مانند اسپربر^{۲۹}، پیکووسکایا^{۳۰}، NBRIP^{۳۱} برای ارزیابی توان حل‌کنندگی فسفات نامحلول سویه‌های باکتریایی در نظر گرفته می‌شوند (Khoshru et al., 2023). باین‌حال، برخی از جدایه‌ها هیچ هاله‌ای روی صفحات آگار ایجاد نمی‌کنند اما می‌توانند فسفات معدنی نامحلول را در محیط مایع حل کنند. این ممکن است به دلیل تفاوت در مکانیسم‌های مختلف انحلال، از جمله سرعت انتشار اسیدهای آلی ترشح شده توسط میکروب‌های مختلف یا سایر فرایندها مانند تولید آنزیم‌ها و کلاته‌سازی یون‌های فلزی باشد (Singh et al., 2011)؛ بنابراین، به دلیل همبستگی ضعیف بین اندازه هاله (روش کیفی) و محتوای فسفر محلول در آب (روش کمی)، وجود هاله اطراف کلنی برای تعیین توانایی انحلال Pi توسط میکروب کافی نیست و آزمایش‌های بیشتری برای ارزیابی توان حل‌کنندگی Pi در محیط مایع و خاک پیشنهاد می‌شود و این راهنمای بالارزش و مهمی برای استفاده عملی از PSB کارآمد در کشاورزی فراهم می‌کند.

انحلال فسفات نامحلول توسط PSB و ژن‌های درگیر

در این میان PSB به دلیل توانایی منحصربه‌فردشان در بهبود محتوای ارتوفسفات‌های خاک به واسطه انحلال Pi، به‌عنوان یک نوع فعال‌کننده مؤثر فسفر، پتانسیل قابل‌توجهی را برای کاربردهای عملی نشان می‌دهند (Fallah Nosratabad et al., 2020) لذا تسلط بر سازوکارهای بکارگرفته شده توسط این باکتری‌ها، برای درک بهتر چرخه فسفر خاک و خدمت به کشاورزی مدرن بسیار مهم است.

تنوع زیستی PSB

به‌طورکلی تعداد جمعیت و تنوع PSB در خاک ریزوسفری بیشتر از خاک توده (غیر ریزوسفری) است، همچنین فعالیت متابولیکی آن‌ها در ریزوسفر نیز قوی‌تر از آن چیزی است که در خاک توده مشاهده می‌شود. دلیل این امر فعالیت‌های ریشه گیاهان و تأثیر آن‌ها بر ویژگی‌های فیزیکی-شیمیایی و جوامع میکروبی خاک ریزوسفری می‌باشد (Vyas & Gulati, A., 2009). طبق مطالعات اخیر، جدایه‌های PSB شناخته شده در حال حاضر به‌طورکلی اعضای سه شاخه هستند: فیرمیکات‌ها^۱، اکتینوباکتری‌ها^۲ و پروتئوباکتری‌ها^۳ (Liang et al., 2020). در سطح جنس، سویه‌های متعلق به جنس‌های سودوموناس^۴، باسیلوس^۵ و ریزوبیوم^۶ عموماً قوی‌ترین حل‌کننده‌های فسفر در نظر گرفته می‌شوند (Khosravi, 2016; Khoshru et al., 2023). برخی دیگر از جنس‌های دارای توانایی انحلال فسفات شامل سریشیا^۷، آرتروباکتر^۸، گوردونیا^۹، دلفتیا^{۱۰}، رودوکوکوس^{۱۱}، ازتوباکتر^{۱۲}، فیلوباکتریوم^{۱۳}، زانتوموناس^{۱۴}، اروینیا^{۱۵}، بورخولدریا^{۱۶}، کلبسیلا^{۱۷}، سیتروباکتر^{۱۸}، اسیتوباکتر^{۱۹}، پانتوئا^{۲۰}، انتروباکتر^{۲۱}، تیوباسیلوس^{۲۲}، استرپتومایسیس^{۲۳}،

¹⁷ Klebsiella

¹⁸ Citrobacter

¹⁹ Acinetobacter

²⁰ Pantoea

²¹ Enterobacter

²² Thiobacillus

²³ Streptomyces

²⁴ Paenibacillus

²⁵ Alcaligenes faecalis

²⁶ Sphingobium

²⁷ Pantoea agglomerans

²⁸ Serial dilutions

²⁹ Sperber

³⁰ Pikovskaya

³¹ National Botanical Research Institute's phosphate

¹ Firmicutes

² Actinobacteria

³ Proteobacteria

⁴ Pseudomonas

⁵ Bacillus

⁶ Rhizobium

⁷ Serratia

⁸ Arthrobacter

⁹ Gordonia

¹⁰ Delftia

¹¹ Rhodococcus

¹² Azotobacter

¹³ Phyllobacterium

¹⁴ Xanthomonas

¹⁵ Erwinia

¹⁶ Burkholderia

مختلف کلون سازی و مورد مطالعات جهشی قرار گرفته‌اند (جدول ۲) (Adhikary *et al.*, 2014). یک اپرون^۴ از ژن *pqq* که پیش ساز سنتز پیرولوکینولین کینون (PQQ^3) را کد می‌کند، نقش مهمی در حل کردن فسفات معدنی نامحلول توسط PSB بازی می‌کند (Luduena *et al.*, 2017). این ژن‌ها به اپرون‌هایی سازماندهی می‌شوند که از نظر تعداد و ساختار در جنس‌ها و گونه‌های مختلف باکتری‌ها متفاوت است.

یک راهکار کارآمد برای افزایش کارایی باکتری‌های طبیعی ریزوسفر برای استفاده به عنوان حل کننده فسفر، معرفی یا بیان بیشتر^۱ ژن‌های مرتبط با حل کنندگی فسفات در آن‌ها است (Kim *et al.*, 2005). تعدادی از ژن‌های کدکننده عملکردهایی که انحلال فسفات معدنی را با دست کاری ژنتیکی افزایش می‌دهند در جدول ۲ ارائه شده‌اند. ژن‌های دخیل در ترشح اسید از ویژگی‌های مهم PSB در انحلال فسفات معدنی هستند که در میزبان‌های

جدول ۲- برخی از ژن‌های درگیر در انحلال فسفات نامحلول معدنی موجود در PSB و کلون سازی آن‌ها
Table 1. Some genes involved in the dissolution of mineral insoluble phosphate in PSB & their cloning

Reference	Property	Cloning host	Source	Gene
Babu-Khan <i>et al.</i> , 1995	Solubilization of inorganic phosphorus by production of gluconic acid	<i>E. coli</i> JM101	<i>Pseudomonas cepacia</i> E-37	<i>gabY</i>
Vikram <i>et al.</i> , 2007	Production of gluconic acid & solubilization of inorganic phosphorus	<i>Azospirillum</i> sp.	<i>Erwinia herbicola</i>	<i>pqqE</i>
Buch <i>et al.</i> , 2010	Oxalic acid production & mineral phosphorus solubilization	<i>P. fluorescens</i> ATCC 13525	<i>Synechococcus elongatus</i> PCC 6301	<i>ppc</i>
Kumar <i>et al.</i> , 2013	Solubilization of rock phosphate by the production of gluconic acid & 2-keto-gluconic acid	<i>E. asburiae</i> PSI3	<i>Pseudomonas putida</i> KT2440	<i>gad</i> operon
Adhikary <i>et al.</i> , 2014	Solubilization of inorganic phosphate by production of citric acid & gluconic acid	<i>P. fluorescens</i> CHAO-1, <i>P. fluorescens</i> Pf5	<i>E. coli</i> W620	<i>gltA1</i> , <i>citC</i>
Tovilla-Coutino <i>et al.</i> , 2020	Production of acetic acid	<i>E. coli</i> DH5 α	<i>E. coli</i> C	<i>gltA</i>

فسفات را به سویه‌های غیر PSB اعطا نمود. Rodríguez و همکاران (2001) *pqqE* را به واسطه یک وکتور با دامنه وسیع میزبان (pKT230) زیرکلون^۵ و در *E. coli* MC1061 بیان^۶ کردند. در ادامه پلاسمید نو ترکیب به باکتری‌های سودوموناس سویه PSS و بورخلدیریا سپاشیا سویه IS-16 (هر دو غیر PSB) با تکنیک PC^۶ منتقل گردید. در ادامه کلنی‌هایی که در محیط انتخابی حاوی فسفات نامحلول (به عنوان تنها منبع فسفر) دارای هاله انحلال بودند، بازیابی شدند (Rodríguez *et al.*, 2001). این مطالعه نشان می‌دهد که دست کاری ژنتیکی ژن‌های

طبق تحقیقات، مسیر PQQ توسط حداقل پنج ژن رمزگذاری می‌شود: *pqqA*, *pqqB*, *pqqC*, *pqqD* و *pqqE* که از میان آن‌ها *pqqE* برای بیوسنتز PQQ ضروری است (Shen *et al.*, 2012). ژن *pqqE* برای اولین بار از باکتری *Erwinia herbicola* Eho10 کلون سازی شد. داده‌های مرتب شده توالی اسید آمینه از چندین گونه باکتری نشان داد که *pqqE* به عنوان یک ژن مشخص و مهم در انحلال هیدروکسی آپاتیت، بسیار حفاظت شده است (Luduena *et al.*, 2017). ژن *pqqE* را می‌توان به صورت هترولوگ در یک سویه نو ترکیب بیان کرد، در نتیجه قابلیت انحلال

⁴ Subclone

⁵ Express

⁶ Parental conjugation

¹ Overexpression

² Operon

³ Pyrroloquinoline quinone

کاربرد فناوری اومیکس^۳ در چرخه فسفر خاک با مداخله PSB پیشرفت‌ها در فن‌آوری‌های توالی‌یابی با کارایی بالا (مانند آمپلیکون^۴، متاژنومیکس^۵، متاترنسکرپتومیکس^۶ و متاپروتئومیکس^۷) و در دسترس بودن ابزارهای بیوانفورماتیک کد باز^۸، پیامدهای مهمی را برای جستجو و اکتشاف بیشتر تنوع ژنتیکی و عملکردی PSB فراهم می‌کند. این فناوری‌ها نه تنها می‌توانند چندین ژن مرتبط با فرآیندهای چرخه مواد مغذی خاک و نشانگرهای زیستی را که به‌طور فعال در جوامع پیچیده باکتریایی بیان می‌شوند شناسایی کنند، بلکه می‌توانند به‌طور مستقیم بیان ژن‌های هدف را در خاک یا ریزوسفر با حساسیت بالا تعیین کنند و امکان به دست آوردن ژنوم ریزجانداران جدید غیرقابل کشت را فراهم نمایند (Liu et al., 2019). تغییرات درازمدت فسفر خاک دارای پیامدهای اکولوژیکی مهمی است. Bergkemper و همکاران (2016) تنوع عملکردی میکروب‌ها را در اکوسیستم‌های با محتوای فسفر زیاد و کم از طریق توالی‌یابی مستقیم متاژنوم نشان دادند. به گزارش این محققان، پتانسیل میکروبی بالا و قابل توجهی برای انحلال فسفر معدنی در خاک‌های غنی از فسفر شناسایی شد. فراوانی ژن‌های کدکننده سیستم‌های جذب فسفات کارآمد در خاک تخلیه‌شده از فسفر بیشتر بود. ژن‌های کدکننده عوامل تعیین‌کننده دخیل در تنظیم پاسخ به کمبود فسفر (*phoR*, *phoB*) در هر نوع خاک و در همه‌جا حاضر بودند. این یافته‌ها اهمیت یک رگولون^۹ فسفات کارآمد (Pho) را در تنظیم استفاده میکروبی از منابع جایگزین فسفر در طول محدودیت فسفات نشان داد. چرخه فسفر با مداخله PSB را می‌توان از طریق توالی‌یابی Illumina نیز بررسی کرد (توالی‌یابی با شیمی سنتز از طریق فناوری نیمه‌هادی اکسید فلزی (CMOS^{۱۰})).

استفاده تلفیقی از تکنیک‌های اومیکس، فعالیت میکروبی کلیدی خاک را در اکوسیستم‌های متنوع نشان داده است. بر اساس مقایسه جوامع میکروبی با استفاده از فنون متاژنومیک و متاپروتئومیک، در خاک‌های با و بدون کاربرد طولانی‌مدت کودهای فسفر، Yao و همکاران

مرتبط با حل‌کنندگی فسفات معدنی نامحلول می‌تواند ظرفیت انحلال فسفات را در باکتری‌های مختلف ارتقاء دهد (حتی در سویه‌های غیر PSB). *gabY* نوع دیگری از ژن *pqqE* و کدکننده محصول ژنی است که در حل شدن فسفات معدنی نامحلول نقش دارد و از سودوموناس سپائسین سویه E-37 کلون شده و در *اشرشیا کولای* سویه JM109 بیان گردید تا انحلال فسفات معدنی و تولید اسید گلوکونیک (GA) را کاتالیز کند (Babu-Khan et al., 1995). هیچ تشابهی بین *gabY* و ژن‌های مرتبط با سنتز GA که قبلاً کلون‌سازی شده بودند وجود ندارد، اما بر اساس داده‌های هم‌ترازی توالی اسیدآمین، *GabY* مشابه اجزای متصل به غشاء هیستیدین پرمه‌از^۱ است (رودریگز و همکاران، ۲۰۰۶). GA تنها در حضور *gabY* و زمانی که ژن عملکردی گلوکز دهیدروژناز (*gcd*) در *E. coli* بیان گردد، تولید می‌شود (Babu-Khan et al., 1995). حدس زده می‌شود که این چارچوب خوانش باز (ORF^۲) ممکن است با سنتز PQQ از طریق یک مسیر جایگزین یا سنتز یک کوفاکتور *gcd* متفاوت از PQQ مرتبط باشد (Rodríguez et al., 2006). علاوه بر این، یک قطعه DNA از *اشرشیا مارسنسس* نشان داده شد که سنتز GA را در *اشرشیا کولای* القا می‌کند، اما هیچ تشابهی با ژن *pqq* یا *gcd* نشان نمی‌دهد (Krishnaraj akd Goldstein, 2001). این نشان می‌دهد که ژن‌های متمایز حاکم بر انحلال فسفات، شباهت‌ها و تفاوت‌هایی داشته و عامل پیچیدگی سازوکارهای انحلال فسفات معدنی در سویه‌های مختلف می‌باشند. سوابق ژنتیکی سویه گیرنده، تعداد کپی پلاسמידهای وارد شده و برهمکنش‌های متابولیکی ممکن است بر بیان ژن انحلال فسفات معدنی در میزبان‌های مختلف تأثیر بگذارد (Babu-Khan et al., 1995) لذا انتقال ژنتیکی یک ژن کلون‌شده درگیر در انحلال فسفات معدنی، موضوع بسیار پیچیده و ضروری بوده و پیشرفت‌های زیست‌شناسی مولکولی ممکن است یک رویکرد عملی برای القاء یا افزایش ظرفیت‌های انحلال فسفات در سایر سویه‌های PGPR ارائه دهند.

^۶ Metatranscriptomics^۷ Metaproteomics^۸ Open-source bioinformatic^۹ Regulon^{۱۰} Complementary metal-oxide semiconductor^۱ Histidine permease^۲ Open reading frame^۳ Omics technology^۴ Amplicon^۵ Metagenomics

با تیمارهای شاهد، به ترتیب ۱۳۵ و ۱۲۶ درصد افزایش یافت.

نشان داده شده است که تلقیح PSB و سایر باکتری‌های ریزوسفری محرک رشد گیاه (¹PGPR)، به‌طور کلی منجر به کاهش ۵۰ درصدی کاربرد کود شیمیایی فسفر بدون کاهش عملکرد محصول گردیده است (Rafi et al., 2019). متأسفانه در شرایط مزرعه‌ای که عوامل محیطی کمتر کنترل می‌شوند و مدیریت آب و خاک به شیوه‌های رایج کشاورزی محدود می‌شود، اغلب با پاسخ متغیر مواجه می‌شویم. گزارش شده است که تلقیح با (سودوموناس جسینسی) PSB PS06 باعث افزایش ۱۴ درصدی وزن خشک اندام هوایی نخود در مقایسه با تیمار شاهد تلقیح نشده گردیده است، اما این افزایش با محتوای فسفر اندام هوایی همبستگی نداشت (Valverde et al., 2006). یک مطالعه دیگر نشان داد که PSB‌ها در شرایط مزرعه قادر به حل کردن فسفر به اندازه کافی نیستند تا تأثیر قابل‌توجهی بر بهبود تغذیه محصولات داشته باشند (Raymond et al., 2021). جدول ۳ اثر تلقیح برخی از سویه‌های PSB را روی گیاهان نشان می‌دهد.

توانایی PSB برای مقاومت در برابر شرایط محیطی نامطلوب مانند شوری بالا، خشکی و pH بالا/پایین نه تنها برای بقای آن‌ها در خاک‌های کشاورزی بلکه برای استفاده از آن‌ها در کودهای زیستی حیاتی است. چندین محقق انحلال فسفات در شرایط تنشی را بررسی کرده‌اند. Banerjee و همکاران (2010) دریافتند که *آرتروباکتر* TRSB10 و *باسیلوس* TRSB16 دارای قابلیت انحلال فسفات بالایی تحت تنش دمای بالا، pH و شوری بودند. علاوه بر این، *کوشنریا* YCWA18، یک PSB شورپسند² که نشان داده شده است تا غلظت‌های ۲۰ درصد NaCl زنده مانده و به‌عنوان کاندید برای توسعه کشاورزی مبتنی بر خاک قلیایی-شور انتخاب شده است (Saikia et al., 2018). این نشان می‌دهد که سویه‌های PSB قادر به تحمل تنش‌های غیرزیستی³ هستند و درعین حال توانایی حل‌کنندگی فسفات خود را حفظ می‌کنند. انتظار می‌رود که بهبود بیشتر در رشد گیاه و کاهش تنش‌های غیرزیستی به دلیل استفاده از سویه‌های میکروبی و کنسرسیوم‌های PSB به دست آید که به‌عنوان منبعی

(2018) گزارش کردند که کمبود فسفر به‌طور چشمگیری قابلیت‌های ژنتیکی جوامع میکروبی را برای استخراج فسفات از فیتات و تا حدی کمتر از اسیدهای نوکلئیک و فسفولیپیدها افزایش می‌دهد. این محققان گزارش کردند که کاربرد طولانی‌مدت فسفر، نحوه تخصیص ژن‌ها و پروتئین‌ها را توسط جوامع میکروبی برای به دست آوردن کربن، نیتروژن و گوگرد از انواع بسترها تغییر می‌دهد. این یافته‌ها نشان می‌دهد که جوامع میکروبی خاک، چگونه با سطوح مختلف دسترسی فسفر برای توسعه شیوه‌های مدیریت فسفر پایدار سازگار می‌شوند.

به‌طور کلی، فناوری‌های اومیکس می‌توانند به‌عنوان رویکردهای مکمل برای مطالعه نقش میکروب‌هایی که دینامیک فسفر و زیست‌فراهمی آن را در خاک کنترل می‌کنند، عمل کنند. آن‌ها همچنین به اکتشاف سازوکارهای جدید در چرخه فسفر با واسطه میکروب کمک می‌کنند و دانش در مورد جوامع PSB در طبیعت را بهبود می‌بخشند. درنهایت، دستیابی به یک جامعه میکروبی خاک متنوع، سالم و فعال، دسترسی طولانی‌مدت و پایدار فسفر را برای محصولات کشاورزی تسهیل می‌کند.

کاربرد عملی PSB در کشاورزی

باکتری‌های حل‌کننده فسفات به‌عنوان حل‌کننده‌های امیدوارکننده فسفر، پتانسیل افزایش بهره‌وری محصولات زراعی را دارند (Tian et al., 2021). نشان داده شده است که تلقیح با PSB باعث افزایش جذب فسفر و عملکرد محصول در مطالعات گلخانه‌ای و مزرعه‌ای با تغییر استراتژی جذب فسفر در گیاهان شده است و در نتیجه باعث تغییر غلظت فسفر قابل‌دسترس خاک و در نهایت محتوای فسفر در ریشه و اندام هوایی گیاهان می‌شود (Rafi et al., 2019). Soumare و همکاران (2021) گزارش کردند که تلقیح گیاه ذرت با باکتری‌های حل‌کننده فسفر شامل *استریپتومایسس گریستورونز* BC3 و *نورکاردیوسپس آلبا* BC11، به ترتیب باعث افزایش ۱۴۸ و ۲۰۱ درصدی فسفر در ریشه و ۵۶ و ۱۴۹ درصد در اندام هوایی ذرت شد. همچنین عملکرد ذرت در مقایسه

³ Abiotic stress

¹ Plant growth-promoting rhizobacteria

² Halophilic PSB

باکتری‌های حل‌کننده فسفات باید قادر به زنده ماندن در محیط خاک و به دست آوردن مقادیر کافی مواد مغذی از خاک و گیاهان، در حین رقابت یا همکاری با جامعه بومی خاک باشند. این امر برای تنظیم یا بهبود فرآیندها و خدمات اکوسیستم، از جمله ارتقاء چرخه مواد مغذی، تجزیه بستر، بهره‌وری محصول و حفظ حاصلخیزی خاک ضروری است (Mawarda et al., 2020)؛ بنابراین، موفقیت کلونیزاسیون در ریزوسفر یکی از پیش‌نیازهای افزایش زیست‌فراهمی فسفر خاک با مداخله PSB و افزایش جذب فسفر و استفاده توسط گیاه است (Amirhondeh et al., 2012).

نتایج ناموفق تلقیح‌های PSB، از چالش‌های اساسی هستند که مانع از استفاده گسترده و مؤثر از عوامل PSB در مقیاس بزرگ می‌شود. این محدودیت به‌شدت به عواملی مانند گونه‌های باکتریایی، فرمولاسیون مایه تلقیح، گونه‌های گیاهان و ویژگی‌های خاک وابسته است. علاوه بر این، ماندگاری تلقیح‌ها تحت تأثیر فراوانی و ترکیب میکروبیوم بومی^۹ خاک است (Chen et al., 2021). عدم درک کافی از اکولوژی و پویایی جمعیت میکروبیوم‌های خاک، توانایی تلقیح‌های زیستی معرفی‌شده را برای زنده ماندن تضعیف می‌کند و بر کارایی کلونیزاسیون سویه‌های تلقیح شده تأثیر می‌گذارد (Mosimann et al., 2017)؛ بنابراین، باید تلاش‌هایی برای بهبود بقا و کلونیزاسیون ریزوسفری تلقیح‌ها در جهت سازگاری با میکروبیوم‌های ساکن برای به حداکثر رساندن مزایای تلقیح انجام شود.

سازگار با محیط‌زیست برای عوامل کودهای زیستی جایگزین کودهای شیمیایی باشند.

برخی از سویه‌های PSB، پتانسیل کنترل زیستی بیمارگرهای گیاهی را نیز دارند. آن‌ها می‌توانند از طریق یک یا چند سازوکار هم‌زمان، از جمله آنتی‌بیوز^۱، رقابت^۲، تخریب دیواره سلولی^۳ و پارازیت قارچی^۴ در برابر برخی از بیمارگرهای گیاهی موجود در خاک دفاع کنند. این سازوکارها با مهار حملات بیماری‌زا به گیاهان، به ارتقای سلامت گیاه و بهبود کیفیت محصولات کشاورزی کمک می‌کنند (Zaidi et al., 2014). استفاده از PSB همچنین می‌تواند اصلاح^۵ و استفاده کشاورزی خاک آلوده به فلزات سنگین به دلیل استفاده مداوم از کودهای شیمیایی را بدون ایجاد خطرات زیست‌محیطی یا بهداشتی افزایش دهد (Alori et al., 2017). نشان داده شده است که PSB مقاوم به سرب با افزایش محتوای فسفات خاک، یون‌های سرب را به پیرومورفیت سرب^۶ و هیدروکسی آپاتیت^۷ تبدیل می‌کند (Park et al., 2011). همچنین گزارش شده است هنگامی که سودوموناس به سنگ فسفات اضافه می‌گردد، میزان غیرمتحرک‌سازی^۸ سرب از ۸۰/۴۸ درصد به ۹۷/۴۶ درصد افزایش می‌یابد (Wang et al., 2020). این نشان می‌دهد که برخی از سویه‌های PSB برای کاربردهای زیست‌پالایی و زراعت در خاک‌های آلوده به فلزات سنگین مناسب هستند.

جدول ۳- اثرات PSB بر عملکرد گیاه به همراه توانایی آن‌ها در آزمایشگاه

Table 2. Effects of PSB on plant performance along with their ability in the laboratory

Reference	Effects on plant	Inoculated plant	Place of isolation-Country	PSB
Khosravi et al., 2009	Increasing the amount of phosphorus & other macro & micro elements in the leaves of red apple seedlings	Golden Delicious' Apple Trees	Soil, Iran	<i>Azotobacter chroococcum</i> AF146
Hussain et al., 2016	17.1% increase in seed yield, phosphorus solubility in the laboratory was 355 ppm, auxin production capacity was 618 ppm	Wheat (<i>Triticum aestivum</i> L.)	Rhizosphere-Pakistan	<i>Bacillus</i> (MWT-14)

^۶ Lead pyromorphite

^۷ Hydroxyapatite

^۸ Immobilization

^۹ Native microbiota

^۱ Antibiosis

^۲ Competition

^۳ Lysis

^۴ Mycoparasitism

^۵ Remediation

Li <i>et al.</i> , 2017	Increased in stem length by 35.9%, Increase in root length by 39.2%, colonization of root surfaces & external & internal epidermis tissues.	Maize (<i>Zea mays</i> L.)	Rhizosphere-China	<i>Paenibacillus</i> (B1)
Mahanta <i>et al.</i> , 2018	The simultaneous inoculation of PSB & AM increased the absorption of phosphorus in the root & shoot by 47.88%, 77.57% & 37.55%, 41.95%, respectively.	Wheat (<i>Triticum aestivum</i> L. emend. Fiori & Paul)- Soybean (<i>Glycine max</i> L.)	Farm-India	<i>Pseudomonas striata</i> & <i>Glomus fasciculatum</i>
Sarikhani <i>et al.</i> , 2016	The increased in the shoot dry weight by 44 & 42% respectively, the phosphorus solubility in the laboratory were 477.2 & 545.2 mg/l.	Maize (<i>Zea mays</i> L.)	Rhizosphere-Iran	<i>Enterobacter</i> (S16-3) & <i>Pseudomonas</i> (C162O)
Kumawat <i>et al.</i> , 2022	Increased of grain yield & phosphorus content by 10.85% & 11.3%, respectively, phosphorus solubility in the laboratory 169.8 & 115.8 mg/l & produced auxin 48.7 & 46.38 ppm, respectively.	Soybean (<i>Glycine max</i> (L.) Merrill)	Legume Research Farm-India	<i>Pseudomonas oryzihabitans</i> LSE-3 & <i>Bradyrhizobium</i> sp. LSBR-3
Rawat <i>et al.</i> , 2022	The increased of shoot phosphorus were 153.42% & 106.8%, respectively, & the grain yield were 84.5% & 74.39%, respectively. Solubilized phosphorus under laboratory conditions were 688.18 & 570.9 mg/l.	Rice (<i>Oryza sativa</i> L.)	Rhizosphere - India	<i>Bacillus licheniformis</i> PSB1, & <i>Pantoea dispersa</i> PSB2
He & Wan, 2021	The shoot & root P increased by 80.35% & 261.3%, respectively, & the total dry weight increased was 431.5%. P solubility in the laboratory is 304.5 mg/l.	Soybean (<i>Glycine max</i> L.)	Agricultural l&s-China	<i>Acinetobacter pittii</i> gp-1
Munir <i>et al.</i> , 2019	Increased of germination rate, root length & shoot weight by 16, 88 & 33% respectively, P solubilization potential in the laboratory was 966.9 mg/l	Wheat (<i>Triticum aestivum</i> L.)	Rhizosphere-Pakistan	<i>Pseudomonas</i> sp. (Rad1)

برای مثال، برخی از گونه‌های باکتری‌های حل‌کننده فسفات مانند سودوموناس می‌توانند در شرایط بهینه، فسفر را از ترکیبات نامحلول در خاک آزاد کنند. با این حال، اندازه‌گیری دقیق فسفر آزاد شده در خاک به دلیل جذب سریع آن به سطوح معدنی و رسوب‌گذاری دشوار است، اما مطالعات در شرایط کنترل‌شده نشان داده‌اند که این باکتری‌ها می‌توانند بین ۵۰ تا ۱۰۰ میلی‌گرم فسفر در هر کیلوگرم خاک آزاد کنند، که بخشی از آن ممکن است بلافاصله توسط گیاهان جذب شود. در آزمایش‌های

باکتری‌های حل‌کننده فسفات می‌توانند به طور قابل توجهی میزان فسفر موجود در خاک را افزایش دهند، هرچند مقدار دقیق آن بسته به چندین عامل از جمله نوع باکتری، نوع خاک، شرایط محیطی، نوع محصول و غلظت اولیه فسفات نامحلول متغیر است. مطالعات نشان داده‌اند که باکتری‌های حل‌کننده فسفات می‌توانند مقدار قابل توجهی فسفر را از خاک آزاد کرده و معمولاً بین ۳۰٪ تا ۶۰٪ از فسفات نامحلولی که در دسترس آن‌ها قرار دارد را به شکل‌هایی قابل جذب برای گیاهان تبدیل کنند.

طبیعی خاک، ممکن است کارایی این باکتری‌ها به دلیل رقابت با دیگر میکروب‌های خاک و شرایط متغیر خاک کمتر باشد (Anand et al., 2016).

کنترل شده، برخی از گونه‌های بسیار کارآمد باکتری‌های حل‌کننده فسفات حتی توانسته‌اند مقادیر بیشتری از فسفر را آزاد کنند که گاهی بیش از ۱۰۰ میلی گرم فسفر در هر کیلوگرم خاک بوده است. با این حال، در محیط‌های

جدول ۴- برخی از کودهای زیستی فسفاتی ثبت شده در پایگاه جامع اطلاعات مواد کودی کشور تا سال ۱۴۰۲

Table 4. Phosphate biofertilizers registered in the country's comprehensive database of fertilizer materials

Row	Fertilizer name	Company	Registration number
1	Phosphate microbial fertilizer	Iran Ignition (in cooperation with Soil and Water Research Institute)	*
2	Barvar 2 Phosphate biofertilizer	Zist fannavar Sabz	89980
3	Alkane phosphate biofertilizer	Alkane	00118
4	Phosphobacter Dayan	Khosheh prvaran Zist fannavar	21724
5	Phosphofica	Zist farayand Nutrica	90645
6	Phosphoran Plus	Fannavari Zisti Tabiat Gara	95854
7	Phosphoran Bioran	Fannavari Zisti Tabiat Gara	84936
8	Phosphozist	Kar Gostar Nogan	47084
9	Bio-fras P	Khotote Sabz Sepahan	630393

* در زمان انتقال این دانش فنی به شرکت مزبور، سامانه ثبت مواد کودی راه‌اندازی نشده بود.

تولید GA توسط PSB به عنوان یک سازوکار مهم برای حل شدن فسفر توسط اکثر باکتری‌های گرم منفی، بواسطه اکسیداسیون مستقیم گلوکز در فضای پری پلاسمیک^۲ انجام می‌شود (Goldstein et al., 1995). گلوکز دهیدروژناز پری پلاسمیک (GDH³)، با پیرولوکینولین کینون (PQQ) به عنوان کوفاکتور، بیوسنتز GA را کاتالیز می‌کند. در ادامه GA توسط گلوکونات دهیدروژناز^۴ اکسید شده و منجر به تولید اسید ۲-کتوگلوکورونیک برای حل کردن فسفات می‌شود (Goldstein et al., 1995). القای ژن‌های کدکننده عملکردهای مرتبط با بیوسنتز PQQ و انتقال به غیر PSB نیز منجر به افزایش ترشح GA شده که باعث انحلال فسفات می‌شود (Wagh et al., 2014). بنابراین اسیدی شدن زیستی^۵ ریز آشیانه^۶ در مجاورت سیستم ریشه‌ای، نقش عمده‌ای در آزادسازی فسفات از خاک و استفاده از عناصر غذایی آن برای گیاه دارد. سایر اسیدهای آلی ترشح

سازوکارهای درگیر در انحلال فسفات نامحلول

برای بکارگیری بهتر PSB در کشاورزی و پاسخگویی به تقاضای جامعه برای افزایش بهره‌وری کشاورزی، لازم است سازوکارهای انحلال فسفات نامحلول عمیقاً درک شوند (Khoshru et al., 2023). باوجود اینکه سازوکارهای دقیق این فرآیند هنوز به طور کامل شناخته نشده است ولی به طور گسترده پذیرفته شده است که PSB ابتدا اسیدهای آلی ترشح می‌کنند، سپس با کاتیون‌های متصل به فسفات از طریق گروه‌های هیدروکسیل و کربوکسیل خود، تشکیل کمپلکس می‌دهند و یا پروتون (H⁺) آزاد می‌کنند تا pH محیط اطراف را کاهش دهند. در نتیجه فسفر نامحلول را به شکل قابل دسترس برای گیاهان تبدیل می‌کنند (Zhang et al., 2020). برخی از اسیدهای آلی تولید شده توسط PSB که در انحلال فسفر دخیل هستند در جدول ۲ نشان داده شده است. اسید گلوکورونیک (GA¹) عامل اصلی در فرآیند حل شدن فسفر است (Goldstein et al., 1995).

⁴ Gluconate dehydrogenase

⁵ Bio-acidification

⁶ Micro-niche

¹ Glucuronic acid

² Periplasmic space

³ Periplasmic glucose dehydrogenase

کاهش می‌یابد (Zhu et al., 2018). بنابراین فرض بر این است که ترشح پروتون از طریق تولید اسیدکربنیک تنفسی و جذب NH_4^+ منشاء می‌گیرد (Tian et al., 2021). این می‌تواند یک سازوکار جایگزین برای حل شدن فسفات معدنی با کاهش pH باشد، جایی که زیست فراهمی فسفر تحت کاربرد کود آمونیومی به عنوان منبع نیتروژن، بهبود می‌یابد. Asea و همکاران (1988) دریافتند که PSM زمانی که به آمونیوم آزاد (بدون اتصال) دسترسی دارد، توانایی انحلال فسفر تثبیت شده را نشان می‌دهد.

اگزوپلی‌ساکاریدها^{۲۰} (EPS) یکی دیگر از عوامل مهم و موثر در حل شدن فسفات نامحلول هستند. اگزوپلی‌ساکاریدهای ترشح شده توسط میکروبا حاوی گروه‌های عاملی آنیونی متعددی هستند که قادرند یون‌های فلزی مختلف مانند Ca^{2+} ، Mg^{2+} ، Fe^{2+} ، Al^{3+} و غیره را کمپلکس کنند و ساختارهای پایدارتری را تشکیل دهند. این امر به نوبه خود تعداد کاتیون‌ها را برای تثبیت فسفات در خاک کاهش می‌دهد و در دسترس بودن یون‌های فسفات محلول خاک را بهبود می‌بخشد (Sharma et al., 2013). مطالعات قبلی گزارش کرده‌اند که PSB‌هایی که قادر به تولید اگزوپلی‌ساکارید هستند، فعالیت حل‌کنندگی فسفات بهتری نسبت به PSB‌هایی که قادر به تولید اگزوپلی‌ساکاریدها نیستند، نشان می‌دهند. هنگامی که تولید اگزوپلی‌ساکاریدها با اسیدهای آلی همزمان می‌شود، مقدار فسفر محلول، بیشتر از زمانی است که اسیدهای آلی به تنهایی تولید می‌شوند (Yi et al., 2008). این نشان می‌دهد که ترکیب دو عامل اگزوپلی‌ساکاریدها و اسیدهای آلی یک مسیر مهم برای تسریع انحلال مواد معدنی فسفات است.

علاوه بر اسیدهای آلی، اسیدهای معدنی نیز به حل شدن فسفات کمک می‌کنند، اما در pH یکسان، برای انحلال هیدروکسی آپاتیت از اسیدهای آلی ضعیف‌تر هستند (Tian et al., 2021). اسیدهای سولفوریک و

شده توسط PSB، مانند اسید سیتریک^۱، اسید سوکسینیک^۲، اسید استیک^۳، اسید اگزالیک^۴، اسید پروپیونیک^۵، اسید لاکتیک^۶، اسید فوماریک^۷، اسید مالیک^۸، اسید تارتاریک^۹، اسید مالونیک^{۱۰}، اسید پیرووات^{۱۱} و اسید شیکیمیک^{۱۲} نیز به انحلال فسفات نامحلول کمک می‌کنند. (Walpolo & Yoon, 2012). Vinci و همکاران (2018) دریافتند که باسیلوس/میلولیکوفسیانس، در ترکیب با کمپوست، سطوح اسیدهای آلی خاص (شیکیمیک اسید، اسید کلروژنیک^{۱۳}، اسید کوئینیک^{۱۴}، اسید مالیک^{۱۵} و متیل مالیک^{۱۶})، اسیدهای آمینه و مواد قندی آمین دار^{۱۷} را در ریشه‌های ذرت افزایش می‌دهد که توسط کروماتوگرافی گازی - طیف سنجی جرمی (GC-MS^{18}) شناسایی و تایید شد. این نشان دهنده بهبود وضعیت متابولیک و تغذیه گیاهان ذرت است که به افزایش جذب فسفر و نیتروژن نسبت داده می‌شود. سازوکار جهانی برای حل شدن فسفر توسط PSB در شکل ۱ نشان داده شده است.

اسیدهای آلی تولید شده توسط PSB، دارای قابلیت کمپلکس کردن یون‌های معدنی یا کاهش pH برای آزادسازی فسفات زیستی هستند. این اسیدهای آلی به نوبه خود باعث اسیدی شدن سلول‌های میکروبی و محیط اطراف آنها می‌شوند و با جایگزینی Ca^{2+} با H^+ ، آنیون‌های فسفات را از فسفات نامحلول معدنی آزاد می‌کنند (Goldstein, 1994). پروتون‌ها زمانی آزاد می‌شوند که دی اکسید کربن (CO_2) که توسط تنفس میکروبی تولید می‌شود، حل شده و اسید کربنیک (H_2CO_3) تولید کند. این پروتون‌ها به آسانی آپاتیت کلسیم را حل می‌کنند و به آزادسازی یون‌های فسفات کمک می‌کنند (Tian et al., 2021). لذا PSB می‌تواند pH محیط را از طریق تولید CO_2 توسط تنفس کاهش داده و باعث آزاد شدن یون‌های فسفات شود (Walpolo & Yoon, 2012). pH حضور NH_4^+ و تولید H^+ در طی نیتریفیکاسیون^{۱۹} نیز

¹¹ Pyruvate acid

¹² Shikimic acid

¹³ Chlorogenic acid

¹⁴ Quinic acid

¹⁵ Malic acid

¹⁶ Methylmaleic acid

¹⁷ Amino-sugar substances

¹⁸ Aas chromatography-mass spectrometry

¹⁹ Nitrification

²⁰ Exopolysaccharides

¹ Citric acid

² Succinic acid

³ Acetic acid

⁴ Oxalic acid

⁵ Propionic acid

⁶ Lactic acid

⁷ Fumaric acid

⁸ Malic acid

⁹ Tartaric acid

¹⁰ Malonic acid

2001) یا مسیر TAT¹⁵ (Putker et al., 2013). این آنزیمها Pi را از انواع مونو استرها و دی استرهای فسفات آلی پیچیده جدا می کنند.

APases تنوع ژنتیکی گسترده ای از جمله انواع *phoX* (Sebastian & Ammerman, 2009)، *phoA* و *phoD* (Lidbury et al., 2022) را شامل می شود. غیرفعال شدن *phoX* تقریباً ظرفیت هیدرولیز پارانیتروفیل فسفات¹⁶ را به طور کامل از بین برد (Monds et al., 2006). هر دو ژن *phoA* و *phoD* نیز در هیدرولیز پارا نیتروفیل فسفات بسیار فعال هستند (Rodriguez et al., 2014).

تقریباً نیمی از میکروب های خاک که در نزدیکی یا سطح ریشه گیاهان زندگی می کنند، پتانسیل معدنی کردن فسفر توسط فسفاتازها را دارند. فیتاز آنزیم مهم دیگری است که در معدنی سازی ترکیبات آلی فسفر نقش دارد. PSB های متعددی قادر به افزایش انحلال فسفر از طریق تولید فیتاز هستند که عمدتاً فرآیند تبدیل مواد آلی (دانه گرده و بذرها گیاهی) ذخیره شده در خاک به عنوان فیتات را به فسفر قابل دسترس را منجر می شوند (Richardson & Simpson, 2011). گزارش شده است که PSB های کارآمد که توان معدنی سازی فیتات را نیز دارند، دارای فعالیت فیتازی خارج سلولی بیشتری (۲/۷ برابر بیشتر) در مقایسه با فعالیت فیتازی داخل سلولی می باشند (Hanif et al., 2015).

چشم انداز آینده

اگرچه برخی از ژن های PSB که در حل شدن فسفات معدنی نقش دارند، کلون سازی و مشخص شده اند اما سازوکار دقیق انحلال فسفات معدنی هنوز به خوبی درک نشده است، اخیراً برخی ژن های جدید و شبکه ژن های عملکردی به هم پیوسته که تنظیم تولید اسیدهای آلی در فرآیند انحلال فسفات معدنی نامحلول توسط PSB را برعهده دارند، کشف شده اند؛ بنابراین، تولید ایده ها و فناوری های جدید برای کشف ژن های کلیدی درگیر در انحلال فسفات معدنی و افزایش مقاومت PSB به

نیتریک تولید شده توسط تیوباسیلوس و نیتروزوموناس نیز قادر به حل کردن ترکیبات فسفات نامحلول هستند (Sharma et al., 2013).

سولفید هیدروژن (H_2S) نیز هنگام واکنش با فسفات آهن، با تشکیل سولفات آهن، فسفات معدنی آزاد می کند و سازوکار متفاوت دیگری از انحلال فسفات را ارائه می دهد (Sharma et al., 2013).

PSB آنزیم هایی ترشح می کنند که معدنی شدن¹ فسفر آلی را کاتالیز می کنند، از جمله فسفاتازها²، فیتازها³، فسفو هیدرولاز⁴، فسفوناتاز⁵ و C-P لیاز⁶ و غیره (Hanif et al., 2015). فسفاتاز، آنزیمی هست که فسفات موجود را از سوبسترای خود (ماده آلی) از طریق دفسفوریل اسیون⁷ فسفورانیدرید یا پیوندهای فسفواستری⁸ در مواد آلی آزاد می کند و فیتاز عمدتاً فسفو هیدرولاز میواینوزیتول هگزا فسفات⁹ است که می تواند فیتات سدیم را هیدرولیز و تولید Pi کند. فسفاتاز و فیتاز رایج ترین آنزیم های ترشح شده توسط PSB هستند (Bergkemper et al., 2016).

فسفوناتازها و C-P لیازها می توانند برش C-P را در فسفونات های آلی¹⁰ کاتالیز کنند (Rodríguez et al., 2006). بسیاری از آنزیمها که توسط Wanner (1996) شناسایی شده اند، به عنوان تجزیه کننده فسفات آلی عمل می کنند تا Pi را از فسفات های متصل به قند و نوکلئوتیدها آزاد کنند. تبدیل فسفولیپیدها به فسفر محلول بسیار مهم است زیرا فسفولیپیدها نسبت به فیتات ها و اسیدهای نوکلئیک در برابر تجزیه مقاوم تر هستند (Li et al., 2019a). تجزیه فسفولیپیدها به فسفات معدنی توسط فسفاتازها، شامل دو نوع اصلی: فسفومونو استراز¹¹ و فسفودی استراز¹² کاتالیز می شود (Cabugao et al., 2017). تولید فسفاتازها توسط PSB، عمدتاً توسط غلظت Pi محیط تنظیم می شود. آلکالین فسفاتازها (APases¹³) نیز آنزیم های برون سلولی¹⁴ هستند که اغلب توسط PSB از طریق سازوکارهای متعددی ترشح می شوند از جمله مسیر Sec (PhoA) (Angelini et al.,

⁹ Myoinositolhexaphosphate

¹⁰ Organophosphonates

¹¹ Phosphomonoesterase

¹² Phosphodiesterase

¹³ Alkaline phosphatases

¹⁴ Exoenzymes

¹⁵ Twin-arginine translocation

¹⁶ Paranitrophenyl phosphate

¹ Mineralization

² Phosphatases

³ Phytases

⁴ Phosphohydrolase

⁵ Phosphatases

⁶ Carbon-Phosphorus Lyase

⁷ Dephosphorylation

⁸ phosphorester bonds

اومیکس برای کشف مداخله PSB در چرخه‌های فسفر خاک و نیز تاثیر کاربرد مایه تلقیح‌های حاوی PSB بر شیوه‌های کشاورزی بحث شد. با توجه به مطالب بحث شده در این مقاله، پیشنهاد می‌شود که کل جامعه میکروبی (میکروبیوم) بومی خاک با تمرکز بر PSB به‌عنوان یک واحد زیستی-عملکردی برای ارتقای زیست فراهمی فسفر و کمک به سیستم‌های کشاورزی کم‌نهاد^۳ از نظر مواد شیمیایی (کودها و سموم و آفت کش‌ها) و محیط‌های سالم‌تر در نظر گرفته شود.

اعلام تعارض منافع

این مقاله مستخرج از طرح تحقیقاتی پسادکتر به شماره ۴۰۱۵۷۷۲ می‌باشد که توسط بنیاد ملی علم ایران (صندوق حمایت از پژوهشگران و فناوریان کشور (INSF))، وزارت علوم، تحقیقات و فناوری و همچنین وزارت جهاد کشاورزی (سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی) تامین مالی و حمایت شده است و در آن هیچ یک از پژوهشگران تعارض منافع ندارند.

تشکر و قدردانی

بدین وسیله از کلیه محبت‌ها و حمایت‌های مسئولین بخش آزمایشگاه بیولوژی و بیوتکنولوژی خاک موسسه تحقیقات خاک و آب (SWRI) به ویژه خانم مهندس خدیجه اربابی کمال تشکر و قدردانی بعمل می‌آید.

تنش‌های خاک، ضروری است. باید به استفاده از فناوری‌های اومیکس چندگانه به همراه تکنیک‌های جدید، برای کشف ویژگی‌های تغییرات مکانی و زمانی چرخه فسفر و پتانسیل ژنتیکی خاک با تمرکز بر PSB، توجه بیشتری معطوف گردد. در چرخه میکروبی فسفر، تعیین اینکه چگونه PSB به عنوان جزئی از کل جامعه میکروبی خاک، فسفات معدنی را برای تامین نیاز فسفوری گیاه مهیا می‌کند، ضروری است. در میان این تکنیک‌های جدید، طیف‌سنجی تک سلولی رامان^۱ و ردیاب‌های فسفر^۲ را می‌توان برای تشخیص و مکان‌یابی فسفر خارجی و فسفر داخلی (جذب شده) بواسطه PSB استفاده کرد. همچنین فعل و انفعالات متعدد PSB با سایر PGPR باید مورد توجه ویژه قرار گیرد تا برهم‌کنش‌های مختلف در اکوسیستم میکروب-گیاه را آشکار کند.

نتیجه‌گیری کلی

زیست فراهمی فسفر برای بهبود عملکرد محصولات کشاورزی در جهت پاسخگویی به تقاضای روزافزون مواد غذایی ناشی از افزایش جمعیت انسانی، ضروری است. PSB به‌عنوان عوامل طبیعی سازگار با محیط‌زیست که امکان دسترسی به ذخایر فسفر نامحلول کل خاک را ارائه می‌کند، مقبولیت گسترده‌ای به دست آورده است. در این بررسی سعی گردید اشکال مختلف فسفر و تغییر و تبدیل آن در خاک، تنوع و سازوکارهای مولکولی انحلال فسفات توسط PSB بحث گردد. همچنین استفاده از ابزارهای

Reference

- Adhikary, H., Sanghavi, P. B., Macwan, S. R., Archana, G., and Kumar, G. N. 2014. Artificial citrate operon confers mineral phosphate solubilization ability to diverse fluorescent pseudomonads. PLoS One, 9, e107554. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107554>.
- Amirhandeh, M. S., Nosratabad, A. F., Norouzi, M., and Harutyunyan, S. 2012. Response of Coker flue-cured tobacco *Nicotiana tabacum* to inoculation with *Azotobacter chroococcum* at various levels of nitrogen fertilization. Australian Journal of Crop Science, 65, 861-868.
- Anand, K. U. M. A. R., Kumari, B. A. B. Y., and Mallick, M. A. 2016. Phosphate solubilizing microbes: an effective and alternative approach as biofertilizers. International Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences, 82, 37-40.
- Angelini, S., Moreno, R., Gouffi, K., Santini, C., Yamagishi, A., and Berenguer, J. 2001. Export of *Thermus thermophilus* alkaline phosphatase via the twin-arginine translocation pathway in *Escherichia coli*. FEBS Letters, 506, 103-107. <https://doi.org/10.1016/s0014-57930102890-3>.

³ Low-input farming systems

¹ single-cell Raman spectroscopy

² P tracers

- Asea, P. E. A., Kucey, R. M. N., and Stewart, J. W. B. 1988. Inorganic phosphate solubilization by two *Penicillium* species in solution culture and soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 20, 459–464. <https://doi.org/10.1016/0038-07178890058-2>.
- Babu-Khan, S., Yeo, T. C., Martin, W. L., Duron, M. R., Rogers, R. D., and Goldstein, A. H. 1995. Cloning of a mineral phosphate-solubilizing gene from *Pseudomonas cepacia*. *Applied and Environmental Microbiology*, 61, 972–978. <https://doi.org/10.1128/AEM.61.3.972-978.1995>.
- Banerjee, S., Palit, R., Sengupta, C., and Standing, D. 2010. Stress induces phosphate solubilisation by *Arthrobacter* sp. and *Bacillus* sp. isolated from tomato rhizosphere. *Australian Journal of Crop Science*, 4, 378–383. <https://doi.org/10.1016/j.ijpvp.2009.10.002>.
- Bergkemper, F., Scholer, A., Engel, M., Lang, F., Krüger, J., Schlöter, M., and Schulz, S. 2016. Phosphorus depletion in forest soils shapes bacterial communities towards phosphorus recycling systems. *Environmental Microbiology*, 18, 1988–2000. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13188>.
- Buch, A., Archana, G., and Gattupalli, N. K. 2010. Heterologous expression of phosphoenolpyruvate carboxylase enhances the phosphate solubilizing ability of fluorescent pseudomonads by altering the glucose catabolism to improve biomass yield. *Bioresource Technology*, 101, 679–687. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2009.08.075>.
- Bünemann, E. K. 2015. Assessment of gross and net mineralization rates of soil organic phosphorus - A review. *Soil Biology and Biochemistry*, 89, 82–98. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.06.026>.
- Cabugao, K. G., Timm, C. M., Carrell, A. A., Childs, J., Lu, T. S., Pelletier, D. A. and Norby, R. J. 2017. Root and rhizosphere bacterial phosphatase activity vary with tree species and soil phosphorus availability in Puerto Rico tropical forest. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1834. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01834>.
- Chen, Y., Li, S., Liu, N., He, H., Cao, X., Lv, C., and Dai, J. 2021. Effects of different types of microbial inoculants on available nitrogen and phosphorus, soil microbial community, and wheat growth in high-P soil. *Environmental Science and Pollution Research International*, 28, 23036–23047. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-12203-y>.
- Darch, T., Blackwell, M. S. A., Hawkins, J. M. B., Haygarth, P. M., and Chadwick, D. 2014. A meta-analysis of organic and inorganic phosphorus in organic fertilizers, soils, and water: Implications for water quality. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 44, 2172–2202. <https://doi.org/10.1080/10643389.2013.790752>.
- DeLuca, T. H., MacKenzie, M. D., and Gundale, M. J. 2009. Biochar effects on soil nutrient transformations. In J. Lehmann and S. Joseph Eds., *Biochar for Environmental Management: Science and Technology* pp. 251–270. Earthscan.
- Fallah Nosratabad, A. R. 2020. The necessity of using phosphate rock and phosphate solubilizing microorganisms in rapeseed cultivation. *Oil Seeds Journal*, 22, 52-62. (In Persian)
- Fallah Nosratabad, A. R., Armandeh, M., Shariati, Sh., Hosseini Chaleshtari, M., and Qolizadeh, A. 2021. *Phosphate Rock in Agriculture, Its Importance, Reserves and Application in Rice Cultivation*. Country Rice Research Institute, Narvan Danesh Publications. (In Persian)
- Goldstein, A. H. 1995. Recent progress in understanding the molecular genetics and biochemistry of calcium phosphate solubilization by gram-negative bacteria. *Biology and Agriculture and Horticulture*, 12, 185–193. <https://doi.org/10.1080/01448765.1995.9754736>.
- He, D., and Wan, W. 2021. Phosphate-solubilizing bacterium *Acinetobacter pittii* gp-1 affects rhizosphere bacterial community to alleviate soil phosphorus limitation for the growth of soybean *Glycine max*. *Frontiers in Microbiology*, 12, 737116. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.737116>.
- Hou, E., Chen, C., Luo, Y., Zhou, G., Kuang, Y., Zhang, Y. and Wen, D. 2018. Effects of climate on soil phosphorus cycle and availability in natural terrestrial ecosystems. *Global Change Biology*, 24, 3344–3356. <https://doi.org/10.1111/gcb.14093>.
- Hussain, M., Asgher, Z., Tahir, M., Ijaz, M., Shahid, M., Ali, H., and Sattar, A. 2016. Bacteria in combination with fertilizers improve growth, productivity, and net returns of wheat *Triticum aestivum* L.. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 53, 633–645. <https://doi.org/10.21162/PAKJAS/16.4901>.

- Iftikhar, A., Farooq, R., Akhtar, M., Khalid, H., Hussain, N., Ali, Q., and Ali, D. 2024. Ecological and sustainable implications of phosphorous-solubilizing microorganisms in soil. *Discover Applied Sciences*, 62, 33.
- Izydorczyk, G., Saeid, A., Mironiuk, M., Witek-Krowiak, A., Koziol, K., Grzesik, R., and Chojnacka, K. 2022. Sustainable method of phosphorus biowaste management to innovative biofertilizers: A solution for circular economy of the future. *Sustainable Chemistry and Pharmacy*, 27, 100634.
- Khoshrui, B., Nosratabad, A. F., Mitra, D., Chaithra, M., Danesh, Y. R., Boyno, G., Chattaraj, S., Priyadarshini, A., Anđelković, S., Pellegrini, M., and Guerra-Sierra, B. E. 2023. Rock phosphate solubilizing potential of soil microorganisms: advances in sustainable crop production. *Bacteria*, 22, 98-115.
- Khosravi, H. 2016. Evaluation of some physiological characteristics of *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* native to soils of Iran. *Journal of Cellular and Molecular Researches*, 284: 513-523.
- Khosravi, H., Samar, S.M.; Fallahi, E.; Davoodi H.; Shahabian, M. 2009. Inoculation of 'Golden Delicious' apple trees on M9 Rootstock with *Azotobacter* improves nutrient uptake and growth Indices. *Journal of Plant Nutrition*, 32: 946–953.
- Kim, Y. H., Bae, B., and Choung, Y. K. 2005. Optimization of biological phosphorus removal from contaminated sediments with phosphate-solubilizing microorganisms. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 99, 23–29. <https://doi.org/10.1263/jbb.99.23>.
- Krishnaraj, P. U., and Goldstein, A. H. 2001. Cloning of a *Serratia marcescens* DNA fragment that induces quinoprotein glucose dehydrogenase-mediated gluconic acid production in *Escherichia coli* in the presence of stationary phase *Serratia marcescens*. *FEMS Microbiology Letters*, 205, 215–220. <https://doi.org/10.1016/S0378-10970100472-4>.
- Kumar, C., Yadav, K., Archana, G., and Kumar, G. N. 2013. 2-ketogluconic acid secretion by the incorporation of *Pseudomonas putida* KT 2440 gluconate dehydrogenase gad operon in *Enterobacter asburiae* PSI3 improves mineral phosphate solubilization. *Current Microbiology*, 67, 388–394. <https://doi.org/10.1007/s00284-013-0372-z>.
- Kumawat, K. C., Singh, I., Nagpal, S., Sharma, P., Gupta, R. K., and Sirari, A. 2022. Coinoculation of indigenous *Pseudomonas oryzae* and *Bradyrhizobium* sp. modulates the growth, symbiotic efficacy, nutrient acquisition, and grain yield of soybean. *Pedosphere*, 32, 438–451. <https://doi.org/10.1016/S1002-01602160085-1>.
- Lambers, H. 2022. Phosphorus acquisition and utilization in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 73, 17–42. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-102720-125738>.
- Li, H. Z., Bi, Q. F., Yang, K., Zheng, B. X., Pu, Q., and Cui, L. 2019. D₂O-isotope-labeling approach to probing phosphate-solubilizing bacteria in complex soil communities by Single-Cell Raman Spectroscopy. *Analytical Chemistry*, 91, 2239–2246. <https://doi.org/10.1021/acs.analchem.8b04820>.
- Li, Y., Liu, X., Hao, T., and Chen, S. 2017. Colonization and maize growth promotion induced by phosphate-solubilizing bacterial isolates. *International Journal of Molecular Sciences*, 18, 1253. <https://doi.org/10.3390/ijms18071253>.
- Liang, J. L., Liu, J., Jia, P., Yang, T. T., Zeng, Q. W., Zhang, S. C., Liao, B., Shu, W. S., and Li, J. T. 2020. Novel phosphate-solubilizing bacteria enhance soil phosphorus cycling following ecological restoration of land degraded by mining. *ISME Journal*, 14, 1600–1613. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-0632-4>.
- Lidbury, I.D.E.A., Scanlan, D.J., Murphy, A.R.J., Christie-Oleza, J.A., Aguilo-Ferretjans, M.M., Hitchcock, A., and Daniell, T.J. 2022. A widely distributed phosphate-insensitive phosphatase presents a route for rapid organophosphorus remineralization in the biosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119, e2118122119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2118122119>.
- Liu, C., Mou, L., Yi, J., Wang, J., Liu, A., and Yu, J. 2019. The *Eno* gene of *Burkholderia cenocepacia* strain 71-2 is involved in phosphate solubilization. *Current Microbiology*, 765, 495–502. <https://doi.org/10.1007/s00284-019-01642-7>.
- Lu, Y., Gao, Y., Nie, J., Liao, Y., and Zhu, Q. 2021. Substituting chemical P fertilizer with organic manure: effects on double-rice yield, phosphorus use efficiency, and balance in subtropical China. *Scientific Reports*, 11, 8629. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-87851-2>.

- Ludueno, L. M., Anzuay, M. S., Magallanes-Noguera, C., Tonelli, M. L., Ibanez, F. J., Angelini, J. G., Fabra, A., McIntosh, M., and Taurian, T. 2017. Effects of P limitation and molecules from peanut root exudates on *pqqE* gene expression and *pqq* promoter activity in the phosphate-solubilizing strain *Serratia* sp. S119. *Research in Microbiology*, 168, 710–721. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2017.07.001>.
- Mahanta, D., Rai, R. K., Dhar, S., Varghese, E., Raja, A., and Purakayastha, T. J. 2018. Modification of root properties with phosphate-solubilizing bacteria and arbuscular mycorrhiza to reduce rock phosphate application in soybean-wheat cropping system. *Ecological Engineering*, 111, 31–43. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.11.008>.
- Mawarda, P. C., Roux, X. L., van Elsas, J. D., and Salles, J. F. 2020. Deliberate introduction of invisible invaders: a critical appraisal of the impact of microbial inoculants on soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 148, 107874. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107874>.
- Monds, R. D., Newell, P. D., Schwartzman, J. A., and O'Toole, G. A. 2006. Conservation of the Pho regulon in *Pseudomonas fluorescens* Pf0-1. *Applied and Environmental Microbiology*, 723, 1910–1924. <https://doi.org/10.1128/AEM.72.3.1910-1924.2006>.
- Munir, I., Bano, A., and Faisal, M. 2019. Impact of phosphate-solubilizing bacteria on wheat *Triticum aestivum* in the presence of pesticides. *Brazilian Journal of Biology*, 79, 29–37. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.172213>.
- Ohtake, H., Kato, J., Kuroda, A., Taguchi, K., and Sakai, Y. 1996. Chemotactic signal transduction in *Pseudomonas aeruginosa*. In T. Nakazawa, K. Furukawa, D. Hass, and S. Silver Eds., *Molecular Biology and Biotechnology* pp. 188–194. American Society for Microbiology, Washington DC.
- Park, J.H., Bolan, N., Megharaj, M., and Naidu, R. 2011. Isolation of phosphate solubilizing bacteria and their potential for lead immobilization in soil. *Journal of Hazardous Materials*, 185, 829–836. [<https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2010.09.095>]<https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2010.09.095>
- Pikovskaya, R.I. 1948. Mobilization of phosphorus in soil connection with the vital activity of some microbial species. *Microbiology*, 17, 362–370.
- Prietz, J., Harrington, G., Hausler, W., Heister, K., Werner, F., and Klysubun, W. 2016. Reference spectra of important adsorbed organic and inorganic phosphate binding forms for soil P speciation using synchrotron-based K-edge XANES spectroscopy. *Journal of Synchrotron Radiation*, 23, 532–544. [<https://doi.org/10.1107/S1600577515023085>]<https://doi.org/10.1107/S1600577515023085>
- Priyam, A., Das, R.K., Schultz, A., and Singh, P.P. 2019. A new method for the biological synthesis of agriculturally relevant nanohydroxyapatite with elucidated effects on soil bacteria. *Scientific Reports*, 9, 15083. [<https://doi.org/10.1038/s41598-019-51514-0>]<https://doi.org/10.1038/s41598-019-51514-0>
- Putker, F., Tommassen-van Boxtel, R., Stork, M., Rodríguez-Herva, J.J., Koster, M., and Tommassen, J. 2013. The type II secretion system Xcp of *Pseudomonas putida* is active and involved in the secretion of phosphatases. *Environmental Microbiology*, 15, 2658–2671. [<https://doi.org/10.1111/1462-2920.12115>]<https://doi.org/10.1111/1462-2920.12115>
- Rafi, M.M., Krishnaveni, M.S., and Charyulu, P. 2019. Phosphate-solubilizing microorganisms and their emerging role in sustainable agriculture. In V. Buddolla Ed., *Recent Developments in Applied Microbiology and Biochemistry* pp. 223–233. [<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816328-3.00017-9>]<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816328-3.00017-9>
- Rawat, P., Sharma, A., Shankhdhar, D., and Shankhdhar, S.C. 2022. Improvement of phosphorus uptake, phosphorus use efficiency, and grain yield of upland *Oryza sativa* L. in response to phosphate-solubilizing bacteria blended with phosphorus fertilizer. *Pedosphere*, 32, 752–763. [<https://doi.org/10.1016/j.pedsph.2022.06.005>]<https://doi.org/10.1016/j.pedsph.2022.06.005>
- Rezaei, H. 2017. Investigating the changes of chemical characteristics of soil in soil quality monitoring research bases. Final report of the research project. Publication No. 54677. Soil and Water Research Institute, Karaj. Iran.
- Richardson, A.E., and Simpson, R.J. 2011. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiology*, 156, 989–996. [<https://doi.org/10.1104/pp.111.175448>]<https://doi.org/10.1104/pp.111.175448>

- Roberts, T.L., and Johnston, A.E. 2015. Phosphorus use efficiency and management in agriculture. *Resources, Conservation and Recycling*, 105, 275–281. [https://doi.org/10.1016/j.resconrec.2015.09.013]https://doi.org/10.1016/j.resconrec.2015.09.013
- Robinson, W.D., Park, J., Tran, H.T., del Vecchio, H.A., Ying, S., Zins, J.L., Patel, K., McKnight, T.D., and Plaxton, W.C. 2012. The secreted purple acid phosphatase isozymes AtPAP12 and AtPAP26 play a pivotal role in extracellular phosphate-scavenging by *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 63, 6531–6542. [https://doi.org/10.1093/jxb/ers309]https://doi.org/10.1093/jxb/ers309
- Rodriguez, F., Lillington, J., Johnson, S., Timmel, C.R., Lea, S.M., and Berks, B.C. 2014. Crystal structure of the *Bacillus subtilis* phosphodiesterase PhoD reveals an iron and calcium-containing active site. *Journal of Biological Chemistry*, 289, 30889–30899. [https://doi.org/10.1074/jbc.M114.604892]https://doi.org/10.1074/jbc.M114.604892
- Rodríguez, H., Fraga, R., Gonzalez, T., and Bashan, Y. 2006. Genetics of phosphate solubilization and its potential applications for improving plant growth-promoting bacteria. *Plant and Soil*, 287, 15–21. [https://doi.org/10.1007/s11104-006-9056-9]https://doi.org/10.1007/s11104-006-9056-9
- Rodríguez, H., Gonzalez, T., and Selman, G. 2001. Expression of a mineral phosphate solubilizing gene from *Erwinia herbicola* in two rhizobacterial strains. *Journal of Biotechnology*, 84, 155–161. [https://doi.org/10.1016/s0168-16560000347-3]https://doi.org/10.1016/s0168-16560000347-3
- Saikia, J., Sarma, R.K., Dhandia, R., Yadav, A., Bharali, R., Gupta, V.K., and Saikia, R. 2018. Alleviation of drought stress in pulse crops with ACC deaminase producing rhizobacteria isolated from acidic soil of Northeast India. *Scientific Reports*, 8, 3560. [https://doi.org/10.1038/s41598-018-21921-w]https://doi.org/10.1038/s41598-018-21921-w
- Sarikhani, M. R., Khoshru, B., and Oustan, S. 2016. Efficiency of some bacterial strains in potassium release from mica and phosphate solubilization under in vitro conditions. *Geomicrobiology journal*, 339, 832-838.
- Sarikhani, M.R., Khoshru, B., and Greiner, R. 2019. Isolation and identification of temperature tolerant phosphate solubilizing bacteria as a potential microbial fertilizer. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 35, 1-10.
- Sebastian, M., and Ammerman, J.W. 2009. The alkaline phosphatase PhoX is more widely distributed in marine bacteria than the classical PhoA. *The ISME Journal*, 3, 563–572. [https://doi.org/10.1038/ismej.2009.10]https://doi.org/10.1038/ismej.2009.10
- Sharma, S.B., Sayyed, R.Z., Trivedi, M.H., and Gobi, T.A. 2013. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. *Springer Plus*, 2, 587. [https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-587]https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-587
- Shen, Y.Q., Bonnot, F., Imsand, E.M., Rosefigura, J.M., Sjolander, K., and Klinman, J.P. 2012. Distribution and properties of the genes encoding the biosynthesis of the bacterial cofactor, pyrroloquinoline quinone. *Biochemistry*, 51, 2265–2275. [https://doi.org/10.1021/bi201763d]https://doi.org/10.1021/bi201763d
- Singh, A., Parmar, N., and Kuhad, R.C. 2011. Phosphate-solubilizing microorganisms. In A. Singh, and N. Parmar Eds., *Soil Biology, Bioaugmentation, Biostimulation and Biocontrol Volume 108* Chapter 4, pp. 653–684. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-19769-7_4]https://doi.org/10.1007/978-3-642-19769-7_4
- Smil, K.V. 2014. Phosphorus in the environment: Natural flows and human interferences. *Annual Review of Energy and the Environment*, 25, 53–88. [https://doi.org/10.1146/annurev.energy.25.1.53]https://doi.org/10.1146/annurev.energy.25.1.53
- Soumare, A., Boubekri, K., Lyamlouli, K., Hafidi, M., Ouhdouch, Y., and Kouisni, L. 2021. Efficacy of phosphate solubilizing actinobacteria to improve rock phosphate agronomic effectiveness and plant growth promotion. *Rhizosphere*, 17. [https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100284]https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100284
- Suhag, M. 2016. Potential of biofertilizers to replace chemical fertilizers. *International Advanced Research Journal in Science, Engineering and Technology*, 35, 163-167.

- Tian, J., Ge, F., Zhang, D., Deng, S., and Liu, X. 2021. Roles of phosphate solubilizing microorganisms from managing soil phosphorus deficiency to mediating biogeochemical P cycle. *Biology Basel*, 10, 158. [https://doi.org/10.3390/biology10020158].
- Tovilla-Coutino, D.B., Momany, C., and Eiteman, M.A. 2020. Engineered citrate synthase alters acetate accumulation in *Escherichia coli*. *Metabolic Engineering*, 61, 171–180. [https://doi.org/10.1016/j.ymben.2020.06.006]https://doi.org/10.1016/j.ymben.2020.06.006
- Valverde, A., Burgos, A., Fiscella, T., Rivas, R., Velázquez, E., Rodríguez-Barrueco, C., Cervantes, E., Chamber, M., and Igual, J.M. 2006. Differential effects of coinoculations with *Pseudomonas jessenii* ps06 a phosphate-solubilizing bacterium and *Mesorhizobium ciceri* c-2/2 strains on the growth and seed yield of chickpea under greenhouse and field conditions. *Plant and Soil*, 287, 43–50. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5765-6_5]https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5765-6_5
- Vikram, A., Alagawadi, A.R., and Krishnaraj, P.U. 2007. Transconjugation studies in *Azospirillum* sp. negative to mineral phosphate solubilization. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 23, 1333–1337. [https://doi.org/10.1007/s11274-007-9365-z]https://doi.org/10.1007/s11274-007-9365-z
- Vinci, G., Cozzolino, V., Mazzei, P., Monda, H., Savy, D., Drosos, M., and Piccolo, A. 2018. Effects of *Bacillus amyloliquefaciens* and different phosphorus sources on Maize plants as revealed by NMR and GC-MS based metabolomics. *Plant and Soil*, 429, 437–450. [https://doi.org/10.1007/s11104-018-3701-y]https://doi.org/10.1007/s11104-018-3701-y
- Wagh, J., Shah, S., Bhandari, P., Archana, G., and Kumar, N. 2014. Heterologous expression of pyrroloquinoline quinone *pqq* gene cluster confers mineral phosphate solubilization ability to *Herbaspirillum seropedicae* Z67. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 98, 5117–5129. [https://doi.org/10.1007/s00253-014-5610-1]https://doi.org/10.1007/s00253-014-5610-1
- Walpol, B.C., and Yoon, M.H. 2012. Prospectus of phosphate solubilizing microorganisms and phosphorus availability in agricultural soils: A review. *African Journal of Microbiology Research*, 6, 6600–6605. [https://doi.org/10.5897/AJMR12.889]https://doi.org/10.5897/AJMR12.889
- Wang, Q., Xiao, C., Feng, B., and Chi, R. 2020. Phosphate rock solubilization and the potential for lead immobilization by a phosphate-solubilizing bacterium *Pseudomonas* sp.. *Journal of Environmental Science and Health, Part A: Toxic/Hazardous Substances and Environmental Engineering*, 55, 411–420. [https://doi.org/10.1080/10934529.2019.1704134]https://doi.org/10.1080/10934529.2019.1704134
- Wanner, B.L. 1996. Phosphorus assimilation and control of the phosphate regulon. *Escherichia coli Salmon: Cellular and Molecular Biology*, 41, 1357–1381.
- Wolff, J., Hofmann, D., Koch, M., Bol, R., Schnepf, A., and Amelung, W. 2020. Bioavailability and accessibility of subsoil allocated 33P-labelled hydroxyapatite to wheat under different moisture supply. *Scientific Reports*, 10, 17140. [https://doi.org/10.1038/s41598-020-74225-3]https://doi.org/10.1038/s41598-020-74225-3
- Yao, Q., Li, Z., Song, Y., Wright, S.J., Guo, X., Tringe, S.G., Tfaily, M.M., Paša-Tolić, L., Hazen, T.C., Turner, B.L., Mayes, M.A., and Pan, C. 2018. Community proteogenomics reveals the systemic impact of phosphorus availability on microbial functions in tropical soil. *Nature Ecology and Evolution*, 2, 499–509. [https://doi.org/10.1038/s41559-017-0463-5]https://doi.org/10.1038/s41559-017-0463-5
- Zaidi, A., Ahmad, E., and Khan, M.S. 2014. Role of phosphate-solubilizing microbes in the management of plant diseases. In M. Khan, A. Zaidi, and J. Musarrat Eds., *Phosphate Solubilizing Microorganisms* pp. 225–256.
- Zhang, J., Guo, T., Tao, Z., Wang, P., and Tian, H. 2020. Transcriptome profiling of genes involved in nutrient uptake regulated by phosphate-solubilizing bacteria in pepper *Capsicum annuum* L.. *Plant Physiology and Biochemistry*, 156, 611–626. [https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.10.003]https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.10.003