

---

# КОРОТКІ ПОВІДОМЛЕННЯ

---

---

УДК 631.461 (477.63)

К. В. Лаврентьєва, Н. В. Черевач, А. І. Вінніков

## МЕХАНІЗМИ МОБІЛІЗАЦІЇ ФОСФАТІВ КАЛЬЦІЮ ШТАМАМИ ҐРУНТОВИХ МІКРООРГАНІЗМІВ

*Дніпропетровський національний університет*

Проведено аналіз літературних даних щодо вивчення механізмів мобілізації фосфатів кальцію ґрунтовими мікроорганізмами. Розглянуто дві концепції, що описують процес розчинення фосфатів. Показано переваги та недоліки кожної з теорій та перспективність проведення подальших дослідів у напрямку вивчення механізмів мобілізації нерозчинних неорганічних фосфатів у ґрунті.

*Ключові слова: ґрунтові мікроорганізми, фосфати кальцію, механізми мобілізації.*

K. V. Lavrentyeva, N. V. Cherevach, A. I. Vynnikov

*Dnipropetrovsk National University*

## MECHANISMS OF THE CALCIUM PHOSPHATES MOBILIZATION WITH THE HELP OF SOIL MICROORGANISMS STRAINS

Works devoted to the mobilization mechanisms of phosphates calcium by soil bacteria were analyzed. Attention was focused on two different conceptions connected with the problem. Advantages and disadvantages of each theory were discussed in order to highlight perspectives of further investigation of mobilization mechanisms of the soil inorganic phosphates.

*Key words: soil microorganisms, calcium phosphates, mechanisms of mobilization.*

Один із шляхів підвищення родючості ґрунтів – внесення фосфорних мінеральних добрив. Проте їх ефективність є досить низькою: потрапляючи до ґрунту, 70–90 % добривного фосфору швидко переходить до слабкорозчинної або зовсім нерозчинної форми. Крім того, у літературі є дані, що внесення фосфорних мінеральних добрив негативно впливає на ріст та активність ґрунтової мікрофлори (Mikanova, Novakova, 2002). Створення біопрепаратів на основі мікроорганізмів, що відіграють велику роль у процесі мобілізації нерозчинних сполук фосфору, є перспективним напрямком у розвитку сучасного народного господарства. Установлено, що фосфатмобілізуючі мікроорганізми здатні покращувати фосфорне живлення рослин і, таким чином, підвищувати врожайність сільськогосподарських культур (Мікробні препарати ..., 2004).

Незважаючи на те що багато дослідницьких праць присвячено різним аспектам вивчення фосфатмобілізуючих мікроорганізмів, у літературі існують досить суперечливі дані з приводу механізмів мобілізації фосфатів кальцію. Стосовно цього питання існує дві концепції. Згідно з першою до їх розчинення призводить підкислення середовища в результаті утворення неорганічних кислот, процесу катіонної дисоціації, асиміляції  $NH_4^+$ , дисоціації синтезованих органічних кислот. Установлено, що розчинність фосфатів кальцію залежить від наявності в розчині водневих іонів: чим більш кислий  $pH$  має розчин, тим більш розчинними є в ньому ці сполуки (Organic acids production ..., 2004; Изследване разтворимостта ..., 2006; Булавенко, 2004; Токмакова, 1997).

Раніше вважали, що процес розчинення трикальційфосфату проходить на мембрані клітин в результаті процесу дихання. При роботі АТФ-ази протони виходять на поверхню клітин, де  $pH$  знижується, і в такому кислому середовищі відбувається звільнення фосфору (Beever, Burns, 1980). Але цю теорію було відкинуто Illmer та Shinner (1995), які довели, що цей процес не є з'єднаним із мембраною клітини, а відбувається в результаті дифузії до поживного середовища органічних кислот або протонів.

---

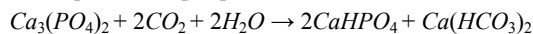
© Лаврентьєва К. В., Черевач Н. В., Вінніков А. І., 2008

*Ґрунтознавство. 2008. Т. 9, № 1–2*

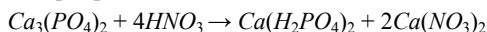
103

Як відомо, мікроорганізми в процесі розчинення фосфатів кальцію беруть побічну участь. При мікробіологічних процесах утворюються речовини, що сприяють переведенню важкорозчинних ди- та трикальційфосфатів до водорозчинного монокальцієвого фосфату, доступного рослинам.

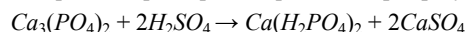
Так, у процесах дихання утворюється  $CO_2$ , який у присутності води перетворюється на вуглекислоту, що розчиняє трикальційфосфат:



Фосфорна кислота може бути витіснена й іншими аніонами. Ось чому, коли в ґрунтах інтенсивно протікає процес нітрифікації, внаслідок чого зростає концентрація азотної кислоти, збільшується запас рухомих фосфатів:



Сірчана кислота, що утворюється при окисленні сірководню та сірки сіркобактеріями, також позитивно впливає на процес перетворення трикальційфосфату (Мишустин, 1978):



У нейтральних та лужних ґрунтах, де крім фосфатів кальцію присутні інші сполуки лужного характеру, наприклад карбонат кальцію, мобілізуюча дія неорганічних кислот значно зменшується (Илялетдинов, 1966; Banik, Dey, 1983).

Лабораторні досліді, проведені рядом авторів, указують на те, що розчинення фосфатів проходить за рахунок виділення органічних кислот, оскільки спостерігається позитивна кореляція між кількістю кислоти та концентрацією звільнених фосфат-іонів (*Phosphate solubilizing microorganisms ...*, 2000; Cakmakçi, 2005). Причому відомо, що дія органічних кислот є більш ефективною в порівнянні з неорганічними. Так, Kim, Jordan та McDonald (1997) установлено, що  $HCl$  здатна розчинити набагато менше гідроксиапатиту, ніж лимонна та шавелева кислоти при тому самому  $pH$ .

Механізм розчинення трикальційфосфату в результаті підкислення середовища за рахунок синтезу органічних кислот описано і в роботі Banik та Dey (1983). Ними досліджено, що всі 16 штамів мікроорганізмів родів *Bacillus*, *Streptomyces*, *Penicillium*, *Chaetomium* та *Aspergillus*, окрім роду *Chaetomium*, синтезували аліфатичні органічні кислоти: шавелеву, янтарну, лимонну та 2-кетоглюконову. Найбільше розчинення фосфатів спостерігали під дією тільки 2-кетоглюконової кислоти або 2-кетоглюконової кислоти в комбінації з янтарною та лимонною. При додаванні до поживного середовища  $CaCO_3$ , який викликав забуферення культурної рідини, відмічали помітну затримку розчинення неорганічного фосфату. Цей факт свідчить про те, що головним механізмом розчинення фосфатів є кислотність середовища в результаті синтезу органічних кислот (*2-Ketogluconic acid ...*, 2003; Goldstein, 1996). Але в деяких роботах кореляція між кількістю синтезованих кислот, їх якісним складом,  $pH$  і концентрацією звільнених фосфат-іонів не відмічалась (Asea, Kucey, Stewart, 1988; Illmer, Shinner, 1995). Більш того, у літературі існують дані, що розчинення фосфоритів може відбуватись при нейтральних та лужних значеннях  $pH$  (Halvorson, Keynan, Kornberg, 1990). Той факт, що  $pH$  середовища не знижується в присутності навіть великої кількості органічних кислот, Илялетдинов (1966) пояснює тим, що трикальційфосфат не повністю мобілізується і його залишок нейтралізує середовище. Крім того, реакції дезамінування також можуть призводити до нейтралізації кислот, що знаходяться в культуральній рідині.

Згідно з літературними даними основними кислотами, що синтезуються мікроорганізмами і призводять до зниження  $pH$  середовища і накопичення вільних фосфатів за частотою виявлення, є: лимонна (*Phosphate solubilizing bacteria ...*, 2006; Richardson, 2001), глюконова (*Gluconic acid ...*, 2004; *The protons of gluconic acid ...*, 2006), шавелева (*The protons of gluconic acid ...*, 2006; Richardson, 2001), янтарна (*Phosphate solubilizing microorganisms ...*, 2000; Lal, 2002), яблучна (Gadagi, Shin, Sa, 2007), 2-кетоглюконова (Banik, Dey, 1983; *2-Ketogluconic acid ...*, 2003), оцтова (*Phosphate solubilizing microorganisms ...*, 2000; Kim, Bae, Choung, 2005), фумарова (Ryan, Delhaise, Jones, 2001; *Solubilization of phosphates ...*, 1999), молочна (*Occurrence and functioning ...*, 2006; *Phosphate solubilizing bacteria ...*, 2006), винна (Ryan, Delhaise, Jones, 2001),  $\alpha$ -кетоглутарова (*Organic acids production ...*, 2004), мурашина (Lal, 2002), ізовалеріанова та ізомасляна (*Phosphate solubilizing microorganisms ...*, 2000), малеїнова (Lal, 2002), півовиноградна, маленова (Ryan, Delhaise, Jones, 2001), пропіонова (*Phosphate solubilizing bacteria ...*, 2006).

Однак інші дослідники стверджують, що хоча органічні кислоти можуть грати важливу роль у розчиненні неорганічних фосфатів, але вони не є головним механізмом мобілізації фосфоритів (Kim, Jordan, McDonald, 1997), що підтверджується надто малою негативною кореляцією між значеннями  $pH$  та кількістю розчинного фосфору (Asea, Kucey, Stewart, 1988), позитивною кореляцією між цими параметрами (*Availability of phosphorus ...*, 1989) або, взагалі, її відсутністю (Illmer, Schinner, 1992). Так, у роботі Burgstaller (Burgstaller, Strasser, Shinner, 1992) у

штамі *Pseudomonas aurantiogriseum* спостерігали високу активність мобілізації трикальційфосфату в умовах повної відсутності синтезу органічних кислот. Цей факт свідчить про те, що до зниження *pH* може призводити цілий ряд інших механізмів.

Останнім часом дослідники знайшли залежність між ефективністю мобілізації неорганічних фосфатів та накопиченням клітинної біомаси внаслідок інтенсивного поглинання джерела азоту (Illmer, Schinner, 1995; *The role of calcium oxalate ...*, 1986). Kim та Illmer (Kim, Jordan, McDonald, 1997; Illmer, Schinner, 1995) припустили, що основна роль у розчиненні трикальційфосфату належить протонам, звільненим у результаті асиміляції  $NH_4^+$ . На користь цього свідчать дані, отримані Zhao (Zhao, Lin, Li, 2002). Ним встановлено, що досліджені мікроорганізми набагато краще розчиняли фосфати, коли в якості джерела азоту використовували  $NH_4^+$  замість  $NO_3^-$ . Схожі результати отримано Vora (Vora, Shelat, 1998), який відмітив, що сульфат амонію сприяє більш активному розчиненню неорганічного фосфату штамами *Bacillus circulans*, *Bacillus brevis* та *Bacillus coagulans*. Можливість зниження *pH* за рахунок звільнення протонів до середовища в результаті поглинання  $NH_4^+$  відмічається у Rodriguez та Barroso (*Gluconic acid ...*, 2004; Barroso, Pereira, Nahas, 2006).

У роботі Seshadri (*Solubilization of inorganic phosphates ...*, 2000) при вирощуванні на електричних середовищах Спербера та Піковської фосфатмобілізуючої бактерії *Azospirillum halopraeferans* спостерігали поступове зниження *pH* культуральної рідини та підвищення концентрації вільних фосфат-іонів у середовищі протягом усього часу культивування. Якщо врахувати, що результати було отримано на середовищі із глюкозою, а *Azospirillum halopraeferans* глюкозу не утилізує, то автор робить висновок, що в даному випадку звільнення фосфору до середовища пов'язане не з утворенням кислоти, а з процесом катіонної дисоціації.

За другою теорією фосфатмобілізуюча активність мікроорганізмів пов'язана із синтезом органічних кислот, що здатні до утворення складних комплексних сполук із катіонами металів (Xu, Zhu, Chittleborough, 2004; *In vitro solubilization ...*, 2002). Цей процес полягає у створенні двох або більше координаційних зв'язків між аніоном (полярною молекулою) і катіоном з утворенням кільцевого комплексу. При утворенні комплексу з катіоном на поверхні мінералу аніон органічної кислоти втрачає катіон-кисневі зв'язки мінеральної структури і каталізує звільнення катіонів до розчину. Аніони органічних кислот продовжують змінювати рівновагу реакції розчинення за допомогою утворення комплексів із катіонами у розчині, ефективно знижуючи точку насичення розчину. Результати, отримані Kpromblekou-a та Tabatabai (1994), показали, що здатність органічних кислот розчиняти фосфорити визначається хімічною структурою, типом і положенням функціональної групи органічного ліганду. Формування комплексів між хелатором та катіонами залежить від кількісного та якісного складу функціональних груп. Так, було встановлено, що кислоти з більшою кількістю карбоксильних груп є більш ефективними розчинниками фосфоритів (Xu, Zhu, Chittleborough, 2004). Наприклад,  $Ca^{2+}$  швидше і легше формує комплекси із трикарбонними кислотами (лимонна кислота), ніж із дикарбонними (малонова, винна). Збільшення кількості гідроксильних груп має позитивний вплив на здатність аніону органічної кислоти розчиняти фосфорити, і заміщення цієї групи призводить до збільшення цього ефекту. Лимонна кислота, трикарбонна кислота з однією  $\alpha$ - та двома  $\beta$ -заміщеними гідроксильними групами були більш активними за інші кислоти у своїй здатності розчиняти фосфорити (Xu, Zhu, Chittleborough, 2004; Kpromblekou-a, Tabatabai, 1994). Але трикарбонні кислоти не завжди є більш активними за дикарбонні. Sagoe (*Residual effects ...*, 1998) установив, що щавелева та винна кислоти були більш активними за лимонну. Це виключення пояснюється тим, що щавелева і винна кислоти формують малорозчинний осад із  $Ca^{2+}$  з різким зниженням точки насичення розчину.

Джонстон (Илялетдинов, 1966) показав, що розчинення фосфатів кальцію органічними кислотами залежить від сили кислоти. Але коли розчинення відбувається дво- і трикарбонними кислотами, спостерігається вторинний ефект, обумовлений їх структурними особливостями. Так, максимальна кількість фосфат-іонів переходить до розчину від дії оксикислот жирного ряду, а у випадку ароматичного ряду – від дії кислот, подібних за походженням до оцтової кислоти.

Значну розчинність фосфатів кальцію у присутності оксикислот можна пояснити здатністю останніх утворювати хелатні «клішньоподібні» сполуки з кальцієм. Треба відмітити, що здатність до хелатування кальцію є значно слабшою в порівнянні з важкими металами. Джонстон ввів поняття «хелатний індекс», що виражає відносну кількість асоційованих іонів кальцію в розчині. Якщо кількість асоційованих іонів є незначною, то константа дисоціації практично не змінюється, якщо їх багато, то провідність розчину знижується, хелатний індекс зростає. Введення гідроксилу до молекули органічної кислоти збільшує її розчинну силу. Він установив, що  $\alpha$ -заміщення гідроксильної групи більш ефективне, ніж  $\beta$ -заміщення. Крім  $\alpha$ -заміщення гідроксильною групою на хелатуючу здатність органічних кислот впливає кількість карбоксильних груп у молекулі. Дикарбонні кислоти сильніше хелатують із кальцієм, ніж монокарбонні жирні або ароматичні, а трикарбонні (крім трикарболілової) – сильніше за дикарбонні.

Розчинення неорганічних фосфатів за рахунок виділення органічних кислот і утворення ними хелатних комплексів із металами описано в багатьох наукових працях (Малиновская, 2003; *Solubilization of phosphates* ..., 1999; Pradhan, Sukla, 2005; Kim, Bae, Choung, 2005). Але, незважаючи на велику кількість літературних даних щодо вищезазначеного механізму, деякими експериментаторами так і не встановлено кореляції між кількісним та якісним складом синтезованих органічних кислот і концентрацією розчинного фосфору в культуральній рідині досліджених мікроорганізмів (Illmer, Schinner, 1995; Benizi, Boudoil, 2001).

Багато авторів вважають, що фосфатмобілізуюча активність мікроорганізмів пов'язана з їх метаболічною (біохімічною) активністю і не є специфічною властивістю. Інші – Goldstein та Liu (1987) – показали, що активність розчинення мінеральних фосфатів обумовлена генетично і її «закодовано» в одному з кластерів плазмід мікроорганізмів. Вони виділили ген, що відповідає за мобілізацію мінеральних фосфатів і ввели його до клітин штаму *E.coli*, який перед цим не мав такої властивості. Взагалі, як вважає Goldstein (1996), у різних видів грамнегативних бактерій із розчиненням мінеральних фосфатів пов'язаний синтез глюконової кислоти, який визначається активністю фермента глюкозодегідрогенази (GDH) і її кофактора піролохінолінхіноном (PQQ).

За даними Rodríguez (*Gluconic acid* ..., 2004), у *Erwinia herbicola* є плазміда pMCG898, яка містить ген, відповідальний за мобілізацію мінеральних фосфатів, що кодує піролохінолінхінон-синтазу (PQQ). Kim (Kim, Jordan, McDonald, 1997) дослідив, що мобілізація фосфатів пов'язана з активністю генів косміди pHC79, виділеної з хромосомної ДНК *E. agglomerans*. Декількома дослідниками було показано, що експресія гену та активність розчинення мінеральних фосфатів у бактерій визначається наявністю розчинного фосфату в середовищі (зворотна регуляція) (Goldstein, Liu, 1987; *Influence of soluble phosphate* ..., 1997). Таким чином, саме зменшення фосфатмобілізуючої активності розчинними мінеральними фосфатами можна пояснити малу ефективність сучасних препаратів на основі фосфатмобілізуючих бактерій (Mikanova, Novakova, 2002). Хоча кожна з теорій має значну експериментальну базу, але деталі механізмів звільнення фосфору із нерозчинних неорганічних фосфатів дотепер не встановлено.

При дослідженні механізмів мобілізації фосфору необхідно враховувати той факт, що окремі види мікроорганізмів у відношенні розчинення фосфатів ведуть себе по-різному, що пов'язано з їх фізіолого-біохімічними особливостями. Тому необхідно детально дослідити динаміку мобілізації нерозчинних фосфатів у системі клітина – поживне середовище для різних штамів фосфатмобілізуючих мікроорганізмів; ретельно вивчити їх метаболічні шляхи; установити набір ферментів, що беруть участь у мобілізації фосфору, і розшифрувати механізми їх регуляції. Все це дозволить значно підвищити фосфатмобілізуючу активність досліджуваних штамів і розробити на їх основі біологічні добрива з метою поліпшення фосфорного живлення сільськогосподарських рослин.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Булавенко Л. В. Біологічні властивості фосфатмобілізуючих бактерій та їх вплив на формування бобово-ризобіального симбіозу у рослин сої: Автореф. дис.... канд. біол. наук. – К., 2004. – 18 с.
- Изследване разтворимостта на природен фосфат с бактерии, изолирани от почвата / R. Ivanova, D. Vojinova, K. Nedialkova, I. Grancharov // Journal of Central European Agriculture. – 2006. – Vol. 7, № 1. – P. 136-141.
- Илялетдинов А. Н. Биологическая мобилизация минеральных соединений. – Алма-Ата: Изд-во «Наука» Казахской ССР. – 1966. – 245 с.
- Малиновская И. М. Агроэкологические основы микробиологической трансформации биогенных элементов почвы // Автореф. дис. ... д-ра с/х наук. – 2003. – 34 с.
- Мікробні препарати – важливий компонент біологізації вирощування ярої пшениці / В. П. Патика, С. П. Копилов, Т. І. Патика та ін. // Агроекологічний журнал. – 2004. – № 4. – С. 3-7.
- Мишустин Е. Н. Микробиология / Е. Н. Мишустин, В. Т. Емцев. – М.: Колос, 1978. – 351 с.
- Токмакова Л. Н. Штаммы *Bacillus polymyxa* и *Achromobacter album* – основа для создания бактериальных препаратов // Микробиологічний журнал. – 1997. – Т. 59, № 4. – С.131-138.
- Asea P. E. A., Kucey R. M. N., Stewart J. W. B. Inorganic phosphate solubilization by two *Penicillium* species in solution culture and soil // Soil Biology and Biochemistry. – 1988. – Vol. 20, № 4. – P. 459-464.
- Availability of phosphorus in a calcareous soil treated with rock phosphate or superphosphate or affected by phosphate dissolving fungi / Salih H. M., Yahya A. M., Abdul-Rehman., Munam B. H. // Plant Soil. – 1989. – Vol. 20, № 2. – P. 181-185.
- Banik S., Dey B. Phosphate-solubilizing potentiality of the microorganisms capable of utilizing aluminium phosphate as a sole phosphate source // Zbl. Microbiol. – 1983. – Vol. 138, № 1. – P. 17-23.
- Barroso C. B., Pereira G. T., Nahas E. Solubilization of CaHPO<sub>4</sub> and AlPO<sub>4</sub> by *Aspergillus niger* in culture media with different carbon and nitrogen sources // Braz. J. Microbiol. – 2006. – Vol. 37, № 4. – P. 434-438.

- Beever R. E., Burns D. J. W.** Phosphorus uptake, storage and utilization by fungi // *Advances in Botanical research*. – 1980. – № 8. – P. 127-129.
- Benizi E., Boudoil E., Pi B.** Des bacteries pour la sante des plantes // *Biofuture*. – 2001. – Vol. 210. – P. 52-55.
- Burgstaller W., Strasser H., Shinner F.** Solubilization of zinc oxide from filter dust with *Penicillium simplicissimum*: bioreactor, leaching and stoichiometry // *Environmental Science and Technology*. – 1992. – Vol. 26, № 2. – P. 340-346.
- Çakmakçı R.** Bitki gelişiminde fosfat çözücü bakterilerin önemi // *S.Ü. Ziraat Fakültesi Dergisi*. – 2005. – Vol. 19, № 35. – P. 93-108.
- Gadagi R. S., Shin W. S., Sa T. M.** Malic acid mediated aluminum phosphate solubilization by *Penicillium oxalicum* CBPS-3F-Tsa isolated from Korean paddy rhizosphere soil // in *First International Meeting on Microbial Phosphate Solubilization: Developments in Plant and Soil Sciences*. – 2007. – Vol. 102. – P. 285-290.
- Gluconic acid** production and phosphate solubilization by the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum spp.* / Rodriguez H., Gonzalez T., Goire I., Bashan Y. // *Naturwissenschaften*. – 2004. – Vol. 91, № 11. – P. 552-555.
- Goldstein A. H.** Future trends in research on microbial phosphate solubilization: one hundred years of insolubility // in *First International Meeting on Microbial Phosphate Solubilization: Developments in Plant and Soil Sciences*. – 2007. – Vol. 102. – P. 91-96.
- Goldstein A. H.** Involvement of the quinoprotein glucose dehydrogenase in the solubilization of exogenous phosphates by Gram-negative bacteria // In: *Phosphate in Microorganisms: Cellular and Molecular Biology*. – Eds. Torriani-Gorini A., Yagil E., Silver S. – ASM Press, Washington, DC. – 1996. – P. 197-203.
- Goldstein A. H., Liu S. T.** Molecular cloning and regulation of a mineral phosphate solubilizing gene from *Erwinia herbicola* // *Biotechnology*. – 1987. – № 5. – P. 72-74.
- Halvorson H. O., Keynan A., Kornberg H. L.** Utilization of calcium phosphates for microbial growth at alkaline pH // *Soil Biol. Biochem.* – 1990. – Vol. 22, № 7. – P. 887-890.
- Illmer P., Schinner F.** Solubilisation of inorganic phosphates by microorganisms isolated from forest soils // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1992. – Vol. 24, № 4. – P. 389-395.
- Illmer P., Shinner F.** Solubilization of inorganic calcium phosphate solubilization mechanisms // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1995. – Vol. 27, № 3. – P. 257-263.
- In vitro solubilization** of inorganic phosphate by phosphate solubilizing microorganisms (PSM) from maize rhizosphere / Alam S., Khalil S., Ayub N., Rashid M. // *Int. J. Agri. Biol.* – 2002. – Vol. 4, № 4. – P. 454-458.
- Influence of soluble** phosphate on P-solubilizing activity of bacteria / Mikanova O., Kubat J., Vorisek K., Simon T., Randova D. // *Rostlinna vyroba*. – 1997. – Vol. 43, № 9. – P. 421-424.
- 2-Ketogluconic acid** production and phosphate solubilization by *Enterobacter intermedium* // Kim K. Y., Hwangbo H., Park R. D., Seong K. Y., Kim Y. W., Park B. K., Krishnan H. B. // *Current Microbiology*. – 2003. – Vol. 47, № 2. – P. 87-92.
- Kim K. Y., Jordan D., McDonald G. A.** Solubilization of hydroxyapatite by *Enterobacter agglomerans* and cloned *Escherichia coli* in culture medium // *Biology and Fertility of Soils*. – 1997. – Vol. 24, № 4. – P. 347-352.
- Kim Y. H., Bae B., Choung Y. K.** Optimization of biological phosphorus removal from contaminated sediments with phosphate-solubilizing microorganisms // *Journal of Bioscience and Bioengineering*. – 2005. – Vol. 99, № 1. – P. 23-29.
- Kpombekou-a K., Tabatabai M. A.** Effect of organic acids on release of phosphorus from phosphate rocks // *Soil Sci.* – 1994. – Vol. 158, № 6. – P. 442-453.
- Lal L.** Phosphatic biofertilizers. – Agrotech, Publ. Academy, Udaipur, India, 2002. – 224 p.
- Lin Qi-mei, Zhao Zi-juan, Li Bao-guo.** Rock phosphate solubilization mechanisms of one fungus and one bacterium // *Agricultural Sciences in China*. – 2002. – Vol. 9, № 1. – P. 1023-1028.
- Mikanova O., Novakova J.** Evaluation of the P-solubilizing activity of soil microorganisms and its sensitivity to soluble phosphate // *Rostlinna vyroba*. – 2002. – Vol. 48, № 9. – P. 379-400.
- Occurrence and functioning** of phosphate solubilizing microorganisms from oil palm tree *Elaeis guineensis* rhizosphere in Cameroon / Fankem H., Nwaga D., Deubel A., Dieng L., Merbach W., Xavier Etoa F. // *African Journal of Biotechnology*. – 2006. – Vol. 5, № 24. – P. 2450-2460.
- Organic acids** production and phosphate solubilization by phosphate solubilizing microorganisms under in vitro conditions / Rashid M., Khalil N., Ayub N., Alam S., Latif F. // *Pakistan journal of biological sciences*. – 2004. – Vol. 7, № 2. – P. 187-196.
- Phosphate solubilizing** bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities / Chen Y. P., Rekha P. D., Arun A. B., Shen F. T., Lai W. A., Young C. C. // *Applied Soil Ecology*. – 2006. – Vol. 34, № 1. – P. 33-41.
- Phosphate solubilizing** microorganisms associated with the rhizosphere of mangroves in a semiarid coastal lagoon / Vasquez P., Holguin G., Puente M., Lopez Cortes A., Bashan Y. // *Biology and Fertility of Soils*. – 2000. – Vol. 30, № 5-6. – P. 460-468.
- Pradhan N., Sukla L. B.** Solubilization of inorganic phosphates by fungi isolated from agriculture soil // *African journal of Biotechnology*. – 2005. – Vol. 5, № 10. – P. 850-854.

**Residual effects** of organic acid-treated phosphate rocks on some soil properties and phosphate availability / Sagoe C. I., Ando T., Kouno K., Nagaoka T. // Soil Sci. Plant Nutr. – 1998. – Vol. 44, № 4. – P. 627-634.

**Richardson A. E.** Prospects for using soil microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants // Aust. J. Plant Physiol. – 2001. – Vol. 28, № 9. – P. 897-906.

**Ryan P. R., Delhaise E., Jones D. L.** Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 2001. – Vol. 52. – P. 527-560.

**Solubilization of inorganic phosphates** by *Azospirillum halopraeferans* / Seshadri S., Muthukumarasamy R., Lakshminarasimhan C., Ignasimuthu S. // Current science. – 2000. – Vol. 79, № 5. – P. 565-567.

**Solubilization of phosphates** and micronutrients by the plant-growth-promoting and biocontrol fungus *Trichoderma harzianum raifai* 1295 - 22 / Altomare C., Norvel W. A., Bjorkman T., Harman G. E. // Applied and Environmental Microbiology. – 1999. – Vol. 65, № 7. – P. 2926-2933.

**The protons of gluconic acid** are the major factor responsible for the dissolution of tricalcium phosphate by *Burkholderia cepacia* CC-A174 / Lin T. F., Huang H. I., Shen F. T., Young C. C. // Bioresour. Technol. – 2006. – Vol. 97, № 7. – P. 957-960.

**The role of calcium oxalate** in the availability of phosphorus in soils of semiarid regions: a thermodynamic study // Jurinak J. J., Dudley L. M., Allen M. F., Kight W. G // Soil Science. – 1986. – Vol. 142. – P. 255-266.

**Vora M. S., Shelat H. N.** Impact of addition of different carbon and nitrogen sources on solubilization of rock phosphate by phosphate-solubilizing microorganisms // Ind. J. Agr. Sci. – 1998. – Vol. 68, № 6. – P. 292-294.

**Xu R.-K., Zhu Y.-G., Chittleborough D.** Phosphorus release from phosphate rock and an iron phosphate by low-molecular-weight organic acids // J. Environ. Sci. – 2004. – Vol. 16, № 1. – P. 5-8.

**Zhao X., Lin Q., Li B.** The solubilization of four insoluble phosphates by some microorganisms // Wei Sheng Wu Xue Bao. – 2002. – Vol. 42, № 2. – P. 236-241.

Надійшла до редколегії 20.12.07