

ӘЛ-ФАРАБИ атындағы ҚАЗАҚ ҰЛТТЫҚ УНИВЕРСИТЕТІ

Ф.К. Сарсекеева

ЦИАНОБАКТЕРИЯЛАРДЫ
ҚАЗАҚСТАННЫҢ
АУЫЛШАРУАШЫЛЫҒЫНДА
ҚОЛДАНУ МҮМКІНШІЛІКТЕРІ

Монография

Алматы
«Қазақ университеті»
2025

ӘӨЖ 579.2+574.3

КБЖ 28.4

С 22

*Баспаға әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университетінің
Ғылыми кеңесімен ұсынылған (№8 хаттама 27 ақпан 2025 жыл)*

«Ауыл шаруашылығы өсімдіктерінің өнімділігін арттыру үшін
микробалдырлар мен цианобактериялар штамдары негізінде
биопрепараттар алу технологиясын әзірлеу» ғылыми жоба
бойынша (ЖТН АР13068051)

Пікір жазғандар:

биология ғылымдарының докторы, профессор **А.Д. Серикбаева**
биология ғылымдарының кандидаты, доцент **А.С. Кистаубаева**
философия ғылымдарының докторы (PhD), доцент **С.М. Тайпакова**

Сарсекеева Ф.К.

С 22

Цианобактерияларды Қазақстанның ауылшаруашылығында қолдану мүмкіншіліктері: монография / Ф. Сарсекеева.
– Алматы: Қазақ университеті, 2025. – 133 б.

ISBN 978-601-04-7029-3

Монографияда цианобактерияларды ауылшаруашылығында, соның ішінде Қазақстанның ауылшаруашылығында қолданудың мүмкіншіліктері қарастырылған. Фототрофты микроорганизмдердің ауылшаруашылығында пайдаланылатын негізгі өкілдері мен теориялық аспектілерімен қатар цианобактерияларды ауылшаруашылық дақылдарын өсуін ынталандыратын биостимуляторлар және түрлі фитоауруларды туғызатын зиянды микроорганизмдерге биопестицид ретінде қолдану мүмкіншіліктерін көрсететін автордың ғылыми зерттеулері көрсетілген.

Монография жоғары оқу орындарының биология, биотехнология мамандықтары бойынша оқитын студенттерге, магистранттар мен PhD докторанттары және эколог, ауылшаруашылық биотехнологиясы мамандарына ұсынылады.

ӘӨЖ 579.2+574.3

КБЖ 28.4

ISBN 978-601-04-7029-3

© Сарсекеева Ф.К., 2025

МАЗМҰНЫ

КІРІСПЕ	5
1-тарау. АУЫЛ ШАРУАШЫЛЫҒЫНДА МИКРОБАЛДЫРЛАР МЕН ЦИАНОБАКТЕРИЯЛАРДЫ ҚОЛДАНУДЫҢ ТЕОРИЯЛЫҚ АСПЕКТІЛЕРІ.....	10
1.1 Өсімдіктердің өсуіне ықпал ететін микробалдырлар мен цианобактериялардың потенциалы	10
1.2 Өсімдік биостимуляторларын дамытуға арналған микробалдырлар мен цианобактериялардың қоректік заттарға бай құрамы	17
1.2.1 Полисахаридтер	18
1.2.2 Фенолдық қосылыстар	22
1.2.3 Фитогормондар	24
1.2.4 Каротиноидтар	31
1.2.5 С-фикоцианин	33
1.2.6 Аминқышқылдары мен полиаминдер	34
1.2.7 Өсімдік өнімділігін арттырудағы микробалдырлар мен цианобактериялардың басқа метаболиттері	35
1.3 Микробалдырлар мен цианобактерияларды өсімдік биостимуляторы ретінде пайдаланудың артықшылықтары мен өзекті мәселелері	37
1.3.1 Цианобактериялардың микробиологиялық объекті ретіндегі ерекшелігі	39
1.3.2 Цианобактериялардың құрылымдық ерекшеліктері	42
1.4 Топырақ цианобактериялары	49
1.4.1 Цианобактериялардың топыраққа физикалық- химиялық әсері	53
1.4.2 Цианобактериялардағы азотфиксация процесі	54
1.4.3 Агробиотехнологияда азотфиксациялаушы цианобактерияларды қолдану мүмкіншіліктері	62
2-тарау. АУЫЛШАРУАШЫЛЫҚ ӨСІМДІКТЕРІНІҢ ӨНІМДІЛІГІН АРТТЫРУ ҮШІН МИКРОБАЛДЫРЛАР МЕН ЦИАНОБАКТЕРИЯЛАР ШТАММДАРЫНА НЕГІЗДЕЛГЕН БИОПРЕПАРАТТАР.....	70
2.1 Өсімдіктердің өсуін ынталандыратын цианобактериялар мен микробалдырлар дақылдарын іздеу және окшаулау	70

2.2 Цианобактериялар мен микробалдырлардың дақылдарын топырақ үлгілерінен бөліп алу және олардың морфологиялық-культуралды қасиеттерін зерттеу.....	74
2.2.1 Бөлініп алынған цианобактериялар мен микробалдырлар дақылдарын таксономиялық белгілері бойынша анықтау.....	79
2.2.2 Цианобактериялар мен микробалдырлардың таза дақылдарын алу	83
2.3 Бөлініп алынған цианобактериялар мен микробалдырлардың өсуін ынталандыратын ерекшеліктерін зерттеу.....	87
2.3.1 Күріштегі биостимуляциялық белсенділікті зерттеу	87
2.3.2 Өсуді ынталандыратын белсенділікті жылыжайлық жағдайында анықтау	92
3-тарау. ЦИАНОБАКТЕРИЯЛАР ДАҚЫЛДАРЫН АУЫЛШАРУАШЫЛЫҒЫНДА ПЕСТИЦИД ЖӘНЕ ФУНГИЦИД РЕТІНДЕ ПАЙДАЛАНУ МҮМКІНШІЛІКТЕРІ.....	98
3.1 Агар ұңғымаларына диффузия әдісімен саңырауқұлаққа қарсы және бактерияға қарсы белсенділікті бағалау.....	100
3.2 Күріш дәндеріне модельдік тәжірибе	104
3.3 Күріш дәндеріне микровегетационды тәжірибе.....	107
3.4 Цианобактериялардың сыналатын штамдарының антиоксиданттық белсенділігі	108
4-тарау. МОНОДАҚЫЛ МЕН КОНСОРЦИУМДАРДА ӨСІМДІКТЕРДІҢ ӨСУІН ЫНТАЛАНДЫРАТЫН БИОСТИМУЛЯТОР РЕТІНДЕ ПАЙДАЛАНУ ҮШІН ЦИАНОБАКТЕРИЯ ШТАМДАРЫНЫҢ МҮМКІНШІЛІКТЕРІН АНЫҚТАУ	116
4.1 Өсімдіктердің өсу биостимуляторлары үшін микроорганизмдер консорциумдарын қолданудың теориялық негіздері.....	116
4.2 Цианобактериялар штамдарының эндофитті бактериялармен консорциумда өсуін ынталандыратын белсенділігін анықтау.....	120
ҚОРЫТЫНДЫ.....	130
Пайдаланған әдебиеттер тізімі	134

КІРІСПЕ

Қазіргі климаттың өзгеруі жағдайында және саны өсіп келе жатқан халықты қамтамасыз ету мақсатында бүкіл әлемде азық-түлік қауіпсіздігі мен дақылдардың сапасы мен санын арттыру қажет.

Халық санының жылдан жылға өсуіне байланысты азық-түлік өндірісін ағымдағы деңгейден 70%-ға арттыру қажет. Бұл әсіресе ауыл шаруашылық өндірісіне және пайдаланылып жатқан жерлерге қатысты, өйткені өсімнің 80%-ға жуығы өңделіп жатқан жерлерде болады [1]. Дүниежүзілік азық-түлік өндірісі, соның ішінде ауылшаруашылық топырақтың құнарлығына өте тәуелді және адами мен табиғи факторлардың нәтижесінде бүгінгі күні азық-түлік қауіпсіздігіне, экожүйенің жағдайына және тұрақты дамуға топырақтың деградациясы қауіп төндіреді. Топырақтың құнарлылығы мен өнімділігінің нашарлауы салдарынан дүниежүзілік азық-түлік қорына қауіп төндіретін топырақтың деградациясы үрейлі қарқынмен таралуда. Сонымен қатар, ауыл шаруашылығы секторы күнделікті әртүрлі тікелей әсерлерге тап болады, соның ішінде құрғақшылық, өсімдік жамылғысының азаюы, эрозия мен тұздану, сондай-ақ судың ластануы және органикалық көміртегінің сарқылуы.

Соңғы жылдары, топырақтың құнарлылығын және қалыпты экожүйені төмен шығындармен сақтауға бағытталған, тұрақты ауыл шаруашылығына көбірек көңіл бөлініп жатыр. Екінші жағынан, азық-түлікке деген қазіргі сұранысты қанағаттандыру үшін, ауыл шаруашылығы агрохимикаттарды (синтетикалық тыңайтқыштар мен пестицидтер) қарқынды өндіруді және шамадан тыс суаруды белсенді түрде пайдаланады, бұл қоршаған ортаның ластануына, парниктік газдардың көп шығарылуына және маңызды экожүйелік қызметтердің жоғалуына әкеледі [2]. Көптеген ауылшаруашылық топырақтарында азот, фосфор, калий және темір сияқты негізгі қоректік заттар жетіспейді, нәтижесінде 200 миллион метрикалық тонна химиялық тыңайтқыш тұтынылады. Алайда, егіншілікпен қарқынды айналысу химиялық тыңайтқыштар мен кондиционерлерді қолдану топырақтың тығыздалуына, қышқылдануына, құнарлылығының төмендеуіне және топырақ

микрофлорасының тепе-теңдігінің бұзылуына әкеліп соқтырды, соның нәтижесінде топырақ ауруларын одан әрі нашарлатады [3,4]. Сонымен қатар, синтетикалық тыңайтқыштардың қажетті мөлшерін өндіру үшін үлкен инвестиция қажет, бұл экономикалық тұрғыдан пайдалы емес және қоршаған ортаның ластануына әкеледі. Өз кезегінде ауылшаруашылық өндірісі биологиялық ыдырайтын, зиянды емес препараттар мен топырақ тыңайтқыштарын қолдануды қажет етеді. Тұрақты ауыл шаруашылығы синтетикалық тыңайтқыштар сияқты сыртқы ресурстарға қажеттілікті азайту үшін қоректік заттардың айналымын жақсартатын әдістерге бағытталған. Олардың ішінде микроорганизмдерді топырақты құнарлату құралы ретінде пайдалануға негізделген биотехнологиялық әдістер өсімдік шаруашылығының негізгі құрамдас бөлігі және ұзақ мерзімді тұрақтылығы мен өнімділігі үшін қоректік заттарды қажет ететін күрделі өмірлік резервуар болып табылатын топырақ сапасын жақсартудың перспективалы құралдары ретінде қарастырылады.

Тұрақты ауыл шаруашылығы синтетикалық тыңайтқыштар сияқты сыртқы кірістерге қажеттілікті азайту үшін қоректік заттардың айналымын жақсартатын тәжірибелерге бағытталған. Дегенмен, ауылшаруашылық өнімділігін арттыру үшін әртүрлі химиялық заттарды ретсіз пайдалану құрылымның тұрақсыздығы, улы ластаушы заттардың жиналуы және т.б. сияқты ауыр зардаптарға әкеліп қана қоймай, сонымен қатар топырақ, өсімдіктер мен микробиоталар арасындағы экологиялық теңгерімсіздікке әкелді. Көптеген зерттеулерде топырақтағы бактериялар мен саңырауқұлақтар сияқты микробиотаның өсімдіктердің өсуіне ықпал ететін функциялары айтылады. Микробалдырлар мен цианобактериялар топырақта кең таралғанымен, бұл микроорганизмдердің ауылшаруашылық дақылдарының өнімділігін арттыру потенциалы және басқа да мүмкіндіктері назардан тыс қалады [5].

Американдық ғалымдар К. Лосей мен Дж. Леннонның [6] ұсынған биоалуантүрлілік моделіне сәйкес, жерде 1,0 триллионнан астам микроорганизмдер бар. Олардың ішінде бактериялар, саңырауқұлақтар, актиномицеттер, микробалдырлар мен цианобактериялар және басқа да микроорганизмдер топырақтың құнарлылығы мен ауыл шаруашылығы өнімділігін арттыруда маңызды

рөл атқаратын биологиялық топырақ қабығы (PDA) деп аталатын топырақтың жоғарғы қабатында өсетін тығыз қауымдас-тықты құрайды [7]. Топырақ микробиотасы қоректік заттардың тепе-теңдігін сақтауда, көміртекті сіңіруде және топырақтың қалыпты жағдайына маңызды рөл атқарады. Топырақтағы әртүрлі микробиоталардың ішінде микробалдырлар мен цианобактериялар құрғақ, жартылай құрғақ және сулы-батпақты экожүйелер сияқты экстремалды жағдайларға бейімделе алатын қоректік тізбектегі негізгі өндірушілер болып табылады [8].

Цианобактериялар, топырақ қоспалары немесе өсімдік биостимуляторлары ретінде пайдалануға болатын үнемді, жаңартылатын және тұрақты биоресурстар [9]. Бұл микроорганизмдердің биологиялық белсенді заттарды алу үшін құнды ресурстар ретінде, олардың полисахаридтер, ақуыздар, поликанықпаған май қышқылдары, липидтер, және атмосфералық CO_2 көмегімен басқа биологиялық белсенді метаболиттер тәрізді пайдалы компоненттерді синтездеудің ерекше қабілетіне байланысты потенциалы зор [10]. Атап айтқанда, цианобактериялар екі миллиард жылдан астам уақыт бойы дамыды және оттегінің фотогенді бөлінуіне жауап береді. Осы қабілетіне байланысты атмосфералық азотты бекіте алады, соған орай күріш пен бұршақ сияқты маңызды дақылдарды өсіру кезінде биотыңайтқыш ретінде пайдалануға мүмкіндік береді [11]. *Azolla-Anabaena* қауымдастығы осындай симбиоздың мысалы бола алады, бұл топырақ организмдері үшін азотты фиксациялауға және қоректік заттармен байытуда маңызы зор. Олар жасуша қабырғасындағы лигниннің лизисі арқылы споралануды тудыратын фенолдық қосылыстарды шығарады [12]. Экологиялық таза және экономикалық пайдалы биотыңайтқыштар алу үшін цианобактериялардың белгілі түрлері - диазотрофтар, олар қол жетімді. Осы топтағы цианобактериялар өсімдіктердің азот жетіспеушілігін реттейді, топырақтың аэрациясын және су сақтау қасиеттерін жақсартады, сондай-ақ B12 витаминімен байытады [13]. Балдырлардың көпшілігі, микро және макроформалар, қоршаған ортадағы көміртекті байланыстыруда маңызды рөл атқарады және жердегі барлық фотосинтездің 50%-на жауап береді [14]. Топырақ микробалдырлары, бактериялар, саңырауқұлақтар және омыртқасыздар сияқты басқа

организмдерге тамақ бола алатын қоректік заттарды, органикалық өнімдерді және белсенді компоненттерді шығарады [15]. Сонымен қатар, кейбір зерттеулер жасуша сығындыларында және микробалдырлардың бірнеше түрлерінің өсу ортасында фитогормондардың (цитокинин, ауксин, гиббереллиндер және брасинострероидтар) болуы туралы хабарлады [16,17]. Бұл фитогормондар өсімдіктердің өсуі мен дамуында шешуші рөл атқарады. Сонымен қатар, полисахаридтер сияқты микробалдыр өнімдері өсімдіктердің өсуін күшейтеді және өсімдіктерге тұзды стресстің әсерін азайтады [18-20]. Осылайша, цианобактериялар мен жасыл микробалдырлардың минералдануға, органикалық және бейорганикалық, негізгі және микроэлементтерді жұмылдыруға, биологиялық белсенді қосылыстарды (полисахаридтер, өсу гормондары, микробқа қарсы қосылыстар және т.б.) өндіруге қатысуы өсімдіктердің өсуін жақсартады және осылайша оларды биотыңайтқыш ретінде пайдалануға жарамды етеді. Айта кету керек, цианобактериялар, әсіресе олардың азотты бекіту қабілетімен және полисахаридтер шығаратын *Chlamydomonas*, *Scenedesmus* және *Chlorococcum* сияқты микробалдырлардың түрлері топырақтағы саңырауқұлақтар мен басқа микробтармен салыстырғанда жақсы қабілетке ие [19]. Осы маңызды сипаттамалардан басқа, микробалдырлар мен цианобактериялар биомассасын өндіру басқа биологиялық ресурстарды өндірумен салыстырғанда өте тиімді болуы мүмкін [21,22]: (i) бұл фотосинтетикалық организмдерді өндіру азық-түлік өндіруге арналған аумақтармен бәсекелеспей, егістік емес жерлерде жүзеге асырылуы мүмкін; (ii) микробалдырлар мен цианобактерияларды сапасы төмен суларда өсіруге болады яғни тұщы су мен қоректік заттарға (негізінен азот пен фосфорға) деген қажеттілікті төмендететін ағынды сулар сияқты; (iii) микробалдырлар/цианобактериялар биомассасының бай құрамын бір культурада бірнеше реакцияларды индукциялау үшін толығымен пайдалануға болады; және (iv) автотрофты өсу кезінде микробалдырлар мен цианобактериялар атмосферадан CO₂ сіңіреді, осылайша ауылшаруашылық тәжірибесінің көміртегін азайтады [23].

Алайда, осы уақытқа дейін микробалдырлар мен цианобактериялардың дақылдардың өнімділігін арттырудағы маңызды

релі және топырақтағы саңырауқұлақтар мен ризобиялармен салыстырғанда басқа да әлеуетті мүмкіндіктер назардан тыс қалады. 1919-2023 жылдары микробалдырлар мен цианобактериялар туралы тек 2312 құжат жарияланды, негізінен АҚШ, Қытай, Германия, Үндістан және т. б. цианобактериялармен салыстырғанда микробалдырларға қатысты зерттеулер саны өте шектеулі болды және ешқашан қарқын алған жоқ. Дегенмен, соңғы бес жылда осы "Пайдалы микроорганизмдерді" ауыл шаруашылығының тұрақты дамуының әртүрлі салаларында қолдануға қатысты жаңа ғылыми тұжырымдармен белгіленген зерттеудің осы саласында айтарлықтай прогресс болды. Бұл монографияның мақсаты - топырақтың құнарлылығы мен қалыпты жағдайын сақтау тұрғысынан микроорганизмдердің осы бірегей тобының маңыздылығын көрсету.

Монографияда осы саладағы қазіргі жаңалықтарға сыни шолу жасай отырып, автордың ғылыми зерттеулерінің нәтижелері берілген.

1-ТАРАУ.

АУЫЛ ШАРУАШЫЛЫҒЫНДА МИКРОБАЛДЫРЛАР МЕН ЦИАНОБАКТЕРИЯЛАРДЫ ҚОЛДАНУДЫҢ ТЕОРИЯЛЫҚ АСПЕКТІЛЕРІ

1.1 Өсімдіктердің өсуіне ықпал ететін микробалдырлар мен цианобактериялардың потенциалы

Бүгінгі таңда өсімдік биостимуляторларын қоса алғанда, биоресурстарға негізделген инновациялық технологиялардың дамуы өзін дақылдардың өнімділігін арттырудың тиімді әдісі ретінде көрсетті. Биостимуляторлар өсімдіктерді қорғау құралдарын және дәстүрлі тыңайтқыштарды толықтыруға арналған, өйткені олар өсімдіктің немесе ризосфераның келесі сипаттамаларының біреуін немесе бірнешеуін жақсарту мақсатында өнімнің қоректік құрамына қарамастан өсімдіктердің қоректену процестерін ынталандыру функциясы болып табылатын тыңайтқыш өнім ретінде анықталады: тиімді қоректік заттардың болуы, абиотикалық стресске төзімділігі, сапалық сипаттамалары өте жақсы, топырақта немесе ризосферада қоректік заттардың шектеулі мөлшерде болуы. 2019 бастап 2024 жылға дейін CAGR (жылдық жиынтық өсу қарқыны) бойынша 10,65% көрсеткішпен биостимуляторлар нарығы ауыл шаруашылығының ең жылдам дамып келе жатқан секторларының бірі болып табылады, ал қазіргі уақытта 60 есе кеңірек Бейорганикалық тыңайтқыштардың әлемдік нарығы жылына 1,3-1,8%-ға өсуде [24]. Осылайша, өсімдік биостимуляторларын пайдалану өнімділікті арттырудың және ластанудың алдын алудың тұрақты балама стратегиясы болып табылады және соңғы жылдары ғылыми қауымдастық пен агрохимия өнеркәсібінің назарын аударуда.

Өсімдіктердің оңтайлы биостимуляторлары берік және тиімді ғана емес, сонымен қатар ауыл шаруашылығында қоректік циклдердің жабылуына ықпал ететін биоактивті молекулалардан тұруы керек екенін атап өту маңызды [25]. Бұл тұрғыда микробалдырлар мен цианобактериялар дақылдардың сапасы мен өнімділігін арттыратын тұрақты биостимулятор ретінде әрекет ете алады. Микробалдырлар мен цианобактериялар тоғандар,

өзендер, көлдер, мұхиттар, ағынды сулар, сондай-ақ ылғалды топырақтар сияқты әртүрлі су орталарында болатын прокариоттық және эукариоттық формаларды қамтитын фотосинтетикалық микроскопиялық организмдер болып табылады. Барлық экожүйелерде кең таралған және қоршаған ортаға бейімделу мүмкіндіктері бар фотосинтетикалық микроорганизмдердің 30 000-ға дейін түрі бар [26]. Бұл организмдер биоотын өндіру, биоактивті өнімдер мен тағамдық қоспаларды жасау сияқты әртүрлі салаларда кеңінен қолданылатын үнемді, жаңартылатын және тұрақты биоресурс болып табылады. Микробалдырлардың ауылшаруашылық биотехнологиясындағы үлкен практикалық потенциалы ең алдымен олардың биохимиялық құрамымен байланысты. Жасушада нәруыздар, көмірсулар, липидтер сияқты қоректік заттардың көп болуына байланысты олар топырақты байытып, жақсартуға қабілетті. Топырақты қоректік заттармен байытудан басқа, цианобактериялар сияқты микробалдырларда өсімдіктердің өсуін ынталандыратын фитогормондар, полисахаридтер, амин қышқылдары, фенол қосылыстары және басқа метаболиттер бар [26, 27].

Теңіз балдырлары биостимулятор өнеркәсібінде бұрыннан қолданысқа ие. Цианобактериялар мен микробалдырлар, табиғи ортада жиналатын теңіз балдырларымен салыстырғандағы артықшылығы бар, бұл микроорганизмдер жасанды жүйелерде (фотобиореакторлар мен ашық тоғандарда) өсіріледі, бұндай дақылдау шикізат сапасының бақылауға мүмкіндік береді және биобелсенді молекулалардың көп мөлшерін өндіру үшін жағдайларды оптимизациялауға болады [28]. Сонымен қатар, микробалдырлар мен цианобактериялардан бұл молекулаларды өндіру және алу белгілі бір артықшылықтарға ие, мысалы, микроорганизмдер өсетін ортаны бақылау, яғни маусымдық ауытқуларға тәуелсіз болуға мүмкіндік береді [29], сондай-ақ судың ықтимал ластануын болдырмайды [30]. Сонымен қатар, микробалдырлар мен цианобактерияларды өсіру оңайырақ, фотосинтездің жоғары тиімділігіне ие және азық-түлік дақылдарының басқа түрлерін өсіруге жарамсыз болатын жерлерде тез өседі [31-33].

Микробалдырлар мен цианобактериялар сығындыларының биостимуляциялық әсері көптеген зерттеулер мен коммерциялық

сынақтармен расталды. Олар өсімдіктерде микробалдырлар мен цианобактерияларды немесе олардан алынған препараттарды (биомасса, сығындылар, гидролизаттар) қолдану жиі өзара байланысты пайдалы әсерлердің кең ауқымына әкелетінін көрсетеді (кесте. 1). Бұл реакциялар әр биостимуляторды өндіру үшін қолданылатын микробалдырлардың түріне, сондай-ақ өңделген өсімдіктердің түріне және өсу жағдайларына байланысты өзгереді. Өсімдіктің фенологиялық кезеңі мен қоршаған орта жағдайлары биостимуляторлармен өндеудің сәттілігіне тікелей әсер етуі мүмкін. Ең жиі байқалатын әсерлердің қатарына жапырақты көкөністердің (салат, шпинат, рукола) және шөптердің (жалбыз, насыбайгүл) өсуі және сәйкесінше өнімділігі жатады [34]. Альварестің ғылыми жұмысында өсімдіктердің өсуі мен тірі салмағының артуы микробалдыр сығындыларымен өңделген өсімдіктердегі азот пен көміртегі алмасуын ынталандырумен байланысты болды, жапырақ, ақуыз, көмірсулар және фотосинтетикалық пигменттер (хлорофилл және каротиноидтар) көбеюі байқалды. Тағы бір зерттеуде қызылшаға *Chlorella vulgaris* және *Scenedesmus quadricauda* қолдану тамыр дақылдарының құрылымына оң әсер етті, соның ішінде тамыр ұзындығының ұлғаюы, сонымен қатар бүйірлік тамырлар саны және сәйкесінше қоректік заттарды сіңіру үшін тамыр бетінің ауданы [34]. Топырақ деңгейінде және өсімдіктерді қорғауға пайдалы әсерлерінен басқа, микробалдырлар мен цианобактерияларды (және/немесе олардың сығындыларын) пайдалану өсімдіктердің өну жылдамдығы мен сипаттамаларын жақсарту арқылы өсімдіктердің өсуі мен дамуын тікелей ынталандыруы мүмкін (мысалы, өсімдіктер мен тамырлардың ұзындығы, жапырақ аймағының ұлғаюы және қоректік заттардың жоғары мөлшері). Бұл жақсартуларға фотосинтез, тыныс алу, нуклеин қышқылдарының синтезі, иондардың сіңуі және хлорофилл өндірісі сияқты бірнеше метаболиттік реакцияларды қоздыруға қабілетті микробалдырлар/цианобактериялар метаболиттерінің белсенділігі арқылы қол жеткізіледі [33].

1-кестеде жоғары сатыдағы өсімдіктердің өсуін ынталандыру үшін микробалдырлар мен цианобактерияларды (биомасса және/немесе сығындылар) сәтті қолдану мысалдары келтірілген.

Кесте 1. Цианобактериялар мен микробалдырлар өсімдік өсу стимуляторлары және ауыл шаруашылығы дақылдарына арналған биотыңайтқыштар ретінде.

Микробалдырлар/цианобактериялар түрлері	Полисахаридтер	Өсімдіктер тобы	Қолданылуы	Оң әсер
1	2	3	4	5
<i>Anabaena sp.</i> BEA0300B	Полисахаридтердің сулы сығындысы	Цуккини	Сығындыны бір литрге 2 грамм концентрацияда 12 күндік өсімдіктердің екі котиледон жапырақтарының біріне шашылды.	<i>Podosphaera xanthii</i> симптомдарының 25%-ға төмендеуі.
Консорциум <i>Nostoc sp.</i> F280 және <i>Anabaena cylindrica</i> B1611	Жасушадан тыс PS	Салат дақылдары	В 1611 және F 280 штамдары бірге өсірілді.	Өсімдік биомассасының өндірісінің артуы
<i>Anabaena sp.</i> , <i>Ecklonia sp.</i> , және <i>Jania sp.</i>	PS үзіндісі (POL)	Құлпынай жемісі	Егін жинау алдындағы өңдеу: өсімдіктер PS ерітінділеріне 2 минутқа батырылды. Егін жинаудан кейінгі өңдеу: PS суспензияларына (0,5, 2,0 және 3,5 мг/мл) 2 минутқа батырылды.	<i>Botrytis cinerea</i> саңырауқұлақ қоздырғышының споралардың өсуі төмендеді, колониялардың өсу деңгейі азайды.
<i>Arthrospira plateis</i> , <i>Dunaliella salina</i> және <i>Phosphoridium sp.</i>	Тазартылмаған PS	Томаттар	10 мл/өсімдік (0,25-1 мг/мл, pH 6,8) PS ерітіндісі бес рет (аптасына бір рет) қосылады.	Каротиноидтардың, хлорофилдің және ақуыздың жоғарылауы
<i>Хлорококкум</i> , <i>Хлорелла</i> , <i>Микрактиниум</i>	Экзополисахаридтер	Шпинат	Тұқымдар еритін және ерімейтін микробалдырлардың	Өсімдіктердің көбеюі мен өнуі

<i>және Сцендесмус</i>			фракцияларымен өңделген.	жақсарды
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i> , <i>Chlorella sorokiniana</i> , <i>Chlorella vulgaris</i>	Тазартыл маған PS	Томаттар	Полисахарид сығындысы (0,2 мг/мл) енгізілді .	Фенилала- нин аммиак лиазасына оң әсер (ба- қылаумен салыстыр- ғанда 188,7% дейін)
<i>Chlorella sorokiniana</i>	Тазартыл маған PS	Бидай	1) Микробалдырла рдың биомассасы; 2) микробалдырла р биомассасын жинағаннан кейін сүзілген орта BG 11; 3) жиналған мик- робалдырлар жаңа BG 11 ортада қайта суспензияланды.	Өсімдіктің өсуі, тамыр мен өркен- нің ұзын- дығы, FW және DW.
<i>Dunaliella salina</i>	Экзопולי сахарид	Томаттар	PS ерітіндісімен шашыратыңыз (0,1 г/л, pH 6,0). 3 күн ішінде екі рет.	Тұздық стресстің теріс әсерін азайтыңыз
	Жасуша ішілік PS	Қызыл бұрыш	Өсімдік тұқымдары өнген Петри табақ- шаларына көмірсу- лардың жалпы кон- центрациясы 3,4 мг/мл микро- балдырлар сығын- дылары қосылды.	Тұз стрес- сінің теріс әсерін азай- ту, тамыр ұзындығын ың ұлғаюы (25 mM NaCl кезінде 24%), кү- шейтілген CAT бел- сенділігі (мг ақуыз CAT үшін 51,2 бірлік).
<i>Nostoc muscorum және Oscillatoria sp.</i>	Vn ek ағынды қосалқы станция- лар	Пияз	Ауруды in vivo ба- қылау үшін <i>Alternaria porri</i> in vitro-ны айтарлық- тай басатын жасу- шадан тыс циано-	Тұз стрес- сінің теріс әсерін азай- тады, тамыр ұзындығын арттырады

			бактериялық өнімдер қолданылды.	(25 mM NaCl кезінде 24%), САТ белсенділігін арттырады (мг үшін 51,2 САТ ақуыз бірлігі).
<i>Pheodactylum tricornutum</i>	Жасуша ішілік PS	Қызыл бұрыш	Өсімдік тұқымдары өнген Петри табақшаларына көмірсулардың жалпы концентрациясы 3,4 мг/мл микробалдырлар сығындылары қосылды.	Олар тұзды стресстің теріс әсерін азайтады, супероксидтік радикалдардың синтезін айтарлықтай төмендетеді, сонымен қатар липидтердің асқын тотығуын азайтады.
	Тазартылмаған PS	Томаттар	Жапырақ тұқымдастарына 10 мкл 0,1% PS ерітіндісі енгізілді.	Фенилаланин аммиак лиазасының, хитиназаның, 1,3-бета-глюконазаның және пероксидазаның белсенділігін жақсарту.

Әдетте метаболиттерге өсімдіктердің өсуіне ықпал ететін фитогормондар сияқты факторлар, сондай-ақ кейбір аминқышқылдары, витаминдер (мысалы, B12 дәрумені және биотин), полисахаридтер және полипептидтер кіреді [35]. Бұл жақсартуларға тыныс алу, фотосинтез, нуклеин қышқылдарының синтезі, хлорофилл өндірісі және иондарды сіңіру сияқты бірнеше мета-

боликалық реакцияларды қоздыруға қабілетті микробалдырлар мен цианобактериялар метаболиттерінің белсенділігі арқылы қол жеткізіледі. Атап айтқанда, күріш алқабын *Anabaena* изолляттарымен өңдеу тұқымның өну жылдамдығының жалпы өсуіне және өсімдік биіктігі, тамыр ұзындығы, жапырақтардың, сабақтар мен тамырлардың жаңа және құрғақ салмағы сияқты өсімдік қасиеттерінің жақсаруына әкелді [36]. *Elarroussia* және басқалары [37] қызанақ пен бұрыш дақылдарында *S. platensis*-тен алынған жалпы полисахарид сығындыларының ерітіндісін қолданудың әсерін бағалады. Авторлар сығынды ерітіндісін қолдану қызанақ пен бұрыш өсімдіктерінің көлемінің ұлғаюына әкелетінін көрсетті. Сонымен қатар, өңделген өсімдіктер тамыр түйіндерінің массасының, мөлшерінің және санының өсуін байқады. Басқа жұмыста *Arthrospira* sp және *Scenedesmus* sp микробалдырларының фитогормондар көп гидролизаттарын *Petunia xhybrida* өсімдігінде қолдану зерттелді. Бұл сығындыларды жапырақты қолданғаннан кейін өсімдіктердің өсуі жеделдейтіні көрсетілген, бұл гүлдену уақытының қысқаруына және тамырлардың, жапырақтардың және өркендердің даму жылдамдығының жоғарылауына әкеледі. Кейінгі зерттеулерде *Rachidi* және басқалары [38] *Arthrospira platensis*, *Dunaliella salina* және *Porphyridium* sp полисахарид сығындылары қызанақ өсімдігіне (*Solanum lycopersicum*) биостимулятор ретінде әсер етеді, деген қорытындыға келді, олар өсімді мөлшері және тамырдың құрғақ салмағы сияқты морфологиялық параметрлерге оң әсер етеді. Рупавалла және басқалары [39] *Chlorococcum* sp микробалдырларынан цитокинин немесе гиббереллиндер сияқты оқшауланған фитогормондардың *Spinacia Oleracea* өну индекстерін өну және жасыл котиледонды жақсартуға тиімділігін анықтады. Өсімдіктердің өсуін микробалдырлар мен цианобактериялар ынталандырушы ретінде биологиялық белсенді қосылыстары туралы толығырақ осы шолудың келесі тарауында қарастырылады.

1.2 Өсімдік биостимуляторларын дамытуға арналған микробалдырлар мен цианобактериялардың қоректік заттарға бай құрамы

Микробалдырлар мен цианобактериялар антиоксиданттар мен өсімдіктердің өсу стимуляторлары ретінде артықшылықтарына ие биологиялық белсенді қосылыстардың маңызды көзі болып табылады [40]. Бұл қайталама метаболиттерді күрделі құрылымына байланысты химиялық жолмен синтездеу қиын. Оларды (i) құрылымдық сыныптарына және (ii) өсімдіктерге немесе қоршаған ортаға әсер ету тәсіліне қарай жіктеуге болады. Бұл метаболиттердің ішінде био тыңайтқыштар, биостимуляторлар немесе биопестицидтер ретінде анықталған фенолдық қосылыстар, терпеноидтар, бос май қышқылдары (FFAs), полисахаридтер, каротиноидтар және фитогормондар ерекше қызығушылық тудырады [41].



Сурет 1. Цианобактериялар мен микробалдырларда болатын биостимуляциялық қосылыстардың қысқаша мазмұны

Цианобактериялар мен микробалдырларда болатын биостимуляциялық қосылыстардың қысқаша мазмұны Сурет 1-де беріл-

ген. Бұл жерде әдеби шолудан алынған биоактивті заттардың ауылшаруашылығына қажеттілігі жағынан сипатталған.

1.2.1 Полисахаридтер

Микробалдырлар мен цианобактериялардан алынған жоғары құнды қосылыстардың ішінде полисахаридтер (PS) өте перспективалы болып табылады. Полисахаридтер гликозидтік байланыстармен байланысқан және әртүрлі функционалдық белсенділігі бар моносахаридтік тізбектер болып табылатын күрделі құрылымы бар полимерлі көмірсулар макромолекулалары [42]. Барлық тірі организмдерде (өсімдіктерде, бактерияларда, жануарларда, макро/микробалдырларда) бар макромолекулалар биохимиялық және құрылымдық жағынан алуан түрлілікті көрсетеді. Олар тек бір қайталанатын моносахаридтен тұратын гомополисахаридтер немесе екі немесе одан да көп түрлі қанттардан тұратын гетерополисахаридтер. Сонымен қатар, олар сызықты немесе тармақталған және олардың негізінде метил немесе сульфат топтары сияқты әртүрлі алмастырғыштар болуы мүмкін. Бұл күрделі айырмашылықтар полисахаридтердің синтезі мен модификациясына қатысатын көптеген ферменттерде де көрінеді [43]. Микробалдырлардың полисахаридтері гомополимерлі полисахаридтер - галактозалар [44] және В-(1,3)- глюкан өндіретін *Gyrodinium impudicum* және *Chlorella vulgaris* қоспағанда, гликозидтік байланыстармен байланысқан әртүрлі пропорциялардағы галактоза, ксилоза және глюкозадан тұратын гетерополимерлер болып табылады [43]. Рамноза, фукоза, фруктоза және метил қанттары сияқты басқа қанттар да микробалдыр полисахаридтерінің бөлігі болуы мүмкін [44]. Крахмал әдетте қызыл және жасыл балдырлар арқылы өндіріледі, ал гликоген негізінен *Porphyridium* және көк-жасыл балдырлар арқылы жиналады [45]. Көптеген фототрофты микроорганизмдер қоршаған орта жағдайларының ауытқуынан қорғау үшін муцилагтар деп аталатын полисахаридті гель матрицасын жасайды және шығарады. Бұл матрица олардың жасушаларын кептіру, жоғары жарық ағындары және т.б. сияқты әртүрлі биотикалық және абиотикалық стрессерден қорғауды қамтамасыз етеді, қоршаған ортада бола-

тын қажетті элементтер мен микроэлементтердің бекітілуіне ықпал етеді, микроорганизмнің қатты субстратқа қосылуына ықпал етеді, сонымен қатар цианобактериялар колонияларының қалыптасуында үлкен рөл атқарады [46]. Кейбір полисахаридтер (мысалы, крахмал және гликоген) энергияны сақтау үшін молекулалар ретінде әрекет етеді. Микробалдырлар мен цианобактерияларда экзополисахаридтер (EPSs) сияқты белгілі жасушаішілік моносахаридтерді, полимерлі резервтік глюкоандарды және құрылымдық жағынан күрделі жасушадан тыс полисахаридтерді синтездеу қабілетін қамтитын күрделі көмірсулар метаболикалық жолдары бар [47]. Әдетте табиғи PS құрамына кіретін барлық бейтарап қанттар осы EPSs (ксилоза, глюкоза, галактоза, манноза, рамноза, араби-ноза, фукоза) арасында кездеседі, бұл әсіресе микробалдырлар арасында өте әртүрлі құрамға әкеледі. Цианобактерияларда құрамы эволюция барысында консервативті болып көрінеді, глюкоза әдетте негізгі немесе екінші моносахарид болып табылады, бірақ оларда әдетте 6 немесе одан да көп моносахаридтер болады [48].

Бүгінгі күні микробалдыр полисахаридтері, әсіресе сульфатталған полисахаридтер биологиялық қасиеттеріне, соның ішінде антикоагулянттық, қабынуға қарсы, вирусқа қарсы және ісікке қарсы белсенділігіне, сондай-ақ жақсы биоүйлесімділігіне, биодырағыштығына, уыттылығына, төмен құнына және кең таралуына байланысты әртүрлі салаларда қолданылады [46]. Ауыл шаруашылығында микробалдыр полисахаридтері топырақ кондиционерлері, қоректік заттар тасымалдаушылары және агрохимикаттарды қауіпсіз босату жүйелері [47-49], сондай-ақ өсімдіктерді биотикалық және абиотикалық стресстерден қорғау [50-52] ретінде әрекет ете отырып, топырақтың өнімділігі мен сапасын жақсарту үшін өсімдік биостимуляторларының жаңа биоактивті көзі бола алады. Бұл молекулаларды басқа топырақ организмдері қалыпты және стресстік жағдайларда балдырлар шығаратын көміртегі мен энергия көзі ретінде пайдаланады [53]. Ерте зерттеулер балдырлар полисахаридтерінің жоғары сатыдағы өсімдіктерге бірқатар биологиялық әсер ететінін, соның ішінде қорғаныс реакцияларын тудыру қабілетін [54,55] және құрғақ сығынды салмағының 30-40%-на дейін коммерциялық теңіз

балдыры сығындыларының негізгі компоненттерінің бірі екенін көрсетті. Сондай-ақ, *Cylindrotheca*, *Navicula*, *Phaeodactylum*, *Chlamydomonas*, *Chlorella*, *Dunaliella*, *Aphanothece*, *Arthrospira*, *Nostoc*, *Scytonema*, *Porphyridium* және *Rhodella* сияқты әртүрлі тұқымдас микробалдырлардан жасушадан тыс полисахаридтердің алуан түрлілігі өндірілгені туралы хабарланды ол 0,01-ден 2,9 G L-1-ге дейін болды [56,57]. *C. reinhardtii*, *B. braunii*, *D. tertiolecta*, *P. cruentum*, *Spirulina sp.*, *I. galbana* и *D. salina*, сияқты кейбір микробалдырлар экзополисахаридтердің көзі болуы мүмкін [58-60].

Бірнеше зерттеулер бұл молекулалардың өсімдіктердің әртүрлі метаболикалық жолдарын ынталандырудағы әлеуетін көрсетті. Сонымен, Guzmán-Murillo et al. [61] *P. tricornutum* және *D. salina*-дан оқшауланған экзополисахаридтер тұзды стресс жағдайында бұрыштың өнуін ынталандыратынын көрсетті. Сонымен қатар, *D. salina* экзополисахаридтері қызанақ пен бидай өсімдіктерінің өнуін, өсуін және тұз стрессіне төзімділігін ынталандыру қабілетін көрсетті [62-65]. Екінші жағынан, полисахаридтер мен олигосахаридтерге бай сулы сығынды *Scenedesmus sp.* *Petunia x hybrida* өсімдігінің жапырақтарының өсуін, дамуын және қоректік күйін жақсартудың жақсы қабілетін көрсетті, бұл биостимулятор ретінде қызықты әлеуетті пайдалануды ұсынады [66]. Тағы бір зерттеуде *C. vulgaris* және *S. quadrica* сұйық сығындылары *Beta vulgaris l* өсімдік тамырларының дамуын ынталандыратыны көрінеді [67].

Теңіз балдыры мен микробалдыр полисахаридтері негізінен өсімдіктерді қорғау индукторлары ретінде пайдаланылғанымен, цианобактерия полисахаридтеріне осы уақытқа дейін өсімдік биостимуляторлары ретінде аз көңіл бөлінді. Соңғы бірнеше жылда өсімдіктерде қолданылатын цианобактериялық полисахаридтердің фитостимуляторлық қасиеттері мен сигнал беру қабілеттері туралы деректер жинақталды [68-70]. Атап айтқанда, цианобактериялардың экзополисахаридтері топырақтың агрегациясында маңызды рөл атқаратыны хабарланды, өйткені олардың байланыстыру қасиеттері [71] және ауыр металдар [72] мен натрий иондарының [73] байланысуы, осылайша тұзды немесе ластанған топырақтарда өсімдіктердің дамуын жақсартады.

Seifikalhor және басқалары [74] жүгері тұқымының қабығы ретінде *A. platensis* қолданылды, Cd иондарын байланыстыратын полисахаридтердің арқасында Cd сіңуінің төмендеуін байқады, осылайша өсімдіктерге уытты әсерін азайтты. Тұқыммен жабылған өсімдіктердің тамырларындағы Cd деңгейінің төмендеуі себілгеннен кейін 12 күннен кейін 90%-дан астамды құрады. Тағы бір зерттеуде қызанаққа қолданылатын тазартылмаған *A. platensis* полисахарид сығындысының төмен концентрациясы (0,25, 0,5 және 1 gL⁻¹) өсімдіктердің вегетативті өсуін де тиімді арттырғаны көрсетілген [74]. Сонымен қатар, цианобактериялардың шикі полисахарид сығындыларында байқалатын әсерлерге ықпал ететін басқа биологиялық белсенді метаболиттер болуы мүмкін. Мысалы, *Phormidium tenue*-ден оқшауланған шикі полисахаридтер, 58% көмірсулардан және 15% ақуыздардан тұрады, жер қыртысы бар шөлді аймақтарда туған *Caragana korshinskii* бұтасының көшеттерінде супероксид дисмутазасының өсуі мен белсенділігін тудырады [37]. Сонымен қатар, полисахаридке бай *Spirulina platensis* сығындыларын жапырақты қолдану қызанақ пен бұрыш өсімдіктерінің өсуіне әкелді. Сол сияқты, *Chlorella Vulgaris*, *Chlorella sorokiniana*, *Chlamydomonas reinhardtii*, *Dunaliella salina* полисахарид сығындылары қызанақ көшеттеріне енгізілгенде биостимуляторлық қасиеттерін көрсетті [38]. Авторлар жоғарыда аталған жасыл микробалдырлардың полисахарид сығындылары LOX, PAL сияқты қорғаныс ферменттерінің және CAT, POD және аскорбат пероксидазасы (APX) сияқты ROS күйдіретін антиоксидантты ферменттердің белсенділігін арттырғанын байқады. Сонымен қатар, олар кутикулярлық балауыздың құрамын құрайтын қызанақ жапырақтарындағы өте ұзын тізбекті май қышқылдарының құрамын күшейтті, бұл өсімдіктердің сыртқы стресстік тітіркендіргіштерге қарсы қорғаныс механизмдерінің белсендірілгенін көрсетеді. Осылайша, әдебиеттерден микробалдырлар мен цианобактериялардан алынған полисахаридтердің өсімдіктердің өсуін ынталандыратын және дақылдардың өнімділігін арттыру үшін қолдануға болатын биостимуляторлық қасиеттерге ие екенін көре аламыз.

1.2.2 Фенолдық қосылыстар

Фенолды қосылыстар - бұл өсімдіктердегі әртүрлі физиологиялық процестерге қатысатын қайталама метаболиттердің кең класы, соның ішінде организмнің өзара әрекеттесуіне және қоршаған ортаға бейімделуіне және ультракүлгін сәулелену сияқты катал ортада өмір сүруіне мүмкіндік беретін стресс реакциясы. Фенолды қосылыстар жемістер, көкөністер және дәмдеуіштер сияқты жоғары сатыдағы өсімдіктердің мүшелерінде көрінеді [75]. Сонымен қатар, бұл молекулалардың табиғи көздері балдырлар болып табылады. Флавоноидтар-гетероциклді пиран сақинасы арқылы байланысқан екі фенил сақинасы бар фенилбензопиран қаңқасы бар ең көп таралған фенолды қосылыстар. Флавонолдар, флаванондар, изофлавоноидтар және дигидрохалкондар сияқты флавоноидтардың бірнеше кластары микробалдырлар мен цианобактерияларда табылды. Сонымен қатар, теңіз балдырларының әртүрлі түрлерінде протокатехуин, кофе, хлороген, ванилин, п-гидроксibenзой және салицил сияқты фенол қышқылдары табылды [76]. Микробалдырлар мен цианобактерияларда кездесетін фенолды қосылыстар олардың антиоксиданттық қасиеттерімен байланысты, олар өсуде, көбеюде және бірқатар стресстік жағдайлардан қорғауда маңызды рөл атқарады [77]. Флавоноидтардың *in vitro* антиоксиданттық белсенділігі олардың ядролық құрылымының айналасындағы функционалдық топтардың орналасуымен байланысты, бұған "құрылым-белсенділік" байланысын зерттеу дәлел [78]. Фенолды қосылыстар косметика, дәрі-дәрмек және азық-түлік өндірісін қоса алғанда, әртүрлі салаларда қолдануға болатын пайдалы қасиеттерге ие. Олардың антиоксидантты, қабынуға қарсы, микробқа қарсы және цитотоксикалық биоактивтілігі ғалымдардың әртүрлі зерттеулерімен жоғары бағаланады. Көптеген зерттеулер микробалдырлардан алынған сығындылардың антиоксиданттық қабілеті жоғары екенін көрсетті [79]. Зерттеу барысында олар каротиноидтармен қатар фенолды қосылыстар зерттелетін микробалдыр үлгілерінің антиоксиданттық қабілетіне айтарлықтай үлес қосатынын көрсетті. Микробалдырлардың зерттелген түрлеріне *Neochloris oleoabundans*, *Tetraselmis suecica*, *Isochrysis sp*,

Botryococcus braunii жатады, *Chlorella vulgaris* және *Phaeodactylum tricornutum* фенолдық қосылыстары бойынша ең жоғары антиоксиданттық қабілеті мен құрамын көрсетті. Фоо және басқалары [80] макро және микробалдырлардың алты түрінің антиоксиданттық белсенділігі мен биоактивті қосылыстардың (мысалы, фенол қышқылдары, фукоксантин, каротиноидтар және май қышқылдарының профилі) болуы арасындағы байланысты бағалады. Зерттелген балдырлардың антиоксиданттық қабілетіне каротиноидтар мен фенол қышқылдары негізгі үлес қосады. Микробалдырлардағы полифенолдардың жалпы мөлшері 0,16 мг Гал қышқылының (GAE) г-1 эквивалентінен *Neochloris spp.*-де 60 мг GAE Г-1 дейін, ал флавоноидтар 0,84 мг кверцетин (QE) эквивалентінен г-1 *Phaeodactylum*-да 4,03 мг QE г-1-ге дейін *Desmodesmus spp.* дейін өзгереді [81].

Ауылшаруашылық мақсаттары үшін фенолды қосылыстар негізінен микробқа қарсы, фунгицидтік және антиоксиданттық қасиеттеріне байланысты дақылдарды патогендерден немесе басқа биотикалық және абиотикалық стресс жағдайларынан қорғау үшін әрекет етеді [82]. Сонымен қатар, фенолды қосылыстар иондарды хелаттау арқылы қоректік заттардың сіңуін арттырады және Са, Zn және Fe сияқты қоректік заттардың сіңуін жұмылдырады, бұл топырақтың кеуектілігінің жоғарылауына әкеледі [83]. Фенол қышқылдары мен флавоноидтар өсімдіктерді ультракүлгін сәулелердің әсерінен, соның ішінде каемпферолдан және оның туындыларынан қорғайтын күн сүзгілері ретінде әрекет етеді [84]. Сонымен қатар, осы қосындылар тұздануға, құрғақшылыққа және ауыр металдардан туындайтын стресстерге төзімділік сақтауға қатысады, тотығу стрессі кезінде пайда болатын оттегінің бос радикалдарын жоюда маңызды рөл атқарады. Абиотикалық әсерлер кезінде сутегінің асқын тотығы, гидроксил және супероксид иондары түзіледі, олар бос радикалдар ретінде әрекет етеді [85]. Абиотикалық әсерлерден басқа, фенол қышқылдары жәндіктерге, фитопатогендерге және шөп-қоректілерге қорғаныс реакциясы ретінде түзіледі [86]. Микробалдырларда фенол қышқылдары мен флавоноидтар болғанымен, олар басқа метаболиттермен салыстырғанда аз зерттелген және осы микроорганизмдердегі фенолдық қосылыстарды одан

әрі зерттеу қажет, өйткені жоғары сатыдағы өсімдіктердегі жақсы зерттелген фенолдық биосинтезбен салыстырғанда оны түсінуде алшақтық бар.

1.2.3 Фитогормондар

Фитогормондар бұл жасушалардың өмірлік процестерін реттеуге қатысатын және сыртқы қолайсыз жағдайларға жауап ретінде өз өсуіне бейімделе алатын шағын органикалық молекулалық қосылыстардың класы [87]. Фитогормондар, сигналдық молекулалар ретінде бес санатқа бөлінеді: ауксин (IAA), этилен (ET), абсциз қышқылы (ABA), цитокинин (СК), және гиббереллин (GA). Сонымен қатар, қазіргі кезде өсімдік гормондарына брассиностероидтар (BRS), жасмонат (JAs) және салицил қышқылы кіреді (SA) [88]. Бұл молекулаларды алғаш рет жоғары сатыдағы өсімдіктерде анықтаған және әдетте олар өте аз көлемде өндіріледі [89]. Дегенмен, бұл сигналдық молекулалардың микробалдырлар мен цианобактериялар клеткасында алуан түрлілігімен де өндірілетінін анықтаған, ол соңғы онжылдықтарда балдырлар зерттеулерінің, әсіресе микробалдырлардың геномдық зерттеулерінің қарқынды өсуі барысында белгілі болды. Негізінде, барлық белгілі және жиі кездесетін фитогормондар (ауксин, абсциз қышқылы, цитокинин, этилен және гиббереллин) қызыл, қоңыр және жасыл балдырлар, цианобактериялар және диатомдар сияқты балдырлардың көптеген түрлерінде анықталған [90].

Фитогормондардың микробалдырларда нақты қалай жұмыс жасайтыны туралы ақпарат көп емес, бірақ олар клеткалық метаболизмге тікелей әсер етпей липидтердің жиналуына ықпал етуі мүмкін. Олар сонымен қатар микробалдырлар мен цианобактериядағы тиісті ферменттердің белсенділігін арттыру арқылы жасушалардың өсуіне ықпал ете алады [91]. Сонымен қатар, микробалдырлар мен цианобактериялардың фитогормондары жоғары сатыдағы өсімдіктердің фитогормондарына ұқсауы мүмкін, дегенмен цианобактериалдық фитогормондарда биосинтездің әртүрлі аралық өнімдері болуы мүмкін. Жоғары сатыдағы өсімдіктерде өсу мен дамуды реттеуге жауап беретін ауксиндер,

әсіресе индол-3-сірке қышқылы (IAA). Индол-3-сірке қышқылы *Cyanophyta* және *Chlorophyta* жататын 46 микробалдырда табылды [89].

Ауксин микробалдырлар мен цианобактериялардың клеткасының өсуі мен зат алмасуында әртүрлі рөл атқарады. Тіпті ауксиннің өте төмен концентрациясы бағалы биомолекулалардың биомассасы мен биосинтезін арттырып, ал ауксиннің жоғары концентрациясы жасушалардың өсуін тежеуі мүмкін [92]. Фототрофты микроорганизмдерде осы фитогормондар өсу реттегіштері ретінде де қызмет атқарады, себебі ауксиндер *C. vulgaris*, *D. salina*, *Nannochloropsis oceanica*, *Scenedesmus obliquus* және *Scenedesmus quadricauda* микробалдырлары мен цианобактериялардың клетка мөлшерінің ұлғаюына, хлорофилл мен акуыздың құрамына және клеткалардың бөлінуіне ықпал етеді, нәтижесінде биомасса өнімділігі өседі [93-95]. Цитокинин (СК), негізгі формасы ретінде зеатині бар пурин туындысы, цис және транс дейтін екі құрылымдық изомерге ие. Бір қызығы, микробалдырларда цис құрылымы басым [96].

Микробалдырлар мен цианобактерияларда цитокининнің (СК) физиологиялық әсерлері клеткалардың бөлінуін индукциялауды, Фотосинтездің тиімділігін арттыруды және фотосинтетикалық пигменттердің жиналуын арттыруды қамтиды, нәтижесінде биомассаның жиналуына ықпал етеді. Цитокинин тәуліктің қараңғы уақытында төмен концентрацияда және күндізгі уақытта салыстырмалы түрде жоғары концентрацияда болады. Қоршаған ортаның қолайсыз жағдайында цитокинин микробалдырлар мен цианобактериялардың физиологиялық белсенділігіне, әсіресе фотосинтезге қорғаныс әсерін тигізеді [97]. Мысалы, цитокининдер *Acutodesmus obliquus*, *C. vulgaris* және *Gracilaria caudata* микробалдырларында пигменттердің көп болуымен байланысты болды, бұл өз кезегінде фотосинтез қарқындылығының жоғарылауына және осылайша биомасса өнімділігінің жоғарылауына әкелді [98]. Сонымен қатар, *D. Salina* өндіретін цитокинин мен кинетин осы фототрофты микробалдырда фотопротекторлық бета-каротин пигментінің жиналуын тудырды [99].

Абсциз қышқылы (ABA) - 15 көміртекті сесквитерпен қосылыс, бұл негізінен қартаю органдарында немесе тіндерде кез-

деседі және клеткалардың өсуін тежейтін физиологиялық рөл атқарады [100]. Жоғары сатыдағы өсімдіктерде абсциз қышқылы су мен иондардың сіңуін бақылай отырып, температура мен тұз стресіне төзімділікті жақсартып алатындығы дәлелденді. Микробалдырлар мен цианобактерияларда бұл молекула клеткалардың осмостық қысымға, тұзды ортаға, тотығу стресіне, құрғақшылық пен қоректік заттарға реакциясын бақылауда өте тиімді [101]. Сонымен қатар, АВА қолайсыз жағдайларда микробалдырлар мен цианобактериялардың тыныштық күйіне өтуіне, қоршаған орта ықпалымен күресуге және цианобактериялардың стреске төзімділігін арттыруға көмектеседі. Мысалы, *Haematococcus pluvialis* абсциз қышқылы балдыр жасушаларының өсуін тежеп, жасушалардың белсенді фазадан стационарлық фазаға өтуін тудыруы мүмкін [102]. Сонымен қатар, абсциз қышқылының жолын белсендіруден туындаған жалпы реакцияларға әдетте тотығу стресінен қорғайтын агенттер ретінде әрекет ететін каротиноидтардың өндірісі жатады [103]. *Nannochloropsis Oceanica* бір жасушалы майлы микробалдырларында абсциз қышқылы және цитокининдер биосинтезі азотты ашығуымен сәйкесінше транскрипциялық түрде жоғарылайды және төмендейді. Сонымен қатар, эндогендік абсциз қышқылы және цитокининдер азоттың ашығуына жауап ретінде антагонистік әсер етеді. Осыған сәйкес экзогендік СК жасушалық циклдің прогрессиясын ынталандыратыны анықталды, ал экзогендік АВА балдырлардың өсу репрессоры және стреске төзімділікті арттыратын оң реттеуші ретінде әрекет етеді. Бұл бақылаулар АВА және СК-тың қоршаған ортаның өзгермелі факторларымен күресу үшін клеткалық гомеостазды ұйымдастыруда күрделі реттеуші рөл атқаратынын көрсетеді [104,105].

Этилен (ЕТ) құрамында екі көміртегі атомы бар қанықпаған көмірсутек, ол өсімдіктердегі көптеген реакцияларымен танымал: атап айтқанда өсімдіктердің өсуі мен қартаюын реттеуден бастап биотикалық және абиотикалық стресс факторларына өсімдіктердің төзімділігін жақсартуға дейін [106]. Дегенмен, микробалдырлар мен цианобактериялардағы этиленді зерттеу бойынша жұмыстар аз. Кейбір зерттеулер бұл молекуланың *Chlamydomonas Reinhardtii*, *Chlorella sp* және *Spirogyra Platensis*

өсуін ынталандыратын агент ретінде әрекет ете алатынын көрсетті [107,108]. Этилен өсу ингибиторы болып саналса да, көбірек фактілер этилен концентрациясы белгілі бір диапозонда болғанда, ол өсу мен биосинтезге де ықпал ете алатынын көрсетеді [109]. Мысалы, 0,05 мл/л этилен *Haematococcus pluvialis*-те атаксантиннің жиналуын едәуір арттырады, ал 0,1 мл/л этилен оны тежей алады [110]. Сондай-ақ, жіп тәрізді харофитте өндірілген ET *Spirogyra pratensis* жасушалардың өсуі мен дамуын реттей алатынын көрсетті [111].

Гиббереллиндер (GA) барлық тамырлы өсімдіктерде болады деп саналады, ликофиттер мен папоротниктер сияқты төменгі сатыдағы өсімдіктерде GA репродуктивті дамуға қатысады [112], ал жоғары сатыдағы өсімдіктерде GA функциясы жасушалардың ұзаруын және/немесе олардың бөлінуін күшейту арқылы органдардың өсуін ынталандыруға дейін кеңейді және көптеген түрлерде өну, пісу және тұқым өсуін индукциялау сияқты даму процестерін белсендіреді [113]. Гиббереллиндерді саңырауқұлақтар мен бактериялардың кейбір түрлері шығарады, олар өсімдіктермен қоздырғыш немесе симбионт ретінде байланысты. Бұл жағдайларда GA-да өндіруші организмде даму функциясы жоқ сияқты, бірақ иммунитетті басу арқылы инфекцияға көмектесу арқылы иесі өсімдікке әсер етеді [114] немесе азотты бекітетін ризобий бактериялары жағдайында түйіндердің түзілуін реттейді [115]. Микробалдырлар мен цианобактериялардың гиббереллиндерінің қызметі өсімдіктер гиббереллиндерінің қызметіне ұқсас болып келеді, өсуді ынталандыру, ақуыздар мен пигменттердің жиналуын индукциялаумен байланысты [116]. Микробалдырлар мен цианобактерияларда гиббереллиндері клеткалардың саны мен мөлшерінің ұлғаюымен және өсу қарқынының жоғарылауымен байланысты болады [114].

Брассиностероид (BRS) - клеткалардың бөлінуін және ұзаруын реттеуге, олардың антиоксиданттық қабілетін арттыруға, клеткалардың қоректік заттарды сіңіруіне ықпал етуге, өсуге қажетті ақуыздарды, нуклеин қышқылдарын, көмірсуларды және фотосинтетикалық пигменттерді синтездеуге қабілетті жаңа өсімдік гормоны [117]. Брассиностероид гормондары өсуді ынталандыратын гормондар ретінде әрекет ететін қос функцияны

орындайды және қоршаған ортаның күйзелістерінен қорғауда үлкен рөл атқарады, негізінен өсімдіктер әлемінде кең таралған [118]. Микробалдырлар мен цианобактериялардың брассиностероид гормондары абиотикалық стресске (мысалы, жоғары/төмен температура, ауыр металдар, жоғары тұз мөлшері) төзімділікте маңызды рөл атқарады [118,119]. *Chlorella Vulgaris* микробалдырларында анықталған BRS гормоны нуклеин қышқылдары мен ақуыздардың құрамын ынталандырып, олардың мөлшерінің артуына әсер ететіндігі туралы мәлімет бар [120].

Салицил қышқылы (SA) – өсімдіктерде кең таралған фенол-ды қосылыс, сонымен қатар цианобактерияларға қарсы тамаша тежегіш функциясы бар эндогендік гормон [121]. Оның микробалдырларға реттеуші әсері негізінен антиоксиданттық жүйеге әсер етуде көрінеді. Mirshekari және басқалары [122]. ферментативті антиоксиданттық жүйені және биохимиялық өзгерістерді зерттеу арқылы *Dunaliella Salina* жасыл микробалдырының азотты аштыққа бейімделуіне SA-нің әсерін зерттеді. Осы ғылыми жұмыстың нәтижелері экзогендік SA-нің өндеу метаболиттердің деңгейін реттеу және оларды өсу процестеріне бағыттау үшін ферментативті тепе-теңдікті орнату арқылы клеткалардың азотты аштыққа бейімделуін арттыра алатынын көрсетеді. Сонымен қатар, SA-нің микробалдырлар клеткаларының абиотикалық стрессіне қорғаныш әсер ететін H_2O_2 генерациясын ынталандыру және каротиноидтармен байланысты гендердің экспрессиясын арттыру арқылы антиоксидантты заттардың жиналуына ықпал ете алады [123].

Жасмон қышқылы (JA) - өсуді реттейтін эндогендік зат, бастапқыда жоғары сатыдағы өсімдіктердегі стресске байланысты гормон ретінде анықталған. JA өсімдіктердің абиотикалық стресске төзімділігімен тығыз байланысты және әдетте физиологиялық және молекулалық реакцияларға қатысады [124]. Микробалдырлардың JA құрамына негізінен абиотикалық стресс кезінде сигнал беруге қатысатын жасмон қышқылы мен метилжасмонат кіреді. SA сияқты, JAs микробалдырлардағы каротинге байланысты гендердің экспрессиясын арттыра алады және атаксантин мен β -каротин сияқты антиоксидантты заттардың жиналуына ықпал етеді [125]. Сонымен қатар, метилжасмонат (MJ),

GA3, JA және SA каротиноидты гендердің транскрипциясының жоғарылауымен байланысты *H. pluvialis*-ге атаксантиннің жиналуын тудыруы мүмкін [126] сонымен қатар сигнал беретін химиялық заттар (соның ішінде ABA, SA, JA, GA3) атаксантиннің жиналуын едәуір арттыратынын көрсетті. *Pluvialis* 20% - дан астам және метаболомдық талдау алты метаболикалық модуль мен жеті түйіндік метаболиттің *H.pluvialis*-тегі сигнал берудің ынталандырушы рөлімен ықтимал байланысты екенін көрсетті [127]. *Chlorella* фитогормондардың метаболиттердің өсуі мен жиналуына әсерін зерттеу үшін үлгі және пайдалы құрал ретінде пайдаланылатыны белгілі [128]. Кейбір фитогормондар, соның ішінде ауксиндер, цитокининдер, ABA, BRS, JA және SA, хлорелланың ауыр металдардың ластануына және басқа абиотикалық стресстерге бейімделуі мен төзімділігін арттыруы мүмкін, бұл олардың абиотикалық стресстерге жауап беруде және балдырлардың стресске бейімделуінде маңызды рөл атқаруы мүмкін екенін көрсетеді [129]. Бір сөзбен айтқанда, микробалдырлардың фитогормондары әртүрлі жасушалық процестерді реттеуде, микробалдырлардың өсуін, дамуын және метаболизмін реттеуде ерекше рөл атқара алады (кесте 2).

Кесте 2. Цианобактериялар мен микробалдырлардың фитогормондары

Фитогормондар	Цианобактериялар	Микробалдырлар	Өсімдіктерге физиологиялық әсер етуі
1	2	3	4
Ауксин	<i>Synechocystis sp.</i> , <i>Chroococcidiopsis sp.</i> , <i>Anabaena sp.</i> , <i>Phormidium sp.</i> , <i>Oscillatoria sp.</i> , <i>Nostoc sp.</i>	<i>Scenedesmus armatus</i> , <i>Chlorella pyrenoidosa</i> , <i>Chlorella minutissima</i>	Жасушалардың бөлінуі мен ұзаруы, тамыр тіндерінің дифференциациясы, апикальды тропизмнің үстемдігі және стресске жауап беру сияқты негізгі физиологиялық процестерді реттеу.
Цитокинин	<i>Synechocystis sp.</i> , <i>Chroococcidiopsis sp.</i> , <i>Anabaena sp.</i> , <i>Phormidium sp.</i>	<i>Chlorella minutissima</i> , <i>Ecklonia sp.</i> , <i>Nannochlorop</i>	Өркендердің дифференциациясы, жасушалардың бөлінуі, коректік заттардың

	<i>Oscillatoria sp., Calothrix sp., Chlorogloeopsis sp., Rhodospirillum sp.</i>	<i>sis oceanica</i>	мобилизациясы, фотоморфогендік даму, хлоропласт биогенезі, апикальды үстемдік және тамырлардың дифференциациясы сияқты өсімдіктердің даму процестерінде маңызды рөл атқарады.
Абсциз қышқылы	<i>Synechococcus leopoliensis, Nostoc muscorum, Trichormus variabilis, Anabaena variabilis</i>	<i>Chlamydomonas reinhardtii, Dunaliella sp., Draparnaldia mutabilis, Chlorella minutissima, Coscinodiscus granii, Nannochloropsis oceanica</i>	Стоматаның жабылуын, ақуыздардың және үй-лесімді еріген заттардың/осмолиттердің биосинтезін модуляциялау және өсімдіктердің стресс факторларына төзімділігін қамтамасыз ететін өсімдіктердегі су күйін сақтау арқылы қызмет етеді.
Этилен	<i>Synechococcus sp., Anabaena sp., Nostoc sp., Calothrix sp., Scytonema sp., Cylandrospermum sp.</i>	<i>Chlorella pyrenoidosa, Chlamydomonas reinhardtii, Chlorella sp.</i>	Өсімдіктердің биотикалық және абиотикалық стресс факторларына төзімділігін арттыру.
Гибберелин	<i>Anabaenopsis sp., Cylandrospermum sp., Phormidium foveolarum</i>	<i>Chlorella sp., Chlamydomonas reinhardtii, Nannochloropsis oceanica</i>	Өсімдіктердің фотосинтезінің тиімділігін модуляциялайды және фотосинтездің қайта бөлінуіне ықпал етеді, осылайша абиотикалық стресс кезінде көзден раковинаға қатынасын теңестіреді.
Брассино-стероид		<i>Chlorella vulgaris, Raphidocelis subcapitata</i> МАСС 317 <i>Klebsormidium flaccidum</i> МАСС 692	Өсімдіктердің реакция механизмдері, әсіресе тұз стрессіне төзімділік және күйзеліске ұшыраған өсімдіктердегі ферментативті және ферментативті емес қорғаныс реакцияларын күшейту тұрғысынан.

Салицил қышқылы		<i>Dunaliella salina</i> <i>Haematococcus pluvialis</i> <i>Scenedesmus spp.</i>	Тұқымның өнуінде, гликолизінде, гүлденуінде, антиоксиданттық гендердің белсендірілуінде, иондарды қабылдауда және тасымалдауда,
Жасмон қышқылы		<i>Haematococcus pluvialis</i> <i>Scenedesmus spp.</i>	фотосинтез жылдамдығында, стоматалды өткізгіштікте, транспирацияда, термотолерантта, қартаюда және түйнектенуде шешуші рөл атқарады.

1.2.4 Каротиноидтар

Микробалдырлар мен цианобактериялар өздерінің биомассасында антиоксидант, қатерлі ісікке қарсы және бактерияға қарсы белсенділік сияқты ерекше биологиялық қасиеттері бар пигменттерді сақтайды [130]. Микробалдырларда кездесетін антиоксиданттардың каротиноидтар сияқты көрнекті тобы- альфа және бета-каротин *Dunaliella salina*, *Chlorella vulgaris*, фукоксантин *Phaeodactylum tricornerutum* және *Isochrysis galbana* [131]. Тетраптерпендерден алынған каротиноидтар-40 көміртекті полиен құрылымын құрайтын 8 изопрен (C5) бірліктерден тұратын қосылыстар. Терпендер-табиғи органикалық өнімдер мен метаболиттердің ең үлкен отбасы. Өсімдіктер, балдырлар, саңырауқұлақтар, бактериялар мен архейлерді қоса алғанда, 600-ден астам көз организмдері шығаратын 1100-ден астам табиғи каротиноидтар бар [132]. Химиялық құрылымы бойынша каротиноидтар екі топқа бөлінеді: оттегі бар ксантофилдер (мысалы, лютеин, фукоксантин, астаксантин және зеаксантин) және оттегі жоқ таза көмірсутектер (α -каротин, β -каротин және ликопен). Каротиноидтар майларда ериді, 400-550 НМ толқын ұзындығы диапазонында жарықты сіңіреді және көптеген жемістер мен көкөністердің сары, қызғылт сары және қызыл көзі болып табылады [133]. Микробалдырларда каротиноидтық профиль әртүрлі түрлерде және өсіру жағдайларына байланысты өзгереді. Жасыл микробалдыр *C. vulgaris* құрамында виолаксантин мен

неоксантин бар. Лютеин әдетте *Scenedesmus almeriensis*, *Chlorella protothecoides* және *Muriellopsis* түрлерінен алынады, олар $4,3 - 5,4 \text{ mg g}^{-1} \text{ DW}$ аралығында құрғақ биомасса жинай алады. Ликопинді, астаксантин мен оның эфирлерінің көздеріне бай *Chlorella marina*, *Chlorella regularis* және *Dunaliella salina* H. *phuvialis*, *Chlorella sp.* және *Chlorococcum sp.* сияқты бірнеше жасыл балдырлардан табуға болады [134]. Ақырында, зеаксантин *P. cruentum* и *Chlorella ellipsoidea* сияқты қызыл және жасыл микробалдырлардан алынады. Бірнеше зерттеулерге сәйкес, *P. cruentum* құрамындағы зеаксантин осы микробалдырдың жалпы каротиноидтық құрамының 97,4% құрайды. Екінші жағынан, *C. ellipsoidea* $4,26 \text{ mg g}^{-1}$ дейін mg g^{-1} зеаксантин жинай алады [131]. Цианобактериялардың ішінен *S. platensis* β -каротиннің негізгі көзі болып табылады және ол провитамин А ретінде әрекет етеді. Күріш алқабынан оқшауланған *Calothrix elenkenii* цианобактериялары каротиноидтардың ең жоғары мәндерін көрсетті. Микробалдырлар мен цианобактериялардан алынған каротиноидтар осы қосылыстармен көрінетін антиоксидантты, қабынуға қарсы және қатерлі ісікке қарсы қасиеттерінің арқасында тамақ, жем, косметика, тамақтану және фармацевтика өнеркәсібінде кеңінен қолданылады. Ауылшаруашылық тәжірибесіне келетін болсақ, топырақтың биоремедиациясында, ластаушы заттардың детоксикациясына және топырақтың денсаулығын қалпына келтіруге каротиноидтар қолданылады. Олардың ластаушы заттармен әрекеттесу және микробтық қауымдастықтарды қолдау қабілеті олардың топырақ сапасын жақсарту үшін экологиялық таза агенттер ретіндегі әлеуетін көрсетеді [135]. Сонымен қатар, каротиноидтардың антиоксиданттық қасиеттері ауыл шаруашылығында өсімдіктердегі тотығу стрессімен күресу үшін қолданылады. Реактивті оттегі түрлерін (ROS) бейтараптандыру арқылы каротиноидтар дақылдарды қоршаған ортаның стресс факторларынан қорғауға ықпал етеді, нәтижесінде өсімдіктердің төзімділігі мен өнімділігін арттырады [136]. Каротиноидтар сонымен қатар өсімдіктерді қажетті қоректік заттармен қамтамасыз ету және оларды зиянкестер мен аурулардан тұрақты және экологиялық таза түрде қорғау үшін тыңайтқыштар мен биопестицидтердің құрамдас бөлігі ретіндегі әлеуеті үшін зерттелді. Олар сондай-ақ

биофортификацияланған дақылдардың дамуына ықпал ету арқылы А провитаминаінің қолжетімділігін арттыру үшін қолданылады. Сонымен қатар, каротиноидтар тұқымдардың, жемістердің және гүлдердің пигментациясына ықпал етеді және АВА және стриглактон сияқты өсімдік сигналдық гормондарының ізашары ретінде әрекет етеді. Өсімдіктердің өсуі мен дамуындағы каротиноидтардың рөлі сипатталғанымен, микробалдырлар биомассасынан каротиноидтарды түрлендіру және сіңіру механизмдері нақтыланбаған, бұл қосымша егжей-тегжейлі зерттеулерді қажет етеді.

1.2.5 С-фикоцианин

С - фикоцианин (СРС)-суда еритін фикобилипротеин (ақуыз-пигментті кешен), негізінен цианобактерияларда таралған және жарық түсіретін функцияларды орындайды. *Spirulina platensis*, *Phormidium spp.*, *Nostoc spp.*, *Anabaena fertilissima* PUPCCC 410.5, *Synechocystis spp.* и *Galdieria sulphuraria* цианобактерия түрлерінде айтарлықтай мөлшерде СРС бар [137]. Коммерциялық мақсатта СРС-ті *Spirulina platensis*-тен тамақ өнімдерінде (табиғи көк бояғыш ретінде) және емдік мақсатта (антиоксидант ретінде) шығарады [138]. Фикоцианиннің антиоксиданттық белсенділігі бар [139], сондай-ақ топырақ биоремедиациясының қасиеттеріне және ауылшаруашылық шикізаты ретінде әлеуетке ие болуы мүмкін [140]. Нутрацевтикалық қолданудан басқа, жақында СРС өсімдік биостимуляторының қасиеттеріне ие екендігі анықталды [141]. Зерттеулерде [142] фикоцианинмен қызанақ тұқымын өңдеу өну индекcін, қашу мен шамдардың ұзындығын арттырды және химиялық құрамын, атап айтқанда фенолдық заттар мен флавоноидтар сияқты қайталама метаболиттердің жиналуын өзгертті. Сондай-ақ, тік гидропоникалық жүйелерде СРС қолдану салаттың ерте пісуіне, сондай-ақ биомасса өнімділігінің, жапырақ диаметрінің және флавоноидтардың (кверцетин мен лютеолин) жалпы құрамының артуына ықпал етті [141]. СРС-ді биостимулятор ретінде пайдаланудың басты артықшылығы-молекула жақсы сипатталған және оны алу және тазарту сияқты кейінгі өңдеу процестері жақсы стандартталған және коммерцияланған

[143]. Сонымен қатар, СРС суда ериді, бұл оны биостимулятор ретінде пайдалануға мүмкіндік береді. Ашық ортада СРС пайдаланудың негізгі кедергісі оның жарыққа сезімталдығы және жарықтың жоғары қарқындылығындағы төмен жартылай шығарылу кезеңі болып табылады [144, 145]. Гидропоника және басқа тік егіншілік жүйелері сияқты бақыланатын атмосфералық өсу жағдайында СРС биостимулятор ретінде пайдалануға болады.

1.2.6 Аминқышқылдары мен полиаминдер

Ақуыз әдетте микробалдыр сығындысының 18-46% DW құрайды [146]. Микробалдыр сығындыларында триптофан және аргинин сияқты кейбір аминқышқылдарының болуы өсірілген дақылдардың өсуі мен өнімділігін едәуір арттыратыны дәлелденді, өйткені бұл екі амин қышқылы негізгі фитогормондардың метаболикалық прекурсорлары болып табылады [147]. Триптофан өсімдік метаболизмінде шешуші рөл атқарады, өйткені ол ақуыздардың құрылыс материалы ретінде қызмет етеді яғни ауксин және салицил қышқылы сияқты өсімдік гормондарының және салицил қышқылы және ауксин сияқты өсімдік гормондарының, сонымен қатар көптеген биологиялық қызметтері бар хош иісті қайталама қосылыстардың ізашары ретінде қызмет етеді [148]. Аргинин эмбриогенез, органогенез сияқты көптеген маңызды биологиялық процестерге қатысатын полиаминдердің ізашары ретінде қызмет етеді (атап айтқанда, гүлдің пайда болуы мен дамуы, жемістердің пайда болуы, жапырақтардың пісуі және қартаюы) және осмостық стресстен қорғауда үлкен рөл атқарады, тек триптофаннан басқасы [149-151]. Өсімдіктердің коректенуіндегі рөлінен басқа, L-аминқышқылдары абиотикалық стресстің зақымдануын жеңілдететін сигналдық молекулалар ретінде әрекет ете алады. Соңғы есептер L-триптофаннан шикимат жолы арқылы алынған мелатонин тұқымдарды өнүсатысында қолайсыз қоршаған орта жағдайларын тасымалдауға ынталандыруы мүмкін екенін көрсетеді. L-аминқышқылдарына бай екені белгілі лиофилизацияланған *A. platensis* биомассасын қолдану арқылы қызыл қызылшаның көміртегі алмасуын, хлорофилл синтезін және қант құрамын ынталандырады, сонымен

қатар стресс кезінде пайдалы әсер етеді. Хлорофилл синтезінің жақсаруы экзогендік енгізілген L-глутамин қышқылының көміртегі қаңқасынан түзілуі мүмкін аминолевулин қышқылының синтезіне байланысты болуы мүмкін [152].

Полиаминдер-синтезі L-аргинин және L-орнитин сияқты L-аминқышқылдарының декарбоксилденуі нәтижесінде пайда болатын төмен молекулалы алифатты аминдер тобы [153]. Бактериялар мен өсімдіктерде полиаминдердің синтезі осы организмдердің әртүрлі экологиялық стресстерге төзімділік қабілетімен байланысты [154], өйткені олар нуклеин қышқылдарын қорғау, ген экспрессиясын және ақуыз синтезін реттеу, сигнал беруді модуляциялау, жасуша мембраналарын тұрақтандыру және жапырақтардың қартаюында хлорофиллдің жоғалуын болдырмау сияқты бірқатар осмопротекторлық функцияларға қатысады [155]. Цианобактериялардың *Synechocystis spp.*, *Anabaena spp.* түрлері полиаминдер стресстік жағдайда жиналатындығы көрсетілген болатын [156]. Атап айтқанда, спермин мен спермидин құрамында полиаминдер бар *A. platensis* ферментативті гидролизаттарымен өңделген салат өсімдіктерінің өсуін арттыруға жауапты биоактивті қосылыстар деп аталып отыр. Бұл зерттеуде цианобактериялармен емдеу шикі бақылаумен салыстырғанда салаттың құрғақ салмағын шамамен 40%-ға арттырып қана қоймай, өсімдік жапырақтарындағы спермин құрамын 64%-ға арттырды, бұл осы биоактивті молекулалардың өсуін ынталандыратын әсері мен сигнал беру қабілетін көрсетеді [153].

1.2.7 Өсімдік өнімділігін арттырудағы микробалдырлар мен цианобактериялардың басқа метаболиттері

Микробалдырлардан алынған полисахаридтер сияқты ақуыз гидролизаттары пептидтер мен бос май қышқылдары (FFA) дақылдардың өнімділігін арттыруға көмектеседі [32]. Бұл ақуыз гидролизаттарының негізгі қызметі - негізгі минералдарды кешендеу және хелаттау арқылы өсімдіктерге қоректік заттарды жұмылдыру. Микробалдырлар мен цианобактериялардағы ақуыз мөлшері 63% - ға жетеді, аминқышқылы мөлшері ақуыздардың жалпы санының 40-48% құрайды [20]. Аминқышқылдарын және

ақуыз гидролизаттарын қолдану өсімдіктердің өсуіне ықпал етті, микрофлора үшін қалпына келтірілген азот көзі ретінде әрекет етті, бұл топырақ микробиомасының дамуына ықпал етті [149]. Қанықпаған май қышқылдары әдетте микробалдырлар мен цианобактериялардың шикі сығындыларында кездесетін эфирленбеген май қышқылдары. Олар жасыл, қызыл және көк-жасыл балдырларды қамтитын әртүрлі тұқымдас микробалдырлардың (мысалы, *Anabaena*, *Chlorella*, *Dunaliella*, *Porphyridium*, *Scenedesmus* және *Spirulina*) биомассасында анықталды. Теңіз микробалдырларынан алынған сығындылар *P. tricornutum*, *Nannochloropsis oculata* және *Porphyridium cruentum* құрамында 37,3–82,4% қаныққан май қышқылдары және 27,5–38,5% полиқанықпаған май қышқылдары болды. Жаңартылатын энергия көзі ретінде әлеуетті пайдаланудан басқа, қанықпаған май қышқылдары канцерогенге қарсы, антибиотик, саңырауқұлаққа қарсы, антиоксиданттық және вирусқа қарсы белсенділікке ие, бұл оларды фармацевтикалық, қоректік және косметикалық өнімдерді әзірлеуге перспективалы үміткер ретінде көрсетеді [157]. Биологиялық белсенділік микробқа, саңырауқұлаққа қарсы және антиоксиданттық қасиеттері бар болғандықтан ауыл шаруашылығы үшін маңызды артықшылық болып табылады, өйткені қанықпаған май қышқылдарының сығындыларын қолдану дақылдарды қорғауға әсер етуі мүмкін [25]. *Spirulina*, *Anabaena*, *Nostoc*, *Phormidium*, *Oscillatoria*, *Chroococcus* тұқымдас цианобактериялар құрамында тиамин, рибофлавин, цианокобаламин, пантотен қышқылы, аскорбин қышқылы, никотин қышқылы, фолий қышқылы сияқты дәрумендердің көп мөлшері бар екені белгілі. *Phormidium* құрамында Орталық метаболизмнің көптеген негізгі ферменттері үшін кофактор болып табылатын маңызды В₁₂ дәрумендерінің бірінің көп мөлшері бар [20].

Бұл нәтижелер микробалдырлар мен цианобактериялардың өсімдік биостимуляторы ретіндегі маңыздылығын растайды және оларды өсіру және тыңайтқыш өндірісінде қолдану әдістері әзірленді.

1.3 Микробалдырлар мен цианобактерияларды өсімдік биостимуляторы ретінде пайдаланудың артықшылықтары мен өзекті мәселелері

Микробалдырлар мен цианобактериялар фотосинтездің жоғары тиімділігіне, өнеркәсіптік ағынды сулар сияқты ауыз емес суларда өсу қабілетіне және қоршаған ортаның өзгеретін жағдайларына байланысты метаболиттердің биосинтез жолдарын модуляциялау қабілетіне байланысты әлеуетті өнеркәсіптік шикізат ретінде қарастырылады [158]. Микробалдырлар биомассасының өсімдіктердің өсуіне және топырақтың денсаулығына оң әсер ету қабілеті N-бекітетін ферменттер, еритін амин қышқылдар, биоминералды конъюгаттар, полисахаридтер және фитогормондар [32]. Микробалдырлар мен цианобактерияларға негізделген биостимуляторлардың басты артықшылығы-оларды өндіру үшін жаңартылмайтын ресурстардың шектеулі мөлшері қажет және қоршаған ортаға жалпы әсер азаяды. Басқа фотосинтетикалық организмдермен салыстырғанда микробалдырлар мен цианобактериялар биотехнологиялық жетілдіруге, әсіресе метаболикалық инженерияға қолайлы [159]. Шынында да, микробалдырлар бақыланатын және жабық жүйелерде (фотобиореакторлар мен резервуарлар) өсіріледі, олар электр энергиясын, тыңайтқыштарды, суды және құрылыс пен пайдалану үшін материалдарды қажет етеді. Екінші жағынан, бақыланатын ортада өсіру биостимуляторларды өндіру үшін микробалдырлар биомассасын пайдаланудың негізгі артықшылықтарының бірі болып табылады, өйткені ол өндіріс процестерін стандарттауға мүмкіндік береді [160]. Алайда олардың ауыл шаруашылығында қолданылуының дамуы әртүрлі факторлармен шектеледі. Микробалдырлар мен дақылдардың өзара әрекеттесуінің ықтимал пайдасы туралы жалпы пікір болғанымен, бұл өзара әрекеттесуді растайтын ғылыми дәлелдер басқа органикалық/бейорганикалық және микробтық өсімдік стимуляторларымен салыстырғанда шектеулі. Микроскопиялық балдырлардың соның ішінде цианобактериялардың алуан түрлілігі әлі күнге дейін толық зерттелмеген және ауыл шаруашылығы үшін микробалдырлар мен цианобактерияларды өсіру және генетикалық жақсарту үшін аз жұмыс істейді.

Ауылшаруашылық саласында микробалдырлар мен цианобактерияларды (немесе олардың сығындыларын) қолданудың айқын артықшылықтарына қарамастан, олардың немесе қосылыстардың пайдаланылуындағы негізгі шектеулердің бірі көбінесе микробалдырлар мен цианобактериялар биомассасын өндіру және қосылыстарды алу кезінде туындайтын жоғары шығындар болып табылады.

Азық-түлік, мал азығы, биоотын немесе био тыңайтқыш сияқты тауарлық өнімдер үшін өсіру әдісін таңдау ең аз энергия шығындарымен арзанырақ болуы керек. Өсіру, жинау және одан әрі өңдеудің нақты стратегиясын таңдау үшін биомасса өндірісінің әртүрлі кезеңдерімен байланысты тұрақтылық аспектілерін мұқият бағалау қажет. Дегенмен, процесті таңдау түрге/штаммға байланысты өзгереді, бұл тұрақтылықты егжей-тегжейлі талдауды қажет етеді. Мысалы, микробалдырлар мен цианобактериялардың автотрофты өсуі өте қымбат болуы мүмкін және қол жеткізілген биомасса өнімділігі өте жоғары емес. Сонымен қатар, өндіріс процесінен кейін биомассаны қалпына келтіру қымбат және энергияны қажет етуі мүмкін, бұл биомасса өндірісінің жалпы шығындарының едәуір бөлігін құрайды. Екінші жағынан, микробалдыр сығындыларын/цианобактерияларды қолдану қызығушылық тудыратын метаболиттерді оқшаулауды қажет етеді және ең көп қолданылатын әдістер өте қымбат [161]. Микробалдырлар мен цианобактериялардың сығындыларын қолданудың тағы бір проблемасы ең көп қолданылатын экстракция процедураларының тұрақтылығына байланысты. Әдетте биологиялық белсенді қосылыстарды алу үшін органикалық еріткіштердің көп мөлшері қажет және жойылады [26].

Микробалдырлар ауыз емес суларда өсудің ерекше қабілетіне ие және ағынды сулардан нитраттарды, фосфаттарды және аммиакты жоюдың жоғары тиімділігімен жоғары биоремедиациялық әлеуетке ие және ағынды сулардың химиялық (CDC) және биологиялық оттегіге қажеттілігін (CDC) төмендетеді. Сонымен қатар, өнеркәсіптік түтін газдарын CO_2 көзі ретінде пайдалану мүмкіндігі және микробалдырлардағы көміртегі концентрациясы механизмінің болуы оларды екі рет қолдануға - биоремедиацияға және метаболит/биомасса өндіруге тартымды

ресурс етеді. Микробалдырлар мол өсуді көрсетіп, ағынды сулардағы қоректік заттарды тиімді қалпына келтірсе де, ағынды суларды тазарту нәтижесінде алынған биомассаны ауылшаруашылық қажеттіліктері үшін пайдалану процесінде белгілі бір проблемалар бар. Оларға биомасса өндірісінің кең көлемділігі, биомассада ауыр металдардың және ксенобиотиктердің қалдықтарының болуы, сондай-ақ олардың кең қолданылуын шектейтін саңырауқұлақтармен, бактериялармен және вирустармен ластануы жатады. Ағынды сулармен биомасса өндірісіндегі бірінші маңызды мәселе дақылдардың Жарық талаптарын қанағаттандыру болып табылады. Азық-түлікті, мал шаруашылығын, аквамәдениетті және ағынды суларды қайта өңдеу нәтижесінде пайда болатын өнеркәсіптік ағынды суларда көп мөлшерде суспензия бар, бұл қоректік ортаға жарықтың енуін азайтады, бұл өз кезегінде фотосинтез жылдамдығына және биомасса өнімділігіне әсер етеді [162]. Бұл жарықтың ену проблемасы ағынды сулардың көмегімен ауқымды биомасса өндірісін масштабтаудағы маңызды мәселе болып табылады.

Ақырында, микробалдырлар мен цианобактериялар өнімдерін пайдалану ауыл шаруашылығында кеңінен қолданылмады, өйткені микробалдырлар/цианобактериялар (және олардың сыңындылары), өсімдіктер мен қоршаған ортаның өзара әрекеттесуі туралы аз мәлімет бар. Бұл салада көптеген зерттеулер жүргізілгенімен, қазірдің өзінде оқшауланған және анықталған фотосинтетикалық организмдердің алуан түрлілігі және олардан алынуы мүмкін метаболиттердің шексіз саны бұл өзара әрекеттесулерді терең түсінуді және осылайша оларды ауыл шаруашылығында қолдануды қиындатады [43].

1.3.1 Цианобактериялардың микробиологиялық объекті ретіндегі ерекшелігі

Биотехнологияның соңғы жетістіктері, агроэкожүйе мен қоршаған орта жағдайларының нашарлауының салдарынан, келешек ұрпақ үшін азық-түлік қауіпсіздігі мен маңызды экологиялық мәселелерді шешуге анағұрлым сенімді және балама тәсілді ұсынады. Цианобактериялар, биомассасының жоғары өнімділігі,

оттекті фотосинтез жүргізу қабілеті, дақылдау үшін егістік емес жерлерді және суару үшін пайдаланатын ащы сулар мен ағынды суларды пайдалану, қалдықсыз технология ретінде биоотын өндірісінен пайдалы жанама өнімдері мен топырақтың құнарлылығын жақсарту және парниктік газдардың шығарылуын азаюы сияқты осы ерекше қасиеттерінің арқасында тұрақты даму үшін құнды биоресурс ретінде ұсынылады. Цианобактериялар топырақтың физика-химиялық қасиеттерін жақсарту үшін биотыңайтқыштардың тиімді көзі болып табылады, мысалы, суды сақтау қабілеті және деградацияланған жерлердің минералды қоректік жағдайы [10]. Цианобактериялардың ауылшаруашылығында биопрепарат ретінде қолдану ерекшеліктеріне кең ауқымды таралу аймағы, жылдам көбеюі және атмосфералық азотты бекіту қабілеті жатады. Басқада топырақ бактериялары тәрізді, цианобактерияларды да топырақ құнарлылығы мен қоршаған орта сапасын жақсарту үшін иннокулянт ретінде көптеп қолданылады. Гендік-инженерлік тәсілмен алынған цианобактериялардың бірқатар штаммдары биодизель, биосутек, биометан, синга сияқты биоотынның бірқатар түрлерін өндіру үшін пайдаланады, сондықтан экономикалық тұрақты түрде биоотын өндірудің жаңа мүмкіндіктерін де ашады [163].

Ауылшаруашылық мамандары ауылшаруашылық өндірісін ары қарай дамыту үшін, топырақтағы табиғи биогеохимиялық айналымды күшейтуге ықпал етуі керек. Өнімділікті арттырудың стратегиялары, химиялық тыңайтқыштарды қолдану мен суару шығындарын азайту мен қатар, енгізер алдында байыпты зерттеулер мен әзірлемелерді қажет етеді. Топырақ пен су құрамындағы қоректік заттардың құрылымын жақсарту және органикалық заттарды арттыру үшін өсімдікті өсіру шаруашылығындағы заманауи инновациялар ретінде көң және биокөмір негізінде жасалған тәсілдерді пайдаланады. Ауылшаруашылық дақылдары үшін қоректік заттардың қолжетімділігін жақсартуды қамтамыз ететін зат айналымына қатысатын микроорганизмдер үшін органикалық тыңайтқыштар субстрат пен тіршілік ету ортасы бола алады. Фосфор солюбилизация және азотты фиксациялау механизімі көмегімен өсімдіктердің дамуына әсер ететін топыраққа қосымша бактериялар келуі мүмкін, олар

топырақтың ішіндегі қоректік заттардың айналымын жақсарту үшін қажет. Топырақтың құрамын пайдалы микрофлорамен байыту құрғақшылық кезінде өз тиімділігін тигізеді, бұндай әдіс судың үнемделуіне негізделген суаруды аз пайдаланатын ауылшаруашылық жүйелерде, әсіресе климаттың өзгеруі мен халықтың өсуі, су тапшылығын күшейтетін жартылай құрғақ аймақтарда жақсы үйлеседі.

Ауылшаруашылық дағдарысы он мың жыл бұрын қарапайым принципті дамытты: яғни азық-түлік қорын көбейту үшін және дақылдарды өндіруді жалғастыру мақсатында топырақты бақылау қажет. Заманауи ауылшаруашылықтың дамуы мен өнімділікті жоғарылату үшін химиялық тыңайтқыштар мен пестицидтеді көптеп қолдану керек. Ал бұл тәсілдер өз кезегінде табиғи топырақ процестерінің деградациясы мен топырақ эрозиясымен қатар қоршаған ортаның ластануына жиі алып келеді [164]. Қазіргі кезде ауылшаруашылығы көптеген мәселер мен қиындықтарға тап болды, соның ішінде фосфор және азот тыңайтқыштарының өндірісі үшін энергияны көп қажет етуі, сонымен қатар маусымдық орташа температураның жоғарылауы, құрғақшылық жиілігі мен қарқындылығы артатын бұрын-соңды болмаған климаттық жағдайлар. Құрғақшылықтың күшеюі мен ресурстардың жетіспеушілігі жағдайында ауылшаруашылық басқармасы егінді тиімді өндіріп, экологиялық жүйелік қызметтерді ұзақ мерзімді қамтамасыз ету үшін топырақтың жағдайын жақсартуы керек.

Қазіргі дәстүрлі ауыл шаруашылығын басқару топырақ экосистемінің маңызды процестерін бұзуы мүмкін, бірақ инновациялық әзірлемелер перспективалы баламаларды ұсынады. Бұл дәстүрлі әдістерге дақылдардың биомассасын маусымдық жою, монокультураларды пайдалану және осы стратегиялардың барлығы өсімдіктердің табиғи ресурстарының саны мен әртүрлілігін азайтады және топырақтағы қоректік заттардың айналымын және органикалық заттардың түзілуін бұзады [165]. Өндірісте іске асырылғанға дейін басқарудың осы көптеген нұсқалары арқылы далалық және зертханалық зерттеулер ықтимал әсерлердің негізінде жатқан ең тиімді әдістер мен механизмдерді анықтауға көмектеседі.

1.3.2 Цианобактериялардың құрылымдық ерекшеліктері

Цианобактериялар - бір жасушалы прокариотты организм. Құрылымы бойынша бір клеткалы, көп клеткалы және колониялық формалары бар. Клетканың екі еселенуі, бүршіктенуі немесе бөлінуі арқылы, жасушаның бірқатар еншілес жасушаларға бөлінуі арқылы көбейеді. Клеткалардың өлшемдері де әртүрлі: кейбір түрлерде клетка диаметрі 1 мкм, ал кейбіреулерінде ондаған мкм дейін жетеді. Цианобактериялардың кейбір колониялары, әсіресе жіпшелі формаларда, мөлшері макроскопиялық болуы мүмкін. Кейбір цианобактериялардың жеке клеткалары немесе жіпшелері қатты беттерде жылжи алады [166].

Цианобактериялар клеткасы құрылымы бойынша әдеттегі прокариоттық клеткаға жатады. Клеткалық органеллалар мен нағыз қалыптасқан ядросы жоқ, ДНҚ жіптері клетка ортасына таман жарық болып көрінетін жерлерде орналасқан [167].

Цианобактериялар - ең көне оттегі шығаратын фототрофтар болып табылады және фотосинтез эволюциясының кезеңдерін, осы процестің қалыптасуын анықтау үшін осы микроорганизмдерді зерттеу маңызды. Автотрофия эволюциясын анықтауда цианобактериялардағы көмірқышқыл газының фотосинтетикалық ассимиляция жолдарын зерттеу үлкен маңызға ие. Цианобактериялардың пигментті аппараты хлорофилл а, каратиноидтар және фикобилипротеидтер атты үш пигменттер тобынан тұрады. Цианобактериялар, пигменттік жүйесінің ерекшеліктеріне байланысты күн энергиясын, фотосинтезге қабілетті басқа да фототрофты организмдермен салыстырғанда, кең спектрде қолдана алады. Пигменттердің саны мен құрылымы жарық жағдайына және ортада цианобактериялардың энергетикалық әрі құрылымдық процестерін реттейтін заттардың бар болуына қарай айтарлықтай өзгеруі мүмкін [168].

Хлорофилл А – оттегін бөлу арқылы фотосинтезге қабілетті барлық фотосинтездеуші организмдерде кездесетін пигмент. Оның бірнеше түрі бар, олар қызыл спектр аймағында ең жоғары сіңіру қабілетімен ерекшеленеді. Цианобактериялар клеткаларындағы хлорофилл А мөлшері микроорганизмнің түріне және дақылдау жағдайларына байланысты өзгеріп отырады [169].

Каратиноидтар. Цианобактерияларда каратиноидтардың көптеген түрлері бар. Олардың фотосинтезде негізгі қызметі - спектрдің көк-жасыл аймағында жарық энергияны 400-550 нм аралығында сіңіріп, оны хлорофиллге жібереді. Каратиноидтардың, фотосинтетикалық аппаратты фототоксидтен болатын зақымданудан да қорғайтын функциясы бар. Басқа фотосинтездеуші организмдерге қарағанда цианобактериялар каратиноидтардың құрамы ерекше болады. Симметриялы бициклді каратиноидтар тек цианобактериялардың пигменттерінде кездеседі, оларда оттегі карбоксил тобы арқылы төртінші көміртегі атомына байланысқан [170,171].

Фотосинтездегі энергетикалық алмасу. Фотосинтездегі энергияның түрленуі мембраналық жүйеде жүреді, бұл жүйе фотосинтездеуші аппарат деп аталады және ол пигменттерден, электронды тасымалдауштардан, липидтерден және ақуыздардан тұрады [172]. Бұл фотосинтездеуші аппарат үш негізгі компоненттен тұрады - жарық энергиясын қабылдау жүйесі, фотосинтездік реакция орталығы және электронды тасымалдау тізбегі [173].

Пигменттердің жарықты сіңіру қасиеті фотосинтез процесінде пайдаланылатын жарықтың толқын ұзындығының ауқымына байланысты анықталады. Жарық жинау жүйесімен сіңірілген жарық энергиясы реакциялық орталықта басқа формаға ауысады, бұл хлорофилл а молекуласынан бір электронның бөлінуін қамтамасыз етеді [28]. Реакция орталығында босатылған электрондар тасымалдау тізбегі арқылы өтіп АТФ түзілуін қамтамасыз етеді.

Осылай, жарық энергиясы микробалдырлар мен цианобактериялардың клеткасында биохимиялық қол жетімді АТФ және NADP^+H_2 энергиясына айналады, ол өз кезегінде микроорганизм клеткасының әртүрлі метаболикалық реакциялары мен клетка компоненттерінің синтезінде қолданылады [174].

Цианобактерияларда хлорофилл а молекуласының немесе каратиноид сынды басқа пигменттердің жарықты сіңіруі энергияны түрлендірудің бірінші кезеңі болып келеді. Көмірсулар мен молекулалық оттегінің түзілуі цианобактериялар фотосинтезінің соңғы өнімі болып табылады. Цианобактериялардың

фотосинтездік аппараты басқа фототрофты микроорганизмдерге карағанда күрделірек. Ол NADP^+ молекуласын NADPH_2 -ге дейін қалпына келтіретін I фотожүйеден және суды O_2 -ге дейін тотықтыратын II фотожүйеден тұрады. Бұл екі фотожүйе электрон тасымалдау тізбегі арқылы байланысқан: II фотожүйенің акцепторлық аймағынан басталып, I фотожүйенің донорлық аймағына дейін жалғасады, осылайша фотосинтездің Z-схемасын құрайды.

Фотожүйе I және фотожүйе II-нің реакциялық орталықтарын фотохимиялық реакциялар жүргізе алатын шағын құрылымдар ретінде сипаттауға болады. Бұл орталық бірнеше компоненттен тұрады, олардың ең маңыздылары – бастапқы электрон доноры мен бастапқы электрон акцепторы. Осы екі маңызды компонент тотығу-тотықсызданудың жүйелері. Фотожүйе I және фотожүйе II-нің реакциялық орталықтарында болатын фотохимиялық реакциялар әр түрлі, бірақ екеуі де жарықпен қоздырылған хлорофилл а молекуласындағы электрондардың электрондарды қалпына келтіретін электрон акцепторы молекуласы мен хлорофиллдің тотығу молекуласының энергиясына ауысуы нәтижесінде жиналған энергияны түрлендіреді. Осы энергияның үлесуі, хлорофилл а молекулалары және каратиноидтар антенналар жүйесін құрайды. Хлорофилл а-ның кіші бір бөлігі ғана фотохимиялық реакция орталығы ролін атқарады, онда фотохимиялық тотығу - тотықсыздану реакциясы жүретін. Антенналар пигменттері жарықты жинақтап, энергияны реакция орталығының хлорофилліне жібереді [175].

Цианобактерияларда антенналардың келесі үш түрі бар: I фотожүйе антеннасы, II фотожүйе антеннасы және негізгі жарық жинақтаушы кешен, олар құрылымы жағынан әртүрлі. Хлорофилл а және каратиноидтар реакциялық орталықтың антенналарына кіреді; цианобактерияларда негізгі жарық жинақтайтын кешен фикобилипротеидтерден тұрады [176].

Фотосинтездеуші бірлікте 160 фикоцианин молекуласы, 180 фикобилин хромофоры және 20 аллофикоцианин молекуласы бар. Цианобактериялардың жарық жинайтын кешені фикобилипротеидтерден тұрады, олар фотосинтездеуші бірліктің пигменттік құрамын өзгерте алатын қабілетке ие, ал реакция орта-

лықтарының антенналары ол тұрақты компонент болып табылады [177].

Цианобактерияларда электрондардың циклдік және циклдік емес ағыны жарық әсерінен жүзеге асады. I фотожүйенің белсенділігімен байланысты циклдік электрон тасымалы тек энергия өндіруге бағытталған [178]. Электрондардың циклдік емес тасымалының соңғы кезеңінде тотықсыздандырғыш түзіледі, ал екі фотожүйе арасындағы электрон тасымалдау тізбегінің бөлігінде энергия АТФ молекулалары түрінде жинақталады. Циклдік емес электрон тасымалдау бірінен соң бірі жүретін екі фотохимиялық реакциямен жүзеге асады. Фотофосфорлану циклдік емес электрон тасымалымен тығыз байланысты [35]. II фотожүйенің реакциялық орталығында орын алатын фотохимиялық реакция электрондарды су-оттегі жүйесінің ең төменгі энергия деңгейінен пластохинон потенциалына дейін көтереді. Ал I фотожүйенің реакциялық орталығында электрондар цитохром C деңгейінен бастапқы электрон акцептор деңгейіне дейін жеткізіледі [179].

I фотожүйеде электрон бастапқы акцепторға берілгеннен кейін пайда болған бос орын екі фотореакция арасындағы аралық электрон тасымалдау реакциялары арқылы толтырылады. Бұл электрон тасымалы пластохиноннан цитохромдар арқылы өтіп, энергияны босата отырып, P700 – Хла ақуыз кешеніне жеткізіледі. Осы тасымалдану нәтижесінде АДФ пен ортофосфаттан АТФ синтезі, яғни фотофосфорлану жүзеге асады [180].

Ферродоксин өзіндегі тотықсыздану күшін метаболизмнің көптеген маңызды реакцияларына қатысатын NADP-ті қалпына келтіру үшін пайдалана алады [38].

Судан бастап NADP⁺ дейінгі фотосинтездеуші тізбек арқылы өтетін электронды ағын I және II фотожүйелердің реакция орталықтары деңгейінде электрондардың екі еселенген трансмембраналық тасымалы болып табылады. Бұл процесс H⁺ иондарының тилакоидтық кеңістікке тасымалдануымен байланысты. Тилакоидтардағы H⁺ иондарының концентрация градиентінің энергиясы мембраналық АТФ-синтетаза кешені арқылы АТФ молекулаларының фосфаттық байланыстарының энергиясына түрленеді [181].

Жоғарыда келтірілген реакция сызбасы электрондардың циклдік емес тасымалдануын сипаттайды. Сонымен қатар, циклдік тасымалдану процесі де бар, оның соңғы өнімі – АТФ. Бұл жағдайда тек бір фотореакция І фотожүйеде өтеді, нәтижесінде тотықсыздандырғыш ферредоксин және бос электронды орын пайда болады, ол ферредоксиннен цитохромға өтетін электронмен толтырылады. Электрондардың циклдік ағыны цитохром-хлорофилл және ферредоксин-цитохром бөліктерінде АТФ синтезімен байланысты [182].

Жоғарыда көрсетілген реакциялар нәтижесінде, яғни электрондардың фотосинтездеуші тізбек арқылы тасымалдануы арқылы жоғары энергиялы тұрақты АТФ және NADP^*H_2 өнімдері түзіледі. Фотосинтездеуші реакцияларда бактериялардағыдай NAD емес, тотықсыздандырғыш NADP -тың түзілуі, цианобактерияларды фототрофты эукариоттармен жақындастыратын жалпы белгі болып табылады.

Фотофосфорлану бұзылған клеткаларда тез жоғалады, бұл циклдік емес электронды тасымалдаумен байланысты [183].

Цианобактерияларда фотосинтездің NADP , ферредоксин, ферредоксин төмендететін зат, ферредоксиноксидоредуктаза, пластоцианин, мембранамен байланысқан цитохром 554, цитохром f және еритін цитохром компоненттері табылды: C_{549} [184].

Фотосинтезді жүзеге асыру үшін әдеттегі фотосинтездеуші организмдер сияқты цианобактерияларда да су, сутегі мен электрондардың доноры болып табылады. Дегенмен, көптеген цианобактериялар аноксигенді бактериялық фотосинтезге ұқсас фотореакцияларды жүзеге асыра алады, яғни анаэробты жағдайда индукцияланған гидрогеназа реакциясында сутегі мен электрон донорларын пайдаланады [185].

Цианобактериялар төмен тотықсыздану потенциалы бар микроаэрофильді жағдайларда жақсы өседі. Мұндай жағдайлар оларға факультативті анаэробты аноксигенді фотосинтезді жүзеге асыруға мүмкіндік береді. Фотосинтез процесінде жарық энергиясы химиялық энергияға айналады, ал осы химиялық энергияны CO_2 фиксациясы сияқты биосинтетикалық реакцияларда пайдалану фотосинтезге жатпайды. CO_2 фиксациясы АТФ және NADP^*H_2 болған кезде пигментті құрылымдарға тәуелсіз

"қараңғы реакция" ретінде жүруі мүмкін, өйткені фотосинтез процесі тилакоидты мембраналарда, ал CO_2 фиксациясы цитоплазмада жүреді. Дегенмен, CO_2 ассимиляциясы фотосинтездің негізгі құрамдас бөлігі және маңызды ерекшелігі болып табылады [186].

Цианобактерияларда CO_2 ассимиляция механизмі Кальвин циклінде жүреді [187]. Кальвин цикліде фосфорибулокиназа және рибулозодифосфат карбоксилаза ферменттері қызмет атқарады, олар басқа метаболитикалық реакцияларға қатыспайды [188]. Фосфорибулокиназа екіншілік фосфорлану арқылы акцептор молекуласын активтендіреді. Рибулозодифосфат карбоксилаза CO_2 молекуласының рибулоза-1,5-дифосфатпен байланысу реакциясын катализдейді, соның нәтижесінде пайда болған гексоза 3-фосфоглицерин қышқылының екі молекуласына гидролитикалық ыдырайды, олардың бірінде карбоксил тобында CO_2 бар. Пайда болған 3-фосфоглицерин қышқылының молекулалары бірінен кейін бірі өтетін ферментативті түрлендірулерден соң глюкозаның түзілуіне әкеледі. Цианобактерияларды жасанды ортада өсіру және олардың табиғи популяцияларда тіршілік етуі негізінен CO_2 көміртегінің жалғыз көзі болып табылатын фотоавтотрофты жағдайларда жүзеге асады. CO_2 сіңірілуі цианобактерия дақылдарының өнімділігін анықтайтын басты факторлардың бірі болып табылады. Цианобактериялардағы көмірқышқыл газын фотосинтетикалық ассимиляциялау жолдарын зерттеу автотрофияның эволюциясын түсінуде маңызды қадам болып табылады [189].

Судағы планктондарда өмір сүретін цианобактерия клеткаларында әдетте везикулалар деп аталатын газ көпіршіктері кездеседі. Олар көлденең кесіндіде алтыбұрышты, ал бойлық кесіндіде ромб тәрізді болып көрінеді. Газ көпіршіктері белгілі бір дәрежеде топтасып орналасады және жарық микроскопында олар ақшыл жарқыраған дәндерге ұқсайды. Газ көпіршіктерінің құрылымында газ бар және олар клеткаларға жақсы қалқымаылық береді. Газ көпіршіктері тек прокариоттарда кездесетіні айта кету маңызды. Кейбір цианобактерияларда мамандандырылған клеткалардың пайда болып клеткалық түрленуге қабілетті. Бұлар мысалы қалың қабығы бар тыныштық күйдегі клет-

калар болып табылатын акинеттер болуы мүмкін. Планктонды жіп тәрізді көптеген цианобактериялар акинеталарды түзеді. Олар оны көбінесе қоңыржай климаттық жағдайларда ауа райы салқындаған кезде түзеді, су қоймаларының түбіне батып, қыстап, көктемде өніп шығу үшін пайдаланады, ал газ көпіршіктері бар жас клеткалар су қоймасының бетіне, жарыққа қарай жүзеді. Алайда, акинеттер тек қыстау үшін ғана емес, олар микроорганизмді әртүрлі қолайсыз сыртқы орта факторларынан сақтайды. Цианобактериялардың көпшілігі олигатты фототрофтар, олар органикалық субстратты пайдаланып қараңғы жағдайда өмір сүре алмайды, дегенмен арасында ерекше түрлер де бар. Цианобактериялардың ішінде азотты бекітуге қабілетті түрлер көп. Азотфиксация дегеніміз микроорганизмдермен атмосферадағы көп мөлшерде болатын молекулалық азотты қолдану мүмкіншілігі [190]. Ешбір эукариотты организм азотфиксацияға қабілеті жоқ, бұндай қызметті тек прокариотты организмдер атқара алады. Азотфиксация нитрогеназа ферментінің белсенділігімен жүзеге асады [191]. Бұл процесс кезінде азот аммиакқа дейін тотықсызданады, кейіннен азотты органикалық молекулаларға қосу арқылы жаңа қосылыстар түзіледі. Бұл таза тотықсыздану процесі болып табылады және молекулалық оттегі бар жағдайда нитрогеназа инактивацияланады. Бірақ, цианобактериялардың тіршілігі үшін молекулалық оттегі қажет, олар оны тіпті өздері шығарады. Сондықтан азотфиксациялаушы цианобактериялар нитрогеназа ферментін қандай да бір жолмен оттегінің әсерінен қорғау керек. Кейбір цианобактерия түрлері азотфиксацияны фотосинтез жүрмейтін түнгі уақытта жүргізеді немесе фотосинтез бен азотфиксация кезектесіп жүретін эндогенді ритмдар бар [192-194]. Кейбір цианобактерияларда азотфиксация арнайы мамандандырылған гетероциста деп аталатын клеткаларда жүреді. Гетероцисталарда оттегінің енуінен қорғайтын сыртқы қосымша клетка қабықтары бар [195]. Гетероцисталарда фотосинтез процесі жүрмейді, бірақ азотфиксация процесстері белсенді жүреді. Пайда болған байланысқан азот қосылыстары көрші вегетативті клеткаларға микроплазмодесмалар арқылы беріледі және олардан азотфиксацияға қажетті органикалық субстрат келеді [196]. Гетероцисталар әдетте өсу

мен бөлінуге қабілетсіз және уақыт өте келе өледі, олардың жалғыз қызметі - азотты бекіту. Осылайша, бұл прокариоттық көп клеткалы организмнің жалғыз ғана мысалы, өйткені қызметіне қарай әртүрлі клеткалар арасында бөлінуі жүреді. Бұл да цианобактериялардың ерекше қасиеті [197].

1.4 Топырақ цианобактериялары

Әртүрлі экологиялық жүйелерде цианобактериялардың ролі өте маңызды. Олар, теңіз, тұзды және тұщы суларды қоса алғанда барлық су экологиялық тауашаларында, шөлді далалардың жартастарында, Арктика мұздарында да тіршілік етеді, әсіресе ылғалды беттерде кең таралған. Оларды экстремалды саналатын ыстық су көздері мен қатты сілтілі орталарда болады. Цианобактериялардың бұндай кең таралуы олардың қолайсыз сыртқы орта факторларының әсеріне өте төзімділігіне және қоректік заттардың көп талғамайтынына байланысты [198].

Цианобактериялар құрлықты ең алғаш мекендеген тірі организмдер болып саналады, кейін бұл микроорганизмдер эукариотты өсімдіктерге қажетті физикалық және химиялық субстратты қамтамасыз еткен. Цианобактериялар саңырауқұлақтармен симбиозға түсіп, қыналар түзеді және тастарды басқа тірі организмдерге қолайлы топыраққа айналдыруда маңызды рөл атқарған [199].

Көптеген цианобактерия түрлері белсенді тіршілік жағдайынан тыныштық күйіне және керісінше тез ауысу қабілетіне ие. Олар кептірілген күйде ондаған жылдар бойы өміршендігін сақтай алады және субстраттағы немесе ауадағы ылғалдылықтың жоғарылауына байланысты бірнеше минут ішінде қайта белсенді күйге өтеді [200].

Цианобактериялар – жарық энергиясын пайдаланатын фототрофты организмдердің ең ірі тобы. Олар судың әртүрлі қатты субстраттарын, қараңғы үңгірлерді және биік таулардағы жартастар биотоптарын табысты мекендейді [201].

Цианобактериялар қоршаған орта температурасына тәуелсіз термальді көздерде кеңінен таралған. Олар 30-дан 80 °C-қа дейінгі температурадағы жылы және ыстық су қоймаларында жиі кездеседі [202].

Цианобактериялардың көптеген түрлері лай мен сазды шөгінділерде тіршілік етеді, тіпті кейбір түрлері жанартау беткейлерін игеруге белсенді қатысады.

Топырақтада цианобактериялар дақылдары әдетте топырақтың беткей жағында қыртыс ретінде өседі, онда олардың биомассасы топырақтың жоғарғы 3 мм-де клетка саны 1 грамм топырақта шамамен 6.5×10^5 құрайды. Топырақ тереңдігіне қарай 90%-ға азайып топырақ бетінен 6-9 мм төмендегенде клетка саны 1 грамм топырақта шамамен 0.5×10^5 құрайды. Жіп тәріздес цианобактериялар дақылдары басымрақ болатын цианобактериялды топырақтың қыртыстары құрылымы мен функциясын өзгертетін түрлердің сабақтастық өзгерістеріне ұшырайды. Топырақты өңдеу сияқты топырақтың алғашқы бұзылуынан кейін гетероцистасыз жіп тәрізді цианобактериялардың түрлері осы топырақ участгын мекендеп және жер қыртысының дамуының алғашқы кезеңдерінде басым болады. Цианобактериялар клеткадан экзополимерлі заттарды шығару арқылы топырақ қыртысын түзеді, осылайша топырақтың беткей жағын тұрақтандырады. Топырақтың осылай тұрақтануынан кейін *Nostoc* тәрізді гетероцисталы, азотфиксациялаушы цианобактериялар ең көп кездесетін цианобактериялды топырақ қабығы қауымдастығының мүшелеріне айналады[203].

Топырақта мекендейтін цианобактерияларының ерекшеліктері

Молекулярлық азотты (N_2) бекіту

Цианобактериялардың көптеген түрлері ауадағы молекулярлық азотты бекіте алады. Цианобактериялардағы *Nostocales* және *Stigonematales* туысының өкілдерінде осы функцияны орындау үшін, гетероцисталар деп аталатын арнайы мамандандырылған жасушалары бар. Гетероцисталар вегетативті қарама-қарсы бөліктерінен ерекшеленеді, өйткені олар II фотожүйені инактивациялайды, фикобилипротеинді және гликолипидті клеткалық қабықшаларды азайтады, сонымен қатар "Микроплазмодесматалар" арқылы көршілес вегетативті клеткаларға диффузияны шектейді. Тыныс алудың жоғары жиілігімен қатар, бұл құрылымдық өзгерістер нитрогеназа ферментін оттегінің инактивациялық қысымынан қорғауға мүмкіндік береді.

Азотты бекіту бойынша зерттеулер көбінесе топырақ қыртысындағы мекен ететін цианобактерияларға бағытталған. Биологиялық топырақ қыртыстарында денитрификаторлардың табиғи төмен мөлшері өсімдіктерге қол жетімді азоттың артық мөлшерін қамтамасыз ету үшін азот фиксаторларымен біріктіріледі. Азоттың синтетикалық тыңайтқыштардың көп мөлшері қазіргі кезде ауыл шаруашылығында дақылдардың өнімділігін арттыру үшін қолданылады, бірақ n -нің жоғары шығыны мен топырақта N -нің нашар сақталуына байланысты пайдалану тиімділігі төмен. Еркін өмір сүретін цианобактериялардың биологиялық азоттың фиксациясы күріш алқаптарының сулы жүйелерінде кеңінен қолданылды, ал қоңыржай аймақтардың ауыл шаруашылығында сирек кездеседі.

Климаттың өзгеруі жөніндегі үкіметаралық топтың (IPCC) мәліметтері бойынша, ауыл шаруашылығы адам шығаратын парниктік газдар шығарындыларының 14% - вызывает, сәйкесінше метанның (CH_4) және азот оксидінің (N_2O) шамамен 47% және 58% - тудырады, мұнда N_2O шығарындылары азот тыңайтқыштарымен тікелей байланысты [204]. Коммерциялық тыңайтқыштарға қажеттілікті азайту және топырақтың тұрақтылығын арттыру арқылы экологиялық тұрақты және үнемді болатын топыраққа азотты жеткізудің жаңартылатын құралдарын әзірлеу фотосинтез, атмосфералық N_2 бекіту және топырақ бетін тұрақтандыру үшін өз мүмкіндіктерін пайдаланатын N_2 бекітетін жіп тәрізді цианобактерияларды пайдалана отырып, жаңартылатын биологиялық топырақ қыртыстарын құруды қамтиды. Бұл зерттеудің жалпы гипотезасы-цианобактериялар аман қалады және ауылшаруашылық топырақтарында қолданғаннан кейін биологиялық топырақ қыртысының сабақтастығына ықпал етеді, өйткені олар топырақтағы көміртегі мен N мөлшерін арттырады.

Жоғарыда айтылғандардың барлығын ескере отырып, қоршаған ортаға зиян келтірместен дақылдардың өнімділігін арттыру үшін кәдімгі тыңайтқыштардан басқа қосылыстарды немесе агрегаттарды қамтитын басқа стратегиялар қажет. Бактериялар, микоризальды саңырауқұлақтар және цианобактериялар сияқты микробтық инокулянттардан тұратын био тыңайтқыштар топырақ пен өсімдіктердегі қоректік заттардың қолжетімділігін

арттырудың, қымбат химиялық тыңайтқыштарға тәуелділікті азайтудың және вириодтар, вирустар, саңырауқұлақтар және патогендік бактериялар сияқты дақылдарды өңдеуге байланысты ауруларды азайтудың ең перспективалы нұсқасы болды.

Цианобактериялардың симбиозы

Цианобактериялар көптеген организмдермен, соның ішінде бриофиттермен, папоротниктермен, гимноспермдермен, ангиоспермдермен және саңырауқұлақтармен симбиотикалық ассоциациялар түзеді. Бүгінгі күнге дейін тіркелген барлық цианобактериялық симбионттар *Nostoc* және *Calothrix* тұқымдасына жатады және олардың өсу циклі кезінде қозғалмалы гормогониялар түзіп, гетероцисталарды ажырата алады. Барлық симбиоздарда цианобионт өсімдік тінімен немесе қыналар мен геосифон жағдайында саңырауқұлақ серіктесімен тығыз байланысты және оны бекітілген азотпен қамтамасыз етуге жауапты.

Бриофиттермен, гимноспермдермен және ангиоспермдермен симбиоздың пайда болуы қозғалмалы гормогонияға байланысты. Өсімдіктер гормоний индукциялық факторларын босату арқылы осы процестің белсенді қатысушылары болып табылады. Өсімдіктер гормоний индукциялық факторлары цианобактериялармен симбиоз түзетін өсімдіктермен шектелмейтінін ескеру маңызды, өйткені олар бидай (*Triticum aestivum*), күріш (*Oryza sativa*), *Trifolium repens* және *Arabidopsis thaliana* үшін де көрсетілген [204]. Гормогонияны индукциялау үшін де, химотаксис үшін де өсімдіктер гормоний индукциялық факторларының тиімділігі цианобактериялардың реакциясы сияқты өсімдіктер арасында әр түрлі болады.

Цианобактериялық симбиоздар цианобактериялардың өсімдік-микробтық бірлестіктерін жасанды бірлестіктер немесе синцианоздар деп аталатын симбиотикалық емес бірлестіктерге тарату үшін пайдаланылды. Жасанды ассоциациялар цианобактериялар гетероцисталардың жиілігін арттыру үшін әсер ететіні дәлелденді және цианобактериялардың N₂ фиксациясы арқылы табиғи симбиотикалық қатынастарға ұқсас. Бұл ассоциацияларды өсімдік жасушаларымен, каллус тінімен және бүкіл өсімдіктермен, соның ішінде ауксиндер мен 2,4-дихлорфеноксиацет қышқылын

индукциялау үшін қолдануда белгілі бір жетістіктерге қол жеткізілді [205].

1.4.1 Цианобактериялардың топыраққа физикалық-химиялық әсері

Цианобактериялар табиғатта кең таралған және олардың болуы әр түрлі топырақтарда (ауылшаруашылық топырақтары, күріш алқаптары, шахталар, шөлді жерлер, батпақты топырақтар) бұрыннан хабарланған, онда олар әртүрлі экологиялық жағдайларда оң әсер етеді. 1950 жылдардан бастап топыраққа әртүрлі цианобактериялардың құрғақ биомассасын (биоинокуляция) енгізу, бастапқыда "алгализация" деп аталады, әртүрлі дақылдардың өсуін, денсаулығын және өнімділігін жақсартады [205]. Бұл пайдалы әсерлер дәстүрлі түрде өсімдіктерді қажетті қоректік заттармен қамтамасыз етумен және топырақтың құрылымын және суды ұстау қабілетін жақсартумен түсіндірілді. Цианобактериялар азотты бекітудің арқасында жыл сайын шамамен 20-30 кг N га⁻¹ енгізе алады және ерімейтін органикалық фосфаттарды еріту және жұмылдыру арқылы фосфордың биожетімділігін жақсарта алады. Дегенмен, зерттеулер қоректік заттардың қолжетімділігін арттыру егілген топырақта өсімдіктердің өсуіне ықпал ететін жалғыз механизм емес екенін көрсетеді. Шын мәнінде, табиғи тыңайтқыш пен теңдестірілген минералды тамақтанудан басқа, цианобактериялар бөлетін биологиялық белсенді молекулалар, соның ішінде осмолиттер, фенолдар, ақуыздар, витаминдер, көмірсулар, амин қышқылдары, полисахаридтер және фитогормондар өсімдіктердің өсуіне ықпал ететін синергияда жұмыс істей алатыны расталды [206]. Цианобактериялардың өсімдіктерде төмен дозада тиімді биоактивті молекулаларды өндіру қабілеті, жоғары бақыланатын өсіру жағдайларының арқасында тұрақты химиялық және функционалдық сипаттамалары бар биомасса алу мүмкіндігімен бірге ғылыми қауымдастықты цианобактериялар мен микробалдырларға жоғары сапалы биостимуляторлардың жаңа класын өндіру үшін перспективалы биоресурс ретінде назар аударуға мәжбүр етті.

Цианобактериялар бірқатар артықшылықтарды, сондай-ақ топырақтың физикалық және химиялық қасиеттерін басқарудағы кейбір міндеттерді қамтамасыз етеді. Топырақты цианобактериямен дақылдау, топырақтағы көміртекті және азотты органикалық қосылыстардың құрамын жақсартып қана қоймай, сонымен қатар фосфордың мобилизденуін күшейтіп, азоттың сілтілену жылдамдығын төмендетеді.

Цианобактериялды инокуляцияның негізгі физикалық әсері топырақтың агрегативті тұрақтылығын жақсарту болып табылады, ол өз кезегінде топырақ құрылымын жақсартады. Цианобактериялық топырақ қыртысының пайда болуы топырақты жел эрозиясынан қорғайды және булану кезінде судың жоғалуын азайтады. Алайда, цианобактериялармен егудің әсері әр түрлі цб тұқымдастарында әр түрлі болады және бәрі бірдей оң бола бермейді. *Microcoleus* және *Nostoc* бірдей мөлшерде EPV шығарса, *Microcoleus* қыртыстары *Nostoc*-қа қарағанда құмды байланыстыратын қасиеттерге, судың төмен енуіне және жоғары ағын жылдамдығына ие. ЭПВ *Microcoleus* сонымен қатар судың енуін және құмдар арқылы қозғалысын азайтады, гидрофобты дерлік топырақтар жасайды.

Microcoleus сияқты кейбір цианобактериялармен егудің алғашқы зиянды әсерлерінің ықтималдығына қарамастан, *Nostoc* және *Scytonema* учаскесі бастапқы тұрақтанғаннан кейін цианобактериялық топырақ қабығы қауымдастығының басым мүшелеріне айналатынын есте ұстаған жөн. Дәлелдер жиынтығына сүйене отырып, деградацияланған ауыл шаруашылығын тұрақтандыру және жақсарту үшін цианобактериялармен егуді қолдану ұсынылды [207].

1.4.2 Цианобактериялардағы азотфиксация процесі

Азотфиксациялаушы белсенділік фототрофты эубактериялардың 250-ден астам штаммында анықталды. Олардың тең жартысына жуығы цианобактериялар екен. Яғни цианобактериялар оттегі шығаратын фотосинтезбен қатар молекулярлы азотты бекітуге қабілетті. Олар түрлі су, топырақ, тау жыныстарында кең таралып, азот айналымында ерекше рөл атқарады [208].

Қазіргі кезде гетероцисталы цианобактериялардың көптеген түрлері атмосфералық молекулярлы азотты бекітуге қабілетті екендігі туралы нақты дәлелдер бар [209, 210].

Соңғы зерттеулер бойынша азотфиксациялаушы цианобактерия түрлерінің саны белгілі симбиотикалық емес гетеротрофты азотфиксациялаушы микроорганизмдердің түрлерінің санынан артып түседі [211]. Гетероцисталы цианобактериялардың барлық түрлері потенциалды азотфиксаторлар болып есептеледі. Олардың ішінде *Nostoc*, *Calothrix*, *Anabaena*, *Cylindrospermum* тұқымдарының өкілдері басым, оларда азотты бекіту белсенділігі дәлелденген [212]. Бұлардың көптеген түрлері барлық топырақ-климаттық аймақтарда жиі кездеседі. *Scytonema hofmanii*, *Tolypothrix tenuis* және *N. commune* көптеген тың топырақтарға тән; *Calothrix elenkinii* және *Nostoc paludosum* - ылғалды тың топырақтарда жиі кездеседі [213].

Цианобактерияларда азотфиксация қабілеті мен гетероцисталы клеткалардың арасындағы тығыз байланыстың болуына байланысты көптеген зерттеушілерде азотфиксация процесін жүзеге асырудағы гетероцисталар қатысуымен жүреді деген болжам пайда болды [214].

Гетероцисталар - белсенді дамып келе жатқан дақылдарда ғана пайда болатын арнайы клеткалар. Олардың көлемі бойынша вегетативті клеткаларға қарағанда үлкенірек, қалың қабығы бар, вегетативті клеткалармен байланысатын бір, екі немесе сирек үш порасы бар [215]. Фикоцианин мөлшерінің аз болуына немесе мүлдем болмауына байланысты гетероцисталар сары түсті (вегетативті клеткаларда 20% - дан кем), сонымен қатар хлорофиллдің де мөлшері вегетативті клеткаларға қарағанда аз. Уақыт өткен гетероцисталар өзіндік клеткалық құрамынан айырылған, сондықтан жіпшелердің бөлінуі және біртіндеп ыдырауы жүреді. Қалыптасқан гетероцисталар өсу және бөліну қабілетінен айрылған. Кейбір түрлерде байланысқан азоттың, әсіресе аммонийдің, болуы гетероцисталы клеткалардың түзілуін тежейді. *Anabaena cylindrical* цианобактерияны азотсыз ортада өсірілген тәжірибе нәтижесінде гетероцисталы клеткалардың вегетативті клеткалармен салыстырғанда 6 күндік дақылда максималды жиілігі 6,0 % болады, жасына қарай гетероцисталы

клеткалардың 1,83%-ға дейін төмендеді [216]. Азоттың көзі ретінде аммоний тұздарының болуы дақылдағы гетероцисталы клеткалар санының төмендеуіне әкелді [217].

Вегетативті клеткалардан гетероцисталы клеткалар пайда болғанда ультрақұрылымдық және функционалдық қайта құрылулар жүреді. Жетілген гетероцисталы клеткалар жасуша қабырғасынан тыс үш қосымша қабатпен қоршалған, бұл қабат олардың суды, гидрофильді сипаттағы бейтарап заттарды, иондарды және еріген газдарды өткізуін айтарлықтай қиындатады. Гетероцистаны вегетативті клеткадан бөлетін бөлім екі клетканың цитоплазмаларын байланыстыратын және клетка метаболиттерінің алмасуын қамтамасыз ететін көптеген ұсақ арналармен (микроплазмодесма) қоршалған. Гетероцисталардың вегетативті клеткалармен байланыс аймақтарындағы цитоплазмасында цианофициннің жарық сынғыш полярлы түйіршіктері орналасқан.

Гетероцисталы клеткаларда фотосинтездеуші мембраналар жүйесі қайта құрудан өтеді: ұзындығы қысқарып, вегетативті клеткаларға тән орналасуын жоғалтады, гетероциста полюстерінде тилакоидтардың жиналуы байқалады [218, 219]. Тилакоидтардың морфологиясындағы өзгерістері фотосинтездеуші аппараттың маңызды өзгерістерімен сәйкес келеді. Гетероцисталы клеткаларда фотожүйе II жұмыс жасамайды [215]. Сондықтан гетероцисталы клеткаларда ішкі оттегі өндірілмейді. Фотожүйе II-нің белсенділігінің жоғалуы келесі биохимиялық ерекшеліктермен түсіндіріледі: фотожүйе II-нің негізгі жарық жинақтаушы пигменттері – фикобилипротеидтер мен олардың құрамдас бөлігі фикобилисомалардың болмауы; судың ыдырау жүйесінің маңызды компоненті – марганец иондарының айтарлықтай төмендеуі; және рибулозодифосфат карбоксилазасының еритін түрінде немесе карбоксисомалар түрінде болмауына байланысты гетероцисталардың көмірқышқыл газын фиксациялау қабілетін жоғалтуы [220]. Сонымен қатар, фотожүйе II-нің деградациясы фотожүйе I-нің белсенділігін сақтаумен қатар жүреді, бұл хлорофилл а деңгейінің белгілі бір мөлшерде сақталуынан және фотожүйе I реакция орталықтарының көбеюінен байқалады [221].

Гетероцисталы клеткалардың пайда болу барысында вегетативті клеткаларға тән гликоген, полифосфат түйіршіктері тәрізді

эртүрлі цитоплазмалық қосылыстардың жойылуы байқалады. Сонымен қатар, гетероцисталы клеткаларда генетикалық ақпарат толық сақталады және олардың тіршілік ету барысында белсенді РНҚ мен ақуыз синтезі жүреді. Гетероцисталы клеткалардағы генетикалық тәуелсіздігін олардың клеткаларының бөлінуі мен өнуінен байқауға болады [222].

Азотфиксация процесі үшін тотықсыздандырғыш ретінде тотықсыздандырылған ферредоксин молекулалары (кейде NAD^*H_2) және химиялық энергия ретінде АТФ қажет. Гетероцисталы клеткаларда электрондардың циклдік емес тасымалы болмағандықтан, олар фотохимиялық жолмен түзілген тотықсыздандырғыштарды қолдана отырып, азотфиксацияны қамтамасыз ете алмайды және метаболиттердің клеткааралық тасымалына тәуелді болады [223]. Тотықсыздандырғыш заттар гетероцистаға көршілес вегетативті клеткалардан дайын күйінде тасымалдануы мүмкін немесе қараңғы ферментативті процестер нәтижесінде бастапқы тасымалданған субстраттан гетероцисталы клеткаларда синтезделуі мүмкін [224]. Мұндай түзілген субстрат, қалпына келтіретін пентозофосфат циклінің өнімі - мальтоза дисахариді болып табылады. Гетероцисталы клеткаларда белсенді жұмыс жасайтын тотықтырғыш пентозофосфат жолымен жүзеге асырылады, оның катаболизденуі NADP^*H_2 молекулаларының түзілуіне әкеледі [225]. Гетероцисталардағы жарықтағы кезеңдегі АТФ көзі ретінде I фотожүйеге тәуелді циклдік фотофосфорлану, ал қараңғыда тотығу фосфорлануы болады.

Нитрогеназды жүйе азоттың аммонийге дейін тотықсыздануын катализдейді. Аммоний глутамин синтетазамен катализделген реакцияда глутамин қышқылының молекуласына қосылады [226, 227]. Бұл түрде бекітілген азот гетероцисталы клеткалардан вегетативті клеткаларға тасымалданады, онда глутаматсинтаза арқылы амид тобы альфа-кетоглутарат молекуласына ауысады: глутамин + альфа-кетоглутар қышқылы екі глутамин қышқылы молекуласына ауысады. Глутаматтың бір молекуласы NH_4^+ қабылдау үшін гетероцистаға оралады, ал екіншісі вегетативті клетканың метаболизміне қатысады.

Гетероцисталы клеткаларды биохимиялық зерттеу олардың келесі ерекшеліктерін анықтады: көмірқышқыл газын (CO_2)

фиксациялау қабілеті жоқ, оттегі шығармайды, Кальвин циклі ферменттерінің белсенділігі өте төмен, алайда тыныс алу қарқындылығы вегетативті клеткалармен салыстырғанда айтарлықтай жоғары. *Anabaena cylindrica* цианобактерия гетероцистасында нитрогеназды белсенділіктің шамамен 90% шоғырланған. Гетероцисталы клеткаларда да вегетативті клеткаларға тән электронды транспорт компоненттерінің толық жиынтығы бар. Электрондардың көзі ретінде вегетативті клеткаларда синтезделетін органикалық субстраттар қызмет етеді [228].

Вегетативті клеткалардан тасымалданатын органикалық заттар көбінесе глюкоза-6-фосфатқа айналады, кейін пентоза-фосфат жолының қызметі арқылы гетероцисталарда тотығады. Гетероцисталарда глюкоза-6 - фосфатдегидрогеназа және 6-фосфоглюконатдегидрогеназа ферменттерінің жоғары белсенділігі көрінеді [229].

Цианобактериялардың гетероцисталарындағы нитрогеназа үшін электронды донор - тотықсыздандырғыш ферредоксин болып табылады. Жарықта ферредоксиннің тотықсыздануы NADPH электрондарының негізгі көзі болып табылатын I фотожүйесінің қызметі нәтижесінде жүреді. Қараңғыда және *in vitro* жағдайда ферредоксиннің тотықсыздануы тікелей NADPH-тан NADPH-ферредоксиноксидоредуктазаның қатысуымен жүзеге асуы мүмкін [230].

Цианобактерияларда NH_4^- - те өсетін дақылдармен салыстырғанда азотты бекіту жағдайында белсенділігі 5 есе жоғары АТФ-тәуелді, оттегіге өте сезімтал пируватферредоксиноксидоредуктаза бар. Алайда, бүкіл клеткаларда немесе гетероцисталардың сығындыларында пируват жүргізетін нитрогеназды белсенділіктің аз ғана деңгейі байқалды. Мүмкін, жіптердің үзілуі кезінде фермент инактивацияланады немесе пируват гетероцисталы клеткаларға енбейді. Пируватдегидрогеназа Цианобактерияларда байқалмады [231].

Нитрогеназды белсенділікті сақтау үшін АТФ жалпы және циклдік фотофосфорланудан, тотығу фосфорланудан немесе субстрат деңгейіндегі фосфорланудан алынуы мүмкін. Қазіргі уақытта максималды нитрогеназды белсенділік үшін қажетті АТФ тек циклдік фотофосфорлану арқылы жарықта ғана қам-

тамасыз етілетіні белгілі. Қараңғыда нитрогеназды белсенділік ұзақ уақыт бойы сақталмайды. Бұл қараңғыда өсірілген клеткаларда АТФ деңгейінің төмендеуі немесе тотықсыздандырғыштың азаюы немесе мембраналық потенциалдың өзгеруімен байланысты ма, әлде басқа себептермен бе, анықтау қиын. Субстрат деңгейіндегі фосфорлану әрекет еткенде нитрогеназды белсенділік әдетте төмен немесе мүлдем байқалмайды [232].

Нитрогеназаны оттегіден қорғаудың эволюциялық тұрғыдан ең жетілдірілген механизмдері гетероцисталарды түзетін жіп тәрізді цианобактерияларда байқалады.

Гетероцисталы клеткаларда нитрогеназа сыртқы ортадағы оттегінің әсерінен қорғалған, бұл функцияны полисахаридті және глицолипидті кабаттар жүзеге асырады. Глицолипидті кабаттың құрамында тек гетероцисталы клеткаларда кездесетін ерекше глицолипид бар. Тыныс алу процесі гетероцисталарда вегетативті клеткаларға қарағанда айтарлықтай жоғары болады, бұл цианобактериялардың нитрогеназдық белсенділіктің сыртқы ортадағы оттегіге төзімділікті арттырады [233].

Фотосинтез бен азотфиксация арасындағы байланыс. Фотосинтездеуші аппарат тилакоидтарда орналасқан, тыныс алу тізбегі де осы жерде шоғырланған. Тыныс алу мен фотосинтез процестерінде ортақ бірқатар электронды тасымалдаушылар пайдаланылады. Сондықтан тыныс алу тізбегін фотосинтез процесіндегі электронды тасымалдау тізбегінің құрамдас бөлігі ретінде қарастыруға болады. Қараңғыда NADPH₂ тотығуы фотосинтез ферменті ферредоксин-NADP⁺ - оксидоредуктазаны катализдейді. Тыныс алу процесі де, фотосинтез процесінде азотфиксация процесіне энергия бере алады [234].

Цианобактериялардың нитрогеназасы, басқа азотфиксацияға қабілетті микроорганизмдердің нитрогеназасы сияқты, екі фракциядан тұрады. Бірінші фракция - Мо-Fe-акуызы, молекулалық массасы 216000 Д, ол молекулалық массасы 52600 және 52000 болатын бірдей емес суббірліктерден құралады. Оның изоэлектрлік нүктесі РН 4,71-4,99 аралығында, ал Мо:Fe:S қатынасы 1 мольға 2,2:20,4:20,1 құрайды. Екінші фракция - өте тұрақты Fe-S-акуызы, молекулалық массасы 60000 Д және екі бірдей суббірліктен тұрады. Энергия көзі ретінде АТФ-ты ал то-

тықсыздандырғыш ретінде $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$ пайдаланылған кезде оқшауланған гетероцисталы клеткаларда нитрогеназдық белсенділіктің болуы дәлелденген. Егер бұл заттар Mg^{2+} - мен бірге клеткасыз экстрактарға қосылса, онда ацетиленнің белсенді тотықсыздануы байқалды [235].

Азотфиксацияның алғашқы өнімі аммиак болып табылады, ол азоттың тотықсызданған түрі ретінде глутамин синтетазасы катализдейтін реакцияда глутамин қышқылына қосылады: глутамин қышқылы + $\text{NH}_3 \rightarrow$ глутамин. Жетілген гетероцисталы клеткалар вегетативті клеткалардан жоғары деңгейдегі глутамин синтетазасы мен белсенді нитрогеназамен, сондай-ақ төмен деңгейдегі глутамин-кетоглутаратамидотрансферазамен ерекшеленеді. Цианобактериялардағы азот алмасуының негізгі ферменті – глутамин синтетазасы, оның белсенділігі АТФ немесе АДФ бар болуына байланысты өзгереді. Бұл фермент Mn^{2+} және Mg^{2+} иондарына айтарлықтай сезімтал, бірақ басқа катиондар, соның ішінде Zn^{2+} , Co^{2+} , Ni^{2+} 10 ммоль/л концентрациясында оның белсенділігіне әсер етпейді. Глутамин синтетаза мен нитрогеназа цианобактерия клеткасында тығыз өзара әрекеттеседі, және глутамин синтетаза нитрогеназаның түзілуін тікелей немесе жанама түрде реттейді. Мысалы, NH_4 қосылғанда нитрогеназа белсенділігінің басылуы глутамин синтетаза ингибиторларының қатысуымен азотфиксациялаушы дақылдарға әсер етеді [236].

Жарықтандыру цианобактериялардың азотфиксациясына айтарлықтай әсер етеді, себебі олар фотоавтотрофты микроорганизмдер болып табылады және азотты негізінен жарықта бекітеді. Азотфиксация процесі үшін жарықтың ұзақтығы мен қарқындылығы маңызды рөл атқарады. Әдетте белсенді азотфиксация жарықтың 4000-8000 лк қарқындылығында байқалады. Көлеңкеге төзімді түрлер, мысалы *Cylindrospermum licheniforme* және *Nostoc commune*, қоңыржай аймақтағы топырақтарда жоғары сатыдағы өсімдіктердің көлеңкесінде жақсы өседі. Далалық жағдайларда жарық қарқындылығының артуы цианобактериялардың өсуіне, фотосинтезге және азотфиксацияға әсер етеді, алдымен белсенділіктің артуымен, кейін баяулауымен бірге жүреді. Жарықтандыру деңгейі өте жоғары болғанда бұл микроорганизмдердің физиологиялық белсенділігі төмендейді.

Осылайша, жарық қарқындылығы азотфиксация процесінде маңызды рөл атқарады, ал нитрогеназаның ең жоғары белсенділігі жарықтың төмен деңгейінде байқалады.

Азотфиксациялаушы цианобактериялар органикалық заттарды көміртектің қосымша немесе жалғыз көзі ретінде пайдалануға қабілетті. Бұл қосылыстар хелаттау әрекеті арқылы металл иондарымен кешендер түзу арқылы да қалыптасуы мүмкін, және бұл кешендер клеткаларға қолжетімді күйде болады. Осылайша, бұл заттар қоректік заттар болмаған жағдайда да цианобактерия клеткаларының метаболизміне ықпал етеді [237].

Глюкоза, сахароза, фруктоза, лактоза, манноза, рибоза, ксилоза сынды көмірсуларды кейбір цианобактериялар көбінесе жарықта сіңіреді. Аргенин, гликолат, пируват, аспарагин және глутамин қышқылдары цианобактериялар клеткаларының өсуіне ынталандырушы ретінде әсер етеді.

Азотфиксациялаушы цианобактериялар глюкоза, сахароза, мальтоза, лактоза, маннитол және глицерин сияқты органикалық қосылыстардың ортаға енгізілуіне әртүрлі реакция көрсетеді. Бұл заттар цианобактериялардың клеткаларының өсуі мен көбеюін қолдайды [238].

Цианобактериялар әртүрлі экожүйелерде кең таралған және табиғи азотты бекітетін ценоздарда доминантты болып келеді. Азотфиксациялаушы цианобактериялардың негізгі тіршілік ету ортасы топырақ, күріш алқаптары, тұщы сулар. Азотфиксациялаушы цианобактериялар теңіз орталарында, тау жыныстарында, сондай-ақ өсімдіктермен симбиотикалық қатынаста өмір сүретін түрлерінде де кеңінен кездеседі.

Цианобактериялар қарабайыр топырақтарда, алювиалды құмдарда, антропогендік, жансыз субстраттарда, егістік алқаптарда жаппай дамиды, яғни бәсекелестік әлсіреген жерде болады. Топырақтағы цианобактериялардың белсенді өсуі олардың азот жинақтау процесіне қосатын үлесін айқындайды [239].

Цианобактериялардың жасушаларында азоттың жинақтауы топырақтың қасиеттеріне, өсімдік түрлеріне, климаттық ерекшеліктерге және антропогендік әсерлерге тәуелді.

Азотфиксациялаушы цианобактериялардың маңызы топырақтың түріне қарай өзгереді. Олар көбінесе ылғалдың жеткі-

лікті мөлшері бар, ұзақ жазғы күндерімен ерекшеленетін қоңыржай аймақтардың топырақтарында кездеседі. Мұндай топырақ түрлері егіншілікте кеңінен қолданылады. Қоңыржай аймақтарының топырақтарында цианобактериялардың көптеген түрлері тіршілік етіп, оның "гүлденуіне" алып келеді. Цианобактериялар топырақтың беткі қабатында пленкалар мен қыртыс түзіп дами алады.

Көбінесе азотфиксациялаушы цианобактериялардың көбеюі жайылмалы жіне сазды топырақтарда, сирек жағдайда сұр орманды топырақтарда кездеседі. Цианобактериялар тың сазды топырақтарда азот жинақтауға шамамен 3-4 кг/га үлес қосады. Қоңыржай аймақтардағы эрозиядан зардап шеккен сазды-подзолды топырақтарды қалпына келтіруде олардың рөлі ерекше маңызды. Мұндай жағдайларда цианобактериялар алғашқылардың бірі болып дамып, топырақты азот пен органикалық заттармен байыта отырып, өсімдіктердің өсуі үшін қолайлы жағдай жасайды [240].

Цианобактерияларды инокуляциялаудың артықшылықтары олардың азотфиксация белсенділігіне, биологиялық белсенді заттарды бөлу қабілетіне және гетеротрофты азотфиксациялаушы микроорганизмдердің өсуін ынталандырушы әсеріне байланысты. Азотфиксациялаушы цианобактериялармен топырақты алголизациялау өсімдік тұқымдарының өнуін жеделдететіні анықталды. Сонымен қатар, топырақты алголизациялау үшін пайдаланылатын цианобактериялардың көптеген түрлері фунгистатикалық және фунгицидтік қасиеттерге ие [241].

1.4.3 Агробиотехнологияда азотфиксациялаушы цианобактерияларды қолдану мүмкіншіліктері

Азот өсімдіктердің қалыпты өсуі мен дамуы үшін маңызды минералды қоректік элемент болып табылады. Ол нуклеотидтер, нуклеин қышқылдары, аминқышқылдары, ақуыздар, АТФ, алкалоидтар, липидтер және басқа да маңызды органикалық қосылыстардың құрамына кіреді. Сонымен қатар, ферменттер, хлорофилл, дәрумендер және өсу реттегіштері сияқты заттардың түзілуіне қатысады.

Атмосферадағы азоттың үлесі шамамен 78% құрайды, бірақ өсімдіктер инертті молекулалық азотты тікелей пайдалана алмайды. Олар азотты аммоний тұздары (NH_4), нитриттер (NO_2), нитраттар (NO_3) және аминқышқылдары түрінде сіңіреді.

Молекулалық азоттың атмосферадан фиксациялануы топырақты азотпен байытудың және өсімдіктердің қоректенуін қамтамасыз етудің басты жолдарының бірі болып табылады. Бұл процесс көлемі мен маңыздылығы жағынан азот тыңайтқыштары өндірісінен асып түседі.

Минералды азот тыңайтқыштарын синтетикалық өндіруде үлкен мөлшерде мұнай, газ, электр энергиясын жұмсау қажет, сондықтан биологиялық азотты тұтынуға көп назар аударылады. Минералды тыңайтқыштардағы азоттың топырақтан оңай шайылуы қоршаған ортаның ластануына әкеледі. Ауыл шаруашылығында биологиялық азотты қолдану бұл мәселелерді тиімді шешуге мүмкіндік береді [242].

Атмосфералық азоттың биологиялық фиксациясы ерекше маңызға ие, оның ауқымдылығы жылына 200 миллион тоннаға дейін азот өндіру арқылы көрінеді. Бұл процесс микроорганизмдердің көмегімен жүзеге асып, азотты барлық өсімдіктер мен олармен қоректенетін жануарлар үшін қолжетімді формаға айналдырады.

Өсімдіктер ауадағы азотты тікелей пайдалана алмайды, өйткені оны бекітуге нитрогеназа ферменті қажет, ал бұл фермент өсімдіктерде, тіпті басқада эукариоттарда жоқ. Молекулалық азотты байланыстыру қабілеті цианобактериялар, бактериялар және актиномицеттер сияқты тек кейбір прокариоттық микроорганизмдерге тән, ал көптеген өсімдіктер бұл микроорганизмдермен симбиотикалық қатынасқа түседі. Азотфиксациялаушы микроорганизмдер өсімдіктермен симбиотикалық және ассоциативті әрекеттеседі және еркін тіршілік ететіндер де бар. Симбиотикалық азотфиксация жүйесінің генетикасын зерттеу, азотфиксациялайтын микроорганизмдерді мақсатты түрде әзірлеу және оларды ауыл шаруашылығында қолдану үшін маңызды қадам болып табылады.

Цианобактериялар - электронды донор ретінде суды пайдаланатын фототрофты прокариотты организмдер, сондықтан от-

тегі мен органикалық заттар түзеді. Сонымен, цианобактериялар өсімдіктер сияқты органикалық заттардың алғашқы өндірушілері болып табылады. Молекулалық азотты сіңіру, фотосинтез және азотфиксация қабілеттері цианобактерияларды тірі организмдер әлеміндегі ең жетілген автотрофтарға айналдырады.

Цианобактериялардың экологиялық икемділігі өте жоғары, себебі олар әртүрлі микроорганизмдермен уақытша және тұрақты байланыс орнатуға қабілетті.

Азотфиксациялайтын цианобактериялар Арктика, Антарктика, ыстық шөлдер, олиготрофты батпақтар сияқты ашық субстраттардың бастапқы кезеңдерінде және басқа микроорганизмдер үшін қолайсыз экстремалды жағдайларда фитоценоздар үшін маңызды рөл атқарады. Цианобактериялар қыналармен симбиозда өмір сүргенде азотты тиімді түрде бекітеді. Мысалы, субарктикалық батпақтарда олар жылына $0,2-12 \text{ мг/м}^2$ азотты бекітеді, ал тундрадағы фитоценоздарда бұл көрсеткіш $65-104 \text{ мг/м}^2$ болса да, цианобактериялар жүйеге кіретін азоттың $65-80\%$ -ын қамтамасыз етеді. Олиготрофты сфагнумды батпақтарында жылына шамамен 5 кг/га азот бекітіледі [243]. Азот сондай-ақ батпақты және су өсімдіктерінің бетінде тіршілік ететін филлоплан цианобактериялары арқылы белсенді бекітіледі. Су қоймаларында цианобактериялар беткі қабаттардың эвтрофиясын күшейтеді.

Табиғатта цианобактериялардың бауыр құрттары, азолла су папоротнигі, сфагнум мүктері, цикадтар, ангиоспермдердің бірқатар түрлері тәрізді автотрофты организмдермен симбиозы өте кең таралған. *Blasia*, *Clavicularia* бауыр құрттарында олар талломдарының шырышты қуыстарында өмір сүреді және өсімдік симбионттар арасындағы байланысты арттыру үшін жұқа жіптер пайда болады. Цианобактериялар Сфагнум мүктерінде ауа клеткаларының сыртында да, ішінде де тіршілік ете алады. Оңтүстік-Шығыс Азияда азотфиксациялаушы *Anabaena* цианобактериясымен симбиозда өсетін *Azolla* папоротнигі күріш алқаптарында кеңінен егіледі. Бұл жағдайда бекітілген азот мөлшері жылына 300 кг/га -дан асуы мүмкін [243].

Күрішті егу үшін күріш алқаптарының суында еркін тіршілік ететін азотфиксациялаушы цианобактериялар маңызды рөл атқарады. Олар жылына атмосферадан 7 миллион тонна азотты бекі-

теді. Тұқымдық өсімдіктерге жататын цикадалардың тамырларында азотфиксациялаушы цианобактериялардан түзілген маржан тәрізді ісінулер бар, олар азотты көп мөлшерде бекітуге қабілетті. Ал жабық тұқымдылардан цианобактериялармен, нақтылап айтқанда *Nostoc punctiforme* -мен симбиозды *Gunnera* тұқымдасының түрлері құрайды. Кейбір цианобактериялар гүлді өсімдіктердің ризосферасында және *Trifolium alexandrinum* түйіндерінде кездеседі. Азотфиксациялаушы цианобактериялар саңырауқұлақтармен селбесіп қыналар түзіледі. *Stereocaulon*, *Peltigera*, *Nephroma* тұқымдасына жататын топырақ қыналары субарктикада кең таралып тундра фитоценоздарының өмірінде маңызды рөл атқарады және қол жетімді азоттың тұрақты көзі болып табылады [244, 245].

Фикобионт ретінде цианобактериялар да бола алады. Көптеген балдырлар мен қыналар еркін дара тіршілік етпейді. Мысалы, *Trebouxia* жасыл балдыры саңырауқұлақтармен симбиозда ғана кездеседі. Қыналардағы микобионттар негізінен аскомицеттер класына жататын саңырауқұлақтар немесе сирек жағдайларда базидиомицеттер болып табылады, ал фикобионттар ретінде жасыл, сары-жасыл балдырлар мен цианобактериялар кездеседі. Қыналардың биохимиясы ерекше, өйткені оларда метаболизмнің қайталама өнімдері саңырауқұлақтар мен балдырлардан айырмашылығы бар [246].

Зоохлорелла және зооксантелла тәрізді бір клеткалы микробалдырлар үшін қарапайымдылар да пана бола алады. Басқада қарапайымдылар цианобактериялармен селбесіп цианеллалар құрайды. Фотосинтетикалық серіктестердің қарапайымдыларға пайдасы айқын: олар өздерінің фотосинтезі арқылы иесіне көмірсуларды синтездейді, қыналардағы сияқты фикобионттар микобионттарды ассимиляция өнімдерімен қамтамасыз етеді [247].

Цианобактериялар топырақ микрофлорасының маңызды бөлігі болып табылады. Олар топырақтың беткі қабаттарында, ризоплан мен ризосферада өсімдіктердің тамыр жүйесіне тікелей әсер ете отырып, онымен өзара әрекеттеседі. Цианобактериялардың ауылшаруашылық дақылдарымен жүргізілген зертханалық тәжірибелерде ризогендік әсері байқалды [248].

Цианобактериялар ауыл шаруашылық дақылдарын өсіруді ынталандыратын заттар ретінде кеңінен қолданылады, өйткені цианобактериялар цианобактерия мен жоғары өсімдік арасындағы симбиотикалық қатынасты орнату процесінде синтезделетін фитогормон - индол-3-сірке қышқылын өндіруге қабілетті.

Цианобактериялардан бөлінетін гормоналды сипаттағы заттардың арасында цитокинин және гиббереллин тәрізді заттар анықталды [249]. *Anabaena variabilis* және *Chlorogloeopsis fritschii* дақылдарында индол-3-сірке қышқылы мен цитокининдердің синтезі анықталды, сонымен ұатар бұл заттар клека ішіне жинақталмай сыртқа шығарылды.

Цианобактериялардың түрлеріне байланысты биологиялық активті заттардың құрамы мен жиынтығы әртүрлі. Кейбір түрлер мысалы, ауксинге ұқсас заттарды, басқалары гиббереллиндерді синтездей алмайды. *Anabaena* sp штамында синтезделген фитогормондардың шамамен 50 % дақылдың дамуы кезінде ортаға бөлінді. Өсімдіктерге ризогендік әсері цианобактерияларда ауксин және гиббериллин тәрізді заттардың болуымен анықталады, бұл әсер цианобактериялар клеткаларының мөлшеріне, мерзіміне, қолдану формасына байланысты өзгеруі мүмкін.

Тіршілік етуіне оңтайлы жағдайлар бар күріш алқаптарында мекендейтін цианобактериялар осы алқаптардың азот балансында маңызы зор. Күріш әлемде ең маңызды дәнді дақылдардың бірі болып табылады, себебі адамзаттың үштен екі бөлігі үшін ол негізгі азық-түлік көзі. Осы себепті цианобактериялардың күріш алқаптарының топырақтарын азотпен байытудағы рөлі ерекше маңызды [250]. Әлемде күріш өсіру үшін 100 миллион гектардан астам жер пайдаланылады, ал цианобактериялар бір маусымда гектарына 30 кг дейін азотты бекіте алады. Тропикалық аймақтарда су басқан жерлерде цианобактериялармен дақыл өсіру күріш өнімділігін 14% арттыра алады. Күріш алқаптарында азотфиксациялаушы цианобактериялар, мысалы, *Gloeotrichia natans*, *Nostoc muscorum*, *N. spongiaforme*, *Calothrix epiphytica*, *Anabaena variabilis*, шілде және тамыз айларында дамудың ең жоғары деңгейіне жетеді. Ең белсенді азотфиксаторлар ретінде *Gloeotrichia*

natans, *Anabaena variabilis*, *Nostoc spongiaeforme* түрлері саналады, олар сәйкесінше 18,4 кг/га, 5,5 кг/га және 2,4 кг/га азотты бекітеді [251].

Цианобактериялар азот тыңайтқыштарын қолданбай топырақта жылына шамамен 20-50 кг/га азот жинай алады, бірақ азот тыңайтқыштарының жоғары дозалары (100-150 кг/га) азот фиксациясын айтарлықтай төмендетеді, тіпті тоқтатады. Дегенмен, цианобактериялар осы жағдайда да органикалық заттардың көзі ретінде маңызды рөл атқарады.

Цианобактерияларды пайдалану негізінде фунгистатикалық және фунгицидтік әсері бар биологиялық препараттарды жасау жұмыстары да жүргізілуде [252].

Көптеген зерттеулер цианобактериялардың монокультура-ларының, мысалы, *Anabaena variabilis*, *Chlorogloeopsis fritschii*, *Gloeotheca*, *Oscillatoria*, *Calothrix*, *Phormidium uncinatum* дақылдарының тұқымдарының өнуіне әсерін зерттеген. Бұл зерттеулер цианобактериялардың экзометаболиттерінің тұқымның өнгіштігін 30-60%-ға арттыратынын және өсімдік көшеттерінің өсуін жақсартатынын көрсетті. Бұл әсер цианобактериялардың түрлеріне және өсу фазасына байланысты өзгеріп отырады.

Мысалы, азотфиксациялаушы цианобактерия *Nostoc muscorum* рапс дақылында құрғақ заттардың мөлшерін едәуір арттырды. Вегетациялық тәжірибелерде *Nostoc muscorum* және *Anabaena variabilis* суспензиясымен топырақты өңдеу қызанақтың өсу қарқынын және өнімділігін арттырды.

Nostoc paludosum цианобактериямен өңдеу бойынша тәжірибелер бұршақ өсімдігінің өсуіне, өсімдіктің биіктігі, жапырақ ауданы, жер үсті және жер асты бөлігінің ксеромассасы топырақ пен өсімдіктердегі азот мөлшеріне оң әсерін де көрсетті.

Ризогендік әсер және азотты бекітетін цианобактерия *Anabaena variabilis* өнімділігінің жоғарылауы көрсетілген [253-255].

Азотфиксациялаушы цианобактериялардың өсімдікке әсері бойынша жинақталған ақпаратты оң бағалау, олардың қоршаған организмдермен кең байланысын қалыптастыру мүмкіндігі, оларды азотфиксациялауда пайдаланудың мүмкіншіліктерін ашадy. Микроорганизмдердің аралас дақылдары жоғары биотехнологиялық потенциалға ие. Жақында жүргізілген зерттеулер микро-

организмдердің экобиотехнологиялық мүмкіндіктерінің консорциумдарда толық көрінетінін көрсетті. Микробтық қауымдас-тықтарды қолдануға негізделген өндірістер моноқұрылымды дақылдарға негізделген өндірістерден бірнеше есе жоғары эконо-микалық тиімділікке ие.

"Жасанды консорциум" термині биотехнология саласында аралас дақылдарды құру үшін қолданылады. Монокультураларға қарағанда жасанды консорциумдардың артықшылықтары көп. Бұл олардың әмбебаптығы, әртүрлі субстраттарды жою мүмкіндігі, серіктес микроорганизмдер қалдықтарымен қоректік орта құрамының байытылуы, құндылығы төмен қоректік орталарды тиімді пайдалану, микроорганизмдердің барлық функцияларын толық қолдану мүмкіндігі және микробиологиямен байланысты көптеген өндірістерде тізбекті реакциялар арқылы биологиялық жүйелерді құру қабілеті. Осылайша, консорциумдардың мүмкіндіктері монокультуралардың тиімділігінен айтарлықтай асып түседі.

Жасанды консорциумдар құру арқылы цианобактериялар қоршаған ортаны көміртегі мен азотпен байытып, құндылығы төмен қоректік орталарды пайдалануда зор әлеуетке ие. Осыған байланысты жасанды консорциумдар құру бойынша көптеген жұмыстар пайда болды [256]. Бьельфтің зерттеулері азотты бекітетін цианобактериялар негізінде тұрақты композиттерді құрас-тыру жұмыстардың бастамасы деп санауға болады [257], ол *Nostoc calcicola Rhizobium* (*R. meliloti*, *R. trifolii*, *R. leguminosarum*) *Agrobacterium radiobacter*, *Azotobacter chroococcum*, *Bacillus megaterium*, *Streptomyces albus* түрлерімен бірлескен өсіруін және консорциумда азотты бекітуді күшейтуді көрсете алды.

Anacystis nidulans цианобактериялары мен *Pseudomonas putida* және *PS. Fluorescens* бактерияларының аралас және моно дақыл-да өсірілуі зерттелді. Цианобактериялар бактериялардың өсуіне оң әсерін көрсетті [258].

Осылайша, биологиялық препараттарды жасау кезінде микро-организмдердің аралас дақылдарының болашағына қарамастан, олардың тұрақты өмір сүру мәселелері жеткілікті түрде дамы-маған. Азотфиксациялаушы цианобактериялар агрономиялық тұрғыдан маңызды процесс болып табылатын азотты бекітудің

қоздырғыш агенттері болып табылады. Қоңыржай аймақтағы топырақтарда азотты бекіту процесі көбінесе химотрофты емес, цианобактериялық, микробиотаның топырақ компоненті арқылы жүзеге асырылады. Бұл организмдердің қолайсыз экологиялық факторларға жоғары төзімділігі олардың кең ауқымды таралуын қамтамасыз етеді. Қоршаған ортада азоттың байланысқан көздері мен органикалық көміртегі қосылыстарының болуы, бір жағынан, олардың автономиясын, екінші жағынан, өсіру технологиясының қарапайымдылығын қамтамасыз етеді. Сонымен қатар, табиғи микрофлораны бағдарламаланатын агрономиялық пайдалы микрофлораға ауыстыру туралы идеялар да бар. Мұндай манипуляциялардың мақсаты – азотфиксациялаушы цианобактериялардың шырышындағы көшпелілерді цианобактерия клеткалары мен шырышты қабықшалар материалының өмір бойы секрециясы арқылы қол жетімді қорекпен уақытша қамтамасыз ету арқылы капсулалау. Жасанды консорциумдар азотты фиксациялау процесін күшейтеді.

Азотфиксациялаушы цианобактериялар негізінде бағдарламаланған консорциумдарды құру тек цианобактериялардың альгологиялық және бактериологиялық таза дақылдарымен жұмыс істеген жағдайда ғана мүмкін. Азотфиксациялаушы цианобактериялар негізінде тұрақты консорциумдар құрастыру бойынша алғашқы зерттеулер жүргізілген [259].

Цианобактерияларды қамтитын жасанды консорциумдарды зерттеу биотехнология саласында үлкен қызығушылық тудырады, себебі олар өсіру шығындарын төмендетіп, егу процесінің тиімділігін арттыруы мүмкін.

2 ТАРАУ.

АУЫЛШАРУАШЫЛЫҚ ӨСІМДІКТЕРІНІҢ ӨНІМДІЛІГІН АРТТЫРУ ҮШІН МИКРОБАЛДЫРЛАР МЕН ЦИАНОБАКТЕРИЯЛАР ШТАММДАРЫНА НЕГІЗДЕЛГЕН БИОПРЕПАРАТТАР

Цианобактериялар мен микробалдырларға негізделген биологиялық препараттарды әзірлеу және пайдалану өсімдіктердің өнімділігі мен сапасын арттырудың ең тиімді жолы болып табылады, бұл топырақтың табиғи құнарлылығын және қоршаған ортаның экологиялық тепе-теңдігін сақтау мүмкіндігін береді. Бұл микроорганизмдер өсімдіктердің ризосферасында пайдалы микрофлораның санын және белсенділігін реттеуге, сондай-ақ өсімдіктерді азот, фосфор және басқа биоактивті компоненттермен қамтамасыз етуге мүмкіндік береді. Пайдалану тұрғысынан олар үнемді және технологиялық болып табылады, өйткені оларды өсіру арзан қоректік орталарда (органикалық қосылыстарсыз және минералды азот көздерінсіз) жүзеге асырылады, ал биомассаның жинақталуы қысқа мерзімде, тіпті қымбат жабдықты қажет етпейтін құралдарда жүреді. Егістік алқаптарында фототрофты микроорганизмдердің жергілікті штамдарынан алынған биологиялық препараттарды қолдану тиімдірек екенін де ескеріп өту керек.

2.1 Өсімдіктердің өсуін ынталандыратын цианобактериялар мен микробалдырлар дақылдарын іздеу және оқшаулау

Биологиялық топырақ кыртыстары (биоқыртыстар) – топырақтың жоғарғы қабатында мекендейтін әртүрлі микроорганизмдерден құралған көпқабатты қауымдастықтар. Оларға микробалдырлар мен цианобактериялар, протистер, гетеротрофты бактериялар мен саңырауқұлақтар, сондай-ақ қыналар мен мүктер кіреді. Биоқыртыс экожүйе инженерлері ретінде топырақтың тұрақтылығын арттырып, гидрологиялық циклдарды өзгерту, бастапқы өнімділік, атмосфералық азотты бекіту, шаң жинау және биоремедиация арқылы қоректік заттармен қамтамасыз ету

сияқты қызметтерді атқарады. Биоқыртыстар әлемнің барлық климаттық аймақтарында кездеседі және абиотикалық стресстерге байланысты тамырлы өсімдіктердің өсуі шектеулі аймақтарда айтарлықтай әсер етеді. Құрғақ аймақтарда биоқыртыстар кең көлемді аумақты қамтып, биоалуантүрліліктің "ыстық нүктелерін" қалыптастырып, экожүйенің тұрақтылығын қамтамасыз етеді. Алайда, биоқыртыстар түрлі әсерлерге, оның ішінде таптауға сезімтал және климаттың өзгеруіне байланысты қауіпке ұшырауы мүмкін. Бұл биоқыртыстарды зерттеудің өзектілігін және олардың экожүйелік қызметтеріне қызығушылықтың артып келе жатқанын көрсетеді [260].

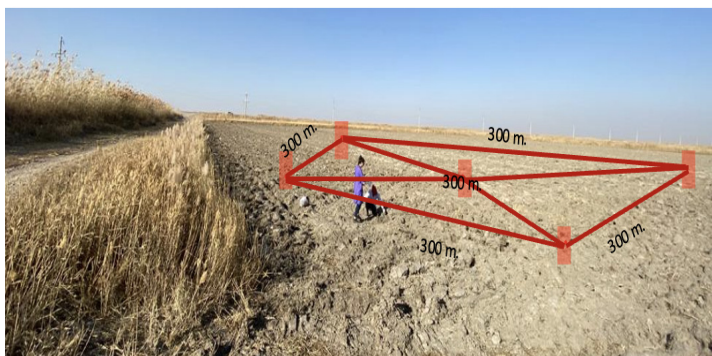
Микробалдырлар мен цианобактериялар биоқыртыстарында құрғақ және қатал жағдайларға жақсы бейімделген. Цианобактериялар мен жіп тәрізді балдырлар биоқыртыстардағы негізгі организмдер болып табылады және олар жабысқақ клеткадан тыс полисахаридтер (ECPS) шығарады. Бұл полисахаридтер популяциялардың тұтастығын сақтап, топырақ бөлшектерімен байланысын нығайту үшін маңызды, сондай-ақ құрғақшылыққа төзімділік үшін су жинаушы биомолекулалар ретінде қызмет атқарады. Жалпы алғанда, биоқыртыстың кебу стрессі жасыл балдырлар мен цианобактериялар сияқты әртүрлі организмдерге назар аудара отырып, қоршаған ортаның көптеген аспектілерін қарастыру үшін қарқынды зерттелуде [261,262].

Осыған байланысты ауыл шаруашылығында өсімдіктердің өсуін қамтамасыз ету үшін топырақ үлгілерінен микробалдырлар мен цианобактериялардың тиімді түрлерін анықтау маңызды мәселелердің бірі болып табылады.

Зерттеу нысандары Бірлік (Алматы облысы, Балқаш ауданы) ауылының күріш алқабының және Шиелі ауылының (Қызылорда облысы, Шиелі ауданы) күріш алқабының топырағы болды. Әрбір зерттеу объектісінен шамамен 300 м қашықтықта 5 нүкте таңдалды (2-сурет).

Цианобактериялар клеткаларының өсуі, көбеюі және тіршілігі үшін ең маңызды фактор топырақтағы рН мәні болып табылады және әдетте цианобактериялардың қолайлы тіршілігі мен өмірлік белсенділігі үшін бейтарап немесе сәл

сілтілі рН оң-тайлы. Лабораториялық немесе өндірістік жағдайда дақылдау үшін қоректік ортада цианобактериялардың өсуі оңтайлы рН 7,5 – 10 аралығында, төменгі шегі 6,5 – 7,0 (1 – кесте-сынама алу кезіндегі Топырақтың негізгі физикалық параметрлері) қолданылады. Алайда, топырақта жасалған тәжірибелерде сәл сілтілі реакциясы бар топырақтар үлгілерін пайдалану анағұрлым қолайлы болды, ал табиғи жағдайда цианобактериялар сілтіліден гөрі бейтарап рН-ны артық көреді.

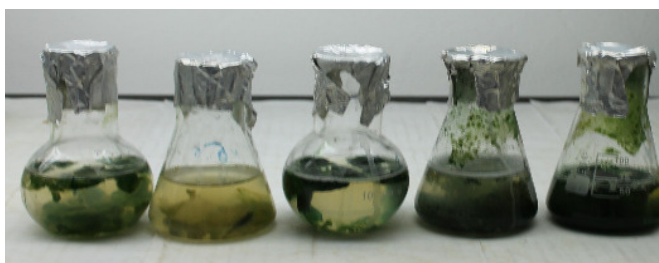


Сурет 2 - сынама алу орындары

3-кесте-сынама алу кезіндегі топырақтың негізгі физикалық параметрлері

Күріш алқаптары	Температура	Суару суының мөлдірлігі	pH
Бірлік ауылы	23-25°C	0,53 м	7,5 – 8,0
Шиелі ауылы	24-25°C	0,53 м	7,5 – 7,8

Қазақстан Республикасының агроэкологиялық аудандарынан алынған топырақ үлгілері әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университетінің фотобиотехнология зертханасында одан әрі зерттеу үшін алып келінді. Топырақ үлгілері жоғарыда келтірілген алқаптардан 7-15 см тереңдіктен, цилиндрлік пішіндегі 10 сынамадан алынды. Топырақтың үлгілерін алу кезінде pH, температура және суару суының мөлдірлігі сияқты физикалық-химиялық көрсеткіштер тіркелді. Сәйкесінше, үлгілер Заррука мен BG-11 сұйық орталарына ауыстырылды (3-сурет). Ары қарай цианобактериялардың жаңа штамдарын бөліп алу және тазарту үшін агарланған қатты коректік орталар қолданылды. Цианобактериялардың алгологиялық құрамы шыныаяқ дақылдары әдісімен, яғни Петри табақтарындағы ластану әйнектерімен және әкелінген топырақты микроскопиялау арқылы анықталды. Ең белсенді және басым түрлер жаңа топырақты тікелей микроскопиялау арқылы, сондай-ақ олардың тіршілігі мен культуралық сұйықтықтардағы дамуы арқылы анықталды.



Сурет 3 - Цианобактериялардың жинақтаушы дақылдары

Цианобактерия штаммдарының өсу үлгісі мен морфологиялық зерттеулері Зарруктың сұйық және қатты орталарында өсудің әртүрлі кезеңдерінде жүргізілді. Цианобактериялардың

кумулятивті мәдениетін алу дәстүрлі әдістермен жүзеге асырылды. Алгологиялық таза дақылдарды алу және окшаулау үшін дәстүрлі микробиологиялық әдістер қолданылды [263, 264]. Цианобактериялар стерильді жағдайда 500 мл колбада өсірілді (4-сурет). Заррук және BG-11 минералды орталары пайдаланылды. Штаммдар Micros WF 10x/18 мм микроскоппен қаралды, ал жіптердің пішіні, табиғаты "Орта Азияның көк-жасыл балдырларын анықтаушы" [265] көмегімен цианобактериялардың әртүрлі тұқымдарына жатқызылды.



Сурет 4 - Қолбалардағы окшауланған цианобактериялардың өсуі

Кез келген аймақтың цианобактериялық әртүрлілігі туралы ақпарат тиісті цианобактериялық инокулянттарды таңдауда пайдалы болуы мүмкін, оларды егістік алқаптарында био тыңайтқыш ретінде одан әрі қолдану үшін, сонымен қатар әртүрлі биотехнологиялық әлеуеті бар цианобактериялардың штамдарын табуға көмектесу.

2.2 Цианобактериялар мен микробалдырлардың дақылдарын топырақ үлгілерінен бөліп алу және олардың морфологиялық-культуралды қасиеттерін зерттеу.

Топырақтың альгофлорасын зерттеудің алғашқы кезеңі цианобактериялар мен микробалдырлардың түрлік құрамын анықтау болып табылады. Қоршаған орта факторларының цианобактериялардың даму мен өсуіне әсерін зерттеу кейінгі жұмыстарда

олардың құрамдық қатынасы туралы деректерге негізделген. Күріш алқаптарының топырақ үлгілерінің физико-химиялық және алгологиялық қасиеттерін салыстыру арқылы цианобактериялардың шығу тегі, анагенезі мен эволюциясы туралы қосымша ақпарат алуға болады.

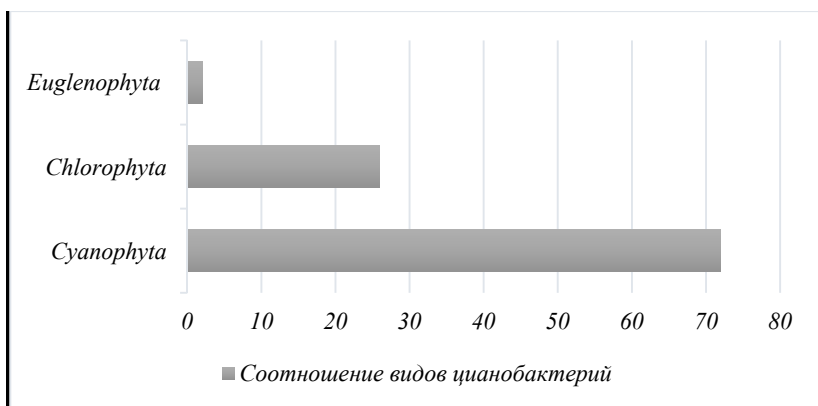
Күріш алқаптары-химиялық қасиеттері мен су деңгейі тез өзгертін жоғары динамикалық уақытша су экожүйелері. Олармен байланысты биотикалық қауымдастықтар тез дамып келеді және өте ерекше оризиколды флора мен өсімдіктерге ие. Күріш топырақтарының негізгі ерекшелігі олардың гидрофитті және аэробты режимдерінде болуы. Мамырдан қыркүйекке дейінгі жылы кезеңде суармалы күріш алқаптарында батпақты жағдай жасалады. Су басқан топырақта оттегі жетіспеушілігі салдарынан тотығу процесі тотықсыздану процесімен алмастырылады. Қалпына келтіру процестерінің басым болуының нәтижесінде топырақта Fe_2 , H_2S , CH_4 сияқты заттар қалыптасып, олар күріш өсімдіктері үшін улы болып табылады [266].

Күріш топырағы – бұл біртекті емес физикалық ортада орналасқан, өзара байланысқан және өзгертін градиенттерді көрсететін күрделі химиялық орта. Топыраққа әсер ететін көптеген факторлар бар, оның ішінде геологиялық, физика-химиялық және биологиялық қасиеттер, сондай-ақ дақылдардың өнімділігі. Топырақтың әртүрлі физика-химиялық сипаттамаларын анықтау үшін топырақ талдауы маңызды болып табылады, бұл топырақ сынамаларын алып, оның физика-химиялық қасиеттерін зерттеуді қамтиды.

Зерттеу барысында Бірлік ауылының күріш алқаптарының топырағындағы альгофлораның әртүрлілігі анықталды. Топырақта цианобактериялар мен микробалдырлардың келесідей түрлері мен түрішілік таксондары бар: Cyanophyta – 52, Chlorophyta – 23, Euglenophyta – 3. Күріш алқаптарының топырағында, жылыжай топырағынан айырмашылығы, микробалдырлар мен цианобактериялардың түрлілігі байқалады. Олар 132 түрішілік таксоннан тұратын 114 түрді құрайды және екі класқа бөлінеді (Cyanophyceae, Chlorellaceae), 7 тұқымдасқа (Chroococcales, Spirulinales, Nostocales, Oscillatoriales, Synechococcales, Chlorellales) және 25 туыс пен 62 түрге жатқызылған. Түрлердің әртүр-

лілігі бойынша Oscillatoriales (71 түр, 80% немесе 6,58%) және Nostocales (40 түр, 45% немесе 3,70%) мен Chlorellales (32 түр, 37% немесе 3,04%) тұқымдастары басым болып келеді. Oscillatoriales қатары 6 тұқымдас пен 12 туыстан тұрады. Олардың ішінде формалардың байлығы бойынша *Oscillatoriaceae* – 46 (55) тұқымдасы және *Phormidium* – 31 (35) тұқымдасы жетекші орын алады.

Биостимулятор цианобактерияларын зерттеу Өсімдіктердің өсуіне және физиологиясына әртүрлі оң әсерлерді анықтады, мұнда өндірілген негізгі әсерлерге сәйкес бөлінеді (4-кесте) және өсімдік биостимуляторларын анықтайтын сипаттамаларды ескере отырып.



Сурет 5 - Бірлік ауылындағы цианобактерия түрлерінің арақатынасы

Кесте 4. - Цианобактерияларды өсімдіктердің әртүрлі түрлеріне және өндірілетін негізгі әсерлерге қолдануға шолу

Тери/Түрі	Оң әсерлер
<i>Scytonema sp.</i>	тұз стрессіне төзімділік
<i>Phormidium sp.</i>	Өсімдіктердің өсуі антиоксиданттық белсенділік
<i>Oscillatoria sp.</i>	өсімдіктердің өсуі пигменттердің құрамы антиоксиданттық белсенділік көмірсулар мен ақуыздардың құрамы
<i>Nostoc sp.</i>	өсімдіктердің өсуі

	тұқым өнімділігі пигменттердің құрамы суыққа және құрғақшылыққа төзімділік жапырақтардағы салыстырмалы су мөлшері
<i>Spirulina platensis</i>	өсімдіктердің өсуі макро - және микроэлементтердің құрамы пигменттердің құрамы эфир майларының құрамы көмірсулар мен ақуыздардың мөлшері А дәруменінің мөлшері фитогормондардың құрамы ерте гүлдейтіндер гүлдердің түсік тастауын азайту шамдардың өнімділігі, сапасы және сақталуы тұздың кернеуіне төзімділік кадмийдің уыттылығына төзімділік шәует құрамы

Cyanophyta - хроматофорлары мен ядролары бар жасушалар, тек хроматофорлардағы пигменттер, сирек және протоплазмада, олар жасушаны толтыратын қосалқы қоректік заттарды бояй алады. Пішіндер микроскопиялықтан үлкенге дейін. Түсі таза жасыл (бірнеше формада ол хроматофорлардан тыс қызыл пигментпен бүркемеленген). Цианобактериялар әртүрлі құрылымдарда кездеседі, көбінесе қылшықтары немесе түктері бар немесе қуыс түтіктер түрінде (жеке клеткалар сирек кездеседі). Олар бір клеткалы, колониялы және көп клеткалы (жіп тәрізді) пішіндерде, көк-жасыл, зәйтүн-жасыл, сары-жасыл, қызғылт немесе күлгін түстерде болады. Олардың түсі негізінен төрт пигменттің: жасыл хлорофилл, көк фикоцианин, қызыл фикоэритрин (қызыл фикоциан деп те аталады) және сары каротиннің қосындысынан пайда болады. Морфологиялық тұрғыдан цианобактериялар ядросы жоқ клеткалардан тұрады, бірақ кейбір түрлерінде хроматин заттары протопласттың орталық бөлігінде (цетроплазма) орналасқан. Нағыз хроматофорлар да жоқ және пигменттер протопласттың перифериялық бөлігінде – хроматоплазмада локализацияланған. Клеткалардың мембраналары пектинді заттарға бай және жиі шырышты болады. Ассимиляцияның өнімі негізінен гликоген полисахаридасы болып табылады. Даму циклі барысында қозғалмалы флагелла кезеңдері болмайды. Жыныстық процесс байқалмайды [267].

Euglenophyta - эвглена микробалдырлары, бір клеткалы немесе көбінесе 2-4 турникеті бар колониялық формалар (пальмелла күйінде жоғалады). Жасушалар көбінесе тегіс қабықпен жабылған; олар метаболизденетін уақытта перипластпен қабықсыз жабылады. Жұтқыншақтың болмауы байқалады. Көбінесе флагелласы бар қозғалмалы бір жасушалы формалар, сирек - флагелласыз, содан кейін қозғалмалы немесе қозғалмайтын. Колониялық формалар сирек кездеседі. Жасушалар жалаңаш, протоплазманың азды-көпті тығыздалған сыртқы қабатымен (перипласт) қоршалған, кейде үйшік тәрізді болады. Көп жағдайда жасыл хроματοфорлармен, пиреноидтармен немесе пиреноидтарсыз. Ассимиляция өнімі-крахмалға жақын көмірсулар парамилон, кейде май. Кисталар бар. Жыныстық процесс белгілі емес.

Chlorophyta -жасыл балдырлар. Жіптер тармақталған, негізгі магистралі жоқ немесе қарапайым, бірнеше формада шарлар түрінде біріктірілген, олардың ішінде радиалды орналасқан (*Aegagropila* тұқымдасы). Шырышты емес, көп жағдайда қалың қабатты қабығы бар жасушалар, негізінен көп ядролы. Хроματοфор бір, торлы тесілген немесе пластиналар түрінде, кейбір тармақталмаған формаларда хроματοфорлар жиектері тістелген сақиналы болады. Өкілдері таза жасыл түсті хроματοфорларға ие (құрамында жоғары сатыдағы өсімдіктер сияқты және шамамен бірдей пропорцияда хлорофилл, каротин және ксантофилл бар) бұл түр алуан түрлі. Мұнда бірклеткалы, колониялық, көпклеткалы және клеткалық емес (сифональды) формалар бар - олардың сыртқы түрі мен құрылымы әртүрлі. Клеткалар көп жағдайда целлюлоза басым болатын қабықпен қапталған. Хроματοфорлар көбінесе пиреноидтармен болады. Ассимиляция өнімі-негізінен крахмал, кейде май. Ұзындығы бірдей флагелла бар зооспоралар, әдетте 2-4. Бір клеткалы және колониялық формалардың арасында қозғалмайтын, вегетативті күйде қозғалатын, флагелла бар. Көпклеткалы арасында тармақталмаған немесе тармақталған жіптің құрылымы басым. Жыныстық процесс кең таралған және әртүрлі, бірақ кейбір түрлерде жоқ. Кейбір жасыл балдырларда дамудың жыныстық және жыныссыз формалары бар.

2.2.1 Бөлініп алынған цианобактериялар мен микробалдырлар дақылдарын таксономиялық белгілері бойынша анықтау

Минералды ортаға қайта себу әдісімен іріктелген сынамалардан микробалдырлар мен цианобактериялардың алгологиялық таза 5 дақылы бөліп алынды: Т-1, Т-2, Т-4, В-1 және В-2 (6 сурет).

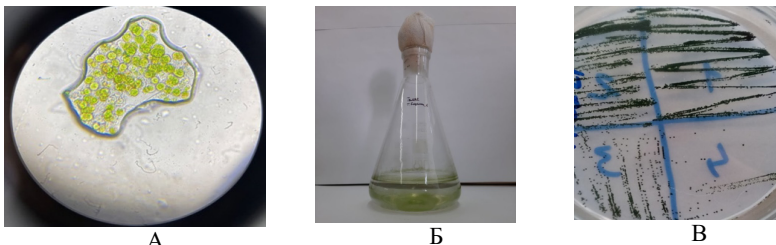


Сурет 6 - Цианобактериялар мен микробалдырлардың сақтау дақылдары

Жиналған дақылдарды бактериологиялық зерттеу ілеспе микрофлораның болуын анықтады. Бұл микроорганизмдердің ассоциациясы үшін қалыпты жағдай. Бактериялар мен тіпті микрофунгиялар спораларымен инфекция пайда болуы мүмкін, бұл өз кезегінде нәтижелердің дәлдігін төмендетеді.

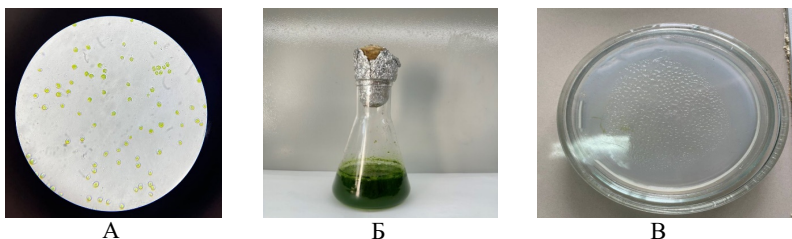
Төменде микробалдырлар мен цианобактериялардың окшауланған 5 түрінің сипаттамасы берілген.

Т - 1 дақылы- *Chlorococcineae* класына жататын бір жасушалы жасыл балдыр. Жасушалардың орташа мөлшерінің диаметрі 2,2-3,7 мкм, бөліну кезінде мөлшері 3,9-5,1 мкм дейін артады. Пиреноидтар қатты байқалмайды. Жасушалар 2-8-ге бөлінеді, кейбір жағдайларда 16-ға дейін автоспорт. Сұйық ортада өсіру кезінде тұнба пайда болмады және колбаның қабырғаларына жабысып өсу байқалмады. Қатты ортада егу кезінде колониялар тегіс, дөңгелек, дөңес пішінде өсті. Колонияның диаметрі 3-4 мм-ге дейін жетіп, түсі қою жасыл болды. Штамм автотрофты болып табылады. 22-25°C температурада Тамия сұйық ортада жақсы дамыды (7 сурет).



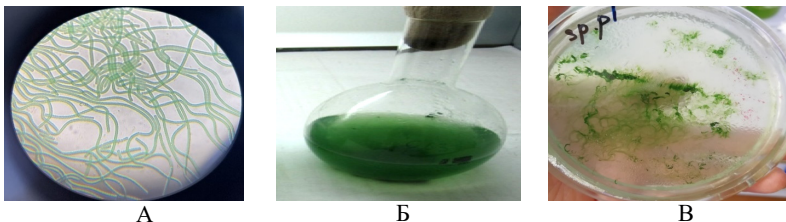
Сурет 7 -Т-1 культураны. А-морфология (х100 үлкейту),
Б-сұйық ортадағы өсу, В-қатты ортадағы өсу

Т-2 дақылы – *Volvox* жасыл балдырлары. Оның пішіні алмұрт тәрізді, алдыңғы жағы тарылып, артқы жағы кеңейген. Дененің алдыңғы бөлігінде екі талшығы бар. Көбею жыныстық және жыныссыз жолмен жүзеге асады. Бір немесе бірнеше пиреноидтары бар. Хлоропласттың алдыңғы бөлігінде жарыққа сезімтал кішкентай қызғылт сары немесе қызыл дақ – көз дақтары орналасқан. Жасушалардың мөлшері 2,0-ден 3,5 мкм-ге дейін болады. Тірі жасушалар дақылдағанда тұнбаға түспейді. Тығыз ортадағы колониялар жасыл және тегіс болып өседі. Штаммның бұл түрі монокультурада жақсы өсті. Морфологиялық белгілері бойынша штамм келесідей анықталды: Класс: Хлорофиция, қатар: *Volvocales*, тұқымдас: *Chlamydomonadaceae*, туыс – *Chlamydomonas* (сурет 8).



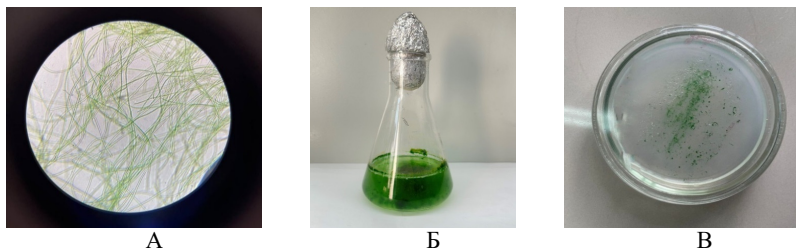
Сурет 8 -Т-2 дақылы. А-морфология (х100 үлкейту),
Б-сұйық ортадағы өсу, В-қатты ортадағы өсу

Т-4 дақылының жасушалары тік қалыпта орналасып, терминалдары үшкір келеді. Түсі көк-жасыл, жасушалар бір тізбек бойымен тігінен орналасқан. Жасушалардың ұзындығы 2,1-4,8 мкм, ені 1,8-3,4 мкм, ал олар колбаның түбіне жабысып өседі. Құрылымы борпылдақ, кейбір түйіршіктер сұйық ортада қалқып жүреді. *Spirulina platensis* ретінде анықталған (сурет 8).



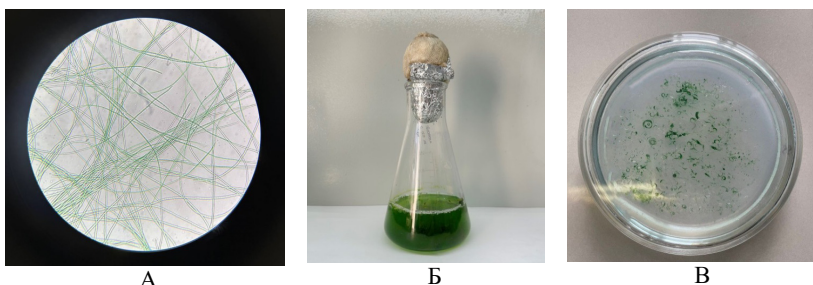
Сурет 8-Т-4 дақылы. А-морфология (х100 үлкейту),
Б-сұйық ортадағы өсу, В-қатты ортадағы өсу

В-1 дақылы морфологиясы - ұзындығы бірнеше микрометрден бірнеше миллиметрге дейінгі түзу тармақталмаған жіптер. Клетка ішінде фотосинтетикалық пигменттер, соның ішінде хлорофилл мен фикоцианин кездеседі. BG-11 сұйық қоректік ортасында зертханалық жағдайда өсірілген кезде суспензия түсі қою жасылдан көк-қараға дейін өзгерді. Сұйық ортада дақылдаған кезде колбаның қабырғаларына жабысқан пленка пайда болғаны байқалды. Өсірудің оңтайлы температурасы 22-ден 25°C-қа дейін. Тығыз ортада өсіру кезінде келесі дақылдық ерекшеліктер байқалады: колонияның түсі көк-жасыл, кейбір жағдайларда қою жасыл болып өзгеруі мүмкін; колониялар тегіс, шырышты, шеттерінде қараңғыланған. Колонияны микроскоп арқылы және қарапайым көзбен көруге болады. Морфологиялық белгілері бойынша штамм келесідей анықталды: *Cyanophyceae* класы, *Oscillatoriales* қатары, *Phormidiaceae* тұқымдасы, *Phormidium* туысы (сурет 9).



Сурет 9 - В-1 дақылы. А-морфология (х100 үлкейту),
Б-сұйық ортадағы өсу, В-қатты ортадағы өсу

В-2 дақылы - жіп немесе цилиндр тәрізді организмдер. Жасушалар жіп бойымен рет-ретімен орналасады. Трихомалардың диаметрі 2-3 мкм болды. Жасушалар сирек төртбұрышты, ені 2-4 есе ұзын, ұзындығы 3-9 мкм, жиі бөлінген. BG-11 сұйық ортада бөлме температурасында 22-25°C – та өсіріледі, фикоцианиннің арқасында түсі көкшіл-жасылдан көкке дейін болады. Жіп тәрізді болғандықтан, ол пленка түзіп, колбаның қабырғасына жабысып қалады. Қатты ортада өсіргенде колониялар көкшіл-жасыл түсті, жылтыр және шырышты қасиеттерге ие болды. Морфологиялық белгілері бойынша штамм келесідей анықталды: *Cyanophyceae* класы, *Oscillatoriales* қатары, *Oscillatoriaceae* тұқымдасы, *Oscillatoria* туысы (сурет 10).



Сурет 10 -В-2 дақылы. А-морфология (х100 үлкейту),
Б-сұйық ортадағы өсу, В-қатты ортадағы өсу

Әрі қарай микробалдырлар мен цианобактериялардың оқшауланған дақылдары анықталды және келесідей белгіленді:

- 1) Т1 дақылы *Chlorella vulgaris* (*Chlorella vulgaris* sp BB-5) ретінде анықталды;
- 2) Т-2-*Chlamydomonas* дақылы (*Chlamydomonas* sp Sh-2);
- 3) Т-4 дақылы - *Spirulina* sp. (*Spirulina* sp Sh-8);
- 4) В-1 дақылы - *Phormidium* sp (*Phormidium* Sp Sh-4);
- 5) В-2 дақылы - *Oscillatoria pseudogeminata* (*Oscillatoria pseudogeminata* SP BB-11).

Сонымен, күріш алқаптарының топырақ үлгілерінен оқшаулау жұмыстары барысында микробалдырлар мен цианобактериялардың 5 альгологиялық таза дақылдары бөлінді. Жекелеген

таза дақылдар әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университетінің микробалдырлар мен цианобактериялардың мұражай коллекциясында сақталады және олардың әрі қарайғы зерттеулердегі рөлінің орындалуына қарай өсіріледі.

2.2.2 Цианобактериялар мен микробалдырлардың таза дақылдарын алу

Агробиотехнологияда осы штаммдарды қолдану бойынша қосымша зерттеулер жүргізу үшін аксеникалық дақылдарды алу қажеттілігі туындайды. Бұл күрделі процесс, өйткені бұл организмдер цианобактериялар мен микробалдырлардан басқа ілеспе микрофлораны қамтитын консорциумдарды құрайды. Ультракүлгін сәулелену, мембраналық сүзу және антибиотиктер әдістерін қолдана отырып, балдырларды ілеспе микроорганизмдерден тазарту әдістері бар [269-271], кейбір балдырлардың өздері фунгицидтік және фунгистатикалық белсенділікке ие [262].

Алайда, цианобактериялар мен микробалдырлардың дақылдары өте ерекше, өйткені кейбір микроорганизмдер олардың жасуша қабырғасымен немесе цианобактериялардың шырышты қабығында (гликокаликс) болуы мүмкін сондықтан тазарту әдісін таңдау қиын. Бұл организмдердің аксеникалық культурада дамуы баяу жүретіні және морфологиялық және физиологиялық өзгерістерге әкелетіні атап өтілді [270].

Алматы облысы Бірлік ауылы және Қызылорда облысы Шиелі ауылының егіс алқаптарының топырағынан микробиологиялық әдістермен микробалдырлар мен цианобактериялардың альгологиялық таза дақылдары бөлінді. Қайта егу Петри табақшаларында және жарыққа орналастырылған пробиркаларда Заррука, BG-11 және Громова сұйық және агаризацияланған қатты орталарында жасалды. "Бейорганикалық" минералды ортада цианобактериялар мен микробалдырлар дақылдары негізінен жарықта өмір сүреді [21]. Микробалдырлар мен цианобактериялардың жинақы дақылға өсірілгеннен кейін сұйық ортаға немесе қиғаш агарға қайта егілді. Цианобактерияларды немесе микробалдырларды өсіруге арналған орталар селективті болғандықтан, оларды бір-бірінен ажырату қиын болған жоқ.

Кейбір таза дақылдар "штрих" әдісімен бөлініп алынды. Микробиологиялық ілмек арқылы үлгінің аз бөлігі алынған соң, ол қоректік ортаның бетіне егілді. Алдымен штрихтарда циано-бактериялар мен микробалдырлардың мөлшері көп болды, бірақ бірте бірте ілмек қозғалған сайын егілген клеткалар саны бір клеткаға дейін азайды. Клеткаларды дақылдағаннан кейін Петри табақшаларында колониялардың өсуі басталғанға дейін люмен-истатка инкубацияланды.

Бірнеше рет қайта егу нәтижесінде келесі альгологиялық таза микробалдыр дақылдары *Chlorella Vulgaris* sp BB-5, *Chlamydomonas* sp Sh-2 және цианобактериялар *Oscillatoria pseudogeminate* SP BB-11, *Phormidium* sp Sh-4, *Spirulina* sp Sh-8 алынды.

Бактерияға қарсы антибиотиктер-ампицилин, тетрациклин, цефтриаксон -эукариоттық микробалдырлардың өсуін тежемеді, бірақ цианобактериялардың тіршілік әрекетін тежеді, ал жоғары дозаларда олардың өліміне себеп болды (кесте 5). Тетрациклин мен цефтриаксон тиісінше 200 мкг/мл және 100 мкг/мл концентрациясында цианобактериялардың жасуша қабырғасын толығымен бұзды. Сонымен қатар, бұл бактериялық флорадан толық құтылуға мүмкіндік бермеді. Қоректік ортаға қайта себу кезінде цианобактериялардың өсуі байқалмады, ал бактериялардың кейбір түрлері антибиотиксіз қоректік ортаға қайта себілгенде қайта өсе бастады. Ампицилин статистикалық әсер етті. Сондай-ақ, барлық нұсқаларда саңырауқұлақ колониялары толығымен дамыды.

Әрі қарай антибиотик тетрациклин фунгицидтермен бірге 40 мкг/мл концентрациясында қолданылды флуконазол және нистатин 100 мкг/мл, бұл саңырауқұлақ флорасынан таза микробалдырлар мен цианобактериялардың штамдарын алуға мүмкіндік берді, бірақ пішіннің ұзынырақ өзгеруін атап өту керек *Chlorella Vulgaris* sp BB-5 микробалдырлары.

100 мкг/мл концентрацияда Цефтриаксон антибиотикін қолдану *Chlorella Vulgaris* sp BB-5 және *Chlamydomonas* sp Sh-2 микробалдырларының бактериологиялық таза штамдарын алуға мүмкіндік берді, ал тәжірибеде қолданылған антибиотиктің 40 мкг/мл концентрациясы цианобактериялардың *Oscillatoria*

pseudogeminate sp BB-11 штамдарын бөгде микрофлорадан тазартуға мүмкіндік берді, *Phormidium* sp SH-4, *spirulina* sp SH-8 бастап бактериялық ластану толық көлемде емес, ал 100 мкг/мл концентрациясының жоғарылауымен цианобактериялардың жасушаларының өлімі байқалды.

Ампицилин мен тетрациклин антибиотиктерінің микробалдырлар мен цианобактериялардың штамдарын тазартудағы әсері ұқсас болды, 40 мкг/мл концентрациясында барлық сыналатын микроорганизмдерге ешқандай әсер етпеді, 100 мкг/мл концентрациясында бактериялардың бірнеше түрінің өсуі тежелді, ал - 200 мкг/мл-де барлық бактериялар мен цианобактериялар жасушалардың өлімі тіркелді.

Кесте 5. - Микроорганизмдердің антибиотиктерге, фунгицидтерге және ультракүлгін сәулелеріне төзімділігі

Антибиотиктер, фунгицидтер (мкг/мл) және ультракүлгін сәулелену (мин)	Ағзалардың өміршендігі						
	<i>Chlorella vulgaris</i> sp BB-5	<i>Chlamydomonas</i> sp Sh-2	<i>Oscillatoria pseudo-geminate</i> sp BB-11	<i>Phormidium</i> sp Sh-4	<i>Spirulina</i> sp Sh-8	Микромицеттер	Бактериялар
Контроль (0)	++	++	++	++	++	++	++
Ампицилин (40)	++	++	+	+	+	++	+
Тетрациклин (40)	++	++	+	+	+	++	+
Цефтриаксон (40)	++	++	+	+	+	++	+
Ампицилин (100)	++	++	+	+	+	++	+
Тетрациклин (100)	++	++	+	+	+	++	+
Цефтриаксон (100)	++	++	-	-	-	++	-
Ампицилин (200)	++	++	-	-	-	++	-
Тетрациклин (200)	++	++	-	-	-	++	-
Тетрациклин (40)+нистатин (40)	+	+	+	+	+	-	+
Тетрациклин (40)+флуконазол (40)	+	+	+	+	+	-	+
Ультракүлгін сәулелену (10)	+	+	+	+	+	+	+
Ультракүлгін сәулелену (15)	-	-	+	+	+	-	+
Ультракүлгін сәулелену (20)	-	-	-	-	-	-	-

Ескерту: микробалдырлар мен цианобактериялар: ++ - өсу белсенді; + - өсу ұстамды, - - - ағзаның өлімі; микромицеттер мен бактериялар: ++ – Петри табақшасында 10 – нан көп; + – Петри табақшасында 10-нан аз; - - дене жоқ.

Фунгицидтер (флуконазол және нистатин) микробалдырлар мен цианобактериялардың штамдарын саңырауқұлақтардан 40 мкг/мл концентрацияда тазартуға ықпал етті. Бұл фунгицидтерді антибиотик тетрациклинмен бірге 40 мкг/мл концентрацияда қолдану саңырауқұлақтардан тазартылған микробалдырлар мен цианобактериялардың штамдарын алуға мүмкіндік берді. Тек фунгицидтік препараттарды қолдану керісінше әсер етеді – бактериялар колонияларының көбеюі. Мүмкін, бұл антибиотикті немесе фунгицидті қолданған кезде микрофлораның бір бөлігі жойылып, бактериялар немесе микромицеттер белсенді түрде дами бастады, босатылған экологиялық тауашаны алып жатыр [271].

Ультракүлгін сәулелену (толқын ұзындығы 254 нм және қарқындылығы 40 эрг/мм²) 15 минуттық сәулеленуге тек цианобактериялар төтеп бергенін көрсетті, 10 минуттық сәулеленуден кейін микробалдырлардың өсуі айтарлықтай баяулады, ал жаңа қоректік ортаға себу кезінде олар көбейіп, өлуді тоқтатты. Бұл нәтижелер цианобактериялардың сыртқы ортаның физика-химиялық факторларына жоғары төзімділігін көрсетеді.

Антибиотиктердің, фунгицидтердің және ультракүлгін сәулеленудің әсерінен аман қалған микробалдырлар мен цианобактериялардың штаммдарында ілеспе микрофлораның болуы анықталды. *Chlorella Vulgaris* sp BB-5 және *Chlamydomonas* sp SH-2 микробалдырларында цефтриаксонға қарсы 100 мкг/мл және фунгицидпен 40 мкг/мл микрофлора концентрациясында өңделгеннен кейін анықталмады. Барлық әсерлерден кейін цианобактериялардың тірі қалған штамдары *Oscillatoria pseudogeminate* SP BB-11, *Phormidium* sp Sh-4, *Spirulina* sp Sh-8 құрамында бактериялар болды, бірақ негізінен бір түр. Бірнеше рет қайта егу кезінде біз цианобактериялардың аксеникалық дақылдарын алдық.

2.3 Бөлініп алынған цианобактериялар мен микробалдырлардың өсуін ынталандыратын ерекшеліктерін зерттеу

2.3.1 Күріштегі биостимуляциялық белсенділікті зерттеу

Цианобактериялық дақылдардың агробиотехнологиялық әлеуетін анықтау үшін зерттеу жүргізу қажет, өйткені микробтық популяциялардың ерекшеліктері бұл жағдайда міндетті түрде көрінбейді. Көбінесе функционалды ерекшелікті жоғалту табиғи микробтық қауымдастық шеңберінде өмір сүру ақысын білдіреді. Цианобактериялардың өсімдіктерге өсуді ынталандырушы әсері олардың заласыздандырушы әсерімен байланысты екендігі көптеген авторлармен атап өтілді. Цианобактериялар штаммдарын қолдану фитогормондардың бөліну процесінің жоғарылауына әкеледі. Өсімдік биостимуляторының әсерін тек өсімдіктердің өсуіне қарай бағалау мүмкін емес, өйткені кейбір сығындылар маңызды метаболиттердің жиналуына әкелетін биохимиялық процестерді қоздыратыны көрсетілген, содан кейін соңғы тауарлық өнімдердің сапалық сипаттамалары жақсарады. Цианобактерия сығындылары сияқты әртүрлі биостимуляторларды қолданып тұқымдарды өңдеу еритін қатты заттар, сыртқы түсі, қаттылығы, жеміс мөлшері сияқты жемістердің коммерциялық сипаттамаларын және фенолдық қосылыстар, органикалық қышқылдар, титрленетін қышқылдық, каротиноидтар және антоцианиндер сияқты қоректік қасиеттерін жақсартатыны анықталды. Сонымен қатар, биостимуляторларды жапырақты қолдану кейбір жағдайларда жылыжайда өсірілген көкөністердегі нитраттар сияқты қажетсіз компоненттердің деңгейін төмендетеді [272].

Цианобактериялар әртүрлі көкөністер мен жемістердің өнімділігін арттыруда тиімді екендігі көрсетілгенімен, қазіргі уақытта өте аз зерттеулер цианобактерияларды ауылшаруашылық өсімдіктеріне қолданудың әсерін зерттеді.

Атап айтқанда, көптеген ғылыми дәлелдер егу алдында күріш пен дәнді дақылдарды биостимуляторлы цианобактерия-

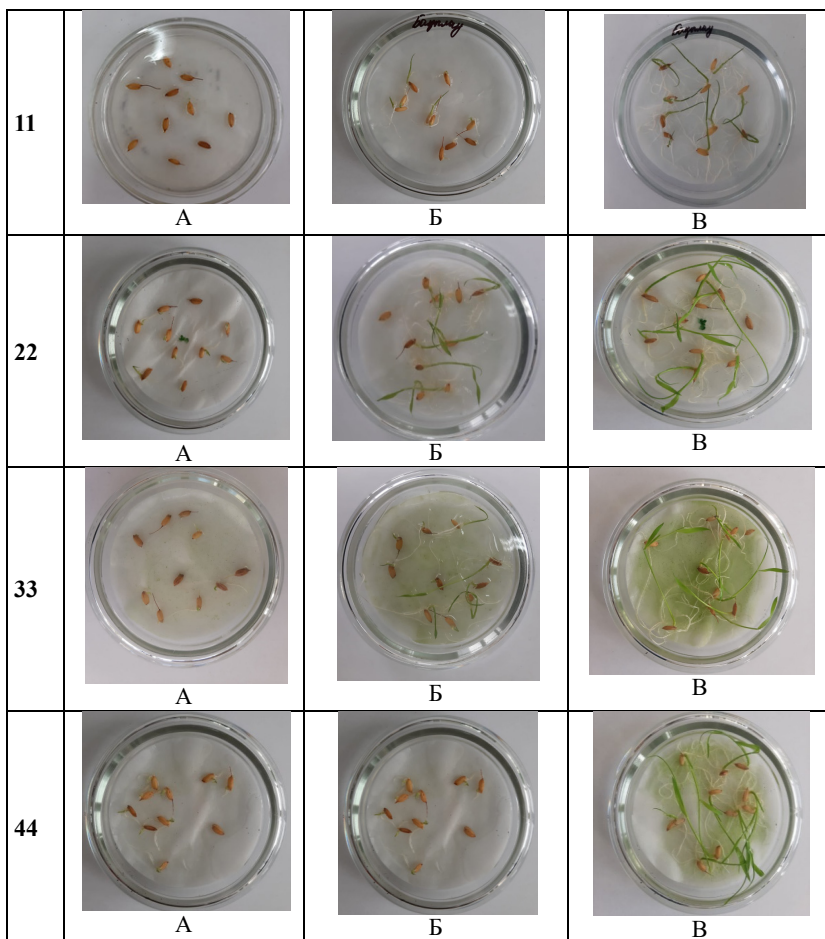
ларға негізделген суспензиялармен өңдеудің маңыздылығын атап өтті. Осы мақсатта біз күріш алқабынан цианобактериялардың бұрын оқшауланған және зерттелген штаммдарының күріш дәніне әсерін анықтадық. Күріш көптеген жылдар бойы Қазақстан Республикасының бірнеше өңірінде өсіріліп келе жатқан маңызды дәнді дақыл болып табылады. Күріш алқаптары-цианобактериялар сияқты микроорганизмдердің өсуіне қолайлы орта болып табылатын уақытша сулы-батпақты экожүйелер.

Егіс алқаптарынан алынған топырақ үлгілері тікелей зерттеліп, өсімдіктердің өсуін ынталандыруға қабілетті фототрофты микроорганизмдер бөлініп зерттелді.

Фототрофты микроорганизмдерді бөліп алу барысында Балқаш ауданы мен Шиелі ауданына қарасты күріш алқаптарынан микробалдырлар мен цианобактериялардың 5 аксеникалық таза штамм бөлініп алынды. *Spirulina sp Sh-8.*, *Chlamydomonas sp. BB-11*, *Phormidium sp Sh-4*, *Oscillatoria pseudogeminate sp BB-11* және *Chlorella vulgaris sp BB-5* таза штамдармен күріштің дәніне зертханалық жағдайда тәжірибе қойылды. Бақылаумен салыстыру барысында өсіп шыққан өскіннің және тамырдың ұзындықтары, жапырақтарының түсі мен жалпақтығы және сабақтарының жуандығы ескерілді.

Тәжірибе қою барысында күріштің дәндері бөлініп алынған штамдармен өңделіп отырды және бақылау ретінде дәндерді тек дистилденген сумен өңдеу жүзеге асылды. Бақылау үдерісі тәжірибенің алғашқы күннен бастап, және әр күні нәтижелері алынды. Дымқыл ортаны ұстап тұруда күнделікті дистилденген сумен фильтр қағазы дымқылданып отырды.

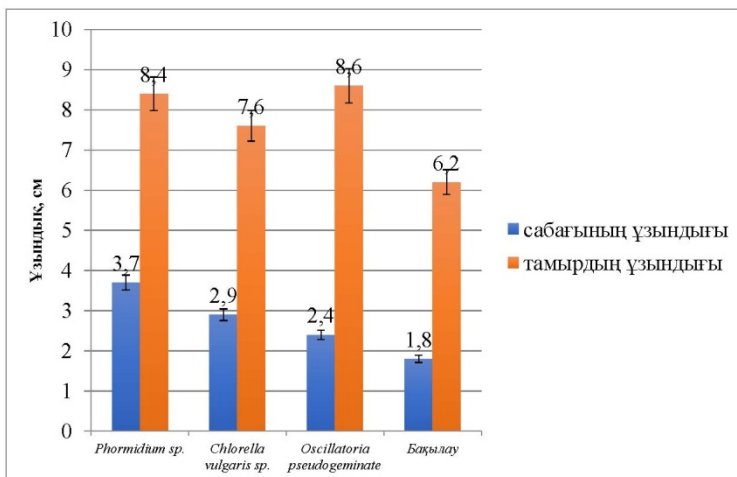
Зертханалық зерттеулер үшін тұқымдар алдымен 2-3 минут ішінде 70% этанолмен өңдеу арқылы зарарсыздандырылды, содан кейін стерильді тазартылған сумен жуылады. Күріш тұқымы цианобактериялар суспензиясына (2 сағат бойы) малынған. Тұқымдарды бір ыдысқа 15 данадан Петри табақшаларына салды. Бақылау тұқымдары стерильді сумен өңделіп, күріш көшеттері 5 күн бойы өсірілді (Сурет 11). Өсуді ынталандырушы, тежеуші немесе бейтарап әсерлердің бар-жоғын бақылау және тәжірибе нұсқаларында тұқымның өнуін, өсімдіктердің тамыры мен сабағының ұзындығын салыстыру арқылы анықтады.



Сурет 11. Күріш дәндеріне таза штамдармен қойылған тәжірибе (2-4) және бакылау (1). 2- *Chlorella vulgaris* sp.BB-5; 3- *Phormidium* sp Sh-4; 4- *Oscillatoria pseudogeminate* sp. BB-11 (дақылдаудың 1 (А), 3 (Б) және 5 (В) күндері).

Цианобактериялық және микробалдырлық өндеудің өсімдіктерге әсерін зерттеу кезінде келесі параметрлер ескерілді: тамыр жүйесінің даму дәрежесі (ұзындығы); биомассаның өнуі (ауа-құрғақ зат бойынша).

Диаграммада келтірілгендей, бөлініп алынған штамдардың бақылаумен салыстырыла отырып, тәжірибе нәтижесінің біршама ерекшеленгені көрсетілген. Күріш дәнінің жер үсті өскіні сабағының ұзындығы бақылауда 1,8 см болса, ең жақсы нәтиже көрсеткен *Phormidium sp.* Sh-4 штамымен өңделгені 3,7 см. Ал, тамырдың ұзындығы бойынша *Oscillatoria pseudogeminate sp.* BB-11 8,6 см болды (сурет 12).



Сурет 12. Тәжірибе қойылған фототрофты микроорганизмдердің бақылаумен салыстыру барысындағы мәндері. Ескерту: алынған мәліметтер орташа есеппен алынған мәндер және зерттеудің 3 күнгі нәтижелері.

Тұқымның өну дәрежесін мына формула бойынша есептелді:

$$\text{өну} = \frac{\text{өнген дәндердің жалпы саны}}{\text{дәндердің жалпы саны}} \cdot 100\%$$

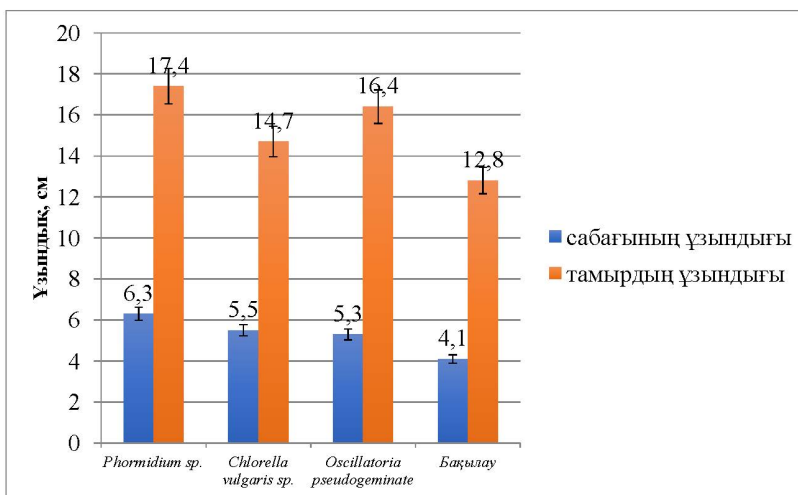
Тұқымның өну пайызын есептеуде арнайы формулаға салына отырып есептелді. Петри табақшасына тәжірибе қоюда 10 күріш дәні алынды. Сол санға шаққанда өну пайызының мәні алынды (кесте 6).

Қойылған тәжірибе ары қарай жалғасты. Төменде келтірілген диаграммада 5-күнгі нәтижелер көрсетілген. Зерттеу барысында алғашқы мәндер негізге алынды, себебі бақылаумен салыстыруда және өнудің қаншалықты қарқынды жүретіндігі ескерілді.

Кесте 6. – Күріш дәнінің өну көрсеткіші (3-күнгі нәтиже)

Штамм	Тұқымның өнуі, %
Бақылау	70±0,5
<i>Oscillatoria pseudogeminate</i> sp. BB-11	80±1,5
<i>Phormidium</i> sp. Sh-4	90±1,0
<i>Chlorella vulgaris</i> sp. BB-5	90±0,5

Ары қарай зерттеуді жалғастыра отырып, келесідей нәтижелер алынды: сабақтың және тамырдың ұзындығы бойынша бақылаумен салыстырғанда *Phormidium* sp. Sh-4 басымдылық танытты. Сабақ ұзындығы – 6,3 см, тамыр ұзындығы – 17,4 см құрады (сурет 13).



Сурет 13. Алынған мәліметтер орташа мәндер және зерттеудің 5 күнгі нәтижелері.

Тұқымның өну пайызы дәл сол қалпында өзгеріссіз қалды. Бақылау 70 пайыз, ал штаммен өңделген дәндердің өнуі 80-90 пайызды құрады (кесте 7).

Кесте 7. Күріш дәнінің өну көрсеткіші (5-күнгі нәтиже)

Штамм	Тұқымның өнуі, %
Бақылау	70±0,5
<i>Oscillatoria pseudogeminate BB-11</i>	80±1,5
<i>Phormidium sp. Sh-4</i>	90±1,0
<i>Chlorella vulgaris sp. BB-5</i>	90±0,5

Тәжірибе нәтижесі бойынша, бес тәулікте 5 штамның ішінен тек 3 штамм, *Phormidium sp Sh-4*, *Oscillatoria pseudogeminate sp BB-11* және *Chlorella vulgaris sp BB-5* өсуді ынталандыратын белсенділік көрсетті.

**2.3.2 Өсуді ынталандыратын белсенділікті
жылыжайлық жағдайында анықтау**

Топырақ микробалдырлары «биогеохимиялық цикл» деп аталатын биологиялық процестің негізгі қатысушылары болып табылады. Олар атмосферадан көміртегі мен азотты бекітуге, фотосинтез жүргізуге және азотты биологиялық бекітуге қабілетті. Нәтижесінде олар топырақтың қоректік заттармен байытылуына айтарлықтай үлес қосады, бұл өсімдіктердің өсуіне ықпал етеді.

Сонымен қатар, топырақ цианобактериялары мен микробалдырлары топырақ құрылымын сақтауда маңызды рөл атқарады. Олар топырақтағы ылғалды сақтауға, эрозияны болдырмауға және оның физикалық қасиеттерін жақсартуға көмектеседі. Олар әрі топырақты қоректік заттармен байыту арқылы органикалық материалдың ыдырауына ықпал етеді.

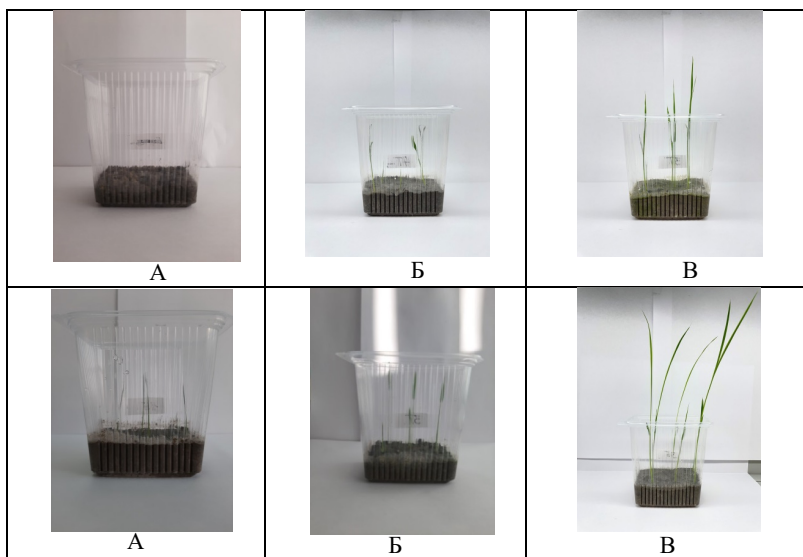
Топырақ микробалдырларын зерттеу олардың топырақ экожүйесінің жұмысына қосқан үлесін жақсырақ түсінуге мүмкіндік береді. Оларды ауыл шаруашылығы, экология және биотехнология сияқты әртүрлі салаларда, соның ішінде биоремедиацияда және биоотын өндірісінде қолдануға болады.

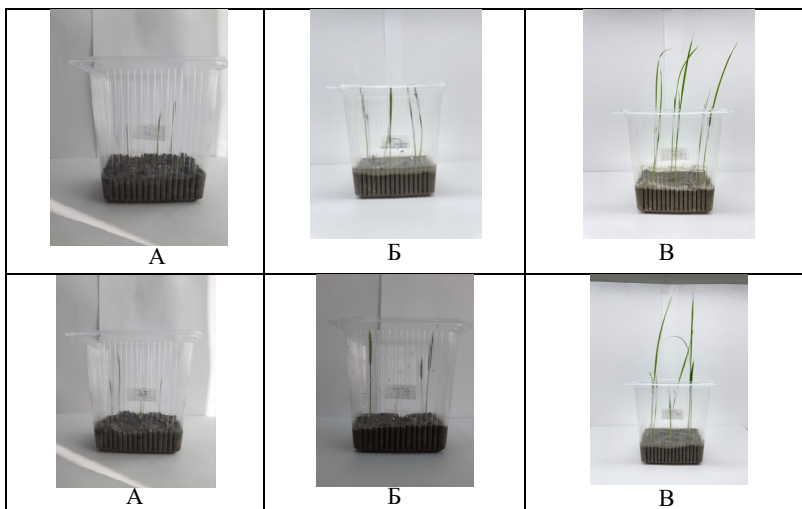
Топыраққа тәжірибе қою барысында міндетті түрде микробалдырлар мен цианобактериялар және күріш дәнінің өнуі үшін топырақтың жеткілікті ылғалды екендігін ескеру қажет, сонымен қатар температура мен жарықты қадағалау маңызды болып

табылады. Ылғалдылықты қамтамасыз ету штамдардың белсенділігін ұстап тұрады және күріш дәні ылғал сүйгіш болғандықтан маңызды этаптардың бірі. Сол себепті де топырақ үлгілеріне тәжірибе қою барысында, ылғалдылықты ұстап тұру үшін күнделікті дистилденген сумен және штамм суспензиясымен өңдеу жүзеге асырылды.

Тәжірибеге өсуді ынталандыратын белсенділік көрсеткен *Phormidium sp Sh-4*, *Oscillatoria pseudogeminate sp BB-11* және *Chlorella vulgaris sp BB-5* штамдары алынды. Бөлме температурасында 23-26°C, арнайы жарықтандырылған сөрелерде тәжірибе орындалды. Тәжірибенің алғашқы күнінен бастап 5-ші және 10-шы күндерінің зерттеу нәтижелері алынып, сол нәтиже негізінде мәліметтер алынды. Бақылау ретінде күріш дәндерін тек дистилденген сумен ғана өңдеу жүзеге асырылды. Топыраққа қойылған тәжірибеде көрнекі болу мақсатында, күріш дәндерінің 6-ы алынды. Осы алты дәнге есептегенде дәннің өну пайызы, жер үсті өскіндерінен сабағының ұзындықтары есепке алынды.

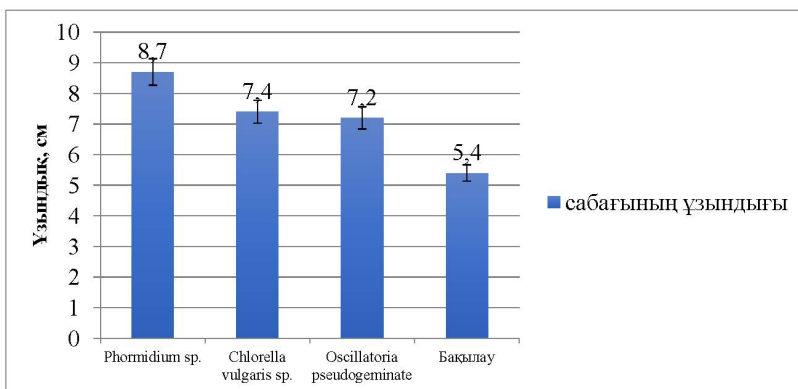
Төмендегі 14 суретте топыраққа қойылған тәжірибе көрсетілген.





Сурет 14. Күріш дәндеріне таза штамдармен қойылған тәжірибе (2-4) және бақылау (1). 2- *Phormidium sp Sh-4*; 3- *Oscillatoria pseudogeminate sp.*; 4- *BB-11 Chlorella vulgaris sp.BB-5* (дақылдаудың 3 (А), 5 (Б) және 10 (В) күндері).

Күріш дәндеріне топырақ үлгісінде тәжірибе қою барысында келесідей нәтиже болды:



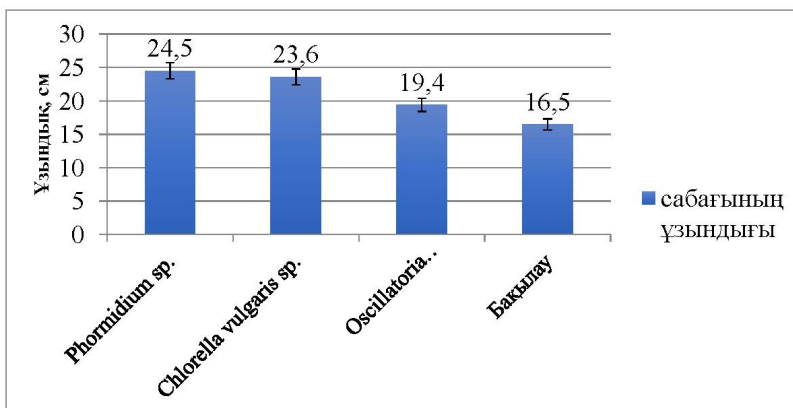
Сурет 15. Тәжірибе қойылған фототрофты микроорганизмдердің бақылаумен салыстыру барысындағы мәндері. Алынған мәліметтер орташа мәндер және зерттеудің 5 күнгі нәтижелері.

Кесте 8. Күріш дәнінің өну көрсеткіші (3-күнгі нәтиже)

Штамм	Тұқымның өнуі, %
Бақылау	66±0,7
<i>Oscillatoria pseudogeminate</i> sp. BB-11	83±0,3
<i>Phormidium</i> sp. Sh-4	100
<i>Chlorella vulgaris</i> sp. BB-5	100

Жаңадан бөлініп алынған *Phormidium* sp Sh-4, *Oscillatoria pseudogeminate* sp BB-11 және *Chlorella vulgaris* sp BB-5 штамдарының топырақта жасалған вегетациялық тәжірибедегі нәтижелері бойынша өсу ынталандыру қасиетке ие екені көрсетілді, яғни сабағының ұзындығы мен тұқымның өну пайызы бақылаумен салыстырғанда жоғары болғандығын көрсетті. Сонымен, күріш дәндерін *Phormidium* sp Sh-4, *Oscillatoria pseudogeminate* sp BB-11 және *Chlorella vulgaris* sp BB-5 штамдарымен өңдеу оңтайлы әсер беріп, өсу ынталандырушы қасиетке ие екенін көрсетті.

Бірақ, қатаң бақыланатын жағдайларда вегетативті тәжірибенің нәтижелері дала жағдайларына дәл көрсетілмеуі мүмкін, сондықтан соңғы деректер күріш алқаптарында тексерілуі керек.



Сурет 16. Алынған мәліметтер орташа мәндер және зерттеудің 10 күнгі нәтижелері.

Кесте 9. Цианобактериялар мен микробалдырлардың фитостимуляциялық белсенділігінің күріш дәндеріне әсері (10-күнгі нәтиже).

Штамм	Тұқымның өнуі, %
Бақылау	66±0,7
<i>Oscillatoria pseudogeminate</i> sp. BB-11	83±0,3
<i>Phormidium</i> sp. Sh-4	100
<i>Chlorella vulgaris</i> sp. BB-5	100

Микробалдырлар мен цианобактериялар ауылшаруашылық өсімдік дақылдардың өнімділігі мен сапасын тұрақты түрде жақсартып алатын биостимуляторларының жаңа жаңартылатын көзі ретінде ғылыми қоғамдастық пен агрохимиялық өнеркәсіптің қызығушылығын арттыруда. Осы фототрофты микроорганизмдерді биостимуляторлар ретінде ауыл шаруашылығында пайдалану синтетикалық тыңайтқыштарға тәуелділікті азайта отырып, бір алқаптан көбірек өнім алуға мүмкіндік береді.

Осы тарауда Балқаш пен Шиелі ауданына қарасты күріш алқабының топырақ сынамаларының альгофлорасын түрлік құрамын зерттеу барысында зерттелген топырақтарының альгофлорасы әртүрлі болды. Топырақта цианобактериялар мен микробалдырлардың әртүрлі түрлері мен түрішілік таксондары анықталды: Cyanophyta – 52, Chlorophyta – 23, Euglenophyta – 3. Күріш алқаптарының топырағында микробалдырлар мен цианобактериялардың алуан түрлілігі бар, бұл жылыжай топырағынан айрықшалаанады. Олар 132 түрішілік таксонды қамтитын 114 түрден тұрады және екі классқа (Cyanophyceae, Chlorellaceae), 7 қатарға (Chroococcales, Spirulinales, Nostocales, Oscillatoriales, Synechococcales, Chlorellales), 25 тұқымдас пен 62 туысқа бөлінеді. Түрлердің әртүрлілігі бойынша 7 қатардың ішінде Oscillatoriales – 71 түр (80 немесе 6.58%), Nostocales – 40 түр (45 немесе 3.70%) және Chlorellales – 32 түр (37 немесе 3.04%) басым. Oscillatoriales қатары 6 тұқымдас пен 12 туыстан тұрады, олардың ішінде формалардың көптігімен Oscillatoriaceae – 46 (55) тұқымдас және Phormidium – 31 (35) туысы жетекші орын алады.

Бөлініп алынған дақылдар ішінен альгологиялық және бактериологиялық таза 5 штамм бөлінді. Оларды атап айтқанда:

- *Chlorella vulgaris* BB-5 микробалдыры;
- *Chlamydomonas* BB-1 микробалдыры;
- *Spirulina sp* Sh-8 цианобактериясы;
- *Phormidium sp.* Sh-4 цианобактериясы;
- *Oscillatoria pseudogeminate sp.* BB-11 цианобактериясы.

5 штамның 3-і күріш өсімдігінің өсуін ынталандыратын нәтиже көрсетті. *Chlorella vulgaris sp.* BB-5 микробалдыры мен *Oscillatoria pseudogeminate sp.* BB-11, *Phormidium sp.* Sh-4 цианобактериялары тәжірибе барысында бақылаумен салыстыра отырып тұқымның өнуі және жерүсті өскіндердің (сабағы) ұзындықтары ескерілді. Бақылаумен салыстырғанда *Chlorella vulgaris sp.* BB-5 және *Phormidium sp.* Sh-4 штамдары 1,5-2,0 есе артық тұқымның өну деңгейін көрсетті. Ал, *Oscillatoria pseudogeminate sp.* BB-11 бақылаудан аса қатты айырмашылық көрсетпеді.

3-ТАРАУ.

ЦИАНОБАКТЕРИЯЛАР DAҚЫЛДАРЫН АУЫЛШАРУАШЫЛЫҒЫНДА ПЕСТИЦИД ЖӘНЕ ФУНГИЦИД РЕТІНДЕ ПАЙДАЛАНУ МҮМКІНШІЛІКТЕРІ

Соңғы уақытта ауылшаруашылық саласы әлем халқының өсіп келе жатқан қажеттіліктерін қанағаттандыру, сонымен қатар қоршаған ортаға әсерді төмендету және болашақ ұрпақ үшін табиғи ресурстарды сақтау мақсатында өнімділікті арттыруға байланысты жаңа қиындықтарға ұшырауда. Өсімдік аурулары дақылдарды өсіру циклі бойына айтарлықтай қауіп төндіреді, сондықтан тиімді шаралар қабылдау және дақылдардың ауруларының алдын алу маңызды. Үлкен ауылшаруашылық аймақтарында бұл тапсырманы орындау кейде қиынға соғады, әсіресе ауылшаруашылық өсімдіктерінің ауруларының тізімі өте үлкен болғандықтан.

Дәстүрлі классификацияға өсімдік аурулары мен олардың қоздырғыштарының бірнеше түрі кіреді. Ауыл шаруашылығындағы ең көп таралған инфекциялардың қатарына бактериялар мен патогендік микроскопиялық саңырауқұлақтар тудыратын өсімдік аурулары жатады.

Өсімдіктердің бактериялық ауруларына тән белгілердің бірі-қоздырғыштардың қолайлы жағдайлар туындағанға дейін ұзақ уақыт бойы дақылдағанда немесе топырақта тыныштықта болу қабілеті. Осыған байланысты мұндай инфекцияның алдын алу және бақылау өте қиын. Бактериозды емдеу бірнеше себептерге байланысты қиын: жоғары берілу жылдамдығы және дақылдарда кездесетін бактерияларда қолданылатын химиялық заттарға төзімділік.

Патогендік саңырауқұлақтар - фермерлердің ең көп кездесетін проблемасы. Бактериялар сияқты, көп жағдайда саңырауқұлақтар дақылдарға тіндердің зақымдануы, stomatalар және су тесіктері арқылы енеді. Зерттеулерге сәйкес, өсімдік ауруларын тудыратын саңырауқұлақтар жыл сайын барлық азық-түлік дақылдарының үштен бірін жояды. Бұл факт адамзат үшін де, экономика үшін де осы мәселенің ауырлығын түсіндіреді.

Фитопатогенді саңырауқұлақтар мен бактерияларға қарсы синтетикалық пестицидтер мен фунгицидтер бірнеше жылдан

бері қолданылып келеді. Алайда синтетикалық фунгицидтерді шамадан тыс пайдалану қоршаған ортаны ластайды және табиғаттағы зиянды заттардың қаупін арттырады [274]. Бактериялық және саңырауқұлақ инфекцияларынан туындаған өсімдік ауруларымен күресудің экологиялық таза әдісі - топырақтың фототрофты микроорганизмдерін, атап айтқанда химиялық агенттерге тәуелділікті төмендететін микро балдырлар мен цианобактерияларды қолдану. Бұл тәсілмен мәдени өсімдіктердің ауруларымен күресудің тиімділігі айтарлықтай артады.

Цианобактериялар биологиялық белсенді қосылыстардың кең спектрін шығарады, мысалы, липопептидтер, аминқышқылдары, май қышқылдары, макролидтер және амидтер [274, 275]. Көптеген цианобактериялар, соның ішінде топырақ бактериялары арнайы токсиндерді шығару арқылы басқа микроорганизмдерге тежегіш әсер етеді. Антибиотикалық әсер ету спектрі әртүрлі цианобактерияларда әртүрлі: бір жағдайда токсин бактерицидтік және алгицидтік әсер көрсетуі мүмкін, екіншісінде тек бактериостатикалық немесе алгостатикалық. Токсиннің түзілу қабілеті түрдің белгісі емес екенін ескеру маңызды, бұл штамм немесе клон қасиеті [276].

Балдыр сығындылары мен цианобактерияларда белоктар, көмірсулар, майлар және полиқанықпаған май қышқылдары сияқты биомолекулалар бар. Биологиялық белсенді қосылыстардан басқа (поли)фенолдар, амин қышқылдары, токоферолдар, Е дәрумені және С дәрумені сияқты антиоксиданттар, сондай-ақ вирусқа қарсы, бактерияға қарсы, антиоксидантты және саңырауқұлаққа қарсы қасиеттері бар фикоцианин, хлорофилл және каротиноидтар сияқты пигменттер. Полифенолдар осы қосылыстардың көп бөлігін құрайды. Ингибиторлық әсер сапониндерге, флавоноидтарға, таниндерге және жүрекке байланысты гликозидтер немесе фенол және сияқты қайталама метаболиттердің болуы каротиноид қосылыстар [277]. Топырақ цианобактерияларының антиоксиданттық белсенділігі ауылшаруашылық өсімдіктерінің жұқпалы ауруларының қоздырғыштарының уытты әсерін азайтуға айтарлықтай ықпал етуі мүмкін екенін атап өткен жөн

Осыған байланысты біз әл-Фараби атындағы ҚазҰУ фото-биотехнология зертханасының фототрофты микроорганизмдер жинағынан цианобактериялардың штаммдарын дәнді өсімдіктердің ауруларын тудыратын бактериялар мен саңырауқұлақтарға қарсы бактерияға қарсы және саңырауқұлаққа қарсы белсенділігі, сондай-ақ олардың антиоксиданттық белсенділігі тұрғысынан зерттелінді.

3.1 Агар ұңғымаларына диффузия әдісімен саңырауқұлаққа қарсы және бактерияға қарсы белсенділікті бағалау

Жұмыста *Spirulina pl.* Calu-532, *Trichormus variabilis* K-31, *Nostoc* sp. J-14, *Oscillatoria brevis* SH-12 цианобактерияларының штамдары қолданылды. Әл-Фараби атындағы ҚазҰУ фото-биотехнология зертханасының фототрофты микроорганизмдер жинағынан алынған. Штаммдар бұрын Қазақстан Республикасының күріш алқаптарынан бөлінген болатын.

200 мл BG-11 балдыр ортасы 10 мл аксеникалық культу-расымен егілді (орташа жасуша тығыздығы $7,0 \times 10^5$ жасуша/л), дақылдар L:D фотопериодтық циклде өсірілді (жарық: қараңғы циклдар) 16:8 сағ, ақ жарық (50-55 мкмоль Фотон М-2с-1) және 25 ± 1 қоректік ортада. Цианобактериялардың оптикалық тығыздығы стационарлық өсу фазасын анықтау үшін әртүрлі штаммдардың оңтайлы өсу жылдамдығына байланысты 2-3 апта ішінде 720 нм-де өлшенді. Цианобактериялардың биомассасы центрифугалау арқылы стационарлық фазада таңдалды. Цианобактериялардың тығыздығының максималды мәні шамамен $1,2 \times 10^8$ жасуша/л болды.

Цианобактерия дақылдары стационарлық өсу кезеңінде 15 минут ішінде 5000 айн/мин центрифугалау арқылы алынды. Цианобактерия тұнбасы 15 мл метанолға, содан кейін 15 мл гексанға, 20 мин шайқалды. Культуралық супрануклеациялық сұйықтықтар мен еріткіш сығындылары 40°C төмен қысымда кептіріліп, одан әрі -10°C температурада сақталды.

Агарланған қоректің отраға егілген фитопатогендердің дақылы бар Петри табактарында тесіктер (лункалар) жасалынып,

зерттелетін цианобактерия дақылдарының сығындылары (60-70%) енгізілген. Петри табақшалары 30°C температурада 48-72 сағат бойы инкубацияланды.

Сынақ ретінде келесі микроорганизмдер қолданылды: *Fusarium oxysporium* (223), *Penicillium hirsutum* (Mb56), *Aspergillus niger* (Mb79), *Bacillus subtilis* (Mb145), *Pseudomonas aeruginosa* (Mb133), *Staphylococcus epidermidis* (Mb66), әл-Фараби атындағы ҚазҰУ биотехнология кафедрасының микроорганизмдер жинағынан алынған.

Теріс бақылау ретінде супернатант қосылмаған орта, оң бақылау ретінде антибиотиктер гентамицин және нистатин (10 мкг) қолданылды.

Бақылау тобындағы бактериялық немесе саңырауқұлақтың өсуі Петри табақшасын толығымен жауып болғаннан кейін колонияның диаметрі өлшенді. Сынақ дақылдарының өсуін тежеу пайызы келесі формула бойынша анықталды [280]:

Колониялардың өсуін тежеу = $[(DC - DT)/DC] \times 100$.

мұндағы DC-сынақ мәдениетінің бақылау колониясының орташа диаметрі, DT-орташа

өңделетін колонияның диаметрі мәдениет сынағы. Барлық сынақтар үш рет қайталанды.

Зерттелген цианобактериялардың 4 сығындысының саңырауқұлаққа қарсы белсенділігінің нәтижелері 17-суретте және 10-кестеде келтірілген. Сынақ дақылы *Fusarium oxysporium* (223) саңырауқұлағына қарсы ең үлкен белсенділікті *Nostoc sp J-14* штаммы көрсетті. Өсудің тежелу аймағы 4 мм±0,2 (36%) құрады, әрі қарай *Trichormus variabilis k-31* және *Oscillatoria brevis SH-12* ұқсас нәтижелермен сәйкесінше 3 мм± 0,3 (27%) және 3 мм± 0,4 (27%), *Spirulina pl. Calu* - 532-2 мм ± 0,3 (18%).

Сынақ дақылы *Penicillium hirsutum* (Mb56) штамына қатысты ең жоғары қарсы белсенділікті *Nostoc sp. J-14* штамы өрсетті, мұнда өсудің тежелу аймағы 12,1 мм ± 0,3 (48%), *Oscillatoria brevis SH-12* - 2 мм ± 0,4 (18%), *trichormus variabilis k-31* және *Oscillatoria brevis SH-12* штамдарында саңырауқұлаққа қарсы белсенділік табылған жоқ.

Aspergillus Niger (Mb79) сынақ дақылына *Trichormus variabilis k-31* штаммы сыналатын басқа штаммдармен салыстырғанда ең

жоғары нәтиже көрсетті – $4 \text{ мм} \pm 0,2$ (40 %), *Spirulina pl* Calu-532 және *Oscillatoria brevis* SH – 12 штамдары ұқсас нәтиже көрсетті-сәйкесінше $3 \text{ мм} \pm 0,4$ (30 %) және $3 \text{ мм} \pm 0,2$ (30%), *Nostoc sp* J – 14 штаммы $2 \text{ мм} \pm 0,3$ (20 %).

Цианобактерия дақылдарының саңырауқұлаққа қарсы белсенділігін бағалау нәтижелері саңырауқұлақтардың өсуін тежейтін аймақтар саңырауқұлақтың сынақ дақылына және цианобактерия штаммына байланысты 0-ден 12 мм-ге дейін өзгертінін көрсетті, бұл ең жоғары нәтиже емес. Бірақ олардың әсері саңырауқұлақ мицелийінің кебуіне және конидия түзілу деңгейінің төмендеуіне әкелетіні көрнекі түрде байқалды. Сондықтан цианобактериялардың зерттелетін штамдарының, әсіресе *Oscillatoria brevis* SH-12 штаммының жоғары фунгистатикалық әсерін атап өтуге болады.

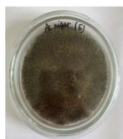
Control-



Fusarium oxysporium (223)



Penicillium hirsutum (Mb56)



Aspergillus niger (Mb79)

Control+



Fusarium oxysporium (223)



Penicillium hirsutum (Mb56)



Aspergillus niger (Mb79)

Spirulina pl. Calu-532



Fusarium oxysporium (223)

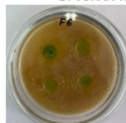


Penicillium hirsutum (Mb56)



Aspergillus niger (Mb79)

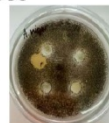
Trichormus variabilis K-31



Fusarium oxysporium (223)



Penicillium hirsutum (Mb56)



Aspergillus niger (Mb79)

Nostoc sp. J-14



Fusarium oxysporium (223)



Penicillium hirsutum (Mb56)

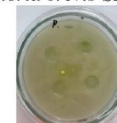


Aspergillus niger (Mb79)

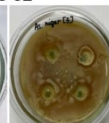
Oscillatoria brevis SH-12



Fusarium oxysporium (223)



Penicillium hirsutum (Mb56)



Aspergillus niger (Mb79)

Сурет 17 - Цианобактериялардың агар ұңғымаларына диффузия әдісімен саңырауқұлаққа қарсы белсенділігі

Кесте-10. Цианобактериялардың саңырауқұлаққа қарсы және бактерияға қарсы белсенділігі

Сынала- тын штамм	Сынақ культурасының өсуін тежеу аймағы, мм (%)					
	<i>Fusarium oxysporium</i> (223)	<i>Penicillium hirsutum</i> (Mb56)	<i>Aspergillus niger</i> (Mb79)	<i>Bacillus subtilis</i> (Mb145)	<i>Pseudomonas aeruginosa</i> (Mb133)	<i>Staphylococcus epidermidis</i> (Mb66)
Контроль+	11±0,2 (100)	25±0,4 (100)	10±0,2 (100)	Өсу жоқ	Өсу жоқ	Өсу жоқ
<i>Spirulina pl.</i> Calu-532	2±0,3 (18%)	-	3± 0,4 (30 %)	12±0,5	16±0,2	13±0,2
<i>Trichormus variabilis</i> K-31	3±0,3 (27%)	-	4± 0,2 (40 %)	7±0,2	4±0,3	6±0,4
<i>Nostoc sp.</i> J-14	4мм±0,2 (36%)	12,1 ± 0,3 (48%)	2± 0,3 (20 %)	5±0,3	2±0,4	7±0,3
<i>Oscillatoria brevis</i> SH-12	3±0,4 (27%)	2 ± 0,4 (18%)	3± 0,2 (30 %)	4±0,5	13±0,3	5±0,3

Зерттелетін цианобактериялардан оқшауланған культуралық супернатанттардың бактерияларға қарсы белсенділігін зерттеу нәтижелері 18-суретте көрсетілген және 10-кестеде келтірілген. *Spirulina pl. Calu-532* штаммының супернатанттары грам-теріс *Bacillus subtilis* (Mb145), *Staphylococcus epidermidis* (Mb66) және *Pseudomonas aeruginosa* (mb133) грам-оң бактерияларға айқын қарсы белсенділікті көрсетті, тежелу аймағы сәйкесінше 12±0,5 мм, 13±0,2 және 16±0,2 болды. Сондай-ақ, ең үлкен бактерияға қарсы белсенділікті *Oscillatoria brevis* SH-12 сыналатын штаммы *Pseudomonas aeruginosa* (Mb133) грам-теріс бактериясының сынақ дақылына қатысты көрсетті, тежелу аймағы 13±0,3 мм болды. Жалпы, цианобактериялардың сынақ штаммдарының бактерияға қарсы белсенділігін бағалау нәтижелері бактериялардың өсуін тежеу аймақтары сынақ культурасына байланысты 2-ден 16 мм-ге дейін ауытқығанын көрсетті, яғни сыналған цианобактериялар штамы бактерияларға қарсы антогонистік қасиетке ие (сурет 18).

Осылайша, осы зерттеудің нәтижелері бойынша, *Nostoc sp* J-14 және *Oscillatoria brevis* SH-12 штаммдары фитопатогенді саңырауқұлақтардың өсуін тежей алады сонымен қатар цианобактериялардың барлық зерттелетін штамдары фунгистатикалық қасиетін көрсетті. Грам-оң және грам-теріс бактериялардың

дырылды. Бақылау үлгісінде тұқымдарды залалсыздандырылған, дистильденген сумен өңделді.

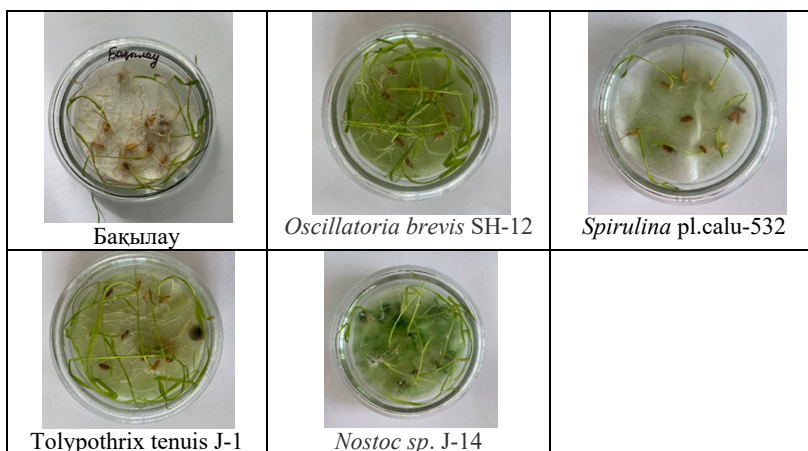
Фунгистатикалық белсенділігін анықтауда бақылау және тәжірибе үлгілері салыстырылып, тұқымның өнуі, тамырдың ұзындығы мен сабықтың ұзындығын бақылау арқылы анықталды.

Зерттелетін цианобактериялардың фунгистатикалық қасиетін бағалау нәтижелері 11-кестеде берілген.

Кесте 11. Күріш дәндеріне цианобактерия штамдарының *Fusarium oxysporum* патогенді саңырауқұлағына әсері (7- күнгі нәтиже)

Штамм	<i>Fusarium oxysporum</i> -мен ластанған		
	Тұқымның өнуі, %	Тамырдың ұзындығы, см	Сабақтың ұзындығы, см
Бақылау	50±1,5	2,2±0,4	2,9±0,1
<i>Spirulina pl.calu-532</i>	70 ± 1,4	5,3 ± 0,5	5,3 ± 0,4
<i>Oscillatoria brevis</i> SH-12	90 ±0,2	7,5 ± 0,2	6,1 ± 0,2
<i>Nostoc sp.</i> J-14	80±2,6	6,4 ± 0,3	7,5 ± 0,2
<i>Tolypothrix tenuis</i> J-1	70±1,2	2,8 ± 0,2	1,8 ± 0,1

Тұқымның өну дәрежесін есептеулерде мына формула бойынша жүргіземіз: $\text{өну} = \frac{\text{өнген дәндердің жалпы саны}}{\text{дәндердің жалпы саны}} \times 100\%$



Сурет 19. Күріш дәндерінің модельдік тәжірибеде өсуі (7- күнгі нәтиже)

Зерттеу нәтижесі бойынша, бақылау үлгілерінде 5 дәндерінің патогенді саңырауқұлақпен ластануы және *Spirulina pl.calu-532*, *Tolypothrix tenuis* J-1 штамдарында 3-4 дәндердің ластануы байқалды. Дәндердің зақымдануы кезінде склеротиялар түзіп, алғашында оның түсі ақ, кейін қара қоңыр түсті болады және тұқым өнгенімен тамыр мойынының шіруі мен сабақтың түбі қоңырлауымен сипатталады. *Nostoc sp.* J-14, *Oscillatoria brevis* SH-12 штамдары бар тәжірибелік үлгілерінде тұқымның саңырауқұлақпен зақымданбай өнуі байқалып, тамыр мен сабақтың бақылау үлгілерімен салыстырғанда қарқынды өскені байқалды.

Әдебиет көздеріне сәйкес, *Fusarium oxysporum* конидиялардың қалыптасуының салыстырмалы қарапайымдылығы саңырауқұлаққа қысқа уақыт ішінде көптеген инфекциялық құрылымдар құруға мүмкіндік береді. Оңтайлы жағдайда бірнеше тәуліктен кейін масақ қабыршақтарында өсімдіктерді жұқтырудың жаңа көзі болып табылатын көптеген конидиялар пайда болады. Өрісте конидийлердің көрінетін массасының пайда болу кезеңі иннокуляция уақытына, өсімдіктердің сезімталдығына, қоршаған орта жағдайына байланысты және орташа есеппен 5-10 тәулікті құрайды.

Өсімдіктердің зақымдануы негізінен токсиндердің әсерінен, сондай-ақ саңырауқұлақ гифаларымен өткізгіш тамырлардың бітелуінен болады.

Nostoc sp. J-14 штамы бақылау үлгісімен салыстырғанда тұқымның өнуі 31,1 % , тамырдың ұзындығы $4,2 \pm 0,1$ см, сабақтың ұзындығы $10,4 \pm 0,1$ см артқаны байқалды. Ал, *Oscillatoria brevis* SH-12 штамын бақылау үлгісімен салыстырғанда тұқымның өнуі 38,5 % , тамырдың ұзындығы $5,3 \pm 0,2$ см, сабақтың ұзындығы $3,2 \pm 0,1$ см артқаны байқалды.

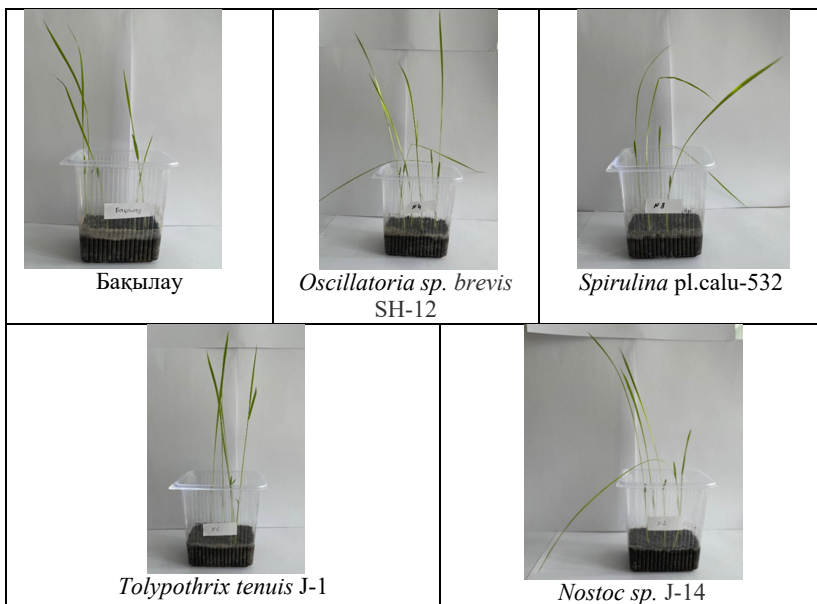
Бұл цианобактерия дақылдарының биологиялық белсенді заттардың, яғни фитогармондар, дәрумендер мен токсиндер өндіре алу қасиетіне байланысты. Патогенді саңырауқұлақтарды едәуір мөлшерде тежей алуы микроцистеин, лингбиатоксин – *a* және апписиатоксиндерге байланысты.

3.3 Күріш дәндеріне микровегетационды тәжірибе

Бөлініп алынған дақылдардың патогенді саңырауқұлақтарға әсерін зерттеудің келесі кезеңі – күріштерге микровегетационды тәжірибе болып табылады.

Микровегетационды тәжірибе үшін арнайы 500 г болатын ыдыстар дайындалып, топырақты алдын ала залалсыздандырылды. Тәжірибе үлгілері цианобактериялардың суспензиямен өңделіп, ылғалдандырылды. Бақылау үлгісінде тұқымдарды залалсыздандырылған, дистильденген сумен өңделді.

Фунгистатикалық белсенділігін анықтауда бақылау және тәжірибе үлгілері салыстырылып, тұқымның өнуі, сабықтың ұзындығы, патогенді сағырауқұлақпен зақымдануын бақылау арқылы анықталды.



Сурет 20. Микровегетациялық тәжірибеде күрішті өсіру (10 – күнгі нәтиже)

Зерттелетін цианобактериялардың фунгистатикалық қасиетін бағалау нәтижелері 12-кестеде берілген.

Кесте 12 . Цианобактерия штамдарының *Fusarium oxysporum* патогенді саңырауқұлағына әсері (10 – күнгі нәтиже)

Штамм	<i>Fusarium oxysporum</i> -мен ластанған	
	Тұқымның өнуі, %	Сабақтың ұзындығы, см
Бақылау	50±1,5	17,4 ± 0,3
<i>Spirulina</i> pl.calu-532	70 ± 1,4	21,7 ± 0,2
<i>Oscillatoria</i> sp. <i>brevis</i> SH-12	90 ±0,2	25,2 ± 0,1
<i>Nostoc</i> sp. J-14	80±2,6	27,3 ± 0,4
<i>Tolypothrix tenuis</i> J-1	70±1,2	20,3 ± 0,4

Зерттеу нәтижесі бойынша, бақылау үлгілерінде және *Spirulina* pl.calu-532, *Tolypothrix tenuis* J-1 қолданылған үлгіде күріш өсімдігінің тамыр мойынының шіруі мен сабақтың түбі қоңырлауы, солуы байқалды. *Spirulina* pl.calu-532 штамы бақылау үлгісімен салыстырғанда тұқымның өнуі 19,9 %, сабақтың ұзындығы $4,3 \pm 0,1$ см артқаны байқалды. Ал, *Tolypothrix tenuis* J-1 штамын бақылау үлгісімен салыстырғанда тұқымның өнуі 19 %, сабақтың ұзындығы $2,9 \pm 0,1$ см артқаны байқалды.

Nostoc sp. J-14, *Oscillatoria* sp. *brevis* SH-12 штамдары бар тәжірибелік үлгілерінде тұқымның саңырауқұлақпен зақымданбай өнуі байқалып, тамыр сабақтың бақылау үлгілерімен салыстырғанда қарқынды өскені байқалды.

Nostoc sp. J-14 штамы бақылау үлгісімен салыстырғанда тұқымның өнуі 31,1 %, сабақтың ұзындығы $9,9 \pm 0,1$ см артқаны байқалды. Ал, *Oscillatoria* sp. *brevis* SH-12 штамын бақылау үлгісімен салыстырғанда тұқымның өнуі 38,5 %, сабақтың ұзындығы $7,8 \pm 0,2$ см артқаны байқалды.

Күріш алқабынан бөлініп алынған *Nostoc* sp. J-14, *Oscillatoria* sp. *brevis* SH-12 дақылдары *Fusarium oxysporum* патогенді саңырауқұлағына фунгистатикалық қасиеті анықталды.

3.4 Цианобактериялардың сыналатын штамдарының антиоксиданттық белсенділігі

Антиоксиданттық белсенділікті тікелей өлшеу мүмкін емес, әдетте антиоксиданттардың зерттелетін молекулалардың тотығу

дәрежесіне әсері анықталады. Ұсынылған әдістер әдетте қарама-қайшы нәтижелерге әкеледі.

Антиоксиданттық белсенділікті өлшеудің көптеген әдістерінің жетіспеушілігі-өлшеу процесінде шынайы субстраттардың болмауы. Көбінесе бос синтетикалық ұзақ өмір сүретін радикалдарға (ABTS, DPPH, AAPH және т.б.) антиоксиданттық белсенділік өлшенеді.

Антиоксиданттық белсенділікті талдау

Бос радикалды жою белсенділігін талдау DPPH

2,2-дифенил-1-пикрилгидразил (ДФПГ) Бос радикалы Тұран және Мамедов әдісімен акцепторлық белсенділікті анықтау үшін пайдаланылды. Сығындылардың бес концентрациясы (0,2 мл, 0,4 мл, 0,6 мл, 0,8 мл және 1,0 мл) және бутилгидроксианизол (ВНА) (оң бақылау үшін) еріткіштермен 4 мл 0,004% ДФПГ метанол ерітіндісімен араластырылды. Қоспалар қараңғыда бөлме температурасында 30 минут инкубацияланды және спектрофотометрде 517 нм-де өлшенді. Бір уақытта әр концентрацияның үш қайталануы жүргізілді. Тазарту белсенділігі (SA) (1) формула бойынша есептелді:

$$SA\% = (Ac-As)/Ac \cdot 100$$

мұндағы Ac-бақылаудың оптикалық тығыздығының мәні (метанол), ал As – сығындыны қамтитын үлгінің оптикалық тығыздығының мәні.

ABTS катион-радикалды сіңіру белсенділігін талдау

2,2'-азино-бис(3-этилбензотиазлоин-6-сульфон қышқылы) (ABTS) катион-акцептор белсенділігі сипаттаған әдіске сәйкес анықталды. Қысқаша айтқанда, құрамында 7 mM ABTS және 2,45 mM калий персульфатын араластыру арқылы дайындалған ABTS радикалды катионы бар ерітінді бастапқы оптикалық тығыздыққа жеткенше 50% метанолмен сұйылтылды, 745 нм-де шамамен $0,70 \pm 0,02$ және 5 түрлі концентрациямен араластырылды (0,05 мг/мл, 0,1 мг/мл, 0,15 мг/мл, 0,2 мг/мл және 0,25 мг/мл) өсімдік сығындылары. Инкубациядан кейін 30 минут ішінде 734 нм-де оптикалық тығыздық оқылды. ВНА оң бақылау ретінде пайдаланылды. Нәтижелер IC50 ретінде белгіленді [279].

В-каротин-линол қышқылын талдау

Шикі сығындылардың антиоксиданттық белсенділігі β-каротин-линол қышқылы сынақ жүйесінің көмегімен бағаланды [280]. 1 мл хлороформда ерітілген 0,2 мг β-каротин (Sigma-Aldrich) 20 мкл линол қышқылына және 200 мг Tween-20 эмульгатор қоспасына қосылды. Содан кейін қоспаны хлороформды кетіру үшін айналмалы буландырғышпен 10 минут бойы 40°C температурада буландырды. Хлороформды 100 мл оттегімен қаныққан тазартылған сумен буландырғаннан кейін, бұл эмульсияның 4,8 мл-і 0,2 мг сынама мен 0,2 бірлік сығындысы бар түтіктерге орналастырылды. Бақылау үлгісі ретінде түтіктерге сығындының орнына 0,2 мл еріткіш (метанол, этанол, ацетон) қосылды. Эмульсия қосылғаннан кейін пробиркалардағы оптикалық тығыздық спектрофотометр (Shimadzu UV-1601, Жапония) арқылы 470 нм толқын ұзындығында өлшенді. Өлшеу 2 сағат ішінде 0,5 сағ аралықпен жүргізілді. Барлық үлгілер үш рет талданды. Стандарт ретінде ВНТ (бөтелкедегі гидрокситолуол) қолданылды. Антиоксиданттық белсенділік келесі теңдеуді қолдана отырып, β-каротинді сәтті ағарту тұрғысынан өлшенді:

$$AA = [1 - (A_0 - A_t / A_0 - A_{t0})] \times 100$$

Мұндағы AA-жалпы антиоксиданттық белсенділік, A₀-үлгіні бастапқы сіңіру, A_t – бақылаудың бастапқы сіңуі, A₀ – 120 минуттан кейін үлгіні сіңіру, A_{t0}-120 минуттан кейін бақылауды сіңіру.

Мыс иондарының антиоксиданттық қабілетінің төмендеуін талдау (CUPRAC)

АПАК әдісі бойынша [281] мыс иондарын төмендететін сығындылардың белсенділігін зерттеді. 0,5 мл сығынды ерітіндісі құрамында CuCl₂·2H₂O (1 мл, 10⁻² M), неocupроин (1 мл, 7,5×10⁻³ M) және ацетат-аммоний буфері (1 мл, 1 M, pH 7.0) бар алдын ала дайындалған қоспамен араластырылды. 450 нм-де сіңіру инкубациядан кейін 30 минут бойы оқылды. Нәтижелер тролокс (mg/g) эквиваленттері түрінде ұсынылған.

Темірді төмендететін антиоксиданттық қабілетін талдау (FRAP)

FRAP талдауы Benzie and Strain әдісі бойынша [282] жүргізілді. 1 мл сығынды ерітіндісі 300 мМ натрий ацетатының буферлік ерітіндісін РН 3,6, 10 мМ TPZT (2,4,6-трис(2-пиридил)-s-триазин) 40 мМ НСІ және 10:1:1 қатынасында 20 мМ FeCl₃ араластыру арқылы дайындалған 2 мл Frap реагентімен біріктірілді./ туралы./ туралы.). Түтіктер 30 минут бойы инкубацияланды, содан кейін 593 нм оптикалық тығыздықты өлшеді. Нәтижелер тролокс (мгТЕ/г) эквиваленттері түрінде ұсынылған.

Қайталама метаболиттердің жалпы санын анықтау

Флавоноидтардың жалпы құрамын талдау

Сығындылардағы флавоноидтардың жалпы құрамы алюминий колориметриялық әдісті [283] қолдана отырып, кверцетиннің (мгQE/г) баламасы ретінде анықталды., 1994). Әрбір сығынды үшін 1 мл метанол ерітіндісі (100 мкг/мл) мен 1 мл алюминий трихлориді (AlCl₃) метанолдағы (2%) ерітіндісінде араластырылды. Сіңіру 1 мл метанол және AlCl₃ жоқ 1 мл өсімдік сығындысынан тұратын бос үлгіге қарсы 10 минуттан соң 415 нм толқын ұзындығында өлшенді. Флавоноидтардың жалпы мөлшері кверцетин стандартын пайдаланып, стандартты қисық сызық арқылы анықталды. 100 мг сығынды немесе фракция үшін кверцетиннің (QE) эквивалентіндегі мәндер миллиграмммен көрсетілді, үш көрсеткіштің орташа мәні қолданылды.

DPPH экспериментінде ВНА (0,019±0,003 IC₅₀, мкг/мл) жақын болмаса да, ең жоғары нәтиже *Spirulina pl. calu-5322* (2,13±0,11 IC₅₀, мкг/мл) және ең төменгі нәтиже *Oscillatoria brevis SH-12* (3,21±0,39 IC₅₀, мкг/мл) болды. ABTS экспериментінде ең жоғары нәтиже *Spirulina pl. calu-5322* (0,18±0,009 IC₅₀, мкг/мл) және *Oscillatoria brevis SH-12* (0,18±0,017 IC₅₀, мкг/мл) болды. Ең төменгі нәтиже *Trichormus variabilis K-31* (0,26±0,002 IC₅₀, мкг/мл).

FRAP экспериментінде ең үлкен мән (2,26±0,16 мг ТЭ/г сығындысы) *Oscillatoria brevis SH-12*, ал ең кішісі *Trichormus variabilis k—31* (0,50±0,01 мг ТЭ/г сығындысы) болды. (2-кесте, 3-сурет). CUPRAC экспериментіндегі ең жоғары нәтиже *Nostoc*

sp J-14 штаммында болды. J-14 ($3,32 \pm 0,03$ мг ТЭ/г сығындысы) ең аз нәтиже *Oscillatoria brevis SH-12* ($0,9 \pm 0,01$ мг ТЭ/г сығындысы) алынған.

β -каротин / линол қышқылын талдау зерттеуінде (%) ең жоғары мән *Trichormus variabilis* K-31 ($66,23 \pm 1,62\%$), ең төменгі мән *Nostoc* sp J-14 ($17,62 \pm 1,14\%$).

13-кесте. Балдырлар сығындыларының антиоксиданттық белсенділігі

Сығынды- лар	IC ₅₀ , μ g/mL DPPH	ABTS	FRAP (mg TE/g extract)	CUPRAC (mg TE/g extract)	β - caroten/ linoleic acid assay(%)
<i>Spirulina pl.</i> <i>calu-532</i>	$2,13 \pm 0,11$	$0,18 \pm 0,009$	$1,33 \pm 0,06$	$1,30 \pm 0,07$	$38,75 \pm 0,88$
<i>Nostoc</i> sp. <i>J-14</i>	$2,42 \pm 0,22$	$0,26 \pm 0,002$	$0,26 \pm 0,01$	$3,32 \pm 0,03$	$17,62 \pm 1,14$
<i>Trichormus</i> <i>variabilis</i> <i>K-31</i>	$2,81 \pm 0,28$	$0,27 \pm 0,011$	$0,50 \pm 0,01$	$1,22 \pm 0,03$	$66,23 \pm 1,62$
<i>Oscillatoria</i> <i>brevis SH-12</i>	$3,21 \pm 0,39$	$0,18 \pm 0,017$	$2,26 \pm 0,16$	$0,9 \pm 0,01$	$20,66 \pm 3,73$
BHA	$0,019 \pm 0,003$	$0,008 \pm 0,004$	-	-	$86,51 \pm 1,34$

Диссертация аясында зерттелген микробалдырлар түрлерінің DPPH және ABTS бос радикалдарды тазарту қызметі (1 мг/мл, IC₅₀), диссертация аясында зерттелген микробалдырлар түрлерінің β -каротинді линол қышқылын талдау қызметі (1 мг/мл, $\pm$ % стандартты қате), диссертация аясында зерттелген микробалдырлар түрлерінің CUPRAC және FRAP талдау қызметі (1 мг/мл (МГ TE/g сығындысы) $\pm$ стандартты қате).

Кесте 14. Балдырлар сығындыларының жалпы флавоноидты құрамы

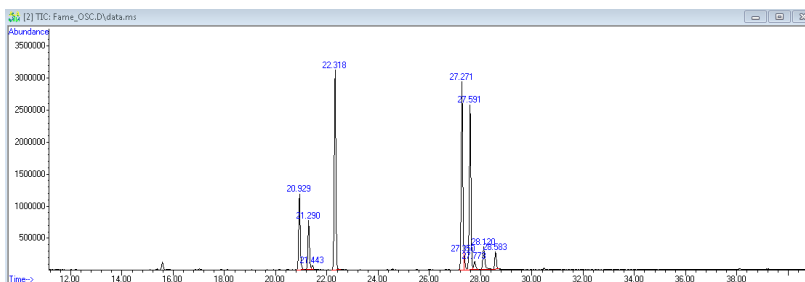
Сығындылар	Флавоноидтардың жалпы мөлшері (mgQE/g DE)
<i>Spirulina pl. calu-532</i>	$7,05 \pm 0,008$
<i>Nostoc</i> sp. <i>J-14</i>	$6,29 \pm 0,053$
<i>Trichormus variabilis</i> <i>K-31</i>	$6,56 \pm 0,139$
<i>Oscillatoria brevis</i> <i>SH-12</i>	$8,08 \pm 0,215$

Әрбір мән орташа $\pm SD$ ($n=3$) түрінде көрсетіледі. DE: Құрғақ сығынды.

Әр түрлі әріптерден кейінгі мәндер айтарлықтай ерекшеленеді еріткіш әсеріне сәйкес $P<0,05$ кезінде.

Бұл зерттеу балдырлар түрлерінің фенолдық компоненттерінің санын зерттеді. Фенолдық қосылыстардың ең көп саны *Oscillatoria brevis* SH-12 ($8,08\pm0,215$ мг ХЭ/г ДЭ) түрлерінде, ең азы *Nostoc sp* J-14 ($6,29\pm0,053$ мг ХЭ/г ДЭ) кездеседі.

Nostoc J-14, *Trichormus variabilis k-31*, *Oscillatoria brevis SH-12* және балдырлардың эфир майлары GCMSD әдісімен талданды. Спирулина мн. Calu-532 талдауының нәтижесінде гексадекади-Нұх қышқылы, 7-гексен қышқылы, пальмитол қышқылы, пальмитин қышқылы, линол қышқылы, линолен қышқылы, ойин қышқылы, элаидин қышқылы, фитол, стеарин қышқылы және экозатриен қышқылы компоненттерінің болуы айқын болды. Май қышқылдарының ішінде ең жоғары нәтиже *Nostoc sp* болды. Ол J-14 типінде пальмитин қышқылының мөлшерінде байқалды (65,155%). Сонымен қатар, балдырлардың кейбір түрлерінде май қышқылдарының арақатынасы жоғары болды. Мысалы; *Tolypothrix tenuis* J-1 ($43,711\%$), *Nostoc sp.* J-14 түрлері сияқты ($34,845\%$), *Spirulina pl.calu-532* ($34,697\%$) және *Trichormus variabilis* K-31. Мұның бәрі балдырлардың құрамындағы эфир майларының құрамы май қышқылдарына бай екенін көрсетеді.



Сурет 21. *C. aucherii* сығындысының HPLC хроматограммасы

15-кесте: Але эфир майларының құрамы

Species Products	<i>Spirulina pl. calt-532</i>		<i>Nostoc sp. J-14</i>		<i>Trichormus variabilis K-31</i>		<i>Oscillatoria brevis SH-12</i>		<i>Tolypothrix tenius J-1</i>	
	%	R.T.	%	R.T.	%	R.T.	%	R.T.	%	R.T.
Hexadecadie Noic acid	-	-	-	-	-	-	10.085	20.929	-	-
7-Hexdecnoic acid	0.661	21.296	-	-	-	-	6.454	21.290	-	-
Palmitoleic acid	3.024	21.439	34.845	21.446	19.183	21.440	0.552	21.290	7.915	21.444
Palmitic acid	34.697	22.317	65.155	22.320	33.327	22.315	25.776	21.443	43.711	22.319
Linoleic acid	16.910	26.650	-	-	9.916	27.270	25.667	22.318	25.344	27.272
Linolenic acid	22.382	27.267	-	-	14.339	27.357	1.320	27.350	-	-
Oeic acid	4.704	27.587	-	-	7.675	27.587	22.563	27.591	-	-
Elaidic acid	4.578	27.771	-	-	7.156	27.770	1.344	27.773	-	-
Phytol	6.056	28.118	-	-	4.926	28.122	3.838	28.120	10.109	28.127
Stearik acid	4.559	28.581	-	-	3.478	28.586	2.391	28.583	12.921	28.584
Ekosatrienaic acid	2.429	32.551	-	-	-	-	-	-	-	-

Осы зерттеуде цианобактериялар мен микробалдырлар фитопатогенді саңырауқұлақтармен биологиялық күресу құралы ретінде перспективалы баламаларды ұсынады, өйткені олар жоғары тиімділікпен әртүрлі химиялық қосылыстар шығарады және айқын антиоксиданттық белсенділікке ие. Бұл микроорганизмдердің өсімдіктердің өсуін ынталандыру мен топырақ құнарлылығын арттыру үшін үлкен потенциалға ие. Топырақтағы цианобактериялардың азотты фиксациялауы, органикалық заттарды сақтаудағы жоғары экологиялық маңызын атап өту қажет. Топырақ құнарлылығын арттыруға бағытталған жаңа биологиялық препараттарды әзірлеу ауылшаруашылығында микро-организмдер негізіндегі препараттарды қолданудың жаңа мүмкіндіктерін ашады және тұрақты жұмыс істейтін микробтық қауымдастықтарға қажеттілікті ескере отырып, биотехнологияның жалпы мәселелерін шешуге пайдаланылуы мүмкін.

Айта кету керек, егіс алқаптарында биопрепараттарды қолдану үшін Фототрофты микроорганизмдердің аборигендік штамдарын пайдалану тиімдірек, сондықтан осы мақалада сыналатын цианобактериялардың штамдары Қазақстан Республикасының күріш алқаптарынан оқшауланған және далалық тәжірибелерден кейін осы өрістерде қолдану үшін ұсынылуы мүмкін.

Бұл жұмыста сыналған фитопатогенді саңырауқұлақтар мен бактерияларға қарсы сыналатын штаммдардың саңырауқұлаққа қарсы және бактерияға қарсы белсенділігін осы цианобактериялар шығаратын белсенді микробқа қарсы қосылыстарға жат-

қызуға болатындығы көрсетілген. Атап айтқанда, фенолды және флавоноидты қосылыстар, олар зерттелетін штамдардың антиоксиданттық белсенділігін және бай май қышқылының құрамын анықтайды. Зерттелетін штаммдар арасында ең айқын бактерияға қарсы және саңырауқұлаққа қарсы әсері *Nostoc sp J-14* және *Oscillatoria brevis SH-12* штаммдарын атап өтуге болады.

4-ТАРАУ.
МОНОДАҚЫЛ МЕН КОНСОРЦИУМДАРДА
ӨСІМДІКТЕРДІҢ ӨСУІН ЫНТАЛАНДЫРАТЫН
БИОСТИМУЛЯТОР РЕТІНДЕ ПАЙДАЛАНУ ҮШІН
ЦИАНОБАКТЕРИЯ ШТАМДАРЫНЫҢ
МҮМКІНШІЛІКТЕРІН АНЫҚТАУ

4.1 Өсімдіктердің өсу биостимуляторлары үшін
микроорганизмдер консорциумдарын қолданудың
теориялық негіздері

Топырақтың құнарлылығы тұрақты үздіксіз өсіру, топырақ эрозиясы, қоректік заттардың жоғалуы, тұз стрессі және химиялық тыңайтқыштарды шамадан тыс пайдалану арқылы төмендейді. Топырақ эрозиясының күшеюі көптеген елдерде жаһандық проблема болып табылады. Сондықтан тыңайтқыштарды қолдану тамырдың өсуіне, қоректік заттардың қолжетімділігіне және өсімдіктердің зиянкестер мен ауруларға төзімділігіне ықпал ететін маңызды фактор болып табылады. Өнімділікті арттырудың экологиялық таза әдісі - химиялық заттарға, атап айтқанда синтетикалық тыңайтқыштарға тәуелділікті азайтуға көмектесетін өсімдік биостимуляторларын қолдану. Цианобактериялар прокариоттық фотосинтетикалық микроорганизмдер болып табылады, олардың физиологиялық және биохимиялық қасиеттеріне, соның ішінде антиоксиданттарына байланысты олар қоршаған ортаның стресс факторларына төзімді болуы мүмкін және био тыңайтқыштарды өндіру үшін агробиотехнологияның маңызды әлеуетіне ие болуы мүмкін.

Соңғы он жылдықта қол жеткізілген дақылдардың өнімділігінің жаһандық артуы мәдени өсімдіктердің зиянкестерімен күресу үшін қолданылатын синтетикалық пестицидтер санының айтарлықтай өсуіне (15-20 есе) әкелді, бірақ жоғары дозаларды қолданудың әсері азаяды - топырақ белсенді түрде құнарлылығын жоғалтады. Ертең химиялық заттарды қолдануды тоқтатса да, топырақ құнарлылығын қалпына келтіру және экологиялық жағдайды жақсарту үшін тағы он жыл қажет болады. Сондықтан ауыл шаруашылығын одан әрі дамыту экологиялық таза техно-

логияларды, соның ішінде агрономиялық пайдалы микроорганизмдерді - PGPB (Plant - Grows Promotion Bacteria) қолдану арқылы мәдени өсімдіктердің өнімділігін айтарлықтай арттыруға бағытталуы тиіс [7].

Осыған байланысты фототрофты бактериялардың көптеген тобы – цианобактериялар осы мәселелерді шешуде назар аударарлық [10]. Ең алдымен, азотты бекітудің болуына байланысты оларға назар аударылады [11] және Әртүрлі топырақ пен гидротермиялық жағдайларға бейімделу қабілетінің кең ауқымын, сонымен қатар олардың өсуін ынталандырушы қасиеттерін ерекше атап өткен жөн. Қолданбалы жағынан пайдалану олар арзан өсіру орталарын және қымбат жабдықты қажет етпейді, биомассаның тез жиналуын қамтитын технологиялар [284]. Сонымен қатар, зерттеулердің жалпы аясында цианобактериялар күріш алқаптарынан басқа агробиотехнологияда жеткілікті зерттелмеген. Сонымен қатар, осы әлеуетті агенттерді қолдану тұздылық пен құрғақшылық сияқты абиотикалық стресстің зиянды әсерін азайтуы мүмкін. Сондықтан организмдердің осы тобына практикалық тұрғыдан назар аудару олардың өсімдіктер мен топырақ микроорганизмдеріне әсерін, сондай-ақ олардың негізінде өсімдіктерге ынталандырушы препараттардың өсуін құруға бағытталған.

Топырақта бактериялар, саңырауқұлақтар, актиномицеттер, қарапайымдылар мен балдырлар бар микроскопиялық тіршілік формалары мекендейді. Олардың негізгі рөлін іс жүзінде бір сөйлеммен сипаттауға болады - өсімдіктерді барлық қажетті қоректік заттармен қамтамасыз ету арқылы құнарлылықты сақтау [285]. Бактериялардың осы түрлерінің арасындағы айырмашылықтарға қарамастан, олардың барлығы өсімдіктердің дамуына әсер ету үшін бірдей механизмдерді пайдаланады - қоректік қосылыстардың қолжетімділігін арттырады және фитогормоналды белсенділікті (тікелей) модуляциялайды немесе биопестицидтер мен иммуномодуляторлар (жанама) рөлін атқара отырып, әртүрлі биотикалық және абиотикалық факторлардың ингибиторлық әсерін азайтады [7].

Өсімдіктердің өсуін ынталандыратын бактериялар (PGPB) өсімдіктердің өсуін күшейтеді, сонымен қатар оларды әртүрлі механизмдер арқылы бірқатар биотикалық және абиотикалық

стресстерден қорғайды, сонымен бірге олардың өздері де әртүрлі факторлардың зиянды әсеріне төзімді болуы керек. Осылайша, ауыл шаруашылығында PGPB пайдалану мүмкін, өйткені ол дақылдардың өнімділігін арттыра отырып, топырақтың денсаулығын сақтаудың тұрақты және экологиялық таза тәсілдерін ұсынады. Сонымен қатар, өсімдіктермен байланысты рgrb биофильмдері колонизация орындарын, қоректік заттардың айналымын қорғауға, патогенді қорғауды күшейтуге және абиотикалық стресске төзімділікті арттыруға қабілетті, осылайша ауылшаруашылық өнімділігі мен дақылдардың өнімділігін арттырады.

Барлық маңызды фитогормондарды - ауксиндерді (индолил-3-сірке қышқылы), гибберелиндерді, цитокининдерді, этиленді, микроорганизмдерді синтездеу арқылы өсімдіктің өсуіне оң әсер етеді [31]. Кейбір микросимбионттар бірден бірнеше экологиялық топтардың өкілдері болып табылады. Мұндай микроорганизмдердің қатарына *Bacillus* және *Pseudomonas* тұқымдасының өкілдері жатады, өйткені бұл бактериялар ризосферада, өсімдіктердің ішкі бөліктерінде және бірқатар зерттеушілердің пікірінше, эпифитті микрофлораның типтік тұрғындары [286]. Эпифитті бациллалар индолил-3-сірке қышқылын синтездеуге қабілетті, оның синтезі триптофан өсімдігінде ИУК прекурсорының жиналуымен байланысты [287]. Жоғары физиологиялық белсенділікпен олар "сау" өсімдік микрофлорасының маңызды бөлігін құрайды, иелерінің өсуін ынталандыруға қатысады, олардың су және минералды қамтамасыз етілуін жақсартады және өсімдік серіктестерінің фитопатогендерге төзімділігінің пайда болуына ықпал етеді [288].

Азотты бекітетін цианобактериялар мен эндофитті бактерияларға негізделген консорциумдар агробиотехнологияда жаңа перспективалар ашады, атмосфералық (молекулалық) азотты бекітуге қабілетті, яғни оны өсімдіктерге қол жетімді күйге келтіреді. Консорциумдар ауыл шаруашылығы үшін өте маңызды. Олардың қызметі арқылы топырақтың азотты қоры үнемі толықтырылып отырады, бұл оның құнарлылығына ықпал етеді.

Заварзин микробтық қауымдастық түріндегі биопрепараттарды қолдану моно дақылды биопрепараттарға қарағанда экономикалық маңыздылық бойынша асып түсетіндігін айтты [289].

«Консорциум» (*consortium*) сөзі латын тілінен аударғанда «Қатысу» мағынасын білдіреді, бірақ *consort* және *consortium* сөзінің биологиялық ағылшын тілді әдебиетінде бірлестіктің қатысушылары және әртүрлі организмдардың бірлесіп өмір сүруі секілді мағынаны білдіреді. Бактериялардың номенклатуралары бойынша 31 Халықаралық кодекстің ережесінде айтылған: "Консорциум - бұл екі немесе одан да көп организмдердің жиынтығы, қауымдастығы". Ғылыми әдебиеттерде ұзақ жылдар бойы микроорганизмдардың бірлестігі "аралас дақылдар", «қауымдастық», «ассоциациялық дақылдар», «бірлескен дақылдар» деп аталып келді. Беркелюкс биотехнологияның мақсаттары үшін ғылыми атауды енгізу мақсатында «табиғи» көздерден бөлініп алынған «жасанды» бөлінбейтін бір тұтас функционалды бірлестікті сипаттауда соңғы кезде «консорциум» терминін қолдану ұсынылды [290].

Монодақылдармен салыстырғанда микроорганизм консорциумдарының бірнеше артықшылығын атап өтуге болады, олар, әмбебаптық; консорциумға кіретін түрлердің санына байланысты өздігінен реттелуге қабілеттілік; құрам бойынша біртекті емес субстраттарды пайдаға асыру, серіктес микроорганизмдердің тіршілік әрекетінің барысында түзілген өнімдерді құндылығы төмен орталарда пайдалана алу кез-келген консорциумдардың құруда аддитивтік, синергизмдік немесе антагонизмдік қатынас қалыптасу мүмкін немесе ол симбиотикалық деңгейдегі қатынасқа ауысуы мүмкін [291].

Цианобактериялармен және гетеротрофты бактериялардың арасындағы консорциумдарды құрастыруда организмдардың өзара әрекеттерінің мүмкіндіктері толық зерттелмеген. Мұндай консорциумдардың цианобактериялар есебінен ортаны азот және көміртек көздерімен байытуы тым құнсыз орталарды қолданудың перспективтілігін арттырған.

Консорциумның микробиологиясы бойынша мәліметтерге шолуды қорытындылай келе микроорганизмдардың аралас дақылдарынан биопрепараттар жасау перспективтілігі анық болғанымен, олардың тұрақтылығы жайлы мәліметтер жеткіліксіз екендігін атап өту қажет.

Бұрын атап өтілгендей, топырақ аймағындағы нақтылы мерзімде азотфиксацияның процесін көбінесе топырақтағы хемотропты бактериялар емес цианобактериялар жүзеге асырады. Қолайсыз жағдайларға тұрақтылығының жоғарылығы оларға деген қызығушылықты тудырады.

Цианобактериялар сан түрлі микроорганизмдермен бірге күрделі қауымдасытық құрып тіршілік етеді. Бұл табиғи микрофлораны агрономиялық маңызды микрофлораға алмастыру туралы ойды алып келді.

Сондай-ақ жасанды копозиттер аддитивті немесе синергиттік эффект бойынша азотфиксацияны қарқындатады. Бағдарламалалған цианобактерия негізіндегі копозиттерді құру мүмкіншілігі тек таза дақылмен жұмыс істеу кезінде туады [292].

4.2 Цианобактериялар штамдарының эндофитті бактериялармен консорциумда өсуін ынталандыратын белсенділігін анықтау

Бұл зерттеуде *Nostoc sp. J-14*, *Trichormus variabilis K-31*, *Oscillatoria brevis SH-12* және *Spirulina pl. Calu-532* болды. *Bacillus velezensis FH-1* және *Brevundimonas diminuta* NYM3 цианобактерияларының төрт штаммының өсуін ынталандыру белсенділігі зерттелді. Жұмыста *Nostoc sp J-14*, *Trichormus variabilis K-31*, *Oscillatoria brevis SH-12* және *Spirulina pl.* Әл-Фараби атындағы ҚазҰУ фотобиотехнология зертханасының фототрофты микроорганизмдер жинағынан алынған цианобактерияларының штамдары қолданылды. Штаммдар бұрын Қазақстан Республикасының күріш алқаптарынан бөлінген болатын. Сондай-ақ Тяньцзинь индустриалды биотехнология институтының *Bacillus velezensis FH-1* және *Brevundimonas diminuta* NYM3 штамдары. Өсуді ынталандыратын белсенділікті анықтау үшін Nei 5 You 8015 индикаторы түріндегі үш сызықты гибридті күріштің тұқымдары пайдаланылды.

Nostoc sp J-14, *Trichormus variabilis K-31*, *Oscillatoria brevis SH-12* және *Spirulina pl. Calu-532* цианобактерияларының штамдары BG-11 ортасында 7 күн бойы 27°C температурада өсірілді. 10 мл аксен культурасы бар 200 мл BG-11 балдыр ортасы егілді

(жасушалардың орташа тығыздығы да 1×10^8 КОЕ/мл құрады). Цианобактериялардың оптикалық тығыздығы стационарлық өсу фазасын анықтау үшін әртүрлі штаммдардың оңтайлы өсу жылдамдығына байланысты 2-3 апта ішінде 720 нм-де өлшенді. Цианобактериялардың биомассасы центрифугалау арқылы стационарлық фазада таңдалды.

Bacillus velezensis FH-1 және *Brevundimonas diminuta* NYM3 айналмалы шайқағышта (180 айн/мин) LB ортасында 72 сағат бойы 30°C температурада өсірілді. Бактериялардың саны микроскоппен есептелді. Бактериялық сорпа ағын сумен 1×10^8 КОЕ/мл дейін сұйылтылды.

Топырақ (рН 7,69, органикалық заттар 17,80 г / кг, жалпы N 3,00 г/кг, қол жетімді N 37,33 мг / кг, жалпы Р 0,39 г/кг, қол жетімді Р 9,57 мг/кг, жалпы К 8,87 г / кг және қол жетімді К 61,84 мг/кг) Алматы облысы Балқаш ауданының күріш алқаптарынан алынған.

Таңдалған топырақ үлгісі ауада кептіріліп, мұқият араластырылды, содан кейін өсімдік қалдықтарын кетіру үшін електен өткізілді (0,5 см елек). Әр пластикалық кастрюльге он үш күріш тұқымы себілді (диаметрі 8 см, биіктігі 10 см), құрамында 240 г топырақ бар. Егістен кейін 5 күн өткен соң, бірдей өсіндісі бар 11 күріш көшеті сақталды. Содан кейін ыдыстардағы топырақ 30 мл инокулянтпен немесе оған теңестірілген суға малынған.

16 өңдеу жүргізілді:

- (1) *Bacillus* FH-1 (F) сіндірілген топырақ,
- (2) *Brevundimonas* NYM-3 (N) сіндірілген топырақ,
- (3) *Trichormus variabilis* K-31 (K) сіндірілген топырақ,
- (4) *Nostoc sp* J-14 (J) сіндірілген топырақ.
- (5) *Bacillus* FH-1 және *Brevundimonas* NYM-3 (FN) тең пропорцияларына малынған топырақ,
- (6) *Trichormus variabilis* k-31 және *Nostoc sp* J-14 (KJ), тең пропорцияларымен сіндірілген топырақ.
- (7) *Bacillus* FH-1 және *Nostoc sp* J-14 (FJ), тең пропорцияларына сіндірілген топырақ.
- (8) *Bacillus* FH-1 және *Trichormus variabilis* K-31 (FK) тең пропорцияларына сіндірілген топырақ,

- (9) *Brevundimonas* NYM-3 және *Trichormus variabilis* K-31 (NK) тең пропорцияларына сіндірілген топырақ,
- (10) *Brevundimonas* NYM-3 және *Nostoc sp J-14* (NJ), тең пропорцияларына сіндірілген топырақ.
- (11) *Brevundimonas* NYM-3+ *Bacillus* FH-1 + және *Nostoc sp J-14* + *Trichormus variabilis* K-31 (NFJK), тең пропорцияларына сіндірілген топырақ.
- (12) *Bacillus* FH-1+ *Brevundimonas* NYM-3 + *Trichormus variabilis* k-31 (FNK) тең пропорцияларына сіндірілген топырақ
- (13) *Bacillus* FH-1+ *Brevundimonas* NYM-3 + *Nostoc sp J-14* (FNJ) тең пропорцияларына сіндірілген топырақ.
- (14) *Bacillus* FH-1+ *Trichormus variabilis* K-31 + *Nostoc sp J-14* (FKJ) тең пропорцияларына сіндірілген топырақ. J-14 (FKJ)
- (15) *Brevundimonas* NYM-3+ *Trichormus variabilis* K-31 + *Nostoc sp J-14* (NKJ) тең пропорцияларына сіндірілген топырақ.
- (16) Суға сіндірілген топырақ (СК).

Эксперименттің бүкіл кезеңінде әр өңдеудің тоғыз қайталануы болды. Құмыра салыстырмалы ылғалдылығы 75% және 16 сағаттық жарықпен өсетін камераға (СІМО, Шанхай, Қытай) кездейсоқ орналастырылды. Содан кейін температура бір жапырақты кезең үшін күндіз 28°C / түнде 24°C, екі жапырақты кезең үшін күндіз 28°C / түнде 25°C, ал басқа кезеңдер үшін күндіз 28°C / түнде 22°C деңгейінде орнатылды. Құмыралар әр 48 сағат сайын 30 мл суарылды, ал күріш ыдыстарының орналасуы кездейсоқ өзгертілді.

Себуден 16 күн өткен соң, қосымша талдау үшін әр өңдеудің алты қайталануы кездейсоқ таңдалды. Әр құмырадан өсімдіктер жиналып, өсу параметрлерін, соның ішінде ұзындығын, массасын жаңа және құрғақ, сызғыш пен электронды таразыны (Меттлер Толедо, Шанхай, Қытай) қолдана отырып анықтау үшін тамырлар мен өркендерге мұқият бөлінді. Сонымен қатар, ризосфералық топырақ үлгілері әр өңдеуден кейін алынып, 4°C және -80°C температурада сақталды.

Өсу - өсімдіктердің өндірістік процесінің маңызды факторларының бірі. Дамудың бастапқы кезеңдерінде вегетативті органдардың белсенді өсу қарқыны бар ауылшаруашылық дақылдары агроценоздағы жоғары бәсекеге қабілеттілікпен сипатталады.

Осылайша біз *Brevundimonas* NYM-3, *Bacillus* FH-1, *Nostoc* sp. J-14 и *Trichormus variabilis* K-31 бактерияларының өсу белсенділігін зерттедік.

Өсуді ынталандыратын белсенділікті зерттеу нәтижелері 1-суретте және 3-кестеде келтірілген. Эксперимент барысында алынған нәтижелерге сәйкес Excel бағдарламасының көмегімен тұқым көшеттерінің орташа арифметикалық орташа ұзындығы мен стандартты қателігі есептелді (22-сурет).



Сурет-22. Тәжірибелі микроорганизмдердің бидай өсуіне әсері

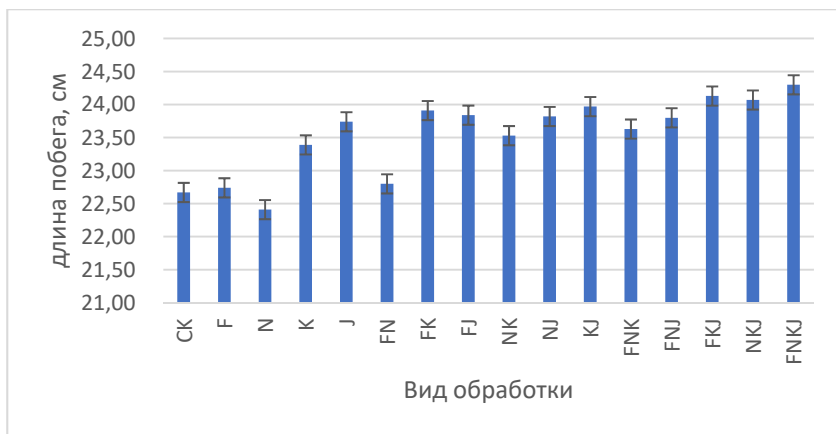
16-кесте - Сынақ микроорганизмдерімен өңдеуден кейін күріштің морфометриялық көрсеткіштерін өлшеу нәтижелері

№	Өңдеу түрі	Өркеннің ұзындығы (см)	Жер массасының құрғақ салмағы (б)
1	2	3	4
1	суға малынған топырақ (СК)	22,67	0,1799
2	сіңірілген топырақ <i>Bacillus</i> FH-1 (F)	22,74±0,08	0,1954±0,0002
3	сіңірілген топырақ <i>Brevundimonas</i> NYM-3 (N)	22,41±0,03	0,1841±0,0002
4	сіңірілген топырақ <i>Trichormus variabilis</i> K-31 (K)	23,39±0,01	0,2038±0,0003
5	сіңірілген топырақ <i>Nostoc</i> sp. J-14 (J)	23,74±0,02	0,2082±0,0001
6	тең пропорцияда суланған топырақ <i>Bacillus</i> FH-1 және <i>Brevundimonas</i> NYM-3 (FN)	22,8±0,03	0,1991±0,0002

1	2	3	4
7	тең пропорцияда суланған топырақ <i>Bacillus</i> FH-1 және <i>Trichormus variabilis</i> K-31 (FK)	23,91±0,02	0,2175±0,0001
8	тең пропорцияда суланған топырақ <i>Bacillus</i> FH-1 және <i>Nostoc</i> sp. J-14 (FJ)	23,84±0,02	0,2217±0,0002
9	тең пропорцияда суланған топырақ <i>Brevundimonas</i> NYM-3 және <i>Trichormus variabilis</i> K-31 (NK)	23,53±0,01	0,2194±0,0003
10	тең пропорцияда суланған топырақ <i>Brevundimonas</i> NYM-3 және <i>Nostoc</i> sp. J-14 (NJ)	23,82±0,02	0,2215±0,0002
11	тең пропорцияда суланған топырақ <i>Trichormus variabilis</i> K-31 және <i>Nostoc</i> sp. J-14 (KJ)	23,97±0,03	0,2287±0,0001
12	тең пропорцияда суланған топырақ <i>Bacillus</i> FH-1, <i>Brevundimonas</i> NYM-3 және <i>Trichormus variabilis</i> K-31 (FNK)	23,63±0,01	0,2239±0,0004
13	тең пропорцияда суланған топырақ <i>Bacillus</i> FH-1, <i>Brevundimonas</i> NYM-3 және <i>Nostoc</i> sp. J-14 (FNJ)	23,8±0,12	0,2224±0,0001
14	тең пропорцияда суланған топырақ <i>Bacillus</i> FH-1, <i>Trichormus variabilis</i> K-31 және <i>Nostoc</i> sp. J-14 (FKJ)	24,13±0,02	0,2303±0,0003
15	тең пропорцияда суланған топырақ <i>Brevundimonas</i> NYM-3+, <i>Trichormus variabilis</i> K-31 және <i>Nostoc</i> sp. J-14 (NKJ)	24,07±0,01	0,2298±0,0001
16	тең пропорцияда суланған топырақ <i>Brevundimonas</i> NYM-3+ <i>Bacillus</i> FH-1 + және <i>Nostoc</i> sp. J-14 + <i>Trichormus variabilis</i> K-31 (NFJK)	24,3±0,02	0,2352±0,0003

Зерттеу нәтижелері барлық зерттелетін бактериялардың штамдары тұқымның өнуіне және өсімдіктердің өсуіне оң әсер еткенін көрсетті. Төртінші күні бидай шөптері тәжірибелі нұсқаларда пайда бола бастады. Әрі қарай тенденция аздап өзгере бастады. Монокультурадағы өскін ұзындығын өлшеу кезінде

өсуді ынталандыратын ең үлкен белсенділікті *Nostoc sp J-14* цианобактериялық штамм көрсетті, өңдеу кезінде өскіннің орташа ұзындығы $23,74 \pm 0,02$ см болды, содан кейін *Trichormus variabilis K-31* $23,39 \pm 0,01$ штаммы болды.

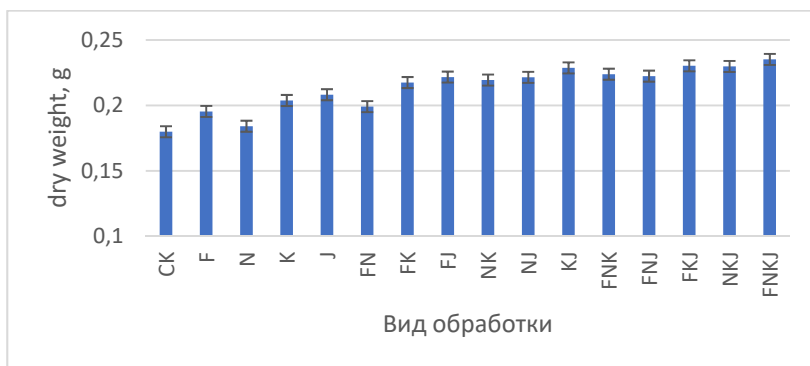


Сурет 23. Өсудің 16-шы күніне микроорганизмдермен өңделген күріш өсіндісінің ұзындығын өлшеу нәтижелері.

Сонымен қатар, консорциумдағы өсу белсенділігі айтарлықтай артып келе жатқанын байқауға болады, сондықтан *Brevundimonas* NYM-3+ *Bacillus FH-1* + және *Nostoc sp J-14* + *Trichormus variabilis K-31* (NFJK) барлық сыналатын штаммдарының консорциумы ең жоғары нәтиже көрсетті - $24,3 \pm 0,02$ см. Бұдан әрі *Bacillus FH-1* + *Trichormus variabilis k-31* + *Nostoc sp J-14* (FKJ) штаммдарының консорциумы және *Brevundimonas* NYM-3+ *Trichormus variabilis K-31* + *Nostoc sp J-14* (NKJ) қателіктерді ескере отырып, сәйкесінше $24,13 \pm 0,02$ см және $24,07 \pm 0,01$ см ұқсас нәтижелер көрсетті. Зерттелетін цианобактериялардың штамдары тек монокультураларда ғана емес, құрамында цианобактериялар бар барлық консорциумдар жақсы нәтиже көрсетті.

Күріштің құрғақ салмағын анықтау нәтижелері 24-суретте көрсетілген. Деректерге сәйкес, *Brevundimonas* NYM-3+ *Bacillus FH-1* + және *Nostoc sp J-14* + *Trichormus variabilis K-31* (NFJK) - $0,2352 \pm 0,0003$ г/л. әрі қарай консорциумымен өңдеу кезінде

күріштің жердегі массасының ең құрғақ салмағы анықталды. Бірдей нәтижемен *Brevundimonas NУМ-3+* консорциумдары, *Trichormus variabilis K-31* және *Nostoc sp. J-14 (NKJ)* және *Bacillus FH-1*, *Trichormus variabilis K-31* және *Nostoc sp. J-14*-сәйкесінше $0,2303 \pm 0,0003$ г/л және $0,2298 \pm 0,0001$ г/л консорциумы тұқымдарды өндеген кезде жоғары нәтиже болды.



Сурет 24. Өсірудің 16 тәулігіне микроорганизмдермен өңделген күріш дәндерінің құрғақ салмағын өлшеу нәтижелері

PGPB консорциумдарын пайдалану арқылы дәнді дақылдар сияқты дақылдардың өнімділігін арттыру азық-түлік шикізатының тапшылығы мен егістік жерлердің деградациясын шешудің перспективалы тәсілі болып табылады. Осы жұмыста шешілетін негізгі мәселелер цианобактериялардың топырақ штаммдарының антиоксиданттық белсенділігін зерттеу, сондай-ақ монокультуралар мен консорциумдағы цианобактериялардың биостимуляциялық әсерін бағалауға болды.

PGPB физиологиялық және биохимиялық белсенділігімен, атап айтқанда цианобактериялармен олардың өсімдіктердің су балансын сақтауға және стресс кезінде оттегінің белсенді түрлерін бейтараптандыруға маңызды үлес қосатын өсімдіктерді қорғаудың осмопротекторлық және антиоксиданттық жүйелерін іске қосу қабілеті байланыстырылады. Бидай өсімдіктерінде антиоксидантты ферменттердің (пероксидаза, каталаза, супероксид дисмутаза және т.б.) белсенділігінің индукцияланған жоғарылауы және ферментативті емес сипаттағы антиоксидант-

тардың (пролин, цистеин, глутатион) жинақталуы туралы көптеген деректер бар [293].

Бірқатар ғалымдар *Bacillus* және *Brevundimonas* тұқымдасының әртүрлі штаммдарының ауылшаруашылық өсімдіктеріне өсуін ынталандыратын әсерін анықтады [294-296]. *Bacillus amyloliquefaciens* ВКПМ В-10642, *B. amyloliquefaciens* ВКПМ В-10643, *B. subtilis* ВКПМ-10641 штаммдарының қоспасын сынау бойынша көпжылдық зертханалық, далалық және өндірістік тәжірибелерде әртүрлі дақылдарда олардың өсуін ынталандыратын және фунгицидтік әсері дәлелденді [297].

Күріш дақылдарына өсуді ынталандыратын әсерді анықтау экспериментінің нәтижелерін талдай отырып, сыналатын цианобактериялардың азотты бекітетін штамдары *Trichormus variabilis* K-31 және *Nostoc sp. J-14* *Bacillus FH-1* және *Brevundimonas* NYM-3 бактерияларымен салыстырғанда жоғары өсу белсенділігін көрсетті. Мүмкін, цианобактериялардың әсерінің жоғары әсері олардың биологиялық белсенді заттарды өндіруімен ғана емес, сонымен қатар азотты бекітетін қасиеттерімен де түсіндіріледі. Цианобактериялардың осы екі штаммының да нитрогеназа белсенділігі жоғары екендігі бұрын хабарланған [13].

Сондай-ақ, осы жұмыстың нәтижелері бойынша цианобактериялардың *Bacillus FH-1* және *Brevundimonas* NYM-3 штаммдарының өсуін ынталандыратын қасиеттеріне оң әсерін көруге болады. Өйткені монокультураларда бұл бактериялардың өсу әсері цианобактериялармен консорциумға қарағанда төмен болды. Мұнда өсімдіктердің эндофитті бактериялармен өзара қарым-қатынасын қалыптастырудағы цианобактериялардың рөлін атап өту маңызды [298, 299]. Жалпы, әдеби деректерден цианобактериялар тірі организмдердің көптеген топтарымен: микробалдырлармен, фотосинтетикалық емес бактериялармен, саңырауқұлақтармен, мүктермен, папоротниктермен, жоғары сатыдағы өсімдіктермен, сондай-ақ протистермен және көптеген жануарлармен симбиозға түсе алатындығы бұрыннан белгілі [300]. Цианобактериялар бактериялар үшін үнемі жаңарып отыратын энергия көзі ретінде әрекет етеді. Өз кезегінде бактериялар көмірқышқыл газын өндіруді белсендіреді және оттегінің мөлшерін азайтады, цианобактерия жасушаларының жанындағы

органикалық заттарды ыдыратады, оларды витаминдермен (тиамин, рибофлавин және цианкобаламин) қамтамасыз етеді [301]. Микробалдырлар мен бактериялар бірге өсірілгенде, өсетіні хабарланды микробалдырлардың өнімділігі сияқты пайдалы заттарды өндіруде жалпы липидтер, көмірсулар және хлорофиллдердегідей болды [302].

Топырақта микробалдырлар мен цианобактериялар, сондай-ақ гетеротрофты PGPBS азот фиксаторлары, органикалық аккумуляторлар және биостимуляторлар сияқты маңызды экологиялық рөл атқарады, олар топырақтың өнімділігін жақсарту және органикалық заттармен байыту үшін пайдаланылуы мүмкін, сонымен қатар бактериялармен әсерлі симбиотрофиялық серіктестіктер жасайды [285].

Сондай-ақ белгілі жұмыстар мұнда ауылшаруашылық өсімдіктерінің тағамдық құндылығын арттыру үшін өсімдіктердің өсуіне ықпал ететін бактериялар консорциумдарын (PGPB) пайдалану нәтижелері бактерияларды қолдану олардың өсуін ынталандыратын қасиеттері мен тағамдық құндылығын айтарлықтай арттыратынын көрсетеді [303, 304]. Бір қызығы, біздің зерттелген *Bacillus FH-1* + *Brevundimonas NYM-3* + *Trichormus variabilis K-31* және *Nostoc sp J-14* консорциумын қолдану, бақылау мен монокультурамен салыстырғанда өте жоғары белсенділікке ие болды. Бактериялық консорциумдардың өсімдіктерге әртүрлі көзқарастардан пайдасын көрсететін бірнеше зерттеулер бар. Мысалы, Neha Pandey et al., 2023 *Oryza sativa* L көшеттерін өндеудегі бактериялық консорциумдар H_2O_2 деңгейін төмендететінін және антиоксидант деңгейін сақтайтынын көрсетті [303]. Тағы бір зерттеу көрсеткендей, металдардың күйзелісі жағдайында өсімдіктердің жоғары сезімтал антиоксиданттық белсенділігі модуляцияланады, бұл бактериялық консорциумдардың металдардың өсімдіктердің тотығу зақымдалуына қарсы мелиоративті әсеріне әкеледі.

Өсуге ықпал ететін консорциумдардың антиоксиданттық қасиеттері мен әсерін қарастыратын осындай зерттеулер аз емес болғанымен, дақылдардың тағамдық құндылығын арттыру үшін фототрофты микроорганизмдерді қолданатын консорциумдарды пайдалану бойынша зерттеулер өте аз. Мысалы, Cai et al *Bacillus*

және арбускулярлы микоризальды саңырауқұлақтардың бірлескен егілуін зерттей отырып, өсімдік тамыр ауруларын өте жақсы емдеуді көрсетті [305]. Кумар және басқалар ризосфералық микроорганизмдердің жеке немесе біріктірілген түрде топырақ-өсімдік жүйесіне көпфункционалды әсері қоректік заттардың тиімділігін арттыруды, қоректік заттардың сінуін арттыруды, өсімдіктердің дамуын жеделдетуді, түйіндердің пайда болуын және өсімдіктердің абиотикалық және биотикалық стресске төзімділігін және қоршаған ортаның ластануын азайтуды және ауыл шаруашылығының тұрақтылығын арттыруды қамтиды деп болжады [3, 306]. Бұл зерттеулер сонымен қатар кейбір бактериялар өсімдіктерге жеке қолданғаннан гөрі басқа бактериялармен бірге көбірек пайда әкелетінін көрсетеді. Сондықтан біз цианобактериялар мен эпифитті бактерияларға негізделген консорциумның күріш дәндерінің өсу қабілетін бағаладық. Микробтық консорциумға негізделген өсімдіктерге әсер ету механизмі бірнеше негізгі процестерді қамтиды. Біріншіден, бұл консорциумдар атмосфералық азотты бекітіп, оны өсімдіктерге сіңіре алатын пішінде қол жетімді ете алады. Сонымен қатар, олар фосфорды және басқа қоректік заттарды ерітіп, олардың топырақта болуын арттырады. Сонымен қатар, бұл бактериялар өсімдіктердің өсуі мен дамуын ынталандыратын фитогормондар (мысалы, индолацет қышқылы) сияқты өсуге ықпал ететін заттарды шығара алады. Тұтастай алғанда, бұл микробтардың консорциумдағы бірлескен әрекеті қоректік заттардың қолжетімділігін жақсартуға және өсімдіктердің өсуін арттыруға әкеледі, нәтижесінде өсімдіктердің денсаулығы мен өнімділігі жақсарады.

Бұл зерттеудің нәтижелері белгілі бір бактериялық консорциумдарды қолдану топырақтың денсаулығы мен өсімдіктердің қоректенуіне оң әсер етуі мүмкін деген пікірді қолдайды. Мұнда микроорганизмдердің антиоксиданттық қасиеттерінің рөлін атап өту маңызды, бұл қасиеттер өсімдіктердің өсу қасиеттерін жақсартуға ықпал етуі мүмкін, сонымен қатар бактериялардың өсуін ынталандыратын қасиеттерін жақсартуда маңызды рөл атқарады.

ҚОРЫТЫНДЫ

Соңғы уақытта ауылшаруашылық саласы әлем халқының өсуін қамтамасыз ету, қоршаған ортаға теріс әсерді азайту және болашақ ұрпақ үшін табиғи ресурстарды сақтау мақсатында азық-түлік өнімділігін арттыруда жаңа қиындықтармен бетпе-бет келіп отыр. Бұл мәселелерді шешуде цианобактерияларға негізделген биологиялық өнімдер маңызды рөл атқара алады. Бұл микроорганизмдердің топырақ құнарлылығын арттыру және өсімдіктердің өсуін ынталандыру жөнінде үлкен әлеуеті бар. Цианобактериялардың топырақта азотты фиксациялау және органикалық заттарды сақтау ретіндегі экологиялық маңызы айрықша. Топырақ құнарлылығын жақсарту үшін жаңа биологиялық өнімдерді әзірлеу агрономияда микробтық препараттарды қолданудың жаңа мүмкіндіктерін ашады, сондай-ақ тұрақты жұмыс істейтін микробтық қауымдастықтарға деген қажеттілікті қанағаттандыру арқылы биотехнологияның маңызды мәселелерін шешуге мүмкіндік береді.

Топырақтың құнарлылығы үнемі үздіксіз өсіру, топырақ эрозиясы, қоректік заттардың жоғалуы және қоректік заттардың біркелкі өтелмеуіне байланысты төмендейді. Сондықтан тыңайтқыштарды қолдану тамырдың өсуіне, қоректік заттардың қолжетімділігіне және өсімдіктердің зиянкестер мен ауруларға төзімділігіне ықпал ететін маңызды фактор болып табылады. Химиялық тыңайтқыштар өсімдіктерге оңай қол жетімді негізгі өсімдік қоректік заттарымен қамтамасыз етеді, өнімділікті жақсартады, екінші жағынан, шамадан тыс пайдалану өндіріс құнын қымбаттатып, сондай-ақ қоршаған ортаға зиянды әсерді арттырады.

Дақылдардың өнімділігін арттырудың экологиялық таза әдісі химиялық заттарға, әсіресе синтетикалық тыңайтқыштарға тәуелділікті азайтуға көмектесетін өсімдік биостимуляторларын пайдалану болып табылады. Осыған байланысты фототрофты микроорганизмдердің көптеген топтары – микробалдырлар мен цианобактериялар тартымды болып табылады. Ең алдымен, оларға азот фиксациясы және әртүрлі топырақ және гидротермиялық жағдайларға кең бейімделу болғандықтан назар ауда-

рылды, бірақ олардың өсуді ынталандыратын қабілеттерін де атап өткен жөн. Қолданбалы тұрғыдан олар арзан өсіру ортасын және қымбат жабдықтарды қажет етпейтін экстенсивті дақылдарда биомассаның тез жиналуын қамтамасыз ететін технологиялық тұрғыдан тиімді болып табылады. Сонымен қатар, жалпы зерттеулер аясында микробалдырлар мен цианобактериялар күріш алқаптарынан басқа агробиотехнологияда жеткілікті түрде зерттелмеген. Сонымен қатар, осы әлеуетті агенттерді пайдалану тұздылық пен құрғақшылық сияқты абиотикалық стресстердің зиянды әсерін жеңілдетуі мүмкін. Сондықтан практикалық аспектіде организмдердің бұл тобына назар аудару олардың өсімдіктерге әсерін және олардың негізінде өсімдіктердің өсуін ынталандыратын препараттарды құрастыру мүмкіндігін зерттеуге бағытталған.

Микробалдырлар мен цианобактериялар өсу процестерін белсендіруді реттеуге қатысатын әртүрлі табиғаттағы фитогормондарды, соның ішінде ауксиндерді, цитокининдерді, гиббереллиндерді, брассиностеролидтерді синтездейтіні белгілі. Микробалдырлар мен цианобактериялардың биостимуляциялық белсенділігі бастапқы метаболиттер (көмірсулар мен белоктар, липидтер), негізгі аминқышқылдары (аргинин және триптофан), витаминдер, осмолиттер (пролин және глицин бетаин) және полисахаридтердің (β -глюкан) құрамына байланысты. Демек, табиғи фитогормондары бар микробалдырлар мен цианобактерияларды, атап айтқанда, өсімдіктердің өсуін, өнімділігін және қорғаныс реакциясын жақсартудың маңызды факторлары болып табылатын ауксиндер мен цитокининдерді ауыл шаруашылығында пайдалану үшін құнды биотехнологиялық объект ретінде қарастыруға болады.

Микробалдырларда флораның кез келген алуан түрінің дамуын реттеуге және өсуін ынталандыруға қажетті табиғи белсенді компоненттердің өте көп мөлшері бар. Ғалымдар микробалдырлар жасушаларының құрылымында сәтті біріктірілген және оңтайлы тепе-теңдікті сақтайтын 650-ден астам құнды ингредиенттерді анықтады. Ауксиндер күшті тамыр жүйесінің қалыптасуында және олар арқылы қоректік заттардың ағуында рөл атқарады. Гиббереллиндер гүлдену және жеміс беру про-

цестерін реттеуге жауапты болуы мүмкін. Цитокининдер бүршіктердің, бұтақтардың және бүршіктердің дамуын үйлестіреді. Микробалдырлар суспензиясының құрамындағы сирек элементтер өсімдіктің бүкіл даму циклінің мінсіз өтуі үшін заттардың дұрыс қатынасын толық қамтамасыз етеді.

Тағы бір артықшылығы – топыраққа енгізілген микробалдырлар мен цианобактериялар органикалық тыңайтқыштарға қарағанда тез ыдырайды және топырақты арамшөптердің тұқымдарымен, жәндіктердің дернәсілдерімен және фитопатогенді саңырауқұлақтардың спораларымен ластамайды.

Биологиялық өнімдерді егістік алқаптарында қолдану үшін фототрофты микроорганизмдердің жергілікті штаммдарын қолдану тиімдірек екенін айта кету керек, бірақ өкінішке орай, оларды өсімдіктердің өсу биостимуляторы ретінде пайдалану бойынша зерттеулер Қазақстанда әлі жүргізілмеген. Әл-Фараби атындағы ҚазҰУ биотехнология зертханасының фототрофты микроорганизмдер коллекциясында Алматы және Қызылорда облыстарындағы күріш алқаптарының топырақ үлгілерінен бөлініп алынған микробалдырлар мен цианобактериялардың штаммдары бар, оларды әрі қарай зерттеуге және биотыңайтқыш ретінде пайдалануға болады.

Осылайша, бұл монографияда зерттеу микробалдырлар мен цианобактериялар негізінде биологиялық өнімдерді жасау және пайдалану топырақтың табиғи құнарлылығын және топырақтың табиғи құнарлығын сақтауға мүмкіндік беретін өсімдіктердің өнімділігін және олардың өнім сапасын арттырудың ең тиімді әдісі болып табылатынын көрсетті. Қоршаған ортаның экологиялық тепе-теңдігін сақтау үшін оларды пайдалану мәдени дақылдардың ризосферасындағы пайдалы микрофлораның санын және белсенділігін реттеуге, сондай-ақ өсімдіктерді азот, фосфор және басқа биоактивті компоненттермен қамтамасыз етуге мүмкіндік береді.

Сондай-ақ цианобактериялық консорциумдарды қолдану күріш өсімдіктерінің өсуіне және олармен байланысты микроорганизмдердің өсуін ынталандыратын қабілеттеріне айтарлықтай әсер етті. Цианобактериялардың жоғары антиоксиданттық белсенділігі олардың өсімдіктердің төзімділігі мен өсу белсен-

ділігін арттырудағы әлеуетті рөлін көрсетеді. Бұл нәтижелер топырақ микробиомасы мен өсімдіктердің денсаулығы мен өсу көрсеткіштері арасындағы күрделі өзара әрекеттесуді түсінуге көмектеседі. RGPB консорциумдарына негізделген биологиялық препараттарды цианобактериялармен үйлестіру арқылы қолдану стратегияларды жүзеге асыру тұрақты ауыл шаруашылығына, азық-түлік қауіпсіздігіне және қоршаған ортаны жақсартуға ықпал ету мүмкіндігіне ие.

ПАЙДАЛАНҒАН ӘДБИЕТТЕР ТІЗІМІ

1. Yun Wang, Xiaohua Sun, Xu Guo. Environmental regulation and green productivity growth: Empirical evidence on the Porter Hypothesis from OECD industrial sectors. *Energy Policy*. Volume 132, September 2019, Pages 611-619. <https://doi.org/10.1016/j.enpol.2019.06.016>
2. Rodríguez Coca, L.I.; García González, M.T.; Gil Unday, Z.; Jiménez Hernández, J.; Rodríguez Jáuregui, M.M.; Fernández Cancio, Y. Effects of Sodium Salinity on Rice (*Oryza sativa* L.) Cultivation: A Review. *Sustainability* 2023, 15, 1804. [CrossRef]
3. Kaur, T., Devi, R., Kour, D., Yadav, A., Yadav, A.N., Dikilitas, M., Abdel-Azeem, A.M., Saxena, A.K. Plant growth promoting soil microbiomes and their potential implications for agricultural and environmental sustainability (2021) *Biologia*, 76 (9), pp.26872709. doi: 10.1007/s11756-021-00806-w
4. Kaur, T., Rana, K.L., Kour, D., Sheikh, I., Yadav, N., Kumar, V., Yadav, A.N., Saxena, A.K. Microbe-mediated biofortification for micronutrients: Present status and future challenges (2020) *New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering: Trends of Microbial Biotechnology for Sustainable Agriculture and Biomedicine Systems: Perspectives for Human Health*, pp. 1-17. doi: 10.1016/B978-0-12-820528-0.00002-8
5. Adesemoye, A. O., Torbert, H. A. and Kloepper, J. W. (2009). Plant growth-promoting rhizobacteria allow reduced application rates of chemical fertilizers. *Microbial Ecology*, 58 (4), 921–929. <https://doi.org/10.1007/s00248-009-9531-y>
6. Kenneth J. Locey, Jay T. Lennon. Scaling laws predict global microbial diversity. *May 2, 2016*. 113 (21) 5970-5975. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1521291113>
7. Bernard R. Glick. Plant Growth-Promoting Bacteria: Mechanisms and Applications. Review Article. Hindawi Publishing Corporation Scientifica Volume 2012, Article ID 963401, 15 pages <http://dx.doi.org/10.6064/2012/963401>
8. Bayranvand, M., Akbarinia, M., Salehi Jouzani, G., Gharechahi, J., Kooch, Y., Baldrian, P. Composition of soil bacterial and fungal communities in relation to vegetation composition and soil characteristics along an altitudinal gradient (2021) *FEMS Microbiology Ecology*, 97 (1), art. no. fiaa201. <http://femsec.oxfordjournals.org/doi/10.1093/femsec/fiaa201>
9. Лукьянов В.А., Стифеев А.И. Прикладные аспекты применения микроводорослей в агроценозе / В.А.Лукьянов, А.И.Стифеев. – Курск: Издательство Курской государственной сельскохозяйственной академии, 2014.- 181с. ISBN 978-5-7369-0751-9
10. Akmukhanova Nurziya R., Yoong Kit Leong, Seilbek Sandugash N., Konysbay Aigerim, Zayadan Bolatkhon K., Sadvakasova Assemgul K., Sarsekeyeva Fariza K., Bauenova Meruyert O., Bolatkhon Kenzhegul, Hesham F. Alharby, Jo-Shu Chang, Suleyman I. Allakhverdiev. 2023. Eco-friendly biopesticides derived from CO₂-Fixing cyanobacteria. *Environmental Research* 239 (2023) 117419. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.117419>

11. Issa, A.A.; Abd-Alla, M.H.; Ohyama, T. Nitrogen Fixing Cyanobacteria: Future Prospect; IntechOpen: London, UK, 2014; ISBN 978-953-51-1216-7.
12. Yatazawa, M., Tomomatsu, N., Hosoda, N., Nunome, K. 1980 Nitrogen fixation in *Azolla-Anabaena* symbiosis as affected by mineral nutrient status. *Soil Sci. Plant Nutr.* 26,415-426.
13. Sadvakasova, A.K., Kossalbayev, B.D., Token, A.I., Bauenova, M.O., Wang, J., Zayadan, B.K., Balouch, H., Alwasel, S., Leong, Y.K., Chang, J.-S., Allakhverdiev, S.I., 2022. Influence of Mo and Fe on photosynthetic and nitrogenase activities of nitrogen-fixing cyanobacteria under nitrogen starvation. *Cells* 11 (5), 904. <https://doi.org/10.3390/cells11050904>.
14. Mutale-joan, C.; Rachidi, F.; Mohamed, H.A.; Mernissi, N.E.; Aasfar, A.; Barakate, M.; Mohammed, D.; Sbabou, L.; Arroussi, H.E. Microalgae-Cyanobacteria-Based Biostimulant Effect on Salinity Tolerance Mechanisms, Nutrient Uptake, and Tomato Plant Growth under Salt Stress. *J. Appl. Phycol.* 2021, 33, 3779–3795. [CrossRef]
15. Nawaz, T.; Saud, S.; Gu, L.; Khan, I.; Fahad, S.; Zhou, R. Cyanobacteria: Harnessing the Power of Microorganisms for Plant Growth Promotion, Stress Alleviation, and Phytoremediation in the Era of Sustainable Agriculture. *Plant Stress* 2024, 11, 100399. [CrossRef]
16. Paudel Y.P., Pradhan S., Pant B., Prasad B. N. Role of blue green algae in rice productivity // *Agriculture and Biology Journal of North America*. 2012. V.3. N8. P. 332–335.
17. Панкратова Е.М., Зяблых Р.Ю., Калинин А. А., Ковина А.Л. и др. Конструирование микробных культур на основе синезеленой водоросли *Nostoc paludosum* // *Альгология*. 2014. Т. 14. №4. С. 445–458
18. Sebnem, K.; Sevinç, K.; Ellialtıoglu, S.S. Antioxidant Enzyme Activities and Abiotic Stress Tolerance Relationship in Vegetable Crops. In *Abiotic and Biotic Stress in Plants*; Arun, K.S., Chitra, S., Eds.; IntechOpen: Rijeka, Yugoslavia, 2016; p. 21.
19. Mutale-joan, C.; Rachidi, F.; Mohamed, H.A.; Mernissi, N.E.; Aasfar, A.; Barakate, M.; Mohammed, D.; Sbabou, L.; Arroussi, H.E. Microalgae-Cyanobacteria-Based Biostimulant Effect on Salinity Tolerance Mechanisms, Nutrient Uptake, and Tomato Plant Growth under Salt Stress. *J. Appl. Phycol.* 2021, 33, 3779–3795. [CrossRef]
20. Shrivastava, P.; Kumar, R. Soil Salinity: A Serious Environmental Issue and Plant Growth Promoting Bacteria as One of the Tools for Its Alleviation. *Saudi J. Biol. Sci.* 2015, 22, 123–131. [CrossRef] [PubMed]
21. Макарова Е.И., Отурина И.П., Сидякин А.И. Прикладные аспекты применения микроводорослей – обитателей водных экосистем // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2009. Вып. 20 С. 120-133
22. Цоглин Л.Н., Пронина Н.А. Биотехнология микроводорослей. - Москва: Научный мир, 2012. - 184 с.
23. Шальго Н. Микроводоросли и цианобактерии как биоудобрение. *Наука и инновации. Т.№3.(193).2019. С. 10-12*
24. Ontario Ministry of Agriculture, Food and Rural Affairs. <http://www.omafr.gov.on.ca/english/livestock/dairy/facts/ greenhousegas.htm>

25. Aaronn Avit Ajen, Rosazlin Abdullah, Tau Chuan Ling, Salmah Ismail, Beng Fye Lau, Hwai Chyuan Ong, Kit Wayne Chew, Pau Loke Show, Jo-Shu Chang. Bioformulation of biochar as a potential inoculant carrier for sustainable agriculture. *Environmental Technology & Innovation*. Volume 20, November 2020, 101168 <https://doi.org/10.1016/j.eti.2020.101168>
26. Felipe Gonçalves, Rafael Perna, Emília Lopes, Rubens Maciel, Laura Tovar, Melina Lopes. Strategies to improve the environmental efficiency and the profitability of sugarcane mills. *Biomass and Bioenergy*. Volume 148, May 2021, 106052. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2021.106052>
27. Crouzet O, Consentino L, Petraud JP, Marraud C, Aguer JP, Bureau S, Le Bourvellec C, Touloumet L, Bérard A (2019) Microalgae mediated soil aggregation in agricultural temperate soils: influence of cropping systems and an herbicide. *Front Microbiol* 10:1319. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01319>
28. Alam M.Z., Hoque M.A., Ahammed G.J., Carpenter-Boggs L. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi, biochar, selenium, silica gel, and sulfur on arsenic uptake and biomass growth in *Pisum sativum* L. *Emerg. Contam.* 2020;6:312–322. [[Google Scholar](#)]
29. Alam M.Z., Hoque M.A., Carpenter-Boggs L. Identification of practical amendments to mitigate soil arsenic levels in peas. *Rhizosphere*. 2020; 16: 100268. [[Google Scholar](#)]
30. F. Martini, et al. The potential use of *Chlamydomonas reinhardtii* and *Chlorella sorokiniana* as biostimulants on maize plants *Algal Res.*, 60 (2021), 10.1016/J.ALGAL.2021.102515
31. Compant S., Duffy B., Nowak J., Clément C., Barka E.A. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects // *Appl. Environ. Microbiol.* 2005. - V.71. - P.4951^1959. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.9.4951-4959.2005>
32. Kapoore RV, Wood EE, Llewellyn CA (2021) Algae biostimulants: a critical look at microalgal biostimulants for sustainable agricultural practices. *Biotechnol Adv* 49:107754
33. A. Álvarez-González et al. The potential of wastewater grown microalgae for agricultural purposes: contaminants of emerging concern, heavy metals and pathogens assessment *Environ. Pollut.* (2023)
34. Barone V., Puglisi I., Fragalà F., et al. Novel bioprocess for the cultivation of microalgae in hydroponic growing system of tomato plants. *J. Appl. Phycol.* 2019;31:465–470. doi: 10.1007/s10811-018-1518-y. [[CrossRef](#)]
35. Lebrazi, S., Niehaus, K., Bednarz, H., Fadil, M., Chraïbi, M., Fikri-Benbrahim, K., 2020. Screening and optimization of indole-3-acetic acid production and phosphate solubilization by rhizobacterial strains isolated from *Acacia cyanophylla* root nodules and their effects on its plant growth. *J. Genet. Eng. Biotechnol.* 18, 71. <https://doi.org/10.1186/s43141-020-00090-2>
36. Manjunath HM, Joshi CG, Nivya T, Ananda D, Raju NG. 2016. Antiangiogenic and antioxidant activity of endophytic fungus isolated from seaweed (*Sargassum wightii*). *Asian J Biochem.* doi: 10.3923/ajb.2016 [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

37. H. Elarroussia et al. Microalgae polysaccharides a promising plant growth biostimulant. *J Algal Biomass Utln.* (2016)
38. Farid Rachidi, Laila Sbabou, Hicham EL Arroussi. Microalgae polysaccharides bio-stimulating effect on tomato plants: Growth and metabolic distribution. January 2020 *Biotechnology Reports* 25:e00426 DOI: [10.1016/j.btre.2020.e00426](https://doi.org/10.1016/j.btre.2020.e00426)
39. Zeenat Rupawalla, Lindsay Shaw, IanL. Ross, Susanne Schmidt, Ben Hankamer, Juliane Wolf. Germination screen for microalgae-generated plant growth biostimulants. *Algal Research.* Volume 66, July 2022, 102784. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2022.102784>
40. P. Carillo, L.F. Ciarmiello, P. Woodrow, G. Corrado, P. Chiaiese, Y. Roupael, Enhancing sustainability by improving plant salt tolerance through macro- and micro-algal biostimulants, *Biology (Basel)* 9 (9) (2020) 253, <https://doi.org/10.3390/biology9090253>.
41. D. Ronga, E. Biazzi, K. Parati, D. Carminati, E. Carminati, A. Tava, Microalgal biostimulants and biofertilisers in crop productions, *Agronomy* 9 (192) (2019), <https://doi.org/10.3390/agronomy9040192>.
42. Z. Rupawalla, L. Shaw, I.L. Ross, S. Schmidt, B. Hankamer, J. Wolf, Germination screen for microalgae-generated plant growth biostimulants, *Algal Res.* 66 (2022) 102784, <https://doi.org/10.1016/j.algal.2022.102784>.
43. S. Pan, J. Jeevanandam, M.K. Danquah, Benefits of algal extracts in sustainable agriculture, in: *Grand Challenges in Marine Biotechnology*, Springer Science and Business Media LLC, Berlin, Germany, 2019, pp. 501–534, https://doi.org/10.1007/978-3-030-25233-5_14.
44. F. Rossi, R. De Philippis, Exocellular polysaccharides in microalgae and cyanobacteria: chemical features, role and enzymes and genes involved in their biosynthesis, in: *The Physiology of Microalgae*, Springer, Cham, 2016, pp. 565–590, https://doi.org/10.1007/978-3-319-24945-2_21.
45. A. Gonz'alez, J. Castro, J. Vera, A. Moenne, Seaweed oligosaccharides stimulate plant growth by enhancing carbon and nitrogen assimilation, basal metabolism, and cell division, *J. Plant Growth Regul.* 32 (2012) 443–448, <https://doi.org/10.1007/s00344-012-9309-1>.
46. L. Sushytskiy, P. Lukac, A. Synytsya, R. Bleha, et al., Immunoactive polysaccharides produced by heterotrophic mutant of green microalga *Parachlorella kessleri* HY1 (Chlorellaceae), *Carbohydr. Polym.* 243 (2020) 116588, <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2020.116588>.
47. F. Rossi, H. Li, Y. Liu, R. De Philippis, Cyanobacterial inoculation (cyanobacterisation): perspectives for the development of a standardized multifunctional technology for soil fertilization and desertification reversal, *Earth Sci. Rev.* 171 (2017) 28–43, <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.05.006>.
48. C'eline Laroche, Exopolysaccharides from microalgae and cyanobacteria: diversity of strains, production strategies, and applications, *Mar. Drugs* 20 (5) (2022) 336, <https://doi.org/10.3390/md20050336>
49. M. Benedetti, V. Vecchi, S. Barera, et al., Biomass from microalgae: the potential of domestication towards sustainable biofactories, *Microb. Cell Fact.* 17 (2018) 173, <https://doi.org/10.1186/s12934-018-1019-3M>

50. P. Manivasagan, J. Oh, Marine polysaccharide-based nanomaterials as a novel source of nanobiotechnological applications, *Int. J. Biol. Macromol.* 82 (2016) 315–327, <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2015.10.081>.
51. E.V.R. Campos, J.L. De Oliveira, L.F. Fraceto, B. Singh, Polysaccharides as safer release systems for agrochemicals, *Agron. Sustain. Dev.* 35 (2015) 47–66, <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0263-0>.
52. M.R. Guilherme, F.A. Aouada, A.R. Fajardo, A.F. Martins, A.T. Paulino, M.F. Davi, A.F. Rubira, E.C. Muniz, Superabsorbent hydrogels based on polysaccharides for application in agriculture as soil conditioner and nutrient carrier: a review, *Eur. Polym. J.* 72 (2015) 365–385, <https://doi.org/10.1016/j.eurpolymj.2015.04.017>.
53. Abo-Shady, B.A. Al-ghaffar, M. Rahhal, H.A. Abd-El Monem, Biological control of faba bean pathogenic fungi by three cyanobacterial filtrates, *Pak. J. Biol.* 10 (18) (2007) 3029–3038, <https://doi.org/10.3923/pjbs.2007.3029.3038>.
54. H.A. Alwathnani, K. Perveen, Biological control of fusarium wilt of tomato by antagonist fungi and cyanobacteria, *Afr. J. Biotechnol.* 11 (5) (2012) 1100–1105, <https://doi.org/10.5897/AJB11.3361>.
55. S.I. Abdel-Hafez, K.A. Abo-Elyousr, Ismail R. Abdel-Rahim, Fungicidal activity of extracellular products of cyanobacteria against *Alternaria porri*, *Eur. J. Phycol.* 50 (2) (2015) 239–245, <https://doi.org/10.1080/09670262.2015.1028105>.
56. A. Mukherjee, J. Patel, Seaweed extract: biostimulator of plant defense and plant productivity, *Int. J. Environ. Sci. Technol.* 17 (1) (2020) 553–558, <https://doi.org/10.1007/s13762-019-02442-z>.
57. N.M.A. Ponce, C.A. Pujol, E.B. Damonte, et al., Fucoidans from the brown seaweed *Adenocystis utricularis*: extraction methods, antiviral activity and structural studies, *Carbohydr. Res.* 338 (2003) 153–165, [https://doi.org/10.1016/S0008-6215\(02\)00403-2](https://doi.org/10.1016/S0008-6215(02)00403-2).
58. H. Qi, T. Zhao, Q. Zhang, et al., Antioxidant activity of different molecular weight sulfated polysaccharides from *Ulva pertusa* Kjellm (Chlorophyta), *J. Appl. Phycol.* 17 (6) (2005) 527–534, <https://doi.org/10.1007/s10811-005-9003-9>.
59. L. Sun, C. Wang, Q. Shi, C. Ma, Preparation of different molecular weight polysaccharides from *Porphyridium cruentum* and their antioxidant activities, *Int. J. Biol. Macromol.* 45 (2009) 42–47, <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2009.03.013>.
60. M.J. Stadnik, M.B. de Freitas, Algal polysaccharides as source of plant resistance inducers, *Trop. Plant Pathol.* 39 (2014) 111–118, <https://doi.org/10.1590/S1982-56762014000200001>.
61. M.A. Guzmán-Murillo, F. Ascencio, J.A. Larrinaga-Mayoral, Germination and ROS detoxification in bell pepper (*Capsicum annuum* L.) under NaCl stress and treatment with microalgae extracts, *Protoplasma* 250 (1) (2012) 33–42, <https://doi.org/10.1007/s00709-011-0369-z>.
62. J.-D. Kim, Screening of cyanobacteria (blue-green algae) from rice paddy soil for antifungal activity against plant pathogenic fungi, *Mycobiology* 34 (3) (2006) 138–142, <https://doi.org/10.4489/myco.2006.34.3.138>.
63. R. Prasanna, L. Nain, R. Tripathi, V. Gupta, V. Chaudhary, S. Middha, et al., Evaluation of fungicidal activity of extracellular filtrates of cyanobacteria—possible role of hydrolytic enzymes, *J. Basic Microbiol.* 48 (3) (2008) 186–194, <https://doi.org/10.1002/jobm.200700199>.

64. H. Righini, E. Baraldi, Y. García Fernandez, ' A. Martel Quintana, RjMd Roberti, Different antifungal activity of *Anabaena* sp., *Ecklonia* sp., and *Jania* sp. against *Botrytis cinerea*, *Mar. Drugs* 17 (5) (2019) 299, <https://doi.org/10.3390/md17050299>.
65. R. Roberti, S. Galletti, P. Burzi, H. Righini, S. Cetrullo, C.J.B.C. Perez, Induction of defence responses in zucchini (*Cucurbita pepo*) by *Anabaena* sp. water extract, *Biol. Control* 82 (2015) 61–68, <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.12.006>.
66. B.M. Plaza, C. Gomez-Serrano, ' F.G. Aci'en-Fernandez, ' S. Jimenez-Becker, Effect of microalgae hydrolysate foliar application (*Arthrospira platensis* and *Scenedesmus* sp.) on *Petunia x hybrida* growth, *J. Appl. Phycol.* 30 (2) (2018). <https://link.springer.com/article/10.1007/s10811-018-1427-0>
67. V. Barone, A. Baglieri, P. Stevanato, C. Broccanello, G. Bertoldo, M. Bertaggia, M. Cagnin, D. Pizzeghello, V.M.C. Moliterni, G. Mandolino, F. Fornasier, A. Squartini, S. Nardi, G. Concheri, Root morphological and molecular responses induced by microalgae extracts in sugar beet (*Beta vulgaris* L.), *J. Appl. Phycol.* 30 (2) (2017) 1061–1071. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10811-017-1283-3>.
68. K. Zhu, Y. Zhang, S. Nie, F. Xu, S. He, D. Gong, G. Wu, L. Tan, Physicochemical properties and in vitro antioxidant activities of polysaccharide from *Artocarpus heterophyllus* Lam. pulp, *Carbohydr. Polym.* 155 (2017) 354–361, <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2016.08.074>.
69. C. Mutale-Joan, N. Merghoub, H. El Arroussi, Microalgae polysaccharides: the new sustainable bioactive products for the development of plant bio-stimulants? *World J. Microbiol. Biotechnol.* 35 (2019) 177, <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2745-3>.
70. S. Singh, A review on possible elicitor molecules of cyanobacteria: their role in improving plant growth and providing tolerance against biotic or abiotic stress, *J. Appl. Microbiol.* 117 (2014) 1221–1244, <https://doi.org/10.1111/jam.12612>.
71. R. De Philippis, G. Colica, E. Micheletti, Exopolysaccharide-producing cyanobacteria in heavy metal removal from water: molecular basis and practical applicability of the biosorption process, *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 92 (4) (2011) 697–708, <https://doi.org/10.1007/s00253-011-3601-z>.
72. M. Oztürk, " G. Oz " ozen, " O. Minareci, E. Minareci, Determination of heavy metals in fish, water and sediments of Avsar Dam Lake in Turkey, *Iranian J. of Env. Health Sci. & Engi.* 6 (2) (2009) 73–80.
73. M. Seifikalhor, S. Aliniaiefard, A. Shomali, N. Azad, B. Hassani, O. Lastochkina, T. Li, Calcium signaling and salt tolerance are diversely entwined in plants, *Plant Signal. Behav.* 14 (2019) 1665455, <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1665455>.
74. F. Rachidi, R. Benhima, L. Sbabou, H. El Arroussi, Microalgae polysaccharides bio-stimulating effect on tomato plants: growth and metabolic distribution, *Biotechnology Reports* 25 (2020) e00426, <https://doi.org/10.1016/j.btre.2020.e00426>.
75. C. Jimenez-Lopez, A.G. Pereira, C. Lourenço-Lopes, P. Garcia-Oliveira, L. Cassani, M. Fraga-Corral, M.A. Prieto, J. Simal-Gandara, Main bioactive

phenolic compounds in marine algae and their mechanisms of action supporting potential health benefits, *Food Chem.* 341 (2021) 1282, <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.128262>.

76. J. Cichonski, G. Chrzanowski, Microalgae as a source of valuable phenolic compounds and carotenoids, *Molecules* 27 (2022) 8852, <https://doi.org/10.3390/molecules27248852>.

77. T.A. Perera, S. Tirimanne, Role of microbial communities in sustainable rice cultivation. "Role of microbial communities in sustainable rice cultivation", in: *Role of Microbial Communities for Sustainability*, Springer, Singapore, 2021, pp. 189–223, https://doi.org/10.1007/978-981-15-9912-5_7.

78. S. Tamrat Alemu, A.G. Roro, Ultraviolet-B, end of day light and exclusion effect on photosynthetic efficiency of sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) based on altitude, *J. Horticulture Postharvest Res.* 3 (Special Issue-Abiotic Biotic Stresses) 3 (7) (2020) 1–10, <https://doi.org/10.22077/jhpr.2019.2882.1101>.

79. Z. Dehghanian, K. Habibi, M. Dehghanian, S. Aliyar, B.A. Lajayer, T. Astatkie, et al., Reinforcing the bulwark: unravelling the efficient applications of plant phenolics and tannins against environmental stresses, *Heliyon* 8 (3) (2022) e09094, <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e09094>.

80. S.C. Foo, F.M. Yusoff, M. Ismail, M. Basri, S.K. Yau, N.M.H. Khong, M. Ebrahimi, Antioxidant capacities of fucoxanthin-producing algae as influenced by their carotenoid and phenolic contents, *J. Biotechnol.* 241 (2017) 175–183.

81. E. Gall, F. Lechat, M. Hupel, C. J'egou, V. Stiger, Extraction and purification of phlorotannins from brown algae, *Methods Mol. Biol.* 1308 (2015) 131–143, https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2684-8_7.

82. E. Balboa, E. Conde, A. Moure, E. Falqu'e, H. Domínguez, In vitro antioxidant properties of crude extracts and compounds from brown algae, *Food Chem.* 138 (2013) 1764–1785, <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.11.026>.

83. K. Goiris, K. Muylaert, I. Fraeye, I. Foubert, J. De Brabanter, L. De Cooman, Antioxidant potential of microalgae in relation to their phenolic and carotenoid content, *J. Appl. Phycol.* 24 (2012) 1477–1486, <https://doi.org/10.1007/s10811-012-9804-6>.

84. I. Jerez-Martel, S. García-Poza, G. Rodríguez-Martel, M. Rico, Phenolic profile and antioxidant activity of crude extracts from microalgae and cyanobacteria strains, *Polyphenols and Food Quality 2017* (2017) 2924508, <https://doi.org/10.1155/2017/2924508>.

85. O. Aina, O.O. Bakare, A.I. Daniel, A. Gokul, D.R. Beukes, A.O. Fadaka, M. Keyster, A. Klein, Seaweed-derived phenolic compounds in growth promotion and stress alleviation in plants, *Life (Basel)* 12 (10) (2022) 1548, <https://doi.org/10.3390/life12101548>.

86. F. Khan, G.-J. Jeong, M.S.A. Khan, N. Tabassum, Y.-M. Kim, Seaweed-derived phlorotannins: a review of multiple biological roles and action mechanisms, *Mar. Drugs* 20 (2022) 384, <https://doi.org/10.3390/md20060384>.

87. O. Puja, B. Renu, B. Shagun, K. Ravinderjit, J. Shivam, K. Anjali, R. Parihar, The common molecular players in plant hormone crosstalk and signaling, *Curr. Protein Pept. Sci.* 16 (2015) 369–388, <https://doi.org/10.2174/1389203716666150330141922>.

88. U. Voß, A. Bishopp, E. Farcot, M.J. Bennett, Modelling hormonal response and development, *Trends Plant Sci.* 19 (2014) 311–319, <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.02.004>.
89. Y. Lu, J. Xu, Phytohormones in microalgae: a new opportunity for microalgal biotechnology? *Trends Plant Sci.* 20 (2015) 273–282, <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.01.006>.
90. X. Han, H. Zeng, P. Bartocci, F. Fantozzi, Y. Yan, Phytohormones and effects on growth and metabolites of microalgae: a review, *Fermentation* 4 (2) (2018) 25, <https://doi.org/10.3390/fermentation4020025>.
91. Y.T. Zhao, H.P. Wang, B.Y. Han, Y.Y. Yu, Coupling of abiotic stresses and phytohormones for the production of lipids and high-value by-products by microalgae: a review, *Bioresour. Technol.* 275 (2019) 549–556, <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2018.12.030>.
92. W. Levasseur, P. Perré, V. Pozzobon, A review of high value-added molecules production by microalgae in light of the classification, *Biotechnol. Adv.* 41 (2020) 107545, <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2020.107545>.
93. T.A. Kozlova, B.P. Hardy, P. Krishna, D.B. Levin, Effect of phytohormones on growth and accumulation of pigments and fatty acids in the microalgae *Scenedesmus quadricauda*, *Algal Res.* 27 (2017) 325–334, <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.09.020>.
94. A. Piotrowska-Niczyporuk, A. Bajguz, The effect of natural and synthetic auxins on the growth, metabolite content, and antioxidant response of green alga *Chlorella vulgaris* (Trebouxiophyceae), *Plant Growth Regul.* 73 (2014) 57–66.
95. A. Udayan, M. Arumugam, Selective enrichment of Eicosapentaenoic acid (20:5n3) in *N. oceanica* CASA CC201 by natural auxin supplementation, *Bioresour. Technol.* 242 (2017) 329–333, <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.03.149>.
96. S. Abinandan, S.R. Subashchandrabose, K. Venkateswarlu, M. Megharaj, Soil microalgae and cyanobacteria: the biotechnological potential in the maintenance of soil fertility and health, *Crit. Rev. Biotechnol.* 39 (8) (2019) 981–998, <https://doi.org/10.1080/07388551.2019.1654972>.
97. W.A. Stirk, V. Ord, O. Novak, J. Rolčík, M. Strnad, P. Balint, J.V. Staden, Auxin and cytokinin relationships in 24 microalgal strains, *J. Phycol.* 49 (2013) 459–467, <https://doi.org/10.1111/jpy.12061>.
98. P. Mousavi, N. Montazeri-Najafabady, Z. Abolhasanzadeh, A. Mohagheghzadeh, M. Hamidi, A. Niazi, M.H. Morowvat, Y. Ghasemi, Investigating the effects of phytohormones on growth and beta-carotene production in a naturally isolated strain of *Dunaliella salina*, *J. Appl. Pharm. Sci.* 6 (2016) 164–171, <https://doi.org/10.7324/JAPS.2016.60826>.
99. B.R. Glick, C.L. Patten, G. Holguin, et al., *Biochemical and Genetic Mechanisms Used by Plant Growth Promoting Bacteria*, Imperial College Press, London (UK), 1999.
100. K. Yoshida, E. Igarashi, E. Wakatsuki, K. Miyamoto, K. Hirata, Mitigation of osmotic and salt stresses by abscisic acid through reduction of stress-derived oxidative damage in *Chlamydomonas reinhardtii*, *Plant Sci.* 167 (2004) 1335–1341, <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.07.002>.

101. E.F. George, M.A. Hall, G.-J. De Klerk, Plant growth regulators III: gibberellins, ethylene, abscisic acid, their analogues and inhibitors; miscellaneous compounds, in: *Plant Propagation by Tissue Culture 1*, Springer Science and Business Media LLC, Berlin, Germany, 2007, pp. 227–281, https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5005-3_7.
102. B. Marsalek, H. Zahradníkov, M. Hronkova, Extracellular abscisic acid produced by cyanobacteria under salt stress, *J. Plant Physiol.* 139 (1992) 506.
103. C. Wang, M. Qi, J. Guo, C. Zhou, X. Yan, R. Ruan, P. Cheng, The active phytohormone in microalgae: the characteristics, efficient detection, and their adversity resistance applications, *Molecules* 27 (2022) 46, <https://doi.org/10.3390/molecules27010046>.
104. Y. Lu, et al., Antagonistic roles of abscisic acid and cytokinin in oleaginous microalga *Nannochloropsis oceanica* upon nitrogen depletion expand the evolutionary breadth of phytohormone function, *Plant J.* 80 (1) (2014) 52–68, <https://doi.org/10.1111/tpj.12615>.
105. K. Yoshida, E. Igarashi, M. Mukai, et al., Induction of tolerance to oxidative stress in the green alga, *Chlamydomonas reinhardtii*, by abscisic acid, *Plant Cell Environ.* 26 (2003) 451–457, <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00976>.
106. H. Claudia, G. Georg, Novel insights into the transfer routes of the essential copper cofactor to the ethylene plant hormone receptor family, *Plant Signal. Behav.* 15 (2020) 1716512, <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1716512>.
107. C. Ju, B. Van De Poel, E.D. Cooper, J.H. Thierer, T.R. Gibbons, C.F. Delwiche, C. Chang, Conservation of ethylene as a plant hormone over 450 million years of evolution, *Nat. Plants* 8 (1) (2015) 14004, <https://doi.org/10.1038/nplants.2014.4>.
108. J.J. Tate, M.T. Gutierrez-Wing, K.A. Rusch, M.G. Benton, The effects of plant growth substances and mixed cultures on growth and metabolite production of green algae *Chlorella* sp.: a review, *J. Plant Growth Regul.* 32 (2012) 417–428.
109. A. Hofmann, A. Minges, G. Groth, Interfering peptides targeting protein–protein interactions in the ethylene plant hormone signaling pathway as tools to delay plant senescence, *Plant Chemical Genomics* 2213 (2021) 71–85, https://doi.org/10.1007/978-1-0716-0954-5_7.
110. T.T. Vo, C. Lee, S.I. Han, J.Y. Kim, S. Kim, Y.E. Choi, Effect of the ethylene precursor, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid on different growth stages of *Haematococcus pluvialis*, *Bioresour. Technol.* 220 (2016) 85–93, <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.08.046>.
111. Z.P. Yordanova, E.T. Iakimova, S.M. Cristescu, F.J.M. Harren, V.M. KapchinaToteva, E.W.I. Witkowska, Involvement of ethylene and nitric oxide in cell death in mastoparan-treated unicellular alga *Chlamydomonas reinhardtii*, *Cell Biol. Int.* 34 (2010) 301–308, <https://doi.org/10.1042/cbi20090138>.
112. S. Miyazaki, M. Hara, S. Ito, K. Tanaka, T. Asami, K. Hayashi, et al., An ancestral gibberellin in a moss *Physcomitrella patens*, *Mol. Plant* 11 (2018) 1097–1100, <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.03.010>.

113. E.L. McAdam, J.B. Reid, E. Foo, Gibberellins promote nodule organogenesis but inhibit the infection stages of nodulation, *J. Exp. Bot.* 69 (2018) 2117–2130, <https://doi.org/10.1093/jxb/ery046>.
114. K. Du, H. Tao, X. Wen, Y. Geng, Y. Li, Enhanced growth and lipid production of *Chlorella pyrenoidosa* by plant growth regulator GA3, *Fresen. Environ. Bull.* 24 (2015) 3414–3419, <https://doi.org/10.3390/en10111696>.
115. Falkowska, A. Pietryczuk, A. Piotrowska, A. Bajguz, A. Grygoruk, R. Czerpak, The effect of gibberellic acid (GA3) on growth, metal biosorption and metabolism of the green algae *Chlorella vulgaris* (Chlorophyceae) Beijerinck exposed to cadmium and lead stress, *Pol. J. Environ. Stud.* 20 (2011) 53–59.
116. Gonzalez-Garcinu, J.M. Sanchez- Alvarez, M.A. Galan, E.M.M. Del Valle, Understanding and optimizing the addition of phytohormones in the culture of microalgae for lipid production, *Biotechnol. Prog.* 32 (2016) 1203–1211, <https://doi.org/10.1002/btpr.2312>.
117. M. Talarek-Karwel, B. Andrzej, P. Alicja, R. Iwona, The effect of 24-epibrassinolide on the green alga *Acutodesmus obliquus* (Chlorophyceae), *Plant Physiol. Biochem.* 124 (2018) 175–183, <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.01.016>.
118. W.A. Stirk, P. Balint, D. Tarkowsk, O. Novak, M. Strnad, V. Ord " og, " J.V. Staden, Hormone profiles in microalgae: gibberellins and brassinosteroids, *Plant Physiol. Biochem.* 70 (2013) 348–353, <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.05.037>.
119. W.A. Stirk, P. B' alint, D. Tarkowsk' a, M. Strnad, J. Staden, V. Ord " og, " Endogenous brassinosteroids in microalgae exposed to salt and low temperature stress, *Eur. J. Phycol.* 53 (2018) 273–279, <https://doi.org/10.1080/09670262.2018.1441447>.
120. E. Suarez Garcia, J. van Leeuwen, C. Safi, L. Sijtsma, M.H.M. Eppink, R. H. Wijffels, C. van den Berg, Selective and energy efficient extraction of functional proteins from microalgae for food applications, *Bioresour. Technol.* 268 (2018) 197–203, <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2018.07.131>.
121. A. Bajguz, Brassinosteroid enhanced the level of abscisic acid in *Chlorella vulgaris* subjected to short-term heat stress, *J. Plant Physiol.* 166 (8) (2009) 882–886, <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.10.004>.
122. M. Mirshekari, A. Einali, J. Valizadeh, Metabolic changes and activity pattern of antioxidant enzymes induced by salicylic acid treatment in green microalga *Dunaliella salina* under nitrogen deficiency, *J. Appl. Phycol.* 31 (2019) 1709–1719, <https://link.springer.com/article/10.1007/s10811-018-1715-8>.
123. J.E. Lee, Y.U. Cho, K.H. Kim, D.Y. Lee, Distinctive metabolomic responses of *Chlamydomonas reinhardtii* to the chemical elicitation by methyl jasmonate and salicylic acid, *Process Biochem. Int.* 51 (2016) 1147–1154, <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2016.05.029>.
124. Z. Fan, Y. Wang, C. Chen, J. Li, Y. He, H. Xiao, Algal inhibiting effects of salicylic acid sustained-release microspheres on algae in different growth cycles, *Int. J. Environ. Res. Public Health* 19 (2022) 6320, <https://doi.org/10.3390/ijerph19106320>.
125. P. Zhao, Z. Lin, Y. Wang, H. Chai, J. Zhou, Facilitating effects of plant hormones on biomass production and nutrients removal by *Tetraselmis cordiformis*

for advanced sewage treatment and its mechanism, *Sci. Total Environ.* 693 (2019) 133650, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133650>.

126. Z. Gao, C. Meng, X. Zhang, D. Xu, X. Miao, Y. Wang, L. Yang, H. Lv, L. Chen, N. Ye, Induction of salicylic acid (SA) on transcriptional expression of eight carotenoid genes and astaxanthin accumulation in *Haematococcus pluvialis*, *Enzyme Microb. Technol.* 10, 51(4) (2012) 225–230, <https://doi.org/10.1016/j.enzymitec.2012.07.001>.

127. Y. Zhao, M. Shang, J.-W. Xu, P. Zhao, T. Li, X. Yu, et al., Enhanced astaxanthin production from a novel strain of *Haematococcus pluvialis* using fulvic acid, *Process Biochem.* 50 (12) (2015) 2072–2077, <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2015.09.004>.

128. R. Czerpak, A. Piotrowska, K. Szulecka, Jasmonic acid affect changes in the growth and some components content in alga *Chlorella vulgaris*, *Acta Physiol. Plant.* 28 (3) (2006) 195–203, <https://doi.org/10.1007/BF02706531>.

129. V. Bhola, R. Desikan, S.K. Santosh, K. Subburamu, E. Sanniyasi, F. Bux, Effects of parameters affecting biomass yield and thermal behaviour of *Chlorella vulgaris*, *J. Biosci. Bioeng.* 111 (2011) 377–382, <https://doi.org/10.1016/j.jbiosc.2010.11.006>.

130. S. Buono, A.L. Langellotti, A. Martello, F. Rinna, V. Fogliano. Functional ingredients from microalgae. *Food Funct.*, 5 (2014), pp. 1669-1685

131. E.A. Cezare-Gomes et al. Potential of microalgae carotenoids for industrial application. *Appl. Biochem. Biotechnol.* (2019)

132. Abul Faiz Md. Jamal Uddin, Md Rakibuzzaman, Eshita Wasiyatun naher Wasin, Mst. Asmaul Husna and Anil Kumar Mahato. Foliar application of *Spirulina* and *Oscillatoria* on growth and yield of okra as Bio-fertilizer. *Journal of Bioscience and Agriculture Reserch.* Vol,22. Issue 02:1840-1844

133. Junko Yabuzaki. Carotenoids Database: Structures, chemical fingerprints and distribution among organisms. January 2017. DOI:[10.1093/database/bax004](https://doi.org/10.1093/database/bax004)

134. A. Ranga Rao, V. Baskaran, R. Sarada, G.A. Ravishankar In vivo bioavailability and antioxidant activity of carotenoids from microalgal biomass — A repeated dose study. *Food Research International.* Volume 54, Issue 1, November 2013, Pages 711-717

135. Andrea Gille, Rebecca Hollenbach, Andreas Trautmann, Clemens Posten, Karlis Briviba. Effect of sonication on bioaccessibility and cellular uptake of carotenoids from preparations of photoautotrophic *Phaeodactylum tricornutum*. *Food Res Int.* 2019 Apr;118:40-48. doi:10.1016/j.foodres.2017.12.040. Epub 2017 Dec 16.

136. Andrea Gille, Ulrike Neumann, Sandrine Louis, Stephan Bischoff, Karlis Briviba Microalgae as a potential source of carotenoids: Comparative results of an in vitro digestion method and a feeding experiment with C57BL/6J mice. *Journal of Functional Foods.* Volume 49, October 2018, Pages 285-294

137. S. Kaur, J. Khattar, Y. Singh, D. Singh, A. Ahluwalia, Extraction, purification and characterisation of phycocyanin from *Anabaena fertilissima* PUPCCC 410.5: as a natural and food grade stable pigment, *J. Appl. Phycology* 31 (3) (2019) 1685–1696, <https://doi.org/10.1007/s10811-018-1722-9>.

138. A.K. Patel, F.P.J.B. Albarico, P.K. Perumal, A.P. Vadrade, C.T. Ntan, H.T.B. Chau, et al., Algae as an emerging source of bioactive pigments, *Bioresour. Technol.* 351 (2022) 126910, <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2022.126910>.
139. B. Fernandez-Rojas, J. Hernandez-Juarez, J. Pedraza-Chaverri, Nutraceutical properties of phycocyanin, *J. Funct. Foods* 11 (2014) 375–392, <https://doi.org/10.1016/j.jff.2014.10.011>.
140. A. Decesaro, A. Rempel, T.S. Machado, et al., Bioremediation of soil contaminated with diesel and biodiesel fuel using biostimulation with microalgae biomass, *J. Environ. Eng.* 143 (4) (2017) 04016091, [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)EE.1943-7870.0001165](https://doi.org/10.1061/(ASCE)EE.1943-7870.0001165).
141. J. Varia, C. Kamaleson, L. Lerer, Biostimulation with phycocyanin-rich spirulina extract in hydroponic vertical farming, *Scientia Hort.* 299 (2022) 111042, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111042>.
142. R.A. Metwally, R.E. Abdelhameed, S.A. Soliman, A.H. Al-Badwy, Potential use of beneficial fungal microorganisms and c-phycocyanin extract for enhancing seed germination, seedling growth and biochemical traits of solanum lycopersicum l, *BMC Microbiol.* 22 (1) (2022) 1–17, <https://doi.org/10.1186/s12866-022-02509-x>.
143. F. Arahou, I. Lijassi, A. Wahby, L. Rhazi, M. Arahou, I. Wahby, Spirulina-based biostimulants for sustainable agriculture: yield improvement and market trends, *Bioenergy Res.* 15 (1) (2022) 1–16, <https://doi.org/10.1007/s12155-022-10537-8>.
144. A. Adjali, I. Clarot, Z. Chen, E. Marchioni, A. Boudier, Physicochemical degradation of phycocyanin and means to improve its stability: a short review, *J. Pharm. Analysis.* 12 (3) (2021) 406–414, <https://doi.org/10.1016/j.jpha.2021.12.005>.
145. J.C. Moreno, J. Mi, S. Agrawal, S. Kossler, V. Tureckova, D. Tarkowska, W. Thiele, S. Al-Babili, R. Bock, M.A. Schottler, Expression of a carotenogenic gene allows faster biomass production by redesigning plant architecture and improving photosynthetic efficiency in tobacco, *Plant J.* 103 (2020) 1967–1984, <https://doi.org/10.1111/tpj.14971>.
146. E.W. Becker, Microalgae in human and animal nutrition, in: A. Richmond, Q. Hu (Eds.), *Handbook of Microalgal Culture*, Wiley, Hoboken, NJ, 2013, pp. 461–503, <https://doi.org/10.1002/9781118567166.ch25>.
147. G. Colla, E. Svecova, Y. Roupael, M. Cardarelli, H. Reynaud, R. Canaguier, et al., Effectiveness of a plant-derived protein hydrolysate to improve crop performances under different growing conditions, *Acta Hort.* 1009 (2013) 175–179, <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2013.1009.21>.
148. G. Colla, Y. Roupael, L. Lucini, R. Canaguier, W. Stefanoni, A. Fiorillo, et al., Protein hydrolysate-based biostimulants: origin, biological activity and application methods, *Acta Hort.* 1148 (2016) 27–34, <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2016.1148.3>.
149. M.S. Kalamaki, G. Merkouropoulos, A.K. Kanellis, Can ornithine accumulation modulate abiotic stress tolerance in Arabidopsis? *Plant Signal. Behav.* 4 (2009) 1099–1101, <https://doi.org/10.4161/psb.4.11.9873>.

150. A.F. ' Mogor, ' V. Ord " og, " G.P.P. Lima, Z. Molnar, ' G. Mogor, ' Biostimulant properties of cyanobacterial hydrolysate related to polyamines, *Environ. Boil. Fishes* 30 (2018) 453–460. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10811-017-1242-z>.
151. M.J. Van Oosten, O. Pepe, S. De Pascale, S. Silletti, A. Maggio, The role of biostimulants and bioeffectors as alleviators of abiotic stress in crop plants, *Chem. Biol. Technol. Agric.* 4 (2017) 5. <https://chembioagro.springeropen.com/article/10.1186/s40538-017-0089-5>.
152. A.F. ' Mogor, ' J.D.O. Amatucci, G. Mogor, ' G.B. De Lara, Bioactivity of cyanobacterial biomass related to amino acids induces growth and metabolic changes on seedlings and yield gains of organic red beet, *Am. J. Plant Sci.* 9 (2018) 966–978, <https://doi.org/10.4236/ajps.2018.95074>.
153. S. Jantaro, S. Kanwal, Low-molecular-weight nitrogenous compounds (GABA and polyamines) in blue-green algae, in: *Algal Green Chemistry*, 2017, pp. 149–169, <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63784-0.00008-4>.
154. R. Alc' azar, T. Altabella, F. Marco, C. Bortolotti, M. Reymond, C. Konec, P. Carrasco, A.F. Tiburcio, Polyamines: molecules with regulatory functions in plant abiotic stress tolerance, *Planta* 231 (2010) 1237–1249, <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1130-0>.
155. I. Kołodziejczyk, K. Dzitko, R. Szewczyk, M.M. Posmyk, Exogenous melatonin improves corn (*Zea mays* L.) embryo proteome in seeds subjected to chilling stress, *J. Plant Physiol.* 193 (2016) 47–56, <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.01.012>.
156. Singh, R., Kumar, A., et al. (2017) PGPR Isolates from the Rhizosphere of Vegetable Crop *Momordica charantia*: Characterization and Application as Biofertilizer. *International Journal of Current Microbiology Applied Science*, 6, 1789-1802. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2017.603.205>
157. J.T. Bushong, E.C. Miller, J.L. Mullock, D.B. Arnall, W.R. Raun, Irrigated and rainfed maize response to different nitrogen fertilizer application methods, *J. Plant Nutr.* 39 (13) (2016) 1874–1890, <https://doi.org/10.1080/01904167.2016.1187747>.
158. A.S. Bello, I. Saadaoui, R. Ben-Hamadou, “Beyond the source of bioenergy”: microalgae in modern agriculture as a biostimulant, biofertilizer, and anti-abiotic stress, *Agronomy* 11 (2021) 1610, <https://doi.org/10.3390/agronomy11081610>.
159. S. Gupta, K. Doležal, M.G. Kulkarni, E. Balazs, ' J. Van Staden, Role of nonmicrobial biostimulants in regulation of seed germination and seedling establishment, *Plant Growth Regul.* 97 (2) (2022) 1–43, <https://doi.org/10.1007/s10725-021-00794-6>.
160. G. Santini, N. Biondi, L. Rodolfi, M.R. Tredici, Plant biostimulants from cyanobacteria: an emerging strategy to improve yields and sustainability in agriculture, *Plants* 10 (2021) 643, <https://doi.org/10.3390/plants10040643>
161. N. Renuka, A. Gulthe, R. Prasanna, P. Singh, F. Bux, Microalgae as multifunctional options in modern agriculture: current trends, prospects and challenges, *Biotechnol. Adv.* 36 (4) (2018) 1255–1273, <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2018.04.004>.

162. Доброжан С.Н., Шалару В.В., Шалару В.М., Страгулат И.И., Семенюк Е.Н. Использование некоторых видов синезеленых азотфиксирующих водорослей в качестве биологического удобрения // Альгология. 2014. Т.24 №3. С.426-479

163. Б.К. Заядан, Ф.К. Сарсекеева, К.Болатхан. Фототрофты микроорганизмдер биоэнергетикасы. Оқу құралы. Алматы, Қазақ университеті, 2024 ж., 250 б.

164. Bunemann, E. K., Schwenke, G. D., & Van Zwieten, L. (2006). Impact of agricultural inputs on soil organisms – a review. *Australian Journal of Soil Research*, 44, 379-406.

165. Veluci RM, Neher DA, Weicht TR(2006) Nitrogen fixation and leaching of biological soil crust communities in mesic/temperate soils. *Microb Ecol* 51:189–196. doi: 10.1007/s00248-005-0121-3

166. Abed R.M.M., Dobretsov S., Sudesh K. Applications of cyanobacteria in biotechnology // *Journal of Applied Microbiology*. – 2009. – Vol. 106, Issue 1. – P. 1–12.

167. Bergey's Manual of systematic bacteriology: 2nd edition. Ed. D.R. Boone, R.W. Costenholz: Springer-Verlag N.Y. Berling, Meidelberg, 2001. V. 1.

168. Baulina O.I., Lobakova E.S. Heterocysts with reduced cell walls in populations of cycad cyanobionts // *Mikrobiologiya*. – 2003. – №. 72(6). – P. 806-815.

169. Boichenko V.A., Pinevich A.V., Stadnichuk I.N. Association of Chlorophyll a/b-binding Pcb Proteins with Photosystems I and II in *Prochlorothrix hollandica* // *Biochem. Biophys. Acta*. - 2007. - V. 1767. - P. 801-806.

170. Tomo T., Shinoda T., Chen M., Allakhverdiev S.I., Akimoto S. Energy transfer processes in chlorophyll f-containing cyanobacteria using time-resolved fluorescence spectroscopy on intact cells. // *Biochim Biophys Acta*. – 2014. – Vol. 1837(9). P. 1484-1489.

171. Liu H., Zhang H., Niedzwiedzki D.M., Prado M., He G., Gross M.L., Blankenship R.E. Phycobilisomes supply excitations to both photosystems in a megacomplex in cyanobacteria. // *Science*. – 2013. - Vol. 342(6162). P. 1104-1107.

172. Knoppová J., Sobotka R., Tichý M., Yu J., Koník P., Halada P., Nixon P.J., Komenda J. Discovery of a chlorophyll binding protein complex involved in the early steps of photosystem II assembly in *Synechocystis*. // *Plant Cell*. – 2014. - Vol. 26 (3). – P. 1200-1212.

173. Stamatakis K., Papageorgiou G.C. ΔpH-dependent non-photochemical quenching (qE) of excited chlorophylls in the photosystem II core complex of the freshwater cyanobacterium *Synechococcus* sp PCC 7942 // *Plant Physiol Biochem*. – 2014. - Vol. 81. – P. 184-189.

174. Rakhimberdieva M.G., Boichenko V.N., Karapetyan N.V., Stadnichuk I.N. Interaction of phycobilisomes with photosystem 2 dimers and photosystem I monomers and trimers in the cyanobacterium *Spirulina platensis* // *Biochemistry*. – 2001. – Vol. 40. – P. 15780-15788.

175. Watanabe M., Semchonok D.A., Webber-Birungi M.T., Ehira S., Kondo K., Narikawa R., Ohmori M., Boekema E.J., Ikeuchi M. Attachment of phycobilisomes in an antenna-photosystem I supercomplex of cyanobacteria. //

Proceedings of the National Academy. - United States of America. - 2014. - Vol. 111 (7). - P. 2512-2517.

176. Габдулхаков А.Г., Донцова М.В. Структурные исследования фотосистемы 2 цианобактерий // Успехи биологической химии. - 2013. - Т. 53. - С. 323-354.

177. Gabdulkhakov A.G., Dontsova M.V. Structural studies on photosystem II of cyanobacteria // J. Biochemistry (Mosc). - 2013. - Vol. 78(13). - P. 1524-1538.

178. Broser M., Glöckner C., Gabdulkhakov A., Guskov A., Buchta J., Kern J., Müh F., Dau H., Saenger W., Zouni A. Structural basis of cyanobacterial photosystem II inhibition by the herbicide terbutryn // J Biol Chem. - 2011. - Vol. 286(18). - P. 15964-15972.

179. Hervás M., Navarro J.A. Effect of crowding on the electron transfer process from plastocyanin and cytochrome c6 to photosystemI: a comparative study from cyanobacteria to green algae // Photosynth Res. - 2011. - Vol. 107(3). - P. 279.

180. Watanabe M., Kubota H., Wada H., Narikawa R., Ikeuchi M. Novel supercomplex organization of photosystem I in *Anabaena* and *Cyanophora paradoxa* // Plant Cell Physiol. - 2011. - Vol. 52(1). - P.162-168.

181. Ulas G., Brudvig G.W. Zwitterion modulation of O₂-evolving activity of cyanobacterial photosystem II // Biochemistry. - 2010. - Vol. 49(37). P. 8220-8227.

182. Wang X.Q., Jiang H.B., Zhang R., Qiu B.S. Inactivation of the *petE* gene encoding plastocyanin causes different photosynthetic responses in cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803 under light-dark photoperiod and continuous light conditions // FEMS Microbiol Lett. - 2013. - Vol. 341(2). - P. 106.

183. Mullineaux C.W. Co-existence of photosynthetic and respiratory activities in cyanobacterial thylakoid membranes // Biochim Biophys Acta. - 2014. - Vol. 1837(4). - P. 503-511.

184. Gan F., Zhang S., Rockwell N.C., Martin S.S., Lagarias J.C., Bryant D.A. Extensive remodeling of a cyanobacterial photosynthetic apparatus in far-red light // Science. - 2014. - Vol. 345(6202). - P.1312-1317.

185. Bothe H., Tripp H.J., Zehr J.P. Unicellular cyanobacteria with a new mode of life: the lack of photosynthetic oxygen evolution allows nitrogen fixation to proceed // Archives of Microbiology. - 2010. - Vol. 192, № 10. - P. 783-790.

186. Severin I., Stal L.J. NifH expression by five groups of phototrophs compared with nitrogenase activity in coastal microbial mats // FEMS Microbiology Ecology. - 2010. - Vol. 73, № 1. - P. 55-67.

187. Большевцева Ю.В., Терехова И.В., Рёгнер М., Карапетян Н.В. Влияние кислорода и реакций углеродного цикла фотосинтеза на кинетику окислительно-восстановительных превращений п700 в клетках цианобактерии *Arthrospira Platensis* // Биохимия. - 2007. - Т. 72, №3. - С. 338-346.

188. Большевцева Ю.В., Еланская И.В., Карапетян Н.В. Регуляция циклического транспорта электронов через фотосистему в клетках мутантов цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC 6803, лишенных дыхательных дегидрогеназ // Биохимия. - 2011. - Т. 76, №4. - С. 525-536.

189. Shimakawa G., Hasunuma T., Kondo A., Matsuda M., Makino A., Miyake C. Respiration accumulates Calvin cycle intermediates for the rapid start of

photosynthesis in *Synechocystis* sp. PCC 6803. // *Biosci Biotechnol Biochem.* – 2014. – P. 1-11.

190. Groben R., Kaloudas D., Raines C.A., Offmann B., Maberly S.C., Gontero B. Comparative sequence analysis of CP12, a small protein involved in the formation of a Calvin cycle complex in photosynthetic organisms. // *Photosynth Res.* – 2010. – Vol. 103(3). – P.183-194.

191. Tamoi M., Miyazaki T., Fukamizo T., Shigeoka S. The Calvin cycle in cyanobacteria is regulated by CP12 via the NAD (H)/NADP (H) ratio under light/dark conditions. // *Plant J.* – 2005. – Vol. 42(4). P.504-513.

192. Tjus S.E., Scheller H.V., Andersson B., Moeller B.L. Active oxygen produced during selective excitation of photosystem 1 is damaging not only to photosystem 1, but also to photosystem 2 // *Plant Physiol.* – 2001. – Vol.125. – P. 2007-2015.

193. Muro-Pastor A.M. The heterocyst-specific NsiR1 small RNA is an early marker of cell differentiation in cyanobacterial filaments // *MBio.* -2014. – Vol. 5(3). – P. 1079-14).

194. Ke S., Haselkorn R. Fluorescence spectroscopy study of heterocyst differentiation in *Anabaena* PCC 7120 filaments. // *Microbiology.* – 2013. – Vol. 159(Pt 2). – P. 253-258.

195. Flores E. Restricted cellular differentiation in cyanobacterial filaments// *Proc Natl Acad Sci U S A.* - 2012 – Vol. 109(38). P. 15080-15081.

196. Баулина О.И., Лобакова Е.С. Гетероцисты с редуцированной клеточной стенкой в популяциях цианобионтов саговников // *Микробиология.* - 2003. - Т. 72, № 6. - С. 806-815.

197. Н. А. Проворов, Е. А. Долгих Метаболическая интеграция организмов в системах симбиоза // *Журнал общей биологии.* - 2006. - Т. 67. - С. 403-422.

198. Pitois F., Thoraval I., Baurès E., Thomas O. Geographical patterns in cyanobacterial distribution: climate influence at regional scale // *Toxins (Basel).* - 2014. - Vol. 6(2). – P. 509-22.

199. Зенова Г.Н. Лишайники // *Соратовский образовательный журнал.* - 1999. - № 6. - С. 30-34.

200. Кокшарова О.А. Цианобактерии: перспективные объекты научного исследования и биотехнологии // *Успехи современной биологии.* - 2008. - Т. 128, №1. - С. 3-20.

201. Абдуллин Ш.Р. Цианобактерии и водоросли пещеры шульган-таш (каповой): автореф. канд. биол. наук.: 03.00.05, 03.00.07. – Уфа: БГУ, 2005

202. Ефимова М.В. Синезеленые водоросли (цианобактерии) поверхностных термопроявлений камчатки и возможности их использования в биотехнологии: автореф. ... канд. биол. наук.: 03.00.32 - Тихоокеанский институт биоорганической химии дальневосточного отделения российской академии наук, Владивосток, 2005.

203. Белых О.И., Гладких А.С., Сорокикова Е.Г., Тихонова И.В., Потапов С.А., Федорова Г.А. Микроцистин-продуцирующие цианобактерии в водоемах России, Беларуси и Украины // *Химия в интересах устойчивого развития.* - 2013. - Т. 21, № 4. - С. 363-378.

204. Gantar, M., Kerby, N. W. & Rowell, P. (1993), 'Colonisation of wheat (*Triticum vulgare* L.) by N₂-fixing cyanobacteria: III. The role of a hormogonia-promoting factor', *New Phytologist* 124, 505–513.
205. Mutale-joan, C.; Redouane, B.; Najib, E.; Yassine, K.; Lyamlouli, K.; Laila, S.; Zeroual, Y.; El Arroussi, H. Screening of microalgae liquid extracts for their biostimulant properties on plant growth, nutrient uptake and metabolite profile of *Solanum lycopersicum* L. *Sci. Rep.* 2020, 10, 2820.
206. Ordog, V., 1999. Beneficial effects of microalgae and cyanobacteria in plant/soil systems, with special regards to their auxin- and cytokinin- like activity. International workshop and training course on microalgal biology and biotechnology. Mosonmagyaróvár, Hungary, June: 13-26.
207. Beale, S.I.; Gough, S.P.; Granick, S. Biosynthesis of delta-aminolevulinic acid from the intact carbon skeleton of glutamic acid in greening barley. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 1975, 72, 2719–2723.
208. Oliveira P., Lindblad P. Transcriptional regulation of the cyanobacterial bidirectional hox-hydrogenase // *Dalton Transactions: An International Journal of Inorganic Chemistry*. - 2009. - № 45. - P. 9990-9996.
209. Thompson A., Carter B.J., Turk-Kubo K., Malfatti F., Azam F., Zehr J.P. Genetic diversity of the unicellular nitrogen-fixing cyanobacteria UCYN-A and its prymnesiophyte host. // *Environ Microbiol.* – 2014. – Vol. 16(10). – P. 1462-2920.
210. Bhargava S., Chouhan S., Kaithwas V., Maithil R. Carbon dioxide regulation of autotrophy and diazotrophy in the nitrogen-fixing cyanobacterium *Nostoc muscorum* // *Ecotoxicol Environ Saf.* – 2013. – Vol. 98. – P. 345-351.
211. Alagesan S., Gaudana S.B., Krishnakumar S., Wangikar P.P. Model based optimization of high cell density cultivation of nitrogen-fixing cyanobacteria // *Bioresour Technol.* – 2013. – Vol. 148. – P. 228-233.
212. Berntzon L., Erasmie S., Celepli N., Eriksson J., Rasmussen U., Bergman B. BMAA inhibits nitrogen fixation in the cyanobacterium *Nostoc* sp. PCC 7120 // *Mar Drugs*. - 2013 – Vol. 11, № 8. – P. 3091-4108.
213. Kirti A., Rajaram H., Apte S.K. Characterization of two naturally truncated, Ssb-like proteins from the nitrogen-fixing cyanobacterium, *Anabaena* sp. PCC7120 // *Photosynth Res.* – 2013. – Vol. 118(1-2). – P. 147-154.
214. Raleiras P., Kellers P., Lindblad P., Styring S., Magnuson A. Isolation and characterization of the small subunit of the uptake hydrogenase from the cyanobacterium *Nostoc punctiforme* // *J Biol Chem.* - 2013 – Vol. 288(25). – P. 18345 - 18352.
215. Bandyopadhyay A., Elvitigala T., Liberton M., Pakrasi H.B. Variations in the rhythms of respiration and nitrogen fixation in members of the unicellular diazotrophic cyanobacterial genus *Cyanothece* // *Plant Physiol.* – 2013. – Vol. 161(3). – P. 1334-1346.
216. Banerjee M., Ballal A., Apte S.K. Mn-catalase (Alr0998) protects the photosynthetic, nitrogen-fixing cyanobacterium *Anabaena* PCC7120 from oxidative stress // *Environ Microbiol.* – 2012. - Vol. 14(11). P. 2891-2900.
217. Tsygankov A.A. Nitrogen-fixing cyanobacteria: A review // *Applied Biochemistry and Microbiology*. - 2007. - Vol. 43, № 3. - P. 250-259.

218. Li H., Sherman D.M., Bao Sh., Sherman L.A. Pattern of cyanophycin accumulation in nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing cyanobacteria // *Archives of Microbiology*. - 2001. - Vol. 176, № 1-2. - P. 9-18.
219. Wünschiers R. Nitrogen availability for nitrogen fixing cyanobacteria upon growth on dinitrogen // *African Journal of Biotechnology*. - 2006. - Vol. 5, № 20. - P. 1969-1972.
220. Wolk C.P. Developmental biology of nitrogen-fixing cyanobacteria (Ed. Bird K.) /MSU-DOE Plant Research Laboratory, Fortieth Annual Report, Howard Printing Company, Kalamazoo, MI. - 2005. - P. 81-90.
221. Sjöholm J., Oliveira P., Lindblad P. Transcription and regulation of the bidirectional hydrogenase in the cyanobacterium *Nostoc* sp. strain PCC 7120 // *Appl. Environ. Microbiol.* - 2007. - V. 73. - P. 5435-5446.
222. Pereira I., Ortega R., Barrientos L., Moya M., Reyes G., Kramm V. Development of a biofertilizer based on filamentous nitrogen-fixing cyanobacteria for rice crops in Chile // *J. Appl. Phycol.* - 2009. - V. 21, № 1. - P. 135-144.
223. Severin I., Stal L.J., Acinas S.G. Diversity of nitrogen-fixing bacteria in cyanobacterial mats // *FEMS Microbiology Ecology*. - 2010. - Vol. 73, № 3. - P. 514-525.
224. Зяблых Ю.П. Консорциумы микроорганизмов на основе почвенных азотфиксирующих цианобактерий и их агробиотехнологический потенциал: Дис. канд. биол. наук / Е.М. -Киров. - 2008 – 174с.
225. Yosef Tabar S. Evaluation of nitrogen fixation microorganisms in agriculture // *Scientia Agriculturae*. - 2013. - Vol.2 (1). - P. 2-25.
226. Krupke A., Lavik G., Halm H., Fuchs B.M., Amann R.L., Kuypers M.M. Distribution of a consortium between unicellular algae and the N₂ fixing cyanobacterium UCYN-A in the North Atlantic Ocean // *Environ Microbiol.* - 2014. - Vol. 16 (10). - P. 153-167.
227. Hermann Bothe, Oliver Schmitz, M. Geoffrey Yates, William E. Newton Nitrogen Fixation and Hydrogen Metabolism in Cyanobacteria // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* - 2010. - Vol. 74 (4). - P. 4529 – 4551.
228. Hasan M. A. Investigation on the Nitrogen Fixing Cyanobacteria (BGA) in Rice Fields of North-West Region of Bangladesh. I: Nonfilamentous // *J. Environ. Sci. & Natural Resources*. - 2012. - Vol. 5(2). - P. 185 – 192.
229. Somporn Chunleuchanon, Apichat Sooksawang, Neung Teaumroong and Nantakorn Boonkerd Diversity of nitrogen-fixing cyanobacteria under various ecosystems of Thailand: population dynamics as affected by environmental factors // *World Journal of Microbiology & Biotechnology*. - 2003. - Vol. 19. - P. 167–173.
230. Bullerjahn G.S., Rozmarynowycz M.J., McKay R.M.L., Boyanapalli R. Cyanobacterial bioreporters as sensors of nutrient availability // *Advances in Biochemical Engineering //Biotechnology*. - 2010. - Vol. 118. - P. 165-188.
231. Tamagnini P., Leitão E., Ferreira D., Pinto F., Oliveira P., Heidorn T., Lindblad P., Harris D.J. Cyanobacterial hydrogenases: diversity, regulation and applications // *FEMS Microbiology Reviews*. - 2007. - Vol. 31, №6. - P. 692-720.

232. Панкратова Е.М. Азотфиксирующие цианобактерии как основа микробных консорциумов // Материалы международной научной конференции "Автотрофные микроорганизмы", Москва. - 2000. - С. 140-146.

233. Михеева Л. Е., Белавина Н. В., Карбышева Е. А., Шестаков, С. В. Молекулярно-генетический анализ новых штаммов *Anabaena*, выделенных из растительно - цианобактериального сообщества // Микробиология. - 2010. - Т. 79, № 5. - С. 639-646.

234. Басагаев С.Б. Рост цианобактерии *Nodularia* sp. на различных источниках азота // Вестник Бурятского государственного университета. - 2014. - № 4-1. - С. 48-50.

235. Худяков И.Я. Генетика развития и симбиотический потенциал цианобактерий // Экологическая генетика. - 2012. - Т. X, № 4. - С. 29-39.

236. Белавина Н.В., Карбышева Е.А., Шестаков С.В. Молекулярно-генетический анализ новых штаммов *Anabaena*, выделенных из растительно-цианобактериального сообщества Михеева // Микробиология. - 2010. - Т. 79, № 5. - С. 639-646.

237. Саралов А.И., Галямина В.В., Беляева П.Г., Мольков Д.В. Азот-фиксация и денитрификация в планктоне и перифитоне водотоков камского бассейна // Биология внутренних вод. - 2010. - № 2. - С. 13-19.

238. Цыганков А.А. Азотфиксирующие цианобактерии – продуценты водорода // Прикладная биохимия и микробиология. – 2007. – Т. 43, № 3. - С. 279-288.

239. Баймаханова Г.Б., Ораз Г. Выделение новых азотфиксирующих штаммов цианобактерий // VII Московский Международный Конгресс «Биотехнология: состояние и перспективы развития». - 2013. - С. 407-408.

240. Г.Д. Ораз, Г.Б. Баймаханова, К. Болатхан, М. Құмар, Б.К. Заядан Азот фиксациялаушы микроорганиздер негізіндегі консорциумдар // Вестник КазНУ, Серия экологическая. – 2013. - №3/1(59). - С.238-242.

241. Vass I.Z., Kós P.B., Sass L., Nagy C.I., Vass I. The ability of cyanobacterial cells to restore UV-B radiation induced damage to Photosystem II is influenced by photolyase dependent DNA repair // Photochem Photobiol. – 2013. – Vol. 89(2). – P.384-390.

242. Домрачсва Л. И., Третьякова А. Н., Трефилова Л. В. Цианобактерии как центр экологических кластеров в почвенных микробиоценозах // Материалы научной сессии, Киров. - 2001. - С. 159-160.

243. Hense I., Beckmann A. The representation of cyanobacteria life cycle processes in aquatic ecosystem models // Ecological Modelling. - 2010. - Vol. 221, № 19. - P. 2330-2338.

244. Bergman B., Ran L., and Adams D.G. Cyanobacterial-plant Symbioses: Signaling and Development // The Cyanobacteria Molecular Biology, Genomics and Evolution / (Eds. Herrero A., Flores E. Kaiser) Academic Press. - Norfolk, UK. - 2008. - P. 447-473.

245. Панкратова Е.М., Трефилова Л.В. Симбиоз как основа существования цианобактерий в природных условиях и в конструируемых системах // Теоретическая и прикладная экология. - 2007. - № 1. - С. 4-14.

246. Adams D.G. Symbiotic interactions // Ecology of Cyanobacteria: Their Diversity in Time and Space. /Eds. Whitton B., Potts. - Kluwer Academic Publishers. - M. Dordrecht. - 2000. - P. 523-561.

247. Roberts A.E., Boylen C.W., Nierzwicki-Bauer S.A. Effects of lead accumulation on the Azolla caroliniana-Anabaena association. // Ecotoxicol Environ Saf. – 2014. – Vol. 102. – P.100-1004.

248. Багаева Ю.В. Исследование ростстимулирующей и фунгицидной активности циано-бактериальных сообществ из экосистем астраханской области // Естественные науки. - 2011. - № 3. - С. 81-86.

249. Гольдин Е. Б. Цианобактерии в смешанных культурах и их биоцидная активность // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах. – Киров, 2010. – С. 84–88.

250. H. Saadatnia, H. Riahi Cyanobacteria from paddy fields in Iran as a biofertilizer in rice plants // Plant soil Environ. – 2009. – Vol. 55. – P. 207–212.

251. A. Vaishampayan, R. P. Sinha, D.-P. Häder, T. Dey, A. K. Gupta, U. Bhan and A. L. Rao Cyanobacterial Biofertilizers in Rice Agriculture // Botanical Review. – 2001. - Vol. 67, № 4. - P. 453-516.

252. Radha Prasanna, Lata Nain, Radhika Ancha, Jadhav Srikrishna, Monica Joshi Rhizosphere dynamics of inoculated cyanobacteria and their growth-promoting role in rice crop // Egyptian Journal of Biology. - 2009. - Vol. 11. – P. 26-36.

253. Mikheeva L.E., Belavina N.V., Karbysheva E.A., Shestakov S.V. Molecular genetic analysis of new Anabaena strains isolated from a plant-cyanobacterial community // Microbiology (Mikrobiologiya). - 2010. - T. 79, №5. - С. 630-637.

254. Pandey U., Pandey J. Enhanced production of biomass, pigments and antioxidant capacity of a nutritionally important cyanobacterium Nostochopsis lobatus // Bioresource Technology. - 2008. - V.99. - P. 4520- 4523.

255. Панкратова Е.М., Трефилова Л.В., Зяблых Р.Ю., Устюжанин И.А. Цианобактерия Nostoc paludosum Kiitz как основа для создания агрономически полезных микробных ассоциаций на примере бактерий р. Rhizobium // Микробиология. - 2008. - Т.77, №2. - С. 1-7.

256. Панкратова Е.М., Трефилова Л.В., Зяблых Р.Ю., Устюжин И.А. Цианобактерия Nostoc paludosum Kutz как основа для создания агрономически полезных микробных ассоциаций на примере бактерий рода Rhizobium // Микробиология. - 2008. - Т.77, №2. - С.266-272.

257. Belfast, Report on the Mycological Diagnostic Service, Queen's University, Ulster Med J. Dec 1963; 32(2): 197–198.

258. Казанцева Е.В., Ашмарина Л.Ф. Эффективность предпосевной обработки семян сои бактериями рода Pseudomonas и Rhizobium // Вклад молодых ученых в развитие сиб. аграр. науки: Новосибирск, 1999. — С. 95-96.

259. Xie S., Jia C., Chen L., Pancost R.D., Wang Y., Yang H., Luo G., Wignall P.B. Cyanobacterial blooms tied to volcanism during the 5 m.y. permo-triassic biotic crisis // Geology. - 2010. - T. 38, № 5. - С. 447-450.

260. Chen, L.; Xie, Z.; Hu, C.; Li, D.; Wang, G.; Liu, Y. Man-made desert algal crusts as affected by environmental factors in Inner Mongolia, China. J. Arid. Environ. 2006, 67, 521–527.

261. Karsten, U. Seaweed acclimation to salinity and desiccation stress. In *Seaweed Biology: Novel Insights into Ecophysiology, Ecology and Utilization*. Ecological Studies 219; Wiencke, C., Bischof, K., Eds.; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 2012; pp. 87–107. ISBN 978-3-642-28451-9.
262. Сиренко Л.А., Сакевич А.И., Осипов Л.Ф., Лукина Л.Ф. и др. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. – Киев.: Наука думка, 1975. – 247с.
263. Заядан Б.К., Өнерхан Г. Микробалдырлардың тазадакылдарын бөліп алу және оларды белсенді өсіріу тәсілдері. - Көкшетау, 2008. – 95 б.
264. Музафаров А.М., Эргашев А.Э., Халилова С.Х. Определитель синезеленых водорослей Средней Азии. - Ташкент: Фан, 1987 - 88. - Т. 1.-Т.3. С.3-405.
265. Почвоведение: учебник для академического бакалавриата / К. Ш. Казеев [и др.]; ответственный редактор К. Ш. Казеев, С. И. Колесников. – 5-е изд., перераб. и доп. — Москва: Издательство Юрайт, 2018. – 427 с. – (Высшее образование). — ISBN 978-5-534-06058-4.
266. Растворова О.Г. Химический анализ почв / О.Г. Растворова, Д.Б. Андреев, Э.И. Гогарина, Г.А. Косаткин, Н.Н. Федорова. С.-П.: С.- П. ун-т, 1995. – 262 с
267. Vernieri, P.; Borghesi, E.; Ferrante, A.; Magnani, G. Application of biostimulants in floating system for improving rocket quality. *J. Food Agric. Environ.* 2005, 3, 86–88.
268. С.Н. Сейлбек, М. Тортай, Н.Р. Акмуханова, Ф.К. Сарсекеева, Д.К. Кирбаева, Н.Е. Бидагулова, Н.А. Алтыбаева, А.Б. Еламанова. Ақдалаегі салқаптарыныңмикробалдырларбиоалуантүрлілігіжәнебактерияларғақарсыбелсенділігібарцианобактериялардыбөліпалу. *Микробиология және вирусология*. No1 (40), 2023. – 201-220 б. (DOI: 10.537290/MV-AS.2023.01.14)
269. Rezanka T., Dembitsky V. M. *Folia Microbiol.* 2006. Vol. 51. Pp. 159–182. (DOI: 10.1007/BF02931419)
270. Zhubanova A. A., Ernazarova A. K., Kaiyrmanova G. K., Zayadan B. K., Savitskaya I. S., Abdieva G. Zh., Kistaubaeva A. S., Akimbekov N. Sh., *Fiziologiya rastenii.* 2013. Vol. 60. No. 4. Pp. 588–595.(DOI:10.1134/S1021443713040183)
271. Е. Ю. Егупова, В. Б. Багмет, Ш. Р. Абдуллин. Воздействие антибиотиков и фунгицидов на цианобактерию *nostoc punctiforme* (kutz.) Hariot и сопутствующие микроорганизмы. *Вестник Башкирского университета*. 2017. Т. 22. No1. Стр 86-89.
272. Bayona-Morcillo, P.J.; Plaza, B.M.; Gómez-Serrano, C.; Rojas, E.; Jiménez-Becker, S. Effect of the foliar application of cyanobacterial hydrolysate (*Arthrospira platensis*) on the growth of *Petunia x hybrida* under salinity conditions. *Environ. Boil. Fishes* 2020, 32, 4003–4011.
273. Ul Haq, I.; Sarwar, M.K.; Faraz, A.; Latif, M.Z. Synthetic Chemicals: Major component of plant disease management. In *Plant Disease Management Strategies for Sustainable Agriculture through Traditional and Modern Approaches*; Springer International Publishing: Cham, Switzerland, 2020; pp. 53–81. ISBN 978-3-030-35954-6.

274. Wally, O.S.D.; Critchley, A.T.; Hiltz, D.; Craigie, J.S.; Han, X.; Zaharia, L.I.; Abrams, S.R.; Prithiviraj, B. Regulation of phytohormone biosynthesis and accumulation in Arabidopsis following treatment with commercial extract from the marine macroalga *Ascophyllum nodosum*. *J. Plant Growth Regul.* 2013, 32, 324–339.

275. Mazhar, S.; Cohen, J.D.; Hasnain, S. Auxin producing non-heterocystous Cyanobacteria and their impact on the growth and endogenous auxin homeostasis of wheat. *J. Basic Microbiol.* 2013, 53, 996–1003.

276. Musbah, H.A.; Abouelkhair, W.S.; Yousef, S.A.E.; Moustafa, E.E.; Hasan, A.M.H. Screening of antifungal activities of five algal crude extracts. *JSRS* 2019, 36, 318–338. [CrossRef]

277. Егоров Н.С. Основы учения об антибиотиках. изд. 6, перераб. – 2004. – 528 с. ISBN 5-02-033595-9

278. Hongayo, M.C.; Larino, R.C.; Malingin, D.L. Antibacterial and antioxidant effects of brown alga *Padina australis* Hauck crude extract. *IAMURE Int. J. Sci. Clin. Lab.* 2012, 2, 35–70.

279. Re R, Pellegrini N, Proteggente A, Pannala A, Yang M. Antioxidants activity applying an improved ABTS radical cation decolorization assay. *Free Rad Biol and Med.* 1999;26:1231-37.

280. Amin I, Tan S. Antioxidant activity of selected commercial seaweeds. *Mal J Nutr* 2002; 8: 167- 177.

281. Apak, R., Güçlü, K., Özyürek, M., Karademir, S. E. 2004. “Novel total antioxidant capacity index for dietary polyphenols and vitamins C and E, using their cupric ion reducing capability in the presence of neocuproine: CUPRAC method”, *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52(26), 7970-7981.

282. Benzie, I.F. and Strain, J.J., 1996. The ferric reducing ability of plasma (FRAP) as a measure of “antioxidant power”: the FRAP assay. *Analytical Biochemistry*, 239(1), pp.70-76.

283. Arvouet-Grand A, Vennat B, Pourrat A, Legret P. Standardization of propolis extract and identification of principal constituents. *J de Pharma Belge.* 1994;49:462-68.

284. Bekzhan D. Kossalbayev, Girayhan Yilmaz, Asemgul K. Sadvakasova, Bolatkhan K. Zayadan, Ayaz M. Belkozhaev, Gulzhanay K. Kamshybayeva, Gaukhar A. Sainova, Ayshat M. Bozieva[†], Hesham F. Alharby, Tatsuya Tomo, Suleyman I. Allakhverdiev., 2023. Biotechnological production of hydrogen: Design features of photobioreactors and improvement of conditions for cultivating cyanobacteria. *International Journal of Hydrogen Energy*, 2023, 48(44), страницы 16649–16662. <https://doi.org/10.1016/j.ijhydene.2023.09.001>

285. Assemgul K. Sadvakasova a , Meruyert O. Bauenova a , Bekzhan D. Kossalbayev a,b , Bolatkhan K. Zayadan a , Zhiyong Huang c , Jingjing Wang c , Huma Balouch a , Hesham F. Alharby d , Jo-Shu Chang e,f,g,h,* , Suleyman I. Allakhverdiev i,j,k // Synthetic algocyanobacterial consortium as an alternative to chemical fertilizers. *Environmental Research* 233 (2023) 116418 <https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.116418>

286. Orozco-Mosqueda, M. del C., Rocha-Granados, M. del C., Glick, B.R., Santoyo, G., 2019. Microbiome engineering to improve biocontrol and plant growth-

promoting mechanisms. Microbiol. Res. 208, 25–31. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.01.005>.

287. Duca D, Lorv J, Patten CL, Rose D, Glick BR. Indole-3-acetic acid in plant-microbe interactions. Antonie Van Leeuwenhoek. 2014 Jul;106(1):85-125. doi: 10.1007/s10482-013-0095-y. Epub 2014 Jan 21. PMID: 24445491 Review

288. Abeer Hashem, Baby Tabassum, and Elsayed Fathi Abd Allah. *Bacillus subtilis*: A plant-growth promoting rhizobacterium that also impacts biotic stress. Saudi J Biol Sci. 2019 Sep; 26(6): 1291–1297. Published online 2019 May 20. doi: [10.1016/j.sjbs.2019.05.004](https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.05.004)

289. Заварзин Г.А., Орлеанский В.К., Герасименко Л.М., Пушко С.В., Ушатинская Г.Т. Лабораторные модели цианобактериальных матов щелочного геохимического барьера // Микробиология. – 2003. - Т.72, №1. - С. 93–98.

290. Заварзин, Г.А. Современные бактерии и бактериальные сообщества. Прокариотная клетка как система. Бактериальная палеонтология / Под ред. А.Ю.Розанова. - М.: ПИН РАН. - 2002. - С.6-36.

291. Аллагулова Ч.Р., Ласточкина О.В. «Снижение уровня окислительного стресса в растениях пшеницы ПОД ВЛИЯНИЕМ ЭНДОФИТНЫХ БАКТЕРИЙ В УСЛОВИЯХ ЗАСУХИ» Экобиотех, 2020, Том 3, № 2, С. 129-134. <http://doi.org/10.31163/2618-964X-2020-3-2-129-134>

292. Bahramisharif Amirhossein, Rose Laura. Efficacy of biological agents and compost on growth and resistance of tomatoes to late blight, Planta, 2019, 249. doi: 10.1007/s00425-018-3035-2.

293. Trifonova T.M., Influence of biologics on the growth and productivity of tomato plants, IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci., 2020, 548 p DOI: [10.1088/1755-1315/548/8/082021](https://doi.org/10.1088/1755-1315/548/8/082021)

294. Tahir Naqqash, Asma Imran, Sohail Hameed, Muhammad Shahid, Afshan Majeed, Javed Iqbal, Muhammad Kashif Hanif, Shaghef Ejaz, and Kauser Abdullah Malik. First report of diazotrophic *Brevundimonas* spp. as growth enhancer and root colonizer of potato. Scientific reports. Published online 2020 Jul 30. doi: [10.1038/s41598-020-69782-6](https://doi.org/10.1038/s41598-020-69782-6)

295. V.S. Maslennikova, V.P. Tsvetkova, A.F. Petrov, A.V. Pastukhova. Influence of the bacillus genus bacteria on the growth and productivity of tomatoes of spok variety. «Вестник НГАУ» – 1(58)/2021. DOI:10.31677/2072-6724-2021-58-1-56–63

296. Van Oosten, M.J., Pepe, O., De Pascale, S., Silletti, S., Maggio, A., 2017. The role of biostimulants and bioeffectors as alleviators of abiotic stress in crop plants. Chem. Biol. Technol. Agric. 4, 5. <https://doi.org/10.1186/s40538-017-0089-5>.

297. Sun, W., Xiao, E., Krumins, V., Dong, Y., Li, B., Deng, J., Xiao, T., Liu, J., 2019. Comparative analyses of the microbial communities inhabiting coal mining waste dump and an adjacent acid mine drainage creek. Microb. Ecol. 78, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00248-019-01335-5>

298. Yao , S., Lyu, S., An, Y., Lu, J., Gjermansen, C., Schramm, A., 2019. Microalgae–bacteria symbiosis in microalgal growth and biofuel production: a review. J. Appl. Microbiol. 126, 359–368. <https://doi.org/10.1111/jam.14095>

299. Nandagopal, P., Steven, A.N., Chan, L.-W., Rahmat, Z., Jamaluddin, H., Mohd Noh, N.I., 2021. Bioactive metabolites produced by cyanobacteria for growth

adaptation and their pharmacological properties. *Biology* 10, 1061. <https://doi.org/10.3390/biology10101061>

300. Kang, Y., Kim, M., Shim, C., Bae, S., Jang, S., 2021. Potential of algae–bacteria synergistic effects on vegetable production. *Front. Plant Sci.* 12 <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.656662>.

301. Dasgupta, D., Kumar, K., Miglani, R., Mishra, R., Panda, A.K., Bisht, S.S., 2021. Chapter 1 - microbial biofertilizers: recent trends and future outlook. In: De Mandal, S., Passari, A.K. (Eds.), *Recent Advancement in Microbial Biotechnology*. Academic Press, pp. 1–26. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822098-6.00001-X>.

302. Prasanna, R., Babu, S., Rana, A., Kabi, S., Chaudhary, V., Gupta, V., Kumar, A., Shivay, Y., Nain, L., Pal, R.K., 2013a. Evaluating the establishment and agronomic proficiency of cyanobacterial consortia as organic options in wheat-rice cropping sequence. *Exp. Agric.* 49 <https://doi.org/10.1017/S001447971200107X>.

303. Neha Pandey, Roseline Xalxo, Jipsi Chandra, S. Keshavkant. Bacterial consortia mediated induction of systemic tolerance to arsenic toxicity via expression of stress responsive antioxidant genes in *Oryza sativa* L. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. Volume 47, January 2023, 102565. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2022.102565>

304. Ghosh, P.K., Maiti, T.K., Pramanik, K., Ghosh, S.K., Mitra, S., De, T.K. The role of arsenic resistant *Bacillus aryabhattai* MCC3374 in promotion of rice seedlings growth and alleviation of arsenic phytotoxicity (2018) *Chemosphere*, 211, pp. 407-419. doi: 10.1016/j.chemosphere.2018.07.148

305. Cai, X., Zhao, H., Liang, C., Li, M., Liu, R. Effects and Mechanisms of Symbiotic Microbial Combination Agents to Control Tomato Fusarium Crown and Root Rot Disease (2021) *Frontiers in Microbiology*, 12, art. no. 629793. <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology#> doi: 10.3389/fmicb.2021.629793

306. Kumar, P., Aeron, A., Shaw, N., Singh, A., Bajpai, V.K., Pant, S., Dubey, R.C. Seed bio-priming with tri-species consortia of phosphate solubilizing rhizobacteria (PSR) and its effect on plant growth promotion (2020) *Heliyon*, 6 (12), art. no. e05701. doi: 10.1016/j.heliyon.2020.e05701

Ғылыми басылым

Сарсекеева Фариза Кудайбергеновна

**ЦИАНОБАКТЕРИЯЛАРДЫ
ҚАЗАҚСТАННЫҢ
АУЫЛШАРУАШЫЛЫҒЫНДА
ҚОЛДАНУ МҮМКІНШІЛІКТЕРІ**

Монография

ИБ №15702

Басуға 12.03.2025 ж. қол қойылды. Пішімі 60x84/16.
Көлемі 9,87 б.т. Офсетті қағаз. Сандық басылыс. Тапсырыс №283
Таралымы 500 дана. Бағасы келісімді.
Әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университетінің
«Қазақ университеті» баспасы.
050040, Алматы қаласы, әл-Фараби даңғылы, 71.

“Қазақ университеті” баспа үйі баспаханасында басылды.

ISBN 978-601-04-7029-3



9 786010 470293