

## اثر pH بر فتوسنتز سیانوباکتری بومی *Fischerella* sp.

شادمان شکروی<sup>۱</sup>، ندا سلطانی<sup>۲\*</sup>

<sup>۱</sup>گروه زیست شناسی، واحد گرگان، دانشگاه آزاد اسلامی، گرگان، ایران

<sup>۲</sup>گروه پژوهشی میکروبیولوژی نفت، پژوهشکده علوم پایه کاربردی جهاد دانشگاهی، تهران، ایران

تاریخ پذیرش: ۹۹/۴/۱۲

تاریخ دریافت: ۹۹/۲/۳۰

### چکیده

سیانوباکتری *Fischerella* sp. از معدود سیانوباکتری‌های بومی ایران است که اطلاعات به نسبت کافی در خصوص عملکرد دستگاه فتوسنتزی آن در شرایط متفاوت اسیدیته و قلیابیت وجود دارد. این اطلاعات ماحصل بررسی‌های انجام شده از ۲۰۰۴ تا زمان حاضر است. در این مقاله، مهم‌ترین نتایج مربوط به این مطالعات مورد توجه قرار گرفته است. بررسی نشان می‌دهد که این سیانوباکتری آلکالیفیل است. در شرایط قلیایی (pH 9) و شدت نوری محدود (۲ میکرومول کوانتا بر مترمربع بر ثانیه) بالاترین میزان تصاعد اکسیژن مشاهده می‌گردد. در این شرایط شاخص‌های آلفا و آی کا به بالاترین و پایین‌ترین میزان خود می‌رسد. بازدارندگی نوری تا شدت نوری ۱۴۰۰ میکرومول کوانتا بر متر مربع بر ثانیه مشاهده نمی‌گردد. کمپلکس‌های جمع‌آوری کننده نور در هردو بخش فیکوبیلی زوم و کاروتنوئیدها ساختار کامل دارند. فعالیت فتوسیستم‌ها بخصوص فتوسیستم دو به حداکثر خود می‌رسد. نسبت فتوسیستم یک به دو در بالاترین حد است. گذار از این شرایط به سمت شرایط اسیدی سبب کاهش معنی‌دار تمامی شاخص‌های مذکور می‌گردد. گذار به شرایط قلیایی افراطی (pH 11) در شوری بالاتر و پایین‌تر از ۸۰ میلی‌مولار سبب آسیب به دستگاه فتوسنتزی، کاهش آزاد سازی اکسیژن و کاهش نسبت فتوسیستمی می‌گردد.

**واژه‌های کلیدی:** اسیدیته، سیانوباکتری، فتوسنتز، فیزیولوژی

### مقدمه

همکاران (۲۰۰۶ و ۲۰۱۰) و در بخش اکوفیزیولوژی توسط در Soltani و همکاران (۲۰۰۴ و ۲۰۰۷) ارائه شده است. با توجه به انعطاف پذیری و تنوع قابل توجه مورفولوژیک و فیزیولوژیک سیانوباکتری، بررسی‌ها در ایران ادامه یافته و بخصوص در استان گلستان مورد توجه جدی قرار گرفته است. Abbasi و همکاران (۲۰۱۹)، Safaie و همکاران (۲۰۱۵)، Amirlatifi و همکاران (۲۰۱۳)، Shokravi و Bahavar (۲۰۲۱) از جمله مقالاتی است که با تاکید صرف روی این سیانوباکتری نگاشته شده است. در Iranshahi و همکاران (۲۰۱۳)، Amirlatifi و

سیانوباکتری استیگوناتال *Fischerella* sp. برای نخستین بار در سال ۲۰۰۲ از شالیزارهای استان‌های شمالی ایران جمع‌آوری و تخلیص و در سال ۲۰۰۴ به‌عنوان رساله دکترای تخصصی در دانشگاه اتونوموس مادرید توسط سلطانی مورد بررسی مورفولوژیک، تاکسونومیک و اکوفیزیولوژیک قرار گرفت (Soltani et al., 2010; Shokravi and Bahavar, 2021). ماحصل بررسی‌های انجام شده در بخش مورفولوژی و تاکسونومی در Soltani و

\*نویسنده مسئول: Soltani6@yahoo.com

می‌باشد می‌توان آن را نخستین گزارش مروری از این سیانوباکتری دانست.

**طبقه‌بندی و نامگذاری:** با توجه به سیالیت مورفولوژیک گونه‌های استیگنونماتال (*Anagnostidis, 1990; Stal, 2017*) سیانوباکتری‌های متعلق به این گروه، نیاز به بررسی‌های دقیق و چند وجهی دارد. در *Soltani* و همکاران (۲۰۰۶) این بررسی‌ها با کمک میکروسکوپ فلورسانس، فاز کتراسست و الکترونی در دانشگاه اتونوموس مادرید انجام گرفته است. شرایط متفاوت نوری و اسیدیته و قلیابیت در این بررسی‌ها لحاظ شده است. در *Soltani* و همکاران (۲۰۱۰) توصیف جدیدی از این سیانوباکتری بر اساس داده‌های کسب شده انجام گرفت. نامگذاری سیانوباکتری به *Fischerella ambigua* FS 18 بر اساس داده‌های به‌دست آمده انجام شد. در بررسی‌های بعد با توجه به ابهام‌هایی که از نظر فراساختار و وضعیت پوشش‌های دیواره‌ای به وجود آمد، این نام‌گذاری مورد تردید واقع شده است. تا زمان حاضر بعد از انجام مراحل متوالی طبقه‌بندی مولکولی و مورفولوژیک هنوز این ابهام وجود دارد. ضمن این که استفاده از شاخص‌های فیزیولوژیک به‌عنوان صفات تعیین‌کننده در بررسی‌های *Soltani* و همکاران (۲۰۱۰) هرچند روش نوآورانه و قابل‌عنایتی محسوب می‌شود با تردیدهایی همراه است که بخصوص به تنوع‌پذیری مورفولوژیک سیانوباکتری در شرایط قلیایی و قلیایی افراطی باز می‌گردد. بر این اساس، اطلاق هر سه گونه *F. thermalis*، *F. ambigua* و *F. musicollae* بر این نمونه مورد تردید است. منطقی‌ترین روش تا زمان حاضر بکارگیری نام *Fischerella* sp. FS 18 تا زمان برطرف شدن ابهام‌ها می‌باشد. در این گزارش از همین نام استفاده گردیده است.

همکاران (۲۰۱۳)، *Shokravi* و همکاران (۲۰۱۴) و *Kiaei* و همکاران (۲۰۱۵) در بررسی سویه‌هایی از سیانوباکتری‌های استان‌های شمالی ایران، بخشی به بررسی مورفولوژیک و فیزیولوژیک این سیانوباکتری اختصاص داده شد. می‌توان ادعا کرد که در حال حاضر حوزه اطلاعات بر روی این سیانوباکتری به مراتب از دیگر گونه‌های استان گلستان و دیگر استان‌های شمالی بالاتر می‌باشد.

در *Ghasemi* و همکاران (۲۰۰۴) آنتی‌بیوتیک جدیدی از این سویه استخراج و گزارش گردیده است. کلمه *Parsiguine* (برگرفته از ابتدای نام پارسی و گوین که به گونه احتمالی این سیانوباکتری اختصاص دارد) نام آنتی‌بیوتیکی است که برای نخستین بار با ساختمان حلقوی از این سیانوباکتری استخراج و معرفی گردیده است. خوشبختانه عمده بررسی‌های انجام شده در مورد این سیانوباکتری حاصل تلاش پژوهشگران ایرانی بوده است. البته در مواردی از همکاری گروه زیست‌شناسی دانشگاه اتونوموس مادرید (*Soltani et al., 2006; 2010*) و اتونوموس بارسلون (*Shokravi and Bahavar, 2021*) استفاده شده است.

در یک بررسی کلی، عمده مقالات و گزارش‌هایی که در خصوص *Fischerella* sp. Strain FS 18 وجود دارد، به علوم پایه محدود است. از این میان بخش عمده‌ای از مقالات منتشر شده به نشان ویژه سازی سویه در شرایط متفاوت اسیدیته اختصاص دارد. آنچه بعد از این ارائه خواهد شد مروری بر بررسی‌های انجام شده در این زمینه است که با جمع بندی و نتیجه‌گیری از یافته‌های موجود و اشاره به مسیر احتمالی بررسی‌های آینده خاتمه می‌یابد. این نخستین گزارش مروری بر روی این سیانوباکتری در کشور است و با توجه به اینکه سویه بومی ایران

اسیدیته: یکی از مهم‌ترین عوامل در مسیر تکاملی سیانوباکتری‌ها، pH محیطی است (Poza-Carion et al., 2001; Boyd, 2015). در توصیف مبتنی بر تکامل اسیدیته و قلیائیت به‌عنوان یک سد تکاملی مستحکم قلمداد می‌شود که سیانوباکتری‌ها را از دیگر میکروارگانیسم‌ها جدا کرده است (Poza-Carion et al., 2001; Stal, 2017). به نظر می‌رسد که فتوسنتز اکسیژنیک تنها عامل جدایش سیانوباکتری‌ها از دیگر میکروارگانیسم‌های پرکامبرین نیست بلکه تمایل به زندگی در شرایط قلیایی عامل اساسی دیگری است که این جدایش را کامل می‌کند (Amirlatifi et al., 2018; Abbasi et al., 2019; Alcorta et al., 2019). فلسفه گرایش سیانوباکتری‌ها به شرایط قلیایی مشخص نیست تنها همین دانسته شده است که علیرغم وجود سویه‌های اسیدوفیل و نوتروفیل، عمده سیانوباکتری‌ها آلكالیفیل هستند. محدوده pH 7.5-10، محدوده مناسب برای بقا و رشد و فتوسنتز سیانوباکتری‌هاست (Poza-Carion et al., 2001; Shokravi et al., 2011; Shokravi and Bahavar., 2021). این ادعا البته مطلق نیست چون بررسی‌های انجام شده در شرایط قلیایی بالاتر از این محدود است اما در حال حاضر منطقی‌ترین ادعا در خصوص محدوده pH مناسب برای بقای سیانوباکتری‌ها محسوب می‌شود. مسئله جابجایی دی‌اکسید کربن به تولید بیکربنات و لزوم القای مکانیسم تراکمی نیرومند در سیانوباکتری‌های آبی (و دیگر زیستگاه‌ها نظیر شالیزارها) در شرایط قلیایی از مهم‌ترین مسائل است. هرچند مکانیسم تراکمی دی‌اکسید کربن خاص سیانوباکتری‌ها نیست و در دیگر گیاهان و باکتری‌ها نیز مشاهده می‌گردد اما فتوسنتز خاص تیپ C1 به‌طور عمده به سیانوباکتری‌ها تعلق دارد. این تیپ فتوسنتزی از بالاترین کارایی در مقایسه با دیگر تیپ‌های متداول برخوردار است (Nygård et al., 2008; Young and Beardall, 2005; Badger and

در بررسی‌های Soltani و همکاران (۲۰۰۶) و *Fischerella* sp. Strain FS 18 (۲۰۱۰) بالاترین رشد در شرایط خنثی و قلیایی بوده است (pH 7-9). مسئله شدت نور در این میان تعیین‌کننده است. در شدت‌های محدود نوری (۲ میکرومول کوانتا بر متر مربع بر ثانیه) گرایش به شرایط قلیایی و در شدت‌های بالای نوری (۳۰۰ میکرومول کوانتا بر متر مربع بر ثانیه) گرایش به شرایط خنثی مشاهده می‌شود. نرخ رشد، ضریب تضاعف و منحنی‌های رشد تاییدکننده این مدعا می‌باشد. در شرایط حد واسط (۲۴ میکرومول کوانتا بر متر مربع بر ثانیه)، گرایش به سمت محیط‌های قلیایی است. می‌توان ادعا کرد که در شرایط افزایش شدید نور، سیانوباکتری به زندگی در شرایط خنثی تمایل می‌یابد (Ahmed et al., 2021). بررسی‌های Safaie و همکاران (۲۰۱۵) و Abbasi و همکاران (۲۰۱۹) تاییدکننده این مدعا می‌باشد. در شرایط نوری بیش از ۲۴ میکرومول کوانتا بر متر مربع بر ثانیه، بررسی تکمیلی انجام نشده است و از این نظر نمی‌توان با قاطعیت اظهار نظر نمود. در تحقیقی دیگر، بقا، رشد و فتوسنتز این سیانوباکتری در شرایط قلیایی افراطی (pH 11) بررسی گردید (Shokravi and Bahavar, 2021). نتایج به دست آمده از آنالیزهای رشد و فتوسنتز (با تاکید بر عملکرد بخش‌های مختلف فتوسنتزی) حاکی از آن است که

*Hapalosiphon* sp. دارای نرخ تصاعد اکسیژن بالاتر از این می‌باشد (Li et al., 2014). در بررسی‌های Shokravi و Bahavar (۲۰۲۱) میزان تصاعد اکسیژن در pH 11، به بیست و سه درصد این میزان کاهش می‌یابد. این میزان کاهش بخصوص در روز نخست پس از تلقیح مربوط است. بعد از گذشت ۹۶ ساعت، این کاهش تا حدی جبران می‌شود و به شانزده درصد می‌رسد.

**فتوستتز کوتاه مدت:** منحنی‌های فتوستتز - نور در *Fischerella* sp. Strain FS 18، در شرایط خنثی، قلیایی و قلیایی افراطی بررسی گردیده است. در شرایط خنثی و قلیایی بررسی تا ۱۴۰۰ میکرومول کوانتا بر متر مربع بر ثانیه و در قلیایی افراطی تا ۱۰۰۰ میکرومول کوانتا بر متر مربع بر ثانیه بوده است (Soltani et al., 2004, 2007; Shokravi and Bahavar, 2021). بازدارندگی نوری در تیمارهای مذکور مشاهده نشده است. به نظر می‌رسد که این سیانوباکتری حتی در شرایط خنثی و قلیایی افراطی نسبت به بازدارندگی نوری مقاوم است. در شرایط خنثی بازدارندگی نوری از ۴۰۰ میکرومول کوانتا بر متر مربع بر ثانیه آغاز گردیده است. شاخص‌های فتوستتز - نور، بخصوص آلفا، به pH وابسته است. در شرایط قلیایی افراطی میزان آلفا تا چهل درصد کاهش می‌یابد که نشان از کاهش توانایی مقابله با تنش‌های محدود نوری دارد. میزان انرژی لازم برای رسیدن به بیشینه فتوستتز در شرایط خنثی (شدت نوری ۳۰۰ میکرومول کوانتا بر متر مربع در ثانیه) و قلیایی افراطی تا بیست و چهار و سی و دو درصد کاهش می‌یابد.

**کمپلکس جمع آوری کننده نور:** در بررسی‌های Amirlatifi و همکاران (۲۰۱۸) و Abbasi و همکاران (۲۰۱۹)، ارزیابی فعالیت‌های کمپلکس‌های جمع‌آوری کننده نور از طریق طیف‌های جذبی در زیوه انجام گرفته است. بررسی‌های قبل از این، با روش‌های

هرچند رشد و فتوستتز در این شرایط کاهش می‌یابد اما این کاهش مطلق نیست. آنتن‌های جمع‌آوری کننده نور (بخصوص فیکوبیلی زوم‌ها) تحت تاثیر شرایط قلیایی افراطی کاهش معنی‌دار عملکرد پیدا می‌کنند اما فتوسیستم‌های یک و دو و نسبت‌های فتوسیستمی کاهش معنی‌داری از نظر عملکرد و مقدار نشان نمی‌دهند. می‌توان نتیجه گرفت که احتمال خوگیری به pH بالاتر از ۹ تا حد ۱۱ نیز وجود دارد اما برای اثبات این ادعا نیاز به مدارک بیشتر است.

**فتوستتز بلند مدت:** در بررسی‌های دیگر، میزان اکسیژن آزاد شده در طی روز، در *Fischerella* sp. Strain FS 18 (در شرایط قلیایی) از ۱۸۳ تا ۲۲۴ نانومول اکسیژن بر میکروگرم کلروفیل در ساعت ارزیابی شده است (Soltani et al., 2006; 2010). بیشینه فتوستتز به روز سوم و کم‌ترین آن به روز نخست پس از تلقیح مربوط است. افزایش شدت نوری (۳۰۰ میکرومول کوانتا بر متر مربع در ثانیه) میزان تصاعد اکسیژن را در این شرایط تا ۱۶۴٫۸۳ نانومول اکسیژن بر میکروگرم کلروفیل در ساعت کاهش می‌دهد. این مقدار به شرایط خنثی مربوط است. در بررسی‌های Safaie و همکاران (۲۰۱۵) میزان تصاعد اکسیژن در شرایط مشابه تا ۲۰ نانومول اکسیژن بر میکروگرم کلروفیل در ساعت تغییر می‌کند که می‌توان آن را به تغییر شرایط محیطی نسبت داد. در شرایط اسیدی و در شرایط متفاوت برهم کنش قلیایی و شدت نور؛ میزان تصاعد اکسیژن به کمتر از هفتاد درصد این مقدار می‌رسد که ناشی از آلكالیفیل بودن این سیانوباکتری است. بررسی مقایسه‌ای با سیانوباکتری‌های متعلق به جنس‌های هاپالوسیفون، نوستوک و حتی سیانوباکتری‌های اسیلاتوریال جمع‌آوری شده از شالیزارهای استان گلستان نشان می‌دهد که در شرایط مشابه تنها سیانوباکتری اسیتگونماتال

در شیشه انجام شده و به دلیل خطاهای احتمالی آزمایش، نمی توان به نتایج آن استناد کرد (Adir et al., 2020). نتایج بررسی طیف‌های جذبی در زیوه نشان می دهد که کارایی کمپلکس‌های جمع آوری کننده نور می تواند تحت تاثیر شوک‌های بر هم کنشی شوری و قلیابیت تغییر معنی دار پیدا کند (Bouazzara et al., 2020). بکارگیری شوک‌های شوری و قلیابیت از ۲۴ تا ۹۶ ساعت، سبب افزایش میزان تولید فیکوسیانین و فیکواریترین می گردد. بیشینه این افزایش در ۹۶ ساعت و شوری ۸۰ میلی مولار قابل مشاهده است. افزایش شوری (تا ۲۴۰ میلی مولار) سبب کاهش تولید فیکوسیانین و توقف تولید فیکواریترین می گردد. بخش‌های کاروتنوئیدی کمپلکس جمع آوری کننده نور نسبت به بخش فیکوبیلی زومی حساس تر است و افزایش و کاهش شوری (از ۸۰ میلی مولار)، سبب از میان رفتن آن می شود. کاهش زمان پیش تیمار به یک ساعت در بررسی‌های دیگر (در دست انتشار) مورد توجه قرار گرفته است. اعمال شوک‌های شوری و قلیابیت در این زمان کوتاه سبب تغییرات معنی دار در کمپلکس‌های جمع آوری کننده نور می گردد. الگوی تغییر، مشابه Amirlatifi و همکاران (۲۰۱۸) و Abbasi و همکاران (۲۰۱۹) است. بر عکس فتوسیستم دو که با طیف‌های آشکار در محدوده ۶۸۰ نانومتر همراه عدم شفافیت طیف‌های فلورسانسی در محدوده تشعشع ۷۱۰ تا ۷۳۰ نانومتر، روی قطعیت نتایج مربوط به فتوسیستم یک تردید ایجاد می کند. در این زمینه بررسی‌های بیشتر نیاز است (Alcotra et al., 2019).

**نسبت‌های فتوسیستمی:** سیانوباکتری‌ها دارای توانمندی خاص جهت ایجاد سیالیت در نسبت‌های فتوسیستمی هستند (Inoue-Kashino et al., 2005). افزایش میزان فتوسیستم یک نسبت به فتوسیستم دو، سبب افزایش توانمندی در جذب انرژی تولید شده در

در شیشه انجام شده و به دلیل خطاهای احتمالی آزمایش، نمی توان به نتایج آن استناد کرد (Adir et al., 2020). نتایج بررسی طیف‌های جذبی در زیوه نشان می دهد که کارایی کمپلکس‌های جمع آوری کننده نور می تواند تحت تاثیر شوک‌های بر هم کنشی شوری و قلیابیت تغییر معنی دار پیدا کند (Bouazzara et al., 2020). بکارگیری شوک‌های شوری و قلیابیت از ۲۴ تا ۹۶ ساعت، سبب افزایش میزان تولید فیکوسیانین و فیکواریترین می گردد. بیشینه این افزایش در ۹۶ ساعت و شوری ۸۰ میلی مولار قابل مشاهده است. افزایش شوری (تا ۲۴۰ میلی مولار) سبب کاهش تولید فیکوسیانین و توقف تولید فیکواریترین می گردد. بخش‌های کاروتنوئیدی کمپلکس جمع آوری کننده نور نسبت به بخش فیکوبیلی زومی حساس تر است و افزایش و کاهش شوری (از ۸۰ میلی مولار)، سبب از میان رفتن آن می شود. کاهش زمان پیش تیمار به یک ساعت در بررسی‌های دیگر (در دست انتشار) مورد توجه قرار گرفته است. اعمال شوک‌های شوری و قلیابیت در این زمان کوتاه سبب تغییرات معنی دار در کمپلکس‌های جمع آوری کننده نور می گردد. الگوی تغییر، مشابه Amirlatifi و همکاران (۲۰۱۸) و Abbasi و همکاران (۲۰۱۹) است. حساسیت زمانی کمپلکس‌های جمع آوری کننده نور به پیش تیمارهای قلیابیت بخصوص در بخش کاروتنوئیدی و بخش میله‌ای فیکوبیلی زومی قابل توجه است (Watanabe et al., 2014).

**فتوسیستم‌ها:** بررسی‌های Amirlatifi و همکاران (۲۰۱۸) و Abbasi و همکاران (۲۰۱۹)، از نظر ارزیابی عملکرد فتوسیستم‌ها قابل توجه است. در دیگر بررسی‌ها از روش‌های مقایسه نسبت‌های فیکوبیلینی استفاده شده است که امروزه از نظر علمی قابل استناد نیست (Radway et al., 1992; Shokravi

فتوسیستم دو می‌گردد. این نسبت‌ها در سیانوباکتری‌ها تا چهار و حتی پنج به یک می‌رسد (Inoue-Kashino, 2005; Zorz et al., 2015; Stal, 2017). ارزیابی دقیق این نسبت‌ها می‌بایست از طریق فلوریمتری و اسپکتروفلوریمتری انجام گیرد. بنابراین تکیه بر عمده بررسی‌هایی که در مورد این سیانوباکتری وجود دارد صحیح نیست (Vermaas et al., 2008). در بررسی‌های Amirlatifi و همکاران (۲۰۱۸) و همکاران (۲۰۱۹)، ارزیابی نسبت‌های فتوسیستمی (از طریق اسپکتروفلوریمتری و بازبینی دقیق طیف‌های فلورسانسی) نشان می‌دهد که بالاترین نسبت فتوسیستم یک به دو در شرایط قلیایی و شوری ۸۰ میلی‌مولار قابل مشاهده است. بکارگیری شوک‌های شوری و قلیاییت از ۲۴ تا ۹۶ ساعت، سبب کاهش این نسبت می‌گردد (تحریک در ۴۴۰ نانومتر). افزایش شوری (تا ۲۴۰ میلی‌مولار) سبب کاهش معنی‌دار این نسبت می‌گردد. کاهش زمان پیش تیمار (به یک ساعت)، نشان داده است که اعمال شوک‌های شوری و قلیاییت در حد یک ساعت (با فتوپریودهای ۲۰ دقیقه‌ای)، سبب تغییرات معنی‌دار در این نسبت می‌گردد (تحریک در ۴۴۰ و ۴۸۰ نانومتر). در شوری ۱۶۰ میلی‌مولار بالاترین نسبت به ۲۰ دقیقه نخست و در شوری ۱۷ میلی‌مولار بالاترین نسبت به ۶۰ دقیقه بعد از تلقیح مربوط است. اعمال تیمار ۴۰ دقیقه سبب ایجاد نسبت‌هایی می‌شود که نسبت به بالاترین نسبت‌ها (در ۱۶۰ میلی‌مولار و ۱۷ میلی‌مولار) دارای اختلاف معنی‌دار نیست.

### نتیجه‌گیری نهایی

فتوسیستم در سیانوباکتری *Fischerella* sp. تحت تاثیر pH می‌باشد. برای اثبات این مدعا می‌بایست عملکرد فتوستنز به صورت بلند مدت (روزانه)، کوتاه مدت

(منحنی‌های فتوستنز- نور) و عملکرد بخش‌های مختلف دستگاه فتوستنزی (کمپلکس‌های جمع‌آوری کننده نور و آنتن‌های جمع‌آوری کننده نور)، به تفکیک مورد ارزیابی قرار گیرد. جمع بندی نتایج مذکور نشان می‌دهد که این سیانوباکتری آلکالوفیل است و میزان تصاعد اکسیژن در آن در شرایط قلیایی به بالاترین حد می‌رسد. در این میان نور عامل تعیین کننده است و افزایش شدت نور می‌تواند عملکرد فتوستنز را تغییر دهد. با توجه به اینکه این سیانوباکتری از مناطق کم نور نظیر شالیزارها و زمین‌های آلوده به نفت یافت شده است، شرایط محدودیت نور شرایط غالب است (Ahmed et al., 2011; Parmar et al., 2018; Das and Chandran, 2011). بنابراین می‌توان از دخالت دادن شدت‌های بالای نور در میزان تصاعد اکسیژن این نمونه صرف نظر کرد. در چنین شرایطی عملکرد فتوسیستم‌ها (بخصوص فتوسیستم دو) افزایش معنی‌دار پیدا می‌کند. ضمن اینکه نسبت فتوسیستم یک به دو به حداکثر مقدار خود می‌رسد. افزایش قلیاییت و ورود به محدوده شرایط افراطی قلیایی، رشد و فعالیت فتوستنزی سیانوباکتری را کاهش می‌دهد ولی این کاهش در همه موارد مشاهده نمی‌گردد. اعمال شوری ۸۰ میلی‌مولار سبب می‌شود که این کاهش به حداقل برسد. در این شرایط بازدارندگی نوری مشاهده نمی‌شود و فعالیت فتوسیستمی و فیکوبیلی زومی تفاوت معنی‌داری با شرایط قلیایی ندارد. افزایش شوری بر این الگو تاثیر تغییر دهنده دارد. حفظ توانمندی و عملکرد بالای دستگاه فتوستنزی در شرایط قلیایی، مشابه آنچه در زمین‌های کشاورزی وجود دارد، از شاخص‌های اساسی جهت ارزیابی توانمندی سیانوباکتری و نحوه استفاده از آن در پژوهش‌های کلان آینده خواهد بود (Singh et al., 2016; Chittora et al., 2020).

## References

- Abbasi, B., Shokravi. Sh., Golsefidi, M.Ah., Sateiee, A., and Kiaei, E. (2019).** Effects of alkalinity, extremely low carbon dioxide concentration and irradiance on spectral properties, phycobilisome, photosynthesis, photosystems and functional groups of the native cyanobacterium *Calothrix* sp. ISC 65. International Journal of Algae. 29 (1): 40-58.
- Adir, N., Bar-Zvi, S. and Harris, D. (2020).** The amazing phycobilisome. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics. 1861(4):148047. doi: 10.1016/j.bbabi.2019.07.002.
- Ahmed, F. and Fakhruddin, A.N.M. (2018).** A review on environmental contamination of petroleum hydrocarbons and its biodegradation. International Journal of Environmental Sciences & Natural Resources. 11(3): 1-7.
- Ahmed, H., Pathak, J., Sonkar, P.K., Ganesan, V., Häder, D.P. and Sinha, R.P. (2021).** Responses of a hot spring cyanobacterium under ultraviolet and photosynthetically active radiation: photosynthetic performance, antioxidative enzymes, mycosporine-like amino acid profiling 16 and its antioxidative potentials. Biotechnology. 11(1): 1-23.
- Alcorta, J., Vergara-Barros, P., Antonaru, L.A., Alcamán-Arias, M.E., Nürnberg, D.J. and Díez, B. (2019).** *Fischerella thermalis*: a model organism to study thermophilic diazotrophy, photosynthesis and multicellularity in cyanobacteria. Extremophiles. 23(6): 635-647.
- Amirlatifi, F., Soltani, N., Saadatmand, S., Shokravi, S. and Dezfulian, M. (2013).** Crude oil-induced morphological and physiological responses in cyanobacterium *Microchaete tenera* ISC13. International Journal of Environmental Research. 7(4): 1007-1014.
- Amirlatifi, H.S., Shokravi, S., Sateei, A., Golsefidi, M.A. and Mahmoudjanlo, M. (2018).** Samples of Cyanobacterium *Calothrix* sp. ISC 65 Collected from Oil Polluted Regions Respond to Combined Effects of Salinity, Extremely Low-Carbon Dioxide Concentration and Irradiance. International Journal on Algae. 20(2): 193-210.
- Anagnostidis, K. (1990)** Modern approach to the classification system of Cyanophytes, 5- Stigonematales. Algological studies. 59: 1-73.
- Badger, M.R. and Price, G.D. (1992).** The CO<sub>2</sub> concentrating mechanism in cyanobacteria and microalgae. Physiologia Plantarum. 84(4): 606-615.
- Bouazzara, H., Benaceur, F., Chaibi, R., Boussebci, I. and Bruno, L. (2020).** Combined effect of temperature, pH and salinity variation on the growth rate of *Gloeocapsa* sp. in batch culture method using Aiba and Ogawa medium. EurAsian Journal of BioSciences. 14(2): 7101-7109.
- Boyd, C.E. (2015).** pH, carbon dioxide, and alkalinity. In *Water Quality* (pp. 153-178). Springer, Cham.
- Chittora, D., Meena, M., Barupal, T., Swapnil, P. and Sharma, K. (2020).** Cyanobacteria as a source of biofertilizers for sustainable agriculture. Biochemistry and biophysics reports. 22: doi.org/10.1016/j.bbrep.2020.100737.
- Das, N. and Chandran, P. (2011).** Microbial degradation of petroleum hydrocarbon contaminants: an overview. Biotechnology research international. doi:10.4061/2011/941810.
- Fraser, J.M., Tulk, S.E., Jeans, J.A., Campbell, D.A., Bibby, T.S. and Cockshutt, A.M. (2013).** Photophysiological and photosynthetic complex changes during iron starvation in *Synechocystis* sp. PCC 6803 and *Synechococcus elongatus* PCC 7942. PLoS One. 8(3): 859-861.
- Ghasemi, Y., Rasoul\_Amini, S., Naseri, A. T., Montazeri\_Najafabady, N., Mobasher, M.A. and Dabbagh, F. (2012).** Microalgae biofuel potentials (Review). Applied Biochemistry and Microbiology. 48(2): 126- 144.
- Inoue-Kashino, N., Kashino, Y., Satoh, K., Terashima, I. and Pakrasi, H.B. (2005).** PsbU provides a stable

- architecture for the oxygen-evolving system in cyanobacterial photosystem II. *Biochemistry*. 44(36): 12214-12228.
- Kiaei, E., Soltani, N., Mazaheri assadi, M., Khavarinejad, R. A. and Dezfulian, M. (2015)** Screening of Cyanobacterial Strains as a Smart Choice for Biodiesel. *Journal of Applied and Environmental Biological Science*. 5(8): 236-245.
- Li, Y., Lin, Y., Loughlin, P.C. and Chen, M. (2014)**. Optimization and effects of different culture conditions on growth of *Halomicronema hongdechloris*—a filamentous cyanobacterium containing chlorophyll f. *Frontiers in Plant Science*. (5): 67. doi.org/10.3389/fpls.2014.00067.
- MacKenzie, T.D., Burns, R.A. and Campbell, D.A. (2004)**. Carbon status constrains light acclimation in the cyanobacterium *Synechococcus elongatus*. *Plant physiology*. 136(2): 3301-3312.
- Mangan, N.M. and Brenner, M.P. (2014)**. Systems analysis of the CO<sub>2</sub> concentrating mechanism in cyanobacteria. *Elife*. (3):20-43.
- Müller, C., Reuter, W., Wehrmeyer, W., Dau, H. and Senger, H. (1993)**. Adaptation of the Photosynthetic Apparatus of *Anacystis nidulans* to Irradiance and CO<sub>2</sub>-Concentration. *Botanica acta*. 106(6): 480-487.
- Nygård, C.A. and Dring, M.J. (2008)**. Influence of salinity, temperature, dissolved inorganic carbon and nutrient concentration on the photosynthesis and growth of *Fucus vesiculosus* from the Baltic and Irish Seas. *European Journal of Phycology*. 43(3): 253-262.
- Parmar, A., Singh, N.K., Pandey, A., Gnansounou, E. and Madamwar, D. (2011)**. Cyanobacteria and microalgae: a positive prospect for biofuels. *Bioresource technology*, 102(22): 10163-10172.
- Poza-Carrión, C., Fernández-Valiente, E., Piñas, F.F. and Leganés, F. (2001)**. Acclimation of photosynthetic pigments and photosynthesis of the cyanobacterium *Nostoc* sp. strain UAM206 to combined fluctuations of irradiance, pH, and inorganic carbon availability. *Journal of Plant Physiology*. 158(11): 1455-1461.
- Radway, J.C., Weissman, J.C., Wilde, E.W. and Benemann, J.R. (1992)**. Exposure of *Fischerella [Mastigocladus]* to high and low temperature extremes: strain evaluation for a thermal mitigation process. *Journal of applied phycology*. 4(1): 67-77.
- Ramírez, M., Hernández-Maríné, M., Mateo, P., Berrendero, E. and Roldán, M. (2011)**. Polyphasic approach and adaptative strategies of *Nostoc cf. commune* (Nostocales, Nostocaceae) growing on Mayan monuments. *Fottea*. 11(1): 73-86.
- Safaie Katoli, M., Nejad-Sattari, T., Majd, A. and Shokravi, Sh. (2015)**. Physiological, morphological and ultrastructural responses of cyanobacterium *Fischerella* sp. FS 18 to combination effects of extreme conditions. *Journal Apply Environment Biology Science*. 5(1): 135-149.
- Shokravi, S. and Bahavr, N. (2021)**. Growth and photosynthesis acclimated response of the cyanobacterium *Fischerella* sp. FS 18 exposed to extreme conditions: alkaline pH, limited irradiance, and carbon dioxide concentration; *Extremophile*, DOI: 10.1007/s00792-021-01244-x
- Shokravi, S. and Soltani, N. (2011)**. Acclimation of the *Hapalosiphon* sp. (Cyanoprokaryota) to Combination Effects of Dissolved Inorganic Carbon and pH at Extremely Limited Irradiance. *International Journal on Algae*. 13(4): 379-391.
- Singh, J.S., Kumar, A., Rai, A.N. and Singh, D.P. (2016)**. Cyanobacteria: a precious bio-resource in agriculture, ecosystem, and environmental sustainability. *Frontiers in microbiology*. 7 (20): 529. doi.org/10.3389/fmicb.2016.00529.
- Soltani, N., Khavari-Nejad, R.A., Yazdi, M.T., Shokravi, S. and Fernández-Valiente, E. (2006)**. Variation of nitrogenase activity, photosynthesis and pigmentation of the cyanobacterium



- Fischerella ambigua* strain FS18 under different irradiance and pH values. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 22(6): 571-576.
- Soltani, N., Siahbalaie, R. and Shokravi, S. (2010).** A New Description of *Fischerella Ambigua* (Näg.) Gom.– a Multidisciplinary Approach. *International Journal on Algae*. 12(1): 19-36.
- Stal, L.J. (2017).** The effect of oxygen concentration and temperature on nitrogenase activity in the heterocystous cyanobacterium *Fischerella* sp. *Scientific report*. 7(1): 1-10.
- Sugiura, K. and Itoh, S. (2012).** Single-cell confocal spectrometry of a filamentous cyanobacterium *Nostoc* at room and cryogenic temperature. Diversity and differentiation of pigment systems in 311 cells. *Plant and Cell Physiology*. 53(8): 1492-1506.
- Tiwari, S. and Mchanty, P. (1996).** Cobalt induced changes in photosystem activity in *Synechocystis* PCC 6803: Alterations in energy distribution and stoichiometry. *Photosynthesis research*. 50(3): 243-256.
- Valiente, E.F. and Leganes, F. (1990).** Regulatory effect of pH and incident irradiance on the levels of nitrogenase activity in the cyanobacterium *Nostoc* UAM 205. *Journal of plant physiology*, 135(5): 623-627.
- Vermaas, W.F., Timlin, J.A., Jones, H.D., Sinclair, M.B., Nieman, L.T., Hamad, S.W., Melgaard, D.K. and Haaland, D.M. (2008).** In vivo hyperspectral confocal fluorescence imaging to determine pigment localization and distribution in cyanobacterial cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105(10): 4050-4055.
- Watanabe, M., Semchonok, D.A., Webber-Birungi, M.T., Ehira, S., Kondo, K., Narikawa, R., Ohmori, M., Boekema, E.J. and Ikeuchi, M. (2014).** Attachment of phycobilisomes in an antenna-photosystem I supercomplex of cyanobacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 111(7): 2512-2517.
- Young, E.B. and Beardall, J. (2005).** Modulation of photosynthesis and inorganic carbon acquisition in a marine microalga by nitrogen, iron, and light availability. *Canadian Journal of Botany*. 83(7): 917-928.
- Zorz, J.K., Allanach, J.R., Murphy, C.D., Roodvoets, M.S., Campbell, D.A. and Cockshutt, A.M. (2015).** The RUBISCO to photosystem II ratio limits the maximum photosynthetic rate in picocyanobacteria. *Life*. 5(1): 403-417.