مروری بر کاربرد بیوتکنولوژی بیوفیلم های سیانوباکتری‌ها

بهاره نوروزی*[۱]، نغمه داودزاده[۱]، علیرضا چراغی[۱]

[۱] گروه بیوتکنولوژی، دانشکده علوم و فناوری‌های همگرا، واحد علوم و تحقیقات، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران، ایران

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۰۹/۱۵ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۱۰/۱۷

چکیده

در محیط طبیعی، اگزوپلی ساکاریدها، یک ویژگی معمول از بیوفیلم های میکروبی هستند و نقش کلیدی محافظتی و ساختاری ایفا می‌کنند و جزو اولین مشارکت‌کنندگان در سنتز اگزوپلی ساکاریدها هستند که ماتریکس پلیمری خارج سلولی را تشکیل می‌دهند و باعث تشکیل تجمع‌های میکروبی با سطوح مختلف پیچیدگی به نام بیوفیلم می‌شوند. سیانوباکتری‌ها، جزو اولین موجوداتی هستند که در محیط‌هایی با شرایط نه‌چندان مطلوب، مانند خاک‌های بیابانی و بسترهای سنگی و بدون پوشش، استقرار یافتند و با سنتز اگزوپلی ساکاریدها در ایجاد محیط هیدراته با استحکام ساختاری و همچنین حفاظت شیمیایی/فیزیکی در برابر عوامل تنش‌زای زنده و غیرزنده منجر به تشکیل بیوفیلم ها می‌شوند. با این حال، علی‌رغم نقش مهم اگزوپلی ساکارید های سیانوباکتری ها، بسیاری از جنبه‌های مربوط به نقش آن‌ها و ارتباط آن‌ها با عوامل زنده و غیرزنده، هنوز مشخص نشده است. به همین دلیل در این مقاله مروری با جستجوی آخرین مقالات نقش آن‌ها در حفاظت از اجتماع پوسته‌های میکروبی موردبررسی قرارگرفته است.

کلید واژه ها : بیوفیلم، پوسته‌های میکروبی، سیانوباکتری ها، اگزوپلی ساکاریدها

* bahareh.nowruzi@srbiau.ac.ir

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

مقدمه

سیانوباکتری ها، موجوداتی هستند که ۲/۴ میلیارد سال پیش عامل رویداد بزرگ اکسیژنی شدند. این موجودات اولین تولیدکنندگان فتوسنتز اکسیژنی در زمین هستند، فرآیندی که منجر به تغییرات اساسی در جو زمین شد و درنهایت تکامل حیات را تحت تأثیر قرار داد. سیانوباکتری ها قادرند انرژی نور را به انرژی شیمیایی تبدیل کنند و در این فرآیند از آب به عنوان منبع الکترون استفاده کرده و اکسیژن آزاد کنند. این انرژی برای احیای دی‌اکسید کربن به قند در چرخهٔ کالوین_بنسون_بسهام (CBB)[1] مصرف می‌شود که پایهٔ حیات هتروتروف ها را تشکیل می‌دهد. علاوه براین، توانایی بسیاری از گونه‌های سیانوباکتری در تثبیت نیتروژن یکی از ویژگی‌های بسیار جذاب و کاربردی درزمینهٔ کودهای طبیعی برای کشاورزی است. باوجوداینکه تحقیقات بسیاری در مورد سیانوباکتری ها و توانایی‌های آن‌ها انجام‌شده است، اما هنوز این مطالعات به‌طور گسترده، کاربردهای تجاری ندارند. یکی از مشکلات اصلی در کشت‌های سلولی سیانوباکتری ها محدودیت نور است که مانع از رسیدن آن به تراکم‌های سلولی بسیار بالا می‌شود (۱-۶).

سیانوباکتری ها همچنین حساسیت بسیار بالایی به ترکیبات شیمیایی مانند الکل‌ها و حلال‌های آلی دارند که این می‌تواند بر رشد و عملکرد آن‌ها تأثیر بگذارد. علاوه براین، سرعت رشد آن‌ها از اشرشیاکلی کمتر است. با این حال، وقتی سیانوباکتری ها رشد می‌کنند، پایداری فوق‌العاده‌ای در مقابل قارچ‌ها و باکتری‌ها دارند و با تولید سلول‌های زیاد وارد فاز لگاریتمی می‌شوند، همین ویژگی‌ها موجب می‌شود تا از بیومس حاصله از فاز لگاریتمی برای خواص ضدمیکروبی در حقیقت کاربردی مورداستفاده قرار گیرند (۷-۱۰).

علاوه براین، سیانوباکتری ها نقش بسیار مهمی در جوامع میکروبی ساختاریافته ایفا می‌کنند. این موجودات کوچک از طریق فرآیند فتوسنتز قادر به تولید ترکیبات کربن آلی هستند. این ترکیبات به عنوان منبع انرژی برای بسیاری از دیگر موجودات در اکوسیستم عمل می‌کنند، به این ترتیب سیانوباکتری ها به حفظ تعادل اکولوژیکی کمک می‌کنند. توانایی ساخت مولکول‌های کربن آلی از منابع غیر آلی، سیانوباکتری‌ها را به تولیدکنندگان اولیه مهم، به ویژه در محیط‌های دریایی تبدیل می‌کند. بسیاری از گونه‌های موجود در این گروه بسیار متنوع از ارگانیسم‌ها، می‌توانند نیتروژن اتمسفر را تثبیت کنند (۱, ۱۰-۱۳).

سیانوباکتری ها به مورفولوژی‌های مختلف با فرم‌های تک‌سلولی و رشته‌ای مختلف تکامل‌یافته‌اند. به همان اندازه که مورفوتیپ‌های آن‌ها متنوع هستند، گونه‌های زیست‌محیطی‌ای هستند که سیانوباکتری‌ها با موفقیت با آن‌ها سازگار شده‌اند. این‌ها از اکوسیستم‌های مختلف خشکی در همه مناطق آب و هوایی به دستگاه‌های آبی مانند آب شیرین و شور می‌رسند و در محیط‌های متوسط و شدید به‌وفور یافت می‌شوند درنتیجه، آن‌ها صفات متعددی برای شکوفایی در این شرایط متنوع ایجاد کرده‌اند. در طبیعت، سیانوباکتری ها به دو شکل رشد می‌کنند، یا آزادانه به حالت تعلیق یا چسبیده به یک سطح. در آب‌های آزاد بزرگ در اقیانوس‌ها، دریاچه‌ها و رودخانه‌ها، میلیاردها سلول به عنوان میکروب‌های پلانکتون زندگی می‌کنند (۱۴).

از سوی دیگر، در رسوبات و خاک‌ها، اغلب ساختارهای سه‌بعدی با تراکم سلولی بسیار بالا را تشکیل می‌دهند. برخی از سیانوباکتری ها به صورت گروهی در لایه‌های میکروبی زندگی می‌کنند. قدیمی‌ترین ساختارهای این نوع، استروماتولیت‌ها است که قدمتی حدود ۳/۵ میلیارد سال دارند و بنابراین یکی از قدیمی‌ترین اکوسیستم‌هایی را که می‌شناسیم نشان می‌دهند. در یک‌لایه میکروبی، میکروارگانیسم‌های مختلفی در ماتریکسی از مواد پلیمری خارج سلولی خود (EPSs)[2] جا می‌گیرند که عمدتاً از

[1] Calvin-Benson-Bassham cycle

[2] Exopolysaccharides

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

پلی‌ساکاریدها تشکیل‌شده‌اند که به عنوان یک سپر حفاظتی و انباری در مواقع سخت عمل می‌کنند و مسئول معماری و پایداری، این ساختارهای سه‌بعدی هستند و به تعاملات سلول- سلول و انتقال افقی ژن‌ها سرعت می‌بخشند. در این ساختارهای سه‌بعدی، واکنش‌های بیوشیمیایی تحت کنترل فعالیت‌های متابولیکی میکروب‌ها در حال شکل‌گیری است (۱۴, ۱۵).

پروکاریوت ها فراوان‌ترین گروه از ساکنان این لایه را تشکیل می‌دهند، ازجمله فوتوتروف‌های اکسیژنی، فتوتروف‌های بدون اکسیژن، باکتری‌های بنفش، باکتری‌های گوگرد سبز، هتروتروف های هوازی، باکتری‌های بی‌هوازی، باکتری‌های اکسیدکننده گوگرد، باکتری‌های کاهنده گوگرد (SRB)[1] و متانوژنیک فتوسنتز اکسیژنی که توسط سیانوباکتری ها انجام می‌شود، فرآیند اساسی موردنیاز برای رشد این شبکه تغذیه‌ای است و همچنین کربن غیر آلی در طول روز به کربن آلی $[CH_2O)_n]$ احیا می‌شود و برای تشکیل زیست توده استفاده می‌شود (۱۶-۱۹). در دوره‌های تاریک، سیانوباکتری ها کربن ذخیره‌شده را تنفس کرده و اکسیژن مصرف می‌کنند. درنتیجه، شرایط بدون اکسیژن ایجاد می‌شود که در آن سیانوباکتری ها ذخایر کربن خود را با تخمیر مصرف می‌کنند و باعث تشکیل الکل‌ها و اسیدهای آلی می‌شوند. علاوه بر ترشح فعال متابولیت ها یا اجزای سلولی که به دلیل لیز سلولی آزاد می‌شوند، این ترکیبات به عنوان مواد مغذی برای سایر ساکنان این لایه مانند متانوتروف ها یا باکتری‌های کاهنده سولفات عمل می‌کنند (۱۹).

بنابراین، این مقاله مروری یک نمای کلی از لایه‌های میکروبی و بیوفیلم های طبیعی را ارائه می‌دهد و بر نقش منحصربه‌فرد سیانوباکتری ها در جوامع میکروبی ساختاریافته تأکید کرده و همچنین به بررسی مختصر سیانوباکتری ها به عنوان بیوکاتالیزورهای سلولی کامل پرداخته و مزایا و چالش‌های استفاده از این میکروارگانیسم‌ها را مطرح می‌کند و در پایان، به بررسی کاربردهای بیوفیلم سیانوباکتری، ازجمله کشت‌های تک گونه‌ای (اکسینیک) و کشت‌های مختلط می‌پردازد. همچنین نوآوری‌های کلیدی و زمینه‌های کاربردی مختلف، از بیوتکنولوژی صنعتی تا تصفیه زیستی و کشاورزی را موردبحث قرار می‌دهد و روندهای آینده در این حوزه پژوهشی را بررسی می‌کند (10).

بیوفیلم های سیانوباکتریایی

بیوفیلم ها معمولاً بسیار نازک‌تر و کم تنوع تر از لایه‌های میکروبی هستند، اما جدای از آن، محدودیت‌های مشابهی نیز دارند. سلول‌های تشکیل‌دهنده بیوفیلم لزوماً نیازی به اتصال به یک سطح ساکن ندارند. سلول‌ها اغلب به یکدیگر می‌چسبند و توده‌های سلولی را تشکیل می‌دهند که به عنوان بیوفیلم نیز طبقه‌بندی می‌شوند. اکثر میکروارگانیسم‌های شناخته‌شده می‌توانند بیوفیلم ها را رشد دهند و آن‌ها را به شکل حیاتی در زندگی ما تبدیل کنند (۱۹). محرک‌های اولیه که منجر به تشکیل بیوفیلم می‌شود، به سویه‌های خاص بستگی دارند. اغلب، تحرک سلولی یک عامل ضروری برای نزدیک کردن سلول‌ها به سطح اتصال است، اما ارگانیسم‌های غیر متحرک نیز وجود دارند که قادر به تشکیل بیوفیلم هستند. تماس اولیه با سطح اتصال با چسبندگی سلولی همراه است. در این مرحله، اتصال برگشت‌پذیر است و توسط فعل‌وانفعالات فیزیکی اساسی مانند نیروهای واندروالس اداره می‌شود. با این حال، زمانی که عوامل محیطی مناسب باشند، سلول به‌طور غیرقابل برگشتی از طریق پیوندهای شیمیایی باواسطه قسمت‌های مختلف می‌چسبد (۲۰, ۲۱). در این مرحله، فرآیندهای سلولی متعدد تحت تأثیر قرار می‌گیرند و صدها ژن به‌طور متفاوتی تنظیم می‌شوند که منجر به یک فنوتیپ بی‌حرکت می‌شود که به‌طور فعال EPS ترشح می‌کند و درنتیجه شروع به ساخت ساختارهای بزرگ و کوچک روی سطح می‌کند و پایداری بیوفیلم را تضمین می‌کند. یک بیوفیلم بالغ، از نظر فیزیکی، مانند یک مایع ویسکوالاستیک در حالت نیمه پایدار عمل می‌کند، جایی که پراکندگی و رشد مجدد بیوفیلم در حالت تعادل است. میکروب‌های تشکیل‌دهنده بیوفیلم در این مرحله فوق‌العاده

[1] sulfate-reducing bacteria

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

قوی هستند و مبارزه با آن‌ها دشوار است زیرا منجر به مشکلات زیادی به ویژه درزمینهٔ پزشکی می‌شوند. با این حال، برای کاربردهای بیوتکنولوژیکی، این می‌تواند به یک مزیت تبدیل شود (۲۰-۲۳).

تولید سلول‌های خورشیدی زیستی به کمک سیانوباکتری ها

سیانوباکتری ها به دلیل قابلیت فتوسنتز، توانایی تبدیل نور خورشید به انرژی شیمیایی رادارند به همین دلیل آن‌ها به عنوان کارخانه‌های سلول خورشیدی عمل می‌کنند؛ به عبارت دیگر، آن‌ها می‌توانند نور خورشید را به ترکیبات کربن آلی تبدیل کنند که می‌تواند به عنوان منبع انرژی استفاده شود. این ویژگی باعث شده است که پژوهشگران به دنبال استفاده از سیانوباکتری ها در ساخت سلول‌های خورشیدی زیستی باشند. آن‌ها به دلیل توانایی‌شان در تبدیل $C0_2$ به ترکیبات آلی ارزشمند، به عنوان کارخانه‌های سلول خورشیدی زیستی موردتوجه قرارگرفته‌اند. این موجودات ریز از طریق مسیرهای متابولیک خاص، قادر به تولید ترکیبات مختلفی هستند که می‌توانند در صنایع مختلف استفاده شوند. به‌طور خلاصه، سیانوباکتری ها می‌توانند $C0_2$ را به مواد مفیدی تبدیل کنند که می‌تواند به عنوان منابع انرژی و مواد اولیه در صنایع شیمیایی و دارویی استفاده شود (۲۲, ۲۳).

تولید تجاری فعلی مبتنی بر سیانوباکتری ها عمدتاً به محصولات به‌دست‌آمده از زیست توده، مانند رنگدانه ها یا خود زیست توده که به عنوان مواد غذایی استفاده می‌شود، محدود می‌شود. سیانوباکتری ها برای ساخت محصولات مختلفی از گاز هیدروژن گرفته تا قندها، الکل‌ها، آلکان ها و متابولیت‌های ثانویه پیچیده‌تر مهندسی شده‌اند. علاوه براین، محیط درون سلولی گیاه مانند سیانوباکتری ها، حاوی غشای تیلاکوئید و کاهش قدرت تأمین‌شده توسط فتوسنتز، امکان بیان آنزیم‌های گیاهی را در یک زمینه عملکردی مفید فراهم می‌کند. این ویژگی‌ها فرصت‌هایی را برای توسعه آینده سیانوباکتری‌ها به عنوان پلتفرم‌های جالب برای محصولات شیمیایی، ازجمله سوخت‌های زیستی و پلاستیک‌های زیستی و همچنین داروها و پلیمرها باز می‌کند (۲, ۳, ۲۴, ۲۵).

علیرغم توسعه سریع در مهندسی سیانوباکتری‌ها به عنوان کارخانه‌های سلول سبز در دهه گذشته، بازده ناکافی نسبت فضا-زمان همچنان یکی از مشکلات اصلی برای ایجاد سیستم‌های تولیدی سیانوباکتریایی پایدار از نظر انرژی، محیط‌زیست و اقتصادی بوده است (۲۶). با این حال، باید توجه داشت که دانش ما در مورد متابولیسم سیانوباکتری‌ها هنوز از سطح موجودات مدل تثبیت‌شده‌ای مانند *E. coli* یا *Saccharomyces* sp. فاصله دارد. امروزه، مدل‌های متابولیکی سیانوباکتری‌ها برای چندین سویه مدل درحال‌توسعه هستند و با در دسترس شدن اطلاعات و داده های بیشتر (مانند omics) در آینده، افزایش بیشتری نیز خواهد یافت (۲۷, ۲۸).

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

جدول ۱. سیانوباکتری های تولیدکننده بیوفیلم (۱۷)

حالت رشد	فیلد قابل‌استفاده	فوتوتروف ها در بیوفیلم های طبیعی	محیط‌زیست	
بیوفیلم های میکسوتروفیک	تصفیه فاضلاب	*Aphanothece, Calothrix, Chakia, Chroococcus, Dichothrix, Entophysalis, Ewamiania, Gloeothece, Leptolyngbya, Synechocystis, Phormidium, Pseudoanabaena, Rivularia, Schizothrix, Scytonema, Synechocystis, Synechococcus*	آب شیرین	آبزی
بیوفیلم های آکسنیک	تصفیه محیط‌زیست	*Aphanothece, Anabaena, Calothrix, Chlorogloeopsis, Chroococcus, Fischerella, Gloeotrichia, Halothece, Hydrocoleum, Leptolyngbya, Lyngbya, Microcoleus, Nodosilinea, Nodularia, Oscillatoria, Phormidium, Pleurocapsa, Schizothrix, Scytonema, Stigonema, Symploca, Synechocystis, Synechococcus, Trichocoleus, Trichodesmium*	آب دریا	
بیوفیلم های میکسوتروفیک	تولید هیدروژن	*Hassallia, Tolypothrix, Scytonema, Lyngbya, Calothrix, Aulosira, Nostoc, Camptylonema, Dichothrix, Chlorogloeopsis, Westiellopsis, Leptolyngbya, Phormidium, Rexia, Symphyonemopsis, Scytonema, Haloleptolyngbya, Anabaena, Gloeobacter, Thermosynechococcus, Pseudanabaena Anabaena, Calothrix, Gloeotrichia, Nostoc, Trichormus*	سطوح لیتیک خاک/ریزوسفر/فیلوس فر	خشکی زی
بیوفیلم های آکسنیک	حذف فلزات سنگین برای کاربرد در زیست پالایی	*Chroococcales, Dichothrix, Leptolyngbya, Nostoc Tolypothrix-like, Tychonema-like,*	یخچال‌های یخی	شرایط فوق‌العاده
کشت‌های آکسنیک	EPS با فعالیت آنتی‌اکسیدانی و ظرفیت نگهداری آب بالا برای کاربرد در بخش‌های غذایی و دارویی	*Thermosynechococcus, Oscillatoria, Fischerella, Geitlerinema, Gloeomargarita, Halothece, Leptolyngbya, Synechococcus-like*	دریاچه‌های داغ	
کشت‌های مصنوعی	تولید نفت خام زیستی	*Albertania, Chroococcidiopsis, Gloeocapsopsis, Phormidium, Microcoleus, Nostoc, Leptolyngbya, Scytonema, Calothrix, Oscillatoriales, Fischerella, Trichocoleus, Trichormus, Nodosilinea, Pseudoacaryochloris, Pseudophormidium, Schizothrix, Tolypothrix*	بیابان‌ها	

کاربردهای بیوتکنولوژیکی بیوفیلم های سیانوباکتری

میکروب‌هایی که در بیوفیلم ها رشد می‌کنند، استحکام فوق‌العاده‌ای را در برابر طیف وسیعی از عوامل استرس محیطی نشان می‌دهند. دلایل این امر بسیار متنوع است و لایه محافظ EPS نقش مهمی را ایفا می‌کند. علاوه براین، بیوفیلم ها از سلول‌های زنده‌ای تشکیل‌شده‌اند که دائماً با تغییرات محیطی سازگار شده و خود را بازسازی می‌کنند. به دلیل ثبات و استحکام ذاتی، بیوفیلم ها برای فرآیندهای مستمر و اهداف کاربردی بلندمدت مانند پاک‌سازی زیستی یا کشاورزی مناسب هستند. سیانوباکتری ها موجودات

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

امیدوارکننده‌ای به عنوان کارخانه‌های سلولی برای تولید مواد شیمیایی باارزش بالا، سوخت‌های زیستی و پلاستیک‌های زیستی در فرآیندهای تولید کربن خنثی هستند. با این حال، آن‌ها همچنین به خاطر نقش خود در تصفیه فاضلاب، تصفیه زیستی و کشاورزی توجه زیادی را به خود جلب می‌کنند. برای این کار معمولاً از بیوفیلم های ترکیبی استفاده می‌شود که متشکل از سیانوباکتری ها به همراه موجودات هتروتروف دیگر هستند. اینکه کدام‌یک از این گروه‌ها بر بیوفیلم اثر می‌گذارد به شرایط کشت بستگی دارد. سیانوباکتری ها زمانی بر بیوفیلم تسلط پیدا می‌کنند که فقط یک منبع کربن غیر آلی در دسترس باشد. سیانوباکتری ها اکسیژن را به کشت می‌رسانند که اغلب عامل محدودکننده در سیستم‌های بیوفیلم متشکل از سویه‌های تنفس هوازی است(29) .

در سیستم‌های بیوفیلم سیانوباکتری، اکسیژن می‌تواند در EPS تا سطوح فوق اشباع، انباشته شود که حتی ممکن است سمی شود. با این حال، در سیستم‌هایی که واکنش‌های مصرف‌کننده اکسیژن ضروری است، این روش خوبی برای تأمین اکسیژن کافی به تمام لایه‌های بیوفیلم است. علاوه براین، هتروتروف ها برای ایجاد و پایداری بیوفیلم ها بسیار ضروری هستند، همان‌طور که اخیراً برای تبدیل سیکلوهگزان به سیکلوهگزانول نشان داده شد (۲۹-۳۲).

عوامل اصلی که توسعه لایه‌های مختلف میکروبی را کنترل می‌کنند، نور و اکسیژن هستند که از لایه‌های بالایی به بستر نفوذ کرده و به تدریج در نواحی عمیق‌تر محدود می‌شوند. ترکیبات آلی کربنی از CO_2 توسط اعضای فوتواتوتروف ساخته‌شده و عمدتاً از طریق تخمیر یا لیز سلولی آزاد می‌شوند. سیانوباکتری‌ها می‌توانند به عنوان فیلم‌های چسبیده به سطح یا توده‌های سلولی شناور مورداستفاده قرار گیرند و اکسیژن، کربن و سایر مواد مغذی را برای شرکای هوازی و هتروتروف تأمین کنند (33).

بیوفیلم سیانوباکتری ها در بیوتکنولوژی کاربردهای متنوع و ارزشمندی دارند. هنگام استفاده از بیوفیلم های سیانوباکتری برای تولید، اغلب از کشت‌های مخلوط استفاده می‌شود. سیانوباکتری ها با موجودات بیوکاتالیستی مانند *Pseudomonas* sp. جفت می‌شوند و برای تبدیل زیستی سیکلوهگزان به سیکلوهگزانول استفاده می‌شود. مطالعات نشان می‌دهد که تشکیل بیوفیلم توسط *Synechocystis* PCC و سایر سیانوباکتری‌ها به‌شدت تحت تأثیر *Pseudomonas* sp. قرار می‌گیرد (34).

در حضور این ارگانیسم، سیانوباکتریهای مختلف پوشش سطحی بسیار بهتر و پایداری بالاتری از خود نشان دادند. بیوفیلم ها برای محصولات گازی بسیار مناسب هستند زیرا جریان ثابت محصول گاز بسیار خالص را می‌توان به راحتی جمع‌آوری کرد. به‌عنوان‌مثال اتیلن با استفاده از *Synechocystis* sp. مصنوعی تولید شد (35).

همچنین علاوه بر سوخت‌های مبتنی بر کربن، برخی از سیانوباکتری‌ها می‌توانند هیدروژن مولکولی باانرژی متراکم تولید کنند. سیانوباکتری ها می‌توانند H_2 را از طریق بیوفوتولیز، با استفاده از فعالیت هیدروژناز جفت شده به زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی یا به عنوان محصول جانبی تثبیت نیتروژن تولید کنند. اخیراً تولید مداوم هیدروژن بیش از ۱۰ هفته در بیوفیلم های حاوی *Nostocpunctiforme* یا *Tolypothrix* spp تثبیت‌کننده نیتروژن نشان داده‌شده است (۲, ۹, ۳۶, ۳۷).

تشکیل بیوفیلم را می‌توان به چند مرحله تقسیم کرد. در ابتدا سلول‌های پلانکتونیک در ابتدای فرآیند حضور دارند که پس‌ازآن اتصال سلول به سلول و شروع تولید EPS آغاز می‌شود. در مورد بیوفیلم های سطحی، فرآیند آماده‌سازی سطح پیش از چسبندگی برگشت‌پذیر سلول‌ها به سطح موردنظر ایجاد می‌شود. چسبندگی سلولی در مراحل بعدی غیرقابل‌بازگشت می‌شود، EPS تولید می‌شود و بیوفیلم به میکرو کلونی تبدیل می‌شود. این میکرو کلونی‌ها به رشد خود ادامه داده و به یک ساختار سه‌بعدی بالغ تبدیل می‌شوند که دیگر ضخامت آن افزایش نمی‌یابد. علاوه بر استفاده از سلول‌های سیانوباکتری ها به عنوان بیوکاتالیست، EPS تولیدشده توسط بیوفیلم های سیانوباکتریایی به عنوان یک محصول کلیدی جذابیت بیشتری پیداکرده‌اند و دارای کاربردهای متنوعی از صنایع مختلف هستند (۱۷).

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

EPSs ظرفیت نگهداری آب و روغن رادارند و به عنوان جاذب فلزات سنگین شناخته‌شده‌اند. برخی از EPS های سیانوباکتری ها، پلی‌ساکاریدهای سولفاته تولید می‌کنند که این پلی‌ساکاریدهای سولفاته پیش‌تر تنها در حیوانات و جلبک‌های بالاتر گزارش‌شده بودند. بسته به منبع ارگانیسم، این پلی‌ساکاریدهای سولفاته با نام‌های مختلفی شناخته می‌شوند. به‌عنوان‌مثال، در سیانوباکتری ها، *Synchan* برای *Synechocystis* sp.، Spirulan برای *Arthrospir Platensis*، یا *Cyanoflan* برای *Cyanothece* sp. شناخته می‌شوند (۳۸-۴۰). پلی‌ساکاریدهای سولفاته به دلیل اثرات مفید بر سلامت به عنوان مواد مغذی کاربردی نیز شناخته می‌شوند. این اثرات شامل فعالیت‌های‌آنتی‌اکسیدانی، ضد آلرژی، ضد HIV، ضدسرطان و ضد انعقاد خون است که آن‌ها را به عنوان مواد مغذی با پتانسیل بالا معرفی می‌کند و همچنین ترموفیل هایی مانند: *Leptolyngbya* sp. IkmLPT دارای پلی‌ساکاریدهای سولفاته با عناصر پایدار در برابر دما هستند که این عناصر پایدار می‌توانند در کاربردهای مختلفی ازجمله صنایع غذایی و دارویی مفید باشند. با این حال، تغییرات در شرایط کشت می‌تواند ترکیب EPS را تغییر دهد و بر وظایف EPS مثل جذب فلزات سنگین، آنتی‌اکسیدانی و ضدسرطانی تأثیر بگذارد (۴۱-۴۳).

نقش اگزوپلی ساکارید سیانوباکتریایی در حفظ ساختار بیوفیلم

اگزوپلی ساکارید های سیانوباکتری ها، نقش مهمی در حفاظت از اجتماع پوسته میکروبی ایفا می‌کنند. بیوفیلم میکروبی از میکروارگانیسم‌هایی که در یک سطح جامد در معرض هوا و یا آب زندگی می‌کنند، تشکیل‌شده است. اگزوپلی ساکارید های میکروبی موجود در بیوفیلم ها، نقش کلیدی در چسبندگی میکروبی و حفظ ساختار بیوفیلم بازی می‌کنند. بیوفیلم های سیانوباکتری هایی مانند *Phormidium, Lyngbya, Oscillatoria, Microcoleus, Aphanothece* و *Scytonema* تاکنون از سنگ‌های مرطوب و آبی، دیوارهای سنگی و بتنی و زهکش‌ها در بخش نیمه استوایی تایوان جمع‌آوری‌شده‌اند (۱۶).

بیوفیلم های فتوتروفیک و پوسته‌های بیولوژیکی خاک (BSCs[1]) دو نمونه از پوسته‌های میکروبی هستند که اگزوپلی ساکارید های تولیدشده توسط سیانوباکتری‌ها، نقش مهمی در ایجاد و نگهداری جمعیت آن‌ها، ایفا می‌کنند. در بیوفیلم های فتوتروفیک، جمعیت متصل به سطح، منبع انرژی و کربن خود را تقریباً به‌طور کامل از انرژی نور و تثبیت CO_2 ایجادشده توسط سیانوباکتری‌ها به دست می‌آورند، درحالی‌که BSC ها از سطوح مختلف غذایی تشکیل‌شده و مشخصهٔ آن‌ها، پیچیدگی بیشتر جمعیت آن‌ها است (۴۴). در بیوفیلم های فتوتروفیک، سیانوباکتری‌ها، معمولاً در سطح با سایر فتوتروف‌های تولیدکننده اکسیژن (دیاتوم ها، ریز جلبک) یافت می‌شوند، درحالی‌که باکتری‌های سبز و بنفش گوگرد در لایه‌های پایین‌تر حضورداشته و با باکتری‌های شبه *Chloroflexi* مخلوط می‌شوند. بیوفیلم های فتوتروفیک می‌توانند روی بسترهای سنگی در حال رشد مشاهده شوند و اگزوپلی ساکارید های سیانوباکتری ها، نقش مهمی در محافظت از اشعه ماوراءبنفش و خشک‌سالی دارد. BSCs از یک قطعه فتوتروفیک متشکله از سیانوباکتری ها و یک قطعه هتروتروفیک که شامل میکروارگانیسم‌ها و باکتری‌های هتروتروف هستند، تشکیل شدند (۴۴). در مراحل بعد، قارچ‌ها، گل سنگ‌ها و جگرواش ها[2] می‌توانند مستقر شوند. کلونیزاسیون خاک توسط *Microcoleus vaginatus* به‌طور طبیعی در اولین مرحله تشکیل BSC ها مشاهده می‌شود که خود می‌تواند تا ۷۰ درصد از پوشش زنده موجود در خشکی را تشکیل دهد که کاربردهای فراوانی از لحاظ بیوتکنولوژی هم دارد. افزودن مصنوعی *M. vaginatus* به خاک‌های ضعیف از نظر مواد غذایی، رویکردی است که می‌تواند توسط این تکنیک‌های مبتنی بر تلقیح برای بازسازی زمین و مقابله با بیابان‌زایی، بسیار امیدوارکننده باشد. انجام مصنوعی فرایند کلونیزاسیون طبیعی سیانوباکتری ها، می‌تواند ایجاد BSC های القا شده را تحریک کند. محققان یافتند که

[1] Biological soil crusts (BSCs)
[2] Liverwort

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

گسترش پوسته‌های سیانوباکتری ها، بلافاصله پس از تلقیح اتفاق افتاده و فقط چند هفته طول می‌کشد. با این وجود، تشکیل ماتریکس پلیمریک خارج سلولی (EPM[1]) در یک‌لایه زیستی، یک فرآیند پیچیده و طولانی‌تر است که نیاز به تکمیل جمعیت کلی پوسته دارد. اگرچه سیانوباکتری‌ها تولیدکننده‌های عمدهٔ اگزوپلی ساکاریدها هستند، دیاتوم ها و ریز جلبک‌ها نیز به فرآیند بیوسنتز کمک می‌کنند (۴۴). ریز جلبک‌ها در صورت حضور، تولیدکننده‌های مهمی هستند که نقش آن‌ها به عنوان موجودات تشکیل‌دهندهٔ لایه‌های زیستی، گزارش‌شده است. گرچه سایر موجودات هم بر ویژگی‌های نهایی EPM تأثیر می‌گذارد، سیانوباکتری‌ها به عنوان مهم‌ترین مشارکت‌کننده‌های اگزوپلی ساکاریدها، طی گسترش بیوفیلم هستند. به علت عدم وجود رنگ‌دانه‌های غربال کنندهٔ UV، *M. vaginatus* به‌طور طبیعی در زیر خاک یافت می‌شود و تنها زمان کوتاهی که خاک مرطوب می‌شود، بالا می‌آیند. برعکس، گونه‌هایی مانند *Scytonema* و *Nostoc* که رنگدانه های جذب‌کننده UV را سنتز می‌کنند، مستقیماً در سطح خاک یافت می‌شوند. در سوبستراهای زبر و خشن، ترشحات پلی‌ساکاریدی همراه با ریسه‌های میکروبی، نقش ساختاری ایفا کرده و یک شبکه منسجم را ایجاد می‌کنند (۱۵).

ریسه‌ها و ترشحات سیانوباکتری ها، نقش مهمی در ساختاربندی سیستم خلل و فرج خاک و سازمان‌دهی ذرات خاک دارند. وجود منافذ خاک به خواص فیزیکی و شیمیایی اگزوپلی ساکاریدها بستگی دارد: هر چه پیچیدگی شبکه سیانوباکتری ها بیشتر باشد، تعداد بیشتری منفذ تولیدشده توسط میکروب‌ها مشاهده می‌شود. بخش‌های نازک BSC ها موجب می‌شود تا ریسه‌های سیانوباکتری ها در فضای بین دانه‌ها، رشد کنند. زمانی که سیانوباکتری‌ها وجود نداشته باشند یا به‌طور پراکنده توزیع‌شده باشند، فاصله بین ذرات با ذرات ریز، پر می‌شود (۴۴). در لایه‌های پوسته[2]، سیانوباکتری‌ها، یک اجتماع پیوسته از ذرات ریزودرشت را ایجاد می‌کنند، درحالی‌که زیر پوسته[3]، بیشتر حاوی منافذ بزرگ است. احتمالاً غلظت رس در لایه‌های حاوی سیانوباکتری‌ها، به این دلیل است که مواد مخاطی به راحتی به ذرات هوا متصل می‌شوند. مواد مغذی ماکرو با بار مثبت به رس و اگزوپلی ساکاریدها متصل شده که باعث افزایش در دسترس بودن آن‌ها برای میکرو فلور می‌شود. همانند آنچه در محیط‌های دریایی رخ می‌دهد، در سیستم خاک نیز، اگزوپلی ساکاریدها باعث بهبود سازمان‌دهی فضایی برای بهینه‌سازی برهمکنش‌های بین سلول‌ها و انتقال آب و مواد مغذی می‌شود (۴۱).

در محیط طبیعی، سیانوباکتری‌ها به صورت سلول‌های آزاد شناور یا به صورت سلول‌های متصل به سطح هستند. در هر یک از این دو حالت، ممکن است به دلیل تفاوت‌های فیزیکی و شیمیایی بستر، وقوع چرخه‌های خشکی و مرطوب و نوع و میزان محدودیت‌هایی که سلول‌ها با آن مواجهه می‌شوند، تغییرات قابل‌توجهی رخ دهد. علاوه براین، بعضی از گونه‌ها (مانند ریز جلبک‌ها، خزه‌ها) که قادر به استقرار در محیط نمی‌باشند، از حضور سیانوباکتری‌ها، سود می‌برند، زیرا سیانوباکتری ها قادر به ایجاد ریز محیط میکروبی[4] در تنش‌های غیر زیستی هستند. سیانوباکتری‌ها به تنش‌های متابولیکی به خوبی پاسخ داده و قادر به مقابله با نوسانات رطوبت، نور، شوری و مواد مغذی هستند. به همین دلیل، بیوفیلم های تحت سلطه سیانوباکتری‌ها، حتی در صورت متفاوت بودن ساختار و ترکیب میکروبی، در تنوع شگفت‌انگیزی از سوبستراها مانند خاک‌های بیابانی، سنگ‌ها و حتی محیط‌های زیرزمینی[5] کلنی می‌زنند (31, 32).

یکی از قوی‌ترین شواهد در مورد نقش اگزوپلی ساکاریدها، تحمل استرس کم آبی توسط *N commune* است که توسط محققان ارائه‌شده است. اگزوپلی ساکارید های سیانوباکتری ها همچنین برای سلول‌های اطراف جمعیت‌های میکروبی نیز مفید هستند. اگزوپلی ساکاریدها برای ساختار بیوفیلم ها، ایجاد جریان‌های آب و مواد مغذی مفید هستند. علاوه براین،

[1] Extracellular polymeric matrix
[2] Crust
[3] Sub-crust
[4] Microenvironments
[5] Hypogeal

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

EPM باعث ایجاد ریز محیط‌های هیدراته‌ای می‌شود که در آن سلول‌ها از اشعه خورشیدی مضر و آسیب فیزیکی محافظت‌شده و یک منبع کربن برای هتروتروف ها هستند. در شرایط آزمایشگاهی، محققان ثابت کردند که اگزوپلی ساکارید های تولیدشده توسط *Nostoc* sp. CCMEE ۶۱۶۰ باعث بهبود تحمل به تنش آب در ریز جلبک همراه آن یعنی *Chlorella* sp. CCMEE ۶۰۳۸ می‌شود که اگزوپلی ساکارید تولید نمی‌کنند (۴۵).

دفع اگزوپلی ساکاریدها، یک گام کلیدی در چسبیدن سلول‌های سیانوباکتری ها به سطوح جامد است که فرآیندی است که نقش مهمی را در تشکیل بیوفیلم های فتوتروفیک و BSC ها ایفا می‌کند. درواقع، به نظر می‌رسد که پلی‌ساکاریدهای کپسولی، چسبندگی میکروبی به سوبستراهای جامد و تجمع سوبستراهای درشت را افزایش می‌دهند. مطالعات نشان می‌دهد که افزودن پلی‌ساکاریدهای کپسولی تولیدشده توسط *Nostoc muscorum* به خاک، موجب چسباندن ذرات خاک و تولید بیشتر اگزوپلی ساکاریدها می‌شود. چسبندگی سلول‌های سیانوباکتری ها به سطوح جامد به دلیل ویژگی‌های هیدروفیکی اگزوپلی ساکاریدها افزایش می‌یابد، اما در اگزوپلی ساکارید های باکتری‌ها به حضور و مقدار داکسی‌هگزوزها و رامنوز و گروه‌های استیل مرتبط با استر و اجزای پپتیدی، بستگی دارد (۱۹).

در بیوفیلم ها و در BSC ها، لایه‌های اولیه سیانوباکتری ها به واسطه خواص چسبندگی اگزوپلی ساکاریدها به مواد جامد متصل می‌شوند، سپس ضخامت بازمان افزایش می‌یابد و از سایر گونه‌های میکروبی در طول مراحل رشد استفاده می‌کند. یکی از نمونه‌های برجسته سیانوباکتری های پیشگام *Microcoleus vaginatus* است که یک‌گونه شایع در سیستم‌های خاک‌های خشک در محیط‌های دریایی است. اگزوپلی ساکارید های تولیدشده از سیانوباکتری‌ها و دیاتوم ها، یک ماتریس را تشکیل می‌دهند که باعث پایداری سطوح گلی در برابر فرسایش شده و موجب غنی‌سازی رسوبات با مواد آلی و مواد مغذی می‌شوند (۱۹).

کاتیون‌های فلزی مانند Ca^{+2}، Mg^{+2} و Fe^{+2} برای متابولیسم سلول‌ها و تثبیت ساختار بیوفیلم ها مهم هستند. درواقع، بیوفیلم ها، با برهمکنش‌های الکترواستاتیک تولیدشده توسط کاتیون‌ها باعث انسجام می‌شوند. کاتیون‌ها به عنوان ارتباط‌دهنده تقاطعی در ماتریکس بیوفیلم عمل کرده و به عنوان کاتیون‌های سلولی و کو فاکتورهای آنزیم‌ها، باعث تحریک فرآیندهای اتصال در سلول‌های میکروبی می‌شوند (۴۶).

در مطالعات اخیر، سویه‌های *Plectonema*، *Gloeocapsa*، *Gloeocapsosis* و *Leptolyngbya* جداشده از بیوفیلم های اپی‌لیتیک[1]، میل ترکیبی خوبی با Ca^{+2}، Mg^{+2} و Fe^{+2} با اندازه‌های مختلف دارند. برهمکنش‌های سلول‌ها و فلزات به‌طور عمده توسط نیروهای یونی شکل می‌گیرد، مقدار خاصی از Ca^{+2} و Mg^{+2} حذف‌شده توسط سیانوباکتری ها (فلز حذف‌شده در هر گرم وزن خشک سلول) تا حدی با تراکم آنیونی سلول‌های کپسوله شده یا غلاف دار[2] ارتباط دارد. کاتیون‌های دو ظرفیتی[3] Ca^{+2} و Mg^{+2} پل‌های تقاطعی با قطعات باردار رشته‌های اگزوپلی‌ساکاریدی تشکیل داده و باعث افزایش پیوستگی ترشحات می‌شوند. درواقع، استفاده از عوامل کمپلکس کننده مانند EDTA و EGTA[4]، یا استفاده از رزین‌های Dowex، باعث از بین رفتن EPM می‌شود. محلول EDTA برای حذف اگزوپلی ساکاریدها از بسترهای درشت و شنی، مورداستفاده قرار می‌گیرد. علاوه براین، قابلیت ساکن کردن فلزات سنگین سمی به صورت انتخابی می‌تواند یک استراتژی دفاعی برای جلوگیری از آن‌ها برای رسیدن به سلول‌ها باشد (۴۶).

راکتورهای زیستی نوری برای تولید بیوفیلم ها

رشد فتوتروفیک در سیستم‌های فنی عمدتاً با دسترسی به نور محدود می‌شود. در کشت‌های معلق، چگالی سلولی معمولاً

[1] Epilithic
[2] Capsulated or sheathed cells
[3] Divalent
[4] Egtazic acid

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

از ۸ گرم وزن خشک سلولی در لیتر بیشتر نمی‌شود که تقریباً ده برابر کمتر از چگالی سلولی است که در کشت‌های شیمیوتروفیک به دست می‌آید. رشد این موجودات فتوتروفیک به صورت بیوفیلم ممکن است راه‌حلی برای این محدودیت باشد، زیرا در این حالت، چگالی سلولی به‌طور قابل‌توجهی افزایش می‌یابد (تا ۶۰ گرم وزن خشک سلولی) در لیتر گزارش‌شده است (9).

با اینکه انواع مختلفی از راکتورهای زیستی نوری برای کشت‌های معلق وجود دارد، اما تنها چند سیستم برای رشد بیوفیلم های این موجودات نور دوست در دسترس است. یک محدودیت اصلی، وجود سطحی است که موجودات برای اتصال به آن نیاز دارند. محتوای بالای زیست توده در بیوفیلم ها به عملکردی با مصرف انرژِی کمتر و برداشت زیست توده بهینه‌تر منجر می‌شود. بیوفیلم های سیانوباکتریایی با استفاده از راکتورهای زیستی نوری پیوسته و دوره‌ای کشت داده می‌شوند که شامل سیستم‌های قطره‌ای، صفحه‌های تخت و راکتورهای لوله‌ای هستند (۳۴, ۴۷).

در تولید سوخت‌های زیستی، تشکیل بیوفیلم ها یکی از مشکلات عمده که شامل هزینه‌های بالای رشد و مصرف زیاد آب است را کاهش می‌دهد. بیوفلوکولاسیون یا سویه‌هایی که به صورت توده‌ای، بر لایه‌های معلق یا بیوفیلم هایی مانند سیانوباکتری های رشته‌ای مانند: *Tolypothrix* sp.، *Chroococcidiopsis* sp.، *Phormidiumautumnale*، *Phormidium murrayi* و *Planktothrix* sp. رشد می کنند اهمیت زیادی دارند، زیرا به جدا شدن سلول کمک می کنند و مصرف آب را نیز کاهش می‌دهند (۹, ۳۳, ۴۸). محدودیت‌ها و مشکلاتی که تشکیل بیوفیلم به همراه دارد، خود سایه‌اندازی است که به محدودیت و نرسیدن نور منجر می‌شود می‌توانند درکشت بیوفیلم ها ایجاد شوند که این به سیستم راکتورها هم بستگی دارد. یکی از مشکلات اصلی نیز فقدان فناوری‌های مناسب برای راکتور است. درواقع سایه‌اندازی خودبه‌خودی که منجر به محدودیت نور می‌شود و انسداد، بسته به نوع سیستم راکتور، از مشکلات بالقوه درکشت بیوفیلم محسوب می‌شوند. پیشرفت‌های فعلی بر اساس بیوراکتورهای موجود است که عمدتاً برای کشت سلول‌های معلق و موجودات کموهتروتروف طراحی‌شده‌اند؛ بنابراین تولید راکتورهایی که امکان کشت بیوفیلم های سیانوباکتریایی در مقیاس بزرگ را فراهم کنند، به‌شدت موردنیاز هستند.

کاربرد سیانوبیوفیلم ها در تصفیه فاضلاب و زیست پالایی

بیوفیلم ها یک فناوری جاافتاده در تصفیه فاضلاب و زیست پالایی هستند. بیوفیلم هایی که عمدتاً از ارگانیسم‌های شیمیواتوتروف تشکیل‌شده‌اند، برای کاهش بار کربن آلی در فاضلاب استفاده می‌شوند. در دهه ۱۹۶۰، مطالعات متعددی برای بررسی اثر ترکیب باکتری‌های در حال رشد هتروتروف با ریز جلبک‌های فوتواتوتروف برای حل مشکل محدودیت اکسیژن آغاز شد. با کشت هم‌زمان ریز جلبک‌ها و هتروتروف ها، ارگانیسم‌های فوتوتروف، اکسیژن را برای بخش تنفسی جامعه میکروبی فراهم می‌کنند. به اصطلاح توده‌های میکروجلبک-باکتریایی که در حال حاضر یک موضوع مهم در تصفیه فاضلاب هستند و عمدتاً برای فاضلاب‌هایی با بار کربن بالا استفاده می‌شوند (۳۱, ۳۲).

جذب زیستی به عنوان یک استراتژی امیدوارکننده برای حذف فلزات، بازیافت و استفاده مجدد از آلاینده‌های فلزات سنگین موردبحث قرار می‌گیرد. به خصوص که فلزات دو ظرفیتی به خوبی جذب می‌شوند. یک مطالعه اخیر سیانوباکتری‌های دریایی را برای تولید مداوم EPS و حذف فلزات سنگین موردبررسی قرارداد. همه ارگانیسم‌های آزمایش‌شده تمایل بسیار بالایی به مس نشان دادند و نیکل و روی نیز به مقدار کافی حذف شدند. مشاهدات مشابهی برای EPS از سیانوباکتریوم گرما دوست *Gloeocapsa gelatinosa* و *Nostoc muscorum* گزارش شد که قادر بودند تا کادمیوم را از محلول‌های آبی حذف کند (۴۵, ۴۶, ۴۹, ۵۰). EPS تولیدشده توسط بیوفیلم های *Synechocystis* PCC برای جذب آلاینده‌های آرسنیک مورد استفاده قرار

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

می گیرد، درحالی‌که پوسته زیستی *Leptolyngbya* sp. *XZMQ* برای حذف آرسنیک مورداستفاده قرار گرفت (۵۱).

بیوفیلم های سیانوباکتری در کشاورزی

در کشاورزی، بیشتر کاربردهای سیانوباکتری ها بر روی ریزوسفر انجام می‌شود. بیوفیلم های سیانوباکتری ها به دلیل توانایی بسیاری از گونه‌ها در تثبیت نیتروژن جو به عنوان کودهای طبیعی مورداستفاده قرار می‌گیرند. علاوه براین، متابولیت‌های خارج سلولی آن‌ها، نقش مهمی به‌عنوان‌مثال جذب‌کننده شیمیایی، ترویج فعل‌وانفعالات گیاه ـ میکروب دارند و بر اهمیت آن‌ها به عنوان کود در کشاورزی می‌افزایند. سیستم‌های کشت گیاهان به روش هیدروپونیک، به صورتی است که ریشه‌ها در حال رشد در فاز مایع هستند. ریشه‌ها به عنوان یک سطح اتصال بیوفیلم برای سیانوباکتری های تثبیت‌کننده نیتروژن عمل می‌کنند و درنتیجه تعامل نزدیک N-تأمین‌کننده (بیوفیلم) و N-مصرف‌کننده (گیاه) انجام می‌شود (۴, ۵۲).

علاوه براین، EPS دفع شده توسط سیانوبیوفیلم ها سطح خاک را تثبیت می‌کند، ظرفیت اتصال به آب و خاک را افزایش می‌دهد و زیستگاهی غنی از مواد مغذی را برای موجودات هتروتروف مختلف و انواع باکتری‌های مرتبط از نظر زراعی فراهم می‌کند. چندین مطالعه تأثیر مفید چنین بیوفیلم هایی را از نظر رشد حبوبات، محصولات زراعی، سبزی‌ها و غلات نشان داده‌اند. پس از تلقیح، پارامترهای خاک مانند محتوای N، P، S و C و سایر مواد تنظیم‌کننده رشد مانند اسیدهای آمینه و ویتامین‌ها افزایش می‌یابد که منجر به رشد سریع‌تر گیاه، افزایش وزن دانه و کاهش قابل‌توجه کود مصنوعی می‌شود (4, 5, 53).

ارزیابی بیوفیلم های سیانوباکتری ها

برای ارزیابی ویژگی‌ها و عملکرد بیوفیلم های سیانوباکتریایی، می‌توان از روش‌های مختلفی استفاده کرد. درواقع برای ساخت مدل‌هایی که بتوانند از کاربردهای ویژه بیوفیلم حمایت کنند، به دانش بیشتری در مورد تشکیل، توسعه و پویایی‌های بیوفیلم در سیستم‌های راکتور نیاز است. علاوه بر آن برای توسعه مدل‌های دقیق و کارآمد نیز به دانش عمیق‌تری از فعالیت درون سلولی بیوفیلم، تبادلات داخلی بین سلول‌ها و تبادلات با محیط اطراف به عنوان تابعی از زمان و مکان درون بیوفیلم نیاز است. بیوفیلم ها، ساختارهای پیچیده سه‌بعدی هستند که می‌توانند از طریق فن‌های تصویربرداری مختلف ارزیابی شوند و وضوح و عمق نفوذ را از مقیاس نانومتر تا میلی‌متر پوشش دهند. درگذشته، مطالعات اولیه بیوفیلم ها از طریق میکروسکوپ نوری ساده انجام می‌شد و از روش‌های مختلف رنگ‌آمیزی برای مشاهده EPS بیوفیلم ها از رنگ‌آمیزی آلسین آبی استفاده می‌کردند؛ اما امروزه، از میکروسکوپ فلورسانس و میکروسکوپ کنفوکال لیزری با وضوح بالا و قابلیت تصویربرداری از سلول‌های زنده برای کشف ساختارهای بیوفیلم، ساختارهای سلولی و عملکرد آن‌ها به کار می‌روند. اسیدهای نوکلئیک یا ترکیبات EPS می‌توانند به‌طور اختصاصی با برچسب‌های فلورسانس نشانه‌گذاری شوند، یا از اتوفلورسانس رنگدانه های فتوسنتزی بدون اینکه ساختار اصلی بیوفیلم در طول آماده‌سازی نمونه تخریب شود می‌توان استفاده کرد (۹, ۱۵, ۵۴, ۵۵).

توموگرافی انسجام نوری (OCT)[1] و تصویربرداری با تشدید مغناطیسی هسته‌ای (NMR)[2] ابزارهای پیشرفته‌ای هستند که می‌توانند میزان نفوذ را به خوبی نشان دهند. فن‌های تصویربرداری مانند میکروسکوپ الکترونی روبشی (SEM)[3]، میکروسکوپ الکترونی عبوری (TEM)[4] و میکروسکوپ یون هلیوم، وضوح بسیار بالایی در مقیاس نانومتری ارائه می‌دهند؛ اما این روش‌ها نیاز به آماده سازی ویژه نمونه دارند که ممکن است ساختار اصلی بیوفیلم ها را تحت تأثیر قرار دهد. فناوری‌هایی مانند طیف‌سنجی جرمی ثانویه در مقیاس نانو (nanoSIMS)[5] و طیف‌سنجی جرمی زمان پرواز (TOF-SIMS)[6] اطلاعاتی در مورد ترکیب

[1] Optical coherence tomography
[2] Nuclear magnetic resonance
[3] scanning electron microscope
[4] Transmission electron microscopy
[5] Nanoscale Secondary Ion Mass Spectrometer
[6] Time-of-flight secondary ion mass spectrometry

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

شیمیایی بیوفیلم ها ارائه می‌دهند که این دو مورد اخیر به مواد بسیار پیچیده و ابزار دقیق پرهزینه پیچیده نیاز دارند (۶۰-۵۵). در سطح سلولی، استراتژی‌های چندگانه اُمیک برای توصیف فیزیولوژی بیوفیلم در تمامی سطوح درون سلولی، به کار گرفته‌شده‌اند. از آنجایی که روش‌های توالی یابی نسل بعدی در دسترس تر شده‌اند، دست‌یابی به اطلاعات رونویسی بیوفیلم های سیانوباکتری اکنون امکان‌پذیر است. ثبت تغییرات در پروتئوم و متابولوم مرتبط با آن به محققان اجازه می‌دهد تا به نتایجی در مورد عملکرد مسیرهای متابولیکی و جریان‌های داخلی یک سلول دست یابند (۳۴, ۴۷, ۵۵, ۶۱).

نتیجه‌گیری کلی

اگزوپلی ساکارید های حاصل از سیانوباکتری ها، نقش مهمی در محافظت جمعیت میکروبی ساکن در بیوفیلم ها، از عوامل محیطی مضر دارد. با این حال، به رغم تعداد زیاد مطالعات صورت گرفته که این نقش را تأیید می‌کنند، تنها برخی از آن‌ها مکانیسم‌های مولکولی که منجر به سنتز و انتشار اگزوپلی ساکاریدها در شرایط تنش محیطی می‌شوند را به‌طور مستقیم بررسی کرده‌اند. برای مشخص کردن مسیری که در آن عوامل محیطی، باعث فعال شدن ماشین‌های بیوسنتزی و سنتز اگزوپلی ساکاریدها می‌شود و برای تشریح تفاوت‌های مشاهده‌شده در واکنش سیانوباکتری‌های تولیدکننده اگزوپلی ساکاریدها به تنش‌های مشابه، به بررسی‌های بیشتر در این راستا نیاز است.

در زمینه‌های زیست پالایی، تصفیه فاضلاب و کشاورزی، بیوفیلم های سیانوباکتریایی در حال تبدیل شدن به فناوری‌های تثبیت‌شده هستند. با این حال، برای بیوتکنولوژی موفقیت‌آمیز، چالش‌هایی وجود دارد. انتقال نور به داخل محیط کشت سیانوباکتری‌ها، چه در حالت تعلیق سلولی و چه در بیوفیلم ها، چالش‌برانگیزاست زیرا این امر منجر به چگالی سلولی پایین یا سیستم‌های مسطح و دوبعدی با حجم داخلی کم می‌شود. برای بهبود کارایی بیوفیلم های تشکیل‌دهنده سیانوباکتری‌ها، نیاز به فناوری‌های نوآورانه‌ای داریم که بتوانند نور را به ساختارهای سه‌بعدی انتقال داده و سطح بالایی را برای اتصال فراهم کنند. این امر به دستگاه‌های رآکتور اجازه می‌دهد تا با بهبود سطح تماس و افزایش کارایی فتوسنتز، جایگاه بهتری در محیط‌های کشت داشته باشند. برای بهره‌برداری و تولید بلندمدت در یک سیستم بیوفیلم، سویه‌های تولیدشده باید به صورت ژنتیکی پایدار باشند و همچنین برای مشارکت در جمعیت‌های مختلط، باید به نسبت مطلوب حفظ شوند. با این حال هنوز مشخص نیست که این مشکلات چگونه ممکن است عملکرد کلی را در یک سیستم پیوسته تحت تأثیر قرار دهند و واکنش‌های ژنتیکی چگونه بر بهره‌وری بلندمدت تأثیر می‌گذارد. امروزه ثابت‌شده است که مدل‌سازی، ابزاری ضروری برای توسعه بیشتر بیوفیلم ها و درک بهتر سیستم‌های موجود است. با این حال مکانیسم‌های داخلی بیوفیلم های سیانوباکتریایی هنوز به‌طور کامل شناخته‌نشده‌اند.

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

منابع

1. Crockford PW, On YMB, Ward LM, Milo R, Halevy I. The geologic history of primary productivity. Current Biology. 2023;33(21):4741-50. e5.
2. Toepel J, Karande R, Bühler B, Bühler K, Schmid A. Photosynthesis driven continuous hydrogen production by diazotrophic cyanobacteria in high cell density capillary photobiofilm reactors. Bioresource Technology. 2023;373:128703.
3. Lin P-C, Zhang F, Pakrasi HB. Enhanced production of sucrose in the fast-growing cyanobacterium Synechococcus elongatus UTEX 2973. Scientific reports. 2020;10(1):390.
4. Peng X, Bruns MA. Development of a nitrogen-fixing cyanobacterial consortium for surface stabilization of agricultural soils. Journal of Applied Phycology. 2019;31:1047-56.
5. Bao J, Zhuo C, Zhang D, Li Y, Hu F, Li H, et al. Potential applicability of a cyanobacterium as a biofertilizer and biopesticide in rice fields. Plant and Soil. 2021;463:97-112.
6. Lippi L, Bähr L, Wüstenberg A, Wilde A, Steuer R. Exploring the potential of high-density cultivation of cyanobacteria for the production of cyanophycin. Algal research. 2018;31:363-6.
7. Jahn M, Vialas V, Karlsen J, Maddalo G, Edfors F, Forsström B, et al. Growth of cyanobacteria is constrained by the abundance of light and carbon assimilation proteins. Cell reports. 2018;25(2):478-86. e8.
8. Kämäräinen J, Nylund M, Aro E-M, Kallio P. Comparison of ethanol tolerance between potential cyanobacterial production hosts. Journal of biotechnology. 2018;283:140-5.
9. Bozan M, Schmid A, Bühler K. Evaluation of self-sustaining cyanobacterial biofilms for technical applications. Biofilm. 2022;4:100073.
10. Yang N, Li Y, Lin L, Niu L, Zhang W, Wang L. Transition of organic matter from allochthonous to autochthonous alters benthic nutrient dynamics via microbial food webs. Science of The Total Environment. 2024;916:170186.
11. Novotny A, Serandour B, Kortsch S, Gauzens B, Jan KM, Winder M. DNA metabarcoding highlights cyanobacteria as the main source of primary production in a pelagic food web model. Science Advances. 2023;9(17):eadg1096.
12. Sun X, Xiao Y, Yong C, Sun H, Li S, Huang H, et al. Interactions between the nitrogen-fixing cyanobacterium Trichodesmium and siderophore-producing cyanobacterium Synechococcus under iron limitation. ISME communications. 2024;4.(۱)
13. Zehr JP, Capone DG. Changing perspectives in marine nitrogen fixation. Science. 2020;368(6492):eaay9514.
14. Demoulin CF, Lara YJ, Lambion A, Javaux EJ. Oldest thylakoids in fossil cells directly evidence oxygenic photosynthesis. Nature. 2024;625(7995):529-34.
15. Flemming H-C, van Hullebusch ED, Neu TR, Nielsen PH, Seviour T, Stoodley P, et al. The biofilm matrix: multitasking in a shared space. Nature Reviews Microbiology. 2023;21(2):70-86.
16. Campbell MA, Bauersachs T, Schwark L, Proemse BC, Eberhard RS, Coolen MJ, et al. Salinity-driven ecology and diversity changes of heterocytous cyanobacteria in Australian freshwater and coastal-marine microbial mats. Environmental Microbiology. 2022;24(12):6493-509.
17. Bozan M, Berreth H, Lindberg P, Bühler K. Cyanobacterial biofilms: from natural systems to applications. Trends in Biotechnology. 2024.
18. Hooper PM, Bass D, Feil EJ, Vincent WF, Lovejoy C, Owen CJ, et al. Arctic cyanobacterial mat community diversity decreases with latitude across the Canadian Arctic. FEMS Microbiology Ecology. 2024;100(6):fiae067.
19. Sauer K, Stoodley P, Goeres DM, Hall-Stoodley L, Burmølle M, Stewart PS, et al. The biofilm life cycle: expanding the conceptual model of biofilm formation. Nature Reviews Microbiology. 2022;20(10):608-20.
20. Xue Y, Yu C, Ouyang H, Huang J, Kang X. Uncovering the Molecular Composition and Architecture of the Bacillus subtilis Biofilm via Solid-State NMR Spectroscopy. Journal of the American Chemical Society. 2024;146(17):11906-23.
21. Romeu MJ, Miranda JM, de Jong ED, Morais J, Vasconcelos V, Sjollema J, et al. Understanding the flow behavior around marine biofilms. Biofilm. 2024:100204.
22. Böcker L, Hostettler T, Diener M, Eder S, Demuth T, Adamcik J, et al. Time-temperature-resolved functional and structural changes of phycocyanin extracted from Arthrospira platensis/Spirulina. Food chemistry. 2020;316:126374.
23. García AB, Longo E, Bermejo R. The application of a phycocyanin extract obtained from

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

Arthrospira platensis as a blue natural colorant in beverages. Journal of Applied Phycology. 2021;33(5):3059-70.

24. Assil-Companioni L, Büchsenschütz HC, Solymosi D, Dyczmons-Nowaczyk NG, Bauer KK, Wallner S, et al. Engineering of NADPH supply boosts photosynthesis-driven biotransformations. ACS catalysis. 2020;10(20):11864-77.
25. Mascia F, Pereira SB, Pacheco CC, Oliveira P, Solarczek J, Schallmey A, et al. Light-driven hydroxylation of testosterone by Synechocystis sp. PCC 6803 expressing the heterologous CYP450 monooxygenase CYP110D1. Green Chemistry. 2022;24(16):6156-67.
26. Nilsson A, Shabestary K, Brandão M, Hudson EP. Environmental impacts and limitations of third-generation biobutanol: Life cycle assessment of n-butanol produced by genetically engineered cyanobacteria. Journal of Industrial Ecology. 2020;24(1):205-16.
27. Pathania R, Srivastava A, Srivastava S, Shukla P. Metabolic systems biology and multi-omics of cyanobacteria: Perspectives and future directions. Bioresource Technology. 2022;343:126007.
28. Miao R, Jahn M, Shabestary K, Peltier G, Hudson EP. CRISPR interference screens reveal growth–robustness tradeoffs in Synechocystis sp. PCC 6803 across growth conditions. The Plant Cell. 2023;35(11):3937-56.
29. Mironov KS, Sinetova MA, Shumskaya M, Los DA. Universal molecular triggers of stress responses in cyanobacterium Synechocystis. Life. 2019;9(3):67.
30. Hoschek A, Heuschkel I, Schmid A, Bühler B, Karande R, Bühler K. Mixed-species biofilms for high-cell-density application of Synechocystis sp. PCC 6803 in capillary reactors for continuous cyclohexane oxidation to cyclohexanol. Bioresource technology. 2019;282:171-8.
31. Papadopoulos KP, Economou CN, Dailianis S, Charalampous N, Stefanidou N, Moustaka-Gouni M, et al. Brewery wastewater treatment using cyanobacterial-bacterial settleable aggregates. Algal Research. 2020;49:101957.
32. Hammond CR, Loge FJ. Wastewater treatment with microalgal-bacterial aggregates: The tradeoff between energy savings and footprint requirements. Bioresource Technology. 2024;395:130270.
33. Das P, Khan S, AbdulQuadir M, Thaher MI, Hawari AH, Alshamri N, et al. Biocrude oil production from a self-settling marine cyanobacterium, Chroococcidiopsis sp., using a biorefinery approach. Renewable Energy. 2023;203:1-9.
34. Heuschkel I, Hanisch S, Volke DC, Löfgren E, Hoschek A, Nikel PI, et al. Pseudomonas taiwanensis biofilms for continuous conversion of cyclohexanone in drip flow and rotating bed reactors. Engineering in Life Sciences. 2021;21(3-4):258-69.
35. Vajravel S, Sirin S, Kosourov S, Allahverdiyeva Y. Towards sustainable ethylene production with cyanobacterial artificial biofilms. Green Chemistry. 2020;22(19):6404-14.
36. Appel J, Craig S, Theune M, Hüren V, Künzel S, Forberich B, et al. Evidence for Electron Transfer from the Bidirectional Hydrogenase to the Photosynthetic Complex I (NDH-1) in the Cyanobacterium Synechocystis sp. PCC 6803. Microorganisms. 2022;10(8):1617.
37. Lupacchini S, Appel J, Stauder R, Bolay P, Klähn S, Lettau E, et al. Rewiring cyanobacterial photosynthesis by the implementation of an oxygen-tolerant hydrogenase. Metabolic Engineering. 2021;68:199-209.
38. Victoria AJ, Selão TT, Moreno-Cabezuelo JÁ, Mills LA, Gale GA, Lea-Smith DJ, et al. A toolbox to engineer the highly productive cyanobacterium Synechococcus sp. PCC 11901. Plant physiology. 2024:kiae261.
39. Chen W, Chen Y-H, Liao Y-C, Huang X-W, Lu T-J, Shih S-R. Effect of hot water extracts of Arthrospira maxima (spirulina) against respiratory syncytial virus. Phytomedicine. 2023;110:154611.
40. Mota R, Vidal R, Pandeirada C, Flores C, Adessi A, De Philippis R, et al. Cyanoflan: A cyanobacterial sulfated carbohydrate polymer with emulsifying properties. Carbohydrate polymers. 2020;229:115525.
41. Gongi W, Cordeiro N, Pinchetti JLG, Ouada HB. Functional, rheological, and antioxidant properties of extracellular polymeric substances produced by a thermophilic cyanobacterium Leptolyngbya sp. Journal of Applied Phycology. 2022;34(3):1423-34.
42. Madsen MA, Semerdzhiev S, Twigg JD, Moss C, Bavington CD, Amtmann A. Environmental modulation of exopolysaccharide production in the cyanobacterium Synechocystis 6803. Applied Microbiology and Biotechnology. 2023;107(19):6121-34.

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

43. Santos M, Pereira SB, Flores C, Príncipe C, Couto N, Karunakaran E, et al. Absence of KpsM (Slr0977) impairs the secretion of extracellular polymeric substances (EPS) and impacts carbon fluxes in Synechocystis sp. PCC 6803. Msphere. 2021;6(1):10.1128/msphere. 00003-21.

44. Chamizo S, Mugnai G, Rossi F, Certini G, De Philippis R. Cyanobacteria inoculation improves soil stability and fertility on different textured soils: gaining insights for applicability in soil restoration. Frontiers in Environmental Science. 2018;6:49.

45. Naveed S, Li C, Zhang J, Zhang C, Ge Y. Sorption and transformation of arsenic by extracellular polymeric substances extracted from Synechocystis sp. PCC6803. Ecotoxicology and Environmental Safety. 2020;206:111200.

46. Ciani M, Decorosi F, Ratti C, De Philippis R, Adessi A. Semi-continuous cultivation of EPS-producing marine cyanobacteria: A green biotechnology to remove dissolved metals obtaining metal-organic materials. New Biotechnology. 2024;82:33-42.

47. Tran H-D, Ong B-N, Ngo V-T, Tran D-L, Nguyen T-C, Tran-Thi B-H, et al. New angled twin–layer porous substrate photobioreactors for cultivation of Nannochloropsis oculata. Protist. 2022;173(6):125914.

48. Velu C, Karthikeyan OP, Brinkman DL, Cirés S, Heimann K. Biomass pre-treatments of the N2-fixing cyanobacterium Tolypothrix for co-production of methane. Chemosphere. 2021;283:131246.

49. Raghavan PS, Potnis AA, Gupta S, Gadly T, Kushwah N, Rajaram H. Interlink between ExoD (Alr2882), exopolysaccharide synthesis and metal tolerance in Nostoc sp. strain PCC 7120: insight into its role, paralogs and evolution. International Journal of Biological Macromolecules. 2023;242:125014.

50. Gongi W, Gomez Pinchetti JL, Cordeiro N, Ouada HB. Extracellular polymeric substances produced by the Thermophilic Cyanobacterium Gloeocapsa gelatinosa: Characterization and assessment of their antioxidant and metal-chelating activities. Marine Drugs. 2022;20(4):227.

51. Mao Q, Xie Z, Pei F, Irshad S, Issaka S, Randrianarison G. Indigenous cyanobacteria enhances remediation of arsenic-contaminated soils by regulating physicochemical properties, microbial community structure and function in soil microenvironment. Science of The Total Environment. 2023;860:160543.

52. Nishanth S, Prasanna R. Untargeted GC–MS reveals differential regulation of metabolic pathways in cyanobacterium Anabaena and its biofilms with Trichoderma viride and Providencia sp. Current Research in Microbial Sciences. 2022;3:100174.

53. Kumar G, Teli B, Mukherjee A, Bajpai R, Sarma B. Secondary metabolites from cyanobacteria: a potential source for plant growth promotion and disease management. Secondary Metabolites of Plant Growth Promoting Rhizomicroorganisms: Discovery and Applications. 2019:239-52.

54. Papadatou M, Knight M, Salta M. High-throughput method development for in-situ quantification of aquatic phototrophic biofilms. Biofouling. 2022;38(5):521-35.

55. Bozan M, Schmidt M, Musat N, Schmid A, Adrian L, Bühler K. Spatial organization and proteome of a dual-species cyanobacterial biofilm alter among N2-fixing and non-fixing conditions. Msystems. 2023;8(3):e00302-23.

56. Depetris A, Tagliavini G, Peter H, Kühl M, Holzner M, Battin TJ. Biophysical properties at patch scale shape the metabolism of biofilm landscapes. npj Biofilms and Microbiomes. 2022;8(1):5.

57. Villa F, Ludwig N, Mazzini S, Scaglioni L, Fuchs A, Tripet B, et al. A desiccated dual-species subaerial biofilm reprograms its metabolism and affects water dynamics in limestone. Science of the Total Environment. 2023;868:161666.

58. Huang W, Wang T, Perez-Fernandez C, DiRuggiero J, Kisailus D. Iron acquisition and mineral transformation by cyanobacteria living in extreme environments. Materials Today Bio. 2022;17:100493.

59. Anderton CR, Mobberley JM, Cole JK, Nunez JR, Starke R, Boaro AA, et al. Nitrogen source governs community carbon metabolism in a model hypersaline benthic phototrophic biofilm.

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

Msystems. 2020;5(3):10.1128/msystems. 00260-20.

60. Siljeström S, Parenteau M, Jahnke L, Cady S. A comparative ToF-SIMS and GC–MS analysis of phototrophic communities collected from an alkaline silica-depositing hot spring. Organic Geochemistry. 2017;109:14-30.

61. Simkovsky R, Parnasa R, Wang J, Nagar E, Zecharia E, Suban S, et al. Transcriptomic and phenomic investigations reveal elements in biofilm repression and formation in the cyanobacterium Synechococcus elongatus PCC 7942. Frontiers in Microbiology. 2022;13:899150.

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]

A review of the biotechnology applications of cyanobacterial biofilms

Bahareh Nowruzi [1*], naghmeh Davood zadeh [1], Alireza Cheraghi [1]

[1] Department of Biotechnology, Faculty of Converging Sciences and Technologies, Islamic Azad University, Science and Research Branch, Tehran, Iran

Abstract

In the natural environment, exopolysaccharides are a common feature of microbial biofilms and play a key protective and structural role, being among the first participants in the synthesis of exopolysaccharides that form the extracellular polymeric matrix and cause the formation of microbial aggregations with varying levels of complexity called biofilms. Cyanobacteria are among the first organisms to establish themselves in environments with less favorable conditions, such as desert soils and rocky and uncovered substrates, and by synthesizing exopolysaccharides, they create a hydrated microenvironment with structural strength as well as chemical/physical protection against living and non-living stressors, leading to the formation of biofilms. However, despite the important role of cyanobacterial exopolysaccharides, many aspects of their role and their relationship with biotic and abiotic factors are still unclear. Therefore, this review article examines their role in protecting the microbial community by searching for the latest articles.

Keywords: Biofilm, microbial communities, cyanobacteria, exopolysaccharides

[*] bahareh.nowruzi@srbiau.ac.ir

[Downloaded from amfi.ir on 2025-07-31]