نشریه پژوهش‌های اکوفیزیولوژی گیاهی ایران، شماره ویژه: پژوهش‌های فیزیولوژی گیاهی، سال نهم، شماره ویژه بهار ۱۳۹۳ / صفحات: ۲۲۸-۲۱۶

بررسی اکوفیزیولوژیک خوگیری جلبک خاکزی *Microchaete sp. FS13* به تاثیر توام شوری و نور محدود افراطی

شیما چکی‌گر*[1]، شادمان شکروی[2]، سمانه مروی‌زاده[3]

[1] کارشناس‌ارشد، گروه زیست‌شناسی، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان، گرگان

[2] دانشیار، گروه زیست‌شناسی، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان، گرگان

[3] کارشناس ارشد، گروه زیست‌شناسی، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان، گرگان

تاریخ دریافت: ۹۲/٤/۲ تاریخ پذیرش: ۹۲/۹/۱۱

چکیده

در این تحقیق جلبک *Microchaete sp.*FS13 از مناطق نفتی جنوب کشور (استان خوزستان) و از نظر اکوفیزیولوژیک مورد بررسی قرار گرفت و تیمارهای شوری محیط فاقد شوری و محیط کشت واجد کلرور سدیم با مقادیر مختلف (۰/۲۵، ۰/۵ و ۱ درصد) در نظر گرفته شد. سنجش‌ها شامل بقا و رشد، سنجش‌های در شیشه (قند و پروتئین) و مقایسه تاثیر درازمدت و شوک‌های شوری از طریق مقایسه طیف‌های فتوفیزیولوژی نمونه بود. نتایج نشان داد که منحنی رشد در نمونه *Microchaete sp.*FS13 تا روز چهارم بعد از تلقیح از شوری تاثیر نمی‌پذیرد. بقای نمونه و رشد آن در شوری ۱ درصد حفظ گشت. در این شوری فتوسنتز خالص به رقم ٤۰ تا ۵۰ نانومول اکسیژن بر میلی‌گرم وزن خشک در دقیقه رسید. شاخص‌های فتوسنتزی نشان دادکه در همین شرایط ضریب آلفا و شدت نوری برای رسیدن به بیشینه فتوسنتزی معادل ۱/۸۹ و ٦٤/٦٧ میکرومول کوانتا بر مترمربع در ثانیه بود که از تیمار بدون شوری بالاتر است. شوری تا حد ۱ درصد نه تنها سبب کاهش محتوای پروتیین کل نگشت بلکه که به‌طور معنی‌دار آن را افزایش داد. طیف‌های جذبی در زیوه در تنش توام شوری و نور محدود افراطی، وجود سیستم میله‌ای فیکوبیلی زوم در بخش فیکوسیانین را تایید کرد. تغییرات شوری کوتاه مدت (پنج دقیقه و ده دقیقه)، آرایش رنگیزه‌ای سیستم فتوسنتزی را جابجا کرد و به خصوص بر آلو فیکوسیانین، فیکواریترین و کاروتنوییدها تاثیر قابل توجه گذاشت.

واژه‌های کلیدی: اکوفیزیولوژی، خاک، رشد، سیانوباکتری، شوری، میکروکیت

مقدمه

سیانوباکتری‌های خاکزی جنوب کشور ناشناخته هستند. با وجود اینکه استان‌های جنوبی از مناطق نفت خیزمحسوب می‌شوند و نفت برای ایران استراتژیک است و با توجه به اینکه سیانوباکتری‌ها از توانمندی قابل توجهی جهت استفاده در بیوتکنولوژی پزشکی، صنعت و شیلات، و البته ظرف دهه‌های اخیر نفت پیدا کرده اند، اطلاعات موجود در مورد اکوفیزیولوژی سیانوباکتری‌های اپی دافیک و اندافیک حوزه‌های نفت خیز جنوب و شمال اندک می‌باشد (Soltani et al., 2012)

*نویسنده مسئول: shimachakigar@yahoo.com

تجمع جلبک‌ها در طبیعت بسیار متنوع است و برخی از جلبک‌ها با خاصیت سمی که دارند باعث توقف رشد بریوفیت‌ها می‌شوند (Sahu et al., 2013). ریز جلبک‌ها موجودات میکروسکوپی فتوسنتزی هستند که هم در محیط‌های آب شیرین و آب شور دیده می‌شوند (Piyadarshani and Biswajit, 2012). سیانوباکتری‌ها از این لحاظ مشهورند که تولید مقدار زیادی سم و یا ترکیبات اللوپاتیک می‌نمایند. در بین میکرو ارگانیسم‌های فتوسنتزی سیانوباکتری‌ها کاندیدای خوبی برای تولید متابولیت‌های ثانویه هستند که از لحاظ زیستی فعالند و برای انسان و دیگر حیوانات بسیار سمی هستند (Nowruzi et al., 2012). در محیط‌های خاکی اعم از مناطق نفتی و غیرنفتی، سیانوباکتری‌ها تحت تأثیر مجموعه‌ای از تنش‌ها قرار دارند که شوری از عمده‌ترین آنهاست (شکروی و همکاران، ۱۳۸۱). این امر همراه با دیگر تنش‌ها از جمله دی اکسید کربن، نور و اسیدیته می‌بایست توسط سیانوباکتری تحمل شده و منجر به از بین رفتن آنها نگردد. بنابراین نمونه‌های توانمند از نظر هرگونه بهره‌برداری اقتصادی و از جمله بیوتکنولوژی می‌بایست توانمندی‌هایی داشته باشد که تحمل به تغییرات شوری یکی از آنهاست (Boussiba ،1988). بدین ترتیب نشان ویژه‌سازی این موجودات از جنبه‌های مختلف و از جمله فیزیولوژی، اکوفیزیولوژی می‌تواند راه‌گشای بهره‌برداری‌های کاربردی آتی باشد، چنانکه ذکرگردید، با توجه به اینکه نفت در اقتصاد ایران، جایگاه خاصی دارد، از این نظر اینگونه بررسی‌ها، از جهتی، استراتژیک محسوب می‌شود و نیز با عنایت به مسأله ضرورت استفاده از اصلاحگرهای خاک در آینده مسأله بقاء و رشد در شرایط تنش‌های مختلف، می‌تواند برای ابعاد کاربردی مفید باشد (شکروی و همکاران، ۱۳۸۱). سوای خاصیت نفت زدایی که می‌تواند هدف تخصصی محسوب شود (برای بیوتکنولوژیست‌های حوزه نفت)، سیانوباکتری‌های استیگونماتال و نوستوکال، به دلیل داشتن هتروسیست و قابلیت تثبیت نیتروژن اتمسفری و نیز مورفولوژی خاص خود که سبب گسترش در خاک و حفظ بافت خاک می‌شود، به طور باالقوه، می‌توانند در بیوتکنولوژی کاربردی ریزجلبک‌ها مورد توجه جدی قرار گیرد (شکروی و همکاران، ۱۳۸۱). توانمندی این گروه از سیانوباکتری‌ها از نظر برون ریزش ترکیبات نیتروژنه، از جمله آمونیوم، در بررسی‌هایی که بر روی سیانوباکتری‌های استان گلستان انجام شده نشان داده شده است (شکروی و ساطعی، ۱۳۸۲). مجموع این ویژگی‌ها سبب شده است تا بررسی سیانوباکتری‌های استیگونماتال و نوستوکال سوای علوم محض، از نظر بیوتکنولوژی ارزشمند نشان داده شوند (Anand et al., 1990).

سیانوباکتری‌ها از لحاظ ارتباط با نمک متغیرند، انواعی به زندگی در آب دریا سازش پیدا کرده‌اند (شکروی و همکاران، ۱۳۸۷). اشکال آزاد سیانوباکتری‌ها، اغلب در مکان‌هایی هستند که نوسان در دامنه شرایط محیطی و از جمله شوری بالا است. نوسان‌های شوری در مناطق جزر و مدی، سواحل صخره‌ای، استروماتولیت‌ها، مصب‌ها، شالیزارها و به خصوص شالیزارهایی که در نزدیکی محیط‌های دریایی قرار دارند مشاهده می‌گردند. علاوه بر رفتارهای فیزیولوژیک، به نظر می‌رسد که مورفولوژی سلول‌ها نیز در پاسخ به شوری تغییر می‌کند. سلول‌های کوچک به صورت منفرد یا جفت در شوری‌های پائین و سلول‌های بزرگ واجد واکوئل و گرد در شوری‌های بالا هستند (شکروی و همکاران، ۱۳۸۷).

در رابطه با مسئله شوری و سیانوباکتری‌های استیگونماتال و نوستوکال، تا زمان حاضر تنها

بررسی‌های انجام شده مربوط به صفایی (۱۳۸۵) و شکروی و همکاران (۱۳۸۹) می‌باشد. از دیگر سیانوباکتری‌های استیگونماتال که به هرحال نه مستقیما در رابطه با شوری، بلکه از جهات متفاوت در استان گلستان مورد بررسی قرار گرفته‌اند، می‌توان به بررسی‌های صفایی (۱۳۸۵) بر روی *Fischerella* sp. و سلطانی و همکاران (۱۳۸۵) بر روی *Fischerella* sp. FS18 اشاره کرد. در شکروی و ساطعی (۱۳۸۲) امکان تلقیح سیانوباکتری به شالیزارهای گرگان مورد بررسی قرار گرفته است که از جمله خوگیری سیانوباکتری‌های نوستوکال و استیگونماتال به شوری بررسی شده است. تاثیر شوری و اسیدیته بر بقا و رشد گونه‌هایی از *Fischerella* و *Nostoc* توسط صفایی (۱۳۸۵) و امیر لطیفی (۱۳۸۵) مورد بررسی قرار گرفته است. در رابطه با نور، تاثیر تناوب‌های نوری بر رشد و فرکانس هتروسیست سیانوباکتریوم *Fischerella* توسط وکیلی (۱۳۸٤)، تاثیر توام نور و دی اکسید کربن بر سیانوباکتریوم *Nostoc* sp. (Shokravi et al., 2006) و بررسی منابع نیتروژن و شوری بر روی سیانوباکتریوم متعلق به راسته استیگونماتالز *Fischerella* sp. (Shokravi et al., 2006) و بررسی منابع نیتروژن و شوری بر روی سیانوباکتریوم متعلق به راسته استیگونماتالز *Fischerella* sp. (Soltani et al., 2007) در شرایط آزمایشگاهی مورد مطالعه قرار گرفته است. تاثیر توام نور محدود و تنش‌ها (اسیدیته و قلیاییت) برروی سیانوباکتری‌های ایران، توسط (Shokravi and Soltani, 2011)، بر روی نمونه‌هایی از سیانوباکتری‌های استیگونماتال انجام شده است. احمدی لیوانی و همکاران (۱۳۸۹) نمونه‌هایی از هاپالوسیفون و آنابنا و *Nostoc* sp. FS 101 را در رابطه با شوری نشان ویژه سازی کرده‌اند بنابراین در این بررسی، به ناچار به تولید اطلاعات از پایه مبادرت گردید.

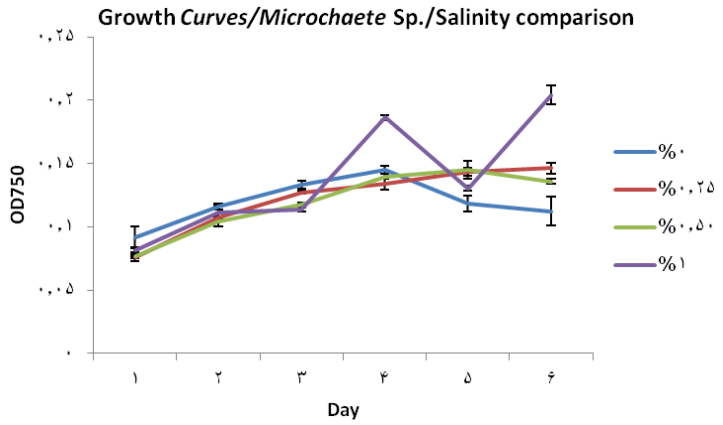
مواد و روش‌ها

نمونه خاک از مناطق نفت خیز جنوب کشور جمع‌آوری شد. اطلاعات مربوط به محل جمع آوری و تکنیک‌های جمع آوری و کشت، به‌طور کامل در Soltani و همکاران (۲۰۱۲) آمده است. کشت نمونه‌های خاک مطابق روش کشت سیانوباکتری‌های خاکزی انجام شد (Kaushik, 1987). پس از تشکیل کلونی، جداسازی و کشت‌های بعدی، سیانوباکتریوم *Microchaete sp.* به‌دلیل بالاتر بودن تعداد کلونی جهت انجام آزمایشات بعدی به صورت خالص تهیه گردید (Kaushik, 1987). شناسایی با استفاده از Anagnostidis و Komarek (۱۹۹۰)، Prescott (۱۹٦۲)، Desikachary (۱۹۵۹) و John و همکاران (۲۰۰۳) انجام گرفت. نمونه با کد موزه‌ای *Microchaete* sp.FS13 کدگذاری و در موزه پژوهشکده علوم پایه کاربردی دانشگاه شهید بهشتی ثبت گردید. کشت ابتدایی در محیط‌های جامد و مایع BG0-11 در شرایط نوری ٦۰ میکرومول کوانتا بر مترمربع بر ثانیه، دمای ۲۸ درجه سانتی‌گراد و pH ۷/۸ انجام شد. پس از رشد اولیه نمونه‌های جداسازی شده در شرایط نوری محدود معادل ۲ میکرومول کوانتا بر متر مربع در ثانیه و شوری متفاوت شوری با غلظت-های مختلف کلریدسدیم از محیط کشت فاقد شوری (جهت معرفی ۰٪) تا شوری ۱٪ با فاصله ۰/۲۵ درصد از یکدیگر قرار گرفت. منحنی رشد بر اساس کدورت سنجی و وزن خشک ، ترسیم گردید. نرخ رشد بر اساس Shokravi و Soltani (۲۰۱۱) در فاز تصاعدی رشد محاسبه گردید. آنالیزهای بیوشیمیایی شامل سنجش قندهای محلول و پروتیین بوده است (Ernest et al., 1984)، طیف جذبی در زیوه با استفاده از

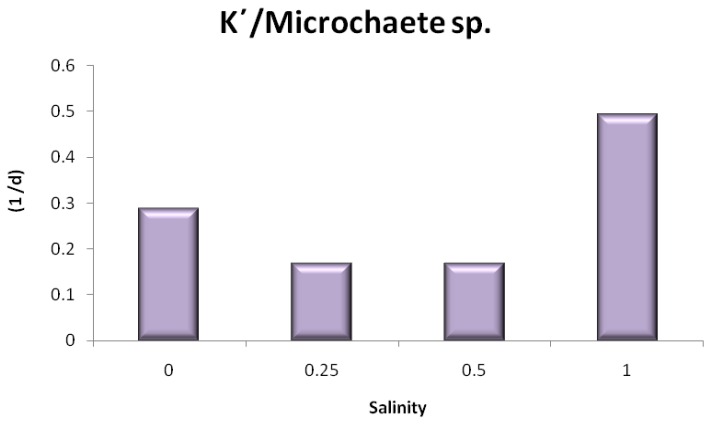
اسپکتروفتومتری مقایسه ای، در طول موج‌های محدوده مریی (۳۸۰ تا ۷۶۰ نانومتر) با فواصل ده نانومتری انجام گرفت. هردو عصاره متانولی و استنی جهت ارزیابی طیف‌های جذبی مقایسه گردیدند. ارزیابی تاثیر شوک‌های شوری در فواصل کوتاه ۵ و ۱۰ دقیقه با مقایسه طیف‌های جذبی انجام شد. شدت فتوسنتز و منحنی فتوسنتز – نور و شاخص‌های فتوسنتزی با استفاده از اکسی گراف مدل کلارک سنجیده شد. استاندارد سازی نتایج بر اساس Poza-Carrion و همکاران (۲۰۰۱) انجام گرفت. آنالیزهای آماری با استفاده از نرم‌افزارهای SPSS(ver. 11)، انجام گرفت.

نتایج

نتایج مربوط به رشد سیانوباکتریوم *Microchaete sp. FS13* نشان می‌دهد که تاثیر توام شوری و نور محدود افراطی، روی هم رفته در روزهای اول تا چهارم رشد سبب بروز فاز تاخیری نمی‌گردد (شکل ۱). به نظر می‌رسد که رشد تا روز چهارم در کلیه تیمارهای شوری به استثنای شوری ۱ درصد به‌طور تقریبی مشابه است. افزایش رشد در تیمار شوری ۱ درصد، و کاهش آن و وورد به فاز ایستایی و مرگ در محیط کشت بدون شوری از روز چهارم آغاز می‌گردد که در هردو مورد با نوسان همراه است (شکل ۱). میزان جذب نوری به‌طور تقریبی معادل دیگر سیانوباکتری‌های نوستوکال بررسی شده است که در شرایط متعارف نوری برای سیانوباکتری‌ها (٤٠ تا ٦٠ میکرومول کوانتا بر مترمربع در ثانیه)، قرار داشته‌اند (Poza-Carrion et al., 2001). بررسی‌های دراز مدت انجام نگرفته است و محتمل است که رفتارهای نمونه در روزهای بعد از هفتم تغییر کند اما آنچه در نتایج حاصل از این بررسی حائز اهمیت است، سازگاری نمونه در روزهای نخست پس از تلقیح با شرایط نوری افراطی محدود و شوری اعمال شده است که بخصوص نتایج برای شوری بالا (۱ درصد) قابل توجه می‌باشد.



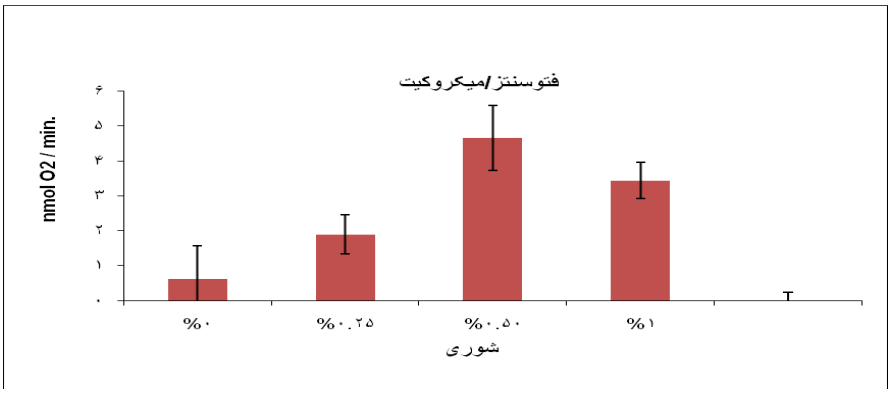
شکل ۱: مقایسه منحنی رشد سیانوباکتریوم *Microchaete* sp. FS13 در شوری‌های متفاوت.



شکل ۲: مقایسه نرخ‌های رشد ویژه سیانوباکتری *Microchaet* sp. *FS 13* در تیمارهای مختلف شوری

نرخ رشد ویژه برای این سیانوباکتری در شرایط توام نور محدود افراطی و شوری ارزیابی نشده است. نتایج حاصل از این بررسی نشان می‌دهد که در محدوده فاز تصاعدی (روزهای اول تا چهارم) بیشینه نرخ رشد به محیط فاقد شوری تعلق دارد اما اختلاف میان نرخ‌های رشد معنی دار نیست (ANOVA, ۰/۰۵ >P). نتایج بدست آمده از مقایسه نرخ‌های رشد ویژه (شکل ۲) در این دوره زمانی با منحنی رشد (شکل ۱) منطبق است.

توان فتوسنتزی سیانوباکتری در شرایط تیمارهای توام مورد سنجش قرار گرفت (شکل ۳). قدرت تصاعد اکسیژن در حد ٤٠ تا ٥٠ نانومول بر میلی‌گرم وزن خشک در دقیقه بود. به طور طبیعی دقت در نتایج نشان می‌دهد که حضور شوری بر قدرت فتوسنتزی سیانوباکتری تاثیر افزاینده دارد (شکل ۳) و الگوی افزایشی تقریباً مشابه شرایطی است که محدودیت نور وجود ندارد. هرچند چنانکه ذکر گردید میزان اکسیژن آزاد شده درحد ۲۰-۳۰ نانومول بر میلی گرم وزن خشک در دقیقه کاهش می‌یابد که می‌توان آن را از اثرات طبیعی تنش اعمال شده دانست.



شکل ۳. مقایسه شدت فنوسنتز در روز پنجم پس از تلقیح در سیانوباکتری *Microchaet sp.FS 13* تحت تیمارهای مختلف شوری

شاخص‌های فتوسنتزی (جدول ۱)، نتایج بدست آمده از ارزیابی طولانی مدت فتوسنتزی (شکل ۳) را تایید می‌نماید. بیشینه فتوسنتزی در شرایط شوری معادل ۱ درصد از شرایط بدون شوری بالاتر است و

به‌طور تقریبی تا ۲۳۰ میکرومول اکسیژن (میلی‌گرم کلروفیل در ساعت) می‌رسد. کارایی فتوسنتزی در این شوری نسبت به محیط کشت بدون شوری بر اساس شاخص‌های آلفا و شدت نوری رسیدن به نقطه بیشینه، هرچند از شرایط شوری ۰/۵٪ که ظاهرا در این نمونه، شوری مطلوب محسوب می‌شود پایین تر و بالاتر است، نسبت به محیط کشت فاقد شوری و حتی شوری تا ۰/۲۵ درصد، بالاتر و پایین تر می‌باشد (جدول ۱). ارقام بررسی شده قبل از استاندارد سازی (در نتایج نیامده) همین نتایج را تایید می‌نماید. منحنی‌های فتوسنتز ـ نور، در این سیانوباکتریوم آنچه را که اندازه گیری خالص اکسیژن در شرایط روزانه نشان داده است، تقریباً بدون استثنا تایید می‌نماید.

دلیل دیگر بر حفظ توان سیستم فتوسنتزی در تنش‌های ترکیبی اعمال شده، حفظ محتوای ذخایر قندی و بخصوص پروتینی می‌باشد (شکل ٤).

جدول ۱: شاخص‌های فتوسنتزی سیانوباکتریوم *Microchaet sp.FS* 13 در شرایط توام محدودیت نور و شوری

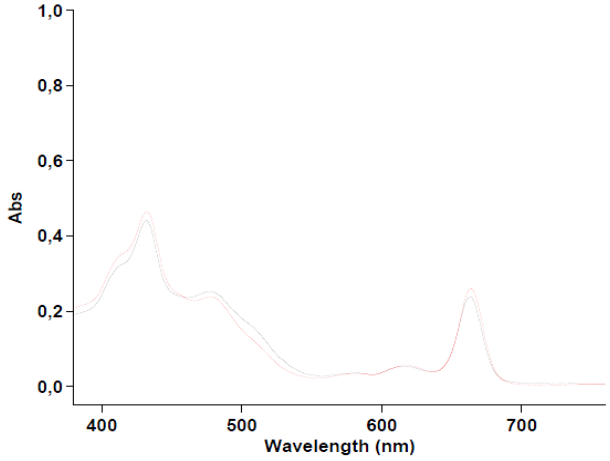
Salinity (%)	Pmax (µmol O_2 mg $chl^{-1}h^{-1}$)	A	I_k ($uE.m^{-2}.s^{-1}$)
۰	٤٥/٥٦±٧/٢	١/١٤±٠/٠٩	١٣٧/٦
۰/٢٥	٦٧/٩±٣/٤	١/٢٩±٠/٢٥	٨٨/٣
۰/٥	٢٥٦/٢٧±١٣/٣	٢/٣٥±٠/٢٢	٤٥/١٥
١	٢٣١/٩±١٤/٦٣	١/٨٩±٠/٢٩	٦٤/٦٧

دقت در نتایج نشان می‌دهد که محدودیت نور و شوری نه تنها سبب کاهش تولید پروتیین نگردیده است، بلکه بر میزان آن افزوده است (شکل ٤). محتوای قند و بخصوص پروتئین در اعمال شوری ۱٪ به ۰/۲۷ میلی گرم در میلی‌لیتر می‌رسد.

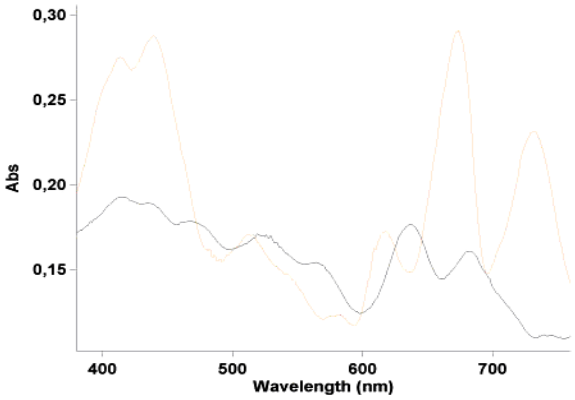
شکل ٤. مقایسه تولید قند و پروتیین در روز چهارم پس از تلقیح در سیانوباکتری *Microchaet* sp.FS 13 تحت تیمارهای مختلف شوری.

بررسی‌های مقایسه‌ای در زیوه (شکل ٥)، وجود سیستم فیکوبیلی زومی با محتوای فیکوسیانینی را در تیمارهای شوری بالا (۰/۵ و ۱٪) تایید می‌نماید. نتایج نشان می‌دهد که افزایش شوری هرچند الگوی جذب را مختصری تغییر می‌دهد اما در محدوده فیکوسیانینی تاثیری بر جای نمی گذارد. محتوای آلو فیکوسیانینی که بخش پایه ای فیکوبیلی زوم را تشکیل می‌دهد، تحت تاثیر تنش‌های شوری و نور محدود قرار نمی‌گیرد و به نظر می‌رسد که نه تنها بخش میله‌ای بلکه بخش پایه ای فیکوبیلی زوم نیز در شرایط محدودیت نور از ثبات برخوردار است.

دقت در نتایج (شکل ٦) نشان می‌دهد که سیستم فتوسنتزی در این سیانوباکتری از سیالیت برخوردار است و فواصل زمانی حتی در حد دقیقه الگوهای رنگیزه‌ای را به‌طور کامل تغییر می‌دهند. رفتارهای فتوفیزیولوژی سیانوباکتری در مواجهه با شوری و نور محدود افراطی در مدت ده دقیقه بعد از اعمال تیمارها، قابل مقایسه با پنج دقیقه قبل نیست. جابجایی قله‌های جذبی بخصوص در محدوده رنگیزه‌های فیکوبیلی زومی و نیز افزایش و کاهش قله‌ها، در مدت زمان کوتاه (در حد پنج دقیقه) جالب توجه می‌باشد. محدوده رنگیزه‌های فیکواریترینی و الو فیکوسیانینی در حضور ده دقیقه ای تیمار شوری، کاملا حذف می‌شود و به نظر می‌رسد که شوری سبب از میان رفتن بخش‌های میله ای و مرکزی فیکوبیلی زوم شده است. بر عکس این، بخش‌های کاروتنوییدی و کلروفیلی افزایش شدید می‌یابند. بخش فیکوسیانینی تنها بخشی است که از نظر محتوا تغییر حاد نمی کند، اما قله‌های جذب آن تحت تاثیر شوک‌های شوری جابجا می‌گردد (شکل ٦).



شکل ۵: طیف جذبی در زیوه در روز پنجم پس از تلقیح در سیانوباکتری *Microchaet sp.FS 13* در شوری ۱٪ (تیره) و ۰/۵٪ (قرمز)



شکل ٦: طیف جذبی در زیوه در روز چهارم پس از تلقیح در سیانوباکتری *Microchaet sp.FS 13* در شوری ۱٪ در زمان‌های ۵ و ۱۰ دقیقه پس از تیمار (سیاه پنج دقیقه، قرمز ده دقیقه).

بحث

بررسی‌های تاثیر شوری، در محیط‌های قلیایی (pH 9) انجام گرفت. بدین دلیل که سیانوباکتری‌های *Microcheate* sp. FS 13، روی هم رفته نمونه‌هایی قلیایی پسند به نظر می‌رسد. سیانوباکتری از روز نخست بدون فاز تاخیری رشد را آغاز می‌کند و این رشد تا روزهفتم پس از تلقیح بدون دشواری ادامه می‌یابد. در تمامی شوری‌های اعمال شده در شرایط نور محدود افراطی، فاز رشد منفی وجود ندارد و نمونه از نظر برون ریزش ترکیبات دیواره ساز با مشکلی مواجه نیست (Richmond, 1986). از این نظر نتایج با آنچه در مورد *Hapalosiphon* sp. FS 56 جمع آوری شده از خاک‌های شمال ایران و نگهداری شده در شرایط مشابه نوری (۲ میکرومول کوانتا بر متر مربع در ثانیه) بدست آمد مشابه می‌باشد (Soltani et al., 2012). ورود موقت به فاز رشد منفی که از روز دوم در شرایط شوری ۱٪ ایجاد می‌شود با قابلیت بازیابی رشد در روزهای بعد همراه است و نمی توان آن را تنش تاثیر گذاری دانست چون نرخ رشد در این شرایط شوری نسبت به دیگر شرایط بالاتر می‌باشد. در بررسی‌های کاویانی و همکاران (۱۳۸۹) و احمدی لیوانی و همکاران (۱۳۸۹)، سیانوباکتری‌های استیگونماتال شمال کشور بخصوص گونه‌های‌هاپالوسیفون، به شوری حساس تشخیص داده شده اند و قابلیت بقای آن‌ها در شوری بالاتر از ۱٪ از دست رفته است و در این میزان شوری نیز به سختی بقای خود را حفظ کرده اند. در بررسی‌هایی که بر روی *Fischerella* sp. FS 18 انجام گرفته (Soltani et al., 2010) این سیانوباکتری نیز حداکثر رشد خود را در ۰/۵ درصد دارا بوده و در شوری ۱ درصد رشد آن به طور معنی دار کاهش یافته است. در بررسی‌های شکروی و همکاران (۱۳۸۱) بر روی گونه‌هایی از نوستوک، شرایط مطلوب شوری در حد ۰/۵٪ ارزیابی شده و شوری بالاتر سبب کاهش معنی دار نرخ رشد گردیده است. تنها در دو گونه *Anabaena* sp. FS 76 و *Nostoc* sp. FS 77 (پاکزاد و همکاران، ۱۳۹۰)، رشد در شرایط بالاتر از شوری ۱٪ تشدید شده و هردو سیانوباکتری رفتارهای‌هالوفیلی از خود نشان داده اند. چنانکه ذکر گردید در خصوص *Microchaete* sp. FS 13، نوع رفتار متفاوت است. همه شوری‌ها تا روز سوم سبب رشد یکسان می‌شوند و فاز تصاعدی از روز نخست پس از تلقیح آغاز می‌گردد که نشان دهنده سازگاری سریع نمونه با شوری‌های مختلف می‌باشد. شوری ۱٪ بعد از روز پنجم مجدد فاز تصاعدی آغاز می‌کند ولی محیط فاقد شوری، از روز چهارم به بعد وارد فاز مرگ می‌شود که نشان دهنده عدم تمایل نمونه به این شرایط (محیط بدون شوری) می‌باشد.

با توجه به اینکه مطابق ارزیابی نرخ‌های رشد، شوری تا ۱درصد که خود شوری بالایی محسوب می‌شود، سبب بروز نرخ رشد بالا گردیده است، این میزان شوری در ادامه واکنش‌ها به عنوان مرز در نظر گرفته شد. اما قبل از آن یک غربال کلی از شوری تا ۱۵٪ به عمل آمد که وضعیت‌هالوفیل یاهالوفوب بودن نمونه‌ها را نشان دهد. نتایج نشان داد که در تنش‌های شوری زیر ۱٪، نمونه نرخ رشد بالاتری نشان می‌دهد (در نتایج نیامده). در *Microchaete* sp. FS 13 اختلاف میان نرخ رشد در شوری ۰/۲۵ و ۰/۵ درصد معنی‌دار می‌باشد (ANOVA, $P<0.05$). تا کنون در خصوص رفتارهای هردو سویه در شوری‌های بالاتر از ۱٪، گزارشی منتشر نشده است.

هنوز به‌طور دقیق نمی توان ذکر کرد که آیا الگوی رنگیزه‌های فتوسنتزی، ناشی تاثیر شوری بر نور محدود است و یا اینکه این دو فرایند به طور مستقل عمل می‌کنند. روی هم رفته احتمال نخست باید منطقی تر به نظر برسد اما وضعیت رنگیزه ای نمونه

در شوری ۰ درصد (محیط کشت فاقد کلرور سدیم اضافی)، قدری این فرض را مخدوش می‌کند. نتایج بررسی‌ها در شرایط در شیشه نشان می‌دهد که محتوای رنگیزه ای (به‌طورکلی) در شرایط شوری ۰ درصد به حداقل خود می‌رسد. با توجه به اینکه در نور محدود، می‌بایست این رنگیزه‌ها بیشترین مقدار را داشته باشند، کاهش این میزان در *Microchaete* sp. FS 13 می‌تواند در وهله اول عجیب باشد، اما هنگامی که نرخ‌های رشد را مقایسه می‌کنیم، در می‌یابیم که رشد نمونه در حضور کلرور سدیم تحریک می‌شود و این تحریک رشد البته می‌تواند ناشی از افزایش کمیت رنگیزه‌های فتوسنتزی باشد. در صورتی که اندازه گیری در زیوه چنین ادعایی را به طور دقیق ثابت نمی کند. دو احتمال برای این ابهام به نظر می‌رسد. نخست تاثیر اسیدیته و قلیاییت است. عاملی که سبب تغییر در نرخ‌های رشد بخصوص در شوری‌های بالا و بخصوص در *Nostoc* sp. FS 101 (چکی گر، ۱۳۹۱) می‌شود، اما روی هم رفته بررسی رنگیزه‌ها در حضور بافرهایی مانند تریس این نتیجه را دقیق نشان نمی‌دهد. روش دوم استفاده از اندازه‌گیری مستقیم فتوسنتز است که در این شرایط نتایج می‌توانند روشن تر بیان شوند نتایج در حضور بافر نشان می‌دهد که نمونه در شوری معادل ۱ درصد، نه تنها از نظر میزان فتوسنتز افت نمی کند بلکه فتوسنتزی معادل – تقریبی ۴۰–۵۰ نانومول اکسیژن در دقیقه (در واحد وزن خشک) نشان می‌دهد که از آنچه در بررسی‌های بادلی (۱۳۹۰) و امیرلطیفی (۱۳۹۰)، بر روی گونه‌هایی از نوستوک و آنابنا انجام شده، بیشتر است. این فتوسنتز قابل توجه از شوری ۰/۵٪ بدون اختلاف معنی‌دار تا شوری ۱٪ ادامه می‌یابد (ANOVA, P<0.05). در عدم حضور بافر، فتوسنتز تقریبا آهنگ مشابه دارد ولی مقدار آن کمتر است (به‌طور تقریبی ٤٤ میکرومول اکسیژن در واحد وزن خشک) که معادل نمونه‌هایی است که در بررسی در بررسی‌های امیرلطیفی (۱۳۹۰) و بادلی (۱۳۹۰) بدست آمده است. میزان فتوسنتز در محیط کشت فاقد شوری افت معنی‌دار پیدا می‌کند و مقادیر کمتر شوری در حد ۰/۲۵ درصد نیز نمی‌تواند سبب کاهش این افت شود. تنها در هردو نمونه شوری ۰/۵ درصد مقادیر فتوسنتز را بالا می‌برد که تا ۱ درصد ادامه می‌یابد و بخصوص به صورت افزایش در نرخ رشد ۱ درصد خود را نشان می‌دهد.

در این بررسی، فعالیت نیتروژنازی ارزیابی نگردید. اما این فرایند در بررسی‌های محققینی که به موازات این رساله مشغول به بررسی دیگر ابعاد هستند انجام گرفته است (امیرلطیفی و همکاران، ایرانشاهی و همکاران، در دست انتشار). نتایج بررسی‌های ایشان نشان می‌دهد که فعالیت نیتروژنازی در هیچ کدام از شوری‌های اعمال شده متوقف نمی شود. با توجه به میزان بالای شوری، حفظ فعالیت نیتروژنازی در شوری پایین (محیط کشت بدون شوری اضافی) و شوری بالا (۱ درصد)، نشان از میزان بالای تحمل سیانوباکتری، به دامنه بالایی از شوری دارد که هم از نقطه نظر محض و هم کاربردی حائز توجه است. در محیط کشت فاقد شوری، فعالیت نیتروژنازی به کمترین حد خود می‌رسد. زمان بر این بی تاثیر است و در روزهای دیگر هم همین نتیجه قابل مشاهده می‌باشد. در شوری بالا (۱ درصد) هم *Microchaete* sp. FS 13 نه تنها فعالیت نیتروژنازی خود را تحت تاثیر شوری بالا کاهش نمی دهد بلکه در گذار از ۰/۲۵ به ۰/۵ درصد، فعالیت نیتروزنازی مجدد افزایش می‌یاد و به حد بالایی می‌رسد (ایرانشاهی و همکاران، در دست انتشار). این یافته ارزشمندی است که هم از جهت بررسی‌های علمی محض و هم کاربردی حائز توجه جدی می‌باشد.

فعالیت نیتروژنازی، نیاز به منابع قابل توجهی انرژی و ردکتان دارد که لاجرم در سیانوباکتری‌های

هتروسیستوس می‌بایست از طریق سیستم‌های فتوسنتزی تامین گردد (Stal, 1995) شدت فتوسنتز در غلظت‌های مختلف شوری، روندی را طی می‌کند که تقریبا با الگوی فعالیت نیتروژنازی مشابه است (Stal, 1995). هرچند شوری افراطی بالا سبب کاهش فعالیت فتوسنتزی در مقایسه با شرایط بدون اعمال شوری اضافی گردیده است. فعالیت فتوسنتزی در شوری ۵ درصد از شوری ۰/۲۵ درصد بالاتر می‌باشد و این بدین معنی نیست که تنش‌های احتمالی شوری بر سیستم فتوسنتزی در گذار از ۰/۲۵ درصد به ۵ درصد مرتفع گردیده و نمونه توان فتوسنتزی خود را بازیابی نموده است. افزایش فعالیت نیتروژنازی در گذار از شوری از این طریق قابل توجیه است.

در کل، این نمونه از نظر واکنش به تنش‌های شوری، نمونه توانمندی به نظر می‌رسند. تنش‌های بالای شوری در حد افراطی نه تنها فعالیت متابولیک نمونه را متوقف نمی کند، بلکه سبب تحریک آن می‌شود. ضمن اینکه برون ریزش آمونیوم در شرایط تنش‌های شوری بالاست و از این نظر می‌تواند به عنوان نمونه ای توانمند جهت بکارگیری در تحقیقات آینده کاربردی در نظر گرفته شود. محتمل است که دو استراتژی برای مقابله با شرایط شوری پایین و بالا وجود داشته باشد چون در گذار از عدم تلقیح شوری به شوری ۵ درصد شاهد نوعی افت در فعالیت‌های فتوسنتزی و نیتروژنازی و فرکانس هتروسیست هستیم. البته الگوی آمونیومی از این ویژگی تبعیت نمی کند و محتمل است که ورود نیتروژن درون زاد در سیستم‌های داخلی نیازمند نیتروژن که تحت تاثیر تنش‌های شوری روی می‌دهد دلیل این امر باشد (بشرویه، ۱۳۸۸؛ شاکری، ۱۳۸۸؛ ساسانی ، ۱۳۸۸).

طیف‌های جذبی در زیوه در روزهای نخست پس از تلقیح و مقایسه آن با روزهای بعد از تلقیح در شوری‌های مختلف نشان از تاثیر عاملی به نام زمان در رفتارهای سیستم فیکوبیلی زومی نمونه در شرایط مختلف شوری در زمان‌های متفاوت دارند. در ساعات نخست پس از تلقیح هردو نمونه دارای طیف‌های در زیوه ای هستند که در ان سیستم فیکوبیلی زومی به طور کامل رنگیزه‌های خود را دارا می‌باشد. بخصوص فیکوسیانین قابل تشخیص است. اما بعد از این، تحت تاثیر شوری، نمونه رفتارهای خود را تغییر می‌دهد. تغییر رفتار سیستم فیکوبیلی زومی البته طبیعی است و ناشی از سیالیت متابولیک نمونه است اما مسئله مهم در این میان مسئله زمان است. در بررسی‌های کوتاه مدت و میان مدت، مسئله تاثیر زمان‌های کوتاه (شوک) بر روند تغییر سیستم فیکوبیلی زومی مورد ارزیابی قرار گرفته است. نتایج بدست آمده، حاکی از تغییر الگوهای رفتاری سیستم فیکوبیلی زومی تحت تاثیر زمان‌های پنج و ده دقیقه بعد از تاثیر شوری است. در این بررسی زمان کوتاه گردید (در حد دقیقه) و طیف جذبی در زیوه در محدوده مریی مورد ارزیابی قرار گرفت. نتایج جالب توجه بود. نمونه *Microchaete* sp. FS 13 توانست بعد از گذشت این مدت الگوی رفتاری خود را از نظر رنگیزه‌ای کاملاً تغییر دهد و در محدوده ۳۸۰-۴۰۰ جذب قابل توجهی نشان دهد که ناشی از بیان اسیدهای امینه مایکوسپورین مانند در این سیانوباکتری است (ساسانی، ۱۳۸۸). آنچه در بررسی‌های مروی زاده (۱۳۹۱) ظرف یک روز بدست آمده است. علاوه بر این سیستم فیکوسیانینی و آلو فیکوسیانینی و حتی کاروتنوییدی تحت تاثیر این مدت زمان از میان می‌رود و نمونه شرایط کاملا متفاوت پیدا می‌کند.

نتیجه‌گیری نهایی

به نظر می‌رسد که *Microchaete* sp. FS 13 در شرایطی که در محیط آزمایشگاه افراطی می‌نماید یعنی شدت نوری بسیار محدود و شوری در حد ۱ درصد

کلرور سدیم، بقای خود را حفظ می‌کند و از نظر فتوسنتز، چه فتوسنتز خالص و چه میزان انرژی مصرفی برای رسیدن به بیشینه فتوسنتز، نمونه‌ای توانمند نشان می‌دهد. رنگیزه‌های فتوسنتزی بخصوص سیستم فیکوبیلی زومی در این شرایط، هم وجود و هم کارایی خود را حفظ می‌کنند. با توجه به این مسئله و بدلیل معظل شوری در مناطق نفتی و ضرورت بکارگیری سیستم‌های زیستی تعدیل کننده شوری، می‌توان روی این نمونه به‌صورت جدی متمرکز شد. شوک‌های شوری سبب تغییر سریع در سیستم رنگیزه‌ای و بخصوص بخش‌های مرکزی و میله ای فیکوبیلی زوم می‌شود که ظاهرا واکنش به تغییرات نوری در شرایطی است که نمونه با آلودگی نفتی درگیر است و امکان تغییر شرایط محیطی و از جمله شرایط نوری در زمان‌های کوتاه وجود دارد. این ویژگی بسیار کم مطالعه شده است و تعداد مقالات موجود در این خصوص بسیار اندک است. بنابراین چه از جهت علمی و چه از جهت کاربردی شایسته توجه جدی می‌باشد.

سپاسگزاری

نگارندگان وظیفه خود می‌دانند از سرکار خانم الهه کیایی مسئول محترم آزمایشگاه تحقیقات دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان، به سبب همکاری خالصانه در مدت انجام مراحل آزمایشگاهی، صمیمانه سپاسگزاری نمایند.

منابع

احمدی لیوانی، ح.، شکروی، ش. و سلطانی، ن. (۱۳۸۹). بررسی وبقا ورشد سیانوباکتری خاکزی در شرایط تنش‌های شوری، دی اکسید کربن و pH. پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان.

امیرلطیفی، ف. (۱۳۸۵). بررسی قابلیت بقا و رشد سیانوباکتریوم خاکزی در شرایط تنش‌های اسیدیته و عدم تلقیح دی اکسید کربن. پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان.

امیرلطیفی، م. (۱۳۹۰). خوگیری سیانوباکتریوم خاکزی *Anabaena* sp.FS 76 و *Nostoc* sp. FS 77 به شرایط توام اسیدیته و قلیاییت و نور محدود، پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان.

بادلی، ز. (۱۳۹۰). بررسی تاثیر شوری و نور محدود بر بقا و رشد سیانوباکتریای خاکزی *Anabaena* sp. FS 76 و *Nostoc* sp. FS 77 پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد تنکابن.

بشرویه، ع. (۱۳۸۸). پاسخ‌های اکوفیزیولوژیک ریزجلبک‌های محافظ زمین کشاورزی در شرایط غیرطبیعی حرارتی ناشی از حملات نظامی، پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی گرگان.

پاکزاد، ا.، مسعودیان، ن.، شکروی، ش.، امیرلطیفی، ح. و عباسی، ب. (۱۳۹۰). آنالیز تنوع پذیری مورفولوژیک و فراساختاری دوسویه ناشناخته از تیره نوستوکاسه جمع آوری شده از شالیزارهای گرگان استان گلستان. فصلنامه علوم محیطی. ویژه نخستین همایش ملی جلبک شناسی ایران. صفحات: ۸۳-۷۳.

چکی گر، ش. (۱۳۹۱). بررسی خوگیری سیانوباکتری خاکزی *Microchaete* sp.FS13 به تنش‌های شوری و توان تعدیل شوری در شرایط آزمایشگاهی. پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان.

ساسانی، ز. (۱۳۸۸). امکان خوگیری ریز جلبک‌ها به عنوان سپرهای زیستی در کشاورزی به شرایط افراطی دی اکسیدکربن ایجاد شده در اثر حملات احتمالی، پایان‌نامه کارشناسی‌ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان.

سلطانی، ن.، خاوری نژاد، ر. طباطبایی یزدی، م. شکروی، ش. و فرناندز والنتینه، ا. (۱۳۸۵). بررسی خواص آنتی میکروبیال و فیزیولوژی سیانوباکتری‌ها درمحیط‌های افراطی. پایان‌نامه دکترای تخصصی فیزیولوژی گیاهی. دانشگاه تربیت معلم تهران. دانشکده علوم. گروه زیست‌شناسی.

شاکری، ز. (۱۳۸۸). بررسی تحمل شرایط افراطی اسیدی و قلیایی ناشی از بمباران‌های شیمیایی در ریز جلبک‌های محافظ زمین‌های کشاورزی پایان‌نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان.

شکروی، ش. و ساطعی ، آ. (۱۳۸۲). بررسی پتانسیل سیانوباکتری به منظور تلقیح در شالیزار. گزارش طرح پژوهشی، معاونت پژوهشی دانشگاه آزاداسلامی واحد گرگان.

شکروی، ش.، سلطانی، ن. و بافته چی، ل. (۱۳۸۱). تدوین تکنولوژی استفاده از سیانوباکتری‌ها به عنوان کود بیولوژیک در شالیزارها، شورای عالی تحقیقات نهاد ریاست جمهوری (طرح ملی). مجری پژوهشکده علوم پایه کاربردی، جهاد دانشگاهی، دانشگاه شهید بهشتی.

شکروی، ش.، سلطانی، ن. و بافته چی، ل. (۱۳۸۷). سیانو باکتریولوژی. چاپ اول، دانشگاه آزاداسلامی واحدگرگان.

شکروی، ش.، صفایی، م. و امیرلطیفی، ف. (۱۳۸۹). نشان ویژه سازی اکو فیزیولوژیک سیانوباکتریوم *lyngbya* sp.FS33 *Agradh.* جمع آوری شده از شالیزارهای استان گلستان، فصلنامه پژوهش‌های علوم گیاهی، شماره ۱، بهار ۱۳۸۹.

صفایی، م. (۱۳۸۵). بررسی بقا ورشد وضعیت رنگیزه‌ای سیانوباکتری *Fischerella* sp. در شرایط متفاوت شور. پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان.

کوهساری، م.، شکروی، ش. و دزفولیان، م. (۱۳۸۹). نشان ویژه سازی مورفولوژیک جلبک سبز-آبی خاکزی در محیط‌های مختلف نیتروژن. پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان.

کاویانی، ع.، شکروی، ش. و سلطانی، ن. (۱۳۸۹). بررسی خوگیری باکتریوم خاکزی به شرایط تنش‌های تناوب نوری محدود، pH و شرایط متفاوت دی اکسید کربن. پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان.

مروی زاده، س. (۱۳۹۱). بررسی خوگیری سیانوباکتریوم خاکزی به شرایط تنش‌های نوری محدود، pH و شوری. پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان.

منادی، ن.، شکروی، ش. و ساطعی، آ. (۱۳۸۸). ریز جلبک‌ها به عنوان سپر زیستی در کشاورزی – بررسی خوگیری ریزجلبک‌های زمین‌های کشاورزی به شرایط افراطی محیطی ایجاد شده در اثرحملات احتمالی و استرتژی ایجاد تنوع پذیری مورفولوژی، پایان نامه کارشناسی‌ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان.

وکیلی، ف. (۱۳۸٤). بررسی رشد و وضعیت هتروسیست در سیانوباکتریوم *Fischerella ambigua*. پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان.

Anagnostidis, K. and Komarek, J. (1990). Modern approaches to the classification of cyanobacteria. Stigonematales. Archieves for Hydrobiology. l4: 224-286.

Anand, N.L., Radha, R.S., Hopper, G.R. and Subramanian, T.D. (1990). Blue-green algae as biofertilizers: Certain view points on the choice of suitable isolates-Perspective in phycology, International symposium of phycology at university of Madras. Today and Tomorrow's Publishers. New Delhi, India.

Boussiba,S. (1988). *Anabaena azollae* as biofertilizer. In: Stadler, T.J., Millon, M.C. Verdus, Y. Karamanos, H. Morvan and D. Christiaen (ed.). Algal Biotechnology Elsevier Applied Science.

Desikachary, T.V. (1959). Cyanophyta-Indian council of agricultural research, monographs on Algae New Delhi, India.

Ernest, A., Kirschenlohr, H., Diez, J. and Böger, P. (1984). Glycogen content and nitrogenase activity in Anabaena variabilis. Archives of Microbiology.140: 120-125.

John, D.M., Whitton, B.A. and Brook, A.J. (2003). The freshwater algal florao fthe British Isles,and identification guide to fresh water and terrestrial algal. Cambridge University Press.

Kaushik, B.D. (1987). Laboratory methods for blue-green algae-Associated Publishing Company, New Delhi, Indi.

eganés, F., Sanchez Maeso, E. and Fernández-Valiente, E. (1987). Effect of indoleacetic acid on growth and dinitrogen fixation in cyanobacteria. Plant and Cell Physiology.28: 529-533.

Nowruzi, B., Khavari-Nejad, R.A., Sivon, K., Kazemi, B., Najafi, F. and Nejatsattari, T. (2012). Identification and toxigenic potential of a *Nostoc* sp. Algae. 27(4):303-313.

Poza-Carrion, C., Fernandez-Valiente, E., Pinas, F.F. and Leganes, F. (2001). Acclimation to 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: 1455-1461.

Prescott, G.W. (1962**).** Algae of the western great lake area.-W.M.C. Brown Company Publish.

Priyadarshani, I. and Biswajit, R. (2012). Commercial and industrial applications of microalgae. Journal of Algal Biomass Utilization. 3(4): 89–100.

Richmond, A. (1986). The response of cyanobacteria to salt stress. Clarendon press. Oxford. 217-2B1.

Sahu, V., Toppo, K., Suseen, M.R. and Asthana, A.K. (2013). Allelopathic effect of *Stichococcus bacillaris* Nageli (GreenAlga) on the growth of two bryophytes. Archieve for Brydology. 162:1-4.

Shokravi, Sh., 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.

Shokravi, Sh., Amirlatifi, F., Safaie, M., Ghasemi, Y. and Soltani, N. (2006). Some physiological responses of *Nostoc* sp. JAH 109 to the combination effects of limited irradiance, pH and DIC availability. Quarterly Journal on Plant Science Researches. 1(3): 55-63.

Soltani, N., Khavarinejad, R.A., TabatabaeiYazdi, M. and Shokravi, Sh. (2007). Growth and metabolic Feature of cyanobacterium *Fischerella* sp.FS18 in different combined nitrogen sources. Iranian Journal of Science. 18(2): 123-128.

Soltani, N., Baftechi, L., Dezfulian, M., Shokravi, Sh., and Alnajar, N. (2012).Molecular and Morphological, Characterization of Oil Polluted Microalgae. International Journal of Environmental Research. 6(2): 481-492.

Soltani, N., Siahbalaie, R. and Shokravi, Sh. (2010). Taxonomical characterization of cyanobacterium *Fischerella* sp. FS 18-Amultidisciplinary.approach. International Journal on Algae. 1: (9)48-55.

Stal, L. (1995). Physiological ecology of cyanobacteria in microbial mats and other communities. New Phytology. 131: 1-32.