

Вторичные метаболиты почвенных цианобактериальных сообществ аридной зоны

© 2025. Ю. В. Батаева, д. б. н., профессор, А. Д. Батаева, студент,
Российский государственный аграрный университет –
МСХА имени К.А. Тимирязева,
127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 49,
e-mail: aveatab@mail.ru

В природной среде цианобактерии, развиваясь в сообществах с другими микроорганизмами, синтезируют ряд соединений для повышения адаптационных возможностей, приспособляемости, обеспечения устойчивости в неблагоприятных условиях. В данной работе исследован состав метаболитов цианобактериальных сообществ, выделенных из почвенных экосистем Астраханской области. В биомассе исследуемых цианобактериальных сообществ определено содержание аскорбиновой кислоты, глюкозы, азота, фосфора. Методом высокоэффективной тонкослойной хроматографии обнаружено биологически активное соединение кверцетин. С помощью метода высокоэффективной жидкостной хроматографии идентифицированы органические кислоты: муравьиная, пропионовая, fumarовая, изолимонная, молочная, уксусная, пировиноградная. Охарактеризован состав низкомолекулярных органических соединений гексанового экстракта биомассы исследуемых цианобактериальных сообществ, в котором выявлены алкалоиды и флавоноиды, обладающие бактериостатическими, фунгицидными, противовирусными, гербицидными, токсичными свойствами. Такие продуценты, как цианобактерии, привлекательны для биотехнологических разработок в области сельского хозяйства и экологии.

Ключевые слова: цианобактерии, цианобактериальные сообщества, метаболиты, экстракт, газовая хромато-масс-спектрометрия, алкалоиды, высокоэффективная тонкослойная хроматография, жидкостная хроматография.

The metabolic profile of cyanobacterial communities of the arid zone

© 2025. Yu. V. Bataeva ^{ORCID: 0000-0003-1064-3731}
A. D. Bataeva ^{ORCID: 0009-0009-9547-8253}
Russian State Agrarian University –
Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev,
49, Timiryazevskaya St., Moscow, Russia, 127434,
e-mail: aveatab@mail.ru

Cyanobacteria in the environment develop in communities with other microorganisms and synthesize a number of compounds to increase adaptive capability, adaptability, and ensure stability in unfavorable conditions. Cyanobacterial secondary metabolites include various compounds with cytotoxic, antitumor, antiviral, antimicrobial, herbicidal, antioxidant, and other properties. The composition of metabolites of cyanobacterial communities isolated from soil ecosystems of the Astrakhan region was studied in this work. To search for biotechnologically promising microorganisms cyanobacterial communities were isolated from soil ecosystems and plant rhizosphere using the culture enrichment method. The dominant edifiers of the identified soil cyanobacterial communities include filamentous and heterocystic forms of cyanobacteria: *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Anabaena*, *Nostoc*. The content of ascorbic acid, glucose, nitrogen, and phosphorus was determined in the biomass of the studied cyanobacterial communities. The biologically active compound quercetin was detected by high-performance thin-layer chromatography. Formic, propionic, fumaric, isocitric, lactic, acetic, and pyruvic acids were identified in aqueous-alcoholic extracts (50:50, 80:20, 20:80) of communities by high-performance liquid chromatography method. Formic acid was detected in all samples. The composition of low molecular weight organic compounds of a hexane extract of a soil community contain alkaloids (Reserpine, Buprenorphine, Yohimbine), flavonoids (Peonidin-3,5-diglucoside), and peptides (Cyclo(Gln-Trp-Phe-Gly-Leu-Met). Reserpine – 0.23% and yohimbine – 0.19% were found in the largest quantities. These compounds have bacteriostatic, fungicidal, antiviral, herbicidal, toxic effect. Producers such as cyanobacteria are attractive for biotechnology due to the presence of beneficial properties and the production of valuable metabolites.

Keywords: cyanobacteria, cyanobacterial communities, metabolites, extract, gas chromatography-mass spectrometry, alkaloids, high performance thin layer chromatography, liquid chromatography.

Цианобактерии составляют обязательный компонент сообщества почвенных микроорганизмов, развиваясь с микромицетами, водорослями, другими бактериями [1–3]. Они наращивают большие количества биомассы, фиксируют атмосферный азот, участвуют в формировании почвы и её плодородия [4–8].

Цианобактерии продуцируют многочисленные физиологически активные вещества, которые поступают в корни растений и интенсифицируют их рост, увеличивают урожайность сельхозкультур, сокращают сроки созревания, повышают питательную ценность, повышают устойчивость к неблагоприятным факторам, борются с сорной растительностью и выполняют многие другие функции [9–12]. Цианобактерии могут продуцировать один или ряд биологически активных соединений, которые потенциально являются богатым источником веществ с применением в различных областях промышленности [13–15]. Например, содержание витамина В и его производных в биомассе цианобактерий колеблется в пределах 6–8 мкг на 1 г сухого остатка и почти не зависит от вида. Цианобактериальные вторичные метаболиты включают различные соединения с цитотоксическими (41% от общего количества найденных веществ), противоопухолевыми (13%), противовирусными (4%), противомикробными (12%) и другими свойствами (18%): противогрибковыми, гербицидными, антиоксидантными, иммунодепрессантными [13, 16–18].

Целью исследования явилось определение содержания флавоноидов, органических кислот, низкомолекулярных органических соединений, веществ, вовлеченных в метаболизм клеток почвенных цианобактериальных сообществ, выделенных на территории Астраханской области, представляющих интерес как источник ценных соединений для различного народнохозяйственного значения.

Объекты и методы исследования

Получение и идентификация цианобактерий в сообществах. Для поиска биотехнологически перспективных микроорганизмов из почв и ризосфер растений Астраханской области с помощью метода накопительных культур выделяли цианобактериальные сообщества [19]. Накопительные культуры получали путём внесения почвенных проб в колбы объёмом 100 мл с жидкой питательной средой BG-11. Культивирование проводили в люминистате при освещении 600–700 лк

и температуре 22–25 °С. Рост накопительных культур устанавливали визуально по помутнению среды, образованию плёнки и осадка, обрастаниям на стенках сосудов и образованию матов. Для опытов использовали биомассу цианобактерий и культуральную жидкость. Всего было выделено 26 сообществ. Для определения метаболитов были отобраны 4 сообщества из 26, которые наиболее активно наращивали биомассу, проявляли фитостимулирующие и фунгицидные свойства: № 2, № 11, № 15 и № 21. Идентификацию родов проводили в смешанных культурах по определителю [20]. Микроскопировали клетки цианобактерий с использованием бинокулярного микроскопа Unico G 380, визуализатором и фотоаппаратом.

Сообщество № 2 выделено из ризосферы дуба черешчатого *Quercus robur*, произрастающего на аллювиальных луговых почвах. В цианобактериальном сообществе преобладают роды *Anabaena*, *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Gloeocapsa*, *Chroococcus*. Присутствовали зелёные водоросли родов *Chlorococcum* и *Scenedesmus*.

Сообщество № 11 выделено из агрозёмов, на которых выращивают овощные культуры. Доминирующими явились цианобактерии родов *Microcystis*, *Phormidium*, *Spirulina*, зелёные водоросли родов *Chlorococcum*, *Chlorella* в виде бесформенных колоний, в которых шаровидные клетки погружены в общую слизь.

Сообщество № 15 выделено из светло-каштановых почв, на которых произрастают степные травянистые растения. В этом сообществе доминировали цианобактерии родов *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Microcystis*, *Gloeocapsa*.

Сообщество № 21 получено из сухих цианобактериальных биоплёнок рода *Nostoc*, развивающихся на светло-каштановых почвах.

Получение экстрактов биомассы цианобактерий. Для получения водно-спиртовых экстрактов образец сырой биомассы 30-сут культур высушивали при температуре 37 °С в сушильном шкафу (ШС-8001 СПУ) в течение суток, затем доводили до постоянной массы в течение трёх суток [19]. Абсолютно сухую биомассу (10 мг) измельчали в ступке до размера частиц 1–2 мм, заливали 1 мл смеси дистиллированной воды и этанола в разных вариантах (50:50; 20:80; 80:20). Спустя час экстракты отфильтровывали через бумажный складчатый фильтр и центрифугировали. Для исследований отбирали супернатант.

Для выделения экзогенных метаболитов низкомолекулярных органических соедине-

ний (НОС) цианобактериальных сообществ методом газовой хромато-масс-спектрометрии (ГХ/МС) получали гексановые экстракты. Для этого 250 мл отфильтрованной через нейлоновый фильтр (диаметр пор – 100 мкм, Hebei, China) культуральной жидкости экстрагировали 5 мл гексана [21].

Методы исследования некоторых веществ и элементов, вовлечённых в метаболизм клеток цианобактерий. Содержание аскорбиновой кислоты, глюкозы, фосфора, азота определяли в сырой биомассе сообществ № 2, № 11, № 15, № 21. Определение аскорбиновой кислоты в биомассе цианобактерий проводили титриметрическим методом [22]. Глюкозу определяли количественно по окислению йодом в щелочной среде [22]. Содержание фосфора в пересчёте на P_2O_5 в биомассе обнаруживали фотометрическим ванадиевомолибдатным методом (ГОСТ 26657-97). Содержание азота исследовали фотоколориметрическим методом с использованием реакции индофенольной зелени [23].

Определение рутина и кверцетина в культуральной жидкости цианобактерий методом высокоэффективной тонкослойной хроматографии (ВЭТСХ). Для выявления в составе метаболитов рутина и кверцетина использовали культуральные жидкости цианобактериальных сообществ № 2 и № 21. Анализ проводили с использованием пластинок «Sorbfil» ПТСХ-П-В-УФ. В качестве элюирующей системы применяли: этилацетат : бутанол : муравьиная кислота : вода в соотношении 25 : 15 : 5 : 5. Проявление хроматограмм осуществляли с помощью паров йода. В качестве веществ сравнения использовали государственные стандартные образцы рутина и кверцетина [24]. Для количественной обработки хроматограммы использовали автохроматограф TLS Sampter 4 (ATS4, GAMAG, Швейцария). Количественную обработку полученных результатов проводили на компьютере с использованием программы winCATS [25].

Определение синтезируемых цианобактериями органических кислот методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Определение органических кислот проводили в водно-спиртовых экстрактах (50:50, 80:20, 20:80) сухой биомассы цианобактериальных сообществ № 2 и № 21 с использованием анионообменных колонок и супрессионной системы с кондуктометрическим детектированием [26]. Для определения органических кислот использовали жидкостной хроматограф Waters–Alliance 2695 с диодно-матричным детектором Waters

2996 (Waters Corporation, США) при длине волны 220 нм.

Определение НОС – экзометаболитов цианобактерий методом ГХ/МС. Гексановый экстракт цианобактериального сообщества № 21 исследовали методом ГХ/МС на хромато-масс-спектрометре Shimadzu GC/MS (модели QP-5050A, Shimadzu, Япония). Использовали колонку типа DBI, длиной 30 м; внутренним диаметром 0,53 мм и толщиной плёнки неподвижной фазы –1,5 мкм (J&W, США). В качестве подвижной фазы использовали газ-носитель – гелий. Вводимый объём пробы – 2 мкл с расходом 20 мл/мин. Идентификацию обнаруженных веществ проводили с использованием библиотек масс-спектров «NIST-2005» [27] и «Wiley».

Результаты и обсуждение

К доминантам – эдификаторам выделенных почвенных цианобактериальных сообществ можно отнести трихомные формы цианобактерий. Анализ экологических особенностей показал доминирование Р-жизненной формы [28], включающей нитевидные цианобактерии, не образующие слизи, рассеянные в толще почвы, ксерофиты, устойчивые к засухе.

Цианобактерии, наряду с другими микроорганизмами, способны синтезировать витамины. Содержание аскорбиновой кислоты в биомассе цианобактерий варьировало от 1,21 до 1,74 мг % сырого вещества (табл. 1). В литературе описано присутствие в цианобактериях витаминов группы В и витамина С [29]. Содержание витамина С у цианобактерий *M. aeruginosa*, *A. flos-aquae* и *O. planctonica* составило 2,63–2,40 мг % сырого вещества [29].

Глюкоза в клетках цианобактерий служит источником энергии и углерода, а также может быть использована для синтеза других органических соединений. В благоприятных условиях среды часть образованной глюкозы может храниться в виде полисахаридов, таких как крахмал [30]. В результате проведённых исследований содержание глюкозы в сообществах составило от 0,58 до 0,85% (табл. 1).

Фосфор поглощается цианобактериями, главным образом, в виде солей ортофосфорной кислоты – фосфатов, однако доступны и некоторые органические соединения, например, аденозинтрифосфат и глицерофосфат. По результатам биохимического анализа содержание фосфора (P_2O_5) в биомассе сообществ было

Таблица 1 / Table 1

Некоторые вещества и элементы, вовлечённые в метаболизм клеток цианобактерий
Some substances and elements involved in cyanobacterial cell metabolism

Вещества Substances	Биомасса сообщества / Community biomass			
	№ 2	№ 11	№ 15	№ 21
Аскорбиновая кислота, мг % сырого вещества Ascorbic acid, mg % raw matter	1,74±0,2	1,21±0,1	1,47±0,1	1,34±0,3
Глюкоза, % / Glucose, %	0,81±0,8	0,58±0,6	0,81±0,5	0,85±0,8
Фосфор, % воздушно-сухого вещества Phosphorus, % air-dry matter	0,65±0,4	0,66±0,6	0,72±0,3	0,71±0,7
Азот, % воздушно-сухого вещества Nitrogen, % air-dry matter	3,12±1,2	4,42±1,1	4,85±2,1	4,85±0,9

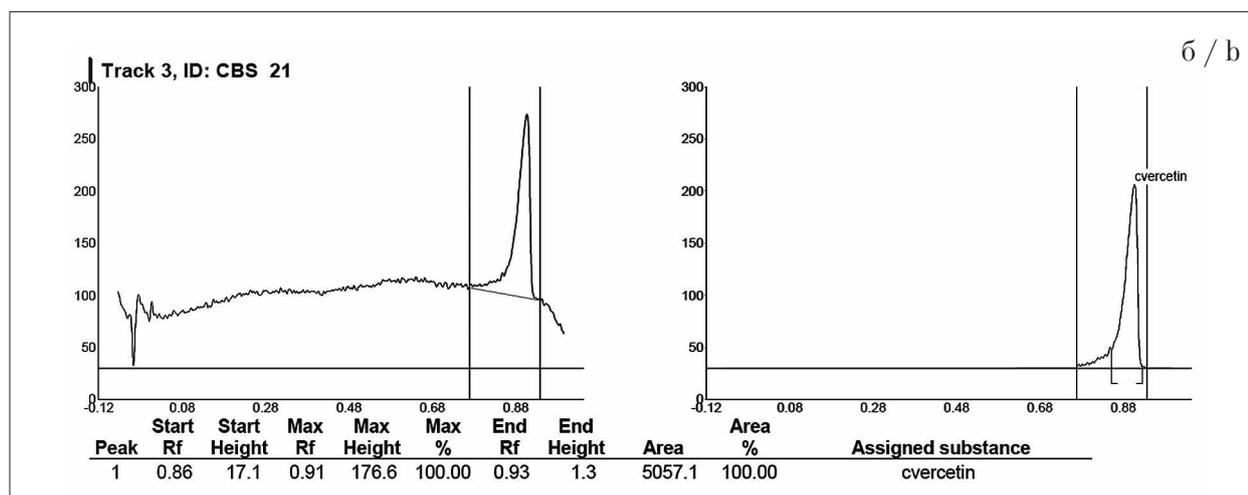
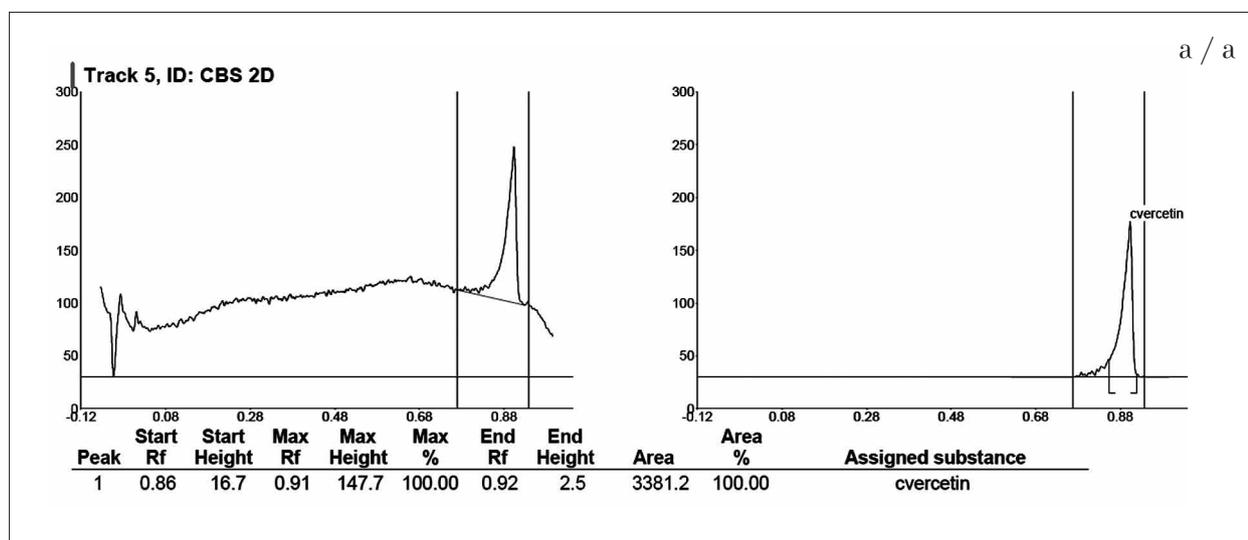


Рис. Содержание кверцетина в биомассе цианобактерий: а) сообщество № 2, б) сообщество № 21
Fig. Quercetin content in cyanobacterial biomass: a) community No. 2, b) community No. 21

в диапазоне от 0,65 до 0,72% воздушно-сухого вещества, что соотносится с литературными данными – 0,7–1,2% воздушно-сухого вещества [31].

Азот цианобактерии фиксируют из атмосферы. В пахотной дерново-подзолистой почве цианобактерии фиксируют до 20 кг/га азота в год [32]. Содержание общего азота в

биомассе цианобактерий составляет 2,5–8,0% на воздушно-сухое вещество [31]. Например, в культурах *A. variabilis*, *A. oscillarioides* содержание общего азота колебалось от 5,1 до 8,3%. Количество азота в биомассе исследуемых сообществ составило от 3,12 до 4,85% воздушно-сухого вещества.

Все цианобактериальные сообщества в большей или меньшей степени содержали исследуемые вещества, но по аскорбиновой кислоте самый высокий показатель был у сообщества № 2 – 1,74%, по глюкозе у сообщества № 21 – 0,85%, по фосфору у сообщества № 15 – 2,85%, по азоту у сообществ № 15 и № 21 – 4,85%.

Учитывая присутствие максимального количества аскорбиновой кислоты и азота в сообществах № 2 и № 21, а также наибольшую фитостимулирующую активность данных сообществ в ранее проведённых опытах [33], их отобрали для определения метаболитов.

Методом ВЭТСХ в водно-спиртовых экстрактах сообществ № 2 и № 21 обнаружен флавоноид кверцетин, обладающий высокой биологической активностью, в количестве 31,3 мг и 46,9 мг, соответственно (рис.). Рутин не обнаружен.

Исследование водно-спиртовых экстрактов (50:50, 80:20, 20:80) цианобактерий методом ВЭЖХ показало наличие органических кислот: муравьиной, пропионовой, фумаровой, изолимонной, молочной, уксусной и пировиноградной (табл. 2).

Муравьиная кислота обнаружена во всех образцах. В экстрактах цианобактерий № 2 обнаружено наибольшее количество пропионовой – 0,766 г/л и изолимонной кислот – 0,496 г/л. В экстракте цианобактерий № 21 в максимальном количестве также выявлена изолимонная кислота, которая является изомером лимонной кислоты, обладающей высокой антиоксидантной активностью, как

и фумаровая [34, 35]. Молочная и уксусная кислоты, известные как активные антибактериальные агенты [36], выявлены в водно-спиртовых экстрактах с соотношением 20:80. Исследования [37] показали, что уксусная кислота в концентрациях 5, 7,5 и 10% обладает противовирусным эффектом. Муравьиная и пропионовая кислоты обладают активными противомикробными свойствами, в том числе и фунгицидными.

В гексановом экстракте культуральной жидкости цианобактерий (сообщество № 21) обнаружено 1480 соединений, из которых было выбрано 5 соединений с процентом вероятности совпадения более 98% с библиотечным соединением (табл. 2).

В метаболитах цианобактерий сообщества № 21 идентифицированы три соединения, относящиеся к алкалоидам (резерпин, бупренорфин, йохимбин), одно – (пеонидин 3,5-диглюкозид) к флавоноидам, одно – к пептидам (цикло (L-глутаминил-L-триптофил-L-фенилаланилглицил-L-лейцил-L-метионил)). В наибольшем количестве обнаружен резерпин – 0,23% и йохимбин – 0,19%.

Пеонидин 3,5-диглюкозид относится к антоцианам, которые являются классом природных химических веществ, входящих в состав флавоноидов и обладающих высокой антибиотической и фитонцидной активностью [38]. Резерпин – алкалоид, обладающий низкой токсичностью, известный как медицинский препарат с успокаивающим влиянием на центральную нервную систему. Бупренорфин – производное опиоидного алкалоида

Таблица 2 / Table 2

Органические кислоты водно-спиртовых экстрактов из биомассы цианобактерий
Organic acids in water-alcohol extracts from cyanobacterial biomass

Кислота Acid	Содержание органических кислот в экстрактах из биомассы цианобактерий, г/л / Organic acid content in extracts from cyanobacterial biomass, g/L					
	Сообщество № 2 Community No. 2			Сообщество № 21 Community No. 21		
	50:50	80:20	20:80	50:50	80:20	20:80
Муравьиная / Formic	0,016	0,030	0,027	0,039	0,021	0,029
Пропионовая / Propionic	0,766	–	–	–	–	–
Фумаровая / Fumaric	0,001	–	–	–	–	–
Изолимонная / Isolimononic	–	0,496	–	–	0,507	–
Молочная / Lactic	–	–	0,257	–	–	0,235
Уксусная / Acetic	–	–	0,373	–	–	0,309
Пировиноградная / Pyruvic	–	0,089	0,090	–	0,080	0,083

Примечание: прочерк означает, что кислота не обнаружена; 50:50, 80:20, 20:80 – соотношение «вода:этанол» в экстракте (по объёму).

Note: a dash means that acid is not detected; 50:50, 80:20, 20:80 – the ratio “water:ethanol” in the extract (by volume).

Таблица 3 / Table 3

Результаты хромато-масс-спектрометрического исследования гексанового экстракта культуральной жидкости цианобактерий (сообщество № 21) / Results of chromatography-mass spectrometric study of hexane extract of cyanobacteria culture fluid (community No. 21)

Вещество Substance	Молекулярная формула Molecular formula	Вероятность совпадения метаболита с библиотечным соединением, % The probability of matching a metabolite with a library compound, %	Концентрация, % Concentration, %
Резерпин Reserpine	$C_{33}H_{40}N_2O_9$	99,6	0,23
(Пеонидин 3,5-диглюкозид) Peonidin-3,5-diglucoside	$C_{28}H_{33}O_{16}$	99,5	0,17
(Цикло (L-глутаминил-L-триптофил-L-фенилаланил-глицил-L-лейцил-L-метионил) Cyclo(Gln-Trp-Phe-Gly-Leu-Met)	$C_{38}H_{50}N_8O_7S$	98,4	0,17
Йохимбин Yohimbine	$C_{21}H_{26}N_2O_3$	97,6	0,19
Бупренорфин Buprenorphine	$C_{29}H_{41}NO_4$	97,8	0,15

Примечание: соединения идентифицировали, используя программное обеспечение GCMSsolution 1.21 и библиотеки масс-спектров «NIST-2005» и «Wiley».

Note: compounds were identified using GCMSsolution 1.21 software and the NIST-2005 and Wiley mass spectral libraries.

тебаина, известный как фармакологический препарат-анальгетик центрального действия. Цикло(L-глутаминил-L-триптофил-L-фенилаланилглицил-L-лейцил-L-метионил) является пептидом. Йохимбин – это растительный алкалоид, который может быть эффективен при использовании в качестве защитного средства растений. В результате широких исследований у алкалоидов выявлены бактериостатические, фунгицидные, противовирусные, гербицидные, токсичные и другие эффекты [39]. В то же время алкалоиды могут повышать всхожесть и энергию прорастания семян, урожайность различных сельскохозяйственных культур за счёт стимуляции процессов обмена веществ в растениях [40], снижать накопление нитратов.

Заключение

В настоящее время актуальной является проблема поиска новых штаммов микроорганизмов, продуцирующих биологически активные вещества с широким спектром экологического влияния, обладающих полифункциональными свойствами, которые могут быть основой новых биопрепаратов для медицины, фармацевтики, растениеводства, пищевой индустрии. Метаболиты цианобактерий включают фенольные и терпеновые

соединения и их производные, органические кислоты, аминокислоты и т. д.

Исследование синтезируемых цианобактериальными сообществами соединений показало присутствие в биомассе аскорбиновой кислоты, глюкозы, фосфора (P_2O_5) и общего азота. Обнаружены органические кислоты, которые образуются в бактериях, как в ходе первичного метаболизма, так и могут быть соединениями вторичного обмена. Обнаруженные низкомолекулярные соединения алкалоиды и флавоноид являются ценными для использования в сельскохозяйственной биотехнологии в качестве средств защиты растений. Таким образом, цианобактерии и их сообщества являются перспективными продуцентами ценных вторичных метаболитов для различных направлений биотехнологии.

Литература

1. Temraleeva A.D. Cyanobacterial diversity in the soils of Russian dry steppes and semideserts // Microbiology. 2018. No. 87. P. 249–260. doi: 10.1134/S0026261718020169
2. Bataeva Y.V., Dzerzhinskaya I.S., Yakovleva L.V. Composition of phototrophs in different soil types of Astrakhan oblast // Eurasian soil science. 2017. V. 50. No. 8. P. 943–951. doi: 10.1134/s1064229317080026

3. Домрачева Л.И., Ковина А.Л., Кондакова Л.В., Ашихмина Т.Я. Цианобактериальные симбиозы и возможность их практического использования (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 3. С. 21–30. doi: 10.25750/1995-4301-2021-3-021-030
4. Панкратова Е.М. Становление функциональных особенностей цианобактерий на путях их сопряженной эволюции с биосферой // Теоретическая и прикладная экология. 2010. № 3. С. 4–11. doi: 10.25750/1995-4301-2010-3-004-011
5. Weber B., Wu D., Tamm A., Ruckteschler N., Rodríguez-Caballero E., Steinkamp J., Meusel H., Elbert W., Behrendt T., Sörgel M., Cheng Y., Crutzen P.J., Su H., Pöschl U. Biological soil crusts accelerate the nitrogen cycle through large NO and HONO emissions in Drylands // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2015. V. 112. No. 50. P. 15384–15389. doi: 10.1073/pnas.1515818112
6. Faist A.M., Herrick J.E., Belnap J., Van Zee J.W., Barger N.N. Biological soil crust and disturbance controls on surface hydrology in a semi-arid ecosystem // Ecosphere. 2017. V. 8. No. 3. Article No. e01691. doi: 10.1002/ecs2.1691
7. Bataeva Y.V., Grigoryan L.N., Sorokin A.P., Novichenko O.V., Utaliev A.A. Study of the cyanobacteria effect on increasing in the rate of soil fertility in the arid zone // The Caspian in the digital age: proceedings of the International scientific forum “Caspian 2021: Ways of sustainable development”. Larch: Dela Press, 2022. Article No. 5. doi: 10.56199/dpcsebm.adlz1478
8. Chen Q., Yan N., Xiong K., Zhao J. Cyanobacterial diversity of biological soil crusts and soil properties in karst desertification area // Front. Microbiol. 2023. V. 14. Article No. 1113707. doi: 10.3389/fmicb.2023.1113707
9. Sergeeva E., Liaimer A., Bergman B. Evidence for production of the phytohormone indole-3-acetic acid by cyanobacteria // Planta. 2002. V. 215. No. 2. P. 229–238. doi: 10.1007/s00425-002-0749-x
10. Hirsch A.M. Hormonal regulation in plant-microbe symbioses (symposium remarks) // Biology of plant-microbe interactions. V. 4. St. Paul (Minn.): Intern. soc. for molecular plant-microbe interactions, 2004. P. 389–390.
11. Домрачева Л.И., Козылбаева Д.В., Ковина А.Л., Трефилова Л.В., Зыкова Ю.Н., Грипась М.Н., Изотова В.А. Оптимизация микробиологического состава био-препарата при выращивании лядвенца рогатого (*Lotus corniculatus* L.) // Теоретическая и прикладная экология. 2019. № 1. С. 94–101. doi: 10.25750/1995-4301-2019-1-094-101
12. Tsavkelova E.A., Glukhareva I.D., Volynchikova E.A., Egorova M.A., Leontieva M.R., Malakhova D.V., Netrusov A.I., Kolomeitseva G.L. Cyanobacterial root associations of leafless epiphytic orchids // Microorganisms. 2022. V. 10. No. 5. Article No. 1006. doi: 10.3390/microorganisms10051006
13. Tan L.T. Bioactive natural products from marine cyanobacteria for drug discovery // Phytochemistry. 2007. V. 68. No. 7. P. 954–979. doi: 10.1016/j.phytochem.2007.01.012
14. Dixit R.B., Suseela M.R. Cyanobacteria: Potential candidates for drug discovery // Antonie Van Leeuwenhoek. 2013. V. 103. No. 5. P. 947–961. doi: 10.1007/s10482-013-9898-0
15. Батаева Ю.В., Саткалиева М.С., Антонова С.В., Синетова М.А., Козлова А.Ю., Астафьева О.В., Баймухамбетова А.С. Исследование антиоксидантной активности и состава метаболитов цианобактерий методами ТСХ, ВЭТСХ, ВЭЖХ с целью поиска экологически безопасных агентов очистки // Экологическая химия. 2018. Т. 27. № 4. С. 175–181.
16. Burja A.M., Banaigs B., Abou-Mansour E., Burgess J.G., Wright P.C. Marine cyanobacteria – a prolific source of natural products // Tetrahedron. 2001. V. 57. No. 46. P. 9347–9377. doi: 10.1016/S0040-4020(01)00931-0
17. Gerwick W.H., Coates R.C., Engene N., Gerwick L., Grindberg R.V., Jones A.C., Sorrels C.M. Giant marine cyanobacteria produce exciting potential pharmaceuticals // Microbe. 2008. V. 3. No. 6. P. 277–284. doi:10.1128/microbe.3.277.1
18. Батаева Ю.В., Григорян Л.Н. Экологические особенности и адаптационные возможности цианобактерий пустынных экосистем (обзор) // Почвоведение. 2024. № 3. С. 451–468. doi: 10.31857/S0032180X24030069
19. Гайсина Л.А., Фазлутдинова А.И., Кабилов Р.Р. Современные методы выделения и культивирования водорослей: учебное пособие. Уфа: Изд-во БГПУ, 2008. 152 с.
20. Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Сов. наука, 1953. Вып. 2. 665 с.
21. Батаева Ю.В., Курашов Е.А., Крылова Ю.В. Хромато-масс-спектрометрическое исследование экзогенных метаболитов альго-бактериальных сообществ в накопительной культуре // Вода: химия и экология. 2014. № 9 (75). С. 59–68.
22. Широков Е.П. Практикум по хранению и переработке плодов и овощей. М.: Колос, 1964. С. 40–60.
23. Руководство по анализам кормов. М.: Колос, 1982. 74 с.
24. Фогт В.Г., Степанов А.С., Степанова Т.А. Использование методов ВЭТСХ и ВЭЖХ в разработке экстракта противодиабетического // Химия растительного сырья. 2008. № 4. С. 75–77.
25. Tuzimski T. Basic principles of planar chromatography and its potential for hyphenated techniques // High-Performance Thin-Layer Chromatography (HPTLC) / Ed. M. Srivastava. Berlin: Springer, 2011. P. 247–310. doi: 10.1007/978-3-642-14025-9_14
26. Geng X., Zhang S., Wang Q., Zhao Z.K. Determination of organic acids in the presence of inorganic anions by ion chromatography with suppressed conductivity detection // J. Chromatogr. A. 2008. V. 1192. No. 1. P. 187–190. doi: 10.1016/j.chroma.2008.03.073
27. Справочная база данных NIST [Электронный ресурс] <https://www.nist.gov/> (Дата обращения: 22.03.2025).
28. Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М: Наука, 1976. 143 с.

29. Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. Киев: Наукова думка, 1988. 256 с.
30. Kumar J., Singh D., Tyagi M.B., Kumar A. Cyanobacteria: applications in biotechnology // Cyanobacteria: From Basic Science to Applications / Eds. A.K. Mishra, D.N. Tiwari, A.N. Rai. Academic Press, 2019. P. 327–346. doi: 10.1016/B978-0-12-814667-5.00016-7
31. Румянцев В.А., Крюков Л.Н. Особенности природы цианобактерий // Общество. Среда. Развитие. 2012. № 1. С. 232–238.
32. Панкратова Е.М. Азотфиксирующие цианобактерии и их экология в пахотных почвах умеренной зоны // Биологический азот в сельском хозяйстве СССР / Отв. ред. Е.Н. Мишустин. М.: Наука, 1989. С. 147–156.
33. Батаева Ю.В., Магзанова Д.К., Астафьева О.В., Фомина М.Д. Оценка некоторых фенологических показателей рода *Gossypium hirsutum* (Malvaceae) при воздействии биостимуляторов разной природы // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2015. № 1 (123). С. 70–76.
34. Papadopoulos K., Triantis T., Dimotikali D., Nikokavouras J. Evaluation of food antioxidant activity by photostorage chemiluminescence // Analytica Chimica Acta. 2001. V. 433. No. 2. P. 263–268. doi: 10.1016/S0003-2670(01)00787-5
35. Ismaiel M.M.S., El-Ayouty Y.M., Piercey-Normore M.D. Antioxidants characterization in selected cyanobacteria // Ann. Microbiol. 2014. V. 64. P. 1223–1230. doi: 10.1007/s13213-013-0763-1
36. Lamb G.D., Stephenson D.G. Point: Counterpoint: Lactic acid accumulation is an advantage disadvantage during muscle activity // J. Appl. Physiol. 2006. V. 100. No. 4. P. 1410–1412. doi: 10.1152/jappphysiol.00023.2006
37. Zinn M.-K., Bockmühl D. Did granny know best? Evaluating the antibacterial, antifungal and antiviral efficacy of acetic acid for home care procedures // BMC Microbiol. 2020. V. 20. No. 1. Article No. 265. doi: 10.1186/s12866-020-01948-8
38. Astafyeva O., Sukhenko L., Kurashov E., Krylova J., Egorov M., Bataeva Yu., Baimukhambetova A. Chemical composition and antibacterial properties of *Achillea micrantha* // Indian J. Pharm. Sci. 2018. V. 80. No. 3. P. 434–441. doi: 10.4172/pharmaceutical-sciences.1000376
39. Tyski S., Markiewicz M., Gulewicz K., Twardowski T. The effect of lupine alkaloids and ethanol extracts from seeds of *Lupinus angustifolius* on selected bacterial strains // J. Plant Physiol. 1988. V. 133. No. 2. P. 240–242. doi: 10.1016/S0176-1617(88)80144-5
40. Kahnt G., Hijazi L.A. Use of Lupinex to increase crop yield and improve harvest quality with lesse nitrogen fertilization // J. Agron. Crop Sci. 1991. V. 166. No. 4. P. 228–230. doi: 10.1111/j.1439-037X.1991.tb00909.x
2. Bataeva Y.V., Dzerzhinskaya I.S., Yakovleva L.V. Composition of phototrophs in different soil types of Astrakhan oblast // Eurasian Soil Sc. 2017. V. 50. No. 8. P. 943–951. doi: 10.1134/s1064229317080026
3. Domracheva L.I., Kovina A.L., Kondakova L.V., Ashikhmina T.Y. Cyanobacterial symbioses and their practical use (review) // Theoretical and Applied Ecology. 2021. No. 3. P. 21–30 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2021-3-021-030
4. Pankratova E.M. Establishment of functional peculiarities of Cyanobacteria all the way of their evolution with biosphere // Theoretical and Applied Ecology. 2010. No. 3. P. 4–11 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2010-3-004-011
5. Weber B., Wu D., Tamm A., Ruckteschler N., Rodríguez-Caballero E., Steinkamp J., Meusel H., Elbert W., Behrendt T., Sörgel M., Cheng Y., Crutzen P.J., Su H., Pöschl U. Biological soil crusts accelerate the nitrogen cycle through large NO and HONO emissions in Drylands // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2015. V. 112. No. 50. P. 15384–15389. doi: 10.1073/pnas.1515818112
6. Faist A.M., Herrick J.E., Belnap J., Van Zee J.W., Barger N.N. Biological soil crust and disturbance controls on surface hydrology in a semi-arid ecosystem // Ecosphere. 2017. V. 8. No. 3. Article No. e01691. doi: 10.1002/ecs2.1691
7. Bataeva Y.V., Grigoryan L.N., Sorokin A.P., Novichenko O.V., Utaliev A.A. Study of the cyanobacteria effect on increasing in the rate of soil fertility in the arid zone // The Caspian in the digital age: proceedings of the International scientific forum “Caspian 2021: Ways of sustainable development”. Laragh: Dela Press, 2022. Article No. 5. doi: 10.56199/dpcsebm.adlz1478
8. Chen Q., Yan N., Xiong K., Zhao J. Cyanobacterial diversity of biological soil crusts and soil properties in karst desertification area // Front. Microbiol. 2023. V. 14. Article No. 1113707. doi: 10.3389/fmicb.2023.1113707
9. Sergeeva E., Liaimer A., Bergman B. Evidence for production of the phytohormone indole-3-acetic acid by cyanobacteria // Planta. 2002. V. 215. No. 2. P. 229–238. doi: 10.1007/s00425-002-0749-x
10. Hirsch A.M. Hormonal regulation in plant-microbe symbioses (symposium remarks) // Biology of plant-microbe interactions. V. 4. St. Paul (Minn.): Intern. soc. for molecular plant-microbe interactions, 2004. P. 389–390.
11. Domracheva L.I., Kozylbaeva D.V., Kovina A.L., Trefilova L.V., Zykova Yu.N., Gripas M.N., Izotova V.A. Optimization of the microbiological composition of a biological product when growing the horned clam (*Lotus corniculatus* L.) // Theoretical and Applied Ecology. 2019. No. 1. P. 94–101 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2019-1-094-101
12. Tsavkelova E.A., Glukhareva I.D., Volynchikova E.A., Egorova M.A., Leontieva M.R., Malakhova D.V., Netrusov A.I., Kolomeitseva G.L. Cyanobacterial root associations of leafless epiphytic orchids // Microorganisms. 2022. V. 10. No. 5. Article No. 1006. doi: 10.3390/microorganisms10051006

References

1. Temraleeva A.D. Cyanobacterial diversity in the soils of Russian dry steppes and semideserts // Microbiology. 2018. No. 87. P. 249–260. doi: 10.1134/s0026261718020169

13. Tan L.T. Bioactive natural products from marine cyanobacteria for drug discovery // *Phytochemistry*. 2007. V. 68. No. 7. P. 954–979. doi: 10.1016/j.phytochem.2007.01.012
14. Dixit R.B., Suseela M.R. Cyanobacteria: Potential candidates for drug discovery // *Antonie Van Leeuwenhoek*. 2013. V. 103. No. 5. P. 947–961. doi: 10.1007/s10482-013-9898-0
15. Bataeva Y.V., Satkalieva M.S., Antonova S.V., Sinetova M.A., Kozlova A.Y., Astafyeva O.V., Baimuhambetova A.S. Study of antioxidant activity and composition of cyanobacteria metabolites by TLC, HPTLC, and HPLC for the search of environmentally safe cleaning agents // *Ekologicheskaya khimiya*. 2018. V. 27. No. 4. P. 175–181 (in Russian).
16. Burja A.M., Banaigs B., Abou-Mansour E., Burgess J.G., Wright P.C. Marine cyanobacteria – a prolific source of natural products // *Tetrahedron*. 2001. V. 57. No. 46. P. 9347–9377. doi: 10.1016/S0040-4020(01)00931-0
17. Gerwick W.H., Coates R.C., Engene N., Gerwick L., Grindberg R.V., Jones A.C., Sorrels C.M. Giant marine cyanobacteria produce exciting potential pharmaceuticals // *Microbe*. 2008. V. 3. No. 6. P. 277–284. doi:10.1128/microbe.3.277.1
18. Bataeva Yu.V., Grigoryan L.N. Ecological features and adaptive capabilities of cyanobacteria of desert ecosystems (review) // *Pochvovedenie*. 2024. No. 3. P. 451–469 (in Russian). doi: 10.31857/S0032180X24030069
19. Gaisina L.A., Fazlutdinova A.I., Kabirov R.R. Modern methods of algae isolation and cultivation. Ufa: Publishing House of BSPU, 2008. 152 p. (in Russian).
20. Gollerbach M.M., Kosinskaya E.K., Polyansky V.I. The determinant of freshwater algae of the USSR. Moskva: Sovetskaya nauka, 1953. V. 2. 665 p. (in Russian).
21. Bataeva Yu.V., Kurashov E.A., Krylova Yu.V. Chromatography-mass-spectrometer study of exogenous metabolites of algo-bacterial communities in enrichment culture // *Water: chemistry and ecology*. 2014. No. 9 (75). P. 59–68 (in Russian).
22. Shirokov E.P. Workshop on storage and processing of fruits and vegetables. Moskva: Kolos, 1964. P. 40–60 (in Russian).
23. Manual on feed analysis. Moskva: Kolos, 1982. 74 p. (in Russian).
24. Fogt V.G., Stepanov A.S., Stepanova T.A. Use of methods HPLC and HPLC in development of antidiabetic extract // *Chemistry of plant raw material*. 2008. No. 4. P. 75–77 (in Russian).
25. Tuzimski T. Basic principles of planar chromatography and its potential for hyphenated techniques // *High-Performance Thin-Layer Chromatography (HPTLC)* / Ed. M. Srivastava. Berlin: Springer, 2011. P. 247–310. doi: 10.1007/978-3-642-14025-9_14
26. Geng X., Zhang S., Wang Q., Zhao Z.K. Determination of organic acids in the presence of inorganic anions by ion chromatography with suppressed conductivity detection // *J. Chromatogr. A*. 2008. V. 1192. No. 1. P. 187–190. doi: 10.1016/j.chroma.2008.03.073
27. Reference Database NIST [Internet resource] <https://www.nist.gov/> (Accessed: 22.03.2025).
28. Shtina E.A., Hollerbach M.M. Ecology of soil algae. Moskva: Nauka, 1976. 143 p. (in Russian).
29. Sirenko L.A., Kozitskaya V.N. Biologically active substances of algae and water quality. Kiev: Naukova dumka, 1988. 256 p. (in Russian).
30. Kumar J., Singh D., Tyagi M.B., Kumar A. Cyanobacteria: applications in biotechnology // *Cyanobacteria: From Basic Science to Applications* / Eds. A.K. Mishra, D.N. Tiwari, A.N. Rai. Academic Press, 2019. P. 327–346. doi: 10.1016/B978-0-12-814667-5.00016-7
31. Rumyantsev V.A., Kryukov L.N. Features of the cyanobacteria nature // *Society. Environment. Development*. 2012. No. 1. P. 232–238 (in Russian).
32. Pankratova E.M. Nitrogen-fixing cyanobacteria and their ecology in arable soils of the temperate zone // *Biological nitrogen in agriculture of the USSR* / Ed. E.N. Mishustin. Moskva: Nauka, 1989. P. 147–156 (in Russian).
33. Bataeva Yu.V., Magzanova D.K., Astafieva O.V., Fomina M.D. Evaluation of some phenological indices of genus *Gossypium hirsutum* (Malvaceae) when affected by biostimulators of different nature // *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2015. No. 1 (123). P. 70–76 (in Russian).
34. Papadopoulos K., Triantis T., Dimotikali D., Nikakavouras J. Evaluation of food antioxidant activity by photostorage chemiluminescence // *Analytica Chimica Acta*. 2001. V. 433. No. 2. P. 263–268. doi: 10.1016/S0003-2670(01)00787-5
35. Ismaiel M.M.S., El-Ayouty Y.M., Piercey-Normore M.D. Antioxidants characterization in selected cyanobacteria // *Ann. Microbiol.* 2014. V. 64. P. 1223–1230. doi: 10.1007/s13213-013-0763-1
36. Lamb G.D., Stephenson D.G. Point: Counterpoint: Lactic acid accumulation is an advantage disadvantage during muscle activity // *J. Appl. Physiol.* 2006. V. 100. No. 4. P. 1410–1412. doi: 10.1152/jappphysiol.00023.2006
37. Zinn M.-K., Bockmühl D. Did granny know best? Evaluating the antibacterial, antifungal and antiviral efficacy of acetic acid for home care procedures // *BMC Microbiol.* 2020. V. 20. No. 1. Article No. 265. doi: 10.1186/s12866-020-01948-8
38. Astafyeva O., Sukhenko L., Kurashov E., Krylova J., Egorov M., Bataeva Yu., Baimukhambetova A. Chemical composition and antibacterial properties of *Achillea micrantha* // *Indian J. Pharm. Sci.* 2018. V. 80. No. 3. P. 434–441. doi: 10.4172/pharmaceutical-sciences.1000376
39. Tyski S., Markiewicz M., Gulewicz K., Twardowski T. The effect of lupine alkaloids and ethanol extracts from seeds of *Lupinus angustifolius* on selected bacterial strains // *J. Plant Physiol.* 1988. V. 133. No. 2. P. 240–242. doi: 10.1016/S0176-1617(88)80144-5
40. Kahnt G., Hijazi L.A. Use of Lupinex to increase crop yield and improve harvest quality with lesser nitrogen fertilization // *J. Agron. Crop Sci.* 1991. V. 166. No. 4. P. 228–230. doi: 10.1111/j.1439-037X.1991.tb00909.x