

SZEMLE

Az *Anabaena* cianobaktérium nemzetség biotechnológiai felhasználása és taxonómiai áttekintése

HORVÁTH Nándor¹, MOLNÁR Zoltán¹ és ÖRDÖG Vince^{1,2}

¹Nyugat-magyarországi Egyetem, Mezőgazdaság- és Élelmiszertudományi Kar,
Növénybiológiai Intézet, 9200 Mosonmagyaróvár, Lucsony u. 15–17.;
horvathnandor@windowslive.com

²University of KwaZulu-Natal, School of Biological Sciences, Pietermaritzburg Campus,
3209 Scottsville, Private Bag X 01, South African Republic

Elfogadva: 2016. február 25.

Kulcsszavak: *Anabaena*, biotechnológia, cianobaktériumok, filogenetika, kékalga, taxonómia.

Összefoglalás: A cianobaktériumok alkalmazási területei rendkívül változatosak, különösen a mezőgazdaságban, az élelmiszer-kiegészítők piacán és a biotechnológiai iparban terjedtek el, de szerepük a biológiai szennyvíztisztításban is egyre nagyobb. Továbbá ismert, hogy bioaktív vegyületek széles skáláját is képesek megtermelni. A cianobaktériumok rendszertani helyének megállapítása korábban morfológiai jellemzők alapján történt. A molekuláris módszerek fejlődése magával hozta a morfológiai és molekuláris meghatározás együttes alkalmazását. Ma a taxonómiai rendszerezés már a kombinált, ún. „polifázikus” megközelítést alkalmazza, ugyanis a fajok azonosításánál molekuláris, morfológiai, fiziológiai, citológiai, toxikológiai és ökofiziológiai adatokat is figyelembe vesznek. A múltban leírt taxonok közül számos jelenleg nem elfogadott és még nagyon sok szorul revízióra. A „Süßwasserflora von Mitteleuropa” határozókönyv megközelítőleg 84 *Anabaena* fajt tart nyilván. Nagyon sok (116), korábban *Anabaena* néven szereplő cianobaktérium más nemzetségekbe került át, jelenleg 49 a *Dolichospermum*, 42 a *Trichormus*, 15 a *Chrysochlorum* 10 pedig a *Sphaerospermopsis* nemzetségekhez tartozik. Az internetes AlgaBase (<http://www.algaebase.org/>) 503, míg az NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) adatbázis 559 *Anabaena* taxont tartalmaz. Jelen szemleciikk áttekintést ad az *Anabaena* nemzetség fajainak kísérleti és biotechnológiai alkalmazásáról, valamint áttekinti taxonómiai kutatásuk legújabb eredményeit.

Bevezetés

A cianobaktériumok (Cyanobacteria) Gram-negatív, oxigéntermelő fotoszintetikus prokarióták hosszú evolúciós történettel (FAY és VAN BAALEN 1987).

Ezen fotoautotróf baktériumok, a metabolikus képességek és adaptív mechanizmusok széles választékával rendelkeznek, beleértve a molekuláris nitrogén megkötését és a kromatikus adaptációt (a járulékos pigmentek megfelelő arányban való szintézisével képesek alkalmazkodni környezetük fényviszonyaihoz, BRYANT 1994). Sejtjeik színe a kékeszöldtől a vörösig változik.

A fotoszintetizáló élőlények között, a cianobaktériumok népesítik be az élőhelyek legszélesebb körét. Megtalálhatók hideg és meleg, lúgos és savas, édesvízi, sósvízi, szárazföldi, és szimbiotikus környezetben (AHMED et al. 2010). A cianobaktériumok képesek az alapvető tápelemek és anyagcseretermékek raktározására (FAY és VAN BAALEN 1987). Kizárólag a cianobaktériumokra jellemzőek a nitrogénraktárként is szolgáló cianoficin szemcsék, amelyek a citoplazmában a tilakoidmembránok között helyezkednek el (CHORUS és BARTRAM 1999). A cianobaktériumok képesek vízvirágzás okozására eutróf tavakban, rendszerint a meleg nyári időszakban. Ezeket a tömegprodukciókat általában gázvakuóllummal bíró nemzetségek (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis* és *Planktothrix*) váltják ki.

Jelen szemleciikkünk áttekintést nyújt az *Anabaena* nemzetségben rejlő lehetőségekről, amelyek életképes megoldásokat biztosíthatnak a globális élelmi-, energia- és környezeti problémákra, majd ismerteti a nemzetség rendszerezésének helyzetét modern polifázikus megközelítésben.

Az *Anabaena* nemzetség jelentősége a gyakorlati felhasználás szempontjából

A globális felmelegedés és a fosszilis tüzelőanyagok fogyása erős ösztönzést biztosít a nem fosszilis alternatívák alkalmazásainak irányába. Felismerték, hogy a növények általi bioüzemanyagok előállítására nem fedezi a növekvő energiaigényeket. Így jutnak mind nagyobb szerephez olyan fotoszintetizáló egysejtű vagy telepes élőlények, amelyek ígéretes alapanyagoknak bizonyulnak. A *Gloeocapsa*, az *Anabaena*, az *Arthrospira/Spirulina*, a *Cyanothece* és a *Nostoc* nemzetségekhez tartozó cianobaktériumokról már korábban bebizonyosodott, hogy hidrogén előállítására képesek (AKKERMAN et al. 2002). RAI és MALLICK (1992) a bioremediáció (a szennyezett talaj, talajvíz, felszíni víz, vagy felszíni víziüledék környezeti kockázatának csökkentése biológiai módszerekkel) területén vizsgáltak cianobaktériumokat is. Eredményeik rámutattak arra, hogy a vízoszlopon belüli, mozgásában korlátozott *Chlorella* és *Anabaena* törzsek N és P felvétele nagyobb, mint a mozgásukban szabad társaiké (RAI és MALLICK 1992). CHOI és mtsai. (1998) vizsgálatai szerint az *Anabaena* által termelt neutrális cukrokat, uronsavakat és proteineket tartalmazó flokulláns (pelyhesedést okozó)

poliszaharid a káros elemek hatékony megkötését eredményezi. Az *Anabaena subcylindrica* Borge esetében ez a Cu, Co, Pb és Mn, az *Anabaena doliolum* Bharadwaja esetében pedig az Fe és Cu megkötésében nyilvánult meg (GUPTA et al. 2013).

A cianobaktériumoknak fontos szerep jut az agro-biotechnológiában mind az integrált tápanyag-gazdálkodás, mind pedig a kártevők elleni védelem területén. A vízi és szárazföldi élőhelyek elsődleges benépesítőiként, kulcsszereplők a talajtermékenység egyensúlyának fenntartásában, illetve az élelmiszer-piramis alappilléreiként is számon tarthatók (PRASANNA et al. 2008). Észak- és Kelet-Indiában a rizsföldek vizsgálatakor olyan, a molekuláris nitrogén megkötésére képes nemzetségek domináns (40–90%) jelenlétét mutatták ki, mint a *Nostoc* és az *Anabaena* (PRASANNA és NAYAK 2007).

A cianobaktériumok előnye a többi nitrogénkötővel szemben az, hogy míg a heterotróf szervezetek e tevékenységükhöz nagy mennyiségű hasznosítható szerves anyagot igényelnek, addig a cianobaktériumok szén-dioxidból és vízből, fixált szénigényüket is saját maguk fedezik. További előnyük, hogy a fixált nitrogénnek 5–88%-át a környezetükbe leadhatják (PETERSON 2001). Mutáns cianobaktérium törzs (*Anabaena variabilis* Kützing ex Bornet et Flahault) és búza nitrogénmentes tápoldatban történő együttes tenyésztése során a búza összes N-tartalma elérte a nitráttáplálású búzakontroll nitrogéntartalmának 85%-át, emellett a cianobaktériumok fotoszintézise során kibocsátott oxigén elősegítette a búza gyökérlégzését vízkultúrában (SPILLER és GUNASEKARAN 1991). Rizskultúrákban a cianobaktériumok által fixált nitrogén mennyisége átlagosan évi 49 kg/ha-ra tehető. A szimbióta *Anabaena azollae* Strasburger cianobaktériumnak évi 30–80 kg/ha nitrogénkötést tulajdonítanak, ez az érték pedig megegyezik a talajok diazotróf mikroszervezetei által fixált mennyiséggel (METTING 1994).

Az *Anabaena* nemzetség egyes tagjainak antifungális (gombaölő) hatását is kimutatták. Az *Anabaena laxa* A. Braun kivonata, a „laxaphycin” hatásos volt 5, köztük az *Aspergillus oryzae* (Ahlb.) E. Cohn, *Candida albicans* (C. P. Robin) Berkhout és *Penicillium notatum* Thom gombára (FRANKMÖLLE et al. 1992). A *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* (Sacc.) W. C. Snyder et H. N. Hans és a *Fusarium moniliforme* J. Sheld. ellen a paradicsomot komposzthoz adott *Anabaena laxa* törzsszel sikerült megvédeni (PRASANNA et al. 2013). A fungicid hatású *Anabaena laxa* kezelés erősítette a növény védekezőképességét a növénypatogén gombával szemben. Kimutatták, hogy az *Anabaena laxa* hatásos fungicid vegyülete hasonló a *Lyngbya majuscula* Harvey ex Gomont által termelt „majusculamid”-hoz (GUPTA et al. 2013).

Az NYME-MÉK Növénybiológiai Intézetében anyagcseretermékeik felhasználhatósága kapcsán vizsgálták *Anabaena* törzseket. ÖRDÖG és mtsai. (1995)

növényi növekedésszabályozó anyagokat (PGR) termelő alगतörzsekkel kísérleteztek. Növekedésserkentés tekintetében, az *Anabaena variabilis* és az *Anabaena cylindrica* Lemmermann citokinin- és auxintermelése bizonyult a legígéretesebbnek. ÖRDÖG és PULZ (1995) az uborka sziklevélen végzett biotesztjei szemmel látható citokinin-szerű aktivitást mutattak az *Anabaena torulosa* Lagerheim ex Bornet et Flahault esetében is. MOLNÁR és ÖRDÖG (1996) nyolc *Anabaena* törzsből négy esetében mutattak ki citokinin-szerű hatást az uborka sziklevel megnyúlási és/vagy a szója kallusz növekedési bioteszttel. Céljuk az volt, hogy a növénytermesztésben külső hormon forrásként alkalmazható törzseket találjanak. JÄGER és mtsai. (2010) sok más MACC törzs között az MACC 643 (*Anabaena* sp.) törzs kukoricára gyakorolt citokinin-, auxinszerű hatását vizsgálták.

A cianobaktériumok más mikroorganizmusokra gyakorolt növekedést serkentő és gátló hatását ugyancsak tanulmányozták. Figyelemre méltónak bizonyult kettő, saját gyűjtésű *Anabaena* sp. növekedést stimuláló hatása a *Bacillus thuringiensis* Kurstaki és *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn fajokra nézve (SZIGETI et al. 1996). ÖRDÖG (1993) a szűrőtáplálkozású busa fajokkal etetési kísérleteket végzett alga- és cianobaktérium-tenyészeteket adva a halaknak. Az alkalmazott tenyészetek között az *Anabaena flos-aquae* Brébisson ex Bornet et Flahault fajt is vizsgálták. Szintén folytak kutatások *Anabaena* törzsek bevonásával, melyek során mezőgazdasági és gyógyszeripari (pl.: tumorelles hatás) célra alkalmas algákat kerestek (ÖRDÖG et al. 2004).

A cianobaktériumok taxonómiai áttekintése

A cianobaktériumok rendszere – mint más élőlénycsoportoké – állandó átalakuláson megy keresztül. A fajok osztályozását folyamatosan felülvizsgálják és átdolgozzák (KOMÁREK és ANAGNOSTIDIS 1986, 1989, ANAGNOSTIDIS és KOMÁREK 1988, 1990, TURNER 1997, CASTENHOLZ 2001). Az elmúlt években az ultrastrukturális tanulmányokból, ökológiai elemzésekből és különösen a molekuláris biológiából származó új adatok jelentősen megváltoztatták a cianobaktériumok taxonómiáját. A modern, polifázikus (kombinált) módszertani megközelítés a cianobaktériumok jobb azonosíthatóságát és sokféleségének pontosabb meghatározását teszi lehetővé (KORELUSOVÁ 2008). Az egyik elterjedt osztályozási rendszer a cianobaktériumokat hat rendre osztja fel (CAVALIER-SMITH 2002):

I. rend: Chroococcales (WETTSTEIN 1924, átdolgozva RIPPKA et al. 1979, JOOSTEN 2006,

II. rend: Gloeobacterales (CAVALIER-SMITH 1998, átdolgozva CAVALIER-SMITH 2002 által),

III. rend: Nostocales (GEITLER 1925, átdolgozva CASTENHOLZ 1989, majd CAVALIER-SMITH 2002 által),

IV. rend: Oscillatoriales (ELENKIN 1934, átdolgozva KOMÁREK és ANAGNOSTIDIS 2005 által),

V. rend Pseudanabaenales (LAUTERBORN 1915, átdolgozva CAVALIER-SMITH 2002 által),

VI. rend: Synechococcales (CAVALIER-SMITH 2002 által),

Az *Anabaena* nemzetséget Bory de Saint-Vincent hozta létre 1822-ben, neve a görög „anabaino” szóból ered, ami „emelkedik, erősödik” jelentéssel bír (BORNET és FLAHAULT 1886). Hagyományos értelemben az *Anabaena* nemzetség planktonikus és bentikus törzsek széles skáláját tartalmazta (GEITLER 1932, ELENKIN 1938, STARMACH 1966). A GEITLER (1932) által közölt 57 *Anabaena* faj volt éveken keresztül a fő hivatkozási alap fajaik rendszertani besorolására. Az *Anabaena* Bory ex Bornet et Flahault nemzetség KOMÁREK és ANAGNOSTIDIS (1989) szerint a Nostocales rendhez tartozik. A közelmúltban a fonalas heterocitás cianobaktériumokhoz, a Nostocales rendbe és a Nostocaceae családba sorolták (RIPPKA et al. 2001).

Az *Anabaena* taxonok morfológiai alapú rendszerezése

Az *Anabaena* nemzetség morfológiai jellemzőit leíró korábbi közlemények korlátozott mértékben tértek ki a tenyésztési körülmények hatására (WILLAME et al. 2006). Már régóta ismert, hogy a hosszú távú törzsfenntartás jelentős morfológiai változásokat okozhat a törzsekben (ANAND 1988). Így aztán téves lehet a morfológiai alapú azonosítás, ha az a természetből izolált cianobaktériumok tenyészetéből huzamosabb idő elteltével történik (KOMÁREK és ANAGNOSTIDIS 1989). A közlemények egy részének másik gyenge pontja az, hogy morfológiai adatok nélkül (leírás, méretek, mikrofotográfiák vagy rajzok) használják a klaszikus fajneveket. Ezek azért keltenek zavart, mert az értelmezésük eltérhet különböző szerzők közléseiben (ZAPOMĚLOVÁ 2008). Nem egyértelmű például az *Anabaena circinalis* Rabenhorst ex Bornet et Flahault és az *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet et Flahault morfológiai alapú megkülönböztetése (BELTRAN és NEILAN 2000), ugyanis a leírások alapján a két faj összetéveszthető egymással. Átfedések néhány más *Anabaena* faj leírásánál is megfigyelhetők.

FJERDINGSTAD (1966) az elsők között volt, aki felhívta a figyelmet arra, hogy az *Aphanizomenon* nemzetség könnyen összetéveszthető az *Anabaena* nemzetséggel. KOMÁREK és KOVÁČIK (1989) értékelték a két nemzetség megkülönböztetésére használt morfológiai jellemzőket és egyetlen megbízható nemzetség-specifikus határozójegynek a trichómák struktúráját találták.

RIPPKA és mtsai. (1979) megjegyezték, hogy a morfológiai határ az *Anabaena* és a *Nostoc* nemzetségek között sem minden esetben világos. A két nemzetség közötti különbség hagyományosan a kolóniaképzés jellegén alapult, de a *Nostoc* fajokra jellemző, természetes körülmények között képződő kocsonyás kolóniák ritkán alakulnak ki tenyészetekben. Az *Anabaena* nemzetség morfológiailag hasonlít a *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault nemzetséghez miközben a molekuláris eredmények azt mutatják, hogy ez a két nemzetség genetikailag jól elkülönül egymástól (RAJANIEMI et al. 2005a).

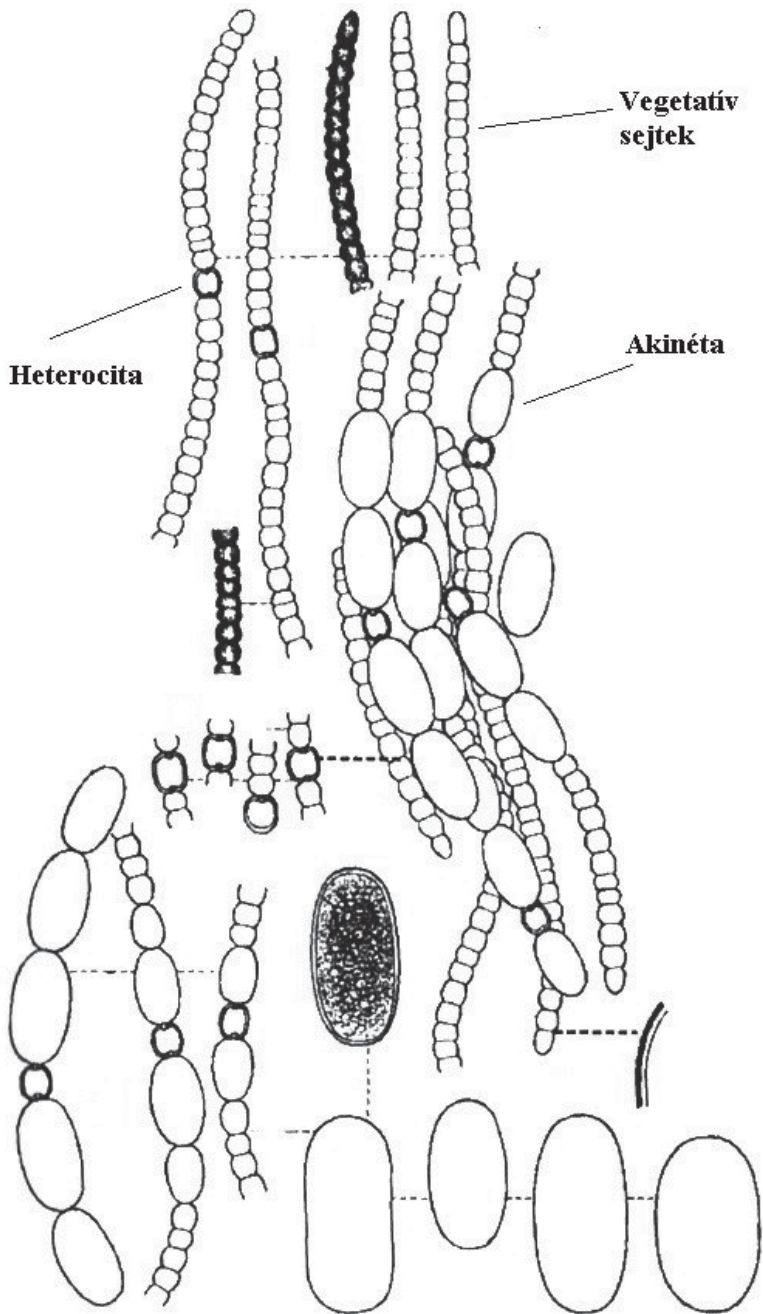
Az *Anabaena* nemzetség meglehetősen heterogén, mivel a nemzetségen belül két csoportot is megkülönböztethetünk, amelyek a planktonikus és a perifitikus életmódjuk (illetőleg életformájuk szerint lehetnek szoliter, klasztert alkotó vagy algaszönyeget képző fajok), és különösen azon képességük alapján térnek el, hogy alkalmasak-e gázvakuólumok képzésére (KOMÁREK és ANAGNOSTIDIS 1989). Ezek egyrészt a tipikus *Anabaena* fajok (*Anabaena* alnemzetség, *A. oscillarioides* Bory ex Bornet et Flahault típusú fajok, 1. ábra), melyek gázvakuólum nélküli filamentumokat hoznak létre, majd a szubsztrátumok felületén szönyeget alkotva lebegnek vagy a talajban élnek. Másrészt pedig vannak a planktonikus *Anabaena* fajok (*Dolichospermum* alnemzetség Ralfs ex Bornet et Flahault). KOMÁREK és ANAGNOSTIDIS (1989) szerint ezek az *Anabaena flos-aquae* Brébisson ex Bornet et Flahault típusú fajok, melyek rendszerint szoliter trichómákként növekednek vagy trichómacsoportokban, gázvakuólumokkal (aerotópok). A jelenlegi molekuláris vizsgálatok eredményei azt mutatják, hogy a bentikus és a planktonikus *Anabaena* törzsek nem monofiletikusak. A planktonikus *Anabaena* törzseket egy egyesített klaszterbe helyezték az *Aphanizomenon* törzsekkel, arra utalva, hogy azok, a genetikai adatok szerint egyetlen nemzetségként kezelhetők (RAJANIEMI et al. 2005b).

Heterociták és akinéták

Néhány fonalas cianobaktériumnál, a fonal vegetatív sejtjeitől morfológiáját és funkcióját tekintve is eltérő két sejtípus található, a heterociták és az akinéták.

A heterocita a légköri nitrogénkötés helye, számából következtetni lehet a fixált nitrogén mennyiségére. A heterociták fizikailag a következőkben különböznek a vegetatív sejtectől: nagyobb méretűek, vastagabb a sejtfaluk és kevésbé szemcsés citoplazmájuk van (HASELKORN 1978). A heterociták hosszúsága 5–17 μm , szélessége pedig kb. 5–17 μm között alakul. A vegetatív sejtek hosszúsága 2,5–14 μm , szélességük szintén 2,5–14 μm közé tehető (ZAPOMĚLOVÁ 2008).

Az akinéta (görögül „akinetos”, ami mozdulatlant jelent) egyes cianobaktériumok nyugvó állapota, mely a kedvezőtlen körülmények hatásá-



1. ábra. *Anabaena oscillarioides* Bory ex Bornet et Flahault típusfaj (KOMÁREK 1996).
Figure 1. *Anabaena oscillarioides* Bory ex Bornet et Flahault type species (KOMÁREK 1996).

ra alakul ki (ADAMS 2000). Az akinéták képesek ellenállni a hidegnek, a sötétségnek és a kiszáradásnak. Az akinéták hosszúsága (kb. 10–40 μm) és szélessége (kb. 7–25 μm) fajtól függően változhat, színük jellemzően sárgás, barnás (ZAPOMĚLOVÁ 2008). Az *Anabaena* nemzetség azonosításakor bizonyos jellemzők használata szerzőnként eltérhet. HINDÁK (2000) például az *Anabaena* meghatározáshoz elsősorban az akinéták elhelyezkedését, a terminális sejtek alakját és a vegetatív sejtek átmérőjét használta. RAJANIEMI et al. (2005a) szerint a legfontosabb jellemzők az akinéták mérete és elhelyezkedése. STULP (1982) emellett a heterociták morfológiai jellemzőit, és az akinéták heterocitákhoz viszonyított elhelyezkedését is figyelembe vette.

Anabaena taxonok molekuláris biológiai vizsgálatának eredményei

Számos molekuláris megközelítést vezettek be és teszteltek széleskörűen. Ilyenek például a DNS-hibridizáció, az RFLP (restrikciós fragmenthossz-polimorfizmus) és a 16S rRNS génszekvenciákon alapuló filogenetikai elemzés. Ez utóbbi bizonyult a leginkább alkalmazhatónak a hagyományos módszerekkel összevetve (PALINSKA et al. 2006). Jelenleg ez az elsődleges módszer a cianobaktérium kládok nemzetség szintű meghatározásához. Várhatóan, következő lépésként a teljes genomok szekvenálása jellemzi majd a molekuláris módszereket (LARSSON et al. 2011).

A különböző *Anabaena* törzseknek eddig már számos genomrésztétét szekvenálták (www.ncbi.nlm.nih.gov). Ezekből a szekvenciákból a 16S rRNS, az *ITS1*, az *rbclX* és a *rpoB* géneket vizsgálták részletesen és ez alapján vontak le taxonómiai következtetéseket (LI és WATANABE 2001, GUGGER et al. 2002, RAJANIEMI et al. 2005a, 2005b, WILLAME et al. 2006). A vizsgálatok kimutatták, hogy az *Anabaena* és *Aphanizomenon* törzsek mind morfológiai mind molekuláris jellemzők alapján egymással átfedésben vannak és azok egyetlen nemzetséghez történő hozzárendelését javasolták (RAJANIEMI et al. 2005b). A *Dolichospermum* alnemzetséget Komárek és Anagnostidis korábban önálló planktonikus *Anabaena* csoportnak javasolták az *Aphanizomenon* nélkül (RAJANIEMI et al. 2005b). A jelenleg rendelkezésre álló szekvenciákból úgy tűnik a 16S rRNS gén alkalmas a leginkább arra, hogy összehasonlítsunk morfológiai és molekuláris tulajdonságokat, legalább is a planktonikus *Anabaena* csoporton belül.

Az említett génszakaszok mellett, vizsgálják további gének alkalmazhatóságát is az *Anabanea* fajokat illetően. A *nifH* gén adatbázisa a mikroszervezetek egyik legnagyobb nem riboszomális adathalmaza (SINGH et al. 2013). A *nifD* gén ugyanilyen fontos gén, amely több lehetőséget biztosíthatna az egymással nagyon sok hasonlóságot mutató nitrogénfixálók (*Anabaena*, *Aphanizomenon*)

törzsfajlódásának és filogenetikai jellemzőinek megismeréséhez (ROESELERS et al. 2007).

Molekuláris adatokon alapuló filogenetikai vizsgálatok jelentős különbséget mutattak a baktériumszőnyeget képző bentikus és a gázvakuólumokkal rendelkező planktonikus fajok között. Ezen eredmények szerint a planktonikus *Anabaena* fajok közelebb állnak az *Aphanizomenon*-hoz, így azokat két nemzetségben különítették el: *Dolichospermum* és *Sphaerospermopsis*. Az eredeti *Anabaena* nemzetség az átdolgozás értelmében közelebb áll a *Trichormus*, a *Nostoc*, a *Cylindospermum* és *Wollea* nemzetségeket tartalmazó nagy kládhoz (az evolúció kladógram vagy fa ága), de pontos helye tisztázatlan (WERNER et al. 2012). Továbbá lehetséges ezen klaszter szeparálása, további nemzetségekbe való átalakítása. A planktonikus fajok leszűkült/elkeskenyedő sejtvégződésel bíró csoportját (bennük eredetileg *Anabaena* és *Aphanizomenon* fajokkal) szintén elkülönült filogenetikai klaszterként kezelték, majd saját nemzetséget (*Chryso sporum*) hoztak létre nekik. A bentikus *Anabaena* sensu stricto klaszter tartalmaz elkeskenyedő trichómájú fajokat, főként trópusi élőhelyeken, amelyek nemzetség szintű elkülönítése ugyancsak lehetséges. Modern kutatási eredmények szerint a bentikus *Anabaena* fajok, melyek heterocitáinak mindkét oldalán van akinéta (ide tartozik a típusfaj, az *Anabaena oscillarioides* Bory ex Bornet et Flahault), közel állnak a *Wollea* nemzetséghez, így végeredmények itt csak további taxonómiai és nevezéktani változtatások után várhatók (KOMÁREK 2013).

A „Süßwasserflora von Mitteleuropa” (Közép-Európa Édesvízi Növényvilágának Határozókönyve) című, a cianobaktériumok heterocitás nemzetségeit magába foglaló könyvsorozat legújabb, 2013-as kiadása szerint 30 európai és 30 Európán kívüli bentikus *Anabaena* faj elfogadott, illetve további 24 kerül említésre a „felülvizsgálatra váró fajok” kategóriában (KOMÁREK 2013). 116 korábban *Anabaena* nemzetség alatt szereplő taxon került át a következő nemzetségekbe:

A „planktonikus *Anabaena*”-khoz, vagyis a *Dolichospermum* (Ralfs ex Bornet et Flahault) Wacklin, Hoffman et Komárek 2009 nemzetséghez 49 faj tartozik, amiből 15 Európán kívüli a szerző szerint (WACKLIN et al. 2009). A felülvizsgálatra váró 7-ből pedig 6 fajneve még mindig *Anabaena* nemzetségnéven szerepel. ZAPOMĚLOVÁ és mtsai. (2011) a *Dolichospermum* nemzetségből 10 fajt különített el, azok akinétái ugyanis gömb alakúak és a heterocitákkal határosak, következésképpen számukra *Sphaerospermopsis* (ZAPOMĚLOVÁ et al. 2010) néven új nemzetséget hoztak létre. A 10-ből 5 faj helyzete még mindig tisztázatlan, közöttük *Anabaena* és *Aphanizomenon* nemzetségnévvvel ellátott fajok vannak. A *Trichormus* (Ralfs ex Bornet et Flahault) (KOMÁREK és ANAGNOSTIDIS 1989) nemzetség, bár megjelenésében hasonló az *Anabaena* nemzetséghez, akinétaképző stratégiája teljesen eltérő és a *Nostoc* nemzetséghez közelít. 42 faj

közül 4 még mindig *Anabaena*-ként van feltüntetve a „tisztazatlan” *Trichormus* fajok között. A *Chrysoosporum* (ZAPOMĚLOVÁ et al. 2011) nemzetség 15 faja közül 12 *Anabaena* volt korábban, a fennmaradó 3 pedig *Aphanizomenon*. A nemzetség érdekessége, hogy tisztán molekuláris szekvenálás által van elkülönítve.

A polifázikus megközelítés

A polifázikus megközelítés (kombinált módszertani megközelítést, amely a fajok meghatározásánál molekuláris, morfológiai, fiziológiai, citológiai, toxikológiai és ökofiziológiai adatokat is figyelembe vesznek) az egyik legígéretesebb módszer nagy mikrobaközösségek biológiai változatosságának elemzésére (KOMÁREK 2013).

A modern taxonómia célja olyan osztályozási rendszer készítése, amely tükrözi az evolúciós történetet. A cianobaktériumok az eubaktériumokhoz tartoznak, de a citomorfológiájuk, ökofiziológiájuk és a bioszférában betöltött funkciójuk világosan elkülöníti őket minden más eubaktériumtól (KOMÁREK 2006). Morfológiailag olyannyira változatosak, hogy még a molekuláris módszerek alkalmazása előtt is lehetséges volt a gondos, taxonokban gazdag alaktani besorolásuk. Ez pedig hozzájárult ahhoz, hogy megérthessük, mennyire bővelkedik cianobaktériumokban a bioszféra (BARKER et al. 1999). Azonban az elektronmikroszkópia, a részletes biokémiai tanulmányok, illetve különösen a molekuláris módszerek elterjedése olyan új strukturális és funkcionális ismereteket nyújtottak, melyek a fénymikroszkóp előtt mindvégig rejtve maradtak (FLETCHNER et al. 2002). Ennek eredményeként történt meg a már korábban említett 4 nemzetség (*Dolichospermum*, *Trichormus*, *Chrysoosporum*, *Sphaerospermopsis*) *Anabaena* nemzetségből való elkülönítése is.

A cianobaktériumok sokféleségével kapcsolatos új ismereteink szintén megváltoztatták a rendszertani besorolásuk kritériumait, emellett genetikai hasonlóságok és a származástan specifikus, DNS-szekvencia alapú változata is elérhetővé vált (KOMÁREK 2006). A modern taxonómiának muszáj molekuláris eljárásokon is alapulnia, amelyekhez társulnak ultrastrukturális, morfológiai és ökofiziológiai karakterek, illetve a ma már nélkülözhetetlen és egyenrangú polifázikus megközelítésen alapuló jellemzők (CASAMATTA et al. 2006).

Általános kihívások az *Anabaena* taxonok azonosításban

A cianobaktériumok osztályozása még mindig a könnyen alkalmazható morfológiai és ökológiai jellemzőkkel történik. Minden egymást követő tudományos korszak egyre jobb módszereket nyújt – főként a molekuláris biológia.

Sajnos, az új, molekuláris adatok nagy mennyiségének ellenére, még mindig sok a téves információ és hiba. Az adatokat online adatbázisban (NCBI, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) gyűjtik össze, amelyek áttekinthetősége nem egyszerű. Gyakoriak a téves azonosítások, a taxonómiai és ökológiai adatok hiányosak. Sokszor még az ismert hibák sem kerülnek kijavításra. A legtöbb esetben, az új információk a rosszak mellé kerülnek, így eredményezve bonyolultabb helyzetet, ami jelentősen megnöveli az elemzések idejét. Ennek ellenére, az online adatbázisok hatalmas mennyiségű kihasználatlan információt kínálnak, de elemzésüket kritikus szemlélettel kell elvégezni (KORELUSOVÁ 2008).

A morfológusok napjainkban 84 *Anabaena* fajt tartanak nyilván (KOMÁREK és MARES 2011), amelyből 24 tisztázatlan. Ezzel szemben az interneten fellelhető adatbázisok körülbelül 600 *Anabaena* faj létezését közlik. Egészen pontosan az ITIS (Integrált Taxonómiai Információs Rendszer, <http://www.itis.gov/>) 55, az Algbase (<http://www.algbase.org/>) 503 az NCBI (Nemzeti Biotechnológiai Információs Központ, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) pedig 559 *Anabaena* fajról szolgáltat információt. Csupán 101 cianobaktérium taxon *16S* rDNS szekvenciáját határozták meg napjainkig. A molekuláris adatok nagyon fontosak taxonómiai és további filogenetikai vizsgálatokhoz. A cianobaktériumokból származó *16S* rDNS szekvencia izolálhatóságát sajnos olyan tényezők akadályozzák, mint a cianobaktériumok laboratóriumi környezetben történő tenyésztettségének nehezségei vagy a monotipikus telepek természetben való korlátozott előfordulása. A monotipikus faj azt jelenti, hogy a kiterjedt area (elterjedési terület) ellenére külön alfajai nem ismertek. Ezen tényezők szintén magyarázatot adnak az eddig felfedezett fajok kisszámú szekvenciáira (KORELUSOVÁ 2008).

JOHN és mtsai. (2002) alátámasztják, hogy az *Anabaena* taxonok rendszertani besorolás nagy biztonsággal csak akinéták jelenlétében végezhető el. Kulcsjellemezők közé sorolandó az akinéta alakja és mérete, és hogy a kitartósejt a heterocita mellett van-e, illetve ha igen, csak az egyik, vagy mindkét oldalon megtalálható? Megállapításaik szerint a természetből izolált minták nagy valószínűséggel mindig képeznek akinétákat, azonban ezen képességüket gyakran elvesztik laboratóriumi törzsfenntartásuk során, majdnem biztosan válaszként a genetikai változásokra. HORI és mtsai. (2002) szerint egyes korlátozó tényezők (N-, P-, Fe-hiányos tápközeg) alkalmazása stresszhatást válthat ki és akinétaképzést eredményezhet.

Tapasztalataink alapján a legnagyobb kihívást az jelenti, hogy a vizsgálandó *Anabaena* törzsek nem axenikusak (steril), ami megnehezíti a DNS izolálást és a későbbi filogenetikai analízist. A probléma elhárítására ritkító szélesztést alkalmazunk, és a képződő szoliter telepeket vizsgáljuk molekuláris biológiai módszerekkel.

Következtetések

Amint azt több szerző (CASTENHOLZ és NORRIS 2005, KOMÁREK 2006, OREN 2011) is kiemelte, a polifázikus megközelítés a legmegbízhatóbb lehetőség a cianobaktériumok azonosítására. Jelen tanulmány azonban rámutatott arra, hogy a molekuláris technikák alkalmazása annak ellenére, hogy gyorsan terjednek, a természetből izolált cianobaktérium minták pontos és végleges meghatározásában továbbra is kihívást jelent. Várható, hogy az egyre növekvő számú faj teljes genomszekvencia-adatai elérhetőek lesznek, illetve hogy a GenBank adatbázisban (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) található tévesen azonosított szekvenciák fokozatosan kiszűrhetővé válnak, majd pedig a promóter génszakaszok is felülvizsgálatra és kizárásra kerülnek. Ezen teljes genomszekvencia-kombinációk, valamint a cianobaktériumok azonosítását szolgáló alternatív módszerek segíteni fogják a meghatározást molekuláris szinten is. Azonban amíg ez nem történik meg, ezen mikroszervezetek pontos azonosítása továbbra is problematikus marad. Több molekuláris marker kombinációját kell használni a megfelelő filogenetikai elhatárolás érdekében. Sok, a múltban leírt faj közül jelenleg csupán néhány jól ismert és elfogadott, így mind több taxon szekvenálásával a rendelkezésre álló genomok száma is emelkedni fog és a közeljövőben további felülvizsgálatok várhatóak (KOMÁREK et al. 2014).

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom prof. dr. Vörös Lajosnak az áttekintéshez kapcsolódóan megfogalmazott számos építő kritikai észrevételért és javaslatért, melyek nagyban hozzájárultak jelen publikáció végső formájának létrejöttéhez. A munka a TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0003 „Mikroalga biotechnológia a fenntartható mezőgazdaságban” projekt keretében készült. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg.

Irodalomjegyzék

- ADAMS D. G. 2000: Cyanobacterial phylogeny and development: questions and challenges. In: BRUN Y. V., SHIMKETS L. J. (eds) Prokaryotic development. American Society for Microbiology, Washington, DC., pp. 51–81. <http://dx.doi.org/10.1128/9781555818166.ch3>
- AHMED M., STAL L. J., HASNAIN S. 2010: Association of non-heterocystous cyanobacteria with crop plants. *Plant and Soil* 336: 363–375. <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-010-0488-x>
- AKKERMAN I., JANSSEN M., ROCHA J., WIJFFELS R. H. 2002: Photobiological hydrogen production: photochemical efficiency and bioreactor design. *International Journal of Hydrogen Energy* 27: 1195–1208. [http://dx.doi.org/10.1016/s0360-3199\(02\)00071-x](http://dx.doi.org/10.1016/s0360-3199(02)00071-x)
- ANAGNOSTIDIS K., KOMÁREK J. 1988: Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3. Oscillatoriales. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement* 80:327–472.

- ANAGNOSTIDIS K., KOMÁREK J. 1990: Modern approach to the classification system of cyanophytes. Teil 5, Stigonematales. Archiv für Hydrobiologie / Algological Studies 59: 1–73.
- ANAND N. 1988: Culture studies and taxonomy of blue-green algae – certain identification problems. Archiv für Hydrobiologie Suppl. 80: 141–147.
- BARKER G. L. A., HAYES P. K., O'MAHONY S. L., VACHARAPIYASOPHON P., WALSBY A. E. 1999: A molecular and phenotypic analysis of *Nodularia* (cyanobacteria) from the Baltic Sea. Journal of Phycology 35: 931–937. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3550931.x>
- BELTRAN E. C., NEILAN B. A. 2000: Geographical segregation of the neurotoxin-producing cyanobacterium *Anabaena circinalis*. Applied and Environmental Microbiology 66: 4468–4474. <http://dx.doi.org/10.1128/aem.66.10.4468-4474.2000>
- BORNET, É., FLAHAULT, C. 1886: Nostocacées Hétérocystées. (*Anabaena*). Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Septième Série 7: 177–262.
- BRYANT, D. A. 1994: The Molecular Biology of Cyanobacteria. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 879 pp.
- CASAMATTA D. A., GOMEZ S. R., JOHANSEN J. R. 2006: *Rexia erecta* gen. et sp. nov. and *Capsosira lowei* sp. nov., two newly described cyanobacterial taxa from the Great Smoky Mountains. Hydrobiologia 561: 13–26. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-005-1602-6>
- CASTENHOLZ R. W. 1989: Subsection IV. Order Nostocales. In: STALEY J. T., BRYANT M. P., PFENNIG N., HOLT J. G. (eds) Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, Vol. 3. Williams & Wilkins, Baltimore, Hong Kong, London, Sydney, pp. 1780–1793.
- CASTENHOLZ R. W. 2001: Phylum BX. Cyanobacteria. In: BOONE D. R., CASTENHOLZ R. W. (eds) Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, 2nd ed, vol. 1. Springer, New York, pp. 473–487.
- CASTENHOLZ R. W., NORRIS T. B. 2005: Revisionary concepts of species in the cyanobacteria and their applications. Archiv für Hydrobiologie (Suppl.) 159: 53–69.
- CAVALIER-SMITH T. 1998: A revised six-kingdom system of life. Biological Reviews 73: 203–266. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185x.1998.tb00030.x>
- CAVALIER-SMITH T. 2002: The neomuran origin of archaeobacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 52: 7–76. <http://dx.doi.org/10.1099/00207713-52-1-7>
- CHOI C. W., YOO S. A., OH I. H., PARK S. H. 1998: Characterization of an extracellular flocculating substance produced by a planktonic cyanobacterium, *Anabaena* sp. Biotechnology Letters 20: 643–646. <http://dx.doi.org/10.1023/a:1005358204636>
- CHORUS I., BARTRAM J. 1999: Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management. E & FN Spon, London, 416 pp.
- ELENKIN A. A. 1934: Ob osnovnykh principakh sistemy Cyanophyceae. Soviet Botany 1934: 51–83.
- ELENKIN A. A. 1938: Monographia algarum cyanophycearum aquidulcium et terrestrium in finibus URSS inventarum. (Sinezelenye vodorosli SSSR). Izd. AN SSSR, Moskva-Leningrad, Pars spec. 1–2, 1908 pp.
- FAY P., VAN BAALEN C. (eds) 1987: The Cyanobacteria. Elsevier, Amsterdam, 534 pp.
- FJERDINGSTAD E. 1966: Cell dimensions of some members of *Aphanizomenon* Morren (Cyanophyceae). Schweizerische Zeitschrift für Hydrobiologie 28: 133–147. <http://dx.doi.org/10.1007/bf02502772>
- FLETCHNER V. R., BOYER S. L., JOHANSEN J. R., DENOBLE M. L. 2002: *Spirirestis rafaensis* gen. et sp. nov. (Cyanophyceae), a new cyanobacterial genus from arid soils. Nova Hedwigia 74: 1–24. <http://dx.doi.org/10.1127/0029-5035/2002/0074-0001>
- FRANKMÖLLE W. P., LARSEN L. K., CAPLAN F. R., PATTERSON G. M. L., KNÜBEL G., LEVINE I. A., MOORE R. E. 1992: Antifungal cyclic peptides from the terrestrial blue-green alga

- Anabaena laxa*. I. Isolation and biological properties. *Journal of Antibiotics* 45: 1451–1457. <http://dx.doi.org/10.7164/antibiotics.45.1451>
- GEITLER L. 1925: Synoptische Darstellung der Cyanophyceen in morphologischer und systematischer Hinsicht. Beihefte zum Botanischen Centralblatt 41: 163–294.
- GEITLER L. 1932: Cyanophyceae. Koeltz Scientific Books, Berlin.
- GUGGER M., LYRA C., SUOMINEN I., TSITKO I., HUMBERT J. F., SALKINOJA-SALONEN M. S., SIVONEN K. 2002: Cellular fatty acids as chemotaxonomic markers of the genera *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Nostoc* and *Planktothrix* (Cyanobacteria). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 52: 1007–1015. <http://dx.doi.org/10.1099/ijs.0.01917-0>
- GUPTA V., RATHA S. K., SOOD A., CHAUDHARY V., PRASANNA R. 2013: New insights into the biodiversity and applications of cyanobacteria (blue-green algae) – Prospects and challenges. Review article. *Algal Research* 2: 79–97. <http://dx.doi.org/10.1016/j.algal.2013.01.006>
- HASELKORN R. 1978: Heterocysts. *Annual Review of Plant Physiology* 29: 319–344. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.pp.29.060178.001535>
- HORI K., ISHII S., IKEDA G., OKAMOTO J., TANJI Y., WEERAPHASPHONG C., UNNO H. 2002: Behavior of filamentous cyanobacterium *Anabaena* spp. in water column and its cellular characteristics. *Biochemical Engineering Journal* 10: 217–225. [http://dx.doi.org/10.1016/s1369-703x\(01\)00185-1](http://dx.doi.org/10.1016/s1369-703x(01)00185-1)
- HINDÁK F. 2000: Morphological variation of four planktic nostocalean cyanophytes – members of the genus *Aphanizomenon* or *Anabaena*? *Hydrobiologia* 438: 107–116. <http://dx.doi.org/10.1023/a:1004118213936>
- JÄGER K., BARTÓK T., ÖRDÖG V., BARNABÁS B. 2010: Improvement of maize (*Zea mays* L.) anther culture responses by algae-derived natural substances. *South African Journal of Botany* 76: 511–516. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2010.03.009>
- JOHN D. M., WHITTON B. W., BROOK A. J. 2002: The freshwater algae of the British Isles. Cambridge University Press, Cambridge, 702 pp.
- JOOSTEN A. M. T. 2006: Flora of the blue-green algae of the Netherlands. 1. The non-filamentous species of inland waters. KNNV Publishing, Utrecht, 240 pp.
- KOMÁREK J. 1996: Klíč k určování vodních květů sinic v České republice. [A key for determination of water-bloom-forming cyanobacteria in the Czech Republic]. In: MARŠÁLEK B., KERŠNER V., MARVAN P. (eds) Vodní květy sinic. [Cyanobacterial water blooms], *Nadatio flos-aquae*, Brno, pp. 22–85 (in Czech).
- KOMÁREK J. 2006: Cyanobacterial taxonomy: current problems and prospects for the integration of traditional and molecular approaches. *Algae* 21(4): 349–375. <http://dx.doi.org/10.4490/algae.2006.21.4.349>
- KOMÁREK J. 2013: Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 19/3: Cyanoprokaryota 3. Teil / 3rd part: Heterocytous Genera. Springer Spektrum.
- KOMÁREK J., ANAGNOSTIDIS K. 1986: Modern approach to the classification system of cyanophytes. Teil 2. Chroococcales. *Archiv für Hydrobiologie / Algological Studies* 43: 157–226.
- KOMÁREK J., ANAGNOSTIDIS K. 1989: Modern approach to the classification system of Cyanophytes, 4. Nostocales. *Archiv für Hydrobiologie Suppl.* 82: 247–345.
- KOMÁREK J., ANAGNOSTIDIS K. 2005: Süßwasserflora von Mitteleuropa. Cyanoprokaryota: 2. Teil/2nd Part: Oscillatoriales. Elsevier Spektrum Akademischer Verlag, München, 19, 759 pp.
- KOMÁREK J., KOVÁČIK L. 1989: Trichome structure of four *Aphanizomenon* taxa (Cyanophyceae) from Czechoslovakia, with notes on the taxonomy and delimitation of the genus. *Plant Systematics and Evolution* 164: 47–64. <http://dx.doi.org/10.1007/bf00940429>

- KOMÁREK J., MARES J. 2011: An update to modern taxonomy (2011) of freshwater planktic heterocytous cyanobacteria. *Hydrobiologia* (2012) 698: 327–351.
<http://dx.doi.org/10.1007/s10750-012-1027-y>
- KOMÁREK J., KASTOVSKY J., MARES J., JOHANSEN J. R. 2014: Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach. *Preslia* 86: 295–335.
- KORELUSOVÁ J. 2008: Phylogeny of heterocytous Cyanobacteria (Nostocales and Stigonematales). University of South Bohemia, České Budějovice, 33 pp.
- LARSSON J., NYLANDER J. A., BERGMAN B. 2011: Genome fluctuations in cyanobacteria reflect evolutionary, developmental and adaptive traits. *BMC Evolutionary Biology* 11: 187.
<http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-11-187>
- LAUTERBORN R. 1915: Die sapropelische Lebewelt. Ein Beitrag zur Biologie des Faulschlammes natürlicher Gewässer. Verhandlungen des Naturhistorisch-Medizinischen Vereins zu Heidelberg ser. 2 13: 395–481, pl. III.
- LI R., WATANABE M. M. 2001: Fatty acid profiles and their chemotaxonomy in planktonic species of *Anabaena* (Cyanobacteria) with straight trichomes. *Phytochemistry* 57: 727–731.
[http://dx.doi.org/10.1016/S0031-9422\(01\)00082-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0031-9422(01)00082-6)
- METTING F. B. 1994: Algae and cyanobacteria. In: *Methods of Soil Analysis, Part 2. Microbiological and Biochemical Properties*. SSSA, pp. 427–458.
- MOLNÁR Z., ÖRDÖG V. 1996: Cytokinin-like activity of eight *Anabaena* strains estimated by bioassays. *Acta Agronomica Óváriensis* 37: 137–142.
- OREN A. 2011: Cyanobacterial systematics and nomenclature as featured in the International Bulletin of Bacteriological Nomenclature and Taxonomy / International Journal of Systematic Bacteriology / International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 61(1): 10–15.
<http://dx.doi.org/10.1099/ijs.0.018838-0>
- ÖRDÖG V. 1993: Busaetési kísérletek alga-és cianobaktérium-tenyészetekkel. XVII. Halászati Tudományos Tanácskozás HAKI, Szarvas, pp. 1–8.
- ÖRDÖG V., MOLNÁR Z., PULZ O. 1995: Microalgal plant growth regulators (PGRs) for agricultural purposes. Conference on Plant in Vitro Culture in Memory of the 50th Anniversary of Gottlieb Haberlandts Death, September 1–3, 1995. Mosonmagyaróvár, pp. 1–6.
- ÖRDÖG V., PULZ O. 1995: Potential use of microalgae in the crop production. 2nd European Workshop Biotechnology of Microalgae, September 11–12, Bergholz-Rehbrücke, pp. 123–126.
- ÖRDÖG V., STIRK W., LENOBEL A., BANCÍROVÁ R. M., STRNAD M., STADEN J. VAN, SZIGETI J., NÉMETH L. 2004: Screening microalgae for some potentially useful agricultural and pharmaceutical secondary metabolites. *Journal of Applied Phycology* 16(4): 309–314.
<http://dx.doi.org/10.1023/b:japh.0000047789.34883.a>
- PALINSKA K. A., THOMASIU S. F., MARQUARDT J., GOLUBIC S. 2006: Phylogenetic evaluation of cyanobacteria preserved as historic herbarium exsiccata. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 56: 2253–2263. <http://dx.doi.org/10.1099/ijs.0.64417-0>
- PETERSON P. (ed.) 2001: *Biological soil crusts: ecology and management*. Technical Reference 1730–2111.
- PRASANNA R., JAISWAL P., SINGH Y. V., SINGH P. K. 2008: Influence of biofertilizers and organic amendments on nitrogenase activity and phototrophic biomass of soil under wheat. *Acta Agronomica Hungarica* 56: 149–159. <http://dx.doi.org/10.1556/aagr.56.2008.2.4>
- PRASANNA R., NAYAK S. 2007: Influence of diverse rice soil ecologies on cyanobacterial diversity and abundance. *Wetlands Ecology and Management* 15: 127–134.
<http://dx.doi.org/10.1007/s11273-006-9018-2>

- PRASANNA R., CHAUDHARY V., GUPTA V., BABU S., KUMAR A., SINGH R., SHIVAY Y. S., NAIN L. 2013: Cyanobacteria mediated plant growth promotion and bioprotection against *Fusarium* wilt in tomato. *European Journal of Plant Pathology* 136: 337–353.
<http://dx.doi.org/10.1007/s10658-013-0167-x>
- RAI L. C., MALLICK N. 1992: Removal and assessment of toxicity of Cu and Fe to *Anabaena doliolum* and *Chlorella vulgaris* using free and immobilized cells. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 8: 110–114. <http://dx.doi.org/10.1007/bf01195827>
- RAJANIEMI P., HROUZEK P., KAŠTOVSKÁ K., WILLAME R., RANTALA A., HOFFMANN L., KOMÁREK J., SIVONEN K. 2005a: Phylogenetic and morphological evaluation of the genera *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Trichormus* and *Nostoc* (Nostocales, Cyanobacteria). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 55: 11–26.
<http://dx.doi.org/10.1099/ijs.0.63276-0>
- RAJANIEMI P., KOMÁREK J., WILLAME R., HROUZEK P., KAŠTOVSKÁ K., HOFFMANN L., SIVONEN K. 2005b: Taxonomic consequences from the combined molecular and phenotype evaluation of selected *Anabaena* and *Aphanizomenon* strains. *Algological Studies* 117: 371–391.
<http://dx.doi.org/10.1127/1864-1318/2005/0117-0371>
- RIPPKA R., DERUELLES J., WATERBURY J. B., HERDMAN M., STANIER R. 1979: Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. *Microbiology* 111: 1–61. <http://dx.doi.org/10.1099/00221287-111-1-1>
- RIPPKA R., CASTENHOLZ R. W., HERDMAN M. 2001: Subsection IV (formerly Nostocales Castenholz 1989b sensu Rippka, Deruelles, Herdman and Stanier 1979). In: STALEY J. T., BRYANT M. P., PFENNIG N., HOLT J. G. (eds) *Bergey's manual of systematic bacteriology*. Williams & Wilkins Co., Baltimore, Md., pp. 562–566.
- ROESELEERS G., NORRIS T. B., CASTENHOLZ R. W., RYSQAARD S., GLUD R. N., KUHL M., MUYZER G. 2007: Diversity of phototrophic bacteria in microbial mats from Arctic hot springs (Greenland). *Environmental Microbiology* 9: 26–38.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01103.x>
- SINGH P., SINGH S. S., ELSTER J., MISHRA A. K. 2013: Molecular phylogeny, population genetics and evolution of heterocystous cyanobacteria using *nifH* gene sequences. *Protoplasma* 250: 751–764. <http://dx.doi.org/10.1007/s00709-012-0460-0>
- SPILLER H., GUNASEKARAN M. 1991: Simultaneous oxygen production and nitrogenase activity of an ammonia-excreting mutant of the cyanobacterium *Anabaena variabilis* in a co-culture with wheat. *Applied Microbiology and Biotechnology* 35: 798–804.
<http://dx.doi.org/10.1007/bf00169898>
- STARMACH K. 1966: Cyanophyta-Sinice. Glaucophyta-Glaukofity. In: STARMACH K. (ed.) *Flora slodkowodna Polski*. Tom 2., Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, 807 pp.
- STULP B. K. 1982: Morphological variability of *Anabaena* strains (Cyanophyceae) under different culture conditions. *Archiv für Hydrobiologie (Suppl.)* 63: 165–176.
- SZIGETI J., ÖRDÖG V., FÖLDES T., PULZ O. 1996: Microbial growth stimulation and inhibition caused by cyanobacteria. Conference on Progress in Plant Sciences from Plant Breeding to Growth Regulation, June 17–19, 1996. Mosonmagyaróvár, pp. 149–154.
- TURNER S. 1997: Molecular systematics of oxygenic photosynthetic bacteria. *Plant Systematics and Evolution Suppl.* 11: 13–52. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-7091-6542-3_2
- WACKLIN P., HOFFMANN L., KOMÁREK J. 2009: Nomenclatural validation of the genetically revised cyanobacterial genus *Dolichospermum* (Ralfs ex Bornet et Flahault) comb. nova. *Fottea* 9(1): 59–64. <http://dx.doi.org/10.5507/fot.2009.005>
- WERNER V. R., HAYWOOD D. R., MARLI F. F., CÉLIA L. S. A., HOFF C., DE SOUZA SANTOS K. R., NEUHAUS E. B., MOLICA R. J. R., HONDA R. Y., ECHENIQUE R. E. 2012: Morphological and

- molecular studies of *Sphaerospermopsis torques-reginae* (Cyanobacteria, Nostocales) from South American water blooms. *Phycologia* 51(2): 228–238.
<http://dx.doi.org/10.2216/11-32.1>
- WETTSTEIN R. 1924: *Handbuch der systematischen Botanik*. 1st ed. Franz Deuticke, Leipzig, 1071 pp.
- WILLAME R., BOUTTE C., GRUBISIC S., WILMOTTE A., KOMÁREK J., HOFFMANN L. 2006: Morphological and molecular characterization of planktonic cyanobacteria from Belgium and Luxembourg. *Journal of Phycology* 42: 1312–1332.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00284.x>
- ZAPOMĚLOVÁ E. 2008: *Anabaena*, phenotypic and genotypic diversity of planktonic strains in fish-ponds and reservoirs of the Czech Republic. PhD dissertation, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, 13 pp.
- ZAPOMĚLOVÁ E., ŘEHÁKOVÁ-KAŠTOVSKÁ K., JEZBEROVA J., KOMÁRKOVÁ J. 2010: Polyphasic characterization of eight planktonic *Anabaena* strains (Cyanobacteria) with reference to the variability of 61 *Anabaena* populations observed in the field. *Hydrobiologia* 639(1): 99–113.
<http://dx.doi.org/10.1007/s10750-009-0028-y>
- ZAPOMĚLOVÁ E., HROUZEK P., REZANKA T., JEZBEROVÁ J., ŘEHÁKOVÁ K., HISEM D., KOMÁRKOVÁ J. 2011: Polyphasic characterization of *Dolichospermum* spp. and *Sphaerospermopsis* spp. (Nostocales, Cyanobacteria): morphology, 16S rRNA gene sequences and fatty acid and secondary metabolite profiles. *Journal of Phycology* 47: 1152–1163.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01034.x>

REVIEW

Taxonomic review and biotechnological applications of the cyanobacterial genus *Anabaena*

N. HORVÁTH¹, Z. MOLNÁR¹ and V. ÖRDÖG^{1,2}

¹Institute of Plant Biology, Faculty of Agricultural and Food Sciences, University of West Hungary, H-9200 Mosonmagyaróvár, Lucsony str. 15–17;
horvathnandor@windowslive.com

²University of KwaZulu-Natal, School of Biological Sciences, Pietermaritzburg Campus, 3209 Scottsville, Private Bag X 01, South African Republic

Accepted: 25 February 2016

Key words: *Anabaena*, biotechnology, blue-green algae, cyanobacterium, phylogenetics, taxonomy.

Cyanobacteria have potential applications in diverse areas, especially in agriculture, as nutrient supplements in agriculture and industry. Their role as food supplements/nutraceuticals and in bioremediation and wastewater treatment is

an emerging area of interest. In addition, they are known to produce a wide array of bioactive compounds with diverse biological activities. Cyanobacteria were originally classified mainly on the basis of morphological characteristics. The development of molecular techniques facilitated the use of morphological and molecular approaches at the same time. The current taxonomic studies are combined using the so called polyphasic approach, which takes molecular, morphological, physiological, cytological, toxicological and ecological data into account. To date, there are only a few well-known and accepted species among those which were discovered in the past, others need further revision. The taxonomy related book, Süßwasserflora von Mitteleuropa records approximately 84 *Anabaena* species. 116, previously *Anabaena* algae had been transferred to other genera. Now, 49 species belongs to *Dolichospermum*, 42 to *Trichormus*, 15 to *Chrysosporum* and 10 to *Sphaerospermopsis* genera. *Anabaena* genus can be found on Internet based databases as well. AlgaBase (<http://www.algaebase.org/>) contains 503 while NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) presents 559 *Anabaena* taxa.

The present review paper provides an overview of the species of *Anabaena* genus and its experimental and biotechnological application including the latest results of its taxonomic research.