ҒТАМР 62.09.39 https://doi.org/10.26577/bb1083202616

А.А. Шайдуллаева[1]*, Б.К. Мусабаева[2], Д.Ш. Жакенов[2], Ф.Ж. Алдынгурова[3], Н.Т. Амирханова[2], А.У. Туякбаева[1], З.С. Сармурзина[2],Г.Н. Бисенова[2]

[1]Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Астана, Қазақстан
[2]«Республикалық микроорганизмдер коллекциясы» ЖШС, Астана, Қазақстан
[3]«Астана су арнасы» МКК, Астана, Қазақстан
*e-mail: Aisholpan.shaidullaeva@gmail.com

АҒЫНДЫ СУЛАРДАҒЫ ПОЛИФОСФАТ ЖИНАҚТАУШЫ ОРГАНИЗМДЕРДІҢ АЛУАНТҮРЛІЛІГІ МЕН МЕТАБОЛИКАЛЫҚ ЕРЕКШЕЛІКТЕРІ

Ағынды сулардағы фосфорды тиімді жою қазіргі экологиялық қауіпсіздік пен су ресурстарын ұтымды басқарудағы мағызды бағыттарының бірі болып отыр. Фосфор (P) – тірі ағзалар үшін керекті биологиялық элемент болғанымен, оның ағынды сулар арқылы табиғи су айдындарына шамадын тыс түсуі эвтрофикация үдерісін күшейтіп, су экожүйесінің деградациясына алып келуі мүмкін. Сонымен қатар P тым көп мөлшері судағы оттегінің тапшылығына алып келіп, нәтижесінде биологиялық әртүрліліктің азаюына түрткі болуы мүмкін. Осыған байланысты, ағынды суларды P-дан тазарту қоршаған ортаны қорғаудың және тұрақты дамудың өзекті мәселелерінің бірі ретінде қарастырылуда. Дәстүрлі физикалық және химиялық әдістер P-ны жоюда белгілі бір тиімділікке ие болғанымен, олар көптеген реагент шығындарын, қосымша тұнбаның түзілуін және пайдалану шығындарының артуын талап етеді. Соңғы жылдары, бұл кемшіліктерді азайту мақсатында фосфорды биологиялық жолмен күшейтілген жою, яғни ФБКЖ технологияларына ерекше көңіл бөлінуде. ФБКЖ жүйесі ағынды сулардағы P-ды химиялық тұндырғыштарды қолданбай-ақ өте төмен деңгейге дейін азайтуға мүмкіндік беретіндігі анықталған. Бұл процесс полифосфат жинақтаушы организмдердің, яғни ПЖО P-ды көптеген мөлшерде сіңіріп алып, оны жасуша ішінде полифосфат (PolyP) түрінде сақтау қабілетіне негізделген. ПЖО анаэробты және аэробты жағдайлар кезектескен кезде P-ды тиімді түрде жоя алады. Сондықтан ФБКЖ технологиясы экологиялық қауіпсіз, экономикалық жағынан тиімді және ұзақ уақыт бойы тұрақты жұмыс істей алатын құрылғы болып табылады. Осылайша, ағынды сулардағы фосфорқұрамды қосылыстарды жоюда микроорганизмдерді қолдану биотехнологиядағы заманауи су тазарту технологияларының перспективалы бағыты болып табылады. Біздің ойымызша, аталған тәсіл судағы экожүйелерді қорғауға, ағынды суларды тазарту тиімділігін арттыруға және антропогендік жүктемені азайтуға мүмкіндік береді. Бұл мақалада біз ағынды сулардан P-ды жоюда қолданылатын микроорганизмдерге қатысты зерттеулердегі бос орындарды қарастырдық. Атап айтқанда, олардың шығу тегі бойынша алуантүрлілігі мен метаболикалық ерекшеліктеріне назар аударадық.

Түйін сөздер: фосфор, эвтрофикация, полифосфаттар, микроорганизмдер және ағынды сулар.

A.A. Shaidullayeva[1*], B.K. Mussabayeva[2], D.SH. Zhakenov[2], F.Zh. Aldyngurova[3], N.T. Amirkhanova[2], A.U. Tuyakbayeva[1], Z.S. Sarmurzina[2], G.N. Bissenova[2]

[1]L.N. Gumilyov Eurasian National University, Astana, Kazakhstan
[2]LLP «Republican collection of microorganisms», Astana, Kazakhstan
[3]«Astana Su Arnasy» SME, Astana, Kazakhstan
*e-mail: Aisholpan.shaidullaeva@gmail.com

Diversity and metabolic characteristics of polyphosphate-accumulating organisms in wastewater

Efficient phosphorus removal from wastewater has become a critical focus in contemporary environmental safety and sustainable water resource management. Although phosphorus (P) is an essential biological element for living organisms, its excessive discharge into natural water bodies triggers eutrophication, leading to the degradation of aquatic ecosystems. Furthermore, high P concentrations induce oxygen depletion, which ultimately drives a decline in biodiversity. Consequently, mitigating P pollution in wastewater is widely recognized as a pressing challenge for environmental protection and sustainable

 © 2026 Al-Farabi Kazakh National University

development. While traditional physical and chemical methods offer certain removal efficiencies, they inherently require substantial chemical reagents, generate secondary sludge, and increase operational costs. To overcome these limitations, enhanced biological phosphorus removal (EBPR) technologies have received significant attention in recent years. The EBPR process has been shown to reduce wastewater P to very low levels without the need for chemical precipitants. This mechanism relies on the capability of polyphosphate-accumulating organisms (PAOs) to take up large amounts of P and store it intracellularly as polyphosphate (PolyP). Under alternating anaerobic and aerobic conditions, PAOs achieve highly efficient P removal. As a result, EBPR technology represents an environmentally friendly, cost-effective, and long-term sustainable system. Thus, leveraging microorganisms to eliminate phosphorus-containing compounds from wastewater stands out as a promising frontier in modern water treatment biotechnology. This approach is expected to protect aquatic ecosystems, enhance wastewater treatment efficiency, and reduce anthropogenic pressure. In this review, we address current knowledge gaps in research regarding the microorganisms employed for P removal, focusing specifically on their phylogenetic diversity and metabolic characteristics.

Keywords: phosphorus, eutrophication, polyphosphates, microorganisms, wastewater.

А.А. Шайдуллаева[1*], Б.К. Мусабаева[2], Д.Ш. Жакенов[2], Ф.Ж. Алдынгурова[3],
Н.Т. Амирханова[2], А.У. Туякбаева[1], З.С. Сармурзина[2], Г.Н. Бисенова[2]

[1]Евразийский национальный университет им. Л.Н. Гумилева, Астана, Казахстан
[2]ТОО «Республиканская коллекция микроорганизмов», Астана, Казахстан
[3]ГКП «Астана су арнасы», Астана, Казахстан
*e-mail: Aisholpan.shaidullaeva@gmail.com

Разнообразие и метаболические особенности полифосфат-аккумулирующих организмов в сточных водах

Эффективное удаление фосфора из сточных вод является одним из ключевых направлений в обеспечении современной экологической безопасности и рационального управления водными ресурсами. Несмотря на то, что фосфор (P) представляет собой жизненно важный биологический элемент, его избыточное поступление со сточными водами в естественные водоемы интенсифицирует процессы эвтрофикации, что приводит к деградации водных экосистем. Кроме того, чрезмерная концентрация фосфора вызывает дефицит растворенного в воде кислорода, провоцируя последующее снижение биологического разнообразия. В связи с этим очистка сточных вод от фосфора рассматривается как одна из актуальных задач охраны окружающей среды и устойчивого развития. Хотя традиционные физико-химические методы демонстрируют определенную эффективность, их применение сопряжено со значительным расходом реагентов, образованием вторичного осадка и высокими эксплуатационными затратами. С целью преодоления данных недостатков в последние годы особое внимание уделяется технологиям усиленного биологического удаления фосфора (УБУФ). Установлено, что системы УБУФ позволяют снизить содержание фосфора в сточных водах до минимальных значений без использования химических осадителей. В основе этого процесса лежит способность полифосфат-аккумулирующих организмов (ПАО) поглощать фосфор в избыточных количествах и депонировать его внутри клеток в форме полифосфатов (PolyP). Высокая эффективность удаления фосфора клетками ПАО достигается в условиях чередования анаэробных и аэробных фаз. Благодаря этому технология УБУФ позиционируется как экологически безопасное, экономически выгодное и стабильно функционирующее в долгосрочной перспективе решение. Таким образом, использование микроорганизмов для деструкции фосфорсодержащих соединений из сточных вод является перспективным направлением в современной биотехнологии очистки воды. По нашему мнению, данный подход позволит обеспечить защиту водных экосистем, повысить общую эффективность очистки сточных вод и снизить антропогенную нагрузку на окружающую среду. В настоящем обзоре систематизированы существующие пробелы в исследованиях микроорганизмов, применяемых для удаления фосфора. Особое внимание уделено их филогенетическому разнообразию и метаболическим особенностям.

Ключевые слова: фосфор, эвтрофикация, полифосфаты, микроорганизмы, сточные воды.

Қысқартулар

Р – фосфор; ПЖО – Полифосфат жинақтаушы организмдер; ФБКЖ – фосфорды биологиялық жолмен күшейтілген жою; PolyP – полифосфат; Полигидроксиалканоаттардың – ПГА.

Кіріспе

Қазіргі уақытта адамның табиғи су көздеріне әсері артып келе жатқандықтан, ағынды суларды ластаушы заттардан тиімді тазарту маңызды мәселеге айналды. Ағынды сулардағы негізгі ластаушы заттарлың бірі – фосфорқұрамды қосылыстар болып табылады. Олар түрмыстық, өндірістік және ауыл шаруашылығы көздерінен су айдындарына түсіп, эвтрофикация үдерісін күшейтуі мүмкін. Эвтрофикация кезінде балдырлар шамадан тыс көбейеді және судағы еріген оттегінің мөлшері азаяды. Осының нәтижесінде судағы организмдердің тіршілігіне қауіп төнеді. Сондықтан, бұл -эвтрофикация процесі бүгінгі күнде маңызды экологиялық мәселелердің бірі болып табылады, ал фософр (Р) оның дамуына әсер ететін негізгі фактор ретінде қарастырылады (Zhang et al., 2024).

Су құрамындағы Р мөлшерінің артуы эвтрофикацияның қарқындылығын күшейтіп, судың «гүлденуіне» себеп болуы мүмкін. Осыған байланысты, су айдындарындағы Р-ды жою су экожүйелерін қорғауда маңызды рөл атқарады.

Эвтрофикация процесінің алдын алу мақсатында тазарту құрылыстарынан шығатын ағын сулардағы Р мөлшеріне шектеулер енгізілген. Мысалы, Еуропалық қоршаған орта агенттігі Р-дың шығарылуын 80%-ға дейін азайтуды немесе тазартылған ағын сулардағы оның мөлшерін 1-2 мг/л деңгейінде ұстауды талап етеді (Environment Agency, 2019). Ал АҚШ-тың қоршаған орта агенттігі ағын сулардағы Р концентрациясы 1 мг/л-ден төмен болуы қажет екенін көрсеткен болатын (Lucas et al., 2025). Осы талаптарды орындау үшін ағын сулардан Р-ды жоюдың әртүрлі химиялық және биологиялық әдістерді қолданылуда (Acevedo et al., 2017).

Фосфорды жоюдағы тұндыру, коагуляция, адсорбция сиықты физикалық және химиялық әдістер бұрыннан қолданылып келе жатқаны белгілі. Соңғы онжылдықтарда бұл тәсілдермен қатар биологиялық әдістер де белсенді түре зерттеліп келеді. Олардың ішінде ерекше орын алатыны -фосфорды биологиялық жолмен күшейтілген жою (ФБКЖ). Бұл әдіс ағынды сулардан фосфордан тазартудың тұрақты және экологиялық жағынан қолайлы тәсілі ретінде танылған (McDaniel et al., 2021). ФБКЖ үдерісінің негізінде полифосфат жинақтаушы организмдер (ПЖО) жатыр. Олар фосфорқұрамды қосылыстарды сіңіріп, жасушаішілік полифосфат түрінде жинақтай алады (Liu et al., 2007). Осы қасиеті ПЖО-ны ғылыми зерттеулер мен практикалық қолдану тұрғысынан өте перспективалы объектіге айналдырады. Дегенмен, микроорганизмдерді пайдаланып фосфорды жою міселесі әлі жеткілікті зерттелмеген. Биологиялық тазарту механизмдерін тереңірек түсіну және оларды өндірістік масштабта қолдануға бейімдеу -бүгінгі биотехнология саласының өзекті міндеттерінің бірі болып отыр.

Ағынды сулардан Р-ды жоюдың экономикалық жағынан тиімді әдісі ретінде ФБКЖ жүйесі ерекше орын алады (Kumari et al., 2025; Schoeppe et al., 2024). Бұл үдерсі барысында бактериялар тіршілік әрекеті кезіндегі қоршған ортадан фосфорды белсенді сіңіріп алды (Matsumoto et al., 2026). Аталған механизм, Р-ды ассимиляциялау деп аталады және тазарту жүйелерінде жойылатын жалпы Р-дың шамамен 50%-ын қамтамасыз етеді (Cyprowski et al., 2018). Алайда жоғары тазарту нәтижесіне қол жеткізу үшін бактериялардың Р-ды қажеттіліктен артық мөлшерде сіңіруі талап етіледі. Дәл осы қабілеті бар ПЖО Р-ды жою үдерісінде басты рөл атқарады. Олардың ерекшелігі Р-ды жасушаның ішінде полфифосфат, яғни PolyP түрінде жинақтайды. ПЖО қызметі негізінен екі кезеңнен тұрады. Аэробты жағдайда олар PolyP синтезі үшін айналасынан Р-ды белсенді сіңіреді. Ал анаэробты фазада керісінше, PolyP гидролизденіп, бөлінген Р энергия өндіруге және субстатты игерүге жұмсайды (Cydzik-Kwiatkowska & Zielinska, 2016).

ФБКЖ үдерісіндегі ПЖО-ның маңызды рөлі бұл микроорганизмдерді жан-жақты зерттеуге қызығушылықтың артуына себеп болуы мүмкін. Соңғы жылдары жаңа ПЖО түрерін анықтауға, олардың метаболизм ерекшеліктерін және филогенеитикалық байланыстарын зерттеуге бағытталған көптеген жұмыстар жарияланған болатын (Dueholm et al., 2023; Fernando et al., 2019; Izadi et al., 2021; Mino et al., 1994; Petriglieri et al., 2021; Singleton et al., 2022). Мысалы, бірқатар шолу мақалаларында ПЖО-ның әртүрлі экожүйелерде таралуы, сондай-ақ, пайдалану жағдайларының олардың белсенділігіне әрсері қарастылыған болатын (Lan et al., 2026). Сонымен қатар, анаэробты метаболизм кезінде қалпына келтіру күшінің

түзілу механизмдері (Tomás-Martínez et al., 2022) және *Ca.* Accemulibacter, *Ca.* Dechloromonas пен *Tetrasphaera* туыстарының метаболизмдік ерекшеліктері талданған болатын. Басқа зерттеулерде ПЖО-ны байыту және таза дақыл ретінде бөліп алу тәсілдері (Tarayre et al., 2016), микроб жасушаларындағы PolyP-ды анықтау әдістері (He et al., 2025), сонай-ақ табиғи ортадағы P қосылыстарын сипаттау әдістемелері қарастырылған (Welles et al., 2017).

Алайда, соған қарамастан, қазіргі шолу жұмыстарында жақында сипатталған *Ca.* Phosphoribacter сияқты жаңа ПЖО туралы мәліметтер жеткіліксіз болып отыр. Сондай-ақ, *Tetrasphaera* туысына жатқызылған кейбір микроорганизмдердің *Ca.* Phosphoribacter, *Knoellia* және *Phycicoccus* туыстарына қайта жіктелуі толық талданбаған, Бұдан бөлек, тазарту құрылыстарындағы ПЖО-ді анықтау және нысаналы түрде мониторинг жүргізу әдістеріне арналған мәліметтер әлі де шектеулі.

Осылайша, ПЖО жайлы жинақталған деректер олардың филогенеткалық және метабизизмдік алуантүрлілігін жүйелейтін жаңартылған шолу мақаласын дайындаудың өзектілігін көрсетеді. Сондықтан, біз, бұл мақалада ПЖО-дің түрлік құрамы, метаболизм ерекшеліктері және осы бағыттағы зерттеулердің қазіргі жағдайын қарастырдық.

Әдебиеттерді іздеу әдістемесі

Ағынды сулардағы полифосфат жинақтаушы организмдердің (PAO, *polyphosphate-accumulating organisms*) алуантүрлілігі мен метаболикалық ерекшеліктерін зерттеу үшін ғылыми әдебиеттер мен деректерге жан-жақты талдау жүргізілді. Зерттеу материалдары ағынды суларды биологиялық тазарту, фосфорды биологиялық жолмен жою, полифосфат жинақтаушы микроорганизмдер, олардың таксономиялық алуантүрлілігі және жасушалық метаболизміне арналған ғылыми жарияланымдарды қамтыды.

Әдебиеттерді іздеу халықаралық Scopus деректер базасында зерттеу тақырыбына сәйкес негізгі кілт сөздер мен олардың комбинациялары бойынша жүргізілді. Іздеу барысында «polyphosphate-accumulating organisms», «PAO», «polyphosphate accumulation», «wastewater treatment», «biological phosphorus removal», «metabolism», «microbial diversity» және «phosphorus removal» сияқты кілт сөздер пайдаланылды.

Іріктелген ғылыми жұмыстар жарияланым түріне қарай зерттеу мақалалары, шолу мақалалар, конференция материалдары, кітап тараулары және басқа да ғылыми жарияланымдар түрінде жіктелді. Әрбір материал бойынша жарияланған жылы, авторлар құрамы, журнал атауы, зерттеу бағыты, зерттелген организмдер, қолданылған әдістер және негізгі ғылыми нәтижелер сияқты библиографиялық және ғылыми метадеректер жинақталды.

Зерттеу барысында полифосфат жинақтаушы организмдердің негізгі таксономиялық топтарына, олардың ағынды суларды тазарту жүйелеріндегі таралуына және фосфорды жасуша ішінде полифосфат түрінде жинақтау қабілетіне ерекше назар аударылды. Сонымен қатар, PAO организмдерінің көміртек көздерін пайдалану ерекшеліктері, энергия алмасуы, фосфор метаболизмі, полифосфаттың түзілуі мен ыдырауы және анаэробты-аэробты жағдайларға бейімделу механизмдері қарастырылды.

Жиналған материалдардың алуантүрлілігі полифосфат жинақтаушы организмдердің экологиялық және метаболикалық ерекшеліктерін кешенді түрде бағалауға, сондай-ақ ағынды сулардан фосфорды биологиялық жолмен жою үдерістерінің микробиологиялық негіздерін анықтауға мүмкіндік береді.

Әдебиетке шолу

ПЖО-дің шығу тегіне байланысты алуантүрлілігі

ПЖО-дің басты ерекшелігі – ортофосфатты қоршаған ортадан сіңіріп, жасуша ішінде PolyP түрінде жинақтау қабілеті. Дәл осы қасиеті оларды ФБКЖ негізіндегі тазарту жүйелерінде P-ды жоюдың тиімді құралына айналдыруға мүмкіндік берді. ПЖО тобы таксономиялық және физиологиялық жағынан біртекті емес. Оның құрамына шығу тегі метабилизмд ерекшеліктері және экологиялық бейімделуі әртүрлі микроорганизмдер кіреді. Бұл алуантүрлілік ұзақ эволюциялық даму барысында қалыптасқан.

ПЖО-дің түрлік және метабилиттік әртүрлілігін зерттеу сұрағы таза теориялық мәселе ғана емес, сонымен қатар, биологиялық P-ды жою тиімділігін арттыруға және тазарту жүйелерін оңтайландыруға тікелей негіз бере алады.

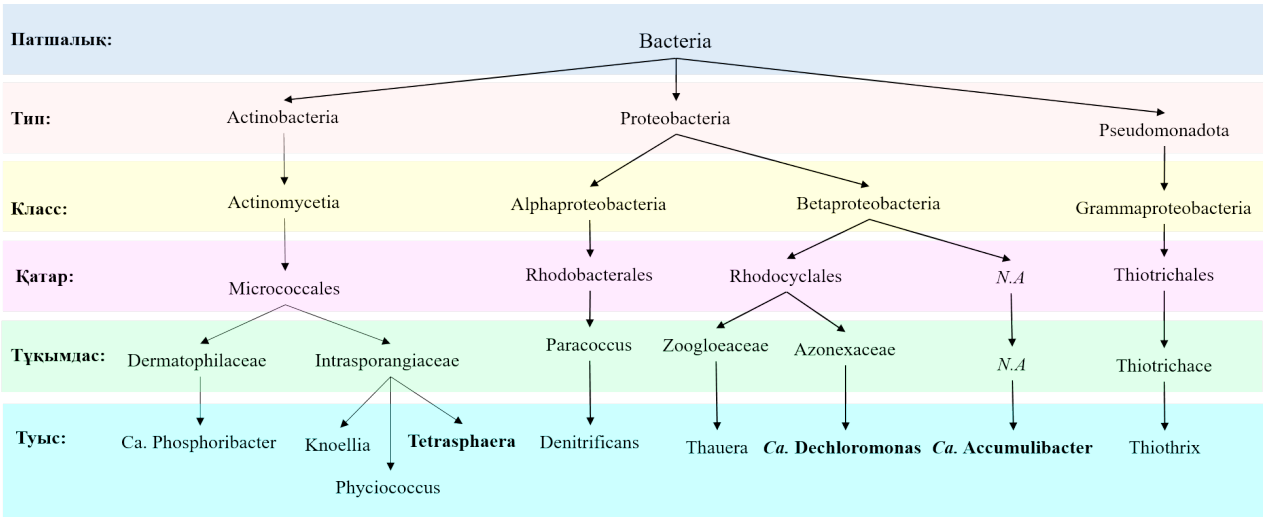
Тіркелген ПЖО-дің ішінде *Candidatus* Accumulibacter, *Candidatus* Dechloromonas және *Tetrasphaera* ағынды суларды тазарту құрылыстарындағы функционалды жағынан маңыз-

ды өкілдер ретінде бөлініп шықты (Сурет 1) (Dueholm et al., 2022). Бұл микроорганизмдер әртүрлі географиялық аймақтар мен технологиялық режимдегі тазарту қондырғыларында жиі анықталады және салыстырмалы түрде саны жағынан көптеу болып келеді. Олардың кең таралуы кездей соқ емес. Биологиялық Р-ды жою процесстерінде аталған туыстардың үстемдік етуі олардың осы ортаға жақсы бейімделгенін көрсетеді. Олар өзгермелі экологиялық жағдайларда да Р-ды тұрақты және тиімді жинақтай алады. Осы қасиеті тазарту жүйелерінің сенімді жұмыс істеуін қамтамасыз ететін негізгі фактор болып табылады.

Ca. Accumulibacter алғашқы анықталған ПЖО болып, кейіннен бұл туыс I және II типтерге жіктелген болатын. Тип I-де A-C кластерлері, тип II-де A-G кластерлері бар, бұл жіктеу *ppk1* геніне негізделген (Baek & Lee, 2024; Zhao et al., 2024). 2023 жылы жаңа *Ca.* Accumulibacter геномдары III тип ретінде классификацияланды (Wang et al., 2023). Бұл организмдер негізінен зертханалық биореакторларда анықталғандықтан, қазіргі уақытта ағынды суларды тазартумен байланысты ПЖО талдауында қарастырылып жүрген жоқ. Бірақ та олардың диметилсульфоксидтен энергия алу қабілетінің ерекше екенін атап өтуіміз маңызды болып табылады (Wang et al., 2023). Осыған байланысты *Ca.* Accumulibacter III типін жоғры концентрациядағы диметилсульфоксид пен Р-ды өңдейтін толық көлемді тазарту құрылыстарына мақсатты түрде енгізу немесе табиғи түрде байыту мүмкіндігі бар (Wang et al., 2023). Ілгерідегі жүргізілген филогенетикалық зерттеулере 16S рРнқ зондтары қолданылған. Соның нәтижесінде GRC түнбасында полифосфат жинақтаған Accumulibacter бактерияларының күлгін түсті кластерлері анықталған болатын (Сурет 2) (Crocetti et al., 2000). Бұл түнбалар биомассасындағы PO_4-P үлесі 15%-дан асатын және жоғары тиімділікпен Р шығаратын ПЖО деп болжанған үлгілерден алынған. Осы талдаулар көрсеткендей, Accumulibacter тобының полифосфат жинақтау қабілеті олардың ағынды сулардан Р-ды тиімді жоюдағы негізгі рөлін анықтайды. Сонымен қатар, біздің ойымызша, алынған нәтижелер бұл микроорганизмдердің әртүрлі экологиялық жағдайларға бейімделу қабілеті жоғары екендігін және ПЖО қауымдастығының құрылымы түнба сипаттамаларына тікелей тәуелді болуы мүмкін екендігін көрсетеді.

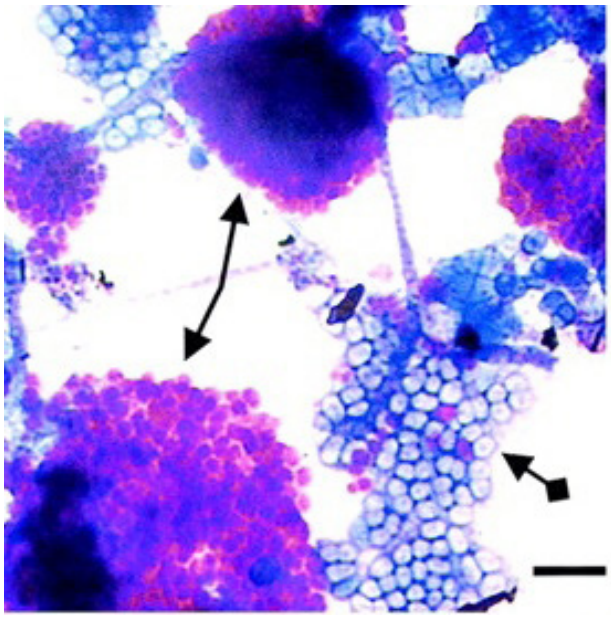
1-сурет

ПЖО-дің таксономиялық жіктелуінің (тоғыз туысының) визуалды сызбасы көрсетілген. Бұл жіктеу NCBI (National Center for Biotechnology Information) таксономия деректер базасындағы ақпаратқа негізделген. N.A – Not Assigned (жіктелуі анықталмаған)



2-сурет

SBR зертханалық реакторындағы Accumulibacter бактерияларының байытылған культураларынан алынған метилен көгімен боялған түнбаның микрофотосуреті. Стандартты жебелермен белгіленген күлгін түсті жасуша шоғырлары полифосфатты қамтиды. Ромб тәрізді жебелермен белгіленген көк түсті жасушаларда полифосфат жоқ. Масштабтық сызық 6 микронға сәйкес (Crocetti et al., 2000).

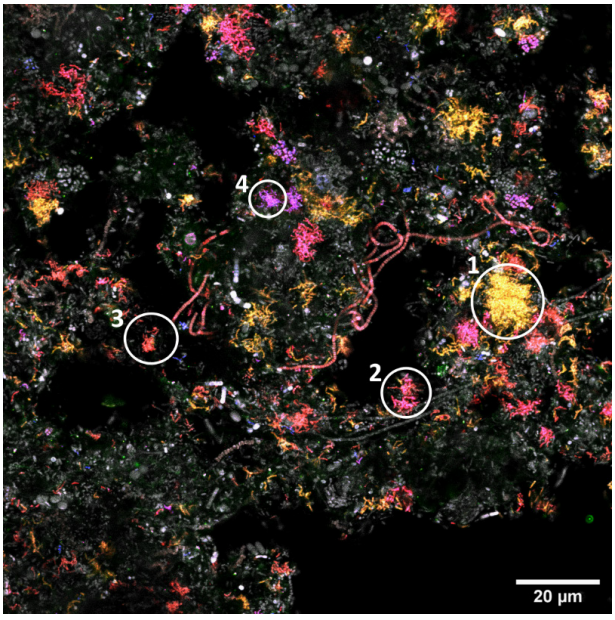


Қазіргі таңда *Tetrasphaera* туысының бірнеше кластары бар, олардың кей біреуі таза мәдениетте әлі өсірілмеген. Дегенмен кей бірі метагеномдық талдаулар арқылы анықталған. Сонымен қатар, соңғы зерттеулер *Tetrasphaera* туысы өкілдерінің метаболикалық жолдары Accumulibacter сияқты классикалық ПЖО-ден едәуір ерекшеленетінін көрсетті. Атап айтқанда, олардың Р-ды жинақтау қабілеті тек полифосфат синтезімен ғана шектелмей, органикалық субстраттарды кең ауқымда пайдалануымен де байланысты болуы мүмкін. Алайда, олардың экожүйедегі нақты рөлі мен белсенділігі әлі де толық ашылмаған және қосымша молекулалық-биологиялық зерттеулерді қажет етеді. Дегенмен, біздің ойымызша, айтылған ерекшелік *Tetrasphaera* туысын ағынды суларды биологиялық тазарту жүйелерінде маңызды топ ретінде қарастыруға негіз болады деп есептейміз.

Осы бағыттағы алғашқы зерттеулердің бірінде полифосфаттарды жинақтай алатын үш актинобактерия изоляты анықталып, кейіннен оларға осы *Tetrasphaera* туысы атауы берілген болатын (Baek & Lee, 2024). Алғашында *Tetrasphaera* туысына сегіз түр кіргізілді: *australiensis* (штамдар Ben 109 және Ben 110), *japonica* (штамм T1-X7) (Dueholm et al., 2022), *elongata* (штамдар Lp2 және ASP12) (Chen et al., 2024; Watanabe et al., 2020), *jenkinsii, veronensis, vanveenii* (Yang et al., 2026), *duodecadis* (Baek & Lee, 2024) және *remsis* (Daims et al., 1999). Кейінгі зерттеулер барысында жаңа *Tetrasphaera* түрлері сиппатталып, бұл туыс үш кластерге бөлінді. Кластерлер 1 және 2 жоғарыда аталған сегіз түрді қамтыса, кластер 3 тек табиғи ортадан алынған реттіліктерді қамтыды (Wang et al., 2023). Алайда соңғы филогенетикалық талдаулар әртүрлі түрлерді қайта жіктеуге алып келді. Масалы *Tetrasphaera elongata* және *Tetrasphaera duodecadis-Pgyciococcus* туысына ауыстырылған, ал *Tetrasphaera remsis* қазір *Knoellia remsis* деп жіктеледі (Seshadri et al., 2022; Oren & Garrity, 2020). Сонымен қатар, кластер 3-тегі *Tetrasphaera* екі түрлі туысқа жатқызылады, яғни олар: Ca. Phosphoribacter және Ca. Lutibacillus (Mino et al., 1994). Және де кластер 1 және 2-ге екі жаңа түр енгізілді: *Tetrasphaera hjor* 1-ге, ал *Tetrasphaera aved* кластер 2-ге қосылды (Сурет 3) (Mino et al., 1994).

3-сурет

Толық ауқымды белсенді түнбада Tetrasphaera-мен байланысты әртүрлі туыстардың көптүсті FISH-микрографы. № 1, сары түсті -Ca. Phosphoribacter baldrii (Phos1260-23S-Pbr1 зондымен, Atto 488). № 2, қызғылт түсті- Ca. Phosphoribacter hodrii (Phos601 зондымен, Dy-681). №3, қызғылт сары түсті- Tetrasphaera (туыстардың көпшілігі Tetra183 зондымен, Atto 532). №4, күлгін түсті – Ca. Lutibacillus (Luti617 зондымен, Atto 594). Барлық бактериялар (сұр түспен) EUBmix зондымен (Atto 633) нысанаға алынды.



Сонымен, *Tetrasphaera* туысы алғашқы ашылуынан бастап қазіргі кездегі филогенетикалық қайта жіктеу кезеңінен өтті. Осылайша, біздің тұжырымымыз бойынша, *Tetrasphaera* туысының таксономиялық өзгерістерін әрі қарай тереңрек зерттеу оның Р-ды биологиялық жою жүйелеріндегі финкционалдық рөлін нақтылауға жол ашады.

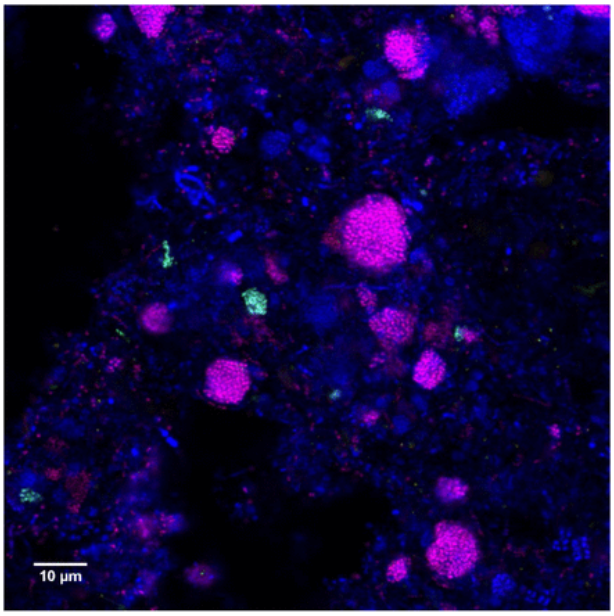
Келесі туыс ол *Dechloromonas* туысы 1999-2000 жылдары алғаш рет сипатталған болатын. Алғашқы зерттеулерде бұл бактериялардың β-протеобактериялар тобына жататыны белгілі болды. Олар хлорорганикалық қосылыстарды тотықтыру арқылы энергия алу қабілетімен сипатталды. Біздің ойымызша, осы сипаттамалар *Dechloromonas* туысының тек хлорорганикалық қосылыстарды ыдыратуда ғана емес, сонымен қатар ағынды сулардағы Р айналымына қатысу мүмкіндігін де жан-жақты зерттеудің маңыздылығын көрсетеді деп есептейміз. Ал фосфатты жинақтау қасиеті аталмыш штамдарда алғаш рет 2005 жылы анықталған болатын (Nielsen et al., 2019). Осы жаңалық оларды ағынды суларды биологиялық тазартудағы функционалды маңызды организмдер қатарына қосқан болатын. Кейінгі зерттеулер нақты ПЖО ретінде екі түрді боліп көрсетті, олар *Ca.* Dechloromonas phosphoritropha және *Ca.* Dechloromonas phosphorivorans (Petriglieri et al., 2021). Бұл бактериялар таза мәдениетте әлі өсірілмегендіктер олар *Candidtus* мәртебесін иеленген болатын. Бұл мәртебе ресми түрде таза культурада расталмаған организмдерге беріледі (Petriglieri et al., 2021).

Petriglieri және әріптестері 16S рРНҚ генін секвенирлеу мен *in situ* флуоресценттік гибридизация (FISH) әдістерін пайдаланып, Даниядағы және басқа елдердегі ағынды суларды тазарту құрылыстарында *Dechloromonas* туысының таралуын зерттеген болатын. Фиксацияланған белсенді түнба үлгілеріне арнайы зондтарды қолдану нәтижесінде *Ca. D.* phosphatis және *Ca. D.* Phosphovora түрлеріне жататын жасушалардың морфологиясы анықталған. Бұл микроорганизмдер сәйкесінше 1,4 х 1,2 мкм және 1,2 х 0,8 мкм өлшеміндегі таяқша тәрізді жасушалардан тұрады және көбіне сфералық микрокологиялар түрінде кездеседі (Сурет 4) (Petriglieri et al., 2021).

Dechloromonas туысының өкілдері алғашында денитрификация үдерісіне қатысатын және хлоорганикалық қосылыстарды ыдыратын бактериялар ретінде сипатталған болатын. Кейіннен олардың фосфат жинақтау қабілеті анықталып, бұл микроорганизмдердің ағынды суларды биологиялық тазарту жүйелеріндегі маңызды фосфат жинақтаушы организмдер қатарына жататыны көрсетілді. Біздің ойымызша, осы деректер *Dechloromonas* туысының метаболикалық мүмкіндіктері әлі де толық ашылмағанын және олардың экожүйедегі көпқырлы рөлін тереңірек зерттеу қажет екенін айқындайды.

4-сурет

Ағынды суларды тазарту құрылыстарында кең таралған Dechloromonas туысының екі өкіліне арналған композитті FISH микросуреттер. Ca. D. phosphatis (BETL135, Cy3, қызыл түсті) және Ca. D. Phosphovora (Dech443, FLUOS, жасыл түсті)



ПЖО-дің метаболикалық әртүрлілігі

ПЖО-дің Р-ды жинақтау қабілеті ортақ қасиет болғанымен, олардың метаболикалық процесстері мен энергия алмасу механизмдері әртүрлілігімен ерекшеленеді. Яғни, ПЖО Р-ды жинақтайтыны белгілі, алайда олардың метаболиттік жолдары мен энергия алмасу механизмдері бір-бірінен айтарлықтай ерекшеленеді. Ал бұл айырмашылықтар көміртек көздерін пайдалану тәсілдерімен, анаэробты және аэробтыжағдайларға бейімделу қабілетімен анықталады. Сондай-ақ PolyP, гликоген және РНА алмасуының өзіндік ерекшеліктері де метаболиттік алуантүрлілікті қалыптастыруы мүмкін. Бұл метаболиттік айырмашылықтар тек теориялық маңызға ғана ие емес, сонымен қатар олар ПЖО-дің тұрақтылығына және Р-ды жою тиімділігіне тікелей әсер етеді. Сондықтан да біз ПЖО ме-

таболизмін тереңрек зерттеу ағынды суларды тазарту технологияларын жетілдірудің ғылыми негізін құрайды деген сенімдеміз.

Жалпы, метаболизм түрғысынан алып қарағанда, *Ca.* Acumulibacter, *Ca.* Dechloromonas және *Ca.* Phosphoribacter Эмбден-Мейерхоф жолы арқылы гликолиз жүргізе алатыны белгілі. Ал *Tetrasphaera, Knoellia* және *Phycicoccus* организмдерінің жағдайы бұдан кішкене өзгешерек. Олардың геномында 6-фосфофрутокиназа немесе АДФ-тәуелді фосфофрутокиназа ферменттері болмайды. Ал аталған ферменттер Эмбден-Мейерхоф жолында D-фруктозо-6P-ның D-фруктозо-1,6P-ға фосфорлануын қамтамасыз етеді. Демек, бұл үш организм классикалық гликолиздің негізгі сатысын жүзеге асыра алмайды. Біздің болжауымыз бойынша, көміртек алмасуындағы осы ерекшелікті өтеу үшін олар баламалы метаболиттік жолдарды пайдалануы мүмкін.

Зерттеулер барлық ПЖО-дің нитраттар мен нитриттерді ассимиляциялық жолмен тотықсыздандыра алмайтынын көрсетеді. Бұл олардың аталған молекулалардағы азотты жасушалық синтез үшін пайдалана алмайтынын білдіреді. Сонымен бірге, барлық ПЖО-де ортақ метаболиттік қабілеттер де бар. Олардың барлығы пируватты тотықтыру, цитрат циклі және пентозофосфат жолы бойынша жұмыс істей алатындығын көрсетеді. Рибозо-P-рибосфокиназаның биосинтезі де барлық ПЖО-де сақталған. Осылайша, метаболикалық айырмашылықтарға қарамастан, ПЖО-ге тән ортақ биохимиялық жолдар олардың фосфорды тиімді жинақтау қабілетінің негізін құрайтынын көруімізге болады.

3.3 PolyP алмасуы және P тасымалы

ПЖО-дің P-ды жинақтау қабілеті негізінен PolyP синтезі мен ыдырауын қамтамасыз ететін метаболикалық жүйелерге тәуелді болып келеді. Бұл процестер жасушаішілік P алмасуын реттеп қана қоймай, сонымен қатар микроорганизмдердің әртүрлі экологиялық жағдайларға бейімделуінде маңызды рөл атқарады. Сондықтан PolyP алмасуы мен фосфат тасымалына қатысатын гендер мен ферменттік жүйелерді зерттеу ПЖО физиологиясын түсінудің негізгі бағыттарының бірі болып отыр.

Микроорганизмдерде PolyP метаболизмі оның синтезін, ыдырауын және жасушаішілік P тасымалын реттейтін гендер жиынтығымен қамтамасыз етіледі. Бұл үдерісті полифосфаткиназалар, анықрағы PPK1 және PPK2 катализдейді (Nielsen et al., 2019). Негізінен екі фермент те функциясы жағынан ерекшеленеді. Мысалы, PPK1 әртүрлі бактерияларда және эукариоттарды кездесетін ерігіш фермент және ол нуклеозидтрифосфаттардан PolyP синтезін жүзеге асырады. Ал PPK2 болса көбінесе бактерияларға тән және мембранамен байланысқан фермент болып табылады. Оның қызметі өзгешерек, яғни PPK2 PolyP-ты нуклеозидмоно- немесе дифосфаттарды, атап айтқанда AMP, DMP және GDP-ны фосфорилациялау үшін пайдаланады (Li et al., 2025; Neville et al., 2022). Осылайша, PPK1 және PPK2 ферменттерінің функциялық ерекшеліктерін зерттеу ПЖО-дің P-ды жинақтау механизмдерін тереңірек түсінуге және оларды тиімді пайдалануға мүмкіндік береді деп болжаймыз.

Жалпы алғанда, PolyP гидролизі ПЖО-де анаэробты жағдайда жүреді. Бұл процесс келесідей ферменттік жол алқыры жүреге асады: PPK кері реакциясы, экзополифосфатазалар (PPX) және эндополифосфатазалар (Valverde-Pérez et al., 2016; Zhong et al., 2018). PPK кері бағытта жұмыс істеген кезде PolyP құрамындағы энергияны пайдаланып, АТФ және ГТФ синтездей алады (Zhong et al., 2018). Осылайша, полифосфат жасуша үшін тек P қоры ғана емес, сонымен қатар энергия көзі ретінде де қызмет ететінін байқауға болады. Ал PPX ферменті PolyP тізбегінің үштарынан бейорганикалық фосфаттарды біртіндеп бөліп шығарады. Бұл механизм өз кезегінде жасушаға қаджет болған жағдайда P-ды реттелген түрде босатуға мүмкіндік береді. Ал эндополифостатазалардың әсер ету механизмі кішкене өзгешерек жүреді. Олар PolyP тізбегін ішкі бөліктерінен үзіп, қысқа тізбекті PolyP немесе пирофосфат (PPi) молекуларын түзеді (Zhong et al., 2018). Сондықтан бұл ферменттер PolyP құрылымын жылдам қайта ұйымдастыруға қатысады деп есептеледі. PolyP ыдырауы негізінен тек гидролиз арқылы ғана шектелмейді. Кейбір жағдайдарда фосфат топтары арнайы фосфотрансферазалар арқылы әртүрлі акцептор молекулаларына тасымалданады, бұл энергияға бай фосфоангидридтік байланыстардың сақталуына мүмкіндік береді (Zhong et al., 2018). Мұндай мехнизмдер энергияны тиімді пайдалануға мүмкіндік береді. Мысалы, PAP ферменті AMP фосфорлауға қатысса, PPGK ферменті глюкозаны PolyP есебінен фосфорлайды (Schoeppe et al., 2024). Сонымен қатар, PPGK-ның субстаттық ерекшелігі кең болып келеді, себебі ол тек глюкозамен ғана емес, басқа да көмірсулармен әрекеттесе алады (Guedes da Silva et al., 2020). Біздің ойымызша, дәл осы метаболикалық икемділікті

ПЖО-дің әртүрлі орта жағдайларына бейімделуіне және фосфорды жинақтау тиімділігін сақтап қалуына ықпал етеді.

Аталған механизмдердің жүру жолы организм түріне байланысты өзгереді. Мысалы, *Ca.* Acumulibacter және *Ca.* Dechloromonas-та үдеріс АДФ арқылы жүрсе, Ал *Tetrasphaera, Knoellia* және *Phycicoccus*-та болса фосфорлану қанттар арқылы жүзеге асады.

Осылайша, Р тасымалдаушылары ПЖО-дің Р сіңіру қабілеінде шешуші рөл атқаратыны түсінікті болды. Жалпы алғанда екі негізгі жүйе бар, біріншісі- төмен аффинді PIT, екіншісі -жоғары аффинді PstSCAB (Zhang et al., 2015). PstSCAB жүйесі Р концентрациясы төмен болған жағдайда ерекше тиімді жұмыс жасаса, ал PIT NA^+ немесе H^+ иондарына тәуелді симпортер болып табылады (Zhang et al., 2015). Анаэробты жағдайда PIT арқылы Р мен катиондар бір мезгілде шығарылады. Бұл электрохимиялық градиент түзіп, ацетат сияқты көміртек көздерінің сіңірілуін жеңілдетсе, ал геномдық талдаулар *pit* генінің барлық ПЖО-де сақталғанын көрсетеді (Cardona et al., 2025). PstSCAB кластері барлық түрлерде кездеспегенімен, жалпы алғанда жоғары деңгейде сақталған. Алайда, *pit* гені ПЖО-ға ғана емес, басқа да микроорганизмдерде де кеңінен таралған.

Органикалық субстраттардың тасымалы

Геномдық талдаулар барлық ПЖО-де ABC тасымалдаушыларының бар екенін анықтады. Атап айтқанда, бұл микроорганизмдерде аминқышқылдарын тасымалдауға қатысатын LivKHMGF және полярлы аминқышқылдарының тасымалдануын қамтамасыз ететін PaSPA жүйелері анықталған. Бұл ПЖО-дің азот көздерін тиімді игеру қабілеті эволюциялық түрғыдан жақса сақталғанын көрсетеді.

Сонымен қатар, *Ca.* Accumulibacter, *Ca.* Dechloromonas және *Ca.* Phosphoribacter геномдарында липополисахаридтердің биосинтезіне жауап беретін rfbAB гендері табылған. Бұл аталған микроорганизмдердің жасуша қабығының түзілуінде ортақ молекулалық механизмдер қолданылатынын білдіреді. Дегенмен, *Ca.* Phosphoribacter геномында липополисахаридтерді жасуша сыртына тасымалдауға қажетті lptFGB гендері анықталмаған. Мұндай ерешелік оның жасуша қабығының құрылысы немесе липополисахаридтердің тасымалдану жолдары басқа ПЖО-ге қарағанда өзгеше болуы мүмкін екенін көрсетеді. Қорытындылай келе, бұл айырмашылық *Ca.* Phosphoribacter-дің белгілі бір экологиялық жағдайларға бейімделуіне ықпал ететін маңызды эволюциялық ерекшеліктердің бірі болуы мүмкін деуге болады.

Негізінен *Ca.* Accumulibacter мен *Ca.* Dechloromonas қоспағанда, көптеген ПЖО нуклеозидтерді (nupABC, bmpABC), қарапайым және күрделі қанттарды (ssSPA, gguAB, msSPA, chvE, sugC) тасымалдауға қабілетті. Бұл *Tetrasphaera*-ның әртүрлі көміртек көздерін (ашытқы экстракты, пептон, глюкозаб ерітілген крахмал) пайдалану қабілетімен және *Ca.* Accumulibacter-тің глюкозаны сіңіру әлеуетімен сәйкес келеді (Ziliani et al., 2023).

Барлық ПЖО-де электрохимиялық градиент энергиясын пайдаланатын тасымалдаушы жүйелер кездеседі. Олардың ішінде катион/ацетат симпортері ActP мен малонат-протон MdcF ерекше қызығушылық тудырады, себебі бұл ақуыздар көміртек көздерін жасушаға тасымалдау кезінде тікелей АТФ шығынын қажет етпейді. Бұл микроорганизмдер үшін энергияны үнемдеудің тиімді механизмі болып табылады. Аталған тасымалдаушылар сыртқы ортадан органикалық қосылыстардың сіңірілуін қамтамасыз етеді. Әсіресе, анаэробты жағдайда *Ca.* Accumulibacter және *Ca.* Dechloromonas өкілдері ацетат пен пропионат сияқты қысқа тізбекті май қышқылдарын осы жүйелер арқылы жасушаға қабылдайды (Albertsen et al., 2016). Мұндай қабілет олардың оттегі шектеулі ортада да белсенді метаболизм жүргізуіне мүмкіндік береді. Қысқа тізбекті май қышқылдарының тиімді тасымалдануы кейінгі энергия түзу және Р жинақтау үдерістерімен тығыз байланысты. Сондықтан ActP және MdcF сияқты тасымалдаушылар ПЖО-лардың қоршаған орта жағдайларына бейімделуінде маңызды рөл атқарады деп есептеуге болады.

Алайда кейбір *Tetrasphaera* және *Phycicoccus* түрлері қажетті тасымалдаушыларға ие бола тұра ацетатты сіңірмейді (Tomás-Martínez et al., 2022). Бұл phaC генінің және глиоксилат циклына қатысты гендердің болмауымен байланысты деп болжауда. Ата кету керек жайт, ActP тасымалдаушысы ацетатпен шектелмей, гликолат сияқты басуа субстраттарды да тасымалдай алады.

Ca. Accumulibacter және *Ca.* Dechloromonas C4-дикарбоксилаттарды тасымалдайтын жүйелерге (DcuAB, DctA, DctPQM) бай боып келеді. Бұл *Ca.* Accumulibacter-тің сукцинат сияқты ферментация өнімдерін көміртек көзі ретінде пайдаланумен сәйкес келеді (Cardona et al., 2025).

Ca. Dechloromonas-та глутаматтың тасымалы мен орталық метаболизмге қосылуы *gltS* және *gdhA* гендері арқылы жүзеге асады. *Tetrasphaera* туысы электрохимиялық тасымалдаушылардың алуан түрлі жиынтығымен ерекшеленеді. Оның құрамында қанттар, аминқышқылдары және осмопротекторлар тасымалына жауапты жүйелер бар. Бұл олардың қанттарды тұтыну және аминқышқылдарын жинақтау қабілетімен үйлеседі (Arumugam et al., 2019).

Кейбір тасымалдаушылар жекелеген түрлерге ғана тән. *Phycicoccus duodecadis*-те пролин симпортері ProP, *Knoellia remsis*-те цитозин (CodB) және бензоат (BenK) тасымалдаушылары анықталған. *Tetrasphaera* түрлері болса әртүрлі органикалық қышқылдар мен қанттарға маманданған тасымалдаушыларға ие.

Ферментация және гликоген синтезі

Ферментация және гликоген алмасуы ПЖО-дің анаэробты жағдайда энергия өндіруін қамтамасыз ететін маңызды метаболикалық үдерістердің қатарына жатады және олардың Р-ды жинақтау қабілетімен тығыз байланысты. Осыған орай, *Tetrasphaera* туысының маңызды ерекшеліктерінің бірі – оның анаэробты жағдайда да Р-ды сіңіре алу қабілеті. Бұл процесс әртүрлі органикалық қосылыстардың ферментациясы кезінде түзілетін энергия есебінен жүзеге асады (Arumugam et al., 2019). Мұндай қасиет *Tetrasphaera*-ға оттегі жетіспейтін ортада да белсенді тіршілік етуге мүмкіндік береді.

Зерттеулер көрсеткендей, *Tetrasphaera* өкілдері глюкоза мен аминқышқылдарын ферментациялап, нәтижесінде ацетат, сукцинат, лактат және этанол сияқты метаболиттер түзеді (Albertsen et al., 2016; McIlroy et al., 2016; Otieno et al., 2022). Бұл олардың органикалық заттарды пайдалану ауқымының кең екенін және энергия өндірудің бірнеше жолдарын қолдана алатынын көрсетеді. Сондықтан аталған микроорганизмдер қоршаған орта жағдайлары өзгерген кезде де метаболикалық белсенділігін сақтай алады. *Ca.* Phosphoribacter өкілдері де ферментативті метаболизмге қабілетті. Мысалы, олар аланинді пируватқа дейін ыдырата алады, ал түзілген пируватты әрі қарай ацетатқа айналдыратын толық ферментациялық жолға ие. Бұл ерекшелік олардың энергия алу стратегиясының күрделірек екенін көрсетеді. Сонымен қатар, *Phycicoccus elongata* глюкозаны ферментациялау барысында лактат түзуі мүмкін деген болжам бар. Бұл дерек әлі толық дәлелдеуді қажет еткенімен, актинобактерияларға жататын ПЖО-дің метаболикалық әртүрлілігі күткеннен де жоғары болуы мүмкін екенін аңғартады. Осылайша, ферментациялық қабілеттердің мұндай алуантүрлілігі аталған микроорганизмдердің Р-ды жинақтау тиімділігіне және әртүрлі экологиялық жағдайларға бейімделуіне тікелей әсер етеді.

Сукцинат пен ацетат өндіру қабілеті трикарбон қышқылдары циклі мен ацетаткиназа арқылы расталады. Алайда жалғыз ген ферментация қабілетін дәлелдеуге жеткіліксіз, өйткені ола ферментацияланбайтын геномдарда да кездесе береді. Алайда, өкінішке орай, *Ca.* Accumulibacter мен *Ca.* Dechloromonas-та ферментация қабілеті әзірге сипатталмаған.

Биологиялық тазарту жүйелерінде кездесетін барлық ПЖО өкілдері гликоген синтездеуге қабілетті. Дегенмен, бұл үдерісті жүзеге асыратын ферменттік жүйелердің құрамы мен ұйымдасуы әртүрлі микроорганизмдер арасында өзгешелік көрстуі мүмкін. Гликоген биосинтезінің классикалық жолы үш негізгі ферменттің қатысуымен жүреді, олар глюкозо-1-фосфат аденилилтрансфераза (GlgC), АДФ глюкозоспецификалық гликогенсинтаза (GlgA) және тармақтаушы фермент (GlgB). Бұл ферменттер өзара үйлесімді жұмыс істеп, жасушадағы көміртек қорын жинақтауға мүмкіндік береді. Алдымен GlgC глюкозо-1-фосфаттан АДФ-глюкоза түзеді, кейін осы қосылысты GlgA пайдаланып, оны өсіп келе жатқан гликоген тізбегіне қосады. Соңғы кезде GlgB ферменті гликоген молекуласында тармақтар түзіп, оның күрделі әрі ықшам құрылымының қалыптасуын қамтамасыз етеді (Saunders et al., 2016). Нәтижесінде микроорганизмдер көміртекті тиімді сақтап, оны қажет болған жағдайда энергия көзі ретінде пайдалана алады.

Ca. Accumulibacter және *Ca.* Dechloromonas гликогенді GlgCAB жолы арқылы синтездейді. *Tetrasphaera, Ca.* Phosphoribacter, *Knoellia* және *Phycicoccus* болса тізбек ұзартуға қажетті GlgA ферментіне ие емес. Бұл олардың гликогенді мүлдем синтездей алмайтынын білдірмейді. Баламалы жол арқылы альфа-мальтозо-1-фосфатсинтаза (GlgE) мальтозаны ұзартып гликоген түзеді (Terashima et al., 2016). Демек, *Tetrasphaera, Ca.* Phosphoribacter, *Knoellia* және *Phycicoccus* мальтозаны мономер ретінде пайдаланып гликоген снтездеуге қабілетті деп болжауға негіз бар.

Гликоген катаболизмінде GlgP және Amy ферменттері шешуші рөл атқарады (Terashima et al., 2016). GlgP гликогендегі глюкозалық байланыстарды фосфоролиз арқылы үзіп, глюко-

зо-1-фосфат түзеді. Тармақсыздандырушы фермент Amy болса тізбектегі тармақтарды жойып, гликогеннің толық ыдырауын қамтамасыз етеді (Terashima et al., 2016). GlgP ферментінің барлық ПЖО туыстарында сақтаулы олардың гликогенді көміртек көзі ретінде пайдалана алатынын дәлелдейді. Туыстар арасында белгілі бір еркешеліктер де байқалады. *Ca.* Phosphoribacter гликогенді мальтоза, мальтотриоза және мальтотетраоза сияқты қысқа олигосхаридтерге ыдырата алатын жалғыз туыс болып табылады (Ziegler et al., 2016). Гликогенді мальтозаға бөлетін бета-амилаза ферменті тек *Tetrasphaera hjor*-да ғана анықталған.

Осылайша, гликоген катаболизмінің негізгі механизмдері барлық ПЖО-ге ортақ болғанымен, жекелеген туыстарда кездесетін ферменттік ерекшеліктер олардың көміртек қорын пайдалану стратегияларының әртүрлі екенін көрсетеді.

Полигидроксиалканоаттардың метабиолизмі

Полигидроксиалканоаттар (ПГА) ПЖО-да көміртек пен энергия қоры ретінде қызмет ететін маңызды жасушаішілік қосылыстардың бір болып табылады. Олардың синтезі көбіне көміртек көздері жеткілікті болған жағдайда, әсіресе анаэробты фазада жүреді және бұл үдеріс көбінесе PolyP алмасуымен қатар жүзеге асады. Түзілген ПГА кейінгі кезеңдерде микроорганизмдердің энергия қажеттілігін өтеуге жұмсалады. Мысалы, *Ca.* Accumulibacter сияқты аэробты ПЖО өкілдері ПГА-ды аэробты жағдайда көміртек көзі ретінде пайдаланса, денитрификациялаушы ПЖО-де бұл қосылыстар анаэробты жағдайда гидролизге ұшырайды (Li et al., 2025; Abeysiriwardana-Arachchige et al., 2021). Осылайша, ПГА әртүрлі физиологиялық жағдайларда энергия мен көміртекті сақтаудың әмбебап механизмі ретінде қызмет етеді. Анаэробты фазада ацетат пен гликоген алдымен ацетил-КоА-ға ыдырайды. Кейін бұл аралық өнімдер ПГА синтезіне бағытталады. Ал аэробты жағдайда жиналған ПГА қайтадан ыдырап, гликоген түзілуіне қажетті көміртек көзі ретінде пайдаланылады (Adam et al., 2018). Бұл ПЖО-де көміртек ағындарының өзара тығыз байланыста екенін көрсетеді. ПГА синтезіне қажетті қалпына келтіру күшінің маңызды бөлігі Энтнер-Доудоров жолы арқылы гликогеннің ыдырауы нәтижесінде қамтамасыз етіледі. Сондықтан гликоген мен ПГА алмасуы бір-бірімен тығыз байланысқан метаболикалық жүйе ретінде қарастырылады. ПГА биосинтезіне қатысатын негізгі ақуыздар *phaC, phaA, phaB, phaG* және *phaJ* гендерінен тұратын гендік кластермен кодталады (Chen et al., 2022). Бұл гендердің әрқайсысы әртүрлі субстраттардан ПГА мономерлерін түзуге қатысатын ферменттердің синтезін бақылайды. Атап айтқанда, *phaA* және *phaB* ацетил-КоА-дан, *phaG* май қышқылдарынан, ал *phaJ* липидтерден бастапқы мономерлердің түзілуін қамтамасыз етеді (Lin et al., 2021). Түзілген мономерлер кейін ПГА-синтаза қызметін атқаратын *phaC* ферментінің көмегімен полимерленеді. Осыған байланысты *phaC* генінің болуы көбіне микроорганизмнің ПГА синтездеу қабілетін бағалайтын маңызды молекулалық маркер ретінде қарастырылады (Maszenan et al., 2022). Жоғарыда айтылғандарды қорытындылай келе, ПГА алмасуының тиімділігі ПЖО-дің Р-ды жинақтау қабілетімен қатар олардың қоршаған орта жағдайлары өзгерген кезде тіршілікке бейімделу мүмкіндігін де айқындайды деп айтуға болады.

Сонымен *Ca.* Accumulibacter және *Ca.* Dechloromonas *phaC, phaA, phaB, phaG* және *phaJ* гендеріне ие. Бұл олардың ацетат пен липидтерді ПГА синтезінде субстрат ретінде пайдалана алатынын көрсетеді. Ал *Tetrasphaera, Ca.* Phosphoribacter, *Knoellia* және *Phycicoccus* болса *phaB, phaJ* және *phaC* гендерінен айрылған. Бұл генетикалық ерекшелік *Tetrasphaera*ның ПГА өндіре алмайтыны туралы эксперименттік деректермен сәйкес келеді. ПЖО арасында ерекше қызығушылық тудыратын түрлердің бірі – *Ca. Phosphoribacter hodrii*. Оның геномында *phaC* генінің анықталуы бұл микроорганизмнің ПГА синтездеуге қабілетті болуы мүмкін екенін көрсетеді. Алайда түзілетін ПГА түрі пайдаланылатын көміртек көзіне тікелей тәуелді. Мысалы, полигидроксибутират (ПГБ) тек ацетат субстраты болған жағдайда синтезделеді. Ал полигидрокси-2метилвалераттың (ПГ2МВ) түзілуі пропионаттың болуымен байланысты (Skennerton et al., 2015). Бұл әртүрлі көміртек көздерінің ПГА құрамына айтарлықтай әсер ететінін көрсетеді. Кейбір ПГА түрлерінің синтезі үшін бірнеше субстраттың бір мезгілде қатысуы қажет. Мәселен, полигидроксивалерат (ПГВ) пен полигидрокси-2-метилбутираттың (ПГ2МБ) түзілуі ацетат пен пропионаттың қатар болуын талап етеді (Skennerton et al., 2015). Сондықтан ПГА құрамының өзгеруі микроорганизмнің қоршаған ортадағы қолжетімді көміртек көздеріне бейімделу қабілетін көрсететін маңызды метаболикалық белгі ретінде қарастырылуы мүмкін.

PGA-деполимераза ферменті, *phaZ* генімен кодталатын, суда ерімейтін ПГА-ны ерігіш 3-гидроксиалкан қышқылдарына гидролизденуде маңызды рөл атқарады(Skennerton et al., 2015). Бұл ферменттер ортақ тізбектер мен субстраттық преференцияларға ие емес (Almanassra et al., 2021; Morohoshi et al., 2020). KEGG-те сипатталған *phaZ* гендерінің арасында поли(3-гидроксиоктаноат) деполимеразасы тек ПАГ-та, яғни тазарту үшін маңызды түрлерде кездеседі. Сонымен қатар, бұл фермент тек *Ca.* Accumulibacter класы IIC шегінде кездеседі. *Ca.* Dechloromonas-та *phaZ* генінің болмауы бұрынғы зерттеу нәтижелерімен сәйкес келеді. Дегенмен, ПГА-ның ыдырауы осы туыстарда тіркелген, сондықтан, *Ca.* Accumulibacter және *Ca.* Dechloromonas басқа ПГА деполимеразаларына ие болуы мүмкін, олардың құрылымы KEGG-те сипатталғандардан айтарлықтай ерекшеленеді немесе олар ПГА-ны ыдыратудың баламалы жолдарын пайдалануы мүмкін.

ПЖО-дің денитрификация қабілеті

Денитрификация – деп азот қосылыстары, мысалы, нитрат немесе нитрит, электрон акцепторлары ретінде пайдаланылатын тыныс алу процессін айтады (Amann et al., 2018). Денитрификация процесі бірнеше кезеңдер мен ферменттерді қамтиды. Бірінші кезең нитратты (NO_3^-) нитритке (NO_2^-) дейін нитратредуктазалар арқылы қалпына келтіруді қамтиды. Нитратредуктазалардың үш түрі белгілі, біріншісі – периплазматикалық нитратредуктаза (ген *nap*), тыныс алу нитратредуктаза (ген *nar*) және ассимиляциялық нитратредуктада (ген *nas*) (Amann et al., 2018). Нитрат қалпына келтірілгеннен кейін, нитритредуктаза (ген *nir*) NO_2-ны азот оксидіне (NO) айналдыру реакциясын катализдейді және N_2-ні сұйық күйден газ тәріздес күйге айналдыруда маңызды рөл атқарады. Денитрификациядағы нитриттің қалпына келтірілуі екі түрлі нитритредуктазалармен, *nirK* және *nirS* гендерімен кодталатын ферменттер арқылы жүзеге асырылуы мүмкін. *nirK* гені төмен оттекті ортада кездесетін мысты ферментті кодтаса, *nirS* гені жоғары оттекті ортада кездесетін цитохром *cdl* құрамды ферментті кодтайды (Adler et al., 2022; Miao et al., 2018). Келесі қадамда нитрооксидредуктаза (ген *nor*) NO-ны закис азотына (N_2O) дейін қалпына келтіреді (Guedes da Silva et al., 2020). Соңғы кезеңде нитрооксидредуктаза (ген *nos*) N_2O-ны N_2-ге дейін қалпына келтіріп, денитрификацияны аяқтайды (Bacelo et al., 2020).

Нитратты (NO_2^-) молекулалық азотқа (N_2) дейін толық тотықсыздандыра алатын ПЖО деннитрификациялаушы фосфор жинақтаушы организмдер (ДПЖО) деп аталады (Bashar et al., 2018). Бұл микроорганизмдер Р жинақтаумен қатар, ПГА-ны гидролиздеп, оттегісіз жағдайда өсу қабілетіне ие (Bacelo et al., 2020). Алайда олардың анаэробты жағдайда Р-ды жою тиімділігі аэробты жағдаймен салыстырғанда төмен және бұл процесс шамамен екі есе баяу жүреді (Di Capua et al., 2022; Egle et al., 2016). Қазіргі уақытта ағынды суларды тазарту жүйелерінен бірнеше ДЖПО анықталған. Олардың қатарына *Paracoccus sp.* YKP-9, *Thauera sp*. SND5 және *Paracoccuss denitrificans* YCP жатады. Сонымен қатар, бастапқыда ДПЖО ретінде сипатталмаған кейбір ПЖО-де де денитрификация әлеуетінің бар екені анықталған. Сондықтан бұл бөлімде аталған микроорганизмдердің денитрификациялық қабілеттеріне қысқаша тоқтаймыз.

Knoelli remsis, Tetrasphaera aved, Ca. Accumulibacter adjunctus және *Ca.* Accumulibacter cognatus түрлерінде толық денитрификацияға қажетті гендер анықталмаған. Бұл олардың нитрат пен нитритті электрон акцепторы ретінде пайдалану мүмкіндігі шектеулі болуы мүмкін екенін көрсетеді. Соған қарамастан, ПЖО-лардың басым бөлігінде нитрат пен нитритті тотықсыздандыруға қатысатын гендер сақталған. Демек, бұл микроорганизмдердің көпшілігі белгілі бір деңгейде денитрификациялық белсенділік көрсетуге қабілетті. Нитратты тотықсыздандыру механизмдерінде де айырмашылықтар байқалады. Мысалы, *Ca.* Accumulibacter және *Ca.* Dechloromonas нитратты қалпына келтіру үшін NAP немесе NAR ферменттерін пайдалана алады, ал басқа туыстарда негізінен тек NAR ферменті кездеседі. Бұл олардың әртүрлі экологиялық жағдайларға бейімделу стратегияларының өзгеше екенін көрсетеді. Нитритті тотықсыздандыруға жауапты гендердің таралуы да біркелкі емес. nirS гені көбінесе *Ca.* Dechloromonas пен *Ca.* Accumulibacter өкілдерінде анықталса, nirK гені *Tetrasphaera, Phycicoccus* және *Ca. Phosphoribacter* туыстарында кездеседі. Негізінен мұндай айырмашылықтар ПЖО-дің төмен оттекті ортадағы тіршілік ерекшеліктерімен және денитрификация тиімділігімен тығыз байланысты болуы мүмкін.

Көптеген ПЖО-де NO мен N_2O-ны тотықсыздандыруға жауап беретін *nor* және *nos* гендері анықталмаған. Осыған байланысты олар нитрат пен нитритті соңғы электрон акцепторлары ре-

тінде пайдаланған кезде түзілетін кейбір аралық өнімдерді толық залалсыздандыра алмауы мүмкін (Skennerton et al., 2015). Сонымен қатар, *Ca.* Accumulibacter contiguous SBR-L, *Tetrasphaera japonica* және *Tetrasphaera australiensis* түрлерінде *nor* гені болғанымен, *nos* гені жоқ. Мұндай генетикалық ерекшелік аталған микроорганизмдердің дентитрификация барысында N_2O түзуіне ықпал етуі мүмкін, ал бұл қосылыс күшті парниктік газдардың бірі болып саналады (Miao et al., 2018). Дегенмен, ағынды суларды тазарту жүйелерінде ПЖО-дер жеке емес, күрделі микробтық қауымдастық құрамында тіршілік етеді. Сондықтан бір микроорганизм түзген аралық өнімдерді басқа микроорганизмдер пайдаланып, денитрификация үдерісінің толық жүруіне жағдай жасай алады (Guedes da Silva et al., 2020). Бұл өз кезегінде аталған генетикалық шектеулердің әсерін білгілі бір дәрежеде төмендетуі мүмкін.

Сонымен, *Ca.* Accumulibacter және *Ca.* Dechloromonas phosphorivorans Skiv және EsbW сияқты кейбір ПЖО-де толық денитрификация үшін қажетті барлық гендер бар. Қызықтысы, денитрификация үшін қажетті барлық гендерге ие ПЖО-дің нитраттарды қалпына келтіру үшін NAP ферменттерін пайдаланады және бұл NAR ферменттерінен тиімдірек деп саналады (Skennerton et al., 2015). Бұл деректер NAP-NAR ферментінің денитрификацияны қолдану үшін, тіпті NAR ферменті болмаған жағдайда да протондық градиентті құрудағы синергетикалық рөлін растайды. Сонымен қатар, IA класының түрлерінің толық денитрификация қабілеті эксперименталды түрде дәлелденген (Bacelo et al., 2020).

Осылайша, ағынды сулардан Р-ды жоюға қатысатын мироорганизмдер жоғары таксономиялық және метаболикалық алуантүрлілігімен ерекшеленеді. Бұл мақалада олардың шығу тегі, филогенетикалық байланыстары және Р алмасуына қатысты негізгі метаболикалық механизмдері қарастырылды. Әдеби деректерді талдау әртүрлі ПЖО топтарының Р-ды жинақтау, көміртек қорын сақтау, ферментация және денитрификация үдерістерін әртүрлі жолдармен жүзеге асыратынын көрсетті. Дегенмен, кейбір микроорганизмдердің метаболикалық әлеуеті мен ағынды суларды тазарту жүйелеріндегі нақты қызметі әлі де толық анықталмаған. Сондықтан ПЖО-дің алуантүрлілігі мен фукционалдық ерекшеліктерін одан әрі зерттеу Р-ды биологиялық жолмен жою технологияларын жетілдіруге және олардың тиімділігін арттыруға негіз болады.

Қорытынды

Қорытындылай келе, әдебиеттерді талдау нәтижелері полифосфат жинақтаушы организмдер (ПЖО) ағынды сулардан форсорды (Р) биологиялық жолмен жоюда шешуші рөл атқаратын микроорганизмдер тобы болып табылатындығы анықталды. Қазіргі зерттеулер олардың таксономиялық құрамы бұрын ойлағаннан әлдеқайда алуантүрлі екенін дәлелдеген. Сонымен қатар, заманауи деректер олардың әртүрлі туыстары Р алмасуы, көміртек қорын жинақтауы, ферментациясы мен денитрификациясы бойынша ерекшеленетінін көрсетеді. Әсіресе, Accumulibacter, *Tetrasphaera,* Dechloromonas және Phosphoribacter туыстарының метаболикалық мүмкіндіктері ПЖО-дің экологиялық икемділігі мен тазарту жүйелеріндегі маңызын айқындайды. Сондай-ақ, соңғы жылдардағы геномдық және метагеномдық зерттеулер көптеген ПЖО-дің физиологиясы мен эколюциялық байланыстары туралы жаңа мәліметтер берді. Дегенмен, кейбір түрлердің метаболикалық ерекшеліктері мен ағынды суларды тазарту үдерісіндегі нақты рөлі әлі толық анықталмаған. Сондықтан да ПЖО-дің фукционалдық алуантүрлілігін әрі қарай зерттеу Р-ды биолгиялық жою технологияларын жетілдіруге және олардың тиімділігін арттыруға мүмкіндік береді деп есептейміз. Әрі бұл білімдер су ресурстарын қорғауға және тазарту технологияларын жетілдіруге сөзсіз тікелей үлес қосады.

Қаржыландыру көзі

Бұл зерттеу Қазақстан Республикалсы Ғылым және жоғары білім министрлігінің Ғылым комитеті тарапынан қаржыландыру аясында орындалды (ИРН AP26102175).

Авторлардың үлесі

Концептуализация, А.А.Ш.; Әдістеме, Г.Н.Б., Б.К.М. және Д.Ш.Ж; Бағдарламалық қамтамасыз ету, А.М.; Формалды талдау, Н.Т.А.; Зерттеу жүргізу, А.У.Т. және З.С.С.; Деректерді басқару, Ф.Ж.А.; Мәтінді жазу, бастапқы нұсқаны дайындау, А.А.Ш., Г.Н. Б. және А.У.Т.; Мәтінді жазу, рецензиялау және редакциялау, Ф.Ж.А., А.А.Ш. және Г.Н.Б.; Жобаны әкімшілендіру, А.А.Ш.; Қаржыландыруды тарту, Г.Н.Б.

Әдебиеттер

Abeysiriwardana-Arachchige, I. S. A., Delanka-Pedige, H. M. K., Munasinghe-Arachchige, S. P., & Nirmalakhandan, N. (2021). Techno-economic optimization of phosphorous recovery in an algal-based sewage treatment system. *Bioresource Technology, 332*, 125128. https://doi.org/10.1016/j.biortech.2021.125128

Acevedo, B., Murgui, M., Borrás, L., & Barat, R. (2017). New insights in the metabolic behaviour of PAO under negligible poly-P reserves. *Chemical Engineering Journal, 311*, 82–90.

Adam, G., Mottet, A., Lemaigre, S., Tsachidou, B., Trouvé, E., & Delfosse, P. (2018). Fractionation of anaerobic digestates by dynamic nanofiltration and reverse osmosis: An industrial pilot case evaluation for nutrient recovery. *Journal of Environmental Chemical Engineering, 6*(5), 6723–6732. https://doi.org/10.1016/j.jece.2018.10.033

Adler, A., Poirier, S., Pagni, M., Maillard, J., & Holliger, C. (2022). Disentangle genus microdiversity within a complex microbial community by using a multi-distance long-read binning method: Example of *Candidatus Accumulibacter*. *Environmental Microbiology, 24*, 2136–2156. https://doi.org/10.1111/1462-2920.15947

Albertsen, M., McIlroy, S. J., Stokholm-Bjerregaard, M., Karst, S. M., & Nielsen, P. H. (2016). *Candidatus Propionivibrio aalborgensis*: A novel glycogen accumulating organism abundant in full-scale enhanced biological phosphorus removal plants. *Frontiers in Microbiology, 7*, 1033.

Almanassra, I. W., McKay, G., Kochkodan, V., Ali Atieh, M., & Al-Ansari, T. (2021). A state of the art review on phosphate removal from water by biochars. *Chemical Engineering Journal, 409*, 128211. https://doi.org/10.1016/j.cej.2020.128211

Amann, A., Zoboli, O., Krampe, J., Rechberger, H., Zessner, M., & Egle, L. (2018). Environmental impacts of phosphorus recovery from municipal wastewater. *Resources, Conservation and Recycling, 130*, 127–139. https://doi.org/10.1016/j.resconrec.2017.11.002

Arumugam, K., Bağcı, C., Bessarab, I., Beier, S., Buchfink, B., Górska, A., Huson, D. H., & Williams, R. B. H. (2019). Annotated bacterial chromosomes from frame-shift-corrected long-read metagenomic data. *Microbiome, 7*. https://doi.org/10.1186/s40168-019-0665-y

Arumugam, K., Bessarab, I., Haryono, M. A. S., Liu, X., Zuniga-Montanez, R. E., Roy, S., Waite, D. W., Singleton, C. M., Albertsen, M., Hugenholtz, P., & Williams, R. B. H. (2021). Recovery of complete genomes and non-chromosomal replicons from activated sludge enrichment microbial communities with long read metagenome sequencing. *NPJ Biofilms and Microbiomes, 7*, 23. https://doi.org/10.1038/s41522-021-00196-6

Bacelo, H., Pintor, A. M., Santos, S. C., Boaventura, R. A., & Botelho, C. M. (2020). Performance and prospects of different adsorbents for phosphorus uptake and recovery from water. *Chemical Engineering Journal, 381*, 122566. https://doi.org/10.1016/j.cej.2019.122566

Baek, S., & Lee, E.-J. (2024). PhoU: A multifaceted regulator in microbial signaling and homeostasis. *Current Opinion in Microbiology, 77*.

Bashar, R., Gungor, K., Karthikeyan, K. G., & Barak, P. (2018). Cost effectiveness of phosphorus removal processes in municipal wastewater treatment. *Chemosphere*. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.12.169

Cardona, L., Ramírez, P. N. R., Adler, A., & Holliger, C. (2025). Comparative transcription profiles of *Candidatus Accumulibacter* and *Propionivibrio* under phosphate limitation in sequencing batch reactors. *Frontiers in Microbiology, 16*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2025.1650167

Cardona, L., Saini, J. S., Rodilla Ramírez, P. N., Adler, A., & Holliger, C. (2025). Multiple extracellular polymeric substance pathways transcribed by Accumulibacter and the flanking community during aerobic granule formation and after influent modification. *Applied and Environmental Microbiology*. https://doi.org/10.1128/aem.01769-24

Chen, L., Chen, H., Hu, Z., Tian, Y., Wang, C., Xie, P., Deng, X., Zhang, Y., Tang, X., Lin, X., Li, B., Wei, C., & Qiu, G. (2022). Carbon uptake bioenergetics of PAOs and GAOs in full-scale enhanced biological phosphorus removal systems. *Water Research, 216*, 118258. https://doi.org/10.1016/j.watres.2022.118258

Chen, L., Deng, X., Xie, X., Wang, K., Chen, H., Cen, S., Huang, F., Wang, C., Li, Y., Wei, C., & Qiu, G. (2024). *Candidatus Thiothrix phosphatis* SCUT-1: A novel polyphosphate-accumulating organism abundant in the enhanced biological phosphorus removal system. *Water Research, 267*, 122479. https://doi.org/10.1016/j.watres.2024.122479

Crocetti, G. R., Hugenholtz, P., Bond, P. L., Schuler, A., Keller, J., Jenkins, D., & Blackall, L. L. (2000). Identification of polyphosphate-accumulating organisms and design of 16S rRNA-directed probes for their detection and quantitation. *Applied and Environmental Microbiology, 66*(3), 1175–1182. https://doi.org/10.1128/AEM.66.3.1175-1182.2000

Cydzik-Kwiatkowska, A., & Zielinska, M. (2016). Bacterial communities in full-scale wastewater treatment systems. *World Journal of Microbiology and Biotechnology, 32*.

Cyprowski, M., Stobnicka-Kupiec, A., Ławniczek-Wałczyk, A., Bakal-Kijek, A., Gołofit-Szymczak, M., & Górny, R. L. (2018). Anaerobic bacteria in wastewater treatment plant. *International Archives of Occupational and Environmental Health, 91*, 571–579.

Daims, H., Brühl, A., Amann, R., Schleifer, K. H., & Wagner, M. (1999). The domain-specific probe EUB338 is insufficient for the detection of all Bacteria: Development and evaluation of a more comprehensive probe set. *Systematic and Applied Microbiology, 22*(3), 434–444.

Di Capua, F., de Sario, S., Ferraro, A., Petrella, A., Race, M., Pirozzi, F., Fratino, U., & Spasiano, D. (2022). Phosphorous removal and recovery from urban wastewater: Current practices and new directions. *The Science of the Total Environment, 823*, 153750. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153750

Du, H., Yang, L., Wu, J., Xiao, L., Wang, X., & Jiang, L. (2012). Simultaneous removal of phosphorus and nitrogen in a sequencing batch biofilm reactor with transgenic bacteria expressing polyphosphate kinase. *Applied Microbiology and Biotechnology, 96*, 265–272. https://doi.org/10.1007/s00253-011-3839-5

Dueholm, M. K. D., Besteman, M., Zeuner, E. J., Riisgaard-Jensen, M., Nielsen, M. E., Vestergaard, S. Z., Heidelbach, S., Bekker, N. S., & Nielsen, P. H. (2023). Genetic potential for exopolysaccharide synthesis in activated sludge bacteria uncovered by genome-resolved metagenomics. *Water Research, 229*.

Dueholm, M. K. D., Nierychlo, M., Andersen, K. S., Rudkjøbing, V., Knutsson, S., MiDAS Global Consortium, Albertsen, M., & Nielsen, P. H. (2022). MiDAS 4: A global catalogue of full-length 16S rRNA gene sequences and taxonomy for studies of bacterial communities in wastewater treatment plants. *Nature Communications, 13*, 1908.

Egle, L., Rechberger, H., Krampe, J., & Zessner, M. (2016). Phosphorus recovery from municipal wastewater: An integrated comparative technological, environmental and economic assessment of P recovery technologies. *The Science of the Total Environment, 571*, 522–542. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.07.042

Environment Agency. (2019). *Phosphorus and freshwater eutrophication pressure narrative*. Environment Agency.

Fernando, E. Y., McIlroy, S. J., Nierychlo, M., Herbst, F.-A., Petriglieri, F., Schmid, M. C., Wagner, M., Nielsen, J. L., & Nielsen, P. H. (2019). Resolving the individual contribution of key microbial populations to enhanced biological phosphorus removal with Raman–FISH. *The ISME Journal, 13*, 1933–1946. https://doi.org/10.1038/s41396-019-0399-7

Fox, G. (2018). Starch in brewing applications. In *Starch: Food* (pp. 633–659). Elsevier.

Guedes da Silva, L., Olavarria Gamez, K., Castro Gomes, J., Akkermans, K., Welles, L., Abbas, B., van Loosdrecht, M. C. M., & Pronk, M. (2020). Revealing the metabolic flexibility of "Candidatus Accumulibacter phosphatis" through redox cofactor analysis and metabolic network modeling. *Applied and Environmental Microbiology, 86*. https://doi.org/10.1128/AEM.00808-20

He, P., Yan, Y., Lee, J., Han, I. L., Li, G., Sabba, F., Jia, Z., Wells, G. F., & Gu, A. Z. (2025). Phenotypic prevalence index: Diversity of polyphosphate-accumulating organisms (PAOs) and insights in unknown PAOs revealed by combined fluorescence-activated cell sorting (FACS) and 16S rRNA gene sequencing. *Water Research, 283*, 123897. https://doi.org/10.1016/j.watres.2025.123897

Izadi, P., Izadi, P., & Eldyasti, A. (2021). Understanding microbial shift of enhanced biological phosphorus removal process (EBPR) under different dissolved oxygen (DO) concentrations and hydraulic retention times (HRTs). *Biochemical Engineering Journal, 166*, 107833. https://doi.org/10.1016/j.bej.2020.107833

Kumari, S., Dong, Y., & Safferman, S. I. (2025). Phosphorus adsorption and recovery from waste streams using biochar: Review of mechanisms, modifications, and agricultural applications. *Applied Water Science, 15*, 162. https://doi.org/10.1007/s13201-025-02523-0

Lan, J., Zhu, S., Liu, C., Chen, Z., Li, B., Wang, K., & Zhang, T. (2026). Response of sludge extracellular polymeric substances matrix structure and composition to changes in internal pH. *Water Research, 273*.

Li, G., Srinivasan, V., Tooker, N. B., Wang, D., Onnis-Hayden, A., Bott, C., Dombrowski, P., Pinto, A., & Gu, A. Z. (2025). Metagenomic analysis revealed community-level metabolic differences between full-scale EBPR and S2EBPR systems. *Water Research, 280*, 123509. https://doi.org/10.1016/j.watres.2025.123509

Lin, Y., Wang, L., Xu, K., Li, K., & Ren, H. (2021). Revealing taxon-specific heavy metal-resistance mechanisms in denitrifying phosphorus removal sludge using genome-centric metaproteomics. *Microbiome, 9*. https://doi.org/10.1186/s40168-021-01016-x

Liu, Y., Chen, Y., & Zhou, Q. (2007). Effect of initial pH control on enhanced biological phosphorus removal from wastewater containing acetic and propionic acids. *Chemosphere, 66*(1), 123–129. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2006.05.004

Lucas, E. R., Nguyen, N. D., Celi, L., Condron, L. M., Fraser, T. D., George, T. S., Mora, M. L. L. & Raymond, N. S. (2025). Organic phosphorus in the terrestrial environment: An update on current research and future directions. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 25*, 393–408. https://doi.org/10.1007/s42729-024-02140-x

Marques, R., Santos, J., Nguyen, H., Carvalho, G., Noronha, J. P., Nielsen, P. H., Reis, M. A. M., & Oehmen, A. (2017). Metabolism and ecological niche of *Tetrasphaera* and *Ca. Accumulibacter* in enhanced biological phosphorus removal. *Water Research, 122*, 159–171.

Maszenan, A. M., Bessarab, I., Williams, R. B. H., Petrovski, S., & Seviour, R. J. (2022). The phylogeny, ecology and ecophysiology of the glycogen accumulating organism (GAO) *Defluviicoccus* in wastewater treatment plants. *Water Research, 221*, 118729. https://doi.org/10.1016/j.watres.2022.118729

Matsumoto, R., Watanabe, T., Yamazaki, E., Kagawa, A., Longo, L. M. & Matsuura, T. (2026). A universal polyphosphate kinase powers in vitro transcription. *Nature Communications*. https://doi.org/10.1038/s41467-025-68012-9

McDaniel, E. A., Moya-Flores, F., Keene Beach, N., Camejo, P. Y., Oyserman, B. O., Kizaric, M., Khunjar, W. O., de los Reyes, F. L., III, Noguera, D. R., & McMahon, K. D. (2021). Metabolic differentiation of co-occurring Accumulibacter clades revealed through genome-resolved metatranscriptomics. *mSystems, 6*, 474–495.

McIlroy, S. J., Starnawska, A., Starnawski, P., Saunders, A. M., Nierychlo, M., Nielsen, P. H., et al. (2016). Identification of active denitrifiers in full-scale nutrient removal wastewater treatment systems. *Environmental Microbiology, 18*, 50–64. https://doi.org/10.1111/1462-2920.12614

Miao, Z., Li, D., Guo, S., Zhao, Z., Fang, X., Wen, X., Wan, J., & Li, A. (2018). Effect of free nitrous acid on nitrous oxide production and denitrifying phosphorus removal by polyphosphorus-accumulating organisms in wastewater treatment. *BioMed Research International*.

Mino, T., Satoh, H., & Matsuo, T. (1994). Metabolisms of different bacterial populations in enhanced biological phosphate removal processes. *Water Science and Technology, 29*, 67–70.

Morohoshi, T., Oi, T., Suzuki, T., & Sato, S. (2020). Identification and characterization of a novel extracellular polyhydroxyalkanoate depolymerase in the complete genome sequence of *Undibacterium* sp. KW1 and YM2 strains. *PLoS ONE, 15*, e0232698. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232698

Neville, N., Roberge, N., & Jia, Z. (2022). Polyphosphate kinase 2 (PPK2) enzymes: Structure, function, and roles in bacterial physiology and virulence. *International Journal of Molecular Sciences, 23*.

Nielsen, P. H., McIlroy, S. J., Albertsen, M., & Nierychlo, M. (2019). Re-evaluating the microbiology of the enhanced biological phosphorus removal process. *Current Opinion in Biotechnology, 57*, 111–118. https://doi.org/10.1016/j.copbio.2019.03.008

Oren, A., & Garrity, G. M. (2020). List of new names and new combinations previously effectively, but not validly, published. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 70*, 1–5.

Otieno, J., Kowal, P., & Mąkinia, J. (2022). The occurrence and role of *Tetrasphaera* in enhanced biological phosphorus removal systems. *Water, 14*. https://doi.org/10.3390/w14213428

Oyserman, B. O., Noguera, D. R., del Rio, T. G., Tringe, S. G., & McMahon, K. D. (2016). Metatranscriptomic insights on gene expression and regulatory controls in *Candidatus Accumulibacter phosphatis*. *The ISME Journal, 10*, 810–822. https://doi.org/10.1038/ismej.2015.155

Petriglieri, F., Singleton, C., Peces, M., Petersen, J. F., Nierychlo, M., & Nielsen, P. H. (2021). *Candidatus Dechloromonas phosphoritropha* and *Ca. D. phosphorivorans*, novel polyphosphate-accumulating organisms abundant in wastewater treatment systems. *The ISME Journal, 15*, 3605–3614. https://doi.org/10.1038/s41396-021-01029-2

Saunders, A. M., Albertsen, M., Vollertsen, J., & Nielsen, P. H. (2016). The activated sludge ecosystem contains a core community of abundant organisms. *The ISME Journal, 10*, 11–20. https://doi.org/10.1038/ismej.2015.117

Schoeppe, R., Waldmann, M., Jessen, H. J., & Renné, T. (2024). An update on polyphosphate in vivo activities. *Biomolecules, 14*(8), 937. https://doi.org/10.3390/biom14080937

Seshadri, R., Roux, S., Huber, K. J., Wu, D., Yu, S., Udwary, D., Call, L., Nayfach, S., Hahnke, R. L., Pukall, R., White, J. R., Varghese, N. J., Webb, C., Palaniappan, K., Reimer, L. C., Sardà, J., Bertsch, J., Mukherjee, S., Reddy, T. B. K., … Ivanova, N. N. (2022). Expanding the genomic encyclopedia of Actinobacteria with 824 isolate reference genomes. *Cell Genomics, 2*(12), 100213. https://doi.org/10.1016/j.xgen.2022.100213

Singleton, C. M., Petriglieri, F., Wasmund, K., Nierychlo, M., Kondrotaite, Z., Petersen, J. F., Peces, M., Dueholm, M. S., Wagner, M., & Nielsen, P. H. (2022). The novel genus, *Candidatus Phosphoribacter*, previously identified as *Tetrasphaera*, is the dominant polyphosphate accumulating lineage in EBPR wastewater treatment plants worldwide. *The ISME Journal, 16*, 1605–1616. https://doi.org/10.1038/s41396-022-01212-z

Skennerton, C. T., Barr, J. J., Slater, F. R., Bond, P. L., & Tyson, G. W. (2015). Expanding our view of genomic diversity in *Candidatus Accumulibacter* clades. *Environmental Microbiology, 17*, 1574–1585.

Tarayre, C., Nguyen, H. T., Brognaux, A., Delepierre, A., De Clercq, L., Charlier, R., Michels, E., Meers, E., & Delvigne, F. (2016). Characterisation of phosphate accumulating organisms and techniques for polyphosphate detection: A review. *Sensors, 16*(6), 797. https://doi.org/10.3390/s16060797

Terashima, M., Yama, A., Sato, M., Yumoto, I., Kamagata, Y., & Kato, S. (2016). Culture-dependent and -independent identification of polyphosphate-accumulating *Dechloromonas* spp. predominating in a full-scale oxidation ditch wastewater treatment plant. *Microbes and Environments, 31*, 449–455. https://doi.org/10.1264/jsme2.ME16097

Tomás-Martínez, S., Zwolsman, E. J., Merlier, F., Pabst, M., Lin, Y., van Loosdrecht, M. C. M., & Weissbrodt, D. G. (2022). Turnover of the extracellular polymeric matrix in an EBPR microbial community. *Microbiology*. https://doi.org/10.1101/2022.08.11.503576

Valverde-Pérez, B., Wagner, D. S., Lórant, B., Gülay, A., Smets, B. F., & Plósz, B. G. (2016). Short-sludge age EBPR process: Microbial and biochemical process characterisation during reactor start-up and operation. *Water Research, 104*, 320–329. https://doi.org/10.1016/j.watres.2016.08.028

Wang, H., Lin, L., Zhang, L., Han, P., & Ju, F. (2023). Microbiome assembly mechanism and functional potential in enhanced biological phosphorus removal system enriched with *Tetrasphaera*-related polyphosphate accumulating organisms. *Environmental Research, 233*, 116494. https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.116494

Wang, Z., Song, W., Zhang, X., Zheng, M., Li, H., Yu, K., & Guo, F. (2023). Expanding the diversity of Accumulibacter with a novel type and deciphering the transcriptional and morphological features among co-occurring strains. *Applied and Environmental Microbiology, 89*.

Watanabe, K., Morohoshi, S., Kunihiro, T., Ishii, Y., Takayasu, L., Ogata, Y., Shindo, C., & Suda, W. (2020). *Fluviibacter phosphoraccumulans* gen. nov., sp. nov., a polyphosphate-accumulating bacterium of *Fluviibacteraceae* fam. nov., isolated from surface river water. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 70*(10), 5551–5560. https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004446

Welles, L., Abbas, B., Sorokin, D. Y., Lopez-Vazquez, C. M., Hooijmans, C. M., van Loosdrecht, M. C. M., & Brdjanovic, D. (2017). Metabolic response of "Candidatus Accumulibacter phosphatis" clade II C to changes in influent P/C ratio. *Frontiers in Microbiology, 7*.

Welles, L., Lopez-Vazquez, C. M., Hooijmans, C. M., van Loosdrecht, M. C. M., Brdjanovic, D., Acevedo, B., et al. (2016). Prevalence of "Candidatus Accumulibacter phosphatis" type II under phosphate limiting conditions. *AMB Express, 6*, 44. https://doi.org/10.1186/s13568-016-0214-z

Yang, Z., Yang, Y., Ning, D., Fan, X., Lv, Y., Zhuang, L., & Wu, L. (2026). Metagenomic insights into the global distribution and functional potentials of major polyphosphate-accumulating organisms (PAOs) in activated sludge wastewater treatment plants. *Water Research, 291*, 125191. https://doi.org/10.1016/j.watres.2025.125191

Zhang, H., Lo, V. K., Thompson, J. R., Koch, F. A., Liao, P. H., Lobanov, S., Mavinic, D. S., & Atwater, J. W. (2015). Recovery of phosphorus from dairy manure: A pilot-scale study. *Environmental Technology, 36*, 1398–1404. https://doi.org/10.1080/09593330.2014.991354

Zhang, Y., Qiu, X., Luo, J., Li, H., How, S. W., Wu, D., He, J., Cheng, Z., Gao, Y., & Lu, H. (2024). A review of the phosphorus removal of polyphosphate-accumulating organisms in natural and engineered systems. *Science of the Total Environment, 912*, 169103. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.169103

Zhao, Y., Zhu, Z., Chen, X., & Li, Y. (2024). Discovery of a novel potential polyphosphate-accumulating organism without denitrifying phosphorus uptake function in an enhanced biological phosphorus removal process. *Science of the Total Environment, 912*, 168952. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.168952

Zhong, C., Fu, J., Jiang, T., Zhang, C., & Cao, G. (2018). Polyphosphate metabolic gene expression analyses reveal mechanisms of phosphorus accumulation and release in *Microlunatus phosphovorus* strain JN459. *FEMS Microbiology Letters, 365*.

Ziegler, A. S., McIlroy, S. J., Larsen, P., Albertsen, M., Hansen, A. A., Heinen, N., et al. (2016). Dynamics of the fouling layer microbial community in a membrane bioreactor. *PLoS ONE, 11*, e0158811. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158811

Ziliani, A., Bovio-Winkler, P., Cabezas, A., Etchebehere, C., Garcia, H. A., López-Vázquez, C. M., Brdjanovic, D., van Loosdrecht, M. C. M., & Rubio-Rincón, F. J. (2023). Putative metabolism of *Ca. Accumulibacter* via the utilization of glucose. *Water Research, 229*, 119446. https://doi.org/10.1016/j.watres.2022.119446

Авторлар туралы мәлімет:

Шайдуллаева Айшолпан Асқарқызы – Л.Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің докторанты (Астана, Қазақстан, e-mail: Aisholpan.shaidullaeva@gmail.com).

Мусабаева Ботагоз Камшибековна – магистр, Микроорганизмдердің республикалық коллекциясының ғылыми қызметкері (Астана, Қазақстан, e-mail:mussabayevabotagoz1011@gmail.com).

Жакенов Даниял Шоканович – магистр, Микроорганизмдердің республикалық коллекциясының кіші ғылыми қызметкері (Астана, Қазақстан, e-mail: zhakenov.daniyal@mail.ru).

Алдынгурова Фирюза Жумановна – магистр, «Астана су арнасы» МКК бас инженері (Астана, Қазақстан,e-mail: firyuza.ald@gmail.com).

Амирханова Нургуль Темиржановна – биология ғылымдарының кандидаты, Микроорганизмдердің республикалық коллекциясының кіші ғылыми қызметкері (Астана, Қазақстан, e-mail: n.amirkhanova@biosafety.kz).

Туякбаева Акмарал Усерхановна – биология ғылымдарының кандидаты, қауымдастырылған профессор, Л.Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті Биология және биотехнология кафедрасының оқытушысы (Астана, Қазақстан, e-mail: tuyakbayeva_au@enu.kz).

Сармурзина Зинигуль Сериковна – биология ғылымдарының кандидаты, қауымдастырылған профессор, Микроорганизмдердің республикалық коллекциясы Биотехнология зертханасының меңгерушісі (Астана, Қазақстан, e-mail: sarmurzina@list.ru).

Бисенова Гульмира Нургалиевна – ауыл шаруашылығы ғылымдарының кандидаты, қауымдастырылған профессор, Микроорганизмдердің республикалық коллекциясы Микробиология зертханасының меңгерушісі (Астана, Қазақстан, e-mail: bissenova84@mail.ru).

Information about the authors:

Shaidullayeva Aisholpan Askarqyzy – PhD student of L.N. Gumilyov Eurasian National University (Astana, Kazakhstan, e-mail: Aisholpan.shaidullaeva@gmail.com).

Mussabayeva Botagoz Kamshibekovna – Master, Researcher at the Republican Collection of Microorganisms (Astana, Kazakhstan, e-mail:mussabayevabotagoz1011@gmail.com).

Zhakenov Daniyal Shokanovich – Master, Junior Researcher at the Republican Collection of Microorganisms (Astana, Kazakhstan, e-mail: zhakenov.daniyal@mail.ru).

Aldyngurova Firyusa Zhumanovna – Master, Chief Engineer of SCE "Astana Su Arnasy" (Astana, Kazakhstan, e-mail: firyuza.ald@gmail.com).

Amirkhanova Nurgul Temirzhanovna – Candidate of Biological Sciences, Junior Researcher at the Republican Collection of Microorganisms (Astana, Kazakhstan, e-mail: n.amirkhanova@biosafety.kz).

Tuyakbayeva Akmaral Userkhanovna – Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Lecturer of the Department of Biology and Biotechnology, L.N. Gumilyov Eurasian National University (Astana, Kazakhstan, e-mail: tuyakbayeva_au@enu.kz).

Sarmurzina Zinigul Serikovna – Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Head of the Laboratory of Biotechnology, Republican Collection of Microorganisms (Astana, Kazakhstan, e-mail: sarmurzina@list.ru).

Bissenova Gulmira Nurgalievna – Candidate of Agricultural Sciences, Associate Professor, Head of the Laboratory of Microbiology, Republican Collection of Microorganisms (Astana, Kazakhstan, e-mail: bissenova84@mail.ru).

Сведения об авторах:

Шайдуллаева Айшолпан Асқарқызы – докторант Евразийского национального университета им. Л.Н. Гумилева (Астана, Казахстан, e-mail: Aisholpan.shaidullaeva@gmail.com).

Мусабаева Ботагоз Камшибековна – магистр, научный сотрудник Республиканской коллекции микроорганизмов (Астана, Казахстан, e-mail: mussabayevabotagoz1011@gmail.com).

Жакенов Даниял Шоканович – магистр, младший научный сотрудник Республиканской коллекции микроорганизмов (Астана, Казахстан, e-mail: zhakenov.daniyal@mail.ru).

Алдынгурова Фирюза Жумановна – магистр, главный инженер ГКП «Астана су арнасы» (Астана, Казахстан, e-mail: firyuza.ald@gmail.com).

Амирханова Нургуль Темиржановна – кандидат биологических наук, младший научный сотрудник Республиканской коллекции микроорганизмов (Астана, Казахстан, e-mail: n.amirkhanova@biosafety.kz).

Туякбаева Акмарал Усерхановна – кандидат биологических наук, ассоциированный профессор, преподаватель кафедры биологии и биотехнологии Евразийского национального университета им. Л.Н. Гумилёва (Астана, Казахстан, e-mail: tuyakbayeva_au@enu.kz).

Сармурзина Зинигуль Сериковна – кандидат биологических наук, ассоциированный профессор, заведующая лабораторией биотехнологии Республиканской коллекции микроорганизмов (Астана, Казахстан, e-mail: sarmurzina@list.ru).

Бисенова Гульмира Нургалиевна – кандидат сельскохозяйственных наук, ассоциированный профессор, заведующая лабораторией микробиологии Республиканской коллекции микроорганизмов (Астана, Казахстан, e-mail: bissenova84@mail.ru).

Келіп түсті: 17 ақпан 2026 жыл
Қабылданды: 15 қыркүйек 2026 жыл