

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 595.77; 591.499.6

**РАЗВИТИЕ ПОТЕНЦИАЛЬНО ТОКСИЧНОЙ ЦИАНОБАКТЕРИИ
DOLICHOSPERMUM FLOS-AQUAE (*ANABAENA FLOS-AQUAE*) В
ВОДЕМАХ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ****В.И. Капков¹, С.Г. Васильева^{2,*}, Е.С. Лобакова²**

¹Кафедра гидробиологии и ²кафедра биоинженерии, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова; Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

*email: vankat2009@mail.ru

Целью настоящей работы стало исследование цикла развития цианобактерии *Dolichospermum flos-aquae*, вызывающей «цветение» воды в водоемах бореальной зоны. Массовое развитие *D. flos-aquae* в планктонной стадии обусловлено способностью реализовывать высокий биотический потенциал благодаря комбинации жизненно важных признаков, приобретенных в процессе эволюции, которые отсутствуют у партнеров по планктонному сообществу. К их числу относятся: адаптация к определенной температуре роста; низкая потребность в биогенных элементах; азотофиксация и внутриклеточная аккумуляция фосфатов; способность трихомов к миграции, позволяющей занимать оптимальный для фотосинтеза горизонт в эвфотической зоне. Установлено, что *D. flos-aquae* во время планктонной стадии развития представляет собой популяцию гетероцитных трихомов, включающую вегетативные клетки разной степени зрелости, гетероцисты и акинеты, соотношение которых изменяется в течение жизненного цикла микроорганизмов. Как полагают в ряде исследований, выделяемые в среду первичные и вторичные метаболиты регулируют как рост собственной популяции *D. flos-aquae*, включая разрушение клеток на конечной стадии «цветения» и формирование акинет, так и ингибирование развития партнеров по сообществу. При доминировании одного вида токсичные метаболиты, выделение которых возрастает в годы с антициклональным типом погоды, снижают видовое разнообразие в планктоне, упрощая структуру биотического сообщества.

Ключевые слова: цианобактерии, «цветение» воды, биотический потенциал, структура сообщества, первичные метаболиты, вторичные метаболиты, цианотоксины

Планктонные стадии развития цианобактерий (ЦБ) в водоемах привлекают внимание исследователей в связи с участвовавшими случаями отравления человека их токсичными метаболитами [1]. К числу видов, вызывающих токсичное «цветение» воды в водоемах бореальной зоны, относятся ЦБ рода *Dolichospermum* и, в первую очередь, *D. flos-aquae* (Lyngb.) Breb. ex Born. et Flah. Wackl. Hoffm. (Synonym (Syn): *Anabaena flos-aquae* Elenk.), *D. lemmermannii* (Richter) Wacklin et al. (Syn: *Aphanizomenon lemmermannii* Richter), *D.*

planctonicum (Brunnth.) Wacklin et al. (Syn: *A. scheremetievi* Elenk.).

ЦБ в природной среде являются центрами формирования устойчивых планктонных сообществ и характеризуются наличием у них сложноорганизованных поверхностных структур (слизистых капсул, чехлов, колониальной слизи). Наряду с этим ЦБ обладают способностью к экскреции значительных количеств органических соединений, способных поддерживать или угнетать рост и физиологическую активность компонентов сообщества. На от-

дельных стадиях жизненного цикла ЦБ существуют как свободные организмы, а на других стадиях — как кооперативные формы, в которых они являются частью сообщества, при этом кооперативные формы для ЦБ более типичны. Такие сообщества часто формируются на границе раздела фаз и оформлены морфологически в кластеры, хлопья, гранулы, агрегаты [2].

Регуляторной основой стабильности микробных сообществ является межклеточная коммуникация, осуществляемая посредством синтеза специфических метаболитов (сигналов), что позволяет клеткам контролировать собственную структуру, морфогенез, численность и адаптацию, а также распределение видов микроорганизмов сообщества между собой [2, 3]. Одноклеточные и трихомные ЦБ могут синтезировать низкомолекулярные физиологически активные вещества (криптофитины, микровиридин, эругинозин, анабенопептины, микрогинины и другие) [4], способные как ингибировать рост микроорганизмов, включая рост собственной популяции в конце стадии «цветения», так и стимулировать развитие планктонных водорослей, беспозвоночных и рыб.

Среди вторичных метаболитов, продуцируемых ЦБ, наиболее опасными для гидробионтов и человека являются алкалоиды — нейротоксины (анатоксин-а, анатоксин-а(с), гомоанатоксин-а), ингибиторы ацетилхолинэстеразы и сакситоксин — блокатор натриевых каналов клетки. Не меньшую опасность представляют циклические пептиды — гепатотоксины (микроцистины) — ингибиторы протенинфосфатаз, обладающие также канцерогенными свойствами [5, 6].

Факторы, обуславливающие последовательность сезонной сукцессии ЦБ в водоемах и активный синтез вторичных метаболитов клетками «цветущего» вида, остаются малоизученными в настоящее время. Исследование особенностей развития потенциально опасных ЦБ в природных экосистемах будет способствовать определению роли экологических факторов, влияющих на уровень «цветения» и, соответственно, на накопление в биомассе метаболитов с различной физиологической активностью. Знание соотношения вегетативных клеток, гетероцист и акинет в популяции во время «цветения», а также морфологических характеристик клеток поможет при разработке способов управления ростом популяций ЦБ как в условиях естественного местообитания, так и при использовании их в лабораторных экспериментах.

В этой связи предпринята попытка исследования зависимости цикла развития, а также

морфологической и физиологической структуры популяции одного из потенциально опасных возбудителей «цветения» воды в водоемах бореальной зоны, *D. flos-aquae*, от основных абиотических и биотических экологических факторов, определяющих массовое развитие этой ЦБ в планктонном сообществе.

Материалы и методы

Объекты исследования. Исследования проводили на Можайском водохранилище (55°02'18" С.Ш., 37°45'20" В.Д.) и озере Каньон Ферри Лэйк (Canyon Ferry Lake) (Монтана, США) (46°30'23" С.Ш., 111°36'24" З.Д.) в течение 2010–2014 гг.

Отбор проб и подсчет клеток ЦБ. Пробы планктона отбирали в полдень батометром Руттнера объемом 2 л с различных горизонтов и в разных точках водоема в течение вегетационного периода. Первую часть пробы фиксировали 5%-ным раствором Люголя с добавлением ледяной уксусной кислоты и 20%-ного раствора формалина и концентрировали методом обратной фильтрации. Вторую часть пробы последовательно фильтровали через мембранные фильтры с диаметром пор 5 и 1,2 мкм (Advantec, Дания) для последующего измерения линейных параметров клеток. Количество ЦБ в пробах подсчитывали под микроскопом (Leika, Германия) в камере Нажотта объемом 0,05 см³ [7].

Оценка количества биомассы и хлорофилла а. Биомассу ЦБ находили расчетным методом, приравнивая форму клеток к объему соответствующей геометрической фигуры и считая, что 1000 мкм³ составляет 0,001 мг сырой массы. Биомассу мелких и колониальных форм ЦБ из-за сложности подсчета клеток рассчитывали по содержанию хлорофилла а в пробе, принимая, что его содержание в сухом веществе клеток составляет 2,5% [7]. Для определения концентрации хлорофилла а пробы объемом 20 мл фильтровали через мембранные фильтры GC-50 (Advantec, Дания), предварительно пропуская через них 5 мл 10%-ного раствора углекислого магния для предотвращения деградации хлорофилла. После разрушения клеток в стеклянном гомогенизаторе хлорофилл экстрагировали 90%-ным водным раствором ацетона при 4°C в темноте. Определение концентрации хлорофилла а в экстракте проводили спектрофотометрически в кварцевых кюветах с длиной оптического пути 1 см на спектрофотометре Beckman UV 5240 (Beckman Instruments Inc., США). Расчет концентрации хлорофилла а проводился по описанной ранее методике [7].

Характеристика водной среды. Температуру воды на разных глубинах водоема измеряли

электронным термометром. Прозрачность воды определяли по диску Секки [7].

Статистическую обработку результатов проводили с использованием программ «Microsoft Excel» и «STATISTICA» 5.0. Для оценки параметрических различий полученных данных использовали t-критерий Стьюдента.

Результаты и обсуждение

В начале биологического лета с прогревом поверхностного слоя воды до 16–18°C сразу же после весеннего пика развития диатомовых водорослей и вызванного этим существенного снижения запасов основных биогенных элементов в эвфотической зоне происходил рост численности и прирост биомассы ЦБ *D. flos-aquae*.

Высокая степень приспособленности к обитанию в среде с дефицитом биогенных элементов у данного вида связана со способностью к диазототрофии и резервированию в клетках как связанного азота, так и полифос-

муляцией ЦБ фосфатов в период их развития в придонных слоях водоема [10]. Известно, что большинство ЦБ достигают наибольшего видового обилия при соотношении в окружающей среде N:P>10 [11]. Мигрируя в толще воды за счет изменения плавучести, ЦБ способны выбирать горизонт с более высоким содержанием фосфатов.

Популяция *D. flos-aquae* во время планктонной стадии развития представляет собой систему гетероцитных трихомов, включающих вегетативные клетки разной степени зрелости, гетероцисты и акинеты. Размеры вегетативных клеток и акинет в период «вспышки» численности существенно различались (табл. 1). В период «цветения» воды в планктоне присутствовали трихомы ЦБ, содержавшие вегетативные клетки трех основных возрастных состояний: молодые — полушаровидные, образующиеся после цитотомии и расположенные в трихомах парами, зрелые — практически шаровидные и клетки в состоянии цитотомии с зачатками перегородок. При этом размеры указанных клеток в трихомах заметно различались (табл. 1).

В начале массового развития в пробах доминировали спиралевидные трихомы длиной 500–700 мкм преимущественно с полушаровидными молодыми клетками, клетками в состоянии цитотомии и интеркалярными одиночными гетероцистами. По мере развития в популяции преобладающими становились более короткие трихомы длиной от 50 до 120 мкм объемно-спиралевидной формы с терминальными и интеркалярными гетероцистами и акинетами. Так как гетероцисты являются терминальным типом дифференцировки клеток у ЦБ, то наблюдаемое укорочение трихомов, по-видимому, связано с их фрагментацией по месту локализации отмерших

Таблица 1

Линейные размеры клеток популяции *D. flos-aquae* в период «цветения» в водохранилище Каньон Ферри Лэйк (2010 г.) (n — число исследованных клеток)

Параметры клеток	Молодые клетки (n=511)	Зрелые клетки (n=497)	Гетероцисты (n=29)	Акинеты (n=184)
Длина, мкм	3,9±0,6	6,0±0,8	7,2±0,8	21,5±2,3
Ширина, мкм	4,3±0,4	6,4±0,5	7,4±0,7	10,7±1,4

фатов, а также способностью осуществлять гетеротрофный рост [8]. Известно, что прослеживается видовое предпочтение ЦБ к определенным формам азота, что обеспечивает им в значительной мере последовательное доминирование в планктоне. Так, во время массового развития *D. flos-aquae* потребляет нитратный азот, а *Aphanizomenon flos-aquae* способна использовать и аммонийную форму азота [9]. При этом указанным видам ЦБ требуется всего 0,01 мг Р/л в форме фосфата, что почти на порядок меньше, чем нужно присутствующим в сообществе диатомовым и другим микроводорослям. Низкая потребность в этом элементе обусловлена аккумуляцией

Таблица 2

Содержание вегетативных и специализированных клеток в трихомах *D. flos-aquae* во время «цветения» в водохранилище Каньон Ферри Лэйк (2010 г.) (количество исследованных при каждом отборе трихомов не менее 100)

Дата наблюдения	Количество клеток в % от общего числа				
	Молодые клетки	Зрелые клетки	Клетки в состоянии цитотомии	Гетероцисты	Акинеты
15.06	76,0	9,4	13,6	1,0	0
20.06	69,1	14,5	15,2	1,2	0
25.06	64,8	20,7	11,6	2,4	0,5
30.06	43,9	40,3	8,7	3,1	4,0
05.07	32,6	30,2	2,1	1,9	13,2
10.07	15,2	39,0	2,0	1,7	22,1
15.07	11,3	37,4	0,9	1,8	28,6

гетероцист. Кроме того, укорочение трихомов связано с формированием ЦБ небольших флоккул и крупных хлопьев за счет слипания и объединения трихомов в межклеточном полимерном матриксе.

Во время «цветения» в популяции *D. flos-aquae* заметно менялось соотношение молодых и зрелых вегетативных клеток, а также количество дифференцированных клеток — гетероцист и акинет. Гетероцисты в трихомах обычно шаровидные, светлоокрашенные, с выраженными оболочкой и порами и несколько крупнее вегетативных клеток, из которых они сформировались. Количество гетероцист в первой половине вегетационного сезона к концу июня увеличивалось в среднем до 3%, а затем в середине июля — падало. В середине вегетационного периода в конце июня в трихомах наблюдалось появление дуплетных гетероцист, по которым обычно и происходила фрагментация трихомов.

Бесцветные или, реже, желтоватые яйцевидные акинеты с выраженной оболочкой обычно появлялись в трихомах в начале июля и располагались в трихомах поодиночке. В середине июля, к концу фазы массового развития данного вида ЦБ, в популяции резко возросло число акинет (табл. 2), что может свидетельствовать об окончании планктонного этапа развития данного вида и начале перехода его в бентосную стадию. Основной функцией акинет является переживание неблагоприятных условий и сохранение жизнеспособности ЦБ во время донной стадии развития. Формирование акинет индуцируют как абиотические, так и биотические факторы. К их числу относятся дефицит в среде соединений фосфора, бора, низкие и высокие температуры, присутствие в среде токсических органических веществ, биогенного и абиогенного происхождения. Выделенные

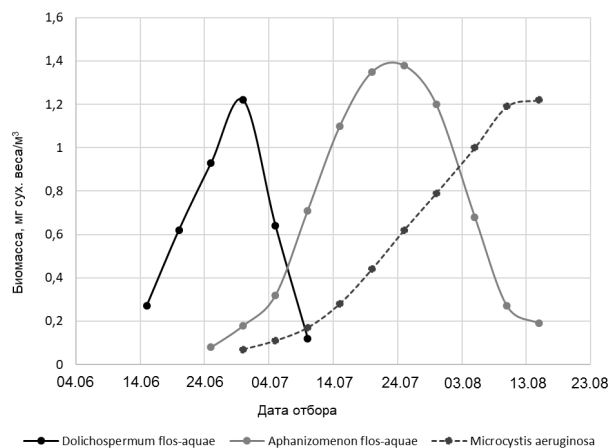


Рис. 1. Динамика изменений в содержании биомассы различных цианобактерий во время «цветения» воды в водохранилище Каньон Ферри Лэйк (2010 г.)

из донных осадков акинеты *D. flos-aquae* и помещенные в воду с добавками солей азота и фосфора при температуре 18°C прорастали в течение 2–3 сут.

Следует отметить, что особенности строения трихомов и морфологическая структура популяции во время планктонной стадии развития не только обеспечивают резкий рост численности ЦБ в эвфотической зоне, но и способствуют увеличению резистентной устойчивости к воздействию факторов среды.

Анализ наблюдений «цветения» воды в во-

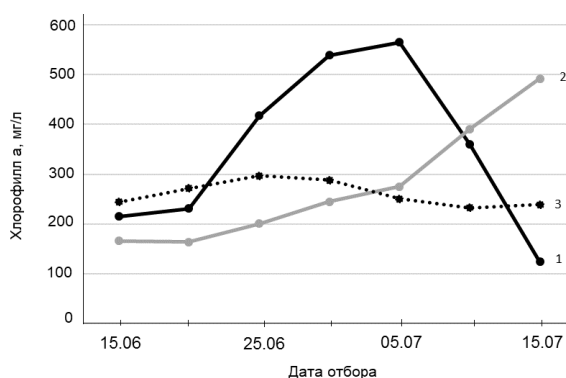


Рис. 2. Содержание хлорофилла а в воде в период «цветения» *D. flos-aquae* в полдень в водохранилище Каньон Ферри Лэйк (2010 г.) (кривые: 1 — пробы с поверхности воды; 2 — пробы с глубины 1 м; 3 — пробы с глубины диска Секки (2,5 м))

дохранилище Каньон Ферри Лэйк показал, что сроки массового развития ЦБ в значительной степени зависят от типа погоды. В годы с антициклональным типом погоды, когда на длительное время устанавливалась теплая сухая безветренная погода, «цветение» воды было наиболее ярко выражено. Закономерности развития популяции ЦБ *D. flos-aquae* были аналогичны ранее описанным для Можайского водохранилища.

Дальнейший рост температуры воды в поверхностном слое водохранилища до 20–22°C приводил к прекращению роста *D. flos-aquae*, в воде наблюдалось образование хлопьев и флоккул из коротких трихомов ЦБ, диатомовых водорослей и бактерий. В трихомах ЦБ происходило резкое, подобное «цепной реакции», разрушение вегетативных клеток. Процесс распада клеток начинался с фрагментации длинных нитей трихомов по интеркалярным гетероцистам и акинетам. В образовавшихся фрагментах трихомов наблюдали массовый лизис вегетативных клеток и массовое развитие подвижных диатомовых водорослей рода *Navicula* и различных бактерий на их остатках. Таким образом, в популяции *D. flos-aquae* в конце июля преобладали в ос-

новном яйцевидные крупные акинеты с толстыми оболочками, интегрированные в полимерный матрикс, что также способствует переживанию ЦБ неблагоприятных условий. Вполне вероятно, что триггером «цепной реакции» разрушения зрелых вегетативных клеток наряду с ростом температуры воды в поверхностном слое выше оптимума развития *D. flos-aquae*, являются выделяемые в процессе разрушения клеток вторичные метаболиты, регулирующие численность клеток собственной популяции [12].

В дальнейшем в планктонном сообществе водоемов происходила смена доминирующего вида ЦБ в результате массового развития *A. flos-aquae*, которое усиливалось по мере прогрева воды до 22–24°C и продолжалось при чрезвычайно низких концентрациях нитратов в воде. Массовое развитие *A. flos-aquae* в водоемах обычно фиксировали в период деструкции популяции *D. flos-aquae*. При этом длинные собранные в пучки трихомы *A. flos-aquae* длиной около 500 мкм распределялись в толще воды равномерно, занимая практически всю эвфотическую зону. Затем наблюдалось их погружение и распределение популяции *A. flos-aquae* в толще эвфотической зоны на глубине от 0,5 до 1,0 м. Эта миграция в толщу воды в зоны с оптимальными условиями освещенности и температуры обычно происходила очень быстро, в течение суток, за счет изменения плавучести трихомов. С середины лета начиналось развитие одноклеточной ЦБ *Microcystis aeruginosa*, биомасса которой достигала максимальных значений в августе. Сезонная сукцессия в планктонном сообществе в общих чертах была характерна для лет с антициклональным и циклональным типами погоды (рис. 1).

Во время массового развития *D. flos-aquae* максимальная концентрация хлорофилла *a* обнаруживалась в пробах, отобранных на поверхности воды, что свидетельствует о распределении ЦБ в поверхностном слое водоема. По мере сукцессии и смены доминирующего вида наиболее высокое содержание хлорофилла *a* отмечалось на глубине 1 м, где была наибольшая плотность трихомов *A. flos-aquae*. Характерно, что концентрация хлорофилла на глубине диска Секки (глубина 2,5 м) оставалась практически постоянной в течение всего исследования (рис. 2).

Известно, что регуляция плавучести ЦБ связана с их метаболической активностью. В процессе фотосинтеза в клетках повышается тургор, который вызывает разрушение газовых вакуолей и поэтому ЦБ опускаются в нижние слои зоны фотосинтеза. Благодаря наличию газовых вакуолей и особенности функциони-

рования фотосинтетического аппарата ЦБ в период массового развития могут находиться в поверхностном слое водоема и при этом избегать эффекта фотоингибирования [4].

Необходимо подчеркнуть, что в период массового развития популяций *D. flos-aquae* и *A. flos-aquae* никогда не наблюдалось массового развития одноклеточной токсичной ЦБ *Microcystis aeruginosa*, хотя ее одиночные колонии встречались в планктонном сообществе. Массовое развитие *M. aeruginosa* начиналось лишь после окончания «цветения» *A. flos-aquae* и сопровождалось подавлением роста этой ЦБ. Наблюдаемое явление можно объяснить выделением обоими видами ЦБ метаболитов, подавляющих развитие друг друга.

Известно, что у ЦБ кроме обычного оксигенного фотосинтеза обнаружена способность к аноксигенному фотосинтезу с использованием сероводорода или серы в качестве экзогенного донора электронов. Развиваясь в большом количестве в эпилимнионе и гиполимнионе в микроаэрофильных условиях, они способны длительное время находиться в условиях слабого освещения или в темноте, осуществляя аноксигенный фотосинтез или гетеротрофный рост и утилизируя запасенные на свету органические вещества [10].

Среди экологических факторов, определяющих частоту и интенсивность «цветения» водоемов, важнейшими являются содержание биогенных элементов в эвфотической зоне водоема, солнечная активность и температура воды. На фоне падения концентрации азота и фосфора в среде преимущество в росте получают популяции миксотрофных и diaзотрофных ЦБ с высокой скоростью размножения (до 4 делений в сутки). Массовое развитие ЦБ в эвфотической зоне связано с различными потребностями планктонных стадий в разных формах азота и фосфора, а также способностью к diaзотрофии и использованию резервированного в клетках фосфора [11]. Интенсивному «цветению» воды способствует также антропогенное увеличение концентрации биогенных элементов, поступающих со стоками с прибрежных территорий.

Солнечная активность и магнитное поле Земли являются важными экологическими факторами, прямо или опосредованно влияющими на динамику численности ЦБ. Колебания солнечной активности могут вызывать изменения климатических и гидрологических условий, во многом определяющих мощность «цветения» воды. Известно, что при высоком уровне солнечной активности рост биомассы ЦБ сопровождается увеличением биосинтеза токсичных метаболитов [10, 13].

Одной из особенностей функционирования водных экосистем является обмен информацией между организмами в сообществе с помощью метаболитов [2]. Выделяемые в воду ЦБ экзометаболиты выполняют разные эколого-физиологические функции: регулируют деление клеток и рост собственной популяции, а также цитодифференцировку, ингибируют и/или стимулируют развитие партнеров по планктонному сообществу. Поскольку процесс синтеза и последующее выделение метаболитов (аутоиндукторов) скоординированы во времени, популяции ЦБ и других гидробионтов приспособились к совместному существованию в планктонном сообществе. В результате «вспышки» численности и роста биомассы доминирующего вида происходит нарушение координации связей между популяциями, сопровождающее изменение структуры сообщества. Упрощению структуры сообщества способствует частичная элиминация других видов ЦБ, чувствительных к метаболитам (токсинам) доминанта. Увеличение концентрации вторичных метаболитов в среде часто сопровождается ингибированием роста собственной популяции. В итоге популяция планктеров, первоначально являющаяся сообществом с центральным видом – эдификатором, представляет собой асинхронную гетерогенную сукцессию, которая за вегетационный период претерпевает несколько последовательных кардинальных перестроек [14].

Вторичные метаболиты, выделяемые при разрушении клеток ЦБ в конце фазы «цветения», могут трансформироваться в более токсичные соединения, чем исходные формы, или деградировать при участии различных бактерий. В том и другом случаях они способны длительное время сохранять физиологическую активность в окружающей среде. Первый этап массового разрушения вегетативных клеток *D. flos-aquae* в планктонном сообществе наблюдается во второй половине июля, поэтому наиболее опасным периодом для гидробионтов и потребителей воды оказывается вторая половина лета и начало осени [1].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Paerl H., Huisman J. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // Environ. Microbiol. Rep. 2009. Vol. 1. N 1. P. 27–37.
2. Nozhevnikova A.N., Botchkova E.A., Plakunov V.K. Multi-species biofilms in ecology, medicine and biotechnology // Microbiology. 2015. Vol. 84. N 6. P. 731–750.

Планктонные ЦБ демонстрируют широкую экофизиологическую адаптацию к изменяющимся условиям среды и способность давать «вспышку» численности практически во всех водных экосистемах бореальной и тропической зонах. В водных экосистемах ЦБ образуют постоянные ассоциации с бактериями и беспозвоночными животными. При этом максимальный рост ЦБ, вызывающих «цветение» воды, происходит лишь в ассоциациях с различными бактериями [4, 15]. Резкой «вспышке» численности в значительной степени способствует выделение ЦБ первичных и вторичных метаболитов, регулирующих рост собственной популяции и ограничивающих развитие партнеров по сообществу, включая немногочисленных представителей зоопланктона (жгутиковых и коловраток), потребляющих клетки ЦБ в качестве основного источника пищи в период «цветения» воды.

Следует отметить, что резкое увеличение численности одного вида ЦБ нарушает структурное и функциональное равновесие в планктоне, основанное на органической интеграции популяций, ведущее место в котором принадлежит комплементарным отношениям видов в сообществе. При достижении максимальной численности ЦБ включаются регуляторные системы, аналогичные коммуникативным взаимодействиям бактерий в биопленках, в результате которых сообщество начинает функционировать как единый механизм, обмениваясь информацией между клетками с помощью метаболитов [16]. Выделяемые ЦБ метаболиты регулируют физиологические процессы в популяциях, а также выполняют ингибиторные функции, обеспечивая оптимальный рост отдельных популяций и сукцессию в биотическом сообществе.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 16-14-00112).

Исследования выполнены без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

3. Branda S., Vik S., Friedman L., Kolter R. Biofilms: the matrix revisited // Trends Microbiol. 2005. Vol. 13. N 1. P. 20–26.
4. Paerl H.W., Fulton R., Moisaner P., Dyble J. Harmful freshwater algal blooms with an emphasis on cyanobacteria // Sci. World J. 2001. Vol. 1. P. 76–113.
5. Wiegand C., Pflugmacher S. Ecotoxicological effects of selected cyanobacterial

secondary metabolites a short review // *Toxicol. Applied Pharmacol.* 2005. Vol. 203. N 3. P. 201–218.

6. *Ibelings B.W., Backer L.C., Kardinaal W.E., Chorus I.* Current approaches to cyanotoxin risk assessment and risk management around the globe // *Harmful Algae*. 2015. Vol. 40. P. 63–74.

7. *Фёдоров В.Д., Канков В.И.* Руководство по гидробиологическому контролю качества природных вод. Москва: Изд-во Моск. ун-та, 2000. 120 с.

8. *Tilman D., Kiesling D., Sterner R., Keham S., Johnson F.* Green, blue-green and diatom algae: taxonomic difference in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen // *Arch. Hydrobiol.* 1986. Vol. 106. N 4. P. 473–485.

9. *Paerl H.W.* Nutrient and other environmental controls of harmful cyanobacterial blooms along freshwater-marine continuum // *Adv. Exp. Med. Biol.* 2008. Vol. 619. P. 216–241.

10. *Paerl H.W.* Growth and reproductive strategies of freshwater blue-green algae // *The ecology of freshwater phytoplankton* / Ed. C.S. Reynolds. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1986. P. 261–313.

11. *Tilman D.* Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. New Jersey: Princeton Univ. Press, 1988. 360 pp.

12. *Havens K.E.* Cyanobacteria blooms: effects on aquatic ecosystems // *Cyanobacterial harmful algal blooms: state of the science and research needs*. Vol. 619. Advances in experimental medicine and biology / Ed. H.K. Hudnell. N.Y.: Springer-Verlag, 2008. P. 733–747.

13. *Канков В.И., Лухачёва Н.Е., Фёдоров В.Д.* Функциональные стратегии сине-зеленых водорослей и «цветение» воды // *Бюлл. МОИП. Сер. биол.* 2009. Т. 114. № 3. С. 411–417.

14. *Margalef R.* Some concepts relative to the organization of plankton // *Oceanogr. Marine Biol. Ann. Rev.* 1967. Vol. 5. P. 257–289.

15. *Stomp M., Huisman J., Voros L., Pick F., Laamanen M., Haverkamp T., Stal J.* Colorful coexistence of red and green picocyanobacteria in lakes and seas bacteria // *Ecol. Lett.* 2007. Vol. 10. N 4. P. 290–298.

16. *Waters C.M., Bassler B.L.* Quorum sensing cell to cell communication in bacteria // *Ann. Rev. Cell Dev. Biol.* 2005. Vol. 21. P. 319–346.

Поступила в редакцию

26.09.2018

Поступила после доработки

09.01.2019

Принята в печать

12.01.2019

RESEARCH ARTICLE

GROWTH OF TOXIC CYANOBACTERIA *DOLICHOSPERMUM FLOS-AQUAE* (*ANABAENA FLOS-AQUAE*) IN THE WATERS OF BOREAL ZONE

V.I. Kapkov¹, S.G. Vasilieva^{2,*}, E.S. Lobakova²

¹Department of Hydrobiology and ²Department of Bioengineering, School of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskiye gory 1–12, Moscow, 119234, Russia

*email: vankat2009@mail.ru

The aim of this work was to study the life cycle of cyanobacteria *Dolichospermum flos-aquae*, causing the «blooming» of waters of the boreal zone. The mass propagation of the *D. flos-aquae* in the plankton stage occurs due to their ability to realize high biotic potential, defined by the combination of features developed during evolution, which the other partners of the plankton community lack. These include: adaptation to a certain growth temperature; low demand for nutrients; nitrogen fixation and intracellular accumulation of phosphates; the ability of trichomes to migrate, allowing to occupy the optimal parts of euphotic zones for photosynthesis. It is established that during the planktonic stage the trichomes of *D. flos-aquae* consists of heterocysts and vegetative cells of different maturity, generosity and activity, the ratio of which changes throughout the life cycle of microorganisms. It is believed that the primary and secondary metabolites released by *D. flos-aquae* into the medium take part in the regulation of own population growth including the cell

destruction at the final stage of «blooming», akinetes formation and the simultaneous suppression of propagation of community partners. With the dominance of one species, the released toxic metabolites increase in years with anticyclone type of weather, resulted in the reducing of species diversity and the simplifying of the biotic community structure.

Keywords: *cyanobacteria, algal blooms, biotic potency, structure of community, primary metabolites, secondary metabolites, cyanotoxins*

Сведения об авторах

Капков Валентин Иванович — докт. биол. наук, проф. кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-11-48; e-mail: chelena45@mail.ru

Васильева Светлана Геннадьевна — канд. биол. наук, науч. сотр. кафедры биоинженерии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-43-10; e-mail: vankat2009@mail.ru

Лобакова Елена Сергеевна — докт. биол. наук, проф., зам. зав. кафедры биоинженерии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-25-87; e-mail: elena.lobakova@rambler.ru