

Фитопланктон озера Большие Швакшты (Беларусь) при переходе экосистемы из макрофитного – слабоэвтрофного к фитопланктонному – гиперэвтрофному состоянию

Т. М. МИХЕЕВА¹, Б. В. АДАМОВИЧ^{1,3}, Т. В. ЖУКОВА¹, И. В. САВИЧ¹, О. И. БЕЛЫХ²,
Е. Г. СОРОКОВИКОВА², А. В. КУЗЬМИН², Г. А. ФЕДОРОВА², Р. З. КОВАЛЕВСКАЯ¹,
И. Н. СЕЛИВОНЧИК^{1,3}, Н. В. ДУБКО¹, Е. В. ЛУКЬЯНОВА¹

¹ Белорусский государственный университет
220030, Минск, просп. Независимости, 4
E-mail: mikheyeva@tut.by

² Лимнологический институт СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3
E-mail: belykh@lin.irk.ru

³ Институт рыбного хозяйства НАН Беларуси
220024, Минск, ул. Стебенева, 22
E-mail: irina.selivonc@mail.ru

Статья поступила 06.10.2017

Принята к печати 12.02.2018

АННОТАЦИЯ

Дана оценка изменений количественного развития и функционирования фитопланктона в оз. Бол. Швакшты в результате вселения в озеро растительноядных рыб, которое привело к нарушению экологического равновесия в экосистеме и переходу озера из слабоэвтрофного в гипертрофное состояние. Величины плотности (численности) и биомассы цианобактерий в составе общего фитопланктона в результате антропогенного вмешательства далеко превысили ($3,5 \times 10^9$ кл./л и свыше 68 мкг/л хлорофилла *a*) допустимый их порог, установленный ВОЗ (20 млн кл./л и 10 мкг/л хлорофилла *a*) для безопасного использования водоемов в рекреационных целях. По классификации ВОЗ озеро следует отнести к третьему уровню опасности для здоровья человека: плотность цианобактерий более 100 млн кл./л и содержание хлорофилла *a* более 50 мкг/л. В составе вегетирующих в последние годы в озере цианобактерий обнаружены МС-продуцирующие виды *Microcystis* и пять вариантов микроцистинов, включая высокотоксичный МС-LR.

Ключевые слова: Беларусь, оз. Бол. Швакшты, эволюция трофического статуса, фитопланктон, цианобактерии, микроцистин.

Озера являются относительно сбалансированными природными экосистемами, функционирование которых определяется внешни-

ми и внутренними факторами. Воздействие даже одного из них на отдельные компоненты экосистемы может привести к разбалан-

сированности всей системы и к переходу ее в иное экологическое состояние [Scheffer et al., 1993; Scheffer, van Nes, 2007]. Таким фактором может стать изменение спектра объектов для промыслового и любительского рыболовства и, в частности, вселение растительноядных рыб.

Озеро Бол. Швакшты (Беларусь) долгие годы служит объектом рыбохозяйственного использования. В течение ряда лет, начиная с 2003 г., озеро зарыбляли растительноядными рыбами – белым амуром и пестрым толстолобиком, что вызвало существенные перестройки практически во всех компонентах экосистемы озера. Река Страча, вытекающая из системы озер, в которую входит и оз. Бол. Швакшты, – рефугиум для популяций охраняемых лососеобразных рыб (хариус и форель). Качество воды в реке, а, следовательно, и состояние природных популяций, напрямую зависит от качества стока вод из оз. Бол. Швакшты.

В последние годы в озере, наряду с интенсивным развитием общего фитопланктона, начали интенсивно вегетировать цианобактерии. “Цветения” воды, вызванные их массовым развитием, регистрируются по всему миру [Chorus, Bartram, 1999]. Массовое развитие цианобактерий ухудшает качество воды, создает проблемы для водопользования, может служить причиной замора рыб. В связи со способностью цианобактерий продуцировать множество биологически активных метаболитов, среди которых есть опасные для здоровья людей и животных токсины – микроцистин (МС), сакситоксин, анатоксин, цилиндроспермопсин и др., Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ) рекомендует проводить мониторинг цианотоксинов в воде с помощью методов иммунохимии, жидкостной хроматографии, масс-спектрометрии, биотестов на мышах и других животных. Установленная ВОЗ предельно допустимая концентрация самого распространенного гепатотоксина – микроцистина в питьевой воде составляет 1 мкг/л, в водоемах, используемых в рекреационных целях, – 4 мкг/л [Guidelines..., 2003, 2011]. МС поражают клетки печени, ингибируя серин/треонин фосфатазы, что приводит к гиперфосфорилированию белков цитоскелета гепато-

цитов, потере клеточных контактов и возникновению обширных кровоизлияний в печени [Chorus, Bartram, 1999]. В настоящее время выявлено около 100 вариантов МС, из которых МС-LR является наиболее токсичным [Pereira, 2013]. Открытие генного локуса, ответственного за синтез МС у *Microcystis aeruginosa* (*mcyA-J*-гены), позволило разработать родоспецифичные маркеры для идентификации токсиногенных цианобактерий с помощью молекулярно-биологических методов [Nishizawa et al., 1999].

В Беларуси исследования по выявлению микроцистин-продуцирующих цианобактерий в фитопланктоне впервые начаты в 2009 г. на р. Свислочь, основной водной магистрали г. Минска, и на зарегулированных на реке водохранилищах и продолжены на многих других водоемах и водотоках республики в 2012–2014 гг. [Михеева и др., 2011а, б; Mikheeva et al., 2012; Белых и др., 2013].

Задача настоящей работы – анализ и оценка изменений, произошедших в фитопланктоне оз. Бол. Швакшты в результате перехода его из макрофитного – слабоэвтрофного в типичный гиперэвтрофный водоем с гиперразвитием цианобактерий, поиск и идентификация продуцентов цианотоксинов микроцистинов с помощью молекулярно-биологических методов и масс-спектрометрии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Озеро Бол. Швакшты в составе гидрологического заказника “Швакшты” входит в систему особо охраняемых природных территорий (ООПТ) (НП “Нарочанский”), расположено в Витебской обл. Беларуси, в Поставском р-не, в системе р. Страчи (притока р. Вилии), бассейна Немана, в 8,3 км на северо-запад от оз. Нарочь (рис. 1).

Котловина озера остаточного типа, блюдцеобразной формы, вытянута с северо-запада на юго-восток. Склоны котловины пологие (до 6 м), почти на всем протяжении поросшие кустарником, а на северо-востоке – лесом. Берега низкие (0,2–0,3 м), песчано-галечниковые, на западе – торфянистые и сплавинные. Дно плоское, выстлано тонкодисперсными и карбонатными сапропелями

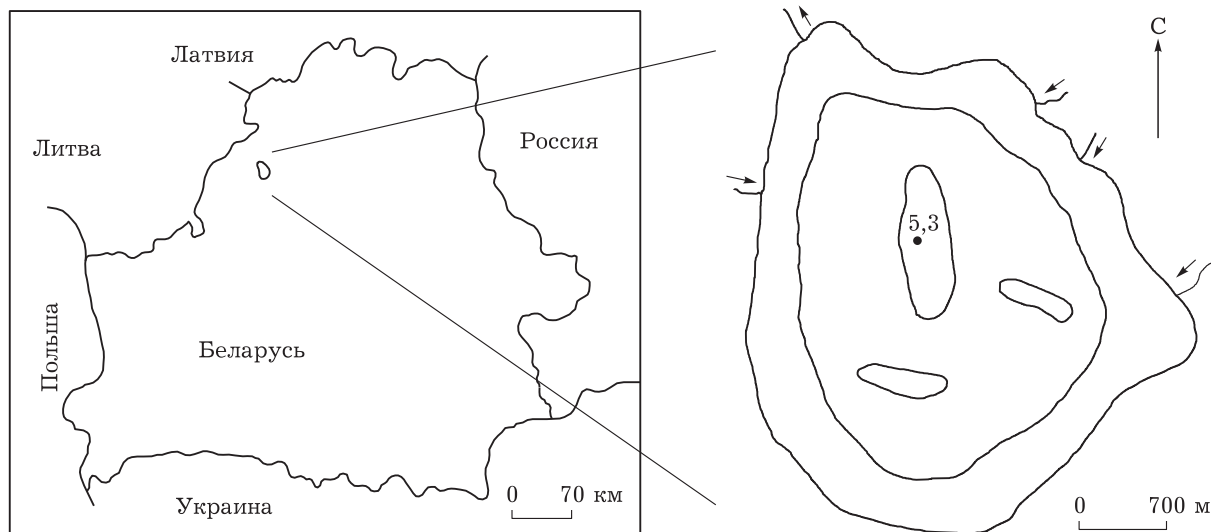


Рис. 1. Расположение оз. Бол. Швакшты

мощностью до 4 м, вдоль восточного берега до глубины 2 м – песчаное.

Озеро слабопроточное: в него впадает пять небольших ручьев, вытекает протока, по которой идет сток в оз. Мал. Швакшты и да-

лее в р. Страчу [Раманаў, 1983; Блакітны скарб..., 2007]. Минерализация воды до 235 мг/л. На юго-западном берегу расположены охотничье-рыболовная база, кемпинг, гостиница “Швакшты”.

Основные морфометрические и другие гидрологические показатели озера приведены в табл. 1 [Власов и др., 2004].

Низинный рельеф, значительная облесенность и заболоченность водосбора обуславливают равномерное распределение стока в течение года и постоянный уровень воды в озере. Значительная площадь зеркала и малые глубины обеспечивают хорошее перемешивание водной массы и ее прогревание. В безледный период в водоеме наблюдается гомотермия и гомооксигения.

В летнее время вода хорошо насыщена кислородом, зимой в придонных слоях может возникать его дефицит, что иногда приводит к замору рыб. Слегка повышенная минерализация воды (HCO_3^-) 158,6 мг/л, Ca^{2+} 35–36 мг/л определяет щелочную реакцию среды (рН 8,69–8,53). Некоторые другие гидрохимические показатели, определявшиеся сотрудниками Института рыбного хозяйства на основе анализа ежемесячных проб, отбираемых в центральной точке озера, приведены в табл. 2.

Озеро регулярно зарыбляли, в том числе растительноядными рыбами – белым амуром (*Stenopharingodon idella* Val.) и пестрым толстолобиком (*Hypophthalmichthys nobilis*

Т а б л и ц а 1

Морфометрические показатели оз. Бол. Швакшты

Показатель	Обозначение	Значение
Площадь зеркала, км ²	F	9,56
Площадь водосбора, км ² с площадью озера	$S_{\text{вдсб.}}$	84,6
Объем воды, млн м ³	V	22,3
Глубина средняя, м	$H_{\text{ср}} = V/F$	2,3
Глубина максимальная, м	$H_{\text{мах}}$	5,3
Длина озера, км	$L_{\text{оз.}}$	4,2
Ширина максимальная, км	$B_{\text{мах}}$	3,4
Ширина средняя, км	$B_{\text{ср}} = F/L$	2,3
Длина береговой линии, км	$L_{\text{б.л.}}$	13,05
Коэффициент изрезанности	L	1,19
Удельный водосбор	S/F	8,85
Показатель глубинности	$H_{\text{ср}}/F_0$	0,24
Показатель открытости	$F_0/H_{\text{ср}}$	4,16
Коэффициент удлиненности	$L/B_{\text{ср}}$	1,82
Коэффициент емкости	$H_{\text{ср}}/H_{\text{мах}}$	0,43
Условный водообмен	$W_{\text{притока}}/V_0$	0,90
Удельная водообменность	$V/W_{\text{притока}}$	24,8
Площадь водосбора под лесом, %	$S_{\text{л}}$	24,0
Площадь под заболоченными землями, %	$S_{\text{б}}$	20,0

Гидрохимические показатели воды оз. Бол. Швакшты

Показатель	Период				
	июль 1971 г. май 1991 г. апрель 2007 г.			2014 г.	
				апрель	июнь
Прозрачность, м	2,5	–	–	1,30	0,50
рН	8,69*	8,45	–	8,51	8,89
	8,53				
Концентрация O ₂ , мг/л	9,60	12,60	15,13	–	–
	7,75	–	15,98		
Концентрация O ₂ , % насыщения	105,6	119,0	121,0	–	–
	84,9	–	127,0		
Жесткость общая, мг-экв./л	–	3,0	3,5	4,4	4,5
		2,8	3,5		4,4
Концентрация:					
Ca ²⁺ , мг/л	36,1	40,0	50,1	46,0	44,0
	38,1	36,0	50,1		42,0
Mg ²⁺ , мг/л	16,05	10,0	12,0	25,5	28,0
	14,50	9,0	12,0		28,0
Cl [–] , мг/л	4,81	–	12,0	–	–
	2,90		11,5		
Fe _{общ.} , мг/л	0,06	0,04	0,05	0,02	0,05
	0,23	0,07	0,04		0,06
NH ₄ ⁺ , мгN/л	0	0,40	0,41	0,87	0,90
		0,20	0,38		0,94
NO ₂ [–] , мгN/л	0	0,015	0,009	0,014	0,004
		0,015	0,010		0,004
NO ₃ [–] , мгN/л	–	2,00	1,25	0,79	0,86
		1,60	0,96		0,79
Окисляемость перманганатная, мгO ₂ /л	6,48	9,60	13,90	10,07	10,15
	6,83	–	13,65		10,48

* В числителе – показатели у поверхности, в знаменателе – у дна.

Richardson) с целью увеличения рыбопродуктивности водоема. По данным НП “Нарочанский” зарыбление ими проводили в 2003–2007 гг. (табл. 3).

Озеро всегда имело существенное рыбопромысловое значение, обеспечивая годовой вылов рыбы в пределах 8–18 т. Максимум вылова приходился на 1986–1991 гг. (54,5 т),

Т а б л и ц а 3

Зарыбление оз. Бол. Швакшты растительноядными рыбами [Остапеня, Жукова, 2009]

Год	Посадочный материал	Количество, шт.
2003	Белый амур, двухлеток, 254 г	9600
2004 (осень)	То же	4000
2004 (весна)	»	18 300
2005	»	19 946
2006	»	10 355
2007	Толстолобик пестрый, двухлеток, 250 г	8000
2007	Белый амур, двухлеток, 200 г	15 000

Т а б л и ц а 4
**Величины промыслового вылова рыб
из оз. Бол. Швакшты в разные периоды
[Костоусов и др., 2016]**

Вид рыб	Средний улов, ц/га	
	2000–2004 гг.	2014–2015 гг.
Лещ	0,031	0,081
Щука	0,001	0,007
Окунь	0,006	0,003
Плотва	0,070	0,004
Густера	0,002	0,004
Карп	–	0,001
Карась	0,000	0,001
Белый амур	–	0,001
Угорь	–	0,002
Линь	0,028	0,000
Сом	0,000	–
Всего	0,139	0,104

когда интенсивность рыболовства достигла максимальной величины [Костоусов и др., 2016]. В среднемноголетней динамике уловы с водоема составляли около 10 т. Основу промысловой ихтиомассы ранее составляли плотва, линь и окунь. В последние годы доминантами стали два вида – лещ и щука (табл. 4). Общая биомасса рыбного стада уменьшилась (со 106 кг/га в конце 1980-х гг. до 60 кг/га в настоящее время), преимущественно за счет перестройки ихтиоценоза в сторону более длинноциклических видов и роста доли хищников в структуре сообщества [Костоусов и др., 2016].

Отсутствие существенного промыслового вылова растительноядных рыб связано, вероятно, с недостаточным учетом вылова любителями [Костоусов и др., 2016], так как выживаемость, к примеру, белого амура при зарыблении взрослыми стадиями (годовиком и двухлетком) очень велика [Воронова и др., 2006].

Кроме существенного рыбохозяйственного значения озеро имеет и большой рекреационный потенциал. В перспективе оно должно служить базой добычи сапропелей для сельскохозяйственных нужд и бальнеологических целей курорта “Нарочь”.

В начале летнего сезона в июне – июле 2012 г. и на протяжении вегетационного сезона 2013 г. проводили сбор материала на

определение видового состава, количественного развития цианобактерий и общего фитопланктона, его продукционно-деструкционных характеристик, содержания хлорофилла *a*. Кроме того, контроль над развитием фитопланктона в озере продолжали на протяжении вегетационных сезонов с мая по октябрь 2014–2015 гг.

Для оценки количественного развития фитопланктона и цианобактерий использовали традиционные методы гидробиологии, в частности, осадочный метод и световую микроскопию. Осадочные пробы объемом 0,5 л, фиксировали по Утермелю в модификации авторов [Михеева, 1989]. Видовой состав и количественный учет представителей фитопланктона приводятся на основании камеральной обработки количественных проб в световом микроскопе Zeiss Axiostar. Для подсчета фитопланктона использовали камеру Фукса – Розенталя емкостью 3,2 мм³. Оценку биомассы организмов проводили “методом истинных объемов” [Киселев, 1969], приравнивая клетку или организм к определенным геометрическим фигурам [Михеева, 1999; Hillebrand, 1999]. Размеры клеток и организмов измеряли под микроскопом с помощью окуляр-микрометра. Их удельный вес принимали равным единице. Общую биомассу фитопланктона находили суммированием биомасс отдельных представителей. Его численность (плотность) выражали в количестве клеток (числа одноклеточных водорослей, клеток в нитях и колониях) и организмов в литре (кл./л, орг./л), биомассу (в расчете на сырое вещество) – в мг/л.

Для определения функциональных характеристик фитопланктона скорость фотосинтеза (*A*, валовый фотосинтез) и деструкции (*R*) измеряли с помощью общепринятого метода склянок в кислородной модификации, экспонируя их в глубоководной зоне озера на оптимальной для фотосинтеза глубине (0,5 прозрачности).

Концентрацию взвешенных веществ (седимента) определяли гравиметрическим методом на фильтрах Nucleopore с диаметром пор 1 мкм. Во взвеси, собранной на указанных типах фильтров, определяли содержание хлорофилла *a* спектрофотометрическим методом в ацетоновых экстрактах [Lorenzen, 1967]. Величины хлорофилла *a* в работе приведе-

ны без учета феопигментов, содержание которых в общем форбине редко превышало 10–15 %. Концентрацию органического вещества и биогенных элементов определяли общепринятыми методами [Унифицированные методы..., 1973; Руководство..., 1977].

Отбор гидрохимических и гидробиологических проб в 2011–2015 гг. проводили в центральной пелагической части озера на станции постоянных наблюдений с периодичностью один раз в месяц. Для анализа использовали осредненную пробу воды (поверхность, середина, придонный слой).

Математическую и статистическую обработку материала осуществляли с помощью программных пакетов Microsoft Excel и R. Для сравнения периодов наблюдений использовали непараметрический критерий Манна – Уитни. Различия считали статистически значимыми при $p < 0,01$.

Пробы для молекулярно-биологического анализа отбирали сетью Апштейна и фиксировали 80%-м этанолом. Для выявления цианобактерий, способных к продукции микроцистинов, применяли праймеры, детектирующие последовательность гена, кодирующего домен аминотрансферазы (AMT), входящий в большой мультиферментный кластер микроцистин-синтазы (*mscY*) [Jungblut, Neilan, 2006]. В качестве контроля использовали ДНК штамма токсичной цианобактерии *Microcystis aeruginosa* CALU 972. Выделение ДНК, амплификацию фрагментов гена AMT-домена, клонирование и секвенирование проводили, как описано ранее [Belykh et al., 2011]. Сравнительный анализ полученных последовательностей выполняли с помощью пакета программ BLASTX и BLASTP. Выравнивание последовательностей генов AMT-домена (длина 470 п.н.) и построение филогенетических деревьев осуществляли с помощью пакета программ Mega 7.0.18 (<http://www.megasoftware.net/>), применяя двухпараметрическую модель Кимуры, методы ближайших соседей (NJ) и максимального правдоподобия (ML). Бутстреп-поддержка рассчитана на 1000 реплик. Полученные уникальные нуклеотидные последовательности депонированы в GenBank под номерами KC900827–KC900836, транслированные аминокислотные – под номерами AGO06691–AGO06700.

Для идентификации микроцистинов образцы фитопланктона после пятикратного “замораживания – размораживания” высушивали в термостате при 60 °С и дважды экстрагировали 75%-м метанолом в течение 60 мин при воздействии ультразвука. Полученные экстракты объединяли и упаривали досуха на роторном испарителе при температуре водяной бани 45 ± 2 °С, перерастворяли в метаноле, а затем центрифугировали при 13 000 об/мин в течение 15 мин. Идентификацию микроцистинов выполняли на tandemном времяпролетном масс-спектрометре с матричной лазерной десорбцией/ионизацией (MALDI-TOF/TOF) (Bruker Daltonics, Германия), используя в качестве матрицы α -циано-4-гидроксикоричную кислоту. Детектирование проводили в режиме регистрации положительных ионов (рабочая длина волны лазера 355 нм). Диапазон регистрируемых масс 500–3500 Да.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ретроспективный анализ показывает, что в эволюции экосистемы оз. Бол. Швакшты можно выделить два периода, переломным моментом между которыми явилось вселение чужеродной растительной и ихтиофауны (см. табл. 3). Периоды наблюдений (1948–1991 и 2008–2015 гг.) статистически значимо (критерий Манна – Уитни, $p < 0,01$) различаются между собой по всем гидроэкологическим показателям, приведенным в табл. 5. Величины первичной продукции на глубине оптимального фотосинтеза на протяжении вегетационного сезона 2014 г. различались от 0,53 (в октябре) до 6,69 (в августе) мг O_2 /л · сут. и составили в среднем для вегетационного сезона 4,27 мг O_2 /л · сут. Величины рассматриваемых показателей характеризуют оз. Бол. Швакшты в последние годы как высокоэвтрофное.

В период сбора планктонного материала в 2012–2013 гг. с целью поиска токсигенных цианобактерий в фитопланктоне оз. Бол. Швакшты выявлено 23 представителя цианобактерий:

- Anabaena* Bory sp.
- A. flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. f. *flos-aquae*
- A. planctonica* Brunth.

Гидроэкологические показатели оз. Бол. Швакшты до и после зарыбления

Показатель	Год			
	1948–1991 ¹	2008 ²	2009 ³	2011–2015 ⁴
Прозрачность, м	2,83 ± 0,29 (3)	0,56 ± 0,14 (4)	0,79 ± 0,45 (4)	0,75 ± 0,30 (31)
Сестон, мг/л	0,98–1,27 (2)	28,63 ± 5,51(4)	23,17 ± 10,65 (4)	22,56 ± 8,78 (30)
Хлорофилл <i>a</i> , мкг/л	2,8 (1)	–	23,89 (1)	36,8 ± 17,9 (20)
Общий фосфор, мкг P/л	22–31 (2)	113 ± 43 (4)	77 ± 23 (4)	94 ± 30 (30)
Общий азот, мг N/л	0,36–0,48 (2)	2,10 ± 0,71 (4)	1,99–2,99 (2)	3,57 ± 2,80 (29)
Органический углерод, мг/л	7,38–8,84 (2)	23,71–25,22 (2)	25,85 (1)	19,36 ± 2,98 (30)
Биомасса фитопланктона, мг/л	4,06 ± 3,90 (4)	28,90	–	20,80 ± 10,00 (19)

¹ Эпизодические данные в период вегетационного сезона (май – октябрь); ² средние за июль – октябрь; ³ данные в период вегетационного сезона (май – сентябрь); ⁴ средние за вегетационные сезоны (май – октябрь) 2011–2015 гг. Вариабельность указана в виде стандартного отклонения; в скобках – количество наблюдений.

A. scheremetievi Elenk.
A. spiroides Kléb.
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfsf. *flos-aquae*
Aphanothece clathrata W. et G. S. West
Coelosphaerium dubium Grun.
C. kuetzingianum Näg.
Cyanodictyon planctonicum Meyer
C. reticulatum (Lemm.) Geitl.
Gloeocapsa minor (Kütz.) Hollerb.
Gomphosphaeria Kützing sp.
Lyngbya limnetica Lemm.
Microcystis aeruginosa (Kütz.) Elenk. f. *aeruginosa*
M. aeruginosa f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk.
(= *M. flos-aquae* (Wittr.) Kirchn.)
M. aeruginosa f. *viridis* (A. B r.) Elenk.
(= *M. viridis* (A. B r.) Lemm.)
M. pulvereae (Wood.) Elenk. f. *pulvereae*
M. pulvereae f. *delicatissima* (W. et G. S. West)
Elenk (= *Aphanocapsa delicatissima* W. et G. S. West)
M. wesenbergii Komárek
Rhabdoderma lineare Schmidle et Laut. em.
Hollerb.
Synechocystis aquatilis Sauv.
Woronichinia naegeliana (Ung.) Elenk. f. *naegeliana*

По численности клеток ($3,5 \times 10^9$ кл./л) и организмов ($26,6 \times 10^6$ орг./л) цианобактерии в период исследования имели абсолютное доминирование. Они же в июле – августе преобладали и в общей биомассе фитопланктона (более 30 мг/м³), составляя 75 %. Максимальных значений биомассы в оз. Бол. Швакш-

ты достигла нетоксичная *Aphanothece clathrata* – 36,6 %. Вклад в биомассу потенциальных продуцентов микроцистина – видов рода *Microcystis* (*M. aeruginosa*, *M. viridis*, *M. wesenbergii*) в июне и июле 2012 г., в период определения микроцистинов, составил 25 и 34 % соответственно при их биомассе, равной 8 и 10 мг/л. В промежуток с 2013 по 2015 г., когда проводились более регулярные наблюдения за развитием фитопланктона в озере, биомасса представителей рода *Microcystis* в среднем в летние месяцы составила $7,3 \pm 3,7$ мг/л (27 ± 12 % от общей биомассы фитопланктона). Отметим, что в июле 1974 г. биомасса представителей рода *Microcystis* достигла всего 0,1 мг/л, что составляло 6 % от общей биомассы фитопланктона.

На рис. 2, а–с представлен уровень развития общего фитопланктона и основных доминировавших в нем отделов водорослей (цианобактерий и диатомовых) на протяжении вегетационных сезонов 2013–2015 гг.

Общая биомасса фитопланктона за приведенные годы колебалась в широком диапазоне: 2013 г. – 9,1 (октябрь) – 42,0 (август); 2014 г. – 10,0 (октябрь) – 42,5 (июнь); 2015 г. – 8,4 (октябрь) – 24,7 (июнь) мг/л. Несмотря на ее существенные колебания в течение вегетационного сезона, средневегетационные величины биомассы в 2013–2015 гг. оказались близкими: 2013г. – $19,9 \pm 13,3$; 2014 г. – $20,6 \pm 11,6$; 2015 г. – $18,5 \pm 5,8$ мг/л.

Соответственно, плотность организмов фитопланктона колебалась также в широких пределах: 2013 г. – от 27,7 (май) до 99,7 (ав-

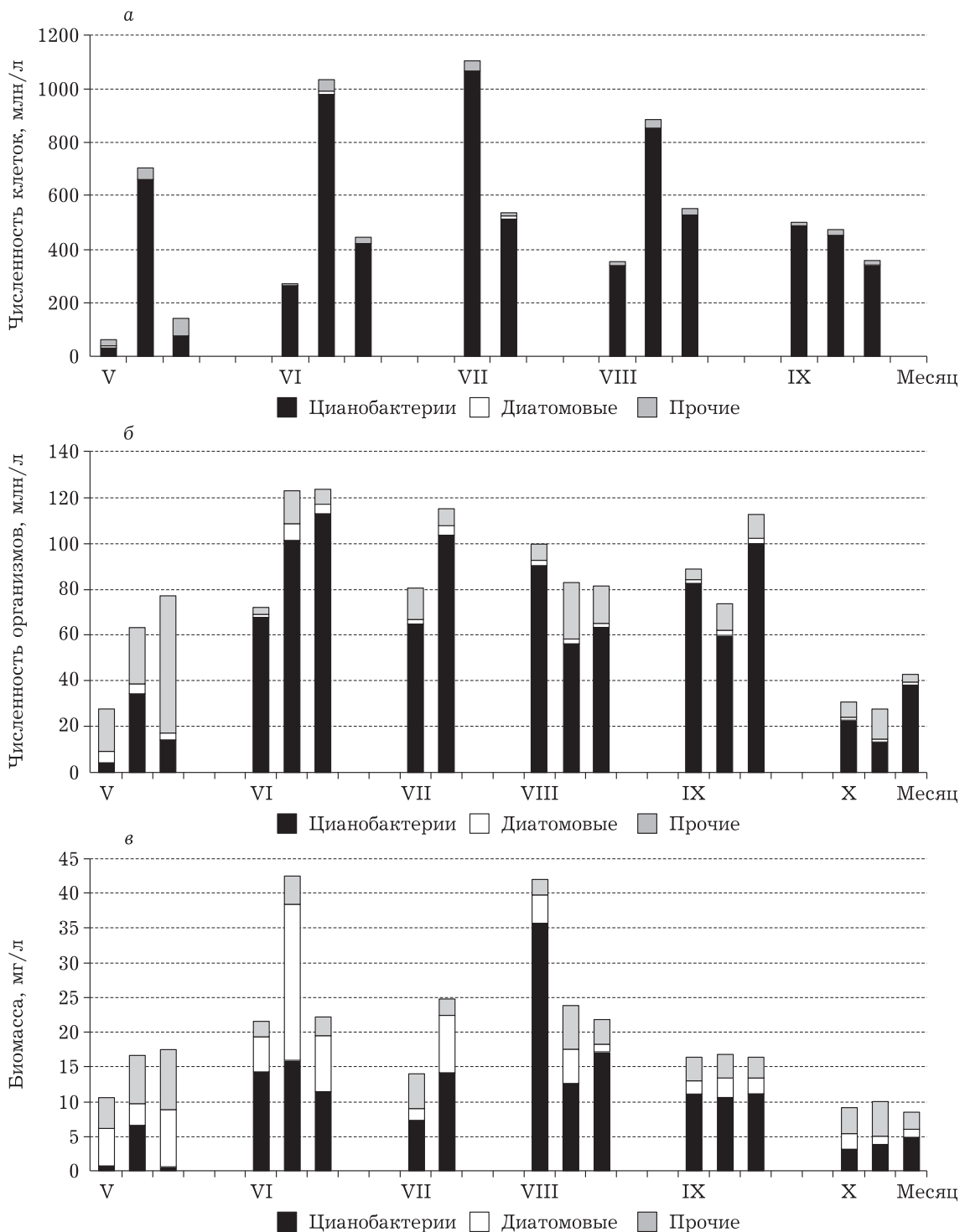


Рис. 2. Уровень развития общего фитопланктона и основных доминировавших в нем отделов водорослей (цианобактерий и диатомовых) на протяжении вегетационных сезонов 2013–2015 гг. Первый столбец месяца – 2013 г., второй – 2014 г., третий – 2015 г., нет данных за июль 2013 г.: а – численность клеток, б – численность организмов, в – биомасса

густ); 2014 г. – от 27,5 (октябрь) до 122,4 (июнь); 2015 г. – от 42,48 (октябрь) до 123,33 (июнь) млн/л, при этом среднесезонные зна-

чения численности организмов также заметно отличались и составили в 2013 г. $53,1 \pm 33,1$; 2014 г. – $72,1 \pm 29,1$; 2015 г. – $91,9 \pm$

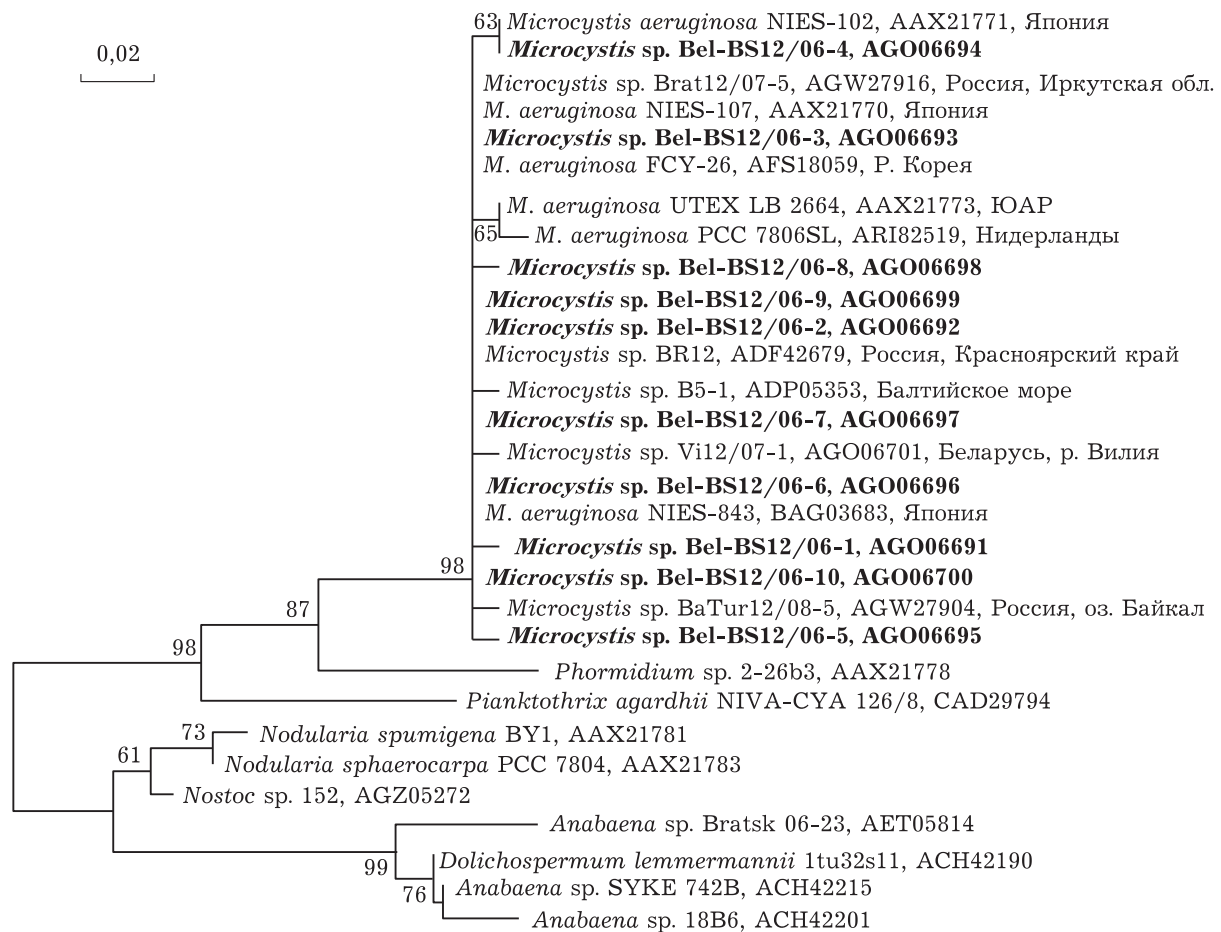


Рис. 3. Древо аминокислотных последовательностей АМТ-домена микроцистин-синтетазы цианобактерий, построенное с использованием метода ближайших соседей. Цифрами показаны результаты бутстреп-анализа. Жирным шрифтом выделены последовательности, полученные в данной работе. Масштаб соответствует двум заменам на 100 п.н.

$\pm 30,6$ млн орг./л. Плотность фитопланктона, выраженная в клетках, в среднем для сезона составляла в 2013 г. $281,0 \pm 162,2$; 2014 г. – $733,3 \pm 346,3$; в 2015 г. – $355,4 \pm 194,6$ млн кл./л. Доля цианобактерий в общей биомассе составляла в 2013 г. от 6,9 % в мае до 84,9 % в августе, в 2014 г. – от 37,3 % (в июнь) до 62,9 % (в сентябре); в 2015 г. – от 3,7 % (май) до 79,3 % (август). Доля сопутствовавших им диатомовых водорослей находилась в пределах от 9,6 % в августе до 52,0 % в мае 2013 г., в 2014 г. – от 52,7 % (июнь) до 10,9 % (октябрь), в 2015 г. – от 4,2 % в августе до 52,0 % в мае.

В результате проведенного молекулярно-генетического анализа определено 10 уникальных последовательностей гена АМТ-домена микроцистин-синтетазы, принадлежащих цианобактериям рода *Microcystis*. По

данным BLAST-анализа последовательности имели 99 % сходства между собой и 95–99 % с последовательностями гена АМТ-домена представителей рода *Microcystis* из различных водоемов.

На древе транслированные аминокислотные последовательности формируют устойчивые клады, соответствующие отдельным родам цианобактерий, продуцирующим микроцистины. Все последовательности АМТ-домена микроцистин-синтетазы цианобактерий из оз. Бол. Швакшты входят в кладу *Microcystis*, в которой они группируются совместно с клонами и культивируемыми штаммами из разных водоемов (рис. 3).

В результате проведенного анализа MALDI-TOF в масс-спектрах образцов обнаружено три варианта наиболее распространенных микроцистинов MC-LR, MC-YR, MC-RR и их

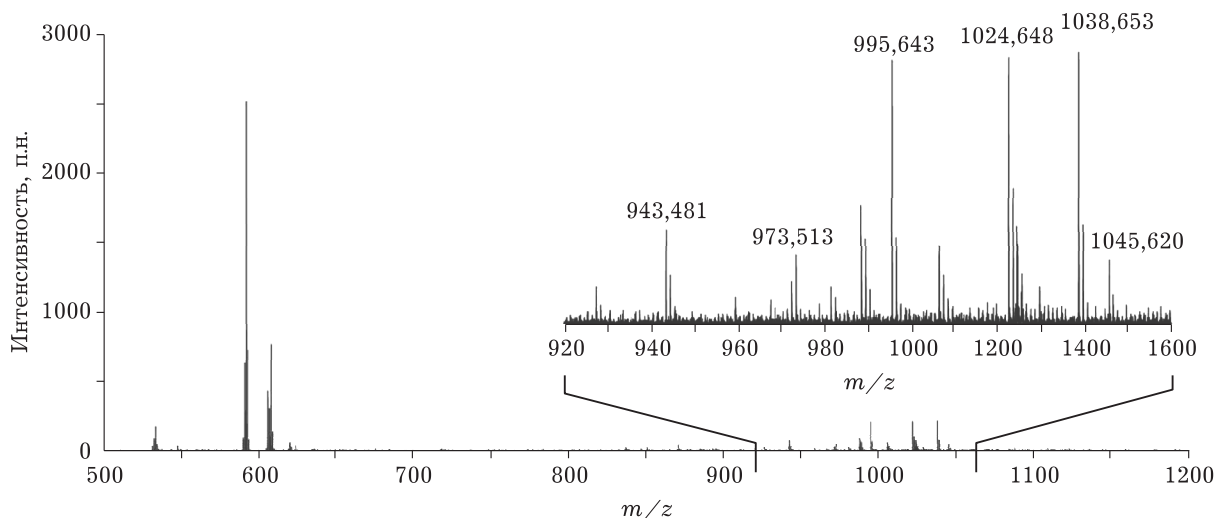


Рис. 4. Масс-спектр метанольного экстракта пробы 15BSh1 (оз. Бол. Швакшты, 07.06.12). Пики: m/z $[M+H]^+$ = 995 (MC-LR); m/z $[M+H]^+$ = 1024 (Demethyl MC-RR); m/z $[M+H]^+$ = 1038 (MC-RR); m/z $[M+H]^+$ = 1045 (MC-YR)

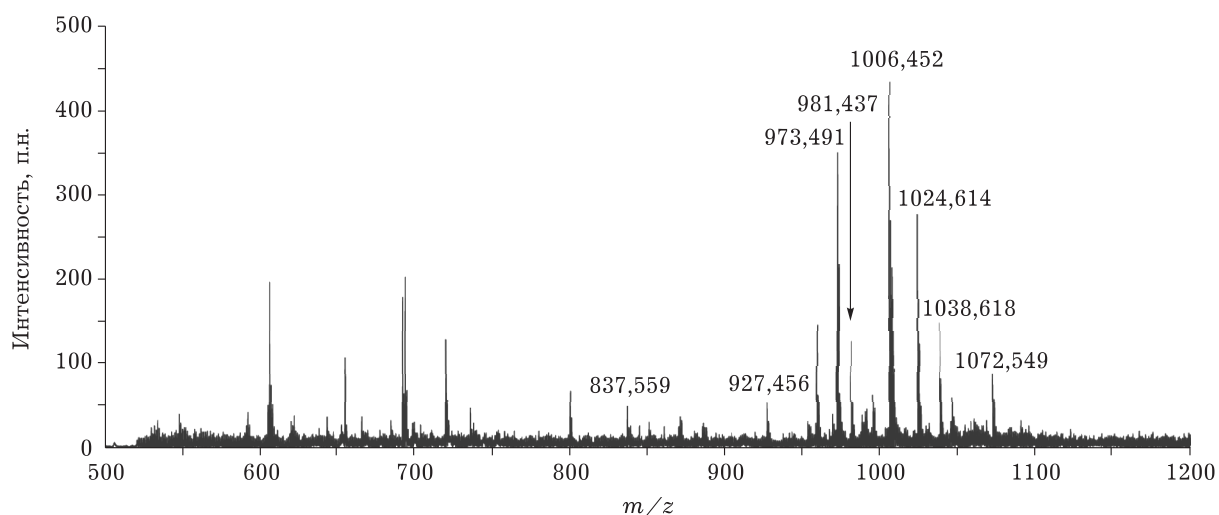


Рис. 5. Масс-спектр метанольного экстракта пробы 19BSh (оз. Бол. Швакшты, 05.07.12). Пики: m/z $[M+H]^+$ = 981 (Demethyl MC-LR); m/z $[M+H]^+$ = 1024 (Demethyl MC-RR); m/z $[M+H]^+$ = 1038 (MC-RR)

деметилованные варианты Demethyl MC-LR и Demethyl MC-RR (рис. 4, 5).

На основании полученных результатов можно заключить, что продуцентом микроцистинов в оз. Бол. Швакшты являются представители рода *Microcystis*, вероятнее всего, *M. aeruginosa*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение уровня и структуры количественного развития фитопланктона в оз. Бол. Швакшты в период исследований в сравнении с име-

ющимися данными прошлых лет представлено на рис. 6. Для сравнения взяты сходные месяцы за все годы исследований – июнь и июль.

Эпизодические гидроэкологические исследования оз. Бол. Швакшты, проводившиеся с 1947 г., характеризовали озеро как водоем с высоким качеством воды и значительной рыбопродуктивностью [Остапеня, Жукова, 2009]. Так, О. Д. Акимова, изучавшая фитопланктон в июле 1947 г., отмечала низкую его биомассу – всего $0,7 \text{ г/м}^3$ при доминировании синезеленых водорослей (циа-

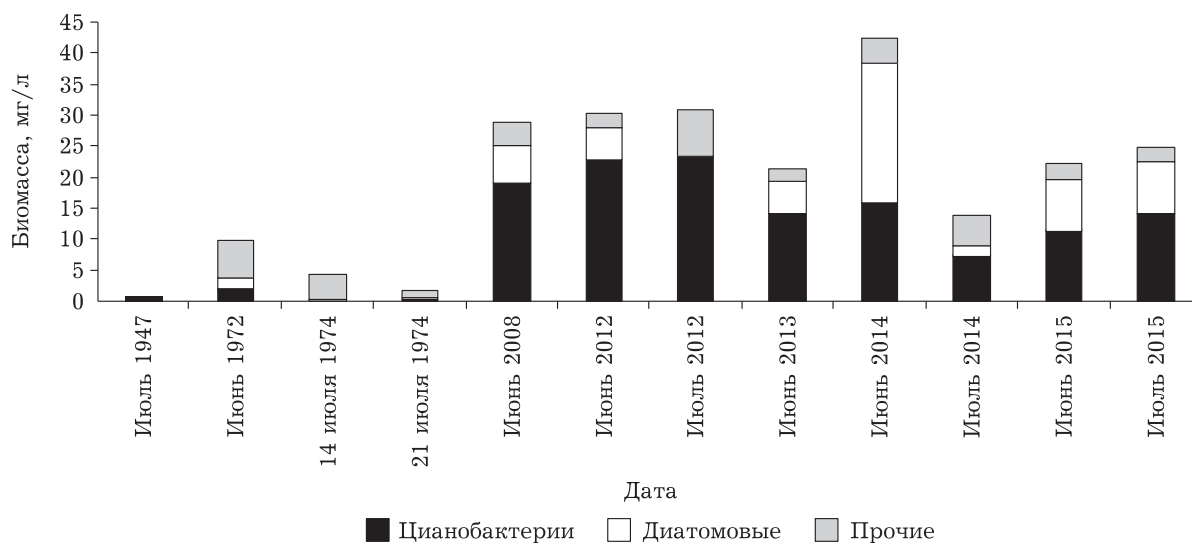


Рис. 6. Уровень общей биомассы фитопланктона в оз. Бол. Швакшты в сходные месяцы разных лет

нобактерий). Параллельно с характеристикой развития фитопланктона автор отмечал, что содержание взвешенных веществ в это время измерялось величинами в пределах 1–5 мг/л, содержание хлорофилла – в пределах 1,5–3,0 мкг/л, величины БПК₅ не превышали 1,5 мг/л [Остапеня, Жукова, 2009].

Позднее, в июне 1972 г., в фитопланктоне озера при его обследовании сотрудниками лаборатории озероведения (ОНИЛОЗ) географического факультета БГУ выявлен 81 вид водорослей, которые создавали уже 9,4 г/м³ биомассы. Наиболее разнообразными в видовом отношении оказались диатомовые (25) и зеленые (24) водоросли. Среди синезеленых отмечено 18 видов. Доминировали виды родов *Microcystis* (*M. aeruginosa* Kütz.), *M. pulverea* Elenk.), *Anabaena* (*A. contorta* Bachm.), *Aphanothece* (*A. saxicola* Näg.), *Gloeocapsa* (*G. minuta* Kütz.). По численности клеток ($N_{\text{общ.}}$ 21 млн кл./л) последние составляли более 65 % (около 22 % по биомассе). Диатомовые в биомассу вносили около 20 %, а первое место заняли пиррофитовые (*Peridinium* sp., *Cryptomonas ovata* Ehr., *Cr. lucens* Ehr.) – свыше 33 %.

По определениям, выполненным в июле 1974 г., наблюдалась иная картина, а именно в середине месяца доминировали золотистые водоросли (*Chromulina* sp.) – в общей численности клеток (около 19 млн/л) на 90,5 %, в биомассе (4,3 мг/л) на 83,7 %. Цианобактерии составляли в биомассе 7,2 %, пи-

рофитовые – 5,2, диатомовые – только 0,4 %. В третьей декаде (21 июля) благодаря развитию мелкоклеточных цианобактерий (*M. pulverea*, *Aphanothece clathrata*, *Gloeocapsa minima*) они стали доминантами по численности (77,5 %), а по биомассе, как и в 1972 г., на первое место вышли пиррофитовые (42,8 %), на второе – диатомовые (19,2 %), а доля цианопрокариот в биомассе возросла примерно на 2 %, составив 9,5 %. Среди них, кроме названных выше, определены еще только *Anabaena lemmermannii* и *Gloeocapsa turgida*. Можно предположить, что биомасса 9,4 г/м³, приводимая сотрудниками лаборатории озероведения (ОНИЛОЗ) географического факультета БГУ для 1972 г., является существенно завышенной.

Наблюдения, выполненные в июне – сентябре 2008 г. [Остапеня, Жукова, 2009], выявили катастрофические изменения экологической ситуации в озере, которое превратилось в гипертрофный водоем с низким качеством воды и соответствующей потерей рекреационных достоинств. Прозрачность воды, превышавшая ранее 3 м, уменьшилась до 0,45 м. Содержание хлорофилла возросло на порядок и достигло 50 мкг/л (на современном этапе 2008–2015 гг. эти величины – $0,76 \pm 0,14$ м и $42,6 \pm 6,7$ мкг/л соответственно). В озере наблюдалось интенсивное “цветение” воды. В июне 2008 г. биомасса фитопланктона составила 28,9 мг/л, а плотность – $2,7 \times 10^9$ кл./л. Преобладали цианобактерии,

на долю которых приходилось 98,9 % от общего числа клеток фитопланктона и 65,9 % от общей биомассы. Как по плотности, так и по биомассе доминировали мелкоклеточные колониальные виды *Aphanothece clathrata*, *Cyanodictyon planctonicum*, *Gloeocapsa* spp., а также *Anabaena flos-aquae*. Заметный вклад в формирование биомассы (21,4 %) вносили крупноклеточные колониальные диатомовые водоросли *Fragilaria crotonensis* и *Asterionella formosa*. Водоросли других отделов (зеленые, золотистые, эвгленовые) оказались малочисленными, но они существенно увеличивали видовое разнообразие фитопланктона. Первичная продукция планктона на глубине оптимального фотосинтеза в июле 2008 г. возросла по сравнению с июлем 1989 г. в 10 раз и составила $5,94 \pm 0,83$ против $0,60 \pm 0,06$ мгО₂/л в сутки. Возросли также деструкция и биологическое потребление кислорода за 5 сут (БПК₅).

Уровень величин биомассы фитопланктона в период с 2012 по 2015 г. при наблюдавшихся межгодовых различиях оставался тем не менее гораздо более высоким, чем в более ранние годы (см. рис. 6).

Наиболее вероятной причиной, обусловившей столь резкое ухудшение показателей качества воды, явилось зарыбление озера, проводившееся регулярно, начиная с 2003 г., растительными рыбами, в особенности белым амуром. Так, в 1948–1991 гг. полоса надводной растительности (камыш, тростник с примесью рогоза, ситняка, хвоща) достигала 50–100 м. У северного и западного берегов пояс состоял из растений с плавающими листьями: кубышки, кувшинки, рдест плавающий с примесью стрелолиста и телореза. Но основную биомассу создавали погруженные макрофиты, среди которых доминировали харовые водоросли, покрывавшие дно до глубины 3,5 м при прозрачности более 3,5 м (в последние годы она снизилась до 0,45 м). Общая площадь зарастания оценивалась в 80–85 % площади дна [Остапеня, Жукова, 2009]. В настоящее время сохранился и выраженно присутствует только пояс надводной растительности примерно в прежних границах зарастания. Погруженная растительность сильно изрежена. Практически полностью пропали растения с плавающими листьями. Двухлеток белого

амура в благоприятных условиях наших широт способен за вегетационный сезон давать прирост биомассы до 5 раз, при этом выживаемость его при зарыблении взрослыми стадиями составляет 79–86 % [Воронова и др., 2006]. Учитывая кормовой коэффициент по макрофитам, равный 50 [Москул, 2012], можно предположить, что при зарыблении в 2003–2007 гг. в среднем 12 870 экз. двухлетков амура в год средней массой 200 г. (см. табл. 1), за один вегетационный сезон вновь посаженный амур способен изъять 644 т биомассы макрофитов. При недостаточном изъятии (вылове) белого амура из водоема его пресс на макрофиты накапливается.

Вселение белого амура привело к значительному подавлению водной растительности, усилению развития планктонных водорослей и резким изменениям в озере в соответствии с концепцией альтернативного состояния экосистем [Scheffer et al., 1993; Scheffer, van Nes, 2007]. Не просматривается других возможных причин таких резких изменений количества макрофитов и экосистемы озера в целом. На водосборной территории не построено новых объектов, которые могли бы существенным образом повлиять на количество поступающих в водоем биогенных элементов. Практически не изменилось и количество отдыхающих. Структура водосборной территории также осталась прежней. Существенных изменений уровня воды в озере не отмечено.

Величины численности и биомассы цианобактерий, явившиеся следствием антропогенного вмешательства, далеко превысили их допустимый порог, установленный ВОЗ (20 млн кл./л или 10 мкг/л хлорофилла *a*) для безопасного использования водоемов в рекреационных целях. ВОЗ разработано три уровня ориентировочных значений этих показателей по возрастающей степени тяжести и вероятности воздействия на здоровье, а именно: 1) потенциальный риск для здоровья человека в рекреационных водах – ниже 20 млн кл./л или 10 мкг/л хлорофилла *a*, 2) умеренный риск – 20–100 млн кл./л или 10–50 мкг/л хлорофилла *a*, 3) высокий риск – более 100 млн кл./л (видимое образование цианобактериальных пленок) [Guidelines, 2003, 2011]. Согласно этой классификации

оз. Бол. Швакшты относится к третьему, наиболее опасному для здоровья человека, уровню.

Цианобактериальные “цветения” воды ежегодно наблюдаются и во многих других водоемах Беларуси. Массовое развитие цианобактерий (даже вне связи проблем с их токсичностью) снижает качество воды, придавая ей неприятный вкус и запах. Это усложняет проблему выбора источников питьевой воды, рекреационных озер и других водоемов, и требует их эффективного экологического мониторинга.

Синтез микроцистинов не является видоспецифичным признаком и встречается у разных видов цианобактерий, а в популяции одного вида одновременно могут присутствовать как токсинпродуцирующие, так и безвредные штаммы [Kurmayr et al., 2004]. Из 23 видов цианобактерий, обнаруженных в фитопланктоне озера в 2012–2013 гг., семь являются потенциально-токсичными. Наиболее известный из них – *Microcystis aeruginosa*, вид, из которого микроцистины изолированы впервые. Способность к синтезу МС показана и у других представителей рода – *M. viridis* и *M. wesenbergii* [Namikoshi et al., 1992]. Единичные случаи продукции МС отмечены у *Woronichinia naegeliana* [Willame et al., 2005]. Виды рода *Anabaena* – *A. flos-aquae*, *A. planctonica* и *A. spiroides* – часто являются причиной “цветения” водоемов разных климатических зон и могут продуцировать как гепатотоксичные МС (*A. flos-aquae*), так и нейротоксичные анатоксин-а и сакситоксин [Sivonen et al., 1990; Chorus, Bartram, 1999]. Широко распространенный в пресноводных экосистемах *Aphanizomenon flos-aquae* вызывает как токсичные, так и нетоксичные “цветения” воды, у данного вида неизвестны МС-продуцирующие штаммы, но подтвержден синтез нейротоксинов [Sivonen et al., 1990]. Однако, несмотря на большое количество потенциально-токсичных видов цианобактерий, наблюдавшихся в оз. Бол. Швакшты в исследуемый период, молекулярно-биологический анализ показал, что продуцентами МС в озере являлись представители рода *Microcystis*. Ближайшими гомологами (99 % сходства) клонов из оз. Бол. Швакшты являются изоляты из Братского, Берешско-

го и Усть-Илимского водохранилищ, озер Байкал и Котокельское (Восточная Сибирь), Куршского залива Балтийского моря, водохранилища Дрозды, р. Виляя, озер Нарочь и Кромань (Беларусь), из пресных озер Греции [Белых и др., 2013; Сороковикова и др., 2014; Gkelis, Zaoutsos, 2014]. Среди культивируемых видов *Microcystis* последовательности гена, кодирующего АМТ-домен микроцистин-синтетазы, близкородственные (98–99 %) таковым из оз. Бол. Швакшты, обнаружены у *M. aeruginosa* FCY-26, изолированного из оз. Палданг в Южной Корее, *M. aeruginosa* NIES-843, *M. aeruginosa* NIES-102 и *M. aeruginosa* NIES-107, выделенных во время токсичных “цветений” в озерах Казумигаура и Кавагучи в Японии, *M. aeruginosa* PCC 7806 из пресного водоема в Европе [Nishizawa et al., 1999; Lyra et al., 2001; Kaneko et al., 2007; Rhee et al., 2012]. Вышеперечисленные штаммы *M. aeruginosa* являются токсичными, у них определены последовательности кластера генов *mcy* и обнаружена продукция нескольких вариантов микроцистинов.

Для различных штаммов рода *Microcystis*, выделенных из “цветущих” водоемов по всему миру, показана, как и в данном случае, преимущественная продукция вариантов МС-LR, МС-YR и МС-RR [Chorus, Bartram, 1999; Nishizawa et al., 1999; Welker et al., 2004; Ballot et al., 2014; Hu et al., 2016]. Деметилированные варианты микроцистинов МС-RR и МС-LR (как минорные компоненты) продуцируются только отдельными штаммами *Microcystis* spp. [Fastner et al., 1999; Dadheech et al., 2014]. Микроцистины МС-LR и МС-YR относятся к наиболее токсичным вариантам, их LD₅₀ составляет, соответственно, 50 и 70 мкг/кг для мышей при внутрибрюшинном введении, в то время как микроцистин МС-RR слаботоксичен (LD₅₀ = 600 мкг/кг).

Наличие наиболее токсичного варианта МС-LR и высокий уровень развития цианобактерий в оз. Бол. Швакшты свидетельствуют о потенциальной угрозе отравлений цианотоксинами человека и животных, однако оценить реальную угрозу можно только в случае определения концентрации микроцистинов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, вселение в оз. Бол. Швакшты растительноядных рыб с целью увеличения рыбопродуктивности озера и при недостаточном их промысловом изъятии привело к серьезным последствиям, в частности, к интенсивному развитию фитопланктона в результате выедания рыбами макрофитов и в целом – к переходу озера из слабоэвтрофного в высокоэвтрофное состояние до гипертрофного статуса. Сообщество водной растительности, занимавшее большую часть площади дна, обеспечивало устойчивое функционирование озерной экосистемы до начала зарыбления озера растительноядными рыбами. После вселения растительноядных рыб произошло резкое снижение количества погруженных макрофитов.

Значительное уменьшение водной растительности вызвало интенсивное, до стадии “цветения” воды, развитие фитопланктона с биомассой более 40 мг/л, в то время как в 1947 г. она составляла только 0,7 мг/л. Максимальное значение хлорофилла *a* в июне 2014 г. достигло 68,5 мкг/л. Валовая первичная продукция на глубине оптимального фотосинтеза на протяжении вегетационного сезона этого года находилась в пределах от 0,53 (в октябре) до 6,69 (в августе) мг O_2 /л · сут. и составила в среднем для вегетационного сезона 4,27 мг · O_2 /л · сут. Величины плотности (численности) и биомассы цианобактерий в составе общего фитопланктона в результате антропогенного вмешательства далеко превысили установленный ВОЗ их допустимый порог (20 млн кл./л или 10 мкг/л хлорофилла *a*) для безопасного использования водоемов в рекреационных целях и позволяют отнести озеро в третий уровень (по классификации ВОЗ) опасности для здоровья человека: более 100 млн кл./л и более 50 мкг/л хлорофилла *a*. В составе вегетирующих в озере цианобактерий обнаружены MC-продуцирующие виды *Microcystis* и пять вариантов микроцистинов, включая высокотоксичный MC-LR.

Для того чтобы минимизировать негативные последствия “цветения” воды, необходим эффективный экологический мониторинг за всеми компонентами биоты и факторами среды, включая ихтиофауну.

Настоящая статья направлена на анализ изменений, произошедших в фитопланктоне озера, и мы старались не выходить за рамки поставленной задачи. Детальный анализ изменений, имевших место в других сообществах, включая макрофитное, а также перераспределение первичной продукции между фитопланктоном и макрофитным звеном в связи с воздействием растительноядных рыб и переходом озера в альтернативное состояние, будет обсуждаться в последующих работах.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 12-04-90012_Бел_а, молекулярно-биологический анализ выполнен при поддержке гос. задания № 0345-2016-0003.10) и БРФФИ (проекты № Б12Р-028, Б16МВ-012, Б16-033).

Авторы благодарны рецензентам за их конструктивные замечания к первоначальному варианту статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Белых О. И., Гладких А. С., Сороковикова Е. Г., Тихонова И. В., Потапов С. А., Федорова Г. А. Микроцистин-продуцирующие цианобактерии в водоемах России, Беларуси и Украины // *Химия в интересах устойчивого развития*. 2013. Т. 21. С. 363–378.
- Блакiтны скарб Беларусi: Рэкi, азэры, вадасховiшчы, турысцкi патээнцыял водных аб'ектаў. Минск: БелЭН, 2007. С. 130.
- Власов Б. П., Якушко О. Ф., Гигевич Г. С., Рачевский А. Н., Логинова Е. В. *Озера Беларуси: справочник*. Минск: Беларус. гос. ун-т, 2004. 284 с.
- Воронова Г. П., Пантелей С. Н. Эффективность пастбищного выращивания прудовой товарной рыбы в поликультуре // *Вопр. рыбного хоз-ва Беларуси: сб. науч. тр.* 2006. Вып. 22. С. 169–173.
- Киселев И. А. *Планктон морей и континентальных водоемов*. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. М.; Л.: Наука, 1969. 660 с.
- Костоусов В. Г., Адамович Б. В., Жукова Т. В., Селивончик И. Н. Оценка воздействия рыбоводных мероприятий на экосистему озера и эффективность ведения рыболовного хозяйства // *Изв. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. аграрных наук*. 2016. № 3. С. 94–98.
- Михеева Т. М. Методы количественного учета нанопланктона (обзор) // *Гидробиол. журн.* 1989. Т. 25, № 4. С. 3–21.
- Михеева Т. М. *Альгофлора Беларуси: таксономический каталог*. Минск: Беларус. гос. ун-т, 1999. 396 с.
- Михеева Т. М., Белых О. И., Сороковикова Е. Г., Гладких А. С., Потапов С. А. “Цветение” воды в городских экосистемах реки Свислочь (Беларусь) и выявление потенциально токсичных цианобактерий // *Сахаровские чтения 2011 года: экологические про-*

- блемы XXI в: мат-лы 11-й Междунар. науч. конф., Минск, 19–20 мая 2011 г. / под ред. С. П. Кундаса, С. С. Позняка. Минск: МГЭУ им. А. Д. Сахарова, 2011а. С. 175–176.
- Михеева Т. М., Белых О. И., Сороковикова Е. Г., Гладких А. С., Потапов С. А. Цианобактерии и цианотоксины в планктоне зарегулированных водохранилищ и на городском отрезке реки Свислочь (Беларусь) // ISEU. Экол. вестн. 2011б. № 4 (18). С. 30–37.
- Москул Г. А., Коваленко Ю. И., Пашинова Н. Г., Болкунов О. А. Современное состояние и перспективы рыбохозяйственного использования Азово-Кубанских лиманов // Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона: мат-лы VII Междунар. конф. Керчь, 20–23 июня 2012 г. Керчь: ЮНИРО, 2012. Т. 1. С. 68–76.
- Остапеня А. П., Жукова Т. В. Изменение экологической ситуации в озере Большие Швакшты и его причины // Докл. НАН Беларуси. 2009. Т. 53, № 3. С. 98–101.
- Рамацаў В. П. Вялікая Швакшта // Энциклапедыя прыроды Беларусі: у 5 т. Минск: Беларус. Сав. Энциклапедыя, 1983. Т. 1. С. 520.
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 541 с.
- Сороковикова Е. Г., Белых О. И., Гладких А. С., Могильникова Т. А., Федорова Г. А., Кузьмин А. В., Михеева Т. М. Токсичные цветения цианобактерий в озере Котокельское (Бурятия) – современное состояние проблемы // Вода: химия и экология. 2014. № 2. С. 29–35.
- Унифицированные методы анализа вод. М.: Химия, 1973. 76 с.
- Ballot A., Sandvik M., Rundberget T., Botha C. J., Miles C. O. Diversity of cyanobacteria and cyanotoxins in Hartbeespoort Dam, South Africa // Marine and Freshwater Res. 2014. Vol. 65. P. 175–189.
- Belykh O. I., Sorokovikova E. G., Fedorova G. A., Kaluzhnaya O. V., Korneva E. S., Sakirko M. V., Sherbakova T. A. Presence and genetic diversity of microcystin-producing cyanobacteria (*Anabaena* and *Microcystis*) in Lake Kotokel (Russia, Lake Baikal Region) // Hydrobiologia. 2011. Vol. 671. P. 241–252.
- Chorus I., Bartram J. Toxic Cyanobacteria in Water: A Guide to Public Health Significance, Monitoring and Management // World Health Organization. L.: Chapman & Hall, 1999. 416 p.
- Dadheech P. K., Selmezy G. B., Vasas G., Padisák J., Arp W., Tapolczai K., Casper P., Krienitz L. Presence of potential toxin-producing cyanobacteria in an oligomesotrophic lake in Baltic lake district, Germany: An ecological, genetic and toxicological Survey // Toxins. 2014. Vol. 6, N 10. P. 2912–2931.
- Fastner J., Erhard M., Carmichael W. W., Sun F., Rinehart K. L., Rönicke H., Chorus I. Characterization and diversity of microcystins in natural blooms and strains of the genera *Microcystis* and *Planktothrix* from German fresh waters // Arch. Hydrobiol. 1999. Vol. 145, N 2. P. 147–163.
- Gkelis S., Zaoutos N. Cyanotoxin occurrence and potentially toxin producing cyanobacteria in freshwaters of Greece: A multi-disciplinary approach // Toxicon. 2014. Vol. 78. P. 1–9.
- Guidelines for Safe Recreational Water Environments: Coastal and Fresh Waters, Geneva, Switz.: World Health Organization (WHO), 2003. Vol. 1.
- Guidelines for Drinking-Water Quality. 4th ed. Geneva, Switz.: World Health Organization (WHO), 2011.
- Hillebrand H., Durselen C.-D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // J. Phycol. 1999. Vol. 35. P. 403–424.
- Hu C., Rea C., Yu Z., Lee J. Relative importance of *Microcystis* abundance and diversity in determining microcystin dynamics in Lake Erie coastal wetland and downstream beach water // J. Appl. Microbiol. 2016. Vol. 120, N 1. P. 138–151.
- Jungblut A. D., Neilan B. A. Molecular identification and evolution of the cyclic peptide hepatotoxins, microcystin and nodularin, synthetase genes in three orders of cyanobacteria // Arch. Microbiol. 2006. Vol. 185. P. 107–114.
- Kaneko T., Narajima N., Okamoto S., Suzuki I., Tanabe Y., Tamaoki M., Nakamura Y., Kasai F., Watanabe A., Kawashima K., Kishida Y., Ono A., Shimizu Y., Takahashi C., Minami C., Fujishiro T., Kohara M., Kato M., Nakazaki N., Nakayama S., Yamada M., Tabata S., Watanabe M. M. Complete genomic structure of the bloom-forming toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* NIES-843 // DNA Res. 2007. Vol. 14. P. 247–256.
- Kurmayer R., Christiansen G., Fastner J., Börner T. Abundance of active and inactive microcystin genotypes in populations of the toxic cyanobacterium *Planktothrix* spp. // Environ. Microbiol. 2004. Vol. 6. P. 831–841.
- Lorenzen C. J. Determination of chlorophyll and pheopigments: Spectrophotometric equations // Limnol. Oceanogr. 1967. Vol. 12, N 2. P. 343–346.
- Lyra C., Suomalainen S., Gugger M., Vezie C., Sundman P., Paulin L., Sivonen K. Molecular characterization of planktic cyanobacteria of *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis* and *Planktothrix* genera // Intern. Journ. System. Evol. Microbiol. 2001. Vol. 51. P. 513–526.
- Mikheyeva T. M., Belykh O. I., Sorokovikova E. G., Gladkikh A. S., Luk'yanova E. V., Potapov S. A., Tikhonova I. V., Fedorova G. A., Korneva E. S., Kuzmin A. V. Detection of microcystin producing cyanobacteria in the Svisloch River, Belarus // Baltic Coastal Zone. 2012. Vol. 16. P. 131–146.
- Namikoshi M., Rinehart K. L., Sakai R., Stotts R. R., Dahlem A. M., Beasley V. R., Carmichael W. W., Evans W. R. Identification of 12 hepatotoxins from a Homer lake bloom of the cyanobacteria *Microcystis aeruginosa*, *Microcystis viridis*, *Microcystis wesenbergii*; nine new microcystins // J. Org. Chem. 1992. Vol. 57. P. 866–872.
- Nishizawa T., Asayama M., Fujii K., Harada K., Shirai M. Genetic analysis of the peptide synthetase genes for a cyclic heptapeptide microcystin in *Microcystis* spp. // J. Biochem. 1999. Vol. 126. P. 520–529.
- Pereira R., Vasconcelos M., Antunes A. Computational study of the covalent bonding of microcystins to cysteine residues – a reaction involved in the inhibition of the PPP family of protein phosphatases Susana // FEBS. 2013. Vol. 280. P. 674–680.
- Rhee J.-S., Dahms H.-U., Choi B.-S., Lee J.-S., Choi I.-Y. Identification and analysis of whole microcystin synthetase genes from two Korean strains of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* // Genes, Genomics. 2012. Vol. 34. P. 435–439.

- Scheffer M., Hopper S. H., Meijer M. L., Moss B., Jeppesen E. Alternative equilibria in shallow lakes // *Trends Ecol. Evol.* 1993. Vol. 8. P. 275–279.
- Scheffer M., van Nes E. H. Shallow lakes theory revisited: Various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 584. P. 455–466.
- Sivonen K., Niemela S. I., Niemi R. M., Lepisto L., Luoma T. H., Rasanen L. A. Toxic cyanobacteria (blue-green algae) in Finnish fresh and coastal waters // *Ibid.* 1990. Vol. 190. P. 267–275.
- Welker M., Brunke M., Preussel K., Lippert I., von Döhren H. Diversity and distribution of *Microcystis* (Cyanobacteria) oligopeptide chemotypes from natural communities studied by single-colony mass spectrometry // *Microbiology*. 2004. Vol. 150. P. 1785–1796.
- Willame R., Jurczak T., Iffly J.-F., Kull T., Meriluoto J., Hoffmann L. Distribution of hepatotoxic cyanobacterial blooms in Belgium and Luxembourg // *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 551. P. 99–117.

Phytoplankton of Lake Bol'shie Shvakshty (Belarus) during the Shift of the Ecosystem from a Macrophyte-Weakly Eutrophic to a Phytoplankton-Hypereutrophic State

T. M. MIKHEYEVA¹, B. V. ADAMOVICH^{1,3}, T. V. ZHUKOVA¹, I. V. SAVICH¹, O. I. BELYKH²,
E. G. SOROKOVIKOVA², A. V. KUZMIN², G. A. FEDOROVA², R. Z. KOVALEVSKAYA¹,
I. N. SELIVONCHIK^{1,3}, N. V. DUBKO¹, E. V. LUKYANOVA¹

¹ *Belorussian State University*
220030, Minsk, Nezavisimosti ave., 4
E-mail: mikheyeva@tut.by

² *Limnological Institute, SB RAS*
664033, Irkutsk, Ulan-Batorskaya str., 3
E-mail: belykh@lin.irk.ru

³ *Institute of Fisheries, Belorussian NAS*
220024, Minsk, Stebeneva str., 22
E-mail: irina.selivonc@mail.ru

Changes in the quantitative characteristics and functioning of phytoplankton in Lake Bol'shie Shvakshty have been assessed. The changes are evoked by the introduction of herbivorous fishes into the lake and the resulting disturbance of ecological balance in the ecosystem and the shift of the lake into a hypertrophic state from a weakly eutrophic state. Human interference has caused the cyanobacteria density (abundance) and biomass values in the overall phytoplankton composition to strongly exceed (3.5 r 109 cells/L and above 68 µg/L chlorophyll-a, respectively) the threshold value for safe recreational use of water bodies (20 million cells/L and 10 µg/L chlorophyll-a) established by the World Health Organization (WHO). The lake can be assigned to the third level of hazard to human health within the classification proposed by the WHO, as the cyanobacteria density is higher than 100 million cells/L and chlorophyll-a content is higher than 50 µg/L. MC-producing *Microcystis* species were identified among the cyanobacteria that has propagated in the lake in recent years, and five microcystin variants, including the highly toxic MC-LR, have been detected in the water.

Key words: Belarus, Lake Bol'shie Shvakshty, trophic status, phytoplankton, cyanobacteria, microcystin.