

## СТРУКТУРА ФИТОПЛАНКТОНА И СОДЕРЖАНИЕ МИКРОЦИСТИНОВ В ВЫСОКОЭВТРОФНОМ ОЗЕРЕ НЕРО<sup>1</sup>

© 2011 г. О. В. Бабаназарова\*, Р. Кармайер\*\*, С. И. Сиделев\*, Е. М. Александрина\*,  
Е. Г. Сахарова\*

\*Ярославский государственный университет  
150057 Ярославль, проезд Матросова, 9

\*\*Институт лимнологии  
Академии наук Австрии  
Австрия, Мондзее, Мондзеештрассе, 9 А-5310

Поступила в редакцию 22.12.2009 г.

Проанализированы результаты наблюдений ряда абиотических (прозрачность воды, освещенность, глубина, содержание биогенных элементов) и альгологических (содержание хлорофилла, численность и биомасса фитопланктона, содержание микроцистинов—токсинов синезеленых водорослей) показателей оз. Неро по периодам исследований 1999–2004 и 2005–2007 гг. Показан значимый характер изменений данных показателей за последний период. Отмечен переход фитопланктона озера по “катастрофическому” типу к монодоминированию планктотрихетового комплекса синезеленых водорослей. Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии впервые для оз. Неро определены концентрации в сестоне микроцистинов MC-LR и MC-RR. Подтверждено наличие этих типов микроцистинов в пробах с помощью метода масс-спектрометрии. Статистически значимая корреляция была получена между суммарными концентрациями микроцистинов и биомассой видов рода *Microcystis*, что свидетельствует о возможной токсичности представителей именно этого рода водорослей в оз. Неро.

*Ключевые слова:* ланктотрихетовый комплекс синезеленых водорослей, высокоэвтрофный водоем, микроцистины.

В исследованиях оз. Неро 1999–2003 гг. использование функциональной классификации планктонных водорослей позволило выдвинуть гипотезу о развитии фитопланктона открытой части озера к стадии доминирования планктотрихетового типа (тип  $S_1$  по [30]) как заключительному этапу развития фитопланктоценоза в мелководных высокоэвтрофных водоемах, обогащенных органическим веществом (ОВ) [18].

В экологической классификации водорослей выделена 31 функциональная группа, характерная для водоемов разного типа [31]. Каждая состоит из комплекса совместно развивающихся видов с близкой морфологией, физиологическими потребностями к свету и биогенным веществам независимо от таксономической принадлежности. К планктотрихетовому (осцилляториевому) типу относится фитопланктон с доминированием тонких нитчатых безгетероцистных форм синезеленых водорослей *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Gom, *Limnithrix redekei* (Van Goor) Meffert, *Planktothrix agardhii* Gom. Данная функциональная группа характери-

зуется устойчивостью к низкой освещенности, развивается в мелководных водоемах, обогащенных по ОВ, чувствительна к повышению проточности. В предыдущих исследованиях был определен генотоксический эффект воды оз. Неро и отмечено совпадение его проявления с сезонным нарастанием синезеленых водорослей [7]. Установленная динамика определила научный интерес к изучению содержания природных токсинов синезеленых водорослей в оз. Неро.

Появление и развитие синезеленых водорослей в водоемах, как правило, сопровождается выделением различных типов токсинов: гепатотоксинов, нейротоксинов, дерматотоксинов. Наиболее изученный гепатотоксин микроцистин способен наносить существенный вред здоровью как людей, так и животных [23]. Всемирная организация здравоохранения установила в 1997 г. предел в 1 мкг/л микроцистина-LR или эквивалента этого токсина в качестве предельно допустимой нормы содержания в питьевых водах [35]. Микроцистины продуцируются представителями родов *Microcystis*, *Anabaena*, *Planktothrix* и *Nostoc*. В Европе систематические исследования качественного и количественного состава наиболее распространенного гепатотоксина—микроцистина проводятся >15 лет.

<sup>1</sup> Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 09-04-01771-а) и Рособразования (тематический план НИР).

Микроцистины относятся к классу циклических пептидов и имеют общую форму цикла ( $-D-Ala^{(1)}-X^{(2)}-D-MeAsp^{(3)}-Z^{(4)}-AddA^{(5)}-D-Glu^{(6)}-Mdha^{(7)}$ ), где  $X$  и  $Z$  – различные аминокислоты,  $D-MeAsp$ : 3-метиласпарагиновая кислота,  $AddA$ : 3-амино-9-метокси-2,6,8-триметил-10-фенил-4,6-декадиеновая кислота,  $Mdha$ : N-метилдегидроаланин [19]. В настоящее время описано >70 типов различных микроцистинов [19]. При цветении воды синезелеными водорослями могут формироваться как монодоминантные, так и полидоминантные фитопланктоценозы соответственно с разнообразием выраженного токсичного эффекта. Генотипическая вариабельность видов синезеленых водорослей весьма широка. Молекулярно-биологический анализ выявляет сосуществование токсичных и нетоксичных популяций синезеленых водорослей [25, 26]. Опасность “цветения” воды синезелеными водорослями в России известна с середины прошлого столетия, тем не менее, исследований природных токсинов в настоящее время практически нет, как и работ, касающихся биологии и экологии токсичных комплексов водорослей. Цель настоящего исследования – провести сравнительный анализ ряда абиотических параметров, структуры фитопланктона за десятилетний период наблюдений и оценить наличие микроцистинов в высокоэвтрофном оз. Неро.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Оз. Неро расположено в России в Верхнем Поволжье между  $57^{\circ}06' - 57^{\circ}12'$  с.ш. и  $39^{\circ}21' - 39^{\circ}30'$  в.д. Это самое большое озеро Ярославской обл. ( $S \sim 58 \text{ км}^2$ ). Озеро мелководное (средняя глубина 1.6, максимальная 4.7 м). Водоем сформировался в конце среднего плейстоцена  $\sim 150000$  лет назад, в период деградации московского ледника. Около 5000 лет назад с конца бореального – начала атлантического периодов водоем характеризуется комплексом эвтрофных организмов [3]. Оз. Неро – проточное: в него впадает >20 притоков, самый крупный из которых – р. Сара, вытекает из озера р. Векса Ростовская. Уровень воды в озере зарегулирован плотиной на выходе в р. Вексу – приток р. Которосли, воды которой служат источником питьевой воды целого ряда населенных пунктов, включая до начала 2009 г. и г. Ярославль. Площадь водосбора  $1256.2 \text{ км}^2$ , коэффициент условного водообмена составляет 1.9 [2].

По химическому составу вод оз. Неро отличается от большинства озер Ярославского Поволжья повышенным количеством растворенных минеральных компонентов с минерализацией 277–1310 мг/л [2, 3]. Дно озера покрыто мощным слоем сапропеля толщиной в среднем 4.9 м, который является мощным аккумулятором биогенных элементов. Северная и центральная части акватории озера относятся к “фитопланктонному”, а южная часть – к “макрофитному” типу [6]. По содержанию хлорофилла

[12], биомассе [6] и первичной продукции фитопланктона [10] в конце 80-х гг. XX в. озеро относилось к водоемам высокоэвтрофного типа [16]. В исследованиях начала XXI в. по большинству параметров (общий фосфор  $P_{\text{общ}}$ , содержание Хл “а” в сестоне и донных отложениях, биомасса фитопланктона, интенсивность фотосинтеза, показатели структуры зоопланктона) трофический статус озера оценивался как переходный между эвтрофным и гипертрофным [14].

Пробы воды отбирались ежемесячно (март, май–октябрь) из поверхностного слоя водной толщи в северной части оз. Неро, прилегающей к г. Ростову Великому по общепринятой сетке станций 3–5, 7, 8 (рис.1) [1, 6]. Анализировались осредненные результаты за июнь–сентябрь 1999–2004, 2005–2007 гг. по абиотическим и альгологическим показателям. В 2008 г. также впервые проводилось определение содержания микроцистинов в сестоне ежемесячно на ст. 5 и интегрировано со станций 3, 4, 7, 8 с июня по сентябрь. Пространственное распределение токсинов изучалось в сентябре на пяти станциях, также в этот период была проанализирована и сетная проба планктона. Анализированный период июнь–сентябрь отвечает времени наибольшего обилия фитопланктона в оз. Неро с доминированием планктотрихетового комплекса водорослей.

Растворенный реактивный Р определяли колориметрическим методом Дениже–Аткинса,  $P_{\text{общ}}$  находили после переведения органических компонентов в неорганические формы путем нагревания с концентрированной серной кислотой и последующим применением выше указанного метода. Аммонийный и нитратный N определяли с применением соответственно реактива Несслера и сульфифенолового реактива методом колориметрирования [15]. Условия освещенности оценивали с использованием диска Секки и по отношению  $Z_{\text{eu}}/Z_{\text{mix}}$  – глубины эвфотической зоны, рассчитанной как утроенная прозрачность  $Z_{\text{eu}}$ , к глубине перемешиваемого слоя  $Z_{\text{mix}}$ , последняя в силу мелководности озера приравнивалась к глубине станции отбора проб [29]. Фитопланктон концентрировали осадочным методом из объема 0.5 л. Подсчет и определение водорослей проводили в камере Нажотта, приравнивая форму клеток к известным геометрическим фигурам [21]. Биомассу водорослей определяли счетно-объемным методом [4]. Для определения Хл “а” использовали стандартный спектрофотометрический метод [11, 32]. Концентрацию Хл “а” рассчитывали по уравнению Джеффри–Хамфри [22].

Анализ содержания микроцистинов в сестоне проводили методами высокоэффективной жидкостной хроматографии в Институте лимнологии Академии наук Австрии по лицензионным методикам и стандартам ISO 20179:2005. Пробы сестона концентрировались на стекловолоконистые фильтры GF/A непосредственно после отбора проб во-

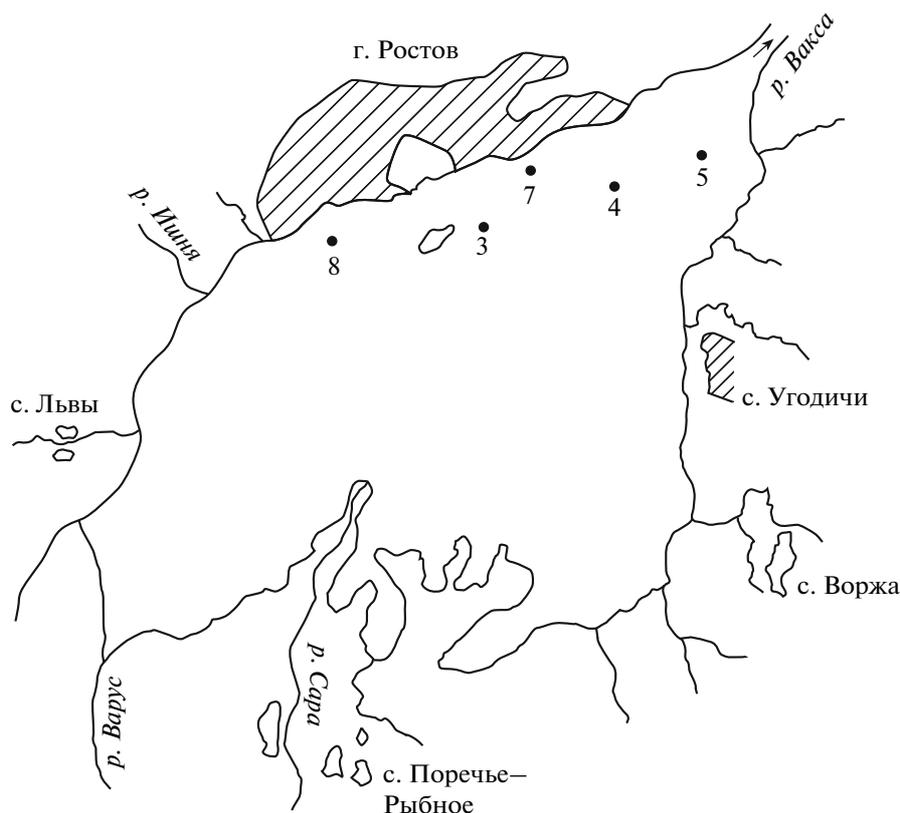


Рис. 1. Карта-схема расположения станций на оз. Неро.

ды. Фильтры сушили при температуре  $50^{\circ}\text{C}$  и затем хранили замороженными в холодильнике при температуре  $-18^{\circ}\text{C}$ . Для проведения анализа сетной пробы было профильтровано  $\sim 20$  л воды оз. Неро (ст. 3) и сконцентрировано до 250 мл при помощи планктонной сети из капронового сита № 77. Экстракцию микроцистинов проводили в 75%-ном метаноле [20]. Анализ микроцистинов проводили методом высокочувствительной жидкостной хроматографии HPLC с использованием фотодиодного детектора HPLC-DAD [24, 27]. Ультрафиолетовые спектры были получены от 200 до 300 нм, спектры и время удержания использовались для идентификации микроцистинов [27]. Стандарты микроцистинов были получены из центра Cyanobiotec GmbH (Германия). Дополнительно чистая фракция HPLC отбиралась и анализировалась методом позитивной ион-масс-спектрометрии (MALDI-TOF MS) [25]. Для обнаружения различий между средними значениями двух выборок применялся *t*-критерий Стьюдента при условии нормального распределения и статистически незначимого отличия дисперсий сравниваемых показателей. При несоблюдении данного условия использовался ранговый *U*-критерий Манна-Уитни. Для выявления линейных зависимостей между некоторыми параметрами применялся корреляционный ана-

лиз с использованием коэффициента корреляции Пирсона [5].

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Был проведен анализ изменений абиотических и альгологических показателей в оз. Неро за десятилетний срок исследований. За 1999–2004 и 2005–2007 гг. зафиксировано статистически значимое снижение средних значений содержания аммонийного и повышение нитратного N,  $P_{\text{мин}}$  и  $P_{\text{общ}}$  (табл. 1). Значимо уменьшилась средняя прозрачность воды в последний период на фоне повышения уровня воды в водоеме. Коэффициенты вариации уменьшились по всем показателям. Данные 2008 г. по концентрациям аммонийного N близки данным 1999–2004 гг., содержание  $P_{\text{мин}}$  еще более возросло относительно 2005–2007 гг., остальные показатели укладываются в диапазон значений, характерных для 2005–2007 гг. (табл. 1).

Статистически значимо и сопряженно с абиотическими параметрами изменились и показатели развития фитопланктона озера в указанные периоды исследований (табл. 2). Отмечаемый спад в содержании Хл “а” в 1999–2004 гг. [11, 12] сменился новым подъемом. В последние 3–4 года достоверно возросли как численность, так и биомасса фито-

**Таблица 1.** Содержание биогенных веществ, мг/л; прозрачность воды по диску Секки  $S$ , м; глубина  $H$ , м; отношение глубины эвфотной зоны  $Z_{eu}$  к глубине перемешивания  $Z_{mix}$  в оз. Неро в межгодовой динамике (здесь и в табл. 2 числитель – среднее значение  $\pm$  ошибка среднего, знаменатель – пределы варьирования; в скобках – коэффициент вариации, %)

Период, годы (VI–IX мес.)	N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	P-PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	P <sub>общ</sub>	$S$	$H$	$Z_{eu}/Z_{mix}$
1999–2004	$\frac{0.166 \pm 0.02}{0.02-0.29}$ (77)	$\frac{0.056 \pm 0.006}{0.0003-0.17}$ (63)	$\frac{0.015 \pm 0.003}{0.0001-0.07}$ (127)	$\frac{0.089 \pm 0.02}{0.017-0.176}$ (65)	$\frac{0.400 \pm 0.01}{0.2-0.6}$ (23)	$\frac{1.37 \pm 0.4}{1.08-1.88}$ (15)	$\frac{0.87 \pm 0.05}{0.55-1.64}$ (26)
2005–2007	$\frac{0.090 \pm 0.01}{0.03-0.21}$ (52)	$\frac{0.130 \pm 0.016}{0.045-0.24}$ (39)	$\frac{0.030-0.009}{0.004-0.085}$ (95)	$\frac{0.130 \pm 0.012}{0.06-0.19}$ (31)	$\frac{0.6330 \pm 0.02}{0.28-0.5}$ (17)	$\frac{1.48 \pm 0.3}{1.30-1.68}$ (7)	$\frac{0.67 \pm 0.04}{0.6-1.1}$ (24)
2008	$\frac{0.155 \pm 0.04}{0.04-0.36}$ (72)	$\frac{0.103 \pm 0.023}{0.04-0.18}$ (54)	$\frac{0.060 \pm 0.02}{0.01-0.15}$ (82)	$\frac{0.122 \pm 0.024}{0.08-0.24}$ (49)	$\frac{0.350 \pm 0.02}{0.3-0.4}$ (14)	$\frac{1.51 \pm 0.2}{1.43-1.56}$ (3)	$\frac{0.67 \pm 0.05}{0.6-0.9}$ (14)

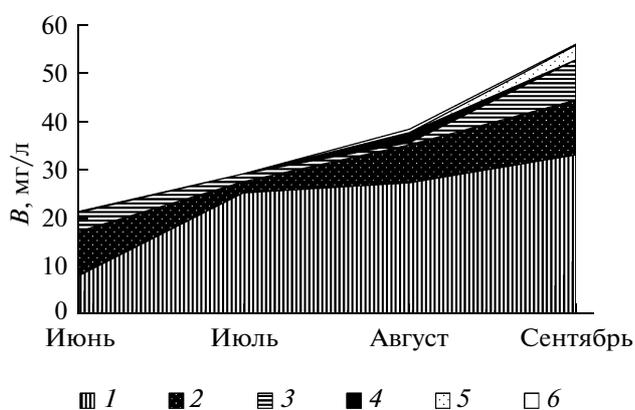
**Таблица 2.** Содержание Хл “а”, мкг/л; численность  $N$ , млн. кл/л; общая биомасса  $B_{общ}$ , мг/л, фитопланктона; вклад в общую биомассу синезеленых  $B_{син}$ , %, планктотрихетового фитопланктона  $B_{S1}$ , %, в оз. Неро в межгодовой динамике

Период, годы (VI–IX мес.)	Хл “а”	$N$	$B_{общ}$	$B_{син}$	$B_{S1}$
1999–2004	$\frac{63.5 \pm 4.8}{9.7-181.8}$ (55)	$\frac{584 \pm 61.2}{33.04-1697.9}$ (70)	$\frac{18.6 \pm 1.5}{1.68-38.6}$ (54)	$\frac{57.0 \pm 3.6}{5-93.5}$ (42)	$\frac{34.8 \pm 2.8}{0.8-62.5}$ (52)
2005–2007	$\frac{109.7 \pm 10}{50.2-170.5}$ (38)	$\frac{832.9 \pm 140.2}{282.1-1636.6}$ (58)	$\frac{30.7 \pm 5.3}{7.2-63}$ (60)	$\frac{76.0 \pm 4.0}{54-93}$ (18)	$\frac{62.3 \pm 4.6}{41.4-89}$ (26)
2008	$\frac{96.7 \pm 11}{50-174.4}$ (40)	$\frac{1024.3 \pm 109.5}{696.3-1339.8}$ (26)	$\frac{36.5 \pm 6.1}{23.7-61.4}$ (36)	$\frac{72.5 \pm 6.9}{32.6-95.6}$ (29)	$\frac{60.8 \pm 7.3}{28.6-89}$ (36)

планктона (табл. 2). Значимое увеличение вклада синезеленых водорослей произошло в основном за счет повышения биомассы водорослей типа  $S_{1от}$  с 35 до 62%. Переход имел характер скачкообразного

увеличения вклада планктотрихетового комплекса в общую биомассу фитопланктона с 2005 г.

Охарактеризовав долговременные изменения, остановимся более подробно на динамике показателей в 2008 г. Биомасса фитопланктона летом 2008 г. характеризовалась высокими средними значениями (36.5 мг/л) с постепенным нарастанием от июня к августу и резким подъемом в сентябре (рис. 2). В составе сообщества преобладали Cyanophyta (32–86% общей биомассы фитопланктона), основную часть составляли водоросли планктотрихетового комплекса – 29.1–64.4% общей биомассы (*Limnothrix redekei* 22.2–30.2%, *Pseudanabaena limnetica* 3.7–19.2, *Planktothrix agardhii* 2–17.3 и *Lyngbya limnetica* Lemm. 0.4–1.3%). Доминировала в летнем планктоне 2008 г. *Limnothrix redekei*, возможно, что обилие этой формы было выше. Сложность точной идентификации тонких нитчатых синезеленых методами светового микроскопирования известна, стабильность фенотипических характеристик и их использование в таксономии широко дискутируется [17, 33]. В исследованиях авторов данной статьи возникли проблемы при идентификации субдоминанта сообщества *Pseudanabaena limnetica*. Наряду с формой, отвечающей диагнозу, к этому виду отно-



**Рис. 2.** Динамика развития фитопланктона оз. Неро летом 2008 г. 1 – синезеленые, 2 – диатомовые, 3 – зеленые, 4 – криптофитовые, 5 – динофитовые, 6 – эвгленовые водоросли.

**Таблица 3.** Суммарное содержание микроцистинов RR и LR в сестоне и биомасса водорослей  $B_{\text{microcystis}}$  – видов рода *Microcystis*,  $B_{\text{planktothrix-agardhii}}$  – *Planktothrix agardhii*)

Дата	Станция	Микроцистины (RR + LR), мкг/л	$B_{\text{общ}}$	$B_{\text{син}}$	$B_{\text{microcystis}}$	$B_{\text{planktothrix-agardhii}}$
			мг/л			
13.09.2008	3	12.91*	1393.00*	819.00*	16.93*	27.71*
19.06.2008	5	1.13	30.90	10.10	0.34	0.83
13.09.2008	3	1.70	56.30	33.20	1.56	4.90
13.09.2008	4	0.62	44.64	28.92	0.71	5.09
13.09.2008	5	0.70	61.42	37.85	0.81	5.90
28.07.2008	5	1.92	37.98	32.70	2.01	6.53
20.08.2008	5	1.70	48.28	33.38	1.77	3.29
19.06.2008	3, 4, 7, 8	0.63	23.68	7.71	0.14	0.64
28.07.2008	3, 4, 7, 8	1.07	29.05	25.00	0.79	5.02
20.08.2008	3, 4, 7, 8	0.55	36.91	25.53	0.85	2.53

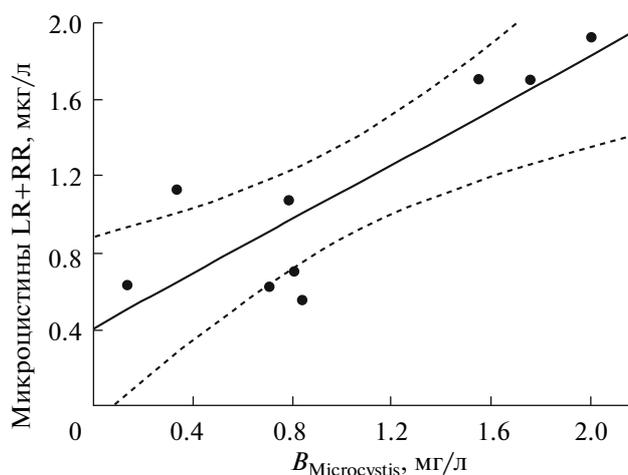
\* – значения показателей в сетной пробе.

сили форму с мало выраженными перетяжками между клетками и ополосцирующими грануляциями внутри клеток, весьма близкую к *Limnothrix redekei*, но без газовых вакуолей. Возник вопрос, не относятся ли эти формы к одному виду. При выполнении работ по определению качества воды, подаваемой на Южную водопроводную станцию г. Ярославля из р. Которосли, отбирая и фиксируя пробу воды на входе и выходе трубы водовода, наблюдали удивительный феномен. Большая часть фитопланктона на входе состояла из типичных форм *Limnothrix redekei*, тогда как на выходе это уже была форма, относимая авторами данной статьи к *Pseudanabaena limnetica* с грануляциями. Труба водовода имеет протяженность 2.5 км, вода в ней находится ~1 ч. Видимо, изменение физических условий, в том числе освещенности, вызвало изменение морфологии трихомов. Мнение, что это один вид, высказывала и О.А. Ляшенко, работавшая на оз. Неро в 1980-х гг. В то же время не исключено, что это несколько видов, близких по своей морфологии и жизненным стратегиям; одно не вызывает сомнения – их принадлежность к планктотрихетовому комплексу  $S_1$  согласно функциональной классификации [30]. На уровне субдоминанта (2.7–17.3%) развивалась *Planktothrix agardhii* (тип  $S_1$ ), с июня по сентябрь биомасса вида составляла 0.84–6.5, в сетной пробе – 27.7 мг/л (табл. 3). Летом 2008 г. субдоминировала азотфиксирующая синезеленая водоросль *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile* (Lemm.) Elenk. (4–13.5%), роль видов из рода *Lyngbya* была незначительна.

Доля видов рода *Microcystis* в общей биомассе фитопланктона была невелика (0.5–5.7% общей биомассы фитопланктона), изменяясь в сезонной динамике от 0.14 до 3.45 мг/л, наибольшее количество было отмечено в июне на ст. 4. В сентябре (пе-

риод более полного обследования на содержание микроцистинов) биомасса по станциям варьировала от 0.71 до 1.56 мг/л. Среди представителей рода в этот период в среднем по трем станциям преобладали *Microcystis wesenbergii* (Komarek) (31.2%), *Microcystis smithii* Komarek et. Anagnostidis (19.2), *Microcystis viridis* (A. Braun in Rabenhorst) Lemmermann (19.3), *Microcystis aeruginosa* Kutz. (16), *Microcystis flos-aquae* (Wittrock) Kirchner (14%). В летний период преимущественно развивались последние две формы водорослей.

Среди представителей других отделов водорослей в структуре сообщества значительную долю в биомассе имели *Bacillariophyta* (с максимумом 39.3% в июне и минимумом 8% в июле) (рис. 3). Наибольший вклад в биомассу давала водоросль

**Рис. 3.** Связь суммарной концентрации в сестоне микроцистинов LR + RR и  $B_{\text{microcystis}}$  в оз. Неро.

*Aulacoseira ambigua* (Grun.) Sim. (7.5–21.4%), в некоторых пробах заметное количество составляла бентосная водоросль *Fragilaria construens* var. *binodis* (Ehr.) Grun. (до 5.3%). Участие Chlorophyta было низким (2.6–16%) с более высоким вкладом весной и осенью (рис. 1). Наибольшего обилия достигала водоросль *Scenedesmus communis* Hegewald. — до 10.3% в сентябре, в июне *Pediastrum duplex* Meyen var. *duplex* развивался до 6.4% общей биомассы фитопланктона. Вклад других отделов водорослей был незначителен, можно отметить только некоторый подъем Струтоphyta в августе и Dinophyta в сентябре. В целом, динамика развития фитопланктона в исследуемый период 2008 г. соответствовала тенденции последних лет наблюдений — нарастание количественных показателей и преобладание планктотрихетового типа в структуре фитопланктона.

Количество микроцистинов в анализируемых пробах оказалось невелико (табл. 3). Предполагаемые микроцистины были идентифицированы при времени задержания 14.3 и 19.7 мин и показали высокое соответствие при сравнении со стандартами MC-RR (14.3 мин) и MC-LR (19.7 мин). Относительно стандартных кривых, построенных для MC-RR и MC-LR, концентрации этих цианотоксинов в анализируемом экстракте составляли 198.33 и 124.38 нг соответственно. При пересчете на 1 л воды это составило в сумме 12.9 мкг/л сетной пробы фитопланктона. MALDI-TOF MS анализ выделенных пиков фракций HPLC по времени задержания 14.3 и 19.7 мин показал наличие M + H 1038 (MC-RR) и M + H 995 (MC-LR) соответственно, подтвердив результаты высокоэффективной жидкостной хроматографии.

Были рассчитаны зависимости между обнаруженными концентрациями токсинов и биомассами водорослей разного таксономического уровня (табл. 3). При вычислении коэффициента корреляции значения для сконцентрированной сетной пробы были исключены, поскольку нарушали однородность выборки, будучи выбросами, и искусственно завышали тесноту связи. С общей биомассой водорослей, биомассой синезеленых водорослей и биомассой *Planktothrix agardhii* корреляции были незначимы. Статистически значимая связь ( $r = 0.84$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 9$ ) была получена между суммарными концентрациями микроцистинов и биомассой видов рода *Microcystis* (рис. 2).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Стабильность средних количественных показателей развития фитопланктона была характерной особенностью фитопланктоценоза оз. Неро с конца 1980-х гг. до 2004 г. [1, 6, 18]. По количественному развитию и встречаемости форм в течение года как в 1987–1989 гг., так и в 1999–2004 гг. сообщество определяли *Limnothrix redekei*, *Pseudanabaena lim-*

*netica*, *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile*, *Aulacoseira ambigua*, *Scenedesmus communis*, виды родов *Microcystis* и *Anabaena*. В наблюдениях 1999–2004 гг. авторы отмечали упрощение структуры фитопланктона за счет выпадения с доминирующих позиций зеленых водорослей родов *Pediastrum*, *Coelastrum*, *Golenkinia*, *Scenedesmus*, характерных для водоема в 1987–1989 гг. [18]. В исследованиях 2005–2006 гг. отмечено уменьшение относительной роли в фитопланктоне видов из родов *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Anabaena* по сравнению с концом 1980-х гг. и периодом 1999–2004 гг. [9].

Статистически значимое увеличение содержания биогенных веществ (за исключением аммонийного N), уменьшение величины евфотической зоны в 2005–2007 гг. свидетельствуют об изменении абиотических параметров развития фитопланктона озера (табл. 1). Возрастание численности, биомассы фитопланктона, содержания Хл “а” в сестоне в этот период сопровождалось резким увеличением вклада как характерных для озера планктотрихетовых форм *Limnothrix redekei*, *Pseudanabaena limnetica*, так и *Planktothrix agardhii*, отмечаемой ранее как сопутствующая форма.

Можно выделить 2005 г., как переломный для межгодовой динамики абиотических показателей и структуры фитопланктона оз. Неро. Возможным запускающим фактором могли быть заторы из высшей водной растительности, принесенной ветром в приплотинную часть р. Вексы весной–летом 2005 и 2006 гг. С целью предотвращения попадания массы высших водных растений в р. Вексу, а затем в р. Которосль плотина на выходе из озера была закрыта. Работал лишь санитарный шлюз, и уровень воды в озере поддерживался на 10–20 см выше обычного.

Такая практика продолжалась и в последующие годы наблюдений (2007–2008 гг.). Уменьшилась проточность, произошло повышение удерживающей способности озера по отношению к биогенным элементам, что и было зафиксировано в виде резкого возрастания концентраций N и P (табл. 1). Из литературы известно, что высокие их концентрации и снижение проточности — факторы, благоприятствующие развитию планктотрихетового комплекса синезеленых водорослей [30]. Соответственно, уменьшение водообмена и увеличение содержания биогенных веществ в последний период наблюдений могло способствовать резкому возрастанию вклада водорослей типа  $S_1$  в общую биомассу фитопланктона. Точно установить фактор, приведший к перестройке сообщества, в рамках настоящего исследования сложно. В то же время с уверенностью можно свидетельствовать, что двукратное увеличение вклада планктотрихетового комплекса синезеленых в общую биомассу водорослей может быть рассмотрено как преобразование структуры фитопланктона по “катастрофическому” типу.

В рамках теории самоорганизации катастрофа — это скачкообразное изменение, возникающее при изменении внешних условий в открытой неравновесной системе [34]. Характерные черты такого “катастрофического” перехода рассмотрены для осцилляториевых (планктотрихетовых) озер в работе [31]. Анализировались данные по 55 немецким озерам (не глубже 3 м) для определения взаимосвязей между биогенными элементами, условиями освещенности и доминированием Oscillatoriaceae. Данные собирались в июле–августе, для некоторых озер рассматривалось несколько лет исследований, соответственно, 118 рядов наблюдений было проанализировано. Относительное обилие Oscillatoriaceae оценивалось как процентное содержание в общей биомассе фитопланктона. В [31] на основе данных наблюдений была построена модель, показывающая, что механизм конкурентного преимущества планктотрихетового комплекса синезеленых водорослей перед другими альгогруппировками реализуется через создание неблагоприятных световых условий в процессе массового развития представителей комплекса. Другие светолюбивые группы водорослей, такие как зеленые хлорококковые и синезеленые из родов *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Anabaena*, проигрывают в конкурентной борьбе за световой ресурс. При этом сам комплекс хорошо адаптирован к низкой освещенности как за счет нитчатой формы строения тела (высокое отношение площади к объему клетки), так и за счет наличия эффективного механизма “перехвата” солнечной энергии — наличия хроматической адаптации [16]. В итоге при одинаковом содержании Р и сходных биомассах в озерах с преобладанием планктотрихетового типа фитопланктона эффект затенения на единицу Р или биомассы значительно выше, чем в озерах с доминированием других альгогруппировок [31].

Ранее было установлена связь между снижением освещенности и преимущественным развитием планктотрихетового комплекса в оз. Неро [18]. В наблюдениях по хорошо изученному озеру осцилляториевого типа — оз. Велуве-Мер (Голландия) также показано, что низкая освещенность — основной механизм, определяющий конкурентное преимущество нитчатых синезеленых водорослей в структуре его фитопланктона [28]. Резкого снижения в развитии синезеленых в водоеме добились при ограничении поступления Р. В мелководном оз. Veluwemeer снижение ниже 50% вклада рода *Planktothrix* в общую биомассу водорослей произошло при значениях  $P_{\text{общ}} \sim 0.12$  мг/л и показателю  $Z_{\text{eu}}/Z_{\text{mix}}$ , равном 0.5. В исследованиях авторы наблюдали обратную тенденцию увеличения вклада планктотрихетового типа водорослей в структуру фитопланктона при содержании  $P_{\text{общ}}$ , равном 0.13 мг/л, и  $Z_{\text{eu}}/Z_{\text{mix}} = 0.67$ . Близость значений как  $P_{\text{общ}}$ , так и показателя освещенности в наблюдениях на оз. Veluwemeer и в исследованиях авторов данной статьи может свидетельствовать о важности этих парамет-

ров как условий скачкообразного перехода в структуре фитопланктона мелководных высокоэвтрофных водоемов.

Летняя динамика фитопланктона в 2008 г. соответствовала характеру сезонной сукцессии последних лет наблюдений с преобладанием планктотрихетового фитопланктона (табл. 2) и развитием типичных субдоминантов летнего планктона: *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile*, *Aulacoseira ambigua* [9, 18].

В наблюдениях 2006–2007 гг. был определен генотоксический эффект воды оз. Неро и отмечено совпадение его проявления с сезонным нарастанием синезеленых водорослей [7]. Изначально авторы связывали проявление генотоксического эффекта воды оз. Неро с увеличением с 2005 г. развития *Planktothrix agardhii*, потенциальная токсичность этого вида по продукции микроцистина известна [25]. Корреляционный анализ показал значимые связи содержания микроцистинов с биомассой видов рода *Microcystis* и отсутствие таковых с биомассами *Planktothrix agardhii*, синезеленых водорослей и общей биомассой фитопланктона.

Соответственно, можно выдвинуть предположение о токсичности видов рода *Microcystis* оз. Неро. В опубликованных ранее работах было отмечено значительное уменьшение вклада представителей данного рода в суммарную биомассу фитопланктона [18]. За последние 5 лет произошло дальнейшее снижение их удельного участия в летнем фитопланктоне с 7–15.3 (1999–2004 гг.) до 2.4–4.6% (2005–2008 гг.) по максимальным годовым значениям. Тем не менее, при наличии стонно-нагонных явлений возможна концентрация водорослей рода *Microcystis* в опасных количествах в оз. Неро, соединенном с гидрографической сетью рек — источников питьевого водоснабжения для поселков и городов Ярославской обл. Учитывая широкое распространение этих водорослей и массовое их развитие до состояния “цветения” в реках, озерах и водохранилищах, используемых в рекреационных целях и для источников питьевого водоснабжения, необходимо шире изучать наличие токсинов синезеленых водорослей и генотипов, отвечающих за их продуцирование как в гидробиологических исследованиях, так и в практике служб водоснабжения.

## ВЫВОДЫ

Выявлены существенные изменения экосистемы оз. Неро по ряду абиотических и альгологических показателей, которые произошли с 2005 г. Отмечено возрастание концентраций N и P, ухудшение подводного светового режима, сопряженное с этим увеличение количественных характеристик фитопланктона озера.

Отмечены резкие изменения в структуре планктонного альгоценоза. Произошло значимое увели-

чение вклада синезеленых водорослей за счет возрастания биомассы планктотрихетового комплекса по “катастрофическому” типу. Результаты анализа летнего фитопланктона в 2008 г. подтверждают структурные изменения фитопланктоценоза за 2005–2007 гг.

Впервые для оз. Неро определены концентрации в sestone природных токсинов синезеленых водорослей – микроцистинов LR и RR. Статистически значимая корреляция была получена между суммарными концентрациями микроцистинов и биомассой видов рода *Microcystis*, что свидетельствует о возможной токсичности представителей именно этого рода в оз. Неро.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бабаназарова О.В.* Структура фитопланктона и динамика содержания биогенных элементов в озере Неро // *Биология внутренних вод*. 2003. № 1. С. 33–39.
2. *Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Литвинов А.С., Поддубный С.А.* Гидрология и гидрохимия озера Неро. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. 190 с.
3. *Гунова В.С., Лефлат О.Н.* Четвертичные отложения и палеогеография озера Неро // *Экологические проблемы озера Неро и городских водных объектов*. Ростов Великий, 2002. С. 17–30.
4. *Кузьмин Г.В.* Фитопланктон. Видовой состав и обилие // *Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов*. М.: Наука, 1975. С. 73–87.
5. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
6. *Ляшенко О.А.* Фитопланктон оз. Неро // *Современное состояние экосистемы озера Неро*. Рыбинск: ИБВВ РАН, 1991. С. 10–32.
7. *Прохорова И.М., Фомичева А.Н., Ковалева М.И., Бабаназарова О.В.* Пространственная и временная динамика мутагенной активности воды оз. Неро // *Биология внутренних вод*. 2008. Прил. 2. С. 17–25.
8. *Сиделев С.И., Бабаназарова О.В.* Анализ связей пигментных и структурных характеристик фитопланктона высокоэвтрофного озера // *Журн. Сибирского федерального ун-та. Биология*. 2008. № 2. С. 153–168.
9. *Сиделев С.И., Бабаназарова О.В.* Структура фитопланктона высокоэвтрофного озера Неро // *Изв. Оренбургского гос. аграрного ун-та*. 2008. № 4. С. 187–190.
10. *Сигарева Л.Е.* Первичная продукция фитопланктона озера Неро // *Современное состояние экосистемы оз. Неро*. Рыбинск: ИБВВ РАН, 1991. С. 53–61.
11. *Сигарева Л.Е.* Спектрофотометрический метод определения пигментов фитопланктона в смешанном экстракте // *Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов*. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 75–85.
12. *Сигарева Л.Е., Ляшенко О.А.* Пигментные характеристики фитопланктона озера Неро // *Современное состояние экосистемы оз. Неро*. Рыбинск: ИБВВ РАН, 1991. С. 32–53.
13. *Сигарева Л.Е., Сиделев С.И., Бабаназарова О.В.* Растительные пигменты в водной толще // *Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века*. М.: Наука, 2008. С. 118–130.
14. *Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века*. М.: Наука, 2008. 406 с.
15. *Строганов Н.С., Бузинова Н.С.* Практическое руководство по гидрохимии. М.: Изд-во МГУ, 1980. 196 с.
16. *Трифенова И.С.* Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 184 с.
17. *Anagnostidis K., Komarek J.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3 – Oscillatoriales // *Arch. Hydrobiol.* 1988. Suppl. 80. H. 1–4. S. 327–472.
18. *Babanazarova O.V., Lyashenko O.A.* Inferring long-term changes in the physical-chemical environment of the shallow, enriched lake Nero from statistical and functional analyses of its phytoplankton // *J. Plankton Res.* 2007. V. 29. № 9. P. 747–756.
19. *Carmichael W.W., Beasley V., Bunner D.L. et al.* Naming cyclic heptapeptide toxins of cyanobacteria (blue-green algae) // *Toxicon*. 1988. V. 26. P. 971–973.
20. *Fastner J., Erhard M., Carmichael W.W. et al.* Characterization and diversity of microcystins in natural blooms and strains of the genera *Microcystis* and *Planktothrix* from German freshwaters // *Arch. Hydrobiol.* 1999. B. 145. S. 147–163.
21. *Hillebrand H., Durselen C-D., Kirschtel D. et al.* Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // *J. Phycol.* 1999. V. 35. P. 403–424.
22. *Jeffrey S.W., Humphrey G.F.* New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> in higher plants algae and natural phytoplankton // *Biochem. Phys. Pflanz.* 1975. B. 167. S. 191–194.
23. *Kuiper-Goodman T., Falconer I., Fitzgerald J.* Human health aspects // *Toxic Cyanobacteria in Water. A guide to their Public Health Consequences, Monitoring and Management*. London, 1999. P. 113–153.
24. *Kurmayer R., Christiansen G., Chorus I.* The abundance of microcystin-producing genotypes correlates positively with colony size in *Microcystis* and determines its microcystins net production in Lake Wannsee // *Applied Environ. Microbiology*. 2003. V. 69. № 2. P. 787–795.
25. *Kurmayer R., Christiansen G., Fastner J., Borner T.* Abundance of active and inactive microcystin genotypes in populations of the toxic cyanobacterium *Planktothrix* spp. // *Environ. Microbiology*. 2004. V. 6. № 8. P. 831–841.
26. *Kurmayer R., Dittmann E., Fastner J., Chorus I.* Diversity of microcystin genes within a population of the toxic cyanobacterium *Microcystis* spp. in lake Wannsee (Berlin, Germany) // *Microbiol. Ecol.* 2002. V. 43. P. 107–118.
27. *Lawton L.A., Edwards C., Codd G.A.* Extraction and high-performance liquid chromatographic method for the determination of microcystins in raw and treated waters // *Analyst*. 1994. V. 119. P. 1525–1530.
28. *Mur L.R., Schreus H., Visser P.* How to control undesirable cyanobacteria dominance // *Proc. the Fifth Intern. Conf. on the Conservation and Management of Lakes*. Stresa, 1993. P. 565–569.
29. *Reynolds C.S.* The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge: Cambridge Univer. Press, 1984. 384 p.
30. *Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C. et al.* Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // *J. Plankton Res.* 2002. V. 24. № 5. P. 417–428.

31. *Scheffer M., Rinaldi S., Gragnani A. et al.* On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes // *Ecology*. 1997. V. 78. № 1. P. 272–282.
32. SCOR-UNESCO Working Group № 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Monographs on oceanographic methodology*. Paris: UNESCO, 1966. P. 9–18.
33. *Suda S., Watanabe M., Otsuka S. et al.* Taxonomic revision of water-bloom-forming species of oscillatorioid cyanobacteria // *Intern. J. Systematic Evolutionary Microbiology*. 2002. V. 52. P. 1577–1959.
34. *Toha J., Soto A., Contreras S.* Catastrophe theory and logistic growth equation // *Studia Biophysica*. 1981. №. 83. P. 53–55.
35. World Health Organization: Guidelines for Drinking-water Quality. Health Criteria and other supporting information. Geneva: World Health Organization, 1998. 273 p.