

Роль прижизненного прохождения *Microcystis aeruginosa* через пищеварительные тракты животных-фильтраторов в эвтрофных водоемах (обзор)

В. И. КОЛМАКОВ^{1,2}

¹ Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79
E-mail: vkolmakov@sfu-kras.ru

² Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок

Статья поступила 14.01.2014

АННОТАЦИЯ

Проведен анализ зарубежной и отечественной литературы, посвященной изучению эффекта усиления роста колоний цианобактерии *Microcystis aeruginosa* Kutz em. Elenk. после их прохождения в жизнеспособном состоянии через пищеварительные тракты водных животных-фильтраторов: планктонных рыб, дафний, двустворчатых моллюсков. Рассмотрены основные предполагаемые механизмы данного эффекта и обсуждена его роль в функционировании эвтрофных водоемов. Показаны перспективы и необходимость дальнейшего изучения эффекта усиления роста микроцистиса после его прижизненного прохождения через пищеварительные тракты животных-фильтраторов для разработки полной теории функционирования водных экосистем.

Ключевые слова: *Microcystis aeruginosa*, “viable gut passage”, “цветение” воды, планктонные рыбы, дафнии, двустворчатые моллюски, эвтрофные водоемы.

Более восьмидесяти лет прошло со времени первых научных сообщений о катастрофических случаях “цветения” воды в результате массового развития цианобактерии *Microcystis aeruginosa* в водоемах и его вредоносном влиянии на окружающую среду, в том числе на здоровье человека и домашних животных [Tisdale, 1931; Fitch et al., 1934]. С тех пор и до настоящего времени предпринимались многочисленные попытки обобщить фактический материал и разработать общую теорию причин возникновения “цветения” воды и практику предотвращения катастрофических “цветений” [Paerl, 1988;

Huisman et al., 2005; Колмаков, 2006; Brookes, Carey, 2011]. Следует признать, что в данном направлении были достигнуты некоторые успехи, однако полной теории и практики пока не создано. Проблема массового развития *M. aeruginosa* в водоемах продолжает носить характер общемировой проблемы [Paerl, Otten, 2013]. Информация о случаях заболевания и гибели людей и животных, первопричиной которых выступает воздействие токсинов цианобактерии *M. aeruginosa*, продолжает поступать из различных регионов мира [Pouria et al., 1998; Ding et al., 1999; Briand et. al, 2003; Falconer, 2005; Nasri

et al., 2008], в том числе и Сибири [Белых и др., 2009; Лудунова и др., 2009]. В результате “цветения” происходит ухудшение качества воды и создаются благоприятные условия для развития патогенной микрофлоры, что может приводить к возникновению проблем в сфере питьевого водоснабжения населения, утрате рекреационной привлекательности водоемов и их рыбохозяйственного значения [Paerl, Huisman, 2008].

Факторами, способствующими массовому развитию микроцистиса в континентальных эвтрофных водоемах, считаются высокая температура поверхности воды (как правило, $>25\text{ }^{\circ}\text{C}$) и pH (>8), стабильная вертикальная стратификация столба воды, высокий уровень надводной освещенности, повышенная биогенная нагрузка на водоем при соотношении общего азота к общему фосфору $\text{N}:\text{P} < 29$, интенсивное поступление органического вещества и микроэлементов в водоем [Ganf, 1974; Paerl, 1988; Jacoby et al., 2000; Xie et al., 2003]. Объективность выделения данных факторов не вызывает сомнений, так как они установлены на основании анализа большого количества мониторинговых исследований, проведенных на водоемах в различных климатических и географических условиях, и подтверждены результатами полевых экспериментов, в том числе с привлечением методов математического моделирования. Однако наличие вышеперечисленных факторов в конкретном водоеме не позволяет предсказать доминирование в нем *M. aeruginosa*. Как правило, микроцистис развивается на водоемах во второй половине лета, приходя на смену другим массовым цианобактериальным видам – агентам цветения воды *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) и *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. Причины смены доминантных видов до конца не выяснены, поэтому исследователи продолжают выдвигать гипотезы и проводить поиск факторов, дающих преимущество микроцистису [Coles, Jones, 2000; Bonnet, Poulin, 2002].

В качестве одного из таких предполагаемых факторов рассматривается стимулирующее влияние водных животных, добывающих пищу путем фильтрации воды или донных отложений, на колонии и клетки *M. aeru-*

ginosa [Kolmakov, Gladyshev, 2003]. К таким животным относятся широко распространенные массовые виды зоопланктона, двустворчатых моллюсков, планктонных рыб. Как правило, специально или вынужденно заглатываемые животными при фильтровании воды колонии микроцистиса не перевариваются, а “транзитом” проходят в неповрежденном состоянии через их пищеварительные тракты [Lewin et al., 2003]. Более того, оказалось, что клетки и колонии *M. aeruginosa* не только могут сохранять жизнеспособное физиологическое состояние после транзитного прохождения, но в некоторых случаях даже усиливают свой рост, после возвращения в воду [Колмаков и др., 2001].

Известно, что животные-фильтраторы обладают высокой интенсивностью фильтрации воды. Например, объем фильтруемых водных масс за сутки зоопланктоном может достигать 90 % объема целого небольшого по размерам водоема [Крючкова, 1976; Гутельмахер и др., 1988], а двустворчатыми моллюсками – от 10 до 100 % [Strayer et al., 1999]. Поэтому совокупное количество колоний *M. aeruginosa*, возвращенных в воду после прохождения пищеварительных трактов фильтраторов, может быть велико. Следовательно, пищеварительные тракты животных, добывающих пищу путем фильтрации воды, могут выступать в роли своеобразных “культураторов” для развития *M. aeruginosa* в водоемах. Данная статья посвящена анализу современных представлений об эффекте прижизненного транзитного прохождения колоний *M. aeruginosa* через пищеварительные тракты животных-фильтраторов, обсуждению перспектив его дальнейших исследований и возможной роли в “цветении” воды эвтрофных водоемов.

ЭФФЕКТ УСИЛЕНИЯ РОСТА МИКРОЦИСТИСА ПОСЛЕ ТРАНЗИТНОГО ПРОХОЖДЕНИЯ ЧЕРЕЗ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ ТРАКТЫ ЖИВОТНЫХ-ФИЛЬТРАТОРОВ

Исследователи, изучающие состав содержимого пищеварительных трактов животных-фильтраторов давно отмечали, что колонии и клетки *M. aeruginosa* сохраняются в жизнеспособном состоянии даже после дли-

тельного (несколько часов) там нахождения [Velasquez, 1939; Fish, 1951]. Это послужило основанием для отнесения микроцистиса к категории растительных организмов, устойчивых к перевариванию (в англоязычной литературе “resistant to digestion”) [Kutkuhn, 1958]. Данные исследования проводились в середине прошлого века, когда уже была известна “вездесущность” и “всесветность” распространения микроцистиса и его способность жить и размножаться в различных, даже критических условиях: в соленых и солоноватых озерах, гейзерах, пещерах, льдах, и т. д. Поэтому факт нахождения в морфологически неповрежденном состоянии колоний и клеток микроцистиса в “агрессивной” кислотной среде внутри пищеварительного тракта рыб с доверием был воспринят исследователями, тем более что отдельные статьи были опубликованы в Nature, очень престижном научном журнале [Fish, 1951]. Впоследствии показано, что колонии после транзита не только остаются морфологически неповрежденными, но и жизнеспособными [Moriarty, 1973], т. е. сохраняют фотосинтетическую активность [Miura, Wang, 1985] и прорастают на искусственных питательных средах в чашках Петри [Тарасова и др., 1982]. Для обозначения эффекта прохождения в жизнеспособном состоянии растительных организмов через кишечник животных в англоязычной литературе закрепилось словосочетание “viable gut passage” [Porter, 1975; Friedland et al., 2005]. Обнаружено, что кроме микроцистиса, viable gut passage может встречаться и у других цианобактерий, а также у планктонных диатомовых [Peterson, Boulton, 1999; Devercelli, Williner, 2006] и зеленых микроводорослей [McDonald, 1985; Gladyshev et al., 2000; Boersma, Wiltshire, 2006]. Хотя эффект проявлялся для представителей разных групп фитопланктонного сообщества, особый интерес для исследователей он вызывал в отношении к массовым видам цианобактерий, продуцирующим огромную биомассу в летние периоды. Была поставлена задача изучения экосистемной роли данного эффекта в инициации и поддержании “цветения” воды в масштабе целого водоема [Колмаков и др., 2001].

Одни из первых исследований были проведены в условиях эвтрофного сибирского

водохранилища Бугач, на котором в течение лета наблюдаются два пика “цветения” воды: первый пик связан с развитием цианобактерий рода *Anabaena* и (или) *Aphanizomenon*, второй – с развитием *M. aeruginosa*. В результате обнаружено, что колонии микроцистиса имели усиленный рост после транзитного прохождения через кишечник карася *Carassius auratus* (Linnaeus), самого многочисленного вида рыб в водохранилище, тогда как рост анабены угнетался после транзита [Kolmakov, Gladyshev, 2003]. Поэтому было выдвинуто предположение, что механизмы инициации двух летних пиков “цветения” имеют разную природу и, в частности, второй пик цветения воды связан с viable gut passage, а первый нет. Для практической проверки предположения было решено использовать прогнозную математическую модель и провести полевой эксперимент в масштабе целого водохранилища. Имитационная математическая модель, построенная на основе данных лабораторных экспериментов и многолетних мониторинговых исследований, позволила сделать прогноз, что устранение стимулирующего влияния карася через viable gut passage приведет к резкому снижению уровня развития *M. aeruginosa* и ликвидации второго пика “цветения” воды в водохранилище Бугач [Прокопкин и др., 2003; Prokorkin et al., 2006]. В ходе полевого эксперимента на данном водоеме была в два раза снижена численность карася за счет его тотального вылова и зарыбления в водоем хищной щуки. В результате проведенных мероприятий второй пик “цветения” воды был элиминирован, а первый (анабеновый) сохранился и даже усилился [Гладышев и др., 2003]. Следовательно, в эксперименте в масштабе целого водоема было доказано, что стимулирующее влияние карася на рост микроцистиса через viable gut passage может являться причиной возникновения второго летнего пика “цветения” воды и благоприятствовать развитию *M. aeruginosa* в планктоне эвтрофного водоема [Гладышев и др., 2006].

В литературе имеется работа, где поиск эффекта стимулирования роста *M. aeruginosa* через viable gut passage у карасей не привел к его обнаружению [Zeng et al., 2012]. В ней представлены результаты экспериментов в лабораторных аквариумах с двумя видами

карасей, отловленными из озера Танху (Китай), указывающие на достоверное снижение фотосинтетической активности микроцистиса после прохождения кишечников рыб по сравнению с контролем. Таким образом, вопрос о масштабах распространения эффекта в водоемах для карасей из разных географических и климатических условий, остается открытым.

Если карась практически повсеместно встречается в сибирских водохранилищах, то в европейских и азиатских водохранилищах он относительно малочислен. При этом для европейских и азиатских водоемов также характерен второй летний пик “цветения” в результате массового развития *M. aeruginosa*. Следовательно, возник вопрос: у каких еще видов рыб может проявляться стимулирующий эффект *viable gut passage*? В этом отношении особый интерес вызывают белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) и нильская тилапия *Oreochromis niloticus* (L.) – растительноядные виды, питающиеся за счет интенсивного фильтрования водных масс [Савина, 1965; Riche et al., 2004] и широко использующиеся на практике для ликвидации “цветения” воды в европейских и азиатских водоемах.

Из литературных источников [Voros et al., 1997; Domaizon, Devaux, 1999; Matyas et al., 2003] известно, что белый толстолобик эффективно потребляет и утилизирует цианобактерии родов *Anabaena* и *Aphanizomenon*, а колонии *M. aeruginosa* практически не перевариваются в его кишечнике. В экспериментальной работе В. Gavel, В. Marsalek, Z. Adamek [2004] было показано, что колонии *M. aeruginosa* проходят через кишечник белого толстолобика в жизнеспособном состоянии и их фотосинтетическая активность была выше, чем у “свободноживущих” колоний. Достоверный прирост фотосинтетической активности микроцистиса после транзитного прохождения через кишечник *H. molitrix* по сравнению с колониями до транзитного прохождения, был получен и другими исследователями [Jancula et al., 2008], в том числе в условиях сибирского Берешского водохранилища [Колмаков и др., 2006]. В целом анализ литературных данных позволяет сделать вывод о том, что *H. molitrix* не может

быть “средством” для элиминации летнего пика “цветения” воды, связанного с развитием микроцистиса.

Нильская тилапия считается одним из самых эффективных видов рыб для предотвращения развития цианобактерий в водоемах с теплой водой [Zhang et al., 2008; Semyalo et al., 2011]. Эксперименты в лабораторных условиях показали, что 92–95 % клеток микроцистиса разрушались после прохождения ее пищеварительного тракта [Jancula et al., 2008]. По другим данным [Lu et al., 2006], эффективность разрушения микроцистиса в желудке нильской тилапии зависела от температуры воды в водоеме и составляла от 58,6 до 78,1 %. Относительно высокая эффективность разрушения микроцистиса ранее была установлена и для другого вида тилапии – *Oreochromis mossambicus* (Peters) [De Moor, Scott, 1985]. Известно, что пищеварительный тракт тилапий имеет ряд физиологических особенностей, например, чрезвычайно низкие значения pH (около 1,0) в желудке [Moriarty, 1973; Getachew, 1989]. Это, вероятно, и позволяет тилапиям, в отличие от белого толстолобика и карася, эффективно лизировать плотные клеточные стенки микроцистиса и не допускать эффекта *viable gut passage*.

Природа трофических взаимоотношений дафний и микроцистиса изучена достаточно подробно [Lampert, 1987; Kagami et al., 2002; van Gremberghe et al., 2009] и известно, что микроцистис, как правило, не разрушается в кишечниках дафний [Yoshika et al., 1994]. В классической работе К. Porter [1976] показано, что планктонные колониальные микроводоросли могут не только проходить в неповрежденном состоянии через кишечники зоопланктонных организмов, но и иметь усиленный рост и продукцию после возвращения в воду. Если предположить, что эффект стимулирования роста *M. aeruginosa* через *viable gut passage* характерен для дафний, то он имеет два существенных ограничения. Во-первых, проходить в неповрежденном состоянии через пищеварительный тракт дафний могут колонии микроцистиса, диаметр которых не превышает 80–100 мкм [Burns, 1968; Jarvis et al., 1987], хотя природные колонии могут достигать несколько миллиметров. Во-вторых, дафнии обладают

селективностью в питании и предпочитают избирательно потреблять в пищу зеленых и диатомовых микроводорослей [Гладышев и др., 2000; Tillmans et al., 2011], а заглатывание *M. aeruginosa* в периоды его массового развития в воде носит вынужденный характер. Микроцистис считается малопригодным кормом для дафний из-за относительно низкого содержания полиненасыщенных жирных кислот [Суцник, 2008] и большого количества токсинов. В литературе часто указывают на плохой рост и размножение дафний в присутствии микроцистиса [Nandini, 2000; Lurling, 2003]. Однако, несмотря на указанные выше ограничения, дафнии через эффект viable gut passage могут играть важную роль в инициации и поддержании вредоносного развития микроцистиса в эвтрофных водоемах.

Кроме дафний, доминирующую роль в функционировании неглубоких водоемов могут играть двусторчатые моллюски, такие как *Dreissena polymorpha* (Pallas) [Strayer et al., 1999]. Особенность их фильтрационного типа питания заключается в способности формировать в мантийной полости псевдофекалии и затем удалять их через сифон в воду. Псевдофекалии – это обогащенные минеральными веществами ослизненные образования, включающие твердые частицы и неиспользованные в пищу жизнеспособные планктонные организмы, в том числе и микроцистис [Baker et al., 2000]. Очевидно, что после возвращения в воду обогащенные биогенными элементами колонии микроцистиса потенциально способны иметь усиленный рост. Например, в работах [Vanderploeg et al., 2001; Vanderploeg et al., 2009] показано, что моллюски из разных американских озер в периоды относительно низкого содержания фосфора в воде способствовали развитию микроцистиса через эффект viable gut passage. Масштабные экспериментальные и мониторинговые исследования, проведенные на водоемах Северной Америки, позволили сделать заключение, что вселение моллюска дрейссены в обедненные фосфором водоемы (<25 мг/л) приводит к резкому росту биомассы микроцистиса [Raikow et al., 2004; Sarnelle et al., 2005; Knoll et al., 2008]. Существует другое предположение, согласно которому усиление роста микроцистиса после вселе-

ния дрейссены происходит в водоемах с низким отношением в воде элементного состава азота к фосфору [Arnott, Vanni, 1996; Вукоча et al., 2006]. То есть причина усиления роста микроцистиса после вселения дрейссены заключается в том, что в ее псевдофекалиях элементное соотношение N/P более благоприятно для развития микроцистиса, чем таковое в воде.

Очевидно, что проблема адекватного изучения и описания viable gut passage не может быть решена на основе традиционных гидробиологических методов и требует применения современных биохимических, биофизических и молекулярно-генетических методов. Следует отметить, что в лабораторных и полевых экспериментах по изучению прижизненного прохождения микроцистиса через пищеварительные тракты животных-фильтраторов, исследователями часто применяются различные варианты флуоресцентных методов: ПАМ-флуориметрию [Gavel et al., 2004; Jancula et al., 2008], ингибиторную (диурон-индуцированную) флуориметрию [Колмаков и др., 2006], проточную цитометрию [Dionisio, Pires et al., 2004]. С их помощью определяются различные важные характеристики жизнеспособности колоний: концентрация хлорофилла, относительная фотосинтетическая активность, максимальный квантовый выход фотосистемы 2, первичная продукция. Следует отметить, что благодаря техническим и методическим новациям во флуоресцентных методах, внедренным за последние два десятилетия, появилась возможность комплексного изучения эффекта viable gut passage.

ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ МЕХАНИЗМЫ ЭФФЕКТА

Колонии *M. aeruginosa* окружены многослойными слизистыми чехлами, предохраняющими их от разрушения под воздействием пищеварительных соков и кислотной среды. Потерявшие слизистые образования колонии, как правило, перевариваются и усваиваются в процессе пищеварения водными животными. То есть слизистые чехлики – это своеобразный защитный “барьер”, препятствующий перевариванию колоний и дающий им возможность оставаться в жизне-

способном состоянии после транзитного прохождения пищеварительных трактов животных-фильтраторов [Reynolds, 2007]. С другой стороны, присутствие слизи заметно снижает интенсивность фотосинтеза из-за поглощения света и уменьшения скорости транспорта веществ из водной среды и обратно. Следовательно, все предлагаемые для рассмотрения механизмы действия эффекта должны учитывать “двойность” функций слизевых образований у колоний микроцистиса.

Известно, что колонии *M. aeruginosa* в природе в чистом виде не встречаются, а содержат большое количество ассоциированных бактерий [Капустина, 2006]. Есть предположение, что водные животные заглатывают колонии микроцистиса с целью потребления в пищу ассоциированных с ними бактерий [Kamjunke, Mehner, 2001]. Так как наибольшая часть ассоциированных бактерий обитает на поверхности слизистых чехлов, которые в первую очередь подвергаются воздействию пищеварительных веществ, то это предположение имеет весомые основания.

Для природных популяций микроцистиса характерна высокая морфологическая, генетическая, физиологическая и биохимическая вариабельность, повышающая их жизнестойкость и обеспечивающая его широкое географическое распространение. Известно, что даже в условиях одного водоема развиваются колонии, резко отличающиеся по формам, размерам и физиологическим показателям [Li Y., Li D., 2012], а также по генетическим характеристикам [Briand et al., 2008; Gaevsky et al., 2011]. В работе [Sigeo, Levado, 2000] показано, что клетки микроцистиса, отобранные из разных горизонтов стратифицированного неглубокого (8 м) озера, имели достоверные различия по содержанию кремния. Данный химический элемент служит основой строительного материала, придающего прочность клеточной стенке микроцистиса. Учитывая столь высокую морфофизиологическую изменчивость микроцистиса, а также разные уровни биологической организации фильтраторов, можно предположить, что в природе существуют несколько механизмов усиления роста микроцистиса после прохождения пищеварительных трактов животных.

Первый связан с обогащением минеральным фосфором при транзитном прохождении

колоний микроцистиса через пищеварительный тракт водных животных. Известно, что колонии микроцистиса часто испытывают недостаток в минеральном фосфоре в период их массового развития в водоеме [Harke et al., 2012]. Поэтому использование пищеварительных трактов животных-фильтраторов в качестве источника фосфора особенно актуально для микроцистиса в периоды “цветения”. Возможность реализации данного механизма была показана для рыб [Lewin et al., 2003] и моллюсков [Cuker, 1983]. С другой стороны, в литературе имеются экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что причина усиления роста транзитных клеток микроцистиса не всегда связана с обогащением минеральным фосфором. Так, в работе Колмакова с соавт. [2002] показано, что эффект усиления роста микроцистиса после прохождения кишечника карася *C. auratus* не связан с обогащением минеральным фосфором, несмотря на его низкое содержание в воде (< 0,4 мг/л).

Второй механизм основан на распаде крупных колоний и одновременном образовании “обновленных” колоний меньшего размера. Известно, что меньшие по размерам колонии обладают более высокой интенсивностью фотосинтеза и скоростью популяционного роста. Это достигается за счет большей площади контактной поверхности с водой, а значит, большего количества органических и неорганических веществ, транспортируемых через цианобактериальные стенки. В работе [Gavel et al., 2004] сообщается, что при транзитном прохождении микроцистиса через кишечник белого толстолобика крупные колонии (>1000 клеток) распадались на более мелкие колонии (<100 клеток). После возвращения в воду измельченные колонии имели повышенную фотосинтетическую активность по сравнению с контрольной популяцией крупных колоний.

Возникает вопрос: за счет чего может происходить распад крупных колоний? Многие растительноядные рыбы, например *H. molitrix*, заглатывает вместе с сестоном и планктоном различные твердые минеральные частицы и песчинки, способствующие механическому разрушению ослизненных цианобактериальных колоний. Структура и концентрация твердых частиц в пищевом комке силь-

но зависит от условий водоема и, несомненно, влияет на степень разрушения колоний микроцистиса. Следует отметить, что второй предполагаемый механизм действия эффекта может встречаться у рыб и моллюсков, но практически исключен у дафний.

Третий механизм связан с биохимической и физиологической стимуляцией микроцистиса в процессе его прохождения через пищеварительный тракт животных. В литературе описаны многочисленные примеры химической коммуникации между животными и растительными организмами в водных экосистемах [van Donk, 2007]. Например, детально изучена возможность передачи химической информации от дафний к фитопланктону, в том числе, колониям микроцистиса [van Gremberghe et al., 2009]. В качестве химических агентов, выполняющих сигнальную или регуляторную функцию, может выступать широкий спектр веществ: витамины, феромоны, аттрактанты, метаболиты и др.

Однако следует отметить, что в настоящее время механизм биохимической и физиологической стимуляции носит только гипотетический характер, так как не имеется прямых экспериментальных данных, подтверждающих его существование. Нет ответа и на следующий парадоксальный вопрос. Если данный механизм действительно существует, то почему он не “работает” в случае с другими нитчатыми или колониальными цианобактериями, проявляющими устойчивость к перевариванию в пищеварительных трактах фильтраторов?

ОБСУЖДЕНИЕ РОЛИ ЭФФЕКТА В ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ЭВТРОФНЫХ ВОДОЕМОВ

Транзитное прижизненное прохождение растительных организмов через кишечника разных групп животных многократно описано в работах по общей экологии. Достаточно давно была показана важная роль для расселения и распространения цианобактерий по водным акваториям их транзитного прижизненного прохождения через пищеварительные тракты околородных птиц и насекомых [Schlichting, Sides, 1960; Kristiansen, 1996]. Поэтому гипотеза о том, что пищеварительные тракты отдельных массовых видов жи-

вотных-фильтраторов выступают в роли своеобразных “культиваторов” массового развития микроцистиса, а эффект *viable gut passage* является одной из причин возникновения и поддержания второго пика летнего “цветения” воды в эвтрофных водоемах, представляется вероятной и логичной. В соответствии с представленной гипотезой, микроцистис за счет эффекта усиления скорости роста после транзита получает дополнительное преимущество перед конкурентами – эукариотическими планктонными микроводорослями и другими видами цианобактерий, численность которых находится под “прессом” фильтраторов. То есть животные-фильтраторы могут выступать в эвтрофных водоемах в двойной роли, не только как фактор их стабилизации, но и дестабилизации.

Вероятно, что сила и роль эффекта в масштабе водоема может значительно варьировать среди фильтраторов (дафнии, двустворчатые моллюски, планктонные рыбы) в зависимости от их видового состава. Существует мнение о том, что прижизненное прохождение ослизненных колоний в неперевааренном состоянии через пищеварительные тракты дафний не имеет большого влияния на функционирование эвтрофного водоема, но его нельзя исключать в случае с фильтраторами более высокого трофического уровня, например, рыбами [Boersma, Wiltshire, 2006]. Более того, рыбы-фильтраторы могут получать выгоду от транзитного прохождения микроцистиса через их пищеварительный тракт. Например, в кишечнике белого толстолобика у ослизненных *M. aeruginosa*, в основном переваривается окружающая колонии слизь, а клетки сохраняют внутриклеточную структуру в неповрежденном состоянии. По данным [Савина, 1965], масса переваренных слизистых чехлов колоний микроцистиса может составлять 80 % от общей биомассы всех потребленных микроводорослей. То есть белый толстолобик может удовлетворять свои энергетические потребности за счет потребления содержащихся в слизи полисахаридов и ассоциированных бактерий.

Анализ литературы позволяет привести ряд косвенных данных и наблюдений, подтверждающих правоту гипотезы. Во-первых, годы обильного развития микроцистиса в эвтрофных водоемах, как правило, совпадают

с годами развития численности или биомассы животных-фильтраторов [Sarnelle, 2005]. Во-вторых, вселение белого толстолобика или карася в водоемы часто приводило к увеличению биомассы микроцистиса на фоне сокращения общей биомассы фитопланктона [Domaizon, Devaux, 1999]. В-третьих, в многочисленных комплексных экспериментах по снижению уровня развития микроцистиса в масштабе целых водоемов, проведенных с учетом эффекта *viable gut passage*, был получен положительный результат [Jeppesen et al., 2012].

В вегетационном цикле развития микроцистиса условно выделяют пять основных фаз: зимующую (донная), активного фотосинтеза (всплытия), накопления биомассы (нейстонная), разложения биомассы, оседания [Брагинский, Сиренко, 1997; Rinta-Kanto et al., 2009]. Очевидно, что эффект усиления роста после возвращения в воду транзитного микроцистиса имеет место на фазах активного фотосинтеза и накопления биомассы. Возможно, что причина отрицательных результатов в отдельных экспериментах, где исследователи не обнаружили эффекта *viable gut passage* [Zeng et al., 2012], была связана с использованием колоний микроцистиса, находящихся в “неактивной” фазе вегетационного цикла. Для сибирских водоемов можно предположить, что усиление роста транзитного микроцистиса маловероятно поздней осенью и зимой, когда колонии находятся на стадии разложения и оседания.

Известно, что всплытие, или переход колоний из донных отложений в толщу воды происходит при определенных условиях, например, соответствующем прогреве воды. Однако процесс перехода может быть ускорен карповыми рыбами, способными заглатывать колонии микроцистиса из донных отложений и переносить их в неповрежденном виде в толщу воды. Если предположить, что при прохождении через кишечники рыб колонии получают необходимые для фотосинтеза минеральные вещества, то происходит ускорение вегетационного цикла микроцистиса. Возможно, что эффект имеет место и в зимний период, хотя данных об этом нет. Микроцистис не образует покоящихся стадий, таких как акинеты, поэтому для сохранения жизнедеятельности его колонии нуж-

даются в минеральных и органических веществах. Считается, что на зимующей стадии колонии микроцистиса потребляют их из донных отложений [Preston et al., 1980] и мертвых колоний. Однако нельзя полностью исключать, что обогащение веществами колоний зимой происходит также и в кишечниках рыб.

Для определения роли эффекта в функционировании эвтрофных водоемов важно найти ответ на следующий вопрос. Есть ли различия в заглатывании и транзитном прохождении через пищеварительные тракты фильтраторов продуцирующих и непродуцирующих токсины колоний микроцистиса? Формы колоний, продуцирующих и непродуцирующих токсины, часто не отличаются морфологически. В отношении планктоядных рыб, таких как, карась и толстолобик, маловероятно существование избирательного механизма в заглатывании и транзите двух форм колоний. Случаи накопления огромного количества токсинов в мышцах этих видов рыб часто приводятся в литературе [Ke et al., 2007; Zhang et al., 2013]. Хотя встречается и противоположное мнение. В экспериментальной работе [Beveridge et al., 1993] показано, что при контакте с нетоксичными штаммами микроцистиса белые толстолобки ускоряли биения жаберных крышек, увеличивая объем воды и проходящего в кишечник пищевого материала. То есть происходило преимущественное заглатывание “нетоксичного” микроцистиса рыбами, хотя токсичные штаммы микроцистиса также без задержки проходили через их жаберный аппарат. Следовательно, белый толстолобик обладает механизмом избирательности нетоксичных форм цианобактерий, что косвенно свидетельствует против применения белого толстолобика для снижения уровня токсинов в водоемах. В литературе есть данные, что некоторые виды беспозвоночных фильтраторов также способны различать токсичные и нетоксичные формы и заглатывать только нетоксичные колонии [Panosso et al., 2003].

В целом, по вопросу о роли эффекта *viable gut passage* в эвтрофных водоемах не составлено сколько-нибудь связанной концепции. В литературе публикуется мало теоретических работ, подобных работе И. Г. Прокоркина с соавт. [Prokorkin et al., 2009]. Вме-

сте с тем, учитывая глобальность распространения и силу вредоносности цианобактерии *M. aeruginosa* в водных экосистемах, можно прогнозировать в будущем сохранение интереса к данной теме среди исследователей и природоохраненных менеджеров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Водные животные организмы, способные в результате фильтрования воды или донных отложений заглатывать и пропускать через свой пищеварительный тракт жизнеспособные клетки и колонии микроцистиса, играют важную роль в инициации и поддержании массового развития данного цианобактериального вида в эвтрофных водоемах. В настоящее время эффект стимулирования роста *M. aeruginosa* изучен недостаточно, особенно мало знаний о его механизмах и масштабах распространения. Исследователи проводят отдельные разрозненные исследования, но выполняется относительно мало планомерных экспериментов в масштабе целого водоема и теоретических обобщающих работ.

Фильтрация воды и донных отложений водными животными – механизм достижения высоких концентраций микроцистиса в водных экосистемах. Транзит колоний микроцистиса через пищеварительные тракты фильтраторов и усиление их роста после возвращения в воду можно рассматривать как полезный для развития цианобактерии, которая увеличивает свою численность в водоеме. Для животных-фильтраторов данные взаимоотношения носят нейтральный или негативный характер, особенно в периоды массового развития токсин-продуцирующих колоний микроцистиса.

Таким образом, транзитный эффект *viable gut passage* может иметь фундаментальное значение для роста и распространения *M. aeruginosa* и рассматриваться в качестве предполагаемой причины инициации и поддержания вредоносного “цветения” воды в эвтрофных водоемах.

Научное исследование выполнено Сибирским федеральным университетом (проект “Эколого-биофизические механизмы формирования качества продукции водных экосистем бассейна р. Енисей”) в рамках Государственного задания Мини-

стерства образования и науки Российской Федерации на оказание услуг (выполнение работ), а также поддержано грантом Федеральной целевой программы “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” ГК № 16.740.11.0484.

ЛИТЕРАТУРА

- Белых О. И., Тихонова И. В., Сороковикова Е. Г., Гладыших А. С., Калужная О. В. Выявление токсичных *Microcystis* в озере Котокельское (Бурятия) // Вестн. Том. гос. ун-та. 2009. Т. 330, № 1. С. 172–175.
- Брагинский Л. П., Сиренко Л. А. Вегетационный цикл *Microcystis aeruginosa* Kutz. Emend. Elenk. // Альгология. 1997. Т. 7, № 2. С. 153–167.
- Гладышев М. И., Колмаков В. И., Дубовская О. П., Иванова Е. А. Изучение микроводорослевого спектра питания *Daphnia longispina* в периоды “цветения” эвтрофного водоема // Докл. АН. 2000. Т. 371, № 4. С. 179–181 [Gladyshev M. I., Kolmakov V. I., Dubovskaya O. P., Ivanova E. A. The microalgal food spectrum of *Daphnia longispina* during the algal bloom of an eutrophic water body // Dokl. Biol. Sci. 2000. Vol. 371. P. 179–181].
- Гладышев М. И., Чупров С. М., Колмаков В. И., Дубовская О. П., Задорин А. А., Зуев И. В., Иванова Е. А., Кравчук Е. С. Биоманипуляция в обход трофического каскада на небольшом водохранилище // Там же. 2003. Т. 390, № 2. С. 276–277 [Gladyshev M. I., Chuprov S. M., Kolmakov V. I., Dubovskaya O. P., Zadorin A. A., Zuev I. V., Ivanova E. A., Kravchuk E. S. A Biomanipulation bypassing the trophic cascade in a small reservoir // Ibid. 2003. Vol. 390. P. 259–261].
- Гладышев М. И., Чупров С. М., Колмаков В. И., Дубовская О. П., Кравчук Е. С., Иванова Е. А., Трусова М. Ю., Сушик Н. Н., Калачева Г. С., Губанов В. Г., Прокопкин И. Г., Зуев И. В., Махутова О. Н. Биоманипуляция “top-down” в небольшом сибирском водохранилище без дафний // Сиб. экол. журн. 2006. № 1. С. 55–64 [Gladyshev M. I., Chuprov S. M., Kolmakov V. I., Dubovskaya O. P., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Trusova M. Yu., Sushchik N. N., Kalacheva G. S., Gubanov V. G., Prokopkin I. G., Zuyev I. V., Makhutova O. N. “Top-Down” biomanipulations in a small Siberian reservoir // Contemporary Problems of Ecology. 2006. N 1. P. 55–64].
- Гутельмахер Б. Л., Садчиков А. П., Филиппова Т. Г. Питание зоопланктона // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. 1988. Т. 6. С. 5–156.
- Капустина Л. Л. Экспериментальное исследование ассоциированных с циано-бактерией *Microcystis* и свободноживущих бактерий // Микробиология. 2006. Т. 75, № 5. С. 606–610 [Kapustina L. L. Experimental study of *Microcystis*-associated and free-living bacteria // Microbiologia. 2006. Vol. 75, N 5. P. 606–610].
- Колмаков В. И., Гаевский Н. А., Гладышев М. И. Изучение роста синезеленых микроводорослей, прошедших через кишечник *Carassius auratus* (L.) в воде “цветущего” водоема // Докл. АН. 2001. Т. 376, № 4. С. 563–565 [Kolmakov V. I., Gaevskii N. A., Gladyshev M. I.] Growth of blue-green microalgae passed through

- the *Carassius auratus* (Linnaeus) gut in blooming pond water // Dokl. Biol. Sci. 2001. Vol. 376. P. 75–77.]
- Колмаков В. И., Гладышев М. И., Кравчук Е. С., Грибовская И. В. Экспериментальное изучение возможных механизмов стимулирующего влияния на рост цианопрокариот их транзита через кишечник *Carassius auratus* (L.) // Там же. 2002. Т. 384, № 2. С. 278–280 [Kolmakov V. I., Gladyshev M. I., Kravchuk E. S., Gribovskaya I. V. 2002. The possible mechanisms of stimulation of cyano-bacterium growth by the passage through the *Carassius auratus* intestine: An experimental study // Ibid. Vol. 384. P. 230–232].
- Колмаков В. И. Методы предотвращения массового развития цианобактерии *Microcystis aeruginosa* Kutz Emend. Elenk. в водных системах // Микробиология. 2006. Т. 75, № 2. С. 149–153 [Kolmakov V. I. Methods for prevention of mass development of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* Kutz emend. Elenk. in aquatic systems // Microbiologia. 2006. Vol. 75, N 2. P. 115–118].
- Колмаков В. И., Гладышев М. И., Кравчук Е. С., Чупров С. М., Анищенко О. В., Иванова Е. А., Трусова М. Ю. Видоспецифичное стимулирование цианопрокариот толстолобиком *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) // Докл. АН. 2006. Т. 408, № 2. С. 283–285 [Kolmakov V. I., Gladyshev M. I., Kravchuk E. S., Chuprov S. M., Anishchenko O. V., Ivanova E. A., Trusova M. Yu. Species-specific stimulation of Cyanobacteria by silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) // Dokl. Biol. Sci. 2006. Vol. 408. P. 223–225].
- Крючкова Н. М. Скорость и эффективность фильтрационного питания у пресноводных планктонных ракообразных // Экология. 1976. № 1. С. 82–88.
- Лудунова Е. Ю., Сергеева Л. А., Гыргешкина Н. С., Олоева Э. В., Бадмаева В. Я., Будашеева А. Б. Случай возникновения гаффской болезни (алиментарно-токсической пароксизмальной миоглобинурии) в Республике Бурятия в селах Прибайкальского района, расположенных у озера Котокель // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. 2009. Т. 67, № 3. С. 92–94.
- Прокопкин И. Г., Губанов В. Г., Гладышев М. И. Феноменологическая математическая модель влияния биоманипуляции (удаление планктоядных рыб) на биомассу цианобактерий в небольшом водохранилище // Докл. АН. 2003. Т. 392, № 6. С. 847–849 [Prokopkin I. G., Gubanov V. G., Gladyshev M. I. A phenomenological mathematical model of the effect of biomanipulation (removal of planktivorous fish) on the biomass of Cyanobacteria in a small pond // Dokl. Biol. Sci. 2003. Vol. 392. P. 452–455].
- Савина Р. А. Питание белого толстолобика // Вопр. ихтиол. 1965. Т. 5, № 1. С. 85–91.
- Суцки Н. Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журн. общ. биологии. 2008. Т. 69, № 4. С. 299–316 [Sushchik N. N. 2008. Role of essential fatty acids in trophometabolic interactions in the freshwater ecosystems (a review) // J. Gen. Biology. Vol. 69, N 4. P. 299–316].
- Тарасова О. М., Семенюк О. Е., Устенко А. А., Мушак П. А., Шнюкова Е. И., Тупик Н. Д. Значение синезеленых водорослей в питании белых толстолобиков в Каховском водохранилище // Рыб. хоз-во. 1982. Т. 34. С. 52–56.
- Arnott D. L., Vanni M. J. Nitrogen and phosphorus recycling by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the western basin of the Erie // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. Vol. 53, N 3. P. 646–659.
- Baker S. M., Levinton J. S., Evan Ward J. Particle transport in the Zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas) // Biol. Bull. 2000. Vol. 199. P. 116–125.
- Beveridge M. C., Baird D. J., Rahmatullah S. M., Lawton L. A., Beattie K. A., Codd G. A. Grazing rates on toxic and non-toxic strains of cyanobacteria by *Hypophthalmichthys molitrix* and *Oreochromis niloticus* // J. Fish Biol. 1993. Vol. 43, N 6. P. 901–907.
- Boersma M., Wiltshire K. H. Gut passage of phosphorus-limited algae through *Daphnia*: do they take up nutrients in the process // Arch. Hydrobiol. 2006. Vol. 167. P. 489–500.
- Bonnet M. P., Poulin M. Numerical modelling of the planktonic succession in a nutrient-rich reservoir: environmental and physiological factors leading to *Microcystis aeruginosa* dominance // Ecol. Model. 2002. Vol. 156, N 2–3. P. 93–112.
- Briand J.-F., Jacquet S., Bernard C., Humbert J.-F. Health hazards for terrestrial vertebrates from toxic cyanobacteria in surface water ecosystems // Vet. Res. 2003. Vol. 34. P. 361–377.
- Briand E., Escoffier N., Straub C., Sabart M., Quiblier C., Humbert J. F. Spatiotemporal changes in the genetic diversity of a bloom-forming *Microcystis aeruginosa* (Cyanobacteria) population // The ISME Journ. 2008. Vol. 3. P. 419–429.
- Brookes J. D., Carey C. C. Resilience to Blooms // Science. 2011. Vol. 334, N 7. P. 46–47.
- Burns C. W. The relationship between body-size of filter-feeding *Cladocera* and the maximum size of particles ingested // Limnol. Ocean. 1968. Vol. 13. P. 675–678.
- Bykova O., Loursen A., Bostan V., Bautista J., McCarthy L. Do zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) alter lake water chemistry in a way that favours *Microcystis* growth? // Sci. Total Environ. 2006. Vol. 371. P. 362–372.
- Coles J. F., Jones R. C. Effect of temperature on photosynthesis-light response and growth of four phytoplankton species isolated from a tidal freshwater river // J. Phycol. 2000. Vol. 36. P. 7–16.
- Cuker B. Grazing and nutrient interactions in controlling the activity and composition of the epilithic algal community of an arctic lake // Limnol. Oceanogr. 1983. Vol. 83, N 1. P. 133–141.
- De Moor F. C., Scott W. E. Digestion of *Microcystis aeruginosa* by *Oreochromis mossambicus* // J. Limnol. Soc. Sth. Afr. 1985. Vol. 11, N 1. P. 14–19.
- Devercelli M., Williner V. Diatom grazing by *Aegla uruguayana* (Decapoda:Anomura:Aegliidae): digestibility and cell viability after gut passage // Ann. Limnol. Int. J. Lim. 2006. Vol. 42, N 2. P. 73–77.
- Dionisio Pires L. M., Jonker R. R., van Donk E., Laanbroek H. J. Selective grazing by adults and larvae of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): application of flow cytometry to natural seston // Freshwater Biol. 2004. Vol. 49. P. 116–126.
- Ding W.-X., Shen H.-M., Zhu H.-G., Lee B.-L., Ong Ch.-N. Genotoxicity of microcystis cyanobacteria extract of

- a water source in China // *Mut. Res.– Gen. Tox. En.* 1999. Vol. 442, N 2. P. 69–77.
- Domaizon I., Devaux J. Experimental study of the impacts of silver carp on plankton communities of eutrophic Villerest reservoir (France) // *Aquat. Ecol.* 1999. Vol. 33. P. 193–204.
- Falconer I. R. Is there a human health hazard from microcystins in the drinking water supply? // *Acta Hydrochim. Hydrobiol.* 2005. Vol. 33, N 1. P. 64–71.
- Fish G. R. Digestion in *Tilapia esculenta* // *Nature.* 1951. Vol. 167, N 4267. P. 900–901.
- Fitch C. P., Bishop L. M., Boyd W. L., Gortner R. A., Rogers C. F., Tilden J. E. “Water bloom” as a cause of poisoning in domestic animals // *Cornell Vet.* 1934. Vol. 24, N 1. P. 30–34.
- Friedland K. D., Ahrenholz D. W., Haas L. W. Viable gut passage of cyanobacteria through the filter-feeding fish Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* // *J. Plankton Res.* 2005. Vol. 27, N 7. P. 715–718.
- Gaevsky N. A., Kolmakov V. I., Belykh O. I., Tikhonova I. V., Joung Y., Ahn T.-S., Nabatova V. A., Gladkikh A. S. Ecological development and genetic diversity of *Microcystis aeruginosa* from artificial reservoir in Russia // *J. Microbiol.* 2011. Vol. 49, N 5. P. 714–720.
- Ganf G. G. Incident solar irradiance and underwater light penetration as factors controlling the chlorophyll *a* content of a shallow equatorial lake (lake George, Uganda) // *J. Ecol.* 1974. Vol. 62, N 2. P. 593–609.
- Gavel B., Marsalek B., Adamek Z. Viability of *Microcystis* colonies is not damaged by silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) digestion // *Algological Studies.* 2004. Vol. 113. P. 189–194.
- Getachew T. Stomach pH, feeding rhythm and ingestion rate in *Oreochromis niloticus* L. (Pisces, Cichlidae) in Lake Awasa, Ethiopia // *Hydrobiologia.* 1989. Vol. 174. P. 43–48.
- Gladyshev M. I., Emelianova A. Y., Kalachova G. S., Zotina T. A., Gaevsky N. A., Zhilenkov M. D. Gut content analysis of *Gammarus lacustris* from Siberian lake using biochemical and biophysical methods // *Ibid.* 2000. Vol. 431. P. 155–163.
- Harke M. J., Berry D. L., Ammerman J. W., Gobler Ch. Molecular response of the bloom-forming cyanobacterium, *Microcystis aeruginosa*, to phosphorus limitation // *Microb. Ecol.* 2012. Vol. 63. P. 188–189.
- Huisman J., Matthijs H. C. P., Visser P. M. Harmful cyanobacteria. Springer aquatic ecology. Ser. 3. Dordrecht: The Netherlands: Springer. 2005. 243 p.
- Jacoby J. M., Collier D. C., Welch E. B., Hardy F. J., Crayton M. Environmental factors associated with a toxic bloom of *Microcystis aeruginosa* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2000. Vol. 57, N 1. P. 231–240.
- Jancula D., Drabkova M., Marsalek B., Adamek Z. Changes in photosynthetic activity of *Microcystis* colonies after gut passage through Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) // *Aquaculture Res.* 2008. Vol. 39, N 3. P. 311–314.
- Jarvis A. C., Hart R. C., Combrink S. Zooplankton feeding on size fractionated *Microcystis* colonies and *Chlorella* in a hypertrophic lake (Hartbeespoort Dam, South Africa): implications to resource utilization and zooplankton succession // *J. Plankton Res.* 1987. Vol. 9, N 6. P. 1231–1249.
- Jeppesen E., Sondergaard M., Lauridsen T. L., Davidson Th. A., Liu Zh., Mazzeo N., Trochine C., Ozkan K., Jensen H. S., Trolle D., Starling F., Lazzaro X., Johansson L. S., Bjerring R., Liboriussen L., Larsen S. E., Landkildehus F., Egemose S., Meerhoff M. Biomanipulation as a restoration tool to combat eutrophication: recent advances and future challenges // *Advances in Ecol. Res. Global change in multispecies system. Pt. 2.* 2012. Vol. 47. P. 411–473.
- Kagami M., Yoshida T., Gurung T. B., Urabe J. Direct and indirect effects of zooplankton on algal composition in in situ grazing experiments // *Oecologia.* 2002. Vol. 133. P. 356–363.
- Kamjunke N., Mehner T. Coupling the microbial food web with fish: are bacteria attached to cyanobacteria an important food source for underyearling roach? // *Freshwater Biol.* 2001. Vol. 46. P. 633–639.
- Ke Z., Xie P., Guo L., Liu Y., Yang H. In situ study on the control of toxic *Microcystis* blooms using phytoplanktivorous fish in the subtropical Lake Taihu of China: A large fish pen experiment // *Aquaculture.* 2007. Vol. 265, N 1–4. P. 127–138.
- Knoll L.B., Sarnelle O., Hamilton S. K., Carrie E. H., Wilson A. E., Rose A. E., Morgan M. R. Invasive zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) increase cyanobacterial toxin concentrations in low-nutrient lakes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2008. Vol. 65, N 3. P. 448–455.
- Kolmakov V. I., Gladyshev M. I. Growth and potential photosynthesis of cyanobacteria are stimulated by viable gut passage in crucian carp // *Aquat. Ecol.* 2003. Vol. 37. P. 237–242.
- Kristiansen J. Dispersal of freshwater algae – a review // *Hydrobiologia.* 1996. Vol. 336. P. 151–157.
- Kutkuhn J. H. Utilization of plankton by juvenile gizzard shad in a shallow prairie lake // *Trans. Am. Fish. Soc.* 1958. Vol. 87, N 1. P. 80–103.
- Lampert W. Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions // *New Zeal. J. Mar. Freshwat. Res.* 1987. Vol. 21. P. 483–490.
- Li Y., Li D. Physiological variations of bloom-forming *Microcystis* (Cyanophyceae) related to colony size changes during blooms // *Phycologia.* 2012. Vol. 51, N 6. P. 599–603.
- Lewin W.-C., Kamjunke N., Mehner T. Phosphorus uptake by *Microcystis* during passage through fish guts // *Limnol. Oceanogr.* 2003. V. 48, N 6. P. 2392–2396.
- Lu K., Jin C., Dong S., Gu B., Bowen S. H. Feeding and control of blue-green algal blooms by tilapia (*Oreochromis niloticus*) // *Hydrobiologia.* 2006. Vol. 568. P. 111–120.
- Lurling M. *Daphnia* growth on microcystin-producing and microcystin-free *Microcystis aeruginosa* in different mixtures with the green alga *Scenedesmus obliquus* // *Limnol. Oceanogr.* 2003. Vol. 48, N 6. P. 2214–2220.
- Matyas K., Oldal I., Korponai J., Tatrai I., Paulovits G. Indirect effect of different fish communities on nutrient chlorophyll relationship in shallow hypertrophic water quality reservoirs // *Hydrobiologia.* 2003. Vol. 504. P. 231–239.
- McDonald M. E. Growth of a grazing phytoplanktivorous fish and growth enhancement of the grazed algae // *Oecologia.* 1985. Vol. 67, N 1. P. 132–136.
- Miura T., Wang J. Chlorophyll *a* found in feces of phytoplanktivorous cyprinids and its photosynthetic ac-

- tivity // Verh. Int. Ver. Limnol. 1985. Vol. 22. P. 2636–2642.
- Moriarty D. J. W. The physiology of digestion of blue-green algae in the cichlid fish, *Tilapia nilotica* // J. Zool. 1973. Vol. 171, N 1. P. 25–39.
- Nandini S. Responses of rotifers and cladocerans to *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyceae): A demographic study // Aquat. Ecol. 2000. Vol. 34. P. 227–242.
- Nasri H., Herry S. E., Bouaicha N. First reported case of turtle deaths a toxic *Microcystis* spp. bloom in Lake Oubeira // Ecotox. Environ. Safe. 2008. Vol. 71, N 2. P. 535–544.
- Paerl H. W. Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters // Limnol. Oceanogr. 1988. Vol. 33. P. 823–847.
- Paerl H. W., Huisman J. Blooms like it hot // Science. 2008. Vol. 308, N 4. P. 57–58.
- Paerl H. W., Otten T. G. Harmful cyanobacterial blooms: causes, consequences and control // Microb. Ecol. 2013. Vol. 65. P. 995–1010.
- Panosso R., Carlsson P., Kozlowsky-Suzuki B., Azevedo S. M., Graneli E. Effect of grazing by a neotropical copepod, *Notodiaptomus*, on a natural cyanobacterial assemblage and on toxic and non-toxic cyanobacterial strains // J. Plankton Res. 2003. Vol. 25, N 9. P. 1169–1175.
- Peterson G. G., Boulton A. J. Stream permanence influences microalgal food availability to grazing tadpoles in arid-zone springs // Oecologia. 1999. Vol. 118. P. 340–352.
- Porter K. G. Viable gut passage of gelatinous green algae ingested by *Daphnia* // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1975. Vol. 19. P. 2840–2850.
- Porter K. G. Enhancement of algal growth and productivity by grazing zooplankton // Science. 1976. Vol. 192. P. 1332–1336.
- Pouria S., de Andrade A., Barbosa J., Cavalcanti R. L., Baretto V. T. S., Ward C. J., Preiser W., Poon G. K., Neild G. H., Codd G. A. Fatal microcystin intoxication in haemodialysis unit in Caruaru, Brasil // Lancet. 1998. Vol. 352, N 9121. P. 21–26.
- Preston T., Stewart W. D. P., Reynolds C. S. Bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* overwinters on sediment surface // Nature. 1980. Vol. 288, N 27. P. 365–367.
- Prokopkin I. G., Gubanov V. G., Gladyshev M. I. Modelling the effect of planktivorous fish removal in a reservoir on the biomass of cyanobacteria // Ecol. Model. 2006. Vol. 190, N 3–4. P. 419–431.
- Prokopkin I. G., Kolmakov V. I., Gubanov V. G., Gladyshev M. I. Theoretical analysis of the potential of silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* in the control of water blooming by different species of Cyanobacteria // J. Sib. Fed. Univ. 2009. Vol. 4, N 2. P. 403–417.
- Raikow D. F., Sarnelle O., Wilson A. E., Hamilton S. K. Dominance of the noxious cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in low-nutrient lakes is associated with exotic zebra mussels // Limnol. Ocean. 2004. Vol. 49, N 2. P. 482–487.
- Reynolds C. S. Variability in the provision and function of mucilage in phytoplankton: facultative responses to the environment // Hydrobiologia. 2007. Vol. 578. P. 37–45.
- Riche M., Haley D. I., Oetker M., Garbrecht S., Garling D. L. Effect of feeding frequency on gastric evacuation and the return of appetite in tilapia *Oreochromis niloticus* (L.) // Aquaculture. 2004. Vol. 234, N 1–4. P. 657–673.
- Rinta-Kanto J. M., Saxton M. A., DeBruyn J. M., Smith J. L., Marvin C.H., Krieger K. A., Sayler G. S., Boyer G. L., Wilhelm S. W. The diversity and distribution of toxigenic *Microcystis* spp. in present day and archived pelagic and sediment samples from Lake Erie // Harmful Algae. 2009. Vol. 8. P. 385–394.
- Sarnelle O., Wilson A. E., Hamilton S. K., Knoll L. B., Raikow D. F. Complex interactions between the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, and the harmful phytoplankton, *Microcystis aeruginosa* // Limnol. Ocean. 2005. Vol. 50, N 3. P. 896–904.
- Semyalo R., Rohrlack T., Kayiira D., Kizito Y. S., Byarujali S., Nyakairu G., Larsson P. On the diet of *Nile tilapia* in two eutrophic lakes containing toxin producing cyanobacteria // Limnologica. 2011. Vol. 41, N 1. P. 30–36.
- Schlichting H. E., Sides S. L. The role of waterfowl in the dispersal of algae // Trans. Am. Microsc. Soc. 1960. Vol. 79. P. 160–166.
- Sigeo D. C., Levado E. Cell surface elemental composition of *Microcystis aeruginosa*: high-Si and low-Si subpopulations within the water column of a eutrophic lake // J. Plankton Res. 2000. Vol. 22, N 11. P. 2137–2153.
- Strayer D. L., Caraco N. F., Cole J. J., Findlay S., Pace M. L. Transformation of freshwater ecosystems by bivalves: A case study of *Zebra mussels* in the Hudson River // Bioscience. 1999. Vol. 49, N 1. P. 19–27.
- Tillmanns A. R., Burton S. K., Pick F. R. *Daphnia* pre-exposed to toxic *Microcystis* exhibit feeding selectivity // Internat. Rev. Hydrobiol. 2011. Vol. 96, N 1. P. 20–28.
- Tisdale E. S. Epidemic of intestinal disorders in Charleston, W. Va., occurring simultaneously with unprecedented water supply conditions // Am. J. Pub. Health. 1931. Vol. 21. P. 198–200.
- Vanderploeg H. A., Liebig J. R., Carmichael W. W., Agy M. A., Johengen T. H., Fahnenstiel G. L., Nalepa T. F. Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) selective filtration promoted toxic *Microcystis* blooms in Saginaw Bay (Lake Huron) and Lake Erie // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. Vol. 58, N 6. P. 1208–1221.
- Vanderploeg H. A., Johengen T. S., Liebig J. R. Feedback between Zebra mussel selective feeding and algal composition affects mussel condition: did the regime changer pay a price for its success? // Freshwater Biol. 2009. Vol. 54, N 1. P. 47–63.
- van Donk E. Chemical information transfer in freshwater plankton // Ecological Information. 2007. Vol. 2. P. 112–120.
- van Gremberghe I., Vanormelingen P., van der Gucht K., Mancheva A., D'hondt S., Meester L. D., Vyverman W. Influence of *Daphnia* infochemical on functional traits of *Microcystis* strains (Cyanobacteria) // Hydrobiologia. 2009. Vol. 635. P. 147–155.
- Velasquez G. T. On the viability of algae obtained from the digestive tract of the gizzard shad *Dorosoma cepedianum* (Le Sueur) // Amer. Mid. Nat. 1939. Vol. 22. P. 376–412.
- Voros L., Oldal I., Presing M., Balogh K. V. Size-selective filtration and taxon-specific digestion of plankton algae by silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*)

- trix* Val.) // *Hydrobiologia*. 1997. Vol. 342/343. P. 223–228.
- Xie L., Xie P., Li S., Tang H., Liu H. The low TN:TP ratio, a cause or a result of *Microcystis* blooms // *Water Res.* 2003. Vol. 37, N 9. P. 2073–2080.
- Yoshioka T., Wada E., Hayashi H. A stable isotope study on seasonal food web dynamics in a eutrophic lake // *Ecology*. 1994. Vol. 75, N 3. P. 835–846.
- Zeng Q.-F., Gu X.-H., Wang Y.-P., Mao Z.-G., Sun M.-B., Gu X.-K. Dynamics of photosynthetic activity of cyanobacteria after gut passage through crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) and goldfish (*Carassius auratus auratus*) // *African J. Biotech.* 2012. Vol. 11. P. 3192–3196.
- Zhang X., Xie P., Huang X. A review of nontraditional biomanipulation // *The Scientific World J.* 2008. Vol. 8. P. 1184–1196.
- Zhang D., Deng X., Xie P., Chen J., Guo L. Risk assessment of microcystins in silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) from eight lakes in China // *Food Chem.* 2013. Vol. 140, N 1–2. P. 17–21.

The Role of *Microcystis Aeruginosa*'s Passing Through the Digestive Tracts of Filter-Feeding Animals in Eutrophic Water Reservoirs (a Review)

V. I. KOLMAKOV

¹ *Siberian Federal University*
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79

² *Institute of Biophysics SB RAS*
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok
E-mail: vkolmakov@sfu-kras.ru

The analysis of literature devoted to the study of enhanced growth of colonies of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* Kutz em. Elenk. after their passage through the digestive tracts of filter feeding aquatic animals (planktivorous fish, daphnia, bivalves) was done. The main proposed mechanisms of this effect and its role in the functioning of eutrophic reservoirs were discussed. The prospects and the need for further study of the effect of such enhanced growth were shown to develop a complete theory of aquatic ecosystems' functioning.

Key words: *Microcystis aeruginosa*, viable gut passage, water bloom, planktivorous fish, daphnia, bivalves, eutrophic reservoir.

