

Обзорная статья

УДК 579.2:614.7

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-437-451>

## ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА УВЕЛИЧЕНИЕ ДОЛИ ТОКСИГЕННЫХ ЦИАНОБАКТЕРИЙ РОДА *MICROCYSTIS* (CHROOCOCCALES, CYANOBACTERIA) В ИСТОЧНИКАХ ВОДОСНАБЖЕНИЯ

А. Н. Микеров <sup>1,3</sup>, Е. И. Тихомирова <sup>2</sup>, Е. М. Моисеева <sup>1✉</sup>,  
Д. А. Кузянов <sup>1</sup>, Е. М. Телешева <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Саратовский медицинский научный центр гигиены ФБУН «ФНЦ медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения»  
Россия, 410022, г. Саратов, ул. Заречная, здание 1А, стр. 1

<sup>2</sup> Саратовский государственный технический университет имени Гагарина Ю. А.  
Россия, 410054, г. Саратов, ул. Политехническая, д. 77

<sup>3</sup> Саратовский государственный медицинский университет имени В. И. Разумовского  
Россия, 410012, г. Саратов, ул. Б. Казачья, д. 112

Поступила в редакцию 04.06.2025 г., после доработки 11.07.2025 г., принята 14.07.2025 г., опубликована 17.12.2025 г.

**Аннотация.** Целью обзора является обобщение современных данных о факторах, влияющих на токсигенность цианобактерий рода *Microcystis* и синтез ими гепатотоксичных пептидов – микроцистинов. Проанализированы экологические факторы и приведены гипотезы, объясняющие их влияние на соотношение токсигенных и нетоксигенных штаммов в водоемах и экспрессию генов, ответственных за синтез микроцистина. Особое внимание уделено температуре, освещенности, эвтрофикации, окислительному стрессу и наличию микроэлементов. Приведены сведения о методах мониторинга токсигенных популяций, включая молекулярно-биологические подходы (ПЦР, ОТ-ПЦР). Исследования, посвященные изучению факторов окружающей среды, способствующих развитию токсигенных штаммов цианобактерий рода *Microcystis* в перспективе, могут быть использованы для прогнозирования вероятности обнаружения токсинов в воде источников хозяйственно-питьевого водоснабжения населения и определения временного интервала забора проб для определения количества микроцистина в воде водоисточника.

**Ключевые слова:** цианобактерии, микроцистин, *Microcystis*, источник водоснабжения, мониторинг, токсигенные штаммы

*Соблюдение этических норм.* Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

*Конфликт интересов.* Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

✉ Для корреспонденции. Лаборатория химико-биологического мониторинга качества воды Саратовского медицинского научного центра гигиены ФБУН «ФНЦ медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения».

ORCID и e-mail адреса: Микеров Анатолий Николаевич: <https://orcid.org/0000-0002-0670-7918>; [mail@smnecg.ru](mailto:mail@smnecg.ru); Тихомирова Елена Ивановна: <https://orcid.org/0000-0001-6030-7344>, [tichomirova\\_ei@mail.ru](mailto:tichomirova_ei@mail.ru); Моисеева Елизавета Михайловна: <https://orcid.org/0000-0001-9234-4000>, [moiseeva-el@mail.ru](mailto:moiseeva-el@mail.ru); Кузянов Дмитрий Андреевич: <https://orcid.org/0000-0002-5070-4431>, [dimakuzyanov@gmail.ru](mailto:dimakuzyanov@gmail.ru); Телешева Елизавета Михайловна: <https://orcid.org/0000-0001-9405-1877>, [sentebrinka@mail.ru](mailto:sentebrinka@mail.ru).

**Для цитирования.** Микеров А. Н., Тихомирова Е. И., Моисеева Е. М., Кузянов Д. А., Телешева Е. М. Факторы, влияющие на увеличение доли токсигенных цианобактерий рода *Microcystis* (Chroococcales, Cyanobacteria) в источниках водоснабжения // Поволжский экологический журнал. 2025. № 4. С. 437– 451. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-437-451>

## ВВЕДЕНИЕ

Массовое сезонное развитие цианобактерий, приводящее к «цветению» воды в водоемах по всему миру, в последние десятилетия становится предметом пристального внимания общественности и научного сообщества (Backovic, Tokodi, 2024). Растущую угрозу цианобактерии представляют в связи с продукцией вторичных метаболитов, наличие которых в воде может приводить к целому ряду негативных последствий, включая воздействие на здоровье человека, ухудшение качества питьевой воды и нарушение функционирования экосистемы водоема (Pearson et al., 2010; Backovic, Tokodi, 2024).

Наибольший риск для здоровья человека представляют продуцируемые цианобактериями циклические гепатотоксические пептиды микроцистины, наличие которых в воде, потребляемой человеком, может привести к некрозу печени при остром отравлении и к гепатоцеллюлярной карциноме при хроническом отравлении низкими дозами (Carmichael, 2001).

На сегодняшний день известно более 270 различных форм микроцистинов, среди которых микроцистин-LR, микроцистин-RR и микроцистин-YR, отличающиеся аминокислотным составом, являющиеся тремя наиболее опасными и широко изученными токсинами (Svircev et al., 2017). Штаммы цианобактерий, продуцирующих микроцистин, принадлежат родам *Microcystis*, *Anabaena*, *Oscillatoria*, *Planktothrix*, *Chroococcus* и *Nostoc* (Pearson et al., 2010), имеют космополитическое распространение и обитают в различных климатических условиях (Paerl, Barnard, 2020). При этом род *Microcystis* – основной производитель микроцистина, доминирующий в пресноводных водоемах – крупных мелководных озерах и крупных водохранилищах, используемых в качестве источников питьевого водоснабжения (Wang M. et al., 2018; Lu et al., 2020). Известно, что микроцистин устойчив к кипячению и автоклавированию, разрушается при воздействии озона, сильных окислителей и ультрафиолетового излучения, но в местах с ограниченной освещенностью может сохраняться в водоемах длительное время (Lahti et al., 1997), что представляет угрозу здоровью населения при использовании воды для питьевых и хозяйственно-бытовых нужд. Всемирная организация здравоохранения установила норму содержания микроцистина в питьевой воде на уровне  $\leq 1$  мкг/л<sup>-1</sup> (Guidelines..., 1998). В России разработаны нормативные документы, определяющие методику измерения микроцистинов в воде (МУК 4.1.3552-19), и также определены гигиенические нормативы содержания микроцистинов в водоисточниках и питьевой воде на уровне 0.001 мг/л (СанПиН 1.2.3685-21). Однако определение содержания микроцистинов не входит в программы производственного контроля. Потенциальный вред здоровью, обусловленный воздействием токсинов цианобактерий, определяет необходимость контроля за динамикой размножения и токсинообразования сине-зеленых водорослей в водоемах в течение сезона.

Содержание микроцистинов в среде может быть определено с использованием таких аналитических методов, как анализ на основе ингибирования протеин-фосфатазы, высокоэффективная жидкостная хроматография и масс-спектрометрия, иммуноферментный анализ. Однако данные методы часто требуют тщательной обработки образцов перед анализом, технически сложны и, кроме того, остаются достаточно дорогостоящими (Sangolkar et al., 2006).

Выяснение молекулярно-генетической основы биосинтеза микроцистина привело к более широкому использованию молекулярно-генетических методов, таких как ПЦР в режиме реального времени, для определения количества токсигенных и нетоксигенных цианобактерий в пробах воды, и определения интенсивности образования микроцистинов по уровню экспрессии генов кластера токсичности (Vaitomaa et al., 2003; Ngwa et al., 2014; Lu et al., 2020).

В природной популяции *Microcystis* обычно присутствуют токсигенные и нетоксигенные штаммы, которые либо обладают, либо лишены генов, необходимых для синтеза микроцистина, соответственно (Wang M. et al., 2018). Численность и соотношение штаммов в водоеме динамически меняется в пространственно-временном масштабе (Yancey et al., 2022). И различия в количестве токсина в воде в течение сезона в основном объясняются изменением доли штаммов, содержащих гены синтеза микроцистинов (*mcy*) при изменении факторов окружающей среды. Поэтому использование ПЦР-амплификации геномной ДНК цианобактерий в режиме реального времени для количественного определения различных генов *mcy*, отражающих долю токсичных цианобактерий от общего числа клеток *Microcystis* (например, через копии гена 16S rPHK) в образцах, позволяет косвенно говорить об изменении токсичности наблюдаемой популяции цианобактерий (Davis et al., 2009). В ряде исследований показаны корреляции количества генов с концентрациями микроцистинов (Vaitomaa et al., 2003; Wang M. et al., 2018; Lu et al., 2020), что говорит в высоком прогностическом потенциале определения количества токсигенных штаммов в естественных популяциях с использованием метода количественной ПЦР для выявления повышенного риска увеличения концентрации микроцистина в водоеме.

Помимо определения наличия и количества токсигенных цианобактерий, важны вариабельность уровней экспрессии генов синтеза токсинов и их связь с измеренными концентрациями токсинов, что может дать больше информации относительно влияния различных факторов окружающей среды на регуляцию синтеза токсинов. Количественная полимеразная цепная реакция с обратной транскрипцией (ОТ-ПЦР) успешно использовалась для анализа уровня экспрессии генов *mcy* как у культивируемых цианобактерий (Sevilla et al., 2008; Martin et al., 2020), так и у цианобактерий в естественных популяциях (Lu et al., 2020). Было обнаружено, что активная экспрессия гена *mcyE* коррелирует с концентрациями микроцистина в образцах оз. Туусуланярви (Sipari et al., 2010). В исследованиях J. Lu с соавторами (Lu et al., 2020) изменение экспрессии генов синтеза микроцистина *mcyE* и *mcyA* с течением времени коррелировало с различными стадиями роста культуры. При этом экспрессия генов *mcy* выявлялась в более ранние сроки (примерно в течение первых трёх недель), чем обнаружение микроцистина, что говорит о том, что при-

менение метода ПЦР может использоваться для получения информации о вероятности появления микроцистина в будущем, а понимание сроков этих периодов может иметь решающее значение для управления программой мониторинга наличия микроцистинов в источниках хозяйственно-питьевого водоснабжения населения.

Таким образом, представляется перспективным определение факторов окружающей среды, способствующих развитию токсигенных штаммов цианобактерий рода *Microcystis* и повышению уровня экспрессии генов синтеза микроцистинов, с целью прогнозирования вероятности обнаружения токсинов в воде источников хозяйственно-питьевого водоснабжения населения и определения временного интервала забора проб для определения количества микроцистина в воде водонисточника.

Для написания обзора авторы статьи использовали литературные источники с 2000 – 2024 гг., размещенные в базе данных реферируемых статей PubMed, электронной библиотеке eLIBRARY.RU. Для поиска также использовали поисковую систему Google Scholar с использованием поисковых запросов по ключевым словам: синтез микроцистина, *Microcystis*, цианобактерии.

#### **Факторы, влияющие на соотношение токсигенных и нетоксигенных штаммов и экспрессию генов синтеза микроцистина**

В ряде работ по изучению изменения токсигенности цианобактерий во времени и пространстве была установлена зависимость увеличения скорости продукции токсина от количества клеток (Kaebernick, Neilan, 2001). В водоемах по всему миру часто наблюдается последовательная смена штаммов: токсигенные штаммы доминируют на ранних/пиковых стадиях «цветения», а нетоксигенные штаммы доминируют на более поздних стадиях «цветения» (Briand et al., 2009; Davis et al., 2009, 2010; Lu et al., 2020). Такая часто наблюдаемая последовательность смены штаммов предполагает, что токсигенные и нетоксигенные штаммы рода *Microcystis* имеют разные экологические требования и обладают специфическими адаптациями потребностей в азоте, устойчивости к окислительному стрессу и оптимальных условий освещения и температуры для роста.

На экспрессию генов синтеза микроцистинов влияет множество факторов, включая питательные вещества (азот и фосфор), физические факторы (свет и температура), химические вещества (антибиотики, гербициды и перекись водорода ( $H_2O_2$ )), фитохимические вещества и основные микроэлементы (железо, калий, медь и цинк) (Wei et al., 2021). При этом среди перечисленных факторов азот, свет, железо и температура были основными детерминантами экспрессии микроцистина.

**Температура.** Хотя разные штаммы цианобактерий рода *Microcystis* могут по-разному реагировать на изменения температуры, плотность клеток достигает максимума при температурном интервале от 25 до 35°C (Dick et al., 2021; Guo et al., 2023; Huang et al., 2024). Экспрессия генов *mcy* и концентрация клеточного микроцистина увеличивались, когда цианобактерии вида *Microcystis aeruginosa* подвергались воздействию температур ниже оптимальных для роста (Martin et al., 2020). Так, снижение температуры с 26 до 19°C вызвало двукратное увеличение количества микроцистина в клетках *M. aeruginosa* (Peng et al., 2018; Martin et al., 2020; Stark et al., 2023).

Механизм, ответственный за повышенный синтез микроцистина при понижении температуры, не до конца ясен. В ряде работ была выдвинута гипотеза, связывающая увеличение микроцистина с реакцией на окислительный стресс при понижении температуры (Schuurmans et al., 2018; Martin et al., 2020; Stark et al., 2023).

Экспрессия всех генов *msc* также увеличивается в начале холодового стресса и достигает пика через 5 дней после снижения температуры с 26 до 19°C и постепенно снижается в течение продолжающегося холодового стресса, а затем – резко снижается после того, как температура повышается до 26°C (Martin et al., 2020).

В некоторых исследованиях было выявлено, что повышение температуры благоприятствовало росту токсигенных штаммов (Davis et al., 2009; Dziallas, Grossart, 2011). Однако в других экспериментах, проведенных на лабораторных культурах, нетоксигенный штамм имел более высокую оптимальную температуру роста, чем токсигенные штаммы (Thomas, Litchman, 2016). При этом количество микроцистина на клетку уменьшается с повышением температуры (Stark et al., 2023), противодействуя эффекту скорости роста штаммов, что еще больше усложняет понимание влияния температуры на проявление токсичности цианобактериями рода *Microcystis*.

Исходя из вышесказанного, сезонные температурные тренды могут существенно влиять на выработку микроцистина в естественной среде. В течение летнего сезона температура в водоемах повышается с 18 до 26°C, что может приводить к доминированию нетоксигенных штаммов и снижению концентрации микроцистина в воде (Briand et al., 2009; Peng et al., 2018; Dick et al., 2021). В озерах и водохранилищах, имеющих притоки холодных рек или поступление воды от таяния ледников или снегов, температурный режим может изменяться даже в более теплые месяцы. Таким образом, температура является одним из ключевых факторов, влияющих на выработку микроцистина, а мониторинг сезонных колебаний температуры и эпизодических климатических событий может быть особенно актуален в плане прогнозирования интенсивности токсинообразования цианобактериями в конкретных источниках хозяйственно-питьевого водоснабжения населения.

**Освещенность.** Оптимальными условиями для роста лабораторных культур *M. aeruginosa* является относительно невысокая освещенность (порядка 2500 лк). При этом высокая интенсивность света подавляет рост клеток цианобактерий (Xu et al., 2021). Однако оптимальные условия для роста цианобактерий не совпадают с благоприятными условиями для синтеза микроцистина. При интенсивности света от 108 до 1400 лк регистрируется самое низкое содержание токсинов, а интенсивность света на уровне от 1400 до 9940 люкс вызывает увеличение концентрации цианотоксинов (Kaebernick, Neilan, 2001; Xu et al., 2021).

Исследования генетической регуляции синтеза микроцистинов показали повышенную транскрипцию генов, участвующих в производстве микроцистина при высоких уровнях освещенности (Kaebernick, Neilan, 2001). Интересно, что в условиях слабого освещения кластер генов *mscD–J* транскрибировался с центрального промотора, в то время как в условиях сильного освещения гены транскрибируются с альтернативного вышестоящего промотора, что может привести к увеличению транскрипции генов *msc* (Pearson et al., 2010).

В ряде работ показано, что нетоксигенные штаммы доминируют поздним летом, в условиях ограничения света и питательных веществ, что указывает на то, что в естественной среде при пониженной освещённости нетоксигенные штаммы лучше выдерживают конкуренцию по сравнению с токсигенными (Briand et al., 2009; Rinta-Kanto et al., 2009; Peng et al., 2018; Dick et al., 2021). В исследованиях G. J. Dick с соавторами установлено, что все штаммы, выделенные из озёр с прозрачной водой и, соответственно, высокой светопрозрачностью, являлись токсигенными, что указывает на положительную корреляцию между интенсивностью света и токсичностью (Dick et al., 2021). Показано, что токсигенные штаммы становятся менее конкурентоспособными в условиях дефицита света, вероятно, вследствие больших энергетических затрат на синтез микроцистинов, которые ограничены в условиях низкого освещения (LeBlanc et al., 2011).

В естественных условиях влияние света на цианобактерии рода *Microcystis* зависит от нескольких факторов, включая качественные характеристики освещённости (т.е. длину волны), турбулентность, глубину, прозрачность воды. Влияние света также является сложным в контексте сообщества – разные клетки популяции в одной среде обитания могут испытывать огромные различия в доступности для них света в определенный момент времени в зависимости от глубины водного слоя и особенностей микросреды (Dick et al., 2021).

Таким образом, данные о совместном влиянии температуры и освещённости говорят о том, что в соответствии с сезонными тенденциями количество микроцистина на клетку может быть выше в условиях, когда солнечные дни длиннее, а вода прозрачнее и холоднее. Однако эта закономерность может не выявляться при определении общего микроцистина (мкг/л), поскольку в начале вегетационного периода (апрель – май) суммарная биомасса цианобактерий при таких условиях ниже (Stark et al., 2023). При этом благоприятными для роста и увеличения биомассы цианобактерий являются увеличение температуры воды, невысокая интенсивность света и наличие большого количества питательных веществ в воде.

**Окислительный стресс.** Активные формы кислорода, такие как перекись водорода ( $H_2O_2$ ), широко распространены в водных экосистемах и могут существенно влиять на количественный и видовой состав цианобактериальных популяций (Paerl, Otten, 2013; Schuurmans et al., 2018). К тому же перекись водорода успешно применяется для подавления развития цианобактерий в озерах. Одна из гипотез о роли микроцистинов в метаболизме клеток предполагает, что эти пептиды могут защищать цианобактерии от окислительного стресса, ковалентно связываясь с фотосинтетическими белками, чувствительными к окислительному повреждению, препятствуя их повреждению активными формами кислорода (Dziallas, Grossart, 2011; Martin et al., 2020). Эта гипотеза подтверждается в некоторых работах данными о том, что токсикогенные штаммы имеют преимущество перед нетоксикогенными штаммами при «цветении» в условиях окислительного стресса (Paerl, Otten, 2013) или при добавлении  $H_2O_2$  в экологически значимых концентрациях в лабораторные культуры *Microcystis* (Dziallas, Grossart, 2011). Напротив, когда перекись водорода добавлялась в очень высоких концентрациях – уровнях, соответствующих обработке альгицидом или цианоцидом, – токсигенные штаммы стано-

вились более уязвимы. Они не разлагали перекись водорода и не восстанавливались, что может быть связано их меньшей устойчивостью к высоким уровням окислительного стресса по сравнению с нетоксигенным мутантом или с естественным нетоксигенным штаммом *Microcystis* (Schuurmans et al., 2018). В исследовании D. Latour с соавторами токсигенный штамм, продуцирующий микроцистин, оказался более чувствительным к обработке перекисью водорода и условиям высокой освещенности, вероятно, из-за более низкой скорости восстановления фотосистемы II (Latour et al., 2022). Более того, было показано, что перекись водорода влияла на продукцию микроцистина вследствие уменьшения транскрипции генов синтеза микроцистина (*mcuA* и *mcuD*), а также увеличения экспрессии гена высвобождения микроцистина (*mcuH*) (Wang J. et al., 2018). Противоречивые результаты могут быть связаны с отсутствием стандартизированных условий в различных экспериментах. Поскольку влияние перекиси водорода на цианобактерии может зависеть от интенсивности света, длины волны, отклонения от оптимальной температуры роста, важно стандартизировать условия проведения экспериментов, сравнивающих чувствительность цианобактерий к перекиси водорода (Piel et al., 2019).

**Эвтрофикация водоемов.** Эвтрофикация водных систем, связанная с избытком питательных веществ, главным образом фосфора и азота, приводит к увеличению «цветения» цианобактерий. Повышение содержания в пресноводных водоемах неорганических и органических веществ, вызванное деятельностью человека, геохимическими особенностями или изменением климата, может влиять не только на скорость размножения цианобактерий, но и отражаться на соотношении токсигенных и нетоксигенных штаммов, выработке и высвобождении микроцистина.

При масштабном изучении водоемов Северной Америки исследовалось более 1000 озер в различных климатических зонах. Большинство образцов с высокой концентрацией микроцистина (более 1 мкг/л) попали в границы североамериканской ледниковой области. Почвы в этих регионах характеризуются высокими темпами эрозии, что наряду с интенсивной сельскохозяйственной деятельностью приводит к повышению содержания минеральных и органических веществ в воде и эвтрофикации расположенных здесь озер (Beaver et al., 2018).

Азот по-разному влияет на выработку цианотоксинов у фиксирующих и не фиксирующих азот цианобактерий. Цианобактерии рода *Anabaena*, способные фиксировать азот, показывают самые высокие уровни микроцистина в среде без азота (Rapala et al., 1997). Напротив, штаммы цианобактерий рода *Oscillatoria* и *Microcystis* (не фиксирующие азот) продуцируют больше токсинов в условиях высокого содержания неорганического азота, необходимого для синтеза микроцистина (Orr, Jones, 1998; Vaitomaa et al., 2003; Davis et al., 2010).

Обогащение среды азотом, особенно неорганическими формами, такими как нитрат и аммиак, способствует в большей степени развитию токсигенных штаммов по сравнению с нетоксигенными (Davis et al., 2009; Yancey et al., 2022; Li J. et al., 2023). Вероятно, доступность азота может влиять на конкурентоспособность штаммов и, таким образом, формировать состав популяции *Microcystis* (Yancey et al., 2022).

Между тем установлено, что рост нетоксигенных штаммов стимулируется органическими формами азота, такими как мочевина и глутаминовая кислота, что частично объясняет наблюдаемые в сезонно стратифицированных водоемах переходы от токсигенных к нетоксигенным штаммам, обусловленные доступностью преимущественно органических форм азота в воде (Davis et al., 2010).

Повышенное содержание фосфора в водоемах способствует увеличению биомассы микроцистин-продуцирующих цианобактерий и уровней продукции токсинов (Beaver et al., 2018). В частности, на примере оз. Тайху (Китай) установлено, что концентрация общего фосфора и ортофосфатов положительно коррелировала с численностью микроцистин-продуцирующих цианобактерий, доля которых достигала 65% от всей популяции *Microcystis*; при этом концентрация токсинов в воде существенно возрастала (Li et al., 2012). Похожая зависимость прослеживается при изучении воды из оз. Верхний Клатмат (США), где избыток фосфатов способствовал переходу от преобладания нетоксигенных форм цианобактерий рода *Microcystis* к доминированию токсигенных (Eldridge, Wood, 2020), а также при изучении воды из озера Эри, где содержание микроцистинов положительно коррелировало с общим содержанием фосфора и численностью токсигенных цианобактерий (Rinta-Kanto et al., 2009).

Особое значение имеет соотношение азот : фосфор (N:P). Так, при низких значениях N:P (менее 30:1), особенно в условиях избытка аммонийного азота по сравнению с нитратами, наблюдается увеличение биомассы микроцистин-продуцирующих цианобактерий и уровня продукции токсинов (Harris et al., 2016).

Установлено, что влияние фосфатов на содержание микроцистинов в клетках цианобактерий не всегда напрямую связано с уровнем транскрипции генов *mcu* (Wang M. et al., 2018). Вероятно, низкое содержание фосфора в среде не оказывает прямого влияния на продукцию микроцистинов на генетическом уровне, но действует на физиологическом уровне. В частности, при фосфорном голодании снижается активность белков, отвечающих за фотосинтез, трансляцию, синтез РНК и азотный обмен, что в свою очередь приводит к дефициту углерода, азота и аминокислот, необходимых для синтеза микроцистинов (Guo et al., 2023). Известно также, что существует связь между энергетическим состоянием микроцистин-продуцирующих штаммов *Microcystis* и внутриклеточным содержанием микроцистина (Wang J. et al., 2018; Li Z. et al., 2023). Так, в условиях дефицита фосфора фотосинтетическая активность значительно подавлялась, что приводило к недостатку АТФ и, как следствие, к снижению скорости роста, содержания хлорофилла и синтеза токсинов (Wei et al., 2021).

Хотя связь между фосфором и азотом, с одной стороны, и ростом цианобактерий – с другой, хорошо установлена, есть случаи, когда благоприятные условия не провоцируют массовое развитие, что указывает на важность дополнительных факторов. Появляется все больше свидетельств того, что другие микроэлементы также могут действовать как ограничивающий фактор и регулировать рост цианобактерий (Facey et al., 2022). Металлы играют различную роль в клеточном метаболизме, и чаще всего связаны с фотосинтетическим переносом электронов в тилакоидах и усвоением макроэлементов – азота и фосфора (Facey et al., 2019). Микроци-



стины могут образовывать комплексы с некоторыми ионами металлов, такими как  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$ ,  $\text{Cu}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$  (Saito et al., 2008), однако влияние этих химических элементов на синтез микроцистина еще предстоит изучить.

Недостаток железа, кобальта и марганца ограничивает рост *M. aeruginosa* в лабораторных культурах (Facey et al., 2022). Поступление железа является важным фактором, определяющим рост популяций *Microcystis* в эвтрофных системах (Nalac et al., 2023). Некоторые цианобактерии, в частности *Microcystis*, могут перемещаться в придонные слои воды за счёт изменения плавучести и получать железо, которое обычно высвобождается из отложений в бескислородных водах, богатых питательными веществами (Molot et al., 2014). Этот механизм способствует предотвращению дефицита железа в клетках цианобактерий, что является преимуществом для их роста по сравнению с другими группами фитопланктона.

Согласно одной из гипотез, микроцистины могут выступать в роли внутриклеточных хелаторов железа или как внеклеточные молекулы, поглощающие железо (Ceballos-Laita et al., 2017). В частности, при низкой концентрации железа в воде клетки цианобактерий синтезируют больше микроцистина, который, возможно, действует как хелатор железа, связывая доступное железо, что способствует его усвоению или сохранению внутри клетки (Sevilla et al., 2008) для управления продуктивностью фотосистемы и экономии энергии. При этом дефицит железа вызывает увеличение транскрипции гена *mcuD*, что коррелирует с увеличением содержания токсина (Sevilla et al., 2008).

Данные о влиянии других микроэлементов, часто встречающихся в повышенных концентрациях в источниках питьевого водоснабжения, на соотношение токсигенных и нетоксигенных штаммов, а также выработку и высвобождение токсинов, представлены в литературе гораздо в меньшей степени. В частности, было показано, что рост цианобактерий *M. aeruginosa* ингибируется ионами  $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$  при воздействии в концентрациях от 12 – 243 мг/л для  $\text{Mg}^{2+}$  и от 20 до 400 мг/л  $\text{Ca}^{2+}$ . Высвобождение микроцистина значительно увеличивается в лабораторных условиях под воздействием  $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$  и  $\text{NaCl}$ , что создает потенциальные риски для водной среды (Yin et al., 2024). Кроме того, сульфаты в концентрациях 40, 80 и 300 мг/л подавляют рост *M. aeruginosa*, увеличивают как внутриклеточное, так и внеклеточное содержание токсинов, а также повышают уровень транскрипта *mcuD* (Chen et al., 2016).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для выявления факторов, влияющих на соотношение токсигенных и нетоксигенных штаммов *Microcystis*, изучались условия, обеспечивающие конкурентное преимущество штаммов. Мета-анализ работ по изучению влияния факторов среды на концентрацию микроцистина в лабораторных условиях, проведенный F. L. Hellweger с соавторами (2022), выявил следующие закономерности: оптимальная температура для выработки микроцистина на  $6.3^\circ\text{C}$  ниже той, что необходима водорослям для роста; дефицит азота снижает содержание микроцистина, что связано с высокой потребностью в элементе, который входит в состав молекулы микроцистина; концентрация микроцистина может изменяться в зависимости от уровня

освещенности, при этом на процесс оказывает влияние связывание микроцистина с белками (Hellweger et al., 2022).

Необходимо отметить, что исследование влияния отдельных факторов в лабораторных условиях проводилось на культурах цианобактерий, при этом факторы регулировались как изолированно, так и в комбинациях двух или трех факторов. В действительности воздействие на популяцию *Microcystis* различных факторов взаимосвязано. Например, реакция на свет зависит от температуры, а реакция на температуру и окислительный стресс – от доступности питательных веществ (Thomas, Litchman, 2016; Sandrini et al., 2020). Аналогичным образом реакция на окислительный стресс также зависит от уровня освещенности (Piel et al., 2019).

Между тем для практических целей интерес представляет изменение доли токсигенных штаммов *Microcystis* и повышение концентрации токсинов в естественной среде водоема, где изменяется множество параметров. Масштабные изучения токсиногенности естественных популяций, проведенные в основном на крупных озерах, по сути, отражают сезонные колебания совокупности всех факторов среды, которые также могут изменяться в разные годы. Переход от токсигенных к нетоксигенным штаммам *Microcystis* (Briand et al., 2009; Rinta-Kanto et al., 2009; Dick et al., 2021) к концу лета (когда температура воды повышается, продолжительность солнечных дней сокращается, а прозрачность воды уменьшается) может быть связан с ролью микроцистинов в окислительно-восстановительных процессах и являться следствием различных стратегий фотоакклиматизации для *Microcystis* (Stark et al., 2023). Кроме того, важным фактором, влияющим на соотношение токсигенных и нетоксигенных генотипов в популяции, является наличие питательных веществ. Динамика увеличения популяции токсигенных клеток и продукции микроцистина положительно коррелирует с концентрациями азота и фосфора в водоемах (Davis et al., 2009, 2010; Wang M. et al., 2018). Загрязнение рек азотом и фосфором способствует росту *Microcystis* (Li et al., 2012) и в последние годы представляет собой растущую угрозу безопасности водоснабжения населения. Наблюдения за природными популяциями цианобактерий также показывают, что форма и концентрация азота влияют на изменения соотношения штаммов, продуцирующих и не продуцирующих микроцистин.

Для практики мониторинга превышения содержания микроцистинов в воде источников хозяйственно-питьевого водоснабжения населения важное значение может иметь мониторинг изменений физико-химических параметров воды с учетом особенностей их сезонных колебаний в конкретных водоисточниках. По результатам масштабных исследований пространственных и сезонных колебаний концентраций микроцистинов или соотношений токсиногенных и нетоксигенных штаммов цианобактерий *Microcystis* и их связи с физико-химическими и биологическими факторами показано, что интенсивность света (представленная прозрачностью), азот, фосфор и температура воды могут являться факторами, регулирующими продукцию микроцистинов, а микроэлементы (Fe, Zn, Ca и Mg) – в меньшей степени влиять на синтез микроцистинов и долю токсигенных штаммов (Beaver et al., 2018; Wang M. et al., 2018).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Backovic D. D., Tokodi N. Blue revolution turning green? A global concern of cyanobacteria and cyanotoxins in freshwater aquaculture: A literature review. *Journal of Environmental Management*, 2024, vol. 360, article no. 121115. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.121115>
- Beaver J. R., Tausz C. E., Scotese K. C., Pollard A. I., Mitchell R. M. Environmental factors influencing the quantitative distribution of microcystin and common potentially toxigenic cyanobacteria in US lakes and reservoirs. *Harmful Algae*, 2018, vol. 78, pp. 118–128. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.08.004>
- 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 Journal*, 2009, vol. 3, iss. 4, pp. 419–429. <https://doi.org/10.1038/ismej.2008.121>
- Carmichael W. W. Health effects of toxin-producing cyanobacteria: “The CyanoHABs”. *Human and Ecological Risk Assessment*, 2001, vol. 7, iss. 5, pp. 1393–1407. <https://doi.org/10.1080/20018091095087>
- Ceballos-Laita L., Marcuello C., Lostao A., Calvo-Begueria L., Velazquez-Campoy A., Bes M. T., Peleato M. L. Microcystin-LR binds iron, and iron promotes self-assembly. *Environmental Science & Technology*, 2017, vol. 51, iss. 9, pp. 4841–4850. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b05939>
- Chen L., Gin K. Y. H., He Y. Effects of sulfate on microcystin production, photosynthesis, and oxidative stress in *Microcystis aeruginosa*. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, vol. 23, pp. 3586–3595. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-5605-1>
- Davis T. W., Berry D. L., Boyer G. L., Gobler C. J. The effects of temperature and nutrients on the growth and dynamics of toxic and non-toxic strains of *Microcystis* during cyanobacteria blooms. *Harmful Algae*, 2009, vol. 8, iss. 5, pp. 715–725. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2009.02.004>
- Davis T. W., Harke M. J., Marcoval M. A., Goleski J., Orano-Dawson C., Berry D. L., Gobler C. J. Effects of nitrogenous compounds and phosphorus on the growth of toxic and non-toxic strains of *Microcystis* during cyanobacterial blooms. *Aquatic Microbial Ecology*, 2010, vol. 61, iss. 2, pp. 149–162. <https://doi.org/10.3354/ame01445>
- Dick G. J., Duhaime M. B., Evans J. T., Errera R. M., Godwin C. M., Kharbush J. J., Nitschky H. S., Powers M. A., Vanderploeg H. A., Schmidt K. C., Smith D. J., Yancey C. E., Zwiers C. C., Denef V. J. The genetic and ecophysiological diversity of *Microcystis*. *Environmental Microbiology*, 2021, vol. 23, iss. 12, pp. 7278–7313. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15615>
- Dziallas C., Grossart H. P. Increasing oxygen radicals and water temperature select for toxic *Microcystis* sp. *PLoS ONE*, 2011, vol. 6, iss. 9, article no. e25569. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025569>
- Eldridge S. L. C., Wood T. M. Annual variations in microcystin occurrence in Upper Klamath Lake, Oregon, based on high-throughput DNA sequencing, qPCR, and environmental parameters. *Lake and Reservoir Management*, 2020, vol. 36, iss. 1, pp. 31–44. <https://doi.org/10.1080/10402381.2019.1619112>
- Facey J. A., Apte S. C., Mitrovic S. M. A review of the effect of trace metals on freshwater cyanobacterial growth and toxin production. *Toxins*, 2019, vol. 11, no. 11, article no. 643. <https://doi.org/10.3390/toxins11110643>
- Facey J. A., King J. J., Apte S. C., Mitrovic S. M. Assessing the importance of cobalt as a micronutrient for freshwater cyanobacteria. *Journal of Phycology*, 2022, vol. 58, iss. 1, pp. 71–79. <https://doi.org/10.1111/jpy.13216>
- Guidelines for Drinking-Water Quality. Addendum and Vol. 2: Health Criteria and Other Supporting Information*. 2nd ed. Geneva, World Health Organization, 1998. 294 p.
- Guo Y., Meng H., Zhao S., Wang Z., Zhu L., Deng D., Liu J., He H., Xie W., Wang G., Zhang L. How does *Microcystis aeruginosa* respond to elevated temperature? *Science of the Total Environment*, 2023, vol. 889, article no. 164277. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.164277>

Halac S. R., Ruibal-Conti A. L., Mengo L. D. V., Ullmer F., Cativa A., Bazan R., Rodriguez M. I. Effect of iron availability on the growth and microcystin content of natural populations of *Microcystis* spp. from reservoirs in Central Argentina: A microcosm experiment approach. *Phycology*, 2023, vol. 3, no. 1, pp. 168–185. <https://doi.org/10.3390/phycology3010011>

Harris T. D., Smith V. H., Graham J. L., Van de Waal D. B., Tedesco L. P., Clercin N. Combined effects of nitrogen to phosphorus and nitrate to ammonia ratios on cyanobacterial metabolite concentrations in eutrophic Midwestern USA reservoirs. *Inland Waters*, 2016, vol. 6, iss. 2, pp. 199–210. <https://doi.org/10.5268/IW-6.2.938>

Hellweger F. L., Martin R. M., Eigemann F., Smith D. J., Dick G. J., Wilhelm S. W. Models predict planned phosphorus load reduction will make Lake Erie more toxic. *Science*, 2022, vol. 376, no. 6596, pp. 1001–1005. <https://doi.org/10.1126/science.abm6791>

Huang S., Chen Y., Wang J., Lao A., Huang H., Wang Z., Luo X., Zheng Z. Understanding the dynamics of *Microcystis* bloom: Unraveling the influence of suspended solids through proteomics and metabolomics approaches. *Science of The Total Environment*, 2024, vol. 908, article no. 168079. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.168079>

Kaebernick M., Neilan B. A. Ecological and molecular investigations of cyanotoxin production. *FEMS Microbiology Ecology*, 2001, vol. 35, iss. 1, pp. 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2001.tb00782.x>

Lahti K., Rapala J., Fardig M., Niemela M., Sivonen K. Persistence of cyanobacterial hepatotoxin, microcystin-LR in particulate material and dissolved in lake water. *Water Research*, 1997, vol. 31, iss. 5, pp. 1005–1012. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(96\)00353-3](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(96)00353-3)

Latour D., Perrière F., Purdie D. Higher sensitivity to hydrogen peroxide and light stress conditions of the microcystin producer *Microcystis aeruginosa* sp PCC7806 compared to non-producer strains. *Harmful Algae*, 2022, vol. 114, article no. 102219. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2022.102219>

LeBlanc R. S., Pick F. R., Fortin N. Effect of light intensity on the relative dominance of toxigenic and nontoxigenic strains of *Microcystis aeruginosa*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, vol. 77, iss. 19, pp. 7016 – 7022. <https://doi.org/10.1128/AEM.05246-11>

Li D., Kong F., Shi X., Ye L., Yu Y., Yang Z. Quantification of microcystin-producing and non-microcystin producing *Microcystis* populations during the 2009 and 2010 blooms in Lake Taihu using quantitative real-time PCR. *Journal of Environmental Sciences*, 2012, vol. 24, iss. 2, pp. 284–290. [https://doi.org/10.1016/S1001-0742\(11\)60745-6](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(11)60745-6)

Li J., Xian X., Xiao X., Li S., Yu X. Dynamic characteristics of total and microcystin-producing *Microcystis* in a large deep reservoir. *Environmental Pollution*, 2023, vol. 335, article no. 122256. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.122256>

Li Z., An L., Yan F., Shen W., Du W., Dai R. Evaluation of the effects of different phosphorus sources on *Microcystis aeruginosa* growth and microcystin production via transcriptomic surveys. *Water*, 2023, vol. 15, no. 10, article no. 1938. <https://doi.org/10.3390/w15101938>

Lu J., Struewing I., Wymer L., Tettendorst D. R., Shoemaker J., Allen J. Use of qPCR and RT-qPCR for monitoring variations of microcystin producers and as an early warning system to predict toxin production in an Ohio inland lake. *Water Research*, 2020, vol. 170, article no. 115262. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2019.115262>

Martin R. M., Moniruzzaman M., Stark G. F., Gann E. R., Derminio D. S., Wei B., Hellweger F. L., Pinto A., Boyer G. L., Wilhelm S. W. Episodic decrease in temperature increases *mcy* gene transcription and cellular microcystin in continuous cultures of *Microcystis aeruginosa* PCC 7806. *Frontiers in Microbiology*, 2020, vol. 11, article no. 601864. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.601864>

Molot L. A., Watson S. B., Creed I. F., Trick C. G., McCabe S. K., Verschoor M. J., Schiff S. L. A novel model for cyanobacteria bloom formation: The critical role of anoxia and ferrous iron. *Freshwater Biology*, 2014, vol. 59, iss. 6, pp. 1323–1340. <https://doi.org/10.1111/fwb.12334>

Ngwa F. F., Madramootoo C. A., Jabaji S. Comparison of cyanobacterial microcystin synthetase (*mcy*) *E* gene transcript levels, *mcy E* gene copies, and biomass as indicators of microcystin risk under laboratory and field conditions. *MicrobiologyOpen*, 2014, vol. 3, iss. 4, pp. 411–425. <https://doi.org/10.1002/mbo3.173>

Orr P. T., Jones G. J. Relationship between microcystin production and cell division rates in nitrogen-limited *Microcystis aeruginosa* cultures. *Limnology and Oceanography*, 1998, vol. 43, iss. 7, pp. 1604–1614. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.7.1604>

Paerl H. W., Barnard M. A. Mitigating the global expansion of harmful cyanobacterial blooms: Moving targets in a human-and climatically-altered world. *Harmful Algae*, 2020, vol. 96, article no. 101845. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2020.101845>

Paerl H. W., Otten T. G. Blooms bite the hand that feeds them. *Science*, 2013, vol. 342, no. 6157, pp. 433–434. <https://doi.org/10.1126/science.124527>

Pearson L., Mihali T., Moffitt M., Kellmann R., Neilan B. On the chemistry, toxicology and genetics of the cyanobacterial toxins, microcystin, nodularin, saxitoxin and cylindrospermopsin. *Marine Drugs*, 2010, vol. 8, no. 5, pp. 1650–1680. <https://doi.org/10.3390/md8051650>

Peng G., Martin R., Dearth S., Sun X., Boyer G. L., Campagna S. Seasonally relevant cool temperatures interact with N chemistry to increase *Microcystins* produced in lab cultures of *Microcystis aeruginosa* NIES-843. *Environmental Science & Technology*, 2018, vol. 52, iss. 7, pp. 4127–4136. <https://doi.org/10.1021/acs.est.7b06532>

Piel T., Sandrini G., White E., Xu T., Schuurmans J. M., Huisman J., Visser P. M. Suppressing cyanobacteria with hydrogen peroxide is more effective at high light intensities. *Toxins*, 2019, vol. 12, no. 1, article no. 18. <https://doi.org/10.3390/toxins12010018>

Rapala J., Sivonen K., Lyra C., Niemelä S. I. Variation of *Microcystins*, cyanobacterial hepatotoxins, in *Anabaena* spp. as a function of growth stimuli. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, vol. 63, iss. 6, pp. 2206–2212. <https://doi.org/10.1128/aem.63.6.2206-2212.1997>

Rinta-Kanto J. M., Konopko E. A., DeBruyn J. M., Bourbonniere R. A., Boyer G. L., Wilhelm S. W. Lake Erie *Microcystis*: Relationship between microcystin production, dynamics of genotypes and environmental parameters in a large lake. *Harmful Algae*, 2009, vol. 8, iss. 5, pp. 665 – 673. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.12.004>

Saito K., Sei Y., Miki S., Yamaguchi K. Detection of microcystin–metal complexes by using cryospray ionization-Fourier transform ion cyclotron resonance mass spectrometry. *Toxicon*, 2008, vol. 51, iss. 8, pp. 1496–1498. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2008.03.026>

Sandrini G., Piel T., Xu T., White E., Qin H., Slot P. C., Visser P. M. Sensitivity to hydrogen peroxide of the bloom-forming cyanobacterium *Microcystis* PCC 7806 depends on nutrient availability. *Harmful Algae*, 2020, vol. 99, article no. 101916. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2020.101916>

Sangolkar L. N., Maske S. S., Chakrabarti T. Methods for determining microcystins (peptide hepatotoxins) and microcystin-producing cyanobacteria. *Water Research*, 2006, vol. 40, iss. 19, pp. 3485–3496. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2006.08.010>

Schuurmans J. M., Brinkmann B. W., Makower A. K., Dittmann E., Huisman J., Matthijs H. C. P. Microcystin interferes with defense against high oxidative stress in harmful cyanobacteria. *Harmful Algae*, 2018, vol. 78, pp. 47–55. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.07.008>

Sevilla E., Martin-Luna B., Vela L., Bes M. T., Fillat M. F., Peleato M. L. Iron availability affects *mcyD* expression and microcystin-LR synthesis in *Microcystis aeruginosa* PCC7806. *Environmental Microbiology*, 2008, vol. 10, iss. 10, pp. 247 –2483. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01663.x>

Sipari H., Rantala-Ylinen A., Jokela J., Oksanen I., Sivonen K. Development of a chip assay and quantitative PCR for detecting microcystin synthetase *E* gene expression. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, vol. 76, iss. 12, pp. 3797–3805. <https://doi.org/10.1128/AEM.00452-10>

Stark G. F., Martin R. M., Smith L. E., Wei B., Hellweger F. L., Bullerjahn G. S., Wilhelm S. W. Microcystin aids in cold temperature acclimation: Differences between a toxic *Microcystis* wildtype and non-toxic mutant. *Harmful Algae*, 2023, vol. 129, article no. 102531. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2023.102531>

Svircev Z., Drobac D., Tokodi N., Mijovic B., Codd G. A., Meriluoto J. Toxicology of *Microcystins* with reference to cases of human intoxications and epidemiological investigations of exposures to cyanobacteria and cyanotoxins. *Archives of Toxicology*, 2017, vol. 91, iss. 2, pp. 621–650. <https://doi.org/10.1007/s00204-016-1921-6>

Thomas M. K., Litchman E. Effects of temperature and nitrogen availability on the growth of invasive and native cyanobacteria. *Hydrobiologia*, 2016, vol. 763, no. 1, pp. 357 – 369. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2390-2>

Vaitomaa J., Rantala A., Halinen K., Rouhiainen L., Tallberg P., Møkelke L., Sivonen K. Quantitative real-time PCR for determination of microcystin synthetase *E* copy numbers for *Microcystis* and *Anabaena* in lakes. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, vol. 69, iss. 12, pp. 7289–7297. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.12.7289-7297.2003>

Wang J., Chen Z., Chen H., Wen Y. Effect of hydrogen peroxide on *Microcystis aeruginosa*: Role of cytochromes P450. *Science of the Total Environment*, 2018, vol. 626, pp. 211–218. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.06>

Wang M., Shi W., Chen Q., Zhang J., Yi Q., Hu L. Effects of nutrient temporal variations on toxic genotype and microcystin concentration in two eutrophic lakes. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, vol. 166, pp. 192–199. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.09.095>

Wei N., Song L., Gan N. Quantitative proteomic and microcystin production response of *Microcystis aeruginosa* to phosphorus depletion. *Microorganisms*, 2021, vol. 9, no. 6, article no. 1183. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9061183>

Xu S., Zhang L., Lin K., Bai M., Wang Y., Xu M., Zhang M., Zhang C., Shi Y., Zhou H. Effects of light and water disturbance on the growth of *Microcystis aeruginosa* and the release of algal toxins. *Water Environment Research*, 2021, vol. 93, iss. 12, pp. 2958–2970. <https://doi.org/10.1002/wer.1644>

Yancey C. E., Smith D. J., Den Uyl P. A., Mohamed O. G., Yu F., Ruberg S. A., Chaffin J. D., Goodwin K. D., Tripathi A., Sherman D. H., Dick G. J. Metagenomic and metatranscriptomic insights into population diversity of *Microcystis* blooms: Spatial and temporal dynamics of *mcy* genotypes, including a partial operon that can be abundant and expressed. *Applied and Environmental Microbiology*, 2022, vol. 88, iss. 9, article no. e02464-21. <https://doi.org/10.1128/aem.02464-21>

Yin L., Xu L., Shi K., Chen W., Zhang Y., Wang J., Li S. Physiology, microcystin production, and transcriptomic responses of *Microcystis aeruginosa* exposed to calcium and magnesium. *Science of The Total Environment*, 2024, vol. 913, article no. 169786. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.169786>

**Factors influencing the increase in the proportion of toxigenic cyanobacteria of the genus *Microcystis* (Chroococcales, Cyanobacteria) in water supply sources**

**A. N. Mikerov<sup>1,3</sup>, E. I. Tikhomirova<sup>2</sup>, E. M. Moiseeva<sup>1✉</sup>,  
D. A. Kuzyanov<sup>1</sup>, E. M. Telesheva<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Saratov Hygiene Medical Research Center of the Federal Budget Scientific Institution  
“Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies”*

*1A, Unit 1 Zarechnaya St., Saratov 410022, Russia  
<sup>2</sup> Yuri Gagarin State Technical University of Saratov  
77 Politekhnikeskaya St., Saratov 410054, Russia*

*<sup>3</sup> Saratov State Medical University named after V. I. Razumovsky  
112 Bolshaya Kazachya St., Saratov 410012, Russia*

Received: June 4, 2025 / revised: July 11, 2025 / accepted: July 14, 2025 / published: December 17, 2025

**Abstract.** The aim of this review is to summarize current knowledge on the factors influencing the toxigenicity of cyanobacteria of the genus *Microcystis* and their ability to synthesize hepatotoxic peptides known as microcystins. Environmental factors affecting the ratio of toxigenic to non-toxigenic strains in aquatic ecosystems, as well as the expression levels of genes responsible for microcystin biosynthesis, are analyzed. Particular attention is given to the roles of temperature, light intensity, eutrophication, oxidative stress, and the availability of trace elements. Methods for monitoring toxigenic populations, including molecular biological approaches such as PCR and RT-PCR, are also discussed. Understanding the environmental drivers of toxigenic *Microcystis* proliferation may contribute to predicting the occurrence of microcystins in drinking water sources and determining optimal sampling periods for toxin monitoring in source waters.

**Keywords:** cyanobacteria, microcystin, *Microcystis*, water supply source, monitoring, toxigenic strains

*Ethics approval and consent to participate:* This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

*Competing interests:* The authors have declared that no competing interests exist.

**For citation:** Mikerov A. N., Tikhomirova E. I., Moiseeva E. M., Kuzyanov D. A., Telesheva E. M. Factors influencing the increase in the proportion of toxigenic cyanobacteria of the genus *Microcystis* (Chroococcales, Cyanobacteria) in water supply sources. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 4, pp. 437–451 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-437-451>

---

✉ *Corresponding author:* Laboratory of Chemical and Biological Monitoring of Water Quality at the Saratov Hygiene Medical Research Center of the Federal Budget Scientific Institution “Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies”, Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* Anatoly N. Mikerov: <https://orcid.org/0000-0002-0670-7918>; mail@smnecg.ru; Elena I. Tikhomirova: <https://orcid.org/0000-0001-6030-7344>, tikhomirova\_ei@mail.ru; Elizaveta M. Moiseeva: <https://orcid.org/0000-0001-9234-4000>, moiseeva-el@mail.ru; Dmitriy A. Kuzyanov: <https://orcid.org/0000-0002-5070-4431>, dimakuzyanov@gmail.ru; Elizaveta M. Telesheva: <https://orcid.org/0000-0001-9405-1877>, sentebrinka@mail.ru.