

## Токсин-продуцирующие цианобактерии в озере Байкал и водоёмах Байкальского региона (обзор)

© 2020. О. И. Бельх<sup>1</sup>, к. б. н., доцент, зав. лабораторией,  
И. В. Тихонова<sup>1</sup>, к. б. н., с. н. с., А. В. Кузьмин<sup>1</sup>, к. х. н., н. с.,  
Е. Г. Сороковикова<sup>1</sup>, к. б. н., н. с., С. А. Потапов<sup>1</sup>, главный специалист,  
А. В. Галкин<sup>2</sup>, к. х. н., директор, Г. А. Федорова<sup>1,3</sup>, к. х. н., с. н. с.,

<sup>1</sup>Лимнологический институт СО РАН,  
664033, Россия, г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, д. 3,

<sup>2</sup>ООО «Компания Стайлаб»,

123022, Россия, г. Москва, Звенигородское ш., д. 5,

<sup>3</sup>Восточно-Сибирский филиал

Российского государственного университета правосудия,  
664033, Россия, г. Иркутск, ул. Ивана Франко, д. 23А,

e-mail: belykh@lin.irk.ru

В планктоне водоёмов Байкальского региона и в прибрежной зоне оз. Байкал, начиная с 2005 г., обнаруживаются цианобактерии, содержащие гены синтеза токсинов и способные продуцировать токсины. Генетический анализ показал, что последовательности генов синтеза микроцистинов принадлежат видам родов *Microcystis* и *Dolichospermum*; генов паралитических токсинов моллюсков – представителям родов *Anabaena/Dolichospermum/Aphanizomenon*. Концентрация микроцистинов в воде превышала нормативы для питьевой воды в оз. Котокельское и в Усть-Илимском водохранилище, сакситоксина – в Иркутском водохранилище и в заливе Куркут оз. Байкал. В 2015 г. впервые выявлена продукция токсинов бентосными цианобактериями оз. Байкал, концентрация варьировала в диапазоне 29,8–3050 мкг/кг сухого веса (микроцистины) и 21–29390 мкг/г сухого веса (сакситоксин и его производные). Для оценки реальной угрозы здоровью человека необходима разработка гигиенических нормативов содержания цианотоксинов в воде.

**Ключевые слова:** озеро Байкал, цианобактерии, цианотоксины, микроцистины, сакситоксин, паралитические токсины моллюсков.

## Toxin-producing cyanobacteria in Lake Baikal and reservoirs of Baikal region (review)

© 2020. O. I. Belykh<sup>1</sup> ORCID: 0000-0002-1188-7351<sup>1</sup>

I. V. Tikhonova<sup>1</sup> ORCID: 0000-0002-4323-6799<sup>1</sup>, A. V. Kuzmin<sup>1</sup> ORCID: 0000-0002-8114-6479<sup>1</sup>

E. G. Sorokovikova<sup>1</sup> ORCID: 0000-0002-1431-6546<sup>1</sup>, S. A. Potapov<sup>1</sup> ORCID: 0000-0003-1391-6731<sup>1</sup>

A. V. Galkin<sup>2</sup> ORCID: 0000-0002-7857-7075<sup>2</sup>, G. A. Fedorova<sup>1,3</sup> ORCID: 0000-0002-1697-8631<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Limnological Institute SB RAS,  
3, Ulan-Batorskaya St., Irkutsk, Russia, 664033,

<sup>2</sup>Stylab Company,

5, Zvenigorodskoye Shosse, Moscow, Russia, 123022,

<sup>3</sup>Russian State University of Justice,

23A, Ivana Franko St., Irkutsk, Russia, 664074,

e-mail: belykh@lin.irk.ru

Cyanobacteria containing toxin synthesis genes and capable to produce toxins have been found since 2005 in the plankton of the coastal zone of Lake Baikal and in the water bodies of the Baikal region. Analysis showed that the sequences for microcystin synthesis genes belonged to the genera *Microcystis* and *Dolichospermum*; the sequences for genes encoding paralytic shellfish toxins synthesis – to representatives of the genera cluster *Anabaena/Dolichospermum/Aphanizomenon*. Microcystin concentration in water exceeded the guideline for the drinking water quality in Lake Kotokelskoe and in the Ust-Ilimsk reservoir, as well as concentration of saxitoxin – in the Irkutsk reservoir and in the Kurkut bay of Lake Baikal. In 2015 the cyanotoxins were also recorded in Baikal benthic biofouling, the concentration varied in the range of 29.8–3050 µg/kg dry weight (microcystins) and 21–29390 µg/g dry weight (saxitoxin and its derivatives). Due to the

absence of standards regulating concentration of the cyanotoxins produced by benthic cyanobacteria, it is impossible to estimate real health risks for humans. Situation in some places of Lake Baikal and water bodies needs the state control and management in the issue concerning toxic cyanobacteria.

**Keywords:** Lake Baikal, cyanobacteria, cyanotoxins, microcystin, saxitoxin, paralytic shellfish toxins.

Цианобактерии – одни из самых древних и успешных микроорганизмов на Земле – широко распространены в водных экосистемах. Они обитают в поверхностном слое и толще воды, на дне водоёмов, формируют биоплёнки на растениях, животных и других объектах от полярных регионов до тропиков [1, 2]. Цианобактерии являются источником разнообразных вторичных метаболитов, в том числе токсинов, которые по химической структуре и направленности действия подразделяются на гепатотоксины (например, микроцистины), цитотоксины (например, цилиндроспермопсины), нейротоксины (например, сакситоксины), дерматотоксины (лингбиатоксины), ирритантные токсины (липополисахариды) и способны вызывать как острые отравления человека и животных, так и хронические заболевания [3, 4].

Самыми опасными среди них являются сакситоксин и его производные, совместно называемые паралитическими токсинами моллюсков (PST). Сакситоксин обладает нейротоксическим действием, блокирует поры натриевых каналов мембран нервных и мышечных клеток и вызывает паралич мышц, в том числе дыхательной мускулатуры; ЛД<sub>50</sub> для человека при пероральном введении составляет 5,7 мкг/кг; токсин может проникать в организм через открытые раны, причём смертельная доза составляет всего 0,05 мг/чел. [5].

Микроцистины (МС) – наиболее распространённые цианотоксины в пресных водах. МС представляют собой циклические гептапептиды, которые ингибируют активность ферментов в гепатоцитах. Высокие дозы МС вызывают обширные кровоизлияния в печени, низкие дозы при длительном воздействии приводят к злокачественным образованиям [6–8]. Наибольшую опасность токсины представляют при массовом развитии цианобактерий – вследствие разрушения клеточной стенки при их массовой гибели и переходе внутриклеточных токсинов в воду [9]. В силу этого Всемирной организацией здравоохранения (ВОЗ) установлена предельно допустимая концентрация (ПДК) для микроцистинов в пересчёте на наиболее распространённый и токсичный МС-LR в питьевой воде на уровне не более 1 мкг/л [10].

Байкал – крупнейшее озеро мира, природный резервуар чистой пресной воды. В нём сосредоточено более 80% пресных вод России и около 20% мировых запасов. Комплексные исследования токсин-продуцирующих цианобактерий в Байкальском регионе впервые начаты нами в 2005 г. Цель данного обзора – представить результаты исследований потенциально токсичных цианобактерий озера Байкал и водоёмов региона за период 2005–2019 гг.

### Методы исследования потенциально токсичных цианобактерий и цианотоксинов

Видовой состав цианобактерий определяли с помощью световой микроскопии согласно определителям [11–13]. Для идентификации цианобактерий, содержащих гены синтеза МС, использовали праймеры, детектирующие кластер генов, кодирующих микроцистин-синтетазу (*mcy*) [14, 15]. Гены, ответственные за синтез PST, выявляли с помощью праймеров, специфичных к поликетидсинтазе, входящей в состав мультиферментного комплекса *sxt* [16]. Концентрацию цианотоксинов в воде и биомассе определяли методами иммуноферментного анализа (ИФА) с использованием наборов Abraxis Microcystins-ADDA (Abraxis LLC, США) и Abraxis Saxitoxin (Abraxis LLC, США) в аккредитованной лаборатории (ООО «Компания Стайлаб»), а также жидкостной хроматомасс-спектрометрии (ЖХ-МС). Идентификацию вариантов цианотоксинов выполняли на тандемном времяпролётном масс-спектрометре (UltraflexBrukerDaltoniks, Германия) с матричной лазерной десорбцией/ионизацией (MALDI-TOF/TOF).

### Токсин-продуцирующие цианобактерии в планктоне

В водохранилищах ангарского каскада (Иркутское, Братское, Усть-Илимское, Богучанское) токсичные цианобактерии впервые выявлены в Усть-Илимском водохранилище в 2005 г. В последующие годы в Иркутском, Братском и Усть-Илимском водохранилищах регулярно обнаруживали токсичные циано-

бактерии. В Богучанском водохранилище, заполнение которого было завершено в 2015 г., продуценты микроцистина и сакситоксина были обнаружены в 2016 г. [17]. В планктоне водохранилищ были выявлены потенциально-токсичные виды цианобактерий: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Dolichospermum lemmermannii*, *D. flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae*.

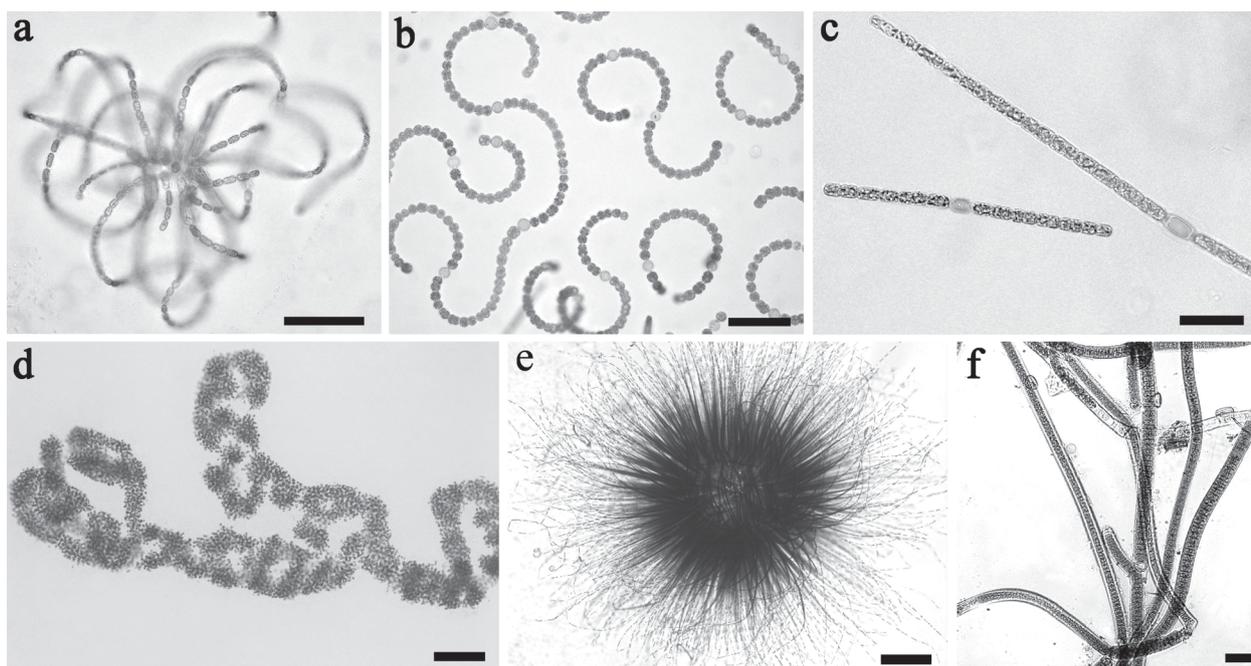
Концентрация МС, измеренная методом ИФА летом 2010 г. в воде Усть-Илимского водохранилища, была ниже пороговой и составила 0,25 мкг/л [18]. Концентрация PST в воде Усть-Илимского водохранилища составила 1,37 мкг/л, в воде Иркутского и Братского водохранилищ PST не были обнаружены [19]. В недавно наполненном Богучанском водохранилище концентрация МС в воде в 2016 г. по данным ИФА достигала 0,3 мкг/л [17], что всего в 3 раза ниже ПДК для микроцистинов в питьевой воде, рекомендованной ВОЗ [10].

В Иркутском водохранилище в примыкающей к плотине застойной зоне в конце августа – начале сентября 2017 г. сформировалось пятно загрязнённой поверхностной воды из полурасложившейся биомассы *Dolichospermum lemmermannii*. В собранной с поверхности пятна биомассе и в отфильтрованной воде был обнаружен сакситоксин.

Содержание сакситоксина в воде составило  $600 \pm 100$  мкг/л по данным ВЭЖХ-МС, по результатам ИФА суммарное содержание PST достигало  $2900 \pm 900$  мкг/л, что в 200 и 1000 раз выше ПДК для водоёмов питьевого назначения [20].

Несмотря на высокую токсичность PST, до сих пор не установлено нормативов их ПДК в воде, рекомендованных ВОЗ. В странах, где часты пресноводные PST-цветения, введены региональные нормативы – в Австралии, Бразилии и Новой Зеландии ПДК для сакситоксина в питьевой воде составляет 3 мкг/л [21].

Анализ планктонных проб оз. Котокельское, расположенного в двух километрах от восточного берега оз. Байкал и связанного с ним посредством рек, показал наличие видов рода *Microcystis*, способных синтезировать МС. Содержание микроцистинов в фитопланктоне составило 53 мкг/г сухого веса (с. в.), соотношение вариантов токсинов было следующим: МС-RR – 49%, МС-LR – 42,5%, МС-ΥR – 8,5%, в воде концентрация МС достигала 13,8–76,0 мкг/л по данным ИФА. Летом 2008 г. на озере зарегистрирована массовая гибель рыб, водоплавающих птиц и домашних животных, отмечено 16 случаев отравлений человека.



**Рис.** Потенциально токсичные цианобактерии оз. Байкал: а – *Dolichospermum lemmermannii*, б – *Dolichospermum spiroides*, с – *Aphanizomenon flos-aquae*, д – *Microcystis aeruginosa*, е – *Gloeotrichia echinulata*, ф – *Tolypothrix distorta*. Масштаб: а – 50 мкм; б, д, е – 100 мкм; с, ф – 20 мкм  
**Fig.** Potentially toxic cyanobacteria of Lake Baikal: а – *Dolichospermum lemmermannii*, б – *Dolichospermum spiroides*, с – *Aphanizomenon flos-aquae*, д – *Microcystis aeruginosa*, е – *Gloeotrichia echinulata*, ф – *Tolypothrix distorta*. Scale bar: а – 50 μm; б, д, е – 100 μm; с, ф – 20 μm

В оз. Байкал MC- и PST-продуцирующие цианобактерии выявляются с 2010 г. в планктоне прибрежной зоны около пос. Турка, в проливах Малое Море и Ольхонские Ворота, в Баргузинском и Чивыркуйском заливах. В планктоне этих районов выявлены *Aphanizomenon flos-aquae*, *Dolichospermum flos-aquae*, *D. lemmermannii*, *D. macrosporum*, *D. solitarium*, *D. mucosum*, *D. planctonicum*, *D. smithii*, *Gloeostrichia echinulata*, *Merismopedia* sp., *Microcystis* sp., *M. aeruginosa*, *Chamaesiphon* sp., *Phormidium* sp., *Tolypothrix* sp. (рис., а–d). На глубоководных станциях доминирующими фило типами были пикопланктонные представители кластера *Synechococcus/Cyanobium*, среди нанопланктонных цианобактерий отмечены *Aphanizomenon flos-aquae*, *Dolichospermum flos-aquae*, *D. lemmermannii*. Согласно результатам генетического анализа продуцентами MC среди планктонных цианобактерий являлись виды родов *Microcystis* и *Dolichospermum*; сакситоксина – представители кластера родов *Anabaena/Dolichospermum/Aphanizomenon* [18, 22, 23].

Концентрация MC в воде исследуемых районов достигала  $0,17 \pm 0,01$  мкг/л, что значительно ниже пороговых значений для питьевой воды. В фитопланктоне она изменялась от 0,052 до 1930 мкг/г с. в., при этом максимальные значения наблюдали в 2017 г. в проливе Малое Море при цветении *G. echinulata* (рис., е) [23]. Содержание PST в воде прибрежной зоны значительно варьировало – от  $1,93 \pm 0,64$  мкг/л в заливе Турка до  $7,23 \pm 0,5$  мкг/л в заливе Куркут пролива Малое Море, в последнем полученные показатели превышали ПДК для сакситоксина в питьевой воде [18, 22, 23]. В течение многолетнего мониторинга цианотоксинов в озере Байкал, в пелагиали озера MC и PST не были обнаружены.

Загрязнение поверхностных вод цианотоксинами наблюдается и в других крупных озёрах мира. Например, концентрация MC в отдельных образцах озера Мичиган в 2017 г. достигала  $3,0 \pm 2,3$  мкг/л [24]. В озере Эри, в большей степени, чем другие Великие озёра, подверженного «цветениям» цианобактерий, концентрация MC в воде значительно различается для пелагических станций (1–3 мкг/л) и прибрежных зон (570–3144 мкг/л) [25]. Концентрация MC в образцах воды заливов озера Виктория (Кения), варьирует от незначительных (0,4 мкг/л) до превышающих нормативы (13 мкг/л) [26, 27]. MC- и PST-продуцирующие цианобактерии выявлены в озере Виннипег

(Канада) с помощью специфических праймеров к генам синтеза токсинов, при этом в воде обнаружено только присутствие микроцистинов в концентрации от 0,07 до 9,21 мкг/л [28]. Таким образом, появление сакситоксина возможно при изменении экологических параметров системы. В озере Окичоби (Флорида, США) также присутствовали виды цианобактерий, содержащие кластер генов синтеза паралитических токсинов, но концентрация PST была на уровне предела обнаружения [29]. В озере Кабетогамма (Миннесота, США) сакситоксин найден в летних планктонных пробах в невысокой концентрации 0,08 мкг/л [30]. В Южной Америке PST отмечены в планктоне нескольких мелких водоёмов, являющихся источниками питьевой воды [31]. В целом, контаминация верхних слоёв воды пресных озёр сакситоксином и его аналогами встречается реже, чем микроцистинами.

### Токсин-продуцирующие цианобактерии в бентосе озера Байкал

Начиная с 2011 г. в литоральной зоне озера Байкал зарегистрирован крупномасштабный экологический кризис, основной чертой которого явилось заболевание губок, перешедшее в их массовое вымирание. На больных и погибших губках, на камнях и на различных субстратах в большом количестве стали развиваться нитчатые цианобактерии [32, 33].

Микроскопический и генетический анализ обрастаний, отобранных в 2014–2017 гг. с различных субстратов, выявил массовое развитие бентосных цианобактерий с доминированием видов *Symplocastrum* sp., *Tychonema* sp., *Tolypothrix distorta*, *Pseudanabaena* spp., *Oscillatoria curviceps*, *Kamptonema formosum*, *Leptolyngbya* spp. (рис., f). При этом некоторые виды ранее не наблюдали в оз. Байкал. С помощью генетических маркеров в обрастаниях различных субстратов, включая губки, были выявлены цианобактерии, содержащие гены синтеза MC и PST [32, 33].

Максимальное содержание MC в биоплёнках обнаружено в 2017 г. – 1165 мкг/г с. в., в 2015 г. оно было ниже и составляло 0,3–2,5 мкг/г с. в. [32]. Содержание PST в биоплёнках в исследуемый период изменялось от минимальных 0,21 мкг/г с. в. до максимальных значений 35720 мкг/г с. в. (табл.). Высокая концентрация цианотоксинов обнаружена в обрастаниях ветвистых губок и камней [33]. В колониях *Nostoc pruniforme*, распространённого в прибрежной зоне пролива Малое море, Баргузинского залива и других участков озера Байкал, обнаружен сакситоксин [34]. Сле-

Таблица / Table

Содержание токсинов цианобактерий в планктоне и бентосе озера Байкал в 2016–2017 гг.  
The content of cyanobacteria toxins in plankton and benthos of Lake Baikal in 2016–2017

Тип пробы, место отбора Sample type, sampling location	Микроцистин Microcystin	Сакситоксин Saxitoxin
Вода, залив Мухор Water, Mukhor bay	0,97–1200 нг/л / ng/L	Н.о. / N.d.
Вода, Посольский сор Water, Posolsky Sor	Н.о. / N.d.	15 нг/л / ng/L
Биоплёнки, Листвянка Biofouling, Listvyanka	0,3–2,35 нг/мг / ng/mg	8,3–42,6 нг/мг / ng/mg
Биоплёнки, Большие Коты Biofouling, Bolshiye Koty	0,066–1165 нг/мг / ng/mg	0,378–123,3 нг/мг / ng/mg
Детрит, Большое Голоустное Detritus, Bol'shoe Goloustnoe	68 нг/мг / ng/mg	Н.о. / N.d.
Биоплёнки, Ольхонские Ворота Biofouling, Olkhonskie Vorota strait	29–448 нг/мг / ng/mg	Н.о. / N.d.
Биоплёнки, мыс Толстый Biofouling, Cape Tolstiy	Н.о. / N.d.	15,0–158,6 нг/мг / ng/mg
Биоплёнки, бухта Ая Biofouling, Aya Bay	20–40 нг/мг / ng/mg	116,8–3572 нг/мг / ng/mg
Природная колония <i>Nostoc pruniforme</i> Natural colony of <i>Nostoc pruniforme</i>	0,422–27 нг/мг / ng/mg	3,8–54,2 нг/мг / ng/mg
Природная колония <i>Tolypothrix distorta</i> Natural colony of <i>Tolypothrix distorta</i>	135 нг/мг / ng/mg	0,9 нг/мг / ng/mg

Примечание / Note: Н.о. / N.d. – не определяли / Not determined.

дует отметить ежегодный тренд повышения содержания цианотоксинов в обрастаниях субстратов.

При сравнении содержания токсинов цианобактерий в бентосе озера Байкал с другими водоёмами мира, следует отметить, что более высокая концентрация PST характерна для полярных экосистем и озёр Новой Зеландии [35, 36]. В Новой Зеландии продуцентом PST была *Scytonema crispum*, которая является близким родственником байкальского продуцента сакситоксина *T. distorta*. В Арктике продуцентом PST была определена осцилляториевая цианобактерия *Lyngbya wollei*, не встречающаяся в нашем регионе. Микроцистины, чаще чем PST, детектируются в биомассе бентосных проб озера Байкал. Это согласуется с общей тенденцией в мире, что наиболее встречаемыми токсинами бентосных цианобактерий являются микроцистин и анатоксин [37]. Концентрации микроцистина в обрастаниях различных субстратов озера Байкал вполне сопоставимы с таковыми в цианобактериальных матах Арктики и Антарктиды и ниже, чем в бентосных цианобактериях реки Нил [35–38].

Исследование экстрактов проб планктонных и бентосных цианобактерий, обитающих в озере Байкал, водохранилищах

ангарского каскада, озере Котокельское методом MALDI-TOF/TOF показало наличие более 15 вариантов MC и 10 вариантов PST. Цианобактерии, продуцирующие эти токсины, развиваются в водоёмах, которые по ряду показателей характеризуются как мезотрофные с наличием эвтрофных участков и очевидно, что планктонные цианобактериальные «цветения» являются характерным следствием эвтрофирования [39]. Вместе с тем, причины увеличения частоты и распространённости цианобактерий в бентосе по всей литоральной зоне озера Байкал до конца не ясны. Бентосные цианобактерии в озере Байкал интенсивно осваивают новые местообитания, в том числе и биогенные субстраты, их биомасса многократно увеличилась, однако в настоящий период трофический статус озера в целом не изменился и соответствует олиготрофному по гидрохимическим показателям [40]. Массовое развитие токсин-продуцирующих цианобактерий, представляющих угрозу для здоровья человека и животных, требует пристального внимания, как со стороны учёных, так и государственных органов и указывает на необходимость мониторинга содержания цианотоксинов в воде, особенно в туристско-рекреационных зонах с интенсивной антропогенной нагрузкой.

Данные получены с использованием оборудования центра коллективного пользования «Ультрамикроанализ» Лимнологического института СО РАН. Работа выполнена в рамках государственного задания № 0345-2019-0003.

### References

1. Greer B., Maul R., Campbell K., Elliott C. Detection of freshwater cyanotoxins and measurement of masked microcystins in tilapia from Southeast Asian aquaculture farms // *Analytical and Bioanalytical Chemistry*. 2017. V. 409. P. 1–13. doi: 10.1007/s00216-017-0352-4
2. Kleinteich J., Wood S.A., Puddick J., Schleheck D., Küpper F.C., Dietrich D. Potent toxins in Arctic environments: Presence of saxitoxins and an unusual microcystin variant in Arctic freshwater ecosystems // *Chemico-Biological Interactions*. 2013. V. 206. P. 423–431. doi: 10.1016/j.cbi.2013.04.011
3. Griffiths D.J., Saker M.L. The Palm Island mystery disease 20 years on: a review of research on the cyanotoxin cylindrospermopsin // *Environmental Toxicology*. 2003. V. 18. P. 78–93. doi: 10.1002/tox.10103
4. Testai E., Buratti F.M., Funari E., Manganelli M., Vichi S., Arnich N., Biré R., Fessard V., Sialehaamo A. Review and analysis of occurrence, exposure and toxicity of cyanobacteria toxins in food // *EFSA Supporting Publications*. 2016. V. 13. doi: 10.2903/sp.efsa.2016.EN-998
5. Patocka J., Streda L. Brief review of natural non-protein neurotoxins // *ASA newsletter*. 2002. V. 02–2. No. 89. P. 16–24.
6. Svircev Z., Krstic S., Miladinov-Mikov M., Baltic V., Vidovic M. Freshwater cyanobacterial blooms and primary liver cancer epidemiological studies in Serbia // *Journal of Environmental Science and Health*. 2009. V. 27. P. 36–55. doi: 10.1080/10590500802668016
7. Zhou L., Yu H., Chen K. Relationship between microcystin in drinking water and colorectal cancer // *Biomedical and Environmental Sciences*. 2002. V. 15. P. 166–171.
8. Drobac D., Tokodi N., Simeunovic J., Baltic V., Stanic D., Svircev Z. Human exposure to cyanotoxins and their effects on health // *Archives of Industrial Hygiene and Toxicology*. 2013. V. 64. P. 305–315. doi: 10.2478/10004-1254-64-2013-2320
9. Davis T.W., Gobler C.J. Preface for Special Issue on “Global expansion of harmful cyanobacterial blooms: Diversity, ecology, causes, and controls” // *Harmful Algae*. 2016. V. 54. P. 1–3. doi: 10.1007/s00248-012-0159-y
10. World Health Organization: Guidelines for drinking-water quality. Health criteria and other supporting information. Geneva: World Health Organization, 1998. 273 p.
11. Komárek J. Cyanoprokaryota. 3. Teil / 3rd part: Heterocytous Genera // *Süßwasserflora von Mitteleuropa* / Eds. B. Büdel, G. Gärtner, L. Krienitz. Springer Spektrum, 2013. 1130 p.
12. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota – 1. Teil: Chroococcales // *Süßwasserflora von Mitteleuropa* / Eds. H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig, D. Mollenhauer. Band 19/1. Gustav Fischer Verlag, 1999. 548 p.
13. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota – 2. Teil: Oscillatoriales // *Süßwasserflora von Mitteleuropa* / Eds. B. Büdel, L. Krienitz, G. Gärtner, M. Schagerl. Band 19/2. Heidelberg: Elsevier/Spektrum, 2005. 759 p.
14. Jungblut A.D., Neilan B.A. Molecular identification and evolution of the cyclic peptide hepatotoxins, microcystin and nodularin, synthetase genes in three orders of cyanobacteria // *Archives of Microbiology*. 2006. V. 185. P. 107–114. doi: 10.1007/s00203-005-0073-5
15. Rantala A., Fewer D., Hisbergues M., Rouhiainen L., Vaitomaa J., Börner T., Sivonen K. Phylogenetic evidence for the early evolution of microcystin synthesis // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2004. V. 101. P. 568–573. doi: 10.1073/pnas.0304489101
16. Ballot A., Fastner J., Wiedner C. Paralytic shellfish poisoning toxin-producing cyanobacterium *Aphanizomenon gracile* in northeast Germany // *Applied and Environmental Microbiology*. 2010. V. 76. P. 1173–1180. doi: 10.1128/AEM.02285-09
17. Sorokovikova E.G., Tikhonova I.V., Podlesnaya G.V., Belykh O.I. Evaluation and prediction of toxic cyanobacterial blooming in phytoplankton of the Boguchany Reservoir // *Water and Ecology*. 2019. V. 77. No. 1. P. 86–93 (in Russian). doi: 10.23968/2305-3488.2019.24.1.86-93
18. Belykh O.I., Gladkikh A.S., Sorokovikova E.G., Tikhonova I.V., Potapov S.A., Fedorova G.A. Microcystin-producing cyanobacteria in reservoirs of Russia, Belarus, and Ukraine // *Chemistry for Sustainable Development*. 2013. V. 21. P. 347–361.
19. Belykh O.I., Gladkikh A.S., Tikhonova I.V., Kuz'min A.V., Mogil'nikova T.A., Fedorova G.A., Sorokovikova E.G. Identification of cyanobacterial producers of shellfish paralytic toxins in lake Baikal and reservoirs of the Angara river // *Microbiology*. 2015. V. 84. P. 98–99. doi: 10.1134/S0026261715010038
20. Grachev M., Zubkov I., Tikhonova I., Ivacheva M., Kuzmin A., Sukhanova E., Sorokovikova E., Fedorova G., Galkin A., Suslova M., Netsvetaeva O., Eletskaia E., Pogodaeva T., Smirnov V., Ivanov A., Shagun V., Minaev V., Belykh O. Extensive contamination of water with saxitoxin near the dam of the Irkutsk Hydropower Station Reservoir (East Siberia, Russia) // *Toxins*. 2018. V. 10. No. 402. P. 1–12. doi: 10.3390/toxins10100402
21. Chorus I. Current approaches to cyanotoxin risk assessment, risk management and regulations in different countries. Dessau-Roßlau, Germany: Federal Environment Agency, 2012. 147 p.
22. Belykh O.I., Gladkikh A.S., Sorokovikova E.G., Tikhonova I.V., Potapov S.A., Butina T.V. Saxitoxin-producing cyanobacteria in Lake Baikal // *Contemporary Problems of Ecology*. 2015. V. 8. No. 2. P. 186–192. doi: 10.1134/S199542551502002X

23. Shtykova Y.R., Drucker V.V., Sorokovikova E.G., Zhuchenko N.A., Zimens E.A., Belykh O.I. Sanitary-microbiological and toxicological monitoring of Lake Baikal. Part 1: Water area of the Maloe More in 2016 // *Sistemy kontrolya okruzhayushchey sredy*. 2018. No. 11 (31). P. 110–114 (in Russian). doi: 10.33075/2220-5861-2018-1-110-114
24. Bartlett S.L., Brunner S.L., Klump J.V., Houghton E.M., Miller T.R. Spatial analysis of toxic or otherwise bioactive cyanobacterial peptides in Green Bay, Lake Michigan // *Journal of Great Lakes Research*. 2018. V. 44. P. 924–933. doi: 10.1016/j.jglr.2018.08.016
25. Miller T., Beversdorf L., Weirich C., Bartlett S. Cyanobacterial toxins of the Laurentian Great Lakes, their toxicological effects, and numerical limits in drinking water // *Marine Drugs*. 2017. V. 15. P. 160. doi: 10.3390/md15060160
26. Mbonde A., Sitoki L., Kurmayer R. Phytoplankton composition and microcystin concentrations in open and closed bays of Lake Victoria, Tanzania // *Aquatic Ecosystems Health and Management*. 2015. V. 18. P. 212–220. doi: 10.1080/14634988.2015.1011030
27. Simiyu B., Oduor S., Rohrlack T., Sitoki L., Kurmayer R. Microcystin content in phytoplankton and in small fish from eutrophic Nyanza Gulf, Lake Victoria, Kenya // *Toxins*. 2018. V. 10. P. 275. doi: 10.3390/toxins10070275
28. McKindles K.M., Zimba P.V., Chiu A.S., Watson S.B., Gutierrez D.B., Westrick J., Kling H., Davis T.W. A multiplex analysis of potentially toxic cyanobacteria in Lake Winnipeg during the 2013 bloom season // *Toxins*. 2019. V. 11. P. 587. doi: 10.3390/toxins11100587
29. Kramer B.J., Davis T.W., Meyer K.A., Rosen B.H., Goleski J.A., Dick G.J., Oh G., Gobler C.J. Nitrogen limitation, toxin synthesis potential, and toxicity of cyanobacterial populations in Lake Okeechobee and the St. Lucie River Estuary, Florida, during the 2016 state of emergency event // *PLoS ONE*. 2018. V. 13. P. e0196278. doi: 10.1371/journal.pone.0196278
30. Christensen V.G., Maki R.P., Stelzer E.A., Norland J.E., Eakalak E. Phytoplankton community and algal toxicity at a recurring bloom in Sullivan Bay, Kabetogama Lake, Minnesota, USA // *Scientific Reports*. 2019. V. 9. P. 16129. doi: 10.1038/s41598-019-52639-y
31. Barros M., Wilson A., Leitão J., Pereira S., Buley R., Fernandez-Figueroa E., Capelo-Neto J. Environmental factors associated with toxic cyanobacterial blooms across 20 drinking water reservoirs in a semi-arid region of Brazil // *Harmful Algae*. 2019. V. 86. P. 128–137. doi: 10.1016/j.hal.2019.05.006
32. Belykh O.I., Fedorova G.A., Kuzmin A.V., Tikhonova I.V., Timoshkin O.A., Sorokovikova E.G. Microcystins in cyanobacterial biofilms from the littoral zone of Lake Baikal // *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. 2017. V. 72. P. 225–231. doi: 10.3103/S0096392517040022
33. Belykh O.I., Tikhonova I.V., Kuzmin A.V., Sorokovikova E.G., Fedorova G.A., Khanaev I.V., Sherbakova T.A., Timoshkin O.A. First detection of benthic cyanobacteria in Lake Baikal producing paralytic shellfish toxins // *Toxicon*. 2016. No. 121. P. 36–40. doi: 10.1016/j.toxicon.2016.08.015
34. Zubkov I.N., Kuzmin A.V., Tikhonova I.V., Belykh O.I., Smirnov V.I., Ivanov A.V., Shagun V.A., Grachev M.A., Fedorova G.A. A method for determination of saxitoxins using HPLC-MS with precolumn derivatization with 2,4-dinitrophenylhydrazine // *Proceedings of Universities. Applied chemistry and biotechnology*. 2018. V. 8. P. 25–32. doi: 10.21285/2227-2925-2018-8-3-25-32
35. Kleinteich J., Wood S., Puddick J., Schleheck D., Küpper F., Daniel D. Potent toxins in Arctic environments – presence of saxitoxins and an unusual microcystin variant in Arctic freshwater ecosystems // *Chemico-biological interactions*. 2013. V. 206. P. 423–431. doi: 10.1016/j.cbi.2013.04.011
36. Smith F.M.J., Wood S.A., Wilks T., Kelly D., Broady P.A., Williamson W., Gaw S. Survey of *Scytonema* (Cyanobacteria) and associated saxitoxins in the littoral zone of recreational lakes in Canterbury (New Zealand) // *Phycologia*. 2012. V. 51. P. 542–551. doi: 10.2216/11-84.1
37. Quiblier C., Wood S., Echenique-Subiabre I., Heath M., Villeneuve A., Humbert J.-F. A review of current knowledge on toxic benthic freshwater cyanobacteria – ecology, toxin production and risk management // *Water Research*. 2013. V. 47. P. 5464–5479. doi: 10.1016/j.watres.2013.06.042
38. Wood S.A., Mountfort D., Selwood A.I., Holland P.T., Puddick J., Cary S.C. Widespread distribution and identification of eight novel microcystins in Antarctic cyanobacterial mats // *Applied and Environmental Microbiology*. 2008. V. 74. P. 7243–7251. doi: 10.1128/AEM.01243-08
39. Ashikhmina T.Ya., Kut'yavina T.I., Domnina E.A. Studying the processes of natural and man-made reservoirs eutrophication (review) // *Theoretical and Applied Ecology*. 2014. No. 3. P. 6–13 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2014-3-006-013
40. Khodzher T.V., Domysheva V.M., Sorokovikova L.M., Sakirko M.V., Tomberg I.V. Current chemical composition of Lake Baikal water // *Inland Waters*. 2017. V. 7. P. 250–258. doi: 10.1080/20442041.2017.1329982