

ОБЗОР

УДК 574.5

Нейромедиаторы как коммуникативные агенты в водных экосистемах

А.В. Олескин* , А.Л. Постнов

Кафедра общей экологии и гидробиологии, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 119234, Россия, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

*e-mail: oleskiny@yandex.ru

Одной из концептуальных проблем современной экологии (в том числе, и в применении к экосистемам водоемов) является проблема стабильного, гармоничного функционирования многих природных экосистем в отсутствие центрального управляющего звена. В настоящей работе рассматриваются литературные и собственные авторские данные, свидетельствующие о важной роли химических регуляторных и коммуникативных факторов, являющихся нейротрансмиттерами в нервных системах животных, в функционировании водных экосистем. Основное внимание уделено одной из важнейших подгрупп нейротрансмиттеров — биогенным аминам (дофамин, норадреналин, серотонин, гистамин и др.), их метаболитам (в частности, мелатонину), а также ацетилхолину. Представленные в работе факты свидетельствуют о том, что данные вещества выполняют широкий спектр сигнальных функций среди различных компонентов водных экосистем — микробиоты, фитопланктона, беспозвоночных, высших растений, рыб. Особенно важно то, что подобные коммуникативные агенты участвуют в регуляции функционирования экосистем в целом. Подчеркивается, что подобные системные регуляторы не только синтезируются и выделяются различными представителями водных экосистем, но и вносятся в них как антропогенные вещества-поллютанты.

Ключевые слова: *нейромедиаторы, нейротрансмиттеры, биогенные амины, водные экосистемы, коммуникация, кайромоны, экосистемные регуляторы*

Настоящая работа призвана внести вклад в решение «вечного» экологического вопроса: каким образом получается так, что существует множество долговременно устойчивых экосистем, которые существенно не меняются и функционируют на протяжении многих миллионов лет?

Известно, что во многих природных экосистемах сложным образом кооперируют и в то же время конкурируют между собой много сосуществующих взаимодействующих компонентов — популяций или ассоциаций живых организмов, которые вырабатывают химические сигналы, воспринимаемые другими представителями той же экосистемы и оказывающие на них многообразное регуляторное влияние в роли феромонов, алломонов, кайромонов, синомонов и др.

В водных экосистемах «взаимодействия посредством химических медиаторов существенно воздействуют на структуру популяций, организацию биоценозов, функционирование экосистем» [1]. Под влиянием химической коммуникации находятся стратегии добывания пищи, выбор питания, процессы в ассоциациях комменсалов, выбор брачного партнера и местообитания, конкурентные взаимодействия, обмен энергией и питательными веществами внутри экосистемы и между экосистемами [1].

В настоящей работе мы рассмотрим одну из функциональных групп химических агентов, регу-

лирующих функционирование экосистем. Речь идет о *нейромедиаторах* (*нейротрансмиттерах*) — веществах, которые переносят информацию между нервными клетками (нейронами) или от нейрона к исполняющей команду мышечной клетке или клетке железы. Нейромедиаторы подразделяют на несколько групп, из которых мы уделим особое внимание биогенным аминам, в том числе катехоламинам (дофамину, норадреналину, адреналину), серотонину, гистамину и др.

Многие нейротрансмиттеры обладают полифункциональностью, сочетая роли гормонов и местных тканевых факторов (гистогормонов). Некоторые нейротрансмиттеры выполняют коммуникативные и регуляторные функции у представителей различных типов животных, растений, грибов, простейших [2–4], что позволяет обозначать их более общим термином *биомедиаторы* [2].

В настоящей работе выдвигается предположение о важной роли нейромедиаторов как составной части пула экосистемных сигналов, которые вырабатываются и воспринимаются сразу многими компонентами экосистем и поэтому служат для коммуникации не только в рамках парных взаимодействий — например, в системе паразит-хозяин или хищник-жертва — но и на более «глобальном» уровне регуляции функционирования всей экосистемы.

Вопрос об экосистемной роли нейротрансмиттеров, их предшественников, метаболитов,

агонистов (функциональных аналогов), антагонистов (ингибиторов рецепторов нейротрансмиттеров) и других нейроактивных соединений имеет прямое отношение к природоохранной проблематике, поскольку подобные соединения все чаще попадают в сточные воды и далее в окружающую среду как загрязнители (поллютанты). В частности, хлорпромазин и многие другие применяемые в психиатрии препараты (антипсихотики) накапливаются в пищевых цепях природных экосистем, даже в низких концентрациях меняя поведение живых организмов в составе таких экосистем [5]. Так, важный нейромедиатор и гормон норадреналин вызывает летальный токсический эффект у представителей зоопланктона дафний *Ceriodaphnia dubia* и *Daphnia magna*; половина тестированных дафний погибает (доза LD₅₀) при концентрациях норадреналина в среде 46 и 38 мкМ соответственно; даже в существенно более низких (нелетальных) концентрациях норадреналин нарушает процесс размножения и стадии индивидуального развития (в частности, линьку) у исследованных видов дафний [6].

Загрязнение окружающей среды нейромедиаторами выступает как важнейшая составная часть более общей проблемы – бесконтрольное распространение нейро- и психоактивных веществ-поллютантов в воде, почве, продуктах питания. Так, лекарственные, гигиенические, косметические средства постоянно обнаруживаются в водоемах. Предполагается, что «широкий спектр водных организмов, включая бактерии, водоросли, беспозвоночных и рыб, имеют рецепторы» к подобным нейроактивным поллютантам, что и обуславливает их чувствительность к таким соединениям [7]. В частности, такие широко применяемые психофармакологические препараты как прозак (антидепрессант) и амфетамин (стимулятор когнитивных способностей) вызывают серьезные изменения в сообществах бактерий и водорослей в составе водных экосистем, эти же вещества влияют на скорость роста насекомых (Learn J.R. Some rivers are so drug-polluted, their eels get high on cocaine. National Geographic, 2018. <https://www.nationalgeographic.co.uk>).

Нейромедиаторы у микроорганизмов

В ряде недавних работ нейрохимические агенты, образуемые как многоклеточными организмами, так и микроорганизмами (например, серотонин, глутамовая и γ -аминомасляная кислоты) рассматриваются как «общий универсальный язык», обеспечивающий коммуникацию между представителями различных царств живого [8].

В частности, в литературе накоплен значительный массив данных о стимулирующем действии катехоламинов на рост различных микроорганизмов [8–10]. Впрочем, эффекты катехоламинов варьировали в зависимости от концентрации и таксономи-

ческой принадлежности тестируемых микроорганизмов. Норадреналин, адреналин и дофамин стимулировали рост *Vibrio parahaemolyticus*, *V. mimicus*, но не *V. vulnificus* и *V. cholera*; норадреналин ингибировал рост *Mycoplasma hyopneumoniae*, подавляя экспрессию необходимых для пролиферации генов. Дофамин существенно стимулировал пролиферацию дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*; напротив, норадреналин был малоэффективен (см. обзорные работы по этой теме [10–12]).

Диалог в экосистеме, осуществляемый с помощью катехоламинов, имеет двунаправленный характер, поскольку микроорганизмы не только реагируют на них, но и сами активно продуцируют эту группу биогенных аминов. Например, норадреналин в концентрациях 0,2–2 мкМ присутствовал в биомассе *Bacillus mycoides*, *B. subtilis*, *Proteus vulgaris* и *Serratia marcescens*; дофамин в количестве 0,5–2 мкМ – в биомассе большинства протестированных прокариот [13]. По данным литературы, многие виды бактерий образуют ацетилхолин – например, штаммы *Lactobacillus plantarum* [3].

С точки зрения «водной экологии» интересно, что дофамин в микромолярных концентрациях обнаружен также у *Morganella morganii* (2,46 мг/л, ~16 мкМ), *Klebsiella pneumonia* (1,06 мг/л; 6,9 мкМ) и *Hafnia alvei* (0,73 мг/л; 4,7 мкМ), изолированных из рыбных продуктов [14].

Что касается других нейромедиаторов, то серотонин незначительно стимулировал рост *Aeromonas hydrophila* [15] и статистически достоверно увеличивал скорость роста *Enterococcus faecalis* [16], *Escherichia coli* и *Rhodospirillum rubrum* [17], дрожжей *Candida guilliermondii* [16] и *S. cerevisiae* [18]. Серотониновый «диалог» микробиоты и прочих компонентов экосистем носит двусторонний характер – микробиота не только реагирует на серотонин, но и вырабатывает сама его в физиологически значимых концентрациях. Продукция серотонина достаточно распространена в микробном мире, включая представителей симбиотической и паразитической микробиоты [19, 20]. Серотонин обнаружен в клетках *Bacillus subtilis* и *Staphylococcus aureus* [13] в концентрациях порядка 1 мкМ.

Наконец, гистамин вызывал примерно двукратную стимуляцию накопления биомассы и усиливал агрегацию клеток с формированием колоний у *E. coli* K-12 (максимальный эффект при ~0,1 мкМ) [21, 22]. Гистамин стимулирует в микромолярных концентрациях также пролиферацию клеток дрожжей *S. cerevisiae*, в этой системе его эффект примерно соответствовал по амплитуде эффекту серотонина (стимуляция примерно на 70% при 1 мкМ для обоих нейромедиаторов) и существенно слабее эффекта дофамина [21, 22].

Способность к синтезу гистамина с выделением в среду культивирования установлена для широкого спектра бактерий (см. соответствующие обзоры [10, 12]). Они накапливают гистамин

и другие токсичные в высоких концентрациях амины (тирамин, фенилэтиламин, кадаверин, путресцин, агматин, спермин, спермидин) при переработке и хранении морепродуктов [23].

Нейромедиаторы у представителей фитопланктона

Нейромедиаторы серотонин, гистамин, дофамин [24], норадреналин [25], а также ацетилхолин и таурин [26] стимулируют (в различной степени) рост зеленых микроводорослей рода *Chlorella*, у которых ацетилхолин также способствует накоплению липидов, особенно ненасыщенных [26], и повышает концентрацию хлорофиллов. Показано стимулирующее действие серотонина, дофамина, норадреналина, гистамина [25], ацетилхолина (неопубликованные данные авторов) на рост микроводоросли *Scenedesmus quadricauda*. Многие виды водорослей (представители *Chlorophyta*, *Charophyta*, *Ochrophyta*, *Rhodophyta*) синтезируют значительные количества дофамина, серотонина, гистамина, тирамина, ацетилхолина и других нейромедиаторов [27, 28]. Гистамин накапливается, например, в клетках красной водоросли *Claviceps purpurea* до концентраций 60–500 мг/г биомассы [29].

Микроводоросли *Microsterius denticulate* и *Laurencia obtuse* содержат около 0,2 мкг ацетилхолина на 1 г сухого веса [26]. У зеленой водоросли *Ulvaria obscura* дофамин, который накапливается в ее биомассе — в основном в тилакоидных мембранах хлоропластов в количестве, соответствующем 4,4% веса биомассы [27, 28] — функционирует как кайромон, т.е. протектор жертвы [30] (в данном случае водоросли), предотвращая поедание этой водоросли морскими ежами, брюхоногими, а также членистоногими [31].

Производное серотонина мелатонин регулирует у динофлагеллят *Gonyaulax polyedra* реакцию на сокращение светового дня, а также формирование покоящихся форм бесполого размножения — цист [23].

Нейромедиаторы у водных беспозвоночных

Нейротрансмиттеры участвуют в регуляции физиологических процессов у различных представителей зоопланктона. Так, ацетилхолин выступает как ингибитор процесса конъюгации у инфузорий *Paramecium*. У этих одноклеточных организмов было установлено наличие функционально связанных никотиновых и мускариновых рецепторов, а также расщепляющего ацетилхолин фермента ацетилхолинэстеразы. Холинацетилтрансфераза, катализирующая синтез ацетилхолина, локализована на поверхностной мембране компетентных клеток *Paramecium primaurelia* [3]. Дофамин накапливается в клетках инфузории *Tetrahymena pyriformis* [3].

Есть факты, допускающие участие нейромедиаторов в пищевых взаимодействиях водных беспозвоночных как хищников и водорослей как их жертв, т.е. касающиеся их возможной функции в качестве кайромонов. Питающиеся хлореллой

дафнии — в частности, *D. magna* — синтезируют дофамин в концентрациях порядка 0,1 мкМ (неопубликованные данные авторов). Как уже указано, рост хлореллы стимулируется дофамином [25]. Таким образом, не исключено, что хищник *D. magna* стимулирует рост водоросли, которая служит ему источником пищи.

У *D. magna* недостаток пищи (клеток водорослей) в среде снижает скорость их роста и удлиняет время, необходимое для взросления особи. Однако добавление в воду дофамина или антидепрессанта бупропиона, подавляющего обратный захват дофамина нейронами (тем самым повышая действующую концентрацию дофамина в нервной системе дафнии), приводит к тому, что скорость роста и время взросления в условиях голода приближаются к характерным для «сытых» условий значениям [32]. В то же время дофамин и бупропион не оказывают значимого действия на скорость роста и время взросления, если дафнии имеют насыщающее количество пищи [32].

Нейроактивные поллютанты вызывают серьезные изменения в организмах водных беспозвоночных. Так, известный наркотик морфин (агонист пептидных нейромедиаторов эндорфинов) снижает уровень серотонина и повышает уровень дофамина в организме моллюска *Elliptio complanata*, что на поведенческом уровне проявляется расслабленным состоянием моллюска [7]. Нарушающий функционирование катехоламинов в нервной системе метамфетамин, попадая в водную среду, влияет на долговременную память улитки *Lymnaea stagnalis* [7].

Серотонин в среде в высоких концентрациях оказывает токсическое действие на дафний, причем летальный эффект наблюдается при скормлении *D. magna* водорослей *S. quadricauda*, инкубированных в течение 7 сут с 33 мкМ серотонина (неопубликованные данные авторов). Эта модельная система иллюстрирует, как могут происходить биоаккумуляция и негативное воздействие на водные экосистемы антропогенных нейроактивных веществ-поллютантов.

Нейромедиаторы у высших растений

Многие водные экосистемы функционируют с участием высших растений, которые как непосредственно входят в их состав (ряска, кувшинки и др.), так и обрастают берега, вступая в обмен химическими сигналами и регуляторами с водными организмами. Многие растения синтезируют нейромедиаторы и в то же время реагируют на них [2, 3]. Нейромедиаторы участвуют в таких процессах у растений, как формирование органов, цветение, транспорт ионов, фотосинтез, циркадные ритмы, созревание плодов, фотоморфогенез (зависимые от света процессы развития) [2, 3]. Дофамин, норадреналин и серотонин стимулируют прорастание пыльцы у *Equisetum arvense* и *Hippeastrum hybridum* [29].

Ацетилхолин синтезируется по крайней мере 65 видами цветковых растений, относящимися к 33 различным семействам; много ацетилхолина содержится в жгучих волосках крапивы *Urtica dioica* [3]. У *Arabidopsis thaliana* (резьбушка, или резуховидка, Таля) высокие концентрации ацетилхолина характерны для семян и корней [29]. Ацетилхолин стимулирует рост многих цветковых растений, например, томатов, пшеницы, коровьего гороха, редьки посевной, листового салата бамбукового, способствует их цветению, ускоряет движение устьиц, усиливает действие фитохромной системы, снижает образование такого газообразного гормона, как этилен, подавляет сворачивание листьев [29]. Есть данные об участии ацетилхолина как сигнальной молекулы во внутриорганизменной коммуникации между корнями и побегами у *Vicia faba* (фасоль) [29] и о стимуляции накопления ацетилхолина в стеблях, листьях, корнях растения в ответ на тепловой стресс (нагревание) [23].

Катехоламины были обнаружены у 28 видов из 18 изученных семейств растений [3]. Особо следует отметить тот факт, что повышенное количество дофамина (1–4 мг/г свежей массы) содержится в цветах и плодах, в частности, соцветиях *Araceae* и мякоти плодов бананов [3, 32]. Биогенные амины, в частности, катехоламины, выступают как факторы ответа на стресс. Например, при повреждении листьев картофеля в них существенно возрастают концентрации дофамина, норадреналина и адреналина; уровень дофамина возрастает в тканях поврежденного кактуса *Portulacca callus* [32].

У ряда растений обнаружены специфические для норадреналина и адреналина рецепторы (аналоги адренорецепторов животных), участвующие в регуляции движения цитоплазмы, ионной проницаемости мембран, формировании мембранного потенциала, в процессе развития цветков растений [29]. Дофамин, синтезируемый растениями, играет защитную роль, препятствуя поеданию растений млекопитающими или насекомыми [29].

Что касается водных растений, то, например, у ряски норадреналин и адреналин, а также их аналог изопротеренол стимулируют развитие цветков [29].

Важными регуляторами развития растений на всех этапах от прорастания семян до цветения выступают также серотонин и его производное мелатонин [33]. В частности, серотонин ускоряет рост побегов у *Hippeastrum hybridum* (у которого также способствует прорастанию семян) и *Mimosa pudica* [29]. Серотонин играет регуляторную роль в процессах формирования кончиков корней растений. Серотонин и мелатонин взаимодействуют в тканях растений с такими важными регуляторными соединениями, как окись азота, салициловая и жасмоновая кислоты [29].

Мелатонин, который содержится не менее чем у 140 видов растений, участвует в регуляции развития цветов и семян, стимулирует рост кор-

ней в длину и увеличивает их число, а также замедляет старение листьев, например, у яблони и резушки Таля. У последней, а также у растений риса и сливы мелатонин увеличивает прирост биомассы. Он способствует работе иммунной системы растений, стимулируя продукцию салициловой кислоты и окиси азота как факторов антибактериальной защиты. К другим регуляторным функциям мелатонина относятся стимуляция роста этиолированных (растущих без света) гипокотилей люпина и в то же время подавление роста корней у пшеницы, ячменя, овса [23, 29].

Листья растущих вдоль берегов водоемов в тропическом Китае растений *Plumeria rubra*, *Syzygium jambos*, *Buxus megistophylla* и *Cinnamomum bodinieri* содержат микромолярные количества серотонина и субмикромолярные или микромолярные (у *C. bodinieri*) количества катехоламинов. 3-Метилтриптами, метаболит серотонина, также был обнаружен в исследуемых образцах листьев растений, за исключением образцов *B. megistophylla* [34].

Водное растение *Lemna minor* (ряска) синтезирует нейромедиаторный амин тирамин, а также «трупные амины» кадаверин и путресцин [35] (с возможной нейрорхимической функцией [11]). С учетом влияния веществ-загрязнителей на водные экосистемы интересно заметить, что добавление к культуре ряски распространенного фармакологического загрязнителя — антибиотика тетрациклина — ведет к повышению уровня биогенных аминов в клетках этого растения. Это дополнительно подкрепляет идею о роли нейромедиаторов в стрессорных реакциях не только животных, но и растений [35].

Различные нейротрансмиттеры участвуют как двусторонние сигналы во взаимодействии между растениями и микроорганизмами, которые обрастают их или проникают во внутреннюю среду растений [36].

Нейротрансмиттеры у рыб

Среди сравнительно обширных данных о функциях нейромедиаторов в организме водных позвоночных и особенно рыб отметим результаты исследований, имеющие явное экологическое значение. Дофамин, который вырабатывается, например, некоторыми водорослями и беспозвоночными (см. выше), в то же время воздействует на поведение рыб. У костистых рыб, в частности, у *Danio rerio*, дофамин подавляет процесс размножения, выступая как антагонист стимулятора размножения — нейрогормона гонадотропина [37]. Тем самым, продуцируемый водорослями дофамин в той мере, в какой он проникает в организм рыб в водной экосистеме и достигает функциональных зон их мозга, может косвенно ограничивать поедание фито- и зоопланктона рыбами.

Выше было указано, что кроме дофамина, катехоламины включают норадреналин, который выделяется микробиотой и другими компонента-

ми экосистем. В доступной литературе не нашлось данных по действию добавленного в воду норадреналина на рыб. Однако показано, что норадреналин, введенный в эксперименте в мозг золотых рыбок *Carassius auratus* (в количестве 5–50 нг), влияет на терморегуляцию и побуждает рыб предпочитать более холодную воду, чем без воздействия норадреналина [38].

Содержащиеся в организме рыб нейротрансмиттеры отчасти имеют микробную природу, поскольку, например, гистамин синтезируется из аминокислоты гистидина симбиотическими бактериями, включая *E. coli*, *Salmonella* spp., *Clostridium* spp., *Proteus* spp., *Enterobacter* spp., *Lactobacillus* spp. (см. соответствующую обзорную работу [12]). У некоторых рыб, особенно с темным цветом мяса (сардинелла, ставрида, скумбрия), гистамин может накапливаться в концентрациях, токсичных для человека, употребляющего их в пищу [12, 39, 40].

С экосистемной точки зрения интересно, что гистамин и другие нейротрансмиттеры организма рыб могут тем или иным путем оказываться непосредственно в воде (например, при ранении рыбы) и действовать на прочие компоненты водной экосистемы. С этой точки зрения примечательно, что гистамин (как уже указано в начале данной работы) стимулирует рост бактерий [10, 12] и водорослей на примерах *Chlorella vulgaris* [24] и *S. quadricauda* [25]. В данном аспекте нейротрансмиттеры и, в частности, биогенные амины, могут выступать как составная часть выделяемых рыбами кайромонов – в той мере, в какой они не только содержатся внутри организма рыбы, но и выбрасываются в окружающую среду.

Как и другие компоненты водных экосистем, рыбы находятся под сильным влиянием антропогенных нейроактивных веществ-загрязнителей. Так, поведение угрей изменяется под воздействием кокаина в реке Темза у здания Парламента в Лондоне или в реке Арно близ Пизы. Нарушение поведения проявляется в гиперактивности угрей, причем преодоление нормального долгого пути до места нереста оказывается проблематичным. Кокаин повышает содержание дофамина в мозгу угря, тем самым препятствуя достижению молодыми особями половозрелого состояния; параллельно возрастает концентрация кортизола, что ведет к задержке накопления необходимого для миграции запаса жира (Learn J.R. Some rivers are so drug-polluted, their eels get high on cocaine. National Geographic, 2018 <https://www.nationalgeographic.co.uk>).

Нейротрансмиттеры как экомоны (аллелохимикаты)

Представленные литературные и отчасти собственные авторские данные говорят о том, что нейротрансмиттеры участвуют в многостороннем взаимодействии между представителями водной микробиоты, фитопланктоном, зоопланктоном, высшими растениями, рыбами (и, разумеется,

другими позвоночными). Каждый из участвующих партнеров способен и вырабатывать нейротрансмиттеры, и в то же время специфически реагировать на них. В данной работе основное внимание было уделено одной из важнейших групп нейротрансмиттеров – биогенным аминам (дофамин, норадреналин, серотонин, гистамин), которые, вероятно, составляли часть изобретенного живой природой не менее 1 млрд. лет назад арсенала средств химической коммуникации между различными формами живого.

В силу своей универсальности регуляторных и коммуникативных функций в живой природе эти нейротрансмиттеры, как можно предполагать, не только влияют на функционирование отдельных звеньев природных экосистем, но и оказывают регуляторное воздействие на подобные экосистемы как целостные системы, что и оправдывает введение в отношении таких химических факторов термина *экомоны*, в дополнение к термину *биомедиаторы* [2]. Термин «экомон» используется в некоторых работах экологов, например, М. Флоркина [41] и Ж. Пастельса [42, 43], причем подчеркивается, что экомоны включают в себя внутривидовые и межвидовые сигналы. Как следует из приведенных в настоящей работе фактов, нейромедиаторы функционируют и на внутри-, и на межвидовом уровне, совмещая роли феромонов, кайромонов, алломонов. Более того, подобные экомоны присутствуют в водных экосистемах не только в силу их синтеза компонентами таких экосистем. Если процитированный Пастельс [43] говорит об «абиотическом окружении», то в настоящее время нейроактивные вещества и их аналоги попадают в окружающую среду как антропогенные вещества-поллютанты, и такие примеры приведены в тексте данной обзорной публикации.

В то же время, представления об экосистемных регуляторах воплощались в классических работах отечественных исследователей, которые предпочитали термин «аллелохимикаты» для обозначения активных экзометаболитов в биоценозах, в том числе и водных [44].

Еще не решенной исследовательской задачей следует признать измерение концентраций различных нейротрансмиттеров (как природного, так и антропогенного происхождения) в водоемах и выяснение их связи с различными аспектами функционирования водных экосистем.

Исследование проведено в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды». Работа выполнена без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hay M.E. Marine chemical ecology: chemical signals and cues structure marine populations, communities, and ecosystems // *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2009. Vol. 1. P. 193–212.
2. Рощина В.В. Биомедиаторы в растениях. Ацетилхолин и биогенные амины. Пушкино: Пушкинский научный центр АН СССР, 1991. 192 с.
3. Roshchina V.V. Evolutionary considerations of neurotransmitters in microbial, plant, and animal cells // *Microbial endocrinology: interkingdom signaling in infectious disease and health* / Eds. M. Lyte and P.P.E. Freestone. N.Y.: Springer, 2010. P. 17–52.
4. Buznikov G.A. Preneural transmitters as regulators of embryogenesis. Current state of problem // *Russ. J. Dev. Biol.* 2007. Vol. 38. N 4. P. 213–220.
5. Escudero J., Muñoz J.L., Morera-Herreres T., Hernandez R., Medrano J., Domingo-Ectaburu S., Barcelo D., Olive G., Lertxundi U. Antipsychotics as environmental pollutants: an underrated threat? // *Sci. Total Environ.* 2021. Vol. 769: 144634.
6. Overturf C.L., Wornington A.M., Blythe K.N., Gohad N.V., Mourt A.S., Robers A.P. Toxicity of noradrenaline, a novel anti-biofouling component, to two non-target zooplankton species, *Daphnia magna* and *Ceriodaphnia dubia* // *Comp. Biochem. Physiol. Part – C: Toxicol. Pharmacol.* 2015. Vol. 171. P. 49–54.
7. Rosi-Marchall E.J., Snow D., Bartelt-Hunt S.L., Paspalof A., Tank J.L. A review of ecological effects and environmental fate of illicit drugs in aquatic ecosystems // *J. Hazard. Mater.* 2015. Vol. 282. P. 18–25.
8. Mazzoli R., Pessione E. The neuro-endocrinological role of microbial glutamate and GABA signaling // *Front. Microbiol.* 2016. Vol. 7: 1934.
9. Lyte M. Microbial endocrinology: an ongoing personal journey // *Microbial endocrinology: interkingdom signaling in infectious disease and health* / Ed. M. Lyte. N.Y.: Springer, 2016. P. 1–24.
10. Oleskin A.V., Shenderov B.A., Rogovsky V.S. Role of neurochemicals in the interaction between the microbiota and the immune and the nervous system of the host organism // *Probiotics Antimicrob. Proteins.* 2017. Vol. 9. N 3. P. 215–234.
11. Oleskin A.V., Shenderov B.A. Probiotics and psychobiotics: the role of microbial neurochemicals // *Probiotics Antimicrob. Proteins.* 2019. Vol. 11. N 4. P. 1071–1085.
12. Oleskin A.V., Shenderov B.A. Microbial communication and microbiota-host interactions: biomedical, biotechnological, and biopolitical implications. Hauppauge: Nova Science Publ., 2020. 256 pp.
13. Цавкелова Е.А., Ботвинко И.Б., Кудрин В.С., Олескин А.В. Детекция нейромедиаторных аминов у микроорганизмов методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // *Докл. Росс. Акад. наук.* 2000. Т. 372. № 6. С. 840–842.
14. Özogul F. Production of biogenic amines by *Morganella morganii*, *Klebsiella pneumonia* and *Hafnia alvii* using a rapid HPLC method // *Eur. Food Res. Technol.* 2004. Vol. 219. N 5. P. 465–469.
15. Kinney K.S., Austin C.E., Morton D.S., Sonnenfeld G. Catecholamine enhancement of *Aeromonas hydrophila* growth // *Microbial Pathogenesis.* 1999. Vol. 25. N 2. P. 85–91.
16. Страховская М.Г., Иванова Е.В., Фрайкин Г.Я. Стимулирующее влияние серотонина на рост дрожжей *Candida guilliermondii* и бактерий *Streptococcus faecalis* // *Микробиология.* 1993. Т. 62. № 1. С. 46–49.
17. Oleskin A.V., Kirovskaya T.A., Botvinko I.V., Lyask L.V. Effects of serotonin (5-hydroxytryptamine) on the growth and differentiation of microorganisms // *Microbiology (Mosc.).* 1998. Vol. 67. N 3. P. 251–257.
18. Malikina K.D., Shishov V.I., Chuvelev D.I., Kudrin V.S., Oleskin A.V. Regulatory role of monoamine neurotransmitters in *Saccharomyces cerevisiae* cells // *Appl. Biochem. Microbiol.* 2010. Vol. 46. N 6. P. 620–625.
19. Rook G.A.W., Raison C.L., Lowry C.A. Can we vaccinate against depression? // *Drug Discov.* 2013. Vol. 17. N 9/10. P. 451–458.
20. Liang S., Wu X., Jin F. Gut-brain physiology: rethinking psychology from the microbiota-gut-brain axis // *Front. Integr. Neurosci.* 2018. Vol. 12: 33.
21. Anuchin A.M., Chuvelev D.I., Kirovskaya T.A., Oleskin A.V. Effects of monoamine neuromediators on the growth-related variables of *Escherichia coli* K-12 // *Microbiology (Mosc.).* 2008. Vol. 77. N 6. P. 674–680.
22. Oleskin A.V., Malikina K.D., Shishov V.A. Symbiotic biofilms and brain neurochemistry. Hauppauge: Nova Science Publ., 2010. 53 pp.
23. Cao J., Cole I.B., Murch S.J. Neurotransmitters, neuroregulators and neurotoxins in the life of plants // *Can. J. Plant. Sci.* 2006. Vol. 86. N 4. P. 1183–1188.
24. Oleskin A.V., Postnov A.L., Boyang C. Impact of biogenic amines on the growth of a *Chlorella vulgaris* culture // *J. Pharm. Nutr. Sci.* 2021. Vol. 11. P. 49–53.
25. Oleskin A.V., Postnov A.L., Boyang C. Impact of biogenic amines on the growth of green microalgae // *J. Pharm. Nutr. Sci.* 2021. Vol. 11. P. 144–150.
26. Parsaiemehr A., Sun Z., Dou X., Chen Y.-F. Simultaneous improvement in production of microalgal biodiesel and high-value alpha-linolenic acid by a single regulator acetylcholine // *Biotechnol. Biofuels.* 2015. Vol. 8: 11.
27. Van Alstyne K.L., Harvey E.L., Cataldo M. Effects of dopamine, a compound released by the green-tide macroalga *Ulvaria obscura* (Chlorophyta), on marine algae and invertebrate larvae and juveniles // *Phycologia.* 2014 Vol. 53. N 2. P. 195–202.
28. Van Alstyne K.L., Ridgway R.L., Nelson A. Neurotransmitters in marine and freshwater algae // *Neurotransmitters in plants: Perspectives and applications* / Eds. A. Ramakrishna and V.V. Roshchina. Boca Raton: CRC Press, 2018. P. 27–36.
29. Ramakrishna A., Murherjee S. New insights on neurotransmitter signaling mechanisms in plants // *Plant Signal.* 2020. Vol. 15. N 6: 1737450.
30. Brown W.L.Jr., Eisner T., Whittaker R.H. Allomones and kairomones: transpecific chemical messengers // *Bio-science.* 1970. Vol. 20. N 1. P. 21–22.
31. Issa S., Gamelon M., Cisielski T.M., Vike-Jones K., Asimakopoulou A.G., Jaspers V.L.B., Einum S. Dopamine mediates life-history responses to food abundance in *Daphnia* // *Proc. Royal Soc. B.* 2020. Vol. 287. N 1930: 20201069.
32. Kulma A., Szopa J. Catecholamines are active compounds in plants // *Plant Sci.* 2007. Vol. 172. N 3. P. 433–440.
33. Erland L.A.E., Saxena P.K. Melatonin and serotonin in plant morphogenesis and development // *Neurotransmitters in plants: Perspectives and applications* / Eds. A. Ramakrishna and V.V. Roshchina. Boca Raton: CRC Press, 2018. P. 57–70.

34. Boyang C., Oleskin A.V., Vlasova T. Detecting biogenic amines in food and drug plants with HPLC: medical and nutritional implications // J. Pharm. Nutr. Sci. 2020. Vol. 10. N 3. P. 88–91.
35. Basiak M., Sikorski L., Piotrowicz-Cieslak A.-I., Adomas B. Content of biogenic amines in *Lemna minor* (common duckweed) growing in medium contaminated with tetracycline // Aquat. Toxicol. 2016. Vol. 180. P. 95–102.
36. Oleskin A.V., Shenderov B.A. Production of neurochemicals by microorganisms: implications for microbiota–plants interactivity // Neurotransmitters in plants: Perspectives and applications / Eds. A. Ramakrishna and V.V. Roshchina. Boca Raton: CRC Press, 2018. P. 271–280.
37. Fontaine R., Affaticati R., Yamamoto K., Jolly C., Bureau C., Baloch S., Gounet F., Vermir P., Dufour S., Pasqualini C. Dopamine inhibits reproduction in female zebrafish (*Danio rerio*) via three pituitary D2 receptor subtypes // Neuroendocrinology. 2013. Vol. 154. N 2. P. 807–818.
38. Wollmuth L.P. Norepinephrine and temperature regulation in goldfish. Dissertations and Theses. Portland State University, 1987. 23 pp.
39. Lin C.-S., Tsai H.-C., Lin C.-M., Huang C.-Y., Kung H.-F., Tsai Y.-H. Histamine content and histamine-forming bacteria in mahi–mahi (*Coryphaea hippurus*) fillets and dried products // Food Control. 2014. Vol. 42. P. 165–171.
40. Devalia J.L., Grady D., Harmanyeri Y., Tabaqchali S., Davies R.J. Histamine synthesis by respiratory tract micro-organisms: possible role in pathogenicity // J. Clin. Pathol. 1989. Vol. 42. N 5. P. 516–522.
41. Florkin M., Schoffenfels E. Molecular approaches to ecology. N.Y.: Academic Press, 1969. 214 pp.
42. Pasteels J.M. Ecomones: messages chimiques des écosystèmes // Ann. Soc. R. Zool. Belg. 1972. P. 103–117.
43. Pasteels J.M. Is kairomone a valid and useful term? // J. Chem. Ecol. 1982. Vol. 8. N 7. P. 1079–1081.
44. Тамбиев А.Х. Реакционная способность экзотаболитов растений. М: Изд-во МГУ, 1984. 73 с.

Поступила в редакцию 02.11.2021

После доработки 28.12.2021

Принята в печать 03.02.2022

REVIEW

Neurotransmitters as communicative agents in aquatic ecosystems

A.V. Oleskin* , A.L. Postnov

General Ecology and Hydrobiology Department, Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University,
1–12 Leninskie Gory, Moscow, 119234, Russia

*e-mail: oleskiny@yandex.ru

One of the conceptual issues of modern ecology, including research on the ecosystems of water bodies, is concerned with the question how natural ecosystems can sustainably and harmoniously function without a central controlling agent. The present work contains literature data and the authors' own findings that provide evidence for an important regulatory role of chemical factors that perform the function of neurotransmitters in the nervous systems of animals. Special attention is given to biogenic amines and related compounds that represent one of the main subgroups of neurotransmitters. The facts considered in this work indicate that such substances are characterized by a wide spectrum of signal functions in diverse components of aquatic ecosystems, including the microbiota, phytoplankton, invertebrates, higher plants, and fish. Of paramount importance is the involvement of such neurotransmitters in the regulation of the functioning of whole ecosystems. Such ecosystem-level regulators are not only synthesized and released into the environment by various components of aquatic ecosystems but also introduced into them as human-made pollutants.

Keywords: neurotransmitters, biogenic amines, aquatic ecosystems, communication, kairomones, ecosystem-level regulators

Funding: This study was performed under the state assignment of the Interdisciplinary Scientific and Educational School of Moscow State University “The future of the planet and global environmental changes”.

Сведения об авторах

Олескин Александр Владимирович — докт. биол. наук, проф. кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-903-507-22-58; e-mail: oleskiny@yandex.ru

Постнов Андрей Львович — вед. инженер кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-38-72; e-mail: apostnov@rambler.ru