

УДК 579.61;579.66;579.67;581.1

## ВЛИЯНИЕ НЕЙРОТРАНСМИТТЕРОВ НА СОСТАВ ЖИРНЫХ КИСЛОТ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ ЗЕЛеноЙ МИКРОВОДОРОСЛИ *Scenedesmus quadricauda*

© 2024 г. Цао Боян<sup>1</sup>, О. Б. Чивкунова<sup>2</sup>, А. Е. Соловченко<sup>2</sup>,  
Е. С. Лобакова<sup>2</sup>, А. В. Олескин<sup>2</sup>, \*

<sup>1</sup>Университет МГУ—Пекинский политехнический институт, Шэньчжэнь, Китай

<sup>2</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Биологический факультет,  
Москва, 119991 Россия

\*e-mail: oleskiny@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.03.2024 г.

После доработки 15.04.2024 г.

Принята к печати 26.04.2024 г.

В статье представлены новые данные о влиянии таких нейротрансмиттеров, как серотонин, норадреналин, дофамин, гистамин и ацетилхолин на жирнокислотный и пигментный состав зеленой микроводоросли *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Vreb. K-1149. Было установлено, что ацетилхолин и, в меньшей степени, гистамин увеличивали общее содержание жирных кислот в клетках *S. quadricauda*, тогда как серотонин и дофамин снижали их содержание. Ацетилхолин, гистамин и норадреналин увеличивали процентное содержание полиненасыщенных жирных кислот; напротив, серотонин и дофамин увеличивали долю насыщенных жирных кислот. Ацетилхолин и, в меньшей степени, норадреналин увеличивали общее содержание хлорофилла на 1 г сухого веса у *S. quadricauda*, в то время как гистамин снижал содержание хлорофилла. Гистамин также увеличил соотношения хлорофилл *a* : хлорофилл *b* и каротиноиды/хлорофилл, которые снижались под влиянием дофамина. Влияние нейротрансмиттеров на состав жирных кислот микроводорослей и пигменты фотосинтетического аппарата можно рассматривать с точки зрения продолжающегося химического взаимодействия между микроводорослями и другими компонентами водной экосистемы, которые, как известно, продуцируют нейротрансмиттеры.

**Ключевые слова:** нейромедиаторы, ацетилхолин, гистамин, норадреналин, дофамин, серотонин, жирные кислоты, ПНЖК, хлорофилл, микроводоросли

DOI: 10.31857/S0555109924050064 EDN: QTJSYO

Нейротрансмиттеры — сигнальные молекулы, вырабатываемые нервными клетками, которые воздействуют на другие нервные клетки, отделенные от них синаптическими щелями. Настоящая работа посвящена одной из важнейших подгрупп нейротрансмиттеров — биогенным аминам, в том числе катехоламинам (дофамину и норадреналину), серотонину (5-гидрокситриптамину), гистамину, а также ацетилхолину. По данным литературы, многие нейротрансмиттеры выполняют коммуникативные и регуляторные функции у различных видов животных, растений, грибов и простейших [1, 2] в естественных средах обитания, в том числе в водоемах. Водные экосистемы также содержат фитопланктон, включая зеленые микроводоросли. Поскольку микроводоросли находились в контакте с организмами, продуцирующими нейротрансмиттеры (растениями, микроорганизмами и др.),

в течение многих миллионов лет биологической эволюции, представляется вероятным, что микроводоросли адаптировались к нейротрансмиттерам и демонстрируют специфические реакции на них. Проверка этого предположения послужила основанием для проведения настоящей работы, направленной на изучение воздействия нейротрансмиттеров на широко распространенный и биотехнологически перспективный вид микроводорослей *Scenedesmus quadricauda*.

По данным литературы, ацетилхолин стимулировал рост зеленых микроводорослей *Chlorella* spp. [3, 4]. Он также способствовал накоплению моносахаридов и водорастворимых белков у *C. vulgaris* [4] и синтезу липидов у *C. sorokiniana* [3].

Ранее в работах авторов [5, 6] было установлено, что серотонин способствовал накоплению биомассы в культуре *C. vulgaris* в концентрации 10 мкМ,

но не 1 и не 100 мкМ. Концентрации дофамина 1 и 10 мкМ способствовали росту *S. vulgaris*, в то время как стимуляция не происходила при 100 мкМ дофамина. Норадrenalин незначительно стимулировал рост *S. vulgaris*, а гистамин (1 и 10 мкМ) оказывал значительное стимулирующее действие. Низкие концентрации тестированных нейротрансмиттеров также способствовали накоплению биомассы *Scenedesmus quadricauda* [5, 6].

Цель настоящей работы — исследование влияния нейротрансмиттеров на состав жирных кислот и компоненты фотосистем пресноводной зеленой одноклеточной водоросли *S. quadricauda* штамм К-1149. Кроме того, представлены данные о воздействии ацетилхолина на динамику роста тестируемой микроводоросли (как указано выше, остальные нейротрансмиттеры были ранее изучены в авторских работах в плане ростовых эффектов).

## МЕТОДИКА

**Объект исследования и условия культивирования.** Штамм *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Vreb. К-1149 (получен из коллекции микробиологических культур отдела микробиологии биологического факультета Московского государственного университета, доставлен из Scandinavian Culture Collection of Algae and Protozoa Копенгагенского университета, ССАР) асептически культивировали в 250 мл колбах при интенсивности освещения 65 мкмоль фотонов ФАР  $\text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$  с постоянной аэрацией атмосферным воздухом посредством барботера при 24°C в модифицированной среде Тамия [5, 6]. В качестве инокулята использовали культуру на логарифмической фазе роста, разбавленную средой до конечной плотности  $0.30 \times 10^6$  кл.  $\text{см}^{-3}$ , что соответствовало оптической плотности (OD)  $0.06 \pm 0.1$  при  $\lambda$  750 нм. Культуру выращивали до достижения стационарной фазы (6 сут культивирования). Выбранные точки для оценки роста 1.5, 3, 4.5 и 6 сут соответствовали лаг-фазе, ранней экспоненциальной фазе, поздней экспоненциальной фазе и стационарной фазе соответственно.

В экспериментальные системы, в которых водоросли росли в присутствии нейротрансмиттеров вносили 1, 10 или 100 мкМ гидрохлоридов ацетилхолина, дофамина, гистамина, норадrenalина и серотонина, которые добавлялись при инокуляции в виде свежеприготовленных водных растворов (ранее было показано, что дополнительное добавление нейротрансмиттеров в процессе роста культуры не вызывает дополнительных эффектов [7]); в контроль добавляли равный объем воды при инокуляции. Все нейротрансмиттеры были аналитического качества (“Sigma”, США).

Клетки микроводорослей подсчитывали в камере Горяева (в пересчете на 1 мл объема культуры). В некоторых экспериментах использовали

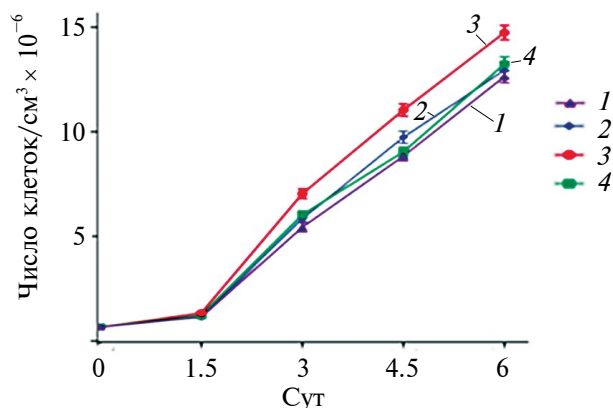
калибровочную кривую для оценки количества клеток в культурах на основе значений оптической плотности при 750 нм. Значения оптической плотности измеряли с помощью спектрофотометра СФ-56 (АО “ЛОМО”, Россия). Каждый эксперимент по регистрации влияния нейромедиаторов на рост культуры, жирнокислотный состав липидов и состав фотопигментов в контроле и при добавлении нейротрансмиттеров повторялся от четырех до пяти раз, на графиках и в таблицах представлены средние значения и стандартные квадратичные отклонения.

**Анализ жирнокислотного состава липидов и компонентов фотосистемы *S. quadricauda*.** В работе был использован метод, описанный в работе [8]. Культуры в стационарной фазе (6-сут культивирования) роста центрифугировали, осадок гомогенизировали в смеси хлороформ–метанол 2 : 1 об./об. (10 мл) и экстрагировали липидную фракцию, содержащую также пигменты. Хлорофиллы *a* и *b* определяли спектрофотометрически с использованием коэффициентов поглощения в хлороформе [9]. Анализ липидов и определение жирных кислот проводили методом газовой хроматографии [10]. Метилловые эфиры жирных кислот были разделены и идентифицированы по временам удерживания стандартных соединений (“Supelco”, США) и по характерным масс-спектрам, полученным с помощью газового хроматографа “Agilent 7890”, оснащенного 30-метровой капиллярной колонкой “HP5MS UI”, соединенной с масс-селективным детектором “Agilent 5970” (“Agilent”, США).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Влияние ацетилхолина на рост *S. quadricauda*.** Поскольку в ранее опубликованных статьях не были представлены результаты влияния ацетилхолина на накопление биомассы, они включены в настоящую работу (рис. 1). При концентрации 10 мкМ ацетилхолин приводил к умеренному, но статистически достоверному увеличению выхода биомассы *S. quadricauda*, согласно данным о количестве клеток в культуре водорослей к концу периода роста культуры (6 сут). Стимуляция была незначительной как при 1 мкМ, так и при 100 мкМ ацетилхолина.

**Влияние нейротрансмиттеров на жирнокислотный состав липидов *S. quadricauda*.** Многие микроводоросли, включая *Scenedesmus* spp., *Nannochloropsis* spp., *Chlorella vulgaris*, *Nitzschia* spp., характеризуются высоким содержанием липидов, и эти липиды представляют потенциальный биотехнологический интерес, так как включают триацилглицериды [11–13]. Их метанолиз или этанолиз приводит к образованию смеси сложных эфиров жирных кислот, составляющих биодизельное топливо. Кроме того, структурные липиды микроводорослей богаты



**Рис. 1.** Динамика роста культуры *S. quadricauda* в присутствии ацетилхолина (АХ) и без него. 1 — контроль; 2 — 1 мкМ АХ; 3 — 10 мкМ АХ; 4 — 100 мкМ АХ.

полиненасыщенными жирными кислотами, применяемыми в фармацевтической и косметической индустрии. Исследование синтеза липидов в микроводорослях и поиск химических агентов, которые могут стимулировать синтез жирных кислот и оптимизировать их состав, имеют биотехнологическое значение. Выявление нейротрансмиттеров, которые активны при низких концентрациях,

позволило бы экономичным образом оптимизировать состав жирных кислот в биотехнологически полезных водорослях, учитывая незначительную цену используемых микромолярных количеств нейротрансмиттеров.

**Ацетилхолин.** В табл. 1 приведены концентрации различных жирных кислот в пересчете на 1 г сухого веса в контрольных образцах и образцах культуры *S. quadricauda*, выращенной с ацетилхолином. Из табл. 1 можно сделать следующие выводы.

— Ацетилхолин в концентрациях 10 и 100 мкМ увеличивал содержание жирных кислот в клетках на 65 и 58% соответственно, что согласовывалось с данными литературы о других микроводорослях, относящихся к роду *Chlorella* [3, 4].

— Ацетилхолин увеличивал процентное содержание таких полиненасыщенных жирных кислот, как линолевая и  $\alpha$ -линоленовая кислоты на 56 и 27% соответственно.

— Ацетилхолин уменьшал процентное содержание всех насыщенных (миристиновой, стеариновой и пальмитиновой кислот) и некоторых мононенасыщенных (миристолеиновой и пальмитолеиновой) жирных кислот.

**Гистамин.** Из результатов, представленных в табл. 2 можно заключить, что

**Таблица 1.** Содержание жирных кислот в культурах *S. quadricauda*, культивируемых с ацетилхолином (АХ) или без него

Жирная кислота	Содержание, %			
	Контроль	АХ, 1 мкМ	АХ, 10 мкМ	АХ, 100 мкМ
Миристиновая к-та 14:0	0.54 ± 0.05	0.39 ± 0.04	0.27 ± 0.04	0.25 ± 0.03
Миристолеиновая к-та 14:1	0.12 ± 0.01	0.11 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.08 ± 0.01
Пентадекановая к-та 15:0	1.61 ± 0.09	1.37 ± 0.08	1.22 ± 0.08	1.27 ± 0.09
15:1	2.46 ± 0.14	2.16 ± 0.13	2.22 ± 0.14	2.37 ± 0.13
Пальмитиновая к-та 16:0	18.68 ± 0.23	16.96 ± 0.20	14.46 ± 0.19	12.94 ± 0.20
Пальмитолеиновая к-та 16:1	6.25 ± 0.08	5.67 ± 0.08	4.83 ± 0.06	4.09 ± 0.07
16:2	2.64 ± 0.02	3.78 ± 0.03	2.90 ± 0.02	2.25 ± 0.02
16:3	8.21 ± 0.39	9.10 ± 0.40	11.31 ± 0.39	9.61 ± 0.40
16:4	8.00 ± 0.09	7.31 ± 0.08	7.06 ± 0.08	9.34 ± 0.09
Стеариновая к-та 18:0	0.90 ± 0.07	0.64 ± 0.07	0.37 ± 0.04	0.32 ± 0.04
Олеиновая к-та 18:1	10.35 ± 0.09	11.27 ± 0.10	9.42 ± 0.08	10.59 ± 0.09
Линолевая к-та 18:2	10.67 ± 0.08	13.64 ± 0.07	17.08 ± 0.10	12.13 ± 0.10
$\alpha$ -Линоленовая к-та 18:3	26.50 ± 1.0	27.56 ± 1.1	28.75 ± 1.1	34.09 ± 1.0
Суммарное содержание жирных кислот, мг/г сухого веса (на 6 сут)	75.10 ± 4.8	78.56 ± 4.9	123.69 ± 5.1	118.70 ± 5.0

Примечание: в таблицу не были включены данные о некоторых минорных жирных кислотах, например, о процентном содержании вакценовой (18:2),  $\gamma$ -линоленовой (18:3) и 20:1 кислот.

— гистамин в концентрациях 1 и 10 мкМ незначительно (максимум на 13% при 1 мкМ) увеличивал суммарное содержание жирных кислот в клетках;

— гистамин во всех тестируемых концентрациях несколько увеличивал процентное содержание некоторых полиненасыщенных жирных кислот (16:2, 16:3, 16:4 и  $\alpha$ -линоленовой кислоты);

— гистамин несколько уменьшал процентное содержание всех мононенасыщенных и особенно насыщенных кислот; например, процентное содержание стеариновой и миристиновой кислот было снижено на 45 и 42% соответственно при концентрации гистамина 1 мкМ.

**Серотонин.** Серотонин отличался по своему действию от ацетилхолина и гистамина (табл. 3).

— Серотонин в концентрациях 10 и 100 мкМ снижал (на 16 и 12% соответственно) общее содержание жирных кислот в клетках *S. quadricauda*.

— Концентрация серотонина 10–100 мкМ незначительно снижала процентное содержание линолевой и  $\alpha$ -линоленовой кислот при таком же незначительном увеличении процентного содержания мононенасыщенных жирных кислот.

— Серотонин (1–10 мкМ) заметно увеличивал процентное содержание насыщенных жирных кислот. Например, содержание миристиновой и

стеариновой кислот было повышено на 52 и 86% соответственно при концентрации серотонина 1 мкМ.

**Дофамин.**

— Дофамин в концентрациях 10 и особенно 100 мкМ резко снижал общую концентрацию жирных кислот в клетках *S. quadricauda* (табл. 4).

— Среди полиненасыщенных жирных кислот, дофамин уменьшал процентное содержание  $\alpha$ -линоленовой и увеличивал таковое линолевой кислоты; содержание 16:3 и 16:4 было снижено;

— Те же концентрации дофамина существенно увеличивали процентное содержание мононенасыщенных и особенно насыщенных жирных кислот; например, содержание стеариновой и пальмитиновой кислот увеличивалось на 81 и 54% при 10 мкМ дофамина, по сравнению с контролем.

**Норадrenalин.** Как и дофамин, норадrenalин относится к катехоламинам; только одна гидроксигруппа в боковой цепи отличает норадrenalин от дофамина. Тем не менее, норадrenalин отличался от дофамина влиянием на зеленые микроводоросли. Ранее было установлено, что, по сравнению с дофамином, норадrenalин оказывал значительно более слабое стимулирующее действие на рост *S. quadricauda* [6], а также *Chlorella vulgaris* [5, 6]. По результатам настоящей работы (табл. 5):

**Таблица 2.** Содержание жирных кислот в культурах *S. quadricauda*, культивируемых с гистамином (Гис) или без него

Жирная кислота	Содержание, %			
	Контроль	Гис, 1 мкМ	Гис, 10 мкМ	Гис, 100 мкМ
Миристиновая к-та 14:0	0.60 ± 0.04	0.39 ± 0.03	0.41 ± 0.03	0.45 ± 0.04
Миристолеиновая к-та 14:1	0.10 ± 0.01	0.14 ± 0.02	0.10 ± 0.02	0.07 ± 0.01
Пентадекановая к-та 15:0	1.62 ± 0.11	1.47 ± 0.12	1.51 ± 0.11	1.41 ± 0.11
15:1	1.63 ± 0.12	1.17 ± 0.10	1.30 ± 0.10	1.62 ± 0.11
Пальмитиновая к-та 16:0	18.45 ± 0.59	14.97 ± 0.55	15.42 ± 0.54	16.42 ± 0.56
Пальмитолеиновая к-та 16:1	3.55 ± 0.03	3.11 ± 0.02	3.00 ± 0.02	3.18 ± 0.03
16:2	1.22 ± 0.08	1.50 ± 0.09	1.46 ± 0.08	1.52 ± 0.07
16:3	5.70 ± 0.31	4.69 ± 0.28	6.62 ± 0.30	6.25 ± 0.31
16:4	13.80 ± 0.40	17.07 ± 0.45	16.04 ± 0.41	15.35 ± 0.40
Стеариновая к-та 18:0	1.10 ± 0.07	0.60 ± 0.04	0.61 ± 0.04	0.71 ± 0.05
Олеиновая к-та 18:1	9.32 ± 0.48	7.26 ± 0.49	7.25 ± 0.45	7.77 ± 0.48
Линолевая к-та 18:2	9.23 ± 0.39	9.48 ± 0.44	9.44 ± 0.43	9.94 ± 0.45
$\alpha$ -Линоленовая к-та 18:3	31.90 ± 1.6	36.59 ± 1.7	35.30 ± 1.5	33.74 ± 1.4
Суммарное содержание жирных кислот, мг/г сухого веса	76.90 ± 4.7	86.87 ± 5.0	85.95 ± 4.9	83.90 ± 4.7

Примечание: в эту таблицу не включены данные о некоторых минорных жирных кислотах, например, о процентном содержании вакценовой (18:2),  $\gamma$ -линоленовой (18:3) и 20:1 кислот.

**Таблица 3.** Содержание жирных кислот в культуре *S. quadricauda*, выращиваемой с серотонином (5-НТ) или без него

Жирная кислота	Содержание, %			
	Контроль	5-НТ, 1 мкМ	5-НТ, 10 мкМ	5-НТ, 100 мкМ
Миристиновая к-та 14:0	0.48 ± 0.04	0.73 ± 0.06	0.63 ± 0.05	0.48 ± 0.05
Миристолеиновая к-та 14:1	0.15 ± 0.01	0.28 ± 0.03	0.18 ± 0.02	0.15 ± 0.01
Пентадекановая к-та 15:0	1.30 ± 0.08	1.38 ± 0.08	1.16 ± 0.10	1.30 ± 0.08
15:1	2.22 ± 0.13	1.99 ± 0.11	1.74 ± 0.12	2.22 ± 0.13
Пальмитиновая к-та 16:0	20.68 ± 0.29	22.78 ± 0.24	22.47 ± 0.26	22.68 ± 0.28
Пальмитолеиновая к-та 16:1	4.39 ± 0.08	5.00 ± 0.09	5.46 ± 0.09	4.39 ± 0.08
16:2	1.54 ± 0.02	1.58 ± 0.03	1.71 ± 0.03	1.54 ± 0.02
16:3	5.71 ± 0.41	4.56 ± 0.39	5.75 ± 0.40	5.71 ± 0.39
16:4	11.90 ± 0.10	10.57 ± 0.09	13.47 ± 0.10	11.90 ± 0.11
Стеариновая к-та 18:0	1.15 ± 0.08	2.14 ± 0.09	1.89 ± 0.08	1.15 ± 0.07
Олеиновая к-та 18:1	8.28 ± 0.10	9.92 ± 0.11	9.93 ± 0.12	8.28 ± 0.10
Линолевая к-та 18:2	9.90 ± 0.09	9.20 ± 0.08	8.71 ± 0.08	7.87 ± 0.09
α-Линоленовая к-та 18:3	27.44 ± 1.1	29.53 ± 1.2	25.41 ± 1.0	25.12 ± 1.0
Суммарное содержание жирных кислот, мг/г сухого веса	79.91 ± 4.9	73.11 ± 4.6	66.98 ± 4.4	70.05 ± 4.4

Примечание: в таблицу не были включены данные о некоторых минорных жирных кислотах, например, о процентном содержании вакценовой (18:2), γ-линоленовой (18:3) и 20:1 кислот.

**Таблица 4.** Содержание жирных кислот в культурах *S. quadricauda*, культивируемых с дофамином (ДА) или без него

Жирная кислота	Содержание, %			
	Контроль	ДА, 1 мкМ	ДА, 10 мкМ	ДА, 100 мкМ
Миристиновая к-та 14:0	0.47 ± 0.04	0.37 ± 0.03	0.80 ± 0.04	0.63 ± 0.03
Миристолеиновая к-та 14:1	0.10 ± 0.01	0.11 ± 0.02	0.22 ± 0.03	0.24 ± 0.03
Пентадекановая к-та 15:0	1.23 ± 0.11	0.95 ± 0.10	1.61 ± 0.10	1.61 ± 0.12
15:1	2.13 ± 0.13	1.59 ± 0.12	2.43 ± 0.13	2.57 ± 0.12
Пальмитиновая к-та 16:0	17.24 ± 0.60	18.10 ± 0.61	26.55 ± 0.66	22.88 ± 0.65
Пальмитолеиновая к-та 16:1	4.47 ± 0.05	4.33 ± 0.04	5.28 ± 0.05	4.47 ± 0.04
16:2	2.80 ± 0.09	3.73 ± 0.10	3.75 ± 0.10	3.29 ± 0.10
16:3	9.48 ± 0.61	8.46 ± 0.62	3.76 ± 0.58	4.28 ± 0.59
16:4	9.74 ± 0.55	9.41 ± 0.57	5.74 ± 0.48	7.62 ± 0.49
Стеариновая к-та 18:0	0.85 ± 0.08	0.82 ± 0.06	1.54 ± 0.07	1.54 ± 0.09
Олеиновая к-та 18:1	8.72 ± 0.50	9.84 ± 0.48	14.17 ± 0.59	14.59 ± 0.60
Линолевая к-та 18:2	12.60 ± 0.44	14.34 ± 0.48	17.02 ± 0.49	15.53 ± 0.50
α-Линоленовая к-та 18:3	26.57 ± 1.7	24.73 ± 1.6	13.80 ± 1.7	17.66 ± 1.5
Суммарное содержание жирных кислот, мг/г сухого веса	79.74 ± 4.5	76.51 ± 5.0	41.92 ± 3.9	21.49 ± 3.8

Примечание: в эту таблицу не включены данные о некоторых минорных жирных кислотах, например, о процентном содержании вакценовой (18:2), γ-линоленовой (18:3) и 20:1 кислот.

— норадреналин не вызывал существенных изменений в общем содержании жирных кислот;

— среди полиненасыщенных жирных кислот, норадреналин при концентрации 10 мкМ увеличивал процентное содержание наиболее ненасыщенной жирной кислоты (16:4), а при концентрации 1 мкМ он несколько повышал содержание  $\alpha$ -линоленовой кислоты и снижал содержание некоторых насыщенных жирных кислот (миристиновой и стеариновой кислот);

— низкие (1 мкМ) концентрации норадреналина увеличивали, а более высокие (10 и 100 мкМ) снижали процентное содержание насыщенных жирных кислот.

Таким образом, нейротрансмиттеры, тестированные в этой работе, можно разделить на две группы: 1) ацетилхолин и гистамин, которые увеличивали содержание жирных кислот, а также соотношение между полиненасыщенными и более насыщенными жирными кислотами; 2) серотонин и дофамин, которые, наоборот, уменьшали общее содержание жирных кислот и увеличивали вклад насыщенных (и, в некоторых случаях, мононенасыщенных) жирных кислот. Будучи химически сходным с дофамином, норадреналин тем не менее увеличивал процентное содержание некоторых полиненасыщенных

жирных кислот за счет более насыщенных жирных кислот, подобно ацетилхолину и гистамину.

**Влияние нейротрансмиттеров на фотосинтетические пигменты *S. quadricauda*.** Оксигенные фототрофы, включая микроводоросли, являются высокоэффективными преобразователями солнечной энергии в биомассу [14]. Это одна из причин, по которой изучение параметров, связанных с эффективностью фотосинтеза, является биотехнологически актуальным. Ниже приведены результаты работы о изменении состава и содержании фотосинтетических пигментов в клетках *S. quadricauda* в присутствии нейротрансмиттеров и без них.

*Ацетилхолин* увеличивал общее содержание суммы хлорофиллов максимально на 65% (при 10 мкМ ацетилхолина), не изменяя их соотношения или соотношения между содержанием хлорофилла и каротиноидов (табл. 6). Вероятно, это ведет к повышению продуктивности фотосинтеза водорослей, и это может объяснить приведенные выше данные о стимулирующем воздействии ацетилхолина на накопление биомассы и особенно на выработку жирных кислот у *S. quadricauda*.

*Гистамин*. В отличие от ацетилхолина, гистамин почти не влиял на общее содержание хлорофилла, в то время как содержание каротиноидов было незначительно увеличено. Соотношение хлорофиллов

**Таблица 5.** Содержание жирных кислот в культурах *S. quadricauda*, культивируемых с норадреналином (НА) или без него

Жирная кислота	Содержание, %			
	Контроль	НА, 1 мкМ	НА, 10 мкМ	НА, 100 мкМ
Миристиновая к-та 14:0	0.53 ± 0.05	0.60 ± 0.06	0.42 ± 0.05	0.39 ± 0.04
Миристолеиновая к-та 14:1	0.17 ± 0.02	0.15 ± 0.02	0.16 ± 0.03	0.15 ± 0.02
Пентадекановая к-та 15:0	1.48 ± 0.12	1.32 ± 0.12	1.19 ± 0.11	1.13 ± 0.11
15:1	2.47 ± 0.15	2.16 ± 0.14	1.77 ± 0.14	1.72 ± 0.12
Пальмитиновая к-та 16:0	19.43 ± 0.65	19.62 ± 0.66	19.33 ± 0.66	19.77 ± 0.65
Пальмитолеиновая к-та 16:1	3.87 ± 0.06	3.68 ± 0.05	3.41 ± 0.04	3.61 ± 0.04
16:2	1.15 ± 0.08	1.06 ± 0.07	0.98 ± 0.06	1.39 ± 0.07
16:3	5.07 ± 0.51	5.04 ± 0.50	5.10 ± 0.50	5.74 ± 0.54
16:4	12.97 ± 0.60	13.56 ± 0.59	14.30 ± 0.63	13.19 ± 0.58
Стеариновая к-та 18:0	1.29 ± 0.09	1.42 ± 0.10	1.04 ± 0.09	1.05 ± 0.08
Олеиновая к-та 18:1	9.98 ± 0.60	10.12 ± 0.64	8.89 ± 0.61	9.83 ± 0.59
Линолевая к-та 18:2	9.33 ± 0.48	8.81 ± 0.46	8.78 ± 0.45	10.30 ± 0.49
$\alpha$ -Линоленовая к-та 18:3	29.15 ± 1.9	29.38 ± 1.8	31.57 ± 2.0	28.75 ± 1.5
Суммарное содержание жирных кислот, мг/г сухого веса	79.70 ± 4.5	84.83 ± 4.8	74.35 ± 4.6	76.12 ± 4.8

Примечание: в эту таблицу не включены данные о некоторых минорных жирных кислотах, например, о процентном содержании вакценовой (18:2),  $\gamma$ -линоленовой (18:3) и 20:1 кислот.

*a/b* было несколько смещено в пользу хлорофилла *a*, а соотношение хлорофилл : каротиноиды — в пользу каротиноидов (табл. 7). Эти изменения могут указывать на измененный режим работы фотосистем микроводорослей и отражать реакцию на добавление гистамина, которая, вероятно, также проявлялась в увеличении процентного содержания полиненасыщенных жирных кислот в липидной фракции (см. выше).

**Серотонин.** Как показано в табл. 8, серотонин не оказал какого-либо существенного влияния на состав пигментов. Максимальная концентрация серотонина привела к увеличению соотношения хлорофилл : каротиноиды, что, по-видимому,

объяснялось снижением количества каротиноидов в составе фотосинтетического аппарата.

**Дофамин** вызывал пропорциональное снижение концентраций хлорофиллов *a* и *b*, а также каротиноидов (табл. 9), что указывало на снижение числа фотосинтетических единиц в расчете на клетку. Вероятно, при этом наблюдалось снижение фотосинтетической активности, что являлось дополнительным аспектом его ингибирующего действия, которое проявлялось также в снижении содержания жирных кислот (см. выше).

**Норадреналин.** В отличие от дофамина, норадреналин в концентрации 1 мкМ (но не в более высоких тестируемых концентрациях) приводил к небольшому увеличению концентраций хлорофиллов

**Таблица 6.** Влияние ацетилхолина (АХ) на биосинтез пигментов клеток *S. quadricauda*

Компонент фотосистемы	Содержание, мг/г высушенной биомассы (на 6 сут)			
	Контроль	АХ, 1 мкМ	АХ, 10 мкМ	АХ, 100 мкМ
Хлорофилл <i>a</i>	13.38 ± 0.60	14.31 ± 0.58	21.05 ± 0.70	21.12 ± 0.68
Хлорофилл <i>b</i>	6.76 ± 0.45	7.30 ± 0.47	12.10 ± 0.50	11.23 ± 0.50
Каротиноиды	4.88 ± 0.30	5.17 ± 0.29	8.32 ± 0.34	7.92 ± 0.33
Хлорофилл <i>a + b</i>	20.14 ± 1.05	21.61 ± 1.05	33.16 ± 1.20	32.35 ± 1.18
Хлорофилл <i>a</i> : Хлорофилл <i>b</i>	1.98	1.96	1.74	1.88
Хлорофилл : Каротиноиды	4.13	4.18	3.98	4.08

**Таблица 7.** Влияние гистамина (Гис) на биосинтез пигментов клетками *S. quadricauda*

Компонент фотосистемы	Содержание, мг/г высушенной биомассы (на 6 сут)			
	Контроль	Гис, 1 мкМ	Гис, 10 мкМ	Гис, 100 мкМ
Хлорофилл <i>a</i>	14.59 ± 0.66	13.70 ± 0.62	14.55 ± 0.64	15.18 ± 0.63
Хлорофилл <i>b</i>	7.99 ± 0.40	8.62 ± 0.44	8.95 ± 0.43	8.77 ± 0.45
Каротиноиды	5.23 ± 0.29	5.53 ± 0.28	5.69 ± 0.30	5.69 ± 0.29
Хлорофилл <i>a + b</i>	22.58 ± 1.06	22.32 ± 1.06	23.49 ± 1.07	23.96 ± 1.08
Хлорофилл <i>a</i> : Хлорофилл <i>b</i>	1.83	1.59	1.63	1.73
Хлорофилл : Каротиноиды	4.32	4.04	4.13	4.21

**Таблица 8.** Влияние серотонина (5-НТ) на биосинтез пигментов клетками *S. quadricauda*

Компонент фотосистемы	Содержание, мг/г высушенной биомассы (на 6 сут)			
	Контроль	5-НТ, 1 мкМ	5-НТ, 10 мкМ	5-НТ, 100 мкМ
Хлорофилл <i>a</i>	13.68 ± 0.60	11.70 ± 0.59	13.56 ± 0.61	14.58 ± 0.61
Хлорофилл <i>b</i>	7.56 ± 0.41	7.02 ± 0.44	8.04 ± 0.43	8.46 ± 0.44
Каротиноиды	6.96 ± 0.33	6.30 ± 0.33	5.76 ± 0.30	5.34 ± 0.31
Хлорофилл <i>a + b</i>	21.24 ± 1.01	18.72 ± 1.03	21.60 ± 1.04	23.04 ± 1.05
Хлорофилл <i>a</i> : Хлорофилл <i>b</i>	1.81	1.67	1.69	1.72
Хлорофилл : Каротиноиды	3.03	2.96	3.80	4.49

**Таблица 9.** Влияние дофамина (ДА) на биосинтез пигментов клетками *S. quadricauda*

Компонент фотосистемы	Содержание, мг/г высушенной биомассы (на 6 сут)			
	Контроль	ДА, 1 мкМ	ДА, 10 мкМ	ДА, 100 мкМ
Хлорофилл <i>a</i>	14.04 ± 0.61	11.46 ± 0.59	9.62 ± 0.58	4.39 ± 0.56
Хлорофилл <i>b</i>	7.72 ± 0.40	6.54 ± 0.41	5.14 ± 0.42	2.45 ± 0.39
Каротиноиды	5.53 ± 0.30	4.69 ± 0.29	3.52 ± 0.30	1.52 ± 0.24
Хлорофилл <i>a + b</i>	21.76 ± 1.01	18.00 ± 1.00	14.76 ± 1.00	6.84 ± 1.05
Хлорофилл <i>a</i> : Хлорофилл <i>b</i>	1.82	1.75	1.87	1.80
Хлорофилл : Каротиноиды	3.94	3.84	4.19	4.51

**Таблица 10.** Влияние норадреналина (НА) на биосинтез пигментов клетками *S. quadricauda*

Компонент фотосистемы	Содержание, мг/г сухой биомассы (на 6 сут)			
	Контроль	НА, 1 мкМ	НА, 10 мкМ	НА, 100 мкМ
Хлорофилл <i>a</i>	13.68 ± 0.61	15.25 ± 0.65	14.00 ± 0.63	13.90 ± 0.61
Хлорофилл <i>b</i>	7.03 ± 0.39	7.80 ± 0.41	6.91 ± 0.40	6.90 ± 0.39
Каротиноиды	4.81 ± 0.34	5.38 ± 0.35	4.79 ± 0.32	4.76 ± 0.31
Хлорофилл <i>a + b</i>	20.71 ± 1.00	23.05 ± 1.06	20.91 ± 1.03	20.79 ± 1.00
Хлорофилл <i>a</i> : Хлорофилл <i>b</i>	2.18	2.20	2.26	2.25
Хлорофилл : Каротиноиды	4.86	4.87	4.97	5.04

*a* и *b*, а также каротиноидов (табл. 10), что свидетельствовало об общем увеличении числа фотосинтетических единиц на клетку и, вероятно, об интенсификации фотосинтетических процессов.

Таким образом, тестированные нейротрансмиттеры различались с точки зрения их воздействия *S. quadricauda* на фотосинтетические пигменты. Ацетилхолин и, в меньшей степени, норадреналин увеличивали общее содержание хлорофилла и каротиноидов, которые были снижены в случае дофамина. Серотонин и гистамин не влияли на общее содержание компонентов фотосистемы, но гистамин вызывал изменения в соотношении пигментов, что наводит на мысль о влиянии этого нейротрансмиттера в качестве стрессора.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как упоминалось во введении, ранее было обнаружено, что такие нейротрансмиттеры, как гистамин, серотонин, дофамин и норадреналин, стимулируют накопление биомассы у *S. quadricauda* в микромолярных концентрациях, причем гистамин является самым сильным (65% стимуляции роста), а норадреналин – самым слабым (20% стимуляции роста) агентом, стимулирующим рост [6]. Аналогичные стимулирующие рост эффекты вышеупомянутые вещества оказывали и на *Chlorella vulgaris* [5, 6]. В начале раздела “Результаты” приведены

данные о том, что ацетилхолин стимулировал рост *S. quadricauda* на 15–20% (стимулирующее действие на *C. vulgaris* более существенно, по данным литературы [4]). Насколько известно авторам, в доступной литературе не сообщалось о каких-либо исследованиях стимулирующего действия нейротрансмиттеров на зеленые микроводоросли, за исключением данных о влиянии ацетилхолина, а также таурина на синтез некоторых метаболитов у видов хлореллы [3, 4], которые цитировались во введении.

Однако определенный интерес в данном контексте представляют исследования воздействия растительных гормонов ауксинов на *C. vulgaris*. Было продемонстрировано, что ауксины индол-3-уксусная кислота, индол-3-масляная кислота и фенилуксусная кислота, а также их синтетический аналог 1-нафталинуксусная кислота стимулировали рост *C. vulgaris* в концентрациях 0.1–1.0 мкМ. Они также увеличивали выработку фотосинтетических пигментов, моносахаридов и растворимых белков [15]. Наблюдаемые эффекты были объяснены активацией антиоксидантных систем этими гормонами, поскольку было обнаружено, что они повышали активность аскорбатпероксидазы, каталазы и супероксиддисмутазы и снижали перекисное окисление липидов и накопление H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> [15]. Нейротрансмиттеры, используемые в этой работе, химически сходны с ауксинами, особенно это



касается серотонина, окисление которого приводит к образованию 5-гидроксииндол-3-уксусной кислоты – замещенного ауксина.

**Влияние нейротрансмиттеров на жирнокислотный состав липидов: биотехнологическое значение.** Несмотря на качественно сходные стимулирующие эффекты всех протестированных нейротрансмиттеров на рост микроводорослей, их можно разделить на две разные подгруппы.

1. Ацетилхолин и в меньшей степени гистамин повышали общее количество жирных кислот на 1 г сухой биомассы, что сопровождалось увеличением процентного содержания полиненасыщенных и снижением доли насыщенных жирных кислот. Увеличение процентного содержания некоторых ненасыщенных жирных кислот также наблюдали в присутствии норадреналина, хотя он не оказывал значимого влияния на общее содержание жирных кислот.

2. Дофамин и в меньшей степени серотонин снижали общее содержание жирных кислот в биомассе; одновременно они также снижали процентное содержание полиненасыщенных и значительно увеличивают долю насыщенных жирных кислот.

С точки зрения биотехнологии, первая подгруппа нейротрансмиттеров потенциально перспективна в отношении производства препаратов, богатых полиненасыщенными жирными кислотами, для терапевтических или косметических целей.

Потенциальная конкурентоспособность стратегии повышения эффективности микроводорослей как продуцентов ценных соединений обусловлена тем фактом, что нейротрансмиттеры относительно недороги при применении в низких концентрациях. Для того чтобы дополнить культуру водорослей в пилотном фотобиореакторе объемом 1 м<sup>3</sup> 10 мкМ ацетилхолина, требуется всего 1.82 г ацетилхолина хлорида, в то время как 5 г ацетилхолина хлорида (“Acros Organics”, номер по каталогу 159170050) стоят ~ 31 \$ США (по состоянию на 1 мая 2024 г.), то есть расходы составляют всего 11.3 \$. В этих условиях статистически достоверное увеличение выхода биомассы (рис. 1) с повышением процентного содержания полиненасыщенных жирных кислот (табл. 1), позволяет добиться высокой дополнительной прибыли, превышающей дополнительные расходы на несколько порядков (технико-экономический анализ см., например, в [16, 17]).

Вторая подгруппа нейротрансмиттеров, казалось бы, менее применима в биотехнологии, поскольку эти нейротрансмиттеры уменьшали общее количество жирных кислот. Однако они существенно увеличивали долю насыщенных жирных кислот. По крайней мере, при использовании серотонина относительно незначительное снижение общего количества жирных кислот компенсировалось более существенным увеличением процентного содержания насыщенных жирных кислот.

Это позволяет надеяться на применимость серотонина в практических разработках, направленных на производство биотоплива, так как насыщенные триацилглицериды перспективны с точки зрения производства биодизеля [18].

В ранее опубликованной работе [8] продемонстрировано, что общее содержание жирных кислот в клетках зеленой микроводоросли *Desmodesmus* sp. снижалось при культивировании. Однако это снижение можно было отсрочить на несколько дней, если концентрацию CO<sub>2</sub> в воздухе увеличить до 20%. На 6 день культивирования культура с высоким содержанием CO<sub>2</sub> имела примерно на 30% более высокое общее содержание жирных кислот, чем контрольная культура микроводорослей, согласно рис. 1б из цитированной работы [8]. Предположительно, эффекты нейротрансмиттеров первой подгруппы (ацетилхолин, гистамин и, в меньшей степени, норадреналин) феноменологически аналогичны эффектам высоких концентраций CO<sub>2</sub>. Это согласуется с данными о том, что ацетилхолин, гистамин и норадреналин увеличивали процентное содержание полиненасыщенных жирных кислот (которые входят в состав мембранных липидов) за счет насыщенных и мононенасыщенных жирных кислот, характерных для резервных липидов, таких как триацилглицериды. Влияние этих нейротрансмиттеров на жирнокислотный состав, по-видимому, аналогично влиянию высокой концентрации CO<sub>2</sub> в воздухе для продувания культуры [8].

Известно, что периодические культуры, подобные использованным в настоящей работе, проходят несколько стадий развития, включая лаг-фазу, экспоненциальную фазу, фазу замедления и остановки роста. Представляется вероятным, что ацетилхолин, гистамин и, в ограниченной степени, норадреналин подобны CO<sub>2</sub> при высоких концентрациях в том, что они продлевают ее ранние стадии культивирования, характеризующиеся быстрым делением клеток и расширением мембран хлоропластов, содержащих липиды, богатые ценными полиненасыщенными жирными кислотами.

Предположительно, одноклеточные фотосинтезирующие эукариоты, исследованные в настоящей работе, экспрессируют рецепторы для нейротрансмиттеров. Для сравнения, рецепторы H<sub>1</sub> млекопитающих к гистамину соединяются с G<sub>q</sub>, который регулирует мобилизацию Ca<sup>2+</sup>, рецепторы H<sub>2</sub> соединяются с G<sub>s</sub> для стимуляции синтеза циклического АМР, а рецепторы H<sub>3</sub> и H<sub>4</sub> соединяются с G<sub>i/o</sub> для ингибирования накопления циклического АМР [19] (С. 1).

Тот факт, что химически сходные дофамин и норадреналин оказывают разные эффекты в отношении содержания жирных кислот (табл. 4 и 5) и концентраций пигментов (табл. 9 и 10), по-видимому, согласуется с предположением относительно рецептор-зависимого механизма действия

нейротрансмиттеров на микроводоросли. В клетках млекопитающих дофамин и норадреналин оказывают разные эффекты и связываются с различными типами рецепторов (рецепторами  $D_{1-5}$  и  $\alpha$ - и  $\beta$ -адренорецепторами соответственно).

Гипотетический рецепторный механизм действия этих нейротрансмиттеров не исключает их стимулирующих антиоксидантную систему эффектов, которые были продемонстрированы для серотонина и его производного мелатонина, например, у диатомовой водоросли *Ulnaria ulna* [20], а также предложены для химически родственных ауксинов в литературе [15]. Более того, именно посредством связывания с рецепторами могут активироваться антиоксидантные ферментативные (основанные на пероксидазах, каталазах и супероксиддисмутазах) и неферментативные системы.

Другой способ действия, по-видимому, характерен для второй подгруппы нейротрансмиттеров, включающей серотонин и дофамин, которые имеют тенденцию снижать общее содержание жирных кислот, а также уменьшать процентное содержание полиненасыщенных жирных кислот. Если клетки микроводорослей содержат соответствующие рецепторы, подобные млекопитающим (или их аналоги), они могут подавлять синтез десатураз и/или ингибировать их активность, что может вести к ускоренному достижению поздних стадий роста культур водорослей, характеризующихся повышенной долей насыщенных жирных кислот.

**Влияние нейротрансмиттеров на фотосинтетические пигменты.** Приведенная выше классификация нейротрансмиттеров по их действию на микроводоросли, по-видимому, согласуется с данными об их влиянии на пигменты микроводорослей. Помимо увеличения содержания жирных кислот и повышения процентного вклада полиненасыщенных жирных кислот (см. выше), ацетилхолин приводит к увеличению общего содержания хлорофиллов и каротиноидов, отражающего количество фотосинтетических единиц. В отличие от ацетилхолина, гистамин не увеличивал содержание пигментов, а повышение соотношений хлорофилл *a*/хлорофилл *b* и хлорофилл/каротиноиды, по-видимому, объясняется реакцией на стресс, вызванный гистамином. Норадреналин увеличивал общее содержание хлорофилла и каротиноидов только при самых низких тестируемых концентрациях (1 мкМ); предположительно, ингибирующий (токсический) эффект, вызываемый более высокими концентрациями норадреналина, может перекрывать стимулирующее влияние на синтез пигментов.

Дофамин снижал содержание пигментов в культуре, что согласовывалось с предположением о том, что он ускорял достижение поздних ростовых стадий культуры, снижая как синтез липидов, так и фотосинтетическую активность. Необходимо отметить возможный вклад в наблюдаемое действие

также и токсичных продуктов окисления дофамина, в частности, дофаминхрома (дофахроме). Напротив, серотонин практически не влиял на пигменты водорослей.

**Экологическое значение.** В более ранней работе [5] было установлено, что у *S. quadricauda* отсутствуют детектируемые количества эндогенных серотонина, дофамина и норадреналина. Однако в естественных водных экосистемах они продуцируются другими компонентами водных экосистем, примером которых являются бактерии [2], макроводоросли и высшие растения [1]. Водные животные, включая беспозвоночных и рыб, также образуют нейротрансмиттеры и могут выделять их в окружающую среду, особенно при травмах. Дофамин был обнаружен методом высокоэффективной жидкостной хроматографии у ракообразного *Daphnia magna*, питающегося микроводорослями (неопубликованные данные). Следовательно, влияние нейротрансмиттеров на микроводоросли, включая состав их жирных кислот и компоненты фотосистемы, можно рассматривать с точки зрения их постоянного химического взаимодействия с другими компонентами водной экосистемы. Поскольку многие компоненты водной экосистемы могут вырабатывать нейротрансмиттеры и (или) реагировать на них, нейротрансмиттеры можно рассматривать как сигналы на уровне экосистемы, или экомоны [21].

Можно рекомендовать проведение оценки концентраций нейротрансмиттеров в естественных и искусственных водоемах и их воздействия на первичных продуцентов, таких как микроводоросли. В экологическом контексте следует также отметить значительное воздействие, оказываемое человеком на концентрацию нейротрансмиттеров в водных экосистемах.

\* \* \*

Настоящая работа является частью исследовательского проекта, направленного на выяснение механизма действия нейротрансмиттеров на микроводоросли. Было изучено влияние некоторых нейротрансмиттеров на такие физиологически и биохимически важные параметры, как содержание жирных кислот и состав фотосинтетических пигментов микроводоросли *S. quadricauda*. Ацетилхолин и гистамин привели к увеличению общего содержания жирных кислот и процентного вклада полиненасыщенных кислот. Это можно интерпретировать таким образом, что эти нейротрансмиттеры, предположительно, продлевают фазу экспоненциального роста. Данное предположение согласуется с тем фактом, что ацетилхолин и, в меньшей мере, норадреналин повышали содержание пигментов микроводорослей (хлорофиллов и каротиноидов), вероятно, увеличивая скорость фотосинтеза. Что касается других протестированных нейротрансмиттеров (серотонина и дофамина), то

они ускоряли достижение поздних стадий культуры микроводорослей, при этом содержание жирных кислот снижалось, а процент насыщенных кислот увеличивался. В то время как серотонин практически не оказывал влияния на содержание компонентов фотосистемы, дофамин вызывал снижение концентраций хлорофиллов *a* и *b*, а также каротиноидов. Это указывает на уменьшение количества фотосистем в пересчете на клетку.

С точки зрения биотехнологии, могут представлять интерес как продление, так и сокращение темпа прохождения стадий развития культуры водорослей, в зависимости от того, является ли целью производство препаратов, обогащенных полиненасыщенными жирными кислотами, для медицинских или косметических целей, или разработка биотоплива на основе насыщенных жирных кислот.

С экологической точки зрения воздействие нейротрансмиттеров на состав жирных кислот микроводорослей и компоненты фотосистемы может рассматриваться в рамках химического взаимодействия между микроводорослями и другими компонентами водной экосистемы, которые продуцируют нейротрансмиттеры и выделяют их в среду.

**ФИНАНСИРОВАНИЕ.** Настоящее исследование финансировано Программой развития междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова под названием “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”, а также муниципальным правительством Шэньчжэня и университетом МГУ-ППИ в Шэньчжэне. Анализ жирных кислот липидов выполнен при поддержке Российского научного фонда (грант 23-74-00037).

**СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ.** В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

**КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ.** Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Roshchina V.V.* // *Microbial Endocrinology: Interkingdom Signaling in Infectious Disease and Health.* /Ed. M. Lyte. N.Y.: Springer Cham, 2016. V. 874. P. 25–77.
2. *Oleskin A.V., Shenderov B.A.* *Microbial Communication and Microbiota–Host Interactivity: Neurophysiological, Biotechnological, and Biopolitical Implications.* N.Y.: Nova Science Publishers, 2020. 248 p.
3. *Parsaeimehr A., Sun Z., Dou X., Chen Y.F.* // *Biotechnol. Biofuels.* 2015. V. 8. (1) P. 11. <https://doi.org/10.1186/s13068-015-0196-0>
4. *Czerniak R., Bajguz A., Jewiec P., Muszynska-Garstka M.* // *Ecohydrol. Hydrobiol.* 2003. V. 3 (2). P. 223–229.
5. *Oleskin A.V., Postnov A.L., Boyang Cao* // *J. Pharm. Nutr. Sci.* 2021. V. 11. P. 49–53. <https://doi.org/10.29169/1927-5951.2021.11.07>
6. *Oleskin A.V., Postnov A.L., Boyang Cao* // *J. Pharm. Nutr. Sci.* 2021 V. 11. P. 144–150. <https://doi.org/10.29169/1927-5951.2021.11.17>
7. *Oleskin A.V., Kirovskaya T.A., Botvinko I.V., Lysak L.V.* // *Microbiology (Moscow).* 1998. V. 67. № 3. P. 305–312.
8. *Solovchenko A., Gorelova O., Selyakh I., Pogosyan S., Baulina O., Semenova L. et al.* // *Algal Res.* 2015. V. 11. P. 399–410. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2015.04.011>.
9. *Wellburn A.* // *J. Plant. Physiol.* 1994. V. 144. P. 307–313.
10. *Kates M.* *Techniques of Lipidology: Isolation, Analysis, and Identification of Lipids,* 2nd Ed. Amsterdam: Elsevier, 1986. 464 p.
11. *Balasubramaniam V., Gunasegavan R.D., Mustar S., Lee J.C., Mohd Noh M.F.* // *Molecules.* 2021. V. 26. P. 943. <https://doi.org/10.3390/molecules26040943>
12. *Dasan Y.K., Lam M.K., Yusup S., Lim J.W., Lee K.T.* // *Sci. Total Environ.* 2019. V. 688. P. 112–128. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.181>
13. *Hu J., Meng W., Su Y., Qian C., Fu W.* // *Front. Mar. Sci.* 2023. V. 10. P. 1260709. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1260709>
14. *Masojídek J., Torzillo G., Koblížek M.* // *Handbook of Microalgal Culture: Applied Phycology and Biorechnology.* / Eds. A. Richmond, Q. Hu. Hoboken (NJ): John Wiley & Sons, 2013. P. 21–36.
15. *Piotrowska-Niczyporuk A., Bajguz A.* // *Plant Growth Regul.* 2014. V. 73. P. 57–66. <https://doi.org/10.1007/s10725-013-9867-7>
16. *Tredici M.R., Rodolfi L., Biondi N., Bassi N., Sampietro G.* // *Algal. Res.* 2016. V. 19. P. 251–263. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2016.09.005>
17. *Fabris M., Abbriano R.M., Pernice M., Sutherland D.L., Commault A.S., Hall C.C. et al.* // *Front. Plant Sci.* 2020. V. 11. P. 279. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00279>
18. *Oleskin A.V., Boyan Cao* // *Lomonosov Biol. J.* 2023. V. 78. № 3. P.146–159. <https://doi.org/10.55959/MSU0137-0952-16-78-3-10>
19. *Powell K.* // *xPharm: The Comprehensive Pharmacology Reference.* / Eds. S.G. Enna, D.B. Bylind. Amsterdam: Elsevier, 2007. P. 1–2.
20. *Roshchina V.V., Yashin V.A., Podunai Y.A.* // *Austin Environ. Sci.* 2022. V. 7. № 3. P. 107–110.
21. *Oleskin A.V., Postnov A.L.* *Neurotransmitters as Communicative Agents in Aquatic Ecosystems.* // *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2022. V. 77 № 1. P. 6–12. <https://doi.org/10.3103/S0096392522010035>

## Impact of Neurotransmitters on the Fatty Acid Composition and Photosynthetic Pigments of the Green Microalga *Scenedesmus quadricauda*

Cao Boyang<sup>a</sup>, O. B. Chivkunova<sup>b</sup>, A. E. Solovchenko<sup>b</sup>,  
E. S. Lobakova<sup>b</sup>, and A. V. Oleskin<sup>b, \*</sup>

<sup>a</sup>Shenzhen MSU-BIT University, 1 International University Park Road, Dayun New Town China, Longgang District, Shenzhen, 518172, Guangdong Province, China

<sup>b</sup>Department of Biology, Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

\*e-mail: oleskiny@yandex.ru

Apart from their functions in the nervous system of animals, neurotransmitters operate as regulatory agents and signals in diverse kingdoms of life. Some neurotransmitters at low concentrations have recently been revealed to exert specific effects on microalgae, predominantly functioning as algal growth stimulators. This article presents new data on the effects of such neurotransmitters as serotonin, norepinephrine, dopamine, histamine, and acetylcholine on the fatty acid and pigment composition of the green microalga *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. K-1149. It was established that acetylcholine and, to a lesser extent, histamine increased the total fatty acid content of *S. quadricauda* cells, whereas serotonin and dopamine decreased the fatty acid content. Acetylcholine, histamine, and norepinephrine elevated the percentage of polyunsaturated fatty acids; in contrast, serotonin and dopamine augmented the share of saturated fatty acids. Acetylcholine and, to a lesser extent, norepinephrine increased the total chlorophyll content per 1 g of dry weight in *S. quadricauda* while histamine decreased the chlorophyll content. Histamine also increased the chlorophyll *a*/chlorophyll *b* and carotenoid/chlorophyll ratios, which were decreased by dopamine. The data obtained apparently are of biotechnological and ecological interest. The stimulation of fatty acid accumulation and the increase in polyunsaturated species percentage was caused by the neurotransmitters acetylcholine and histamine at low (1-10  $\mu\text{M}$ ) concentrations, which potentially enables facilitating the biotechnological production of health-promoting preparations for therapeutic and cosmetic purposes. However, other tested neurotransmitters (dopamine and serotonin) increased the relative content of saturated fatty acids; therefore, they apparently can be used to stimulate biofuel production, since saturated fatty acid-rich lipids are advantageous raw materials for biodiesel production. The impact of neurotransmitters on microalgal fatty acid composition and photosystem components may be considered in terms of ongoing chemical interaction between microalgae and other aquatic ecosystem components that are known to produce neurotransmitters.

**Keywords:** neurotransmitters; acetylcholine; histamine; norepinephrine; dopamine; serotonin (5-hydroxytryptamine); fatty acids; PUFAs; chlorophyll; microalgae