

УДК 579.24/.26

РОЛЬ ЧУВСТВА КВОРУМА И ИНФОХИМИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ ВО ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ПРО- И МИКРОЭУКАРИОТ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

© 2025 г. Э. М. Судакова

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Российская Федерация
E-mail: bairamovaelvira@gmail.com

Поступила в редакцию 29.07.2024; после доработки 08.10.2024;
принята к публикации 12.08.2025.

В обзоре представлены ключевые знания о молекулярных взаимодействиях одноклеточных организмов. Для бактерий характерно чувство кворума (quorum sensing, QS) — способность к регулированию экспрессии генов микроорганизмами в зависимости от плотности клеточной популяции. Это, в частности, может приводить к изменению поведения и к активации факторов вирулентности. У фитопланктона есть аналогичная система: клетки продуцируют инфохимические вещества, которые могут либо повышать устойчивость реципиентов к стрессовым воздействиям, либо запускать в них программируемую гибель. В то время как бактериальные молекулы чувства кворума (quorum sensing molecules, QSM) могут активировать/ингибиовать рост клеток фитопланктона, продуцируемые последними инфохимические вещества могут влиять на состав микробного сообщества и подавлять развитие консументов. Кроме того, клетки фитопланктона могут воздействовать на QS бактерий, нарушая активность сигнальных молекул либо имитируя их.

Ключевые слова: чувство кворума, аутоиндуktörы, фитопланктон, бактерии, инфохимические вещества

В многоклеточном организме между клетками происходят тесные физические и химические контакты. Эти взаимодействия определяют их дифференцировку, метаболизм и функционирование [Brodkii, 2009]. В жизнедеятельности одноклеточных организмов межклеточные взаимодействия также важны, что впервые было показано при изучении автолюминесценции *Vibrio fischeri* [Kempner, Hanson, 1968]. Исследования продемонстрировали, что люминесценция этих бактерий активируется в ответ на появление внеклеточных секретируемых веществ, синтез которых индуцируется при высокой плотности клеток в середине логарифмической фазы [Nealson et al., 1970]. Более десяти лет потребовалось, чтобы убедиться в том, что это транскрипционно-регулируемый процесс. Так, были открыты гены, участвующие в люминесценции (*lux*-оперон) [Engebrecht, Silverman, 1984]. Исследователи выяснили, что гены *luxCDABEG* необходимы для излучения видимого света, а гены *luxI* и *luxR* участвуют в регуляции оперона, контролируя активацию/ингибицию генов люминесценции. Оказалось, что внеклеточное секретируемое вещество, активирующее люминесценцию при высокой плотности клеток, — это *N*-3-оксогексаной-L-гомосерин-лактон (3OC6-HSL) [Eberhard et al., 1981]; для его производства необходим ген *luxI*, кодирующий аутоиндуktörную синтазу. В свою очередь, *luxR* распознаёт 3OC6-HSL и, являясь транскрипционным фактором, активирует *lux*-оперон [Engebrecht, Silverman, 1984].

Постепенно сходные системы генов стали находить и у других видов бактерий, что позволило расширить представления об их жизнедеятельности. Стало ясно: бактерии производят сигнальные молекулы, которые узнаются рецепторами на поверхности клетки, проникают внутрь и влияют на транскрипцию ряда генов; это явление называется чувством кворума (quorum sensing, QS) [Fuqua et al., 1994]. Изучение межклеточных взаимодействий показало, что общение между клетками фитопланктона осуществляется инфохимическими веществами [Pohnert et al., 2007]. Поскольку водоросли и бактерии тесно сосуществуют в водной среде и совместно эволюционировали, между ними также сформировалась система взаимодействий.

В настоящее время QS бактерий является предметом активного изучения, так как это позволяет открывать новые способы борьбы с болезнетворными бактериями. При этом исследований, касающихся межклеточных взаимодействий фитопланктона, гораздо меньше. Между тем это направление важно: оно позволяет понять природу регуляции цветения одноклеточных водорослей, которые являются важным звеном трофических цепей водоёмов и биогеохимических циклов, участвуют в изменении климата, а также продуцируют половину производимого кислорода на Земле [Field et al., 1998]. Бактерии, сосуществующие с фитопланктом в водной среде, способны повлиять на их численность — повысить устойчивость к стрессовым факторам и активизировать деление клеток. С другой стороны, такие бактерии могут вызвать гибель данных водорослей, и это особенно важно учитывать при разработке методов борьбы с их токсическим цветением, представляющим опасность для животных и человека. В связи с разрозненностью и малочисленностью исследований целью данного обзора было обобщить ключевые представления о QS бактерий, инфохимических веществах фитопланктона и способах взаимодействия организмов разных доменов с помощью этих систем, а также обозначить существующие пробелы в знаниях и возможные перспективы в исследованиях.

Система чувства кворума бактерий. Чувство кворума позволяет, в зависимости от плотности популяции бактерий, дифференцированно регулировать экспрессию генов, что приводит к активации образования биоплёнок и биосинтеза необходимых ферментов и антибиотиков, а также к изменению подвижности и прикрепления. Образование биоплёнок, контролируемое QS, регулирует вирулентность бактерий, поскольку усложняет доступ антибиотиков к клеткам [Preda, Săndulescu, 2019]. В связи с этим актуальны поиск и идентификация молекул, ингибирующих QS.

Молекулы QS называют аутоиндукторами (autoinducers, AI). Их разделяют на пять основных групп (рис. 1).

- AI-1.** Характерные для грамотрицательных бактерий ацил-гомосерин-лактоны (acyl homoserine lactones, AHL) [Papenfort, Bassler, 2016]. Молекула AHL состоит из лактонного кольца и боковой ацильной цепи. Разное количество углерода в ацильной цепи (от C4 до C18) и замещающие группировки (окси- и гидрокси-) определяют большое разнообразие AHL и их специфичность. Молекулы AHL транспортируются в клетки и воспринимаются белками-рецепторами типа LuxR и CepR [Papenfort, Bassler, 2016; Slinger et al., 2019]. AHL производятся многими родами грамотрицательных бактерий, в связи с чем существуют разные AHL-синтазы, кодируемые генами *luxI* [Engebrecht, Silverman, 1984], *ainS* [Gilson et al., 1995], *hdtS* [Laue et al., 2000] и *CepI* [Slinger et al., 2019].
- PQS.** Характерный для грамотрицательных псевдомонад 2-гептил-3-гидрокси-4(1H)-хинолон (*Pseudomonas* quinolone signal). Белки, участвующие в его синтезе, составляют группу генов *PqsABCDEH* [Lin et al., 2018]. Проникая в клетку, PQS связывается с транскрипционным фактором *PqsR*, в результате чего активируются гены вирулентности, необходимые, в частности, для образования биоплёнок [Lin et al., 2018].
- DSF.** Характерное для грамотрицательных бактерий семейство диффузионных сигнальных факторов (diffusible signal factors), представляющих собой цис-2-ненасыщенные жирные кислоты [He et al., 2023]. Механизм их действия контролируется кластером

генов *rpf* (regulation of pathogenicity factor). В синтезе DSF участвуют белки *rpfF* и *rpfB*. DSF воспринимается *rpfC*, который затем активирует *rpfG* [Feng et al., 2023]. Сигналы семейства DSF стали важными факторами регуляции вирулентности и образования биоплёнок у широкого спектра бактериальных патогенов [Deng et al., 2010]. DSF показали не только внутри- и межвидовую коммуникацию, но и междоменную, в частности с грибами, растениями и насекомыми [He et al., 2023; Ryan et al., 2015], однако влияние на фитопланктон на данный момент не продемонстрировано.

4. **AI-2.** Сигнал QS, характерный как для грамотрицательных, так и для грамположительных бактерий, представляет собой группу взаимопревращающихся фуранонов, полученных из дигидрокси-2,3-пентандиона (dihydroxy-2,3-pentanedione, DPD), который подвергается ряду спонтанных перестроек. В синтезе DPD участвует консервативный для многих бактерий *luxS*-фермент [Surette et al., 1999]. Описано два типа AI-2, получаемых из DPD, — борсодержащий S-2-метил-2,3,3,4-тетрагидрокситетрагидрофуран-борат (S-THMF-борат) и неборированный R-2-метил-2,3,3,4-тетрагидрокситетрагидрофуран (R-THMF). Эти соединения свойственны разным бактериям, распознаются разными рецепторами, но являются взаимопревращающимися, что позволяет им обеспечивать межвидовое взаимодействие бактерий. S-THMF-борат распознается LuxP (*Vibrio* spp.), а R-THMF — LsrB (*Escherichia coli*, *Salmonella typhimurium*, *Bacillus anthracis* str. *ames* и *Sinorhizobium meliloti*), RbsB (*Aggregatibacter actinomycetemcomitans*) и dCANE-доменом хеморецепторов PctA и TlpQ (*Pseudomonas aeruginosa*) [Rodrigues et al., 2023].
5. **AIP.** Характерные для грамположительных бактерий аутоиндуktörные пептиды (autoinducing peptides). Схема действия AIP сходна для разных видов: пептиды синтезируются при участии разнообразных AIP-синтаз, а после подвергаются посттрансляционной модификации и секреции через ABC-рецепторы с затратой АТФ. На поверхности клетки-реципиента они распознаются гистидинкиназой, которая активируется и запускает каскад реакций, что приводит к изменению экспрессии генов, участвующих в выработке факторов вирулентности [Verbeke et al., 2017].

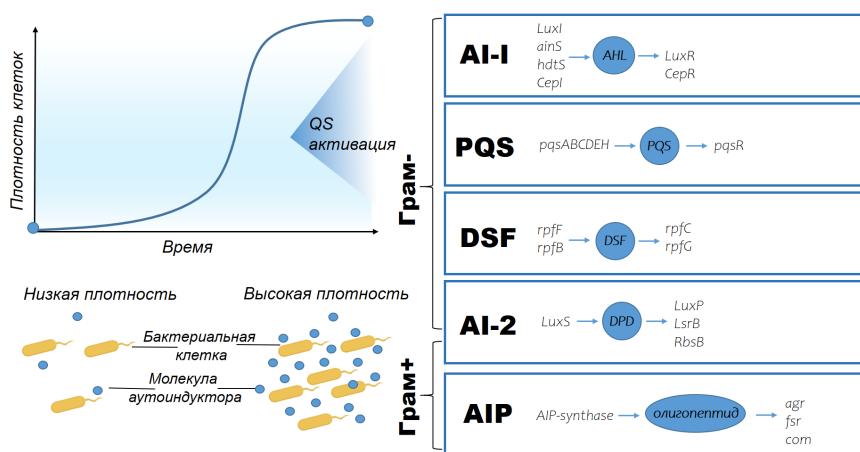


Рис. 1. Регуляция чувства кворума. Схематическое изображение активации чувства кворума (слева) и основные типы аутоиндуktörов с ключевыми генами, участвующими в их синтезе и восприятии клетками (справа). Синим кружком обозначена молекула аутоиндуktöra. AI — аутоиндуktör; AHL — ацил-гомосерин-лактон; PQS — хинолоновый сигнал псевдомонад; DSF — диффузионные сигнальные факторы; DPD — дигидрокси-2,3-пентандион; AIP — аутоиндуktörный пептид

Fig. 1. Quorum sensing regulation. Schematic representation of quorum sensing activation (left) and the main types of autoinducers with key genes involved in their synthesis and perception by cells (right). The autoinducer molecule is represented by a blue circle. AI, autoinducer; AHL, acyl homoserine lactone; PQS, *Pseudomonas* quinolone signal; DSF, diffusible signal factors; DPD, dihydroxy-2,3-pentanedione; AIP, autoinducing peptide

Разнообразие молекул чувства кворума (quorum sensing molecules, QSM) обеспечивает не только внутривидовое взаимодействие, но и межвидовое. AI-2 участвуют в передаче сигнала между разными классами бактерий — между грамположительными и грамотрицательными. Более того, показано, что грамотрицательные бактерии могут регулировать метаболизм разными AI. Так, установлено, что эпибионты *Trichodesmium* используют QS для усиления поглощения фосфатов с помощью щелочных фосфатаз, что регулируется AI-1; продукция AI-2 приводит к снижению поглощения фосфатов [Van Mooy et al., 2012].

Инфохимические вещества фитопланктона. Наиболее изученными сигнальными молекулами фитопланктона являются оксилипины — короткоцепочечные полиненасыщенные альдегиды (polyunsaturated aldehydes, PUA) и другие продукты распада оксигенированных жирных кислот (рис. 2). На данный момент среди PUA изучают декадиеналь, декатриеналь, октадиеналь, октатриеналь и гептадиеналь [Cutignano et al., 2006; Wichard et al., 2005]. Помимо диатомей, их способны производить гаптофитовые водоросли [Hansen et al., 2004] и хризофитовые [Rashash et al., 1995]. Продукция PUA возрастает при нарушении мембраны после поедания консументами, а также на стационарной фазе роста, при высокой плотности клеток. PUA являются защитой от консументов, регулируют состав бактериального сообщества в фикосфере микроводорослей и участвуют в их стрессовых реакциях — повышают адаптацию либо приводят к программируемой гибели клетки.

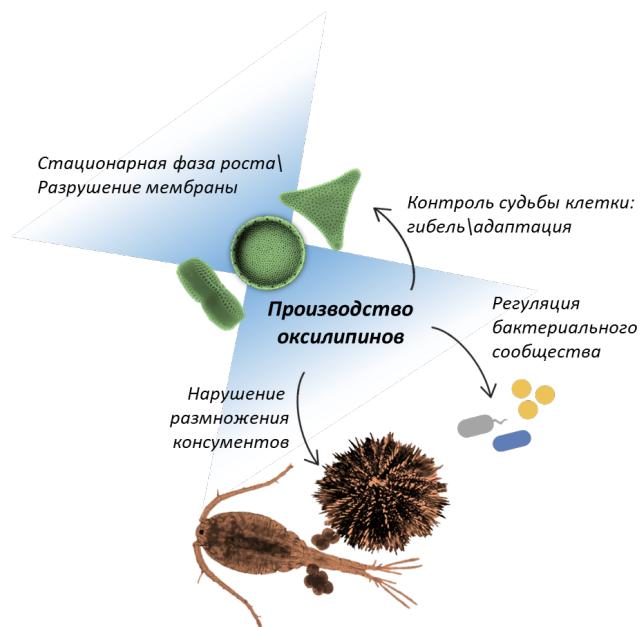


Рис. 2. Эффекты воздействия оксилипинов, производимых диатомовыми водорослями, на организмы, которые сосуществуют с ними в окружающей среде

Fig. 2. Effects of oxylipins produced by diatoms on co-existing organisms in the environment

Было выяснено, что при потреблении копеподами в пищу клеток диатомовых водорослей происходит повреждение клеточной и хлоропластной мембранны последних, в результате чего высвобождаются полиненасыщенные жирные кислоты. Окисление и расщепление жирных кислот (с помощью фосфолипаз и гликолипаз) обусловливало образование PUA [Cutignano et al., 2006; Pohnert, 2002], которое оказывало тератогенное действие на копепод [Caldwell et al., 2002; Ianora et al., 2004] и вызывало нарушение эмбрионального развития [Miralto et al., 1999]. Также было установлено, что PUA инициировали расщепление эмбрионов морского ежа, полихет и асцидий [Lettieri et al., 2015; Ruocco et al., 2019].

Оксилипины были открыты как защита фитопланктона от поедания консументами, но в ходе исследований выяснилось, что экологическая значимость этих веществ гораздо выше. Не только действуя как внутривидовой сигнал, но и оказывая влияние на разные виды фитопланктона, оксилипины участвуют в формировании структуры сообщества водоёмов.

Определено, что продуцирование PUA увеличивается с возрастом культуры и при дефиците нутриентов [Ribalet et al., 2007; Vidoudez, Pohnert, 2008]. Показано, что для продукции PUA обязательно не одно лишь механическое разрушение клеточной мембраны (как в случае поедания копеподами): на заключительных стадиях цветения *Skeletonema marinoi* продукция PUA коррелировала с численностью и скоростью лизиса клеток [Ribalet et al., 2014]. Выявлено, что PUA, продуцируемые клетками диатомей, могут влиять на деление других видов фитопланктона — гаптофитовых, хризофитовых и динофитовых водорослей [Pichierri et al., 2016; Ribalet et al., 2007]. Кроме того, PUA участвуют в контроле численности и метаболической активности окружающих клетку фитопланктона бактерий [Ribalet et al., 2008].

В стрессовых условиях зарегистрировано производство клетками фитопланктона альдегида (2E,4E/Z)-декадиеналя (decadienal, DD) [Pohnert, 2002]. Воздействие высоких концентраций DD запускает внутриклеточный сигналинг с помощью оксида азота (NO), что приводит к программируемой гибели клеток [Vardi et al., 2006]. Но продемонстрирован и другой эффект: при низком содержании DD активируется каскад реакций, повышающих устойчивость диатомей к стрессовым условиям, в том числе к высоким концентрациям DD [Dolch et al., 2017; Vardi et al., 2006].

Взаимодействие между бактериями и фитопланктом. Изучение механизмов взаимодействия между бактериями и фитопланктомом имеет практическую значимость: его результаты важны, например, для применения при очистке сточных вод и водоёмов от цветения [Wu et al., 2022]. Кроме того, исследователи ведут поиск веществ, ингибирующих QS, для эффективного лечения заболеваний, которые вызваны штаммами бактерий с множественной лекарственной устойчивостью [Pacheco et al., 2021; Ćirić et al., 2019].

Главным местом взаимодействия клеток микроводорослей и бактерий является фикосфера (рис. 3). Это пространство вокруг клетки фитопланктона, в котором концентрация питательных веществ и вторичных метаболитов выше, чем в окружающей среде [Seymour et al., 2017].

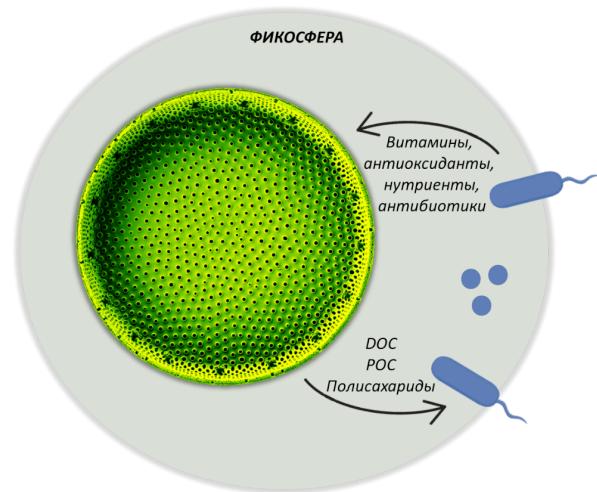


Рис. 3. Схема взаимодействия микроводорослей и бактерий в фикосфере (DOC — растворённый органический углерод; POC — твёрдый органический углерод)

Fig. 3. Scheme of interaction of microalgae and bacteria in the phycosphere (DOC, dissolved organic carbon; POC, particulate organic carbon)

Взаимодействия между бактериями и клетками водорослей могут быть самыми разными — от мутуализма до паразитизма [Amin et al., 2012]. В своём обзоре мы рассмотрим аспекты взаимодействий, связанных непосредственно с QS бактерий и с инфохимическими веществами фитопланктона.

Регуляция альгицидной активности бактерий. Идея о том, что взаимодействие бактерий и микроводорослей обусловлено QS, подтверждается тем, что при анализе метагеномных данных активно развивающейся популяций фитопланктона в водоёме были обнаружены бактериальные последовательности генов, которые участвуют в синтезе аутоиндукторов [Huang et al., 2018]. В таких условиях QS может быть направлено на защиту бактерии от антибактериальных соединений, продуцируемых активно делящимися клетками фитопланктона, а также на обеспечение поступления дополнительных питательных веществ, получаемых из мёртвых клеток водорослей. Кроме того, появление самих соединений, высвобождаемых при разложении клеток фитопланктона, может являться стимулом к запуску QS у бактерий. Известно, в частности, что клетки *Phaeobacter gallaeciensis* штамма BS107, сосуществующие с *Emiliania huxleyi*, в период экспоненциальной фазы роста кокколитофорид снабжают их фитогормоном ауксином (стимулятором роста), а также защищают от патогенов, вырабатывая антибиотики. В свою очередь, *E. huxleyi* вырабатывает диметилсульфониопропионат (dimethylsulfoniopropionate, DMSP), который бактерии используют как источник серы. В стационарной фазе роста, когда в среде оказываются продукты распада водорослей, например *n*-кумаровая кислота, метаболизм *P. gallaeciensis* изменяется в ответ на продукцию альгицидных веществ (в данном случае розеобактерицидов) [Seyedsayamdst et al., 2011]. Флавобактерия *Kordia algicida* также использует QS для контроля альгицидной активности. Так, клетки этого вида, достигая высокой численности, продуцировали альгицидную протеазу, влияющую на представителей родов *Skeletonema*, *Thalassiosira* и *Phaeodactylum* [Paul, Pohnert, 2011]. Однако в этой же работе было выявлено, что продуцируемый альгицид не влиял на *Chaetoceros didymus*. Дальнейшее исследование показало, что *C. didymus* высвобождает собственные протеазы, которые при обнаружении белков *K. algicida* могут служить средством химической защиты [Paul, Pohnert, 2013]. Механизм активации продукции альгицидного вещества с помощью QS описан на *Aeromonas* [Guo et al., 2016] и *Ponticoccus* [Chi et al., 2017], а также на *Bacillus subtilis* [Zhang et al., 2020].

Влияние молекул чувства кворума на клетки фитопланктона. Сами QSM бактерий могут быть стрессовым фактором для фитопланктона, поскольку они приводят к накоплению липидов и к незначительному снижению биомассы, как было показано у *Chlorophyta* sp. [Zhang et al., 2018]. Культивирование *Chlorella sorokiniana* с бактериальными QSM, в частности с AHL, обусловливало повышение биомассы водорослей, а также значительное увеличение содержания липидов и белков [Das et al., 2019]. Обнаружено, что морские изоляты *Roseobacter* производят AHL, а некоторые из них способны ингибировать деление диатомеи *Skeletonema costatum* [Ziesche et al., 2015]. Возможна спонтанная перегруппировка AHL с образованием тетрамоновых кислот (tetramic acids, TA) [Stock et al., 2019]. Показано высокое разнообразие образуемых TA, которые обладают антибактериальной, противогрибковой, противовирусной [Jiang et al., 2020] и альгицидной активностью. Отмечено, что продукт перегруппировки оксо-C12-AHL (TA12) подавляет деление и фотосинтез *Phaeodactylum tricornutum* [Stock et al., 2019]. Также на *Seminavis robusta* был установлен эффект TA14 (оксо-C14-HSL) [Stock et al., 2020]. Однако C14-HSL усиливал деление клеток *S. robusta*. Транскриптомный анализ продемонстрировал, что механизм влияния C14-HSL и оксо-C14-HSL заключается в активировании экспрессии генов, участвующих в передаче внутриклеточных сигналов, и в изменении экспрессии генов — регуляторов клеточного цикла у диатомей. Менялся также липидный обмен, в связи с чем исследователи предположили, что *S. robusta* может использовать AHL (C14-HSL) в качестве внешнего источника энергии [Stock et al., 2020].

Сильное токсичное воздействие на фитопланктон оказывают хинолоны. Показано, что пентилхинолон, выделенный из *Alteromonas* sp. KNS-16, подавлял развитие вызывающей токсичное цветение микроводоросли *Heterosigma akashiwo* [Cho, 2012]. Морские бактерии *Pseudoalteromonas piscicida* производят гептилхинолон, который токсичен для *E. huxleyi*.

в малой концентрации (1 мкМ) [Harvey et al., 2016]. Механизм его влияния на разные виды фитопланктона несколько различается. При воздействии на *E. huxleyi* гептилхинолон нарушал фотосинтез, ингибируя фотосистему II и цитохром b6f [Harvey et al., 2016]; также он ингибирировал клеточный цикл и репарацию ДНК [Pollara et al., 2021]. У зелёной водоросли *Dunaliella tertiolecta* фотосинтез ингибирировался за счёт инактивации фотосистемы II, а у диатомеи *P. tricornutum* соединение препятствовало транспорту электронов посредством блокирования комплекса цитохрома b6f [Dow et al., 2020]. Отмечен также положительный эффект гептилхинолона на *E. huxleyi* — выработка устойчивости к вирусной инфекции [Pollara et al., 2021].

Влияние фитопланктона на чувство кворума бактерий. Некоторые виды фитопланктона способны имитировать бактериальный сигнал, что приводит к подавлению QS (табл. 1). Этот механизм называется тушением чувства кворума (quorum quenching, QQ) [Sikdar, Elias, 2020].

Таблица 1. Система тушения чувства кворума у фитопланктона

Table 1. Quorum quenching system in phytoplankton

Продуцент	Соединение	Эффект на реципиента	Ссылка
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	Не идентифицировано	Активация QS у <i>Sinorhizobium meliloti</i>	Teplitski et al., 2004
	Не идентифицировано, с лактонным кольцом	Действие на СерR-рецепторы QS у <i>Aeromonas veronii</i> — снижение биоплёнкообразования	Rajamani et al., 2011
	Люмихром	Активация QS у <i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Rajamani et al., 2008
<i>Asterionellopsis glacialis</i>	Розмариновая кислота	Ингибирование подвижности и образование биоплёнок у <i>Roseobacter</i>	Fei et al., 2020
<i>Anabaena</i> sp.	Ацилаза	Разрушение AHL	Romero et al., 2008
<i>Nitzschia cf. pellucida</i>	Галоксипероксидаза	Разрушение AHL	Sygras et al., 2014

Клетки зелёной водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* при длительном культивировании продуцируют ряд соединений, имитирующих AHL путём стимуляции рецепторов QS LasR или СерR. Воздействие такого имитатора (частично очищенного, с неидентифицированной химической природой) на клетки *S. meliloti* при их низкой численности изменяло протеом бактерии в сходной степени с изменением протеома под влиянием истинных AHL [Teplitski et al., 2004]. Использование фермента лактоназы ингибирует действие на СерR-рецепторы *Aeromonas veronii* миметика *C. reinhardtii*, что позволяет предположить, что имитирующее QS соединение, продуцируемое этим видом, имеет лактонное кольцо с амидной связью, как и бактериальные AHL [Rajamani et al., 2011]. В другом исследовании показано, что клетки *C. reinhardtii* продуцируют рибофлавин, который затем образует люмихром, способный стимулировать рецепторы LasR у *P. aeruginosa* [Rajamani et al., 2008].

Бактерии группы *Roseobacter* колонизируют фикосферу и являются симбионтами диатомеи *Asterionellopsis glacialis*. Последняя, в свою очередь, с помощью имитаторов QSM может запускать реакцию ингибирования подвижности бактерий и образования биоплёнок [Fei et al., 2020]. Розмариновая кислота, производимая *A. gracialis*, может способствовать колонизации бактериями фикосферы, нарушая их подвижность [Fei et al., 2020].

У нитчатых цианобактерий *Anabaena* sp. обнаружена AHL-ацилазная активность и гены, кодирующие ацилазу (гомологичные последовательности гена, кодирующего ацилазу, найдены также у *Nostoc punctiforme*, *Gloeobacter violaceus* и *Synechocystis* sp.). Вероятно, её продукция позволяет избегать вмешательства внешних сигналов в собственную сигнальную систему или даёт возможность влиять на другие организмы [Romero et al., 2008].

Диатомовая водоросль *Nitzschia* cf. *pellucida* способна разрушать AHL, производя галогенирование бромом оксо-AHL, которое приводит к гидролизу ацильной и лактонной части соединения [Syrgas et al., 2014]. Предполагают, что данный механизм доступен многим диатомеям, но это требует дополнительного изучения. Биоинформационный поиск позволил выяснить, что в геноме у диатомеи *Fragilariaopsis cylindrus* есть ген-кандидат, кодирующий галоксипероксидазу, которая может ингибировать QS бактерий посредством галогенирования ацильных цепей AHL [Amin et al., 2012]. Таким образом, диатомовые водоросли могут разрушать AHL, тем самым ингибируя не только альгицидные эффекты, но и изменения, обусловленные QS у бактерий.

Влияние оксилипинов фитопланктона на клетки бактерий. Показано, что состав бактериального сообщества в фикосфере зависит от стадии роста клеток водорослей и связан, возможно, с высвобождением вторичных метаболитов. Исследователи наблюдали различное воздействие оксилипинов на разные штаммы бактерий, изолированных во время активного развития популяции *S. marinoi*. Эти соединения могли как стимулировать, так и ингибировать деление [Ribalet et al., 2008]. Тем не менее в ряде работ зависимости между бактериальным разнообразием и производством PUA обнаружено не было [Eastabrook et al., 2020; Paul et al., 2012]. Вероятно, оксилипины являются не единственным, но всё же важным фактором во взаимодействии водорослей и бактерий. В недавней статье показано, что *Cyclotella cryptica* изменяет профиль PUA в зависимости от сокультивируемых бактерий [Hernanz-Torrijos et al., 2023].

Перспективы исследований. Химические взаимодействия между одноклеточными организмами изучают в основном *in vitro*, и это, несомненно, основа анализа природных явлений. Безусловно, такой подход позволяет обнаружить ряд веществ, ответственных за клеточный сигналинг, и ключевые принципы взаимодействия клеток. В лабораторных условиях мы можем моделировать определённые процессы для исследования клеточных реакций, изучать изменение экспрессии генов под влиянием различных инфохимических веществ, выделять новые соединения из клеток, анализировать генно-инженерными подходами влияние «включения» и «выключения» генов, участвующих в синтезе целевых соединений. Однако «в пробирке» невозможно смоделировать все экологические факторы, действующие на организм, и, соответственно, получить все возможные реакции клетки. Вопросов остаётся немало. Среди них, например, такие: как микробиом фикосферы водоросли влияет на её реакцию на изменения окружающей среды и какие концентрации инфохимических веществ достаточны, чтобы передавать сигналы в водной толще? Для понимания роли бактерий в механизмах развития популяции фитопланктона необходимо, чтобы наряду с междисциплинарными лабораторными исследованиями проводились комплексные исследования *in vivo* — метагеномные (для определения бактерий, ассоциированных с разными видами фитопланктона), метатранскриптомные (они позволяют понять клеточные реакции на изменение условий окружающей среды) и метаболомные (для обнаружения индуцированных сигнальных веществ).

Понимание процессов клеточных взаимодействий позволяет расширить фундаментальные знания о развитии популяции фитопланктона, которые при этом могут быть применены на практике. Во-первых, в биотехнологии важным является вопрос получения стабильно большой биомассы одноклеточных водорослей. Понимание механизмов регуляции численности откроет соответствующие возможности. Во-вторых, метаболиты фитопланктона — это источник биоактивных веществ, в частности для производства новых антибиотиков [Pradhan, Ki, 2022].

В свою очередь, вещества бактериального происхождения могут быть использованы для видоспецифического уничтожения водорослей при застое водяных, что особенно актуально для избавления от токсического цветения водорослей [Sun et al., 2018].

Заключение. Молекулярное взаимодействие между одноклеточными организмами в водных экосистемах важно как для процессов конкуренции, так и для кооперации клеток внутри популяции. На сегодняшний день известно большое разнообразие продуцируемых клетками сигнальных молекул, которые обеспечивают не только внутри- и межвидовое взаимодействие, но и взаимодействие между про- и микроэукариотами. Quorum sensing (QS) бактерий позволяет им заселять фикосферу микроводорослей и влиять на их жизнедеятельность. Известно, что продуцирование альгицидных веществ является кворум-зависимым механизмом и может регулировать развитие популяции фитопланктона. Микроводоросли также способны регулировать развитие бактерий с помощью своих инфохимических веществ и вмешиваться в QS бактерий, разрушая или имитируя их аутоиндукторы. До сих пор мало изучен вопрос о распространении тушения чувства кворума у разных видов фитопланктона. Также недостаточно проанализированы механизмы воздействия оксилипинов на микробное сообщество фикосферы. Множество открытых вопросов указывает на необходимость дальнейших исследований, ориентированных на определение принципов существования организмов в экосистеме и адаптации клеток к различным условиям, а также на поиск веществ для борьбы с патогенными бактериями и вредоносными цветениями фитопланктона.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ЛИ СО РАН № 0279-2021-0008 (№ 121032300186-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Amin S. A., Parker M. S., Armbrust E. V. Interactions between diatoms and bacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2012, vol. 76, no. 3, pp. 667–684. <https://doi.org/10.1128/mmbr.00007-12>
2. Brodskii V. Y. The cell theory. Progress in studies on cell-cell communications. *Russian Journal of Developmental Biology*, 2009, vol. 40, iss. 5, pp. 255–263. <https://doi.org/10.1134/S1062360409050014>
3. Caldwell G. S., Olive P. J. W., Bentley M. G. Inhibition of embryonic development and fertilization in broadcast spawning marine invertebrates by water soluble diatom extracts and the diatom toxin 2-trans,4-trans decadienol. *Aquatic Toxicology*, 2002, vol. 60, iss. 1–2, pp. 123–137. [https://doi.org/10.1016/s0166-445x\(01\)00277-6](https://doi.org/10.1016/s0166-445x(01)00277-6)
4. Chi W., Zheng L., He C., Han B., Zheng M., Gao W., Sun C., Zhou G., Gao X. Quorum sensing of microalgae associated marine *Ponticoccus* sp. PD-2 and its algicidal function regulation. *AMB Express*, 2017, vol. 7, art. no. 59 (10 p.). <https://doi.org/10.1186/s13568-017-0357-6>
5. Cho J. Y. Algicidal activity of marine *Alteromonas* sp. KNS-16 and isolation of active compounds. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 2012, vol. 76, iss. 8, pp. 1452–1458. <https://doi.org/10.1271/bbb.120102>
6. Cutignano A., d’Ippolito G., Romano G., Lamari N., Cimino G., Febbraio F., Nucci R., Fontana A. Chloroplastic glycolipids fuel aldehyde biosynthesis in the marine diatom *Thalassiosira rotula*. *Chem-BioChem*, 2006, vol. 7, iss. 3, pp. 450–456. <https://doi.org/10.1002/cbic.200500343>
7. Das S., Das S., Ghargrekar M. M. Quorum-sensing mediated signals: A promising multi-functional modulators for separately enhancing algal yield and power generation in microbial fuel cell. *Bioresource Technology*, 2019, vol. 294, art. no. 122138 (8 p.). <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.122138>
8. Deng Y., Wu J., Eberl L., Zhang L.-H. Structural and functional characterization of diffusible signal factor family quorum-sensing signals produced by members of the *Burkholderia cepacia* complex. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, vol. 76, no. 14, pp. 4675–4683. <https://doi.org/10.1128/aem.00480-10>
9. Dolch L. J., Lupette J., Tourcier G.,

- Bedhomme M., Collin S., Magneschi L., Conte M., Seddiki K., Richard C., Corre E., Fourage L., Laeuffer F., Richards R., Reith M., Rébeillé F., Jouhet J., McGinn P., Maréchal E. Nitric oxide mediates nitrite-sensing and acclimation and triggers a remodeling of lipids. *Plant Physiology*, 2017, vol. 175, iss. 3, pp. 1407–1423. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01042>
10. Dow L., Stock F., Peltekis A., Szamosvári D., Prothiwa M., Lapointe A., Böttcher T., Bailleul B., Vyverman W., Kroth P. G., Lepetit B. The multifaceted inhibitory effects of an alkylquinolone on the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Chem-BioChem*, 2020, vol. 21, iss. 8, pp. 1206–1216. <https://doi.org/10.1002/cbic.201900612>
11. Eastabrook C. L., Whitworth P., Robinson G., Caldwell G. S. Diatom-derived polyunsaturated aldehydes are unlikely to influence the microbiota composition of laboratory-cultured diatoms. *Life*, 2020, vol. 10, iss. 3, art. no. 29 (14 p.). <https://doi.org/10.3390/life10030029>
12. Eberhard A., Burlingame A. L., Eberhard C., Kenyon G. L., Nealson K. H., Oppenheimer N. J. Structural identification of autoinducer of *Photobacterium fischeri* luciferase. *Biochemistry*, 1981, vol. 20, iss. 9, pp. 2444–2449. <https://doi.org/10.1021/bi00512a013>
13. Engebrecht J., Silverman M. Identification of genes and gene products necessary for bacterial bioluminescence. *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1984, vol. 81, no. 13, pp. 4154–4158. <https://doi.org/10.1073/pnas.81.13.4154>
14. Fei C., Ochsenkühn M. A., Shibli A. A., Isaac A., Wang C., Amin S. A. Quorum sensing regulates ‘swim-or-stick’ lifestyle in the phycosphere. *Environmental Microbiology*, 2020, vol. 22, iss. 11, pp. 4761–4778. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15228>
15. Feng Y.-M., Long Z.-Q., Xiang H.-M., Ran J.-N., Zhou X., Yang S. Research on diffusible signal factor-mediated quorum sensing in *Xanthomonas*: A mini-review. *Molecules*, 2023, vol. 28, iss. 2, art. no. 876 (12 p.). <https://doi.org/10.3390/molecules28020876>
16. Field C. B., Behrenfeld M. J., Randerson J. T., Falkowski P. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 1998, vol. 281, iss. 5374, pp. 237–240. <https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237>
17. Fuqua W. C., Winans S. C., Greenberg E. P. Quorum sensing in bacteria: The LuxR-LuxI family of cell density-responsive transcriptional regulators. *Journal of Bacteriology*, 1994, vol. 176, no. 2, pp. 269–275. <https://doi.org/10.1128/jb.176.2.269-275.1994>
18. Gilson L., Kuo A., Dunlap P. V. AinS and a new family of autoinducer synthesis proteins. *Journal of Bacteriology*, 1995, vol. 177, no. 23, pp. 6946–6951. <https://doi.org/10.1128/jb.177.23.6946-6951.1995>
19. Guo X., Liu X., Wu L., Pan J., Yang H. The algicidal activity of *Aeromonas* sp. strain GLY-2107 against bloom-forming *Microcystis aeruginosa* is regulated by *N*-acyl homoserine lactone-mediated quorum sensing. *Environmental Microbiology*, 2016, vol. 18, pp. 3867–3883. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13346>
20. Hansen E., Ernstsén A., Eilertsen H. C. Isolation and characterization of a cytotoxic polyunsaturated aldehyde from the marine phytoplankton *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerheim. *Toxicology*, 2004, vol. 199, iss. 2–3, pp. 207–217. <https://doi.org/10.1016/j.tox.2004.02.026>
21. Harvey E. L., Deering R. W., Rowley D. C., El Gamal A., Schorn M., Moore B. S., Johnson M. D., Mincer T. J., Whalen K. E. A bacterial quorum-sensing precursor induces mortality in the marine coccolithophore, *Emiliania huxleyi*. *Frontiers in Microbiology*, 2016, vol. 7, art. no. 59 (12 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00059>
22. He Y.-W., Deng Y., Miao Y., Chatterjee S., Tran T. M., Tian J., Lindow S. DSF-family quorum sensing signal-mediated intraspecies, interspecies, and inter-kingdom communication. *Trends in Microbiology*, 2023, vol. 31, iss. 1, pp. 36–50. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2022.07.006>
23. Hernanz-Torrijos M., Ortega M. J., Úbeda B., Bartual A. Polyunsaturated aldehydes profile in the diatom *Cyclotella cryptica* is sensitive to changes in its phycosphere bacterial assemblages. *Marine Drugs*, 2023, vol. 21, iss. 11, art. no. 571 (21 p.). <https://doi.org/10.3390/md21110571>
24. Huang X., Zhu J., Cai Z., Lao Y., Jin H., Yu K., Zhang B., Zhou J. Profiles of quorum sensing (QS)-related sequences in phycospheric microorganisms during a marine dinoflagellate bloom, as determined by a metagenomic approach. *Microbiological Research*, 2018, vol. 217, pp. 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.08.015>

25. Ianora A., Miraldo A., Poulet S. A., Carotenuto Y., Buttino I., Romano G., Casotti R., Pohnert G., Wichard T., Colucci-D'Amato L., Terrazzano G., Smetacek V. Aldehyde suppression of copepod recruitment in blooms of a ubiquitous planktonic diatom. *Nature*, 2004, vol. 429, pp. 403–407. <https://doi.org/10.1038/nature02526>
26. Jiang M., Chen S., Li J., Liu L. The biological and chemical diversity of tetramic acid compounds from marine-derived microorganisms. *Marine Drugs*, 2020, vol. 18, iss. 2, art. no. 114 (43 p.). <https://doi.org/10.3390/MD18020114>
27. Kempner E. S., Hanson F. E. Aspects of light production by *Photobacterium fischeri*. *Journal of Bacteriology*, 1968, vol. 95, no. 3, pp. 975–979. <https://doi.org/10.1128/JB.95.3.975-979.1968>
28. Laue B. E., Jiang Y., Chhabra S. R., Jacob S., Stewart G. S. A. B., Hardman A., Downie J. A., O'Gara F., Williams P. The biocontrol strain *Pseudomonas fluorescens* F113 produces the *Rhizobium* small bacteriocin, *N*-(3-hydroxy-7-cis-tetradecenoyl)homoserine lactone, via HdtS, a putative novel *N*-acylhomoserine lactone synthase. *Microbiology*, 2000, vol. 146, iss. 10, pp. 2469–2480. <https://doi.org/10.1099/00221287-146-10-2469>
29. Lettieri A., Esposito R., Ianora A., Spagnuolo A. *Ciona intestinalis* as a marine model system to study some key developmental genes targeted by the diatom-derived aldehyde decadienal. *Marine Drugs*, 2015, vol. 13, iss. 3, pp. 1451–1465. <https://doi.org/10.3390/MD13031451>
30. Lin J., Cheng J., Wang Y., Shen X. The *Pseudomonas* quinolone signal (PQS): Not just for quorum sensing anymore. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 2018, vol. 8, art. no. 230 (9 p.). <https://doi.org/10.3389/fcimb.2018.00230>
31. Miraldo A., Barone G., Romano G., Poulet S. A., Ianora A., Russo G. L., Buttino I., Mazzarella G., Laabir M., Cabrini M., Giacobbe M. G. The insidious effect of diatoms on copepod reproduction. *Nature*, 1999, vol. 402, pp. 173–176. <https://doi.org/10.1038/46023>
32. Nealon K. H., Platt T., Hastings J. W. Cellular control of the synthesis and activity of the bacterial luminescent system. *Journal of Bacteriology*, 1970, vol. 104, no. 1, pp. 313–322. <https://doi.org/10.1128/JB.104.1.313-322.1970>
33. Pacheco T., Gomes A. E. I., Siqueira N. M. G., Assoni L., Darrieux M., Venter H., Fer- raz L. F. C. SdiA, a quorum-sensing regulator, suppresses fimbriae expression, biofilm formation, and quorum-sensing signaling molecules production in *Klebsiella pneumoniae*. *Frontiers in Microbiology*, 2021, vol. 12, art. no. 597735 (15 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.597735>
34. Papenfort K., Bassler B. L. Quorum sensing signal-response systems in gram-negative bacteria. *Nature Reviews Microbiology*, 2016, vol. 14, pp. 576–588. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.89>
35. Paul C., Pohnert G. Induction of protease release of the resistant diatom *Chaetoceros didymus* in response to lytic enzymes from an algicidal bacterium. *PLoS One*, 2013, vol. 8, iss. 3, art. no. e57577 (7 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057577>
36. Paul C., Pohnert G. Interactions of the algicidal bacterium *Kordia algicida* with diatoms: Regulated protease excretion for specific algal lysis. *PLoS One*, 2011, vol. 6, iss. 6, art. no. e21032 (8 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021032>
37. Paul C., Reunamo A., Lindehoff E., Bergkvist J., Mausz M. A., Larsson H., Richter H., Wängberg S.-Å., Leskinen P., Båmstedt U., Pohnert G. Diatom derived polyunsaturated aldehydes do not structure the planktonic microbial community in a mesocosm study. *Marine Drugs*, 2012, vol. 10, iss. 4, pp. 775–792. <https://doi.org/10.3390/MD10040775>
38. Pichieri S., Pezzolesi L., Vanucci S., Totti C., Pistocchi R. Inhibitory effect of polyunsaturated aldehydes (PUAs) on the growth of the toxic benthic dinoflagellate *Ostreopsis* cf. *ovata*. *Aquatic Toxicology*, 2016, vol. 179, pp. 125–133. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2016.08.018>
39. Pohnert G. Phospholipase A₂ activity triggers the wound-activated chemical defense in the diatom *Thalassiosira rotula*. *Plant Physiology*, 2002, vol. 129, iss. 1, pp. 103–111. <https://doi.org/10.1104/PP.010974>
40. Pohnert G., Steinke M., Tollrian R. Chemical cues, defense metabolites and the shaping of pelagic interspecific interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 2007, vol. 22, iss. 4, pp. 198–204. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.01.005>
41. Pollara S. B., Becker J. W., Nunn B. L., Boiteau R., Repeta D., Mudge M. C., Downing G., Chase D., Harvey E. L., Whalen K. E. Bacterial quorum-sensing signal arrests phytoplankton cell division

- and impacts virus-induced mortality. *mSphere*, 2021, vol. 6, no. 3, art. no. e00009-21 (17 p.). <https://doi.org/10.1128/mSphere.00009-21>
42. Pradhan B., Ki J.-S. Phytoplankton toxins and their potential therapeutic applications: A journey toward the quest for potent pharmaceuticals. *Marine Drugs*, 2022, vol. 20, iss. 4, art. no. 271 (24 p.). <https://doi.org/10.3390/md20040271>
43. Preda V. G., Săndulescu O. Communication is the key: Biofilms, quorum sensing, formation and prevention. *Discoveries*, 2019, vol. 7, no. 3, art. no. e100 (11 p.). <https://doi.org/10.15190/d.2019.13>
44. Rajamani S., Bauer W. D., Robinson J. B., Farrow III J. M., Pesci E. C., Teplitski M., Gao M., Sayre R. T., Phillips D. A. The vitamin riboflavin and its derivative lumichrome activate the LasR bacterial quorum-sensing receptor. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2008, vol. 21, no. 9, pp. 1184–1192. <https://doi.org/10.1094/mpmi-21-9-1184>
45. Rajamani S., Teplitski M., Kumar A., Krediet C. J., Sayre R. T., Bauer W. D. N-acyl homoserine lactone, AiiA, inactivation of quorum-sensing agonists produced by *Chlamydomonas reinhardtii* (Chlorophyta) and characterization of *aiiA* transgenic algae. *Journal of Phycology*, 2011, vol. 47, iss. 5, pp. 1219–1227. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01049.x>
46. Rashash D. M. C., Dietrich A. M., Hoehn R. C., Parker B. C. The influence of growth conditions on odor-compound production by two chrysophytes and two cyanobacteria. *Water Science and Technology*, 1995, vol. 31, iss. 11, pp. 165–172. [https://doi.org/10.1016/0273-1223\(95\)00472-Y](https://doi.org/10.1016/0273-1223(95)00472-Y)
47. Ribalet F., Bastianini M., Vidoudez C., Acri F., Berge J., Ianora A., Miralto A., Pohnert G., Romano G., Wichard T., Casotti R. Phytoplankton cell lysis associated with polyunsaturated aldehyde release in the northern Adriatic Sea. *PLoS One*, 2014, vol. 9, iss. 1, art. no. e85947 (10 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085947>
50. Ribalet F., Berge J. A., Ianora A., Casotti R. Growth inhibition of cultured marine phytoplankton by toxic algal-derived polyunsaturated aldehydes. *Aquatic Toxicology*, 2007, vol. 85, iss. 3, pp. 219–227. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2007.09.006>
49. Ribalet F., Intertaglia L., Lebaron P., Casotti R. Differential effect of three polyunsaturated aldehydes on marine bacterial isolates. *Aquatic Toxicology*, 2008, vol. 86, iss. 2, pp. 249–255. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2007.11.005>
50. Ribalet F., Wichard T., Pohnert G., Ianora A., Miralto A., Casotti R. Age and nutrient limitation enhance polyunsaturated aldehyde production in marine diatoms. *Phytochemistry*, 2007, vol. 68, iss. 15, pp. 2059–2067. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.05.012>
51. Rodrigues M. V., Kis P., Xavier K. B., Ventura M. R. Synthesis and potential of Autoinducer-2 and analogs to manipulate inter-species quorum sensing. *Israel Journal of Chemistry*, 2023, vol. 63, iss. 5–6, art. no. e202200091 (28 p.). <https://doi.org/10.1002/ijch.202200091>
52. Romero M., Diggle S. P., Heeb S., Cámara M., Otero A. Quorum quenching activity in *Anabaena* sp. PCC 7120: Identification of AiiC, a novel AHL-acylase. *FEMS Microbiology Letters*, 2008, vol. 280, iss. 1, pp. 73–80. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2007.01046.x>
53. Ruocco N., Annunziata C., Ianora A., Libralato G., Manfra L., Costantini S., Costantini M. Toxicity of diatom-derived polyunsaturated aldehyde mixtures on sea urchin *Paracentrotus lividus* development. *Scientific Reports*, 2019, vol. 9, art. no. 517 (9 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-37546-y>
54. Ryan R. P., An S.-q., Allan J. H., McCarthy Y., Dow J. M. The DSF family of cell–cell signals: An expanding class of bacterial virulence regulators. *PLoS Pathogens*, 2015, vol. 11, iss. 7, art. no. e1004986 (14 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1004986>
55. Seyedsayamdst M. R., Case R. J., Kolter R., Clardy J. The Jekyll-and-Hyde chemistry of *Phaeobacter gallaeciensis*. *Nature Chemistry*, 2011, vol. 3, pp. 331–335. <https://doi.org/10.1038/nchem.1002>
56. Seymour J. R., Amin S. A., Raina J.-B., Stocker R. Zooming in on the phycosphere: The ecological interface for phytoplankton–bacteria relationships. *Nature Microbiology*, 2017, vol. 2, art. no. 17065 (12 p.). <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2017.65>
57. Sikdar R., Elias M. Quorum quenching enzymes and their effects on virulence, biofilm, and microbiomes: A review of recent

- advances. *Expert Review of Anti-infective Therapy*, 2020, vol. 18, iss. 12, pp. 1221–1233. <https://doi.org/10.1080/14787210.2020.1794815>
58. Slinger B. L., Deay J. J., Chandler J. R., Blackwell H. E. Potent modulation of the CepR quorum sensing receptor and virulence in a *Burkholderia cepacia* complex member using non-native lactone ligands. *Scientific Reports*, 2019, vol. 9, art. no. 13449 (12 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49693-x>
59. Stock F., Bilcke G., De Decker S., Osuna-Cruz C. M., Van den Berge K., Vancaester E., De Veylder L., Vandepoele K., Mangelinckx S., Vyverman W. Distinctive growth and transcriptional changes of the diatom *Seminavis robusta* in response to quorum sensing related compounds. *Frontiers in Microbiology*, 2020, vol. 11, art. no. 1240 (14 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01240>
60. Stock F., Syrpas M., Graff van Creveld S., Backx S., Blommaert L., Dow L., Stock W., Ruyssbergh E., Lepetit B., Bailleul B., Sabbe K., De Kimpe N., Willems A., Kroth P. G., Vardi A., Vyverman W., Mangelinckx S. N-acyl homoserine lactone derived tetramic acids impair photosynthesis in *Phaeodactylum tricornutum*. *ACS Chemical Biology*, 2019, vol. 14, iss. 2, pp. 198–203. <https://doi.org/10.1021/acscchembio.8b01101>
61. Sun R., Sun P., Zhang J., Esquivel-Elizondo S., Wu Y. Microorganisms-based methods for harmful algal blooms control: A review. *Bioresource Technology*, 2018, vol. 248, pt B, pp. 12–20. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.07.175>
62. Surette M. G., Miller M. B., Bassler B. L. Quorum sensing in *Escherichia coli*, *Salmonella typhimurium*, and *Vibrio harveyi*: A new family of genes responsible for autoinducer production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1999, vol. 96, no. 4, pp. 1639–1644. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1639>
63. Syrpas M., Ruyssbergh E., Blommaert L., Vanelslander B., Sabbe K., Vyverman W., De Kimpe N., Mangelinckx S. Haloperoxidase mediated quorum quenching by *Nitzschia* cf. *pellucida*: Study of the metabolism of N-acyl homoserine lactones by a benthic diatom. *Marine Drugs*, 2014, vol. 12, iss. 1, pp. 352–367. <https://doi.org/10.3390/MD12010352>
64. Teplitski M., Chen H., Rajamani S., Gao M., Merighi M., Sayre R. T., Robinson J. B., Rolfe B. G., Bauer W. D. *Chlamydomonas reinhardtii* secretes compounds that mimic bacterial signals and interfere with quorum sensing regulation in bacteria. *Plant Physiology*, 2004, vol. 134, iss. 1, pp. 137–146. <https://doi.org/10.1104/pp.103.029918>
65. Van Mooy B. A. S., Hmelo L. R., Sofen L. E., Campagna S. R., May A. L., Dyhrman S. T., Heithoff A., Webb E. A., Momper L., Mincer T. J. Quorum sensing control of phosphorus acquisition in *Trichodesmium* consortia. *The ISME Journal*, 2012, vol. 6, iss. 2, pp. 422–429. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.115>
66. Vardi A., Formiggini F., Casotti R., De Martino A., Ribalet F., Miraldo A., Bowler C. A stress surveillance system based on calcium and nitric oxide in marine diatoms. *PLoS Biology*, 2006, vol. 4, iss. 3, art. no. e60 (9 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040060>
67. Verbeke F., De Craemer S., Debuinne N., Janssens Y., Wynendaele E., Van de Wiele C., De Spiegeleer B. Peptides as quorum sensing molecules: Measurement techniques and obtained levels *in vitro* and *in vivo*. *Frontiers in Neuroscience*, 2017, vol. 11, art. no. 183 (18 p.). <https://doi.org/10.3389/fnins.2017.00183>
68. Vidoudez C., Pohnert G. Growth phase-specific release of polyunsaturated aldehydes by the diatom *Skeletonema marinoi*. *Journal of Plankton Research*, 2008, vol. 30, iss. 11, pp. 1305–1313. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn085>
69. Wichard T., Poulet S. A., Halsband-Lenk C., Albaina A., Harris R., Liu D., Pohnert G. Survey of the chemical defense potential of diatoms: Screening of fifty species for $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ -unsaturated aldehydes. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, vol. 31, iss. 4, pp. 949–958. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-3615-z>
70. Wu X., Kong L., Pan J., Feng Y., Liu S. Metagenomic approaches to explore the quorum sensing-mediated interactions between algae and bacteria in sequence membrane photo-bioreactors. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2022, vol. 10, art. no. 851376 (11 p.). <https://doi.org/10.3389/fbioe.2022.851376>
71. Zhang C., Li Q., Fu L., Zhou D., Crittenden J. C. Quorum sensing molecules in activated sludge could trigger microalgae lipid synthesis. *Bioresource Technology*, 2018, vol. 263, pp. 576–582. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2018.05.045>

72. Zhang S.-J., Du X.-P., Zhu J.-M., Meng C.-X., Zhou J., Zuo P. The complete genome sequence of the algicidal bacterium *Bacillus subtilis* strain JA and the use of quorum sensing to evaluate its antialgal ability. *Biotechnology Reports*, 2020, vol. 25, art. no. e00421 (7 p.). <https://doi.org/10.1016/j.btre.2020.e00421>
73. Ziesche L., Bruns H., Dogs M., Wolter L., Mann F., Wagner-Döbler I., Brinkhoff T., Schulz S. Homoserine lactones, methyl oligohydroxybutyrates, and other extracellular metabolites of macroalgae-associated bacteria of the *Roseobacter* clade: Identification and functions. *ChemBioChem*, 2015, vol. 16, iss. 14, pp. 2094–2107. <https://doi.org/10.1002/cbic.201500189>
74. Ćirić A. D., Petrović J. D., Glamočlija J. M., Smiljković M. S., Nikolić M. M., Stojković D. S., Soković M. D. Natural products as biofilm formation antagonists and regulators of quorum sensing functions: A comprehensive review update and future trends. *South African Journal of Botany*, 2019, vol. 120, pp. 65–80. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.09.010>

THE ROLE OF QUORUM SENSING AND INFOCHEMICALS IN THE INTERACTION BETWEEN PRO- AND MICROEUKARYOTES IN AQUATIC ECOSYSTEMS

E. Sudakova

Limnological Institute SB RAS, Irkutsk, Russian Federation

E-mail: bairamovaelvira@gmail.com

This review presents key insights into the molecular interactions of unicellular organisms. Bacteria are characterized by quorum sensing (QS): an ability to modulate gene expression by microorganisms depending on cell population density. This can, in particular, lead to changes in behavior and the activation of virulence factors. Phytoplankton possesses an analogous system: cells produce infochemicals that can either increase the resistance of recipients to stress factors or trigger programmed cell death in them. While bacterial quorum sensing molecules (QSMs) can activate/inhibit phytoplankton cell growth, the infochemicals produced by the latter can affect the composition of the microbial community and suppress consumer development. Moreover, phytoplankton cells can affect bacterial QS by disrupting the activity of signaling molecules or by imitating them.

Keywords: quorum sensing, autoinducers, phytoplankton, bacteria, infochemicals