

УДК 582.263:581.132(58.036)

В. А. Медведь, З. Н. Горбунова

**ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ БИОМАССЫ И
ПИГМЕНТОВ В КЛЕТКАХ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ
ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ И ДЛИНЕ
ФОТОПЕРИОДА**

Представлены данные о влиянии различной освещенности и продолжительности фотопериода на накопление биомассы зеленых водорослей (*Selenastrum gracile*, *Desmodesmus brasiliensis* и *Scenedesmus obtusus*) и изменение содержания в их клетках хлорофилла *a* и каротиноидов. Установлено, что изученные виды Chlorophyta характеризуются индивидуальной реакцией на изменение исследованных параметров света. Показано, что увеличение темнового периода благоприятно влияет на накопление биомассы изученных видов зеленых водорослей. Удельное содержание хлорофилла *a* и каротиноидов при исследуемых параметрах светового режима не совпадает с максимальным приростом биомассы водорослей.

Ключевые слова: зеленые водоросли, рост, пигменты, освещенность, фотопериод.

Среди многих факторов окружающей среды, постоянно действующих на растения, свет — один из важнейших. Он служит источником энергии при фотосинтезе и активным морфогенным сигналом, который регулирует рост и развитие растений на протяжении всего жизненного цикла. Регулируя биосинтез хлорофилла посредством светозависимых ферментов, свет оказывает огромное влияние на биогенез и функционирование зеленого пигмента растительной клетки [25].

У водорослей основные пигменты локализованы в тилакоидных мембранах хлоропластов, способных эффективно улавливать кванты света и передавать их энергию другим компонентам фотосинтетического аппарата для синтеза АТФ и НАДФ·Н, а также фиксации CO₂ [3, 8, 9]. Недостаток или избыток света при развитии водорослей проявляется в первую очередь в нарушении деятельности фотосинтетического аппарата.

Литературные данные указывают на тот факт, что с увеличением интенсивности света содержание пигментов в единице биомассы уменьшается [4]. В клетках водорослей, выращенных при низкой освещенности, концентрация пигментов выше, чем у тех, которые развивались на ярком свете. По

© В. А. Медведь, З. Н. Горбунова, 2019

мнению Р. Я. Тренкеншу [21], это можно объяснить тем, что под действием интенсивного света, наряду с синтезом, происходит их деструктивное окисление.

Необходимо отметить, что направленность биосинтетических процессов в клетках микроводорослей обусловлена не только уровнем освещения, но и в значительной степени зависит от длительности периодов света и темноты в суточном цикле. Так, для различных видов низших фототрофов показано наличие связи между продолжительностью светового периода и интенсивностью фотосинтеза, продуктивностью, скоростью деления клеток и потребления углерода [1, 23, 30]. По мнению А. Л. Авсиян [26], уменьшение длительности светового периода в суточном цикле может приводить к снижению скорости роста, интенсивности фотосинтеза и накопления биомассы водорослей.

В литературе имеются сведения о влиянии интенсивности освещения на ростовые характеристики водорослей и содержание в их клетках пигментов [4, 7], однако данные о реакции микроводорослей на соотношение периода свет : темнота немногочисленны и противоречивы [12, 26, 27]. Таким образом, учитывая тот факт, что от параметров света зависят ключевые процессы жизнедеятельности автотрофных организмов, крайне важно изучить их влияние на продуктивность и биохимический состав клеток водорослей. В связи с этим целью нашей работы было исследование ростовых характеристик и содержания фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* и каротиноидов) в биомассе некоторых видов Chlorophyta в условиях их культивирования при разной освещенности и продолжительности фотопериода.

Материал и методика исследований. Объектами исследования служили альгологически чистые культуры Chlorophyta (*Desmodesmus brasiliensis* (Bohlin) E. Hegew. IBASU-273, *Scenedesmus obtusus* (W. et G. S. West) Tzar. HPDP-113 и *Selenastrum gracile* Reinsch. IBASU-317).

Исследуемые микроводоросли выращивали на среде Фитцджеральда № 11 в модификации Цендера и Горхема [13] в условиях разного светового режима: освещенность 2,5, 10,0 и 15,0 тыс. лк с чередованием светового и темного периодов 16 : 8, 12 : 12 и 8 : 16 ч. Температура во время культивирования исследуемых водорослей находилась в пределах 26—28°C. Интенсивность света измеряли с помощью люксметра Ю-116.

Исследуемые показатели определяли в биомассе, отделенной от культуральной среды путем ее фильтрования через мембранные фильтры Сынпор № 4 (диаметр пор 0,85 мкм). Сухую массу водорослей определяли на 1-е и 35-е сутки культивирования, а содержание фотосинтетических пигментов — на 35-е сутки.

Содержание хлорофилла *a* и каротиноидов устанавливали спектрофотометрически с использованием соответствующих уравнений [28, 29]. Показатели рассчитывали в процентах от сухой массы, которую устанавливали весовым методом [13].

Удельную скорость роста (μ) водорослей определяли по формуле $\mu = \frac{N_t - N_0}{N_0 \cdot \Delta t}$, где N_0 — начальная масса, N_t — масса в определенный период, Δt — количество суток между определениями [24]. Полученные результаты обработаны статистически [5].

Результаты исследований и их обсуждение

Влияние режима освещения на рост зеленых водорослей. Наши исследования показали, что в условиях воздействия света интенсивностью 2,5, 10,0 и 15,0 тыс. лк у исследованных видов Chlorophyta происходило достоверное увеличение биомассы с максимальными величинами при 15,0 тыс. лк (рис. 1).

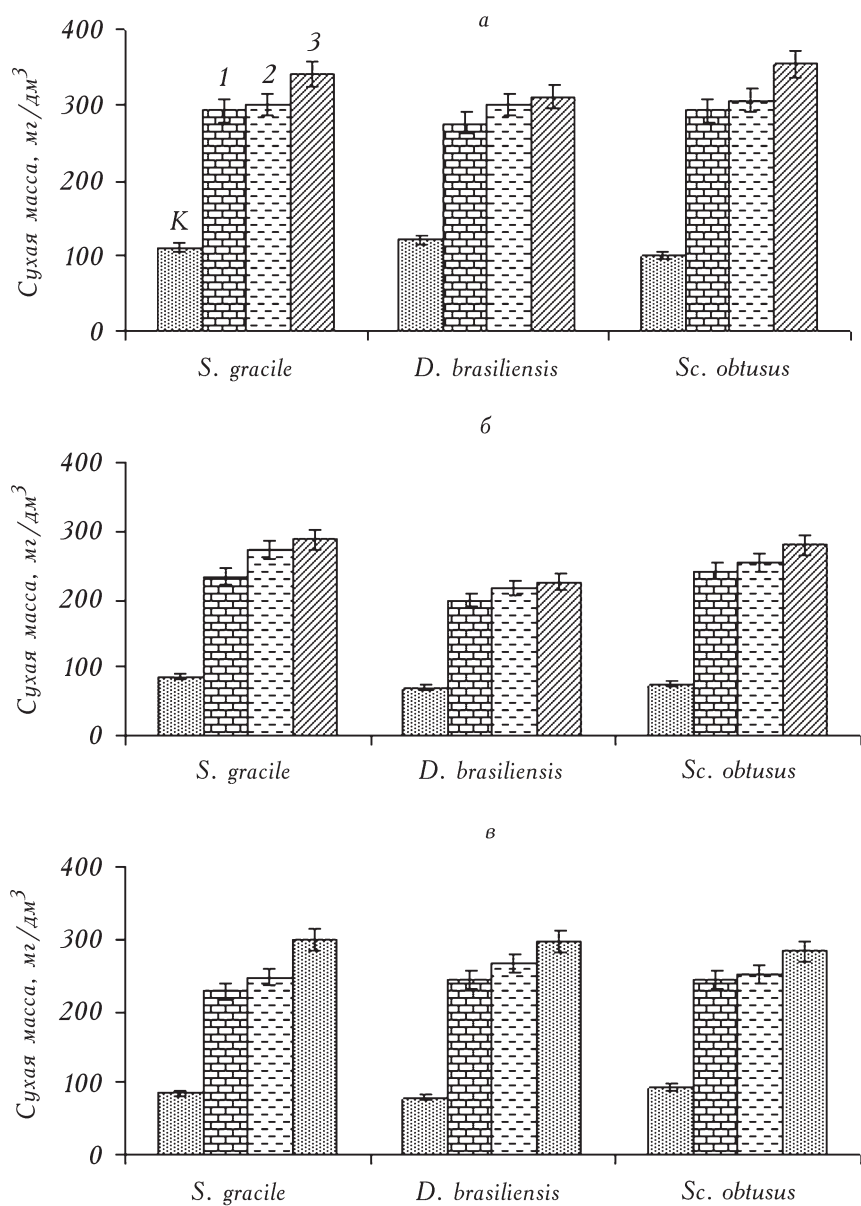
Важно отметить, что это было характерно для всех вариантов соотношения свет : темнота (16 : 8, 12 : 12 и 8 : 16 ч). Так, сухая масса *S. gracile* на 35-е сутки по сравнению с первыми в условиях влияния интенсивности освещения 15,0 тыс. лк увеличилась в 3,1, 3,4 и 3,7 раза, *D. brasiliensis* — в 2,6, 2,8 и 3,3 раза, *Sc. obtusus* — в 3,6, 3,7 и 4,2 раз при фотопериоде соответственно 16 : 8, 12 : 12 и 8 : 16 ч.

Расчет удельной скорости роста водорослей (μ) показал, что наибольшие значения этого показателя ($0,078 \text{ сут}^{-1}$ — для *S. gracile*, $0,065 \text{ сут}^{-1}$ — для *D. brasiliensis* и $0,090 \text{ сут}^{-1}$ — для *Sc. obtusus*), как и биомассы, наблюдались при интенсивности освещения 15,0 тыс. лк и соотношении периода свет : темнота 8 : 16 ч.

Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что увеличение в суточном цикле длительности темнового периода сопровождается достоверным накоплением биомассы микроводорослей. Это согласуется с выводами С. С. Мельникова с соавт. [12] о том, что продолжительность темнового периода существенно влияет на рост водорослей. По мнению А. Л. Авсиян [1], наблюдаемая закономерность может быть обусловлена не только разницей в обеспечении энергией света, но и соотношением между фотосинтезом и дыханием, а также условиями углеродного питания культур.

Заслуживает внимания и тот факт, что у *S. gracile* и *D. brasiliensis* в условиях высокой интенсивности освещения (15,0 тыс. лк) и соотношении периода свет : темнота 8 : 16 ч количество биомассы на 35-е сутки по сравнению с первыми увеличилось в 3,7 и 3,3 раза, а у *Sc. obtusus* — в 4,2 раза. На наш взгляд, это обусловлено проявлением индивидуальной реакции зеленых водорослей на изменение в суточном цикле продолжительности темнового периода.

Анализ полученных данных свидетельствует о том, что увеличение интенсивности освещения с 2,5 тыс. лк до 15,0 тыс. лк вызывает у микроводорослей стимуляцию ростовых процессов (см. рис. 1). Важно отметить, что эта тенденция сохраняется при всех вариантах соотношения света и темноты. Так, у *S. gracile* количество биомассы на 35-е сутки выращивания в варианте опыта при 15,0 тыс. лк было больше на 16,1, 23,1 и 31,0%, у *D. brasiliensis*



1. Сухая масса зеленых водорослей при разной освещенности и длине фотопериода: К — 1-е сутки; 1—3 — 35-е сутки. Здесь и на рис. 2—3: 1 — освещенность 2,5 тыс. лк; 2 — 10,0 тыс. лк; 3 — 15,0 тыс. лк; а — соотношение периода свет : темнота 16 : 8 ч; б — 12 : 12 ч; в — 8 : 16 ч.

— на 12,7, 13,1 и 21,5% и у *Sc. obtusum* — на 21,3, 15,9 и 15,7% по сравнению с величинами, зафиксированными при 2,5 тыс. лк и соотношении периода свет : темнота соответственно 16 : 8, 12 : 12 и 8 : 16 ч.

Анализ литературных данных подтверждает, что оптимум интенсивности и длительности освещения, от которых зависят ключевые процессы жизнедеятельности автотрофных клеток — рост и фотосинтез, для разных

водорослей обусловлены видовой спецификой этих организмов [1, 2, 12, 26, 27].

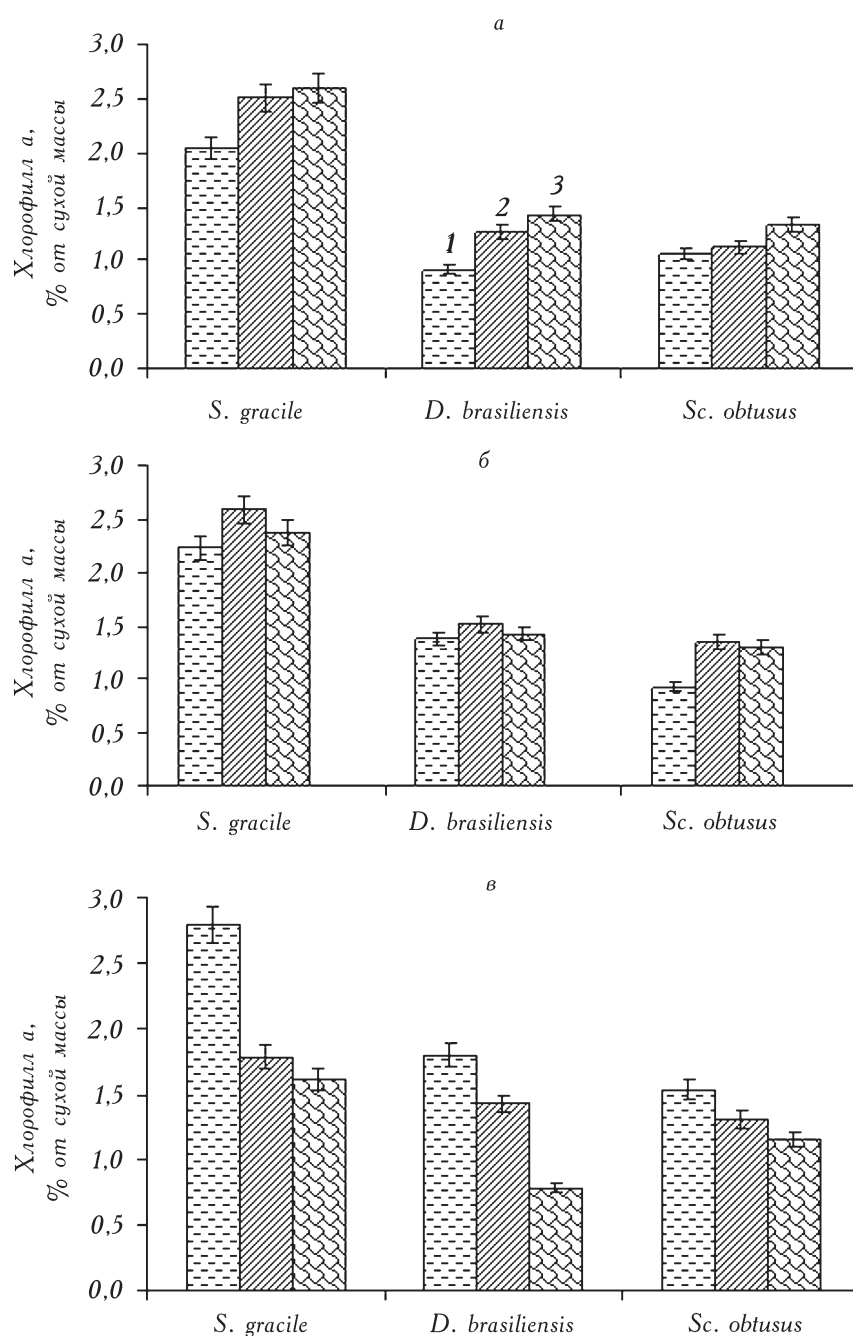
Содержание фотосинтетических пигментов у зеленых водорослей в условиях изменения режима освещения. Как известно, свет оказывает значительное влияние на биосинтез хлорофилла [3, 25]. Фотосинтетические пигменты первыми воспринимают влияние этого экологического фактора, поэтому оценивая содержание пигментов в биомассе водорослей можно судить о первичных адаптационных процессах к воздействию высокой интенсивности освещения. Анализ полученных данных по содержанию хлорофилла *a* в биомассе водорослей (в пересчете на сухую массу) свидетельствует о том, что величины этого показателя у *S. gracile*, *D. brasiliensis* и *Sc. obtusus* в условиях выращивания при интенсивности освещения 2,5, 10,0 и 15,0 тыс. лк и соотношении свет : темнота 16 : 8, 12 : 12 и 8 : 16 ч изменяются в широком диапазоне, и согласуются с величинами, приведенными в литературе [14]. Так, у *S. gracile* содержание хлорофилла *a* в биомассе изменялось в пределах 1,51—2,79%, у *D. brasiliensis* 0,78—1,80% и у *Sc. obtusus* — 0,92—1,54%.

Наибольшее количество хлорофилла *a* в биомассе (по средним величинам) отмечено в клетках *S. gracile* (2,15%), наименьшее — у *Sc. obtusus* (1,23%). Полученные нами данные согласуются с результатами исследований других авторов, утверждающих, что содержание фотосинтетических пигментов в биомассе водорослей может существенно различаться у разных видов и определяется комплексом внешних условий [11, 14, 22].

Исследуя изменения количества хлорофилла *a* в биомассе зеленых водорослей при их выращивании в условиях разной освещенности, мы обнаружили, что максимальные значения исследуемого показателя наблюдались при разном соотношении длительности периода свет : темнота. Так, при 2,5 тыс. лк это зарегистрировано при фотопериоде 8 : 16 ч, при 10,0 тыс. лк — при 12 : 12 ч, при 15,0 тыс. лк — при 16 : 8 ч (рис. 2). Содержание хлорофилла *a* в биомассе *Selenastrum gracile* соответственно было 2,79, 2,59 и 2,60%, у *Desmodesmus brasiliensis* — 1,80, 1,52 и 1,43% и у *Scenedesmus obtusus* — 1,54, 1,34 и 1,32% сухой массы. Следовательно, чем выше интенсивность освещения, тем при менее продолжительном периоде темноты в суточном цикле регистрируются максимальные значения удельного содержания хлорофилла *a* у исследуемых видов зеленых водорослей.

Возможно, выявленные особенности влияния режима освещения на содержание в клетках водорослей зеленых пигментов обусловлены тем, что свет, посредством светозависимых ферментов, является основным регулятором биосинтеза хлорофилла [3]. Вместе с тем, согласно данным С. С. Мельникова с соавт. [12], наличие в суточном цикле темного периода при выращивании водорослей способствует синтезу хлорофилла.

Необходимо отметить, что накопление зеленого пигмента (см. рис. 2) не совпадает с максимальным накоплением биомассы (см. рис. 1). Анализ данных, представленных на рисунке 2, свидетельствует о том, что повышение интенсивности освещения (с 2,5 до 15,0 тыс. лк) вызывает как увеличение, так и уменьшение содержания хлорофилла *a* в биомассе исследованных культур зеленых водорослей. Важно отметить, что наблюдаемые эффекты за-



2. Содержание хлорофилла *a* в биомассе зеленых водорослей на 35-е сутки роста.

регистрированы при разном соотношении света и темноты. В частности, повышение содержания зеленого пигмента в биомассе выявлено в основном при свето-темновом режиме 16 : 8 и 12 : 12 ч, а снижение — при 8 : 16 ч, то есть при более длительном темновом периоде в суточном цикле.

Так, содержание хлорофилла *a* в биомассе исследуемых видов зеленых водорослей *S. gracile*, *D. brasiliensis*, *Sc. obtusus* при освещении 15,0 тыс. лк, по сравнению с величинами при 2,5 тыс. лк, возросло соответственно на 26,8, 57,1 и 24,5 % при соотношения свет : темнота 16 : 8 ч. и на 6,7, 3,6 и 40,2% — при фотопериоде 12 : 12 ч и снизилось — на 41,9, 56,7 и 25,0% — при свето-темновом режиме 8 : 16 ч. В литературе есть сведения о том, что при увеличении освещенности удельное содержание хлорофилл *a* уменьшается [4].

На наш взгляд, это можно объяснить тем, что под воздействием интенсивного света наравне с синтезом хлорофилла *a* происходит его деструктивное окисление [21]. Полученные экспериментальные данные согласуются с выводами ряда авторов о том, что световой режим оказывает существенное влияние на синтез хлорофилла в клетках водорослей [3, 12, 25].

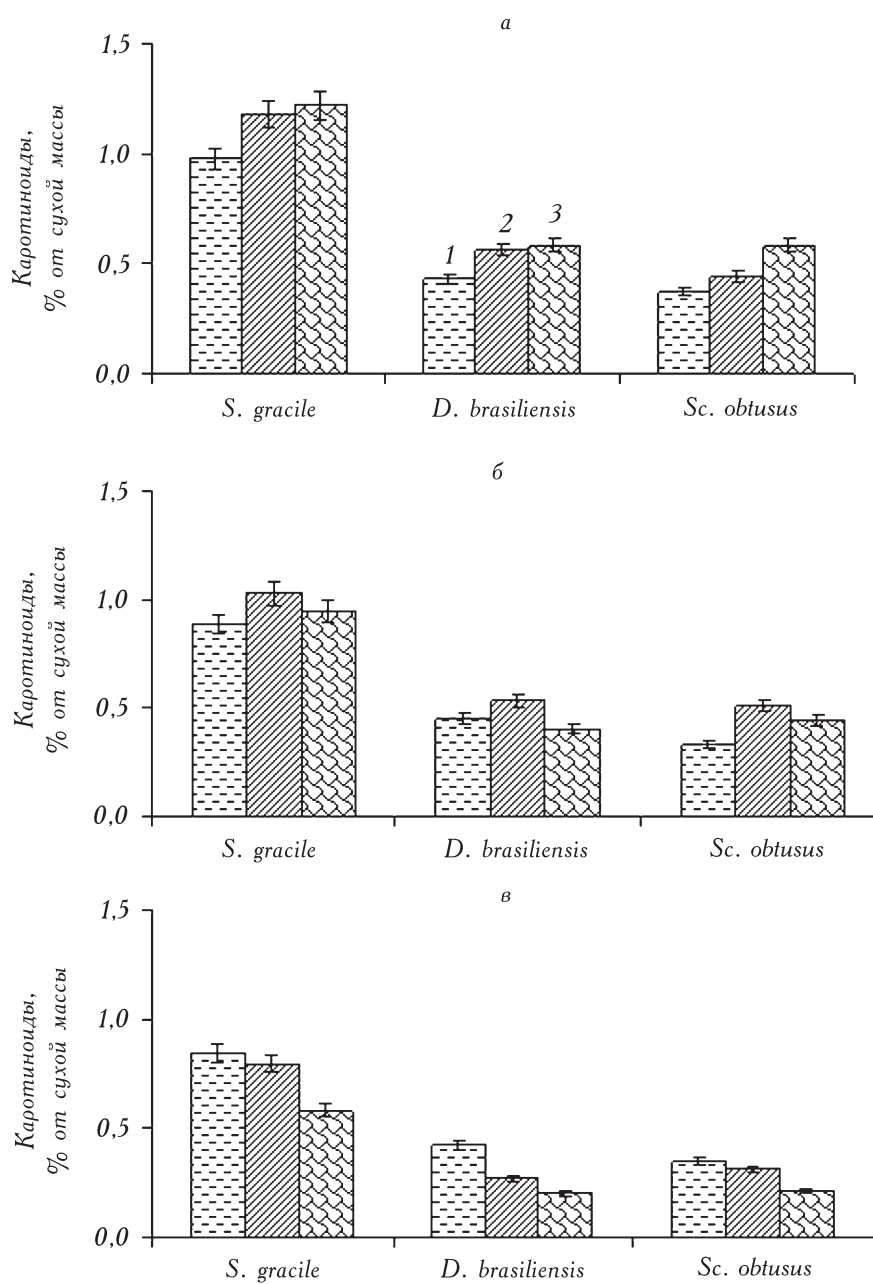
При длительном воздействии на растения интенсивного солнечного излучения и других неблагоприятных факторов среды возникает дисбаланс между количеством поглощенной световой энергии и способностью к ее утилизации, что приводит к фотоингибированию и повреждениям клеток. В условиях стресса растения накапливают в различных компартментах клеток и структурах тканей фотозащитные пигменты, к которым относятся каротиноиды [19].

Известно, что каротиноиды ассоциированы с мембранами тилакоидов. Они поглощают излучение определенных участков солнечного спектра и передают энергию этих лучей на молекулы хлорофилла, способствуя тем самым использованию лучей, которые самим хлорофиллом не поглощаются [15, 16]. Поскольку они выполняют у фотоавтотрофных организмов не только функции светосбора, но и защиты от фотоокислительного повреждения и поддержания структуры фотосинтетического аппарата [8, 9], существенный интерес представляло исследовать также изменение их содержания у микроводорослей в разных световых условиях.

Анализ данных, представленных на рисунке 3, позволяет утверждать, что характер накопления каротиноидов в биомассе изученных водорослей в процессе их роста при разной освещенности и длительности темного периода совпадает с характером накопления хлорофилла *a* (см. рис. 2).

Это можно объяснить прямой зависимостью между количеством этих пигментов в клетках микроводорослей. Известно, что у водорослей содержание желтых пигментов находится в определенном соотношении с содержанием хлорофилла *a*, величина которого может изменяться в зависимости от вида [17].

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что при повышении интенсивности освещения у изученных видов Chlogophyta наблюдается как индукция, так и ингибирование образования каротиноидов (см. рис. 3). Это согласуется с выводами исследователей [31] о том, что биосинтез каротиноидов регулируется светом. Имеются сведения о том [18], что в клетках одноклеточной зеленой водоросли *Haematococcus pluvialis*, содержащих астаксантин и обладающих низким (< 0,5) соотношением каротиноиды (Кар)/хлорофилл (Хл), избыточная освещенность вызывает выцветание хло-



3. Общее содержание каротиноидов в биомассе зеленых водорослей на 35-е сутки роста.

рофилла и каротиноидов, тогда как у клеток с соотношением Кар/Хл > 1 , степень выцветания пигментов была вдвое ниже.

Вместе с тем необходимо отметить, что процесс накопления каротиноидов, как и хлорофилла *a*, не совпадает с максимальным накоплением био-

массы водорослей (см. рис. 1). Подобная закономерность отмечалась и другими авторами в отношении накопления β -каротина [10].

Механизм влияния высокой интенсивности освещения на рост водорослей и содержание фотосинтетических пигментов может быть связан как с прямым действием света на молекулы растительной клетки, так и с изменениями в их мембранах. Известно, что в условиях высокой интенсивности света, в результате процессов фотоингибирования, в клетках водорослей происходит генерация активных форм кислорода, которые вызывают окислительный стресс и разрушение мембран хлоропластов в процессе перекисного окисления липидов [20]. Воздействие света на водоросли может быть связано и с разным соотношением в суточном цикле длительности света и темноты. Установлено, что влияние длительности темного периода обусловлено не только разницей в обеспечении клеток энергией света, но и соотношением между фотосинтезом и дыханием, а также условиями углеродного питания культур [1].

Заключение

Экспериментальные данные свидетельствуют о разной чувствительности изученных видов Chlorophyta (*Selenastrum gracile*, *Desmodesmus brasiliensis* и *Scenedesmus obtusus*) как к изменению интенсивности освещения, так и к длительности темного периода в суточном цикле.

Установлено, что повышение уровня освещения с 2,5 тыс. лк до 15,0 тыс. лк вызывает стимуляцию ростовых процессов у исследованных видов Chlorophyta.

Выявлено, что увеличение продолжительности темного периода с 8 до 16 ч положительно влияет на прирост биомассы изученных видов зеленых водорослей.

Показано, что удельное содержание хлорофилла *a* и каротиноидов при различной освещенности и длине фотопериода не совпадает с максимальным приростом биомассы водорослей.

Полученные данные могут быть использованы для оптимизации условий роста микроводорослей при их культивировании с целью интенсификации синтеза биологически ценных соединений.

**

Досліджено накоплення біомаси та зміни вмісту пігментів у клітинах зелених водоростей (Selenastrum gracile, Desmodesmus brasiliensis u Scenedesmus obtusus) в процесі їхнього росту за різної інтенсивності освітлення та тривалості фотоперіоду. Встановлено, що представникам Chlorophyta притаманна індивідуальність щодо реакцій їхніх клітин на зміни досліджуваних параметрів світла.

**

The accumulation of biomass and the change in the content of pigments in the cells of green algae (Selenastrum gracile, Desmodesmus brasiliensis and Scenedesmus obtusus) were studied during their growth under different illumination and photoperiod length. It

was found that representatives of Chlorophyta are characterized by an individual reaction of their cells to changes in the studied parameters of the light.

**

1. Авсиян А.А. Ростовые характеристики *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin при непрерывном освещении и свето-темновых циклах // Бюлл. Гос. Никитского бот. сада. — 2012. — Вып. 105. — С. 125—129.
2. Белянин В.Н. Светозависимый рост низших фототрофов. — Новосибирск: Наука, 1984. — 93 с.
3. Бухов Н.Г. Динамическая световая регуляция фотосинтеза // Физиология растений РАН. — 2001. — Т. 51. — С. 825—837.
4. Гудвиллович И. Н. Влияние условий культивирования на рост и содержание фикобилипротеинов красной микроводоросли *Porphyridium purpureum* (Обзор) // Экология моря. — 2010. Спец. вып. 81: Управление биосинтезом гидробионтов. — С. 28—36.
5. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. — М.: Наука, 1984. — 423 с.
6. Елизарова В.А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. — 1973. — Т. 9, № 2. — С. 23—32.
7. Курейшевич А.В., Козицкая В.Н. Влияние светового и температурного режимов на содержание хлорофилла *a* в биомассе микроводорослей // Альгология. — 1992. — Т. 2, № 3. — С. 37—43.
8. Ладыгин В.Г. Современные представления о путях биосинтеза каротиноидов в хлоропластах эукариот // Журн. общ. биологии. — 2002. — Т. 63. — С. 299—325.
9. Ладыгин В.Г., Ширшикова Г. Современные представления о функциональной роли каротиноидов в хлоропластах эукариот // Там же. — 2006. — Т. 67. — С. 163—190.
10. Ладыгина Л.В. Интенсивность роста и биохимический состав микроводоросли *Dunaliella viridis* Teod. в зависимости от условий культивирования // Экология моря. — 2005. — Вып. 6. — С. 56—59.
11. Мегведь В.А. Влияние азотсодержащих соединений воды на пигментные характеристики фитопланктона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1990. — 18 с.
12. Мельников С.С., Самович Т.В., Мананкина. О.Е., Бугакова О.А. Влияние чередования световых и темновых периодов на продуктивность *Spirulina (Arthrospira) platensis* (Nordst.) Geitler // Альгология. — 2012. — Т. 22, № 2 — С. 121—129.
13. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. — Киев: Наук. думка, 1975. — 247 с.
14. Минеева Н.М., Щур Л.А. Содержание хлорофилла в единице биомассы фитопланктона (Обзор) // Альгология. — 2012. — Т. 22, № 4. — С. 441—456.
15. Мутыгуллина Ю.Р. Динамика содержания и роль пигментов фотосинтеза у видов рода *Dianthus* L. флоры Предкавказья // Вест. Моск. гос. обл. ун-та. Сер. Естеств. науки. — 2009. — № 1. — С. 52—55.
16. Половникова М.Г. Экофизиология стресса: Электрон, ресурс. — Йошкар-Ола: МарГУ, 2010. — 112 с.

17. Сиренко Л.А., Паршикова Т.В. Каротиноиды гидробионтов // Экология моря — 2005. — Вып. 76. — С. 63—67.
18. Соловченко А.Е., Чивкунова О.Б., Маслова И.П. Пигментный состав, оптические свойства и устойчивость к фотодеструкции микроводоросли *Haematococcus pluvialis*, культивируемой при высокой освещенности // Физиология растений РАН. — 2011. — Т. 58, № 1. — С. 12—20.
19. Соловченко А.Е., Мерзляк М.Н. Экранирование видимого и УФ излучения как механизм защиты у растений // Там же. — 2008. — Т. 55, № 6. — С. 803—822.
20. Тихонов А.Н. Защитные механизмы фотосинтеза // Соросовский образовательный журнал. — 1999. — № 11. — С. 16—21.
21. Тренкеншу Р.Я. Ростовые и фотоэнергетические характеристики морских микроводорослей в плотной культуре: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. — Красноярск, 1984. — 28 с.
22. Фомишина Р.Н., Лось С.И. Адаптационная изменчивость пигментов у представителей рода *Nostoc* Vauch. (Cyanophyta) в различных условиях освещения // Альгология. — 2001. — Т. 11, № 3. — С. 327—333.
23. Шушанашвили В.И., Семененко В.Е. Влияние свето-темновых периодов и интенсивности света на фотосинтез, прирост биомассы и скорость деления автотрофных клеток эвглены // Физиология растений РАН. — 1985. — Т. 32, Вып. 2. — С. 323
24. Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культуры) / Под общей редакцией К. М. Хайлова. — Киев: Наук. думка, 1971. — 207 с.
25. Юрина Н.П., Мокерова Д.В., Огинцова М.С. Светоиндуцируемые стрессовые белки пластид фототрофов // Физиология растений РАН. — 2013. — Т. 60, № 5. — С. 611—624.
26. Avsiyan A.L. Influence of the diurnal light-dark regimen on growth and production characteristics of microalgae (review) // Акт. пробл. ботаніки та екології: Матеріали міжнар. конф. молодих учених, Щолкіно, 18—22 черв. 2013 р. — К.: Соціоцентр, 2013. — С. 207—208.
27. Gervais F. Oxygen productivity of planktonic algae under fluctuating and constant light conditions // Intern. Rev. Hydrobiol. — 2011. — Vol. 96, N 5. — P. 425—630.
28. Jeffrey S.W., Humphrey F.H. New spectrophotometric equations for determining chlorophyll *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. — 1975. — Bd. 167. — P. 171—194.
29. Parsons T.R., Strickland J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments and carotenoids // J. Marine. Res. — 1963. — Vol. 21, N 3. — P. 155 —163.
30. Rost B., Riebesell U., Sultemeyer D. Carbon acquisition of marine phytoplankton: effect of photoperiod length // Limnol. Oceanogr. — 2006. — Vol. 51, N 1. — P. 12—20.
31. Steinbrenner J., Linden H. Light induction of carotenoid biosynthesis genes in the green alga *Haematococcus pluvialis*: regulation by photosynthetic redox control // Plant Mol. Biol. — 2003. — Vol. 52. — P. 343—356.