

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

імені В. Н. КАРАЗІНА

Біологічний факультет

Кафедра молекулярної біології та біотехнології

**Вплив різних довжин хвиль (червоний, синій) на динаміку росту,
продуктивність, склад біомаси водоростей.**

Допущена до захисту

«__» _____ 2024 р.

Кваліфікаційна робота

бакалавра кафедри

Соломко Єлизавета Русланівна

Завідувач кафедри

Оцінка «_____»

Голова ЕК _____

«__» _____ 2024 р.

Науковий керівник:

к.б.н., доцент Ковальова М.К.

Харків 2024

АНОТАЦІЯ

Кваліфікаційна робота на тему: «Вплив різних довжин хвиль (червоний, синій) на динаміку росту, продуктивність, склад біомаси водоростей».

Робота включає: 59 сторінок, 63 використаних джерела, 24 рисунки та 1 таблицю.

Мета роботи: провести літературний аналіз щодо впливу різних довжин хвиль (червоний, синій) на динаміку росту, продуктивність, склад біомаси водоростей.

Для досягнення мети було проаналізовано механізми та приклади впливу різних довжин світла на ріст, продуктивність та склад біомаси водоростей. Розглянуто використання світла різних довжин хвиль у фотобіореакторах. Оцінено застосування світлодіодного освітлення для посиленого росту та зміни клітинного складу мікроводоростей на прикладі експериментальних робіт інших дослідників.

Виявлено, що культивування мікроводоростей з використанням червоного і білого світла приводило до збільшення продуктивності біомаси *A. platensis* та *S. obliquus* і *C. vulgaris* відповідно. На синтез хлорофілу *a* і хлорофілу *b* в клітинах *A. platensis*, *S. obliquus*, *C. vulgaris* впливало культивування з використанням червоного світла, а накопичення каротіноїдів відбувалося під дією зеленого і жовтого світла. На вміст білків, ліпідів та вуглеводів в клітинах мікроводоростей впливало культивування культур під синім освітленням.

Таким чином, певні довжини хвиль та світла можна використовувати для створення промислових фотобіореакторів для збільшення продуктивності культивування водоростей, а також для регулювання їх метаболізму.

Ключові слова: водорості, довжини хвиль, фотосинтез, синє та червоне світло, динаміка росту, продуктивність, склад біомаси.

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ	2
ЗМІСТ	3
ВСТУП	4
Розділ 1. ОГЛЯД І АНАЛІЗ НАУКОВОЇ ЛІТЕРАТУРИ	6
1.1 Водорості як промислові продуценти біоактивних сполук	6
1.2 Поняття про динаміку росту, продуктивність та склад біомаси	11
1.3 Огляд фотосинтезу та фотосинтетичних систем водоростей	13
1.4 Світловий спектр та його вплив на фотосинтез водоростей	18
1.5 Механізми та приклади впливу різних довжин світла на ріст, продуктивність та склад біомаси водоростей	26
1.6 Застосування світла різних довжин у фотобіореакторах	36
2. МЕТОДИ ТА МАТЕРІАЛИ	39
2.1 Об'єкти дослідження	40
2.2 Умови культивування мікроводоростей	40
2.3 Методи вимірювання динаміки росту та продуктивності водоростей	40
2.4 Аналіз вмісту білків	40
2.5 Аналіз вмісту вуглеводів	41
2.6 Аналіз вмісту ліпідів	41
2.7 Аналіз вмісту пігментів	42
3. РЕЗУЛЬТАТИ	43
3.1 Вплив світла різних довжин хвиль на продуктивність біомаси водоростей	43

3.2 Вплив світла різних довжин хвиль на склад біомаси водоростей	44
3.3 Вплив світла різних довжин на вміст фотосинтетичних пігментів	48
ВИСНОВКИ	53
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	55

ВСТУП

Відомо, що водорості – це широко використовувані у фармацевтичній, харчовій, косметичній, кормовій та біоенергетичній галузях промисловості продуценти біоактивних сполук. Серед яких різні типи білків та ліпідів, вітаміни та барвники [7, 30]. Для того, щоб таке виробництво було максимально ефективним та економічно вигідним потрібно контролювати такі параметри культивування водоростей як рН, солоність, наявність нутрієнтів, тощо. Проте, одним з найважливіших параметрів є освітлення [42].

Варто зазначити, що пік сонячного світла не відповідає пікам поглинання двох основних пігментів фотосинтезу – хлорофілу *a* та хлорофілу *b*, що зменшує потенційну ефективність фотосинтезу [18]. Цю проблему можна вирішити використовуючи штучне монохроматичне або комбіноване освітлення певних довжин хвиль, що відповідає довжинам хвиль фотосинтетичних пігментів наявних у водоростей. Як правило синього та червоного, що відповідає пікам поглинання хлорофілів. Це може підвищити швидкість та ефективність перебігу фотосинтезу, а отже матиме позитивний вплив на динаміку росту і продуктивність водоростей [30]. Крім того, маніпулюючи світлом різного кольору можна змістити метаболічні реакції водоростей в бік утворення потрібних біоактивних сполук [44].

Розуміння принципів впливу різних довжин хвиль світла на ріст та клітинний склад водоростей є актуальним, оскільки це дозволить оптимізувати процеси їх вирощування та підвищити ефективність виробництва цінних біологічно активних речовин у промисловості.

Тому, **метою** роботи було провести літературний аналіз щодо впливу різних довжин хвиль (червоний, синій) на динаміку росту, продуктивність, склад біомаси водоростей.

Для досягнення поставленої мети були сформульовані наступні **задачі:**

1. Проаналізувати вплив спектру світла на фотосинтез мікроводоростей.

2. Розглянути приклади впливу різних довжин світла продуктивність та склад біомаси водоростей.

3. Оцінити застосування світлодіодного освітлення на інтенсивність росту культур мікровдоростей, на вміст пігментів та каротіноїдів, на вміст білків, ліпідів та вуглеводів в клітинах мікроводоростей на прикладі експериментальних робіт інших дослідників.

Розділ 1. ОГЛЯД І АНАЛІЗ НАУКОВОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1.1 Водорості як промислові продуценти біоактивних сполук

Водорості – це група здебільшого еукаріотичних (за виключенням прокаріотичних синьо - зелених водоростей) фототрофних організмів основним середовищем існування яких є вода [43]. За розміром водорості є дуже різноманітними – від кількох мікрометрів до десятків метрів. Тому за цією характеристикою їх можна класифікувати як макро та мікро водорості. Частина зелених, червоних та бурих водоростей належать до групи макроводоростей [8]. Проте, в промисловості поширеним є використання саме мікроводоростей через легкість їх масштабованого культивування, зумовленого розміром [7].

До мікроводоростей, які мають комерційне застосування належать відділи: ціанобактерії, зелені та червоні водорості, гаптофіти, страменофіти та динофіти [30]. Це охоплює їх використання в таких сферах промисловості, як фармацевтична, харчова, косметична, кормова, біоенергетична та в галузі протеоміки. Застосування мікроводоростей у цих сферах зумовлене їх здатністю синтезувати такі класи біоактивних сполук, як: різні типи білків та ліпідів, вітаміни (провітамін А, вітаміни Е та В12), барвники (серед каротиноїдів це β -каротин, лютеїн, астаксантин та кастаксантин; серед фікобілінів – фікоеретрин та фікоціанін), а також омега-3 жирні кислоти (ейкозапентоєнова та докозагексаєнова). Крім того, біомасу мікроводоростей можна застосовувати у виробництві біодобрив, біоенергетиці та очищенні стічних вод (рис. 1.1) [7, 30].

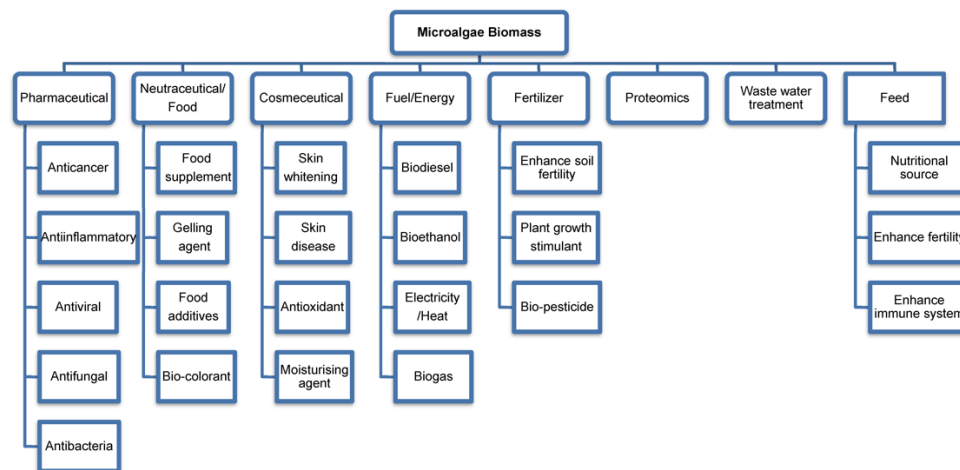


Рис. 1.1 Застосування мікроводоростей у різних галузях промисловості

Типи біоактивних речовин, які можна отримати з біомаси можуть різнитись, залежності від відділу мікроводорості. Першим класом комерційно-використовуваних водоростей є синє-зелені водорості (також відомі як ціанобактерії) [30]. Вони являють собою фотосинтетичні грамнегативні бактерії, що існують в солоній, прісній воді або ґрунті. Для них характерною є наявність хлорофілу *a* та фікобілінів [17, 30, 41]. Типовими родами є *Arthrospira* sp., *Nostoc* sp. та *Anabaena* sp. З мікроводоростей *Arthrospira* sp. добувають пігмент аллофікоціанін, що застосовується для створення спреїв з противірусними властивостями. Натомість, багату білком біомасу цієї водорості використовують для створення косметичних засобів для омолодження та підтягнення шкіри. Завдяки можливості екстракції білків та вітаміну B12 з біомаси *Spirulina platensis* в харчовій промисловості її використовують для створення добавок для здоров'я, а добутий з неї фікоціанін як барвник і перспективний протираковий агент. Її біомасу, як і *Nostoc* sp. також використовують для створення біодобрив для кукурудзи через здатність до фіксації атмосферного азоту. Крім того, *Nostoc* sp. використовується у біоенергетиці для виробництва водню. Натомість *Spirulina maxima* використовується для

очищення стічних вод від азоту і фосфору, а *Oscillatoria* sp. та *Anabaena* sp. від важких металів [7].

Інший відділ – зелені водорості також може включати в себе комерційно застосовувані мікроводорості [30]. Характерним для них є присутність як хлорофілу *a*, так і *b* у хлоропластах, що надає їм відповідного зеленого забарвлення. Це можуть бути як одноклітинні так і багатоклітинні представники в яких мітохондрії мають сплюснені кристи, а в хлоропластах накопичується крохмаль. Крім того, можуть бути наявними джгутики з лусочками на них та на зооспорах. Характерним для зелених водоростей середовищем існування є морські або прісноводні водойми, але деякі з них здатні мешкати і на суходолі [20, 43]. Типовими представниками данного відділу є *Dunaliella salina*, *Chlorella vulgaris* та *Haematococcus pluvialis* [20]. Останній широко використовується для виробництва пігменту астаксантину у якості преперату для зниження вмісту жирів в організмі. Потенційні фармацевтичні застосування також включають: отримання лютеїну з *C. vulgaris* та віолаксантину з *D. tertiolecta* як протиракових засобів, цис β -каротину з *D. bardawil* як кардіопротекторної сполуки. В харчовій та кормовій промисловостях біомаса *C. vulgaris* застосовується для створення кормів та харчових добавок через високий вміст білків, мінералів (магній, залізо, калій та натрій), незамінних амінокислот та вітамінів (В 12, вітамін С). Крім того, добути з *H. pluvialis* та *D. Salina* пігменти, такі як, астаксантин та β -каротин застосовуються як харчові барвники. В косметологічній промисловості ретинол, отриманий з *D. salina*, а також її біомаса та біомаса *C. vulgaris* застосовуються як засоби, що покращують колір та регенерацію шкіри, активують синтез колагену. У сфері біопалива було також продемонстровано можливість використання біомаси *C. vulgaris* у виробництві біодизелю, біоетанолу, біоментанолу та водню. Крім того, біомасу цієї водорості можна застосовувати як добриво для вирощування кукурудзи, гібіскусу, цибулі, рису, помідорів та огірків, а при очищенні

стічних вод вона здатна очищувати їх від азоту, фосфору, важких металів, барвників, антибіотиків та фенолів. Наостанок, *Chlamydomonas reinhardtii* широко використовується в протеоміці для синтезу білків з лікувальними властивостями шляхом трансформації її хлоропластів [7].

Наступний комерційний клас - червоні водорості [30]. Вони являють собою здебільшого ниткоподібні багатоклітинні водорості середовищем існування яких є солоня вода. Вони мають один хлоропласт, що містить хлорофіл *a* та піреноїд. Як і в зелених водоростей їх мітохондрії мають сплюснені кристи, проте для них є характерним відсутність джугіків та накопичення крохмалю поза хлоропластом. Наявними є також пігменти з групи фікобілінів – фікоціанін та фікоеритрин [20, 43]. Типовими представниками є *Rhodella reticulata* та *Porphyridium cruentum* [20]. Щодо застосування, то наприклад, сульфатований екзополісахарид з *P. cruentum* є перспективною сполукою проти вірусу простого герпесу. Крім того, дослідження показують перспективи створення біоетанолу з цієї водорості, а також добування фікобілінів. Натомість, *P. purpureum* є перспективним джерелом ейкозапентаєнової кислоти у харчовій промисловості. На додаток, екстракти полісахаридів з усіх водоростей цього роду використовуються для створення харчових добавок, а також для створення антивікових косметичних засобів. Наостанок, біомасу *Porphyridium* sp. використовують для очищення стічних вод від важких металів [7].

Ще одним відділом водоростей з поширеним застосуванням у промисловості є гаптофіти – здебільшого планктонні колоніальні або одноклітинні морські джугікові. Для них є характерним наявність декількох хлоропластів, що окрім хлорофілу *a* містять також і хлорофіл *c*, а також ниткоподібного відростка на джугіках – гаптонемі. У більшості гаптофітів клітини оточені твердими кальцієвими лусочками [20, 54]. Прикладами мікроводоростей цього відділу є *Pavlova salina* та *Isochrysis galbana* [20]. Є перспективи отримання з *I. galbana* ейкозапентаєнової

кислоти у якості кардіопротекторного засобу. Крім того, добутий з неї пігмент - фукоксантин має антиоксидантні властивості та може бути використаний для створення косметичних засобів проти старіння [7]. Обидві водорості можуть застосовуватись як корм для аквакультури [20].

У свою чергу, страменопіли являють собою одноклітинні еукаріотичні організми з декількома джгутиками, представлені в прісній та морських водах, а також на суходолі. Також, для більшості з них є характерним наявність хлорофілу *c*, на додаток до хлорофілу *a* [20, 60]. Типовими представниками є *Nannochloropsis oculata*, *Schizotrichium* та *Ulkenia* [20]. Фармацевтичні застосування включають отримання з *Schizochytrium limacinum* ліків від ревматоїдного артриту на основі докозагексаєнної кислоти, а також кардіопротекторного засобу на основі ейкозайпенової кислоти з *Nannochloropsis*. Крім того, перспективним є отримання фукоксантину з *Phaeodactylum tricornutum*, що має протиракові властивості. Щодо харчової промисловості, то *Ulkenia* sp. та *Schizochytrium* sp. використовуються для створення дієтичних добавок, що зумовлене наявністю докозагексаєнної кислоти, а омега-3 жирні кислоти з *N. Oculata* дозволяють створювати з неї дитяче харчування. Крім того, з біомаси останньої створюють косметичний засіб для розгладження шкіри. Стосовно сфери біопалива - *Nannochloropsis* sp. та *Tribonema* sp. мають потенціал у виробництві біодизелю. Натомість, *Chaetoceros* sp. застосовують для очищення стічних вод від важких металів, а *Nannochloris* sp. - від антибіотиків та фенолу [7].

Останнім комерційним відділом є динофіти (динофлагеляти). Це переважно одноклітинні джгутикові морські організми. Лише половина з них є фотосинтезуючими та містять хлорофіли *a* та *c*. Характерними є мітохондрії з трубчастими кристами. Типовим представником є *Cryptothecodinium cohnii* [20, 43]. Добуту з неї докозагексаєнову кислоту використовують для виготовлення дитячих сумішей [7].

Отже, мікрководорості мають широке застосування у промисловості [30]. Варто зазначити, що контролюючи такі параметри, як динаміка росту, продуктивність та склад біомаси водоростей можна підвищити ефективність їх застосування у промисловості [11].

1.2 Поняття про динаміку росту, продуктивність та склад біомаси

Як було зазначено у попередньому розділі, технічними характеристиками, якими можна описати властивості отриманої біомаси водоростей є динаміка росту, продуктивність та склад біомаси [11].

Динаміку росту зазвичай описують питомою швидкістю зростання (μ). Вона являє собою зміну в кількості клітин чи біомасі за одиницю часу і вимірюється в одиницях частоти зростання за добу (д^{-1}) [11, 19]. Її можна розрахувати за формулою [62]:

$$\mu = \frac{\ln \ln(N_{t_n}) - \ln \ln(N_{t_0})}{t_n - t_0}, \text{ де}$$

N_{t_n} - кінцева суха вага водорості (г)

N_{t_0} - початкова суха вага водорості (г)

t_n –кінцевий день росту культури (д)

t_0 - початковий день росту культури (д)

Замість сухої ваги також можна використовувати оптичну щільність культури чи кількість клітин [57].

В свою чергу, біомаса являє собою ефективність перетворення енергії світла в органічний матеріал - біомасу у процесі фотосинтезу [62]. Натомість її продуктивність визначається кількістю органічного матеріалу, утвореного культурою за певний період часу на одиницю об'єму або площі. Як правило, вона вимірюється в грамах на літр за добу ($\frac{\text{г}}{\text{л} \cdot \text{д}}$) або в грамах на квадратний метр за добу ($\frac{\text{г}}{\text{м}^2 \cdot \text{д}}$) [11]. Її можна розрахувати за формулою [62]:

$$Q = \frac{N_{t_n} - N_{t_0}}{t_n - t_0}, \text{ де}$$

N_{t_n} - кінцева суха вага водорості (г)

N_{t_0} - початкова суха вага водорості (г)

t_n –кінцевий день росту культури (д)

t_0 - початковий день росту культури (д)

Натомість склад біомаси визначається кількістю білків, вуглеводів, ліпідів та фотосинтетичних пігментів. Вони можуть бути представлені у $\frac{\text{мг}}{\text{г}}$ сухої біомаси або у відсотках від загальної біомаси та бути розраховані за різноманітними протоколами [44].

Варто зазначити, що для контролю цих параметрів необхідно враховувати такі умови культивування як наявність достатньої кількості води, нутрієнтів, рівень рН, температуру та освітлення. Останній параметр – один з найважливіших, оскільки він впливає на основний процес зростання та накопичення біомаси водоростей – фотосинтез [42].

Отже, в основі продуктивного культивування водоростей лежить розуміння та вміння регулювати основним процесом, що відповідає за їх зростання та накопичення біомаси – фотосинтезом.

1.3 Огляд фотосинтезу та фотосинтетичних систем водоростей

Фотосинтез являє собою явище перетворення вуглекислого газу в вуглеводи за допомогою енергії сонячного світла. Його можна поділити на два етапи – світлозалежні та світлoneзалежні реакції, що слідує за ними. Перші являють собою електронно - транспортний ланцюг, натомість другі представлені циклом Кальвіна (рис. 1.2) [38].

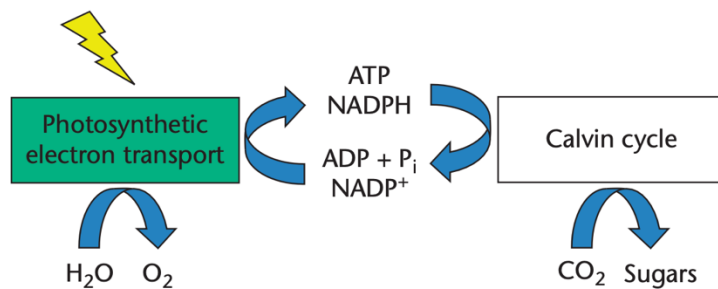


Рис. 1.2 Загальна схема фотосинтезу

Світлозалежна фаза фотосинтезу починається з поглинання енергії фотонів світла фотосинтетичними пігментами антенних комплексів водоростей, розташованих у тилакоїдних мембранах хлоропластів. Варто зазначити, що у прокаріотичних синьо-зелених водоростей вони розташовані у цитоплазмі, а не в хлоропластах як у еукаріотичних водоростей. У свою чергу, антенні комплекси являють собою сукупчення білків з пігментами та тісно пов'язані з фотосистемами. Фотосистеми - комплекси пігментів (зазвичай хлорофіли та каротиноїди) та білків, що беруть участь у фотосинтезі. Водорості використовують дві фотосистеми. Фотосистема I носить назву пластоціанін-ферредоксин оксидоредуктаза, натомість фотосистема II - водна пластохінон оксидоредуктаза. Тобто кожна з них містить фермент оксидоредуктазу, що прискорює окисні реакції. У свою чергу, фотосинтетичні пігменти антенних комплексів можуть бути представниками класу хлорофілів - основних пігментів фотосинтезу або допоміжних класів - фікобіліпротеїнів та каротиноїдів (детальніше всі класи пігментів будуть розглянуті в наступному розділі даної роботи). Розміщення і склад антенних комплексів може відрізнятись залежно від відділу, до якого належить водорість. Так, наприклад, в представників зелених водоростей вони містять хлорофіли a і b та розташовуються разом з фотосистемою в тилакоїдних мембранах (рис. 1.3, A). Натомість в представників червоних та синьо-зелених водоростей антенні системи містять фікобіліпротеїни (такі як фікоеритрин, фікоціанін або алофікоціанін), що розташовані в білкових

комплексах – фікобілісомах, які пов’язані з фотосистемою у місці її виходу з мембрани (рис. 1.3, Б) [18, 38, 58].

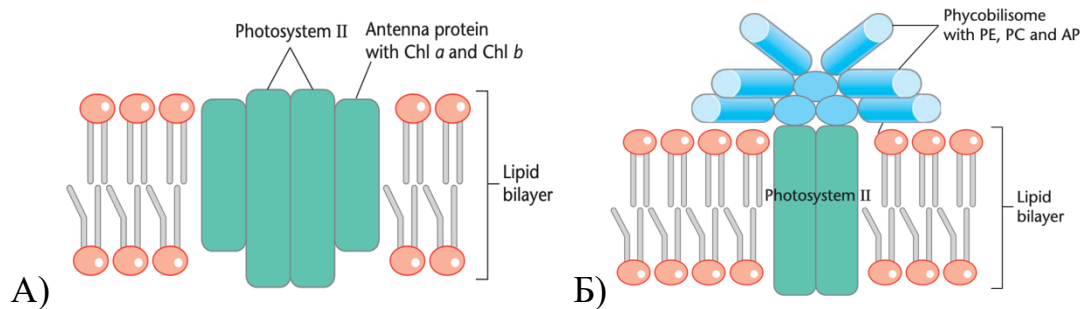


Рис. 1.3 Розміщення антенних комплексів в: А) представників зелених водоростей; Б) представників червоних в та синьо-зелених водоростей

Після того, як пігменти поглинули енергію фотонів вони передають її на реакційній центр фотосистеми II, що являє собою димер хлорофілу P680 (рис. 1.4). Він носить таку назву (P680), оскільки здатний поглинати світло при 680 нм. Далі, використовуючи отриману енергію (4 фотони) фотосистема II розчеплює 2 молекули води до чотирьох протонів і молекулярного кисню. Це сприяє переведенню реакційного центру у збуджений стан з виділенням електрону. Далі починається передача електронів по електронно - транспортному ланцюгу, де першим акцептором виступає феофітин. Це молекула хлорофілу, що не містить іону Магнію. Наступним акцептором цього електрону є пластохінон, що на додаток приймає протон водню з зовнішньої сторони мембрани тилакоїду. Далі електрон переноситься на цитохром *b6f*, де під час цього відбувається вивільнення протону водню у просвіт мембрани тилакоїду. Таким чином, починається створення протонного градієнту на тилакоїдній мембрані. Щодо електрону, то він переноситься з цитохрому *b6f* до останнього акцептору - пластоціаніну і звідти досягає реакційного центру P700 фотосистеми I. Це сприяє заповненню цим електроном електронної діри, яка утворилась внаслідок окислення P700 при поглинанні чотирьох фотонів світла. У свою чергу, електрон, що виділився внаслідок окислення P700

потім переноситься на акцептор з досі невизначеною назвою та згодом на інший акцептор – феридоксин. Він перетворює нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат (НАДФ⁺) до його відновленої форми НАДФН⁺ з вивільненням протону. Варто зазначити, що потім саме цей протон переноситься з зовнішньої сторони мембрани тилакоїду на пластохінон. У свою чергу, створений протонний градієнт використовується ферментом АТФ-синтазою для утворення молекул аденозинтрифосфату (АТФ) за допомогою зв'язування неорганічного фосфору з аденозиндифосфатом (АДФ). Таким чином, продуктами світлозалежних реакцій фотосинтезу є НАДФН⁺ та АТФ [18, 38, 58].

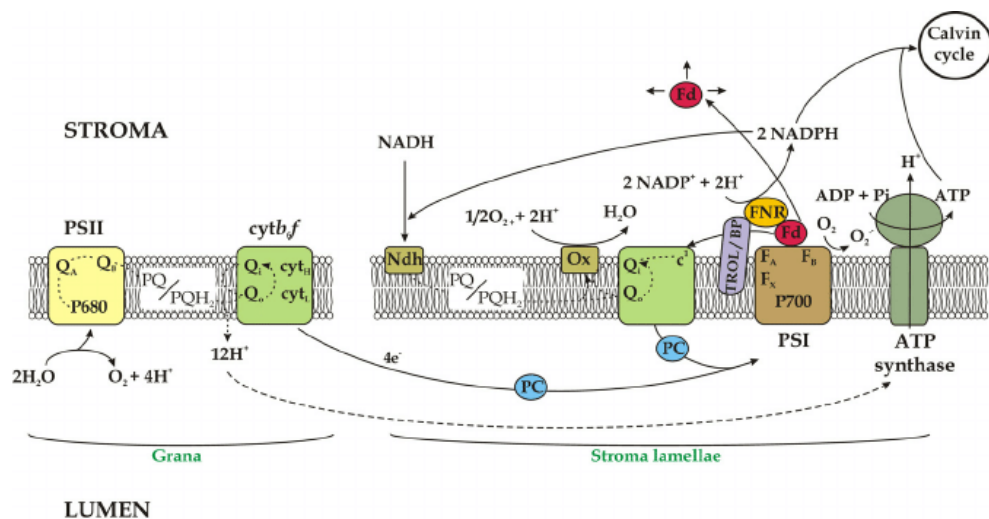


Рис. 1.4 Схема електронно - транспортного ланцюга світлової фази фотосинтезу

Наступним етапом фотосинтезу є його темнова фаза. Вона являє собою сукупність світлoneзалежних реакцій, представлених циклом Кальвіна і призводить до перетворення вуглекислого газу в вуглеводи. Для цього у темновій фазі використовуються продукти світлової фази, а саме - НАДФН⁺ та АТФ. Так, фіксації однієї молекули вуглекислого газу необхідними є 2 молекули НАДФН⁺ та 3 АТФ, які утворюються при поглинанні 8 фотонів світла на етапі світлозалежних реакцій фотосинтезу [18, 38].

Цикл Кальвіна починається з етапу фіксації вуглецю (рис. 1.5). Інша назва цього етапу – карбоксилювання, тобто реакція що передбачає додавання карбоксильної (COOH) групи. Під час цього етапу три молекули вуглекислого газу за допомогою ферменту рибулоза біфосфаткарбоксилази/оксигенази (RuBisCO) додаються до RuBP (п'яти – вуглецевий цукор рибулоза -1,5- бісфосфат), що призводить до утворення двох молекул 3-фосфогліцерату (3-PGA). За цим слідує фаза редукції (зменшення кількості вуглецю в молекулах) у якій 6 молекул п'яти – вуглецевого 3-фосфогліцерину перетворюються у таку ж кількість тривуглецевих молекул гліцеральдегід-3-фосфату (G3P). Для цього необхідно залучення шести молекул NADPH та такої ж кількості молекул АТФ, що були утворені в світловій фазі фотосинтезу. Останнім етапом циклу Кальвіна є відновлення рибулоза -1,5- бісфосфату для того, щоб в подальшому почати новий цикл. Під час цього 5 молекул G3P за допомогою ряду реакцій з утворенням цукрових фосфатів. Натомість 1 молекула G3P йде на утворення $\frac{1}{2}$ молекули глюкози [18, 38].



Рис. 1.5 Схематичне зображення реакцій циклу Кальвіна

Варто зазначити, що перебіг фотосинтезу безпосередньо впливає на динаміку росту, продуктивність та склад біомаси водоростей [30]. В свою

чергу, темнова фаза фотосинтезу може визначати кількість утворених вуглеводів у клітині [38]. Крім того, проміжні продукти циклу Кальвіна, такі як G3P є попередниками білків, ліпідів та фотосинтетичних пігментів водоростей та через це здатні визначати їх кількість в клітині [34].

Отже, регулюючи перебіг фотосинтезу можна впливати на динаміку росту та різні характеристики біомаси водоростей. Одним із способів це зробити – використання світла певних довжин хвиль, що збігається з діапазонами поглинання фотосинтетичних пігментів [30].

1.4 Світловий спектр та його вплив на фотосинтез водоростей

Світловий спектр являє собою електромагнітні хвилі різних довжин, створені різними джерелами світла. В залежності від цих характеристик можна виокремити: гамма, рентгенівський, ультрафіолетовий, видимий, інфрачервоний, мікро та радіо діапазони спектрального світла. Зі збільшенням довжини світла від гамма до радіо випромінювання (приблизно від 10^{-12} до 10^1), енергія їх коливань, навпаки, зменшується (від 10^{20} до 10^8). Тобто ці величини є взаємооберненими [53]. Проте, біологічні системи використовують лише діапазон видимого людському оку світла, що лежить проміжку від 400 до 700 нм [30]. Він складається з таких кольорів: синій/фіолетовий (400–500 нм), зелений (500–565 нм), жовтий (565–590 нм), помаранчевий (590–625 нм) та червоний (625–700 нм) [5].

У свою чергу, як було зазначено в попередньому розділі, фотосинтезуючі організми мають в своєму складі різні типи фотосинтетичних пігментів, що поглинають енергію фотонів видимого світла та передають її до фотосистем для перетворення її на хімічну енергію в процесі фотосинтезу. Різні відділи водоростей мають різні типи фотосинтетичних пігментів (табл 1.1). Серед них можна виокремити декілька класів. Найпоширенішою є група зелених пігментів - хлорофілів,

проте в деяких водоростях присутні також каротиноїди (помаранчеві пігменти) та фікобіліни (сині та червоні пігменти) [30, 27].

Таблиця 1.1

Основні пігменти різних відділів водоростей

Відділи водоростей	Типи пігментів	Хлорофил <i>a</i>	Хлорофил <i>b</i>	Хлорофил <i>c</i>	β -каротин	Аксантин	Заксантин	Віолоксантин	Нероксантин	Лороксантин	Діатоксантин	Діадоксантин	Фукоксантин	Вохеріоксантин	Фікобіліни
Ціанобактерії		В	Н		В	Н	В								В
Зелені водорості		В	В		В		Н	В	В	Н					
Червоні водорості		В			В		В								В
Гаптофіти		В		В	В		Н				Н	В	Н		
Страменопіли		В		В	В		В	Н			В	В	Н	Н	
Динофлагелляти		В		В	Н		Н				Н	В	Н		

В- високий вміст пігменту, Н-низький вміст пігменту, ВН- відмінності між високим і низьким вмістом пігменту серед видів

Окрім надання водоростям відповідного забарвлення (наприклад, зумовленість кольору синьо-зелених водоростей наявністю хлорофілів та фікобілінів), кожен з представників класів фотосинтетичних пігментів дозволяє водоростям поглинати видиме світло певної довжини (рис. 1.6). Більшість пігментів поглинають світло у синьому та червоному діапазонах. Серед них всі типи хлорофілів. Так, наприклад хлорофіл *a* - головний пігмент, безпосередньо залучений у процес фотосинтезу, має піки поглинання 430 нм і 660 нм, що знаходяться у синьому та червоному діапазонах відповідно. В свою чергу, для іншого представника групи хлорофілів - хлорофіла *b*, що є допоміжним, ці показники є схожими і становлять 435 нм та 645 нм. Натомість, хлорофіл *c* може окрім синього (444–452 нм) та червоного (630–635 нм) діапазонів може поглинати світло ще й у жовтому діапазоні (583–586 нм) [30, 27].

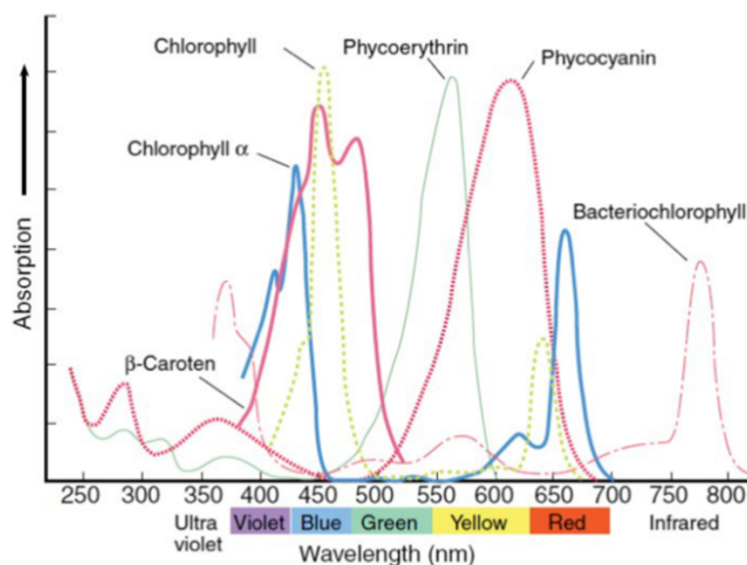


Рис.1.6 Піки поглинання видимого світла різних довжин хвиль фотосинтетичними пігментами водоростей

Проте, варто зазначити, що більшість водоростей, що мають в своєму складі тільки пігменти хлорофілу, погано поглинають світло у зеленому, жовтому та помаранчевому діапазонах. Натомість, більш до цього спроможними є водорості, що мають додаткові пігменти. Серед них – жиророзчинні каротиноїди з піками поглинання в фіолетовому, синьому та/або синьо-зеленому діапазонах. До представників каротиноїдів належать β -каротин, лютеїн, кантаксантин, діатоксантин, астаксантин та фукоксантин. Інший клас додаткових пігментів – водорозчинні фікобіліни. Два представники цього класу – червоний пігмент фікоеретрин та синій пігмент фікоціанін мають піки поглинання 550–680 нм, що охоплює зелений, жовтий та червоний діапазони видимого світла [30, 27].

Оскільки в усіх водоростей наявні хлорофіли, то є логічним висновок про те, що найефективніше буде проходити фотосинтез у водоростей в умовах синього та червоного діапазону. А це, як зазначалося раніше, має вплив на динаміку росту, накопичення та склад біомаси. Проте, цьому є й інші пояснення. Так, наприклад, синє та червоне світло здатні покращувати роботу фотосистем I та II відповідно [30]. Крім того, дослідження [27] показало, що довжини хвиль червоного діапазону (600–700 нм) забезпечують ефективний фотосинтез через їх здатність збуджувати електрони хлорофілу до синглетного рівня, що запобігає втратам енергії через такі явища як, наприклад, флуоресценція.

Однак, є й інший механізм впливу світла на водорості. Він являє собою фоторецептори – світлочуттєві білки, що у відповідь на зміну кольору чи інтенсивності світла змінюють метаболічні реакції водоростей для їх адаптації до нових умов [10]. Фоторецептори здатні контролювати такі фізіологічні процеси як фототаксис, фотосинтез, розмноження та циркадні ритми шляхом регуляції експресії генів на транскрипційному, посттранскрипційному, трансляційному та посттрансляційному рівнях (рис.1.7) [24]. У водоростей основні фоторецептори представлені п'ятьма

класами. Серед них – фітохроми, криптохроми, родопсини, фототропіни, неохроми та ауреохроми [23].

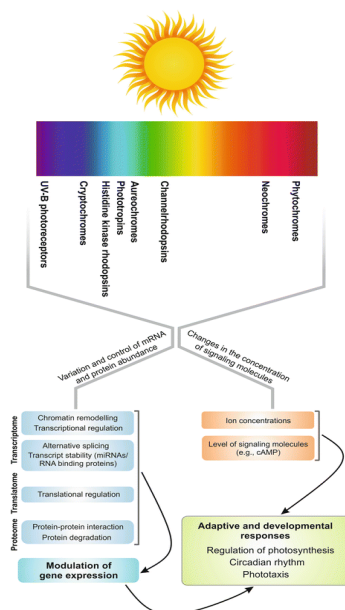


Рис.1.7 Схематичне зображення основних класів, функцій та механізмів дії фоторецепторів водоростей

Перший клас – криптохроми. Це група рецепторів, що реагують на синє світло. Їх будова представлена наявністю на N- кінці гомологічного доміану регіону (PHR), що включає домен для зв'язування флавінаденідинуклеотиду (FAD) та домен фотоліази (photly) - білку, що відповідає за репарацію ДНК (рис. 1.8) [23]. Щодо функцій криптохромів, то вони задіяні в репарації ДНК, біосинтезі хлорофілів та каротиноїдів, синтезі білків фотосистеми, метаболізмі азоту та циркадних ритмах. Криптохроми були ідентифіковані в зелених водоростях *Volvox carteri*, *Chlamydomonas reinhardtii*, *Chlamydomonas*, *Oestrococcus tauri* та діатомової водорості *Phaeodactylum tricornutum* [23, 24].



Рис.1.8 Будова криптохромів водоростей

Іншою групою фоторецепторів, які реагують на синє світло є фототропіни. Щодо структури цих фоторецепторів, то вона являє собою два домени, що чутливі до світла, кисню або напруги (LOV) на N- кінці та серин/треонін кіназу на С- кінці (рис. 1.9) [23]. Вони також беруть участь в біосинтезі хлорофілів та каротиноїдів, фототаксисі, сприяють фотоорієнтації хлоропластів, здатні збільшувати розмір клітин та контролюють розмноження. Фототропіни є присутніми в зелених водоростях *Mougeotia scalari*, *Volvox carteri*, *Chlamydomonas reinhardtii*, *Coccomyxa subellipsoidea*, *Chlorella variabilis*, *Micromonas pusilla* та *Ostreococcus lucimarinus* [23, 24].



Рис.1.9 Будова фототропінів водоростей

Наступний клас фоторецепторів - родопсиноподібні фоторецептори також активуються за допомогою синього світла. Вони бувають декількох типів – каналродопсини та гістидинкіназні родопсини. Перші являють собою іонні транс - мембранні канали, пов'язані з хромофорами. Вони входять до складу світлочутливих вічок деяких водоростей, беруть участь в фототаксисі, статевому розвитку та диференціації клітин. Каналродопсини присутні в таких зелених водоростях: *Chlamydomonas reinhardtii*, *Volvox carteri*, *Volvox tertius*, *Volvox aureus*. Натомість гістидинкіназні родопсини мають в своєму складі домени для родопсину та гістидинкінази, регулятор відповіді та аденілілову чи гуанілілову циклази (рис.1.10). Вони як і каналродопсини беруть участь у контролі розмноження, а також контролюють поділ клітин, утворення фотосистеми I, зростання та споруляцію. Вони наявні у зелених водоростях *Volvox carteri*, *Chlamydomonas reinhardtii*, *Ostreococcus* та у діатомовій водорості *Thalassiosira pseudonana* [23, 24].



Рис.1.10 Будова гістидинкіназних родопсинів водоростей

Синім світлом активуються також ауреохроми. Це клас фоторецепторів, які як і фототропіни містять LOV домен, а також базовий регіон/лейцинову застібку (bZIP) (рис.1.11). Ауреохроми беруть участь у розгалудженні та формуванні статевих органів. Вони були ідентифіковані у страменофітів: *Vaucheria frigida*, *Fucus distichus*, *Ectocarpus siliculosus*, *Nannochloropsis gaditana*, *Thalassiosira oceanica*, *Ochromonas danica*, *Phaeodactylum tricornutum* та *Thalassiosira pseudonana* [23].



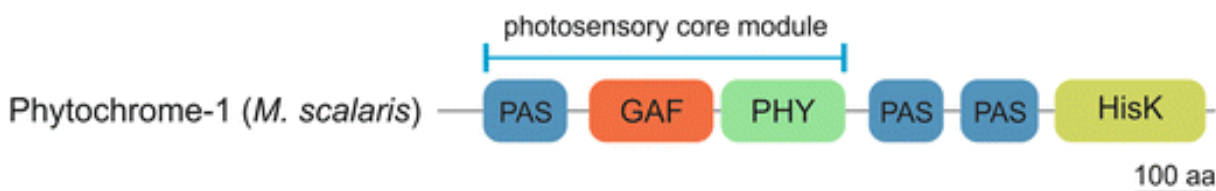
Рис.1.11 Будова ауреохромів водоростей

Наступний клас фоторецепторів - фітохроми. Це рецептори, що реагують на червоне та далеко-червоне світло. Їх N - кінець містить три світлочутливі домени, що формують світло-чуттєвий модуль: Per-ARNT-Sim (PAS), GAF домен та PHY (домен фітохрому) (рис.1.12). Крім того, на С-кінці наявна гістидинкіназа. Механізм роботи фітохромів полягає в наступному: при освітленні червоним світлом рецептор, що знаходиться у неактивній формі переходить у активну форму, що реагує на далеко-червоне освітлення. Натомість поглинання світла далеко-червоного діапазону навпаки сприяє переходу у активну форму [23][—]. Дослідження показали, фітохроми можуть підвищувати вміст хлорофілу у водоростей. Вони були знайдені в таких представників червоних водоростей, як: *Porphyra umbilicalis*, *Chondrus crispus* та *Corallina elongata*, в бурій водорості *Desmarestia aculeata* та в зелених водоростей *Ulva rigida*, *Mougeotia scalaris*,

Chara foetida та *Mesotaenium caldariorum*. Крім того, білки подібні до фітохромів були також знайдені у *Chlorella* та *Dunaliella* [23, 47].

Рис.1.12

Буд



ова фітохромів водоростей

Останнім класом фоторецепторів є неохроми. Це рецептори, що є гібридами фітохромів та фототропінів. Тому вони містять такі самі домени як і фітохроми на N – кінці (PAS, GAF, PHY домени) та такі самі домени як і фототропіни на С-кінці (2 домени LOV та домен кінази) (рис.1.13). Крім того, вони реагують на червоне світло як фітохроми та на синє як фототропіни. Основна їх функція полягає в регуляції хлоропластів. Вони наявні в зеленій водорості *Mougeotia scalaris* [23, 24].



Рис.1.13 Будова неохромів водоростей

Отже, наявність у водоростей певних фотосинтетичних пігментів та фоторецепторів або їх комбінацій визначає при яких довжинах світла фотосинтез буде найпродуктивнішим та які вторинні метаболіти утворюються. Для більшості водоростей це відповідає синьому та червоному діапазонам видимого світла [23, 27]. Це може бути використано для покращення їх промислового культивування [55]. Проте, й інші параметри освітлення, такі як фотоперіод та яскравість теж впливають на цей процес і їх потрібно враховувати [30].

1.5 Механізми та приклади впливу різних довжин світла на ріст, продуктивність та склад біомаси водоростей

Як було зазначено в попередньому розділі, світло різних довжин хвиль здатне по-різному впливати на фотосинтез водоростей, а це в свою чергу впливає на їх динаміку росту, продуктивність та склад біомаси [30].

Тож, першим параметром на який впливає світло є динаміка росту. Як було зазначено в минулому розділі, відповідність світла пікам поглинання фотосинтетичних пігментів збільшує ефективність фотосинтезу, а отже і динаміку росту водорості. Оскільки у всіх водоростей є наявними хлорофіли, що поглинають світло в синьому та червоному діапазоні, то для більшості водоростей буде ефективним вплив синього та червоного світла [30]. Крім того, вплив синього світла такі фоторецептори, як гістидинкіназні родопсини також може позитивно вплинути на цю характеристику [23].

Вплив синього світла на ріст водоростей включає наступні приклади. Так, для страменофітів *Nannochloropsis* sp. максимальна швидкість зростання у порівнянні з білим, зеленим та червоним світлодіодами була отримана саме за впливу синього світлодіода та відповідала значенням $0.64 d^{-1}$ для фототрофної культури та $0.66 d^{-1}$ для міксотрофної. Найкраща динаміка росту для *Scenedesmus obliquus* також була досягнута завдяки впливу синього світла і складала $0.40 d^{-1}$ [59]. Проте, на діатомові водорості *Nitzschia incerta* та *N. thermalis* він суттєво не вплинув і показники становили $0.11 d^{-1}$ та $0.35 d^{-1}$ відповідно. Схожа ситуація спостерігалась для червоної водорості *Porphyra leucosticta*, для якої синє світло погіршувало ефективність фотосинтезу, а відповідно і швидкість зростання, незважаючи на те, що воно покращувало метаболізм нітрогену [52].

Натомість червоне світло навпаки призвело до найвищих темпів росту цієї водорості, порівнюваних з білим світлом. У свою чергу, динаміка зростання представника зелених водоростей *Chlamydomonas reinhardtii* теж була такою ж як і при білому освітленні [52]. Червоне світло також сприяло

найкращим результатам зростання для ціанобактерії *Spirulina platensis* [39] та зеленої водорості *Chlorella vulgaris* [21]. Натомість для роду страменофітів *Nannochloropsis* sp. воно показало найменш ефективний результат [52].

Наступним параметром, яким можна маніпулювати за допомогою світла різних довжин хвиль є продуктивність біомаси водоростей. Контроль її кількості є важливим, оскільки саме він визначає скільки біологічно активних речовин (білків, ліпідів, вуглеводів або фотосинтетичних пігментів) буде отримано при культивуванні. Як і у випадку з динамікою росту, світло що відповідає пікам поглинання фотосинтетичних пігментів водорості підвищує ефективність фотосинтезу, що в свою чергу сприяє більшій продуктивності біомаси [30].

Так, було показано, що синє світло здатне збільшувати кількість біомаси у водоростей. Його вплив на ціанобактерії *Oscillatoria* sp. протягом 15 днів сприяв утворенню біомаси у кількості 3 г/л, для представників гаптофітів *Dicranella lutheri* та *Isochrysis galbana* це складало 1.09 та 0.79 г/л відповідно. Натомість для діатомової водорості *Phaeodactylum tricornutum* це склало 0.97 г/л, а для представника зелених водоростей *Dunaliella tertiolecta* це склало 0.55 г/л [30]. Інше дослідження показало найбільш сприятливий вплив синього світла у порівнянні з білим та червоним на таких представників зелених водоростей, як: *Auxenochlorella pyrenoidosa*, *Chlorella vulgaris*, *Tetradismus obliquus* та *Scenedesmus quadricauda* [62].

Натомість червоне світло мало наступний вплив на зелені водорості: 3 г/л у *Ankistrodesmus* sp. при вирощуванні протягом 15 днів, 1.43 г/л у *Scenedesmus obliquus* (10 днів культивування), 1.23 г/л у *Chlorella vulgaris* (14 днів), 0.82 г/л в міксотрофного *Scenedesmus abundans* (12 днів) [30][—]. Крім того, у інших дослідженнях було показано, що червоний світлодіод був найбільш ефективним серед світлодіодів усіх інших кольорів (білого,

синього та зеленого) для накопичення біомаси у зелених водоростей *Botryococcus braunii* [2] та *Scenedesmus obliquus* [44], діатомової водорості *Phaeodactylum tricornutum* [50], а також ціанобактерії *Arthospira platensis* [44].

Натомість, зелене світло серед усіх інших було найефективнішим для продукції біомаси у червоної водорості *Porphyridium cruentum* і призвело до накопичення нею біомаси 1.28 г/л за 14 днів. У свою чергу, біле світло було найефективнішим для *Chlorella vulgaris* (1.95 г/л при культивуванні протягом 8 днів) [30]. Натомість жовте світло не було найефективнішим у жодному з розглянутих мною досліджень.

Крім того, світло здатне впливати на склад біомаси. Маніпулюючи світлом різного кольору можна змістити метаболічні реакції водоростей в бік утворення потрібних біоактивних сполук [44].

По-перше, світло здатне збільшувати вміст білків у водорості. Це зумовлено тим, що при збільшенні ефективності фотосинтезу за впливу світла, відповідного діапазаном поглинання фотосинтетичних пгментів водоростей утворюється більше продуктів темної фази фотосинтезу. Особливо це стосується гліцеральдегід-3-фосфату (G3P), що є попередником білків, ліпідів та фотосинтетичних пігментів (рис.1.14) і збільшення його кількості чинить вплив на кількість цих сполук [18, 30, 34].

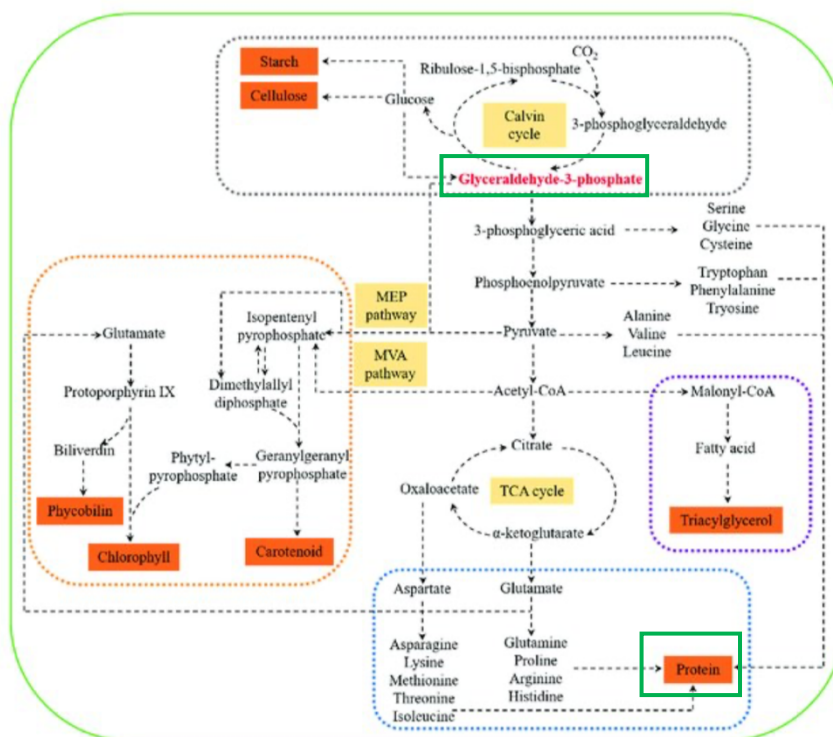


Рис.1.14 Участь G3P у синтезі білків, ліпідів та фотосинтетичних пігментів

Щодо прикладів впливу синього світла, то воно показало найкращий ефект на накопичення білків у зеленої водорості *Chlorella ellipsoidea* в порівнянні з білим, червоним та зеленим світлом [6]. Крім того, воно чинило такий самий ефект на іншого представника зелених водоростей - *Scenedesmus obliquus* [59]. У порівнянні з червоним та білим світлом воно також мало найкращий вплив на накопичення білків у *Dunaliella salina* [40] та у діатомової водорості *Phaeodactylum tricornutum* [15]. Воно також сприяло найкращому накопиченню білків у ціанобактерій *Arthrospira platensis* штамів M2 та M2M, а також у *Arthrospira maxima* [36]. В роботі [44] вчені отримали найвищу концентрацію білків з біомаси *A. Platensis*, *C. vulgaris* та *S.obliquus*, вирощених під синім світлодіодним освітленням.

У свою чергу, червоне світло показало найкращий вплив на накопичення білків у зеленої водорості *Chlorella vulgaris* у порівнянні з зеленим, синім та білим [21].

Наступним параметром, на який світло може чинити вплив - вміст вуглеводів. Їх кількість безпосередньо залежить від ефективності перебігу темної фази фотосинтезу [18].

Так, синє світло здатне чинити найкращий вплив на накопичення вуглеводів в гаптофіта *Isochrysis zhanjiangensis* у порівнянні з жовтим, зеленим, червоним та білим світлом [33].

У свою чергу, червоне світло чинило найкращий вплив на накопичення вуглеводів у зеленої водорості *Chlorella vulgaris* у порівнянні з синім та білим світлодіодами [40], а також у діатомової водорості *Phaeodactylum tricornutum* [15]. Помаранчеве світло також найкраще за синє та біле світло вплинуло на накопичення вуглеводів в *A. platensis* M2M [36].

Натомість біле світло найкраще впливало на накопичення вуглеводів *A. maxima* у порівнянні з синім та помаранчевим [36].

Іншим біохімічним компонентом клітини, на який може впливати світло різних довжин – це ліпіди. У клітині вони можуть бути предсталені структурними або енергетичними ліпідами. Перші являють собою полярні гліцерофосфоліпіди, до складу яких входять поліненасичені жирні кислоти (PUFA), наприклад, ейкозапентаєнова (EPA) чи докозагексаєнова кислоти (DHA). Натомість, другі являють собою неполярні триацилгліцероли (TAG) [30].

Добре вивченим є механізм впливу синього світла на синтез ліпідів. Воно здатне як підвищувати загальний вміст ліпідів у водоростях, так і впливати на кількісний склад окремих ліпідів [30]. Це зумовлено тим, що воно здатне регулювати перебіг транскрипції, а також активізувати ряд ферментів [48]. Так, наприклад, воно здатне впливати на підвищення активності CO₂-фіксуючих ферментів циклу Кальвіна, таких як, рибулозобісфосфаткарбоксилаза/оксигеназа (Rubisco) та карбоангідраза (рис 1.5). Внаслідок цього під час циклу Кальвіна у більших кількостях утворюються 3-фосфогліцерат (PGA) та гліцеральдегід-3-фосфат (GAP), що

є важливими попередниками для синтезу жирних кислот. Далі через ряд реакцій ліпідного синтезу це впливає на накопичення більшої кількості тригліцеридів [46]. Серед інших пояснень – здатність синього світла також активізувати малатдегідрогеназу (ME), АТФ-цитратліazu (ACL) і синтазу жирних кислот (FAS) (рис 1.15), що сприяє підвищеному утворенню НАДФН та Ацетил-КоА а це, в свою чергу, збільшує синтез ліпідів. Крім того, синє світло здатне активувати фермент, що сприяє запасанню ліпідів. [30].

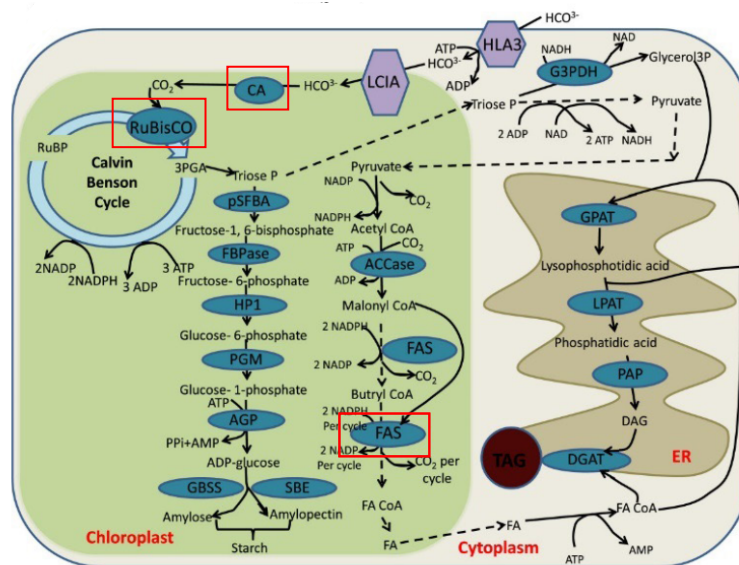


Рис.1.15 Метаболічні шляхи синтезу ліпідів і вуглеводів. Ключові ферменти, що піддаються впливу синього світла обведені червоним

Щодо конкретних прикладів збільшення кількісного вмісту ліпідів за допомогою синього світла, то такий вплив воно чинить на велику кількість видів зелених мікроводоростей [30]. Так, наприклад, дія синього світла на *Chlorella vulgaris* сприяє досягненню нею 23.5 % вмісту ліпідів від загальної маси [30], натомість інші дослідники отримали 23.5 % вміст ліпідів [4]. Вплив синього світла на іншого представника данного роду – *Chlorella minutissima* призвів до 18.7 % ліпідів. Така ж ситуація спостерігалась з зеленою водоростю *Tetraselmis* sp. та страменопілом *Nannochloropsis* sp., для яких вченим вдалося отримати 102.954 а.о. та 702.366 а.о. ліпідів

відповідно. В іншому дослідженні для страменопіла *Nannochloropsis oculata* це складало 21.1 %, а для зеленої водорості *Ankistrodesmus falcatus* -13.76 % [30]. В інших дослідженнях синє світло було найефективнішим у порівнянні зі світлом інших довжин хвиль для зелених водоростей – *Chlorella vulgaris* та *Tetradismus obliquus* [44], гаптофіта *Isochrysis galbana* [61] та ціанобактерії *Arthospira platensis* [44].

Крім того, синє світло також може впливати на якісний склад ліпідів. Так, наприклад, дослідники показали, що культивування під синім світлом сприяє утворенню поліненасичених жирних кислот, а саме α -ліноленової кислоти в таких представників зелених водоростей, як: *Tetradismus obliquus*, *Scenedesmus quadricauda*, *Chlorella vulgaris* та *Auxenochlorella pyrenoidosa* [62]. Крім того, його вплив на страменопіла *Nannochloropsis oceanica* зумовив підвищення вмісту в неї іншої поліненасиченої жирної кислоти – ейкозапентаєнної кислоти [9]. Натомість, преривчаста дія синього світла на представника відділу гаптофітів – *Isochrysis galbana* посприяла накопиченню іншої поліненасиченої жирної кислоти – докозагексаєнної кислоти [61]. Підвищення рівня певних жирних кислот може бути зумовлена такими компенсаторними механізмами водоростей у відповідь на дію синього світла, як: перегрупування тилакоїдної структури тилакоїдів у хлоропластах чи збільшенням їх кількості [62].

На склад ліпідів деяких водоростей чинить вплив зелене і червоне світло. Так, зелене світло здатне чинити вплив на гаптофіта *Isochrysis galbana* сприяючи 65,2 % вмісту його ліпідів, а також на представників страменопілів: *Nannochloropsis oculata* (56%), *Nannochloropsis oceanica* (53%) та *Nannochloropsis salina* (52%) [30]. Крім того, зелене та жовте світло підвищували вміст докозагексаєнної кислоти (DHA) та ейкозапентаєнної кислоти (EPA) у зеленої водорості *Chlorella vulgaris* та гаптофіта *Diacronema lutheri* [26]. Натомість, червоне світло здатне підвищувати кількість ліпідів у зелених водоростей *Chlorella* sp. (60.8%), *Neochloris*

oleoabundans (25.2 %) та у *Botryococcus braunii* (27%) [30]. Крім того, такий тип світла сприяв збільшенню кількості поліненасичених жирних кислот з одночасним зменшенням мононенасичених жирних кислот у представника діатомових водоростей *Phaeodactylum tricornutum* [50]. Натомість, його дія на червону водорість *Porphyridium purpureum* одночасно спонукає утворенню докозагексаєнової кислоти та ейкозапентаєнової кислоти [26], а у представника зелених водоростей *Tetraselmis suecica* тільки останньої [1].

Однак, незважаючи на здатність зеленого та червоного світла теж впливати на накопичення ліпідів, найбільш застосовуваним світлом для цього є синє світло. Це пояснюється тим, що високий вміст ліпідів пов'язаний зі стресом під час якого можуть руйнуватись білки та фотосинтетичні пігменти, що пригнічує фотосинтез і, відповідно, продукцію біомаси. Натомість, синє світло дозволяє підвищувати рівень виробництва ліпідів не так значно як зелене, але зберігаючи високий рівень біомаси [26, 30]. Проте, варто зазначити що в деяких видів водоростей культивування з використанням лише синього світла все ж – таки може вплинути на біомасу, тому вирішенням цієї проблеми є використання двох-фазних систем культивування, що поєднують декілька кольорів світла. Так, наприклад, у першій фазі *Nannochloropsis* sp. культивують під синім світлом для отримання біомаси, а потім зеленим для синтезу ліпідів. Також потрібно зважати на інтенсивність, оскільки її високі показники навпаки можуть знизити вміст ліпідів [30].

Наостанок, світло може впливати на накопичення фотосинтезуючих пігментів. Це зумовлено дією світла на ряд фоторецепторів. Серед них, наприклад, фототропін, який при дії на нього синього світла активує експресію генів, залучених в біосинтез хлорофілу та каротиноїдів. Це також може відбуватись дією синього та червоного світла на інший фоторецептор – криптохром [10]. Як зазначалось раніше, іншим механізмом, за допомогою якого світло впливає на кількість утворених фотосинтетичних пігментів є

ефективність фотосинтезу. Чим він є ефективнішим, тим більше пігментів може утворюватись. Так, наприклад, гліцеральдегід-3-фосфат (Gly3P) – продукт темної фази фотосинтезу є прекурсором хлорофілу та ряду каротиноїдів, таких як α -каротин, β -каротин, лютеїн, кантаксантин, зеаксантин, астаксантин та віолаксантин (рис.1.16) [14].

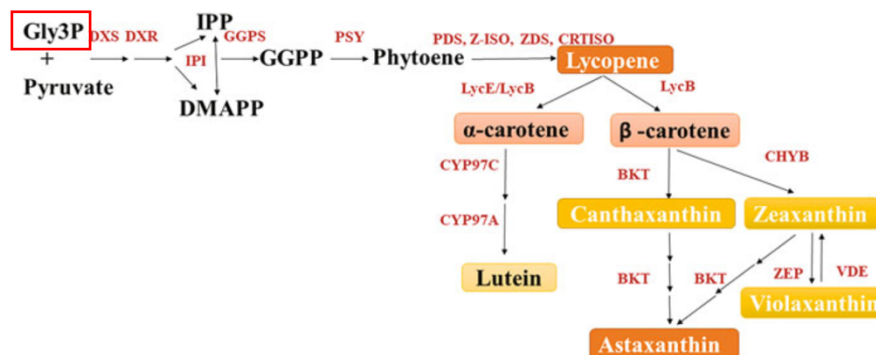


Рис.1.16 Схема біосинтезу каротиноїдів

Щодо синього світла, то воно у порівнянні зі світлом інших кольорів підвищило вміст хлорофілу в ціанобактерії *Oscillatoria* sp. та в зеленої водорості *Ankistrodesmus* sp. В іншій зеленої водорості *Tetraselmis suecica* воно теж підвищило його вміст у порівнянні з зеленим, білим та червоним світлодіодами, а у діатомової водорості *Nitzschia* sp. У порівнянні з жовтим та червоним. Крім того, воно підвищило вміст бета-каротину та лютеїну у *Dunaliella salina* у порівнянні з червоним світлом, а також астаксантину у іншій зеленої водорості – *Haematococcus pluvialis* у порівнянні з зеленим, червоним та фіолетовим. В діатомової водорості *Phaeodactylum tricornutum* воно сприяло підвищенню вмісту ксантофілу та хлорофілу сильніше за білі та червоні світлодіоди [51]. Інші дослідження показали, що синє світло є найменш ефективним при накопиченні каротиноїдів у зелених водоростей *Chlorella vulgaris* та *Tetradismus obliquus*, а також для ціанобактерії *Arthrospira platensis* [44]. Більш того, в інших дослідженнях воно зменшило вміст хлорофілу та фікоціаніну у порівнянні зі світлодіодами інших

кольорів в останній, а також хлорофілу у порівнянні з білим світлом в представників гаптофітів *Isochrysis* sp [51].

У свою чергу, червоне світло стимулювало синтез фікоціаніну, аллофікоціаніну та хлорофілу *a* в червоної водорості *Corallina elongate*, натомість не сприяло утворенню фікоеритрину [52]. Крім того, в зеленої водорості *Botryococcus braunii* воно підвищило вміст каротиноїдів у порівнянні з синім та зеленим світлом [51].

Натомість жовте світло було найефективнішим для накопичення каротиноїдів у *Chlorella vulgaris* та *Tetrademus obliquus*, а зелене для *Arthospira platensis* [44]. Крім того, воно підвищило вміст хлорофілу в *C. vulgaris* ефективніше за світло інших довжин хвиль [51].

Тобто, можна зробити висновок, що червоне та синє світло є найбільш корисними для збільшення динаміки росту та продуктивності біомаси більшості водоростей через їх відповідність діапазонам поглинання хлорофілів та каротиноїдів, а також їх здатності впливати на фоторецептори. Натомість вплив світла на біосинтез білків, ліпідів, вуглеводів та фотосинтетичних пов'язаний з ефективністю темної фази фотосинтезу, а утворення фотосинтетичних пігментів ще й з активністю фоторецепторів. Так, утворення білків та ліпідів найкраще відбувається за впливу синього освітлення, а вуглеводів - за червоного. На останок, на накопичення хлорофілу у більшості водоростей впливає синє та зелене світло, на накопичення фікобілінів – червоне, а на накопичення каротиноїдів - жовте та зелене світло. Отримані закономірності можна використовувати у промисловості для створення біореакторів.

1.6 Застосування світла різних довжин у фотобіореакторах

Збільшення продуктивності культивування водоростей у промисловості можна за досягнути за допомогою використання штучного світла певних довжин у фотобіореакторах. Це закриті біореактори для

фотосинтетичній організмів, що піддаються освітленню і призначені для контролю виробництва біомаси шляхом регулювання технічних параметрів [63].

Освітлення у фотобіореакторах може бути штучним або вони можуть мати доступ до сонячного світла. Однак, використання штучного освітлення, на мою думку, може зробити процес виробництва більш контрольованим. Фотобіореактори, що використовують природне освітлення зазвичай складаються з масиву труб або плоских панелей, а також використовують циркуляцію клітин у них за допомогою повітряних насосів, щоб сонячне світло проникало краще. Щодо матеріалу – то фотобіореактори зазвичай є виготовлені з пластику або скла. Зазвичай фотобіореактори працюють в режимі безперервного культивування з постійною подачею вуглекислого газу, натомість вироблений під час фотосинтезу кисень потребує виведення через клапан, оскільки його висока концентрація кисню може пригнічувати ріст водоростей [13].

Щодо структури фотобіореактора, то він може складатись з (рис.1.17): фільтру (1); клапану (2); ємності з полікарбонату (3); світлодіодної панелі (4); насосу для подачі повітря (5); опори для світлодіодної панелі (6); перетворювача змінного/постійного струму (7); таймеру (8); магнітної мішалки (9); горизонтальних опорних конструкцій (10); вертикальних опорних конструкцій (11); виходу тиску (12); гвинтової кришки (13); повітрепроводу (14); порту для відбору проб (15); розпилювачу повітря (16); 17 — магнітної панелі (17); циркулятору охолоджуючої води (18) та мідної труби для охолодження (18) [25].

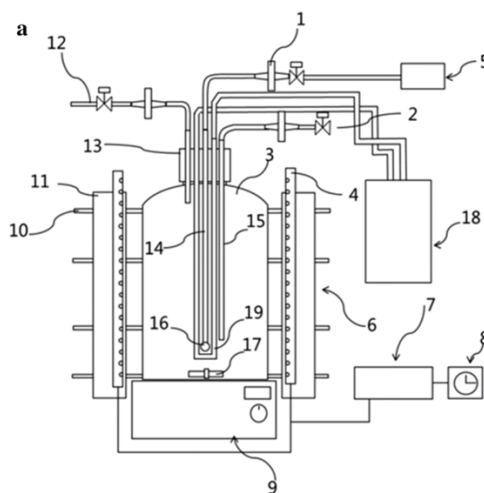


Рис.1.17 Схематичне зображення будови фотобіореактору

Варто зазначити, що при конструюванні біореактору потрібно правильно підібрати параметри освітлення. Перший - довжина хвилі. Червоне та біле світло можуть бути найкращим вибором, коли оптимальна довжина хвилі невизначена. Другий - інтенсивність світла. Найчастіше для водоростей використовується $200\text{--}450 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ або освітленість $4000\text{--}7500$ люкс. Третій – фотоперіод. Найчастіше для водоростей використовується 12 годин світла та 12 годин темряви. Останній параметр - розподіл джерела світла. Воно може бути зовнішнім, внутрішнім або комбінованим [10].

Отже, використовуючи фотобіореактори зі світлом правильно підібраних довжин хвиль у промисловості можна досягти підвищеної динаміки росту, продуктивності біомаси водоростей, а також бажаного клітинного складу.

2. МЕТОДИ ТА МАТЕРІАЛИ

Ціанобактерія *Arthospira platensis*, а також зелені водорості *Chlorella vulgaris* та *Scenedesmus obliquus* є широко використовуваними у промисловості для створення харчових добавок (перші дві водорості), очищення стічних вод та створення біопалива [7]. Натомість використання світла певних довжин хвиль може зміцнювати біосинтез цих водоростей в бік утворення певних вторинних метаболізм та внаслідок цього підвищити ефективність їх використання в промисловості [30]. Тому для огляду було обрано дослідження [44], в якому вивчався вплив синього, зеленого, жовтого, червоного та білого світла на динаміку росту, вміст білків, вуглеводів, ліпідів та пігментів даних водоростей.

2.1 Об'єкти дослідження

В роботі [44] були використані водорості *Arthospira platensis*, *Chlorella vulgaris* та *Scenedesmus obliquus* з початковою концентрацією клітин 0,05 г/л.

2.2 Умови культивування мікрowodоростей

В дослідженні [44] водорості культивували в середовищі Болда протягом 10-ти денного періоду у дволітрових колбах. Впродовж всього часу підтримувалася температура 20 °C, а також добові цикли з 12-ти годинним освітленням. Освітлення було різне та підтримувалося за допомогою білих, синіх, червоних, зелених та жовтих світлодіодних смужок.

2.3 Методи вимірювання динаміки росту та продуктивності водоростей

Автори статті [44] визначали продуктивність біомаси водоростей, вирощених при різних довжинах хвиль, за допомогою зважування їх сухої ваги. Для цього вони попередньо відділяли біомасу водоростей від

середовища за допомогою центрифугування при 5000 об/хв впродовж 10 хвилин, а потім її висушували до отримання постійної ваги в духовці при 95°C. Після цього проводилося зважування.

2.4 Аналіз вмісту білків

В статті [44] аналіз білків проводили за допомогою лужної екстракції. Це полягало у додаванні до аліквот центрифугованої культури 0,5 Н NaOH з підтриманням температури 80°C протягом 10 хвилин. За цим слідувало центрифугування при 5000 об/хв та кількісне визначення розчинених білків супернатанту з використанням калібрувальної кривої, побудованої на основі стандартних розчинів альбуміну сироватки великої рогатої худоби та виміряної оптичної щільності зразку.

2.5 Аналіз вмісту вуглеводів

Для оцінки загального вмісту вуглеводів в дослідженні [44] спочатку проводили їх лужну екстракцію. Це включало додавання води до сухої маси водоростей, додавання 40% КОН з підтриманням 90 °C протягом години. Після остигання додавали крижаний етанол і заморожували зразки при – 20 °C впродовж ночі. За цим слідувало центрифугування при 5000 об/хв, розчинення у воді та додавання антронного реагенту середовищі сірчаної кислоти згідно з [31]. Далі оптична щільність утворених блакитних комплексів антронного реагенту з вуглеводами реєструвалася за допомогою спектрофотометру при довжині хвилі 578 нм та калібрувалася за допомогою стандартного розчину D-глюкози для визначення його концентрації вуглеводів в зразку [44].

2.6 Аналіз вмісту ліпідів

В даному дослідженні [44] загальний вміст ліпідів визначався за методикою Folch [16]. Це передбачало хлороформ-метанольну екстракцію.

Під час неї висушені водорості заливали водою, руйнували клітинні стінки за допомогою ультразвуку, а потім додавали хлороформ та метанол у співвідношенні 2:1 з подальшим витримуванням на водяній бані при 30 °C протягом 30 хвилин. Після цього проводили фільтрацію за допомогою фільтрувального паперу Whatman No.1, переносили очищену суміш в нову пробірку з 0,9% NaCl та проводили випарювання у витяжній шафі під вакуумом при 60°C до отримання постійної маси.

Подальші розрахунки проводились за наступною формулою:

$$\text{Вміст ліпідів (\%)} = \frac{m_2 - m_0}{m_1 \times 100}, \text{ де}$$

m_0 – вага нової порожньої пробірки

m_1 – вага висушених водоростей

m_2 – вага пробірки з висушеними ліпідами

2.7 Аналіз вмісту пігментів

Розрахунок вмісту пігментів проводився за методикою Lichtenthaler [32]. Для визначення кількості хлорофілу a , хлорофілу b та каротиноїдів загальний екстракт пігментів, отриманий з використанням 100% ацетону аналізували з використанням спектрофотометру UV-Vis та нижче зазначених формул.

$$X_a = 11,24 \times OD_{662} - 2,04 \times OD_{645}$$

$$X_b = 20,13 \times OD_{645} - 4,19 \times OD_{662}$$

$$K_{a+b} = \frac{1000 \times OD_{470} - 1,90 \times X_a - 6,31 \times X_b}{214}, \text{ де}$$

X_a – це хлорофіл a ($\mu g \text{ ml}^{-1}$).

X_b – хлорофіл b ($\mu g \text{ ml}^{-1}$).

K_{a+b} – загальний вміст каротиноїдів ($\mu g \text{ ml}^{-1}$) [44].

3. РЕЗУЛЬТАТИ

3.1 Вплив світла різних довжин хвиль на продуктивність біомаси водоростей

В результаті експериментальної роботи, проведеної дослідниками [44] було показано, що найвищий рівень сухої біомаси для *Scenedesmus obliquus* та *Arthospira platensis* було отримано за вирощування під впливом червоного світла (рис. 3.1). За 10 днів це складало $1,43 \frac{\text{г}}{\text{л}}$ та $1,41 \frac{\text{г}}{\text{л}}$ відповідно. Натомість максимальна біомаса *Chlorella vulgaris* була отримана під впливом білого освітлення та становила близько $1,3 \frac{\text{г}}{\text{л}}$. На другому місці за кількістю утвореної біомаси для *S.obliquus* було вирощування з використанням синього світла, для *A. platensis* – білого, а для *C. vulgaris* – червоного. Ще менш ефективним було біле світло для *S.obliquus*, синє світло для *A. platensis* та *C. vulgaris*. Натомість найменш ефективним для накопичення біомаси було жовте та зелене освітлення, за яких жодна з культур водоростей не досягла навіть $1 \frac{\text{г}}{\text{л}}$.

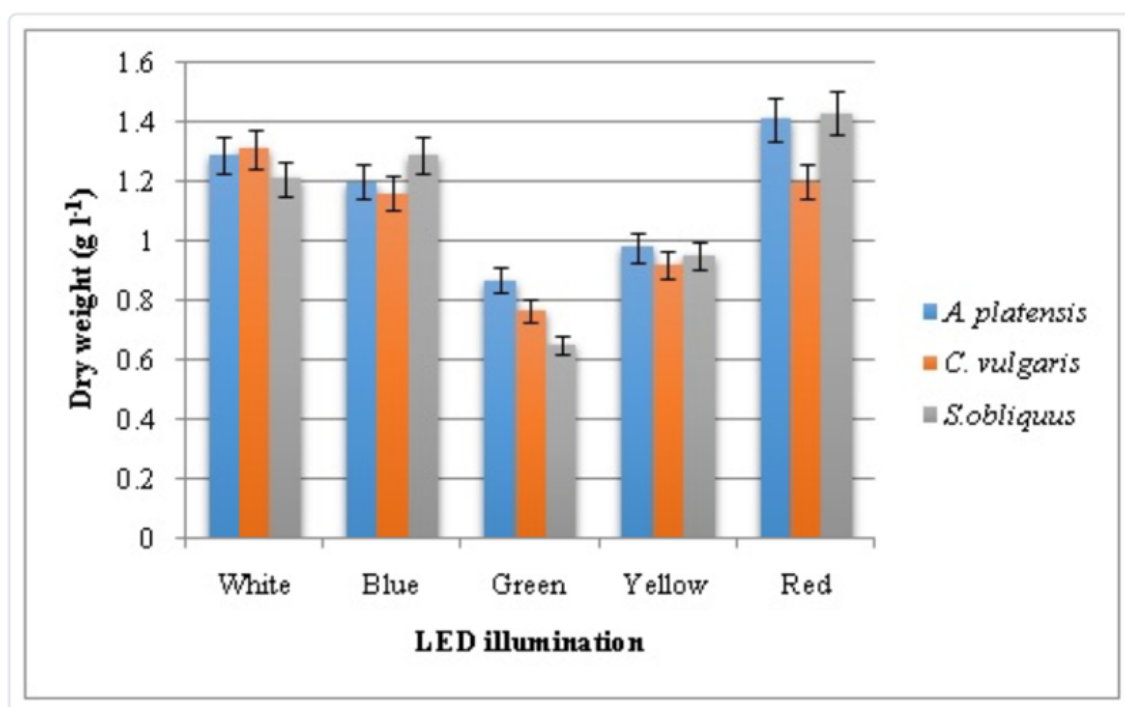


Рис. 3.1 Вплив різних довжин хвиль світла на вихід сухої маси мікродоростей

Отримання найвищого рівня біомаси *Arthospira platensis* під червоним світлом узгоджується з дослідженням [45] в якому його порівнювали з білим, жовтим та комбінацією синього та червоного світлодіодів, а також з [39], де проводили порівняння з білим та жовтим. Щодо *C. vulgaris*, то дослідження [28] також показало, що найбільша кількість біомаси у порівнянні з жовтим, червоним та синім світлом утворюється при білому світлі. В дослідженні [22] також доведено що тепло-біле освітлення є найефективнішим для накопичення біомаси у цієї водорості у порівнянні з білим, червоним та синім. Однак, є й протилежні результати. Так, наприклад, дослідження [62] показало, що на накопичення біомаси *C. vulgaris* та *S. obliquus* найкраще впливало синє світло. Крім того, стаття [3] також показала найкращий вплив на біомасу *S. obliquus* синього світла, проте на початкових етапах культивування ефективнішим було одночасне використання синього та червоного світлодіодів у співвідношенні 1:1. На мою думку, відмінності в результатах досліджень можна пояснити тим, що вплив світла залежить не тільки від виду водорості, а й від умов проведення експерименту, наприклад, таких як фотоперіод та інтенсивність освітлення, середовище та температура культивування водорості.

Отже, вплив на накопичення біомаси у більшості водоростей має червоне світло та біле світло, натомість найменший вплив на це чинить жовте та зелене світло. Ці висновки узгоджуються з теоретичною частиною даної роботи. Щодо впливу світла на окремі водорості, то на накопичення біомаси в *A. platensis* може впливати червоне світло, на *C. vulgaris* – біле, а на *S. obliquus* синє або червоне.

3.2 Вплив світла різних довжин хвиль на склад біомаси водоростей

В роботі [44] вчені отримали найвищу концентрацію білків з біомаси *A. platensis*, *C. vulgaris* та *S. obliquus*, вирощених під синім світлодіодним освітленням. Вона становила $102,7 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$, $77,9 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$ та $51,9 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$ відповідно (рис. 3.2). Трохи менш ефективним для накопичення білків у всіх водоростей було зелене світло. Це складало $97,5 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$ для *A. platensis*, $76,5 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$ для *C. vulgaris* та $49,4 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$ для та *S. obliquus*. Ще менш ефективними були біле та червоне світло. У свою чергу, найменш ефективним було жовте світло, за впливу якого вміст білків у *A. platensis*, *C. vulgaris* та *S. obliquus* не перевищував $60 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$.

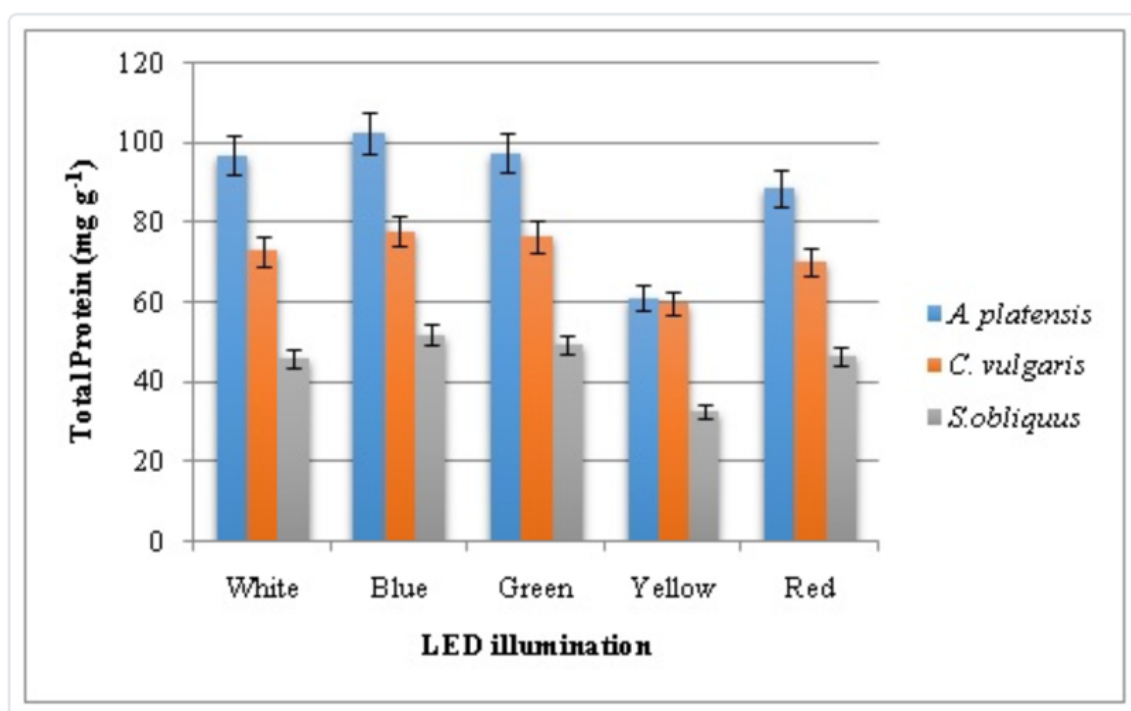


Рис. 3.2 Вплив різних довжин хвиль світла на вміст білків в клітинах мікроводоростей

Дослідження [12] теж показало, що накопичення білків в *A. platensis* найкраще відбувається при синьому освітленні, у порівнянні з помаранчевим та білим. Для *C. vulgaris* в дослідженні [29] під впливом

синього світла було отримано вищій вміст білків, у порівнянні з червоним світлом. Стосовно *S.obliquus*, то стаття [59] підтверджує найкращий вплив синього світла на накопичення білків.

В розглянутому дослідженні [44] найвищий вміст вуглеводів в біомасах водоростей теж був отриманий за впливу синього світлодіода (рис. 3.3). Серед усіх водоростей він був найвищим у *C. vulgaris* і складав $52,1 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$. Наступним за ефективністю накопичення вуглеводів було червоне світло для *S.obliquus* та *A. platensis*, натомість для *C. vulgaris* це було зелене світло. Наступним за ефективністю для *S. obliquus* було жовте, *A. platensis* – біле, а для *C. vulgaris* – червоне. Натомість найменш ефективним освітленням для синтезу ліпідів для *S. obliquus* було біле та зелене, для *A. Platensis* зелене та жовте, а для *C. vulgaris* біле та жовте.

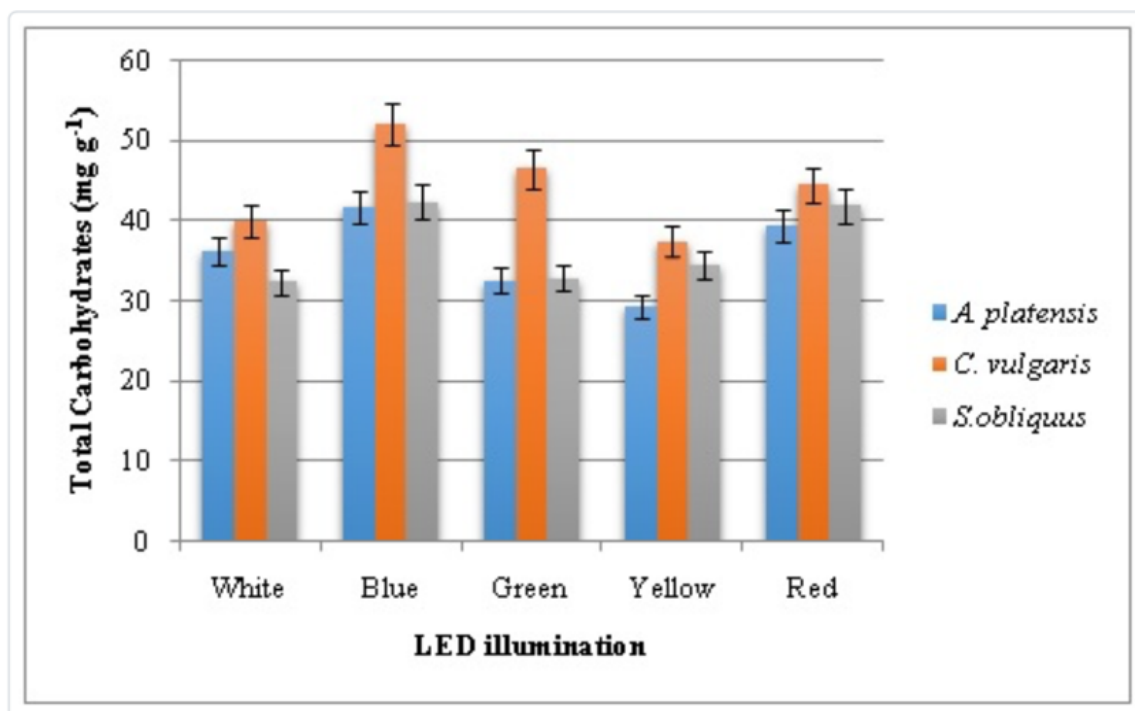


Рис. 3.3 Вплив різних довжин хвиль світла на вміст вуглеводів в клітинах мікроводоростей

Результати узгоджуються з дослідженням [35], в якому наголошується що синє світло є найефективнішим для накопичення вуглеводів в *A.*

Platensis. Щодо *C. vulgaris*, то дослідження [49] та [28] вказують на те, що найбільшу кількість вуглеводів можна отримати, використовуючи жовте світло, що суперечить отриманим в дослідженні [44] результатам. Крім того, дослідження [29] показало, що червоне світло є ефективніше за синє для досягнення цієї мети. Натомість для *S.obliquus* не було знайдено схожих досліджень.

Крім того, дане дослідження [44] також показало, що синє світло є найефективнішим для накопичення ліпідів у *C. vulgaris* та *S. obliquus* (рис. 3.4). Це становило 5,68 % та 4,96 % відповідно. Червоне світло було трохи менш ефективним і призводило до утворення 4,37% та 3,86% ліпідів відповідно. Натомість для *A. platensis* синє та червоне світло мало однаковий вплив. Наступним за ефективністю для усіх водоростей було біле світло, натомість найменш ефективним було зелене світло та жовте світло, при яких вміст ліпідів у біомасі не перевищував 3 % та 1,5 % відповідно.

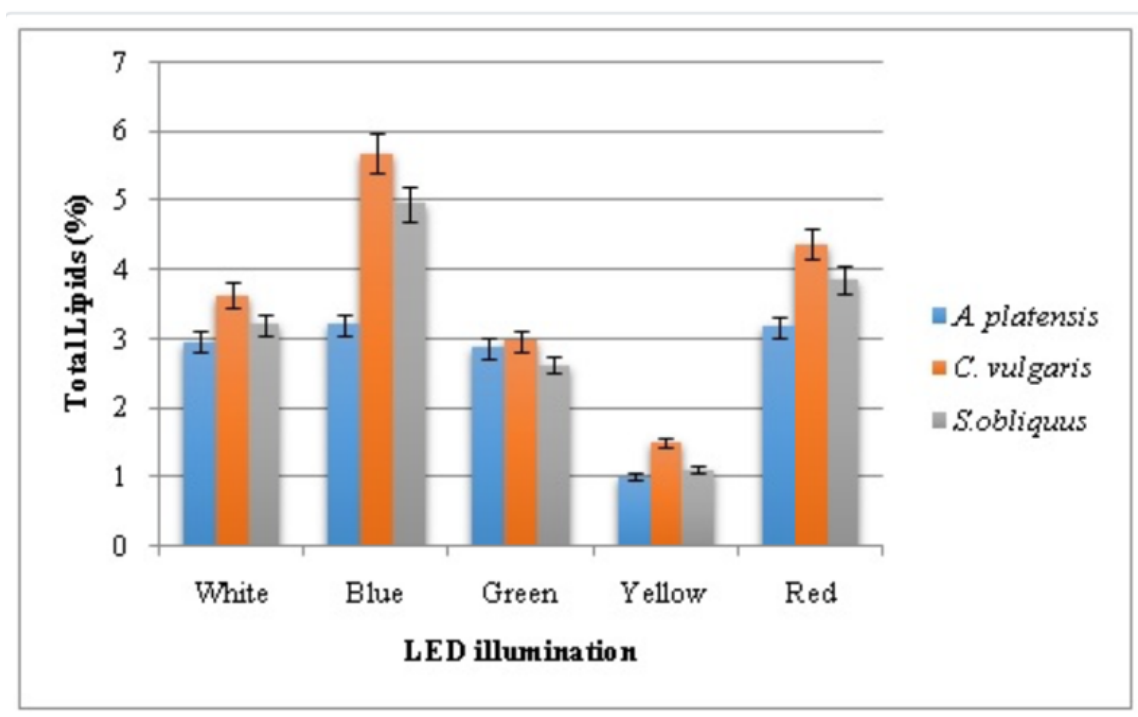


Рис. 3.4 Вплив різних довжин хвиль світла на вміст ліпідів в клітинах мікрроводоростей

Дослідження [35] підтвердило високу ефективність вироблення ліпідів в *A. platensis* під впливом синього світла. Натомість дослідження [36] показало, що на накопичення ліпідів у штамів *A. platensis* M2 та M2M найкраще впливає біле та помаранчеве світло відповідно. Стосовно *C. vulgaris*, то найвища здатність вироблення ліпідів під синім світлом у порівнянні з білим, червоним та жовтим також підтверджується дослідженням [28]. Крім того, дослідження [62] також підтвердило такий самий результат для *C. vulgaris* та *S. obliquus*.

Таким чином, на накопичення білків в водоростей розглянутих видів найбільше впливає синє світло. На збільшення кількості вуглеводів в біомасі водоростей *A. platensis*, *C. vulgaris* та *S. obliquus* також найкраще впливає синє світло. Проте, деякі дослідження наголошують, що для *C. vulgaris* найкращий вплив чинить жовте або червоне світло. У свою чергу, для збільшення кількості ліпідів у розглянутих видів водоростей зазвичай використовують синє світло.

3.3 Вплив світла різних довжин на вміст фотосинтетичних пігментів

Також дослідники [44] показали, що для *C. vulgaris* та *S. obliquus* вирощування при червоному світлі найкраще впливає на синтез хлорофілу *a* (рис. 3.5). Це складало $8,4 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$ та $7,2 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$ відповідно. Натомість для *A. platensis* був отриманий однаковий результат як при червоному, так і при білому освітленні. Він складав $7,8 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$. Біле світло також призвело до трохи менш ефективних результатів у порівнянні з червоним світлом у *C. vulgaris* та *S. obliquus*. Наступними у ряду зменшення ефективності накопичення хлорофілу *a* для *A. platensis* та *S. obliquus* виступали синє, жовте та зелене світло. Натомість для *C. vulgaris* це було жовте, зелене та синє освітлення.

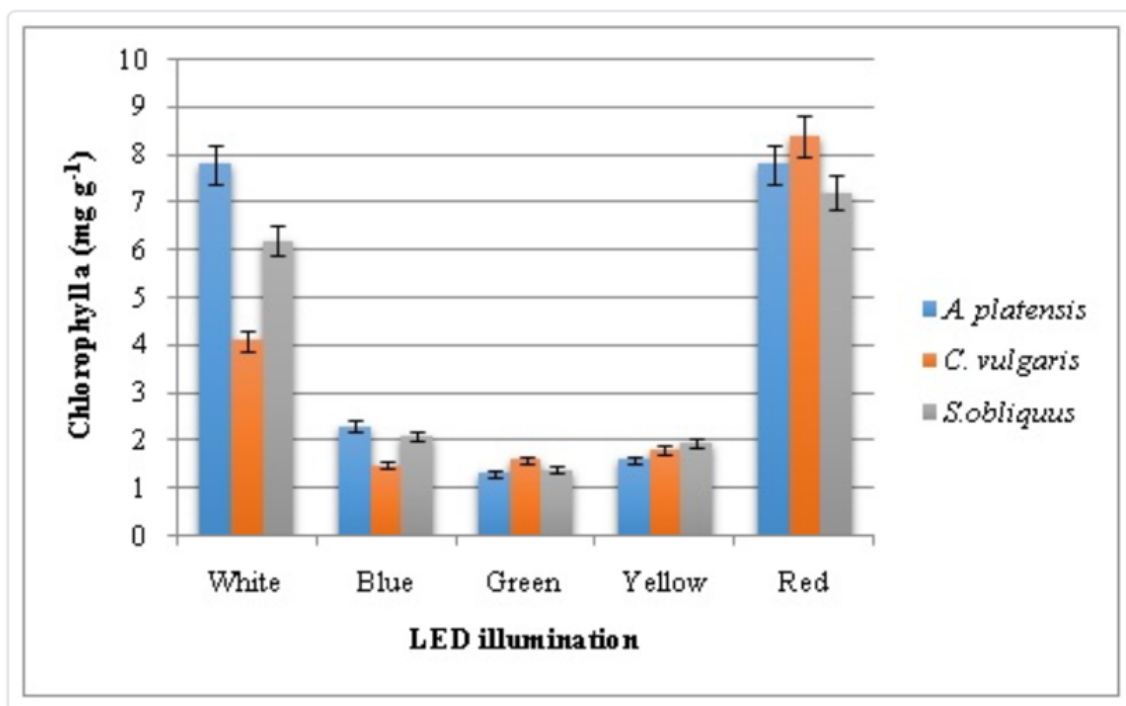


Рис. 3.5 Вплив різних довжин хвиль світла на вміст хлорофілу *a* в клітинах мікрободоростей

Дослідження [36] також показало, що для штаму *A. platensis* M2 хлорофіл *a* найкраще накопичується при білому світлі, а для штаму M2M – на початку культивування під помаранчевим, а потім під білим. Щодо *C. vulgaris*, то в дослідженні [29] було показано, що червоне світло ефективніше за синє впливає на накопичення хлорофілу *a*. Найефективнішим в утворенні хлорофілу *a* в *C. vulgaris* показало себе червоне світло і в дослідженні [37] у порівнянні з фіолетовим, помаранчевим, зеленим та червоним. Стосовно *S. obliquus*, то дослідження [59] показало що найефективніше накопичення хлорофілу *a* відбувається під синім освітленням. Ці ж результати для *S. obliquus* було отримано і в статті [56].

Натомість хлорофіл *b* в даному дослідженні [44] найкраще накопичувався за впливу зеленого світла (рис. 3.6). Це складало $2,0 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$ для *A. platensis*, $1,98 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$ для *C. vulgaris* та $1,68 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$ для *S. obliquus*. Наступним за ефективністю для *A. platensis* та *C. vulgaris* було червоне світло, натомість

для *S. obliquus* – біле. Наступними у ряду зменшення ефективності накопичення хлорофілу *b* для *A. platensis* були синє, жовте і біле світло, для *C. vulgaris* – біле, жовте та синє, натомість для *S. obliquus* – синє, жовте і зелене.

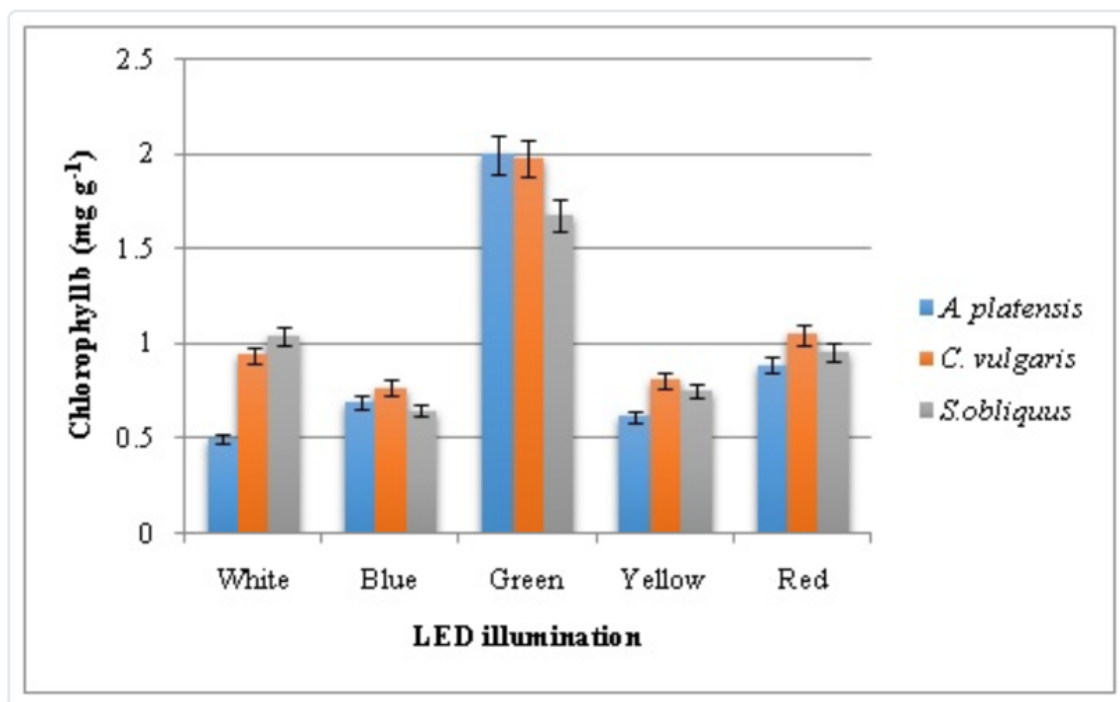


Рис. 3.6 Вплив різних довжин хвиль світла на вміст хлорофілу *b* в клітинах мікроводоростей

Для *A. platensis* аналогічних досліджень, що вивчають накопичення хлорофілу *b* не було знайдено. Щодо *C. vulgaris*, то в дослідженні [21] було показано, що зелене світло найефективніше впливає на накопичення хлорофілу *b*. В дослідженні [59] було показано, що в *S. obliquus* найефективніше накопичення хлорофілу *b* також відбувається під впливом синього світла. Про те, що на накопичення даної сполуки в цих двох водоростях впливає синє світло свідчить також стаття [62].

Крім того, це дослідження [44] показало, що найвищий вміст каротиноїдів спостерігався в *A. platensis* під зеленим освітленням (рис. 3.7). Це становило $6,1 \frac{\text{мг}}{\text{г}}$. Натомість найвищі значення для *C. vulgaris* та *S. obliquus* були здобуті під жовтим освітленням, а для *A. platensis* воно було

другим за ефективністю після зеленого. Трохи менша кількість каротиноїдів була отримана для *C. vulgaris* під білим та зеленим освітленням, для *S. obliquus* під зеленим та білим, а для *A. platensis* під жовтим та білим. Проте, найменш ефективними для утворення каротиноїдів в усіх водоростей було вирощування під червоним та синім світлом.

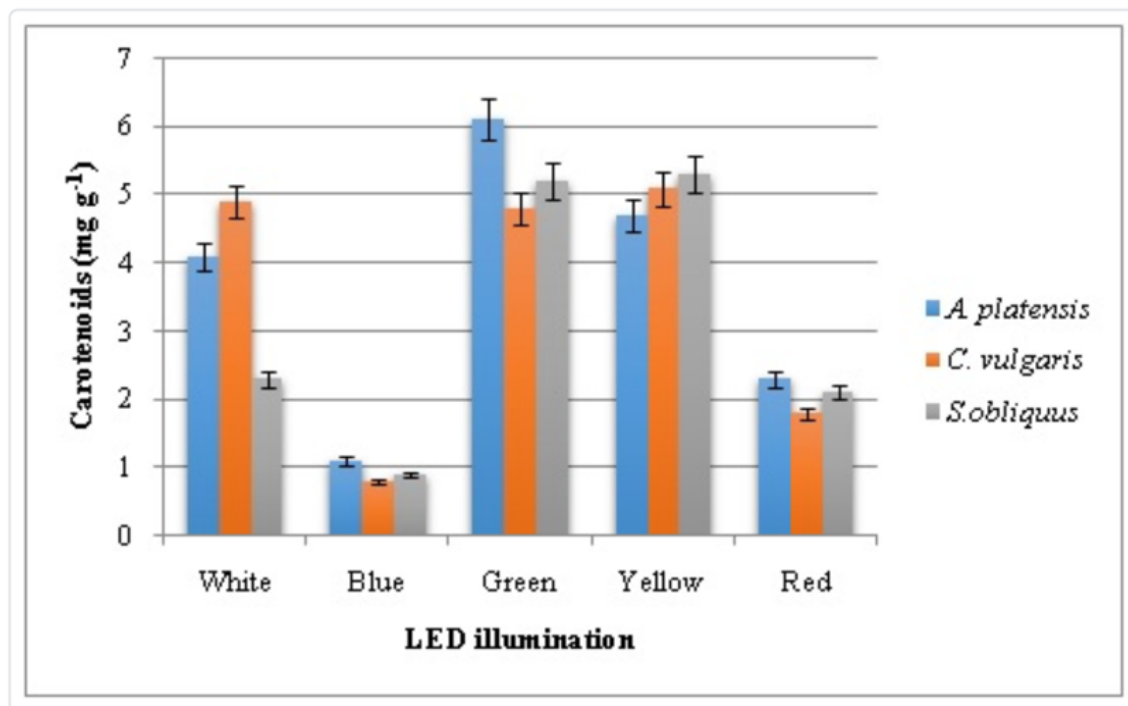


Рис. 3.7 Вплив різних довжин хвиль світла на вміст каротиноїдів в клітинах мікрроводоростей

Аналогічних досліджень для *A. platensis* не було знайдено. Щодо *C. vulgaris*, то в дослідженні [49] було показано, що в експоненційній фазі найкращий вплив на синтез цієї сполуки чинило зелене та жовте світло. В дослідженні [59] відбувалось *S. obliquus* найефективніше накопичення каротиноїду астаксантину під впливом синього та білого світлодіодів. А в дослідженні [62] лютеїну під впливом синього.

Таким чином, на синтез хлорофілу *a* в *A. platensis*, *C. vulgaris* та *S. obliquus* найкраще впливає культивування під червоним освітленням. Для *A. platensis* також можна використовувати біле світло. Однак, інші дослідження кажуть про те, що для найефективнішим для накопичення

хлорофілу *a* в *S. obliquus* є синє світло. У свою чергу, зелене світло є ефективним в накопиченні хлорофілу *b* у даних водоростей. Однак, для *S. obliquus* як і в випадку з хлорофілом *a* деякі дослідження рекомендують використовувати синє світло. Щодо впливу світла на синтез каротиноїдів, то для *A. platensis* ефективним є зелене, для *C. vulgaris* та *S. obliquus* -жовте світло. Проте, інші дослідження для *S. obliquus* також показали, що і на цей вплив найкраще чинить синє світло.

ВИСНОВКИ

1. Виявлено, що наявність певних фотосинтетичних пігментів, фоторецепторів, їх комбінацій в клітинах мікроводоростей визначає при яких довжинах світла фотосинтез буде найпродуктивнішим. Для більшості водоростей це відповідає синьому та червоному діапазонам видимого світла.

2. Проаналізовано та доведено, що світло відповідної довжини хвилі через вплив на ефективність фотосинтезу безпосередньо впливає на такі параметри культури як динаміка росту та продуктивність біомаси, а завдяки збільшенню синтезу продуктів його темної фази також і на склад біомаси.

3. Показано, що культивування *A. platensis* та *S. obliquus* з використанням червоного світла приводило до збільшення продуктивності біомаси мікроводоростей, а для *C. vulgaris* збільшення виходу біомаси відбувалося при використанні білого світла.

4. На синтез хлорофілу а і хлорофілу б в клітинах *A. platensis*, *S. obliquus*, *Chl. vulgaris* впливало культивування з використанням червоного світла, а накопичення каротіноїдів відбувалося під дією зеленого і жовтого світла для *A. platensis* і *C. vulgaris* та *S. obliquus* відповідно.

5. Накопичення білків, ліпідів та вуглеводів в клітинах спостерігали при культивуванні мікродоростей під синім освітленням.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Abiusi F., Sampietro G., Marturano G., Biondi N., Rodolfi L., D'Ottavio M., Tredici M.R. Growth, photosynthetic efficiency, and biochemical composition of *Tetraselmis suecica* F&M-M33 grown with LEDs of different colors //Biotechnology and Bioengineering. 2014. V. 111 (5). P. 956–964.
2. Acuapan-Hernandez J., Canizares-Villanueva R.O., Cristiani-Urbina E. Red Light and Nitrogen Depletion Stimulate the Synthesis of Lipids and N-Alkadienes Susceptible to be Used as Biofuels in *Botryococcus braunii* UTEX 2441 (Race A) //BioTechnology: An Indian Journal. 2017. V. 13(6). P. 155.
3. Amaro H.M., Pagels F., Azevedo I.C., Azevedo J., Sousa Pinto I., Malcata F.X., Guedes A.C. Light-emitting diodes—a plus on microalgae biomass and high-value metabolite production //Journal of Applied Phycology. 2020. V. 32 (6). P. 3605–3618.
4. Atta M., Idris A., Bukhari A., Wahidin S. Intensity of blue LED light: A potential stimulus for biomass and lipid content in fresh water microalgae *Chlorella vulgaris* //Bioresource Technology. 2013.V. 148. P. 373–378.
5. Austin E., Geisler A.N., Nguyen J., Kohli I., Hamzavi I., Lim H.W., Jagdeo J. Visible light. Part I: Properties and cutaneous effects of visible light //Journal of the American Academy of Dermatology. 2021. V. 84 (5). P. 1219–1231.
6. Baidya A., Akter T., Islam M.R., Shah A.K.M.A., Hossain, M.A., Salam M.A., Paul S.I. Effect of different wavelengths of LED light on the growth, chlorophyll, β -carotene content and proximate composition of *Chlorella*

ellipsoidea //Heliyon. 2021 V. 7 (12). P. e08525.

7. Balasubramaniam V., Gunasegavan R.D., Mustar S., Lee J.C., Mohd Noh M.F. Isolation of Industrial Important Bioactive Compounds from Microalgae //Molecules. 2021. V. 26 (4). P. 943.
8. Chapman R.L. Algae: the world's most important “plants”—an introduction //Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change. 2013. V. 18. P. 5–12.
9. Chen C.Y., Chen Y.C., Huang H.C., Huang C.C., Lee W.L., Chang, J.S. Engineering strategies for enhancing the production of eicosapentaenoic acid (EPA) from an isolated microalga *Nannochloropsis oceanica* CY2 //Bioresource Technology. 2013. V. 147. P. 160–167.
10. Chen S., Li X., Ma X., Qing R., Chen Y., Zhou H., Yu Y., Li J., Tan Z. Lighting the way to sustainable development: Physiological response and light control strategy in microalgae-based wastewater treatment under illumination //Science of The Total Environment. 2023. V. 903. P. 166298.
11. Chen Z., Ngo H.H., Wang D., Deng L., Guo, W. Sustainability assessment of algae-based biomaterials //Biomass, Biofuels, and Biochemicals. 2022. P. 237–250.
12. Chini Zittelli G., Mugnai G., Milia M., Cicchi B., Silva Benavides A.M., Angioni A., Addis P., Torzillo, G. Effects of blue, orange and white lights on growth, chlorophyll fluorescence, and phycocyanin production of *Arthrospira platensis* cultures //Algal Research. 2022. V. 61. P. 102583.
13. Delavar M.A., Wang J. Bioreactor concepts, types, and modeling //Advanced Methods and Mathematical Modeling of Biofilms. 2022. P. 195–245.

14. Devi A., Kalwani M., Patil K., Kumari A., Tyagi A., Shukla P., Pabbi S. Microalgal Bio-pigments: Production and Enhancement Strategies to Enrich Microalgae-Derived Pigments //Cyanobacterial Biotechnology in the 21st Century. 2023. P. 85–106.
15. Dong M., Zhang Y., Yu Q., Liu Q., Zhou X., Jin C. Regulation of light quality on lipid production, biodiesel quality, and nutritional quality of *Phaeodactylum tricornutum* //Aquaculture International. 2023. V. 31(15). P. 1231–1251.
16. Folch J., Lees M., Sloane Stanley G.H. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues //The Journal of Biological Chemistry. 1957. V. 226 (1). P. 497–509.
17. Garcia-Pichel F. Cyanobacteria //Encyclopedia of Microbiology (Third Edition). 2009. P. 107–124.
18. Häder D.P. Photosynthesis in Plants and Algae //Anticancer Research. 2022. V. 42 (10). P. 5035–5041.
19. Hall B.G., Acar H., Nandipati A., Barlow M. Growth Rates Made Easy //Molecular Biology and Evolution. 2014. V. 31 (1). P. 232–238.
20. Heimann K., Huerlimann R. Microalgal classification: major classes and genera of commercial microalgal species // Handbook of Marine Microalgae: Biotechnolgy Advances. 2015. P. 25–41.
21. Kendirlioğlu Şimşek G., Cetin A. Effect of Different Wavelengths of Light on Growth, Pigment Content and Protein Amount of *Chlorella vulgaris* //Fresenius Environmental Bulletin. 2017.V. 26 (12A). P. 7974–7980.
22. Khalili A., Najafpour G.D., Amini G., Samkhaniyani F. Influence of nutrients and LED light intensities on biomass production of microalgae

- Chlorella vulgaris* //Biotechnology and Bioprocess Engineering. 2015. V. 20. P. 284–290.
- 23.Kianianmomeni A., Hallmann A. Algal photoreceptors: in vivo functions and potential applications //Planta. 2014. V. 239(1). P. 1–26.
- 24.Kianianmomeni A., Hallmann, A. Algal Photobiology: A Rich Source of Unusual Light Sensitive Proteins for Synthetic Biology and Optogenetics //Optogenetics: Methods and Protocols. 2016. P. 37–54.
- 25.Kim E.J., Kim S., Choi H.G., Han S.J. Co-production of biodiesel and bioethanol using psychrophilic microalga *Chlamydomonas* sp. KNM0029C isolated from Arctic sea ice //Biotechnology for Biofuels. 2020. V. 13(1).
- 26.Kim S.H., Sunwoo I.Y., Hong H.J., Awah C.C., Jeong G.T., Kim, S.K. Lipid and unsaturated fatty acid productions from three microalgae using nitrate and light-emitting diodes with complementary LED wavelength in a two-phase culture system //Bioprocess and Biosystems Engineering. 2019.V. 42 (9). P. 1517–1526.
- 27.Kommareddy A., Anderson G.A. Study of Light as a parameter in the growth of algae in a Photo-Bio Reactor (PBR) // American Society of Agricultural and Biological Engineers Annual International Meeting, 27-30 July, Las Vegas 2003.
- 28.Korozi E., Kefalogianni I., Tsagou V., Chatzipavlidis I., Markou G., Karnaouri A. Evaluation of Growth and Production of High-Value-Added Metabolites in *Scenedesmus quadricauda* and *Chlorella vulgaris* Grown on Crude Glycerol under Heterotrophic and Mixotrophic Conditions Using Monochromatic Light-Emitting Diodes (LEDs) //Foods. 2023. V. 12(16). P. 3068.
- 29.Kowallik W., Schürmann, R. Chlorophyll *a*/Chlorophyll *b* Ratios of

Chlorella vulgaris in Blue or Red Light //Blue Light Effects in Biological Systems. 1984. P. 352–358.

- 30.Kwan P.P., Banerjee S., Shariff M., Md. Yusoff F. Influence of light on biomass and lipid production in microalgae cultivation //Aquaculture Research. 2021. V. 52 (178). P. 1337–1347.
- 31.Leyva A., Quintana A., Sánchez M., Rodríguez E.N., Cremata J., Sánchez, J.C. Rapid and sensitive anthrone-sulfuric acid assay in microplate format to quantify carbohydrate in biopharmaceutical products: method development and validation //Biologicals: Journal of the International Association of Biological Standardization. 2008. V. 36 (2). P. 134–141.
- 32.Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes //Methods in Enzymology. 1987. V. 148. P. 350–382.
- 33.Lv B., Liu Z., Chen Y., Lan S., Mao J., Gu Z., Wang A., Yu F., Zheng X., Vasquez H.E. Effect of Different Colored LED Lighting on the Growth and Pigment Content of *Isochrysis zhanjiangensis* under Laboratory Conditions //Journal of Marine Science and Engineering. 2022. V. 10 (11). P. 1752.
- 34.Ma R., Wang B., Chua E.T., Zhao X., Lu K., Ho S.H., Shi X., Liu L., Xie Y., Lu Y., Chen, J. Comprehensive Utilization of Marine Microalgae for Enhanced Co-Production of Multiple Compounds //Marine Drugs. 2020. V. 18 (9). P. 467.
- 35.Markou G. Effect of Various Colors of Light-Emitting Diodes (LEDs) on the Biomass Composition of *Arthrospira platensis* Cultivated in Semi-continuous Mode //Applied Biochemistry and Biotechnology. 2014. V. 172 (5). P. 2758–2768.
- 36.Milia M., Corrias F., Addis P., Chini Zitelli G., Cicchi B., Torzillo G.,

- Andreotti V., Angioni A. Influence of Different Light Sources on the Biochemical Composition of *Arthrospira* spp. Grown in Model Systems //Foods. 2022. V. 11 (3). P. 399.
- 37.Mohsenpour S.F., Richards B., Willoughby N. Spectral conversion of light for enhanced microalgae growth rates and photosynthetic pigment production //Bioresource Technology. 2012. V. 125. P. 75–81.
- 38.Moroney, J.V. & Ynalvez, R.A. Algal Photosynthesis // Encyclopedia of Life Sciences.2009 .
- 39.Nosratimovafagh A., Fereidouni A.E., Krujatz F. Modeling and Optimizing the Effect of Light Color, Sodium Chloride and Glucose Concentration on Biomass Production and the Quality of *Arthrospira platensis* Using Response Surface Methodology (RSM) //Life. 2022. V. 12(3). P. 371.
- 40.Nwoba E.G., Rohani T., Raeisossadati M., Vadiveloo A., Bahri P.A., Moheimani N.R. Monochromatic light filters to enhance biomass and carotenoid productivities of *Dunaliella salina* in raceway ponds //Bioresource Technology. 2021 V. 340. P. 125689.
- 41.Percival S.L., Williams D.W. Cyanobacteria //Microbiology of Waterborne Diseases (Second Edition). 2014. P. 79–88.
- 42.Price, K. & Farag, I.H. Resources Conservation in Microalgae Biodiesel Production // International Journal of Engineering and Technical Research. 2013. V. 1(8). P. 49-56.
- 43.Ralph A. Lewin, Robert A. Andersen. Algae //Encyclopedia Britannica. 2024.
- 44.Raqiba H., Sibi G. Light Emitting Diode (LED) Illumination For Enhanced Growth And Cellular Composition In Three Microalgae //Advances in

Microbiology Research. 2019. V. 3. P. 1–6.

45. Roldan-Prieto P., Torres-Serra O., Bilbao J., Suárez-Álvarez S., Blanco-Rayón E., Seoane S. Combined effect of LED light color and nitrogen source on growth, pigments composition and oxidative stress in *Arthrospira platensis* // Algal Research. 2024 V. 79. P. 103470.
46. Roscher E., Zetsche, K. The effects of light quality and intensity on the synthesis of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and its mRNAs in the green alga *Chlorogonium elongatum* // Planta. 1986. V. 167 (4). P. 582–586.
47. Rüdiger W., López-Figueroa F. Photoreceptors in Algae // Photochemistry and Photobiology. 1992. V. 55(6). P. 949–954.
48. Ruyters G. Effects of Blue Light on Enzymes // Blue Light Effects in Biological Systems. 1984. P. 283–301.
49. Sánchez-Saavedra M. del P., Saucedo-Carvajal D., Castro-Ochoa Y., Molina Cardenas C. The Use of Light Spectra to Improve the Growth and Lipid Content of *Chlorella vulgaris* for Biofuels Production // BioEnergy Research. 2020 V. 13(4). P. 487–498.
50. Sharma N., Fleurent G., Awwad F., Cheng M., Meddeb-Mouelhi F., Budge S.M., Germain H., Desgagné-Penix I. Red Light Variation an Effective Alternative to Regulate Biomass and Lipid Profiles in *Phaeodactylum tricornutum* // Applied Sciences. 2020. V. 10 (7). P. 2531.
51. Sharmila D., Suresh A., Indhumathi J., Gowtham K., Velmurugan N. Impact of various color filtered LED lights on microalgae growth, pigments and lipid production // European Journal of Biotechnology and Bioscience. 2018. V. 6(6). P. 1–7.
52. Singh S.P., Singh P. Effect of temperature and light on the growth of algae

- species: A review // Renewable and Sustainable Energy. 2015.V.50. P. 431–444.
- 53.Sliney D.H. What is light? The visible spectrum and beyond //Eye. 2016. V. 30(2). P. 222–229.
- 54.Taylor T.N., Taylor E.L., Krings, M. Algae //Paleobotany (Second Edition). 2009. P. 121–160.
- 55.Teo C.L., Atta M., Bukhari A., Taisir M., Yusuf A.M., Idris A. Enhancing growth and lipid production of marine microalgae for biodiesel production via the use of different LED wavelengths //Bioresource Technology. 2014 V. 162. P. 38–44.
- 56.Thielmann J., Galland P., Senger H. Action spectra for photosynthetic adaptation in *Scenedesmus obliquus*: I. Chlorophyll biosynthesis under autotrophic conditions //Planta. 1991. V. 183 (3). P. 334–339.
- 57.Ughy B., Nagyapati S., Lajko D.B., Letoha T., Prohaszka A., Deeb D., Der A., Pettko-Szandtner A., Szilak L. Reconsidering Dogmas about the Growth of Bacterial Populations //Cells. 2023. V. 12 (10). P. 1430.
- 58.Vecchi V., Barera S., Bassi R., Dall'Osto, L. Potential and Challenges of Improving Photosynthesis in Algae //Plants. 2020. V. 9 (1). P. 67.
- 59.Xu H., Liu X., Mei Z., Lin J., Aaron S. Effects of Various Light-Emitting Diode (LEd) Wavelengths on the Growth of *Scenedesmus Obliquus* Fachb-12 and Accumulation of Astaxanthin //Phyton-International Journal of Experimental Botany. 1970. V. 88 (3). P. 335–348.
- 60.Yoon H.S., Andersen R.A., Boo S.M., Bhattacharya D. Stramenopiles //Encyclopedia of Microbiology (Third Edition). 2009. P. 721–731.
- 61.Yoshioka M., Yago T., Yoshie-Stark Y., Arakawa H., Morinaga T. Effect

of high frequency of intermittent light on the growth and fatty acid profile of *Isochrysis galbana* //Aquaculture. 2012 .V. 338. P. 111–117.

62.Zhong Y., Jin P., Cheng J.J. A comprehensive comparable study of the physiological properties of four microalgal species under different light wavelength conditions //Planta. 2018. V. 248 (2). P. 489–498.

63.Znad H. Microalgae culture technology for carbon dioxide biomitigation //Handbook of Algal Science, Technology and Medicine. 2020. P. 303–316.