

УДК 582.263:581.1

**МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КЛЕТОК  
*DUNALIELLA VIRIDIS* TEOD. В НАКОПИТЕЛЬНОЙ КУЛЬТУРЕ ПРИ  
НЕПРЕРЫВНОМ ОСВЕЩЕНИИ И СВЕТО-ТЕМНОВЫХ ЦИКЛАХ**

*Меметшаева О. А., Боровков А. Б.*

*ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Республика Крым, Россия  
E-mail: olga.memetshaeva@mail.ru*

Приведены данные по исследованию влияния фотопериода на репродуктивную активность и морфометрические характеристики роста *Dunaliella viridis* Teod. при накопительном культивировании в условиях непрерывного освещения и свето-темновых циклов. Установлено, что средний размер микроводорослей, находящихся в репродуктивной фазе, в 1,2 раза больше по сравнению с клетками, находящимися в вегетативном состоянии. Показано, что максимальная доля делящихся клеток на линейном участке составила 25 % при непрерывном освещении и 35 % при свето-темновом режиме. Установлено, что к окончанию экспоненциальной фазы роста средние размеры *D. viridis* в высоту и в ширину уменьшались в 1,2 раза, а по окончании линейной фазы роста клетки приобрели вытянутую форму в двух вариантах эксперимента.

**Ключевые слова:** *Dunaliella viridis*, плотность; численность, высота и ширина клеток, деление, накопительная культура, непрерывное освещение, свето-темновой режим.

**ВВЕДЕНИЕ**

*Dunaliella* относятся к классу *Chlorophyceae* и являются источником целого ряда уникальных биологически активных веществ. Они представляют практический интерес как продуценты β-каротина, белков, липидов и витаминов, а также как объект изучения механизмов осморегуляции, солеустойчивости и морозоустойчивости [1–5]. Их биомасса используется в качестве пищевых добавок [6].

*Dunaliella viridis* Teod. – широко распространенный, легко культивируемый вид, обитающий в морях и соленых озерах. Размеры микроводоросли составляют 9–12 x 6–12 мкм [7]. Клетки монадной структуры, эллипсоидной, яйцевидной или грушевидной формы, с двумя жгутиками на апикальном конце. Для *Dunaliella* характерны вегетативный, бесполой и половой тип размножения, первый является преобладающим, происходит преимущественно в темноте путем поперечного деления [8, 9]. Отсутствие целлюлозной и пектиновой оболочки и наличие тонкой бесцветной протоплазматической мембраны позволяют рассмотреть органеллы клетки при цитокинезе, что делает микроводоросль хорошим объектом для исследования.

Морфопараметры клеток меняются на протяжении жизненного цикла микроводорослей и зависят от различных условий окружающей среды. В литературе рядом авторов отмечено, что фотопериод оказывает значительное влияние на форму и размер клеток, скорость роста и физиологическое состояние культуры, а изменение морфометрических параметров является следствием приспособления культуры к внешним условиям [10–13]. Поэтому исследование морфофизиологических свойств популяции *Dunaliella viridis* является необходимым для понимания процессов приспособленности одноклеточных организмов к условиям фотопериодизма.

В связи с этим целью данной работы являлось исследование влияния фотопериода на репродуктивную активность и морфометрические характеристики роста *Dunaliella viridis* Teod. при накопительном культивировании в условиях непрерывного освещения и свето-темновых циклов.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В исследовании использовали альгологически чистую культуру водоросли *Dunaliella viridis* var. *palmelloides* Teod. – штамм IMBR-5 из ЦКП «Коллекция гидробионтов Мирового океана» ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН».

Культивирование осуществляли в накопительном режиме на питательной среде Тренкеншу [14]. Выращивание микроводорослей проводили на лабораторной установке для культивирования низших автотрофов [15] в стеклянных фитобиореакторах плоскопараллельного типа объемом 3 л с толщиной слоя культуры 5 см. В контрольном варианте выращивание проходило при непрерывном освещении, в опытном варианте – в условиях свето-темнового режима 20 ч : 4 ч (свет : темнота). Освещенность рабочей поверхности культиваторов равнялась 10 кЛк, температура в светлое время – 25–27 °С, в темное время – 24–25 °С. Интенсивность освещения на поверхности культуры регистрировали однократно при помощи люксметра Ю-116, с погрешностью не более 5 % от измеряемой величины. В процессе выращивания культуру непрерывно барботировали воздухом с помощью компрессорной установки.

Отбор проб проводился ежедневно в начале и конце темного периода, в двух повторностях. Перед отбором проб доводили уровень суспензии в культиваторе до метки дистиллированной водой для компенсации испарения. Измеряли оптическую плотность на фотоэлектроколориметре КФК-2 при длине волны 750 нм, в стеклянных кюветах 0,5 см.

Абсолютно сухой вес (АСВ) вычисляли, используя коэффициент перехода от оптической плотности  $k = 0,8$  г/л ед. опт. пл.,  $АСВ = k \times D_{750}$  [16].

Удельная скорость роста  $\mu$  в экспоненциальной фазе рассчитана по формуле:

$$B = B_{ln} \cdot e^{\mu_m(t-t_m)}, \quad (1)$$

где  $B_{ln}$  – биомасса в начале экспоненциальной фазы  $t_m$ .

Максимальную продуктивность культуры микроводорослей определяли по формуле:

$$B = P_m \times t + B_0, \quad (2)$$

где  $B$  – биомасса,  $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$ ;  $P_m$  – максимальная продуктивность,  $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ;  $t$  – время, ч.;  $B_0$  – биомасса в начале линейной фазы роста, т. е. при  $t = t_0$ .

Изменение удельной скорости роста со временем рассчитывали:

$$\mu = \frac{P_m}{B} = \frac{P_m}{B_0 + P_m \cdot (t - t_0)}, \quad (3)$$

время удвоения биомассы определяли по формуле [17]:

$$g_2 = \frac{\ln 2}{\mu}, \quad (4)$$

где  $\mu$  – удельная скорость деления,  $\text{сут}^{-1}$ .

Численность популяции подсчитывали в камере Горяева БКГ-4 [18], морфометрические измерения микроводорослей проводили на микроскопе Carl Zeiss AxioStar Plus при увеличении  $\times 630$ . Измеряли высоту и ширину клеток в монадном состоянии и в фазе деления.

Статистическую обработку данных выполняли с помощью стандартных программных пакетов Microsoft Excel. Рассчитывали средние арифметические ( $\bar{x}$ ), стандартные отклонения (S), ошибку средней, доверительные интервалы для средних ( $\Delta \bar{x}$ ). Все расчеты проводили для уровня значимости  $\alpha = 0,05$ . В тексте и графиках представлены средние значения и рассчитанные доверительные интервалы ( $\bar{x} \pm \Delta \bar{x}$ ) [19].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе накопительного культивирования продуктивность  $P_m$ , максимальная биомасса  $M_m$  и соответствующая экспоненциальной фазе удельная скорость роста культуры  $\mu$  в условиях непрерывного освещения и свето-темновых циклов, существенным образом не отличались. Удельная скорость роста по численности клеток составила  $0,67 \cdot \text{сутки}^{-1}$  в контрольном и  $0,69 \cdot \text{сутки}^{-1}$  в опытном варианте. Продолжительность экспоненциальной фазы роста по плотности и репродуктивной активности культуры наблюдалась с 1 по 5 сутки эксперимента, достоверных отличий не обнаружено

Отмечено, что продолжительность линейной фазы роста по численности клеток при постоянном освещении оказалась почти в два раза дольше. При этом максимальная продуктивность при свето-темновом режиме составила  $0,19 \cdot 10^6 \text{ кл} \cdot \text{мл}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ , что в 1,6 раза выше, чем в контрольном варианте ( $0,12 \cdot 10^6 \text{ кл} \cdot \text{мл}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ ). Отсутствие существенных различий на экспоненциальном и линейном участке по плотности культуры для двух вариантов эксперимента, вероятно, связано с относительно коротким промежутком темнового режима (рис. 1).

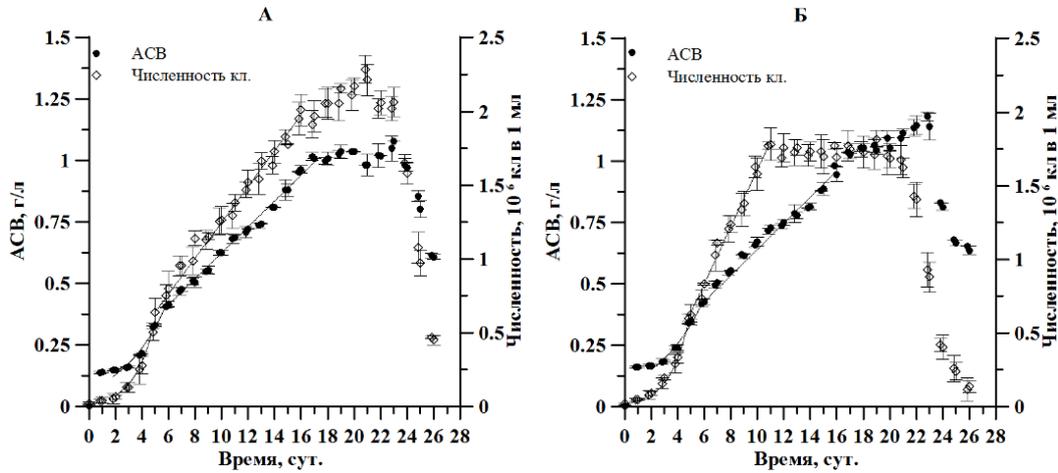


Рис. 1. Динамика плотности и численности клеток *D. viridis* в накопительной культуре при непрерывном освещении при (А) и свето-темновых циклах (Б)

Рассчитанное по численности клеток время удвоения  $g_2$  в экспоненциальной фазе составило  $1,0 \text{ сут}^{-1}$  для двух вариантов опыта. На линейном участке отмечается монотонное увеличение времени длительности вегетативной стадии. Так, к окончанию линейной фазы роста время генерации при круглосуточном освещении и свето-темновом режиме увеличилось в 5,8 и 4 раза соответственно.

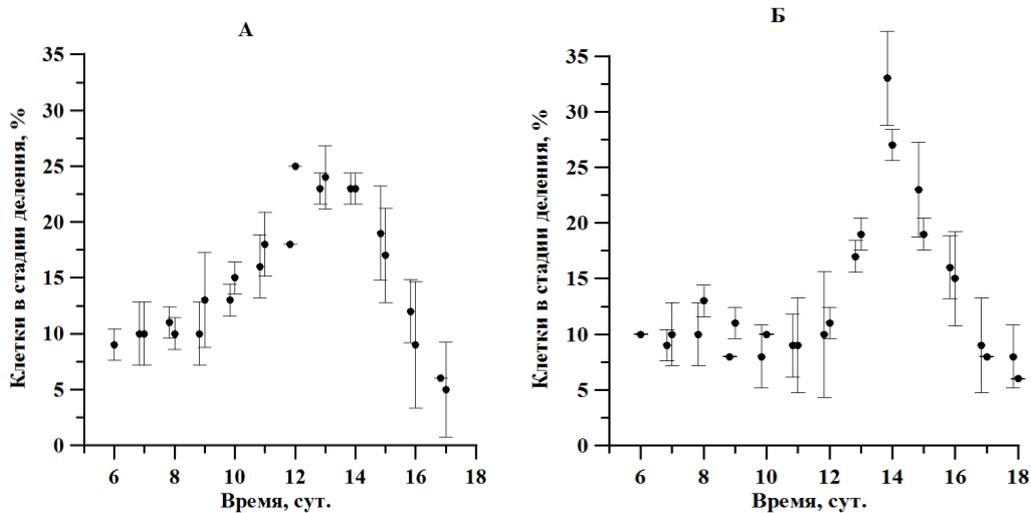


Рис. 2. Динамика доли клеток *D. viridis* в репродуктивной стадии на линейном участке при непрерывном освещении (А) и свето-темновых циклах (Б)

На протяжении линейной фазы роста отмечалось изменение физиологического состояния популяции *D. viridis*, сопровождающееся отслаиванием протопласта от клеточной оболочки, потерей жгутиков и способности к активному движению. Так, количество микроводорослей, находящихся в репродуктивной фазе, к середине линейного участка увеличилось в 3 раза, а к началу стационарной фазы роста уменьшилось в 4 раза. Максимальная доля делящихся клеток при постоянном освещении и свето-темновом режиме составила  $25 \pm 0,01$  и  $33 \pm 4$  % соответственно (рис. 2). Можно отметить, что увеличение доли микроводорослей, находящихся в стадии деления, вероятно, связано с изменением продуктивности, также увеличивающейся в середине линейного участка роста [20].

Анализ морфометрических параметров показал, что к окончанию экспоненциальной фазы роста средние размеры *D. viridis* в высоту и в ширину уменьшались в 1,2 раза в двух вариантах эксперимента.

По достижении линейной фазы в контрольном варианте первые 2-е суток отмечался рост среднего размера микроводорослей в высоту и в ширину в 1,1 раза. Последующие сутки высота клеток находилась на одном и том же уровне, и составила  $11,8 \pm 0,3$  мкм, средняя же ширина на линейном участке уменьшилась в 1,1 раза. В опытном варианте рост среднего размера *D. viridis* как в высоту, так и в ширину отмечался на протяжении 7-ми суток, что в 1,2 раза выше по сравнению с началом линейного участка (рис. 3).

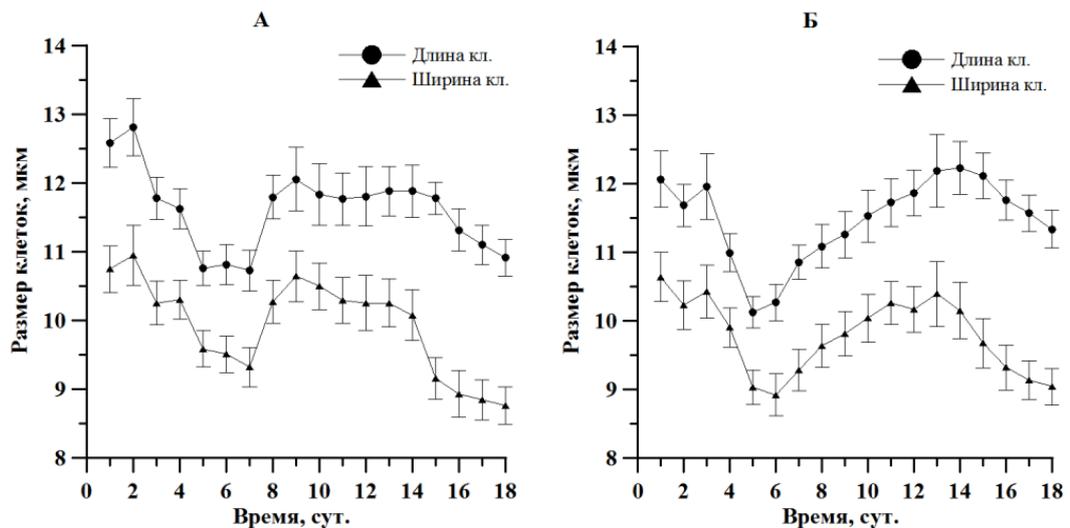


Рис. 3. Изменение высоты и ширины клеток *D. viridis* в накопительной культуре при непрерывном освещении (А) и свето-темновых циклах (Б)

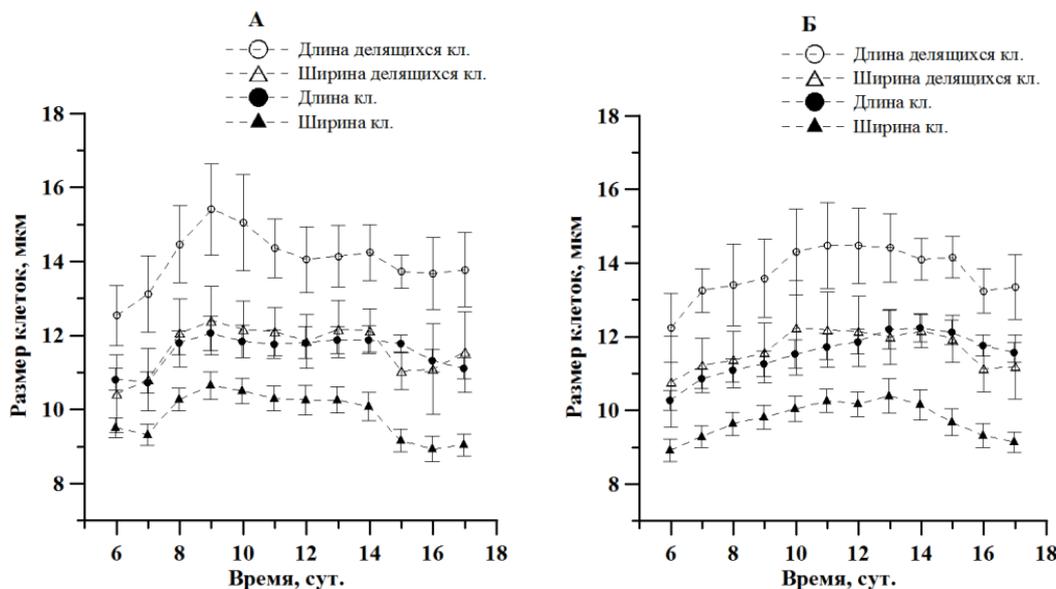


Рис. 4. Изменение высоты и ширины клеток *D. viridis* в вегетативном состоянии и в стадии деления на линейном участке роста при непрерывном освещении (А) и свето-темновых циклах (Б)

Анализируя изменения морфопараметров клеток *D. viridis*, находящихся в вегетативной и репродуктивной стадиях на линейном участке роста культуры (6–17 сутки), можно отметить, что средний размер делящихся микроводорослей в 1,2 раза выше, чем в вегетативном состоянии (рис. 4).

Средняя высота и ширина делящихся клеток в обоих вариантах находилась на одном уровне и составила  $14 \pm 0,8 \times 11,7 \pm 0,7$  мкм в контрольном и  $13,9 \pm 0,5 \times 11,7 \pm 0,4$  мкм в опытном варианте. Средний размер микроводорослей в вегетативной стадии также существенным образом не отличался и составил  $11,6 \pm 0,5 \times 9,8 \pm 0,6$  мкм и  $11,5 \pm 0,6 \times 9,7 \pm 0,5$  мкм соответственно.

В предыдущих исследованиях нами было выяснено, что соотношение между биомассой и численностью клеток на протяжении линейной фазы роста на одном и том же уровне свидетельствует об отсутствии изменений средних размеров культуры микроводорослей на данном участке [21].

Отмечено, что на протяжении экспоненциальной фазы роста размеры *D. viridis* достоверно уменьшались в двух вариантах опыта. В экспоненциальной фазе доля крупных клеток (от 14 мкм в высоту и от 13 мкм в ширину) уменьшилась от 20 до 2 %, средних размеров (9–14 мкм в длину и 8–13 мкм в ширину) увеличилась более чем на 10 %, а доля мелких (до 9 мкм в длину и до 8 мкм в ширину) увеличилась в 2,5 раза.

Подобные изменения гетерогенности размеров микроводорослей свидетельствуют о происходящих переменах индивидуального возраста клеток с преобладанием содержания «молодых», еще находящихся в стадии роста (рис. 5 и 6).

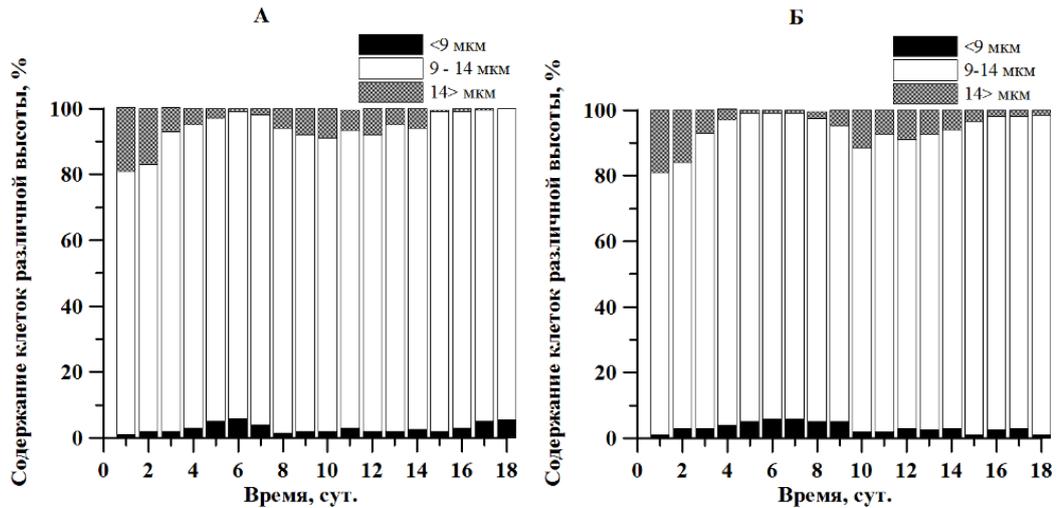


Рис. 5. Изменение высоты клеток *D. viridis* при непрерывном освещении (А) и свето-темновых циклах (Б)

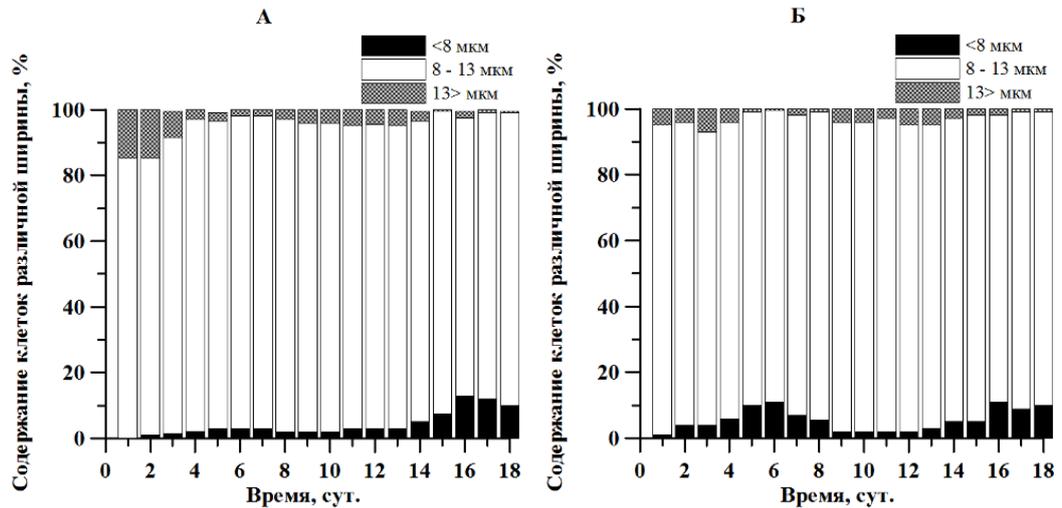


Рис. 6. Изменение ширины клеток *D. viridis* при непрерывном освещении (А) и свето-темновых циклах (Б)

На протяжении линейной фазы количество *D. viridis* средних размеров в двух вариантах оставалось неизменным, в то время как число «мелких» сократилось в 2 раза. В ходе эксперимента было выявлено, что при постоянном освещении на протяжении линейной фазы роста ширина клеток уменьшалась в 1,2 раза, в то время как длина осталась неизменной. При этом в культуре со свето-темновым режимом,

напротив, на линейном участке ширина клеток оставалась неизменной, в то время как длина увеличилась в 1,2 раза.

Следовательно, на линейном участке в двух вариантах опыта микроводоросли приобрели вытянутую форму. Подобные изменения формы клеток свойственны роду *Dunaliella*, в зависимости от условий среды.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование *D. viridis* при накопительном культивировании в условиях непрерывного освещения и свето-темновых циклах показало, что отсутствие существенных различий в двух вариантах опыта по плотности культуры, вероятно, связано с относительно коротким промежутком темного режима. При этом максимальная продуктивность по численности клеток при свето-темновом режиме оказалась в 1,6 раза выше, чем при постоянном освещении. Отмечено, что средний размер микроводорослей, находящихся в репродуктивной фазе, в 1,2 раза больше по сравнению с клетками, находящимися в вегетативном состоянии. Показано, что максимальная доля делящихся клеток на линейном участке составила 25 % при непрерывном освещении и 35 % при свето-темновом режиме. Установлено, что к окончанию экспоненциальной фазы роста средние размеры *D. viridis* в высоту и в ширину уменьшались в 1,2 раза, а по окончании линейной фазы роста клетки приобрели вытянутую форму в двух вариантах эксперимента.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ИМБИ, тема № 0828-2018-0004.

### Список литературы

1. Масюк Н. П. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella Teod.* / Н. П. Масюк. – Киев: Наукова думка, 1973. – 487 с.
2. Ben-Amotz A. Mode of action of the massively accumulated,  $\beta$ -carotene of *Dunaliella bardawil* in protecting the alga against damage by excess irradiation / A. Ben-Amotz, A. Shaish, M. Avron // *Plant Physiol.* – 1989. – Vol. 91, №3. – P. 1040-1043.
3. Боровков А. Б. Зеленая микроводоросль *Dunaliella salina* Teod. (обзор) / А. Б. Боровков // *Экология моря.* – 2005. – Т. 67. – С. 5–17.
4. Tran D. Identification of *Dunaliella viridis* using its markers / D. Tran, C. Louime, T. Võ [et al.] // *International journal of applied science and technology.* – 2013. – Vol. 3, №4. – P. 118–126.
5. Bozhkov A. I. Growth of *Dunaliella* in "Ideal" Conditions Retains Annual Variability of Biochemical Features / A. I. Bozhkov, N. G. Menzyanova, M. K. Kovaleva, N. I. Pyatak // *Universal journal of plant science.* – 2014. – Vol. 2(2). – P. 31–39.
6. Ладыгина Л. В. Микроводоросли как кормовые объекты личинок мидий и устриц: автореф. дисс. на соиск. учен. канд. биол. наук: 03.00.17 «Гидробиология» / Л. В. Ладыгина. – Севастополь, 2007. – 24 с.
7. Масюк Н. П. Фотодвижение клеток *Dunaliella Teod.* (*Dunaliellales, Chlorophyceae, Viridiplantae*) / Н. П. Масюк, Ю. И. Посудин, Г. Г. Лилицкая. – Киев: Академ-периодика, 2007. – 264 с.
8. Лось Д. А. Влияние спектрального состава света на репликацию хлоропластной ДНК и деление хлоропластных нуклеоидов зеленой водоросли *Dunaliella salina* / Д. А. Лось, В. Захледер, Е. С. Кущова [и др.] // *Физиология растений.* – 1990. – Т. 37, вып. 2. – С. 1045–1052.
9. Десницкий А. Г. Клеточные циклы и синтез ДНК в культурах динофлагеллят / А. Г. Десницкий // *Цитология.* – 1988. – Т. XXX, № 9. – С. 1035–1041.

10. Шушанашвили В. И. Влияние светотемновых периодов и интенсивности света на фотосинтез, прирост биомассы и скорость деления автотрофных клеток эвглены / В. И. Шушанашвили, В. Е. Семенов / Физиология растений. – 1985. – Т. 32, вып. 2. – С. 323–331.
11. Авсиян А. Л. Динамика плотности культуры и растворенного органического вещества при культивировании микроводоросли *Dunaliella salina* в условиях свето-темнового режима / А. Л. Авсиян // Бюллетень ГНБС. – 2014. – Т. 11. – С. 21–26.
12. Мельников С. С. Влияние чередования световых и темновых периодов на продуктивность *Spirulina (Arthrospira) platensis* (Nordst.) Geitler / С. С. Мельников, Т. В. Самович, Е. Е. Мананкина [и др.] // Альгология. – 2012. – Т. 22, № 2. – С. 121–130.
13. Srirangan S. Interaction of temperature and photoperiod increases growth and oil content in the marine microalgae *Dunaliella viridis* / S. Srirangan, M. Sauer, B. Howard [et al.] // *PLoS ONE*. – 2015. – № 10 (2). URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127562>
14. Тренкеншу Р. П. Ростовые и фотоэнергетические характеристики морских микроводорослей в плотной культуре: автореф. дисс. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук: 03.00.02 «Биофизика» / Р. П. Тренкеншу. – Красноярск, 1984. – 28 с.
15. Тренкеншу Р. П. Унифицированная установка для лабораторных исследований микроводорослей / Р. П. Тренкеншу, А. С. Лелеков, А. Б. Боровков [и др.] // Вопросы современной альгологии. – 2017. – №1 (13). URL: <http://algology.ru/1097>.
16. Боровков А. Б. Динамика пигментов и роста морских микроводорослей в хемостате на примере *Dunaliella salina* Teod.: автореф. дисс. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук: 03.00.17 «Гидробиология» / А. Б. Боровков. – Севастополь, 2008. – 31 с.
17. Тренкеншу Р. П. Простейшие модели роста микроводорослей. 1. Периодическая культура / Тренкеншу Р. П. // Экология моря. – 2005. – Т. 67. – С. 89–97.
18. Сиренко Л. А. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике / Л. А. Сиренко. – Киев: Наукова думка, 1975. – 247 с.
19. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
20. Тренкеншу Р. П. Линейный рост морских микроводорослей в культуре / Р. П. Тренкеншу, А. С. Лелеков, Т. М. Новикова // Морской биологический журнал. – 2018. – Т. 3, № 1. – (В печати).
21. Мальцева О. А. Морфометрические характеристики клеток микроводоросли *Dunaliella viridis* в накопительной культуре / О. А. Мальцева // Вопросы современной альгологии. – 2017. – № 1 (13). URL: <http://algology.ru/1137>.

**MORPHOMETRIC CHARACTERISTIC OF CELLS MICROALGAE  
DUNALIELLA VIRIDIS TEOD. IN BATCH CULTURE UNDER CONTINUOUS  
ILLUMINATION AND LIGHT-DARK CYCLES**

*Memetshaeva O. A., Borovkov A. B.*

*A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russia  
E-mail: olga.memetshaeva@mail.ru*

Data on the effect of photoperiod on reproductive activity and morphometric growth characteristics of *Dunaliella viridis* Teod. are presented in batch culture under conditions of continuous illumination and light-dark cycles.

An experimental study showed that absence of significant differences in the exponential and linear segment by culture density for the two variants of the experiment is probably related to the relatively short interval of the dark regime. The specific growth rate for the number of cells was  $0.67 \cdot 10^6$  cells·ml<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup> in the control and  $0.69 \cdot 10^6$  cells·ml<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup> in the experimental option. At the same time, the maximum

productivity by the number of cells under light-dark conditions was 1.6 times higher than under constant illumination.

The time of doubling  $g_2$  in the exponential phase calculated for the number of cells was  $1.0 \text{ day}^{-1}$  for two variants of the experiment. In the linear segment, a monotonous increase in the duration of the vegetative stage can be noted. Thus, by the end of the linear growth phase, the generation time at 24-hour illumination and light-dark mode increased by 5.8 and 4 times, respectively.

During the linear phase of growth, a change in the physiological state of the *D. viridis* population was noted, accompanied by exfoliation of the protoplast from the cell wall, loss of flagella and the ability to actively move. Thus, the number of microalgae in the reproductive phase increased by 3 times at the middle of the linear section, and by the beginning of the stationary phase of growth decreased by 4 times. The maximum percentage of dividing cells under constant illumination and light-dark mode was 25 and 33 %, respectively.

Analyzing the changes in the morphoparameters of *D. viridis* cells in the vegetative and reproductive stages on the linear part of the culture growth (6–17 days), it can be noted that the average size of dividing microalgae is 1.2 times higher than in the vegetative state.

In the course of the experiment, it was found that during the exponential phase of growth, the cell sizes decrease reliably in the two variants of the experiment. The proportion of large cells (from 14  $\mu\text{m}$  in height and from 13  $\mu\text{m}$  in width) decreased from 20 to 2 %, medium sizes (9–14  $\mu\text{m}$  in length and 8–13  $\mu\text{m}$  in width) increased by more than 10 %, and the proportion of small (up to 9 microns in length and up to 8 microns in width) increased by 2.5 times. Such changes in the heterogeneity of the size of microalgae indicate the changes in the individual age of cells with a predominance of "young", still in the growth stage.

It was noted that under constant illumination during the linear growth phase the cells width decreased by 1.2 times, while the length remained unchanged. Moreover, in culture with light-dark mode, on the contrary, the width of the cells remained unchanged on the linear section, while the length increased by 1.2 times. Consequently, in a linear segment in two variants of the experiment, the microalgae acquired an elongated shape. Similar changes in the shape of cells are characteristic of the genus *Dunaliella*, depending on environmental conditions.

**Keywords:** *Dunaliella viridis*; density; number; height and width of cells; division; batch culture; continuous lighting; light-dark mode.

### References

1. Masyuk N. P. *Morphology, taxonomy, ecology, geographical distribution of the genus Dunaliella Teod.* 487 p. (Scientific thought, Kiev, 1973)
2. Ben-Amotz A., Shaish A. and Avron M. Mode of action of the massively accumulated,  $\beta$ -carotene of *Dunaliella bardawil* in protecting the alga against damage by excess irradiation, *Plant Physiol*, **91** (3), 1040 (1989).
3. Borovkov A. B. Green microalga *Dunaliella salina* Teod. (review), *Ecology of the sea*, **67**, 5 (2005).

4. Tran D., Louime C., Vö T., Giordano M., Portilla S., Doan N., Tran D., Mai T. and Bui L. Identification of *Dunaliella viridis* using its markers, *International journal of applied science and technology*, **3** (4), 118 (2013).
5. Bozhkov A. I., Menzyanova N. G., Kovaleva M. K. and Pyatak N. I. Growth of *Dunaliella* in "ideal" conditions retains annual variability of biochemical features, *Universal journal of plant science*, **2** (2), 31 (2014).
6. Ladygina L. V. *Microalgae as fodder objects of the larvae of mussels and oysters: Abstract. dis. cand. biol. sciences*, 24 p. (Sevastopol, 2007).
7. Masyuk N. P., Posudin Yu. I. and Lilitkaya G. G. *Photo movement of Dunaliella Teod. cells (Dunaliellales, Chlorophyceae, Viridiplantae)*, 264 p. (Academic periodicals, Kiev, 2007).
8. Los D. A., Zakhleder V., Kuptsova E. S., Ksenofontov A. L., Markelova A. G., Shapiguzov Yu. M. and Semenenko V. E. Effect of the spectral composition of light on the replication of chloroplast DNA and the division of chloroplast nucleoids of green alga *Dunaliella salina*, *Physiology of plants*, **37** (2), 1045 (1990).
9. Desnitsky A. G. Cellular cycles and DNA synthesis in dinoflagellate cultures, *Cytology*, **XXX** (9), 1035 (1988).
10. Shushanashvili V. I. and Semenenko V. E. Influence of light-dark periods and light intensity on photosynthesis, growth of biomass and division rate of autotrophic euglena cells, *Physiology of plants*, **32** (2), 323 (1985).
11. Avsiyan A. L. Dynamics of the density of culture and dissolved organic substances in the cultivation of microalga *Dunaliella salina* under conditions of light-dark mode, *Bul. Nikit. Botan. Gard*, **11**, 21 (2014).
12. Melnikov S. S., Samovich T. V., Manankina E. E. and Budakova E. A. Influence of the alternation of light and dark periods on the productivity of *Spirulina (Arthrospira) platensis* (Nordst.) Geitler, *Algology*, **22** (2), 121 (2012).
13. Srirangan S., Sauer M., Howard B., Dvora M., Dums J., Backman P. and Sederoff H. Interaction of temperature and photoperiod increases growth and oil content in the marine microalgae *Dunaliella viridis*, *PLoS ONE*, **10** (5): e0127562, URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127562> (2015).
14. Trenkenshu P. P. *Growth and photoenergy characteristics of marine microalgae in dense culture: Abstract. dis. cand. biol. sciences*, 28 p. (Krasnoyarsk, 1984).
15. Trenkenshu R. P., Lelekov A. S., Borovkov A. B. and Novikova T. M. Unified installation for microalgae laboratory studies, *Issues of modern algology*, **1** (13), URL: <http://algology.ru/1097> (2017).
16. Borovkov A. B. *Dynamics of pigments and growth of marine microalgae in a chemostate by the example of Dunaliella salina Teod.: Abstract. dis. cand. biol. sciences*, 31 p. (Sevastopol, 2008).
17. Trenkenshu R. P. The simplest models of microalgae growth. 1. Periodic culture, *Ecology of the sea*, **67**, 89 (2005).
18. Sirenko L. A. *Methods of physiological and biochemical study of algae in hydrobiological practice*, 247 p. (Scientific thought, Kiev, 1975).
19. Lakin G. F. *Biometrics: Educational book for biol. spec. universities - the 4th edition*, 352 p. (Higher school, Moskow, 1990).
20. Trenkenshu R. P., Lelekov A. S. and Novikova T. M. Linear growth of marine microalgae in culture, *Marine biological journal*, **3** (1), in press (2018).
21. Maltseva O. A. Morphometric characteristics of cells of microalga *Dunaliella viridis* in batch culture, *Issues of modern algology*, **1** (13), URL: <http://algology.ru/1137> (2017).