

<https://doi.org/10.21603/2074-9414-2025-3-2585>
<https://elibrary.ru/HPHUPK>

Обзорная статья
<https://fptt.ru>

Микроводоросли *Scenedesmus* как источник пигментов и других биологически активных метаболитов: перспективы и проблемы применения



А. А. Чинова^{ORCID}, О. О. Бабич^{*ORCID}, Е. В. Каширских^{ORCID},
Е. А. Буденкова^{ORCID}, Л. С. Дышлюк^{ORCID}

Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта^{ROR}, Калининград, Россия

Поступила в редакцию: 31.03.2025

Принята после рецензирования: 03.06.2025

Принята к публикации: 01.07.2025

*О. О. Бабич: olich.43@mail.ru,

<http://orcid.org/0000-0002-4921-8997>

А. А. Чинова: <https://orcid.org/0000-0002-3875-8437>

Е. В. Каширских: <http://orcid.org/0000-0003-0442-5471>

Е. А. Буденкова: <https://orcid.org/0000-0003-4854-5459>

Л. С. Дышлюк: <https://orcid.org/0000-0002-7333-8411>

© А. А. Чинова, О. О. Бабич, Е. В. Каширских, Е. А. Буденкова,
Л. С. Дышлюк, 2025



Аннотация.

Пищевые красители улучшают органолептические свойства продуктов, что повышает их привлекательность для потребителей. Однако использование синтетических красителей ассоциируется с потенциальными рисками для здоровья. В последние годы внимание исследователей привлекают натуральные пигменты микроводорослей (*Scenedesmus*), которые обеспечивают интенсивную окраску и обладают выраженной биологической активностью, включая хлорофиллы и каротиноиды. Цель обзора – систематизировать актуальную информацию о пигментном составе микроводорослей *Scenedesmus*; рассмотреть современные стратегии культивирования, обеспечивающие эффективный биосинтез их клетками пигментов; оценить перспективность использования пигментов *Scenedesmus* в качестве функциональных компонентов в пищевой и нутрицевтической промышленности; проанализировать текущие ограничения, препятствующие масштабированию производства пигментов на основе микроводорослей.

Объекты исследования – научные публикации, посвященные изучению пигментов микроводорослей *Scenedesmus*, их биоактивных свойств и / или практического применения. Поиск научной литературы проводился за период 2015–2025 гг. с использованием международных баз данных: ScienceDirect (Scopus), Springer Link, MDPI и Google Scholar. Проведен отбор публикаций, извлечение и анализ данных.

Результаты исследования показывают, что микроводоросли *Scenedesmus* накапливают значительное количество хлорофиллов (до 30,8 мг/г) и каротиноидов (до 98,0 мг/г). Каротиноидный профиль *Scenedesmus* характеризуется разнообразием соединений, среди которых коммерческое значение имеют лютеин (содержание до 10,7 мг/г), β -каротин (до 19,0 мг/г) и астаксантин (до 23,8 мг/г). Современные исследования демонстрируют широкий спектр биологической активности каротиноидных экстрактов *Scenedesmus*, включая противомикробное, антипролиферативное, гиполипидемическое и противодиабетическое действие. Благодаря этому пигменты *Scenedesmus* перспективны для применения в производстве функциональных продуктов питания и нутрицевтиков. Также рассмотрены различные стратегии культивирования, направленные на увеличение выхода пигментов в биомассе *Scenedesmus*. Выявлен ряд факторов, препятствующих успешной коммерциализации *Scenedesmus* для получения пигментов: значительная вариабельность состава пигментов в зависимости от штамма и условий культивирования, технические и экономические сложности масштабирования процессов культивирования и экстракции пигментов. Дальнейшие исследования необходимо фокусировать на комплексной оценке безопасности и биодоступности пигментов *Scenedesmus*, а также на разработке и оптимизации технологий промышленного культивирования *Scenedesmus* и эффективного извлечения целевых пигментов из биомассы.

Ключевые слова. Микроводоросли, *Scenedesmus*, натуральные красители, биоактивные соединения, антиоксиданты, каротиноиды, хлорофилл, ксантофиллы, лютеин, β -каротин

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (соглашение № 075-15-2024-672 от 18.09.2024).

Для цитирования: Чинова А. А., Бабич О. О., Каширских Е. В., Буденкова Е. А., Дышлюк Л. С. Микроводоросли *Scenedesmus* как источник пигментов и других биологически активных метаболитов: перспективы и проблемы применения. Техника и технология пищевых производств. 2025. Т. 55. № 3. С. 468–484. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2025-3-2585>

Microalgae *Scenedesmus* as a Source of Pigments and Other Biologically Active Metabolites: Application Prospects and Problems



Alena A. Chizhova^{ID}, Olga O. Babich^{*ID}, Egor V. Kashirskikh^{ID},
Ekaterina A. Budenkova^{ID}, Lyubov S. Dyshlyuk^{ID}

Immanuel Kant Baltic Federal University^{ROR}, Kaliningrad, Russia

Received: 31.03.2025
Revised: 03.06.2025
Accepted: 01.07.2025

*Olga O. Babich: olich.43@mail.ru,
<http://orcid.org/0000-0002-4921-8997>
Alena A. Chizhova: <https://orcid.org/0000-0002-3875-8437>
Egor V. Kashirskikh: <http://orcid.org/0000-0003-0442-5471>
Ekaterina A. Budenkova: <https://orcid.org/0000-0003-4854-5459>
Lyubov S. Dyshlyuk: <https://orcid.org/0000-0002-7333-8411>

© A.A. Chizhova, O.O. Babich, E.V. Kashirskikh, E.A. Budenkova,
L.S. Dyshlyuk, 2025



Abstract.

Food dyes are widely used in the food industry to improve the sensory properties and consumer attractiveness of finished products. However, synthetic dyes are associated with potential health risks. Microalgae are known to produce natural pigments that provide intense coloring and possess various biological metabolites, e.g., chlorophylls and carotenoids. This article reviews available data on the pigment composition of *Scenedesmus* microalgae, including cultivation strategies, efficient pigment biosynthesis, prospects for the functional food and nutraceutical industries, and commercial limitations.

The review covered scientific publications on *Scenedesmus* colorants, their bioactive properties, and / or practical application registered in ScienceDirect (Scopus), Springer Link, MDPI, and Google Scholar in 2015–2025.

Scenedesmus microalgae accumulate significant amounts of chlorophylls (≤ 30.8 mg/g) and carotenoids (≤ 98.0 mg/g). The carotenoid profile of *Scenedesmus* consists of a variety of compounds, with such commercially important substances as lutein (≤ 10.7 mg/g), β -carotene (≤ 19.0 mg/g), and astaxanthin (≤ 23.8 mg/g). *Scenedesmus* carotenoid extracts possess antimicrobial, antiproliferative, hypolipidemic, and antidiabetic properties. As a result, *Scenedesmus* pigments are promising components to be used in functional foods and nutraceuticals. Various cultivation strategies aim at increasing the pigment yield in *Scenedesmus* biomass. Two factors hinder the successful commercialization of *Scenedesmus* for pigment production: 1) pigment composition depends on the strain and cultivation conditions; 2) large-scale pigment cultivation and extraction are technically and economically complex.

Further research is required to assess the safety and bioavailability of *Scenedesmus* pigments, as well as to improve industrial cultivation and extraction technologies.

Keywords. Cultivation microalgae, *Scenedesmus*, natural colorants, bioactive compounds, antioxidants, carotenoids, chlorophyll, xanthophylls, lutein, β -carotene

Funding. The work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (agreement No. 075-15-2024-672, September 18, 2024).

For citation: Chizhova AA, Babich OO, Kashirskikh EV, Budenkova EA, Dyshlyuk LS. Microalgae *Scenedesmus* as a Source of Pigments and Other Biologically Active Metabolites: Application Prospects and Problems. Food Processing: Techniques and Technology. 2025;55(3):468–484. (In Russ.) <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2025-3-2585>

Введение

В настоящее время потребители проявляют повышенный интерес к здоровому питанию и безопасности пищи, отдавая предпочтение натуральным и экологически чистым продуктам, обогащенным функциональными компонентами. Данная тенденция привела к сдвигу интереса рынка в сторону натуральных компо-

нентов в составе продуктов питания и добавок к пище. Вместе с тем цвет продуктов питания в значительной степени определяет выбор потребителя, поскольку воспринимается как индикатор свежести, вкуса и качества. Для улучшения органолептических свойств продуктов широко применяются синтетические и натуральные пищевые красители. Они позволяют придать окраску

бесцветным продуктам, усилить или скорректировать их исходный цвет, а также обеспечить равномерность окрашивания по всему объему продукта [1–3].

Натуральные красители – это молекулы природного происхождения, получаемые из разнообразных источников, таких как растения, животные, насекомые, минералы или микроорганизмы. В последние годы они стали популярной альтернативой синтетическим пищевым красителям, поскольку эти вещества ассоциируются с негативными последствиями для здоровья, включая канцерогенность, токсичность и аллергенность [4, 5]. Примерами натуральных красителей на рынке являются пигменты плесени *Monascus*, β -каротин из *Blakeslea trispora* и рибофлавин из *Ashbya gossypii* [6]. Помимо красящих свойств, натуральные красители демонстрируют множество положительных эффектов для здоровья, включая антиоксидантные, противовоспалительные, антипролиферативные, противомикробные и противовирусные свойства. Например, каротиноид астаксантин обладает мощным антиоксидантным действием, проявляющимся в способности удалять свободные радикалы, нейтрализовать синглетный кислород, стимулировать выработку антиоксидантного фермента параксоназы-1, повышать концентрацию глутатиона, а также предотвращать перекисное окисление липидов [6]. Исследования *in vitro* и *in vivo* продемонстрировали безопасность зеаксантина и его широкий спектр фармакологического действия [7]. Несмотря на очевидные преимущества и многофункциональность, использование натуральных красителей сопряжено с рядом технологических проблем, в частности с низким содержанием пигментов в сырье, сложностью их извлечения, недостаточной устойчивостью к внешним условиям (например, изменения pH, воздействие тепла, света или ионов металлов), а также наличием примесей, которые могут придавать продуктам неприятный вкус или запах [5].

С экономической точки зрения морские ресурсы и микроорганизмы представляются наиболее перспективными источниками для получения природных красителей в будущем. Микроводоросли – это фотосинтезирующие микроорганизмы, которые служат источником многих ценных соединений. К ним относятся белки, содержащие незаменимые аминокислоты, липиды с полиненасыщенными жирными кислотами, полисахариды, витамины и фенольные соединения [8–16]. Большой интерес вызывают пигменты микроводорослей благодаря их красящим свойствам и биологической активности. Пигменты микроводорослей представляют собой вторичные метаболиты, синтезируемые в составе фотосинтетической системы для обеспечения процессов фотосинтеза и фотозащиты. Они подразделяются на три основные группы: фикобилипротеины, хлорофиллы и каротиноиды. По сравнению с другими природными источниками пигментов, микроводоросли обладают рядом существенных преимуществ: не требуют использования пахотных земель, эффек-

тивно поглощают атмосферный CO_2 , демонстрируют высокую продуктивность биомассы и пигментов, обладают способностью адаптироваться к изменяющимся условиям среды [17]. Культивирование микроводорослей в закрытых фотобиореакторах с контролируемыми условиями может обеспечивать получение пигментов с постоянными физико-химическими и биологическими свойствами круглогодично. На сегодняшний день изучено более 30 тыс. видов микроводорослей, однако лишь немногие из них нашли применение в промышленном производстве пигментов. В коммерческих масштабах используются преимущественно такие виды, как *Arthrospira platensis* для получения фикоцианина, *Dunaliella salina* для производства каротиноидов, а также *Haematococcus pluvialis* и *Xanthophyllomyces dendrorhous* как источники астаксантина [18–20].

Scenedesmus – род зеленых микроводорослей, которые широко встречаются в пресных и солоноватых водах, а также наземных средах. Микроводоросли *Scenedesmus* являются перспективными для использования в различных областях, ввиду ряда полезных характеристик. Они способны легко адаптироваться к стрессовым условиям окружающей среды, характеризуются высокой скоростью роста и простотой выращивания. В этой связи виды *Scenedesmus* активно исследуются на предмет использования в производстве биотоплива, синтезе биологически активных соединений и биоремедиации сточных вод [21]. Особый интерес вызывает способность микроводорослей *Scenedesmus* синтезировать хлорофиллы и каротиноиды. Представители *Scenedesmus* накапливают промышленно значимый лютеин, астаксантин, β -каротин и кантаксантин. Так, *Scenedesmus almeriensis* активно используется для крупномасштабного производства лютеина [4, 15, 22]. Однако доступная информация о пигментном составе *Scenedesmus* и практическом использовании данных биоактивных метаболитов является фрагментарной и разрозненной.

Цель обзора – систематизировать актуальную информацию о пигментном составе микроводорослей *Scenedesmus*, рассмотреть современные стратегии культивирования, обеспечивающие эффективный биосинтез пигментов клетками *Scenedesmus*; оценить перспективность использования пигментов *Scenedesmus* в качестве функциональных компонентов в пищевой и нутрицевтической промышленности; проанализировать текущие ограничения, препятствующие масштабированию производства пигментов на основе микроводорослей.

Объекты и методы исследования

Объекты исследования – научные публикации на тему изучения пигментов микроводорослей *Scenedesmus*, их биоактивных свойств и / или практического применения. Поиск публикаций осуществлялся на английском языке с применением международных баз данных ScienceDirect (Scopus), Springer Link, MDPI и Google Scholar. В ходе поиска использовались следующие

щие ключевые слова и словосочетания: микроводоросли (microalgae), пигменты (pigments), *Scenedesmus*, пищевой краситель (food colorant), культивирование (cultivation), питательная среда (nutrition medium), стресс (stress), дефицит питательных веществ (nutrient deficiency), каротиноиды (carotenoids), хлорофиллы (chlorophylls), биологическая активность (bioactivity).

Отбор публикаций проводился на основе следующих критериев: исследовательские или обзорные статьи типа Article и Review, опубликованные в период с 2015 по 2025 г.; публикации содержат описания искусственного культивирования микроводорослей для получения пигментов и / или повышения их содержания в биомассе; содержат информацию о биологической активности пигментов микроводорослей и их применении. Статьи, соответствующие критериям включения, были отобраны для последующего извлечения и анализа данных.

Результаты и их обсуждение

Исследования показали, что микроводоросли рода *Scenedesmus* являются богатым источником хлорофиллов и каротиноидов [23, 24].

Хлорофиллы – класс зеленых пигментов, накапливающихся в водорослях и высших растениях. Они относятся к группе порфириновых соединений и включают хлорофиллы а–f, а также их производные. В среднем микроводоросли содержат 0,5–1,0 % хлорофиллов от сухой массы. Данные молекулы участвуют в поглощении световой энергии, которая впоследствии используется в фотохимических реакциях во время световой фазы фотосинтеза, а также для синтеза АТФ и поддержания восстановительной способности. Хлорофилл а является основным компонентом светособирающего пигментного белкового комплекса микроводорослей и играет решающую роль в фотосинтезе. Снижение его уровня приводит к угнетению процесса фотосинтеза и замедлению роста организмов. Кроме того, хлорофилл принимает участие в синтезе других пигментов, например каротиноидов, выступая в качестве промежуточного звена в процессе их синтеза. Структурные особенности хлорофилла и его производных обеспечивают их способность действовать как антиоксиданты, противомикробные и противовоспалительные агенты, средства для профилактики рака и антимутагенные соединения [4, 25].

В профиле хлорофиллов *Scenedesmus* (табл.) доминируют хлорофиллы а и b. Согласно исследованию Vendruscolo *et al.* [26], при культивировании штамма *Scenedesmus obliquus* CPCC05 в условиях с различными концентрациями CO₂ на долю хлорофилла а приходится до 80 % от общего содержания всех хлорофиллов. В составе *S. obliquus* также были идентифицированы производные хлорофилла а и b, феофитин а, хлорофилл b. Эти соединения играют важную роль в фотосинтетическом процессе и адаптации к изменяющимся условиям окружающей среды. При этом максимальная

концентрация хлорофиллов наблюдалась при воздействии 25 % CO₂ и составила 30,8 мг/г. С другой стороны, мутантный штамм *S. obliquus* SO120G, полученный путем облучения тяжелыми ионами дикого штамма *S. obliquus* FACHB-416, продемонстрировал увеличенное содержание хлорофилла а – 5,25 % от сухой массы, что превышало показатели дикого типа [27]. У штамма *Scenedesmus acuminatus*, напротив, содержание хлорофилла а и хлорофилла b в условиях азотного голодания было ниже: 1,17 и 0,97 мг/г соответственно [28].

Каротиноиды являются вспомогательными пигментами желтого, оранжевого и красного цветов. По своей химической структуре они подразделяются на каротины (α -каротин, β -каротин, ликопин и торулен) и ксантофиллы (лютеин, зеаксантин, β -криптоксантин, астаксантин и фукоксантин). В биологических системах каротиноиды выполняют различные функции, выступая в роли вспомогательных светособирающих пигментов и эндогенных антиоксидантов. За счет наличия сопряженных двойных связей в химической структуре каротиноиды проявляют значительную антиоксидантную активность, способствуя снижению уровня реактивных форм кислорода и предотвращая разрушение фотосинтетического комплекса [18, 29]. Биологически активные свойства натуральных каротиноидов делают их ценными компонентами в производстве пищевых добавок, косметики и фармацевтических препаратов. Их использование не только придает продуктам привлекательные оттенки, но и обеспечивает дополнительные преимущества для здоровья [19].

К 2029 г. мировой рынок каротиноидов вырастет до 2,9 млрд долларов. При этом около 60 % общего объема рынка каротиноидов приходится на β -каротин, астаксантин и лютеин [30]. β -каротин широко применяется для улучшения внешнего вида продуктов питания, например кондитерских изделий и безалкогольных напитков, а также в кормовых добавках для животных, рыб и ракообразных. Сообщается о положительном воздействии β -каротина на работу сердечно-сосудистой системы за счет его кардиопротекторных свойств, а также о защитном действии против развития злокачественных новообразований [4, 31]. Астаксантин активно применяется в нутрицевтической, косметической, пищевой и фармацевтической промышленности. Соединение известно своей противораковой, противодиабетической, кардиопротекторной, противовоспалительной и антиоксидантной активностью. Несмотря на это, коммерческое применение астаксантина в производстве пищевых продуктов требует дополнительных исследований стабильности, консервации, инкапсуляции и хранения [17]. Лютеин, применяемый в качестве красителя в кормах и продуктах питания, демонстрирует кардиопротекторное, антиоксидантное и противовоспалительное действие [32]. Текущее промышленное получение лютеина в основном осуществляется из растений бархатцев (*Tagetes erecta* L. и *Tagetes patula* L.) или календулы (*Calendula*

officinalis L.), что требует больших земельных площадей и ограничено сезоном. Высокая скорость роста, возможность культивирования в биореакторных системах или открытых прудах, а также независимость от сезонных, климатических и земельных ограничений, характерных для выращивания бархатцев или календулы, делают микроводоросли перспективным сырьем для коммерческого производства лютеина [33].

В профиле каротиноидов представителей рода *Scenedesmus* преобладающими соединениями являются лютеин и β -каротин [34, 35]. Штамм *Scenedesmus* sp. B2-2, культивируемый в уличном биореакторе при температуре 10 °C и освещенности 500 мкмоль/(м²·с), накапливал 15,3 мг/г каротиноидов, из которых 10,7 мг/г составлял лютеин и 2,6 мг/г – β -каротин [36]. Схожие результаты были получены Fernandes *et al.* [37], где основными каротиноидами *Scenedesmus bijuga* UTEX2980 были лютеин и β -каротин, содержание которых составляло до 44,0 и 13,8 % от общего количества каротиноидов (1,19 мг/г). В результате фотоавтотрофного культивирования культуры *Scenedesmus* sp. SVMICT1 в условиях освещенности 50 мкЕ/(м²·с) был зафиксирован повышенный выход лютеина – 1,43 мг/г и β -каротина – 0,15 мг/г [38]. Продуктивность по лютеину в миксотрофной культуре *Scenedesmus* sp. CAS-173 может достигать 3,59 мг/л в сутки [39]. Продуктивность лютеина у *S. bijugus* MF069190 на среде BBM с повышенным содержанием фосфатов (20 мкМ) и солевым стрессом (50 мМ NaCl) была ниже и составила 0,08 мг/л в сутки [40]. Схожие результаты были получены для гетеротрофной культуры *S. obliquus* ABC-009, которая продемонстрировала продуктивность лютеина на уровне 1,00 мг/л в сутки [41].

Каротиноидные фракции микроводорослей *Scenedesmus* характеризуются значительным содержанием ксантофиллов (табл.). Например, концентрация ксантофиллов в этанольном экстракте *S. obliquus* CPCC05 достигала 2,02 мг/г при общем уровне каротиноидов 2,64 мг/г. Всего у *S. obliquus* идентифицировано тринадцать различных каротиноидов, среди которых преобладающими соединениями стали лютеин (1,33 мг/г) и β -каротин (0,41 мг/г). Кроме того, в экстракте идентифицированы изомеры лютеина и неоксантина, неоксантин, виолаксантин, лютеоксантин, зеаксантин, изомеры β -каротина и α -каротина [42]. Исследование изолята *Scenedesmus quadricauda* PUMCC 4.1.40. показало, что при оптимальных условиях культивирования (среда Chu-10; pH 8,5; 30 °C; 20 мМ нитрата; 0,22 мМ фосфатов; 0,42 мМ NaCl и синий свет) содержание каротиноидов в штамме достигало 98 мг/г сухой биомассы. Хроматографический анализ выявил присутствие астаксантина (23,8 мг/г), β -каротина (19,0 мг/г), лютеина (6,5 мг/г) и кантаксантина (4,0 мг/г). Особенно ценным является высокое содержание астаксантина и β -каротина, что делает этот штамм перспективным сырьем для коммерческого производства указанных пигментов [43]. Богатый состав ксантофиллов обнару-

жен в изоляте *Scenedesmus* sp., который был выделен из термального пресноводного источника в Северном Тунисе. При воздействии умеренного солевого стресса (10 г/л NaCl) на штамм наблюдалось максимальное содержание хлорофилла а (25,03 мкг/мл экстракта), хлорофилла b (42,55 мкг/мл экстракта) и каротиноидов (3295,84 мкг/мл экстракта). Анализ ВЭЖХ-МС подтвердил, что экстракт *Scenedesmus* sp. накапливает разнообразные ксантофиллы, среди которых идентифицированы лютеин, виолаксантин, неоксантин, производные зеаксантина и β -криптоксантина, зеиноксантин, лютеоксантин и антероксантин [44]. Миксотрофная культура *Scenedesmus* spp. НХУ5 характеризовалась высоким выходом пигментов (18,45 мг/л), среди которых преобладал лютеин (11,46 мг/л). В составе пигментов также были обнаружены фукоксантин (0,031 мг/л), неолютеин (0,053 мг/л) и виолаксантин (0,327 мг/л). Кроме того, были обнаружены хлорофиллы а (1,88 мг/л) и b (4,69 мг/л). Yuan *et al.* отмечают, что штамм *Scenedesmus* sp. НХУ5 характеризуется высоким выходом лютеина и может применяться для производства данного пигмента [45].

Анализ литературных данных указывает на значительный биотехнологический потенциал микроводорослей *Scenedesmus* в качестве источника ценных пигментов. В зависимости от штамма и условий культивирования, водоросли *Scenedesmus* могут накапливать до 30,00 мг/г хлорофиллов и 98,00 мг/г каротиноидов. Представители рода также характеризуются богатым профилем ксантофиллов, среди которых доминирует лютеин (до 10,70 мг/г). Способность отдельных штаммов синтезировать астаксантин (до 23,80 мг/г) и β -каротин (до 19,00 мг/г) представляет особую ценность, учитывая высокий коммерческий спрос на эти соединения в пищевой, фармацевтической и косметической промышленности.

Факторы, воздействующие на накопление пигментов в *Scenedesmus*. Растущий спрос на биомассу микроводорослей для производства биотоплива, пищевых добавок и фармацевтических препаратов требует разработки экономически эффективных технологий их культивирования. Ключевым аспектом является управление условиями выращивания, которые напрямую влияют на содержание фотосинтетических пигментов в хлоропластах [20]. Особый интерес в этом контексте представляют микроводоросли *Scenedesmus*, способные адаптироваться к различным стрессовым условиям окружающей среды, таким как доступность питательных веществ, интенсивность света, засоление, высокие уровни углекислого газа (CO₂) и присутствие сточных вод [21, 47, 48].

Питательные вещества. Важным условием для эффективного производства биомассы и фотосинтетических пигментов является оптимизация параметров питания. Управление составом питательных сред позволяет направленно изменять метаболизм микроводорослей, усиливая синтез целевых пигментов (например,

Таблица . Пигменты, обнаруженные в микроводорослях рода *Scenedesmus*
Table. Pigments in *Scenedesmus microalgae*

Штамм	Пигменты	Содержание пигментов	Метод экстракции / анализа	Влияние условий культивирования	Ссылка
<i>Scenedesmus acuminatus</i>	Хлорофилл а Хлорофилл b Ксантофиллы (неоксантин, лютеин, зеаксантин, виолаксантин)	до 1,17 мг/г до 0,97 мг/г –	Мацерация в метаноле / ВЭЖХ	Снижение выхода хлорофиллов, неоксантина и лютеина при дефиците азота Накопление зеаксантина и виолаксантина не зависит от доступности азота	[28]
<i>Scenedesmus bijuga</i> UTEX2980	Хлорофилл а и b, их производные Каротиноиды: • Каротины (β -каротин и его изомеры, α -каротин) • Ксантофиллы (лютеин и его изомеры, изомеры зеаксантина, эхинонен, изомеры виолаксантина и неоксантина)	до 20,40 мг/г до 1,19 мг/г до 0,28 мг/г до 0,91 мг/г	Экстракция этилацетатом и метанолом / ВЭЖХ-МС	–	[37]
<i>Scenedesmus obliquus</i> CPCC05	Хлорофилл а и b Каротиноиды: • Каротины (α -каротин, β -каротин и его изомеры) • Ксантофиллы (лютеин и его изомеры, неоксантин и его изомеры, виолаксантин, лютеоксантин, зеаксантин)	до 23,90 мг/г до 2,64 мг/г до 0,62 мг/г до 2,02 мг/г	Ультразвуковая экстракция с этанолом, ацетоном, 1-бутил-3-метилимидазолием или гексафторфосфатом / 1-бутил-3-метилимидазолием / ВЭЖХ	–	[42]
<i>Scenedesmus obliquus</i> CPCC05	Хлорофилл а и b, их производные Каротиноиды: • Каротины (изомеры β -каротина) • Ксантофиллы (лютеин и его изомер, эхинонен и его изомер, зеаксантин и его изомеры, неоксантин и его изомер, лороксантин, лютеоксантин, кантаксантин, зеиноксантин, криптоксантин)	до 30,80 мг/г до 25,30 мг/г – –	Экстракция хлороформом и этанолом / Спектрофотометрия, ВЭЖХ-МС	Профиль каротиноидов зависит от уровня CO_2 Наибольшая концентрация хлорофилла обнаружена при 25 % содержания CO_2 Максимальное накопление каротиноидов наблюдалось при 3 % CO_2	[26]
<i>Scenedesmus quadricauda</i> PUMCC 4.1.40	Каротиноиды: • Каротины (β -каротин) • Ксантофиллы (аеаксантин, лютеин, кантаксантин)	до 98,00 мг/г 19,00 мг/г 23,80 мг/г 6,50 мг/г 4,00 мг/г	Экстракция ацетоном на водяной бане при 50 °С / Спектрофотометрия, ВЭТСХ и ВЭЖХ	Активное накопление каротиноидов при pH 8,5; температуре 30 °С; нитратах 20 мМ (KNO_3); фосфатах 0,22 мМ (K_2HPO_4); NaCl 0,42 мМ и свете 80 мкЕ/м ² ·с	[43]

Продолжение таблицы

Штамм	Пигменты	Содержание пигментов	Метод экстракции / анализа	Влияние условий культивирования	Ссылка
<i>Scenedesmus dimorphus</i>	Хлорофилл а Хлорофилл b Каротиноиды	до 9,58 мг/г до 5,24 мг/г до 4,50 мг/г	Экстракция 90 % ацетоном / Спектрофотометрия	Внесение моксифлоксасина подавляет фотосинтетическую активность	[46]
<i>Scenedesmus</i> spp. НХУ1, НХУ2, НХУ4, НХУ5 и НХУ6	Хлорофилл а Хлорофилл b Ксантофиллы (фукоксантин, неолютеин, виолаксантин, лютеин)	до 4,69 мг/л биомассы до 1,88 мг/л биомассы до 11,90 мг/л биомассы	Ультразвуковая экстракция и мацерация с ацетоном / ВЭЖХ	Увеличение выхода лютеина при выращивании на сточных водах картофельного производства	[45]
<i>Scenedesmus</i> sp.	Хлорофилл а Хлорофилл b Каротиноиды: • Каротины (производное α -каротина) • Ксантофиллы (лютеин, виолаксантин, неоксантин, производные зеаксантина и β -криптоксантина, зеиноксантин, виолаксантин, лютеоксантин, антероксантин)	до 25,03 мкг/мл экстракта до 42,55 мкг/мл экстракта до 3295,84 мкг/мл экстракта – –	Экстракция ацетоном / Спектрофотометрия, ВЭЖХ и ВЭЖХ-МС	Умеренное засоление (10 г/л NaCl) стимулирует накопление хлорофиллов и каротинов	[44]
<i>Scenedesmus</i> sp. B2-2	Хлорофилл а Хлорофилл b Каротиноиды: • Каротины (β -каротин) • Ксантофиллы (неоксантин, виолаксантин, антераксантин, лютеин)	до 34,70 мг/г до 35,60 мг/г до 15,30 мг/г до 3,67 мг/г до 12,70 мг/г	Экстракция метанолом при 70 °C / ВЭЖХ	Повышенная освещенность (500 мкмоль/м ² ·с) и холодовой стресс (10 °C) стимулируют накопление каротиноидов	[36]
<i>Scenedesmus</i> sp. SVMПСТ1	Каротины (β -каротин) Ксантофиллы (лютеин)	до 0,15 мг/г до 1,43 мг/г	Ультразвуковая экстракция с тетрагидрофураном и дихлорметаном / ЖХ-МС	Белый свет интенсивностью 50 и 500 мкЕ/ м ² ·с способствует накоплению лютеина и β -каротина	[38]

Примечание: ВЭЖХ – высокоэффективная жидкостная хроматография, ВЭЖХ-МС – высокоэффективная жидкостная хромато-масс-спектрометрия, ЖХ-МС – жидкостная хроматография / масс-спектрометрия, ВЭТСХ – высокоэффективная тонкослойная хроматография.

Note: ВЭЖХ – high-performance liquid chromatography, ВЭЖХ-МС – liquid chromatography-mass spectrometry, ЖХ-МС – liquid chromatography / mass spectrometry, ВЭТСХ – high-performance thin-layer chromatography.

лютеина, астаксантина или β -каротина) без значительного ущерба для накопления биомассы [15, 49]. Исследована способность штамма *Scenedesmus obliquus* FACHB 416 синтезировать лютеин при использовании различных источников азота (NaNO_3 , NH_4Cl , $\text{CH}_4\text{N}_2\text{O}$) в режиме двухступенчатого культивирования в конических колбах объемом 250 мл. После ежедневного добавления 1 мг/л $\text{CH}_4\text{N}_2\text{O}$ наблюдалось максимальное содержание лютеина на уровне 11,3 мг/л. Исследователи отметили характерную закономерность: для всех трех форм азота содержание лютеина сначала возрастало с увеличением концентрации азота, достигало максимума при концентрации 1 мг/л, а затем снижалось при дальнейшем повышении концентрации источника азота. Тип источника азота оказывал незначительное влияние на биосинтез лютеина данным штаммом [50]. Erdoğan *et al.* [51], напротив, утверждают, что нитрит натрия (NaNO_2) является оптимальным источником азота для накопления пигментов в культуре *S. obliquus* EGEMACC-18. При выращивании штамма на среде BBM с добавлением NaNO_2 в фотобиореакторе был получен максимальный выход лороксантина и лютеина, который составил 5,46 и 11,08 мг/г соответственно.

В то же время недостаток азота в питательной среде приводит к снижению синтеза хлорофиллов в клетках микроводорослей, поскольку этот элемент необходим для их формирования. При этом возникающий ферментативный дисбаланс способствует накоплению каротиноидов (включая лютеин и астаксантин) и липидов [52]. В ходе двухэтапного культивирования *Scenedesmus vacuolatus* в условиях азотного голодания на среде Chu-10 было зафиксировано значительное повышение концентрации кантаксантина (до 36,8 мг/г) и β -каротина (до 4,1 мг/г). Астаксантин вырабатывался исключительно в условиях недостатка азота, а его содержание составило 2,3 мг/г [53]. Исследование продукции липидов и фотосинтетических пигментов мутантного штамма *S. obliquus* SO120G в фотобиореакторе на среде BG-11 с различным содержанием азота показало, что при дефиците азота синтез хлорофилла а снижался до 2,15 % по сравнению с 5,25 %, наблюдаемыми в среде с высоким содержанием азота. Вместе с тем дефицит азота приводил к значительному увеличению содержания каротиноидов, достигающему 2,85 %, что подчеркивает их роль в защите клеток от стрессовых условий [27]. Lin *et al.* [54] обнаружили снижение общего содержания каротиноидов (до 5,8 мг/г) при культивировании штамма *Scenedesmus abundans* GH-D11 в условиях азотного голодания по сравнению с контрольной средой BG-11, где содержание каротиноидов составило 9,3 мг/г.

Для поддержания метаболизма и размножения микроводорослей могут использоваться органические (глюкоза, патока, ацетат натрия и глицерин) и неорганические (CO_2 , NaHCO_3) источники углерода. Ацетат натрия является недорогим источником органического углерода для миксотрофного выращивания

микроводорослей. Культивирование *S. obliquus* в среде BG-11 объемом 150 мл с добавлением 10 мг/л ацетата натрия позволило повысить эффективность фотосинтеза и продуктивность по биомассе. Внесение экзогенного ацетата натрия увеличило активность фотосистемы I, а также повысило общее содержание хлорофиллов и каротиноидов до 7,10 и 2,59 мкг/мл соответственно [55]. Добавление бикарбоната натрия (4–20 мМ) в среду BG-11 в качестве источника неорганического углерода способствовало накоплению хлорофиллов (а и b) и каротиноидов в штамме *Scenedesmus* sp. BHU1. Максимальная концентрация хлорофилла а была достигнута при добавлении 12 мМ бикарбоната натрия в рабочий объем среды, равный 100 мл. Она составила 8,32 мкг/мл, что в 1,5 раза превышало показатель контрольной группы. Увеличение концентрации каротиноидов было прямо пропорционально внесенной концентрации бикарбоната натрия и достигло наибольшего значения (3,24 мкг/мл) при 20 мМ бикарбоната натрия [23].

Свет. Также на рост микроводорослей влияют условия освещения: интенсивность света, его спектральный состав и продолжительность фотопериода. В рамках исследования [56] было изучено влияние уровня pH и светового режима на накопление биомассы, липидов и пигментов у микроводоросли *S. obtusus* ON089666. Согласно полученным результатам, оптимальные показатели содержания пигментов были зафиксированы при выращивании микроводоросли в среде с уровнем pH 8 при белом освещении и фотопериоде 16:8 ч. При таких условиях концентрация хлорофилла а составила 7,56 мкг/мл, хлорофилла b – 4,08 мкг/мл, каротиноидов – 1,78 мкг/мл, а суммарное содержание хлорофиллов – 11,64 мкг/мл [56]. Рассмотрено влияние спектрального состава света на рост и биохимический состав биомассы дикого штамма *S. vacuolatus* и его мутанта, устойчивого к дихлорфенилдиметилмочевине. При всех типах светового излучения мутантный штамм продемонстрировал более высокие показатели роста, содержания клеточных компонентов и органического углерода по сравнению с диким штаммом. Сниженная продуктивность дикого штамма может быть связана с повышенным нефотохимическим тушением, что указывает на большую потерю поглощенной фотоэнергии в клетках дикого типа. Обнаружены видовые различия в синтезе пигментов при различном освещении. Таким образом, максимальной продукцией хлорофилла (22,02 мкг/мл) и каротиноидов (4,00 мкг/мл) дикий штамм достигал при зеленом освещении. Мутантный штамм показал наибольшую продуктивность пигментов (35,9 мкг/мл хлорофиллов и 5,1 мкг/мл каротиноидов) при оранжевом освещении [57]. При выращивании штамма *S. obliquus* M2-1 в круглых колбах при сине-красном свете (40:60 %) интенсивностью 200 ммоль/м² была достигнута повышенная продуктивность по каротиноидам и неоксантину, которая составила 2,31 и 1,97 мг/л в сутки соответственно [58].

Солевой стресс. Одним из распространенных стрессовых факторов для пресноводных микроводорослей в естественной среде является высокий уровень засоления. Засоление может привести к снижению скорости роста клеток и процесса фотосинтеза, а также вызвать морфологические изменения в микроводорослях. В то же время солевой стресс способствует увеличению накопления каротиноидов в клетках микроводорослей, которые действуют как антиоксиданты, защищая микроводоросли от окислительного повреждения и повышая их выживаемость [59]. Выращивание изолята *Scenedesmus* sp. на среде MDM (100 мл) с включением 10 г/л NaCl обеспечивает оптимальную продуктивность по биомассе и стимулирует накопление каротиноидов и хлорофиллов. В ходе других исследований было установлено, что *Scenedesmus almeriensis* способен адаптироваться к условиям с низким и средним уровнем солёности (от 0 до 5 г/л NaCl). При концентрации соли 5 г/л *S. almeriensis* имел максимальную продуктивность биомассы и содержание лютеина [44]. Сочетание солевого стресса с различными методами обработки также может способствовать накоплению каротиноидов в клетках микроводорослей. Например, повышенная освещенность (150 ммоль/м²·с) и засоление (NaCl 156 ммоль/л) стимулировали продукцию лютеина у штамма *Scenedesmus* sp. FSP3 при его культивировании в фотобиореакторе. Концентрация лютеина достигала 6,45 мг/г с продуктивностью 2,30 мг/л в сутки [60]. Схожие результаты были получены в работе, где исследовалось влияние экзогенных стимуляторов (солёность, интенсивность света, их комбинации, дефицит азота) на продукцию липидов и каротиноидов в штамме *Scenedesmus rubescens* KNUA042. Культивирование проводилось в 100 мл среды BG-11 в течение 14 дней. При комбинированном воздействии солёности (400 мМ NaCl) и повышенной интенсивности света (1000 мкмоль/м²·с) наблюдалось максимальное содержание каротиноидов (6,94 мг/л), кантаксантина (1,73 мг/г) и астаксантина (1,11 мг/г) среди всех обработок. Однако содержание лютеина и хлорофилла а уменьшалось в процессе культивирования при всех видах обработки [57].

Культивирование в сточных водах. Одним из способов снижения стоимости производства продуктов на основе микроводорослей является использование сточных вод, которые служат источником питательных веществ или выступают в роли стрессового фактора [61]. Крупномасштабное культивирование *Scenedesmus* sp. UKM9 в анаэробных стоках производства пальмового масла при освещении 190 мкмоль/м²·с привело к увеличению продукции пигментов в биомассе. Максимальное содержание хлорофилла а (9,99 мг/г) было зафиксировано в первом поколении (стационарная фаза), а хлорофилла b (3,01 мг/г) – в четвертом поколении (экспоненциальная фаза). Каротиноиды достигли пика в первом поколении (5,73 мг/г). Предполагалось, что избыток питательных веществ в сточных водах

и свет вызвали стресс, что привело к образованию реактивных форм кислорода и синтезу каротиноидов для защиты клеток. После нормализации фотосинтеза улучшилось светопоглощение, что дополнительно стимулировало накопление каротиноидов. Использование стоков производства пальмового масла может стать эффективной стратегией получения хлорофилла и каротиноидов из *Scenedesmus* sp. UKM9 [62]. Devi et al. [63] подчеркивали возможность применения муниципальных сточных вод для миксотрофного и гетеротрофного культивирования *Scenedesmus* sp. DDVG I в биореакторе объемом 3 л. Миксотрофная культура демонстрировала повышенную продуктивность по биомассе, выходу липидов и хлорофилла а. Содержание хлорофилла а значительно увеличилось с 0,56 до 9,90 мг/л в течение десятидневного периода культивирования.

Вместе с тем токсичные соединения в отходах часто подавляют рост микроводорослей, однако отдельные виды проявляют устойчивость, что позволяет использовать их для биоремедиации с одновременным получением ценных продуктов. Например, штамм *Scenedesmus dimorphus* ITISM-DIX1, выделенный из реки в Дханбаде (Индия), показал повышенное содержание хлорофиллов и каротиноидов при культивировании в искусственных сточных водах с включением парацетамола в концентрации 7 ppm (рабочий объем 150 мл). Однако более высокие дозы парацетамола ингибировали синтез пигментов. Эффективность удаления антибиотика варьировалась в диапазоне от 40 до 100 % в зависимости от его концентрации. Это подтверждает потенциал микроводоросли в очистке фармацевтических стоков [64]. Активные исследования микроводорослей для одновременной очистки сточных вод и получения ценных продуктов контрастируют с недостаточной изученностью безопасности их применения в пищевой промышленности. Как следствие, внимание также следует уделить физическим, химическим и биологическим рискам, содержащимся в биомассе микроводорослей [65].

Содержание CO₂. Газовый состав культуральной среды оказывает влияние на выход липидов, углеводов и пигментов из клеток микроводорослей. Кроме того, параллельно с увеличением выхода целевых соединений клетки микроводорослей секвестрируют CO₂. Chauhan et al. проверили 13 штаммов микроводорослей на устойчивость к дымовым газам CO₂, NO_x и SO_x. Выбранные штаммы подвергали ступенчатой адаптации к газам и в результате при культивировании *Scenedesmus acutus* NCIM5584 и *S. abundans* NCIM2897 наблюдалось увеличение продукции каротиноидов (около 3 и 1 мкг/мл соответственно) и снижение общего количества хлорофилла a+b (около 9 и 4 мкг/мл соответственно). Среди всех штаммов максимальное накопление каротиноидов было обнаружено у *S. acutus* NCIM5584, включая как контроль (среда BG-11; 2,6 мкг/мл), так и экспериментальную группу (2,8 мкг/мл) [66]. Увеличение содержания каро-

тиноидов может быть связано с защитным ответом клеток на окислительный стресс от токсичных компонентов газов [67]. В исследовании [68] оптимальная концентрация углекислого газа (CO_2) для роста и накопления фотосинтетических пигментов *S. obliquus* в среде с экстрактами шлама сточных вод составила 30 % (рабочий объем 500 мл). Накопление фотосинтетических пигментов во время выращивания могло достигать 31,74 мг/л, а органическая токсичность экстракта шлама была снижена на 44,97 %. Снижение токсичности шлама и повышение толерантности к высоким уровням CO_2 обусловлено повышенной регуляцией фотосинтетических белков A0A383VSL5, A0A383WMQ3 и A0A2Z4THB7 у *S. obliquus*.

Оптимизация условий культивирования открывает возможности для улучшения биосинтеза пигментов в микроводорослях *Scenedesmus*. Однако большинство исследований проводится в лабораторных масштабах, что существенно затрудняет оценку эффективности предлагаемых стратегий в промышленных условиях. Молекулярные механизмы регуляции биосинтеза пигментов при различных стрессовых воздействиях также остаются недостаточно изученными, что ограничивает возможности целенаправленного управления метаболизмом микроводорослей.

Перспективы применения *Scenedesmus* в нутрицевтике и пищевой промышленности. Нутрицевтики – функциональные продукты питания и диетические добавки, обладающие полезными свойствами для организма человека. Мировой рынок нутрицевтиков активно развивается и достигнет 868 млрд долларов к 2031 г. Основной причиной такого стремительного роста является увеличение числа хронических заболеваний, связанных с образом жизни, таких как ожирение, диабет, сердечно-сосудистые заболевания и др. [69, 70].

В настоящее время лишь несколько видов микроводорослей (например, *Botryococcus braunii*, *Chlorella vulgaris*, *Haematococcus pluvialis*) известны своим антиоксидантным и антибактериальным потенциалом. В этой связи актуальным становится поиск новых видов водорослей как устойчивых и экологических источников функциональных компонентов [71].

Недавние исследования показали, что экстракты из микроводорослей *Scenedesmus* обладают мощным антиоксидантным действием [71], а также демонстрируют противомикробные [72] и противораковые [73] свойства (рис.).

Микроводоросль *S. obliquus* NCM № 5586 является перспективным источником фармакологически активных каротиноидов. Исследования *in vitro* продемонстрировали выраженный антипролиферативный эффект каротиноидных фракций *S. obliquus*, в составе которых присутствуют астаксантин и β -каротин. При воздействии на клеточную линию гепатокарциномы HUH7 максимальный уровень гибели клеток достигал 84,9 % при концентрации каротиноидов 4000 мкг/л, среднее ингибирующее значение концентрации составило 1481 мкг/мл [74]. Экстракт каротиноидов (100 мкг/мл), полученный из биомассы штамма *S. vacuolatus*, выращенного в условиях азотного стресса, проявил сильную антиоксидантную активность против радикала DPPH (64,8 %), которая была сравнима с активностью аскорбиновой кислоты (88,9 %). При проведении исследований *in vitro* данный экстракт продемонстрировал противоопухолевые свойства, снижая жизнеспособность клеток рака шейки матки человека (HeLa) на 53 % и клеток рака толстой кишки (HT-29) на 49 % [53]. Выявлена антимикробная активность метанольных экстрактов *Scenedesmus* sp. UKM9 в отношении широкого спектра



Рисунок. Биологически активные свойства экстрактов *Scenedesmus* sp., богатых каротиноидами

Figure. Bioactive properties of *Scenedesmus* sp. extracts with high carotenoid concentration

грамположительных и грамотрицательных бактерий: *Pseudomonas aeruginosa*, *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*, метициллин-резистентного *S. aureus*, *Shigella sonnei*, *Bacillus subtilis*, *Serratia marcescens*, *Klebsiella pneumoniae* и *Bacillus cereus* [75].

Включение экстрактов каротиноидов *Scenedesmus* sp. в состав продуктов способствует обогащению их биологически активными веществами и предотвращает окислительную деградацию компонентов. Так, внесение экстракта *S. almeriensis* в концентрации 0,1 мг/мл в состав оливкового масла способствовало повышению его окислительной стабильности на 37,8 %, а также значительно увеличивало содержание β -каротина (в 4,4–11,1 раз) и лютеина (на 0,1 мг/мл) по сравнению с контрольным образцом. Образцы экстрактов *S. almeriensis* характеризовались высоким содержанием β -каротина (13,30 %), лютеина (0,25 %) и других каротиноидов (1,00 %). Эти соединения придавали обогащенному оливковому маслу оранжево-красный оттенок и одновременно улучшали его качественные показатели, в частности снижали перекисное число и замедляли образование продуктов окисления. Важно отметить, что добавление экстрактов не влияло на жирнокислотный профиль и содержание токоферолов в масле, сохраняя его исходные свойства [76].

S. obliquus является перспективным компонентом для разработки функциональных продуктов питания и нутрицевтиков, направленных на профилактику диабета и дислипидемий. Биомасса *S. obliquus* богата белком (40,40 %), пищевыми волокнами (19,40 %), фенольными соединениями (1,90 %), каротиноидами (1,10 %), хлорофиллами (1,35 %), олеиновой (1,38 %), линолевой (0,95 %) и линоленовой (0,28 %) кислотами [77]. Ацетоновые экстракты *S. obliquus*, богатые каротиноидами и фенольными соединениями, демонстрировали высокую антиоксидантную активность с ингибирующей способностью DPPH > 90 %. Исследования *in vivo* показали, что введение *S. obliquus* в диету самцов крыс Wistar способствовало снижению содержания триглицеридов на 70 %, индекса атерогенности до 80 % и концентрации глюкозы в сыворотке на 42 %. Диета на основе *S. obliquus* не оказывала отрицательного влияния на печень и почки животных, а также характеризовалась хорошей усвояемостью (более 75 %) [77].

Разработан шоколадный хрустящий батончик с использованием инкапсулированного сублимированного штамма *S. obliquus* TISTR 8522. Внесение микрокапсул на основе альгината натрия и устойчивого крахмала с 5 % содержанием лиофилизированной биомассы *S. obliquus* обогащало продукт незаменимыми аминокислотами (лейцин, лизин, треонин), полиненасыщенными жирными кислотами (α -линоленовая кислота – 50,91 %, цис-9,12-линолевая кислота – 12,03 %, цис-9-олеиновая кислота – 10,71 %), хлорофиллами (10,54 мг/г) и каротиноидами (1,60 мг/г). Разработанный функциональный шоколадный батончик обладал

приемлемыми сенсорными характеристиками, хотя некоторые эксперты обнаружили слабый рыбный запах. Общая оценка вкуса и текстуры продукта была положительной. Все это указывает на потенциал использования *S. obliquus* для создания функциональных пищевых продуктов с повышенной биологической ценностью [78].

С другой стороны, do Nascimento *et al.* [79] сравнили биодоступность каротиноидов *S. obliquus* в трех формах: сухой биомассе, влажной биомассе после ультразвуковой обработки и изолированном экстракте. Наилучшую биодоступность в модели пищеварения *in vitro* продемонстрировал экстракт, основными соединениями которого являлись транс- β -каротин (506,0 мкг/г) и транс-лютеин (317,0 мкг/г). Также экстракт содержал уникальные каротиноиды транс-эхиненон (94,0 мкг/г) и транс-кантаксантин (3,1 мкг/г). Самыми биодоступными соединениями оказались транс-кантаксантин (99 %) и 15-цис-лютеин (74 %). В клетках Caco-2 преимущественно накапливались транс- β -крококсантин (17,34 %) и транс-эхиненон (7,55 %). Исследование подтвердило, что экстракция значительно повышает биодоступность каротиноидов из микроводоросли *S. obliquus*. Тем не менее, исследования биодоступности полного спектра пигментов микроводорослей *Scenedesmus* остаются недостаточными, что создает существенный пробел в научном понимании их потенциала для пищевой промышленности [79].

Несмотря на растущий интерес к использованию микроводорослей в функциональных продуктах питания, при разработке пищевой продукции на их основе критически важно учитывать вопросы усвояемости и биодоступности, присутствия загрязняющих веществ (таких как тяжелые металлы, пестициды), аллергенности и потенциальной токсичности биомассы [80, 81]. Хотя водоросли *Scenedesmus* демонстрируют значительный потенциал как источник пигментов, до сих пор недостаточно изучены процессы всасывания в желудочно-кишечном тракте и механизмы действия их пигментов на метаболическом уровне. Будущие исследования должны сосредоточиться на комплексном изучении биодоступности, усвояемости и безопасности пигментов *Scenedesmus* для обеспечения их эффективного применения в пищевой промышленности и нутрицевтике.

Ограничения, связанные с применением микроводорослей. Микроводоросли являются перспективным источником биологически активных соединений, включая пигменты. Однако их промышленное применение сталкивается с существенными препятствиями: высокой себестоимостью производства, низкой концентрацией целевых соединений в биомассе, дорогостоящими процессами сбора биомассы, экстракции и очистки целевых компонентов [82].

Низкая производительность штаммов микроводорослей серьезно ограничивает их коммерциализацию. Обнаружение и идентификация штаммов с высокой скоростью роста и продуктивностью метаболитов

имеет решающее значение для преодоления этих ограничений. Создание высокопродуктивных штаммов посредством генной инженерии также может решить данную проблему. Например, встраивание синтетического гена фитоинсинтазы в штамм *Scenedesmus* sp. CPC2 позволило значительно повысить его продуктивность по β -каротину. При экспрессии экзогенного гена в рекомбинантном штамме содержание β -каротина достигало 15,5 мг/г или 21,8 мг/л на питательной среде TAP, что на 50 % превышает показатели штамма дикого типа. Вместе с тем строгие нормативные акты ограничивают широкое применение генетически модифицированных штаммов микроводорослей [83, 84]. Процессы выращивания биомассы также требуют высоких эксплуатационных расходов из-за необходимости поддержания стерильности культур, использования дорогостоящего оборудования и привлечения квалифицированных специалистов. Оптимизация биосинтеза и крупномасштабного производства пигментов микроводорослей осложняется недостаточной изученностью их метаболического аппарата. Будущие исследования должны быть направлены на разработку эффективных фотобиореакторных систем и режимов культивирования микроводорослей с учетом особенностей их метаболизма, что позволит обеспечить массовое производство чистой биомассы [15, 85].

Переработка биомассы микроводорослей включает дорогостоящие этапы экстракции, изоляции и очистки продукта. Подготовительный процесс обезвоживания биомассы особенно затратен и составляет до 35 % совокупной себестоимости. При этом жесткие клеточные стенки микроводорослей усложняют извлечение биоактивных веществ. Современные технологии экстракции, включающие воздействие импульсным электрическим полем, ультразвуком, микроволнами, сверхкритическими жидкостями и высоковольтными разрядами на клетки, успешно разрушают клеточные мембраны с минимальным воздействием на целевые соединения. Они не обеспечивают полного извлечения и требуют оптимизации параметров.

Дополнительной проблемой является низкая стабильность извлеченных соединений, в частности, фикобилипротеины и хлорофиллы чувствительны к pH, свету и температуре, что ухудшает их характеристики по сравнению с синтетическими аналогами [86]. В этой связи инкапсуляция соединений может стать важным инструментом для преодоления низкой стабильности и биодоступности, а также плохой растворимости биоактивных веществ микроводорослей. Процесс инкапсуляции доказал свою эффективность для повышения стабильности при хранении, улучшения биодоступности, контроля высвобождения соединений и усиления терапевтического эффекта по сравнению со свободной формой. Многие исследователи изучали возможности инкапсуляции соединений микроводорослей для пищевой промышленности. Например, успешно разработаны подходы к получению фукоксантина из *Phaeodac-*

tylum tricornutum, инкапсулированного в наночастицы, что обеспечило повышение биодоступности по сравнению с порошком микроводоросли как в условиях моделирования пищеварения *in vitro*, так и при фармакокинетическом анализе *in vivo* [87].

Качество продуктов на основе микроводорослей является еще одним ограничивающим фактором. Фармацевтические свойства соединений микроводорослей, их биодоступность и усвояемость остаются недостаточно изученными. Без всесторонних данных доклинических и клинических испытаний на людях их безопасность и польза для здоровья остаются на уровне теории. Более того, потенциальные синергические и антагонистические взаимодействия между различными биоактивными соединениями, полученными из микроводорослей, остаются в значительной степени неизученными [79, 85, 86].

Выводы

Микроводоросли служат ценным источником натуральных пигментов, таких как каротиноиды, хлорофиллы и фикобилипротеины. Эти соединения обладают не только красящими свойствами, но и широким спектром биологической активности, что делает их востребованными в пищевой, фармацевтической и косметической отраслях. Особый интерес представляют микроводоросли рода *Scenedesmus* как источник хлорофиллов и каротиноидов. Проведенный анализ данных подтверждает, что представители *Scenedesmus* накапливают значительное количество коммерчески значимых каротиноидов: лютеина, β -каротина и астаксантина. Каротиноидные фракции *Scenedesmus* демонстрируют выраженную антиоксидантную активность, а также противомикробное, антипролиферативное, противодиабетическое и гиполипидемическое действие. Включение их экстрактов в пищевые продукты позволяет не только обогатить состав продукта биологически активными веществами, но и предотвратить окислительную деградацию компонентов, пролонгируя срок хранения. Благодаря этим характеристикам *Scenedesmus* перспективен для разработки функциональных продуктов питания и нутрицевтиков.

Тем не менее, использование микроводорослей *Scenedesmus* в качестве источника пигментов имеет ряд ограничений. Прежде всего, состав и концентрация пигментов значительно варьируются в зависимости от штамма и условий культивирования (например, освещенности или доступности питательных веществ), что затрудняет стандартизацию производства пигментов. Кроме того, большинство исследований по выращиванию *Scenedesmus* проводятся в лабораторных условиях, а масштабирование процессов для промышленного применения остается экономически и технически сложной задачей. Отдельной проблемой является отсутствие данных о безопасности и биодоступности полного спектра пигментов *Scenedesmus*, что создает существенный пробел в научном понимании их потенциала

для пищевой промышленности. Для преодоления указанных барьеров будущие исследования должны быть направлены на комплексный анализ усвояемости, безопасности и эффективности пигментов *Scenedesmus*, а также на разработку и оптимизацию технологий крупномасштабного культивирования микроводорослей *Scenedesmus* и извлечения пигментов.

Критерии авторства

А. А. Чижова: исследование, подготовка первоначального черновика статьи. О. О. Бабич: концептуализация, администрирование проекта. Е. В. Каширских: методология, рецензирование и редактирование статьи. Е. А. Буденкова: визуализация, подготовка первоначального черновика. Л. С. Дышлюк: рецензирование и редактирование статьи.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Contribution

A.A. Chizhova performed the research and drafted the manuscript. O.O. Babich developed the research concept and supervised the project. E.V. Kashirskikh designed the methodology and reviewed the manuscript. E.A. Budenkova provided the visualization and drafted the manuscript. L.S. Dyshlyuk reviewed and proofread the manuscript.

Conflict of interest

The authors declared no conflict of interest regarding the publication of this article.

Список литературы / References

1. Rodríguez-Mena A, Ochoa-Martínez LA, González-Herrera SM, Rutiaga-Quinones OM, González-Laredo RF, et al. Natural pigments of plant origin: Classification, extraction and application in foods. Food Chemistry. 2023;398:133908. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2022.133908>
2. Cao K, Cui Y, Sun F, Zhang H, Fan J, et al. Metabolic engineering and synthetic biology strategies for producing high-value natural pigments in Microalgae. Biotechnology Advances. 2023;68:108236. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2023.108236>
3. Gao L, Qin Y, Zhou X, Jin W, He Z, et al. Microalgae as future food: Rich nutrients, safety, production costs and environmental effects. Science of The Total Environment. 2024;927:172167. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.172167>
4. Sun H, Wang Y, He Y, Liu B, Mou H, et al. Microalgae-derived pigments for the food industry. Marine Drugs. 2023; (2):82. <https://doi.org/10.3390/md21020082>
5. Thomsen PT, Nielsen SR, Borodina I. Recent advances in engineering microorganisms for the production of natural food colorants. Current Opinion in Chemical Biology. 2024;81:102477. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2024.102477>
6. Li N, Wang Q, Zhou J, Li S, Liu J, et al. Insight into the progress on natural dyes: Sources, structural features, health effects, challenges, and potential. Molecules. 2022;27(10):3291. <https://doi.org/10.3390/molecules27103291>
7. Bouyahya A, El Omari N, Hakkur M, El Hachlafi N, Charfi S, et al. Sources, health benefits, and biological properties of zeaxanthin. Trends in Food Science & Technology. 2021;118(Part A):519–538. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2021.10.017>
8. Andreeva A, Budenkova E, Babich O, Sukhikh S, Ulrikh E, et al. Production, purification, and study of the amino acid composition of microalgae proteins. Molecules. 2021;26(9):2767. <https://doi.org/10.3390/molecules26092767>
9. Andreeva A, Budenkova E, Babich O, Sukhikh S, Dolganyuk V, et al. Influence of carbohydrate additives on the growth rate of microalgae biomass with an increased carbohydrate content. Marine Drugs. 2021;19(7):381. <https://doi.org/10.3390/md19070381>
10. Dolganyuk V, Andreeva A, Budenkova E, Sukhikh S, Babich O, et al. Study of morphological features and determination of the fatty acid composition of the microalgae lipid complex. Biomolecules. 2020;10(11):1571. <https://doi.org/10.3390/biom10111571>
11. Sukhikh S, Ivanova S, Dolganyuk V, Pilevinova I, Prosekov A, et al. Evaluation of the prospects for the use of microalgae in functional bread production. Applied Sciences. 2022;12(24):12563. <https://doi.org/10.3390/app122412563>
12. Shevel'yuhina A, Babich O, Sukhikh S, Ivanova S, Kashirskikh E, et al. Antioxidant and antimicrobial activity of microalgae of the Filinskaya Bay (Baltic Sea). Plants. 2022;11(17):2264. <https://doi.org/10.3390/plants11172264>
13. Sukhikh S, Prosekov A, Ivanova S, Maslennikov P, Andreeva A, et al. Identification of metabolites with antibacterial activities by analyzing the FTIR spectra of microalgae. Life. 2022;12(9):1395. <https://doi.org/10.3390/life12091395>
14. Dolganyuk V, Andreeva A, Sukhikh S, Kashirskikh E, Prosekov A, et al. Study of the physicochemical and biological properties of the lipid complex of marine microalgae isolated from the coastal areas of the eastern water area of the Baltic Sea. Molecules. 2022;27(18):5871. <https://doi.org/10.3390/molecules27185871>
15. Srivastava A, Kalwani M, Chakdar H, Pabbi S, Shukla P. Biosynthesis and biotechnological interventions for commercial production of microalgal pigments: A review. Bioresource Technology. 2022;352:127071. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2022.127071>

16. Долганюк В. Ф., Ульрих Е. В., Сухих С. А., Каширских Е. В., Кремлева О. Е. и др. Скрининг и характеристика антиоксидантных свойств психрофильных микроводорослей и цианобактерий Балтийского моря. Техника и технология пищевых производств. 2024. Т. 54. № 2. С. 212–221. [Dolganyuk VF, Sukhikh SA, Kashirskih EV, Ulrikh EV, Kremleva OE, *et al.* Screening and profiling the antioxidant properties of psychrophilic microalgae and cyanobacteria from the Baltic Sea. Food Processing: Techniques and Technology. 2024;54(2):212–221. (In Russ.)] <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2024-2-2501>
17. Kumar S, Kumar R, Diksha, Kumari A, Panwar A. Astaxanthin: A super antioxidant from microalgae and its therapeutic potential. Journal of Basic Microbiology. 2022;62(9):1064–1082. <https://doi.org/10.1002/jobm.202100391>
18. Mutař-Kılıç T, Demir A, Elibol M, Oncel SS. Microalgae pigments as a sustainable approach to textile dyeing: A critical review. Algal Research. 2023;76:103291. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2023.103291>
19. Razzak SA. Comprehensive overview of microalgae-derived carotenoids and their applications in diverse industries. Algal Research. 2024;78:103422. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2024.103422>
20. Chan SS, Lee SY, Ling TC, Chae KJ, *et al.* Unlocking the potential of food waste as a nutrient goldmine for microalgae cultivation: A review. Journal of Cleaner Production. 2025;492:144753. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2025.144753>
21. Rajamanickam R, Selvasembian R. Mechanistic insights into the potential application of *Scenedesmus* strains towards the elimination of antibiotics from wastewater. Bioresource Technology. 2024;410:131289. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2024.131289>
22. Goshtasbi H, Okolodkov YB, Movafeghi A, Awale S, Safary A, *et al.* Harnessing microalgae as sustainable cellular factories for biopharmaceutical production. Algal Research. 2023;74:103237. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2023.103237>
23. Singh RP, Yadav P, Kumar A, Hashem A, Al-Arjani A-BA, *et al.* Physiological and biochemical responses of bicarbonate supplementation on biomass and lipid content of green algae *Scenedesmus* sp. BHU1 isolated from wastewater for renewable biofuel feedstock. Frontiers in Microbiology. 2022;13:839800. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.839800>
24. Khatiwada JR, Madsen C, Warwick C, Shrestha S, Chio C, *et al.* Interaction between polyethylene terephthalate (PET) microplastic and microalgae (*Scenedesmus* spp.): Effect on the growth, chlorophyll content, and hetero-aggregation. Environmental Advances. 2023;13:100399. <https://doi.org/10.1016/j.envadv.2023.100399>
25. Sun D, Wu S, Li X, Ge B, Zhou C, *et al.* The structure, functions and potential medicinal effects of chlorophylls derived from microalgae. Marine Drugs. 2024;22(2):65. <https://doi.org/10.3390/md22020065>
26. Vendruscolo RG, Deprá MC, Pinheiro PN, Furlan VJM, Barin JS, *et al.* Food potential of *Scenedesmus obliquus* biomasses obtained from photosynthetic cultivations associated with carbon dioxide mitigation. Food Research International. 2022;160:111590. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2022.111590>
27. Xi Y, Yin L, Chi ZY, Luo G. Characterization and RNA-seq transcriptomic analysis of a *Scenedesmus obliquus* mutant with enhanced photosynthesis efficiency and lipid productivity. Scientific Reports. 2021;11:11795. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-88954-6>
28. Zhang Y, Wu H, Yuan C, Li T, Li A. Growth, biochemical composition, and photosynthetic performance of *Scenedesmus acuminatus* during nitrogen starvation and resupply. Journal of Applied Phycology. 2019;31:2797–2809. <https://doi.org/10.1007/s10811-019-01783-z>
29. Angeles R, Carvalho J, Hernández-Martínez I, Morales-Ibarria M, Fradinho JC, *et al.* Harnessing Nature's palette: Exploring photosynthetic pigments for sustainable biotechnology. New Biotechnology. 2025;85:84–102. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2025.01.001>
30. Zafar J, Aqeel A, Shah FI, Ehsan N, Gohar UF, *et al.* Biochemical and immunological implications of lutein and zeaxanthin. International Journal of Molecular Sciences. 2021;22(20):10910. <https://doi.org/10.3390/ijms222010910>
31. Bas TG. Bioactivity and bioavailability of carotenoids applied in human health: Technological advances and innovation. International Journal of Molecular Sciences. 2024;25(14):7603. <https://doi.org/10.3390/ijms25147603>
32. Su Y, Chen F, Chen J, Wang M. An overview of potential cardioprotective benefits of xanthophylls in atherosclerosis: An evidence-based review. Food Science and Human Wellness. 2024;13(4):1739–1755. <https://doi.org/10.26599/FSHW.2022.9250147>
33. Xie Y, Xiong X, Chen S. Challenges and potential in increasing lutein content in microalgae. Microorganisms. 2021;9(5):1068. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9051068>
34. Vendruscolo RG, Fernandes AS, Fagundes MB, Zepka LQ, de Menezes CR, *et al.* Development of a new method for simultaneous extraction of chlorophylls and carotenoids from microalgal biomass. Journal of Applied Phycology. 2021;33:1987–1997. <https://doi.org/10.1007/s10811-021-02470-8>
35. Maroneze MM, Caballero-Guerrero B, Zepka LQ, Jacob-Lopes E, Perez-Galvez A, *et al.* Accomplished high-resolution metabolomic and molecular studies identify new carotenoid biosynthetic reactions in cyanobacteria. Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2020;68(22):6212–6220. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c01306>
36. León-Vaz A, León R, Vigara J, Funk C. Exploring Nordic microalgae as a potential novel source of antioxidant and bioactive compounds. New Biotechnology. 2023;73:1–8. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2022.12.001>
37. Fernandes AS, Petry FC, Mercadante AZ, Jacob-Lopes E, Zepka LQ. HPLC-PDA-MS/MS as a strategy to characterize and quantify natural pigments from microalgae. Current Research in Food Science. 2020;3:100–112. <https://doi.org/10.1016/j.crfs.2020.03.009>

38. Kona R, Pallerla P, Addipilli R, Sripadi P, Mohan SV. Lutein and β -carotene biosynthesis in *Scenedesmus* sp. SVMICT1 through differential light intensities. *Bioresource Technology*. 2021;341:125814. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2021.125814>
39. Lakshmi Devi R, Gandhi NN, Muthukumar K. Enhanced biomass and lutein production by mixotrophic cultivation of *Scenedesmus* sp. using crude glycerol in an airlift photobioreactor. *Biochemical Engineering Journal*. 2020;161:107684. <https://doi.org/10.1016/j.bej.2020.107684>
40. Minhas AK, Barrow CJ, Hodgson P, Adholeya A. Microalga *Scenedesmus bijugus*: Biomass, lipid profile, and carotenoids production *in vitro*. *Biomass and Bioenergy*. 2020;142:105749. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2020.105749>
41. Koh HG, Jeong YT, Lee B, Chang YK. Light stress after heterotrophic cultivation enhances lutein and biofuel production from a novel algal strain *Scenedesmus obliquus* ABC-009. *Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2022;32(3):378–386. <https://doi.org/10.4014/jmb.2108.08021>
42. Fernandes AS, Caetano PA, Jacob-Lopes E, Zepka LQ, de Rosso VV. Alternative green solvents associated with ultrasound-assisted extraction: A green chemistry approach for the extraction of carotenoids and chlorophylls from microalgae. *Food Chemistry*. 2024;455:139939. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2024.139939>
43. Rajput A, Singh DP, Khattar JS, Swatch GK, Singh Y. Evaluation of growth and carotenoid production by a green microalga *Scenedesmus quadricauda* PUMCC 4.1.40. under optimized culture conditions. *Journal of Basic Microbiology*. 2022;62(9):1156–1166. <https://doi.org/10.1002/jobm.202100285>
44. Elloumi W, Jebali A, Maalej A, Chamkha M, Sayadi S. Effect of mild salinity stress on the growth, fatty acid and carotenoid compositions, and biological activities of the thermal freshwater microalgae *Scenedesmus* sp. *Biomolecules*. 2020;10(11):1515. <https://doi.org/10.3390/biom10111515>
45. Yuan S, Ye S, Yang S, Luo G. Purification of potato wastewater and production of byproducts using microalgae *Scenedesmus* and *Desmodesmus*. *Journal of Water Process Engineering*. 2021;43:102237. <https://doi.org/10.1016/j.jwpe.2021.102237>
46. Li Z, Gao X, Bao J, Li S, Wang X, et al. Evaluation of growth and antioxidant responses of freshwater microalgae *Chlorella sorokiniana* and *Scenedesmus dimorphus* under exposure of moxifloxacin. *Science of the Total Environment*. 2023;858(Part 1):159788. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159788>
47. Maru M, Zewge F, Kifle D, Sahle-Demissie E. Biodesalination of brackish water coupled with lipid production using native *Scenedesmus* sp. isolated from a saline lake in Ethiopia, Lake Basaka. *Desalination and Water Treatment*. 2022;266:39–48. <https://doi.org/10.5004/dwt.2022.28618>
48. Pandey A, Srivastava S, Kumar S. Carbon dioxide fixation and lipid storage of *Scenedesmus* sp. ASK22: A sustainable approach for biofuel production and waste remediation. *Journal of Environmental Management*. 2023;332:117350. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.117350>
49. Kadri MS, Singhania RR, Anisha GS, Gohil N, Singh V, et al. Microalgal lutein: Advancements in production, extraction, market potential, and applications. *Bioresource Technology*. 2023;389:129808. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2023.129808>
50. An M, Gao L, Zhao W, Chen W, Li M. Effects of nitrogen forms and supply mode on lipid production of microalga *Scenedesmus obliquus*. *Energies*. 2020;13(3):697. <https://doi.org/10.3390/en13030697>
51. Erdoğan A, Karataş AB, Demir D, Demirel Z, Aktürk M, et al. Comprehensive analysis of lutein and luteoxanthin in *Scenedesmus obliquus*: From quantification to isolation. *Molecules*. 2024;29(6):1228. <https://doi.org/10.3390/molecules29061228>
52. Corrêa PS, Freitas MM, Caetano NS. High-value compounds in three freshwater green microalgae using nitrogen as an abiotic stressor: A study of the antioxidant potential of ethanolic extracts. *Algal Research*. 2025;86:103964. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2025.103964>
53. Unni AC, Karunakaran K. Therapeutic potential of microalga *Scenedesmus vacuolatus*: *In vitro* evaluation of antioxidant and anticancer activities. *Thalassas: An International Journal of Marine Sciences*. 2025;41(1):53. <https://doi.org/10.1007/s41208-025-00809-3>
54. Lin Y-S, Yuwono W, Wang H-Y. Lipid induction in *Scenedesmus abundans* GH-D11 by reusing the volatile fatty acids in the effluent of dark anaerobic fermentation of biohydrogen. *Applied Biochemistry and Biotechnology*. 2020;191:258–272. <https://doi.org/10.1007/s12010-020-03294-x>
55. Cheng J, Fan W, Zheng L. Development of a mixotrophic cultivation strategy for simultaneous improvement of biomass and photosynthetic efficiency in freshwater microalga *Scenedesmus obliquus* by adding appropriate concentration of sodium acetate. *Biochemical Engineering Journal*. 2021;176:108177. <https://doi.org/10.1016/j.bej.2021.108177>
56. Vinitha V, Meignanalakshmi S, Tirumurugan KG, Sarathchandra G, Sundaram SM. Enhanced lipid production and analysis of properties of biodiesel produced from freshwater microalgae *Scenedesmus obtusus* ON089666.1. *Bioresource Technology Reports*. 2023;21:101286. <https://doi.org/10.1016/j.biteb.2022.101286>
57. Gupta N, Khare P, Singh DP. Effect of spectral quality of light on growth and cell constituents of the wild-type (WT) and DCMU-tolerant strain of microalga *Scenedesmus vacuolatus*. *Energy, Ecology and Environment*. 2019;4:175–188. <https://doi.org/10.1007/s40974-019-00124-7>
58. Pagels F, Amaro HM, Tavares TG, Casal S, Malcata FX, et al. Effects of irradiance of red and blue:red LEDs on *Scenedesmus obliquus* M2-1 optimization of biomass and high added-value compounds. *Journal of Applied Phycology*. 2021;33:1379–1388. <https://doi.org/10.1007/s10811-021-02412-4>

59. Ren Y, Sun H, Deng J, Huang J, Chen F. Carotenoid production from microalgae: Biosynthesis, salinity responses and novel biotechnologies. *Marine Drugs*. 2021;19(12):713. <https://doi.org/10.3390/md19120713>
60. Li J, Zhao X, Chang J-S, Miao X. A two-stage culture strategy for *Scenedesmus* sp. FSP3 for CO₂ fixation and the simultaneous production of lutein under light and salt stress. *Molecules*. 2022;27(21):7497. <https://doi.org/10.3390/molecules27217497>
61. Palanisami S. Blended wastewater as a source of nutrients and biosynthetic elicitors for microalgal biorefinery. *Green Technologies and Sustainability*. 2024;2(3):100098. <https://doi.org/10.1016/j.grets.2024.100098>
62. Japar AS, Takriff MS, Yasin NHM. Microalgae acclimatization in industrial wastewater and its effect on growth and primary metabolite composition. *Algal Research*. 2021;53:102163. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2020.102163>
63. Devi ND, Sun X, Ding L, Goud VV, Hu B. Mixotrophic growth regime of novel strain *Scenedesmus* sp. DDVG I in municipal wastewater for concomitant bioremediation and valorization of biomass. *Journal of Cleaner Production*. 2022;365:132834. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2022.132834>
64. Phukan D, Kumar V, Singh A, Anand S. Accessing biochemical shifts in a novel *Scenedesmus* strain via acetaminophen detoxification: Experiment utilizing Box-Behnken optimization and isotherm analysis. *International Biodeterioration & Biodegradation*. 2024;193:105841. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2024.105841>
65. Wu G, Zhuang D, Chew KW, Ling TC, Khoo KS, *et al.* Current status and future trends in removal, control, and mitigation of algae food safety risks for human consumption. *Molecules*. 2022;27(19):6633. <https://doi.org/10.3390/molecules27196633>
66. Chauhan DS, Sahoo L, Mohanty K. Maximize microalgal carbon dioxide utilization and lipid productivity by using toxic flue gas compounds as nutrient source. *Bioresource Technology*. 2022;348:126784. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2022.126784>
67. Osundeko O, Dean AP, Davies H, Pittman JK. Acclimation of microalgae to wastewater environments involves increased oxidative stress tolerance activity. *Plant and Cell Physiology*. 2014;55(10):1848–1857. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcu113>
68. Yang Y, Zhao J, Song M, Yu J, Yu X, *et al.* Analysis of photosynthetic pigments pathway produced by CO₂-toxicity-induced *Scenedesmus obliquus*. *Science of the Total Environment*. 2023;867:161309. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.161309>
69. Bose A, Sharma S. Global regulatory trends and comparative insights: Nutraceuticals in the USA, India, and Europe. *PharmaNutrition*. 2025;31:100430. <https://doi.org/10.1016/j.phanu.2025.100430>
70. Santhakumaran P, Ayyappan SM, Ray JG. Nutraceutical applications of twenty-five species of rapid-growing green-microalgae as indicated by their antibacterial, antioxidant and mineral content. *Algal Research*. 2020;47:101878. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2020.101878>
71. Fihri RF, Ez-Zoubi A, Mbarkiou L, Amar A, Farah A, *et al.* Antibacterial and antioxidant activities of *Chlorella vulgaris* and *Scenedesmus incrassatulus* using natural deep eutectic solvent under microwave assisted by ultrasound. *Heliyon*. 2024;10(15):e35071. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e35071>
72. Zaharieva MM, Zheleva-Dimitrova D, Rusinova-Videva S, Ilieva Y, Brachkova A, *et al.* Antimicrobial and antioxidant potential of *Scenedesmus obliquus* microalgae in the context of integral biorefinery concept. *Molecules*. 2022;27(2):519. <https://doi.org/10.3390/molecules27020519>
73. Reyna-Martinez R, Gomez-Flores R, López-Chuken U, Quintanilla-Licea R, Caballero-Hernandez D, *et al.* Antitumor activity of *Chlorella sorokiniana* and *Scenedesmus* sp. microalgae native of Nuevo León State, México. *PeerJ*. 2018;6:e4358. <https://doi.org/10.7717/peerj.4358>
74. Yadav K, Saxena A, Gupta M, Saha B, Sarwat M, *et al.* Comparing pharmacological potential of freshwater microalgae carotenoids towards antioxidant and anti-proliferative activity on liver cancer (HUH7) cell line. *Applied Biochemistry and Biotechnology*. 2024;196(4):2053–2066. <https://doi.org/10.1007/s12010-023-04635-2>
75. Shaima AF, Yasin NHM, Ibrahim N, Takriff MS, Gunasekaran D, *et al.* Unveiling antimicrobial activity of microalgae *Chlorella sorokiniana* (UKM2), *Chlorella* sp.(UKM8) and *Scenedesmus* sp.(UKM9). *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2022;29(2):1043–1052. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.09.069>
76. Limón P, Malheiro R, Casal S, Acién-Fernández FG, Fernández-Sevilla JM, *et al.* Improvement of stability and carotenoids fraction of virgin olive oils by addition of microalgae *Scenedesmus almeriensis* extracts. *Food Chemistry*. 2015;175:203–211. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.10.150>
77. da Silva ME, de Paula Correa K, Martins MA, da Matta SL, Martino HS, *et al.* Food safety, hypolipidemic and hypoglycemic activities, and *in vivo* protein quality of microalga *Scenedesmus obliquus* in Wistar rats. *Journal of Functional Foods*. 2020;65:103711. <https://doi.org/10.1016/j.jff.2019.103711>
78. Hlaing SAA, Sadiq MB, Anal AK. Enhanced yield of *Scenedesmus obliquus* biomacromolecules through medium optimization and development of microalgae based functional chocolate. *Journal of Food Science and Technology*. 2020;57(3):1090–1099. <https://doi.org/10.1007/s13197-019-04144-3>

79. do Nascimento TC, Pinheiro PN, Fernandes AS, Murador DC, Neves BV, et al. Bioaccessibility and intestinal uptake of carotenoids from microalgae *Scenedesmus obliquus*. LWT. 2021;140:110780. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2020.110780>
80. Udayan A, Pandey AK, Sharma P, Sreekumar N, Kumar S. Emerging industrial applications of microalgae: Challenges and future perspectives. Systems Microbiology and Biomanufacturing. 2021;1(4):411–431. <https://doi.org/10.1007/s43393-021-00038-8>
81. Çelekli A, Özbal B, Bozkurt H. Challenges in functional food products with the incorporation of some microalgae. Foods. 2024;13(5):725. <https://doi.org/10.3390/foods13050725>
82. Balasubramaniam V, Gunasegavan RD-N, Mustar S, Lee JC, Mohd Noh MF. Isolation of industrial important bioactive compounds from microalgae. Molecules. 2021;26(4):943. <https://doi.org/10.3390/molecules26040943>
83. Zhang H, Zhao L, Chen Y, Zhu M, Xu Q, et al. Trophic transition enhanced biomass and lipid production of the unicellular green alga *Scenedesmus acuminatus*. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology. 2021;9:638726. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2021.638726>
84. Sharma P, Gujjala LKS, Varjani S, Kumar S. Emerging microalgae-based technologies in biorefinery and risk assessment issues: Bioeconomy for sustainable development. Science of the Total Environment. 2022;813:152417. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.152417>
85. Tang DYY, Khoo KS, Chew KW, Tao Y, Ho S-H, et al. Potential utilization of bioproducts from microalgae for the quality enhancement of natural products. Bioresource Technology. 2020;304:122997. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.122997>
86. Silva M, Geada P, Pereira RN, Teixeira JA. Microalgae biomass—A source of sustainable dietary bioactive compounds towards improved health and well-being. Food Chemistry Advances. 2025;6:100926. <https://doi.org/10.1016/j.focha.2025.100926>
87. Vieira MV, Pastrana LM, Fuciños P. Microalgae encapsulation systems for food, pharmaceutical and cosmetics applications. Marine Drugs. 2020;18(12):644. <https://doi.org/10.3390/md18120644>