

Водные биоресурсы и среда обитания
2025, том 8, номер 2, с. 19–34
<http://journal.azniirkh.ru>, www.azniirkh.ru
ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online



Aquatic Bioresources & Environment
2025, vol. 8, no. 2, pp. 19–34
<http://journal.azniirkh.ru>, www.azniirkh.ru
ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online

УДК 639.64

https://doi.org/10.47921/2619-1024_2025_8_2_19

EDN: AUYXIA



Для цитирования: Калита Т.Л., Царьков М.Д., Климук А.А. Влияние состава питательных сред на ростовые показатели морской диатомовой водоросли *Phaeodactylum tricorutum*. *Водные биоресурсы и среда обитания*. 2025. Т. 8, № 2: 19–34. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2025_8_2_19.

For citation: Kalita T.L., Tsarkov M.D., Klimuk A.A. Effect of nutrient media composition on the growth characteristics of the marine diatom *Phaeodactylum tricorutum*. *Aquatic Bioresources & Environment*. 2025. Vol. 8, no. 2: 19–34. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2025_8_2_19. (In Russian).

ВЛИЯНИЕ СОСТАВА ПИТАТЕЛЬНЫХ СРЕД НА РОСТОВЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ МОРСКОЙ ДИАТОМОВОЙ ВОДОРОСЛИ *PHAEODACTYLUM TRICORNUTUM*

Т. Л. Калита, М. Д. Царьков*, А. А. Климук

Московский государственный университет технологий и управления имени К.Г. Разумовского
(Первый казачий университет), Москва 109004, Россия

*E-mail: maks607@inbox.ru

Аннотация

Введение. Морская диатомовая водоросль *Phaeodactylum tricorutum* характеризуется органической составляющей в скелете клетки и сбалансированным биохимическим составом. **Актуальность.** Вышеуказанные особенности позволяют рассматривать ее как перспективную кормовую добавку в индустриальной аквакультуре, что обуславливает актуальность поиска подходящих для нее культуральных сред. **Цель** данной работы — предложить оптимальную культуральную среду для выращивания этого вида в накопительной культуре в искусственных условиях. **Методы.** В работе проведена оценка роста накопительных культур *Ph. tricorutum* на часто используемых для их выращивания культуральных средах (Guillard F/2, Конвея, von Stosch и Гольдберга) с помощью прямого подсчета количества клеток в камере Горяева и измерения оптической плотности при 750 нм на спектрофотометре. **Результаты.** Показано, что оптимальным соотношением химических элементов характеризовалась питательная среда Guillard F/2 (N:P=6, N:Si=3,2 и Si:P=1,8). **Выводы.** Комбинирование данной питательной среды с освещенностью 30 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, фотопериодом L:D=16:8 и температурой 20±2 °C способствовало переходу развития культуры на 3-и сутки эксперимента в логарифмическую фазу роста (длительностью 9 суток), а на 17-е сутки — в стационарную фазу. Полученные результаты могут быть использованы при разработке технологии промышленного получения биологически активных веществ из микроводорослей.

Ключевые слова: *Phaeodactylum tricorutum*, культивирование, биотехнология выращивания микроводорослей, Guillard F/2, среда Конвея, von Stosch, среда Гольдберга

EFFECT OF NUTRIENT MEDIA COMPOSITION ON THE GROWTH CHARACTERISTICS OF THE MARINE DIATOM *PHAEODACTYLUM TRICORNUTUM*

T. L. Kalita, M. D. Tsarkov*, A. A. Klimuk

Moscow State University of Technology and Management named after
K.G. Razumovsky (First Cossack University), Moscow 109004, Russia

*E-mail: maks607@inbox.ru

Abstract

Background. The marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* is characterized by the presence of organic component in the cell skeleton and a balanced biochemical composition. **Relevance.** These features provide the grounds to consider it a promising feed additive in industrial aquaculture, which motivates the search of the suitable culture media. The **aim** of this work is to propose an optimal culture medium for growing this species in the context of enrichment culture in artificial environment. **Methods.** In this work, the growth of enrichment cultures of *Ph. tricornutum* in the culture media commonly used for their cultivation (Guillard F/2, Conway, von Stosch and Goldberg) has been assessed using direct cell counting in the Goryaev chamber and measuring the optical density at 750 nm with a spectrophotometer. **Results.** It is shown that the nutrient medium Guillard F/2 is characterized by the optimal ratio of chemical elements (N:P=6, N:Si=3.2 and Si:P=1.8). **Conclusion.** The combination of this nutrient medium with illumination of $30 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, photoperiod L:D=16:8 and temperature of $20\pm 2^\circ\text{C}$ promoted the transition of culture development to the logarithmic growth phase (lasting 9 days) on the 3rd day of the experiment and to the stationary phase on the 17th day. The obtained results can be used in the development of a technology for the industrial production of biologically active substances derived from microalgae.

Keywords: *Phaeodactylum tricornutum*, cultivation, biotechnology of microalgae cultivation, Guillard F/2, Conway medium, von Stosch, Goldberg medium

ВВЕДЕНИЕ

Диатомовые водоросли (класс Bacillariophyceae), являясь одной из доминирующих групп фитопланктона, производят значительную часть первичной продукции в Мировом океане и включаются в пастбищные пищевые цепи на первичном трофическом уровне. Охотное потребление этих водорослей фито- и зоопланктоном связано с накоплением в их клетках большого количества полиненасыщенных жирных кислот: гексадекановой, пальмитолеиновой и эйкозапентаеновой [1, 2], — а также белка [3] и каротиноидов: фукоксантина, диадиноксантина, β -каротина и др. [4, 5]. Однако наличие кремнеземного скелета, на который приходится более половины биомассы клетки, снижает пищевую ценность диатомовых водорослей. Например, пустые кремнеземные панцири *Thalassiosira pacifica* выбрасываются морскими динофлагеллятами рода *Gyrodinium* sp., которые потребляют только органическую составляющую клеток [6]. В ряде работ изучено пищевое поведение свободноживущих динофитовых водорослей, которые способны в

процессе внешнего пищеварения с помощью паллиума поглощать органическое вещество как отдельных клеток диатомовых водорослей, так и их колоний, имеющих достаточно длинные щетинки и шипы [7, 8]. С другой стороны, многие авторы, изучая рацион зоопланктона, показали, что диатомовые водоросли могут составлять более 90 % рациона у копепод. Так, в фекальных пеллетах *Eucalanus pileatus* были обнаружены интактные, отдельные створки и измельченные панцири *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides*, *Chaetoceros spines* и еще 7 видов диатомовых водорослей, общее содержание которых в пеллетах колебалось от 90 до 98 % [9].

Среди диатомовых водорослей в этом отношении интересен вид *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin, 1898 (феодактилюм трехрогий), у которого существует несколько морфотипов с органическими (веретенообразные и трехлучевые) или кремнеземно-органическими (овальные) створками [10, 11]. Наличие органической составляющей в скелете клеток обеспечивает повышение усвояемости этого вида гидробионтами. Так,

в монографии В.И. Холодова [3] показана возможность использования в качестве кормовой добавки *Ph. tricornutum* при плантационном выращивании устриц и мидий. Автор отмечает, что накопление белков и липидов в клетках этого вида диатомовых водорослей связано с режимом культивирования. Установлено, что наибольшее количество белка (41 % от сухой биомассы) и углеводов (21 %) синтезируется при культивировании в полупроточном режиме, тогда как в стационарном режиме концентрация белка снижается в два раза. При этом накопление белка происходит в логарифмической фазе роста водорослевой культуры, а липидов — в фазе стационарного роста [12]. Кроме того, во многих работах показано преимущество овального морфотипа при получении белка, а веретеновидного — липидов и углеводов [10, 13–16].

Многие исследователи считают, что благодаря своей питательной ценности водоросль *Ph. tricornutum* может быть использована для частичной замены рыбной муки. Так, замена 3–6 % рыбной муки в стартовых кормах сухой массой *Ph. tricornutum* повышает концентрацию липидов у личинок *Salmo salar* и улучшает у них метаболическую активность [17], что важно учитывать при разработке кормов для индустриальной аквакультуры.

Использование любого нового водорослевого сырья для кормопроизводства предполагает наличие экономически выгодной технологии его получения (в случае микроводорослей — режимов выращивания) за минимальное время с известным нормированным количеством белков, углеводов и жиров, однако данных для разработки подобной технологии для выращивания *Ph. tricornutum* пока недостаточно. Как правило, *Ph. tricornutum* используют в качестве тест-объекта при определении токсичности природной морской воды и воды эстуариев, а также сточных вод с минерализацией от 6 до 33 г/дм³ (ГОСТ Р 53910-2010). В этом случае культуру *Ph. tricornutum* рекомендуют содержать в среде Гольдберга при температуре 20±2 °С и освещенности 50–100 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ в течение 16 ч. Опыт использования микроводорослей в качестве корма в устричных и мидийных хозяйствах показал, что максимальную биомассу микроводорослей возможно получить при температуре культивирования 15–23 °С на жидких средах Гольдберга, Конвея и Guillard F/2 и освещенности 15–125 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ в течение 12–24 ч

[3, 18]. Кроме того, данный вид успешно культивировали на обогащенной искусственной морской среде von Stosch в исследованиях P. Zhao с коллегами [19]. Следовательно, пока нет четких рекомендаций по оптимальному составу питательной среды для промышленного выращивания данного вида водоросли. Поэтому целью данной работы было изучить ростовые кривые *Ph. tricornutum* в различных питательных средах, проследить зависимость роста от элементного состава сред и уточнить условия для быстрого получения наибольшей биомассы микроводоросли.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для изучения использовали культуру морской одноклеточной диатомовой водоросли *Ph. tricornutum* (овальный морфотип), хранящуюся в биоресурсной коллекции факультета биотехнологий и рыбного хозяйства МГУТУ им. К.Г. Разумовского (ПКУ). Культура содержалась в холодной комнате при температуре 14±2 °С, интенсивности света 21 мкЕ·м⁻²·с⁻¹ и фотопериоде L:D=12:12 на питательной среде Гольдберга. В качестве источника света использовались люминесцентные лампы Osram Lumilux SL 40/32-735 с цветовой температурой 3500К.

Схема эксперимента. Предварительно получали 10-суточную культуру *Ph. tricornutum* для каждой из изучаемых сред; ее считали сток-культурой в данном исследовании. В экспериментальной работе использовали сток-культуру в экспоненциальной фазе роста (плотность клеток — 24×10⁵ кл./см³), которую адаптировали к освещенности 30 мкЕ·м⁻²·с⁻¹, фотопериоду L:D=16:8 и температуре 20±2 °С трое суток. Для изучения роста были взяты четыре среды: Конвея, Guillard F/2, Гольдберга и von Stosch, — состав которых представлен в табл. 1. Микроводоросли выращивали в колбах объемом 250 мл, закрытых ватно-марлевой пробкой, в трехкратной повторности в течение 18 суток (рис. 1). В каждую колбу для достижения плотности экспериментальной культуры 25 тыс. кл./дм³ добавляли 150 мл среды и 5 мл сток-культуры; два раза в сутки каждую колбу встряхивали для предотвращения осаждения клеток.

Численность клеток рассчитывалась в камере Горяева по стандартной методике с использованием светового микроскопа Olympus BX53 (Olympus Corporation, Japan) при увеличении ×400 и ×1000.

Таблица 1. Состав питательных сред при выращивании *Ph. tricornutum* в накопительной культуре**Table 1.** Nutrient media composition for growing *Ph. tricornutum* in enrichment culture

Макроэлементы Macronutrients	ASP-M, мг/л ASP-M, mg/L	Конвея, мг/л* Conway, mg/L*	Guillard F/2, мг/л Guillard F/2, mg/L		Гольдберг, мг/100 мл Goldberg, mg/100 mL		von Stosch, мг/л von Stosch, mg/L
NaCl	23380	—	—		—		—
NaNO ₃	85	100000	75000	1**	—		—
Na ₂ SiO ₃	56,8	—	30000	1**	—		—
Na ₂ HPO ₄	—	20000	—		—		—
NaH ₂ PO ₄ · H ₂ O	13,8	—	5000	1**	1421	0,5**	—
NaHCO ₃	168	—	—		—		—
NaNO ₃	—	—	—		—		42350
NaFeEDTA	0,1 (0,2 мл) 0.1 (0.2 mL)	—	—		—		3720
Na ₂ EDTA	14	45000	4360		—		—
MgSO ₄ · 7H ₂ O	4930	—	—		—		—
MgCl ₂ · 2H ₂ O	4060	—	—		—		—
CaCl ₂ · 2H ₂ O	1120	—	—		—		—
H ₃ BO ₃	24,7	33600	—		—		—
KNO ₃	—	—	—		10100	2**	—
KCl	750	—	—		—		—
Микроэлементы Micronutrients							
мл/л mL/L	—	1	1	1**	—		—
CuSO ₄ · 5H ₂ O	75	2000	10		—		—
ZnCl ₂	—	2100	—		—		—
ZnSO ₄ · 7H ₂ O	10,1	—	22		—		—
MnCl ₂ · 4H ₂ O	1,98	360	180		19,79	1**	1960
CoCl ₂ · 6H ₂ O	0,071	2000	10		23,79		—
FeCl ₃ · 6H ₂ O	0,3	2600	3,150		27,03	1**	—
Na ₂ MoO ₄ · 2H ₂ O	1,21	900	—		—		—

Примечание: Среды готовились на базе ASP-M. * 1 мл среды Конвея добавляется на 1 л ASP-M; ** необходимый объем в мл, добавляемый ASP-M

Note: Media were prepared using ASP-M as a base. * 1 mL of Conway medium is added per 1 L of ASP-M; ** Required volume in mL added by ASP-M

Оптическую плотность культуры определяли с помощью спектрофотометра ПЭ-5400ВИ при стандартной для *Ph. tricornutum* длине волны — 750 нм (ГОСТ Р 53910-2010).

Относительную скорость роста (μ), выраженную в % сут⁻¹, вычисляли по формуле:

$$\mu = \frac{\ln D750_1 - \ln D750_2}{t_2 - t_1} \times 100\%,$$

где $D750_1$ и $D750_2$ — оптическая плотность культуры при 750 нм за время t_1 и t_2 , соответственно.

Выделение основных фаз роста жидкой накопительной культуры, т. е. выращенной без обновления биогенных элементов после добавления питательных сред, было выполнено согласно работе [20]. Нами были выделены лаг-фаза, которая характеризовалась отсутствием роста; лог-фаза (логарифмическая) с экспоненциальным увеличением численности клеток культуры; линейная фаза, где значения скорости роста культуры снизились в 3–5 раз по сравнению с лог-фазой; фаза замедления роста при средней скорости

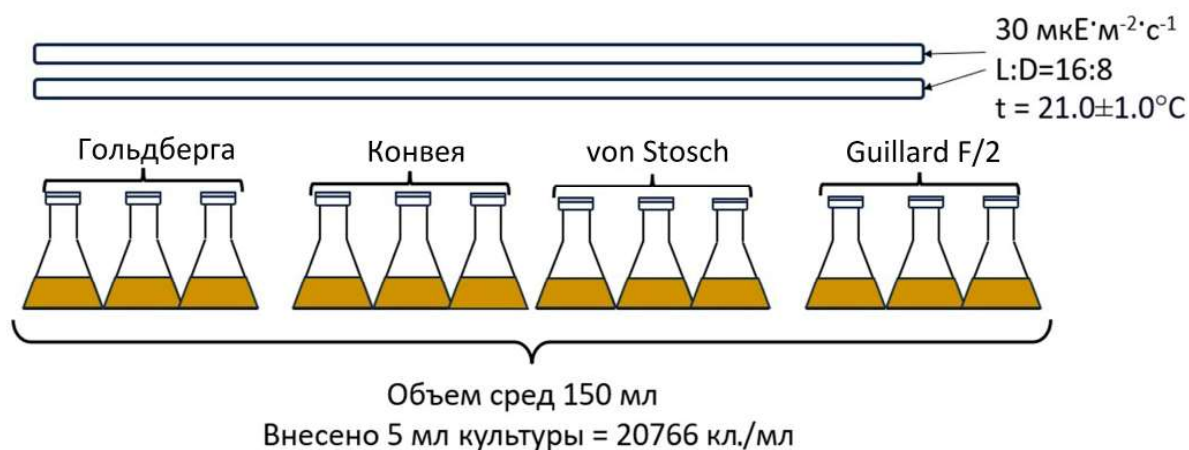


Рис. 1. Схема эксперимента и условия культивирования

Fig. 1. Schematic course of the experiment and cultivation conditions
(media volume 150 mL; 5 mL of the culture introduced = 20,766 cells/mL)

роста 2–4 % сут.⁻¹ (из-за высокой плотности культуры наблюдалось лимитирование по свету и биогенным элементам); стационарная фаза. Как только в одном из вариантов эксперимента культура перешла в стационарную стадию роста, эксперимент был закончен. Известно, что стационарная фаза длится несколько суток (обычно 2–3), а затем наступает фаза отмирания, характеризующаяся отрицательными скоростями роста из-за гибели части клеток и заражения культуры бактериями. С другой стороны, многие биологически активные вещества накапливаются к началу стационарной фазы, ввиду чего их получают на этой стадии развития культуры. Поэтому наблюдения за переходом культур в стационарную фазу в других вариантах эксперимента и в фазу отмирания не были выполнены.

Статистическая обработка. Расчет основных статистических параметров, дисперсионный анализ и анализ соответствий были выполнены с помощью программы Statistica v.12 (StatSoft, Inc.). Вероятность ошибки $p < 0,05$ считали достаточной для вывода о статистической значимости различий полученных данных. Post-hoc анализ выполнен после выявления значимых результатов с использованием критерия Тьюки для дисперсионного анализа и χ^2 для анализа соответствий. Все опытные группы были взяты в трех повторностях и значимые показатели представлены в виде средних со стандартным отклонением.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рост накопительной культуры *Ph. tricorutum* во всех вариантах опыта представлял собой типичную S-образную кривую (рис. 2). Лаг-фаза во всех средах наблюдалась в течение первых двух суток (рис. 2, 3) с минимальной относительной скоростью роста культуры в средах von Stosch и Guillard F/2, максимальной — Гольдберга и Конвея (табл. 2). Последующие фазы роста накопительной культуры на разных питательных средах отличались по длительности и, незначительно, относительной скорости роста. Так, достоверные различия в скорости роста были получены только в лаг-фазу между культурами, развивающимися в средах von Stosch, Guillard F/2 и Гольдберга, Конвея, а также достоверно отличалась скорость роста культуры в среде Guillard F/2 в линейную фазу роста (рис. 4). Продолжительность лог-фазы колебалась от 9 суток (среды Guillard F/2 и von Stosch) до 10 суток (среды Гольдберга и Конвея) при средней скорости роста $57,2 \pm 3,2$ % сут.⁻¹ (рис. 4, табл. 2).

Линейный рост со средней скоростью $13,3 \pm 2,3$ % сут.⁻¹ наблюдался в течение 2 суток в средах Гольдберга и Конвея, 3 суток — Guillard F/2 и 6 суток — von Stosch. Затем происходило замедление роста; переход культуры в эту фазу был зафиксирован на 14-е сутки, считая от первого дня эксперимента, во всех средах, кроме среды von Stosch (где это произошло на 17-е сутки). Продолжительность фазы замедления роста была получена только для среды Guillard F/2 и

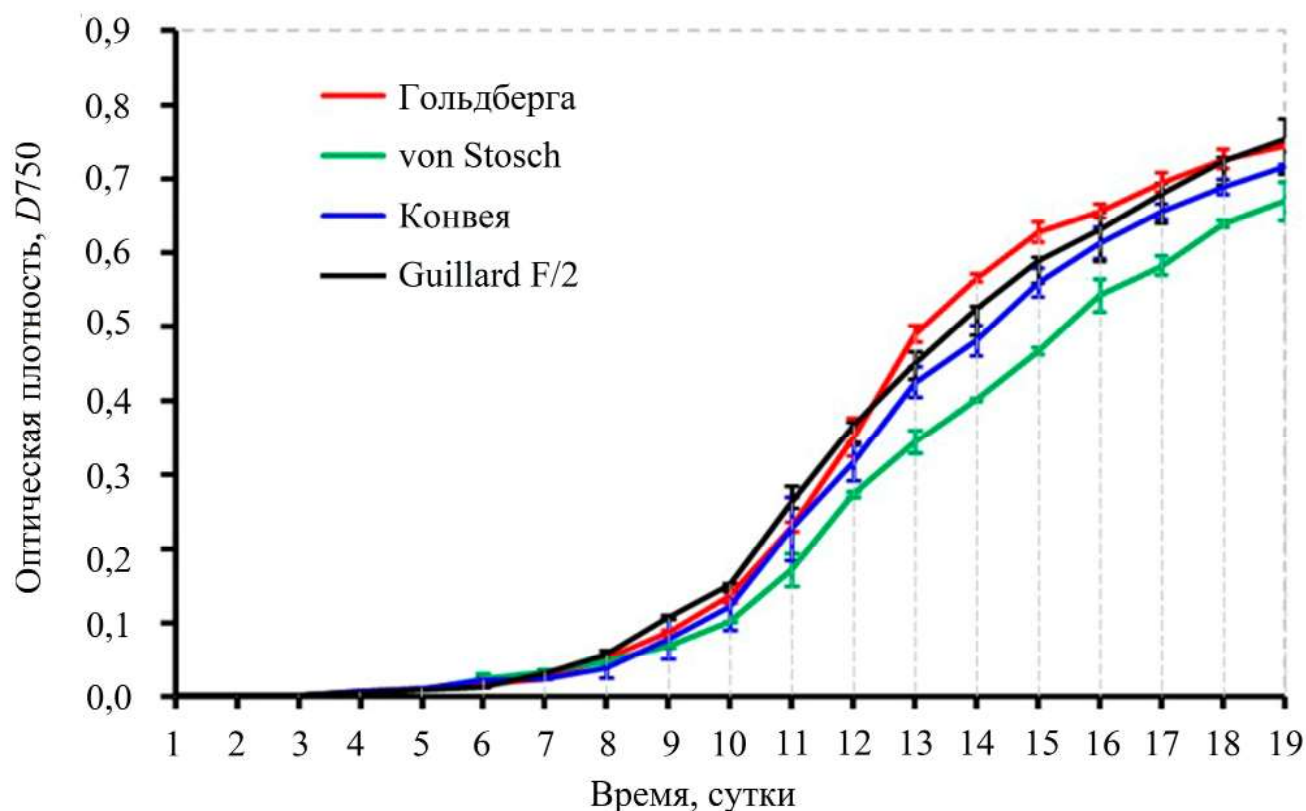


Рис. 2. Динамика оптической плотности (при 750 нм) накопительной культуры *Ph. tricornutum* в различных питательных средах

Fig. 2. Dynamics of optical density (at 750 nm) of *Ph. tricornutum* enrichment culture in various nutrient media

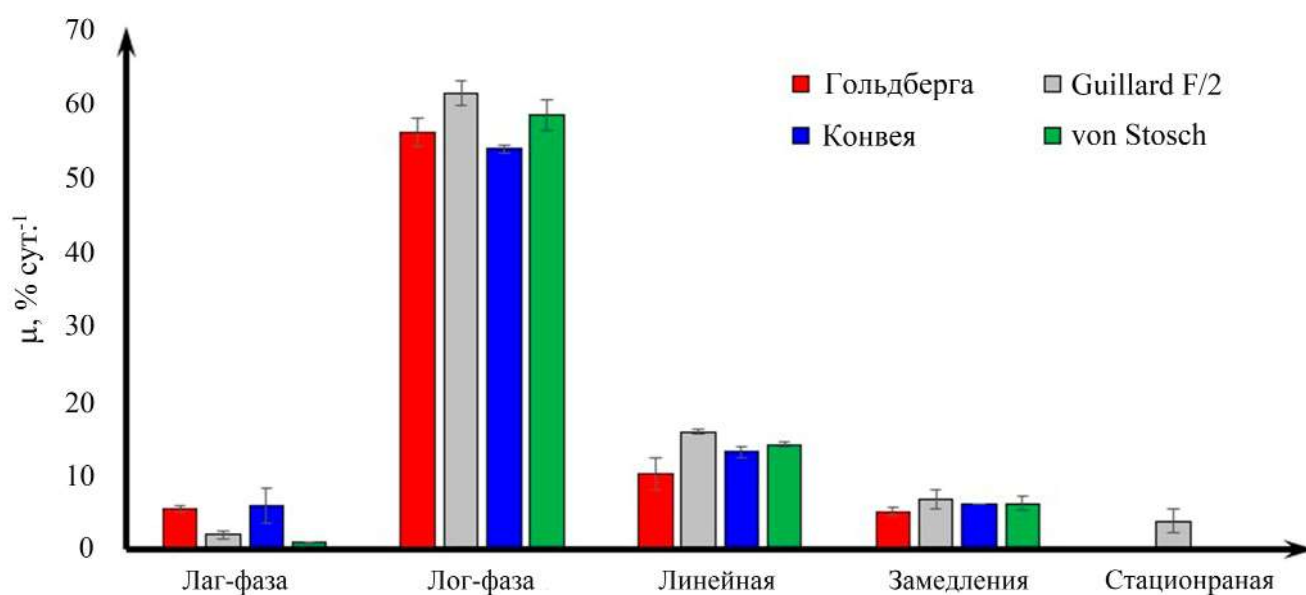


Рис. 3. Относительная скорость роста накопительной культуры *Ph. tricornutum* в зависимости от типа питательной среды в разные фазы роста

Fig. 3. Relative growth rate of *Ph. tricornutum* enrichment culture depending on the type of a nutrient medium in different growth phases (from left to right: lag phase, log phase, linear phase, deceleration phase, and stationary phase)

Таблица 2. Динамика относительной скорости роста накопительной культуры *Ph. tricornutum* на различных питательных средах**Table 2.** Dynamics of the relative growth rate of *Ph. tricornutum* enrichment culture in various nutrient media

Фаза роста Growth phase	Среднее значение относительной скорости роста, % сут. ⁻¹ * Mean relative growth rate, % day ⁻¹ *			
	Гольдберга Goldberg	Guillard F/2	Конвея Conway	von Stosch
Ляг-фаза Lag phase	5,58±0,44	1,96±0,54	6,01±1,05	0,89±0,14
Лог-фаза Log phase	55,86±1,90	61,09±1,70	53,55±2,35	58,08±2,14
Линейная Linear phase	10,29±2,14	15,80±0,34	13,12±0,57	14,13±0,33
Замедления Deceleration phase	5,29±0,50	6,88±1,18	6,20±0,72	6,34±1,03
Стационарная Stationary phase	—	3,85±1,67	—	—

Примечание: * Среднее значение $\leq$ стандартное отклонение, число повторных измерений $n=3$; «—» — фаза не зарегистрирована

Note: * Mean $\leq$ standard deviation, number of repeated measurements $n=3$; “—” — phase not registered

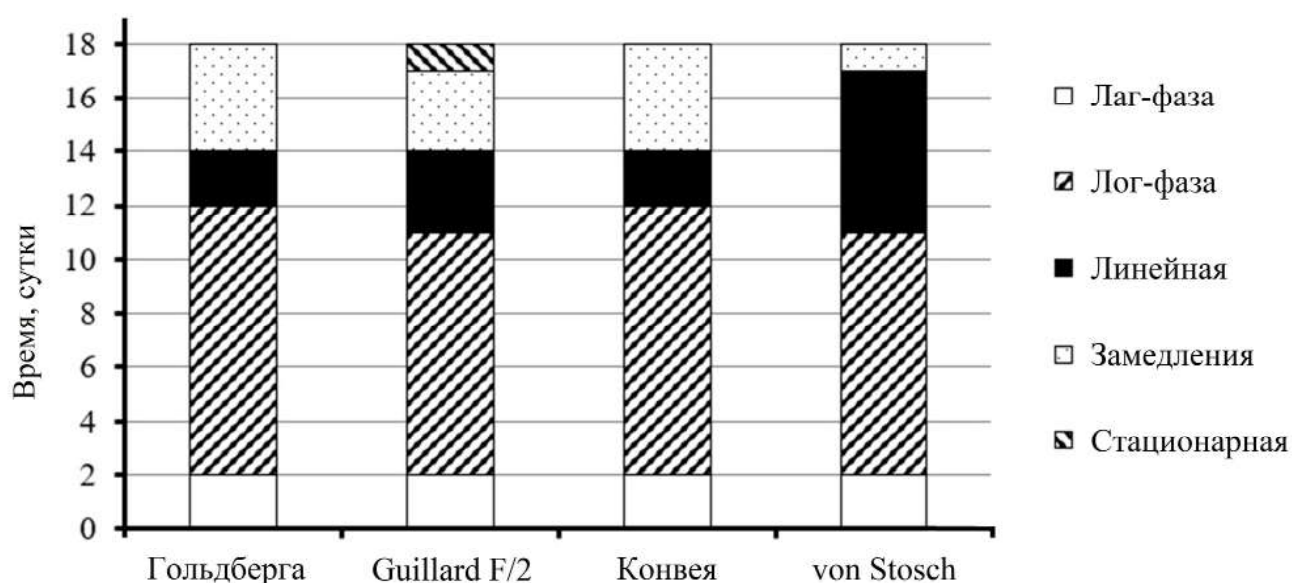
**Рис. 4.** Продолжительность фаз роста накопительной культуры *Ph. tricornutum* в зависимости от типа питательной среды

Fig. 4. Duration of growth phases of *Ph. tricornutum* enrichment culture depending on the type of a nutrient medium (white indicates the lag phase, diagonal left hatching indicates the log phase, black indicates the linear phase, dotted pattern indicates the deceleration phase, and diagonal right hatching indicates the stationary phase)

составляла 3 суток; в остальных вариантах эксперимента переход культур на стационарную фазу роста получен не был. Средняя скорость роста микроводорослей в фазу замедления составляла $5,8 \pm 1,0$ % сут.⁻¹.

Дисперсионный анализ кривых роста показал достоверно низкие величины оптической плотности и скорости роста культуры *Ph. tricornutum* на среде von Stosch по сравнению с другими питательными средами. Развитие культуры микро-

водорослей на других питательных средах достоверно не различалось.

Анализ элементного состава питательных сред методом соответствий показал, что среды значимо различаются содержанием азота и, в зависимости от среды, количеством фосфора и кремния (рис. 5). В изученных средах соотношение азота к другим элементам наиболее высоким было в среде von Stosch, кремния — в среде Guillard F/2, а фосфора — в среде Конвея.

Проверка питательных сред на возможность их использования для получения максимальной биомассы диатомовой водоросли *Phaeodactylum tricornutum* овального морфотипа за короткий промежуток времени показала, что среда Guillard F/2 является наиболее предпочтительной. Следует отметить, что рост этой культуры микроводоросли достоверно характеризовался более низкими

показателями только в среде von Stosch, что, вероятно, связано с высоким по сравнению с другими культуральными средами соотношением элементов N:P, равным 24.

Согласно данным А.В. Бородиной и А.П. Шахматова [21], для нормального развития культуры *Ph. tricornutum* требовалось четырехкратное превышение концентрации азота над фосфором в среде; при этом поглощение этих элементов различалось на разных этапах роста культуры. Так, в экспоненциальной и линейной фазах роста это соотношение было равно 3,7, в лаг-периоде — 4,5 и в стационарной фазе — 4,05. В качестве культуральной среды в данном исследовании была взята среда Тренкеншу, соотношение N:P в которой было равно 3,9; при этом развитие *Ph. tricornutum* на других культуральных средах не изучалось. Исследование

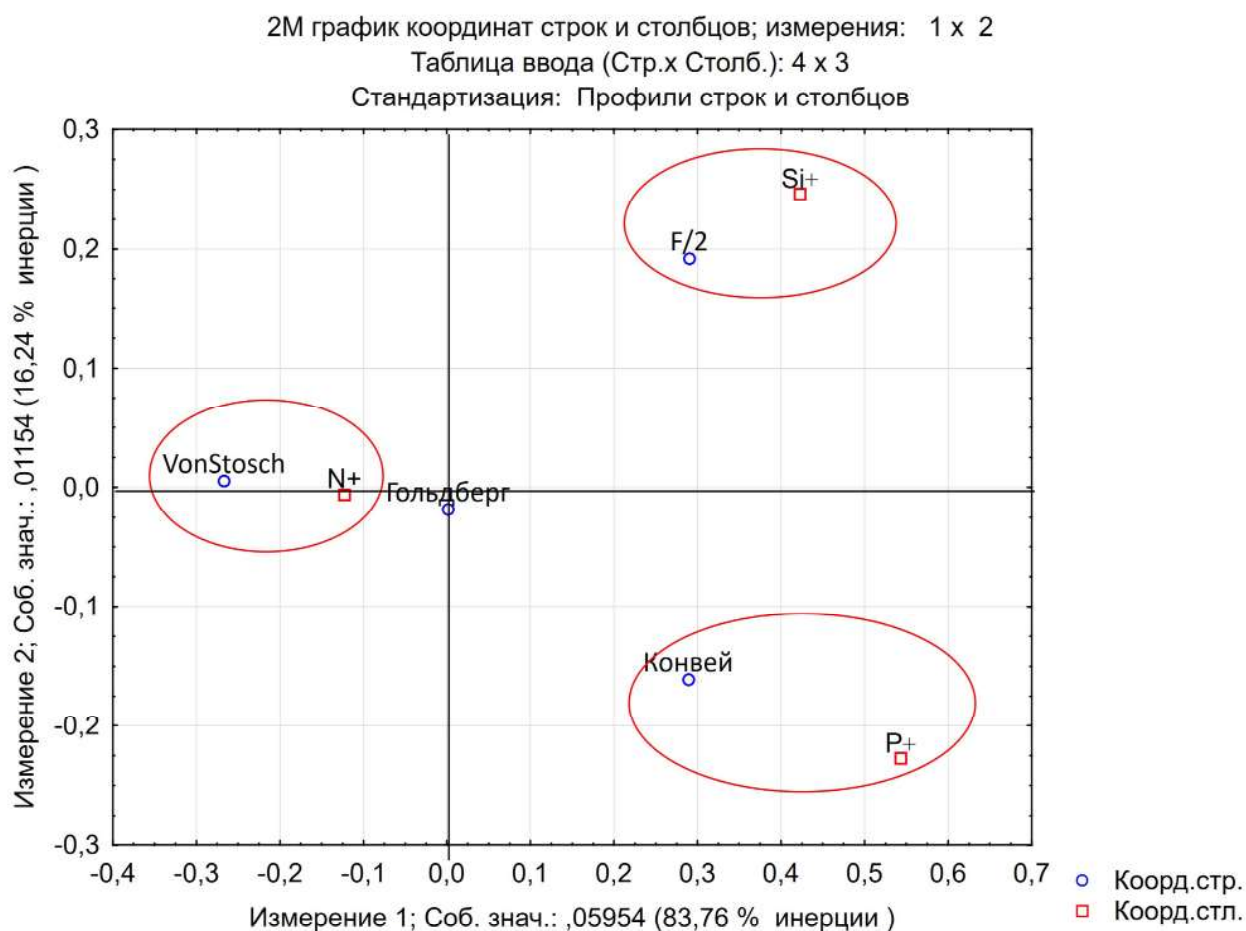


Рис. 5. Результаты анализа элементного состава питательных сред методом соответствий

Fig. 5. Results of the correspondence analysis of the elemental composition of nutrient media (2D plot for the row and column variables). Row coordinates are indicated with blue circles; column coordinates are indicated with red squares. Dimension 1: eigenvalue .05954 (inertia 83.76 %). Dimension 2: eigenvalue .01154 (inertia 16.24 %)

роста этой микроводоросли в естественных прудах выявило ее предпочтение по отношению к среде, имеющей соотношение азота к фосфору ниже 5 [22]. В наших экспериментах оптимальное соотношение N:P в среде было равно 6 (Guillard F/2); четырех- и восьмикратное превышение концентрации азота над фосфором наблюдалось в средах Конвея и Гольдберга, соответственно, что выражалось в тенденции снижения продукционных показателей культуры.

Как показано в исследованиях N. de Pauw и E. Naessens-Foucquaert [23], низкие значения соотношения N:P в среде позволяют *Ph. tricornutum* конкурировать по численности с другой диатомовой водорослью — *Skeletonema costatum*. При этом обязательным условием доминирования является также низкая концентрация кремния, которая, по данным авторов, должна быть меньше концентрации азота в 2–10 раз. Культуральные среды, взятые нами для изучения, по соотношению N:Si соответствовали этим условиям, и, как показал анализ сопряжений (рис. 5), концентрация кремния была наиболее оптимальной в среде Guillard F/2 (N:Si=3,2).

Исследование D. Tilman [24] ресурсных конкурентных отношений двух других диатомовых водорослей (*Asterionella formosa* и *Cyclotella meneghiniana*) основано на элементном соотношении в среде кремния и фосфора. Были выявлены границы этого соотношения Si:P, равные 0,6 и 100: при 100 и выше доминировала *A. formosa*, при 0,6 — *C. meneghiniana*; в диапазоне 0,6–100 доминирование вида зависело от других факторов среды (например, от гидродинамики). В нашем исследовании анализ соответствий показал, что среда Конвея влияет на развитие культуры *Ph. tricornutum* главным образом за счет содержания фосфора, концентрация которого в 0,6 раза больше концентрации кремния. Учитывая, что культура в этой среде росла хуже, чем в среде Guillard F/2, можно рекомендовать соотношение Si:P, близкое к 2.

С точки зрения экологии, традиционно считалось, что наиболее важными абиотическими факторами для нормального развития фитопланктонных сообществ являются свет и температура, а на втором месте стоит питательная ценность среды. Так, хорошо известно, что *Ph. tricornutum* обычно доминирует в естественных водоемах при температурах 10–23 °C, а при температурах ниже 10 °C замещается другими видами микроводо-

рослей. Однако было обнаружено, что при избытке азота и фосфора в среде этот вид доминирует круглогодично в диапазоне температур 0–25 °C [25]. Аналогичная ситуация была зарегистрирована для *Skeletonema costatum*. N. de Pauw и E. Naessens-Foucquaert [23] обнаружили, что *S. costatum*, обычно доминируя при температуре среды ниже 10 °C, при низких соотношениях N:Si=0,75–1,5 может становиться доминантным видом и при температуре выше 14 °C. Авторы также отметили, что при разбавлении культуры — например, при отборе части клеток — снижается плотность культуры и, следовательно, степень затенения, а количество света повышается. Как результат, *S. costatum* способна расти при такой же низкой освещенности, как и *Ph. tricornutum*. Ранее также было выявлено, что при разбавлении культуры на 50 % и более *S. costatum* может доминировать в планктонном сообществе и при температуре 20 °C [22]. Следовательно, допустимый диапазон температуры и освещенности расширяется при сбалансированном составе питательной среды и разбавлении культуры.

К настоящему времени считается, что соотношение N:P, стимулирующее рост, видоспецифично. Оно должно быть около 20 в питательных средах зеленых микроводорослей [26], исключая род *Scenedesmus*, у которого это соотношение равно 30; у диатомовых водорослей оно колеблется в диапазоне 7–12 [27], сине-зеленых — 3–10 [28, 29], гаптофитовых — выше 30 [30].

Также очень важным аспектом при разработке технологии культивирования микроводорослей в промышленном масштабе является возможность регулировать продолжительность фаз кривой роста и получать определенный продукт нужного качества за минимальное время. Например, биохимический состав продукции (биомассы микроводоросли рода *Chaetoceros*) очень важен при выращивании личинок двустворчатого моллюска *Ostrea edulis* и черной тигровой креветки *Penaeus monodon* [31]. В ряде работ показано, что накопление основных групп биомолекул происходит на определенных фазах кривой роста. Так, активный рост культуры микроводорослей за счет деления клеток наблюдался в экспоненциальной фазе роста, когда в среде достаточно питательных элементов и нет лимитирования по свету. Показано, что в конце этой фазы у диатомовой водоросли *Ph. tricornutum* наблюдалось накопление белка и липидов [1]. Далее смена фаз

роста культуры микроводорослей зависела от действия лимитирующего фактора. Наступление линейной фазы роста свидетельствует о лимитировании роста концентрацией углекислого газа, фазы замедления — концентрацией питательных элементов, стационарной фазы — недостатком освещенности и биогенных элементов, фазы отмирания — гибелью клеток и развитием бактерий [32]. Таким образом, после лог-фазы культура сталкивается с воздействием на нее неблагоприятных факторов среды, которые переключают метаболические пути клетки, блокируя деление клеток и стимулируя накопление запасных веществ (углеводов, липидов) и пигментов. В связи с этим многие исследования направлены на подбор условий для сокращения продолжительности логарифмической и стационарной фаз роста, т. е., в конечном счете, для получения необходимых биологически активных веществ.

В нашем исследовании питательных сред оптимальным соотношением химических элементов характеризовалась питательная среда Guillard F/2, что выражалось в сокращении времени протека-

ния лог-фазы и переходе культуры *Ph. tricornutum* в стационарную фазу роста. Комбинирование данной питательной среды с освещенностью $30 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, фотопериодом L:D=16:8 и температурой $20 \pm 2 \text{ }^{\circ}\text{C}$ привело к началу наступления лог-фазы (длительностью 9 суток) на 3-и сутки эксперимента, а стационарной фазы — на 17-е сутки. Согласно литературным данным, можно подобрать такие уровни абиотических факторов, которые позволят сократить лог-фазу до 3–4 суток. Например, по данным J.P. Fidalgo [1], лог-фаза длилась 8 суток, а стационарная фаза наступала на 10-е сутки; в исследованиях A.S. Lelekov [32], F.W. Moejes [33], P. Heydarizadeh et al. [34] и B. Huang et al. [35] идет речь о 4 и 9 сутках, у А.Л. Авсиян [14] — 3 и 4–5 сутках, соответственно. Сокращение лог-фазы до 3–4 суток и переход культуры *Ph. tricornutum* в стационарную фазу на 5-е сутки, вероятно, были связаны с высокой интенсивностью света (более $130 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) и/или постоянным освещением в течение суток (L:D=24:0) (табл. 3). Это предположение требует дальнейших исследований.

Таблица 3. Культуральные условия содержания накопительной культуры *Ph. tricornutum*

Table 3. Cultivation conditions for maintaining the enrichment culture of *Ph. tricornutum*

Источник Source	Интенсивность света, $\text{мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ Light intensity, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	Фотопериод, L:D Photoperiod, L:D	Температура, $^{\circ}\text{C}$ Temperature, $^{\circ}\text{C}$	Питательная среда Nutrient medium	Длительность лог-фазы/переход на стационарную фазу, сут. Log phase duration/transition to the stationary phase, days
Настоящее исследование Present study	30	16:8	20 ± 2	Guillard F/2	9/17
[15]	80	24:0	20	Guillard F/2	7/10
[1]	115	12:12	18 ± 1	Морская обогащенная вода Enriched seawater	8/10
[32]	300	естественное освещение natural lighting	19 ± 2	Trenkenshu	4/9
[33]	135	24:0	19 ± 1	Guillard F/2	4/9
[34]	300, 1000	12:12	20 ± 1	Guillard F/2	4/9
[35]	300	24:0	22 ± 2	Морская обогащенная вода Enriched seawater	4/9
[14]	180	24:0 16:8	16 ± 2	Trenkenshu	3/5 3/4

ВЫВОДЫ

1. Показано, что для выращивания *Ph. tricornutum* наиболее оптимальный состав элементов имеет среда Guillard F/2, т. к. она характеризовалась низкими соотношениями N:P (6), N:Si (3,2) и Si:P (близким к 2), а также относительно высокими показателями оптической плотности и скорости роста культуры.
2. Установлено, что комбинирование среды Guillard F/2 с освещенностью 30 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, фотопериодом L:D=16:8 и температурой 20±2 °С приводит к началу наступления лог-фазы (продолжительностью 9 суток) на 3-и сутки эксперимента, а стационарной фазы — на 17-е сутки.
3. Отмечено, что сокращение лог-фазы до 3–4 суток и переход культуры *Ph. tricornutum* на стационарную фазу на 5-е сутки связаны с высокой интенсивностью света (более 130 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) и/или постоянным освещением в течение суток (L:D=24:0).

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проводились с использованием инфраструктурных ресурсов уникальной научной установки (УНУ) НТИ РФ Рег. № 3662433 «Научно-исследовательский комплекс передовых технологий аквакультуры и гидроэкологии» и экспериментальной лаборатории фитоэкологических аквабиотехнологий факультета биотехнологий и рыбного хозяйства ФГБОУ ВО «МГУТУ им. К.Г. Разумовского (ПКУ)».

ACKNOWLEDGMENTS

This study has been conducted using the infrastructure resources of the Exclusive Research Facility (ERF) within the Scientific and Technological Infrastructure of the Russian Federation Reg. No. 3662433 “Research Complex of Advanced Technology for Aquaculture and Hydroecology” and the Experimental Laboratory of Phytoecological Aquabiological Technology of the Department of Biotechnology and Fisheries of the FSBEI HE “Moscow State University of Technology and Management named after K.G. Razumovsky (First Cossack University)”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Fidalgo J.P., Cid Á., Abalde J., Herrero C. Culture of the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* with different nitrogen sources: Growth, nutrient conversion and biochemical composition. *Cahiers de Biologie Marine*. 1995. No. 3: 165–173. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.6C0FF291>.
2. Yang Y., Du L., Hosokawa M., Miyashita K. Total lipids content, lipid class and fatty acid composition of ten species of microalgae. *Journal of Oleo Science*. 2020. Vol. 69, no. 10: 1181–1189. <https://doi.org/10.5650/jos.ess20140>.
3. Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Выращивание мидий и устриц в Черном море. Воронеж: Издат-Принт, 2017. 508 с.
4. Ковалев Н.Н., Лескова С.Е., Михеев Е.В., Позднякова Ю.М., Есипенко Р.В. Культуральные и биохимические показатели микроводорослей *Phaeodactylum tricornutum* и *Tetraselmis suecica* в накопительных культурах. *Вестник Камчатского государственного технического университета*. 2020. № 53: 54–65. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2020-53-54-65>.
5. Elshobary M.E., Abo-Shanab W.A., Ende S.S.W., Alquraishi M., El-Shenody R.A. Optimizing *Phaeodactylum tricornutum* cultivation: Integrated strategies for enhancing biomass, lipid, and fucoxanthin production. *Biotechnology for Biofuels and Bioproducts*. 2025. Vol. 18, no. 1. e7. <https://doi.org/10.1186/s13068-024-02602-5>.
6. Buck K.R., Newton J. Fecal pellet flux in Dabob Bay during a diatom bloom: Contribution of microzooplankton. *Limnology and Oceanography*. 1995. Vol. 40, no. 2: 306–315. <https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.2.0306>.
7. Gaines G., Taylor F.J.R. Extracellular digestion in marine dinoflagellates. *Journal of Plankton Research*. 1984. Vol. 6, no. 6: 1057–1061. <https://doi.org/10.1093/plankt/6.6.1057>.
8. Paradis-Hautcoeur J., Gosselin M., Villeneuve V., Tremblay J.-É., Lévesque D., Scarratt M., Starr M. Effects of riverine nutrient inputs on the sinking fluxes of microbial particles in the St. Lawrence Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2023. Vol. 284. e108270. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108270>.
9. Turner J.T. Zooplankton feeding ecology: Contents of fecal pellets of the copepods *Eucalanus pileatus* and *Paracalanus quasimodo* from continental shelf waters of the Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*. 1984. Vol. 15, no. 1: 27–46. <https://doi.org/10.3354/meps015027>.
10. Galas L., Burel C., Schapman D., Ropitiaux M., Bernard S., Bénard M., Bardor M. Comparative structural and functional analyses of the fusiform, oval, and triradiate morphotypes of *Phaeodactylum tricornutum* Pt3 strain. *Frontiers in Plant Science*. 2021. Vol. 12. e638181. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.638181>.

11. Avasthi P., Bigge B.M., Hochstrasser M.L., MacQuarrie C.D., Radkov A. Inducing protoplast formation in *Phaeodactylum tricornutum* by silica deprivation, enzymatic treatment, or cytoskeletal inhibition. *Arcadia Science*. 2023: 1–35. <https://doi.org/10.57844/arcadia-fh8f-xz51>.
12. Murison V., Hérault J., Côme M., Guinio S., Lebon A., Chamot C., Bénard M., Galas L., Schoefs B., Marchand J., Bardor M., Ulmann L. Comparison of two *Phaeodactylum tricornutum* ecotypes under nitrogen starvation and resupply reveals distinct lipid accumulation strategies but a common degradation process. *Frontiers in Plant Science*. 2023. Vol. 14. e1257500. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1257500>.
13. Chuberre C., Chan P., Walet-Balieu M.-L., Thiébert F., Burel C., Hardouin J., Gügi B., Bardor M. Comparative proteomic analysis of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* reveals new insights into intra- and extra cellular protein contents of its oval, fusiform, and triradiate morphotypes. *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. e673113. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.673113>.
14. Авсиян А.Л. Ростовые характеристики *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin при непрерывном освещении и свето-темновых циклах. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2012. № 105: 125–129.
15. Song Z., Lye G.J., Parker B.M. Morphological and biochemical changes in *Phaeodactylum tricornutum* triggered by culture media: Implications for industrial exploitation. *Algal Research*. 2020. Vol. 47. e101822. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2020.101822>.
16. Gao S., Zhou L., Yang W., Wang L., Liu X., Gong Y., Hu Q., Wang G. Overexpression of a novel gene (*Pt2015*) endows the commercial diatom *Phaeodactylum tricornutum* high lipid content and grazing resistance. *Biotechnology for Biofuels and Bio-products*. 2022. Vol. 15. e131. <https://doi.org/10.1186/s13068-022-02221-y>.
17. Sørensen M., Berge G.M., Reitan K.I., Ruyter B. Microalga *Phaeodactylum tricornutum* in feed for Atlantic salmon (*Salmo salar*)—Effect on nutrient digestibility, growth and utilization of feed. *Aquaculture*. 2016. Vol. 460: 116–123. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.04.010>.
18. Hao T.-B., Yang Y.-F., Balamurugan S., Li D.-W., Yang W.-D., Li H.-Y. Enrichment of f/2 medium hyperaccumulates biomass and bioactive compounds in the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Algal Research*. 2020. Vol. 47. e101872. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2020.101872>.
19. Zhao P., Gu W., Wu S., Huang A., He L., Xie X., Gao Sh., Zhang B., Niu J., Lin A.P., Wang G. Silicon enhances the growth of *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin under green light and low temperature. *Scientific Reports*. 2014. Vol. 4, no. 1. e3958. <https://doi.org/10.1038/srep03958>.
20. Лелеков А.С., Клочкова В.С., Поплавская А.Ю. Продукционные характеристики накопительной культуры *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin при фотоадаптации. *Актуальные вопросы биологической физики и химии*. 2023. Т. 8, № 4: 365–372. <https://doi.org/10.29039/rusjbpс.2023.0634>.
21. Бородина А.В., Шахматов А.Н. Потребление азота и фосфора диатомовой микроводорослью *Phaeodactylum tricornutum* Bohl. в условиях интенсивного культивирования. *Понт Эвксинский — 2005 : IV Всеукр. науч.-практ. конф. молодых ученых по проблемам Черного и Азовского морей (г. Севастополь, 24–27 мая 2005 г.)*. Севастополь: Изд-во Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной Академии наук Украины, 2005: 16–17.
22. De Pauw N., Verboven J., Claus C. Large-scale microalgae production for nursery rearing of marine bivalves. *Aquacultural Engineering*. 1983. Vol. 2, no. 1: 27–47. [https://doi.org/10.1016/0144-8609\(83\)90004-3](https://doi.org/10.1016/0144-8609(83)90004-3).
23. De Pauw N., Naessens-Foucquaert E. Nutrient-induced competition between two species of marine diatoms. *Hydrobiological Bulletin*. 1991. Vol. 25: 23–27. <https://doi.org/10.1007/BF02259585>.
24. Tilman D. Resource competition between planktonic algae: An experimental and theoretical approach. *Ecology*. 1977. Vol. 58, no. 2: 338–348. <https://doi.org/10.2307/1935608>.
25. Goldman J.C., Mann R. Temperature-influenced variations in speciation and chemical composition of marine phytoplankton in outdoor mass cultures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1980. Vol. 46, no. 1: 29–39. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(80\)90088-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(80)90088-X).
26. Rhee G.-Yu., Gotham I.J. Optimum N:P ratios and coexistence of planktonic algae. *Journal of Phycology*. 1980. Vol. 16, no. 4: 486–489. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1980.tb03065.x>.
27. Rhee G.-Yu. Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake. *Limnology and Oceanography*. 1978. Vol. 23, no. 1: 10–25. <https://doi.org/10.4319/lo.1978.23.1.0010>.
28. Pliński M., Józwiak T. Temperature and N:P ratio as factors causing blooms of blue-green algae in the Gulf of Gdańsk. *Oceanologia*. 1999. Vol. 41, no. 1: 73–80.
29. Masithah E.D., Nindarwi D.D., Rahma T., dan R.R. Satrya P.I. Dynamic ratio correlation of N:P in relation to the diatom abundance in the intensive system of the Vannamei (*Litopenaeus vannamei*) shrimp pond. *IOP Conference Series: Earth and*

- Environmental Science*. 2019. Vol. 236, no. 1. e012017. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/236/1/012017>.
30. Rasdi N.W., Qin J.G. Effect of N:P ratio on growth and chemical composition of *Nannochloropsis oculata* and *Tisochrysis lutea*. *Journal of Applied Phycology*. 2015. Vol. 27: 2221–2230. <https://doi.org/10.1007/s10811-014-0495-z>.
 31. Kumar N.A., Sridhar S., Jayappriyan K.R., Raja R. Applications of microalgae in aquaculture feed. *Handbook of food and feed from microalgae: Production, application, regulation, and sustainability*. Cambridge, MA: Academic Press, 2023: 421–433. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-99196-4.00011-5>.
 32. Lelekov A.S., Gevorgiz R.G., Zhondareva Ya.D. Production characteristics of *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin grown on medium with artificial sea water. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2016. Vol. 52: 331–335. <https://doi.org/10.1134/S0003683816030091>.
 33. Moejes F.W., Succurro A., Popa O., Maguire J., Ebenhöf O. Dynamics of the bacterial community associated with *Phaeodactylum tricornutum* cultures. *Processes*. 2017. Vol. 5, no. 4. e77. <https://doi.org/10.3390/pr5040077>.
 34. Heydarizadeh P., Veidl B., Huang B., Lukomska E., Wielgosz-Collin G., Couzinet-Mossion A., Bougaran G., Marchand J., Schoefs B. Carbon orientation in the diatom *Phaeodactylum tricornutum*: The effects of carbon limitation and photon flux density. *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 10. e471. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00471>.
 35. Huang B., Marchand J., Blanckaert V., Lukomska E., Ulmann L., Wielgosz-Collin G., Rabesaotra V., Moreau B., Bougaran G., Mimouni V., Morant-Manceau A. Nitrogen and phosphorus limitations induce carbon partitioning and membrane lipid remodelling in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *European Journal of Phycology*. 2019. Vol. 54, no. 3: 342–358. <https://doi.org/10.1080/09670262.2019.1567823>.
 3. Kholodov V.I., Pirkova A.V., Ladygina L.V. Vyrashchivanie midiy i ustrits v Chernom more [Cultivation of mussels and oysters in the Black Sea]. Voronezh: Izdat-Print [Print Publishing House], 2017. 508 p. (In Russian).
 4. Kovalev N.N., Leskova S.E., Mikheev E.V., Pozdnyakova Yu.M., Esipenko R.V. Kul'tural'nye i biokhimicheskie pokazateli mikrovodorosley *Phaeodactylum tricornutum* i *Tetraselmis sueciaca* v nakopitel'nykh kul'turakh [Cultural and biochemical parameters of two microalgae, *Phaeodactylum tricornutum* and *Tetraselmis sueciaca*, in cumulative cultures]. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta* [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2020. No. 53: 54–65. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2020-53-54-65>. (In Russian).
 5. Elshobary M.E., Abo-Shanab W.A., Ende S.S.W., Alquraishi M., El-Shenody R.A. Optimizing *Phaeodactylum tricornutum* cultivation: Integrated strategies for enhancing biomass, lipid, and fucoxanthin production. *Biotechnology for Biofuels and Bioproducts*. 2025. Vol. 18, no. 1. e7. <https://doi.org/10.1186/s13068-024-02602-5>.
 6. Buck K.R., Newton J. Fecal pellet flux in Dabob Bay during a diatom bloom: Contribution of microzooplankton. *Limnology and Oceanography*. 1995. Vol. 40, no. 2: 306–315. <https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.2.0306>.
 7. Gaines G., Taylor F.J.R. Extracellular digestion in marine dinoflagellates. *Journal of Plankton Research*. 1984. Vol. 6, no. 6: 1057–1061. <https://doi.org/10.1093/plankt/6.6.1057>.
 8. Paradis-Hautcoeur J., Gosselin M., Villeneuve V., Tremblay J.-É., Lévesque D., Scarratt M., Starr M. Effects of riverine nutrient inputs on the sinking fluxes of microbial particles in the St. Lawrence Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2023. Vol. 284. e108270. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108270>.
 9. Turner J.T. Zooplankton feeding ecology: Contents of fecal pellets of the copepods *Eucalanus pileatus* and *Paracalanus quasimodo* from continental shelf waters of the Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*. 1984. Vol. 15, no. 1: 27–46. <https://doi.org/10.3354/meps015027>.
 10. Galas L., Burel C., Schapman D., Ropitiaux M., Bernard S., Bénard M., Bardor M. Comparative structural and functional analyses of the fusiform, oval, and triradiate morphotypes of *Phaeodactylum tricornutum* Pt3 strain. *Frontiers in Plant Science*. 2021. Vol. 12. e638181. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.638181>.
 11. Avasthi P., Bigge B.M., Hochstrasser M.L., MacQuarrie C.D., Radkov A. Inducing protoplast

REFERENCES

1. Fidalgo J.P., Cid Á., Abalde J., Herrero C. Culture of the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* with different nitrogen sources: Growth, nutrient conversion and biochemical composition. *Cahiers de Biologie Marine*. 1995. No. 3: 165–173. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.6C0FF291>.
2. Yang Y., Du L., Hosokawa M., Miyashita K. Total lipids content, lipid class and fatty acid composition of ten species of microalgae. *Journal of Oleo Science*. 2020. Vol. 69, no. 10: 1181–1189. <https://doi.org/10.5650/jos.ess20140>.

- formation in *Phaeodactylum tricornutum* by silica deprivation, enzymatic treatment, or cytoskeletal inhibition. *Arcadia Science*. 2023: 1–35. <https://doi.org/10.57844/arcadia-fh8f-xz51>.
12. Murison V., Hérault J., Côme M., Guinio S., Lebon A., Chamot C., Bénard M., Galas L., Schoefs B., Marchand J., Bardor M., Ulmann L. Comparison of two *Phaeodactylum tricornutum* ecotypes under nitrogen starvation and resupply reveals distinct lipid accumulation strategies but a common degradation process. *Frontiers in Plant Science*. 2023. Vol. 14. e1257500. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1257500>.
 13. Chuberre C., Chan P., Walet-Balieu M.-L., Thiébert F., Burel C., Hardouin J., Gügi B., Bardor M. Comparative proteomic analysis of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* reveals new insights into intra- and extra-cellular protein contents of its oval, fusiform, and triradiate morphotypes. *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. e673113. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.673113>.
 14. Avsiyan A.L. Rostovye kharakteristiki *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin pri nepreryvnom osveshchenii i sveto-temnovykh tsiklakh [Growth features of *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin at continuous lighting and light/dark cycles]. *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens]. 2012. No. 105: 125–129. (In Russian).
 15. Song Z., Lye G.J., Parker B.M. Morphological and biochemical changes in *Phaeodactylum tricornutum* triggered by culture media: Implications for industrial exploitation. *Algal Research*. 2020. Vol. 47. e101822. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2020.101822>.
 16. Gao S., Zhou L., Yang W., Wang L., Liu X., Gong Y., Hu Q., Wang G. Overexpression of a novel gene (*Pt2015*) endows the commercial diatom *Phaeodactylum tricornutum* high lipid content and grazing resistance. *Biotechnology for Biofuels and Bioproducts*. 2022. Vol. 15. e131. <https://doi.org/10.1186/s13068-022-02221-y>.
 17. Sørensen M., Berge G.M., Reitan K.I., Ruyter B. Microalga *Phaeodactylum tricornutum* in feed for Atlantic salmon (*Salmo salar*)—Effect on nutrient digestibility, growth and utilization of feed. *Aquaculture*. 2016. Vol. 460: 116–123. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.04.010>.
 18. Hao T.-B., Yang Y.-F., Balamurugan S., Li D.-W., Yang W.-D., Li H.-Y. Enrichment of f/2 medium hyperaccumulates biomass and bioactive compounds in the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Algal Research*. 2020. Vol. 47. e101872. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2020.101872>.
 19. Zhao P., Gu W., Wu S., Huang A., He L., Xie X., Gao Sh., Zhang B., Niu J., Lin A.P., Wang G. Silicon enhances the growth of *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin under green light and low temperature. *Scientific Reports*. 2014. Vol. 4, no. 1. e3958. <https://doi.org/10.1038/srep03958>.
 20. Lelekov A.S., Klochkova V.S., Poplavskaya A.Yu. Produktsionnye kharakteristiki nakopitel'noy kul'tury *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin pri fotoadaptatsii [Production characteristics of batch culture *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin during photoadaptation]. *Aktual'nye voprosy biologicheskoy fiziki i khimii* [Russian Journal of Biological Physics and Chemistry]. 2023. Vol. 8, no. 4: 365–372. <https://doi.org/10.29039/rusjbp.2023.0634>. (In Russian).
 21. Borodina A.V., Shakhmatov A.N. Potreblenie azota i fosfora diatomovoy mikrovodorosl'yu *Phaeodactylum tricornutum* Bohl. v usloviyakh intensivnogo kul'tivirovaniya [Consumption of nitrogen and phosphorus by the diatom microalga *Phaeodactylum tricornutum* Bohl. in the context of intensive culture]. In: *Pont Evksinskiy — 2005 : IV Vseukrainskaya nauchno-prakticheskaya konferentsiya molodykh uchenykh po problemam Chernogo i Azovskogo morey* (g. Sevastopol', 24–27 maya 2005 g.) [Pontus Euxinus — 2005. Proceedings of the 4th All-Ukrainian Scientific and Practical Conference for young scientists dedicated to the problems of the Black and Azov Seas (Sevastopol, 24–27 May, 2005)]. Sevastopol: Institut biologii yuzhnykh morey im. A.O. Kovalevskogo Natsional'noy Akademii nauk Ukrainy [A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the National Academy of Sciences of Ukraine] Publ., 2005: 16–17. (In Russian).
 22. De Pauw N., Verboven J., Claus C. Large-scale microalgae production for nursery rearing of marine bivalves. *Aquacultural Engineering*. 1983. Vol. 2, no. 1: 27–47. [https://doi.org/10.1016/0144-8609\(83\)90004-3](https://doi.org/10.1016/0144-8609(83)90004-3).
 23. De Pauw N., Naessens-Foucquaert E. Nutrient-induced competition between two species of marine diatoms. *Hydrobiological Bulletin*. 1991. Vol. 25: 23–27. <https://doi.org/10.1007/BF02259585>.
 24. Tilman D. Resource competition between planktonic algae: An experimental and theoretical approach. *Ecology*. 1977. Vol. 58, no. 2: 338–348. <https://doi.org/10.2307/1935608>.
 25. Goldman J.C., Mann R. Temperature-influenced variations in speciation and chemical composition of marine phytoplankton in outdoor mass cultures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1980. Vol. 46, no. 1: 29–39. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(80\)90088-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(80)90088-X).
 26. Rhee G.-Yu., Gotham I.J. Optimum N:P ratios and coexistence of planktonic algae. *Journal of Phycology*. 1980. Vol. 16, no. 4: 486–489. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1980.tb03065.x>.

27. Rhee G.-Yu. Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake. *Limnology and Oceanography*. 1978. Vol. 23, no. 1: 10–25. <https://doi.org/10.4319/lo.1978.23.1.0010>.
28. Pliński M., Józwiak T. Temperature and N:P ratio as factors causing blooms of blue-green algae in the Gulf of Gdańsk. *Oceanologia*. 1999. Vol. 41, no. 1: 73–80.
29. Masithah E.D., Nindarwi D.D., Rahma T., dan R.R. Satrya P.I. Dynamic ratio correlation of N:P in relation to the diatom abundance in the intensive system of the Vannamei (*Litopenaeus vannamei*) shrimp pond. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2019. Vol. 236, no. 1. e012017. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/236/1/012017>.
30. Rasdi N.W., Qin J.G. Effect of N:P ratio on growth and chemical composition of *Nannochloropsis oculata* and *Tisochrysis lutea*. *Journal of Applied Phycology*. 2015. Vol. 27: 2221–2230. <https://doi.org/10.1007/s10811-014-0495-z>.
31. Kumar N.A., Sridhar S., Jayappriyan K.R., Raja R. Applications of microalgae in aquaculture feed. In: *Handbook of food and feed from microalgae: Production, application, regulation, and sustainability*. Cambridge, MA: Academic Press, 2023: 421–433. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-99196-4.00011-5>.
32. Lelekov A.S., Gevorgiz R.G., Zhondareva Ya.D. Production characteristics of *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin grown on medium with artificial sea water. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2016. Vol. 52: 331–335. <https://doi.org/10.1134/S0003683816030091>.
33. Moejes F.W., Succurro A., Popa O., Maguire J., Ebenhöf O. Dynamics of the bacterial community associated with *Phaeodactylum tricornutum* cultures. *Processes*. 2017. Vol. 5, no. 4. e77. <https://doi.org/10.3390/pr5040077>.
34. Heydarizadeh P., Veidl B., Huang B., Lukomska E., Wielgosz-Collin G., Couzinet-Mossion A., Bougaran G., Marchand J., Schoefs B. Carbon orientation in the diatom *Phaeodactylum tricornutum*: The effects of carbon limitation and photon flux density. *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 10. e471. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00471>.
35. Huang B., Marchand J., Blanckaert V., Lukomska E., Ulmann L., Wielgosz-Collin G., Rabesaotra V., Moreau B., Bougaran G., Mimouni V., Morant-Manceau A. Nitrogen and phosphorus limitations induce carbon partitioning and membrane lipid remodelling in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *European Journal of Phycology*. 2019. Vol. 54, no. 3: 342–358. <https://doi.org/10.1080/09670262.2019.1567823>.

Об авторах:

Калита Татьяна Львовна, кандидат биологических наук, доцент, и. о. заведующего кафедрой биологии и биоинформатики ФГБОУ ВО «Московский государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского (Первый казачий университет)» (109004, г. Москва, ул. Земляной Вал, 73), ORCID 0000-0001-6296-1382, t.kalita@mgut.ru

Царьков Максим Денисович, инженер 1-й категории Центра аквакультуры факультета биотехнологий и рыбного хозяйства ФГБОУ ВО «Московский государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского (Первый казачий университет)» (109004, г. Москва, ул. Земляной Вал, 73), ORCID 0009-0008-8879-4541, maks607@inbox.ru

Климук Анастасия Алексеевна, младший научный сотрудник Центра аквакультуры факультета биотехнологий и рыбного хозяйства ФГБОУ ВО «Московский государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского (Первый казачий университет)» (109004, г. Москва, ул. Земляной Вал, 73), ORCID 0000-0002-1852-1045, klimukanastasia27@gmail.com

Поступила в редакцию 05.03.2025

Поступила после рецензии 21.04.2025

Принята к публикации 25.04.2025

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант.

Received 05.03.2025

Revised 21.04.2025

Accepted 25.04.2025

Conflict of interest statement

The authors do not have any conflict of interest.

All authors have read and approved the final manuscript.