

Dr. Ivonne Telussa, S.Si., M.Si.
Nurani Hasanella, S.Si., M.Si.

PIGMENT FOTOSINTESIS MIKROALGA



PIGMEN FOTOSINTESIS MIKROALGA

**Dr. Ivonne Telussa, S.Si., M.Si.
Nurani Hasanela, S.Si., M.Si.**



PIGMEN FOTOSINTESIS MIKROALGA

Penulis:

Dr. Ivonne Telussa, S.Si., M.Si.
Nurani Hasanela, S.Si., M.Si.

Desain Cover:

Helmaria Ulfa

Sumber Ilustrasi:

www.freepik.com

Tata Letak:

Handarini Rohana

Editor:

Dr. Ivonne Telussa, S.Si., M.Si.

ISBN:

978-634-317-271-0

Cetakan Pertama:

September, 2026

Hak Cipta Dilindungi Oleh Undang-Undang
by Penerbit Widina Media Utama

Dilarang keras menerjemahkan, memfotokopi, atau memperbanyak sebagian atau seluruh isi buku ini tanpa izin tertulis dari Penerbit.

PENERBIT:

WIDINA MEDIA UTAMA

Komplek Puri Melia Asri Blok C3 No. 17 Desa Bojong Emas
Kec. Solokan Jeruk Kabupaten Bandung, Provinsi Jawa Barat

Anggota IKAPI No. 519/JBA/2025

Website: www.penerbitwidina.com

Instagram: [@penerbitwidina](https://www.instagram.com/penerbitwidina)

Telepon (022) 87355370

PRAKATA

Puji syukur ke hadirat Tuhan Yang Maha Esa, karena atas rahmat dan karunia-Nya buku ini dapat disusun. Buku *Pigmen Fotosintesis Mikroalga* hadir sebagai upaya untuk memberikan pemahaman yang komprehensif mengenai peran pigmen fotosintesis dalam kehidupan mikroalga serta potensi aplikasinya bagi manusia.

Mikroalga merupakan organisme fotosintetik berukuran mikroskopis yang memiliki kemampuan luar biasa dalam menangkap energi cahaya dan mengubahnya menjadi energi kimia melalui proses fotosintesis. Keberhasilan proses ini sangat bergantung pada keberadaan pigmen fotosintesis, terutama klorofil, karotenoid, dan fikobiliprotein. Pigmen-pigmen tersebut tidak hanya berfungsi sebagai penyerap cahaya, tetapi juga berperan penting dalam perlindungan sel terhadap stres oksidatif, adaptasi terhadap spektrum cahaya, menjaga stabilitas membran tilakoid, serta menghubungkan jalur metabolisme karbon, nitrogen, lipid, dan protein.

Dalam beberapa dekade terakhir, pigmen mikroalga semakin mendapat perhatian luas karena potensi aplikasinya sebagai pewarna alami, antioksidan, bahan pangan fungsional, nutraseutikal, kosmetik, pakan akuakultur, reagen fluoresen, hingga kandidat senyawa bioaktif. Permintaan industri terhadap produk alami yang aman, berkelanjutan, dan rendah jejak karbon mendorong eksplorasi mikroalga sebagai biofaktori pigmen. Namun, pemanfaatan tersebut masih menghadapi tantangan berupa produktivitas biomassa, kestabilan pigmen, biaya ekstraksi dan pemurnian, regulasi, serta standarisasi mutu.

Buku ini disusun untuk menjembatani pemahaman antara aspek biokimia dasar dan pemanfaatan praktis pigmen fotosintesis mikroalga. Pembahasan mencakup struktur molekul, peran fisiologis, jalur biosintesis, regulasi lingkungan, teknologi kultivasi, ekstraksi, pemurnian, formulasi, hingga aplikasinya dalam berbagai bidang. Dengan demikian, buku ini diharapkan dapat menjadi referensi bagi mahasiswa, dosen, peneliti, pelaku industri, maupun pengambil kebijakan yang tertarik pada pengembangan dan pemanfaatan mikroalga.

Akhir kata, penulis menyadari bahwa buku ini masih jauh dari sempurna. Oleh karena itu, kritik dan saran yang membangun sangat diharapkan demi penyempurnaan di masa mendatang. Semoga buku ini dapat memberikan manfaat nyata bagi pengembangan ilmu pengetahuan, teknologi, dan industri berbasis mikroalga di Indonesia maupun dunia.

Penulis

DAFTAR ISI

PRAKATA	iii
DAFTAR ISI	v
BAB 1 MIKROALGA DAN PIGMEN FOTOSINTESIS	1
A. Definisi Mikroalga	1
B. Keanekaragaman Mikroalga	5
C. Peran Ekologis Mikroalga dalam Siklus Karbon	21
D. Pigmen sebagai Dasar Fotosintesis	27
E. Mikroalga sebagai Sumber Pigmen Alami	33
F. Pigmen Mikroalga dalam Konteks Bioekonomi	37
BAB 2 DASAR FOTOSINTESIS PADA MIKROALGA	45
A. Struktur Kloroplas dan Tilakoid	45
B. Fotosistem I dan Fotosistem II	54
C. Antena Pemanen Cahaya	61
D. Fotoproteksi	68
BAB 3 KLASIFIKASI PIGMEN FOTOSINTESIS	75
A. Klorofil	75
B. Karotenoid	77
C. Fikobiliprotein	80
D. Spektrum Serapan Pigmen	82
BAB 4 KLOOROFIL	89
A. Struktur Kimia Klorofil	90
B. Jenis-jenis Klorofil pada Mikroalga	95
C. Fungsi Klorofil dalam Fotosintesis	98
D. Klorofil dalam Kompleks Protein-Pigmen	100
E. Biosintesis Klorofil	101
F. Tahap-tahap Biosintesis Klorofil	103
G. Regulasi Biosintesis Klorofil	111
H. Degradasi dan Daur Ulang Klorofil	112
BAB 5 KAROTENOID	113
A. Karotenoid sebagai Pigmen Isoprenoid	113
B. Karoten dan Xantofil	115
C. β -karoten, Lutein, Zeaxantin, Violaksantin, dan Astaksantin	116
D. Jalur MEP dalam Plastida	119
E. Siklus Xantofil dan <i>Non-Photochemical Quenching</i>	129
F. Regulasi Biosintesis Karotenoid	137
G. Fungsi Karotenoid dalam Fotosintesis	137

H. Peran Karotenoid dalam Fotoproteksi	138
BAB 6 FIKOBILIPROTEIN DAN FIKOBILISOM.....	141
A. Definisi dan Komponen Utama Fikobiliprotein	143
B. Struktur Fikobilisom.....	144
C. Sifat Optik dan Mekanisme Transfer Energi.....	147
D. Fungsi Biologis Mikroalga dan Sianobakteri.....	149
E. Biosintesis Fikobilin: Dari Heme Menuju Kromofor	150
F. Biosintesis Apoprotein dan Perakitan Fikobilisom	153
G. Fikobiliprotein Utama pada Mikroalga	154
H. Fikobilisom sebagai Sistem Dinamis	158
BAB 7 FUKOSANTIN DAN SIKLUS XANTOFIL	161
A. Fukosantin	161
B. Struktur Kimia Fukosantin	163
C. Fukosantin sebagai Pigmen Fotosintesis	164
D. Sumber Fukosantin pada Mikroalga	165
E. Biosintesis Fukosantin	166
F. Faktor Kultur yang Mempengaruhi Produksi Fukosantin	171
G. Implikasi untuk Produksi Industri	178
H. Stabilitas dan Degradasi Fukosantin.....	179
I. Manfaat Fukosantin.....	179
BAB 8 REGULASI LINGKUNGAN TERHADAP PRODUKSI PIGMEN	183
A. Cahaya	183
B. Nitrogen dan Fosfor.....	194
C. Salinitas dan Temperatur	205
BAB 9 EKSTRAKSI, PEMURNIAN DAN STABILITAS PIGMEN	213
A. Prinsip Ekstraksi Pigmen.....	213
B. Ekstraksi Klorofil dan Karotenoid	214
C. Ekstraksi Fikobiliprotein	216
D. Pelarut Hijau	217
E. <i>Ultrasound-Assisted Extraction</i>	219
F. <i>Microwave-Assisted Extraction</i>	221
G. <i>Supercritical Fluid Extraction</i>	223
H. Pemurnian Kromatografi	225
I. Stabilitas Pigmen terhadap Cahaya, Oksigen, pH dan Suhu.....	227
J. Formulasi dan Enkapsulasi	228
BAB 10 APLIKASI PIGMEN MIKROALGA.....	231
A. Pewarna Pangan Alami.....	232
B. Pangan Fungsional dan Nutrasetikal	235
C. Kosmetik dan Pewarna Kulit.....	239
D. Farmasi dan Biomedis	241

E. Akuakultur dan Pakan Hewan	245
F. Reagen Fluoresen dan Biosensor	247
G. Material Berkelanjutan dan Desain Warna Alami	250
DAFTAR PUSTAKA	254
GLOSARIUM.....	274
PROFIL PENULIS	276

BAB 1

MIKROALGA DAN PIGMEN FOTOSINTESIS

A. DEFINISI MIKROALGA

Mikroalga adalah kelompok organisme mikroskopis yang umumnya mampu melakukan fotosintesis, hidup terutama di lingkungan perairan, dan memiliki keragaman bentuk, ukuran, pigmen, serta komposisi biokimia yang sangat luas. Mikroalga sering didefinisikan sebagai mikroorganisme eukariotik uniseluler yang bersifat fotosintetik dan umumnya berhabitat akuatik. Namun, dalam banyak literatur bioteknologi dan ekologi, istilah mikroalga digunakan secara lebih luas mencakup mikroalga eukariotik dan sianobakteri, karena keduanya sama-sama berukuran mikroskopis, berfotosintesis, menghasilkan oksigen, dan berperan penting sebagai produsen primer di ekosistem perairan.

Secara umum, mikroalga sering dipahami sebagai “tumbuhan tingkat rendah” berukuran mikroskopis. Namun, istilah tersebut tidak sepenuhnya tepat dari sudut pandang taksonomi. Tidak seperti tumbuhan tingkat tinggi, mikroalga tidak memiliki organ tubuh yang khas, seperti akar, batang, daun, bunga, maupun jaringan pembuluh. Tubuh mikroalga berupa talus sederhana yang dapat berwujud sel tunggal, koloni, filamen, agregat, atau bentuk multiseluler yang masih sangat sederhana. Oleh karena itu, mikroalga lebih tepat dipandang sebagai kumpulan organisme fotosintetik mikroskopis yang berasal dari beragam garis evolusi, bukan sebagai satu kelompok taksonomi tunggal. Sejumlah kajian bahkan mengklasifikasikan mikroalga sebagai kelompok polifiletik, yang berarti anggotanya tidak berasal dari satu nenek moyang eksklusif, melainkan tersebar pada berbagai cabang evolusi.

Ukuran mikroalga umumnya berada pada skala mikrometer. Salah satu tinjauan menyebutkan bahwa mikroalga eukariotik memiliki ukuran dan bentuk yang sangat bervariasi, misalnya sekitar 2–50 μm pada banyak jenis yang dikaji dalam kultur, sedangkan sumber lain menyebut rentang yang lebih luas bergantung pada kelompok dan bentuk koloninya. Bentuk selnya

BAB 2

DASAR FOTOSINTESIS PADA MIKROALGA

A. STRUKTUR KLOROPLAS DAN TILAKOID

Kloroplas adalah organel utama tempat berlangsungnya fotosintesis oksigenik pada tumbuhan, alga, dan banyak kelompok mikroalga eukariotik. Kloroplas sangat penting karena di dalam organel inilah pigmen-pigmen seperti klorofil, karotenoid, dan pada beberapa kelompok alga juga fikobiliprotein, diorganisasi secara teratur untuk menangkap cahaya dan mengubahnya menjadi energi kimia. Secara struktural, kloroplas bukan hanya “kantong hijau” berisi pigmen, melainkan sistem membran kompleks yang tersusun dari membran luar, membran dalam, stroma, tilakoid, lumen tilakoid, DNA plastida, ribosom, pati, plastoglobulus, serta pada banyak mikroalga terdapat pirenoid sebagai pusat konsentrasi dan fiksasi karbon.

Tilakoid merupakan komponen paling penting dalam reaksi terang fotosintesis. Berbeda dari mitokondria yang menempatkan rantai transpor elektronnya pada membran dalam, kloroplas menempatkan fotosistem, rantai transpor elektron fotosintetik, dan ATP sintase pada membran tilakoid. Dengan demikian, tilakoid berperan sebagai “*panggung molekuler*” tempat energi cahaya dikonversi menjadi NADPH dan ATP. Dalam literatur biologi sel, tilakoid dijelaskan sebagai kantong membran pipih yang membentuk jaringan membran internal kloroplas, sementara stroma mengandung enzim-enzim fiksasi karbon seperti Rubisco dan berbagai enzim siklus Calvin-Benson.

Pada mikroalga, struktur kloroplas dan tilakoid sangat beragam. Ada mikroalga yang memiliki satu kloroplas besar berbentuk cawan, seperti *Chlamydomonas reinhardtii*, sedangkan jenis lain memiliki kloroplas berbentuk pita, spiral, cakram, lobus, atau banyak kloroplas kecil di dalam satu sel. Keragaman ini berkaitan dengan sejarah evolusi plastida, jenis pigmen dominan, strategi penangkapan cahaya, serta habitat mikroalga tersebut. Studi *cryo-electron tomography* pada *Chlamydomonas* menunjukkan bahwa kloroplas mikroalga dapat diamati dalam keadaan

BAB 3

KLASIFIKASI PIGMEN FOTOSINTESIS

A. KLOOROFIL

Klorofil merupakan salah satu pigmen biologis paling penting di alam karena berperan langsung dalam proses fotosintesis, yaitu konversi energi cahaya menjadi energi kimia. Pada mikroalga, klorofil tidak hanya menentukan warna hijau sel, tetapi juga menjadi pusat mekanisme penangkapan cahaya, transfer energi, dan pembentukan senyawa organik dari karbon anorganik. Mikroalga sebagai organisme fotosintetik uniseluler memiliki kapasitas metabolik yang tinggi serta mampu menghasilkan berbagai metabolit bernilai, seperti lipid, protein, karbohidrat, karotenoid, fikobiliprotein, dan klorofil. Karena itu, pembahasan mengenai klorofil menjadi bagian mendasar dalam kajian kimia pigmen fotosintesis mikroalga.

Secara kimia, klorofil termasuk kelompok tetrapirrol yang memiliki cincin porfirin atau klorin dengan ion magnesium di pusat molekulnya. Struktur ini memungkinkan klorofil menyerap energi cahaya, terutama pada wilayah biru dan merah dari spektrum tampak, sedangkan cahaya hijau lebih banyak dipantulkan sehingga organisme fotosintetik tampak berwarna hijau. Molekul klorofil juga memiliki rantai fitol yang bersifat hidrofobik, sehingga dapat tertanam stabil pada membran tilakoid bersama protein kompleks fotosintetik. Hubungan antara struktur kimia dan fungsi biologis inilah yang menjadikan klorofil sebagai molekul kunci dalam sistem fotosintesis mikroalga.

Dalam sistem fotosintesis, klorofil berperan sebagai pigmen antena dan pigmen pusat reaksi. Sebagian besar molekul klorofil bekerja sebagai antena penangkap cahaya, kemudian mentransfer energi eksitasi ke pusat reaksi fotosistem. Pada pusat reaksi inilah energi cahaya diubah menjadi aliran elektron yang menghasilkan ATP dan NADPH, dua molekul energi utama yang diperlukan untuk fiksasi karbon. Pada mikroalga, reaksi terang fotosintesis terjadi pada membran tilakoid, melibatkan Fotosistem II dan Fotosistem I. Fotosistem II berperan dalam fotolisis air dan pelepasan

BAB 4

KLOROFIL

Klorofil adalah pigmen fotosintetik utama yang memungkinkan organisme fotoautotrof, termasuk mikroalga, menangkap energi cahaya dan mengubahnya menjadi energi kimia. Pada mikroalga, klorofil bukan hanya penentu warna hijau, hijau kebiruan, cokelat kehijauan, atau merah kehijauan sel, tetapi juga merupakan komponen inti dari sistem fotosintesis yang menopang pertumbuhan, produktivitas biomassa, dan pembentukan berbagai metabolit bernilai ekonomi. Mikroalga mengandung kelompok pigmen utama berupa klorofil, karotenoid, dan pada kelompok tertentu fikobiliprotein; ketiganya bekerja secara terpadu dalam penangkapan cahaya, perlindungan terhadap stres cahaya, dan regulasi aliran energi fotosintetik. Ulasan terbaru tentang pigmen alga menyebut klorofil sebagai pigmen lemak yang mencakup klorofil a, b, c, d, f, serta prekursor seperti protochlorophyllide, dengan peran sentral dalam penyerapan cahaya fotosintesis.

Dalam konteks mikroalga, klorofil memiliki posisi yang sangat penting karena kandungan dan komposisinya sering digunakan sebagai indikator fisiologi kultur. Peningkatan atau penurunan kadar klorofil dapat menunjukkan perubahan status nutrisi, intensitas cahaya, fase pertumbuhan, stres salinitas, defisiensi nitrogen, atau kondisi fotoinhibisi. Karena itu, kajian klorofil tidak dapat dibatasi hanya pada aspek kimia struktur, tetapi harus mencakup fungsi biologisnya dalam fotosistem, relasinya dengan protein pengikat pigmen, serta mekanisme biosintesis dan regulasinya. Benavente-Valdés *et al.* menjelaskan bahwa mikroalga merupakan sumber senyawa bernilai tinggi seperti lipid, protein, karbohidrat, dan pigmen, serta bahwa strategi kultur seperti pengaturan nutrisi, cahaya, salinitas, dan faktor fisik dapat memengaruhi produksi biomassa dan pigmen fotosintetik.

BAB 5

KAROTENOID

A. KAROTENOID SEBAGAI PIGMEN ISOPRENOID

Karotenoid merupakan kelompok pigmen alami berwarna kuning, jingga, hingga merah yang tersebar luas pada mikroalga, sianobakteri, tumbuhan, beberapa bakteri, dan jamur. Dalam mikroalga fotosintetik, karotenoid bukan hanya “pewarna” sel, melainkan komponen struktural dan fungsional dari sistem fotosintesis. Molekul ini berperan dalam penangkapan cahaya, perluasan spektrum absorpsi energi, transfer energi ke klorofil, stabilisasi membran tilakoid, serta perlindungan terhadap kerusakan oksidatif akibat intensitas cahaya berlebih. Pada banyak mikroalga, komposisi karotenoid juga menjadi penanda taksonomi karena kelompok alga yang berbeda sering memiliki profil karotenoid khas, misalnya lutein pada alga hijau, fukosantin pada diatom dan alga cokelat, peridinin pada dinoflagelata, serta astaksantin pada fase stres *Haematococcus pluvialis*.

Secara kimia, karotenoid adalah pigmen isoprenoid atau terpenoid. Istilah isoprenoid menunjukkan bahwa kerangka karbonnya dibangun dari unit C₅, yaitu isopentenil difosfat atau isopentenyl diphosphate (IPP) dan dimetilalil difosfat atau dimethylallyl diphosphate (DMAPP). Unit-unit C₅ tersebut mengalami kondensasi bertahap membentuk geranylgeranyl difosfat atau geranylgeranyl diphosphate (GGPP), prekursor langsung untuk pembentukan fitoen, karotenoid C₄₀ pertama dalam lintasan biosintesis. Sebagian besar karotenoid fotosintetik memiliki 40 atom karbon, walaupun beberapa organisme juga menghasilkan apokarotenoid, yaitu produk pemotongan oksidatif karotenoid yang memiliki jumlah karbon lebih pendek. Tinjauan mekanistik biosintesis karotenoid menjelaskan bahwa jalur karotenoid bergantung pada suplai IPP dan DMAPP, kemudian dilanjutkan oleh pembentukan GGPP, fitoen, likopen, serta berbagai turunan karoten dan xantofil.

BAB 6

FIKOBILIPROTEIN DAN FIKOBILISOM

Fikobiliprotein dan fikobilisom merupakan salah satu sistem penangkap cahaya paling khas pada organisme fotosintetik oksigenik tertentu, terutama sianobakteri, alga merah, glaukofita, dan beberapa alga kriptofit. Dalam konteks mikroalga, sistem ini penting karena memungkinkan sel memanfaatkan wilayah spektrum cahaya yang tidak diserap secara optimal oleh klorofil, terutama cahaya hijau, kuning, dan oranye. Klorofil *a* sangat kuat menyerap pada wilayah biru dan merah, tetapi relatif lemah pada wilayah hijau; celah inilah yang diisi oleh pigmen bilin pada fikobiliprotein. Karena itu, fikobiliprotein dapat dipandang sebagai “antena tambahan” yang memperluas kemampuan fotosintesis pada lingkungan akuatik, tempat kualitas cahaya berubah drastis menurut kedalaman, kekeruhan, dan komposisi organisme lain.

Fikobiliprotein adalah protein larut air yang mengikat kromofor tetrapirrol linear, disebut fikobilin, melalui ikatan tioeter pada residu sistein. Ketika beberapa fikobiliprotein tersusun bersama protein penghubung, terbentuklah fikobilisom, yaitu kompleks antena makromolekuler besar yang berada pada sisi stromal atau sitoplasmik membran tilakoid. Fikobilisom berfungsi menangkap energi cahaya dan menyalurkannya secara sangat terarah menuju fotosistem, terutama fotosistem II, meskipun pada beberapa bentuk khusus energi juga dapat dialirkan langsung ke fotosistem I. Secara struktural, fikobilisom tersusun atas inti, batang perifer, protein linker, serta pigmen bilin yang tertata dalam jarak dan orientasi tertentu sehingga transfer energi berlangsung cepat dan efisien. Ulasan modern menegaskan bahwa fikobilisom merupakan kompleks antena besar yang tersusun dari fikobiliprotein dan protein linker, serta berperan dalam transfer energi ke pusat reaksi fotosistem I dan II.

Dalam mikroalga, pembahasan fikobiliprotein dan fikobilisom sangat penting tidak hanya untuk memahami fotosintesis, tetapi juga untuk bioteknologi. Fikobiliprotein seperti C-fikosianin, alofikosianin, dan

BAB 7

FUKOSANTIN DAN SIKLUS XANTOFIL

A. FUKOSANTIN

Fukosantin atau *fukosantin* adalah pigmen karotenoid berwarna jingga-kecokelatan yang termasuk kelompok xantofil, yaitu karotenoid yang mengandung atom oksigen. Dalam konteks kimia pigmen fotosintesis mikroalga, fukosantin sangat penting karena menjadi salah satu pigmen aksesori utama pada mikroalga cokelat, terutama diatom atau Bacillariophyceae, haptophyta, chrysophyta, sebagian dinoflagelata, serta alga cokelat makroskopik. Pigmen ini berperan dalam penangkapan cahaya, transfer energi menuju klorofil *a*, serta perlindungan sistem fotosintesis dari kelebihan energi cahaya. Secara ekologis, fukosantin membantu organisme fotosintetik laut memanfaatkan spektrum cahaya biru-hijau yang menembus kolom air lebih dalam dibandingkan cahaya merah. Karena itu, fukosantin bukan hanya senyawa bioaktif bernilai tinggi, melainkan juga molekul kunci dalam adaptasi fotosintesis organisme laut.

Fukosantin banyak dibahas dalam bioteknologi mikroalga karena memiliki nilai ganda. Pertama, secara biologis ia merupakan pigmen fotosintetik yang menentukan efisiensi penangkapan cahaya pada mikroalga laut. Kedua, secara komersial ia dikembangkan sebagai kandidat bahan pangan fungsional, nutraseutikal, kosmetik, dan farmasetikal karena dilaporkan memiliki aktivitas antioksidan, antiinflamasi, antiobesitas, antidiabetes, neuroprotektif, hepatoprotektif, serta antikanker. Namun, pemanfaatannya masih menghadapi beberapa tantangan, terutama biaya produksi tinggi, stabilitas kimia yang terbatas terhadap cahaya, panas, oksigen, dan pH ekstrem, serta bioavailabilitas yang relatif rendah apabila tidak diformulasikan dengan baik.

BAB 8

REGULASI LINGKUNGAN TERHADAP PRODUKSI PIGMEN

A. CAHAYA

Cahaya merupakan faktor lingkungan paling mendasar dalam fisiologi mikroalga karena berperan ganda sebagai sumber energi fotosintesis sekaligus sinyal regulasi metabolisme. Pada mikroalga, cahaya tidak hanya menentukan laju pertumbuhan sel, tetapi juga mengatur komposisi pigmen fotosintetik, seperti klorofil, karotenoid, dan fikobiliprotein. Ketiga kelompok pigmen tersebut memiliki fungsi yang saling melengkapi: klorofil berperan sebagai pigmen utama penangkap energi cahaya, karotenoid berfungsi sebagai pigmen aksesori sekaligus pelindung dari stres oksidatif, sedangkan fikobiliprotein berperan penting pada cyanobacteria dan alga merah sebagai kompleks pemanen cahaya yang sangat efisien. Secara umum, pigmen utama mikroalga mencakup klorofil, karotenoid, dan fikobiliprotein, yang menghasilkan variasi warna hijau, kuning, jingga, merah, biru, hingga kehijauan pada biomassa mikroalga.

Dalam konteks produksi pigmen bernilai ekonomi, cahaya menjadi variabel budidaya yang sangat strategis. Intensitas cahaya, kualitas spektral atau panjang gelombang, fotoperiode, pola pencahayaan kontinu atau berkedip, serta distribusi cahaya di dalam fotobioreaktor dapat diarahkan untuk meningkatkan akumulasi pigmen tertentu. Misalnya, intensitas cahaya tinggi sering digunakan untuk menginduksi akumulasi karotenoid sekunder seperti astaxanthin pada *Haematococcus pluvialis* dan β -karoten pada *Dunaliella salina*. Sebaliknya, pencahayaan yang lebih moderat sering lebih sesuai untuk mempertahankan pertumbuhan biomassa dan kandungan klorofil. Dengan demikian, regulasi cahaya perlu dipahami bukan hanya sebagai upaya “memberi penerangan”, tetapi sebagai teknik pengendalian metabolisme mikroalga.

BAB 9

EKSTRAKSI, PEMURNIAN DAN STABILITAS PIGMEN

A. PRINSIP EKSTRAKSI PIGMEN

Ekstraksi pigmen fotosintesis mikroalga merupakan tahap hilir yang menentukan nilai ekonomi, kemurnian, keamanan, dan stabilitas produk pigmen. Pigmen utama mikroalga dapat dikelompokkan menjadi tiga kelas besar, yaitu klorofil, karotenoid, dan fikobiliprotein. Klorofil dan karotenoid bersifat relatif lipofilik sehingga umumnya diekstraksi menggunakan pelarut organik atau pelarut hijau yang mampu melarutkan senyawa nonpolar hingga semi-polar. Sebaliknya, fikobiliprotein merupakan protein berwarna yang larut air, sehingga proses ekstraksinya memakai air, buffer fosfat, atau sistem pelarut berair yang menjaga struktur protein tetap utuh. Perbedaan polaritas, lokasi intraseluler, dan sensitivitas kimia inilah yang menyebabkan metode ekstraksi untuk setiap kelompok pigmen tidak dapat diseragamkan. Ulasan terkini menekankan bahwa klorofil, karotenoid, dan fikobiliprotein memiliki struktur, kelarutan, fungsi warna, serta tantangan stabilitas yang berbeda dalam aplikasi pangan dan industri.

Secara prinsip, ekstraksi pigmen mencakup tiga kejadian utama: penetrasi pelarut ke matriks biomassa, pelepasan pigmen dari struktur seluler, dan difusi pigmen ke fase pelarut. Pada mikroalga, hambatan terbesar sering kali berasal dari dinding sel yang kuat, membran tilakoid, protein pengikat pigmen, dan matriks lipid. Banyak pigmen fotosintesis tidak berada bebas di sitoplasma, tetapi terikat dalam kompleks antena fotosintetik atau membran, misalnya klorofil pada kompleks fotosistem, karotenoid pada membran tilakoid, dan fikobiliprotein dalam fikobilisom pada sianobakteri serta alga merah. Karena itu, ekstraksi yang efektif biasanya memerlukan tahap praperlakuan seperti pengeringan, penggilingan, sonikasi, homogenisasi tekanan tinggi, pembekuan-pencairan, enzim, microwave, atau pelarut yang mampu merusak interaksi seluler.

BAB 10

APLIKASI PIGMEN MIKROALGA

Pigmen mikroalga merupakan kelompok senyawa berwarna yang secara biologis berfungsi dalam penangkapan cahaya, transfer energi fotosintesis, fotoproteksi, dan perlindungan sel terhadap stres oksidatif. Kelompok utamanya meliputi klorofil, karotenoid, dan fikobiliprotein. Klorofil memberi warna hijau dan berperan langsung dalam fotosistem; karotenoid seperti β -karoten, lutein, zeaksantin, astaksantin, dan fukosantin memberi warna kuning–jingga–merah sekaligus melindungi membran dari oksidasi; sedangkan fikobiliprotein seperti fikosianin, fikoeritrin, dan alofikosianin memberi warna biru, merah, atau biru-hijau dan memiliki sifat fluoresen yang sangat bernilai untuk bioteknologi. Tinjauan mutakhir menempatkan fikobiliprotein, karotenoid primer, dan fukosantin sebagai pigmen mikroalga dengan potensi besar untuk pewarna pangan, kosmetik, reagen diagnostik, antioksidan, dan produk bernilai tambah lain.

Aplikasi pigmen mikroalga menjadi penting karena industri pangan, kosmetik, farmasi, tekstil, dan material sedang bergerak dari pewarna sintetis menuju bahan alami yang lebih berkelanjutan. Mikroalga dapat dibudidayakan di lahan *non-arabel*, menggunakan air laut atau air limbah terkontrol, memanfaatkan CO₂, dan menghasilkan biomassa dalam waktu relatif singkat. Keunggulan ini membuat pigmen mikroalga tidak hanya dipandang sebagai “warna”, tetapi sebagai bahan aktif multifungsi: pewarna, antioksidan, agen antiinflamasi, nutraseutikal, fotoprotektor, penanda fluoresen, hingga komponen desain biomaterial. Namun, pemanfaatannya juga menghadapi tantangan: stabilitas terhadap panas, pH, oksigen, cahaya, biaya produksi, pemurnian, regulasi, keamanan, dan konsistensi mutu.

DAFTAR PUSTAKA

- Adir, N., Bar-Zvi, S., & Harris, D. (2020). The amazing phycobilisome. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1861(4), 148047.
- Aizpuru, A., & González-Sánchez, A. (2024). Traditional and new trend strategies to enhance pigment contents in microalgae. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 40, 272.
- Ampofo, J., & Abbey, L. (2022). Microalgae: Bioactive composition, health benefits, safety and prospects as potential high-value ingredients for the functional food industry. *Foods*, 11(12), 1744.
- Armstrong, G. A. (1996). Genetics of eubacterial carotenoid biosynthesis: A colorful tale. *Annual Review of Microbiology*, 51, 629–659.
- Arshad, R., Calvaruso, C., & Frigerio, S. (2022). A kaleidoscope of photosynthetic antenna proteins and their emerging roles. *Plant Physiology*, 189(3), 1204–1225.
- Assobhi, B., El Arroussi, H., Fadlaoui, S., Kabine, M., Douma, M., El Amrani, A., & Smouni, A. (2024). Influence of salinity, nitrogen and phosphorus concentrations on the physiological and biochemical characteristics of two Chlorophyceae isolated from Fez freshwater, Morocco. *Scientific Reports*, 14, 8548.
- Austin, J. R., II, Staehelin, L. A., & Roberts, K. (2011). Three-dimensional architecture of grana and stroma thylakoids of higher plants as determined by electron tomography. *Plant Physiology*, 155(4), 1601–1611.
- Bag, P., Chukhutsina, V., Zhang, Z., Paul, S., Ivanov, A. G., Shutova, T., Croce, R., & Jansson, S. (2021). Direct energy transfer from photosystem II to photosystem I confers winter sustainability in Scots pine. *Nature Communications*, 11, 6388.
- Bai, Y., et al. (2022). *Green diatom mutants reveal an intricate biosynthetic pathway of fucoxanthin and diadinoxanthin*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 119.
- Barlow, R. G., Cummings, D. G., & Gibb, S. W. (1997). Improved resolution of mono-and divinyl chlorophylls a and b and zeaxanthin and lutein in phytoplankton extracts using reverse phase C-8 HPLC. *Marine Ecology Progress Series*, 161, 303–307.

- Barnett, A., Méléder, V., Blommaert, L., Lepetit, B., Gaudin, P., Vyverman, W., Sabbe, K., Dupuy, C., & Lavaud, J. (2015). Growth form defines physiological photoprotective capacity in intertidal benthic diatoms. *The ISME Journal*, 9, 32–45.
- Bayona, A. M. D. P., Mroz, P., Thunshelle, C., & Hamblin, M. R. (2017). Design features for optimization of tetrapyrrole macrocycles as antimicrobial and anticancer photosensitizers. *Chemical Biology & Drug Design*, 89(2), 192–206.
- Ben-Amotz, A., & Avron, M. (1983). On the factors which determine massive β -carotene accumulation in the halotolerant alga *Dunaliella bardawil*. *Plant Physiology*, 72(3), 593–597.
- Benavente-Valdés, J. R., Aguilar, C., Contreras-Esquivel, J. C., Méndez-Zavala, A., & Montañez, J. (2016). Strategies to enhance the production of photosynthetic pigments and lipids in chlorophyceae species. *Biotechnology Reports*, 10, 117–125.
- Bian, C., Ma, C., Fang, Y., Hu, Y., Chen, X., Li, J., Chen, S., & Li, J. (2023). A chromosome-level genome assembly for the astaxanthin-producing microalga *Haematococcus pluvialis*. *Scientific Data*, 10, 587.
- Blommaert, L., Chafai, L., Bailleul, B., & Lavaud, J. (2021). The fine-tuning of NPQ in diatoms relies on the regulation of both xanthophyll cycle enzymes. *Scientific Reports*, 11, 12750.
- Blommaert, L., Huysman, M. J. J., Vyverman, W., Lavaud, J., & Sabbe, K. (2017). Contrasting NPQ dynamics and xanthophyll cycling in a motile and a non-motile intertidal benthic diatom. *Limnology and Oceanography*, 62(4), 1466–1479.
- Borowitzka, M. A. (2013). High-value products from microalgae—Their development and commercialisation. *Journal of Applied Phycology*, 25, 743–756.
- Boscencu, R., Radulea, N., Manda, G., & Oliveira, A. S. (2023). Porphyrin macrocycles: General properties and theranostic applications. *Pharmaceuticals*, 16(2), 310.
- Bryant, D. A., Schluchter, W. M., & Tandeau de Marsac, N. (2024). Structural basis for light harvesting in organisms producing phycobiliproteins. *The Plant Cell*, 36(10), 4036–4065.
- Büchel, C. (2020). Light harvesting complexes in chlorophyll c-containing algae. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1861(4), 148027.
- Buck, J. M., Sherman, J., Bártulos, C. R., Serif, M., Halder, M., Henkel, J., Falciatore, A., Lavaud, J., Gorbunov, M. Y., Kroth, P. G., & Lepetit, B. (2019/2022). Impact of Lhcx2 on acclimation to low iron conditions in

- the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Frontiers in Plant Science*, 13, 841058.
- Capretti, A., Ringsmuth, A. K., van Velzen, J. F., Rosnik, A. M., Croce, R., & Gregorkiewicz, T. (2019). Nanophotonics of higher-plant photosynthetic membranes. *Light: Science & Applications*, 8, 5.
- Caron, L., Douady, D., de Martino, A., & Quinet-Szely, M. (2001). Light harvesting in brown algae. *Cahiers de Biologie Marine*, 42, 109–124.
- Chan, C. (2023). Discovery of an algal enzyme for the final step of fucoxanthin biosynthesis. *The Plant Cell*, 35(8), 2716–2718.
- Chekanov, K., Schastnaya, E., Solovchenko, A., Lobakova, E., & Semenova, L. (2014). Accumulation of astaxanthin by a new *Haematococcus pluvialis* strain BM1 from the White Sea coastal rocks. *Marine Drugs*, 12(8), 4504–4520.
- Chen, H., Deng, J., Li, L., Liu, Z., Sun, S., & Xiong, P. (2023). Recent progress of natural and recombinant phycobiliproteins as fluorescent probes. *Marine Drugs*, 21(11), 572.
- Chen, H., Wang, Y., Xu, J., & Zhang, X. (2022). Phycobiliproteins—A family of algae-derived biliproteins. *Marine Drugs*, 20(7), 450.
- Chen, H., Zhang, J., Jiang, L., & Chen, W. (2022). Phycobiliproteins—A family of algae-derived biliproteins: Structures, functions and applications. *Foods*, 11(15), 2280.
- Chen, H., Zhang, M., & Wang, B. (2022). Phycobiliproteins—A family of algae-derived biliproteins: Productions, characterization and pharmaceutical potentials. *Marine Drugs*, 20(7), 450.
- Chen, H., Zhang, Y., & Chen, X. (2022). Phycobiliproteins—A family of algae-derived biliproteins. *Marine Drugs*, 20(7), 450.
- Chini Zittelli, G., Lauceri, R., Faraloni, C., Silva Benavides, A. M., & Torzillo, G. (2023). Valuable pigments from microalgae: Phycobiliproteins, primary carotenoids, and fucoxanthin. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 22(8), 1733–1789.
- Chinjoo, N., & Golzary, A. (2025). Microalgae: Revolutionizing skin repair and enhancement. *Biotechnology Reports*, 45, e00911.
- Coesel, S., Oborník, M., Varela, J., Falciatore, A., & Bowler, C. (2008). Evolutionary origins and functions of the carotenoid biosynthetic pathway in marine diatoms. *PLoS ONE*, 3(8), e2896.
- Couso, I., Vila, M., Rodriguez, H., Vargas, M. A., & León, R. (2012). Synthesis of carotenoids and regulation of the carotenoid biosynthesis pathway in response to high light stress in microalgae. *European Journal of Phycology*, 47(3), 223–232.

- Croce, R., & van Amerongen, H. (2011). Light-harvesting and structural organization of Photosystem II: From individual complexes to thylakoid membrane. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 104(1–2), 142–153.
- Croce, R., & van Amerongen, H. (2013). Light-harvesting in photosystem I. *Photosynthesis Research*, 116, 153–166.
- Croce, R., & van Amerongen, H. (2014). Natural strategies for photosynthetic light harvesting. *Nature Chemical Biology*, 10, 492–501.
- Croce, R., & van Amerongen, H. (2020). Light harvesting in oxygenic photosynthesis: Structural biology meets spectroscopy. *Science*, 369(6505), eaay2058.
- Croteau, D., Grouneva, I., Flori, S., Jouhet, J., Corellou, F., Vignols, F., Finazzi, G., & Joliot, P. (2025). Pennate diatoms make *non-photochemical quenching* as green algae do. *Nature Communications*, 16, 2065.
- Cunningham, F. X., Jr., & Gantt, E. (1998). Genes and enzymes of carotenoid biosynthesis in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 49, 557–583.
- Czarnecki, O., & Grimm, B. (2012). Post-translational control of tetrapyrrole biosynthesis in plants, algae, and cyanobacteria. *Journal of Experimental Botany*, 63(4), 1675–1687.
- D'Alessandro, E. B., & Antoniosi Filho, N. R. (2016). Concepts and studies on lipid and pigments of microalgae: A review. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 58, 832–841.
- Dagnino-Leone, J., Figueroa, C. P., & Mella, C. (2022). Phycobiliproteins: Structural aspects, functional characteristics, and biotechnological perspectives. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 20, 1506–1527.
- Dagnino-Leone, J., Figueroa, M., Mella, C., & Vásquez, M. (2022). Phycobiliproteins: Structural aspects, functional characteristics, and biotechnological perspectives. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 20, 1506–1527.
- Dagnino-Leone, J., Figueroa, M., Mella, C., Uribe, E., & Donoso, A. (2022). Phycobiliproteins: Structural aspects, functional characteristics, and biotechnological perspectives. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(9), 5000.
- Dambek, M., Eilers, U., Breitenbach, J., Steiger, S., Büchel, C., & Sandmann, G. (2012). Biosynthesis of fucoxanthin and diadinoxanthin and function of initial pathway genes in *Phaeodactylum tricornutum*. *Journal of Experimental Botany*, 63(15), 5607–5612.

- Debnath, T., Bandyopadhyay, T. K., Vanitha, K., Bobby, M. N., Tiwari, O. N., Bhunia, B., & Muthuraj, M. (2024). Astaxanthin from microalgae: A review on structure, biosynthesis, production strategies and application. *Food Research International*, 176, 113841.
- Demmig-Adams, B. (1990). Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1020(1), 1–24.
- Dimier, C., Giovanni, S., Ferdinando, T., & Brunet, C. (2007). Photoprotection and xanthophyll-cycle activity in three marine diatoms. *Journal of Phycology*, 43(5), 937–947.
- Dobson, Z., Canniffe, D. P., & colleagues. (2021). The structure of photosystem I from a high-light-tolerant cyanobacterium. *eLife*, 10, e67518.
- Domínguez-Martín, M. A., Sauer, P. V., Kirst, H., Sutter, M., Bina, D., Greber, B. J., Nogales, E., Polívka, T., & Kerfeld, C. A. (2022). Structures of a phycobilisome in light-harvesting and photoprotected states. *Nature*, 609, 835–845.
- Ducklow, H. W., Steinberg, D. K., & Buesseler, K. O. (2001). Upper ocean carbon export and the biological pump. *Oceanography*, 14(4), 50–58.
- Ebrahimi, P., Aryan, A., & Ebrahimi, K. H. (2023). Chlorophylls as natural bioactive compounds existing in food by-products: A critical review. *Plants*, 12(7), 1533.
- Eckhardt, U., Grimm, B., & Hörtensteiner, S. (2004). Recent advances in chlorophyll biosynthesis and breakdown in higher plants. *Plant Molecular Biology*, 56, 1–14.
- Eilers, U., Bikoulis, A., Breitenbach, J., Büchel, C., & Sandmann, G. (2016). Limitations in the biosynthesis of fucoxanthin as targets for genetic engineering in *Phaeodactylum tricornutum*. *Journal of Applied Phycology*, 28, 123–129.
- Engel, B. D., Schaffer, M., Cuellar, L. K., Villa, E., Plitzko, J. M., & Baumeister, W. (2015). Native architecture of the *Chlamydomonas* chloroplast revealed by in situ cryo-electron tomography. *eLife*, 4, e04889.
- Falkowski, P. G., Barber, R. T., & Smetacek, V. (1998). Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science*, 281(5374), 200–206.
- Fernández, F. G. A., Reis, A., Wijffels, R. H., Barbosa, M., Verdelho, V., & Llamas, B. (2021). The role of microalgae in the bioeconomy. *New Biotechnology*, 61, 99–107.

- Fiebig, O. C., Lewis, N. H. C., & Engel, G. S. (2023). Ultrafast dynamics of photosynthetic light harvesting. *Annual Review of Physical Chemistry*, 74, 297–321.
- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., & Falkowski, P. (1998). Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281(5374), 237–240.
- Fujita, Y., & Bauer, C. E. (2015). Evolutionary aspects and regulation of tetrapyrrole biosynthesis in cyanobacteria under aerobic and anaerobic environments. *Life*, 5(2), 1172–1203.
- Gálová, E., Šalgovičová, I., Demko, V., Mikulová, K., Ševčovičová, A., Slováková, Ľ., Kyselá, V., & Hudák, J. (2008). A short overview of chlorophyll biosynthesis in algae. *Biologia*, 63, 947–951.
- Gao, F., Zhang, Y., Wang, X., & Liu, L. (2024). Advances from chlorophyll biosynthesis to photosynthetic regulation. *Plant Communications*, 5(10), 100952.
- Gao, J., Wang, H., Yuan, Q., & Feng, Y. (2018). Structure and function of the photosystem supercomplexes. *Frontiers in Plant Science*, 9, 357.
- García-Gómez, C., Hernández-Carmona, G., & otros. (2025). Phycobilins: Versatile pigments with wide-ranging applications. *Marine Drugs*, 23(5), 201.
- Ghosh, S., Sarkar, T., Das, A., & Chakraborty, R. (2022). Natural colorants from plant pigments and their encapsulation: An emerging window for the food industry. *LWT*, 153, 112527.
- Giossi, C. E., Cartaxana, P., Cruz, S., & Wilhelm, C. (2025). Xanthophyll cycling and fucoxanthin biosynthesis in the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Frontiers in Photobiology*, 3, 1680034.
- Glazer, A. N. (1984). Phycobilisome: A macromolecular complex optimized for light energy transfer. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Reviews on Bioenergetics*, 768(1), 29–51.
- Gómez-García, M. del R., & Ochoa-Alejo, N. (2013). Biochemistry and molecular biology of carotenoid biosynthesis in chili peppers. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(9), 19025–19053.
- Goss, R., & Jakob, T. (2010). Regulation and function of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in algae. *Photosynthesis Research*, 106, 103–122.
- Goss, R., & Lepetit, B. (2015). Biodiversity of NPQ. *Journal of Plant Physiology*, 172, 13–32.
- Grossman, A. R., Schaefer, M. R., Chiang, G. G., & Collier, J. L. (1993). The phycobilisome, a light-harvesting complex responsive to environmental conditions. *Microbiological Reviews*, 57(3), 725–749.

- Gu, L., Xu, T., Lee, K., Lee, K. H., Kang, H., & Zhang, L. (2022). Granal thylakoid structure and function: Explaining an enduring mystery of higher plants. *New Phytologist*, 236(2), 319–328.
- Guedes, A. C., Amaro, H. M., & Malcata, F. X. (2011). Microalgae as sources of carotenoids. *Marine Drugs*, 9(4), 625–644.
- Häder, D.-P., Villafañe, V. E., & Helbling, E. W. (2022). Photosynthesis in plants and algae. *Anticancer Research*, 42(10), 5035–5045. h
- Hashimoto, H., Uragami, C., & Cogdell, R. J. (2015). Natural and artificial light-harvesting systems utilizing the functions of carotenoids. *Journal of Photochemistry and Photobiology C: Photochemistry Reviews*, 25, 46–70.
- Hashimoto, H., Uragami, C., & Cogdell, R. J. (2016). Carotenoids and photosynthesis. *Subcellular Biochemistry*, 79, 111–139.
- Hashimoto, H., Uragami, C., & Cogdell, R. J. (2016). Natural and artificial light-harvesting systems utilizing the functions of carotenoids. *Journal of Photochemistry and Photobiology C: Photochemistry Reviews*, 25, 46–70.
- Higgins, H. W., Wright, S. W., & Schlüter, L. (2011). Quantitative interpretation of chemotaxonomic pigment data. In S. Roy, C. A. Llewellyn, E. S. Egeland, & G. Johnsen (Eds.), *Phytoplankton pigments: Characterization, chemotaxonomy and applications in oceanography* (pp. 257–313). Cambridge University Press.
- Hosikian, A., Lim, S., Halim, R., & Danquah, M. K. (2010). Chlorophyll extraction from microalgae: A review on the process engineering aspects. *International Journal of Chemical Engineering*, 2010, Article 391632.
- Hotos, G. N. (2023). Absorption spectra as predictors of algal biomass and pigment condition in microalgal cultures. *Phycology*, 14(4), 65.
- Hu, M., Li, Y., Zhang, Y., & Wang, X. (2024). Research progress on the biosynthesis, activity and application of natural tetrapyrrole compounds. *Arabian Journal of Chemistry*, 17(1), 105461.
- Irigoien, X., Meyer, B., Harris, R., & Harbour, D. (2004). Using HPLC pigment analysis to investigate phytoplankton taxonomy: The importance of knowing your species. *Helgoland Marine Research*, 58, 77–82.
- Iwai, M., Yokono, M., Inada, N., & Minagawa, J. (2014). Live-cell imaging of photosystem II antenna dissociation during state transitions. *Scientific Reports*, 4, 3768.
- Jaryal, S., et al. (2025). A comprehensive review on microalgae-based astaxanthin. *Frontiers in Marine Science*.

- Jaryal, S., Sharma, A., & Kumar, V. (2025). A comprehensive review on microalgae-based astaxanthin. *Frontiers in Marine Science*, 12, 1644644.
- Jeffrey, S. W., & Humphrey, G. F. (1975). New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 167, 191–194.
- Jeffrey, S. W., Wright, S. W., & Zapata, M. (2011). Microalgal classes and their signature pigments. In S. Roy, C. A. Llewellyn, E. S. Egeland, & G. Johnsen (Eds.), *Phytoplankton pigments: Characterization, chemotaxonomy and applications in oceanography* (pp. 3–77). Cambridge University Press.
- Jha, S., & otros. (2024). The radiant world of cyanobacterial phycobiliproteins. *Applied Microbiology*, 2(1), 2.
- Jin, E., Polle, J. E. W., & Melis, A. (2003). Involvement of zeaxanthin and of the Cbr protein in the repair of photosystem II from photoinhibition in the green alga *Dunaliella salina*. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1606(1–3), 174–182.
- Kadono, T., et al. (2015). Characterization of marine diatom transformants overexpressing carotenoid biosynthetic genes. *Marine Biotechnology*, 17, 91–99.
- Kargul, J., & Barber, J. (2012). Structure and function of photosystem I and its application in biomimetic solar-to-fuel systems. *Journal of Plant Physiology*, 169(17), 1639–1653.
- Khaw, Y. S., Yusoff, F. M., Tan, H. T., Noor Mazli, N. A. I., Nazarudin, M. F., Shaharuddin, N. A., Omar, A. R., & Takahashi, K. (2022). Fucoxanthin production of microalgae under different culture factors: A systematic review. *Marine Drugs*, 20(10), 592.
- Khaw, Y. S., Yusoff, F. M., Tan, H. T., Noor Mazli, N. A. I., Nazarudin, M. F., Shaharuddin, N. A., & Goh, B. H. (2021). The critical studies of fucoxanthin research trends from 1928 to June 2021: A bibliometric review. *Marine Drugs*, 19(11), 606.
- Kim, S. Y., Kim, H. S., Lee, B., & Lee, C. G. (2024). Phosphorus limitation enhances carotenogenesis in microalgae. *Marine Drugs*, 22(12), 541.
- Kirchhoff, H. (2019). Chloroplast ultrastructure in plants. *New Phytologist*, 223(2), 565–574.
- Klinthong, W., Yang, Y. H., Huang, C. H., & Tan, C. S. (2015). Microalgae and their applications in CO₂ capture and renewable energy. *Aerosol and Air Quality Research*, 15(2), 712–742.

- Kobayashi, K., Masuda, T., & Wada, H. (2016). Transcriptional regulation of tetrapyrrole biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1811.
- Kovaleski, G., Kholany, M., Dias, L. M. S., Correia, S. F. H., Ferreira, R. A. S., Coutinho, J. A. P., & Ventura, S. P. M. (2022). Extraction and purification of phycobiliproteins from algae and their applications. *Frontiers in Chemistry*, 10, 1065355.
- Kovaleski, G., Rodrigues, E., & Ninow, J. L. (2022). Extraction and purification of phycobiliproteins from algae and their applications. *Frontiers in Chemistry*, 10, 1065355.
- Kozioł, A. G., Borza, T., Ishida, K.-I., Keeling, P., Lee, R. W., & Durnford, D. G. (2007). Tracing the evolution of the light-harvesting antennae in chlorophyll a/b-containing organisms. *Plant Physiology*, 143(4), 1802–1816.
- Kuczyńska, P., Jemiola-Rzemińska, M., & Strzałka, K. (2015). Photosynthetic pigments in diatoms. *Marine Drugs*, 13(9), 5847–5881.
- Kuczyńska, P., Jemiola-Rzemińska, M., & Strzałka, K. (2020). The xanthophyll cycle in diatom *Phaeodactylum tricornutum* in response to light stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 152, 125–137.
- Lacour, T., Larivière, J., & Babin, M. (2018). The role of sustained photoprotective *non-photochemical quenching* in low-temperature and high-light acclimation in the bloom-forming Arctic diatom *Thalassiosira gravida*. *Frontiers in Marine Science*, 5, 354.
- Lang, M., Apt, K. E., & Kroth, P. G. (2001). Diatom fucoxanthin chlorophyll a/c-binding protein and land plant light-harvesting proteins use a similar pathway for thylakoid membrane insertion. *Journal of Biological Chemistry*, 276(11), 7985–7991.
- Lavaud, J., & Goss, R. (2014). The peculiar features of *non-photochemical fluorescence quenching* in diatoms and brown algae. In B. Demmig-Adams, G. Garab, W. Adams III, & Govindjee (Eds.), *Non-photochemical quenching and energy dissipation in plants, algae and cyanobacteria* (pp. 421–443). Springer.
- Lavaud, J., Rousseau, B., van Gorkom, H. J., & Etienne, A.-L. (2002). Influence of the diadinoxanthin pool size on photoprotection in the marine planktonic diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Plant Physiology*, 129(3), 1398–1406.
- Lee, M., et al. (2020). Comparison of HPLC pigment analysis and microscopy in phytoplankton community assessment. *Sustainability*, 12(4), 1675.

- Leema, J. T. M., Kirubakaran, R., Vinithkumar, N. V., Dheenan, P. S., & Karthikayulu, S. (2010). High value pigment production from *Arthrospira (Spirulina) platensis* cultured in seawater. *Bioresource Technology*, 101(23), 9221–9227.
- Li, W., Su, H. N., Pu, Y., Chen, J., Liu, L. N., Liu, Q., & Qin, S. (2019). Phycobiliproteins: Molecular structure, production, applications, and prospects. *Biotechnology Advances*, 37(2), 340–353.
- Li, W., Su, H.-N., Pu, Y., Chen, J., Liu, L.-N., Liu, Q., & Qin, S. (2019). Phycobiliproteins: Molecular structure, production, applications, and prospects. *Biotechnology Advances*, 37(2), 340–353.
- Li, X., Hou, W., Lei, J., Chen, H., Wang, Q. (2023). The unique light-harvesting system of the algal phycobilisome: Structure, function, and applications. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(11), 9733.
- Lichtenthaler, H. K., & Babani, F. (2022). Contents of photosynthetic pigments and ratios of chlorophyll a/b and chlorophylls to carotenoids in C4 plants as compared to C3 plants. *Photosynthetica*, 60, 1–12.
- Litchman, E., de Tezanos Pinto, P., Klausmeier, C. A., Thomas, M. K., & Yoshiyama, K. (2015). Global biogeochemical impacts of phytoplankton: A trait-based perspective. *Journal of Ecology*, 103(6), 1384–1396.
- Liu, H., & Blankenship, R. E. (2019). On the interface of light-harvesting antenna complexes and reaction centers in oxygenic photosynthesis. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1860(11), 148079.
- Liu, T., Chen, Z., Xiao, Y., Yuan, M., Zhou, C., Liu, G., Fang, J., & Yang, B. (2022). Biochemical and morphological changes triggered by nitrogen stress in the oleaginous microalga *Chlorella vulgaris*. *Microorganisms*, 10(3), 566.
- Lohr, M. (2010). Carotenoid metabolism in phytoplankton. *Molecular Plant*, 3(3), 517–526.
- Lohr, M., & Wilhelm, C. (1999). Algae displaying the diadinoxanthin cycle also possess the violaxanthin cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(15), 8784–8789.
- Lohr, M., & Wilhelm, C. (2001). Xanthophyll synthesis in diatoms: Quantification of putative intermediates and comparison of pigment conversion kinetics with rate constants derived from a model. *Planta*, 212, 382–391.

- Lokstein, H., Renger, G., & Götze, J. P. (2021). Photosynthetic light-harvesting antenna complexes: Structures and functions. *Molecules*, 26(11), 3378.
- Lourenço-Lopes, C., Garcia-Oliveira, P., Carpena, M., Fraga-Corral, M., Jimenez-Lopez, C., Pereira, A. G., Prieto, M. A., & Simal-Gandara, J. (2021). Biological action mechanisms of fucoxanthin extracted from algae for application in food and cosmetic industries. *Trends in Food Science & Technology*, 117, 163–181.
- Lu, Y. (2020). Editorial: Structure and function of chloroplasts—Volume II. *Frontiers in Plant Science*, 11, 620152.
- MacColl, R. (1998). Cyanobacterial phycobilisomes. *Journal of Structural Biology*, 124(2–3), 311–334.
- Mackey, M. D., Mackey, D. J., Higgins, H. W., & Wright, S. W. (1996). CHEMTAX—A program for estimating class abundances from chemical markers: Application to HPLC measurements of phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 144, 265–283.
- Maity, S., Kleinekathöfer, U., & Mascoli, V. (2023). Recent progress in atomistic modeling of light-harvesting complexes. *Photosynthesis Research*, 156, 17–34.
- Maltsev, Y., Maltseva, K., Kulikovskiy, M., & Maltseva, S. (2021). Influence of light conditions on microalgae growth and content of lipids, carotenoids, and fatty acid composition. *Biology*, 10(10), 1060.
- Maltsev, Y., Maltseva, K., Kulikovskiy, M., & Maltseva, S. (2021). Influence of light conditions on microalgae growth and content of lipids, carotenoids, and fatty acid composition. *Biology*, 10(10), 1060.
- Manirafasha, E., Ndikubwimana, T., Zeng, X., Lu, Y., & Jing, K. (2016). Phycobiliprotein: Potential microalgae-derived pharmaceutical and biological reagent. *Biochemical Engineering Journal*, 109, 282–296.
- Martins, T., Barros, A. N., Rosa, E., & Antunes, L. (2023). Enhancing health benefits through chlorophylls and chlorophyll-rich agro-food: A comprehensive review. *Molecules*, 28(14), 5344.
- Mattei, F., Scardi, M., & Solidoro, C. (2021). Collection and analysis of a global marine phytoplankton primary production dataset. *Earth System Science Data*, 13, 4967–4985.
- Mazur, R., Mostowska, A., Szach, J., Gieczewska, K., & Garstka, M. (2021). How to measure grana—Ultrastructural features of thylakoid membranes of plant chloroplasts. *Frontiers in Plant Science*, 12, 756009.

- Mendes, C. R. B., Cartaxana, P., & Brotas, V. (2007). HPLC determination of phytoplankton and microphytobenthos pigments: Comparing resolution and sensitivity of a C18 and a C8 method. *Limnology and Oceanography: Methods*, 5, 363–370.
- Menegol, T., Soriano-Jerez, Y., López-Rosales, L., García-Camacho, F., Contreras-Gómez, A., Molina-Grima, E., Rech, R., & Cerón-García, M. C. (2025). Effect of phosphorus and nitrogen levels and light emissions diodes illumination on growth and carotenoid synthesis in *Jaagichlorella luteoviridis*: Optimization of carotenoid extraction. *Algal Research*, 84, 103828.
- Méresse, S., Fodil, M., Fleury, F., Chénais, B., & others. (2020). Fucoxanthin, a marine-derived carotenoid from brown seaweeds and microalgae: A promising bioactive compound for cancer therapy. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(23), 9273.
- Mikami, K., & Hosokawa, M. (2013). Biosynthetic pathway and health benefits of fucoxanthin, an algae-specific xanthophyll in brown seaweeds. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(7), 13763–13781.
- Milrad, Y., Schweitzer, S., Niyogi, K. K., & Eilenberg, H. (2024). Regulation of microalgal photosynthetic electron transfer. *Plants*, 13(15), 2103.
- Minhas, A. K., Hodgson, P., Barrow, C. J., & Adholeya, A. (2016). A review on the assessment of stress conditions for simultaneous production of microalgal lipids and carotenoids. *Frontiers in Microbiology*, 7, 546.
- Moise, A. R., Al-Babili, S., & Wurtzel, E. T. (2014). Mechanistic aspects of carotenoid biosynthesis. *Chemical Reviews*, 114(1), 164–193.
- Molina, A. K., Corrêa, R. C. G., Prieto, M. A., Pereira, C., & Barros, L. (2023). Bioactive natural pigments' extraction, isolation, and stability in food applications. *Molecules*, 28(3), 1200.
- Müh, F., Plöckinger, M., & Renger, T. (2020). Structural basis of light-harvesting in the photosystem II core complex. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1861(4), 148035.
- Mutaf-Kılıç, T., Demir, A., Elibol, M., & Oncel, S. S. (2023). Microalgae pigments as a sustainable approach to textile dyeing: A critical review. *Algal Research*, 76, 103291.
- Mysliwa-Kurczel, B., & Solymosi, K. (2017). Phycobilins and phycobiliproteins used in food industry and medicine. *Mini-Reviews in Medicinal Chemistry*, 17(13), 1173–1193.
- Niyogi, K. K. (1999). Photoprotection revisited: Genetic and molecular approaches. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50, 333–359.

- Niyogi, K. K., & Truong, T. B. (2013). Evolution of flexible *non-photochemical quenching* mechanisms that regulate light harvesting in oxygenic photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 16(3), 307–314.
- Novoveská, L., Ross, M. E., Stanley, M. S., Pradelles, R., Wasiolek, V., & Sassi, J.-F. (2019). Microalgal carotenoids: A review of production, current markets, regulations, and future direction. *Marine Drugs*, 17(11), 640.
- Novoveská, L., Ross, M. E., Stanley, M. S., Pradelles, R., Wasiolek, V., & Sassi, J.-F. (2019). Microalgal carotenoids: A review of production, current markets, regulations, and future direction. *Marine Drugs*, 17(11), 640.
- Olaizola, M., La Roche, J., Kolber, Z., & Falkowski, P. G. (1994). *Non-photochemical* fluorescence *quenching* and the diadinoxanthin cycle in a marine diatom. *Photosynthesis Research*, 41, 357–370.
- Onyeaka, H., Ekwebelem, O. C., Eze, U. A., Onwuka, Q. I., Aleke, J., Nwaiwu, O., & Chionuma, J. O. (2021). Minimizing carbon footprint via microalgae as a biological capture. *Carbon Capture Science & Technology*, 1, 100007.
- Oslan, S. N. H., Shoparwe, N. F., Yusoff, A. H., Rahim, A. A., Chang, C. S., Tan, J. S., Oslan, S. N., Arumugam, K., Ariff, A. B., Sulaiman, A. Z., & Wasoh, H. (2021). A review on *Haematococcus pluvialis* bioprocess optimization of green and red stage culture conditions for the production of natural astaxanthin. *Biomolecules*, 11(2), 256.
- Pagels, F., Pereira, R. N., Vicente, A. A., & Guedes, A. C. (2021). Extraction of pigments from microalgae and cyanobacteria—A review on current methodologies. *Applied Sciences*, 11(11), 5187.
- Pajot, A., Hao Huynh, G., Picot, L., Marchal, L., & Nicolau, E. (2022). Fucoxanthin from algae to human, an extraordinary bioresource: Insights and advances in up and downstream processes. *Marine Drugs*, 20(4), 222.
- Panahi, B., Frahadian, M., Dums, J. T., & Hejazi, M. A. (2024). Harnessing systems biology approach for characterization of carotenoid biosynthesis pathways in microalgae. *Computational and Structural Biotechnology Reports*, 1, 100123.
- Pasquet, V., Chérouvrier, J.-R., Farhat, F., Thiéry, V., Piot, J.-M., Bérard, J.-B., Kaas, R., Serive, B., Patrice, T., & Cadoret, J.-P. (2011). Study on the microalgal pigments extraction process: Performance of microwave assisted extraction. *Process Biochemistry*, 46(1), 59–67.
- Peers, G., Truong, T. B., Ostendorf, E., Busch, A., Elrad, D., Grossman, A. R., Hippler, M., & Niyogi, K. K. (2009). An ancient light-harvesting protein is critical for the regulation of algal photosynthesis. *Nature*, 462(7272), 518–521.

- Perez-Boerema, A., Klaiman, D., Caspy, I., Netzer-El, S. Y., & Nelson, N. (2024). Evolution of thylakoid structural diversity. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 40, 145–170.
- Perin, G., Bellan, A., Segalla, A., Meneghesso, A., & Morosinotto, T. (2022). Knowledge of regulation of photosynthesis in outdoor microalgae cultures is essential for the optimization of biomass productivity. *Frontiers in Plant Science*, 13, 846496.
- Perozeni, F., Beghini, G., Cazzaniga, S., & Ballottari, M. (2020). *Chlamydomonas reinhardtii* LHCSR1 and LHCSR3 proteins involved in photoprotective *non-photochemical quenching* have different *quenching* efficiency and different carotenoid affinity. *Scientific Reports*, 10, 21957.
- Pniewski, F. F., Biskup, P., Bubak, I., Richard, P., Latała, A., & Blanchard, G. (2020). Photoacclimation to constant and changing light conditions in a benthic diatom. *Frontiers in Marine Science*, 7, 381.
- Polívka, T., & Frank, H. A. (2010). Molecular factors controlling photosynthetic light harvesting by carotenoids. *Accounts of Chemical Research*, 43(8), 1125–1134.
- Porra, R. J., Thompson, W. A., & Kriedemann, P. E. (1989). Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with different solvents: Verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 975(3), 384–394.
- Potijun, S., Yaisamlee, C., Sirikhachornkit, A., & Cheevadhanarak, S. (2021). Pigment production under cold stress in the green microalga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Agriculture*, 11(6), 564.
- Prasad, R., Gupta, S. K., Shabnam, N., Oliveira, C. Y. B., Nema, A. K., Ansari, F. A., & Bux, F. (2021). Role of microalgae in global CO₂ sequestration: Physiological mechanism, recent development, challenges, and future prospective. *Sustainability*, 13(23), 13061.
- Pribil, M., Labs, M., & Leister, D. (2014). Structure and dynamics of thylakoids in land plants. *Journal of Experimental Botany*, 65(8), 1955–1972.
- Pucci, C., Martinelli, C., & Ciofani, G. (2021). Light-activated biomedical applications of chlorophyll derivatives. *Macromolecular Bioscience*, 21(12), 2100181.
- Qiang, X., Wang, L., Niu, J., Gong, X., & Wang, G. (2021). Phycobiliprotein as fluorescent probe and photosensitizer: A systematic review. *International Journal of Biological Macromolecules*, 193, 1910–1917.

- Reinbothe, C., El Bakkouri, M., Buhr, F., Muraki, N., Nomata, J., Kurisu, G., Fujita, Y., & Reinbothe, S. (2010). Chlorophyll biosynthesis: Spotlight on protochlorophyllide reduction. *Trends in Plant Science*, 15(11), 614–624.
- Ren, Y., Deng, J., Huang, J., Wu, Z., Yi, L., Bi, Y., & Chen, F. (2021). Carotenoid production from microalgae: Biosynthesis, salinity responses and novel biotechnologies. *Marine Drugs*, 19(12), 713.
- Ren, Y., Deng, J., Huang, J., Wu, Z., Yi, L., Bi, Y., & Chen, F. (2021). Using green alga *Haematococcus pluvialis* for astaxanthin and lipid co-production: Advances and outlook. *Marine Drugs*, 19(12), 713.
- Ren, Y., Sun, H., Deng, J., Huang, J., & Chen, F. (2021). Carotenoid production from microalgae: Biosynthesis, salinity responses and novel biotechnologies. *Marine Drugs*, 19(12), 713.
- Ruban, A. V. (2016). Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: Mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage. *Plant Physiology*, 170(4), 1903–1916.
- Saddiq, A., Javed, A., Nazir, Y., Naz, S., Ali, S., & Manzoor, M. F. (2024). Algal pigments: Therapeutic potential and food applications. *Food Science & Nutrition*.
- Saini, R. K., & Keum, Y. S. (2018). Carotenoid extraction methods: A review of recent developments. *Food Chemistry*, 240, 90–103.
- Sarada, R., Tripathi, U., & Ravishankar, G. A. (2002). Influence of stress on astaxanthin production in *Haematococcus pluvialis* grown under different culture conditions. *Process Biochemistry*, 37(6), 623–627.
- Sarker, N. K., & Kaparaju, P. (2024). Microalgal bioeconomy: A green economy approach towards achieving sustainable development goals. *Sustainability*, 16(24), 11218.
- Sathasivam, R., Radhakrishnan, R., Hashem, A., & Abd Allah, E. F. (2018). Microalgae metabolites: A rich source for food and medicine. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26(4), 709–722.
- Sathasivam, R., Radhakrishnan, R., Hashem, A., & Abd Allah, E. F. (2018). A review of the biological activities of microalgal carotenoids and their potential use in healthcare and cosmetic industries. *Marine Drugs*, 16(1), 26.
- Schaller-Laudel, S., Latowski, D., Jemiola-Rzemińska, M., Wilhelm, C., Strzałka, K., & Goss, R. (2015). The diadinoxanthin–diatoxanthin cycle induces structural rearrangements in the thylakoid membranes of the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 96, 238–247.

- Scholes, G. D., Fleming, G. R., Olaya-Castro, A., & van Grondelle, R. (2011). Lessons from nature about solar light harvesting. *Nature Chemistry*, 3, 763–774.
- Scholes, G. D., Mirkovic, T., Turner, D. B., Fassioli, F., & Buchleitner, A. (2017). Solar light harvesting by energy transfer: From ecology to coherence. *Chemical Reviews*, 117(2), 4557–4616.
- Serive, B., Nicolau, E., Bérard, J. B., Kaas, R., Pasquet, V., Picot, L., & Cadoret, J. P. (2017). Community analysis of pigment patterns from 37 microalgae strains reveals new carotenoids and porphyrins characteristic of distinct strains and taxonomic groups. *PLOS ONE*, 12(2), e0171872.
- Seth, K., & Wangikar, P. P. (2021). Bioprospecting of fucoxanthin from diatoms: Challenges and perspectives. *Algal Research*, 60, 102475.
- Silva, S. C., Ferreira, I. C. F. R., Dias, M. M., & Barreiro, M. F. (2020). Microalgae-derived pigments: A 10-year bibliometric review and industry and market trend analysis. *Molecules*, 25(15), 3406.
- Simkin, A. J., López-Calcano, P. E., & Raines, C. A. (2022). The role of photosynthesis related pigments in light harvesting, photoprotection and enhancement of photosynthetic yield in planta. *Photosynthesis Research*, 152, 23–42.
- Singh, K. B., Bhatnagar, A., & Das, D. (2022). Therapeutical and nutraceutical roles of cyanobacterial tetrapyrrole compounds. *Frontiers in Microbiology*, 13, 932459.
- Singh, N. K., Sonani, R. R., Rastogi, R. P., & Madamwar, D. (2015). The phycobilisomes: An early requisite for efficient photosynthesis in cyanobacteria. *EXCLI Journal*, 14, 268–289.
- Sirohi, P., Pandey, J. P., & colleagues. (2022). Microalgal carotenoids: Therapeutic application and latest approaches to enhance accumulation. *Antioxidants*, 11(12), 2366.
- Sirohi, P., Pandey, J. P., Gaur, V. K., Gnansounou, E., Sindhu, R., & Binod, P. (2022). Microalgal carotenoids: Therapeutic application and latest approaches to enhance their production. *Biomolecules*, 12(12), 1875.
- Solymosi, K., & Mysliwa-Kurdziel, B. (2017). Chlorophylls and their derivatives used in food industry and medicine. *Mini-Reviews in Medicinal Chemistry*, 17(13), 1194–1222.
- Son, M., Pinnola, A., Gordon, S. C., Bassi, R., & Schlau-Cohen, G. S. (2020). Observation of dissipative chlorophyll-to-carotenoid energy transfer in light-harvesting complex II. *Nature Communications*, 11, 1295.

- Stadnichuk, I. N., Tropin, I. V., & Sidler, W. A. (2023). Phycobilisomes and phycobiliproteins in the pigment apparatus of oxygenic photosynthetics: From cyanobacteria to algae. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(3), 2290.
- Stra, A., Vallone, L., & Tibiletti, T. (2023). Carotenoid metabolism: New insights and synthetic approaches. *Plants*, 12(3), 590.
- Sun, D., Liu, Y., Chen, F., & colleagues. (2024). The structure, functions and potential medicinal effects of chlorophylls derived from microalgae. *Marine Drugs*, 22(2), 65.
- Sun, D., Wang, Y., Chen, X., & Liu, J. (2024). The structure, functions and potential medicinal effects of microalgal chlorophylls. *Marine Drugs*, 22(2), 84.
- Sun, T., Yuan, H., Cao, H., Yazdani, M., Tadmor, Y., & Li, L. (2022). Carotenoid metabolism in plants: The role of plastids. *Molecular Plant*, 11(1), 58–74.
- Sun, H., Wang, Y., He, Y., Liu, B., Mou, H., Chen, F., & Yang, S. (2023). Microalgae-derived pigments for the food industry. *Marine Drugs*, 21(2), 82.
- Takaichi, S. (2011). Carotenoids in algae: Distributions, biosyntheses and functions. *Marine Drugs*, 9(6), 1101–1118.
- Takaichi, S. (2025). Distribution, biosynthesis, and function of carotenoids in algae. *Marine Drugs*, 23(2), 62.
- Tamiaki, H. (2025). Chlorophyll pigments and their synthetic analogs. *Plant and Cell Physiology*, 66(2), 153–167.
- Tandeau de Marsac, N. (2003). Phycobiliproteins and phycobilisomes: The early observations. *Photosynthesis Research*, 76, 193–205.
- Telussa I, Nurachman, Z., Rusnadi. (2019). Dynamics of β -carotene and fucoxanthin of tropical marine *Navicula* sp. as a response to light stress conditions. *Algal Research*, 41, 101530
- Telussa, I., Fransina, E G., Lilipaly, E R M A P., Efruan, A M I E. (2022). Effect of Photosynthetic Pigment Composition of Tropical Marine Microalgae from Ambon Bay *Navicula* sp. TAD on Dye-Sensitized Solar Cell Efficiency. *Science and Technology Indonesia*, 7, 486-491
- Tounsi, L., Hentati, F., Ben Hlima, H., Barkallah, M., Smaoui, S., Fendri, I., Michaud, P., Abdelkafi, S., & Pierre, G. (2023). Microalgae: A promising source of bioactive phycobiliproteins. *Marine Drugs*, 21(8), 440.
- Tréguer, P., Bowler, C., Moriceau, B., Dutkiewicz, S., Gehlen, M., Aumont, O., Bittner, L., Dugdale, R., Finkel, Z., Iudicone, D., Jahn, O., Guidi, L., Lasbleiz, M., Leblanc, K., Levy, M., & Pondaven, P. (2018). Influence of

- diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nature Geoscience*, 11, 27–37.
- Truong, T. Q., Park, Y. J., Koo, S. Y., Choi, J. H., Enkhbayar, A., Song, D. G., & Kim, S. M. (2023). Interdependence of fucoxanthin biosynthesis and fucoxanthin-chlorophyll a/c binding proteins in *Phaeodactylum tricornutum* under different light intensities. *Journal of Applied Phycology*, 35, 25–42.
- Tzima, S., Georgiopoulou, I., Louli, V., & Magoulas, K. (2023). Recent advances in supercritical CO₂ extraction of pigments, lipids and bioactive compounds from microalgae. *Molecules*, 28(3), 1410.
- Wang, J. S., Sun, J. Y., Song, Y. X., Xu, Y. Y., Pan, X. X., Sun, Y. Q., & Li, D. Q. (2013). A label-free microfluidic biosensor for activity detection of single microalgae cells based on chlorophyll fluorescence. *Sensors*, 13(12), 16075–16089.
- Ware, M. A., Giovagnetti, V., Ruban, A. V., & Büchel, C. (2024). Identifying the gene responsible for *non-photochemical quenching* relaxation in diatoms. *The Plant Journal*, 120(6), 1946–1962.
- Wietrzynski, W., Schaffer, M., Tegunov, D., Albert, S., Kanazawa, A., Plitzko, J. M., Baumeister, W., & Engel, B. D. (2025). Molecular architecture of thylakoid membranes within intact chloroplasts. *eLife*, 14, e105496.
- Wolf, L., Cummings, T. F., Müller, K., Reppke, M., Volkmar, M., Weuster-Botz, D., & Krull, R. (2021). Production of β -carotene with *Dunaliella salina* CCAP19/18 at laboratory scale. *Engineering in Life Sciences*, 21(3–4), 115–125.
- Wright, S. W., Jeffrey, S. W., Mantoura, R. F. C., Llewellyn, C. A., Bjørnland, T., Repeta, D., & Welschmeyer, N. (1991). Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 77, 183–196.
- Xi, Y., Chen, K., Dai, W., Ma, C., Zhang, J., & Wang, Y. (2021). ROS induce β -carotene biosynthesis caused by changes of photosynthesis efficiency and energy metabolism in *Dunaliella salina*. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 8, 613768.
- Yaakob, M. A., Mohamed, R. M. S. R., Al-Gheethi, A., Aswathnarayana Gokare, R., & Ambati, R. R. (2021). Influence of nitrogen and phosphorus on microalgal growth, biomass, lipid, and fatty acid production: An overview. *Cells*, 10(2), 393.
- Yang, R., & Wei, D. (2020). Improving fucoxanthin production in mixotrophic culture of marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* by LED light shift and nitrogen supplementation. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 8, 820.

- Yang, S., Zhang, L., Wang, S., & Li, Y. (2025). Astaxanthin from *Haematococcus pluvialis* and *Chromochloris zofingiensis*: Biosynthesis, regulation, and biotechnological production. *Marine Drugs*, 23(10), 429.
- Yao, R., Fu, W., Du, M., Chen, Z. X., Lei, A. P., & Wang, J. X. (2022). Carotenoids biosynthesis, accumulation, and applications of a model microalga *Euglena gracilis*. *Marine Drugs*, 20(8), 496.
- Yao, R., Heinrich, M., & Zhang, X. (2022). Carotenoids biosynthesis, accumulation, and applications of microalgae. *Biology*, 11(8), 1170.
- Yin, L., Bauer, C. E., & Vavilin, D. (2013). Controlling the delicate balance of tetrapyrrole biosynthesis. *Frontiers in Plant Science*, 4, 377.
- Zhang, H., Tang, Y., Zhang, Y., Zhang, S., Qu, J., Wang, X., Kong, R., Han, C., & Liu, Z. (2015). Fucoxanthin: A promising medicinal and nutritional ingredient. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2015, 723515.
- Zhang, J., Ma, J., Liu, D., Qin, S., Sun, S., Zhao, J., & Sui, S. F. (2017). Structure of phycobilisome from the red alga *Griffithsia pacifica*. *Nature*, 551, 57–63.
- Zhang, Z., Han, T., Sui, J., & Wang, H. (2022). Cryptochrome-mediated blue-light signal contributes to carotenoids biosynthesis in microalgae. *Frontiers in Microbiology*, 13, 1083387.
- Zhao, K. H., Su, P., Li, J., Tu, J. M., Zhou, M., Bubenzer, C., & Scheer, H. (2006). Chromophore attachment to phycobiliprotein β -subunits: Phycocyanobilin:cysteine- β 84 phycobiliprotein lyase activity of CpeS-like protein from *Anabaena* sp. PCC7120. *Journal of Biological Chemistry*, 281(13), 8573–8581.
- Zhao, X., Chen, T., Feng, B., Zhang, C., Peng, S., Zhang, X., Fu, G., & Tao, L. (2017). *Non-photochemical quenching* plays a key role in light acclimation of rice plants differing in leaf color. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1968.
- Zheng, L., Zheng, Z., Li, X., Wang, G., Zhang, K., Wei, P., & otros. (2021). Structural insight into the mechanism of energy transfer in cyanobacterial phycobilisomes. *Nature Communications*, 12, 5497.
- Zheng, L., Zhou, M., Li, Y., Sun, Y., & Sui, S. F. (2023). Cryo-EM and femtosecond spectroscopic studies provide insights into energy transfer of CpcL-phycobilisomes. *Nature Communications*, 14, 4048.
- Zheng, Z., Li, X., & Sui, S. F. (2021). Structure of phycobilisomes. *Annual Review of Biophysics*, 50, 53–72.

- Zhou, W., Ding, W. L., Zeng, X. L., Dong, L. L., Zhao, B., Zhou, M., Scheer, H., Zhao, K. H., & Yang, X. (2014). Structure and mechanism of the phycobiliprotein lyase CpcT. *Journal of Biological Chemistry*, 289(38), 26677–26689.
- Zhu, W., Zhang, Y., Sinkeldam, R. W., & Lindsey, J. S. (2018). Comparison between porphin, chlorin and bacteriochlorin chromophores. *Dyes and Pigments*, 149, 355–362.
- Zhukov, A., Tikhonov, A. N., & Verkhovsky, M. I. (2025). The photosynthetic complexes of thylakoid membranes: Structure, function, and regulation. *International Journal of Molecular Sciences*, 26(20), 9869.

PROFIL PENULIS

Dr. Ivonne Telussa, S.Si., M.Si.



Penulis adalah seorang akademisi dan peneliti dalam bidang ilmu Kimia. Penulis menyelesaikan pendidikan sarjana (S.Si.) di Universitas Pattimura dan magister (M.Si.) di Institut Teknologi Bandung pada bidang kimia, kemudian melanjutkan studi doktoral (Dr.) yang memperkuat kompetensinya dalam biokimia dan kimia terapan di Institut Teknologi Bandung. Sejak awal karier akademiknya, beliau menaruh perhatian besar pada penelitian mikroalga, khususnya ekologi dan pemanfaatannya di perairan Maluku, termasuk Teluk Ambon. Sebagai dosen Fakultas Sains dan Teknologi Universitas Pattimura, Penulis aktif mengembangkan riset mengenai keanekaragaman mikroalga dan potensi aplikasinya, mulai dari peran ekologis dalam menjaga keseimbangan ekosistem laut hingga pemanfaatan sebagai sumber energi terbarukan berbasis biofuel. Dedikasi penulis tercermin dalam berbagai publikasi ilmiah, seminar, serta kegiatan pengabdian kepada masyarakat yang berupaya menjembatani ilmu pengetahuan dengan kebutuhan lokal.

Nurani Hasanela, S.Si., M.Si.



Penulis adalah seorang akademisi dan peneliti dalam bidang ilmu Kimia. Saat ini, beliau bertugas sebagai dosen tetap di Program Studi Kimia Universitas Pattimura Ambon. Pada tahun 2016 Penulis berhasil menyelesaikan program Magister di Institut Teknologi Bandung, melalui program beasiswa Pra S2. Selain kegiatan mengajarnya, penulis juga terlibat aktif dalam pengelolaan sejumlah jurnal ilmiah, antara lain jurnal penelitian Indonesian *Journal of Chemical Research* dan Jurnal pengabdian *Innovation for Community Service Journal*. Jurnal-jurnal tersebut merupakan wadah untuk diskusi akademik dalam bidang kimia. Di luar kegiatan akademik formal, penulis dikenal karena komitmennya yang besar dalam membina mahasiswa. Penulis secara aktif membimbing mahasiswa dalam penulisan artikel ilmiah. Keterampilan dan dedikasinya dalam pembinaan ini telah membuahkan hasil yang luar biasa, di mana banyak mahasiswa S1 di bawah bimbingannya berhasil menerbitkan tugas mata kuliah mereka menjadi artikel-artikel berkualitas yang diterbitkan di jurnal-jurnal bereputasi. Kesuksesan ini tidak hanya menunjukkan keahlian penulis sebagai pendidik tetapi juga komitmennya dalam meningkatkan standar akademis dan penelitian di Indonesia.

PIGMENT FOTOSINTESIS MIKROALGA

Buku ini menyajikan landasan ilmiah yang komprehensif mengenai pigmen fotosintesis mikroalga, mulai dari struktur molekul, jalur biosintesis, hingga strategi produksi dan pemanfaatannya. Mikroalga dikenal sebagai produsen primer dalam ekosistem perairan, sekaligus sumber pigmen alami yang bernilai tinggi. Pigmen seperti klorofil, karotenoid, dan fikobiliprotein tidak hanya berperan dalam proses fotosintesis, tetapi juga memiliki aplikasi luas di industri pangan, kosmetik, farmasi, dan material berkelanjutan. Tantangan utama yang dibahas meliputi produktivitas, stabilitas, keamanan, serta kelayakan ekonomi dalam skala industri. Dengan dukungan bioteknologi modern, rekayasa metabolik, teknik ekstraksi ramah lingkungan, dan formulasi inovatif, pigmen mikroalga berpotensi menjadi komoditas hayati strategis di masa depan. Buku ini ditujukan bagi mahasiswa, peneliti, dan praktisi yang ingin memahami serta mengembangkan pemanfaatan mikroalga sebagai solusi ilmiah dan aplikatif dalam mendukung transisi menuju bioekonomi berkelanjutan.

 www.penerbitwidina.com
 @penerbitwidina
 penerbit widina
 penerbitwidina@gmail.com
 widina store
 widina bookstore

Layanan Pembaca & Penerbitan Buku
0815-7000-699



SCANME

Ilmu Alam

ISBN 978-634-317-271-0



9 786343 172710