

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2017, 27(3): 337–356

doi: 10.15407/alg27.03.337

АМИН-УЛЬ МАННАН М.^{1,2}, ДИПАННИТА ХАЗРА¹, АРУН КАРНВАЛ¹,
ДИБАН ЧАКРАВARTИ КАННАН²

¹Школа биоинженерии и биологических наук,

Профессиональный университет Пхагвара, Пенджаб 144411, Индия

²Отделение биотехнологии и управления биоресурсами, TERI, Индия Хабитат-центр,

Лодхи-роуд, Нью-Дели 110003, Индия

mohammad.20597@lpu.co.in, maminulmannan@gmail.com

ВОДОРОСЛИ КАК ИСТОЧНИК СЫРЬЯ ДЛЯ ПРОИЗВОДСТВА БИОТОПЛИВА

Рассматривается производство биотоплива третьего и четвертого поколений, основанное на использовании водорослей в качестве сырья. За последние десятилетия численность населения Земли резко возросла, приблизив окончание эры потребления ресурсов ископаемого топлива. Возобновляемая энергия – это альтернатива и решение проблемы растущей потребности в энергоносителях. Среди всех возобновляемых источников энергии наиболее перспективными, по-видимому, являются биоэтанол и биодизель. Материалом для производства биотоплива могут быть различные растительные ресурсы, включающие маслосодержащие и технические культуры, а также водоросли. Помимо биоэтанола и биодизеля водоросли можно использовать для производства биоактивных вторичных метаболитов, нутрицевтиков и фармацевтических продуктов. Они могут служить также источником для получения биотоплива. Однако чтобы это производство было экономически выгодным, необходимо применять оптимизированные методы культивирования, переработки биомассы и экстракции масел. Обсуждаются геномные стратегии улучшения фотосинтетической способности и скорости фотосинтеза у штаммов водорослей.

Ключевые слова: биоэтанол, биотопливо, водоросли, возобновляемая энергия

Введение

Потребление энергии увеличивается с ростом численности населения Земли. Существующие глобальные потребности в энергоносителях удовлетворяются за счет невозобновляемых ресурсов ископаемого топлива, запасы которого ограничены и, к тому же, являются причиной экологических проблем, в т. ч. образования парниковых газов. Сырая нефть и бензин в ближайшие десятилетия могут и вовсе исчезнуть.

Поэтому были предприняты меры по поиску альтернативных возобновляемых источников энергии. Среди имеющихся природных ресурсов биотопливо, особенно этанол и биодизель, в перспективе могут стать

© Амин-Уль Маннан М., Дипаннита Хазра, Арун Карнвал,

Дибан Чакраварти Каннан, 2017

эффективным и устойчивым источником энергии. В настоящее время для производства биотоплива используют преимущественно сельскохозяйственные сахаросодержащие культуры, однако существует дилемма, связанная с необходимостью расширять посевные площади для увеличения производства продуктов питания. Это не позволяет наращивать площади и объемы технических культур, используемых для производства топлива, что ставит под угрозу их долгосрочное использование. Поэтому водоросли считаются лучшим вариантом, так как для их культивирования не требуются пахотные земли и они могут интенсивно расти в самых разных местах – от пустыни до водоемов. Благодаря высокому содержанию углеводов в клеточной стенке водорослей и цитоплазме, богатой крахмалом, биомасса водорослей является идеальным исходным материалом для производства биоэтанола. В зависимости от используемого сырья различают биотопливо первого, второго и третьего поколения (см. рисунок). Из генетически модифицированных штаммов получают биотопливо четвертого поколения.

Статья посвящена анализу публикаций по исследованию водорослей для получения сырья третьего и четвертого поколений, поскольку именно оно считается одним из лучших альтернативных источников для производства биотоплива.

Производство биоэтанола с использованием растительного сырья

Биотопливо первого поколения получают из сахаросодержащих культур, например кукурузы и сахарного тростника. Эти культуры в основном состоят из крахмала, который сначала превращают в более простые сахара или декстрины с помощью процесса ферментации. Другие сложные сахара превращают в простые путем осахаривания и ферментируют до этанола. Этанол отделяют дистилляцией с последующим обезвоживанием. Увеличение спроса на продовольствие и высокая стоимость такого производства препятствуют его коммерциализации (Rathmann et al., 2010). Поэтому биотопливо второго поколения стали вырабатывать из отходов пищевой промышленности и непищевых растительных культур, среди которых мискантус, свитчграс, ива и др. (Naik et al., 2010). Их биомасса состоит из лигнина, гемицеллюлозы и целлюлозных полимеров. Лигнин образует внешний покрывающий слой, который является защитным барьером, за ним следуют гемицеллюлоза и целлюлоза. Эти полимеры сначала обрабатывают химическим или ферментативным способом, превращая в ферментируемые сахара, а затем – в биоэтанол, используя дрожжи или микроорганизмы (Szczo drak, Fiedurek, 1996; Stöcker, 2008). Пилотный завод по производству биотоплива второго поколения уже коммерциализирован. Одной из проблем, затрудняющих процесс коммерциализации установок для производства этанола второго поколения, является необходимость вывода земли из сельскохозяйственного обращения, поскольку для этого требуются участки большой площади. Кроме того,

при переработке лигноцеллюлозных соединений необходимо предпринять комплекс мер по уменьшению выброса вредных газов в окружающую среду (Tilman et al., 2006; Searchinger et al., 2008). Поэтому возникла необходимость в биотопливе третьего поколения, где в качестве источника биомассы для его производства используются водоросли.

Биоэтанол из водорослей

Биомасса водорослей является одним из наиболее перспективных источников для производства биотоплива, такого как биоэтанол, биодизель и т. д. При этом потенциальными источниками биомассы для производства биотоплива могут быть как микро-, так и макроводоросли. Эвкариотические водоросли могут произрастать как в водных, так и в наземных условиях (Mata et al., 2010), используя солнечный свет, углерод и питательные вещества для образования крахмала, липидов или белков (John et al., 2011). Биомасса водорослей считается лучшим источником сырья для получения биотоплива, поскольку она имеет высокое содержание энергии, нарастает быстрее, потребляет большое количество углекислого газа (Vehera et al., 2008; Chisti, 2008; Narun et al., 2014; Choudri, Waawain, 2015). Микроводоросли способны производить биомассу, богатую крахмалом, который служит субстратом для биоэтанола. Процесс предварительной обработки биомассы водорослей проще, чем лигноцеллюлозного сырья, поскольку клетки водорослей не имеют внешнего барьерного лигнина (Narun et al., 2011; John et al., 2011). В последнее время исследование биомассы водорослей привлекает внимание многих ученых (Chisti, 2007; Chen et al., 2011). Водоросли могут содержать до 50% углеводов (Dragone et al., 2011; Kim et al., 2014). Многие их виды являются перспективными для производства биоэтанола (Yoon et al., 2012; Enquist-Newman et al., 2014; Kim et al., 2014; Lee et al., 2015).

Биореакторы и система прудов для выращивания водорослей

Водоросли могут быть хорошим источником биомассы для производства биотоплива, но этот процесс должен быть экономически выгодным. Одним из экономически эффективных методов получения быстрого прироста биомассы водорослей является использование сточных вод коммунальных, сельскохозяйственных и промышленных предприятий. Одним из важных факторов, от которых зависит интенсивность роста водорослей, является тип биореакторной системы, используемой для их промышленного культивирования (Chen et al., 2011). Например, открытые пруды – достаточно дешевая и экономически выгодная система. Они обеспечивают хорошую световую эффективность для роста клеток, однако требуют большего пространства и подвержены загрязнению. Закрытые биореакторы защищают культуру от загрязнения, но они дороже, в них существует также проблема ограниченной освещенности, что влияет на эффективность фотосинтеза (Pittman et al., 2011). Недавно мы

разработали биореактор с использованием местных ресурсов (неопубл. данные). Для повышения светоотдачи был разработан вращающийся вертикальный биореактор вала (Chen et al., 2011; Dassey, Theegala, 2013). Продолжаются исследования, направленные на повышение эффективности и уменьшение затрат при создании биореактора для выращивания водорослей.

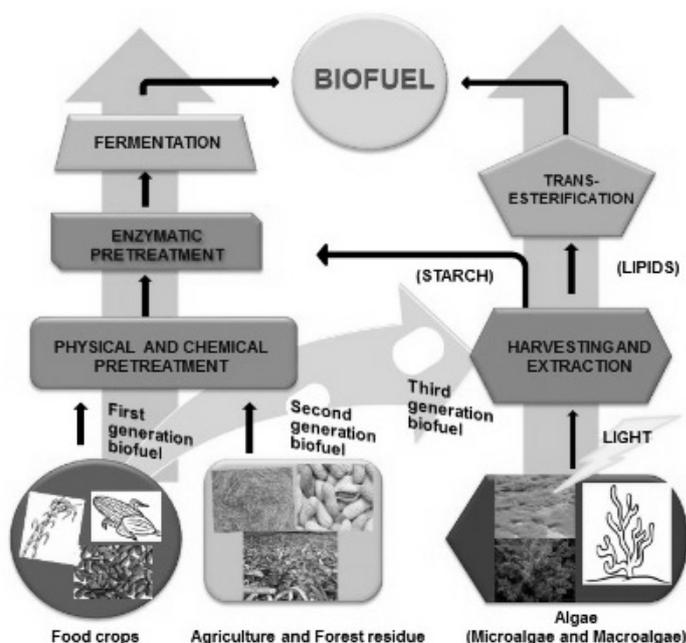
Другим важным фактором, препятствующим использованию водорослей как источника сырья для производства биотоплива, является способ их переработки. В настоящее время есть большая потребность в экологичной, экономически эффективной и устойчивой технологии использования биомассы водорослей. Сообщений на эту тему немного, в основном в них описаны методы использования дрожжей для получения биоэтанола из биомассы водорослей. Некоторые виды водорослей, например *Chlorella vulgaris*, *Chlamydomonas pyrenoidosa* и *Dunaliella salina*, могут быть использованы для ферментации благодаря высокому содержанию крахмала в их клетках. Недавно мы оптимизировали условия выращивания и параметры процесса этанольной ферментации биомассы водорослей с применением дрожжей (неопубл. данные).

БИОТОПЛИВО ИЗ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Биоэтанол из микроводорослей

Исследовали многоклеточные морские водоросли из отделов *Rhodophyta*, *Chlorophyta* и *Phaeophyta*. Хотя в их клетках содержание углеводов, жиров и белков ниже, чем у микроводорослей, они также являются потенциальным источником сырья для производства биотоплива. Так, морскую водоросль *Laminaria* spp. подвергали ферментативному гидролизу и сравнивали выход биоэтанола с данными предыдущих исследований. Установлено, что при стабильных pH и температуре наблюдается более высокий выход этанола (Adams et al., 2009). Бурую водоросль *Sargassum* spp. предварительно обрабатывали серной кислотой (3,5–4,5%) с последующим ферментативным гидролизом и ферментацией, что на 89% превышало теоретический выход этанола (Bogines, de Leon, 2013). Красную водоросль *Gracilaria lemaneiformis* использовали в качестве источника биомассы, которую осаждали при помощи серной кислоты (0,9 N), после чего 80% сахаров, полученных в результате сахарификации, превращались в биоэтанол. Этот биоэтанол использовали для производства бензина E10, который затем был успешно применен для работы автомобиля (Meinita et al., 2011; Khambhaty et al., 2012).

Гидролиз с гетерогенным катализом до ферментации оказался одним из возможных способов производства биоэтанола. Биомассу морской красной водоросли *Euchema cottonii* гидролизировали с использованием Amberlyst (TM)-15 и последующей ферментацией, выход этанола 0,33 вес/объем с 65%-ным КПД (Tan et al., 2013).



Сырье для производства биотоплива разных поколений и процессы его обработки. Биотопливо первого поколения получают из сахаристых пищевых культур (кукуруза, рис, сахарный тростник и т. д.). Биотопливо второго поколения вырабатывают из отходов пищевой промышленности и непищевых растительных культур (тополь, ива, свитчграсс и др.). Биомассу, полученную из сельскохозяйственных культур, предварительно обрабатывают физическими и химическими методами, а также такими ферментами, как амилаза или глюкоамилаза, для получения простых сахаров. Эти сахара могут быть легко ферментированы в биоэтанол с использованием микроорганизмов, а именно *Saccharomyces cerevisiae* или бактерий, например *Zyotomonas mobilis*. Третье поколение биотопливных культур состоит из микро- и макроводорослей. Морские водоросли собирают и предварительно обрабатывают ферментативными методами для получения биоэтанола из содержащегося в них крахмала с использованием микроорганизмов, тогда как их масла трансэтерифицируют с получением биодизеля

Биоэтанол из микроводорослей

Для получения биоэтанола могут быть использованы как автотрофные, так и гетеротрофные микроводоросли. Автотрофным микроводорослям необходим солнечный свет и углекислый газ для производства крахмала / целлюлозы. Благодаря отсутствию лигнина в клеточной стенке эти полимеры могут быть легко превращены в этанол. Для этого целлюлозу / крахмал подвергают предварительной обработке (используя химический или ферментативный гидролиз, чтобы получить меньшие субъединицы), которые затем превращают в этанол. Многочисленные наблюдения показали, что выход этанола из биомассы водорослей является экономически более выгодным, чем получаемый из

биомассы второго поколения. Штаммы *Chlamydomonas reinhardtii* UTEV2247 и Sak-1 показали максимальную концентрацию этанола 1% (мас./мас.) (Hirano et al., 1997). Микроводоросли подвергали предварительной обработке серной кислотой различных концентраций. Было обнаружено, что концентрация этанола составляет 7,2 г/л при предварительной обработке биомассы 1%-ной серной кислотой при 140 °С в течение 30 мин и 10 г/л при обработке 3%-ной серной кислотой при 160 °С в течение 15 мин (Harun, Danquah, 2011). Богатый углеводами штамм *Chlorella vulgaris* FSP-E был источником биомассы для производства биоэтанола. Теоретический выход глюкозы после ферментативного гидролиза составил 90%, теоретический выход этанола, полученного после отдельного процесса гидролиза и ферментации (SHF) и одновременного осахаривания и ферментации (SSF), составил 79 и 92,3% соответственно. Кислотный гидролиз биомассы с последующим процессом SHF составил 93,6 и 87,6% глюкозы и этанола соответственно (Ho et al., 2013). Клетки микроводоросли *Chlorococcum infusionum* предварительно обрабатывали щелочью, что оказалось довольно перспективным методом. Выход глюкозы и максимальный выход этанола, полученные после предварительной обработки и ферментации, составляли, соответственно, 0,35 и 0,26 г/г биомассы водорослей (Harun et al., 2011). Исследование возможности использования штаммов морских микроводорослей для получения биотоплива показало, что самое высокое содержание крахмала имеет штамм *C. vulgaris* (AM C-534) (около 65% конверсии этанола после осахаривания и ферментации).

Биодизель из водорослей

Биодизель также является одним из потенциальных возобновляемых типов топлива, интерес к которому постоянно растет. Предполагается, что он сможет заменить получаемый из нефти бензин, необходимый для работы транспортных средств, и уменьшить зависимость от ископаемого топлива, не нарушая производственную цепочку (Chisti, 2008). В качестве сырья для производства биодизеля используют масла, содержащиеся в биомассе микро- и макроводорослей. Для того, чтобы обеспечить хороший выход конечного продукта, необходим высокий уровень липидов, поэтому усилия исследователей направлены на повышение их содержания в биомассе (Rios et al., 2013). Многие микроводоросли были изучены с точки зрения качества и количества масел, аккумулируемых их клетками. Показано, что *Neochloris oleabundans* и *Nannochloropsis* spp. имеют высокое содержание масел, что делает их биомассу перспективным сырьем для производства биодизеля (Gouveia, Oliveira, 2009). Важную роль в содержании липидов в биомассе играет уровень азота. Богатую маслами микроводоросль *N. oleabundans*, подвергали воздействию нитрата натрия в различных концентрациях. Самое высокое содержание масел в клетках было получено при концентрации 3 мМ, а самый высокий выход биомассы –

при концентрации 10 мМ нитрата натрия (Ilman et al., 2000; Bigogno et al., 2002; Li et al., 2008). Было проведено исследование для сравнения результатов термохимического сжижения и использования сверхкритического диоксида углерода для производства биодизеля. Затем сопоставляли количество масел, извлеченных из обработанной указанными методами биомассы, по качественному составу и количественному выходу (Aresta et al., 2005). Штаммы *Oedogonium* spp. и *Spirogyra* spp. сравнивали с точки зрения их продуктивности в качестве сырья для производства биодизеля. Лучшим источником сырья была биомасса *Oedogonium* spp. (Hossain et al., 2008).

Водоросли, кроме того, являются исходным материалом для других ценных продуктов биотехнологии. Их используют для производства антибиотиков и фармакологически активных соединений, среди которых противомикробные и противогрибковые вещества, терапевтические белки и т. д. (Borowitzka, 1995; Selivanova et al., 2014). Самые сильные антибактериальные и антигрибковые свойства имеют *Asparagopsis taxiformis* и *Cytosolia barbata* (González et al., 2001). *Chlorella* обладает самой высокой антиоксидантной активностью и фенольным содержанием, поэтому считается противомикробным средством и биологическим антиоксидантом (Sung et al., 2015). Микроводоросли стали потенциальным источником для производства биологически активных комплексных соединений, которые невозможно было получить при помощи химических процессов (Armstrong et al., 1991). Водоросли могут также использоваться в качестве биоудобрений, поскольку они способны фиксировать атмосферный азот в почве (Vessey, 2003). Они также используются в косметологии, так как содержат белки, витамины, антиоксиданты и т. д. Водоросли давно используют для борьбы с загрязнением окружающей среды, очистки сточных вод, а также для сокращения выбросов углекислого газа.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕННОЙ ИНЖЕНЕРИИ ДЛЯ УЛУЧШЕНИЯ ШТАММОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Геномика и протеомика

В поиске возобновляемых источников энергии водоросли являются одним из главных приоритетов. Были проведены исследования для определения эффективности производства их биомассы. Несмотря на то, что водоросли признаны биотопливом третьего поколения, их коммерческое производство пока ограничено. Существующие технологии выращивания микроводорослей и методы переработки их биомассы громоздки и зачастую практически трудно реализуемы. Генная инженерия является одним из направлений, способных помочь в увеличении объемов производства биотоплива из водорослей. В последние годы особенно возрос интерес к генной инженерии микроводорослей. Подробный обзор различных стратегий усовершенствования штаммов описан в работе Gimpel et al. (2013). Были

созданы различные базы данных, содержащие информацию об экспрессированных тег последовательностях ядерного, митохондриального и хлоропластного геномов (Radakovits et al., 2010; Guiry, Guiry, 2017). Благодаря проекту по секвенированию генома ядерный геном многих микроводорослей уже доступен, другие находятся в процессе изучения. Исследования в области генной инженерии, направленные на улучшение продукционных характеристик водорослевых штаммов, помимо ядерного генома используют пластидный и митохондриальный геномы. У многих водорослей наблюдается стабильная и кратковременная трансгенная экспрессия ядерного или пластидного генома. Эффективность трансформации различна у разных видов, поэтому следует тщательно подбирать метод трансформации, так как он видоспецифичен (Casas-Mollano et al., 2008; Marin, Melkonian, 2010; Moya et al., 2015). Для усовершенствования штаммов микроводорослей были разработаны различные стратегии мутагенеза с использованием физических (ультрафиолетовое, гамма- и рентгеновское излучения) и химических мутагенов (Fu et al., 2016). Генетические трансформанты выделяют с помощью селективных маркеров, таких, например, как зеленые флуоресцентные белки (GFP), или биологических маркеров. Применение антибиотиков в качестве селективного маркера довольно ограничено, потому, что большинство микроводорослей устойчивы к их действию. Особый интерес с точки зрения увеличения накопления липидов в биомассе представляет сверхэкспрессия генов, участвующих в процессе биосинтеза липидов. Сверхэкспрессия глицерин-3-фосфатдегидрогеназы в семенах *Brasica napus* приводила к увеличению содержания липидов. Показано, что ферменты, участвующие в сборке триацилглицерина, необходимы для производства клеточных липидов, и поэтому могут быть использованы для увеличения содержания масла в биомассе водорослей (Vigeolas et al., 2007). Блокирование метаболических путей, вовлеченных в процесс аккумуляции энергии, также дало положительный результат в виде увеличения содержания липидов в клетках, что было успешно проверено на штаммах *Chlamydomonas reinhardtii* (Posewitz et al., 2004, 2005). Исследования также показали, что свойства биодизеля, получаемого из биомассы водорослей, определяются длиной цепей жирных кислот и степенью их ненасыщенности (Cohen et al., 2005; Aucoin et al., 2016).

Углеводы также используются в качестве исходного сырья, которое после обработки может быть преобразовано в различные виды биотоплива (например, биоэтанол и биобутанол), а также использованы для получения водорода и т.п. Но так как механизм катаболизма углеводов в клетках зеленых водорослей пока неизвестен, никаких существенных исследований в этой области проведено не было.

Фотосинтетическая активность

Процесс получения биотоплива из водорослей зависит от накопленной биомассы и эффективности метаболического пути в

клетках. На накопление биомассы влияют различные факторы: температура, pH, интенсивность света и т. п. Биологи и генетики уделяют большое внимание ферменту рибулозобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа (рубиско), играющему важную роль в основном механизме поступления неорганического углерода в биологический круговорот. Было высказано предположение, что именно он является основным узким местом при фиксации углерода в цикле Кальвина в условиях высокой освещенности, высокой температуры и обогащенной CO₂ среды в системах промышленных прудов для культивирования водорослей (Scott et al., 2010; Goma et al., 2016). Интенсивность света – еще один фактор, имеющий очень важное значение для скорости роста водорослей. Если интенсивность света подобрана неудачно, может произойти фотоингибирование, что приводит к уменьшению скорости роста клеток из-за избыточной освещенности. Нефотохимическое тушение (NPQ) – явление рассеивания фракции поглощенного света в виде тепла. Фотосинтезирующие клетки используют его, чтобы избежать окислительного повреждения и фотоингибирования в условиях переизбытка света (Gimpel et al., 2013). Уменьшение размера светособирающих антенн способствует повышению эффективности преобразования световой энергии и производства биомассы (Melis, 2009; Melis et al., 2009). Высокая интенсивность света способствует большому накоплению липидов и снижению содержания белка в клетках *Dunaliella tertiolecta*. Этот эффект наблюдали также в клетках других видов водорослей (Morris et al., 1974; Cuhel et al., 1984).

С другой стороны, в клетках *Nannochloropsis* spp. при низкой интенсивности света отмечен высокий уровень липидов и аккумуляция эйкозапентаеновой кислоты в больших количествах (Sukerik et al., 1989). У *Dunaliella viridis* при отсутствии света происходит большое накопление липидов на фоне снижения уровня триглицеридов, жирных кислот, спиртов и стероидов (Renaud et al., 1991; Smith et al., 1993). Интенсивность накопления биомассы зависит не только от освещенности, на скорость роста культур микроорганизмов влияют также pH, температура, концентрация солей в среде и другие внешние факторы. Были изучены некоторые гены, устойчивые к этим стрессовым условиям.

Показано, что интенсивность света и длина волны также влияют на рост и продукционные свойства биомассы. Так, синий и красный свет влияют на большую часть метаболического пути, что приводит к продуцированию полисахаридов и увеличению роста клеток (Emerson, Lewis, 1943; Borodin, 2008).

Условия, лимитирующие рост: N, S и P

Известно, что на клеточный метаболизм в период фазы роста культуры водорослей влияет количество питательных веществ в среде и ее соленость, температура и интенсивность света (Roessler, 1996). Азот и фосфор являются макроэлементами для водорослей. Они участвуют в

различных процессах, обеспечивающих их нормальный рост и развитие. Неминеральные питательные вещества, такие как углерод, водород и кислород, также играют важную роль в клеточном метаболизме. Дефицит этих питательных веществ нарушает метаболические пути, перестраивая выработку биологически ценных веществ (Juneja et al., 2013). Клетки водорослей в условиях дефицита азота показывали повышенное накопление липидов (Xin et al., 2010) и триацилглицеридов (Lynn et al., 2000; Takagi et al., 2000), а также снижение содержания белков (Heraud et al., 2005; Juneja et al., 2013). Азот-дефицитные условия также изменяют ферментный баланс клетки, что приводит к изменению метаболического пути к синтезу липидов, что, в свою очередь, уменьшает синтез хлорофилла. В результате повышается содержание каротиноидов в клетках (Round, 1984). В условиях недостатка фосфора снижается фиксация двуокиси углерода (Barsanti, Gualtieri, 2005).

В клетках *Chlamydomonas reinhardtii* с уменьшением содержания фосфора в среде снижается содержание основного гликолипида клеточного роста, необходимого для поддержания комплексов фотосистем и вовлеченных в этот процесс белков (Xin et al., 2010). Как и в случае с азотом, дефицит фосфора в среде способствует увеличению накопления масел в клетках водорослей. При уменьшении концентрации фосфора с 2,0 до 0,1 мг/л накопление масел в клетках *Scenedesmus* spp. возрастало приблизительно на 20% (Xin et al., 2010). Дефицит фосфора в среде также вызывал уменьшение содержания белков и увеличение содержания углеводов в клетках водорослей (Healey, Hendzel, 1979; Kilham et al., 1997). Дефицит микроэлементов, необходимых для роста клеток водорослей, также оказывает влияние на их метаболические пути.

Железodefицитные условия среды влияют на транспортную цепь электронов, а также уменьшают содержание каротиноидов в клетках. Исследования также показали, что с увеличением концентрации железа в клетках *Chlorella vulgaris* возрастает содержание липидов (Terry, Abadia, 1986).

Другие микроэлементы, такие как медь, никель и т. п., действуют как молекулы-носители разных ионов или как сайты связывания для транспортировки веществ через мембрану. И если они присутствуют в среде в ограниченном количестве, это изменит транспортировку веществ, что, в свою очередь, повлияет на метаболический путь (Crist et al., 1990; Rai, Mallick, 1993). Увеличение количества ионов меди оказалось токсичным для *Asgerionella glacialis* и *Chlorella pyrenoidosa*, вызвав ингибирование роста клеток в результате замедления процесса поглощения питательных веществ и фиксации двуокиси углерода (Stauber, Florence, 1987). Кроме того, такие металлы, как цинк и кадмий, которые также поглощаются клетками, при их накоплении могут действовать как токсичные вещества. Это может косвенно влиять на скорость роста или состав клетки (Wong, Chau, 1990).

СОВРЕМЕННОЕ ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И БУДУЩИЕ ПЕРСПЕКТИВЫ

Производство биотоплива является одним из основных решений проблемы поиска возобновляемых источников энергии. Уже нет сомнений в том, что водоросли имеют очевидные преимущества по сравнению с другими культурами, так как их можно выращивать в разных условиях суши и моря, используя в качестве источника питательных веществ бытовые и промышленные сточные воды, что удешевляет их производство (Aguirre et al., 2013; Abdelaziz et al., 2014). Обеспечивается также высокая скорость производства биомассы на единицу площади, которая легко превращается в биотопливо благодаря более простому составу клеточной стенки. В настоящее время проведены многочисленные исследования по использованию водорослей для производства биотоплива, но данных об экономической эффективности такого производства еще недостаточно (Ajayebi et al., 2013; Arora et al., 2016). Лучшим и наиболее эффективным методом его производства является ферментация водорослей для производства этанола и переэтерификация *in situ* для получения биодизеля. Генная инженерия и исследование метаболических путей в клетках водорослей могут существенно повлиять на эффективность существующих технологий в этой области (Dagoch et al., 2013). Индия сотрудничает с Европейским союзом в области переработки водорослей, что предполагает обмен эффективными и улучшенными с помощью генной инженерии штаммами, а также технологиями культивирования и переработки биомассы. Исследования в этом направлении расширяются, что приближает нас к решению проблемы получения возобновляемого источника биотоплива. Чтобы быть самодостаточными и сокращать импорт сырой нефти, всем странам мира необходимо поддерживать исследования по усовершенствованию процессов накопления биомассы, ее переработки и получения масел из водорослей. Все эти проблемы могут быть решены с помощью генетических, молекулярных и, в конечном счете, синтетических биологических методов.

Мы благодарны д-ру Atul Kumar Upadhyay (Школа биоинженерии и биологических наук Профессионального университета Пхажвара (Индия) за мотивацию к написанию данного обзора и советы при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abdelaziz A.E., Leite G.B., Belhaj M.A., Hallenbeck P.C. Screening microalgae native to Quebec for wastewater treatment and biodiesel production. *Biores. Technol.* 2014. 157: 140–148.
- Adams J.M., Gallagher J.A., Donnison I.S. Fermentation study on *Saccharina latissima* for bioethanol production considering variable pre-treatments. *J. Appl. Phycol.* 2009. 21: 569.

- Aguirre A.M., Bassi A., Saxena P. Engineering challenges in biodiesel production from microalgae. *Crit. Rev. Biotechnol.* 2013. 33: 293–308.
- Ajayebi A., Gnansounou E., Kenthorai R.J. Comparative life cycle assessment of biodiesel from algae and jatropha: a case study of India. *Biores. Technol.* 2013. 150: 429–437.
- Aresta M., Dibenedetto A., Carone M., Colonna T., Fragale C. Production of biodiesel from macroalgae by supercritical CO₂ extraction and thermochemical liquefaction. *Environ. Chem. Lett.* 2005. 3: 136–139.
- Armstrong J.E., Janda K.E., Alvarado B., Wright A.E. Cytotoxin production by a marine *Lyngbya* strain (cyanobacterium) in a large-scale laboratory bioreactor. *J. Appl. Phycol.* 1991. 3: 277–282.
- Arora N., Patel A., Sartaj K., Pruthi P.A., Pruthi V. Bioremediation of domestic and industrial wastewaters integrated with enhanced biodiesel production using novel oleaginous microalgae. *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2016. 23: 20997–21007.
- Aucoin H.R., Gardner J., Boyle N.R. Omics in *Chlamydomonas* for Biofuel Production. *Subcell Biochem.* 2016. 86: 447–469.
- Barsanti L., Gualtieri P. *Algae: Anatomy, Biochemistry, and Biotechnology*. 1st ed. Boca Raton, FL: CRC Press, 2005 p.
- Behera S., Singh R., Arora R., Sharma N.K., Shukla M., Kumar S. Scope of algae as third generation biofuels. *Front. Bioeng. Biotechnol.* 2014. 2: 90.
- Bigogno C., Khozin-Goldberg I., Boussiba S., Vonshak A., Cohen Z. Lipid and fatty acid composition of the green oleaginous alga *Parietochloris indica*, the richest plant source of arachidonic acid. *Phytochemistry.* 2002. 60: 497–503.
- Borines M.G., de Leon R.L. Bioethanol production from the macroalgae *Sargassum* spp. *Elsevier.* 2013. 138: 22–29.
- Borodin V.B. Effect of red and blue light on acclimation of *Chlamydomonas reinhardtii* to CO₂-limiting conditions. *Rus. J. Plant Physiol.* 2008. 55: 441–448.
- Borowitzka M.A. Microalgae as sources of pharmaceuticals and other biologically active compounds. *J. Appl. Phycol.* 1995. 7: 3–15.
- Casas-Mollano J.A., Rohr J., Kim E.J., Balassa E., van Dijk K., Cerutti H. Diversification of the core RNA interference machinery in *Chlamydomonas reinhardtii* and the role of DCL1 in transposon silencing. *Genetics.* 2008. 179: 69–81.
- Chen C.Y., Yeh K.L., Aisyah R., Lee D.J., Chang J.S. Cultivation, photobioreactor design and harvesting of microalgae for biodiesel production: a critical review. *Biores. Technol.* 2011. 102: 71–81.
- Chisti Y. Biodiesel from microalgae. *Biotechnol. Adv.* 2007. 25: 294–306.
- Chisti Y. Biodiesel from microalgae beats bioethanol. *Trends Biotechnol.* 2008. 26: 126–131.
- Choudri B.S., Baawain M. Bioenergy from Biofuel Residues and Wastes. *Water Environ. Res.* 2015. 87: 1414–1444.
- Cohen J., Kim K., Posewitz M.C., Ghirardi M.L., Schulten K., Seibert M., King P. Molecular dynamics and experimental investigation of H₂ and O₂ diffusion in [Fe]-hydrogenase. *Biochem. Soc. Trans.* 2005. 33: 80–82.
- Crist R.H., Martin J.R., Guptill P.W., Eslinger J.M., Crist D.L.R. Interaction of metals and protons with algae. 2. Ion exchange in adsorption and metal displacement by protons. *Environ. Sci. Technol.* 1990. 24: 337–342.
- Cuhel R.L., Ortner P.B., Lean D.R.S. Night synthesis of protein by algae. *Limnol. Oceanogr.* 1984. 29: 731–744.

- Daroch M., Geng S., Wang G. Recent advances in liquid biofuel production from algal feedstock. *Appl. Energy*. 2013. 102: 1371–1381.
- Dassey A.J., Theegala C.S. Harvesting economics and strategies using centrifugation for cost effective separation of microalgae cells for biodiesel applications. *Biores. Technol.* 2013. 128: 241–245.
- Dragone G., Fernandes B.D., Abreu A.P., Vicente A.A., Teixeira J.A. Nutrient limitation as a strategy for increasing starch accumulation in microalgae. *Appl. Energy*. 2011. 88: 3331–3335.
- Emerson R.L., Lewis C.M. The dependence of the quantum yield of *Chlorella* photosynthesis on wave length of light. *Amer. J. Biotechnol.* 1943. 30: 165–178.
- Enquist-Newman M., Faust A.M., Bravo D.D., Santos C.N., Raisner R.M., Hanel A., Sarvabhowman P., Le C., Regitsky D.D., Cooper S.R., Peereboom L., Clark A., Martinez Y., Goldsmith J., Cho M. Y., Donohoue P.D., Luo L., Lamberson B., Tamrakar P., Kim E.J., Villari J.L., Gill A., Tripathi S.A., Karamchedu P., Paredes C.J., Rajgarhia V., Kotlar H.K., Bailey R.B., Miller D.J., Ohler N.L., Swimmer C., Yoshikuni Y. Efficient ethanol production from brown macroalgae sugars by a synthetic yeast platform. *Nature*. 2014. 505: 239–243.
- Fu W., Chaiboonchoe A., Khraiweh B., Nelson D.R., Al-Khairy D., Mystikou A., Alzahmi A., Salehi-Ashtiani K. Algal Cell Factories: Approaches, Applications, and Potentials. *Mar. Drugs*. 2016. 14(12): 225.
- Gimpel J.A., Specht E.A., Georgianna D.R., Mayfield S.P. Advances in microalgae engineering and synthetic biology applications for biofuel production. *Curr. Opin. Chem. Biol.* 2013. 17: 489–495.
- Gomaa M.A., Al-Haj L., Abed R.M. Metabolic engineering of Cyanobacteria and microalgae for enhanced production of biofuels and high-value products. *J. Appl. Microbiol.* 2016. 121: 919–931.
- González V.A., Platas G., Basilio A., Cabello A., Gorrochategui J., Suay I., Vicente F., Portillo E., Jiménez del Rio M., Reina G.G., Peláez F. Screening of antimicrobial activities in red, green and brown macroalgae from Gran Canaria (Canary Islands, Spain). *Int. Microbiol.* 2001. 4: 35–40.
- Gouveia L., Oliveira A.C. Microalgae as a raw material for biofuels production. *J. Indust. Microbiol. and Biotechnol.* 2009. 36: 269–274.
- Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway, 2017. <http://www.algaebase.org>.
- Harun R., Danquah M.K. Influence of acid pre-treatment on microalgal biomass for bioethanol production. *Elsevier*. 2011. 46: 304–309.
- Harun R., Jason W.S.Y., Cherrington T., Danquah M.K. Exploring alkaline pre-treatment of microalgal biomass for bioethanol production. *Appl. Energy*. 2011. 88: 3464–3467.
- Harun R., Yip J.W., Thiruvankadam S., Ghani W.A., Cherrington T., Danquah M.K. Algal biomass conversion to bioethanol – a step-by-step assessment. *Biotechnol. J.* 2014. 9: 73–86.
- Healey F.P., Hendzel L.L. Indicators of phosphorus and nitrogen deficiency in five algae in culture. *J. Fish. Board Can.* 1979. 36(11): 1364–1369.
- Heraud P., Wood B.R., Tobin M.J., Beardall J., McNaughton D. Mapping of nutrient-induced biochemical changes in living algal cells using synchrotron infrared microspectroscopy. *FEMS. Microbiol. Lett.* 2005. 249: 219–225.

- Hirano A., Ueda R., Hirayama S., Ogushi Y. CO₂ fixation and ethanol production with microalgal photosynthesis and intracellular anaerobic fermentation. *Elsevier*. 1997. 22: 137–142.
- Ho S.H., Huang S.W., Chen C.Y., Hasunuma T., Kondo A., Chang J.S. Bioethanol production using carbohydrate-rich microalgae biomass as feedstock. *Biores. Technol.* 2013. 135: 191–198.
- Hossain S., Salleh A., Boyce A.N., Chowdhury, P., Husri N.M. Biodiesel fuel production from algae as renewable energy. *Amer. J. Biochem. and Biotechnol.* 2008. 4: 250–254.
- Illman A.M., Scragg A.H., Shales S.W. Increase in *Chlorella* strains calarofic values when grown in low nitrogen medium. *Enzyme Microbial. Technol.* 2000. 27: 631–635.
- John R.P., Anisha G.S., Nampoothiri K.M., Pandey A. Micro- and macroalgal biomass: a renewable source for bioethanol. *Biores. Technol.* 2011. 102: 186–193.
- John R.P., Nampoothiri K.M., Pandey A. Micro- and macroalgal biomass: A Renewable source for bioethanol. *Biores. Technol.* 2011. 102: 186–193.
- Juneja A., Ceballos R.M., Murthy G.S. Effects of environmental factors and nutrient availability on the biochemical composition of algae for biofuels production: a review. *Energies*. 2013. 6: 4067–4638.
- Khambhaty Y., Mody K., Gandhi M.R., Thampy S., Maiti P., Brahmabhatt H., Eswaran K., Ghosh P.K. *Kappaphycus alvarezii* as a source of bioethanol. *Elsevier*. 2012. 103: 180–185.
- Kilham S.S., Kreeger D.A., Goulden C.E., Lynn S.G. Effects of nutrient limitation on biochemical constituents of *Ankistrodesmus falcatus*. *Freshwat. Biol.* 1997. 38: 591–596.
- Kim K.H., Choi I.S., Kim H.M., Wi S.G., Bae H.J. Bioethanol production from the nutrient stress-induced microalga *Chlorella vulgaris* by enzymatic hydrolysis and immobilized yeast fermentation. *Biores. Technol.* 2014. 153: 47–54.
- Lee H.J., Kim S.J., Yoon J.J., Kim K.H., Seo J.H., Park Y.C. Evolutionary engineering of *Saccharomyces cerevisiae* for efficient conversion of red algal biosugars to bioethanol. *Biores. Technol.* 2015. 191: 445.
- Li Y., Horsman M., Wang B., Wu N., Lan C.Q. Effect of nitrogen sources on cell growth and lipid accumulation of green alga *Neochloris oleoabundans*. *Appl. Microbiol. and Biotechnol.* 2008. 81: 629–636.
- Lynn S.G., Kilham S.S., Kreeger D.A., Interlandi S.J. Effect of nutrient availability on the biochemical and elemental stoichiometry in the freshwater diatom *Stephanodiscus minutulus* (*Bacillariophyceae*). *J. Phycol.* 2000. 36: 510–522.
- Marin B., Melkonian M. Molecular phylogeny and classification of the *Mamiellophyceae* class nov. (*Chlorophyta*) based on sequence comparisons of the nuclear- and plastid-encoded *rRNA* operons. *Protist*. 2010. 161: 304–336.
- Mata T.M., Martins A.A., Caetano N.S. Microalgae for biodiesel production and other applications: a review. *Renew. and Sustain. Energy*. 2010. 14: 217–232.
- Meinita M.D.N., Kang J.Y., Jeong G.T., Koo H.M., Park S.M., Hon Y.K. Bioethanol production from the acid hydrolysate of the carrageenophyte *Kappaphycus alvarezii* (cottonii). *J. Appl. Phycol.* 2011. 24: 857–862.
- Melis A. Solar energy conversion efficiencies in photosynthesis: minimizing the chlorophyll antennae to maximize efficiency. *Plant Sci.* 2009. 177: 272–280.

- Melis A., Zhang L., Forestier M., Ghirardi L., Seibert M. Sustained photobiological hydrogen gas production upon reversible inactivation of oxygen evolution in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiol.* 2009. 122: 127–136.
- Morris I., Glover H.E., Yentsch C. Products of photosynthesis by marine phytoplankton: The effect of environmental factors on the relative rates of protein synthesis. *Mar. Biol.* 1974. 27: 1–9.
- Moya P., Skaloud P., Chiva S., Garcia-Breijo F.J., Reig-Arminana J., Vancurova L., Barreno E. Molecular phylogeny and ultrastructure of the lichen microalga *Asterochloris mediterranea* sp. nov. from Mediterranean and Canary Islands ecosystems. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2015. 65: 1838–1854.
- Naik S., Goud V.V., Rout P.K., Dalai A.K. Production of first and second generation biofuels: A comprehensive review. *Renew. Sust. Energy Rev.* 2010. 14: 578–597.
- Pittman J.K., Dean A.P., Osundeko O. The potential of sustainable algal biofuel production using wastewater resources. *Biores. Technol.* 2011. 102: 17–25.
- Posewitz M.C., King P.W., Smolinski S.L., Smith R.D., Ginley A.R., Ghirardi M.L., Seibert M. Identification of genes required for hydrogenase activity in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Biochem. Soc. Trans.* 2005. 33: 102–103.
- Posewitz M.C., Smolinski S.L., Kanakagiri S., Melis A., Seibert M., Ghirardi M.L. Hydrogen photoproduction is attenuated by disruption of an isoamylase gene in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Cell.* 2004. 16: 2151–2163.
- Radakovits R., Jinkerson R.E., Darzins A., Posewitz M.C. Genetic Engineering of Algae for Enhanced Biofuel Production. *Amer. Soc. Microbiol.* 2010. 9: 486–501.
- Rai L.C., Mallick N. Heavy metal toxicity to algae under synthetic microcosm. *Ecotoxicology.* 1993. 2: 231–242.
- Rathmann R., Szklo A., Schaeffer R. Land use competition for production of food and liquid biofuels: An analysis of the arguments in the current debate. *Renew. Energy.* 2010. 35: 14–22.
- Renaud S.M., Parry D.L., Thinh L.V., Kuo C., Padovan A., Sammy N. Effect of light intensity on the proximate biochemical and fatty acid composition of *Isochrysis* sp. and *Nannochloropsis oculata* for use in tropical aquaculture. *J. Appl. Phycol.* 1991. 3: 43–53.
- Rios S.D., Torres C.M., Torras C., Salvado J., Mateo-Sanz J.M., Jimenez L. Microalgae-based biodiesel: economic analysis of downstream process realistic scenarios. *Biores. Technol.* 2013. 136: 617–625.
- Roessler G.P. Environmental control of glycerolipid metabolism in microalgae: commercial implications and future research directions. *J. Phycol.* 1996. 26: 393–399.
- Round F.E. *The Ecology of Algae*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1984.
- Scott S.A., Davey M.P., Dennis J.S., Horst I., Howe C.J., Lea-Smith D.J., Smith A.G. Biodiesel from algae: challenges and prospects. *Curr. Opin. Biotechnol.* 2010. 21: 277–286.
- Searchinger T., Heimlich R., Houghton R.A., Dong F., Elobeid A., Fabiosa J., Tokgoz S., Hayes D., Yu T.H. Use of US croplands for biofuels increases greenhouse gases through emissions from land-use change. *Science.* 2008. 319: 1238–1240.
- Selivanova E.A., Ignatenko M.E., Nemtseva N.V. Antagonistic activity of novel green microalgae strain. *J. Mikrobiol. Epidemiol. Immunobiol.* 2014. (4): 72–76.

- Smith R.E.H., Cavaletto J.R., Eadie B., Gardner W. Growth and lipid composition of high Arctic ice algae during the spring bloom at Resolute, Northwest Territories, Canada. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1993. 97: 19–29.
- Stauber J.L., Florence T.M. Mechanism of toxicity of ionic copper and copper complexes to algae. *Mar. Biol.* 1987. 94: 511–519.
- Stöcker M. Biofuels and biomass-to-liquid fuels in the biorefinery: Catalytic conversion of lignocellulosic biomass using porous materials. *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.* 2008. 47: 9200–9211.
- Sukenik A., Carmeli Y., Berner T. Regulation of fatty acid composition by irradiance level in the eustigmatophyte *Nannochloropsis* sp. *J. Phycol.* 1989. 25: 686–692.
- Sung M.G., Lee H., Nam K., Rexroth S., Rogner M., Kwon J.H., Yang J.W. A simple method for decomposition of peracetic acid in a microalgal cultivation system. *Bioprocess Biosyst. Eng.* 2015. 38: 517–522.
- Szczodrak J., Fiedurek J. Technology for conversion of lignocellulosic biomass to ethanol. *Biomass Bioenergy.* 1996. 10: 367–375.
- Takagi M., Watanabe K., Yamaberi K., Yoshida T. Limited feeding of potassium nitrate for intracellular lipid and triglyceride accumulation of *Nannochloris* sp. UTEX LB1999. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2000. 54: 112–117.
- Tan I., Man K., Keat T. Hydrolysis of macroalgae using heterogeneous catalyst for bioethanol production. *Elsevier.* 2013. 94: 561–566.
- Terry N., Abadia J. Function of iron in chloroplasts. *J. Plant Nutr.* 1986. 6: 609–646.
- Tilman D., Hill J., Lehman C. Carbon-negative biofuels from lowinput high-diversity grassland biomass. *Science.* 2006. 314: 1598–1600.
- Vessey J.K. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant Soil.* 2003. 255: 571–586.
- Vigeolas H., Waldeck P., Zank T., Geigenberger P. Increasing seed oil content in oil-seed rape (*Brassica napus* L.) by over-expression of a yeast glycerol-3-phosphate dehydrogenase under the control of a seedspecific promoter. *Plant Biotechnol.* 2007. 5: 431–441.
- Wong P.T.S., Chau Y.K. Zinc toxicity to freshwater algae. *Toxicol. Ass.* 1990. 5: 167–177.
- Xin L., Hu H.Y., Ke G., Sun Y.X. Effects of different nitrogen and phosphorus concentrations on the growth, nutrient uptake, and lipid accumulation of a freshwater microalga *Scenedesmus* sp. *Biores. Technol.* 2010. 101: 5494–5500.
- Yoon M.H., Lee Y.W., Lee C.H., Seo Y.B. Simultaneous production of bio-ethanol and bleached pulp from red algae. *Biores. Technol.* 2012. 126: 198–201.

Поступила 6 июня 2017 г.

Подписала в печать О.Н. Виноградова

REFERENCES

- Abdelaziz A.E., Leite G.B., Belhaj M.A., Hallenbeck P.C. *Biores. Technol.* 2014. 157: 140–148,
- Adams J.M., Gallagher J.A., Donnison I.S. *J. Appl. Phycol.* 2009. 21: 569.
- Aguirre A.M., Bassi A., Saxena P. *Crit Rev. Biotechnol.* 2013. 33: 293–308.
- Ajayebi A., Gnansounou E., Kenthorai R.J. *Biores. Technol.* 2013. 150: 429–437.

- Aresta M., Dibenedetto A., Carone M., Colonna T., Fragale C. *Environ. Chem. Lett.* 2005. 3: 136–139.
- Armstrong J.E., Janda K.E., Alvarado B., Wright A.E. *J. Appl. Phycol.* 1991. 3: 277–282.
- Arora N., Patel A., Sartaj K., Pruthi P. A., Pruthi V. *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2016. 23: 20997–21007.
- Aucoin H.R., Gardner J., Boyle N.R. *Subcell Biochem.* 2016. 86: 447–469.
- Barsanti L., Gualtieri P. *Algae: Anatomy, Biochemistry, and Biotechnology*. 1st ed. Boca Raton, FL: CRC Press, 2005 p.
- Behera S., Singh R., Arora R., Sharma N.K., Shukla M., Kumar S. *Front Bioeng. Biotechnol.* 2014. 2: 90.
- Bigogno C., Khozin-Goldberg I., Boussiba S., Vonshak A., Cohen Z. *Phytochemistry*. 2002. 60: 497–503.
- Borines M.G., de Leon R.L. *Elsevier*. 2013.138: 22–29.
- Borodin V.B. *Rus. J. Plant Physiol.* 2008. 55: 441–448.
- Borowitzka M.A. *J. Appl. Phycol.* 1995. 7: 3–15.
- Casas-Mollano J. A., Rohr J., Kim E. J., Balassa E., van Dijk K., Cerutti H. *Genetics*. 2008. 179: 69–81.
- Chen C.Y., Yeh K.L., Aisyah R., Lee D.J., Chang J.S. *Biores. Technol.* 2011. 102: 71–81.
- Chisti Y. Biodiesel from microalgae. *Biotechnol. Adv.* 2007. 25: 294–306.
- Chisti Y. *Trends Biotechnol.* 2008. 26: 126–131.
- Choudri B.S., Baawain M. *Water Environ. Res.* 2015. 87: 1414–1444.
- Cohen J., Kim K., Posewitz M.C., Ghirardi M.L., Schulten K., Seibert M., King P. *Biochem. Soc. Trans.* 2005. 33: 80–82.
- Crist R.H., Martin J.R., Guptill P.W., Eslinger J.M., Crist D.L.R. *Environ. Sci. Technol.* 1990. 24: 337–342.
- Cuhel R.L., Ortner P.B., Lean D.R.S. *Limnol. Oceanogr.* 1984. 29: 731–744.
- Daroch M., Geng S., Wang G. *Appl. Energy*. 2013. 102: 1371–1381.
- Dassey A.J., Theegala C.S. *Biores. Technol.* 2013. 128: 241–245.
- Dragone G., Fernandes B.D., Abreu A.P., Vicente A.A., Teixeira J.A. *Appl. Energy*. 2011. 88: 3331–3335.
- Emerson R.L., Lewis C.M. *Amer. J. Biotechnol.* 1943. 30: 165–178.
- Enquist-Newman M., Faust A.M., Bravo D.D., Santos C.N., Raisner R.M., Hanel A., Sarvabhowman P., Le C., Regitsky D.D., Cooper S.R., Peereboom L., Clark A., Martinez Y., Goldsmith J., Cho M.Y., Donohoue P.D., Luo L., Lamberson B., Tamrakar P., Kim E.J., Villari J.L., Gill A., Tripathi S.A., Karamchedu P., Paredes C.J., Rajgarhia V., Kotlar H.K., Bailey R.B., Miller D.J., Ohler N.L., Swimmer C., Yoshikuni Y. *Nature*. 2014. 505: 239–243.
- Fu W., Chaiboonchoe A., Khraiwesh B., Nelson D.R., Al-Khairi D., Mystikou A., Alzahmi A., Salehi-Ashtiani K. *Mar. Drugs*. 2016. 14(12): 225.
- Gimpel J.A., Specht E.A., Georgianna D.R., Mayfield S.P. *Curr. Opin. Chem. Biol.* 2013. 17: 489–495.
- Gomaa M.A., Al-Haj L., Abed R.M. *J. Appl. Microbiol.* 2016. 121: 919–931.
- González V.A., Platas G., Basilio A., Cabello A., Gorrochategui J., Suay I., Vicente F., Portillo E., Jiménez del Rio M., Reina G.G., Peláez F. *Int. Microbiol.* 2001. 4: 35–40.
- Gouveia L., Oliveira A.C. *J. Indust. Microbiol. and Biotechnol.* 2009. 36: 269–274.

- Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway, 2017. <http://www.algaebase.org>.
- Harun R., Danquah M.K. *Elsevier*. 2011. 46: 304–309.
- Harun R., Jason W.S.Y., Cherrington T., Danquah M.K. *Appl. Energy*. 2011. 88: 3464–3467.
- Harun R., Yip J.W., Thiruvankadam S., Ghani W.A., Cherrington T., Danquah M.K. *Biotechnol. J.* 2014. 9: 73–86.
- Healey F.P., Hendzel L.L. *J. Fish. Board Can.* 1979. 36(11): 1364–1369.
- Heraud P., Wood B.R., Tobin M.J., Beardall J., McNaughton D. *FEMS Microbiol. Lett.* 2005. 249: 219–225.
- Hirano A., Ueda R., Hirayama S., Ogushi Y. *Elsevier*. 1997. 22: 137–142.
- Ho S.H., Huang S.W., Chen C.Y., Hasunuma T., Kondo A., Chang J.S. *Biores. Technol.* 2013. 135: 191–198.
- Hossain S., Salleh A., Boyce A.N., Chowdhury P., Husri N.M. *Amer. J. Biochem. and Biotechnol.* 2008. 4: 250–254.
- Illman A.M., Scragg A.H., Shales S.W. *Enzyme Microbial. Technol.* 2000 27: 631–635.
- John R.P., Anisha G.S., Nampoothiri K.M., Pandey A. *Biores. Technol.* 2011. 102: 186–193.
- John R.P., Nampoothiri K.M., Pandey A. *Biores. Technol.* 2011. 102: 186–193.
- Juneja A., Ceballos R.M., Murthy G.S. *Energies*. 2013. 6: 4067–4638.
- Khambhaty Y., Mody K., Gandhi M.R., Thampy S., Maiti P., Brahmabhatt H., Eswaran K., Ghosh P.K. *Elsevier*. 2012. 103: 180–185.
- Kilham S.S., Kreeger D.A., Goulden C.E., Lynn S.G. *Freshwat. Biol.* 1997. 38: 591–596.
- Kim K.H., Choi I.S., Kim H.M., Wi S.G., Bae H.J. *Biores. Technol.* 2014. 153: 47–54.
- Lee H.J., Kim S.J., Yoon J.J., Kim K.H., Seo J.H., Park Y.C. *Biores. Technol.* 2015. 191: 445.
- Li Y., Horsman M., Wang B., Wu N., Lan C.Q. *Appl. Microbiol. and Biotechnol.* 2008. 81: 629–636.
- Lynn S.G., Kilham S.S., Kreeger D.A., Interlandi S.J. *J. Phycol.* 2000. 36: 510–522.
- Marin B., Melkonian M. *Protist.* 2010. 161: 304–336.
- Mata T.M., Martins A.A., Caetano N.S. *Renew. and Sustain. Energy*. 2010. 14: 217–232.
- Meinita M.D.N., Kang J.Y., Jeong G.T., Koo H.M., Park S.M., Hon Y.K. *J. Appl. Phycol.* 2011. 24: 857–862.
- Melis A. *Plant Sci.* 2009. 177: 272–280.
- Melis A., Zhang L., Forestier M., Ghirardi L., Seibert M. *Plant Physiol.* 2009. 122: 127–136.
- Morris I., Glover H.E., Yentsch C. *Mar. Biol.* 1974. 27: 1–9.
- Moya P., Skaloud P., Chiva S., Garcia-Breijo F.J., Reig-Arminana J., Vancurova L., Barreno E. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2015. 65: 1838–1854.
- Naik S., Goud V.V., Rout P.K., Dalai A.K. *Renew. Sust. Energy Rev.* 2010. 14: 578–597.
- Pittman J.K., Dean A.P., Osundeko O. *Biores. Technol.* 2011. 102: 17–25.
- Posewitz M.C., King P.W., Smolinski S.L., Smith R.D., Ginley A.R., Ghirardi M.L., Seibert M. *Biochem. Soc. Trans.* 2005. 33: 102–103.
- Posewitz M.C., Smolinski S.L., Kanakagiri S., Melis A., Seibert M., Ghirardi M.L. *Plant Cell.* 2004. 16: 2151–2163.

- Radakovits R., Jinkerson R.E., Darzins A., Posewitz M.C. *Amer. Soc. Microbiol.* 2010. 9: 486–501.
- Rai L.C., Mallick N. *Ecotoxicology*. 1993. 2: 231–242.
- Rathmann R., Szklo A., Schaeffer R. *Renew. Energy*. 2010 35: 14–22.
- Renaud S.M., Parry D.L., Thinh L.V., Kuo C., Padovan A., Sammy N. *J. Appl. Phycol.* 1991. 3: 43–53.
- Rios S.D., Torres C.M., Torras C., Salvado J., Mateo-Sanz J.M., Jimenez L. *Biores. Technol.* 2013. 136: 617–625.
- Roessler G.P. *J. Phycol.* 1996. 26: 393–399.
- Round F.E. *The Ecology of Algae*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1984.
- Scott S.A., Davey M.P., Dennis J.S., Horst I., Howe C.J., Lea-Smith D.J., Smith A.G. *Curr. Opin. Biotechnol.* 2010. 21: 277–286.
- Searchinger T., Heimlich R., Houghton R.A., Dong F., Elobeid A., Fabiosa J., Tokgoz S., Hayes D., Yu T.H. *Science*. 2008. 319: 1238–1240.
- Selivanova E.A., Ignatenko M.E., Nemtseva N.V. *J. Mikrobiol. Epidemiol. Immunobiol.* 2014. (4): 72–76.
- Smith R.E.H., Cavaletto J.R., Eadie B., Gardner W. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1993. 97: 19–29.
- Stauber J.L., Florence T.M. Mechanism of toxicity of ionic copper and copper complexes to algae. *Mar. Biol.* 1987. 94: 511–519.
- Stöcker M. *Angew. Chem. Int. Ed.* 2008. 47: 9200–9211.
- Sukenik A., Carmeli Y., Berner T. *J. Phycol.* 1989. 25: 686–692.
- Sung M.G., Lee H., Nam K., Rexroth S., Rogner M., Kwon J.H., Yang J.W. *Bioproc. Biosyst. Eng.* 2015. 38: 517–522.
- Szczodrak J., Fiedurek J. *Biomass Bioenergy*. 1996. 10: 367–375.
- Takagi M., Watanabe K., Yamaberi K., Yoshida T. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2000. 54: 112–117.
- Tan I., Man K., Keat T. *Elsevier*. 2013. 94: 561–566.
- Terry N., Abadia J. *J. Plant Nutr.* 1986. 6: 609–646.
- Tilman D., Hill J., Lehman C. *Science*. 2006. 314: 1598–1600.
- Vessey J.K. *Plant Soil*. 2003. 255: 571–586.
- Vigeolas H., Waldeck P., Zank T., Geigenberger P. *Plant Biotechnol.* 2007. 5: 431–441.
- Wong P.T.S., Chau Y.K. *Toxicol. Ass.* 1990. 5: 167–177.
- Xin L., Hu H.Y., Ke G., Sun Y.X. *Biores. Technol.* 2010. 101: 5494–5500.
- Yoon M.H., Lee Y.W., Lee C.H., Seo Y.B. *Biores. Technol.* 2012. 126: 198–201.

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2017, 27(3): 337–356

doi: 10.15407/alg27.03.337

Amin-ul Mannan M.^{1,2}, *D. Hazra*¹, *A. Karnwal*¹, *D.Ch. Kannan*²

¹School of Bioengineering and Biosciences, Lovely Professional University, Phagwara, Punjab 144411, India

²Biotechnology and Management of Bioresources Division, TERI, India Habitat Centre, Lodhi Road, New Delhi 110003, India

ALGAE AS A PLATFORM FOR BIOFUEL PRODUCTION-A SUSTAINABLE PERSPECTIVE

Human population has dramatically increased in the past few decades, stretching finite fossil fuel resources. Renewable energy is an alternative and solution to growing energy demands. Among all renewable energy resources, bioethanol and biodiesel seem to be the future's energy resources. Biofuels can be produced from various feedstocks comprising energy crops, non-food crops, and algae. In this review, we have described biofuel production using algae. Algae, a third generation fuel crop, can be used for both bioethanol and biodiesel production. Besides biofuel, algae can also be used for the production of bioactive secondary metabolites, nutraceuticals, and pharmaceutical products. Algae can serve as a good source of biomass for biofuel production, however, to be economically viable, optimized methods for growth conditions, harvesting, and oil extraction should be employed. Furthermore, we have described the genomic strategies to improve algae strains for its photosynthetic ability and rate of photosynthesis.

Key words: bioethanol, biofuel, algae, sustainable energy