

Обзорная статья

УДК 579.69

DOI: <https://doi.org/10.18721/JEST.28404>



*А.М. Бозиева, Е.В. Заднепровская* ✉, *С.И. Аллахвердиев*

Институт Физиологии Растений им. К.А. Тимирязева РАН,  
Москва, Россия

✉ [zadneprovskaya@ifr.moscow](mailto:zadneprovskaya@ifr.moscow)

## ПОЛУЧЕНИЕ БИОВОДОРОДА: ПОСЛЕДНИЕ ДОСТИЖЕНИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

*Аннотация.* Рост численности населения планеты, увеличение спроса на энергию, истощение запасов ископаемого топлива и пагубное влияние продуктов их сгорания на экологическое состояние окружающей среды, а также на глобальное изменение климата являются не только актуальными проблемами современности, но и несомненно мощным стимулом к поиску альтернативных источников энергии. Молекулярный водород, как известно, является энергоносителем с высокой удельной теплотой сгорания, а также нулевым углеродным следом, поскольку в результате реакции окисления водорода образуется вода. H<sub>2</sub>, продуцируемый микроорганизмами (к примеру, цианобактериями, микроводорослями и бактериями) получил название «биоводород». В данном обзоре рассмотрены современные достижения науки в области изучения водородной биоэнергетики, а также пути повышения производительности выделения биоводорода.

*Ключевые слова:* биоводород, биофототоллиз, цианобактерии, микроводоросли, фотосинтез.

*Благодарности:* Грант № 19-14-00118 (Исследование путей создания мимикрирующих фотосинтез биогибридных систем преобразования солнечной энергии в виды, используемые в экономике), № 22-44-08001 (Производство чистой энергии на основе фотосинтетических микроорганизмов – перспективы молекулярных механизмов и инженерные стратегии) Российского научного фонда (РНФ).

*Для цитирования:*

Бозиева А.М., Заднепровская Е.В., Аллахвердиев С.И. Получение биоводорода: последние достижения и современное состояние // Глобальная энергия. 2022. Т. 28, № 4. С. 59–78. DOI: <https://doi.org/10.18721/JEST.28404>



A.M. Bozieva, E.V. Zadneprovskaya ✉, S.I. Allakhverdiev

Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences,  
Moscow, Russia

✉ zadneprovskaya@ifr.moscow

## BIOHYDROGEN PRODUCTION: RECENT ACHIEVEMENTS AND STATE OF THE ART

**Abstract.** The growing population of the planet, the increase in demand for energy, the depletion of fossil fuels and the detrimental effect of their combustion products on the ecological state of the biosphere, as well as on global climate change, are not only urgent problems of our time, but also a powerful incentive to search for alternative energy sources. Molecular hydrogen is an energy carrier with a high specific heat of combustion and a zero carbon emission, since water is formed as a result of the oxidation of hydrogen.  $H_2$  produced by microorganisms is called “biohydrogen”. This review considers the modern achievements of science in the field of studying hydrogen bioenergy.

**Keywords:** biohydrogen, biophotolysis, cyanobacteria, microalgae, photosynthesis.

**Acknowledgements:** This work was supported by grants from the Russian Science Foundation (№: 19-14-00118; №: 22-44-08001).

**Citation:**

A.M. Bozieva, E.V. Zadneprovskaya, S.I. Allakhverdiev, Biohydrogen production: recent achievements and state of the art, *Global Energy*, 28 (04) (2022) 59–78, DOI: <https://doi.org/10.18721/JEST.28404>

**Введение.** В настоящее время существует большое количество причин, требующих ускорения исследований в области разработки биотоплива, среди которых и рост населения планеты, и ограниченный характер запасов ископаемого топлива, а также отрицательное воздействие продуктов его сгорания на климат [1–3]. Наиболее распространенным, доступным и возобновляемым источником энергии для устойчивого производства топлива является солнечная энергия, эффективное использование которой достижимо в результате разработки экономичных систем биоконверсии, позволяющих преобразовывать солнечную энергию в химическую, сохраняющуюся в последующем в виде топлива (например, как  $H_2$ ) [4]. Наиболее привлекательны в этом отношении процессы, способные улавливать большие объемы свободной энергии, доступной в годовом солнечном потоке, и преобразовывать ее в  $H_2$  [3, 5]. Водород является энергоносителем с высокой удельной теплотой сгорания и нулевым углеродным следом и, поскольку в результате окисления водорода образуется вода, его можно использовать как экологически чистый источник энергии. Газообразный  $H_2$  является одним из самых универсальных, эффективных и устойчивых источников энергии. Среди способов получения водорода биологический путь является наиболее многообещающим [6–15]. Для обозначения водорода, полученного биологическим путем, принято использовать термин «биоводород» [1]. Метаболизм биоводорода фотосинтезирующими организмами впервые был описан для зеленых микроводорослей [16, 17], а вскоре после этого [18] для фотосинтезирующих бактерий. В настоящее время известно, что молекулярный водород способны выделять микроорганизмы различных групп: зеленые микроводоросли, цианобактерии, анаэробные фотосинтезирующие бактерии и анаэробные ферментативные бактерии [13, 19–21]. В соответствии с этим, биологические процессы получения водорода классифицируются

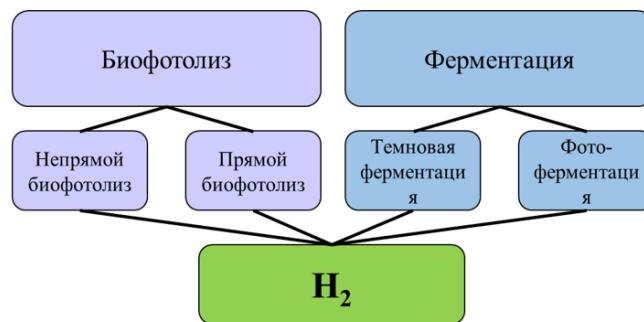


Рис. 1. Возможные пути синтеза молекулярного водорода в микроорганизмах (модифицировано по [23])

Fig. 1. Possible pathways for the synthesis of molecular hydrogen in microorganisms (modified according to [23])

следующим образом: биофотолиз воды с использованием микроводорослей и цианобактерий; фоторазложение органических соединений фотосинтезирующими бактериями; ферментативное производство водорода из органических соединений; производство водорода с использованием фотосинтеза и ферментации бактерий (рис. 1) [22].

В рамках данного обзора будут рассмотрены механизмы получения биоводорода с помощью цианобактерий и микроводорослей, а также приведены результаты недавних исследований в этой области.

#### *Цианобактерии*

Цианобактерии – древнейшая группа фотосинтезирующих организмов, одна из крупнейших и наиболее важных групп прокариот на Земле. Они способны осуществлять кислородный фотосинтез и дыхание одновременно в одном отсеке клетки, а также многие цианобактерии способны фиксировать азот. Эти особенности позволяют им выживать в самых разных местообитаниях [24]. Цианобактерии имеют сходство с организмами эукариотического мира, обладающими двумя фотосистемами [25, 26], и являются одной из групп микроорганизмов, пригодных для фото-биологического выделения водорода [27, 28]. Цианобактерии могут напрямую преобразовывать солнечную энергию и воду в биоводород; это представляется возможным за счет наличия специальных ферментов, способных использовать восстановитель, полученный в результате расщепления воды, для получения водорода.

#### *Микроводоросли*

Микроводоросли – группа одноклеточных фотосинтезирующих микроорганизмов, которые являются источниками возобновляемого биотоплива благодаря тому, что они накапливают в клетках жирные кислоты, крахмал и другие ценные соединения [29]. У микроводорослей производство  $H_2$  является результатом объединенной работы фотосинтетической цепи переноса электронов и пластадиальной [FeFe] – гидрогеназы [30].

#### *Ферменты, вовлеченные в водородный метаболизм*

В водородный метаболизм у цианобактерий вовлечены 2 типа ферментов – нитрогеназы и гидрогеназы [1, 26, 28, 31–34]. Нитрогеназы катализируют образование водорода одновременно с восстановлением азота до аммиака, фиксация азота и образование молекулярного водорода у цианобактерий являются взаимосвязанными процессами. Нитрогеназа, в отличие от гидрогеназы, катализирует необратимый процесс, который считается более перспективным для использования в производстве водорода [26, 28]. У всех  $N_2$ -фиксирующих цианобактерий присутствует также и поглощающая гидрогеназа, а некоторые штаммы содержат также и двунаправленную гидрогеназу [32, 35, 36]. Поглощающая гидрогеназа перерабатывает  $H_2$ , выделившийся во время фиксации  $N_2$ , и, таким образом, уменьшает потери энергии во время катализа нитрогеназы [21,

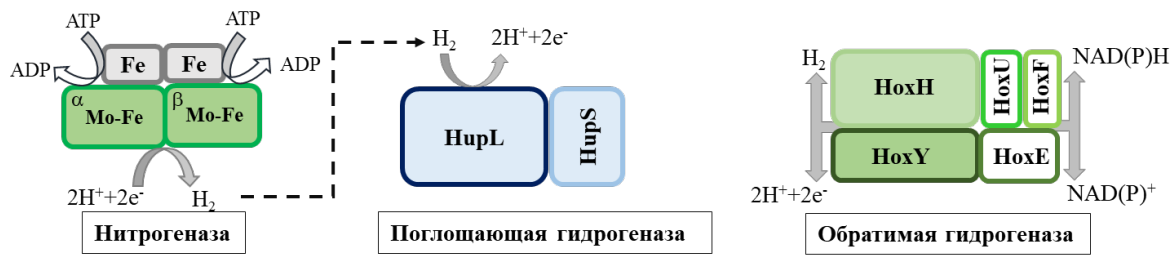
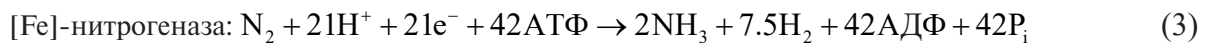
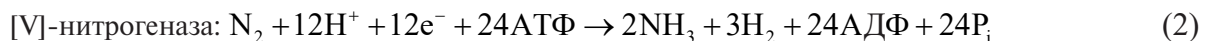
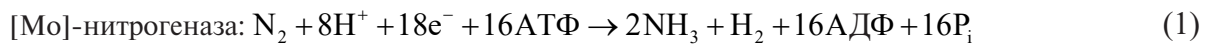


Рис. 2. Ферменты, вовлеченные в водородный метаболизм у цианобактерий (Модифицировано по [32])  
 Fig. 2. Enzymes involved in hydrogen metabolism in cyanobacteria (Modified according to [32])

34, 37]. Не фиксирующие азот штаммы обладают только двунаправленным ферментом [35, 36]. Двунаправленная гидрогеназа катализирует обратимое восстановление водорода из протонов и электронов. Гидрогеназы интегрированы в клеточную сеть таким образом, что они могут утилизировать избыток восстановителей для получения водорода [31].

Нитрогеназа является двухкомпонентным металлоферментным комплексом (рис. 2) [36].

Существует несколько типов нитрогеназ отличающихся содержанием различных металлов (Mo, V, Fe) в своем активном центре. Процессы, катализируемые этими ферментами, описываются реакциями (1-3) [36, 38–40]:



Нитрогеназы кодируются *nifHDK*-генами.

Обратимая (двунаправленная) гидрогеназа – сложный гетеропентамерный комплекс, состоящий из 2 структурных фрагментов: гидрогеназы (большая и малая субъединицы: HoxH, HoxY), и диафоразной части (субъединицы Hox U, E, F) (рис. 2) [36]. Реакция, катализируемая гидрогеназой имеет следующий вид:



Направление реакции зависит от окислительно-восстановительного потенциала компонентов, способных взаимодействовать с ферментом. В присутствии  $\text{H}_2$  и акцепторов электронов, гидрогеназа катализирует поглощение  $\text{H}_2$ , в присутствии донора электронов с низким потенциалом, фермент использует протоны из воды в качестве акцепторов электронов и катализирует выделение  $\text{H}_2$  [31]. Двунаправленная гидрогеназа цианобактерий кодируется генами *HoxEFUYH* [36].

Поглощающая гидрогеназа – гетеродимерный фермент, состоящий из большой субъединицы, содержащей активный центр (HupL), и малой субъединицы (HupS) (рис. 2) [32, 41]. Основная функция поглощающей гидрогеназы заключается в энергодающем переносе  $\text{H}_2$  в пул убихинона/пластохинона. Данный класс гидрогеназ кодируется генами *HupSL* [1].

По строению активного центра выделяют три основных класса гидрогеназ: [FeFe] – гидрогеназы, [NiFe] – гидрогеназы, Hmd – гидрогеназы [31, 42–44]. Для микроводорослей характерно наличие первого типа ферментов. [FeFe] – гидрогеназа имеет уникальный активный центр (H-кластер), активность которого примерно в 100 раз выше, чем у других гидрогеназ [45]. Из-

вестно, что фермент, [FeFe] – гидрогеназа микроводорослей, кодируется генами *HydA1* и *HydA2* и локализуется в хлоропластах [46–48].

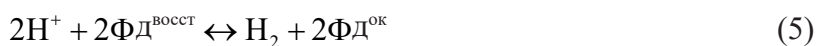
Особенностью всех типов ферментов, участвующих в процессе выделения водорода, является их высокая чувствительность к кислороду [49, 50]. Более того, известно, что гидрогеназы зеленых микроводорослей необратимо ингибируются под действием кислорода, тогда как [NiFe]-гидрогеназы, характерные для цианобактерий, более устойчивы к  $O_2$ , а их ингибирование имеет обратимый характер [51]. Таким образом, наличие кислорода в среде инактивирует процесс производства  $H_2$  [52, 53].

Кроме того, [NiFe]-гидрогеназы синтезируются конститутивно, в то время как экспрессия генов [FeFe]-гидрогеназ требует предварительной темновой адаптации в анаэробных условиях [1, 54].

### Механизмы выделения био $H_2$

Процесс фотосинтеза представляет собой сложную цепь окислительно-восстановительных реакций, протекающих в тилакоидных мембранах хлоропластов. Последовательный перенос электронов приводит к тому, что восстановленный ферредоксин (Фд) передает электроны далее для восстановления НАДФ и синтеза АТФ. В случае же фотобиологического производства водорода ферредоксин отдает электроны на специальные ферменты, которые и участвуют в метаболизме водорода [55].

Цианобактерии и микроводоросли могут выделять биоводород путем прямого и непрямого биофотоллиза [56]. В ходе прямого биофотоллиза восстановитель, образующийся в результате фотосинтеза (ферредоксин или НАД(Ф)Н) переносит под действием света электроны на гидрогеназу, и приводит к синтезу молекулярного водорода [2, 13, 56–59] (5):



При непрямом биофотоллизе электроны, образующиеся в результате расщепления воды, сначала поступают для синтеза запасных углеводов (крахмал, гликоген), а затем эти органические запасы служат донорами электронов для образования  $H_2$  [8, 60–62]. Преимуществом непрямого биофотоллиза является возможность использования альтернативных источников углерода в качестве доноров протонов и электронов для генерации водорода [63].

### Стратегии, используемые для повышения продуктивности процесса выделения $H_2$

Производство водорода биологическим путем сталкивается с рядом трудностей, среди которых: низкая эффективность и продуктивность процесса, а также чувствительность ферментов, катализирующих выделение водорода, к содержанию кислорода в окружающей среде [27, 64]. Для преодоления этих сложностей и получения биоводорода в промышленных масштабах в настоящее время используется множество подходов, которые можно объединить в 3 большие группы: метаболические, генетические и технические подходы. Потенциал образования  $H_2$  у зеленых микроводорослей и цианобактерий зависит от способности конкретного штамма синтезировать ферменты, необходимые для метаболизма водорода, и условий культивирования. Результаты анализа некоторых данных по эффективности выделения  $H_2$  штаммами цианобактерий и микроводорослей представлены в табл. 1.

**Метаболические подходы** направлены на улучшение производительности процесса выделения  $H_2$  посредством регуляции внешних факторов: интенсивности освещения [71], рН среды [88, 89], температуры культивирования [89], газового состава среды [71, 74, 77] и питательных веществ [90].

Также к метаболическим подходам относится применение ингибиторов фотосинтетической активности с целью повышения эффективности фотовыделения водорода (кислород, выделяю-

Таблица 1

Сравнение скорости выделения  $H_2$   
у некоторых штаммов цианобактерий и микроводорослей

Table 1

Comparison of  $H_2$  release rates in some strains of cyanobacteria and microalgae

Вид	Максимальная скорость выделения $H_2$	Источник
<b>Цианобактерии</b>		
<i>Desertifilum</i> sp. IPPAS B-1220	0.348 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[58]
<i>Calothrix</i> 336/3	48 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[65]
<i>Cyanothece</i> sp. ATCC 51142	465 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[66]
<i>Synechocystis</i> sp. PCC6803-GT	3.26 $\mu$ моль $H_2$ /мл/ч	[67]
<i>Cyanothece</i> sp. strain ATCC 51142	300 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[68]
<i>Oscillatoria</i> sp. Miami BG7	260 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[69]
<i>Anabaena siamensis</i> TISTR 8012	30 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[70]
<i>Anabaena</i> sp. PCC 7120	62.6 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[71]
<i>Synechocystis</i> sp. PCC 6803	40.6 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[72]
<i>Anabaena cylindrica</i> B629	49.3 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[73]
<i>Nostoc</i> sp. PCC 7422	100 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[74]
<i>Anabaena siamensis</i> TISTR 8012	22 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[75]
<i>Aphanothece halophytica</i>	13.80 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[76]
<b>Микроводоросли</b>		
<i>C. reinhardtii</i> CC-4147 FUD7 mt+	5.3 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[77]
<i>C. reinhardtii</i> Stm6	~40 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[78]
<i>C. reinhardtii</i> 137+	0.73 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[79]
<i>C. reinhardtii</i> CC-124	21.65 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл/ч	[80]
<i>C. reinhardtii</i> CC-4533	~40 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл	[81]
<i>C. reinhardtii</i> flv 208	~60 $\mu$ моль $H_2$ /мг Хл	[81]
<i>C. reinhardtii</i> CC-124	35 $\mu$ моль $H_2$ / мл газа	[82]
<i>Chlorella</i> sp.	10.31 мл/Л	[83]
<i>Chlorella</i> sp. IOAC707S	20 мл/Л	[84]
<i>C. reinhardtii</i> D239-40	490 мл/Л	[85]
<i>C. pyrenoidosa</i>	44 мл/Л	[86]
<i>Parachlorella kessleri</i> RA-002	2,20 мМ/Л	[87]

щийся в процессе фотосинтеза подавляет действие водородных ферментов [91]). К настоящему времени исследовано влияние на водородный метаболизм следующих ингибиторов: DCMU [58, 75], СССР [87, 92], KCN [75, 90, 93], РСР [93] и другие.

Помимо вышеперечисленных способов часто применяется создание стрессовых условий – серное [77–79], азотное [76, 82, 94, 95], фосфорное [84] и магниевое [79] голодания, а также солевой стресс [76].

Показано, что у микроводорослей наиболее эффективное выделение биоводорода отмечается в условиях дефицита серы, который ингибирует активность ФС2 и скорость производства кислорода. Это приводит к тому, что процессы потребления кислорода начинают доминировать над его выделением, и происходит активация гидрогеназ в анаэробных условиях [96]. Однако Волгушева

и др. (2017) в своих исследованиях показали, что клетки *Chlamydomonas reinhardtii*, лишенные Mg, демонстрировали более пролонгированное выделение водорода. Это связано с тем, что дефицит магния оказывает менее вредное воздействие на жизнеспособность и метаболическую активность клеток, по сравнению с голоданием по сере [79].

**Генетические подходы** к повышению эффективности выделения биоводорода включают исследования по разработке  $O_2$ -толерантной гидрогеназы для устойчивого производства био $H_2$  [97], а также исследования, связанные с поиском способов переключения потока электронов на гидрогеназу. В исследовании Eilenberg с соавт. (2016) показан двойной эффект мутанта *C. reinhardtii*, в котором комплекс Фд и гидрогеназы показал более высокую толерантность в отношении к  $O_2$ , а также большую продукцию  $H_2$ , в связи с тем, что поток электронов от ФС2 шел непосредственно на комплекс Фд и гидрогеназы [80]. Подобные результаты были получены при исследовании мутанта *C. reinhardtii* по белку D1, в котором была произведена двойная аминокислотная замена [98]. Точно так же мутанты *C. reinhardtii*, нокаутированные по белку ФНР (ферредоксин-НАДФ-редуктаза), показали более высокую фотопродукцию водорода, чем дикие типы [81].

Другим генетическим подходом является разработка укороченных антенных комплексов [99–102]. В мутантах с усеченными антеннами скорость фотосинтеза достигает насыщения при гораздо более высокой интенсивности света. В исследованиях Kosourov et al. (2011) показано, что усечение светособирающих антенн в клетках водорослей не только улучшает продуктивность фотосинтеза, но и увеличивает эффективность фотопродукции  $H_2$  при высокой интенсивности света в течение длительного времени. Так, мутант *C. reinhardtii tla1* (CC-4169) демонстрировал в 6 раз более высокую скорость выделения водорода при интенсивном свете по сравнению с родительским штаммом [101].

Создание искусственных микроРНК (amiRNAs) является одной из новейших методик повышения уровня био $H_2$ . Последние исследования позволили отметить, что при серном голодании у *C. reinhardtii* сверхэкспрессируются некоторые эндогенные микроРНК. Эти наблюдения привели к разработке нескольких искусственных микроРНК (amiRNAs) для увеличения выхода водорода путем стимуляции более быстрого потребления кислорода или подавления экспрессии гена *psbA*, который кодирует белок D1, связанный с ФС2 [103, 104].

Таким образом, методы генетической инженерии позволяют устранять конкурирующие пути и направлять поток электронов в сторону синтеза  $H_2$ .

**Технические подходы** заключаются в масштабировании культивирования микроводорослей в биореакторах особого типа, снижающих затраты на производство [105]. В настоящее время уже создано множество фотобиореакторов закрытого типа (вертикальные колонные, трубчатые, плоскостельные и т. д.). Однако, разработка подходящего фотобиореактора для производства водорода микроорганизмами все еще остается сложной и актуальной задачей [106, 107]. При создании «идеального» фотобиореактора необходимо учитывать следующие параметры: фотобиореактор должен быть закрытой системой, во избежание потерь произведенного водорода; конструкция должна обеспечивать удобство и простоту стерилизации; а также обеспечивать высокое соотношение освещаемой поверхности к объему культуры.

Другим не менее актуальным способом повышения скорости выделения биоводорода является иммобилизация клеток на различных носителях. Таким путем достигаются защита микроорганизмов от неблагоприятных воздействий и постоянство условий культивирования [53, 72, 77].

### Заключение

Подводя итог, можно утверждать, что истощение ископаемого топлива значительно стимулировало интерес во всем мире к разработке устойчивых источников энергии. Цианобактерии и микроводоросли рассматриваются в качестве потенциальных производителей биоводорода, однако стоимость производства и низкая эффективность процесса снижают конкурентоспособ-

ность биоH<sub>2</sub>. Тем не менее, производство водорода может быть ускорено благодаря последним технологическим достижениям в области метаболической и генной инженерии.

## СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- [1] **Tsygankov A.A.** Biological generation of hydrogen, *Russian Journal of General Chemistry*. 77 (2007a) 685–93.
- [2] **Hallenbeck P.C.** Hydrogen production by cyanobacteria, *Microbial technologies in advanced biofuels production*. (2012) 15–28.
- [3] **Hallenbeck P.C., Lazaro C.Z., Sagir E.** Photosynthesis and hydrogen from photosynthetic microorganisms. *Microalgal Hydrogen Production: Achievements and Perspectives*. Seibert M. and Torzillo G (eds.). European Society for Photobiology. Chapter 1 (2018) 3–30.
- [4] **Allakhverdiev S.I., Kreslavski V.D., Thavasi V., Zharmukhamedov S.K., Klimov V.V., Nagata T., Nishihara H., Ramakrishna S.** Hydrogen photoproduction by use of photosynthetic organisms and biomimetic systems, *Photochemical and Photobiological Sciences*. 8 (2) (2009) 148–56.
- [5] **Ghirardi M.L., Dubini A., Yu J., Maness P-Ch.** Photobiological hydrogen-producing systems, *Chemical Society Reviews*. 38 (2009) 52–61.
- [6] **Allakhverdiev S.I., Kreslavski V.D., Thavasi V., Zharmukhamedov S.K., Klimov V.V., Ramakrishna S. et al.** Photosynthetic energy conversion: hydrogen photoproduction by natural and biomimetic systems. Mukherjee A., (ed.) *Biomimetics, learning from nature*. Croatia: In-Tech, Vukovar; (2010) 49–76.
- [7] **Allakhverdiev S.I., Thavasi V., Kreslavski V.D., Zharmukhamedov S.K., Klimov V.V., Ramakrishna S. et al.** Photosynthetic hydrogen production, *Photochemical and Photobiological Sciences*. 11 (2011) 101–13.
- [8] **Antal T.K., Krendeleva T.E., Pashchenko V.Z., Rubin A.B., Stensjo K., Tyystjarvi E. et al.** Photosynthetic hydrogen production: mechanisms and approaches. Azbar N., Levin D. (eds.) *State of the art and progress in production of biohydrogen*. Canada: Bentham Science Publishers; (2011) 25–53.
- [9] **Veziroglu N.T.** Foreword. Azbar N., Levin, D. (eds.) *State of the art and progress in production of biohydrogen*. Canada: Bentham Science Publishers; (2011) 25–53.
- [10] **Melis A., Happe T.** Hydrogen production: green algae as a source of energy, *Plant Physiology*. 127 (2001) 740–8.
- [11] **Appel J.** The physiology and functional genomics of cyanobacterial hydrogenases and approaches towards biohydrogen production. Burnap R.L., Vermaas W.F.J., Govindjee, Sharkey T.D. (eds.) *Functional genomics and evolution of photosynthetic systems, advances in photosynthesis and respiration*. Dordrecht, The Netherlands: Springer. (2012) 357–81.
- [12] **Homann P.H.** Hydrogen metabolism of green algae: discovery and early research—a tribute to Hans Gaffron and his coworkers. Govindjee, Beatty J.T., Gest H., Allen J.F. (eds.) *Discoveries in photosynthesis, advances in photosynthesis and respiration*, Dordrecht, The Netherlands: Springer. 20 (2005) 119–29.
- [13] **Khetkorn W., Rastogi R.P., Incharoensakdi A., Lindblad P., Madamwar D., Pandey A., Larroche C.** Microalgal hydrogen production – A review, *Bioresource Technology*. 243 (2017) 1194–206.
- [14] **Aziz M.** Integrated hydrogen production and power generation from microalgae, *International Journal of Hydrogen Energy*. 41 (2016) 104–112.
- [15] **Hosseini S.E., Wahid M.A.** Hydrogen production from renewable and sustainable energy resources: Promising green energy carrier for clean development, *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. 57 (2016) 850–66.
- [16] **Gaffron H.** Reduction of CO<sub>2</sub> with H<sub>2</sub> in green plants, *Nature*. 143 (1939) 204–5.
- [17] **Gaffron H., Rubin J.** Fermentative and photochemical production of hydrogen in algae, *Journal of General Physiology*. 26 (1942) 219–40.



- [18] **Gest H., Kamen M.D.** Studies on the metabolism of photosynthetic bacteria IV. Photochemical production of molecular hydrogen by growing cultures of photosynthetic bacteria, *Journal of Bacteriology*. 58 (1949) 239–45.
- [19] **Dutta D., De D., Chaudhuri S., Bhattacharya S.K.** Hydrogen production by Cyanobacteria, *Microbial Cell Factories*. 4 (2005) 36.
- [20] **Islam R., Cicek N., Sparling R., Levin D.** Effect of substrate loading on hydrogen production during anaerobic fermentation by *Clostridium thermocellum* 27405, *Applied Microbiology and Biotechnology*. 72 (2006) 576–83.
- [21] **Levin D.B., Carere C.R., Cicek N., Sparling R.** Challenges for biohydrogen production via direct lignocellulose fermentation, *International Journal of Hydrogen Energy*. 34 (2009) 7390–403.
- [22] **Das D., Veziroglu T.N.** Hydrogen production by biological processes: a survey of literature, *International Journal of Hydrogen Energy*, 26 (1) (2001) 13–28.
- [23] **Limongi A.R., Viviano E., Luca M.D., Radice R.P., Bianco G., Martelli G.** Biohydrogen from Microalgae: Production and Applications, *Applied Sciences*. 11 (2021) 1616.
- [24] **Vermaas W.Fj.** Photosynthesis and respiration in cyanobacteria. J.W. Sons (eds). *Encyclopedia of life sciences*. (2001) 1–7.
- [25] **Rexroth S., Weigand K., Rögner M.** Cyanobacterial design cell for the production of hydrogen from water. Rögner M. (ed.) *Biohydrogen*. Walter de Gruyter GmbH: Berlin, Germany. (2015) 1–14.
- [26] **Khanna N., Lindblad P.** Cyanobacterial hydrogenases and hydrogen metabolism revisited: Recent progress and future prospects, *International Journal of Molecular Sciences*. 16 (5) (2015) 10537–61.
- [27] **Nagarajan D., Lee D.J., Kondo A., Chang J.S.** Recent insights into biohydrogen production by microalgae – from biophotolysis to dark fermentation, *Bioresource Technology*. 227 (2017) 373–87.
- [28] **Sadvakasova A.K., Kossalbayev B.D., Zayadan B.K., Bolatkhan K., Alwasel S., Najafpour M.M., Tomo T., Allakhverdiev S.I.** Bioprocesses of hydrogen production by cyanobacteria cells and possible ways to increase their productivity, *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. 133 (2020) 110054.
- [29] **Hu Q., Sommerfeld M., Jarvis E., Ghirardi M., Posewitz M., Seibert M., Darzins A.** Microalgal Triacylglycerols as Feedstocks for Biofuel Production: Perspectives and Advances, *Plant Journal*. 54 (2008) 621–639.
- [30] **Vogt S., Lyon E.J., Shima S., Thauer R.K.** The exchange activities of [Fe] hydrogenase (iron-sulfur-cluster-free hydrogenase) from methanogenic archaea in comparison with the exchange activities of [FeFe] and [NiFe] hydrogenases, *Journal of Biological Inorganic Chemistry*. 13 (2008) 97–106.
- [31] **Vignais P.M., Billoud B.** Occurrence, classification, and biological function of hydrogenases: An overview, *Chemical Reviews*. 107 (10) (2007) 4206–72.
- [32] **Tamagnini P., Leitao E., Oliveira P., Ferreira D., Pinto F.A.L., Harris D.J., Heidorn T., Lindblad P.** Cyanobacterial hydrogenase diversity, regulation and application, *FEMS Microbiology Reviews*. 31 (2007) 692–720.
- [33] **Wegelius A., Khanna N., Esmieu Ch., Barone G.D., Pinto F., Tamagnini P., Berggren G., Lindblad P.** Generation of a functional, semisynthetic [FeFe]-hydrogenase in a photosynthetic microorganism, *Energy and Environmental Science*. Open access. (2018).
- [34] **Mishra A.K., Kaushik M.S., Tiwari D.N.** Nitrogenase and hydrogenase: enzymes for nitrogen fixation and hydrogen production in cyanobacteria, *Cyanobacteria*. 8 (2019) 173–91.
- [35] **Schutz K., Happe T., Troshina O., Lindblad P., Leitao E., Oliveira P., Tamagnini P.** Cyanobacterial H<sub>2</sub> production — a comparative analysis. *Planta* 218 (2004) 350–9.
- [36] **Tsygankov A.A.** Nitrogen-fixing cyanobacteria: A review, *Applied Biochemistry and Microbiology*. 43 (2007b) 250–9.
- [37] **Bothe H., Schmitz O., Yates M.G., Newton W.E.** Nitrogen fixation and hydrogen metabolism in cyanobacteria, *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 74 (4) (2010), 529–51.
- [38] **Hoffman B.M., Dean D.R., Seefeldt L.C.** Climbing nitrogenase: toward a mechanism of enzymatic nitrogen fixation, *Accounts of Chemical Research*. 42 (5) (2009) 609–19.

- [39] **Golding A-L., Dong Zh.** Hydrogen production by nitrogenase as a potential crop rotation benefit, *Environmental Chemistry Letters*. 8 (2010) 101–21.
- [40] **Khetkorn W., Khanna N., Incharoensakdi A., Lindblad P.** Metabolic and genetic engineering of cyanobacteria for enhanced hydrogen production, *Biofuels*. 4 (2013) 535–61.
- [41] **Tamagnini P., Leitao E., Oxelfelt F.** Uptake hydrogenase in cyanobacteria: novel input from non-heterocystous strains, *Biochemical Society Transactions* (2005) 67–9.
- [42] **Shima S., Thauer R.K.** A third type of hydrogenase catalyzing  $H_2$  activation, *The Chemical Record*, 7 (2007) 37–46.
- [43] **Salomone-Stagni M., Vogt S., Shima S., Meyer-Klaucke W.** Extended X-ray absorption fine structure of the [Fe]-hydrogenase Hmd active site. *Journal of Physics: Conference Series*. 190 (2009) 012197.
- [44] **Abdullatypov A.V., Tsygankov A.A.** Modelirovanie prostranstvennoi struktury gidrogenazy HydSL purpurnoi sernoi bakterii *Thiocapsa roseopersicina* BBS, *Kompyuternye issledovaniya i modelirovanie*. 5 (4) (2013) 737–47.
- [45] **Jimenez-Llanos J., Ramirez-Carmona M., Rendon-Castrillon L., Ocampo-Lopez C.** Sustainable biohydrogen production by *Chlorella* sp. microalgae: A review. *International Journal of Hydrogen Energy* 45 (2020) 8310–28.
- [46] **Ghirardi M.L., Posewitz M.C., Maness P.-C., Dubini A., Yu J., Seibert M.** Hydrogenases and hydrogen photoproduction in oxygenic photosynthetic organisms, *Annual Review of Plant Biology*. 58 (2007) 71–91.
- [47] **Meyer J.** [FeFe] hydrogenases and their evolution: a genomic perspective, *Cellular and Molecular Life Sciences*. 64 (2007) 1063–84.
- [48] **Meuser J.E., D’Adamo S., Jinkerson R.E., Mus F., Yang W., Ghirardi M.L., Seibert M., Grossman A.R., Posewitz M.C.** Genetic disruption of both *Chlamydomonas reinhardtii* [FeFe]-hydrogenases: Insight into the role of HYDA2 in  $H_2$  production, *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 417 (2012) 704–9.
- [49] **Vignais P.M., Colbeau A.** Molecular biology of microbial hydrogenases, *Current Issues in Molecular Biology*. 6 (2004) 159–88.
- [50] **Melis A., Seibert M., Ghirardi M.L.** Hydrogen fuel production by transgenic microalgae. Leon R., Galvan A., Fernandez E. (eds). *Transgenic microalgae as green cell factories*. (2007) 110–21.
- [51] **English C.M., Eckert C., Brown K., Seibert M., King P.W.** Recombinant and in vitro expression systems for hydrogenases: new frontiers in basic and applied studies for biological and synthetic  $H_2$  production, *Dalton Transactions*. 45 (2009) 9970–8.
- [52] **Eroglu E., Melis A.** Photobiological hydrogen production: Recent advances and state of the art, *Biore-source Technology*. 102 (2011) 8403–13.
- [53] **Taikhao S., Phunpruch S.** Increasing hydrogen production efficiency of  $N_2$ -fixing cyanobacterium *Anabaena siamensis* TISTR 8012 by cell immobilization, *Energy Procedia*. 138 (2017) 366–71.
- [54] **Ghirardi M.L.** Implementation of photobiological  $H_2$  production: the  $O_2$  sensitivity of hydrogenases, *Photosynthesis Research*. 125 (2015) 383–93.
- [55] **Eroglu E., Melis A.** Microalgal hydrogen production research, *International Journal of Hydrogen Energy*. 41 (2016) 12772–98.
- [56] **Bolatkhan K., Kossalbayev B.D., Zayadan B.K., Tomo T., Veziroglu T.N., Allakhverdiev S.I.** Hydrogen production from phototrophic microorganisms: Reality and perspectives, *International Journal of Hydrogen Energy*. 44 (2019) 5799–811.
- [57] **Touloupakis E., Torzillo G.** Photobiological hydrogen production, *Solar Hydrogen Production*. (2019) 511–25.
- [58] **Kossalbayev B.D., Tomo T., Zayadan B.K., Sadvakasova A.K., Bolatkhan K., Alwasel S., Allakhverdiev S.I.** Determination of the potential of cyanobacterial strains for hydrogen production, *International Journal of Hydrogen Energy*. 45 (2020) 2627–39.

- [59] **Kamshybayeva G.K., Kossalbayev B.D., Sadvakasova A.K., Zayadan B.K., Bozieva A.M., Dunikov D.O., Alwasel S., Allakhverdiev S.I.** Strategies and economic feasibilities in cyanobacterial hydrogen production, *International Journal of Hydrogen Energy*. 47 (2022) 29661–84.
- [60] **Ananyev G., Carrieri D., Dismukes G.Ch.** Optimization of metabolic capacity and flux through environmental cues to maximize hydrogen production by the cyanobacterium “*Arthrospira (Spirulina) maxima*”, *Applied and environmental microbiology*. 74 (19) (2008) 6102–13.
- [61] **Taikhao S., Incharoensakdi A., Phunpruch S.** Dark fermentative hydrogen production by the unicellular halotolerant cyanobacterium *Aphanothece halophytica* grown in seawater, *Journal of Applied Physiology*. 27 (2014) 187–96.
- [62] **Singh H., Das D.** Biohydrogen from microalgae. *Handbook of Microalgae-Based Processes and Products*. (2020) 391–418.
- [63] **Mathews J., Wang G.** Metabolic pathway engineering for enhanced biohydrogen production, *International Journal of Hydrogen Energy*. 34 (2009) 7404–16.
- [64] **Goswami R.K., Mehariya S., Obulisamy P.K., Verma P.** Advanced microalgae-based renewable biohydrogen production systems: A review, *Bioresource Technology*. 320 (A) (2021) 124301.
- [65] **Allahverdiyeva Y., Leino H., Saari L., Fewer D.P., Shunmugam S., Sivonen K., Aro E.-M.** Screening for biohydrogen production by cyanobacteria isolated from the Baltic Sea and Finnish lakes, *International Journal of Hydrogen Energy*. 35 (2010) 1117–27.
- [66] **Bandyopadhyay A., Stöckel J., Min H., Sherman L.A., Pakrasi H.B.** High rates of photobiological H<sub>2</sub> production by a cyanobacterium under aerobic conditions, *Nature Communications*. 1 (139) (2010).
- [67] **Chongsuksantikul A., Asami K., Yoshikawa S., Ohtaguchi K.** Hydrogen production by anaerobic dark metabolism in *Synechocystis* sp. strain PCC 6803-GT: effect of monosaccharide in nitrate free solution, *Journal of Biochemical Technology*. 5 (3) (2014) 735–42.
- [68] **Min H., Sherman L.A.** Hydrogen production by the unicellular, diazotrophic cyanobacterium *Cyanothece* sp. strain ATCC 51142 under conditions of continuous light, *Applied and Environmental Microbiology*. 76 (2010) 4293–301.
- [69] **Kumazawa T., Sato S., Kanenari D., Kunimatsu A., Hirose R., Matsuba S., Obara H., Suzuki M., Sato M., Onodera J.** Precursor of carthamin, a constituent of safflower, *Chemical Letters*. 23 (12) (1994).
- [70] **Khetkorn W., Lindblad P., Incharoensakdi A.** Inactivation of uptake hydrogenase leads to enhanced and sustained hydrogen production with high nitrogenase activity under high light exposure in the cyanobacterium *Anabaena siamensis* TISTR 8012, *Journal of Biological Engineering*. 6 (19) (2012a).
- [71] **Marques A.E., Barbosa A.E., Jotta J., Coelho M.C., Tamagnini P., Gouveia L.** Biohydrogen production by *Anabaena* sp. PCC 7120 wild-type and mutants under different conditions: Light, nickel, propane, carbon dioxide and nitrogen, *Biomass and Bioenergy*. 35 (2011) 4426–34.
- [72] **Touloupakis E., Rontogiannis G., Benavides A.M.S., Cicchi B., Ghanotakis D.F., Torzillo G.** Hydrogen production by immobilized *Synechocystis* sp. PCC 6803, *International Journal of Hydrogen Energy*. 41 (2016) 15181–6.
- [73] **Yeager Ch.M., Milliken Ch.E., Bagwell Ch.E., Staples L., Berseth P.A., Sessions H.T.** Evaluation of experimental conditions that influence hydrogen production among heterocystous cyanobacteria, *International Journal of Hydrogen Energy*. 36 (2011) 7487–99.
- [74] **Yoshino F., Ikeda H., Masukawa H., Sakurai H.** High photobiological hydrogen production activity of *Nostoc* sp. PCC 7422 uptake hydrogenase-deficient mutant with high nitrogenase activity, *Marine Biotechnology*. 9 (2007) 101–12.
- [75] **Khetkorn W., Baebprasert W., Lindblad P., Incharoensakdi A.** Redirecting the electron flow towards the nitrogenase and bidirectional Hox-hydrogenase by using specific inhibitors results in enhanced H<sub>2</sub> production in the cyanobacterium *Anabaena siamensis* TISTR 8012, *Bioresource Technology*. 118 (2012b) 265–71.
- [76] **Taikhao S., Junyapoon S., Incharoensakdi A., Phunpruch S.** Factors affecting biohydrogen production by unicellular halotolerant cyanobacterium *Aphanothece halophytica*, *Journal of Applied Phycology*. 25 (2013) 575–85.

[77] **Antal T.K., Matorin D.N., Kukarskikh G.P., Lambrea M.D., Tyystjarvi E., Krendeleva T.E., Tsygankov A.A., Rubin A.B.** Pathways of hydrogen photoproduction by immobilized *Chlamydomonas reinhardtii* cells deprived of sulfur, *International Journal of Hydrogen Energy*. 39 (2014) 18194–203.

[78] **Volgusheva A.A., Styring S., Mamedov F.** Increased photosystem II stability promotes H<sub>2</sub> production in sulfur-deprived *Chlamydomonas reinhardtii*, *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 110 (2013) 7223–28.

[79] **Volgusheva A.A., Jokel M., Allahverdiyeva Y., Kukarskikh G.P., Lukashev E.P., Lambrea M.D., Krendeleva T.E., Antal T.K.** Comparative analyses of H<sub>2</sub> photoproduction in magnesium- and sulfur-starved *Chlamydomonas reinhardtii* cultures, *Physiologia Plantarum*. 161 (2017) 124–37.

[80] **Eilenberg H., Weiner I., Ben-Zvi O., Pundak C., Marmari A., Liran O., Wecker M.S., Milrad Y., Yacobi I.** The dual effect of a ferredoxin-hydrogenase fusion protein in vivo: successful divergence of the photosynthetic electron flux towards hydrogen production and elevated oxygen tolerance, *Biotechnology for Biofuels*. 9 (2016) 182.

[81] **Jokel M., Nagy V., Tóth S.Z., Kosourov S., Allahverdiyeva Y.** Elimination of the flavodiiron electron sink facilitates long-term H<sub>2</sub> photoproduction in green algae, *Biotechnology for Biofuels*. 12 (2019) 1–16.

[82] **Philipps G., Happe T., Hemschemeier A.** Nitrogen deprivation results in photosynthetic hydrogen production in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Planta*. 235 (2011) 729–45.

[83] **Sengmee D., Cheirsilp B., Suksaroge T.T., Prasertsan P.** Biophotolysis-based Hydrogen and Lipid Production by oleaginous microalgae using crude glycerol as exogenous carbon source, *International Journal of Hydrogen Energy*. (2017) 1970–6.

[84] **Batyrova K., Gavarisheva A., Ivanova E., Liu J., Tsygankov A.** Sustainable hydrogen photoproduction by phosphorus-deprived marine green microalgae *Chlorella* sp., *International Journal of Molecular Sciences*. 16 (2015) 2705–16.

[85] **Oncel S.S., Kose A., Faraloni C., Imamoglu E., Elibol M., Torzillo G., Sukan F.V.** Biohydrogen production using mutant strains of *Chlamydomonas reinhardtii*: the effects of light intensity and illumination patterns, *Biochemical Engineering Journal*. 92 (2014) 47–2.

[86] **Mithuna S., Mubarakb M., Shaijac A., Suchitrad T.V.** Experimental investigation of biohydrogen production from indigenous algae and *Chlorella Pyrenoidosa*, *International Conference on Energy Efficient Technologies for Sustainability (ICEETS)*. (2013) 334–37.

[87] **Manoyan J., Gabrielyan L., Kozel N., Trchounian A.** Regulation of biohydrogen production by protonophores in novel green microalgae *Parachlorella kessleri*, *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. 199 (2019) 111597.

[88] **Alalayah W.M., Alhamed Y.A., Al-zahrani A., Edris G.** Influence of culture parameters on biological hydrogen production using green algae *Chlorella vulgaris*. *Revista de Chimie*. 66 (2015) 788–91.

[89] **Rashid N., Lee K., Han J.I., Gross M.** Hydrogen production by immobilized *Chlorella vulgaris*: optimizing pH, carbon source and light, *Bioprocess and Biosystems Engineering* 36 (2013) 867–72.

[90] **Burrows E.H., Chaplen F.W.R., Ely R.L.** Optimization of media nutrient composition for increased photofermentative hydrogen production by *Synechocystis* sp. PCC 6803, *International Journal of Hydrogen Energy*. 33 (2008) 6092–9.

[91] **Sakurai H., Tsygankov A.A.** Photobiological biohydrogen production, *Second and Third Generation of Feedstocks*. Chapter 16 (2019) 437–67.

[92] **Pansook S., Incharoensakdi A., Phunpruch S.** Effects of the photosystem II inhibitors CCCP and DC-MU on hydrogen production by the unicellular halotolerant cyanobacterium *Aphanothece halophytica*, *The Scientific World Journal*. (2019) 1–10.

[93] **Appel J., Phunpruch S., Steinmüller K., Schulz R.** The bidirectional hydrogenase of *Synechocystis* sp. PCC 6803 works as an electron valve during photosynthesis, *Archives of Microbiology*. 173 (2000) 333–338.

[94] **McNeely K., Kumaraswamy G.K., Guerraa T., Bennettea N., Ananyev G., Dismukes G.Ch.** Metabolic switching of central carbon metabolism in response to nitrate: Application to autofermentative hydrogen production in cyanobacteria, *Journal of Biotechnology*. 182–183 (2014) 83–91.

- [95] Papazi A., Korelidou A., Andronis E., Parasyri A., Stamatis N., Kotzabasis K. Bioenergetic reprogramming plasticity under nitrogen depletion by the unicellular green alga *Scenedesmus obliquus*, *Planta*. 247 (2017) 679–92.
- [96] Vargas S.R., Zaiat M., do Carmo Calijuri M. Influence of culture age, ammonium and organic carbon in hydrogen production and nutrient removal by *Anabaena* sp. in nitrogen-limited cultures, *International Journal of Hydrogen Energy*. 45, (2020) 30222–31.
- [97] Masukawa H., Kitashima M., Inoue K., Sakurai H., Hausinger R.P. Genetic engineering of cyanobacteria to enhance biohydrogen production from sunlight and water, *AMBIO: A Journal of the Human Environment*. 41 (2012) 169–73.
- [98] Torzillo G., Scoma A., Faraloni C., Ena A., Johanningmeier U. Increased hydrogen photoproduction by means of a sulfur-deprived *Chlamydomonas reinhardtii* D1 protein mutant, *International Journal of Hydrogen Energy*. 34 (2009) 4529–36.
- [99] Polle J.E.W., Kanakagiri S., Jin E., Masuda T., Melis A. Truncated chlorophyll antenna size of the photosystems – a practical method to improve microalgal productivity and hydrogen production in mass culture, *International Journal of Hydrogen Energy*. 27 (2002) 1257–64.
- [100] Melis A. Solar energy conversion efficiencies in photosynthesis: Minimizing the chlorophyll antennae to maximize efficiency, *Plant Science*. 177 (2009) 272–80.
- [101] Kosourov S.N., Ghirardi M.L., Seibert M.A. A truncated antenna mutant of *Chlamydomonas reinhardtii* can produce more hydrogen than the parental strain, *International Journal of Hydrogen Energy*. 36 (2011) 2044–8.
- [102] Sakurai H., Masukawa H., Kitashimac M., Inoue K. Photobiological hydrogen production: Bioenergetics and challenges for its practical application, *Journal of Photochemistry and Photobiology*. 17 (2013) 1–25.
- [103] Li H., Zhang L., Shu L., Zhuang X., Liu Y., Chen J., Hu Z. Sustainable photosynthetic H<sub>2</sub>-production mediated by artificial miRNA silencing of OEE2 gene in green alga *Chlamydomonas reinhardtii*, *International Journal of Hydrogen Energy*. 40 (2015) 5609–16.
- [104] Li H., Liu Y., Wang Y., Chen M., Zhuang X., Wang C., Wang J., Hu Z. Improved photobio-H<sub>2</sub> production regulated by artificial miRNA targeting psbA in green microalga *Chlamydomonas reinhardtii*, *Biotechnology for Biofuels*. 11 (2018) 36.
- [105] Skjånes K., Andersen U., Heidorn T., Borgvang S.A. Design and construction of a photobioreactor for hydrogen production, including status in the field, *Journal of Applied Phycology*. 28 (2016) 2205–23.
- [106] Sevda S., Bhattacharya S., Abu Reesh I.M., Bhuvanesh S., Sreekrishnan T.R. Challenges in the design and operation of an efficient photobioreactor for microalgae cultivation and hydrogen production, *Biohydrogen Production: Sustainability of Current Technology and Future Perspective*. (2017) 147–62.
- [107] Kroumov A.D., Scheufele F.B., Trigueros D.E.G., Modenes A.N., Zaharieva M., Najdenski H. Modeling and technoeconomic analysis of algae for bioenergy and coproducts, *Algal Green Chemistry: Recent Progress in Biotechnology*. (2017) 201–41.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

**БОЗИЕВА Айшат Магомедовна** – младший научный сотрудник, аспирант, *Институт Физиологии Растений им. К.А. Тимирязева РАН, без степени.*

E-mail: ayshat2696@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6713-8819>

**ЗАДНЕПРОВСКАЯ Елена Вадимовна** – младший научный сотрудник, аспирант, *Институт Физиологии Растений им. К.А. Тимирязева РАН, без степени.*

E-mail: zadneprovskaya@ifr.moscow

**АЛЛАХВЕРДИЕВ Сулейман Ифхан оглы** — главный научный сотрудник, заведующий лабораторией, Институт Физиологии Растений им. К.А. Тимирязева РАН, д-р биол. наук.

E-mail: [suleyman.allakhverdiev@gmail.com](mailto:suleyman.allakhverdiev@gmail.com)

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0452-232X>

## REFERENCES

- [1] **A.A. Tsygankov**, Biological generation of hydrogen, *Russian Journal of General Chemistry*. 77 (2007a) 685–93.
- [2] **P.C. Hallenbeck**, Hydrogen production by cyanobacteria, *Microbial technologies in advanced biofuels production*. (2012) 15–28.
- [3] **P.C. Hallenbeck, C.Z. Lazaro, E. Sagir**, Photosynthesis and hydrogen from photosynthetic microorganisms. *Microalgal Hydrogen Production: Achievements and Perspectives*. Seibert M. and Torzillo G (eds.). European Society for Photobiology. Chapter 1 (2018) 3–30.
- [4] **S.I. Allakhverdiev, V.D. Kreslavski, V. Thavasi, S.K. Zharmukhamedov, V.V. Klimov, T. Nagata, H. Nishihara, S. Ramakrishna**, Hydrogen photoproduction by use of photosynthetic organisms and biomimetic systems, *Photochemical and Photobiological Sciences*. 8 (2) (2009) 148–56.
- [5] **M.L. Ghirardi, A. Dubini, J. Yu, P-Ch. Maness**, Photobiological hydrogen-producing systems, *Chemical Society Reviews*. 38 (2009) 52–61.
- [6] **S.I. Allakhverdiev, V.D. Kreslavski, V. Thavasi, S.K. Zharmukhamedov, V.V. Klimov, S. Ramakrishna et al.**, Photosynthetic energy conversion: hydrogen photoproduction by natural and biomimetic systems. Mukherjee A., (ed.) *Biomimetics, learning from nature*. Croatia: In-Tech, Vukovar; (2010) 49–76.
- [7] **S.I. Allakhverdiev, V. Thavasi, V.D. Kreslavski, S.K. Zharmukhamedov, V.V. Klimov, S. Ramakrishna et al.**, Photosynthetic hydrogen production, *Photochemical and Photobiological Sciences*. 11 (2011) 101–13.
- [8] **T.K. Antal, T.E. Krendeleva, V.Z. Pashchenko, A.B. Rubin, K. Stensjo, E. Tyystjarvi et al.**, Photosynthetic hydrogen production: mechanisms and approaches. Azbar N., Levin D. (eds.) *State of the art and progress in production of biohydrogen*. Canada: Bentham Science Publishers; (2011) 25–53.
- [9] **N.T. Veziroglu. Foreword**. Azbar N., Levin, D. (eds.), *State of the art and progress in production of biohydrogen*. Canada: Bentham Science Publishers; (2011) 25–53.
- [10] **A. Melis, T. Happe**, Hydrogen production: green algae as a source of energy, *Plant Physiology*. 127 (2001) 740–8.
- [11] **J. Appel**, The physiology and functional genomics of cyanobacterial hydrogenases and approaches towards biohydrogen production. Burnap R.L., Vermaas W.F.J., Govindjee, Sharkey T.D. (eds.) *Functional genomics and evolution of photosynthetic systems, advances in photosynthesis and respiration*. Dordrecht, The Netherlands: Springer. (2012) 357–81.
- [12] **P.H. Homann**, Hydrogen metabolism of green algae: discovery and early research—a tribute to Hans Gaffron and his coworkers. Govindjee, Beatty J.T., Gest H., Allen J.F. (eds.) *Discoveries in photosynthesis, advances in photosynthesis and respiration*, Dordrecht, The Netherlands: Springer. 20 (2005) 119–29.
- [13] **W. Khetkorn, R.P. Rastogi, A. Incharoensakdi, P. Lindblad, D. Madamwar, A. Pandey, C. Larroche**, Microalgal hydrogen production — A review, *Bioresource Technology*. 243 (2017) 1194–206.
- [14] **M. Aziz**, Integrated hydrogen production and power generation from microalgae, *International Journal of Hydrogen Energy*. 41 (2016) 104–112.
- [15] **S.E. Hosseini, M.A. Wahid**, Hydrogen production from renewable and sustainable energy resources: Promising green energy carrier for clean development, *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. 57 (2016) 850–66.
- [16] **H. Gaffron**, Reduction of CO<sub>2</sub> with H<sub>2</sub> in green plants, *Nature*. 143 (1939) 204–5.

- [17] **H. Gaffron, J. Rubin**, Fermentative and photochemical production of hydrogen in algae, *Journal of General Physiology*. 26 (1942) 219–40.
- [18] **H. Gest, M.D. Kamen**, Studies on the metabolism of photosynthetic bacteria IV. Photochemical production of molecular hydrogen by growing cultures of photosynthetic bacteria, *Journal of Bacteriology*. 58 (1949) 239–45.
- [19] **D. Dutta, D. De, S. Chaudhuri, S.K. Bhattacharya**, Hydrogen production by Cyanobacteria, *Microbial Cell Factories*. 4 (2005) 36.
- [20] **R. Islam, N. Cicek, R. Sparling, D. Levin**, Effect of substrate loading on hydrogen production during anaerobic fermentation by *Clostridium thermocellum* 27405, *Applied Microbiology and Biotechnology*. 72 (2006) 576–83.
- [21] **D.B. Levin, C.R. Carere, N. Cicek, R. Sparling**, Challenges for biohydrogen production via direct lignocellulose fermentation, *International Journal of Hydrogen Energy*. 34 (2009) 7390–403.
- [22] **D. Das, T.N. Veziroglu**, Hydrogen production by biological processes: a survey of literature, *International Journal of Hydrogen Energy*, 26 (1) (2001) 13–28.
- [23] **A.R. Limongi, E. Viviano, M.D. Luca, R.P. Radice, G. Bianco, G. Martelli**, Biohydrogen from Microalgae: Production and Applications, *Applied Sciences*. 11 (2021) 1616.
- [24] **W.Fj. Vermaas**, Photosynthesis and respiration in cyanobacteria. J.W. Sons (eds). *Encyclopedia of life sciences*. (2001) 1–7.
- [25] **S. Rexroth, K. Weigand, M. Rögnér**, Cyanobacterial design cell for the production of hydrogen from water. Rögnér M. (ed.) *Biohydrogen*. Walter de Gruyter GmbH: Berlin, Germany. (2015) 1–14.
- [26] **N. Khanna, P. Lindblad**, Cyanobacterial hydrogenases and hydrogen metabolism revisited: Recent progress and future prospects, *International Journal of Molecular Sciences*. 16 (5) (2015) 10537–61.
- [27] **D. Nagarajan, D.J. Lee, A. Kondo, J.S. Chang**, Recent insights into biohydrogen production by microalgae – from biophotolysis to dark fermentation, *Bioresource Technology*. 227 (2017) 373–87.
- [28] **A.K. Sadvakasova, B.D. Kossalbayev, B.K. Zayadan, K. Bolatkhan, S. Alwasel, M.M. Najafpour, T. Tomo, S.I. Allakhverdiev**, Bioprocesses of hydrogen production by cyanobacteria cells and possible ways to increase their productivity, *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. 133 (2020) 110054.
- [29] **Q. Hu, M. Sommerfeld, E. Jarvis, M. Ghirardi, M. Posewitz, M. Seibert, A. Darzins**, Microalgal Triacylglycerols as Feedstocks for Biofuel Production: Perspectives and Advances, *Plant Journal*. 54 (2008) 621–639.
- [30] **S. Vogt, E.J. Lyon, S. Shima, R.K. Thauer**, The exchange activities of [Fe] hydrogenase (iron-sulfur-cluster-free hydrogenase) from methanogenic archaea in comparison with the exchange activities of [FeFe] and [NiFe] hydrogenases, *Journal of Biological Inorganic Chemistry*. 13 (2008) 97–106.
- [31] **P.M. Vignais, B. Billoud**, Occurrence, classification, and biological function of hydrogenases: An overview, *Chemical Reviews*. 107(10) (2007) 4206–72.
- [32] **P. Tamagnini, E. Leitao, P. Oliveira, D. Ferreira, F.A.L. Pinto, D.J. Harris, T. Heidorn, P. Lindblad**, Cyanobacterial hydrogenase diversity, regulation and application, *FEMS Microbiology Reviews*. 31 (2007) 692–720.
- [33] **A. Wegelius, N. Khanna, Ch. Esmieu, G.D. Barone, F. Pinto, P. Tamagnini, G. Berggren, P. Lindblad**, Generation of a functional, semisynthetic [FeFe]-hydrogenase in a photosynthetic microorganism, *Energy and Environmental Science*. Open access. (2018).
- [34] **A.K. Mishra, M.S. Kaushik, D.N. Tiwari**, Nitrogenase and hydrogenase: enzymes for nitrogen fixation and hydrogen production in cyanobacteria, *Cyanobacteria*. 8 (2019) 173–91.
- [35] **K. Schutz, T.Happe, O.Troshina, P. Lindblad, E.Leitao, P. Oliveira, P. Tamagnini**, Cyanobacterial H<sub>2</sub> production — a comparative analysis. *Planta* 218 (2004) 350–9.
- [36] **A.A. Tsygankov**, Nitrogen-fixing cyanobacteria: A review, *Applied Biochemistry and Microbiology*. 43 (2007b) 250–9.
- [37] **H. Bothe, O. Schmitz, M.G. Yates, W.E. Newton**, Nitrogen fixation and hydrogen metabolism in cyanobacteria, *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 74 (4) (2010), 529–51.

- [38] **B.M. Hoffman, D.R. Dean, L.C. Seefeldt**, Climbing nitrogenase: toward a mechanism of enzymatic nitrogen fixation, *Accounts of Chemical Research*. 42 (5) (2009) 609–19.
- [39] **A-L. Golding, Zh. Dong**, Hydrogen production by nitrogenase as a potential crop rotation benefit, *Environmental Chemistry Letters*. 8 (2010) 101–21.
- [40] **W. Khetkorn, N. Khanna, A. Incharoensakdi, P. Lindblad**, Metabolic and genetic engineering of cyanobacteria for enhanced hydrogen production, *Biofuels*. 4 (2013) 535–61.
- [41] **P. Tamagnini, E. Leita, F. Oxelfelt**, Uptake hydrogenase in cyanobacteria: novel input from non-heterocystous strains, *Biochemical Society Transactions* (2005) 67–9.
- [42] **S. Shima, R.K. Thauer**, A third type of hydrogenase catalyzing H<sub>2</sub> activation, *The Chemical Record*, 7 (2007) 37–46.
- [43] **M. Salomone-Stagni, S. Vogt, S. Shima, W. Meyer-Klaucke**, Extended X-ray absorption fine structure of the [Fe]-hydrogenase Hmd active site. *Journal of Physics: Conference Series*. 190 (2009) 012197.
- [44] **A.V. Abdullatypov, A.A. Tsygankov**, Modelirovanie prostranstvennoi struktury gidrogenazy HydSL purpurnoi sernoi bakterii *Thiocapsa roseopersicina* BBS, *Kompyuternye issledovaniya i modelirovanie*. 5(4) (2013) 737–47.
- [45] **J. Jimenez-Llanos, M. Ramirez-Carmona, L. Rendon-Castrillon, C. Ocampo-Lopez**, Sustainable bi-hydrogen production by *Chlorella* sp. microalgae: A review. *International Journal of Hydrogen Energy* 45 (2020) 8310–28.
- [46] **M.L. Ghirardi, M.C. Posewitz, P.-C. Maness, A. Dubini, J. Yu, M. Seibert**, Hydrogenases and hydrogen photoproduction in oxygenic photosynthetic organisms, *Annual Review of Plant Biology*. 58 (2007) 71–91.
- [47] **J. Meyer**, [FeFe] hydrogenases and their evolution: a genomic perspective, *Cellular and Molecular Life Sciences*. 64 (2007) 1063–84.
- [48] **J.E. Meuser, S. D’Adamo, R.E. Jinkerson, F. Mus, W. Yang, M.L. Ghirardi, M. Seibert, A.R. Grossman, M.C. Posewitz**, Genetic disruption of both *Chlamydomonas reinhardtii* [FeFe]-hydrogenases: Insight into the role of HYDA2 in H<sub>2</sub> production, *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 417 (2012) 704–9.
- [49] **P.M. Vignais, A. Colbeau**, Molecular biology of microbial hydrogenases, *Current Issues in Molecular Biology*. 6 (2004) 159–88.
- [50] **A. Melis, M. Seibert, M.L. Ghirardi**, Hydrogen fuel production by transgenic microalgae. Leon R., Galvan A., Fernandez E. (eds). *Transgenic microalgae as green cell factories*. (2007) 110–21.
- [51] **C.M. English, C. Eckert, K. Brown, M. Seibert, P.W. King**, Recombinant and in vitro expression systems for hydrogenases: new frontiers in basic and applied studies for biological and synthetic H<sub>2</sub> production, *Dalton Transactions*. 45 (2009) 9970–8.
- [52] **E. Eroglu, A. Melis**, Photobiological hydrogen production: Recent advances and state of the art, *Biore-source Technology*. 102 (2011) 8403–13.
- [53] **S. Taikhao, S. Phunpruch**, Increasing hydrogen production efficiency of N<sub>2</sub>-fixing cyanobacterium *Anabaena siamensis* TISTR 8012 by cell immobilization, *Energy Procedia*. 138 (2017) 366–71.
- [54] **M.L. Ghirardi**, Implementation of photobiological H<sub>2</sub> production: the O<sub>2</sub> sensitivity of hydrogenases, *Photosynthesis Research*. 125 (2015) 383–93.
- [55] **E. Eroglu, A. Melis**, Microalgal hydrogen production research, *International Journal of Hydrogen Energy*. 41 (2016) 12772–98.
- [56] **K. Bolatkhan, B.D. Kossalbayev, B.K. Zayadan, T. Tomo, T.N. Veziroglu, S.I. Allakhverdiev**, Hydrogen production from phototrophic microorganisms: Reality and perspectives, *International Journal of Hydrogen Energy*. 44 (2019) 5799–811.
- [57] **E. Touloupakis, G. Torzillo**, Photobiological hydrogen production, *Solar Hydrogen Production*. (2019) 511–25.
- [58] **B.D. Kossalbayev, T. Tomo, B.K. Zayadan, A.K. Sadvakasova, K. Bolatkhan, S. Alwasel, S.I. Allakhverdiev**, Determination of the potential of cyanobacterial strains for hydrogen production, *International Journal of Hydrogen Energy*. 45 (2020) 2627–39.



- [59] **G.K. Kamshybayeva, B.D. Kossalbayev, A.K. Sadvakasova, B.K. Zayadan, A.M. Bozieva, D.O. Dunikov, S. Alwasel, S.I. Allakhverdiev**, Strategies and economic feasibilities in cyanobacterial hydrogen production, *International Journal of Hydrogen Energy*. 47 (2022) 29661–84.
- [60] **G. Ananyev, D. Carrieri, G. Ch. Dismukes**, Optimization of metabolic capacity and flux through environmental cues to maximize hydrogen production by the cyanobacterium “*Arthrospira (Spirulina) maxima*”, *Applied and environmental microbiology*. 74 (19) (2008) 6102–13.
- [61] **S. Taikhao, A. Incharoensakdi, S. Phunpruch**, Dark fermentative hydrogen production by the unicellular halotolerant cyanobacterium *Aphanothece halophytica* grown in seawater, *Journal of Applied Physiology*. 27 (2014) 187–96.
- [62] **H. Singh, D. Das**, Biohydrogen from microalgae. *Handbook of Microalgae-Based Processes and Products*. (2020) 391–418.
- [63] **J. Mathews, G. Wang**, Metabolic pathway engineering for enhanced biohydrogen production, *International Journal of Hydrogen Energy*. 34 (2009) 7404–16.
- [64] **R.K. Goswami, S. Mehariya, P. K. Obulisamy, P. Verma**, Advanced microalgae-based renewable biohydrogen production systems: A review, *Bioresource Technology*. 320(A) (2021) 124301.
- [65] **Y. Allahverdiyeva, H. Leino, L. Saari, D.P. Fewer, S. Shunmugam, K. Sivonen, E.-M. Aro**, Screening for biohydrogen production by cyanobacteria isolated from the Baltic Sea and Finnish lakes, *International Journal of Hydrogen Energy*. 35 (2010) 1117–27.
- [66] **A. Bandyopadhyay, J. Stöckel, H. Min, L.A. Sherman, H.B. Pakrasi**, High rates of photobiological H<sub>2</sub> production by a cyanobacterium under aerobic conditions, *Nature Communications*. 1 (139) (2010).
- [67] **A. Chongsuksantikul, K. Asami, S. Yoshikawa, K. Ohtaguchi**, Hydrogen production by anaerobic dark metabolism in *Synechocystis* sp. strain PCC 6803-GT: effect of monosaccharide in nitrate free solution, *Journal of Biochemical Technology*. 5(3) (2014) 735–42.
- [68] **H. Min, L.A. Sherman**, Hydrogen production by the unicellular, diazotrophic cyanobacterium *Cyanothece* sp. strain ATCC 51142 under conditions of continuous light, *Applied and Environmental Microbiology*. 76 (2010) 4293–301.
- [69] **T. Kumazawa, S. Sato, D. Kanenari, A. Kunitatsu, R. Hirose, S. Matsuba, H. Obara, M. Suzuki, M. Sato, J. Onodera**, Precursor of carthamin, a constituent of safflower, *Chemical Letters*. 23 (12) (1994).
- [70] **W. Khetkorn, P. Lindblad, A. Incharoensakdi**, Inactivation of uptake hydrogenase leads to enhanced and sustained hydrogen production with high nitrogenase activity under high light exposure in the cyanobacterium *Anabaena siamensis* TISTR 8012, *Journal of Biological Engineering*. 6 (19) (2012a).
- [71] **A.E. Marques, A.E. Barbosa, J. Jotta, M.C. Coelho, P. Tamagnini, L. Gouveia**, Biohydrogen production by *Anabaena* sp. PCC 7120 wild-type and mutants under different conditions: Light, nickel, propane, carbon dioxide and nitrogen, *Biomass and Bioenergy*. 35 (2011) 4426–34.
- [72] **E. Touloupakis, G. Rontogiannis, A.M.S. Benavides, B. Cicchi, D.F. Ghanotakis, G. Torzillo**, Hydrogen production by immobilized *Synechocystis* sp. PCC 6803, *International Journal of Hydrogen Energy*. 41 (2016) 15181–6.
- [73] **Ch.M. Yeager, Ch.E. Milliken, Ch.E. Bagwell, L. Staples, P.A. Berseth, H.T. Sessions**, Evaluation of experimental conditions that influence hydrogen production among heterocystous cyanobacteria, *International Journal of Hydrogen Energy*. 36 (2011) 7487–99.
- [74] **F. Yoshino, H. Ikeda, H. Masukawa, H. Sakurai**, High photobiological hydrogen production activity of *Nostoc* sp. PCC 7422 uptake hydrogenase-deficient mutant with high nitrogenase activity, *Marine Biotechnology*. 9 (2007) 101–12.
- [75] **W. Khetkorn, W. Baebprasert, P. Lindblad, A. Incharoensakdi**, Redirecting the electron flow towards the nitrogenase and bidirectional Hox-hydrogenase by using specific inhibitors results in enhanced H<sub>2</sub> production in the cyanobacterium *Anabaena siamensis* TISTR 8012, *Bioresource Technology*. 118 (2012b) 265–71.
- [76] **S. Taikhao, S. Junyapoon, A. Incharoensakdi, S. Phunpruch**, Factors affecting biohydrogen production by unicellular halotolerant cyanobacterium *Aphanothece halophytica*, *Journal of Applied Phycology*. 25 (2013) 575–85.

- [77] T.K. Antal, D.N. Matorin, G.P. Kukarskikh, M.D. Lambreva, E. Tyystjarvi, T.E. Krendeleva, A.A. Tsygankov, A.B. Rubin, Pathways of hydrogen photoproduction by immobilized *Chlamydomonas reinhardtii* cells deprived of sulfur, *International Journal of Hydrogen Energy*. 39 (2014) 18194–203.
- [78] A.A. Volgusheva, S. Styring, F. Mamedov, Increased photosystem II stability promotes H<sub>2</sub> production in sulfur-deprived *Chlamydomonas reinhardtii*, *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 110 (2013) 7223–28.
- [79] A.A. Volgusheva, M. Jokel, Y. Allahverdiyeva, G.P. Kukarskikh, E.P. Lukashev, M.D. Lambreva, T.E. Krendeleva, T.K. Antal, Comparative analyses of H<sub>2</sub> photoproduction in magnesium- and sulfur-starved *Chlamydomonas reinhardtii* cultures, *Physiologia Plantarum*. 161 (2017) 124–37.
- [80] H. Eilenberg, I. Weiner, O. Ben-Zvi, C. Pundak, A. Marmari, O. Liran, M.S. Wecker, Y. Milrad, I. Yacobi, The dual effect of a ferredoxin-hydrogenase fusion protein in vivo: successful divergence of the photosynthetic electron flux towards hydrogen production and elevated oxygen tolerance, *Biotechnology for Biofuels*. 9 (2016) 182.
- [81] M. Jokel, V. Nagy, S.Z. Tóth, S. Kosourov, Y. Allahverdiyeva, Elimination of the flavodiiron electron sink facilitates long-term H<sub>2</sub> photoproduction in green algae, *Biotechnology for Biofuels*. 12 (2019) 1–16.
- [82] G. Philipps, T. Happe, A. Hemschemeier, Nitrogen deprivation results in photosynthetic hydrogen production in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Planta*. 235 (2011) 729–45.
- [83] D. Sengmee, B. Cheirsilp, T.T. Suksaroge, P. Prasertsan, Biophotolysis-based Hydrogen and Lipid Production by oleaginous microalgae using crude glycerol as exogenous carbon source, *International Journal of Hydrogen Energy*. (2017) 1970–6.
- [84] K. Batyrova, A. Gavrisheva, E. Ivanova, J. Liu, A. Tsygankov, Sustainable hydrogen photoproduction by phosphorus-deprived marine green microalgae *Chlorella* sp., *International Journal of Molecular Sciences*. 16 (2015) 2705–16.
- [85] S.S. Oncel, A. Kose, C. Faraloni, E. Imamoglu, M. Elibol, G. Torzillo, F.V. Sukan, Biohydrogen production using mutant strains of *Chlamydomonas reinhardtii*: the effects of light intensity and illumination patterns, *Biochemical Engineering Journal*. 92 (2014) 47–2.
- [86] S. Mithuna, M. Mubarakb, A. Shaijac, T.V. Suchitrad, Experimental investigation of biohydrogen production from indigenous algae and *Chlorella Pyrenoidosa*, *International Conference on Energy Efficient Technologies for Sustainability (ICEETS)*. (2013) 334–37.
- [87] J. Manoyan, L. Gabrielyan, N. Kozel, A. Trchounian, Regulation of biohydrogen production by protonophores in novel green microalgae *Parachlorella kessleri*, *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. 199 (2019) 111597.
- [88] W.M. Alalayah, Y.A. Alhamed, A. Al-zahrani, G. Edris, Influence of culture parameters on biological hydrogen production using green algae *Chlorella vulgaris*. *Revista de Chimie*. 66 (2015) 788–91.
- [89] N. Rashid, K. Lee, J.I. Han, M. Gross, Hydrogen production by immobilized *Chlorella vulgaris*: optimizing pH, carbon source and light, *Bioprocess and Biosystems Engineering* 36 (2013) 867–72.
- [90] E.H. Burrows, F.W.R. Chaplen, R.L. Ely, Optimization of media nutrient composition for increased photofermentative hydrogen production by *Synechocystis* sp. PCC 6803, *International Journal of Hydrogen Energy*. 33 (2008) 6092–9.
- [91] H. Sakurai, A.A. Tsygankov, Photobiological biohydrogen production, *Second and Third Generation of Feedstocks*. Chapter 16 (2019) 437–67.
- [92] S. Pansook, A. Incharoensakdi, S. Phunpruch, Effects of the photosystem II inhibitors CCCP and DC-MU on hydrogen production by the unicellular halotolerant cyanobacterium *Aphanothece halophytica*, *The Scientific World Journal*. (2019) 1–10.
- [93] J. Appel, S. Phunpruch, K. Steinmüller, R. Schulz, The bidirectional hydrogenase of *Synechocystis* sp. PCC 6803 works as an electron valve during photosynthesis, *Archives of Microbiology*. 173 (2000) 333–338.
- [94] K. McNeely, G.K. Kumaraswamy, T. Guerraa, N. Bennettea, G. Ananyev, G. Ch. Dismukes, Metabolic switching of central carbon metabolism in response to nitrate: Application to autofermentative hydrogen production in cyanobacteria, *Journal of Biotechnology*. 182–183 (2014) 83–91.

- [95] A. Papazi, A. Korelidou, E. Andronis, A. Parasyri, N. Stamatis, K. Kotzabasis, Bioenergetic reprogramming plasticity under nitrogen depletion by the unicellular green alga *Scenedesmus obliquus*, *Planta*. 247 (2017) 679–92.
- [96] S.R. Vargas, M. Zaiat, M. do Carmo Calijuri, Influence of culture age, ammonium and organic carbon in hydrogen production and nutrient removal by *Anabaena* sp. in nitrogen-limited cultures, *International Journal of Hydrogen Energy*. 45, (2020) 30222–31.
- [97] H. Masukawa, M. Kitashima, K. Inoue, H. Sakurai, R.P. Hausinger, Genetic engineering of cyanobacteria to enhance biohydrogen production from sunlight and water, *AMBIO: A Journal of the Human Environment*. 41 (2012) 169–73.
- [98] G. Torzillo, A. Scoma, C. Faraloni, A. Ena, U. Johanningmeier, Increased hydrogen photoproduction by means of a sulfur-deprived *Chlamydomonas reinhardtii* D1 protein mutant, *International Journal of Hydrogen Energy*. 34 (2009) 4529–36.
- [99] J.E.W. Polle, S. Kanakagiri, E. Jin, T. Masuda, A. Melis, Truncated chlorophyll antenna size of the photosystems – a practical method to improve microalgal productivity and hydrogen production in mass culture, *International Journal of Hydrogen Energy*. 27 (2002) 1257–64.
- [100] A. Melis, Solar energy conversion efficiencies in photosynthesis: Minimizing the chlorophyll antennae to maximize efficiency, *Plant Science*. 177 (2009) 272–80.
- [101] S.N. Kosourov, M.L. Ghirardi, M.A. Seibert, A truncated antenna mutant of *Chlamydomonas reinhardtii* can produce more hydrogen than the parental strain, *International Journal of Hydrogen Energy*. 36 (2011) 2044–8.
- [102] H. Sakurai, H. Masukawa, M. Kitashimac, K. Inoue, Photobiological hydrogen production: Bioenergetics and challenges for its practical application, *Journal of Photochemistry and Photobiology*. 17 (2013) 1–25.
- [103] H. Li, L. Zhang, L. Shu, X. Zhuang, Y. Liu, J. Chen, Z. Hu, Sustainable photosynthetic H<sub>2</sub>-production mediated by artificial miRNA silencing of OEE2 gene in green alga *Chlamydomonas reinhardtii*, *International Journal of Hydrogen Energy*. 40 (2015) 5609–16.
- [104] H. Li, Y. Liu, Y. Wang, M. Chen, X. Zhuang, C. Wang, J. Wang, Z. Hu, Improved photobio-H<sub>2</sub> production regulated by artificial miRNA targeting psbA in green microalga *Chlamydomonas reinhardtii*, *Biotechnology for Biofuels*. 11 (2018) 36.
- [105] K. Skjånes, U. Andersen, T. Heidorn, S.A. Borgvang, Design and construction of a photobioreactor for hydrogen production, including status in the field, *Journal of Applied Phycology*. 28 (2016) 2205–23.
- [106] S. Sevda, S. Bhattacharya, I.M Abu Reesh, S. Bhuvanesh, T.R. Sreekrishnan, Challenges in the design and operation of an efficient photobioreactor for microalgae cultivation and hydrogen production, *Biohydrogen Production: Sustainability of Current Technology and Future Perspective*. (2017) 147–62.
- [107] A.D. Kroumov, F.B. Scheufele, D.E.G. Trigueros, A.N. Modenes, M. Zaharieva, H. Najdenski, Modeling and technoeconomic analysis of algae for bioenergy and coproducts, *Algal Green Chemistry: Recent Progress in Biotechnology*. (2017) 201–41.

## INFORMATION ABOUT AUTHORS

**Ayshat M. BOZIEVA** – *Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences.*  
E-mail: ayshat2696@mail.ru  
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6713-8819>

**Elena V. ZADNEPROVSKAYA** – *Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences.*  
E-mail: zadneprovskaya@ifr.moscow

**Suleyman I. ALLAKHVERDIEV** – *Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences.*

E-mail: [suleyman.allakhverdiev@gmail.com](mailto:suleyman.allakhverdiev@gmail.com)

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0452-232X>

**Поступила: 03.10.2022; Одобрена: 23.11.2022; Принята: 24.11.2022.**

**Submitted: 03.10.2022; Approved: 23.11.2022; Accepted: 24.11.2022.**