

УДК 579.6

МИКРООРГАНИЗМЫ В ЛИКВИДАЦИИ ПОСЛЕДСТВИЙ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ (ОБЗОР)

© 2019 г. Т. Ю. Коршунова¹, *, С. П. Четвериков¹, М. Д. Бакаева¹, Е. В. Кузина¹,
Г. Ф. Рафикова¹, Д. В. Четверикова¹, О. Н. Логинов¹

¹Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, Уфа, 450054 Россия

*e-mail: korshunovaty@mail.ru

Поступила в редакцию 22.10.2018 г.

После доработки 18.01.2019 г.

Принята к публикации 20.02.2019 г.

Обобщены сведения о влиянии нефти и нефтепродуктов на почву, почвенный микробиоценоз и растительный покров. Дано понятие о рекультивации, ее этапах, а также биоремедиации нефтезагрязненных почв с помощью биопрепаратов. Описаны некоторые приемы ускорения биодеградации углеводов в почвенной среде, такие как: применение биосурфактантов и микроорганизмов их продуцирующих; внесение полифункциональных бактерий, способных к деградации поллютантов и диазотрофии; интродукция в холодных климатических условиях психротолерантных микроорганизмов; использование микробно-растительных комплексов.

Ключевые слова: нефтяное загрязнение почвы, биопрепараты, биосурфактанты, диазотрофия, психротолерантные микроорганизмы, микробно-растительные комплексы

DOI: 10.1134/S0555109919040093

Развитие современного общества и научно-технического прогресса непосредственным образом связано с природопользованием. Нефтяная промышленность является крупнейшим потребителем природных ресурсов, функционирование которого нарушает экосистемы и оказывает отрицательное воздействие на окружающую среду в течение всего производственного цикла — от разведки месторождений, извлечения и транспортировки сырья до получения, хранения и потребления нефтепродуктов. На всех этих стадиях образуется большое количество нефтесодержащих отходов, складирование которых приводит к изъятию из оборота и загрязнению огромных земельных площадей. Нефтяные углеводороды, попадая в одну из природных сфер (воздушную, водную, почвенную), вовлекаются в общую миграцию веществ и, как правило, с течением времени распространяются в каждой из них. При этом сложнее всего подвергается восстановлению почва, поскольку она аккумулирует и закрепляет вещества, оказывающие токсическое действие на растительность, почвенных животных и многие группы микроорганизмов, в результате чего резко снижается или полностью утрачивается ее главное свойство — плодородие.

ПОСЛЕДСТВИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВЫ НЕФТЯНЫМИ УГЛЕВОДОРОДАМИ

К настоящему времени накоплен огромный объем работ, посвященных различным аспектам

трансформации почвенного покрова при попадании в него углеводородов. Загрязнение нефтью и нефтепродуктами влияет на весь комплекс свойств почвы, определяющих ее плодородие и экологические функции. Степень этих изменений зависит от климата, ландшафта и рельефа местности, типа и исходного состояния почвы, а также от дозы, продолжительности воздействия и особенностей поллютанта. Нефть является комплексным загрязнителем, эффект от которого определяется количеством, составом и свойствами ее как органических, так и неорганических составляющих (тяжелые металлы и их соли, соединения ртути, серы, урана и пр.).

Изменение морфологии и физико-химических свойств почвы под действием нефти. После попадания нефти и нефтепродуктов наблюдается более темное окрашивание верхних горизонтов и мозаичность изменения морфологического строения в результате неравномерного распределения нефти в толще почвы [1–3]. Под действием загрязнения происходит трансформация гранулометрического состава — важнейшей генетической и агрономической характеристики почвы, влияющей на ее плодородие. Почвенные частицы покрываются нефтяной пленкой и происходит их агрегирование. Поровое пространство заполняется нефтепродуктами, которые вытесняют воздух и нарушают аэрацию. Создаются анаэробные условия, повышающие восстановленность почвы и снижение ее окислительного потенциала, что может при-

водить к развитию процессов оглеения и даже поверхностному заболачиванию почв [3, 4]. На формирование восстановительных условий также влияет увеличение содержания органического вещества (связанное с поступлением в почву компонентов нефти), при разложении которого расходуется кислород.

Уменьшение степени дисперсности меняет характер границ между горизонтами, некоторые из которых могут полностью деградировать. В верхних слоях образуется битуминозная корка, препятствующая росту растений и просачиванию воды вглубь [2].

Гранулометрический состав определяет все физические показатели почвы: порозность (пористость), влагоемкость, водопроницаемость, аэрацию, теплоаккумуляцию и теплопроводность. Из-за агрегирования частиц под действием нефти и заполнения ею наиболее крупных пор эти свойства ухудшаются [5–7]. При загрязнении нефтью и нефтепродуктами повышается содержание органического углерода, изменяется групповой и фракционный состав гумуса, количество и соотношение макро- и микроэлементов. Из-за сдвига соотношения C : N в сторону углерода нарушается азотный режим почв, благоприятный для нормального развития микроорганизмов и растений [8]. Также меняется соотношение форм азота, снижается содержание подвижных форм калия и фосфора [8–10].

Хлоридно-натриевое засоление почв, сопровождающее нефтяное загрязнение, приводит к сложной перестройке почвенно-поглощающего комплекса (ППК), в котором ионы натрия начинают вытеснять кальций и магний, преобладающие в чистой почве. Это, зачастую, является пусковым механизмом развития процесса осолонцевания почв [11]. В целом поглощательная способность почв снижается.

Выявлено неоднозначное воздействие нефти и нефтепродуктов на активность ферментов почвы, которые накапливаются в ней в результате жизнедеятельности микроорганизмов, мезофауны и корневой системы растений, а также после их отмирания. В зависимости от вида и количества загрязнителя, типа почвы, природных условий, группы почвенных ферментов и продолжительности загрязнения, ферментативная активность может, как усиливаться, так и ослабевать [4, 6, 9, 12–15].

Вместе с нефтью в почвы попадают тяжелые металлы и металлоорганические комплексы, в том числе содержащие уран, что может привести к увеличению радиоактивного фона в загрязненных местах [16, 17].

Влияние нефтяного загрязнения на почвенный микробиоценоз. Важнейшим компонентом почвенных экосистем являются микроорганизмы, от дея-

тельности которых во многом зависит способность нефтезагрязненных почв к самоочищению. Воздействие нефти на комплекс почвенных микроорганизмов может стимулировать рост определенных видов и подавлять развитие других. Углеводороды способны влиять на микроорганизмы напрямую, оказывая токсическое действие (особенно ароматические углеводороды), или опосредованно, через изменение физико-химических свойств почвы (уменьшение доступности элементов минерального питания, ухудшение водного и воздушного режимов и др.). В результате поступления нефти изменяется общая численность и структура микробного сообщества, а его состав и степень разнообразия зависят как от вида, концентрации и длительности воздействия загрязнителя, так и от типа почвы и состояния микробиоценоза до начала попадания в него поллютанта [18–23]. В целом, при небольших дозах уменьшается численность целлюлозолитических микроорганизмов и бактерий, использующих минеральные формы азота, и возрастает количество углеводородокисляющих микроорганизмов (УОМ), но также возможна стимуляция развития каждой составляющей микробного ценоза [20, 21]. При высоком содержании поллютанта снижается видовое разнообразие и плотность всех групп микроорганизмов. Чаще всего наблюдается следующая закономерность в развитии сообщества после поступления нефти: вначале происходит угнетение групп микроорганизмов, восприимчивых к загрязнению, и усиление деятельности УОМ, потом, по мере снижения количества углеводородов в почве, активизация микроорганизмов, жизнедеятельность которых ранее была подавлена. Далее, с увеличением срока давности загрязнения и по мере снижения его концентрации начинается постепенное восстановление сообщества почвенных микроорганизмов, близкого к исходному [18, 20, 21, 24–26].

Грибные сообщества оказались, в целом, более устойчивыми к воздействию нефтяного загрязнения, чем бактериальные. Однако и для них характерны те же процессы — элиминация чувствительных видов и доминирование углеводородокисляющих групп; подавление роста, а также снижение разнообразия грибных комплексов по сравнению с фоновыми почвами при высоких концентрациях нефти и стимулирование развития при небольшой концентрации поллютанта [27]. Наиболее распространенными в почвах, содержащих нефть и нефтепродукты, являются представители родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Candida*, *Mucor*, *Rhizopus*, *Alternaria* и *Trichoderma* [27–34]. Отмечается тенденция к накоплению в нефтезагрязненных почвах фитопатогенных и потенциально опасных для человека и животных видов микромицетов [35, 36].

Реакция растений на поступление нефти в почву.

Установлено, что нефть и нефтепродукты неоднозначно влияют на растительные организмы. Этот процесс также зависит от типа, концентрации, продолжительности воздействия загрязнителя, а также вида растений, почвенно-климатических условий и агрохимического фона. Невысокие концентрации могут даже стимулировать рост растений, увеличивая всхожесть, длину надземной и подземной части, биомассу, ассимиляционную поверхность и содержание хлорофилла в листьях [37–42]. Более высокое содержание поллютанта снижает скорость прорастания и количество семян, тормозит рост и смещает фазы развития растений [38, 39, 42–46].

Положительное влияние нефти может объясняться действием стимуляторов роста растений, содержащихся в ней, улучшением питания растений за счет разложения ее органических компонентов и уменьшением конкуренции между ними из-за прореживания травостоя при поступлении в почву поллютаната [47]. Отрицательное воздействие нефти имеет как прямой, так и опосредованный характер. Прямое токсическое воздействие нефти проявляется в быстром разрушении тканей растений и зависит от ее фракционного состава, особенно от содержания ароматических углеводородов. Отмечаются многочисленные изменения в морфологическом строении растений, выросших в грунтах, загрязненных углеводородами [45, 46, 48, 49]. Нефть может изменять среду обитания растений путем ухудшения воздухообмена, гидрофобизации почвенных частиц, увеличения глыбистости почвы и др., или провоцировать нарушения функционирования почвенного биоценоза, отрицательно сказывающееся на растениях. Например, при нефтяном загрязнении отмечается возрастание количества почвенных грибов, продуцирующих токсины, которые угнетают и вызывают гибель растений [50, 51].

Противоречивые данные об ответных реакциях растений на нефтяное загрязнение свидетельствуют о большей значимости опосредованного влияния, так как оно, в отличие от прямого действия, обусловлено множеством экологических факторов и может значительно варьировать в зависимости от окружающих условий.

Содержание и развитие растений в присутствии нефти и нефтепродуктов приводит к нарушению их морфо-физиологической и генетической стабильности. Это проявляется во всевозможных эффектах отдаленного действия и последствий, а также в различных компенсаторных реакциях в условиях хронического загрязнения [48]. Степень выраженности нарушений увеличивается при действии нефти с высоким содержанием ароматических углеводородов. Максимальный угнетающий эффект выявлен при

учете показателей развития корневой системы (смена мочковатой корневой системы на стрежневую, редукция корневых волосков, утолщение эпидермы, возрастание числа ксилемных элементов и пр.) [38, 49]. Нефть оказывает повреждающее действие и на клеточном уровне — у растений в условиях нефтезагрязнения зафиксировано увеличение содержания шиффовых оснований и уменьшение концентрации флавоноидов и фенольных соединений в клетках, снижение количества пигментов в ассимилирующих органах растений, приводящее к падению активности процессов фотосинтеза и, как следствие, минимизации прироста органического вещества [45, 46, 52–57].

Было установлено отрицательное влияние контаминации углеводородами на состояние фитоценозов, которое проявляется в снижении общего проективного покрытия, уровня видового и генетического разнообразия, продуктивности и запасов фитомассы, а также в смене одних экоморфных групп другими [55, 56, 58].

Одни и те же концентрации нефти и нефтепродуктов в одних и тех же условиях неодинаково действуют на различные растения. В результате многочисленных исследований было выявлено большое количество видов, которые можно использовать для фиторемедиации нефтезагрязненных почв. Среди них встречаются дикорастущие и окультуренные [59–61], как травянистые, так и древесные виды [62, 63].

В целом, можно утверждать, что нефть и нефтепродукты в подавляющем большинстве случаев негативно воздействуют на все свойства почвы. Под влиянием этих поллютантов происходит ухудшение ее морфологических, физико-химических и химических характеристик; уменьшение ее аэрируемости и дренажа, снижение биологической активности и способности к самоочищению и самовосстановлению; нарушение экологического равновесия в почвенном биоценозе; деградация растительного покрова и депрессия функциональной активности флоры и фауны; выведение большого количества земель из сельскохозяйственного оборота вследствие снижения или полной потери их продуктивности. В результате нарушения почвенного покрова и растительности усиливаются нежелательные природные процессы — эрозия, деградация, криогенез, которые приводят к снижению или полной потере плодородия почвы.

РЕКУЛЬТИВАЦИЯ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕННЫХ ПОЧВ

Естественное самоочищение почвы от антропогенного загрязнения — длительный процесс, особенно в регионах с умеренным и холодным климатом. Поэтому для ликвидации последствий

нефтяного воздействия и мобилизации внутренних ресурсов экосистемы на восстановление своих первоначальных свойств и функций применяют рекультивацию. Под этим термином понимают мероприятия по предотвращению деградации земель и (или) восстановлению их плодородия посредством приведения в состояние, пригодное для использования в соответствии с целевым назначением. Сроки и методы рекультивации зависят от масштабов и характера загрязнения, давности разлива, типа загрязненной территории, степени ее биологической активности и состояния растительности на конкретном участке. Как правило, рекультивационные мероприятия проводят в два этапа: технический и биологический.

Технический этап рекультивации почвы. После нефтяного разлива предусматривается комплекс работ по максимальному сдерживанию распространения загрязнения, а также организация рельефа и ландшафта затронутой территории, позволяющая максимально оперативно провести работы по ликвидации аварийной ситуации и рекультивации нарушенных грунтов. В рамках данного обзора мы не будем подробно останавливаться на этом этапе рекультивации, выполняемом с помощью механических и физико-химических методов. Недостатком первых является невысокая степень очистки, а вторых — значительные экономические, энергетические затраты и сложное аппаратное оформление. Обе группы методов негативно воздействуют на окружающую среду, что проявляется в уничтожении плодородного слоя почвы, трансформации одних веществ в другие, вред от которых иногда оказывается еще больше, чем возможный ущерб от загрязнения нефтью, а также в образовании вторичных отходов, в свою очередь, нуждающихся в утилизации [64].

Биологический этап рекультивации. Его целью является возвращение нефтезагрязненным землям хозяйственной и экологической ценности путем улучшения их агрофизических, агрохимических, биохимических и других свойств и создания условий для последующего восстановления видового разнообразия флоры и фауны. Это достигается с помощью комплекса агротехнических, агрохимических, биотехнологических и фитомелиоративных мероприятий. Иногда для улучшения качества очистки допустимо предварительное разбавление сильно загрязненного грунта чистой почвой, песком, опилками или соломой.

Темпы биodeградации углеводов зависят от множества факторов, и для увеличения эффективности процесса требуется оптимизация условий для роста и развития микроорганизмов и растений, для чего применяют различные агротехнические и агрохимические приемы. Например, для улучшения водно-воздушного режима рекульти-

руемого грунта, разрушения битумных корок на поверхности почвы и измельчения отмершей древесно-кустарниковой растительности используют такие приемы механической обработки как рыхление, фрезерование и др. Важную роль при биоразложении нефти и нефтепродуктов играет кислотность нефтезагрязненных почв [65, 66], влажность [67], температура [64, 68, 69], наличие биогенных элементов (азот, фосфор, калий) [65, 70–72].

Кроме вышеперечисленного, на процесс биодеструкции нефти в почве влияют такие факторы как деятельность эндогенной микробиоты, концентрация, химическая структура и биодоступность поллютанта, а также возраст загрязнения [64, 69].

ОЧИСТКА НЕФТЕЗАГРЯЗНЕННОЙ ПОЧВЫ С ПОМОЩЬЮ МИКРООРГАНИЗМОВ

Одновременно с агротехническими мероприятиями по улучшению свойств почвы или сразу после них приступают к биоремедиации, под которой понимают комплекс методов очистки, основанный на использовании биохимического потенциала биологических объектов (микроорганизмов, водорослей, высших растений, червей) для детоксикации поллютантов или снижения их концентрации в окружающей среде [73, 74]. Преимущество биоремедиационных технологий связано с возможностями живых организмов, особенно микроорганизмов, метаболизировать в той или иной степени огромное число различных органических веществ, а также с их безопасностью для экосистем и отсутствием в результате их деятельности вторичных отходов и загрязнителей [73, 75]. Кроме того, стоимость биоремедиации намного меньше по сравнению с механическими и физико-химическими способами [76]. К недостаткам биологических процессов очистки и восстановления почв относятся невысокая скорость биodeградации токсиканта и зависимость от почвенных и климатических условий.

Ведущую роль в процессе биоремедиации играют микроорганизмы, способные утилизировать углеводороды в процессе своей жизнедеятельности [74, 77–81]. Это свойство связывают с наличием у них ферментной системы оксигеназ, позволяющей им включать молекулярный кислород непосредственно в углеводород, образуя при этом окисленные соединения. В результате этого углерод из нефти и нефтепродуктов частично преобразуется в углекислый газ, метан, частично переходит в биомассу клеток, частично трансформируется в гумус и закрепляется в почве [82]. При биоремедиации нефтезагрязненных почв посредством микроорганизмов используют два основных приема [69, 83, 84]:

— биостимуляция — активация эндогенных углеводородоокисляющих микроорганизмов (УОМ) путем внесения удобрений (минеральных и органических) и агротехнических приемов (рыхление, полив, добавление структураторов и пр.);

— биоаугментация (биодополнение) — внесение культур УОМ (в основном в виде биопрепаратов). Применение интродукции целесообразно, когда численность аборигенных микроорганизмов мала или они не способны к деградации всего спектра (или его большей части) углеводородсодержащих веществ, входящих в состав загрязнителя, или процесс его разложения протекает с низкой скоростью, что характерно для регионов с холодными климатическими условиями. Также внесение дополнительного количества микроорганизмов необходимо в случаях аварийных разливов, когда местная микробиота испытывает токсический шок от залпового воздействия загрязнителя. В рамках данного обзора основное внимание будет уделено именно этому направлению биоремедиации.

В нашей стране разработано большое число биопрепаратов-нефтедеструкторов [85, 86], но большинство из них не применяется, некоторые не запатентованы, а по другим имеются сведения только рекламного характера. Многие биопрепараты рекомендованы не только для очистки почвы, но и для водных сред, а также для обезвреживания нефтяных шламов. Основой биопрепаратов являются один или несколько штаммов микроорганизмов-деструкторов, эффективно разлагающих углеводороды нефти. Также в состав могут входить сорбенты, носители, стабилизаторы, консерванты, ферменты, поверхностно-активные вещества, различные органические и минеральные вещества. В последнее время все чаще используют биопрепараты, состоящие из нескольких штаммов, т.к. монокультура УОМ не обладает всем набором ферментов, необходимых для полного разложения такого сложного многокомпонентного загрязнителя как нефть. К тому же, монобактериальные препараты характеризуются достаточно узким интервалом температуры, pH, солености и концентрации загрязнителя, оптимальным для активности микроорганизмов. Полибактериальные препараты, содержащие штаммы, относящиеся к разным таксономическим группам и отличающиеся по скорости роста, спектру потребляемых субстратов и особенностям метаболизма, имеют более широкие адаптационные и экологические возможности. Также между членами ассоциации возможны синергетические взаимодействия. Таким образом, при применении микробных ассоциаций (консорциумов), как природных, так и искусственно разработанных, биodeградация нефти происходит полнее и за меньшие сроки [65, 87–91].

Из-за сложного состава нефти, который сильно варьирует в зависимости от месторождения, различий химических свойств нефти и нефтепродуктов, а также по причине неодинаковых природно-климатических и гидротермических условий районов добычи, переработки и хранения нефти и ее производных, невозможно создание какого-то одного универсального биопрепарата-нефтедеструктора. Поэтому работы по созданию биопрепаратов для очистки окружающей среды от углеводородного загрязнения и разработке технологий их применения по-прежнему будут оставаться актуальными.

ПРИМЕНЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ С ЗАДАНЫМИ СВОЙСТВАМИ ДЛЯ ОЧИСТКИ ПОЧВЫ ОТ НЕФТИ

Использование биосурфактантов и микроорганизмов, их продуцирующих. Основной причиной, которая затрудняет микробиологическое разложение нефтепродуктов, является гидрофобность молекул углеводородов, приводящая как к их сорбции на различных поверхностях и переходу в биологически труднодоступную форму, так и к невозможности эффективного контакта с микробными клетками, имеющими, как правило, гидрофильную внешнюю оболочку. Устранить это препятствие способны биосурфактанты — разнообразные поверхностно-активные вещества, синтезируемые микроорганизмами. Механизм их действия связан с процессами десорбции органических загрязнителей и их переводом в водную фазу и, как следствие, повышением их биодоступности для микроорганизмов, а также с модификацией внешней поверхности бактерий путем гидрофобизации для обеспечения лучшего контакта с молекулами углеводородов [92, 93].

Способность к образованию биоПАВ выявлена у широкого круга микроорганизмов — это представители родов *Rhodococcus*, *Acinetobacter*, *Pseudomonas*, *Candida*, *Nocardia*, *Bacillus*, *Torulopsis*, *Ochrobactrum*, *Gordonia*, *Burkholderia* и др. [94–102].

В отличие от своих синтетических аналогов, биосурфактанты менее токсичны, обладают высокой биоразлагаемостью и быстро элиминируются в окружающей среде, активны в меньших концентрациях, синтезируются микроорганизмами из возобновляемого сырья (например, из отходов пищевой промышленности), а также не теряют активность при экстремальных значениях температуры, солености и pH [94, 103–105]. На цену биосурфактантов очень большое влияние оказывает необходимость проведения стадии очистки биотехнологического продукта, на которую может приходиться до 60% от общей стоимости производства. Но эту высокзатратную операцию вполне можно исключить, когда биосурфактанты применяют в экологической биотехнологии

или в нефтяной и нефтехимической промышленности [93, 100].

Описаны примеры успешного применения биосурфактантов для очистки песка, загрязненного моторным маслом [106]; деградации пирена [102], керосина и дизельного топлива [107, 108], сырой нефти в почве [109] и жидкой среде [110], (ПАУ) [96], в частности, таких как нафталин и фенантрен [111]. Разработано множество микробных ассоциаций и даже биопрепаратов, содержащих микроорганизмы-продуценты биоПАВ, для очистки почв и грунтов от нефтяных загрязнений [87, 112, 113].

Несмотря на многочисленные научные статьи, касающиеся биодegradации углеводородов с помощью бактерий, синтезирующих биосурфактанты, в литературе отсутствуют упоминания об успешной коммерческой биоремедиации, связанной с применением биосурфактантов. Мало что известно о продукции таких веществ микроорганизмами *in situ*. Большинство описанных исследований проводилось в лабораторных условиях, где использовался единственный источник загрязнения. Для эффективного применения этих соединений в процессах очистки окружающей среды требуется дополнительная информация о структуре биосурфактантов, их взаимодействии с почвой и загрязняющими веществами, влиянии на аборигенную микробиоту, а также разработка методик контроля их содержания в почве и новых технологий экономически выгодного производства [95, 114].

Азотфиксирующие микроорганизмы и их роль в очистке и восстановлении окружающей среды. Скорость биодеструкции нефти и нефтепродуктов зависит от обеспеченности УОМ микроэлементами, важнейшим среди которых является азот. Для ликвидации его дефицита, возникающего при попадании нефти в почву, чаще всего используют большие объемы минеральных азотных удобрений, что является экономически невыгодным и даже экологически небезопасным [64, 115]. Поэтому представляется целесообразным внесение в загрязненную углеводородами почву штаммов бактерий, способных не только к деградации ксенобиотиков, но и к diaзотрофии. К их числу относятся многие представители рода *Azotobacter*, которые могут усваивать углеводороды в качестве единственного источника углерода и энергии, как в присутствии связанного азота, так и при азотфиксации [116, 117]. Показано, что использование микроорганизмов, фиксирующих азот, таких как *Azotobacter* sp., *Bacillus polymyxa* и *Chroococcoid* sp. для ускорения биоремедиации загрязненной сырой нефтью почвы было более эффективно, чем применение комплексного минерального удобрения (N : P : K 15 : 15 : 15) [118]. Продemonстрировано, что представители родов

Pseudomonas, *Enterobacter*, *Stenotrophomonas*, *Bacillus*, *Burkholderia*, выделенные из нефтехимических шламов, обладают помимо высокой азотфиксирующей активности еще и способностью метаболизировать основные группы соединений, содержащиеся в шламе — алифатические и полиароматические углеводороды, фенолы, гликоли [119]. Предложено использовать свободноживущие азотфиксирующие бактерии родов *Acinetobacter*, *Achromobacter*, *Alcaligenes* и *Arthrobacter*, выделенные из различных образцов нефзагрязненных почв, в процессе биоремедиации в качестве биоудобрений для увеличения содержания азота, а саму сырую нефть рассматривать как источник углерода и энергии для роста diaзотрофных микроорганизмов [120].

Есть сообщения о том, что в ризосфере растений, выращенных в нефтезагрязненной почве, присутствуют свободноживущие азотфиксирующие бактерии *Clostridium pasteurianum*, *B. polymyxa*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Azotobacter* sp., *Klebsiella pneumoniae* и *Derxia gummosa*, деградирующие углеводороды [121].

Имеются сведения о том, в прибрежных и пустынных почвах Кувейта, особенно в тех, что имеют давнюю историю нефтяного загрязнения, присутствуют в больших количествах бактерии (10^7 – 10^8 КОЕ/г), обладающие целым комплексом свойств, таких как способность к деградации нефти, фиксации азота и устойчивость к ртути. Наибольший интерес среди них представляют штаммы *Pseudomonas stutzeri*, *P. pseudoalcaligenes*, *P. putida*, *Citrobacter freundii*, *Citrobacter* sp., *Exiguobacterium aurantiacum*, которые предлагается использовать для биоремедиации пустынной нефтезагрязненной почвы, крайне бедной азотом [122].

В лабораторных опытах по биоремедиации почвы, загрязненной сырой нефтью, установлена высокая эффективность деградации поллютанта diaзотрофными бактериями *Paenibacillus polymyxa*, *P. lautus*, *Bacillus* sp. и *Brevibacillus agri* [123]. Были проведены успешные эксперименты по интродукции в нефтезагрязненную почву свободноживущих азотфиксирующих бактерий, выделенных из мест, длительно контаминированных нефтью и нефтепродуктами. Предложено использовать эти микроорганизмы для обработки бедных азотом почв, загрязненных углеводородами [124].

Психротолерантные микроорганизмы для очистки от нефтяного загрязнения в условиях умеренного и холодного климата. Значительное число нефтедобывающих предприятий России сосредоточено на севере европейской части страны и в Западной Сибири в зоне умеренного и холодного климата. В этих регионах самоочищение почвогрунтов от нефтяного загрязнения с помощью эндогенной углеводородокисляющей микробиоты лимитируется неблагоприятными почвенно-кли-

матическими факторами — низкими среднегодовыми температурами, слабым влиянием физико-химических факторов разложения (солнечное излучение, интенсивность испарения летучих фракций углеводов), малым содержанием питательных веществ, повышенной концентрацией соли, недостатком аэрации и др. Кроме того, характерной чертой северных экосистем является наличие многолетнемерзлых пород, небольшая мощность гумусового горизонта, невысокая биологическая активность почв, относительная обедненность видового состава растений, микроорганизмов и почвенных животных. В таких условиях наиболее эффективным приемом очистки является внесение психротолерантных (психроактивных) микроорганизмов, способных расти при низкой положительной температуре, приспособленных к сезонным колебаниям температур и обладающих достаточной деструктивной активностью по отношению к поллютантам. Интродукция таких микроорганизмов позволит продлить период биорекультивации на несколько месяцев.

В нашей стране разработке способов биоремедиации с помощью психротолерантных микроорганизмов уделяется большое внимание. Так, например, в ходе масштабного скрининга выделено 220 штаммов УОМ, из которых отобрано 15 наиболее эффективных психротолерантных штаммов, образующих биоэмульгаторы и способных к деградации высоких концентраций нефти и нефтепродуктов (до 30%) в присутствии соли в температурном диапазоне от 4 до 42°C при значениях pH 4–10. Штаммы принадлежат к родам *Rhodococcus*, *Pseudomonas*, *Acinetobacter*, *Micrococcus* и *Serratia*. На основе различных комбинаций этих микроорганизмов разработаны биопрепарат “МикроБак” и микробная ассоциация “ВиО” для биоремедиации почв и водных экосистем [112, 113, 125, 126].

Из природных биоценозов Сибири выделены 424 штамма психротолерантных и галотолерантных (5–10% NaCl) микроорганизмов, способных к деструкции нефти и нефтепродуктов при низких положительных температурах. Из наиболее эффективных штаммов-деструкторов нефтепродуктов *Yarrowia lipolytica*, *Enterobacter* sp., *Acinetobacter junii*, *A. calcoaceticus*, *Pseudomonas* sp. были составлены различные ассоциации, которые можно использовать для разработки препаратов для биоремедиации почвы и воды в регионах с холодным климатом [127–129].

Микробная ассоциация ДТА-1, составленная из психротолерантных УОМ родов *Pseudomonas*, *Enterobacter*, *Bacillus* и *Acinetobacter*, рекомендована для создания на ее основе биопрепарата-нефтедеструктора для очистки северных территорий [130]. Кроме микробных композиций для целей экологической биотехнологии предлагаются и

индивидуальные запатентованные штаммы-нефтедеструкторы, относящиеся к различным родам: *Pseudomonas* [131], *Exiguobacterium* [132], *Bacillus* [133], *Rhodococcus* [134, 135], *Arthrobacter* [136] и др. В Уфимском институте биологии УФИЦ РАН был открыт и таксономически узаконен новый вид микроорганизмов *Pseudomonas turukhanskensis*. Типовой штамм *P. turukhanskensis* ИБ 1.1 является психротолерантным и служит основой коммерческого биопрепарата “Ленойл”® — NORD, СХП (сухая препаративная форма), предназначенного для очистки почв от нефти и нефтепродуктов в условиях Западной Сибири [137, 138].

Микробно-растительные ассоциации как перспективное направление экологической биотехнологии. Одним из приемов стимуляции разложения нефти в почве является применение микробно-растительных комплексов. В основе их действия лежит ризодеградация — деструкция токсикантов ассоциированными с корнями растений микроорганизмами [139–142]. Корни растений обеспечивают поверхности для прикрепления микроорганизмов и выделяют экссудаты — внеклеточную жидкость, содержащую ферменты, сахара, аминокислоты, органические кислоты, стимуляторы роста, различные вторичные метаболиты и т.д. Их наличие создает оптимальные условия существования и размножения микроорганизмов, количество которых в ризосфере намного выше, чем в окружающей почве [49, 143]. Кроме того, корни подготавливают питательные компоненты и другие субстраты, повышая эффективность их усвоения и, по возможности, при помощи экссудатных ферментов, осуществляя деградацию органических субстратов, находящихся в почве, в более низкомолекулярные и легкоусвояемые микроорганизмами соединения. Последние, в свою очередь, увеличивают катаболическую активность в прикорневой зоне и могут усиливать рост растений путем выделения различных биологически активных веществ (фитогормонов, витаминов, вторичных метаболитов и пр.), улучшения фосфорного и азотного питания и повышения стрессоустойчивости, а также опосредованной стимуляции за счет антагонизма в отношении фитопатогенных агентов [144–147]. В основном в прикорневой зоне растений, произрастающих в почвах, загрязненных углеводородами, встречаются представители родов *Pseudomonas*, *Arthrobacter*, *Flavobacterium*, *Bacillus*, *Achromobacter*, *Rhizobium*. Микробно-растительные ассоциации и симбиозы, обладающие гибким метаболизмом и уникальными ферментными системами, имеют большие преимущества при выживании в неблагоприятных условиях окружающей среды, обусловленные не только повышенной толерантностью к ксенобиотикам, но и способностью к активному удалению токсикантов из сферы обитания [148–150]. Используя микробно-растительные взаимодействия

можно ускорить очистку и восстановление почв, загрязненных не только нефтью и нефтепродуктами, но и ПАУ (полициклические ароматические углеводороды), синтетическими ПАВ (поверхностно-активные вещества), хлор-, нитро- и фосфорорганическими соединениями, а также другими органическими поллютантами [49, 139, 143, 151–154].

Разработаны эффективные биоремедиационные комплексы для очистки почвы от нефти, состоящие из микроорганизмов *Azospirillum brasilense* SR80, продуцирующих индолилуксусную кислоту (ИУК), смеси бобовых и злаковых культур [155, 156]; *Candida maltosa* 569 и люцерны [157]; бактерий *P. aeruginosa* AS03 или *P. aeruginosa* NA108, обладающих антигрибной активностью, и чайных растений [158]; *R. erythropolis* CD106 и райграса [159]; *R. erythropolis* ВКМ Ас-2017Д и люцерны или пшеницы [160]; *Acinetobacter* sp. S-33 и люцерны [161]. Хорошие результаты были достигнуты при очистке песка, загрязненного фенантеном, с помощью комплекса бактерий *Sinorhizobium meliloti* P221, синтезирующих ИУК, и смеси бобовых и злаковых растений [162]. Инокуляция семян растений диазотрофной бактерией *P. stutzeri* KOS6 — деструктором углеводов и продуцентом ИУК, способствует увеличению длины корней и роста побегов растений, общей биомассы в условиях развития на нефтехимическом шламе, содержащем тяжелые металлы, а также приводит к снижению в нем содержания поллютантов [163].

В микробно-растительные комплексы для биоремедиации почв могут входить не только индивидуальные штаммы, но и их композиции. На основе уже упомянутого консорциума “ВиО”, состоящего из плазмидосодержащих углеводородокисляющих бактерий *R. erythropolis* S26, *A. baumannii* 1В, *P. putida* F701, *A. baumannii* 7 создана микробная ассоциация “ВиО”-ячмень [126, 164]. Предложена микробно-растительная ассоциация, в которой в качестве фитоэкстрагента используется люцерна посевная, а микробный компонент состоит из штаммов азотфиксирующих бактерий *Sinorhizobium meliloti* S3 и фосфатмобилизующих *Serratia plymuthica* 57. Оба штамма также продуцируют ИУК [165]. Разработан комплекс для биоремедиации, включающий микроорганизмы биопрепарата-нефтедеструктора “Деворойл” (представители родов *Rhodococcus*, *Pseudomonas*, *Candida*) и многолетние травянистые растения (тимофеевка или клевер) [166]. Проверена эффективность применения для биоремедиации ассоциации на основе *Pseudomonas delhiensis* В-11400, клубеньковых бактерий *Rhizobium lotus* RL-5 и растений лядвенца [167].

Исследована возможность повышения эффективности очистки почвы от нефтезагрязнения при использовании трансгенных растений и их ком-

плекса с микроорганизмами. При совместном применении трансгенной люцерны с геном *rhIA*, ответственным за синтез биосурфактанта рамно-липидной природы, и *Candida maltosa* степень деградации поллютанта повысилась до 86% [168].

Как видно из приведенных примеров, в настоящее время активно проводится изучение потенциала микробно-растительных комплексов для очистки почвы от нефтяного загрязнения. Дальнейшие исследования взаимного влияния поллютанта, аборигенных или интродуцированных микроорганизмов-деструкторов и растений-ремедиантов будут способствовать созданию надежных и высокоэффективных технологий биоремедиации окружающей среды.

* * *

Загрязнение экосистем нефтью является глобальной экологической проблемой и будет оставаться таковой еще очень долгое время. Это связано с тем, что указанные вещества служат основным источником энергии на планете, а также со способностью углеводов достаточно быстро распространяться во всех природных средах. К настоящему времени накоплен большой массив сведений о воздействии таких поллютантов на различные природные объекты. Показано, что контаминация углеводородами в целом отрицательно влияет на весь комплекс морфологических, физико-химических и биологических свойств почвы, определяющих ее плодородие и экологические функции. Попадание нефти приводит к изменению численности популяций и структуры биоценозов. В ряде случаев, в малых концентрациях она способна стимулировать активность некоторых почвенных ферментов, усиливать рост и развитие определенных видов микроорганизмов и растений.

Самоочищение окружающей среды от нефтяного загрязнения — достаточно длительный процесс, особенно в регионах с холодным климатом, поэтому необходимо применение методов очистки, среди которых наиболее экологически безопасными и экономически целесообразными являются биоремедиационные, базирующиеся на возможности живых организмов (растений, животных, микроорганизмов) использовать нефть и нефтепродукты в процессе своей жизнедеятельности. Основную роль в этом играют микроорганизмы, окисляющие углеводороды до конечных продуктов — углекислого газа и воды. Применение микроорганизмов, обладающих помимо способности к деградации поллютантов дополнительными свойствами, например такими, как продукция биосурфактантов, снижающих гидрофобность молекул углеводородов, способность к диазотрофии и обогащению рекультивируемой почвы азотом, приспособленность к низким положительным

температурам и образование биоремедиационных комплексов с растениями, является перспективным направлением экологической биотехнологии. Несмотря на большое количество уже разработанных биопрепаратов-нефтедеструкторов, работы в этом направлении по-прежнему актуальны, что связано со сложностью и многокомпонентностью состава нефти и нефтепродуктов, а также с неодинаковыми природно-климатическими условиями районов добычи и переработки.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-29-05025/18.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Матвеева Н.В., Липатов Д.Н. // Вестник Московского ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2015. № 4. С. 29–36.
2. Середина В.П., Колесникова Е.В., Кондыков В.А., Непотребный А.И., Огнев С.А. // Нефтяное хозяйство. 2017. № 5. С. 108–112.
3. Oluremi J.R., Adewuyi A.P., Sanni A.A. // J. Engin. Technol. 2015. V. 6. № 2. P. 75–87.
4. Колесников С.И., Татлок Р.К., Тлехас З.Р., Казеев К.Ш., Денисова Т.В., Даденко Е.В. // Доклады РАСХН. 2013. № 1. С. 30–34.
5. Jesna J., Hari G. // Int. J. Engin. Res. Technol. 2015. V. 4. № 10. P. 136–140.
6. Klamerus-Iwan A., Błotńska E., Lasota J., Kalandyk A., Waligórski P. // Water Air Soil Poll. 2015. V. 226. № 11: 389. doi 10.1007/s11270-015-2649-2
7. Abbasi Maedeh P., Nasrabadi T., Wu W., Al Dianty M. // Pollution. 2017. V. 3. № 4. P. 701–711.
8. Richardson V.P.S., Herath G.B.B., Kalpage C.S., Jindasa K.B.S.N. // Conf. Structural Engin. Construc. Manag. (CSECM): Proceed. 6th Int. Conf. – Kandy, Sri Lanka, 2015. P. 61–65.
9. Новоселова Е.И., Киреева Н.А., Гарипова М.И. // Вестник Башкирского ун-та. 2014. Т. 19. № 2. С. 474–479.
10. Воеводина Т.С., Русанов А.М., Васильченко А.В. // Вестник ОГУ. 2015. № 10. С. 157–167.
11. Габбасова И.М., Сулейманов Р.Р., Гарипов Т.Т. // Почвоведение. 2013. № 2. С. 226–233.
12. Филатов Д.А., Кривцов Е.Б., Свириденко Н.Н., Головкин А.К., Алтунина Л.К. // Биотехнология. 2014. № 4. С. 74–82.
13. Каримуллин Л.К., Петров А.М., Вершинин А.А. // Российский журнал прикладной экологии. 2016. № 1. С. 14–17.
14. Dindar E., Şağban F.O.T., Başkaya H.S. // Int. Biode-terior. Biodegrad. 2015. V. 105. P. 268–275.
15. Wang Sh., Xu Y., Lin Zh., Zhang J., Norbu N., Liu W. // AIP Conf. Proceed. 2017. 1864: 020222. doi 10.1063/1.4993039
16. Газалиев И.М., Айтеков М.-П.Б., Бабаев М.Р., Идрисов И.А. // Вестник Дагестанского научного центра. 2014. № 55. С. 27–30.
17. Ezeldin M., Nasir S.A.G., Masaad A.M., Suleman N.M. // American J. Environ. Protect. 2015. V. 4. № 6. С. 354–357.
18. Назаров А.В., Ананьина Л.Н., Ястребова О.В., Плотникова Е.Г. // Почвоведение. 2010. № 12. С. 1489–1493.
19. Панов А.В., Есикова Т.З., Соколов С.Л., Кошелева И.А., Боронин А.М. // Микробиология. 2013. Т. 82. № 2. С. 239–246.
20. Liao J.Q., Wang J., Huang Y. // Microb. Ecol. 2015a. V. 70. P. 380–389.
21. Liao J.Q., Wang J., Jiang D.L., Wang M.C., Huang Y. // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2015b. V. 99. P. 1029–10310.
22. Silva-Castro G.A., Uad I., Rodríguez-Calvo A., González-López J., Calvo C. // Environ. Res. 2015. V. 137. P. 49–58.
23. Liu Q., Tang J., Gao K., Gurav R., Giesy J.P. // Sci. Rep. 2017. V. 7: 14856. doi 10.1038/s41598-017-14032-5
24. Мелехина Е.Н., Маркарова М.Ю., Щемелинина Т.Н., Анчугова Е.М., Канев В.В. // Почвоведение. 2015. № 6. С. 740–750.
25. Журавлева А.С., Лабутова Н.М., Андронов Е.Е. // Экологическая генетика. 2017. № 4. С. 60–68.
26. Sun W., Dong Y., Gao P., Fu M., Ta K., Li J. // J. Microbiol. 2015. V. 53. № 6. P. 371–378.
27. Корнейкова М.В., Евдокимова Г.А., Лебедева Е.В. // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. № 3. С. 249–256.
28. Киреева Н.А., Рафикова Г.Ф., Григориади А.С., Галимзянова Н.Ф., Логинов О.Н. // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43. № 2. С. 142–150.
29. Киреева Н.А., Рафикова Г.Ф., Галимзянова Н.Ф., Логинов О.Н., Григориади А.С., Якупова А.Б. // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44. № 1. С. 53–62.
30. Евдокимова Г.А., Корнейкова М.В., Мязин В.А. // Почвоведение. 2013. № 3. С. 343–350.
31. Бакаева М.Д., Смолова О.С., Логинов О.Н. // Биотехнология. 2014. № 6. С. 60–70.
32. Донерьян Л.Г., Водянова М.А., Тарасова Ж.Е. // Гигиена и санитария. 2016. № 9. С. 891–894.
33. Kidibule P.E., Sosovele E.M., Mshandete A.M. // British Biotechnol. J. 2014. V. 4. № 8. P. 918–931.
34. Dawoodi V., Madani M., Tahmourespour A., Golshani Z. // J. Bioremed. Biodegrad. 2015. V. 6. № 2. doi 10.4172/2155-6199.1000270
35. Корнейкова М.В., Евдокимова Г.А., Лебедева Е.В. // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 5. С. 323–328.
36. Evdokimova G.A., Korneikova M.V., Lebedeva E.V. // Environ. Sci. Health. 2013. V. 48. P. 746–752.
37. Дубровская Е.В., Поздныкова Н.Н., Муратова А.Ю., Турковская О.В. // Физиология растений. 2016. Т. 63. № 1. С. 180–186.
38. Кольцова Т.Г., Григорьян Б.Р., Сунгатуллина Л.М., Петров А.М., Башкиров В.Н. // Вестник Казанского технол. ун-та. 2016. Т. 19. № 18. С. 185–191.
39. Мязин В.А., Редькина В.В. // Вестник МГТУ. 2016. Т. 19. № 1/2. С. 217–221.
40. Appah C.F., Okujagu D.C., Bassey S.E. // Int. J. Engin. Sci. 2014. V. 3. № 6. P. 30–40.
41. Jafari L., Khoshsokhan-Mozaffar M., Vatankhah E. // J. Chem. Health Risks. 2018. V. 8. № 1. P. 51–63.
42. Zamani S., Ghasemnezhad A., Ebrahimi S., Fathi M. // J. Chem. Health Risks. 2018. V. 8. № 1. P. 39–50.

43. Кольцова Т.Г., Сунгатуллина Л.М., Григорьян Б.Р., Башкиров В.Н. // Вестник Казанского технол. ун-та. 2015. № 1. С. 376–382.
44. Hawrot-Paw M., Bąkowska T. // Environ. Protect. Engin. 2014. V. 40. № 4. P. 5–13.
45. Baruah P., Saika R.R., Baruah P.P., Deka S. // Environ. Sci. Pollut. Res. 2014. V. 21. P. 12530–12538.
46. Athar H.-R., Ambreen S., Javer M., Hina M., Rasul S., Zafar Z.U., Manzoor H., Ogbaga C.C., Afzal M., Al-Qurainy F., Ashraf M. // Environ. Sci. Pollut. Res. 2016. V. 23. № 18. P. 18320–18331.
47. Шилова И.И. Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука, 1988. С. 159–168.
48. Dupuy J., Ouvrard S., Leglize P., Sterckerman T. // Chemosphere. 2015. V. 124. P. 110–115.
49. Kitamura R.S.A., Maranhão L.T. // Revista Latino-americana de Biotecnología Ambiental y Algal. 2016. V. 7. № 1. P. 1–15.
50. Колесников С.И., Казеев К.Ш., Велиногова Н.В., Патрушева Е.В., Азнаурьян Д.К., Вельков В.Ф. // Агрохимия. 2007. № 12. С. 44–48.
51. Киреева Н.А., Бакаева М.Д., Галимзянова Н.Ф. // Прикл. биохимия и микробиология. 2008. № 1. С. 63–68.
52. Ланкин А.В., Креславский В.Д., Худякова А.Ю., Жармухамедов С.К., Аллаhverдиев С.И. // Биохимия. 2014. Т. 79. № 11. С. 1493–1504.
53. Шаяхметова Р.И., Мальгина С.П., Гут Т.М., Кулагин А.Ю. // Известия Самарского науч. центра РАН. 2017. Т. 19. № 2(2). С. 393–396.
54. Emengini E.J., Ezech F.C., Chigbu N. // Int. J. Sci. Engin. Res. 2013. V. 544. № 4(6). P. 1421–1427.
55. Arellano P., Tansey K., Baltzer H., Boyd D.S. // Environ. Pollut. 2015. V. 205. № 455. P. 225–239.
56. Arellano P., Tansey K., Baltzer H., Boyd D.S. // Environ. Earth Sci. 2017. V. 76: 217. doi 10.1007/s12665-017-6536-6
57. Lassalle G., Credoza A., Hédacq R., Fabre S., Dubucq D., Elger A. // Environ. Sci. Technol. 2018. V. 52. № 4. P. 1756–1764.
58. Петухова Г.А. // Вестник ТГУ. Экология и природопользование. 2016. Т. 2. № 1. С. 141–148.
59. Ikeura H., Kawasaki Y., Kaimi E., Nishiwaki J., Noborio K., Tamaki M. // Int. J. Phytoremed. 2015. V. 18. № 5. P. 460–466.
60. Liao Zh., Xu W., Lu G., Liang X., Guo Ch., Yang Ch., Dang Zh. // Int. J. Phytoremed. 2015. V. 17. № 3. P. 693–700.
61. Shtangeeva I., Perämäki P., Niemelä M., Kurashov E., Krylova Y. // Int. J. Phytoremed. 2018. V. 20. № 6. P. 560–566.
62. Limmer M.A., Wilson J., Westenberg D., Lee A., Siegtman M., Burken J.G. // Int. J. Phytoremed. 2018. V. 20. № 7. P. 666–674.
63. Saum L., Jiménez M.B., Crowley D. // Int. J. Phytoremed. 2018. V. 20. № 1. P. 54–60.
64. Koshlaf E., Ball A.S. // AIMS Microbiol. 2017. V. 3. № 1. P. 25–49.
65. Suja F., Rahim F., Taha M.R., Hambali N., Razali M.R., Khalid A., Hamzah A. // Int. Biodeterior. Biodegrad. 2014. V. 90. P. 115–122.
66. Varjani S.J., Upasani V.N. // Int. Biodeterior. Biodegrad. 2017. V. 120. P. 71–83.
67. Alavi N., Parseh I., Ahmadi M., Jafarzadeh N., Yari A.R., Chehrazhi M., Chorom M. // Soil Sediment Contam.: An Int. J. 2017. V. 26. № 1. P. 127–140.
68. Bisht S., Pandey P., Bhargava B., Sharma S., Kumar V., Sharma K.D. // Braz. J. Microbiol. 2015. V. 46. № 1. P. 7–21.
69. Yuniati M.D. // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2018. 118: 012063. doi 10.1088/1755-1315/118/1/012063
70. Логинов О.Н., Силищев Н.Н., Бойко Т.Ф., Галимзянова Н.Ф. Биорекультивация: микробиологические технологии очистки нефтезагрязненных почв и техногенных отходов. М.: Наука, 2009. 112 с.
71. Пунтус И.Ф., Рязанова Л.П., Звонарев А.Н., Фунтикова Т.В., Кулаковская Т.В. // Прикл. биохимия и микробиология. 2015. Т. 51. № 2. С. 198–205.
72. Agarry S., Latinwo G.K. // J. Ecologic. Engin. 2015. V. 16. № 2. P. 82–91.
73. Назаренко Л.В., Живухина Е.А., Калашикова Е.А., Загоскина Н.В., Кропова Ю.Г. Основы биотехнологии. М.: Юрайт, 2018. 219 с.
74. Varjani S.J. // Indian J. Biotechnol. 2017. V. 16. P. 157–163.
75. Vodyanitskii Y.N., Trofimov S.Y., Shoba S.A. // Eurasian Soil Sci. 2016. V. 49. P. 705–713.
76. Orellana R., Cumsille A., Rojas C., Cabrera P., Seeger M., Cárdenas F., Stuardo C., González M. // J. Bioremed. Biodegrad. 2017. V. 8: 396. doi 10.4172/2155-6199.1000396
77. Fukuhara Y., Horii S., Matsuno T., Matsumiya Y., Mukai M., Kubo M. // Appl. Biochem. Biotechnol. 2013. V. 170. № 2. P. 329–339.
78. Fuentes S., Méndez V., Aguila P., Seeger M. // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2014. V. 98. № 11. P. 4781–4794.
79. Shankar S., Kansraj C., Dinesh M.G., Satyan R.S., Kiruthika S., Tharanipriya A. // Int. J. Environ. Sci. Technol. 2014. V. 11. № 2. P. 367–376.
80. Wolińska A., Kuźniar A., Szafranek-Nakonieczna A., Jastrzębska N., Roguska E., Stepińska Z. // Water Air Soil Poll. 2016. V. 227: 130. doi 10.1007/s11270-016-2825-z
81. Xenia M.E., Refugio R.V. // J. Bioremed. Biodegrad. 2016. V. 7. № 2. doi 10.4172/2155-6199.1000340
82. Ron E.Z., Rosenberg E. // Curr. Opin. Biotechnol. 2014. V. 27. P. 191–194.
83. Lim M.W., Lau E.V., Poh P.E. // Mar. Pollut. Bull. 2016. V. 109. P. 14–45.
84. Wu M., Dick W.A., Li W., Wang X., Yang Q., Wang T., Xu L., Zhang M., Chen L. // Int. Biodeterior. Biodegrad. 2016. V. 107. P. 158–164.
85. Рогозина Е.А., Андреева О.А., Жаркова С.И., Мартынова Д.А., Орлова Н.А. // Нефтегазовая геология. Теория и практика. 2010. Т. 5. № 3. URL: http://www.ngtp.ru/rub/7/37_2010.pdf.
86. Барахнина В.Б. // Экологический вестник России. 2011. № 10. С. 14–17.
87. Ветрова А.А., Иванова А.А., Филонов А.Е., Забелин В.А., Гафаров А.Б., Соколов С.Л., Нечаева И.А., Пунтус И.Ф., Боронин А.М. // Известия Тульского гос. ун-та. Естеств. науки. 2013. Вып. 2. Ч. 1. С. 241–257.
88. Брянская А.В., Уварова Ю.Е., Слынько Н.М., Демидов Е.А., Розанов А.С., Пельтек С.Е. // Вавилов-

- ский журнал генетики и селекции. 2014. Т. 18. № 4/2. С. 999–1012.
89. Делеган Я.А., Ветрова А.А., Туток М.А., Филонов А.Е. // Биотехнология. 2016. № 1. С. 53–64.
 90. Poi G., Aburto-Medina A., Mok P.C., Ball A.S., Shahsavari E. // Ecol. Engin. 2017. V. 102. P. 64–71.
 91. Zhan Y.B., Zhang Q., Chen K.L., Li F.M., Ma L.A. // Environ. Poll. Control. 2017. V. 39. P. 860–864.
 92. Pirog T.P., Konon A.D., Savenko I.V. // Biotechnol. Acta. 2015. V. 8. № 4. P. 21–39.
 93. Santos D.K.F., Rufino R.D., Luna J.M., Santos V.A., Sarubbo L.A. // Int. J. Mol. Sci. 2016. V. 17. № 3: 401. doi 10.3390/ijms17030401
 94. Петриков К.В., Ветрова А.А., Иванова А.А., Делеган Я.А., Гафаров А.Б., Соколов С.Л. // Биохимия, физиология и биосферная роль микроорганизмов: Материалы 4-й Пушкинской конф. М.: ИД “Вода: химия и экология”, 2017. С. 84–86.
 95. Matvuyeyeva O.L., Vasylychenko O.A., Aliieva O.R. // Int. J. Environ. Bioremed. Biodegrad. 2014. V. 2. № 2. P. 69–74.
 96. Bezza F.A., Beukes M., Chirwa E.M.N. // Proc. Biochem. 2015. V. 50. № 11. P. 1911–1922.
 97. Pirog T.P., Shulyakova M.O., Nikituk L.V., Antonuk S.I., Elperin I.V. // Biotechnol. Acta. 2017. V. 10. № 2. P. 22–33.
 98. Biosurfactants. Research trends and applications / Eds. Mulligan C.N., Sharma S.K., Mudhoo A. CRC Press, 2015. 346 p.
 99. Biosurfactants: Production and utilization – processes, technologies and economics / Eds. Kosaric N., Sukan F.V. CRC Press, 2015. 389 p.
 100. Freitas B.G., Brito J.G.M., Brasileiro P.P.F., Rufino R.D., Luna J.M., Santos V.A., Sarubbo L.A. // Front. Microbiol. 2016. V. 7: 1646. doi 10.3389/fmicb.2016.01646
 101. Almatawah Q. // J. Environ. Anal. Toxicol. 2017. V. 7. № 6: 528. doi 10.4172/2161-0525.1000528
 102. Bezza F.A., Chirwa E.M.N. // J. Hazard. Mater. 2017. V. 321. P. 218–227.
 103. Marchant R., Banat I.M. // Biotechnol. Lett. 2012. V. 34. № 9. P. 1597–1605.
 104. Shah N., Nikam R., Gaikwad S., Sapre V., Kaur J. // Indian J. Microbiol. Res. 2016. V. 3. № 1. P. 5–10.
 105. Sharma R., Oberoi H.S. // In: Recent advances in applied microbiology. Ed. P. Shukla. Springer: Singapore, 2017. P. 55–88.
 106. Chaprão M.J., Ferreira I.N.S., Correa P.F., Rufino R.D., Luna J.M., Silva E.J., Sarubbo L.A. // Electron. J. Biotechnol. 2015. V. 18. № 6. P. 471–479.
 107. Mnif I., Mnif S., Sahnoun R., Maktouf S., Ayedi Y., Ellouze-Chaabouni S., Ghribi D. // Environ. Sci. Pollut. Res. 2015. V. 22. № 19. P. 14852–14861.
 108. Mnif I., Sahnoun R., Ellouze-Chaabouni S., Ghribi D. // Process Saf. Environ. Protec. 2017. V. 109. P. 72–81.
 109. Zhu Z., Zhang B., Chen B., Cai Q., Lin W. // Water Air Soil Poll. 2016. V. 227: 328. URL: <https://doi.org/10.1007/s11270-016-3012-y>
 110. Joy S., Rahman P.K.S.M., Sharma S. // Chem. Engin. J. 2017b. V. 317. P. 232–241.
 111. Патент РФ. 2009. № 2344170.
 112. Патент РФ. 2007. № 2312891.
 113. Патент РФ. 2010. № 2378060.
 114. Decesaro A., Machado Th.S., Cappellaro Â.C., Reinhehr Ch.O., Thomé A., Colla L.M. // Environ. Sci. Pollut. Res. 2017. doi 10.1007/s11356-017-9778-7
 115. Sutton M.A., Howard C., Erisman J.W., Billen G., Bleeker A., Grennfelt P., van Grinsven H., Grizzetti B. The European nitrogen assessment. Cambridge University Press, 2011. 612 p.
 116. Градова Н.Б., Горнова И.Б., Эддауди Р., Салина Р.Н. // Прикл. биохимия и микробиология. 2003. Т. 39. № 3. С. 318–321.
 117. Thavasi R., Jayalakshmi S., Balasubramanian T., Banat I.M. // Res. J. Microbiol. 2006. V. 1. № 5. P. 401–408.
 118. Odokuma L.O., Inor M.N. // Global J. Pure Appl. Sci. 2002. V. 8. № 4. P. 455–470.
 119. Namova R.P., Grigoreva T.V., Rizvanov A.A., Gorshkov V.Y., Kudrjashova N.V., Laikov A.V. // World Appl. Sci. J. 2009. V. 6. № 2. P. 154–157.
 120. Mazumdar A., Deka M., Hazarika D.J. // Int. J. Bioassays. 2015. V. 4. № 8. P. 4184–4188.
 121. John R.C., Itah A.Y., Essien J.P., Ikpe D.I. // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 2011. V. 87. № 3. P. 343–353.
 122. Sorkhoh N.A., Ali N., Dashti N., Al-Mailem D.M., Al-Awadhi H., Eliyas M., Radwan S.S. // Int. Biodeterior. Biodegrad. 2010. V. 64. № 3. P. 226–231.
 123. Omotayo A.E., Egbomeade L.O., Taiwo O., Oyebamiji O.O., Ilori M.O. // J. Sci. Res. Dev. 2013. V. 14. P. 75–84.
 124. Pérez-Vargas J., Viguera-Carmona S.E., Zamudio-Moreno E., Rivera-Casado N.A., Calva-Calva G. // Rev. Int. Contam. Ambie. 2017. V. 33. P. 105–114.
 125. Филонов А.Е., Нечаева И.А., Гафаров А.Б., Арибасаров М.У., Пунтус И.Ф., Суни С., Романчук М., Бородин А.М. // Биотехнология. 2007. № 2. С. 31–39.
 126. Ветрова А.А., Иванова А.А., Филонов А.Е., Забелин В.А., Нечаева И.А., Нгуэт Ле Тхи Бич, Бородин А.М. // Известия Тульского гос. ун-та. Естеств. науки. 2013. Вып. 2. Ч. 1. С. 258–272.
 127. Андреева И.С., Емельянова Е.К., Загребельный С.Н., Олькин С.Е., Резникова И.К., Репин В.Е. // Биотехнология. 2006. № 1. С. 43–52.
 128. Андреева И.С., Емельянова Е.К., Олькин С.Е., Резникова И.К., Загребельный С.Н., Репин В.Е. // Прикл. биохимия и микробиология. 2007. Т. 43. № 2. С. 223–228.
 129. Emel'yanova E., Andreeva I., Zagrebelny S., Repin V. // Environ. Eng. Manag. J. 2006. V. 5. № 2. P. 169–179.
 130. Алексеев А.Ю., Смородина Е.А., Адаменко Л.С., Емельянова Е.К., Забелин В.А., Ильичева Т.Н., Резников В.А., Шестопалов А.М. // Современные проблемы науки и образования. 2011. № 6. URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=4939>.
 131. Патент РФ. 2013. № 2484130.
 132. Патент РФ. 2014. № 2523584.
 133. Патент РФ. 2014. № 2513802.
 134. Патент РФ. 2015. № 2553337.
 135. Патент РФ. 2017. № 2618838.
 136. Патент РФ. 2017. № 2624063.
 137. Патент РФ. 2015. № 2539148.
 138. Korshunova T.Y., Ratinhez-Bahena M.-H., Chetverikov S.P., Igual J.M., Peix A., Loginov O. // IJSEM. 2016. V. 66. № 11. P. 4657–4664.

139. Нишкевич Ю.А., Тропин А.Ю., Кыдралиева К.А., Терехова В.А., Муратов В.С., Козлов И.А. // Проблемы агрохимии и экологии. 2017. № 4. С. 54–59.
140. Fester T., Giebler J., Wick L.Y., Schlosser D., Kastner M. // Curr. Opin. Biotechnol. 2014. V. 27. P. 168–175.
141. Hou J., Liu W., Wang B., Wang Q., Luo Y., Franks A.E. // Chemosphere. 2015. V. 138. P. 592–598.
142. Fatima K., Imran A., Naveed M., Afzal M. // Soil Environ. 2017. V. 36. № 2. P. 93–113.
143. Степанова А.Ю., Соловьева А.И., Гладков Е.А. // Вестник биотехнологии и физ.-хим. биологии. 2017. Т. 13. № 3. С. 51–57. F
144. Максимов И.В., Веселова С.В., Нужная Т.В., Сарварова Е.Р., Хайруллин Р.М. // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 6. С. 763–775.
145. Duca D., Lory J., Patten C.L., Rose D., Glick B.R. // Antonie Van Leeuwenhoek. 2014. V. 106. № 1. P. 85–125.
146. Chowdhury S.P., Hartmann A., Gao X-W., Borriss R. // Front. Microbiol. 2015. V. 6: 780. doi 10.3389/fmicb.2015.00780
147. Тyc O., Song C., Dicksch J.S., Vos M., Garbeva P. // Trends microbiol. 2017. V. 25. № 4. P. 280–292.
148. Liu W., Hou J., Wang Q., Ding L., Luo Y. // Chemosphere. 2014. V. 117. P. 303–308.
149. Ijaz A., Imran A., Haq M.A., Khan Q.M., Afzal M. // Plant and Soil. 2015. V. 405. № 1–2. P. 179–195.
150. Gkorezis P., Daghighi M., Franzetti A., Van Hamme J.D., Sillen W., Vangronsveld J. // Front. Microbiol. 2016. V. 7: 1836. doi 10.3389/fmicb.2016.01836
151. Shahsavari E., Aburto-Medina A., Taha M., Ball A.S. Phytoremediation. /Eds. Ansari A., Gill S., Gill R., Lanza G., Newman L. Cham.; Springer, 2016. P. 3–19.
152. Farraji H., Zaman N.Q., Zahed M.A., Faraji H. // Handbook of Research on Inventive Bioremediation Techniques. / Ed. J. Bhakta. Hershey, PA: IGI Global, 2017. P. 213–246.
153. Kuppusamy S., Thavamani P., Venkateswarlu K., Lee Y.B., Naidu R., Megharaj M. // Chemosphere. 2017. V. 168. P. 944–968.
154. Fatima K., Imran A., Amin I., Khan Q.M., Afzal M. // Int. J. Phytoremed. 2018. V. 20. № 7. P. 675–681.
155. Патент РФ. 2010. № 2403102.
156. Муратова А.Ю., Бондаренкова А.Д., Панченко Л.В., Турковская О.В. // Биотехнология. 2010. № 1. С. 77–84.
157. Орлова Е.В., Степанова А.Ю. // Агрохимия. 2012. № 10. С. 72–78.
158. Roy A.S., Yenn R., Singh A.K., Boruah H.P.D., Saikia N., Deka M. // Afric. J. Biotechnol. 2013. V. 12. № 19. P. 2600–2610.
159. Płociniczak T., Fic E., Pacwa-Płociniczak M., Pawlik M., Piotrowska-Seget Z. // Int. J. Phytoremed. 2017. V. 19. № 7. P. 614–620.
160. Патент РФ. 2017. № 2618096.
161. Muratova A.Yu., Panchenko L.V., Semina D.V., Golubev S.N., Turkovskaya O.V. // IOP Conf. Series: Earth and Environ. Sci. 2018. 107: 012066. doi 10.1088/1755-1315/107/1/012066.10.1088/1755-1315/107/1/012066
162. Патент РФ. 2010. № 2406758.
163. Патент РФ. 2014. № 2529948.
164. Иванова А.А., Ветрова А.А., Филонов А.Е., Бородин А.М. // Прикл. биохимия и микробиология. 2015. Т. 51. № 2. С. 191–197.
165. Порхунцова О.А., Бушueva В.И., Федоренчик А.А., Алещенкова З.М. // Вестник Белорусской гос. сельскохозяйственной академии. 2015. № 2. С. 87–91.
166. Патент РФ. 2014. № 2535746.
167. Трефилова М. В., Лазыкин А.Г. // Advanced science. Биологические науки, 2017. № 4. [http://advanced-science.ru/assets/mgr/docs/4\(2017\)/Биологические/trefilova-lazykin.pdf](http://advanced-science.ru/assets/mgr/docs/4(2017)/Биологические/trefilova-lazykin.pdf).
168. Степанова А.Ю., Орлова Е.В., Терешонок Д.В., Долгих Ю.И. // Экологическая генетика. 2015. Т. XIII. № 2. С. 127–135.

Microorganisms in Liquidation of oil Pollution Consequences (Review)

T. Yu. Korshunova^a, *, S. P. Chetverikov^a, M. D. Bakaeva^a, E. V. Kuzina^a, G. F. Rafikova^a,
D. V. Chetverikova^a, O. N. Loginov^a

^aUfa Institute of Biology – Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
Ufa, 450054 Russia

*e-mail: korshunovaty@mail.ru

Received October 22, 2018; revised January 18, 2018; accepted February 20, 2019

The data on the effect of oil and oil products on the soil, soil microbiocenosis and plants cover are summarized. The concept of remediation, its stages, as well as the bioremediation of oil-contaminated soils using biological products is given. Some techniques for accelerating the biodegradation of hydrocarbons in the soil environment are described, such as: the use of biosurfactants and their microorganisms; the introduction of polyfunctional bacteria capable of the destruction of pollutants and diazotrophy; the introduction in cold climates of psychrotolerant microorganisms; use of microbial-plants complexes.

Keywords: oil pollution of soil, biological products, biosurfactants, diazotrophy, psychrotolerant microorganisms, microbial-plants complexes